universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Kurzes Lehrbuch der Physiologie für Mediciner

Boruttau, Heinrich

Leipzig [u.a.], 1898

X. Nervenfasern

urn:nbn:at:at-ubi:2-6747

X.

Nervenfasern[1]).

Das Nervensystem dient dazu, eine Vermittelung zwischen den Organen des Körpers unter sich, sowie mit der den äusseren Einwirkungen ausgesetzten Oberfläche zu bilden, welche von den Ernährungsbeziehungen (Blut- und Lymphstrom etc.) sich dadurch unterscheidet, dass sie Vorgänge in dem einen Organ mit weit grösserer Geschwindigkeit denn jene als „Reiz" in einem entfernten anderen Organ wirken lässt, so dass hier andersgeartete Vorgänge „ausgelöst" werden (siehe S. 10). Man hat das Nervensystem deshalb mit einem Telegraphennetz verglichen. Seine Anordnung im Allgemeinen ist bekanntlich derart, dass centrale Apparate einerseits mit den motorischen, secretorischen u. s. w. Organen, andererseits mit an den Oberflächen gelegenen „Aufnahmeapparaten" — den Sinnesorganen u. s. w. — durch die Fasern der „peripherischen Nerven" in Verbindung stehen. Wir beginnen mit der Besprechung der **Nervenfasern**, deren Function die Uebertragung eines „Impulses" von dem **„Organe der Erregung"** aus nach dem **„Erfolgsorgan"** ist, woselbst dieser Impuls eben als „Reiz" einen neuen Vorgang „auslöst". Diese Function der **„Leitung"** ist allen Arten von Nervenfasern gemeinsam, welches auch ihre histologischen Unterschiede (markhaltige und marklose u. s. w.) sein mögen; die „functionelle Verschiedenheit" von Nervenfasern hängt nur ab von der Art der Erregungs- und Erfolgsorgane, mit welchen sie anatomisch verbunden sind: **„centripetale"** Nervenfasern, welche die Erregung von peripherischen

[1]) Näheres: L. Hermann, Allgemeine Nervenphysiologie, in Hermann's Handbuch, II, 1, Leipzig 1879. — W. Biedermann, Elektrophysiologie, Jena 1895, Abschnitt G und H.

Aufnahmeapparaten nach den Centralorganen, und **„centrifugale"** Nervenfasern, welche die Erregung von den Centralorganen nach peripherischen Erfolgsorganen leiten; endlich **intercentrale Fasern**, welche innerhalb des Centralnervensystems zwischen dessen cellulären Apparaten die Verbindung herstellen[1]); ferner reden wir je nach dem peripherischen Endorgane von **„motorischen, secretorischen, vasomotorischen, hemmenden"**, sowie **„sensorischen"** und **„sensibeln"** Nervenfasern. Der natürliche physiologische Vorgang in dem normalen Ausgangsorgane der Erregung einer Nervenfaser wird als der **„adäquate Reiz"** für dieselbe bezeichnet; aber auch andere, im Verlaufe der Nervenfaser abnormerweise auf sie einwirkenden Vorgänge — wie wir sehen werden, mechanische, chemische, thermische und elektrische „Reize" — lösen im Erfolgsorgane einen **principiell stets gleichartigen**, von der Natur eben dieses Erfolgsorganes abhängigen Vorgang aus. Mit Bezug auf die Nervenfaser, welche mit dem betreffenden Erfolgsorgane functionell verknüpft ist, bezeichnet man jenen Vorgang — speciell bei den Sinnesnerven — als ihre **„specifische Energie"** [Johannes Müller[2])].

Nach Obigem leuchtet ein, dass Durchschneidung des N. opticus die Empfindung eines Lichtblitzes hervorruft, dass Amputirte bei Einwirkungen auf die centralen Nervenstümpfe in den Amputationsstümpfen die Empfindungen resp. Schmerzen in die nicht mehr vorhandenen Glieder verlegen u. A. m.

Der Erfolg eines adäquaten oder inadäquaten („künstlichen") Nervenreizes **bleibt aus**, wenn der Nerv zwischen Reizstelle und Erfolgsorgan **durchschnitten** oder aber nur unterbunden, zerquetscht, durch chemische oder thermische Einwirkung derart **geschädigt** ist, dass seine innere **Structur** dauernd **verändert** ist: die Function der Nervenleitung ist abhängig von der erhaltenen Continuität der normalen Structur.

Derjenige histologische Theil der Nervenfaser, welcher bei dieser Continuität specieller in Betracht zu kommen scheint, ist der Achsencylinder, welcher ganz allgemein als das eigentliche leitende Element angesehen wird.

---

[1]) Die Beleuchtung dieser Verhältnisse durch die moderne „Neuronenlehre" kann erst später gegeben werden.

[2]) Handb. der Physiologie des Menschen, II, 250, Coblenz 1840.

Da functionell verschiedene Nervenfasern zu einem Bündel vereinigt sind und in diesem nur eine Art von ihnen oder ein bestimmter, z. B. zu einer besonderen Muskelgruppe führender Theil allein in Thätigkeit sein kann, während die anderen in Ruhe sind, so gilt das **Gesetz der isolirten Leitung** in jeder einzelnen Nervenfaser. Wo Theilungen einer solchen vorkommen (meist nur innerhalb der Erfolgsorgane), da pflanzt sich natürlich die Erregung von dem Faserstamme aus in jedem der Zweige fort.

Welche Bedeutung die Scheidenbildungen für die isolirte Leitung haben, in welcher Beziehung die fibrilläre Structur des Achsencylinders (Schiefferdecker, v. Kupffer, Apàthy u. A.) zur Leitungsfunction steht, ob insbesondere bei den Verzweigungen der Nervenfasern die einzelnen Achsencylinderfibrillen sich gleichfalls verzweigen oder nur, vorher nebeneinander verlaufend, auseinanderbiegen u. s. w. — das sind Alles mehr weniger offene Fragen.

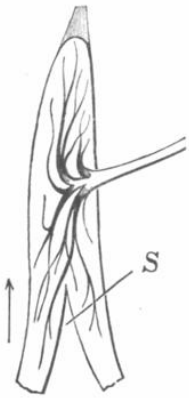

Fig. 36.

Da nach ihrer functionellen Verknüpfung im Körper jede Nervenfaser die Erregung nur in einer Richtung zu leiten hat, so wäre es denkbar, dass sie es eben in der anderen Richtung nicht könnte. Experimentell ist indessen für die peripherischen Nervenfasern das **doppelsinnige Leitungsvermögen** als sicher nachgewiesen zu betrachten.

Ein Hauptbeweis liegt in der Fortpflanzung des Actionsstromes nach beiden Seiten, von welcher unten die Rede sein wird; weniger zuverlässig sind die Ergebnisse von Versuchen, peripherische Stümpfe centrifugaler Nerven mit centralen Stümpfen centripetaler Nerven oder umgekehrt zur Verheilung zu bringen [Bidder[1]), Philipeaux und Vulpian[2]), P. Bert's Rattenschwanzversuch[3]), widerlegt durch Kochs[4])]. Beweisender sind Versuche an sich verzweigenden Nervenfasern: Kühne's „Zweizipfelversuch“[5]) besteht darin, dass das obere breite Ende eines Froschsartorius in zwei Zipfel zerschlitzt wird, in welche dann oft je ein Zweig einer und derselben, mehr in der Mitte sich theilenden motorischen, also centrifugalen Nervenfaser (resp. mehrerer) hineinreicht und Muskelfasern innervirt: wird in solchem Falle vermittelst Durchschneidung des einen Zipfels (Schnittrichtung *s*, Fig. 36) der eine Faserzweig gereizt, so zuckt im nämlichen Moment der andere Zipfel, was nur dann möglich ist, wenn im ersteren centrifugalen Faserzweig die Erregung bis zur Theilungsstelle centripetal, und von dort erst centrifugal in den anderen Faserzweig

[1]) A. A. P., 1865, 246.

[2]) C. R., LI, 363; LVI, 54.

[3]) Journal de l'anat. et de la physiol., 1864, p. 62; C. R., LXXXIV, 173.

[4]) C. B., VII, 253.

[5]) A. A. P., 1859, S. 595.

sich fortgepflanzt hat. Noch schlagendere entsprechende Versuche wurden von Babuchin[1]) an den beiden starken, einzigen, sich vielfach verzweigenden Nervenfasern angestellt, welche beiderseits die elektrischen Organe von Malapterurus (siehe unten) versorgen.

Die **Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven** ist zuerst durch Helmholtz[2]) gemessen und für den motorischen Froschnerven zu 27 m, für den motorischen Nerven am lebenden Menschen zu 34 m in der Secunde angegeben worden. Das Princip der meist angewendeten Messungsmethode besteht darin, dass abwechselnd an zwei vom Muskel verschieden entfernten Nervenstellen ein künstlicher Reiz — elektrischer Inductionsstrom — applicirt, der Zeitunterschied zwischen dem Beginne des Reizerfolges — hier also der Muskelcontraction — im einen und im anderen Falle gemessen und damit die Entfernung beider Reizstellen von einander dividirt wird: Weg durch Zeit = Geschwindigkeit. Am einfachsten geschieht die Bestimmung jenes Zeitunterschiedes direct nach der

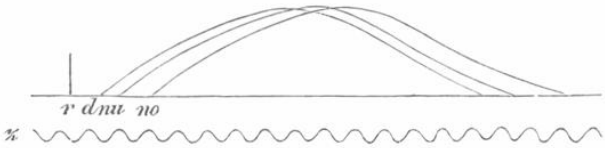

Fig. 37.

myographischen Methode (siehe Seite 183): In Fig. 37 ist *r* der Reizmoment, *nu* der Beginn der bei Reizung des Nerven unten am Muskel, *no* derjenige der bei Reizung einer oberhalb gelegenen Stelle erhaltenen Zuckung: die Differenz der beiden Latenzstadien, also das Stück von *nu* bis *no*, entspricht der Fortpflanzungszeit [zu bestimmen mit Hilfe der Zeitcurve *z* (Stimmgabel) unterhalb der Myogramme].

d bedeutet den Zuckungsbeginn bei directer Totalreizung des Muskels; das Latenzstadium ist hier noch verkürzt um die Zeit, welche die Vorgänge im motorischen Endorgane brauchen; hierüber siehe weiter unten.

Seine ersten Bestimmungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit führte Helmholtz[3]) nach der Pouillet'schen zeitmessenden Methode aus: genau gleichzeitig mit der Nervenreizung wird ein Stromkreis geschlossen, in welchen ein Galvanometer eingeschaltet ist. Durch den Beginn der Zuckung öffnet der Muskel selbst diesen Stromkreis wieder: die jeweilige Grösse des Galvanometerausschlages

[1]) A. (A.) P., 1877, S. 66.

[2]) Ac. Berl. Monatsber., 1850, S. 14; A. A. P., 1850, S. 71, 276, 1852, S. 199; Helmholtz und Baxt, Ac. Berl. Monatsber., 1867, S. 228, 1870, S. 184.

[3]) a. a. O.

entspricht der Dauer der Schliessungen des Stromes, d. h. also der Latenzzeiten, so dass, wenn die Constanten bekannt, sich die Fortpflanzungszeit leicht berechnen lässt.

Versuche, am lebenden Menschen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den sensibeln Nerven zu messen (durch Benützung der Bestimmung der „Reactionszeit" — siehe später —, sowie anderer Methoden), haben wenig übereinstimmende Werthe ergeben (Helmholtz, Schelske, de Jager, Oehl u. v. A.), welche aber innerhalb derselben Grössenordnung liegen.

Von der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit in Gestalt der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Actionsströme wird weiter unten die Rede sein.

Bei Versuchen am Froschnerven findet man oft genug verhältnissmässig niedrige Werthe für die Leitungsgeschwindigkeit, woran schlechter Zustand der Thiere, niedrige Temperatur der Umgebung u. A. Theil haben können.

Die Grösse der Nervenleitungsgeschwindigkeit wird beeinflusst von der **Temperatur,** indem sie mit steigender Temperatur zu-, mit sinkender abnimmt (Helmholtz), ferner wohl auch von der Thierart.

Wenigstens wurden für marklose Nerven wirbelloser Thiere stets niedrige Werthe gefunden [Scheerennerv des Hummers 6—12 m, Fredericq und Vandervelde[1]), Mantelnerven von Eledone und Octopus $^1/_2$—5 m, v. Uexküll[2]), S. Fuchs[3]), Boruttau[4])].

Dass die Leitungsgeschwindigkeit von der Reizstärke abhänge, wurde sonst geleugnet (Lautenbach, Rosenthal), sie scheint aber in der That mit steigender Reizstärke zuzunehmen (Helmholtz und Baxt, S. Fuchs, a. a. O.). Auch ob Unterschiede längs einer und derselben normalen Nervenfaser vorhanden sind, ist streitig; wahrscheinlich ist aber Constanz der Geschwindigkeit.

Von den verschiedenen, oben erwähnten inadäquaten Nervenreizen eignet sich für die Untersuchung in hervorragendem Masse die **elektrische Reizung.** Die Application elektrischer Ströme auf den Nerven hat ergeben, dass unter normalen Verhältnissen nicht das continuirliche Fliessen, sondern die **Schwankungen der Stromdichte** (Oeffnung oder Schliessung, Intensitätsänderung, Querschnittänderung der berührenden Elektroden u. s. w.) **den motorischen Nerven erregen,** und zwar **um so stärker, je steiler,** d. h. grösser in der Zeiteinheit diese Schwankungen sind [du Bois-Reymond's[5]) allgemeines Erregungsgesetz].

Centripetale Nervenfasern zeigen oft auch während der Dauer eines durch sie hindurchgeschickten constanten Kettenstromes „Reizerfolge":

---

[1]) C. R., XCI, 239; Bull. de l'Ac. roy. de Belg. (2), XLVII, Nr. 6.

[2]) Z. B., XXX, 317.

[3]) Ac. W., CIII, 207.

[4]) A. g. P., LXVI, 285.

[5]) Untersuchungen über thier. Elektr., I, 258.

sensible Nerven, Volta; pressorische Fasern, Grützner[1], respiratorische Vagusfasern, Langendorff und Oldag[2]. Unter besonderen Umständen — starke Abkühlung (bei manchen Thierarten angeblich auch ohne solche) — kann auch constante elektrische Durchströmung eines motorischen Nerven Dauercontraction des Muskels zur Folge haben [Pflüger, Eckhard, v. Frey[3] u. A.]. Ob deshalb auch für den Nerven das oben erwähnte Erregungsgesetz keine allgemeine Giltigkeit habe (Biedermann), oder ob es sich um Eigenheiten der Erfolgsorgane handelt, scheint noch nicht genügend aufgeklärt.

Zur Untersuchung des Einflusses der Schwankungssteilheit auf den Reizerfolg hat man Apparate zur Erzeugung linearer Stromschwankungen construirt: v. Fleischl's Orthorheonom[4]; das Federrheonom von v. Kries[5]. Je langsamer eine derartige Schwankung verläuft, um so grösser muss die Maximalintensität sein, wenn derselbe Reizerfolg erzielt werden soll. [Näheres bei v. Kries[6].]

Zu den meisten Nervenreizversuchen benützt man deshalb die schnell entstehenden und vergehenden **Inductionsströme,** welche bei der Schliessung und Oeffnung eines die „primäre Spirale" durchlaufenden Kettenstromes die mit einer Nervenstrecke zum Kreis geschlossene, der primären parallel gewickelte „secundäre Spirale" durchfliessen.

Diese letztere muss wegen des **grossen Leitungswiderstandes** der thierischen Gewebe aus sehr zahlreichen Windungen dünnen Drahtes bestehen, welche gleichfalls grossen Leitungswiderstand besitzen und Inductions„schläge" von hoher elektromotorischer Kraft bewirken, zu deren weiterer Steigerung ein Bündel von einander isolirter weicher Eisendrähte in die primäre Spirale eingeschoben ist. Die Abstufung der Kraft der Inductionsschläge erfolgt gewöhnlich durch Veränderung der Entfernung zwischen den beiden Rollen (die Wirkung ist am grössten, wenn dieselben übereinander geschoben sind: „Rollenabstand Null") — du Bois-Reymond's Schlitteninductorium[7] — oder auch durch Drehung der secundären Rolle um eine verticale Achse (bei senkrechter Stellung der Rollen zu einander ist die Wirkung gleich Null) — Bowditch —. Der einfachen Angabe des „Rollenabstandes" ist die Aichung nach Stromstärken [Fick, Kronecker[8]] vorzuziehen.

Die durch Schliessen und Oeffnen des primären Stromes entstehenden entgegengesetzt gerichteten Inductionsschläge haben einen sehr verschiedenen zeitlichen Verlauf, indem die Entstehung des Schliessungsinductionsschlages

[1]) A. g. P., XVII, 238.
[2]) A. g. P., LIX, 206.
[3]) A. (A.) P., 1883, S. 43.
[4]) Ac. W., LXXVI.
[5]) A. (A.) P., 1884, 337.
[6]) Verh. der naturforsch. Ges., Freiburg, VIII, 265.
[7]) Untersuch. üb. thier. Elektricität, II, 1, S. 393.
[8]) Fick, Unters. Züricher Labor., S. 38; Kronecker, Ac. L., 1871, S. 699.

durch den im primären Kreis gleichzeitig entstehenden entgegengesetzt gerichteten Extrastrom stark verzögert wird: da bei der Oeffnung ein Extrastrom im primären Kreise nicht zu Stande kommt, so verläuft der Oeffnungsinductionsschlag viel steiler und wirkt deshalb (siehe oben) stärker erregend, als der Schliessungsschlag. Dieser Unterschied lässt sich annähernd ausgleichen, indem man, statt den primären Strom zu schliessen und zu öffnen, eine gutleitende Nebenschliessung wegräumt und wieder herstellt: der bei der Wiederherstellung entstehende, dem primären Strom gleichgerichtete Extrastrom gleicht sich durch die Nebenschliessung aus und verzögert den „Oeffnungsinductionsschlag" dermassen, dass dieser sogar etwas weniger steil verläuft, als der „Schliessungsschlag". Natürlich werden durch die geringere absolute Grösse der primären Stromschwankung beide Inductionsschläge geschwächt. Auch der zur Erzeugung von Inductionsreizen in rascher Folge dienende selbstthätige elektromagnetische Unterbrecher des primären Stromes — „Wagner'sche Hammer" — kann so modificirt werden, dass er, statt den primären Strom zu schliessen und zu öffnen, eine gutleitende Nebenschliessung wegräumt und herstellt [Helmholtz'sche Vorrichtung[1])]. Analoge Vorrichtungen sind auch an anderen Unterbrechern üblich, welche gleichmässiger functioniren, als der Wagner'sche Hammer: Bernstein's[2]) akustischer Unterbrecher. Um indessen einen vollständigen Ausgleich der in beiden Richtungen verlaufenden Reizströme zu haben, muss man sie paarweise alterniren lassen: derartige Ströme liefert auch der allerälteste Apparat für elektrische Reizversuche, die Stöhrer'sche elektromagnetische Rotationsmaschine [Grützner[3])]. Die Magnetinduction ermöglicht auch leicht die Erzeugung vollständig congruenter, speciell im Sinne einer Sinuscurve verlaufender Wechselströme [Sinusinductor von Kohlrausch, Voltaïsation sinusoïdale von d'Arsonval[4])], welche für manche Zwecke von Vortheil sind.

Der Erfolg elektrischer Nervenreizung ist um so stärker, je näher die Stromrichtung mit der Längsrichtung der Nervenfasern übereinstimmt: genau **quere Durchströmung** muss als **unwirksam** angesehen werden [Galvani, Hitzig[5]) und Filehne[6]), A. Fick jun.[7]), Hermann mit Albrecht, Mayer und Giuffré[8]); allerdings haben Tschirjew[9]) und Gad das Gegentheil behauptet]. Jedenfalls ist der Leitungswiderstand des **lebenden** Nerven bei querer Durchströmung 5—6mal so gross wie bei der Durchströmung in der Längsrichtung [Hermann[10])]; Erwärmung, Absterben, alle Schädigungen

[1]) Siehe du Bois-Reymond, Ges. Abh. zur Muskel- u. Nervenphysik, I, 228.
[2]) Untersuchungen über den Erregungsvorgang etc., Heidelberg 1871, S. 98.
[3]) A. g. P., XLI, 256.
[4]) C. r. soc. biol., 1891, p. 530.
[5]) A. g. P., VII, 263.
[6]) A. g. P., VIII, 71.
[7]) Verh. d. Würzb. physik.-med. Ges., N. F., IX, 228.
[8]) A. g. P., XXI, 462.
[9]) A. (A.) P., 1877, 369.
[10]) A. g. P., V, 223.

vermindern diesen Unterschied, welcher auf Polarisation an inneren Grenzflächen zurückgeführt wird. (Näheres weiter unten.)

Bei der Durchströmung einer Nervenstrecke sind die Ein- und die Austrittsstellen des Stromes nicht gleichwerthig, vielmehr gilt auch hier das vom Muskel her erinnerliche Gesetz, dass **bei der Schliessung** resp. Verstärkung **von der Kathode, bei der Oeffnung** resp. Schwächung **von der Anode Erregung ausgeht.** Die Erkennung dieses Verhaltens bei der Einwirkung eines constanten Stromes auf einen Nerven ist indessen dadurch erschwert, dass während der Dauer seines Fliessens (sowie auch nach seiner Oeffnung) **Veränderungen der Erregbarkeit an beiden Elektroden** stattfinden, welche, anders als beim Muskel, nicht nur innerhalb der durchströmten

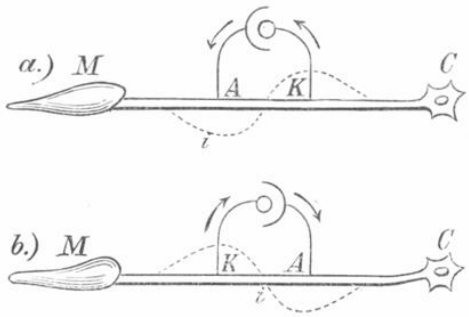

Fig. 38.
a) aufsteigender, *b)* absteigender Elektrotonus.

Strecke (intrapolar), sondern auch weithin ausserhalb derselben — **„extrapolar"** — sich ausdehnen: **„Physiologischer Elektrotonus"** [Eckhard[1]), Pflüger[2])].

Zu beiden Seiten der **Anode** herrscht **verminderte** Erregbarkeit, „Anelektrotonus", zu beiden Seiten der **Kathode gesteigerte** Erregbarkeit, „Katelektrotonus", so dass also die intrapolare Strecke in einen stärker und einen schwächer erregbaren Theil gespalten wird; der Grenzpunkt, wo normale Erregbarkeit herrscht, heisst „Indifferenzpunkt". Prüft man die Erregbarkeit durch die Muskelzuckung (Eintreten oder Ausbleiben, Höhe derselben) als Reagens, indem man am motorischen Nerven zwischen der durchströmten Strecke und dem Muskel *M* (Fig. 38) durch eine

[1]) Zeitschr. f. ration. Med. (2), III, 198; Beiträge z. Anat. u. Physiol., I, 23.
[2]) Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin 1859.

kurze Nervenstrecke einen Inductionsschlag schickt, so bleibt die Zuckung aus oder erscheint geschwächt, wenn der „elektrotonisirende“ Strom im Nerven in der Richtung vom Muskel nach dem Centrum zu („aufsteigend“) fliesst: aufsteigender Anelektrotonus; Fig. 38 *a*; — die Zuckung erscheint verstärkt, wenn der elektrotonisirende Strom im Nerven umgekehrt (absteigend) gerichtet ist; Fig. 38 *b* (der Verlauf der Erregbarkeit ist durch die punktirte Curve angedeutet, welche zu beiden Seiten der Anode unterhalb des normal überall gleich erregbar gedachten Nerven als Abscissenachse verläuft, zu beiden Seiten der Kathode oberhalb; *i* ist der Indifferenzpunkt, in Fig. 38 *a* versehentlich falsch angegeben). Die Zuckung ist bei absteigendem Strome dagegen geschwächt, wenn der Inductionsreiz oberhalb der durchströmten Strecke, zwischen dieser und dem Centrum angebracht wird, wegen des die Erregbarkeit herabsetzenden Einflusses der benachbarten Anode. Erfolgt die oben erwähnte „suprapolare“ Reizung des motorischen Nerven bei aufsteigendem Strome, so kommt die erregbarkeitssteigernde Wirkung der benachbarten Kathode deshalb nicht zur Geltung, weil die physiologische Leitungsfähigkeit der anelektrotonischen Strecke, welche die Erregung weiterhin auf ihrem Wege zum Muskel durchlaufen muss, herabgesetzt ist: der physiologische Elektrotonus betrifft zugleich mit der Anspruchsfähigkeit für äussere inadäquate Reize auch die Fähigkeit, die Erregung zu leiten. Inwieweit diese beiden Eigenschaften sich trennen lassen oder ob sie miteinander eins sind, kann erst später besprochen werden. Jedenfalls also ist die Leitungsfähigkeit gesteigert an der Kathode, vermindert an der Anode; auch die Leitungsgeschwindigkeit ist hier verkleinert [v. Bezold[1])], dort vergrössert [Rutherford[2])].

Für die Grösse der Ausbreitung dieser Aenderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit ist vor Allem die Stärke des elektrotonisirenden Stromes massgebend; bei Steigerung dieser findet gleichzeitig mit dem Weitergreifen der extrapolaren Ausbreitung eine Verschiebung des Indifferenzpunktes nach der Kathode zu statt, so dass der anelektrotonische Antheil der intrapolaren Strecke immer mehr überwiegt: in Fig. 39 bedeuten *A* und *K* Anode und Kathode, die Curven die Vertheilung der Erregbarkeit längs des Nerven als Abscissenachse: Verlauf unterhalb = Erregbarkeitsverminderung, oberhalb = Erregbarkeitssteigerung, wie für die Punktcurven in Fig. 38. i^1 ist die Lage des Indifferenzpunktes für schwache Ströme (Erregbarkeitscurve *schw*), i^2 für mittelstarke (Curve *m*) und i^3 für starke Ströme (Curve *st*).

---

[1]) Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861, S. 109.

[2]) Journ. of anat. and physiol. (2), I, 87.

Was den zeitlichen Verlauf der Erregbarkeitsänderungen im Elektrotonus betrifft, so sei hier nur so viel bemerkt, dass dieselben unmittelbar an den beiden Elektroden selbst jedenfalls sofort bei der Stromschliessung entstehen; ihre volle Entwicklung, sowie intra- und extrapolare Ausbreitung dürfte aber aus später zu erörternden Gründen messbare Zeit erfordern, und zwar für den Katelektrotonus schneller erfolgen, als für den Anelektrotonus, welcher noch in Zunahme begriffen ist, während der Katelektrotonus sein Maximum längst erreicht hat (Pflüger). [Momentane Etablirung der Erregbarkeitsänderungen auch an entfernten Stellen ist behauptet worden von Grünhagen[1]), sowie Hermann mit Baranowsky und Garré[2]); doch widerspricht dem neuerdings wieder Asher[3]).]

Die bis jetzt genannten Thatsachen, sowie die Annahme, dass bei gleicher Stromstärke die Schliessungserregung durch die Kathode grösser ist, als die Oeffnungserregung an der Anode — resp. dass für die erstere geringere Stromstärken nothwendig sind („die Reizschwelle niedriger ist"), als für die letztere — erklären nunmehr vollständig das Verhalten der Muskelzuckungen bei Oeffnung und Schliessung eines im

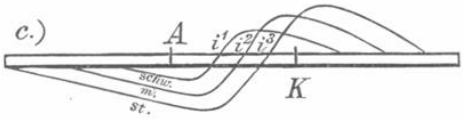

Fig. 39.

motorischen Nerven auf- resp. absteigend gerichteten constanten Stromes, wie es Pflüger[4]) für den ausgeschnittenen Froschnerven in der Form seines **„Zuckungsgesetzes"** kurz zusammengefasst hat:

Stromstärke	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
schwach	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
mittelstark	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
stark	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe (schw. Zuckung)

Bei schwachen Strömen genügt eben die „Anodenöffnung" noch nicht zur wirksamen Erregung, wohl aber die „Kathodenschliessung", indem diese an und für sich stärker erregt: bei mittelstarken Strömen

[1]) A. g. P., IV, 547.
[2]) A. g. P., XXI, 443, 449.
[3]) Z. B., XXXII, 473.
[4]) a. a. O., S. 454.

findet deshalb in beiden Fällen Zuckung statt, und zwar sowohl bei auf- als auch bei absteigendem Strome, weil die elektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit noch nicht genügend entwickelt sind. Tritt letzteres in Folge weiterer Verstärkung des Stromes ein, so wird bei aufsteigendem Strom die Schliessungszuckung ausbleiben, weil die von der Kathode ausgehende Erregung das wenig erregbare, resp. leitungsfähige Gebiet der Anode durchlaufen muss, um zum Muskel zu gelangen. Bei starkem absteigenden Strom wird umgekehrt die Anodenöffnungserregung wirkungslos, weil die Leitungsfähigkeit der ganzen intrapolaren Strecke bei starker Durchströmung sich als herabgesetzt erweist.

Für den letztgenannten Fall ist ferner noch zu beachten, dass nach der Oeffnung eines elektrotonisirenden Stromes die Erregbarkeitsverhältnisse sich auf eine Zeit lang umkehren, ehe sie wieder normal werden; d. h. es herrscht erhöhte Erregbarkeit in der Nähe der Anode, verminderte in der Nähe der Kathode. Diese letztere, resp. die mit ihr verbundene Herabsetzung der Leitungsfähigkeit soll schon während der Durchströmungsdauer [einige Zeit nach der Schliessung, Werigo[1])] auftreten — wodurch dann die obenerwähnte Leitungsunfähigkeit der ganzen intrapolaren Strecke erklärt wäre — und kann bei genügender Stromstärke nach der Oeffnung dauernd zurückbleiben, so dass der Kathode eine schädigende, ligaturartige Wirkung zukäme (Hermann).

Die im „Zuckungsgesetz“ zum Ausdruck kommende Beziehung zwischen Erregbarkeitsänderung und Erregung hat Pflüger[2]) in der Form ausgedrückt, dass „Erregung stattfindet durch Entstehen des Katelektrotonus und Verschwinden des Anelektrotonus“, nicht aber in den beiden entgegengesetzten Fällen.

Da der Elektrotonus sich um so weiter ausbreiten kann, je grösser die intrapolare Strecke ist, so folgt aus obigem Satze, dass auch die Erregungsgrösse mit der Länge der durchflossenen Strecke zunehmen muss: dem ist thatsächlich so, wenn man die elektromotorische Kraft des Reizstromes in gleichem Maasse steigert, wie der Widerstand durch die Verlängerung der Nervenstrecke zunimmt, so dass also die Intensität, von deren Schwankung ja die Erregungsgrösse abhängt, gleich bleibt (du Bois-Reymond, Marcuse, Tschirjew u A.).

Das „Zuckungsgesetz“ bestätigt sich auch bei Anwendung nicht elektrischer Reize auf den von einem constanten Strome durchflossenen motorischen Nerven (mechanische und chemische Reizung — Kochsalztropfen —, Pflüger; Näheres siehe unten).

---

[1]) A. g. P., XXXI, 417; Effecte der Nervenreizung u. s. w., Berlin 1890.

[2]) a. a. O., S. 456.

Für die Untersuchung der Erregbarkeitsänderungen in der intrapolaren Strecke müssen sogar nichtelektrische Reize verwendet werden, weil sonst Reizstrom und polarisirender Strom sich ineinander verzweigen würden.

Die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen, sowie ein dem Zuckungsgesetz entsprechendes Verhalten der Reizerfolge bei Schliessung und Oeffnung eines durch eine Nervenstrecke geleiteten auf-, resp. absteigenden constanten Stromes sind ferner nachgewiesen auch am sensibeln Nerven [durch Reflexzuckungen, siehe später, Hällsten[1])], am Vagus in seiner Eigenschaft als Hemmungsnerv des Herzens [Donders[2])], am secretorischen Nerven [Biedermann[3]), durch Beobachtung der „Secretionsströme" — siehe später — der Froschzunge bei Reizung des N. glossopharyngeus] und noch an anderen.

Die Untersuchung des physiologischen Elektrotonus an dem in situ (also mehr weniger tief in umgebenden Geweben) befindlichen Nerven des lebenden Thieres oder Menschen führt zu scheinbar den am ausgeschnittenen Froschnerven erhaltenen widersprechenden Ergebnissen [Eulenburg[4]), Erb[5]), Samt[6])] deshalb, weil der constante Strom selbst in den Geweben sich ausbreitet und nicht lediglich den Nerven durchströmt: die Aenderungen der Erregbarkeit richten sich nicht einfach nach der Lage der auf die Haut äusserlich aufgesetzten Elektroden, sondern nach den Ein- und Austrittsstellen der Stromfäden an der Grenze von Nerv und umliegenden Geweben, den sogenannten **„virtuellen Elektroden"** [Helmholtz, Erb, de Watteville[7])].

Wie aus dem Schema, Fig. 40, ersichtlich ist, liegen an der abgekehrten Seite des Nerven in weiterer Umgebung der Kathode *K* virtuelle Anoden *aaa*, welche hier verminderte Erregbarkeit bedingen, und in weiterer Umgebung der Anode *A* virtuelle Kathoden *kkk*, welche die Erregbarkeit erhöhen. Diese virtuellen Elektroden sind auch von Bedeutung für den motorischen Erfolg beim Schliessen und Oeffnen, indem wegen der grösseren Stromdichte auf der zugekehrten Seite des Nerven bei Steigerung der Stromstärke erst Kathodenschliessungszuckung, dann Anodenöffnungszuckung erfolgt (vgl. oben, S. 233), bei weiterer Steigerung aber in Folge der eben angegebenen Lage der virtuellen Elektroden noch sogenannte Anodenschliessungszuckung und endlich Kathodenöffnungszuckung beobachtet wird: Zuckungsgesetz der Elektrodiagnostiker für den

[1]) A. (A.) P., 1880, S. 112; 1888, S. 163.

[2]) A. g. P., V, 1.

[3]) A. g P., LIV, 241.

[4]) Deutsch. Arch. f. klin. Med., III, 117, 513.

[5]) ibid., S. 238.

[6]) Diss., Berlin 1868.

[7]) Thèse, Londres 1883; Waller & de W., on the influence etc., London 1882.

gesunden Nerven; die Abweichungen bei Erkrankung und Degeneration (siehe unten) haben bis jetzt von Seiten der Physiologen wenig Beachtung gefunden (vgl. das beim Muskel auf S. 197 Gesagte).

Die Gesetze der polaren Erregung höherer Sinnesnerven sind zwar mehrfach untersucht worden — „elektrischer Geschmack", sauer an der Anode, alkalisch an der Kathode; Pfaff, Ritter, v. Vintschgau[1]) u. A.; Erklärungsversuche von Laserstein[2]) und Hermann[3]); Lichtempfindungen bei Durchströmung der Augen, Ritter, Purkinje, Brenner, Helmholtz[4]); Gehörsempfindungen bei Durchströmung des Kopfes, Brenner[5]) u. A. — indessen können sie noch nicht als genügend sichergestellt, resp. erklärt gelten.

Auf den Elektrotonus sind noch einige Erfolge der Nervenreizung zurückzuführen, welche nur unter bestimmten Bedingungen beobachtet werden.

Hierher gehört zunächst die Erscheinung des Ritter'schen Oeffnungstetanus (1798): Wird nach längerer Durchströmung

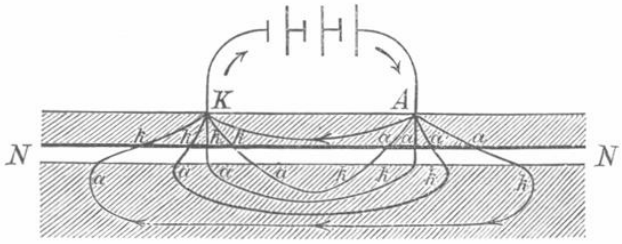

Fig. 40.

eines motorischen Nerven durch einen constanten Strom dieser geöffnet, so verfällt der Muskel in Dauercontraction — „Tetanus", siehe S. 187 —, welche längere Zeit anhält. Handelte es sich um einen aufsteigenden Strom, so verschwindet der Tetanus sofort, wenn der Nerv in der intrapolaren Strecke (unterhalb des „Indifferenzpunktes"!) oder näher nach dem Muskel zu durchschnitten wird: es handelt sich also um die Wirkung eines in dem vorher anelektrotonischen Gebiete vorhandenen Zustandes [Pflüger[6])].

Wie zuerst von Engelmann[7]) ausgesprochen wurde, handelt es sich um die oben erwähnte, nach der Oeffnung eintretende, sogenannte secundäre Erregbarkeitssteigerung an der Anode, welche im Nerven beständig vorhandene, an und für

[1]) Siehe auch bei Rosenthal, A. A. P., 1860.
[2]) A. g. P., XLIX, 519.
[3]) ibid., S. 533.
[4]) Physiologische Optik, II. Aufl., S. 243 ff.
[5]) Unters. u. Beob. auf d. Gebiete der Elektrotherapie, II; 1869.
[6]) A. A. P., 1859, S. 133.
[7]) A. g. P., III, 403.

sich aber nicht wirksame Reize wirksam macht. Hierfür spricht zunächst, dass der Oeffnungstetanus um so leichter eintritt, einerseits je stärker der Strom, andererseits je mehr durch aussergewöhnliche Einwirkungen — Vertrocknung, Kälte — die Erregbarkeit des Nerven gesteigert, resp. dieser in einen latenten Erregungszustand versetzt ist (das Genauere siehe unten). Ferner beginnt der Ritter'sche Tetanus stets erst eine gewisse Zeit nach der Oeffnung, während die echte Oeffnungszuckung ein normales Latenzstadium hat; durch Kochsalz- resp. Alkoholbehandlung lässt sich aber bei so schwachen Strömen, dass sie noch keine Oeffnungszuckung geben würden, dennoch eine solche hervorrufen, die aber stark verspätet und von tetanusartigem Charakter ist; steigert man jetzt die Stromstärke, so erscheint bei der Oeffnung erst die echte Oeffnungszuckung und dann jene verspätete tetanische, die also von der Anodenöffnungserregung selbst nicht herrühren kann: ebenso der Ritter'sche Tetanus [Biedermann[1])].

Auch die oben, S. 229, erwähnten Schliessungstetani dürften durch Wirksamwerden latenter Erregung durch den Katelektrotonus zu erklären sein. Sowohl der Schliessungstetanus als der Oeffnungstetanus ist discontinuirlicher, dabei oft unregelmässiger Beschaffenheit, welche ebenfalls für einen sogenannten latenten, d. h. doch wohl auf chemischen Processen beruhenden Erregungszustand spricht, da die Erfolge chemischer Reizung analoger Natur sind (siehe unten).

Wird ein Nerv durchschnitten, so zeigt sich in einer gewissen Nähe des Querschnittes die Erregbarkeit gesteigert [Heidenhain[2])]. Auch diese Erregbarkeitssteigerung ist durch den Katelektrotonus zu erklären, in welchen die gereizte Nervenstelle bei Schliessung des Reizkreises durch den im Nerven vom Querschnitt zur Längsoberfläche verlaufenden eigenen Strom versetzt wird; Näheres im nächsten Abschnitt. Am Querschnitt selbst ist die Erregbarkeit, wie beim Muskel (S. 197) durch das Absterben vernichtet.

Die Erregbarkeitssteigerung in der Nähe des Querschnittes war die Hauptursache für die Beobachtungen einer vom centralen Ende des ausgeschnittenen Frosch-Ischiadicus nach der Kniekehle zu abnehmenden Erregbarkeit, welche für „lawinenartiges Anschwellen der Erregung auf ihrem Wege im Nerven" [Pflüger[3])] gedeutet wurde. Auch andere später an diesem Objecte und auch anderen Nerven gemachte Beobachtungen über Erregbarkeitsunterschiede an verschiedenen Nervenstellen, insbesondere bei Reizung mit verschieden gerichteten Strömen [Hermann[4]), Fleischl[5]), Grützner[6]) u. A.] mögen theils auf unvermeidliche Läsionen bei der Präparation, theils auf Widerstandsunterschiede in Folge anatomischer Differenzen zu beziehen sein: Für mechanische Reizung ist am motorischen Froschnerven überall gleiche Erregbarkeit angegeben worden [Tiger-

[1]) „Elektrophysiologie", S. 583 ff.

[2]) Studien des physiol. Inst. Breslau, I, 1; Leipzig 1861.

[3]) Elektrotonus, S. 140 ff.

[4]) A. g. P., VII, 361.

[5]) Ac. W., LXXII, 393; LXXIV, 403.

[6]) A. g. P., XXVIII, 130.

stedt[1]); für den unversehrten, sich nicht verzweigenden Säugethiernerven trifft sie auch für jede Art elektrischer Reizung zu [O. Weiss[2])]; es gilt also der Satz:

Der unversehrte Nerv zeigt in seinem Verlaufe, soweit keine anatomischen Unterschiede bestehen, auch keine Erregbarkeitsunterschiede, woraus (vgl. übrigens unten, S. 246) zu schliessen ist, dass die Erregung selbst auf ihrem Wege im Nerven weder zu- noch abnimmt.

Besonders einfach in Bezug auf ihre polaren Unterschiede zeigt sich die erregende Wirkung sehr schnell verlaufender Stromschwankungen, speciell der Inductionsschläge auf den Nerven. Diese erregen, bis zu einer gewissen Stärke wenigstens, nur an ihrer Kathode und durch ihr Entstehen (den aufsteigenden Theil der Schwankungscurve); ihre Anode kann anelektrotonisirende, die Erregbarkeit herabsetzende Wirkung zeigen.

Hiermit im Zusammenhang stehen die von Fick[3]) am Nervmuskelpräparat vom Frosch zuerst beobachteten Erscheinungen der „supramaximalen Zuckung" und der „Lücke". Reizt man nämlich mit absteigenden Stromstössen von zunehmender Stärke, so wird ein Maximum der Zuckungshöhe erreicht, welches bei weiterer Verstärkung zunächst nicht überschritten wird; erst von einer gewissen Stärke an treten höhere, die sogenannten supramaximalen Zuckungen ein, welche durch Summation des nunmehr wirksam gewordenen „Anodenöffnungsreizes" zu dem „Kathodenschliessungsreiz" erklärt werden [Mareš[4])]; bei Reizung mit aufsteigenden Stromstössen — deren Anode also dem Muskel zunächst liegt — von zunehmender Stärke erfolgt nach Erreichung des Maximums Absinken der Zuckungshöhe meist bis zur Annullirung — die Lücke — und weiterhin Wiederauftreten der Zuckungen, eventuell Steigerung bis zu „supramaximalen" Höhen; das erstere Phänomen ist durch Wirksamwerden des Anelektrotonus, das zweite durch dasjenige des Anodenöffnungsreizes wie oben zu erklären [Tigerstedt[5])].

Auch elektrostatische Ladung oder Entladung nur **eines** dem Nerven genäherten oder anliegenden Leiters kann erregend wirken, wenn die Potentialänderung gross genug ist (die Elektricität unter hoher Spannung ein- oder ausströmt): Nervenerregung durch elektrostatische Maschinen („Franklinisation"), durch Condensatorentladungen [Hoorweg, Cybulski und Zanietowski[6])]. Dieser Vorgang ist als Fehler-

---

[1]) Studien über mechanische Nervenreizung, in Acta Soc. Fennicae, XI; Helsingfors 1880.

[2]) Noch unpublicirte Untersuchung.

[3]) Verh. d. Würzb. med.-physik. Ges., N. F., II, 150.

[4]) Ber. der böhm. Gesellsch. d. Wissensch., 1891.

[5]) Mittheil. d. physiol. Labor. d. carolin. Inst., Stockholm, III, 1884.

[6]) A. g. P., LVI, 45.

quelle von grosser praktischer Wichtigkeit für die physiologische Methodik, weil danach auch bei offenem Inductionskreis, resp. Verbindung nur eines näheren Poles desselben mit einer erregbaren Nervenstelle stärkere Stromschwankungen im primären Kreise Erregung veranlassen können, wenn der andere (entfernte) Pol oder das Erfolgsorgan zur Erde abgeleitet ist: unipolare Abgleichungen; du Bois-Reymond[1]) u. v. A.

Da bei genügenden Spannungen für diese „Abgleichung" zur Erde die stets vorhandene Luftfeuchtigkeit und Nähe grösserer Leiter genügt, so schützt hier auch die sorgfältigste Isolation nicht vor Täuschungen; bei blossen Reizversuchen kann man sich durch Ableitung der dem Erfolgsorgane näheren Elektroden zur Erde schützen [Engelmann und Place[2]), Zahn[3])]; bei Untersuchung der elektrischen Eigenschaften des Nerven, wo dieser durch zwei weitere Elektroden zu einem empfindlichen Galvanometer abgeleitet ist, hilft nur Beschränkung auf schwache Reizströme [Hermann, Hering[4])].

Eine weitere Fehlerquelle kann, um von gewöhnlichen „Stromschleifen" ganz zu schweigen, die elektrische Reizung undurchschnittener Nerven bilden, wenn Centralapparat und Peripherie noch ausserdem durch thierische Gewebe verbunden sind; hier verzweigt sich der Strom, den Kirchhoff'schen Gesetzen entsprechend; ein Antheil durchfliesst die intrapolare Strecke, ein anderer aber die extrapolaren Strecken und die verbindenden Gewebe, somit meist auch das Erfolgsorgan und kann dieses reizen oder sonstwie zu Täuschungen Anlass geben[5]): „falsche Nervenreizung", Rosenthal[6]). Aus analogen Gründen ist auch die sogenannte unipolare Reizmethode, bei welcher nur eine (spitze) Elektrode dem Nerven oder überhaupt der zu reizenden Stelle angelegt wird, die andere von grossem Querschnitt, also geringer Stromdichte — „indifferente Elektrode" — der äusseren Körperoberfläche, nur mit Vorsicht für physiologische Zwecke verwendbar.

Mechanische Reizung eines Nerven kann um so leichter stattfinden, je plötzlicher die mechanische Einwirkung ist (Analogie zum elektrischen Erregungsgesetz): einzelner Schlag [Nervenhämmer von Tigerstedt[7]) u. A.], plötzliche Drucksteigerung („Quetschung") einerseits und Entlastung [v. Uexküll[8])] andererseits, ein den Nerven als Ganzes erschütternder Stoss [v. Uexküll[9])];

---

[1]) Unters. üb. thier. Elektr., II, 1, S. 496 ff.

[2]) Onderzoekingen physiol. Lab., Utrecht, I, 277.

[3]) A. g. P., I, 255.

[4]) Ac. W., LXXXIX, 219.

[5]) Vgl. das oben, S. 235, über „virtuelle Elektroden" Gesagte.

[6]) A. (A.) P., 1881, S. 62.

[7]) a. a. O., sowie Zeitschr. f. Instrumentenk., 1884, S. 77, u. Festschr. f. Ludwig, 1886, S. 82.

[8]) Z. B., XXXI, 148.

[9]) Z. B., XXXII, 438.

alle diese „mechanischen Einzelreize“ lösen einzelne Muskelzuckungen aus, ebenso wie ein elektrischer Einzelreiz. Indem man sie derart wählt, resp. abstuft, dass sie den Nerven nicht oder wenig schädigen, kann man durch rasch aufeinanderfolgende Wiederholung derselben „Tetanus“ des Muskels erzeugen, ebenso, wie mit einer raschen Folge von elektrischen Stromstössen: Tetanomotor von Heidenhain, schwingende Stimmgabel von Langendorff, „Neurokinet“ von v. Uexküll.

Langsam eintretende mechanische Einwirkungen — Dehnung, Compression — verändern die Erregbarkeit der Nerven, indem sie diese bei zunehmender Stärke erst steigern, dann herabsetzen bis zur schliesslichen Vernichtung.

Für erregenden Einfluss mechanischer Dauereinwirkungen auf centripetale Nervenfasern hat man die Versuche an den Athemfasern des Vagus, sowie die „Parästhesien“ — Kribbelgefühle — beim „Einschlafen der Glieder“ bei Druck auf die Nervenstämme angeführt. In Bezug auf jenes Gebiet vgl. indessen das auf S. 229 Gesagte; die Parästhesien könnten auch von „latenter Erregung“ (siehe oben) herrühren, welche durch die erregbarkeitssteigende Wirkung des Druckes wirksam werden. Freilich ist die Leitung für peripherische Eindrücke — auf die Tastorgane — durch den Druck gleichzeitig schon oder noch herabgesetzt: siehe unten über Trennung von Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit.

Was **thermische Einwirkungen** betrifft, so sollen durch hohe Temperaturen (über 35°) sensible Nerven regelmässig, motorische aber nicht erregt werden [Grützner[1])]; ältere Versuche mit extremen Temperaturen sind nicht massgebend, weil hier — Glüheisen, Festfrieren der Nerven — mechanische und chemische Einflüsse mitwirken. Dafür, dass auch Kälte die sensibeln Nervenfasern erregen könne, führt man die Angabe von E. H. Weber[2]) an, dass Eintauchen des Ellenbogens in Eiswasser Schmerzempfindung (nachher „Einschlafen“, siehe oben) im Verbreitungsgebiet des Ulnaris bewirke.

Die Erregbarkeit des Nerven, kenntlich an der Grösse des Reizerfolges, wird durch die Erwärmung sowohl [Rosenthal[3]), Afanasieff[4])], als auch durch Abkühlung [Grützner und Efron[5])] zunächst gesteigert, weiterhin — über + 30° und unter + 15° — vermindert bis zum Verschwinden: bei Rückkehr zur normalen Temperatur

[1]) A. g. P., XVII, 215.

[2]) Wagner's Handwörterb., III, 2, S. 496, 578. A. A. P., 1847, S. 342, 1849, S. 273.

[3]) Allg. med. Centralzeitung, 1859, Nr. 96.

[4]) A. A. P., 1865, S. 691.

[5]) A. g. P., XXXVI, 467.

kann sie zurückkehren, wofern der Nerv nicht längere Zeit über 50° erhitzt, resp. durch Hartfrieren und gleichzeitige mechanische Läsion geschädigt wird. Durch Abkühlung nur einer beschränkten, zwischen Reizstelle und Erfolgsorgan gelegenen Nervenstelle lässt sich diese temporär leitungsunfähig machen; Versuche von Gad u. A. am Vagus, von Marckwald am Phrenicus, von Howell an Gefässnerven u. s. w.

Als **„Chemische Reize"** wirken auf den Nerven vor Allem diejenigen Substanzen, welche ihm Wasser entziehen: Die einfache Vertrocknung an der Luft führt zu heftiger Erregung, beim motorischen Nerven an Zuckungen und Tetanus kenntlich [Kölliker[1])], nach vorausgehender Erregbarkeitssteigerung [Harless[2])]. Concentrirte Neutralsalz-, Harnstofflösungen, Glycerin u. a., auf den Nerven applicirt, wirken erregend; der durch sie hervorgerufene motorische Erfolg ist ein unregelmässiger Tetanus, weil sie allmählich von Faser zu Faser im Nerven vordringen. Auf die Erregung folgt Vernichtung der Erregbarkeit, wie solche auch durch Säuren, Alkalien, Alkohol, Aether, Chloroform hervorgebracht wird; bei rechtzeitiger Abspülung, resp. Abdunsten der flüchtigen Gifte kann Restitution eintreten [Bernstein[3]), Mommsen[4]), Waller[5]) u. A.].

Ammoniak soll sensible Nervenfasern heftig erregen, motorische aber, ohne Zuckungen zu veranlassen, dauernd unerregbar machen; offenbar beruht der Unterschied hier auf dem Verhalten der Erfolgsorgane, indem nicht alle gleichmässig auf den „Rhythmus" (siehe später) des im Nerven eingeleiteten Vorganges zu reagiren vermögen (Gad). Die Vertrocknung muss bei Nervenversuchen sorgfältig ausgeschlossen werden, sei es durch Einbetten des Nerven in die feuchten Gewebe, sei es durch Bepinseln mit „indifferenten" Flüssigkeiten — isotonische Kochsalzlösung, siehe S. 19 — oder Aufbewahren in Oel oder Quecksilber, je nach den Umständen.

Destillirtes Wasser vernichtet langsam die Nervenerregbarkeit, ohne zu reizen, anders als beim Muskel (S. 200).

Aus dem lebenden oder eben getödteten Thiere **herausgeschnittene Nerven** behalten eine Zeit lang ihre Leistungsfähigkeit, sie **„überleben"**, wie der Muskel. Dies lässt sich bei künstlicher Reizung erkennen, wenn das Erfolgs-

[1]) Verh. d. Würzb. med.-physik. Ges., VII, 145.

[2]) Zeitschr. f. ration. Med. (3), VII, 219.

[3]) Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, X, 280.

[4]) A. p. A., LXXXIII, 243.

[5]) J. P., XVIII, proceed. physiol. Soc., p. XIV.

organ mit herausgeschnitten wurde und „überlebend“ seine Functionsfähigkeit bewahrt: „Nervmuskelpräparat“. Nun erlischt aber die Muskelerregbarkeit beim Kaltblüter mit der Zeit, beim Warmblüter verhältnissmässig schnell nach dem Tode (siehe S. 199); aus der nunmehr eintretenden Erfolglosigkeit der Nervenreizung darf aber nicht auf gleichzeitiges Aufhören der Nervenfunction geschlossen werden: am wenigsten darf man dies beim Warmblüter thun, wo die Contraction des Muskels bei Reizung seines Nerven („indirecter Reizung“) ausbleibt, während er noch auf ihn selbst treffende („directe“) Reize reagirt. Vielmehr muss aus der Thatsache, dass die einzigen am Nerven selbst erkennbaren Zeichen der Thätigkeit, nämlich die bald zu besprechenden elektrischen „Actionsströme“ noch durch Stunden, ja Tage später zu beobachten sind (Valentin, Hermann, Fredericq u. A.), geschlossen werden, dass erst das Erfolgsorgan, und zwar als hinfälligster Theil der motorische Nervenendapparat zuerst, der Muskel selbst zu zweit, abstirbt, während der Nerv länger überlebt. Genau das Gleiche gilt auch für den Kaltblüter [Boruttau [1])] und bei anderen als musculären Endapparaten, speciell den schnell absterbenden Centralorganen ist der Gegensatz hinsichtlich der Dauer des Ueberlebens zwischen Nerv und Erfolgsorgan noch grösser.

Im Uebrigen ist diese beim Nerven, wie bei allen Organen, durch viele Factoren beeinflusst: Temperatur, vorheriger Ernährungszustand des Thieres u. s. w.

Das **schliessliche Absterben des ausgeschnittenen Nerven** ist von einer makroskopisch sichtbaren, der Todtenstarre des Muskels analogen Veränderung nicht begleitet. Dagegen beginnt am Querschnitt sofort nach seiner Herstellung ein Zerfall der Nervenfasern — die „traumatische Degeneration“, Schiff [2]) —, welcher indessen nach der Beobachtung von Engelmann [3]) nur bis zu der nächstgelegenen Ranvier'schen Einschnürung gehen soll, d. h. sich auf den betreffenden, einer Zelle äquivalenten Abschnitt beschränkt.

Auf diese Beschränkung wird auch das nach einiger Zeit eintretende Abnehmen der zwischen Längsoberfläche und Querschnitt wirksamen elektromotorischen Kraft (siehe nächsten Abschnitt) zurückgeführt. Der betreffende Abschnitt wird natürlich unerregbar und unfähig, die Erregung zu leiten.

Die früher allgemein angenommene Angabe, dass beim Absterben die Erregbarkeitsabnahme nicht an allen Punkten des Nerven gleichmässig eintrete

---

[1]) A. g. P., LVIII, 1.

[2]) Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie, Lahr 1859, S. 117.

[3]) A. g. P., XIII, 474.

und gleichmässig ihren Verlauf nehme, sondern dass sie vom Centrum nach der Peripherie hin fortschreite — sogenanntes Ritter-Valli'sches Gesetz [1]) —, wird jetzt (zum Mindesten für den ausgeschnittenen Nerven) vielfach für unrichtig erklärt oder auf das gleichzeitige, resp. frühere (siehe unten) Schwinden der Leitungsfähigkeit zurückgeführt [du Bois-Reymond [2]), Mommsen [3]), Szpilmann und Luchsinger [4]) u. A.].

Wird ein **Nerv im lebenden Thiere durchschnitten,** so stirbt nur der eine Abschnitt ab, beim Warmblüter schneller als beim Kaltblüter, unter anfänglicher Zunahme und darauffolgender Abnahme der Erregbarkeit bis auf Null und unter vollständigem Schwund der Fasern, so dass nur das Neurilemm bleibt und der Nerv zu einem dünnen grauen Strang wird, „paralytische Degeneration": Joh. Müller [5]) u. v. A. Welcher Abschnitt degenerirt, hängt von der Lage der Ganglienzellen ab, aus welchen die Nervenfasern entspringen: Nach Durchschneidung der grossen Nervenstämme degenerirt nur der peripherische Abschnitt, nicht der centrale; das Gleiche gilt für die vorderen Rückenmarkswurzeln; bei Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln dagegen degenerirt nur deren centraler Stumpf, und nicht der peripherische [Waller [6])]; die motorischen Fasern der Spinalnerven haben also ihr **„Ernährungscentrum"** im Rückenmark, die sensibeln dagegen in den Spinalganglien.

Manche sensible Fasern sollen nach Durchschneidung der Nervenstämme nur in deren centralem Abschnitt degeneriren, so dass sie ihre Ernährungscentren in peripherischen Endapparaten hätten: solche Endapparate mit dem Werthe von Ganglienzellen wären die Tastkörperchen, welche, älteren Angaben entgegen, nicht degeneriren sollen [F. Krause [7])]. Auch innerhalb der Centralorgane degeneriren die Nervenfasern bei Abtrennung, resp. Zerstörung der Ganglienzellen, welche ihre trophischen Centren bilden; eine Thatsache von fundamentaler Wichtigkeit für die Methodik der Untersuchung des Verlaufes centraler Bahnen und ihrer Verknüpfungen mit den gangliösen Apparaten, von welcher auch seit Budge und Waller (1852) der ausgiebigste Gebrauch gemacht wird; Näheres in dem betreffenden Abschnitt, auf welchen auch verwiesen sei hinsichtlich der Auffassung von Ganglienzelle, Nervenfaser und „Endbäumchen" als anatomischer Einheit, welche deren trophischem und functionellem Zusammenhang zu Grunde liegen soll (Neuronentheorie).

---

[1]) cit. bei du Bois-Reymond, Unters. üb. thier. Elektr., I, 331 ff.

[2]) a. a. O.

[3]) A. p. A., LXXXIII, 243.

[4]) A. g. P., XXIV, 347.

[5]) J. Müller's Handb. d. Physiol., I, S. 552, 4. Aufl., Cobl. 1864.

[6]) Philos. Transact., 1850, II, 423; A. A. P., 1852, S. 392.

[7]) A. (A.) P., 1887, S. 370.

Im Verlaufe einiger Zeit heilen im **lebenden** Thier durchschnittene Nerven wieder zusammen und gewinnen ihre Functionsfähigkeit wieder — **„Regeneration"** —; Cruikshank 1776 [1]), Fontana [2]) u. v. A. Dies geschieht selbst dann, wenn die Nervenstümpfe stark verlagert sind, so dass die Lücke klafft; zur Erreichung dauernder Continuitätstrennung eines Nerven muss daher ein grösseres Stück aus seiner Länge herausgeschnitten, „resecirt" werden. Die Regeneration erfolgt unter dem Einflusse des Ernährungscentrums, durch Hineinwachsen der von diesem entspringenden Achsencylinder des „centralen" Stumpfes in den degenerirten peripherischen. Was die Wiederherstellung der Function betrifft, so ist angegeben worden, dass die Leitungsfähigkeit für die centralen Impulse früher da sei, als die locale Erregbarkeit für inadäquate Reize [Erb [3]), Ziemssen und Weiss [4])].

Die vollständige Regeneration erfordert im Allgemeinen Wochen und Monate; doch sieht man nach Nervendurchschneidungen die Sensibilität in dem betreffenden Innervationsgebiet oft so schnell zurückkehren, dass dies nur durch Betheiligung der Fasern benachbarter Nerven — „collaterale Innervation", Analogie zum „Collateralkreislauf" — erklärt werden kann; dass im Gefolge der Verletzung überhaupt Anästhesie eintritt, wird durch Hemmungswirkungen („Choc") erklärt [Vanlair [5])]. Dunkel ist auch der Mechanismus der nach Durchschneidung motorischer Nerven bisweilen auftretenden Muskelbewegungen bei Reizung vasomotorischer Nerven — „pseudomotorische Wirkung" —; so wirkt der Lingualis auf die Zunge nach Hypoglossusdurchschneidung, aber nur bei Erhaltung der Chorda tympani [Philipeaux und Vulpian [6])]. Man hat verstärkte Lymphbildung zur Erklärung herbeigezogen [Heidenhain [7])].

Zur Ergründung des **Wesens der Vorgänge im Nerven,** welche seine **Thätigkeit** ausmachen, muss nach erkennbaren Veränderungen desselben im thätigen Zustande, resp. durch diesen gesucht werden. Grobmechanische Erscheinungen — in dem Sinne etwa, wie man früher die Nerven als Stränge auffasste, die sich als Ganzes bewegen sollten, wie Glockenzüge, oder als Röhren, in welchen das hypothetische „Nervenfluidum" fliessen sollte —, sind gänzlich auszuschliessen. Auch eine irgendwie nachweisbare Erwärmung des Nerven bei der Thätigkeit findet nach den neuen

---

1) Medical facts and observations, VII, Nr. 14; Phil. Trans., 1795, S. 177.

2) Abhandlung über das Viperngift; Uebersetzung, Berlin 1787, S. 350.

3) Verh. des naturh.-med. Vereines, Heidelberg, IV, 116.

4) Deutsch. Arch. f. klin. Med., IV, 579.

5) Archives de biol., VII, 433.

6) C. R., LVI, 1009; LXXVI, 146.

7) A. (A.) P., 1883, Suppl., S. 133; auch Marcacci, in Sperimentale, LII, 270.

sorgfältigen Untersuchungen (Widerstandsmethode) von Rolleston[1]) u. A. nicht statt (eine solche war früher von Einigen gelegentlich behauptet, von Anderen aber nicht bestätigt worden). Zweifelhaft sind ferner alle Angaben über chemische Veränderungen des Nerven durch die Thätigkeit, speciell Aenderungen der Reaction (Säuerung wie beim thätigen Muskel, Funke): zum grössten Theil an Partien des Centralnervensystems angestellt, dürften die betreffenden Versuche für die Nervenfasern an sich, speciell für den functionell allein in Betracht kommenden Achsencylinder nichts beweisen. Andere Angaben, über einen Gaswechsel des Nerven (Valentin), sind auf Absterben und Fäulniss zu beziehen. Jedenfalls sind die Bestandtheile der Nervenfaser von so zusammengesetzter und leicht veränderlicher Beschaffenheit, dass unsere Kenntnisse von der Chemie des lebenden Nerven auch nur im Ruhezustande gleich Null sind. Für den Stoffumsatz bei der Thätigkeit muss eines als erwiesen gelten, dass er, wenn überhaupt je nachweisbar, ausserordentlich geringfügig sein muss: denn **der Nerv ermüdet** selbst durch stundenlange Thätigkeit **nicht,** und zwar auch der ausgeschnittene, bei welchem Zufuhr neuen Verbrauchsmaterials und Abfuhr von Abfallstoffen ausgeschlossen ist. Wird nämlich zwischen Reizstelle und Erfolgsorgan der Uebertragung der Erregung ein temporäres Hinderniss gesetzt [constanter Strom, welcher die durchströmte Strecke leitungsunfähig macht, Wedenski[2]), Maschek[3]); Curare — in Warmblüterversuchen —, welches die motorischen Nervenendapparate lähmt, Bowditch[4]), Szana[5])] und wird nun während des Bestehens dieses Hindernisses ununterbrochen gereizt, so tritt nach Wegräumung des Hindernisses (Oeffnung des Stromes, Erholung von der Curarewirkung) voller Reizerfolg ein, auch wenn die „Blockirung“ und Reizung stundenlang gedauert hatte (bis zu 12 Stunden, Maschek).

Auch das ungeschwächte Andauern der Actionsströme des Nerven (siehe nächsten Abschnitt) bei stundenlanger Reizung ist angegeben und für seine Unermüdbarkeit gedeutet worden [Edes[6])].

Nachdem sich also durch Versuche in den bisher besprochenen Richtungen gar keine Erscheinungen der Thätigkeit am Nerven selbst

[1]) J. P., XI, 208.
[2]) C. m. W., 1884, Nr. 5.
[3]) Ac. W., XCV, S. 109.
[4]) A. (A.) P., 1890, S. 505.
[5]) Ibid., 1891, S. 315.
[6]) J. P., XIII, 431.

mit Sicherheit haben nachweisen lassen, werden wir im nächsten Abschnitte solche kennen lernen in den, allerdings nur mit besonders empfindlichen Hilfsmitteln erkennbaren elektrischen Actionsphänomenen. Diese sind es auch, welche in das Wesen der Nerventhätigkeit den tiefsten Einblick gestatten, welchen zu gewinnen heutzutage überhaupt möglich ist. Nur der eine Punkt dürfte aus dem Inhalte dieses Abschnittes bereits mit Sicherheit hervorgehen, dass nämlich bei der **Nervenleitung** es sich um einen **Process** handelt, welcher **einer Welle zu vergleichen** ist, indem ein Theilchen gewissermassen von der einen Seite her einen Anstoss empfängt und auf das benachbarte Theilchen der anderen Seite weiter überträgt, selbst aber in den vorherigen Ruhezustand zurückkehrt: nur so ist die Uebertragung einer geringen Energiemenge auf so weite Ferne mit doch immerhin bedeutender Geschwindigkeit denkbar. Die „Erregungswelle" des Nerven ist ferner analog dem Leitungsvorgange in der Muskelfaser, welcher sich von ihr dadurch unterscheidet, dass er an jeder Stelle, welche er passirt, den Vorgang der Zusammenziehung und Erschlaffung normal nach sich zieht, so dass auch dieser die Form einer Welle annimmt („Contractionswelle", siehe S. 194).

An die Vorstellung von der Erregungswelle knüpft sich die Frage, ob bei gleichzeitiger Application zweier oder mehrerer Reize auf einen Nerven Verstärkung der Wirkung durch Superposition der Wellen, resp. Schwächung durch Interferenz stattfinden kann. Solche Erscheinungen sind oft genug behauptet worden; soweit indessen die betreffenden Versuche mit elektrischer Reizung angestellt wurden (Valentin, Grünhagen), lassen sich die Resultate einfacher durch die Gesetze des Elektrotonus erklären [Sewall[1]), Werigo[2])]. Immerhin werden analoge Erscheinungen auch bei nicht elektrischer Reizung angegeben [Kaiser[3])]; ferner sind gewisse Beobachtungen von Wedenski[4]) kaum anders als durch Interferenzwirkung zu erklären.

Streitig ist auch die Frage, ob die fortgeleitete Erregung im Sinne des Anstosses, welchen ein Nerventheilchen oder -Querschnitt von dem benachbarten empfängt, zu identificiren ist mit dem Zustande, in welchen der erste Querschnitt durch das Ausgangsorgan der Erregung, resp. ein beliebiges Nerventheilchen durch inadäquate Reizung von aussen her versetzt wird: Gegen diese Identificirung und für die sogenannte Trennung der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit hat man die Ergebnisse gewisser Versuche angeführt, in welchen ein Theil des Nerven in einer „Gaskammer" mit CO_2, resp. Alkoholdampf sich befand und sowohl durch innerhalb jener, als auch durch ausserhalb,

---

[1]) J. P., III, 347.

[2]) Die Effecte der Nervenreizung mit unterbroch. Strömen, Berlin 1890.

[3]) Z. B., XXVIII, 417.

[4]) C. R., CXVII, 240.

und zwar centralwärts angebrachte Elektroden gereizt werden konnte: aus dem Unwirksamwerden des einen, resp. anderen Reizes für die Auslösung von Muskelzuckungen schloss man auf eine frühere Aufhebung der Leitungsfähigkeit gegenüber der localen Erregbarkeit, resp. umgekehrt, je nach dem Agens in der Gaskammer [Grünhagen[1]), Szpilmann und Luchsinger[2]), Gad und Sawyer[3]), Piotrowsky[4]) u. A.]. Die eigentliche Bedeutung dieser Erscheinungen, wie unsere Stellung zu der erwähnten Frage, kann erst im nächsten Abschnitte angedeutet worden.

Die zur Uebertragung der Erregung vom motorischen Nerven auf die Muskelfaser dienenden **Vorgänge im Endorgane** (Doyère'scher Hügel, Endplatte, Endgeweih von Kühne) erfordern eine im Verhältniss zur Nervenleitungsgeschwindigkeit beträchtliche Zeitdauer [Bernstein[5]), Boruttau[6]) u. A.], welche durch die myographische Methode (vgl. schon oben, S. 227) sich zu etwa 0·003 Secunde bei Kalt-, zu 0·0015 Secunde bei Warmblütern ergibt (Asher). Die Natur der betreffenden Vorgänge ist nicht aufgeklärt.

Man hat besonders die anatomischen Entdeckungen über den Bau der Endapparate für eine Auslösung auf elektrischem Wege zu verwerthen gesucht; „Entladungshypothese" von Kühne[7]) und Kritik derselben durch du Bois-Reymond[8]). Die lange Dauer des oben erwähnten Zeitraumes erschwert entschieden diese Deutung. Vielleicht sind Untersuchungen der analogen Verhältnisse der „elektrischen Organe" (siehe nächsten Abschnitt) berufen, hier Aufklärung zu schaffen.

Besonders bemerkenswerth ist die **Hinfälligkeit der motorischen Endapparate;** sie erweisen sich als abgestorben zu einer Zeit, wo sowohl am Muskel, besonders aber auch am Nerven noch Thätigkeitserscheinungen zu beobachten sind (siehe S. 242); das amerikanische Pfeilgift **Curare** lähmt sie, ohne den Nerven noch den Muskel functionsunfähig zu machen (Kölliker, Bernard u. v. A.; siehe die toxikologische Literatur).

Die Erregbarkeitsänderungen durch den Elektrotonus sollen sich nach Kühne bis auf die motorischen Endapparate erstrecken; dass von ihnen ausser dem erregenden auch ein hemmender Einfluss auf die Muskelfasern ausgehen kann, ist durch Wedensky u. a. sichergestellt.

---

[1]) A. g. P., VI, S. 180.

[2]) Ibid., XXIV, 347.

[3]) A. (A.) P., 1888, 395.

[4]) Ibid., 1893, 205.

[5]) A. (A.) P., 1882, S. 329.

[6]) Ibid., 1892, S. 454.

[7]) A. p. A., XXIX, 446.

[8]) Ac. Berl. Monatsber., 1874, S. 519; Ges. Abh. zur Muskel- und Nervenphysik, II, 698.