

Aus dem Physiologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule Berlin.

Die eigentliche Grösse der elektromotorischen Kraft des Verletzungsstromes beim Nerven.

Von Max Cremer.

Als ich zum letzten Mal mit A. Samojloff sprach, war es anlässlich des Bostoner internationalen Physiologenkongresses. Ich kannte den von mir hochgeschätzten Kollegen durch viele Jahre, und die Gelegenheit, mich mit ihm wissenschaftlich unterhalten zu können, war mir stets ungemein wertvoll. Bei dieser letzten Zusammenkunft fragte ich ihn, ob er meine Studien über die Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven auf Grund von Vorgängen allein an der erregten Stelle gelesen habe, speziell meinen letzten diesbezüglichen Artikel im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, und fügte hinzu, dass mir seine Meinung wertvoller sei als die manches anderen Kollegen. Samojloff gab mir lächelnd zur Antwort, dass er meine Ausführungen wohl gesehen aber nicht studiert habe. Letzteres würde er nicht eher tun, als bis ich es für alle Physiologen leichter machen würde, meinen Darlegungen zu folgen. Im übrigen wollten wir die Angelegenheit diskutieren, falls er auf dem Rückweg von Boston Berlin berühren oder sonst gelegentlich dorthin kommen würde. Die Ausführung dieser Absicht ist leider durch das Schicksal für immer unmöglich gemacht; doch gern komme ich der Aufforderung nach, zu Samojloffs Gedächtnis eine kleine wissenschaftliche Arbeit zu schreiben, und es ist mir dabei ein Vergnügen, an eine frühere Abhandlung des Verstorbenen anknüpfen zu können. Diese führt den Titel: Ueber die eigentliche elektromotorische Kraft des muskulären Demarkationsstromes (Aus dem Physiologischen Institut der Universität Königsberg) (unter Hermanns Leitung¹) und ist im Jahre 1899 erschienen. In dieser Arbeit sind auch einige Versuche am Nerven erwähnt, obschon Samojloff im wesentlichen nur versuchte, über den Muskel ins Klare zu kommen.

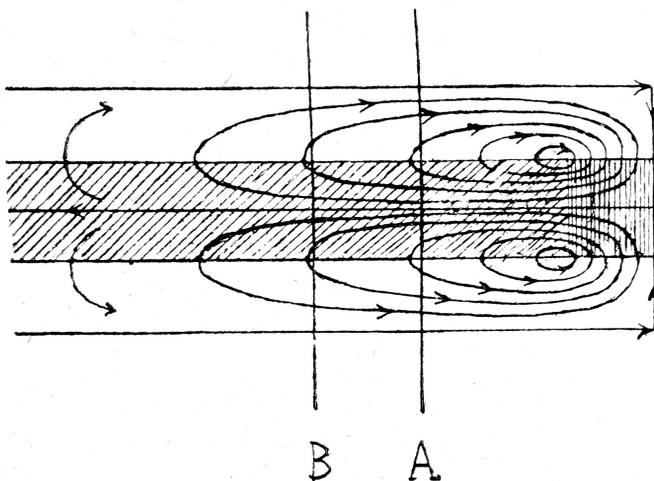
Meine hier mitzuteilenden theoretischen Überlegungen (Versuche nach dieser Richtung sind früher schon in meinem Institut ausgeführt worden und werden gerade zurzeit noch weiter angestellt) gehen davon aus, dass, wenn der von mir eingeführte Begriff, das Kernhüllenverhältnis,—ich bezeichne dasselbe gewöhnlich mit dem griechischen Buchstaben γ —, seinem Werte nach bekannt ist, die wahre elektromotorische Kraft aus der abgeleiteten maximalen lediglich durch Multiplikation mit $\gamma + 1$ errechnet werden kann. Dass dem so ist, und wie man in einfacher Weise dieses γ -Verhältnis ermitteln kann, will ich in den folgenden Zeilen auseinandersetzen, indem ich dabei soweit wie möglich der Anwendung höherer Mathematik aus dem Wege gehe—im Sinne meines letzten Gespräches mit dem Verstorbenen.

Die Voraussetzung, von der wir ausgehen, ist die, dass wir dem Nerven eine einfache Kernhüllenstruktur beilegen dürfen, wobei es unentschieden bleiben möge, ob der Achsenzylinder als solcher oder die in ihm enthaltenen Fibrillen oder sonst ein longitudinaler Bestandteil den

¹) Pflüger's Arch. Bd, 78, S. 38, 1899.

Kern bilden, das «leitende Element» sind. Der Einfachheit halber werde ich den Achsenzylinder als den Kern, markhaltige und Schwansche Scheide zusammen als die Hülle bezeichnen. Vorausgesetzt wird ferner, dass an der Grenze von Kern und Hülle diejenigen Polarisationen stattfinden, die die elektrotonischen Erscheinungen vermitteln. Wenn ich sage «Polarisationen», so will ich dabei kondensatormässige Ladung einer dünnen Zwischenschicht mit einbegreifen. Der Sitz der elektromotorischen Kraft des Ruhestromes ist nun entweder der Querschnitt, der Schnitt durch den Kern, wenn wir mechanisch den Ruhestrom erzeugen, oder es ist im Sinne der Membrantheorie die Grenzfläche zwischen Kern und Hülle; vielleicht ist auch beides der Fall. Ich untersuche jetzt nur die erste der erwähnten Möglichkeiten, nicht aus Vorliebe für diese Auffassung, sondern gewissermassen in honorem Samojloffs in seiner Eigenschaft als Schüler Hermanns, und betone, dass es leicht wäre, auch den anderen Fall und beide Fälle gleichfalls zu berücksichtigen.

Indem wir uns auf die einzelne Faser beschränken, haben wir folgendes Schema ¹⁾.



Ich denke mir zunächst an der Stelle A einen Querschnitt durch diesen Nerven gelegt. Dann gehen offenbar durch denselben Stromfäden in der Hülle von links nach rechts und im Kern von rechts nach links. Hermann setzt voraus, dass die Grenzfläche zwischen Hülle und Kern elektromotorisch, abgesehen von der Polarisierbarkeit, nicht wirksam ist, im Gegensatz zu der Membrantheorie. Die Gesamtheit der Stromfäden, d. h. die gesamte Elektrizitätsmenge, welche also in der Hülle nach rechts und im Kern nach links geht, ist im Anfang grösser und wird immer kleiner und kleiner; in genügender Entfernung vom Querschnitt ist sie praktisch Null. Hier herrscht dann in Kern und Hülle dasselbe Potential. Wenn man die Figur betrachtet, so ist es ja einleuchtend, dass die Spannung positiv und am höchsten unmittelbar links vom Kernquerschnitt, am tiefsten am Querschnitt der Hülle bzw. an der rechten Aussenseite des schraffierten Teiles ist. Wenn wir von den im äussersten rechten, abgestorbenen Teil bestehenden, vom inneren Punkt des Kern-

¹⁾ Cf. L. Hermann, Handb. d. Physiologie. Bd. 2, Teil. 1, S. 180, 1879.

querschnitts in die Hülle übergehenden Stromfäden absehen, so setzt sich die elektromotorische Kraft des Demarkationsstromes aus einem Kernteil, der Potentialdifferenz im Kern, bis zu dem Punkt, in welchem die Stromfäden praktisch Null sind, und einem Hüllenteil der äusseren Potentialdifferenz von der links gelegenen Stelle bis zum Querschnitt zusammen. Direkt messen können wir natürlich nur die Potentialdifferenz in der Hülle. Hierbei ist zu bemerken, dass schon eine Entfernung von wenigen Zentimetern die überhaupt erreichbare, maximale Potentialdifferenz praktisch ergibt. Sehen wir uns nun den Querschnitt A etwas näher an, so ist es klar, dass die Elektrizitätsmenge, die wir im Kern im Querschnitt A von rechts nach links fließend mit Hermann annehmen, in der gesamten Quantität ebenso gross sein muss, wie die Elektrizitätsmenge, die durch denselben Querschnitt A in umgekehrter Richtung in der Hülle, also von links nach rechts fließt. Unterscheiden wir die Ströme als I_k - und I_h - Ströme, als Ströme im Kern und Ströme in der Hülle, so muss für jeden Querschnitt A notwendig die Beziehung bestehen

$$I_k = I_h,$$

wenn wir, was hier der Fall sein soll, nur die absoluten Stromstärken ins Auge fassen und sie nicht etwa wegen verschiedener Richtung mit verschiedenen Vorzeichen versehen, was in unsere Willkür gegeben ist. Dass $I_k = I_h$ sein muss, folgt einfach daraus, dass es sich beim Ruhestrom um einen stationären Zustand handelt. Wäre dies nicht der Fall, so müsste der rechts oder links gelegene Teil der Faser in kurzer Zeit zum Funkensprühen geladen sein.

Denken wir uns nun einen zweiten Querschnitt B links von A ; dann können wir, wenn er nur hinreichend nahe bei A liegt, den Strom sowohl im Kern als auch in der Hülle gleich gross annehmen. Ausserdem wollen wir voraussetzen, dass die Spannung sowohl im Kern für sich als auch in der Hülle für sich in einem einzelnen Querschnitt A oder B als konstant betrachtet werden darf, eine Annahme, die bei den verschwindenden Querdimensionen der einzelnen Nervenfasern im Verhältnis zu den Längen, die hier in Frage kommen, ohne Bedenken gemacht werden kann¹⁾. Die Potentialdifferenz im Kern können wir dann im Querschnitt A als P_{kA} bezeichnen, im Querschnitt B als P_{kB} und analog P_{hA} und P_{hB} . Der Strom zwischen den Flächen A und B berechnet sich nun nach dem Ohmschen Gesetz

$$I_k = \frac{P_{kA} - P_{kB}}{w_k}$$

$$\text{und } I_h = \frac{P_{hB} - P_{hA}}{w_h}$$

wobei als w_k und w_h der sehr kleine Widerstand zwischen den betrachteten Querschnitten A und B im Kern und in der Hülle bezeichnet werden möge. Wir können die beiden Gleichungen auch so ausdrücken:

¹⁾ Man konnte mit den mittleren Potentialwerten rechnen,—1. im Kern und 2. in der Hülle; doch ist das eine unnötige Komplikation für die Betrachtung.

$$I_k = \frac{\text{Potentialdifferenz zwischen A und B}}{\omega_k} \quad (\text{Kern})$$

$$\text{und } I_h = \frac{\text{Potentialdifferenz zwischen B und A}}{\omega_h} \quad (\text{Hülle})$$

Da $I_k = I_h$ ist, so folgt:

$$\frac{\text{Potentialdifferenz } AB}{\omega_k} \quad (\text{Kern}) = \frac{\text{Potentialdifferenz } BA}{\omega_h} \quad (\text{Hülle})$$

oder: Potentialdifferenz AB Kern verhält sich zur Potentialdifferenz BA Hülle wie $\omega_k : \omega_h$.

Nun ist das Verhältnis der Widerstände $\omega_k : \omega_h$ offenbar unabhängig von der Entfernung der beiden Flächen, denn wenn wir die Entfernung grösser nehmen, wachsen ω_k und ω_h in demselben Verhältnis. Wir können also auch das Widerstandsverhältnis der Längeneinheiten Kern und Hülle wählen, und das ist das, was ich mit γ bezeichne. Setzen wir γ ein, so bekommen wir also: die Potentialdifferenz im Kern zunächst für eine unendlich kleine Strecke ist γ mal so gross wie die Potentialdifferenz für dieselbe Strecke der Hülle. Nun können wir uns eine beliebige, gegebene Strecke, z. B. von 1 cm., in solche kleinen Strecken zerlegen. Für die Summe der Potentialdifferenzen gilt dann derselbe Ausdruck, d. h. die Potentialdifferenz, die wir auf eine Entfernung von mehreren Zentimetern an der Faser aussen messen, ist γ mal kleiner als die Potentialdifferenz, die im Kern in derselben Strecke besteht, oder umgekehrt gesagt: die gesamte, also die maximale Potentialdifferenz im Kern, vom Querschnitt an gerechnet, ist γ mal grösser als die maximale Potentialdifferenz, in der Hülle gemessen. Da nun, wie einleitend gezeigt, die wahre elektromotorische Kraft des Demarkationsstromes gleich der Summe dieser beiden Potentialdifferenzen ist, so ist hiermit der Satz erwiesen, dass die wahre elektromotorische Kraft $= \gamma + 1$ mal so gross ist, wie die in der äusseren Hülle abzuleitende Kraft.

Es gibt sehr verschiedene Wege, dieses γ zu bestimmen. Ein besonders interessanter ist der folgende. Man leitet dem Nerven einen polarisierenden Strom zu und misst die gesamte elektromotorische Kraft des An- bzw. Katelektrotonus, die nach aussen von der Elektrode aus ableitbar ist. Man kann dann, da sich die Theorie des Elektrotonus mit genügender Genauigkeit auf nahezu elementare Weise entwickeln lässt, aus der am Nerven angelegten Spannung, aus der Entfernung der Elektroden des polarisierenden Stromes und aus der sogenannten elektrotonischen Konstanten α die Konstante γ berechnen. Man hat dann folgende, wesentlich durch elementare Ueberlegung abzuleitende Formel:

$$\gamma = \left(\frac{V}{D} - 1 \right) \frac{1}{1 + \alpha l}$$

(als erste Annäherung). Hierbei bedeutet V den halben Wert der elektromotorischen Kraft der angelegten polarisierenden Spannung, gemessen am Nerven, D die gesamte elektromotorische Kraft des Elektrotonus au

einer Seite, l die halbe Entfernung der beiden polarisierenden Elektroden, α die erwähnte Konstante¹⁾).

Ueber die damit erzielten Resultate möchte ich mich hier nicht weiter verbreiten, sondern verweise auf die bereits veröffentlichten Arbeiten²⁾, da neuere Untersuchungen unter Benutzung aller früheren Erfahrungen zurzeit in meinem Institut im Gange sind.

Bezüglich der elektrotonischen Konstanten α ist zu bemerken, dass der Abfall der Spannung verglichen mit dem von den Elektroden hinreichend weit entfernten Punkt in einer Exponentialkurve stattfindet, wie es zuerst Weber angegeben hat. Dass dem so sein muss, kann man allerdings nur klar machen, wenn die allereinfachsten Anfangsgründe höherer Mathematik vorausgesetzt werden können. Man kann aber diesen Abfall als experimentelle Tatsache betrachten³⁾. Auch über die Ermittlung dieser Konstante sind neue Versuche in meinem Institut im Lauf.

Из Физиологического института Ветеринарной высшей школы в Берлине.

Действительная величина электродвижущей силы тока повреждения в нерве.

Проф. М. Кремера.

В последний раз я беседовал с А. Самойловым по поводу Бостонского международного конгресса. Я был знаком с высоко уважаемым мною коллегой в течение многих лет и всегда ценил возможность поговорить с ним на научную тему. В последнюю нашу встречу я спросил его, читал ли он мои работы об определении скорости распространения возбуждения в нерве на основании одних только явлений в месте раздражения, а в особенности мою последнюю статью по этому вопросу в учебнике нормальной и паталогической физиологии, я подчеркнул при этом, что его мнение для меня дороже мнения всякого другого коллеги. Самойлов с улыбкой ответил мне, что сообщения мои он читал, но не штудировал их и что он это сделает только тогда, когда я несколько облегчу для всех физиологов возможность следить за моими рассуждениями. Впрочем мы предполагали поговорить еще раз об этом на его обратном пути из Бостона в Берлин, или если он случайно опять попадет в Берлин. К сожалению, судьба сделала навсегда невозможным выполнение этого намерения.

Я охотно иду навстречу предложению написать в память Самойлова небольшую статью, мне приятно, что я могу поставить ее в связь с одной из равных работ покойного: «О действительной электродвижущей силе мышечного демаркационного тока». (Из физиологического института Кенигсбергского универси-

1) Eine etwas genauere Formel

$$\gamma = \frac{1}{2 \cdot \alpha \cdot l} \left(\frac{V\alpha}{D} - 1 \right) \left(1 - e^{-2\alpha l} \right)$$

die ich berechnet habe, ist von Keil und Gärtner (Ueber die Bestimmung des Kernhüllenverhältnisses mit Hilfe elektrotonischer Ströme, Beiträge z. Physiol. Bd. 2. S. 209, 1924) mitgeteilt worden. In dieser Formel bedeutet e die Basis des natürlichen Logarithmus.

2) Keil und Gärtner, l. c.

G. Hentschel, Ueber die Beziehungen der elektromotorischen Kraft elektrotonischer Ströme zu der polarisierenden Ströme; Beiträge z. Physiol. Bd. 3, S. 289, 1927; ferner die ebenda S. 293 mitgeteilte Literatur. Vergl. ausserdem H. Lullies, Pflüger's Archiv. Bd. 225, S. 85, 1930.

3) Aus der russischen Literatur vergleiche man namentlich die unter Lasareffs Leitung entstandene Arbeit von P. P. Pavlov: Ueber Verteilung von elektrotonischen Strömen im Nerven und in seinem physikalischen Modell; J. f. exp. Med. H. 10/11, 34, 1926.