

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven

Rosenthal, Isidor

Leipzig, 1899

Sechzehntes Kapitel

seiner Ruhelage abweicht, negativ gegen alle ruhenden Nerven- oder Muskeltheilchen ist. Sowie aber durch diese elektrische Veränderung jedes Theilchen auf das ihm benachbarte erregend wirken kann, so muss auch der im Nerven entstandene elektrische Vorgang im Stande sein, auf den Muskel zu wirken, falls dieser gegen elektrische Schwankungen empfindlich ist. Die Fortpflanzung der Erregung im Nerven selbst bestände also aus einer Reihe von aufeinander folgenden Reizungen. Die Erregung entsteht sozusagen in jedem Querschnitt des Nerven neu. Und dasselbe muss auch von der Muskelfaser gelten, wenn die Erregung sich in der Faser fortpflanzt, gleichgiltig, ob sie ursprünglich in der Muskelfaser entstanden, oder ob sie vom Nerven hergekommen ist.

SECHZEHNTE KAPITEL.

1. Verschiedene Arten von Nerven; 2. Centralnervensystem;
3. Nervenzellen; 4. Eigenschaften der Nervenzellen; 5. Willkürliche und automatische Bewegung; 6. Reflexbewegung und Mitempfindung; 7. Empfindung und Bewusstsein; 8. Hemmung;
9. Specifische Energien der Nervenzellen; 10. Schluss.

1. Die Untersuchungen, durch welche wir bisher zur Erkennung der Eigenschaften der Nervenfasern zu gelangen suchten, wurden fast ausschliesslich an motorischen Nerven angestellt. Der Umstand, dass an den Fasern selbst bei ihrer Thätigkeit keinerlei sichtbare oder auf andere Weise erkennbare Veränderungen auftreten (ausgenommen die im 13. Kapitel abgehandelten elektrischen Erscheinungen), dass aber die Thätigkeit der motorischen Nerven leicht und auf bequeme Weise durch

die von ihnen auf die Muskeln ausgeübten Wirkungen studirt werden kann, zwang uns zu dieser Beschränkung. Nur gelegentlich haben wir gesehen, dass manches von dem, was an motorischen Nerven gefunden war, auch für andere Nervenarten zutrifft.

Neben den gewöhnlichen motorischen Nerven, welche mit den quergestreiften Muskeln in Verbindung stehen, gibt es auch solche, die zu glatten Muskelfasern gehen. Unter ihnen sind die vasomotorischen Nerven hervorzuheben, welche die glatten Muskelfasern der Blutgefäße versorgen und durch Veränderungen der Gefässweite den Blutstrom reguliren. Soviel man aus den Erfolgen der Reizung sehen kann, verhalten sie sich ganz gleich den andern motorischen Nerven. Dasselbe gilt auch von den secretorischen Nerven, welche zu den Drüsen gehen. Wenn durch Reizung derselben statt der Muskelcontraction die Absonderung eines Secrets eingeleitet wird, so kann dies an der Verschiedenheit der Endapparate liegen. Eine Drüse kann sich nicht contrahiren wie ein Muskel; wird sie durch Einwirkung eines Nerven zur Thätigkeit veranlasst, so sondert sie ein Secret ab, das ist eben ihre Thätigkeit. Auf eine Verschiedenheit der Nerven darf man daraus nicht schliessen.

Schwieriger liegt die Sache bei denjenigen Nerven, durch deren Erregung Empfindungen veranlasst werden. Zwar ihre Fasern selbst verhalten sich gegen Reize nicht wesentlich anders wie motorische Nerven; die Endapparate dagegen, mit denen jene an der Peripherie in Verbindung stehen, die sogenannten Sinnesorgane, zeigen ganz abweichendes Verhalten. Ob das nur an diesen „Aufnahmeapparaten“ für die verschiedenartigen Reize liegt und ob die Nervenfasern selbst mit denen anderer Nerven gleichartig sind oder nicht, bedarf einer besondern Untersuchung.

Die Erregung von Empfindung tritt nur dann als Folge der Reizung dieser Nerven ein, wenn dieselben noch mit den Centralorganen des Nervensystems in Verbindung

stehen. Dieser Umstand nötigt uns, zu untersuchen, welche Eigenschaften wir diesen Centralorganen zuzuschreiben haben, namentlich worin sie sich von den peripherischen Nervenfasern unterscheiden. Da aber auch die motorischen Nervenfasern mit jenen Centralorganen zusammenhängen und nach ihrer Abtrennung manche vorher beobachtete Erscheinungen ausfallen, so erkennen wir, dass in den Centralorganen verschiedenartige Vorgänge stattfinden, welche einzeln untersucht werden müssen.

Die motorischen und secretorischen Nerven haben ihre Endorgane, in denen die Wirkung ihrer Erregungen zu Tage tritt, in der Peripherie, die sensorischen Nerven dagegen im Centrum. Erstere werden daher als centrifugaleitende, letztere als centripetaleitende Nerven bezeichnet.* Es gibt aber auch Nervenfasern, welche an beiden Enden mit Elementen des Centralnervensystems in Verbindung stehen. Diese können wir füglich als intercentrale Nerven bezeichnen. Wir haben jetzt zu untersuchen, ob diesen Unterschieden der physiologischen Wirkung nachweisbare Unterschiede der Nervenfasern entsprechen, oder ob wir alle Nervenfasern für gleichartig anzusehen haben. In diesem Falle müssen wir die verschiedenartige Wirkung auf andere Weise zu erklären versuchen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt keinerlei Verschiedenheiten, denn der schon früher angegebene Unterschied zwischen markhaltigen und marklosen Fasern ist für die vorliegende Frage ohne Bedeutung. Es scheint, als ob die Markscheide für die Thätigkeit des Nerven

* Diese Bezeichnungen sollen nicht besagen, dass die einen nur in dieser, die andern nur in jener Richtung leiten können. Das Gegentheil wurde schon früher (Kap. XIII, §. 3) hervorgehoben. Vielmehr soll mit jener Bezeichnung nur festgestellt werden, dass die Erregungen, wie sie normalerweise unter den im Organismus herrschenden Bedingungen vorkommen, bei den motorischen Nerven im Centrum entstehen und auf Organe in der Peripherie wirken, bei den sensorischen Nerven dagegen an der Peripherie entstehen und auf Theile des Centrums wirken.

überhaupt von untergeordneter Bedeutung ist. Jedenfalls geht das Vorhandensein oder Fehlen einer Markscheide durchaus nicht parallel mit Verschiedenheiten in den physiologischen Wirkungen der Nerven. Ebenso wenig Werth ist auf die kleinen Unterschiede in den Dicken-durchmessern der einzelnen Nervenfasern zu legen.

Auch die experimentelle Prüfung zeigt keine Unterschiede. Die elektromotorischen Wirkungen sind bei allen die nämlichen. Bei elektrischer, mechanischer, thermischer und chemischer Reizung verhalten sich alle Nervenfasern durchaus gleichartig. Anders verhalten sich freilich die an den peripherischen Enden der centrifugalleitenden Nerven gelegenen Aufnahmeorgane; denn diese sind je nach ihrem Bau für ganz verschiedene Reize empfänglich, welche auf Nervenfasern selbst gar nicht einwirken (Schall, Licht u. s. w.). Die von diesen Organen ausgehenden Nervenfasern aber dürfen deshalb nicht als verschieden angesehen werden, solange nicht wirkliche Unterschiede an ihnen selbst nachgewiesen worden sind. Wir können uns vielmehr den Sachverhalt so vorstellen, dass durch die physikalischen und chemischen Reize, welche auf jene Aufnahmeorgane eingewirkt haben, in den mit ihnen zusammenhängenden Nervenfasern dieselbe Art von Veränderung hervorgerufen wird, welche wir bei den motorischen Nerven mit dem Namen „Erregung“ bezeichnen und die wir in den vorhergehenden Kapiteln studirt haben.

2. Was die Centralorgane des Nervensystems besonders auszeichnet, ist das zahlreiche Vorhandensein von Nervenzellen neben den auch in ihnen zahlreich vorkommenden Nervenfasern. Bei den Wirbelthieren bildet das Centralnervensystem eine compacte Masse von Nervensubstanz, welche in der Wirbelsäule und Schädelkapsel eingeschlossen ist. Von dieser gehen zahlreiche Nervenfasern aus, welche durch Löcher in den Wandungen der Wirbelsäule und des Schädels jene Hohlräume ver-

lassen und als peripherische Nerven zu allen Organen des Körpers ziehen. Ausserdem kommen Nervenzellen in

kleinern Anhäufungen zu sogenannten Ganglien oder Nervenknoten zusammengedrängt oder auch vereinzelt vor, besonders in den Eingeweiden.

Das in der Schädelkapsel eingeschlossene vordere oder Kopfende des Centralnervensystems der Wirbelthiere ist um so höher entwickelt, je höher das Thier in der Stufenleiter des zoologischen Systems steht. Man bezeichnet es als Gehirn. Von ihm entspringen alle Nerven, welche zu den höhern Sinnesorganen (Auge, Ohr) ziehen. Die strangförmige untere Abtheilung des Centralnervensystems, welche innerhalb der Wirbelsäule liegt, heisst Rückenmark. Sie zeigt bei den verschiedenen Wirbelthieren viel grössere Uebereinstimmung des Baues. Von ihr entspringen zahlreiche motorische und sensible Nerven, welche sich in den Muskeln, der Haut und den innern Organen des Rumpfes und der Extremitäten verbreiten. Ausserdem findet man an der Bauchseite der Wirbelthiere noch zwei der

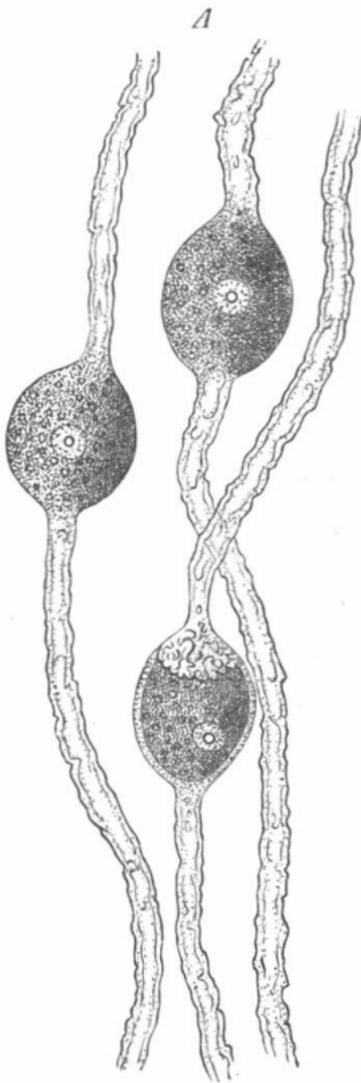


Fig. 81. Nervenzellen mit nervösen Fortsätzen.

regelmässigen Abständen von Nervenknoten oder Ganglien unterbrochen sind. Von diesen gehen Verbindungsfäden

aus, sowol zum Centralnervensystem wie zu dem aus diesen entspringenden Nerven; andere Fasern gehen von den Ganglien zu den Eingeweiden. Dieses System von Zellhaufen und Fasern (welche gewöhnlich marklos sind) nennt man Sympathicus oder das sympathische Nervensystem. In den Verbreitungsbezirken seiner Fasern sowie

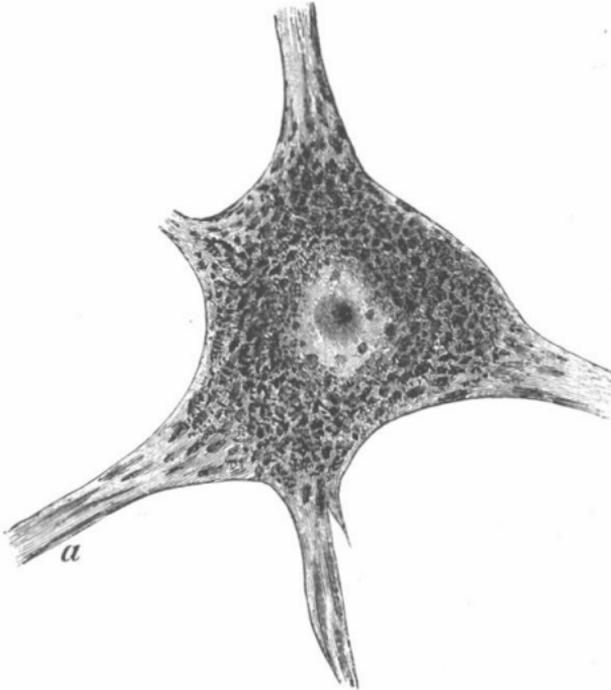


Fig. 82. Nervenzelle aus dem Centralnervensystem mit Kern und Kernkörperchen und mehrern Fortsätzen, von denen einer (a) ein Achsencylinderfortsatz oder Neurit ist.

einzelner Hirnnerven findet man vereinzelte Nervenzellen oder kleinere Anhäufungen derselben, an einzelnen Stellen auch grössere Ganglien eingeschaltet.

3. Die in diesen Organen vorkommenden Nervenzellen können verschiedene Formen haben. Zuweilen erscheinen sie als kugelige oder elliptische Gebilde in den Verlauf einer peripherischen Nervenfasers eingeschaltet, wie es Fig. 81 zeigt. Man unterscheidet an diesen

Nervenzellen einen protoplasmatischen Leib mit Kern und Kernkörperchen und zwei Fortsätze, welche in geringer Entfernung von der Zelle eine deutliche Markscheide erhalten und dann ganz das Aussehen und die Bedeutung gewöhnlicher Nervenfasern annehmen. In den Ganglien der hintern Wurzeln des Rückenmarks* findet man Zellen mit nur einem Fortsatz, der sich aber bald in zwei Zweige spaltet, von denen der eine in das Rückenmark eintritt, während der andere nach der Peripherie zieht und sich

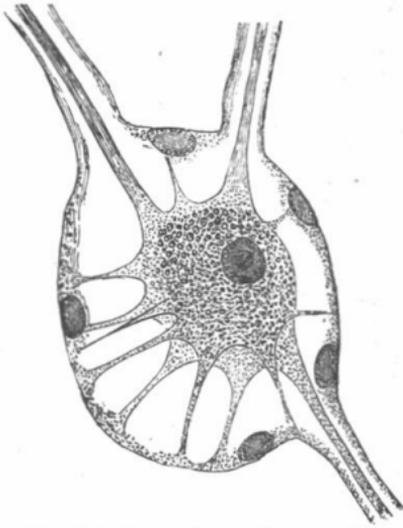


Fig. 83. Periphere Nervenzelle mit Hülle.

dort in der Haut und andern Organen verbreitet. Meistens aber haben die Nervenzellen mehr als zwei Fortsätze und unregelmässige Formen, wie es die Figuren 82 und 83 zeigen. In diesem Falle unterscheidet sich gewöhnlich ein Fortsatz von den andern dadurch, dass er eine Strecke weit von der Zelle die Form eines drehrunden, hellen Stranges beibehält, der sich dann plötzlich mit einer Markscheide umgibt und nun vollkommen das Aussehen einer markhaltigen Nerven-

faser bietet. Verfolgt man diese Faser weiter, so sieht man, dass sie (in der Peripherie oder im Centrum) mit

* Die Nerven des Rückenmarks der Wirbelthiere entspringen aus diesem jederseits in zwei Längsreihen als sogenannte vordere und hintere Wurzeln. In letztere ist regelmässig ein Ganglion eingeschaltet. Die vordern Wurzeln enthalten nur motorische, die hintern nur sensible Fasern. Unmittelbar hinter dem Ganglion legen sich die Wurzeln aneinander und bilden einen gemischten Nerven, in welchem beide Arten von Fasern nicht mehr voneinander zu trennen sind.

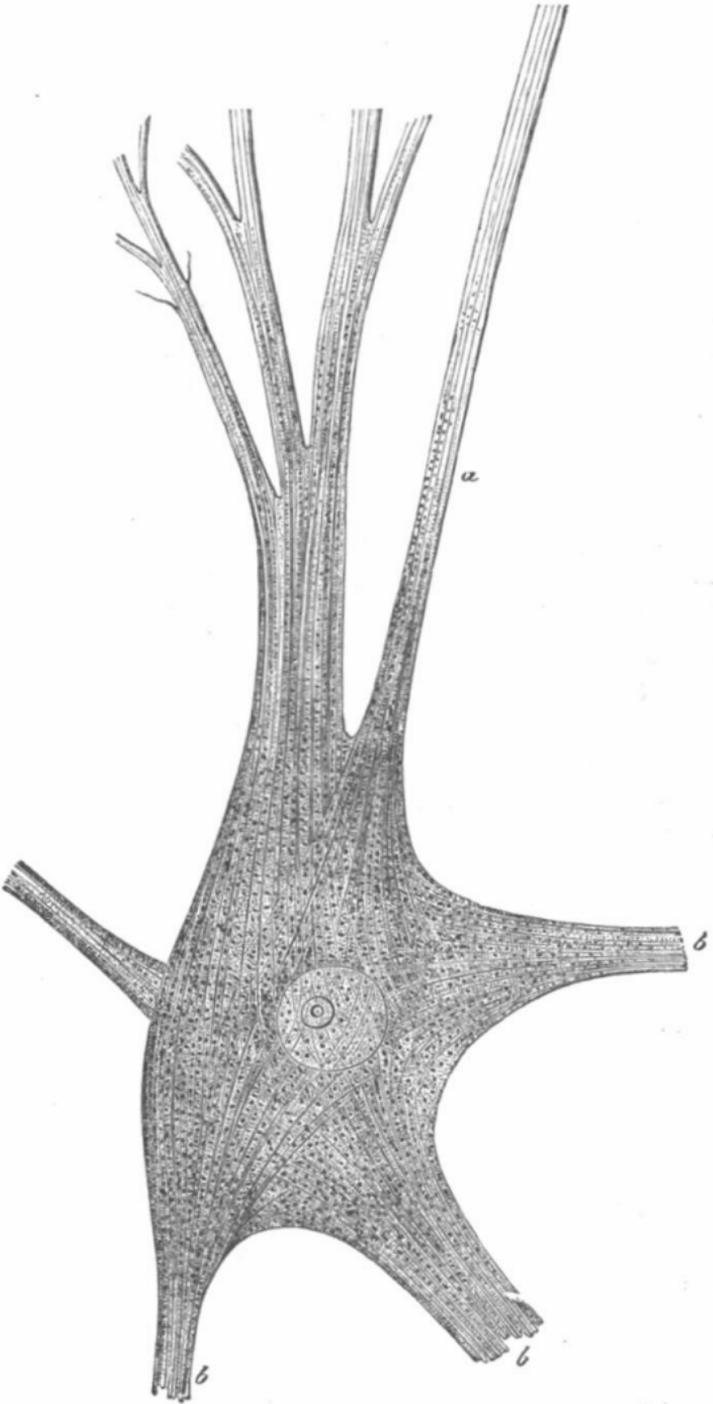
einer Verästelung, dem sogenannten Endbäumchen endet. Ein Beispiel davon haben wir schon in der Endausbreitung der motorischen Nervenfasern im Muskel kennen gelernt (s. S. 244). Man nennt diesen Fortsatz Neurit oder Nervenfasersfortsatz der Zelle. Die andern Fortsätze zeigen das gleiche Aussehen wie das Protoplasma der Zelle, verzweigen sich vielfach und bilden schliesslich ein Gewirre von feinsten Fasern. Man nennt sie deshalb Dendriten* oder Protoplasmaforsätze.

Der Neurit ist ein echter Achsencylinder und zeigt wie dieser häufig eine feine Längsstreifung, als wenn er aus einer grossen Zahl feinsten Fibrillen bestände. Zuweilen kann man diese Streifung, wie es Fig. 84 zeigt, bis an den Kern der Zelle hin verfolgen.

Aus alledem geht hervor, dass man das Nervensystem als aus einzelnen Stücken bestehend betrachten kann, deren jedes aus einer Zelle mit ihren Dendriten und dem aus der Zelle hervorgehenden Neuriten besteht. Bei den höhern Thieren reihen sich die Stücke, welche man als Neuronen bezeichnet, kettenförmig derart aneinander, dass jeder Neurit mit seinem Endbäumchen entweder an die Dendriten der Zelle eines neuen Neurons oder an das Endbäumchen eines andern Neuriten nahe herantritt. Man ist bisher nicht im Stande gewesen, eine unmittelbare Verbindung zwischen diesen Enden verschiedener Neuronen nachzuweisen, sei es, dass diese Verbindungen zu fein sind, um mit den uns zu Gebote stehenden Vergrösserungen und den zur Untersuchung verwendeten Färbemitteln sichtbar zu werden, sei es, dass wirklich keine Verschmelzung zwischen ihnen stattfindet. Aus den physiologischen Thatsachen geht aber hervor, dass die Erregung von einem Neuron auf ein folgendes überzugehen vermag, wenn auch in etwas anderer Weise, als dies bei der Fortpflanzung der Erregung innerhalb

* Von Dendron (griech.), Baum.

Fig. 84. Nervenzelle vom vordern Horn der grauen Substanz aus dem Rückenmark eines Kalbes.
a der Nervenfortsatz oder Achsenfortsatz; — *b* abgerissene Fortsätze. 800fach vergrößert. (M. Schultze.)



eines und desselben Neuriten geschieht, welche wir bisher allein untersucht haben.

4. Bei manchen niedern Thieren gelingt es, die Nervenzellen so abzutragen, dass die von ihnen ausgehenden Fasern unbeschädigt und ihre Functionen, wenigstens noch einige Tage, erhalten bleiben. Im Centralnervensystem der Wirbelthiere aber bilden Zellen, Nervenfasern und deren Verästelungen ein unentwirrbares Gemenge, in dem man durch mikroskopische Untersuchung nur schwierig den Verlauf und das Verhältniss der einzelnen Elemente zueinander festzustellen vermag. Noch ungünstiger sind die Bedingungen für den physiologischen Versuch. Trotzdem sind wir darauf angewiesen, uns hauptsächlich an diese höhern Thiere oder an die Erfahrungen an Menschen bei örtlichen Erkrankungen des Centralnervensystems zu halten, um über wesentliche Erscheinungen, welche vom Centralnervensystem ausgehen, etwas zu ermitteln.

Da wir die einzelnen Bestandtheile des Centralnervensystems nicht isoliren können, wol aber anzunehmen berechtigt sind, dass die in ihm vorkommenden Fasern dieselben Eigenschaften haben wie die Nervenfasern des peripherischen Systems, so versuchen wir festzustellen, durch welche Eigenschaften sich die Centralorgane von den peripherischen Nervenfasern unterscheiden. Wir nehmen an, dass diese Unterschiede durch das Vorhandensein der andersartigen Formelemente bedingt seien. Das können entweder die Nervenzellen sein, oder die Auflösungen der Nervenfasern in feinste Fibrillen, welche man besonders bei niedern Thieren in neuerer Zeit genauer untersucht und unter dem Namen *Neuropil** beschrieben hat. Wenn daher in den folgenden Auseinandersetzungen von den Eigenschaften der Nervenzellen etwas ausgesagt wird, so soll das nur mit dem Vorbehalt gelten, dass vielleicht die eine oder andere Eigenschaft auch ohne Mit-

* Von *Pilum* (lat.), Haar.

wirkung der Zellen durch das Neuropil allein vermittelt sein kann.

Von den auf diese Weise festgestellten Eigenschaften der Nervenzellen kommt eine ihr ganz unbestritten zu, das ist ihr trophischer Einfluss auf die von ihr entspringende Nervenfaser. Wo irgendeine Faser von ihrer Zelle getrennt wird, da degenerirt sie und geht zu Grunde. Wird eine Faser in einiger Entfernung von der Zelle durchschnitten, so degenerirt immer nur das Ende, welches von ihr abgetrennt ist, während das andere, noch mit der Zelle zusammenhängende Ende normal bleibt. Durchschneidet man einen gemischten Rückenmarksnerven, so degeneriren deshalb im peripherischen Ende sämtliche Fasern. Durchschneidet man aber die Wurzeln vor ihrer Vereinigung*, so degenerirt von den motorischen Fasern der vordern Wurzel das periphere Ende, weil die Zellen dieser Fasern im Rückenmark liegen, von den sensiblen Fasern der hintern Wurzel aber das centrale Ende, weil die Zellen dieser Fasern im Ganglion der hintern Wurzel liegen.

Von den Nervenfaseren wissen wir, dass sie reizbar sind, dass sie die in ihnen entstandene Erregung fortleiten und schliesslich auf das Endorgan übertragen können. Die Erregung kann in einer Nervenfaser niemals von selbst entstehen, sondern immer nur infolge eines von aussen einwirkenden Reizes, und kann von einer Nervenfaser niemals auf eine andere übergehen, sondern bleibt stets in der erregten Faser isolirt.

Wo aber Nervenzellen vorhanden sind, da gelten diese Gesetze nicht. Solange eine Nervenfaser von Gehirn und Rückenmark oder einem der peripherisch gelegenen Nervenzellenhaufen unversehrt zu ihrem Endorgan verläuft, sehen wir ohne nachweisbare äussere Veranlassung Erregungen entstehen und durch Vermittelung der Nerven auf Muskeln oder Drüsen wirken. Wo ferner die Neuronen verschiedener Nervenfaseren zusammenstossen, sehen wir, dass

* Vgl. die Anmerkung auf S. 264.

Erregungen, welche durch eine Nervenfasern zugeführt werden, auf andere Nervenfasern übertragen werden können. Drittens sehen wir, dass Erregungen, welche durch Nervenfasern dem Centralorgan zugeführt werden, dort einen Vorgang von besonderer Art hervorrufen, den wir Empfindung und Bewusstsein nennen. Viertens endlich kommt da, wo Nervenzellen vorhanden sind, noch die eigenthümliche Erscheinung vor, dass zugeleitete Erregungen entweder in ihrer Stärke oder in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge verändert, oder dass schon vorhandene Erregungen gänzlich unterdrückt werden können. Wir schreiben deshalb den Nervenzellen folgende vier Eigenschaften zu, welche den Nervenfasern selbst durchaus fehlen:

- 1) In ihnen kann die Erregung selbständig entstehen, d. h. ohne nachweisbaren äussern Reiz.
- 2) Sie können die Uebertragung der Erregung von einer Faser auf eine andere vermitteln.
- 3) Sie können eine ihnen zugeleitete Erregung aufnehmen und in bewusste Empfindung umsetzen.
- 4) Sie vermögen die Stärke und die zeitliche Aufeinanderfolge von Erregungen zu verändern (Modification der Erregung) oder schon vorhandene Erregungen zu unterdrücken (Hemmung).

Das eben Gesagte ist jedoch keineswegs so zu verstehen, dass alle Nervenzellen alle diese Fähigkeiten zugleich haben. Vielmehr scheint es, dass jede Nervenzelle nur eine oder nur einige von diesen Functionen versieht, ja, dass noch feinere Unterschiede zwischen ihnen vorkommen. So müssen z. B. diejenigen Nervenzellen, welche die Empfindung vermitteln, unter sich verschieden sein, da die Empfindungen selbst noch Unterschiede aufweisen, je nachdem sie auf verschiedene Nervenzellen einwirken. Bewusste Empfindungen

kommen bei den höhern Thieren nur im Gehirn zu Stande. Wenn die verschiedenen Theile des Gehirns einzeln entfernt werden oder erkranken, dann fehlen einzelne Arten von Empfindungen, während andere ungestört bleiben. Wenn das ganze Gehirn entfernt wird, so genügen die Nervenzellen des Rückenmarks allein, um die Erscheinungen der Uebertragung der Erregung von einer Nervenfaser auf die andere in ausgedehntester Weise zu vermitteln. Wiederum gibt es bestimmte Hirngebiete, welche allein im Stande sind, in sich selbständige Erregungen zu erzeugen, und gewisse Anhäufungen von Nervenzellen, welche ausserhalb der eigentlichen nervösen Centralorgane liegen, haben dieselbe Fähigkeit. Bei den mannichfaltigen Formen, welche die Nervenzellen zeigen, kommt es vor, dass die Zellen gewisser Regionen, an denen nur bestimmte Fähigkeiten nachweisbar sind, in ihren Formen untereinander übereinstimmen und von denen anderer Gegenden, denen andere Fähigkeiten zukommen, abweichen. Doch ist es bisher nicht gelungen, so charakteristische Unterschiede der Formen und so bestimmte Beziehungen zwischen Form und Function der Nervenzellen aufzufinden, dass man aus der Form einer Zelle auf ihre Function einen bindenden Schluss ziehen könnte. Wir sind vielmehr darauf angewiesen, durch Experimente am Thier und Erfahrungen am Krankenbett Schritt für Schritt zu ermitteln, welche Functionen den Zellen eines bestimmten Gebietes zukommen. Bei dem verwickelten, durchaus noch nicht vollständig erforschten Bau der nervösen Centralorgane kann es nicht wundernehmen, dass diese Aufgabe noch durchaus nicht vollständig gelöst ist. Da wir in diesem Werke nicht von der Physiologie der einzelnen Theile des Nervensystems handeln wollen, sondern uns nur mit den allgemeinen Eigenschaften der Elemente, aus denen das Nervensystem zusammengesetzt ist, zu beschäftigen haben, so können wir auf Einzelheiten nicht eingehen, sondern es kommt uns nur darauf an, festzustellen, welcher Leistungen die

Nervenzellen überhaupt fähig sind, und die Thatsache gebührend hervorzuheben, dass jede einzelne Nervenzelle wahrscheinlich immer nur für eine, oder einige dieser Leistungen befähigt ist.

5. Die selbständige Entstehung von Erregungen tritt entweder willkürlich oder unwillkürlich auf. Die Bewegungen, welche wir willkürliche nennen, sind von einem Vorgang in unserm Bewusstsein begleitet, welcher in uns die Vorstellung hervorruft, dass wir die Erregung durch eine innere Ursache, die wir Willen nennen, veranlasst haben. Diese Fähigkeit scheint nur bestimmten Zellen unsers Grosshirns zuzukommen. Wir können nicht alle Muskeln willkürlich zusammenziehen; manche Muskeln, besonders die glatten, folgen unserm Willen nicht, sondern contrahiren sich nur auf Veranlassungen hin, welche nicht mit jenem Bewusstseinsvorgang, den wir Wille nennen, verbunden sind. Zuweilen ist die mangelnde Fähigkeit zur willkürlichen Zusammenziehung gewisser Muskeln nur einem Mangel an Uebung zuzuschreiben, wie wir daraus sehen, dass manche Menschen ihre Kopfhaut oder die Ohrmuschel willkürlich zu bewegen im Stande sind, was den meisten Menschen gar nicht oder doch nur in sehr beschränktem Grade gelingt. Ebenso ist es Sache der Uebung, wie weit der Wille eine beschränkte Contraction einzelner Muskeln oder Theile eines Muskels bewirken kann.* Anfängern im Klavierspiel fällt es schwer, einzelne Finger unabhängig von andern zu bewegen, was sie durch Uebung bald erlernen. Wenn bei einer von uns beabsichtigten Muskelcontraction eine andere, unbeabsichtigte, gleichzeitig miterfolgt, so nennen

* Der „Wille“ bezieht sich immer nur auf die äussere Wirkung, welche durch die Muskelcontraction hervorgebracht wird, Ausstreckung des Arms, Ergreifen eines Gegenstandes u. dgl. Welche Muskeln und in welcher Reihenfolge dabei contrahirt werden, bleibt ja den allermeisten Menschen vollkommen unbekannt.

wir das eine Mitbewegung. Solche Mitbewegungen treten zuweilen krankhaft auf. Stotterer z. B. zucken, wenn sie sprechen wollen, mit den Gesichtsmuskeln oder gar mit den Armen. Es soll auch beobachtet worden sein, dass bei Lähmungen nach Hirnblutungen die willkürlich nicht möglichen Bewegungen der gelähmten Glieder als Mitbewegungen unwillkürlich auftraten. Andere Mitbewegungen sind aber in der Organisation unsers Nervensystems bedingt; so tritt z. B. bei der Richtung der Augen nach innen zugleich eine Verengerung der Pupillen und eine Zusammenziehung der Accommodationsmuskeln auf, durch welche die Augen für das Sehen in der Nähe befähigt werden. Man hat die Mitbewegungen als einen Fall der Uebertragung der Erregung von einer Nervenfasern auf eine andere betrachten wollen; wie mir jedoch scheint, mit Unrecht. Denn es ist durch nichts bewiesen, dass die Erregung zuerst in einer Faser entstanden ist, und dann erst auf andere Fasern übergang, sondern es ist einfacher anzunehmen, dass die Nervenfasern, von denen die betreffenden Muskeln versorgt werden, gleichzeitig von ihren Centren aus die Erregungen zugeleitet erhalten.

Auf die Frage, wie die willkürliche Erregung der Nervenzellen zu Stande kommt, muss die Physiologie die Antwort schuldig bleiben. Ob es überhaupt eine rein willkürliche Erregung gibt in dem Sinne, dass ohne alle Anregung von aussen das Gehirn die Erregung erzeugt, muss unentschieden bleiben. Sicher ist, dass in vielen Fällen eine Handlung als eine willkürliche erscheint, welche sich bei genauerer Zergliederung des Vorgangs als die Folge äusserer Einwirkungen herausstellt. Aber der physiologische Vorgang, durch welchen (mit oder ohne jene äusseren Einwirkungen) in den Nervenzellen die Erregung entsteht, welche dann durch die Nervenfasern zu den Muskeln geleitet wird, ist uns bislang vollkommen dunkel. Wenn man sagt, dass es ein chemischer Process oder eine Molekularbewegung der materiellen Theilchen der Nervenzelle sei, so ist damit

nichts erklärt, sondern nur die Ueberzeugung ausgedrückt, dass es kein übernatürliches Phänomen, sondern ein materieller, in den Nervenzellen ablaufender Process sei, analog dem Erregungsvorgang in den peripherischen Nerven. Ueber das Wesen der Vorgänge, welche wir Bewusstsein nennen, vermag der Physiologe überhaupt nichts auszusagen. Er muss die Erörterung dem Philosophen überlassen.*

Unwillkürliche Bewegungen treten theils in unregelmässiger Weise als Zuckungen, Krämpfe, theils in regelmässiger Weise auf, wie die Athembewegungen, Herzbewegungen, Zusammenziehungen der Gefässmuskulatur, der Darmmuskeln u. dgl. Letztere, welche während des ganzen Lebens mehr oder weniger gleichmässig stattfinden und grösstentheils für das normale Bestehen der Lebenserscheinungen von einschneidender Wichtigkeit sind, wurden natürlich vorzugsweise eingehender Untersuchung unterworfen. Man bezeichnet sie als automatische Bewegungen, d. h. also als solche, welche scheinbar ohne alle Veranlassung ganz von selbst stattfinden. Nichtsdestoweniger ist es gerade hier gelungen, die Bedingungen, von denen die Erregung der betreffenden Nervenzellen abhängt, bis zu einem gewissen Grade sicher festzustellen.

Man kann die automatischen Bewegungen eintheilen in rhythmische, bei welchen Zusammenziehung und Erschlaffung der betreffenden Muskeln in regelmässiger Weise abwechseln (Athembewegungen, Herzbewegungen), in tonische, bei denen die Zusammenziehungen mehr gleich-

* E. du Bois-Reymond hat diese Frage in seiner Rede auf der Naturforscherversammlung in Leipzig weiter erörtert: Ueber die Grenzen des Naturerkennens (Leipzig 1872). Einige neuere Naturphilosophen scheinen die Schwierigkeit damit umgehen zu wollen, dass sie in Anlehnung an ältere philosophische Theorien allen Molekeln Willen, Empfindung und Bewusstsein zuschreiben; doch scheint mir damit nichts gewonnen zu sein.

mässig anhalten, wenn auch in der Stärke der Zusammenziehung Schwankungen vorkommen (Zusammenziehung der Gefäßmuskeln, der Regenbogenhaut des Auges) und in unregelmässige (peristaltische Bewegung der Därme). Unsere Kenntniss der automatischen Bewegungen knüpft hauptsächlich an die Athembewegungen an, aber die dort gewonnenen Anschauungen lassen sich auf die übrigen anwenden. Es wird daher genügen, die Athembewegungen hier zu besprechen.

Unmittelbar nach der Geburt beginnt der erste Athemzug, und diese Bewegungen dauern während des ganzen Lebens fort. Bei den höhern Thieren (Säugethieren und Vögeln) sind sie zur Unterhaltung des Lebens unbedingt erforderlich, denn ohne sie wird dem Blute nicht genug Sauerstoff zugeführt, um alle Lebensprocesse zu unterhalten. Wenn aus irgendeinem Grunde das Organ, von welchem die Erregung der Athemmuskeln ausgeht, nicht hinreichend ernährt wird oder sonst in seinem Bestand leidet, so hören die Athembewegungen auf, und das Leben ist bedroht. Dieses Organ ist an einer beschränkten Stelle im verlängerten Mark, am Boden der sogenannten Rautengrube gelegen, aus einem Haufen von Nervenzellen gebildet. In diesem entstehen die Erregungen und werden durch die Nerven den Athemmuskeln zugeführt. Wir nennen es das Athemcentrum, auch wol Lebensknoten (*nœud vital* der Franzosen), wegen seiner Wichtigkeit für das Leben. Jene Stelle ist es, welche der Matador im Stiergefecht mit geschicktem Degen treffen muss, um das wüthend gemachte Thier sofort zu tödten. Wird dieselbe durch eine Verrenkung zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel zerquetscht, so hat dies augenblicklichen Tod zur Folge. Was veranlasst nun die Nervenzellen dieses Athemcentrums zu ihrer unablässigen Thätigkeit? Es ist nachgewiesen worden, dass die Ursache in der Beschaffenheit des Blutes liegt. Wenn das Blut ganz vollständig mit Sauerstoff gesättigt ist,

dann stellt das Athemcentrum seine Thätigkeit ein.* Wenn das Blut sauerstoffärmer wird, werden die Athembewegungen stärker.

Weit entfernt also, ganz von selbst und ohne äussern Anlass thätig sein zu müssen, werden die Nervenzellen des Athemcentrums durch einen nachweisbaren Einfluss zu ihrer Thätigkeit veranlasst. Sie sind nur viel empfindlicher wie die Nervenfasern, sodass sie schon durch kleine Aenderungen im Gasgehalt des sie umspülenden Blutes beeinflusst werden. Aehnlich verhalten sich auch andere automatische Nervenzellen. Nur kommen zwischen ihnen Unterschiede in der Empfindlichkeit vor, sodass einige schon bei dem durchschnittlichen Sauerstoffgehalt des Blutes erregt werden, andere erst bei geringeren Graden, wie sie im Leben nur zuweilen vorkommen.

Es würde zu weit führen, die hier kurz vorgetragene Lehre auch für die andern automatischen Bewegungsvorgänge im einzelnen durchzuführen. Es möge die Bemerkung genügen, dass eine ähnliche Vorstellung von dem Zustandekommen der Darm- und Herzbewegungen nahe liegt, dass aber ein experimenteller Beweis für ihre Richtigkeit bisher nicht geliefert werden konnte. Beim Herzen und bei dem Darm liegen die Nervenzellen, von denen die automatische Wirkung ausgeht, innerhalb der betreffenden Organe selbst. Deshalb können diese Organe

* Man kann jederzeit leicht an sich selbst einen Versuch anstellen, welcher dies beweist. Man achte eine Zeit lang auf seine Athembewegungen und merke sich ihre Tiefe und Häufigkeit. Dann athme man acht bis zehn mal hintereinander recht tief und langsam ein und aus. Man bringt dadurch sehr viel mehr Luft in die Lungen, als bei gewöhnlicher Athmung, und das Blut kann sich deshalb mit Sauerstoff sättigen. Wenn man aufhört, willkürlich zu athmen, so wird man finden, dass 20 Secunden und mehr verfliessen, ehe wieder ein Athemzug kommt, so lange nämlich, als der in Vorrath eingenommene Sauerstoff vorhält. Dann erst beginnen die Athemzüge, erst ganz schwach, dann immer stärker werdend, bis die frühere regelmässige Athmung wiederhergestellt ist.

noch Bewegungen zeigen, wenn Gehirn und Rückenmark zerstört oder die Organe aus dem Körper ausgeschnitten sind.*

6. Die durch Nervenzellen vermittelte Uebertragung einer Erregung von einer Nervenfasern auf eine andere tritt am klarsten hervor bei den sogenannten Reflexen. Unter Reflex versteht man den Uebergang einer Erregung, welche durch eine sensible Faser den Nervenzellen zugeleitet worden ist, auf eine centrifugale Faser, durch welche sie wieder aus dem Centrum zurückgeleitet (gleichsam an demselben wie ein Lichtstrahl an einem Spiegel reflectirt) wird und an einer andern Stelle zur Erscheinung kommt. Der Reflex kann entweder auf motorische Fasern erfolgen, dann spricht man von einer Reflexbewegung, oder auf secretorische oder Hemmungsfasern. Der erstere Fall ist der häufigere und bekanntere. Als Beispiel einer solchen Reflexbewegung führe ich an den Schluss der Augenlider bei Reizung der Gefühlsnerven des Auges, das Niesen bei Reizung der Nasenschleimhaut, das Husten bei Reizung der Schleimhaut der Athmungsorgane. Ueberall, wo die Endbäumchen sensibler Fasern mit den Ursprungszellen motorischer Nerven zusammenhängen, können Reflexbewegungen zu Stande kommen. Sehr schön kann man sie an geköpften kaltblütigen Wirbelthieren, z. B. Fröschen, beobachten. Kneipt man bei einem solchen eine Zehe, so wird das Bein angezogen. Die Reflexbewegungen werden hier durch die Nervenzellen des Rückenmarks vermittelt; die Entfernung des Gehirns wirkt begünstigend, abgesehen davon, dass die Einmischung willkürlicher Bewegungen ausgeschlossen wird.**

* Von manchen Physiologen wird angenommen, dass die Nervenzellen an dem Zustandekommen der Herzbewegungen nicht betheilig sind. Ich kann jedoch auf die Erörterungen dieser Frage hier nicht eingehen.

** S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 12.

Dass die Nervenzellen bei diesem Vorgang eine Rolle spielen, müssen wir (bei den Wirbelthieren) daraus schliessen, dass die motorischen Fasern stets von Zellen ausgehen. Dass es sich also nicht einfach um einen unmittelbaren Uebergang der Erregung von einer sensiblen Nervenfasern auf eine daneben liegende motorische Nervenfasern handelt, ist unzweifelhaft. Bei den Ganglien niederer Thiere aber besteht ein Zusammenhang zwischen sensiblen und motorischen Nervenfasern durch feine Zerfaserungen beider Arten von Fasern, welche innerhalb der Ganglien, im sogenannten Neuropil in Verbindung treten, während die Zellen am äussern Umfang des Ganglions liegen. Hier kommen nach den Untersuchungen von Bethe an Krebsen Reflexe noch zu Stande, nachdem die Zellen selbst abgetrennt worden sind.

Es kommt auch vor, dass die Erregung von einer sensiblen Leitungsbahn auf eine andere sensible übergeht. Die sensiblen Neuronen enden im Rückenmark mit Endbäumchen, an welchen neue Neuronen die Leitungsbahn zu den Stellen des Gehirns, in welchen die bewusste Empfindung zu Stande kommt, fortsetzen. Ist die Erregung aber stark, so kann die Fortpflanzung nicht nur auf dieser Hauptbahn erfolgen, sondern auch auf andere Bahnen übergehen, da die Endbäumchen unter sich und mit den Dendriten der Zellen vielfach zusammenhängen. So kann es kommen, dass neben der Empfindung, welche der gereizten Nervenfasern entspricht, noch andere zum Bewusstsein kommen, welche scheinbar durch andere Nerven veranlasst sind. Man nennt diese Erscheinung Mitempfindung oder spricht auch von einer Ausstrahlung oder Irradiation des sensiblen Reizes, weil die Erregung von dem einen unmittelbar getroffenen Punkte aus sich in einem gewissen Bezirke auszubreiten scheint.

7. Diese Erscheinung wird noch klarer werden, wenn wir uns die Bedingungen zum Zustandekommen bewusster

Empfindungen überhaupt und der Vorstellungen, die sich an sie knüpfen, näher untersuchen. Damit solche bewusste Empfindungen entstehen, ist es bei den höhern Thieren und insbesondere beim Menschen unbedingt nothwendig, dass die Erregungen bis zum Grosshirn gelangen. Ob etwa bei niedern Wirbelthieren auch andere Theile des Gehirns oder das Rückenmark fähig seien, bewusste Empfindungen zu vermitteln, ist zweifelhaft, jedenfalls nicht bewiesen.* Wenn die Erregungen ins Gehirn gelangen, so entstehen nicht blos Gefühle, sondern auch Vorstellungen über die Art der Erregung, ihre Ursache und den Ort ihrer Einwirkung. Wenn die Aufmerksamkeit nach einer andern Richtung sehr in Anspruch genommen ist, oder im Schlaf kann es vorkommen, dass die Reizung nicht zu einer bewussten Empfindung führt. Sie kann dann eine Reflexbewegung hervorrufen. Die Entstehung bewusster Vorstellungen halten wir für eine Thätigkeit

* Der Streit über die sogenannte Rückenmarksseele, d. h. die Frage, ob auch in den Nervenzellen des Rückenmarks bewusste (mehr oder weniger klare) Vorstellungen zu Stande kommen, wurde eine Zeit lang sehr lebhaft geführt, ruht aber jetzt ganz. Meiner Ueberzeugung nach ist die Fragestellung eine unwissenschaftliche, weil die Frage mit den Hilfsmitteln der Untersuchung, die uns zu Gebote stehen, nicht zu lösen ist. Ueber unsere eigenen Empfindungen und Vorstellungen gibt uns unser Bewusstsein Aufschluss, über diejenigen anderer erhalten wir Aufklärung durch die Sprache. Wo diese fehlt, ist das Urtheil unsicher. Wir dürfen wohl annehmen, dass ein Hund Schmerz empfindet, wenn er bei Kneipen seines Schwanzes schreit und zu entfliehen sucht. Aber wie es schon schwierig ist, aus dem Benehmen eines Menschen auf seine Gefühle schliessen zu wollen, so ist es sicher noch viel schwieriger, die Bewegungen eines hirnlosen Thieres zu deuten. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn zwei Beobachter aus denselben Thatsachen ganz verschiedene Folgerungen ziehen, der eine sie für einfache Reflexe erklärt, der andere der Meinung ist, dass ein solches Benehmen unter solchen Umständen nur durch bewusste Empfindungen und Vorstellungen zu erklären sei. Je niedriger die Entwicklungsstufe des Thieres ist, desto unsicherer ist die Deutung.

von Nervenzellen der grauen Hirnrinde, auf Grund von Erfahrungen bei Erkrankungen der Hirnrinde, bei denen die Bewusstseinsvorgänge fehlen.

Die durch verschiedene Nerven zugeleiteten Erregungen wirken nicht in gleicher Weise auf unser Gehirn. Die von den einzelnen Sinnesorganen zum Gehirn gelangenden Nerven erwecken Vorstellungen von verschiedenen Sinnesempfindungen und innerhalb eines und desselben Sinnes können auch noch Unterarten, wie die Farben im Bereich der Lichtempfindungen, die verschiedenen Tonhöhen im Bereich der Schallempfindungen u. s. w. unterschieden werden. Da die Nervenfasern, welche die verschiedenen Empfindungen vermitteln, sich nicht voneinander unterscheiden, so vermuthen wir, dass der Grund der verschiedenen Empfindungen in den Nervenzellen gelegen sei. Wie wir angenommen haben, dass motorische Nervenzellen sich von empfindenden unterscheiden, so nehmen wir noch weiter an, dass unter den empfindenden Nervenzellen einzelne sind, deren Erregung immer die Vorstellung von Licht, andere wieder, deren Erregung immer nur die Vorstellung von Schall, wieder andere, deren Erregung immer nur die Vorstellung eines Geschmacks hervorruft u. s. f.* Mit dieser Annahme ist es auch im Einklang, dass es auf die äussere Ursache, welche eine Erregung irgendeiner Nervenfaser bewirkt, ganz und gar nicht ankommt, sondern dass jede Erregung einer bestimmten Nervenfaser immer eine bestimmte Empfindung zur Folge hat. So können wir den Sehnerven mechanisch oder elektrisch reizen und erhalten dadurch eine Lichtempfindung, mechanische oder elektrische Reizung des Hörnerven bewirkt Hörempfindungen, elektrische Reizung der Geschmacksnerven bewirkt Geschmacksempfindungen.

* Das wird auch durch die Erfahrungen der Hirnphysiologie und Pathologie bestätigt, aus denen hervorgeht, dass die Nervenzellen, durch deren Erregung die verschiedenen Arten von Empfindungen zu Stande kommen, an verschiedenen Stellen der Grosshirnrinde gelegen sind.

Es kommt auch vor, dass die erregende Ursache im Gehirn selbst ihren Sitz hat und die Nervenzellen unmittelbar erregt; die Empfindungen, welche dadurch hervorgerufen werden, sind von denen nicht zu unterscheiden, welche durch Vermittelung der Nerven zu Stande kommen. So entstehen die subjectiven Empfindungen, Hallucinationen u. dgl.

Wo auch immer die Erregung stattfinden möge, in den Nervenzellen selbst oder irgendwo im Verlauf der zu den Zellen hinführenden Nerven, das Bewusstsein bezieht die Empfindung immer auf eine ausserhalb vorhandene Erregungsursache. Wird der Sehnerv gedrückt, so glaubt man einen Lichtschein ausserhalb des Körpers zu sehen, wird ein Gefühlsnerv irgendwo in seinem Verlauf gereizt (z. B. der Elnbogennerv in der Knochenfurche am Elnbogenbein), so fühlt man etwas in den Ausbreitungen des Nerven in der Haut (in unserm Beispiel an den beiden letzten Fingern und am äussern Rande des Handtellers). In unserer Vorstellung wird also jede zum Bewusstsein kommende Empfindung immer nach aussen projicirt, nämlich dahin, wo in der Regel die Ursache der Erregung zu sein pflegt. Dieses sogenannte Gesetz der excentrischen Empfindungen findet eine ungezwungene Erklärung in der Annahme, dass die Vorstellung von dem Ort der einwirkenden Ursache eine durch die Erfahrung erworbene sei. Man sieht leicht ein, dass dies eine nothwendige Folge der von uns angenommenen Eigenschaften der Nervenzellen ist. Wenn eine bestimmte Nervenzelle erregt wird, muss immer dieselbe Empfindung und dieselbe Vorstellung entstehen. Ebenso wenig wie es einen Unterschied für einen Muskel macht, ob die ihm durch einen motorischen Nerven zugeleitete Erregung von einer höhern oder tiefern Stelle des Nerven herkommt, und ob der Nerv mechanisch, elektrisch oder durch den Willen erregt worden ist, ebenso wenig kann der Vorgang in der Nervenzelle abhängen von dem Ort und der Art der Erregung. Wenn

die Umstände, unter denen die Erregung zu Stande kam, von den gewöhnlichen abweichen, so entsteht daher eine sogenannte Sinnestäuschung, d. h. ein falsches Urtheil auf Grund einer an sich ganz klaren und richtigen Empfindung.

8. Die letzte der von uns den Nervenzellen zugeschriebenen Fähigkeiten, die Modification der Erregung, insbesondere die Hemmung einer Bewegung, sind in ihrem Wesen noch sehr dunkel. Wir kennen die Thatsache der Hemmung bisher hauptsächlich bei den automatischen Bewegungen, doch kommt auch eine Hemmung von Reflexen vor, wie schon daraus gefolgert werden kann, dass durch Nerventhätigkeit, besonders vom Gehirn aus, das Entstehen von Reflexen erschwert wird. Wie von den automatischen Bewegungen die Athembewegungen die am besten bekannten sind, so knüpfen auch die gangbaren Vorstellungen über die Hemmungsnerven an sie an. Man kann die Athembewegungen aufheben oder hemmen, trotz des Vorhandenseins aller sonstigen Bedingungen, wenn man gewisse Nervenfasern reizt, welche von der Schleimhaut der Luftwege zu diesem Athemcentrum hinziehen. Bei den zum Herzen gehenden Hemmungsnerven ist es unsicher, ob sie zu den Muskeln des Herzens oder zu den im Herzen gelegenen Nervenzellen gehen, ein Zweifel, welcher bei den Hemmungsnerven der Athmung wegen der anatomischen Anordnung fortfällt. Man hätte von den Hemmungsfasern des Herzens annehmen können, dass sie auf irgendeine Weise die Muskeln unfähig machen, sich zu contrahiren; bei den Hemmungsnerven für die Athmung kann man solche Annahme sofort von der Hand weisen, da sie mit den Athemmuskeln in gar keine Berührung kommen. Es bleibt also nur die Erklärung übrig, dass die Hemmungsnerven auf die Nervenzellen wirken, in denen die Erregung entsteht, sei es, dass sie die Erregung überhaupt nicht zu Stande kommen lassen, oder dass sie verhindern,

dass die Erregung von den Nervenzellen, in welchen sie entsteht, zu den betreffenden motorischen Nervenfasern gelangt. Aus mancherlei Gründen ist dieser letzten Vorstellung der Vorzug zu geben.

Wir kennen Hemmungsnerven fast für alle automatischen Apparate und für alle passt die eben angedeutete Erklärung. Dieselbe kann auch ohne weiteres auf die Hemmung von Reflexen übertragen werden. Unsere Kenntniss der hierher gehörigen Thatsachen ist aber bisher noch keineswegs vollständig und ein abschliessendes Urtheil über den Gegenstand deshalb zur Zeit noch unmöglich.

Dass auch die entgegengesetzte Einwirkung, nämlich eine Erleichterung des Ueberganges der Erregung von den Nervenzellen, in denen sie entsteht, zu den peripherischen Nervenbahnen, vorzukommen scheint, sei kurz erwähnt.

Werden Nerven gereizt, deren Fasern nur durch Vermittelung von Nervenzellen auf die Muskeln einwirken können, so beobachtet man nicht selten bei vollkommen gleichmässiger Reizung, dass statt einer gleichmässigen tetanischen Zusammenziehung der betreffenden Muskeln eine rhythmische oder auch eine unregelmässige Bewegung entsteht. Umgekehrt kann es vorkommen, dass einzelne Reize, welche in solcher Zeitfolge nacheinander einwirken, dass sie bei motorischen Nerven einzelne, getrennte Zuckungen hervorrufen, beim Durchgang durch zellenhaltige Organe so modificirt werden, dass sie einander verstärken, dass eine stetige Zusammenziehung oder rhythmische Bewegungen von ganz andern Zeitverhältnissen als die der Reizung die Folge sind.

9. Aus diesen Erörterungen geht hervor, dass es gerechtfertigt ist, alle Nervenfasern für gleichartig zu halten und dass die verschiedenen Arten ihrer Wirkung auf ihre Verbindung mit verschiedenartigen Nervenzellen zurückgeführt werden können. Dieser Auffassung scheint es

zu widersprechen, dass die verschiedenen Sinnesnerven durch ganz verschiedene Einflüsse erregt werden und zwar jeder von ihnen nur durch ganz bestimmte, der Sehnerv durch Licht, der Hörnerv nur durch Schall u. s. w. Untersuchen wir aber die Sache genauer, so zeigt sich, dass der Sehnerv durch Licht gar nicht erregt werden kann. Selbst das stärkste Sonnenlicht wirkt nicht auf ihn. Gegen Licht empfindlich ist nicht der Nerv, sondern ein besonderer Aufnahmeapparat in der Netzhaut des Auges, mit welchem der Sehnerv in Verbindung steht. Und ganz das Gleiche gilt von allen andern Sinnesnerven, jeder ist an seinem peripheren Ende mit einem besonderen Aufnahmeapparat versehen, welcher durch bestimmte Einwirkungen erregt werden kann und die Erregung dann auf den Nerven überträgt. Von dem Bau dieser Endapparate hängt es ab, welche Einwirkungen auf sie erregend wirken oder nicht. Einmal in den Nerven eingetreten ist die Erregung immer ein und dieselbe. Dass sie dann verschiedene Empfindungen in uns hervorruft, hängt also von den Eigenschaften der Nervenzellen ab, in denen die Nervenfasern enden. Wenn wir uns vorstellen, dass der Hörnerv und der Sehnerv eines Menschen durchschnitten und das peripherische Ende des Hörnerven mit dem centralen Ende des Sehnerven, und umgekehrt das periphere Ende des Sehnerven mit dem centralen Ende des Hörnerven verheilt wären, so würden die Klänge eines Orchesters in uns die Empfindung von Licht und Farben und der Anblick eines farbenreichen Bildes in uns die Empfindung von Schalleindrücken hervorrufen. Die Empfindungen, welche wir durch äussere Eindrücke erhalten, sind also nicht abhängig von der Natur dieser Eindrücke, sondern von der Natur unserer Nervenzellen. Wir empfinden nicht, was auf unsern Körper einwirkt, sondern nur, was in unserm Gehirn vorgeht.

Dieser Auffassung könnte man den Einwand entgegenstellen, dass unsere Empfindungen und die äussern Vor-

gänge, durch welche sie hervorgerufen werden, untereinander übereinstimmen, dass das Licht Lichtempfindungen, der Schall Schallempfindungen hervorruft und so fort. Aber diese Uebereinstimmung ist gar nicht vorhanden. Der Schein einer solchen wird nur durch den Gebrauch derselben Bezeichnung für zwei Vorgänge, die gar nichts Gemeinsames haben, vorgetäuscht. Der Vorgang der Lichtempfindung hat mit dem physikalischen Vorgang der Aetherschwingungen, welche ihn hervorgerufen, keine Aehnlichkeit. Das geht schon daraus hervor, dass dieselben Aetherschwingungen, wenn sie unsere Haut treffen, in uns eine ganz andere Empfindung hervorgerufen, nämlich die der Wärme. Die Schwingungen einer Stimmgabel können unsere Hautnerven erregen und werden dann gefühlt, sie können unsere Hörnerven erregen und werden dann gehört, sie können unter Umständen auch gesehen werden. Die Schwingungen der Stimmgabel sind immer dieselben und haben mit keiner der Empfindungen, die sie hervorrufen können, etwas gemein. Wenn wir den physikalischen Vorgang der Aetherschwingungen einmal Licht nennen und ein andermal Wärme, so belehrt uns doch ein genaueres Studium der Physik, dass es derselbe Vorgang ist. Die gewöhnliche Einteilung der physikalischen Vorgänge in Schall, Licht, Wärme u. s. w. ist eine irrationelle, indem sie für diese Vorgänge ein zufälliges Moment, nämlich die Art, wie sie auf den mit verschiedenen Empfindungen begabten Menschen wirken, hervorhebt, für andere Vorgänge aber, z. B. die magnetischen, elektrischen, ganz andere Einteilungsmerkmale zu Grunde legt.* Die wissenschaftliche Erforschung der physikalischen Vorgänge einerseits und der physiologischen Vorgänge der Empfindungen

* Für diese Arten von physikalischen Vorgängen haben wir kein direct erregbares Aufnahmeorgan; dieselben werden uns erst auf Umwegen bekannt, indem sie sichtbare oder fühlbare Bewegungen veranlassen. Theoretisch lässt sich nach-

andererseits deckt den Irrthum auf, der um so tiefer wurzelt, als die Sprache für die verschiedenartigen Vorgänge dieselben Worte gebraucht und so die Unterscheidung erschwert hat.

Aber die Sprache ist nur der Ausdruck der menschlichen Auffassung von den Dingen, und die Auffassung von der innern Zusammengehörigkeit des Lichts und der Lichtempfindung, des Schalls und der Schallempfindung u. s. w. galt bis in die neueste Zeit hinein als eine unumstößliche Wahrheit. Goethe* hat derselben Ausdruck verliehen in den Versen:

Wär' nicht das Auge sonnenhaft,
Die Sonne könnt' es nie erblicken;
Läg' nicht in uns des Gottes eigne Kraft,
Wie könnt' uns Göttliches entzücken!

In ganz ähnlicher Weise spricht sich Plato in seinem Gespräch „Timaios“ aus. Dagegen hatte Aristoteles schon ganz richtige Vorstellungen über die Sache. Aber erst seit den bahnbrechenden Untersuchungen von Johannes Müller sind diese Vorstellungen wissenschaftlich begründet und mit den Thatsachen in allen Einzelheiten in Uebereinstimmung gebracht, zur Grundlage unserer jetzigen Sinnesphysiologie und Psychologie geworden.

Da es durch den Bau des Aufnahmeapparats bedingt ist, dass auf jeden Sinnesnerv entweder nur eine oder doch vorzugsweise eine Art von äussern Vorgängen einwirken kann, so hat man diese den adäquaten Reiz für den Sinnesnerven genannt. Der Ausdruck ist oft fälschlich dahin verstanden worden, dass der Reiz eine

weisen, dass elektrische, magnetische und Lichterscheinungen auf den gleichen Vorgängen beruhen, auf Schwingungen des sogenannten Aethers. Unser Auge ist aber nur für einen Theil dieser Schwingungen, deren Schwingungszahlen nicht über und nicht unter einer gewissen Grenze liegen, empfindlich.

* Zahme Xenien (Cotta'sche Ausgabe in 30 Bänden), III, 70.

innere Verwandtschaft zu der durch ihn veranlassten Empfindung habe. Er ist aber unverfänglich, wenn wir damit nur den Begriff eines Reizes verbinden, welcher auf die Endorgane des betreffenden Nerven zu wirken vorzugsweise im Stande ist.

Dass jeder Sinnesnerv, wenn er erregt wird, in uns eine ganz bestimmte Art von Empfindung hervorruft, nannte Johannes Müller die *specifische Energie* dieses Nerven. Nach unserer Auffassung sollte man eher von *specifischen Energien* der Nervenzellen sprechen. Sie allein sind im Stande, uns verschiedene Arten von Empfindungen zu vermitteln. Wären alle empfindenden Nervenzellen einander gleich, so könnten zwar durch die Einwirkungen der Aussenwelt auf unsere Sinnesorgane Empfindungen in uns hervorgerufen werden, aber immer nur von ein und derselben Art. Höchstens in der Stärke dieser einen unbestimmten Empfindung könnten Unterschiede wahrgenommen werden. Es mag Thiere geben, die nur einer solchen einzigen unbestimmten Empfindung fähig sind, weil ihre Nervenzellen alle untereinander gleich sind, sich noch nicht differenzirt haben. Solche Thiere werden wol zu einer Vorstellung von der Aussenwelt im Gegensatz zu ihrem eigenen Körper, also zur Entwicklung eines Selbstbewusstseins gelangen können, nicht aber zu einer Erkenntniss der Vorgänge in der Aussenwelt. Zur Entwicklung dieser Erkenntniss wirkt bei uns in hohem Grade die Vergleichung der durch die verschiedenen Sinnesorgane vermittelten verschiedenen Eindrücke. Ein Körper stellt sich unserm Auge mit einer gewissen räumlichen Ausdehnung, Farbe u. s. w. dar. Durch Betasten können wir von der erstern gleichfalls Vorstellungen empfangen. Liegt er ausserhalb des Bereichs unserer Hände, so können wir durch Annäherung finden, wie die scheinbare Grösse des Körpers, so wie sie das Auge uns erscheinen lässt, mit der Annäherung zunimmt. Solche und viele tausend andere, seit frühester Jugend gemachte Erfahrungen haben uns allmählich dahin geführt, dass

wir aus einigen wenigen Empfindungen, durch Combination derselben mit den Erinnerungen an früher gehabte Empfindungen, Vorstellungen über die Beschaffenheit der Körper bilden. Es laufen dabei viele, unbewusst sich vollziehende Schlussfolgerungen mit unter, sodass, was wir als unmittelbar empfunden betrachten, eigentlich eine verwickelte Kette von Schlussfolgerungen ist. Wir glauben z. B. einen Menschen in einer bestimmten Entfernung zu sehen; eigentlich empfinden wir nur eine Anzahl von Erregungen, welche das Bild eines Menschen auf unserer Netzhaut in einer bestimmten Grösse verursacht. Wir kennen die durchschnittliche Grösse eines Menschen, wissen, dass die scheinbare Grösse mit der Entfernung abnimmt; ausserdem empfinden wir den Grad von Zusammenziehung unserer Augenmuskeln, welcher zur Richtung unserer Augenachsen auf den Gegenstand und zur Einrichtung unsers Auges für die betreffende Entfernung nothwendig ist. Aus alledem setzt sich ein Urtheil zusammen, welches wir fälschlich für eine unmittelbare Empfindung halten.

10. Wir haben schon früher (Kap. IV, §. 2 und Kap. VII, §. 3) die Methoden kennen gelernt, durch welche Helmholtz die zeitlichen Verhältnisse der Muskelzusammenziehung und der Fortpflanzung der Erregung in den motorischen Nerven gemessen hat. Nach denselben oder doch ganz ähnlichen Methoden haben Helmholtz und nach ihm andere die Fortpflanzung der Erregung in den sensiblen Nerven bestimmt und dafür einen Werth von etwa 30 m in der Secunde gefunden, also nahezu denselben Werth wie für die motorischen Nerven des Menschen. Man hat auch die Zeit gemessen, welche ein zum Gehirn geleiteter Reiz braucht, um zum Bewusstsein zu gelangen. Solche Bestimmungen haben neben ihrem theoretischen Werth auch noch ein praktisches Interesse für den beobachtenden Astronomen. Wenn dieser Sterndurchgänge durch den Meridian beobachtet, indem er den im Fern-

rohr gesehene Durchgang mit den hörbaren Schlägen eines Secundenpendels vergleicht, so begeht er stets einen kleinen Fehler, welcher von den zum Bewusstwerden der beiden Sinneseindrücke nöthigen Zeiten herrührt. Bei zwei verschiedenen Beobachtern hat dieser Fehler nicht genau denselben Werth. Um die Beobachtungen verschiedener Astronomen untereinander vergleichbar zu machen, bedarf es daher der Kenntniss des Unterschiedes, der sogenannten persönlichen Gleichung zwischen beiden. Um aber die Beobachtungen jedes einzelnen auf richtige Zeit zurückzuführen, muss man den Fehler, den jeder allein macht, bestimmen.

Denken wir uns, ein Beobachter, der in vollkommener Finsterniss sitzt, sehe plötzlich einen Funken und gebe dann ein Zeichen. Durch einen geeigneten Apparat wird sowol die Zeit, wann der Funke wirklich erscheint, als auch das gegebene Zeichen aufgeschrieben. Der Unterschied zwischen beiden kann gemessen werden, wir nennen ihn die physiologische Zeit für den Gesichtssinn; ebenso können wir die physiologische Zeit für den Gehörsinn und für den Gefühlssinn bestimmen. So fand z. B. Professor Hirsch in Neuchâtel:

für den Gesichtssinn	0,1947 — 0,2083	Secunde,
„ „ Gehörsinn	0,194	„
„ „ Gefühlssinn	0,1733	„

War der Eindruck, welcher angezeigt werden sollte, kein unerwarteter, sondern konnte er vorausgesehen werden, so fiel die physiologische Zeit viel kürzer aus, nämlich für den Gesichtssinn nur 0,07 bis 0,11 Secunde. Daraus folgt also, dass bei Ereignissen, deren Eintreffen wir voraussehen können, das Gehirn viel schneller mit seiner Arbeit fertig wird.

Noch interessanter sind die Versuche von Donders. Eine Person erhielt den Auftrag, bald mit der rechten, bald mit der linken Hand ein Zeichen zu geben, je nach-

dem ein auf ihre Haut angebrachter leichter Reiz an diesem oder an jenem Orte gefühlt worden war. War ihr dieser Ort bekannt, so erfolgte das Zeichen 0,205 Secunden später als der Reiz; war ihr aber der Ort nicht bekannt, so erfolgte das Zeichen erst nach 0,272 Secunden. Es erforderte also der psychische Act der Ueberlegung, wo der Reiz gewesen, und die dem entsprechende Wahl der Hand eine Zeit von 0,067 Secunden.

Die physiologische Zeit für den Gesichtssinn war etwas abhängig von der Farbe; weisses Licht wurde immer ein wenig früher markirt als rothes. War dem Beobachter die Farbe, welche er sehen sollte, vorher bekannt, so gab er das Zeichen früher, als wenn dies nicht der Fall war und er erst überlegen musste, was er gesehen habe, um danach sein Zeichen zu geben. Der Beobachter bildet sich bei solchen Versuchen immer eine Vorstellung von der Farbe, die er zu sehen erwartet. Stimmt dann die zur Beobachtung kommende Farbe zufällig mit seiner Erwartung, so reagirt er schneller, als wenn dies nicht der Fall ist.

Aehnliches ergab sich für den Gehörsinn. Die Wiederholung eines gehörten Klanges erfolgt schneller, wenn man vorher gewusst hat, welchen Klang man zu hören bekommen wird, als wenn dies nicht der Fall ist.

In anderer Weise zeigt sich diese, wenn wir so sagen wollen, Trägheit des Bewusstseins in Versuchen, welche Helmholtz anstellen liess. Das Auge erblickt eine Figur und unmittelbar darauf ein helles Licht. Je stärker das letztere ist, desto länger muss man die erstere gesehen haben, um sie überhaupt zu erkennen; complicirte Figuren erfordern überdies mehr Zeit als einfachere. Sieht man Buchstaben auf hellem Grunde nur ganz kurze Zeit beleuchtet, ohne dass ein anderes Licht folgt, so genügt eine um so kürzere Zeit zum Erkennen, je grösser die Buchstaben sind und je heller die Beleuchtung war.

Es sind freilich sehr einfache Gehirnthätigkeiten, über deren physiologische Bedingungen derartige Versuche uns

in etwas Aufklärung verschaffen; aber es sind doch die Grundelemente aller geistigen Thätigkeit: Empfindung, Vorstellung, Ueberlegung, Wille; und selbst die verwickeltste Deduction eines speculativen Philosophen kann nicht mehr sein als eine Kette solcher einfachen Vorgänge, wie wir sie hier betrachtet haben. Wir haben daher in jenen Messungen die ersten Anfänge einer experimentellen physiologischen Psychologie vor uns, welche seitdem sehr eifrig von Physiologen und Psychologen erforscht worden ist. Die Auseinandersetzung der Ergebnisse dieser Untersuchungen liegt ausserhalb des Rahmens dieses Buches. Hier kam es nur darauf an, die allgemeinen Eigenschaften der Nervenzellen in ihren Umrissen festzustellen als Ergänzung dessen, was in den vorhergehenden Kapiteln über die Eigenschaften der Nervenfasern gesagt worden ist. Gerade die einfachsten Vorgänge sind in physiologischer Beziehung die lehrreichsten. „In der That“, sagt D. F. Strauss („Der alte und der neue Glaube“, S. 208), „wer das Greifen des Polypen nach der wahrgenommenen Beute, das Zucken der gestochenen Insektenlarve erklärt hätte, der hätte zwar damit noch lange nicht das menschliche Denken begriffen, aber er wäre doch auf dem Wege dazu und könnte es erreichen, ohne ein neues Princip zu Hülfe zu nehmen.“ Ob diese Auffassung der Sachlage wirklich richtig ist, das steht dahin. Aber die immer vollständigere Erkenntniss der Bedingungen des Zustandekommens und der mechanischen Vorgänge, welche den Denkprocessen zu Grunde liegen, können wir erreichen. Und dies ist das hohe Ziel, nach welchem die Wissenschaft der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie strebt, ein Ziel, das wohl der fortgesetzten Anstrengungen der besten Forscher würdig ist.
