universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven

Rosenthal, Isidor

Leipzig, 1899

Achtes Kapitel

urn:nbn:at:at-ubi:2-6463

44° C. schon in 10—15 Minuten, bei 75° C. in wenigen Secunden. Bei mittlerer Zimmertemperatur können die untern Enden eines lang herauspräparirten Hüftnerven 24 Stunden und länger erregbar bleiben. Austrocknung erhöht zuerst die Erregbarkeit, setzt sie dann aber schnell herab. Chemische Agentien, wie Säuren, Alkalien, Salze u. dgl. vernichten die Erregbarkeit um so schneller, je concentrirter sie sind. In destillirtem Wasser quillt der Nerv auf und wird schnell unerregbar. Deshalb gibt es für Salzlösungen gewisse Concentrationen, in welchen der Nerv länger erregbar bleibt als in verdünntern und stärkern Lösungen. Kochsalzlösung von 0,6 bis 0,8 Proc. z. B. ist fast unwirksam und erhält die Erregbarkeit eines eingetauchten Nerven etwa ebenso lange wie feuchte Luft. Auch reines, nicht saures Olivenöl kann als unschädlich angesehen werden. Man benutzt daher solche Flüssigkeiten, wenn man den Einfluss verschiedener Temperaturen oder anderer Stoffe, Gifte u. dgl. auf den Nerven untersuchen will. Wenn man diese Stoffe der verdünnten Kochsalzlösung zufügt und die Wirkung einer solchen Mischung mit der einer reinen Salzlösung vergleicht, kann man die Veränderungen bestimmen, welche durch den zugefügten Stoff im Nerven hervorgerufen werden.

ACHTES KAPITEL.

1. Elektrotonus; 2. Modificationen der Erregbarkeit; 3. Gesetz der Zuckungen; 4. Zusammenhang zwischen Elektrotonus und Erregung; 5. Leitung der Erregung im Elektrotonus; 6. Erklärung des Zuckungsgesetzes; 7. Allgemeines Gesetz der Nervenerregung.

1. Wir haben schon die Bemerkung gemacht, dass ein constanter elektrischer Strom, welcher durch den Nerven geleitet wird, denselben zu erregen vermag, dass aber

diese erregende Wirkung vorzugsweise im Moment der Schliessung und Oeffnung des Stromes, weniger während der Dauer desselben auftritt. Es war daher für unsere bisherigen Zwecke, den Vorgang der Erregung des Nerven zu studiren, vortheilhafter, sich der Inductionsströme zu bedienen, bei denen wegen ihrer kurzen Zeitdauer Schliessung und Oeffnung, Beginn und Ende gleichsam unmittelbar aneinander gedrängt sind. Ohne uns vorerst auf die Frage einzulassen, warum die erregende Wirkung des Stromes während seiner gleichmässigen Dauer geringer ist als bei der Schliessung und Oeffnung, wollen wir jetzt untersuchen, ob die elektrischen Ströme, welche durch den Nerven geleitet werden, nicht noch in anderer Weise, abgesehen von der erregenden Wirkung, auf den Nerven einwirken können.

Stellen wir uns vor, wir leiten einen solchen Strom durch einen Theil des Nerven. Im Moment der Schliessung zuckt der zugehörige Muskel und beweist dadurch, dass in dem Nerven etwas vorgegangen ist, was wir eben mit dem Namen „Erregung“ bezeichnet haben. Jetzt, während der Strom dauernd durch den Nerven fliesst, ist der Muskel vollkommen ruhig, und auch am Nerven ist keine Veränderung sichtbar. Dennoch lässt sich nachweisen, dass der elektrische Strom im Nerven eine durchgreifende Veränderung hervorgebracht hat und zwar nicht nur in dem Theile des Nerven, durch welchen der Strom fliesst, sondern auch in den angrenzenden, oberhalb und unterhalb des elektrischen Stromes gelegenen Nervenstrecken. Dieser Nachweis ist um so wichtiger, als er uns Beziehungen zwischen den im Nerven waltenden Kräften und den elektrischen Strömungsvorgängen aufdeckt, welche für das Verständniss der Nerventhätigkeit von grosser Bedeutung geworden sind.

Auf dem Punkt, bis zu welchem unsere Kenntniss jetzt angelangt ist, können wir noch nicht alle Veränderungen verstehen, welche im Nerven unter der Einwirkung elektrischer Ströme vorgehen. Wir wollen deshalb vorerst

nur eine Art derselben besprechen, nämlich die Veränderungen der Erregbarkeit. Die Fähigkeit des Nerven, durch Reize in den thätigen Zustand versetzt zu werden, ist die einzige, bisher von uns studirte seiner Lebensäusserungen. Nach dem, was wir im vorigen Kapitel gelernt haben, ist sie quantitativ bestimmbar. Der Versuch lehrt, dass die Erregbarkeit durch elektrische Ströme verändert werden kann. Wenn man einen Theil eines Nerven über zwei Drähte legt und einen elektrischen Strom durch diesen Theil leitet, so zeigt sich, dass nicht

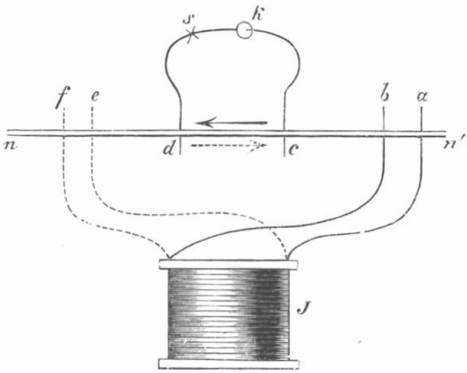

Fig. 34. Elektrotonus.

blos die vom Strome durchflossene Strecke, sondern auch die ausserhalb gelegenen Strecken Veränderungen ihrer Erregbarkeit erleiden. Um diese zu studiren, denken wir uns an den Nerven nn' (Fig. 34) mehrere Paare von Drähten angelegt; das Drahtpaar cd dient zur Zuleitung eines constanten Stroms; mit Hülfe einer geeigneten Vorrichtung können wir den Strom stärker oder schwächer machen und mittels eines Schlüssels bei s schliessen und unterbrechen. Durch eine andere Strecke, z. B. ab, leiten wir die Ströme des Schlitteninductoriums und suchen diejenige Stellung der secundären Rolle auf,

bei welcher der Muskel schwache, aber deutliche Zuckungen zeigt. Während dieser Reiz in *ab* constant andauert, schliessen und unterbrechen wir den Strom in *cd*. Ist dieser Strom von *c* nach *d* gerichtet, so wird die Wirkung des Reizes in der Strecke *ab* geschwächt, sobald wir den Strom schliessen, und erlangt wieder ihre frühere Stärke, sobald wir den Strom unterbrechen. In diesem Falle wurde also durch den Einfluss des in der Strecke *cd* fliessenden constanten Stromes die Erregbarkeit in der benachbarten Strecke *ab* herabgesetzt oder vermindert. Kehren wir den constanten Strom um, sodass er von *d* nach *c* fliesst, so sehen wir umgekehrt, dass die Wirkung des Reizes *ab* grösser ist, wenn der Strom geschlossen wird, und wieder zu ihrer frühern Stärke zurückkehrt, wenn der constante Strom unterbrochen wird. Die Wirkung des Stromes zeigt sich also in diesem Falle als eine die Erregbarkeit erhöhende. Verbinden wir jetzt die Drähte *ef* mit der secundären Rolle des Inductoriums und reizen abermals so, dass schwache, aber deutliche Zuckungen auftreten, so werden diese verstärkt, wenn der Strom in der Strecke *cd* von *c* nach *d* hinfliesst, dagegen geschwächt, wenn er die entgegengesetzte Richtung hat. In diesen beiden Versuchsreihen war das eine mal der Reiz oberhalb, das andere mal unterhalb des constanten Stromes angebracht.* Beide Fälle zeigen etwas Uebereinstimmendes. Sobald nämlich der Reiz sich an der Seite der positiven Elektrode oder Anode, durch welche der Strom in den Nerven eintritt, befand, wurde in beiden Fällen die Erregbarkeit herabgesetzt. Wenn aber der Reiz auf der Seite der negativen Elektrode oder Kathode, durch welche der Strom durch den Nerven austritt, sich befand, wurde die Erregbarkeit erhöht.

---

* Die Ausdrücke „oberhalb“ und „unterhalb“ sind so zu verstehen, dass der Muskel, zu welchem der Nerv geht, stets als „unten“ befindlich angesehen wird.

Diese Erregbarkeitsveränderungen durch den constanten Strom lassen sich in der ganzen Länge des Nerven nachweisen; aber sie sind am stärksten in unmittelbarer Nachbarschaft der vom Strom durchflossenen Strecke und nehmen von den Elektroden nach oben und nach unten zu allmählich ab. Ob auch innerhalb der Elektroden eine Veränderung der Erregbarkeit vorgeht, ist schwieriger festzustellen. Doch gelingt es, namentlich bei Anwendung nicht elektrischer Reize, zu zeigen, dass je nach der Stelle, an welcher wir reizen, gleichfalls einander entgegengesetzte Veränderungen eintreten. Befindet sich der Reiz nahe der Anode, so ist die Erregbarkeit herab-

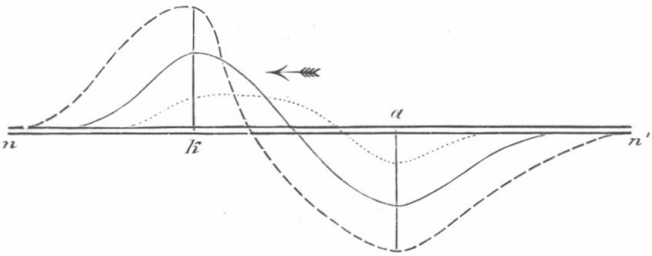

Fig. 35. Elektrotonus bei verschiedenen Stromstärken.

gesetzt, in der Nähe der Kathode ist sie erhöht; zwischen beiden befindet sich ein Punkt, wo unter dem Einfluss des constanten Stromes keine merkliche Veränderung der Erregbarkeit stattfindet.

Wir können alle diese einzelnen Erfahrungen in den Satz zusammenfassen, dass ein Nerv, welcher in einem Theile seiner Länge von einem constanten Strom durchflossen wird, seiner ganzen Länge nach in einen veränderten Zustand geräth, der sich durch Veränderungen seiner Erregbarkeit zu erkennen gibt. In einem Theil des Nerven und zwar an der Anodenseite ist die Erregbarkeit herabgesetzt, in dem Theil des Nerven, der der Kathodenseite entspricht, ist die Erregbarkeit erhöht.

Wir bezeichnen diesen veränderten Zustand als Elektrotonus des Nerven; zur Unterscheidung nennen wir den Zustand an der Anodenseite Anelektrotonus, den an der Kathodenseite Katelektrotonus. Wo Anelektrotonus und Katelektrotonus aneinandergrenzen, findet sich zwischen den Elektroden ein Punkt, in welchem die Erregbarkeit gar nicht verändert wird, wir nennen ihn den Indifferenzpunkt. Der Indifferenzpunkt liegt nicht immer genau in der Mitte zwischen den Elektroden, sondern seine Lage hängt von der Stärke des angewandten Stromes ab. Bei schwachen Strömen liegt er näher der Anode, bei starken näher der Kathode, und bei einer gewissen mittlern Stromstärke genau in der Mitte zwischen beiden.

Wir können dieses Verhalten des Nerven im elektrotonischen Zustande anschaulich machen durch eine Darstellung, wie sie in Fig. 35 gegeben ist. nn' bedeutet hier den Nerven, a die Anode und k die Kathode. Der Strom hat also im Nerven die durch den Pfeil angedeutete Richtung. Um die Veränderung anzuzeigen, welche die Erregbarkeit an einem bestimmten Punkte des Nerven erfährt, denken wir in diesem Punkte eine Linie lothrecht auf die Längsrichtung des Nerven errichtet und machen die Linie um so länger, je stärker die Veränderung ist. Um anzuzeigen, dass die Veränderungen der Anodenseite im entgegengesetzten Sinne erfolgen, wie an der Kathodenseite, ziehen wir die Linien an der Anodenseite nach abwärts, an der Kathodenseite nach aufwärts. Indem wir die Köpfe dieser Linien miteinander verbinden, erhalten wir eine krumme Bahn oder Curve, welche die Veränderung an jedem Punkte bildlich darstellt. Von den drei Curven stellt die mittlere ausgezogene das Verhalten für einen mittelstarken Strom dar; die gestrichelte Curve entspricht einem starken Strom, und die punktirte einem schwachen. Wir sehen an den Curven, dass die Veränderungen um so bedeutender sind, je stärker der Strom ist, dass an den Elektrodenstellen

selbst die Veränderungen am stärksten ausgeprägt sind, und dass endlich der Indifferenzpunkt für die verschiedenen Stromstärken eine verschiedene Lage innerhalb der Elektroden hat.

2. Ausser diesen Veränderungen der Erregbarkeit, welche während der Dauer eines denselben durchfliessenden constanten Stromes beobachtet werden, lassen sich noch andere nachweisen, welche unmittelbar nach der Oeffnung des Stromes zur Erscheinung kommen. In der That kehrt die durch den Elektrotonus veränderte Erregbarkeit nicht sofort zu ihrem normalen Werthe zurück, sobald der Strom unterbrochen wird, sondern erst nach einiger Zeit. Die Dauer dieser nach Oeffnung des Stromes zu beobachtenden Erregbarkeitsveränderungen ist um so grösser, je stärker der Strom war und je länger er gedauert hat. Diese Veränderungen, welche man, zum Unterschiede von den elektrotonischen, Modificationen der Erregbarkeit nennt, sind nicht einfach eine Fortdauer des elektrotonischen Zustandes, vielmehr sind sie zum Theil vollkommen von denselben verschieden. Wenn wir z. B. eine Stelle untersuchen, welche in der Nähe der Anode liegt, wo also während der Dauer des Stromes die Erregbarkeit herabgesetzt ist, so finden wir unmittelbar nach der Oeffnung eine gesteigerte Erregbarkeit, und erst nach dieser stellt sich die ursprüngliche normale Erregbarkeit wieder her. Ebenso wird in der Gegend der Kathode die Erregbarkeit bei Oeffnung des Stromes vorübergehend für kurze Zeit vermindert, dann wieder vermehrt und kehrt erst allmählich zur Norm zurück. Die Dauer dieser Modificationen beträgt in der Regel nur Bruchtheile einer Secunde. Hat der constante Strom lange Zeit im Nerven bestanden, so können dieselben sich auch unter mehrfachem Wechsel von Erhöhung und Abnahme der Erregbarkeit längere Zeit hindurch erhalten. Sie sind wegen ihrer Flüchtigkeit schwer zu beobachten und festzustellen. Der Wechsel

der Zustände, welcher beim Oeffnen des Stromes im Nerven vorgeht, kann übrigens zu Erregungen in demselben führen, sodass man zuweilen beim Oeffnen eines längere Zeit im Nerven vorhanden gewesenen Stromes eine Reihe von Zuckungen oder einen förmlichen Tetanus beobachtet, welcher unter dem Namen des Oeffnungstetanus oder Ritter'schen Tetanus schon lange bekannt ist.

3. Wenn man einen eine Strecke des Nerven durchfliessenden constanten Strom abwechselnd schliesst und öffnet, so fällt es auf, dass die Erregung scheinbar ganz regellos bald bei der Schliessung, bald bei der Oeffnung des Stromes, zuweilen auch in beiden Fällen auftritt. Eine genauere Untersuchung hat aber gezeigt, dass hierbei ganz bestimmte Gesetze obwalten, wenn man nur auf die Stärke des Stromes und seine Richtung im Nerven Rücksicht nimmt. Wir wollen diese Erscheinungen zunächst für den frischen Nerven untersuchen, und da wir früher gesehen haben, dass die Zustände im Nerven in unmittelbarer Nähe des abgeschnittenen Endes sich sehr schnell verändern, so wollen wir die Untersuchung an einer tiefgelegenen Strecke eines frischen, möglichst lang herauspräparirten Nerven beginnen. Zu diesem Behufe ist es vor allen Dingen nothwendig, ein bequemes Verfahren zu besitzen, um die Stärke des anzuwendenden Stromes nach Belieben abzustufen. Am besten geschieht dies nach einer Methode, welche sich auf die sogenannte Vertheilung der Ströme in verzweigten Leitern stützt. Wird der elektrische Strom durch einen Leiter geführt, der sich an irgendeiner Stelle in zwei Zweige spaltet, so theilt sich der Strom. Die Stärke der Stromantheile in diesen beiden Zweigen ist aber nicht immer gleich, sondern die Stromstärken in den Zweigen verhalten sich umgekehrt wie die Leitungswiderstände dieser Zweige. Denken wir uns in den einen Zweig den Nerven eingeschaltet, und verändern wir den Widerstand des andern Zweigs, so wird dadurch, ohne dass an der Leitung, die

den Nerven enthält, etwas geändert wird, die Stromstärke im Nerven verändert; sie muss wachsen, wenn wir den Widerstand des andern Zweigs vermehren, und abnehmen, wenn wir den Widerstand jenes Zweigs vermindern.

Da der Widerstand eines Drahtes seiner Länge proportional ist, so genügt es, die eine Leitung aus einem Draht herzustellen, dessen Länge auf irgendeine Weise verändert werden kann. Dies geschieht am einfachsten, indem man den Draht geradlinig ausspannt und auf ihm einen Schieber bewegt, sodass man beliebige Längen des

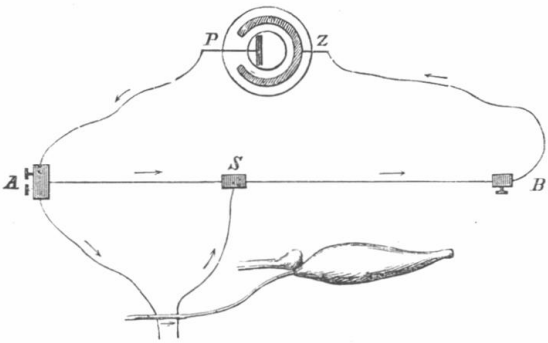

Fig. 36. Rheochord.

Drahtes in die Leitung einzuschalten im Stande ist. Ein solcher Draht führt den Namen Rheochord.* Ein solches Rheochord, einfachster Art, stellt Fig. 36 dar. Der Strom der Kette PZ durchfliesst den Draht AB. Von A geht eine Zweigleitung zum Nerven und kehrt von da zum Schieber S, welcher auf dem Draht AB gleitet, zurück. Der durch den Nerven gehende Strom-

* Von Rheos (griech.), Strom, und Chorde, Saite, weil der Strom durch einen saitenartig ausgespannten Draht geht.

zweig wird stärker oder schwächer, je nachdem man den Schieber von *A* entfernt oder *A* nähert.

Mittels eines solchen Rheochords gelingt es leicht, die Ströme im Nerven so schwach zu machen, dass sie gar keine Wirkung ausüben. Verstärkt man sie ganz allmählich, so sieht man am frischen Nerven ausschliesslich zu allererst eine Zuckung bei Schliessung des Stromes auftreten, und zwar gleichgültig, welche Richtung der Strom im Nerven hat. Um diese Richtung deutlich bezeichnen zu können, ist man übereingekommen, einen Strom, der im Nerven vom centralen zu dem mehr peripherischen Theil hinfliesst, einen absteigenden, den entgegengesetzt gerichteten Strom einen aufsteigenden zu nennen.

Aufsteigende und absteigende Ströme geben also, wenn sie schwach sind, stets nur Schliessungszuckung. Verstärkt man den Strom, so treten allmählich auch die Oeffnungszuckungen auf und zwar zuerst für den absteigenden, dann bei weiterer Verstärkung auch für den aufsteigenden Strom. Schliesslich sind alle vier Zuckungen gleich stark. Wenn man aber den Strom noch weiter verstärkt, so werden zwei von diesen vier Zuckungen wieder schwächer, und zwar für den aufsteigenden Strom die Schliessungszuckung, für den absteigenden Strom die Oeffnungszuckung, und schliesslich findet man eine Stromstärke, bei welcher diese ganz ausbleiben und man nur noch Zuckungen bei Schliessung des absteigenden und bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes erhält. Man bezeichnet diese Erscheinungen, welche die Abhängigkeit der Erregung des Nerven von der Stärke und Richtung des Stromes darthun, mit dem Namen des Gesetzes der Zuckungen. Wir wollen dieses Gesetz in folgender Tabelle darstellen, wobei *S* Schliessung, *O* Oeffnung, *Z* Zuckung und *R* Ruhe (d. h. keine Zuckung) bedeutet und die Pfeile die Richtung des Stromes andeuten.

Gesetz der Zuckungen für den frischen Nerven.

	Schwacher Strom.		Mittelstarker Strom.		Starker Strom.	
↓	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. Z.	O. R.
↑	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. R.	O. Z.

Sobald der Nerv abstirbt, verändern sich auch die Erscheinungen des Zuckungsgesetzes. Wenn man bei einem frischen Nerven schwache Ströme anwendet, welche bei beiden Richtungen nur Schliessungszuckungen geben, und dann, ohne an den Strömen etwas zu ändern, nur von Zeit zu Zeit ihre Wirkung auf den Nerven prüft, so sieht man nach und nach auch die Oeffnungszuckungen hervortreten, zuerst schwach und nur für den absteigenden Strom, dann auch für den aufsteigenden. Die Oeffnungszuckungen werden allmählich immer stärker, bis sie den Schliessungszuckungen vollkommen gleich geworden sind. Dieser Zustand erhält sich längere Zeit, dann werden die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes und die Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes schwächer und verschwinden zuletzt ganz, sodass der absteigende Strom nur Schliessungszuckung und der aufsteigende nur Oeffnungszuckung gibt. Dieser Zustand erhält sich, bis die Erregbarkeit der untersuchten Stelle vollkommen erlischt, wobei die Zuckungen allmählich immer schwächer werden und zuletzt ganz verschwinden. Man kann auch dieses Zuckungsgesetz für den absterbenden Nerven in Tabellenform darstellen, wobei wir drei Stadien der Erregbarkeit unterscheiden, die Bezeichnungen im übrigen in demselben Sinne, wie in der vorigen Tabelle gebrauchen.

Zuckungsgesetz für den absterbenden Nerven.
(Bei Anwendung schwacher Ströme.)

	I. Stadium.		II. Stadium.		III. Stadium.	
↓	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. Z.	O. R.
↑	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. R.	O. Z.

Es muss sofort auffallen, dass diese beiden für verschiedene Fälle gefundenen Zuckungsgesetze vollkommen übereinstimmen. Die Reihenfolge der Erscheinungen beim Absterben des Nerven und Anwendung schwacher Stromstärken ist dieselbe, wie wir sie am frischen Nerven durch allmähliche Verstärkung des Stromes hervorrufen können. Mit andern Worten, wenn wir einen Nerven mit schwachen, stets unverändert bleibenden Strömen reizen, so wirken diese nach einiger Zeit gerade so, wie mittelstarke Ströme beim frischen Nerven, und nach noch längerer Zeit so, wie starke Ströme beim frischen Nerven gewirkt haben würden. Um dies zu verstehen, müssen wir uns dessen erinnern, was wir über die Veränderungen der Erregbarkeit beim Absterben des Nerven erfahren haben. Wir fanden damals, dass die Erregbarkeit anfangs steigt, ein Maximum erreicht und dann wieder abnimmt. Reizen wir einen frischen Nerven mit Strömen von einer gewissen, aber geringen Stärke, und wiederholen dies nach Verlauf einiger Zeit, wenn seine Erregbarkeit gestiegen ist, so müssen offenbar diese schwachen Ströme schon wie stärkere wirken, und wenn die Erregbarkeit noch weiter gestiegen ist, sogar wie ganz starke.* Die Ausdrücke schwache, mittelstarke und

* In der Elektricitätslehre wie in der Elektrotechnik misst man die Stromstärken nach absolutem Maass, ähnlich wie man Längen nach Metern, Gewichte nach Grammen messen kann.

starke Ströme haben demnach keine unbedingte, für alle Nerven gleiche Bedeutung, sondern sind immer nur in Beziehung zur Erregbarkeit des Nerven zu verstehen. Was für den einen Nerven ein schwacher Strom ist, kann für einen andern, dessen Erregbarkeit sehr viel höher ist, offenbar schon als starker wirken. Ebenso wie zwei verschiedene Nerven verhält sich auch ein und derselbe Nerv zu verschiedenen Zeiten, wenn inzwischen seine Erregbarkeit bedeutende Aenderungen erlitten hat. Danach kann es also keine Schwierigkeit haben, zu verstehen, wie bei dem allmählichen Steigen der Erregbarkeit die Wirkungen der schwachen Ströme allmählich denen der mittelstarken und starken gleich werden. Nur eins muss auffallen. Da die Erregbarkeit, nachdem sie ihren Höhepunkt erreicht hat, wieder zu sinken beginnt, ehe sie ganz erlischt, so sollte man vermuthen, dass dieselben Ströme, welche auf dem Höhepunkt der Erregbarkeit wie starke gewirkt haben, nun wieder als mittelstarke, dann als schwache wirken, ehe sie ganz unwirksam werden. Man sollte also glauben, dass dem dritten Stadium der Erregbarkeit, in welchem eine Schliessungszuckung des absteigenden und Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes beobachtet wird, noch ein viertes und fünftes Stadium folgen müssten, von denen das vierte dem zweiten, und das fünfte dem ersten gleich wären. Dies ist auch in der That von einigen Beobachtern angegeben worden, kommt aber in der Regel nicht vor. Um dies zu erklären, hat man angenommen, dass die Abnahme der Erregbarkeit im Nerven nach Erreichung ihres Höhepunkts nur eine scheinbare ist. Bei der von uns angewandten Versuchsweise reizen wir niemals einen einzelnen Querschnitt des Nerven, sondern immer eine längere Strecke; die von

---

Die Einheit der Stromstärke ist das Ampère. In unserm Falle haben wir es mit der Reaction des Nerven auf die Einwirkung des Stromes zu thun; diese ist nicht blos von der Stromstärke, sondern auch von dem Zustand des Nerven abhängig.

uns gemessene Erregbarkeit ist deshalb in Wirklichkeit nur das Mittel aus den Erregbarkeiten der einzelnen Stellen der gereizten Strecke. Wir können dann ferner annehmen, dass die Erregbarkeit eines jeden Punktes, wenn sie ihren Höhepunkt erreicht hat, sehr schnell, fast augenblicklich ganz vernichtet wird. Da dies aber an den höhern Punkten früher als an den tiefern geschieht, so wird es die Folge haben, dass die erregte Strecke von oben nach unten hin allmählich in einen unwirksamen, aber die Elektricität noch leitenden Faden verwandelt wird. Die Erregung wird in Wirklichkeit nur in der untern Abtheilung der Strecke stattfinden, und diese wird sich, solange sie überhaupt noch auf die Erregung reagirt, stets auf dem Höhepunkt ihrer Erregbarkeit befinden müssen.*

4. Wir haben bei diesen Untersuchungen über das Zuckungsgesetz immer nur die Schliessung und Oeffnung des Stromes beachtet, dagegen die Zeit, während welcher der Strom constant im Nerven floss, ganz unbeachtet gelassen. Sehr häufig bleibt auch der Nerv während dieser Zeit unerregt. Doch beobachtet man zuweilen, besonders bei mittelstarken Strömen, auch während der Dauer des Stromes eine stetige Erregung, welche sich im Muskel als Tetanus zu erkennen gibt. Der aufsteigende und der absteigende Strom verhalten sich in dieser Beziehung nicht ganz gleich. Der letztere gibt bei höherer Stromstärke noch leicht Tetanus, während der aufsteigende es nur bei minderstarken Strömen zu thun im Stande ist. Immer aber ist dieser Tetanus ein schwacher, und nicht zu vergleichen mit demjenigen, welchen man durch häufig wiederholte einzelne Reizungen, z. B. mit Inductionsschlägen oder durch häufig wiederholtes Schliessen und Oeffnen eines Stromes erzeugen kann. Wir sehen also, dass zur starken Erregung des Nerven veränderliche

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 4.

Ströme geeigneter sind als constante. Inductionsströme, welche nur ausserordentlich kurze Zeit dauern, können wir gleichsam betrachten wie constante Ströme, die unmittelbar nach der Schliessung gleich wieder geöffnet werden. Auch mit constanten Strömen können wir in der That sicher und zuverlässig Zuckungen erregen, wenn wir sie durch eine geeignete Vorrichtung für kurze Zeit schliessen und gleich wieder öffnen. Aus den Erfahrungen beim Zuckungsgesetz geht aber hervor, dass die Schliessung allein oder die Oeffnung allein unter Umständen genügen kann, um Zuckungen hervorzubringen. Da wir wissen, dass durch die Schliessung des Stromes der Nerv in einen veränderten Zustand geräth, welchen wir als Elektrotonus bezeichnet haben, und welcher nach dem Oeffnen des Stromes, wenn auch nicht sofort, so doch nach kurzer Zeit in den natürlichen Zustand zurückkehrt, so können wir die Vermuthung aufstellen, dass die Erregung des Nerven dadurch zu Stande kommt, dass der Nerv aus dem natürlichen Zustande in den elektrotonischen oder aus diesem in seinen natürlichen zurückgeführt wird. Nun haben wir aber gesehen, dass der Nerv beim Elektrotonus in zwei voneinander getrennte Hälften zerfällt, deren Zustände offenbar verschieden sein müssen; denn in dem einen, dem Katelektrotonus, ist die Erregbarkeit erhöht, in dem andern, dem Anelektrotonus, ist sie herabgesetzt. Es wäre also möglich, dass in Bezug auf die Erregung diese beiden Zustände sich nicht gleich verhalten. In der That hat Pflüger aus den Thatsachen des Zuckungsgesetzes die Folgerung abgeleitet, dass die Erregung nur zu Stande komme durch den Beginn des Katelektrotonus und durch das Aufhören des Anelektrotonus.* Unter dieser Voraussetzung ist man im Stande,

---

* Bei langen, parallelfaserigen Muskeln lässt sich die Thatsache, dass die Erregung bei der Schliessung nur an der Kathode, bei der Oeffnung nur an der Anode eintritt, unmittelbar beobachten.

es verständlich zu machen, warum bei Schliessung und Oeffnung von Strömen zuweilen Zuckungen auftreten und anderemale ausbleiben. Um jedoch diese Erklärung des Zuckungsgesetzes ganz zu verstehen, müssen wir die Erscheinungen des Elektrotonus noch etwas genauer verfolgen, als dies bereits geschehen ist.

5. Wir haben gefunden, dass während der Schliessung eines Stromes die Erregbarkeit an der Seite der Kathode erhöht, an der Seite der Anode herabgesetzt ist. So

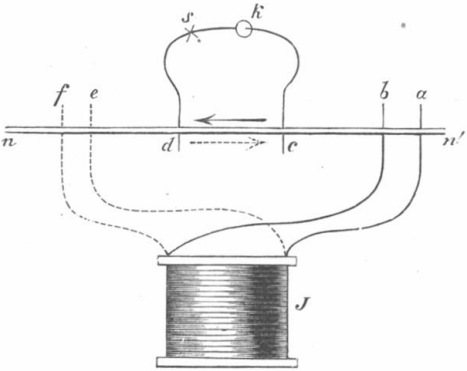

Fig. 37. Elektrotonus.

leicht es auch ist, dieses Gesetz mit schwachen und mittelstarken Strömen nachzuweisen, so schwierig wird es zuweilen, wenn der elektrotonisirende Strom stark ist. Stellen wir uns wieder vor, der Nerv nn' (Fig. 37) werde in cd von einem aufsteigenden Strome durchflossen und oberhalb der durchflossenen Strecke in ef gereizt. Wir setzen also voraus, dass bei n' der Muskel sei, während wir früher auf diesen Umstand keine Rücksicht genommen haben. Die Reizung befindet sich an der Seite der Kathode. Es müsste also eine Erhöhung der Erregbarkeit stattfinden. Mit schwachen oder mittelstarken

elektrotonisirenden Strömen ist diese deutlich wahrnehmbar. Wird aber ein stärkerer elektrotonisirender Strom angewandt, so beobachten wir keine Zunahme der Erregbarkeit, ja bei hinreichend starken Strömen hört jede Möglichkeit, von *ef* aus den Muskel zur Zusammenziehung zu veranlassen, ganz auf. Hat nun hier das Gesetz der elektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit eine Ausnahme? Es wäre voreilig, das aus dem vorliegenden Versuche zu schliessen. Damit die Wirkung der Erregung der katelektrotonischen Strecke *ef* am Muskel sichtbar werde, muss die Erregung durch die intrapolare und die unterhalb derselben gelegene anelektrotonische Strecke des Nerven hindurch, und es wäre denkbar, dass dieser Fortpflanzung der Erregung durch den starken Anelektrotonus, der hier stattfindet, ein unübersteigliches Hinderniss bereitet würde. Dass diese Erklärung richtig ist, lässt sich in der That nachweisen. Kehren wir den Strom um, sodass er jetzt absteigend im Nerven fliesst, so wird die Reizung der Stelle *ab* stets erhöhte Erregbarkeit nachweisen, so stark der Strom auch sein möge. Die Stelle *ab* befindet sich aber jetzt genau unter denselben Bedingungen, wie vorher die Stelle *ef*. Es ist an und für sich sehr unwahrscheinlich, dass der Nerv sich in zwei solchen ganz gleichen Fällen verschieden verhalten sollte. Der Unterschied in beiden Fällen besteht eben nur darin, dass im letztern die von uns untersuchte katelektrotonische Stelle unmittelbar an den Muskel grenzt, dass also ihre Erregbarkeitsverhältnisse unmittelbar vom Muskel angezeigt werden können, während in dem erst untersuchten Falle die Erregbarkeitsverhältnisse der Strecke *ef*, um sich am Muskel zu zeigen, erst eine Leitung durch die anderweitig veränderten Strecken der Anodengegend erforderlich machten. Wir können ferner nachweisen, dass in der That die Leitung durch einen elektrotonisirten Nerven mit veränderter Geschwindigkeit erfolgt. In der katelektrotonischen Strecke ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wenig verändert,

vielleicht um ein Geringes erhöht; in der anelektrotonischen Strecke dagegen ist sie stets bedeutend herabgesetzt. Wir dürfen daraus schliessen, dass der Anelektrotonus nicht blos die Erregbarkeit herabsetzt, sondern auch die Fortpflanzung der Erregung erschwert, und dass bei starkem Anelektrotonus eine vollständige Behinderung der Fortpflanzung stattfindet.

6. Auf diese Weise ist aber nicht blos jene scheinbare Ausnahme von dem elektrotonischen Gesetze hinreichend erklärt, sondern wir können auch verstehen, warum starke aufsteigende Ströme bei der Schliessung keine Zuckung geben. Wir wissen, dass ein aufsteigender Strom die obere Hälfte des Nerven in Katelektrotonus, die untere Hälfte in Anelektrotonus versetzt. Nach der Pflüger'schen Annahme findet die Erregung nur an der Stelle, wo Katelektrotonus eintritt, statt; bei der Schliessung eines aufsteigenden Stromes also in der obern Hälfte des Nerven. Damit diese Erregung zum Muskel gelange, muss sie die untere Hälfte des Nerven passiren, und da diese sich in starkem Anelektrotonus befindet, bietet sie ein Hinderniss für die Fortleitung der Erregung. Die in der obern Hälfte stattgefundene Erregung kann deshalb nicht zum Muskel gelangen, und die Schliessungszuckung muss ausbleiben.

Um die entsprechende Vorstellung auf den Fall der Oeffnung eines absteigenden Stromes anzuwenden, müssen wir noch eine Hülfshypothese machen, nämlich dass die beim Verschwinden des Katelektrotonus auftretende starke Modification, welche die Erregbarkeit beträchtlich herabsetzt, gleichfalls mit einer Behinderung der Leitung verbunden ist. Messungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in diesem Zustand sind wegen der kurzen Dauer der Modification schwer auszuführen. Die Analogie der negativen Modification mit dem Anelektrotonus, welche beide die Erregbarkeit herabsetzen, spricht aber für die Annahme, dass bei der negativen Modification auch die

Leitung behindert sei. Und diese Annahme wird gestützt durch eine Erfahrung, welche man häufig bei Oeffnungszuckungen durch mittelstarke absteigende Ströme macht. Diese Zuckung tritt nämlich auffallend spät nach der Oeffnung ein, sodass man das Zeitintervall zwischen der Oeffnung des Stromes und dem Eintritt der Zuckung auch ohne künstliche Zeitmessung deutlich bemerken kann. Wenn wir also annehmen, dass bei der Oeffnung des Stromes die Erregung nur in dem Theile des Nerven stattfinde, wo der Anelektrotonus verschwindet, so ist für die Oeffnung eines absteigenden Stromes die obere Hälfte des Nerven der Ort der Erregung. Um von dort nach dem Muskel zu gelangen, muss die Erregung die untere Hälfte passiren, in welcher zu gleicher Zeit die starke negative Modification platzgreift; durch diese wird, wenn der Strom stark genug war, ihre Fortpflanzung gehemmt, die Oeffnungszuckung bleibt also aus.

Pflüger hat seine Lehre noch durch folgenden Versuch gestützt: Wir haben früher den sogenannten Ritter'schen Tetanus oder Oeffnungstetanus erwähnt, welcher eintritt, wenn ein Strom, der längere Zeit im Nerven geflossen ist, unterbrochen wird. Nach der Pflüger'schen Annahme muss diese Erregung gleichfalls ihren Sitz an der Anodenseite haben. Wenn man durch einen Nerven einen aufsteigenden Strom leitet, so ist die Anodenseite in seiner untern Hälfte, bei einem absteigenden Strom ist sie an seiner obern Hälfte gelegen. Erzeugt man den Ritter'schen Tetanus durch einen absteigenden Strom und schneidet unmittelbar nach der Oeffnung des Stromes den Nerven zwischen den Elektroden durch, so hört der Tetanus sofort auf. Macht man aber denselben Versuch mit Anwendung eines aufsteigenden Stromes, so hat die Durchschneidung des Nerven gar keinen Einfluss auf den Tetanus.

Schliesslich hat Pflüger noch einen andern Beweis für die Richtigkeit seiner Annahme geliefert. Da bei den Empfindungsnerven der Endapparat, durch dessen Wirkung

wir die Reizung erkennen, am obern Ende des Nerven gelegen ist, so war zu erwarten, dass auch das Zuckungsgesetz in entgegengesetzter Weise sich geltend mache, wie bei den Bewegungsnerven. Uebereinstimmend hiermit zeigte sich, dass starke aufsteigende Ströme nur bei der Schliessung, starke absteigende Ströme nur bei der Oeffnung Empfindung erregen. Bei der Schliessung des absteigenden Stromes findet die Erregung am untern Theil des Nerven statt. Um Empfindung zu bewirken müsste sie zum Rückenmark und Gehirn fortgeleitet werden, also durch die obern Theile des Nerven passiren, woran sie durch den dort vorhandenen starken Anelektrotonus verhindert wird. Die Oeffnung des aufsteigenden Stromes wirkt gleichfalls reizend in den untern Theilen des Nerven. Um zum Rückenmark und Gehirn zu gelangen, müsste diese Erregung durch den obern Theil passiren, woran sie in diesem Falle durch die starke negative Modification verhindert wird.

Dass schwache Ströme nur bei der Schliessung wirken, gleichgültig welches ihre Richtung ist, kann dadurch bedingt sein, dass wahrscheinlich die Veränderungen im Nerven plötzlicher beginnen, als sie bei der Oeffnung des Stromes verschwinden. Die Unterschiede sind jedoch nur gering, da eine mässige Verstärkung des Stromes genügt, um auch die Oeffnungszuckung des Nerven herbeizuführen. Dies gilt namentlich für den absteigenden Strom, bei welchem nach unserer Annahme der Sitz der Oeffnungserregung in den obern Partien des Nerven zu suchen ist. Wenn der Nerv nicht ganz frisch ist, so tritt die Oeffnungszuckung bei ganz schwachen Strömen ein, welche noch keine Schliessungszuckung geben und welche beim frischen Nerven ganz unwirksam waren. Das ist offenbar die Folge der in den obern Theilen des Nerven gestiegenen Erregbarkeit. Da in dieser Zeit die Erregbarkeit der untern Theile des Nerven sich noch wenig oder gar nicht geändert hat, so bleiben die Wirkung der Schliessung für den absteigenden und beide Wirkungen des aufsteigenden Stromes davon unberührt.

7. Aus dem Vorhergehenden ist es sehr wahrscheinlich geworden, dass Erregung im Nerven zu Stande kommt durch Veränderung seines Zustandes. Beim elektrischen Strom sind es die elektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit, aus denen auf Zustandsveränderungen des Nerven geschlossen werden kann. Je schneller diese Veränderungen vor sich gehen, desto leichter sind sie im Stande den Nerven zu erregen. Das zeigt sich auch bei der nichtelektrischen Erregung. Man ist z. B. im Stande, durch einen allmählich gesteigerten Druck auf den Nerven denselben zu zerquetschen, ohne dass eine Erregung erfolgt, während jede plötzliche Quetschung mit Erregung verbunden ist.* Es ist aber durchaus nicht nöthig, den Nerven zu zerquetschen, wie es beim Durchschneiden oder bei der Umschnürung mit einem Faden geschieht. Schon ein leichter Stoss, welcher den Nerven nicht verletzt, kann ihn erregen. Befestigt man an dem früher beschriebenen Wagner'schen Hammer ein kleines Hämmerchen, legt den Nerven auf einen Amboss und bringt ihn so unter das Hämmerchen, dass dieses leise auf dem Nerven trommelt, so entsteht ein starker, mehrere Secunden anhaltender Tetanus. Lässt man auf den passend gelagerten Nerven leichte Gewichte aus geringer Höhe fallen, so erzeugt jeder solcher Stoss eine Zuckung; man kann die Stärke dieser mechanischen Reizung je nach dem Gewicht und der Fallhöhe innerhalb gewisser Grenzen abstufen. Endlich gelingt es auch durch blosse plötzliche Erschütterung ohne allen Druck des Nerven Erregung zu bewirken, z. B. wenn man das Ende des Nerven auf ein federndes Stäbchen legt und dieses durch einen Stoss in schnelle Bewegung versetzt. Wiederholt man diese Erschütterungen schnell hintereinander, so entsteht Tetanus.

Diese Erfahrungen lassen den Schluss zu, dass der

---

* Aehnliches zeigt sich auch bei der chemischen und thermischen Reizung.

Vorgang der Erregung auf einer Bewegung der kleinsten Theilchen des Nerven beruht. Um eine genauere Vorstellung über den Mechanismus der Nervenerregung zu erlangen, wäre es nöthig, etwas Genaueres über die Anordnung der kleinsten Theilchen im ruhenden Nerven zu wissen. Als Anhalt für die Bildung einer Vorstellung hierüber muss uns die Thatsache dienen, dass jede an einer Stelle des Nerven entstandene Erregung sich von Theilchen zu Theilchen in der Faser fortpflanzt. Nehmen wir die Thatsachen hinzu, welche wir über die Erregbarkeit kennen gelernt haben, namentlich die Veränderungen beim Absterben und den Einfluss, welchen das Abschneiden eines Theils des Nerven auf die Erregbarkeit der zurückbleibenden Theile ausübt, so können wir folgende Vorstellung als vorläufige Grundlage für die weiteren Erörterungen aufstellen: Die Theilchen des Nerven wirken aufeinander so ein, dass jedes durch den Einfluss seiner Nachbarn in einer bestimmten Lage mit einer gewissen Kraft festgehalten wird. Damit Erregung zu Stande komme, müssen die Theilchen in Bewegung gesetzt werden. Je stärker die Kräfte sind, welche die Theilchen in ihrer Gleichgewichtslage festhalten, desto grössere Kräfte werden nöthig sein, um sie zu bewegen, um so geringer wird also die Erregbarkeit sein. Um die etwas verwickelte Vorstellung anschaulicher zu machen, können wir uns eines von Du Bois-Reymond eingeführten Gleichnisses oder Bildes bedienen. Eine an einem Faden aufgehängte Magnetnadel

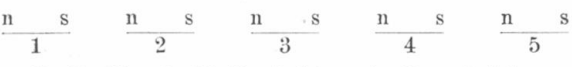

Fig. 38. **Magnetnadelreihe als Schema der Nerventheilchen.**

stellt sich bekanntlich durch die magnetische Richtkraft der Erde so ein, dass ihr eines Ende nach Norden, ihr anderes nach Süden zeigt. Denken wir uns eine lange Reihe von Magnetnadeln, alle in der gleichen Meridianlinie hintereinander aufgehängt, wie Fig. 38 zeigt, so

wird jede dieser Nadeln durch ihre Nachbarn noch fester in ihrer Ruhelage festgehalten, indem die benachbarten Nord- und Südpole der Nadeln sich gegenseitig anziehen. Wollen wir z. B. die mittelste dieser Nadeln Nr. 3 bewegen, so bedürfen wir dazu einer Kraft, welche grösser ist, als wenn die Nadel allein vorhanden wäre. Wenn aber eine Nadel gedreht wird, so können die benachbarten nicht in Ruhe bleiben, sondern diese werden gleichfalls abgelenkt, sie wirken wieder ablenkend auf ihre Nachbarn u. s. f., und so läuft eine Erschütterung, die wir an einer Stelle anbringen, wellenartig durch die ganze Reihe fort.

Eine solche Reihe drehbar aufgehängter magnetischer Nadeln ist geeignet, gewisse Erscheinungen am Nerven anschaulich darzustellen. Sie zeigt nicht nur, wie eine an irgendeinem Punkte des Nerven beginnende Erschütterung sich im Nerven fortpflanzen kann, sondern dient auch zur Erläuterung der Veränderungen der Erregbarkeit durch äussere Einflüsse. Wenn es Einwirkungen gibt, durch welche die Theilchen in ihrer Ruhelage noch fester gehalten werden, so müssen sie offenbar die Erregbarkeit vermindern, während umgekehrt solche Einwirkungen, welche die Nerventheilchen aus ihrer Lage zu bringen suchen, zugleich auch die Festigkeit ihrer Stellung vermindern, und deswegen den Nerven erregbarer machen. Von dem elektrischen Strome haben wir gesehen, dass seine beiden Pole in entgegengesetztem Sinne auf den Nerven einwirken. Wir können deswegen annehmen, dass an dem einen Pole, dem positiven, die Theilchen des Nerven in ihrer Ruhelage fester gebunden, an dem negativen Pole dagegen leichter beweglich werden, wobei sie zugleich leicht aus ihrer Lage kommen werden. Ist dies der Fall, so verstehen wir, weshalb dann nur an diesem Pol die Erregung zu Stande kommt. An dem positiven Pol wird bei Oeffnung des Stromes die Erregbarkeit erhöht; hier findet also eine Bewegung der Theilchen in demselben Sinne statt, wie sie am ne-

gativen Pol bei der Schliessung erfolgt, und deshalb kann hier bei der Oeffnung des Stromes eine Erregung stattfinden.

Die Thatsache, dass der Nerv durch allmählich erfolgende Aenderungen seines Zustandes unerregt bleibt, während dieselben Veränderungen, wenn sie plötzlich erfolgen, erregend wirken, ist von so einschneidender Bedeutung für das Verständniss der Nervenvorgänge, dass wir ihr noch eine eingehendere Untersuchung widmen müssen. Am leichtesten und sichersten lässt sich diese Thatsache für die elektrische Reizung nachweisen, da

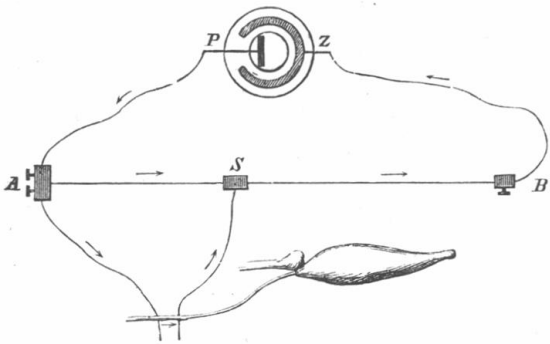

Fig. 39. Rheochord.

wir im Stande sind, die Stärke der Ströme allmählich wachsen oder abnehmen zu lassen. Stellen wir die Anordnung wie in Fig. 39 her. Ist die Verbindung mit der Kette PZ hergestellt, so fliesst durch den Nerven ein Strom, dessen Stärke durch die Stellung des Schiebers S bedingt ist. Die Stellung dieses Schiebers wird so gewählt, dass bei Schliessung und Oeffnung des Stromes Zuckungen entstehen. Stellen wir jetzt den Schieber S dicht an die Klemme A, so ist der Widerstand im Zweige $AS = 0$; es geht daher gar kein Strom durch den Nerven. Schieben wir den Schieber langsam bis

zur Stellung bei *S* vor, so wächst der Strom im Nerven langsam von der Stärke Null zur vorigen Stärke an; schieben wir den Schieber wieder langsam bis zur Berührung von *A* zurück, so nimmt die Stärke des Stromes wieder langsam bis Null ab. In beiden Fällen bleibt der Nerv unerregt. Sobald wir aber durch irgendein Mittel die Bewegung des Schiebers mit grosser Geschwindigkeit bewirken*, wird der Nerv erregt und der Muskel zuckt. Wenn also beim Schliessen oder Oeffnen des Stromes mittels des Schlüssels der Nerv erregt wird, so kommt dies daher, weil dabei die Stromstärke ganz plötzlich von Null zu ihrer vollen Stärke ansteigt oder von ihrer vollen Stärke zu Null absinkt.

Aus diesen Erfahrungen ist es auch erklärlich, warum die kurzdauernden Inductionsschläge, bei denen Schliessung und Oeffnung gleichsam hart aneinander gedrängt sind, sich so ganz besonders gut zur Erregung der Nerven eignen. Aber nicht alle Inductionsschläge sind gleich gut zu diesem Zweck geeignet. Wenn man in dem früher beschriebenen Inductorium den Strom der primären Spirale schliesst und unterbricht, so entstehen in der secundären Spirale zwei Ströme von entgegengesetzter Richtung, der Schliessungsinductionsstrom und der Oeffnungsinductionsstrom. Leitet man diese durch einen Nerven, so ist jedesmal, unabhängig von der Richtung, die erregende Wirkung des letztern viel stärker als die des erstern. Man kann dies sehr deutlich nachweisen, wenn man die secundäre Rolle der primären aus grosser Entfernung stufenweise nähert und in jeder Stellung die Wirkung der Inductionsströme prüft. Man findet dann stets eine Stelle, wo der Oeffnungsinductionsstrom schon wirksam ist, während der Schliessungsinductionsstrom nicht wirkt; nähert man dann die Rollen, so wird schliesslich auch der letztere wirksam. Leitet man bei einer beliebigen Stellung der Rollen

* E. Du Bois-Reymond hat eine Vorrichtung der Art unter dem Namen „Schwankungsrheochord“ beschrieben.

die Ströme der secundären Rolle durch einen Multiplicator, so sind die Ablenkungen, welche die Magnetnadel erfährt, für beide Inductionsströme stets gleich gross. Der Nerv zeigt uns also einen Unterschied an, den der Multiplicator nicht anzuzeigen vermag. Dieser Unterschied besteht darin, dass der zeitliche Verlauf der beiden Inductionsströme ein ganz verschiedener ist. Der Schliessungsinductionsstrom steigt langsam an und fällt ebenso langsam wieder ab, der Oeffnungsinductionsstrom hingegen erreicht sehr schnell seine volle Stärke und endet ebenso schnell. Diesem Unterschied verdankt der letztere seine grössere physiologische Wirksamkeit.*

Kehren wir zu der Anordnung des Versuchs mit dem Rheochord zurück. Statt den Schieber zwischen *A* und *S* zu verschieben, können wir ihn zwischen zwei beliebigen andern Grenzstellungen hin- und herbewegen. Der Strom hört dann im Nerven niemals auf, sondern wird nur entweder verstärkt oder geschwächt, je nach der Richtung der Verschiebung. Geschieht eine solche Verschiebung plötzlich, d. h. mit grosser Geschwindigkeit, so kann sie eine Erregung hervorbringen, während der Nerv immer unerregt bleibt, wenn dieselbe Verschiebung allmählich erfolgt. Wir sehen also, dass es nicht gerade einer Schliessung oder Oeffnung eines Stromes bedarf, um den Nerven zu erregen, sondern nur irgendeiner Veränderung, sei sie Verstärkung oder Schwächung, vorausgesetzt, dass die Veränderung gross genug ist und mit genügender Geschwindigkeit erfolgt. Schliessung und Oeffnung sind nur besondere Fälle von Stromveränderung, bei denen die eine Grenze der Stromstärke gleich Null ist. Wir können demnach für die elektrische Erregung im Nerven eine allgemeine Regel aufstellen, welche lautet: jede Veränderung eines den Nerven durchfliessenden Stromes kann den Nerven erregen, wenn sie stark genug ist und mit genügender

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 5.

Geschwindigkeit vor sich geht. Dieser Regel scheint es allerdings zu widersprechen, dass zuweilen eine stärkere Veränderung (Schliessung eines starken aufsteigenden und Oeffnung eines starken absteigenden Stromes) unwirksam erscheinen, während Schliessung und Oeffnung schwächerer Ströme Zuckungen bewirken. Wir haben es aber sehr wahrscheinlich gemacht, dass in solchen Fällen in Wirklichkeit doch eine Erregung stattgefunden habe und nur aus äussern Gründen (Behinderung der Fortleitung zum Muskel) nicht zur Erscheinung kommen konnte; also können wir jene Ausnahmen als nur scheinbare bezeichnen. Mit den Veränderungen der Stromstärke im Nerven sind, wie wir angenommen haben, Veränderungen in den Lageverhältnissen seiner kleinsten Theilchen verbunden; auf den hierdurch erzeugten Bewegungen beruht nach unserer vorläufigen Annahme der Vorgang der Erregung. Halten wir damit zusammen, was wir über die Wirkung anderer Arten von Nervenreizen wissen, so können wir schliesslich für die Nervenerregung folgendes Gesetz aussprechen:

> Die Erregung des Nerven beruht auf einer Aenderung in der Anordnung seiner kleinsten Theilchen. Sie kommt am leichtesten zu Stande, sobald eine solche Aenderung mit hinlänglicher Geschwindigkeit herbeigeführt wird.

Wir können noch hinzufügen, dass dieses Gesetz im wesentlichen auch für den Muskel gilt. Doch scheint es, dass die Molekeln des Muskels eine grössere Trägheit besitzen als die des Nerven, sodass sehr schnell vorübergehende Einwirkungen bei ihm leichter unwirksam bleiben.*

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 6 und 7.