diese Elemente in Verbindung stehen, erregt worden wären, so entsteht dadurch eine Empfindung, die anscheinend ihre Ursache an dem peripherischen Ende eben jener centripetalen Bahnen hat, und eine solche Empfindung bezeichnen wir mit dem Namen der Mitempfindung.

Im Ohre verzweigt sich ein kleiner Ast des Vagus, der Ramus auricularis nervi vagi. Von diesem gehen einige Fäden in den tiefsten Theil des äusseren Gehörganges. Wenn man mit einem Federbart oder einem zusammengedrehten Papiere immer tiefer und tiefer in den äusseren Gehörgang hineinbohrt, so spürt man endlich, wenn man an eine bestimmte Stelle kommt, ein Kitzeln im Kehlkopfe. Dann ist die Erregung auf Elemente im Centralorgane übertragen worden, die mit dem Nervus laryngeus superior, dem Empfindungsnerven des Kehlkopfes, in Verbindung stehen, und daher fühlt man das Kitzeln im Kehlkopfe. Es dauert aber nicht lange, so tritt auch Husten ein. Dieser ist eine Reflexbewegung. In unserer Vorstellung ist es so, als ob wir husten müssten, weil wir Kitzeln im Kehlkopfe fühlen, weil der gewöhnliche Angriffspunkt für die Reflexbewegung des Hustens in der Kehlkopfschleimhaut liegt: in der That ist aber die wahre Ursache der Reflexbewegung, die ausgelöst worden ist, hier die Erregung des Ramus auricularis nervi vagi. Diese hat uns eine Mitempfindung im Laryngeus superior verursacht und in zweiter Reihe, indem der Reiz auf Elemente übertragen worden, die mit motorischen Bahnen in Verbindung stehen, Husten als Reflexbewegung ausgelöst.

Es können endlich weiter, wenn Erregungen auf motorische Centren übertragen sind, diese sich in denselben ausbreiten, und es können dadurch Bewegungen, die wir nicht die Absicht haben hervorzurufen, entstehen. Wenn wir z. B. die Hand auf den Tisch legen und einen Finger nach dem andern aufzuheben suchen, so finden wir, das uns dies das erste Mal nicht ganz gut gelingt, dass wir den einen oder andern Finger, der nicht mitgehoben werden sollte, mitaufheben, bis einige Uebung uns nach und nach dazu bringt die Finger vollkommen isolirt zu bewegen. Dies ist eine Erfahrung, die bei allen Kindern gemacht wird, die Clavierspielen lernen, indem sie Schwierigkeiten haben die Bewegungen der Finger zu isoliren, es aber später ganz gut lernen. Dergleichen Bewegungen, deren Ursachen unwillkürlich von einem motorischen Centrum auf das andere übertragen worden sind, bezeichnet man mit dem Namen der Mitbewegungen.

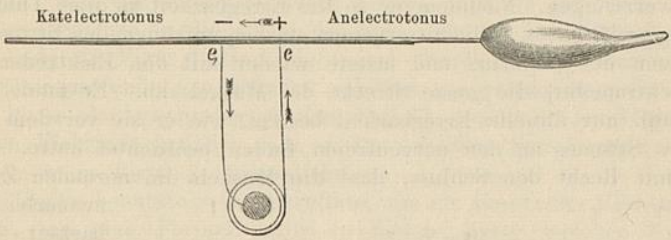
Motorische Nerven.

An den motorischen Nerven hat man mit besonderer Sorgfalt und mit dem Aufwande von sehr viel Arbeitskraft die Erregungen durch den elektrischen Strom untersucht. Bei den älteren Versuchen waren, je nachdem man stärkere oder schwächere Ströme anwandte, je nachdem man sie eine kürzere oder längere Zeit hindurchleitete, die Resultate so verschieden, dass man sich gar nicht aus diesem Gewirre herausarbeiten konnte. Erst durch die grosse Arbeit von Pflüger über den Electrotonus ist in diesen Gegenstand eine grössere Klarheit hineingekommen. Früher pflegte man die Versuche so anzustellen, dass man die Elektroden ohneweiters an den Nerven selbst anlegte. Nun wissen wir aber, dass die Producte der Zersetzung, die durch den elektrischen Strom hervorgebracht werden, sich am positiven und am negativen Pole ansammeln. Diese Pro-

ducte der Zersetzung können in doppelter Weise bei dem Versuche nachtheilig wirken: erstens insofern sie den Strömungsvorgang selbst verändern, denn sie bilden Kette in entgegengesetzter Richtung, und andererseits, indem sie an Ort und Stelle einen directen, einen chemischen Reiz auf die Nervensubstanz ausüben. Es war also ein wesentlicher Fortschritt, dass Pflüger zuerst die Nerven mit unpolarisirbaren Elektroden untersuchte. Er untersuchte nicht allein die Erregung, welche durch den elektrischen Strom, den man öffnet und schliesst, hervorgebracht wird, sondern seine wesentlichen Untersuchungen waren darauf gerichtet, die Veränderungen zu erforschen, welche in der Erregbarkeit des motorischen Nerven dadurch hervorgebracht werden, dass durch eine Strecke desselben ein elektrischer Strom hindurchgeleitet wird, mit anderen Worten, er untersuchte die Erregbarkeitsveränderungen im Electrotonus.

Denkt man sich den Gastroknemius eines Frosches, an dem der herauspräparirte Nerv hängt, und legt man an den Nerven eine Kette so an, dass der Strom aufsteigend (siehe Figur 5) durch den Nerven hindurch geht, so sagt Pflüger von derjenigen Strecke, die jenseits der positiven Elektrode liegt, die also stromaufwärts liegt, sie sei im Anelectrotonus, und von derjenigen Strecke, welche stromabwärts liegt, sagt er,

Fig. 5.

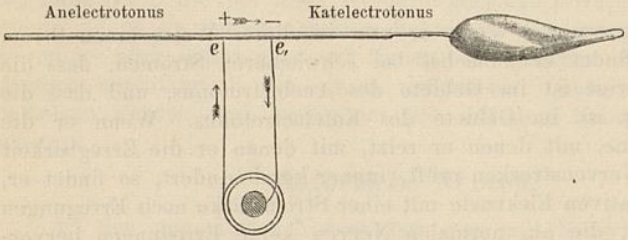


sie sei im Katelectrotonus. Wenn er nun in dieser Weise einen Strom hindurchleitet, so findet er zunächst bei schwächeren Strömen, dass die Erregbarkeit erniedrigt ist im Gebiete des Anelectrotonus, und dass die Erregbarkeit erhöht ist im Gebiete des Katelectrotonus. Wenn er die Intensität der Ströme, mit denen er reizt, mit denen er die Erregbarkeit der verschiedenen Nervenstrecken prüft, immer herabmindert, so findet er, dass er an der negativen Elektrode mit einer Stromstärke noch Erregungen hervorbringen kann, die am normalen Nerven keine Erregungen hervorgebracht hätte, dass er dagegen in der Region des Anelectrotonus eine beträchtlich grössere Stromstärke braucht, um dieselbe Wirkung hervorzurufen. Wenn er die Intensität des Stromes, der unseren Nerven von *e* bis *e*, durchfliesst, immer mehr steigert, so findet er, dass die Erregbarkeit in der Gegend des Katelectrotonus nicht fortwährend steigt, sondern nachdem sie ein Maximum erreicht hat, abnimmt und endlich unter die Norm herabsinkt. Das erklärt Pflüger so, dass zwar in der Gegend des Katelectrotonus an und für sich die Erregbarkeit nicht abnehme, dass aber die Beweglichkeit der Moleküle in der Strecke, welche sich im Anelectrotonus befindet, so herabgesetzt wird, dass schliesslich die Erregung, die an der Stelle, die sich im Katelectrotonus befindet, erzeugt wird, nicht mehr bis

zum Muskel fortgeleitet wird. In der That sinkt in der Gegend des Anelectrotonus die Erregbarkeit immer tiefer und tiefer und erstreckt sich nicht nur auf die Nervenstrecke bis zum Muskel hin, sondern auch auf die Verzweigungen des Nerven innerhalb des Muskels.

Wir haben auf diese Weise in dem aufsteigenden Strome ein werthvolles Mittel, um die Nervenfasern innerhalb des Muskels unempfindlich zu machen. Durch einen starken elektrischen Strom, den wir aufsteigend durch den Nerven hindurch schicken, können wir nicht nur diesen, sondern auch alle Verzweigungen desselben innerhalb des Muskels unerregbar machen. In der Zeit, als noch darüber gestritten wurde, ob die Muskeln eine selbstständige Erregbarkeit hätten, oder ob sie nur von ihren Nerven aus erregt werden könnten, hat Kühne dies benützt, um die selbstständige Erregbarkeit der Muskelsubstanz nachzuweisen. Der Versuch, den er machte, war folgender. Er bediente sich wieder des Sartorius des Frosches mit seinen nervenfreien Endstücken. Mit den Elektroden eines Magnetelektromotors tastete er den ganzen Muskel ab und fand, dass die Erregbarkeit für die Inductionsströme am grössten war an der Stelle, wo der Nerv in den Muskel eintritt, dass sie abnahm gegen das Ende des Muskels zu und am geringsten war in den nervenfreien Stücken. Wir haben schon früher gesehen, dass eben die Muskelsubstanz an sich gegen Inductionsströme viel unempfindlicher ist als die Nerven, die sich in den Muskeln verzweigen. Nachdem er so die Erregbarkeit an allen Theilen des Muskels geprüft hatte, schickte er einen starken aufsteigenden Strom durch den Nerven des Sartorius und tastete wieder mit den Elektroden seines Magnetelektromotors die ganze Strecke des Muskels ab. Er fand, dass er jetzt überall nur dieselbe Erregbarkeit besitze, wie er sie vor dem Durchleiten des Stromes an den nervenfreien Enden beobachtet hatte. Er zog hieraus mit Recht den Schluss, dass die Muskeln im normalen Zustande zweierlei Erregbarkeit haben, eine von den Nerven aus und eine, bei der die Muskelsubstanz direct erregt werde, und dass nur die letztere Art der Erregbarkeit übrig geblieben, nachdem er einen aufsteigenden Strom durch den Nerven des Sartorius hindurchgeleitet hatte.

Fig. 6.

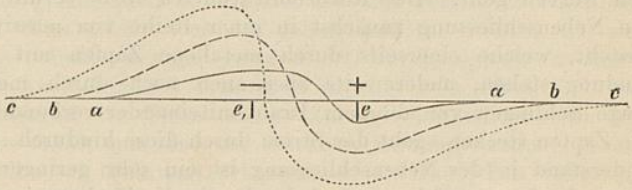


Wir senden nun den elektrotonisirenden Strom in entgegengesetzter Richtung durch den Nerven, so dass er, wie Figur 6 von e nach $e_{,}$, also absteigend fliesst. Dann befindet sich die Strecke nach dem Muskel zu im Katelectrotonus und die Strecke weiter aufwärts am Nerven im Anelectrotonus. Wenn man nun die Strecke in der Nähe des Muskels untersucht, so findet man sie bei schwachen und stärkeren elektrotonisirenden Strömen im Zustande der höheren Erregbarkeit. Untersucht man die andere Strecke, die im Anelectrotonus befindliche, so findet man sie durchweg im Zustande der erniedrigten Erregbarkeit. Hier hat man also die

Erscheinungen des Katelectrotonus und Anelectrotonus im reinen Zustande vor sich, nämlich durchweg erhöhte Erregbarkeit in der Strecke des Katelectrotonus und Verminderung derselben in der Strecke des Anelectrotonus.

Prüft man die intrapolare Strecke mittelst chemischer Reize, so verhält sie sich verschieden je nach der Stärke der elektrischen Ströme, die hindurchgeschickt werden. Bei schwächeren Strömen befindet sich die ganze Region um die negative Elektrode herum im Zustande der erhöhten Erregbarkeit, die Depression beginnt erst nahe an der positiven Elektrode. In Fig. 7 bedeutet die horizontale Linie die elektrotonisirte Nervenstrecke, *e* und e_1 sind die angelegten Elektroden, und die Curven folgen der Erhöhung der Erregbarkeit über das Niveau des Normalen und der Depression unter dasselbe, die Linie *aa* ist die Curve, welche der Wirkung schwacher elektrotonisirender Ströme entspricht. Bei Anwendung stärkerer Ströme tritt ein grösserer Theil der intrapolaren Strecke in die Phase der verminderten Erregbarkeit. Diesen Zustand zeigt in Figur 7 die Linie *bb* an. Endlich, wenn man noch stärkere Ströme anwendet, so befindet sich fast die ganze intrapolare Strecke in der Phase der verminderten Erregbarkeit, und nur die Stelle an der negativen Elektrode befindet sich in der erhöhten Erregbarkeit, wie dies die Curve *cc* in Figur 7 versinnlicht.

Fig. 7.



Pflüger benützte seine Resultate, um ein Gesetz der Zuckungen aufzustellen, um eine Formel dafür zu finden, unter welchen Umständen Zuckung entstehen muss, wenn man einen Strom aufsteigend oder absteigend durch den Nerven hindurchsendet. Er geht hiebei von der Idee aus, die er auch durch seine weiteren Resultate begründet hat, dass die Zuckung immer durch das Entstehen des Katelectrotonus und durch das Vergehen des Anelectrotonus entsteht, dass aber das Vergehen des Katelectrotonus und das Entstehen des Anelectrotonus keine Zuckung hervorrufen. Mit anderen Worten, da, wo plötzlich die Erregbarkeit erhöht wird, tritt Zuckung ein, wenn dieser Zustand wieder aufhört und zur Norm zurückkehrt, macht das keine Zuckung. Wenn eine Depression eintritt, so ist das an und für sich keine Ursache zu einer Zuckung, wenn aber dieser Zustand der Depression aufhört, wenn die Moleküle gegen ihre normale Lage zurückfallen, so verursacht dies Zuckung. Die Thatsachen stellen sich nun folgendermassen. Wenn ich mit den kleinsten Stromstärken anfange, so bekomme ich anfangs überhaupt keine Zuckung, weil die Erregung erst ein gewisses Maass erreichen muss, ehe sie eine Zuckung auslösen kann. Ist diese Grenze einmal mit wachsender Stromstärke erreicht, so erhalte ich zunächst nur eine Schliessungszuckung, gleichviel ob ich den Strom aufsteigend oder absteigend hindurchleite. Dieses Anfangen mit sehr schwachen Strömen und dieses Graduiren der Ströme, wie es Pflüger bei seinen Untersuchungen durchgeführt hat,

wurde ihm möglich durch eine Erfindung von du Bois, durch die Erfindung des Rheochords.

Wenn man die Leitung, welche von einer Kette ausgeht, in zwei Theile theilt, von denen der eine durch den Nerven und der andere durch einen andern Leiter geschlossen werden kann, so kann man den Stromantheil, der durch den Nerven hindurchgeht, beliebig klein machen dadurch, dass man mit einem guten Leiter schliesst. Man kann mit einem so guten Leiter schliessen, dass ein kaum merklicher Stromantheil durch den Nerven hindurchgeht. Je mehr Widerstände man aber in die Nebenschliessung einschaltet, um so grösser wird der Stromantheil, der durch den Nerven geht. Das Rheochord von du Bois beruht nun darauf, dass die Nebenschliessung zunächst in einer Reihe von massiven Metallstücken besteht, welche einerseits durch metallene Zapfen mit einander in Verbindung stehen, andererseits aber auch noch durch mehr oder weniger lange Schlingen von dünnem Draht miteinander verbunden sind. So lange die Zapfen stecken, geht der Strom durch diese hindurch, und der Leitungswiderstand in der Nebenschliessung ist ein sehr geringer. Wenn ich aber einen Zapfen ausziehe und dadurch die Verbindung unterbreche, welche er zwischen zwei benachbarten Metallstücken herstellte, so zwinge ich nun den Strom, von dem einen derselben zum andern durch die Schlinge von dünnem Draht hindurchzugehen, welche einen viel grösseren Widerstand darbietet. So kann ich also, indem ich die Zapfen einen nach dem andern ausziehe, den Widerstand in der Nebenschliessung und damit den Stromantheil, der durch den Nerven geht, stufenweise vergrössern. Um die Stromstärke noch feiner und ganz allmälig abstufen zu können, sind die beiden Branchen der ersten Drahtschlinge durch eine verschiebbare metallische Brücke mit einander verbunden, so dass man also die Strecke, welche der Strom in ihr durchlaufen muss, ganz nach Gutdünken verändern kann.

Die ersten Ströme, die überhaupt Zuckungen erregen, rufen also, wie gesagt, immer nur Schliessungszuckungen hervor, ob der Strom aufsteigend oder absteigend durch den Nerven hindurchgeschickt wird. Das heisst nichts Anderes, als dass das Entstehen des Katelectrotonus geeigneter ist Zuckungen zu erregen, als das Vergehen des dazu gehörenden Anelectrotonus. Beim jedesmaligen Schliessen und Oeffnen des Stromes entsteht einmal ein Katelectrotonus und vergeht einmal ein Anelectrotonus. So lange aber die Ströme schwach sind, ist es nur das Entstehen des Katelectrotonus, welches eine Zuckung erzeugt. Dies ist die sogenannte erste Reizstufe. Nimmt man stärkere Ströme, so bekommt man von einer gewissen Grenze an sowohl beim Schliessen als beim Oeffnen des Stromes Zuckung, gleichviel ob man den Strom aufsteigend oder absteigend hindurchschickt. Das ist die sogenannte zweite Reizstufe. Diese charakterisirt sich dadurch, dass jetzt auch das Vergehen des Anelectrotonus bereits ein hinreichender Reiz ist, um eine Muskelcontraction auszulösen. Die dritte Reizstufe charakterisirt sich dadurch, dass der Strom jetzt so stark ist, dass, wenn man denselben in aufsteigender Richtung schliesst, man gar keine Zuckung erhält, einfach deswegen, weil jetzt eine so starke Depression an der positiven Elektrode eingetreten ist, dass die Erregung, welche das Entstehen des Katelectrotonus hervorbringt, nicht mehr bis zum Muskel fortgepflanzt wird. Oeffnet man aber, so erhält man eine Oeffnungszuckung,

manchmal sogar, je nach der Stärke des Stromes und der Länge der Zeit, während welcher er geschlossen war, eine Reihe von Zuckungen, einen sogenannten Oeffnungstetanus, indem dann der Anelectrotonus eine gewisse Zeit braucht, um zur Norm abzufallen, und dadurch eine Reihe von Erregungen hervorbringt, die eine Reihe von Zuckungen im Muskel bewirken. Was geschieht, wenn ich diesen starken Strom, der aufsteigend keine Zuckung gab, absteigend schliesse? Dann erhalte ich eine starke Schliessungszuckung und darauf tritt Ruhe ein, und wenn ich nun öffne, so erhalte ich sehr verschiedene Resultate, je nach der durchlaufenen Strecke und je nachdem der Strom kürzere oder längere Zeit geschlossen war. War er nur kurze Zeit geschlossen, so erhalte ich eine relativ unbedeutende Oeffnungszuckung. Man erklärt sich das daher, dass die Strecke, die sich im Katelectrotonus befand, weniger geeignet ist, die Erregung, die durch das Vergehen des Anelectrotonus erzeugt wird, bis zum Muskel fortzupflanzen. War dagegen der Strom einige Zeit geschlossen gewesen und man öffnet dann, so erhält man eine viel stärkere Oeffnungszuckung, ja man kann dann eine Reihe von Oeffnungszuckungen, einen förmlichen Oeffnungstetanus, nach seinem Entdecker Ritter'scher Tetanus genannt, in ähnlicher Weise, wie früher, bekommen.

Diesen Oeffnungstetanus, der entsteht, nachdem der absteigende Strom geöffnet ist, hat Pflüger benützt, um die Richtigkeit seiner Annahme über die Ursache der Zuckungen zu erweisen. Er sagt nämlich: Wenn es richtig ist, dass das Vergehen des Anelectrotonus diesen Tetanus hervorbringt, dann muss er aufhören, wenn ich die Strecke, die sich im Anelectrotonus befindet, ausser Verbindung mit dem Muskel setze. Er durchschnitt deshalb beim Beginne des Oeffnungstetanus die intrapolare Strecke. Die Strecke des Katelectrotonus blieb dabei noch mit dem Muskel verbunden. Wenn also von dem Katelectrotonus die Zuckungen hergerührt hätten, so müsste der Muskel noch zucken; er hört aber auf zu zucken, zum Beweise, dass es der Anelectrotonus war, dessen Vergehen die Zuckungen hervorgebracht hatte. Dass dies in der That so ist, geht daraus hervor, dass diese Wirkung ausblieb, wenn er den Nerven so durchschnitt, dass ein Theil der Strecke, die sich im Anelectrotonus befand, mit dem Muskel noch im Zusammenhange blieb; dann hörte der Tetanus nicht auf.

Dieser Tetanus beim Oeffnen von constanten Strömen, die den Nerven längere Zeit durchflossen haben, zeigt, dass die Veränderung, die im Nerven hervorgebracht wird, nicht plötzlich aufhört, sondern dass er einige Zeit braucht, um zur Norm zurückzukehren. Dieser Oeffnungstetanus kann sofort aufgehoben werden, wenn ich den Strom wieder herstelle, weil dann die Ursache desselben aufgehoben ist, er wird aber gesteigert, sobald ich einen Strom in entgegengesetzter Richtung durchsende, weil dieser Strom die Anordnung der Moleküle umzukehren sucht und so die Ursache vermehrt, die die Erregung hervorrief. Nun ist aber das Stadium, in dem der Muskel zuckt, nur ein Theil des Stadiums, in welchem der Rückgang in den früheren Zustand stattfindet. Wenn der Muskel aufhört zu zucken, so ist der Nerv noch nicht zu seiner Norm zurückgekehrt, sondern die Veränderungen, die in ihm vorgehen, sind nur nicht stark genug, um eine Zuckung im Muskel hervorzurufen. Dass er dann noch im veränderten Zustande ist, zeigt sich, wenn man ihn mit auf- und absteigenden Strömen untersucht. Leitet man einen Strom in derselben Richtung

hindurch, in der der frühere circulirte, so zeigt sich der Nerv relativ unempfindlich, leitet man aber in entgegengesetzter Richtung von dem früheren einen Strom durch den Nerven, so zeigt er sich relativ empfindlich. Dies war eine wesentliche Quelle der paradoxen Erscheinungen, die man früher, ehe man diese Verhältnisse kannte, wahrgenommen und nicht zu erklären wusste.

Man muss den Satz Pflüger's, die Zuckung entstehe durch das Entstehen des Katelectrotonus und durch das Vergehen des Anelectrotonus, als die Auslegung eines schon früher von du Bois aufgestellten Gesetzes ansehen. Dieses sagt, dass nicht der ruhig fliessende Strom als solcher die Zuckung auslöst, sondern dass die Erregung beim Ansteigen und Abfallen des Stromes entsteht, und dass die Erregung um so stärker ist, ceteris paribus, je schneller der Strom ansteigt oder abfällt. Es entsteht also eine Erregung beim Schliessen und Oeffnen des Stromes, es entsteht aber auch eine Erregung, wenn während des Durchfliessens des Stromes dieser plötzlich zunimmt oder plötzlich abnimmt. Kurz, es entsteht eine Erregung unter denselben Umständen, unter welchen in einem benachbarten geschlossenen Leiter ein Inductionsstrom inducirt worden wäre. Diese Erregung entsteht, wie wir durch Pflüger's Versuche gelernt haben, dadurch, dass entweder irgendwo ein Katelectrotonus entsteht oder sich steigert, oder ein Anelectrotonus vergeht oder doch plötzlich auf einen viel geringeren Grad abfällt. Daraus, dass es der elektrische Strom nicht eigentlich als solcher ist, der unmittelbar die Muskelzusammenziehung hervorruft, sondern dass es der entstehende Katelectrotonus oder der vergehende Anelectrotonus ist, wird sich eine untere Grenze in Bezug auf die Stromdauer für das du Bois'sche Gesetz ergeben, d. h. wenn ein Strom eine allzu kurze Dauer hat, so wird er, wenn er auch plötzlich ansteigt und wieder abfällt, doch keine Zuckung hervorbringen, weil die Zeit für das Entstehen des Electrotonus nicht vorhanden ist. Man darf nicht sagen, weil die Zeit für die vollständige Entwickelung des Stromes nicht vorhanden, denn wir wissen, dass der Strom sich in Leitern von solchen Dimensionen, wie die sind, mit denen wir es zu thun haben, mit ganz ausserordentlicher Schnelligkeit entwickelt. Aber nicht mit gleicher Schnelligkeit entwickeln sich die Veränderungen, die der Strom im Nerven hervorruft und die wir mit dem Namen des Electrotonus bezeichnen. Diese Voraussetzung hat sich durch die Versuche von Fick vollständig bestätigt. Fick fand, dass, wenn man die Dauer eines Stromes, der noch stark genug ist, beim Schliessen und Oeffnen den Nerven zu reizen, immer mehr und mehr abkürzt, man endlich zu einer unteren Grenze gelangt, von der an der Stromstoss keine Zuckung mehr hervorbringt. Auf diese untere Grenze kommt man um so früher, je schwächer der Strom schon an und für sich ist, und zwar aus einem begreiflichen Grunde. Je stärker der Strom ist, um so rascher wird ein gewisser Grad von Electrotonus erzielt werden, um so kürzer wird also auch die Zeit sein können, während welcher dieser Strom wirksam zu sein braucht, um einen solchen Grad von Electrotonus hervorzurufen, dass dadurch eine Zuckung ausgelöst wird. Es hat sich auch ebenso gezeigt, dass, wenn ein Strom eine sehr kurze Unterbrechung erleidet, keine Zuckung eintritt, wenn die Unterbrechung zu kurz ist. Bei der Unterbrechung soll die Zuckung durch das Abfallen und durch das Sichwiederherstellen des Electrotonus entstehen. Wenn

aber die Zeit dafür, dass der Electrotonus wesentlich von seiner Höhe herabfallen kann, zu kurz ist, so kann weder das Herabfallen, noch das Sichwiederherstellen desselben einen solchen Reiz bedingen, dass dadurch der Muskel in Zusammenziehung versetzt wird. Auch hier zeigt sich wieder, dass je stärker der Strom ist, um so kürzer auch die Unterbrechungen sein können, die noch hinreichend sind, um einen Muskel in Zusammenziehung zu versetzen.

Wir müssen diese Thatsachen im Zusammenhang mit einer andern betrachten, mit der nämlich, dass, wie dies schon du Bois wusste und in seinem Gesetze aussprach, ein Muskel nicht in Zusammenziehung versetzt wird, wenn der Strom, den man durch seinen Nerven hindurchschickt, zu langsam ansteigt oder zu langsam abfällt. Der Strom muss mit einer gewissen Geschwindigkeit ansteigen oder abfallen, damit überhaupt eine Zuckung ausgelöst wird. Je steiler er ansteigt oder abfällt, um so kräftiger fällt die Zuckung aus. Wir haben gesehen, dass es nicht der Strom als solcher ist, welcher direct die Muskelzusammenziehung hervorbringt, sondern dass der Strom in den Nerven Veränderungen hervorruft, bei deren Entstehung die Erregungsursachen erzeugt werden, welche den Muskel in Contraction versetzen. Wenn diese Erregungsursachen beliebig lange fortbestehen, sich also fortwährend summiren könnten, so würden endlich, wenn ein Strom auch langsam ansteigt, so viel Erregungsursachen summirt werden, dass doch eine Muskelcontraction ausgelöst wird, vorausgesetzt, dass der Strom schliesslich zu einer hinreichenden Stärke ansteigt. Das ist aber nicht der Fall. Es zeigt sich, dass die Erregungsursachen, die hier erzeugt werden, wieder verschwinden, wenn sie nicht sofort zur Wirkung kommen, und unter dieser Annahme erklären sich alle weiteren Erscheinungen.

Steigt nämlich der Strom plötzlich an, so werden alle Erregungsursachen, die er bei seinem Ansteigen hervorbringt, in einer kürzeren Zeit erzeugt, können sich also vollständig summiren, und es entsteht eine Zuckung. Steigt er dagegen sehr langsam an, so verschwindet während seines weiteren Ansteigens ein Theil der Erregungsursachen. Es werden zwar neue erzeugt, dafür verschwinden aber immer andere, die schon früher erzeugt waren, so dass nie eine Summe erzielt wird, die hoch genug wäre, den Muskel in Zusammenziehung zu versetzen. Von diesem Standpunkte aus verstehen wir auch, warum ein Strom, wenn er immer schneller und schneller unterbrochen wird, schliesslich keinen Tetanus mehr erzeugt. Jeder einzelne Stromstoss ist zu kurz, um an und für sich eine Zusammenziehung hervorzubringen. Würden die Erregungsursachen permanent sein, so würden sie sich schliesslich aus einer Reihe von Stromstössen summiren, und es würde endlich doch eine Erregung zu Stande kommen. Nun sind aber diese Erregungsursachen nicht permanent, sondern verschwinden nach einer verhältnissmässig kurzen Zeit, wenn sie nicht sofort zur Wirkung kommen, und es können sich deshalb, wenn ein Strom in sehr kurzen Zeiten hintereinander unterbrochen wird, die kleinen Stromstösse in ihren Wirkungen nicht so weit summiren, dass dadurch eine Reizsumme entstünde, die hoch genug wäre, um den Muskel in Contraction zu versetzen.

Durch diese Betrachtungen und durch Combination der Thatsachen, die wir bisher kennen gelernt haben, lässt sich auch ein Band herstellen zwischen den Erscheinungen, die wir auf Reizungen an den Muskeln der

Frösche beobachtet, und den merkwürdigen, anscheinend ganz abweichenden Erscheinungen, die Fick vor längerer Zeit am Schliessmuskel der Bivalven beobachtet hat. Er fand, dass der Schliessmuskel der Bivalven sich noch auf einen Strom zusammenzieht, der so langsam ansteigt, dass es nicht mehr möglich wäre, durch diesen Strom einen Froschmuskel in Contraction zu versetzen. Andererseits fand er, dass gegen einen mit einer gewissen Geschwindigkeit unterbrochenen Strom, der einen Froschmuskel noch in Tetanus versetzte, der Muskel der Bivalve sich ebenso verhielt wie gegen einen constanten Strom, der geschlossen wird; dass nämlich der Schliessmuskel der Bivalve auf einen unterbrochenen Strom von gewisser Schlagfolge sich bis zu einer gewissen Grösse zusammenzog, dann stehen blieb und, wenn diese Schlagfolge unterbrochen wurde, wenn sie aufhörte, sich noch einmal zusammenzog, als ob ein constanter Strom geöffnet worden wäre. Alle diese Erscheinungen erklären sich aus der Langsamkeit, mit der die Veränderungen in dem Muschelpräparate erzeugt werden, und andererseits aus der Langsamkeit, mit der diese Veränderungen und somit auch die Erregungsursachen wieder vergehen. Ich habe diese Dinge in einer kleinen Abhandlung näher auseinandergesetzt, im 58. Bande zweiter Abtheilung der Sitzungsberichte unserer Akademie.

Ausser den elektrischen Reizen kommen für die motorischen Nerven noch die mechanischen, thermischen und chemischen Reize in Betracht. Unter thermischen Reizen versteht man die Erregungszustände, die dadurch hervorgebracht werden, dass der Nerv plötzlich einer sehr hohen oder einer sehr niedrigen Temperatur ausgesetzt wird. Eckard hat Untersuchungen über die motorischen Nerven in Rücksicht auf thermische Reize angestellt und bei seinen Versuchen gefunden, dass durch Temperaturen unter — 4^0 und über + 54^0 Zuckungen erregt werden können, dass aber die Temperaturen zwischen — 4^0 und + 54^0 unwirksam sind.

Die chemischen Reize wurden früher in der experimentellen Nervenphysiologie mehr angewendet als jetzt. Die ausführlichen Untersuchungen über dieselben sind von Kühne angestellt worden. Es hat sich aber bis jetzt kein bestimmtes Gesetz herausgestellt, nach dem man im Vorhinein aus der chemischen Constitution einer Substanz bestimmen könnte, ob sie einen Reiz für die motorischen Nerven abgeben werde oder nicht. Es wirken als Reize im Allgemeinen die concentrirten Mineralsäuren. Bei den Alkalien wirken Kali und Natron als Reizmittel, dagegen zeigt sich Ammoniak, auf den Nerven applicirt, unwirksam, obschon es ihn örtlich sogleich tödtet. Chlornatrium und concentrirte Chlorcalciumlösung zeigen sich wirksam, auch salpetersaures Silberoxyd, während eine Reihe von Salzen anderer schwerer Metalle sich als unwirksam erwiesen hat.

Da nicht alle Substanzen, die den Nerven chemisch reizen, auch den Muskel reizen, und umgekehrt Substanzen, die den Muskel chemisch reizen, sich unwirksam gegenüber den Nerven bewiesen haben; so hat Kühne seinerzeit die Verschiedenheit benützt, um den Beweis für die eigene Erregbarkeit, für die Irritabilität der Muskelsubstanz herzustellen. Dazu diente ihm in erster Reihe das Ammoniak. Er stellte folgenden Versuch an. Er brachte auf einem Gestell einen kleinen Metallschirm mit einem Loche an, durch das er den Nerven eines Gastrocnemius hindurchzog. Diesen Nerven legte er auf eine kleine Schale und brachte ihn mit Ammoniak in Berührung, ohne dass die Dämpfe des Ammoniaks an den

Muskel herankommen konnten, da der Muskel durch den Schirm geschützt war. Es zeigte sich, dass es nicht möglich war, vom Nerven aus eine Zusammenziehung des Muskels mittelst Ammoniak hervorzurufen. Wenn er dagegen eine offene Ammoniakflasche hinstellte und darüber den Muskel aufhing, so fing der Muskel zu zucken an und gerieth in immer lebhafter werdende Bewegungen in Folge der Erregung, welche das auf die Muskelsubstanz wirkende Ammoniak hervorbrachte.

Blicken wir noch einmal auf die Reize für die motorischen Nerven und ihre Wirkungen im Allgemeinen zurück, so müssen wir sagen, dass eine Veränderung, die entweder durch den elektrischen Strom, oder durch mechanische, thermische, chemische Reize erzeugt wird, sich den Nerven entlang fortpflanzt, bis sie endlich zu den Nervenendplatten gelangt, und dass sie von diesen aus diejenigen Muskelfasern jedesmal in Zusammenziehung versetzt, deren contractiler Substanz die betreffende Nervenendplatte aufliegt. Es gilt hiebei, soweit nicht die elektrischen Stromschwankungen in Betracht kommen, von denen wir früher gesprochen, durchweg das Gesetz der isolirten Leitung, d. h. es wird eine Erregung aus einer Nervenfaser niemals auf eine andere übertragen, sondern sie folgt immer den dichotomischen Verzweigungen dieser Nervenfaser und erzeugt deshalb auch nur Contractionen in denjenigen Muskelfasern, zu welchen diese Nervenfaser Endplatten gibt. Je grösser also die Menge der Nervenfasern ist, welche vom Centralorgane kommen, um so grösser ist das Vermögen der Isolation, um so mehr können einzelne Muskelpartien in Zusammenziehung versetzt werden. Wo aber ein solcher höherer Grad von Isolation nicht nothwendig ist, da kann auch eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Nervenfasern grössere Muskelpartien versorgen, indem die einzelnen Fasern sich dichotomisch verzweigen und endlich eine grosse Anzahl von Muskelfasern mit Endplatten versorgen. Wenn man die Muskelnerven eines Krebses und die eines Wirbelthieres mit einander vergleicht, so findet man einen sehr auffallenden Unterschied. Bei den Wirbelthieren verlaufen die Muskelnerven einfach und ungetheilt im Stamme, und erst wenn sie in den Muskel eingetreten sind, verzweigen sie sich dichotomisch und bilden dann ihre Endplatten. Es wird in den Stämmen zu den einzelnen Muskeln eine verhältnissmässig grosse Anzahl von Nerven geschickt. Betrachtet man dagegen die motorischen Nerven eines Krebses, so findet man, dass sich die einzelnen Fasern förmlich baumartig verzweigen, und dass, nachdem sie eine grosse Menge von dichotomischen Theilungen eingegangen, sie zu den Muskelfasern hintreten und ihre Endplatten bilden. Das hängt offenbar mit der Verschiedenheit in dem Baue der Wirbelthiere einerseits und der Gliederthiere andererseits zusammen. Die Krebse mit ihrem äusseren Skelet und ihren vielen Charniergelenken können ohnehin nicht so zahlreiche Bewegungen ausführen, brauchen ohnehin keinen solchen Grad von Isolation in der Zusammenziehung der einzelnen Partien ihrer Muskeln, als dies bei den Wirbelthieren der Fall ist, und können sich deshalb mit einer geringeren Anzahl von Nervenfasern für ihre Muskeln begnügen, wenn diese sich hinreichend verzweigen, um alle Muskelfasern mit Endplatten zu versorgen. Johannes Gad hat durch Versuche gezeigt, dass man nur dann die volle Muskelcontraction erzielt, wenn man alle Endplatten erregt, d. h. wenn man alle Nerven reizt, die zu dem Muskel gehen. Erhält ein Muskel Nervenbündel aus zwei verschiedenen Wurzeln,

und man reizt erst die eine, dann die andere, so erlangt er nur solche Spannungen, dass die Summe derselben der Spannung gleich ist, welche er erlangt haben würde, wenn man beide gleichzeitig gereizt hätte. Auch ermüdet man durch wiederholte Reizung von einer Wurzel aus den Muskel nur für diese, nicht auch für die andere.

Elektrische Organe und ihre Nerven.

Von den Zitterfischen kennt man erstens den Zitteraal, Gymnotus, zweitens die verschiedenen Arten des Zitterwelses, Malapterurus, und drittens die Zitterrochen. Von den Zitterrochen kennt man eine Reihe von Genera, nämlich Narce, Narcine, Temera, Astrape, Discopyge, Torpedo. Ausserdem kommen beim Genus Gymnarchus und beim Genus Mormyrus ähnliche Organe vor. Das Organ von Mormyrus gibt nach den Zeugnissen von Babuchin und von Fritsch elektrische Schläge. Ferner zeigen auch die eigentlichen Rochen Raja und Myliobates Organe, welche man nach du Bois-Reymond und Fritsch als unvollkommene elektrische Organe bezeichnet. Ihre nahe Verwandtschaft mit denen der Zitterfische lässt sich nicht verkennen, aber sie weichen in ihrer Structur doch wesentlich von denselben ab.

Die elektrischen Organe sind im Zustande der Ruhe wirkungslos, werden aber plötzlich durch Erregung der zu ihnen gehenden Nerven in kräftig wirkende elektrische Batterien verwandelt. Die elektrischen Ströme, die sie dann geben, unterscheiden sich in nichts von den Strömen, die man durch physikalische Hilfsmittel hervorruft. Man hat von diesen Strömen Funken erhalten, man hat mit ihnen chemische Zersetzungen vorgenommen, man hat die Magnetnadel abgelenkt, man hat Stahlnadeln magnetisirt, kurz alle möglichen Proben mit ihnen gemacht, um zu erweisen, dass sie wirklich eben solche Ströme sind wie die, welche unsere physikalischen Vorrichtungen geben.

Die Art, wie die elektrische Wirkung wachgerufen wird, bietet viel Analogie mit der Art und Weise, in der die motorischen Nerven die Muskelcontractionen auslösen. Erstens unterliegen sie dem Willen des Thieres. Das Thier gibt elektrische Schläge nach Willkür und bedient sich derselben, theils um sich gegen seine Feinde zu schützen, theils um seine Beute zu betäuben. Zweitens werden die Ströme durch directe Reizung der zu den elektrischen Organen gehenden Nerven ausgelöst. Drittens werden die Ströme auch auf reflectorischem Wege ausgelöst, und endlich zeigt sich das elektrische Organ in derselben Weise ermüdbar wie die Muskeln. Wenn das Thier eine Reihe von Schlägen abgegeben hat, werden dieselben schwächer und schwächer, gerade so, wie ein Muskel, nachdem er eine Reihe von Contractionen gemacht hat, nicht mehr im Stande ist, sich mit der früheren Kraft zusammenzuziehen.

Gymnotus electricus ist ein Süsswasserfisch Südamerikas, wo er namentlich in den Landseen von Surinam vorkommt. Aus diesen sind mehrere Exemplare nach Europa gebracht worden, so nach Neapel, ferner auch nach London, wo sie in der dortigen Adelaidengallerie gezeigt wurden. Wenn man die Haut des Zitteraales auf der Seite öffnet, so findet man, dass jederseits den ganzen Körper entlang das elektrische Organ gelagert ist, so dass es oben an die Muskeln der Wirbelsäule anstösst und unten