

TIERISCHE ELEKTRIZITÄT.

VORLESUNGEN

VON

AUGUSTUS D. WALLER,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE.

MIT 68 FIGUREN IM TEXT.

ÜBERSETZT VON

ESTELLE DU BOIS-REYMOND.



LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1899.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

Vorwort.

Die nachstehenden sechs Vorlesungen sind aus einer Reihe von zwölf Vorträgen über „Tierische Elektrizität“ entstanden, die im Frühling des Jahres 1897 an der Royal Institution von mir gehalten wurden.

Diese Vorlesungen haben nicht dieselbe Ausdehnung wie die Vorträge. Namentlich die fünfte und sechste behandeln Fragen, die sich vor einem nicht fachwissenschaftlich gebildeten Zuhörerkreis nicht ausführlich erörtern ließen, die aber für die weitere Erforschung des Gegenstandes von hoher Wichtigkeit sind. Der mündliche Vortrag mußte notwendigerweise stark mit elementaren Erklärungen durchsetzt werden und umfaßte auch drei Vorlesungen über die elektromotorische Thätigkeit des Herzens und über die Wirkung von Stickoxydul.

In Bezug auf die von mir angewandte Terminologie, die in gewissen Punkten von dem üblichen Sprachgebrauch abweicht, habe ich noch einige Worte vorauszuschicken. Gewöhnlich bezeichnet der Physiologe die thätige Stelle als „negativ“, obschon sie eigentlich „positiv“ ist. Der sinngemäße Gebrauch dieser und anderer

davon abgeleiteter hergebrachter Ausdrücke würde zu Verwechslungen Anlaß geben. Um dies zu vermeiden, habe ich mich der Ausdrücke „zinkartig“, „Zinkartigkeit“ (zincative, zincativity) bedient. Um auszudrücken, daß ein ruhender Punkt positiv werden kann, habe ich die Worte „zinkfähig“, „Zinkfähigkeit“ (zincable, zincability) angewandt, die unter keinen Umständen für gleichbedeutend mit den Ausdrücken „erregbar“, „Erregbarkeit“ gehalten werden dürfen. Ein Gewebepunkt, der unter der Einwirkung der Anode steht, ist weniger erregbar und zinkfähig. Es liegt ein Doppelsinn in dem Ausdruck „elektrisch erregbar.“ Man nennt ein Gewebe stärker elektrisch erregbar, erstens, wenn es durch einen schwächeren Reiz in Thätigkeit versetzt werden kann, und zweitens, wenn es auf einen gegebenen Reiz stärker reagiert, d. h. elektromotorisch leistungsfähiger ist. Ein zinkfähigerer Punkt ist, wie der Name andeutet, einer größeren elektropositiven Thätigkeit fähig als ein weniger zinkfähiger Punkt. In Bezug auf seine elektrische Thätigkeit ist der zinkfähigere Punkt leistungsfähiger, aber weniger erregbar.

London, November 1898.

A. D. Waller.

Inhalt.

	Seite
Erste Vorlesung	1
Tierische Ströme werden erzeugt durch tierische Plattenpaare, in denen das verletzte oder thätige Protoplasma elektropositiv („zinkartig“), das ruhende elektronegativ („zinkfähig“) ist. — Der Nerv als typisches Reagens für lebende Materie. Versuche. Strom eines VOLTA'schen Elements. Muskelstrom — seine negative Schwankung. Nervenstrom — seine negative Schwankung. Die mechanische und elektrische Wirkung verlaufen parallel. Elektrische Wirkung nicht elektrischer Reizmittel. Wirkung von Äther und Chloroform auf den isolierten Nerv.	
Historische Bemerkungen	26
Litteratur	31
Zweite Vorlesung	32
Beschreibung der Methode. Erläuterung des OHM'schen Gesetzes. Aperiodischer und oszillierender Magnet. Alkohol. Kohlensaures Wasser. Tabakrauch. Kohlensäure. Die Funktion des Atmens. Progressive und regressive Metamorphose. Näheres über die Wirkung der Kohlensäure.	
Litteratur	58
Dritte Vorlesung	59
Über die Entstehung von Kohlensäure im tetanisirten Nerven. Hypothese und Versuch. Drei Stadien. Ein Vergleich zwischen den Wirkungen der Kohlensäure und des Tetanus. — Welche Richtung die weitere Forschung einzuschlagen hat. Bedeutung der „Treppenkurve“. Summation. Bahnung.	
Litteratur	79.
Vierte Vorlesung	80
Polare Wirkungen. PFLÜGER's Gesetz erläutert durch Versuche am Menschen. — Elektrolytische Dissoziation. Elektrolytischer Gegenstrom. Innerliche Polarisation. — Polarisierbare Kernleiter-Modelle. Extrapolare Ströme im Froschnerven und im Säugetiernerven.	
Litteratur	104

	Seite
Fünfte Vorlesung. Elektrotonus.	105
Anelektrotonus und Katelektrotonus. Wirkung von Äther und Chloroform. Physiologische und physikalische Wir- kungen. Die elektro-motorische Leistungsfähigkeit leben- der Materie. Beziehung zwischen polarisierenden und extrapolaren Strömen im Nerven. Stromstärke. Abstand. VON FLEISCHL's Ausschlag. Aktionsströme sind Gegen- ströme. Extrapolare Wirkungen im Säugetiernerven.	
Litteratur	128
Sechste Vorlesung. Elektrotonus (Fortsetzung) . . .	129
Wirkung von Säuren und Alkalien. Wirkung von Kohlen- säure und Tetanus. Wirkung von Temperaturverände- rungen. Aktionsstrom des polarisierten Nerven. BERNSTEIN'- sches elektrotonisches Dekrement. HERMANN's polarisa- torisches Inkrement.	
Litteratur	151

Tierische Elektrizität.

„So wunderbar die Gesetze und Erscheinungen der Elektrizität sind, wenn sie uns in der unorganischen oder toten Materie entgegentreten, so ist doch dieselbe Kraft unvergleichlich viel interessanter, wenn wir ihr in Verbindung mit dem Nervensystem und dem Leben begegnen.“

FARADAY, „Experimental Researches in Electricity“. 15. Serie 1844.

Erste Vorlesung.

Tierische Ströme werden erzeugt durch tierische Plattenpaare, in denen das verletzte oder thätige Protoplasma elektropositiv („zinkartig“), das ruhende elektronegativ („zinkfähig“) ist. Der Nerv als typisches Reagens für lebende Materie.

Versuche. Strom eines VOLTA'schen Elements. Muskelstrom — seine negative Schwankung. Nervenstrom — seine negative Schwankung. Die mechanische und elektrische Wirkung verlaufen parallel. Elektrische Wirkung nicht elektrischer Reizmittel. Wirkung von Äther und Chloroform auf den isolierten Nerv.

Der Hauptschlüssel zu vielen sonst äußerst schwierigen und verwickelten Fragen auf dem Gebiete der tierischen Elektrizität ist ein sehr einfacher Gedanke. Thätige Materie ist elektropositiv gegen

ruhende Materie; stärker thätige Materie ist elektro-positiv gegen schwächer thätige Materie; Materie, die durch irgend einen Reiz zu stärkerer Thätigkeit angeregt worden ist, wird dadurch elektropositiv gegen ungestörte Materie; Materie, deren Thätigkeit eine Abschwächung erlitten hat, ist elektronegativ gegen normal thätige Materie.

Man denke sich eine gleichförmige Protoplasmafaser, d. h. ein Stück lebende Materie, das an allen Punkten gleich unthätig, oder, was auf dasselbe her-

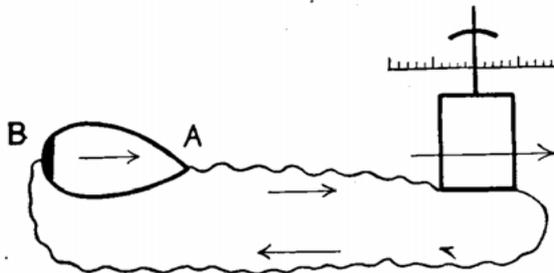


Fig. 1. Eine Protoplasmafaser als VOLTA'sches Element.

Ein beliebiger verletzter, d. h. chemisch thätiger Punkt *B* verhält sich zinkartig gegen einen unverletzten Punkt *A*. Der Strom in der Faser geht von *B* nach *A*; im Galvanometer von *A* nach *B*.

auskommt, an allen Punkten gleich thätig ist. Da nach unserer Annahme je zwei Punkte gleich thätig sind, haben sie gleiche elektromotorische Kraft, d. h. sie sind „isoelektrisch“, und zeigen keinen Strom, wenn sie durch Drähte mit dem Galvanometer verbunden werden. Wird aber *B* gereizt, indem man es mit einem heißen Draht kneift oder sticht, so erhält man sofort einen Ausschlag des Galvanometers, der das Vorhandensein eines Stromes in dem übrigen

Stromkreis anzeigt (s. die Pfeile in Fig. 1). In der Protoplasmafaser, die nun nicht mehr gleichförmig thätig, sondern bei *B* thätiger ist als bei *A*, geht der Strom von *B* nach *A*. Im Galvanometer geht der Strom von *A* nach *B*.

Diese beiden ungleich thätigen Stellen *B* und *A* bilden ein schwaches VOLTA'sches Element. *B*, der thätigere Punkt, an dem eine stärkere chemische Wirkung stattfindet (wir werden später darauf zurückkommen, wie eine solche chemische Wirkung beschaffen sein könnte), ist der erzeugende oder elektropositive Pol; *A*, der weniger thätige Punkt, an dem eine schwächere chemische Wirkung stattfindet, ist der empfindende oder elektronegative Pol.

Wir haben hier ein Stück lebende Materie, eine rohe Kartoffel, an der sich mit Leichtigkeit erläutern läßt, daß unverletztes Protoplasma keine Ströme aufweist, während verletztes Protoplasma elektromotorisch (zinkartig) ist. Verbindet man zwei Punkte *A* und *B* der unverletzten Kartoffel mit dem Galvanometer, wie auf Fig. 1, so läßt sich kein merklicher Strom nachweisen; sobald aber die Kartoffel an einem Punkt *B* durch einen Messerschnitt verletzt wird, schlägt der Lichtfleck nach rechts aus, infolge der chemischen Thätigkeit und elektromotorischen Kraft, die durch den Schnitt erregt worden sind. Man beachte, daß dieser Versuch, im strengsten Sinne des Worts, eine Vivisektion ist. Für unsern Zweck muß die Kartoffel lebendig sein. Die Wirkung bleibt vollständig aus, wenn die Kartoffel durch Kochen getötet worden ist.

Die elektromotorische und chemische Thätigkeit (Erzeugung von Kohlensäure), die wir an der verletzten Pflanzensubstanz beobachten, gehört in das Gebiet der Physiologie, sie gleicht ihrem Wesen nach der Thätigkeit, die verletzte tierische Substanz aufweist. Wenn es auch keinen Zweck hat, auf die wesentliche Übereinstimmung zwischen den Eigenschaften des Tier- und Pflanzenprotoplasmas näher einzugehen, so möchte

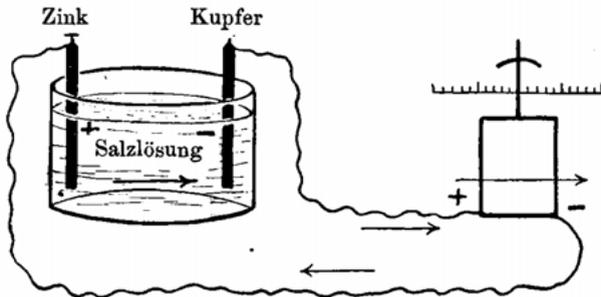


Fig. 2. Ein einfaches VOLTA'sches Element.

Die Berührungsfläche zwischen dem Zink und der Flüssigkeit ist der Hauptsitz der chemischen Thätigkeit. Der Strom geht in der Flüssigkeit vom Zink zum Kupfer; im Galvanometer vom Kupfer zum Zink.

ich doch im Vorübergehen die Frage bejahen, die sicher im Geiste vieler meiner Zuhörer aufgestiegen ist, ob in der That eine so große Ähnlichkeit zwischen dem Tier- und Pflanzenprotoplasma besteht? Ja, sie besteht nicht nur, sondern, im Ganzen genommen, sind die Ähnlichkeiten weit grundlegender und wichtiger als die Verschiedenheiten.

Zwei einfache Versuche sollen dazu dienen, das Wesen der elektromotorischen Reaktion gestörten Ge-

webes klar einzuprägen. Der erste zeigt die Stromrichtung eines typischen VOLTA'schen Elements (Zink und Kupfer). Der zweite weist nach, daß ein solcher Strom mit dem tierischen Strom, der aus dem thätigen in das weniger thätige Gewebe geht, gleichgerichtet ist.

Vorläufiger Versuch. — Ein Stück Zink und ein Stück Kupfer, die man in eine Salzlösung taucht und mit einem Galvanometer verbindet, sind typisch für das Verhalten und die Wirkungsrichtung eines VOLTA'schen Elements. Der Strom ist sogar so stark, daß wir bei unserem empfindlichen, für die weit schwächeren Ströme im lebenden Nerven bestimmten Instrument genötigt sind, ihn „kurz zu schließen“ und nur einen kleinen Teil durch den Galvanometer hindurchgehen zu lassen.

Die Richtung des Ausschlags zeigt an, daß der Strom in dem VOLTA'schen Element von dem Zink zu dem Kupfer geht. Man präge sich dies wohl ein: Das Zink ist der thätige Pol, an dem die chemische Wirkung stattfindet und die elektromotorische Kraft entsteht. Später, wenn wir uns mit der elektrischen Reaktion des lebenden Nerven beschäftigen, wird es außerordentlich bequem sein, über Ausdrücke zu verfügen, die auf diesen Grundbegriffen fußen; z. B. von einem lebenden Nerven sagen zu können, er sei mehr oder weniger „zinkartig“ oder „zinkfähig“.

Zweiter vorläufiger Versuch. — Wir wollen nun den Versuch noch weiter vereinfachen. Wir entfernen die Kupferplatte ganz und schalten statt der

Salzlösung unsern eigenen Körper in den Stromkreis ein, indem wir mit der einen Hand den einen Schließungsdraht und mit einem Zinkstab, den wir in der andern Hand halten, den andern Schließungsdraht berühren.

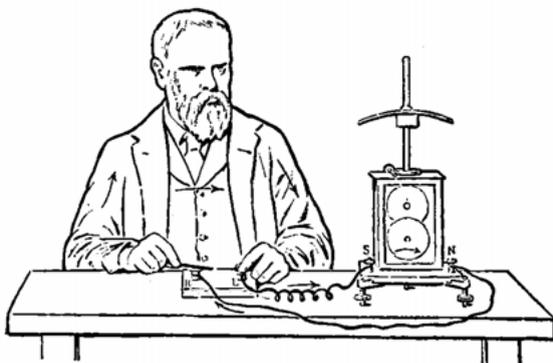


Fig. 3. Hält man einen Zinkdraht in der rechten Hand und berührt damit den einen Schließungsdraht eines Galvanometers (während die linke auf dem andern Schließungsdraht ruht), so geht der Strom im Körper von rechts nach links, im Galvanometer von links nach rechts. Der Strom entsteht an der Berührungsstelle zwischen dem Zink und der feuchten Haut und geht von dem Zink zur Flüssigkeit. (Führte der Galvanometerdraht, statt in einer messingnen Klemmschraube zu endigen, in ein Gefäß mit Salzlösung und schlösse man den Stromkreis dadurch, daß man das Zink in dieselbe Lösung tauchte, so würde der Strom in der umgekehrten Richtung gehen, d. h. dem Sinne des Uhrzeigers entgegen und wie zuvor von dem Zink zu der Flüssigkeit.)

Wie zuvor geht der Strom von dem Zink durch den Körper, und nach dem Zink durch den Galvanometer; d. h. das Zink ist elektropositiv.

Dieser einfache Versuch führt nicht bloß zum richtigen Verständnis eines tierischen Stroms, sondern

er ist auch ein bequemes Mittel, um bei einem komplizierten Stromkreis festzustellen, welche Stromrichtung in irgend einem Teil des Stromkreises durch einen gegebenen Ausschlag des Galvanometers angezeigt wird. Schaltet man seinen Körper in den Stromkreis ein, indem man das eine Drahtende in die linke Hand (L) nimmt, und das andere Ende mit einem Zinkstäbchen berührt, so erhält man den Ausschlag, welcher anzeigt, daß die Stromrichtung vom Zink nach dem Körper, d. h. auf der Figur von der rechten Hand in die linke (von R nach L), führt. Ein Ausschlag in dieser Richtung bedeutet also immer, daß die Thätigkeit bei R stattgefunden hat; ist der Ausschlag umgekehrt, so hat die Thätigkeit bei L stattgefunden.

Der erste Versuch verwirklicht den hypothetischen Fall, den wir als typisch bezeichneten. Man wiederholt ihn am besten mindestens zweimal, an den beiden typischen erregbaren, d. h. lebenden Geweben, dem Muskel und dem Nerven. Wir wollen mit dem Muskel anfangen, weil der Versuch an diesem leichter ausführbar und verständlicher ist.

Erster typischer Versuch (am Muskel). — Ein isolierter Muskel — der lebende Muskel eines toten Frosches — wird mit dem Galvanometer durch zwei Elektroden verbunden, die den Muskel an zwei Punkten berühren, dem sehnigen Ende oder Querschnitt T und dem Längsschnitt L (Fig. 4). So wie er da ist, wird er, wie wohl auf das Sorgfältigste präpariert, ganz sicher nicht absolut unverletzt und normal, also auch nicht homogen und an allen Punkten elektrisch indifferent sein. Er

lebt, d. h. er stirbt — denn Leben ist nur langsames Sterben; er stirbt also (oder lebt, wenn man will), jedenfalls verändert er sich chemisch und zwar am dünnen Ende T schneller als am dicken Ende L . Ist dem so — und um ganz sicher zu gehen, berühre ich ihn mit einem heißen Draht — so wird T zu L zinkartig, und wir erhalten, wie das beigegebene Schema anzeigt, einen Strom; ein Beweis, daß am Muskel thätige (in diesem Fall

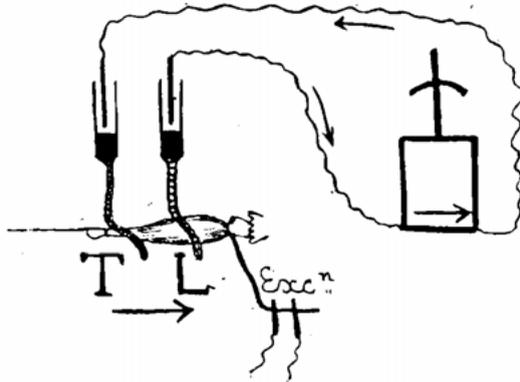


Fig. 4. Muskelströme.

Der Ruhestrom des verletzten Muskels geht im Muskel von T nach L . Der Strom des thätigen Muskels (die negative Schwankung des Ruhestroms) geht im Muskel von L nach T .

durch Verletzung erregte) Materie für weniger thätige Materie zinkartig ist und einen tierischen Strom erzeugt.

Dies war die erste Hälfte des Versuchs; die zweite ergänzende Hälfte, die denselben Grundsatz erläutert, vervollständigt ihn und erklärt seine Bedeutung. Der Nerv, welcher diesen Muskel versorgte, als sich beide noch im Körper befanden, ist sorgfältig herauspräpariert und vor dem Eintrocknen bewahrt worden, so daß er

noch lebt. Reizt man sein zentrales Ende durch einen schwachen Induktionsschlag, so zieht sich der Muskel zusammen. Hieraus erfährt man: erstens, daß Muskel und Nerv noch leben; zweitens, daß der Lichtfleck, welcher durch den Ruhestrom des verletzten Muskels in der Richtung TL abgelenkt wurde, sich im entgegengesetzten Sinne bewegt (d. h. eine negative Schwankung erleidet), wenn sich der Muskel zusammenzieht. Dieser negative Ausschlag des Lichtflecks bedeutet, daß die chemisch-physikalische Veränderung, die bei der Zusammenziehung im Muskel stattfindet, bei L größer ist, als bei T , oder daß L zinkartig zu T geworden ist.

Bei einiger Überlegung wird man sich bald überzeugen, daß diese Thatsache unter unser Hauptgesetz fällt. Wir hatten zuerst den Ruhestrom des verletzten Muskels, der auf der Spannungsdifferenz zwischen T und L beruhte. T war thätig und zinkartig; mithin weniger fähig zu weiterer Thätigkeit, d. h. weniger zinkfähig als L . Wenn nun der ganze Muskel sammt T und L vermittelt seines Nerven gereizt wird, findet an dem ruhenden Punkt L eine größere Steigerung der Thätigkeit statt, als bei dem bereits thätigen Punkt T . Der Ruhestrom, der von T ausging, entstand durch die Spannungsdifferenz zwischen T und L ; seine negative Schwankung, die von L ausgeht, entsteht durch die Verminderung dieser Differenz. Damit eine solche Verminderung eintreten kann, muß vorher eine Spannungsdifferenz vorhanden gewesen sein; eine negative Schwankung kann nur stattfinden, wenn es einen Ruhestrom gegeben hat. In einem durchweg chemisch homogenen Muskel, gleich-

viel, ob er ruhig oder thätig ist, bei dem zwei Punkte gleich zinkfähig oder gleich zinkartig sind, kann zwischen *T* und *L* keine (oder fast keine) Spannungsdifferenz entstehen, wenn beide gleich (oder fast gleich) verändert werden.

Zweiter typischer Versuch (am Nerven). — Bei dem ersten Versuch (am Muskel) diente der Strom nur als Werkzeug, um den Muskel zu reizen. Der Muskel reagierte auf zwei Arten, erstens durch eine thatsächliche Bewegung seiner Materie, zweitens durch

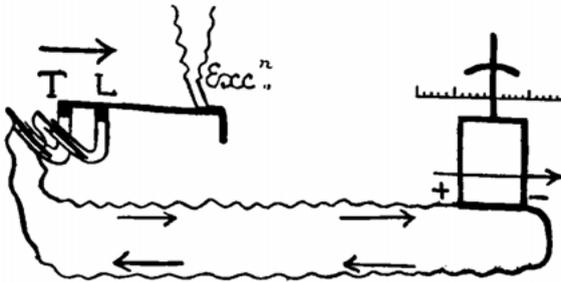


Fig. 5. Nervenströme.

Der Ruhestrom des verletzten Nerven geht im Nerven von *T* nach *L*. Der Strom der thätigen Nerven (die negative Schwankung des Ruhestroms) geht im Nerven von *L* nach *T*.

eine chemisch-elektrische Veränderung, die der Galvanometer anzeigte.

Bei dem zweiten Versuch (am Nerven) bedienen wir uns ausschließlich des Nerven selbst. Er ist von seinem natürlichen Ausdrucksorgan, dem Muskel, losgetrennt und an den Punkten *T* und *L* mit einem Galvanometer verbunden, der als sein künstliches Ausdrucksorgan fungiert.

Zunächst prüfen wir den Nerven auf seinen Ruhestrom, in der Erwartung, daß dieser, wie beim Muskel,

in der Richtung vom gestörten Querschnitt nach dem ungestörten Längsschnitt stattfinden wird. Dies ist in der That der Fall.

Nun erregen wir den ganzen Nerven — was mit Rücksicht auf die Deutlichkeit des Versuchs nur durch elektrische Reizung geschehen kann — und suchen nach der negativen Schwankung des Ruhestroms. Die Schwankung ist nicht bedeutend, aber doch unverkennbar. (Bei dieser Gelegenheit will ich sie zwei Proben unterwerfen, deren Bedeutung ich später erklären werde: der Probe auf die Richtung des Stromes und auf den Abstand des Reizes. Ich kehre die Richtung des elektrischen Reizes um; die Schwankung bleibt negativ und ebenso stark wie zuvor. Sodann nähere ich die Reizelektroden den ableitenden Elektroden aus einer Entfernung von 3 cm auf einen Abstand von 1 cm und wiederhole die Probe mit entgegengesetzten Stromrichtungen; die Schwankung bleibt fortgesetzt negativ und unverändert stark. Wir dürfen also schließen, daß die Wirkung eine „echte negative Schwankung“ ist und weder auf Stromschleifen, noch auf dem DU BOIS-REYMOND'schen Elektrotonus beruht.)

Der Wert, den wir geneigt sein werden, den elektrischen Äußerungen der physiologischen Thätigkeit beizulegen, wird wesentlich erhöht, wenn wir den ersten Versuch (am Muskel) näher betrachten. Wir besitzen offenbar an der mechanischen Wirkung der Muskelzusammenziehung ein Maß für die physiologische Thätigkeit des Muskels; er zieht sich mehr oder weniger zusammen, je nachdem seine physiologische Thätigkeit