

Fr. Verzár

E 232/39

Erregungsvorgang im Nerven

Sonderabdruck

aus

Die Naturwissenschaften

Wochenschrift für die Fortschritte der Naturwissenschaft, der Medizin und der Technik

Verlag von Julius Springer in Berlin.

Dr. Jendrassik

Nicht im Handel.

L. Darmstaedters Handbuch zur Geschichte der Naturwissenschaften und der Technik. In chronologischer Darstellung. Zweite, umgearbeitete und vermehrte Auflage. Unter Mitwirkung von Professor Dr. R. du Bois-Reymond und Oberst z. D. C. Schaefer herausgegeben von Professor Dr. L. Darmstaedter. 1908. In Leinwand gebunden Preis M. 16,—.

Pflanzenphysiologie. Von Dr. W. Palladin, Professor an der Universität zu St. Petersburg. Mit 180 Textfiguren. Bearbeitet auf Grund der 6. russ. Aufl. 1911. Preis M. 8,—; in Leinw. geb. M. 9,—.

Die Reizbewegungen der Pflanzen. Von Dr. Ernst G. Pringsheim, Privatdozent an der Universität Halle. Mit 96 Abbildungen. 1912. Preis M. 12,—; in Leinwand gebunden M. 13,20.

Umwelt und Innenwelt der Tiere. Von J. von Uexküll, Dr. med. hon. c. 1909. Preis M. 7,—; in Leinwand gebunden M. 8,—.

Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies (Künstliche Parthenogenese). Von Jacques Loeb, Professor der Physiologie an der University of California in Berkeley. Mit 56 Textfiguren. 1909. Preis M. 9,—; in Leinwand gebunden M. 10,—.

Über das Wesen der formativen Reizung. Von Jacques Loeb, Professor der Physiologie an der University of California in Berkeley. Vortrag, gehalten auf dem XVI. Internationalen Medizinischen Kongreß in Budapest 1909. Preis M. 1,—.

Die Variabilität niederer Organismen. Eine deszendenz-theoretische Studie. Von Hans Pringsheim. 1910. Preis M. 7,—; in Leinwand gebunden M. 8,—.

Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier. Lösung des Problems der künstlichen Darstellung der Nahrungsstoffe. Von Prof. Dr. Emil Abderhalden, Direktor der Physiologischen Institutes der Universität zu Halle a. S. 1912. Preis M. 3,60; in Leinwand gebunden M. 4,40.

Abwehrfermente des tierischen Organismus gegen körper-, blut- und zellfremde Stoffe, ihr Nachweis und ihre diagnostische Bedeutung zur Prüfung der Funktion der einzelnen Organe. Von Professor Dr. Emil Abderhalden, Direktor des Physiologischen Institutes der Universität zu Halle a. S. Zweite, vermehrte Auflage der „Schutzfermente des tierischen Organismus“. Mit 10 Textfiguren. Erscheint im Juni 1913.

Physiologisches Praktikum. Chemische und physikalische Methoden. Von Prof. Dr. Emil Abderhalden, Direktor des Physiologischen Institutes der Universität zu Halle a. S. Mit 271 Figuren im Text. 1912. Preis M. 10,—; in Leinwand gebunden M. 10,80.

Das Leben. Sein Wesen, sein Ursprung und seine Erhaltung. Präsidialrede, gehalten zur Eröffnung der „British Association for the Advancement of Science“ in Dundee, September 1912. Von E. A. Schäfer, LL. D., D. Sc., M. D., F. R. S., Professor der Physiologie an der Universität Edinburgh. Autorisierte Übersetzung aus dem Englischen von Charlotte Fleischmann. 1913. Preis M. 2,40.

Neuere Erfolge und Probleme der Chemie. Experimentalvortrag gehalten in Anwesenheit S. M. des Kaisers aus Anlaß der Konstituierung der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften am 11. Januar 1911 im Kultusministerium zu Berlin von Emil Fischer. 1911. Preis M. —,80.

Organische Synthese und Biologie. Von Emil Fischer. Zweite, unveränderte Auflage. 1912. Preis M. 1,—.

Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. Von Dr. med. H. Piper, a. o. Professor der Physiologie, Abteilungsvorsteher am Physiologischen Institut der Kgl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin. Mit 65 Abbildungen. 1912. Preis M. 8,—; in Leinwand geb. M. 8,80.

sie hätten niemals Todesfälle gesehen. Daß sie vorkommen, ist sicher, doch sind nur Kinder, namentlich beim Beerensammeln, ernstlich gefährdet. Einen sehr schweren Fall, der ein kleines Mädchen betraf, sah ich vor einigen Jahren; hier gelang es nur mit allen Hilfsmitteln der Klinik, der höchst bedrohlichen Herzschwäche Herr zu werden. Auch bei diesem Kinde war, außer den hochgradigen örtlichen Veränderungen, das Phänomen der rasch einsetzenden Schläfrigkeit und Benommenheit sehr ausgeprägt. Das Mädchen fing bald nach dem Bisse an zu taumeln und sank nach 400 m zur Erde, eine auf den neurotoxischen Komponenten des Giftes beruhende Wirkung, welche für die Schlange eminent praktisch ist, weil sie ihr die Erbeutung eines gebissenen Nahrungstieres erleichtert. Erwähnen möchte ich noch, daß in Bosnien nach Sandviperbissen hartnäckige Geschwüre ohne jede Heil Tendenz beobachtet worden sind, aus denen sich später Krebs entwickelte.

(Schluß folgt.)

Unsere gegenwärtigen Anschauungen über die Natur des Erregungsvorganges im Nerven.

Von Dr. Fritz Verzár, Budapest.

Es gibt kaum eine bestrickendere Frage in der Physiologie als die nach dem Wesen der Funktionen des Nervensystems. Hier berührt sich an dem engem Raume Anatomie, Physiologie, Psychologie und Metaphysik; diese Fragen wurden häufig schon als die Grenzfragen unseres Wissens, ihre Lösung als eine an sich unmögliche Sache angesprochen. Aus jenem großen Betriebe, aus dem sich die Tätigkeit des Nervensystems zusammensetzt, ergreifen wir nur eine Erscheinung. Wir wollen hier nicht die Frage behandeln, wie die Funktion jener nervösen Zentren zustande kommt, die Gedanken, Willen, Assoziationen und Reflexe bewirken, sondern unser im folgenden zu behandelndes Thema betrifft nur jenen mehr sekundären Punkt: was geschieht in der Nervenfasern, wenn dieselbe jene Erregung, die ihr auf natürlichem Wege von einer Nervenzelle des Gehirns oder Rückenmarks oder von einer sympathischen Ganglienzelle mitgeteilt wird, fortleitet —, oder wenn ein anderer Nerv von einem Sinnesorgan eine Erregung dem Zentralnervensystem zuführt —, oder wenn drittens irgendein Nerv, sei es ein efferenter oder afferenter, d. h. leite er vom oder zum Gehirn, künstlich, z. B. durch einen elektrischen Stromstoß, erregt wird?

Nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen geschieht in allen diesen Fällen im Nerven das gleiche. Der Nerv spezialisiert nicht. Er gelangt nur in Erregung und leitet diesen Erregungsvorgang weiter. Es soll hier bloß ganz kurz bemerkt werden, daß es noch ein Gegenstand der Diskussion ist, ob der Vorgang, der bei lokaler, künstlicher Reizung im Nerven entsteht, mit jenem der als Erregungsvorgang dann weiter geleitet wird, identisch ist. Untersuchungen von Lucas und Adrian scheinen

darauf hinzuweisen, daß es sich um zwei verschiedene Vorgänge handelt. Gegenüber älteren, nicht beweisenden, diesbezüglichen Versuchen haben sie gefunden, daß zwei so schwache Reize, die beide keine Erregung bewirken und sich nicht im Nerven fortpflanzen, wenn sie in kurzem Zeitintervall hintereinander dieselbe Nervenstelle treffen, dennoch eine Erregung zur Folge haben. Es muß also der erste Reiz, ohne eine Erregungswelle im Nerven in Gang gebracht zu haben, lokal doch eine gewisse Reaktion hervorzurufen haben, welche sich mit der nächsten summiert.

Wir fragen nun nach der physikalisch-chemischen Natur jenes Vorganges, der dem im Nerven sich fortpflanzenden Erregungsvorgang entspricht.

Das sicherste Zeichen der Erregung ist natürlich der physiologische Effekt, z. B. die Zuckung eines Muskels bei Reizung seines Nerven, oder das subjektive Gefühl, wenn ein Gefühlsnerv gereizt wird. Außer diesen natürlichen Zeichen der Erregung kennen wir jedoch nur gar wenige objektive Äußerungen derselben.

Das frappanteste Zeichen der Erregung ist der seit etwa 70 Jahren, seit *Du Bois-Reymonds* Entdeckung bekannte Aktionsstrom. Wenn ein Nerv auf irgendeine Weise gereizt wird, so wird jede in Erregung befindliche Stelle (nach der physiologischen Nomenklatur) elektronegativ gegenüber jeder nicht in Erregung befindlichen, d. h. im äußeren Stromkreis fließt ein elektrischer Strom gegen die erstere. Die auf diese Weise ableitbaren Ströme besitzen eine Kraft bis zu 0,03—0,04 Volt, sind also recht beträchtlich. Diese Negativität läuft — wie das *Bernstein* vor langer Zeit schon gezeigt hat — mit einer gewissen, für die entsprechende Tierart charakteristischen, von der Temperatur stark beeinflussten Geschwindigkeit durch den Nerven. Es gab Zeiten, in denen man gerade in diesen elektrischen Strömen das Wesen der Erregung sah, wo man sich vorstellte, daß die elektrische Welle die Nerven entlang wandernd, das Organ ebenso reizt, wie man z. B. durch einen elektrischen Schlag einen Muskel zur Kontraktion bringen kann. Dieser Standpunkt ist längst verlassen, wohl hauptsächlich wegen jener schwerwiegenden Bedenken, daß man sich die streng isolierte Fortleitung eines elektrischen Stromes in einem feuchten Leiter — wie es der Nerv ist — nicht vorstellen kann, während wir ja andererseits wissen, daß die Erregung peinlichst isoliert geleitet wird. Man denke nur an die feine Perception von Gesichtseindrücken und die hierzu nötige streng isolierte Leitung in den Fasern des Sehnerven¹⁾.

Nichtsdestoweniger steht auch heute noch der Aktionsstrom im Vordergrund unseres Interesses und gibt als die weitaus auffallendste Äußerung des Erregungsvorganges die Grundlage zu allen Erklärungen desselben. Die Untersuchungen des letzten Dezenniums haben uns gezeigt, daß die bioelektrischen Ströme, also auch die Aktionsströme des

¹⁾ Noch viel mehr gilt dasselbe Bedenken — die Unmöglichkeit einer isolierten Leitung — jenen neuerdings aufgetauchten Ideen gegenüber, nach welchen (*Bose, Wilke*) die Erregung sich als mechanische Erschütterungswelle im Nerven fortsetzen soll.



Nerven, als Konzentrationsströme zu betrachten sind. Der Beweis hierfür wurde von *Bernstein* dadurch erbracht, daß er ihre Proportionalität mit der absoluten Temperatur nachwies, was unter den in Betracht kommenden Stromquellen nur den Konzentrationsketten zukommt. Es muß allerdings hier bemerkt werden, daß dieser Beweis nur für die von ruhenden Organen ableitbaren Ströme erbracht ist. Es besteht aber bisher kein Grund, der uns zwingen würde anzunehmen, daß die Aktionsströme nicht denselben Ursprung haben wie jene.

Nach der *Bernsteinschen* Theorie der bioelektrischen Ströme, die auf Beobachtungen von *W. Ostwald* über die Polarisation an semipermeablen Membranen basiert ist und welcher sich, sie modifizierend, *Cremer* und, mit neuen Beweisen versehend, neuerdings auch *Loeb* und *Beutner* angeschlossen haben, kommen die bedeutenden elektromotorischen Kräfte in den Organen dadurch zustande, daß semipermeable Membranen gewisse Ionen (möglicherweise Elektrolyt-Moleküle) nicht durchlassen, so daß zwischen den beiden Seiten einer solchen Membran derartige Konzentrationsunterschiede vorhanden sind, welche genügen, um die beobachteten großen elektromotorischen Kräfte zu erklären. Ohne derartige trennende Membranen anzunehmen, läßt es sich unmöglich supponieren, daß solche außerordentlich große Konzentrationsunterschiede innerhalb der Organe vorhanden sein sollen. Nach *Bernsteins* Theorie wird dadurch, daß man einen Nerven verletzt, das „Innere“ freigelegt so, daß, wenn man nun mit Elektroden von der inneren und der äußeren Seite (verletztem und unverletztem Teil) ableitet, den starken Ruhestrom oder Demarkationsstrom erhält.

Bei Erregung des Nerven verschwindet nun der Ruhestrom (negative Schwankung) beziehungsweise bei Ableitung von zwei unverletzten Stellen des Nerven wird die erregte Stelle negativ und es entsteht ein Strom. Das muß nach obigem so erklärt werden, daß die Permeabilität jener Membran, welche im ruhenden Nerv Konzentrationsunterschiede aufrechterhält, sich ändert, und zwar so, daß die Membran permeabel für die Ionen oder Elektrolyte wird. Der Aktionsstrom ist in diesem Lichte betrachtet nur der Ausdruck jener Permeabilitätsänderung. — Permeabilität und Änderung der Permeabilität spielen bekanntlich eine große Rolle in der Erklärung physiologischer Erscheinungen, so daß dieses Bild sich recht gut in den Rahmen unserer allgemeinen Anschauungen fügt.

Wir sind aber auch noch im Besitze eines Versuches, welcher als direkter Beweis dieser Permeabilitätsänderung bei der Erregung angesehen werden muß, was aber bisher noch nicht geschah. *Hermann* hat nämlich gezeigt, daß durch die Erregung die Polarisierbarkeit des Nerven vermindert wird. Da wir die große Polarisierbarkeit des Nerven auf Grund unserer gegenwärtigen physikalisch-chemischen Vorstellungen nur so erklären können, daß sie sich an semipermeablen Membranen (oder, was damit dem Wesen nach wohl gleichbedeutend ist, an der Grenzfläche zweier verschiedener Phasen) abspielt, so ist diese Abnahme der

Polarisierbarkeit der direkte Beweis jener oben zur Erklärung des Aktionsstromes nur supponierten Permeabilitätsänderung.

Über das Wesen dieser Permeabilitätsänderung läßt sich wohl annehmen, daß es sich dabei um eine kolloidale Zustandsänderung handelt, welche zu einer größeren Durchlässigkeit der Membran führt. Daß bei der Erregung derartige kolloide Vorgänge vorhanden sind, hat *Höber* damit wahrscheinlich gemacht, daß er zeigte, daß Salze, entsprechend ihrer Fähigkeit Kolloide zu fällen, die Erregbarkeit vermindern und auch einen Alterationsstrom hervorrufen. Letzteres wurde von *Straub* und seinen Mitarbeitern für einige giftige Substanzen, wie Filixsäure, Muscarin usw., nachgewiesen: parallel mit der Aufhebung der Erregbarkeit geht die Fähigkeit, einen Alterationsstrom hervorzurufen. Die Erregbarkeit hängt also von der Permeabilität gewisser Membranen ab und die Aufhebung der Semipermeabilität, deren Ausdruck der Alterationsstrom ist, hebt auch die Erregbarkeit auf¹⁾.

Während *Cremer* und *Höber*, die beiden Forscher, die sich in letzter Zeit am ausführlichsten mit den bioelektrischen Strömen befaßten, auf dem Boden dieser Vorstellungen stehen, muß erwähnt werden, daß besonders *Haber* die bioelektrischen Ströme als Phasengrenzkräfte, und *Pauli* mit Hilfe von Säureeiweißketten erklärt. Die Auffassung als Phasengrenzkraft, wobei es sich bei der Erregung nicht um verschiedene Permeabilität, sondern um verschiedene Löslichkeit von Elektrolyten in verschiedenen „Phasen“ handelt, kann möglicherweise mit den bisherigen Auffassungen und bekannten Erscheinungen vereinigt werden, doch ist das — wie es auch *Höber* in einer kritischen Besprechung hervorhebt — bisher noch nicht geschehen. Gegenüber der Säure-Eiweißketten-Theorie *Paulis* muß bemerkt werden, daß diese nur für die Aktionsströme des Muskels berechtigt wäre (für diese wurde sie auch von ihrem Verfasser benutzt), daß es aber andererseits sehr unwahrscheinlich ist, daß die Aktionsströme des Nerven denselben Ursprung haben wie jene des Muskels. Beim Muskel wird bei der Erregung tatsächlich Säure gebildet, beim Nerven jedoch konnte das niemals nachgewiesen werden, so daß die Bildung von Säure schwerlich als Quelle des Aktionsstromes hingestellt werden kann.

Außer dem Aktionsstrom des Nerven ist bisher kaum etwas vollkommen Sicheres über den Erregungsvorgang im Nerven bekannt. Während die bisher behandelte rein physikalisch-chemische Auffassung des Erregungsvorganges sämtliche Erscheinungen ohne Zuhilfenahme von Stoffwechselforgängen erklärt, hat insbesondere *Verworn* und seine Schule zu zeigen gesucht, daß ebenso wie das Wesen aller sonstigen Lebensvorgänge entsprechend unseren heutigen Auffassungen Oxydationen sind, so auch der Erregungsvorgang des Nerven auf Oxydationen beruht. In *Verworns* Laboratorium hat zuerst

¹⁾ Diese Untersuchungen sind zum Teil am Muskel und Herz und nicht am Nerven ausgeführt. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß der Erregungsvorgang in diesen dem Wesen nach der gleiche Vorgang ist wie im Nerven.

v. Baeyer gezeigt, daß der Nerv eines Frosches, wenn er stundenlang in sauerstofffreier Atmosphäre liegt, seine Erregbarkeit verliert, dieselbe jedoch sogleich wiedergewinnt, wenn man Sauerstoff hinzutreten läßt. Hieraus konnte allerdings mit recht großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß der Sauerstoff zum Erregungsvorgang notwendig ist, daß also bei demselben Oxydationen vor sich gehen.

Eine interessante weitere Stütze dieser Annahme hat A. Fröhlich gegeben, der zeigte, daß die sogenannte refraktäre Periode eines Froschnerven im Sauerstoffmangel außerordentlich verlängert wird. Reizt man einen Froschnerven zum Beispiel durch einen elektrischen Schlag, so verstreckt darnach eine kurze Zeit (einige tausendstel Sekunden), ehe ein neuer Reiz wieder wirksam wird. Diese am Nerven zuerst von Gotch beobachtete Periode wird die refraktäre Periode genannt. Nur nebenbei sei bemerkt, daß jedes reizbare Organ, z. B. Herz und Muskel, eine refraktäre Periode besitzt. — Im Sauerstoffmangel wird nun die refraktäre Periode bis zu 0,1 Sekunde lang. Auch das weist darauf hin, daß der Sauerstoff irgendeine Rolle beim Erregungsprozeß spielt und es läßt sich wohl denken, daß hier der Erholungsprozeß, welcher nach dem eigentlichen Erregungsvorgang dem Aktionsstrom folgt, und während dessen der Nerv noch nicht seine normale Reizbarkeit erreicht hat, durch den Sauerstoffmangel verzögert wird.

Allerdings fehlt in der ganzen Beweiskette, nach welcher im Erregungsvorgang des Nerven ein Oxydationsprozeß enthalten sein soll, bisher noch das Hauptglied, nämlich der sichere Beweis, daß der Nerv bei der Erregung tatsächlich mehr Sauerstoff verbraucht. Haberlandt hat versucht, diese Frage experimentell zu lösen. Der Sauerstoffverbrauch des Nerven bei der Erregung ist aber sicherlich so außerordentlich gering, daß er durchaus an der Grenze der Meßbarkeit liegt. Der Autor glaubt zwar, in einigen Fällen bei lang dauernder Reizung eine minimale Volumabnahme des Gases im Respirometer, entsprechend einem vergrößerten Sauerstoffverbrauch, bei der Erregung beobachtet zu haben, jedoch steht er selbst seinem Resultat etwas skeptisch gegenüber, und man ist deshalb gegenwärtig wohl berechtigt, die Frage mangels entsprechend empfindlicher Methoden noch nicht als endgültig gelöst zu betrachten.

Auch jene oben erwähnten Versuche über die Wirkung von Sauerstoffmangel auf den Erregungsvorgang beweisen nicht zwingend, daß der Sauerstoff zum Erregungsvorgang selbst notwendig ist. Denn — wie A. V. Hill treffend bemerkt — kann die Unentbehrlichkeit des Sauerstoffs ebensogut auch so erklärt werden, daß der Sauerstoff zu dem Ruhestoffwechsel des Nerven nötig ist und daß er den Nerv in jenem Zustand erhält, welcher zum Zustandekommen der Erregung unentbehrlich ist. Es ist möglich, daß der Sauerstoff nur eine ähnliche Rolle im Erregungsprozeß spielt, wie das Öl in der Maschine, das zur guten Funktion zwar unentbehrlich ist, aber nicht direkt verbraucht wird wie die Kohle.

Tatsache ist, daß es noch niemals gelang, auf einwandfreie Weise irgendein Stoffwechselprodukt bei der Nervenregung nachzuweisen. So konnte weder Kohlensäure, noch andere Säuren gefunden werden. Auch eine Wärmeproduktion, wie sie mit Oxydationen Hand in Hand zu gehen pflegt, ist bei der Erregung nicht nachgewiesen, selbst von A. V. Hill nicht, der mit einer so empfindlichen Methode gearbeitet hat, daß er selbst eine Erwärmung um $\frac{1}{1000000}$ ° C hätte konstatieren können, und daraus berechnet, daß, wenn in einem μ^3 ein Molekül O_2 verbraucht worden wäre, die entsprechende Wärmemenge meßbar gewesen wäre. Allerdings kann auch gegen diesen negativen Befund jener Einwand erhoben werden, den Garten älteren derartigen Untersuchungen gegenüber schon äußerte: wenn neben einem exothermischen Prozeß im Nerven auch ein endothermischer bei der Erregung abläuft, so könnte die Wärmeproduktion dadurch verdeckt werden.

Eine neuere Beobachtung weist aber doch wieder darauf hin, daß dem Sauerstoff eine Rolle bei der Erregung zukommt. Sochor hat in Gartens Laboratorium gefunden, daß bei Sauerstoffmangel sehr bald die sogenannte positive Nachschwankung verschwindet. Hering hatte vor geraumer Zeit beobachtet, daß nach dem eigentlichen Aktionsstrom oder negativen Schwankung noch eine zweite elektrische Welle von entgegengesetzter Richtung folgt, die er als positive Nachschwankung bezeichnete. Diese ist nicht so regelmäßig wie die eigentliche Aktionsstromwelle, auch nicht immer zu beobachten und von wechselnder Stärke und Länge. Hering nahm an, daß die negative Schwankung einer Dissimilation, die positive Nachschwankung dagegen einer Assimilation entspricht. Während der negativen Schwankung würde Substanz zerfallen und während der positiven Nachschwankung würde diese wieder aufgebaut. Diese Anschauung wird nun tatsächlich durch Sochors Befunde sehr gestützt. Im Sauerstoffmangel kann die Dissimilation, die negative Schwankung, noch geraume Zeit vor sich gehen, während die Assimilation mangels Sauerstoff bald aufhört.

Von einem ähnlichen Gesichtspunkt wäre auch der Befund von Vészi und von Diller zu erklären, nach denen während der positiven Nachschwankung ein neuer Reiz einen kleineren Effekt hat als vorher. Auch das weist darauf hin, daß während der positiven Nachschwankung ein Restitutionsprozeß abläuft und bis dieser nicht beendet ist, kehrt die volle Erregbarkeit nicht zurück. Wahrscheinlich gehört hierher auch der Befund Verzárs, daß die Polarisierbarkeit des Nerven nach einem Reiz bis über eine Sekunde vermindert ist, die verminderte Permeabilität also erst langsam restituiert wird.

Man hat natürlich auch gesucht, morphologische Veränderungen während der Nervenreizung zu finden. Höber und ebenso Wilke haben versucht, mit dem Ultramikroskop jene supponierte kolloidale Zustandsänderung im Nerven direkt zu beobachten, jedoch ohne Erfolg. Unlängst hat Stübel an Hand von Mikrophotographien gezeigt, daß bei lange gereizten Nerven konstante Strukturveränderungen zu sehen sind. Es vergrößert sich das die Neurofibrillen zu-

sammenhaltende Netzwerk. Vielleicht kann dieser Befund einst noch mit den physikalisch-chemischen Tatsachen vereint werden, vielleicht ist er der Ausdruck einer Quellung der Fibrillen bei der Erregung.

Fassen wir nun kurz das zusammen, was als gut begründet von diesen Erscheinungen gelten darf. Sicher ist die Negativität der erregten Stelle (der Aktionsstrom), die positive Nachschwankung, die Abnahme der Polarisierbarkeit und die refraktäre Periode. Wahrscheinlich — jedoch in Einzelheiten noch nicht geklärt — ist auch ein Oxydationsprozeß, und ferner eine kolloidale Zustandsänderung im Erregungsvorgang enthalten.

Wenn wir nun versuchen, diese verschiedenen Tatsachen unter einen möglichst einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen, so können wir uns etwa das folgende Bild vom Erregungsvorgang im Nerven machen, wie er durch einen Reiz irgendwelcher Abstammung zustande kommt:

Im Nerven grenzen verschiedene Phasen kolloidaler Stoffe aneinander. Histologisch wissen wir, daß der Achsenzylinder von einer myelinen Hülle umgeben ist. Im Achsenzylinder selbst wieder liegen die Neurofibrillen in eine Bindesubstanz eingebettet. Wir haben also auch histologisch genügend Grundlagen dafür, um verschiedene Phasen zu supponieren, doch können wir allerdings bis heute nicht entscheiden, welcher von diesen morphologischen Strukturen die Leitung zukommt. Diese kolloidalen Phasen können, um den Bildern der Membrantheorie zu entsprechen, auch als Membranen aufgefaßt werden, und entweder durch die Semipermeabilität dieser Membranen oder auf Grund von Phasengrenzkraften bestehen starke Elektrolyt-Konzentrationsunterschiede an den beiden Seiten der Membran oder zwischen beiden Phasen.

Die Erregung bewirkt nun primär eine kolloidale Zustandsänderung jener Membran, so daß ein Ausgleich des Elektrolyt-Konzentrationsunterschiedes zustande kommt, was sich in der negativen Schwankung bzw. Aktionsstrom äußert. Die Änderung der Salzkonzentration bewirkt aber andererseits auch in der nächsten Umgebung eine weitere Ausfällung von Kolloiden und so breitet sich die kolloidale Zustandsänderung im Nerven weiter aus, immer eine „Permeabilitätsänderung“ hervorrufend. Beim elektrischen Reiz ist wohl die Salzkonzentrierung das Primäre und erst durch diese folgt die kolloidale Zustandsänderung. Bei der Fortpflanzung der Erregung spielen nach dem soeben Gesagten auch wohl die Elektrolyte die Hauptrolle, während andererseits gerade die kolloidale Zustandsänderung zur Elektrolytkonzentrationsänderung führt. Beim Reiz (local excitatory process) ist die Salzkonzentrierung, bei der Fortpflanzung der Erregung dagegen (propagated disturbance) die kolloidale Zustandsänderung das Primäre. Hieraus geht schon hervor, daß zwischen diesen beiden Dingen ein inniger Zusammenhang und dennoch ein wesentlicher Unterschied ist. So erklärt sich auch, daß nach *K. Lucas* mehrere schwache Reize, die selbst keine Erregungswelle in Gang setzten, nacheinander auf eine Stelle des Nerven appliziert, dennoch eine Reizwelle hervorrufen, wenn sie nämlich zusammen eine genügend große

Elektrolytkonzentrierung hervorbringen, um das Kolloid auszufällen.

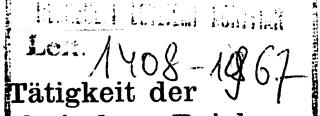
Der direkte Beweis für die Permeabilitätsänderung von Membranen ist die Abnahme der Polarisierbarkeit des Nerven in der Erregung. Da diese aber den eigentlichen Erregungsvorgang sehr lange überdauert, so geht hieraus hervor, daß eine vollkommene Restitution der kolloidalen Zustandsänderung erst langsam erfolgt.

Die refraktäre Periode ist wohl jene Zeit, in welcher die kolloidale Zustandsänderung unter Sauerstoffverbrauch restituiert wird. Um das Kolloid wieder in feine Verteilung zu bringen, muß wegen der außerordentlichen Vergrößerung der Oberflächenenergie von außen dem System Energie zugeführt werden; ebenso wie eine kolloidale Platinfällung z. B. im elektrischen Lichtbogen unter bedeutendem Energieverbrauch hergestellt wird. Der Ausdruck dieses Energieverbrauches ist der Sauerstoffverbrauch des Nerven; im Sauerstoffmangel wird ebendeshalb auch die refraktäre Periode verlängert; die Restitution geht langsamer vor sich.

Dieser energieliefernde Vorgang muß außerhalb des bisher behandelten zweiphasigen Systems liegen und wird durch die Kolloidfällung ausgelöst. Er ist um so stärker bzw. um so länger, je stärker die kolloidale Zustandsänderung und verläuft nach der Art physiologischer Stoffwechselprozesse unregelmäßig mit wechselnder Stärke. Dieser Prozeß bedingt eine elektrische Erscheinung ganz anderer (unbekannter) Natur, nämlich die positive Nachschwankung. Hieraus wird verständlich, daß die positive Nachschwankung im Sauerstoffmangel sehr bald verschwindet.

Nach diesen Anschauungen, die sich auf Darstellungen von *Verworn*, *Höber*, *Lucas* und anderen stützen, ist also der Erregungsvorgang zusammengesetzt aus zwei verschiedenen Prozessen. Zu dem ersten, dem eigentlichen Erregungsvorgang, gehört die kolloidale Zustandsänderung mit ihren Folgen, wie Aktionsstrom und Polarisierbarkeitsabnahme; hierauf folgt allerdings bereits während des Aktionsstroms der zweite, die Restitution, unter Sauerstoffverbrauch, mit der refraktären Periode, der Nachwirkung der verminderten Polarisierbarkeit und der positiven Nachschwankung.

Dieses Bild ist — das wollen wir nicht verschweigen — noch sehr hypothetisch, man muß es aber bereits als einen großen Fortschritt betrachten, daß wir heute fähig sind, die beobachteten physiologischen Tatsachen mit solchen physikochemischen Modellen zu vergleichen, welche prinzipiell im Organismus verwirklicht sein können.


Die Tätigkeit der
Physikalisch-Technischen Reichsanstalt
im Jahre 1912.

Von Prof. Dr. Karl Scheel, Charlottenburg,
Mitglied der Physikalisch-Technischen Reichsanstalt.

In den Heften 8, 10, 12 und 14 dieser Zeitschrift ist in vier größeren Artikeln die Tätigkeit

Vorlesungen über Physiologie. Von Dr. M. von Frey, Professor der Physiologie und Vorstand des Physiologischen Instituts an der Universität Würzburg. Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 80 Textfiguren. 1911. In Leinwand gebunden Preis M. 11,—.

Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Von Dr. Julius Tandler, o. ö. Professor der Anatomie an der Wiener Universität und Dr. Siegfried Grosz, Privatdozent für Dermatologie und Syphilidologie an der Wiener Universität. Mit 23 Textfiguren. 1913. Preis M. 8,—; in Leinwand gebunden M. 8,80.

Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper, insbesondere auf die Blutverteilung. Von Professor Dr. E. Weber, Oberassistent am Physiologischen Institut der Universität Berlin. Mit 120 Textfiguren. 1910. Preis M. 14,—; in Leinwand geb. M. 16,—.

Instinkt und Erfahrung. Von C. Lloyd Morgan, D. Sc. LL. D., F. R. S., Professor an der Universität zu Bristol. Autorisierte Übersetzung von Dr. R. Thesing. 1913. Preis M. 6,—; in Leinwand gebunden M. 6,80.

Allgemeine Akustik und Mechanik des menschlichen Stimmorgans. Von Dr. Albert Musehold, Geheimer Sanitätsrat in Berlin. Mit 19 Photographien des menschlichen Kehlkopfes auf 6 Tafeln und 53 Abbildungen im Text. 1912. Preis M. 10,—; in Leinwand geb. M. 11,—.

Der Kautschuk. Eine kolloidchemische Monographie von Dr. Rudolf Ditmar in Graz. Mit 21 Abbildungen. 1912. Preis M. 6,—; in Leinwand gebunden M. 6,80.

Physikalisch-chemische Tabellen v. Landolt-Börnstein. Vierte, umgearbeitete und vermehrte Auflage. Unter Mitwirkung zahlreicher Physiker und Chemiker und mit Unterstützung der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften herausgegeben von Dr. Richard Börnstein, Professor der Physik an der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, und Dr. Walther A. Roth, a. o. Professor der physikalischen Chemie an der Universität zu Greifswald. Mit dem Bildnis H. Landolts. 1912. In Moleskin gebunden Preis M. 56,—.

Naturkonstanten in alphabetischer Anordnung. Hilfsbuch für chemische und physikalische Rechnungen, mit Unterstützung des Internationalen Atomgewichtsausschusses herausgegeben von Prof. Dr. H. Erdmann, Vorsteher, und Privatdozent Dr. P. Köthner, erstem Assistenten des Anorganisch-Chemischen Laboratoriums der Königlich Technischen Hochschule zu Berlin. 1905. In Leinwand gebunden M. 6,—.

Quantitative Analyse durch Elektrolyse. Von Alexander Classen. Fünfte Auflage in durchaus neuer Bearbeitung. Unter Mitwirkung von H. Cloeren. Mit 54 Textabbildungen und 2 Tafeln. 1908. In Leinwand gebunden M. 10,—.

Qualitative Analyse auf präparativer Grundlage. Von Prof. Dr. W. Strecker, Privatdozent an der Universität Greifswald. Mit 16 Textfiguren. 1913. Preis M. 5,—; in Leinwand gebunden M. 5,60.

Einführung in die Mathematik für Biologen und Chemiker. Von Prof. Dr. Leonor Michaelis, Privatdozent an der Universität Berlin. Mit 96 Textfig. 1912. Preis M. 7,—; in Leinw. geb. M. 7,80.

Einführung in die Chemie. Ein Lehr- und Experimentierbuch von Rudolf Ochs. Mit 218 Textfiguren und einer Spektraltafel. 1911. In Leinwand gebunden M. 6,—.

Grundriß der anorganischen Chemie. Von F. Swarts, Professor an der Universität Gent. Autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Walther Cronheim, Privatdozent an der Kgl. Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin. Mit 82 Textfiguren. 1911. Preis M. 14,—; in Leinw. geb. M. 15,—.

Lehrbuch der analytischen Chemie. Von Dr. H. Wöbling, Dozent und etatsmäßige Chemiker an der Königl. Bergakademie zu Berlin. Mit 83 Textfiguren und 1 Löslichkeitstabelle. 1911. Preis M. 8,—; in Leinwand gebunden M. 9,—.

Die flüssigen Brennstoffe, ihre Gewinnung, Eigenschaften und Untersuchung. Von Dr. L. Schmitz, Chemiker. Mit 56 Textfiguren. 1912. In Leinwand gebunden Preis M. 5,60.

Lehrbuch der Thermochemie und Thermodynamik. Von Professor Dr. Otto Sackur, Privatdozent an der Universität Breslau. Mit 46 Figuren im Text. 1912. Preis M. 12,—; in Leinwand gebunden M. 13,—.

Die Praxis des Eisenhüttenchemikers. Anleitung zur chemischen Untersuchung des Eisens und der Eisenerze. Von Dr. Carl Krug, Dozent an der Königl. Bergakademie zu Berlin. Mit 31 Textfiguren. 1912. In Leinwand gebunden Preis M. 6,—.

Probenahme und Analyse von Eisen und Stahl. Hand- und Hilfsbuch für Eisenhütten-Laboratorien von Prof. Dipl.-Ing. O. Bauer, Privatdozent, ständiger Mitarbeiter in der Abteilung für Metallographie am Kgl. Materialprüfungsamt zu Groß-Lichterfelde W. und Dipl.-Ing. E. Deiß, ständiger Mitarbeiter in der Abteilung für allgemeine Chemie am Kgl. Materialprüfungsamt zu Groß-Lichterfelde W. Mit 128 Textabbildungen. 1912. In Leinwand gebunden Preis M. 9,—.

Verdampfen, Kondensieren und Kühlen. Erklärungen, Formeln und Tabellen für den praktischen Gebrauch. Von E. Hausbrand, Königl. Baurat. Fünfte, vermehrte Auflage. Mit 45 Textfiguren und 94 Tabellen. 1912. In Leinwand gebunden Preis M. 12,—.

Technische Thermodynamik. Von Prof. Dipl.-Ing. W. Schüle. Zweite, erweiterte Auflage der „Technischen Wärmemechanik“. Erster Band. Die für den Maschinenbau wichtigsten Lehren nebst technischen Anwendungen. Mit 223 Textfiguren und 7 Tafeln. In Leinwand gebunden Preis M. 12,80.

Spektroskopie. Von E. C. C. Baly, F. J. C., Lecturer on Spectroscopy and Assistant-Professor of Chemistry, University College, London. Autorisierte deutsche Übersetzung von Professor Dr. Richard Wachsmuth. Mit 158 Abbildungen. 1908. Preis M. 12,—; in Halbfranz geb. M. 14,50.

Das Mikroskop und seine Anwendung. Handbuch der praktischen Mikroskopie und Anleitung zu mikroskopischen Untersuchungen. Von Dr. Hermann Hager. Nach dem Tode des Verfassers vollständig umgearbeitet und in Gemeinschaft mit Regierungsrat Dr. O. Appel, Privatdozenten Dr. G. Brandes, Professor Dr. P. Lindner und Professor Dr. Th. Lichte neu herausgegeben von Dr. Karl Mez, Professor der Botanik an der Universität Halle. Elfte, umgearbeitete Auflage. Mit 471 Textfiguren. 1912. In Leinwand gebunden Preis M. 10,—.

Ingenieur-Mathematik. Lehrbuch der höheren Mathematik für die technischen Berufe. Von Dr.-Ing. Dr. phil. Heinz Egerer, Diplom-Ingenieur, vorm. Professor für Ingenieur-Mechanik und Material-Prüfung an der Technischen Hochschule Drontheim. Erster Band: Niedere Algebra und Analysis. — Lineare Gebilde der Ebene und des Raumes in analytischer und vektorieller Behandlung. — Kegelschnitte. Mit 320 Textabbildungen und 575 vollständig gelösten Beispielen und Aufgaben. 1913. In Leinwand gebunden Preis M. 12,—.

Differential- und Integralrechnung. Infinitesimalrechnung für Ingenieure insbesondere auch zum Selbststudium. Von Dr. W. Koestler, Dipl.-Ingenieur, Burgdorf und Dr. M. Tramer, Zürich. Erster Teil: Grundlagen. Mit 221 Textfiguren und 2 Tafeln. 1913. Preis M. 13,—; in Leinwand gebunden M. 14,—.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.