

Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus im Lendenmarke des Frosches.

Von

Dr. H. Sanders-Ezn.

Mit drei Tafeln.

Zu einem genauern Studium der Reflexbewegungen eignet sich, wie allbekannt, kein Präparat besser als die hinteren Frosch-Extremitäten mit den zugehörigen Nerven und Rückenmarkstheilen. In welcher Richtung man nun auch die Reflexbewegungen zu studiren oder zu benutzen beabsichtigt, immer wird man gezwungen sein, allen übrigen voraus, die Beziehungen zu erforschen, welche zwischen den Oertlichkeiten der gereizten Hautstellen und denen der bewegten Muskeln bestehen. Da über diesen Punkt, soweit mir bekannt, keine genaueren Beobachtungen angestellt sind, so lag mir's nahe eine solche vorzunehmen, als ich methodisch in den Reflexmechanismus einzudringen dachte.

Bei der Betrachtung der örtlichen Beziehungen zwischen dem Hautreiz und der ausgelösten Bewegung könnte man von der Annahme ausgehen, dass die reflectorischen Einrichtungen im Lendenmarke des Frosches ähnlich beschaffen sind, wie im verlängerten Marke der Säugethiere. Bei Letzteren werden bekanntlich durch die Reizung einzelner scharf abgegränzter Localitäten, wie z. B. der Bindehaut des Auges, der Nasen-, Rachen-, Kehlkopfschleimbaut, u. s. w. jedesmal ganz bestimmte Bewegungen ausgelöst, welche namentlich eine Veränderung in der Lage oder in sonstigen Eigenschaften des Reizes oder des gereizten Ortes hervorzubringen trachten, wesshalb man jene Reflexbewegungen als zweckmässige zu bezeichnen pflegt. Zu einer Uebertragung dieses Gesichtspunktes auf die Reflexe im

Lendenmarke des Frosches könnte man von vornherein umso mehr geneigt sein, als die einfachste Erfahrung lehrt, wie häufig durch eine Reizung dieser oder jener Hautstelle der unteren Extremität eine im eben hingestellten Sinn zweckmässige Bewegung des Beins zu Stande kommt.

Wäre nun in der That die ausgesprochene Voraussetzung eingetreten, so würde sich daran die Aufgabe geknüpft haben, die zusammengehörigen reflectorischen Stellen bis ins Rückenmark hinein zu verfolgen, da man denkbarer Weise auch hier ähnlichen reflectorischen Heerden hätte begegnen können, wie sie uns im sogenannten *noeud vital* des verlängerten Markes gegeben sind. — Gesetzt aber, es wäre keine der eben hingestellten Voraussetzungen eingetroffen, mit andern Worten: es wäre die hervorgerufene Bewegung noch von andern Bedingungen abhängig, als vom gereizten Ort und einer bestimmten anatomischen Anordnung des Rückenmarks, so wäre die bis dahin erwähnte Versuchsreihe immerhin noch nothwendig gewesen. Selbstverständlich jedoch gilt dieses dann mit der Beschränkung, dass der das Rückenmark betreffende Theil der Versuchsreihe eine andere Form hätte annehmen müssen. Denn, wenn jede Stelle der Haut nicht bloss mit einer einzigen, sondern mit einer zahlreichen Reihe von Muskelcombinationen in Verbindung steht, dürfte es bei unseren gegenwärtig so beschränkten Hilfsmitteln wohl unmöglich sein den Zusammenhang der Rückenmarkstheile so beschränkt aufzuheben, dass hierdurch unmittelbar die reflectorischen Bahnen erforscht werden können.

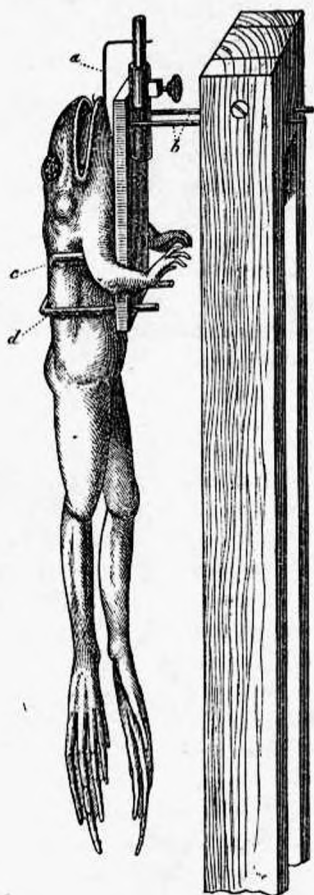
Nach dem Fehlschlagen dieser Hoffnungen wäre aber eine andre nicht minder wichtige Seite der Reflexbewegung in den Vordergrund getreten. Bei den Reflexversuchen benutzen wir die sensiblen Nerven um durch das Rückenmark hindurch die motorischen zu erregen. Da aber das Rückenmark die in dasselbe eingetretenen Erregungen nicht bloss nach dem Ort, sondern auch nach der Zeit und Stärke variirt, so würde diese letztere Function des Rückenmarks mit Sicherheit in Angriff genommen werden können, wenn man wüsste, dass überhaupt irgend einer oder einige Muskelgruppen in Contraction versetzt werden, wenn vorher eine bestimmte Hautstelle gereizt worden ist. Ausserdem könnten uns die verschiedenen zu verschiedenen Zeiten auftretenden Bewegungen nach Reizung einer und

derselben Hautstelle, als Aeusserungen von vorgehenden Variationen in den betreffenden einzelnen Bahnen und Centren, über die Eigenschaften dieser Letzteren weitem Aufschluss geben. Diese Aufklärungen können aber nur nach vorgängiger Kenntniss der Topographie der Reflexe erlangt werden.

I. Ueber die Topographie der Reflexe.

Bekanntlich wirkt auf den Ort und den Modus der reflectorischen Bewegung ausser der Oertlichkeit des Reizes noch eine Reihe von andern Umständen ein, deren Regelung man in der Hand hat. Diese Letztere muss also immer in einer bestimmten Weise geschehen. Für meine Versuche bemerke ich in dieser Beziehung Folgendes:

a) Lagerung des Thieres. Ich halte es für nöthig, darauf aufmerksam zu machen, dass die Lage, welche der enthirnte Frosch bei den Reflexversuchen einnimmt, nicht in allen Fällen gleichgiltig ist. Liegt z. B. das Thier mit dem Bauche auf einer Glasplatte, während der Reiz die äussere Seite des Knie's trifft, so beugen sich danach bei genügender Reizbarkeit in der Regel alle Gelenke der gereizten Extremität, während die der anderen gestreckt werden. Hängt dagegen der Frosch an dem unempfindlich gemachten Unterkiefer frei in der Luft, so kommen durch Reizung der äusseren Seite des Knie's nur die Beugungen auf der gleichen Seite vor, die Streckungen auf der entgegengesetzten Seite bleiben jedoch aus. — Die mechanische Reizung der Zehenspitzen hat in der Bauchlage des Frosches bei ausgestreckten Beinen einen andern Erfolg als bei gebeugten Beinen. Im ersteren Falle tritt nach der Reizung meistens eine kräftige Beugung des getroffenen Beines ein, die alsdann nur selten in eine Streckung desselben umschlägt. Sind die Gelenke etwa halb gebeugt, so ruft der Reiz schon sehr häufig eine Streckung nach einer vollständigen Beugung hervor, während sehr oft der Streckung gar keine Anstrengung zur weiteren Beugung vorausgegangen ist, wenn der Reiz die vollständig gebeugten Beine trifft. — Durch eine Reizung der äusseren Kniegegend oder der Zehenspitzen kann bei der Rückenlage des Frosches viel leichter eine Streckung der anderen Extremität hervorgerufen werden, als dieses bei der Bauchlage desselben Thieres möglich ist. Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen



ergiebt sich die Nothwendigkeit, dem Thiere eine bestimmte Stellung zu geben. Ich wählte hierzu diejenige, welche in dem nebenstehenden Holzschnitte angegeben ist.

Durch den in Folge der Enthirnung unempfindlichen Unterkiefer ging ein verstellbarer Haken *a*. Der Körper des Frosches lag mit der Bauchseite gegen ein Brettchen, das mittels seines Stiels *b* in einem um seine Längsachse drehbaren Balken senkrecht oder schwach geneigt herabhing. Aus der Ebene des Brettchens ragten zwei hölzerne Stützen *c* hervor, welche unter die beiden Arme des Frosches griffen. Das untere Ende des Froschleibes wurde durch einen Bügel *d* aus sehr dickem Kupferdraht, dessen freie Enden durch zwei Löcher des Brettchens gesteckt waren, sanft an das letztere gedrückt.

Die hängende Stellung ist der Bauchlage desshalb vorzuziehen, weil auf diese Weise während der Bewegungen die störenden Reibungen auf der

Unterlage vermieden und Rotirungen, Ab- und Adductionen der Gelenke sichtbar werden; weiter bietet sie den Vortheil, dass bei Anwendung chemischer Reizmittel die gereizte Stelle alsbald durch Eintauchen der unteren Extremität in ein grosses Wassergefäß wieder abgespült werden kann. Durch die angegebene Aufhängungsweise wurde vermieden, dass die Bewegungen der Gliedmaassen Zerrungen und Verrückungen anderer Hautstellen und das die Beobachtungen sehr störende

Schwingen und Schleudern des ganzen Thieres erzeugen konnten.

b) Das Rückenmark habe ich immer durchschnitten und zwar jedesmal auf gleiche Weise unmittelbar unter dem verlängerten Marke. Durch die Oeffnung zwischen den Wirbelbogen steckte ich nach vollbrachtem Schnitt rasch ein Holzstäbchen in die Schädelhöhle, wodurch nicht allein das Gehirn vollkommen zerstört, sondern auch der Blutung vorgebeugt wurde.

c) Der Reiz. Da es mir in dieser Versuchsreihe nicht darauf ankam, die Reize messbar abzustufen, sondern nur darauf, die örtlichen Abhängigkeitsverhältnisse zu prüfen und dieses zwar unter der Voraussetzung eines starken auch die weniger reizbaren Stellen und Individuen angreifenden Mittels, so brachte ich Eisessig auf die Haut. Um diesen aber in der gewünschten Umgränzung wirken zu lassen, imprägnirte ich Fliesspapierstückchen und zwar so weit mit dem Essig, dass keine Flüssigkeit von demselben herabsickern konnte.

Um bei verschiedenen Thieren mindestens annähernd denselben Hautort zu treffen, theilte ich die Rückenfläche und äussere und innere Seite der hinteren Gliedmaassen mit der Umgebung des Afters — auf welche ich meine Beobachtungen überhaupt beschränkt habe — in 93 Theile und richtete nach der individuellen Grösse dieser meine Papierchen ein.

Wenn ich hinzutügte, dass ich nicht eher einen neuen Reiz anbrachte, als bis die Bewegungen verschwunden waren, welche der vorhergehende zum Vorschein gerufen, so sind damit die nach Belieben veränderlich zu machenden Bedingungen des Versuchs angegeben.

Die Bewegungen, welche durch den Reflex veranlasst werden, können, wie ich glaube, nicht autographirt werden, wenn es sich, wie hier, darum handelt die Stellungsänderungen aller Abtheilungen der Hinterbeine aufzufassen. In der That sind die Bewegungen zu vielfältig, als dass sie durch die graphische Methode ohne eine grosse Complication des Apparates aufgefasst werden können. Zudem würden die Widerstände, welche durch das Selbstregistriren der Bewegung nothwendig entgegengesetzt werden, gross genug sein um neue Reizungen zu bewirken. Demnach verzichtete ich auf die graphische Methode. Um aber trotzdem nach Kräften allen Willkürlichkeiten in der Auffassung der Bewegungen auszuweichen, zeichnete ich mir

jede Gliederstellung, die ich beobachtete, sogleich nieder, wobei ich nicht allein die Richtung, sondern auch die Grösse der Ausweichungen berücksichtigte, insofern ich diese letztere durch den Beugungswinkel ausdrücken konnte. Dieses Verfahren setzt, wenn es zu richtigen Resultaten führen soll, eine nicht unbeträchtliche Uebung voraus, die ich mir in zahlreichen anderen vorher angestellten Reflexversuchen verschafft hatte.

Die Versuche, welche ich definitiv für die Reflextopographie verwendet, sind an 23 Fröschen gewonnen worden. Jede irgendwie zweifelhafte Einzelbeobachtung habe ich selbstverständlich verworfen. — Die verschiedenen zum Versuche angewendeten Thiere boten einen grossen Unterschied ihrer Reizbarkeit dar. Dieser Umstand ist zwar insofern günstig, als sich hierdurch in meinen Beobachtungen die Folgen der verschiedenen Reizbarkeiten mit ausgedrückt finden. Andererseits aber verhindert er es, bei der geringen Anzahl von Fällen für jede einzelne Reizbarkeitsstufe, dass meine Thatsachen einen statistischen Charakter gewinnen können.

Da der Reflex in demselben Gliede öfter mehrere Bewegungen hinter einander veranlasst und da er auch öfter auf die nicht gereizte zweite Gliedmaasse übergeht, so muss man gleich- und anderseitige Bewegungen unterscheiden und ausserdem noch, je nach der zeitlichen Reihenfolge der Bewegungen auf jeder Seite, die Ausdrücke: primäre, secundäre, tertiäre, u. s. w. Bewegungen einführen.

Wenn man zunächst von den Beziehungen zwischen den gereizten und bewegten Oertlichkeiten absieht und nur auf die Bewegungen als solche Rücksicht nimmt, so kann man unterscheiden:

1) Solche, bei denen nur ein oder mehrere oder alle Gelenke einer Gliedmaasse aus der Ruhelage herausgeführt werden; nachdem dieses in einem mehr oder weniger ausgedehnten Grade geschehen ist, sinken sie in ihre Ruhelage zurück um hierin zu verharren.

2) In anderen Fällen verhält sich die Reflexbewegung so, dass von denjenigen Gelenken, welche aus ihrer Ruhelage herausgetreten sind, alle oder einige in der neuen Stellung nur vorübergehend verharren, darauf in der Richtung gegen die Ruhelage zurückkehren um nun kurze Zeit darauf abermals in die primäre Stellung überzugehen (secundäre Bewegung). Hier-

bei kann der Fall eintreten, dass einige Gelenke während der ganzen Dauer der primären, secundären, u. s. w. Bewegung in der von ihnen zuerst angenommenen Stellung verharren, während andere diese wiederholt ändern; mit einem Wort, ein Theil der vom Reflexe ergriffenen Muskeln ist von einer tonischen, ein anderer ist von einer clonischen Erregung befallen.

3) Ein grösserer oder geringerer Theil der bewegten Gelenke durchläuft eine Reihe von verschiedenen Stellungen, kehrt dann zur Ruhelage oder zur primären Stellung zurück, von welcher aus die Reihe abermals durchlaufen wird. Hierbei kann es ebenfalls vorkommen, dass ein Theil der bewegten Muskeln in tonischer Zusammenziehung verharret.

4) Gerathen die beiden Gliedmaassen in Bewegung, so ist diese in beiden, hinsichtlich der Zeit des Eintretens, der Combination der Gelenkstellungen, der Zahl der befallenen Gelenke und der Stärke der Zusammenziehung in den meisten Fällen nicht gleich; das Uebergewicht liegt bisweilen in der anderseitigen Bewegung. Von jeder der beiden Gliedmaassen kann weiter alles das gelten, was unter den frühern Nummern für eine von beiden ausgesagt wurde.

5) Bei der unvollkommenen Ausbildung einer zusammengesetzten Bewegung, die von derselben Hautstelle aus erzeugt wird, tritt es öfter ein, dass bald das eine und bald das andre Gelenk sich mehr der Stellung nähert, welche sie bei vollkommener Ausbildung dieses Typus einnehmen würden.

Bei Rücksichtnahme auf die Combination der Gelenkstellungen und der Folge von Bewegungen, die zu einem Acte gehören, kann man mehrere Typen unterscheiden und zwar solche, die zu vollkommener oder solche, die zu unvollkommener Ausbildung gelangt sind. Unvollkommene Ausbildung eines Typus halte ich mich dann für berechtigt anzunehmen, wenn alle die Gelenke, welche bei der vollkommenen Ausbildung im starken Grade ergriffen sind, nur schwach, aber im gleichen Sinne aus der Ruhelage heraustreten. Die auf Tafel I und II verzeichneten Gliederstellungen geben die wesentlichsten der von mir beobachteten Typen wieder.

Die Hautflächen, durch deren Reizung die gezeichneten Typen hervorgerufen werden, sind im Allgemeinen so zu bezeichnen, dass 1, 2 und 3 von der äusseren Rückenhälfte des Ober- und dem oberen Drittheil der äusseren Seite des Unter-

schenkels (1 und 3 von dem letzteren weniger, die zweite secundäre Form von 1 nur von der äusseren Kniegegend) aus ausgelöst werden; 4, 6, 7, 8, 9, 10 und 11 von den beiden unteren Drittheilen der Rückenseite des Unterschenkels, der Umgebung des Fussgelenks, der Plantarfläche des Fusses und der Umgebung des Afters (10 hauptsächlich von der letzteren); — 5, 12 und 13 von den Zehen und einigermaassen von der äusseren Kniegegend; — 14 und 15 von der inneren Rücken Hälfte des Oberschenkels. 1 ist in seinen Gliedern und Abstufungen am vielfältigsten vergegenwärtigt an der äusseren Kniegegend. Von den Zehen aus treten ausser der ihr mehr eigenthümlichen auch die andren Typen in gemischter Weise hervor. Die von der inneren Rücken Hälfte des Ober- und dem oberen Drittheil des Unterschenkels aus hervorgerufenen Bewegungen tragen durchgehends in mehr oder weniger ausgeprägter Weise den Charakter von 2. Die Typen 5, 12 und 13 pflegen in den gleichseitigen Bewegungen noch mit Rotation oder Adduction in dem Mittelfuss- oder Fussgelenke verbunden zu sein. Diese Rotation und die nach der Streckseite hin concav bogenförmige Stellung des Fusses sind die am meisten constanten unter den einzelnen Gelenkstellungen, welche durch Reizung der Zehenhaut erzeugt werden. Da ich fast nur die Plantarfläche der Zehen reizte, so konnte die erwähnte eigenthümliche Stellung und Bewegung des Fusses (gegen das Knie) nicht dazu beitragen, die gereizte Stelle irgendwo mit einer anderen in Berührung zu bringen.

Mit Ausnahme des letzteren Falls aber genügen die dargestellten Bewegungen, um jedesmal die gereizte Hautstelle durch ein anderes Stück einer oder beider Gliedmaassen zu berühren, also auch verändernd auf den dort angebrachten Reiz zu wirken und es können also diese Bewegungen als sogenannte zweckmässige bezeichnet werden. Bestände nun zwischen den gereizten Hautstellen und den verzeichneten Bewegungen eine constante Beziehung, so würde in der That der Reflex im Lendenmark im früher mitgetheilten Sinn mit demjenigen im verlängerten Marke zu identificiren sein.

Gegen dieses Vorhaben sprechen aber schon von vornherein die verschiedenartigen Bewegungsreihen, welche, wie erwähnt, durch Reizung der Zehenhaut hervorgerufen werden können. Noch mehr aber leuchtet die Unthunlichkeit der Annahme ein,

zeichnungen nichts aus, vielleicht nur darum, weil ich sie nicht mit hinreichender Schärfe aufgefasst habe.

In Betreff der Combinationen der einzelnen Gelenkstellungen bemerke ich zunächst, dass sich keineswegs alle die Gelenkbewegungen mit einander combinirten, welche überhaupt reflectorisch in die Erscheinung traten. Dieses gilt namentlich im ausgedehnten Maasse von den beobachteten Rotationen; in keiner meiner Aufzeichnungen ist während einer bestimmten Stellung der Gliedmaasse mehr als ein Gelenk in rotatorischer Bewegung begriffen angemerkt. Lassen wir aber auch die Rotationen bei Seite und beschränken wir uns auf die möglichen Combinationen zwischen Streckung und Beugung der einzelnen Glieder, so sehen wir auch hier noch einzelne ausfallen; namentlich gilt dies von der Stellung, bei welcher die Hüfte gebeugt, alle übrigen Gelenke aber gestreckt sind, eine Bewegung, welche der Frosch bei der Reizung des Kiefers z. B. ausführt. Hinsichtlich der anderseitigen Bewegungen ist zu bemerken, dass diese von den wenigsten Hautstellen aus erzeugt werden können und in der Variation ihrer Gestaltung sehr beschränkt sind.

Irre ich nicht, so liegt in der Beschränkung des Zusammenfassens und der Sonderung der einzelnen Gelenkstellungen zu einer zusammengesetzten Bewegung der Gliedmaasse, wie sie durch den Reflex gegeben ist, ein bemerkbarer Gegensatz zwischen diesem Letzteren und der willkürlichen Erregung.

II. Aus der vorhin erwähnten Vergleichung meiner Beobachtungen ergibt sich ferner für die einzelnen Bewegungen, sowohl für sich als auch mit Rücksicht auf die Hautstellen, von denen sie ausgelöst wurden :

Wenn während einer Contraction der Muskeln an allen übrigen Gelenken ein einzelnes Gelenk in Ruhe blieb, so war dieses nur entweder mit dem Hüftgelenk oder mit den Zehen der Fall; dasselbe bei den anderseitigen Bewegungen nur mit dem Hüftgelenk. Beschränkte sich die gleichzeitige Bewegung auf nur ein Gelenk, so geschah dieses entweder in der Hüfte, oder im Knie, oder in den Zehen.

Die Bewegungen, welche in den einzelnen Gelenken der hinteren Extremität vorkommen, ordnen sich nach den Hautstellen von denen sie ausgelöst werden, folgendermaassen :

Hüftgelenk.

Primäre gleichseitige maximale Beugung des Hüftgelenks wurde hervorgerufen von den Stellen, welche in Taf. III Fig. 4 gefärbt sind.

Primäre gleichseitige Streckung wurde von den in Taf. III Fig. 2 gefärbten Stellen aus erzeugt. Die Vergleichung der beiden Figuren lässt erkennen, dass die Stellen, welche Streckung und Beugung verursachen, mit Ausnahme der zweiten und dritten Zehenspitze, durchweg verschieden sind.

Diejenigen Beugungen des Hüftgelenks, bei welchen der Oberschenkel einen grösseren Winkel als 90° mit der Bauchwand bildete, verlangen eine besondere Betrachtung, weil sie wahrscheinlich durch das Zusammentreffen verschiedener Umstände bedingt sind. Offenbar können sie entweder dadurch entstehen, dass nur die Beugemuskeln der Hüfte und zwar nur theilweise oder nur in schwachem Grade erregt sind, oder sie können bedingt sein durch ein gleichzeitiges Zusammenwirken der Streck- und Beugemuskeln.

Das Letztere, Entstehen der minimalen Beugung durch gleichzeitige Contraction von Beuge- und Streckmuskeln, fand sehr wahrscheinlich in den Bewegungen Statt, die von den in Taf. III Fig. 3 grünen Stellen aus hervorgerufen werden. Der Grund, warum ich zu dieser Annahme greife, liegt theils darin, weil in diesen Fällen der Hautreiz meistens stark genug wirkte um auch im jenseitigen Gliede Bewegungen zu erzeugen und andrentheils, weil die angemarkten Stellen zu denen gehören, von welchen auch die primäre Streckung des Hüftgelenks herkam.

Die minimale Beugung der Hüfte in Folge einer schwachen Wirkung der Beugemuskeln nehme ich dann an, wenn diese (wie von den in Taf. III Fig. 4 gefärbten) von den Stellen aus ausgelöst wurden, von welchen andere Male eine maximale Beugung erzielt wurde und wenn zugleich die schwache Beugung aller anderen Gelenke auf eine geringe Wirksamkeit des Hautreizes hindeutete.

Ausserdem aber habe ich noch von fast allen Orten der untersuchten Hautfläche des Beines und der Umgebung des Afters Beugungen mittleren Grades eintreten sehen, von denen ich es zweifelhaft lassen muss, zu welcher der beiden oben aufgestellten Kategorieen sie gehören.

Auswärtsdrehungen der Hüfte fanden sich durchgängig nur von solchen Stellen aus bewirkt, welche auch eine Streckung erzeugen.

Beim Uebergang der Reflexe auf die andre Seite trat entweder nur eine Streckung oder eine minimale Beugung des Hüftgelenks auf; niemals gewährte ich eine primäre maximale, oder selbst einen mittleren Grad von Beugung des jenseitigen Hüftgelenks.

Kniegelenk.

Ich habe schon erwähnt, dass niemals eine primäre gleichseitige Streckung des Kniegelenks durch Reizung der hier in Betracht kommenden Hautstellen eingeleitet wurde; dagegen kann von allen diesen Stellen aus eine derartige Beugung hervorgerufen werden. In den anderseitigen Bewegungen sah ich sowohl primäre Streckung als Beugung des Knie's auftreten.

Fussgelenk.

Auch das Fussgelenk konnte von allen Orten her in primäre gleichseitige Beugung gerathen; eine gleichseitige Streckung desselben sah ich nur von der ersten Zehe und der Umgebung des Afters aus eintreten. Anderseitig verhielt es sich wie das Kniegelenk.

Mittelfuss.

Gleichseitige primäre Beugung desselben geschah vorzugsweise von denselben Stellen aus, welche im weitesten Wortsinn auch die Beugung der Hüfte veranlassen können (Taf. III Fig. 5). Die primäre gleichseitige Streckung kam dagegen, wenn auch nicht ausschliesslich, aber doch vorzugsweise von dort her zum Vorschein, von wo auch die primäre Streckung der Hüfte eingeleitet wurde (Taf. III Fig. 6).

Primäre Beugung mit secundärer Streckung (Taf. III Fig. 7) ereignete sich von viel mehr Orten aus, als primäre Streckung und secundäre Beugung (Taf. III Fig. 8). Anderseitig fand sich sowohl Streckung als Beugung vor.

Zehengelenke.

Primäre gleichseitige Beugung (Taf. III Fig. 9) und Streckung (Taf. III Fig. 10) derselben geschahen von ungefähr denselben Stel-

len aus; die Letztere erstreckt sich aber ausserdem über die ganze Gegend, von welcher aus die primäre Streckung des Hüftgelenks erfolgte. — Diejenigen Hautstellen, von welchen aus auf die primär eingeleitete Beugung eine Streckung der Zehen erfolgte, fielen wesentlich zusammen mit denjenigen, von welchen aus die primäre Hüftgelenksbeugung erzeugt ward und nicht mit denjenigen, in welchen die Hüftgelenksstreckung vorwaltete. Dasselbe war der Fall mit der primären Streckung, wenn diese mit Beugung aller übrigen Gelenke zusammenfiel (Taf. III Fig. 44).

Adduction der Zehen konnte ich nur von der Zehenhaut selbst und dem angränzenden Theil der Fusssohle aus hervorrufen.

Trat primäre Streckung von Mittelfuss und Zehen zugleich mit Beugung des Hüftgelenks auf, so war diese letztere fast nie maximal.

Andersseitige Reflexbewegungen.

Taf. III Fig. 42 giebt die Orte an, von welchen aus andersseitige Reflexe erzeugt werden. Die örtliche Ausdehnung derselben ist also sehr beschränkt; bei einer andren Lagerung des Thieres und bei anderen Reizungsverfahren kann man bekanntlich bei genügender Reizbarkeit an den meisten Hautstellen andersseitige Reflexe veranlassen. Die hier angemarkten Stellen sind dieselben, welche vorwaltend die primäre gleichseitige Streckung der Hüfte bedingen. Die beobachteten andersseitigen Reflexe trugen in der Regel den tetanischen Charakter, durch welchen sich auch die hierzu gehörigen gleichseitigen Reflexe auszeichnen.

An diese Zusammenstellung knüpfen sich noch einige Betrachtungen:

Die Hautstellen, von welchen die maximale Beugung des Oberschenkels erzeugt wird, sind vorzugsweise versorgt vom 7. sensiblen Nerven, dessen motorische Wurzel (bei genügender Stärke) fast nur der Beugung der Hüfte vorsteht. In dem vorliegenden Falle findet sich also eine innige reflectorische Beziehung zwischen den beiden zu einem Nerven gehörigen Wurzeln ausgesprochen und wir werden später noch sehen, dass dieses auch für die Rückenmarkstheile gilt, welche dem 7. Nerven zunächst liegen. Dass eine solche Art von Uebergang aber keine allgemein gültige ist, erkennt man u. a. sogleich daraus, dass

wenn der durch die Reizung des 7. Nerven ausgelöste Reflex auf die andere Seite übertritt, dort nicht abermals Beugungen sondern Streckungen des Oberschenkels hervorgerufen werden.

Von den Zehen aus konnten, wie erwähnt, die mannigfachsten Bewegungen eingeleitet werden; also müssen ihre sensible Nerven mit den motorischen Centren vieler Muskelgruppen in Verbindung stehen. Dieses erklärt sich vielleicht aus der Verbreitung der 7., 8. und 9. sensiblen Wurzeln im Bereiche der Zehen. Die erwähnte für die Zehenhaut charakteristische Bewegung, namentlich die nach der Streckseite hin concave Krümmung und die Einwärtsdrehung des Fusses, steht, wie die unter III zu besprechende Versuchsreihe ergab, unter der Herrschaft des 8. Nerven.

Die Thatsache, dass von einer bestimmten Hautstelle aus zwei verschiedene Reihen von Bewegungen zu verschiedenen Zeiten ausgelöst werden, ohne dass in den äusseren Bedingungen ein Grund für das Auftreten bald der einen und bald der anderen gefunden werden kann, deutet darauf hin, dass in dem Rückenmarke selbst veränderliche Bedingungen bestehen, durch welche in jedem einzelnen Fall die Wirkung des Reizes modificirt wird. Diese Variablen können nur physicalischer Natur sein. Denn aus dem Auftreten der beiden Bewegungen nach Erregung desselben Hautnerven ist unzweifelhaft der Schluss zu ziehen, dass der bestimmte Hautort innerhalb des Rückenmarks mit den beiden verschiedenen Muskelgruppen in anatomischer Verbindung steht. Es bleibt demnach nur die Möglichkeit übrig, dass innerhalb des Markes selbst entweder die Reizbarkeit der motorischen Centralwerkzeuge oder der Widerstand der Leitungsbahnen von den sensiblen zu den motorischen Theilen verändert sei.

Wenn auch nicht in allen, so kann doch in vielen Fällen gezeigt werden, dass die Ursache für das Ausbleiben irgend einer bestimmten Reflexbewegung nicht die sein kann, dass die Erregung in den betreffenden Centralmotoren unbeantwortet bleibt. Denn es gelingt sehr oft die Bewegung, welche nach Reizung der ersteren Stelle ausgeblieben und durch eine andere ersetzt war, von einem andren Hautort her auszulösen.

Demnach scheinen für die Thatsache, warum von den verschiedenen von ein und derselben Hautstelle zu erzielenden Bewegungen bald nur die eine und bald nur die andere

eintritt, die Erklärungen übrig zu bleiben, dass entweder eine beschränkte Hautstelle von verschiedenen Seiten des Rückenmarks her mit Nerven versorgt wird, oder dass die mit gleichem Ursprung begabten Nerven der gereizten Stelle nach ihrem Eintritt in's Mark sich in Leitungsbahnen spalten, welche zu verschiedenen motorischen Centren laufen. Durch eine beliebige Disposition über die Widerstände in den mehrfachen Hautnerven oder in den mehrfachen Rückenmarksbahnen desselben Hautnerven könnten begreiflicher Weise alle diejenigen Erfolge, welche erfahrungsgemäss bestehen, erklärt werden. Die Entscheidung für eine oder die andere der zuletzt genannten Alternativen kann nur durch weitere Versuche erfolgen. Denn es ist in der That bekannt, dass einerseits die meisten Parteen der Haut des Hinterbeins von verschiedenen Nervenwurzeln her versorgt werden und andererseits, dass die Nervenfasern der hinteren Wurzeln, welche in Ganglienkörper übergehen, mit Hülfe der letzteren in zahlreiche Aeste zersplittert werden.

Die ungleiche Dauer und Stärke der Contraction, die wir in den gleichzeitig zu einer complicirten Bewegung zusammen tretenden Muskeln der verschiedenen Gelenke gewahren, zeigt, dass die motorischen Centren für die einzelnen Muskeln und Muskelgruppen ganz unabhängig von einander arbeiten. Demgemäss könnte man annehmen, dass sie sich auch in anatomischer Unabhängigkeit von einander befinden. Die Verbreitung der reflectorischen Erregung im Marke, wie nach Strychninvergiftung u. s. w. ist aber schwer mit dieser Annahme in Einklang zu bringen. Es kommt mir daher wahrscheinlicher vor, dass die Möglichkeit der gegenseitig unabhängigen Arbeit in den motorischen Centren durch eine geeignete Regulirung der Widerstände bedingt sei, die in den Verbindungsbahnen zwischen den verschiedenen Centren vorhanden sind.

II. Die Reflexbewegungen bei Nicht-Ausführbarkeit der intendirten Gelenkstellungen.

Für die Beurtheilung der Vorgänge in den reflectorischen Centren und nicht minder für die Methodik der Untersuchung ist es eine Frage ersten Ranges, ob die Oertlichkeit des ausgelösten Reflexes auch bestimmt werde durch die Ausführbarkeit

in jedem derselben einen kleinen Haken fest, an welchen ein fester Faden gebunden war, der mittelst je zwei Rollen zu je einem Schreibhebel führte. Die Federn dieser Letzteren lehnten gegen eine mit herusstem Papier überzogene rotirende Walze. Nachdem dies geschehen war, reizte ich auf die im ersten Abschnitt beschriebene Weise verschiedene Hautstellen mit Eisessig. Hier stellte sich dann neben Manchem andern, was ich einer weitem Mittheilung vorbehalte, die Thatsache heraus, dass die für die Bewegung der Knochen unwirksam gemachten Muskeln sich ganz in derselben Weise zusammenzogen, als ob sie noch in ihren normalen Verbindungen geblieben wären.

Aus diesen beiden Versuchsreihen geht, wie ich glaube, unzweifelhaft hervor, dass dem Froschrückenmarke keineswegs die Wahl über die Muskeln freisteht, welche zum Reflexe verwendet werden sollen und noch weniger, dass es zu einem andren Typus der Bewegungen greifen kann, wenn ihm die Möglichkeit genommen ist, die durch den normalen Reflex hervorgerufene Gliederstellung in der That auszuführen. Daraus, dass zuweilen nach der Verstümmelung einer Gliedmaasse die Reizung derselben Hautstelle eine andere Bewegung bedingt, als vorher eingetreten war, folgt um so weniger etwas für das Vermögen einer freien Wahl als dieselbe Erscheinung oft genug auch bei zwei auf einander folgenden Reizungen eines unverstümmelten Gliedes eintritt.

III. Reflectorische Leistungsfähigkeit der einzelnen motorischen Wurzeln und Fasern.

Wiederholt ist die Frage aufgeworfen worden, ob sich alle motorischen Nervenwurzeln an der Reflexbewegung betheiligen; noch neulich ist dieses von *Paschutin* geschehen und dahin beantwortet, dass nur zwei der vier motorischen Wurzeln für die hintere Extremität im Stande seien Reflexe auszulösen.

Ein Plan für die zur Beantwortung der vorliegenden Frage anzustellende Versuchsreihe bietet sich leicht dar; denn er würde dahin lauten, dass man alle übrigen Wurzeln wegschneite und nur die eine stehen liesse, deren reflectorische Leistungsfähigkeit man prüfen wollte. Indem man aber zur Ausführung desselben geht, stellen sich sogleich Schwierigkeiten ein und zwar

vorzugsweise dadurch, dass der Ursprung der motorischen Wurzeln in mehrfacher Beziehung ein sehr unregelmässiger ist. So entspringen sie selten auf ganz derselben Höhe wie die entsprechenden sensiblen; dann sind die gleichnamigen motorischen Wurzeln oft von ungleichem Durchmesser, so dass die eine um so viel an Fasern gewonnen zu haben scheint, als die andre daran eingebüsst hat. Zu den grössten Verwirrungen für unsern Zweck aber giebt das häufige Vorkommen Veranlassung, dass ein und dieselbe Wurzel in 2, 3 und selbst 4 getrennten Bündeln entspringt, in welcher Beziehung, ebenso wie auch in der vorher erwähnten, auf den beiden Seiten manchmal noch ansehnliche Unterschiede wahrgenommen werden. Demgemäss kann man öfter erst bei der Obduction, bei welcher man die motorischen Wurzeln bis zu ihrer Verbindung mit den sensiblen verfolgt, entscheiden, welche derselben bei den Versuchen durchschnitten wurden. Aber selbst bei der Zergliederung bleibt es manchmal noch zweifelhaft, welche der Nervenwurzeln erhalten blieb. Aus allen diesem geht hervor, dass die Fragestellung, wie sie bisher geschehen ist, an einer Unbestimmtheit leidet; denn der Begriff motorische Wurzel umfasst eine variable Grösse, was namentlich in den Fällen, in welchen positive Resultate gewonnen werden, sehr in Betracht zu ziehen ist, weil solche Resultate aus einer Mischung von reflectorisch leistungsfähigen und reflectorisch nicht leistungsfähigen Bündeln hergeleitet werden könnte. Man hat sich demnach die Frage so zu stellen: giebt es unter der Masse der vom Lendenmarke entspringenden motorischen Fasern solche, welche keine reflectorische Leistungsfähigkeit besitzen und wenn, in welchem Verhältnisse vertheilen sie sich durchschnittlich auf jeden einzelnen der 4 Nerven.

Nachdem ich an 26 Fröschen Versuche nach dem oben beschriebenen Plan angestellt hatte, bei welchen die 7., 8. und 9. Nerven sich als reflectorisch wirksam zeigten, schlug ich folgenden Weg ein um die Frage in der eben dargestellten Form zu lösen und dabei die vorher erwähnten Schwierigkeiten so viel als möglich zu umgehen. Beim enthirnten Frosche wurden von der Bauchhöhle aus 3 der 4 für die hintere Extremität bestimmten Nerven an einer Seite durchschnitten und nun der erhaltene Nerv auf seine reflectorische Wirkung geprüft. Nach der Ausführung des Reflexversuches wurde der Nerv electricch

gereizt, einmal beim intacten Zustande der betreffenden Extremität und andre Male nach Durchschneidung verschiedener Muskeln. Diese Durchschneidungen mussten deshalb ausgeführt werden, weil man sonst nur die Resultate der Contraction aller vom Nerven versorgten Muskeln bekommt. Aus der Vergleichung der auf reflectorischem Wege und der durch directe electrische Reizung erhaltenen Bewegungen musste sich die Antwort auf die erwähnte Frage ergeben.

Bei diesem Verfahren wird sich von vornherein ein Nachtheil auf Seiten der reflectorischen Erregung erwarten lassen; denn, da durch die Durchschneidung von 3 Nerven auch der grössere Theil der Haut unempfindlich gemacht wird, so können nur noch solche Reflexe gewonnen werden, welche von den empfindlich gebliebenen Hautstellen ausgelöst werden. Dieser Nachtheil wird jedoch auf mehrfache Weise verringert. Zunächst können auch von dem Bein der entgegengesetzten Seite aus, das vollkommen empfindlich geblieben, Reflexe in den Muskeln angeregt werden, welche ihre Innervation durch den unverletzten Nerven empfangen; ferner aber ist auch, wie im topographischen Abschnitt erwähnt wurde, der Muskelbezirk, den selbst beschränkte Hautstellen reflectorisch beherrschen, in der Regel ein ausgebreiteter. Diesen Umständen mag es zu verdanken sein, dass ich trotz des Ausfalls der vielen sensiblen Nerven zu einem deutlichen Resultat gelangt bin.

Diese an 24 Fröschen gewonnenen Resultate sind in folgendem Verzeichnisse dargelegt. Der die reflectorischen Bewegungen betreffende Theil enthält sowohl die anderseitigen als die gleichseitigen Reflexe; die römischen Ziffern bezeichnen den jedesmal untersuchten Nerven:

VII (4 Versuche)

| Reflectorisch | Electrisch |
|--|---|
| 4 Mal nur Contraction der Bauchmuskeln, in den übrigen Fällen eine verschiedene Beugung und constant eine starke Einwärtsdrehung und Adduction im Hüftgelenke. | Genau dasselbe wie durch die reflectorische Erregung. |

VIII (8 Versuche)

| Hüftgelenk. | | Kniegelenk. | | Fussgelenk. | |
|---------------------|---------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Reflectorisch | Electrisch | Reflectorisch | Electrisch | Reflectorisch | Electrisch |
| 7 Mal Beugung | Ganz dasselbe | 8 Mal Beugung | 8 Mal Beugung | 8 Mal Beugung | 8 Mal Beugung |
| 8 - Streckung | wie unter | 2 - Streckung | 8 - Streckung | 4 - Streckung | 8 - Streckung |
| 3 - Einwärtsdrehung | Reflectorisch | 4 - Auswärtsdrehung | 4 - Auswärtsdrehung | 8 - Einwärtsdrehung | 8 - Einwärtsdrehung |
| 2 - Auswärtsdrehung | | | | | |

Mittelfuss.

Zehen.

| Reflectorisch | Electrisch | Reflectorisch | Electrisch |
|---------------|---------------|---------------|--|
| 8 Mal Beugung | 8 Mal Beugung | 4 Mal Beugung | 4 Mal Beugung |
| 5 - Streckung | 8 - Streckung | 7 - Streckung | 8 - Streckung |
| | | | ausser der des letzten Zehengliedes, das jedesmal nur gebeugt wurde. |
| | | | 4 Mal Abduction |

IX (9 Versuche)

| Hüftgelenk. | | Kniegelenk. | | Fussgelenk. | |
|--|---|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Reflectorisch | Electrisch | Reflectorisch | Electrisch | Reflectorisch | Electrisch |
| 9 Mal Streckung 2 - eine spurweise Beugung | 9 Mal Streckung 2 - eine spurw. Beugung | 7 Mal geringe Beu- gung | 7 Mal geringe Beu- gung | 3 Mal geringe Beu- gung | 3 Mal geringe Beu- gung |
| 8 - Auswärts- drehung | 9 - Auswärts- drehung | 6 - Streckung | 9 - Streckung | 6 - Streckung | 9 - Streckung |
| 8 - Abduction | 9 - Abduction | | | | |

Mittelfussgelenk.

Zehen.

| Reflectorisch | Electrisch | Reflectorisch | Electrisch |
|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| 8 Mal Beugung 2 - Streckung | 8 Mal Beugung 9 - Streckung | 6 Mal Beugung 9 - Streckung | 8 Mal Beugung 9 - Abduction |

X (3 Versuche)

| Reflectorisch | Electrisch |
|---|---|
| 3 Mal Zuckungen in der Nähe des Afters | Ganz dasselbe wie unter Reflectorisch. |
| 4 - Beugung u. Streck- ung der Zehen | |

Aus diesen Resultaten geht unzweifelhaft hervor, dass kein Nerv oder Muskel dem Einflusse einer reflectorischen Erregung entzogen ist. Dass die Thatsache, welche sich bei VIII und IX zeigte, wonach nicht in jedem Versuche alle die Muskeln auf reflectorischem Wege in Contraction versetzt wurden, mit welchen dieses durch die directe Reizung des Nerven erzielt werden konnte, dieser Folgerung keineswegs widerspricht, bedarf nach Allem früher Erwähnten wohl keiner näheren Erörterung.

In Betreff der Stärke der auf beiden Wegen erhaltenen Muskelcontraction ist hervorzuheben, dass in den meisten Fällen die reflectorische Beugung jedes Gelenkes und die gleiche Streckung des Hüftgelenks und der Zehen einzeln oder mehrmalen dasselbe Maximum erreichte, als durch die electriche Reizung herbeigeführt werden konnte. Ein gleiches konnte ich für die Streckung des Knie's, Fusses und Mittelfusses nicht constatiren. Dass aber eine Streckung dieser Gelenke in grösster Stärke auch auf reflectorischem Wege erreicht werden kann, zeigten uns die Reflexe nach der Strychninvergiftung.

Da nun die Reflexerregung in jedem Muskel das Maximum seiner für die Grösse der Gelenkbewegung verwertbaren Contraction auszulösen im Stande ist, so ist es schwerlich denkbar, dass es ausser der reflectorisch erregbaren noch eine andere Gattung von motorischen Fasern gäbe. Mit anderen Worten: man ist dadurch zu der Annahme gezwungen, dass jede vom Lendenmarke her stammende motorische Faser reflectorische Leistungsfähigkeit besitzt.

In wiefern jeder einzelne Nerv bei den verschiedenen Gelenkstellungen betheiligt ist, darüber gewährt das vorstehende Verzeichniss einen genügenden Ueberblick. Dass ihm kein statistischer Werth beizulegen ist, versteht sich wohl von selbst.

Verfolgt man das Auftreten und Verschwinden der einzelnen Bewegungen mit Rücksicht auf das Verhältniss, in welchem die Nervenursprünge vom Anfange des Lendenmarks nach dem Schwanzende desselben zu vorrücken, so findet man, dass zuerst die Beugung der Hüfte auftritt und auch am ersten wieder verschwindet, darauf verschwindet grösstentheils die Beugung des Knie's und am letzten die Bewegungen der Zehen, einzelne Muskeln in der Nähe des Afters ausgenommen.

Ich mache hier darauf aufmerksam, dass in dem Verzeich-

sich vom Ursprunge des 6. Nerven bis zum Schwanzende des Markes erstrecken, reflectorisch wirksam sind und ob einzelne Theile des genannten Stücks besondern Reflexbewegungen vorstehen. Diese Aufgabe erschien lösbar und zwar einfach dadurch, dass ich der Reihe nach vom 6. Nerven abwärts das blossgelegte Mark mit einer scharfen Scheere durchschnitt. Die Genauigkeit der Zergliederung, welche durch dieses Verfahren erreichbar ist, prägt sich am besten dadurch aus, dass zwei Querschnitte durch das Mark, die um $\frac{1}{4}$ Millimtr. unterschieden waren, an bestimmten Orten sehr deutliche Unterschiede in den noch zurückbleibenden Reflexen gewahren liessen. Diese Erscheinung sagt freilich nicht aus, dass $\frac{1}{4}$ Millimtr. unterhalb des Schnittes das Rückenmark noch vollkommen gesund gewesen sei, aber es beweist zum Mindesten, dass die Zerstörung des Markes in einem gleichmässigen Abstand vor dem Schnitte herlief.

Um die Versuche, welche an verschiedenen Fröschen angestellt waren, mit einander vergleichbar zu machen, ging ich anfänglich von dem Gedanken aus, das Rückenmarksstück, welches zwischen zwei sensiblen Nervenwurzeln liegt, in 4 Theile zu theilen, sodass $6\frac{1}{4}$, $6\frac{1}{2}$, u. s. w. einen Schnitt im ersten, zweiten, u. s. w. Viertel zwischen der 6. und 7. Wurzel bezeichnet. Diese Eintheilung gewährt jedoch, wegen des unregelmässigen Ursprungs auch der sensiblen Wurzeln, keineswegs eine völlige Vergleichbarkeit.

Kaum wird es der Bemerkung bedürfen, dass ich nicht gesonnen bin, die Erfolge meiner Durchschneidungen etwa allein auf eine Verletzung der reflectorischen Centren zu beziehen. Der einzige Erfolg, welchen man nach der Durchschneidung des Markes beobachten kann, das Ausbleiben der Reflexbewegungen, kann ebensowohl bezogen werden auf die Zerstörung der Nervenbahn zu den Centren, als auch auf die der Letzteren selbst. Da ausserdem die reflectorischen Centren eine räumliche Ausdehnung besitzen, so wäre es möglich, dass eine theilweise Zerstörung eines derselben eingetreten wäre, ohne dass ein vollkommenes Erlöschen ihrer Function zu Stande gekommen sei. Demnach erscheint es nicht einmal gerechtfertigt, aus dem unvollkommenen Fortbestehen einer Bewegung schliessen zu wollen, dass das betreffende Centrum unberührt gelassen sei.

Die erste Reihe meiner Versuche werde ich, weil ich sie

weder für vergleichbar noch für gegliedert genug ansehe, nicht im Einzelnen mittheilen. Nur einige Ergebnisse, welche mir sehr augenfällig entgegentraten, will ich hervorheben.

Nach einer Anzahl von Durchschneidungen, die ich für vollkommen gelungen halte, waren alle Reflexbewegungen, die man überhaupt erzielen kann, noch unverändert, nachdem ich den Schnitt auf der Höhe von 6 oder $6\frac{1}{4}$ geführt habe. War dagegen der Schnitt auf $7\frac{1}{8}$, $7\frac{1}{4}$ oder $7\frac{1}{2}$ angelangt, so hatten alle Reflexe ein Ende. Dieses Resultat habe ich übereinstimmend in 30 Versuchen bestätigt gefunden. Aus dieser Erfahrung geht unzweifelhaft hervor, dass in dem Zwischenraum des 8. und 9. Nerven nicht alle die Bedingungen vereinigt sind, welche das Zustandekommen der Reflexe ermöglichen. Um mich zu vergewissern, dass der Grund des Misserfolges nicht in der Methode der Schnittführung gesucht werden könne, habe ich auch vom Schwanzende nach aufwärts die Durchschneidung ausgeführt und dabei beobachtet, dass die dem 7. Nerven angehörigen Reflexe noch unverändert forbestehen, wenn ich das Stück, welches zwischen $6\frac{1}{4}$ und $7\frac{1}{2}$ liegt, unberührt gelassen. Einige Male sah ich noch Reflexe erfolgen, wenn ich das Rückenmark soweit zerstört hatte, dass nur noch der Theil übrig blieb, welcher die Eintrittsstelle des 7. Nerven unmittelbar umgiebt.

Mit Rücksicht auf die Beziehungen, welche zwischen dem Rückenmarksschnitt und den einzelnen Gelenkbewegungen bestehen, lassen die Versuche nur den Schluss zu, dass die Beuge-reflexe des Hüftgelenks am ersten aufhören, wenn man mit der Durchschneidung vom Kopf- gegen das Schwanzende vorrückt.

Die örtliche Beziehung zwischen der Höhe des Rückenmarksschnittes und dem Ausfall der Gelenkbewegungen habe ich noch in 11 Thieren genauer beobachtet, welche ich hier namentlich anführen werde, trotzdem dass meiner Methode nur dann eine Beweiskraft zuzuschreiben ist, wenn sie sich über sehr viele Fälle erstreckt hätte. Dieses wäre, wie ersichtlich, darum nothwendig gewesen, weil ein negativer Erfolg, das Ausbleiben einer Zuckung, gesucht werden soll, ein Ereigniss, das begreiflicher Weise eben so gut von der verminderten Reizbarkeit der peripherischen Theile, als auch von der der centralen abhängen kann.

Die Beugungen des Hüftgelenks fielen aus bei

6 — 1 Mal

$6\frac{1}{2}$ — 2 Mal

$6\frac{3}{4}$ — 2 Mal

$6\frac{7}{8}$ — 4 Mal

7 — 1 Mal

Die Streckung des Hüftgelenks war verschwunden bei

$6\frac{1}{2}$ — 1 Mal

$6\frac{7}{8}$ — 3 Mal?

7 — 2 Mal

$7\frac{1}{8}$ — 1 Mal

$7\frac{1}{4}$ — 2 Mal

Die Beugungen des Knie's hörten auf bei

6 — 1 Mal

$6\frac{1}{2}$ — 1 Mal

$6\frac{7}{8}$ — 1 Mal

$6\frac{7}{8}$ — 3 Mal

7 — 2 Mal

$7\frac{1}{8}$ — 1 Mal

Die Streckung des Knie's blieb aus bei

6 — 1 Mal

$6\frac{1}{4}$ — 2 Mal

$6\frac{1}{2}$ — 5 Mal

Ordnet man die ausgefallenen Bewegungen der Reihe nach, so verschwindet

1) Streckung des Kniegelenks; 6 Mal war sie verschwunden bevor noch eine andre Bewegung vermisst wurde; 5 Mal fielen gleichzeitig noch andre Bewegungen aus und zwar 3 Mal Beugungen der Hüfte und 3 Mal Streckung des Fusses. Bei der Kniestreckung ist aber in Betracht zu ziehen, dass, wie früher schon erwähnt, unsre Hautfläche zu ihrer Auslösung überhaupt wenig geeignet ist.

2) Darauf gleichzeitig Beugungen der Hüfte und Streckung des Fusses, 2 Mal die Beugung der Hüfte früher und 2 Mal die Streckung des Fusses. (Auch die Streckung des Fusses gehört unter die schwer zu provocirenden Bewegungen.)

3) Streckung des Mittelfusses.

4) Streckung der Hüfte und Beugung des Knie's; von diesen verschwindet bald die eine, bald die andre früher. Ist jedoch die Streckung der Hüfte verschwunden, so ist die Beu-

gung des Knie's immer noch sehr schwach, was vielleicht damit zusammenhängt, dass die mm. semimembranosus und recti interni, welche zugleich Strecker des Hüft- und Beuger des Kniegelenks sind, unwirksam gemacht sind.

VI. Empfindung für mechanische und chemische Reize.

Unter die äusseren Bedingungen, deren Einfluss auf die reflectorischen Vorgänge zu bestimmen ist, gehört selbstverständlich auch die Art des angewandten Reizes. Ich halte es deshalb für geeignet, hier einige meiner Erfahrungen über das verschiedene Verhalten in dieser Hinsicht von chemischen und mechanischen Reizen mitzutheilen.

1) In den weitaus meisten Fällen ist die Haut der hinteren Froschextremität noch lebhaft empfindlich gegen chemische Reize, nachdem jede mechanische Reizung schon längst ihre Wirksamkeit eingebüsst hat. Natürlich darf man dieses Verhältniss nur prüfen, indem man das Thier so viel wie möglich sich selbst überlässt und nicht durch anhaltende oder schnell wiederholte Reizung der einen oder andren Art störend eingreift.

2) Kneift man, bei einem mittleren Grad von Reizbarkeit des Thieres, irgend eine Hautstelle anhaltend mit solcher Stärke, dass weitere Steigerung des Reizes keine Erhöhung der Intensität und grössere Ausbreitung der Bewegungen erzeugt, und reizt nun ein andermal dieselbe Stelle (wenn man durch die vorhergehende mechanische Reizung nicht zerstörend auf sie gewirkt hat) mit einer 20procentigen Essigsäure, so sind im letzteren Fall die Bewegungen viel energischer, ausgebreiteter und mehr andauernd als im ersteren. Die nach einer solchen chemischen Reizung eintretende Erschöpfung währt länger als die nach der mechanischen.

3) Kneift oder quetscht man eine Hautstelle eines sehr reizbaren Thieres mit solcher Stärke und so lange, bis diese Stelle auch später gegen weitere mechanische Reize unempfindlich bleibt und betupft man nun diese Stelle innerhalb derselben räumlichen Ausdehnung alsbald mit sehr verdünnter Essigsäure, so bekommt man meistens noch Reflexbewegungen. — Hat man dagegen starke chemische Reizmittel, z. B. 25procentige Essigsäure angewendet, dann kann man durch mechanische Reizung von derselben Stelle aus weiter keine Reflexe hervorbringen,

als wenn man mit der Haut auch tieferliegende Gebilde, also subcutane Nerven oder mehr central gelegene Abschnitte der zu der Haut gehenden Fasern trifft. — Aehnliche Resultate bekommt man, wenn beide Reizungsarten abwechselnd in minimal wirksamer Stärke applicirt werden; die Stärke des jedesmal zuletzt applicirten Reizungsmittels wird hierbei durch Vergleichung an andren Hautstellen ermittelt.

Aus 1) und 2) erfolgt, dass die Steigerung der reflectorischen Erregung durch Reizung mit chemischen Mitteln viel weiter fortgesetzt werden kann, als durch mechanische Reizung. Dieses kann nur dadurch bedingt sein, dass die zerstörende Wirkung (durch Zerdrücken, u. s. w.) auf die getroffenen Theile auf mechanischem Wege weit eher herbeigeführt wird als bei Anwendung chemischer Mittel.

Die unter 3) erwähnten Thatsachen ergeben, dass, in welcher Stärke ein mechanischer Reiz auch angewendet sei, er die gereizte Stelle weit ungleichmässiger trifft als ein chemischer Reiz, da vom ersteren nicht alle Punkte der getroffenen Stelle dauernd oder vorübergehend unempfindlich gemacht werden.

Die Prüfung der (mit dem in der II. Nummer beschriebenen Apparat) erhaltenen Contractionscurven der einzelnen Muskeln ergab, dass chemische Reizmittel fast ohne Ausnahme tetanische Contraktionen erzeugten, während durch mechanische Reizung durchgehends wiederholte Zuckungen, seltner ein kürzrer Tetanus herbeigeführt wird.

VII. Wiederholung derselben Bewegung bei anhaltender Reizung.

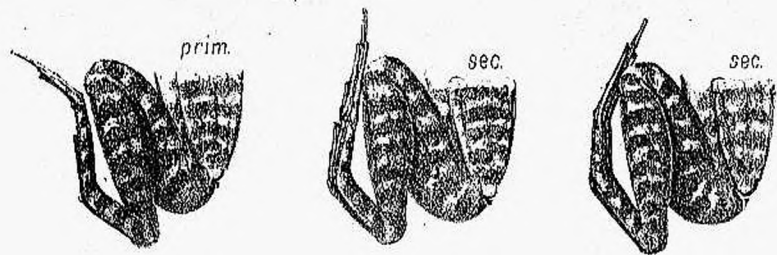
Vorhin ist schon angedeutet worden, dass bei anhaltender Reizung, und einem genügenden Grad von Erregbarkeit, dieselben Reihenfolgen von Bewegungen sich wiederholen. Hauptsächlich ist dies der Fall bei chemischer Reizung, die ausserdem der Natur der Sache nach nie momentan angewendet werden kann. Zwischen dem ersten und zweiten Erscheinen derselben Muskelbewegung, welche sich an zwei aufeinanderfolgenden Gliederstellungen theiligt, liegt stets eine deutlich wahrnehmbare Pause, welche um so kürzer währt, je grösser die Reizbarkeit ist. Dieses abwechselnd Verschwinden und Erscheinen einer Bewegung zeigt an, dass der Reiz, obwohl er continuirlich besteht, dennoch nur periodisch seine auslö-

sende Wirkung äussert. Als erklärende Momente hierfür könnte man anführen: 1) dass nach jedesmaliger Arbeitsleistung in den betreffenden Nervenbahnen eine Ermüdung eingetreten sei; die Pause würde dann die Erholungszeit darstellen; oder 2) dass die Erscheinung daher rühre, dass die durch den Reiz frei gemachten Kräfte sich jedesmal bis zu einer gewissen Grösse summiren müssen, um die vorhandenen Leitungswiderstände überwinden zu können. Für die letztere Erklärungsweise spricht schon an sich die Thatsache, dass die Bewegungen sich um so schneller wiederholen, je grösser die Reizbarkeit ist, d. h. je kleiner die Widerstände sind. Ich glaube, dass folgender Versuch einen noch bessern Beleg dafür giebt.

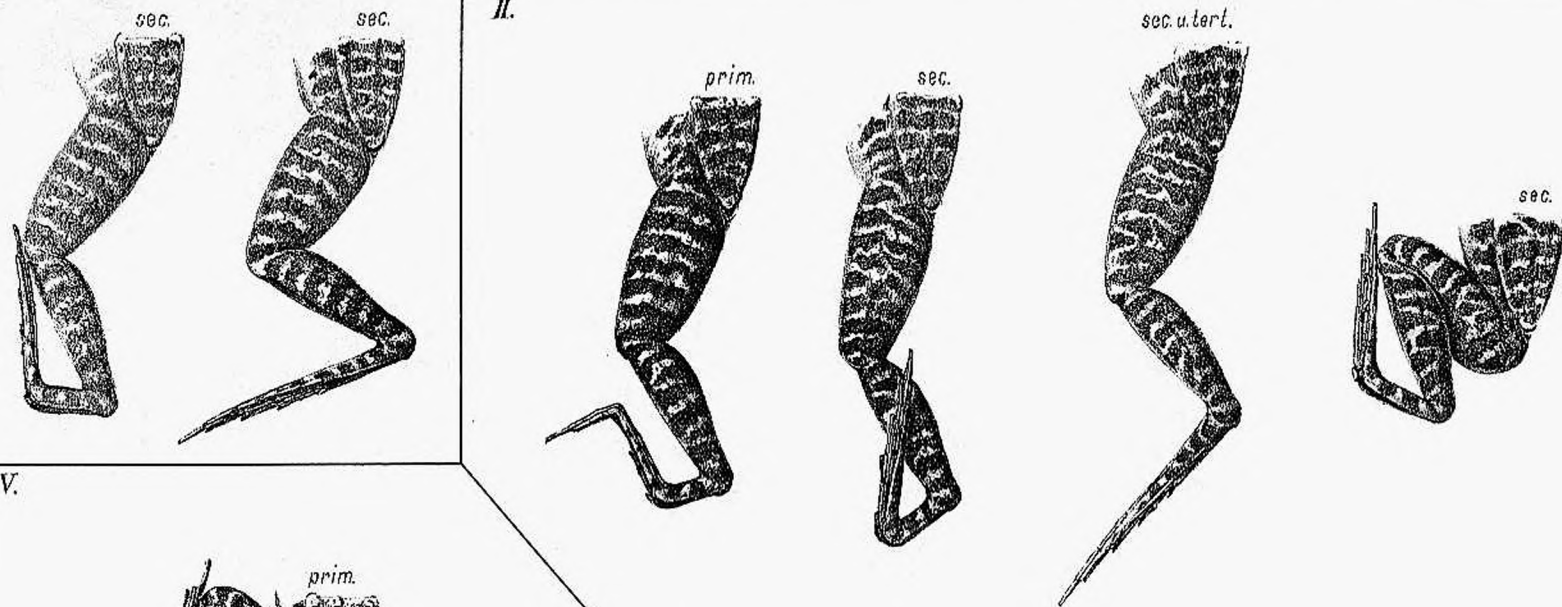
Bei einem auf die vorhin erwähnte Weise enthirnten und gegen Blutverlust geschützten Frosche beobachte man nach einiger Zeit die Länge der zwischen dem Auftreten derselben Bewegung liegenden Pause; darauf lasse man das Thier durch Exstirpation des Herzens verbluten. Hiernach tritt jedesmal eine Erhöhung der Reizbarkeit und damit zugleich eine beträchtliche Abkürzung der genannten Pause ein. Da man nun annehmen muss, dass eine Erholung von der Ermüdung durch die Verblutung erschwert ist, so kann die Abkürzung jener Pause nur durch die Verringerung der Leitungswiderstände bedingt sein.

Noch eine andre Erscheinung glaube ich auf eine Summierung von Kräften zurückführen zu dürfen. Ich beobachtete öfter, dass wenn zwei gleiche schwächere Reize kurz nach einander applicirt werden, die auf den letzteren folgende Bewegung energischer war als diejenige, welche nach dem ersten Reiz auftrat. Als die wahrscheinlichste Erklärung hierfür halte ich nur die, dass die vom ersten Reiz disponibel gemachten Kräfte bei der darauf folgenden Bewegung nur theilweise ausgelöst wurden, während der restirende Theil sich zu denjenigen Kräften summirte, welche durch den zweiten Reiz disponibel wurden.

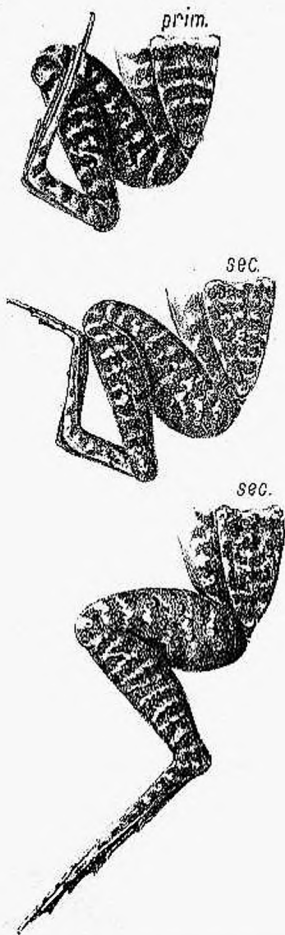
I.



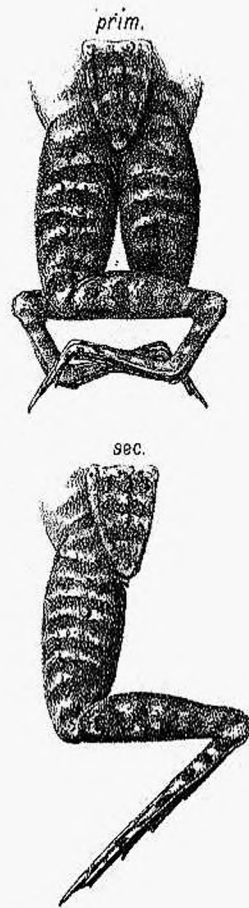
II.



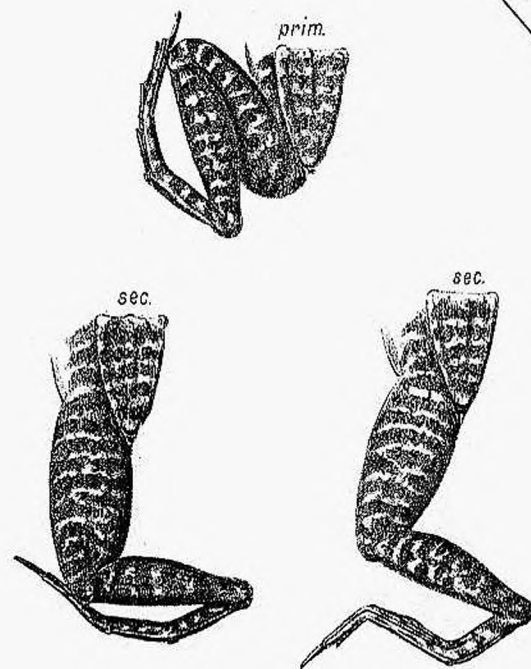
III.



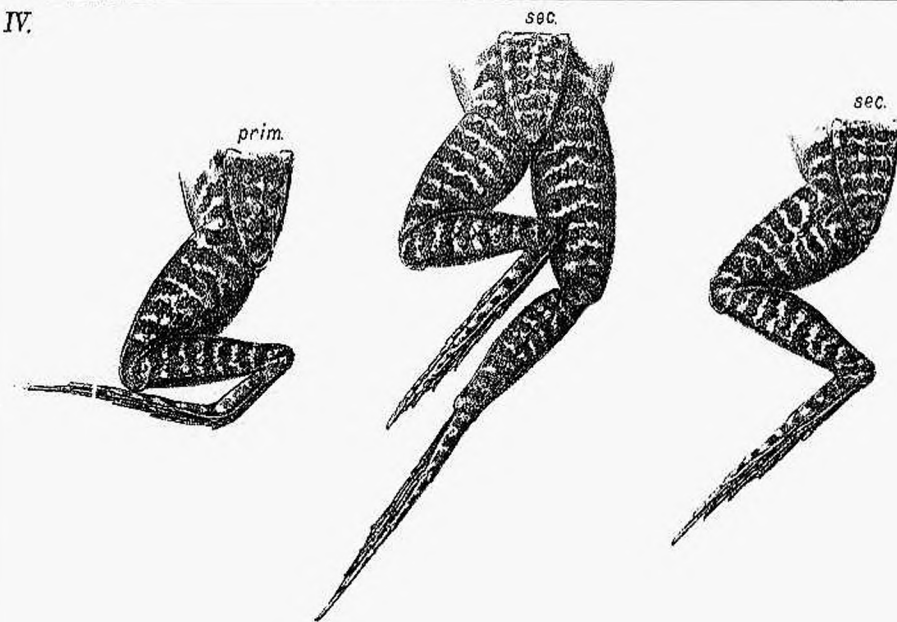
VI.



V.



IV.



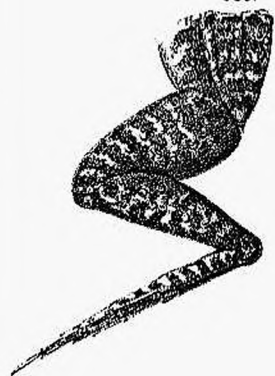
VII.



prim.

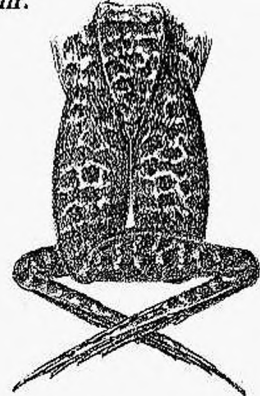


sec.



VIII.

prim.



prim.



sec.

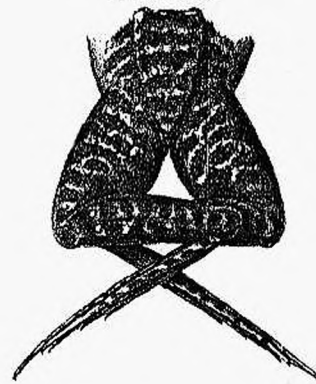


IX.

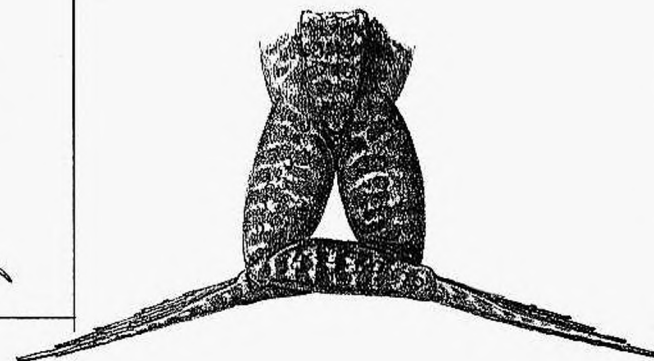
prim.



prim. u. sec.



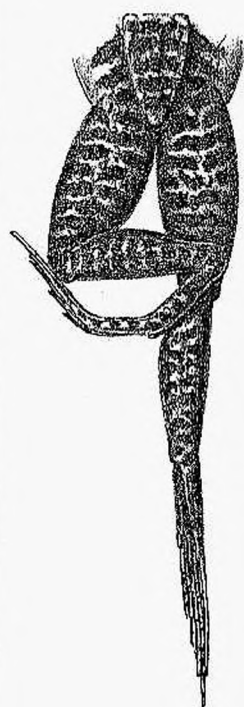
X.



XI.



XII.



XIV.



XIII.

prim.



sec. u. tert.



XV.



