

- 25) M. Pfaundler, Sitz.-Berichte d. kais. Akad. der Wissensch., math.-naturw. Cl. Cl. 3. 1892.
- 26) P. Manasse, Arch. f. pathol. Anat. CXXXV. 1894.
- 27) A. Chassevant und P. Langlois, Soc. de biol. Sitzung vom 1. Juli 1893. Le Progrès medical. 1893. Nr. 27. Semain medie. 1893. Nr. 41.
- 28) N. Cybulski, Anzeiger der Akad. d. Wissensch. in Krakau. Sitzung vom 4. März 1895.
- 29) A. Wyss, Correspondenzbl. f. Schweizer Aerzte. 1889. Nr. 6.
- 30) E. A. Schäfer, The Lancet, 1895. pag. 321.
- 31) C. A. Ewald, Erkrankungen der Schilddrüse. Nothnagel's Sammelwerk. XXII. 1. pag. 12.
- 32) K. Hürthle, Arch. f. d. gesammte Physiologie. LVI. 1894.
- 33) A. G. Auld, Brit. med. Journ. 1894, 12. Mai, 4. Oct.; 1896, 4. Juli.

(From the Hull Physiological Laboratory of the University of Chicago.)

Zur Theorie des Galvanotropismus.

V. Mittheilung.

Influenzversuche.

Von

Jacques Loeb.

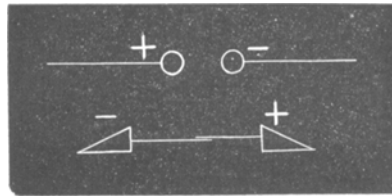
Mit 4 Textfiguren.

1. Die folgende Abhandlung kann für sich genommen nicht als Beitrag zur Theorie des Galvanotropismus gelten. Da sie aber zu der Reihe von Arbeiten gehört, welche ich, von der Theorie des Galvanotropismus ausgehend, unternommen habe und mit deren Weiterführung ich beschäftigt bin, so möge es mir gestattet sein, den Zusammenhang auch äusserlich hervortreten zu lassen.

Es war lange mein Wunsch gewesen, Versuche über die physiologischen Wirkungen electricer Strahlen anzustellen. Wenn

die electromagnetische Theorie des Lichtes richtig ist, so gehören sowohl meine Versuche über den Heliotropismus der Thiere, wie wohl alle physiologischen Lichtversuche in's Kapitel der Electrophysiologie. Die meisten Lehrbücher der Physiologie erwähnen aber den Heliotropismus überhaupt nicht und die Lehre vom Sehen wird ohne jede Rücksicht auf die electromagnetische Theorie des Lichtes dargestellt. Ich glaube aber, dass ein Fortschritt in der Theorie der Licht- und Farbenempfindungen nur durch die directe Anwendung der electromagnetischen Lichttheorie gemacht werden kann. Aus diesem Grunde hielt ich es für wünschenswerth zu prüfen, ob electriche Strahlen physiologische Wirkungen ausüben könnten, die denen der Lichtstrahlen vergleichbar wären. Ich stellte vor 4 Jahren, als die hiesige Universität eröffnet wurde, an 2 Nachmittagen Versuche mit meinem Collegen Stratton im physikalischen Institut an, da ich damals nicht die nöthigen Apparate besass. Die Versuche fielen nicht sehr ermutigend aus und wurden nicht weiter geführt. Ich nahm dieselben jetzt im Zusammenhang mit meinen galvanotropischen Versuchen wieder auf und wurde dabei auf die folgenden Influenzversuche geführt.

2. In diesen Versuchen wurde eine Toepler-Holtz'sche Influenzmaschine benutzt die 6 Zoll lange Funken gab. Gewöhnlich jedoch wurden die Kugeln des Entladers der Maschine in einen Abstand von nur 2—5 cm von einander gebracht. Mein Gedanke war zu prüfen, ob ein Froschschenkel mit freigelegtem Nerv unmittelbar durch die electriche Strahlen erregt werden könnte.



Figur 1.

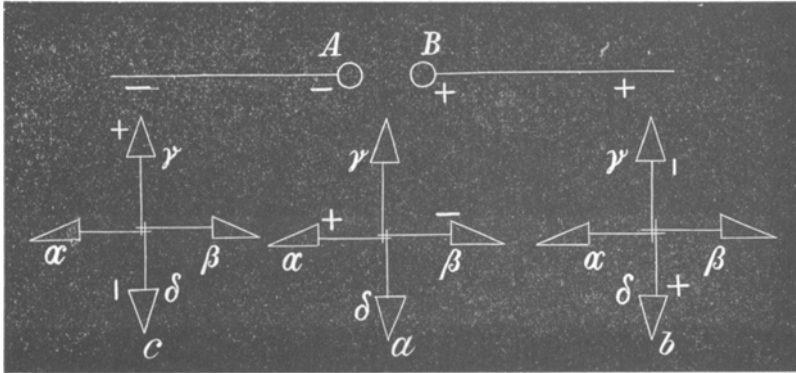
Die Nerven von 2 stromprüfenden Froschschenkeln wurden mit ihren freien Enden aneinandergelegt und so ausgestreckt, dass die Nerven und soweit als möglich die Schenkel in einer geraden Linie lagen (Fig. 1)¹⁾. Dieses Zweischenkelpräparat lag frei auf einer Glas-

1) Der Einfachheit halber sind in diesen Zeichnungen die Froschschenkel durch Dreiecke angedeutet.

platte, die gewöhnlich noch auf einem Glasständer ruhte. Das Präparat war also völlig isolirt und in keiner leitenden Verbindung mit der Maschine oder der Erde. Wie bekannt kann man in einem solchen Präparat Zuckungen beobachten, wenn ein Funke zwischen den Kugeln des Entladers der Maschine überspringt. Das Neue, das ich gefunden habe, besteht nun darin, dass diese Zuckungen nicht nur eine Function des Abstandes des Präparates von der Funkenstrecke sind, sondern auch eine sehr interessante Function der Orientirung des Präparates gegen die Funkenstrecke. Legt man das Präparat parallel dem Entlader (Fig. 1) und steht die Mitte des Präparates der Mitte der Funkenstrecke gegenüber, so erhält man bei genügender Annäherung des Präparates bei jeder Entladung eine Zuckung. Die grösste Entfernung, bei der dieser Effect eintrat, konnte bei meiner Maschine 50—100 cm betragen. Hat man die grösste Entfernung erreicht bei der man Wirkungen erhält und dreht man das Präparat um 90° , so dass die Verlängerung desselben genau durch die Mitte der Funkenstrecke geht, so hören alle Wirkungen auf. Man muss erheblich näher an die Funkenstrecke herangehen, um beim Ueberspringen der Funken Zuckungen zu erhalten. Liegen die Nerven genau gerade und hält man sich genau in dem Loth auf die Mitte der Funkenstrecke, so muss man dicht an den Entlader gehen, ehe wieder eine Wirkung eintritt. Man kann beide Versuche combiniren, indem man vier Froschschenkel nimmt und deren Nerven in der Form eines Kreuzes anordnet, dessen einer Arm dem Entlader parallel ist. Man findet dann, dass die 2 parallelen Schenkel bei der grössten Entfernung des Präparats allein beim Ueberspringen der Funken zucken, während erst bei grösserer Annäherung die beiden senkrechten Schenkel zu zucken anfangen.

3. Man nehme das aus 4 Schenkeln bestehende Kreuz des letzteren Versuches und orientire es wieder so, dass ein Arm des Kreuzes der Funkenstrecke parallel ist. Alsdann suche man den grössten Abstand, bei dem das parallele Schenkelpaar noch kräftige Zuckungen giebt (Fig. 2 a). Verschiebt man jetzt das Kreuz parallel mit sich selbst nach rechts oder links, wobei sein senkrechter Abstand vom Entlader unverändert bleibt (Fig 2, b u. c), so beobachtet man eine merkwürdige Veränderung im Verhalten der Schenkel: Die Zuckungen der parallelen Schenkel werden mit

zunehmender zeitlicher Verschiebung schwächer und hören zuletzt ganz auf, während die vorher in Ruhe gewesenen senkrechten Schenkel gleichzeitig zu zucken anfangen und maximale Zuckungen geben, in dem Abstand, in dem die parallelen Schenkel zur Ruhe



Figur 2.

kommen. In diesem Versuch erweist sich die Orientirung als von grösserer Bedeutung wie die absolute Entfernung.

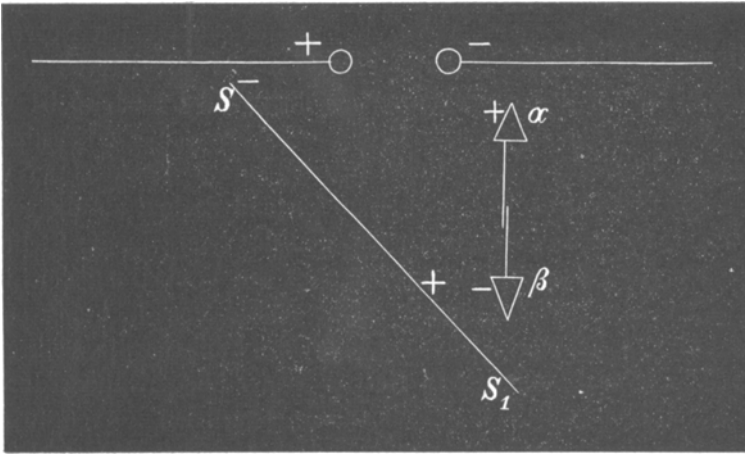
4. Bedeckt man in diesen Versuchen die Nerven mit Stan-niol oder mit nassem Filtrirpapier oder auch nur mit einer hin-reichend dicken Schicht von physiologischer Kochsalzlösung, so hören auch bei grösster Annäherung des Präparates die Zuckungen auf. Ebenso hören sie auch auf, wenn man den Nerven ganz auf die Muskeln des Präparates legt. Das weist darauf hin, dass diese Zuckungen durch Ströme verursacht sind, welche den Nerven in bestimmter Dichte passiren müssen, um Zuckungen hervorzurufen.

5. Diese Ströme könnten auf zweierlei Weise zu Stande kommen. Erstens wäre es denkbar, dass das Zweischenkelpräpa-rat ein Resonator wäre für electriche Schwingungen von der Periode, wie sie bei der Entladung unserer Maschine entstehen. Dann wäre zu erwarten, dass die Zuckungen des Präparates um so stärker ausfallen, je mehr der Winkel sich einem Rechten nähert, unter dem die Nerven von den Strahlen getroffen werden, die von der Funkenstrecke ausgehen. Dem entsprechen die Er-gebnisse der Versuche unter 2 und 3. Zweitens wäre es denkbar, dass hier Influenzwirkungen vorliegen. In dem Falle erklären sich die Erscheinungen folgendermaassen. Es sei zu einer bestimmten Zeit die Kugel A des Entladers mit negativer, die Kugel B mit positiver Electricität geladen. Befindet sich das Vierschenkelprä-

parat in der Stellung a (Fig. 2), so erhalten wir links im Präparat eine Ansammlung positiver, rechts dagegen von negativer Electricität. Sobald der Funke überspringt, werden sich die durch Influenz im Präparat getrennten Electricitäten wieder vereinigen. Es entsteht also ein Strom, der parallel zur Funkenstrecke verläuft. Dieser Strom wird die der Funkenstrecke parallelen Nerven α und β in der Längsrichtung durchlaufen, die darauf senkrechten Nerven γ und δ dagegen in der Querrichtung. Da nun die Nerven in der Querrichtung weniger erregbar resp. unerregbar sind, so ist verständlich, warum in dieser Orientirung die der Funkenstrecke parallelen Schenkel beim Ueberspringen eines Funkens so viel kräftiger und bei so viel grösserem Abstand zucken als die senkrechten Schenkel. Bringen wir dagegen das Kreuz in die Stellung b oder c (Fig. 2), so findet im Präparat die Vertheilung der Electricitäten in einer zur Funkenstrecke senkrechten Richtung statt. Es werden deshalb beim Ueberspringen des Funkens die senkrecht zur Funkenstrecke orientirten Nerven in der Längsrichtung durchströmt, während die der Funkenstrecke parallelen Nerven in der Querrichtung durchströmt werden. Daher der geringere Effect in den letzteren, der grössere in den ersteren.

6. Bis hierhin ist die Erklärung der Erscheinungen durch Influenzwirkung so natürlich, dass der Gedanke an Strahlenwirkungen als Luxus erscheint. Das ändert sich aber im folgenden Versuch. Wir bringen das Kreuz oder nur den vertikalen Arm desselben nicht ganz aber nahezu in die Mitte der Funkenstrecke (Fig. 3) und in solchen Abstand, dass die Zuckung beim Ueberspringen des Funkens eben ausbleibt. Bringt man jetzt einen ebenen Metallspiegel (SS_1 Fig. 3) unter einem Winkel von ungefähr 45° gegen den Entlader, ohne den letztern jedoch mit dem Spiegel zu berühren, so erhält man kräftige Zuckungen. Ein solcher Spiegel wirft die von der Funkenstrecke ausgehenden Strahlen unter einem rechten Winkel auf die Nerven des Präparates. Ändert man den Winkel, so hört die Wirkung auf. Das sieht in der That so aus, als ob wir es mit einer Wirkung electricischer Strahlen zu thun hätten. Nichtsdestoweniger lässt sich auch diese Erscheinung durch Influenzwirkung von Seiten des Spiegels erklären, und wir werden gleich sehen, dass diese Erklärung die einzig richtige ist. Es sei die rechte Seite des Entladers, welche dem Schenkel α (Fig. 3) näher ist, negativ, die andere positiv ge-

laden. Infolge des Umstandes, dass das Zweischenkelpräparat nicht genau in der Mitte der Funkenstrecke liegt, sondern ein wenig näher dem negativen Pol, wird der Schenkel α eine positive, der Schenkel β eine negative Ladung erhalten. Da aber zugleich das Präparat nur wenig von der Mitte der Funkenstrecke abweicht



Figur 3.

wird diese Ladung relativ klein sein. Bringt man nun den Spiegel SS_1 unter einem Winkel von 45° gegen die Funkenstrecke und vor dieselbe — wie in Fig. 3 — so ist das Ende S des Spiegels der positiven Seite des Entladers nahe. Es wird also im Spiegel auch zu einer Vertheilung der Electricitäten kommen und das Ende S_1 wird positiv geladen werden. Dieses Ende ist aber dem Muskel β nahe und wird deshalb hier durch Influenz die schon vorhandene negative Ladung verstärken und eine entsprechende Menge positiver Electricität nach α treiben. Infolge dieser doppelten Influenzwirkung wird jetzt beim Uberspringen des Funkens die Dichte des Stromes, der in der Längsrichtung durch die Nerven fließt, hinreichend gross werden, um eine Zuckung hervorzurufen, während der Strom ohne den Spiegel und seine Influenzwirkung zu schwach bleibt. Nur wenn der Winkel zwischen Spiegel und Entlader ungefähr 45° beträgt, ist das eine Ende des Spiegels der einen Seite des Entladers und gleichzeitig das andere Ende des Spiegels dem Schenkel β hinreichend nahe, um die schon vorhandene Influenzwirkung verstärken zu können.

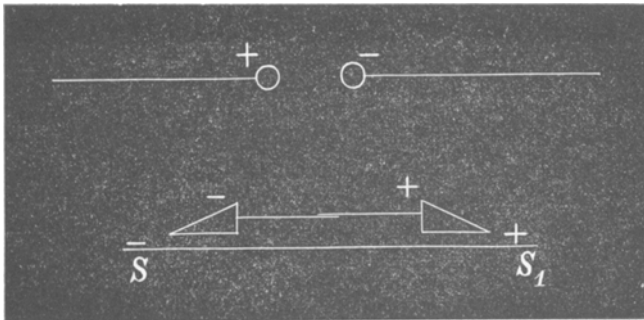
7. Es war nunmehr geboten eine Entscheidung zu treffen,

ob electriche Wellen oder Influenzwirkungen der statischen Electricität die Ursache der Ströme in diesen Versuchen bildeten. Wir fertigten uns zu diesem Zweck einen grossen Hohlspiegel von Gips an, mit einem Radius von 50 cm. Die Oberfläche des Spiegels wurde sorgfältig mit Stanniol beklebt, so dass selbst optisch die Spiegelung erkennbar war. Funkenstrecke und Präparat wurden dann so aufgestellt, dass beide in conjugirten Punkten des Spiegels lagen. Die Reflexion der Strahlen vom Spiegel war ganz ohne Wirkung und nur dann trat eine Zuckung ein, wenn der Abstand zwischen Präparat und Funkenstrecke klein genug war, um auch ohne Spiegel Zuckungen zu geben.

Man kann aber noch directer zeigen, dass der unter 5. erwähnte Spiegelversuch auf Influenzwirkung und nicht auf Strahlen zurückzuführen ist. In dem erwähnten Versuch lag die Funkenstrecke und die Nerven in einer horizontalen Ebene. Stellt man den Entlader vertical auf, so dass beide Kugeln vertikal übereinander liegen und lässt man das Zweischenkelpräparat so wie es früher lag, so bringt ein um 45° gegen die Nerven geneigter Spiegel keine Verstärkung der unmittelbaren Wirkung der Maschine hervor. Handelte es sich um die Wirkung electricer Strahlen, so müsste ja der Spiegel jetzt ebenso gut verstärkend wirken wie bei horizontaler Lage der Kugeln. Dagegen fällt bei verticaler Stellung der Kugeln die verstärkende Influenzwirkung des Spiegels auf das Zweischenkelpräparat fort, was wir hier wohl nicht ausführlich darzuthun brauchen.

8. Es gibt noch einen anderen Versuch, der auf den ersten Blick zu dem Glauben führen könnte, dass wir es hier mit Strömen im Nerven zu thun haben, die durch electriche Strahlen und nicht durch Influenz bedingt sind. Man lege das Zweischenkelpräparat parallel zur Funkenstrecke und so weit entfernt, dass man noch eben kräftige Zuckungen erhält. Dann nehme man einen ebenen metallenen Spiegel (etwa eine mit Stanniol belegte Glasplatte) und bringe dieselbe hinter das Präparat (SS_1 Fig. 4). Man wird finden, dass die Nähe des Spiegels die Zuckungen des Präparates beim Ueberspringen der Funken verhindert oder abschwächt. Man kann diese Wirkung noch verstärken, wenn man den Spiegel nicht vertikal stellt, sondern über das Präparat neigt, als ob man dasselbe bedecken wollte. Hätten wir es bei den Zuckungen mit Strömen zu thun, welche durch electriche Wellen hervorgebracht

wären, so liesse sich denken, dass am Spiegel sich ein Knotenpunct bildete und dass deshalb, wenn das Präparat im Knotenpunct läge, die Zuckung verschwinde. Wenn das richtig wäre, so müssten sich bei weiterer Entfernung des Spiegels periodisch derartige Knotenpuncte im Präparat bilden und man müsste erst Zuckungen, dann Ruhe, bei weiterer Entfernung wieder Zuckung erhalten u. s. f. Man kann aber nur zeigen, dass, wenn man die Entfernung des Spiegels von der Funkenstrecke vergrössert, das Präparat stets zuckt. Die richtige Erklärung ist wohl vielmehr die, dass es sich in diesem Versuche wieder um doppelte Influenz handelt. Die Electricitäten werden im Spiegel im gleichen Sinne



Figur 4.

vertheilt wie im Zweischenkelpräparat. Bringt man den Spiegel nahe an das Präparat, so muss er eine Influenzwirkung auf das letztere üben, die dem Sinne nach entgegengesetzt ist der durch den Entlader ausgeübten Influenzwirkung. Daher die Abschwächung oder völlige Aufhebung der Zuckungen.

9. Wir haben es also in all diesen Versuchen mit Strömen zu thun, die hervorgerufen werden, wenn die durch Influenz vertheilten Electricitäten sich wieder vereinigen können. Werthvoll dürften diese Versuche sich erweisen für die Demonstration der verschiedenen Erregbarkeit des Nerven bei Längs- und Querdurchströmung und ich glaube, dass die Fachgenossen, die sich die Mühe nehmen wollen, diese Versuche zu wiederholen, sich derselben gern in ihren Vorlesungen bedienen werden. Der Umstand, dass in diesem Falle nur Influenz und nicht electricische Wellen die Ursache der Ströme im Nerven waren, ist physiologisch belanglos. Auch die electricischen Wellen können nur dadurch erregend auf das Nerv-Muskelpräparat wirken, dass sie Ströme von genügender

Dichte in dem Nerven (oder Muskel) hervorrufen. Dass in unserem Falle solche Strahlenwirkungen ausblieben zeigt nur, dass die Muskeln und Nerven für den von uns benutzten Entlader keinen Resonator bildeten. Durch Variiren der Dimensionen der Kugeln etc. unsers Entladers wäre es vielleicht gelungen Strahlenwirkungen hervorzurufen. Theoretisches Interesse für die Frage nach der Natur der physiologischen Wirkungen der Electricität hätte eine solche zeitraubende Untersuchung aus den eben erwähnten Gründen nicht gehabt. Ein positives Resultat wäre mir aber aus den in der Einleitung erwähnten Gründen willkommen gewesen.

Am Schlusse unserer 4. Mittheilung zur Theorie des Galvanotropismus¹⁾ waren Budgett und ich zu dem Ergebniss gekommen, dass wahrscheinlich „alle galvanischen Wirkungen auf lebende Gebilde nur indirecte sind und dass sie in Wirklichkeit nur bedingt sind durch die chemischen Wirkungen der ausgeschiedenen Ionen resp. der durch dieselben gebildeten Verbindungen.“ Wir können diesen Satz erweitern und sagen, dass wahrscheinlich alle electricischen Wirkungen auf lebende Gebilde nur indirecter Natur sind, dass das, was wir als electricische Wirkungen bezeichnen, in Wirklichkeit nur die chemischen und molecularen Wirkungen der Ionen oder der durch sie gebildeten Verbindungen sind.

Diese Auffassung führt auch dazu, die verschiedenen Grundqualitäten unserer Empfindungen auf verschiedene chemische Verbindungen der Protoplasmen unserer Sinnesorgane (oder deren Hirnendigungen) zurückzuführen. Wenn der Strom der durch die Retina geht, je nach seiner Richtung eine Farbenempfindung oder deren Gegenfarbe auslöst, so müssen wir zunächst vermuthen, dass diesem Gegensatz die Ausscheidung electropositiver und electro-negativer Ionen entspricht, oder möglicherweise (aber nicht nothwendigerweise) die Bildung von Alkali und Säure. Damit nähern wir uns der Anschauung von Mach und Hering, insofern als diese Autoren eine chemische Grundlage der Empfindungen annehmen.

Meinem Collegen Mr. Stratton bin ich für freundliche Rathschläge und meinem Assistenten Mr. Lyon für wirksame Unterstützung bei diesen Versuchen zu vielem Danke verpflichtet.

1) Pflüger's Archiv Bd. 65.