Aus dem Physiologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule
zu Berlin
Direktor: Professor Dr. Max Cremer

Über das Gesetz der Streckenlänge bei der Nervenreizung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doctor medicinae veterinariae

der

Tierärztlichen Hochschule zu Berlin

Vorgelegt von

Fritz Keil
approb. Tierarzt aus Berlin

VERITAS IUSTITIA LIBERTAS
VETERINÄR-MEDIZINISCHE BIBLIOTHEK
FREIE UNIVERSITÄT BERLIN

1920

Druck von Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising
1922.

V
1955,71

Aus dem Physiologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule
zu Berlin
Direktor: Professor Dr. Max Cremer

Über das Gesetz der Streckenlänge bei der Nervenreizung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doctor medicinae veterinariae

der

Tierärztlichen Hochschule zu Berlin

Vorgelegt von

Fritz Keil

approb. Tierarzt aus Berlin

1920

Druck von Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising
1922.

Berlin, den 3. März 1920.

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin.

Referent: Professor Dr. Max Cremer.

Meinen lieben Eltern in Dankbarkeit gewidmet!

Über das Gesetz der Streckenlänge bei der Nervenreizung.

Von

Dr. Fritz Keil.

(Aus dem Physiologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin.)

(Mit 4 Textfiguren.)

(Der Schriftleitung zugegangen den 15. September 1921.)

Durch die Nernstsche Theorie sind wir heute in die Lage versetzt, uns klare und präzise Vorstellungen über die Erregungsvorgänge im Nerven bilden zu können. So kann es jetzt als ziemlich sicher gelten, daß die Erregung eines Nerven von der durch das Fließen des elektrischen Stromes bedingten Konzentrationsänderung im Nerven (an der Grenzfläche verschiedener Phasen) verursacht wird. Wie sich dagegen aus der Konzentrationsänderung an Ort und Stelle das Aktionspotential entwickelt, entzieht sich noch unserer Beurteilung. Immerhin können wir nach den Untersuchungen Matteuccis und Hermanns, die sich mit dieser Frage besonders beschäftigt haben, sehr wohl verstehen, wie die Erregung durch die Strömchen, die von einer unerregten Stelle in bezug auf den Kern als Kathode zur erregten als Anode laufen, fortgeleitet wird. Mathematisch kann diese Theorie verschiedene Formen annehmen. Es sei in diesem Zusammenhange speziell auf die Arbeiten Cremers, im Handbuch der Physiologie von Nagel, Bd. IV, hingewiesen. Trotzdem hat man nun heute schon allerlei Bedenken gegen diese Theorie geltend gemacht. So ist z. B. noch nicht der Beweis erbracht, ob die Aktionsströme tatsächlich so stark sind, daß sie für die Erregung der zunächst liegenden Stelle genügen. Neuerdings hat nun Cremer in einem bisher noch nicht gedruckten Vortrage der Physiologischen Gesellschaft[1]) darauf hingewiesen, daß es als ein Postulat der Stromtheorie betrachtet werden muß, bei Kenntnis aller in Betracht kommenden Konstan-

[1]) Februar 1920. Nachträglich weise ich hin auf: Ber. über d. ges. Physiol. Bd. II. H. 2. S. 167, sowie neuerdings während der Korrektur auf: Cremers Beiträge zur Physiologie Bd. II. H. 1. S. 31.

ten der Erregungsgesetze, z. B. des anatomischen Baus der erregten Gebilde und des lokalen Ablaufes der Aktionsnegativität die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven berechnen zu können. Erst wenn diese berechnete Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit der beobachteten übereinstimmt, hat jedenfalls die Stromtheorie der Erregungsleitung eine erheblich höhere Evidenz als heute. Nun zeigt sich aber, daß für irgendwelche zu berechnende Größen die fundamentalsten Werte nicht bekannt sind. Nur die Chronaxie Lapiques[1]) ist eine Zahl, die für das betreffende erregbare Gebilde charakteristisch ist. Eine ähnliche Zahl ist in dem Speicherungsvermögen von v. Kries[2]) gegeben. Trotzdem läßt sich mit diesen beiden Zahlen ohne weiteres nicht angeben, als wie groß die minimale Reizstärke für den Froschnerven bei einer gegebenen Versuchsanordnung zu erwarten ist. Allerdings gibt Hermann[3]) schon einige objektive Zahlen für die Stromstärke in Ampères an, die zur Reizung eines Froschnerven genügen, aber diesen fehlen jegliche näheren Angaben über Abstand und Form der Elektroden, Dicke des Nerven usw., so daß mit ihnen nur wenig anzufangen ist. Diese Lücke versuchte auf Anregung von Prof. Cremer Spierling[4]) mit seiner Arbeit „Ein Versuch, die Erregbarkeit des Nerven absolut zu messen" auszufüllen. In dieser mißt Spierling die Elektrodenspannung bei einem Elektrodenabstand von 1 cm (Normalabstand), wenn der Nerv von einem konstanten Strom durchflossen wird, der gerade zur Reizung genügt; er findet im Mittel einen Schwellenwert von 60—100 Millivolt. Nun beschränkte sich Spierling aber nicht nur auf die Elektrodendistanz von 1 cm, sondern er machte auch einige Versuche mit einem Elektrodenabstand von 0,5 cm und 0,25 cm. Bei 0,25 cm Entfernung beträgt der Durchschnittswert der Schwellenwerte nach seinen Versuchen 200 Millivolt. Dieser Befund führt zu dem wichtigen Gesetz von der Abhängigkeit der Reizstärke von der Länge der gereizten Nervenstrecke; denn Spierlings Ergebnisse lassen erkennen, daß sich die zur Minimalzuckung erforderliche Elektrodenspannung beim Annähern der Elektroden vergrößert. Nun lassen aber Spierlings Tabellen erkennen, daß einzelne Versuche mit dem Hauptergebnis nicht übereinstimmen. Bei einigen Nerven sind nämlich

---

[1]) Contes rendus de la soc. d. biol. Bd. 67. S. 283.
[2]) Pflügers Archiv Bd. 176. S. 306.
[3]) Pflügers Archiv Bd. 127. p. 201. 1909.
[4]) Cremers Beiträge zur Physiologie. Bd. I. H. 7.

die Schwellenwerte für 1 cm und 0,25 cm Nervenstrecke von derselben Größenordnung z. B.

für 1 cm 65 Millivolt und 0,25 cm 70 MV.
„ 1 „ 72 „ „ 0,25 „ 70 „ .

Zur weiteren Aufklärung dieses Befundes wurde im hiesigen Institut Gruhl[1]) beauftragt. In zahlreichen Versuchen beschäftigt sich dieser mit der Frage der Abhängigkeit des Schwellenwertes der Elektrodenspannung von der Länge der durchflossenen Nervenstrecke.

Spierling benutzte zu seinen Versuchen Fadenelektroden, die mit dem Nerven nur eine kleine Berührungsfläche gaben, wodurch möglicherweise das Gesetz stark beeinflussende Momente vorlagen. Diesem Übelstande sollte Gruhl durch Verwendung breiter Metallelektroden abhelfen, so daß der Ein- und Austritt des Stromes in den Nerven weniger linear beschränkt ist als bei Spierling, wenn auch unzweifelhaft an der Grenze des Metalls die Stromlinien am dichtesten sind. Durch Einschalten von großen Kapazitäten schafft sich Gruhl Verhältnisse, die denen eines konstanten Stromes entsprechen, ohne durch elektrische Differenzen der Metalle besonders gestört zu werden. Das Ergebnis der Gruhlschen Untersuchungen ist, daß die Schwellenwerte, an Hand der Elektrodenspannung betrachtet, für die Entfernungen von 1 bis 10 mm ungefähr alle von derselben Größenordnung sind; d. h. mit anderen Worten, daß die Erregung, gemessen durch die Spannung, in diesem Bereich in erster Annäherung unabhängig von der Länge der durchströmten Nervenstrecke ist.

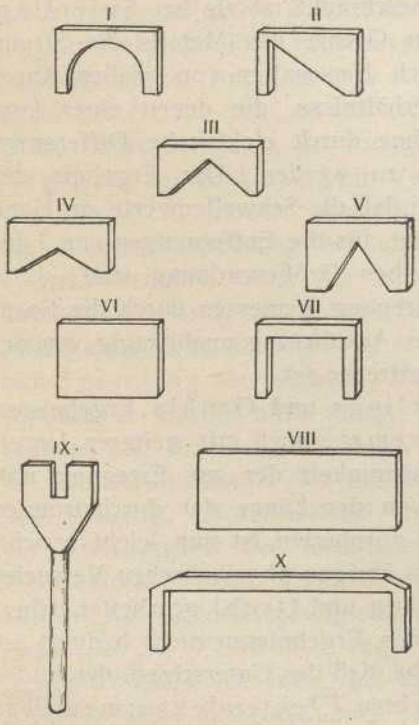
Diese Differenz von Spierlings und Gruhls Ergebnissen veranlaßten nun Herrn Prof. Cremer, mich mit weiteren Untersuchungen hinsichtlich der Abhängigkeit der zur Erregung notwendigen Elektrodenspannung von der Länge der durchströmten Nervenstrecke zu betrauen. Von vornherein ist nun leicht ersichtlich, daß durch die verschiedenen übrigen physikalischen Versuchsanordnungen, mit denen Spierling und Gruhl gearbeitet haben, ihre augenfällige Divergenz in den Ergebnissen nicht bedingt ist. Vielmehr liegt die Vermutung nahe, daß der Unterschied, der in den verschiedenen von ihnen gebrauchten Elektrodenformen liegt, für die Entscheidung der Frage maßgebend sein wird. Infolgedessen rückte auch bei meinen Versuchen die Frage der Elektroden in den Vordergrund.

[1]) Gruhl: „Beiträge zur objektiven Erregbarkeitsmessung". Ing.-D.

Die bislang gewöhnlich gebrauchten Elektroden stimmen alle darin überein, daß der Nerv an einer Stelle — möglichst Punkt oder Linie (Schneide) — von dem ganzen Strom getroffen wird, da der Nerv die einzige Verbindung zwischen den Elektroden ist. Schon bei breiteren Elektroden kann man nun, wie schon vorher erwähnt, annehmen, daß der Übergang des Stromes in den Nerven nicht in Punkten oder Linien stattfindet, sondern sich auf einer größeren Fläche vollzieht.

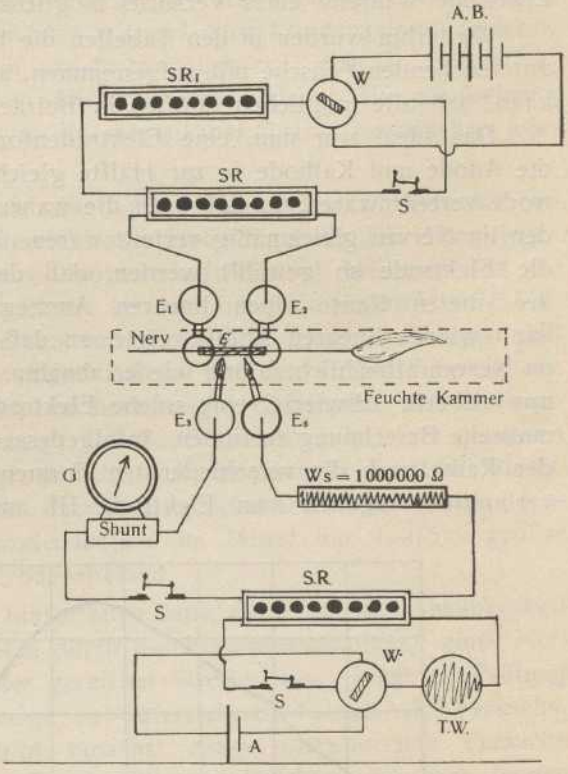
Nimmt man nun aber statt zweier Elektroden ein einziges von Strom durchflossenes Leiterstück, auf dem der Nerv für eine längere Strecke voll aufliegt, so erhält man dadurch eine Elektrodenform, die eine sehr große Übergangsfläche gewährleistet.

Diese Form der Elektroden schlägt Herr Professor Cremer vor, stetig zu nennen im Gegensatz zu den gewöhnlichen unstetigen oder, wie sie von Gruhl gebraucht wurden, halbstetigen Elektroden. Meine Untersuchungen führte ich nun mit solchen stetigen Elektroden aus. Auf der nebenstehenden Tafel I sind eine ganze Reihe der verschiedensten, von mir gebrauchten Formen in $^2/_3$ der natürlichen Größe abgebildet. Sie zerfallen in 2 Klassen; erstens die Formen I bis VII für Nervenstrecken von 0,5 bis 2 cm, und zweitens die Formen VIII für Nervenstrecken von 1 bis 4 cm und Form X besonders geeignet für eine Nervenstrecke von 0,5 bis 4 cm. Die Elektroden wurden im Institut durch Ausfeilen aus 2 mm dicken Tontellerstücken hergestellt und vor jedem Versuche in Ringerlösung nach Overton ausgekocht, damit auch eine Gewähr dafür gegeben war, daß sie während eines Versuches vollkommen mit der Lösung vollgesogen waren und keine den



Tafel I.

Stromverlauf beeinträchtigenden Luftblasen enthielten. Zum Versuch wurden die Elektroden mit den Enden in 2 Gabeln (Fig. IX) gesteckt, die auch mit Ringerlösung durchtränkt waren und ihrerseits mit dem Stiel in die engen Schenkel von U-förmig gebogenen und mit Ringerlösung angefüllten Glasröhren tauchten. In die anderen weiten Schenkel wurden unpolarisierbare Wattebauschelektroden gesteckt, die in den Nebenkreis eines Spannungsverteilers, Taf. II (bestehend aus Akkumulatorenbatterie, A. B. Widerstand, S. R. 1. Rheostat, S. R. Wippe W und Schlüssel S), eingeschaltet waren. Von der geringen Polarisierbarkeit des gebrannten Tons konnte abgesehen werden. Der Nerv lag auf der oberen, 2 mm breiten Fläche der Elektrode. Um nun die Spannungsverhältnisse an der Elektrode bei geschlossenem Reizkreis feststellen zu können, wurde durch zwei feine wagerechte Pinselelektroden, die durch Zentriertische in jedem Abstand voneinander an die Elektrode gelegt werden konnten, zu einem Meßkreis abgeleitet, der außer den Pinselelektroden noch ein Widerstand von 1 000 000 Ohm WS, eine Kompensationsvorrichtung (A, T. W, W, S, SR), einen Schlüssel S und ein Shunt G mit Spiegelgalvanometer enthielt. Die Berechnung der zum Reizen des Nerven notwendigen Spannung an der Elektrode erfolgte an Hand der Ausschläge, die durch Aichung des Galvanometers mit 10, 50 und 100 Ohm Widerstand im Rheostaten



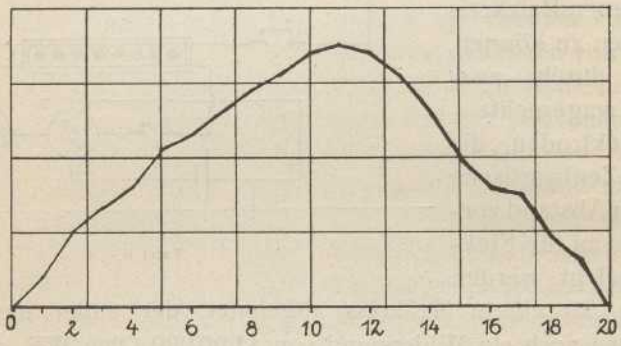
Tafel II.

der Kompensationseinrichtung erzeugt wurden. Zur Ausführung der Versuche sei noch erwähnt, daß der Schlüssel S des Galvanometerkreises solange geöffnet blieb, bis der Schwellenwert erreicht war. Dann wurde bei geschlossenem Reizkreis der Meßkreis eingeschaltet und der erzeugte Galvanometerausschlag notiert.

Gleichzeitig sei noch erwähnt, daß durch die besondere Anordnung einer feuchten Kammer ein Austrocknen von Nerv und Elektrode während eines Versuchs möglichst verhindert wurde.

Weiterhin wurden in den Tabellen die Lebendgewichte der zu untersuchenden Frösche mit aufgenommen, aus denen man ersehen kann, daß alle möglichen Größen in Betracht kamen.

Das Ideal war nun, eine Elektrodenform zu finden, bei der die Anode und Kathode je zur Hälfte gleichmäßig über die Elektrode verteilt waren, so daß auch die wahren Anoden und Kathoden im Nerven gleichmäßig verteilt waren. Zu dem Zwecke sollte die Elektrode so gewählt werden, daß der Stromverlauf längs der oberen Kante einen linearen Anstieg bis zur Mitte und dann wieder linearen Abfall zeigte, so daß auch die Stromdichte im Nerven allmählich zu und wieder abnahm. Es erwies sich jedoch nun als sehr schwierig, eine solche Elektrode allein durch mathematische Berechnung zu finden. Infolgedessen schien es mir besser, der Reihe nach die verschiedensten Formen auszuprobieren. Den verlangten Angaben kam Elektrode III am nächsten. Tafel III



Tafel III.

zeigt den Stromverlauf der Elektrode III, gemessen durch die Spannung beim Abstreichen der Elektrode mittels der Pinselelektroden des Meßkreises bei einem Pinselabstand von 2 mm. Man erkennt in der Kurve einen deutlichen An- und Abstieg. Infolgedessen war

es nun zunächst einmal von Interesse, festzustellen, wie groß überhaupt der Schwellenwert für die Reizung des Nerven mit dieser Elektrode für 2 cm Nervenstrecke ist.

Die Tabelle A, Versuchsreihe I (S. 13), gibt eine Übersicht über die Versuchswerte. Daraus ist der berechnete Durchschnitt für eine Nervenstrecke von 2 cm aufwärts 52 Millivolt und abwärts 61 Millivolt.

Wichtiger sind die Versuche, die mit Elektrode III einerseits und breiten Platinelektroden mit und ohne Kondensatoren andererseits angestellt wurden, um festzustellen, wie sich die Schwellenwerte hierbei verhalten. Die Versuchsanordnung für die Reizung mit Platinelektroden war die, wie sie bei Gruhl beschrieben worden ist.

Tabelle B, Versuchsreihe I (S. 14) zeigt das Ergebnis der Untersuchungen mit Platinelektroden und Elektrode III. Für Platinelektroden ist der Schwellenwert aufwärts 61 Millivolt und abwärts 81 MV.; für Elektrode III aufwärts 58 und abwärts 78 MV. Da die Werte fast übereinstimmend sind, so könnte man sagen, daß es bei der Reizung weniger auf die Art der Stromzuführung als, im Bereich der stetigen und halbstetigen Elektroden, auf die Spannung ankommt. Nun zeigt Tabelle B aber noch in einer gewissen Bestätigung zu Gruhl, daß die elektromotorische Kraft bei Platinelektroden und einem dazwischengeschalteten Präzisionskondensator bei 2 cm Elektrodenabstand im Mittel nur 4—15% größer ist als bei 1 cm Elektrodenabstand.

Dieser Umstand führte mich dazu, die Frage der Abhängigkeit der Erregung, gemessen durch die Elektrodenspannung eines Nerven von der Länge der gereizten Strecke, einer erneuten Prüfung mit stetigen Elektroden zu unterziehen. Tabelle A, Versuchsreihe II (S. 15), gibt zunächst einige orientierende Versuche in dieser Richtung. Durch Glimmerplättchen, die von beiden Enden zwischen Nerv und Elektrode geschoben wurden, wurde die Berührungsfläche des Nerven mit der Elektrode einmal auf 1 cm, dann auf 0,5 cm verkürzt. Zum Vergleich wurde noch die Reizung mit Platinelektroden und Präzisionskondensator herangezogen. Die Buchstaben a, b, c usw. in der Tabelle geben die Reihenfolge an, in der die einzelnen Reizungen während eines Versuches erfolgten. Der Durchschnitt von Versuch 3—5 bei Verkürzung der Nervenstrecke von 2 auf 1 cm ergibt:

	aufwärts	abwärts
bei 2 cm	48	61 MV.
„ 1 cm	43	51 „ .

Die entsprechenden Werte für Platinelektroden und dazwischen geschalteten Kondensatoren sind:

	s. ö.	s. ö.
bei 2 cm	60 (80)	79 (60)
„ 1 „	52 (53)	55 (52).

Die eingeklammerten Zahlen sind die Schwellenwerte der Öffnungszuckungen. In erster Annäherung stimmen auch hier die Werte merkwürdig überein, trotzdem durch die Ausführung der wenigen Versuche noch keine absolute Sicherheit für die Vermeidung irgendwelcher Fehler gegeben war.

Die zahlreicher angestellten Versuche bei Verkürzung von 2 cm auf 0,5 cm in der vorher beschriebenen Weise zeigen im Durchschnitt:

	aufwärts	abwärts
bei 2 cm	46 MV.	53 MV.
„ 0,5 cm	38 „	44 „ .

Die wieder zum Vergleich ausgeführten Reizungen mit Platinelektroden und Kondensator ergaben im Durchschnitt:

bei 2 cm	53 (74)	74 (52)
„ 1 „	46 (53)	53 (45).

Man kann auch hier erkennen, daß die Zahlenwerte alle ungefähr von derselben Größenordnung sind.

Es stellte sich jedoch nun bald heraus, daß diese Art der Verkürzung der Nervenstrecke für den Nerven ungünstig war. Durch das Unterschieben der Glimmerplättchen waren Verletzungen der Nerven leicht möglich, die das Ergebnis in Frage stellten. Infolgedessen ging mein Bestreben darauf hinaus, eine Art der Verkürzung der Nervenstrecken zu finden, die den Nerven vor jeder Schädigung bewahrte. Dies wurde dadurch erzielt, daß das Wirbelstück des Nerven mittels eines Fadens, der von oben durch eine kleine Öffnung in die feuchte Kammer hineinhing, an einem beweglichen Mikroskopstativ befestigt war. Durch Drehen des Triebes konnte nun das zentrale Ende des Nerven langsam und ohne Schädigung hochgezogen werden, bis die Berührungsfläche von Nerv und Elektrode die gewünschte Länge hatte, während der Muskel und das periphere Ende des Nerven fest liegen blieben. Dadurch ergab sich bei aufwärts gerichtetem Strom eine feste Anode und eine bewegliche Kathode, und beim abwärts gerichteten Strom eine bewegliche Anode und feste Kathode. Infolgedessen kamen für die

Beurteilung der Versuche hauptsächlich nur die mit abwärtsgerichtetem Strom in Betracht, trotzdem die Versuche mit aufwärtsgerichtetem Strome der Vollständigkeit halber auch ausgeführt wurden. Als Ableitungsstellen für die Pinselelektroden wurden in beiden Fällen erstens die zum Muskel gelegene Ecke der Elektrode und zweitens die Stelle der Elektrode angenommen, von der aus der Nerv frei in die Luft ragte.

In dieser Weise wurden mit Elektrode VI Versuche bei Verkürzung von 2 cm auf 1,5 und 1 cm und mit den Elektroden I, III und VII solche mit Verkürzung der Nervenstrecke von 2 cm auf 1,5 cm, 1 und 0,5 cm ausgeführt. Bei Elektrode VI konnten die Versuche nicht bis auf eine Verkürzung von 0,5 cm ausgeführt werden, da zu große Stromstärken hätten angewendet werden müssen, um die zur Reizung nötige Spannung zu erzielen. Ich füge noch hinzu, daß alle Versuche, auch die später noch zu beschreibenden, so ausgeführt wurden, daß entweder mit der längsten Strecke oder mit der kürzesten begonnen wurde. Die daraufhin folgende Verkürzung oder Verlängerung wurde mehrere Male hin und her durchgeführt, und dann von den erhaltenen Zahlen der Durchschnitt genommen. Die Dauer eines Versuches erstreckte sich oft auf 1—2 Stunden, im Verlauf derer der Nerv voll erregbar sein und bleiben mußte.

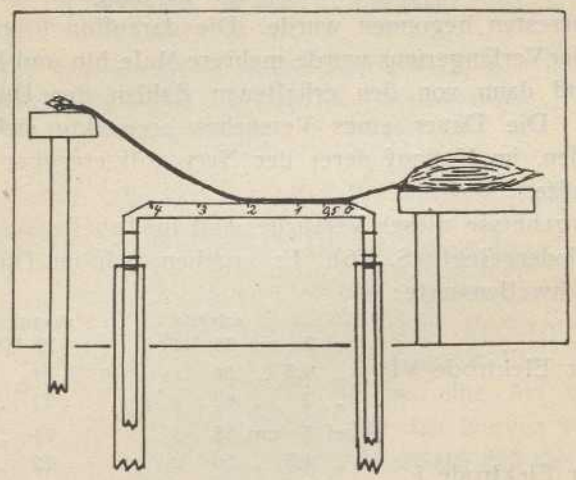
Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle B, Versuchsreihe II, niedergelegt (S. 16). Es ergaben sich im Durchschnitt folgende Schwellenwerte:

		aufwärts	abwärts
für Elektrode VI	bei 2 cm	56 MV.	72 MV.
	„ 1,5 „	56 „	71 „
	„ 1 „	62 „	72 „
für Elektrode I	bei 2 cm	58 „	75 „
	„ 1,5 „	50 „	72 „
	„ 1 „	61 „	78 „
	„ 0,5 „	61 „	69 „
für Elektrode III	bei 2 cm	54 „	64 „
	„ 1,5 „	44 „	61 „
	„ 1 „	44 „	62 „
	„ 0,5 „	47 „	71 „
für Elektrode VI	bei 2 cm	62 „	71 „
	„ 1,5 „	60 „	74 „
	„ 1 „	61 „	71 „
	„ 0,5 „	68 „	73 „ .

Schon nach diesen Versuchen kann man fast zu der Meinung berechtigt sein, daß die Länge der gereizten Nervenstrecke keinen

in die Augen springenden Einfluß auf die zur Erregung notwendige Spannung hat. Nun hatte die Anordnung für diese Versuche aber noch einen Mangel, der bald erkannt wurde. Dadurch, daß die feuchte Kammer oben eine Öffnung für den Faden erhalten hatte, mußte wieder mit der Gefahr der Austrocknung, die Zweifel an der Richtigkeit der Werte hätte aufkommen lassen, gerechnet werden. Es mußten diese Versuche also noch in einer anderen, verbesserten Form durchgeführt werden.

Zu dem Zwecke lag das Wirbelstück des Nervens auf einer Paraffinplatte, die an einem u-förmig gebogenen Glasstab befestigt war. Dieser reichte von unten nach oben in die feuchte Kammer und konnte außen durch einen Schraubentrieb auf und ab bewegt werden. Damit hob sich auch das Nervenende, und die Verkürzung der Nervenstrecke konnte ohne jede Gefahr der Vertrocknung und Zerrung vorgenommen werden (vgl. Tafel IV).



Tafel IV.

Mit dieser Anordnung wurden nun Versuche mit Elektrode VIII bei einer Streckenlänge von 4, 3, 2 und 1 cm und mit Elektrode X bei einer Streckenlänge von 4, 3, 2, 1 und 0,5 cm ausgeführt. Ich will hierbei gleich bemerken, daß in diesen Versuchsreihen nur die Werte mit abwärtsgerichteter Stromrichtung von Bedeutung sind, da die Abgangsstellen der Oberschenkeläste des Nerven bei einer gereizten Nervenstrecke über 3 cm schon in Betracht kamen und so auf die Erregbarkeit des Nerven beim Schließen des aufwärtsgerichteten Stromes einen Einfluß hätten ausüben können. In den

Tabellen C und D der Versuchsreihe II sind auch die Spannungen am Rheostaten, des Reizkreises, die den Stromstärken in der Elektrode und im Nerven entsprechen, mit aufgenommen worden. Tabelle C, Versuchsreihe II, zeigt die Ergebnisse für Elektrode VIII bei Verkürzung von 4 cm auf 3,2 und 1 cm. Tabelle D, Versuchsreihe II, die Schwellenwerte bei Verkürzung von 4 cm auf 3, 2, 1 und 0,5 cm für Elektrode X.

In Tabelle E, Versuchsreihe II, sind einige besonders bemerkenswerte Ergebnisse aus beiden Tabellen bei abwärtsgerichtetem Strome übersichtlich geordnet. Die Nummern 1—4 lassen für alle Längen dieselben Schwellenwerte erkennen. Von Nummer 5—13 kann man bei 1 cm ein deutliches Minimum erkennen, trotzdem hierbei die Werte von 2 cm, 1 cm und 0,5 cm Streckenlänge annähernd von derselben Größenordnung sind. Die Nummern 14—18 zeigen als Ergebnis ein Minimum bei 0,5 cm. Jedoch steigt auch hier die Spannung nicht proportional der Verlängerung der Nervenstrecke von 0,5 auf 2 cm. Erst jenseits 2 cm, bei 3 und 4 cm, scheint die Spannung mehr dem Verhältnis der Länge angepaßt zu sein.

Was folgt nun zusammenfassend aus allen diesen Versuchen?

Indem ich auf die theoretische Bedeutung der Zahlen ganz verzichten und erst bei späterer Gelegenheit darauf eingehen will, kann ich mit Cremer[1]), vorläufig wenigstens, das Gesetz der Streckenlänge bei der Nervenreizung so formulieren:

„Bei mittleren Streckenlängen und bei Reizung mit konstantem Strom bleibt die Elektrodenspannung, namentlich bei der Verwendung stetiger oder halbstetiger Elektroden, fast konstant oder geht durch ein flaches Minimum."

Eine theoretische Erklärung dieses eigentümlichen Gesetzes dürfte nicht ganz einfach sein. Schon Gruhl hat darauf aufmerksam gemacht, daß, wenn der Nerv als idealer Kernleiter ohne Depolarisation aufgefaßt werden kann, man sehr wohl zu einer einfacheren Deutung gelangen würde. Indessen ist die Annahme unzulässig und widerspricht den Tatsachen. Immerhin werden die Kernleitereigenschaften zur Erklärung mit herangeezogen werden müssen. Auch spielt der sogenannte Ausbreitungswiderstand in die Deutung hinein und zwar um so stärker, je unstetiger und linearer die Elektroden sind. Es soll in späteren Arbeiten des Institutes auf diese Verhältnisse näher eingegangen werden.

Abgeschlossen im Februar 1920.

[1]) Nach einem nicht gedruckten Vortrage von Cremer in der Physiologischen Gesellschaft zu Berlin. März 1920.

Versuchsreihe I.

Tabelle A.

Elektrode: Gereizte Nervenstrecke: 2 cm.

Nr.	1919 Tag des Versuches	Bezeichnung des Nerven	Stellung der Elektrode		Elektrodenspannung in Millivolt Stromrichtung		Nr.	1919 Tag des Versuches	Bezeichnung des Nerven	Stellung der Elektrode		Elektrodenspannung in Millivolt Stromrichtung	
					aufwärts	abwärts						aufwärts	abwärts
1	4. VI.	A	a	b	80	86	29	25. VI.	E	b	a	35	45
2	„	A	b	a	73	97	30	„	F	a	b	33	44
3	„	B	a	b	73	79	31	„	F	b	a	36	48
4	„	B	b	a	73	86	32	26. VI.	A	a	b	40	55
5	5. VI.	A	a	b	66	66	33	„	A	b	a	40	51
6	„	A	b	a	48	63	34	„	B	a	b	39	44
7	„	B	a	b	65	58	35	„	B	b	a	42	45
8	„	B	b	a	45	50	36	27. VI.	A	a	b	24	27
9	6. VI.	A	a	b	55	80	37	„	A	b	a	24	25
10	„	A	b	a	57	81	38	„	B	a	b	41	49
11	„	B	a	b	64	63	39	„	B	b	a	36	51
12	„	B	b	a	67	66	40	„	C	a	b	38	58
13	20. VI.	A	a	b	50	66	41	„	C	b	a	37	51
14	„	B	a	b	55	87	42	„	D	a	b	29	45
15	„	C	a	b	116	113	43	„	D	b	a	29	47
16	„	D	a	b	118	106	44	28. VI.	A	a	b	33	47
17	21. VI.	A	a	b	51	72	45	„	A	b	a	34	48
18	„	B	a	b	64	71	46	„	B	a	b	22	38
19	23. VI.	A	a	b	71	75	47	„	B	b	a	20	36
20	25. VI.	A	a	b	55	67	48	30. VI.	A	a	b	38	50
21	„	A	b	a	72	80	49	„	A	b	a	44	57
22	„	B	a	b	85	104	50	„	B	a	b	37	41
23	„	B	b	a	78	97	51	„	B	b	a	39	40
24	„	C	a	b	60	62	52	1. VII.	A	a	b	50	55
25	„	C	b	a	52	62	53	„	A	b	a	45	54
26	„	D	a	b	55	59	54	„	B	a	b	49	52
27	„	D	b	a	80	58	55	„	B	b	a	48	52
28	„	E	a	b	37	47							

Versuchsreihe I. **Tabelle B.**

Nr.	1919 Tag des Versuches	Bezeichnung des Nerven	Gewicht des Frosches	Spannung in Millivolt bei Reizung mit Platinelekroden und Kondensator								Spannung in Millivolt bei Reizung mit Platinelektroden und konst. Strom								Spannung in Millivolt bei Reizung mit Elektrode ⌃ Nervenstrecke: 2 cm	
				Nervenstrecke: 1 cm				Nervenstrecke: 2 cm				Nervenstrecke: 1 cm				Nervenstrecke: 2 cm					
				aufwärts		abwärts		aufwärts		abwärts		aufwärts		abwärts		aufwärts		abwärts			
				S.	Ö.	S.	Ö.	S.	Ö.	S.	Ö.	S.	Ö.	S.	Ö.	S.	Ö.	S.	Ö.	aufw.	abw.
1	8. VII.	A	77 g	26	(—)	50	(—)	43	(—)	40	(—)	23	(—)	54	(—)	35	(—)	50	(—)	51	37
2	„	B	77 g	35	(—)	42	(—)	30	(—)	35	(—)	25	(—)	45	(—)	32	(—)	44	(—)	32	31
3	10. VII.	A	92 g	60	(—)	77	(—)	54	(—)	68	(—)	46	(—)	74	(53)	50	(—)	76	(64)	59	67
4	„	B	92 g	49	(—)	74	(—)	60	(—)	82	(—)	36	(—)	70	(—)	60	(—)	91	(—)	58	64
5	11. VII.	A	61 g	44	(—)	91	(—)	35	(—)	77	(—)	30	(—)	81	(—)	32	(—)	67	(—)	36	20
6	„	B	61 g	63	(—)	127	(—)	52	(—)	134	(—)	66	(—)	104	(—)	64	(—)	97	(—)	49	64
7	„	C	61 g	40	(—)	62	(—)	42	(—)	66	(—)	47	(—)	34	(—)	55	(—)	48	(—)	33	51
8	17. VII.	A	58 g	87	(—)	79	(—)	113	(—)	109	(—)	126	(—)	63	(—)	123	(—)	99	(—)	72	99
9	„	B	58 g	77	(—)	63	(—)	58	(—)	80	(—)	79	(—)	54	(—)	70	(—)	75	(—)	67	91
10	18. VII.	A	42 g	50	(—)	57	(—)	50	(—)	80	(—)	50	(—)	50	(—)	55	(—)	73	(—)	45	71
11	„	B	42 g	74	(—)	60	(—)	88	(—)	80	(—)	81	(—)	55	(—)	90	(—)	84	(—)	72	102
12	19. VII.	A	42 g	63	(—)	46	(—)	32	(—)	69	(38)	62	(—)	38	(—)	48	(77)	69	(—)	47	80
13	19. VII.	B	42 g	47	(57)	47	(39)	47	(104)	97	(55)	42	(54)	51	(51)	67	(105)	104	(—)	31	77
14	„	C	44 g	82	(103)	105	(74)	14	(96)	95	(14)	38	(109)	111	(50)	32	(73)	70	(32)	59	77
15	23. VII.	A	44 g	20	(100)	120	(24)	112	(274)	264	(112)	18	(—)	74	(—)	88	(210)	214	(—)	73	105
16	24. VII.	A	53 g	79	(65)	64	(78)	80	(117)	109	(80)	92	(72)	69	(—)	90	(119)	92	(79)	80	70
17	„	B	53 g	52	(76)	78	(56)	68	(98)	84	(54)	62	(80)	80	(68)	82	(100)	100	(83)	65	114
18	25. VII	A	53 g	66	(84)	75	(69)	144	(134)	125	(139)	58	(150)	134	(60)	113	(195)	180	(110)	45	146
19	„	B	53 g	54	(74)	68	(54)	84	(128)	128	(83)	70	(86)	98	(100)	80	(140)	148	(123)	60	61
20	29. VII.	A	52 g	69	(80)	80	(70)	66	(107)	114	(66)									57	88
21	„	B	52 g	66	(73)	73	(64)	85	(96)	100	(84)									61	74
22	30. VII.	A	55 g	67	(68)	67	(67)	84	(111)	112	(84)									66	79
23	„	B	55 g	93	(80)	79	(98)	90	(112)	108	(91)									69	89
24	31. VII.	A	42 g	102	(118)	116	(105)	77	(120)	121	(77)									70	78
25	„	B	42 g	79	(129)	129	(77)	88	(83)	83	(89)									67	83
26	1. VIII.	A	43 g	64	(80)	72	(67)	80	(113)	95	(89)									60	74
27	„	B	43 g	73	(84)	70	(83)	84	(—)	119	(100)									61	62

Versuchsreihe II. Tabelle A.

Nr.	1919 Tag des Versuches	Bezeichnung des Nerven	Gewicht des Frosches in g	Spannung in Millivolt bei Reizung mit Elektrode ⊓			Spannung in Millivolt bei Reizung mit Elektrode ⊔			Spannung in Millivolt bei Reizung mit Platinelektroden und Kondensator								
				Reihenfolge	Nervenstrecke: 2 cm		Reihenfolge	Nervenstrecke: 1 cm		Reihenfolge	Nervenstrecke: 1 cm				Reihenfolge	Nervenstrecke: 2 cm			
					aufwärts	abwärts		aufwärts	abwärts		aufwärts		abwärts			aufwärts		abwärts	
1	19. IX.	A		a	106	107	b	83	106										
2	„	B		a	124	145	b	93	137										
3	20. IX.	A		a	39	71	b	37	57	c	52	(54)	56	(53)	d	48	(76)	75	(47)
4	„	B		c	56	70	d	48	58	b	57	(59)	59	(57)	a	58	(85)	85	(57)
5	22. IX.	A		b	50	42	a	43	39	c	46	(47)	49	(45)	d	74	(80)	77	(75)
					Nervenstrecke: 2 cm			Nervenstrecke: 0,5 cm											
1	23. IX.	A		c	50	51	d	55	52	b	50	(51)	50	(49)	a	50	(77)	76	(50)
2	23. IX.	B		b	72	79	a	73	77	c	63	(88)	89	(64)	d	86	(102)	101	(86)
3	24. IX.	A	82	a	75	73	b	47	52										
				c	40	48				e	42	(47)	47	(39)	d	39	(74)	74	(37)
				g	52	47	f	39	42										
4	24. IX.	B	82	d	30	46	c	29	33	a	56	(60)	59	(54)	b	52	(84)	83	(49)
				f	30	41	e	23	30										
5	25 IX.	A	72	c	44	54	d	40	50	b	47	(59)	61	(46)	a	64	(99)	98	(63)
6	25. IX.	B	72	b	50	59	a	55	65	c	45	(46)	46	(44)	d	46	(62)	62	(45)
7	26. IX.	A	77	c	34	48	a	59	55										
				d	37	46	b	50	48										
							e	35	40	f	48	(57)	56	(47)	g	59	(78)	79	(60)
8	26. IX.	B	77	c	50	65	d	41	48	b	51	(53)	52	(50)	a	64	(75)	74	(64)
				e	48	60													
9	26. IX.	C	63	a	76	59	b	37	38	e	39	(40)	40	(39)	d	48	(56)	55	(46)
				c	59	48	i	34	38	g	38	(39)	40	(39)	f	42	(51)	50	(42)
				h	47	48													
				k	30	43													
10	26. IX.	D	63	d_{I}	24	42	c_{I}	18	34	a	25	(40)	40	(28)	b	29	(54)	58	(29)
				d_{II}	22	42	c_{II}	15	33										
							e_{I}	21	30										
							e_{II}	17	32										

Versuchsreihe II.

Tabelle B.

Nr.	Tag des Versuches 1919	Bezeichnung des Nerven	Gewicht des Frosches in g	Form der Elektrode	Spannungen in Millivolt bei einer erregten Nervenstrecke von							
					aufwärts				abwärts			
					2 cm	1,5 cm	1 cm	0,5 cm	2 cm	1,5 cm	1 cm	0,5 cm
1	30. IX.	A	47		63	74	65					
2	„	B	47	„	80	77	77					
3	1. X.	A	40	„	49	50	47		60	55	54	
4	„	B	40	„	39	37	42		58	54	57	
5	„	C	37	„	43	35	47		70	64	65	
6	„	D	37	„	32	32	27		53	47	42	
7	2. X.	A	40	„	55	54	46		67	64	57	
8	6. X.	A	—	„	50	48	55		71	75	74	
9	„	B	—	„	52	55	55		76	76	78	
10	7. X.	A	—	„	67	69	70		75	72	73	
11	8. X.	A	—	„	71	87	109		98	99	112	
12	„	B	—	„	72	66	92		80	86	94	
13	10. X.	A	—	„	57	55	73		73	71	77	
14	„	B	—	„	59	48	55		66	68	63	
15	15. X.	A	65	„	43	58	65		68	72	73	
16	„	B	65	„	63	52	68		87	87	91	
17	16. X.	A	42		51	44	56	64	82	77	81	73
18	„	B	42	„	64	56	66	57	67	67	74	65
19	17. X.	A	35		56	52	49	53	68	62	67	72
20	23. X.	A	46	„	52	36	38	41	60	59	57	70
21	18. X.	A	—		77	75	73	95	75	76	77	96
22	„	B	—	„	77	63	58	40	72	72	58	57
23	21. X.	A	53	„	29	36	50	79	56	64	73	57
24	22. X.	A	46	„	64	65	61	58	82	86	77	83

Versuchsreihe II.

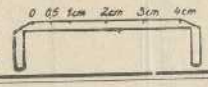
Tabelle C.

Versuche mit Elektrode: ▨

Nr.	Tag des Versuches 1919	Bezeichnung des Nerven	Alter des Nerven nach Präparation in St.	Gewicht des Frosches in g	Spannung in Volt am Rheostaten des Reizkreises								Schwellenwerte in Millivolt für eine gereizte Nervenstrecke von							
					Stromrichtung: aufwärts				Stromrichtung: abwärts				Stromrichtung: aufwärts				Stromrichtung: abwärts			
					4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	4 cm	3 cm	2 cm	1 cm
1	24. X.	A	frisch	44	2,6	2,15	2,9	—	2,6	2,82	3,46	—	118	79	62	—	112	104	74	—
2	27. X.	A	frisch	41	4,6	2,84	4,2	9,4	5,15	4,85	4,85	10,8	181	97	78	50	201	105	105	57
3	29. X.	A	frisch	45	2,15	1,65	2,45	—	2,83	2,40	2,90	2,6	86	57	47	—	113	86	56	26
4	„	B	frisch	45	5,05	5,40	4,70	6,20	3,61	3,11	2,76	13,4	212	185	89	41	137	104	48	59
5	1. XI.	A	24	43	4,6	5,30	5,0	—	2,46	2,39	9,2	23,8	175	172	96	—	95	75	160	132
6	„	B	24	43	4,55	3,30	—	—	5,35	6,60	—	—	172	100	—	—	193	197	—	—
7	3. XI.	A	frisch	105	2,99	2,81	4,5	15,6	4,55	4,82	6,14	20,5	107	84	75	91	169	148	113	119
8	4. XI.	A	12	105	1,62	1,45	2,03	6,00	1,67	1,67	2,20	7,4	83	61	50	50	85	70	55	61
9	5. XI.	A	45	105	1,55	1,55	1,87	7,1	2,5	2,50	3,85	12,5	69	58	40	47	109	93	82	84
10	„	B	50	105	2,4	1,55	1,64	3,87	1,4	1,64	2,65	12,3	94	54	34	26	62	60	58	81
11	12. XI.	A	96	98	3,59	2,74	4,34	10,43	2,04	2,45	2,91	9,85	111	75	69	53	66	70	47	50
12	„	B	24	38	5,70	5,76	6,95	15,9	10,08	9,44	10,54	17,7	179	145	108	86	311	242	162	100
13	13. XI.	A	19	80	1,17	0,81	3,27	6,94	2,00	2,33	2,59	7,45	65	38	87	58	110	107	69	63

Versuchsreihe II.

Tabelle D.

Versuche mit Elektrode: 

Nr.	Tag des Versuches 1919	Bezeichnung des Nerven	Alter des Nerven nach Präparation in Std.	Gewicht des Frosches in g	Spannung in Volt im Rheostaten des Reizkreises										Schwellenwerte in Millivolt bei einer gereizten Nervenstrecke von									
					aufwärts					abwärts					aufwärts					abwärts				
					4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	0,5 cm	4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	0,5 cm	4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	0,5 cm	4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	0,5 cm
1	25. XI.	A	24	90	0,19	0,24	0,76	0,54	1,42	0,72	0,55	0,64	1,32	3,15	41	39	81	28	39	154	87	68	70	80
2	26. XI.	A	24	91	0,10	0,17	0,60	0,48	—	0,21	0,21	0,29	0,58	—	20	26	62	26	—	46	32	31	31	—
3	„	A	26	91	0,08	0,17	0,68	0,43	0,82	0,17	0,19	0,23	0,48	1,46	16	27	72	23	22	36	32	24	26	37
4	„	B	24	91	0,14	0,29	0,68	0,35	0,79	0,17	0,17	0,23	0,48	1,47	29	52	72	19	21	34	27	25	26	37
5	9. XII.	A	24	90	0,61	1,32	1,81	2,37	6,03	1,37	1,45	1,54	2,71	6,22	128	207	186	124	155	286	225	160	139	146
6	„	A	26	90	0,66	0,92	1,14	1,71	4,45	0,81	0,83	1,13	2,02	5,90	138	145	128	93	110	168	129	118	110	150
7	„	B	24	90	0,86	1,27	1,03	1,01	2,85	0,54	0,54	0,57	1,25	3,65	183	207	117	59	72	118	89	64	68	93
8	12. XII	A	6	95	0,61	0,47	0,82	1,28	2,82	0,82	0,94	1,09	1,77	3,44	133	79	90	71	71	176	148	118	97	83
9	„	B	6	95	0,57	0,61	0,86	1,52	2,61	1,16	1,16	1,34	2,00	3,67	129	101	97	84	67	252	186	149	109	92
10	13. XII.	A	frisch	86	0,35	0,49	0,78	2,00	4,56	0,99	0,98	1,04	2,60	5,10	67	68	70	92	93	183	140	95	119	106
11	„	B	frisch	86	0,70	0,86	0,98	2,25	4,10	1,16	1,09	1,34	2,53	5,30	132	121	93	101	94	204	155	126	111	122
12	15. XII.	A	48	85	0,28	0,36	0,52	0,85	2,33	0,70	0,74	0,92	2,07	4,80	54	52	51	43	55	140	110	93	107	126
13	„	B	48	85	0,31	0,62	0,49	1,10	2,29	0,82	0,74	0,96	2,08	4,90	59	92	49	56	56	158	110	99	108	124
14	„	C	frisch	39	9,62	0,79	0,98	1,55	2,83	1,50	1,55	1,61	2,13	3,10	119	109	94	76	67	280	214	154	106	74
15	„	D	frisch	39	0,58	0,86	0,88	1,50	2,71	1,70	1,70	1,89	2,55	3,80	108	120	83	73	64	310	234	179	124	90
16	16. XII.	A	19	40	0,54	0,64	0,61	2,55	—	1,30	1,34	1,35	2,15	4,00	100	89	57	117	—	245	183	128	97	90
17	„	B	19	40	0,58	0,51	0,35	1,95	—	0,99	0,98	1,06	1,39	3,89	109	72	34	92	—	183	138	102	65	82
18	17. XII.	A	frisch	34	0,49	0,51	0,72	1,47	3,69	0,68	0,69	0,79	1,49	3,79	98	77	72	71	84	140	106	80	71	89
19	„	B	frisch	34	0,49	0,64	0,82	1,57	3,12	0,70	0,72	0,84	1,57	3,08	100	98	83	82	83	149	110	85	80	81
20	18. XII.	A	24	34	0,67	0,61	0,62	0,76	1,54	0,71	0,76	0,86	1,61	3,53	122	81	54	32	29	131	103	76	68	66
21	„	B	24	34	0,36	0,46	0,42	0,70	1,24	0,52	0,57	0,74	1,59	3,45	65	62	36	29	24	94	76	67	67	65
22	„	C	frisch	85	0,41	0,45	0,80	1,62	4,40	0,88	0,91	1,08	2,21	5,30	67	56	65	63	81	147	113	87	85	99
23	„	D	frisch	85	0,41	0,61	0,90	1,70	4,10	0,97	0,97	1,10	2,18	5,10	67	76	75	70	79	159	119	90	88	97
24	19. XII.	A	24	80	0,26	0,40	0,51	0,88	2,94	0,83	0,83	0,92	1,55	4,48	44	53	44	44	62	147	112	80	67	94
25	„	B	24	80	0,22	0,39	0,49	0,94	3,40	0,84	0,82	0,92	1,50	4,90	40	52	42	42	66	152	110	81	67	101

Versuchsreihe II.

Tabelle E.

Stromrichtung: abwärts.

Nr.	Nummer des Versuches	Schwellenwerte in Millivolt bei					
		4 cm	3 cm	2 cm	1 cm	0,5 cm	
1	8	85	70	55	61		Tabelle C
2	10	62	60	58	81		„ C
3	7	118	89	64	68	93	„ D
4	21	94	76	67	67	65	„ D
5	7	169	148	113	119		„ C
6	1	154	87	68	70	80	„ D
7	11	204	155	126	111	122	„ D
8	17	183	138	102	65	82	„ D
9	18	140	106	80	71	89	„ D
10	22	147	113	87	85	99	„ D
11	23	159	119	90	88	97	„ D
12	24	147	112	80	67	94	„ D
13	25	152	110	81	67	101	„ D
14	8	176	148	118	97	83	„ D
15	9	252	186	149	109	92	„ D
16	14	280	214	154	106	74	„ D
17	16	245	183	128	97	90	„ D
18	20	131	103	76	68	66	„ D
		164	123	95	84	93	Durchschnitt

Am Schlusse der Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Cremer für die Überweisung der Arbeit und die während der Anfertigung derselben erwiesene liebenswürdige Unterstützung auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Lebenslauf.

Ich, Fritz Walter Keil, wurde am 13. März 1893 zu Berlin geboren und bald darauf evangelisch getauft. Meinen ersten Schulunterricht empfing ich auf der 42. Gemeindeschule zu Berlin, um im Alter von 9 Jahren auf die 7. Realschule überzugehen, die ich Ostern 1908 mit der Erlangung des Berechtigungsscheins für den einjährigfreiwilligen Militärdienst verließ. Von Ostern 1908 bis 1912 besuchte ich die Luisenst. Oberrealschule, auf der ich Ostern 1912 das Maturitätsexamen bestand. Von Ostern 1912 an studierte ich an der Tierärztlichen Hochschule Berlin. Januar 1914 bestand ich die naturwissenschaftliche Prüfung, Ostern 1916 das Staatsexamen, beides in Berlin. Die Approbation erfolgte am 25. März 1916.

August 1914 trat ich bei der Ers.-Abtlg. 1. G.-F.-A.-Regt. als Kriegsfreiwilliger ein und blieb im Militärverhältnis als Veterinär d. Res. bis zum Dezember 1918. Nach der Entlassung nahm ich eine Assistentenstelle am Physiologischen Institut an, in der ich mich jetzt noch befinde.

846000000559015

Freie Universität Berlin