

Untersuchungen aus dem Physiologischen Laboratorium der Züricher Hochschule / von Adolf Fick.

Contributors

Fick, Adolf, 1829-1901.
Royal College of Physicians of Edinburgh

Publication/Creation

Wien : Braumuller, 1869.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/u335e77v>

Provider

Royal College of Physicians Edinburgh

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by the Royal College of Physicians of Edinburgh. The original may be consulted at the Royal College of Physicians of Edinburgh. where the originals may be consulted.

This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

UNTERSUCHUNGEN
AUS DEM
PHYSIOLOGISCHEN LABORATORIUM
DER
ZÜRICHER HOCHSCHULE.

HERAUSGEGEBEN

VON

Dr. ADOLF FICK

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT IN WÜRZBURG.

I. HEFT.

MIT 19 HOLZSCHNITTEN UND 5 LITHOGRAFIRTEN TAFELN.

WIEN, 1869.

WILHELM BRAUMÜLLER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTSBUCHHÄNDLER.

R26199

PHYSIOLOGISCHES LABORATORIUM

PHYSIOLOGISCHES LABORATORIUM

ALFRED H. HUBER

DR. ADOLF HUBER

1898

WIEB. 1898

WIEB. 1898

Inhalt.

	Seite
I. Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung. Von Prof. A. Fick	1
II. Ueber die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels. Von Dr. W. Dybkowsky und Prof. A. Fick (m. 2 Taf.) . .	17
III. Die Muskelzuckung in ihrer Abhängigkeit von der Stärke elektrischer Nervenreizung. Von Dr. Adolf Bernhard Meyer . .	36
IV. Die Geschwindigkeitskurve in der Arterie des lebenden Menschen. Von Prof. A. Fick (m. 1 Taf.)	51
V. Zur Lehre von den Herzgiften. Von Dr. Adolf Bernhard Meyer	71
VI. Versuche über den Verlauf der Netzhautermüdung. Von Dr. Carl Friedrich Müller (m. 1 Taf.)	78
VII. Ueber die Abhängigkeit der negativen Schwankung des Nervenstromes von der Intensität des erregenden elektrischen Stromes. Von J. J. Müller (m. 1 Taf.)	98
VIII. Ueber das Abklingen des Elektrotonus. Von Prof. A. Fick . . .	129



Digitized by the Internet Archive
in 2015

<https://archive.org/details/b21993245>

I.

Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung.

Von **A. Fick.**

Es ist offenbar ein Desiderat der Experimentalphysiologie zu zeigen, dass bei der Muskelarbeit der Satz von der Erhaltung der Kraft seine Geltung hat. Es sind auch schon von verschiedenen Seiten Anstrengungen gemacht, diesen Beweis zu liefern. Ich kann mich einer kritischen Würdigung dieser Bestrebungen, von denen keine zum Ziele geführt hat, enthalten, da eine solche in der allgemein bekannten Abhandlung von Heidenhain: über mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit gegeben ist. Heidenhain selbst hatte beim Beginne seiner Untersuchungen den Zweck, den fraglichen Nachweis zu liefern; er steht aber schliesslich davon ab, weil ihn eben der Verlauf der Untersuchung, welche die Wissenschaft mit so vielen interessanten Thatsachen bereichert hat, zu der Ueberzeugung führt, dass *) „in der Kräftegleichung, Verbrennungswärme = Arbeit + freie Wärme jede Aenderung der Arbeit die linke Seite der Gleichung ändert.“ Er resignirt ausdrücklich mit den Worten: „ich sehe vorläufig überhaupt keinen Weg, zu einem sichern Resultate zu gelangen.“ Dies rührt nur daher, dass er den Weg in einer falschen Richtung suchte. Er war nämlich offenbar befangen in der Vorstellung, die beiden zu vergleichenden Zusammenziehungen des Muskels, wovon die eine wenig, die andere viel Arbeit leistet, müssten von vorn herein einen verschiedenen Verlauf nehmen. Dies ist aber eben irrig. Es ist vielmehr klar, wenn der Nachweis für die Erhaltung der Kraft geführt werden soll, so muss man zwei Zuckungen vergleichen, die im Heben der Last ganz identisch verlaufen, und sich nur unterscheiden in der Art, wie die Last wieder herunterfällt, d. h. in der Art, wie der Muskel wieder auf seinen ursprünglichen Zustand gebracht wird. Dass dies der einzig sichere Weg ist, war schon von vorn herein zu sagen, denn nur so waren alle Bedingungen bis auf die schliesslich geleistete Arbeit sichtlich gleich. Nachdem uns aber Heidenhain mit der Abhängigkeit des Stoffumsatzes im thätigen Muskel von der jeweiligen Spannung be-

*) Siehe Heidenhain a. a. O. S. 183.

kannt gemacht hat, ist offenbar, dass jeder andere etwa einzuschlagende Weg nicht nur unsicher, sondern geradezu trügerisch ist.

Macht man sich aber den so eben angedeuteten Weg des experimentellen Beweises ganz klar, dann macht sich die ganze Sache so einfach und selbstverständlich, dass es kaum noch der Mühe werth erscheint, den Versuch wirklich anzustellen. In der That, wir haben folgende Vorgänge zu betrachten: 1. Der ruhende Muskel ist gedehnt und gespannt durch ein an ihm hängendes Gewicht P , er wird durch einen Inductionsschlag, der seinen Nerven trifft, gereizt, er wirft in Folge dessen das Gewicht auf, dies aber fällt, indem wir Alles sich selbst überlassen, wieder herab und setzt sich nach einigen Schwingungen mit dem schon längst wieder ruhend gewordenen Muskel von Neuem in's Gleichgewicht, und zwar, von kleinen Störungen abgesehen, wieder auf der ursprünglichen Höhe. Hier hat der Muskel gar keine mechanische Veränderung ausserhalb hervorgebracht. Die in ihm während des ganzen Vorganges frei gewordene Wärmemenge wird also ein Mass für den Betrag von chemischen Processen sein, welche sich während der Zeit im Muskel ereignet haben. Die einzige stichhaltige Einwendung, welche hiergegen gemacht werden könnte, wäre die, dass auch solche Processe im zuckenden Muskel stattfänden, bei denen die Molecularkräfte des Muskels negative Arbeit leisteten (z. B. Zersetzung von Wasser etc.). Unsere weitere Deduction und Beweisführung würde übrigens, das will ich wenigstens zu bemerken nicht unterlassen, auch bei dieser Annahme gültig bleiben. Um aber einer entschieden abenteuerlichen Annahme zu Liebe nicht weitläufig zu werden, will ich die weitere Betrachtung führen, unter der Voraussetzung, dass wirklich die im Muskel frei werdende Wärme den Betrag der chemischen Processe im gedachten Falle misst. Für diese Wärmemenge ihrerseits haben wir ein ungefähres Mass in der Temperaturerhöhung des Muskels, wofern man zugibt — was Niemand bestreiten wird — dass nach Ablauf der Zuckung der Muskel noch merklich dieselbe Wärmecapacität besitzt, wie vorher.

Es ist gut, gleich hier zu bemerken, dass die activen Processe im Muskel jedenfalls längst abgelaufen sind, wenn das Gewicht wieder zu sinken anfängt, besonders dann, wenn mit dem Muskel etwa neben dem Gewichte noch rein träge Masse verbunden ist, die sowohl das Aufsteigen als das Sinken des Gewichtes verzögert.

2. Der ruhende Muskel ist wieder gedehnt und gespannt durch dasselbe an ihm hängende Gewicht P , wie sub 1. Wir geben dem Nerv denselben Inductionsschlag. Die Last P wird genau so steigen, wie sub 1., nun sorgen wir aber dafür, dass sie auf dem Gipfel ihrer Bahn vom Muskel getrennt wird und stehen bleibt. Der Muskel geht dann wieder in den ruhenden Zustand über und wird länger. Nachdem er seine natürliche Länge wieder erreicht hat, knüpfen wir ein genau in der richtigen Höhe ruhend befindliches, dem ersten

gleiches Gewicht an ihn an, das ihn dann schliesslich auf die ursprüngliche Länge wiederum dehnen wird.

Vergleichen wir den Hergang sub 2. mit dem sub 1., so ergeben sich folgende Uebereinstimmungen: Zu Anfang sowohl als zu Ende befindet sich der Muskel beide Male in genau demselben Zustande, nämlich ruhend gespannt mit der Kraft P . Ferner hat beide Male genau derselbe chemische Process im Muskel stattgefunden, denn so lange überall chemische Processe von merklicher Intensität statt fanden, so lange nämlich der Muskel im gereizten Zustande war, so lange verliefen die beiden Vorgänge absolut identisch. Ein wesentlicher Unterschied findet sich aber zwischen beiden Vorgängen. Sub 1. hat der Muskel durch seine Zusammenziehung ausserhalb seiner selbst gar nichts geleistet, keine Veränderung bewirkt. Sub 2. aber sind Veränderungen in der Zusammenstellung anderer Körper bewirkt worden. Eine Last P nämlich ist gehoben auf eine gewisse Höhe, die wir mit H bezeichnen wollen, und eine andere gleiche Last P ist gesunken, um den Betrag, um welchen die Last P den ruhenden Muskel zu dehnen vermag. Diese letztere Grösse, sie mag h heissen, ist offenbar bedeutend kleiner als H , welches die ganze Höhe ist, auf welche der Muskel bei der Zuckung die Last P werfen kann. Hier ist also mit einem Worte eine äussere Arbeit $= P(H-h)$ geleistet. Da nun, wie gezeigt, der Gesamtbetrag der chemischen Processe beide Male derselbe sein muss, so muss nothwendig bei der Führung des Herganges, wie sub 2., weniger Wärme frei werden.

Im Einzelnen anschaulich wird dies sofort, wenn man die Vorgänge noch etwas anders zergliedert. Den sub 2. beschriebenen Vorgang könnten wir uns, ohne am Muskel etwas zu ändern, auch noch so denken, in der Höhe h über dem Ausgangspunkte des Gewichtes wollen wir uns eine absolut starre Metallplatte denken. Statt nun das Gewicht auf der Höhe H festzuhalten, wollen wir es hier nur vom Muskel abtrennen im Augenblicke, wo es die Geschwindigkeit Null hat, und es auf die Platte frei herabfallen lassen, d. h. also durch die Höhe $H-h$. Beim Aufschlag muss es dann durch Erschütterung der Platte eine der Arbeit $P(H-h)$ äquivalente Wärmemenge frei machen. Gerade diese Wärmemenge macht es aber bei der Versuchsweise sub 1. im Muskel selbst frei, indem es ja hier mit der im Falle durch die Höhe $H-h$ erlangten lebendigen Kraft am Muskel reisst und seine Molecule erschüttert in derselben Weise, wie es die Molecule einer Platte beim Aufschlagen erschüttern würde.

Sehen wir von der kleinen Fallhöhe h gänzlich ab, so können wir die Sache auch noch einfach so darstellen: Sei W die ganze Wärme, welche durch die chemischen Processe bei einer Zuckung erzeugt werden kann. Ziehen wir

hiervon ein der Arbeit PH äquivalentes Wärmequantum $\frac{PH}{430}$ ab, und setzen wir die Differenz $W - \frac{PH}{430} = w$, dann können wir behaupten, in dem

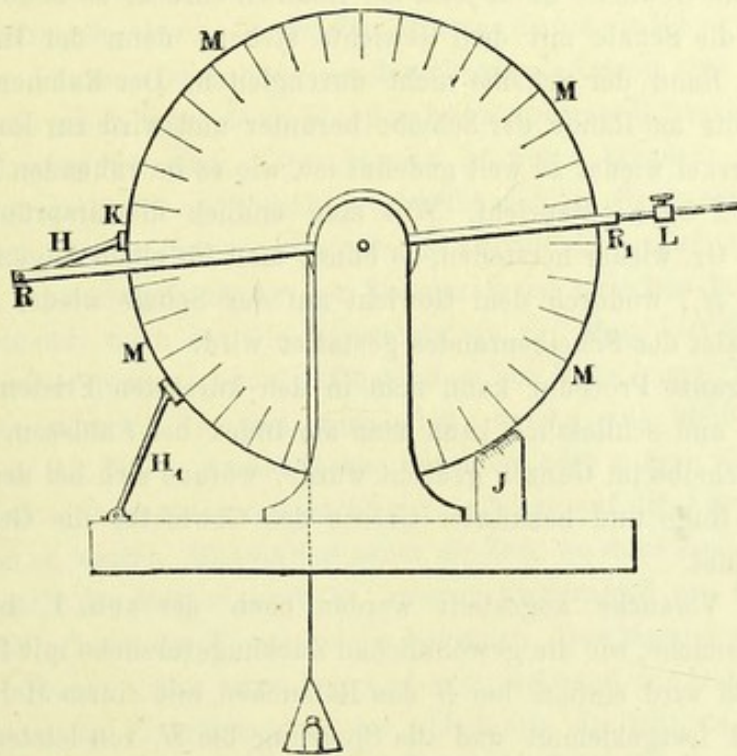
Augenblicke, wo die Last ihren Gipfel erreicht hat (und auch noch eine gewisse Zeit nachher), ist im Muskel das Wärmequantum w frei vorhanden. Schreitet dann der Hergang so weiter fort, wie sub 2. angenommen wurde, dann kommt keine neue Wärme hinzu, schreitet er aber so weiter, wie sub 1. beschrieben ist, dann wird nachträglich durch die Erschütterung beim Herabfallen des Gewichtes zu Lasten des Muskels in diesem noch die Wärmemenge $\frac{PH}{430}$ frei und dadurch das Quantum W voll.

Ich sollte meinen, wer sich einmal die Sache in dieser Weise anschaulich gemacht hat, den wird der Ausgang des Versuches, der so oft hat angestellt werden sollen, aber nie principiell richtig angestellt worden ist, nicht mehr in grosse Spannung versetzen. Um den Versuch nun wirklich anzustellen, bedarf es nur einer Vorrichtung, vermittelt deren man im Stande ist, den Vorgang, wie er sub 2. beschrieben wurde, in rascher Wiederholung beliebig oft nacheinander geschehen zu lassen, denn eine einzige Zuckung entwickelt bekanntlich so wenig Wärme, dass man nur bei enormer Astasie der Boussole grosse Ausschläge erhält. Solche Astasie hat dann aber manche Fehlerquellen im Gefolge, die eine quantitative Bestimmung unmöglich machen. Man bedarf gewissermassen einen Arbeitsammler, der die Arbeit mehrerer rasch aufeinander folgender Zuckungen eines Muskels aufspeichert.

Einen solchen „Arbeitsammler“ habe ich auf folgende Art hergestellt: Der Kreis MMM (in Fig. 1) ist der Umfang einer Messingscheibe von etwa 6^{cm} Halbmesser. Auf ihrer Axe steckt noch eine mit ihr fest verbundene messingene Rolle von etwa 1^{cm} Halbmesser. Um letztere ist ein Faden geschlungen, der durch ein Loch im Grundbrette des Apparates (und eines im Tische, worauf der Apparat steht) frei senkrecht herabsteigt und an seinem Ende eine Wagschale trägt. Um die Axe der Scheibe ist ein stählerner Rahmen RR drehbar, der die Scheibe rings umgibt, ohne sie irgendwo selbst zu berühren. Durch ein Laufgewicht L auf einer dem Rahmen eingeschraubten Stange kann derselbe mehr oder weniger äquilibrirt werden. Am Ende links bei R trägt der Rahmen eine Axe, um welche der Hebel H drehbar ist. Dieser Hebel hat selbst, was in der Figur nicht ersichtlich und für das Princip unwesentlich ist, die Gestalt eines dreieckigen Rahmens. Der Hebel läuft (s. K) aus in ein Messingstück, das mit einer glatten Fläche gegen den Rand der Scheibe anlehnt. Die Gerade von der Axe des Hebels nach seinem Berührungspunkte muss mit der Tangente am Scheibenrande den sogenannten „Reibungswinkel“ bilden. Auf diese Weise entsteht eine „Klemmsperrung“, d. h. die Scheibe kann sich in der Richtung aufwärts am Hebel H vorbeidrehen, nicht aber in entgegengesetzter Richtung. Wenn also umgekehrt der linke Theil des Rahmens gehoben wird, so nimmt er durch Reibung die Scheibe mit, wenn aber der linke Theil des Rahmens sinkt, so braucht die Scheibe

nicht nothwendig mit. Eine genau eben solche Klemmsperrung ist nun noch weiter unten angebracht, indem der Hebel *H*, mit einem Messingklötzchen an den Rand der Scheibe anlehnt. Dieser Hebel ist aber drehbar um eine Axe, die mit dem Grundbrette des Apparates in fester Verbindung ist, wie aus der Figur zu ersehen ist. Der Rand der Scheibe ist in 36 gleiche Theile getheilt,

Fig. 1.



deren jeder also 10 Grad umfasst, Bei *I* ist am Grundbrette des Apparates ein Index auf den 10 einzelne Grade aufgetragen sind. Der Rahmen trägt jederseits an seinen langen Stäben in gleichen Abständen von der Axe einige Stifte. In ein Paar derselben wird eine leichte Drahtgabel eingehängt. Mittels dieser zieht der Muskel am linken Theile des Rahmens aufwärts.

Denken wir uns jetzt den Apparat folgendermassen eingerichtet: das Laufgewicht sei so gestellt, dass der Rahmen links noch ein wenig Uebergewicht hat, wir wollen annehmen soviel, dass es am Muskel mit einer Kraft von 5 Grammen senkrecht abwärts drückt. Der Hebel *H*, liege an, so dass die Scheibe sich nicht links abwärts drehen kann. An der Gabel sei ein Muskel oben befestigt, dieser wird also dann durch das Uebergewicht des Rahmens allein gespannt, folglich mit etwa 5 Gr., wenn der Rahmen in annähernd wagrechter Lage stehen bleibt. Nun wollen wir auf die Wagschale 120 Gr. legen und dann die Sperrung *H*, lösen. Dann wird die Scheibe mit dem Rahmen sich ein wenig in entgegengesetztem Sinne wie der Pfeil drehen, der Muskel sich dehnen, bis seine Spannung um etwa 40 Gr. gewachsen ist; wenn wir annehmen, dass die Entfernung des Stiftes, woran der Muskel zieht,

von der Axe etwa dreimal so gross ist, als der Halbmesser der Rolle, an welcher das Gewicht wirkt. Der Muskel hätte also nun eine Spannung von etwa 45 Gr. Jetzt wollen wir die Sperrung H , wieder anlehnen, und nun den Muskel zu einer Zuckung reizen. Sofort wird der linke Theil des Rahmens aufsteigen, er nimmt folglich die Scheibe mit, die ja auch fast ohne Reibung an der Sperrung H , nach oben vorübergleiten kann. Es hebt sich dabei natürlich die Wagschale mit dem Gewicht. Sinkt jetzt der Rahmen zurück, so bleibt die Scheibe und mithin die Schale mit dem Gewichte stehen; denn der Hebel H , lässt abwärts den Rand der Scheibe nicht durchgleiten. Der Rahmen gleitet nun also seinerseits am Rande der Scheibe herunter und wird zur Ruhe kommen, sowie der Muskel wieder so weit gedehnt ist, wie es im ruhenden Zustande der Spannung von 5 Gr. entspricht. Will man endlich die ursprüngliche Spannung von 45 Gr. wieder herstellen, so öffnet man für einen Augenblick wieder die Sperrung H , wodurch dem Gewicht auf der Schale wieder der Zug am Rahmen mittelst des Scheibenrandes gestattet wird.

Diese ganze Procedur kann man in den kürzesten Fristen beliebig oft wiederholen, und schliesslich kann man am Index bei I ablesen, um welchen Winkel die Scheibe im Ganzen gedreht wurde, woraus sich bei dem bekannten Umfang der Rolle und bekannter Grösse des Gewichtes die Gesamtarbeit leicht berechnet.

Sollen Versuche angestellt werden nach der sub. 1. beschriebenen Art, d. h. Versuche, wie die gewöhnlichen Zuckungsversuche mit freigegebener Belastung, so wird einfach bei R das Rähmchen mit einem Holzkeil an den Scheibenrand festgeklemmt und die Sperrung bei H , von letzterem für die ganze Dauer der Versuche abgehoben. Es stellt dann der ganze Apparat ein gewöhnliches Myographion dar.

Ausserdem wurden zu den Versuchen, deren Ergebnisse ich mittheilen will, lauter bekannte Apparate gebraucht, die keiner eingehenden Beschreibung bedürfen. Die ganze Anordnung war folgende: der Muskel, dessen Sehnenende, wie schon beschrieben, mit dem Arbeitsammler verknüpft war, befand sich in einer feuchten Kammer, angelegt an die eine Fläche der Thermosäule genau nach Heidenhain's Beschreibung. Namentlich war auch der wichtige Kunstgriff nicht verabsäumt, die hintere Fläche der Thermosäule mit einem Stück Froschfleisch zu belegen. Der Nerv war über zwei Drähte gelegt, welche mit den Enden der sekundären Spirale eines Inductionsapparates verbunden waren. In dieser Leitung befand sich ein Schlüssel, der geschlossen eine Nebenschliessung für den Nerv bildete. Am Inductionsapparate war die von Pflüger *) beschriebene Einrichtung zur Abblendung der Oeffnungsschläge angebracht. Bei meinen meisten Versuchen habe ich übrigens die Pflüger'sche Einrichtung ein wenig modificirt, dahin nämlich,

*) Physiol. des Electrotonus. S. 129 und fgd.

dass die Oeffnungsschläge, nicht die Schliessungsschläge benützt werden. Dieser Zweck wurde erreicht, indem beim Schlusse des primären Stromes nicht eine Nebenleitung der secundären Rolle hergestellt, sondern der den Nerven und die secundäre Rolle enthaltende Kreis erst geschlossen wurde, jedoch um unipolare Wirkungen zu vermeiden, befinden sich in dem Kreise 2 Unterbrechungsstellen, die gleichzeitig überbrückt wurden. Schliessen und Oeffnen des primären Stromkreises wurde durch ein Metronom in regelmässigem Tempo vollzogen.

Zur Messung des thermoelectrischen Stromes diente ein Meyerstein'sches Galvanometer, dem man leicht ohne gerade unbequeme Astatic eine weit grössere Empfindlichkeit geben kann, als sie Heidenhain an seiner Boussole erreicht hat.

Der Hergang bei einer Versuchsreihe ist nun folgender: nachdem der Muskel an seinem Platze angebracht ist, begibt sich ein Beobachter an's Fernrohr. Natürlich wird er stets eine bedeutende Ablenkung vorfinden. Der Magnet bewegt sich, eine Ausgleichung der Temperaturen zwischen beiden Säulenflächen anzeigend, nach der Gleichgewichtslage zu. Man darf indessen nicht erwarten, dass er jemals genau auf derselben zur Ruhe käme. Es sind stets irgend welche störende Ursachen vorhanden, welche eine bleibende Temperatur-Differenz der beiden Säulenflächen im einen oder andern Sinne erhalten. Ich finde es am zweckmässigsten, nicht gar zu lange auf die Ausgleichung der Temperaturen zu warten. Man verliert sonst die Zeit, wo das Präparat am besten ist. Wenn auch der Magnet noch in grosser Entfernung von der Gleichgewichtslage steht, kann der Versuch doch beginnen. Der Magnet muss sich nur so langsam bewegen, dass seine Lageänderung während der Dauer eines Versuches klein ist im Verhältnisse zu der Ablenkung, die man zu erwarten hat. Der Beobachter am Fernrohr gibt nun ein verabredetes Zeichen zum Anfange des Versuches. Ein Zweiter öffnet darauf den Schlüssel im Kreis der secundären Spirale des Inductionsapparates, und lässt ihn so lange geöffnet, bis die Zahl von Zuckungen erfolgt ist, die man sich von vorn herein festgesetzt hat. Dieser zweite Beobachter hat, wenn die Arbeit des Muskels bei seinen Zuckungen aufgespeichert werden soll, noch ein anderes Geschäft. Nach Ablauf der Zuckung, wenn das Rähmchen wieder herabgesunken ist, hat er, ehe die neue Zuckung beginnt, für einen Augenblick die Klemmsperrung (bei *H*, in Fig. 1) zu öffnen, damit wieder dieselbe Anfangsspannung eintritt. Wenn dies unterbleibt, dann entsprechen die Zuckungen nicht genau denen bei ganz offener Sperrung bei *H*, und fest mit der Scheibe verbundenem Rähmchen. Sie haben alsdann Aehnlichkeit mit den Zuckungen des überlasteten Muskels.

Nach Ablauf der festgesetzten Zahl von Zuckungen wird der Schlüssel wieder zugemacht. Der Beobachter am Fernrohr notirt nun den Ausschlag, welcher in Folge der Erwärmung des zuckenden Muskels eintritt. Ausserdem wird die am Index *I* (Fig. 1) abzulesende Drehung der Scheibe notirt. Jetzt wird die Scheibe in der oben beschriebenen Weise an's Rähmchen festge-

klemmt, die Sperrung H , wird gelöst. Der Beobachter am Fernrohr gibt, wenn sich der Magnet wieder hinlänglich beruhigt hat, das Zeichen zu einem zweiten Versuche. Der Schlüssel wird geöffnet, und der Muskel zuckt dieselbe festgesetzte Zahl von Malen, jetzt aber ohne äussere Arbeit zu leisten. Nun wird der Schlüssel wieder zugemacht, und der Beobachter am Fernrohre notirt den Ausschlag des Galvanometers.

Hierauf lässt man wieder einen Versuch wie den ersten folgen, „mit Arbeit“ und dann wieder einen ohne Arbeit, so kann man abwechselnd fortfahren, so lange der Muskel leistungsfähig ist.

Nach der vorstehenden Beschreibung der Versuche wird man kaum daran zweifeln, dass ihr Ergebniss in dem Sinne ausfallen muss, dass bei einem Versuche mit Arbeit ein kleinerer Ausschlag des Magnets — eine kleinere freigewordene Wärmemenge anzeigend — erfolgen müsse, als bei einem Versuche ohne Arbeit. Man darf aber ja nicht glauben, dass sich aus unsern Versuchen sofort ein Schluss ziehen lasse auf das Verhältniss der im Muskel in Arbeit umsetzbaren Spannkraft zu der Gesamtmenge von Spannkraften, die bei der Muskeleerregung verbraucht werde. Erstens nämlich sind unsere Versuche „ohne Arbeit“ in der That doch nicht ganz streng als solche zu bezeichnen. Es arbeitet auch bei ihnen der Muskel gegen allerlei Widerstände, wodurch von der den chemischen Processen im Muskel entsprechenden Wärmemenge ein — wenn auch kleiner — Theil ausserhalb des Muskels frei wird, an allen den Stellen insbesondere, wo Reibung im Apparate stattfindet. Ferner wird beim Herabfallen des Gewichtes eben doch nicht der Muskel ganz allein erschüttert, sondern auch das Stativ, woran er hängt, die Zwischenstücke, durch welche er an das Rähmchen geknüpft ist und dieses letztere selbst. Von der durch den aufgehaltene Fall erzeugten Wärme, die ja ursprünglich auch von den chemischen Processen im Muskel her stammt, wird also ebenfalls ein Theil ausserhalb des Muskels in den andern erschütterten Theilen frei. Jedoch kann dieser Theil nicht sehr bedeutend sein, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man bedenkt, dass wegen der Starrheit der andern Theile und der Dehnbarkeit des Muskels der weitaus grösste Theil der durch den Fall des Gewichtes erzeugten lebendigen Kraft sich zunächst in elastische Spannung des Muskels umsetzen muss, und ist dies einmal geschehen, so wird auch das äquivalente Wärmequantum nun im Muskel selbst frei bis auf verschwindende Bruchtheile welche den Reibungswiderständen des Apparates gegen die elastischen Nachschwingungen des Muskels entsprechen. Wäre bei den Versuchen ohne Arbeit ein Streif Kautschuk zwischen Muskel und Rähmchen statt eines Metalldrahtes als Verbindungsstück angebracht, dann würde ohne Zweifel in diesem ebenso viel und unter Umständen mehr von der beim Herabfallen des Gewichtes erzeugten Wärme frei, als im Muskel. Wenn man also den Muskel auf gewöhnliche Weise zucken liesse, indem man abwechselnd einmal mit Hilfe von Kaut-

schuk, das andere Mal mit Hilfe von Metalldrähten die Last anknüpfte, so würde man im ersteren Falle weniger Wärme im Muskel freiwerden sehen, als im zweiten. Ich habe diesen Versuchsplan nur einmal flüchtig in's Werk gesetzt, kann daher keine bestimmten Ergebnisse mittheilen.

Zweitens sind unsere Versuche mit Arbeit nicht so eingerichtet, dass die gesammte Arbeit, welche der Muskel bei einer Zuckung leisten kann, zu Erhebung der an der Rolle hängenden Last verwendet wird. Es ist nämlich bei Betrachtung unseres Apparates leicht zu sehen, dass das Rähmchen auf der Seite des Muskels ein ziemlich beträchtliches Uebergewicht haben muss, damit es in der Zwischenzeit zwischen zwei Zuckungen trotz der Reibung am Rande der Scheibe bei *K* (Fig. 1) vollständig herunter sinkt. Die Arbeit, welche der Muskel bei der Zusammenziehung verrichtet, besteht demnach aus zwei Summanden: 1^o Hub des Uebergewichtes vom Rähmchen, 2^o Hub des Gewichtes auf der Schale. Der erste Summand wird wieder rückgängig gemacht, indem das Rähmchen wieder vollständig auf seine ursprüngliche Höhe herabsinkt und es wird also eine dieser Arbeit äquivalente Wärmemenge frei, und zwar zufolge den oben angestellten Betrachtungen zum weitaus grössten Theile im Muskel. Die Differenz, welche wir zu erwarten haben zwischen der Wärmemenge, welche im Muskel frei wird bei den Versuchen ohne Arbeit, und bei denen mit Arbeit ist nur das Aequivalent des zweiten obigen Summanden. Soll also die Differenz recht gross werden, so muss man dafür sorgen, dass der zweite Summand recht gross im Verhältniss zum ersten werde. Dies findet dann statt, wenn das Uebergewicht des Rähmchens keinen grossen Theil von der gesammten Spannung des Muskels ausmacht, mit anderen Worten (wofern wir nämlich dieselbe Einrichtung des Apparates, insbesondere dieselbe Stellung des Gegengewichtes bei *L* voraussetzen), wenn die gesammte Spannung des Muskels sehr gross ist. Für einen gegebenen Querschnitt des Muskels kann man aber die Spannung nicht in infinitum vergrössern, denn man weiss, dass nur bis zu einem gewissen Werthe die Leistung des Muskels mit wachsender Anfangsspannung wächst. Um also mit recht grosser Anfangsspannung experimentiren zu können, muss man einen recht grossen Muskel nehmen. Ich habe anfänglich stets den so überaus bequemen gastrocnemius des Frosches gebraucht. Er ist aber selbst bei grossen Exemplaren noch immer so klein, dass der in Rede stehende Uebelstand sich in hohem Grade geltend macht. Ich nahm daher später zu der bekannten Muskelgruppe an der inneren Seite des Oberschenkels meine Zuflucht, welche einerseits am Becken, anderseits an der Tibia befestigt ist. Das allerzweckmässigste Präparat erhält man, wenn man diese Muskelgruppe auf beiden Seiten präparirt. Klemmt man alsdann das eine Hüftbein am Stativ ein, so hängen die Muskelgruppen beider Seiten dicht nebeneinander herab, als wäre es ein Muskel, unten legt man um beide Kniee eine Fadenschlinge und verbindet dieselbe mit dem Rähmchen des Arbeitsammlers. Die

beiden plexus ischiadici werden über das Elektrodenpaar des Inductionsapparates gebrückt. Auf diese Art erhält man, selbst von einem mässig grossen Frosche, eine grosse und fast parallelfaserige Muskelmasse, die einer enormen Arbeitsleistung fähig ist.

Es kommt noch ein anderer Umstand hinzu, der dahin wirkt, dass die im Arbeitsammler aufgespeicherte und messbare Arbeit nicht die ganze bei den Zuckungen zeitweise geleistete Arbeit darstellt. Der Hub der Last geht bei jeder Zuckung von dem Punkte aus, wo die Spannung des ruhenden Muskels der Last + dem Uebergewichte des Rähmchens Gleichgewicht hält. Das Rähmchen sinkt aber hernach nicht um diesen ganzen Betrag an der Scheibe gleitend wieder herab. Es sinkt eben nur so weit, bis die Spannung des ruhenden Muskels dem Uebergewichte des Rähmchens allein Gleichgewicht hält. Von hier bis zu dem erstgedachten Punkte sinkt hernach das Rähmchen erst wieder mit der Scheibe zusammen, wenn nach Verlauf der Zuckung der Sperrriegel bei *H*, gelöst wird. Die Drehung der Scheibe entspricht also nicht dem ganzen Hub, sondern dem Hube vermindert um die Dehnung, welche der ruhende Muskel erleidet, wenn seine Spannung vom Uebergewichte des Rähmchens vermehrt wird um den Betrag, welchen die Last auf der Schale hervorbringt. Man sieht hiernach: erstens, dass ein Theil der an der Last factisch geleisteten Arbeit wieder rückgängig wird, und man sieht zweitens, dass der Hub des Rähmchens, der überall ganz wieder rückgängig wird, auch in Winkelgraden ausgedrückt mehr beträgt, als der Hub der Last auf der Schale. Die fragliche Differenz ist bei meinen Versuchen nicht besonders bestimmt, aber man kann sich doch eine angenäherte Vorstellung davon machen, und ich habe sie geschätzt. Mit einigen neuen Complicationen des Apparates würden alle erforderlichen Grössen leicht graphisch darzustellen sein. Indessen finde ich es einstweilen nicht der Mühe werth, die Versuche in dieser Weise auszuführen, da die andern Grössen nicht mit hinlänglicher Schärfe bestimmt werden können, um einen numerischen Kalkul darauf zu gründen, der mit einiger Sicherheit herausstellte, der wievielte Theil der chemischen Spannkraft im Muskel in mechanische Arbeit verwandelt werden könne.

Wir wollen nun zur Betrachtung der numerischen Ergebnisse meiner Versuche übergehen, von denen einige Reihen ausführlich mitgetheilt werden sollen. Zum Verständniss der Ergebnisse sind noch einige Angaben über die Einrichtung des Apparates nöthig. Ein Winkelgrad hat am Umfange der Rolle die Länge von 0.137^{mm} , am Umfange des Kreises, den der Angriffspunkt am Rähmchen beschreibt, die Länge von 0.55^{mm} . Bei ungefähr wagrechter Lage zieht das Uebergewicht des Rähmchens am Angriffspunkte des Muskels mit der Kraft von etwa 29 Gr., wenn gar kein Gegengewicht angebracht ist, und mit der Kraft von etwa 11 Gr., wenn das Gegengewicht die Stellung hat, welche in den mitgetheilten Versuchsreihen allein vorkommt. In den nachfolgenden

Tabellen gibt die erste Spalte an, wie viel Schläge per Minute den Nerv treffen würden, wenn es im gleichen Tempo immer züginge. Die zweite mit der Ueberschrift Last gibt an, wie viel Gewicht auf der Wagschale liegt. Die dritte gibt die Zahl von Zuckungen, welche in einem einzelnen Versuche der Muskel machte. Die vierte Spalte gibt an, von wo an bis wohin der Magnet während des Versuches schwingt. Die fünfte Spalte gibt die Differenz der beiden vorigen Zahlen, also den Ausschlag des Magnets in Scalentheilen. Wo in der vierten Spalte in der Mitte eine eingeklammerte Zahl steht, bedeutet dies, das sich zuerst ein Schwung des Magnets im Sinne einer Abkühlung des Muskels zeigte *). Die sechste Spalte enthält die Angaben des Index *I* zu Anfang und zu Ende des Versuches, so dass die Differenz beider Zahlen in der siebenten Spalte angibt, um wie viel der Muskel die Scheibe gedreht hat. Die achte Spalte gibt nun die factisch aufgesammelte äussere Arbeit in Millimetergrammen ausgedrückt. Sie berechnet sich leicht = Last \times Drehung \times 0.137. Die neunte Spalte gibt die Arbeit an der Last, welche während des Versuches wieder rückgängig gemacht ist, durch Rückwärtsgehen der Scheibe mit dem Rahmen bei Eröffnung des Sperrriegels. Der Betrag dieses Rückganges ist nur so ungefähr geschätzt, er sei *n* Grade nach jeder Zuckung, dann ist die fragliche Grösse zu berechnen: Zahl der Zuckungen \times Last \times *n* \times 0.137. Endlich gibt die zehnte Spalte die ebenfalls wieder rückgängig gemachte Arbeit am Rähmchen. Diese Grösse findet sich, indem *n* \times die Zahl der Zuckungen noch zur Drehung der Scheibe addirt, und das Product multiplicirt wird mit 0.55 \times 11, resp. 0.55 \times 29, je nachdem das Gegengewicht am Rähmchen angebracht war oder nicht.

Tempo	Last auf Schale	Zahl der Zuck.	Magnet von — bis	Ausschlag d. Magn.	Scheibe von — bis	Drehung der Scheibe	Geleistete Ar- beit	Ver- lorene Arbeit		Bemerkungen
								an Last	an Rahm.	
I. 7. XII. 67. Gastrocnemius Gegengewicht am Rahmen. Gleichgewichtslage des Magnets 445.										
48	50	10	189—220 210—248 203 (200) 227 170 (168) 197 150 (147) 168 110—133 89 (86) 103	31 38 24 27 18 23 14	163—282 . 282— 37 . 39—143 . 143—210	119 . 115 . 104 . 97	817 . 789 . 712 . 665	137	750 . 727 . 659 . 618	Das Herabsinken nach jeder Zuckung auf 1° geschätzt.

*) Ich will mich hier nicht definitiv über die öfters besprochene „negative Wärmeschwankung“ aussprechen. Nur das möchte ich gelegentlich bemerken, dass ich nach meinen ziemlich ausgedehnten Erfahrungen Heidenhain's Meinung, es handle sich um einen blossen Fehler, doch nicht theilen kann. Klar ist mir übrigens die Erscheinung und ihre Bedingungen noch nicht.

Tempo	Last auf Schale	Zahl der Zuck.	Magnet von — bis	Aus-schlag d. Magn.	Scheibe von — bis	Drehung der Scheibe	Geleistete Ar- beit	Ver-lorene Arbeit		Bemerkungen
								an Last	an Rahm.	
II. 18. XII. 67. Die Oberschenkelmuskeln eines Beines. Gleichgewichtslage des Magnets 560.										
48	100	5	467—479	12	? — ?	?	.	137	.	Gegengewicht am Rähmchen. Das Herabsinken nach jeder Zuckung wird auf 2° geschätzt.
			465—482	17	
			464—478	12	94—122	28	385	.	199	
			454—470	16	Hier wahrscheinlich grö- sere Pause. Das Herabsinken der Scheibe auf 1° geschätzt.
48	50	5	300—321	21	123—162	39	267	34	266	
			330—355	25	
			370—391	21	161—202	41	280	.	278	
			400—422	22	
			430—450	20	207—247	40	274	.	272	
III. 4. I. 68. Die Oberschenkelmuskeln beider Seiten. Rahmen ohne Gegengewicht. Gleichgewichtslage des Magnets 555.										
57	200	5	293—310	17	150—186	36	986	274	733	Veränderung an der Auf- hängung des Muskels
			320—340	20	
			217—233	16	? — 229	?	?	.	?	
			249—274	25	Das Zurücksinken d. Schei- be wird für die ganze Versuchsreihe auf 2° für jede Zuckung geschätzt.
			283—304	21	229—266	37	1014	.	749	
			319—342	23	
			346—364	18	266—303	37	1014	.	749	
			368—390	22	An der Aufhängung des Muskels etw. verändert
			386—403	17	303—340	37	1014	.	749	
			495—516	21	
			495—505	10	345—	17	32	877	.	669
			448—465	17	
			460—470	10	17—	46	29	795	.	622
			458—473	15	
			440—449	9	? — 78	?	?	.	?	
			447—460	13	
		6	452—464	12	79—112	33	904	.	685	
		5	454—467	13	
			452—460	8	112—139	27	740	.	590	
			439—450	11	
			429—436	7	139—165	26	712	.	573	
			426—436	10	
			428—435	7	165—189	24	658	.	542	
IV. 9. I. 68. Oberschenkelmuskeln beider Seiten. Kein Gegengewicht. Gleichgewichtslage 490.										
57	200	5	277—293	16	162—186	24	657	411	624	Wahrscheinlich die Arbeit einer Zuckung verloren. Zurücksinken der Scheibe nach jeder Zuckung auf 3° geschätzt. Das Zurücksinken d. Schei- be auf 5° geschätzt.
			300—320	20	
			319 (316)	334	15	184—222	38	1039	.	845
			318—340	22	90—110	20	823	1030	719	
	300		350—375	25	
			383—400	17	108—131	23	948	.	768	
			399 (398)	418	19	
			414—430	16	132—154	22	907	.	751	
			420—437	17	

Tempo	Last auf Schale	Zahl der Zuck.	Magnet von — bis	Ausschlag d. Magn.	Scheibe von — bis	Drehung der Scheibe	Geleistete Ar- beit	Ver- lorene Arbeit		Bemerkungen
								an Last	an Rahm.	
			418—433	15	154—174	20	823	.	719	
			397—413	16	
			399—414	15	173—197	24	989	.	782	
			379 (377) 395	16	
			384 (383) 398	14	197—222	25	1030	.	800	
			382—398	16	
			390 (389) 403	13	221—242	24	865	.	736	
			388 (386) 403	15	

Ich setze noch eine von meinen älteren Versuchsreihen her, die sich dadurch von den mitgetheilten unterscheiden, dass der Sperrriegel nicht vor jeder neuen Zuckung geöffnet wurde, die Zuckung beginnt also in den Versuchen mit Arbeit nicht mit derselben Anfangsspannung, wie in den Versuchen ohne Arbeit.

Tempo	Last auf Schale	Zahl der Zuck.	Magnet von — bis	Ausschlag d. Magn.	Scheibe von — bis	Drehung der Scheibe	Geleistete Ar- beit	Ver- lorene Arbeit		Bemerkungen
								an Last	an Rahm.	
V. 21. V. 66. Gastrocnemius eines grossen Frosches.										
47	100	10	840—807	33	258—287	29	397			Dass hier die Ablenkung des Magnets zu den kleinen Zahlen der Scala geht, hat natürlich einfach seinen Grund in anderer Verknü- pfung der Drähte.
			809—770	39	.	.	.			
			778—748	30	287— 315	28	384			
			760—721	39	.	.	.			
			745—717	29	316— 351	35	480			
			745—713	32	.	.	.			
	200	.	743—715	28	348— 416	28	768			
			733—700	33	.	.	.			
			724—701	23	44— 41	27	740			
			733—707	26	.	.	.			
	300		719—700	19	38— 59	21	864			
			705—683	22	.	.	.			
			700—685	15	56— 72	16	650			
			691—670	21	.	.	.			

Der oberflächlichste Blick auf die Tabellen ergibt sofort, dass sie beweisen, was zu beweisen war. In der fünften Spalte, welche den Ausschlag der Boussole angibt, sind überall da grössere Zahlen, wo die siebente Spalte eine Null hat, als da, wo in dieser Spalte ein Werth verzeichnet ist. Der Ausschlag der Boussole ist aber ein Mass, wenn auch kein proportionales, für die im Versuche entwickelte Wärme. Es ist also erwiesen, dass in den Versuchen ohne äussere Arbeit mehr Wärme im Muskel frei wird, als in den Versuchen mit Arbeit. Sieht man nun aber die Zahlen der Tabellen noch genauer an, so

werden sie noch beweisender, und es verschwinden manche scheinbare Abweichungen von der vollkommenen Regelmässigkeit. Ein Punkt vor Allem braucht nur erwähnt, nicht näher erörtert zu werden. Es ist kein Widerspruch, wenn am Ende der Reihe in den Versuchen ohne Arbeit ein kleinerer Schwung des Magnetes vorkommt, als in den Versuchen mit Arbeit zu Anfang der Reihe. Wir wissen ja aus den Versuchen Heidenhain's, dass mit der Ermüdung die Wärmeentwicklung des Muskels überhaupt abnimmt. Die Versuche einer Reihe mit geradem Stellenzeiger, oder die mit ungeradem, unter sich verglichen, bilden eine Bestätigung des besonderen von Heidenhain hierüber ausgesprochenen Satzes, dass die Wärmeentwicklung mit der Ermüdung rascher abnimmt, als die Arbeitsleistung. Für unsern Zweck dürfen wir natürlich nur immer einen Versuch mit Arbeit vergleichen mit den beiden Versuchen ohne Arbeit, zwischen welchen er steht, oder einen Versuch ohne Arbeit mit den beiden Versuchen mit Arbeit, zwischen denen er steht. Wenn wir so vergleichen, ist durchgängig die theoretische Vorhersage bestätigt.

In der Versuchsreihe Tab. III zeigt sich eine Unregelmässigkeit anderer Art. Die Magnetausschläge — gleichartige Versuche verglichen — nehmen nicht fortwährend ab. Sie nehmen im Anfange der Reihe zu später ab. Namentlich sind der vierte und der fünfte Versuch durch besonders grosse Ausschläge ausgezeichnet. Dies hat in dem Einflusse einer leicht verfolgbaren, wenn auch nicht vermeidlichen, Fehlerquelle seinen Grund. Bei der Erörterung der Methode wurde schon bemerkt, dass es rein unmöglich ist, jedesmal abzuwarten, bis der Magnet in seiner Gleichgewichtslage zur Ruhe gekommen ist. Ja ich glaube, dass ein dauerndes Einstehen auf der Gleichgewichtslage bei den unvollkommenen Einrichtungen gar nie stattfinden würde. Man muss also den Versuch anstellen zu einer Zeit, wo irgend andere Ursachen entweder die vordere oder die hintere Säulenfläche relativ wärmer machen, und wo also der Magnet entweder im einen oder im anderen Sinne sich bewegt. Man muss nur warten, bis diese Bewegung so langsam geworden ist, dass auf die Dauer eines Versuches keine grosse Lageänderung kommt. Bewegt er sich während des Versuches im gleichen Sinne, wie durch die Wärmebildung im Muskel, so muss ein grösserer, im entgegengesetzten Falle ein kleinerer Ausschlag erscheinen, als der, welcher eigentlich der Wärmeentwicklung durch die Zuckungen allein entspricht. Man kann nun in unseren Tabellen dieser selbstständigen Bewegung des Magnets aus unbekannten Ursachen folgen, wenn man die vorstehenden Ausgangszahlen der Ausschläge verfolgt. Im Anfange der Reihe III geht der Magnet zu den grossen Zahlen, denn er geht im ersten Versuche von 293, im zweiten von 320 aus. Zwischen dem zweiten und dritten Versuche liegt eine längere Pause und eine Aenderung an der Aufhängung des Präparates, hier können wir also nicht auf den Gang des Magnets schliessen. Vom dritten bis sechsten Versuche geht der Magnet ziem-

lich rasch zu den grossen Zahlen, und gerade in diesen Versuchen erscheinen desshalb offenbar besonders grosse Ausschläge. Vom elften Versuche an geht der Magnet umgekehrt zu den kleinen Zahlen, und dem entsprechend sind von da an die Ausschläge auffallend kleiner, mehr als der blossen Ermüdung zugeschrieben werden kann. Etwas ähnliches gilt offenbar für Reihe I.

Leider sind die durch unsere Versuche erzielten und überhaupt durch derartige Versuche erzielbaren Resultate nicht genügend, um sie zu numerischen Auswerthungen gewisser wichtiger Grössen zu verwenden. Hauptsächlich fehlt es an einer exacten Bestimmung der im Muskel wirklich erzeugten Wärmemenge. Der beobachtete Ausschlag ist, wie leicht begreiflich, nicht einmal ein genau proportionales Mass für die Temperaturerhöhung des Muskels durch die Zuckungen. Diese selbst, wenn wir sie messen könnten, wäre aber noch lange kein proportionales Mass für die frei gewordene Wärme. Ich glaube, eine Begründung dieser leider nur zu einleuchtenden Sätze wird nicht nöthig sein. Wenn wir uns diesen und früheren Bemerkungen gemäss keiner Täuschung über die Tragweite unserer Schlüsse hingeben, so wird es erlaubt sein, einmal für den Augenblick anzunehmen, wir hätten in dem Ausschlage des Magnets einen wirklichen proportionalen Massstab für die im Muskel frei gewordene Wärmemenge, dann könnten wir aus unseren Versuchen ableiten, der wievielte Theil vom Aequivalent der verlorenen chemischen Spannkraft durch die Muskelzuckung in mechanische Arbeit umgesetzt werden kann. In der That, nehmen wir an, bei einem unserer arbeitslosen Versuche werde die gesammte verlorene chemische Spannkraft als Wärme im Muskel frei, und dies dürfte wohl nach den obigen Erörterungen (siehe S. 4) ziemlich richtig sein. Dann können wir leicht weiter rechnen, und wir wollen aus jeder Reihe den Versuch der Rechnung unterbreiten, in welchem am meisten gearbeitet worden ist. Nehmen wir also zunächst die beiden ersten Versuche von Reihe I. Das Mass der verlorenen Spannkraft wäre nach unseren Voraussetzungen 38; und $38 - 31 = 7$ wäre in derselben Wärmeeinheit das Aequivalent für 817 Millimetergramm Arbeit, denn dies Quantum Arbeit ist nicht rückgängig gemacht. Hierdurch würde, beiläufig bemerkt, die bis dahin unbekannte Wärmeeinheit bekannt, doch wollen wir ihre Reduction auf die übliche hier unterlassen. Eine Zeit lang ist nun aber in Versuch 1 noch 750 Millimetergramm am Rähmchen und 137 Millimetergramm an der Last geleistet gewesen, zusammen 887 Millimetergramm *). Dies entspricht nahezu 7.5 von unsern willkürlich gewählten Wärmeeinheiten. 14.5 wäre also das Mass derjenigen Spannkraft, welche bei 10 Zuckungen unter den Bedingungen der Versuchsreihe 1 möglicherweise

*) Diese Arbeit dürfte allerdings, streng genommen, hier nur zum Theile in Rechnung gebracht werden, weil ein Theil derselben vor jeder neuen Zuckung wieder rückgängig gemacht werden muss, um dem Muskel die Anfangsspannung im ruhenden Zustande zu ertheilen.

in mechanische äussere Arbeit verwandelt werden können, und das Mass der bei 10 solchen Zuckungen überall verlorenen Spannkraften hatten wir = 38 gefunden. Hiernach berechnet sich, dass von den gesammten verlorenen Spann-

kraften $\frac{144}{380} = 38\%$ als äussere Arbeit nutzbar gemacht werden können.

Von Versuchsreihe 2 müssen wir den zweiten und dritten Versuch nehmen. $17 - 12 = 5$ ist das Aequivalent der bleibend geleisteten Arbeit im Betrage von 385 Millimetergramm. Die rückgängig gewordene Arbeit beträgt $199 + 137 = 336$ Millimetergramm, das Aequivalent davon ist nahezu 4.4. Unter den Bedingungen der Versuchsreihe kann also in 5 Zuckungen eine Spannkraftsumme von 9.4 Einheiten in Arbeit verwandelt werden, das ist von der ganzen verlorenen Spannkraftsumme, die hier 17 beträgt, $\frac{94}{107} = 55\%$.

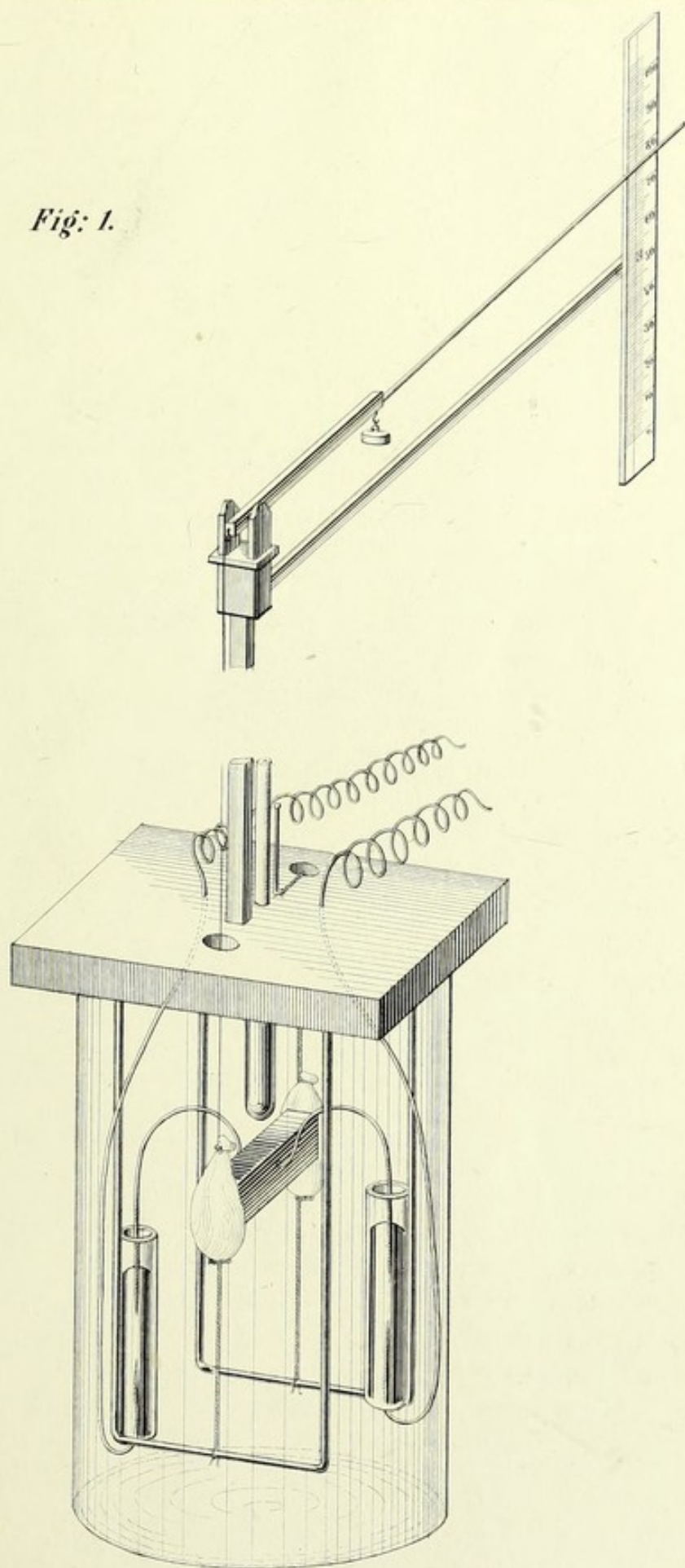
Aus Tabelle III wähle ich Versuch 7 und 8. Ich schätze also die ganze verlorene Spannkraftsumme = 22 und $22 - 18 = 4$ ist das Aequivalent von 1014 Millimetergramm bleibend geleisteter Arbeit. Die nur vorübergehend geleistete Arbeit betrug $749 + 274 = 1023$, ihr Aequivalent also ebenfalls ungefähr = 4. Unter den Bedingungen dieser Versuchsreihe konnten also $\frac{8}{22} = 36\%$ der gesammten verlorenen Spannkraft in mechanische Arbeit verwandelt werden.

Aus dem ersten Theile der Tabelle IV. nehme ich Versuch 2 und 3. Gesammte verlorene Spannkraft ist 20; Aequivalent der bleibend geleisteten Arbeit von 1039 Millimetergramm ist $20 - 15 = 5$. Die wieder rückgängig gewordene Arbeit beträgt $845 + 411 = 1256$. Davon ist das Aequivalent ungefähr = 6, und demnach konnten $\frac{11}{20} = 55\%$ der verlorenen Spannkraft in Arbeit verwandelt werden.

Aus dem zweiten Theile der Versuchsreihe ist der eilfte und zwölfte Versuch zu nehmen. Gesammte Spannkraft 16; Aequivalent von 1030 Millimetergramm $16 - 14 = 2$. Wieder zurückverwandelte Arbeit $800 + 1030 = 1830$, das Aequivalent davon 3.5. Also können $2 + 3.5 = 5.5$ von 16 Einheiten verlорener Spannkraften in Arbeit verwandelt werden, d. h. etwa 34%.

Die gefundenen Zahlen für den in Arbeit verwandelbaren Bruchtheil der verlorenen Spannkraften sind wenigstens nicht unerwartet hoch, wenn man bedenkt, dass nach einer bekannten Deduction von Helmholtz etwa 20% von der im Gesamtorganismus des Menschen verlorenen Spannkraft in äussere Arbeit verwandelt werden können.

Fig: 1.



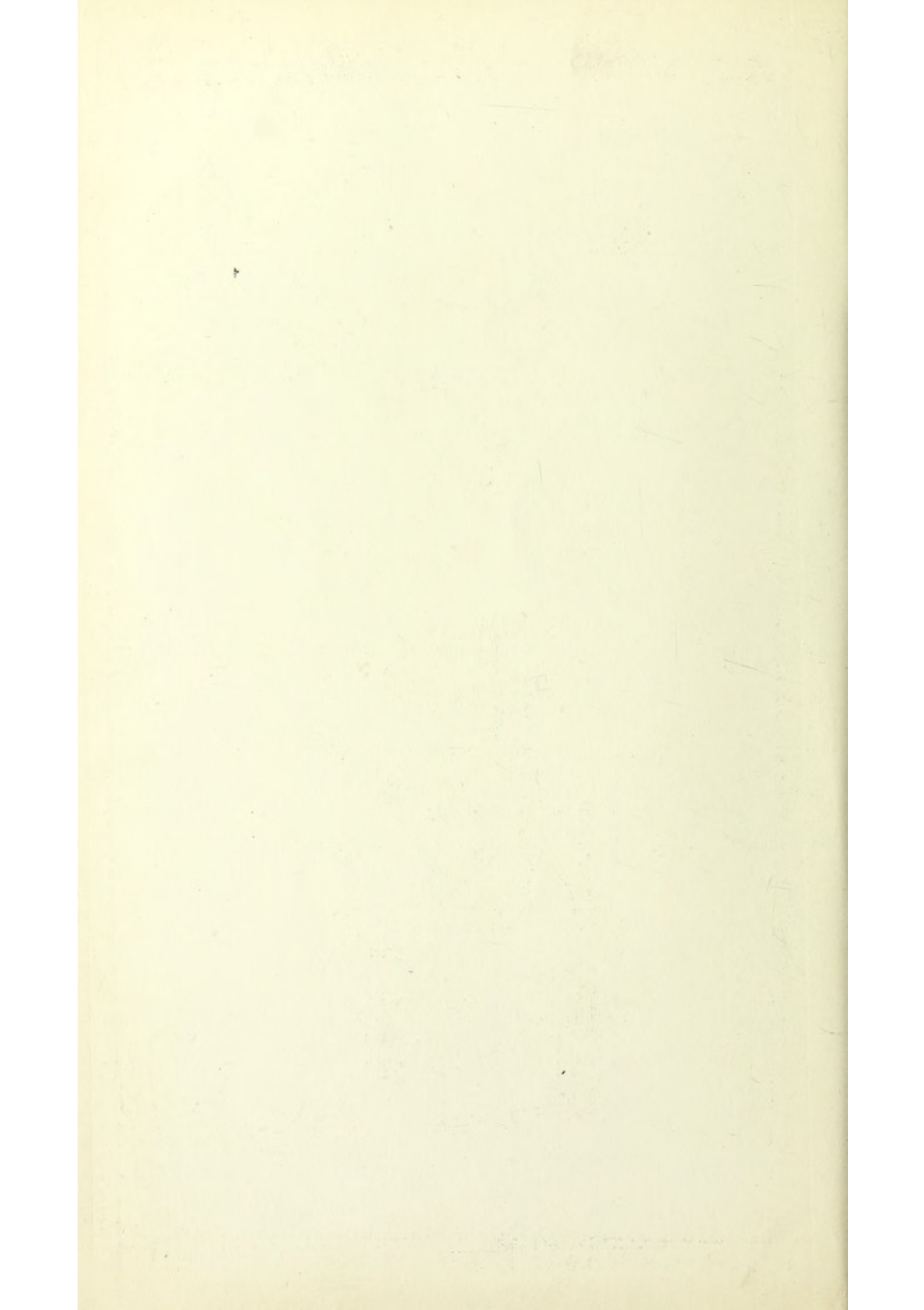




Fig 2.

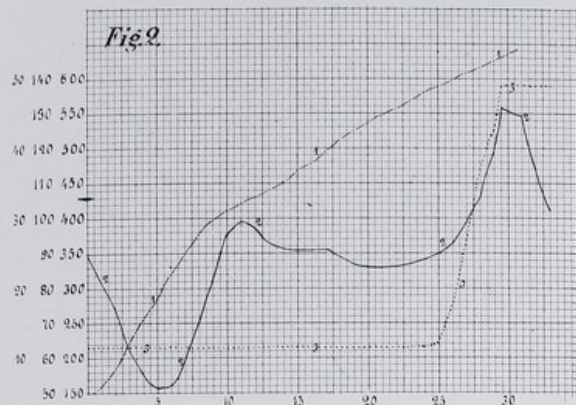


Fig 3.

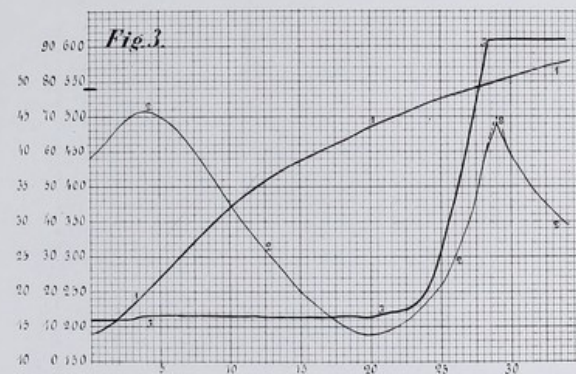


Fig 4.

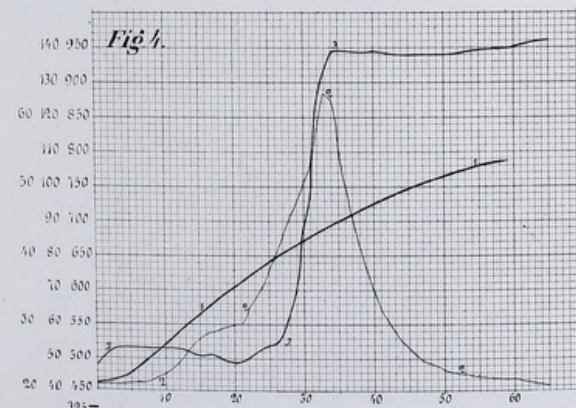


Fig 5.

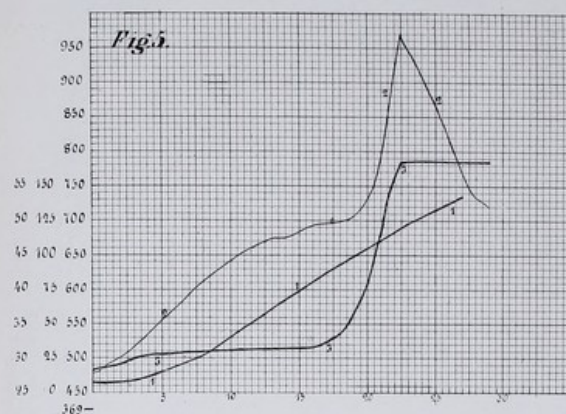


Fig 6.

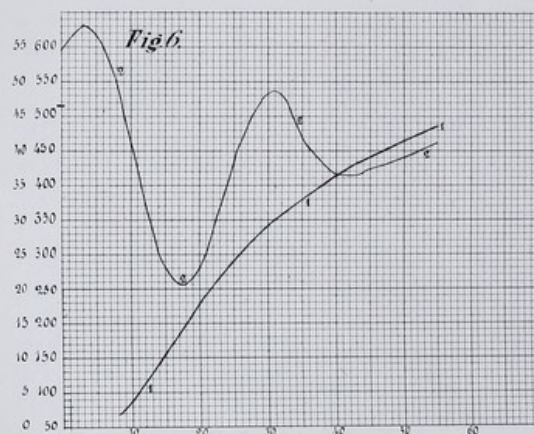
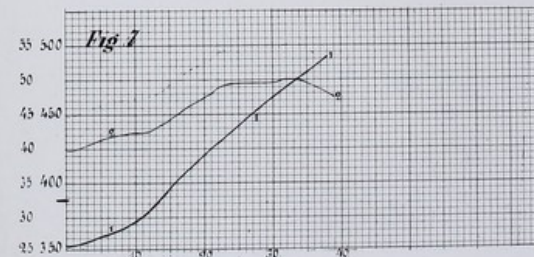


Fig 7.





II.

Ueber die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels.

(Aus der Vierteljahrschrift der naturforschenden Gesellschaft in Zürich, Jahrgang 1867.)

Von **Dr. W. Dybkowsky** und **Prof. A. Fick.**

(Hierzu Taf. I und Taf. II.)

In älterer Zeit war ziemlich allgemein die Ansicht verbreitet, dass die Starre des Muskels eine seiner Kontraktion während des Lebens analoge Erscheinung sei. In der Todtenstarre insbesondere sah man gleichsam den letzten Lebensakt des Gewebes. Später wurde diese Ansicht von der überwiegenden Mehrzahl der Physiologen verlassen, aber in allerneuester Zeit erheben sich wieder gewichtige Stimmen für dieselbe. Es kann sich selbstverständlich nicht darum handeln, den starren Muskel und den tetanisirten Muskel zu identificiren. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Gebilden springen sofort in die Augen; der starre Muskel ist, wie schon der Name sagt, wenig biegsam und brüchig, er ist ferner undurchsichtig und weniger dehnbar. Von alledem sehen wir am tetanisirten Muskel das Gegentheil. Dennoch kann es recht wohl ein und derselbe Process sein, welcher den lebenden ruhenden Muskel zu beiden Zuständen führt, und es wäre sogar möglich, dass sich der Muskel während des Erstarrens zu gewissen Zeiten in einem Zustande befindet, welcher dem tetanisirten Zustande identisch ist. Das Erstarren wäre dann aufzufassen als ein Weiter-schreiten der Processe, die in ihren ersten Stadien zum Tetanus führen.

Gerade diese Auffassung ist es, die sich neuerdings geltend macht und die in den Untersuchungen von Ranke *) und Hermann **) über Muskelchemie eine thatsächliche Grundlage findet. Der Erstere hat die von du Bois-Reymond entdeckte Säuerung des Muskels weiter verfolgt und gefunden, dass im Muskel ein gewisser Vorrath des Säure (wahrscheinlich Milchsäure) bildenden Körpers vorhanden ist, der beim Tetanisiren stets nur theilweise, beim Starrwerden aber ganzerschöpft wird. Hermann zeigte, dass für

*) Tetanus, eine physiologische Studie. Leipzig 1863.

**) Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.

die Kohlensäurebildung im Muskel dasselbe gelte. Er wies ferner nach, dass bei dieser Bildung von Milchsäure und von Kohlensäure kein freier Sauerstoff verbraucht werde.

Hermann macht es höchst wahrscheinlich, dass man sich die ganze Kette der in Rede stehenden Processe in folgender Weise zu denken habe. In der Muskelsubstanz befindet sich ein gewisser Vorrath einer höchst complicirten Verbindung, welche unter gewissen Einflüssen (wohin unter Andern die Reize und die Temperaturerhöhung gehören) ohne Aufnahme freien Sauerstoffes zu festeren und einfacheren Verbindungen zerfällt. Es verstösst keineswegs gegen das Princip von der Erhaltung der Kraft anzunehmen, dass dieser chemische Process, den Hermann einer Gährung vergleicht, lebendige Kraft erzeuge. Wir können ihn also namentlich als den der Arbeitsleistung des Muskels zu Grunde liegenden Process ansehen.

Unter die Produkte dieses Processes haben wir nun nach Hermann's scharfsinnigen Erörterungen neben der Milch- und Kohlensäure noch das Myosingerinnsel zu rechnen. Dieser von Kühne zuerst unter den stickstoffhaltigen Bestandtheilen der Muskelsubstanz ausgezeichnete Körper scheint bei nur theilweiser Erschöpfung des Vorrathes an jener Substanz, in deren Zusammensetzung er eingeht, eine nur unvollständige Gerinnung *) zu erleiden. In dieser Form, in der wir den Körper im tetanisirten Muskel anzunehmen hätten, kann er sich leicht wieder mit den andern Bestandtheilen jener hypothetischen complicirten Verbindung vereinigen und in den flüssigen Aggregatzustand zurückgehen. Zu dieser Restitution des Muskels nach dem Tetanus muss im Sinne der von Hermann entwickelten Hypothese freier Sauerstoff und ein stickstofffreier Körper beitragen, welche beide aus dem Blute stammen. Ist dagegen der Vorrath der mehrgenannten hypothetischen Verbindung im Muskel gänzlich erschöpft, so scheidet das Myosin in vollständig fest geronnener Form aus, die es ungeschickt macht, sich wieder mit den andern Bestandtheilen zu verbinden. Diese feste vollständige Gerinnung ist nun eben das Wesen der Starre. Wir könnten im Sinne der Hermann'schen Hypothese die Kontraktion des Muskels als eine vorübergehende unvollständige Starre bezeichnen.

Aus der in Rede stehenden Hypothese lässt sich eine sehr bemerkenswerthe Folgerung ziehen: Die dem Tetanus zu Grunde liegenden Processe sind nachgewiesenermassen solche, bei denen chemische Spannkraft in lebendige Kraft umgesetzt wird; sind nun die der Starre zu Grunde liegenden chemischen Processe derselben Art, so muss auch beim Erstarren des Muskels lebendige Kraft erzeugt werden und zwar noch mehr als bei der Tetanisirung, da ja nach unserer Hypothese beim Erstarren eine grössere Menge Stoff umgesetzt wird als beim Tetanisiren. Eine Spur dieser Erzeugung von lebendiger Kraft beim

*) Hermann l. c. S. 74.

Erstarren kann allerdings schon in der stattfindenden Zusammenziehung gesehen werden, indem dabei eine gewisse Arbeit durch Hub eines Gewichtes geleistet werden kann. Dies ist jedoch ein verschwindend kleiner Betrag, da es sich beim Erstarren stets nur um eine einzige Zusammenziehung handelt. Es muss also sicher, wenn die Hermann'sche Hypothese richtig sein soll, eine sehr bedeutende Wärmemenge beim Erstarren des Muskels frei werden. Die grosse Bedeutung dieses Argumentes hat schon Ludwig *) richtig gewürdigt, indem er der älteren Lehre von der Identität von Kontraktion und Starre entgegenhält, dass bei der Erstarrung keine Wärme-Entwicklung nachgewiesen sei.

Sollte also eine Wärme-Entwicklung beim Erstarren des Muskels erwiesen werden können, so wäre dadurch eine neue Stütze für die in Rede stehende Theorie der Muskelthätigkeit gegeben. Die Erledigung dieser Frage ist offenbar eine Forderung des gegenwärtigen Standes der Muskelphysiologie. Diesen Schritt in der Kenntniss des Muskelgewebes zu thun, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

Es sind in jüngster Zeit mehrfach von pathologischer Seite her Winke in der bezeichneten Richtung gegeben. Wir meinen die Beobachtungen über postmortale Steigerung der Temperatur von Leichen. Die erste hierher gehörige Angabe ist, soviel wir wissen, von Hüb ben et gemacht worden. Er theilt in seinem Berichte über die im Militärhospital zu Kiew beobachtete Choleraepidemie des Jahres 1850 mit, dass die Temperatur von Choleraleichen oft noch nach dem Tode um mehrere Grade zugenommen habe. Ueber die muthmasslichen Ursachen dieser Erscheinung spricht sich Hüb ben et nicht näher aus. Seine Angabe wurde von andern Beobachtern theils bestätigt, theils angezweifelt. Von Neuem wurde die Aufmerksamkeit der Aerzte auf diesen Punkt gerichtet durch Wunderlich. **) Er hatte einen Fall von rheumatischem Tetanus beobachtet, wo die Temperatur des Körpers im Augenblicke des Todes 44,75° C. betrug und wo dann die Temperatur der Leiche noch 55 Minuten lang stieg und den Werth 45.37 erreichte. Er bemerkt in seinem Berichte, dass die Muskeln dieser Leiche auffallend rasch erstarrten, ohne jedoch diesen Umstand als muthmassliche Ursache der Temperatursteigerung hinzustellen.

Später berichtet Ley den ***) von einer postmortalen Temperatursteigerung der Leiche ebenfalls bei einem Falle von rheumatischem Tetanus. Er nimmt aber auch keinen Zusammenhang zwischen dieser Temperatursteigerung und dem Erstarren der Muskeln an, auch ist aus seiner Beschreibung nicht zu ersehen, ob die beiden Erscheinungen in dieselbe Zeit fallen. Ebenso wenig

* Lehrbuch der Physiologie, 2. Aufl. Bd. I. S. 474.

**) Archiv der Heilkunde, 1861. S. 547 u. ff.

***) Virchow's Archiv 1863. S. 538.

geben Versuche an Hunden, die er angestellt hat, über diesen Punkt Aufschluss.

Erst Walther *) hat die Ansicht ausgesprochen, dass die postmortale Temperatursteigerung der Leiche wohl auf die Erstarrung der Muskeln als Ursache zu beziehen sein dürfte. Er hat zur Bestätigung seiner Ansicht Versuche an Kaninchen angestellt, in denen das Thier durch Wärmezufuhr von aussen getödtet wurde. Er glaubt, durch Temperaturmessungen im Anus des sterbenden und todtten Thieres beweisen zu können, dass beim Erhitzen des Thieres im Inneren seines Körpers selbst Wärme frei wird, und dass auch noch nach dem Tode diese Wärmebildung fort dauert. Es erstarrten die Muskeln einiger Gruppen schon, während das Thier noch lebte, die andern nach dem Erlöschen des Lebens. Wenn wir auch anerkennen, dass Walther's Folgerungen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit haben, so können wir doch nicht zugeben, dass dieselben keiner Einwendung mehr Raum geben, auf einige mögliche Einwendungen kommen wir selbst noch weiter unten zu sprechen.

In der allerletzten Zeit hat Huppert **) auf Veranlassung der Walther'schen Publikationen von ihm früher schon angestellte Versuche veröffentlicht. Sie laufen wesentlich darauf hinaus zu zeigen, dass bei Kaninchenleichen während des Eintrittes der Todtenstarre die Temperatur (im Anus gemessen) langsamer sinkt, als zu anderen Zeiten unter sonst gleichen Bedingungen.

Endlich haben wir noch anzuführen, dass Monti ***) die Ansicht ausgesprochen hat, dass die postmortale Temperatursteigerung von Leichen auf Rechnung der Erstarrung der Muskeln zu setzen sei.

Alle diese Beobachtungen und Erörterungen glauben wir nur als Winke bezeichnen zu müssen. Ein strenger Beweis für die Wärme-Entwicklung beim Erstarren des Muskels ist dadurch noch nicht geliefert. Vor allen Dingen sind alle diese Folgerungen dem Einwande ausgesetzt, dass die Wärme, wenn auch solche in der Leiche überhaupt entstanden ist, in einem andern Gewebe als gerade im Muskelgewebe entstanden sein kann. Denn alle Beobachtungen, die den fraglichen Folgerungen zu Grunde liegen, sind an der ganzen Leiche des Thieres oder des Menschen angestellt. Es wäre doch gewiss nicht widersinnig zu denken, dass nach dem Tode im Blute und den andern Säften des Körpers Wärme erzeugende Processe zu einer gewissen Zeit stattfänden, und dass vielleicht gerade die Produkte dieser Processe auch die Erstarrung des Muskels einleiteten. So würde die Gleichzeitigkeit der Wärme-Entwicklung und der

*) Ueber tödtliche Wärmeproduktion im thierischen Körper. Bull. de l'acad. d. St. Petersbourg. Bd. XI. S. 18.

**) Archiv für Heilkunde 1867. S. 321.

***). Thermometrie der Choleraepidemie 1866. Jahrbuch für Kinderheilkunde.

Erstarrung eine ungezwungene Erklärung finden, ohne die Annahme, dass die eine die Folge der andern wäre.

Uebers dies sind aber die meisten angeführten Thatsachen, die Walther'schen nicht ausgenommen, noch der Erklärung fähig, welche der eine *) von uns in einer frühern Publikation für die postmortale Temperatursteigerung im Mastdarm als möglich hingestellt hat. Er zeigte, dass dieselbe möglicherweise lokal sei. Die Muskeln könnten nämlich während des Lebens schon bedeutend wärmer sein als der Mastdarm, und es könnte sich die dort angehäuften Wärme noch nach dem Tode zu dem im Mastdarm befindlichen Thermometer fortpflanzen und dessen Temperatur steigen machen. Bei Huppert's Versuchen endlich könnte man an eine Veränderung in den Ableitungsbedingungen der Wärme durch Veränderung des Aggregatzustandes der Muskeln denken. Doch sind auch sie dem obigen Einwande ausgesetzt, dass vielleicht zur Zeit der Muskelerstarrung in andern Geweben und Flüssigkeiten der Leiche Wärme erzeugende Prozesse stattfinden.

Soll ein strenger Beweis für die Wärmeerzeugung geliefert werden, so sind Versuche beizubringen, welche den eben aufgeführten Einwendungen nicht unterworfen sind. Das erste Erforderniss ist daher, dass Versuche mit blossem Muskelgewebe angestellt werden. Solche Versuche haben wir nun angestellt, und zwar zunächst mit Bezug auf die Wärmestarre des Muskels.

Der Nachweis der Wärmeproduktion bei Entstehung der Wärmestarre hat seine eigenthümlichen Schwierigkeiten, denn um den Muskel wärmestarr zu machen, muss man ihm Wärme zuführen, und wie soll man die von aussen zugeführte Wärme von der im Muskel entwickelten Wärme unterscheiden? Wir machen leicht folgende Bemerkung: wenn man einen Körper erwärmt durch Wärmezufuhr aus einer Umgebung von konstanter, oder auch von immer wachsender Temperatur, und wenn alsdann in irgend einem Augenblicke die Temperatur des Körpers höher ist als die der Umgebung, dann muss nothwendig in dem Körper selbst Wärme erzeugt sein. Keinesweges indessen lässt sich dieser Satz in der Weise umkehren, dass man sagen könnte: Wenn in dem Körper Wärme erzeugt wird, so muss während des fraglichen Processes zu irgend einer Zeit die Temperatur des Körpers sichtlich höher sein als die der Umgebung. Wenn wir also auf Grund der vorstehenden Bemerkung Versuche am wärmestarr werdenden Muskel anstellen, so sind dieselben entscheidend nur im Falle sie ein positives Resultat liefern. Ein negatives Resultat würde dagegen die Frage unbeantwortet lassen. Wir haben nun in der That Versuche der Art angestellt, und zwar mit ganz entschieden positivem Ergebniss.

*) Billroth und Fick, Vierteljahrschrift der naturf. Gesellsch. in Zürich, 1863. S. 427.

Da es sich hier um die Feststellung einer elementaren Thatsache handelt, so glauben wir den Gang der Versuche und die dabei angewandten Hilfsmittel genau beschreiben zu sollen. Wir bedienten uns zur Messung der Temperatur des Muskels und der Umgebung zweier feiner Geissler'scher Thermometer, die auf Zwanzigstel eines Grades der 100theiligen Scala getheilt sind. Man kann daher $\frac{1}{100}$ Grad noch leidlich schätzen. Diese Thermometer waren leider nicht in ihrer ursprünglichen Einrichtung zu gebrauchen, da sie nur ein Temperaturintervall von der Gegend des Gefrierpunktes bis zu einigen und dreissig Grad befassten. Wir mussten daher zu einem bekannten Kunstgriff unsere Zuflucht nehmen: das Thermometer wird auf eine Temperatur erwärmt, die weit über dem höchsten Punkte seiner Scala liegt, dabei steigt dann ein Theil des Quecksilbers in die kleine Erweiterung am oberen Ende des Rohres und bleibt daselbst getrennt von der übrigen Quecksilbermasse liegen, wenn man das Thermometer beim Abkühlen ein wenig erschüttert. Es ist klar, dass wenn jetzt das Ende des Quecksilberfadens bei einer bestimmten Zahl n der Scala steht, die wirkliche Temperatur des Thermometergefässes eine höhere $n+m$ ist. Es kann also das Thermometer nun für ein höher liegendes Temperaturintervall gebraucht werden, sowie man nur die Zahl m kennt, welche zu der rohen Ablesung des veränderten Thermometers addirt werden muss, um die wahre Temperatur zu erhalten. Diese Zahl erhält man durch Vergleichung mit einem anderen Thermometer. Man stellt nämlich das veränderte Thermometer und ein Normalthermometer in dieselbe gut umgerührte Wassermasse und macht an beiden gleichzeitig eine Ablesung. Durch Subtraction der Ablesung am veränderten Thermometer von der Ablesung des Normalthermometers ergibt sich dann die Zahl m . Sie wurde für das eine unserer Geissler'schen Thermometer zu 35,2 bestimmt. Als Normalthermometer diente dabei ein in Fünftel Grad getheiltes Thermometer von Greiner in München. Wir haben diess letztere nicht express mit einem anerkannt richtigen Instrument verglichen und haben überall auf die Bestimmung der Zahl m keine sehr grosse Sorgfalt verwendet, da es uns nicht auf den absoluten Werth der Temperatur ankam, bei welchem die fraglichen Processe im Muskel stattfinden. Der Fehler im absoluten Werth der Temperatur kann möglicherweise 0,1 bis 0,2° betragen.

Mit der grössten Genauigkeit wurden dagegen die beiden veränderten Geissler'schen Thermometer untereinander verglichen. Es gab sich aus vielen gut stimmenden Ablesungen als Mittel eine Differenz von 2,62° zwischen ihnen in der Gegend der Scala, auf die es hier ankommt. Das heisst, wenn die Gefässe beider Thermometer genau dieselbe Temperatur hatten und das eine zeigte an seiner Scala n^0 , so zeigte das andere an der seinigen $n + 2,62$. Wenn wir also zur Angabe des einen Thermometers 35,2 addiren mussten, um die wahre Temperatur zu erhalten, so mussten wir zur Angabe des anderen 35,2 — 2,62 = 32,58 addiren. Allerdings sind die so gewonnenen Werthe der Tempe-

raturen nach dem, was soeben über die Bestimmung der Zahl 35,2 gesagt wurde, möglicherweise mit einem ziemlich merklichen Fehler behaftet, aber beide sicher genau mit demselben, so dass ihre Differenz, auf die es hier allein ankommt, auf $\frac{1}{100}^0$ genau ist.

Der Gang des Versuches ist folgender: In einem grossen Becherglase wird eine ansehnliche Wassermasse (etwa 2 Liter) durch eine untergesetzte Lampe auf der Temperatur, bei welcher der Muskel starr wird, erhalten, das Gefäss des einen Thermometers steht frei in der Wassermasse. Es gelingt leicht, die Temperatur des Wassers ohne besondere künstliche Hilfsmittel sehr konstant zu erhalten. Man regulirt nämlich die untergesetzte Lampe so, dass die Temperatur des Wassers ohne besondere Abkühlung, gerade noch ganz langsam steigen würde und ein Beobachter, der das Thermometer beständig im Auge hat, bläst auf die Wasseroberfläche, sowie die Quecksilbersäule im Geringssten Miene macht, zu steigen. Selbstverständlich wird die ganze Wassermasse fortwährend gut umgerührt. Man erreicht auf diese Weise eine Konstanz, die gar nichts zu wünschen übrig lässt. Während eines ganzen Versuches, der mehr als 10 Minuten dauert, kommt keine Schwankung der Temperatur vor, die mehr als 0,01 oder höchstens 0,02⁰ beträgt.

In die so auf konstanter Temperatur erhaltene Wassermasse wird nun das zweite Thermometer eingesetzt, dessen Gefäss mit lebender Muskelsubstanz umwickelt ist. Die Temperatur der letzteren ist beim Einsetzen niedriger als die des Wassers. Sie erwärmt sich darin also allmählich, wovon das mit ihr umwickelte Thermometer Rechenschaft gibt. Beide Thermometer, das frei im Wasser stehende, welches die Temperatur der Umgebung anzeigt, und das mit Muskelsubstanz umwickelte, werden von Minute zu Minute abgelesen und die Ablesungen notirt, bis die Differenz der beiden Temperaturen schliesslich ausgeglichen ist.

Zeigt im Laufe dieser Zeit das mit dem Muskel umwickelte Thermometer jemals eine höhere Temperatur als das frei im Wasser befindliche, dann ist erwiesen, dass im Muskel selbst Wärme frei geworden ist. Zeigt dagegen das umwickelte Thermometer in keinem Augenblicke eine höhere Temperatur als das freie, so ist damit noch nicht bewiesen, dass keine Wärme im Muskel freige worden ist, denn es wäre ja möglich, dass etwa entwickelte Wärme die Erwärmung des Muskels zur Temperatur des umgebenden Wassers nur beschleunigt habe, ohne dass es zu einer merklichen Steigerung, über diese hinaus, gekommen wäre.

Man kann von vorn herein fragen, wie die veränderlichen Umstände des Versuches wohl einzurichten sind, damit, wenn überall Wärmeerzeugung stattfindet, dieselbe auch soviel als möglich als Steigerung der Temperatur des Muskelthermometers über die der Umgebung zur Erscheinung komme. Ein günstiger Umstand fällt sofort in die Augen. Man muss den Muskel, schon ehe er

in die Umgebung von der starr machenden Temperatur eingesenkt wird, dieser Temperatur so nahe als möglich bringen. Denn wenn er mit einer viel niedrigeren Temperatur in diese Umgebung versetzt wird, so werden die oberflächlichsten Schichten starr werden, während er noch im Inneren viel kälter ist, und die allenfalls beim Starrwerden dieser Schichten erzeugte Wärme kann nur dazu verwandt werden, die inneren Schichten erst der Temperatur der Umgebung zu nähern und die beim Starrwerden der inneren Schichten frei werdende Wärme trifft vielleicht im Thermometergefäss noch Quecksilber von bedeutend niedrigerer Temperatur, so dass keinen Augenblick das im Muskel befindliche Thermometer eine höhere Temperatur zeigen könnte, als die der Umgebung. Diesen Erwägungen gemäss haben wir stets den Muskel bis in die Nähe des Erstarrungspunktes in einer andern Wassermenge vorläufig erwärmt, ehe er in das auf konstanter Temperatur gehaltene Wasser eingesenkt wurde. Natürlich hat die Annäherung an die Erstarrungstemperatur ihre Grenzen, da dieselbe nicht für alle Muskeln auch derselben Thierspecies absolut gleich ist, und man daher um wenigstens 3—4° von derselben entfernt bleiben muss, wenn man sicher gehen will.

Ein anderer variabler Umstand beim Versuche ist die Dicke der um das Thermometer gewickelten Muskelmasse. Offenbar ist es in einer Beziehung um so vortheilhafter, je dünner man diese Masse wählt. Denn macht man sie dick, so wird sie sich nur allmählich auf den Erstarrungspunkt erwärmen, und angenommen, es wird beim Erstarren Wärme frei, so wird die ganze Menge derselben erst im Verlaufe einer längeren Zeit frei, während welcher zur Temperaturengleichung durch Ableitung mehr Gelegenheit ist, so dass keine namhafte Temperatursteigerung erwartet werden kann. Nimmt man andererseits die Muskelmasse zu klein, so dass sie nur eine dünne Schicht um das Thermometergefäss bildet, so ist die gesammte Menge der entwickelten Wärme gering und kann wieder nur eine geringe, vielleicht nicht messbare Steigerung der Temperatur zur Folge haben, weil sich doch die gebildete Wärme, ganz abgesehen von der Ableitung, in die Umgebung zwischen der Masse des Muskels und dem Quecksilber des Thermometers vertheilen muss. Bestimmt lässt sich hierüber nichts im Voraus sagen, wir fanden nach einigen vorläufigen Versuchen bald eine geeignete Grösse der um das Thermometer zu bindenden Muskelmasse.

Wir wollen im Folgenden 3 Versuche vollständig mittheilen; der erste ist angestellt mit Froschfleisch, und zwar wurde dazu die Muskulatur beider Schenkel eines Frosches benutzt, welche — ein Stück nach dem andern — an dem ziemlich grossen cylindrischen Gefässe des Thermometers T_1 angebunden wurde, bis zuletzt dasselbe ganz bedeckt war. Das Thermometer T_2 war frei im Wasser aufgestellt. Das Resultat ist in nachfolgender Tabelle (Nr. I) verzeichnet, sie besteht aus 6 Spalten. Die erste gibt die laufende Zeit in Minu-

ten; die zweite, T_1 überschrieben, gibt die rohen Ablesungen an dem mit Muskelsubstanz umhüllten Thermometer, welches mit einer Temperatur von etwa 36° in das Wasser eingesenkt war, die dritte, T_2 überschrieben, gibt

Nr. I.

Zeit	T_1	T_2	corrigirt T_1	corrigirt T_2	Differenz
0	4,50	8,93	37,08	44,13	— 7,05
1	10,70	8,95	43,28	44,15	— 0,87
2	11,56	8,95	44,14	44,15	— 0,01
3	11,64	8,95	44,22	44,15	+ 0,07
4	11,62	8,95	44,20	44,15	+ 0,05
5	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
6	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
7	11,58 *)	8,95	44,16 (?)	44,15	+ 0,01 (?)
8	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
9	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
10	11,59	8,93	44,17	44,13	+ 0,02
11	11,59	8,95	44,17	44,15	+ 0,02
12	11,59	8,95	44,17	44,15	+ 0,02
13	11,58	8,93	44,16	44,13	+ 0,03
14	11,57	8,95	44,15	44,15	+ 0,00

*) Wahrscheinlich ein Ablesungsfehler.

ebenso die rohen Ablesungen am freien Thermometer, die vierte und fünfte Spalte geben die absoluten Werthe der Temperaturen, wie sie sich aus den rohen Ablesungen der beiden Thermometer berechnen, durch Addition von 32,58 einerseits und von 35,2 andererseits. Endlich enthält die letzte Spalte die Differenz zwischen der Temperatur des Muskels und der Temperatur der Umgebung ($T_1 - T_2 - 2,62$); wenn dieselbe positiv ist, bedeutet es, dass der Muskel wärmer ist als die Umgebung.

Die beiden folgenden Tabellen (Nr. II und III p. 26) geben Versuche, die mit dem m. biceps vom Oberschenkel des Kaninchens angestellt wurden. Dieser Muskel ist sehr geeignet, um das Gefäß unseres Thermometers in gerade zweckmässiger Dicke damit zu bedecken. Die Ueberschriften der Spalten haben dieselbe Bedeutung, wie in vorstehender Tabelle. Es wurde hier während des Versuches mit einem Holzstäbchen, das vorläufig in dem Wasser schon erwärmt war, der Muskel vom Thermometer abgeschoben. Dieser Akt ist in den Tabellen gehörigen Ortes verzeichnet.

Die Muskelmassen waren am Ende des Versuches vollständig starr. Zum Starrmachen des Kaninchenmuskels bedurfte es, wie aus den Tabellen selbst erhellt, einer höheren Temperatur, als zum Starrmachen des Froschmuskels.

Nr. II.

Zeit	T_1	T_2	corrigirt T_1	corrigirt T_2	Differenz
0	12,60	15	44,18	50,20	— 5,02
0,5	16,40	15	48,98	50,20	— 1,22
1	17,45	15	50,03	50,20	— 0,17
1,5	17,73	15	50,31	50,20	+ 0,11
2	17,79	15	50,37	50,20	+ 0,17
2,5	17,83	15	50,41	50,20	+ 0,21
3	17,83	15	50,41	50,20	+ 0,21
3,5	17,80	15,01	50,38	50,21	+ 0,17
4	17,75	15	50,33	50,20	+ 0,13
4,5	17,71	15	50,29	50,20	+ 0,09
5	17,69	15	50,27	50,20	+ 0,07
5,5	17,67	15	50,25	50,20	+ 0,05
6	17,66	16	50,24	50,20	+ 0,04
6,5	17,65	15	50,23	50,20	+ 0,03
7	17,65	15	50,23	50,20	+ 0,03
7,5	17,62	15	50,20	50,20	+ 0,00
Muskel abgestreift.					
8	17,62	15	50,20	50,20	+ 0,00

Nr. III.

Zeit	T_1	T_2	corrigirt T_1	corrigirt T_2	Differenz
0	14,30	15	43,88	50,20	— 6,32
1	15,85	15	48,43	50,20	— 1,77
2	17,21	15	49,79	50,20	— 0,41
3	17,67	14,99	50,25	50,19	+ 0,06
3,5	17,75	15	50,33	50,20	+ 0,13
4	17,82	15	50,40	50,20	+ 0,20
4,5	17,83	15	50,43	50,20	+ 0,23
Muskel abgestreift.					
—	17,62	15	50,20	50,20	0,00
6	17,62	15	50,20	50,20	0,00

Bei dem letzteren kam eine Erhöhung der Muskeltemperatur über die des umgebenden Wassers im Betrage von $0,07^{\circ}$ zu Stande. Bei den Kaninchenmuskeln betrug diese Temperaturerhöhung im einen Falle 0,21, im andern sogar $0,23^{\circ}$. Besonders anschaulich wird die Temperaturerhöhung in den beiden letzten Versuchen, wo während des Versuches der Muskel abgeschoben wurde.

In Versuch Nr. II geschah dies, als schon die Differenz zwischen den beiden rohen Ablesungen auf 2,62 zurückgesunken war, hier hatte das Abschieben des Muskels, wie man sieht, keinen Einfluss auf den Stand des Thermometers, weil dieses eben schon genau die Temperatur des Wassers angenommen hatte. Im Versuch Nr. III wurde der Muskel abgeschoben, als das Thermometer gerade am höchsten stand, und es sank nun momentan so weit, dass wieder eine Differenz von gerade 2,62 zwischen beiden Ablesungen übrig blieb. Hier hatte man den Beweis, dass der Muskel wirklich wärmer als das umgebende Wasser war, deutlich vor Augen.

Wir könnten noch verschiedene andere Versuche mit Kaninchenmuskeln hinzufügen, bei denen der Muskel eine merklich höhere Temperatur annahm, als das umgebende Wasser. Wir haben noch einige Male Differenzen von 0,1 und mehr beobachtet. In anderen Fällen zeigte allerdings der Muskel in keinem Augenblicke des Versuches eine höhere Temperatur, als das umgebende Wasser, allein es ist den obigen Auseinandersetzungen zufolge gar nicht zu verwundern, wenn in einzelnen Fällen ein positiver Erfolg ausbleibt. Es ist uns namentlich nicht gelungen, an einem Stück Fleisch von einem frisch geschlachteten Kalbe die Erwärmung über die Temperatur der Umgebung hinaus zu zeigen. Wir wollen nicht weiter erörtern, welche Umstände etwa am Misslingen dieses Versuches schuld sind.

Das rein thatsächliche Resultat aus den bis jetzt mitgetheilten Versuchen können wir in den Satz zusammenfassen: Wenn wir einen lebenden Muskel bis zu der Temperatur erwärmen, bei welcher er starr wird, so entwickelt sich in demselben eine gewisse Wärmemenge, die möglicherweise hinreicht, die Temperatur der ganzen Muskelmasse um mehr als $0,2^{\circ}$ zu steigern. Wahrscheinlich ist diese Wärmemenge stets so gross, und es liegt nur an den Umständen des Versuches, wenn eine solche Erwärmung nicht immer zu Stande kommt.

Wir haben aus den bisherigen Versuchen noch nicht erfahren, mit welchem Stadium des Erstarrens die Wärmeentwicklung zusammentrifft, da wir bei der Anordnung unserer Versuche den Process des Erstarrens nicht genauer verfolgen konnten. Es konnte zuerst Wärme frei werden, und dann der Muskelinhalt gerinnen oder umgekehrt, oder es konnten beide Ereignisse gleichzeitig statt haben. Sicher erfahren haben wir nur, dass jedesmal, wenn der Muskel starr geworden ist, auch Wärme in demselben entwickelt ist.

Um nun zu ermitteln, ob die Wärmeentwicklung mit der Gerinnung des Muskelinhaltes genau gleichzeitig statt finde, haben wir eine andere Reihe von Versuchen angestellt. Der Gang derselben beruht auf folgender Ueberlegung: Die Gerinnung des Muskelinhaltes verräth sich in der Zusammenziehung; es kommt also nur darauf an zu untersuchen, ob die Wärmeentwicklung mit der Zusammenziehung gleichzeitig geschieht. Man muss den

Versuch folglich so einrichten, dass man während der Wärmezufuhr von aussen zugleich sehen kann, in welchem Augenblicke der Muskel sich zusammenzieht, und in welchem Augenblicke in demselben Wärme entsteht. Hierzu bietet sich sofort folgender Plan dar. An die beiden Flächen einer Thermosäule werden möglichst gleiche Muskelstücke angelegt, und zwar an die eine Fläche ein bereits starrer, an die andere ein noch lebender Muskel. Der letztere ist durch eine mässige Last gespannt und mit einem Zeiger verbunden, der durch seine Bewegung die Zusammenziehung des Muskels in vergrössertem Massstabe anzeigt. Die Thermosäule mit den beiden Muskeln befindet sich in einem Raume, dessen Temperatur allmählig gesteigert wird. Die Enden der Thermosäule sind in Verbindung mit dem Galvanometer, dessen Bewegungen mit dem Fernrohre verfolgt werden. Man rechnet nun darauf, dass sich die beiden Muskeln an den beiden Flächen der Säule gleichmässig erwärmen, und dass mithin der Magnet des Galvanometers in der Gleichgewichtslage verharret, bis im lebenden Muskel eine selbstständige Wärmeentwicklung beginnt, vermöge deren seine Temperatur höher wird, als die des nur von aussen erwärmten schon starren Muskels auf der andern Seite. Dieser Vorgang muss sich zu erkennen geben durch einen Schwung des Magnets in dem Sinne, welcher eine Erwärmung der Säulenfläche anzeigt, an welcher der lebende Muskel liegt. Sowie die Wärmeentwicklung im lebenden Muskel aufhört, muss der Magnet des Galvanometers natürlich wieder zurückgehen. Indem unterdessen auch die Bewegungen des am Muskel befestigten Zeigers beobachtet werden, muss sich zeigen, ob dieselben mit den Bewegungen des Magnets zeitlich zusammenfallen oder nicht..

Wenn der ganze Vorgang in so idealer Einfachheit verlaufen sollte, so müsste natürlich die Zuleitung der Wärme zu den beiden an der Säule anliegenden Muskeln gleichmässig stattfinden, und es müsste auch die Wärmeleitung in den beiden Muskelstücken selbst ganz gleich sein, was wohl nie der Fall ist, und selbst die Wärmezufuhr konnten wir nicht ganz genau gleichmässig halten, da wir die ganze Anordnung nicht in umgerührtes Wasser versenken konnten, denn wenn man eine Thermosäule in Wasser versenkt, so bilden sich Nebenschliessungen und vielleicht hydroelectrische Stromzweige durch die Multiplicatorleitung. Vielleicht zwar sind diese von untergeordnetem Einflusse, allein unsere Probeversuche in dieser Richtung ermuthigten uns nicht sehr, auf diesem Wege vorzugehen; wir blieben dabei, die Thermosäule mit den Muskeln in einen mit Luft und gesättigtem Wasserdampf gefüllten Raum aufzustellen, und so lieber auf den Vortheil vollkommen gleichmässiger Wärmezufuhr zu verzichten. Natürlich war alsdann nicht zu erwarten, dass der Magnet des Galvanometers während der Erwärmung ruhig in der Gleichgewichtslage verharrte. Im Gegentheil musste man auf mehr oder weniger bedeutende Störungen gefasst sein, bedingt durch ungleichmässige Erwärmung

der beiden Säulenflächen. Man durfte indessen doch hoffen, dass noch so grosse Störungen das vorhin entworfene Bild der Erscheinung nicht zu gänzlichem Unkenntlichwerden verzerren, da ja nach den zuerst mitgetheilten Versuchen die Wärmeproduction beim Erstarren nicht unbeträchtlich ist.

Die Vorrichtungen zu unseren Versuchen sind in Fig. 1 auf Taf. I abgebildet. Dieselbe wird ohne hinweisende Buchstaben leicht mit der folgenden Beschreibung zu vergleichen sein. Die Thermosäule war eine von Illner in Breslau gefertigte, eine gleiche, wie sie Heidenhain zu seinen bekannten Versuchen über Wärmeentwicklung bei der Muskelzusammenziehung angewandt hat; das Galvanometer, ein Meyerstein'sches. Um seine Empfindlichkeit gehörig herabzustimmen, wurde der grosse Magnet so am Stativ befestigt, dass er in gleichem Sinne mit dem Erdmagnetismus auf den Magnetring wirkte. Die Muskeln waren folgendermassen befestigt: Auf ein ziemlich geräumiges cylindrisches Glasgefäss passte mit einem Cartonring ein hölzerner viereckiger Deckel. Von der unteren Seite desselben ragten zwei starke, zweimal rechtwinkelig gebogene Eisendrahtbügel in das Glas hinab. Am queren Theil des Bügels waren die Enden der beiden Muskeln mit Fäden angebunden. An den andern Enden der Muskeln waren ebenfalls Fäden befestigt, die durch Löcher im Deckel senkrecht über den unteren Anknüpfungspunkten durchgingen; der am vorläufig schon starr gemachten Muskel befestigte Faden (ein gewöhnlicher Zwirnfaden) war einfach oben mit einiger Spannung angeknüpft. Am lebenden Muskel war dagegen ein langes dünnes Metalldrähtchen befestigt, welches mit dem andern Ende am kurzen Arm eines Hebels angeknüpft war. Der Stützpunkt dieses Hebels war mit einem Kork in Verbindung, der auf einen im Deckel befestigten, ziemlich langen, starken, steifen Eisendraht gesteckt werden konnte; der lange Hebelarm, der belastet war, spielte vor einer ebenfalls an dem erwähnten Kork befestigten Millimeterscala. Der lebende Muskel war demnach mittels des feinen Drähtchens durch die Belastung des langen Hebelarms gespannt, und wenn er sich zusammenzog, so musste der lange Hebelarm vor der Scala steigen.

Aus der Beschreibung und Abbildung wird ersichtlich geworden sein, dass die beiden Muskeln parallel senkrecht in einiger Entfernung nebeneinander ausgespannt waren. Die Abmessungen der ganzen Vorrichtung waren so gewählt, dass zwischen den beiden Muskeln gerade die Thermosäule der Länge nach Platz hatte, und dass der lebende Muskel ihre eine, der starre Muskel ihre andere Fläche vollständig deckte. Durch umgebundenen Zwirnfaden war noch dafür gesorgt, dass die Muskeln nicht von den Säulenflächen abgleiten konnten. Die Enden der Säule liefen durch Vermittlung von Quecksilbernäpfchen in Drähte aus, die durch den Deckel zum Galvanometer geführt waren. Durch ein Loch in der Mitte des Deckels war noch ein Thermometer in das Glas hineingesteckt. Am Boden des Glases befand sich eine Schicht

Wasser, um den Raum im Inneren stets mit Wasserdampf zu sättigen, und so Verdunstung von den Muskeln zu verhüten. In einigen Versuchen war noch der übrige Binnenraum des Glases und namentlich die Zwischenräume zwischen Thermosäule, Thermometer u. s. w. mit lockerer Baumwolle ausgefüllt, um regelmässige Luftströmungen zu vermeiden. Wir haben übrigens davon keinen wesentlichen Vortheil gesehen. Das Glas mit den gehörig zugerichteten Muskeln mit Thermosäule und Thermometer wurde in ein zweites, grösseres Glas eingesetzt; damit auch zwischen den Böden der beiden Gläser noch eine Luftschicht sei, lag im grösseren Glase ein gläserner Dreifuss, auf den das kleinere gestellt wurde. Das grosse Glas wurde nun in eine Brutmaschine gebracht, deren Wasser durch untergesetzte Lampen auf 100° erhalten wurde. Indem so der ganze Apparat gleichsam mit einer Hülle von kochendem Wasser umgeben war, glaubten wir eine möglichst gleichmässige Erwärmung von allen Seiten zu erzielen. Aus dem Deckel der Brutmaschine ragte nun bloss hervor das Thermometer, die Drähte von der Thermosäule zum Galvanometer und der Stab, dessen oberes Ende den Hebel trug, der mit dem lebenden Muskel verbunden war. In einigen Versuchen kühlten wir das Gefäss mit den Muskeln vor Beginn des eigentlichen Versuches in Eis ab, in andern Versuchen gingen wir aus von der gerade herrschenden Zimmertemperatur, die meist einige über 20° betrug.

Begreiflich konnten zu diesen Versuchen stets nur Froschmuskeln verwendet werden. Wir haben, nach einigen Proben mit andern Muskeln dieses Thieres, später stets die gesammte Muskelmasse des Oberschenkels benutzt, zwischen welcher mit möglichster Schonung der grösste Theil des Knochens herausgeschnitten wurde. Das Becken einerseits und ein Stück Tibia andererseits blieb am Präparat erhalten, um die Fäden daran zu knüpfen. Man kann trotzdem die beiden Schenkel eines Frosches zum Versuch benutzen, indem es leicht gelingt, das Becken in der Symphyse so zu durchschneiden, dass die Muskeln beider Schenkel für unsere Versuche hinlänglich unverletzt bleiben.

Wir wollen nun sogleich einige unserer Versuchsreihen in graphischer Darstellung mittheilen und daran die weitere Discussion der Resultate anknüpfen. Die Figuren 2, 3, 4, 5 auf Taf. II stellen 4 Versuchsreihen dar und sind folgendermassen zu verstehen: Die Abscissen sind die Zeit und der Massstab derselben in Minuten ist an der Abscissenaxe angeschrieben. Es bedeutet also in Fig. 2, 3 und 5 jedes Millimeter eine halbe, in Fig. 4 eine ganze Minute. Die Ordinaten der mit 2 bezeichneten Kurve bedeuten die abgelesenen Scalentheile des Galvanometers. Der Massstab dafür ist durch die an der Ordinatenaxe dicht angeschriebene Zahlenreihe gegeben. Jedes Millimeter Ordinate stellt also in allen 4 Figuren 10 Scalentheile vor. Die Gleichgewichtslage des Magnets ist durch einen kleinen (schwarzen) Querstrich an der Ordinatenaxe

angedeutet; wo dieselbe ausser den Bereich der Figur fällt, ist sie unten links angeschrieben.

Die mit 3 bezeichnete Kurve lässt den Gang des Zeigers, also mittelbar den Verkürzungsgrad des Muskels, während der Versuchszeit sehen, in Theilen der Scala, vor welcher sich der mit dem lebenden Muskel verknüpfte Zeiger bewegt. Der Massstab dazu ist durch die mittlere Zahlenreihe links angedeutet. Es entspricht also 1 Millimeter Ordinate in den Fig. 2, 3, 4, je 2 in der Fig. 5, je 5 Theilen der Zeigerscala.

Die mit 1 bezeichnete Kurve gibt den am Thermometer abgelesenen Gang der Temperatur in dem Luftraum, in welchem sich Muskeln und Thermosäule befinden. Es entspricht überall ein Millimeter Ordinate einem Grad der hunderttheiligen Scala, wie aus der am weitesten links stehenden Zahlenreihe zu ersehen.

Die Drähte waren in allen Versuchen so mit dem Galvanometer verknüpft, dass die Ablenkung zu den grossen Zahlen der Scala geht, wenn die mit dem lebenden Muskel belegte Seite der Säule wärmer ist.

Sehen wir uns zunächst Fig. 2 genauer an. Bis zum Schluss der 24. Minute steht der Zeiger absolut still auf dem Theil 63 der Scala. Es hat sich während der ersten 24 Minuten nichts im Muskel ereignet, was sich durch eine Zusammenziehung verrathen hätte. Die Temperatur desselben ist inzwischen von etwas über 40° bis $47,8^{\circ}$ gestiegen. Der Magnet des Galvanometers hat nun während dieser 24 Minuten allerlei Bewegungen ausgeführt. Er stand zu Anfang 350, also 80 Theilstriche von der Gleichgewichtslage in dem Sinne entfernt, dass eine kleine Temperaturdifferenz zu Gunsten des ursprünglich starren Muskels angezeigt wird. Diese Differenz ist bis zur 5. Minute gewachsen, der starre Muskel muss sich also schneller erwärmt haben, als der lebende. Vom Ende der 5. bis zum Ende der 11. Minute hat die Temperaturdifferenz abgenommen (jedoch nicht bis zu Null), in dieser Zeit hielt also die Erwärmung des lebenden Muskels einen rascheren Gang ein. Von der 11. bis zur 14. Minute erwärmte sich wieder der starre Muskel rascher. Hierauf geht 3 Minuten lang die Kurve der Abscissenaxe fast genau parallel. Das bedeutet, dass während dieser Zeit die Erwärmung beider Muskeln gleichen Schritt hält, so dass die kleine Differenz zu Gunsten des starren Muskels konstant bleibt. Hierauf bis Ende der 21. Minute erwärmt sich wieder der starre, und dann wieder der lebende Muskel ein wenig rascher; bleiben wir nun auch hier bei der 24. Minute vorläufig stehen. Es ist von vorn herein nicht daran zu denken, dass diese Schwankungen des Magnets auf ungleiche Erwärmung der Muskeln durch innere Processe zu beziehen wären. Sie können auch nicht beruhen auf einer etwaigen Verschiedenheit im Leistungsvermögen des lebenden und des starren Muskels. Es müssten ja sonst die entsprechenden Kurvenstücke in den verschiedenen Versuchsreihen eine gewisse Regelmässigkeit und Analogie zeigen.

Auch die Annahme einer Aenderung der elektromagnetischen Kraft der Säule mit der Temperatur würde keine befriedigende Rechenschaft geben, selbst wenn uns die Physik hinreichende Daten lieferte. Wir müssen also nothgedrungen in diesen Bewegungen des Magnetes einfach die Wirkung »störender Einflüsse« erkennen, die sich bei unserer Versuchsweise gar nicht vermeiden lassen. Die Wärmezufuhr ist doch nicht von allen Seiten her absolut gleich, und offenbar auch im Laufe der Zeit veränderlich, so dass bald der starre, bald der lebende Muskel mehr Wärme zugeführt erhält.

Wir sind leider nicht im Stande gewesen, die störenden Einflüsse zu beseitigen, oder sie wenigstens durch konstant Halten unschädlich zu machen. Ganz rein sieht man ihre Wirkung hervortreten in Controlversuchen mit zwei von vorn herein starren Muskeln. Zwei solche Versuche sind in Fig. 6 und 7 graphisch dargestellt. Wie in den andern Figuren deutet die mit 2 bezeichnete Kurve den Gang des Magnetes vom Galvanometer an; die mit 1 bezeichnete Kurve zeigt den Gang der Temperatur. Die mit 3 bezeichnete Kurve fehlt hier natürlich, da kein Muskel sich zusammenziehen konnte, wenn beide von vorn herein starr waren. Beide Versuche wurden unter ziemlich gleichen Bedingungen angestellt, und dennoch machte im einen der Magnet Bewegungen im Betrag von 374 Scalatheilen, im anderen nur von 52. In diesem zweiten Controlversuch hielt sich also die Temperaturdifferenz der beiden der Säule angelegten Muskeln fast vollkommen konstant, oder es ging die Wärmezufuhr zu beiden ganz gleiches Schrittes; im ersten dagegen variirte die Wärmezufuhr bedeutend, so dass die Temperaturdifferenz zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden war.

Obgleich es uns, wie gesagt, nicht gelungen ist, über die störenden Einflüsse Herr zu werden, so glauben wir doch durch unsere Versuche die schwebende Frage zur endgiltigen Entscheidung gebracht zu haben, und zwar in dem Sinne, dass die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels in dieselbe Zeit fällt, wie die Zusammenziehung. In der That, nehmen wir unsere Figuren 2, 3, 4, 5 auf Taf. II wieder vor, und fassen die Kurvenstücke ins Auge, welche der Zusammenziehung des ursprünglich lebenden Muskels entsprechen. Zunächst in Fig. 2 beginnt laut Angabe des Zeigers nach Ablauf der 24. Minute die Zusammenziehung. Sofort macht auch der Magnet einen raschen Schwung zu den grossen Zahlen, der bis zur Mitte der 30. Minute dauert, genau so lange als der Zeiger im Steigen — der Muskel in Zusammenziehung — begriffen ist. Während dieser ganzen Zeit war also die Erwärmung des lebenden, jetzt starr werdenden Muskels rascher, so dass er ungefähr am Ende der 28. Minute schon die Temperatur des früher wärmer gewesenenen, ursprünglich starren Muskels erreicht — in dieser Zeit nämlich passirt der Magnet die Gleichgewichtslage. Diese Bewegung des Magnets ist nun offenbar auf eine Wärmeproduction im Innern des starr werdenden Muskels zu beziehen.

Einmal nämlich haben wir ja überall nach den zuerst mitgetheilten Versuchen eine Wärmeproduction zu erwarten, dann aber trifft diese aufsteigende Bewegung des Magnets ganz regelmässig mit der aufsteigenden Bewegung des Zeigers zusammen, während die den störenden Einflüssen zugeschriebenen Bewegungen im ersten Theil der Kurven keinerlei Regelmässigkeit zeigen, wie ein vergleichender Ueberblick über unsere 4 Figuren lehrt.

Ganz besonders regelmässig ist die Erscheinung, dass der Magnet seinen Rückschwung beginnt in dem Augenblicke, wo der Zeiger stille steht. Nur in Fig. 4 scheint der Magnet schon eine Minute früher (Min. 31) den Rückschwung zu beginnen, als der Zeiger stille steht (Min. 32). Dies rührt aber wohl daher, dass am Ende jeder Minute notirt wurde. Es kann sehr wohl Stillstand des Zeigers und Umkehr des Magnets in demselben Augenblicke der 32. Minute stattgefunden haben. In der Regel konnte der Beobachter am Fernrohr, wenn er den Stand des Magnets im Auge behielt, angeben „jetzt steht der Zeiger still“, was vom Beobachter an diesem meist auf die Secunde bestätigt wurde. Diese Erscheinung des Rückschwunges gleichzeitig mit dem Stillstehen des Zeigers haben wir in den 35 Versuchsreihen, die wir angestellt haben, nur 2 oder 3 Mal vermisst, und das nur in solchen Fällen, wo wir mit kleinen Muskeln, z. B. mit dem Sartorius arbeiteten. Natürlich sind bei solchen die Störungen durch ungleiche Zufuhr der äusseren Wärme im Verhältniss zur inneren Wärmeproduction noch ungleich mächtiger als bei grösseren Muskelmassen. Ueberhaupt kann es nicht überraschen, dass in einer grösseren Anzahl von Versuchen auch solche vorkommen, wo das Wesentliche der ganzen Erscheinungsreihe durch die Störungen vollständig verdeckt wird. Sehen wir doch aus dem Controlversuch Fig. 6, dass unter Umständen die Störungen möglicherweise bedeutend genug sein können. Wenn es also der Zufall mit sich brächte, dass in dem Augenblicke, wo die Wärmeproduction im lebenden Muskel beginnt, die äussere Wärmezufuhr zum starren Muskel in's Steigen käme, und dass dann gerade in dem Augenblicke wo die Wärmeproduction im eben erstarrten Muskel aufhört, die Wärmezufuhr von aussen zu ihm stärker würde, dann würde der Parellelismus der Zeigerkurve und der Magnetkurve nicht gefunden werden. Man sieht leicht, dass dies Zusammentreffen von Umständen nicht oft zu erwarten ist. Gleichwohl müssen wir die Möglichkeit der vollständigen Verdeckung der wesentlichen Erscheinung durch die störenden Einflüsse ausdrücklich hervorheben, damit der, welcher etwa unsere Versuche wiederholen wollte, sich nicht mit einem einzigen oder einigen wenigen begnüge, wo vielleicht gerade ein unglücklicher Zufall scheinbar ein negatives Resultat herbeiführen könnte.

Ueber die Zeigerkurve in Fig. 4 und 5, Taf. II haben wir noch eine Bemerkung zu machen. Sie zeigt auch im Anfang vor Beginn der Starre einige Erhebungen und in Fig. 4 sogar eine Senkung. Es scheint also, als ob hier schon bei ganz niedriger Temperatur Fig. 4 bei 21°, Fig. 5 bei 26° eine Zusammenziehung

des Muskels stattgefunden hätte. Dies ist jedoch bloss ein Fehler, dadurch veranlasst, dass der Muskel mit dem Hebel nicht mittels eines feinen Metalldrähtchens, sondern mittels eines Zwirnfadens verbunden war. Dieser zieht sich zusammen, wenn er durch die aufsteigenden Wasserdämpfe feucht wird. Wenn die Durchfeuchtung vollständig ist, kann zwar die Zusammenziehung des Fadens einen ziemlich hohen Betrag erreichen, aber es kann dadurch nie die Zusammenziehung des Muskels beim Erstarren verdeckt werden. In den Versuchen Fig. 2 und 3 war übrigens, wie in allen unsern spätern, dieser Fehler durch Anwendung des Metalldrahtes vollständig vermieden. Die kleine Erhebung des Zeigers in der vierten Minute Fig. 3 muss nur durch eine zufällige Erschütterung des ganzen Apparates herbeigeführt worden sein.

Kommen wir nach dieser nothwendigen Besprechung der Nebenumstände noch einmal zurück auf die Hapterscheinung, welche darin besteht, dass mit grosser Regelmässigkeit der Magnet in demselben Augenblick seinen Rückschwung beginnt, in welchem der Zeiger still steht. Es liegt darin, wie gesagt, der Beweis, dass die Wärmeentwicklung im erstarrenden Muskel aufhört in demselben Momente, in welchem seine Zusammenziehung vollendet ist. In der That muss sich gerade das Aufhören der Wärmeentwicklung durch einen scharfen Knick der Kurve zu erkennen geben, welche den Gang des Magnets darstellt. Während der Wärmeentwicklung nämlich wird der bis dahin lebende Muskel eine höhere Temperatur annehmen als die, welche ihm in dieser Zeit vermöge der äusseren Wärmezufuhrbedingungen zukommt. Sowie die innere Wärmeentwicklung aufhört, treten die äusseren Bedingungen in ihr Recht, und, mögen dieselben beschaffen sein wie sie wollen, immer muss das Aufhören der Wärmeentwicklung eine plötzliche Minderung der Erwärmung oder sogar eine effective Abkühlung des betreffenden Muskels zur Folge haben, was durch einen Knick in der Kurve angezeigt wird.

Dass die Wärmeentwicklung in demselben Momente aufhört, wie die Zusammenziehung des Muskels, war aus den zuerst mitgetheilten Versuchen keineswegs schon mit Sicherheit zu schliessen. Es wäre ja recht wohl denkbar gewesen, dass die durch das Gefüge des Muskelgewebes überall erreichbare Zusammenziehung eingetreten wäre, lange bevor die wärmebildenden Processe vollständig abgelaufen sind, mit andern Worten, lange ehe der ganze Vorrath des zersetzbaren Körpers vollständig erschöpft ist. Verhielte sich die Sache so, dann hätte die Rückkehr des Magnets in unsern Versuchen in einem späteren Zeitpunkt erst erfolgen müssen, als in welchem der Zeiger seinen höchsten Stand erreicht.

Ob vielleicht später bei höheren Temperaturen noch einmal von Neuem Wärmeentwicklung stattfindet, haben wir nicht untersuchen können, da die Illner'sche Thermosäule nach der eigenen Angabe des Verfertigers keine höheren Temperaturen als etwa 55° erträgt.

Das ganze Resultat unserer Untersuchung können wir in folgenden zwei Sätzen aussprechen.

1. Wenn man einen Muskel zur Erstarrungstemperatur erwärmt, so wird in ihm Wärme frei.

2. Diese Wärmeentwicklung fällt genau in dieselbe Zeit, während welcher sich der erstarrende Muskel zusammenzieht.

Nachschrift.

Während des Druckes der vorherstehenden Zeilen sind wir durch Ludwig darauf aufmerksam gemacht worden, dass schon Anton de Haen (Siehe dessen *ratio medendi editio altera* P. II. Cap. X. Wien 1760) die postmortale Temperatursteigerung beobachtet hat. Ein Auszug der betreffenden Stelle findet sich in der Gratulationsschrift H. Lebert's zum 500jährigen Jubiläum der Wiener Universität „Ueber das Aneurysma der Bauchaorta und ihrer Zweige.“ Berlin 1865, S. XXI. Wir müssen demgemäss die S. 321 ausgesprochene Behauptung zurücknehmen, dass unseres Wissens Hübneret zuerst eine Angabe über postmortale Temperatursteigerung gemacht habe.

Wir können ferner unserer Mittheilung noch hinzufügen, dass wir nachträglich noch einige Vorversuche über Wärmeentwicklung beim Todtenstarrwerden des Muskels angestellt haben. Es wurden ausgeschnittene Kaninchenmuskeln rasch auf die Temperatur der Umgebung (in einem Kellerraum von sehr constanter Temperatur) abgekühlt. Dann wurde ein Thermometer in die Muskelmasse versenkt und von Zeit zu Zeit mit einem daneben in der Luft befindlichen Thermometer verglichen. In einem Falle wurde ein Steigen der Muskeltemperatur über die der Umgebung deutlich beobachtet. Wir beschränken uns auf diese blossе Andeutung, da die Versuchsreihe durch unsere Trennung unterbrochen wurde.

III.

Die Muskelzuckung in ihrer Abhängigkeit von der Stärke elektrischer Nervenreizung.

(Als Inauguraldissertation zuerst gedruckt.)

Dr. **Adolf Bernhard Meyer** von Hamburg.

Es ist von Fechner in hohem Grade wahrscheinlich gemacht worden, jedoch ohne dass es ihm gelang, es in aller Schärfe experimentell zu beweisen, dass ganz allgemein genommen die Nervenirregung dem Reize proportional sei. Fick hat darauf in seinen »Untersuchungen über elektrische Nervenreizung (Braunschweig 1864)« dargethan, dass für den motorischen Nerven im Falle elektrischer Reizung der Zuwachs zur Erregung wirklich dem Zuwachs zur Reizgrösse genau proportional sei; er drückt (S. 18) das Verhältniss so aus, dass er sagt; »Wir sehen die drei variablen Grössen: Reiz, Erregung, Muskelarbeit in derartiger Abhängigkeit von einander, dass das Wachsen der einen proportional ist dem Wachsen einer jeden von beiden andern.«

Allein diese Proportionalität hat allgemein und in unserem speciellen Falle nur Giltigkeit innerhalb gewisser Grenzen. Es scheint auch a priori nichts Ungereimtes in sich zu schliessen, wenn man annimmt, dass die molekulare Anordnung eines Nerven in einem bestimmten Erregungszustande gewissermassen ein so stabiles Gleichgewicht mit sich bringe, dass verstärkte Reize keinen Einfluss mehr gewinnen können auf eine mögliche weitere Umgestaltung der Lage der einzelnen Moleküle gegeneinander und in Folge dessen auf die uns als Mass der Erregung dienende Grösse der Muskelzuckung. Derart oder ähnlich stellte man sich den Vorgang auch vielleicht vor, wenn man sagte:

»So beantworten z. B. die Muskeln schwache elektrische Nervenreize so stark, dass eine Verstärkung der Wirkung bei noch erhöhter Reizung nicht mehr an ihnen zu bemerken ist.« (Schiff, Nervenphysiologie, S. 76) oder wie der neueste Schriftsteller über die Physiologie des Nervensystems, Eckhard (Giessen 1866) sich S. 94 ausdrückt:

„Unser allgemeines Gesetz der Reizung sagt, dass die Anregung zur Bewegung um so grösser sei, je grösser die Stromesschwankung ausfalle. Dies hat indess seine Grenzen. Von einem gewissen Punkte an hat, selbstverständlich unter übrigens gleichen Umständen, eine Vergrösserung der Stromesschwankung keine Verstärkung der Zuckung mehr zur Folge, die letztere hat bei jenem Punkte ihr Maximum.“

Diese Beschränkung des von Fechner aufgestellten allgemeinen Gesetzes erleidet nun eine weitere Modifikation durch eine Experimental-Beobachtung, welche Hr. Prof. Fick gelegentlich seiner vielfachen Untersuchungen über elektrische Nervenreizungen machte, deren genauere Prüfung und Sicherstellung die folgende Studie sich zur Aufgabe macht.

Die mir dabei gewordene Unterstützung seitens des geehrten Herausgebers dieser Blätter, kann ich nicht dankend genug hervorheben.

Die zu behandelnde Thatsache ist diese:

Man beobachtet, wenn man den Inductionsschlag eines wie immer gerichteten Stromes durch ein Froschmuskelnervenpräparat sendet, wenn derselbe durch Schliessung des primären Stromkreises erzeugt wird, dass von einer gewissen Stärke der Reize an die Zuckungen von Neuem wachsen über das scheinbare Maximum hinaus.

Ob dieses Verhalten sich auch bei Oeffnungs-Inductionsschlägen zeige, muss ich vorerst dahin gestellt sein lassen. Allerdings kam es mitunter auch bei diesen zur Anschauung, wenn auch in weniger ausgesprochenem Maasse, und ohne dass ich ein genaues Augenmerk darauf richtete; jedoch bedürfte es einer weiteren eingehenden Experimental-Untersuchung zur sicheren Constatirung des Factums, und ich beschränke mich daher in den folgenden Mittheilungen auf das unzweifelhaft feststehende Phänomen, wie es zur Erscheinung kommt bei Schliessungs-Inductionsschlägen.

Schon früher sind von Fick (Unters. über elektrische Nervenreizung, S. 22, ff.) „übermaximale“ Zuckungen in ihrer Abhängigkeit von der Dauer eines den Nerven absteigend durchfliessenden elektrischen Stromes einer eingehenden Betrachtung unterzogen worden, allein in dem jetzt vorliegenden Falle soll es sich um übermaximale Zuckungen, abhängig hauptsächlich von der Stromstärke, handeln.

Ausnahmslos tritt diese Erscheinung allerdings nicht ein; man stösst bei einer Reihe von Versuchen dann und wann auf ein Präparat, welches hartnäckig die Ueberschreitung eines einmal erreichten „Maximums“ bei wachsenden Reizen verweigert. Es gelang mir jedoch nicht, die Bedingungen ausfindig zu machen, unter denen eben das Misslingen des Versuches statt hat; es ist vielleicht nicht verkehrt, individuelle Verschiedenheiten der Frösche dafür anzusprechen, indem ein Mangel von Reizbarkeit der Ausdruck für ein gewisses

Herabgestimmtsein der ganzen Nerventhätigkeit, analog dem des Gemeingefühls, sein kann. Da jedoch das Ausbleiben der Erscheinung nur Ausnahme ist und verhältnissmässig doch nur selten vorkommt, so will ich die weiteren möglichen Gründe unberührt lassen.

Zur Anstellung der Versuche bediente ich mich eines Du Bois-Reymond'schen Schlittenmagnetelektromotors mittlerer Grösse; durch Annäherung der secundären Spirale an die primäre nach einem Modus, den eine empirisch graduirte Scala vorschrieb, wurde der Reiz für jede Zuckung um eine bestimmte Anzahl von Einheiten jedes Mal verstärkt, bis das vollständige Uebereinanderstehen der beiden Rollen eine weitere Steigerung nicht mehr gestattete. Ich fand im hiesigen Laboratorium einen derartig graduirten Schlittenapparat vor, und ich erlaube mir, die Methode, nach welcher die Eintheilung gemacht worden ist, an dieser Stelle zu veröffentlichen, da dieselbe für Manchen vielleicht für Interesse sein könnte; sie gestattet nämlich, bei der allmähigen Steigerung von Reizen eine gewisse Proportionalität in dieser herzustellen, die sicherlich für viele Versuche werthvoller ist als entweder eine Steigerung der Stromstärke durch Nähern der secundären Spirale um je einen oder mehrere Centimeter an die primäre, oder gar als das eines bestimmten Planes entbehrende willkürliche Verschieben der Rollen gegen einander.

Indem man der Eintheilung des Schlittens nach Centimetern folgte, wurde vorerst für eine Reihe von Stromstärken, etwa vom Abstand 10 Centimeter an bis zur vollständigen Uebereinanderschabung der Rollen, für die Stromstärke, die einem jeden Centimeter entsprach, an einer Spiegelboussole die Ablenkung bestimmt, indem bekanntlich bis zu einer gewissen Grenze die Stromstärke dem Ablenkungswinkel proportional ist. Eine solche Versuchsreihe gestaltete sich nun z. B. folgendermassen:

Rollenabstand	Ablenkung	Differenz
10	626—640	14
9	626—648	22
8	626—658	32
7	626—678	52
6	626—709	83
5	626—742	116
4	626—785	159
3	626—828	202
2	624—858	234
1	624—892	268

Dann wurde eine zweite Bestimmungsreihe gemacht nach Herstellung oder Aenderung der Astasie in der Boussole, die eben dadurch gestattete, für

grössere Abstände wieder bedeutendere Ablenkungen zu erhalten. Diese zweite Reihe musste einige Abstände mit der ersten gemeinsam haben und gestaltete sich etwa folgendermassen:

Rollenabstand	Ablenkung	Differenz
8	202—93	109
9	200—133	67
10	185—135	50
11	187—151	36
12	192—166	26
13	187—167	20
14	192—177	15
15	194—179	15
.	.	.
.	.	.
.	.	.

Es war nun leicht möglich, nach dem Verhältnisse der in beiden Reihen vorkommenden gleichen Faktoren die Zahlen der einen Reihe auf die der andern zu reduciren und dann die so gewonnenen Werthe zur Entwerfung einer Curve zu verwenden, auf deren Abscisse die Rollenabstände nach Centimetern verzeichnet waren und deren Ordinaten den jedesmal dazu gehörigen Stromstärken entsprachen. Durch graphische Interpolation ferner war es uns schwer für die Stromstärken, welche nach einem bestimmten Modus steigenden Zahlen entsprachen, also z. B.:

1	2	3	10
10	20	30	100
100	200	300	1000 u. s. f.

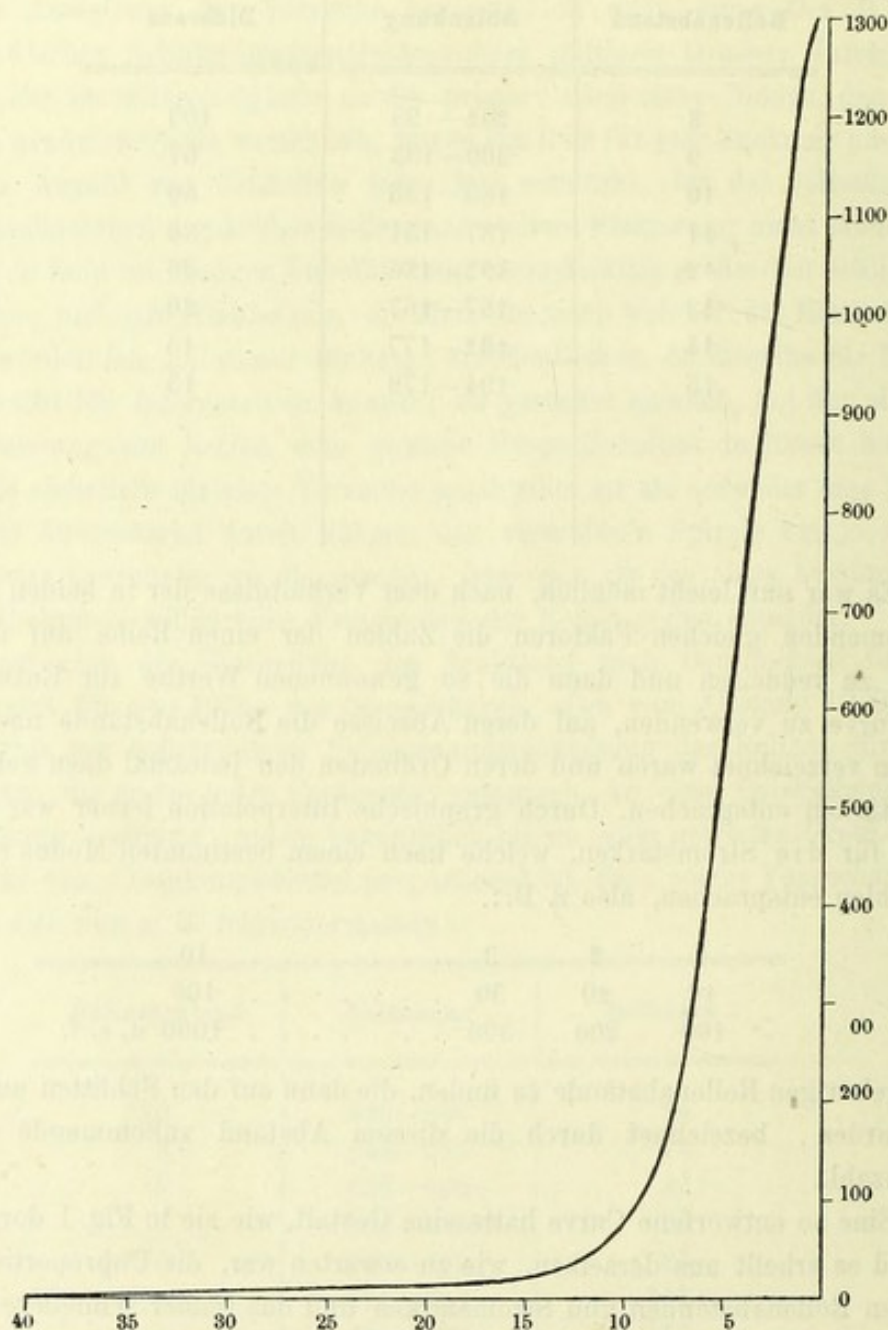
die zugehörigen Rollenabstände zu finden, die dann auf den Schlitten aufgetragen wurden, bezeichnet durch die diesem Abstand zukommende Stromstärkenzahl.

Eine so entworfene Curve hatte eine Gestalt, wie sie in Fig. 1 dargestellt ist, und es erhellt aus derselben, wie zu erwarten war, die Unproportionalität zwischen Rollenabständen und Stromstärken und das immer schnellere Wachsen der letzteren mit der Abnahme der ersteren.

In den gleich mitzutheilenden verschiedenen Versuchen wurde der primäre Strom von je 2, 3 oder 4 grossen Bunsen'schen Elementen hervorgerufen. Die Vorrichtung zum Schlusse und zur Oeffnung des primären Stromkreises war vollkommen dieselbe, wie sie von Fick in seiner Abhandlung: „Beitrag zur Physiologie des Electrotonus“ (Vierteljahresschrift der Zürcher

naturforschenden Gesellschaft, XI. Jahrgang, Heft 1) des genaueren geschildert ist; sie kommt im Principe vollständig mit dem Pflüger'schen elektromagnetischen Fallapparate überein. Das Präparat befand sich stets, falls nicht

Fig. 1.



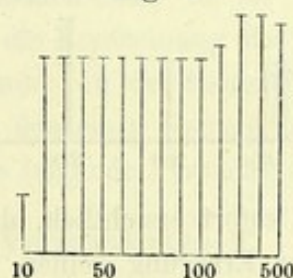
am lebenden Frosch experimentirt wurde, in der feuchten Kammer. Der durch einen jeden Reiz gesetzten Nervenenerregung entsprach immer die durch die betreffende Muskelzuckung hervorgerufene Erhebung des Stiftes am Myographionrähmchen an der berussten Platte, so dass in einfacher Weise die Höhe der senkrechten Striche in den folgenden Figuren ein Maass der stattgehabten Nervenenerregung abgibt.

Ich erlaube mir nun vorerst als Paradigmata eine kleine Zahl von Beobachtungen mitzutheilen, die aus einer grösseren Reihe von Versuchen ausgewählt sind.

Versuchsreihe I.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 2 Elemente.

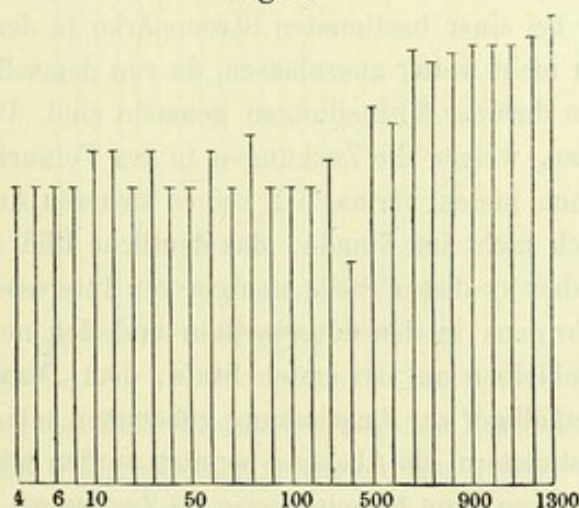
Fig. 2.



Versuchsreihe II.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; der Muskel ist mit 5 gr. belastet; zwischen je zwei Zuckungen verstreicht die Zeit von 15 Sekunden.

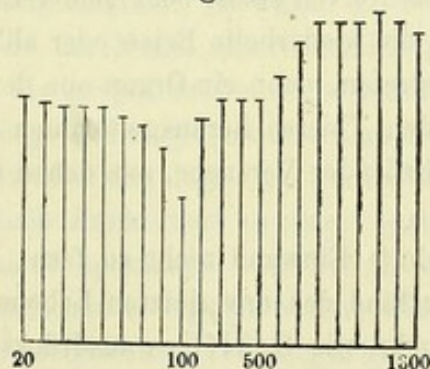
Fig. 3.



Versuchsreihe III.

Schliessungsschläge; aufsteigender Strom; 10 gr. Belastung; 15 Sekunden Pause.

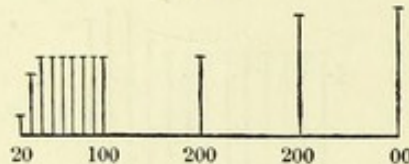
Fig. 4.



Versuchsreihe IV.

Schliessungsschläge; aufsteigender Strom; die Ordinaten sind der besseren Anschaulichkeit wegen in die Abstände vom Nullpunkt gerückt, welche der zugehörigen Stromstärke entsprechen.

Fig. 5.



Aus diesen Figuren ist sofort ersichtlich, dass das bis dahin bekannte und sogenannte Maximum der Erregung seinen Namen mit Unrecht trägt, dass, wenn man nur die Reize hinreichend verstärkt, eine weitere Steigerung der Erregung und Muskelzuckung eintritt, eben die, welche von Fick mit dem Namen der „übermaximalen“ belegt worden ist. Dass dieselbe so lange hat übersehen werden können, ist sicherlich sehr eigenthümlich, allein aus von Fick schon angeführten Gründen wohl erklärlich. Ueber das Ausbleiben jeglicher Zuckung bei einer bestimmten Stromstärke in der Versuchsreihe III habe ich mich hier nicht weiter auszulassen, da von demselben Forscher schon an mehreren Orten darüber Mittheilungen gemacht sind. Ueber die Natur der Unregelmässigkeiten, welche die Zuckungen in der Versuchsreihe II während des ersten Maximums bieten, vermag ich keinen sicheren Aufschluss zu geben, allein sie sind auch nicht im Stande, das deutliche Bild der ersten Stufe zu verwischen und daher an dieser Stelle weniger von Interesse.

Es würde übrigens in den mitgetheilten und den noch mitzutheilenden Reihen das Stehenbleiben auf der ersten Stufe, dem „Maximum“, durch die Zuckungen weit auffälliger zur Anschauung gekommen sein, wenn die Rollenabstände nach Centimetern als Abscisse benutzt worden wären und nicht die Stromstärken. Es wären dann beispielsweise 10 Zuckungen zu verzeichnen gewesen, wo im letzteren Fall nur 4 statt hatten.

Das Phänomen ist nicht Folge der Ermüdung oder des Absterbens. Um dem Einwand zu begegnen, dass die Erscheinung nur resultire aus einer Modifikation des Nerven selbst oder seiner Erregbarkeit, herrührend von den Veränderungen, die wiederholte Reize oder all' die Umstände hervorrufen können, welche eintreten, wenn ein Organ aus dem ineinandergreifenden Mechanismus des lebenden Thieres herausgenommen ist, dienen wiederum eine Reihe gleich mitzutheilender Versuche, aus denen ich ebenfalls nur einige auswähle.

Es liegt der erwähnte Einwand nicht so fern, denn es ist ja bekannt, dass nicht gerade der Zustand des unverletzten Lebens die grösste Erregbarkeit bedinge, dass vielmehr, wie Schiff es ausdrückt, „manche Antriebe zu

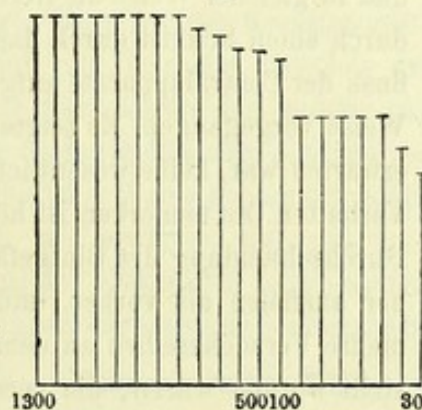
innern Veränderungen des Nerven, denen während des Lebens das mit grösserer Zähigkeit festgehaltene Gleichgewicht Trotz bietet, sich in einer späteren Periode des Verfalls mit grösserem Erfolge wiederholen können.“

Wenn man die Reizstärken, die eben wachsend die übermaximalen Zuckungen hervorgerufen hatten, nun in derselben Stufenfolge statt wachsen allmählig bis zu dem Punkt abnehmen liess, wo sie keine Zuckungen mehr auslösten, so musste sich, falls die Erscheinung des Ueberschreitens des sogenannten Maximums wirklich nur von der Reizstärke abhängig ist, wiederum dieselben Erregungsgrade bei denselben Reizstärken einstellen. Das ist nun auch wirklich der Fall, wie die folgende Versuchsreihe lehrt:

Versuchsreihe V.

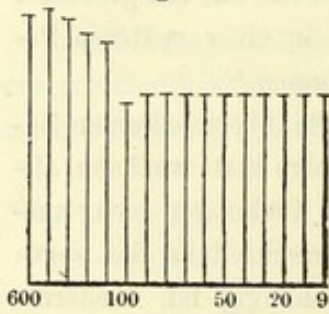
Schliessungsschläge ; absteigender Strom ; 4 Elemente ; 5 gr. Belastung ; 20 Sekunden Pause. Es ist nur der rückgehende Theil der Reihe abgebildet.

Fig. 6.



Um aber ferner darzuthun, dass die vorliegende Erscheinung dem Leben angehöre und nicht eine Folge von Zuständen sei, die, gewisser Fesseln ledig, sich nun nach ihnen eigenthümlichen, nur ihnen innewohnenden, von weniger Faktoren abhängigen Gesetzen abspielen können, war es geboten, am lebenden Thiere dieselbe Regelmässigkeit dieses Verhältnisses zwischen Reizstärke und Erregungsgrad nachzuweisen. Die folgenden Reihen zeigen evident ein gleiches Verhalten wie die oben mitgetheilten. Es wurde in der bekannten Weise an einem Frosch an einem Bein der *Musc. gastrocnemius* präparirt und an seine Sehne das Häkchen des Myographionrähmchens befestigt; dann am Oberschenkel der Nerv blossgelegt und möglichst direct an denselben die aus feinen Drähten bestehenden Elektroden angelegt; der ganze Frosch aber unter möglichster Schonung aller seiner Functionen an einem passenden Rahmen derart befestigt, dass er durch seine spontanen oder auf die elektrischen Reizungen folgenden Bewegungen möglichst wenig im Stande war Einfluss zu gewinnen auf den senkrecht zur Axe des Beines herabhängenden frei präparirten Muskel.

Fig. 7.

**Versuchsreihe VI.**

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5 gr. Belastung; 15 Sec. Pause; nur der rückgängige Theil ist abgebildet.

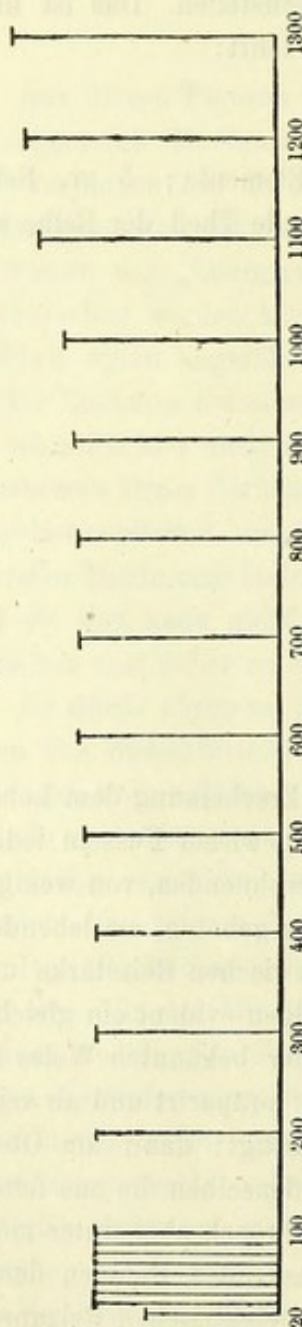
Versuchsreihe VII.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5. gr. Belastung; 15 Sec. Pause. In die Abstände vom Nullpunkt gerückt, welche den Stromstärken entsprechen.

Um ferner den Einfluss der Blutcirculation und den des Zusammenhanges des gereizten Nerven mit den Centralorganen zu studiren, wurde erst eine Versuchsreihe in der oben beschriebenen Art angestellt, dann die Arterien und Venen durchschnitten und in gleicher Weise die Reizstärken variiert, endlich durch einen Schnitt durch das Rückenmark der Einfluss der Centralapparate aufgehoben und in gleicher Weise vorgegangen. Es zeigte sich aber, wie auch zu erwarten war, keine wesentliche Veränderung in dem Verhalten. Zu bemerken ist höchstens, dass nach der Durchschneidung der Blutgefässe die Zuckungen höher ausfielen als vorher, und dass, nachdem schon mehrere Versuchsreihen an demselben Präparat angestellt worden waren, die verschiedenen Stufen sich allmählig verwischten. Es dürfte aber nach alledem nicht zweifelhaft sein, dass man es zu thun hat mit Verhältnissen, die im Leben ihre Analogien finden.

Das Phänomen kommt nicht dem Muskel allein zu. Es wäre denkbar — und so musste man sich früher die Thatsache auch erklären — dass entweder der Nerv nicht im Stande wäre, Reize, die ein bestimmtes Maass überschreiten, zu Erregungen zu verwerthen, oder dass der Muskel unfähig sei, auf die ein bestimmtes Maass überschreitenden Erregungen mit einer grösseren Zuckung zu antworten: man sprach daher von einem Zuckungsmaximum. Da dieses, wie wir sahen, in dem früher angenommenen Sinne nicht existirt, so fällt diese letzte Alternative von selber fort. Wir sehen, dass der Muskel es wohl vermag, sich auf verstärkten Reiz selbst über ein gewisses „Maximum“ zusammen zu ziehen, bis zu

Fig. 8.



Wir sehen, dass der Muskel es wohl vermag, sich auf verstärkten Reiz selbst über ein gewisses „Maximum“ zusammen zu ziehen, bis zu

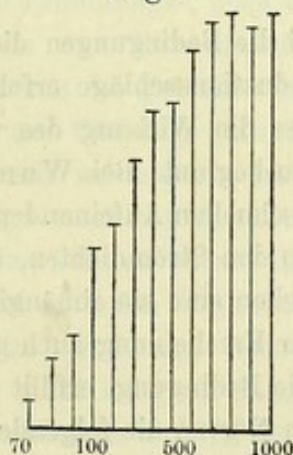
welcher Gränze lassen wir für's Erste dahingestellt, dass also im Muskel an und für sich ein Hinderniss nicht liegen kann, ebenso wenig aber im Nerven, durch dessen Vermittlung ja der Vorgang nur stattfinden kann. Es fragt sich aber doch: Ist es der Muskel an und für sich nicht schon, der die vorliegende Erscheinung bietet, fällt dem Nerv nur die Vermittlerrolle zu oder antwortet der Muskel für sich auf ähnliche Reize in anderer Weise; mit anderen Worten: ist unsere Erscheinung eine idiomuskuläre oder eine neuromuskuläre? Um diese zwei Möglichkeiten einer Entscheidung zu unterwerfen, war es nothwendig, den Einfluss des Nerven zu eliminiren und den Muskel direct in ähnlicher Weise zu reizen. So lange man dieses that bei intacten intramuskulären Nervenenden, wäre, falls die Erscheinung gleichmässig aufträte, kein sicherer Schluss erlaubt gewesen; wenn man jedoch die Lebensfähigkeit des Nerven und seiner Enden im Muskel vernichtete und dann reizte, so war zu einer einfachen Entscheidung zu gelangen.

Wenn wir auch im Curare kein Mittel besitzen, das die intramuskulären Nervenenden sicher ihrer Function beraubt, so war doch ein Versuch mit demselben nicht unangezeigt; ein negatives Resultat gestattete dann einen Schluss a fortiori. Während nun ein Bein des Frosches durch Unterbinden vor der Curarewirkung geschützt war, wurde das andere zusammen mit dem ganzen Organismus vollständig in den gelähmten Zustand versetzt. Das nicht curarisirte Präparat, in gewöhnlicher Weise behandelt, zeigte die übermaximalen Zuckungen und die Stufen wie erwartet, während der curarisirte Muskel, direct gereizt durch Einführung der Elektroden in die contraktile Substanz selbst, allmählig wachsende Zuckungen darbot ohne jegliche Abstufungen.

Versuchsreihe VIII.

Schlussungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5 gr. Belastung der curarisirte Muskel direct gereizt.

Fig.9.



Um die durch die Polarisation möglicherweise im Nerven und Muskel herbeigeführten Veränderungen zu neutralisiren, wurde einer jeden durch

einen Schliessungsschlag erzeugten Erregung sofort eine durch einen Oeffnungsschlag erzeugte nachgesendet. Bei dieser Art von Reizung waren die Zuckungen bei Oeffnungsschlägen kleiner als die bei Schliessungsschlägen, während bei der Reizung des Nerven die Oeffnungsschläge grössere Zuckungen auslosten, als die Schliessungsschläge bei derselben Stellung der secundären Spirale, wenigstens bei den grösseren Stromstärken.

Ebenso wenig konnte ferner das Phänomen hervorgerufen werden, wenn man am lebenden Thiere den Muskel direct durch Einführen der Electroden in denselben reizte. Es ist also als erwiesen anzusehen, dass wir es mit einer neuromuskulären und nicht mit einer idiomuskulären Erscheinung zu thun haben.

Das Phänomen ist nicht identisch mit den von Wundt und Munck beschriebenen Modificationen. Wundt sagt in seiner Abhandlung „über secundäre Modification der Nerven“ (Reichert und Du Bois-Reymonds's Archiv, 1859, S. 539, ff.);

„Lässt man Schliessungs-Inductionsschläge von absteigender Richtung bei einer so gewählten Entfernung beider Rollen, dass gerade eine schwache Zuckung eintritt, mit solcher Raschheit sich folgen, dass immer einige Secunden nach Beendigung der Zuckung ein neuer Inductionsschlag einwirkt, so sieht man die Grösse der Zusammenziehung immer mehr zunehmen, bis sie das Zuckungsmaximum erreicht.“

Wundt findet dann weiter, dass es eine Grenze zwischen Zuckung und Tetanus nicht gebe, und sagt ferner (S. 541);

„Nimmt man die Ströme stärker, so z. B., dass die Inductionsschläge beider Richtungen das Zuckungsmaximum veranlassen, so verhält sich die Sache im Wesentlichen ganz ähnlich: man sieht hier das Zuckungsmaximum anfangs zunehmen, und zwar für beide Richtungen, und dann nimmt die aufsteigende Zuckung ab, während die absteigende noch im Wachsen begriffen ist.“

Wie man sieht, so sind die Bedingungen dieses Versuches total andere als in unserm Fall. Unsere Inductionsschläge erfolgen in derartigen zeitlichen Abständen von einander, dass die Wirkung des vorhergehenden aufgehoben ist, während die des folgenden beginnt. Bei Wundt sind die übermaximalen Zuckungen abhängig von der schnellen Aufeinanderfolge der einzelnen Schläge, von dem schnellen Wechsel in den Stromdichten, unabhängig von der Stärke des Stromes; in unsern Versuchen sind sie abhängig hauptsächlich von dieser; wir sprechen daher bei unserer Erscheinung auch gar nicht von einer „Modification“, bei welcher eben die Bedingung erfüllt sein muss, dass auf einen durch Erregungen modificirten Nerven die folgenden Reize anders wirken, als sie ohne diese vorhergegangenen Erregungen wirken würden. Wundt sagt zudem in seinen „Bemerkungen zu dem Aufsätze des Hrn. Dr. H. Munck

u. ff. »Reichert's Archiv 1861, S. 782: »Ich habe gefunden, dass 10—15 Secunden nach Einwirkung des Inductionsschlages die Modifikation sich nicht mehr merklich geltend macht und daher auch die Häufung der Modificationswirkung ausbleibt.« In unserm Fall tritt — man kann es mit Gewissheit behaupten — eine jede Zuckung unabhängig von der andern ein; vollkräftig beweisend dafür ist eben die schon oben angeführte Thatsache, dass, wenn man die Stromstärken statt wachsen sich mindern lässt, jedesmal denselben Stromstärken wieder dieselben Muskelzuckungen entsprechen.

Munck nun meint (»Untersuchungen über die Leitung der Erregung im Nerven«, Reichert und du Bois-Reimonds's Archiv, 1860, S. 798 ff.; 1861, S. 425, ff.; 1862, S. 1, ff.), dass das beobachtete Wachsen des Erregungsmaximums Folge sei des überhaupt beobachteten Ansteigens des Erregungsmaximums mit der Zeit, während Wundt es ansieht als Folge einer sogenannten secundären Modification. Wie dem aber auch sein möge — beide Forscher haben für ihre Anschauung eine Reihe von Gründen und Versuchen ins Feld geführt — an dieser Stelle soll es nur darauf ankommen zu erweisen, dass Munck es mit einer andern Thatsache zu thun hatte als der in der vorliegenden Untersuchung beschriebenen. Munck sagt (1860, S. 810): »Das Erregungsmaximum steigt in der ersten Zeit nach der Trennung des Nerven vom lebenden Organismus sehr rasch beträchtlich an, um dann erst langsam zu sinken.« Ferner (1861, S. 436): »Nie, wenn eine Stunde seit dem Tode des Frosches verflossen war, nahm das Erregungsmaximum an Grösse zu. Es kann somit keinem Zweifel mehr unterliegen, dass das Ansteigen des Erregungsmaximums, welches wir beobachtet haben, eine einzig und allein von der Zeit abhängige Veränderung desselben gewesen ist.« Es liegt auf der Hand, dass die hier beschriebene Beobachtungsreihe ganz anderer Natur ist als die unsrige; Munck selbst spricht es klar aus, dass er es nur mit postmortalen Erscheinungen zu thun habe, während wir es uns ja schon oben angelegen sein liessen zu erweisen, dass weder ein Ermüdungs-, noch ein Absterbe-Phänomen vorliege.

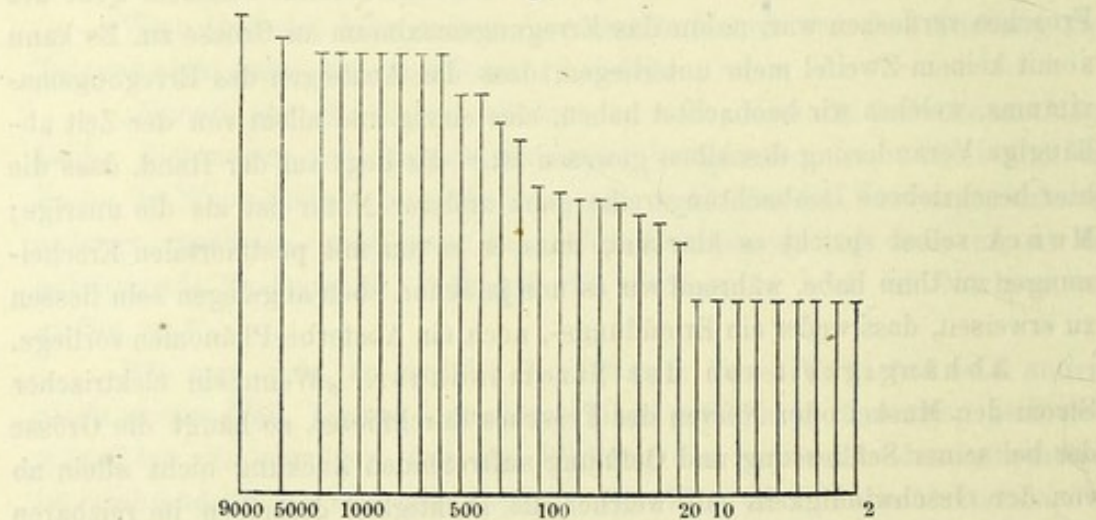
Abhängigkeit von der Stromesdauer. »Wenn ein elektrischer Strom den Muskel oder Nerven des Frosches durchfliesst, so hängt die Grösse der bei seiner Schliessung und Oeffnung auftretenden Zuckung nicht allein ab von der Geschwindigkeit, mit welcher die Dichtigkeit desselben im reizbaren Gebilde sich ändert, sondern auch von der Zeit, während welcher er dasselbe in constanter Dichtigkeit durchfliesst.« Unter diesen allgemeinen, von Fick in seinen »Beiträgen zur vergleichenden Physiologie der irretablen Substanzen (Braunschweig 1863, S. 32)« erwiesenen Satz stellt sich auch die vorliegende Erscheinung. Sie ist also nicht lediglich abhängig von der Stromstärke, wie dargethan wurde, sondern ebenfalls von der Stromdauer. Wir beobachteten sie hauptsächlich bei den Erregungen, welche durch Schliessungsschläge, dagegen sehr selten und nur unausgesprochen bei solchen, welche durch Oeffnungs-

schläge hervorgerufen wurden. Schon das spricht für die Annahme, dass in der kürzeren Dauer des Oeffnungsschlages der Grund für das Ausbleiben der Steigerung des Erregungsmaximums zu suchen sei. Gekräftigt aber wird diese Annahme noch dadurch, dass, wenn man einen Kettenstrom analog wirken lässt, die Erscheinung in auffallenderer Weise zur Geltung gelangt, wenn er von längerer, als wenn er von kürzerer Dauer ist. In dem letzteren Falle bleibt sie sogar häufig aus, ist jedoch an demselben Präparat darstellbar, wenn man nur den Strom länger einwirken lässt. Die Versuche zu diesem Zwecke werden derart angestellt, dass sich der Schluss und die Oeffnung des Stromes durch den Fick'schen Spiralrheotom (Medicinische Physik, 2. Aufl. 1866, S. 425, ff.) herstellte, bei dem man durch Verschieben eines Messingplättchens mit Leichtigkeit die Stromdauer variiren kann. Die Stromstärke wurde vergrößert und verringert durch einen in den primären Strom eingeschalteten Stöpselrheostaten, an welchem man durch Herausziehen und Hineinstecken der Stöpsel den Widerstand planmässig wachsen und abnehmen lassen konnte.

Versuchsreihe IX.

Am lebenden Frosch; 20 kleine Grove'sche Elemente; 15 Sec. Pause; Stromdauer verhältnissmässig lang.

Fig. 10.



Da eine Summirung der Zuckungen, wie Helmholtz nachgewiesen hat, statt finden kann, so war zu zeigen, dass bei Anwendung des Kettenstromes in dieser Summirung nicht der Grund der Erscheinung liege. Es wurde daher eine Stromesdauer von einer Secunde angewendet, die zwischen der Schliessungs- und Oeffnungs-Zuckung verstrich, und es boten nun die ersteren allein schon die Erscheinung der Stufen und die Erhebungen über das „Maximum“ dar. Meist waren die Oeffnungs-Zuckungen kleiner als die Schliessungs-Zuckungen.

Um zu untersuchen, wie weit sich durch stärkere Reize die Erregungen steigern liessen, und um eine Gesetzmässigkeit in der Art dieser Steigerungen in der Aufeinanderfolge der Stufen ausfindig zu machen, wurden mit einem sehr grossen Inductionsapparate dieselben Versuchsreihen durchexperimentirt; allein es gelang nicht, ein positives Ergebniss zu statuiren.

Bei all' diesen Versuchen spielen eine so grosse Reihe von Umständen mit, die wir noch nicht im Stande sind zu ermessen, und welche die Resultate trüben, dass die Auffindung der Gesetzmässigkeit in den Erscheinungen dadurch sehr erschwert wird.

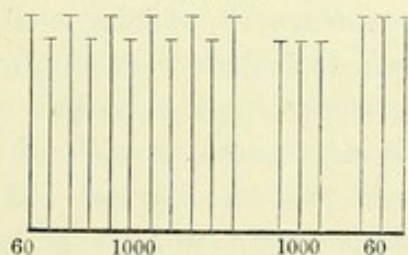
Aus den vielerlei sich darbietenden Unregelmässigkeiten, die sich aber mit einer gewissen Constanz dann und wann wiederholten, sei es gestattet, folgende zwei anzuführen:

1. Ein stärkerer Reiz löste oft mit auffallender Regelmässigkeit eine geringere Muskelzuckung aus als ein schwächerer, und wenn man diese zwei Reize dicht hintereinander abwechselnd wirken liess, so kehrte dieselbe Erscheinung stets wieder. Als Beispiel möge folgender Versuch dienen:

Versuchsreihe X.

Schliessungsschläge: absteigender Strom; 10 gr. Belastung; 20 Secunden Pause; die kleineren Zuckungen erfolgten immer bei einer Stromstärke von 1000, die grösseren bei einer von 60.

Fig. 11.

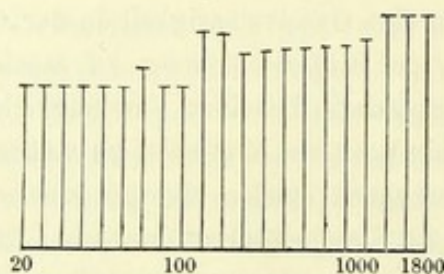


2. Es trat manchmal, nachdem das Maximum überschritten war und übermaximale Zuckungen sich eingestellt hatten, bei stärkeren Reizen auf eine weitere Verstärkung dieser nicht ein Gleichbleiben oder noch eine Vergrösserung der Muskelzuckung, sondern eine Verkleinerung derselben ein, die aber dann, nachdem sie durch eine gewisse Strecke der Reizscala hindurch ange dauert hatte, wieder einer Vergrösserung, entsprechend den weiteren stärkeren Reizen, Platz machte. Ein Beispiel bietet folgender Versuch:

Versuchsreihe XI.

Am lebenden Frosch; absteigender Strom; Schliessungsschläge; 5 gr. Belastung; 15 Secunden Pause; 3 Elemente. Es kehrte in 4 nacheinander angestellten Versuchen an demselben Präparate stets dieselbe Senkung bei derselben Stromstärke wieder.

Fig. 12.



Die Resultate dieser Untersuchung wären in folgende Worte zusammenzufassen:

Die Muskelzuckung wächst nur bis zu einer gewissen Grenze (erstes Maximum) proportional dem sich verstärkenden Reize;

es folgt dann auf wachsende Reize ein zeitweiliges Stehenbleiben der Muskelzuckung auf einer bestimmten Stufe;

auf ferner wachsende Reize erscheinen »übermaximale« Zuckungen;

Diese sind nicht Folge postmortalen Veränderungen im Muskel und Nerven, nicht Folge der Ermüdung oder einer wie immer gearteten »Modification;« sie sind abhängig von der Stärke des Reizes, von der normalen Function des Nerven und von der Dauer des Stromes.

Februar 1867.

IV.

Die Geschwindigkeitskurve in der Arterie des lebenden Menschen.

Von A. Fick.

(Hierzu Taf. III.)

Durch den Anblick einer von Herrn Dr. Ris zu therapeutischen Zwecken gebrauchten Vorrichtung bin ich auf eine Methode gekommen, mittels deren man am lebenden Menschen wesentliche Aufschlüsse über die Blutbewegung erhalten kann. Wenn mich nicht Alles täuscht, so kann diese Methode für Physiologie und Pathologie eben so fruchtbringend werden, wie die Sphygmographie, welche sie nicht etwa zu ersetzen, sondern zu ergänzen bestimmt ist, denn sie zielt auf die Ermittlung der zeitlichen Schwankung einer anderen Grösse ab. Sie gibt diese zeitliche Schwankung in absolutem Masse, und darin ist sie der Sphygmographie wesentlich überlegen.

Das unmittelbare Ergebniss der Anwendung meiner Methode ist eine Kurve, in welcher sich die Volumänderung eines Körperabschnittes, z. B. des Armes, im Laufe der Zeit darstellt. Es wird dies folgendermassen bewerkstelligt: Der Arm wird in einen Cylinder von Zinkblech, worin er gerade bequem Platz hat, eingelegt. Der Verschluss am offenen Ende des Cylinders wird durch einen etwa handbreiten Kautschukring vervollständigt, der sich dem Arme einerseits und dem Rande des Blechgefässes andererseits genau anschliesst. Er muss natürlich von so dünnem Kautschuk sein, dass er keinen den Blutkreislauf irgendwie beeinträchtigenden Druck auf den Arm ausübt. Ein solcher Druck ist auch für den dichten Verschluss nicht nöthig, da der Kautschukring sich ventilartig anlegt, indem, wie sogleich ersichtlich werden wird, der hydrostatische Druck im Inneren des Gefässes niedriger als der äussere Atmosphärendruck steht. Das Blechgefäss hat noch zwei mit Zargen versehene Oeffnungen, die eine ist nach oben gekehrt und dient zum Einfüllen von Wasser, die andere ist nach der Seite gewendet, in ihr steckt ein Glasrohr, das sofort nach unten ziemlich tief umbiegt, dann Uförmig wieder aufwärts gebogen und oben offen ist. Der Durchmesser dieses Rohres beträgt etwa 10^{mm}.

Ist der Arm in das wagrecht liegende Gefäss eingebracht und die Kautschukkappe über den Arm gestreift, so wird durch die ersterwähnte Oeffnung Wasser — natürlich von behaglicher Temperatur — eingegossen, und wenn das Gefäss voll ist, die Oeffnung mit einem genau schliessenden Korkpfropf verschlossen. Jetzt wird noch ein etwas weiterer Blechkranz über den freien Rand des Gefässes vorgeschoben und der ringförmige Raum zwischen ihm und dem Kautschukring mit weichem Thon ausgefüllt, so dass der Kautschukring, wo er frei über den Zwischenraum zwischen dem Arm und dem Gefässrande überspringt, nicht in Schwingungen gerathen kann. Alle diese Manipulationen sind in weniger als 5 Minuten bequem auszuführen. Man sieht jetzt das Wasserniveau im offenen Glasrohre mit dem Pulse isochrone Schwankungen machen, an welchen man meist auch schon ohne besondere Hilfsmittel einen diastolischen Rhythmus wahrnimmt. Den mittleren Stand des fraglichen Wasserniveaus hat man ganz in seiner Gewalt durch kleine leicht ausführbare Lageänderungen des Armes. Steht es im Mittel zu hoch, so zieht man dem Arm eine Spur aus dem Gefässe zurück. Man richtet es zweckmässig so ein, dass der mittlere Stand des Niveau's tiefer liegt als das Gefäss, so dass also der Druck im Innern des Gefässes vom Atmosphärendruck übertroffen wird.

Die Schwankungen des Niveaus geben nun offenbar die Schwankungen des Armvolums, soweit derselbe vom Gefässe umschlossen ist, vollkommen getreu wieder, und es gilt also nur noch, sie graphisch zu registriren. Zu diesem Zwecke dient ein leichter, auf das Niveau gesetzter Schwimmer, der seine Bewegungen an der Trommel des Kymographion anzeichnet. Er besteht aus einem kreisrunden Korkplättchen von etwa 2^m^m Höhe, dessen Durchmesser nur sehr wenig kleiner ist als der Durchmesser des Glasrohres, so dass zwischen ihm und der Glaswand ein enger kapillarer ringförmiger Raum übrig bleibt. In das Korkplättchen ist ein dünnes Schilfstäbchen senkrecht eingesteckt von etwa 20^{cm} Länge. Einige Centimeter über dem Korkplättchen ist an das Schilfstäbchen eine feine Nähnadel quer angekittet, deren Länge eine Spur kleiner ist als der Durchmesser des Rohres. Noch einige Centimeter höher ist eine zweite ebensolange Nadel an das Schilfstäbchen angekittet, so dass die durch sie und das Stäbchen gelegte Ebene senkrecht steht zu der Ebene, die durch die erste Nadel und das Stäbchen bestimmt wird, oder wie man auch sagen kann, die beiden Nadeln überkreuzen einander senkrecht. Wieder einige Centimeter höher, ist endlich wieder eine der ersten parallele Nadel an das Stäbchen befestigt. Durch diese drei Nadeln wird das Schilfstäbchen sicher und doch mit sehr geringer Reibung in dem Rohre gerade geführt. An der Spitze, die über das Rohr herausragt, trägt das Schilfstäbchen ein queres ebenso leichtes und kürzeres Stäbchen, an dessen einem Ende eine kleine Nadelspitze zum Zeichnen angekittet ist. Um diese Spitze leise an die Trommel des Kymographion angedrückt zu halten, dient der ebenso sinnreiche als einfache Kunstgriff Ludwig's,

nämlich ein leichtes Senkblei, das der Axe der Trommel parallel herab hängt *).

Sind die beschriebenen Vorrichtungen zusammengestellt, die Trommel des Kymographion mit einem berussten Papierblatt überzogen und in Gang gesetzt, so zeichnet der Stift des Schwimmers auf dieselbe eine Kurve, welche ohne Zweifel ganz vollkommen treu die Niveauschwankungen des Wassers in dem Glasrohre wieder gibt. Wer den Versuch einmal gesehen hat, wird mit dem besten Willen keine Spur von Eigenschwingungen des Schwimmers entdecken können. Die Schwankungen des Wasserniveaus ihrerseits müssen nothwendig genau entsprechen den Aenderungen im Volum des in das Gefäss hineinragenden Theiles vom Arm, da Eigenschwingungen der Wassermasse, die rings von vollkommen starren Wänden umgeben ist, absolut unmöglich sind.

Die Aenderungen des Volums des in das Gefäss hineinragenden Theiles vom Arm sind nun durch verschiedene Ursachen bedingt. Vor Allem kann offenbar eine Verschiebung des Armes im Ganzen sehr ausgiebige Veränderungen dieses Volums hervorbringen. Drückt man den Arm tiefer ein, so wird das Volum des im Gefässe enthaltenen Theiles des Armes durch bisher ausserhalb befindlich gewesene Theile vergrössert. Im entgegengesetzten Falle wird es verkleinert. Zweitens kann der durchschnittliche Blutgehalt des Armes im Laufe der Zeit variiren, was sich ebenfalls im Niveaustande in der Glasröhre zeigen wird. Endlich drittens aber ändert sich der Blutgehalt periodisch im Tempo des Herzschlages. Diese letzteren Aenderungen sind es, denen wir hier ausschliesslich unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Sie sind in der Kurve leicht von den Andern zu unterscheiden, welche weit langsamer geschehen, und daher nur auf die mittlere Lage ganzer Reihen von Wellen einen Einfluss haben. Die Volumänderungen in Folge von Bewegungen des ganzen Armes lassen sich bei einiger Uebung fast vollständig vermeiden. Zur weiteren Discussion der Resultate kann man ohnehin immer nur einzelne Wellen brauchen und man wählt aus einer grössern Reihe dazu eine solche aus, die mit ihren nächsten Nachbarn auf gleicher Höhe liegt. Die Zulässigkeit dieses Verfahrens wird sich am besten zeigen an der konkreten Anschauung der Kurven selbst und ihrer Discussion.

Ich habe mich bemüht, mein Verfahren auch auf andere Körperabschnitte als den Arm anzuwenden. Namentlich wäre es mir, aus später einleuchtenden Gründen, wünschenswerth gewesen, einen Abschnitt zu untersuchen, welcher das ganze Blut aus einem directen Aortenast empfängt. Ich liess daher ein Gefäss machen, in welches man die beiden Beine einstellen konnte. Um den Rand wurde ein Kautschukring gelegt, der in der Hüftgegend um den Leib anschloss. Trotz vielfältiger Bemühung ist es mir nicht gelungen, an diesem Ap-

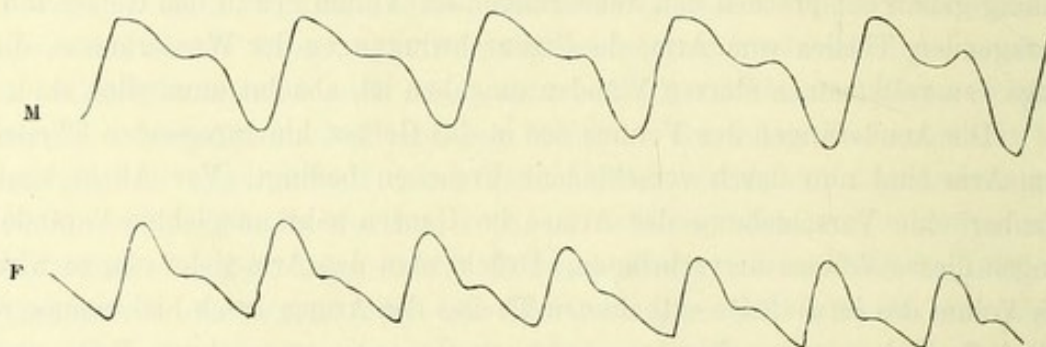
*) Siehe meine medic. Physik 2. Aufl. S. 132.

parat brauchbare Resultate zu erzielen. Ich versuchte es, den Kautschukring mit Gips zu umgiessen, aber auch dies blieb ohne Erfolg.

Wir müssen uns für diesmal mit den am Arm gewonnenen Resultaten begnügen. Ich behalte mir indessen vor, auf Versuche an andern Körpertheilen später zurückzukommen.

Wir wollen nun zuvörderst die nach der beschriebenen Methode am Arm gewonnene Kurve betrachten. In Fig 1 lege ich zwei Beispiele vor von 2 ver-

Fig. 1.



schiedenen, vollkommen gesunden und kräftigen Männern. Die erste Kurve *M* rührth von meinem Assistenten Herrn J. J. Müller, 21 Jahre alt, 1623^{mm} hoch, 57 Kgr. schwer, während die Kurve gezeichnet wurde, hatte er 72 Pulsschläge in der Minute. Die zweite Kurve rührt von mir selbst her. 37 Jahre alt, 1717^{mm} hoch, 64 Kgr. schwer. Während die Kurve gezeichnet wurde, hatte ich 77 Pulse in der Minute. Trotz der sehr verschiedenen Körperbeschaffenheit der beiden Versuchspersonen zeigen doch die Kurven genau denselben Charakter, und zwar fällt wohl jedermann sofort die Aehnlichkeit unserer Kurve mit der Druckkurve auf, wie sie Mareys Sphygmograph zeichnet, wenn man ihn an der arteria radialis applicirt. (Noch ähnlicher der sphygmographischen Kurve ist unsere Volumkurve am Vorderarm genommen, wie sich später zeigen wird.) Die absolute Höhe der Wellen, welche in unseren Kurven nicht von den Versuchsbedingungen abhängt, sondern den genauen Ausdruck der wirklichen Volumänderungen bildet, ist bei *M* grösser als bei *F*. In andern Fällen, wir werden solche noch weiter unten vorführen, war umgekehrt bei meinen Kurven die absolute Höhe der Wellen bedeutender, als bei denen von Hr. Müller. Dieser Umstand kann durchaus nicht etwa die Zuverlässigkeit unserer Methode verdächtigen. Im Gegentheil ist es ja von vorn herein höchst wahrscheinlich, dass die Volumschwankungen eines Körpertheiles, je nach der Energie der Herzschläge bei derselben Person bald grösser bald kleiner ausfallen.

Wir wenden uns jetzt der Hauptfrage zu, wie sich unsere Kurven verwenden lassen, um etwas über die Geschwindigkeit des Stromes in den Arterien dar-

aus zu lernen? Unsere Kurve gibt die Variation des Volumens des Armes in der Zeit. Natürlich haben wir hier, wie schon angedeutet wurde, ganz ausschliesslich die Volumänderungen ins Auge zu fassen, welche durch den Blutstrom in vollkommen stationärem Zustande bedingt sind. Man erkennt diese Volumänderungen an dem Tempo ihrer Periodicität, welches selbstverständlich mit dem Tempo des Herzschlages genau zusammenstimmen muss. Wir suchen also ein Kurvenstück aus, in welchem die tiefsten Punkte des Wellenthales auf merklich gleichem Niveau liegen. Dies ist der Beweis, dass am Ende der Herzrevolution vor Beginn der neuen Systole das Volum des Armes wieder dasselbe ist, wie zu Anfang. Dass also während der Dauer der Herzrevolution ebensoviel Blut aus dem Arm heraus- als hineingeflossen ist., d. h. dass der Blutkreislauf stationär war und dass auch keine andere Ursache von stets gleichem Sinne und längerer Periode im Spiele war.

Wir wollen die ferneren Betrachtungen an ein konkretes Beispiel anknüpfen. In Fig. 8 auf Taf. III ist die ausgezogene Kurve (*aa.*) eine den gestellten Anforderungen genügende Welle, zehnfach vergrössert. Sie ist am Arme von Hr. Müller gewonnen, jedoch nicht aus der in Fig. 1 *M* gezeichneten Reihe. Da gerade 60 Herzschläge in der Minute erfolgten, so entspricht die ganze Abscissenlänge von 164^{mm} einer Secunde, und 1^{mm} Abscissenlänge entspricht einer Zeit von $0.0061''$. Da die Röhre, in welcher das Niveau schwankte, $105.6 \square^{\text{mm}}$ Querschnitt hatte, so entspricht 1^{mm} Ordinatenhöhe in der vom Schwimmer selbst gezeichneten Originalkurve einer Volumänderung von 105.6 Cubikmillimeter und ein Millimeter in der uns vorliegenden, zehnfach vergrösserten Copie entspricht demnach einer Volumänderung von 10.56 Cubikmillimeter. Der Anfang unserer Kurve entspricht offenbar einem Zeitpunkte kurz nach Beginn der Herzkammersystole, d. h. dem Zeitpunkte, in welchem sich die Systole in der arteria axillaris bemerklich macht. Nun nimmt das Volum des Armes zu, bis zu einem der Abscissenlänge 35^{mm} entsprechenden Augenblicke, der also $35 \times 0.0061 = 0.21''$ später als der Anfangszeitpunkt ist. Die ganze Zunahme des Volums beträgt etwa 781 Kubikmillimeter der Ordinatenlänge von 74^{mm} entsprechend. Diess heisst mit andern Worten, während der in Rede stehenden $0.21''$ sind 781 Kubikmillimeter Blut mehr in den eingeschlossenen Theil des Armes hinein- als herausgeflossen. Hinein fliesst nun Blut durch die Querschnitte aller der Arterien, welche die Ebene des Randes unseres Zink-Gefässes durchsetzen. Unter ihnen ist der Stamm der Axillaris die mächtigste, alle übrigen sind aber ebenfalls Aeste derselben Arterie, die nicht weit oberhalb von ihr abgehen. Heraus fliesst Blut durch die entsprechenden Venen. Wenn wir uns also etwas oberhalb der Ebene des Randes von unserm Gefässe einen Querschnitt der arteria und vena axillaris *)

*) Sind deren zwei vorhanden, so kann man sie immerhin vereinigt denken.

denken, so können wir ohne grossen Fehler annehmen, dass der Unterschied der Blutquanta, welche während einer bestimmten Zeit diese beiden Querschnitte durchsetzen, die Volumänderungen des im Wasser befindlichen Theiles des Armes ausmachen. Fliesst während einer bestimmten Zeit mehr Blut durch den Arterienquerschnitt hinein als durch den Venenquerschnitt heraus, so muss das Volum zunehmen, — unsere Kurve muss steigen, — wie in den Abschnitten von 0 bis 35 und von 82 bis 118. Fliesst umgekehrt weniger Blut durch den betreffenden Arterienquerschnitt hinein als durch den Venenquerschnitt heraus, so muss das Volum abnehmen, — die Kurve muss sinken, wie in den Abschnitten von 35 bis 82, und von 118 bis 164. Bemerken wir nun, dass wir allen Grund haben zu der Annahme, dass im betreffenden Querschnitte der vena axillaris eine konstante Geschwindigkeit herrsche, dann ergibt sich sofort die Möglichkeit, aus unserer Volumänderungskurve die Kurve der Aenderungen der Stromstärke in der arteria axillaris zu konstruiren, oder anders ausgedrückt eine Kurve, deren Ordinaten den Unterschied der Stromstärke in der arteria von der Stromstärke in der vena axillaris darstellen. In der That schneiden wir aus unserer Kurve durch zwei Ordinaten Stücke heraus, die von einer geraden nicht merklich abweichen, so können wir in absolutem Maasse angeben, um wie viel während der betreffenden Zeit die Stärke des Blutstromes in der arteria, die in der vena axillaris übertraf. Am besten ist hiezu die Gegend eines Wendepunktes der Kurve geeignet, wo sie am steilsten entweder ansteigt oder abfällt. Der erste Wendepunkt liegt über Abscisse 15. Um die Rechnung zu vereinfachen, wollen wir jetzt ein Kurvenstück zu beiden Seiten dieses Punktes betrachten, das der Zeit von gerade $\frac{1}{20}$ Sekunde entspricht. Es muss alsdann, den obigen Angaben zufolge, über einer Abscissenlänge von 8.2^{mm} liegen, und wir müssen, um es abzuschneiden, die eine Grenzordinate bei $15 - 4.1 = 10.9$, die andere bei $15 + 4.1 = 19.1$ errichten. Die betreffenden Punkte der Kurve sind in der Figur markirt. Man sieht in der Figur sofort, dass die Differenz ihrer beiden Ordinaten 21.5^{mm} beträgt. Das heisst also während des fraglichen Zwanzigstels einer Sekunde nahm das Volum des Armes um $21.5 \times 10.56 = 227$ Kubikmillimeter zu, oder es strömten 227 Kubikmillimeter Blut mehr durch den Querschnitt der arteria als der vena axillaris oder, da das fragliche Kurvenstück merklich gerade ist, und also während der fraglichen kleinen Zeit die Stromstärke in der Arterie merklich konstant war: die Stromstärke in der Arterie übertraf die Stromstärke in der Vene um einen solchen Betrag, dass der arterielle Strom in $\frac{1}{20}$ Sekunde 227 Kubikmillimeter mehr liefert als der venöse; oder auf die Sekunde reducirt 4540 Kubikmillimeter mehr als der venöse. Wählen wir also zum Maass der Stromstärke die Anzahl von Kubikcentimetern, welche der Strom (konstant gedacht) per Sekunde durch den Querschnitt liefern würde, so können wir sagen, in der betreffenden Zeit war

die Differenz der Arterienstromstärke und der Venenstromstärke 4.5. Wir wollen die alte Abscissenaxe auch zur Abscissenaxe der neu zu konstruierenden Kurve wählen, deren Ordinaten wie gesagt die Differenzen der arteriellen und venosen Geschwindigkeit darstellen. Eine der vorhin definirten Einheiten der Stromstärke wollen wir durch ein Centimeter Ordinatenhöhe repräsentiren, dann ist der Punkt α (s. Taf. III, Fig. 8) in 45^{mm} Höhe über der Abscisse 15 ein erster Punkt der gesuchten Kurve. Ein zweiter Punkt ergibt sich ohne Weiteres für die Abscisse 35. Hier ist offenbar die Ordinate, d. h. die Differenz des arteriellen und venosen Stromes Null, denn in diesem Augenblicke läuft die Volumkurve ($aa.$) der Abscissenaxe parallel, d. h. das Volum ändert sich nicht, d. h. der Strom in der Arterie und Vene ist gleich stark. Aus demselben Grunde muss bei 82 und bei 118 unsere Kurve die Abscissenaxe schneiden, oder eine Ordinate Null haben. Für die Abscisse 52 ergibt eine genau gleiche Betrachtung wie oben die Ordinatenhöhe 29, die aber natürlich nach unten von der Abscissenaxe aufzutragen ist, denn im fraglichen Augenblicke nimmt ja das Volum des Armes ab, d. h. es ist die Stromstärke in der Arterie kleiner als in der Vene. In derselben Weise sind noch die Ordinaten für die Abscissenwerthe 98 und 145 bestimmt, und ist die Kurve durch die bestimmten Punkte nach Gutdünken gezogen, wie man sie in Fig. 2 (die ausgezogene Kurve $\alpha\alpha\alpha$) sieht. Die Ordinaten unserer Kurve sind, wie schon wiederholt gesagt wurde, die Differenzen zwischen der Intensität des Stromes in der Arterie und der Intensität desselben in der Vene. Da nun aber die letztere eine konstante ist, so kann unsere Kurve geradezu betrachtet werden als die Kurve der Stromstärke oder der mittleren Geschwindigkeit in der arteria axillaris als Funktion der Zeit. Nur wissen wir, wenn wir sie als solche auffassen wollen, leider nicht, wohin die Nulllinie zu legen ist. Von den Aenderungen der Stromstärke in der Arterie im Verlauf einer Herzperiode gibt aber unsere Kurve ein vollständiges Bild, und zwar gibt sie von diesen Aenderungen das absolute Maass. Wir können z. B. ganz bestimmt sagen, 0.09 Sekunden nach Anfang der Periode (Abscisse 15^{mm}) war die Stromstärke in der arteria axillaris um 3.9 Einheiten grösser als 0.55 Sekunden später (Abscisse 100^{mm}), wenn als Einheit der obigen Feststellung gemäss, diejenige Stromstärke gilt, welche ein Cubikcentimeter per Sekunde durch den Querschnitt führt.

Es stimmt nun das gewonnene Bild von der Schwankung der arteriellen Stromstärke im Laufe der Zeit in ganz bemerkenswerther Weise überein mit der Beschreibung, welche Chauveau, Bertolus und Laroyenne *) von dem Verlaufe der Geschwindigkeitsänderung in der Carotis des Pferdes geben auf Grund von Versuchen mit einem Hämotachoskope von grosser Empfindlichkeit. Sie sagen in der zusammenfassenden Darstellung ihrer Ergebnisse:

*) Journal de la physiologie Bd. III. Paris 1860 S. 695.

»In den starken, dem Herzen nahen Arterien, wie z. B. der Carotis, wird im Augenblicke des Herzstosses das Blut plötzlich in Bewegung gesetzt mit einer relativ sehr grossen Geschwindigkeit, die im Durchschnitte zu etwa 52 Cm. per Sekunde geschätzt werden kann.« (Man vergleiche das Stück unserer ausgezogenen Kurve über dem Abscissenstück 0—15.)

»Am Ende der Herzsystole in dem Augenblicke, welcher dem Schlusse der Aortenklappen unmittelbar vorhergeht, nimmt die Bewegung des Blutes mit grosser Rapidität ab und wird sogar Null.« (Man vergleiche das Stück 15—52.)

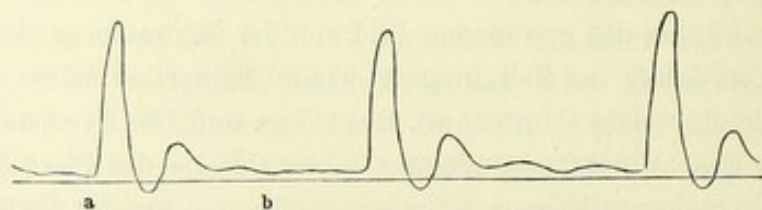
»Im Augenblicke, wo die Aortenklappen geschlossen sind, bekommt der Kreislauf einen neuen Anstoss, welcher das Blut im Gefässe mit einer mittleren Geschwindigkeit von etwa 22 Cm. per Sekunde treibt.« (Man vergl. 52—98.)

Nach dem Schluss der Semilunarklappen nimmt mit einer gewissen Langsamkeit die Beschleunigung wieder ab, welche der Blutbewegung durch den vom Schluss der Aortenmündung herrührenden Doppelschlag des Pulses zu Theil geworden war. (Man vergleiche 98—130).

»Am Ende der Ruhezeit des Herzens in dem Augenblicke, welcher einer neuen Ventrikelsystole vorhergeht, ist die mittlere Geschwindigkeit nur noch 15 Cm. per Sekunde und es kommt sogar oft vor, dass der Kreislauf in dieser Zeit ganz stillsteht.«

Bald nach Publikation der citirten Arbeit, scheint Chauveau das von ihm erfundene Hämotachoskop in einen registirenden Apparat verwandelt zu haben, denn Marey gibt in seiner »Physiologie medicale de la circul. etc.« auf Seite 200 und S. 273 graphische Darstellungen von den zeitlichen Aenderungen der Blutgeschwindigkeiten in der Pferdecarotis, die mit Chauveau's Instrument gezeichnet sind. Die letztere ist in Fig. 2 (im Text) wiedergegeben. Die Aehnlichkeit mit der nach meiner Methode gezeichneten Geschwindigkeitskurve in der axillaris des Menschen, ist auf den ersten Blick schon frappant. Aber es treten bei genauerer Prüfung noch manche überraschende Züge der Aehnlichkeit hervor. Untersuchen wir zunächst die Zeiträume zwischen den bemerkenswerthen Punkten der Kurve. Wir wollen annehmen, dass die Pulsfrequenz des Pferdes, welchem die Kurve Fig. 2 angehört, die normale von etwa 40 Schlägen

Fig. 2.



in der Minute war, dann entspricht das ganze Stück Abscissenlinie unter einer ganzen Welle der Zeit von 1.5 Sekunde. Misst man nun das Abscissenstück

vom Anfang bis zu dem Punkte der grössten Geschwindigkeit und vergleicht es mit der 1.5" entsprechenden Länge, so ergibt sich, dass das Maximum der Geschwindigkeit in etwa 0.1 Sekunde erreicht wird. Fast genau dieselbe Zeit verstreicht aber in unserem Versuche am Menschen (s. Fig. 8 auf Taf. III) von dem Augenblicke, wo die Geschwindigkeit zu wachsen beginnt, bis zu dem Augenblicke, wo sie ihr Maximum erreicht. Von da bis zu dem Augenblicke, wo die Geschwindigkeit ihr zweites Maximum erreicht, verstreicht wiederum in beiden Kurven ziemlich genau dieselbe Zeit, nämlich ungefähr 0.3". Es ist sehr wohl denkbar, dass die Geschwindigkeitskurve für die Axillaris des Menschen dann auch weiterhin einen sehr ähnlichen Verlauf nehmen würde, wie die für die Carotis des Pferdes, wenn es auch beim Menschen 1.5" dauerte, bis eine neue Systole des Herzens erfolgte. Wir dürfen mit einem Worte unsere Kurve α, α, \dots in Fig. 8 auf Taf. III nur vergleichen mit den ersten zwei Dritttheilen der Kurve vom Pferd, etwa mit dem Stücke ab der Fig. 2 (im Text).

Sehr bedeutend scheint unsere Kurve von der Chauveau'schen abzuweichen bezüglich der Differenzen entsprechender Ordinaten. Die Differenz zwischen der Ordinate im ersten Maximum (Abscisse 15) und der Minimumordinate (Abscisse 52), beträgt in unserer Kurve nahezu das Doppelte (74^{mm}) von der Differenz (40^{mm}) zwischen der Ordinate im zweiten (kleineren) Maximum (Absc. 98), und der Minimumordinate (Absc. 52). In der Chauveau'schen Kurve ist die erstere Differenz mehr als das dreifache der letzteren. Diese Abweichung ist indessen nur scheinbar so gross. Unsere Kurve ist nämlich die wirkliche Kurve der Stromintensität; die Ordinaten der Chauveau'schen Kurve sind dagegen die Ablenkungen der tachoskopischen Nadel aus ihrer Gleichgewichtslage und diese sind keineswegs den Geschwindigkeiten proportional. Man sieht vielmehr aus einer von Chauveau beispielsweise angeführten*) Graduierung seines Instrumentes, dass die Nadelablenkungen rascher wachsen, als die Geschwindigkeiten, d. h. dass einer n -fachen Geschwindigkeit eine viel mehr als n -fache Nadelablenkung entspricht. Man hätte also in der Chauveau'schen Kurve die erste grosse Maximalordinate bedeutend zu verkleinern, wenn sie zu den übrigen Ordinaten in demselben Verhältnisse stehen sollte wie die maximale Geschwindigkeit zu den übrigen Geschwindigkeiten; dadurch würde sich aber die Gestalt der Kurve noch viel mehr der unsrigen nähern.

Erst ganz kürzlich sind von Lortet zahlreiche, mit Chauveau's Instrument gezeichnete Geschwindigkeitskurven aus der Carotis des Pferdes veröffentlicht. Sie haben ebenfalls im Allgemeinen einen ähnlichen Charakter wie unsere Kurve. Namentlich das rasche Ansteigen und wieder Abnehmen der Geschwindigkeit, ehe noch der dritte Theil der Herzperiode abgelaufen ist, findet sich regelmässig. Die meisten Lortet'schen Kurven gleichen indessen den unsrigen doch bei Weitem nicht so, wie die vorhin besprochene, welche Marey

*) l. c. S. 704.

mitgetheilt hat. Woher dies kommen mag, kann ich nicht angeben, doch drängt sich mir bei Betrachtung der verschiedenen Kurven die Vermuthung auf, dass gerade jene von Marey mitgetheilte, von einem der gelungensten Versuche herrührt. Wenigstens wenn aus der Regelmässigkeit und Nettigkeit der Kurve ein Schluss erlaubt ist. Ich werde in dieser Vermuthung bestärkt durch den Umstand, dass Lortet selbst den fraglichen Versuch ebenfalls benutzt hat, denn seine Figuren 5 und 7 sind gar nichts Anderes als getreue Kopien der Fig. 76 (Seite 273) in Marey's Werk.

Wenn es nun erlaubt ist, aus der grossen Aehnlichkeit des Verlaufes der Kurven auch auf eine ähnliche Lage der Nulllinie zu schliessen, dann hätten wir dieselbe etwa 20^{mm} unterhalb der ursprünglichen Nulllinie (in Fig. 8, Taf. III) zu denken. Sobald wir aber über die Lage der Nulllinie eine Annahme machen, so kennen wir die absoluten Werthe der Stromstärke in der Arterie in jedem Augenblicke. Namentlich kennen wir alsdann auch die mittlere Stromstärke in der Arterie, welche natürlich gleich ist der konstanten Stromstärke in der Vene. Im vorliegenden Falle würde die gemachte Annahme die Folgerung nach sich ziehen, dass durch den Querschnitt der arteria (resp. vena) axillaris jede Sekunde durchschnittlich 2 Kubikcentimeter Blut fliessen.

Bei der ausserordentlichen Wichtigkeit der Sache wollen wir versuchen, das soeben gewonnene Resultat auch noch von einer ganz andern Seite her wahrscheinlich zu machen. Es kann sich dabei natürlich nicht um die genauen numerischen Werthe handeln, sondern nur um den Satz, dass gegen Ende jeder Herzperiode kurz vor Beginn der neuen Systole die Stromstärke in den grossen Arterien überall gering ist, verglichen mit der Stromstärke daselbst während der Ventrikelsystole. Man kann zu Gunsten dieser Behauptung vor Allem folgende höchst einfache Betrachtung anstellen: an den Semilunarklappen sowie überhaupt in dem Aortenanfang bis zum Abgange des Truncus anonymus kann während der ganzen Zeit vom Klappenschluss bis zum Beginn der nächsten Systole die Blutgeschwindigkeit keinen von Null merklich verschiedenen Werth haben. Allenfalls eine Spur von rückläufiger Geschwindigkeit könnte vorhanden sein, um das zu beschaffen, was während dieser Zeit in die Kranzarterien des Herzens strömt. Wenn nun bis zum Abgang des truncus aronymus die Geschwindigkeit Null ist, so wird sie in ihm wegen der Stetigkeit äusserst klein, in der subclavia sehr klein, und in der axillaris auch noch recht klein sein müssen, während der in Rede stehenden Zeit.

Wir können aber die Sache auch noch so fassen: die Geschwindigkeit, welche wir uns in dem einen direkten Aortenast denken, müssen wir zur selben Zeit in allen direkten Aortenästen wenigstens ungefähr annehmen. Nun wollen wir den Moment ins Auge fassen, in welchem sich die Aortenklappen schliessen; von nun an bis zur nächsten Systole erhält die Aorta kein neues Blut aus dem Herzen; wenn also in ihren unmittelbaren Aesten

während dieser Zeit noch eine bedeutende Stromstärke herrschen soll, so muss ein grosser Theil des mit der Systole des Ventrikels in die Aorta eingepressten Blutes noch in derselben vorhanden sein, und dies muss während der Zeit vom Klappenschluss bis zur nächsten Systole die Aorta verlassen. Diese Annahme zieht die Folgerung nach sich, dass die Spannung in der Aorta bedeutend variiert. Nehmen wir beispielsweise den extremen Fall, dass die Geschwindigkeit in den Aesten der Aorta ganz konstant wäre, und nehmen wir an, dass die Zeit der Systole den dritten Theil der ganzen Herzperiode ausmacht, dann müsste also von dem durch eine Systole in die Aorta geworfenen Blute $\frac{1}{3}$ während derselben und $\frac{2}{3}$ vom Augenblicke des Klappenschlusses bis zum Beginn der nächsten Systole die Aorta verlassen, d. h. während einer Zeit, während welcher kein neues Blut in die Aorta hineinkommt. Die Füllung der Aorta müsste also in Maximo um $\frac{2}{3}$ des Betrages einer Systole grösser sein, als im Minimo. Nehmen wir für einen Augenblick die Capacität einer Systole, so gross wie sie von Vierordt angegeben wird, so kommen wir zu folgenden Zahlen; 175 Cubikcentimeter Blut presst die Systole in die Aorta ein, davon verlassen dieselbe etwa 59 schon während der Dauer der Systole, aber 116 bleiben zurück, um während der Zeit bis zum Anfang der nächsten Systole den hypothetischen konstanten Blutstrom in den Aesten zu speisen. Es enthielte demnach im Augenblicke der höchsten Fülle (unmittelbar nach Klappenschluss) die Aorta 116 Cubikcentimeter mehr als im Augenblicke der grössten Leere unmittelbar vor der neuen Systole. Nun schätzt man aber den Querschnitt der Aorta im Mittel (Anfang der a. descendens, Siehe Vierordt Blutgeschwindigkeiten S. 105) etwa zu $397 \text{ } \square^{\text{mm}}$, ich will setzen 400, was gewiss zu viel ist. Die Länge der Aorta kann man höchstens zu 300 Millimeter veranschlagen. Demnach würde ihr mittleres Volum 120 Kubikcentimeter betragen. Wenn nun der Unterschied zwischen der grössten und kleinsten Anfüllung 116 Kubikcentimeter betragen soll, so hätten wir als Volum der Aorta im Zustande grösster Anfüllung etwa $120 + 58$, als Volum derselben im Zustande kleinster Anfüllung $120 - 58$. Das Volum der Aorta müsste also schwanken zwischen 178 und 62 Kubikcentimeter, resp., wenn wir Vierordt's Angaben auf das Minimalvolum beziehen wollten, zwischen $120 + 116 = 236$ und 120 Kubikcentimeter. Selbst unter dieser Voraussetzung müsste also der Umfang der Aorta schwanken im Verhältniss von etwa 11.3 zu 15.8, oder nahezu 2:3. Dies würde bei den bekannten Elasticitätsgesetzen der organischen Gewebe gewiss einer Variation der Spannung im Verhältniss von 1:2 entsprechen, während doch die Variation der Aortenspannung bei Thieren in Wirklichkeit gar nicht sehr bedeutend ist. Ich habe mich selbst durch Versuche an den Aorten von Leichen überzeugt, dass, wofern erst einmal eine Spannung von vielleicht 80—90 Millimeter Quecksilber erreicht ist, eine geringfügige Zunahme des Volums eine sehr bedeutende Zunahme des Druckes bedingt.

Ich denke diese Betrachtungen stimmen ganz zusammen mit dem Ergebniss der Chauveau'schen Versuche, dass in den grossen Arterienstämmen kurz vor Beginn einer Herzsystole eine verhältnissmässig geringe Geschwindigkeit herrscht. Wir sahen vorhin, dass sich in der Axillaris eine mittlere Stromstärke von 2 Kubikcentimeter per Sekunde ergibt, wenn wir annehmen, dass das Verhältniss der Stromstärke am Ende der Periode zur maximalen Stromstärke dasselbe ist, wie in dem individuellen Falle von der Carotis des Pferdes, welcher durch Fig. 2 dargestellt ist. Wir wollen nun aber noch die mittlere Stromstärke berechnen, unter der Annahme, — in der Axillaris des Menschen bestände dasselbe Verhältniss zwischen der Maximalgeschwindigkeit und der Geschwindigkeit kurz vor Beginn der neuen Systole, welches nach Chauveau durchschnittlich in der Carotis des Pferdes gefunden wird. Er gibt dasselbe an $= 52:15$. Freilich hat die in Rede stehende Annahme viel Willkürliches, aber das darf man, glaube ich, dreist behaupten, dass bei dieser Annahme die Geschwindigkeit am Ende der Kammerdiastole jedenfalls nicht zu klein, sondern eher zu gross geschätzt wird. Diese Behauptung scheint mir namentlich begründet durch die vorhin ausgeführten Betrachtungen über die Volumänderungen, welche die Aorta erleiden müsste; denn dieselben Betrachtungen machen es doch höchst wahrscheinlich, dass in den grossen Aortenästen die Geschwindigkeit gegen Ende der Diastole nicht weit von Null verschieden sein kann. Bleiben wir aber, um bestimmte Zahlen zu bekommen, bei dem von Chauveau als normal bezeichneten Verhältniss stehen. In Fig. 8, Taf. III kommt alsdann die Nulllinie 38^{mm} unter die Nulllinie der Volumkurve zu liegen. Das würde heissen: im Augenblicke der grössten Stromstärke in der a. axillaris ist dieselbe so gross (Ordinate zu Abscisse 15 gehörig), dass sie in einer Sekunde 8300 Kubikmillimeter Blut per Sekunde liefern würde. Die minimale Stromstärke (Abscisse 52) entspräche 900 Kubikmillimeter per Sekunde. Das zweite Maximum (Abscisse 98) wäre eine Stromstärke von 4450 Kubikmillimeter per Sekunde, und die Stromstärke am Ende der Diastole wäre 2100 Kubikmillimeter per Sekunde. Es ist hier Gelegenheit, noch eine Vergleichung mit Chauveau's Angaben zu machen. Er schätzt nämlich das zweite Maximum der Geschwindigkeit auf 22, wenn das erste 52, und die Geschwindigkeit am Ende der Diastole 15 beträgt. Sollte auch in dieser Beziehung Uebereinstimmung stattfinden, nachdem im ersten Verhältniss Uebereinstimmung willkürlich hergestellt ist, dann müssten wir haben: $2400:15 = 4450:22 = 8300:52$. Das erste und dritte Verhältniss sind natürlich gleich, und zwar abgerundet $= 160$, denn sie sind gleich gemacht; das zweite Verhältniss ist aber etwas mehr als 200. Wir kämen so zu dem Resultate, dass unser zweites Maximum etwas grösser ist als die Uebereinstimmung mit Chauveau's Angaben, betreffend die Carotis des Pferdes, erfordern würde. Wir treffen aber doch vielleicht noch mehr das Rechte, wenn wir von dem zuletzt erwähnten Verhältnisse

ausgehen, d. h., wenn wir in unseren Kurven die Nulllinie so legen, dass die beiden Maxima in dem von Chauveau als normal angegebenen Verhältniss 52:22 zu einander stehen. Unter dieser Annahme kommt die Nulllinie in Fig. 8, Taf. III zu liegen 22^{mm} unter die Nulllinie der ersten Kurve, und es wäre dann die Geschwindigkeit in der a. axillaris während einer kurzen Zeit centripetal.

Durch die Festlegung der Nulllinie ist nun auch die Stromstärke in der Vene, oder was dasselbe ist, die mittlere Stromstärke in der Arterie bestimmt. Die Stromstärke in der Vene wird nämlich offenbar gemessen durch den Abstand der ursprünglich willkürlich gewählten Nulllinie von der nunmehr gefundenen.

Das Hauptergebniss unserer Diskussion der beiden Kurven wäre demnach, dass in dem durch Fig. 8 auf Taf. III dargestellten Falle 3800 Kubikmillimeter in runder Zahl, 4 Kubikcentimeter Blut per Sekunde, den Querschnitt der axillaris passirten, wenn wir die Berechnung auf Grundlage der ersten Annahme führen. Dagegen ergäbe sich eine Stromstärke von 2.2 Kubikcentimeter per Sekunde, wenn wir die zweite Annahme zu Grunde legen. Ich habe noch zwei andere zu verschiedenen Zeiten an Herrn Müller gewonnene, und zwei zu verschiedenen Zeiten an mir gewonnene Kurven derselben Diskussion unterworfen, und schliesslich Resultate erhalten, die ich in folgender kleinen Tabelle zusammenstelle mit dem soeben schon gefundenen. Unter I. ist die Stromstärke in der Axillaris angegeben, berechnet auf Grund des von Chauveau angegebenen Verhältnisses des Maximum zu der Geschwindigkeit am Ende der Diastole (52:15), unter II. ist dieselbe Stromstärke gegeben, berechnet auf Grund des von Chauveau angegebenen Verhältnisses der beiden Maxima (52:22). Als Einheit der Stromstärke ist diejenige gewählt, welche per Sekunde 1 Kubikcentimeter durch den Querschnitt führt.

	I.	II.
Müller (60 Pulse)	3.8	2.2
Müller	2.9	3.9
Müller (60 Pulse)	3.5	3.5
Fick (77 Pulse)	5.9	2.7
Fick	5.3	3.2

Wie schon aus dem bisherigen zu ersehen ist, mache ich nicht den Anspruch hiermit, eine genaue Bestimmung der Stromstärke in einer Arterie des lebenden Menschen geliefert zu haben. Eines aber glaube ich erreicht zu haben. Ich glaube nämlich, die Mittel geschaffen zu haben, für den unwiderleglichen Beweis, dass die heutzutage geläufigen Vorstellungen von der Gesamtstromstärke des Blutkreislaufes enorm übertrieben sind. Es sei mir gestattet, diesen Gegenstand, dessen Wichtigkeit eine ausserordentliche ist, ein wenig ausführlicher zu besprechen. In der That ist ja die Gesamtstromstärke des Blutkreislaufes eine Grösse, ohne deren Kenntniss die Physiologie der Ernährung schwerlich bedeutende Fortschritte wird machen können. Die Gesamt-

stromstärke des Blutkreislaufes ist zu definiren als die Blutmenge, welche in einer Zeiteinheit, z. B. in einer Sekunde, den Querschnitt durchströmt, an irgend einer Stelle des Gefässsystemes, wo der Strom unverzweigt ist, also etwa in der Aorta oder arteria pulmonalis. Man hat meist als Maass für die in Rede stehende Grösse benutzt die Blutmenge, welche ein Herzventrikel mit einer Systole auswirft. Sie dient natürlich als Maass der Stromstärke ebenso gut, sobald man nur weiss, wie viel Systolen in der Zeiteinheit erfolgen, denn alsdann erhält man durch einfache Multiplikation die Blutmenge, welche in der Zeiteinheit den Querschnitt der Aorta, resp. der arteria pulmonalis passirt. Die Blutmenge, welche mit einer Systole den Ventrikel verlässt, ist seit Harvey unzählige Male geschätzt worden, aber die Schätzungen der namhaftesten Autoren gehen soweit auseinander, dass kaum eine Zahl zwischen 38 Kubikcentimeter und 180 Kubikcentimeter zu finden ist, die nicht von diesem oder jenem als Werth der Capacität einer Systole angenommen wäre. In neuester Zeit sind durch die Untersuchungen von Volkmann und Vierordt die grössten Angaben, die verbreitetsten, welche in den Lehrbüchern am meisten cursiren. Sie gründen sich auf gemessene Blutgeschwindigkeiten; selbstverständlich sind die Messungen an Thieren angestellt und nach gewissen hypothetischen Verhältnissen auf den Menschen übertragen. Die älteren Angaben gründeten sich meist auf die Anschauung der Herzhöhlen an Leichen. Man prüfte, wie viel Flüssigkeit ein Ventrikel fasst, und nahm an, dass er sich bei jeder Systole vollständig entleere. Man sollte meinen, auf diese Weise müsste man einen oberen Grenzwert für die Kapazität einer Systole erhalten, denn es kann doch keinesfalls mehr bei einer Systole entleert werden, als der Ventrikel überhaupt fasst, und es ist andererseits kein Grund abzusehen, warum der Ventrikel eines todten Herzens weniger geräumig erscheinen sollte, als der des lebenden Herzens. Dennoch erreicht von den Schätzungen auf Grund der Untersuchung von todten Herzen keine einzige die Zahl, welche Volkmann nach seinen Bestimmungen der Blutgeschwindigkeit an Thieren berechnet hat, sie beträgt nämlich nicht weniger als 177 Kubikcentimeter (wenn man das spec. Gewicht des Blutes zu 1.06 ansetzt). Volkmann selbst sieht die Nothwendigkeit, dies Resultat mit der Anschauung der Ventrikelgrösse in Einklang zu setzen; er sagt in dieser Beziehung (Hämodynamik S. 209 Anm.): „Der Ventrikel, dessen Inhalt man misst, ist zusammengefallen, der Ventrikel des lebendigen Thieres dagegen ist, ehe er sich entleert, durch die Kraft des Vorhofes ausgedehnt“. So richtig diese Bemerkung auch an sich ist, so kann ich mich nicht überzeugen, dass sie den hier vorliegenden Widerspruch vollständig zu lösen im Stande ist. In der That, ich finde die grössten Angaben über den Inhalt todter Herzventrikel vom Menschen bei Valentin (Physiologie, 2. Aufl. Bd. I. S. 501.) Allerdings erreicht hier eine Bestimmung vom Inhalt des rechten Ventrikels bei einem 40jährigen Erhängten den enormen Werth von

200 Kubikcentimeter, allein der dazu gehörige linke Ventrikel ergab in maximo eine Kapazität von 96 Kubikcentimeter. Da nun doch ein Ventrikel gerade soviel bei der Systole auswerfen muss, als der andere, so ist der Rauminhalt des kleineren allein massgebend. Bei der enormen Differenz, welche in Valentin's Bestimmungen der Rauminhalt der beiden Ventrikel zeigt, kann ich mich kaum der Vermuthung erwehren, dass bei diesen Messungen der Umstand unbeachtet geblieben ist, dass ein Theil der Wand des rechten Ventrikel konvex nach innen vorspringt, wenn derselbe seine natürliche Gestalt hat. Mag dem sein wie ihm wolle, aus Valentin's Bestimmungen lässt sich doch immer nur ableiten, dass der kleinere von beiden Ventrikeln allerhöchstens 96 Kubikcentimeter fasst, und es ist gewiss undenkbar, dass der sehr mässige Druck, unter welchem der Ventrikel angefüllt wird, eine Dehnung bewerkstelligen sollte, welche den Rauminhalt auf etwa das Doppelte bringt.

Zu einem ähnlichen Resultate wie Volkmann, ist durch Anwendung ganz anderer Methoden Vierordt gekommen. Er berechnet den durchschnittlichen Werth der Kapazität einer Kammersystole zu etwa 172 Kubikcentimeter. Vierordt legt auf diese, allerdings überraschende Uebereinstimmung zweier auf ganz verschiedenen Wegen gewonnenen Zahlen grossen Werth. Ich für meinen Theil kann in dieser Uebereinstimmung lediglich das Werk des Zufalls sehen, und glaube diese Ansicht sehr leicht begründen zu können. Volkmann hat directe Messungen der Blutgeschwindigkeit in der Carotis an Thieren gemacht, ebenso Vierordt nach einer wesentlich anderen Methode. Wenn die Ergebnisse dieser, nach verschiedenen Methoden ausgeführten Messungen nahezu übereinstimmen, so würde ohne Zweifel die Wahrscheinlichkeit der Richtigkeit derselben bedeutend gesteigert sein. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Während Volkmann die Blutgeschwindigkeit im Durchschnitt (für verschiedene Thiere) = 300^{mm} setzt, so folgert Vierordt aus seinen Versuchen als Durchschnittswerth der mittleren Geschwindigkeit in der Carotis 261^{mm} . Diese beiden Zahlen weichen aber so weit von einander ab, dass man gewiss nicht sagen kann, die eine ist eine Bestätigung der andern. Dass nun die Angaben über die mit einer Kammersystole des menschlichen Herzens ausgeworfene Blutmenge so genau übereinstimmen, kommt daher, dass zur Berechnung dieser Grösse Vierordt ganz andere Hypothesen *) über die Verhältnisse der Geschwindigkeiten in den verschiedenen Arterien zu Grunde gelegt hat als Volkmann. Ich glaube mich daher zu der Behauptung berechtigt, dass die grosse Uebereinstimmung zwischen Vierordt und Volkmann reiner Zufall ist.

*) Vierordt Blutgeschwindigkeiten, Frankfurt 1858, S. 104. „Für den arcus aortae unmittelbar nach Abgabe der Anonymia kann ich nicht, mit Volkmann dieselbe Geschwindigkeit wie in der Anonymia annehmen.“ etc.

Sehen wir nun zu, wie sich unsere gegenwärtigen Bestimmungen zu den Angaben Volkmann's und Vierordt's verhalten. Wir haben bestimmt die Stromstärke in der art. axillaris. Man wird etwa annehmen dürfen, dass diese Arterie mindestens die Hälfte von dem Blute weiter führt, welches durch die subclavia fliesst, indem man die andere Hälfte der mammae dem truncus costocervicalis dem truncus thyreocervicalis und der vertebralis zutheilt. Wir erhielten dann für die Stromstärke in der subclavia in einem Falle 7.8 im andern Falle 11.8 Kubikcentimeter per Sekunde, wenn wir aus den obigen Angaben die grösste für jede der beiden Personen vorkommende auswählen. Wir wollen nun über das Verhältniss der Stromstärke in der subclavia zur Stromstärke in der Aorta die Vierordt'sche Annahme gelten lassen, d. h. wir setzen dies Verhältniss = 25.8 : 207. Dann ergibt sich in der Aorta eine Stromstärke von

etwa $7.8 \times \frac{207}{26} = 62$ Kubikcentimeter per Sekunde in einem Falle, und von

etwa $11.8 \times \frac{207}{26} = 94$ im andern. Da im ersteren Falle 74 Pulse in der Minute

erfolgten, so erhalten wir für jede Systole eine ausgeworfene Blutmenge von 50 Kubikcentimeter, d. h. ungefähr $\frac{1}{1075}$ vom Körpergewicht. Im zweiten Falle war die Pulszahl 77 in einer Minute, und daher ergibt sich als Werth der Capacität einer Kammersystole 73 Kubikcentimeter, d. h. $\frac{1}{834}$ vom Körpergewicht.

Ich wiederhole hier noch einmal, dass ich weit entfernt bin, den Anspruch zu machen, dass ich eine directe und genaue Bestimmung der Stromstärke in der axillaris resp. in der Aorta geliefert hätte, aber ich glaube behaupten zu dürfen, dass die obengemachten Bestimmungen wohl als eine obere Grenzbestimmung angesehen werden dürften, dass jedesfalls nicht mehr als 3.9 resp. im andern Falle 5.9 Kubikcentimeter Blut in der Sekunde den Querschnitt der Arterie passiert hat, und dass also auch die hier gefundenen Werthe für die Capacität einer Systole wohl eine obere Grenze für diese Grösse geben dürften. Ich will es nicht versuchen, den Widerspruch zwischen meinen Resultaten und denen Volkmann's und Vierordt's zu erklären durch Kritik der von diesen Forschern angewandten Methoden, um so weniger, als wir demnächst neue Versuche über Blutgeschwindigkeit an Thieren aus dem Laboratorium einer der ersten Autoritäten auf diesem Gebiete zu erwarten haben. Ich hoffe übrigens, durch vorstehende Betrachtungen unwiderleglich gezeigt zu haben, dass wir uns bis heute ausserordentlich übertriebene Vorstellungen von der durchschnittlichen Intensität des Blutkreislaufes gemacht haben.

Ganz unerwartete Resultate habe ich erhalten, als ich statt des ganzen Armes bloss den Vorderarm, resp. bloss die Hand in mein Gefäss brachte, und die Volumschwankungen dieser Glieder registriren liess. Die Figuren 3 und 4 bringen zur Anschauung, in welcher Weise sich die Kurven vom ganzen Arm,

vom Vorderarm und von der Hand unterscheiden, wenn sie unter möglichst gleichen Bedingungen gezeichnet werden. Die Fig. 3 gibt von mir selbst bei *a*

Fig. 3.

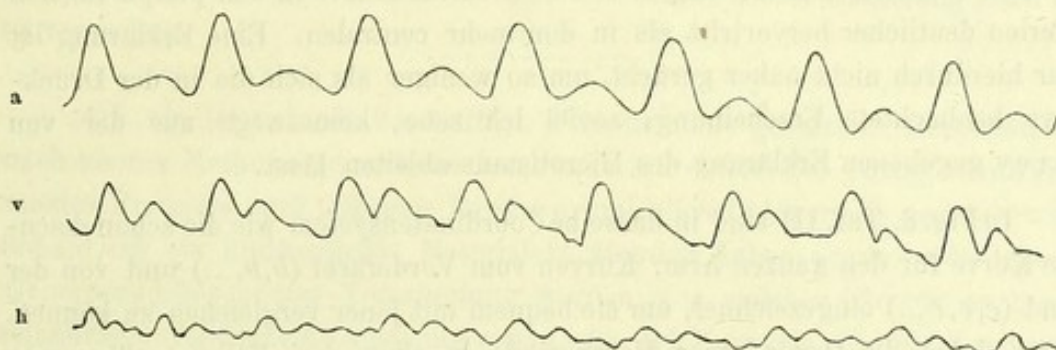
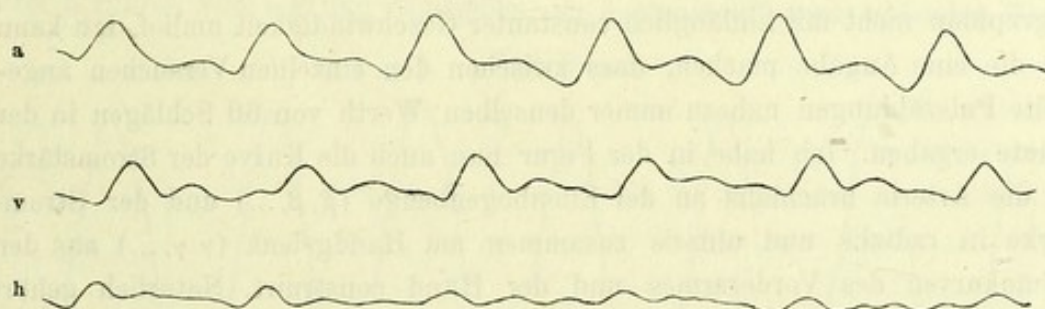


Fig. 4.



eine Kurve vom ganzen Arm, bei *v* vom Vorderarm, bei *h* von der Hand. Alle drei Kurven sind in derselben Stunde gezeichnet, so dass man annehmen darf, die Verhältnisse des Blutkreislaufes seien annähernd dieselben gewesen. Ebenso gibt Fig. 4 drei Kurven von H. Müller, bei *a* vom ganzen Arm, bei *v* vom Vorderarm, bei *h* von der Hand. Die Uebereinstimmung im Charakter ist bei diesen beiden Gruppen von Kurven so augenfällig, dass nicht daran gedacht werden kann, es handle sich etwa um Zufälligkeiten oder gar um Fehler. Die Uebereinstimmung ist sogar in Wirklichkeit noch grösser, als es auf den ersten Blick aussieht, weil bei der zweiten Reihe von Figuren die Kurven mehr in die Länge gezogen erscheinen als in der ersten. Das Merkwürdige ist nun, dass in den kleineren mehr peripherischen Abtheilungen der Extremität neben den beiden schon am ganzen Arm sichtbaren Maximis noch ein drittes Maximum des Volums im Laufe einer Pulsperiode eintritt. Dieser Tricrotismus, wie wir kurz sagen wollen, ist am Vorderarm erst schwach angedeutet; hier herrscht noch das erste und zweite Maximum sehr vor, der dritte Wellengipfel ist verhältnissmässig niedrig, wenn er überhaupt vorhanden ist, manchmal ist nur eine Andeutung zu sehen, indem die Kurve vom zweiten Wellengipfel mit einem Absatz herabsinkt, manchmal gar nichts. An der Hand tritt dagegen der dritte

Wellengipfel mit der grössten Deutlichkeit hervor, und ist nicht viel niedriger als die beiden andern.

Man wird durch diese Thatsache wohl zunächst an die Behauptung Marey's erinnert, dass der Polycrotismus der Druckkurve in den peripherischen Arterien deutlicher hervortritt als in den mehr centralen. Eine Erklärung ist zwar hierdurch nicht näher gerückt, um so weniger als sich die in der Druckkurve beobachtete Erscheinung, soviel ich sehe, keineswegs aus der von Marey gegebenen Erklärung des Dicrotismus ableiten lässt.

In Fig. 8, Taf. III sind in dasselbe Coordinatensystem wie die schon discutierte Kurve für den ganzen Arm, Kurven vom Vorderarm (b, b, \dots) und von der Hand ($c, c, c \dots$) eingezeichnet, um sie bequem mit jener vergleichen zu können. Es ist dabei die Dauer einer Herzperiode in allen drei Fällen vollkommen gleich angenommen obwohl dies vielleicht nicht ganz genau der Fall gewesen ist. Ich kann hierüber nichts Bestimmtes sagen, da die Trommel meines Kymographion nicht mit hinlänglich constanter Geschwindigkeit umlief. Ich kann nur die eine Angabe machen, dass zwischen den einzelnen Versuchen angestellte Pulszählungen nahezu immer denselben Werth von 60 Schlägen in der Minute ergaben. Ich habe in der Figur nun auch die Kurve der Stromstärke für die Arteria brachialis an der Ellenbogenbeuge (β, β, \dots) und der Stromstärke in radialis und ulnaris zusammen am Handgelenk ($\gamma \gamma, \dots$) aus den Volumkurven des Vorderarmes und der Hand construirt. Natürlich gehört zu jeder dieser letzteren eine andere Nulllinie, und sie müssten auch in wagrechter Richtung eigentlich anders gestellt sein, wenn die zur selben Abscisse gehörigen Ordinaten der drei Kurven die Stromstärken in demselben Augenblicke bedeuten sollten. Indessen habe ich keine solche Anordnung versucht, weil sie doch ziemlich willkürlich hätte gemacht werden müssen. Ich habe die Volumkurven einfach mit Anfang und Ende zusammengelegt, und in der oben beschriebenen Weise die Kurven der Stromstärke construirt. Auch in dieser Lage wird die Vergleichung anschaulich genug.

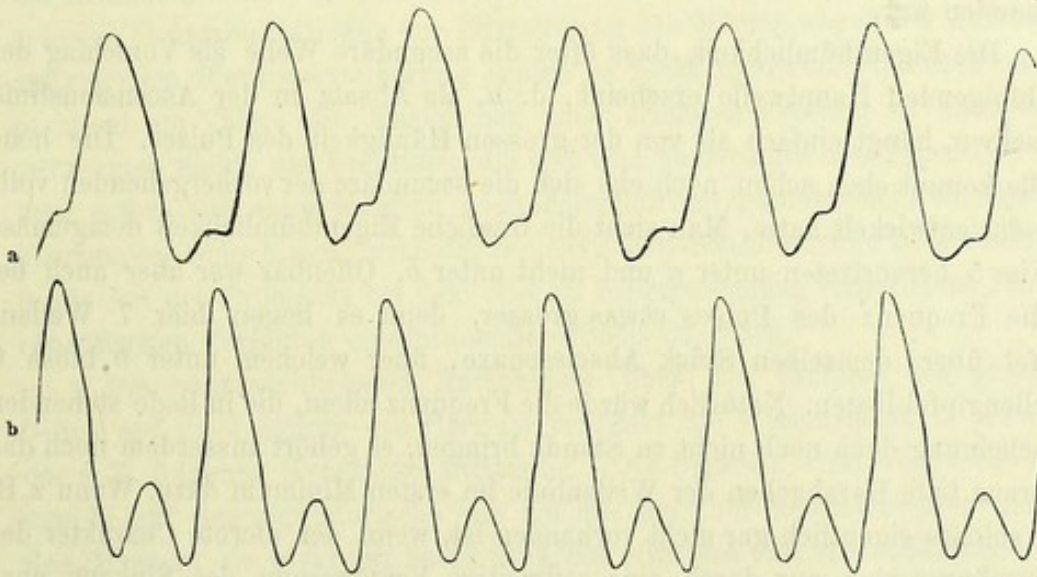
Das Merkwürdigste, was bei dieser Vergleichung auffällt, ist nun der Umstand, dass der zweite Wellengipfel dem ersten um so näher rückt, je mehr wir nach der Peripherie vorrücken. In der Vorderarmkurve (β) sind sich die beiden Wellengipfel näher als in der Kurve des ganzen Armes (α), in der Handkurve (γ) sind sie einander näher als in der Vorderarmkurve. Ganz dasselbe Resultat würde sich ergeben haben, wenn wir die an mir gewonnenen Kurven auf denselben Zeitmaassstab reducirt, und die Kurven der Stromstärke construirt hätten. Es kann also unmöglich eine Zufälligkeit oder ein Fehler sein, wir können es vielmehr als ein empirisch fest gegründetes Gesetz aussprechen, die Kurve der Stromstärke hat in den grossen Arterien nur zwei weit auseinander liegende Maxima in den kleineren Arterien — bis zu welcher Kleinheitsgrenze ist nicht

ausgemacht — hat sie 3 Maxima, und zwar liegt das zweite Maximum dem ersten um so näher, je kleiner die Arterie ist.

Ich muss mich für jetzt darauf beschränken, einfach das Gesetz als solches hinzustellen, denn es ist mir noch nicht möglich, eine Erklärung auch nur zu versuchen.

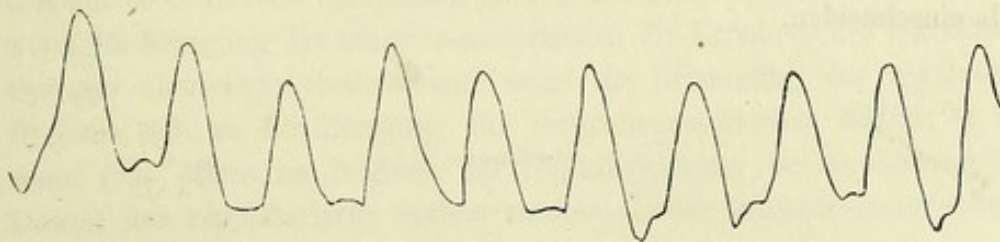
Ich bin jetzt damit beschäftigt, Personen mit gestörtem Blutkreislaufe nach meiner Methode zu untersuchen, wozu mir durch die gütige Mitwirkung meines Freundes und Collegen Biermer reichlich Gelegenheit gegeben wird. Sobald ich ein hinlängliches Material in Händen haben werde, soll dasselbe Gegenstand besonderer Verarbeitung werden, von welcher ich mir auch eine reichliche physiologische Ausbeute verspreche. Ich kann mir aber nicht versagen, ein paar Fälle von Aorteninsufficienz schon hier vorzubringen, weil ihre Vergleichung mit den normalen Kurven höchst lehrreich ist. Die Kurven *a* und *b* Fig. 5 rühren von ein und demselben, an Aorteninsufficienz leidenden Manne

Fig. 5.



her, Fig. 6 von einem anderen, mit demselben Herzfehler behafteten. Es kann dem oberflächlichsten Blicke die in beiden Fällen übereinstimmende charakte-

Fig. 6.



ristische Gestalt nicht entgehen. Sollen wir das Wesentliche in Worten ausdrücken, wäre es etwa folgendes: die Volumschwankungen sind überall sehr

gross, wenn auch in einem Falle weniger als im andern. Ferner ist charakteristisch, dass das erste Minimum ziemlich ebenso tief herabgeht wie das zweite, ja es geht oft sogar viel tiefer derart, dass die secundäre dicrote Welle nicht als ein Nachschlag der vorangehenden Hauptwelle, sondern als ein Vorschlag der nächstfolgenden erscheint.

Die beträchtliche absolute Höhe der Wellen ist, glaube ich, nicht sowohl die Folge der mit der Klappeninsufficienz verbundenen Herzhypertrophie als vielmehr die Folge der Insufficienz selbst. Es lässt sich hier ganz dieselbe Betrachtung anwenden, welche Marey bezüglich der Druckkurve bei Insufficienz der Aortenklappen angestellt hat. Die Kurve des Volums sinkt sehr tief herunter, weil das Blut während der Diastole des Ventrikels nicht bloss nach der Seite der Venen, sondern auch nach dem Herzventrikel zurück entweichen kann. Dass aus diesem Grunde bei Insufficienz der Aortenklappen die Druckkurve so ausserordentlich grosse Schwankungen zeigt, hat Marey experimentiell am Pferde nachgewiesen, wo er die Insufficienz künstlich erzeugte und sofort die enormen Schwankungen erhielt, obgleich keine Herzhypertrophie vorhanden war.

Die Eigenthümlichkeit, dass öfter die secundäre Welle als Vorschlag der nachfolgenden Hauptwelle erscheint, d. h. als Absatz in der Ascensionslinie derselben, hängt einfach ab von der grossen Häufigkeit des Pulses. Die neue Welle kommt eben schon, noch ehe sich die secundäre der vorhergehenden vollständig entwickelt hatte. Man sieht die fragliche Eigenthümlichkeit demgemäss in Fig. 5 hervortreten unter *a* und nicht unter *b*. Offenbar war aber auch bei *a* die Frequenz des Pulses etwas grösser, denn es liegen hier 7 Wellengipfel über demselben Stück Abscissenaxe, über welchem unter *b* bloss 6 Wellengipfel liegen. Natürlich würde die Frequenz allein, die in Rede stehenden Erscheinung doch noch nicht zu Stande bringen, es gehört ausserdem noch das überaus tiefe Herabgehen der Wellenlinie im ersten Minimum dazu. Wenn z. B. ein solches eigentlich gar nicht vorhanden ist, wenn der dicrote Charakter der Volumkurve sich nur durch eine zeitweilige Verzögerung des Sinkens ausdrückt (Fig. 1 M, die vierte Welle, Fig. 1 F., die vierte Welle), dann kann natürlich der Anschein eines Vorschlages der nächsten Hauptwelle gar nicht entstehen, diese mag mit ihrer Ascensionslinie noch so weit in die vorher gehende Welle einschneiden.

V.

Zur Lehre von den Herzgiften.

Von **Adolf Bernhard Meyer** von Hamburg.

Bei der hier und da wegen ihres inconstanten Erscheinens angezweifelte Wirkungsweise der Digitalis auf die Pulsfrequenzherabsetzung in fieberhaften Krankheiten und bei den in gewissen Zuständen wenigstens theoretisch gegebenen Contraindicationen zur Darreichung des Mittels wegen der gleichzeitig auftretenden Blutdrucksteigerung schien es nicht unangezeigt, durch das Experiment am Thiere die Thatsachen einer erneuten Prüfung zu unterwerfen, wenn auch nicht, um Resultate, die sich aus physiologischen Versuchen ergeben, sofort auf wenn möglich noch complicirtere pathologische Zustände zu übertragen, sondern, um durch die vielleicht sich erschliessende bessere Einsicht in die Art des Processes bei dem eher zu beherrschenden Experiment dem therapeutischen Verfahren eine rationellere Basis zu geben.

Die hauptsächlichsten Aufschlüsse über den Einfluss des genannten Giftes auf die Leistung des Herzens verdankt die Wissenschaft L. Traube, der s. Z. folgende Hypothese aufstellte: „Die Digitalis wirkt von vorne herein sowohl auf das regulatorische wie auf das musculo-motorische Nervensystem des Herzens; sie wirkt auf beide zunächst erregend und später lähmend, doch so, dass die Maxima der Erregung beider Systeme nicht in denselben Zeitpunkt fallen. Die von der Digitalis verursachten Druckveränderungen im Aortensystem sind in jedem Augenblicke eine Resultante der Wirkungen, die das Gift auf beide Herznervensysteme ausübt. Der Druck im Aortensysteme steigt, wenn die Erregung des musculo-motorischen die Erregung des regulatorischen Systems überwiegt; ebenso dann, wenn die Erlahmung des regulatorischen Systems sich zu der Erregung des musculo-motorischen addirt; er sinkt, wenn (wie öfters im Beginne der Digitaliswirkung bei Anwendung grosser Dosen) das regulatorische System stärker als das musculo-motorische erregt

*) Allgemeine medic. Central-Zeitung. 1861, Nr. 94.

ist, und ebenso, wenn bei noch fortbestehender Erregung des regulatorischen Systems das musculo-motorische zu erlahmen beginnt.“

Verschiedene von einer Reihe anderer Forscher (Stannius, Dybkowsky und Pelikan, Lenz, Winogradoff, Bähr, Marmé u. A.) angestellte Untersuchungen über die Wirkungsweise des Infus. fol. digital. und des Digitalins auf den thierischen Organismus ergaben im Wesentlichen dieselben Resultate, und wenn keiner der Genannten seine Anschauungen über den Gegenstand in Form einer so klaren Hypothese, wie die Traube'sche eine ist, verdichtet hat, so ist der Grund davon wohl darin zu suchen, dass keiner in so umfassender Weise und mit Ausschluss der dabei unterlaufenden Vivisectionsstörungen arbeitete, und dass man sich meist begnügte, nur je eine Seite der Frage zu erledigen. So studirte Stannius mehr die vergiftenden Wirkungen, indem er mit grossen Dosen operirte; Lenz liess seine Resultate von vielfachen Nebenwirkungen getrübt; Marmé beschränkte sich darauf, eine Reihe von Thatsachen unvermittelt nebeneinander zu stellen; Bähr berücksichtigte hauptsächlich die sogenannte homöopathische Wirkungsweise u. s. f. Es scheint nur der Bedeutung des Gegenstandes nicht entsprechend, durch eine geschichtliche Darstellung oder eine eingehendere Kritik den Leser dieser Zeilen aufzuhalten und ich begnüge mich daher mit diesen Andeutungen.

Bei den Versuchen, die ich, unterstützt von meinem verehrten Lehrer Herrn Professor Fick, anstellte, wurde der Bequemlichkeit wegen mit dem gebräuchlichsten der drei Alkaloide der Digitalis purp., dem Digitalin, gearbeitet und nicht mit dem Infus. Man würde in der medicinischen Praxis wohl auch lieber zu dem wirksamen Principe des zusammengesetzten Körpers als zu diesem selbst greifen, wenn es nicht bis jetzt ein *pium desiderium* der Pharmaceuten wäre, das Alkaloid constant und rein darzustellen. Bei dem Experimente am Thiere konnte man den Nachtheil der möglichen Mängel des Präparates eher riskiren. Es wurden Hunde und Kaninchen verwendet; erstere, um durch ihre Unruhe herbeigeführte Nebenwirkungen zu compensiren, chloroformirt; das Digitalin wurde in Wasser aufgeschlemmt, in Dosen von $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{2}$ Gran und mehr in eine Vene injicirt; der Blutdruck wurde theils in einem Quecksilbermanometer nach dem Principe Setschenow's gemessen, das bekanntlich gestattet, stets direct den mittleren Druck unabhängig von den periodischen Schwankungen abzulesen (es wird ermöglicht durch die Einschaltung eines sehr verengten Rohrstückes zwischen die Manometerschenkel), theils aber wurden die Veränderungen der Druckverhältnisse des Gefässsystems zugleich oder allein mit dem von Fick construirten Federkymographion *) fixirt; die Canüle wurde stets in eine der Carotiden eingebunden und mit den dabei ge-

*) Die medicinische Physik, 2. Aufl., 1865, S. 134fg.

bräuchlichen Vorsichtsmassregeln (um die Blutgerinnung hinauszuschieben u. dgl. m.) verfahren.

Es zeigte sich nun in einer Reihe von Versuchen ganz unzweifelhaft die Pulsfrequenzverminderung gleichzeitig einhergehend mit der Blutdrucksteigerung, und wieder die normale oder eine erhöhte Pulszahl mit dem Sinken des Druckes.

Es sank also z. B. bei einer Hündin nach Injection von $\frac{1}{4}$ Gr. Digitalin in eine vena cruralis innerhalb 6 Minuten die Pulsfrequenz von 150 auf 92, während der mittlere Blutdruck um 67^{mm} stieg. Nach 14 weiteren Minuten stieg dann der Puls auf 168 und sank der Druck wieder um 54^{mm} . Die folgende Tabelle gibt das Nähere dieses Versuches, den ich überhaupt aus mehreren ähnlichen als massgebenden auswähle.

Zeit	Puls	Respiration	Temperatur	Manometer	Bemerkungen
9.20	—	62	—	—	Temp. per vag. gemessen. Chloroform. u. car. präp.
9.25	100	—	38.6	—	
9.35	120	48	38.6	—	
9.55	—	58	38.6	—	
10.45	114	24	37.6	—	
10.57	140	—	—	191—269	$\frac{1}{4}$ gr. Dig. in vene inj.
10.59	100	—	—	160—295	$\frac{1}{4}$ gr. Dig. inj.
11.—	—	—	—	155—300	
11.1	—	—	—	158—299	
11.3	92	—	36.8	157—299	
11.18	160	—	—	181—278	
11.19	—	36	—	—	
11.22	172	—	—	169—287	Tod durch Erstickung.
11.26	160	22	—	187—272	

Welches die Gründe der sich mindernden Respirationsfrequenz und der sinkenden Temperatur sind, will ich an dieser Stelle nicht näher untersuchen; wohl aber will ich mir einige Bemerkungen zu machen erlauben, über das mögliche Zustandekommen der wesentlichen Wirkungen des Digitalin: der Blutdrucksteigerung und der Pulsfrequenzverminderung. Ist die Traube'sche Hypothese von der specifischen Wirkungsweise der Substanz auf die zwei Nervensysteme (das regulatorische und das musculo-motorische) eine unser Causalitätsbedürfniss befriedigende, oder aber ist es möglich die Thatsachen, indem wir sie in eine andere Formel fassen, in ihrer Abhängigkeit von einander unserer Anschauung näher zu rücken?

Ludwig äusserte sich einmal *) über die Abhängigkeit der Pulsfrequenz vom Hirndruck folgendermassen: „In das Hirn, welches von dem unnachgiebigen Schädel umfasst wird, strömt das Blut durch weite Oeffnungen mit variabler Geschwindigkeit aus und ein.“ Dem entsprechend ändert sich, wie es auch die Druckmessung darthut, die Spannung des Hirnes in kurzen Zeiten merklich. Jede solche Aenderung, selbst wenn sie nur wenige Millimeter Quecksilberdruck beträgt, wird sogleich von den Nervenmassen als positiver oder negativer Reiz empfunden, und da im Hirn Nervenstücke zusammengedrängt sind, welche die verschiedenartigsten Vorgänge anregen, so ist es begreiflich, dass jede Druckveränderung in der Schädelhöhle sich auf die mannigfaltigste Weise offenbart. — — — Auch die unwillkürlichen Bewegungen des Brustkastens, des Herzens und der Gefässwand stehen unter der Herrschaft des Blutdruckes im Hirn. Am bestimmtesten und einfachsten wirkt er auf das tonische Organ, in welches ein Theil des Nervenstammes einmündet, welcher unter dem Namen des herumschweifenden bekannt ist. Dieser empfindet, wie es scheint, den steigenden Druck niemals als Hemmung, sondern immer als Erregung, und gerade dadurch ist das Hirn im Stande, innerhalb weiter Grenzen seinen Blutdruck selbst zu regeln; denn nach der bemerkenswerthen Entdeckung von Eduard Weber besänftigt die steigende Erregung des herumschweifenden Nervenstammes den Herzschlag und also auch den überfluthenden Hirnstrom.“

Leyden **), der experimentell den Hirndruck steigerte, sagt: „Meist schon vor dem Eintritt der Convulsionen trat eine Verlangsamung der Pulsfrequenz ein, welche im comatösen Stadium auf 1 in der Quart sank, im Anfang mit regelmässiger Herzaction verbunden war, erst weiterhin einen unregelmässigen Rhythmus annahm.“ Ferner S. 500: „Eines der ersten Symptome, welche überhaupt bei Vermehrung des Hirndruckes auftreten, ist Verlangsamung der Pulsfrequenz.“ S. 351: „Bei weiterer Fortsetzung des Druckes tritt nun ein anderes Stadium ein, indem nämlich die Pulsverlangsamung ziemlich plötzlich eine starke Beschleunigung überspringt.“ Leyden schliesst, dass dieses Verhalten auf Betheiligung des Vagus hindeute, da nach Durchschneidung desselben keine Pulsverlangsamung mehr auf Drucksteigerungen eintrat.

Es liessen sich für diese Abhängigkeit der Pulsfrequenz von dem Hirn- oder Blutdruck leicht mehr Aussprüche oder Experimente anderer Forscher

*) Die physiologischen Leistungen des Blutdruckes, 1865, S. 10fg.

**) Beiträge und Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie des Gehirns. I. über Hirndruck und Hirnbewegung, Virchow's Archiv, 37, Bd. S. 538 fg.

anziehen, ganz abgesehen von den vielen pathologischen Thatsachen, die für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen. Ich selbst stellte mehrere Versuche an, um mir dieses Verhältniss vor Augen zu führen. Man kann den Blutdruck vermehren durch grössere Widerstände im System, z. B. durch Compression der Bauchorta, sie hat zur Folge eine Herabsetzung der Pulszahl. Der Puls eines Kaninchens war z. B. vor der Compression 258, nach derselben 168; wurden aber vagi und sympaticus durchschnitten, so blieb vor und während der Compression die Pulszahl constant 240.

Ich bin nun geneigt, die als Digitaliswirkung bekannte Pulsfrequenzverminderung als eine Folge der gleichzeitig beobachteten Blutdrucksteigerung aufzufassen; man hätte dann nur den Zusammenhang dieser Letzteren mit der Wirkungsweise des Giftes einer weiteren Untersuchung zu unterziehen, und sich vielleicht hinter eine specifische Erregung eines bestimmten Nervencentrums oder bestimmter Nervenreizungen zu flüchten, so lange die Entstehung der Blutdrucksteigerung nicht rein mechanisch zu erklären ist. Ich musste aber die obige Hypothese als einen Fortschritt der Traube'schen gegenüber ansehen, da diese zwei Thatsachen (die Erregung, zweier Nervensysteme) unvermittelt nebeneinanderstellt, während jene die eine von der andern abhängig macht. Eine Stütze erhält meine Annahme durch den leicht anzustellenden Versuch, der ähnlich von Traube auch schon ausgeführt und nur nicht zu dieser Deutung verwerthet wurde, dass man vagi und sympaticus durchschneidet, wie gewöhnlich Digitalin injicirt und Blutdruck und Pulsfrequenz misst; es zeigt sich die früher beobachtete Drucksteigerung, während die Pulsverminderung nicht eintritt, ein Beweis also, dass das Digitalin nicht etwa specifisch erregend auf die Vagusenden im Herzen selbst wirke, ein Beweis ferner, dass der Vagusstamm der Vermittler sei, und man also nur zu wählen habe zwischen den zwei Annahmen, dass das Gift das Vaguscentrum specifisch erregt, oder aber dass die Blutdrucksteigerung dies thue; die letztere Annahme hat für sich eine Reihe von Thatsachen, die diese Abhängigkeit ebenfalls darthun, und dürfte als einfachere Hypothese vorzuziehen sein. Das gleichzeitige Auftreten einer sehr niedrigen Pulszahl bei einem sehr hohen Druck und einer sehr hohen Pulszahl bei einem sehr niedrigen Drucke findet dabei eine ungezwungene Erklärung, indem der gesteigerte Druck als Folge der Digitalisintoxication eine Herabsetzung der Herzschlagfrequenz mit sich bringt (niedrige Pulszahl, hoher Druck), dann bei zu hohem Druck das Vaguscentrum gelähmt nicht mehr im Stande ist, die Erregung fortzupflanzen, und das Herz daher nur den Impulsen seines nicht hemmenden Nervensystems folgt, das auch allein weiter wirkt, wenn der Blutdruck allmählich wieder sinkt (hohe Pulszahl, niedriger Druck).

Wie nun aber die übriggebliebene specifische Wirkungsweise des Digitalin auf das musculo-motorische Herznervensystem zu erklären sei, das vermag

ich trotz meiner Bemühungen um diesen Punkt nicht mit Sicherheit anzugeben. Traube denkt wohl an eine directe, sei es centrale, sei es periphere Erregung und an durch sie herbeigeführte ausgiebigere Contractionen des Herzmuskels, in Folge deren die Blutdrucksteigerung.

Wie kann überhaupt in dem Gefäßsystem eine Blutdrucksteigerung zu Stande kommen? Es können die Widerstände sich mehrern durch Gefäßverengerungen und ähnliche Hindernisse, es kann die Quantität der Flüssigkeit selbst eine grössere werden, es kann endlich die Arbeitskraft des Herzens durch ausgiebigere und häufigere Contractionen sich steigern.

Ob vielleicht die Digitalis und das Digitalin verengernd auf die kleinen Arterien, auf die Capillaren, denen ja auch Contractilität nicht mehr wird abgesprochen werden können, einwirke, suchte ich durch Beobachtung der Froschschwimmhaut unter dem Mikroskop nach subcutaner Digitalinjectionen zu eruiren, ohne mich eines positiven Resultates dabei versichern zu können. Ferner glaubte ich eine eventuelle Gefäßcontraction durch die Durchschneidung des N. splanchnici hintanhalten zu können, und damit die Blutdrucksteigerung, allein auch hier war ich nicht glücklich; betone jedoch, dass nach dieser Richtung hin noch weitere Versuche anzustellen wären.

Dass der zweite oben genannte Faktor, die Vermehrung der Flüssigkeitsquantität selbst im Gefäßsystem, den Grund zur Drucksteigerung abgäbe, ist nicht anzunehmen, da die geringe Quantität der injicirten Flüssigkeit verschwindend klein ist gegen die Blutmenge eines Hundes oder Kaninchens.

Die dritte Möglichkeit endlich, die Steigerung der Arbeitskraft des Herzens durch stärkere, häufigere Contractionen des Herzmuskels als Ursache der Drucksteigerung ist es, wie gesagt, die Traube als durch eine specifische Wirkungsweise auf das musculo-motorische Herznervensystem annimmt. Sie könnte aber auch hervorgerufen werden durch eine specifisch chemische Wirkungsweise des Digitalin auf den Herzmuskel selbst, ein Modus, der bei der abgesonderten Stellung, die dieser Muskel überhaupt in dem thierischen Organismus einnimmt, mit andern Thatfachen im Einklang stehen würde. Ich fand nun beim Frosch, nach durch Digitalinvergiftung eingetretenem Tode das Herz vollständig bewegungslos selbst auf die stärksten elektrischen Reize, auf die andere Körpermuskeln sehr wohl noch reagirten, ferner vollständig blutleer, rosa-roth, eckig und hart, wenn auch noch unter dem Druck des Fingers seine Gestalt verändernd, — anscheinend ein tetanischer Zustand, der jedoch selbst nach Tagen keiner Lösung wieder Platz macht. Ein Vergleich mit einem, durch eine Temperatur von über 40° in Wärmestarre versetzten Herzen bot keine Analogien; dieses ist weiss, fast steinhart, durch Fingerdruck nicht mehr zu beeinflussen *). Ein normales Herz wird bei einer Systole weder so hellroth

*) Das Herz geht später in Wärmestarre über als alle andern Muskeln.

noch so hart, wie das durch Dig. vergiftete, auch das Herz eines mit Curare behandelten Frosches entleert sich nicht so vollständig, und steht es schliesslich dauernd still, so ist es gross, schlaff und bluthaltig, in einem jenem gerade entgegengesetzten Zustande. Am meisten Aehnlichkeit zeigte das Dig. Herz, mit einem durch directe starke Inductionsströme in dauernde Contraction versetzten Herzen. — Nach allem aber bleibt die Möglichkeit wenigstens stehen, dass das Digitalin als Herzgift eine specifische Wirkungsweise auf den Herzmuskel ausübe, dass diese die Blutdrucksteigerung im ganzen Gefässsystem zur Folge habe, die wiederum Ursache sei der Pulsfrequenzverminderung.

Zürich, Januar 1867.

VI.

Versuche über den Verlauf der Netzhautermüdung.

Von Dr. **Carl Friedrich Müller.**

Assistenten der ophthalmiatischen Klinik in Zürich.

(Hierzu Tafel IV.)

Eine Reihe von Erscheinungen im gewöhnlichen Leben schon deutet darauf hin, dass wie der Muskel und die motorischen Nerven, so auch die empfindenden Nerven und unter ihnen der Sehnerv durch Reizung, resp. durch die Einwirkung des Lichtes ermüdet; ein helles Object wird während des Fixirens allmählig dunkler; ein weisses Papier erscheint nach längerer Fixation merklich dunkler, fast grau.

Aber auch abgesehen von den erwähnten Erscheinungen müsste schon die Analogie, die sich zwischen dem Erregungsverlauf der motorischen und der sensiblen Nervenfasern an der Hand eingehender Betrachtungen herstellen lässt, die Existenz einer Veränderung der Retina durch Reizung, d. h. eine Verminderung der Erregbarkeit, oder kurz gesagt, die Existenz der Ermüdung nach vorangegangener Reizung wahrscheinlich machen. Wie der motorische Nerv nach Einwirkung eines elektrischen Stromes nicht sofort erregt wird, so ist auch beim Sehnerven dieses Stadium der latenten Reizung vorhanden, freilich von so kurzer Dauer, dass eine Messung kaum möglich ist. Die weitere Analogie zwischen motorischem Nerv und Sehnerv liegt in der Nachdauer der Empfindung, in dem Fortbestehen der Reizung nach der Einwirkung des Lichtes. Neben vielen bekannten hieher gehörigen Erscheinungen habe ich hier besonders die positiven Nachbilder zu erwähnen; ich komme damit selbstverständlich leicht auf die negativen Nachbilder und die ganze Reihe der damit zusammenhängenden Thatsachen zu sprechen, Thatsachen, die seit den bekannten Arbeiten Fechners alle auf die Entstehung eines Ermüdungszustandes der Retina durch Lichteinwirkung zurückzuführen sind.

Helmholtz (Physiologische Optik §. 23, pag. 356 bis 306) erklärt die hiehergehörigen Erscheinungen ebenfalls aus dem Principe der Ermüdung, in-

dem er den schon angedeuteten Satz beweist, das äusseres Licht von constanter Stärke, wenn es längere Zeit ununterbrochen auf die Netzhaut einwirkt, eine immer schwächer und schwächer werdende Erregung derselben hervorbringt. Ja diese Erregungsstärke kann, namentlich bei sehr schwachem Lichte, so abnehmen, dass sie überhaupt nicht mehr wahrgenommen wird; wenn man z. B. bei hereinsinkender Nacht irgend einen schwach erkennbaren Gegenstand anhaltend fixirt, ohne die Richtung des Auges zu verändern, verschwindet derselbe bald vollständig, und erst indem man die Richtung des Blickes verändert, pflegt das Object wieder im negativen Nachbilde aufzutauchen. Helmholtz hat ferner mehrere werthvolle Angaben und Andeutungen gemacht über speciellere Erscheinungen an ermüdeten Netzhautstellen, über den Gang der Ermüdung im Allgemeinen, über den Verlauf der Ermüdung im Centrum der Retina und ihrer Peripherie.

Angaben über den Ermüdungsverlauf im Speciellen fehlen meines Wissens bis jetzt gänzlich; Helmholtz hebt „den Mangel genügender Messungen“ ausdrücklich hervor. Und warum sollte nicht, wenn einmal die Ermüdung der Retina durch Reizung eine festgestellte Thatsache ist, die oben angedeutete Analogie zwischen dem Erregungsverlauf in den motorischen Nerven und demjenigen im Sehnerv uns auffordern, auch den Ermüdungsverlauf der Retina wo möglich zu messen und die gewonnenen Resultate in einer Kurve darzustellen?

Aufgemuntert durch Herrn Prof. Fick entschloss ich mich daher, Versuche über den Verlauf der Netzhautermüdung anzustellen, ihm verdanke ich auch die genaueren Angaben über die Art und Weise, wie ich die fraglichen Versuche anzustellen hätte. Dafür und für alle die Anleitungen, die er mir während meiner Versuche zu geben bemüht war, sage ich ihm hiemit meinen aufrichtigen Dank.

Gehen wir einen Schritt weiter zur Beschreibung unserer Versuche, so ist ihr Plan, ich möchte sagen das Raisonnement bei denselben leicht verständlich. Um den Ermüdungsverlauf der Retina zu messen, bedarf es, wie bei jeder Messung, eines Massprincipes, oder in unserem Falle müssen wir eine ermüdete Netzhautstelle in Bezug auf ihre Erregbarkeit vergleichen mit einer unermüdeten. Betrachten wir ein weisses Stück Papier und unmittelbar darüber einen schwarzen Hintergrund einige Zeit lang, und fixiren wir dabei das weisse Papier stets in derselben Richtung, damit die ganze Zeit hindurch immer dieselbe Netzhautstelle afficirt werde, so wird diese letztere, vom Lichte des weissen Papiers getroffene Netzhautstelle ermüdet werden, die übrige, auf den schwarzen Hintergrund gerichtete Netzhautpartie wird dagegen nicht ermüdet werden oder doch um so weniger, je schwärzer der fragliche Hintergrund ist.

Wird nun am Ende einer gewissen Zeit, während der wir, wie oben angedeutet, das weisse Papier anhaltend fixiren, ich will sagen nach Verfluss von 20 Secunden, an die Stelle des schwarzen Grundes ein lichtschwächeres, d. h.

graues Papier, vorderhand gleichgültig von welcher Lichtstärke, gebracht, so wird die bis jetzt unermüdete Netzhautstelle von diesem grauen Papiere vielleicht stärker erregt, als die ermüdete Netzhautstelle von ihrem weissen, da ja die während des Versuches eintretende Ermüdung der Grund ist, warum das Licht des weissen Papiers eine immer schwächer und schwächer werdende Erregung der betreffenden Retinastelle hervorbringt. Tritt nun der wohldenkbare Fall ein, dass wir die Lichtstärke des grauen Papiers so treffen, dass die unermüdete Netzhautstelle vom grauen Papiere gerade so stark erregt wird, als die ermüdete vom weissen, d. h. dass beide Papiere dem Experimentirenden gleich hell erscheinen, so haben wir damit das Mass der Ermüdung, so bald wir die Lichtstärke des grauen Papiers photometrisch bestimmt haben. In allen anderen Fällen wird das graue Papier entweder dunkler oder heller als das weisse Papier erscheinen, so dass, im Besitze einer Reihe grauer Papiere von stufenweis absteigender Lichtstärke, der Experimentirende ohne Schwierigkeit das Passende wird herausfinden können.

So klar und einfach der angedeutete Plan der Untersuchung erscheinen muss, so einleuchtend wird es nun auch sein, welche Mittel und Apparate nothwendig waren zur Anstellung der Versuche; das Wesentliche ist eigentlich schon hervorgehoben; trotzdem mag es nicht überflüssig sein, wenn ich die wenigen Apparate, die ich gebrauchte, des Näheren beschreibe. Vor allem musste ich für Beschaffung eines möglichst absolut schwarzen Hintergrundes besorgt sein, und ich glaubte, diesen nicht leichter und besser erhalten zu können, als durch Herstellung eines länglich viereckigen, ungefähr 3 Fuss langen und 1 Fuss hohen Kastens aus Pappdeckel, in dessen vorderer Grundfläche eine quadratische Oeffnung von ungefähr 3 Zoll Seite ausgeschnitten wurde.

Damit möglichst wenig von dem Lichte, das allein durch die fordernde Oeffnung in den Kasten eindringen konnte, reflectirt werde, wurden überdies im Innern des Kastens einige Diaphragmen angebracht und die gesammte Innenwand mit einer aus Kienruss und Leimwasser hergestellten Farbe angestrichen. Am unteren Rande der genannten quadratischen Oeffnung brachte ich sodann eine Vorrichtung an, um das weisse Stück Papier so anlegen zu können, dass es jene Oeffnung in ihrer ganzen Breite und bis zu ihrer halben Höhe bedeckte. War ich ferner aus begreiflichen Gründen dafür besorgt, dieses weisse Papier und den daranstossenden schwarzen Grund für sich und unter Abschluss alles seitlichen Lichtes zu fixiren, was am besten geschehen konnte mittelst einer ebenfalls im Innern mit mehreren Diaphragmen versehenen und schwarz angestrichenen Ocularröhre — dieselbe stellte ich, auf einem Stativ befestigt, in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ Fuss vor die quadratische Oeffnung des Kastens — so waren die hauptsächlichsten Veranstaltungen getroffen. Ich bedurfte nur noch einer Reihe grauer Papiere von verschiedener Licht-

stärke und eines Fallapparates, um zu Ende eines jeden Versuches ein betreffendes graues Papier schnell an die Stelle des schwarzen Hintergrundes treten zu lassen. Von dem grauen Papier verschaffte ich mir 18 möglichst allmählig an Lichtstärke abnehmende Nummern, indem ich weisses Zeichenpapier mit chinesischer Tusche so gleichmässig als möglich in den obigen 18 Abstufungen bemalte; ihre photometrische Bestimmung lasse ich unten folgen.

Der Fallapparat endlich bestand aus einem kleinen Brettchen, auf dem eine Nummer des grauen Papiers leicht ab- und anzubringen war, und das, an einem Faden befestigt, in zwei zur Seite der quadratischen Oeffnung des Kastens befindlichen Rinnen schnell vor den schwarzen Hintergrund herabgelassen werden konnte. Bei dieser Einrichtung brauchte ich freilich immer die Hülfe eines Zweiten, der mir am Ende des Versuches ein Brettchen herunterfallen liess; ich fand mich jedoch nicht veranlasst, mittelst geringfügiger weiterer Massregeln mich seiner Assistenz zu entheben, weil ich im Interesse gewissenhafter Untersuchung, und um mich für jeden Versuch vorurtheilsfrei zu lassen, dem Betreffenden zugleich die Auswahl der grauen Papiere überliess.

Dies meine Apparate; es mag dem einen oder anderen vielleicht der Mangel noch eines anderen Hilfsmittels auffallen, der Mangel eines Apparates zur Bestimmung der bei jeder Versuchsreihe herrschenden Tageshelle. In der That war ich Anfangs sehr in Verlegenheit, mir in dieser Richtung zu helfen, da ich von der Idee absehen musste, während jeder Versuchsreihe einen Streifen photographisches Papier der Einwirkung des Lichtes auszusetzen und aus dem geringeren oder höheren Grade seiner Verfärbung auf den Grad der herrschenden Lichtintensität Rückschlüsse zu machen, weil ich mir sagen musste, dass bei jener Verfärbung ausser den Lichtstrahlen noch andere Momente, wie z. B. die jeweiligen Wärmestrahlen und sonstige Witterungsverhältnisse im Spiele sind. In Ermangelung also eines sicheren Mittels notirte ich mir vorderhand nur grübelnd betreffs der herrschenden Lichtintensität, ob bei der einzelnen Versuchsreihe Sonnenschein war, oder nicht, ob der Himmel mit Wolken bedeckt war etc. Wir werden indess später sehen, warum eine solche Bestimmung der Tageshelle nicht erforderlich ist.

Wollte ich, so ausgestattet, nun sehen, wie sich die Ermüdung der Retina nach 20 Secunden z. B. herausstellt, so war der Gang meines Versuches folgender: ich legte das geschlossene Auge an die auf's weisse Papier und den schwarzen Hintergrund genau gerichtete Ocularröhre an, und auf ein gegebenes Zeichen begann ich, das weisse Papier immer in derselben Richtung zu fixiren, wozu eine am oberen Rande dieses Papiers angebrachte Marke mir behülflich war. Zu gleicher Zeit zählte ich die zum Versuche verabredete Anzahl von Secunden — in unserem Beispiele 20 — nach den Schlägen eines Metronoms, und mit dem 20. Schlage hatte mein Gehülfe die von ihm ausgelesene, auf dem Fallapparat angebrachte Nummer des grauen Papiers herunterzu-

lassen. Ich gab darauf an, ob das betreffende graue Papier mir heller, gleich oder dunkler als das weisse Papier erschienen sei, um erst nachträglich die Nummer des grauen Papiers zu erfahren. Natürlich bedurfte ich einer grossen Anzahl von Versuchen, um nur ein annähernd sicheres Urtheil besonders in den Fällen zu bekommen, wo der Unterschied beider Papiere nach der einen oder anderen Seite hin ein geringer war; die Entscheidung, ob heller oder dunkler, fiel mir Anfangs um so schwerer, als nur der erste Moment der Einwirkung des grauen Papiers auf mein Urtheil bestimmend sein durfte.

Der Grund dafür liegt auf der Hand; erstens kann nicht leicht vermieden werden, dass nicht schon im nächsten Momente nach dem Herunterfallen des grauen Papiers die Fixation geändert wird, wodurch selbstverständlich das Urtheil getrübt werden muss; zweitens und hauptsächlich kommt in Betracht die nun auch auf der bisher unermüdeten Retinastelle ebenfalls eintretende Ermüdung, deren anfänglich raschen Verlauf unsere Versuche darthun werden. Im Ferneren kann ich betreffs dieses Punktes auf diejenigen unten folgenden Versuchsreihen verweisen, bei denen am unermüdeten Auge experimentirt wurde.

Es ist daher leicht begreiflich, dass ich in meinen Erstlingsversuchen oft ganz widersprechende Resultate erhielt; indess bei fortgesetzter Uebung kam ich bald zu günstigeren Erfolgen. Ich lasse nun nachstehend aus einer grossen Anzahl von Versuchen eine Auswahl folgen; ein Blick auf die Tabelle wird ihren Sinn begreiflich machen; die einzelnen Zahlen sind die Nummern meiner grauen Papiere; in der ersten Reihe stehen diejenigen Nummern, bei denen das weisse Papier heller, in der zweiten, wo es gleich wie das graue, und in der dritten Reihe, wo es dunkler als das graue mir erschien.

Versuchsreihe I.

18. September, Morgens 10 Uhr, trübe Witterung, der Himmel ganz von Wolken bedeckt.

Versuchszeit 20 Secunden.

Das weisse Papier erscheint.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
.	.	7
12	.	8
16	.	11
15	.	9
13	.	7
14	13	10
.	.	12
.	.	11

II.

18. September, Nachmittags 5 Uhr, schwarze Wolken am Himmel, Regen.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
18	.	8
17	unsicher mit 10	9
15	.	6
13	.	5
16	unsicher mit 10	8
12	.	8
11	9	10
9	9	.
11	.	.
12	9	.

III.

20. September. Morgens 10 Uhr, wenige Wolken am Himmel, Sonnenschein.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
18	6	3
11	.	.
7	.	5
12	6	4

IV.

Experimentirender: Herr Prof. Fick. Der Versuch wurde an demselben Morgen angestellt wie Versuch I.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
16	unsicher mit 15	7
13	16	14
17	17	8
18	unsicher mit 15	11
.	.	13
.	.	15
.	.	13

Nachzutragen ist bei diesen Versuchsreihen die Bemerkung, dass ich nach jedem einzelnen Versuche das Auge wieder so lange schloss, bis alle Nachbilder verschwunden waren, was natürlich jedesmal verschieden, mitunter ziemlich lange dauerte. Ich brauche nach der oben gegebenen Einrichtung der einzelnen

Tabelle wohl kaum hervorzuheben, dass die Zahlen der mittleren Reihe uns nun das Mass der Retinaermüdung angeben. Um aber eine Anschauung von dem Ermüdungsgrade zu bekommen, müssen wir den einzelnen Nummern bestimmte Werthe beilegen, d. h. wir müssen die Helligkeit der grauen Papiere im Verhältniss zu der des weissen Papieres messen, sie photometrisch bestimmen.

Gestützt auf die in der Nachdauer der Lichtempfindung begründete Thatsache, dass eine mit schwarzen und weissen Sektoren versehene Scheibe, wenn sie mit hinreichender Schnelligkeit in Rotation versetzt wird, den Eindruck des Grauen hervorbringt, brachte ich an die Achse eines Rotationsapparates eine kleine Scheibe von dem zu bestimmenden grauen Papiere und unmittelbar hinter dieselbe einige Sektoren weissen Papieres von ungefähr doppelt so grossem Radius; alle neben einander gebracht stellten sie eine über die graue hervorragende, weisse Scheibe dar. Liess ich nun von der weissen Scheibe eine Lücke von n Winkelgraden offen, und stellte ich den ganzen Apparat vor die quadratische Oeffnung meines Kastens, so dass die betreffende Lücke mit reinem Schwarz ausgefüllt war, dann konnte ich bei rascher Umdrehung des Apparates vergleichen, ob das Grau der äusseren Scheibe mit demjenigen der inneren gleiche Lichtstärke besitze. Tritt dieser Fall ein, was durch Vergrösserung oder Verkleinerung von n willkürlich herbeigeführt werden kann, so ist nach dem bekannten Talbot'schen Satze die Rechnung einfach. Wird die Lichtintensität der gesammten weissen Scheibe $= 1$ gesetzt, so wird durch das Offenlassen einer schwarzen Lücke ihre Helligkeit in demselben Verhältniss herabgesetzt, in welchem die Fläche der ganzen Scheibe zu der der weissen Sektoren steht; wird z. B. $n = 180^\circ$ genommen, so ist die Scheibe halb schwarz und halb weiss zusammengesetzt, demnach ihre Helligkeit, resp. die Lichtstärke der grauen, durch Rotation herzustellenden Scheibe $= \frac{n}{360} = \frac{180}{360} = \frac{1}{2}$ oder 0,5.

Nach diesem Principe gemessen, stellen sich die Lichtstärken meiner 18 Nummern des grauen Papieres folgendermassen heraus:

Nr. 1 = 1,—	Nr. 11 = 0,46
„ 2 = 0,94	„ 12 = 0,40
„ 3 = 0,90	„ 13 = 0,35
„ 4 = 0,85	„ 14 = 0,32
„ 5 = 0,81	„ 15 = 0,29
„ 6 = 0,79	„ 16 = 0,26
„ 7 = 0,70	„ 17 = 0,22
„ 8 = 0,66	„ 18 = 0,19
„ 9 = 0,59	„ 19 = 0,13
„ 10 = 0,49	

An der Hand dieser Bestimmungen können wir also sagen, die Retina sei in Versuchsreihe I soweit ermüdet, dass das weisse Papier statt mit der Erre-

gungsstärke 1 zu Anfang des Versuches jetzt nach Verfluss von 20 Secunden anhaltender Fixation nur noch (den Werth von Nr. 13 = 0,35 eingesetzt) mit einer Stärke von 0,35 auf die Retina einwirke, dass die Reizstärke 1 jetzt nur noch als Helligkeit 0,35 empfunden werde, oder mit anderen Worten die ermüdete Netzhautstelle halte für weiss, was eine unermüdete für grau von der Lichtstärke 0,35 halten würde. In Versuchsreihe IV fällt 1 sogar auf den Werth von 0,26 — 0,22 herab. Würden wir diese Vergleichung zwischen ermüdeten und nicht ermüdeten Netzhautstellen immer machen, so müsste uns das Dunklerwerden eines weissen Papiere bei anhaltender Fixation auffällig werden; allein eben wegen Unterlassung derselben bemerken wir diese Veränderung des Eindruckes nicht und halten das Urtheil über die Helligkeit fest, das wir uns beim ersten Anblick gebildet haben; ja selbst wenn wir den Wechsel des Eindruckes bemerkten, würden wir ihn als subjective Erscheinung erkennen lernen, da er ja in jedem einzelnen Falle immer und immer wiederkehrt, und würden ihn, wie andere subjective Erscheinungen, bald übersehen lernen.

Vergleichen wir, um nach dieser kurzen Abschweifung wieder zu unseren Versuchsreihen zurückzukehren, die gewonnenen Resultate, so haben wir uns über ihre Aehnlichkeit gewiss nicht zu beklagen, abgesehen davon, dass in den einzelnen Versuchsreihen kleinere Widersprüche vorkommen, die einfach wegzulassen ich mich absichtlich nicht verstehen wollte. Im Gegentheil musste die auffallende Verschiedenheit der Resultate aller 4 Versuchsreihen, bei doch gleicher Ermüdungsdauer, die Differenz der Werthe 0,35 — 0,59 — 0,79 — 0,26 — 0,22 — gerechte Zweifel in die Ausführbarkeit meines Vorhabens aufkommen lassen; es müssten denn einleuchtende Gründe für diese Verschiedenheiten aufzufinden sein. So war ich genöthigt, einige vorbereitende Untersuchungen zu machen und mir folgende Fragen zu stellen:

1) Spielen individuelle Verschiedenheiten eine Rolle bei dem Ermüdungsverlauf der Retina?

2) Richtet sich diese Ermüdung nicht theilweise nach der jeweiligen Disposition des Experimentirenden?

3) Welchen Einfluss hat die grössere oder geringere Intensität der Beleuchtung?

4) Erklären sich die gefundenen Differenzen nicht zum Theil aus einer schon zu Anfang der Versuchsreihen gegebenen Verschiedenheit in dem jeweiligen Ermüdungszustand der Retina?

Die Beantwortung der ersten beiden Fragen soll uns nicht lange aufhalten; ich werde wohl kaum auf Widersprüche stossen, wenn ich die erstgestellte Frage kurzweg im bejahenden Sinne beantworte.

Dabei verhehle ich mir nicht, dass es keine undankbare Aufgabe, vielleicht von praktisch-ophthalmiatrischem Werthe wäre, bei einer grösseren An-

zahl von Individuen die ungefähre Gränze dieser Verschiedenheiten festzustellen; es müssten diese Versuche freilich unter Bedingungen stattfinden, über deren Sinn uns erst die Lösung der vierten Frage die weiteren Aufschlüsse geben wird. Für unseren Zweck möge es für einmal genügen, die in Versuchsreihe I und IV zu Tage tretenden Differenzen theilweise den individuellen Verschiedenheiten zuzuschreiben; die mit ihnen zusammenhängenden Schwierigkeiten indessen wollen wir im weiteren Verlauf unserer Untersuchung einfach dadurch ausser Spiel setzen, dass wir, wo es darauf ankömmt, bloss die Resultate des einen Experimentirenden berücksichtigen.

Die zweite Frage beantwortet sich eigentlich selbstverständlich; ich finde nicht nöthig, einzelne Versuchsreihen solchen gegenüberzustellen, bei deren Anstellung ich allen Grund hatte, nicht recht disponirt zu sein; aber auch abgesehen von jedem Zusammenhang zwischen dem Allgemeinbefinden und dem Zustand der Retina existirt sicher, um noch weiter zu gehen, eine gewisse veränderliche Disposition der Netzhaut für sich, deren Existenz aus Analogie eher vermuthet, als bewiesen werden kann; legt ja doch auch der Muskel wie der motorische Nerv bei unseren physiologischen Versuchen öfters eine gewisse Launenhaftigkeit an den Tag; es bedarf auch dort gleichsam der entsprechenden Stimmung des Präparates, wenn unsere Versuche gelingen sollen. Ich wusste diese von der jeweiligen Disposition sowohl meiner Person als der Retina für sich abhängenden Schwierigkeiten nicht anders möglichst unschädlich zu machen, als dass ich einerseits die Anstellung meiner Versuchsreihen auf die möglichst kürzeste Zeit zusammendrängte, andererseits durch eine recht grosse Anzahl von Versuchen ihren Einfluss auszugleichen suchte.

Etwas eingehender wollen wir uns mit der dritten Frage beschäftigen.

Ich habe schon oben die Schwierigkeit hervorgehoben, ein für unseren Zweck passendes Mittel zur Bestimmung der Tageshelle zu erhalten, und habe damit stillschweigend der grösseren oder geringeren Beleuchtungsintensität einen Einfluss auf den Ermüdungsverlauf vindicirt. Indess bei näherer Betrachtung unserer Frage wird klar, dass es vorderhand eigentlich nicht darauf ankömmt, die jeweilige Beleuchtungsintensität genauer zu bestimmen; es handelt sich vielmehr zunächst darum, ob überhaupt die Verschiedenheit der Beleuchtung einen Einfluss habe auf die Ermüdung oder nicht. Und in diesem Falle haben wir es ja in der Hand, den Grad der Lichtintensität willkürlich zu ändern. Stellen wir also unsere Versuche an das eine Mal bei voller, das andere Mal durch Verschluss einiger Fensterläden, bei bedeutend herabgesetzter Beleuchtung, so müssen gewiss Unterschiede sich zeigen, wenn überhaupt der Grad der jeweilig herrschenden Lichtintensität von Einfluss auf die Ermüdung ist. Für Beantwortung dieser dritten Frage lasse ich einfach die folgenden Versuchsreihen sprechen:

Versuchsreihe Va.

Volle Beleuchtung. — Sonnenschein (hier ist jedoch immer zu bemerken, dass die Sonne nicht direct auf das weisse Papier schien).

Versuchszeit 10 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
10	4	4
8	5	2
6	5	3
6	.	.
9	.	.
6	.	.
9	.	.

Vb.

Drei Laden geschlossen — unmittelbar nach Versuchsreihe Va.

Versuchszeit 10 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
6	6	2
10	5	.
7	5	.
4	.	.
6	.	.
8	.	3

Via.

Volle Beleuchtung — Sonnenschein.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
19	6	3
11	.	5 (eher gleich)
7	.	4
7	6	2

Vib.

Drei Laden geschlossen — unmittelbar nach Via.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
19	5 (eher dunkler)	3
11	.	5
7	.	4
6	5 (eher dunkler)	3

VIIa.

Volle Beleuchtung — Sonnenschein.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
18	.	5
11	9	6
10 (eine Spur heller)	.	10 (eher gleich)
12	.	8
.	.	9
.	.	10

VIIb.

Drei Laden geschlossen — unmittelbar nach VIIa.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
13	9	8
13	.	.
12	.	9
13	10	9

Und was sagen uns nun diese Reihen? Sie zeigen die gewiss Vielen auffallende Erscheinung, dass die Zahlen der correspondirenden Reihen a und b gleich ausfallen, möge nun unter voller oder stark herabgesetzter Beleuchtung experimentirt worden sein. Ich nehme dabei an, dass in Versuchsreihe Va und Vb die Zahl 4 und 6 Niemanden stören wird, wenn je zwei Mal Nr. 5 in dieser mittleren Reihe sich findet; in Versuchsreihe VIb mag die zu Nr. 5 gesetzte Bemerkung „eher dunkler“ (die selbstverständlich in's Versuchsprotocoll geschrieben war, ehe die Versuchsperson die Nummer wusste) genügen, um die Uebereinstimmung der Resultate mit VIa zu constatiren. Die genannten Reihen sagen also, dass die grössere oder geringere Beleuchtungsintensität auf den Ermüdungsverlauf der Retina insofern keinen Einfluss habe, als das relative Mass der Ermüdung in beiden Fällen dasselbe bleibe.

Es ist dies die experimentelle Bestätigung einer von Helmholtz aus anderen Gründen schon aufgestellten Vermuthung, deren Sinn mir freilich erst jetzt recht klar wurde. Helmholtz sagt (Physiologische Optik pag. 362): „Aus dem Umstande, dass die negativen Nachbilder bei steigender Helligkeit des reagirenden Lichtes so lange deutlicher werden, bis diese Helligkeit etwa den Grad erreicht hat, wo Verminderung der Lichtstärke um kleine Bruchtheile ihrer ganzen Grösse am besten wahrgenommen wird, können wir schliessen,

dass die Ermüdung der Sehnervensubstanz die Empfindung neu einfallenden Lichtes ungefähr in dem Verhältniss beeinträchtigt, als wäre die objective Intensität dieses Lichtes um einen bestimmten Bruchtheil ihrer Grösse vermindert. Es soll, bei dem Mangel genügender Messungen, hierdurch nur der Gang im Allgemeinen bezeichnet werden, welchen die Intensität der Empfindung einer ermüdeten Netzhautstelle als Function der Intensität des reagirenden Lichtes einhält *).“

Wir haben endlich viertens die Frage zu beantworten: Erklären sich die in Versuchsreihe I—IV gefundenen und in Versuchsreihe V, VI und VII ebenfalls wieder zu Tage tretenden Differenzen der Ermüdungswerthe nicht zum Theil aus einer schon zu Anfang der Versuchsreihen gegebenen Verschiedenheit in dem jeweiligen Ermüdungszustande der Retina? Auf den ersten Blick wird man diesem Umstande eine wichtige Bedeutung beilegen; es ist klar, dass eine schon ermüdete Netzhaut ein relativ geringeres Mass der Ermüdung ergeben wird, als eine noch unermüdete; denn sie hat ja schon vor dem Versuche durch den gewöhnlichen Gebrauch des Auges eine gewisse Quantität an Erregungsstärke eingebüsst; ja diese Einbusse kann bei extremer Anstrengung so weit gehen, das überhaupt kein Licht mehr empfunden wird, bis die Retina von ihrer Ermüdung sich wieder zu erholen beginnt. Man ist indess geneigt, den Werth der Ermüdung durch den gewöhnlichen Gebrauch des Auges zu gering zu schätzen, als dass ich mich nicht versuchen liesse, einige Reihen zu bringen, die in dieser Beziehung bemerkenswerth sind.

Versuchsreihe VIII a.

Das Auge die Nacht über und seit dem Aufstehen verbunden — zwischen jedem einzelnen Versuche liegt eine Pause von 5 Minuten, in der das Auge ebenfalls geschlossen blieb.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
16	12	11
14	.	10
13	.	9
12	11	10

*) Die in dieser Stelle der physiologischen Optik von Helmholtz vermissten Messungen zu liefern, war mein Zweck, als ich dem leider kürzlich verstorbenen Verfasser der vorliegenden Abhandlung vorschlug, die beschriebenen Versuche anzustellen, und ich sehe in der experimentellen Bestätigung der Vermuthung von Helmholtz den eigentlichen Kernpunkt der ganzen Arbeit, was in der Darstellung des Verfassers nicht gehörig hervortritt.

(Anm. des Herausgebers.)

Versuchsreihe VIII b.

Unmittelbar nach VIII a — das Auge in den Pausen zwischen den einzelnen Versuchen stets geöffnet, im Zimmer herumsehend — Dauer der ganzen Versuchsreihe 15 Minuten.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
12	10	8
11	8	6
9	8	5
8	6	6
10	.	.

Versuchsreihe IX.

Das Auge vorher eine Stunde geschlossen — 2 Minuten Pause zwischen den einzelnen Versuchen; das Auge während dieser Pausen geschlossen. Dauer der ganzen Reihe $\frac{5}{4}$ Stunden.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
16	11 (eher dunkler)	10
13	.	9
11	12	8
10	9	6
10	9	8
9	.	6
10	.	5
11	.	8 (eher gleich)
8	.	6
8	8	.

Zwischen Versuchsreihe VIII a und b macht sich also ein Unterschied von 5—6 Nummern geltend; in Versuchsreihe IX beträgt dieser Unterschied zwischen Anfangs- und Endresultaten innerhalb der Reihe bloß 3—4 Nummern und zwar desshalb, weil hier das Auge in den Pausen geschlossen wurde, sich also theilweise wieder erholen konnte.

Die Lösung der vierten Frage birgt nun die leicht begreifliche Forderung in sich, dass wir bei allen ferneren Versuchen zur Bestimmung des Ermüdungsverlaufes von ein und demselben Zustande der Retina ausgehen, d. h. mit möglichst unermüdetem Auge experimentiren sollen. Dies ist auch die Forderung, die zu erfüllen wäre, wenn man die Gränze der individuellen Verschiedenheiten bei der Retinalermüdung festsetzen wollte. Aus demselben Grunde war ich bei den folgenden Versuchsreihen bemüht, die der Ermüdungsdauer muthmasslich entsprechenden Nummern der grauen Papiere vorher meinem Gehülfen zu bezeichnen, um ihre Dauer möglichst abzukürzen, da ja während ein und dersel-

ben Versuchsreihe die Ermüdung sich geltend macht, wozu Reihe IX den sprechendsten Beweis liefert.

Der Plan, mehrere Streifen grauen Papiere von verschiedener Lichtstärke zu gleicher Zeit zum Versuche kommen zu lassen, um so in einem Versuche die passende Nummer herausfinden zu können, musste aufgegeben werden, weil keine sicheren Resultate auf diese Weise erhältlich waren.

Um Zeit zu gewinnen, habe ich der Nachtruhe die Erholung der Retina überlassen, habe also Nachts das Auge gut verbunden und bin am folgenden Morgen mit verbundenem Auge an meine Versuche gegangen. In anderen Fällen habe ich auch während des Tages das Auge verbunden gehalten und habe nach ein- bis zweistündiger Ruhe der Netzhaut fast die gleichen Resultate wie dort erhalten. Es hat übrigens eine eigenthümliche Bewandniss, mit unermüdeter Netzhaut experimentiren zu müssen; durch die längere, absolute Ruhe ist die Reactionsfähigkeit der Netzhaut so gesteigert, dass schon mässige Lichtreize das Gefühl der Blendung hervorrufen, die tägliche Erfahrung, wenn wir aus einem dunklen Raume ans volle Tageslicht hervortreten.

Dieses Blendungsgefühl bringt es aber mit sich, dass in den ersten paar Secunden eine sichere Fixation des weissen Papiere oft eine Sache der Unmöglichkeit ist. Der einmal angenommene Gang unserer Untersuchung verträgt sich also nicht ganz mit der Forderung, dass die Retina absolut unermüdet zum Versuche komme, wenigstens nicht in den Fällen, wo die Tageshelle eine grössere ist. Ich habe daher bei Beleuchtungsintensitäten, welche das Blendungsgefühl mich befürchten liessen, dieselben künstlich etwas herabgesetzt, wozu ich gemäss dem in Frage (3) gefundenen Satze vollkommen berechtigt war, ohne falsche Resultate erwarten zu müssen. Ich lasse nachstehends Versuche folgen, von 3, 5, 10, 15, 20 etc. Secunden Ermüdungsdauer; alle sind am unermüdeten Auge unter den angeführten Bedingungen angestellt.

Versuchsreihe X.

Zwischen jedem Versuche 5 Minuten Pause, während der das Auge geschlossen blieb.

Versuchszeit 3 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
.	6 (eher dunkler)	5
.	8	.

Versuchsreihe XI.

Versuchszeit 5 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
9	8	5
.	8	8

Versuchsreihe XII.

Versuchszeit 10 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
13	10	9
12	.	.
11	.	.

Versuchsreihe XIII.

Versuchszeit 15 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
12	.	11 (eher gleich)
13	.	10

Der Einfachheit wegen stelle ich in der folgenden Tabelle die aus einer grösseren Anzahl von Versuchsreihen gewonnenen Resultate zusammen; die gross gedruckten Zahlen beziehen sich auf Versuche, die jeweils am Morgen kurz nach dem Aufstehen angestellt sind, bei denen das Auge die Nacht über und bis zur Versuchszeit verbunden blieb, die Retina demnach möglichst unermüdet zum Versuche kam. Ich scheidete diese unter den erwähnten Bedingungen angestellten Versuche absichtlich von den anderen, deren Resultate mit den kleinen Zahlen in der Tabelle aufgeführt sind. Diese letzteren sind zwar auch am unermüdeten Auge vorgenommen, aber nicht Morgens, sondern im Laufe des Tages, nachdem das Auge vorher eine Stunde, bei einigen wenigen zwei Stunden, geschlossen erhalten war.

Versuchszeit in Secunden.

Secunden 3	5	10	15	20	25	30
Nr. 6.	6.	10.9.9	12.11.	11.	12.11.11.	11.10.10.
8.	8.	9.8.9	12.12.	10.12	10. 9.	12.11.
	8.	10.	12.	11. 9.	11.12.	15.15.
	8.8.	10.	8.	11.	13.	14.
	10.	.	10.	13.	12.	.

Die Differenzen in den einzelnen Rubriken sind hier ziemlich gross; aber es war ja von vorneherein kaum zu erwarten, dass die verschiedenen Fehlerquellen sich nicht geltend machen sollten; die Retina ist bei aller Vorsicht nicht immer im absolut unermüdeten Zustande zum Versuche zu bringen; es dringt nach Abnahme des Verbandes das eine Mal mehr, das andere Mal weniger Licht durch die geschlossenen Lider durch; auch der schwarze Hintergrund

ist nicht absolut schwarz; die Retina wird also durch die von ihm kommende, bald grössere bald geringere Quantität Licht ebenfalls, auf jeden Fall jedoch nur in minimier Weise, ermüdet; ferner kann die Fixation nicht in allen Versuchen die gleich sichere, gleich anhaltende sein; auch die Zeitmessung birgt Fehlerquellen in sich; Verlängerung des Versuches um Bruchtheile einer Secunde hat in den ersten 10 Secunden bedeutenden Einfluss. Zudem bedenke man, dass die Helligkeitsdifferenzen zwischen den einzelnen Nummern meist ganz minime sind, 0,03; 0,05 etc. betragend, während das Auge überhaupt bloss für Helligkeitsdifferenzen von 0,01 bis höchstens 0,005 eingerichtet ist. Dass indessen die Empfindlichkeit der Retina für Lichtunterschiede (nach Aubert) eine veränderliche ist, sich richtend nach der absoluten Helligkeit des Objectes und dem Adaptionzustand der Retina, hat auf unsere Versuche wenig Einfluss; denn es handelt sich dort um Differenzen von so geringem Werthe, wie sie bei der Anlage unserer Versuchspapiere denn doch bei weitem nicht in Frage kommen. Im Ganzen genommen darf man sagen, dass die Mehrzahl der Fehlerquellen derart ist, dass sie fast alle in demselben Sinne wirkend in Berechnung zu ziehen sind; fast alle gehen darauf aus, die Ermüdung eher kleiner als grösser erscheinen zu lassen. Aus diesem Grunde darf man im Allgemeinen den höheren Nummern der obigen Tabelle mehr Werth beilegen als den niederen.

Versuchen wir jetzt, den Ermüdungsverlauf der Retina graphisch darzustellen gemäss den in der Tabelle gefundenen Resultaten; die hinten angefügte Tafel soll die Ermüdungskurve zur Anschauung bringen (Fig. 9, Taf. IV). In derselben bedeuten die horizontalen Abscissen die Zeit, in Secunden ausgedrückt, während welcher das weisse Papier fixirt wurde, oder mit andern Worten die Ermüdungsdauer; die verticalen Ordinaten geben die der Ermüdungsdauer entsprechenden Ermüdungswerthe an, d. h. die Reizstärken oder Helligkeitsintensitäten, als welche sie zu Ende des Versuches von der ermüdeten Netzhautstelle empfunden wurden, die Helligkeit des weissen Papieres dabei = 1 gesetzt. Die Ordinaten, mit dem Werthe 1, sind, wie die Tafel zeigt, in 10 gleiche Theile getheilt, die wiederum in 10 gleiche Unterabtheilungen zerfallen, so dass die Abnahme der Helligkeitsintensität vom Werthe 1 durch die Werthe 0,99, 0,50 etc. hindurch bis zum Werthe Null wiedergegeben ist. Die römischen Ziffern in der Tafel sind die hauptsächlich in Frage kommenden Nummern der grauen Versuchspapiere; sie stehen neben den Helligkeitswerthen, welche die photometrische Bestimmung (siehe oben) ihnen zugewiesen hat. Zur weiteren Erläuterung der Tafel diene ferner folgende Bemerkung: Es ist für die gross gedruckten Ziffern der pag. 25 gebrachten Tabelle der jeweilige Helligkeitswerth eingesetzt und daraus Rubrik für Rubrik das arithmetische Mittel gezogen worden; die Werthe dieser, die sich in der nachfolgenden Reihe ebenfalls gross gedruckt finden, sind auf der Tafel mit \times eingezeichnet; auf die gleiche Weise

ist aus allen Ziffern der Tabelle zusammen genommen ebenfalls das arithmetische Mittel jeder Rubrik berechnet und in der Reihe unten mit kleinen Zahlen aufgeführt worden; diese letzteren sind auf der Tafel durch das Zeichen O vertreten.

Arithmetische Mittel der in der Tabelle (pag. 25) gefundenen Resultate.

Ermüdungsdauer in Secunden	3	5	10	15	20	25	30
		0,66	0,49	.	0,43	0,37	0,35
	0,72	0,65	0,56	0,46	0,47	0,44	0,40

Nach diesen arithmetischen Mitteln sind zwei Kurven gezogen; die eine, ausgezogen, richtet sich nach den \times , entsprechend den gross gedruckten arithmetischen Mitteln; die andere, punktirte, nach dem Zeichen O. Da, wie oben schon gezeigt worden, unsere Fehlerquellen der Mehrzahl nach die Tendenz haben, den Ermüdungswerth eher kleiner als grösser erscheinen zu lassen, so dürfte der ausgezogenen Kurve im Allgemeinen die grössere Bedeutung zugeschrieben werden. So viel kann aus dem Verlauf der Kurven mit Bestimmtheit gesagt werden, dass die Ermüdung im Anfang unverhältnissmässig rascher zunimmt als später; schon in den ersten 5 Secunden wird 1 auf den Werth von 0,64 reduzirt; oder es verliert die anfängliche Erregungsstärke 36 % ihres Gesamtwertes; nach 30 Secunden beträgt dieser Verlust nahezu 65 %. Während also der Verlust an Erregungsstärke in den ersten Secunden per Secunde mindestens 7 % beträgt, steigt er zwischen der 25.—30. Secunde von 63 auf 65 %, also um 2 %, so dass auf eine Secunde, vorausgesetzt, die Ermüdung schreite stetig fort, bloss 0,4 % Verluste kommen.

Für die rasche Ermüdung im Anfang spricht in gewissem Sinne die rasche Erholung der Retina in den ersten paar Minuten. Aubert (vergleiche Physiologie der Netzhaut pag. 39) hat gefunden, dass die Empfindlichkeit des Auges für Licht im Finstern mit solcher Geschwindigkeit zunimmt, dass binnen zwei Minuten eine etwa 15—20mal grössere Empfindlichkeit erreicht wird; dann nimmt die Geschwindigkeit merklich ab, so dass zu einer 3—4maligen Vergrösserung der Empfindlichkeit über eine Stunde Aufenthalt im Finstern erforderlich ist. Diese Thatfachen sprechen insofern für die anfänglich rasche Ermüdung, als sich vermuthen lässt, es werde die Zeit der raschen Ermüdung der Zeit der raschen Erholung entsprechen und umgekehrt.

Ich hätte in meiner Kurve Versuche mit 40 Secunden Ermüdungsdauer noch anführen können; (beiläufig gesagt ergaben einige wenige Versuche bei dieser Versuchsdauer 74—78 % Helligkeitsverluste) doch will ich auf diese

letzteren Resultate kein Gewicht legen, denn die Versuche über 30 Secunden hinaus zu treiben und so die Kurve weiter zu führen, hat nicht geringe Schwierigkeiten. Erstens ist das längere Fixiren schwer und ziemlich angreifend; zweitens macht sich, auch wenn man dies zu Stande bringt, der Einfluss der längeren Ermüdung schon während der Betrachtung des weissen Papiere geltend, dadurch dass dieses farbig wird; dasselbe erscheint zuletzt verschieden gefärbt, bald in einer gelben, bald in einer bläulichen, bald in röthlicher Nüance; dadurch wird aber die Unterscheidung von Helligkeitsdifferenzen ungeheuer erschwert, was um so mehr in's Gewicht fällt, als in dieser Gegend der Kurve, wie oben gezeit wurde, die Ermüdung sehr langsam vorwärts schreitet, wodurch die Forderungen an's Auge betreffs Unterscheidung von Helligkeitsdifferenzen im Gegentheil nur immer höher und höher gestellt werden müssten. Daher wollen wir uns mit dem gefundenen Anfangstheil der Kurve, der ohnehin der wichtigere ist, begnügen; der weitere Verlauf wird sich so herausstellen, dass nach Verfluss einer gewissen Zeit die Kurve, immer und immer langsamer fallend, auf der Abscissenachse anlangen wird; das ist dann der Moment, bei dem die Ermüdung der Retina bis zur gänzlichen Unempfindlichkeit gediehen ist.

Am Schlusse meiner Untersuchungen endlich sei es mir erlaubt, Versuchsreihen zu bringen, die zu den verschiedenen Tageszeiten, Morgens, Mittags, Abends, angestellt sind und so ein ungefähres Bild der Retinalermüdung im Verlaufe des Tages geben können.

Versuchsreihe XIV a.

31. October, Morgens 7 Uhr 30 Minuten — das Auge die Nacht über und bis zum Versuche verbunden, also unermüdet.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
13	12	11
12	11	.

Versuchsreihe XIV b.

Morgens 9 Uhr 30 Minuten. Das Auge ist seit XIV a stets offen geblieben und für den gewöhnlichen Bedarf benutzt worden.

Versuchszeit 20 Secunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
10	9	8

Versuchsreihe XIV c.

Mittags 12 Uhr — die Bedingungen bleiben jetzt fortan dieselben,
wie bei XIV b.

Versuchszeit 20 Sekunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
8	5 (eher dunkler)	5
9	.	.
10	8	6

Versuchsreihe XIV d.

Nachmittags 2 Uhr 30 Minuten.

Versuchszeit 20 Sekunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
8	6 (eher dunkler)	4
6	6	.
.	5	.

Versuchsreihe XIV e.

Abends 4 Uhr 30 Minuten.

Versuchszeit 20 Sekunden.

heller als	gleich wie	dunkler als Nummer
8	5	4
6	6	5

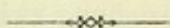
Beim Morgenversuch mit unermüdetem Auge erhalten wir also 60 % Helligkeitsverluste, um 9 Uhr 30 Minuten beträgt dieser Verlust bei gleicher Ermüdungsdauer bloß 41 %, und so sinken die Verlustprocente immer mehr und mehr, bis beim Abendversuch bloß 21—19 % Helligkeitsverluste sich ergeben. Dieses Sinken der Ermüdungswerthe rührt nun offenbar daher, dass die Retina im Laufe des Tages durch den gewöhnlichen Gebrauch des Auges ermüdet, und daher bei den Versuchen um 12, um 2, um 4 Uhr etc. schon zu Anfang des Versuches eine gewisse Quantität an Erregungsstärke eingebüßt hat und desshalb nicht in dem Verhältniss an Reizstärke verlieren kann, wie die unermüdete Retina am Morgen. Es fragt sich also nur, von welcher Ermüdungsstufe beim Abendversuche die Retina ausgegangen ist; beim Morgenversuch ist dieselbe bekanntlich Null, d. h. die anfängliche Erregungsstärke = 1 zu setzen. Sehen wir daher zu, auf welche Weise unsere gefundene Ermüdungskurve zur Auffindung der betreffenden Ermüdungsstufe oder des Ermüdungswerthes x uns behülflich sein soll.

Zu diesem Zwecke wollen wir, um kürzere Strecken der Abscissenachse in die Rechnung aufnehmen zu können, statt von dem obigen Abendversuche XIVe mit 20 Secunden Ermüdungsdauer von einem anderen mit 10 Secunden Versuchsdauer ausgehen; ein solcher Abends 4 Uhr 30 Minuten unter übrigens gleichen Bedingungen angestellter Versuch ergab 19% Helligkeitsverluste. Nun tragen wir auf einer beliebig auszuwählenden Ordinate, z. B. der Ordinate A, mit ihrem Werthe 43, 19% ihres Gesamtwertes als Helligkeitsverlust des Abendversuches, d. h. 8 ihrer Einheiten ab und sehen zu, ob die durch diesen Punkt gehende Horizontale oder Parallele zur Abscissenachse 10 Secunden weiter die Kurve treffe oder nicht. In unserem Beispiele tritt dieser Fall erst nach 14 Secunden ein; wir wählen daher eine andere, vor ihr gelegene Ordinate B und tragen wieder 19%, d. h. 8,5 ihrer Einheiten ab; allein auch die diesem Punkte entsprechende Parallele trifft die Kurve erst nach 12 Secunden; endlich tragen wir auf der Ordinate C ebenfalls 19%, d. h. 9 ihrer Einheiten ab, und finden, dass die Horizontale dieses Punktes nach 10 Secunden die Kurve wirklich trifft. Die Ordinate C gibt uns also die Ermüdungsstufe, von der beim genannten Abendversuch die Retina ausgegangen ist, und damit zu gleicher Zeit den Gesamtverlust der retinalen Reizstärke im Verlaufe des Tages; wir können ihn kurzweg Tagesverlust nennen. Dieser Tagesverlust beträgt aber, $C = 0,49$ gesetzt, 51%, mit andern Worten, die Ermüdung der Retina im Verlauf des Tages ist gleich weit gediehen, als wenn am Morgen die unermüdete Retina während 11 Secunden das weisse Papier fixirt hätte, oder:

am Abend erscheint der Retina irgend ein Object nur in $\frac{40}{100}$ der Helligkeit.

in welcher es ihr am Morgen erschienen wäre. Wenn so der Tagesverlust verhältnissmässig klein ausfällt, so ist dies nur ein Beweis, in welchem hohem Masse die Retina fortwährend sich wieder zu erholen Gelegenheit hat.

Die angedeutete, jedenfalls etwas ungenaue Bestimmungsweise möge sich dadurch entschuldigen, dass es uns überhaupt blos um eine annähernde Bestimmung des Tagesverlustes zu thun sein konnte; denn erstens müsste die Zahl derartiger Versuchsreihen zu jeder Tagesstunde und zu den verschiedenen Jahreszeiten, in denen die Tageslänge ja bedeutend differirt, in namhafter Weise vergrössert werden; zweitens hätte ein genaueres Verfahren erst dann den rechten Sinn, wenn durch eine Unzahl von Versuchen die wahre Ermüdungskurve gefunden und ihre Gleichung bestimmt wäre.



VII.

Ueber die Abhängigkeit der negativen Schwankung des Nervenstromes von der Intensität des erregenden elektrischen Stromes.

Von **J. J. Müller,**

Assistenten am physiologischen Institute in Zürich.

Eine der wichtigsten Aufgaben der allgemeinen Nervenphysiologie ist ohne Zweifel die Ermittlung des Gesetzes, nach welchem die Intensität der Erregung eines Nervenelementes abhängt von der Stärke des auf dasselbe wirkenden Reizes.

Unter den physiologischen Erscheinungen, die in der innigsten Beziehung zur Nervenirregung stehen, springen vor Allem in die Augen die Muskelthätigkeit und die Empfindung. Beide sind jedenfalls Functionen der Nervenirregung; wäre deren Form bekannt, so liesse sich für jede Reizgrösse aus der Grösse der entsprechenden Muskelarbeit oder Empfindung die Grösse der Nervenirregung bestimmen.

Ueber die Natur der die Abhängigkeit der Nervenirregung vom Reize darstellenden Function hatte sich bis vor relativ kurzer Zeit die Anschauung allgemeine Geltung verschafft, dass sie wie ihre erste Derivirte eine stetige Function des Reizes sei, dass also bei continuirlich wachsendem Reize in stetig regelmässigem Gange mehr lebendige Kraft von demselben im Nerven ausgelöst werde. Näher war diese Beziehung — theoretisch gefolgert aus der dem Versuche zunächst sich darbietenden Frage der Abhängigkeit, in welcher Muskelarbeit und Empfindung vom Reize stehen — die directe Proportionalität zwischen Reiz und Erregung.

Der exacte Ausdruck der Beziehung zwischen Empfindung und Reiz liegt bekanntlich in Fechner's psychophysischer Fundamental- und Massformel:

$$d\gamma = k \cdot \frac{d\beta}{\beta} \text{ und } \gamma = k \log. \frac{\beta}{b},$$

worin γ die Empfindungsgrösse, β und b die Reizwerthe, und zwar das erstere den der Empfindung γ entsprechenden, das letztere den der eben verschwindenden Empfindung eigenthümlichen Reizwerth bezeichnen *). Zunächst drückt also die Fechner'sche Massformel allerdings nur die Beziehung aus, welche zwischen Empfindungsgrösse und Reizgrösse besteht, und es bliebe vom rein mathematischen Standpunkte aus immer noch das Dilemma, dass die Fechner'sche Formel eigentlich direct die Abhängigkeit zwischen Empfindung und Nervenirregung ausdrückt, bei Proportionalität zwischen Nervenirregung und Reiz; — oder dass sie die Abhängigkeit zwischen Erregung und Reiz darstellte bei Proportionalität zwischen Nervenirregung und Empfindung. In dieser Beziehung wies aber schon Fechner auf eine Reihe von Thatsachen hin, welche der Annahme einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit verschaffen, dass zwischen Nervenirregung und Reiz Proportionalität herrsche, und also seine Massformel die Abhängigkeit der Empfindung von der Nervenirregung ausdrücke **).

Zu ganz derselben Anschauung über den Zusammenhang zwischen Reiz und Nervenirregung führte andererseits die gesetzmässige Beziehung, welche Fick zwischen Muskelarbeit und Reiz feststellte ***). Bezeichnet ϱ den Reiz, $\lambda = f(\varrho)$ die Muskelarbeit und A eine Constante, so ist bekanntlich

$$f(\varrho) = A \cdot (\varrho - c).$$

Hiebei bleiben allerdings die vermittelnden Abhängigkeiten der Muskelarbeit von der Nervenirregung [$\chi(\varepsilon)$] und der Nervenirregung vom Reize [$\varphi(\varrho)$] dahingestellt †), und $\varphi(\varrho)$ wie $\chi(\varepsilon)$ könnten somit, rein mathematisch betrachtet, jede beliebige Form haben. Aber bei der Einfachheit der Beziehung zwischen λ und ϱ ist wohl kaum eine andere Annahme zulässig als:

$$\varepsilon = c_2 \varrho; \lambda = c_1 (\varepsilon - c_3), \text{ wobei } c_1 c_2 = A.$$

„Wir sehen,“ sagt Fick, „die drei variablen Grössen Reiz, Erregung, Muskelarbeit in derartiger Abhängigkeit von einander, dass das Wachsen der einen proportional ist dem Wachsen einer jeden der beiden andern.“

Näher noch wurde diese Proportionalität zwischen Reiz und Erregung für die ganze Reihe zweier zusammengehöriger Werthe derselben statuirt. Die Unstetigkeiten also, welche die erste Derivirte der angeführten Functionen, die

*) Fechner, Elemente der Psychophysik. Leipzig, 1860. II. S. 9 - 39.

**) Derselbe, l. c. II. S. 429—437.

***) Fick, Untersuchungen über elektrische Nervenreizung. Braunschweig, 1864. S. 1 - 22. — Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane. Lehr, 1864. S. 349—351.

†) In Beziehung auf diese vermittelnden Thätigkeiten vergleiche auch Hermann, Ueber das Verhältniss der Muskelleistungen zur Stärke der Reize. Reichert und du Bois-Reymond's Archiv. 1861. S. 369 ff.

die Abhängigkeit der Empfindung oder der Muskularbeit vom Reize ausdrücken, eingeht, wurden als begründet angesehen in den Functionen, welche die Abhängigkeit der Empfindung von der psychophysischen Bewegung und der Muskularbeit von der Erregung der motorischen Nerven darstellen.

Diese Annahme hatte schon von vornherein etwas sehr Ansprechendes. Und in der That in zahlreichen Fällen findet ja psychophysische Bewegung statt, ohne dass sie Empfindung mit sich führt (wenn nur die Aufmerksamkeit nicht darauf gerichtet ist). Nur mit dieser Annahme ist ferner die Thatsache der Unterschiedsschwelle vereinbar. Endlich „lassen die allgemeinsten Verhältnisse des Seelenlebens eine sehr einfache und befriedigende psychophysische Repräsentation auf Grund der Voraussetzung, dass der Schwellenbegriff auf die psychophysische Bewegung übertragbar sei, zu, welcher nicht möglich ist, wenn man der gegentheiligen Annahme huldigt *).“

Andererseits macht es die grosse Beweglichkeit der sehr labilen Moleculargruppen des Nerven gegenüber den viel trägeren Muskelmoleculen sehr wahrscheinlich, dass ein Reiz, der noch keine Muskelzuckung auslöst, doch schon den Nerven in den Erregungszustand versetzt, wenn auch damit nicht gesagt sein soll, dass unendlich kleinen Reizwerthen auch unendlich kleine Intensitäten der Erregung entsprechen müssten. Ferner „ist es geradezu nothwendig, dass über ein gewisses nicht sehr bedeutendes Mass hinaus der Muskel mit einer Zuckung gar nicht arbeiten kann.“ Die maximale Arbeit des Muskels kann demnach schon bei einer relativ kleinen Nervenirregung ausgelöst werden; wird dann der Reiz noch grösser, so wächst nur diese Nervenirregung, nicht dass sie indessen — was natürlich keinen Sinn hätte — für unendlich grosse Reizwerthe ebenfalls unendlich werden müsste **).

Mit dieser letzteren Annahme, dass die Proportionalität zwischen Erregung und Reiz durch die ganze Scala der Erregungsgrössen sich erstreckt, steht nun aber eine ganz neulich von Fick und Meyer gefundene Thatsache in Widerspruch ***). Die Muskularbeit kann nämlich bei stetig wachsendem Reize, auch wenn sie ihren ersten Maximalwerth längst erreicht hat, ein zweites Wachsen eingehen und ein zweites Maximum erreichen. Diese stufenförmige Steigerung der Muskularbeit ist weiter an die Bedingung geknüpft, dass die Reizung des Muskels vom Nerven aus geschieht; bei directer Reizung wird immer nur ein Wachsen in stetig regelmässigem Gange bis zu einem Maximum beobachtet, welches bei noch so excessiv wachsendem Reize nie überschritten wird. Wo also, schliessen Fick und Meyer, continuirlich wachsende Reize den Muskel treffen, wird die Muskularbeit in stetig regelmäs-

*) Fechner, Psychophysik. II. S. 434—435.

**) Fick, Untersuchungen über elektr. Nervenirregung. S. 19—20.

***) A. B. Meyer, Beiträge zur Lehre von der elektr. Nervenreizung.

sigem Gange vom Werthe Null (dem Schwellenwerthe des Reizes entsprechend) bis zum Maximalwerthe ausgelöst. Wo daher die Auslösung eine solche ist, dass die Geschwindigkeit ihres Wachsens eine unstetige ist, kann dies nur von einer Unstetigkeit in dem Wachsen des Reizes herrühren. Folglich steht die Nervenerrregung in solcher Abhängigkeit vom Reize, dass die Geschwindigkeit ihres Wachsens eine unstetige Function des Reizes ist.

Diese Schlussweise setzt voraus: 1. dass die Zuwachse, welche beim zweiten Wachsen zu der ersten maximalen Zuckungsgrösse hinzukommen, wirklich der Ausdruck eines Zuwachses der Muskelarbeit sind, und nicht etwa daher rühren, dass der Muskel mit grösserer Schnelligkeit in den Erregungszustand übergeht; 2. dass jenes regelmässige Wachsen der Muskelarbeit bei directer Reizung ein solches bis zu der grössten überhaupt erreichbaren Muskelarbeit sei. Denn läge nur ein regelmässiges Wachsen bis zum ersten Maximalwerthe der Muskelarbeit, welcher bei Reizung vom Nerven aus erscheint, vor, so würde die von Meyer beschriebene Thatsache nur beweisen, dass die Auslösung der Muskelkräfte eine andere ist, wenn sie vom Nerven aus, als wenn sie durch directe Reizung geschieht, eine Annahme, die mir keineswegs undenkbar erscheint. Jedenfalls müssen in der Entscheidung der Frage diese Voraussetzungen mit berücksichtigt werden.

Mit grosser Wahrscheinlichkeit kann man immerhin folgenden Satz aufstellen: Die Nervenerrregung ist eine wesentlich unstetig wachsende Function des Reizes. Für stetig wachsende Reize bewegt sie sich stufenförmig von Maximum zu Maximum, so dass, wo überall sie variirt, sie proportional dem Reizunterschiede wächst. — Bei der hohen Wichtigkeit aber, welche diese Abhängigkeit der Nervenerrregung vom Reize besitzt, ist jeder Versuch, dieselbe von einer neuen Seite zu beleuchten, vollkommen gerechtfertigt. Eine solche neue Seite bietet die negative Schwankung des Nervenstromes.

In der That, schon du Bois-Reymond gelangt, ausgehend von der detaillirtesten Untersuchung der negativen Schwankung des Nervenstromes zu dem Schlusse *): „dass, so weit unsere Kenntnisse reichen, die negative Stromschwankung beim elektrischen Tetanisiren und der Bewegung vermittelnde Vorgang, ihrer Erscheinungsweise und Grösse nach unter mannigfaltigen Bedingungen sich einander vollständig entsprechen. Es wird demnach gerechtfertigt erscheinen, wenn wir die negative Schwankung fortan als das äussere Anzeichen der inneren Bewegungen im Nerven betrachten, aus welchen sich jener Vorgang zusammensetzt.“ — Diese Anschauung hat seitdem durch die Untersuchungen von Bernstein über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Stromschwankung eine weitere Stütze erhalten. Nach

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen etc. II. S. 563.

den berühmt gewordenen Untersuchungen von Helmholtz *) nämlich beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Erregungsvorganges im Nerven bekanntlich im Mittel 27^m in der Secunde. Hiemit in naher Uebereinstimmung ergeben nun die Bestimmungen von Bernstein, dass die Geschwindigkeit, mit der sich die negative Schwankung des Nervenstromes fortpflanzt, im Mittel 28^m in der Secunde beträgt **). — Ist aber so die negative Schwankung des Nervenstromes „der elektromotorische Ausdruck des Erregungszustandes,“ so folgt sofort weiter, dass die ersten Derivirten der Functionen, welche die Abhängigkeit der negativen Stromschwankung und der Nervenirregung vom Reize darstellen, für dieselben Argumente der Variablen reelle Werthe annehmen. Desswegen brauchen aber diese Derivirten noch keineswegs identisch zu sein.

Nun hat zwar bereits du Bois-Reymond die Abhängigkeit der negativen Schwankung des Nervenstromes von der Stärke des reizenden Agens — speciell des tetanisirenden elektrischen Stromes untersucht ***). Nach seinen Darstellungen hätten wir uns vorzustellen, dass, wenn die Intensität des tetanisirenden Stromes stetig wächst, auch die negative Stromschwankung in stetigem Gange an Grösse zunimmt, um sich nach und nach einer Grenze asymptotisch zu nähern. (Vergl. bes. Taf. IV, Fig. 123 $t_0 \sigma t$). Nähere Angaben über die gesetzmässige Beziehung zwischen dem Wachsen beider Grössen waren bei den damaligen Vorrichtungen und Versuchsweisen der Elektrophysiologie noch nicht möglich. Gerade solche Messungen aber können dieser Frage erst das hohe Interesse verleihen, das wir oben an sie geknüpft haben.

Plan und Anordnung der Versuche ergeben sich unmittelbar aus ihrem Zwecke. Wir wollen bei einem Nerven, stets an der gleichen Stelle ihn reizend, eine Reihe von je zwei zusammengehörigen Werthen der Intensität des tetanisirenden Stromes einerseits und der Grösse der dadurch bedingten negativen Schwankung des Nervenstromes ermitteln. Diese successiv erhaltenen Beziehungen stellen unmittelbar das Gesetz dar, nach welchem die negative Schwankung abhängt von der Stärke des tetanisirenden Stromes, und daraus ergibt

*) Helmholtz, Messungen über den zeitlichen Verlauf der Zuckung animaler Muskeln und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven. Müller's Archiv für Anat. u. Phys. 1850. S. 276. 1852. S. 199. — Helmholtz u. Baxt, Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den motorischen Nerven des Menschen. Berlin. Monatsber. 1867. S. 228—234.

***) Bernstein, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung im Nerven, med. Centralblatt. 1866. S. 593—596. — Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Nervenstromes. Berliner Monatsber. 1867. S. 72—77.

***) Du Bois-Reymond, Untersuchungen etc. II. S. 450—457.

sich sofort weiter die gesetzmässige Abhängigkeit des Wachsens der negativen Schwankung von der Intensität des tetanisirenden Stromes. — Die Bestimmung der negativen Schwankung geschieht dabei am Magnetometer mit Spiegelablesung; diejenige der Stärke des elektrischen Stromes an einem hierzu besonders graduirten Magnetelektromotor.

Gegen diese Methode kann allerdings ein principieller Einwand erhoben werden. An sich schon entfernt sich nämlich der vom Organismus getrennte Nerv während der Dauer des Versuches immer mehr von seinen normalen Eigenschaften. Wenn nun aber vollends jene elektrischen Ströme successiv auf den Nerven einwirken, dann könnte dadurch diese Abnahme seiner Leistungsfähigkeit in dem Masse beschleunigt werden, dass schon nach wenigen Versuchen, wenn überall dann der Nervenstrom noch eine negative Schwankung zeigt, diese doch durchaus nicht mehr vergleichbar wäre, hinsichtlich ihrer Beziehung zur Reizstärke, mit den früheren, in einem erregbaren Stadium des Nerven erhaltenen Resultaten. Dies ist nun aber, wenn allerdings eine solche Abnahme der negativen Schwankung auch stets eintritt, in der That nicht der Fall, vorausgesetzt, dass die Intensität der Inductionsströme nicht eine zu enorme, und die Zeit ihrer Einwirkung auf den Nerven nicht eine zu ausgedehnte sind.

Die Beziehung nun zwischen der Intensität des tetanisirenden Stromes und der Grösse der negativen Stromschwankung lässt sich, da die Dauer der Einwirkung des tetanisirenden Stromes und damit die Dauer der negativen Stromschwankung im Belieben der Experimentirenden steht, auf verschiedene Weise ermitteln *). In der Wahl der Methode muss bei Richtigkeit der Messung die Schonung des Nerven leiten. Hieraus ergibt sich die Regel, das Tetanisiren nicht merklich länger fortzusetzen, als eben nöthig ist, um ein richtiges Mass für die negative Schwankung zu bekommen. Ein solches kann uns aber schon die erste Elongation des Magneten werden; wir brauchen also nicht die Ruhelage des Magneten während des Tetanisirens abzuwarten. Hiernach müsste also eine solche Zeit tetanisirt werden, als vom Oeffnen des Schlüssels zum Tetanisiren verstreicht bis zu dem Momente, wo der Magnet eben im Begriffe ist, aus seiner grössten Abweichung seine Rückkehr anzutreten. Diese Zeit, die in den anzuführenden Versuchen 2,5" betrug, noch mehr zu verkürzen, verbietet die sehr wahrscheinlich mit der Stromstärke variirende Entwicklungszeit der negativen Schwankung.

Der Galvanometerkreis, welcher durch die bekannten unpolarisirbaren Gefässelektroden von du Bois-Reymond mit dem Nerven verbunden war,

*) Vergl. hiemit Bernstein, Untersuchungen über die Natur des elektrotonischen Zustandes und der negativen Schwankung des Nervenstromes. I. Ueber die negative Schwankung im elektrotonischen Zustande. Archiv für Anat. und Phys. 1866. S. 596 — 637.

enthielt eine Spiegelbussole von Meissner und Meyerstein. Der Magnet derselben war so zu astasiren, dass die Bussole immer noch empfindlich genug war für relativ kleine Schwankungen des Nervenstromes, dabei aber ihre Schwingungsdauer nicht zu gross ausfiel. Denn einmal wäre hiedurch bei unserem gewählten Versuchsverfahren die Zeit, während welcher die Inductionsströme auf den Nerven einwirken, und damit die Alteration des Nerven vergrössert worden; ausserdem aber hätte sich zwischen zwei auf einander folgende Versuche eine so lange Zwischenzeit eingeschoben, dass kaum eine grössere Reihe an demselben Nerven mit Erfolg hätte ausgeführt werden können. Demgemäss wählte ich eine solche Astasie des Magneten, dass er, bei einer Schwingungsdauer von 4, 5", durch den ruhenden Strom des Ischiadicus eines Frosches 30—40 Scalentheile bleibende Ablenkung erfuhr.

Der tetanisirende Kreis nahm, da bei den kurz dauernden und abwechselnd gerichteten Inductionsströmen eine Störung durch Polarisirung der Elektroden nicht zu befürchten war, den Nerven durch zwei Drahtenden auf. Um hier bei jedem Versuche die einwirkende Stromstärke genau zu kennen, bewegte sich die secundäre Rolle des Magnetelektromotors auf einer nach Strom-einheiten fortschreitenden Scala. — Der auf die unten näher zu beschreibende Weise mit dem Inductionsapparate verbundene primäre Kreis enthielt drei mit nur sehr wenig Flüssigkeit (circa 5^{cm} hoch) versehene, hinter einander verbundene Bunsen'sche Elemente.

Die Sicherheit der Angaben dieser messenden Apparate, welche auf die eben angedeutete Weise mit dem in der feuchten Kammer befindlichen, sonst durchaus isolirten Nerven durch überall wohl isolirte Drähte verbunden waren, wird bedingt durch die Constanz der in die Versuchsreihe eingehenden Grössen. In dieser Beziehung ist aber nicht eine Grösse vorhanden, die absolut unverändert wäre.

Die Intensität der horizontalen Componente des Erdmagnetismus, sowie die Declination variiren in bekannter Weise. Die Intensität des Kettenstromes ist aus bekannten Ursachen immer noch stets continuirlichen Schwankungen unterworfen.

Abgesehen von der geringen Polarisirung der ableitenden Elektroden, von der innern Polarisirung des Nerven *), von allfälligen Einflüssen der am Querschnitte sich bildenden Säure, ändern sich während der Versuchsdauer elektromotorische Kraft und Widerstand des Nerven **). Von beiden aber hängt die negative Stromschwankung für eine bestimmte Stromstärke ab.

*) Du Bois-Reymond, über die Erscheinungsweise des Muskel- und Nervenstromes etc. Arch. f. Anat. u. Phys. 1867. S. 257—310. — Ueber die elektrom. Kraft der Nerven und Muskeln. Arch. für Anat. u. Phys. 1867. S. 417—497.

**) Du Bois-Reymond, Untersuchungen etc. I. S. 256. II. 1. S. 282—286. Munk, Untersuch. über das Wesen der Nervenregung. I. S. 198 ff.

Die elektrotonischen Stromentwicklungen bedingen eine Reihe neuer Veränderungen. In Uebereinstimmung mit den von Pflüger ermittelten That- sachen gilt hier bekanntlich der allgemeine Satz *): „dass der Zustand des Nerven im Elektrotonus kein Zustand des Gleichgewichtes, sondern einer der steten Veränderung ist, und dass diese Veränderung im Anelektrotonus und Katelektrotonus, wie sie sich elektromotorisch ausspricht, nach verschiedenem Gesetze vor sich geht.“ Näher ist dieses Gesetz: vom ersten Augenblicke an, wo überall die Beobachtung möglich ist, sinkt der Katelektrotonusstrom, um sich einer untern Grenze zu nähern, wächst dagegen der Anelektrotonusstrom, um ein Maximum zu erreichen und dann wieder zu sinken. — Weiter existirt ein entschiedenes Uebergewicht des Anelektrotonus über den Katelektrotonus. Für den constanten Strom liegt nämlich bei einem möglichst unermüdeten Zu- stande des Nerven der erst beobachtete Werth des Anelektrotonus bald über, bald unter dem entsprechenden Werthe des Katelektrotonus, während der Ma- ximalwerth des Anelektrotonus immer weit über der erst beobachteten Kat- elektrotonusgrösse liegt **). Bei unterbrochenem erregenden Strome ist das Ueberwiegen des Anelektrotonus bis jetzt zwar nur für das Unterbrechen mit- telst des Poggendorf'schen Inversors constatirt, darf aber auch mit aller Wahrscheinlichkeit beim Tetanisiren mittelst des Magnetelektromotors ange- nommen werden ***). Dieses Verhältniss der relativen Grössen der elektrotoni- schen Stromentwicklungen ist wiederum ein verschiedenes in den verschiedenen Stadien der Ermüdung. Für das Tetanisiren mit dem Magnetelektromotor nimmt speciell nach Ranke †) die Grösse des Katelektrotonusstromes mit der Leistungsfähigkeit des Nerven sehr rasch ab, und erreicht eine untere Grenze zu einer Zeit, wo der Anelektrotonus kaum eine geringe Verkleinerung erlitten hat. Später sinkt auch die Grösse des Anelektrotonus rasch zu einem minimalen Werthe. — Mehr noch: der Schliessungsschlag des Magnetelektro- motors bedingt cet. par. einen beträchtlich intensiveren Elektrotonus, als der Oeffnungsinductionsstrom ††). — Endlich tritt nach Helmholtz „der elek-

*) Du Bois-Reymond, über die elektromot. Kraft der Nerven und Mus- keln. Archiv für Anat. u. Phys. 1867. S. 441 - 452.

**) Derselbe, über die elektrom. Kraft etc. S. 448. — Untersuchungen. II. 1. S. 371 - 379.

***) Derselbe, Untersuchungen. II. 1. S. 470-472; über die elektromotor. Kraft etc. S. 431.

†) Ranke, über positive Schwankung des Nervenstromes etc. Archiv für Anat. u. Phys. 1862. S. 241 - 262. — Vergl. auch du Bois, Untersuch. II. 1. S. 379 - 383.

††) Helmholtz, Pogg. Annal. LXXXIII. — Du Bois, Untersuchungen. II. 1. S. 442-446; Arch. f. Anat. u. Phys. 1861. S. 786.

trotonische Zustand des Nerven nicht merklich später ein als der ihn erregende elektrische Strom *).“ Die Zeit seiner Fortpflanzung ist also jedenfalls geringer als diejenige der negativen Schwankung.

Alle diese Verhältnisse bedingen mit die Erscheinungsweise der negativen Stromschwankung, in mannigfacher Weise sie variirend. Da nun diese Fehlerquellen geradezu unvermeidlich sind, so kann eine sie berücksichtigende Anordnung der Versuche nur den Sinn haben, sie auf ein Minimum zu reduciren.

Hierzu ist vor Allem die absolute Grösse der elektrotonischen Stromentwicklungen möglichst klein zu machen. Demgemäss müssen die erregenden Elektroden in die grösstmögliche Entfernung von den ableitenden gebracht werden. Da nun aber die Leistungsfähigkeit des Nerven von seinen beiden Enden her progressiv abnimmt, hier aber gerade möglichst konstant sein soll, so wird es vorzuziehen sein, die erregenden Elektroden nicht direct an dem dem abgeleiteten (peripheren) Ende entgegengesetzten (centralen) Ende, sondern in einiger Entfernung davon anzubringen.

Um nun weiter auch die Differenz der so reducirten elektrotonischen Ströme möglichst zu verkleinern, müssen die beiden entgegengesetzt gerichteten Inductionsströme, so weit es möglich ist, in ihrem zeitlichen Verlaufe einander nahe gebracht werden. Zwar könnte diese von der Ungleichheit des zeitlichen Verlaufes bedingte Verschiedenheit der elektrotonischen Stromentwicklungen dazu benutzt werden, um durch sie die durch die Ungleichheit der Richtung erzeugte Verschiedenheit derselben zu compensiren. Bei der offenbaren Unsicherheit aber dieses Verfahrens dürfte die erste Methode vorzuziehen sein. Diese muss nun näher darin bestehen, dass entweder nur die eine Art der Inductionsströme, die Oeffnungsströme, bei vollständiger Ablenkung der Schliessungsschläge in abwechselnd entgegengesetzter Richtung durch den Nerven geleitet werden, was mittelst der bekannten Disjunctoren **) leicht ausführbar ist; oder darin, dass den Oeffnungsinductionsschlägen der Charakter der Schliessungsströme ertheilt wird. Die letztere Methode wurde von Helmholtz in der bekannten Modification des du Bois'schen Magnetelektromotors eingeführt ***). Da indessen am Helmholtz'schen Apparate der, beim Unterbrechen des primären Stromes in der primären Rolle, entstehende Extrastrom einen

*) Helmholtz, über die Geschwindigkeit einiger Vorgänge in Muskeln und Nerven. Monatsber. d. Berl. Akad. 1854. S. 329—330.

**) Vergl. du Bois-Reymond, Untersuchungen. II. 4. S. 404. 414. — Ausserdem Dove, Pogg. Ann. XLIII. S. 512. — Wartmann, Ann. de Chimie et de Phys. XXII. p. 5. — Buff, Ann. der Chemie und Pharmacie. Suppl. III. S. 149. Pogg. Ann. CXXVII. S. 58. CXXX. S. 339.

***) Helmholtz, Berliner Monatsberichte. 1862.

weit geringeren Widerstand findet, als der beim Schluss des primären Stromes daselbst entstehende, und somit immer noch eine Differenz in den Abgleichungszeiten der Inductionsströme möglich ist, so brachte Bernstein *) zur primären Rolle eine Nebenschliessung von einem in Beziehung zum Widerstande in der Kette verschwindend kleinen Widerstand an; der Wagner'sche Hammer befindet sich dabei in der Stammleitung des primären Stromes — so will ich seine von der Kette bis zur Verzweigung sich erstreckende Bahn nennen. In ähnlicher Weise richtete ich nun meinen Magnetelektromotor ein, nur dass ich statt der aus angesäuertem Wasser und darein getauchten Platinelektroden bestehenden Nebenschliessung Bernstein's einen Rheostaten von Siemens und Halske, deren Windungen zur Vermeidung von Induction abwechselnde Richtungen haben, einschaltete. Abgesehen von der in Bernstein's Vorrichtung nothwendig störend wirkenden Polarisation der Platinaelektroden, bietet diese Modification den Vortheil, dass man zu jeder Zeit den Widerstand der Nebenschliessung genau kennt, dass man bei grösster Entfernung der secundären Rolle (wo dieselbe also auf 1 der Scala eingestellt ist) durch passende Wahl des Widerstandes in der Nebenleitung den Inductionsströmen eine solche Intensität ertheilen kann, dass sie eben eine merkliche negative Schwankung hervorrufen, und dann, wenn bereits die ganze Scala am Schlitten durchlaufen ist, noch immer durch Aenderung der Nebenschliessung die Intensität der Inductionsströme in gesetzmässiger Weise zu steigern im Stande ist. Vollkommen gleich müssen hienach die Inductionsströme in ihrem zeitlichen Verlaufe angenommen werden, wenn der Widerstand der Kette unendlich ist gegen den der Nebenschliessung. Um dieser Bedingung annähernd Genüge zu leisten, wählte ich drei sehr schwach geladene Bunsen'sche Elemente als Kette. Aber angenommen auch, sie wäre vollkommen erfüllt, so muss doch, da ja zwischen Stift und Platte des Wagner'schen Hammers unaufhörlich Platin in der Richtung des positiven Stromes übergeführt wird, die Gestalt der Abgleichungskurven der Inductionsströme eine continuirlich veränderliche sein **). Weil nun aber die Zahl dieser Schläge während des Tetanisirens von 2—2,5“ eine sehr beträchtliche ist, so darf angenommen werden, dass innerhalb dieser Zeit diejenigen Veränderungen, welche die eine elektrotonische Stromentwicklung zu vergrössern streben, gerade compensirt werden durch die andern, welche dieselbe zu verkleinern streben. Immer aber bleibt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, namentlich bei hohen Werthen des Reizes und relativ beträchtlichem Widerstande der Nebenschliessung, dass die Grösse der wirklichen negativen Schwankung doch durch entwickelten

*) Bernstein, über die negative Schwankung im elektrot. Zustande, Arch. f. Anat. u. Phys. 1866. S. 602.

**) Du Bois-Reymond, Untersuchungen. II. 1. S. 419.

Elektrotonus modificirt erscheint. Und doch sind Versuche auch mit so hohen Stromstärken nothwendig.

Zur Prüfung nun auf Elektrotonus war in der von der secundären Rolle zum Nerven führenden Leitung ein Gyrotrop eingeschaltet. Angenommen, die abwechselnd gerichteten Inductionsschläge wären physikalisch absolut gleich, und es sei zu prüfen, ob durch ein Ueberwiegen des Anelektrotonusstromes die negative Schwankung theilweise compensirt sei. Offenbar wird dann das Umlegen des Stromwenders in zwei sich unmittelbar folgenden Versuchen, eben weil es Nichts in der Beziehung der Richtung der elektrischen Ströme zur Richtung des Nervenstromes im abgeleiteten Nervenstücke ändert, keine Verschiedenheit der Grössen der negativen Schwankung erkennen lassen, auch wenn ein Anelektrotonusstrom ihr entgegenwirkt. Liegt aber zwischen den beiden Versuchen eine längere Zeit, während welcher den Nerven beständig alterirende Einflüsse getroffen haben, und tritt jetzt eine solche Differenz der negativen Schwankung hervor, die sich nicht von einem Sinken der Leistungsfähigkeit des Nerven allein herleiten lässt, so kann dieselbe offenbar nur bedingt sein von einer Aenderung der relativen Grösse der elektrotonischen Stromentwicklungen, und wird somit Beweis einer Modification der negativen Schwankung durch Elektrotonus. — Haben aber, wie es in Wirklichkeit immer der Fall sein mag, die entgegengesetzt gerichteten Inductionsströme nicht denselben zeitlichen Verlauf, so wird offenbar der Schliessungsstrom mehr Elektrotonus machen als der Oeffnungsstrom. Jetzt also complicirt sich für die relative Grösse der beiden elektrotonischen Stromentwicklungen der in ihrer Natur begründete Unterschied mit der von der Natur der Inductionsströme bedingten Verschiedenheit. Die beiden Differenzen werden sich addiren, wenn der Schliessungsschlag mit dem Nervenstrom in der abgeleiteten Strecke dieselbe Richtung hat; sie werden sich subtrahiren im entgegengesetzten Falle, und diese neue Differenz kann je nach der relativen Grösse der beiden ersteren ≥ 0 sein. — Ergibt also in zwei direct auf einander folgenden Versuchen das Umlegen des Gyrotrops keine Differenz der negativen Schwankungen, so beweist dies, nur unter der Voraussetzung, dass die Ströme in Wirklichkeit nicht gleichen zeitlichen Verlauf hatten, die Nichtexistenz von Elektrotonus. Ist ein solcher Unterschied der negativen Schwankungen da, so lässt sich unter Berücksichtigung der jedesmaligen Richtung der Ströme, ein Schluss ziehen auf die relative Grösse der Elektrotonusströme. Ergibt sich endlich für zwei zeitlich weiter von einander abstehende Versuche oder Versuchspaare ceteris paribus eine Differenz der negativen Schwankung oder eine Aenderung einer schon beobachteten Differenz, so erlaubt dies einen Schluss auf eine Aenderung der relativen Grösse der Elektrotonusströme.

Von den Aenderungen im Erdmagnetismus und Kettenströme kann bei der hier überhaupt zu erreichenden Genauigkeit nur die Aenderung der Decli-

nation in Betracht kommen. Denn diese ist zuweilen nicht unbeträchtlich; der Nervenstrom aber gibt ein Bild von dem jeweiligen Ermüdungszustande. Es ist also jedenfalls von Zeit zu Zeit die Gleichgewichtslage des Magneten zu bestimmen.

Die Berücksichtigung endlich der im Sinne stetiger Abnahme fortschreitenden Aenderung der Leistungsfähigkeit des Nerven verlangte die bekannte Anordnung der Versuche, welche die Beobachtungsgrössen auf ein bestimmtes Ermüdungsstadium reducirbar macht. Nun erstrecken sich aber die anzustellenden Versuchsreihen immer über eine relativ beträchtliche Zeit. Weiter ist, wenn zwar auch die Aenderungen des Widerstandes mit der Ermüdung jetzt genauer bekannt sind, doch das Gesetz der Abnahme der elektromotorischen Kraft noch nicht sicher festgestellt. Andererseits ist aber auch die gesetzmässige Abhängigkeit der negativen Stromschwankung von der elektromotorischen Kraft noch nicht bekannt. Daher kann hier von einer Reduction auf gleiche Ermüdung nicht wohl die Rede sein.

Nunmehr kann ich, nachdem ich die Punkte erörtert habe, welche in der Beurtheilung einer bei unserer Zusammenstellung der Apparate gewonnenen Beobachtungsreihe massgebend sind, an die Darlegung der Resultate der Untersuchung gehen.

In den folgenden Tabellen bezeichnet die erste Rubrik (N) immer die laufende Nummer des Versuches, die zweite (Z) die demselben entsprechende Zeit; die dritte (RW) gibt die Zahl der in die Nebenschliessung eingeschalteten Widerstandseinheiten des Siemens'schen Rheostaten, die vierte (RE) die diesem Rheostatenwiderstand entsprechenden Reizeinheiten des Magnetelektromotors; die fünfte (W) die die Richtung des Schliessungsinductionsstromes im Nerven bestimmende Lage des Stromwenders; da diese Lage direct mit l (links) und r (rechts) bezeichnet ist, so muss in jeder Versuchsreihe für eine dieser Lagen die Richtung des Schliessungsschlages bestimmt werden. Die sechste und siebente Rubrik geben die beobachtete Ablenkung des Galvanometers, die erstere die unmittelbare Ablenkung an der Scala, die letztere das für die Schlüsse zu verwendende Resultat des einzelnen Versuches. Die letzte Rubrik (G) endlich verzeichnet die Gleichgewichtslage des Magneten.

1. Versuchsreihe I stellt eine direct auf die Lösung unserer Aufgabe ausgehende Beobachtungsreihe dar. Sie ist der Repräsentant einer ganzen Anzahl ähnlicher Versuchsreihen, die ich hier nicht aufführe; unter diesen finden sich, was in Beziehung auf Späteres wichtig ist, auch solche, in welchen der Reiz in sehr viel kleineren Stufen fortschritt.

Versuchsreihe I.

Nerv mit dem Lenden Rückenmark in Verbindung; Entfernung der 2,5^{mm}. messenden erregten Strecke vom Rückenmark 10^{mm}.; Entfernung der 3,5^{mm}.

grossen abgeleiteten Strecke von der erregten 25^{mm}. — Schliessungsinductionsschlag bei $W=1$ absteigend, die abgeleitete Strecke also bei 1 im Katelektrotonus.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung	G
1	7 ^h 31	10	10	l	403 — 404	1
2	32	.	50	.	404 — 407	3
3	33	.	100	.	404,5 — 416	11,5
4	34	.	300	.	406 — 423	17
5	36	.	500	.	405,5 — 422	16,5
6	38	.	1.000	l	406 — 422	16
7	40	.	.	r	406 — 421	15
8	43	50	.	l	405 — 418,5	13,5
9	45	100	.	l	401 — 415	14
10	47	.	.	r	401 — 414	13
11	49	500	.	l	400 — 413,5	13,5
12	51	1.000	.	l	398 — 411	13
13	53	.	.	r	395,5 — 408	12,5
14	55	5.000	.	l	395,5 — 407	11,5
15	56,5	10.000	.	l	397 — 409	12
16	58	.	.	r	400 — 411	11
17	8 ^h —	100	.	l	399 — 410	11
18	2	10	.	.	400 — 410,5	10,5
19	4	.	500	.	401 — 411	10
20	6	.	300	.	402 — 412	10
21	8	.	100	.	403 — 410	7
22	9,5	.	50	.	404 — 410	6
23	11	.	30	.	.	.
24	12	.	1.000	l	406 — 415	9
25	13,5	.	.	r	406 — 414	8
26	15	1.000	.	l	406 — 415	9
27	16	.	.	r	406 — 414	8
28	18	10.000	.	l	405,5 — 414	8,5
29	20	.	.	r	407 — 415	8
30	22	∞	.	l	407 — 414	7
31	24	.	.	r	406 — 413	7
						419

Der näheren Erörterung dieser Versuche sei eine Bemerkung über den in ihnen auftretenden Elektrotonus vorausgeschickt. Wo nämlich durch Umlegen des Stromwenders auf Elektrotonus geprüft wurde, zeigte sich constant ein kleiner Unterschied der Ablenkungen, der zwischen 0,5—1 schwankte, und zwar wird die kleinere Ablenkung jedesmal bei Lage der Wippe rechts beobachtet. Nun erzeugen gerade hiefür die Schliessungsschläge Anelektrotonus in der abgeleiteten Nervenstrecke; der Anelektrotonusstrom ist aber als solcher schon im Uebergewicht über den Katelektrotonus, um so mehr daher, wenn er von Schliessungsschlägen erzeugt ist. Dies macht es sehr wahrscheinlich, dass diese Differenz eine Differenz der beiden elektrotonischen Stromentwicklungen ist. Es soll im Folgenden das arithmetische Mittel aus zwei differenten Ablenkungen als der wahrscheinlichste Werth für die negative Schwankung angesehen werden.

Bei näherer Betrachtung nun zunächst des aufsteigenden Theiles der Reihe fällt vor Allem das rasche Wachsen der negativen Schwankung bis zu Versuch 4 auf. Hier ist der grösste überhaupt beobachtete Werth. Von ihm aus nimmt dann bis zu Versuch 16, wohin der höchste Reizwerth fällt, die negative Schwankung in stetig regelmässigem Gange ab; einzig die Ablenkung 13,5 in Versuch 8 ist etwas zu klein für diese Annahme, eine Abweichung, die indessen wohl als zufällig betrachtet werden darf. Nun liegt allerdings der Einwand nahe, dass, wäre die Leistungsfähigkeit des Nerven sich gleichgeblieben, die negative Schwankung mit dem Reize immer noch zugenommen hätte, und dass eben nur das Sinken jener einen solchen Einfluss auf die Grösse dieser hätte, dass je die folgende negative Schwankung nicht nur nicht grösser, sondern sogar kleiner als die vorhergehende ausfalle, während sie wohl grösser ausgefallen wäre als jene beobachtete maximale Schwankung, wenn dieser grössere Reizwerth auf den Nerven im unermüdeten Zustande eingewirkt hätte. Dabei bleibt aber die Regelmässigkeit in dieser Abnahme der negativen Schwankung sehr auffallend, und es wäre kaum denkbar, dass sie in einer grösseren Anzahl von Versuchsreihen immer wieder in nahe gleicher Weise erschiene. Letzteres ist nun aber in Wirklichkeit der Fall. Diese Thatsache ist also schon ein Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür, dass dieses Sinken der negativen Schwankung das Sinken eines maximalen Werthes ist. Wir hätten uns also vorzustellen, dass mit wachsendem Reize die negative Schwankung einen Maximalwerth erreicht, auf welchem sie sich, constante Leistungsfähigkeit des Nerven vorausgesetzt, bei noch weiter wachsendem Reize permanent erhält. Weil nun aber die elektromotorische Wirksamkeit selbst sinkt, so muss dieser Maximalwerth stetig kleiner werden.

Ist diese Anschauung richtig, so muss erstens, gleiche Ermüdungsweise des Nerven vorausgesetzt, das Sinken der negativen Schwankung in gleicher Weise erfolgen, wenn, statt wie hier mit continuirlich wachsendem Reize, immer mit demselben Reize geprüft wird, sei dieser nun welcher er wolle, vorausgesetzt natürlich, dass er im unermüdeten Nerven den fraglichen Maximalwerth zu erzeugen vermag. Von der Richtigkeit dieser Thatsache kann man sich aber jeden Augenblick überzeugen, wenn man nur für sorgfältige Vermeidung der Störungen durch Elektrotonus, sowie für möglichst gleiche Ermüdung der Nerven sorgt.

Zweitens muss bei Richtigkeit unserer Annahme das Sinken der negativen Schwankung in derselben Regelmässigkeit eintreten, wenn mit stetig abnehmenden Reizwerthen geprüft wird, natürlich nur bis in die Nähe jener Stromstärke, welche bei aufsteigender Reihe im noch möglichst unermüdeten Nerven die erste maximale Schwankung gab. Dies ist nun aber, wie der rücklaufende Theil der Versuchsreihe zeigt (Versuch 15—20) in der That der Fall. In diesen 6 Versuchen sank die negative Schwankung um 1,5; in den 6 vor-

hergehenden (10—15) um 2; die Differenz dieser Abnahmen 0,5 war aber apriori zu erwarten, da ja im ersten Fall das Reizintervall vom grössten angewendeten Reize bis zu Stromstärke 300 bei 10 Rheostatwiderstand, im letzteren Fall von der grössten Stromstärke bis bloss Stromstärke 1000 bei 100 Rheostatwiderstand sich erstreckt, im letzteren Falle also die Ermüdung des Nerven jedenfalls eine beträchtlichere war. — In Versuch 21 fällt bei RW 10, RE 100 die negative Schwankung plötzlich bedeutend herab, entsprechend Versuch 3, wo sie bei derselben Stromstärke noch lange nicht ihren grössten Werth erreicht hatte. Bei Stromstärke 30 (Versuch 23) ist aber schon keine negative Schwankung mehr vorhanden, während im unermüdeten Zustande eine dreimal geringere Stromstärke schon eine merkliche Schwankung erzeugt hatte — ein Beweis, dass auch die Reizbarkeit des Nerven sehr gesunken ist.

Die Versuche 34—31 endlich, in welchen in grösseren Sprüngen die Versuche 4—20 wiederholt sind, zeigen anschliessend an Versuch 20 nochmals dieselbe stetige regelmässige Abnahme der negativen Schwankung.

Die Beobachtungsergebnisse 4—20, 24—31 sind also allgemein gar nicht mehr Function der Stromstärke, insofern wir unter dieser nur solche Werthe über 10 RW 300 RE verstehen, denn sie könnten von jeder beliebigen einzelnen, oder von jeder beliebigen Combination mehrerer derselben erzeugt worden sein. Sie sind vielmehr einzig bedingt durch die Leistungsfähigkeit des Nerven: seine elektromotorische Wirksamkeit und seinen Widerstand.

Es ergibt sich also der Satz: Für jeden Nerven wächst mit wachsender Reizintensität die Grösse der negativen Stromschwankung bis zu einem bestimmten Werthe, der ein Ausdruck der Individualität des Nerven, insbesondere des Grades seiner Leistungsfähigkeit ist. Von diesem Werthe an wächst bei zweiter zunehmender Reizintensität die negative Schwankung im Allgemeinen nicht mehr. Blicke der betreffende Grad der Leistungsfähigkeit derselbe, so würde auch dieser Maximalwerth der negativen Schwankung constant sein. Mit dem Sinken der Leistungsfähigkeit aber nimmt auch dieser Maximalwerth stetig ab.

Als ein zweites Beispiel dieses Gesetzes führe ich die folgende Versuchsreihe an:

Versuchsreihe II.

Nerv vom Rückenmark getrennt; Entfernung der 2,5^{mm} messenden erregten Strecke vom centralen Ende 11^{mm}; Entfernung der 4^{mm} grossen abgeleiteten Strecke von der erregten 21^{mm}. — Schliessungsinductionsstrom bei W=1 aufsteigend.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung	G
1	8 ^b 54	100	7	l	465 — 466	1
2	55	.	8	.	465 — 466,5	1,5
3	56	.	9	.	465,5 — 467,5	2
4	57	.	10	.	465,5 — 469	3,5
5	58	.	20	.	465,5 — 475	9,5
6	9 ^b —	.	30	.	465,5 — 476	10,5
7	1	.	50	.	465,5 — 475,5	10
8	3	.	100	.	465,5 — 476	10,5
9	4,5	.	200	.	465,5 — 476	10,5
10	6	.	500	.	467 — 477	10
11	7,5	.	1.000	l	468 — 476	8
12	9	.	.	r	468 — 478	10
13	10,5	.	500	.	468 — 476	8
14	12	.	200	.	468 — 475,5	7,5
15	13	.	100	.	467 — 474	7
16	14	.	50	.	467 — 472,5	5,5
17	15	.	20	.	466 — 469	3
18	16,5	.	10	.	467 — 469	2
19	18	.	7	.	.	.
20	20	.	10	.	467 — 469	2
21	21,5	.	50	l	467 — 471,5	4,5
22	23	.	100	.	467 — 472	5
23	24,5	.	500	.	467 — 472	5
24	26	.	1.000	l	467,5 — 472,5	5
25	27,5	.	.	r	467,5 — 473	5,5
26	28,5	.	500	l	467,5 — 473	5,5
27	30	.	100	.	467 — 471	4
28	31	.	50	.	466,5 — 468	1,5
29	32	.	100	.	467 — 471	4
30	33	.	500	.	466 — 471	5
31	34,5	.	1.000	l	466 — 471	5
32	36	.	.	r	466 — 471	5
						473

In dieser Versuchsreihe darf wohl angenommen werden, dass Elektrotonus nur in Versuch 11, 12, möglicherweise auch in 25, 24 vorhanden war. — Der erste Maximalwerth der negativen Schwankung tritt auf in Versuch 6 bei RW 100, RE 30; er hält sich im ersten aufsteigenden Theile der Reihe sehr constant, sinkt aber schneller im absteigenden. Es könnte dies als ein Widerspruch zu der oben so sehr betonten Gleichmässigkeit der Abnahme angeführt werden. Allein es bedingen eben ausser den elektrischen Einwirkungen noch manche andere Umstände die Leistungsfähigkeit des Nerven. Die Inconstanz dieser kann sehr wohl in einzelnen Fällen eine ungleichmässige Abnahme bewirken. Wo aber die Abnahme eine stetige ist, da sind dieselben als constant voranzusetzen. Diese Fälle können daher füglich als beweisende angesehen werden, während solche mit ungleichmässiger Abnahme keineswegs im Widerspruch damit stehen.

Zu grösserer Anschaulichkeit der hier besprochenen Verhältnisse habe ich die Reihe II in Fig. 10 graphisch dargestellt. Wo für eine Stromstärke bei

beiden Lagen der Wippe ungleiche Ablenkungen beobachtet waren, wurde das arithmetische Mittel zur Darstellung gewählt.

2. Aus den bisherigen Versuchen ergab sich für die Abhängigkeit der negativen Schwankung des Nervenstromes vom Reiz dasselbe Gesetz, wie für die Abhängigkeit der Muskelarbeit vom Reize: beide übersteigen bei einem gewissen Reizwerthe den Werth Null; beide wachsen von da an mit zunehmender Reizstärke bis zu einem zweiten ausgezeichneten Reizwerthe; beide endlich erhalten sich von diesem Werthe ab auf einer constanten Höhe. — Nun ergaben aber, wie wir oben sahen, die Versuche von Fick und Meyer, dass bei Reizung vom Nerven aus, die Muskelarbeit in sehr vielen Fällen, wenn auch keineswegs constant, unstetig wächst, und dass die Unstetigkeit ihres Wachsens höchst wahrscheinlich bedingt ist durch eine Unstetigkeit in dem Wachsen der Nervenregung. Ist aber die einem einzigen Reize — einem Inductionsschlage — entsprechende Grösse der Nervenregung eine unstetig wachsende Function des Reizes, so muss höchst wahrscheinlich auch die einer Reihe von Reizen, — einer während einer gewissen Zeit wirkenden Tetanisirung — entsprechende Grösse der Nervenregung dieselbe unstetig wachsende Function des Reizes sein. Denn dass während des Tetanisirens bei einem gewissen Reizwerthe der Nerv so verändert würde, dass in Folge eintretender Ermüdung jenes höhere Maximum nicht erreicht werden könnte, ist nach den obigen Versuchen, wo wir auch bei sehr hohen Reizwerthen die negative Schwankung ausserordentlich constant auftreten sahen, kaum anzunehmen. Es fragt sich daher jetzt, findet sich in unseren Versuchen eine Unstetigkeit des Wachsens der negativen Schwankung oder ist dieses Wachsen ein durchweg stetiges? Ist das erstere der Fall, so ist dies entschieden ein Beweis für die Unstetigkeit des Wachsens der Nervenregung; findet das letztere statt, so könnte dies als ein Widerspruch gegen diese Annahme angesehen werden.

Wir sahen die negative Schwankung bei einem gewissen Reizwerthe anfangen, und bei einem andern ein Maximum erreichen. Der erstere hängt von der Feinheit der stromprüfenden Apparate ab, und kann daher viel tiefer in der Reizscala liegen als wir fanden. Allein es ist doch sehr wahrscheinlich, dass er nicht mit dem Reizwerthe Null zusammenfällt, sondern mit einem bestimmten endlichen Reizwerthe a_1 . Der obere ausgezeichnete Werth wird ebenso wenig durch unsere Versuche genau angegeben; allein das geht aus ihnen mit Sicherheit hervor, dass es einen solchen bestimmten Reizwerth a_2 gibt, wo die negative Schwankung aufhört zu wachsen. Es muss daher jedenfalls $f'(\varrho)$ die erste Derivirte der Function $f(\varrho)$, welche die Abhängigkeit der Nervenregung vom Reize darstellt, für alle Argumente $\varrho < a_1$ Null sein; für alle Argumente dagegen $\varrho > a_2$ muss $f'(\varrho)$ bestimmte reelle, positive, endliche Werthe haben.

Ueber den Verlauf dieser Werthe von $f'(\varrho)$ erlauben unsere Versuche näher noch den Schluss, dass sie stetig auf einander folgen.

Es fragt sich daher jetzt näher: Gibt es ausser a_1 und a_2 noch zwei Argumente a_1 und a_2 , so dass für alle Werthe ϱ $\begin{matrix} > \\ < \end{matrix} \begin{matrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{matrix} f'(\varrho)$ wieder reelle, positive, endliche Werthe annimmt?

Dies ist nun in den angeführten Versuchen in der That nicht der Fall, und dies gilt auch für eine ganze Zahl nicht angeführter. Die Mehrzahl aber meiner Versuchsreihen zeigt eine weitere, bisher nicht angeführte Eigenthümlichkeit, die hierauf leitet.

Versuchsreihe III.

Nerv ohne Rückenmark; Entfernung der 2,5^{mm} messenden erregten Strecke von der 3^{mm} grossen abgeleiteten = 14^{mm}, vom centralen Ende = 19^{mm}. — Schliessungsschlag bei $W = r$ aufsteigend. — Zwischen je zwei Reizwerthen sind Versuche auch von einer weiter centralwärts gelegenen Stelle aus angestellt, die nicht angeführt sind.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
1	10 ^b 11	10	3	l	430,5—431	0,5	457
2	13	.	5	.	427 —428	1	
3	15	.	10	.	426 —430	4	
4	17	.	20	.	424 —431,5	7,5	
5	19	.	50	.	424 —431	7	
6	21	.	100	.	423,5—432	7,5	
7	24	.	200	.	424 —434	10	
8	27	.	500	l	425 —435,5	10,5	
9	29	.	.	r	425 —434	9	
10	32	.	1.000	l	424 —436	12	450
11	34	.	.	r	425 —433	8	
12	39	100	.	l	426 —436	10	
13	41	.	.	r	426 —434	8	
14	44	1.000	.	l	425 —433	8	
15	45	.	.	r	426 —434	8	
16	48	10.000	1.000	l	425 —434	9	445
17	49	.	.	r	426 —434	8	
18	53	10	.	l	426 —434	8	
19	56	.	200	.	426 —434	8	
20	57	.	100	.	426 —431	5	
21	58	.	50	.	426 —431	5	
22	59	.	20	.	427 —430	3	447
23	11 ^b —	.	10	.	428,5—431	2,5	
24	1	.	8	.	430 —431	1	
25	2	.	7	.	430,5—431	0,5	

Während also hier die Stromstärke von 3—20 wächst (bei $RW = 10$), nimmt die negative Schwankung von ihrem kleinsten Werthe an rasch zu bis zu 7. Auf diesem Werthe hält sie sich dann nahezu constant, bei einem Wachsen

des Reizes von 20 auf 100. — Bei dem nächsten Reizwerthe, 200, tritt plötzlich ein neuer Sprung auf in den succesiven Werthen der negativen Schwankung; sie erreicht hier den Werth 10 und schwankt nun für die folgenden Reizgrössen um diesen Raum. Allerdings sind die Werthe von Versuch 8—17 nicht ohne Modification durch auftretenden Elektrotonus. Nun könnte eine Vergrösserung der negativen Schwankung durch Ueberwiegen des Katelektrotonus zu Stande kommen. Dies könnte dann und nur dann stattfinden, wenn der Katelektrotonus durch den Schliessungsstrom erzeugt ist. Es tritt aber die Vergrösserung der negativen Schwankung bei beiden Lagen der Wippe, also auch bei Katelektrotonus durch den Oeffnungsstrom auf, der jedenfalls geringer ist als der Anelektrotonus durch den Schliessungsstrom. Da nun eine Vermehrung der negativen Schwankung sogar auftritt, wo Anelektrotonus durch Schliessungsstrom erzeugt war, also die möglichste grosse Summe vermindender Einflüsse, so müsste, wäre kein Elektrotonus im Spiele gewesen, dieses zweite Wachsen der negativen Spannung noch prägnanter ausgefallen sein. — Nehmen wir daher an, dass der wahre Werth der negativen Schwankung zwischen den zwei für die beiden Lagen des Stromwenders beobachteten Grössen liegen, so bilden nun die Werthe von Versuch 7 bis 17 im aufsteigenden Theile in Verbindung mit denen von Versuch 16—19 im absteigenden ein System ganz von der nämlichen Eigenthümlichkeit, wie in Versuchsreihe I. Wie dort ist daher auch hier der Schluss gerechtfertigt, dass diese beobachteten Werthe unabhängig sind von der Stromstärke, dass ihre stetige Abnahme bedingt ist durch das Sinken der Leistungsfähigkeit des Nerven, dass, wäre dieses nicht vorhanden, jene Werthe alle identisch wären. — Von Versuch 19 auf 20 sinkt die Ablenkung wieder eben so plötzlich wie sie von 6 auf 7 für dieselben Stromstärken gewachsen war, und hält sich auf diesem neuen Werthe 5, auch in Versuch 21. Dieser Werth entspricht offenbar dem Werthe 7 im aufsteigenden Theile; die Differenz beider ist Folge desselben Sinkens der Leistungsfähigkeit. In Versuch 22—25 endlich nimmt die Ablenkung stetig ab bis zum Verschwinden. Dieses, sowie der Anfang der Abnahme entsprechen höheren Reizstärken als im aufsteigenden Theile, weil auch die Anspruchsfähigkeit gesunken ist.

Hieraus folgt, dass die für eine Reihe von Reizungen des Nerven mit continuirlich wachsenden Stromstärken am Galvanometer beobachteten Ablenkungen ein zweites Wachsen zeigte, das zu einem zweiten Maximum führt.

Graphisch dargestellt ist diese Versuchsreihe in Fig. 11, Taf. V. Es sind dabei, um die Zeichnung nicht zu sehr auszudehnen, die ganz grossen Stromstärken weggelassen.

Ein anderes Beispiel ist das folgende:

Versuchsreihe IV.

Nerv mit dem Lenden Rückenmark in Verbindung; erregte Strecke 2,5^{mm} gross und von der 3^{mm} messenden abgeleiteten um 15^{mm}, vom centralen

Ende um 21^{mm}. entfernt. — Schliessungsschlag bei $W=1$ aufsteigend. — Zwischen den 5 ersten Versuchen sind 5 andere hier nicht angeführte von einer mehr centralwärts gelegenen Stelle angestellt.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
1	2 ^b 43	10	1.000	l	363 — 375	12	404
2	45	.	.	r	366,5 — 378	11,5	
3	48	.	500	l	372 — 382	10	
4	50	.	200	.	372 — 378	6	410
5	51,5	.	100	.	372 — 374,5	2,5	
6	54	.	100	.	371,5 — 374	2,5	
7	55	.	50	.	371,5 — 374,5	3	
8	56	.	20	.	372 — 374	2	
9	57	.	10	.	373 — 375,5	2,5	
10	59	.	8	.	374 — 376	2	
11	3 ^b —	.	7	.	375 — 377	2	
12	1	.	6	.	375 — 376,5	1,5	
13	2	.	5	.	376,5 — 376,5	1	412
14	4	.	4	.	377,5 — 378,5	1	
15	5	.	3	.	378 — 379	1	
16	6	.	2	.	.	.	
17	9	.	3	.	376 — 377,5	1,5	
18	10	.	10	.	377 — 379	2	
19	11	.	50	.	377 — 379	2	
20	12	.	100	.	376,5 — 378,5	2	
21	14	.	200	.	376 — 378	2	
22	15	.	300	.	377 — 380	3	
23	16	.	400	.	378 — 382	4	
24	17	.	500	.	380 — 383,5	3,5	
25	18	.	700	.	381 — 384	3	
26	19	.	1.000	.	383 — 386	3	
27	20	100	.	l	386 — 389	3	
28	21	.	.	r	387 — 393	6	413

In dieser Reihe fällt vor allem das enorme Sinken der Ablenkung vom 4—5 Vers. auf; die Constanz aber, mit welcher diese kleine Ablenkung sich dann bis zu Vers. 11, allerdings unter geringen Schwankungen, hält, beweist, dass dasselbe nicht von einem plötzlichen Sinken der Leistungsfähigkeit herühren konnte. Von Vers. 18—21 zeigt sich dieselbe constante Ablenkung, während der Ausschlag in 23 und 24 wieder wächst, und zwar jedenfalls auf mehr als das Doppelte, da in Vers. 23—27 die Ablenkung in Folge des (wie 28 zeigt) sich entwickelnden Uebergewichtes der anelektrotonischen Phase, zu klein erscheint. Auch hier also zeigt sich entschieden eine zweite Steigerung der Ablenkung; in dem ersten Theil der Reihe ist sie bei Stromstärke 200 schon sehr stark, im letzten dagegen erst bei 300 deutlich ausgesprochen, eine durch das Sinken der Anspruchsfähigkeit bedingte Erscheinung. Von 1—3 und 23—28 kann diese grössere Ablenkung wieder als constant betrach-

tet werden; im letzteren Falle ist sie aber wegen der gesunkenen Leistungsfähigkeit nicht völlig halb so gross als im ersten.

Fig. 12, Taf. V, gibt diese Reihe wieder. Der zu den Stromstärken 400—1000 im zweiten Theile der Reihe gehörige Theil der Kurve ist punktirt gezeichnet, weil hier offenbar schon Elektrotonus im Spiele war, die Ablenkungen aber nur bei einer Lage der Wippe beobachtet waren.

Nun fragt es sich aber, ist dieses zweite Wachsen der Ablenkung des Galvanometers in der That der Ausdruck eines zweiten Wachsens der negativen Schwankung?

Dass es sich hier keinesfalls um Täuschungen zunächst durch ein Hereinbrechen der erregenden Ströme auf irgend welchen geheimen Nebenschliessungen in den Galvanometerkreis *) handeln kann, wird, ganz abgesehen von der sehr sorgfältigen Isolation des Nerven, von der abwechselnden Richtung der Ströme, thatsächlich widerlegt durch die schon bei Versuchsreihe III hervorgehobene Thatsache, dass das Phänomen von der Intensität der erregenden Ströme ganz unabhängig ist, vorausgesetzt natürlich, dass sie diesen dem betreffenden Nerven eigenthümlichen Werth übersteigen. Ausserdem habe ich mich durch Durchschneiden des Nerven überzeugt, dass dann auch bei viel grösseren Stromstärken die Erscheinung nie auftritt.

Täuschungen durch Elektrotonus habe ich bereits ausgeschlossen. Würde die Vermehrung der Ablenkung, was allein möglich ist, von einem Ueberwiegen des Katelektrotonus herrühren, so könnte dies nur bei Katelektrotonus durch den Schliessungsstrom möglich sein, also jedenfalls nur bei einer Lage der Wippe. Da sie nun aber bei beiden Lagen erscheint, so ist Elektrotonus ausgeschlossen. Ausserdem ist aber ein Ueberwiegen des Katelektrotonus durch Schliessungsstrom über Anelektrotonus durch Oeffnungsstrom nicht einmal anzunehmen gestattet, weil die Erscheinung sich zeigt in einem Ermüdungsstadium des Nerven, wo nachweisbar der Anelektrotonus in Folge des Sinkens des Katelektrotonus sehr im Uebergewichte ist. Dies zeigt besonders die folgende Versuchsreihe.

Versuchsreihe V.

Nerv mit dem Lenden Rückenmark in Verbindung; erregte Strecke 2,5^{mm} gross und vom centralen Ende um 23, vom 3^{mm} grossen abgeleiteten um 15^{mm} entfernt. — Schliessungsstrom aufsteigend bei W=l. — Im ersten Theil der Reihe sind für jede Reizstärke auch Versuche an einer mehr centralwärts gelegenen Stelle angestellt, die hier nicht aufgeführt sind.

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen. II. 1. S. 496 ff. - Archiv f. Anat. und Phys. 1867. S. 443 ff. Ranke, Archiv für Anat. und Phys. 1862. S. 246—248.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
1	10 ^b 25	10	3	r	414 — 415	1	460
2	27	.	4	.	415 — 417	2	
3	29	.	5	.	417 — 419,5	2,5	
4	31	.	6	.	417 — 420	3	
5	33	.	7	.	417 — 420	3	
6	35	.	8	.	417,5 — 420	2,5	
7	37	.	9	.	416 — 417,5	1,5	
8	39	.	10	.	414,5 — 416,5	2	
9	41	.	20	.	415 — 417	2	
10	43	.	30	.	412,5 — 414,5	2	
11	45	.	40	.	412 — 414	2	
12	47	.	50	.	415 — 417	2	
13	50	.	60	.	414,5 — 416,5	2	
14	52	.	70	.	415,5 — 417	1,5	
15	54	.	80	.	414 — 415,5	1,5	
16	56	.	90	.	415 — 416	1,5	
17	58	.	100	.	415 — 416	1	
18	11 ^b 2	.	200	.	.	.	446
19	4	.	300	r	415 — 414	+1	
20	5	.	.	l	415,5 — 414	+1,5	
21	7	.	500	r	416 — 420	4	
22	9	.	600	.	416,5 — 421	4,5	
23	11	.	700	.	417 — 422	5	
24	13	.	800	.	419 — 424	5	
25	14	.	900	.	420 — 424	4	
26	15	.	1.000	r	419 — 423,5	4,5	
27	16	.	.	l	418 — 419,5	1,5	
28	17	.	100	.	420 — 416	+4	
29	18	100	1.000	l	420 — 418	+2	
30	19	.	.	r	419 — 426	7	
31	20	1.000	.	l	420 — 418	+2	
32	21	.	.	r	418 — 426	8	
33	22	10.000	.	r	418 — 425	7	
34	23	.	.	l	418 — 416	+2	443
35	27	10	1.000	r	416 — 420	4	
36	28	.	.	l	416 — 418	2	
37	29	.	500	r	415 — 416,5	1,5	
38	31	.	.	l	415 — 416	1	
39	33	.	100	r	414 — 410	+4	
40	35	.	.	l	414 — 410	+4	
41	36	.	50	l	413 — 411	+2	
42	37	.	.	r	413 — 411	+2	
43	38	.	20	r	411,5 — 410	+1,5	
44	39	.	10	.	411 — 410,5	+0,5	
45	40	.	100	.	410,5 — 407,5	+3,5	
46	41	.	200	.	410 — 405	+5	
47	42	.	300	.	408 — 403	+5	
48	43	.	400	.	405,5 — 404	+1,5	
49	44	.	500	.	405,5 — 406,5	1	
50	45	.	600	.	405,5 — 408	2,5	
51	46	.	700	.	404 — 407	3	
52	47	.	1.000	.	404 — 409	5	
53	48	1.000	500	r	405 — 413	8	
54	49	.	.	l	406 — 408	2	

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
55	11 ^b 51	10	.	r	406 — 407	1	443
56	52	.	.	l	405 — 405,5 — 400	*	
57	54	.	400	l	405 — 405,5 — 400	*	
58	55	.	.	r	405 — 405,5 — 400	*	
59	56	.	300	r	405 — 403	+2	
60	57	.	.	l	405 — 403	+2	
61	58	.	100	l	406 — 402	+4	
62	59	.	20	.	406 — 404	+2	
63	12 ^b	.	10	.	406 — 405	+1	
64	4	.	400	.	405 — 407	2	
65	5	.	500	.	405 — 408	3	
66	6	.	1.000	.	406 — 409	3	

Offenbar entwickelt sich hier zunächst im ersten aufsteigenden Theile der Reihe ein Uebergewicht der anelektrotonischen Phase, welches die das erste Maximum darstellende Ablenkung 3 stetig verkleinerte, bis zu 0 (Vers. 18), um sie sogar in eine positive zu verwandeln (Vers. 19, 20), natürlich begünstigt durch das Sinken der Leistungsfähigkeit und das Wachsen der Ströme. In Versuch 21 nun tritt plötzlich wieder eine negative Schwankung auf, grösser als bisher je eine beobachtet wurde. Diese neue Ablenkung hält sich eine Zeit lang constant, bis bei den höchsten Stromstärken Elektrotonus eine Differenz für die beiden Lagen der Wippe bewirkt, ja die eine Ablenkung wieder in's Positive führt. Dies schon weist auf ein vermehrtes Ueberwiegen des Anelektrotonus hin, das denn auch durch Versuch 28, sowie den rückgehenden Theil der Reihe bestätigt wird. In letzterem sind die Ablenkungen des zweiten Maximums bedeutend kleiner geworden, und an die Stelle derer des ersten sind überall positive getreten. — Der zweite aufsteigende Theil bietet eine neue Eigenthümlichkeit. Zwischen 47 und 48 nämlich hat die positive Ablenkung ein Maximum passirt, und ist in 48 schon bedeutend kleiner geworden, um dann in 49 sofort negativ zu werden. Also schon in 48 zeigt sich der Anfang des zweiten Wachsens der negativen Schwankung. — Die Versuche 56—59 sind besonders merkwürdig. Hier erscheint zuerst eine deutliche Spur einer negativen Schwankung, die aber gleich von einer grossen positiven überwogen wird. Da die hier auftretenden Stromstärken gerade jene sind, für welches das zweite Wachsen der negativen Schwankung stattfindet, so kann angenommen werden, dass erst während des Tetanisirens sich allmählig ein Ueberwiegen des Anelektrotonus über den Katelektrotonus entwickelte, das, grösser als die negative Schwankung, den Magneten jetzt nach der entgegengesetzten Seite ablenkt.

Täuschungen endlich, so könnte es scheinen, müssten durch die Besonderheit der obigen Versuchsanordnung entstehen. Sind ja doch beim Fortschreiten zu wachsenden Stromintensitäten erst kleine Stromstärken in beträchtlicher Anzahl gewählt, um dann nachher in grösseren Intervallen fortzuschreiten. Da nun hiebei für jeden Versuch einerseits in Folge der Vergrößerung des Reizes ein Zuwachs m der negativen Schwankung existirt, andererseits in Folge der durch den vorhergehenden Versuch beschleunigten Ermüdung eine Verminderung n derselben, so könnte gar wohl von einem gewissen Reizwerthe an $m = n$, oder gar $m < n$ sein; alsdann würde die negative Schwankung jedenfalls nicht mehr wachsen. Wird nun plötzlich ein grosses Reizintervall gewählt, das vielleicht 10mal so gross ist als das bisherige, so muss dem neuen Versuche eine Vergrößerung $p \cdot m$, und eine Verminderung $q \cdot n$ der negativen Schwankung eigenthümlich sein. Dabei ist es keineswegs absurd anzunehmen, dass $p > q$; dann aber muss die negative Schwankung ein zweites Wachsen eingehen.

Gegen diesen Einwand ist zunächst zu erwiedern, dass dieses zweite Wachsen keineswegs immer beim Uebergange von geringen Reizintervallen zu grossen auftritt. Ebenso oft zeigt es sich auch dann, wo das Reizintervall in den vorhergehenden Versuchen dasselbe gewesen war. Vergl. Reihe V, und den zweiten Theil der Reihe IV. Ein anderes hierauf bezügliches Beispiel ist das folgende.

Versuchsreihe VI.

Nerv mit dem Rückenmark in Verbindung; erregte Stelle $2,5^{mm}$ gross und von der 4^{mm} grossen abgeleiteten um 16^{mm} , vom centralen Ende um $23\frac{1}{2}^{mm}$ entfernt. — Schliessungsschlag bei $W = 1$ aufsteigend. Zwischen je zwei Versuchen ist ein anderer von einer mehr centralwärts gelegenen Stelle angestellt, der hier nicht angeführt ist.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
1	9 ^b 47	10	3	1	523 — 524	1	548
2	48	.	4	.	523 — 524,5	1,5	
3	49	.	5	.	524 — 526	2	
4	51	.	6	.	524 — 526	2	
5	53	.	8	.	525,5 — 528	2,5	
6	54,5	.	10	.	525 — 527	2	
7	56	.	20	.	525,5 — 527,5	2	
8	58	.	30	.	525 — 528,5	3,5	
9	10 ^b —	.	40	.	526 — 528,5	2,5	
10	2,5	.	50	.	526,5 — 529	2,5	542
11	5	.	70	.	525 — 527,5	2,5	
12	6	.	100	.	525 — 527	2	
13	11	.	200	.	527 — 528	1	
14	13	.	500	.	526 — 529	3	

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
15	15	.	1.000	l	525 — 535	10	542
16	17	.	.	r	525 — 542	17	
17	21	.	1.300	l	528 — 534	6	
18	22	.	.	r	528 — 543	15	
19	26	.	600	l	527 — 529	2	
20	28	.	700	.	526 — 529,5	3,5	
21	30	.	800	.	526 — 530,5	4,5	
22	32	.	900	.	526 — 531	5	
23	34	.	1.000	l	527 — 533	6	
24	35	.	.	r	526 — 538	12	
25	39	.	1.300	l	525,5 — 543	6	552
26	40	.	.	r	523 — 537	14	

Der obige Einwand könnte aber immer noch für die Fälle aufrecht erhalten werden, wo wirklich das zweite Wachsen der negativen Schwankung zusammenfällt mit einer bedeutenden Steigerung des Reizintervalles. Dies würde demnach gelten für Reihe III; ebenso für die folgende, zu der die näheren Notizen leider fehlen.

Versuchsreihe VII.

N	Z	RW	RE	W	Ablenkung		G
1	3 ^h 5	10	1	l	406 — 407	1	434
2	7	.	2	.	408 — 410	2	
3	8,5	.	3	.	410 — 413	3	
4	10	.	4	.	411 — 415,5	4,5	
5	11	.	5	.	412 — 416,5	4,5	
6	12,5	.	7	.	413,5 — 418	4,5	
7	3 ^h 13,5	.	10	.	415 — 419	4	
8	14,5	.	20	.	416 — 421	5	
9	15,5	.	50	.	416,5 — 423	5,5	
10	17	.	100	l	417 — 425	8	439
11	18,5	.	.	r	418 — 428	10	
12	20	.	200	l	419 — 428	9	
13	21,5	.	.	r	420 — 429	9	
14	23	.	500	l	421 — 429	8	
15	24	.	.	r	422 — 430	8	
16	25,5	.	1.000	l	423,5 — 431	7,5	
17	27	.	.	r	425 — 431	6	
18	30	100	.	r	426 — 430,5	4,5	441
19	31	.	.	l	426,5 — 430,5	4	
20	32	1.000	.	l	426,5 — 430	3,5	
21	33	.	.	r	427 — 430,5	3,5	
22	34	10.000	.	l	428 — 431,5	3,5	441
23	35	.	.	r	428 — 232	4	

Wäre nun der fragliche Einwurf richtig, so müsste in den absteigenden Theilen der Reihen, wo für jeden folgenden Versuch eine Verminderung der

negativen Schwankung sowohl in Folge der Verminderung der Stromstärke als in Folge der Beschleunigung des Absterbens existirt, für geringe Reizintervalle ein beschleunigtes Sinken eintreten. Dies ist nun aber weder in Reihe III noch in IV der Fall; daher auch genannter Einwand wegfällt.

Nach alledem ist das beschriebene Phänomen in der That als eine Unstetigkeit im Wachsen der negativen Stromschwankung anzusehen. Es bliebe aber noch der Einwand, dass dieselbe bedingt wäre durch eine Unstetigkeit im Wachsen des Reizes. Kannten wir ja doch in den Versuchen für den Reiz nur die elektromotorische Kraft; während seine Intensität nicht weniger von den Widerstandsverhältnissen mit abhängt, die von uns ganz unberücksichtigt gelassen wurden. Es liesse sich die Erscheinung offenbar erklären durch die Annahme, dass, während im Versuche in wachsenden elektromotorischen Kräften fortgeschritten wird, der Widerstand in der durchströmten Nervenstrecke erst etwas zu, dann bedeutend abnahm. Nun hat bekanntlich Munk für die Widerstandsverhältnisse des Nerven geradezu experimentell erst ein Wachsen, dann eine Abnahme, die von einer späteren sehr beträchtlichen Zunahme gefolgt ist, erwiesen. *)

Allein diese von Munk constatirten Widerstandsänderungen des absterbenden Nerven sind offenbar ganz andere als die hier geforderten. Zunächst sind die Zeiten gar nicht vergleichbar. Hier müssten Aenderungen innerhalb weniger Minuten verlaufen, dort brauchen sie Zehende von Stunden. Dann müsste auch die Abnahme des Widerstandes offenbar eine viel beträchtlichere sein als Munk dieselbe zeichnet, sollte anders sie die mitunter sehr bedeutende zweite Steigerung der negativen Schwankung erklären. Endlich ist zu wiederholen, dass die Erscheinung zu verschiedenen Zeiten, in wiederholten Malen eintritt, was den Einwurf direct widerlegt.

Der letzte Umstand erledigt auch sofort zwei weitere Bedenken.

Es ist nach ihm das beschriebene Phänomen jedenfalls nicht zu verwechseln mit der von du Bois-Reymond**) erwähnten Erscheinung, dass die negative Schwankung vom ersten bis etwa zum dritten Male Tetanisirens sich im Wachsen begriffen zeigt. — Ebenso wenig ist es auch etwa nur ein Ausdruck des Munk'schen Satzes: „An jeder Stelle des Nerven steigt sofort nach der Trennung desselben vom lebenden Organismus das Erregungsmaximum mit grosser, aber rasch abnehmender Geschwindigkeit an, und erlangt nach kurzer Zeit einen höchsten Werth. Von diesem aus fällt es dann in der allerersten, nur

*) Munk, Untersuchungen über das Wesen der Nervenirregung, I., S. 198 ff.

**) Untersuchungen, II., 1. S. 425.

sehr kurzen Zeit, mit beschleunigter, später mit mehr und mehr abnehmender Geschwindigkeit bis zu Null herab *).

Demnach ergibt sich der Satz: Bei stetig wachsender Intensität der erregenden Inductionsströme kann die negative Schwankung des Nervenstromes, nachdem sie für ein bestimmtes Reizintervall einen constanten Werth innegehalten hat, ein neues Wachsen eingehen, bis zu einem zweiten höheren Maximum, das sie dann permanent innehält.

Die beiden bis jetzt gefundenen Sätze beweisen nun direct die unstetige Natur der Abhängigkeit, in welcher das Wachsen der Nervenregung vom Reize steht. Näher führen sie mit aller Bestimmtheit zu der aus den Versuchen von Fick und Meyer schon zu folgender Vorstellung von dem Umsatze der Spannkraft im Nerven in lebendige Kraft durch den Reiz. **)

Von einem bestimmten endlichen Reizwerthe a_1 an wächst bis zu einem zweiten ausgezeichneten Werthe a_2 , mit Zunahme des Reizes die Summe der in Freiheit gesetzten Spannkraft. Wächst dann von a_1 an der Reiz noch mehr, so wächst die ausgelöste lebendige Kraft zunächst nicht mehr. Damit ist aber noch keineswegs die für jeden Reiz disponible Spannkraftssumme erschöpft. Denn es gibt unter den continuirlich wachsenden Reizwerthen einen, a_1 , für den die ausgelöste lebendige Kraft eben merklich grösser ist als die bisherige. Von da an wächst sie dann mit dem Reize weiter zum zweiten Male, bis dieses wiederum einen Werth a_2 erreicht, über welchen hinaus sie nicht mehr an Grösse zunimmt.

3. Bis jetzt ergab sich, dass die erste Derivirte $f'(\varrho)$ der Function, welche die Abhängigkeit der negativen Schwankung des Nervenstromes vom Reize darstellt, für alle Argumente $\varrho \geq \alpha_1$ und $\varrho \geq \alpha_2$ reelle, positive und endliche Werthe annimmt. Näher erlauben die angeführten Versuche über diese Grössen noch folgende Schlüsse.

Der Werth $a_2 - a_1$ ist ein meist relativ sehr kleiner; das erste Wachsen der Function geschieht also mit grosser Geschwindigkeit. Von den angeführten Reihen ist die erste die einzige, in welcher $a_2 - a_1$ einen grossen Werth erreicht. — Mit der Ermüdung des Nerven wächst sowohl a_1 als a_2 , letzteres jedoch bedeutend mehr als ersteres; a_2 und a_1 nimmt also mit der Ermüdung an Grösse zu. In welchem Verhältniss aber das Wachsen dieser Diffe-

*) Untersuchungen über die Leitung der Erregung im Nerven, Arch. f. Anat. u. Phys., 1861, S. 428.

**) Vergl. A. B. Meyer, Beiträge zur Lehre von der elektr. Nervenreizung, Dissert. S. 30—33.

renz zu demjenigen ihres Minuenden steht, ist aus den Versuchen nicht zu ersehen *).

Der Werth $\alpha_2 - \alpha_1$ dagegen ist ein relativ sehr beträchtlicher, jedenfalls übersteigt er $a_2 - a_1$ immer in hohem Masse, ein Verhältniss, welches vollkommen demjenigen entspricht, das bei der Muskelarbeit sich herausstellt **). — Mit der Ermüdung wachsen auch α_1 und α_2 ; doch ist dies in den Reihen, da hier die reizenden Ströme gewöhnlich in grossen Intervallen fortschreiten, schon weniger deutlich zu erkennen. Insbesondere dürfte über das Verhalten von $\alpha_2 - \alpha_1$ bei der Ermüdung kaum etwas sicheres auszusagen sein.

Der Werth $\alpha_1 - a_2$ ist für verschiedene Nerven sehr bedeutenden Schwankungen unterworfen; von relativ sehr kleinen Werthen kann er variiren zu sehr bedeutenden. Zu den kleinen Werthen dürften schon diejenigen in Reihe III und IV gezählt werden; sehr klein ist derjenige in Reihe VII. Wäre die Annahme gerechtfertigt, dass $\alpha_1 - a_2$ gegen 0 convergiren kann, so würde dieser Grenzwert den Uebergang bilden zu den Reihen, die ein zweites Wachsen nicht zeigen. Natürlich könnte dieser Uebergang auch dadurch erhalten werden, dass man $\alpha_1 - a_2$ über alle Grenzen wachsen lässt. — Zu den grossen Werthen von $\alpha_1 - a_2$ zählen diejenigen in Reihe V und VI. — Mit der Ermüdung scheint auch $\alpha_1 - a_2$ zu wachsen.

Es bliebe nunmehr noch des Genauern der Verlauf der Function $f'(\varrho)$ innerhalb der bestimmten Reizintervalle $a_2 - a_1$ und $\alpha_2 - \alpha_1$ zu ermitteln. Hierzu müsste nicht nur die Aenderung der elektromotorischen Kraft und des Widerstandes des Nerven mit der Ermüdung, sondern auch die gesetzmässige Abhängigkeit der negativen Schwankung von der elektromotorischen Kraft bekannt sein. Denn dann liesse sich offenbar $f(\varrho)$ und daraus $f'(\varrho)$ genau bestimmen. Allein gesetzt auch, dies wäre möglich, so würden uns diese Bestimmungen doch in der Kenntniss der Nervenregung nicht weiter fördern. Denn wie oben schon hervorgehoben wurde, darf keineswegs die negative Schwankung ohne Weiteres der Nervenregung proportional gesetzt, und daher als Mass derselben betrachtet werden. Nun ist aber jenes Gesetz, nach welchem die negative Schwankung von der elektromotorischen Kraft abhängt, noch keineswegs bekannt. Genauere Bestimmungen sind also hier vor der Hand noch nicht möglich. Gleichwohl scheinen mir hieher bezügliche Beobachtungen nicht ganz ohne Interesse, und ich will mir daher erlauben, einige hinzusetzen.

Es wurden dieselben bei beträchtlich grösserer Astasie des Magneten (10" Schwingungsdauer) gewonnen. Da ausserdem die Stromstärke nie sehr gross gemacht werden sollte, so wählte ich statt der oben beschriebenen

*) Vergl. Fick, Untersuchungen über elektrische Nervenreizung, S. 17.

**) A. B. Meyer, a. a. O.

Einrichtung des Magnetelektromotors die einfachere Helmholtz'sche Modification desselben. Den primären Strom erzeugten zwei Bunsen'sche Elemente.

Versuchsreihe VIII.

Nerv ohne Rückenmark; erregte Strecke 5^{mm}, abgeleitete 5^{mm}; Entfernung beider 35^{mm}; Entfernung der erregten Stelle vom centralen Ende 10^{mm}.

N	Z	RE	W	Ablenkung		G
1	3 ^b 13	3	l	485 — 480	5	413
2	15	5	.	485 — 475	10	
3	17	10	.	488 — 472	16	
4	19	20	l	490,5 — 466	24,5	
5	21	.	r	492 — 468	24	
6	23	30	r	495 — 470	25	
7	25	.	l	499 — 474	25	
8	27	50	l	497 — 473	24	
9	30	.	r	495,5 — 478	17,5	419
10	36	40	r	482 — 465	17	
11	38	.	l	482 — 460,5	21,5	
12	40	30	l	480 — 458,5	21,5	
13	42	.	r	483 — 466	17	
14	45	20	r	482 — 463	19	
15	47	.	l	481,5 — 463	18,5	
16	49	10	.	442 — 472	10	
17	51	5	.	484 — 480	4	440
18	53	3	.	484 — 483	1	

Die Resultate dieser Reihe sind in Fig. 13, Taf. V, dargestellt.

Es geht aus ihnen hervor, dass bei stetig wachsendem Reize die beobachteten Grössen der negativen Schwankung mit abnehmender Geschwindigkeit wachsen. Allerdings sind die Resultate der Reihe mit von der Ermüdung abhängig. Da indessen in Fig. 13 für die Stromstärken, für welche ein Wachsen der Werthe statthatte, die Linien im aufsteigenden und absteigenden Theile der Reihe einander fast genau parallel sind, so ist eine Beschleunigung der Ermüdung durch diese geringeren Stromstärken auszuschliessen. Dann aber ist die natürliche Annahme weiter, dass auch ohne alle Ermüdung des Nerven das Wachsen in gleicher Weise mit abnehmender Geschwindigkeit stattgefunden hätte.

Dieselben Verhältnisse zeigt die folgende Reihe.

Versuchsreihe IX.

Nerv ohne Rückenmark; erregte Stelle 4^{mm} gross, abgeleitete 5^{mm}; Entfernung beider 28^{mm}, der erregten vom centralen Ende 10^{mm}.

N	Z	RE	W	Ablenkung		G
1	2 ^b 34	3	l	532 — 530	2	420
2	56	5	.	530 — 524	6	
3	58	10	.	525 — 513	12	
4	3 ^b 2	20	l	520 — 498	22	
5	4	.	r	515 — 492	23	420
6	6	40	r	513 — 485	28	
7	8	.	l	511,5 — 483	28,5	
8	10	50	l	507 — 478	29	
9	14	.	r	501 — 473	28	
10	17	.	r	498 — 471	27	
11	19	40	l	491 — 466	25	
12	21	.	l	488 — 462	26	
13	24	20	r	485 — 462	23	
14	26	.	r	485 — 466	16	
15	28	10	l	484 — 467	17	432
16	30	5	.	483 — 475,5	9,5	
17				481 — 480,5	0,5	

Eine auf gleiche Weise erhaltene Reihe endlich, in der aber schon die Unstetigkeit des Wachsens der negativen Schwankung sich zeigt, ist die in Fig. 14, Taf. V, dargestellte.

Versuchsreihe X.

Nerv vom Rückenmark getrennt; erregte Strecke 5^{mm} gross und vom centralen Ende 10^{mm} entfernt; abgeleitete Strecke 3^{mm} gross und von der erregten 27^{mm} entfernt.

N	Z	RE	W	Ablenkung		G
1	2 ^b 35	2	l	570 — 567,5	2,5	485
2	36,5	3	.	570 — 565,5	4,5	
3	38	4	.	569 — 560	9	
4	39,5	5	.	567,5 — 558	9,5	
5	41,5	6	.	568 — 558	10	
6	43	7	.	567 — 557	10	
7	45	8	.	567 — 557	10	
8	47	9	.	566 — 555	11	
9	49	10	l	565 — 553	12	
10	51	.	r	563 — 551	12	
11	53	20	r	563 — 543	20	
12	55	.	l	560 — 540	20	
13	57	30	l	555 — 536	19	
14	59	.	r	553 — 535	18	500
15	3 ^b 3	20	l	548 — 534	14	
16	5	10	.	547 — 542	5	
17	7	9	.	546 — 542	4	
18	9	8	.	543 — 540	3	
19	17	7	.	542 — 539	3	
20	13	6	.	539 — 536	3	
21	15	5	.	537 — 534,5	2,5	
22	17	4	.	535 — 535	2	
23	19	3	.	.	.	

Die Versuche 1—5 dieser Reihe scheinen im Widerspruche zu dem oben gezogenen Schlusse eine erst wachsende, und dann abnehmende Geschwindigkeit des Wachsens zu ergeben. Allein durch eine Aenderung der betreffenden Punkte in Fig. 14, Taf. V, welche noch vollkommen in die Grenzen der Versuchsfehler fällt, liesse sich ebenso gut eine durchweg abnehmende Geschwindigkeit des Wachsens erzielen, so dass doch kein eigentlicher Widerspruch vorläge. Dasselbe ist ohne Zweifel in Reihe I anzunehmen. — Dieselbe continuirlich abnehmende Geschwindigkeit stellt sich auch für das zweite Wachsen der negativen Schwankung heraus.

Jedenfalls darf das mit Sicherheit aus den Reihen geschlossen werden, dass die Zunahme der negativen Schwankung nicht einfach proportional ist der Zunahme des Reizes. Dieses Resultat steht aber aus schon angeführten Gründen keineswegs im Widerspruch mit der von Fechner und Fick angenommenen Proportionalität im Wachsen der Nervenregung.



VIII.

Ueber das Abklingen des Elektrotonus.

Von A. Fick.

Es ist bekannt, dass die Erregbarkeit einer Nervenstrecke, die sich im elektrotonischen Zustande befunden hat, noch einige Zeit nach Aufhören des elektrotonisirenden Stromes eine veränderte ist. Es drängt sich daher die Frage auf, ob auch das elektromotorische Verhalten einer solchen Nervenstrecke von dem normalen abweicht; ähnlich wie, während der Dauer des elektrotonisirenden Stromes überall eine Aenderung der elektromotorischen Wirksamkeit nachzuweisen ist, wo sich eine Aenderung der Erregbarkeit zeigt.

Die experimentelle Entscheidung der aufgeworfenen Frage bietet im Principe keine Schwierigkeit. Es kommt nur darauf an, sofort nach Aufhören eines elektrotonisirenden Stromes eine im Bereiche des Elektrotonus befindlich gewesene Strecke zum Multiplikator abzuleiten und auf ihre elektromotorische Wirksamkeit zu prüfen. Ich habe solche Versuche nur an den extrapolarischen Strecken des Nerven angestellt, und will dieselben nachstehend mittheilen.

Folgende einfache Anordnungen waren getroffen, um den soeben angedeuteten Plan auszuführen: An den n. ischiadicus des Frosches sind zwei unpolarisirbare Elektrodenpaare angelegt. Das eine Paar besteht aus den bekannten Zuleitungsgefäßen, das andere aus den Thonstiefeln von du Bois-Reymond. Die Zuleitungsgefäße sind verbunden mit den Enden der Multiplikatorrolle einer Meyerstein'schen Spiegelboussole, die Thonstiefel mit den Enden eines Siemens'schen Stöpselrheostaten, welche ausserdem die Poldrähte einer galvanischen Batterie aufnehmen, so dass sich durch die zwischen den Thonstiefeln befindliche Nervenstrecke ein Stromzweig ergiessen kann, über dessen Stärke man vollkommen Herr ist. In jeder der beiden Stromleitungen, sowohl in dem Multiplikatorkreise, wie im Kreise der galvanischen Batterie, befindet sich eine Lücke, durch deren Ueberbrückung die Leitung

erst zusammenhängend wird. Es ist noch besonders zu bemerken, dass sich die Lücke im Batteriekreis in dem Theile der Leitung von den Thonstiefelektroden bis zum Rheostaten befindet.

Die beiden Schaltstücke, durch welche der Schluss der beiden Kreise bewerkstelligt wird, sind zwei kleine Drahtbügel. Ich will den einen M, den andern B nennen. Taucht M mit seinen beiden Enden in zwei Quecksilbernäpfchen, so ist der Multiplikatorkreis geschlossen, taucht B in zwei Quecksilbernäpfchen ein, so ist der Kreis der galvanischen Kette geschlossen und der Stromzweig geht durch die zwischen den Thonstiefeln befindliche Nervenstrecke. Die beiden Drahtbügel M und B sind befestigt an einem Hebel, so dass nur entweder B oder M in die zugehörigen Quecksilbernäpfchen eintauchen kann. Der Hebel hat auf der Seite von M das Uebergewicht, so dass er von selbst in die Lage fällt, bei welcher der Multiplikatorkreis geschlossen ist. Um den Kreis der galvanischen Kette zu schliessen, muss man durch eine fremde Kraft, z. B. mit dem Finger die leichtere Seite des Hebels niederdrücken. Lässt man alsdann den Hebel los, so wird nach dem soeben Gesagten der Kreis der galvanischen Kette unterbrochen, und dann wird nach Verfluss einer überaus kleinen Zeit der Multiplikatorkreis geschlossen.

Ausserdem ist in der Multiplikatorleitung ein Schlüssel so angebracht, dass, wenn er zu ist, die beiden Enden des Multiplikatordrahtes unmittelbar mit einander verknüpft sind und mithin der Magnet auf seine Gleichgewichtslage zurückkommt. Die Anwendung der allgemein angewandten selbstverständlichen Vorsichtsmassregeln bedarf wohl keiner ausdrücklichen Erwähnung.

Eine Versuchsreihe nimmt nun etwa folgenden Gang: Der Nerv wird über die beiden Elektrodenpaare gelegt, so dass seine Auflagerung auf die zum Multiplikator führenden Elektroden möglichst „unwirksam“ (nach du Bois-Reymond's Bezeichnungsweise) ist. Der Hebel wird so gelegt, dass der Multiplikatorkreis geschlossen ist, jedoch ist vorläufig der Nervenstrom durch den vorerwähnten Schlüssel noch vom Multiplikator abgeblendet. Man öffnet nun den Schlüssel probeweise einmal und wird natürlich doch immer einen Strom im Multiplikator finden, herrührend von der Wirksamkeit des Nerven und von allfälliger Ungleichartigkeit der Elektroden. Letztere hat man selbstverständlich vorher schon für sich geprüft, und wir setzen voraus, dass dieselbe jenen Grenzwert nicht übersteigt, unter welchen man sie mit Sicherheit nicht herabdrücken kann. Findet sich der Nervenstrom unbequem gross, so sucht man ihn durch Aenderung in der Lage zu verkleinern, jedoch ist nicht viel Zeit mit Probiren zu verlieren, ganz Null braucht der Nervenstrom nicht zu sein. Ich bemerke hier beiläufig, dass ich bei meinen ersten Versuchen öfters den Nervenstrom kompensirte, später fand ich es aber zweckmässiger, diese Verwicklung aus dem Versuchsplan wegzulassen. Ist die Auflagerung des Nerven defi-

nitiv geordnet, so wird zunächst beobachtet und notirt, welchen Ausschlag das Hereinbrechen des blossen natürlichen Nervenstromes in den Multiplikator verursacht. Hierauf wird bei abgesperrtem Multiplikator drahte die Ruhe des Magnets abgewartet, sodann wird die Wippe so gelegt, dass die dazu bestimmte Nervenstrecke von dem elektrotonisirenden Kettenstrom durchflossen wird und diese Lage der Wippe eine bestimmte Zeit nach den Schlägen des Metronoms erhalten. Während dieser Zeit wird der Schlüssel im Multiplikatorkreis aufgemacht, dies hat aber zunächst keinerlei Einfluss, da ja die Wippe so liegt, dass der Multiplikatorkreis unterbrochen ist; sowie man aber nun die Wippe fallen lässt, so bricht der Nervenstrom in den Multiplikatorkreis ein, und der dabei stattfindende Ausschlag wird beobachtet und notirt. Die Vergleichung desselben mit dem vorher notirten durch den natürlichen Nervenstrom bewirkten Ausschlag ergibt nun, ob die zeitweise Elektrotonisirung eine Modification des elektromotorischen Verhaltens in der abgeleiteten Strecke hinterlassen hat, und welche. Nach einer Pause von bestimmter Zeit, während welcher der ganze Nerv vollständig in Ruhe bleibt, wird nun wieder der Ausschlag vom natürlichen Nervenstrom durch Oeffnung des Schlüssels, bei eingetauchtem Drahtbügel M beobachtet und notirt. Sogleich wird der Schlüssel wieder zugemacht, und sowie der Magnet wieder auf der Gleichgewichtslage zur Ruhe gekommen ist, wird wieder ein Versuch von der zweiten Art gemacht, d. h., durch Niederdrücken der Wippe wird in die dazu bestimmte Nervenstrecke der Kettenstrom eingeleitet, währenddessen der Multiplikatorschlüssel geöffnet und nach der festgesetzten Zeit durch Loslassen der Wippe der Kettenstrom unterbrochen, mithin der Multiplikatorkreis geschlossen und der Ausschlag beobachtet. Dieser Versuch unterscheidet sich vom vorhergehenden derselben Art nur dadurch, dass der Strom in der durchflossenen Nervenstrecke die entgegengesetzte Richtung hat. Befand sich also im ersten Versuche die abgeleitete Nervenstrecke im Anelektrotonus, so befindet sie sich im zweiten Versuche im Katelektrotonus und umgekehrt. Diese Veränderung der Richtung des Kettenstromes zwischen je zwei Versuchen der zweiten Art lässt sich durch einen an passender Stelle in den Kettenstromkreis eingeschalteten Stromwender leicht bewerkstelligen. Nun folgt nach der bestimmten Ruhepause wieder eine Prüfung des Ausschlages durch den Nervenstrom, dann wieder ein Versuch mit abklingendem Elektrotonus u. s. w. Im Laufe einer Versuchsreihe habe ich öfter die Stärke des elektrotonisirenden Stromes von einem Versuche zum andern variirt.

Nach diesen Andeutungen wird man die folgenden Tabellen leicht verstehen, worin die numerischen Ergebnisse einzelner Versuche mitgetheilt sind.

Nr. I. 12. V. 1868. Auf den Elektroden des polarisirenden Stromes eine mehr centrale, auf den Elektroden des Galvanometers eine mehr periphereische Strecke des Nerven. Ablenkung zu den kleinen Zahlen bedeutet im Nerven absteigender Strom.

Widerstand in der Neben- schliessung	Richtung des po- larisirenden Stromes	Ausschlag vom Strom des geruhten Nerven	Ausschlag vom abklingenden Elektrotonus
500	↓	442—449 .	441—437
	↑	441—446 .	441—429
1000	↓	441—438 .	440—429
	↑	440—442 .	440—427
	↓	440—435 .	440—428
	↑	440—437 .	439—422
5000	↓	439—435 439—432	439—422
	↑		
	↓		

Nr. II. 15. V. 1868. 12 kleine Grove'sche Elemente. Centraler Theil des Nerven auf den polarisirenden Elektroden, ein mehr peripheriewärts gelegener Theil zum Multiplikator abgeleitet. Ablenkung des Magnets zu den grossen Zahlen bedeutet im Nerven aufsteigend gerichteten Strom.

Widerstand in der Neben- schliessung	Richtung des po- larisirenden Stromes	Ausschlag vom Strom des geruhten Nerven	Ausschlag vom abklingenden Elektrotonus
200	↑	526—540 .	526—515
	↓	526—533 .	526—519
	↑	527—532 .	527—518
500	↓	527—522 .	527—517
	↑	527—525 .	527—512
	↓	528—522 .	528—520

Nr. III. 18. V. 1868. 12 kleine Grove'sche Elemente. Ein mehr peripherischer Theil des Nerven liegt auf den polarisirenden Elektroden, ein mehr centraler auf den Multiplikatorenden. Ablenkung zu den grossen Zahlen bedeutet einen im Nerven absteigenden Strom.

Widerstand in der Neben- schliessung	Richtung des po- larisirenden Stromes	Ausschlag vom Strom des ausgeruhten Nerven	Ausschlag vom abklingenden Elektrotonus
100	↓	617—623	
		.	619—596
	↑	619—621	
		.	619—607
1000	↓	619—621	
		.	619—592
	↑	619—619	
		.	619—576
	↓	619—607	
		.	619—588
	↑	619—606	
	↓	.	619—575

Nr. IV. 19. V. 1868. Anzahl der Elemente nicht angegeben. Mehr periphere Nervenstrecke auf den polarisirenden Elektroden. Mehr centrale auf den Multiplikatorenden. Ablenkung zu den grossen Zahlen bedeutet im Nerven aufsteigenden Strom. Pause von 3—4 Minuten vor jeder Prüfung des Nervenstromes.

Widerstand in der Neben- schliessung	Richtung des po- larisirenden Stromes	Ausschlag vom Strom des geruhten Nerven	Ausschlag vom abklingenden Elektrotonus
200	↓	455—450	
		.	455—470
	↑	456—457	
		.	456—471
	↓	456—462	
		.	456—470
		455—461	

In diesen 4 Versuchsreihen dauerte der elektrotonisirende Strom jedesmal zwei Sekunden.

Betrachten wir beispielsweise die Zahlen der letzten Tabelle, so ergibt sich gemäss den Bemerkungen über der Tabelle aus dem ersten Versuche, wo ein Ausschlag zu den kleinen Zahlen (455—450) erfolgte, dass der äusserst schwache natürliche Strom des abgeleiteten Nervenstückes absteigend gerichtet war. Da nun eine mehr periphere Strecke auf den Elektroden des polarisirenden Stromes lag, so war im zweiten Versuche die der abgeleiteten Strecke benachbarte Elektrode die positive und folglich die abgeleitete Strecke im Anelektrotonus. Während der Dauer des polarisirenden Stromes würde sich

daher in den Multiplikatorkreis ein Stromzweig ergossen haben, welcher in der abgeleiteten Nervenstrecke absteigend gerichtet gewesen wäre, und mithin eine Ablenkung zu den kleinen Zahlen hervorgerufen hätte. Es zeigte sich nun unmittelbar nach Aufhören des absteigenden polarisirenden Stromes eine entgegengesetzte Wirksamkeit eine Ablenkung zu den grossen Zahlen (455—470), obgleich auch die geringe natürliche Wirksamkeit der betreffenden Strecke einer Ablenkung zu den kleinen Zahlen entsprach. Wir sehen also, dass die im Anelektrotonus befindlich gewesene Nervenstrecke sogleich nachher eine elektromotorische Wirksamkeit zeigt, entgegengesetzt derjenigen, welche ihr während der Dauer des polarisirenden Stromes zukommt. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich im 6. Versuche der Reihe IV.

Aus Reihe Nr. II. ergibt sich, dass die fragliche Erscheinung ebenso eintritt, wenn eine mehr central als die abgeleitete liegende Nervenstrecke sich auf den polarisirenden Elektroden befindet. Fliesst nämlich durch diese der polarisirende Strom aufsteigend, wie in Versuch 2 von Reihe II., dann ist die abgeleitete Strecke offenbar im Anelektrotonus, und während der Dauer desselben müsste in ihr ebenfalls ein aufsteigender Strom fliessen, welcher nach den Vorbemerkungen zu Reihe II eine Ablenkung zu den grossen Zahlen hervorbringen würde. Es zeigt sich aber ein Ausschlag zu den kleinen Zahlen, d. h. ein absteigender Strom, sogleich nach Aufhören des Anelektrotonus, also eine entgegengesetzte elektromotorische Wirksamkeit, auch hier wieder, trotz dem, dass der natürliche Nervenstrom an der abgeleiteten Stelle eine aufsteigende Richtung hatte.

Die Erscheinung ist auch davon nicht abhängig, dass der schwache, ohnehin vorhandene Nervenstrom dieselbe Richtung hat wie der anelektrotonische Strom während der Dauer des polarisirenden. Ist der ursprüngliche Nervenstrom zufällig entgegengesetzt gerichtet, wie der anelektrotonische, dann ist die Erscheinung nicht so auffallend, sie besteht dann nur darin, dass der Ausschlag vom abklingenden Anelektrotonus grösser ist als der vom Strom des frischen oder geruhten Nerven, aber er erfolgt im selben Sinne. Ich könnte zahlreiche derartige Versuchsreihen vorlegen.

Was zeigt sich nun im abklingenden Katelektrotonus? Wir können es beispielsweise im 4. Versuche der III. Reihe sehen. Da hier in der mehr peripherwärts gelegenen polarisirten Nervenstrecke der Strom aufsteigend floss, so befand sich während der Dauer desselben die mehr central gelegene Strecke im Katelektrotonus, wäre zu dieser Zeit der Multiplikatorkreis geschlossen gewesen, so hätte eine Ablenkung zu den kleinen Zahlen erfolgen müssen. Eine solche sehen wir nun auch erfolgen nach Aufhören des polarisirenden Stromes, wir sehen also, im abklingenden Katelektrotonus zeigt der

Nerv eine elektromotorische Wirksamkeit in demselben Sinne, wie während der Dauer des polarisirenden Stromes.

Auch diese Regel gilt unabhängig davon, ob die abgeleitete Nervenstrecke mehr central oder mehr peripherisch liegt und auch davon, ob dem Versuch mit Katelektrotonus einer mit Anelektrotonus derselben Nervenstrecke vorhergegangen ist (wie in Reihe III), oder ob vor dem Versuch mit Katelektrotonus der Nerv noch keinem elektrischen Strome ausgesetzt war.

Genauere Vergleichung der Zahlen in den obigen Tabellen ergibt noch einige quantitative Beziehungen der Modifikationen des Nervenstromes durch vorausgegangene Elektrotonisirung. Wenn man die auf einander folgenden Ausschläge vom Strome des geruhten Nerven vergleicht, so sieht man, dass die Modifikation noch nach Minuten andauert, und zwar wird sie offenbar um so dauerhafter, je öfter der Nerv vorübergehend polarisirt worden ist. Wenn nämlich Anfangs der Strom des geruhten Nerven den Magnet in entgegengesetztem Sinne treibt wie der abklingende Elektrotonus, so wird dieser Ausschlag von Versuch zu Versuch kleiner, und er geht in den späteren Versuchen nach derselben Seite wie der Ausschlag vom abklingenden Elektrotonus. Die im abklingenden Elektrotonus stattfindende Modifikation des elektromotorischen Verhaltens setzt sich also immer fester und fester.

Ein anderes quantitatives Ergebniss aus der Vergleichung der einzelnen Zahlen ist, dass die entgegengesetzte Nachwirkung des Anelektrotonus mächtiger ist, als die gleichsinnige Nachwirkung des Katelektrotonus.

Zur Erklärung dieses Verhältnisses liegt die Vermuthung nahe, dass die Nachwirkung der Katelektrotonus in den ersten Augenblicken ebenfalls eine entgegengesetzte ist und erst hernach in die gleichsinnige umschlägt. Wenn nämlich diese Vermuthung richtig wäre, so würde man die volle Analogie haben, zwischen den Modifikationen des elektromotorischen Verhaltens und den Modifikationen der Erregbarkeit auf den extrapolaren Strecken des Nerven, wie sie Pflüger darstellt. In der That könnten wir alsdann folgenden Satz über den Zusammenhang dieser beiden Modifikationen aussprechen: Auf einer extrapolaren Nervenstrecke ist die Erregbarkeit erhöht, wenn die Positivität der intrapolaren Strecke wegwärts zunimmt, und herabgesetzt, wenn die Positivität nach der intrapolaren Strecke hinwärts zunimmt. Während der Dauer des polarisirenden Stromes nämlich haben wir auf der an die positive Elektrode grenzenden extrapolaren Strecke Zunahme der Positivität gegen die intrapolare Strecke hinwärts, und es ist hier die Erregbarkeit herabgesetzt — Anelektrotonus, und wir haben auf der an die negative Elektrode grenzenden extrapolaren Strecke Zunahme der Positivität von der intrapolaren Strecke wegwärts und damit verbunden Erhöhung der Erregbarkeit im Katelektrotonus. Nach Aufhören des polarisirenden Stromes haben wir beiderseits Zunahme

der Positivität von der intrapolaren Strecke wegwärts, wie auf der katelektrotonisirten Strecke während der Dauer des Stromes und dem entsprechend auch beiderseits Erhöhung der Erregbarkeit. Nur in den ersten Augenblicken nach Aufhören des Stromes ist auf der an die negative Elektrode grenzenden extrapolaren Strecke vielleicht die Sache so, dass die Positivität gegen die intrapolare Strecke hin zunimmt, welchem Verhalten die zu dieser Zeit dort factisch verminderte Erregbarkeit ebenfalls entsprechen würde. Es wäre also, wenn wir nur diese eine nicht direct beobachtete Thatsache durch eine begründete Vermuthung ergänzen, der vollständigste Einklang hergestellt zwischen den Modificationen der Erregbarkeit des elektromotorischen Verhaltens *).

In einer vorläufigen Mittheilung (med. Centralblatt 1867. S. 436) habe ich ausgesprochen, dass factisch im abklingenden Elektrotonus überall auf den extrapolaren Strecken, eine der elektrotonischen entgegengesetzte Wirksamkeit statt habe. Nach den vorstehenden Mittheilungen muss ich, wie man sieht, diese Behauptung in Betreff des abklingenden Katelektrotonus zurücknehmen. Es bleibt mir noch übrig, zu erklären, wie ich zu dem in meiner vorläufigen Mittheilung enthaltenen Irrthume gekommen bin. In allzufestem Vertrauen auf die absolute Unpolarisirbarkeit der Thonstiefelektroden hatte ich ursprünglich folgenden Versuchsplan in's Werk gesetzt. Mit dem Fallen eines zwei Drahtbügel tragenden Hebels wird zuerst eine Nebenschliessung für den elektrotonisirenden Kettenstrom gebildet, und hierauf der bis dahin offene Multiplikatorkreis geschlossen. Wären wirklich die Elektroden, welche dem Nerven den Strom zuführen, absolut unpolarisirbar, dann wäre dieser Versuchsplan dem oben angegebenen vollkommen äquivalent. Nun habe ich mich aber überzeugt, dass die fraglichen Elektroden nach Aufhören eines Stromes eine, allerdings schwache und flüchtige, Polarisation zeigen. Wenn sie also unter sich verbunden bleiben, so schicken sie nach Abblendung des Kettenstromes einen Strom im entgegengesetzten Sinne durch die intrapolare Nervenstrecke und der

*) Es wäre vielleicht durch naheliegende experimentelle Kunstgriffe möglich, die angedeutete Vermuthung zu prüfen und ich würde dies noch gethan haben, ehe ich zur Veröffentlichung der vorgelegten Thatsachen geschritten wäre, hätte mich nicht der Umstand zur Eile veranlasst, dass ich erfuhr, L. Hermann habe über denselben Gegenstand Untersuchungen angestellt und publicirt. Ich denke es wird das Interesse, welches die vorliegenden Mittheilungen überhaupt beanspruchen können, nur erhöhen, wenn ich versichern kann, dass dieselben ganz unbefangen niedergeschrieben wurden. Alle Versuche sind angestellt ehe ich überhaupt wusste, dass Hermann sich mit dem Gegenstande beschäftige, welche Resultate er erhalten, weiss ich bis heute nicht, da ich absichtlich noch keine Zeile seiner neuen Schrift gelesen und auch sonst noch keinerlei Kenntniss von deren Inhalt bekommen habe.

Nerv geräth also in einen neuen flüchtigen Elektrotonus, der überall die entgegengesetzte Phase zeigen muss, wie der während der Dauer des Kettenstromes vorhanden gewesen. Die Wirkung dieses neuen Elektrotonus addirt sich also zur Wirkung vom Abklingen des Anelektrotonus und subtrahirt sich von der Wirkung vom Abklingen des Katelektrotonus. Wenn sie die letztere überwiegt, so hat es alsdann den Anschein, als ob auch auf der im Katelektrotonus begriffen gewesenen Nervenstrecke nach Aufhören des polarisirenden Stromes eine Wirksamkeit im umgekehrten Sinne Platz griffe. Da nur die Differenz zweier Wirkungen zur Entscheidung kommt, so ist gewöhnlich der Effekt sehr klein und fehlt oft ganz. Ich will als Beispiel einige Versuche aus einer solchen älteren Versuchsreihe hersetzen.

Auf den Elektroden des polarisirenden Stromes liegt das mehr centrale, auf den Multiplikatorenden das mehr peripherische Nervenstück. Ablenkung zu den grossen Zahlen bedeutet absteigende Richtung des Stromes im Nervenstück.

Widerstand in der Neben- schliessung	Richtung des po- larisirenden Stromes	Ausschlag vom Strom des geruhten Nerven	Ausschlag vom abklingenden Elektrotonus
1000		543 — 536	
	↓	.	543 — 531
		543 — 546	
	↑	.	543 — 563

Die Wirksamkeit des geruhten Nerven entspricht hier einem aufsteigenden Strome, wie die Ablenkung 543-536 zeigt.

Im zweiten Versuche war den Angaben der Ueberschrift gemäss die abgeleitete Nervenstrecke im Katelektrotonus und es zeigt sich im Abklingen dieses Zustandes die aufsteigende Wirksamkeit der Strecke ein wenig vermehrt (543 — 531 statt 543 — 536) was also eine freilich schwache entgegengesetzte Wirksamkeit anzeigt von der, welche während der Dauer des polarisirenden Stromes vorhanden war. Im 4. Versuche hatten wir Anelektrotonus auf der abgeleiteten Strecke während der Dauer des polarisirenden Stromes war jedesfalls die Wirksamkeit aufsteigend, im Abklingen des Zustandes zeigt die abgeleitete Strecke einen mächtigen absteigenden Strom (543 — 563 statt 543 — 536).

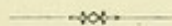


Fig. 8.

