

F 232/45

PFLÜGER'S ARCHIV

FÜR DIE GESAMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

E. ABDERHALDEN
HALLE A. S.

A. BETHE
FRANKFURT A. M.

R. HÖBER
KIEL

W

Sonderabdruck aus Band 206, Heft 6

F. Verzár :

**Die Änderung der Polarisierbarkeit des Nerven
bei der Erregung.**

II. Mitteilung. Versuche mit tetanischer Reizung



BERLIN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1924

In „Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere“ können alle solche Forschungsergebnisse veröffentlicht werden, welche die Physiologie in ihrem weitesten Sinn als die Lehre von den Lebenserscheinungen zu fördern geeignet sind. Entsprechend den drei Hauptarten der methodischen Behandlung physiologischer Fragen wird die Herausgabe der Beiträge durch die drei unterzeichneten Herausgeber besorgt.

Das Archiv erscheint zwanglos, in einzeln berechneten Heften; 6 Hefte bilden einen Band. Der für diese Zeitschrift errechnete Bandpreis hat seine Gültigkeit nur während der Dauer des Erscheinens. Nach Abschluß eines jeden Bandes tritt eine wesentliche Erhöhung ein.

Beiträge mit vorwiegend chemischer Fragestellung und Methodik sind an

E. Abderhalden, Halle a. S., Physiologisches Institut,

Beiträge mit vorwiegend physikalischer Fragestellung und physikalischer, operativer und rein beobachtender Methodik an

A. Bethe, Frankfurt a. M., Theodor-Stern-Haus, Weigertstraße,
oder an

R. Höber, Kiel, Physiologisches Institut,

Beiträge mit vorwiegend physikalisch-chemischer Fragestellung und Methodik an

R. Höber, Kiel, Physiologisches Institut
zu richten.

Die von den Herausgebern angenommenen Arbeiten gelangen, mit dem Datum des Einganges versehen, so schnell wie irgend möglich zur Veröffentlichung, und zwar in der Reihenfolge des Einganges. Ausnahmen von dieser Reihenfolge können bei längeren Arbeiten, bei solchen mit technisch schwierigen Abbildungen und bei verzögerter Erledigung der Korrekturen durch den Verfasser eintreten. Die erforderlichen Abbildungen im Text und auf Tafeln werden im allgemeinen ohne Kosten für den Verfasser beigegeben.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Autors „Kurze Mitteilung“ tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Einganges abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

An Sonderdrucken werden den Herren Mitarbeitern von jeder Arbeit im Umfange von nicht mehr als 24 Druckseiten bis 100 Exemplare, von größeren Arbeiten bis zu 60 Exemplare kostenlos geliefert. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzah hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Herren Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse dringend ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen, um spätere unliebsame Überraschungen zu vermeiden.

Die Herausgeber:

Abderhalden. Bethe. Höber.

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050–6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto u. Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C

Postscheck-
Konten: { für Bezug von Zeitschriften und einzelnen Heften: Berlin Nr. 20120 Julius
Springer, Bezugsabteilung für Zeitschriften
für Anzeigen, Beilagen und Bücherbezug: Berlin Nr. 118985 Julius Springer.

Bedingungen zur Aufnahme von Arbeiten in Pflügers Archiv.

1. Kurze, prägnante, druckfertige Darstellung (in fehlerfreiem Deutsch) unter Weglassung eingehender literarischer Behandlung der Vorgeschichte. 2. Nebensächliches, Methodisches und Versuchsprotokolle (nur Einzelbeispiele) am Rande für Petitdruck anmerken. 3. Abbildungen an Zahl und Ausdehnung auf das Notwendigste einschränken und auf gesonderten Blättern einliefern. 4. Legenden zu den Abbildungen und Tabellen auf gesonderten Blättern. 5. Literaturangaben ohne Titel der Arbeiten, mit Angabe von Band, Seitenzahl und Jahreszahl als Fußnoten. 6. Rein theoretische, referierende und polemische Artikel sind unerwünscht. 7. Am Schluß der Arbeit eine kurze Zusammenfassung des Inhalts.

Die Herausgeber:

Abderhalden. Bethe. Höber.

Inhaltsverzeichnis siehe III. Umschlagseite!

E 232/45

Die Änderung der Polarisierbarkeit des Nerven bei der Erregung.

II. Mitteilung.

Versuche mit tetanischer Reizung.

Von

F. Verzár.

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität in Debreczen.)

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. September 1924.)

Reizt man einen Nerven, durch den ein konstanter elektrischer Strom fließt, so zeigen die extrapolaren Polarisationsströme eine starke Abnahme (negative Schwankung der elektrotonischen Ströme von *Bernstein*). Diese Erscheinung beruht nach *Hermann* einestheils auf dem „polarisatorischen Inkrement der Erregung“, dem Größerwerden der Aktionsstromwelle an der Anode und Verkleinerung an der Kathode, andererseits aber auch in einer Herabsetzung der Polarisierbarkeit, wie das *Grünhagen*, *Hermann*, *Gotch*, *Boruttau*¹⁾ bereits diskutiert hatten, und wobei ich²⁾ dann zeigen konnte, daß diese Herabsetzung der Polarisierbarkeit den eigentlichen Aktionsstrom um ein Vielfaches überdauert.

Diese Verminderung der Polarisierbarkeit der Erregung hat besonders durch diese viel längere Dauer Interesse. Es wurde die Vermutung geäußert, daß sie der Ausdruck eines neben dem Aktionsstrom im Nerven verlaufenden zweiten Vorganges sei. Man könnte freilich auch der Meinung sein, daß durch die Polarisation der Aktionsstrom verlängert wird, der Nerv in einen abnormen Zustand, etwa dem Parabiosebegriff von *Wedensky* entsprechend gerät. Diese Auffassung scheint mir unwahrscheinlicher als die, daß man eben durch die Mes-

¹⁾ Literatur bei *Cremer* in *Nagels* Handbuch der Physiologie, Bd. IV. Im Artikel von *Cremer* S. 960 findet man die folgende Bemerkung: „Später hat *Hermann* seine Ansicht durch ausgedehnte Versuche mit Rheotom zu stützen versucht. Zur Erklärung aller Erscheinungen war es aber notwendig, die fernere Annahme zu machen, daß die Erregung im allgemeinen die Polarisierbarkeit herabsetzt“ (von mir gesperrt).

²⁾ Die Änderung der Polarisierbarkeit durch die Erregung. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **152**, 279. 1913.



sung der Polarisierbarkeit einen Einblick in Vorgänge im Nerven erlangen kann, die auf keine andere Weise zu bemerken sind.

Im folgenden werde ich über Versuche berichten, in welchen die Änderung der Polarisationsströme bei tetanischer Reizung des Nerven mit dem Saitengalvanometer registriert wurde¹⁾. Dabei erhielt ich Kurven, die wieder die Annahme stützen, daß außer dem phasischen Aktionsstrom noch ein anderer Vorgang von viel längerer Dauer im Nerven als Folge der Reizung entsteht. Die Analyse des Vorganges hat mit vielen durch die Zeitverhältnisse bedingten Schwierigkeiten zu kämpfen und schreitet langsamer vorwärts, als ich wünschte. Sie ist durchaus noch nicht abgeschlossen, und ich vermeide deshalb, mich in Spekulation über das Wesen des zweiten Vorganges einzulassen. Gegenüber der eigentlichen Aktionsstromwelle (ASW) will ich deshalb diesen in einer Verminderung der Polarisation sich äußernden Vorgang als Depolarisationswelle (DPW) bezeichnen, womit nichts darüber ausgesagt ist, inwiefern ASW und DPW zusammengehörnde oder ganz verschiedenartige Vorgänge sind.

Methodik.

Die Versuchsanordnung war die folgende: Es wurden Nervenmuskelpreparate (Ischiadicus mit Gastrocnemius) von *R. esculenta* benutzt. Der Nerv (Abb. 1 NN') wurde in einer großen feuchten Kammer auf 6 Elektroden gelegt, deren An-

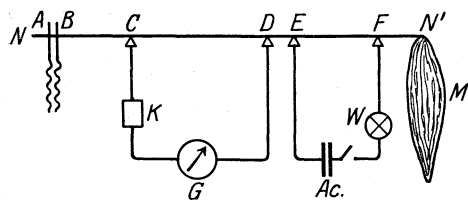


Abb. 1.

ordnung aus Abb. 1 hervorgeht. AB waren Platinelektroden, die mit einem Schlittenapparat von *Edelmann* verbunden wurden, der mit 2 Volt gespeist war mit Einschaltung des Wagnerschen Hammers. CD sind Ableitungselektroden zum Saitengalvanometer. Es waren du-Bois-Reymondsche $Zn-ZnSO_4$ -Pinsel-Elektroden. Die Entfernung von B bis C wurde

möglichst groß gewählt, um Stromschleifen zu vermeiden. Ebenso die von C bis D , um das zweiphasische Bild des Aktionsstromes deutlich zu erhalten. EF waren unpolarisierbare Elektroden, die zur Polarisation benutzt wurden. Sie waren durch Stromwender und Schlüssel mit einem Akkumulator verbunden. Die Polarisationsspannung betrug fast immer 2, manchmal 4 Volt. Hierzu diente ein Akkumulator (Ac), dessen Strom durch eine Wippe (W) gewendet wurde. E lag nahe zu D , um den extrapolaren Polarisationsstrom möglichst groß zu machen. Der Muskel (M) diente nur dazu, um die Reizbarkeit des Präparates jederzeit anzuzeigen.

Zur Registrierung diente ein großes Edelmannsches Saitengalvanometer (G) mit einer Platinsaiten von 8000Ω . Die Zeit wurde in $\frac{1}{5}$ Sek. von einer Jaquet-

¹⁾ Saitengalvanometeraufnahmen von Aktionsströmen am polarisierten Nerven bei Einzelreizen sind von *N. Mislavsky*, *Livre jubilaire Richet* 1912, 287 publiziert worden; er bestätigt *Hermanns* Incrementssatz.

Uhr registriert. Um die Saite im Gesichtsfeld zu halten, wurde kompensiert (*K*). Die Schaltung war so, daß die Kompensation der elektrotonischen Ströme zuerst mittels eines Spiegelgalvanometers als Nullinstrument geschah und dann sogleich auf das Saitengalvanometer umgeschaltet wurde.

Ein Reizsignal, das mit dem Schlüssel der sekundären Rolle des Induktoriums verbunden war, zeigte den Reizmoment an. [Auf den Kurven zu unterst¹⁾.]

Die Versuche wurden so ausgeführt, daß zuerst der normale Aktionsstrom bei tetanischer Reizung und danach der Aktionsstrom im Anelektrotonus registriert wurde, d. h. so, daß die zweite Ableitungselektrode neben die Anode des Polarisationsstromes zu liegen kam, indem man den Polarisationskreis schloß. Dann wurde der Stromwender des letzteren umgedreht, so daß nun dieselbe Elektrode Kathode war, und der Aktionsstrom nun im Katelektrotonus registriert. Das wurde abwechselnd öfters wiederholt. Die Richtung, in welcher der Polarisationsstrom die Saite ohne Reizung zum Ausschlag brachte, ist in den Kurven durch einen \uparrow angegeben. Bei der Reizung nahm dieser Strom ab. Die Saite schwankte also in der entgegengesetzten Richtung.

Die Form des Aktionsstromes bei der Polarisation.

Der Aktionsstrom ändert sich bei Einschaltung des Polarisationsstromes sehr auffallend. Als Beispiel sei Vers. 18 angeführt (Abb. 2).

In a sieht man den Aktionsstrom ohne Polarisation. Bei b dasselbe, während die Ableitungsstrecke anodisch und in c, während sie kathodisch polarisiert wurde. Bei Einschaltung des Polarisationsstromes (ohne Reizung) entstand ein anelektrotonischer Strom, der die Saite in der Richtung zum Zeitsignal fortführte. Sie wurde durch Kompensation wieder in das Gesichtsfeld eingestellt. Die große Schwankung während der Reizung bedeutet also eine Abnahme des anelektrotonischen Polarisationsstromes während der Reizung. Der katelektrotonische Strom hat (ohne Reizung) umgekehrt die Saite vom Reizsignal weg bewegt. Die Schwankung zum Signal während der Reizung bedeutet also eine Abnahme des katelektrotonischen Stromes während der Reizung.

Die hier registrierte Erscheinung ist die seit *Bernstein* und *Hermann* bekannte sog. negative Schwankung der extrapolaren Polarisationsströme. Sie kommt nach der Rheotomanalyse von *Hermann*, wie erwähnt, dadurch zustande, daß die Aktionsstromwelle an der Anode vergrößert, an der Kathode vermindert wird, wodurch die Phasendifferenz sehr groß werden muß. Die starke Vergrößerung der Aktionsstromwellen ist auch in diesen Aufnahmen deutlich zu sehen. Aber es zeigt sich auch wieder, daß die Erscheinung nicht nur durch diese Interferenzwirkung, sondern auch durch eine Abnahme der Polarisierbarkeit des Nerven bewirkt wird.

¹⁾ Alle Aufnahmen sind aus technischen Gründen etwas verkleinert. Die einzelnen Aktionsstromwellen sind auf den Originalaufnahmen viel deutlicher.

Die Verminderung der Polarisierbarkeit dauert, wie auch aus diesen Kurven ersichtlich ist, deutlich länger als die Reizung. Die Kurve fällt nicht plötzlich ab, sondern läuft nach einem anfänglichen steilen

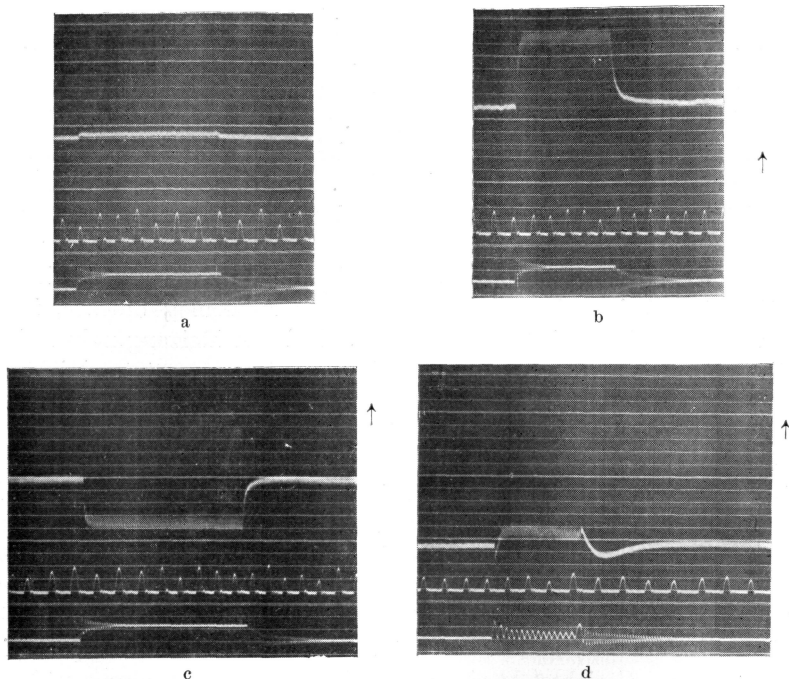


Abb. 2 a—d. Versuch 18. a Der normale Aktionsstrom bei tetanischer Reizung 16 cm RA. b Dasselbe im Anelektrotonus sogleich darauf. c Dasselbe in Katelektrotonus. Längere Pause seit b. d Dasselbe im Anelektrotonus etwas später, sogleich nach einem Katelektrotonus. Das Gyrotrop wurde eben umgekehrt. Man sieht die ganz außerordentliche Vergrößerung des Aktionsstroms bzw. die Schwankung des Polarisationsstromes. Diese dauert $\frac{1}{5}$ – $\frac{2}{5}$ Sek. länger als der Reiz. In d sieht man, daß später eine Mischform erscheint, über die in § 3 die Rede ist. (Reizsignal in d funktioniert falsch.)

Abfall flach weiter und erreicht erst nach 0,4–0,6 Sek. die o-Linie. Diese Nachwelle bezeichnen wir als DPW, während die ganze Kurve als Aktionsstrom AS, die einzelne mono- oder zweiphasische Welle als ASW bezeichnet wird.

Verschiedene Formen der DPW.

In zahlreichen Versuchen, die ausgeführt wurden, habe ich viele Formen dieser DPW gesehen. In dem oben wiedergegebenen Vers. 18 hat nach einiger Zeit der AS im Anelektrotonus nicht mehr die Form wie in b gezeigt, sondern die merkwürdige Form d, in welcher unter anderem eine sehr auffallende DPW von etwa 0,6 Sek. Dauer und

zweiphasischer Art zu sehen ist, auf deren Erklärung wir weiter unten eingehen.

Verschiedene Formen der DPW sieht man ferner in *Vers. 15 a, b* (Abb. 3), *Vers. 19 a, b, c* (Abb. 4), *Vers. 12 c, d* (Abb. 5), *Vers. 17 b, c, d, e* (Abb. 6), die als Beispiele hier angeführt werden.

Diese Kurven zeigen deutlich, daß es sich nicht um ein einfaches Ausklingen des Aktionsstromes handelt, sondern daß man es hier mit

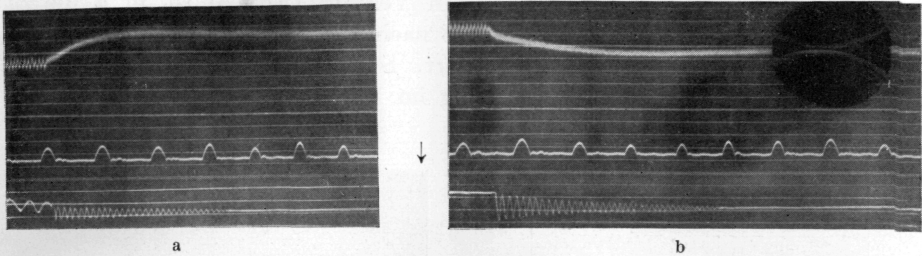


Abb. 3a—b. Versuch 15. a Anelektrotonus nach 1 Min. Reizung. Der anelektrotonische Ruhestrom hat hier umgekehrt nach oben geschwankt, weil die Schaltung umgekehrt war. b Katelektrotonus nach 1 Min. Reizung Ruhestrom nach unten.

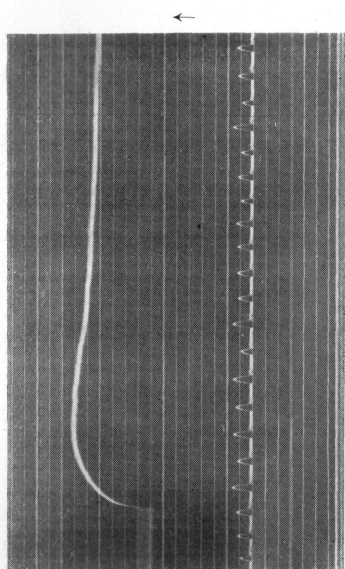
einem besonderen Vorgang zu tun hat. Die folgenden Typen können beobachtet werden: Im oben erwähnten *Vers. 18 b* und *c* äußert sich die DPW nur in einer langsamen Rückkehr der Saite. Bei rascher Registrierung ist das deutlicher, wie das aus *Vers. 15 a* im Anelektrotonus, *b* im Katelektrotonus hervorgeht (Abb. 3). Beide Kurven zeigen nur das Ende einer tetanischen Reizung. Die Rückkehr der Saite in die Ruhelage erfolgt nur ganz allmählich. Besondere Aufmerksamkeit verdient, daß die letzte ASW steil abfällt. Die DPW ist nicht eine Fortsetzung dieser, sondern schneidet von ihr in einem Winkel von etwa $100-110^\circ$ ab und zeigt damit ihren selbständigen Charakter an. Man bekommt den Eindruck, daß diese DPW als solche während der ganzen tetanischen Reizung bestanden hat. Sie ist dann verdeckt von den ASW, hat aber — neben der Hermannschen Interferenz der ASW — die Abnahme der Polarisationsströme zur Folge.

In *Vers. 19* (Abb. 4) zeigt die DPW im Anelektrotonus (a) zuerst steileren Abfall, dann einen flachen Verlauf fast parallel der o-Linie, so daß erst nach etwa 2 Sek. die o-Linie erreicht wird. Man hat hier den Eindruck, daß in dieser langen Nachwirkung zwei verschiedene Wellen kombiniert sind: nämlich neben der DPW noch eine lange *Heringsche* positive Nachschwankung (PNS), wie sie nach *Hering* bei langer tetanischer Nervenreizung zu sehen ist. Daß diese Auffassung richtig sein dürfte, zeigt die Form der Nachschwankung im Katelektrotonus (b), wo die Nachschwankung zuerst steil, dann in etwa 0,2 Sek.

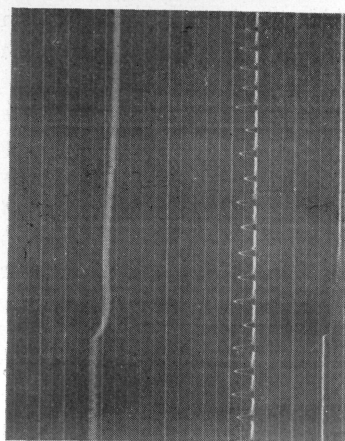
langsamer abfällt. Nun folgt aber eine lange 3,5 Sek. dauernde Welle auf der anderen Seite, die ebenso liegt, wie die Nachschwankung im Anelektrotonus. Diese letzte lange Phase könnte die PNS sein. In einer späteren Aufnahme (c) im Anelektrotonus sieht man diese lange

flache Welle wieder, vorher aber noch zwei langgestreckte Wellen; auf diese Form wird noch weiter unten eingegangen werden.

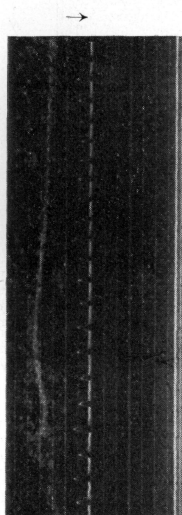
In Vers. 12 (Abb. 5) ist in *a* die PNS nach 1 Min. langer Reizung registriert. Sowohl bei ebenso langer Reizung im Anelektrotonus (*c*) als Kat-



b



a



c

Abb. 4 a-c. Versuch 19. a Anelektrotonus nach 1 Min. langer Reizung, b Katelektrotonus nach 1 Min. langer Reizung, c Mischform Anelektrotonus 3 phasisch. Anelektrotonische und katelektrotonische Depolarisationswelle mit starker positiver Nachschwankung.

elektrotonus (*d*) findet man sie als lange in der gleichen Richtung liegende Welle wieder. In beiden Fällen gesellt sich zu ihr jedoch die DPW, die in *c* als entgegengesetzte hohe Welle auftritt und in *d* als sehr allmähliches Absteigen der AS-Kurve erscheint.

Dieses Auftreten der PNS wird nur nach langer und ermüdender Reizung beobachtet. In Vers. 17 (Abb. 6) sieht man in *a* die PNS des normalen Nerven am Schluß einer 1 Min. langen Reizung. In den Aufnahmen *b*-*e* erkennt man sie überall in derselben Richtung und Form. Hierzu kombiniert sich jedoch die DPW,

die am Anfang in b und c eine zackige, zweiphasische Form hat. In d wurde die PNS nun viel stärker. Hier ist das scharfe eckige Abschneiden der DPW besonders deutlich, was wieder zeigt, daß es sich um einen Vorgang sui generis handelt.

Aus den hier beschriebenen verschiedenen Formen der DPW geht hervor, daß diese im allgemeinen eine etwa 0,2—0,6 Sek. nach dem Aufhören der Reizung und des Aktionsstromes noch andauernde Verminderung der Polarisierbarkeit ist. Die hierdurch entstehende lange

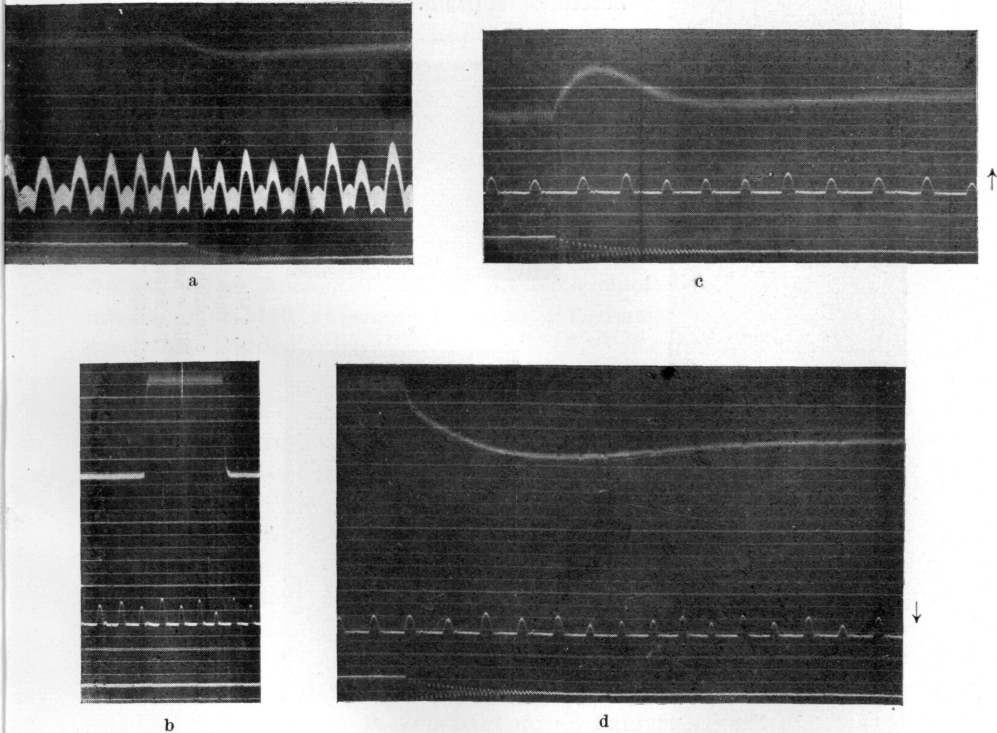


Abb. 5a—d. Versuch 12. a Ende einer 1 Min. langen Reizung. Lange positive Nachschwankung. b Kalibrierung der Seite. Ausschlag nach Einschaltung von 0,0001 Volt. c Eben solche Reizung wie in a im Anelektrotonus. (Anelektrotonischer Ruhestrom nach oben.) d Ebenso im Katelektrotonus. (Katelektrotonischer Ruhestrom nach unten.)

Welle wird bei der Registrierung häufig durch die positive Nachschwankung gestört, die, je nachdem sie in derselben oder in der entgegengesetzten Richtung liegt, der Nachschwankung eine zweiphasische oder eine verstärkte einphasische Form geben kann. Die Form der DPW läßt vermuten, daß sie schon während der Reizung als kontinuierliche Abnahme der Polarisation besteht. Das Verhältnis der

positiven Nachschwankung zu der DPW, bzw. zu dem dieser zugrunde liegenden Vorgang wird weiter untersucht. Endgültiges kann derzeit darüber nicht ausgesagt werden, doch lassen einige Aufnahmen einen Zusammenhang vermuten.

Kombination von an- und katelektrotonischer DPW.

In vielen Versuchen hatte ich die in Vers. 18d bereits oben (Abb. 2d) abgebildete merkwürdige

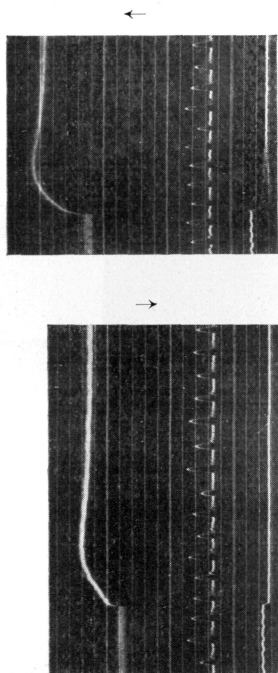
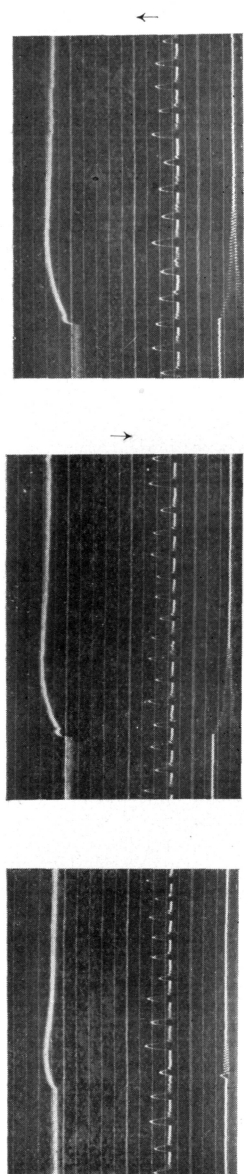


Abb. 6a—e. Versuch 17. a Normaler Nerv. 1 Min. Reizung. Starke positive Nachschwankung. b Abnormer katodisch beeinflusster Anelektrotonus. Man sieht, daß die Nachschw. komplex ist. c Sogleich nach a; d Dasselbe nach 1 Min. Reizung. Die PNS kompliziert das Bild. e Katelektrotonus nach 1 Min. Reizung. Die PNS kompliziert das Bild. Die Aufnahmen stammen aus denselben Versuchsreihe und sind nacheinander aufgenommen.

Form der anelektrotonischen Schwankung beobachtet. Sie war mir lange rätselhaft, weil sie sich nicht in die bisherige Erklärung der negativen Schwankung der Polarisationsströme einreihen ließ, und weil sie scheinbar zufällig gelegentlich auftrat. Endlich gelang es, ihre Ursache zu finden und sie regelmäßig zu reproduzieren.

Wenn man nämlich die Ableitungsstelle eines Nerven längere Zeit kathodisch polarisiert hat und dann rasch anodisch polarisiert, so zeigt

jetzt bei Reizung der Aktionsstrom nicht die gewöhnliche anodische Form, sondern eine Mischform zwischen dem kathodischen und anodischen Typus.

Vers. 30 (Abb. 7) demonstriert das. Hier sind die Aktionsströme nacheinander registriert. a zeigt den normalen AS. b ist die Schwankung im Anelektrotonus, eine bedeutende Abnahme des anelektrotonischen Polarisationsstromes, die nach der Reizung langsam ausklingt¹). Die Schwankung im Katelektrotonus (c) liegt umgekehrt und bedeutet also auch eine Abnahme des katelektrotonischen Polarisationsstromes. Während nun diese Schwankung im Katelektrotonus stundenlang gleichbleibt und noch am Ende dieser Versuchsreihe in g ziemlich die gleiche Form zeigte, hat sich die anelektrotonische Schwankung nach jeder kathodischen Reizung mehr und mehr verändert, und zwar wird sie immer mehr und mehr dem Aktionsstrom im Katelektrotonus ähnlich. Man vgl. b, d, e, f. Zuerst liegen die AS-Wellen im Anelektrotonus noch über der 0-Linie (b); nachdem dann kathodisch polarisiert wurde, sinken sie unter die 0-Linie, anfangs nur vorübergehend, später während der ganzen Reizung (f). In allen diesen Fällen wurde die Aufnahme im Anelektrotonus direkt nach einem Katelektrotonus gemacht, ohne daß zwischen die zwei Polarisierungen eine Pause eingeschoben worden wäre.

Ich erkläre mir das Zustandekommen dieser Kurven folgendermaßen: Es sind Kombinationen von anelektrotonischer und katelektrotonischer Schwankung. Abgesehen von den Aktionsstromwellen ist in ihnen erstens eine DPW vorhanden, die eine Verminderung des anelektrotonischen Polarisationsstromes bedeutet. Diese Welle liegt über der 0-Linie. Man sieht sie in d deutlich ausklingen. Daneben aber entsteht nach der kathodischen Polarisation auch eine entgegengesetzte Welle (in der Richtung, wie bei der Schwankung im Katelektrotonus), die unter der 0-Linie liegt. Auf diese DP-Wellen superponieren sich die AS-Wellen. In d und e sieht man zuerst die katelektrotonische DPW beginnen, während die anodische langsamer ansteigt. Am Ende der Reizung liegen die Wellen bald unter, bald über der 0-Linie, was auch als Interferenz zwischen der anodischen und kathodischen DPW aufgefaßt werden kann.

Dabei war der anelektrotonische Ruhestrom sehr stark. Daß trotzdem von dem vorhergehenden Katelektrotonus etwas vorhanden war, hat sich also in der Ruhe nicht bemerkbar gemacht, wohl aber sogleich bei der Reizung.

In der älteren Literatur findet man bei *Hermann*²) die Angabe, „daß in den

¹) Die lange flache Welle auf der anderen Seite stammt vielleicht schon von einem vorhergehenden, kurzen Katelektrotonus. S. später.

²) *L. Hermann*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **24**, 251.

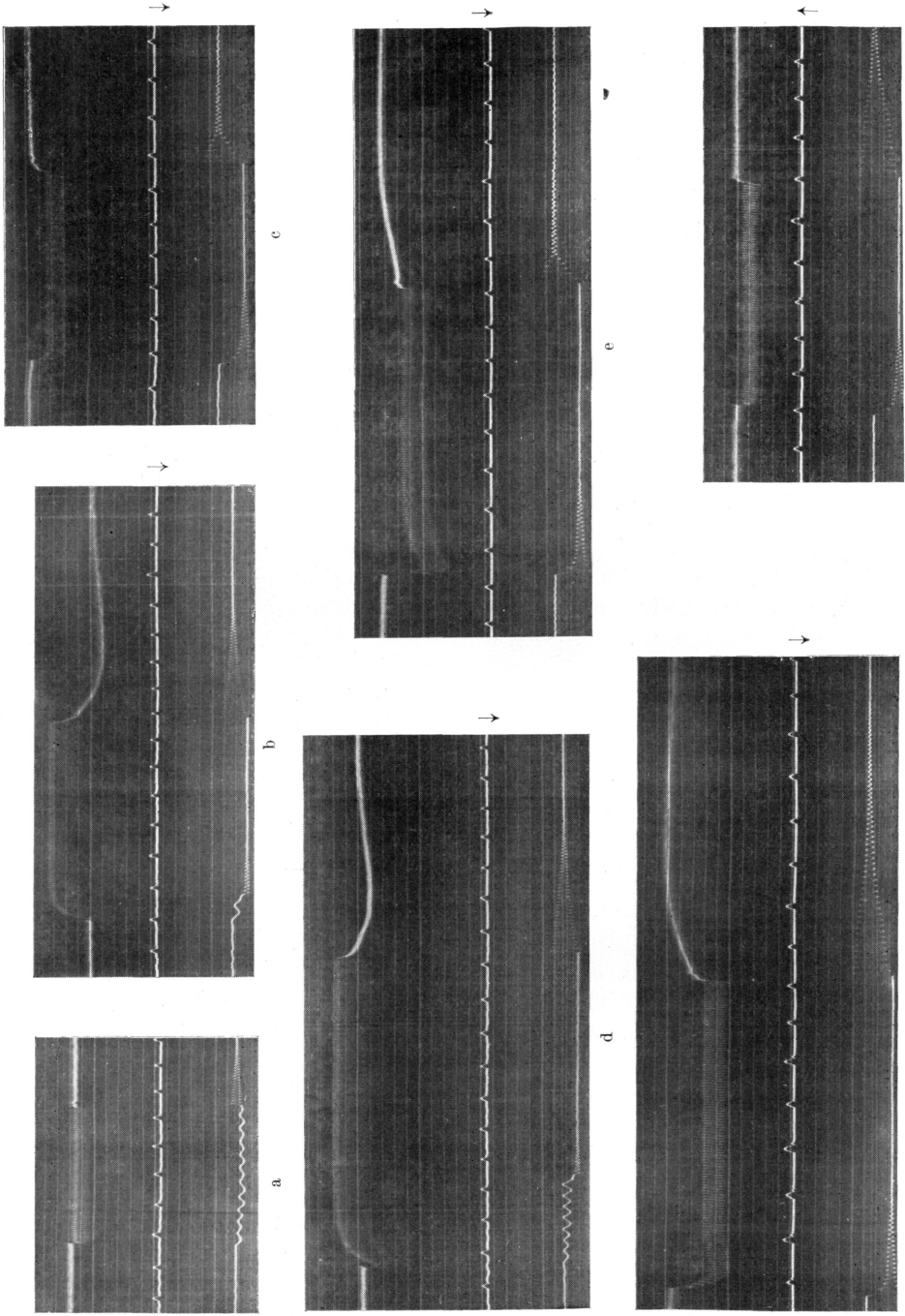


Abb. 7a—g. Versuch 30. Änderung der Anelektrotomischen DPW nach wiederholtem Katelektrotonus. a Aktionsstrom, 0 Ω Komp., 24 cm R.A. b Anelektrotonus Komp.: 1100 Ω bei 2 Volt Polspannung. Polarisation: 4 V, Reizstärke; 24 cm R.A. c Katelektrotomische Schwankung gleich darauf. d Anelektrotonus nach vorhergehendem Katelektrotonus. e Anelektrotonus; zwischen diesem und vorigem war wieder katelektrotomisch polarisiert worden. f Dasselbe nach weiterer kathodischer Polarisation. g Katelektrotomische Schwankung (in a, b, d hat das Reizsignal nicht richtig gearbeitet!).

Versuchen ohne Polarisation, welche regelmäßig zwischen zwei Versuchen mit Polarisation lagen, sich häufig eine Nachwirkung der Polarisation zeigt, bestehend in einem dem polarisierenden Strome gleichsinnigen Zuwachs zu den Phasen des Aktionsstromes, insbesondere zur zweiten“ (l. c. S. 273), was auch von *Boruttau*¹⁾ bestätigt wurde. „Deutlich dagegen zeigt sich sowohl beim Anelektrotonus als beim Katelektrotonus die ‚Nachwirkung‘ im entgegengesetzten Sinne des polarisierenden Stromes, auf welche *Hermann* hingewiesen hat.“ Es hat sich in diesen Versuchen um eine ähnliche Wirkung der Polarisation gehandelt, wie in unseren Versuchen, nur auf den unpolarisierten Nerven. Die Wirkung auf eine nachträgliche umgekehrte Polarisation bei Reizung scheint bisher nicht beobachtet worden zu sein.

Wie ist diese Umkehr der anelektrotonischen Schwankung zu erklären? Man könnte sich vorstellen, daß durch die vorhergehende kathodische Polarisation so viel Kationen angehäuft sind, daß die Anode noch nicht wirkt. Das müßte sich aber auch im Ruhestrom äußern, was kaum der Fall ist. Wahrscheinlicher scheint es mir zu sein, daran zu denken, daß bei der langen kathodischen Polarisation an die Elektrode kataphoretisch Kolloide geführt werden, die irgendwie elektromotorisch wirksam sind. Polarisiert man anodisch, so werden diese kathodischen Kolloide nur langsam abwandern. Bei der Erregung scheint nun in diesen kathodischen Kolloiden eine Änderung vor sich zu gehen, die zu der DPW führt. Auch die anodische Schwankung dürfte der Ausdruck der Zustandsänderung eines (oder desselben?) Kolloids sein.

Ein anderer Erklärungsversuch, der weitere Untersuchung verdient, ist, inwiefern die Kombination von verschiedenen langen und großen Aktionsstromwellen und deren Änderung zu diesen Bildern führen kann, und auch die Frage, inwiefern elektrotonische Ströme, die durch den Reizstrom bedingt sein könnten, die Bilder komplizieren, wie das z. B. *Boruttau*²⁾ in manchen Fällen beobachtet hat.

Die von den AS-Wellen beeinflusste und unabhängig sich ändernde Nachwelle weist darauf, daß wir es hier möglicherweise mit einem mit dem Aktionsstromvorgang nicht identischen Vorgang zu tun haben, und so führt uns diese Beobachtung weiter zu dem Schluß, daß die elektrische Reizung eine doppelte Wirkung am Nerven hat: erstens die kurz verlaufenden Aktionsstromwellen und neben diesen die lange Welle, die die Reizung überdauert und die sich nur in einer Änderung (Verminderung) der Polarisierbarkeit äußert. Vielleicht haben wir hier das Substrat einer zweiten Art von Erregungsvorgang vor uns, deren langgedehnte Form (mit allem Vorbehalt) an die tonische Erregung erinnert, was weiter untersucht wird.

Versuche am mit Veratrin vergifteten Nerven.

Verschiedene Gifte haben eine manchmal ganz außerordentlich lange Dehnung des Aktionsstromes zur Folge [*Boruttau* und *Fröhlich*³⁾].

1) *Boruttau*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **63**, 158.

2) *Boruttau*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **84**, 334 u. **115**, 287.

3) *Boruttau* und *Fröhlich*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **105**, 444; **107**, 193; **115**, 287. 1906.

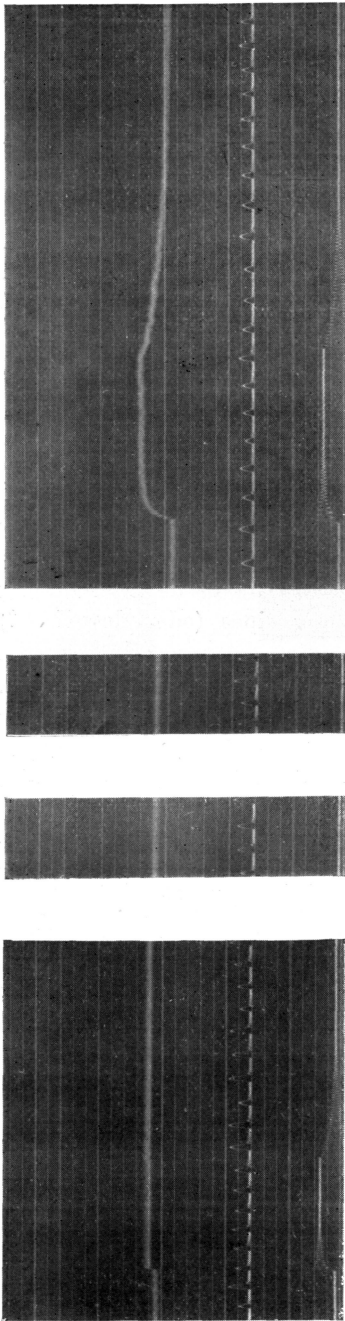
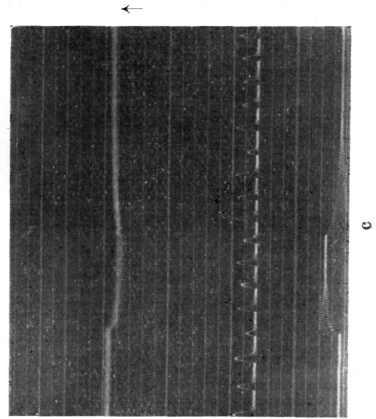


Abb. 20. *DPW bei Veratrinvergiftung.* Der Nerv war von 10 Uhr 5 Min. bis 10 Uhr 40 Min. in 1 : 40 000 Veratrin-Ringerlösung. Reizstärke: R.A. 18,75 cm 2 Volt im primären Kreis. a Normaler Aktionsstrom mit äußerster langer Nachwirkung. Ausschnitt, β Fortsetzung 17,5 Sek. später; γ 13,5 Sek. später. Der 0-Punkt wird nach 25,5 Sek. noch nicht ganz erreicht. b Schwankung im Anelektrotonus. c Schwankung im Katelektrotonus.

Speziell das Veratrin hat, wie *Garten*¹⁾ gezeigt hat, eine außerordentliche Verlängerung des Aktionsstromes zur Folge, was um so interessanter ist, als es ja auch am Muskel zu einer langgestreckten Kontraktion führt²⁾.

In einigen Versuchen habe ich untersucht, ob die lange Nachwirkung des veratrinisierten Nerven durch Polarisation beeinflussbar ist. Tatsächlich hat sich gezeigt, daß



die DPW an mit einem alten Veratrinpräparat vergifteten Nerven sehr stark ist und außerordentlich lange dauert (5 Sek. und mehr). Abb. 8, Vers. 20, a, b und c zeigen das.

¹⁾ *Garten*, Beiträge zur Physiologie des marklosen Nerven. 1903; zit. nach *Cremer* u. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **77**, 485.

²⁾ S. dagegen *Waller* und *Borrtan*, *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **84**, 334. Es scheint, daß nur Protoveratrin enthaltende Präparate diese Wirkung haben.

In *a* ist der Aktionsstrom mit einer mehrere Sekunden langen Nachwirkung sichtbar (α, β, γ). In *b* dasselbe im Anelektrotonus, in *c* im Katelektrotonus. Diese Versuche scheinen es wahrscheinlich zu machen, daß die Verlängerung des Aktionsstromes bei Veratrinvergiftung und die DPW Ausdrücke desselben Vorganges im Nerven sind.

Zusammenfassung.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die Aktionsströme von Nerven bei tetanischer Reizung, wenn die Ableitungsstellen anodisch und kathodisch polarisiert werden, neben den Aktionsstromwellen eine die Reizung lange überdauernde Abnahme der Polarisierbarkeit zeigen.

Diese Depolarisationswelle (DPW) scheint, wie aus ihrer Form geschlossen werden kann, schon während der Reizung zu bestehen.

Die DPW im Anelektrotonus ändert sich unabhängig von den AS-Wellen durch eine vorangehende kathodische Polarisation. Dadurch entstehen Aktionsstromkurven, in welchen eine anodische und kathodische DPW sich kombinieren, auf welche sich die Aktionsstromwellen und evtl. die positive Nachschwankung superponieren.

1. Die Länge, 2. die Form und 3. die Umkehr der Erscheinung nach einer kathodischen Polarisation unterscheiden die Depolarisationswelle von der eigentlichen Aktionsstromwelle. Es scheint möglich, daß sie der Ausdruck eines neben dem Aktionsstromvorgang im Nerven verlaufenden zweiten Vorganges ist.

1414-1367

206. Band.

Inhaltsverzeichnis.

6. Heft.

	Seite
Weber, Friedl. Krampf-Plasmolyse bei Spirogyra. (Mit 2 Textabbildungen) . . .	629
Czaja, A. Th. Reizphysiologische Untersuchungen an <i>Aldrovandia vesiculosa</i> L. (Mit 4 Textabbildungen) . . .	635
Verzár, F. und F. Péter. Die Hypertrophie der Nebennierenrinde bei Mangel an Vitamin B. (Avitaminose und Inkretion). II. Mitteilung. (Mit 3 Textabbildungen)	659
Verzár, F., Ester Kokas und Á. Árvay. Die Bindung des Cholesterins im Nervensystem bei Mangel an Vitamin B. (Avitaminose und Inkretion). III. Mitteilung	666
Verzár, F. und B. Vászárhelyi. Die Funktion der Thyreoidea bei Mangel an Vitamin B. (Avitaminose und Inkretion). IV. Mitteilung	675
Verzár, F. und Ester Kokas. Die Funktion des hämatopoetischen Apparates bei Avitaminosen, besonders beim experimentellen Skorbut. (Innere Sekretion und Avitaminose). V. Mitteilung. (Mit 1 Textabbildung)	688
Verzár, F. Die Änderung der Polarisierbarkeit des Nerven bei der Erregung. II. Mitteilung. Versuche mit tetanischer Reizung. (Mit 8 Textabbildungen)	703
Kurze Mitteilungen:	
Skramlik, Emil v. Untersuchungen über die recht- und rückläufige Erregungsleitung beim Fischherzen	716
Hering, H. E. Die Änderung der Herzschlagzahl durch Änderung des arteriellen Blutdruckes erfolgt auf reflektorischem Wege	721
Meyerhof, O., und Rolf Meier. Berichtigung	724
Autorenverzeichnis	725

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Soeben erschien:

Die Chirurgie des vegetativen Nervensystems

Von
Dr. F. Brüning **Dr. O. Stahl**
a. o. Professor der Chirurgie an der Privatdozent, Assistent der Chir.
Universität Berlin Univ.-Klinik der Charité Berlin

244 Seiten mit 72 zum Teil farbigen Abbildungen

18 Goldmark; gebunden 20 Goldmark

Vorwort:

Die Wiederbelebung der Sympathicus-Chirurgie ist noch neueren Datums. Alles ist noch im Fluß, viele Fragen sind noch nicht genügend geklärt. Es mag daher verfrüht erscheinen, wenn wir schon jetzt mit dieser monographischen Bearbeitung an die Öffentlichkeit treten. Wir sind uns wohl bewußt, daß wir nichts Abschließendes schaffen konnten, und bitten daher den Leser, die vorliegende Monographie nicht als ein fertiges Gebäude anzusehen, an dessen innerer Einrichtung nur noch dieses und jenes fehlt, sondern als einen Grundriß, dessen definitive Ausgestaltung der künftigen Forschung und Erfahrung vorbehalten bleibt.

Da es sich in dem vorliegenden Gebiet vielfach noch um mehr oder weniger gut begründete Hypothesen handelt, so haben wir unsere persönliche Anschauung bewußt in den Vordergrund gestellt.

Die persönliche Note, die unsere Ausführungen zeigen, haben wir durch möglichst umfassende Berücksichtigung der Literatur auszugleichen versucht. Das beigelegte Literaturverzeichnis darf einen gewissen Anspruch auf Vollständigkeit machen, es wurde bis Anfang 1924 durchgeführt.

Technik der mikroskopischen Untersuchung des Nervensystems

Von
Dr. W. Spielmeyer
Professor an der Universität München

Soeben erschien die dritte, vermehrte Auflage

171 Seiten. 8.70 Goldmark

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Soeben erschien:

Praktische Übungen in der Physiologie. Eine Anleitung für Studierende. Von Dr. L. Asher, o. Professor der Physiologie, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Bern. Zweite, verbesserte und wesentlich vermehrte Auflage. 274 Seiten mit 40 Abbildungen. 9 Goldmark

Allgemeine Physiologie. Eine systematische Darstellung der Grundlagen sowie der allgemeinen Ergebnisse und Probleme der Lehre vom tierischen und pflanzlichen Leben. Von A. v. Tschermak, o. ö. Professor, Direktor des Physiologischen Instituts der Deutschen Universität Prag.

Erster Band: Grundlagen der allgemeinen Physiologie.

I. Teil: Allgemeine Charakteristik des Lebens, physikalische und chemische Beschaffenheit der lebenden Substanz. IX und 280 Seiten mit 12 Textabbildungen. 1916. (Einzeln nicht mehr lieferbar.)

II. Teil: Morphologische Eigenschaften der lebenden Substanz und Zellularphysiologie. XIV und Seite 285–796. Mit 109 Textabbildungen. 1924. 30 Goldmark

Beide Teile XIV und 796 Seiten in einem Bande gebunden 48 Goldmark

Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Von Dr. med. Rudolf Höber, o. ö. Professor der Physiologie und Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Kiel. Dritte, neubearbeitete Auflage. 576 Seiten mit 256 Textabbildungen. 1922. Gebunden 18 Goldmark

Vorlesungen über Physiologie. Von Dr. M. von Frey, Professor der Physiologie und Vorstand des Physiologischen Instituts an der Universität Würzburg. 406 Seiten mit 142 Textfiguren. Dritte, neubearbeitete Auflage. 1920. 10.50 Goldmark, gebunden 13.30 Goldmark

Kurzes Lehrbuch der physiologischen Chemie. Von Dr. Paul Hári, o. ö. Professor der physiologischen und pathologischen Chemie an der Universität Budapest. Zweite, verbesserte Auflage. 364 Seiten mit 6 Textabbildungen. 1922. Gebunden 11 Goldmark

Physiologisches Praktikum. Chemische, physikalisch-chemische, physikalische und physiologische Methoden. Von Geh. Med.-Rat Professor Dr. med. et phil. h. c. Emil Abderhalden, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Halle a. S. Dritte, neubearbeitete und vermehrte Auflage. 362 Seiten mit 310 Textabbildungen. 1922. 12.60 Goldmark

Die Abderhaldensche Reaktion. Ein Beitrag zur Kenntnis von Substraten mit zellspezifischem Bau und der auf diese eingestellten Fermente und zur Methodik des Nachweises von auf Proteine und ihre Abkömmlinge zusammengesetzter Natur eingestellten Fermenten. Von Professor Dr. med. et phil. h. c. Emil Abderhalden, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Halle a. S. (Fünfte Auflage der „Abwehrfermente“.) 378 Seiten mit 80 Textabbildungen und 1 Tafel. 1922. 13.25 Goldmark