Nervensystem.

Allgemeines.

Wir haben uns jetzt mit der Physiologie des Nervensystems zu beschäftigen. Ehe wir darauf eingehen, müssen wir uns zuerst näher mit den Formbestandtheilen des letzteren bekannt machen. Man theilt die Elemente des Nervensystems ein in zellige und in faserige.

Man kann das Nervensystem vergleichen mit dem Telegraphensysteme eines Staates, wo dann die zelligen Elemente die aufgestellten Apparate vorstellen, während die faserigen, die Nervenfasern, die Drahtleitungen vorstellen, auf welchen die Impulse, einerseits vom Centrum gegen die Peripherie, andererseits von der Peripherie nach dem Centrum befördert werden. Man muss dann das Gehirn und Rückenmark ansehen als die grosse Telegraphenstation der Hauptstadt und die in den verschiedenen Theilen des Körpers zerstreuten Ganglien als die Stationen der kleineren Orte. Wir wir später sehen werden, lässt sich dieser Vergleich nicht im Einzelnen durchführen und aufrechterhalten, im Grossen und Ganzen kann man ihn aber gelten lassen.

Wenn an einer Nervenfaser Alles, was daran vorhanden sein kann, vorkommt, so besteht sie aus der Scheide, einer membranösen, röhrigen Hülle, aus dem Marke und aus dem Axencylinder, nach seinem Entdecker Purkinje, der Purkinje'sche Axencylinder genannt. Er wird auch bezeichnet mit dem Namen des Remak'schen Bandes. Der Axencylinder ist an der frischen Nervenfaser nur ausnahmsweise deutlich zu unterscheiden, meist muss man sich künstlicher Mittel bedienen, um ihn sichtbar zu machen. Das Nervenmark besteht theils aus Eiweisskörpern, theils aus Cerebrin, Lecithin (Protagon, s. Bd. I, S. 109), Cholesterin und aus Fett, also aus Körpern, von denen ein grosser Theil in Alkohol löslich ist. Man nimmt ein Nervenbündel und kocht es in Alkohol aus. Nachdem dies geschehen, zerfasert man es. Das Nervenmark ist nun krümlich geworden und man sieht in demselben den Axencylinder als einen centralen Strang verlaufen. Er ist aber durch das Auskochen mit Alkohol stark geschrumpft, auf die Hälfte oder ein Dritttheil seines wahren Durchmessers. Häufig gelingt es auch, beim Zerreissen der Nervenfaser den Axencylinder eine kürzere oder längere Strecke lang aus der Scheide und den darin befindlichen Resten des Markes heraushängen zu sehen. Wenn man durch Auskochen mit Alkohol und Aether so vollständig als möglich erschöpft, so bleibt ein anscheinend gitterförmiger, mit der äusseren Hülle direct verbundener Rest der Markscheide zurück. Seine Substanz verhält sich gegen Reagentien

und Verdauungsflüssigkeiten ähnlich wie Hornsubstanz. W. Kühne nennt diese Substanz deshalb Neurokeratin. Ein anderes Hilfsmittel, das von Pflüger angegeben ist, besteht darin, dass man ein Stück eines ganz frischen Nervenstammes, ohne Wasser hinzuzufügen, auf dem Objectträger zerzupft und dann einen Tropfen Collodiumlösung darauf setzt; dann infiltrirt sich die Nervenfaser mit Collodium und nun sieht man im Innern derselben den Axencylinder verlaufen. Noch viel besser kann man den Axencylinder sehen an gehärteten und gefärbten Präparaten. Man nimmt ein Stück von einem Nerven oder ein Stück des Rückenmarks und legt es in Chromsäure, worin es sich soweit erhärtet, dass man es in dünne Schnitte zerlegen kann. Diese dünnen Schnitte bringt man, nachdem man die Chromsäure mit Wasser wieder ausgewaschen hat, in eine ammoniakalische Carminlösung. Dann färbt sich zuerst der Axencylinder; das Nervenmark nimmt die Färbung schwierig an, so dass zu einer Zeit, wo der Axencylinder schon tief roth gefärbt ist, das Nervenmark noch völlig weiss ist. Dann sieht man auf Längsschnitten den gefärbten Axencylinder durchschimmern, und auf Querschnitten sieht man im Centrum den schön roth gefärbten Axencylinder, rundum das Mark und nach aussen davon einen Contour, welcher die Scheide der Nervenfaser darstellt. So schön diese Bilder sind, so sind sie indessen, wie v. Fleischl nachgewiesen hat, doch in hohem Grade unwahr. Man hat hier nur das geschrumpfte Gerinnsel des eigentlichen Axencylinders, wie er im Leben existirt, vor sich. Des letzteren Consistenz ist wahrscheinlich so gering, dass man sich, wie dies ja bei lebenden Gebilden öfter der Fall ist, schwer entscheiden kann, ob man ihn fest oder flüssig nennen soll. Wenn man Stücke eines und desselben Nerven oder eines und desselben Rückenmarks in Chromsäure, in Alkohol und in Ueberosmiumsäure härtet, so ist der Axencylinder in den in den beiden letzteren Flüssigkeiten gehärteten Präparaten immer viel dicker im Verhältnisse zum Mark, und an Längsschnitten von Chromsäurepräparaten sieht man oft statt des geraden Stranges, den der Axencylinder darstellen soll, einen vielfach angeschwollenen, ja ganz unregelmässigen, mit einer Menge von seitlichen, hernienartigen Ausstülpungen, die sich weit in das Mark hinein erstrecken, versehenen. Besser conservirt der Axencylinder seine Gestalt in sehr verdünnter Ueberosmiumsäure; man kann ihn auch hier auf Querschnitten sehr schön erkennen, wenn man die Säure so lange einwirken lässt, dass sich das Mark dunkel färbt, nicht aber der Axencylinder.

Aus den Untersuchungen von Remak, Babuchin, Max Schultze, S. Freud und Kupfer hat sich mit ziemlicher Sicherheit ergeben, dass der lebende Axencylinder aus feinen Fäden besteht, die nebeneinander wie die Drähte eines Kabels in einer Flüssigkeit liegen. Freilich kann man über die Consistenz, welche diese Fäden im Leben haben, noch nichts Sicheres aussagen, dass sie aber histologisch verschieden sind von der sie umgebenden Flüssigkeit, daran kann man wohl nicht mehr zweifeln; auch kann man sie nach den Bildern, welche sie im gefärbten Zustande auf Längs- und Querschnitten von mit Osmiumsäure gehärteten Nerven geben, nicht für zufällige fadenförmige Gerinnsel halten.

Der Axencylinder ist offenbar der wesentliche Theil der Nervenfaser, in welchem die Fortleitung der Nervenerregungen stattfindet, denn alle anderen Theile der Nervenfaser können fehlen, nur der Axencylinder

muss vorhanden sein. Eine Nervenfaser kann als nackter Axencylinder aus einer Ganglienkugel entspringen, dieser kann dann nachher erst eine Markscheide und eine Hülle bekommen, er kann mit dieser eine Strecke lang verlaufen als markhaltige Nervenfaser, und dann kann er gegen sein peripherisches Ende wiederum die Markscheide verlieren, es kann der Axencylinder allein sich fortsetzen, so dass wir deutlich sehen, dass es der Axencylinder ist, der als wesentlicher Theil der Nervenfaser conservirt wird.

Wenn die Nervenfaser aus dem Körper herausgenommen und unter das Mikroskop gebracht wird, besonders wenn man Wasser oder verdünnte Kochsalzlösung hinzusetzt, so geht das Nervenmark eine eigenthümliche Veränderung ein, sei es Gerinnung, sei es Quellung, oder beides zugleich, und bei dieser Veränderung geschieht es, dass sich am Rande zwei mehr oder weniger unregelmässige Contouren neben einander bilden, indem das stark lichtbrechende Mark sich nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen, das heisst gegen den noch nicht geschrumpften, schwächer lichtbrechenden Axencylinder absetzt. Wegen dieser doppelten Contouren, welche diese markhaltigen Nervenfasern unterm Mikroskope erhalten, bezeichnet man sie mit dem Namen der doppelrandigen Nervenfasern.

Eine andere Art von Fasern kommt vor in der weissen Substanz des Gehirns, dann im Stamme des Nervus olfactorius, dann im Opticus und im Acusticus. Diese verhalten sich, wenn sie aus dem Körper herausgenommen werden, anders als die eben besprochenen doppelrandigen Nervenfasern. Sie verändern sich so, dass das Mark sich in einzelne tropfenförmige Klumpen zusammenballt, die gewissermassen Perlen darstellen, welche auf den Axencylinder aufgezogen sind, und diese Fasern nennt man die markhaltigen perlschnurförmigen oder die varicösen Nervenfasern.

Also die doppelrandigen Nervenfasern sind nicht im lebenden Körper doppelrandig und die markhältigen varicösen sind im lebenden Körper auch nicht varicös: beide Arten von Nervenfasern sind glattrandig, wenn sie aber aus dem Körper herauskommen, besonders wenn Wasser zugesetzt wird, so verändern sie sich in dieser Weise, und weil diese Veränderungen charakteristisch und leicht wieder zu erkennen sind, so nennt man die eine Art die doppelrandigen, die andere die varicösen oder perlschnurförmigen Fasern.

Die Nervenfasern haben eine sehr verschiedene Dicke. Die dicksten kommen bei den Fischen vor. So hat der Zitterwels, Malapterurus electricus, zu jeder Seite eine einzige Nervenfaser für das ganze elektrische Organ. Diese entspringt als ein sehr dicker Axencylinder, der sich mit einer ebenso dicken Scheide umgibt und sich nun nach und nach so lange dichotomisch theilt, bis er das ganze Organ versorgt hat. Eine andere sehr dicke Faser liegt bei den Fischen jederseits im Rückenmarke, in dem sie von oben nach abwärts verläuft. Diese Faser hat man auch mit dem Namen der colossalen Faser bezeichnet. Von den Nervenfasern, welche in den Nervenstämmen verlaufen, sind im Allgemeinen die motorischen dicker als die sensiblen; vorherrschend dünne Fasern verlaufen im Grenzstrange des Sympathicus.

Ausser diesen markhaltigen Nervenfasern gibt es nun noch marklose, also Fasern, die aus einem Axencylinder in einer marklosen Hülle bestehen. Als Remak diese marklosen Fasern zuerst im Sympathicus

auffand, da war man geneigt, sie für eine eigene Art von Nervenfasern zu halten, und man bezeichnete sie mit dem Namen der grauen Fasern, im Gegensatze zu den gewöhnlichen oder markhaltigen Fasern. Die markhaltigen Fasern sind weiss wegen des stark lichtbrechenden Markes, welches in ihnen enthalten ist, und wegen der starken Reflexion, die dieses Mark bedingt. Deshalb ist die weisse Substanz des Gehirns weiss und die weisse Substanz des Rückenmarkes weiss. Die graue Substanz des Gehirns und Rückenmarkes ist deshalb dunkler gefärbt, weil sie eben diese markhaltigen Fasern in geringerer Menge enthält, weil sie hauptsächlich aus zelligen Elementen und aus marklosen Fasern, Blutgefässen u. s. w. besteht. So erscheinen nun auch diese marklosen Fasern da, wo sie in grösserer Masse zusammenliegen, dem blossen oder nur mit der Loupe bewaffneten Auge grau, im Verhältnisse zu den entschieden weissen markhaltigen Fasern, und deshalb hat man ihnen den Namen der grauen Fasern gegeben. Man hat aber später eingesehen, dass dies überhaupt keine eigene Art von Nervenfasern ist, und dass man die Nervenfasern im Allgemeinen nicht eintheilen kann in markhaltige und marklose Fasern, weil ein und dieselbe Nervenfaser marklos entspringen kann, nämlich als nackter Axencylinder, dann markhaltig wird, indem sie sich mit einer Markscheide umgibt, und endlich in ihrer peripherischen Ausbreitung wiederum marklos wird. Ja, manche Arten von Nervenfasern sind selbst im Extrauterinleben, in der Kindheit, noch marklos, während sie sich doch in einer späteren Zeit mit einer Markscheide umgeben.

Mit diesem Allen soll indessen keineswegs gesagt sein, dass es nicht Nervenfasern gebe, die das ganze Leben hindurch von ihrem Ursprunge an bis zu ihrer peripheren Endigung marklos bleiben. L. Königstein fand in den Aesten und in der Wurzel des N. trigeminus sehr feine marklose Fasern, die in ihrem Aussehen und in ihrem Verhalten ganz solchen glichen, wie er sie in den Hornhautästen aus der Theilung markhaltiger Nervenfasern hervorgehen sah, und doch liess es sich nicht wahrscheinlich machen, dass diese marklosen Fasern ausserhalb des Centralorgans irgendwo mit markhaltigen in Verbindung gestanden hätten. Es ist hiermit nicht gemeint, dass diese dünnen marklosen Fasern zur Cornea verlaufen. Eher kann man vermuthen, dass sie an irgend einem der Wurzel näher liegenden Orte endigen, denn nach Schwalbe sind im Allgemeinen die dickeren Fasern der Wurzeln für einen längeren Verlauf bestimmt, die dünneren für einen kürzeren.

Von den marklosen Nervenfasern gibt es wiederum verschiedene Formen. Erstens gibt es solche, welche entweder rundlich oder plattgedrückt sind, und auf welchen man von Stelle zu Stelle längliche Kerne findet. Das ist die erste Form von allen embryonalen Nervenfasern und zugleich kommen sie, wie gesagt, selbst im Extrauterinleben an Stellen vor, wo man später markhaltige findet. Wenn man den harten Gaumen eines neugebornen Kindes untersucht, so findet man dort eine grosse Menge von Fasern mit länglichen Kernen, so dass man bei dem ersten Anblicke glaubt, man habe es mit glatten Muskelfasern zu thun. Verfolgt man diese aber weiter, so sieht man, dass sie in Stämmchen zusammenlaufen und den Charakter der Nerven an sich tragen. Vergleicht man damit den Gaumen eines Erwachsenen, so findet man an ihrer Stelle markhaltige Nervenfasern, indem sie später eine Markscheide erhalten haben.

Andere Arten von Nervenfasern, die man mit dem Namen der marklosen varicösen Fasern bezeichnet, gleichen einem dünnen Faden, der von Stelle zu Stelle kernartige Anschwellungen hat. Noch andere sind mehr oder weniger drehrund oder abgeplattet, bald gröbere und bald feinere Fäden, die entweder parallel nebeneinanderlaufen oder sich dichotomisch verzweigen. Man sieht also, dass diese Arten von Nervenfasern nichts Charakteristisches haben. Man kann also auch einer solchen marklosen Nervenfaser unter dem Mikroskope nicht ansehen, ob sie eine Nervenfaser ist oder ob sie keine Nervenfaser ist. Ganz anders verhält es sich, wie wir gesehen, mit den markhaltigen. Diese kann man durchaus mit keinem andern Gewebselemente verwechseln, und wenn man deshalb unter dem Mikroskope Fasern hat, von welchen man Verdacht schöpft, dass sie marklose Nervenfasern seien, so kann man die Gewissheit hierüber nur dadurch erlangen, dass man sie zu verfolgen sucht bis zu ihren Verbindungen mit einer markhaltigen Faser.

Diese marklosen Nervenfasern sind eben äusserst blass und äusserst schwer in den Geweben zu sehen, und man hat deshalb verschiedene künstliche Hilfsmittel angewendet, um sie in den Geweben noch sichtbar zu machen. Nun hat man gefunden, dass sich mittelst Imprägnation mit Goldlösung und nachfolgender Reduction die Nerven eigenthümlich violett färben lassen, und man hat deshalb diese violette Färbung in den Organen vielfältig benützt, um in denselben noch Nervenverbreitungen sichtbar zu machen, die man ohne weitere Präparation nicht mehr sehen kann. Da diese Färbung mit Goldchlorid auf einem Reductionsprocesse beruht, und nicht blos Nervenfasern, sondern auch andere Gebilde sich färben, so kann man den Satz, dass sich Nervenfasern mit Gold färben, nicht ohne Weiteres umkehren und nicht sagen, das, was sich mit Gold färbt, ist Nervenfaser; sondern man muss immer suchen, die Nervenfasern nach rückwärts zu verfolgen und ihre Verbindungen mit markhaltigen Fasern nachzuweisen: erst dann hat man die Ueberzeugung, dass man es mit marklosen Nervenfasern und nicht mit anderen Gewebselementen zu thun habe.

Man war früher der Meinung, dass die Nervenfasern ungetheilt von ihrem Anfange bis zu ihrem Ende verlaufen. Indessen hatte Schwann schon einmal eine getheilte Nervenfaser im Schwanze einer Froschlarve gesehen, als in den Vierzigerjahren dieses Jahrhunderts von Joh. Müller in den Augenmuskeln Theilungen von Nervenfasern aufgefunden wurden. Nachdem die Nerven in die Muskeln eingetreten sind, theilen sie sich mehrfach dichotomisch, um dann erst zu endigen. Später hat Reichert ein noch geeigneteres Object an einem kleinen Muskel gefunden, der seitlich vom Brustbein der Frösche zur Haut geht. An diesem lassen sich sehr schön eine grosse Menge von Theilungen beobachten. Noch viel zahlreicher sind die Theilungen der motorischen Nerven an den Gliederthieren, z. B. bei den Krebsen, wo sich die Nervenfasern förmlich baumartig verzweigen, ehe sie sich an die einzelnen Muskelfasern vertheilen. Auch andere Nervenfasern als die motorischen verzweigen sich. Am zahlreichsten kommt dies bei den elektrischen Nerven vor, besonders bei den Nerven von Malapterurus electricus. Auch die sensiblen Nervenfasern verzweigen sich, theils so lange sie noch markhaltig sind, theils nachdem sie ihr Mark verloren haben. Wenn sich eine markhaltige Nervenfaser

verzweigt, so geschieht dies in der Weise, dass an dem Marke und der Scheide eine kleine Einschnürung entsteht und von dieser Einschnürungsstelle aus zwei oder manchmal drei Nervenfasern abgehen, indem sich der Axencylinder dem entsprechend in eben so viele neue Fäden theilt. Dergleichen Verzweigungen können mehrmals hintereinander stattfinden. Solche Einschnürungen, wie sie an den Theilungsstellen der markhaltigen Nervenfasern regelmässig vorkommen, findet man auch sonst im Verlaufe der Nerven. Man nennt sie Ranvier'sche Schnürringe. Die Theilungen marklos gewordener Fasern gehen so vor sich, dass sie in feine Fäden zerfallen, die complicirte Strickwerke und Plexus bilden können, wie solches namentlich von den Nerven der Hornhaut bekannt ist.

Es fragt sich nun, wie entspringen die Nervenfasern? Die Nervenfasern entspringen im Centralorgane, im Gehirn- und Rückenmark und in den Ganglien, von eigenthümlichen Zellen, welche man mit dem Namen der Ganglienzellen oder Ganglienkugeln belegt hat. Man fand sie zuerst, indem man Ganglien unter dem Mikroskope im Wasser zerzupfte. Da riss man die Ursprünge der Nervenfasern von den betreffenden Zellen ab. Diese waren im Wasser zu sphäroidischen Massen aufgequollen, stellten also Kugeln dar, und daher rührt der Name Ganglienkugeln. Heutzutage, wo man die Sachen besser in situ und an gehärteten Präparaten studiren kann, da weiss man, dass von diesen Zellen wohl keine einzige eine wirkliche Kugel ist, sondern dass sie eine sehr unregelmässige Gestalt haben; weshalb auch von Manchen der Name Ganglienkugeln vermieden wird, so dass sie als Ganglienzellen, als Ganglienkörper oder auch schlechtweg als Nervenzellen bezeichnet werden. Jede dieser Ganglienkugeln besteht aus einem Protoplasmaleibe, zu dem noch eine äussere Hülle hinzukommen kann, und aus einem Kerne. In diesem Kerne befindet sich wieder ein Kernkörperchen, und in einigen Ganglienkugeln hat Mauthner in diesem Kernkörperchen noch ein Kernkernkörperchen gefunden, welches er mit dem Namen Nucleololus bezeichnet. Gewöhnlich sieht man den Kern in dem körnigen Protoplasma der Ganglienzelle als eine runde oder mehr oder weniger unregelmässige, aber doch immer scharf begrenzte Masse liegen und in ihm das Kernkörperchen. Es scheint aber, als ob im Leben der Kern nicht immer so streng von dem übrigen Protoplasma geschieden wäre, es scheint, dass er mit ihm in einem näheren Zusammenhange ist. Wenigstens muss man dies aus Bildern schliessen, welche E. v. Fleischl bekommen hat, indem er ganz frische, lebende Ganglienkugeln in Borsäurelösung hineinbrachte, wo sich dann der Kern gewissermassen nach und nach aus dem Protoplasma losschälte, mit dem seine Masse offenbar in einer innigeren Verbindung war, als man sie an den bereits abgestorbenen Ganglienkugeln wahrnimmt.

Die Ganglienkugeln theilt man ein in apolare, d. h. in solche, die keine Fortsätze haben, sondern blos aus einem runden Protoplasmaleibe mit oder ohne Hülle bestehen, in welcher ein Kern mit Kernkörperchen liegt. Zweitens in unipolare, d. h. in solche, von denen ein Fortsatz ausgeht, der dann in eine Nervenfaser übergeht. Oder in bipolare, die mit zwei Nervenfasern in Verbindung stehen, die gewöhnlich nach entgegengesetzter Richtung abgehen, so dass die Ganglienkugel in den Verlauf der Nervenfaser eingeschaltet erscheint. Endlich in multipolare, bei denen drei oder mehrere Fortsätze vorhanden sind, von denen wenigstens einer

in eine Nervenfaser übergeht. Diese Fortsätze an den multipolaren Ganglienzellen gehen nämlich keineswegs alle in Nervenfasern über, wenigstens nicht direct, sondern die meisten von ihnen verzweigen sich in immer feinere Aeste, und diese dringen zwischen die umgebenden Gewebstheile ein, so dass die Ganglienkugel durch diese Fortsätze gewissermassen wie durch Wurzeln und Würzelchen in dem umgebenden Gewebe befestigt ist: dies sind die sogenannten Protoplasmafortsätze.

Der Nachweis, wie viel Fortsätze direct in Nervenfasern übergehen, wie viele indirect und wie viele gar nicht, ist in den einzelnen Fällen schwer zu führen. Wenn wir die Ganglienkugeln durch Zerzupfen isoliren, so reissen wir sehr leicht einen oder den andern Fortsatz ab und erkennen dann hinterher die Stelle nicht mehr, an denen diese Fortsätze abgerissen sind. Daher rührt es auch, dass man in neuerer Zeit, wo man bessere Untersuchungsmethoden hat, nicht mehr so viel apolare Ganglienkugeln findet wie früher, wo man Alles durch Zerzupfen darstellte. Früher erschienen bei Weitem die meisten Ganglienkugeln apolar, weil man ihre Fortsätze abgerissen hatte, und nur ausnahmsweise gelang es, die eine oder andere zu finden, die noch mit einer Nervenfaser in Verbindung stand. Auf Durchschnitten von gehärteten Präparaten sieht man wiederum nur die Fortsätze, welche in der Ebene des Schnittes liegen, und man ist also nicht sicher, alle Fortsätze einer solchen Ganglienkugel zu haben. Das Beste ist es noch, um die Fortsätze einer Ganglienkugel möglichst vollständig zu haben, dass man erst härtet und dann zerzupft, weil dann die Fortsätze eine grössere Consistenz haben und weil, wenn man sie abreisst, man wenigstens die Stellen, an denen ein Fortsatz abgerissen ist, da Alles geronnen ist, leichter erkennt, als wenn man die Gebilde frisch zerzupft. Wir werden später im Rückenmarke grosse Ganglienzellen kennen lernen, aus denen die Bewegungsnerven ihren Ursprung nehmen. An diesen ist immer ein Nervenfaserfortsatz als solcher ausgezeichnet: er tritt direct und ungetheilt in die motorische Wurzel über. Die übrigen, verzweigten, sogenannten Protoplasmafortsätze sollen nach Gerlach indirect durch ein nervöses Netzwerk mit centripetalen Bahnen in Verbindung stehen. Dass jede dieser Zellen eine oder mehrere Verbindungen mit dem Gehirn haben müsse, ist selbstverständlich; wir werden aber später sehen, dass auch innerhalb des Rückenmarks indirecte Verbindungen mit centripetalen Bahnen vorhanden sein müssen.

Die bisher besprochenen Ganglienzellen oder Ganglienkugeln hat man auch mit dem Namen der Grossganglienkugeln bezeichnet, weil sie verhältnissmässig grosse Gewebselemente sind, sowie sie sich im Gehirn und Rückenmark und sowie sie sich in den Wurzelganglien der Spinalnerven und in den grösseren Ganglien des Sympathicus finden. Diese Unterscheidung der Ganglienkugeln als Grossganglienkugeln ist aber eine unglückliche, weil sie keineswegs eine bestimmte Grösse haben, sondern auch kleinere Gewebselemente vorkommen, die ihnen functionell ganz gleich stehen. Wenn man auf die kleineren, mikroskopischen Ganglien des Sympathicus übergeht, z. B. auf die Ganglien in der Wand des Darmkanals und in der Wand der Harnblase, so findet man viel kleinere derartige Gebilde, die im Uebrigen ganz so beschaffen sind, die in derselben Weise mit Nervenfasern in Verbindung stehen, welche also den sogenannten Grossganglienkugeln voraussichtlich functionell gleichwerthig sind.

Im Centralorgane findet man ausser diesen Ganglienzellen noch andere Arten von zelligen Gebilden. Zunächst verhältnissmässig zarte, blasse Zellen, welche mit den weissen Gehirnfasern in Verbindung stehen und die man daher unzweifelhaft auch als Nervenzellen bezeichnen muss. Ausserdem findet man kleinere Zellen, bei welchen der Protoplasmaleib im Verhältnisse zur Grösse des Kernes klein ist, und endlich solche, bei denen der Protoplasmaleib so klein geworden ist, dass da, wo sie in Masse zusammenliegen, nur ein Kern neben dem andern zu liegen scheint. Dies sind die sogenannten Nuclearformationen, wie sie im Gehirne und in der Retina vorkommen. Nach der Constanz, mit der sie immer in bestimmten Theilen des Centralorganes und in der Retina vorkommen, und da sie eben in anderen nicht nervösen Theilen kein Analogon finden, kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass auch diese Elemente functionell zum Nervensysteme gehören.

Ausserdem findet sich im Centralorgane eine nicht unbeträchtliche Menge von Zellen und von Fasern, von denen man nicht mehr mit Bestimmtheit weiss, ob man sie functionell noch zum Nervensysteme rechnen oder ob man sie als Formationen betrachten soll, die mehr dem Bindegewebe angehören und welche zum Stützen und Zusammenhalten der Nervenelemente dienen. Daher rührt es auch, dass seit langer Zeit ein bis jetzt noch unentschiedener Streit darüber geführt wird, was im Centralorgane Nervenelement und was sogenanntes Bindegewebe sei. Eigentliches Bindegewebe kommt übrigens im Rückenmarke verhältnissmässig wenig vor. Das eigentliche Bindegewebe löst sich in einem Gemische von Salpetersäure und chlorsaurem Kali auf. Das ward schon seit lange von Budge und Anderen angewendet, um das Bindegewebe in den Organen zu zerstören und in das Bindegewebe eingelagerte Theile, Muskeln, Drüsen u. s. w. zu isoliren. Wenn man nun einen Rückenmarkschnitt in dieses Gemisch einlegt, so findet man, dass nichts zerstört wird als die Pia mater mit den Fortsätzen, die sie in das Rückenmark hineinschickt. Die übrigen Gewebe sind also offenbar kein wirkliches Bindegewebe. Da aber nichtsdestoweniger Vieles darunter ist, was man nicht mit Fug und Recht zum Nervensysteme zählen kann, so hat Kölliker hiefür den Namen Stützgewebe vorgeschlagen, und dieser ist allgemein angenommen worden.

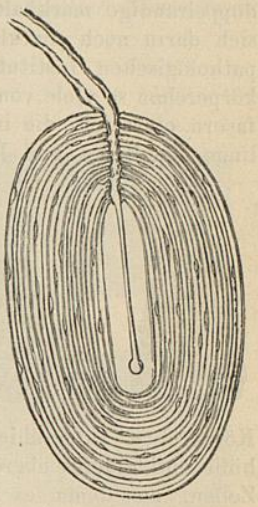
Eine weitere Frage ist die: wie endigen die Nervenfasern? Indem man sich die Fortleitung der Impulse in den Nervenfasern in ähnlicher Weise dachte wie in Drahtleitungen, welche man zur Fortleitung elektrischer Ströme braucht, so glaubte man gefunden zu haben, dass die Nerven in Schlingen endigen. In der That kann man auch in den Muskeln und an anderen Orten nicht selten Schlingen finden, aber das sind keine Endschlingen, sondern die Nerven verlaufen noch weiter, verzweigen sich dichotomisch, um dann in anderer Weise, die wir bald kennen lernen werden, zu endigen. Man weiss jetzt, dass von allen Nerven, deren Endigungsweise wir kennen, kein einziger in Schlingenform endigt.

Diejenigen Nervenendigungen, welche man zuerst kennen lernte, waren die in den sogenannten Vater'schen oder Pacinischen Körperchen (Figur 1). Der deutsche Anatom Vater fand, dass unter der Haut im Bindegewebe in der Vola manus und der Planta pedis eigenthümliche Körper liegen, welche wie eiförmige Beerchen an den Endigungen der Nerven

hängen. Diese Entdeckung ist wieder in Vergessenheit gerathen, bis später Pacini diese Körperchen wieder fand und sie mikroskopisch untersuchte. Sie führen deshalb den Namen der Vater'schen oder Pacini'schen Körperchen.

Denkt man sich eine markhaltige Nervenfaser, so tritt diese in ein eiförmiges Gebilde und verliert nach und nach ihr Mark, während sie eine Reihe von bindegewebigen, membranösen Schichten durchbohrt, aus welchen das Pacini'sche Körperchen besteht. Diese Schichten sind sehr zahlreich, und nachdem die Nervenfaser sie alle durchbohrt und ihr Mark verloren hat, tritt endlich der nackte Axencylinder in einen inneren, mit einer durchsichtigen Substanz gefüllten Raum, wo er mit einer knopfförmigen Anschwellung endigt. Bisweilen theilt sich dieser Axencylinder so, dass er mit zwei Knöpfchen endigt, niemals aber sieht man eine Schlinge. Bisweilen ist auch der Axencylinder in grösserer Ausdehnung getheilt, und bisweilen ist das ganze Körperchen getheilt, so dass es einen Zwilling darstellt, und die Nervenfaser sich in zwei Aeste theilt, deren jeder in derselben Weise wie eine ungetheilte endigt.

Fig. 1.



Es fragt sich, was dies für Nerven sind, und was diese Körperchen zu bedeuten haben? Motorische Nerven können es offenbar nicht sein, da nichts vorhanden ist, was sie bewegen könnten. Man hat sie deshalb zunächst für Tastnerven gehalten. Als man aber die Verbreitung der Pacini'schen Körperchen näher kennen gelernt, musste man von dieser Idee zurückkommen. Denn erstens liegen sie in der Vola manus und auch in den Fingerbeeren durchaus nicht günstig für das Tasten. Sie liegen in der Tiefe, im Bindegewebe unter der Cutis. Man hat sie aber auch später an Orten gefunden, wo an ein Tasten noch weniger zu denken ist, so im Mesenterium der Katzen und beim Menschen im Bindegewebe hinter dem Pankreas. Wenn man sie auch im Allgemeinen als Endigungen von Empfindungsnerven ansehen kann, so kann man sie doch nicht als Tastorgane deuten.

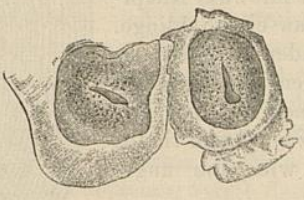
Das beste Object diese Körperchen zu untersuchen bietet das Mesenterium der Katze. Dieses braucht man nur gegen das Licht zu halten, dann sieht man die Körperchen an den Aesten der Nerven hängen, die neben den grossen Gefässen des Mesenteriums verlaufen. Man sieht sie in dem umgebenden Fette als kleine, helle, durchsichtige Punkte liegen. Beim Menschen findet man sie am leichtesten, indem man einen Durchschnitt durch die Fingerbeere macht. Da liegen sie unter der Haut, im Bindegewebe der Fingerbeere, und da beim neugebornen Kinde ebensoviel Pacini'sche Körperchen vorhanden sind wie beim Erwachsenen, die Fingerbeere aber viel kleiner ist, so dass sie auf einen kleineren Raum beschränkt sind, so kann man sie hier am leichtesten und reichlichsten finden.

Die wahren Tastkörperchen sind von Meissner entdeckt worden, und man bezeichnet sie deshalb mit dem Namen der Meissner'schen Tastkörperchen. Wenn man einen Durchschnitt durch die Fingerbeere macht, so findet man, dass die Hautpapillen nicht sämmtlich gleiche

Länge haben, sondern dass zwischen verhältnissmässig langen Papillen kürzere und dickere Papillen vorkommen. In den langen Papillen gehen die Gefässschlingen ganz hinauf bis an die Spitze, in den kurzen Papillen aber liegt nur eine Gefässschlinge im unteren Theile derselben, und dafür liegt im oberen Theile ein längliches, eiförmiges oder, wie man gesagt hat, tannenzapfenartiges Gebilde, in welches hinein sich ein oder mehrere doppelrandige markhaltige Nervenfasern verfolgen lassen. Diese sieht man sich darin noch marklos theilen. Nach den von G. Thin im hiesigen pathologischen Institute ausgeführten Untersuchungen enthält jedes Tastkörperchen so viele von einer Kapsel umschlossene Einzelkörper, als Nervenfasern eintreten, die in den Einzelkörpern endigen. Es gibt darnach Einlinge, Zwillinge und Drillinge. Jedes Einzelkörperchen ist hiernach das Endgebilde einer und nur einer Nervenfaser. Das ganze Körperchen ist mit Querstreifen bedeckt, als ob es aus einem oder mehreren fadenförmigen Gebilden zusammengeknäult wäre. Thatsächlich aber rühren diese Querstreifen von scheiben- oder schollenförmigen Zellen her, aus denen die ganzen Körperchen aufgeschichtet sind. Figur 2a zeigt ein der Bindegewebshülle entkleidetes oberes Stück eines Tastkörperchens, Figur 2b die platten Zellen, aus denen es aufgebaut ist, beides nach Mor. Kraus. Die Art und Weise, wie die Nervenfasern in diesem Gebilde endigen, kennt man nicht genau; man weiss nur, dass die Endäste der Nervenfaser sich zunächst in Furchen zwischen den einzelnen aufeinander geschichteten Zellen hineinlegen. Auch am rothen Theile der Lippen und an der Glans penis sind vereinzelt solche Körper gefunden worden.

Fig. 2a.

Fig. 2b.



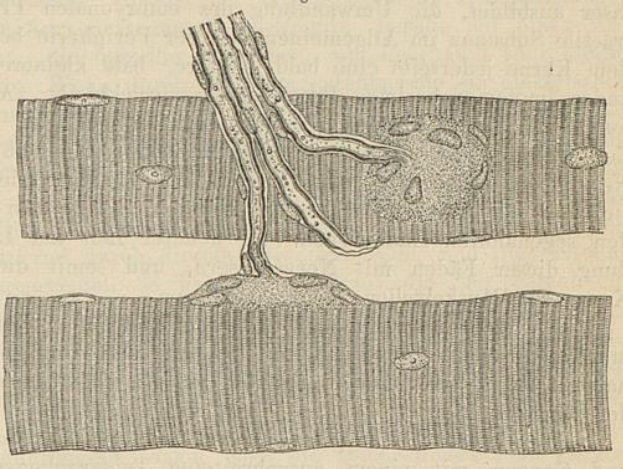
An anderen Stellen des Körpers hat man unmittelbar unter der Oberfläche kolbenartige Gebilde gefunden, in welche offenbar sensible Nerven hineingehen. Man würde aber irren, wenn man daraus schliessen wollte, dass die sensiblen Nerven immer und überall mit ähnlichen Endgebilden endigen müssen.

Cohnheim hat die Nerven der Hornhaut näher untersucht und mit Hilfe der Vergoldungsmethode gefunden, dass die Nerven der Cornea, in der Nähe der Oberfläche derselben, ein reiches Netzwerk von marklosen Fasern, einen wahren Plexus bilden, und dass von diesem Plexus aus wieder kleine Fäden hinaufgehen an die Oberfläche und zwischen den Epithelzellen blind endigen. Es ist dies nicht der einzige Fall, in welchem Nervenfasern zwischen Epithelialzellen eindringen und dort ohne besondere Endorgane endigen. Es sind auch in der Schnauze des Maulwurfs, in der Schnauze des Rindes und in den Papillen der Zunge mit voller Sicherheit intraepitheliale Nerven nachgewiesen worden. Es gehören auch die Zellen der Meissner'schen Tastkörperchen selbst ihrer ursprünglichen Anlage nach der Oberhaut an. Mor. Kraus hat dies vermuthungsweise ausgesprochen und später ist es durch directe embryologische Untersuchungen bestätigt worden.

Die ersten Endigungen motorischer Nerven hat Doyère beobachtet, und zwar bei Gliederthieren, bei Tardigraden. Er beobachtete, dass das

Sarkolemma der Muskelfaser sich in einen Hügel erhebt und dann sich unmittelbar fortsetzt in die Scheide einer Nervenfaser, die in diesem Hügel endigt. Dieser Hügel liegt der contractilen Substanz äusserlich auf und er heisst nach seinem Entdecker der Doyère'sche Nervenhügel. Kühne hat später nachgewiesen, dass dies eine ganz allgemeine Art der Endigung ist, nicht nur bei anderen Gliederthieren, sondern auch bei den Wirbelthieren und beim Menschen. Die markhaltige Nervenfaser verliert, wenn sie im Begriffe ist in die Muskelfaser einzutreten, ihr Mark, die Scheide geht in das Sarkolemma über und bildet einen Doyère'schen Hügel, der bald flacher, bald mehr convex ist. Der Axencylinder der Nervenfaser breitet sich in eine gelappte Platte aus, die, in einer körnigen gelatinösen Masse eingebettet, der contractilen Substanz aufliegt. Diese gelappte Platte, die sogenannte Endplatte mit dieser körnigen gelatinösen Substanz, bilden zusammen den Inhalt des Doyère'schen Nervenhügels. Figur 3 zeigt zwei Muskelfasern eines Meerschweinchens (nach Engelmann) mit je einem Nervenhügel, den einen von oben gesehen, den andern von der Seite. Durch Goldfärbung hat Kühne in der gelappten Platte die vielästige, hirschgeweihartige Endigung der Nervenfaser sichtbar gemacht.

Fig. 3.



So endigen die motorischen Nerven in allen denjenigen Skeletmuskeln, die nach dem Typus der menschlichen Skeletmuskeln gebaut sind, bei denen also auf dem Querschnitte jedesmal nur ein wandständiger Kern sich vorfindet. Wir wissen aber, dass bei den Amphibien und auch in gewissen Muskeln der Vögel Muskelfasern vorkommen, die nach einem andern Typus gebaut sind, in welchem gewissermassen mehrere einzelne Fasern zusammengefasst sind, so dass mehrere Kerne auf einem und demselben Querschnitte gefunden werden, die dann innerhalb der contractilen Substanz vertheilt sind. Solche Muskeln haben auch eine andere Art der Nervenendigung. So bildet bei den Fröschen, nachdem die Scheide des Nerven in das Sarkolemma der Muskelfaser übergegangen ist, der Axencylinder keine zwischen Sarkolemma und contractiler Substanz liegende Endplatte, sondern er dringt in das Innere der contractilen Substanz ein, verzweigt sich darin und endigt dann in mehreren kernhaltigen Gebilden, die Kühne mit dem Namen der Endknospen bezeichnet.

Dass wir diese Nervenendigungen so gut und so vollständig haben untersuchen können, hat darin seinen Grund, dass die Nervenfasern bis zuletzt ihr Mark behalten, und der Grund, dass wir an frischen Präparaten

nichts Sicheres über die Endigungen der Nervenfasern in den organischen Muskeln sehen, ist der, dass bei diesen die Nervenfasern ihr Mark verhältnissmässig früh verlieren, und dass es dann sehr schwer ist, sie zu verfolgen. Nach Beobachtungen, die an Vergoldungspräparaten gemacht worden sind, stehen die feinen Fäden, in welche sich die Nerven theilen, mit den Protoplasmaresten in Verbindung, welche sich um den Kern der Muskelfaser herum befinden, und können in einzelnen Fällen bis zum Kern selbst verfolgt werden. Es ist bekannt, dass, wenn sich eine Muskelfaser ausbildet, die Umwandlung des embryonalen Protoplasmas in contractile Substanz im Allgemeinen von der Peripherie beginnt, und dass an dem Kerne jederseits eine bald grössere, bald kleinere Menge nicht oder anders metamorphosirten Protoplasmas zurückbleibt. An diesem hat man nun feine Fäden hängen gesehen, von welchen man schon seit längerer Zeit glaubte, dass sie mit den letzten Fäden, die man wiederum an den Nerven beobachtet hat, zusammenhängen. Es hatte dies die Analogie für sich mit der Endigungsweise der Nervenfasern in den Froschmuskeln, in den sogenannten Endknospen. In neuerer Zeit hat Lustig die Verbindung dieser Fäden mit Nervenfasern, und somit diese selbst bis zum Kerne der Muskelzellen verfolgen können.

Nachdem wir uns nun mit den Elementen des Nervensystems in morphologischer Beziehung im Grossen und Ganzen bekannt gemacht haben, wollen wir näher eingehen auf die physiologischen Eigenschaften der Nerven.

Wir haben früher gesehen, dass sich das Nervensystem im Grossen und Ganzen mit einem ausgebreiteten Telegraphensysteme vergleichen lasse, aber dabei bemerkt, dass dieser Vergleich im Einzelnen nicht durchführbar sei. Die Nerven sind in Rücksicht auf die Art, wie sie leiten, auf die Geschwindigkeit, mit welcher sie leiten, und in Rücksicht auf ihr Leitungsvermögen überhaupt in hohem Grade verschieden von den metallischen Leitungen, welcher wir uns zum Fortleiten elektrischer Ströme bedienen. Zunächst haben sie für die elektrischen Ströme einen ausserordentlich viel grösseren Leitungswiderstand als Metallleitungen. Nach den Untersuchungen von Weber ist der Leitungswiderstand der Nervensubstanz ungefähr fünfzigmillionenmal so gross als der des Kupfers.

Aber auch die Geschwindigkeit, mit der die Nervenfasern ihre eigenen Impulse leiten, ist verhältnissmässig sehr gering im Vergleiche mit der Geschwindigkeit, mit der sich die elektrischen Erregungen fortpflanzen. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Erregungen in den Nerven fortpflanzen, ist zuerst durch Helmholtz nach zwei verschiedenen Methoden gemessen worden.

Er benutzte bei der ersten Methode das Myographion, das dazu dient, den zeitlichen Verlauf der Muskelcontraction in einer Curve darzustellen. Dabei beobachtet man zuerst ein Stadium der latenten Reizung, hierauf erfolgt die Contraction des Muskels, erreicht ihr Maximum, dann erschlafft der Muskel und kommt endlich nach einigen Schwingungen um seine Gleichgewichtslage zur Ruhe. Wenn man nun z. B. den Nerven des Gastroknemius des Frosches, welcher am Myographion arbeitet, lang herauspräparirt hat und einmal den Inductionsschlag, mit dem gereizt wird, dicht am Muskel durchgehen lässt, während man ihn ein anderes Mal in beträchtlicher Entfernung vom Muskel hindurchsendet, so erhält

man zwei Zuckungscurven, die nicht zusammenfallen, sondern um ein Stück gegeneinander verschoben sind. Nimmt man nun zwei correspondirende Punkte der beiden Curven und misst die horizontale Entfernung zwischen ihnen, so erhält man das Stück, um welches die zweite Curve gegen die erste verschoben ist, und wenn man die Geschwindigkeit kennt, mit der der Cylinder, auf dem der Stift schreibt, rotirte, so kann man daraus die Zeit berechnen, die verbraucht wurde, damit die Erregung von der höheren Reizstelle bis zur tieferen fortgepflanzt wurde.

Die zweite Methode, mittelst der Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregungen bestimmte, beruht auf einer Methode von Pouillet, die derselbe angegeben, um überhaupt sehr kleine Zeiträume zu messen. Wenn durch eine Tangentenbussole ein elektrischer Strom eine sehr kurze Zeit hindurchgeht, so lenkt er die Magnetnadel ab; er lenkt sie aber natürlich nicht zu dem ganzen Ausschlage ab, welcher erzielt worden wäre, wenn der Strom längere Zeit hindurchgegangen wäre. Wenn man nun die constante Ablenkung kennt, welche die Magnetnadel dieser Bussole erhalten würde, wenn der Strom von derselben Stärke dauernd durch dieselbe hindurchginge, und die Schwingungsdauer der Magnetnadel, so kann man daraus die Zeit berechnen, während welcher der Strom hindurchgegangen ist, um eben diese geringere Ablenkung, die man beobachtet hat, hervorzurufen. Nachdem man also die constante Ablenkung der Bussole durch einen Strom von bestimmter Stärke experimentell ermittelt hat, dient das blosse Ablesen der kleinen Ablenkung, welche dadurch erzielt wird, dass derselbe Strom eine sehr kurze Zeit hindurchgeht, dazu, eben die Dauer dieser sehr kurzen Zeit zu berechnen.

Dieses Verfahrens hat sich nun Helmholtz in der Weise bedient, dass er einen Muskel vom Nerven aus einmal dicht am Muskel durch einen Inductionsschlag reizte. Gleichzeitig mit dem Reize trat der Strom in den Multiplicatorkreis ein. Wenn der Muskel anfing sich zusammenzuziehen, hob er eine Platinspitze von einer Platte ab und öffnete dadurch diesen Kreis. Dann hörte also der Strom im Multiplicator auf. Unmittelbar darauf hob der Muskel, indem er sich weiter zusammenzog, auch noch eine Spitze aus Quecksilber und öffnete so den Kreis an einer zweiten Stelle. Das Quecksilberniveau war so eingerichtet, dass, wenn die Metallspitze einmal herausgehoben war und dann auch wieder herunterfiel, sie das Quecksilberniveau nicht mehr berührte. Es war nämlich vorher ein Quecksilbertropfen aufgezogen worden, so dass, so lange als der Contact dauerte, die Leitung stattfand; so wie aber durch Herunterfallen des Tropfens der Contact unterbrochen worden, stellte er sich nicht mehr her. Auf diese Weise war also der Strom durch die Drahtwindungen gegangen von der Zeit an, wo der Reiz erfolgte, bis zur Zeit, wo der Muskel sich so weit contrahirte, dass er die Platinspitze abhob. Nun wurde derselbe Versuch so angestellt, dass am oberen Ende des Nerven gereizt wurde, und man erhielt so zwei Zeitwerthe, die man von einander subtrahirte, und die Differenz, welche man erhielt, war offenbar die Zeit, welche verbraucht worden war, damit die Erregung sich von der oberen bis zur unteren Reizstelle fortpflanze. Die Mittelwerthe der Versuche, die nach diesen beiden Methoden angestellt waren, haben merkwürdig übereinstimmende Resultate ergeben. Helmholtz erhielt nämlich als Mittelwerth

bei der ersten Methode 27·25 Meter in der Secunde, nach der zweiten 26·40. Man sieht aus diesen Zahlen, wie ausserordentlich langsam diese Leitung vor sich geht, im Vergleiche mit der Geschwindigkeit, mit welcher sich elektrische Vorgänge fortpflanzen. Auch diese Zahlen gelten nur für die Leitung in den Nervenstämmen. S. Exner hat nachgewiesen, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Gehirn und Rückenmarke des Frosches noch geringer ist.

Auch an den Nerven lebender Menschen hat Helmholtz die ersten Versuche über Fortpflanzungsgeschwindigkeit angestellt, und zwar zunächst an sensiblen Nerven. Der Mensch, der zum Versuche dient, gibt ein Zeichen, wenn ein momentaner Reiz zum Centralorgan gelangt. Derselbe Reiz wird einmal an einer dem Centralorgane näheren, das andere Mal an einer vom Centralorgane entfernteren Stelle angebracht, z. B. einmal am Oberarm, das andere Mal am Unterarm; die gefundenen Zeiten werden von einander subtrahirt und aus der Differenz und aus dem Abstande der Reizstellen wird die Geschwindigkeit berechnet. Aber anfangs stimmten seine Versuche und die anderer Beobachter sehr wenig überein. Nun hatte sich bei den Versuchen an Fröschen schon gezeigt, dass, wenn die Frösche vorher erkältet worden sind, die Leitung in den Nerven bedeutend verlangsamt ist, und als Helmholtz im Vereine mit Baxt diese Versuche an Menschen von Neuem aufnahm und nun motorische Nerven untersuchte, richtete er seine Aufmerksamkeit darauf, ob nicht vielleicht die Temperatur eine wesentliche Ursache der abweichenden Resultate sei.

In der That fanden die beiden Beobachter, dass die Werthe sehr verschieden ausfielen, je nachdem sie den Arm, an dem sie experimentirten, künstlich erwärmten oder erkälteten, und zwar war die Geschwindigkeit immer grösser, wenn sie vorher erwärmt hatten, und geringer, wenn sie früher erkältet hatten. Sie erhielten dabei Werthe, von denen der eine gegen den andern beiläufig um das Doppelte verschieden war. Es war aber nicht allein die Temperatur, sondern auch die Länge der durchlaufenen Strecke, die in Betracht kam. Wenn sie an zwei Stellen des Unterarms reizten und dann die Geschwindigkeit berechneten, mit der sich die Erregung fortpflanzte, so bekamen sie einen geringeren Werth, als wenn sie das eine Mal hoch oben am Oberarm, das andere Mal unten am Unterarm reizten. Auf solche Weise, durch Temperaturveränderungen und durch Veränderungen in der Länge der durchlaufenen Strecke konnte an einem und demselben Individuum einmal eine Geschwindigkeit von $36^1/_2$ Meter in der Secunde, das andere Mal eine Geschwindigkeit von $89^1/_2$ Meter in der Secunde erzielt werden. Alle diese Angaben gelten nur für die peripherischen Nerven von der Willkür unterworfenen Muskeln, und man darf aus ihnen nicht ohne Weiteres Schlüsse auf andere motorische Bahnen machen. Für die Fortpflanzung motorischer Impulse im menschlichen Rückenmark fand S. Exner 11 bis 12 Meter in der Secunde.

Man schätzt nach den bisher angestellten Versuchen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Empfindungsnerven ungefähr so gross wie in den Bewegungsnerven. Die Fortpflanzung in sensiblen Bahnen des menschlichen Rückenmarkes schätzt S. Exner nur auf 8 Meter in der Secunde.

Wir haben eben gesehen, dass die Versuchsresultate verschieden ausfielen, je nachdem man eine kürzere oder längere Strecke der moto-

rischen Nerven benützte, um die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in derselben zu messen. Es führt uns dies zu einer andern merkwürdigen Eigenthümlichkeit der Nerven, durch die sie sich auch wieder ganz von den elektrischen Leitungen entfernen. Wenn man den Nerven eines Muskels lang herauspräparirt und abschneidet und nun den geringsten Reiz, den schwächsten Stromstoss sucht, der, wenn man nahe am Ende reizt, noch Muskelcontraction hervorruft, so zeigt sich, wie Pflüger fand, dieser Stromstoss unwirksam, wenn man ihn in der Nähe des Muskels durch den Nerven sendet, mit anderen Worten, die Reizbarkeit des Nerven nimmt vom Muskel gegen das abgeschnittene Ende hin zu, und zwar in sehr auffallender Weise. Diese Thatsache ist von Bedeutung für den Experimentator, der, wie dies oft geschieht, einen Froschschenkel mit seinem Nerven als physiologisches Rheoskop, als sogenannten stromprüfenden Froschschenkel benützt, um kurzdauernde Stromschwankungen oder schwache Stromstösse zu beobachten. Heidenhain fand später, dass auch in der Nähe des Muskels die Reizbarkeit wächst, wenn man den Nerven verkürzt. Bei jedem Stück Nerv, das man abschneidet, erhöht sich die Reizbarkeit von Stufe zu Stufe und erreicht ihr Maximum, wenn die Elektroden dicht am Schnittende liegen. Man muss deshalb die stromprüfenden Froschschenkel, d. h. die Nervmuskelpräparate, welche man benützt, um schwache und kurzdauernde Stromstösse zu signalisiren, immer so mit den Electroden in Verbindung bringen, dass die eine derselben ganz nahe am Nervenende liegt. Die andere kann man einige Millimeter davon gleichfalls an den Nervenstamm legen, oder mit gutem Erfolge auch an den enthäuteten Muskel, wenn der Nerv hinreichend kurz ist, um keinen zu grossen Leitungswiderstand zu machen.

Aber nicht allein auf den Angriffspunkt des Stromstosses kommt es an, sondern auch auf die Richtung desselben. Helmholtz und ebenso L. Hermann bemerkten dies schon vor Jahren. In neuerer Zeit fand E. v. Fleischl, dass bei frei herauspräparirten, aber undurchschnittenen, noch mit dem Rückenmarke in Zusammenhang stehenden Nerven die Reizbarkeit allgemein oder innerhalb gewisser Strecken für absteigende Ströme mit der Entfernung vom Muskel wachse, für aufsteigende dagegen abnehme. Zwischen Rückenmark und Muskel befinden sich nach ihm irgendwo eine oder mehrere Stellen, an denen die Erregbarkeit für aufsteigende und absteigende Ströme gleich gross ist. Er nennt solche Stellen Aequatoren. Schneidet man den Nerven durch, so rückt während der nächsten Minuten der noch erhaltene Aequator vom Schnittende gegen den Muskel fort, oder, wenn man unterhalb sämmtlicher Aequatoren durchschnitten hat, so bildet sich zwischen ihm und dem Muskel ein neuer. Die dem Aequator zugerichteten Ströme sind immer die wirksameren, und die Ungleichheit in der Wirksamkeit nimmt um so mehr zu, je weiter man sich vom Aequator entfernt. Sind zwei Aequatoren vorhanden, so findet man zwischen ihnen einen Punkt, an dem aufsteigender und absteigender Strom plötzlich ihre Rolle vertauschen, der wirksamere der unwirksamere und der unwirksamere der wirksamere wird.

Eine wichtige Eigenthümlichkeit der Nervenfasern ist die, dass sie nach du Bois' Entdeckung selbst elektromotorisch wirken, und mit dieser hat man auch die eben berührten Erscheinungen in Zusammenhang gebracht. Sie wirken in ganz ähnlicher Weise wie die Muskeln, nur dass

die Ströme, welche sich von den Nerven ableiten lassen, viel schwächer sind als die Ströme, die man von den Muskeln erhält.

Denken wir uns wieder die Zuleitungsgefässe, den Multiplicator und die Bäusche, und stellen wir uns vor, dass ein Stück Nerv so aufgelegt wäre, dass es auf der einen Seite mit dem natürlichen Längsschnitte, d. h. also mit der natürlichen Oberfläche, auf der andern mit dem Querschnitte berührt, so erhalten wir einen Strom im Multiplicatordrahte, der vom Längsschnitte des Nerven zum Querschnitte desselben gerichtet ist, gerade so wie wir dies bei den Muskeln gesehen haben. Legen wir den Nerven so auf, dass er auf beiden Seiten mit dem Längsschnitte berührt, und zwar mit symmetrischen Punkten, d. h. Punkten, die gleichweit von den Enden des Nervenstückes entfernt sind, so erhalten wir keinen Strom, und ebensowenig erhalten wir einen Strom, wenn wir ein Nervenstück so mit den Bäuschen in Verbindung bringen, dass auf beiden Seiten der Querschnitt berührt. Es wiederholt sich hier also Alles, was wir bei den Muskeln kennen gelernt haben, wir brauchen nur statt des Wortes Muskelfaser das Wort Nervenfaser zu setzen. Die Ströme sind schwächer, aber nur wegen des grösseren Widerstandes. Die elektromotorische Kraft ist nach du Bois so gross wie bei den Muskeln, wenn nicht grösser.

Wir haben in den Muskeln eine negative Stromschwankung kennen gelernt, welche eintritt, wenn wir durch intermittirende elektrische Ströme die Muskeln zur Zusammenziehung reizen. Die analogen Erscheinungen finden sich auch bei den Nerven. Auch hier haben wir eine negative Stromschwankung, die von du Bois entdeckt ist. Er fand, dass sie an der Reizstelle beginnt und sich von hier nach beiden Seiten des Nerven fortpflanzt, dass sie mit der Stärke des Reizes wächst und durch eine gequetschte oder durchschnittene Stelle nicht hindurchgeht. Um die negative Schwankung wahrzunehmen ist es nicht nöthig, den Nerven elektrisch zu erregen. Du Bois hat sie auch an Nerven lebender Frösche beobachtet, die durch Strychnin in Tetanus versetzt wurden, wie auch am heraushängenden Nerven eines Froschbeines, welches mit siedender Kochsalzlösung verbrüht wurde. Später ist die negative Schwankung von Bernstein mit grossem Scharfsinne studirt worden. Er zeigte, dass sie sich jederseits mit einer Geschwindigkeit von etwa 28 Meter in der Secunde fortpflanzt, einer Geschwindigkeit also, die von derjenigen, mit der sich die motorischen Impulse in den Froschnerven fortpflanzen, voraussichtlich nicht wesentlich verschieden ist. Auch zeigte er, dass sie so weit gesteigert werden kann, dass in dem Augenblicke der negativen Stromschwankung der ursprüngliche Nervenstrom nicht nur gänzlich verschwindet, sondern dass er sich auch umkehrt, ja, dass der Strom in der entgegengesetzten Richtung den ursprünglichen Strom um das Mehrfache übertrifft. Er hat ferner gefunden, dass diese durch einen Strom von verschwindender Dauer erzeugte negative Stromschwankung keine unmessbar kleine Zeit dauert, sondern dass sich die Zeit ihrer Dauer bestimmen lässt, und zwar fand er, dass die Dauer einer solchen negativen Schwankung 0,00065 Secunden beträgt. Da nun dies die Dauer einer einzigen Schwankung ist, und dieselbe sich mit der Geschwindigkeit von 28 Meter in der Secunde fortpflanzt, so ergibt sich daraus, dass die Stromschwankung sich in Gestalt einer Welle längs des Nerven fortpflanze, die eine Länge von 18 Millimetern hat, d. h. wenn der Nerv an irgend einer Stelle erregt

wird, so beträgt die Strecke, innerhalb welcher die elektromotorischen Eigenschaften desselben so verändert sind, dass der Nervenstrom nicht in seiner ursprünglichen Stärke existirt, dass er entweder geringer oder sogar entgegengesetzt gerichtet ist, 18 Millimeter.

Man kann sich dies unter dem Bilde vorstellen, als ob bei jedem Stromstosse ein Strom in entgegengesetzter Richtung in die betreffende Nervenstrecke hineinbräche und erst den Nervenstrom compensirte, endlich einen Strom in entgegengesetzter Richtung hervorbrächte und dann allmälig wieder aufhörte. Richtiger stellt man sich die Sache vor, wenn man sich denkt, dass im Nerven selbst eine molekulare Veränderung vor sich geht, vermöge welcher zuerst der ursprüngliche Nervenstrom abnimmt, dann Null wird, und endlich, indem die molekulare Veränderung noch weiter fortschreitet, durch die veränderte Anordnung nunmehr ein Strom in entgegengesetzter Richtung hervorgebracht wird, bis dann die Moleküle in ihre ursprüngliche Lage zurückfallen und so wiederum der ursprüngliche Nervenstrom in seine alten Rechte eintritt. Wenn ein aufgelegter Nerv durch die gewöhnlichen tetanisirenden Vorrichtungen erregt wird, so zeigt die Multiplicatornadel beim Tetanisiren des Nerven, trotz der momentanen Umkehrung des Stromes, wie dies schon du Bois wusste, niemals einen umgekehrten Strom an, sondern immer nur eine Stromabnahme. Das rührt daher, dass jede dieser negativen Stromschwankungen nur eine sehr kurze Zeit dauert und dazwischen sich immer die reizfreien Zeiten einschieben, in welchen der ursprüngliche Nervenstrom wieder hervortritt. Die Nadel folgt bei der Trägheit ihrer Bewegungen nicht dem einzelnen Stromstosse, sondern den summirten Wirkungen der negativen Stromschwankungen und der zwischen denselben wieder hervortretenden ursprünglichen Nervenströme.

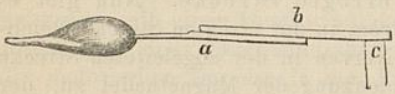
Eine andere auffallende Veränderung in dem Strömungsvorgange wird hervorgebracht, wenn man einen constanten Strom durch den Nerven hindurchleitet. Denkt man sich einen Nerven auf der einen Seite mit dem Längsschnitte, auf der anderen mit dem Querschnitte aufgelegt, so nennt man die Strecke, welche mit den feuchten Multiplicatorenden in Berührung ist, die abgeleitete Strecke, und die Strecke, durch welche man den constanten Strom hindurchsendet, die erregte Strecke. Nun gibt es zweierlei Möglichkeiten. Es kann der Strom in der erregten Strecke gleichgerichtet sein mit dem Strome, der im Nerven in der abgeleiteten Strecke fliesst. In diesem Falle nimmt die Ablenkung der Magnetnadel zu, der Nervenstrom ist also in seiner Intensität erhöht. Wenn man dagegen den constanten Strom umkehrt, so geht die Nadel zurück, man erhält eine geringere Ablenkung, es ist also jetzt der Nervenstrom vermindert, es ist, als ob sich ein entgegengesetzter Strom etablirt hätte, der den Nervenstrom compensirt. Dieser Zustand, in den ein Nerv dadurch versetzt wird, dass eine Strecke desselben von einem constanten Strome durchflossen wird, ist der von du Bois entdeckte Electrotonus.

Du Bois hat auch nachgewiesen, dass man es hier keineswegs mit hereinbrechenden Stromschleifen zu thun habe, welche den Nervenstrom compensiren oder verstärken könnten. Er durchschneidet den Nerven zwischen erregter und abgeleiteter Strecke und legt die Enden wieder so aneinander, dass sie sich mit ihren feuchten Flächen berühren. Dies kann für den elektrischen Strom kein Hinderniss abgeben: der elektrische Strom geht durch eine feuchte Schichte ebenso hindurch wie durch einen Nerven.

Es müsste also dieses Nervenstück auch dann in Electrotonus zu versetzen sein, falls man es in der That nur mit Stromschleifen zu thun hätte. Dies ist aber nicht der Fall. Ja, wenn man den Nerven mit einem nassen Faden zwischen der abgeleiteten und durchflossenen Strecke umschnürt, hört jede Wirkung auf, obwohl dies doch durchaus kein Hinderniss für eine hereinbrechende Stromschleife abgibt. Der Electrotonus setzt sich in derselben Weise nach beiden Seiten fort, wie die negative Stromschwankung, welche einem momentanen Stromstosse folgt. Wenn man an dem andern Ende des Nerven einen zweiten Multiplicator anbringt, so dass der Nerv auch am andern Ende mit Längsschnitt und Querschnitt berührt, so treten auch am zweiten Multiplicator dieselben Erscheinungen, wie an dem ersten auf. Jedesmal wird, wenn der Strom in der abgeleiteten Strecke gleichgerichtet ist mit dem in der erregten, die Ablenkung der Magnetnadel zunehmen, wenn das Umgekehrte der Fall ist, wird die Ablenkung der Magnetnadel abnehmen. Also auch hier wird ganz gleichmässig nach beiden Seiten hin, nach aufwärts und abwärts nach der natürlichen Lage des Nerven, die Veränderung fortgepflanzt, die durch den elektrischen Strom hervorgebracht wird. Die Stärke des Electrotonus hängt wesentlich von zwei Momenten ab. Erstens von der Stärke des durchfliessenden Stromes und zweitens von der Länge der durchflossenen Strecke, so dass er mit dieser zunimmt. Die Erscheinungen des Electrotonus zeigen sich ferner am stärksten in der Nähe der durchflossenen Strecke und nehmen von da an mit zunehmender Entfernung ab.

Mit diesen Veränderungen, die durch den elektrischen Strom hervorgebracht werden, steht ein sehr merkwürdiger Versuch im Zusammenhang. Nimmt man einen vorsichtig herauspräparirten Nerven, z. B. den Ischiadicus eines Frosches, und legt neben ihn und an ihn einen zweiten Nerven, welcher noch mit einem Muskel oder mit einem ganzen Schenkel in Verbindung steht, und reizt das erste Nervenstück durch Schliessen und Oeffnen eines elektrischen Stromes, so tritt Zuckung ein, vorausgesetzt, dass die Präparate hinreichend frisch und einem empfindlichen Frosche entnommen sind. Obgleich nun diese beiden Nerven gar nicht mit einander in organischer Verbindung stehen, zuckt doch der Muskel, wenn ich den ersten Nerven reize. Der Nerv, an dem noch der Muskel hängt (Figur 4, *a*), schliesst, indem er an den andern (Figur 4, *b*) angelegt ist, einen Stromkreis, durch den der Nervenstrom eben dieses andern circulirt. Dieser Strom durchfliesst also den Nerven, der noch mit dem Muskel in Verbindung ist, er ist durch denselben abgeleitet. Die Schwankung, die man durch den etwa in *c* angebrachten elektrischen Strom in dem einen Nerven hervorruft, erstreckt sich auf dessen ganze Länge, somit auch auf die abgeleitete Strecke desselben, und durch die Schwankung, welche so in dem den andern Nerven durchfliessenden Nervenstrome entsteht, wird ein Reiz erzeugt, vermöge welches sich der Muskel zusammenzieht. Man kann diesen Versuch auch noch in anderer Weise anstellen. Man nimmt zwei Nerven in ihrer natürlichen Zusammenlagerung. Ein Nervenstamm spalte sich in zwei Aeste; man präparirt den einen Ast eine Strecke lang heraus und lässt den andern in Verbindung mit seinem Muskel. Nun schickt man

Fig. 4.



durch das herauspräparirte Ende einen elektrischen Strom. Da zuckt der Muskel, wenn der Strom hinreichend stark ist, obgleich man doch anscheinend keinen Nerven gereizt hat, der mit diesem Muskel in directer Verbindung steht. Das kommt wiederum daher, dass der Strom des einen Nerven durch den andern Nerven abgeleitet, für ihn ein Stromkreis geschlossen wird. Der in diesem Kreise circulirende Nervenstrom wird durch den hindurchgesendeten Strom in Schwankung versetzt, und diese Schwankung ruft die Zuckung im Muskel hervor. In dieser Gestalt pflegt man den Versuch mit dem Namen der paradoxen Zuckung zu bezeichnen.

Diese paradoxen Zuckungen können zu einer Quelle der Täuschung für den experimentirenden Physiologen werden. Wir müssen, wenn wir einen Nerven elektrisch reizen, dem unmittelbar anliegend andere Nerven verlaufen, stets besorgt sein, dass auch diese gegen unsere Absicht gereizt werden. Man muss deshalb, wenn man sich elektrischer Reize bedient, die schwächsten nehmen, mit denen man überhaupt auskommen kann, weil man dann am wenigsten zu fürchten hat, solche Stromschwankungen hervorzurufen, durch welche in benachbarten Nervenbündeln Erregungen hervorgerufen und somit paradoxe Zuckungen erzeugt werden können.

Um diesen Befürchtungen und überdies denen vor hereinbrechenden Stromschleifen ganz zu entgehen, hat man in neuerer Zeit in der speciellen Nervenphysiologie wieder mehr die mechanische Reizung in Gebrauch gezogen. Die mechanischen Reize haben aber, wenn man sie auf die gewöhnliche Weise durch Zwicken mit einer Pincette anwendet, den Nachtheil, dass dadurch die Nervenfaser theilweise verbraucht wird und nur noch die Theile derselben gereizt werden können, die weiter nach aufwärts liegen bei sensiblen, oder weiter nach abwärts liegen bei motorischen Nerven. Um nun an einer und derselben Stelle mehrmals mechanisch reizen zu können, und auch um an einer und derselben Stelle sehr rasch hintereinander mechanische Reize anbringen zu können, hat Heidenhain ein Instrument construirt, das er mit dem Namen des Tetanomotors belegt.

Er befestigt an dem Hammer eines Neef'schen Magnetelektromotors einen Stab mit einem kleinen, über den Magneten hinausragenden Hämmerchen. Darunter stellt er eine Rinne, welche auf einem Stabe steht, der wiederum in einer Hülse mittelst einer Schraube auf und ab bewegt werden kann. In dieser Rinne wird der zu reizende Nerv hineingelegt, und nun wird er so weit in die Höhe gebracht, dass er gerade eben von dem Hammer leicht getroffen, dadurch eine Reizung hervorgerufen, der Nerv aber nicht zerquetscht wird. Da dieses Hämmerchen mit dem Hammer des Neef'schen Magnetelektromotors verbunden ist, hat es oft Schwierigkeiten, zu dem zu reizenden Nerven hinzukommen. Heidenhain hat deshalb einen andern Tetanomotor construirt, bei dem ein eben solches Hämmerchen durch eine Kurbel und Zahnräder in Bewegung gesetzt wird, ähnlich wie die Zahnärzte den Bohrer bewegen, mit welchem sie innerhalb des Mundes Zähne ausbohren. Auf diese Weise kann er den mechanischen Tetanomotor mit Leichtigkeit an die Stelle hinbringen, welche er reizen will. Andere Apparate für die mechanische Nervenreizung sind später von Tigerstedt und von Hällsten construirt worden. Es ist von ihnen wesentlich der Zweck verfolgt worden, die Stärke der Schläge, welche der Nerv erhält, möglichst genau auswerthen und graduiren zu können.