universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven

Rosenthal, Isidor

Leipzig, 1899

Vierzehntes Kapitel

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

VIERZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenfassung der Thatsachen; 2. Grundsätze für die Erklärung derselben; 3. Vergleich des Muskelprismas mit einem Magneten; 4. Erklärung der Spannungen am Muskelprisma und Muskelrhombus nach der Molekularhypothese; 5. Die Alterationshypothese; 6. Die Erscheinungen am Nerven; 7. Erklärung der negativen Schwankung und des Elektrotonus; 8. Anwendung auf die elektrischen Organe und Drüsen; 9. Schlussbetrachtung.

1. Fassen wir das Thatsächliche zusammen, welches in den vorhergehenden Kapiteln erörtert wurde, so können wir folgende Sätze aufstellen.

1) Frische, dem lebenden Thier entnommene Muskeln und Theile derselben sind im Ruhezustand am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ. Die positiven Spannungen nehmen an regelmässigen Muskelprismen von der Mitte des Längsschnitts nach den Enden hin in regelmässiger Weise ab, ebenso die negativen Spannungen am Querschnitt; an Muskelrhomben ist die grösste positive Spannung am Längsschnitt nach der stumpfen Ecke, die grösste negative Spannung am Querschnitt nach der spitzen Ecke hin verschoben.

2) Bei der Thätigkeit des Muskels nehmen die Spannungsdifferenzen zwischen Längs- und Querschnitt ab. Verläuft bei theilweiser Reizung eine Contractionswelle in einer Muskelfaser, so wird jede Stelle während der Zeit, in welcher sie sich im erregten Zustand befindet, negativ gegen alle nicht erregten Theile. Im äussersten Falle kann ihre Spannung der des Querschnitts gleich werden.

3) Frische, aus dem lebenden Körper ausgeschnittene Stücke von Nerven sind am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ; die grösste positive Spannung ist in der Mitte des Längsschnitts. — Bei der Thätigkeit nehmen die Spannungsdifferenzen ab. — Pflanzt sich eine Erregung innerhalb einer Nervenfaser fort, so ist dieselbe

von einer Abnahme der Spannung begleitet, sodass jede Stelle, solange sie sich im Erregungszustand befindet, negativ ist gegen alle ruhenden Stellen der Faser.

4) Die elektrische Platte der Zitterfische ist in der Ruhe elektrisch unwirksam; unter der Einwirkung der Nerven wird die eine Fläche positiv, die andere negativ elektrisch.

5) An den Drüsen ist der Grund positiv, die Mündung oder innere Fläche negativ; bei der Thätigkeit der Drüse werden die Spannungsdifferenzen geringer.

Diese Sätze stellen nur den thatsächlichen Ausdruck der hauptsächlichsten, durch Versuche nachgewiesenen Verhältnisse dar. Wir fanden an der Oberfläche der untersuchten Gewebe elektrische Spannungsdifferenzen. Jetzt haben wir zu untersuchen, wo die elektromotorischen Kräfte ihren Sitz haben, welche diesen Spannungsdifferenzen entsprechen. Aber diese Aufgabe ist nicht so leicht, als sie vielleicht auf den ersten Blick erscheint. So schwierig es sein mag, bei einem gegebenen Körper, wenn innerhalb desselben irgendwelche elektromotorische Kräfte ihren Sitz haben, zu berechnen, welche Spannungen an der Oberfläche desselben in jedem Punkte herrschen müssen, ein gewandter Rechner kann diese Schwierigkeiten überwinden. Anders aber, wenn das umgekehrte Problem gegeben ist, wenn die Vertheilung der Spannungen durch den Versuch gegeben und der Sitz der elektromotorischen Kraft gesucht werden soll. Die Schwierigkeit besteht darin, dass die Aufgabe eine unbestimmte ist, dass es viele sehr verschiedene Lösungen für dieselbe gibt. Die Aufgabe wird noch besonders erschwert, weil wir nicht wissen, ob nur eine oder ob viele, an verschiedenen Orten des Körpers gelegene elektromotorische Kräfte vorhanden sind.

2. Denken wir uns in dem Fig. 52, S. 175 dargegestellten Körper die Vertheilung der Spannungen, welche als Folge der dort angenommenen elektromotorischen Kraft

an der Oberfläche herrschen, festgestellt. Denken wir uns jetzt die betreffende elektromotorische Kraft entfernt und an deren Stelle eine andere an irgendeinem andern Punkte des Körpers gesetzt. Infolge dieser wird der Körper von anders gestalteten Strömungscurven erfüllt sein, denen andere isoelektrische Curven entsprechen. Demgemäss ist auch die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche eine ganz andere. Einer dritten, anderswo gelegenen elektromotorischen Kraft würde wieder eine ganz andere Vertheilung der Spannungen entsprechen und so fort. Sind alle diese, d. h. beliebig viele elektromotorische Kräfte gleichzeitig in einem Körper vorhanden, dann ist, wie Helmholtz gezeigt hat, die Spannung, welche an jedem Punkte der Oberfläche wirklich herrscht, gleich der Summe aller der Spannungen, welche durch jede der elektromotorischen Kräfte für sich allein erzeugt worden wäre. Wenn daher durch den Versuch eine gewisse Vertheilung der Spannungen aufgefunden worden ist, so kann man sehr viele Combinationen elektromotorischer Kräfte ersinnen, welche eine solche Vertheilung der Spannungen, wie sie der Versuch ergeben hat, liefern könnten.

Welcher von diesen möglichen Vorstellungen sollen wir den Vorzug geben? Die Regeln der wissenschaftlichen Logik geben uns einen Anhalt für die Wahl. Die von uns bevorzugte Annahme muss erstens im Stande sein, nicht nur eine, sondern alle durch den Versuch bekannt gewordenen Umstände zu erklären. Werden durch neue Untersuchungen neue Thatsachen bekannt, so muss sie auch diese zu erklären im Stande sein, andernfalls muss sie verlassen und durch eine bessere Annahme ersetzt werden. Zweitens, wenn mehrere Annahmen scheinbar gleich gut den eben aufgestellten Forderungen genügen, so geben wir der einfachern vor der verwickeltern Annahme den Vorzug. Auf alle Fälle aber müssen wir uns immer vor Augen halten, dass es sich nur um Annahmen oder Hypothesen handelt, deren

Werth eben darin besteht, dass sie alle beobachteten Thatsachen unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt bringen, die aber nicht den Werth wissenschaftlich festgestellter Thatsachen beanspruchen. Wir bedürfen solcher Hypothesen, einerseits weil sie uns Fingerzeige für weitere Forschungen bieten und somit ein mächtiges Hülfsmittel für den Fortschritt der Wissenschaft bilden, andererseits weil der menschliche Geist an dem blossen Sammeln vereinzelter Thatsachen keine Befriedigung findet, sondern überall, wo er eine Anzahl zusammengehöriger Thatsachen kennen gelernt hat, dahin strebt, sie, wenn auch nur vorläufig, in einen geistigen Zusammenhang zu bringen, sie unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

Gehen wir nach diesen Vorbemerkungen an unsere Aufgabe, und halten wir uns vorläufig nur an den Muskel. Das regelmässige Muskelprisma zeigt eine bestimmte Vertheilung der Spannungen. Aber jedes kleinere Prisma, das wir aus dem grössern herausschneiden, zeigt die gleiche Vertheilung. Wir kennen dafür keine Grenze, denn selbst das kleinste Stückchen einer einzelnen Muskelfaser, das man untersuchen kann, verhält sich in dieser Beziehung wie ein grosses Bündel langer Fasern. Um dies zu erklären, kann man annehmen, dass die elektrischen Spannungen erst durch die Herstellung des Muskelprismas entstehen; oder man nimmt an, dass auch im unversehrten Muskel elektromotorische Kräfte vorhanden seien von einer solchen Anordnung, dass sich daraus die beobachteten Spannungsdifferenzen ergeben. Die erstere Annahme haben schon Mateucci u. A. gemacht. Als aber Du Bois-Reymond die Erforschung dieses Gebietes unternahm und mit einer in der Geschichte der Wissenschaft einzig dastehenden Ausdauer und Beharrlichkeit eine grosse Reihe von Thatsachen feststellte, von welchen wir nur einen kleinen Theil in den vorhergehenden Kapiteln erwähnen konnten, glaubte er sich für die zweite entscheiden zu müssen. In neuerer Zeit hat dann wieder

die erstere Annahme zahlreiche Anhänger gefunden. Wir wollen zunächst beide Annahmen nacheinander darstellen und dann untersuchen, ob es Gründe gibt, sich endgültig für die eine oder die andere zu entscheiden.

3. Die Thatsache, dass nach Durchschneidung eines Muskelprismas in zwei Hälften jeder Theil eine ganz analoge Anordnung der elektrischen Spannungen zeigt, wie vorher das ganze Prisma, erinnert an eine entsprechende Erscheinung an Magnetstäben. Ein jeder Magnetstab hat bekanntlich zwei Pole, einen Nordpol und einen Südpol. Die magnetische Spannung ist an diesen beiden Polen am grössten und nimmt nach der Mitte hin ab; in der Mitte selbst ist sie gleich Null. Schneiden wir

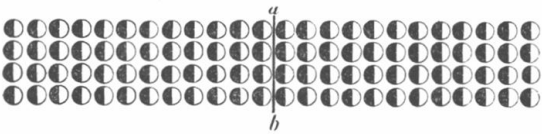

Fig. 73. Theorie des Magnetismus.

den Magneten in der Mitte durch, so ist jede Hälfte wieder ein vollständiger Magnet mit einem Nord- und einem Südpol und einer regelmässigen Abnahme der magnetischen Spannungen von den Polen nach der Mitte hin. Wie wir auch den Magneten theilen, jedes kleine Bruchstück ist immer ein vollständiger Magnet mit zwei Polen und regelmässiger Abnahme der Spannungen. Um dies zu erklären, stellt man sich vor, der ganze Magnet bestehe aus lauter kleinen Theilchen (Molekeln), von denen jedes ein kleiner Magnet mit einem Nord- und einem Südpol sei. Da alle diese kleinen Molekularmagnete in gleicher Richtung angeordnet sind, etwa so wie es Fig. 73 anschaulich macht, wirken sie in dem ganzen Magneten gemeinschaftlich, jeder Bruchtheil aber muss wieder wie ein ganzer Magnet wirken.

Diese Art der Vorstellung hat Du Bois-Reymond auf den Muskel übertragen. Die Uebertragung wird durch den Bau der Muskelfaser nahe gelegt. Kein anderes Gewebe zeigt so regelmässige Anordnung untereinander gleichartiger Elemente. Eine quergestreifte Muskelfaser haben wir uns nach dem im Kap. II, §. 4 Gesagten als eine regelmässige Anordnung kleiner Theilchen zu denken, in denen einfachbrechende und doppeltbrechende Substanzen in stets gleicher Weise aneinander gereiht sind. Diese Theilchen, welche alle den Muskel zusammensetzenden Substanzen in der charakteristischen Anordnung enthalten, haben wir Myomeren genannt. Die Muskelfaser besteht demnach aus regelmässig angeordneten Myomeren, deren Aneinanderreihung der Länge nach die Fibrillen bilden, aus denen eine jede Muskelfaser besteht. Eine schematische Darstellung eines Stücks der Muskelfaser würde also ein Bild geben, wie es Fig. 74 zeigt, in welchem jedes der kleinen Rechtecke ein Myomer vorstellt. Ein solches Myomer müsste also schon alle wesentlichen Eigenschaften des Muskels haben, denn die Faser ist nur ein Bündel von Fibrillen und der ganze Muskel nichts als ein Bündel von Muskelfasern. In jedem Myomer gehen die Veränderungen vor sich, auf denen die Contraction beruht. Ihm können wir daher auch (das ist der Kern der Du Bois-Reymond'schen Hypothese) die elektrischen Eigenschaften zuschreiben, durch

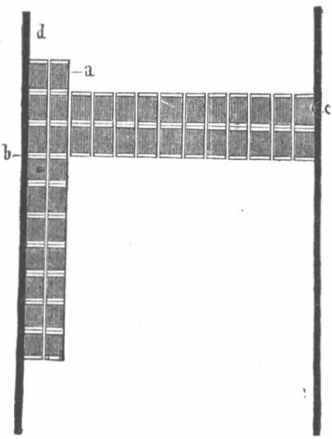

Fig. 74. Schematische Darstellung eines Stücks Muskelfaser.

deren Summation die Erscheinungen an ganzen Muskeln zu Stande kommen.

4. Somit hätten wir also anzunehmen, dass jedes Myomer der Sitz einer elektromotorischen Kraft sei, vermöge deren es an seiner Längsschnittseite positiv, an seinen Querschnitten negativ ist. Da ein jedes Myomer in eine leitende Masse eingebettet ist, so müssten in dieser Systeme von Stromcurven von den Längsschnitt- zu den Querschnittseiten der Myomeren vorhanden sein. Sind viele solche Myomeren in der von uns angenommenen regelmässigen Anordnung neben- und hintereinander gelagert, so muss, wie man durch

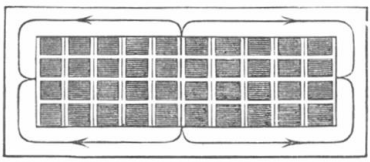

Fig. 75. Schema der elektrischen Wirkungen eines Aggregats von Myomeren.

Rechnung nachgewiesen hat, das Ganze an seiner ganzen Längsschnittseite gleichmässig positiv, an seinen Querschnittflächen gleichmässig negativ sein. Denken wir uns dieses ganze Aggregat von Myomeren von einer dünnen Schicht einer leitenden, elektrisch unwirksamen Masse umgeben, so müssen in derselben Ströme vorhanden sein, wie sie Fig. 75 darstellt. Diesen Stromcurven entspricht diejenige Vertheilung der Spannungen, welche an regelmässigen Muskelprismen gefunden wird. In der Mitte des Längsschnitts muss die grösste positive Spannung sein, in der Mitte des Querschnitts die grösste negative Spannung; beide müssen nach der Grenze hin in regelmässiger Weise abnehmen.

Ein Bündel von Muskelfasern, begrenzt durch zwei

gerade künstliche Querschnitte, mit andern Worten ein regelmässiges Muskelprisma, entspricht sehr gut diesem Schema. Die einzelnen Muskelfasern sind umgeben vom Sarkolemma, zusammengehalten und eingehüllt vom Bindegewebe. Ausserdem müssen die äussersten Schichten offenbar schneller als die im Innern des Bündels gelegenen den ungünstigen Einwirkungen des Absterbens unterliegen. Nehmen wir an, dass dies zum schnellen Verlust der elektrischen Eigenschaften führe, so werden sie bald unwirksam oder weniger wirksam sein als die innern. Besonders stark muss dieser schädliche Einfluss sich am Querschnitt gestalten, wo eine Schicht gequetschter, also todter Muskelsubstanz die wirksam gebliebenen Theile

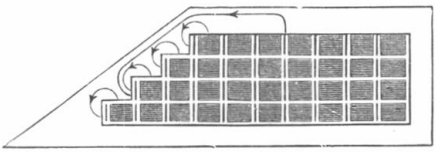

Fig. 76. Schema des schrägen Querschnitts.

überzieht. Alles dies gibt einen Mantel unwirksamer, aber leitender Masse, welche die wirksamen Myomeren umhüllt, und die Vertheilung der Spannungen am regelmässigen Muskelprisma ist vollkommen erklärt. Zerschneidet man ein solches Muskelprisma, so bleiben die Verhältnisse immer dieselben. Jedes Stückchen eines Muskelprismas muss wirken wie das Ganze.

Geben wir dem künstlichen Querschnitt eine schräge Richtung gegen die Achse der Muskelfasern, wie es bei dem regelmässigen oder unregelmässigen Muskelrhombus der Fall ist, so werden die Myomeren am Querschnitt treppenförmig übereinander geschichtet sein, bekleidet von einer Schicht zerquetschten und deshalb unwirksamen Gewebes, wie es Fig. 76 darstellt. An einem solchen Querschnitt müssen Theilströme von den positiven

Längsschnitt- zu den negativen Querschnittseiten der einzelnen Muskelelemente kreisen, welche sich zu den vom eigentlichen Längsschnitt zum Querschnitt kreisenden hinzuaddiren. Hieraus ergeben sich die Abweichungen, welche die Vertheilung der Spannungen an den Muskelrhomben aufweist.

Scheint demnach die Annahme von in den Myomeren vorhandenen elektromotorischen Kräften geeignet, die Erscheinungen an Muskeln mit künstlichen Querschnitten zu erklären, so ergeben sich dagegen Schwierigkeiten, wenn wir versuchen, dieselbe auch auf vollkommen unversehrte Muskeln zu übertragen. Du Bois-Reymond betrachtete den sehnigen Ueberzug der natürlichen Muskelfaserenden als unwirksame, leitende Schicht. Nach ihm sind daher die natürlichen Muskelquerschnitte, wie die künstlichen negativ gegen den Längsschnitt. Als er dann später fand, dass dies häufig nicht der Fall ist, dass natürliche Querschnitte sehr häufig neutral, zuweilen sogar positiv gegen den Längsschnitt sind, nahm er an, dass die Anordnung der elektrisch wirksamen Theilchen* an den Enden der Muskelfasern eine andere

---

* Du Bois-Reymond nannte die Theilchen, in welche er den Sitz der elektromotorischen Kräfte verlegte, Molekeln; daher bezeichnet man die von ihm entwickelte, im obigen vorgetragene Hypothese als die Molekularhypothese der elektrischen Erscheinungen an Nerven und Muskeln. Man darf jedoch bei dem Ausdruck „Molekel“ nicht an dasjenige denken, was sonst in der Physik und Chemie so genannt wird, d. h. die discreten Theilchen, aus denen nach den jetzigen Vorstellungen alle Materie besteht. Bei chemisch einfachen Körpern muss man sich diese Molekeln aus gleichartigen Atomen zusammengesetzt denken, bei chemischen Verbindungen aus Atomen verschiedener Art. So besteht z. B. eine Molekel Sauerstoff aus zwei Sauerstoffatomen, eine Molekel Wasserstoff aus zwei Wasserstoffatomen, dagegen eine Molekel Wasser aus zwei Wasserstoff- und einem Sauerstoffatom. Muskeln und Nerven sind aber Gebilde, welche aus verschiedenen, chemisch differenten Körpern aufgebaut sind. Eine Molekel Wasser hat schon alle Eigenschaften des Wassers; das kleinste Theilchen

sei als im Verlauf der Fasern selbst. Er nannte deshalb diese von ihm angenommene Endschicht, welche zuweilen eine messbare Länge erreichen kann, die parelektronomische Schicht.

5. Bei der grossen Aehnlichkeit, welche in dem physiologischen, sowie in dem elektromotorischen Verhalten des Nerven und des Muskels besteht, lag es nahe, die für den Muskel entwickelten Vorstellungen auch auf den Nerven zu übertragen. Dieselben mussten aber auch den für den Nerven specifischen Erscheinungen des Elektrotonus angepasst werden. Neben der Analogie mit den Magneten waren vielleicht diese letzteren auf die Entwickelung der Anschauung Du Bois-Reymond's von grösstem Einfluss. Er nahm daher an, dass auch im Nerven eine regelmässige Anordnung kleiner Theilchen bestehe, welche jedes für sich der Sitz einer elektromotorischen Kraft sei, vermöge deren der Längsschnitt positiv und der Querschnitt negativ sei. Durch die Summation der Spannungen, welche von diesen einzelnen elektromotorischen Kräften herrühren, soll dann die Gesammtwirkung eines Nerven, d. h. eines Bündels von Nervenfasern zu Stande kommen. Da jede Nervenfaser aus zahlreichen, von Markscheide und Neurilemm umgebenen Achsencylinderfibrillen und der ganze Nerv aus mehrern von Bindegewebe zusammengehaltenen Fasern besteht, so passt das in Fig. 75 dargestellte Schema auch für den Nerven.

---

eines Muskels aber, das, was wir ein Myomer genannt haben, ist ein Gemenge von zahlreichen Molekeln der verschiedensten chemischen Constitution. Es ist nicht eine physikalische oder chemische, sondern vielmehr eine histiologische oder physiologische Einheit. In ihm gehen fortwährend allerlei physikalische und chemische Processe vor. Dass diese auch mit elektrischen Strömungen verbunden sein können, welche den Flächen am Längs- und Querschnitt verschiedene Spannungen mittheilen, hat an sich nichts Unwahrscheinliches. — Ueber die Parelektronomie vgl. Anmerkungen und Zusätze Nr. 11.

Wir können jedes dieser kleinen Theilchen, aus denen wir demnach den Achsencylinder aufgebaut denken sollen, ein Neuromer nennen, müssen aber betonen, dass die histiologische Structur des Nerven für die Annahme solcher gleichartiger Theilchen keinen Anhalt gewährt, wie es beim Muskel der Fall ist. Denn die Fibrillen des Achsencylinders oder, wo diese nicht sichtbar sind, der ganze Achsencylinder erscheinen als durchaus continuirliche Gebilde von ihren Ursprüngen in den Nervenzellen bis zu der peripheren Vertheilung in den Endbäumchen. Trotzdem hat uns der Versuch, die Erscheinungen der Reizung und der Leitung der Erregung in der Nervenfaser zu erklären, veranlasst, auch für den Nerven den Aufbau aus einzelnen, regelmässig angeordneten, unter sich gleichartigen Theilchen anzunehmen. Wir haben (Kap. VIII, §. 7) den Nerven mit einer Reihe beweglicher Magnetnadeln verglichen und dadurch die Erscheinungen der Erregung und Leitung veranschaulichen können. Denkt man sich die Magnetnadeln jenes Schemas durch kleine Partikelchen ersetzt, in welchen elektrische Ströme in bestimmten Richtungen circuliren, so erhält man, da solche Ströme ähnlich aufeinander wirken wie Magnete, die gleichen Erfolge in Bezug auf die Erläuterung der Erscheinungen der Erregung und Leitung. Somit könnten wir also auch die elektrischen Wirkungen am Nerven in ähnlicher Weise erklären, wie wir es für den Muskel versucht haben.

6. Bisher haben wir nur die Ströme des ruhenden Muskels und des ruhenden Nerven berücksichtigt. Zur Erklärung der Veränderungen, welche bei der Thätigkeit eintreten, nimmt die Molekularhypothese an, dass in den hypothetischen kleinsten Muskel- und Nerventheilchen Veränderungen eintreten, durch welche die elektrische Spannungsdifferenz zwischen Längs- und Querschnitt geringer wird. Man kann sich diese Veränderungen unter der Form von Bewegungen der „Molekeln“ denken. Da

es aber an jeglichem Anhaltspunkt dafür fehlt, diese Bewegungen näher zu präcisiren, so führen sie zu keiner tiefern Einsicht in das Wesen des zu erklärenden Vorgangs. Ich halte solche Speculation für verfrüht, solange es nicht gelingt, sie so bestimmt zu formuliren, dass ein tieferes, bis in Einzelheiten eindringendes, alle Thatsachen umfassendes Verständniss der Vorgänge aus ihnen folgt.

Dasselbe gilt von dem Versuch, auf dem Boden der Molekularhypothese die Erscheinungen des Elektrotonus zu erklären. Auch hier müssen wir uns darauf beschränken, ganz allgemein zu sagen, dass unter dem Einfluss des eine Strecke des Nerven durchfliessenden elektrischen Stroms eine Veränderung in den einzelnen Nerventheilchen eintrete, infolge deren die Längsschnitte derselben an der Anode stärker positiv, an der Kathode weniger positiv werden, dass diese Veränderung an den Elektroden selbst am stärksten ist und mit der Entfernung von ihnen schnell schwächer wird. Auch in diesem Falle unterlassen wir es, die Art dieser Veränderung genauer anzugeben, da es nicht möglich ist, dies in einer Weise zu thun, welche den Vorgang wirklich dem Verständniss näher bringt.

In Du Bois-Reymond's Darstellung war die hier vorgetragene Hypothese allerdings viel bestimmter durchgeführt. Er dachte sich den Muskel und Nerven aus „Molekeln" aufgebaut, die von elektrischen Strömen umflossen werden. Durch Drehungen der Molekeln um ihre Achsen wurden die negative Schwankung und die elektrotonischen Erscheinungen erklärt. Vom rein physikalischen Standpunkt aus betrachtet, genügt die Hypothese allen Anforderungen. Es fehlt ihr aber eine genügende physiologische Grundlage. In der Form, in welcher wir sie vorgetragen haben, ist von ihr nur die Grundannahme erhalten geblieben, dass die elektrischen Erscheinungen an ganzen Muskeln und Nerven zurückgeführt werden auf elektrische Vorgänge in den kleinsten Formelementen der Muskeln und Nerven und dass in diesen auch im

Ruhezustande schon Ströme circuliren, selbst in solchen Fällen, wo an der Oberfläche der ganzen Gebilde keine Spannungsdifferenzen nachweisbar sind.

7. Wir wollen jetzt untersuchen, wie sich die entwickelten Anschauungen auf die Erscheinungen bei den elektrischen Fischen und bei den Drüsen anwenden lassen. Den elektrischen Schlag der Zitterfische haben wir offenbar als ein Analogon zur negativen Schwankung des Muskel- und Nervenstromes aufzufassen. Der scheinbare Gegensatz, dass bei letzterm ein in der Ruhe vorhandener Strom bei der Thätigkeit schwächer wird, während bei den elektrischen Fischen ein in der Ruhe unwirksames Organ bei der Thätigkeit einen Strom entwickelt, ergibt sich bei genauerer Betrachtung als ganz nebensächlich. Wenn in einem Organ äusserlich gar kein Strom nachweisbar ist, so folgt daraus noch nicht, dass im Innern desselben keine elektromotorischen Kräfte vorhanden seien. Sie können so angeordnet sein, dass an der Oberfläche überall gleiche Spannung herrscht. Geht dann durch irgend eine Einwirkung eine Veränderung mit jenen elektromotorischen Kräften vor, so wird in einem an die Oberfläche angelegten Bogen ein Strom entstehen. Waren schon vorher Spannungsdifferenzen an der Oberfläche vorhanden, so wird der Strom im angelegten Bogen eine Veränderung erleiden.

Dieselbe Betrachtung passt auch auf die Drüsen, deren elektrische Wirkungen, soweit wir dies aus den wenigen bekannten Thatsachen zu schliessen vermögen, denen am Muskel sehr ähnlich sind. In jedem Drüsenelement sind elektrische Kräfte vorhanden, welche den Grund der Drüse positiv, die offene Mündung negativ machen. Bei der Thätigkeit der Drüse werden diese Spannungsunterschiede kleiner. Diese, der „negativen Schwankung“ am Muskel analoge Wirkung überdauert die Reizung häufig lange Zeit, was vielleicht von der chemischen Wirkung der entstandenen Secrete herrührt. Dies ist auch der

Grund, warum unter Umständen, besonders nach oft wiederholten Reizungen die Richtung der Ströme sich umkehrt. In solchen Fällen kann die Aenderung bei der Reizung in entgegengesetztem Sinne erfolgen. Der Versuch, die Absonderung als Folge der elektrischen Veränderungen aufzufassen, oder umgekehrt diese als Folge der chemischen Wirkungen der Secrete, ist werthlos, da die bisher bekannten Thatsachen nicht ausreichen, um sichere Schlüsse aus ihnen zu ziehen.

8. Wir wenden uns jetzt zur Besprechung der andern Hypothese, welche annimmt, dass elektromotorische Kräfte im ruhenden Muskel und Nerven vollkommen fehlen und erst durch eine bei der Präparation eintretende Aenderung in dem chemischen Zustand des Querschnitts entstehen. Man nennt sie deshalb die Alterationshypothese. Bei der Anlage eines künstlichen Querschnitts am Muskel stirbt die dem Schnitt zunächst gelegene Schicht schnell ab; sie geräth dabei in den Zustand, welchen wir Kap. V, §. 6 als Todtenstarre kennen gelernt haben, und nimmt eine saure Reaction an. Es lag nahe zu vermuthen, dass diese Schicht durch die Berührung mit der neutralen lebenden Substanz eine elektromotorische Kraft erzeuge nach Art der sogenannten Flüssigkeitsketten. Ihre Hauptstütze findet diese Hypothese in der elektrischen Unwirksamkeit unversehrter Muskeln. Während die sogenannte Molekularhypothese diese Unwirksamkeit durch besondere Annahmen über die Anordnung der elektromotorisch wirksamen Elemente zu erklären sucht, betrachtet die Alterationshypothese die Unwirksamkeit unversehrter Muskeln und Nerven als den normalen Zustand und sieht jede Spannungsdifferenz als die Folge einer örtlichen chemischen Veränderung an.

Präparirt man einen Gastroknemius mit grosser Vorsicht, so findet man ihn häufig nur schwach oder auch gar nicht wirksam. Es genügt aber, den Sehnenspiegel der Achillessehne mit einem mässig erwärmten

Glasstab zu berühren, um das untere Ende des Muskels (den schrägen Querschnitt) negativ zu machen. Dass durch jene Berührung die unter der Sehne gelegenen Enden der Muskelfasern chemisch verändert worden sind, kann nicht nachgewiesen werden, wird aber vom Standpunkte der Alterationshypothese ohne weiteres angenommen.

Dasselbe gilt auch für die Erklärung der Wirkungen durchschnittener Nerven. Dass die dem Querschnitt benachbarte Nervenstrecke sich chemisch verändere in einer Weise, welche die veränderte Substanz elektrisch negativ gegen die lebende Nervensubstanz mache, wird zur Erklärung der Erscheinungen angenommen; ein Nachweis einer derartigen Veränderung, analog der Säuerung am Muskelquerschnitt, kann aber nicht erbracht werden.

Die sogenannte „negative Schwankung" bei der Thätigkeit der Muskeln und Nerven erklärt die Alterationshypothese durch die Annahme einer chemischen Veränderung, welche an jeder Stelle der Faser eintritt, sobald sie in den erregten Zustand übergeht, und wieder zurückgebildet wird, sobald der Erregungszustand aufhört. Ein Anhalt für diese Annahme ist für den Muskel in der nach längerer Erregung nachweisbaren Säuerung (vgl. Kap. V, §. 1) gegeben. Dass eine analoge Veränderung bei jeder Erregung eintrete, ist aber nicht nachgewiesen. Am Nerven kennt man eine ähnliche chemische Veränderung überhaupt nicht. Da bei der Thätigkeit des Nerven kaum Energie verbraucht wird, kann dabei auch kein merklicher Stoffumsatz stattfiden.

Was endlich die elektrischen Veränderungen beim Elektrotonus des Nerven anlangt, so leugnet die Alterationshypothese ihre physiologische Natur und erklärt sie als eine rein physikalische Erscheinung, bedingt durch eine an der Grenze von Neurilemma und Nervenfaser oder an der Grenze von Markscheide und Achsencylinder auftretende Polarisation. An schematischen Nachahmungen des Nerven, bestehend aus einem Flüssigkeitsfaden, in dessen Achse

ein metallischer Leiter sich befindet (sogenannten Kernleitern) lassen sich allerdings ganz gleiche Erscheinungen hervorrufen, wie sie beim Elektrotonus am Nerven auftreten. Doch folgt daraus durchaus nicht, dass sie am Nerven auf gleiche Weise zu Stande kommen. Auch scheint es nach Untersuchungen Biedermann's an marklosen Nerven, dass neben Erscheinungen, die man aus der angenommenen Polarisation ableiten kann, noch andere, rein physiologische Elektrotonuserscheinungen bestehen. Und die früher erwähnten Erregbarkeitsveränderungen zeigen doch, dass der Elektrotonus eine wirkliche physiologische Zustandsänderung des Nerven sein muss.

9. Versuchen wir es, die beiden vorgetragenen Hypothesen gegeneinander abzuwägen, so müssen wir zunächst feststellen, dass beide im grossen und ganzen geeignet sind, die Thatsachen der Beobachtung darzustellen. Beiden liegen, wie allen Hypothesen, unbewiesene Annahmen zu Grunde. Die Annahmen der Molekularhypothese sind, dass in den Muskel- und Nervenelementen elektromotorische Kräfte präexistiren und dass diese bei der Thätigkeit und beim Elektrotonus Veränderungen erleiden. Die Annahmen der Alterationshypothese sind, dass an der Grenze von lebender und absterbender und ebenso an der Grenze von thätiger und ruhender Muskel- und Nervensubstanz elektromotorische Kräfte neu entstehen. Gegen die letztere Annahme scheint besonders der Umstand zu sprechen, dass die chemischen Veränderungen, welche jene Hypothese voraussetzt, sich mit Geschwindigkeiten vollziehen müssten, für deren Annahme es kaum eine Analogie gibt. Eine Muskel- oder Nervenfaser kann in der Secunde viele hundert mal aus dem ruhenden in den thätigen Zustand übergehen und umgekehrt. Dass jedem solchen Zustandswechsel ein Wechsel im elektrischen Verhalten entspricht, geht aus der Thatsache des secundären Tetanus hervor.

Die Molekularhypothese verzichtet von vornherein darauf,

die wahre Ursache der elektrischen Wirkungen der Muskeln und Nerven anzugeben. Sie nimmt dieselben als vorhanden an und verlegt sie in die kleinsten Theilchen, aus denen man sich den Muskel und Nerven aufgebaut denken kann, denen deshalb alle Eigenschaften der ganzen Muskeln und Nerven zugeschrieben werden. Die Alterationshypothese dagegen sucht die Ursache der elektrischen Wirkungen anzugeben. Sie stützt sich dabei auf einige nachgewiesene Thatsachen (Säuerung des absterbenden Muskels u. a.), nimmt diese aber auch da an, wo entsprechende Thatsachen nicht vorliegen. Nimmt man dies alles zusammen, so scheint mir, dass der Eifer, mit welchem die Anhänger der Alterationshypothese für ihre und gegen die Molekularhypothese kämpfen, nicht im Verhältniss zu dem dadurch erzielten Gewinn für das wahre Verständniss der Erscheinung stehe.*

Besondern Nachdruck legen die Verfechter der Alterationshypothese auf den Umstand, dass elektrische Erscheinungen nicht blos an Muskeln und Nerven, sondern auch an andern Geweben, namentlich auch an Pflanzen vorkommen. Wie wir im Eingang dieses Buches (Kap. I, §. 2) gesehen haben, sind Reizbarkeit und Contractilität Eigenschaften, welche ursprünglich allem Protoplasma zukommen. Die Gewebe der höhern Pflanzen und Thiere sind Abkömmlinge solchen Protoplasmas; die Eigenschaften, die sie besitzen, haben sie von ihm geerbt. Aber die verschiedenen Gewebe haben die einzelnen Eigenschaften in sehr verschiedenem Grade entwickelt. Im Muskelgewebe ist die Contractilität, im Nervengewebe die Reizbarkeit auf die höchste Stufe gebracht, welche wir kennen.

Es kann sehr wohl sein, dass die im lebenden Protoplasma vor sich gehenden chemischen Processe mit der Entstehung elektrischer Ströme verbunden sind, und unter Umständen können dadurch an der Oberfläche der protoplasmatischen

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 11.

Gebilde bestimmte Spannungsdifferenzen entstehen. An jungen Keimpflanzen von *Pisum sativum* z. B. sind die Cotyledonen positiv gegen alle oberhalb und unterhalb derselben gelegenen Punkte. Hier finden wir also Spannungsdifferenzen ohne alle Verletzung der Gewebe. An andern saftreichen Gebilden findet man häufig die Schnittflächen negativ gegen die unverletzte Oberfläche. Vielleicht gilt dasselbe auch noch für anderes, lebhaft thätiges Protoplasma. Wahrscheinlich aber ist die Entwickelung elektrischer Ströme vorzugsweise demjenigen Protoplasma eigen, welchem die Eigenschaft der Reizbarkeit zukommt, und zwar um so mehr, je grösser die Reizbarkeit ist. Für diese Beziehung elektrischer Wirksamkeit zur Reizbarkeit spricht, dass alle reizbaren Substanzen gegen elektrische Ströme besonders empfindlich sind.

Muskeln und Nerven zeigen aber nicht blos Reizbarkeit, sondern diese ist auch einseitig differenzirt. Wie die Contractilität einer Amöbe nach allen Richtungen eine gleiche ist, so kann die Fortleitung einer Erregung, soweit man dies aus den mikroskopischen Beobachtungen zu beurtheilen im Stande ist, nach allen Richtungen in gleicher Weise erfolgen. Bei Muskel- und Nervenfasern dagegen ist die Fähigkeit der Reizleitung in einer Richtung besonders ausgebildet. Das deutet darauf hin, dass auch in der Structur eine lineare Anordnung wirksamer Theilchen vorherrschen muss. Sind also die chemischen Processe, welche im lebenden Protoplasma vor sich gehen, vielleicht überall mit Entstehung elektrischer Spannungsdifferenzen verbunden, und sind sie da, wo die Eigenschaft der Reizbarkeit besonders entwickelt ist, auch stärker, so werden sie in den Muskeln und Nerven wegen der gleichmässigen Anordnung der Theilchen auch in regelmässigerer Weise und in bestimmten Richtungen stärker auftreten als in irgendeinem andern Gebilde.

Ist diese Auffassung richtig, dann müssen auch da,

wo ausnahmsweise bei Pflanzen die Reizbarkeit stark entwickelt ist, die elektrischen Wirkungen stark und in regelmässiger Weise hervortreten. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefert uns die als insektenfressende Pflanze

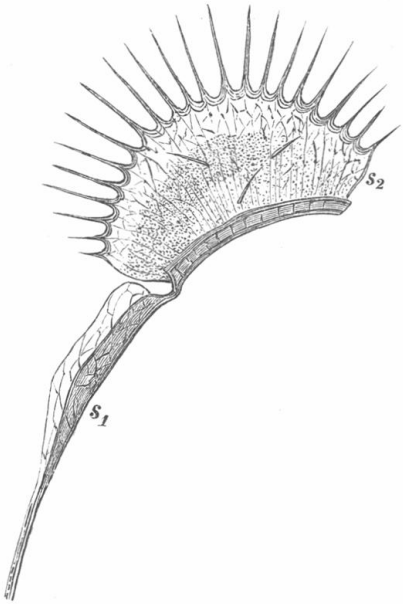

Fig. 77. Blatt der Dionaea muscipola.
s_1 der Blattstiel, s_2 die Blattspreite, deren vordere Hälfte abgeschnitten ist. Man sieht die drei empfindlichen Haare und den mit Drüsen besetzten, dunkler gehaltenen Theil der Blattspreite.

besonders durch Darwin's Untersuchungen berühmt gewordene Venusfliegenfalle *(Dionaea muscipola)*.

Die Blätter der Dionaea (Fig. 77) haben einen langen, mit seitlichen Flügeln versehenen Blattstiel und eine aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Blattspreite. Jede

Blatthälfte trägt an ihrer obern Fläche drei kleine Haare; die Aussenränder der beiden Blatthälften sind in lange, steife Borsten verlängert. Wird eins der Haare berührt, so klappen die Blatthälften nach oben zusammen, wobei die Borsten derselben ineinander greifen. Rührt die Berührung von einem Insekt her, so wird dasselbe gefangen und dann durch einen von zahlreichen Drüsen der Blattoberfläche abgesonderten Saft verdaut.

Die elektrischen Wirkungen des Dionaeablattes sind eingehend von Burdon Sanderson untersucht worden.

Leitet man zwei Punkte der Blattfläche mittels unpolarisirbarer Elektroden zu einem Galvanometer oder Capillarelektrometer ab, so findet man, dass die dem Stiel und der Mittelrippe nähern Punkte negativ gegen die von diesen entferntern sind. Reizt man das Blatt, so erfolgt eine negative Schwankung, der in der Regel eine zweite positive folgt. Diese elektrischen Erscheinungen treten auch dann ein, wenn man die Bewegungen des Blattes durch geeignete Mittel (Eingipsen u. s. w.) verhindert.

Die Bewegung des Dionaeablattes kommt nicht durch Contraction zu Stande, sondern ähnlich wie bei der Mimose (Kap. I, §. 2) durch Schlaffwerden von wasserhaltigen Zellen. Was die Mimose mit Muskeln und Nerven gemein hat, ist die Reizbarkeit. Im Stiel und Blatt liegen protoplasmatische reizbare und reizleitende Zellen und in diesen gehen, sobald die Erregung in ihnen entsteht, elektrische Veränderungen vor. Aehnliche Erscheinungen fand ganz neuerdings G. Hörmann an Nitella syncarpa, einer zu den Characeen oder Armleuchtergewächsen gehörigen cryptogamen Pflanze, deren lange Zellen die Eigenschaft der Reizbarkeit in hohem Grade zeigen. Er konnte bei ihnen sowol die Schwankung bei Erregung wie Elektrotonus nachweisen.

Wir dürfen daher wol schliessen, dass die elektrischen Erscheinungen mit der Reizbarkeit innig verknüpft seien und dass ihnen eine physiologische Bedeutung zukomme.

Jeder Versuch einer Theorie der Reizerscheinungen wird deshalb auf die elektrischen Wirkungen Rücksicht nehmen müssen.

FUNFZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenhang von Nerv und Muskel; 2. Isolirte Erregung einzelner Muskelfasern; 3. Entladungshypothese; 4. Princip der Auslösung; 5. Irritabilität der Muskelsubstanz; 6. Curare; 7. Chemische Reize; 8. Theorie der Nerventhätigkeit.

1. In den vorhergehenden Kapiteln haben wir die wichtigsten Eigenschaften der Muskeln und Nerven kennen gelernt. Der Muskel ist ausgezeichnet durch seine Fähigkeit sich zu verkürzen und dadurch Arbeit zu leisten. Der Nerv ist im Stande, seinerseits die Thätigkeit des Muskels anzuregen. Wie kommt diese Anregung oder die Uebertragung der Thätigkeit von dem Nerven auf den Muskel zu Stande? Das ist die Frage, mit welcher wir uns jetzt zu beschäftigen haben.

Wollen wir das Spiel einer Maschine verstehen, so müssen wir ihren Bau, die gegenseitige Lagerung der einzelnen Bestandtheile kennen. In unserm Falle kann uns nur die mikroskopische Untersuchung Aufschluss geben. Verfolgt man den Nerven nach seinem Eintritt in den Muskel, so sieht man, wie die einzelnen Fasern, welche in einem Bündel vereinigt eintreten, sich trennen und zwischen den Muskelfasern verlaufend sich im ganzen Muskel ausbreiten. Sodann sieht man, wie einzelne Nervenfasern sich theilen, und es erklärt sich so, wie jede Muskelfaser zuletzt von einer Nervenfaser (lange Muskelfasern sogar von zweien) versorgt werden kann, obgleich die Zahl der in den Muskel eintretenden Nervenfasern meistens viel geringer ist als die Zahl der den Muskel zusammensetzenden Muskelfasern. Bis der Nerv an die Muskelfaser herantritt, besitzt er noch