

Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz.*)

(Vorgetragen in der Sitzung am 18. Februar 1888)

von

E W A L D H E R I N G,

Professor der Physiologie an der deutschen Universität zu Prag.

I.

Das wesentlichste Merkmal, durch welches sich für die physiologische Betrachtung die lebendige Substanz von der todten unterscheidet, ist ihr Stoffwechsel, d. s. die chemischen Vorgänge im Innern der Substanz, bei welchen einerseits Stoffe entstehen, welche von der Substanz als etwas ihr fremd Gewordenes abgesondert und entweder in unmittelbarer Nähe angehäuft oder dem Strom der Säfte übergeben werden, andererseits aber und zwar gleichzeitig Nährstoffe aufgenommen, von der lebendigen Substanz angeeignet und zu Bestandtheilen ihrer selbst gemacht werden. Den letzteren Vorgang hat man als Assimilirung benannt, und nach diesem Vorbilde habe ich den ersten Vorgang seinerzeit als Dissimilirung bezeichnet.

Indem wir diese beiden Vorgänge begrifflich trennen, dürfen wir uns doch nicht dazu verführen lassen, sie als zwei wirklich getrennt nebeneinander verlaufende Prozesse aufzufassen, und uns die lebendige Substanz etwa wie eine innerlich ruhende Masse vorzustellen, welche nur von der einen Seite her verbraucht und von

*) Die vorliegende Abhandlung enthält eine ausführlichere Entwicklung einiger von mir schon im Jahre 1874 (in meinen Mittheilungen „zur Lehre vom Lichtsinne“) aufgestellten Sätze über die erregbaren Substanzen, sowie einige Anwendungen dieser Sätze auf Thatsachen aus der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

der anderen Seite her wieder aufgebaut wird etwa so, wie ein beiderseits in Lösung von Kupfersulfat tauchender Kupferdraht, wenn er von einem elektrischen Strome durchflossen wird, auf der einen Seite einen Verlust durch Lösung erleidet und auf der anderen neues Kupfer ansetzt. Wir haben uns vielmehr Assimilierung und Dissimilierung als zwei innig ineinander verflochtene Prozesse zu denken, welche den, seinem eigentlichen Wesen nach unbekanntem Stoffwechsel der lebendigen Substanz ausmachen und in allen kleinsten Theilen der letzteren zugleich stattfinden, daher diese Substanz nichts Stetiges oder Ruhendes, sondern ein immer mehr oder minder innerlich Bewegtes darstellt.

Es ist im Wesen der lebendigen Substanz begründet und ihr ureigenes Vermögen, zu assimiliren und zu dissimiliren, und sie thut dies, sofern nur die Lebensbedingungen für sie gegeben sind, auch ohne die Mithilfe besonderer äusserer Reize; wobei es ganz freigestellt bleibt, das, was ich hier als die Lebensbedingungen der Substanz bezeichnet habe, z. Th. als „innere“ Reize aufzufassen (s. u.)

Insoweit die Substanz gänzlich unbeeinflusst von den nur gelegentlich wirkenden äusseren Reizen lebt, bezeichne ich ihre Assimilierung (*A*) und Dissimilierung (*D*) als *autonome*.

Solange nun diese autonome *D* und *A* in ganz gleichem Maasse stattfinden, kann sich am Zustande der Substanz nichts ändern, und sie bleibt dabei qualitativ und quantitativ dieselbe. Dieser Zustand des vollkommenen Gleichgewichts zwischen autonomer *D* und *A* will ich als den des autonomen Gleichgewichtes bezeichnen.

Aus diesem Zustande wird die Substanz herausgebracht, wenn ein Reiz sie zu stärkerer Dissimilierung veranlasst, welcher letzteren nun nicht mehr eine gleich starke Assimilierung das Gleichgewicht hält. Die Dissimilierung ist jetzt nicht mehr eine ausschliesslich autonome, sondern eine gleichsam durch fremde Mitwirkung verstärkte und soll zum Unterschiede von der rein autonomen *allonome* Dissimilierung bezeichnet werden. Durch die jetzt stärkere Bildung von *D*-Producten und den entsprechenden Verlust an Elementen, welche zuvor der Substanz selbst angehörten und in ihren chemischen Bau eingefügt waren, wird die Substanz innerlich verändert, um so mehr, je stärker der Reiz ist und je länger er wirkt. Wir finden daher die Substanz nach Schluss der Reizung quantitativ und qualitativ (s. u.) verändert.

Wollte man den Process der Dissimilirung als eine Leistung der Substanz auffassen, so müsste man sie jetzt als minder leistungsfähig bezeichnen. Ich will in Hinblick darauf, dass die Substanz neben ihrer qualitativen Aenderung auch quantitativ geändert ist, ihre jetzige Beschaffenheit im Vergleich zu der früheren als eine unterwerthige bezeichnen. Aus diesem Zustande strebt sie nun in den früheren mittelwerthigen Zustand zurück. In dem Maasse nämlich, als sie durch den äusseren Reiz zu stärkerer Dissimilirung veranlasst worden war, hat, wie ich annehme, ihre Disposition zur Dissimilirung ab-, ihre Disposition zur Assimilirung aber zugenommen. Ihre autonome *D* ist also jetzt schwächer, ihre autonome *A* aber stärker, als sie vor der Reizung waren, sofern nur die übrigen Bedingungen für *A* und *D* noch hinreichend gegeben sind. Die Substanz strebt also mit um so grösserer Energie zum früheren Zustande zurück, je stärker sie durch die vorausgegangene Reizung absteigend verändert wurde, d. h. je grösser ihre nach Schluss der Reizung zurückgebliebene Unterwerthigkeit ist. Die unmittelbar nach Schluss der Reizung grössere *A*-Disposition und entsprechend stärkere Assimilirung nimmt nun aber in dem Maasse wieder ab, als durch letztere die durch die Reizung bewirkte Veränderung wieder ausgeglichen wird und also die Unterwerthigkeit der Substanz sich wieder mindert; und entsprechend nimmt die Anfangs kleinere *D*-Disposition und die entsprechend schwache Dissimilirung wieder zu, bis endlich *A*- und *D*-Disposition und also auch die autonome Assimilirung und Dissimilirung wieder gleich geworden sind und der frühere mittelwerthige Zustand und damit das autonome Gleichgewicht zwischen *D* und *A* wieder hergestellt ist.

Während der letztere Zustand sich also auch dadurch charakterisiren lässt, dass dabei die *A*- und *D*-Disposition der Substanz gleich gross sind, ist für den unterwerthigen Zustand bezeichnend, dass dabei die *A*-Disposition grösser ist, als die *D*-Disposition.

Es geht aus dem Gesagten schon hervor, dass, sobald die Wirkung eines *D*-Reizes begonnen hat, auch schon die Unterwerthigkeit der Substanz sich zu entwickeln anfängt, um mehr und mehr zuzunehmen, je länger die *D*-Reizung währt. In dem Maasse also, wie die Wirkung des Reizes andauert, mindert sich auch die *D*-Disposition der Substanz, denn diese Minderung der *D*-Disposition charakterisirt ja neben der gleichzeitig entsprechend gesteigerten *A*-Disposition die unterwerthig gewordene Substanz. Dies bedeutet

aber zugleich, dass die Erregbarkeit gegenüber dem fortwirkenden *D*-Reize entsprechend abnimmt.

In dem Maasse, als die Wirkungen des *D*-Reizes eintreten, mindert sich also die Erregbarkeit der Substanz für eben diesen *D*-Reiz, kurz die *D*-Erregbarkeit, und dementsprechend nimmt auch die Stärke der durch den Reiz gesteigerten Dissimilierung wieder ab. In demselben Maasse aber, wie die *D*-Erregbarkeit abnimmt, steigt, wie wir sahen, die *A*-Disposition der Substanz und dementsprechend die immer gleichzeitig fortgehende autonome Assimilierung, welche durch den *D*-Reiz selbst nicht unmittelbar verändert wurde. Hierdurch wird die absteigende Veränderung und die Entwicklung der Unterwerthigkeit der Substanz verzögert, da der Wiederersatz des Verbrauchten stärker ist, als er ohne diese Zunahme der autonomen Assimilierung sein würde. Es sinkt dementsprechend auch die Erregbarkeit für den fortwirkenden *D*-Reiz langsamer, als sonst der Fall sein würde. Schliesslich aber muss, wenn der Reiz mit unveränderter Stärke fortwirkt, einerseits wegen des stetigen Sinkens der *D*-Erregbarkeit und also auch der Grösse der autonomen Dissimilierung, andererseits wegen der stetigen Zunahme der *A*-Disposition und also auch der autonomen Assimilierung ein neues Gleichgewicht zwischen *A* und *D* eintreten. Von diesem Augenblicke an ändert sich, wenn die übrigen *D*- und *A*-Bedingungen dieselben bleiben, die Substanz nicht weiter, sie beharrt auf dem hiermit erreichten Stande der Unterwerthigkeit, weil Verbrauch und Ersatz sich wieder gleich sind.

Aber dieser Zustand eines neuen Gleichgewichtes zwischen *A* und *D* unterscheidet sich wesentlich von dem oben beschriebenen Zustande des autonomen Gleichgewichtes. Denn jetzt wird das Gleichgewicht nur durch die Mithilfe des fortwirkenden *D*-Reizes erhalten, welcher wegen der geminderten *D*-Erregbarkeit jetzt ein geringeres Maass der autonomen *D* bewirkt, als sonst der Fall sein würde, so dass derselben durch die nur autonome *A* das Gleichgewicht gehalten werden kann. Dieser Zustand des gleichsam erzwungenen Gleichgewichtes zwischen *D* und *A*, bei welchem die Substanz um so unterwerthiger ist, je stärker der wirkende *D*-Reiz, will ich als Zustand eines autonomen Gleichgewichtes bezeichnen.

So setzt sich die durch den *D*-Reiz bedingte absteigende Aenderung der Substanz trotz stetig fortwirkendem Reize selbst

eine Grenze, welche nicht überschritten werden kann, sofern die sonstigen *A*-Bedingungen gegeben sind. Die Substanz hat sich jetzt dem stetig wirkenden Reize adaptirt.

Wie man sich äussere Reize denken kann, welche die lebendige Substanz zu stärkerer Dissimilierung nöthigen, so kann man sich auch solche denken, welche sie zu stärkerer Assimilierung veranlassen. Die stärkere, nicht mehr lediglich autonome Assimilierung, welcher jetzt keine gleich starke Dissimilierung das Gleichgewicht hält, bewirkt eine Beschaffenheit der Substanz, welche das Gegentheil der vorhin beschriebenen unterwerthigen darstellt und deshalb als überwerthige bezeichnet werden soll. Nach Schluss des Reizes nämlich befindet sich die Substanz gleichsam in einem übernährten Zustande, ihre Disposition zur Assimilierung ist jetzt kleiner als vorher, und zwar um so mehr, je grösser die Stärke und Dauer des Reizes und dem entsprechend das Ueberwiegen der allonomen Assimilierung über die autonome Dissimilierung war. Entsprechend grösser ist jetzt ihre Disposition zur Dissimilierung. So entsteht nach Schluss der Reizung ein Ueberwiegen der autonomen Dissimilierung über die autonome Assimilierung, durch welches unter allmählicher Abnahme der Ueberwerthigkeit die Substanz wieder in den mittelwerthigen Zustand zurück gelangt.

Sobald der *A*-Reiz zu wirken anfängt, beginnt auch schon die Ueberwerthigkeit der Substanz sich zu entwickeln in Folge des Ueberwiegens der allonomen Assimilierung über die autonome Dissimilierung. Mit der Entwicklung der Ueberwerthigkeit geht die Minderung der *A*-Disposition und der *A*-Erregbarkeit einher, so dass die Stärke der allonomen Assimilierung, trotz gleichbleibendem Reize, abnimmt, während die autonome Dissimilierung wegen der wachsenden *D*-Disposition der Substanz zunimmt. Der Unterschied zwischen der stärkeren allonomen Assimilierung und der schwächeren autonomen Dissimilierung wird also immer geringer, so dass auch die Entwicklung der Ueberwerthigkeit eine langsamere ist, als sonst der Fall wäre. Da aber doch die allonome Assimilierung stetig abnimmt, während die autonome Dissimilierung stetig anwächst, so muss es auch hier schliesslich dahin kommen, wo beide gleich stark sind. Die Substanz ist jetzt überwerthig, und ihre *A*-Erregbarkeit dem entsprechend so weit herabgesetzt, dass der fortwirkende *A*-Reiz nur eben im Stande ist, eine allonome Assimilierung zu bewirken, welche gleich gross ist, wie die in Folge der gesteigerten *D*-Disposition gesteigerte autonome Dissimilierung.

Ein Gleichgewicht zwischen *A* und *D* kann also in drei Fällen vorhanden sein: 1. im mittelwerthigen Zustande der Substanz, wobei sowohl *A* wie *D* nur autonome sind; 2. unter der Fortwirkung eines bereits längere Zeit andauernden gleichbleibenden *D*-Reizes, wobei dann die Dissimilierung eine allonome, die Assimilierung eine autonome ist; 3. unter der Fortwirkung eines bereits längere Zeit andauernden gleichbleibenden *A*-Reizes, wobei dann die *A* eine allonome, die *D* eine autonome ist. Der erste Gleichgewichtszustand ist also ein autonomer, die beiden anderen sind allonome Zustände des Gleichgewichtes.

Die absteigende und die aufsteigende Aenderung sind zwei einander entgegengesetzte Vorgänge und schliessen sich daher gegenseitig aus. Dasselbe gilt von den Zuständen der Unterwerthigkeit und der Ueberwerthigkeit, welche die Folgen der ab- oder aufsteigenden Aenderung sind. Auch die beiden Processe der Dissimilierung und Assimilierung zeigen eine Gegensätzlichkeit insofern, als die Erfolge beider entgegengesetzt sind; aber diese beiden Processe schliessen sich nicht gegenseitig aus, sondern finden gleichzeitig statt. Deshalb sind auch Reize denkbar, welche in demselben Maasse, als sie die lebendige Substanz zur Steigerung des einen Processes antreiben, sie zugleich zur Minderung des anderen bestimmen. Unter der Wirkung eines solchen Reizes müsste, je nachdem er *D*-fördernd und *A*-mindernd wirkt oder umgekehrt, die absteigende oder aufsteigende Aenderung der Substanz mit grösserer Geschwindigkeit erfolgen. Dürfte man nun, falls ein solcher *D*-fördernder und *A*-mindernder Reiz auf die Substanz wirkt, annehmen, dass die mit der rasch sich entwickelnden Unterwerthigkeit einhergehende schnelle Zunahme der *A*-Disposition die *A*-mindernde Wirkung des Reizes mehr und mehr aufhebt, so wäre auch hier die schliessliche Herstellung eines neuen allonomen Gleichgewichtes zwischen *A* und *D* denkbar. Aber es ist ersichtlich, dass dieser Zustand erst bei einem viel stärkeren Grade der Unterwerthigkeit eintreten könnte, als in dem oben beschriebenen Falle der andauernden Wirkung eines nur *D*-fördernden Reizes. Analoge Betrachtungen liessen sich in Bezug auf einen zugleich *A*-fördernden und *D*-mindernden Reiz anstellen.

Während bei den nur einsinnig wirkenden Reizen, z. B. bei einem nur *D*-fördernden Reize, sofort nach Beginn der absteigenden Aenderung der Substanz auch die, vor zu raschem Verbrauche

schützende Steigerung der autonomen *A* eintreten muss, und damit zugleich das Sinken der Erregbarkeit für den fortwirkenden *D*-Reiz aufgehalten wird, so dass auch die Stärke der allonomen Dissimilierung nur langsam sinken kann; während ferner der Eintritt des neuen allonomen Gleichgewichtes, mit welchem dem weiteren Verbräuche der Substanz trotz fortwirkendem Reize eine Grenze gesetzt wird, schon bei einer noch relativ geringen Unterwerthigkeit der Substanz erfolgen muss, würden diese Vortheile verloren gehen, sobald ein zugleich *D*-fördernder und *A*-hemmender Reiz dauernd auf die Substanz wirken würde. Analoge Erwägungen ergibt die Annahme eines zugleich *A*-fördernden und *D*-mindernden Reizes.

Die zuletzt beschriebene Art von Reizen würde mit den zuerst beschriebenen das Gemeinsame haben, dass sie in einer Substanz, welche sich eben im autonomen Gleichgewichte befindet, entweder ein Ueberwiegen der Dissimilierung über die Assimilierung oder aber das Umgekehrte herbeiführen. Deshalb würde man sie, gleichsam a fortiori ebenfalls als *D*- bzw. *A*-Reize bezeichnen können. Uebrigens könnte man sie doppelsinnig wirkende *D*- oder *A*-Reize nennen zum Unterschiede von den ersterwähnten als den einsinnig wirkenden.

Der denkbare vierte Fall, nämlich eine derartige Beeinflussung der lebendigen Substanz, dass *A* und *D* gleichzeitig gefördert oder gemindert werden, soll später noch berücksichtigt werden. —

Wir haben zwei Arten der Aenderung der lebendigen Substanz kennen gelernt, die absteigende und die aufsteigende. Unter der Wirkung eines *D*-Reizes tritt die erstere, unter der eines *A*-Reizes die letztere ein, falls wir den Zustand des autonomen Gleichgewichtes zwischen *A* und *D* zum Ausgangspunkte nehmen. Die durch einen *D*-Reiz bewirkte und also allonome absteigende Aenderung macht die Substanz mehr und mehr unterwerthig. Hört der Reiz zu wirken auf, so kehrt die Substanz aus eigener Kraft in den mittelwerthigen d. h. in den Zustand des autonomen Gleichgewichtes zurück. Dabei ändert sie sich im umgekehrten Sinne, als wie während der Wirkung des Reizes, d. h. aufsteigend. Dies ist also eine autonome aufsteigende Aenderung, durch welche die Substanz ihre Unterwerthigkeit wieder aus eigener Kraft beseitigt und zur Mittelwerthigkeit zurückkehrt. Wirkt dagegen ein *A*-Reiz auf die im autonomen Gleichgewichte befindliche Substanz, so erfährt dieselbe eine allonome aufsteigende Aenderung und wird dabei mehr und mehr überwerthig. Nach Schluss der Reizung leitet die

Substanz aus eigener Kraft die entgegengesetzte, d. h. die autonome absteigende Aenderung ein und kommt dadurch schliesslich wieder in den Zustand des autonomen Gleichgewichtes.

Trifft die in der autonomen absteigenden bezw. aufsteigenden Aenderung begriffene Substanz ein *A*- bezw. ein *D*-Reiz, so wird sie in ihrer Aenderung mehr oder weniger aufgehalten, oder es kann bei passender Reizstärke die weitere Aenderung vollständig zum Stillstand gebracht werden, wenn durch den Reiz sofort ein allonomes Gleichgewicht zwischen *D* und *A* hergestellt wird. Ist der Reiz noch stärker, so tritt sofort die entgegengesetzte Aenderung ein u. s. w.

Ich habe bis hierher keine Rücksicht darauf genommen, dass die jeweilige Grösse der Assimilierung, sei sie eine rein autonome oder eine allonome, nicht bloß abhängen kann einerseits von der jeweiligen Werthigkeit der Substanz und der dadurch bedingten Disposition zur Assimilierung, bezw. von der Erregbarkeit gegenüber den *A*-Reizen, und andererseits von der Stärke eines eben wirkenden *A*-Reizes, sondern dass auch die anderweitigen Bedingungen für die Assimilierung gegeben sein müssen, z. B. eine gewisse Eigentemperatur der Substanz, das fortwährende Vorhandensein genügenden Materials zur Assimilierung etc. Man muss daran denken, wenn der Verbrauch der Nährstoffe deren Zufuhr überwiegt, die Assimilierung nicht diejenige Grösse haben kann, welche sie bei der gegebenen *A*-Disposition der Substanz bezw. der Stärke des eben wirkenden *A*-Reizes sonst haben würde. Analog verhält es sich in Bezug auf die Dissimilierung. Die Physiologie hat Grund zu der Annahme, dass eine über das gewohnte Maass hinausgehende Anhäufung der Dissimilierungsproducte hindernd auf die Function der lebendigen Substanz wirkt, ohne dass sich etwas darüber sagen liesse, ob diese Störung den Dissimilierungs- und Assimilierungsprocess gleich stark betrifft oder vorwiegend nur einen von beiden. Der Fall, dass die Bildung von Dissimilierungsproducten rascher stattfindet, als die Abfuhr derselben, ist jedenfalls leicht denkbar.

Ein Mangel an *A*-Stoffen oder eine Anhäufung von *D*-Producten ist einerseits als eine indirecte Folge einer übermässigen *A*- oder *D*-Reizung denkbar, andererseits aber auch als Folge ganz anderer Umstände, z. B. veränderter Blutmischung, Störungen des Säftestromes u. s. w.

Erwägen wir zunächst den ersten Fall. Gesetzten Falls es hätten sich in Folge eines starken *D*-Processes die *D*-Producte angehäuft

und bildeten ein Hemmniss für den *D*-Process, so dass die Substanz, obwohl sie stark unterwerthig und ihre *D*-Disposition an und für sich sehr gesteigert wäre, doch nicht in dem Maasse dissimiliren könnte, wie sie es unter normalen Verhältnissen thun würde. Diefenfalls wird auch ein auf sie wirkender *D*-Reiz sie nicht zu demjenigen Maasse der Dissimilirung bringen können, welches er unter normalen Verhältnissen herbeiführen würde. Dies bedeutet aber nichts Anderes, als dass die *D*-Erregbarkeit der Substanz jetzt kleiner ist, als es dem Maasse der bestehenden Unterwerthigkeit entspricht. Wir haben also streng genommen zu unterscheiden zwischen der *D*-Disposition, welche dem jeweiligen Werthigkeitsstande der Substanz entspricht, und den sonstigen Bedingungen des normalen Ablaufes der Dissimilirung, und es kann eben sowohl die Abnahme der ersteren als eine Störung der *D*-Bedingungen eine Minderung der sogenannten Erregbarkeit für die *D*-Reize herbeiführen.

Ebenso ist ein, die gleichzeitige Zufuhr überschreitender Verbrauch des *A*-Materiales bei starker *A*-Reizung mit analogen Folgen denkbar.

Als Beispiel für den zweiten oben erwähnten Fall wollen wir annehmen, die Zufuhr des *A*-Materiales werde aus irgendwelchem Grunde mangelhaft und dasselbe reiche z. B. nicht einmal mehr aus, die autonome Assimilirung zu bestreiten. Die lebendige Substanz wird dabei ihre autonome Dissimilirung fortsetzen, aber da die Assimilirung trotz der genügenden *A*-Disposition nicht gleichen Schritt halten kann, eine absteigende Aenderung erfahren und sich schliesslich mit der geminderten *A*-Zufuhr wieder in's Gleichgewicht setzen können. Stockt die Zufuhr der *A*-Stoffe gänzlich und kann dabei die Dissimilirung weitergehen, so wird der Vorrath von *A*-Material gänzlich aufgebraucht werden, die Assimilirung wird schliesslich aufhören müssen und die lebendige Substanz durch die weitergehende Dissimilirung eine tiefgreifende unheilbare Aenderung erfahren, sich erschöpfen und zu Grunde gehen können. Selbst die spärlichste Zufuhr von *A*-Stoffen aber wird vielleicht genügen, einen entsprechend spärlichen Stoffwechsel der Substanz zu unterhalten, nachdem sich die immer mehr geminderte Dissimilirung mit der schwachen Assimilirung in's Gleichgewicht gesetzt hat. Jede Steigerung der Zufuhr des *A*-Materiales wird dann die Substanz wegen ihrer, der grossen Unterwerthigkeit entsprechend gesteigerten *A*-Disposition wieder zu energischer Lebensthätigkeit emporbringen können.

Nehmen wir ferner an, die zum normalen Ablaufe des Stoffwechsels nöthige Eigenwärme könne aus äusseren Gründen nicht erhalten werden und sinke mehr und mehr. Hierbei ist der Fall einer lebendigen Substanz denkbar, in welcher diese Minderung der Eigenwärme auf beide Prozesse in ganz gleichem Maasse störend einwirkt. Diefenfalls würden Dissimilirung und Assimilirung mehr und mehr in gleichem Maasse abnehmen, ohne dass doch die Substanz dabei ihre Werthigkeit ändern würde, denn es bestände hier nach wie vor Gleichgewicht zwischen D und A . Und gesetztenfalls, die Dissimilirung und Assimilirung würden unendlich klein, so wird die Substanz deshalb doch nicht todt sein, sondern nur schein-todt. Durch Wärmezufuhr würde sie sofort wieder zur früheren Thätigkeit zurückgeführt werden können.

Hat die Herabsetzung der Eigenwärme auf den einen Process einen stärker herabsetzenden Einfluss als auf den anderen, so wird sich immer ein neues autonomes Gleichgewicht zwischen A und D herstellen, und die Substanz wird sich also für die geminderte Eigentemperatur in ähnlicher Weise adaptiren, wie für einen stetig wirkenden äusseren Reiz.

Auch die Wärme, welche z. B. beim Prozesse der Dissimilirung gebildet werden kann, ist als ein, wenn auch nicht stoffliches, D -Product anzusehen und muss, wenn die Substanz nicht überhitzt werden soll, stetig wieder abgeführt werden. Ihre Anhäufung wird ebensowohl auf den D - als den A -Process von Einfluss sein können, und je nach der absoluten Höhe der erreichten Eigentemperatur bald im fördernden bald im störenden Sinne. Auch in Bezug auf diesen Punkt liesse sich noch Manches über die im Obigen schon an mehreren Beispielen erläuterte innere Selbststeuerung des Stoffwechsels der lebendigen Substanz sagen, wenn ich mich nicht hier auf die Anführung einiger naheliegenden Beispiele beschränken wollte.

Ich habe die auf die Dissimilirung und Assimilirung, kurz gesagt auf die lebendige Substanz wirkenden D - und A -Reize unterschieden von anderen, den Stoffwechsel beeinflussenden Umständen, welche ich als die D - und A -Bedingungen bezeichnete. Diese Unterscheidung halte ich für wesentlich, wengleich eine scharfe Grenze zwischen beiden sich nicht ziehen lässt. Die äusseren Reize sind gelegentlich wirkende Einflüsse, die D - und A -Bedingungen sind im Allgemeinen stetige. Wie sich der Stoffwechsel einer

lebendigen Substanz an einen stetig wirkenden Reiz in der oben beschriebenen Weise adaptirt, so ist er auch stets für jene Umstände adaptirt, welche ich als die *D*- und *A*-Bedingungen bezeichnet habe, sofern dieselben eben stetige sind. Kommt eine lebendige Substanz unter neue *D*- oder *A*-Bedingungen, kurz gesagt unter neue Lebensbedingungen, so wirken dieselben, wie wir sahen, zunächst ganz ähnlich wie Reize auf die Substanz, bis sie sich denselben wieder vollständig adaptirt hat. So kann man die jeweilige Eigenwärme einer bestimmten lebendigen Substanz als eine ihrer Lebensbedingungen bezeichnen. Eine plötzlich erhöhte oder herabgesetzte Eigentemperatur könnte zunächst wie ein Reiz auf die Substanz wirken; bleibt die Temperatur aber weiterhin constant, so kann sich die Substanz für dieselbe adaptiren und sobald dies geschehen ist, wird man diese neue Temperatur nicht mehr als einen Reiz bezeichnen.

Es ist, wie schon erwähnt, denkbar, dass eine erhöhte oder erniedrigte Eigentemperatur einer nervösen Substanz auf *A* und *D* gleich stark verändernd einwirkt. Der Fall der gleichzeitigen und gleich starken Herabsetzung beider Processe wurde oben bereits besprochen; dabei sinkt nicht die Werthigkeit der Substanz, sondern nur die Stärke ihres Stoffwechsels. Ebenso bleibt die Substanz qualitativ und quantitativ unverändert, wenn *A* und *D* in gleichem Maasse stärker werden; auch dies bedeutet nur eine Steigerung des Stoffwechsels der lebendigen Substanz bei unveränderter Werthigkeit derselben.

Sinkt aus irgendwelchem Anlasse die Assimilirung mehr und mehr, während die Dissimilirung fortdauert, so wird auch letztere mehr und mehr abnehmen, und wir haben dann auch einen Fall sehr geminderten Stoffwechsels. Hier wird aber die lebendige Substanz mehr und mehr unterwerthig und geht schliesslich zu Grunde, während sie, wenn *D* und *A* gleichzeitig und gleichmässig abnehmen, ihre Werthigkeit nicht ändert, sondern durchaus lebensfähig bleibt. Wir haben also die jeweilige Werthigkeit der lebendigen Substanz wohl zu unterscheiden von der jeweiligen Intensität ihres Stoffwechsels, welche bei gleicher Werthigkeit unter verschiedenen Lebensbedingungen eine verschiedene sein kann.

Wenn bei der Dissimilirung ein entsprechender Bruchtheil der lebendigen Substanz derart verbraucht würde, dass seine Urbestandtheile vollständig übergingen in die *D*-Producte, so würde sich

die lebendige Substanz bei der Dissimilierung nur quantitativ ändern, und ebenso könnte dann die Assimilierung nur auf die Quantität der Substanz von Einfluss sein. Die Differenz zwischen den Gewichten des in einer bestimmten Zeit aufgenommenen *A*-Materials einerseits, der abgegebenen *D*-Producte andererseits, würde nicht bloß die quantitative Abnahme oder Zunahme der bezüglichen lebendigen Substanz ausdrücken, sondern es wäre damit überhaupt die absteigende oder aufsteigende Aenderung, welche die Substanz in derselben Zeit erfahren hat, erschöpfend charakterisirt. Es würde sich dann also einfach um ein Wachsen oder Schwinden der Substanz handeln ohne jede Aenderung ihrer inneren Beschaffenheit, und die verschiedene Werthigkeit der Substanz, von der ich gesprochen habe, liesse sich schon durch die Ab- und Zunahme des Gewichtes der Substanz ausdrücken.

Aber nicht so einfach dürfen wir uns die Aenderungen der lebendigen Substanz vorstellen, und nicht die Erscheinungen des eigentlichen Wachsens oder Schwindens derselben sind hier der Gegenstand meiner Erörterungen. Durch den Dissimilierungsprocess wird nicht bloß das Gewicht, sondern auch die Qualität, die innere Beschaffenheit geändert. Wenn die Substanz längere Zeit vor jedem äusseren Reize geschützt und nur sich selbst überlassen bleibt, und dabei zugleich alle normalen Bedingungen des Stoffwechsels gegeben sind, so gelangt sie, wie wir sahen, früher oder später in den Zustand des autonomen Gleichgewichtes zwischen *D* und *A*, welchen ich als den mittelwerthigen bezeichne. Die Menge, mit welcher sie jetzt in den bezüglichen Gewebeelementen enthalten ist, sehen wir zunächst als eine gegebene an. Sie ist bedingt durch die Gesammtheit aller jener Lebensbedingungen, wie sie durch die Umstände, unter denen sich die Substanz in diesen Gewebeelementen befindet, eben gegeben sind. Könnten wir der inneren Bewegung der dabei in dauerndem Flusse befindlichen Substanz plötzlich Halt gebieten, so würden wir die Urstoffe derselben in einem bestimmten Mengenverhältnisse und in einer bestimmten Anordnung finden, wenn wir uns die jeweilig gegebenen chemischen Beziehungen der Urstoffe zu einander in der üblichen räumlichen Weise vorstellen wollen. So wäre das absolute Gewicht, das Gewichtsverhältniss der Urstoffe und der augenblickliche chemische Aufbau der zunächst im autonomen Gleichgewichte gedachten Substanz festgestellt.

Würde nun das Gleichgewicht zwischen *D* und *A* irgendwie gestört, z. B. zu Gunsten der Dissimilierung, würde also die Substanz

absteigend verändert, und wir könnten ihrer inneren Bewegung abermals Halt gebieten, so würden wir nicht bloß das absolute Gewicht der Substanz entsprechend vermindert, sondern auch den inneren chemischen Aufbau verändert finden. Der Ausfall eines Theiles der Urstoffe, welcher zur Bildung der *D*-Producte verwandt worden ist, liess den ganzen Complex der übrig gebliebenen verändert zurück; die Substanz ist nicht mehr chemisch dieselbe, soweit sich bei einer in fortwährender inneren chemischen Bewegung befindlichen Substanz von einer chemischen Constitution derselben sprechen lässt. Denn es wird durch die Dissimilierung nicht bloß ein Theil abgebröckelt ohne Aenderung des stehenbleibenden Restes, sondern die lebendige Substanz erzeugt die *D*-Producte in ihrem Inneren auf Kosten jener Beschaffenheit, welche den Zustand ihrer Mittelwerthigkeit charakterisirt. Die so entstandene innere chemische und daher qualitative Aenderung ist es, welche den Zustand der Unterwerthigkeit kennzeichnet; durch sie bekommt die Substanz die jetzt stärkere Eignung zur Assimilierung und schwächere Eignung zu weiterer Dissimilierung, die ich oben als gesteigerte *A*-Disposition und geminderte *D*-Disposition bezeichnet habe. Geht nachher die Substanz durch überwiegende Assimilierung in den Zustand der Mittelwerthigkeit zurück, so fügt sie das Aufgenommene wieder ein in ihren chemischen Aufbau und wird so wieder zu dem, was sie Anfangs war, erlangt wieder die, den Zustand der Mittelwerthigkeit charakterisirende chemische Beschaffenheit.

Erfährt die zunächst im autonomen Gleichgewichte befindliche Substanz eine aufsteigende Aenderung und wird sie dabei überwerthig, so bedeutet dies nicht etwa, dass sie nur an Menge zunimmt, innerlich aber dieselbe bleibt, sondern es bedeutet, dass das über das mittlere Maass Aufgenommene in den chemischen Bau der Substanz eingeordnet und die ganze Substanz dadurch zu einer qualitativ anderen wird. Dies charakterisirt ihre Ueberwerthigkeit, und dies bedingt die Abnahme ihrer Disposition zur weiteren Assimilierung und die Zunahme ihrer Disposition zur Dissimilierung.

Von dieser nicht bloß quantitativen sondern auch qualitativen aufsteigenden und absteigenden Aenderung ist also zu unterscheiden die eigentliche Neubildung von lebendiger Substanz oder das Wachsen derselben und ihr theilweiser Untergang oder Schwund, wobei es sich um rein quantitative Aenderungen der Substanz handelt. Diese Veränderungen gehören nicht in den Kreis der

Vorgänge, die ich hier besprechen wollte. Vielmehr ist hier vorausgesetzt, dass die lebendige Substanz in dem bezüglichen Theile des Organismus bereits dasjenige Ausmaass erreicht hat, welches ihr unter den für sie in diesem Organismus gegebenen Lebensbedingungen zukommen kann.

Da die jeweilige Grösse der Assimilirung und Dissimilirung einerseits abhängig ist von jenen Umständen, welche ich als *A*- und *D*-Bedingungen oder als Stoffwechselbedingungen überhaupt bezeichnet habe, andererseits von jenen Umständen, welche ich als Reizungen benannt habe; da ferner eine Aenderung der *A*- oder *D*-Bedingungen wie ein Reiz auf die lebendige Substanz wirken kann, andererseits ein zwar neu aufgetretener, dann aber stetig fortwirkender *A*- oder *D*-Reiz, für welchen sich die Substanz adaptirt hat, auch als eine neu hinzugekommene *A*- oder *D*-Bedingung aufgefasst werden kann, so wird man vielleicht fragen, warum ich überhaupt die *A*- und *D*-Reize von den *A*- und *D*-Bedingungen und die allonomen Aenderungen und Gleichgewichtszustände der Substanz von den autonomen unterschieden habe. Wenn auch der Zoophysilog diese Unterscheidung von vornherein als zweckmässig anerkennen wird, so doch vielleicht nicht der Phytophysiolog. Es ist insbesondere die Rücksicht auf die nervöse Substanz der Sinnesorgane und auf die Nerven- und Muskelphysiologie, welche jene Unterscheidung fordert. Denn die nur gelegentlich wirkenden Sinnesreize sondern sich, wenn auch nicht mit strenger Grenzlinie, ganz von selbst von den übrigen Lebensbedingungen der erregbaren Substanzen der Sinnesorgane, und noch schärfer scheiden sich im Allgemeinen die sogenannten künstlichen Reize, welche wir auf die lebendige Substanz der Nerven oder Muskeln wirken lassen, von den inneren Stoffwechselbedingungen dieser Substanzen.

Anders verhält es sich mit denjenigen lebendigen Substanzen, an welchen die sogenannte vegetative Seite des Lebens vorwiegend erkennbar ist. Die lebendige Substanz der contractilen Gewebe, aus deren Beobachtung sich hauptsächlich die Begriffe der Erregung, Erregbarkeit, Ermüdung etc. entwickelt haben, unterscheidet sich schon dadurch auffallend von den meisten anderen lebendigen Substanzen, dass die Producte ihrer chemischen Thätigkeit zum wesentlichen Theile zugleich Endproducte des organischen Stoffwechsels überhaupt, also sogenannte Auswurfstoffe sind. Dies gilt nicht in gleicher Weise von der lebendigen Substanz der mehr

vegetativen Organe des thierischen Organismus. Die Producte ihrer chemischen Thätigkeit sind zu einem wesentlichen Theile Stoffe, welche noch weitere Verwerthung in denselben oder in anderen Organismen finden können und zum Theil ganz unmittelbar als *A*-Material für andere lebendige Substanzen desselben oder anderer lebender Wesen zu dienen haben.

Ich vermag nicht auf die Frage einzugehen, inwieweit die Entstehung der chemischen Producte der Lebensthätigkeit der letzt-erwähnten lebendigen Substanzen, wie z. B. die Bildung des Glykogens, der Fette, der specifischen Bestandtheile der Secrete etc. durchaus in derselben Weise aufzufassen ist, wie ich oben die Entstehung von *D*-Producten aufgefasst habe, oder ob die lebendige Substanz durch ihre innere chemische Bewegung nur die Bedingungen für eine andere Gruppierung von Urstoffen schafft, die nicht eigentlich in den Complex jener Urstoffe eingetreten sind, welche die lebendige Substanz selbst ausmachen, sondern nur in unmittelbare Berührung mit der letzteren gekommen sind und hier Gelegenheit gefunden haben, neue Verbindungen untereinander einzugehen. In Betreff der Nerven- und Muskelsubstanz tritt die analoge Frage jedenfalls sehr in den Hintergrund gegenüber den Gesichtspunkten, aus welchen ich im Obigen das Geschehen in der lebendigen Substanz erörtert habe. Nur Eines möchte ich hier noch besonders betonen, dass ich nämlich keinerlei zureichenden Grund sehe, die bei der Muskelthätigkeit in die Augen springende Entwicklung relativ grosser lebendiger Kraft als für den Dissimilirungsprocess der lebendigen Substanz überhaupt charakteristisch anzusehen. Ich könnte leicht an Beispielen zeigen, dass eine Neigung zu solcher Auffassung thatsächlich auf vielen Seiten besteht und zum Theil auf Gebieten Befriedigung sucht, die mir an sich keinerlei Berechtigung dazu zu bieten scheinen.

Wenn ich also in der oben gegebenen kurzen Darlegung vorwiegend auf die Vorgänge in jenen lebendigen Substanzen Rücksicht genommen habe, welche man als die reizbaren oder erregbaren im engeren Sinne zu bezeichnen pflegt, so bin ich mir doch dabei sehr wohl bewusst gewesen, dass bei anderen lebendigen Substanzen so Manches in den Vordergrund zu stellen wäre, was ich im Obigen nur nebenbei oder auch gar nicht berührt habe. Andererseits scheint mir meine oben entwickelte Auffassung weit genug, um *mutatis mutandis* auch auf andere Arten lebendiger Substanzen Anwendung finden zu können.

Die erwähnten erregbaren Substanzen im engeren Sinne zeichnen sich besonders durch die grosse Labilität ihres Zustandes, die relativ raschen Aenderungen ihrer Werthigkeit aus. Da aber die Aenderungen der Werthigkeit nicht blosse Aenderungen der Qualität, sondern zugleich auch der Quantität sind, und wir die Grösse der jeweiligen A und D auf die Quantität der Substanz beziehen müssen, wenn wir für erstere ein Maass haben wollen, so fragt sich, was wir als Maassstab für die Quantität der lebendigen Substanz anzusehen haben.

Wenn sich die lebendige Substanz für die eben gegebenen und zunächst als stetig angenommenen A - und D -Bedingungen vollständig adaptirt hat und hinreichend lange vor der Einwirkung jedes zufälligen Reizes geschützt gewesen ist, so ist ihre in dem bezüglichen Gewebstheile vorhandene Quantität als diejenige zu nehmen, auf welche die Stärke des D - und A -Processes zu beziehen wäre, wenn wir dieselbe durch Zahlen ausdrücken könnten. Die Quantität der in der Zeiteinheit verbrauchten A -Stoffe bezogen auf jene Quantität der Substanz ist dann das Maass der Grösse oder Intensität des A -Processes, und das Analoge gilt in Bezug auf den D -Process, und zwar auch dann noch, wenn beide in Folge der Einwirkung eines A - oder D -Reizes nicht mehr im Gleichgewichte sind, und sich daher die Substanz ab- oder aufsteigend ändert. Die Menge der verbrauchten A -Stoffe und die Menge der entstandenen D -Producte ist auch jetzt noch auf jene Quantität der lebendigen Substanz zu beziehen, welche im Zustande ihrer Mittelwerthigkeit gegeben war, wenngleich die Substanz unterdess über- oder unterwerthig geworden ist und daher an Gewicht zu- oder abgenommen hat. Dasselbe gilt dann auch von der Differenz zwischen der A - und D -Intensität oder der Differenz zwischen dem Gewichte der in der Zeiteinheit verbrauchten A -Stoffe und der entstandenen D -Producte, durch welche Differenz, wenn sie bezogen wird auf die erwähnte Quantität der noch mittelwerthigen lebendigen Substanz, die Geschwindigkeit der ab- oder aufsteigenden Aenderung der Substanz ausgedrückt ist; es ist dies die Geschwindigkeit, mit welcher sich die lebendige Substanz allonomer oder autonomer Weise vom Zustande der Mittelwerthigkeit entfernt oder zu demselben zurückkehrt. Die Grösse aber der ganzen, in einer beliebigen Zeit unter der Wirkung eines D - oder A -Reizes erfolgten Aenderung der zuvor im autonomen Gleichgewichte gewesenen Substanz und ebenso auch der erreichte Grad der Unter-

oder Ueberwerthigkeit der Substanz ist ausgedrückt durch die Gewichts-differenz zwischen dem gesammten in dieser Zeit verbrauchten *A*-Materiale und den gleichzeitig gelieferten *D*-Producten, wenn diese Differenz bezogen wird auf die Quantität der Substanz im Zustande des autonomen Gleichgewichtes.

Die Quantität der lebendigen Substanz also, auf welche wir die jeweilige Stärke der Assimilirung oder Dissimilirung beziehen, um ein Maass für die, unter der Einwirkung eines *A*- oder *D*-Reizes eintretenden Aenderungen zu gewinnen, und zwar sowohl für die Geschwindigkeit der Aenderung als für den Grad der erreichten Unter- oder Ueberwerthigkeit, ist insofern eine variable Grösse, als sie abhängig ist von der Gesammtheit der jeweilig gegebenen und als stetig angenommenen *A*- und *D*-Bedingungen. Und deshalb ist auch das Maass der Ab- oder Zunahme der *A*- und *D*-Disposition der Substanz abhängig von diesen Bedingungen. Wo immer aber wir die Art der Wirkung eines Reizes auf eine erregbare Substanz untersuchen wollen, gehen wir ja doch zunächst aus von jenem Zustande der Substanz, in welchem sich dieselbe nach längerem Schutze vor allen äusseren Reizen und unter sonst normalen Lebensbedingungen befindet, obwohl wir recht gut wissen, dass andere Lebensbedingungen der Substanz auch einen anderen Zustand derselben bedingen können.

Die Frage, ob bei dauernd geänderten Lebensbedingungen die lebendige Substanz schliesslich wieder qualitativ ganz dieselbe werden kann, wie vor dieser Aenderung, muss ich hier dahingestellt sein lassen. —

Es wurden im Obigen die Beziehungen kurz erörtert, welche zwischen dem Stoffwechsel einer lebendigen Substanz und den gelegentlich wirkenden äusseren Reizen einerseits, den sogenannten *A*- und *D*-Bedingungen andererseits bestehen. Aber eine dritte wesentliche Beziehung wurde noch nicht berührt, nämlich die gegenseitige Abhängigkeit der Einzeltheile der lebendigen Substanz untereinander. Wir wissen, dass gewisse Zustandsänderungen eines Theiles der lebendigen Substanz auch Aenderungen im Zustande der mit ihr lebendig zusammenhängenden Nachbartheile bewirken können; d. h. Zustandsänderungen des einen Theiles können ähnlich wie ein Reiz auf die Nachbartheile verändernd wirken. Sehen wir ab von jenen Hypothesen, welche in der Fortpflanzung der Erregung durch einen Nerven nur die Fortleitung eines rein physikalischen Vor-

ganges sehen, so gehört vor Allem die Leitung der „Erregung“ in den lebendigen Substanzen zu denjenigen Vorgängen, welche uns den Beweis dafür liefern, dass die Stoffwechseländerungen in einem Theile der lebendigen Substanz auch solche in den Nachbartheilen veranlassen können. Ein anderes merkwürdiges Beispiel dafür, dass das Geschehen in jedem Einzeltheile eines nervösen Organes in einer ganz gesetzmässigen Abhängigkeit steht von dem gleichzeitigen Geschehen in den übrigen Theilen, bieten uns die Thatsachen des simultanen Contrastes. Während aber bei jenem Vorgange, den wir als Fortleitung einer Erregung zu bezeichnen pflegen, die Nachbartheile der veränderten Substanz unmittelbar in dieselbe Art der Veränderung zu gerathen scheinen, zeigt sich in der lebendigen Substanz des Sehorganes auch eine andere Art der gegenseitigen Abhängigkeit der Theile derart, dass die Veränderung des einen Theiles in den Nachbartheilen zunächst die Disposition zur entgegengesetzten Art der Aenderung erhöht, beziehungsweise die entsprechende Aenderung auch herbeiführt. Zahlreiche anderweite Erscheinungen des Nervenlebens geben uns Beispiel sowohl für die eine als für die andere Art der gegenseitigen Beeinflussung der einzelnen Theile eines mehr oder minder grossen Complexes lebendig in sich zusammenhängender erregbarer Substanzen. Das Wesen dieser gegenseitigen Abhängigkeit ist uns ebenfalls unbekannt, wir können sie nur erschliessen aus ihren Symptomen. Aber wir müssen uns, glaube ich, hüten, die in ganz überwiegender Weise nur aus den Beobachtungen an den motorischen Nervenbahnen der quergestreiften Musculatur und überhaupt nur an peripheren Nerven gewonnenen Vorstellungen über den Leitungsprocess ohne Weiteres zu verallgemeinern. —

Die eben angestellten Betrachtungen über das Geschehen in der lebendigen Substanz und insbesondere in der nervösen Substanz könnten dahin aufgefasst werden, dass ich für jede Substanz nur eine Art der Dissimilierung und Assimilierung voraussetze, und dass ich der Meinung sei, es könnten dieselben dementsprechend immer nur in einer Weise jene Aenderungen erleiden, welche ich als aufsteigende und absteigende Aenderung bezeichnete. Aber schon im Jahre 1874 habe ich die entgegengesetzte Ansicht vertreten. Dass in einer Substanz, welcher nur eine einzige Art der Verrichtung im Organismus zukommt, auch die *A*- und *D*-Processse immer ganz oder nahezu derselben Art seien, ist ein so naheliegender Gedanke,

dass ich hier nicht wagen will, meine Auffassung, nach welcher nicht einmal in zwei symmetrischen motorischen Nerven beider Körperhälften der geleitete Erregungsvorgang genau derselbe ist, irgendwie zu betonen. Die Ansicht aber, nach der die chemischen Prozesse, welche die eigentliche Lebensthätigkeit darstellen, in einer und derselben Nervenfasern oder Nervenzellen immer qualitativ dieselben, oder gar in allen Nervenfasern oder -zellen ganz gleicher Art seien, darf ich wohl als eine unzureichende bezeichnen. Sie hat allerdings lange Zeit hindurch ziemlich allgemein geherrscht.

Der Gedanke Johannes Müller's, dass den verschiedenen Sinnesnerven verschiedene spezifische Energieen zuzuschreiben seien, lässt sich nach meiner Auffassung auf die ganze unendliche Mannigfaltigkeit der verschiedenen lebendigen Substanzen des Pflanzen- und Thierreiches anwenden. Schon der lebendigen Substanz der Keime jeder einzelnen Pflanzen- und Thierart müssen wir spezifische, und der lebendigen Substanz jedes einzelnen Keimes wieder individuelle Eigenthümlichkeiten zuschreiben, aus welchen sich mit Nothwendigkeit die Eigenartigkeit der weiteren Entwicklung ergibt. Es ist das angeborene Vermögen, die spezifische Energie der lebendigen Substanz der Leber Galle zu bereiten, wie es die spezifische Energie der lebendigen Substanz der Schleimdrüse ist, Schleim zu bilden etc. Ich habe meine Ansichten über die Frage der spezifischen Energien schon bei anderer Gelegenheit im Allgemeinen ausgesprochen und kann hier darauf verweisen.*)

Die Bewegung der mit dem Nerven verbundenen Muskelfaser, die Thätigkeit der Drüse sagen uns nicht eigentlich, was in der Nervenfasern vorgeht, sondern nur dass etwas darin vorgeht. Und nicht viel mehr sagt uns der Nervenstrom, der Actionsstrom und die negative Schwankung. Wenn wir die unendliche Mannigfaltigkeit der verschiedenen chemischen Prozesse bedenken, durch welche elektrische Ströme erzeugt werden können, müssen wir da nicht Bedenken tragen, aus der Gleichheit des elektromotorischen Ver-

*) „Ueber die spezifischen Energieen des Nervensystems“, eine beim Antritt des Rectorates im Jahre 1882 gehaltene Rede, welche im V. Bande dieses Jahrbuches abgedruckt ist. Wenn ich auch bei dieser Gelegenheit meine Ansichten nicht in streng wissenschaftlicher Form aussprechen konnte und die Auswahl der Beispiele nicht zum Zwecke der Beweisführung, sondern nur zur Erläuterung des Gesagten traf, so wird sich doch der Fachmann meine mehr populäre Darstellung leicht in die Sprache unserer Wissenschaft übersetzen können.

haltens zweier Nervenfasern und insbesondere solcher, deren Reizung zu ganz verschiedenen centralen oder peripheren Reizerfolgen führt, den Schluss auf eine Gleichheit der inneren Vorgänge in den verschiedenen Nerven zu ziehen, die Möglichkeit auszuschliessen, dass in gewissen Nerven verschiedene Arten der inneren Aenderung geleitet werden können, oder gar anzunehmen, dass in allen Nerven mit einziger Ausnahme vielleicht gewisser Sinnesnerven allenthalben dasselbe geschieht? Und was vollends die nervösen Centralorgane betrifft, dürfen wir uns denn wirklich Hoffnung machen, z. B. die, wenn auch beeinträchtigte Beherrschung der Bewegungen an den unteren Extremitäten trotz einer Zerstörung des grösseren Theiles der Leitungsbahnen an einer begrenzten Stelle des Rückenmarks zu erklären, wenn wir die Möglichkeit ausschliessen, dass die vom Gehirn absteigende Innervation, nachdem sie, wenn auch mühsam, die noch gebliebene Brücke des Rückenmarkes als eine ihr ungewohnte Bahn überschritten hat, die ihr zugehörige jenseitige präformirte Bahn wieder findet, weil letztere vermöge ihrer inneren Eigenthümlichkeit vorgestimmt ist für die ganz besondere Qualität der ankommenden Erregung?

Der Muskel, die Drüsenzelle, die Pflanzenzelle, vielleicht jede lebendige Substanz zeigt unter Umständen elektrische Erscheinungen, die sogar in ihrem Auftreten auffallende Analogie mit den elektrischen Erscheinungen am Nerven haben: dürfen wir daraus schliessen, dass die inneren chemischen Vorgänge, welche die Ursache dieser Erscheinungen sind, in der lebendigen Substanz aller dieser Theile dieselben sind, oder dass, wenn wir an einer und derselben Substanz in zwei Fällen dieselben elektrischen Erscheinungen beobachten, auch die zu Grunde liegenden chemischen Vorgänge in beiden Fällen nothwendig dieselben sind?

Die Untersuchungen du Bois-Reymond's über thierische Electricität lenkten, der ganzen damaligen wissenschaftlichen Richtung entsprechend, die allgemeine Aufmerksamkeit vorwiegend den physikalischen Zeichen der Lebensthätigkeit zu, und Viele trugen sich sogar mit der Hoffnung, mit den elektrischen Erscheinungen am Nerven das Wesen der Nerventhätigkeit überhaupt erfasst zu haben. Selbst die optischen und morphologischen Verschiedenheiten der Nervenfasern wurden gegenüber der scheinbaren Gleichheit ihrer elektromotorischen Eigenschaften als völlig untergeordnet betrachtet, und aus der Gleichheit des elektrischen Verhaltens glaubte man

einen Schluss auf die Gleichheit des chemischen Aufbaues der Nervensubstanz oder wenigstens der Gleichheit des Erregungsvorganges ziehen zu können. Nach dieser Auffassung sollte, wenigstens in allen Nervenfasern als den Leitungsorganen, nur eine und dieselbe Art des Geschehens vorkommen, und nur zeitliche oder Intensitätsunterschiede sollten die etwaigen Verschiedenheiten der Function kennzeichnen. Höchstens für die Sinnesnerven liess man eine Ausnahme zu, aber auch hier waren Viele geneigt, die sogenannten specifischen Energien nicht auf qualitative Verschiedenheiten der Leitungsbahnen, sondern auf solche der Centren zu beziehen. War man also schon abgeneigt, verschiedenen Fasern oder Zellen des Nervensystems eine qualitative Verschiedenheit ihres chemischen Aufbaues und der in ihnen ablaufenden „Erregungen“ zuzugestehen, so dachte man noch weniger daran, in einer und derselben Faser oder Zelle mehrere Qualitäten der „Erregung“ gelten zu lassen. Dementsprechend fand auch meine Ansicht, nach welcher in einer und derselben erregbaren Substanz verschiedene Arten der Dissimilierung und Assimilierung stattfinden können, so dass man für dieselbe verschiedene Arten der *D*- und *A*-Erregung zu unterscheiden habe, zunächst keinen Wiederhall und sogar offenen Widerspruch. Und dasselbe kann ich eigentlich in Bezug auf die ganze oben entwickelte Auffassung sagen. Die Anwendung, welche ich von derselben zunächst auf die Physiologie des Gesichtssinnes machte, wurde vom grösseren Theile der Fachgenossen abgelehnt und „die Umgestaltung der allgemeinen Nervenphysiologie“, welche man darin finden zu müssen glaubte, „als von dieser Seite nicht begründet“ angesehen. Nicht einmal die Annahme, ich könnte auch sagen Thatsache gegenseinnig wirkender Farbenreize liess man gelten.

Im Laufe der Jahre aber wurden zunächst vereinzelte Stimmen laut, welche sich gegen die übliche Annahme der vollen Gleichartigkeit des Geschehens bei allen Erregungen der Nervenfasern und allen nervösen Leitungsprocessen aussprachen. Auch gelang es mir und meinem früheren Schüler und späteren Mitarbeiter Biedermann zu den vielen längst bekannten Thatsachen der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, mit welchen sich, wie ich später zeigen werde, die oben entwickelten Ansichten stützen lassen, neue von solcher Art aufzufinden, dass nun auch in Bezug auf die elektromotorischen und die Erregungserscheinungen an der Nerven- oder Muskelsubstanz das Vorkommen gegenseinniger Zustände derselben

noch viel offener zu Tage trat. So darf ich vielleicht hoffen, dass die obigen Auseinandersetzungen heute eine nachsichtigere Aufnahme finden werden, als meine ersten Versuche, sie zur Geltung zu bringen.

Eine nochmalige Prüfung aller jener Thatsachen im Gebiete des Gesichtssinnes, auf welche sich damals meine Theorie des Licht- und Farbensinnes stützte — wesentlich neue sind seitdem nicht hinzugekommen — hat mich mehr und mehr zu der Ueberzeugung gebracht, dass die von mir seinerzeit mitgetheilten Grundzüge der Theorie in allen wesentlichen Punkten keiner Aenderung bedürfen, um alle Hauptthatsachen des Gesichtssinnes aus der Theorie abzuleiten, die wenigen bis jetzt noch nicht erschöpfend erklärten Thatsachen aber nirgends zu einem Widerspruche mit der Theorie führen.

Nicht minder aber hat mich die fortgesetzte Beschäftigung mit der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, wie mit der Biologie überhaupt, darin bestärkt, dass die Ansichten, die ich damals über das Geschehen in den erregbaren Substanzen in aller Kürze ausgesprochen, sich aus den schon damals bekannten Thatsachen bereits mit einem kaum geringeren Maasse von Berechtigung ableiten liessen wie heute, wo sie durch sozusagen eindringlicher wirkende Thatsachen gestützt erscheinen. Hypothesen lassen sich nicht beweisen, sonst wären sie eben keine Hypothesen mehr. Es kann sich hier also nur darum handeln, ob die aufgestellten Sätze die Uebersicht über die Thatsachen erleichtern, ein brauchbares Bild des inneren Zusammenhanges derselben geben, und ob sie von heuristischem Werthe sind.

II.

Die heutige Physiologie unterscheidet an den erregbaren Substanzen den Zustand der Ruhe und den der Thätigkeit oder Erregung. Nach der oben entwickelten Auffassung könnte es für die lebendige Substanz nur einen eigentlichen Ruhezustand geben, nämlich jenen autonomen Gleichgewichtszustand, welchen ich als den des Scheintodes bezeichnete, weil dabei die gleichzeitige Dissimilierung und Assimilierung so minimal sind, dass wir sie gleich Null setzen dürfen. Was aber die heutige Physiologie Ruhezustand nennt, das umfasst

nicht nur alle Zustände des autonomen Gleichgewichtes, gleichviel wie gross die jeweilige Assimilirung und Dissimilirung sind, wenn sie nur beide dieselbe Stärke haben, sondern auch alle jene Zustände, welche oben als die der autonomen aufsteigenden Aenderung unterschieden wurden. Für diese Art der aufsteigenden Aenderung hat die Physiologie allerdings noch die besondere Bezeichnung „Erholung“ oder Restitution, aber sie schliesst diesen Vorgang mit ein in den Begriff der Ruhe oder Unthätigkeit der lebendigen Substanzen.

Die verschiedenen Zustände des Gleichgewichtes zwischen *D* und *A* lassen sich allerdings als solche der relativen Ruhe insofern ansehen, als dabei die lebendige Substanz weder eine absteigende noch eine aufsteigende Aenderung erfährt, vielmehr qualitativ und quantitativ unverändert bleibt. Aber jene Gleichgewichtszustände, welche nur unter Mitwirkung eines längere Zeit mit stetiger Kraft einwirkenden äusseren Reizes eintreten, für den sich die lebendige Substanz adaptirt hat, und welche ich als Zustände allonomen Gleichgewichtes bezeichnet habe, müsste die heutige Physiologie mit unter die Thätigkeits- oder Erregungszustände einreihen, zum Mindesten dann, wenn der bezügliche äussere Reiz ein *D*-Reiz ist. Denn sie verbindet mit dem Begriffe der Reizung oder Erregung im Allgemeinen zugleich die Vorstellung des Verbrauchs, der Zersetzung lebendiger Substanzen, und eine stetige Erregung würde sie hier annehmen, weil ein äusserer Reiz auf die Substanz wirkt.

Der heute übliche Begriff der Erregung oder Thätigkeit passt im Grunde nur auf jene Zustände oder Vorgänge, welche ich als die der absteigenden allonomen Aenderung benannt habe. Da man aber andererseits schon mit dem Begriffe der Dissimilirung, ohne Rücksicht auf die jeweilige Stärke der gleichzeitigen Assimilirung, den Begriff der Erregung oder Thätigkeit zu verbinden pflegt, so entstehen hieraus mancherlei Schwierigkeiten für die Darstellung, sofern man sich mit der üblichen Terminologie begnügen soll.

Wenn die Assimilirungsbedingungen einer nervösen Substanz, z. B. durch Abschneiden der Blutzufuhr oder durch Abtrennung des Organes vom übrigen Organismus gestört werden, die *D*-Bedingungen aber nicht gleichzeitig in demselben Grade beeinträchtigt sind, so tritt, wie wir sahen, die autonome absteigende Aenderung der Substanz ein. Diese kann sich aber vielleicht durch Symptome verrathen, welche auch bei der allonomen absteigenden Aenderung beobachtet werden, welchenfalls wir zu dem Irrthum verführt werden

könnten, dass eine Steigerung der Dissimilierung stattgefunden habe, indess vielmehr das Gegentheil der Fall wäre. Wenn wir also von einer bestimmten nervösen Substanz annehmen dürften, dass sie ebensowohl in Folge einer durch Reizung bedingten Steigerung der Dissimilierung als durch eine Minderung der Assimilierung in „Erregung“ versetzt werden kann, weil in beiden Fällen eine absteigende Aenderung stattfindet, so würden wir zwei ganz verschiedene Arten solcher Reize zu unterscheiden haben, welche eine absteigende Aenderung der Nervensubstanz herbeiführen. Wie man sieht, würde solchen Falls nicht die absolute Steigerung der Dissimilierung an der Reizstelle das allein Wesentliche der Reizung sein, sondern vielmehr eine derartige Störung des Gleichgewichtes zwischen *D* und *A*, dass die erstere ein gewisses Uebergewicht über die letztere erhält. Dies erscheint mir zum Mindesten der Erwägung werth. In allen Fällen, wo nicht die absolute Zunahme der Dissimilierung uns das Symptom der „Erregung“ gibt, sondern vielmehr ein Symptom in Betracht kommt, welches für die absteigende Aenderung überhaupt charakteristisch ist, werden wie ich meine immer beide eben erwähnten Möglichkeiten in Betracht zu ziehen sein.

Wenn durch künstliche Reizung eines Nerven in dem von ihm innervirten Organe nachweisbar eine gesteigerte Dissimilierung eingeleitet wird, so ist dies erstens in der Weise denkbar, dass die Innervation als ein *D*-Reiz auf die lebendige Substanz wirkt, zweitens aber auch so, dass er als *A*-Reiz wirkt, die Substanz dadurch überwerthig macht und zu gesteigerter autonomer Dissimilierung führt. Ersterenfalls wäre seine Wirkung auf die Dissimilierung eine directe, letzterenfalls eine indirecte.

Ich beschränke mich auf diese wenigen Andeutungen über die verschiedenen Auslegungen, welche vom Standpunkte der eingangs erörterten Ansichten ein und dasselbe Symptom der „Erregung“ zulassen kann. Denn die rein theoretische Aufzählung aller hier denkbaren Fälle könnte nur ermüdend wirken, und das Gesagte genügt wohl, um zu zeigen, dass die herrschende Auffassung mancher Lebenserscheinungen an einer gewissen Einseitigkeit leidet, welche auch der weiteren Untersuchung derselben leicht eine einseitige Richtung geben kann. —

Zur weiteren Erläuterung des im ersten Abschnitte Erörterten möchte ich schliesslich noch einige Andeutungen darüber geben, wie die wesentlichsten Thatsachen der allgemeinen Muskel- und Nerven-

physiologie im Sinne der dargelegten theoretischen Vorstellungen aufzufassen wären. Bilden doch gerade diese Thatsachen mit den Boden, aus welchem sich mir jene Vorstellungen entwickelt haben. Es wäre freilich nicht möglich, lediglich aus unseren Erfahrungen über die Nerven- und Muskelfaser die aufgestellten theoretischen Sätze abzuleiten; denn die letzteren wurzeln zugleich in sehr verschiedenen Gebieten der Biologie und insbesondere auch in der Sinnesphysiologie und in der allgemeinen Physiologie des Stoffwechsels.

Als ich mir vor nahezu zwanzig Jahren jene Sätze aus den Erscheinungen des physischen und des psychischen Lebens ableitete, war die herrschende Auffassung der Thatsachen der allgemeinen Nervenphysiologie noch eine vorwiegend physikalische. Dem entsprechend betonte ich, besonders gegenüber du Bois-Reymond's fast ausschliesslich physikalischen Vorstellungen über die Vorgänge in der Nervenfasern, dass diese Vorgänge im Wesentlichen als chemische aufzufassen seien und dass man nicht über den physikalischen Symptomen der Lebensprocesse das eigentlich chemische Wesen derselben vergessen dürfe. Du Bois-Reymond's Theorie der Nerven- und Muskelströme ist eine rein physikalische. Zwar bezeichnete er später die angenommenen elektromotorischen Molekeln als in bestimmter Weise orientirte Heerde einer lebhaften chemischen Thätigkeit; aber nicht aus den Veränderungen dieser chemischen Thätigkeit erklärte er die unter verschiedenen Umständen eintretenden Veränderungen der elektrischen Eigenschaften des Nerven oder Muskels, sondern aus Lageveränderungen jener Molekeln. Verwandter sind meine Ansichten in einigen Beziehungen mit denen Hermann's, doch hat auch er sich, besonders in Folge seiner Untersuchungen über den Elektrotonus und über die Polarisation der Nerven und Muskeln mehr und mehr einer vorwiegend physikalischen Auffassung der Nerventhätigkeit zugewendet.

Ich selbst habe in den elektrischen Erscheinungen an Nerven und Muskeln stets nur physikalische Symptome gesehen, welche uns über die qualitative Seite der Vorgänge in der lebendigen Substanz ebensowenig Aufschluss zu geben vermögen, wie die thermischen Erscheinungen. Nur über Veränderungen und Verschiedenheiten jenes Geschehens in verschiedenen Theilen eines lebendigen Continuum, sowie über quantitative und zeitliche Verhältnisse dieses Geschehens kann uns das Galvanometer oder das Thermometer Aufklärung verschaffen, nicht aber über seine Qualität.

Der wichtige Hermann'sche Satz von der Stromlosigkeit des unversehrten „ruhenden“ Muskels oder Nerven hatte für mich die Bedeutung, dass ein solches Gebilde einen nach aussen ableitbaren Strom nicht entwickelt, so lange sein Stoffwechsel, d. i. das innere chemische Geschehen, in allen Theilen desselben gleich ist. Jede Störung dieser Gleichheit bedingt das Entstehen ableitbarer Ströme. Eine Veränderung des chemischen Geschehens in einem Theile eines lebendigen Continuumms kann aber nicht eben bloss in der Art vorkommen, dass derselbe sich nunmehr zu den unveränderten Theilen negativ, sondern ebensowohl in der Art, dass er sich zu letzteren positiv verhält. Will man also die in ihrem chemischen Geschehen von der übrigen Substanz abweichende Stelle als eine (relativ) alterirte bezeichnen, so hat man, nach meiner Ansicht, eine (relativ) positive und eine (relativ) negative Alterirung zu unterscheiden. Und nicht die veränderte chemische Zusammensetzung charakterisirt diese Alterirung, sondern das veränderte chemische Geschehen, aus welchem sich allerdings eine veränderte Zusammensetzung ergeben kann.

Auf Grund der im ersten Abschnitte entwickelten Sätze lässt sich nun die eben ausgesprochene Ansicht in's Einzelne entwickeln.

Ich unterscheide demnach in der eigentlichen lebendigen Substanz der Nerven und Muskeln die aufsteigende Aenderung, die absteigende Aenderung und den Zustand des Gleichgewichtes. Sowohl die aufsteigende als die absteigende Aenderung kann mit sehr verschiedener Geschwindigkeit erfolgen, je nachdem die auf die Einheit der Substanz bezogene Stärke der Assimilierung die Stärke der gleichzeitigen Dissimilierung, oder letztere die erstere mehr oder weniger übertrifft. Befinden sich alle Theile eines lebendigen Continuumms im Gleichgewichte oder verändern sie sich alle mit derselben Geschwindigkeit auf- oder absteigend, so erzeugen sie keine ableitbaren Ströme. Jede Verschiedenheit aber in der Geschwindigkeit oder in der Richtung der Aenderung bedingt einen ableitbaren Strom (wobei wir den Zustand des Gleichgewichtes zwischen A und D als eine mit der Geschwindigkeit Null erfolgende auf- oder absteigende Aenderung in den allgemeinen Satz mit einschliessen können). Wir können uns demnach alle verschiedenen Geschwindigkeiten der positiven oder negativen Aenderung in einer Reihe geordnet denken, derart,

dass die schnellste aufsteigende Aenderung das obere, sozusagen positive, die schnellste absteigende das untere sozusagen negative Ende der Reihe bildet.

Wenn wir nun zwei Theile eines lebendigen Continuum, welche sich in Betreff des chemischen Geschehens verschieden verhalten, durch eine äussere Leitung mit einander verbinden, so geben dieselben ceteris paribus einen um so stärkeren Strom, je weiter die Zustände der beiden ableitend verbundenen Stellen in der erwähnten Reihe auseinander liegen, und es fliesst der positive Strom durch die äussere Leitung stets von derjenigen Stelle, deren Zustand dem positiven Ende der Reihe näher steht, zu derjenigen, deren Zustand dem negativen Ende näher steht. Dies wäre also das allgemeine Gesetz aller vitalen Eigenströme der Nerven und Muskeln.

Ein mit möglichster Schonung herauspräparirter *Musc. sartorius* z. B., der nicht mehr normal ernährt wird, befindet sich wahrscheinlich in einer, wenn auch sehr langsamen absteigenden Aenderung, weil die Dissimilierung die Assimilierung überwiegt; er geht also langsam dem Tode entgegen. Erfolgte seine absteigende Aenderung in allen Theilen genau mit derselben Geschwindigkeit oder Langsamkeit, so würde man selbst mit dem empfindlichsten Galvanometer keine Ströme an ihm nachweisen können. Dieser ideale Fall ist natürlich in voller Strenge nie verwirklicht. Geht aber die Empfindlichkeit des Galvanometers nicht über eine gewisse Grenze hinaus, so lässt sich an einem solchen Muskel in der That kein Strom nachweisen, was sowohl du Bois-Reymond (Parelectronomie) als insbesondere Hermann (Stromlosigkeit des unversehrten Muskels) schon hinreichend gezeigt haben. Sobald wir dagegen einen Querschnitt am Muskel anbringen, tritt sofort an der Schnittstelle eine raschere absteigende Aenderung der Muskelsubstanz ein; der unmittelbar am Querschnitt liegende Theil stirbt ab. Dieser todte Theil gehört nicht mehr dem lebendigen Continuum an und ist als ein hier unwesentliches Anhängsel desselben zu betrachten. Aber die raschere absteigende Aenderung und damit das Absterben schreitet, wie sich an der Muskelfaser unter dem Mikroskop zuweilen direct verfolgen lässt, langsam in der Faser vorwärts und es findet daher nach dem Querschnitte hin immer eine schnellere absteigende Aenderung statt, als in der übrigen Faser. Daher verhält sich der Querschnitt negativ zur Längsoberfläche des Muskels.

Das Analoge gilt nun auch vom Längs-Querschnittstrom des Nerven, und es ist hier nur zu bedenken, dass das Absterben des Nerven in seiner Totalität ein langsamerer ist, als das des Muskels, und dass die Assimilierungsbedingungen der erregbaren Substanz im ausgeschnittenen markhaltigen Nerven günstigere sind, als im ausgeschnittenen Muskel.

Was wir als Erregungszustand des Nerven oder Muskels bezeichnen, ist ebenfalls durch eine absteigende Aenderung der lebendigen Substanz charakterisirt. Jede „erregte“ Stelle verhält sich deshalb zu jeder „unerregten“ negativ, und zwar auch dann, wenn schon das ganze lebendige Continuum in einer, jedoch wesentlich langsameren absteigenden Aenderung begriffen ist. Es beruht hierauf der „Actionsstrom“ (Hermann) und die negative Schwankung (du Bois-Reymond).

Die „Actionsströme“ sind also nach meiner Auffassung auf dieselbe Ursache zurückzuführen, wie die Ströme des sogenannten ruhenden Nerven oder Muskels, insofern beide als das äussere Symptom einer verschiedenen Geschwindigkeit der absteigenden Aenderung der beiden ableitend verbundenen Theile anzusehen sind. Inwiefern die negative Einzelschwankung mit dem Actionsstrom in Analogie zu bringen ist, hat schon Hermann genügend auseinandergesetzt.

Nach meiner Auffassung ist von den „Actionsströmen“ im Hermann'schen Sinne, welche durch absteigende Aenderung der einen abgeleiteten Stelle entstehen, eine andere Art von Actionsströmen zu unterscheiden, welche durch aufsteigende Aenderung der einen abgeleiteten Stelle bedingt sind, während die andere dabei nicht nothwendig in absteigender Aenderung begriffen zu sein braucht.

Während der isolirte Muskel bei „Erregung“ sehr schnell ermüdet und bald abstirbt, zeigt der ausgeschnittene markhaltige Froschnerv eine ausserordentliche Ausdauer selbst bei anhaltender Erregung (Wedenski, Maschek). Dies hängt mit den schon oben erwähnten günstigeren Bedingungen für die autonome Assimilierung im isolirten markhaltigen Nerven zusammen. Dem entsprechend nimmt bei anhaltender Reizung die negative Schwankung des Muskels ausserordentlich rasch an Grösse ab, nicht aber die des Nerven, ja es kommt bei letzterem nach Schluss der Reizung sogar zur positiven Nachschwankung. Während der Erregung befindet sich die abgeleitete Längsschnittstelle des Nerven in rhythmisch

wiederkehrender rascher absteigender Aenderung und es wird ihre Werthigkeit herabgesetzt. War sie vor der Erregung in sehr langsamer absteigender Aenderung begriffen oder befand sie sich gar noch im Zustande des Gleichgewichtes zwischen *D* und *A*, so ist sie nach Schluss der Reizung unterwerthig und vollzieht deshalb eine autonome aufsteigende Aenderung, d. h. sie wird im Vergleich zu der in fortwährender absteigender Aenderung begriffenen Querschnittsstelle positiver als sie zuvor war. Am ausgeschnittenen Muskel lässt sich wegen des viel zu geringen spontanen Restitutionsvermögens seiner lebendigen Substanz ein solches Verhalten nach der Reizung nicht nachweisen, vielmehr stellt sich bei ihm nach Ablauf der Erregung meist nicht einmal der frühere Muskelstrom wieder her, geschweige denn, dass er eine vorübergehende Zunahme zeigen würde.

In der einfachsten Weise lässt sich die positive Nachschwankung am *N. olfactorius* des Hechtes zeigen. Derselbe besitzt, wie Kühne fand, eine sehr grosse elektromotorische Kraft, weil er im Wesentlichen nur aus Axencylindern, also aus eigentlich erregbarer Substanz besteht, und die accessorische Markhülle des markhaltigen Nerven bei ihm in Wegfall kommt. Leider ist dieser Nerv viel hinfalliger als z. B. der *N. ischiadicus* des Frosches. Leitet man von einem sorgfältig herauspräparirten *N. olfactor.* den Längs-Querschnittstrom ab und macht in der Nähe des anderen Endes einen raschen Schnitt mit scharfer Scheere durch den Nerven, so führt diese einmalige Reizung eine negative Schwankung herbei, welcher, sofern der Nerv noch gut erhalten ist, eine ganz deutliche positive Nachschwankung folgt. Ich erwähne diesen mir schon lange bekannten Versuch hier deshalb, weil dabei die Zuführung eines fremden elektrischen Stromes zum Nerven ausgeschlossen ist.

Wird ein Nerv oder Muskel in seiner Längsrichtung in den Kreis eines elektrischen Stromes eingeschaltet, so bewirkt der Strom an seiner Eintrittsstelle in die unversehrte lebendige Substanz eine allonome aufsteigende, an seiner Austrittsstelle aber eine allonome absteigende Aenderung. Durch letztere wird diese Austrittsstelle zum Ausgangspunkte einer Erregung (Schliessungserregung), d. h. einer sich durch das lebendige Continuum fortpflanzenden absteigenden Aenderung. War die lebendige Substanz zuvor z. B. im Zustande der Mittelwerthigkeit und also zugleich im autonomen Gleichgewichte zwischen *D* und *A*, so wird sie unter der Einwirkung

des Stromes an der Eintrittsstelle überwerthig. Nach Schluss der Durchströmung tritt demzufolge an der Eintrittsstelle eine autonome absteigende Aenderung ein, welche um so rascher ist, je überwerthiger die Substanz durch die vorausgegangene aufsteigende Aenderung geworden war; so kann die Eintrittsstelle zum Ausgangspunkte einer abermaligen, sich über die Faser fortpflanzenden Erregung (Oeffnungserregung) werden. An der Austrittsstelle dagegen tritt nach der Oeffnung eine autonome aufsteigende Aenderung ein, wenn die Austrittsstelle nicht etwa durch die vorausgegangene Wirkung des Stromes wesentlich geschädigt wurde oder überhaupt ihre Assimilirungsbedingungen gestört sind.

Da während der Durchströmung an der Austrittsstelle eine rasche allonome absteigende Aenderung stattfindet, so verhält sich dieselbe negativ zur übrigen Faser, insoweit sich dieselbe nicht in fortgepflanzter „Erregung“ befindet, während die Eintrittsstelle in Folge der hier stattfindenden allonomen aufsteigenden Aenderung sich entgegengesetzt verhält. Dies würde also an sich einen, dem durchgeleiteten Strom entgegengesetzten Eigenstrom der Faser im Kreise bedingen. Dieser Eigenstrom schwächt den zugeleiteten Strom. Man hat ihn als einen Polarisationsstrom bezeichnet. Er ist jedoch als ein vitaler Gegenstrom und als eine eigentliche Lebenserscheinung streng zu unterscheiden von jenen Polarisationsströmen, welche nicht eigentlich vitale sind, weil sie nicht durch die an den Ein- und Austrittsstellen stattfindende, auf- oder absteigende Aenderung der lebendigen Substanz bedingt werden; denn auch im todten Gewebe, bezw. an den nicht eigentlich erregbaren Theilen der noch lebenden Organe können bei künstlicher Durchströmung Gegenströme entstehen.

Nach der Oeffnung des zugeleiteten fremden Stromes kann, wie wir sahen, unter Voraussetzung normaler Beschaffenheit der lebendigen Substanz an der Eintrittsstelle eine autonome absteigende Aenderung eintreten, daher sich diese Stelle jetzt negativ zur übrigen Faser verhält, insoweit dieselbe nicht auch in fortgeleiteter absteigender Aenderung begriffen ist, während die Austrittsstelle sich in Folge ihrer autonomen aufsteigenden Aenderung positiv zur übrigen Faser verhalten kann. So entsteht ein vitaler Eigenstrom der Faser von derselben Richtung wie der geöffnete fremde Strom. Diesen Eigenstrom könnte man im Gegensatze zu dem soeben besprochenen vitalen Gegenstrom als vitalen Gleichstrom

bezeichnen. Er tritt um so sicherer auf, je lebensfähiger die Substanz und je weniger sie durch den fremden Strom in ihren Lebenseigenschaften geschädigt ist, je rascher die durch den Strom gesetzten allonomen Aenderungen nach Oeffnung des Stromes (Nachdauer der Erregung) verschwinden und die entgegengesetzt gerichteten autonomen Aenderungen sich entwickeln. Durch Complication mit etwaigen nicht vitalen, stets dem fremden Strom entgegengesetzt gerichteten Polarisationsströmen kann er mehr oder weniger gestört werden.

In einem markhaltigen Nerven, durch dessen mittlen Theil ein fremder Strom geleitet wird, breiten sich die Eintrittstellen des Stromes in die erregbare Substanz ebenso wie seine Austrittstellen weit über die Berührungsstellen der beiden physikalischen Electroden aus. Soweit diese Eintritt- und Austrittstellen sich erstrecken, besteht zunächst ein auf Ausbreitung der Stromfäden beruhender rein physikalischer „An- und Kaelectrotonus“, wie er sich auch z. B. an einem dünnen hohlen Grashalm ohne Internodien oder an einem Bündel solcher Halme demonstriren lässt, die längere Zeit in destillirtem Wasser oder schwacher Alkohollösung gelegen haben und dann mit einer Salzlösung äusserlich benetzt und innerlich gefüllt worden sind. *) An dieser weit ausgebreiteten Gesammtheit der Ein- und Austrittstellen des fremden Stromes in die erregbare Substanz (Axencylinder) des Nerven, d. h. an der eigentlichen physiologischen Anode und Kathode, entwickelt sich nun im Nerven einerseits die aufsteigende, anderseits die absteigende Aenderung, welche das bedingen, was den vitalen Electrotonus (Pflüger) ausmacht. Sowohl die absteigende als die aufsteigende Aenderung kann sich nach Schluss des fremden Stromes über die durch directe Wirkung dieses Stromes kathodisch (negativ) oder anodisch (positiv) alterirten Strecken hinaus im Nerven fortpflanzen und selbst in sehr entfernten Theilen des Nerven vorübergehende Aenderungen herbeiführen, welche sich auch im electromotorischen Verhalten der Faser äussern. Nach Wiederöffnung des fremden Stromes tritt ebensowohl an den Eintritt- wie an den Austrittstellen eine, der vorhergegangenen entgegengesetzte Aenderung mit ihren

*) Ich habe diesen Versuch schon Ende der sechziger Jahre in Wien demonstrirt. In Bezug auf die, durch die eigenthümlichen Leitungsverhältnisse im markhaltigen Nerven bedingte Ausbreitung der Stromfäden bin ich also derselben Ansicht, zu welcher schliesslich Grünhagen gelangte.

Folgeerscheinungen in der lebendigen Substanz ein, dort eine autonome absteigende, hier eine autonome aufsteigende Aenderung, beide Stellen haben sozusagen ihre Rollen vertauscht, und die für den vitalen Anelectrotonus charakteristische aufsteigende Aenderung entwickelt sich jetzt an den gewesenen Austrittstellen, die für den vitalen Katelectrotonus charakteristische absteigende Aenderung an den gewesenen Eintrittstellen.

Im marklosen Nerven, wie z. B. im N. olfactorius, und im Muskel, deren reizbare Substanz keine schlechtleitende Hülle hat, wie der markhaltige Nerv, fehlt die für letzteren charakteristische Ausbreitung der Ein- und Austrittstellen des fremden Stromes. Es fehlen also jene electricischen Erscheinungen, welche auf diese, zunächst nur durch die Leitungsverhältnisse bedingte Ausbreitung zurückzuführen sind, sowie auch die vitalen localen Folgen dieser Ausbreitung. Jene Erscheinungen aber, welche durch Fortpflanzung der an den Ein- und Austrittstellen des fremden Stromes bedingten auf- oder absteigenden Aenderungen entstehen, zeigen sich mehr oder minder deutlich auch an der marklosen Nervenfasern und an der Muskelfasern.

Ist eine Nervenstrecke einige Zeit von einem fremden Stromen längs durchflossen worden, und wendet man jetzt den letzteren, so findet er die erregbare Substanz an seiner Austrittsstelle, weil dieselbe zuvor Eintrittsstelle war, absolut oder relativ überwerthig und daher in erhöhter Disposition zur absteigenden Aenderung; dementsprechend bewirkt der Strom eine raschere absteigende Aenderung, als dies sonst der Fall gewesen sein würde (Volta's Alternative).

Die Muskelfasern bietet uns gegenüber der Nervenfasern den grossen Vortheil, dass sich an ihr die durch absteigende Aenderung bedingte Erregung durch eine Gestaltveränderung der bezüglichen Stelle verrathen kann, und dass wir einen fremden Strom durch die natürlichen Enden der Fasern aus- und eintreten lassen können. Thuen wir letzteres, so sehen wir die bei der Schliessung an der Austrittsstelle erfolgende autonome Aenderung sich zunächst über die Länge der Fasern fortpflanzen, nach Ablauf dieser Schliessungszuckung aber nur in der Nähe der Austrittsstelle während der Schliessungsdauer in stetig abnehmender Weise fortbestehen (kathodische Dauercontraction). Unterdess besteht an der Eintrittsstelle die autonome aufsteigende Aenderung, welche hier zu merk-

licher Ueberwerthigkeit der lebendigen Substanz führen kann, wenn der Strom hinreichende Stärke und Dauer hat. Nach der Oeffnung tritt deshalb hier eine autonome absteigende Aenderung ein, welche bei hinreichender Geschwindigkeit zur Oeffnungszuckung bezw. Oeffnungsdauercontraction in der Nähe der Eintrittsstelle führt. Aber auch wenn diese autonome absteigende Aenderung so schwach ist, dass sie sich nicht durch sichtbare Gestaltveränderung des Muskels verräth, kann sie sich doch noch durch den oben erwähnten vitalen Gleichstrom äussern, welcher nach der Oeffnung nachweisbar ist, sofern wir das anodische Muskelende z. B. mit der Muskelmitte leitend verbinden.

An der Austrittsstelle lässt sich nach Oeffnung des fremden Stromes die autonome aufsteigende Aenderung nicht immer nachweisen, weil die autonome Assimilirung der lebendigen Substanz im ausgeschnittenen Muskel eine zu langsam verlaufende und ungenügende ist, wie schon oben betont wurde. Doch verräth sich in günstigen Fällen die autonome aufsteigende Aenderung durch einen nach der Oeffnung auftretenden vitalen Gleichstrom, wenn wir das kathodisch gewesene Muskelende z. B. mit der Muskelmitte leitend verbinden.

Dass die Muskelfaser, wie auch die Nervenfaser, auf quer hindurchgehende Ströme nicht reagirt, hängt offenbar damit zusammen, dass die lebendige Substanz in querer Richtung kein lebendiges Continuum von derselben Art darstellt, wie in der Längsrichtung, was auch in den optischen Polarisationserscheinungen und den Elasticitätsverhältnissen Ausdruck findet. Das Ausbleiben der Reaction liesse sich vielleicht auch schon daraus erklären, dass die antagonistisch wirkenden Ein- und Austrittsstellen des Stromes in dem querdurchflossenen Structurelemente einander allzunahe liegen.

Hat ein stärkerer fremder Strom einen unversehrten Muskel solange in der Längsrichtung durchflossen, dass die kathodische Dauercontraction bereits wieder verschwunden ist, so tritt nach der Oeffnung die schon erwähnte anodische Dauercontraction ein, welche sich über einen grossen Theil des Muskels erstrecken und lange andauern kann. Schliesst man jetzt den Strom abermals, so wirkt er als ein Hemmungsreiz auf den contrahirten Muskel, und der letztere erschlafft sofort vollständig. Der sonst an der Eintrittsstelle nach der Oeffnung stattfindenden raschen autonomen absteigenden Aenderung wirkt jetzt der anodische Reiz des fremden Stromes,

welcher die Substanz aufsteigend zu ändern strebt, entgegen und leitet an ihrer Statt wieder aufsteigende Aenderung ein. An der Austrittsstelle tritt dabei wegen vorausgegangener erschöpfender allonomer absteigender Aenderung nicht nothwendig eine neue Schliessungscontraction ein.

Ebenso wie sich die Oeffnungsdauercontraction eines Muskels durch abermalige Schliessung des Stromes sofort hemmen lässt, kann man auch eine andere, auf autonomer absteigender Aenderung beruhende Contraction eines Muskels durch anodische Stromeswirkung hemmen. Lässt man durch eine Pinselelectrode, welche mit ihrer Spitze das freigelegte und noch vom Blute durchströmte Herz des Frosches berührt, einen stärkeren Strom in dem Augenblicke eintreten, wo eben eine Systole begonnen hat, während die andere Electrode z. B. die Kehlhaut berührt, so zeigt sich sofort eine von der Eintrittsstelle ausgehende und sich mehr oder weniger ausbreitende locale Diastole der Herzwand. Die eben begonnene autonome absteigende Aenderung wird hier durch die anodische Wirkung des Stromes sofort in eine allonome aufsteigende verwandelt und der erschlafte Theil der Herzwand wölbt sich unter dem Drucke des Blutes hoch empor. Die entgegengesetzte Erscheinung beobachten wir, wenn der Strom durch die Pinselspitze aus dem Herzen austritt. Schliessen wir den Strom mit Beginn der allgemeinen Diastole, so entwickelt sich an der Austrittsstelle sofort eine neue Systole (kathodische Schliessungscontraction).

Lassen wir den Strom in der zuletzt angewandten Richtung einige Zeit bestehen und öffnen ihn während einer allgemeinen Diastole, so nimmt in Folge der starken autonomen aufsteigenden Aenderung die Herzwand in der Gegend der Pinselspitze an der folgenden Systole nicht Theil, sondern bleibt diastolisch erschlaft, und der Druck des systolisch gepressten Blutes wölbt die erschlafte Stelle stark hervor. Dies ist die kathodische Oeffnungshemmung, welche sich also in ganz derselben Weise äussert, wie die vorhin besprochene anodische Schliessungshemmung, und hiernach nicht als blosser Ermüdungserscheinung aufzufassen wäre. Lassen wir dagegen den Strom längere Zeit durch die Pinselspitze in die Herzwand eintreten, so zeigt sich nach Oeffnung des Stromes in der Gegend der Austrittsstelle sofort eine Contraction, welche sogar stärker sein kann, als die natürliche systolische Contraction, was sich äusserlich durch weisslichere Färbung der Herz-

wand verräth. Dies ist die auf autonomer absteigender Aenderung beruhende anodische Oeffnungscontraction, das Analogon der oben erwähnten kathodischen Schliessungscontraction, welche letztere auf allonomer absteigender Aenderung beruht.

Die anodische Oeffnungscontraction und die kathodische Oeffnungserschaffung sind durchaus analog den successiven Contrasterscheinungen, welche wir an anderen lebendigen Substanzen beobachten, und ebenso wie diese keineswegs auf blosser Ermüdung zurückzuführen.

Der Herzmuskel bietet uns ein Beispiel für solche lebendige Substanzen, welche um den Zustand des Gleichgewichtes zwischen *D* und *A* in regelmässigem Wechsel absteigender und aufsteigender Aenderung hin- und herschwanken, derart, dass in der Zeit der aufsteigenden Aenderung die vorhergegangene absteigende Aenderung wieder vollständig ausgeglichen wird. Eine solche „periodisch thätige“ Substanz, gleichviel wie lang oder kurz die Perioden sind, ermüdet nicht, sofern nicht ihre Assimilirungsbedingungen gestört werden oder ihre Dissimilirung durch anderweite Einflüsse übermässig gesteigert wird; und innerhalb gewisser Grenzen ist sie befähigt, sich auch veränderten *A*- und *D*-Bedingungen, bezw. *A*- und *D*-Reizen anzupassen, woraus sich ebensowohl Aenderungen der Periode als des Ausmaasses der einzelnen Aenderungen ergeben können.

Periodische „Thätigkeit“, bei welcher die ab- und aufsteigenden Einzeländerungen sich nicht gegenseitig ausgleichen, führt zu einer Veränderung der durchschnittlichen Werthigkeit der lebendigen Substanz, welche man, wenn sie eine absteigende und erhebliche ist, als Ermüdung zu bezeichnen pflegt. Tetanisirende Reizung des Nerven bewirkt ebenfalls periodischen Wechsel auf- und absteigender Aenderung, und nach Schluss der Reizung kann, falls die Substanz dabei unterwerthig wurde, eine autonome aufsteigende Aenderung eintreten (positive Nachschwankung am tetanisirten Nerven). —

Diese Andeutungen mögen genügen, um die Anwendbarkeit der eingangs erörterten allgemeinen Sätze auf die Vorgänge in der Nerven- und Muskelsubstanz zu zeigen. Selbstverständlich habe ich hier dasjenige hervorgehoben, was beiden Substanzen gemeinsam erscheint, während ein genaueres Eingehen auf die einzelnen Fragen besonders die Unterschiede zu berücksichtigen haben wird. Ich bin

überhaupt weit entfernt, alle lebendigen Substanzen über denselben Leisten schlagen zu wollen, so sehr ich überzeugt bin, dass das lebendige Geschehen in seinen wesentlichsten Grundzügen sich überall gleicht. Uebrigens verweise ich auf die aus dem Prager physiologischen Institute seit dem Jahre 1879 hervorgegangenen und in den Sitzungberichten der Wiener Akademie veröffentlichten „Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie“, welche seinerzeit durch die im ersten Abschnitte erörterten Erwägungen angeregt und im Allgemeinen auch aus denselben Gesichtspunkten weitergeführt worden sind, daher der Leser in denselben zahlreiche weitere Beispiele für das oben Gesagte finden wird.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Hering Ewald

Artikel/Article: [Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. 35-70](#)