

DER ERREGUNGSVORGANG BEI NIT

Von **KARL UMRAT**

(Aus dem Zoologischen Institut der U

Mit 12 Textfiguren

Eingegangen am 12. April

Im folgenden will ich über meine im
Untersuchungen über den Erregungsvorgang
durch meine seinerzeitige Arbeit über den
und bezüglich der Erregungsleitung berichtet
damals als Leitungszeit aufgefaßt habe, jetzt m
hat nachweisen lassen. Bezüglich der Methodi
(27) und auf die über Plasmalemmabbildung (2
mir angewandte, in mancher Beziehung v
beschrieben ist, verweisen. Ich habe also im al
die mit 0,1 n KCl gefüllt waren und 4—30 μ ä
hatten, in eine Internodialzelle von *Nitella* eing
Spannungen mit ein oder zwei Lindemannele
Reize wurden meist Öffnungsinduktionsschläge
durch von außen anliegende Platinelektrode
Induktorien waren nach Strommengen geeicht,
durch Veränderung des Widerstandes im P
durch größeren Rollenabstand hergestellt. J
Platinelektrode eingestochen und als Reizelekt
eines schwachen polarisierenden Stromes oder z
Oxydationspotentials verwendet. Eine solche
gestellt, indem ich einen Platindraht von 30 μ
Glaskanüle so eingeschmolzen habe, daß eine
ragte. Diese Spitze läßt sich, wenn abgebroc
erneuern, indem man das noch hervorragend
schneidet und das Glas an einer Mikroflamm
alle Elektroden von oben in die Zellen eingestoc

die beim Einschmelzen des Platindrahtes entsteht, die Beobachtung der Platinspitze beim Einstich verhindert. Bei einiger Übung ist es aber doch leicht, eine solche Elektrode in eine große Internodialzelle einzustecken und den Druck beim Einstich so zu bemessen, daß die ganze Platinspitze in die Zelle rutscht und die gegen das Platin spitz zulaufende Glasperle einen guten Abschluß mit der Zellwand bildet. Auf einzelne weitere methodische Fragen, insbesondere auf die Viskositätsmessung, werde ich noch im folgenden eingehen.

Erregungsleitung

Wie ich schon seinerzeit ausgeführt habe (27), nimmt eine in das Protoplasma einer *Nitella*-Zelle eingestochene 0,1 n KCl-Elektrode gegenüber einer ebensolchen in Wasser etwa $-0,1$ bis $0,15$ Volt an, worauf auch eine eventuelle Membranbildung an der Elektrode, wenn es dabei nur nicht zu einer Abkapselung derselben kommt, keinen merklichen Einfluß hat (28). Dieses Potential hat seinen Sitz im Plasmalemma, das heißt an der selektiv kationenpermeablen Grenzschiebt zwischen Protoplasma und Außenmedium, in diesem Fall Wasser. Wird durch irgendeinen Reiz ein Erregungsvorgang ausgelöst, der auch an dem noch genauer zu beschreibenden Strömungsstillstand kenntlich ist, so geht dieses Plasmalemmapotential vorübergehend, eventuell bis auf Null, zurück, was man bei der hier angewandten Art der Ableitung als Positivitätswelle oder allgemeiner als Aktionsstrom bezeichnen kann. Registriert man die Aktionsströme von zwei 1—2 cm weit voneinander, in eine in Wasser liegende *Nitella*-Internodialzelle, eingestochenen Elektroden, so findet man dieselben vollkommen oder nahezu gleich und gleichzeitig. Dasselbe gilt von der direkten potentialherabsetzenden Wirkung eines Reizes, die ein Ausdruck dessen ist, was ich als Latenzvorgang bezeichnen will, und welche besonders dann leicht zu beobachten ist, wenn der Reiz zu schwach ist um einen Erregungsvorgang auszulösen. Ich habe auch dies schon kurz erwähnt und durch einige Kurven illustriert (28, Fig. 3); auch die Fig. 1, 3, 4 und 5 dieser Arbeit zeigen die besprochenen Erscheinungen. Die Erklärung ist jedenfalls darin zu suchen, daß der Widerstand des Plasmalemmas groß gegenüber dem des Protoplasmas und gegenüber dem der Umgebungsflüssigkeit ist. Daher kann, wenn das Plasmalemmapotential durch einen Reiz oder auch durch den Aktionsstrom herabgesetzt wird, dieser Einfluß nicht auf eine Stelle lokalisiert sein, sondern er muß sich mit fast unverminderter Intensität über die ganze

Zelle erstrecken. Im Verhältnis zu anderen Versuchen große Unterschiede zwischen den Potentialänderungen an zwei weit auseinanderliegenden Stellen habe ich erhalten, als ich den Reizstrom durch eine eingestochene Platinelektrode zuführte und eine Ableitungselektrode in nächster Nähe der Reizelektrode, die zweite 2 cm weiter eingestochen hatte. In Fig. 2 sind Teile aus den in diesem Versuch registrierten Kurven wiedergegeben.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn sich eine *Nitella*-Zelle nicht in Wasser, sondern in Luft befindet. Die Zelle ist so nur mehr mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt. Da der Widerstand innerhalb der Wasserschicht offenbar viel größer ist als der zwischen ihr und dem Protoplasma und da dieses, wegen seines relativ geringen Widerstandes,

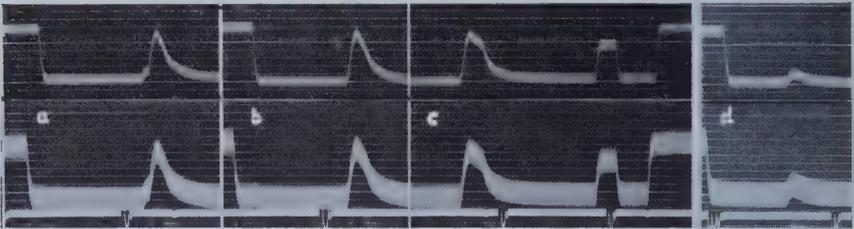


Fig. 1. 13. VI. 31. In eine Internodialzelle wurden um 17^h10 zwei 0,1 n KCl-Elektroden eingestochen; die, deren Spannung unten registriert ist, über der Reizkathode, die, deren Spannung oben registriert ist, 1,01 cm von jener und von der direkt gereizten Strecke. Die als Reize dienenden Öffnungsinduktionsschläge wurden durch Platinelektroden, welchen die Zelle auflag, zugeführt. Zu Beginn von a, b und d und zu Ende von c sind die Nullstellungen der Elektrometer verzeichnet. a 17^h44 Reizstärke 1, Latenzvorgang und Aktionsstrom. b 17^h49 Reizstärke 1,5, Aktionsstrom. c Reizstärke 2,4, Aktionsstrom, dann Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. d 18^h11 Reizstärke 0,8 Latenzvorgang, keine Erregung. Zeitmarken 10 Sekunden. 23° C.

überall nahezu dasselbe Potential hat, ist das Potential der dünnen Wasserhülle an jeder Stelle gleich dem des Protoplasmas verändert um den Potentialsprung im Plasmalemma an dieser Stelle. Der Aktionsstrom äußert sich daher durch eine Potentialänderung der Wasserhülle an der Stelle an welcher er gerade abläuft und kann durch außen angelegte Elektroden registriert werden. Taucht die Zelle noch mit einem Ende in Wasser, so verändert sich das Potential zwischen dem Protoplasma und diesem Wasser, wenn der Aktionsstrom die eingetauchte Stelle erreicht. Taucht aber erst die benachbarte Internodialzelle in Wasser, so ist eine Potentialänderung auch zwischen dem Protoplasma der ersten Zelle

und dem Wasser nicht zu erwarten, denn der Aktionsstrom dürfte die Flächen mit denen zwei Zellen zusammenstoßen ebensowenig erreichen wie ein mit 0,1 n KCl in Berührung stehendes Gebiet der Zelloberfläche.

Die *Nitella*-Zellen vertragen einen Luftaufenthalt nur schlecht; nach einiger Zeit können spontane Aktionsströme auftreten, nach längerer Zeit geht die Erregbarkeit verloren. Spontane, rhythmische Potentialschwankungen in feuchter Luft hat schon Auger beobachtet (1). Da sie durch elektrische Reize unterdrückt werden, hielt er sie nicht für Aktionsströme. Soweit es sich nach der kurzen Mitteilung beurteilen läßt, scheint mir dieses Argument nicht beweisend, da elektrische Reize Erregungsvorgänge auslösen können, deren Refraktärstadien dann spon-

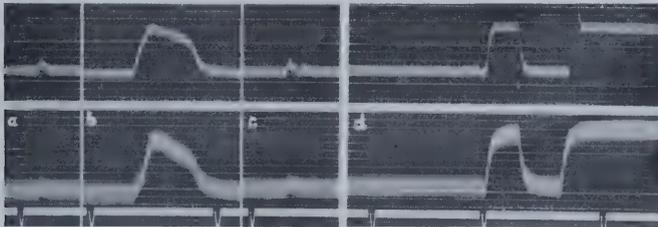


Fig. 2. 4. V. 31. In eine Internodialzelle wurden um 8^h20 eine Platinelektrode als Reizanode und zwei 0,1 n KCl-Elektroden eingestochen, die eine, deren Spannung oben registriert ist, in nächster Nähe der Reizelektrode, die andere, deren Spannung unten registriert ist, 2,01 cm davon entfernt. a 18^h02 Reiz konstante Spannung von +1,05 Volt an der eingestochenen Platinelektrode, keine Erregung. b 18^h10 Reiz 1,18 Volt, Erregung, unten vor dem Aktionsstrom der Latenzvorgang deutlich kenntlich, oben größer und daher vom Aktionsstrom weniger abgesetzt. c 18^h16 Reiz 1,12 Volt, keine Erregung, d Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarken für beide Kurven; Nullstellung der Elektrometer. Zeitmarken 10 Sekunden. 17,5° C.

tane Erregungsvorgänge unterdrücken. Ich habe, um die Schädigung durch den Luftaufenthalt möglichst zu verringern, die Internodialzellen nur für die kurze Zeit der Versuche mit dem einen Ende auf die in Luft befindlichen Reizelektroden gelegt, so daß sich noch eine genügende Strecke in Luft befand um die beiden Ableitungselektroden für die zwei Elektrometer im Abstand von einigen mm voneinander aufzusetzen. Das andere Zellende oder die benachbarte Internodialzelle tauchte in das Wasser, in dem sich die große, geerdete Elektrode beider Elektrometer befand. Als Elektroden dienten chlorierte Silberdrähte, die mit einer Agarschicht überzogen waren.

Bei diesen Versuchen mit in Luft befindlichen Internodialzellen zeigte sich nach wirksamen Reizen immer Erregungsleitung mit leicht meßbarer Geschwindigkeit, indem der Aktionsstrom, jetzt, bei der Ableitung von außen als Negativitätswelle, zuerst die reiznähere, dann die reizfernere Elektrode erreichte. Mitunter war noch eine zweite, positive Phase deutlich, die an beiden Elektrometern gleichzeitig registriert wurde und anzeigte, daß der Erregungsvorgang das in Wasser tauchende Zellende erreichte. Um die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit vom äußeren Widerstand, d. h. von der der Zelle außen anhaftenden Wasserschicht zu untersuchen, wurde der Zelle in einzelnen Versuchen zwischen den beiden Ableitungselektroden ein Streifen feuchten Filterpapiere so aufgelegt, daß er keine der beiden berührte. In der Breite übertraf das Filterpapier die Zelle meist ein wenig. In der folgenden Zusammenstellung der Leitungsgeschwindigkeiten sind diejenigen aus Versuchen mit aufgelegtem Filterpapier durch Kursivdruck gekennzeichnet. Wenn noch die Leitungsgeschwindigkeit zwischen der zweiten Ableitungselektrode und dem in Wasser tauchenden Teil der Zelle bestimmt werden konnte, ist diese in einer zweiten Zeile, unter dem anderen Wert angegeben.

Ein flüchtiger Blick auf diese Zusammenstellung mag den Eindruck erwecken, daß, wenigstens in vielen Fällen, die Leitungsgeschwindigkeit durch das Auflegen von feuchtem Filterpapier erhöht wird. Zunächst muß es aber auffallen, daß in eineiigen Fällen, in denen ∞ verzeichnet ist, die Aktionsströme an beiden Ableitungsstellen gleichzeitig und, wie ich hinzufügen kann, in gleicher Form auftreten. In dem Versuch vom 29. VII. sind gerade in diesen beiden Fällen die Leitungsgeschwindigkeiten in der anschließenden Strecke besonders gering. Ich glaube dies muß dahin gedeutet werden, daß die durch das feuchte Filterpapier zwischen den Ableitungselektroden gebildete Wasserbrücke diese beiden auf dasselbe elektrische Potential brachte, so daß der Beginn des Aktionsstroms auch von der zweiten Ableitungselektrode registriert wurde, sobald der Erregungsvorgang die erste erreichte und lange ehe er bei der zweiten ankam. Ich glaube also, daß die Leitungsgeschwindigkeiten ∞ hier nur vorgetäuscht sind, und daß diese Fälle somit auszuschalten sind. Von den restlichen durch Kursivdruck hervorgehobenen Leitungsgeschwindigkeiten sind über die Hälfte mehr oder weniger deutlich größer als die vorher oder nachher ohne feuchtes Filterpapier bestimmten. Dies könnte daher rühren, daß der im Fall des aufliegenden Filterpapiers geringere äußere Widerstand den Aktionsstrom als Reiz für die noch unerregte Nachbarstelle wirksamer macht. Da der Aufenthalt in Luft die *Nitella-*

Zelle beträchtlich schädigt, ist es aber auch möglich, daß das feuchte Filterpapier nur diese schädigende Wirkung vermindert. Für diese zweite Möglichkeit spricht insbesondere der Versuch vom 29. VII. In denjenigen Fällen, in denen durch das zwischen den Ableitungselektroden aufliegende feuchte Filterpapier die Leitungsgeschwindigkeit erhöht wurde, geschah dies nicht nur in dieser Strecke, sondern auch zwischen der zweiten Ableitungselektrode und der Stelle an welcher die Zelle ins Wasser tauchte. Hier wurde der außen anliegende Widerstand nicht verringert, eine geringere Schädigung der Nachbarstelle mag aber günstig gewirkt haben, da sich solche Schädigungen wohl über die Zelle weiter ausbreiten.

Datum	Leitungs- weg cm	Temp. ° C	Leitungsgeschwindigkeit cm sek ⁻¹
16. VI. 1931	0,7		0,32; 1,23; 0,60; 0,92
23. VII. 1931	0,9		0,17
23. VII.a 1931	0,6		0,24
24. VII. 1931	0,5	22,5	0,14; 0,50; 0,38
24. VII.a 1931	0,5	22,5	0,47
26. VII. 1931	0,6	23,5	0,24; 0,67; 1,00
26. VII.a 1931	0,6	22,5	0,30; ∞ ; ∞
29. VII. 1931	0,6	22,5	0,35; ∞ ; 0,55; ∞ ; 0,60; 0,30; 0,46
	1,2		0,47; 0,24; 0,67; 0,38; 0,86; 0,53; 0,59
30. VII. 1931	0,9	22,5	0,59; 2,37; 0,26; 0,98
	1,2		0,55; 0,58; 0,46; 0,45
30. VII.a 1931	0,37	22	0,39; ∞ ; 0,56
1. VIII. 1931	0,75	23,5	2,30; ∞ ; 1,70; ∞ ; ∞ ; 1,41; 0,95; 0,77; 1,78; 0,52

Zusammenfassend kann man sagen, daß an einer in Wasser liegenden *Nitella*-Zelle der Aktionsstrom an allen Stellen des Plasmalemmas praktisch gleichzeitig abläuft, meine früher aus Latenzzeitbestimmungen abgeleiteten Leitungsgeschwindigkeiten (27) also irrtümlich berechnet sind, daß aber an in Luft befindlichen Internodialzellen Erregungsleitung mit 2,3 bis 0,3 cm sek⁻¹ zu beobachten ist. Die Anstiegszeit des Aktionsstroms beträgt nach Ausmessungen vieler Kurven von 14 verschiedenen Zellen bei im Mittel 17° C $1,29 \pm 0,04$ (wahrscheinlicher Fehler) sek, in genügender Übereinstimmung mit dem seinerzeit (27) für 24° C angegebenen Wert von $1,1 \pm 0,1$ sek. Der Aktionsstrom hat also bei der Erregungsleitung eine Anstiegslänge von 0,36 bis 2,8 cm, d. h. eine solche Strecke hat, bei Ableitung von außen, zunehmendes negatives Potential. Wie

aus einer Zusammenstellung bei Brücke (6) ersichtlich, liegt die Anstiegslänge bei den verschiedensten bisher untersuchten tierischen und pflanzlichen erregungsleitenden Systemen zwischen 10 und 0,3, meist aber zwischen 3 und 0,3 cm. Diese geringe Variabilität der Anstiegslänge ist auffällig, wenn man bedenkt, daß die dazugehörigen Leitungsgeschwindigkeiten zwischen $0,16$ und 5300 cmsek^{-1} liegen. Wenn die Leitungsgeschwindigkeiten von den, in den verschiedenen Fällen sehr verschiedenen, den Zellen außen anliegenden Widerständen abhängen würden, wäre eine derartige Gesetzmäßigkeit schwer vorstellbar. Aus diesen und den oben angeführten Gründen halte ich es für wahrscheinlich, daß die Erregungsleitung nicht durch Reizung der noch unerregten Stellen durch den Aktionsstrom zustande kommt, sondern, daß sie durch eine chemische Reaktion im Plasmalemma bedingt wird. Bei sehr geringem äußerem Widerstand, wenn die Zelle z. B. in Wasser liegt, scheint allerdings der Aktionsstrom irgendeiner Stelle den Erregungsvorgang im ganzen Plasmalemma gleichzeitig auszulösen, wenn nicht schon, aus demselben Grund, der Reiz selbst das ganze Plasmalemma gleichzeitig erregt.

Von Blinks, Harris und Osterhout (4) wurde für die Leitungsgeschwindigkeit bei *Nitella* 1—2 cm angegeben; ich weiß nicht, ob sich die Leitungsstrecke bei diesen Versuchen ganz oder nur teilweise in Vaseline befand. Im letzteren Fall könnte der Wert dadurch, daß sich Teile der Leitungsstrecke in Wasser befanden, erhöht sein. Ähnliches gilt für die Angaben von Auger (1a), Leitungsgeschwindigkeit im Mittel 1 cmsek^{-1} , Anstiegszeit des Aktionsstroms 1—6 sek. Auch an meinen Kurven von in Luft befindlichen Zellen erscheint die Anstiegszeit mitunter länger und die Aktionsströme erscheinen weniger scharf abgesetzt; dies offenbar, da die Ableitung nicht wirklich nur von einer Stelle und da der Aktionsstrom die verschiedenen Stellen nacheinander erreicht.

Erregungsauslösung und Latenz

Der Einfluß verschiedener KCl-Konzentrationen in der Außenlösung auf das elektrische Potential von *Nitella*-Zellen ist, wie schon seinerzeit beschrieben (27, S. 586f.), so wie er bei selektiv kationen-permeablem Plasmalemma und $0,1 \text{ n K}$ als wesentlichem Kationengehalt des Protoplasmas zu erwarten wäre. Ich habe auch damals schon erwähnt, daß Erregungsvorgänge ausgelöst werden, wenn das die Zelle umgebende Wasser durch eine KCl-Lösung von $0,001$ bis $0,005 \text{ Mol}$ ersetzt wird. In Fig. 3 gebe ich eine Kurve wieder, aus der man ersieht, wie bei Ersatz

des die Zelle umgebenden Wassers durch 0,01 Mol KCl ein Erregungsvorgang ausgelöst wird und das Plasmalemmpotential zurückgeht. Solange die Zelle noch in dieser Lösung verblieb, hatte das Plasmalemmpotential den in 3d ersichtlichen, stark reduzierten Wert und Erregungsvorgänge waren auch durch starke elektrische Reize nicht auslösbar. Erst nach Ersatz der KCl-Lösung durch Kulturwasser kehrte mit dem Wiederanstieg des Plasmalemmpotentials die Erregbarkeit wieder. 0,005 Mol KCl setzte, wie zu erwarten, das Potential viel weniger herab und die Erregbarkeit blieb über die ganze Versuchsdauer erhalten, wobei das Ausmaß der Aktionsströme natürlich reduziert war.

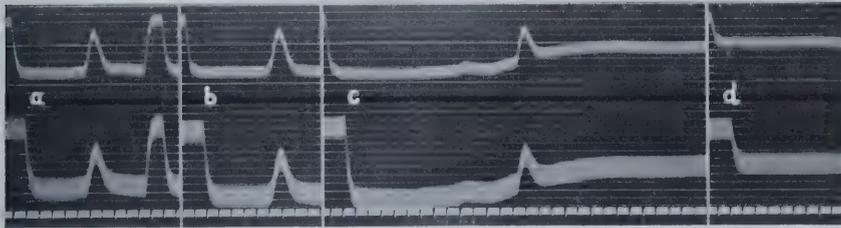


Fig. 3. 8. VIII. 31. In eine Internodialzelle wurden um 17^h05 zwei 0,1 n KCl-Elektroden eingestochen, die, deren Spannung unten registriert ist, 0,16 cm von der Reizkathode, die, deren Spannung oben registriert ist, um 0,75 cm weiter. Die als Reize dienenden Öffnungsinduktionsschläge wurden durch Platinelektroden, welchen die Zelle auflag, zugeführt. Zu Beginn jeder Aufnahme sind die Nullstellungen der Elektrometer verzeichnet. a 17^h42 Reizstärke 1,9, Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. b 17^h53 Reizstärke 1,0. c Das Wasser wurde durch 0,01 n KCl ersetzt, kein elektrischer Reiz. d 18^h10. Keine Plasmaströmung seitdem sich die Zelle in der KCl-Lösung befand. Reizstärke 2,5; später auch Reizstärke 10 unwirksam. Zeitmarken Sekunden. 24,5° C.

Auch Lösungen mit genügend alkalischer Reaktion scheinen erregungsauslösend zu wirken. Wenigstens habe ich gelegentlich der Untersuchung über die Plasmalemmabildung (28) gesehen, daß die Annäherung einer mit 0,1 n KCl + 0,5 Mol K_2HPO_4 gefüllten Elektrode die Zelle erregte. Einen stärkeren Reiz bedingte die Annäherung einer mit 0,1 n KCl + 0,5 n K_2CO_3 gefüllten Elektrode; siehe (28) Fig. 1. Am stärksten erregungsauslösend war die Annäherung einer Elektrode, die 0,1 n KOH enthielt. Auch wenn diese KOH enthaltenden Elektroden sehr feine Spitzen von 4–12 μ äußerem Durchmesser hatten, lösten sie nach dem Einstich meist rhythmische Erregungsvorgänge aus, was sonst nur sehr grobe Elektroden von 25–50 μ Spitzendurchmesser mitunter tun, wenn

sie beim Einstich das Plasmalemma besonders weit aufreißen. In dem in Fig. 4 wiedergegebenen Versuch war zwar auch eine der Elektroden mit $0,1\text{ n KCl} + 0,1\text{ n KOH}$ gefüllt, da die Elektroden aber schon lange eingestochen waren, war diese Elektrode durch neu gebildetes Plasmalemma dicht verschlossen, so daß sie selbst nicht mehr als Reiz wirkte. Fig. 4b zeigt die Wirkung eines Tropfens $0,1\text{ n KOH}$ der in das die Zelle umgebende Wasser, in die Nähe derjenigen Ableitungselektrode gebracht wurde, deren Potential unten registriert ist. Man sieht, daß während des starken, an beiden Elektroden annähernd gleichen Potentialrückganges zwei Aktionsströme auftraten. Nach dem Auswaschen des Kaliumhydroxyds

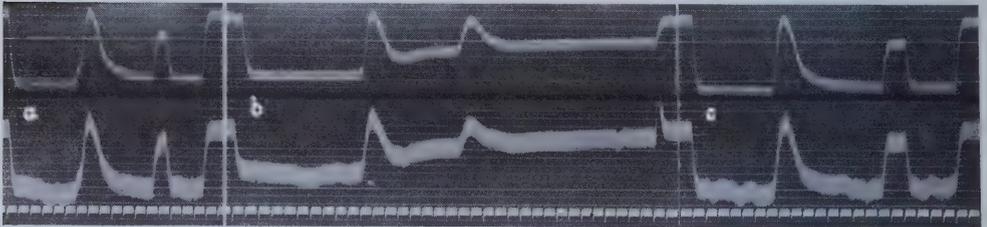


Fig. 4. In eine Internodialzelle wurden am 1. IX. 31 um $18^{\text{h}50}$ zwei schon einmal kurz gebrauchte Elektroden eingestochen. Die, deren Spannung oben registriert ist, enthielt $0,1\text{ n KCl}$ und war $0,37\text{ cm}$ von der Reizkathode entfernt, die, deren Spannung unten registriert ist, enthielt $0,1\text{ n KCl} + 0,1\text{ n KOH}$ und war um $0,81\text{ cm}$ weiter entfernt eingestochen. Außen anliegende Platinelektroden dienten zur Reizung durch Öffnungsinduktionsschläge. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme sind die Nullagen der Elektrometer verzeichnet. a $4. IX. 16^{\text{h}20}$. Reizstärke $2,4$, Eichung $0,1\text{ Volt}$. Um $16^{\text{h}43}$ war Reizstärke $1,9$ unwirksam. b $17^{\text{h}08}$. Nahe der unten registrierten Elektrode wurde ein Tropfen $0,1\text{ n KOH}$ dem die Zelle umgebenden Wasser zugesetzt; hierdurch wurden zwei Erregungsvorgänge ausgelöst; Potentialrückgang an beiden Elektroden sehr ähnlich. c $18^{\text{h}18}$. Reizstärke $2,9$, Eichung $+ 0,1\text{ Volt}$, zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. Zeitmarken Sekunden. Die Unglätte der unteren Kurve ist durch starke Plasmalemma-bildung in der $0,1\text{ n KCl} + 0,1\text{ n KOH}$ -Elektrode und dadurch hervorgebrachten hohen Widerstand derselben bedingt.

erholte sich die Zelle wieder, wie aus Fig. 4c zu ersehen. Die besprochenen Erregungsvorgänge sind nicht nur von Aktionsströmen, sondern auch von typischen Strömungsstillständen begleitet.

Die Erregungsauslösung beim Verbringen der Zellen in Zuckerlösungen und eventuell beim Rückverbringen in Wasser hat Hörmann (13) nach den Strömungsstillständen beschrieben und ich habe die entsprechenden Aktionsströme verzeichnet (27). Dasselbe gilt für Kältereize,

für die Fig. 11i noch ein Beispiel gibt. Auch Äthylalkohol in genügender Konzentration wirkt zunächst erregungsauslösend; erst später stellt sich die narkotische Wirkung ein.

In den genannten Fällen ist oft und insbesondere wenn der Reiz schwach ist, vor dem Aktionsstrom ein geringer Rückgang des Plasmalemmopotentials zu beobachten. Dies kommt zum Teil daher, daß der Reiz, der eine Abnahme des Plasmalemmopotentials bewirkt, den Erregungsvorgang erst nach einer gewissen Einwirkungszeit auslöst, die um so länger ist, je schwächer der Reiz ist. Wie insbesondere gewisse elektrische Reize zeigen, reicht dies aber zur Erklärung der Verhältnisse nicht aus. Ein Öffnungsinduktionsschlag, wie ich ihn in der Regel angewandt habe, dauert nur wenige Tausendstel einer Sekunde und doch zeigt Fig. 1a etwa durch eine Sekunde vor dem eigentlichen Aktionsstrom einen Rückgang des Plasmalemmopotentials, der, wie Fig. 1d zeigt, auch nach Reizen auftritt, die etwas zu schwach sind um einen Erregungsvorgang auszulösen. Bei stärkeren Reizen, Fig. 1b und c, tritt der Aktionsstrom unmittelbar, ohne erkennbare Latenzzeit auf. Daß es sich bei den aus den Kurven ersichtlichen Latenzzeiten um wahre Latenzen und nicht, wie ich ursprünglich annahm (27), um Leitungszeiten handelt, zeigt am besten Fig. 1a, da hier die eine Ableitungselektrode unmittelbar über der Reizkathode, die andere mehr als 1 cm weit davon, außerhalb der Reizelektroden eingestochen war und somit eine eventuelle Leitungszeit auf den beiden übereinander registrierten Kurven von ganz verschiedenem Betrag hätte sein müssen. Daß es sich bei dem Potentialrückgang, wie er in Fig. 1d und in 1a vor dem Aktionsstrom zu erkennen ist, nicht etwa um eine direkte Einwirkung des Reizstromes auf die Ableitungselektroden handelt, geht daraus hervor, daß die Erscheinung unverändert bleibt, wenn Anode und Kathode vertauscht werden. Um mich leichter ausdrücken zu können, will ich den Vorgang der sich zwischen Reiz und Aktionsstrom, also auch zwischen Reiz und Erregungsvorgang einschleibt, als Latenzvorgang bezeichnen. Als Beweis für das Vorkommen eines solchen Vorganges sehe ich nur die Latenzzeit zwischen dem Ende eines schwachen Reizes und dem Beginn des Aktionsstromes an. Ein Zusammenhang des Latenzvorganges mit dem Potentialrückgang in dieser Zeit dürfte wenigstens insoweit bestehen, daß bei gleichartigen, nur verschieden starken Reizen ein stärkerer Potentialrückgang auf einen stärkeren Latenzvorgang schließen läßt. Genaueres läßt sich über diesen Zusammenhang, der recht kompliziert sein mag, wohl noch nicht sagen. Im Gegensatz zum Aktionsstrom, nimmt der Latenzvorgang mit zunehmender Reiz-



stärke zu. Er scheint vom physiologischen Zustand der Zelle abhängig, denn eine Reihe rasch aufeinanderfolgender unterschwelliger Reize reduziert den Latenzvorgang und setzt die Erregbarkeit herab, wobei wahrscheinlich das letztere wenigstens zum Teil Folge des ersteren ist.

Der Einstich einer Elektrode mit $4-15\mu$ äußerem Spitzendurchmesser löst, als mechanischer Reiz, meist einen Erregungsvorgang ohne merkliche Latenz aus. Im absoluten Refraktärstadium löst natürlich auch ein Einstich keinen Aktionsstrom aus, aber er wirkt meist auch nicht als Dauerreiz, so daß einem im absoluten Refraktärstadium erfolgten Einstich auch nach Ablauf desselben späterhin meist kein Erregungs-

Fig. 5. 9. XII. 31. In eine Internodialzelle wurde um $16^{\text{h}}00$ eine $0,1\text{ n KCl}$ -Elektrode eingestochen. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme sind die Nullstellungen der Elektrometer verzeichnet. Gegen Ende jeder Aufnahme eine Eichung von $0,1\text{ Volt}$, die auch Koinzidenzen für beide Kurven abgibt. a $16^{\text{h}}29$. Durch der Zelle außen anliegende Platinelektroden wurde mit Reizstärke $3,7$ gereizt und nach $19,1\text{ sek}$ die zweite Ableitungselektrode, deren Spitze sich bis dahin außerhalb der Zelle im Wasser befand, eingestochen. Der Einstich löst, weil im relativen Refraktärstadium der vorhergehenden Erregung, erst nach einer Latenz von etwa $0,8\text{ sek}$ einen Erregungsvorgang mit reduziertem Aktionsstrom aus. b $17^{\text{h}}18$. Reizstärke $3,7$, nach $15,2\text{ sek}$ Reizstärke $6,9$. Es läßt sich nicht sicher erkennen, ob der zweite Reiz nur einen Latenzvorgang oder auch einen diesem aufgesetzten kleinen Aktionsstrom, also einen Erregungsvorgang, ausgelöst hat. c $17^{\text{h}}44$. Ähnlich wie b, aber Reizabstand $18,0\text{ sek}$; jetzt ist der durch den zweiten Reiz ausgelöste, allerdings vom Latenzvorgang nicht deutlich abgesetzte Aktionsstrom sicher zu erkennen. d $18^{\text{h}}05$. Ähnlich c, Reizabstand $18,4\text{ sek}$, Reizstärke des zweiten Reizes aber nur $5,0$, daher deutliche Latenz von etwa $0,7\text{ sek}$, wodurch der Aktionsstrom vom Latenzvorgang deutlich abgesetzt ist. Nach der Latenzzeit beurteilt ist der in a verzeichnete Einstich ein schwächerer Reiz als ein Induktionsstrom von Reizstärke $5,0$. Da Reizstärke 3 etwa den Schwellenreiz außerhalb des Refraktärstadiums darstellt, ist dieser Einstich ein Reiz von etwa $1,7$ facher Schwellenstärke. Zeitmarken Sekunden (im ersten Teil von a nachträglich eingetragen). 16° C .

vorgang mehr folgt. Im relativen Refraktärstadium bedingt ein Einstich mit einer derartigen Elektrode meist einen Erregungsvorgang mit gut meßbarer Latenzzeit, siehe in (28) die Fig. 1. Da die Latenzzeit von der Reizstärke abhängt, bot sich hier die Gelegenheit den mechanischen Reiz des Einstiches mit elektrischen Reizen zu vergleichen. Ich habe mich in einer größeren Anzahl von Versuchen bemüht, im relativen Refraktärstadium eines elektrisch ausgelösten Erregungsvorgangs eine zweite Elektrode einzustechen und habe dann, nach einer gewissen Erholungszeit, mit zwei elektrischen Reizen in demselben Zeitintervall diejenige Reizstärke des zweiten bestimmt, die eine Latenzzeit von ähnlicher Dauer wie der Einstich ergab. Ein Teil eines solchen Versuches ist in Fig. 5 wiedergegeben und im folgenden führe ich die Resultate der drei auswertbaren Versuche an.

Diese kleine Zusammenstellung zeigt, daß ein Einstich in das Protoplasma durchaus kein besonders starker Reiz zu sein braucht; freilich

Datum und Temperatur ° C	Zeit zwischen dem 1. und 2. Reiz in Sekunden	Latenzzeit nach dem 2. Reiz in Sekunden	Reizstärke	Bemerkungen
7. XII. 1931 16°	8,8	2,7	Einstich	Außerhalb des Refraktärstadiums dürfte die Schwellenreizstärke etwa 2 gewesen sein. Nach der Latenzzeit beurteilt, kommt dem Einstich weniger als die doppelte Schwellenreizstärke zu.
	12,9	0,6	5,0	
	8,6	0,9	5,0	
	8,7	0,0	6,9	
	8,8	0,7	4,3	
9. XII. 1931 16°	8,9	0,85	4,3	Die Schwellenreizstärke war 3; nach der Latenzzeit kommt dem Einstich weniger als die 1,7fache Schwellenreizstärke zu.
	19,1	0,8	Einstich	
	18,0	0,0	6,9	
10. XII. 1931 17°	18,4	0,7	5,0	Die Schwellenreizstärke war 1,2; nach der Latenzzeit kommt dem Einstich etwa die 4fache Schwellenreizstärke zu.
	11,8	0,7	Einstich	
	10,1	1,2	5,0	
	12,2	0,9	3,7	
	12,4	0,6	5,0	
	12,1	∞	2,9	
12,0	0,0	6,9		

wird die Reizstärke sehr von der Art der verwendeten Nadel oder Elektrode und, bis zu einem gewissen Grad, von der Art des Einstiches abhängen. Ich halte diese Versuche übrigens keineswegs für den ersten Nachweis dafür, daß eine Verletzung kein Maximalreiz zu sein braucht. Es hat schon Lánzos (15) gezeigt, daß das Durchschneiden eines Nerven innerhalb einer Narkosestrecke eine geringere Muskelkontraktion auslösen kann, als ein ebensolcher Schnitt vor oder hinter der Narkosestrecke. Es ist also das Zerschneiden innerhalb einer genügend narkotisierten Strecke für manche, wahrscheinlich für die stärker narkotisierten Fasern ein unter-schwelliger Reiz, der keine Erregung auslöst. Die Verfasserin schließt aus ihren Versuchen allerdings auf die Ungültigkeit des Alles-oder-Nichts-gesetzes, was bei einer Arbeit aus dem pharmakologischen Institut in Pez aber nicht anders zu erwarten ist.

Die elektrische Erregbarkeit

Von der elektrischen Erregbarkeit der Characeen ist schon seit Hörmann (13) bekannt, daß der Erregungsvorgang bei Stromschluß an der Kathodenseite, bei Stromöffnung an der Anodenseite der Zelle ausgelöst wird. Besonders schön läßt sich dies zeigen, wenn man die eine Reizelektrode in das Protoplasma der Zelle eingestochen hat. Wählt man diese Elektrode als Anode, so daß das ganze Plasmalemma so durchflossen wird wie sonst an der Kathodenseite, so erhält man von einer gewissen Stromstärke an einen Erregungsvorgang bei Stromschluß, kenntlich am Aktionsstrom und Strömungsstillstand, nie aber bei Stromöffnung. Umgekehrt erhält man, wenn man die eingestochene Reizelektrode zur Kathode macht, nur bei Stromöffnung einen Aktionsstrom. Bei entsprechender Stromstärke kann man allerdings auch bei diesem Durchströmungssinn noch während der Strom geschlossen ist Strömungsverlangsamung oder gar Stillstand beobachten, allerdings, wie gesagt, ohne Aktionsstrom. Der Stillstand ist auch nicht von der Dauer, wie der mit dem Erregungsvorgang verbundene, sondern hierin von der Reizstärke abhängig. Es handelt sich also offenbar nur um eine Schädigung, welche auch die Strömung ungünstig beeinflußt, worauf ich in dem Abschnitt über Erregungsvorgang, Strömungsstillstand und Viskosität nochmals zurückkomme.

Bezüglich der verschiedenen Theorien der elektrischen Erregbarkeit glaube ich, daß meine Versuche an *Nitella* zunächst eine Prüfung der Kondensatortheorie erlauben.

Nach dieser hat man sich die erregungsauslösende Wirkung eines in der üblichen Weise durch die Zelle geleiteten Stromes derart vorzustellen, daß an den Grenzflächen gegen die Kathode und gegen die Anode Aufladungen, wie an Kondensatoren auftreten, wobei diese Kondensatoren hintereinander geschaltet und durch den Widerstand des Protoplasmas verbunden zu denken sind. Die Verhältnisse werden noch dadurch kompliziert, daß die Kondensatoren nicht als vollkommen isoliert, sondern als durch den Plasmalemmawiderstand überbrückt vorzustellen sind, daß der ganzen Zelle noch Widerstände vorgeschaltet sein können und daß die Zelle sich in einem leitenden Medium befindet, das einen Nebenschluß für die ganze Kondensatoranordnung bildet. Wenn, wie bei einer in Wasser liegenden *Nitella*-Zelle, das äußere Medium einen Nebenschluß von sehr geringem Widerstand bildet, so sind dem ganzen System vorgeschaltete Widerstände ohne Einfluß auf die Aufladezeit der Kondensatoren und diese Aufladezeit hängt dann von der Kapazität der Grenzflächen, ihren Übergangswiderständen und dem die kathodische mit der anodischen Grenzfläche verbindenden Protoplasma-widerstand ab. Die Zeit, in der sich die Kondensatoren auf den halben definitiven Wert aufladen, müßte der aus elektrischen Reizversuchen gewonnenen Chronaxie gleich sein. Die Chronaxie erhält man, wenn man die bei langer Reizzeit notwendige Spannung verdoppelt und hierzu die notwendige Reizzeit bestimmt; sie ergibt sich für große Internodialzellen zu 0,1 bis 0,3 Sekunden. Wenn man an einem Ende einer solchen Zelle die Spannung zwischen außen und innen mit zwei Elektroden, deren eine eingestochen ist, mißt, und mit zwei anderen, in das Wasser tauchenden Elektroden die Zelle der Länge nach durchströmt, so kann man das Entstehen und das Verschwinden der Polarisation an der Kathoden- und an der Anodenseite direkt verfolgen. Ich habe in einigen solchen Versuchen die Zeiten bis zum Eintritt bzw. Verschwinden des halben Wertes der endgültigen Polarisation roh, ohne Korrektur der Kurven gemessen. Die gemessenen Werte dürften hierdurch etwas zu hoch sein; sie waren alle zwischen 0,2 und 0,3 sek, in guter Übereinstimmung mit dem oben genannten Wert der Chronaxie. Diese Übereinstimmung verlangt jede Theorie der elektrischen Erregbarkeit, die dem erregungsauslösenden Vorgang auch eine Polarisationswirkung zuschreibt. Ich habe aber auch Versuche in größerer Zahl angestellt, bei welchen die Voraussage der Kondensatortheorie von der anderer Theorien abweicht. Sie sind ausführlich in dem Abschnitt, Erregung bei verändertem Plasmalemmapotential, beschrieben. Die Durchströmung der Zelle erfolgte hier von einer in das umgebende Wasser tauchenden Elektrode aus zu einer eingestochenen Platinelektrode. Das Plasmalemmapotential wurde mit einer eingestochenen KCl-Elektrode gemessen. In diesem Fall muß nach der Kondensatortheorie das ganze Plasmalemma als ein Kondensator zwischen Protoplasma und Außenmedium wirken. Nach der Stromöffnung waren die beiden eingestochenen Elektroden nur mit dem Protoplasma verbunden, sonst durch Glas, Hartgummi oder Bernstein isoliert, da das mit der KCl-Elektrode verbunden gewesene Lindemanelektrometer ein elektrostatisches Elektrometer ist. Es konnte sich der angenommene Kondensator jetzt also, abgesehen von den großen Widerständen der genannten Isolationen, nur durch den ihn überbrückenden Widerstand des Plasmalemmas entladen. Wie schon in dem Abschnitt über Erregungsleitung ausgeführt, geht aus den Potentialregistrierungen von zwei eingestochenen Elektroden hervor, daß dieser Widerstand des Plasmalemmas viel größer ist als der des Protoplasmas. Daher ist nach der Kondensatortheorie zu erwarten, daß die Zeit in der die Polarisation auf die Hälfte zurückgeht bei diesen Versuchen entsprechend dem höheren Entladungswiderstand viel länger

ist als bei den früheren. Die Ausmessung der Aufnahmen ergab, wieder ohne Korrektur der Kurven, auch jetzt Werte zwischen 0,2 und 0,3 sek, so daß die Polarisation am Plasmalemma nicht der an einem Kondensator analog sein kann.

Ich komme nun zu den Versuchen, in denen für verschiedene Reizeiten die zur Erregungsauslösung eben nötigen Spannungen bestimmt wurden. Dabei galt als Zeichen der Erregung der Strömungsstillstand, nur in einzelnen Versuchen wurden außerdem die Aktionsströme registriert. Zur Herstellung kurzer Schließungszeiten habe ich ein Lucaspendel mit den üblichen Öffnungskontakten und einen Schließungskontakt nach Dittler (9) verwendet. Die bisher zum Einstechen in Zellen gebrauchten Elektroden entsprechen den Anforderungen, die man an Reizelektroden für solche Versuche stellt, noch nicht. Die Platinelektroden sind natürlich zu stark polarisierbar und an den KCl-Elektroden bilden die Zellen mit der Zeit selektiv kationenpermeables Plasmalemma (28). Wenn an diesem auch, solange die Elektroden mit Protoplasma oder 0,1 n KCl in Berührung sind, kein merkliches Potential entsteht und diese Elektroden daher zu Potentialmessungen, insbesondere mit elektrostatischen Elektrometern, gut geeignet sind, so erzeugen stärkere Ströme doch Polarisationspotentiale und vor allem Widerstandsänderungen in den Elektroden. Da die in der Elektrodenspitze gebildete Membran für Anionen impermeabel ist, bedingt ein Strom eine Salzzunahme an der Kathodenseite und eine Salzabnahme an der Anodenseite der Membran. Außerhalb der Elektrode erfolgt rascher Ausgleich durch Diffusion, innerhalb der dünnen Elektrodenspitze ist ein solcher sehr erschwert. Daher tritt, wenn eine derartige Elektrode als Anode verwendet wird, eine beträchtliche Widerstandszunahme, wenn sie als Kathode verwendet wird, eine gewisse Widerstandsabnahme in Erscheinung. Ich habe daher nur gelegentlich einmal eine solche Elektrode zur Bestimmung der Beziehung zwischen Reizeit und Spannung verwendet; die eingestochene Elektrode war Anode und das Resultat ganz ebenso wie in den gleich zu besprechenden Versuchen, in denen die Zellen der Länge nach durchströmt wurden.

Um die Internodialzellen in Wasser liegend in ihrer Längsrichtung durchströmen zu können, habe ich eine Glasschale durch eine Wand in zwei Hälften geteilt und in die Wand eine 1 cm lange, schmale Rinne eingebaut, in der die Zellen lagen. Die stromzuführenden Elektroden tauchten in größerer Entfernung von der Zelle in das Wasser. Sie waren von dem auch sonst verwendeten Typus, Ag-AgCl- 0,1 n KCl mit etwa 0,05 cm Spitzendurchmesser, wie ich sie sonst zur Erdung verwendet habe. Dabei zeigte es sich, daß an Zellen, deren der Kathode zugekehrtes Ende sich noch ganz innerhalb der Rinne befand, eine Schließungserregung erst bei höheren Spannungen auftrat, als eine Öffnungserregung. Die Schließungserregung wird sehr begünstigt, wenn das kathodische Ende der Zelle etwas aus der Rinne in den weiten Teil der Schale hervorragt, wo die Stromlinien, die innerhalb der Rinne parallel verlaufen, divergieren. Offenbar ist es für die Schließungserregung erforderlich, daß der Strom aus der Zelle in das umgebende Wasser austritt; ein Stromaustritt in die Nachbarzelle scheint ebenso unwirksam zu sein, wie ein Reiz an einer in 0,1 n KCl liegenden Zelle. Ich habe daher für die kurzen Internodialzellen, unter 0,5 cm, eine andere Glasschale mit einer nur 0,15 cm starken Trennungswand verwendet und diese Zellen nur über eine Einsenkung derselben gelegt. Für die Öffnungserregung macht es weniger aus ob sich das anodische Ende der Zelle innerhalb der Rinne oder außerhalb, im Gebiet konvergierender Stromlinien befindet, was sich daraus erklären dürfte, daß die während der Durchströmung entstehende Polarisation die Stromlinien so verschiebt, daß sie jetzt auch innerhalb der Rinne in höherem Maß in die Zelle eintreten.

Zur Auswertung der Versuchsergebnisse verwende ich die Theorie der elektrischen Erregbarkeit von Nernst (19), wozu ich mich durch das oben beschriebene Nichtzutreffen der Voraussage der Kondensatortheorie um so mehr für berechtigt halte. Allerdings kann die Theorie von Nernst in ihrer ursprünglichen Form auch nicht mehr aufrecht erhalten werden (24), doch werde ich hierauf erst später näher eingehen.

Die langen Internodialzellen, über 1,0 cm, waren leichter erregbar als die kurzen, unter 0,5 cm. Ich habe zur Reizung der ersteren die Spannungen von einem Gefälledraht abgenommen, an dessen Enden durch zwei Stahlakkumulatoren 2,6 Volt aufrecht erhalten wurden. Für die kurzen Zellen war dies nicht ausreichend und deshalb habe ich für diese eine nach 3 Volt abstufbare Trockenbatterie mit einem Vorschaltwiderstand von 0,1 oder 0,5 Megohm verwendet. Diese Abhängigkeit der Erregbarkeit von der Zelllänge steht in Übereinstimmung mit der Theorie.

Von den Formeln, die den Zusammenhang von Reizzeit und notwendiger Spannung ergeben, brauche ich hier nur die für konstante Stromstöße und ich muß mich auch bei dieser kurz fassen und bezüglich ihrer Ableitung und vieler Einzelheiten auf die ausführlichen Arbeiten verweisen (19, 12, 24). Die von Hill abgeleitete Formel lautet: $V = \frac{\lambda}{1 - \mu \Theta t}$, dabei bedeutet V die Reizspannung, λ das zu einer unendlich langen Schließungszeit gehörige V , t die Schließungszeit, μ eine Konstante, die bei Längsdurchströmung den Wert 0,81 .. hat und $\Theta = e^{-k \frac{\pi^2}{a^2}}$, wobei $e = 2,718 ..$, $\pi = 3,14 ..$, a die Länge der zylindrisch gedachten Zelle ist und k als Diffusionskoeffizient eines durch den Strom gebildeten Salzes in die Theorie eingeführt wurde. Daß sich bei bekanntem a , k als für einen Diffusionskoeffizienten viel zu groß ergibt, ist eben der Grund dafür, daß man an den Grundannahmen der Nernstschen Theorie nicht mehr festhalten kann. Auf eine andere Deutungsmöglichkeit von k werde ich am Schluß dieser Arbeit noch zu sprechen kommen. Die Formel gilt übrigens in dieser einfachen Form nur bis zu Spannungen, V , die etwas größer als 2λ sind. Für kürzere Reizzeiten müssen im Nenner noch weitere Glieder berücksichtigt werden. Es ist dann einfacher die von Nernst angegebene Formel, $V \cdot \sqrt{t} = \text{konstant}$, anzuwenden, die nur für kurze Reizzeiten gilt, aber noch bis zu etwas kleinerem V als 2λ gut anwendbar ist. Im folgenden gebe ich zwei Versuche als Beispiele wieder.

22. XII. 1931, 16,5° C. Internodiazelle 1,6 cm lang			6. II. 1932, 18,5° C. Internodiazelle 0,42 cm lang $\lambda = 10,5; \mu = 0,81; \log \Theta = -4,19$			
t in Sekunden	V	$V \cdot \sqrt{t}$	t in Sekunden	V	V berechnet nach Hill	$V \cdot \sqrt{t}$
∞	5	—	∞	10,5	(10,5)	—
0,3	11	6,0	0,3	10,5	11,0	5,75
0,2	13	5,8	0,1	15	15,2	4,74
0,1	19	6,0	0,05	21	(21)	4,70
			0,03	27	26,6	4,68

Aus allen meinen Versuchen habe ich nach der Formel von Hill den Wert für $-\log \Theta$ berechnet; dabei habe ich μ meist zu 0,81 angenommen, nur selten aus dem Versuch berechnet. Hieraus ergibt sich k nach der Beziehung $k = 0,233 \cdot (-\log \Theta) \cdot a^2$, wobei ich für a die Länge der betreffenden Internodiazelle eingesetzt habe. Die folgende Zusammenstellung ist nach abnehmendem a geordnet.

Datum	$-\log \Theta \frac{1}{\text{Sekunden}}$	$k \frac{\text{cm}^2}{\text{Sekunden}}$	a cm	Temperatur ° C
10. II. 1932	0,85	0,64	1,8	17
26. XII. 1931	1,57	1,06	1,7	13
21. XII. 1931	0,59	0,35	1,6	14
22. XII. 1931	0,57	0,34	1,6	16,5
24. XII. 1931	1,27	0,76	1,6	14,5
16. II. 1932	1,54	0,91	1,5	16
21. I. 1932	1,14	0,45	1,3	17,5
19. II. 1932	1,59	0,37	1,0	18,5
20. II. 1932	6,66	0,35	0,45	17,5
6. II. 1932	4,19	0,17	0,42	18,5
2. II. 1932	2,51	0,09	0,40	18,5
17. II. 1932	8,92	0,33	0,40	18,5
4. II. 1932	42,02	1,20	0,35	20,5
18. II. 1932	4,14	0,12	0,35	18,5
9. II. 1932	3,62	0,10	0,34	17

Man sieht, daß $-\log \Theta$ der unter 0,5 cm langen Zellen immer größer ist, als derjenige der über 1 cm langen. Da die Chronaxie in Sekunden gleich ist $0,2122 : (-\log \Theta)$, so kann man auch sagen, daß die Chronaxie der kurzen Zellen kürzer ist. Diese Unterschiede zwischen den verschiedenen langen Zellen sind in den k -Zahlen insofern ausgeglichen, als der größte und die kleinsten Werte für k bei den kurzen Zellen zu finden sind. Der

Mittelwert der k -Zahlen ist allerdings für die großen Zellen größer, so daß der ursprüngliche Unterschied im $-\log \theta$ durch die Multiplikation mit a^2 etwas überkompensiert erscheint. Da sich die Zellen auch dem Alter nach unterscheiden, indem die kürzeren viel jünger sind, so können diese geringen Unterschiede im Zahlenwert von k durch physiologische Verschiedenheiten bedingt sein. Ich glaube, daß diese Untersuchung meine früheren Befunde an anderen Objekten bestätigt, nach welchen die elektrische Erregbarkeit etwa in der Art von der Länge der Zellen oder Fasern abhängt, wie es die Theorie von Nernst und Hill voraussagt (24).

Das Refraktärstadium

Nach einem Erregungsvorgang läßt sich durch eine gewisse Zeit kein zweiter auslösen und diese ist das absolute Refraktärstadium; es beträgt für *Nitella*-Internodialzellen meist 5 bis 20, mitunter bis 40 Sekunden, und an geschädigten Zellen noch mehr. Im relativen Refraktärstadium, welches sich an das absolute anschließt, lassen sich Erregungsvorgänge nur durch stärkere Reize auslösen, als im Normalzustand erforderlich sind. Das Ausmaß des Aktionsstroms ist im Beginn des relativen Refraktärstadiums sehr gering und erreicht gegen Ende desselben etwa das normale. Da die zu Beginn des relativen Refraktärstadiums notwendigen starken Reize sehr starke Latenzvorgänge bedingen, ist es oft schwer zu entscheiden, ob diesen noch ein kleiner Aktionsstrom aufgesetzt ist oder nicht; nur wenn der Reiz die Stärke des zu dieser Zeit notwendigen nicht weit überschreitet, ist der Aktionsstrom leicht zu erkennen, weil er dann erst nach langer Latenzzeit auftritt und sich dadurch deutlich vom Latenzvorgang abhebt, wie in Fig. 5a, d und 6 zu erkennen.

Die Dauer des gesamten Refraktärstadiums war an 5 daraufhin untersuchten Zellen zwischen 60 und 150 Sekunden. Der zu Beginn des relativen Refraktärstadiums zur Erregungsauslösung erforderliche Reiz war 2,5 bis 6mal so stark als ein Schwellenreiz außerhalb des Refraktärstadiums. Eine genaue Bestimmung der Erregbarkeit mit zunehmendem Reizintervall zwischen beiden Reizen war nicht möglich, weil trotz einer Erholungszeit von etwa 10 Minuten nach jedem Doppelreiz die Erregbarkeit nicht über mehrere Stunden genügend konstant war. Die Aktionsströme sind, soweit sich das erkennen läßt, auch im relativen Refraktärstadium in ihrem Ausmaß von der Reizstärke unabhängig. Die Anstiegszeit des Aktionsstroms ist während des ganzen relativen Refraktärstadiums in etwa gleichem Ausmaß verlängert. Ihre Rückkehr zur Norm habe ich

nicht mehr verfolgt. Die Anstiegszeit war im Mittel, meist aus vielen Beobachtungen, in drei Versuchen am Ende des Refraktärstadiums auf das 1,08, 1,38 und 1,23fache verlängert, in diesen und in einem vierten Versuche während des ganzen relativen Refraktärstadiums auf das 1,25, 1,39, 1,12 und 1,62fache, in zwei anderen Versuchen im Beginn des relativen Refraktärstadiums auf das 1,27 und 1,64fache.

Rhythmische Aktionsströme nach dem Einstich einer Elektrode, die ich seinerzeit (27, S. 581f., Fig. 2 u. 3) beschrieben und auch jetzt wieder öfter beobachtet und in einigen Fällen registriert habe, treten nur nach dem Einstich einer sehr groben Elektrode, der das Plasmalemma stark aufreißt, auf oder wenn diese 0,1 n KOH enthält; in beiden Fällen wird das Plasmalempotential durch den Einstich für längere Zeit stark herabgesetzt. Der Rhythmus läßt sich als Folge eines Dauerreizes auf ein System mit dem Refraktärstadium der *Nitella*-Internodialzelle verstehen.

Seitdem die Möglichkeit in Betracht gezogen wurde, daß es zweierlei Refraktärstadien gibt (25), autogene, die allen Zellen zukommen und die auch in ihrem absoluten Teil durch schädigende Einflüsse wie Ermüdung und Narkose verlängert werden und nach Doppelreizen wenigstens nicht verkürzt sind und induzierte, die vor allem Organen zukommen, für welche als ganze das Alles- oder Nichtsgesetz gilt oder welche doch als ganze rhythmisch tätig sind, deren absoluter Teil in der Narkose, bei Ermüdung und nach Doppelreizen verkürzt ist, ist es von Interesse, absolute Refraktärstadien auf die genannten Einflüsse hin zu untersuchen, insbesondere da autogene Refraktärstadien erst am Nerven und am querstreiften Muskel genauer untersucht sind. Von diesem Gesichtspunkt aus sind die im folgenden beschriebenen Versuche an *Nitella*-Internodialzellen ausgeführt worden und haben für diese, wie zu erwarten, in jeder Beziehung typisches autogenes Refraktärstadium ergeben.

Das absolute Refraktärstadium nach Doppelreizen

An acht Internodialzellen habe ich das absolute Refraktärstadium nach einem normalen Erregungsvorgang und nach einem zweiten, möglichst bald nach dem ersten ausgelösten Erregungsvorgang bestimmt. Da hierzu drei Reize notwendig sind, von denen der zweite und der dritte einigermaßen stark sein müssen, habe ich Pausen von 20 Minuten oder mehr eingeschaltet, um die Zellen nicht zu schädigen. Aus der folgenden Zusammenstellung geht hervor, daß das absolute Refraktärstadium nach dem zweiten Erregungsvorgang gegenüber dem nach dem ersten meist deutlich verlängert ist. In dem Versuch vom 18. III. können beide nur wenig kürzer als 5 sek gewesen sein, in dem vom 17. III. nur etwas kürzer als

15 sek, hier machte es ausnahmsweise den Eindruck, als ob das zweite absolute Refraktärstadium etwas kürzer sei als das erste.

Datum	Zeit in Sekunden nach der 1. Erregung zu der eine 2.		Zeit in Sekunden nach der 2. Erregung zu der eine 3.		Temperatur ° C
	nicht auslösbare	auslösbare	nicht auslösbare	auslösbare	
7. II. 1931	30	40	40	60	18
7. III. 1931	—	15	20	20	17
9. III. 1931	20	20	40	45	15,5
10. III. 1931	10	12	15	18	16
12. III. 1931	8	10	15	15	18
14. III. 1931	10	15	20	30	16
14. III. 1931	—	20	30	—	15,5
17. III. 1931	—	15	—	15	18
18. III. 1931	—	5	—	5	18
19. III. 1931	—	15	20	25	16

In Fig. 6 sind zwei Aufnahmen aus einem Versuch wiedergegeben. Sie zeigen auch, daß der dritte Reiz die Zelle bei stärker herabgesetztem Plasmalemmapotential trifft als der zweite und daher, wenn beide von gleicher Stärke sind, einen geringeren Latenzvorgang bedingt. Um die Reduktion des Plasmalemmapotentials gering zu halten, habe ich den

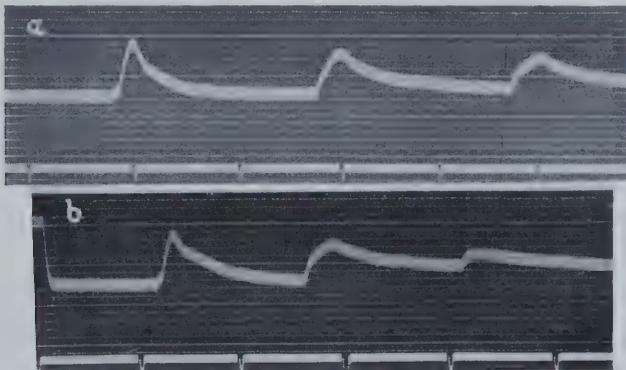


Fig. 6. 10. III. 31. Von einer Internodialzelle ist die Spannung durch eine um 8^h40 eingestochene 0,1 n KCl-Elektrode registriert; zu Beginn von b Nullstellung des Elektrometers. a 10^h47. Erster Reiz, Reizstärke 1, nach 20 sek zweiter, Reizstärke 5, wirksam, nach 20 sek dritter, Reizstärke 5, wirksam. b 11^h16. Erster Reiz, Reizstärke 1, nach 15 sek zweiter, Reizstärke 5, wirksam, nach 15 sek dritter, Reizstärke 5, unwirksam. Nach nicht reproduzierten Eichkurven beträgt das zu Beginn von b ersichtliche Potential des Zellinneren gegen außen — 0,11 Volt. Zeitmarken 10 Sekunden. 16° C.

zweiten Reiz möglichst schwach gewählt; um einer eventuellen geringeren physiologischen Wirksamkeit des dritten Reizes Rechnung zu tragen, habe ich diesen mitunter beträchtlich stärker gewählt als den zweiten. Wählt man Reizintervalle so, daß der dritte Reiz in das absolute Refraktärstadium des zweiten fällt und verringert dann diesen, bis er eben keinen Aktionsstrom mehr auslöst, wohl aber noch einen starken Latenzvorgang, so löst der dritte Reiz einen sehr großen Aktionsstrom aus. Der dritte Reiz wird also nur dann durch den zweiten unwirksam gemacht, wenn dieser einen Erregungsvorgang auslöst. Die eben unwirksamen Reizintervalle sind übrigens für die Versuchsergebnisse nicht so wesentlich, denn man erkennt bei den eben wirksamen an der sehr geringen Größe der Aktionsströme, daß das absolute Refraktärstadium nur um wenig überschritten ist.

Das absolute Refraktärstadium bei Ermüdung

In Übereinstimmung mit der schon nach Doppelreizen meist sehr deutlichen Verlängerung des absoluten Refraktärstadiums bei *Nitella*, wirkt auch ermüdende Reizung auffallend stark in diesem Sinn. Dies zeigt die folgende Zusammenstellung; in den drei ersten Versuchen wurde das absolute Refraktärstadium des letzten Erregungsvorgangs einer Ermüdungsreihe auf die übliche Art bestimmt, in den letzten zwei Versuchen wurden die ermüdenden Doppelreize selbst zur fortlaufenden Bestimmung des absoluten Refraktärstadiums verwendet.

Datum	Absolutes Refraktärstadium		Zahl der ermüdenden Reize	Intervall zwischen dem ermüdenden Reiz in Minuten	Absolutes Refraktärstadium während der Ermüdung in Sekunden	Temperatur ° C	
	vor	nach					
		der Ermüdung in Sekunden					
17. III. 1931	15—20	15—20	3	1	30—40	18	
18. III. 1931	7—15	7—10	4	1	10—15	18	
			5	1	15—20		
19. III. 1931	20—25	15—20	3	1	25—30	17,5	
			4	1	30—40		
21. III. 1931	10—15	10—15	2 Doppelreize	6	20—30	18	
			6 „	6	20—30		
			9 „	vom 8. Reiz an	?—30		
			10 „		30—?		
			12 „		3	50—80	
			6—7 „		3	30—40	18
25. III. 1931	10—15	9—10	6—7 „	3	30—40	18	

Die Narkose und ihr Einfluß auf das absolute Refraktärstadium

Zur Narkose der *Nitella*-Internodialzellen habe ich das Kulturwasser, in welchem sie sich sonst befanden, durch 1,5- bis 6 volumprozentige Äthylalkohollösung in ebensolchem Wasser ersetzt und diese Lösung, wenn nötig, gewechselt. Eine gewisse Schwierigkeit liegt darin, daß durch sehr lange Zeit hindurch narkotisiert werden muß, damit zwischen den Prüfreizen Erholungspausen von etwa 15 Minuten eingeschaltet werden können. Um nach der Narkose wieder normale Verhältnisse zu erhalten, wurde dann öfter Wasser gewechselt und eine lange Erholungszeit, mitunter von 12 Stunden, eingeschaltet. Die Empfindlichkeit der einzelnen Zellen gegenüber dem Alkohol war sehr verschieden, wie auch die folgende Zusammenstellung zeigt.

Datum	Vol.-% Alkohol zur Narkose	Refraktärstadium			Anstiegs- zeit			Potential			Aktions- strom			Temperatur °C
		vor	während	nach	vor	während	nach	vor	während	nach	vor	während	nach	
		der Narkose in Sekunden			der Narkose in Sek.			der Narkose M. V.			der Narkose M. V.			
23. III. 1931	3	10—15	60—90	15—16	1,5	0,8	1,5	138	119	175	151	56	158	18
25. III. 1931	3	7—10	60—90	10—11	1,3	0,8	1,2	138	106	169	150	44	172	19
27. III. 1931	2	—10	30—40	—15	1,4	—	1,4	122	100	131	125	50	103	17
30. III. 1931	2	5—10	40—60	15—30	1,3	0,7	1,3	122	97	122	122	50	102	16
31. III. 1931	2	5—7	60—60	10—15	1,4	1,1	1,4	138	112	166	158	66	168	17
	1	10—15	7—10	—10	1,4	1,8	2,0	166	168	171	168	155	178	
1. IV. 1931	1,5	7—10	—10		1,3	1,1		128	148		141	116		17
	1,8		— 4,5			0,9			132			97		
3. IV. 1931	2	5—7	5—7		1,1	0,8		134	155		139	110		18
	3		—15			0,6			158			97		
	4		— 4			0,7			116			61		
	6		30—			1,3			95			52		
	Nachwirk.		40—90	7—10	1,3	1,4		103	168			68	152	
13. XI. 1931	4	7—10	20—30	— 8	1,0	0,8	0,9	127	109	136	136	77	145	17
1. XII. 1931	4	7—10	—10	5— 8	1,2	0,6	1,2	140	155	158	138	100	130	15
	< 6	5— 8	30—45	7—10	1,2	0,7	1,0	158	86	141	130	54	143	

Die narkotischen Alkoholkonzentrationen verlängern das absolute Refraktärstadium beträchtlich. Die Versuche vom 1. und 3. IV. machen für geringere als die an diesen Zellen narkotischen Konzentrationen

eine Verkürzung des absoluten Refraktärstadiums und eine Exzitationswirkung wahrscheinlich, denn im Versuch vom 3. IV. wurde bei 4 % Alkohol ein starker Reiz durch mehrere, rasch aufeinanderfolgende Aktionsströme beantwortet. In dem Versuch vom 1. XII. hat 6 % Alkohol selbst einen Erregungsvorgang ausgelöst; wegen der zu starken Wirkung wurde etwas mit Wasser verdünnt. Nach zwei Minuten war das absolute Refraktärstadium noch nicht verlängert, Exzitationsstadium?, erst nachher stellte sich eine beträchtliche, aus obiger Zusammenstellung ersichtliche Verlängerung ein. Auch in der ersten Zeit nach der Narkose ist das absolute Refraktärstadium noch verlängert, und zwar noch, wenn

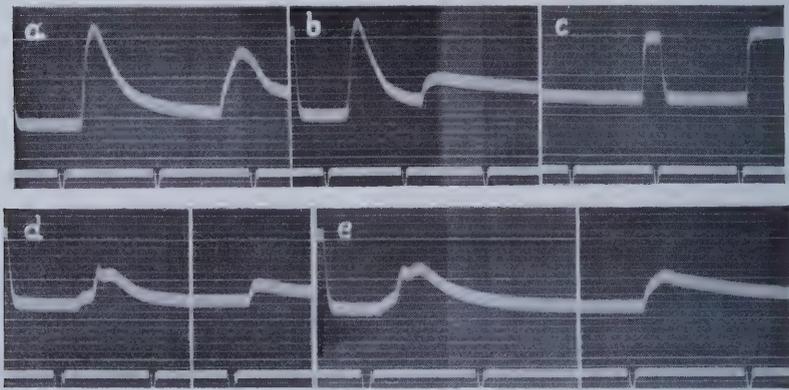


Fig. 7. 23. III. 31. Von einer Internodialzelle ist die Spannung durch eine um 9^h eingestochene 0,1 n KCl-Elektrode registriert. Als Reize wurden der Zelle Öffnungsinduktionsschläge durch 1,1 cm von jener entfernte, von außen anliegende Platinelektroden zugeführt. Zu Beginn von b, d und e Nullstellung des Elektrometers. a 10^h35. Erster Reiz, Reizstärke 1,5, nach 15 sek Reizstärke 5,0, wirksam. b 11^h02, Reizstärke 1,0, nach 10 sek Reizstärke 5,0, unwirksam. c Einige Sekunden nach b, Eichung + 0,1 Volt, zu Ende Nullstellung des Elektrometers. Um 11^h16 wurde das Wasser durch 3 % Alkohol ersetzt, der um 11^h25 gewechselt wurde. d 11^h35. Reizstärke 1,5, nach 60 sek Reizstärke 5,0, unwirksam. e 12^h17. Reizstärke 1,2, nach 90 sek Reizstärke 5,0, wirksam. Zeitmarken 10 Sekunden. 18° C.

die Aktionsströme wieder ungefähr ihr normales Ausmaß angenommen haben. Diese Verlängerung ist jetzt sogar in gewisser Beziehung besser zu erkennen, da sich die Aktionsströme während der Narkose im relativen Refraktärstadium vom Latenzvorgang nur schlecht absetzen.

Die Anstiegszeit des Aktionsstroms wird schon durch Alkoholkonzentrationen verkürzt, die das absolute Refraktärstadium unverändert

lassen oder verkürzen. Nach der Narkose, wenn das absolute Refraktärstadium noch verlängert ist, ist die Anstiegszeit schon wieder verlängert, sogar eher über die Norm. In vielen der im Frühjahr angestellten Versuche ist der Aktionsstrom in der Narkose noch sehr auffällig dahin verändert, daß er zweigipfelig ist, mit einem ersten steilen Teil, der die verkürzte Anstiegszeit enthält, und einem folgenden langsamer ablaufenden. Ein Beispiel ist in Fig. 7 wiedergegeben, an dem auch die Verlängerung des Refraktärstadiums in der Narkose zu erkennen ist. In einzelnen dieser Versuche habe ich auch schon vor der Narkose, insbesondere im relativen Refraktärstadium, eine Zweigipfeligkeit des Aktionsstroms, allerdings nur in sehr geringer Ausbildung, gefunden. Die Erscheinung wurde schon von Blinks, Harris und Osterhout (4) beschrieben. Beide Teile eines solchen Aktionsstroms müssen durch Vorgänge an der Grenzfläche zwischen Protoplasma und Außenmedium bedingt sein, da sich während der Erregung das positive Potential des Zellsaftes gegenüber dem des Protoplasmas nicht verändert, was daraus hervorgeht, daß die Aktionsströme bei Ableitung aus dem Zellsaft und bei Ableitung aus dem Protoplasma gleich sind (28, S. 183, Fig. 2).

Das Plasmalemmapotential wird, wie die obige Zusammenstellung zeigt, durch geringe Alkoholkonzentrationen, die schon eine Verkürzung der Anstiegszeit des Aktionsstroms bedingen, sogar etwas erhöht. Im Exzitationsstadium scheint es aber schon herabgesetzt zu sein und noch stärker herabgesetzt ist es in der Narkose. Der Aktionsstrom wird durch alle von mir angewandten Alkoholkonzentrationen reduziert, und zwar sowohl gegenüber seinem Ausmaß im Normalzustand, als auch relativ zum jeweiligen Plasmalemmapotential. Die Wirkung der narkotischen Konzentrationen auf den Aktionsstrom ist besonders stark.

Erregungsvorgang, Strömungsstillstand und Viskosität

Es scheint vielfach die Ansicht verbreitet, daß die Stillstandsreaktionen der Characeen mit der Reizstärke zunehmen. Demgegenüber hat schon Lauterbach (16, S. 19f.) für mechanische Reize gezeigt, daß der typische Strömungsstillstand von der Reizstärke weitgehend unabhängig ist. Zu ganz derselben Auffassung bezüglich der verschiedensten Reize haben mich meine Beobachtungen geführt. Allerdings bedingen Reize, welche etwas zu schwach sind, um einen Erregungsvorgang und Aktionsstrom auszulösen, oft eine merkliche Strömungsverlangsamung, vielleicht mitunter einen kurz dauernden, eben wahrnehmbaren Still-

stand. Das Bild ändert sich aber vollkommen, wenn die Reizstärke den Schwellenwert überschreitet und ein Aktionsstrom ausgelöst wird; es tritt dann ein langer Strömungsstillstand ein, der je nach dem Zustand der Zelle, aber unabhängig von der Reizstärke, 1—5, meist 1,5—3 Minuten dauert und dem eine Zeit langsam zunehmender Strömungsgeschwindigkeit folgt, so daß erst nach etwa 15 Minuten die ursprünglichen Verhältnisse wieder erreicht werden. Im allgemeinen unterscheiden sich in bezug auf die Erregungsauslösung unterschwellige und überschwellige Reize in ihrer Wirkung auf die Strömung — nur Verlangsamung oder langer Stillstand — ebenso deutlich wie in ihrer Wirkung auf das Plasmalemma-potential — nur Latenzvorgang oder noch Aktionsstrom. Mitunter kann allerdings eine Strömungsverlangsamung so in einen länger dauernden Stillstand übergehen, daß man unsicher sein kann, ob es sich nur um eine Zellschädigung oder außerdem noch um einen Erregungsvorgang handelt; dies trifft z. B. für die elektrische Längsdurchströmung kurzer Internodialzellen zu; weil hierbei der Stromaustritt vorwiegend in die Nachbarzellen und kaum in das umgebende Wasser erfolgt, ist die Reizwirkung gering und die Schädigung überwiegt, besonders bei langdauernder Durchströmung. Es mag auch bei manchen anderen Characeen der Unterschied zwischen Strömungsverlangsamung und typischem Stillstand weniger deutlich sein, wenn letzterer kürzer dauert oder wenn die schädigenden Wirkungen der Reize gegenüber der Erregungsauslösung mehr in den Vordergrund treten.

An sieben Internodialzellen habe ich in zahlreichen Versuchen den mikroskopisch beobachteten Beginn des Strömungsstillstandes durch eine mit der Hand auslösbare mechanische Einrichtung unter dem Aktionsstrom registriert. Die Zeitdifferenz, die noch die Reaktionszeit des Beobachters enthält, ergab sich zu 0,9 bis 2,1 sek. Die Fälle, in denen sich zwischen Reiz und Aktionsstrom ein längerer Latenzvorgang, von etwa einer Sekunde einschiebt, zeigen, daß der Stillstand eine bestimmte Zeit nach dem Aktionsstrom, nicht nach dem Reiz eintritt. Die an einer Zelle gemessenen Zeiten variieren mitunter nur um 0,2 sek. Oft sind sie von der Reizstärke unabhängig, manchmal nehmen sie mit zunehmender Reizstärke bis um 0,6 sek ab. In unmittelbarer Nähe der Reizelektroden folgt der Stillstand dem Aktionsstrom im Mittel um 0,2 sek früher als an der 1—2 cm entfernten Ableitungsstelle. Bei starken Reizen und in der Nähe der Reizelektroden dürfte die Zeit der Strömungsverlangsamung vor dem Stillstand dadurch abgekürzt sein, daß sich zum Erregungsvorgang noch eine stärkere Schädigung durch den Reizstrom hinzugesellt.

Auger (1a) hat bei seiner *Nitella* die Strömung 5—10 Minuten nach einem wirksamen Reiz wieder von normaler Geschwindigkeit gefunden. In der Zeit verminderter Strömungsgeschwindigkeit waren Aktionsstrom und Stillstandsreaktion so verändert, daß man die Strömungsverlangsamung vor dem Stillstand gut beobachten konnte.

Heilbrunn (11) subsumiert den Erregungsvorgang seinem „Zustand der Protoplasmaaktivität“, der durch eine spezifische, die Viskosität erhöhende Reaktion bedingt sein soll. Von den Literaturangaben, mit denen er eine Viskositätszunahme nach elektrischen Reizen belegt, beweist allerdings keine einen Zusammenhang derselben mit dem Erregungsvorgang. So wird nach Chiffot und Gautier (7) die Brownsche Molekularbewegung bei *Cosmarium* erst nach sehr langer Einwirkung von Induktionsströmen sistiert und dann im Protoplasma nur wenig früher als in den Vakuolen und die ganze Darstellung macht nicht den Eindruck als ob man an die Auslösung von Erregungsvorgängen zu denken hätte. Ob die an Amöben von Bayliss (3) durch Induktionsströme bewirkte Sistierung der Molekularbewegung mit sonstigen Reaktionen in fester Beziehung steht, ist aus seinen Angaben nicht ersichtlich. Die Untersuchungen von Mast (17) legen aber den Gedanken nahe, daß der elektrische Strom an Amöben Viskositätsänderungen bedingt, unabhängig von bzw. vor der Auslösung von Erregungsvorgängen. Brücke (5) beschreibt die durch Induktionsströme bedingte Sistierung der Molekularbewegung in den Leukozyten des Speichels als irreversibel. Die von Heilbrunn zitierten Beobachtungen von Kühne (14) an Staubfadenhaaren von *Tradescantia* beziehen sich grobenteils auf offenbar schädigende Stromwirkungen; oft scheint es mir zweifelhaft, ob Kühne die Molekularbewegung oder die Strömung beobachtet hat, sicher hat er mitunter nach Reizen Strömungsstillstände gesehen. Ich habe Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* im Hell- und im Dunkelfeld beobachtet und mit einzelnen Induktionsströmen gereizt. Nach genügend starken Reizen traten vorübergehende Strömungsstillstände auf, während denen die Molekularbewegung nicht merklich verändert war. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß der Strömungsstillstand hier Begleiterscheinung des Erregungsvorgangs ist. Die von Bayliss (3) angegebene Sistierung der Molekularbewegung kann erst bei viel stärkeren oder länger dauernden Reizen eintreten.

Auch an *Nitella*-Internodialzellen habe ich während des Strömungsstillstandes, und zwar gleich zu Beginn desselben, Molekularbewegung an den vorher strömenden Körnchen des Protoplasmas beobachtet. Viskositätsmessungen habe ich, nach der zuerst von Perrin (21) angegebenen Methode, durch Verzeichnung der Molekularbewegung im Indifferenzstreifen der Strömung ausgeführt. Mit einer Zeißschen Wasserimmersion 70 (num. Ap. 1,25), einem 25fachen Kompensationsokular und einem Zeichenapparat habe ich, bei einer Vergrößerung, bei der $1\ \mu$ am Objekt etwa 3 mm auf der Zeichenfläche entsprach, entweder alle 30 Sekunden das beobachtete Teilchen mit den umgebenden Chlorophyllkörnern gezeichnet oder in eine Zeichnung zwei um 25 Sekunden auseinander liegende Positionen des Teilchens eingetragen und in 5 Sekunden eine neue Zeichenfläche unter den Spiegel des Zeichenapparates

gebracht. Die Zeit wurde an einer, durch den Spiegel des Zeichenapparates gesehenen, Stoppuhr abgelesen. Bezeichnet R die absolute Gaskonstante, N die Loschmidtsche Zahl, T die absolute Temperatur, t die Zeit zwischen zwei gezeichneten Lagen eines Teilchens in Sekunden, $\overline{h^2}$ das mittlere Quadrat der Projektionen der Teilchenverschiebungen auf die Horizontalebene, welche an den Zeichnungen direkt meßbar sind, d den Teilchendurchmesser, so gilt für die Viskosität η :

$$\eta = \frac{R}{N} T \cdot \frac{t}{\overline{h^2}} \cdot \frac{4}{3\pi d} = 0,58 \cdot \frac{tT}{\overline{h^2}d} \cdot 10^{-16}.$$

Ist hierbei $\overline{h^2}$ aus n-Messungen von h bestimmt, so ist der mittlere Fehler von η der nur aus der Natur der Brownschen Bewegung, nicht aus Ungenauigkeiten der Messung, insbesondere des Teilchendurchmessers, theoretisch folgt $\sqrt{\frac{1}{n}}$, der wahrscheinliche Fehler, den ich im folgenden

immer angebe $0,6745 \dots \sqrt{\frac{1}{n}}$.

Gegenüber der von Fürth (10) angegebenen und von Pekarek (20) erstmalig für biologische Objekte verwendeten Methode mittlerer, doppelseitiger Erstpassezeiten, hat die von mir angewandte des mittleren Verschiebungsquadrates den Vorteil, daß sie noch bei geringerer Beweglichkeit der Teilchen anwendbar ist und daß man durch sie leichter Viskositätswerte für bestimmte Zeitintervalle nach einem Reiz erhält.

Von den Teilchen, die recht gleichartig aussahen und Durchmesser von $\frac{1}{3}$ bis 1μ hatten, lagen sehr viele unbeweglich fest, offenbar an der Zellgrenzfläche oder an Chlorophyllkörnern adsorbiert. Viele zeigten eine mäßige Bewegung; ich komme auf diese noch zurück. Nur einzelne, die ich in Blattzellen nie lang genug verfolgen konnte, an denen ich aber meine Messungen in den Internodiazellen ausgeführt habe, zeigten wesentlich ausgiebigere Bewegungen. Ich hatte den Eindruck, daß hie und da ein Körnchen sein Verhalten wechselte und von einer der genannten Gruppen in eine andere überging.

Die folgende Zusammenstellung enthält die Viskosität des Protoplasmas der Internodiazellen, berechnet aus Positionszeichnungen der stark beweglichen Teilchen, wobei die in den 3 ersten Minuten nach einem Reiz angefertigten 6 Zeichnungen nicht berücksichtigt sind. Als Fehlerquellen dürften in Betracht kommen, daß die freie Beweglichkeit der Teilchen durch die den Indifferenzstreifen begrenzenden Chlorophyllkörner und die Wandnähe in allerdings nur geringem Grad behindert war

und daß andererseits von der Strömung in den Indifferenzstreifen hineinreichende Wirbel eine etwas höhere Beweglichkeit vorgetäuscht haben mögen. Jede Nummer bezieht sich auf ein Teilchen, nur dem Wert 9 liegen Messungen an verschiedenen Teilchen einer Zelle zugrunde. Die Werte 8—10 stammen von jungen Internodialzellen. Ob die besonders hohen Viskositätswerte 8 und 9 auf der etwas höheren Temperatur beruhen, nach Romijn (22) hat das *Nitella*-Protoplasma bei 20 bis 22° C ein Viskositätsmaximum, läßt sich durch meine Messungen noch nicht entscheiden. Bei der Berechnung des Mittelwertes der Viskosität wurde jedem Einzelwert ein Gewicht proportional der Zahl der für ihn verwerteten Messungen, n , gegeben, da sich auch bei $n = 18$ durch die Unregelmäßigkeit der Molekularbewegung noch ein mittlerer Fehler von 24 % ergibt, während die Angaben über die etwa $0,7 \mu$ betragenden Teilchendurchmesser nur mit solchen um 10 % behaftet sein dürften. Der so für die Protoplasmaviskosität der *Nitella*-Internodialzellen gefundene Wert von 0,084, d. i. etwa die 8fache Viskosität des Wassers, stimmt recht gut mit dem überein, den Pekarek (20) vor kurzem für das hyaline Protoplasma der *Chara*-Rhizoiden angegeben hat.

Datum	Nr. der Teilchen	η	n	Wahrsch. Fehler		Temperatur ° C
				empir.	theoret.	
8. V. 1931	1	0,057	18	0,011	0,009	17
8. V. 1931	2	0,082	18	0,011	0,013	17
8. V. 1931	3	0,075	12	0,012	0,015	17
10. V. 1931	4	0,036	5	0,008	0,011	17
10. V. 1931	5	0,134	7	0,041	0,034	17
10. V. 1931	6	0,034	6	0,008	0,009	17
10. V. 1931	7	0,037	4	0,014	0,012	17
20. V. 1931	8	0,209	5	0,051	0,063	20
20. V. 1931	9	0,151	6	0,041	0,042	20
21. V. 1931	10	0,073	5	0,011	0,022	18,5
$0,084 \pm 0,010$						

Aus den Zeichnungen der Teilchenverschiebungen in den ersten 3 Minuten nach einem, einen Stillstand bedingenden Öffnungsinduktionsschlag habe ich die Quadrate der Verschiebungen berechnet und durch das mittlere Verschiebungsquadrat aus den sonstigen Messungen des Versuches dividiert. In der folgenden Zusammenstellung stimmen die Nummern mit denen der vorigen überein. Die Mittelwerte sind reziprok

der relativen Viskosität, bezogen auf die normale Protoplasmaviskosität gleich 1, in der ersten bis sechsten halben Minute nach einem wirksamen Reiz. Bei ihrer Berechnung wurden den Einzelwerten Gewichte proportional $\frac{n}{1+n}$ beigelegt. Bei Nummer 1—3 war die Beobachtungsstelle außerhalb der Reizelektroden, bei 8 wurde die ganze Zelle vom Reizstrom durchflossen, da es sich um eine kurze, noch junge Zelle handelte.

Nr. der Teilchen	$\frac{h^2}{h^2}$ für die 6 ersten halben Minuten nach einem wirksamen Reiz					
1	0,56	1,97	0,79	0,17	1,60	0,02
1	1,06	1,48	0,26	1,06	0,39	0,16
2	0,18	0,41	0,42	0,39	0,19	0,10
3	1,30	—	0,89	0,79	0,74	0,89
8	1,98	1,66	2,45	4,05	—	—
Mittelwert	0,99	1,37	0,93	1,23	0,73	0,29
Wahrsch. Fehler, empir.	± 0,21	0,23	0,25	0,46	0,21	0,13
„ „ , theor.	± 0,30	0,46	0,28	0,37	0,25	0,10

Ich komme nun zur Besprechung meiner Messungen an weniger beweglichen Teilchen, die nur deswegen an Blattzellen ausgeführt worden sind, weil diese leichter bei starker Vergrößerung zu beobachten sind. Aus 10 Versuchen, bei etwa 17° C, von denen jeder viele Einzelmessungen enthält, ergab sich die Viskosität zu $1,68 \pm 0,29$ mit 0,69 und 4,56 als Extremwerten. Es geht hieraus hervor, daß diese Teilchen entweder in einer äußeren Protoplasmaschicht mit sehr hoher Viskosität liegen, die manche Autoren anzunehmen geneigt sind, oder daß sie mit einem Teil ihrer Oberfläche am Plasmalemma oder an Chlorophyllkörnern angeklebt sind und so vielfach nur um eine Mittellage pendeln und vielleicht manchmal ein Stück weit rollen. Ähnliche Umstände mögen dafür verantwortlich sein, daß Baas Becking, v. d. Sande Bakhuyzen und Hotelling (2) glauben im Protoplasma von *Spirogyra* sehr verschiedene Viskositäten gemessen zu haben. Wahrscheinlich geht bei *Spirogyra* ein einzelnes Teilchen öfter aus einem Beweglichkeitszustand in den anderen über, und wahrscheinlich gibt es bei ihr auch keinen so scharfen Unterschied zwischen schwach und stark beweglichen Teilchen, wie bei *Nitella*. Ich gebe jetzt für die erste bis sechste halbe Minute nach einem wirksamen Reiz die Mittelwerte von $\frac{h^2}{h^2}$, d. h. die Mittelwerte der relativen Verschie-

bungsquadrate der wenig beweglichen Teilchen mit den empirischen und den theoretischen wahrscheinlichen Fehlern und, in Klammern, die Zahl der zugrunde liegenden Einzelbestimmungen an: $0,91 \pm 0,19$, $0,13$ (24); $0,76 \pm 0,20$, $0,10$ (24); $0,87 \pm 0,14$, $0,12$ (24); $1,85 \pm 0,46$, $0,27$ (21); $1,44 \pm 0,26$, $0,22$ (20); $2,42 \pm 0,78$, $0,41$ (16). Die ersten drei Werte liegen etwas unter 1, würden also auf eine geringe Viskositätszunahme in den ersten $1\frac{1}{2}$ Minuten nach dem Reiz schließen lassen; möglicherweise handelt es sich aber nur darum, daß die Wirbel, die während der Strömung manchmal in den Indifferenzstreifen übergreifen, während des Stillstandes nicht vorhanden sind. Die drei letzten Werte sind auffallend größer als 1. Wenn es sich hierbei nicht um Zufall handelt, was wenig wahrscheinlich ist, so wäre daran zu denken, daß zu dieser Zeit, $1\frac{1}{2}$ bis 3 Minuten nach dem Reiz, die Glitschbewegungen und dann die Strömung beginnen, so daß es möglich wäre, daß diese und die erhöhte Beweglichkeit dieser Teilchen durch denselben Faktor bedingt werden.

Nach dem Mitgeteilten halte ich es für sicher, daß der Strömungsstillstand bei *Nitella* nicht durch eine Viskositätszunahme bedingt ist; nach der sehr verminderten Geschwindigkeit mit welcher die Strömung wieder beginnt, kann man sich ja ein Bild davon machen, wie groß eine solche Viskositätszunahme sein müßte. Für nicht mit Erregungsvorgängen verbundene Strömungsverlangsamungen bleibt diese Erklärungsmöglichkeit bestehen und stark schädigende Eingriffe scheinen ja tatsächlich die Viskosität des Protoplasmas oft stark zu erhöhen. Andererseits bewirken wenig unterschwellige Reize nicht nur eine Strömungsverlangsamung, sondern auch einen Rückgang des Plasmalemmapotentials und auch eine starke elektrische Durchströmung mit einer in das Protoplasma eingestochenen Kathode, die nur schädigt, nicht erregt, während welcher das Plasmalemmapotential durch Polarisierung erhöht ist, hinterläßt, auch wenn keine Öffnungserregung folgt, ein herabgesetztes Plasmalemmapotential, das mit der Strömungsverlangsamung oder -sistierung in Zusammenhang stehen könnte.

Reduktions-Oxydationspotential und Erregung

Um das Redoxpotential des *Nitella*-Protoplasmas zu messen, habe ich in eine Internodialzelle eine Platin- und eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen. Die eingestochene KCl-Elektrode wurde geerdet; mit einem Elektrometer wurde das Potential der Platinelektrode gegen diese gemessen, mit einem zweiten das einer in das umgebende Wasser tauchenden 0,1 n KCl-Elektrode gegen die eingestochene. Da die Erdung

durch den hohen Widerstand der eingestochenen 0,1 n KCl-Elektrode erfolgte und die Platinelektrode schon wegen ihrer geringen freien Platinfläche influenzempfindlich war, war die ganze Anordnung gegen Störungen durch Influenz sehr empfindlich. Das Potential einer 0,1 n KCl-AgCl-Ag-Elektrode gegen eine gesättigte Kalomelektrode ergab sich zu + 45 Millivolt. Diese hat gegenüber der normal Wasserstoffelektrode + 250 und somit die 0,1 n KCl-Elektrode + 295 Millivolt. Zur Kontrolle habe ich das Potential meiner Platinelektrode gegen eine 0,1 n KCl-Elektrode in $\frac{n}{20} \text{K}_4\text{Fe}(\text{CN})_6 + \frac{n}{20} \text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ bestimmt und zu + 147 Millivolt gefunden. Da nach Michaelis (18, S. 41) das Potential einer Platinelektrode in dieser Lösung gegen eine normal Wasserstoffelektrode + 442 Milli-



Fig. 8. 29. IV. 31. In eine Internodiazelle wurde um 8^h45 eine Platin- und eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen. Unten registriert: eingestochene Platin- gegen eingestochene KCl-Elektrode, positiver Ausschlag nach oben; oben registriert: in Wasser tauchende KCl- gegen eingestochene KCl-Elektrode, negativer Ausschlag nach oben (also so wie in den anderen Fig., wo die eingestochene KCl-Elektrode gegen die in Wasser registriert wurde, aber mit positivem Ausschlag nach oben). 12^h30. Durch außen, 1,5 cm weit von den Einstichstellen anliegende Platinelektroden wurde durch einen Öffnungsinduktionsschlag, Reizstärke 1,5, ein Erregungsvorgang ausgelöst; dann Eichung —0,1 Volt; kleine Ausschläge durch die Influenzempfindlichkeit der Anordnung; Nullstellung beider Elektrometer. Zeitmarken 10 Sekunden. 16° C.

volt beträgt, ergibt sich das Potential der 0,1 n KCl-AgCl-Ag-Elektrode gegenüber der normal Wasserstoffelektrode wieder zu + 295 Millivolt. Hieraus und aus dem Potential der eingestochenen Platinelektrode von — 15 bis + 25 Millivolt gegenüber der eingestochenen KCl-Elektrode ergibt sich das E_h des *Nitella*-Protoplasmas zu + 280 bis + 320 Millivolt.

Während der Erregungsvorgänge, die ich durch Öffnungsinduktionsschläge ausgelöst habe, ergab sich keine sichere Veränderung des Redoxpotentials. Eine Aufnahme ist in Fig. 8 wiedergegeben. Das andeutungsweise Negativwerden der Platinelektrode während der Dauer des Aktions-

stroms, das auch sonst in der Regel zu erkennen ist, kann auch ohne Veränderung des Redoxpotentials zustande kommen, wenn die Platinelektrode weniger gut gegen das Außenmedium abgedichtet ist als die eingestochene KCl-Elektrode; dies ist sogar wahrscheinlich, weil die Platinelektrode bei ihrem Einstich ein größeres Loch in das Plasmalemma reißt. Eine Abkapselung einer der eingestochenen Elektroden durch neu gebildetes Plasmalemma, die mitunter nach längerer Zeit eintritt, erkennt man daran, daß Aktionsströme bei Ableitung von beiden eingestochenen Elektroden eintreten, denn eine abgekapselte Elektrode verhält sich bezüglich der Ableitung von Aktionsströmen wie eine außerhalb der Zelle befindliche. Welche Elektrode abgekapselt ist, erkennt man am Sinn des Ausschlages, den der Aktionsstrom bedingt und daran, daß bei Abkapselung der eingestochenen KCl-Elektrode von der nicht eingestochenen gegen sie keine Aktionsströme mehr abzuleiten sind.

Erregung bei verändertem Plasmalemmapotential

Die Versuche, über die ich hier berichten will, habe ich zunächst angestellt um Aufschluß über den Plasmalemmawiderstand und sein Verhalten während der Erregung zu gewinnen. Erst ihre Auswertung zeigte, daß es richtiger ist nur von Potentialänderungen und nicht auch von Widerstandsänderungen während der Erregung zu sprechen.

Es wurden zwei Elektroden in eine Internodialzelle eingestochen, eine 0,1 n KCl-Elektrode, deren Spannung registriert wurde, und eine Platinelektrode, mit der ein Strom durch die Zelle geleitet wurde. Die Stromstärke wurde gemessen, indem die Spannung an einem der Elektrode vorgeschalteten Widerstand von 100000 Ohm registriert wurde. Von der Verwendung von 0,1 n KCl-Elektroden zur Stromzuleitung ins Protoplasma habe ich abgesehen, da eine solche Elektrode einen Widerstand von etwa 2000000 Ohm hatte. Der durch die Zelle fließende Strom sollte in der geerdeten, in das Wasser tauchenden Elektrode, durch welche er ja auch floß, keinen merklichen Spannungsabfall bedingen, um die Spannungsmessung nicht zu stören. Ich habe daher für diese Versuche die geerdete Elektrode sehr kurz und bis zur Öffnung mit einem inneren Durchmesser von 0,25 cm hergestellt. Um ein Ausfließen zu vermeiden wurde hier der 0,1 n KCl-Lösung 2 % Agar zugesetzt. Die Elektrode wurde während der Messung nahe der Zelle ins Wasser getaucht.

Bei der Stromdurchleitung entwickelt sich natürlich an der Platinelektrode eine Polarisationsspannung, die, wenn die eingestochene Platin-

elektrode Anode ist, nicht nur hoch ist, sondern auch während der Durchströmung lange weiter zunimmt. Da bei diesem Durchströmungssinn schon ein sehr schwacher Prüfstrom bei seiner Schließung einen Erregungsvorgang auslöst, muß man mit der Auslösung eines weiteren Erregungsvorgangs, dessen Einfluß auf Stromstärke und Plasmalemmapotential untersucht werden könnte, längere Zeit warten und dann ist eben die Stromstärke durch die Polarisation am Platin schon sehr stark reduziert. Ich habe deshalb mit dieser Anordnung nur wenige Versuche ausgeführt. Günstiger liegen die Verhältnisse, wenn die eingestochene Platinelektrode Kathode des Prüfstroms ist. Die Polarisation ist zwar auch in diesem Fall stark, so daß angelegte Spannungen unter 0,8 Volt keinen merklichen Strom bedingen und auch bei weiterer stufenweiser Steigerung der Spannung ist die Zunahme der Stromstärke der Spannungssteigerung nicht proportional. Aber die Stromstärke bleibt meist genügend lange annähernd konstant, so daß die Wirkung eines Erregungsvorgangs gut untersucht werden kann.

In diesen Versuchen erhöht der Prüfstrom durch Polarisation das Plasmalemmapotential und die Abnahme des Plasmalemmopotentials während der Erregung erhöht die den Prüfstrom unterhaltende Spannung. In allen Versuchen dieser Art zeigte sich während des Erregungsvorgangs eine Zunahme der Stromstärke, die in ihrem zeitlichen Verlauf genau dem Aktionsstrom entsprach. Wenn es sich hierbei um eine Permeabilitätszunahme und Widerstandsabnahme des Plasmalemmas handeln würde, wie man noch vor kurzem gern annahm, so müßte, zusätzlich zu dem auch ohne Durchströmung auftretenden Aktionsstrom, noch ein gewisser Bruchteil der Polarisation am Plasmalemma verschwinden. Die Versuche zeigen das Gegenteil. In den Fällen, in denen schon der normale Aktionsstrom nur einen Teil des Plasmalemmopotentials rückgängig machte, konnte ich ihn auch durch die Durchströmung nicht vergrößern. Fig. 9 gibt ein Beispiel solcher, von der Polarisation am Plasmalemma unabhängiger Aktionsströme. An Zellen, an denen zunächst andere Verhältnisse vorliegen, läßt sich dieser Zustand, soweit ich gesehen habe, immer durch eine richtig dosierte Narkose herstellen, wie Fig. 10 zeigt. Diese, gewissen Zuständen der Zelle eigene Unabhängigkeit des Aktionsstroms in seinem Ausmaß vom experimentell bedingten, zusätzlichen Polarisationspotential des Plasmalemmas legt die Annahme nahe, daß der Erregungsvorgang nur mit einer Potentialänderung verbunden sei und daß die Zunahme des Prüfstroms nur auf dieser beruhe. Um zu prüfen, ob Spannungsänderungen, wie sie der Aktionsstrom bedingt, Stromstärkenänderungen

hervorrufen, wie sie während der Erregung registriert wurden, habe ich drei Versuche ausgeführt, bei denen die Spannung an der eingestochenen Platinelektrode innerhalb des Bereiches von 0,8 bis 1,5 Volt in Stufen von 0,1 Volt gesteigert und bei jeder solchen Spannung ein Erregungsvorgang verzeichnet wurde. Einer dieser Versuche ist in Fig. 11 wiedergegeben. Aus dem Vergleich der in aufeinanderfolgenden Aufnahmen unten registrierten Kurven erkennt man die durch 0,1 Volt hervorbrachte Stromstärkenzunahme, an der oben registrierten Kurve läßt sich die durch den Aktionsstrom bedingte Spannungsänderung am Plasmalemma ablesen. Die nach dieser zu erwartende Stromstärkenzunahme stimmt mit der tatsächlich registrierten soweit überein, als es bei der oft in undurch-

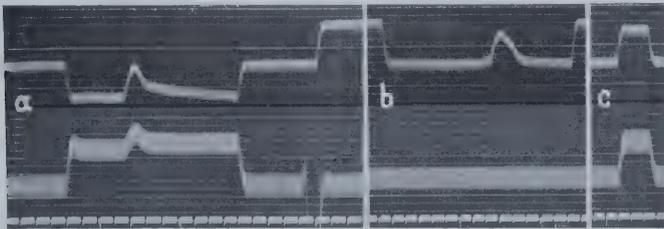


Fig. 9. 24. VI. 31. In eine Internodialzelle wurde um 15^h17 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode, die zur Durchströmung der Zelle als Kathode verwendet wurde; ihre Stromstärke ist unten registriert. a 15^h51. Es wurden — 1,5 Volt an die eingestochene Platinelektrode angelegt, die Zelle durch außen anliegende Platinelektroden mit einem Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 5,0 erregt, die Spannung von der eingestochenen Platinelektrode abgeschaltet und die Nullstellung beider Elektrometer verzeichnet. b 16^h12. Zu Beginn und zu Ende Nullstellung der Elektrometer; keine Spannung an der eingestochenen Platinelektrode; Reizstärke 2,9. c Eichung mit + 0,1 Volt, entspricht unten 0,001 Milliampère; zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. Zeitmarken Sekunden.

sichtiger Weise mit der Spannung zunehmenden Stromstärke und bei der nicht vollkommenen Reproduzierbarkeit der einzelnen Aufnahmen erwartet werden kann.

In den Fällen, in denen der Aktionsstrom durch eine das Plasmalemmapotential vergrößernde Polarisation vergrößert wird, verschwindet bei mäßiger Polarisation während der Erregung das Plasmalemmapotential einschließlich des polarisatorischen Zusatzes fast vollständig; Fig. 11a—d und h und 12. Bei weiterer Steigerung der Polarisation nimmt der Aktionsstrom dann nicht mehr zu; Fig. 11e—g. Auch Fig. 10a und c entsprechen

diesem Zustand. Auch in diesem Fall kann also der Erregungsvorgang nur einen Potentialrückgang von bestimmtem Ausmaß als Aktionsstrom

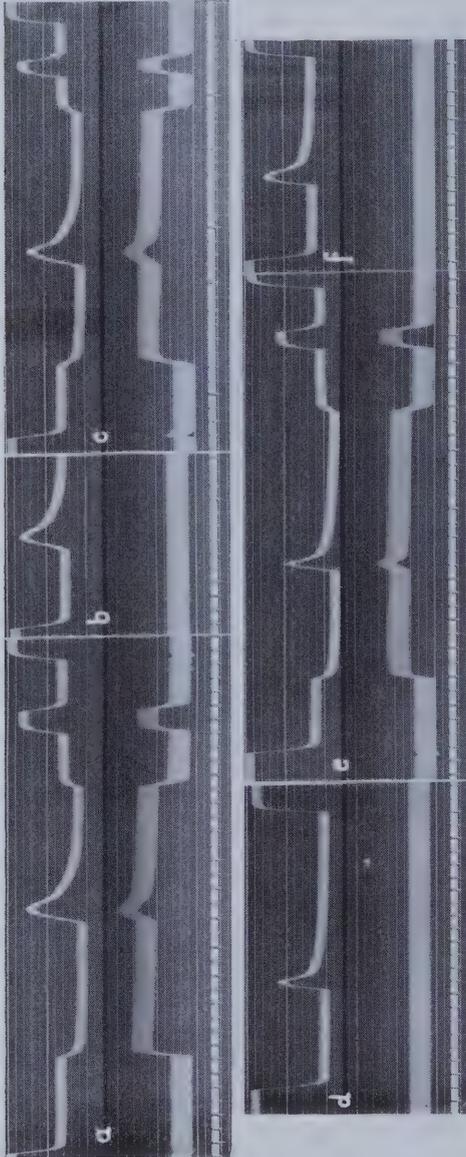


Fig. 10. 4. VII. 31. In eine Internodiazelle wurde um 15^h00 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode, die für die Durchströmung der Zelle als Kathode verwendet wurde; ihre Stromstärke ist unten registriert. Zu Beginn jeder Aufnahme ist die Nullstellung der Elektrometer verzeichnet, ebenso zu Ende, mit Ausnahme von b; zu Ende von a, c und e Eichung von 0,1 Volt, entspricht unten 0,001 Milliamp. und ergibt auch die Koinzidenzen für beide Kurven. a 16^h17. An der eingestochenen Platinelektrode — 1,7 Volt zur Durchströmung angeschaltet. Durch außen anliegende Platinelektroden mit einem Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 3,7 erregt. Prüfstrom an der eingestochenen Platinelektrode abgeschaltet. b 16^h30. Kein Prüfstein; Reizstärke 1,5. c 16^h45. Prüfstrom mit — 1,7 Volt, wie bei a, aber Reizstärke 2,4. Das die Zelle umgebende Wasser wurde um 17^h20 durch 3 % Alkohol ersetzt und dieser um 17^h58 gewechselt. d 18^h00. Kein Prüfstrom; Reizstärke 3,7. 18^h13. Neuerlich frischer 3 % iger Alkohol. e 18^h15 Prüfstrom mit — 1,7 Volt, wie bei a und c, Reizstärke 5,0 f 18^h30. Ohne Prüfstrom; Reizstärke 2,9. Zeitmarken Sekunden. 26° C.

bedingen. Nur ist es jetzt größer als das normale Plasmalemmapotential und der Aktionsstrom daher zunächst durch dieses begrenzt, denn er ist

nie viel größer, als daß er das Plasmalemmapotential vorübergehend zum Verschwinden brächte. Er nimmt daher mit zunehmender Polari-

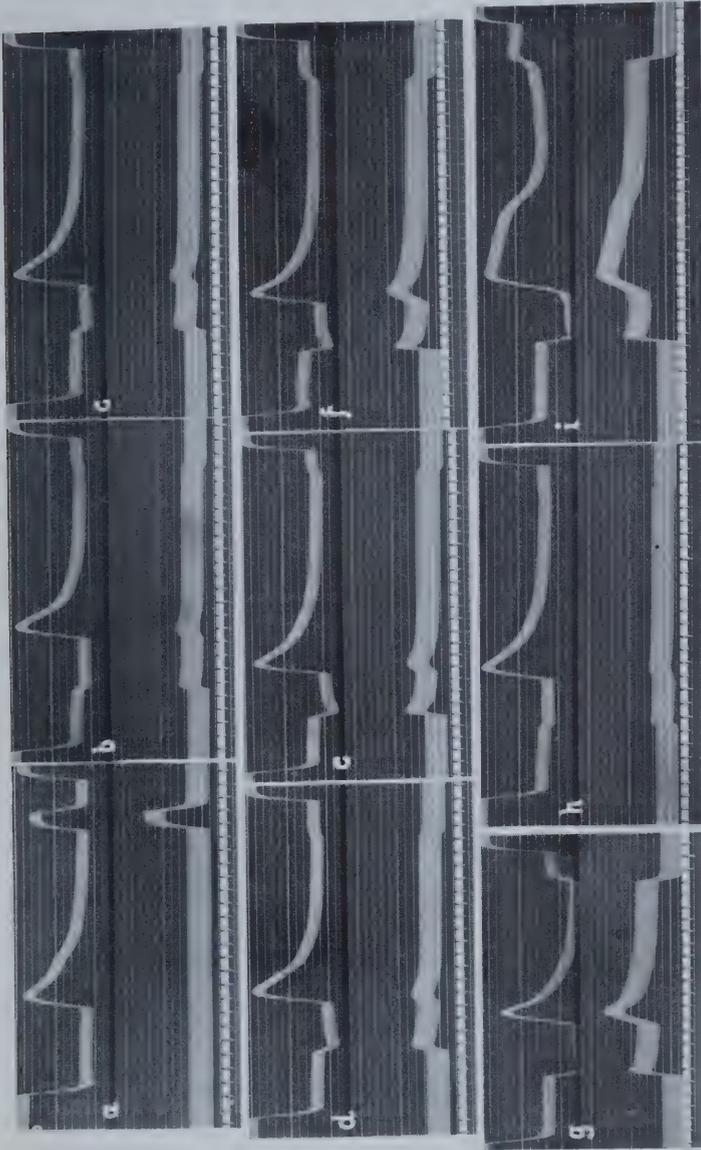


Fig. 11. 18. VII. 31. In eine Internodialzelle wurde um 15^b55 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode als Kathode für den Prüfstrom, dessen Stromstärke unten registriert ist. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme ist die Nullstellung der Elektrometer verzeichnet, gegen Ende von a eine Eichung von +0,1 Volt, die unten 0,001 Milliamp. entspricht und Koinzidenzmarken für beide Kurven abgibt. Von a bis h als Reiz ein Öffnungsinduktionsschlag, Stärke 5,0, in i Wasser von 0° C. a 16^b35 ohne Prüfstrom; im weiteren war die Spannung des Prüfstroms in b 16^b50 — 1,0 Volt, c 17^b06 — 1,1 Volt, d 17^b20 — 1,2 Volt, e 17^b34 — 1,3 Volt, f 17^b55 — 1,4 Volt, g 18^b10 — 1,5 Volt, h 18^b24 — 0,9 Volt, i 18^b37 — 1,5 Volt. Zeitmarken Sekunden. 24° C.

sation zu, bis er das gewisse, höchstmögliche Ausmaß erreicht hat, um von da an konstant zu bleiben.

Fig. 11i zeigt, daß auch Kältereize wie elektrische wirken. Freilich wirkt die Kälte nicht nur als Reiz, sondern dehnt auch den Aktionsstrom und verringert das Plasmalemmapotential. Fig. 12b zeigt, außer einem Aktionsstrom, der ein sehr stark erhöhtes Plasmalemmapotential noch fast vollständig rückgängig macht, auch einen beim Abschalten des Prüfstroms. Ströme, die das Plasmalemmapotential so stark erhöhen, lösen bei ihrer Unterbrechung meist eine Öffnungserregung aus. Fig. 12c zeigt einen Fall von umgekehrtem Durchströmungssinn, also mit der eingestochenen Platinelektrode als Anode. Trotz gleicher äußerer Spannung wie bei der vorigen Aufnahme, ist die Stromstärke nur sehr gering. Die Schließung des Prüfstroms löste den ersten Erregungsvorgang aus, der zweite wurde durch einen Öffnungsinduktionsschlag ausgelöst. Er bedingte eine Abnahme der Stromstärke, eben kenntlich an der geringen Hebung der unten registrierten Kurve. Diese Abnahme der Stromstärke ist als Folge der Potentialänderung am Plasmalemma zu erwarten, eine Widerstandsabnahme in diesem müßte den umgekehrten Erfolg haben.



Fig. 12. 20. VI. 31. In eine Internodiazelle wurde um 8^h50 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode für den Prüfstrom, dessen Stromstärke unten registriert ist. Zu Beginn jeder Aufnahme und zu Ende von b und c ist die Nullstellung der Elektrometer registriert. a 12^h14 ohne Prüfstrom, Reiz: Öffnungsinduktionsschlag durch von außen anliegende Platinelektroden, Stärke 2,4. b 12^h25. Prüfstrom mit -1,5 Volt, eingestochene Platinelektrode als Kathode; Reizstärke 10,5. Nach Abschalten des Prüfstroms eine Öffnungserregung, dann Eichung +0,1 Volt, entspricht unten 0,001 Milliamp und gibt die Koinzidenzmarken für beide Kurven. c 14^h33. Prüfstrom mit +1,5 Volt, eingestochene Platinelektrode als Anode. Die Schließung des Prüfstroms löst einen Erregungsvorgang aus, dann Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 2,9. Der Erregungsvorgang bedingt jetzt keine Stromzunahme, sondern eine, wenn auch nur geringe Stromabnahme. Zeitmarken Sekunden. 24° C.

Nebenbei sei erwähnt, daß eine polarisatorische Erhöhung des Plasmalemmopotentials die Erregbarkeit vermindert; von $-1,6$ Volt äußerer Spannung an der Platinelektrode an, konnte ich Erregungsvorgänge meist nicht mehr auslösen.

Wenn man sich das in diesem Abschnitt Dargelegte vergegenwärtigt, erkennt man, daß es ungerechtfertigt ist, aus den in der Literatur mitgeteilten elektrischen Messungen auf eine Permeabilitätszunahme während der Erregung zu schließen, wie das vielfach geschah. In einem stromdurchflossenen Gewebe werden während der Erregung nicht etwa alle polarisatorischen Gegenspannungen auf einen gewissen Bruchteil herabgesetzt, sondern das Plasmalemmopotential wird überall dort um einen festen Betrag herabgesetzt, wo es größer als dieser war, und geht an allen anderen Stellen auf Null zurück. Das an der Kathodenseite durch die Polarisation herabgesetzte Plasmalemmopotential ist immer von einer gewissen Stärke des polarisierenden Stromes an, oft sogar bei jeder, geringer als die Potentialänderung durch die Erregung an der Anodenseite; damit ist dann auch die Potentialänderung bei der Erregung an der Kathodenseite geringer als an der Anodenseite. Durch diese veränderte Spannungsverteilung nimmt die Stromstärke des polarisierenden Stromes während der Erregung zu. Will man dieser, weil nicht über die Versuchsergebnisse hinausgehenden, etwas abstrakten Darstellungsweise ein der Anschauung mehr entgegenkommendes Bild zugrunde legen, so kann man das durch folgende Hypothese.

Das Plasmalemmopotential sei nahezu gleich dem Potential, das sich bei den bestehenden Ionenkonzentrationen im Protoplasma und im Außenmedium nur durch die selektive Kationenpermeabilität des Plasmalemmas (28) einstellen würde. Tatsächlich komme es, wenigstens teilweise, dadurch zustande, daß Molekeln, mit ihrem elektropositiven Teil nach außen, mit dem elektronegativen nach innen, orientiert in die Grenzfläche eingelagert sind. Der Erregungsvorgang bestehe in einer chemischen Reaktion dieser in der Grenzfläche orientierten Molekeln, der Aktionsstrom beruhe auf ihrer Umlagerung oder ihrem zeitweiligen Austritt aus der Grenzfläche. Wenn der Aktionsstrom das Plasmalemmopotential nicht bis auf Null reduziert, so sei der dauernd bestehen bleibende Rest nicht durch orientierte Molekeln, sondern nur durch die selektive Kationenpermeabilität des Plasmalemmas bedingt. Erhöht ein polarisierender Strom das Plasmalemmopotential, so kann diese Erhöhung, wenn im Protoplasma noch ein Vorrat orientiert einlagerbarer Molekeln vorhanden ist, durch diese übernommen werden. Ein polarisierender Strom, der die Zelle der Länge nach durchfließt, reduziert an der Kathodenseite das Plasmalemmopotential und den Aktionsstrom, was auch an registrierten Kurven ersichtlich, sobald das Potential den durch die orientiert eingelagerten Molekeln bedingten Betrag unterschreitet und erhöht an der Anodenseite das Potential und den Aktionsstrom, wie ebenfalls an Aufnahmen ersichtlich, solange die Potentialzunahme noch zur weiteren orientierten Einlagerung reaktionsfähiger Molekeln führt. So nimmt die Stromstärke eines polarisierenden Stromes während der Erregung zu, wenn die Polarisation nur ausreicht, um an der Kathodenseite das Potential unter das Ausmaß des normalen Aktionsstroms zu senken.

Da angenommen wurde, daß die orientiert eingelagerten Molekeln kein wesentlich höheres Potential bedingen können, als durch die selektive Kationenpermeabilität des Plasmalemmas zustande käme, ist die Erregbarkeitsaufhebung durch stark potential-

herabsetzende Einflüsse, wie KCl in höherer Konzentration, durch den Austritt dieser reaktionsfähigen Molekeln aus der Grenzfläche begreiflich. Die Narkotika mögen durch ihre Oberflächenaktivität die orientierten Molekeln aus der Grenzfläche verdrängen und so den Aktionsstrom reduzieren, ohne das Plasmalemmapotential, das durch die selektive Kationenpermeabilität erhalten bleibt, entsprechend herabzusetzen. Das Refraktärstadium wäre durch den Verbrauch der orientierten Molekeln aus der Grenzfläche zu deuten, seine oft über den Aktionsstrom hinausgehende Dauer damit, daß das Potential zunächst durch die selektive Kationenpermeabilität wiederhergestellt und nur allmählich durch sich wieder orientiert in die Grenzfläche einlagernde Molekeln übernommen wird.

Meiner Ansicht nach ist es auch ein Vorteil der dargelegten Vorstellungen, daß ähnliche und mit ihnen zusammenhängende Gedankengänge zu einer Theorie der elektrischen Erregung und zu einer der Erregungsleitung führen, welche gewisse, sonst bestehende Schwierigkeiten vermeiden. Bezüglich der elektrischen Erregbarkeit habe ich schon oben einiges gesagt. Hier möchte ich zunächst daran erinnern, daß die Theorie von Nernst (19) annimmt, der elektrische Strom führe an den Zellgrenzflächen, durch welche er hindurchtritt, zu einer Anreicherung bzw. Verarmung an gewissen Salzen. Diesen Veränderungen soll die Diffusion entgegenwirken. Die von Nernst (19) und später von Hill (12) abgeleiteten Formeln stellen die Beobachtungen in ausgezeichneter Weise dar. Aber die Zahlenwerte, die man für die Diffusionskoeffizienten der Salze, bei Kenntnis der Längen der erregbaren Elemente, d. h. der Zellen, Muskelfasern usw., berechnen kann, sind viel zu groß, als daß Diffusion als ausgleichender Vorgang wirklich in Betracht käme (24). Ich habe schon einmal (26) kurz darauf hingewiesen, daß man sich, mit Rücksicht auf die rasche Ausbreitung oberflächenaktiver Substanzen in Oberflächen, vorstellen könnte, daß die an den Durchtrittsstellen des Stroms durch das Plasmalemma vermehrten bzw. verminderten Salze nicht durch Diffusion im Protoplasma, sondern durch eine viel raschere Bewegung in der Grenzfläche zwischen Protoplasma und Außenmedium ihre Konzentrationsänderungen ausgleichen könnten. Dabei ist es gleichgültig, ob man die Entstehung einer erregungsauslösenden Substanz an der Kathodenseite oder die Entstehung einer, die oben angenommenen, orientierten Molekeln stabilisierenden, an der Anodenseite und ihr Verschwinden an der Kathodenseite annimmt. Mit Rücksicht auf die Bildungsmöglichkeit von Salzen bei Stromdurchgang durch das selektiv kationenpermeable Plasmalemma ziehe ich die zweite Annahme vor. Es gibt noch eine Gruppe von Erscheinungen, die einer besonderen Erklärung bedürfen. Es sind dies die Abnahme der Reizwirkung einer konstanten elektrischen Spannung, die auf den bald nach Stromschluß gelegenen Höhepunkt der Reizwirkung folgt, die geringe Wirksamkeit allmählich zunehmender Ströme, die Öffnungserregung und Ähnliches. Ich habe schon seinerzeit (24) gezeigt, daß man diese Erscheinungen als Polarisationswirkungen auffassen und durch entsprechende Formeln quantitativ erfassen kann. Stellt man sich, wie oben ausgeführt, vor, daß der Strom an der Zellgrenzfläche Salze bildet, die sich durch ihre Oberflächenaktivität rasch in derselben ausbreiten, so braucht man nur noch anzunehmen, daß diese Salze eine Polarisation erzeugen und daß sich wenigstens eines weniger rasch in der Oberfläche bewegt, als das mit der Erregungsauslösung in Zusammenhang stehende. Wegen der geringeren Beweglichkeit jener Substanz tritt die volle Polarisationswirkung erst nach dem Höhepunkt der erregenden Stromwirkung ein und ebenso überdauert nach der Stromöffnung der auf der weniger beweglichen Substanz beruhende Teil der Polarisation

so lange, daß auf die mit der Erregungsauslösung in Zusammenhang stehende ein Einfluß, wie von einem gegensinnigen Strom ausgeübt wird. Dabei braucht der Durchschnitt aller Polarisation erzeugender Substanzen keine geringere Beweglichkeit zu haben, wie die mit der Erregungsauslösung zusammenhängende, so daß das oben über die Entstehungszeit der Polarisation und die elektrische Erregbarkeit Gesagte nicht in Widerspruch zu den hier entwickelten Vorstellungen steht. Ich möchte noch auf die wichtigen Untersuchungen von Cremer und seiner Schule (8) über elektrische Erregbarkeit und Polarisierbarkeit bzw. Polarisationskapazität der Gewebe verweisen.

Auch bei einer kurz skizzierten Theorie der Erregungsleitung habe ich an die rasche Ausbreitung einer Substanz in der Zellgrenzfläche gedacht (26). Faßt man den Erregungsvorgang als eine chemische Reaktion orientiert im Plasmalemma eingelagerter Molekeln auf, so hat man sich nur noch vorzustellen, daß ein Endprodukt derselben sich im Plasmalemma genügend rasch fortbewegt und schon in geringer Konzentration an Nachbarstellen dieselbe Reaktion wieder auslöst. Und zwar dürften, wie ich seinerzeit gezeigt habe, für die beobachteten Leitungsgeschwindigkeiten Beweglichkeiten in der Grenzfläche von ähnlicher Größenordnung in Betracht kommen, wie sie auch von der Theorie der elektrischen Erregbarkeit gefordert werden. Gleichheit der Werte ist nicht zu erwarten, da es sich nach der hier entwickelten Vorstellung bei der elektrischen Erregbarkeit und bei der Erregungsleitung um verschiedene in der Grenzfläche bewegliche Substanzen handelt. Auch hängt die Leitungsgeschwindigkeit noch wesentlich von der unbekanntem Menge des die Reaktion übertragenden Endproduktes und von seiner erregungsauslösenden Wirksamkeit ab. Bei einer solchen Auffassung ist Erregungsleitung ohne elektrische Erregbarkeit denkbar, es braucht nur keines der durch den Strom gebildeten Salze die Stabilität der reaktionsfähigen, im Plasmalemma orientiert eingelagerten Molekeln zu verändern. So bereitet das rasch leitende System der Mimosoideen, in welchem die Erregung elektrisch nicht auslösbar ist (26), keine Schwierigkeiten. Auch die Erregungsleitung in einem durch besondere Behandlung anodisch erregbar gemachten Nerven (23), dürfte der hier entwickelten Auffassung weniger Schwierigkeiten machen, als einer, welche elektrische Erregbarkeit und Erregungsleitung in engen Zusammenhang bringt.

Zusammenfassung

An einer in Wasser liegenden *Nitella*-Internodialzelle tritt der Aktionsstrom an allen Teilen praktisch gleichzeitig auf. In Luft befindliche Zellen zeigen Erregungsleitung mit Leitungsgeschwindigkeiten von 2,3 bis 0,3 cm sek⁻¹. Die Anstiegszeit des Aktionsstroms beträgt etwa 1,2 sek.

Nach schwachen Reizen tritt der Aktionsstrom erst nach einer Latenzzeit von bis zu einer Sekunde auf. Dies läßt auf einen in seinem Ausmaß von der Reizstärke abhängigen Latenzvorgang schließen. Meine frühere Auffassung dieser Latenzzeit als Leitungszeit ist sicher falsch.

Eine Zellverletzung durch den Einstich einer Elektrode ist kein Maximalreiz, sondern, im Gegenteil, oft von weniger als doppelter Schwellenreizstärke.

Dem Plasmalemma kommt keine Kondensatorkapazität zu, wie es die Kondensatortheorie der elektrischen Erregung verlangen würde. Die Beziehung zwischen zur Erregungsauslösung notwendiger Spannung und Reizzeit wird durch die Formeln von Nernst und Hill gut dargestellt. Auch die von der Theorie vorausgesagte Abhängigkeit der Reizzeiten von der Zelllänge besteht.

Das gesamte Refraktärstadium beträgt 60 bis 150 sek, das absolute 4 bis 40 sek. Dieses ist nach Doppelreizen verlängert oder unverändert, bei Ermüdung und in der Narkose verlängert. Auch während des Refraktärstadiums und in der Narkose zeigt der Aktionsstrom und somit der Erregungsvorgang keine Abweichung vom Alles- oder Nichtsgesetz.

Der Strömungsstillstand wird nicht durch eine Viskositätszunahme bedingt. Die Protoplasmaviskosität bleibt unverändert und beträgt 0,084.

Der Erregungsvorgang ist nicht mit einer nachweislichen Veränderung des Redoxpotentials des Protoplasmas verbunden; $E_h = 280$ bis 320.

Versuche, in denen das Plasmalemmapotential durch einen polarisierenden Strom experimentell verändert war, ergaben keinen Hinweis auf eine Permeabilitätszunahme während der Erregung, durch welche ein gewisser Bruchteil der Polarisierung hätte verschwinden müssen; im Gegenteil läßt sich durch polarisatorische Steigerung des Plasmalemmopotentials der Aktionsstrom entweder überhaupt nicht oder nur bis zu einem gewissen Betrag steigern, er bringt aber dann, solange das Plasmalemmapotential diesen Betrag noch nicht erreicht, dieses ganz zum Verschwinden. Die Stromstärkenänderung eines polarisierenden Stromes während der Erregung ist nur durch diese Potentialänderung am Plasmalemma bedingt.

Diese bloße Potentialänderung, ohne Permeabilitätsänderung während der Erregung wird durch die Annahme elektrisch orientierter, reaktionsfähiger Molekeln im Plasmalemma zu deuten versucht, in Anlehnung an einen früheren Hinweis auf die mögliche Bedeutung von in der Zellgrenzfläche rasch beweglichen Substanzen für die elektrische Erregbarkeit und für die Erregungsleitung.

Literaturnachweise

1. Auger, D., Phénomènes pulsatoires électriques des cellules de characées. C. R. Soc. Biol. **107**, 1495—1496, 1931.
- 1a. —, Relation entre le courant d'action et la cyclose protoplasmique chez *Nitella*. C. R. Soc. Biol. **108**, 1131—1132, 1931.
2. Baas Becking, L. G. M., H. v. d. Sande Bakhuyszen and H. Hotelling, The physical state of protoplasm. Verh. d. k. Akad. v. Wetensch. t. Amsterdam, Afk. Natuurk. (Tweede Sectie) **25**, Nr. 5, 1928.
3. Bayliss, W. M., The properties of colloidal systems. IV. Reversible gelation in living protoplasm. Proc. Roy. Soc. London, B, **91**, 196—201, 1920.
4. Blinks, L. R., E. S. Harris and W. J. V. Osterhout, Studies on Stimulation in *Nitella*. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **26**, 836—838, 1929.
5. Brücke, E., Über die sogenannte Molekularbewegung in tierischen Zellen, insbesondere in den Speichelkörperchen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 2, **45**, 629—644, 1862.
6. Brücke, E. Th., Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges. Ergebnisse d. Biol. **6**, 327—425, 1930.
7. Chiffhot, J. et Cl. Gautier, Sur le mouvement interplasmatique à forme brownienne des granulations cytoplasmiques. Journ. de Bot. **19**, 40—46, 1905.
8. Cremer, M., Ber. ü. d. 12. Tagung d. Deutsch. Physiol. Gesell. Bonn. Ber. ü. d. ges. Physiol. **61**, 352, 1931.
9. Dittler, R., Z. biol. Techn. u. Meth. **3**, 7—15, 1913.
10. Fürth, R., Über die Messung der Viskosität sehr kleiner Flüssigkeitsmengen mit Hilfe der Brownschen Bewegung. Zeitschr. f. Phys. **60**, 313—316, 1930.
11. Heilbrunn, L. V., The colloid chemistry of protoplasm. Protoplasma-Monographien 1, Berlin 1928.
12. Hill, A. V., A new mathem. treatment of changes of ionic concentration in muscle and nerve under the action of electric currents, with a theory as to their mode of excitation. Journ. of physiol. **40**, 190—224, 1910.
13. Hörmann, G., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena 1898.
14. Kühne, W., Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität, Leipzig 1864 (S. 94—99).
15. Láncoz, A., Über die Gültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes der Erregung. Pflügers Arch. **223**, 709—716, 1930.
16. Lauterbach, L., Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. Beih. z. Bot. Centralbl. **38**, 1—52, 1921.
17. Mast, S. O., The nature of the action of electricity in producing response and injury in *Amoeba proteus* (Leidy) and the effect of electricity on the viscosity of protoplasm. Zeitschr. f. vergl. Physiol. **15**, 309—328, 1931.
18. Michaelis, L., Oxydations-Reduktions-Potentiale. Berlin 1929 (S. 41).
19. Nernst, W., Zur Theorie der elektrischen Reizung. Nachrichten v. d. königl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen. Math.-Phys. Kl. 104—108, 1899.

20. Pekarek, J., Absolute Viskositätsmessung mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. I. *Protoplasma* **10**, 510—532, 1930; IV. ebenda **17**, 1—24, 1932.
 21. Perrin, J., Die Atome, deutsch von A. Lottemoser, 3. Aufl., Dresden u. Leipzig 1923.
 22. Romijn, C., Über den Einfluß der Temperatur auf die Protoplasmaströmung bei *Nitella flexilis*. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. t. Amsterdam* **34**, Nr. 2, 1—8, 1931.
 23. Thörner, W., Elektrophysiologische Untersuchungen am alterierten Nerven. I. *Pflügers Arch.* **197**, 159—186, — II. 187—205, 1922, — III. **198**, 373—390, 1923.
 24. Umrath, K., Zur Theorie der elektrischen Erregung. *Biologia generalis* **1**, 396—481, 1925.
 25. —, Über Refraktärstadien. *Zeitschr. f. Biol.* **87**, 85—96, 1928.
 26. —, Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen mit Bemerkungen zur Theorie der Erregungsleitung und der elektrischen Erregbarkeit im allgemeinen. *Planta* **5**, 274—324, 1928.
 27. —, Potentialmessungen an *Nitella mucronata* mit besonderer Berücksichtigung der Erregungserscheinungen. *Protoplasma* **9**, 576—597, 1930.
 28. —, Die Bildung von Plasmalemma (Plasmahaut) bei *Nitella mucronata*. *Protoplasma* **16**, 173—188, 1932.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Umrath Karl

Artikel/Article: [Der Erregungsvorgang bei *Nitella mucronata* 258-300](#)