

Die Ergebnisse neuerer Untersuchungen auf dem Gebiete der thierischen Electricität. ¹⁾

Von

L. Hermann.

(Nach einem am 2. Februar 1878 in der Gesellschaft der Aerzte in Zürich gehaltenen Vortrage.)

I. Einleitende Bemerkungen.

Der Zustand des Gebietes vor zehn Jahren.

Bis zum Jahre 1867 hatten in der Lehre von der thierischen Electricität gewisse aus den classischen Untersuchungen *du Bois-Reymond's* hervorgegangene theoretische Anschauungen unbestrittene Geltung. *du Bois-Reymond* hatte für das ganze Gebiet eine mustergültige Methodik geschaffen, und mittels derselben eine Anzahl Grundthat-sachen theils sicherer als seine Vorgänger festgestellt, theils unter strenge Gesetze geordnet, grösstentheils aber selbst entdeckt. Diese Thatsachen waren, kurz zusammengestellt, folgende: 1. Muskel- und Nervenfasern zeigen, quer durch-schnitten, eine in ihnen vom Querschnitt zur Längsober-fläche gerichtete electromotorische Kraft, die bis zu $\frac{1}{12}$ eines Daniell'schen Elementes gehen kann. 2. Die Nega-tivität des Querschnitts ist dem natürlichen Faserende («natürlichen Querschnitt») des Muskels in geringerem

¹⁾ Die Citate, bei denen kein Autor genannt ist, betreffen Arbeiten des Verfassers.

Grade eigen, und kann selbst ganz fehlen oder in Positivität umschlagen. Die höheren Grade dieser «Abweichung», der sog. «Parelectronomie», werden durch andauernde Einwirkung der Kälte begünstigt. 3. Wird eine Nervenfasern in einer Strecke ihres Verlaufs von einem galvanischen Strome durchflossen, so ist sie in den extrapolaren Strecken Sitz einer jenem Strome gleichsinnigen Kraft, welche in der Nähe der Pole am stärksten ist («Electrotonus»); dieser Einfluss erstreckt sich nur soweit als die Integrität der Faser vollkommen erhalten ist. 4. Muskeln und Nerven mit künstlichen Querschnitten zeigen während der Erregung eine Abnahme (negative Schwankung) ihres Stromes; im unversehrten Muskel summirt sich der negative Betrag der Schwankung in unveränderter Grösse algebraisch zu dem bestehenden Strome, welche Grösse und Richtung derselbe auch haben mag.

Aus diesen Thatsachen hatte *du Bois-Reymond* folgende Theorie abgeleitet: 1. Die Muskel- und Nervenfasern enthalten in einem indifferenten Leiter suspendirte electromotorische Theilchen, welche dem Längsschnitt positive, den Querschnitten negative Flächen zuwenden. 2. Am natürlichen Ende der Muskelfaser sind Theilchen besonderer Art mehr oder weniger entwickelt, welche dem Faserende positive Flächen zukehren; Kälte begünstigt die Entwicklung dieser «parelectronomischen» Schicht. 3. Die Molekeln des Nerven nehmen unter dem Einflusse eines sie durchfliessenden Stromes eine neue Anordnung an, in welcher sie dem positiven Pole negative, dem negativen positive Flächen zuwenden. Denkt man sich die Molekeln dipolar-electrisch, so würden im Ruhezustand je zwei

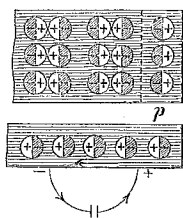


Fig. 1.

untrennbar zusammengehörige einander ihre positiven, den Querschnitten aber ihre negativen Flächen zukehren, und die Einwirkung des Stromes darin bestehen, dass er sie sämmtlich säulenartig anordnet. Indem sich diese Anordnung in vermindertem Grade über die durchflossene Strecke hinaus erstreckt, entstehen die electrotonischen Kräfte. (In Fig. 1 ist oben die normale, unten die electrotonische Anordnung veranschaulicht; über p sind die parelectronomischen Molecüle des künstlichen Faserendes angegeben.)

4. Durch die Erregung nehmen entweder die electromotorischen Kräfte der Molekeln ab, oder letztere nehmen eine neue Anordnung an, in welcher sie nach aussen weniger wirksam sind; an dieser Veränderung nehmen die parelectronomischen Molekeln keinen Antheil.

An die Aufstellung dieses Molecularschemas knüpften sich mannigfache Hoffnungen. Es schien naheliegend, dass in den gegenseitigen Beziehungen der mit electricischen Eigenschaften ausgestatteten Theilchen das Wesen der Erregung und ihrer Leitung im Muskel und Nerven begründet sei, indem vielleicht Drehung, Schwingung oder sonstige Veränderung eines Theilchens gleiche Veränderung im Nachbartheilchen hervorriefe. Ja es schien denkbar, dass auch die Zusammenziehung des Muskels auf die gegenseitigen Anziehungs- und Abstossungswirkungen jener Theilchen sich würde zurückführen lassen. Wenn auch speciellere Vermuthungen über diese Punkte kaum gewagt wurden, und namentlich der Urheber der Moleculartheorie in dieser Hinsicht eine lobenswerthe Zurückhaltung beobachtete, so hielt man es doch bis zum Jahre 1867 ziemlich allgemein stillschweigend für ausgemacht, dass der Ruhestoffwechsel der Muskeln und Nerven zur Erhaltung der beständig electromotorisch wirksamen Molekeln und ihrer Kräfte

unentbehrlich sei, und dass die Erregung in erster Linie auf Bewegungen dieser Molekeln beruhe, welche freilich mit vermehrtem Sauerstoffverbrauch und vermehrter Oxydation in irgend welcher Weise verknüpft sei.

Untersuchungen, welche zu veränderter Auffassung den Anstoss gaben.

Untersuchungen über den Gas- und Stoffwechsel der Muskeln ¹⁾ lieferten mir Resultate, welche von den damals herrschenden Vorstellungen über die functionellen Vorgänge in diesen Organen wesentlich abwichen. Ich fand, dass die Muskeln keinen anspumbaren Sauerstoff enthalten und trotzdem in sauerstofffreier Umgebung lange Zeit hindurch der energischsten Leistungen fähig sind; hieraus schloss ich, dass das chemische Substrat der Muskelarbeit nicht ein Oxydationsprocess ist, sondern ein Spaltungsprocess, bei welchem durch Sättigung stärkerer Affinitäten, durch Uebergang in eine stabilere Atomgruppierung, Kräfte frei werden, etwa wie bei der alkoholischen Gährung des Zuckers. ²⁾ Unter den Spaltungsproducten findet sich Kohlensäure; eine Vergleichung der bei der Anstrengung und bei der Erstarrung frei werdenden Kohlensäuremengen ergab, das beide aus einer gemeinsamen Quelle stammen müssen, und so ergab sich, unter Zuhülfenahme eines ähnlichen Resultats, welches *J. Ranke* für die Milchsäure erhalten hatte, eine vollkommene Analogie zwischen dem chemischen Process der Contraction und der Erstarrung. Beide Prozesse

¹⁾ Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben. Berlin 1867.

²⁾ Aehnliche Gedanken sind später, in etwas grösserer Allgemeinheit, ausgesprochen worden von *J. Liebig*, in den Sitzungsberichten der bayr. Acad. 1869. II. 4, und von *Pflüger*, Arch. f. d. ges. Physiol. X. p. 251. 1875.

sind Spaltungen; als Spaltungsproducte sind bekannt: Kohlensäure, Milchsäure und für die Erstarrung ein von *Brücke* und *Kühne* nachgewiesenes Eiweisscoagulum, welches dereinst vielleicht auch für die Contraction als vorübergehende Absecheidung wird nachgewiesen werden. Die Sauerstoffaufnahme des Muskels hat mit dem Spaltungsprocess nichts direct zu thun, sie gehört zu einem synthetischen Restitutionsprocess, bei dem vielleicht gewisse Spaltungsproducte wieder verwendet werden. So erklärte sich die Unabhängigkeit der Sauerstoffaufnahme des Muskels von seiner Kohlensäurebildung.

Nach dieser Vorstellung findet also während der Ruhe beständig langsame Spaltung und langsame Restitution statt; letztere ist an die Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes geknüpft. Wird die letztere aufgehoben, so erschöpft sich der ganze Vorrath spaltbarer Substanz des Muskels, der Muskel wird starr. Bei der Contraction wird der Spaltungsprocess plötzlich beschleunigt, und die Restitution hat Mühe, ihm gleichen Schritt zu halten; ihr Zurückbleiben bedingt die Ermüdung.

Die Analogie zwischen Contraction und Erstarrung war schon seit langer Zeit aufgefallen, obgleich man ausser der Verkürzung des Muskels kein gemeinsames Moment kannte. Man hatte die Erstarrung als die letzte Contraction des sterbenden Muskels bezeichnet. Die neue Anschauung kehrte gleichsam die Sache um, indem sie die Contraction einer momentanen und vorübergehenden Erstarrung verglich. Die physicalischen Analogien zwischen Contraction und Erstarrung haben sich seitdem vermehrt; es fand sich, dass nicht bloss bei der Contraction, sondern auch bei der Erstarrung das Volumen des Muskels etwas abnimmt, und Wärme frei wird. Ja es giebt offenbare Uebergangszustände zwischen Contraction und Starre, wie neuerdings erkannt worden

ist. ¹⁾ Jede zu heftige Reizung des Muskels macht, dass die Contraction nur unvollkommen schwindet, ein Verkürzungsrückstand bleibt; Ermüdung und Absterben begünstigen diesen Zustand bleibender, starreähnlicher Contraction (*Schiff's* «idiomusculäre Contraction»); einen ähnlichen Zustand bewirken viele Muskelgifte, wie Veratrin, Delphinin, Digitalin, Emetin, Coffein etc.

Die Verfolgung jener Analogien zwischen Contraction und Erstarrung führte mich auf eine Anschauung über das Wesen der thierischen Electricität, welche von der bestehenden in fundamentaler Weise abwich. ²⁾

Grundgedanke der neuen Theorie.

Die wichtigste und sicherste damals bekannte Thatsache war die, dass eine durchschnittene Muskelfaser einen negativen Querschnitt zeigt, bis sie völlig erstarrt ist, und dass diese Negativität bei der Erregung abnimmt oder schwindet. Diese Erscheinung konnte, im Hinblick auf die chemische und physicalische Analogie des Erregungs- und des Erstarrungsprocesses, und in Erwägung, dass am künstlichen Querschnitt sich beständig und vom ersten Moment ab erstarrende Substanz befindet, durch die Annahme erklärt werden, dass das Erstarren sowohl als die Erregung das Protoplasma in solcher Weise verändert, dass es sich negativ electricisch verhält gegen unverändertes, ruhendes Protoplasma. Wenn das ist, muss der künstliche Querschnitt so lange negativ sein, bis die Faser in ganzer Länge erstarrt ist, und durch Erregung des lebenden Antheils muss die electricische Differenz abnehmen.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. p. 371. 1876; XVI. p. 252. 1878.

²⁾ Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven, 2. und 3. Heft. Berlin 1867 und 1868.

II. Die Ströme ruhender Organe.

Die Stromlosigkeit ruhender unversehrter Muskeln.

Die erste Frage, welche zur Prüfung dieser Theorie (welche ich im Gegensatz zur «Präexistenztheorie» als «Alterationstheorie» bezeichnet habe) entschieden werden musste, war die, ob absolut unversehrte Muskeln einen Muskelstrom besitzen. Ausgeschnittene Muskeln besitzen fast regelmässig unmerkliche Verletzungen, seien es mechanische oder chemische. In den ersten Versuchen *du Bois-Reymond's* waren die Muskeln regelmässig mit gesättigten Salzlösungen benetzt, und dadurch in solchem Grade angeätzt, dass er dem natürlichen Faserende sogar die volle Negativität künstlicher Querschnitte zuschreiben konnte. Als diese Fehlerquelle von *du Bois-Reymond* selbst entdeckt war, blieben jedoch noch immer Wirkungen des Faserendes übrig, freilich von ganz anderer Ordnung als sie früher gefunden waren, und von regelloser Richtung; zu ihrer Erklärung wurde die Theorie der *parelectronomischen* Schicht erfunden. Aber je mehr bei der Präparation der Muskeln alle Schädlichkeiten fern gehalten werden, um so näher findet man sie der vollkommenen Stromlosigkeit. Zu den Schädlichkeiten gehört beim Frosche vor Allem Benetzung mit dem stark ätzenden Hautsecret, Berührung mit der äusseren Hautfläche. ¹⁾ Der Wadenmuskel lässt sich bei der Präparation vor solchen Berührungen bewahren, und zeigt dann nur so schwache und regellose Ströme, wie sie in jedem Kreise, in welchem sich feuchte Leiter befinden, auftreten. ²⁾ Die Oberschenkelmuskeln des

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. III. p. 37. 1870.

²⁾ Ebendasselbst p. 16, 35.

Frosches sind ohne Ausnahme dergestalt mit einander oder mit anderen Nachbargebilden (Haut, Knochen) verwachsen, dass sie sich nicht mechanisch unverletzt darstellen lassen, da jeder fremde Anhang vermieden werden muss.¹⁾

Die Angabe, dass Kälte die Entwicklung eines stromlosen Zustandes oder verkehrter Ströme begünstige, bestätigte sich nicht. Wadenmuskeln frisch gefangener, und lange im Eiskeller aufbewahrter Frösche, verhalten sich electromotorisch durchaus nicht verschieden.²⁾ (Gefroren gewesene Muskeln sind nach dem Aufthauen innerlich verletzt, und deshalb zu solchen Versuchen gänzlich zu verwerfen.)

Der sicherste Weg unverletzte Muskeln zu untersuchen, schien die Ableitung vom unenthäuteten Thiere. Allein hier fand *du Bois-Reymond*,³⁾ der diesen Weg zuerst betrat, eine unerwartete Schwierigkeit in den Hautströmen, welche fast alle Thiere besitzen. Versucht man diese Hautströme durch Aetzung der Haut mit Salzlösungen zu beseitigen, so durchdringt die Lösung alsbald die Haut, und ätzt die darunter liegenden Muskeln an; man merkt dies an der allmählichen Entwicklung desjenigen Stromes, welcher eintritt, wenn die Oberfläche der nackten Muskeln mit Aetzmitteln benetzt wird. Dass zu der Zeit, wo der Muskelstrom vorhanden ist, die Muskeln bereits angeätzt sind,⁴⁾ kann man direct sehen, sobald man Silbernitrat zur Hautätzung benutzt hat, dessen Aetzwirkung durch

¹⁾ Ebendasselbst XV. p. 227. 1877.

²⁾ Ebendasselbst XV. p. 226. 1877.

³⁾ *du Bois-Reymond*, Untersuchungen über thier. Electr. II. 2. Abth. p. 7.

⁴⁾ Untersuchungen Heft III. p. 6. 1868.

eine Trübung erkennbar ist. ¹⁾ Wählt man dagegen die Aetzstellen der Haut so, dass keine aponeurotischen Muskelflächen darunter liegen, so ist kein Muskelstrom nachweisbar, sondern nur äusserst schwache und unregelmässige Wirkungen, die wie schon bemerkt, in einem Kreise von feuchten Leitern gar nichts beweisen, zumal da weder Aetzung noch Abkratzung die Haut absolut stromlos macht. ²⁾

Fische besitzen keinen Hautstrom; hier genügt nun in der That Ableitung von zwei beliebigen Puncten der Haut (das Thier muss, wie auch die Frösche, bei allen derartigen Versuchen durch Curare bewegungslos gemacht sein), um die Abwesenheit des Muskelstroms zu beweisen. ³⁾

Ein Object, an dem sich die Abwesenheit des Muskelstroms sehr schön demonstriren lässt, ist nach neueren Untersuchungen von *Engelmann* das Herz. ⁴⁾ Hier ist zur Prüfung ja nur Entfernung des Herzbeutels erforderlich, eine Operation, die ohne jede Beschädigung des Fleisches geschehen kann. Das Herz ist stromlos, jede verletzte Stelle aber negativ. Die Präexistenzlehre kann dieser Thatsache, sowie der Stromlosigkeit der Fische gegenüber sich nur durch die ad hoc gemachte und höchst unwahrscheinliche Annahme halten, dass keine Faser der Oberfläche ihr natürliches Ende zukehre.

¹⁾ Ebendasselbst p. 14.

²⁾ Ebendasselbst p. 14; Arch. f. d. ges. Physiol. III. p. 16, 23, 26 ff.; IV. p. 149. 1871.

³⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. IV. p. 152. 1871.

⁴⁾ *Engelmann*, Utrecht'sche physiol. Onderzoek. (3) III. p. 82. 1874.

Die Nicht-Präexistenz einer electromotorischen Kraft
im Muskel.

Ein anderer Weg, die Präexistenzfrage zu entscheiden, schien die Untersuchung, ob nach Anlegung des künstlichen Querschnitts der Muskelstrom augenblicklich in voller Stärke vorhanden sei oder zu seiner Entwicklung eine, wenn auch noch so kleine, Zeit bedürfe. Wäre letzteres der Fall, so kann unmöglich diejenige Lehre richtig sein, welche im Muskel die Molekeln vorgebildet annimmt, und das Messer dieselben nur freilegen lässt. Die Versuche, welche ich in den Jahren 1875 bis 1877 über diese Frage angestellt habe, ¹⁾ entschieden in diesem Sinne. Mittels eines besonderen Apparats wurde der galvanometrische Kreis im Augenblick der Verletzung geschlossen und eine äusserst kleine Zeit später wieder geöffnet. Die erhaltene Ablenkung war kleiner als sie in einem zweiten Versuche erhalten wurde, wo der Muskelstrom schon entwickelt war und während der gleichen kurzen Schlusszeit auf das Galvanometer wirkte. Der Muskelstrom braucht also zu seiner Entwicklung Zeit; er präexistirt demnach nicht.

Die Ströme des Nerven, der bluthaltigen Drüsen, der
Pflanzen etc.

Es war vorauszusehen, dass die Eigenschaft, auf Verletzungen mit Negativwerden der absterbenden Substanz zu reagiren, auch anderen protoplasmatischen Gebilden zukommen würde. In erster Linie steht hier der Nerv, dessen Strom von *du Bois-Reymond* entdeckt und ebenfalls auf ein Molecularschema zurückgeführt worden war. Unversehrte Nervenendigungen sind aus mannigfachen Gründen

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. XV. p. 191. 1877.

galvanischer Untersuchung unzugänglich; trotzdem zweifelte man wegen der Analogie der Muskeln nicht an ihrem Strom und demnach an der Zulässigkeit des Molecularschemas. Mit der Entdeckung der Stromlosigkeit der Muskeln kehrte sich das Verhältniss um; ¹⁾ es war fortan nicht der mindeste Grund, dem Nerven einen anderen Ruhestrom zuzuschreiben als den künstlicher Querschnitte. Wir werden sehen, dass auch die Erscheinungen des Electrotonus nicht im mindesten die Aufstellung eines Molecularschemas rechtfertigen.

An zwei Gruppen protoplasmatischer Apparate habe ich selbst auf Grund obiger Ueberlegung die künstlichen Querschnitte untersucht und negativ gefunden; beide Male fand sich, dass die entsprechende Beobachtung schon vorher von Andern gemacht war. Der erste Fall betraf die drüsigen Organe des Frosches, ²⁾ an denen schon *Matteucci* negative Querschnitte beobachtet hatte. Ich fand, dass diese Eigenschaft nur vorhanden ist, wenn die Gefässe ungeronnenes Blut enthalten, mit dessen Veränderung am Querschnitt die electromotorische Kraft zusammenzuhängen scheint. Der zweite Fall betrifft die Negativität künstlicher Schnitte und Aetzstellen an Pflanzen, ³⁾ erstere zuerst von *H. Buff* beobachtet. ⁴⁾ Beide Erscheinungen sind zugleich derart, dass eine Moleculartheorie absolut undenkbar ist, obgleich es selbst hier nicht an einem Versuche dazu gefehlt hat.

¹⁾ Untersuchungen, Heft III. p. 25. 1868.

²⁾ Ebendaselbst p. 88.

³⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. IV. p. 155. 1871.

⁴⁾ *Buff*, Ann. d. Chemie LXXXIX. p. 76. 1854.

Das Gebundensein der Ströme an das Vorhandensein eines lebenden Antheils im verletzten Protoplasmakörper.

An den künstlichen Querschnitten der Pflanzen bemerkte ich, dass ihre Negativität rasch vorübergeht, neue Querschnitte aber von Neuem negativ erscheinen. Ich erklärte mir dies Verhalten dadurch, dass die Negativität des Querschnitts nach unserm Grundgesetz nur so lange bestehen kann, als die angeschnittenen Zellkörper noch einen lebenden Protoplasmarest besitzen; sind sie völlig abgestorben, so muss der Strom anflören. So erklärt sich auch, weshalb an deutlich längsfasrigen Pflanzen auch künstliche Längsschnitte sich positiv gegen künstlichen Querschnitt verhalten; ¹⁾ indem nämlich die längsgespaltenen Zellkörper viel rascher durchweg abgestorben sind, als die querdurchgeschnittenen. Die gleiche Vergänglichkeit des Stromes, welche ich an künstlichen Querschnitten der Pflanzen gefunden hatte, hat neuerdings *Engelmann* auch am Herzen und an glattmuskelligen Organen beobachtet, und in gleicher Weise erklärt. ²⁾ Diese Organe sind aus aneinandergereihten selbstständigen Zellkörpern zusammengesetzt, und der Strom eines Querschnitts kann desshalb nur so lange dauern, bis die verletzten Zellen durchweg abgestorben sind. ³⁾ Die gleiche Erscheinung fand endlich *Engelmann* auch an den Nerven. Hier bilden die *Ranvier*-schen Schnürringe Zellgrenzen, an denen, wie *Engelmann*

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. IV. p. 159, 163.

²⁾ *Engelmann*, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. p. 116. 1877.

³⁾ Eine ganz analoge Beobachtung machte ich im Frühjahr 1877 an jungen Medusen, welche, durch gütige Vermittlung des Herrn Prof. *Hensen* in Kiel, lebend nach Zürich gekommen waren und mehrere Wochen erhalten werden konnten.

vorher gefunden hatte, ¹⁾ der Absterbeprocess Halt macht, obwohl die Erregung diese Grenzen, wie auch am Herzen, Darm und Uterus überschreitet. ²⁾

Beseitigung der Demarcationsströme durch natürliche Heilung.

Engelmann war es vorbehalten, noch einen weiteren Beweis gegen die Präexistenzlehre zu entdecken. ³⁾ Durchschneidet man nämlich einem lebenden Frosche einen Muskel subcutan, so nimmt die Negativität des künstlichen Querschnitts, und zwar unter dem Einfluss der Circulation und Innervation, beständig ab und schwindet endlich ganz. Wenn also die Natur künstliche Querschnitte stromlos zu machen die Tendenz hat, so ist es klar, dass im Naturzustande kein Muskel einen Strom haben kann, sondern jeder ruhende Muskelstrom von Verletzung herrühren muss.

Da sonach alle Ströme ruhender Muskeln, Nerven etc. (mit alleiniger Ausnahme des Einflusses ungleicher Temperatur und galvanischer Durchströmung) auf dem Contact absterbender und lebender Substanz beruhen und ihre electromotorische Kraft in der «Demarcationsfläche» ihren Sitz hat, so nenne ich diese Ruheströme «Demarcationsströme.»

¹⁾ *Engelmann*, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. p. 474. 1876.

²⁾ *Gad* und *Tschiriew* (Verhandl. d. physiol. Ges. z. Berlin 1877. Nr. 21) glauben das Schwinden des Stromes im Nerven davon herleiten zu können, dass nach dem Absterben der angeschnittenen *Ranvier*'schen Abschnitte die nun wirksamen Endflächen der nächstfolgenden nicht mehr in Einer Flucht liegen, so dass ihr Strom durch Nebenschliessung geschwächt wird. Der Werth dieser Betrachtung ergibt sich sofort, wenn man bedenkt, dass die Länge der *Ranvier*'schen Abschnitte überhaupt nur 1—1½ mm. beträgt.

³⁾ *Engelmann*, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. p. 328. 1877.

Einfluss der Temperatur.

Hat die Muskelsubstanz innerhalb der gleichen Faser verschiedene Temperaturen, so verhalten sich, wie ich gefunden habe, ¹⁾ die wärmeren Stellen positiv gegen die kälteren, so lange die Temperatur nicht diejenige Grenze erreicht, welche Absterben (Wärmestarre), also Negativität herbeiführt. In genau gleichem Grade wie die lebende Substanz durch Wärme positiver wird gegen andre lebende, wird sie es auch gegen die absterbende, so dass nicht allein der Demarcationsstrom durch Erwärmen des ganzen Muskels kräftiger wird (wovon schon *du Bois-Reymond* Andeutungen sah; *Steiner* bestätigte es neuerdings auch für Nerven), sondern auch die Kraft des Demarcationsstroms nur von der Temperatur der lebenden Substanz an der einen Ableitungsstelle, nicht von der Temperatur der zwischenliegenden Substanz abhängig ist; die Muskelsubstanzen verschiedener Zustände bilden also eine Voltaische Spannungsreihe. ²⁾

Ströme ganzer Muskeln.

Wie schon bemerkt, ist an völlig unversehrten Muskelfasern kein Strom vorhanden. Alle Ströme ruhender Muskeln sind also, abgesehen von Temperaturverschiedenheiten, Wirkung von Verletzungen. Am einfachsten gestaltet sich der Strom an einem parallelfasrigen, quer durchschnittenen Muskel; hier liegen alle Demarcationsflächen dem Querschnitt parallel (Fig. 2),

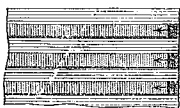


Fig. 2.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. IV. p. 163. 1871.

²⁾ Ebendasselbst p. 178.

jeder Punkt des Querschnitts verhält sich also negativ gegen jeden Punkt der Längsoberfläche. ¹⁾ Da aber der Muskel zwischen den Fasern und an seiner Oberfläche indifferentes leitendes Gewebe besitzt, durch welches sich die Demarcationsströme grossentheils abgleichen können (Sarcolemme, Perimysium, abgestorbene Schicht am Querschnitt; in der Figur ist das indifferente Gewebe horizontal schraffirt), so ist erstens die Kraft der abgeleiteten Ströme nur ein Bruchtheil der Kraft der einzelnen Faser, zweitens ist die Positivität des Längsschnitts und die Negativität des Querschnitts dergestalt vertheilt, dass sie in der Mitte am grössten sind; so entstehen die sog. «schwachen Ströme» beim Ableiten von zwei unsymmetrischen Längsschnitts- oder Querschnittspuncten. ²⁾ An den schwachen Längsschnittsströmen kann übrigens, besonders beim Nerven, electrotonische Ausbreitung des Demarcationsstroms betheilig sein (vgl. unten).

Bei schrägem Querschnitt entsteht, wie *du Bois-Reymond* gezeigt hat, ³⁾ eine besondere Verziehung der Niveau-
linien, indem sich die Wirkung einer electromotorischen



Fig. 3.

Kraft einmischt, welche am schrägen Querschnitt von der spitzen zur stumpfen Kante gerichtet ist («Neigungsstrom»). *du Bois-Reymond* sieht den Grund dieser Kraft in der treppenartigen An-

ordnung, welche die Endmolekeln am schrägen Querschnitt bilden. Dieselbe Theorie aber passt auch für die treppenartige

¹⁾ Die reinste Querschnittsableitung gewährt ein wärmestarr gemachter Muskelabschnitt (sog. «thermischer Querschnitt»); vgl. Arch. f. d. ges. Physiol. IV. p. 167. 1871.

²⁾ *du Bois-Reymond*, Untersuchungen I. 1849.

³⁾ *du Bois-Reymond*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. p. 521; Monatsber. d. Berliner Acad. 1866. p. 387.

Anordnung der Demarcationsflächen der Muskelfasern (Fig. 3). Die Moleculartheorie wäre zur Erklärung der Neigungsströme nur dann erforderlich, wenn eine einzelne schräg durchschnittene Muskelfaser einen Neigungsstrom besässe, was aber niemals nachgewiesen ist, oder nachgewiesen werden kann. Der Umstand, dass manche Fasern mit schrägen Facetten an der Sehne endigen,¹⁾ könnte nur dann eine Moleculartheorie erforderlich machen, wenn solche Sehnen in unversehrtem Zustande einen Neigungsstrom besässen, was nicht der Fall ist; im verletzten Zustande sind aber die Demarcationsflächen stets senkrecht zur Faserrichtung, so dass eine treppenförmige Anordnung stattfindet (Fig. 3).

In allen Fällen partieller Verletzung des Muskels wirken nur die verletzten Fasern electromotorisch; die übrigen bilden eine indifferente Nebenschliessung. Die schwachen Ströme solcher Muskeln haben daher keine gesetzmässige Beziehung zu den Flächen des Muskels, da alles auf den Sitz der Verletzungen ankommt; daher die regellosen Ströme der sogenannten *parelectronomischen* Muskeln. Wenn Verletzungen irgend welcher Art *promiscue* die Oberfläche des Muskels treffen, so ist stets grössere Wahrscheinlichkeit für eine vom Muskelende zum Längsschnitt (im Muskel) gerichtete Kraft, und dieselbe ist in der That fast stets vorhanden. Hat eine geringe Schädlichkeit die Oberfläche des Muskels getroffen, so macht das Absterben des Längsschnitts an der nächsten Faser-grenze Halt (vgl. oben S. 12), während das Absterben vom Querschnitt her einen dauernden Strom verursacht; nur bei den polymeren Muskeln (Herz, Darm etc.) ist es anders. Partiiell am Längsschnitt angeätzte Fasern geben

¹⁾ *du Bois-Reymond*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1872. p. 791.

ferner zwar wegen der Demarcationsflächen zu localen Strömen Veranlassung; aber bei Anlegung leitender Bogen zwischen Längsschnitt und Ende kommen jene Strömchen kaum zur Wirkung, während die Demarcationsströme am Muskelende sehr günstig abgeleitet werden, und, wegen der gewöhnlichen Art des schrägen Ansatzes der Fasern an die sehnige Grenzhaul, sogar durch Neigungsströme ihre Kräfte summiren.

III. Der *Electrotonus*.

Bedenken gegen die moleculare Erklärung
des *Electrotonus*.

Die oben S. 2 angedeutete Erklärung des electrotonischen Zustandes der Nerven hat mannigfache theoretische Bedenken, auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Die Theorie schien jedoch einer experimentellen Prüfung zugänglich. Wenn nämlich die Molekeln der durchflossenen Strecke sich im Sinne des Stromes säulenartig ordnen, so muss der Strom einen sich selbst gleichsinnigen Zuwachs von sehr beträchtlicher, ja sogar ungeheurer electromotorischer Kraft empfangen, oder mit andern Worten, die Intensität eines Stromes muss ungeheuer viel grösser sein, wenn er durch ein lebendes Nervenstück geleitet wird, als wenn durch ein todtcs von gleichen Dimensionen. Als ich aber diesen Versuch anstellte, fand ich von diesem Verhalten keine Spur ¹⁾.

Electrotonische Erscheinungen an Leitern mit
polarisirbaren Kernen.

Die erste Anregung zur Aufdeckung der wahren Ursache der electrotonischen Erscheinungen gab ein Versuch

¹⁾ Untersuchungen Heft III, p. 67. 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. VI. p. 328. 1872.

von *Matteucci*.¹⁾ Derselbe fand, dass ein Metalldraht, welcher mit einer feuchten Hülle umgeben ist, Ströme von den Eigenschaften der electrotonischen Nervenströme zeigt, sobald ein galvanischer Strom, an irgend einer Strecke, der feuchten Umhüllung zugeleitet wird. *Matteucci* entdeckte ausserdem, dass jene Ströme ausbleiben, wenn der Draht aus amalgamirtem Zink und die Befeuchtung der Hülle aus gesättigter Zinksulphatlösung besteht. Hieraus ging hervor, dass die Erscheinung von der Polarisation zwischen Kern und Flüssigkeit abhängt.

Ich untersuchte die Erscheinung genauer²⁾, indem ich die Metalldrähte durch ein Glasrohr zog, welches mit Flüssigkeit gefüllt werden konnte, und welches zur Zuleitung und Ableitung von Strömen seitliche Ansätze besass. Es bestätigte sich, dass die electrotonischen Ströme nur bei polarisirbaren Kernen auftreten. Ferner zeigte sich, dass sie sich nur soweit erstrecken, wie sowohl der Kern als die Hülle ununterbrochene Continuität besitzt, während continuirliche Berührung beider nicht erforderlich ist. Endlich stellte ich die Gesetze der zeitlichen Entwicklung dieser Ströme, ihres zeitlichen Verlaufs, ihres Abklingens nach der Oeffnung, ihrer Abhängigkeit von der Entfernung und von der Länge der durchflossenen Strecke, ihrer Combination und Superposition etc. fest. Alle diese Erscheinungen ordneten sich ohne Schwierigkeit unter eine leicht übersehbare Theorie. Indem der der Hülle zugeführte Strom $a E k$ (Fig. 4) den Kern KK zu

¹⁾ *Matteucci*, Comptes rendus LVI. p. 760. 1863; LXV. p. 151, 194, 884. 1867; LXVI. p. 580. 1868.

²⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. V. p. 264. 1871; VI. p. 312. 1872; VII. p. 302. 1873.

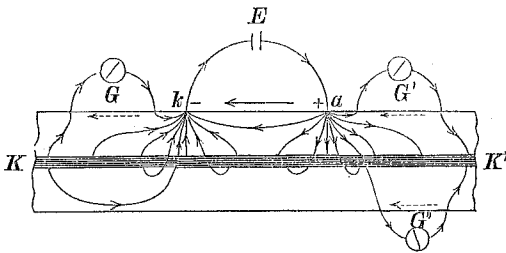


Fig. 4.

gewinnen sucht, vertheilt er sich, wenn keine Polarisation vorhanden ist, so, dass nur die kürzesten Stromfäden, in unmittelbarer Nähe der Electroden, merkliche Stromzweige erhalten. Findet aber an der Oberfläche des Kernes Polarisation statt, so bedingt dieselbe einen beträchtlichen Uebergangswiderstand; da gegenüber diesem grossen und an allen Stellen des Kernes gleichen Widerstandsantheil der von der Länge der Stromfäden abhängige Antheil klein ist, so verbreitet sich unter dem Einflusse der Polarisation der Strom ungemein viel weiter längs des Leiters als ohne Polarisation. Legt man einen Galvanometerbogen (G , G' , G'') an, so erhält derselbe einen solchen Stromzweig, als ob in der abgeleiteten Strecke eine dem zugeleiteten Strom gleichgerichtete Kraft ihren Sitz hätte. Die polarisatorische Ausbreitung kann sich aber nur so weit erstrecken, als sowohl Kern als Hülle continuirlich reichen.

Die abgeleiteten Ströme sind zugleich, wie die mathematische Theorie ergibt, ein Maass der Polarisationsdifferenz der abgeleiteten Punkte, also ein Mittel, die Ausbreitung der Polarisation längs des Kernes festzustellen. Die Curve der Polarisationsbeträge (im Allgemeinen eine Exponentialcurve) hat an der positiven Electrode ein posi-

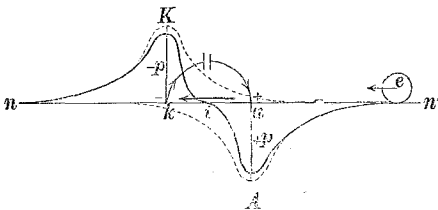


Fig. 5.

tives Maximum, an der negativen ein negatives. In der durchflossenen Strecke schneidet sie die Abscisse (Indifferenzpkt. i). In den extrapolar-

ren Strecken schliesst sie sich asymptotisch derselben an. Die Curve ist in Fig. 5 dargestellt, aus gewissen Gründen (s. unten) sind die positiven Polarisationen nach unten, die negativen nach oben genommen.

Innere Quer-Polarisirbarkeit der Muskeln und Nerven.

Im Jahre 1871 fand ich¹⁾, dass der Widerstand der Muskeln und Nerven in der Richtung quer zur Faserung 5—9 mal grösser ist als in der Längsrichtung. Diese Differenz fällt beim Muskel mit dem Erstarren fast ganz fort, während sie in todten Nerven noch zur Hälfte fortbesteht. Weitere Verfolgung dieser Thatsachen zeigte, dass der Unterschied auf einer specifischen inneren Querpolarisirbarkeit beruht, welche beim Muskel ganz, beim Nerven grossentheils an den Lebenszustand gebunden ist. Diese an die Querrichtung gebundene innere Polarisation kann nur daher rühren, dass in der Querrichtung eine Schichtung heterogener Leiter vorhanden ist, die in der Längsrichtung fehlt. Da ferner diese Schichtung Muskeln und Nerven gemeinsam ist, so kann sie nur darin bestehen, dass die indifferenten Röhren dieser Organe eine differente Substanz, die Kernsubstanz, einschliessen, und dass die Polarisation an der Grenze zwischen Kern- und Hüllensubstanz stattfindet.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. V. p. 223. 1871.

Erklärung des Electrotonus der Nerven.

Da hiernach die wesentlichen Bedingungen der electrotonischen Stromausbreitung in Leitern mit polarisirbarem Kern auch beim Nerven gegeben sind, war die Erklärung des Electrotonus geliefert.¹⁾ Freilich haben die Nervenkerne wahrscheinlich kein besseres Leitungsvermögen als die Hülle, während in den künstlichen Leitersystemen der Kern metallisch war. Allein die Theorie lehrt, dass die electrotonische Ausbreitung auch dann eintritt, wenn der Kern nicht besser leitet als die Hülle, wenn nur an der Grenze beider Polarisation stattfindet. Die Theorie steht nun, wie ich ausführlich nachgewiesen habe, mit allen electrotonischen Erscheinungen im vollkommensten Einklange. Insbesondere erklärt sie, warum der Electrotonus zu seiner Etablirung keine messbare Zeit braucht,²⁾ und warum er Unterbindungsstellen nicht überschreitet; jede Quetschung nämlich unterbricht die Continuität der Kernsubstanz, indem sie dieselbe tödtet und in indifferentes Gewebe umwandelt.

Da auch die Muskeln polarisirbare Faserkerne besitzen, müssen auch sie mit electrotonischen Eigenschaften begabt sein; trotzdem gelang es früher weder *du Bois-Reymond* noch mir, dieselben mit Sicherheit galvanometrisch nachzuweisen; freilich konnte ebensowenig ihr Mangel bestimmt behauptet werden. Die Theorie ergab jedoch die Gründe, weshalb der Muskel für den Electrotonus ungünstigere Bedingungen darbietet als der Kern.³⁾ Neuerdings ist es

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. VI. p. 328. 1872.

²⁾ *Helmholtz*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1854. p. 328.
L. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. p. 272. 1874.

³⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. VI. p. 350. 1872.

mir übrigens, durch ein verbessertes Zu- und Ableitungsverfahren, gelungen, auch den Electrotonus des Muskels mit Sicherheit galvanometrisch darzustellen.

Ein wesentlicher Zusatz zur Lehre vom Electrotonus der Nerven wird weiter unten zur Sprache kommen.

IV. Die Ströme bei der Thätigkeit.

A. In den Muskeln.

Die Negativität der Erregungswelle.

Nachdem *Helmholtz* für die Nerven, *Aeby* für die Muskeln nachgewiesen hatte, dass die Erregung wellenförmig mit messbarer Geschwindigkeit durch die Fasern geleitet wird, unternahm es zuerst *J. Bernstein* die galvanischen Vorgänge bei dieser Leitung zu untersuchen,¹⁾ indem er mittels eines von ihm erfundenen Apparates den galvanischen Zustand in beliebigen Zeitabständen nach der Reizung feststellte. Er fand, dass im Muskel bei directer Reizung einer Faserstelle ein negativer Abschnitt entsteht, der mit der gleichen Geschwindigkeit wie die Contractionswelle über die Faser abläuft. Diese Erscheinung war aus der *du Bois'schen* Theorie erklärbar, nach welcher die Molekeln der erregten Muskelsubstanz weniger wirksam sind, so dass eine erregte Stelle gegen den ruhenden Rest negativ sein muss. Man nannte deshalb den Vorgang »wellenförmiges Fortschreiten der negativen Schwankung«. — Aus unsrer Annahme (S. 6), dass die erregte Substanz sich wie die absterbende negativ gegen die unveränderte verhält, ist die Erscheinung unmittelbar erklärbar, und ich

¹⁾ *J. Bernstein*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. p. 72; Arch. f. d. ges. Physiol. I. p. 173. 1868; Untersuchungen über den Erregungsvorgang etc. Heidelberg 1871.

nenne jeden durch die Wirkung absterbender Substanz gegen ruhende entstehenden Strom einen »Actionsstrom«. ¹⁾)

Der phasische und der tetanische Actionsstrom.

Wenn eine einzelne Erregungswelle über eine Muskelfaser abläuft, welche an zwei Punkten mit einem Galvanometer verbunden ist, so ist derjenige Punkt gegen den andern negativ, unter welchem die Welle grade hindurchgeht, resp. stärkere Phase hat; es entsteht also ein »phasischer Actionsstrom«, der zuerst von der Reizstelle weg, dann zur Reizstelle hin gerichtet ist. Beide Phasen haben gleiche Stärke, wenn die Erregungswelle in ihrem Ablauf unverändert bleibt.

Wird eine Muskelfaser tetanisirt, so müssen sich, mag die Erregung wellenförmig ablaufen oder die ganze Faser auf einmal ergreifen, die Ableitungsstellen um so stärker negativ verhalten, je grösser ihre auf die ganze Dauer des Tetanus gleichmässig vertheilt gedachte Erregungsgrösse.

Tetanische Actionsströme verletzter und unversehrter Muskeln.

Die ersten Beobachtungen *du Bois-Reymond's* betrafen den tetanischen Actionsstrom von Muskeln mit künstlichem Querschnitt; derselbe ist dem Demarcationsstrom entgegengesetzt gerichtet, oder eine »negative Schwankung« des letzteren. Da er nach meiner Theorie darauf beruht, dass der lebende Muskelantheil in derselben Richtung sich verändert, in welcher der absterbende schon verändert ist, so nenne ich diesen Actionsstrom einen »ausgleichenden«.

Später fand *du Bois-Reymond*, dass auch unversehrte

¹⁾ Untersuchungen Heft III. p. 61. 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. p. 193. 1877.

Muskeln einen nach dem Ende hin gerichteten tetanischen Actionsstrom haben. Um ihn mit der Theorie zu vereinigen, musste angenommen werden, dass die parelectronomische Schicht des Faserendes an der Erregung gar nicht, oder in vermindertem Maasse theilnimmt. Letztere Annahme war die spätere und richtigere, weil sich zeigte, dass der Actionsstrom des unversehrten Muskels weniger kräftig ist, als der des angeschnittenen.¹⁾ Mit einem Wort: um den Actionsstrom des unversehrten Muskels zu erklären, muss angenommen werden, dass das Faserende an der Erregung in geringerem Grade Theil nimmt als die Mitte der Faser.

Während nun *du Bois-Reymond* diese verminderte Theilnahme hypothetisch auf das Faserende selbst beschränkte, d. h. den Sitz der electromotorischen Kraft des Actionsstroms an das Faserende verlegte, vermuthete ich, dass die über die Faser ablaufende Erregungswelle während des ganzen Ablaufs an Intensität abnimmt,²⁾ woraus nach der Erörterung des letzten Paragraphen folgen würde, dass im Tetanus jeder der Reizstelle nähere Ableitungspunkt sich negativ verhält gegen den entfernteren. Die Richtung des so sich ergebenden Stromes wäre dieselbe, wie sie die Wirklichkeit und auch die *du Bois'sche* Theorie ergiebt, nur wäre die Kraft unsres »decrementiellen« Actionsstroms gleichmässig auf den ganzen Weg der Erregungswelle vertheilt.

Das Decrement der Erregungswelle im ausgeschnittenen Muskel.

Kurz nachdem ich die Vermuthung ausgesprochen hatte, dass die Erregungswelle beim Ablauf im Muskel

¹⁾ *du Bois-Reymond*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. p. 548.

²⁾ Untersuchungen Heft III. p. 60. 1868.

abnimmt, wurde dasselbe von *Bernstein* durch directe Versuche gefunden.¹⁾ *du Bois-Reymond* vermuthete jedoch, dass dies Resultat nur durch abnorme Eigenschaften, durch Absterbezustand des ausgeschnittenen Muskels bedingt sei, und fand wirklich zuweilen am ganz frischen Muskel bei directer Reizung keinen decrementiellen Actionsstrom zwischen zwei Punkten in der Continuität des Muskels.²⁾ Er beharrte also dabei, den Sitz des Actionsstroms an die palelectronomische Schicht zu verlegen. Ausserdem bezweifelte er, ob bei Reizung vom Nerven aus die Erregung überhaupt wellenförmig im Muskel ablaufe.

Ich selber fand indess stets im ausgeschnittenen Muskel ein Decrement der Erregungswelle, welches freilich durch Ermüdung sich vergrösserte.³⁾ Ferner fand ich folgende Beweise, dass die Kraft des Actionsstroms auf die ganze Länge der Faser gleichmässig vertheilt ist: ändert man, während man die Faser an einem Ende tetanisch reizt, die Lage der Ableitungsstellen, so erhält man stets Actionsströme, die von der Reizstelle weg gerichtet sind; die Kraft derselben hängt allein von dem gegenseitigen Abstand der Ableitungspunkte ab und ist unabhängig davon, ob die eine Ableitung am Faserende oder an einem anderen Muskelpunkte liegt.⁴⁾ Dieselbe Erscheinung zeigt sich, wenn der Nerv des Muskels tetanisirt wird;⁵⁾ zwischen zwei Ableitungsstellen tritt dann stets ein Actionsstrom auf, dessen Kraft ausschliesslich abhängt von der Differenz ihrer Abstände vom »nervösen

¹⁾ *Bernstein*, Untersuchungen etc. p. 64. 1871.

²⁾ *du Bois-Reymond*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. p. 369.

³⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. p. 194. 1877.

⁴⁾ Ebendasselbst p. 217.

⁵⁾ Ebendasselbst p. 229.

Aequator«¹⁾ des Muskels, gleichgültig ob eine Ableitungsstelle am Faserende liegt oder nicht. Diese Versuche beweisen, dass die Erregung auch bei indirecter Reizung wellenförmig abläuft, dass sie im ausgeschnittenen Muskel stets ein Decrement hat, dass der tetanische Actionsstrom decrementieller Natur ist und seine Kraft nicht am Faserende sich befindet, sondern auf den ganzen Lauf der Erregungswelle vertheilt ist. Für einen Theil dieser Sätze folgen noch directere Beweise.

Die phasischen Actionsströme bei Reizung vom
Nerven aus.

Die erste Untersuchung über den phasischen Actionsstrom bei indirecter Reizung wurde von *S. Mayer* unter *Bernstein's* Leitung angestellt,²⁾ und zwar am Wadenmuskel des Frosches. Er fand, dass zuerst ein absteigender, dann ein aufsteigender Actionsstrom auftrat; war der Muskel unten verletzt, so schien die letztere Phase schwächer ausgeprägt. Dies Resultat wurde von *du Bois-Reymond*³⁾ und, mit einem besonderen, nicht repetirenden Apparate, auch für Einzelreizung von mir bestätigt.⁴⁾

du Bois-Reymond erklärte das Resultat aus dem verschiedenen zeitlichen Verlauf der Actionsstromkräfte, die er an beiden Enden des Muskels annahm, und welche, jede nach ihrem Ende hin gerichtet, sich superponiren. Der absteigende Actionsstrom des unteren Endes entstehe rascher und schwinde früher als der aufsteigende des

¹⁾ „Nervösen Aequator“ nenne ich denjenigen Querschnitt eines Muskels, auf welchen bezogen die algebraische Summe der Abstände aller Nerveneintrittsstellen Null ist; vgl. Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. p. 234, 414. 1878.

²⁾ *S. Mayer*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. p. 655.

³⁾ *du Bois-Reymond*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. p. 584.

⁴⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. XV. p. 235. 1877.

oberen. Da Verletzung eines Endes (Wegschaffung der pारेlectronomischen Schicht) dessen Actionsstrom verstärke (vgl. S. 24), so werde jetzt der obere Actionsstrom ganz vom unteren verdeckt.¹⁾

Fundamental verschieden ist die von mir gegebene Erklärung dieser Erscheinung.²⁾ Nach meiner Theorie muss der Muskel absteigend wirken, wenn die Erregungswelle am oberen Ende sich befindet, aufsteigend, wenn am unteren. Also nicht die erste, sondern die zweite Phase ist dem unteren Muskelende zuzuschreiben. Die erste gehört, wie ich zeigte, dem Moment an, wo die Erregungswelle sich im Bereich der oberen Ableitung befindet; diese aber betrifft am Wadenmuskel, wegen dessen eigenthümlichen Baues, mehr die Mitte der Fasern als ihr oberes Ende. Nach dieser Theorie ist es sofort klar, dass die absteigende Phase der aufsteigenden vorangehen muss, denn jede Erregungswelle erscheint zuerst in der Mitte der Faser, wo die Nervenfasern eintritt, und erreicht erst später das Ende. Ist das untere Faserende verletzt, so hat die an ihm anlangende Erregungswelle, wegen der ohnehin hier bestehenden Negativität, keine Wirkung; die zweite, aufsteigende Phase fällt also weg.

Die Richtigkeit dieser Erklärung wurde zweifellos festgestellt durch Versuche über den phasischen Actionsstrom regelmässiger gebauter Muskeln.³⁾ An diesen zeigte sich mit absoluter Regelmässigkeit in jeder Hälfte zuerst eine atterminale, dann eine abterminale Phase (vgl. Fig. 6). Die atterminalen Phasen beider Hälften (1 in Fig. 6) fallen zeitlich zusammen, sie rühren her von dem Beginn der

¹⁾ *du Bois-Reymond*, a. a. O. 1873—1876.

²⁾ *Arch. f. d. ges. Physiol.* XVI. p. 236.

³⁾ *Ebendasselbst* p. 239.

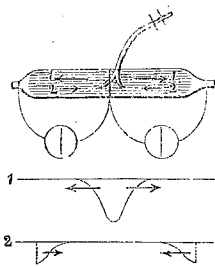


Fig. 6.

Erregungswelle, in der Mitte der Faser; die Fasermittle verhält sich negativ gegen beide Enden. Ebenso fallen die abterminalen Fasern beider Hälften (2 in Fig. 6) zeitlich zusammen; sie rühren her von der Ankunft der Erregungswelle an beiden Faserenden; jetzt verhalten sich die Faserenden negativ gegen die Mitte.

Der wellenförmige Ablauf der Erregung im Muskel war so auch für den Fall der Reizung vom Nerven aus direct bewiesen; ebenso ward von neuem klar, dass die Kraft des Actionsstroms nicht an den Faserenden sitzt. Aber es zeigte sich in diesen Versuchen auch direct, dass die Erregungswelle im ausgeschnittenen Muskel mit Decrement verläuft. Die zweite, abterminale Phase ist nämlich regelmässig viel schwächer als die atterminale (in Fig. 6 durch die Länge der Pfeile und die Höhe der Actionswellen dargestellt), und nimmt im Laufe des Versuchs noch weiter ab.

Der Actionsstrom im ganz unversehrten Muskel, beim lebenden Menschen.

Am lebenden Menschen konnte die Frage des ruhenden Muskelstroms, wegen zahlreicher Hindernisse durch die Haut, nie entschieden werden. Dagegen fand *du Bois* bei angestrenzter willkürlicher Contraction der Muskeln eines Armes oder eines Beins im betr. Glied einen aufsteigenden Strom, welchen er für die algebraische Summe der tetanischen Actionsströme der angestrenzten Muskeln hielt, obwohl sich diese Deutung nur durch Exclusion anderer Erklärungsversuche sehr wahrscheinlich machen liess.¹⁾

¹⁾ *du Bois-Reymond*, Untersuchungen II. Abth. 2. p. 267.

Gleichwohl gelang es nicht, diesen Strom bei der denkbar günstigsten Ableitung von einer einzelnen Muskelgruppe nachzuweisen.¹⁾

Die Frage, ob das Decrement der Erregungswelle nur am ausgeschnittenen Muskel, wegen des Absterbens, stattfinde, konnte nur durch Versuche am lebenden Menschen entschieden werden. Da aber der tetanische Actionsstrom

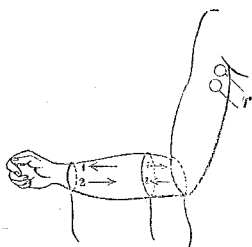


Fig. 7.

wegen mannigfacher Störungen der Untersuchung kaum zugänglich ist, so erforschte ich den phasischen Actionsstrom an den Muskeln des Vorderarms.²⁾ Es zeigte sich das gleiche Verhalten, welches ich am Frosche gefunden hatte: die erste Phase ist ein

atterminaler Strom, bei welchem sich die Gegend des nervösen Aequators (der etwa 10 cm. unter dem Ellbogen liegt) gegen beide Enden negativ verhält; die zweite Phase ist abterminal, d. h. beide Enden verhalten sich negativ gegen den Aequator (vgl. die Pfeile in Fig. 7). Hier aber erwies sich, abweichend vom ausgeschnittenen Froschmuskel, die zweite Phase nicht schwächer als die erste, die Erregungswelle nimmt also im ganz normalen Muskel nicht ab. Diese Versuche, welche die erste gesetzmässige Muskelwirkung des lebenden Menschen darstellten, lehrten zugleich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Welle im menschlichen Muskel annähernd kennen; dieselbe liegt zwischen 10 und 13 met. p. sec.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. p. 257. 1877.

²⁾ Ebendasselbst XVI. p. 410. 1878.

Abwesenheit der Actionsströme, wenn weder Ausgleichung, noch Phase, noch Decrement solche veranlassen.

Wenn man einen unversehrten, stromlosen Muskel direct in seiner Totalität reizt, so findet, wie ich sowohl für einzelne Zuckungen wie für Tetanus nachgewiesen habe, kein Actionsstrom statt.¹⁾ Der Grund liegt offenbar darin, dass die ganze Substanz gleichzeitig und in gleichem Grade in den Zustand der Erregung übergeht, also nirgends Gelegenheit zum Contact erregter und unerregter oder weniger erregter Substanz gegeben ist.

Hat dagegen ein Muskel künstlichen Querschnitt, also Demarcationsstrom, so tritt bei der Totalerregung ein ausgleichender Actionsstrom auf, welcher den Ruhestrom vermindert.²⁾

Wenn ein Muskel vom Nerven aus tetanirt wird, so können in ihm nur dann Actionsströme stattfinden, wenn die Erregungswelle nicht überall gleiche Intensität hat. In der That ist es beim Menschen, in dessen Muskeln bei ganz normalen Zuständen kein Decrement der Welle stattfindet, nicht möglich, einen tetanischen Actionsstrom nachzuweisen. Bei sehr heftiger ermüdender Reizung ist es mir zuweilen gelungen, auch beim Menschen decrementiellen Actionsstrom darzustellen, jedoch gelingt der Versuch nicht sicher, sei es, dass der menschliche Muskel gegen den leitungsschädigenden Einfluss der Ermüdung sehr resistent ist, sei es, dass Nebenwirkungen der Reizung den Versuch stören.³⁾ [Durch neue, in Publication begriffene, Untersuchungen ist festgestellt, dass

1) Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. p. 203. 1877.

2) Ebendasselbst XV. p. 238; XVI. p. 203 ff. 1877.

3) Ebendasselbst XVI. p. 416. 1878.

die Reizung einen secretorischen, von aussen nach innen gerichteten Hautstrom bewirkt. Dieser Strom ist die wahre Ursache der Negativität der angestregten Seite gegen die ruhende bei willkürlicher Anstrengung eines Gliedes und symmetrischer Ableitung, also desjenigen Stromes, welchen *du Bois-Reymond* (s. oben S. 29) für den musculären Actionsstrom des Menschen gehalten hatte. Nachtr. Zusatz.]

B. In den Nerven.

Die Actionsströme des unversehrten Nerven.

In der völlig unversehrten Nervenfasern laufen nach *Helmholtz* Erregungswellen mit einer Geschwindigkeit von 28 met. p. sec. (für den Frosch) ab. Ein leitender Bogen, welcher an zwei Punkte des Nerven angelegt wird, würde demnach, wenn die Erregung unter seinen Fusspunkten hindurchgeht, einen phasischen Actionsstrom zeigen, der im Nerven zuerst gleiche, dann entgegengesetzte Richtung wie der Weg der Welle hat. Jedoch ist es bisher nicht gelungen, diese äusserst flüchtigen Actionsströme nachzuweisen. Da die Erregungswelle im Nerven nicht abnimmt, so würden beide Phasen gleich sein, und im Tetanus, wo ihre algebraische Summe (welche gleich Null ist) zur Beobachtung kommt, tritt daher am unversehrten Nerven kein Actionsstrom auf.

Der Actionsstrom des durchschnittenen Nerven.

Der Actionsstrom des Nerven mit künstlichem Querschnitt ist von *du Bois-Reymond* entdeckt worden; er ist ausgleichender Natur, und besteht also in einer Abnahme des beständigen Demarcationstroms. *du Bois-Reymond* hat diesen Strom nur im Tetanus beobachtet. *Bernstein* aber

gelang es mit seinem Apparat (S. 22) ihn auch für einzelne Erregungswellen festzustellen.¹⁾ Ist der ableitende Bogen dem künstlichen Querschnitt und einem Längsschnittspunkt angelegt, so tritt die Abnahme des Ruhestroms in dem Augenblicke ein, wo die Erregung unter dem Längsschnittspunkt hindurchgeht. Durch Verlegung des Längsschnittspunktes konnte das Fortschreiten und der zeitliche Verlauf der Erregungswelle untersucht werden. Die Geschwindigkeit wurde ebenso gross gefunden, als sie sich ergab, wenn der Abstand der Reizstelle von einem festen Erfolgspunkt (Muskel oder Ableitung am künstlichen Querschnitt) variirt wurde. Hierdurch wurde festgestellt, dass der bei der Erregung ablaufende Vorgang mit der Negativitätswelle identisch ist.

Die Art, wie die Welle bei der Annäherung an den künstlichen Querschnitt sich verhält, wird unten erörtert werden.

Die Actionsströme des polarisirten Nerven; das polarisatorische Increment der Erregung.

Die electrotonischen Ströme (s. oben S. 17 ff.) erleiden, wie *Bernstein* 1866 fand,²⁾ bei der Erregung des Nerven eine ähnliche Abnahme wie der Strom eines künstlichen Querschnitts. Als Anhänger der Moleculartheorie erklärte er diese Erscheinung folgendermassen: da die electrotonischen Ströme auf einer veränderten Anordnung der Molekeln beruhen, die Kraft jeder Molekel aber durch die Erregung abnimmt, so muss auch der electrotonische Strom bei der Erregung abnehmen. Hiernach schien die Erscheinung lediglich Erwartetes zu bestätigen.

¹⁾ Die Stellen sind oben S. 22 citirt.

²⁾ *Bernstein*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. p. 596.

Nach meiner Theorie aber (s. oben S. 21) sind die electrotonischen Ströme nur Zweige des polarisirenden Stromes, bedingt durch die innere Polarisation des Nerven. Da diese Zweige sich durch die Erregung nicht ändern können, schloss ich, dass jene scheinbare Abnahme auf dem Auftreten eines durch die Polarisation bedingten Actionsstroms beruhe, welcher dem polarisirenden Strome entgegengesetzt gerichtet ist. Als Ursache dieses Actionsstroms nahm ich an, dass die Erregungswelle beim Ablauf durch den polarisirten Nerven nicht ihre Grösse behält, sondern zunimmt wenn sie zu stärker positiv oder schwächer negativ polarisirten Nervenstellen fortschreitet, abnimmt in den entgegengesetzten Fällen (Satz vom »polarisatorischen Increment der Erregung«).¹⁾ Man sieht leicht, dass diese Annahme die *Bernstein'sche* Beobachtung erklärt.

Wenn diese Annahme richtig ist, so muss die Erregung an der Anode des polarisirenden Stromes ein Maximum, an der Cathode ein Minimum erreichen; demnach müsste in der intrapolaren Strecke ein kräftiger Actionsstrom auftreten, der dem polarisirenden Strome gleich gerichtet ist, letzteren also verstärkt.

Ich fand in der That sofort, dass dieser Actionsstrom stets vorhanden ist,²⁾ und später zeigte sich, dass die gleiche Beobachtung schon vorher von *Grünhagen* gemacht war, welcher sie aber ganz anders aufgefasst hatte, nämlich als Wirkung einer Widerstandsabnahme im Nerven durch die Erregung, durch welche ebenfalls der durchgeleitete Strom verstärkt werden würde.³⁾ Schon ehe ich

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. VI. p. 359. 1872; VII. p. 323. 1873.

²⁾ Ebendasselbst VI. p. 560. 1872; VII. p. 355. 1873; X. p. 215. 1875.

³⁾ *Grünhagen*, Ztschr. f. rationelle Med. (3) XXXVI. p. 132. 1869.

von dieser früheren Beobachtung Kenntniss hatte, hatte ich diese Möglichkeit der Deutung geprüft und zahlreiche Beweise gefunden, dass wirklich eine neue electromotorische Kraft und nicht eine Widerstandsabnahme vorliege.¹⁾ Später fand ich noch einen directeren Beweis: der Querswiderstand der Nerven wird nämlich durch die Erregung durchaus nicht vermindert; die Erregung hat auf den Nervenwiderstand überhaupt keinerlei Einfluss.²⁾

Weitere physiologische Bestätigungen des Satzes vom polarisatorischen Increment.

Zur Veranschaulichung des Satzes vom polarisatorischen Increment denke man sich längs des horizontalen Nerven eine Abscissenaxe, nn' in Fig. 5 (S. 20), und die Polarisationsbeträge in verticaler Richtung als Ordinaten aufgetragen, ausnahmsweise aber die positiven Polarisationen nach unten, die negativen nach oben. Man erhält dann die oben (S. 19) erwähnte Polarisationscurve $nKiAn'$, deren tiefster Punkt der Anode, deren höchster der Cathode entspricht. Längs dieser Curve rolle nun eine reibungslose Kugel e , die aus unendlicher Ferne mit einer gewissen horizontalen Anfangsgeschwindigkeit kommt. Die lebendige Kraft dieser Kugel kann dann die Grösse der Erregung darstellen. Man findet sofort, dass die anfängliche Kraft in den unter der Abscisse liegenden Niveau's, d. h. im Gebiet des Anelectrotonus, vergrössert, in den höheren Niveau's, im Catelectrotonus, vermindert ist. Ist die anfängliche Kraft zu gering, so wird die Kugel den Gipfel des catelectrotonischen Berges nicht erreichen können, die Erregung also die Cathode nicht überschreiten

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. X. 215. 1875.

²⁾ Ebendasselbst XII. p. 151. 1875.

können. Wird ferner die Kugel mit einer gewissen Anfangskraft auf ein tiefes (anelectrotonisches) Curvenstück aufgesetzt, so wird sie ausserhalb des Polarisationsbereiches mit verminderter Kraft anlangen. Geht sie dagegen mit gegebener Anfangskraft von einem hohen (catelectrotonischen) Niveau aus, so langt sie aussen mit erhöhter Kraft an.

Alle diese Folgerungen bestätigen sich theils durch längst bekannte, theils durch neue Erfahrungen. Durch die Untersuchungen von *Eckhard* und *Pflüger* ist bekannt, dass ein gegebener Reiz im entfernten Muskel eine vergrösserte Wirkung hat, wenn er eine catelectrotonische Nervenstelle trifft, eine verminderte dagegen, wenn die Reizstelle im Anelectrotonus liegt. Man sieht, dass diese Thatsachen aus dem genannten Gesetze sich ebenso vollkommen erklären lassen, wie aus der gewöhnlichen Annahme, dass die Erregbarkeit des Nerven selbst durch den Anelectrotonus vermindert, durch den Catelectrotonus erhöht wird.¹⁾ Ferner sind eine Reihe von Thatsachen bekannt, welche zeigen, dass bei hinreichend starker Polarisation oder hinreichend schwachem Reize die Erregung die Cathode nicht zu überschreiten vermag.²⁾ Nimmt man noch die Thatsache hinzu, dass die Erregung ein unüberschreitbares Maximum hat, so lässt sich ferner folgern, dass auch beim Durchgang durch die Anode unter gewissen Umständen eine definitive Verminderung der Erregungsgrösse stattfinden muss.³⁾

Endlich hat ein künstlicher Querschnitt durch die Ausbreitung des Demarcationsstromes längs des Nerven

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. VII. p. 325, 497. 1873.

²⁾ Ebendasselbst VII. p. 354. 1873; X. p. 226. 1875.

³⁾ Ebendasselbst VII. p. 361. 1873.

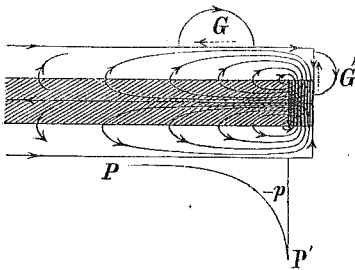


Fig. 8.

eine negative Polarisation (Catelectrotonus) der Fasern in der Nähe des Querschnitts zur Folge.¹⁾ Durch diesen Umstand erklären sich die sogenannten »schwachen Längsschnittsströme« des Nerven mindestens zum grossen Theil.²⁾ Ein

Reiz, welcher in der Nähe des Querschnitts den Nerven trifft, muss ferner nach dem Gesetze des Increments eine verstärkte Wirkung haben, welche in der That festgestellt ist. Endlich muss eine längs des Nerven gegen den Querschnitt hin ablaufende Erregungswelle nach dem gleichen Satze beständig abnehmen, ehe sie am Querschnitt selber erlischt.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. VII. p. 363. 1873. — Diese Polarisation ist natürlich auch dann vorhanden, wenn der Demarcationsstrom nicht abgeleitet oder sein nach aussen geleiteter Stromzweig durch einen Gegenstrom compensirt ist; im letzteren Fall verhält sich der Nerv nach dem *Bosscha'schen* Princip, als wenn ihm kein ableitender Bogen angelegt wäre; vgl. oben S. 15, ferner Arch. f. d. ges. Physiol. IX. p. 29. 1874; X. p. 237. 1875.

²⁾ In Fig. 8 ist der Kern der Nervenfasers schräg schraffirt. Schon ohne Kernpolarisation würde der Demarcationsstrom sich in ähnlicher Weise ausbreiten, wie es die Figur veranschaulicht, so dass die angelegten Galvanometerbögen G und G' die sog. schwachen Längs- und Querschnittsströme *du Bois-Reymond's* empfangen. Durch die Polarisation geschieht aber die Ausbreitung längs des Kernes sehr viel weiter und es entsteht zugleich die Polarisationcurve PP'.

V. Schlussbemerkungen.

Sämmtliche electricischen Erscheinungen der Muskeln und Nerven sind also aus einigen wenigen, höchst einfachen Sätzen abzuleiten. Das erregbare Protoplasma beantwortet sowohl die tödtlichen als die erregenden Einflüsse mit einer electromotorischen Reaction; die veränderte Substanz verhält sich negativ electricisch gegen die unveränderte. Die innere Querpolarisirbarkeit und das polarisatorische Increment der Erregung müssen zur vollständigen Erklärung aller Thatsachen noch hinzugenommen werden.

Dass die gewonnenen Fundamentalsätze mit dem ganzen Leben der irritablen Gebilde in innigstem Zusammenhang stehen, wird Niemand zweifelhaft sein. Dennoch wird es noch zahlreicher Untersuchungen bedürfen, ehe jener Zusammenhang vollkommen zu übersehen ist.

Obwohl die Anschauungen, welche, vor mehr als dreissig Jahren auf Grund der damals bekannten Thatsachen herangebildet, unsern erweiterten Kenntnissen gegenüber vollständig haben weichen müssen, hat das Gebiet der thierischen Electricität an physiologischem Interesse nur gewonnen; und die Verdienste des Mannes, welcher dieses Gebiet gleichsam entdeckt, seine Methodik geschaffen, seine Grundthatsachen gefunden hat, werden durch veränderte Deutung nicht im mindesten erschüttert.
