

Zur Kondensatortheorie der elektrischen Erregbarkeit des Nerven.

(Zugleich eine Erwiderung auf die Arbeit von W. Eichler¹):
„Über die Abhängigkeit der Chronaxie des Nerven vom äußeren Widerstande“.)

Von **Karl Umrath.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

(Der Schriftleitung zugegangen im Juli 1932.)

Nach der Kondensatortheorie der elektrischen Erregung von Ebbecke und Eichler ist eine Zunahme der für die elektrische Erregungsauslösung erforderlichen Reizzeiten mit zunehmendem Vorschaltwiderstand zu erwarten. Bezeichnet man die bei langer Schließungszeit zur Erregungsauslösung erforderliche Spannung als Rheobase, so sollten die bei einem bestimmten Vielfachen der Rheobase erforderlichen Schließungszeiten durch hohe Vorschaltwiderstände verlängert werden, so z. B. die Chronaxie, welche die für die doppelte Rheobase notwendige Schließungszeit darstellt, aber ebenso jede zu einem anderen, etwa geringeren Vielfachen der Rheobase gehörige Schließungszeit. Für das zunächst von Eichler²) behandelte einfache Kondensatormodell habe ich schon seinerzeit gezeigt, daß sich seine Konsequenzen am quergestreiften Muskel nicht bestätigen lassen³). Am Nerven habe ich damals nur wenige Versuche bei großem Elektrodenabstand ausgeführt.

Nun hat Eichler (l. c. 1931) inzwischen die Theorie weiter entwickelt und noch den Übergangswiderstand berücksichtigt, der den an der Faser-grenze angenommenen Kondensator überbrückt. Er findet so, daß die ursprünglich errechnete Zunahme der Reizzeiten bei hohem Vorschalt-widerstand nur an kurzen Nervenstrecken zu erwarten ist, während für sehr lange Strecken Unabhängigkeit der Reizzeiten vom Vorschaltwiderstand bestehen soll.

Bezüglich der experimentellen Methodik glaubt Eichler mir vorwerfen zu müssen, daß ich mit polarisierbaren Vorschaltwiderständen gearbeitet habe. Er hat nämlich gefunden, was übrigens lange bekannt ist, daß aus Ton-Kohle-Mischung bestehende Radiowiderstände polarisierbar sind. Dies trifft aber für die Loewe-Vakuum-Widerstände nicht zu und Eichler hätte sich leicht von ihrer ganz anderen Konstruktion überzeugen können. Hingegen besteht keinerlei Gewißheit darüber, wie weit die

¹) W. Eichler, Z. Biol. **91**, 475—490 (1931).

²) W. Eichler, Z. Biol. **88**, 315—345 (1929).

³) K. Umrath, Pflügers Arch. **224**, 441—447 (1930).

Selbstinduktionsfreiheit der von Eichler angewandten Drahtwiderstände geht. Ich habe Drahtwiderstände nicht verwendet, weil ihre Selbstinduktionsfreiheit bei hohen Widerstandswerten meist zu wünschen übrigläßt. Da in den Versuchen Eichlers die Chronaxiezunahme teilweise durch Selbstinduktion seiner Vorschaltwiderstände bedingt sein könnte und vor allem kein Kriterium dafür vorliegt, ob die Chronaxiezunahme eine echte ist oder ob sie durch Erregung verschiedener Fasern bei verschiedenem Vorschaltwiderstand bedingt ist, wie ich das für den Muskel besonders in einem Versuch wahrscheinlich machen konnte (l. c. S. 444), habe ich nochmals einige Versuche am Nerven ausgeführt.

Die Methodik war meiner ehemals angewandten ganz ähnlich. Das Lucas-Pendel¹⁾, an dem 0,03 σ gerade noch einstellbar sind, wurde mit zwei Öffnungskontakten verwendet. Damit der als Nebenschluß verwendete Öffnungskontakt gut wirksam sei, war ihm ein selbstinduktions- und kapazitätsfreier Widerstand von 300 Ohm vorgeschaltet und in den Versuchen mit hohem Vorschaltwiderstand noch ein Loewe-Vakuum-Widerstand von 500 000 oder 100 000 Ohm. Der Gefälledraht hatte etwa 13 Ohm; in den Versuchen ohne hohen Vorschaltwiderstand waren ihm noch 100 Ohm vorgeschaltet, um in beiden Fällen etwa von denselben Stellen des Drahtes Spannung abzunehmen. Die $Zn-ZnSO_4$ -Elektroden hatten einen Widerstand von etwa 5000 Ohm. Die Versuche wurden an im Frühjahr gefangenen *Ranae esculentae* ausgeführt. Es wurden Schwellenzuckungen des *Musculus gastrocnemius* auf Reize am *Nervus ischiadicus* hin beobachtet. Das Präparat und die Elektroden befanden sich in einer feuchten Kammer. In den Versuchen vom 3., 4. und 7. VI. befanden sich drei Elektroden am Nerven, sonst nur zwei. Immer war die dem Muskel nächste Elektrode die Kathode. Das abgebundene proximale Nervenende war mit einem Faden an einem Hartgummistab befestigt. Die meisten Versuche wurden am Nervemuskelpräparat ausgeführt, nur die vom 9., 11., 15. und 21. VI., die als letzte in Tabelle 1 aufgenommen sind, bei durchblutetem Muskel, im ganzen Tier mit einer Rückenmarksdurchtrennung hinter dem Kopf. Der *Nervus ischiadicus* war dabei aus dem Oberschenkel präpariert und proximal durchschnitten. Der Abstand der Anode von dieser Schnittstelle konnte nicht so weit sein wie sonst an den Nervemuskelpräparaten. Distal von der Kathode war in den Präparaten mit Zirkulation der *Nervus peroneus* an seinem Abgang durchschnitten.

Tabelle 1 enthält die Versuche, in denen bei kleinem Elektrodenabstand die notwendigen Reizzeiten für die 2- und für die 1,1fache Rheobase bestimmt wurden. Sie zeigt in den letzten beiden Spalten, daß das Verhältnis der mit zu den ohne Vorschaltwiderstand erhaltenen Reizzeiten bei 1,1facher Rheobase viel weniger von 1 verschieden ist als bei 2facher, das heißt die Reizzeiten für höhere Vielfache der Rheobase werden durch hohe Vorschaltwiderstände stärker verlängert. Das ist auf Grund der Tatsache zu erwarten, daß die Erregbarkeit der verschiedenen Nervenfasern verschieden ist. Eine ohne hohen Vorschaltwiderstand aufgenommene Reizzeit-Spannungsbeziehung besteht in der Regel aus verschiedenen Teilstücken auch dann, wenn diese nicht ohne weiteres als solche kenntlich sind, weil sie einen sehr ähnlichen Verlauf haben und sich unter sehr stumpfem Winkel schneiden. Den den verschiedenen Teilstücken entsprechenden ganzen Kurven kommt eine um so größere Chronaxie zu, bei desto längeren Reizzeiten das betreffende Teilstück tatsächlich beobachtbar ist. Nun werden alle Reizströme schon durch die Polarisationskapa-

¹⁾ Hergestellt vom Universitätsmechaniker Anton Schenach im Physiologischen Institut Innsbruck.

Tabelle 1.

Datum und Temperatur	Elektrodenabstand cm	Reizzeiten für die		Reizzeiten für die		Verhältnis der Reizzeiten bei 5,10 ³ Ohm zu denen bei 5,10 ² Ohm auß. Widerstand für die	
		2fache Rheobase in τ bei 5,10 ³ Ohm äußerem Widerstand	1,1fache Rheobase in σ bei 5,10 ² Ohm äußerem Widerstand	2fache Rheobase in τ bei 5,10 ³ Ohm äußerem Widerstand	1,1fache Rheobase in σ bei 5,10 ² Ohm äußerem Widerstand	2fache Rheobase	1,1fache Rheobase
26. V.	0,25	0,30	1,43				
19°		0,30	1,56	0,40	1,83		
		0,30	1,49	0,40	1,79	1,33	1,20
29. V.	0,2	0,26	1,13	0,33	1,26		
21°		0,26	1,13	0,33	1,23	1,27	1,10
30. V. a	0,2	0,36	1,70	0,36	1,73		
19°		0,33	1,70	0,33	1,66		
		0,34	1,70	0,34	1,70	1,00	1,00
30. V. b	0,25	0,23	1,56	0,33	1,60		
19°		0,23	1,46	0,30	1,60		
		0,23	1,51	0,31	1,59	1,35	1,05
4. VI.	0,2	0,13	0,96	0,23			
20°		0,13	0,93	0,23	1,13		
		0,13	0,94	0,23	1,13	1,77	1,20
7. VI.	0,3	0,16	0,93	0,26			
20°		0,16		0,26	1,10		
		0,13	0,73				
		0,15	0,83	0,26	1,10	1,73	1,33
9. VI.	0,4	0,47					
19°		0,33		0,40			
		0,33		0,33			
		0,33		0,33			
		0,37		0,37			
		0,37		0,37			
	0,37		0,36			0,97	
11. VI.	0,3	0,20	0,80	0,33			
20°		0,17	0,77	0,30	1,07		
		0,18	0,78	0,31	1,07	1,72	1,37

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Datum und Temperatur	Elektrodenabstand cm	Reizzeiten für die		Reizzeiten für die		Verhältnis der Reizzeiten bei 5,10 ^s zu denen bei 5,10 ^s Ohm äuß. Widerstand für die 2fache 1,1fache Rheobase	
		2fache Rheobase in σ bei 5,10 ^s Ohm äußerem Widerstand	1,1fache Rheobase in σ bei 5,10 ^s Ohm äußerem Widerstand	2fache Rheobase in σ bei 5,10 ^s Ohm äußerem Widerstand	1,1fache Rheobase in σ bei 5,10 ^s Ohm äußerem Widerstand		
15. VI.	0,2	0,27					
20°		0,27	1,03	0,33			
		0,27	0,90	0,30	1,03		
		0,27	0,96	0,31	1,03	1,15	1,07
21. VI.	0,3	0,27	1,23				
20°		0,27	1,17	0,30	1,23		
				0,30	1,20		
		0,27	1,20	0,30	1,21	1,11	1,01

zität des Nerven bis zu einem gewissen Grad verzerrt und hierdurch werden Fasern mit kurzer Chronaxie in ihrer Erregbarkeit begünstigt. Dieser Stromverzerrung wirken große Vorschaltwiderstände entgegen und begünstigen so die Fasern mit langer Chronaxie in ihrer Erregbarkeit. Diese liefern daher in der gesamten Reizzeit-Spannungsbeziehung bei großem Vorschaltwiderstand nicht nur die Teilstücke im Gebiet der langen Reizzeiten, sondern in zunehmendem Maße auch die im Gebiet der kurzen. Durch diese Vereinheitlichung der Reizzeit-Spannungskurven werden die Reizzeiten um so mehr verlängert, je höheren Vielfachen der Rheobase sie entsprechen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die Hauptnutzzeit vom Vorschaltwiderstand ganz unabhängig ist.

In den Versuchen vom 30. V. a und vom 9. VI. ist gar keine Abhängigkeit der Reizzeiten vom Vorschaltwiderstand vorhanden. Es kann Zufall sein, daß Eichler solche Fälle nicht vorgekommen sind, es kann auch daran liegen, daß er *Rana temporaria*, ich *Rana esculenta*, untersucht hat, es könnte schließlich durch Selbstinduktion seiner Widerstände bedingt sein. Die mittlere Chronaxiezunahme ist in den Versuchen der Tabelle 1 bei einem mittleren Elektrodenabstand von 2,6 mm 34%, in den Versuchen Eichlers bei 3,5 mm Elektrodenabstand 22%. Unsere Versuchsergebnisse stimmen also in den Mittelwerten gut überein. Die prozentualen Verlängerungen der Reizzeiten für die 1,1fache Rheobase erreichen aber im Mittel nur das 0,37fache der prozentualen Chronaxieverlängerungen. Wenn Eichler, vielleicht mit weiteren Hilfsannahmen, die Kondensatortheorie diesem Sachverhalt auch anpassen könnte, erscheint mir meine Deutung doch so ungezwungen, daß man keinesfalls berechtigt ist, von einem Beweis für die Kondensatortheorie zu reden.

Tabelle 2 enthält die Versuche, in denen ich auch größere Elektrodenabstände angewandt habe. Bei den langen Nervenstrecken ist eine Zunahme der Chronaxie bei großem Vorschaltwiderstand nur in einem der drei Versuche deutlich. Daß ich seinerzeit, i. e., eine solche Chronaxiezunahme am Nerven überhaupt nicht gefunden habe, wäre erklärlich, wenn damals die

Tabelle 2.

Datum und Temperatur	Elektrodenabstände cm	Chronaxie in σ bei geringem Elektrodenabstand und äußerem Widerstand von			Chronaxie in σ bei großem Elektrodenabstand und äußerem Widerstand von	
		5,10 ³ Ohm	1,10 ⁵ Ohm	5,10 ⁵ Ohm	5,10 ³ Ohm	5,10 ⁵ Ohm
3. VI.	0,3 u.	0,30				
20°	1,8	0,30		0,36		
					0,43	
					0,43	0,46
		0,23				0,43
			0,23	0,26		
		0,20				
4. VI.	0,2 u.	0,26				
20°	1,3		0,33	0,36		
		0,23			0,36	
					0,36	0,46
			0,23			0,43
		0,13	0,23			
		0,13			0,30	
					0,30	0,40
7. VI.	0,3 u.	0,23				
20°	1,5	0,23		0,30		
					0,43	
					0,43	0,43
		0,20		0,26		
		0,16	0,26			
				0,26		

Reizzeit-Spannungsbeziehungen einheitlicher gewesen wären, worauf die damals größeren Chronaxiewerte deuten. Bei diesen längeren Nervenstrecken ergaben auch einzelne Versuche Eichlers keine Chronaxiezunahme bei großem Vorschaltwiderstand. Daß bei ihm ein solcher Effekt meistens doch noch auftrat, könnte wieder auf den schon oben erwähnten Unterschieden in den Versuchsbedingungen beruhen.

Daß mit zunehmender Elektrodendistanz die Chronaxieverlängerung durch hohe Vorschaltwiderstände abnimmt, wird bei meiner Auffassung der Erscheinung als Folge verschiedener Chronaxie verschieden erregbarer Fasern ebenso verständlich wie nach der von Eichler (l. c. 1931) durchgerechneten erweiterten Kondensatortheorie. Der höhere Widerstand der längeren Nervenstrecken, dem wohl nur eine geringe Zunahme der Polarisationskapazität entspricht, bedingt schon ohne Vorschaltwiderstand eine geringere Deformation der Reizströme; deshalb ist bei längeren Ner-

venstrecken die Reizzeit-Spannungsbeziehung von vornherein einheitlicher und somit der Einfluß hoher Vorschaltwiderstände geringer zu erwarten. Eine entsprechende Überlegung ergibt eine Vergrößerung des Einflusses hoher Vorschaltwiderstände auf die Chronaxie, wenn der polarisatorische als Nebenschluß wirkende Widerstand der Nervenüllen erhöht wird, was Eichler durch Einlegen von Nerven in Traubenzuckerlösung erreicht hat.

Bei dieser Gelegenheit sei noch das Verhältnis der Reizzeit für die 1,4-fache Rheobase zur Chronaxie besprochen. Man kann es aus der Formel $V = \frac{\lambda}{1 - \mu \Theta^t}$ berechnen; dabei bedeutet λ die Rheobase, V die zur Reizung angewandte Spannung, t die Reizzeit, μ und Θ Konstante. $\mu = 1$ ergibt die Formel der Kondensatortheorie, $\mu = 0,81$ die Formel von Hill¹⁾, wobei bei Reizzeiten, die kürzer als die Chronaxie sind, noch weitere Glieder im Nenner aufzunehmen sind. So ergibt sich das Verhältnis der Reizzeit für die 1,4-fache Rheobase zu der für die 2-fache nach der Kondensatortheorie, $\mu = 1$, zu 3,5, nach Hill, $\mu = 0,81$, zu 4,5. Experimentell ergibt sich dieses Verhältnis aus den Versuchen der Tabelle 1 ohne hohen Vorschaltwiderstand im Mittel zu 5,1, mit hohem Vorschaltwiderstand zu 4,3. In 7 Versuchen, die ich gelegentlich einer früheren Untersuchung²⁾ ausgeführt habe und welche auch den den Gastrokcnemius versorgenden Nerven von *Rana esculenta* betreffen, sind die Reizzeit-Spannungsbeziehungen so weit bestimmt, daß ich die Reizzeiten für die 1,1- und für die 2-fache Rheobase leicht durch graphische Interpolation bestimmen konnte. Sie ergaben sich im Mittel zu 3,1 und 0,73 σ , ihr Verhältnis zu 4,3. Ich erwähne diese Zahlenwerte nicht so sehr, weil sie mit der Theorie von Nernst und Hill etwas besser übereinstimmen als mit der Kondensatortheorie, sondern vor allem weil sie mir zu beweisen scheinen, daß diejenigen Vorgänge, welche die geringe Wirksamkeit lange geschlossener oder langsam ansteigender (einschleichender) Ströme bedingen, auf die Reizzeit für die 1,4-fache Rheobase noch keinen merklichen Einfluß haben, denn sie müßten diese gegenüber dem theoretischen Wert verkürzen.

Ich kann auch jetzt die Versuche am Froschnerven nicht als genügende Stütze der Kondensatortheorie betrachten und verweise diejenigen, welche sich für die Prüfung der Kondensatortheorie an anderen Objekten oder für meine jetzige Ansicht über die elektrische Erregbarkeit interessieren sollten, auf meine Arbeit „der Erregungsvorgang bei *Nitella mucronata*“.³⁾

Zusammenfassung.

Die von Eichler beobachtete Zunahme der Nervenchronaxie bei hohem Vorschaltwiderstand habe ich bei kleinen Elektrodenabständen im Mittel von etwa demselben Ausmaß gefunden wie er. Es waren aber unter 10 Versuchen 2, die eine solche Chronaxieverlängerung überhaupt nicht zeigten.

¹⁾ A. V. Hill, J. of Physiol. **40**, 190—224 (1910).

²⁾ K. Umrath, Z. Biol. **84**, 1—9 (1926).

³⁾ K. Umrath, Protoplasma **17**, 258—300 (1932).

Wenn die Chronaxie durch einen hohen Vorschaltwiderstand verlängert wurde, so wurde die Reizzeit für die 1,1fache Rheobase durch denselben nur viel weniger verlängert. Dieses Ergebnis ist zu erwarten, wenn die hohen Vorschaltwiderstände dadurch wirken, daß sie Nervenfasern mit größerer Chronaxie in ihrer Erregbarkeit begünstigen, indem sie die Stromverzerrung durch die Polarisationskapazität des Nerven verringern und so im allgemeinen die Reizzeit-Spannungsbeziehung einheitlicher gestalten.

Bei großen Elektrodendistanzen habe ich nur in einem von drei Versuchen eine Chronaxiezunahme bei hohem Vorschaltwiderstand beobachtet; daß ich eine solche seinerzeit überhaupt nicht gefunden habe, mag damit zusammenhängen, daß damals die Chronaxien größer und die Reizzeit-Spannungsbeziehungen daher wahrscheinlich einheitlicher waren.

Nach allem scheinen mir die Versuche am Nerven auch keine genügende Stütze der Kondensatortheorie zu bilden, sondern ich halte sie auf andere Weise eher besser interpretierbar.

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: [Zur Kondensatortheorie der elektrischen Erregbarkeit des Nerven
259-265](#)