

## IX.

# Ueber verschiedene Reizbarkeit eines und desselben Nerven und über den Werth des Pflüger'schen Electrotonus.

Von Prof. Julius Budge in Greifswald.

(Eingesandt im Februar 1863.)

Zweite Abtheilung\*).

(Hierzu Taf. IV.)

(Fortsetzung von Bd. XVIII. S. 475.)

In der ersten Abtheilung dieser Abhandlung habe ich erstens nachgewiesen, dass der N. ischiadicus der Frösche im frischen Zustande nicht an allen Stellen eine gleich grosse Empfänglichkeit für Reize zeigt, dass vielmehr derjenige Theil, welcher in der Nähe seines Austritts aus dem Rückenmarke liegt, reizbarer ist, als der Theil, welcher an die Muskeln des Unterschenkels grenzt; zweitens, dass es gewisse beschränkte Stellen im Verlaufe des Nerven gibt (besonders die Stelle, an welcher die Aeste für die Oberschenkelmuskeln abgehen), die sich durch eine grössere Reizbarkeit vor anderen auszeichnen und wiederum solche (Knotenpunkte), deren Reizbarkeit abgestumpft ist. Die letzte der beiden genannten Erscheinungen in Betreff der reizbaren und der Knotenstellen bin ich noch nicht im Stande zu deuten. Die erstere hingegen lässt sich meiner Meinung nach dadurch erklären, dass man erhöhte Reizbarkeit für einen Zustand verminderter Nervenkraft ansieht, welcher deshalb dem Absterben vorausgehen muss. Da nun aber das Absterben eines Nerven in der Richtung von dem Centrum nach der

\*) Der wesentliche Theil dieser Abhandlung ist schon vor länger als  $1\frac{1}{2}$  Jahren vollendet gewesen. Verschiedene unaufschiebbare Arbeiten hatten es mir nicht gestattet, dieselbe zu publiciren. Ich habe indess nicht versäumt, die Resultate von Neuem zu prüfen und zu vervollständigen.

Peripherie eintritt, so folgt daraus, dass ein demselben stets vorausgehender und mit ihm in engem Zusammenhang stehender Zustand, gewissermaassen das erste Stadium desselben, die erhöhte Reizbarkeit, sich in derselben Weise verbreiten muss. Daher wird es erklärlich, dass ein dem Rückenmarke fernerer Nerventheil kurz nach dem Tode ein geringeres Maass erhöhter Reizbarkeit zeigt, als ein dem Rückenmarke naher Theil.

Ich habe ausserdem in der ersten Abtheilung dieser Abhandlung auf die Veränderung der Reizbarkeit schon hingewiesen, welche durch die Reize selbst und namentlich durch den galvanischen hervorgerufen wird; und beabsichtige in der gegenwärtigen näher auf die Erscheinung einzugehen, welche man als den electrotonischen Zustand der Nerven oder Electrotonus bezeichnet. Man versteht darunter die Veränderung, welche in der Reizbarkeit eines Nerven dadurch entsteht, dass derselbe von einem constanten galvanischen Strome durchflossen wird. Um dieses bestimmen zu können, ist erforderlich, ein Maass für die Reizbarkeit eines Nerven zu besitzen. Man könnte dazu den Multiplikator benutzen, wenn nämlich als erwiesen angenommen werden könnte, dass die Stärke des in den Nerven vorhandenen Stromes proportional der Reizbarkeit der Nerven wäre, also die Ablenkung der Magnetnadel unmittelbar die Verschiedenheit der Reizbarkeit angeben würde. Da jedoch hierüber manche Zweifel obwalten und diese Methode auch viele Schwierigkeiten darbietet, so wendet man die Zuckungsgrösse des noch mit dem Nerven in Verbindung gebliebenen Muskels als Maassstab an; sei es nun, dass man den ganzen Unterschenkel und Fuss an dem N. ischiadicus hängen lässt, oder auch alle Theile bis auf den M. gastrocnemius wegschneidet. — Die Zuckungsgrösse hängt von der Stärke der Contraction des Muskels ab und die letztere wird dadurch gemessen, dass der Muskel, während er sich zusammenzieht, zugleich einen Stift in die Höhe hebt, welcher vor einer berussten Tafel angebracht ist. Hiedurch wird im Verhältniss zur Grösse der Contraction ein längerer oder kürzerer Strich auf der Tafel gezogen. — Wenn nun durch irgend ein Reizmittel ein solcher Strich auf der Tafel verzeichnet wird, so spricht derselbe gerade für die Zeit und für die gegebenen Verhältnisse, unter

denen der Versuch angestellt wird, den Grad der Reizbarkeit in dem motorischen Nerven aus. Wird nun unmittelbar hinter diesem ersten Versuche der Nerv einem constanten Strome ausgesetzt und ausserdem derselbe Reiz, wie vorher angewendet, so wird sich entweder eine gleiche, oder eine grössere oder eine kleinere Zuckung zeigen und gemessen werden können. Auf diesem Wege lässt sich ermitteln, ob durch Anwendung des constanten elektrischen Stromes eine Veränderung in der Zuckung entsteht oder nicht.

Zuerst hat Herr Valentin (Physiol. 2. Aufl. 1847—48. II. 2. p. 655, Nr. 49) die auffallende Beobachtung gemacht, dass, wenn 2 galvanische Ströme gleichzeitig auf einen Nerven einwirken, der eine Strom gar keine oder nur eine geringere Zuckung hervorbrachte, so lange die andere darunter liegende Kette geschlossen blieb. Sobald diese geöffnet wurde, war die stärkere Zuckung wieder eingetreten.

Herr Eckhard (Beitr. z. Anat. und Phys. Giessen 1858. I. p. 44) hatte beobachtet, dass die Zuckung vergrössert wird, wenn man in der Nähe des Rückenmarks eine Kette durch einen Nervenabschnitt absteigend schliesst und während dieselbe geschlossen bleibt, durch einen anderen in der Nähe des Muskels durchgehenden schwachen Strom eine Reizung anbringt. Dasselbe Resultat hatte er erhalten, wenn er unterhalb der oberen Kette durch Salzlösung den Nerven gereizt und dadurch Zuckung hervorgebracht hatte. Diese Salzzuckungen wurden vermehrt, so lange die obere Kette geschlossen blieb. Umgekehrt fand derselbe Forscher, dass eine Zuckungsabnahme eintrat, wenn er den constanten absteigenden Strom durch den in der Nähe des Unterschenkels gelegenen Nerventheil gehen liess und oberhalb dieser Kette einen Reiz angebracht hatte. — Herr Eckhard sprach als Ergebniss seiner Beobachtungen folgenden Satz aus, den er jedoch noch hypothetisch nennt: „jeder constante, den motorischen Nerven durchfliessende Strom stellt auf der durchflossenen und über die positive Electrode hinaus gelegenen Strecke Verminderung, dagegen auf der jenseits der negativen Electrode befindlichen Erhöhung der Erregbarkeit her.“ Mit diesem Resultate war nur ein Versuch des Hrn. Eckhard nicht in Uebereinstimmung zu bringen. Er hatte nämlich

gefunden, dass eine Abnahme auch eintrat, wenn er unterhalb eines Reizes eine aufsteigende Kette geschlossen hielt. In diesem Falle lag also der Reiz jenseits der negativen Electrode, und nach der Theorie sollte hier nicht Verminderung, sondern Erhöhung der Erregbarkeit eintreten.

Herr Pflüger (Phys. des Electrotonus, Berl. 1859) hatte ausgedehnte Untersuchungen über den Electrotonus angestellt und alle Beobachtungen seines Vorgängers bestätigt. Dazu hatte er aber gefunden, dass, wenn man eine schwache aufsteigende Kette unterhalb eines Reizes anwendet, dann allerdings eine Zunahme der Erregbarkeit erfolgt und die Abnahme nur dann entsteht, wenn die Stärke des constanten Stromes bedeutend ist. So wurde er dazu geführt, den Satz, welchen Herr Eckhard als hypothetisch aufgestellt hat, für sicher erwiesen anzusehen. Es ist daher schwer zu erklären, weshalb Herr Pflüger mit so vieler Bitterkeit und Gereiztheit von den Arbeiten seines Vorgängers spricht, und dessen im Ganzen richtige Versuche in wegwerfender Weise herabzusetzen sucht.

Durch vier Hauptversuche beweist Herr Pflüger das Eckhard'sche Gesetz. In zweien derselben wird die constante (polarisirende) Kette so angelegt, dass der negative Pol, in den beiden anderen so, dass der positive Pol dem gleichzeitig angewandten Reize näher liegt. In den beiden ersten Fällen wird die Zuckung stärker, solange die polarisirende Kette geschlossen bleibt, in den zwei anderen schwächer. Spezieller angegeben, verhalten sich die einzelnen Versuche wie folgt:

- 1) Die Erregbarkeit der vor dem aufsteigenden Strome liegenden Nervenstrecke ist vermehrt. — Aufsteigender extrapolarer Katelectrotonus Pfl.

Der constante Strom a b durchfließt aufsteigend den entblössten N. ischiadicus, Fig. 1. N und ist in der Nähe des Unterschenkels M angelegt; der Reiz hingegen (sei es eine zweite constante Kette, oder ein inducirter Strom, oder ein chemischer Reiz etc.) wirkt auf eine höher gelegene d. h. der Wirbelsäule nähere Stelle c d. Da der Strom a b aufsteigend d. h. von den Zehen gegen die Wirbelsäule gerichtet ist, so liegt der Reiz c d näher dem nega-

tiven Pole b, als dem positiven a. — Wenn nun vor dem Schluss der Kette a b die Zuckungsgrösse, welche durch die Reizung der Stelle c d entstanden war, gemessen worden ist, so findet sich dieselbe vermehrt, solange die constante Kette a b geschlossen bleibt und vermindert sich wieder nach Eröffnung derselben. Nur darf der Strom der constanten Kette eine gewisse Stärke nicht überschreiten, weil sonst die Zuckung nicht mehr zu-, sondern abnimmt.

- 2) Die Erregbarkeit hinter dem aufsteigenden Strome ist vermindert. Absteigender extrapolarer Anelectrotonus Pfl.

Durch den oberen Theil des Nerven N Fig. 2. d. h. denjenigen, welcher nach der Wirbelsäule zu liegt, fließt ein aufsteigender constanter Strom a b. Der positive Pol a ist nach dem Unterschenkel M, der negative b nach der Wirbelsäule hingerichtet. Der Reiz c d liegt zwischen constanter aufsteigender Kette a b und dem Unterschenkel M, aber in der Nähe der constanten Kette.

Zu diesem Versuche brachte Herr Pflüger eine starke Zuckung durch Reizung der Nervenstrecke c d hervor, maass dieselbe, schloss dann die constante Kette a b und beobachtete, dass, so lange dieselbe geschlossen blieb, die durch Reizung von c d hervorgebrachte Zuckung geringer, als vorher war und nach Eröffnung der constanten Kette wieder zunahm.

- 3) Die Erregbarkeit vor dem absteigenden Strome ist vermehrt. Absteigender extrapolarer Katelectrotonus Pfl.

Die Anordnung ist wie in Fig. 3. Die constante Kette liegt bei a b, der positive Pol bei a, der negative bei b, sie ist also absteigend. Der Reiz c d grenzt an den Unterschenkel, liegt zwischen diesem und der constanten Kette. — Während des Schlusses der letzteren zeigt sich die Zuckung vermehrt und nimmt nach der Eröffnung ihre frühere Grösse wieder an.

- 4) Die Erregbarkeit hinter dem absteigenden Strome ist vermindert. Extrapolarer aufsteigender Anelectrotonus Pfl.

Der Reiz liegt zwischen Rückenmarksende des Nerven bei c d Fig. 4. und absteigender constanter Kette a b, der positive Pol a zunächst dem Reize. Während die Kette a b geschlossen bleibt,

nimmt die Zuckung, welche durch Reizung von c d entstanden ist, ab und steigt wieder nach Eröffnung der Kette a b.

Herr Pflüger nennt den an der negativen Electrode (der von Faraday genannten Kathode) des constanten Stromes auftretenden Zustand veränderter Erregbarkeit: Katelectrotonus, den an der positiven Electrode: Anelectrotonus. Er nennt ferner den Electrotonus absteigend, wenn die mit veränderter Erregbarkeit begabte Nervenstelle zwischen constanter Kette und Muskel liegt; aufsteigend, wenn dieselbe zwischen constanter Kette und dem Rückenmarksende liegt.

Ich habe die Versuche des Herrn Pflüger sorgfältig wiederholt, konnte sie aber keineswegs überall bestätigen und kann deshalb das allgemeine Gesetz nicht anerkennen, nach welchem in der Nähe des positiven Pols die Reizbarkeit unter jeder Bedingung abnehmen, in der Nähe des negativen zunehmen soll. — Ich will zuerst den oben unter 4) angegebenen Pflüger'schen Versuch, den sogenannten extrapolaren aufsteigenden Anelectrotonus erwähnen. Hier grenzt an den positiven Pol des constanten Stromes der Reiz, die Wirkung desselben müsste also nach dem Pflüger'schen Gesetze abnehmen oder aufhören, sobald die constante Kette geschlossen wird. Um dies zu prüfen verfuhr ich auf folgende Art: Nachdem ein kräftiger Frosch getödtet war, wurde in bekannter Weise von der Wirbelsäule an bis zum Unterschenkel der N. ischiadicus vollständig von allen benachbarten Theilen isolirt und dabei sorgfältig vor jeder directen Berührung gewahrt; sodann der Unterschenkel und Fuss enthäutet. An einem solchen galvanischen Präparate durchschnitt ich nun mit einer scharfen Scheere zwischen dem oberen und zweiten Viertel seiner Länge den Nerven. Ungefähr 8—9 Mm. unterhalb des Querschnittes wurde der Nerv auf die beiden Drahtenden gebrückt, welche mit einer galvanischen Batterie aus 2 kleinen Daniellschen Elementen (oftmals auch nur mit 1 solchen Elemente) in Verbindung standen. Die Kette war aber noch nicht geschlossen. Die Drahtenden bestanden, damit die Polarisation ausgeschlossen war, in meinen ersten Versuchen aus verquicktem Zink, später gebrauchte ich Platin oder es waren nur Kupferdrähte. Ich habe dadurch keine wesentliche Aenderung des

Resultats gesehen. Sie lagen in einer, inwendig mit Kork gefütterten hölzernen Klemme und standen in der Regel 5 Mm. von einander ab. Die obere, dem Rückenmarksende des Nerven näher gelegene Electrode war mit dem positiven Pole der Batterie in Verbindung, die untere Electrode mit dem negativen Pole. Der Strom sollte absteigend sein. — Lag nun der Nerv auf den Drähten, so wurde sein oberes Ende gerade unter dem Querschnitte mittelst eines zugespitzten Glasstäbchens in ein mit feuchtem Kochsalze gefülltes Siegellacknäpfchen eingetaucht und abgewartet, bis die ersten Salzzuckungen eintraten. Wenn der Nerv recht reizbar war, so dauerte es oft nur 5, meistens 15 bis 20 Secunden, ehe die ersten Erzitterungen sich einstellten. Manchmal fährt es wie ein Blitz durch einzelne Unterschenkelmuskeln, manchmal beginnt auch das Zittern an einer Zehe. Sobald nun die leisen Zuckungen in einiger Verbreitung vorhanden sind, dann ist es Zeit die Kette zu schliessen. — Wenn eine Minute hingeht, ehe die Zuckungen erfolgen, oder wenn die ersten Anfänge rasch aufhören und dann ein Stillstand eintritt, so hat man keinen reizbaren Frosch vor sich und man kann auf einen eclatanten Erfolg nicht rechnen. Der Nerv wird natürlich an der Stelle, welche der Reizung längere Zeit ausgesetzt ist, mehr afficirt und dem partiellen Tode näher gebracht. Unser Bestreben muss aber sein, einen möglichst frischen, wenig verbrauchten Nerven vor uns zu haben. Deshalb ist es am Besten, einen Nerven, bei welchem der Salzreiz so langsam wirkt, zum Versuche nicht anzuwenden. — Die Schliessung der Kette geschah durch die bekannte von Herrn Dubois angegebene Vorrichtung.

Da die Salzzuckung, wie angegeben, vorher sehr klein war, so konnte man leicht mit blossen Auge beobachten, ob dieselbe sich noch mehr verminderte, resp. schwand, oder sich vermehrte. Das Resultat, welches ich bekam, war Zunahme der Zuckung, d. h. also entgegengesetzt der Pflüger'schen Angabe, nach welcher man eine Abnahme hätte erwarten müssen, s. o. Es versteht sich dabei von selbst, dass man ein frisches Präparat eines reizbaren Frosches vor sich hat, sowie ferner die Stromstärke nicht zu gross sein darf. 2 Daniellsche Elemente genügen völlig. Unter diesen

Bedingungen wird man aber die Erscheinung stets so finden, wie ich sie angegeben habe. — Um die Beobachtung zur Anschauung zu bringen, habe ich das von Herrn Pflüger beschriebene Myographion benutzt und dadurch die Zuckungsgrößen graphisch dargestellt. Die berussten Platten wurden mit Collodium behandelt, wodurch die Striche fixirt wurden, und dann photographirt, um recht treue Bilder zu erhalten. Ich gebe einen solchen Versuch in Fig. 5.

Sobald die Kette geschlossen wurde, stieg die Spitze des Stiftes bedeutend in die Höhe, blieb während des Schlusses zwar nicht ganz so hoch, aber die Zuckung glich doch nicht mehr der kleinen Salzzuckung, sondern war dem Tetanus nahe. Erst wenn die Kette wieder geöffnet wurde, sank der Stift herab, es trat ein kleiner Stillstand der Salzzuckungen ein und dann begannen sie von Neuem. In den 3 hinter einander folgenden Versuchen, welche in Fig. 5. verzeichnet sind, verhält sich das Resultat ganz gleich. Trotzdem, dass der positive Pol dem Reize nahe lag, blieb die Zuckung während des Schlusses der constanten Kette in bedeutender Zunahme begriffen; ähnlich wie es nach der Angabe des Herrn Pflüger der Fall ist, wenn der negative Pol in der Nähe des Reizes sich befindet.

Es war nun natürlich von Interesse, diese beiden Fälle unter möglichst gleichen Nebenverhältnissen mit einander vergleichen zu können. Zu dem Behufe musste der Reiz unverändert an derselben Stelle des Nerven liegen bleiben, während in genau gleicher Entfernung von demselben der constante Strom bald absteigend, bald aufsteigend wieder eine und dieselbe Nervenstelle durchfloss. Dies war leicht herzustellen, wenn man alle Anordnungen ungestört liess, aber nur die Pole umdrehte und den positiven Pol zum negativen machte und unmittelbar nachher diesen letzteren zum positiven. Dies kann bekanntlich, ohne dass die Drähte selbst berührt oder verrückt werden, durch die Pohl'sche Wippe geschehen. Diese wurde nun in den Kreis eingeschaltet. Dann liess man zuerst eine Zuckung bei absteigendem und unmittelbar darauf bei aufsteigendem Strome aufzeichnen. Im ersten Falle lag neben dem Reiz der positive, im zweiten der negative Pol. Zur grösseren



Veranschaulichung wurde die berusste Tafel so gerückt, dass die zweite Curve in die erste hineingezogen wurde. Auf diese Weise entstand das Bild, welches in Fig. 6. dargestellt ist.

Man sieht sogleich, dass beide Curven keineswegs den Gegensatz zeigen, den man erwarten sollte. Sie gehen vielmehr sehr nahe an einander vorbei, und die Zuckungen nehmen in beiden Fällen beträchtlich zu, sowohl wenn der positive, als wenn der negative Pol dem Reize nahe liegt; dass also der von Herrn Pflüger gemachte Unterschied zwischen Anelectrotonus und Katelectrotonus keine Berechtigung hat.

Bei diesen Resultaten durfte man aber nicht stehen bleiben, sondern es mussten auch die Bedingungen aufgesucht werden, unter welchen die Pflüger'schen Angaben zutreffen. Diese fanden sich leicht. Wenn man nämlich nicht den ersten Zeitraum, in welchem die Salzzuckungen eintreten, festhält, sondern diesen vorübergehen lässt und erst seine Beobachtungen dann anfängt, wann die Zuckungen eine beträchtliche Höhe erreicht haben; wenn man nämlich viel stärkere Reize anwendet, als ich gethan habe, da ändert sich freilich die Sache; dann kommen allerdings die Resultate zum Vorschein, welche Herr Pflüger erhalten hat. Diese Art zu experimentiren, ist jedoch nicht richtig. Es handelt sich nämlich darum, die Wirkung des negativen und positiven Poles auf die Nervenirregbarkeit zu studiren. Es müssen daher alle übrigen Nebenumstände gleich gemacht werden, nur die Agentien, deren verschiedene Wirkung wir prüfen wollen, dürfen ganz allein den Unterschied bilden. Indem wir also den Einfluss der beiden Pole auf einen durch einen Reiz in Erregung versetzten Nerven theil kennen zu lernen beabsichtigen, muss der Reiz in dem einen, wie in dem anderen Falle möglichst gleich sein. Herr Pflüger wendet nun, um zu zeigen, dass in der Nähe des negativen Pols ein Reiz stärker wirkt und in der Nähe des positiven Pols schwächer, in jenem Falle schwache Reize, in diesem starke an. Er setzt nämlich voraus, dass wenn eine durch starke Reize erzeugte Zuckung abgeschwächt werden könne, es sich von selbst verstehe, dass um so mehr eine schwächere Zuckung vermindert werden müsse. Diese Voraussetzung ist jedoch vollständig unrichtig, wie

sich thatsächlich beweisen lässt. Lässt man durch eine Nervenstelle einen durch 3 Grovesche Elemente hervorgebrachten aufsteigenden Strom fließen, so entsteht bei Schliessung der Kette eine Schliessungszuckung; wendet man nun eine stärkere Reizung an, z. B. 6 Elemente, so müsste nach jener Theorie eine recht starke Schliessungszuckung erfolgen. Das ist aber keineswegs der Fall, es entsteht oft nur eine Spur von Zuckung, oft gar keine. Der Nerv hat aber keineswegs seine Reactionsfähigkeit verloren; denn, wenn die Kette geöffnet wird, entsteht eine sehr starke Zuckung. So kann ja auch, wenn ein Nerv durch eine starke Reizung afficirt wird, eine solche Veränderung in ihm vorgehen, dass durch Hinzufügung eines bestimmten anderen Reizes die Zuckung abgeschwächt wird, was aber nicht zu geschehen braucht, wenn der erste Reiz nur ein geringer gewesen ist. Wie dem auch sein mag, es ist ein bei allen naturwissenschaftlichen Experimenten anerkannter Grundsatz, dass man unter gleichen Nebenbedingungen zu operiren hat, wenn man 2 Agentien vergleichen will. Deshalb glaubte ich in unserem Versuche damit anfangen zu müssen, dass ich beobachtete, wie sich eine durch einen schwachen Reiz entstehende Zuckung verhält, wenn in der Nachbarschaft der gereizten Nervenstelle der positive und wenn der negative Pol einer constanten Kette liegt und diese dann geschlossen wird. Weil, wie wir noch sehen werden, es darauf ankam, recht rasch die Wirkung zu erzielen und eine möglichst geringe Zerstörung des Nerven zu erreichen, setzte ich den Querschnitt dem Salze aus. — Man kann diesen Zeitraum, in welchem Vermehrung einer schwachen Zuckung durch Schliessung der hinter dem Reize liegenden constanten Kette erfolgt, als das erste Stadium bezeichnen. Dieses hat Herr Pflüger übersehen und ist deshalb zu unrichtigen Schlüssen gekommen.

Ehe wir zur Betrachtung des zweiten Stadiums übergehen, haben wir zu untersuchen, ob kein Unterschied zwischen dem ersten Stadium in dem eben beschriebenen Falle und demselben Stadium stattfindet, wenn der Reiz hinter dem aufsteigenden Strome der constanten Kette liegt. Wie bereits bemerkt ist und aus der Curve Fig. 6. zu erschen, kann man im ersten Anfange kaum einen

Unterschied wahrnehmen. Hingegen bleibt in dem von Herrn Pflüger sogenannten aufsteigenden Katelectrotonus das erste Stadium viel länger, als bei dem aufsteigenden Anelectrotonus. Das zweite Stadium tritt bei diesem rascher ein und lässt sich auch leichter herstellen, wenn man den Nerventheil von vorn herein einer andauernden und stärkeren Reizung oder, was dasselbe sagen will, einer Zerstörung aussetzt. Denn man wird nicht leugnen, dass durch Reizung des Nerven derselbe in dem Grade an Reizbarkeit einbüsst, in welchem die Reize selbst stärker werden.

Ogleich es Regel ist, dass die Zuckungsvermehrung eine geraume Zeit hindurch im aufsteigenden Katelectrotonus beobachtet werden kann, so habe ich doch schon wiederholt gesehen, dass sie schon nach wenigen Minuten der entgegengesetzten Erscheinung Platz machte und umgekehrt habe ich bisweilen gefunden, dass beim aufsteigenden Anelectrotonus die Vermehrung eine Viertelstunde und länger hervorgebracht werden konnte.

Das zweite Stadium des aufsteigenden Anelectrotonus ist durch 2 Erscheinungen charakterisirt, die Salzzuckung hört auf oder wird ganz klein und es erscheint eine stärkere Zuckung nach Eröffnung der Kette. Es ist also gewissermaassen eine verstärkte Oeffnungszuckung und eine verminderte Schliessungszuckung, umgekehrt wie im ersten Stadium.

Es gibt verschiedene Zwischenstadien zwischen dem ersten und zweiten. Ich gebe einige Curven, in welchen dieselben dargestellt sind.

In Fig. 7. sind offenbar während der Schliessung der Kette zwischen S und O die Salzzuckungen noch sehr bedeutend. Obwohl kein anhaltender Tetanus mehr vorhanden ist, wie in Fig. 5., so übertreffen die Zuckungen doch noch diejenigen vor der Schliessung der Kette bei Ⓒ beträchtlich.

In einem anderen Versuche, welcher in Fig. 8. dargestellt ist, wurde hinter einander der absteigende und der aufsteigende Strom durch Umlegen der Pole angewandt, also hätte der aufsteigende Anelectrotonus und der aufsteigende Katelectrotonus sich zeigen müssen. Man bemerkt nun zwar, dass die Zuckung im letzten Falle stärker, als im ersten Falle war, dass sich fast Tetanus ein-

gestellt hatte, aber gleich sehr einleuchtend ist es, dass auch in der Nähe des positiven Pols bei Anwendung des absteigenden Stromes die Salzzuckung beträchtlich grösser wurde, als vor der Schliessung der constanten Kette. — An demselben Schenkel hatte ich eine kurze Zeit vorher schon einmal den absteigenden Strom einwirken lassen, hier war noch in einer der beiden hinter einander folgenden Schliessungen vollständiger Tetanus vorhanden. Ich gebe auch die in diesem Versuche gewonnene Curve in Fig. 9.

Bei längerer Dauer des Versuches oder stärkerer Anwendung des Reizes oder einer grösseren Stärke des constanten Stromes tritt nun das von mir als zweites Stadium bezeichnete der Zuckungsabnahme ein, welches Herr Pflüger Anelectrotonus nennt. Es erfordert weniger Aufmerksamkeit, dies Stadium zu beobachten, als das erstere. In der Fig. 10. ist eine graphische Darstellung desselben gegeben. Man wird bemerken, dass nach der Schliessung S besonders in dem 2. Versuche der Stift tief herabgesunken ist. Nach Oeffnung der Kette entsteht eine Oeffnungszuckung, welche die vor der Schliessung bestehende Salzzuckung beträchtlich übertrifft. Es ist also eine Art von Oeffnungstetanus vorhanden. Ich habe sehr gewöhnlich diese Erscheinung beobachtet, welche an ähnliche im sogenannten Zuckungsgesetze vorkommende Erscheinungen erinnert. — Ein solcher Oeffnungstetanus ist nur dem zweiten, nicht dem ersten Stadium eigen. Ja dort kommt es vielmehr vor, dass nach Eröffnung der Kette die Salzzuckung ganz fehlt und erst nach einiger Zeit wieder eintritt. Ganz dasselbe Verhalten habe ich im sogenannten aufsteigenden Katelectrotonus beobachtet. Ich gebe in Fig. 11. ein Beispiel, in welchem ein vollständiger Oeffnungstetanus eintrat, welcher ziemlich lange anhielt, beim aufsteigenden Anelectrotonus. In Fig. 12. ist ein Versuch dargestellt, in welchem zuerst aufsteigend, dann absteigend die Kette geschlossen wurde. Da der Nerv schon länger gereizt war, so trat unter beiden Verhältnissen während der Schliessung Abnahme der Zuckung ein und nach der Eröffnung eine starke Oeffnungszuckung. Diese war jedoch nach Anwendung des absteigenden Stromes viel stärker, ein wirklicher Tetanus.

In der neueren Zeit wurde von den Herren Bilhartz und

O. Nasse (Archiv f. Anat. 1862. S. 66) auch noch ein drittes Stadium beobachtet, in welchem durch Anwendung des absteigenden Stromes die Reizbarkeit, welche abgenommen hatte, wieder erhöht wird.

Alle diese Beobachtungen erinnern an die verschiedenen Stadien, welche aus dem Zuckungsgesetze bekannt sind und in denen der absteigende Strom zuerst Schliessungszuckung, dann Schliessungs- und Oeffnungszuckung, zuletzt allein Schliessungszuckung hervorbringt. Auch in unseren Versuchen finden wir eine über das Moment der Schliessung hinausgehende fortdauernde Zuckung, nach der Oeffnung Ruhe, — sodann im 2ten Stadium nach der Schliessung nicht anhaltende Zuckung, aber Oeffnungszuckung — und im dritten Stadium wieder fortdauernde Schliessungszuckung.

---

Wir kommen nun zu einem zweiten Pflüger'schen Versuche, von dem schon im Vergleiche zu dem eben erörterten wiederholt die Rede gewesen ist, dem sogenannten aufsteigenden Katelectrotonus. Der Reiz liegt zwischen dem aufsteigenden Strome und dem Wirbelende des Nerven. Uebereinstimmend mit den Beobachtungen des Herrn Pflüger habe auch ich gefunden, dass bei frischen Nerven und schwachem constanten Strome die Zuckung, welche durch den Reiz hervorgebracht wird, während des Schlusses der constanten Kette sich vergrössert. Auch mit der anderen, von Herrn Eckhard gefundenen Thatsache, dass bei Anwendung grösserer Stromstärken die Zuckung sich nicht mehr vermehrt, sondern vermindert, sind meine Resultate gleichlautend. Da nun in diesem Falle der negative Pol der constanten Kette in der Nähe des Reizes liegt, so musste der Regel nach die Zuckung zunehmen; da dies auch bei einer geringen Stromstärke der Fall ist, so kann die Ursache der Veränderung nur in der Verstärkung des Stromes liegen. Diese Verstärkung kann aber möglicher Weise so auf den Nerven einwirken, dass derselbe an der durchflossenen Stelle sein Leitungsvermögen verliert. Wenn daher oberhalb der constanten Kette auch die Reizbarkeit erhöht wäre, so könnte sich dies nicht in der Erscheinung zeigen, weil die in der reizbareren Nervenstelle entstandene Molecularbewegung sich nicht bis zum Muskel fort-

pflanzen könnte, indem sie einen leitungsunfähig gewordenen Raum passiren müsste. Dies ist die Erklärung, welche Herr Pflüger gibt. Wenn aber eine Nervenstelle durch eine zu starke Reizung leitungsunfähig geworden ist, so kann dieselbe nicht unmittelbar nachher, wenn sie einem geringeren Reize ausgesetzt wird, wiederum leiten. Wir finden bei Beschreibung der hierhingehörigen Versuche in dem Pflüger'schen Werke S. 242 den Versuch IV. angeführt, in welchem die Stromstärke durch die Grösse der Ablenkung der Magnetnadel gemessen ist. Es fand sich hierbei, dass bei einer Stromstärke, in welcher die Ablenkung  $70^\circ$  betrug, die Zuckung beträchtlich abnahm, bei einer Ablenkung von  $67\frac{1}{2}^\circ$  (also nur  $2\frac{1}{2}^\circ$  weniger) sich nicht wesentlich änderte, bei einer Ablenkung von  $65^\circ$  beträchtlich zunahm. Da, wie eben erwähnt, die Rückkehr der Leitungsfähigkeit eines Nerven, nachdem dieselbe durch starke Reize bedeutend gelitten hat, nicht so rasch wiederkehrt, so halte ich die Auslegung, welche Herr Pflüger gibt, nicht für richtig. Dafür spricht auch noch eine andere Thatsache. Wenn nämlich, was ich oben schon erwähnt habe, der Nerv älter wird, so findet sich überhaupt nicht mehr Verstärkung der Zuckung, sondern Abnahme derselben. Es ist deshalb viel geeigneter, wie im ersten der oben angegebenen Versuche, auch hier 2 Stadien anzunehmen. Im ersten wird die Zuckung während des Schlusses der constanten Kette vergrössert, im zweiten vermindert. Im ersten haben wir eine vorwaltende Schliessungszuckung, welche während der Pause anhält, im zweiten eine vorwaltende Oeffnungszuckung.

---

Die dritte Form des Pflüger'schen Electrotonus ist der sog. absteigende Anelectrotonus. Der Reiz liegt zwischen constantem aufsteigenden Strome und Muskel. Das Resultat, welches Herr Pflüger fand, und was bereits Herr Eckhard schon angibt, dass nämlich in diesem Falle die Zuckung während des Schlusses der constanten Kette abnimmt, habe auch ich gesehen. In keinem Falle konnte ich bis jetzt eine Zunahme der Zuckung beobachten.

---

Endlich bleibt noch die vierte Form zu berücksichtigen, der sog. absteigende Katelectrotonus. Der Reiz liegt zwischen abstei-

gendem constanten Strome und Muskel. Hierbei soll unter allen Umständen die durch den Reiz bewirkte Zuckung sich vergrössern, solange die constante Kette geschlossen bleibt. Ich kann auch diesen Ausspruch nicht vollkommen bestätigen. Als Reiz habe ich eine zweite constante Kette angewendet. Wenn ich nun als polarisirende Kette eine solche von 4 bis 6 kleinen Daniell'schen Elementen, als Reiz eine solche von etwa zweien dieser Elemente anwandte, so sah ich in allen meinen Versuchen eine Wirkung, wie sie Herr Pflüger angibt; die Zuckungsgrösse stieg. Es war dabei kein Unterschied zu bemerken, ob die reizende Kette in auf- oder absteigender Richtung angebracht wurde. Wenn ich hingegen den reizenden Strom so abschwächte, dass eben noch eine Spur von Zuckung vorhanden war, hingegen die polarisirende Kette sehr verstärkte, so dass ich 10—12 Daniell'sche Elemente dazu gebrauchte, so war das Pflüger'sche Gesetz nicht mehr unter allen Umständen richtig. Vielmehr kam es darauf an, ob der reizende Strom mit dem polarisirenden gleichgerichtet war oder ihm entgegengesetzt floss. Im ersten Falle trat allerdings auch eine Verstärkung der schwachen Zuckung ein, im zweiten Falle hingegen schwand dieselbe ganz. Es wurde abwechselnd die starke constante Kette geschlossen und geöffnet. War sie geöffnet und man schloss die schwache reizende, aufsteigende Kette, so trat die geringe Zuckung ein. Hatte man dann wieder dieselbe geöffnet, die constante polarisirende geschlossen, und nun wieder die reizende geschlossen, so blieb die Zuckung aus. Man konnte die Reizung häufig, oft 30 mal hinter einander mit gleichem Erfolge wiederholen. Bei einem dieser Versuche war Herr Prof. Rühle zugegen und überzeugte sich von der Constanz der Erscheinung.

---

Es kann also zufolge dieser Untersuchungen nicht als richtig betrachtet werden, dass in der Nähe des positiven Pols der constanten Kette die Reizbarkeit stets vermindert und in der Nähe des negativen Pols stets vermehrt werde; und demnach erscheint das Pflüger'sche Gesetz unhaltbar. Es ist dies ein Beleg dazu, dass es nicht genügt, tausende von Versuchen anzustellen, auch die Messungen allein noch nicht die Beobachtungen ausmachen,

dass endlich die Feinheit der Apparate und Instrumente die einfache sinnliche Auffassung nicht zu ersetzen vermag.

Indess stelle ich keineswegs in Abrede, dass die Einwirkung des positiven und negativen Pols auf eine Nervenstelle eine verschiedene sei, wie dies nicht nur meine eignen Versuche darthun, sondern viele Thatsachen mit Sicherheit dafür sprechen. Aber die Versuche, durch welche Herr Pflüger den Beweis dazu liefern will, sind nicht richtig. Er hat vielmehr eine Theorie geschaffen, indem er nur solche Versuche hervorhob, welche dazu passten, nicht aber auf solche Rücksicht nahm oder dieselben übersah, welche ihr entgegenstanden.

Nach diesen Erörterungen möge es mir gestattet sein, hier noch gegen einige Ausstellungen mich zu vertheidigen, welche Herr Pflüger in seinem Werke über Electrotonus gegen Angaben von mir macht. In der 7. Auflage meiner Physiologie ist nämlich durch einen Druckfehler p. 344 gesagt, dass „ein electricischer Strom, auf das Hüftgeflecht des Frosches ausgeübt, 0,0014 Sekunden brauche, bis er sich zu dem Wadenmuskel fortpflanze.“ Es sollte heissen: „ein Nervenreiz, durch einen electricischen Strom ausgeübt.“ Denn es hat keinen Sinn, zu sagen: auf einen Nerven einen electricischen Strom ausüben, wohl aber: einen Reiz ausüben; und der electricische Strom pflanzt sich nicht fort, sondern der Reiz, oder vielmehr die durch den Reiz hervorgerufene molekulare Bewegung. Dass also hier ein Druckfehler mit unterlaufen musste, den der wohlwollende Leser auch leicht verbessern konnte, leuchtet von selbst ein.

Eine zweite Ausstellung sucht Herr Pflüger in einem anderen Satze desselben Buches, welcher besagt, dass kurzsichtige Menschen erst mehrere Sekunden, nachdem ein Objekt schon an ihnen vorüber ist, sehen. Dies ist vollkommen richtig. Zum Sehen gehört nämlich, wie ich auch erwähnt habe, nicht nur, dass ein Bild auf der Retina entsteht, sondern auch, dass die Empfindung percipirt werde. Hierzu ist aber wiederum Gedächtniss erforderlich. Sonst wird sich aus der Empfindung nicht eine bestimmte Vorstellung bilden. Wenn ein Kurzsichtiger an einem Anderen vorbeigeht, so entsteht ein deutliches Bild fast erst im Momente der



Begegnung, während bei einem mit scharfem Gesichte Begabten oder bei demselben Individuum, wenn es eine Brille trägt, das Bild nicht nur früher erscheint, sondern auch längere Zeit auf der Retina verbleibt. Es soll damit nur gesagt sein, dass eine merkliche Zeit zwischen Reizung und Wirkung vergeht.

Ein dritter Vorwurf des Herrn Pflüger trifft die Definition von Einfallsloth. Diese heisst: Einfallsloth ist die Senkrechte, welche auf den einfallenden Strahl an der Stelle seines Eintritts in ein anderes Medium gezogen wird. — Die Definition ist allerdings unrichtig, weil die Senkrechte nicht auf den einfallenden Strahl, sondern auf die Grenzfläche zweier verschiedener Medien an dem Eintrittspunkte des einfallenden Strahles gezogen gedacht wird. Dass diese Unrichtigkeit aber nicht in einer Unkenntniss der Sache liegt, geht daraus hervor, dass in der dabei stehenden Figur 65 das Einfallsloth, wie man auf den ersten Blick sieht, gar nicht senkrecht auf dem einfallenden Strahle steht. 10 Seiten später, p. 361, ist in einer anderen Figur wiederum ein Einfallsloth für 3 verschiedene Einfallsstrahlen dargestellt, bei welchem gleichfalls der erste Blick zeigt, dass es nicht senkrecht auf dem Strahle, sondern senkrecht auf der Grenzfläche steht. — Hieraus geht deutlich genug hervor, dass die Unrichtigkeit in einem Lapsus calami seinen Grund hatte.

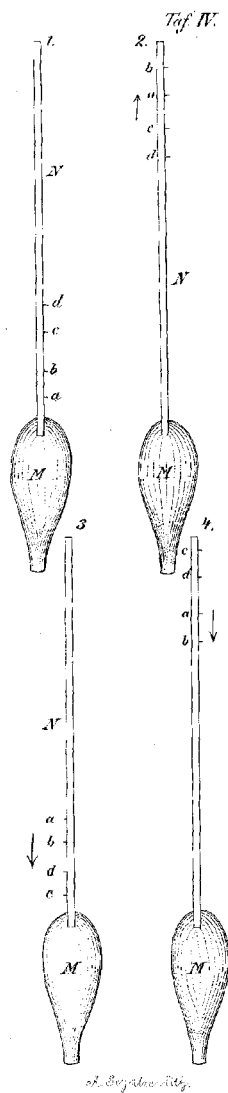
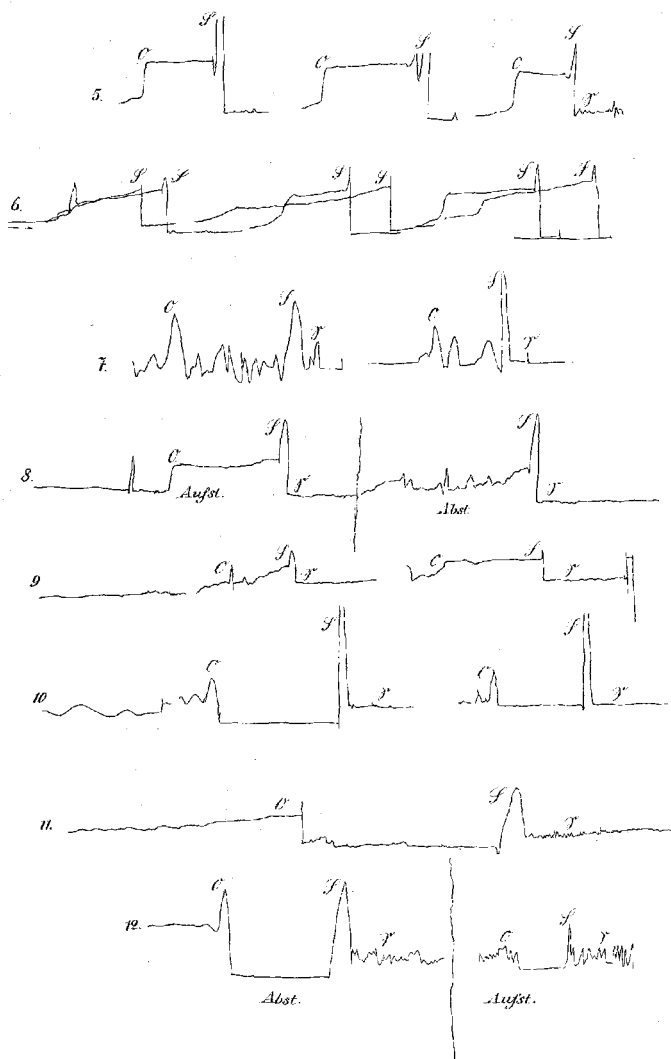
Alle diese Ausstellungen gehören nicht etwa zu der Untersuchung, welche Herr Pflüger führt, nicht im Entferntesten. Er hat offenbar nur die Absicht, meine bekannte Beobachtung, dass es in einem und demselben Nerven verschieden reizbare Stellen gibt, je nach der Entfernung von dem Eintritt in den Muskel, sich anzueignen. Dies geht aus seinen früheren Publicationen über diesen Gegenstand in der Med. Centralzeitung und einer Mittheilung an die Academie der Wissenschaften hervor, in denen er meine gleichlautenden Versuche gar nicht erwähnt. Als diese aber bekannt wurden, suchte er, um den Schein zu retten, der Welt zu beweisen, diese Beobachtung könne ohne physikalische Kenntniss nicht gemacht werden, und es sei daher nur ihm, dem Physiker, möglich, sie zu constatiren, nicht mir. Das ist der beliebte Rettungsanker, mit dem heut zu Tage ein paar Physiologen diejenigen

mundtödt machen zu können glauben, welche nicht zu ihrer Richtung gehören und es doch wagen, ihre Versuche anzugreifen. Ebenso wenig, als man vernünftiger Weise den physikalischen Beweis fordern wird, dass der Biss eines Hundes tiefer verletzt, als ein Fliegenstich, ebenso klar ist es, dass ein Reiz, welcher keine Spur von Schmerz auf der Haut hervorbringt und keine Spur von Zuckung in einem Froschmuskel, geringer sein muss, als derjenige, welcher die genannten Erscheinungen zur Folge hat. Wo es nur darauf ankommt, zu beweisen, ob ein Reiz stärker oder schwächer und nicht die Angabe des Maasses der Stärke erforderlich ist, da ist die An- oder Abwesenheit von Zuckung vollkommen ausreichend zum Beweise. Wenn an einer und derselben Stelle zwei verschiedene Reize angebracht werden und der eine Zuckung erzeugt, der andere nicht, so ist kein Zweifel, dass jener stärker als dieser ist. Wenn umgekehrt an zwei verschiedenen Stellen ein und derselbe Reiz angebracht wird und es entsteht durch die Reizung der einen Zuckung, durch die Reizung der anderen hingegen keine Zuckung, so muss nothwendig jene weniger empfänglich für diesen Reiz, d. h. weniger reizbar sein, als diese. Ich habe diese Beobachtung an verschiedenen Stellen desselben Nerven gemacht und nichts Anderes daraus geschlossen, als dass gewisse Stellen weniger reizbar als andere an demselben Nerven seien. Man kann auch nicht annehmen, wenn man hinter einander immer und immer wieder bei gleicher Entfernung der Rollen an einer Stelle stets Zuckung, an einer anderen sie niemals beobachtet, dass jedesmal, wenn man hier reizt, die Stärke des Stroms zunimmt und wenn man dort reizt, wieder abnimmt. Dann müsste man überhaupt aufhören, den inducirten Strom anzuwenden. Ich glaube, es kann keinen unverfänglicheren Schluss geben, und in der That hat Herr Pflüger kein anderes Resultat finden können, obgleich er constante Ströme angewandt, die Stärke derselben mit dem Multiplikator gemessen, auch die Zuckungsgrösse mit dem Myographion bestimmt hatte. Meine Versuchsweise ist durchaus korrekt gewesen und dazu viel einfacher als die Pflüger'sche und dient mir auch heute noch dazu, das Experiment zu wiederholen. Nichtsdestoweniger wollte ich damals, als ich 1852 zuerst die Beobachtung

machte, die Stromstärke unter Anwendung constanter Ströme messen, war aber nicht im Besitz eines ausreichenden Galvanometers. Ich warf in einer kurzen Notiz dies hin, ohne anzugeben, dass ich beim Gebrauch eines Multipliers mich constanter Ströme bedient haben würde. Diese Unterlassungsünde holt nun Herr Pflüger hervor, um daraus Unkenntniss der Physik mir vorzuwerfen. Man sollte doch bei der Sprache, welche dieser Autor führt, denken, dass er in der Lehre von den inducirten Strömen vollkommen zu Hause wäre. Und doch muss ich behaupten, dass ihm dieselbe nicht klar sein kann. Denn sonst könnte er nicht eine Entdeckung publiciren und sich auf ihr etwas zu Gute thun, dass der Schliessungsinductionsschlag gar keine unipolare Wirkung habe\*). Er muss doch wissen, dass die unipolare Inductionswirkung eine Spannungserscheinung ist. Um sie hervorzurufen, bedarf man stärkerer Ströme. Auch bei geschlossenem Inductionskreise ist die Schliessungszuckung beträchtlich schwächer, als die Oeffnungszuckung, weil dort die beiden neben einander herfliessenden electricen Ströme entgegengesetzte Richtungen haben und sich daher theilweise aufheben. Um eine starke Schliessungszuckung bei geschlossenem Kreise hervorzubringen, muss der primäre Strom schon eine relativ beträchtliche Stärke haben. Natürlich muss dies noch vielmehr der Fall sein, wenn der Kreis nicht geschlossen ist und eine unipolare Wirkung eintritt. Dies war von vorn herein zu deduciren. — Aber hätte Herr Pflüger nur mit 3 Daniell'schen Elementen die primäre Kette geschlossen, so würde er wenigstens gesehen haben, dass selten die Zuckung in dem Augenblicke ausbleibt, in welchem bei übereinander geschobenen Rollen des Inductionsapparates der eine Pol den Froschnerven berührt. Das hat er nun unterlassen und darauf beruht seine Entdeckung.

Es ist hier genau dasselbe Verhältniss, wie bei einer anderen angeblichen Entdeckung des Herrn Pflüger hinsichtlich des Zuckungsgesetzes. Er gibt an, wenn man auf den Froschnerven schwache, mittelstarke und starke Ströme anwende, so gebe der schwache,

\*) In seinen Versuchen hat daher Herr Pflüger gar keine Rücksicht auf den unipolaren Schliessungsschlag genommen, und vor etwaigen Irrthümern, welche dadurch entstehen konnten, sich nicht geschützt; s. *Electrotonus* S. 51.



sowohl ab- als aufsteigende Strom nur Schliessungszuckung, der mittelstarke S und O, der starke aufsteigende nur O, der starke absteigende nur S. Herr Pflüger sagt mit vieler Genugthuung: „Das ist, nach meinen Untersuchungen und Auffassungen, das echte und wahre Gesetz der Zuckung, über welches soviel hin und her gestritten worden ist“, und gründet darauf eine besondere Theorie. Er hat aber nur Etwas unterlassen. Er ist mit Anwendung starker Ströme nicht bis zu einer beträchtlichen Höhe vorgegangen, sondern hat nach Belieben aufgehört. Hätte er anstatt 10 Grove'scher Elemente etwa 12—16 gebraucht, so würde er zu einem anderen Resultate gekommen sein. Als ich eine Kette bis zu 25 Grove'schen Elementen anwandte, zeigte sich sowohl bei auf- als bei absteigendem Strome Schliessungs- und Oeffnungszuckung, woraus also hervorgeht, dass das Pflüger'sche Zuckungsgesetz ebenso unrichtig ist, als das Pflüger'sche Gesetz vom Electrotonus, — trotz der feinen Untersuchungsmethoden, trotz der tausende von Einzelversuchen, trotz aller Formeln, trotz aller Messungen.

---

## X.

### Die Eierstockseier der Säugethiere und Vögel. Eine vergleichend-anatomische Studie.

Von Dr. Klebs.

(Hierzu Taf. V.)

---

**E**s ist nicht meine Absicht, in der vorliegenden Arbeit eine ausführliche Darstellung von Untersuchungen zu geben, deren allgemeinste Resultate ich in einer vorläufigen Mittheilung (dieses Archiv Bd. XXI. S. 362) veröffentlicht habe. So sehr ich auch an der Gültigkeit derselben, namentlich was das ausgedehnte Vorkommen einer freien, endogenen Zellbildung in den Eiern gewisser Wirbelthiere anbetrifft, festhalte, so wenig sehe ich eine Aussicht vor mir, das bereits Gewonnene durch neue Untersuchungen prüfen