

Ueber die Summation elektrischer Hautreize.

Von
Dr. William Stirling.

Mit 15 Holzschnitten.

In den älteren Arbeiten über die Reflexe blieb die Zeit völlig unbeachtet, die von dem Momente ab verfließt, in welchem die Erregung den sensiblen Nerven trifft, bis zum Augenblicke des Beginnes der ausgelösten Bewegung.

*Prochaska*¹⁾ lässt die Nerven »die äusseren und inneren Eindrücke der Reize aufnehmen und sie mit einer elektrischen Geschwindigkeit zu ihrer Bestimmung leiten«.

Selbst *Joh. Müller*, welchem die Eigenheit des »persönlichen Fehlers« bereits bekannt war, führt den Zeitunterschied, welcher zwischen der Wahrnehmung eines Gesichteindrucks (mit Beobachtung eines hörbaren Pendelschlages) und dem Markiren desselben besteht, gleich *Bessel* darauf zurück, dass unser Bewusstsein nicht zweierlei Empfindung (durch Auge und Ohr) gleichzeitig bemerken kann. *Müller* fügt hinzu: »Die Zeit, in welcher eine Empfindung von den äusseren Theilen auf Gehirn und Rückenmark, und die Rückwirkung auf die äusseren Theile durch Zuckungen erfolgt, ist auch unendlich klein und unmessbar. Wenn man Frösche mit Opium oder Nux vomica vergiftet, so werden sie zuerst so ungeheuer sensibel, dass die geringste Berührung der Haut eine Zuckung am ganzen Rumpfe erregt. Hier erfolgt die Wirkung von der Haut zuerst auf das Rückenmark, und vom Rückenmark auf alle Muskeln. Dennoch ist es mir unmöglich gewesen, den geringsten Zeitunterschied zwischen der Berührung und den Zuckungen zu bemerken.«²⁾

1) Physiologie des Menschen, 1810 Bd. I. S. 436.

2) *Joh. Müller*, Handbuch der Physiologie des Menschen 1843 Bd. I. S. 583.

In der fundamentalen Abhandlung von *Ed. Weber* heisst: »Muskelbewegung«¹⁾ findet sich, meines Wissens, die erste Angabe über die Pause, welche zwischen Reiz und Reflexbewegung besteht. Er berichtet, dass bei dem geköpften Frosche, dessen einen Ischiadicus er isolirt durch den elektromagnetischen Rotationsapparat reizte, »die Bewegungen nicht, wie wenn man das Rückenmark und die Nerven unmittelbar reizt, in demselben Augenblicke eintraten, in dem der galvanische Strom begann, sondern, dass, ungeachtet der kräftigen Wirkung des Apparates, immer eine namhafte Zeit verging, ehe die Bewegungen erfolgten«.

Die ersten Messungen dieser Zeit »der latenten Reizung« verdanken wir *Helmholtz*.²⁾ Die Uebertragungszeit von sensibler auf motorische Wurzel im Rückenmarke bestimmte er zu $\frac{1}{30}$ bis $\frac{1}{10}$ Sec. und darüber, also die 12fache Zeit von derjenigen, welche die Erregung zum Durchlaufen der sensiblen und motorischen Nerven gebraucht. Besonders lang ist die Dauer, wenn der Frosch, durch Strychnin vergiftet, eine grosse Reflexerregbarkeit besitzt.

*S. Exner*³⁾ hat »die sensible Leitung des Rückenmarkes an Menschen derart gemessen«, dass er »die Zeit, welche erforderlich ist, um auf einen Sinneseindruck bewusster Weise zu reagieren« (Reactionszeit) zweimal bestimmte, indem er von der Versuchsperson mit der rechten Hand die Empfindung markiren liess, welche einmal durch den Schlag eines Extrastromes in den Fingern der linken Hand, ein anderes Mal in den Zehen des linken Fusses erregt worden war. Daraus berechnete er (die Geschwindigkeit der Leitung in den Nerven 62 Mtr. pro Sec. veranschlagt) die Schnelligkeit der Fortpflanzung im Rückenmarke auf 8 Mtr. in der Sec. Die motorische Rückenmarksleitung (Reactionszeit von Auge zu Hand beobachtet und mit der Reactionszeit von Auge zu Fuss verglichen) berechnete er zu 11—12 Mtr. in der Sec., mit einem mittleren Fehler (im ungünstigen Fall) von etwa 4 Mtr. »Die Reactionszeit nimmt zu bei der Ermüdung, nimmt ab bei wachsender Intensität des Reizes und in Folge von Uebung.«

*Wundt*⁴⁾ hat gleichfalls constatirt, dass mit der Verstärkung der Ströme die Zeit der latenten Reizung sich vermin-

1) *Wagner's Handwörterbuch der Physiologie* Bd. III, Abth. II S. 49.

2) *Berichte der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1854 S. 328.

3) Die experimentelle Untersuchung der einfachsten physiologischen Prozesse, *Pflüger's Archiv* 1873 Bd. VII S. 632 und 638.

4) *Physiologische Psychologie* Leipzig 1874. S. 262.

dert. Gleichzeitig bemerkt er (was auch *Volkmann* und *Weber* aus der blossen Beobachtung geschlossen hatten) dass die Curve der Reflexzuckung von viel längerer Dauer ist, als diejenige, welche durch directe Reizung veranlasst wird. Nach Vergiftung mit Strychnin ist auch die minimale Zuckung länger, als jede unter normalen Verhältnissen gewonnene: »Bei gesteigerter Giftwirkung geht sie sehr bald in eine tetanische Contraction über, sodass die Zeit der latenten Reizung auf mehr als das Doppelte ihrer gewöhnlichen Dauer vergrössert werden kann. Zugleich nehmen die Unterschiede in der Zeit der latenten Reizung bei starken und schwachen Reizen enorm zu.«

*Rosenthal*¹⁾ hat »die Reflexzeit« d. h. »die zur reflectorischen Uebertragung eines sensiblen Reizes auf einen motorischen Nerven nothwendige Zeit« bei Reizung (mit einfachen elektrischen Schlägen?) der unversehrten Haut oder blossgelegten Nerven von der Reizstärke abhängig gefunden; »sodass sie bei sehr starken Reizen unmerklich klein werden kann«. Er hat dabei von solchen Reizen, welche nicht das Maximum der Reflexwirkung geben ganz abgesehen. »Auch die Zeit der Querleitung — d. i. der Zeitunterschied zwischen der Reflexzeit von einer Hautstelle zu einem auf derselben Seite gelegenen Muskel und der Reflexzeit von der nämlichen Hautstelle zu dem anderseitigen Muskel — hat bei ausreichenden Reizen ein Maximum, welches bei übermaximalen Reizen kleiner und bei sehr starken ganz unmerklich werden kann.« Beide Latenzzeiten wachsen schliesslich mit der Ermüdung. »Die Reflexzeit ist für die vom Rückenmark entferntere Stelle grösser, als für die nähere. Der Unterschied wird bei stärkeren Reizen geringer.« — Auch *S. Exner*²⁾ fand, dass, wie die Reactionszeit, so auch die Reflexzeit (Lidschluss nach elektrischer Corneareizung) bei stärkeren Reizen kleiner ist, als bei schwächeren (0,05—0,06 Secunden).

Schiff behauptet, dass »die Zeit, welche das Zustandekommen der Reflexbewegungen erfordert, um so länger ist, je mehr man durch quere Einschnitte in das Rückenmark (nur an einer Stelle der Rückenmarkslänge am Frosche versucht) die Dicke der grauen Substanz an einer der Stellen vermindert, welche zwischen dem gereizten und dem zu bewegenden Punkte liegen.«³⁾

1) Berichte der Akad. der Wissenschaften zu Berlin 1873.

2) *Pflüger's Archiv* 1874 S. 534.

3) Lehrbuch der Physiologie *Lahr* 1858—59 S. 228.

Wenn mehrere Einzelreize den sensiblen Nerven mit einer gewissen Frequenz zugeführt werden, so summiren sich ihre Wirkungen auf die reflexvermittelnden Organe. Methodische Untersuchungen über diesen Punct haben bisher gefehlt. Von den vorhandenen Beobachtungen sind die von *Setschenow* gemachten die ausführlichsten. In seiner Monographie »Ueber die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches«¹⁾ giebt er als Resultat einer Beobachtungsreihe Folgendes an: »Den reflectorischen und locomotorischen Centren kommt in sehr hohem Grade die Fähigkeit zu, die ihnen zugetheilten einzelnen Stösse zu summiren.« (S. 25.) Das centrale Ende des Frosch-Ischiadicus wurde durch Schliessungen und Oeffnungen einer constanten Kette erregt. »Die Grenze der Summirung der Effecte einzelner Schläge in der Zeit (d. h. wie oft die Schläge einer gegebenen Stärke und Richtung auf einander folgen müssen, damit überhaupt eine Summirung ihrer Effecte statfinde) liess sich an seinen Apparaten nicht genau bestimmen.« (S. 44.)

Er bediente sich zu diesen Versuchen solcher Frösche, denen nur die Grosshirnhemisphären abgetragen waren und bestimmte den Moment des Entfliehens, »weil dieses schärfer hervortrete, als das Zusammenfliessen einzelner Zuckungen in Bewegung der ganzen Extremität«. »Von den wenigen in dieser Richtung angestellten Versuchen mag folgender als extremer Fall gelten: Schwacher aufsteigender Strom, dessen einzelne Schliessungen und Oeffnungen den Frosch in Ruhe lassen. Der in die Kette als Stromunterbrecher eingeschaltete Metronom schlägt 26 Mal in 4 Minute, giebt also 13 Schliessungen und ebensoviel (zeitlich gleichvertheilte?) Oeffnungen in 4 Minute.«

»Bei der ersten Probe entfloh das Thier nach 22 Schlägen; bei der zweiten nach 28; bei der dritten nach 26; bei der vierten nach 32 Schlägen.«

Setschenow bemerkt selbst hierzu: »Uebrigens müssen diese Versuche weiter fortgesetzt werden.« — »Verstärkung des Stromes oder Vermehrung der Anzahl der Unterbrechungen lässt den Erfolg, unter anderen gleichen Bedingungen, natürlich rascher eintreten.« (S. 42.) Auch mittelst Inductionsschläge, deren einzelne

1) Graz, Universitäts-Buchhandlung 1868.

sehr wenig wirksam sind, kann man bedeutende Effecte erhalten, wenn man den *Wagner'schen Hammer* spielen lässt. ¹⁾

Eine ähnliche Steigerung der Wirkung mit der Stärke und Dauer des Reizes, wie sie somit von elektrischen Reizungen nachgewiesen worden ist, hat bei chemischen (verdünnter Schwefelsäure) schon *Türk*²⁾ gezeigt, und *W. Baxt*³⁾ methodisch verfolgt. Selbst 2 Minuten kann die latente Wirkung der sehr verdünnten Säure (von 0,0006 Gehalt) dauern. *Baxt* fand, dass die Wirkungszeiten (vom Eintauchen des Schenkels bis zur reflectorischen Hebung desselben) in einer geometrischen Progression zunehmen, während die Säuregrade nach einer arithmetischen Reihe fallen. (S. 86.) »Es hängt also die reizende Wirkung der Säure nicht bloß von der Menge derselben, welche zum Nerven drängt ab, sondern auch von der Geschwindigkeit, mit welcher die Zuführung geschieht. Weil die Menge von Säure, welche zu dem Nerven drang, gleich dem Producte aus ihrer Dichtigkeit in die Diffusionszeit ist, und weil mit ihrer abnehmenden Dichtigkeit die zur Erzeugung der Zuckung nöthige Diffusionszeit rascher anwächst, als die Säure an Dichtigkeit abgenommen hat, so folgt hieraus, dass zur Erzeugung der Zuckung um so mehr Säure übergegangen sein muss, je langsamer sie eingedrungen ist.«

»Dieses Verhalten ist leicht erklärlich, wenn man annimmt, dass jedes an dem Nerven ankommende Säuretheilchen in diesem, nach Art eines momentanen Anstosses, z. B. eines Inductionsschlages einen periodischen Vorgang auslöst. Nach dieser Vorstellung wäre das was den Reiz bewirkte nicht die Zahl der im Nerven anwesenden, sondern der an ihn in der Zeiteinheit herandringenden Säurepartikeln, oder, anders ausgedrückt, es wäre nicht der bleibende, nach dem Zutritt der Säure vorhandene Zustand, der die Erregung bewirkte, sondern nur der Act der Zersetzung, oder überhaupt derjenige der Veränderung der Nervenmasse.« »Die Möglichkeit, Zuckungen erregend zu wirken, würde erst dann der Säure zukommen, wenn sich ihre Massen rascher folgten, als die Abläufe der nervösen Erregungen, so dass

1) S. 14. Vergl. auch *Fick*, *Pflüger's Archiv* 1873 Bd. III. S. 329, *Wundt*, l. c. S. 262.

2) Zeitschrift der Ges. d. Aerzte, Wien. 1850 Heft III.

3) Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig, 1871.

jedes folgende die vom vorhergehenden Säuretheilchen eingeleitete Bewegung der Nervenmasse zu verstärken vermöchte.«¹⁾

Diese Anschauung mittelst analysirender elektrischer Reizversuche zu prüfen, forderte mich Herr Professor *Ludwig* auf, und ich kam dieser Einladung um so lieber nach, als Herr *Dr. H. Kronecker* mir seine Mithülfe bei der Arbeit gewährte.

Als Versuchsobject wählten wir *rana esculenta*. Dem Frosche wurde Hirn und Rückenmark bis unter die Abgangsstelle der Armgeflechte zerstört und, um Blutung zu vermeiden, der obere Theil des Wirbelcanales tamponirt. Das Thier wurde an dem sehr praktischen Stative von *Sanders-Ezn*²⁾ aufgehängt, indem eine feste Klemme den Kopf hielt. Als Reizort wurde die Haut der einen Pfote gewählt. »Die Wirksamkeit der Reize, welche Reflexbewegungen hervorbringen, wird durch die peripherische Ausbreitung der Nerven modificirt und gesteigert.« Dies hob *Volkmann* schon 1838³⁾ hervor und zeigte in dem so überschriebenen Capitel, um wie viel empfindlicher die Haut ist, als die Nervenstämmchen es sind, welche lose von der Haut zu den Muskelbedeckungen verlaufen.

Setschenow hat auch, nach dem Vorgange von *Marianini*⁴⁾ und *Pflüger*⁵⁾, an den frei präparirten Frosch-Ischiadicus, nachdem er mit Schonung desselben die Schenkel möglichst hoch amputirt hatte, Elektroden angelegt. *Fick* (l. c. S. 326) wählte ebenfalls Reizung der Hautnervenstämmchen statt solcher der Haut, »weil man bestimmten centripetalen Nervenfasern ein bestimmtes Reizquantum zukommen lassen kann, was bei Anbringen des Reizes an der Haut, selbst wenn elektrische Ströme als Reiz dienen, nicht wohl möglich ist.« Er fand (gleich *Volkmann*), dass Reizung der Haut Wischbewegungen veranlasst, Reizung der Nervenstämmchen Zuckung, und dass »ausserordentlich starke Inductionsschläge dazu gehören, um vom Stamme des nervus ischiadicus aus überhaupt Reflexe zu erhalten, während doch, auf die Haut angebracht, bekanntlich oft schon ein äusserst schwacher Reiz sehr energische Bewegungen hervorruft« (S. 328.) Dessen

1) *W. Baxt*. l. c. S. 87.

2) Arbeit. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig. 1867 S. 16.

3) *Müller's Archiv* S. 25.

4) *s. E. du Bois-Reymond's* Untersuchungen über thierische Elektricität Bd. I. 1848 S. 359.

5) Ueber die elektrischen Empfindungen. Untersuch. aus dem physiol. Laborat. zu Bonn. Berlin 1865 S. 155.

ungeachtet wendete er keine Hautreize an. *Rosenthal* (l. c.) scheint auch Hautstellen elektrisch gereizt zu haben. Seine vorläufigen Mittheilungen geben jedoch keinerlei Methode an. *Wundt* spricht am angeführten Orte nur von Reizung des centralen Stumpfes einer sensiblen Nervenwurzel (S. 264).

Meihuizen ¹⁾ verwirft die Haut als Applicationsort der Reize, weil »die Zuckungen durch directe Muskelreizung es natürlich unmöglich machen, zur elektrischen Reizung einfach die Haut einer Extremität ohne weitere Vorbereitung zu benutzen«. Ein losgelöster Hautlappen sei unbrauchbar, weil er nicht lange normal reizbar bleibe. —

Wir haben die Hautreizung von allen den gerügten Mängeln zu befreien gesucht, und haben gefunden, dass bei unserer Reizmethode die erhaltenen Resultate keineswegs weniger präcis waren, als die durch Elektrisirung von Nervenstämmen gewonnenen. Freilich muss man dafür sorgen, dass die Haut stets mit Flusswasser gut befeuchtet bleibt, und die Elektroden anliegen, ohne mechanisch zu reizen und ohne den Ort zu wechseln. Weil wir wünschten, die Haut im Vollbesitze ihrer Empfindlichkeit zu erhalten, so fixirten wir keinen noch central innervirten Körpertheil, und vermieden es auch, die Achillessehne herauszulösen und den gut traitablen gastrocnemius als Reactionsmuskel schreiben zu lassen. Unsere Experimentalmethode haben wir im Laufe unserer sehr zahlreichen Versuche einigemale modificirt, was am betreffenden Orte erwähnt werden wird.

Die am meisten angewendete und bewährte Versuchsanordnung aber ist durch nachfolgendes Schema, Fig. 4. veranschaulicht.

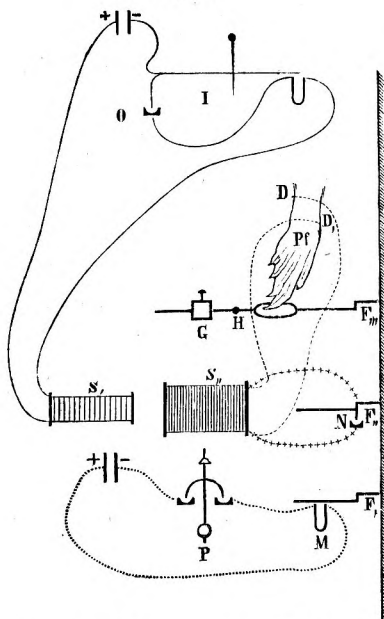
Es zeichnen auf das in horizontaler Richtung und mit gleichmässiger Geschwindigkeit vorübergerollte unendliche Papier eines Kymographions 3 Federn F' , F'' , F''' , übereinander, mittelst Anilinblau, solange sie in Ruhe sind, horizontale, parallele, gerade Linien. Die unterste Feder F' wird mit Hülfe eines Elektromagnetes M um einige Mm. nach unten gezogen, solange das Secundenpendel P am Ende jeder Schwingung durch einen Metallbügel den Schluss des Zeit-markirenden Stromkreises (.) herstellt.

Die mittlere Feder F'' ist an einem Nebenschlüssel N befestigt, welcher in die (+ + + +) Bahn der inducirten Ströme

1) *Pflüger's Archiv f. Physiol.* 1873, Bd. VII S. 202.

eingeschaltet ist. Solange der Schlüssel niedergedrückt wird, und die Feder F'' auf tiefem Stande hält, leitet er die Ströme vom Präpa-

Fig. 4.



rate ab, welches daher so lange gereizt wird, als die Linie von F'' hoch verläuft.

Die oberste Feder F''' steigt, durch das Gegengewicht G gedrückt, empor, sobald die Froschpfote von einem in der *Baxt'schen* Arbeit beschriebenen Teller, welcher an den Hebel H befestigt ist, sich abhebt.

Die elektrischen Reize, welche den Schenkel zur reflectorischen Bewegung veranlassen, werden der Haut des Fusses durch zwei Schlingen DD' von feinem Golddrahte zugeführt, welche etwa 5 Mm. von einander entfernt das Fussgelenk umschliessen, ohne die Haut zu schnüren. Jede Schlinge

wird nämlich von einem kleinen Gummistücke sanft zusammengehalten. Durch dieses war zuvor ein feines Loch gestochen, das im gedehnten Gummi weit genug ist, um bequem die beiden Goldfaden-Enden einer Schlinge hindurchführen zu lassen. Zusammengeschrumpft klemmen die Gummistückchen die Drahtschlingen mässig fest, so dass sie starkem Zuge nachgeben können. Die Drähte verlaufen, durch übergeklebtes Kautschukpapier gut isolirt, zu den Polen der secundären Spirale S'' eines *du Bois-Reymond'schen* Schlitteninductorium, welches nach Stromeinheiten graduirt ist.¹⁾ Ein Metronom oder ein *Ruhmkorff'scher* Interruptor I unterbricht und schliesst bei dem Quecksilbercontacte O in den gewünschten grösseren oder kleineren Intervallen den durch 2 *Grove'sche* Elementen unterhaltenen Strom der pri-

1) *Fick's* Untersuchungen aus d. physiol. Labor. d. Züricher Hochschule Wien 1869. S. 38.

mären Spirale S' . Die Drähte l und m (Fig. 2.) leiten den primären Strom zu und von dem in seinen wesentlichen Theilen hier abgebildeten Interruptor. Der Stromwender bei n ermöglicht Schluss und Oeffnung des Stromes (während der Schlüssel k für diese Anordnung nicht gebraucht wurde). Der Querbalken g schickt einen Platinstift bis zum Quecksilbercontacte o , aus welchem jener herausgehoben wird, wenn der Anker p von dem durchströmten Elektromagneten i angezogen wird. Der gelöste Contact unterbricht den Strom, macht den Elektromagneten unwirksam, der Balken federt zurück. So wird das Pendeln eingeleitet und unterhalten, wie beim *Wagner'schen* Hammer des Schlitteninductorium. Das Schiebegewicht h am Eisenstengel, der auf dem Balken sitzt, gestattet, die ganze Schwingungsdauer des pendelnden Systems zwischen den Grenzen von $\frac{3}{2}''$ — $\frac{1}{5}''$ zu verändern; das heb- und senkbare Näpfchen o ermöglichte, den Contact so zu reguliren, dass er gerade nur in der Ruhestellung des Pendels bestand, also 1 Oeffnungsinductionsstrom ausgelöst wurde, sobald der Magnet in Thätigkeit kam. Nach $\frac{2}{4}$ Schwingungen wurde somit der Contact wieder hergestellt (Schliessungsschlag), nach wiederum $\frac{2}{4}$ Schwingungen (während der Stiel im Quecksilber ab- und auftauchte) 1 Oeffnungsschlag u. s. w.: also in gleichen Intervallen einer halben Schwingungsdauer abwechselnd je 1 Oeffnungs- und je 1 Schliessungsschlag. Indem man durch den pendelnden Balken eine gute, nach Bedarf veränderliche Nebenschliessung zum primären Strome herstellen und aufheben lässt (analog der *Helmholtz'schen* Vorrichtung an den Inductionsapparaten), kann man den entgegengesetzt gerichteten Inductionsströmen ziemlich gleiche Intensität geben. Der Oeffnungsfunken fällt jedoch niemals ganz fort.

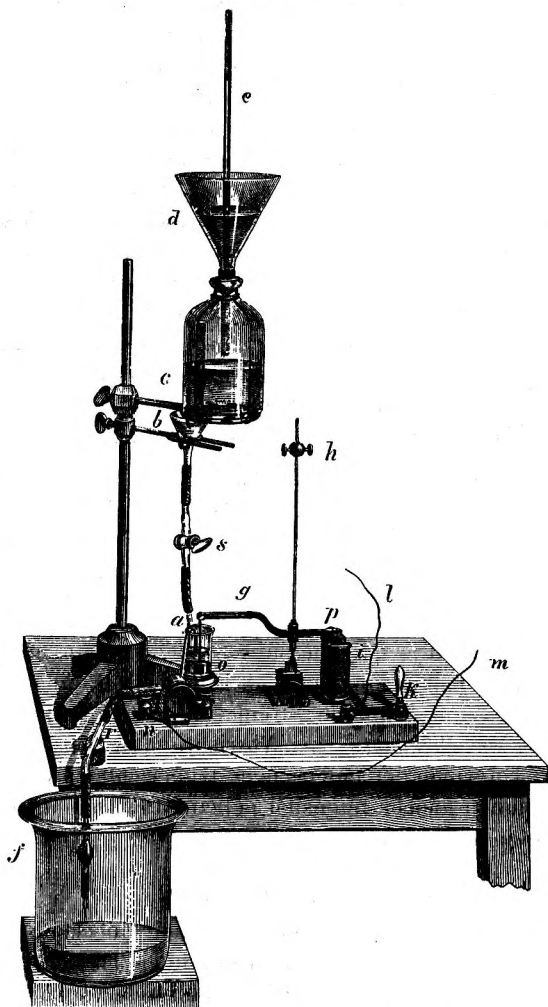
Der Spülapparat. (Fig. 2.)

Dieser Apparat hat die Aufgabe, den Quecksilbercontact (O in Fig. 1, o in Fig. 2) von den isolirenden Theilchen zu reinigen, welche durch die unvermeidlichen Funken an der Unterbrechungsstelle der primären Stromleitung gebildet werden, und die constante Vollkommenheit des Widerstandes, somit auch der Stromintensität beeinträchtigen.

Die Alkoholschicht, welche nach *Poggendorff's* Vorschrift¹⁾ über dem Quecksilber steht, um den Unterbrechungsfunken zu

1) Annalen Bd. 94, S. 389.

Fig. 2.



schwächen, wird beständig durch zerstäubtes und oxydirtes Quecksilber verunreinigt, muss also continuirlich erneuert werden. Dies besorgt ein, durch den Glashahn *s* regulirter, dünner Strahl, welcher aus dem mit verwässertem Alkohol gefüllten, kleinen Trichter *b* durch das angesetzte Rohr *a* in das Contactgefäss

rinnt. Der Abfluss durch das Heberrohr *r* in das Glas *f* wird so geregelt, dass der fließende Alkohol ein Niveau von etwa 4 Centimeter Höhe über dem Quecksilber behält. Damit der kleine Trichter, stets gefüllt, den Fluss gleich stark erhalte, ist eine Mariotte'sche Flasche darüber gesetzt. Durch den Boden derselben ist ein 5 Mm. weites Glasröhrchen wasserdicht gesteckt, so dass es etwa 2 Ctm. lang in den Trichter hineinragt. Im Röhrchen ist ein ausgezogenes Glasstäbchen als conisches Ventil beweglich. Das spitze Ende desselben ragt unten etwas über das Röhrchen heraus, so dass es von der Wand des Trichters gehoben wird, sobald man die Flasche auf denselben stellt. Ein fast 4 Ctm. weites Steigrohr *b* stopft ein zweites Loch im Boden der Flasche und endigt mit schräg abgeschnittener Mündung etwa 4 Ctm. unter dem Flaschenboden, während das obere Ende in den Luftraum der Mariotte'schen Flasche reicht. Ist diese gefüllt, und dicht über dem Trichter *b* vom Stativhalter festgehalten, so rinnt deren Inhalt so lange in den Trichter, bis die Steigrohrmündung durch das Flüssigkeitsniveau gesperrt ist. Dann wird durch den Druck der äusseren Luft, welche sich mit der im Flaschenraume enthaltenen nicht ausgleichen kann, die Flüssigkeit verhindert, durch das Ventilröhrchen auszutreten, bis das Niveau, zum Sinken gebracht, Luftblasen durch das Steigrohr aufdringen lässt. So wird der Flüssigkeitsspiegel unter dem Trichterrande in constanter Höhe erhalten.

Um die chemische Reizung mit Hülfe elektrischer Erregung nachzuahmen, begann ich damit, der Schenkelhaut des geköpften Frosches möglichst frequente Reize zuzuführen. Der *Wagner'sche* Hammer am *du Bois-Reymond'schen* Schlitteninductorium, später eine *König'sche* Stimmgabel von 100 ganzen Schwingungen pro Secunde besorgte die häufigen Unterbrechungen des primären Stromkreises.

Minimale Reize wirkten schon nach sehr kurzer Zeit latenter Reizung, und verloren bald ihre Wirksamkeit, wenn nicht mindestens $\frac{1}{2}$ Minute Ruhe zwischen den einzelnen Reizperioden gegeben wurde. Verstärkte Ströme lösten nach sehr kurzer Latenz Reflexzuckungen aus. Wurden aber solche Entladungen öfter, in Pausen von 5—10 Secunden hervorgerufen, so wuchsen die Zeiten der latenten Reizung bis zu 3 oder ausnahmsweise 5 Secunden. Gleichzeitig wurden die Reflexzuckungen schwächer. Die Dauer

der Latenz konnte durch Verstärkung der frequenten Reize nicht wesentlich gemindert werden. Wenn unwirksame Reize schnell verstärkt wurden, so traten die Reflexe bei einer Stromintensität auf, welche machtlos blieb, wenn die Ströme allmählich bis zu demselben Grade gesteigert worden waren. Die von uns häufig geprüfte Beobachtung, dass die von frequenten Reizen ausgelöste reflectorische Minimalzuckung nach kurzer Latenzzeit eintritt, und dass verstärkte Reize die Latenzdauer nicht wesentlich abzukürzen im Stande sind, deuten darauf hin, dass die grossen Differenzen in der Dauer latenter Reizung des in Säure getauchten Schenkels nicht verursacht sind durch wechselnde Intensität von Anstössen gleicher hoher Frequenz. Wir suchten daher den Einfluss veränderter Reizfrequenz zu beobachten. Langsame Vibrationen (etwa 40 pro Secunde) des *Wagner'schen* Hammers schienen einigemal den Schenkel erst nach etwas längerer Latenz zur reflectorischen Erhebung zu veranlassen, als die schnell folgenden Schläge bei hoctönender Feder. Jedoch war dieser Erfolg höchst zweifelhaft und vielleicht durch Unregelmässigkeiten im Contacte bedingt. Auch bemerkte ich keinen grossen Unterschied in der Latenz, ob die Reize stark oder schwach waren, als ich dem Schenkel 48 Inductionsschläge in der Secunde gab. Nur die Zuckungsgrösse wuchs mit der Stromstärke, die Latenzzeit aber erst, als die Ermüdung sich bemerklich machte, indem diese für gleich starke Reize die Latenzdauer steigerte. Diese Beobachtung möge durch folgende Beispiele erläutert werden. Im Anfange der entsprechenden Versuche wurden seltener folgende Reize verschiedener Intensität verglichen. Bei solchen zeigte sich die Latenz wesentlich verlängert, wenn die Stromstärken gemindert wurden.

Die verschiedenen Zuckungshöhen sind zu kürzerer tabellarischer Bezeichnung in 4 Grade eingetheilt, der Art, dass Grad I Hebung der Pfote allein bedeutet, Grad II Beugung des Unterschenkels im Kniegelenke, Grad III Beugung des Oberschenkels nebst Unterschenkels (im Knie- und Hüftgelenk), Grad IV heftiger wiederholter Krampfanfall einer oder beider unteren Extremitäten.

Eine 0 unter der Rubrik »Zuckungsgrad« besagt, dass in der betreffenden Reizperiode überhaupt kein Reflex zu Stande gekommen ist. Das Zeichen ∞ unter der Rubrik »Latenzzeit« zeigt gleichfalls an, dass die erwartete Zuckung ganz ausgeblieben ist.

Tabelle I zeigt, wie bei kleinem Reizintervalle die Zeiten latenter Reizung von den Reizstärken unabhängig sind.

Ruhepausen zwischen den Reiz- perioden.	Reiz:		Latenzzeit in Se- cunden.
	Intervall.	Stärken in Einheiten.	
30 Sekunden	$\frac{1}{8}''$	200 E	0,3''
»	»	150 »	0,4''
»	»	100 »	4,4''
»	»	125 »	1,5''
1 Minute	»	125 »	2,3''
30 Sekunden	»	125 »	2,0''
»	»	150 »	1,5''
»	»	175 »	1,0''
»	»	200 »	1,0''
»	»	150 »	2,0''
»	$\frac{1}{50}''$	150 »	1,2''
»	»	100 »	∞
2 Minuten	»	125 »	1,2''
30 Sekunden	»	125 »	1,6''
»	»	125 »	1,3''
»	»	150 »	1,5''
»	»	175 »	1,0''
»	»	150 »	1,4''
»	»	175 »	1,3''
»	»	150 »	1,3''
»	»	175 »	1,5''
»	»	200 »	1,5''
»	»	200 »	∞

Tabelle II zeigt, wie bei kleinem Reizintervalle die Zeiten latenter Reizung von den Reizstärken unabhängig sind, die Zuckungsgrößen aber mit diesen wechseln.

Ruhepausen zwischen den Reizperioden.	Reiz:		Latenzzeit in Sekunden.	Zuckungsgrad.
	Intervall.	Stärken.		
30 Sekunden	$\frac{1}{4}''$	50 E	0,44	I (nach 0,5'' III)
»	»	25 »	0,5	I (nach 1,0'' III)
»	»	20 »	0,5	I (nach 2,0'' III)
»	»	15 »	1,3	I (nach 2,5'' III)
»	»	10 »	2,0	I (nach 3,0'' III)
10 Minuten	$\frac{1}{48}''$	40 »	0,5	II
30 Sekunden	»	30 »	0,3	II
»	»	40 »	0,3	I
»	»	40 »	0,3	II
»	»	37 »	0,3	I
»	»	70 »	0,3	III
»	»	60 »	0,3	II
»	»	55 »	0,3	I

Ruhepausen zwischen den Reizperioden.	Reiz :		Latenzzeit in Secunden.	Zuckungsgrad.
	Intervall.	Stärken in Einheiten.		
30 Secunden	$\frac{1}{48}$ " Int.	45 E	0,4"	minimal
"	"	45 "		0
"	"	50 "		0
"	"	55 "	0,5"	I
"	"	60 "	0,5"	I
"	"	65 "	0,7"	I
"	"	70 "	0,7"	I
"	"	80 "	1,0"	I
"	"	90 "		0
"	"	100 "	1,0"	I
"	"	125 "		0

Diese Beispiele sind derart ausgewählt, dass in dem einen Falle die Latenzzeiten, trotz verhältnissmässig starker und häufiger Reize bald gross werden, in dem anderen Falle nur bei langen Intervallen schwacher Reize sich bedeutend verlängern, bei schneller Schlagfolge aber, bis das Präparat dem Absterben nahe ist, kleine Werthe behalten. In beiden Reihen ist keine Abhängigkeit der Latenzzeiten von der Intensität frequenter Erregungen zu bemerken. Die Reize müssen allmählich verstärkt werden, um überhaupt Effect zu haben, und auch allgemach länger einwirken, bevor sie eine Zuckung auslösen. Schon ehe die latente Reizdauer 2 Secunden erreicht hat, ist aber gewöhnlich die Erregbarkeit gänzlich erloschen. Die Zuckungen werden zugleich klein d. h. es wird nur noch die Pfote schwach gehoben. Dies stimmt mit den Beobachtungen von *Volkmann*¹⁾ »dass die Ausdehnung der Reflexbewegungen vorzüglich von der Stärke der Reize und von dem Grade der Reizbarkeit abhängig sei«.

Die erwähnte Verschiedenheit der Reizbarkeit bei verschiedenen Fröschen bewog uns nachzuforschen, ob vielleicht die Erregbarkeit des Rückenmarks mit allgemeinen Lebensbedingungen der Thiere wechseln. Eingedenk der von *Leube*²⁾ unter *Rosenthal's* Leitung gemachten und von *Uspensky*³⁾ erweiterten Entdeckung: dass »Apnoe« (durch starke, künstliche Respiration hervorgerufen) die Reflexübertragung im Rückenmark aufhält,

1) Müllers Archiv für Anat. und Physiol. 1838, S. 23.

2) Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv f. Anat. und Physiol. 1867.

3) Reichert und du Bois-Reymond's Archiv 1868.

versuchten wir, durch reichliche Ventilation der Lungen die reflectorischen Vorgänge zu beeinflussen. Obwohl bei Fröschen wegen der beträchtlichen Hautathmung der Effect künstlicher Lufteinblasungen in die Lunge geringer zu erwarten war, als bei Säugethieren, so konnte doch auch ein kleiner Erfolg, bei der empfindlichen Methode der feinen Reizabstufung und der Bestimmung latenter Reizdauer, sich geltend machen. Es wurde daher in einer längeren Reihe von Versuchen den präparirten Fröschen eine Glascanüle durch die Stimmritze in die Trachea eingeführt und das Lungenpaar mittelst intermittirenden nach Bedürfniss abgestuften Luftstromes rhythmisch aufgeblasen. In den Intervallen, während welcher der vermittelt einer Wassersäule constant gehaltene Inspirationsdruck durch den *Bowditch'schen* elektromagnetischen Hahn¹⁾ abgesperrt wurde, konnten die ausgedehnten Lungen ihren Inhalt durch die *Rosenthal'sche* Seitenöffnung im Respirationsrohre austreiben. Viele vergleichende Versuche haben uns die Ueberzeugung verschafft, dass künstliche Athmung verschiedener Tiefe und Frequenz keinen Einfluss auf die Reflexerregbarkeit der Frösche ausübt. Hingegen schienen die meisten ausdauernden Präparate im Anfange der Versuche (welche meist $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Rückenmarksdurchschneidung begonnen werden) etwas an Reizbarkeit zuzunehmen; auch war in manchen Fällen an frischen (Winter-) Präparaten deutlich zu bemerken, dass schwache Reize nach starken wirksamer waren als zuvor: also Modificationen der Erregbarkeit veranlassen, wie sie an motorischen Nerven *Wundt*²⁾, *Türck*³⁾ und *W. Baxt*⁴⁾ an Reflexpräparaten bei chemischen Reizen beobachtet haben. Im Allgemeinen sinkt die Reizbarkeit mit der Zeit, aber sehr verschieden schnell, je nach der Individualität der unter gleichen äusseren Bedingungen gehaltenen Präparate. So konnten Frösche mit durchtrenntem Rückenmarke, welche nur wenige Probereize empfangen hatten, nach $\frac{1}{2}$ Stunde schon todt sein, andere 30 Stunden nach der Präparation Erregbarkeit höchsten Grades bewahrt haben. Manche Präparate sind so ausserordentlich empfindlich, dass sie, auch nachdem das Hirn zerstört ist, nachdem das Rückenmark unterhalb der Armnerven-Wurzeln quer-

1) Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig 1871, S. 144.

2) *Wundt* in *Reichert's* und *du Bois-Reymond's* Archiv 1859, S. 537.

3) Sitzungsberichte der Gesellschaft der Aerzte zu Wien, 1850, November.

4) l. c. S. 74.

durchschnitten und mittelst passend geformten glühenden Eisenblechs durchbrannt war, hin und wieder scheinbar spontane Bewegungen ausführen, während sie aufgehängt sind. Es reagirt ein solcher Reflexfrosch dann auch schon auf schwache elektrische Reize. Zuweilen geschieht es auch, dass, sogleich nachdem eine Reihe unwirksamer Reize abgebrochen worden ist, heftige Bewegungen erfolgen. Diese verdanken wohl dem Zusammenreffen von Erregungen, welche dem Experiment fremd sind mit der letzten elektrischen ihren Ursprung. Eine solche Summation zweier qualitativ verschiedener Reize (z. B. elektrischer und mechanischer oder chemischer) kann man ja auch künstlich herbeiführen, und damit die, einzeln unterminimalen, Reize fähig machen, reflectorische Bewegungen auszulösen.

Solche Anomalien der Erregbarkeit störten glücklicherweise nicht zu häufig die Versuche. Die Regel ist, dass die Schenkel mit dem Rückenmarksstücke, von welchem sie innervirt werden, bewegungslos hängen, bis ein beabsichtigter Reiz hinreichender Stärke sie trifft. Je öfters sie gereizt worden sind, desto stärkere Anstösse bedürfen sie, um in reflectorische Bewegung zu gerathen. Je kleinere Ruhepausen ihnen zwischen den Reizperioden gelassen werden, desto schneller büssen sie ihre Erregbarkeit ein. Diese kann ziemlich lange constant erhalten werden, besonders wenn man den Ruhepausen eine Dauer von 3 bis 10 Minuten giebt.

Lange Ruhezeiten führen aber den Uebelstand mit sich, dass die Dauer einer Experimentalreihe sehr lang wird und häufig das schnell zunehmende Absterben nicht erlaubt, die späten Glieder der Reihe mit den ersten zu vergleichen. Daher fanden wir es nützlich, in den meisten Fällen eine mittlere Pause von etwa $\frac{1}{2}$ Minute bis 3 Minuten Dauer zwischen die Beobachtungen einzuschieben, und nur in einzelnen Fällen, nach sehr ermüdenden Reizperioden längere Ruhe zu geben. Es schreitet dann die Ermüdung in sehr langsamer Weise vor, und ihr Effect ist leicht von dem anderer Versuchsbedingungen zu unterscheiden.

Nachdem wir in den ersten Versuchen gefunden hatten, dass bei schneller Reizfolge mit der Intensität der Reize wohl die Stärke der Reflexe, aber nicht wesentlich die Latenzzeit sich ändert, prüften wir bei mässiger Reizfrequenz den Einfluss wechselnder Stromstärke. Vermittelst des auf Figur 2 mit abgebildeten *Ruhmkorff'schen* Interruptors liessen wir den primären Stromkreis des Schlitteninductorium in Intervallen von $\frac{1}{2}$ "— $\frac{1}{10}$ "

schliessen und öffnen, oder mit Hülfe einer vibrirenden Klinge schnellere Unterbrechungen besorgen. Bei Anwendung mässiger Reizintervalle ($\frac{1}{2}''$ — $\frac{1}{15}''$) minderte sich die Dauer der verlängerten latenten Reizung, wenn die untermaximale Reizintensität gesteigert wurde.

Die folgende in extenso mitgetheilte Tabelle eines längeren Versuches wird genügen, um zu zeigen, wie mit der Stromintensität die Zeiten der latenten Reizung wechseln.

Da sich das Gesetz, welches die Abhängigkeit der beiden genannten Grössen von einander angiebt, nicht präcis formuliren lässt, die Richtung der Aenderung aber und die ungefähre Grösse derselben in verschiedenen Ermüdungsstadien leicht nachgeprüft werden können, so will ich nicht durch Wiedergabe mehrerer Versuchsreihen den Raum verschwenden, zumal später anzuführende Experimente auch das erwähnte Resultat implicite bestätigen werden. Doch will ich nicht unterlassen, einzugestehen, dass unter meinen ersten Versuchstabellen sich auch solche finden, in denen, bei unveränderter Stromstärke, die Zeiten der latenten Reizung innerhalb weiter Grenzen variiren. Wegen solcher grober Unregelmässigkeiten, welche bei nicht genau gleichmässigen Stromschlüssen, zumal geringer Frequenz, aus später zu erörternden Ursachen, leicht auftreten können, ist es nothwendig, stets mehrfach die Angaben des Versuches durch Wiederholung zu prüfen: wie es auch in dem folgenden Beispiele geschehen ist.

Was von den ersten Hälften der früher wiedergegebenen Tabellen schon beiläufig bemerkt worden ist, stellt sich bei dieser Tabelle sehr deutlich heraus: dass die Latenzzeiten abnehmen, während die Reizstärken wachsen. Um die Verhältnisse zwischen den Reizzuwachsen und den Zeiten latenter Reizung klarer darzulegen, habe ich die Quotienten je zweier benachbarter Stromintensitäten und die Quotienten von je zwei unmittelbar auf einander folgenden Latenzzeiten berechnet und deren Werthe zwischen die Zeiten der zwei zugehörigen Grunddaten gesetzt. Vergleicht man jetzt die Verhältnisse der Reizstärken mit den reciproken Verhältnisszahlen der Latenzzeiten gleicher Höhe, so bemerkt man, dass im Allgemeinen gleichen benachbarten Reizwerthen auch ziemlich gleiche Latenzgrössen entsprechen. In einigen Fällen wird man Abweichungen finden, die aber nur dann beträchtlich werden, wenn das Reiztempo gewechselt wird;

ein Umstand den wir in der Folge betrachten werden. Die zuweilen merkliche Inconstanz der Resultate wolle man nicht allein meinen Versuchsmethoden zur Last legen, die freilich gewiss noch mancher Verbesserung bedürftig sind, sondern auch der Wandelbarkeit der nervösen Gebilde. Auch die motorischen Nervenstämme, mit den vollkommensten Methoden untersucht, lösen ja, durch elektrische Ströme gleicher, geringer Intensität gereizt, im zugehörigen Muskel keineswegs immer Contractionen genau gleicher Höhe aus.

Tabelle III zeigt die Abhängigkeit der Zeiten latenter Reizung und der Zuckungsgrößen von der Intensität der in mässigen Intervallen reizenden Ströme.

Laufende Nummer der Versuche.	Reiz:		Verhältnisse der		Latenzzeit in Secunden.	Zuckungsgrad.
	Intervall.	Stärke in Einheiten.	Reizstärken.	Latenzzeiten.		
1	$\frac{1}{11}''$ ($\frac{1}{22}''$)	100	4,0 : 4	4 : 4,0	4,0	II
2		100	4,0 : 4	4 : 4,0	4,0	II
3		100	4,25 : 4	4 : 4,8	4,0	III
4		80	4,0 : 4	4 : 4,44	4,8	I
5		80	4 : 4,42	4,66 : 4	2,0	I
6		90	4 : 4,44	4,09 : 4	4,2	II
7		100	4 : 4,25	4,4 : 4	4,4	II
8		125	4,39 : 4	4 : 4,2	4,0	II
9		90	4,42 : 4	4 : 4,47	4,2	I
10		80	4,44 : 4	4,08 : 4	4,4	I
11		70	4,46 : 4		4,3	I
12		60	4 : 4,46			0
13		70	4,0 : 4	4 : 4,05	4,8	I
14		70	4 : 4,44	4,27 : 4	4,9	I
15		80	4 : 4,42	4 : 4,0	4,5	I
16		90			4,5	I

Laufende Nummer der Ver- suche.	Reiz:		Verhältnisse der		Latenz- zeit in Secun- den.	Zuk- kungs- grad.
	Intervall.	Stärke in Einheiten.	Reizstärken.	Latenzzeiten.		
17	$\frac{1}{11}''$ ($\frac{1}{22}''$)	400	1 : 1,11	1,25 : 1	1,2	II
18		425	1 : 1,25	1,7 : 1	0,7	IV
19		400	1,25 : 1	1 : 1,7	1,2	IV
20		425	1 : 1,25	1,5 : 1	0,8	III
21		400	1,25 : 1	1 : 2,12	1,7	II
22	$\frac{1}{15}''$ ($\frac{1}{30}''$)	400	1 : 1,0	1,42 : 1	1,2	I
23		425	1 : 1,25	1,5 : 1	0,8	I
24		450	1 : 1,20	2,66 : 1	0,3	III
25		425	1,20 : 1	1 : 2,66	0,8	II
26		425	1 : 1,0	1,0 : 1	0,8	II
27		450	1 : 1,20	1,14 : 1	0,7	I
28		425	1,20 : 1	1 : 1,14	0,8	I
29		450	1 : 1,20	1,14 : 1	0,7	II
30		450	1,0 : 1	1 : 1,28	0,9	II
31		425	1,20 : 1	1 : 1,0	0,9	I
32	$\frac{1}{11}''$ ($\frac{1}{22}''$)	450	1 : 1,20	1 : 1,22	1,1	II
33		425	1,20 : 1	1 : 1,09	1,2	I
34		450	1 : 1,20	1,2 : 1	1,0	I
35		425	1,20 : 1	1 : 1,7	1,7	I
36		450	1 : 1,20	2,12 : 1	0,8	II
37	$\frac{1}{15}''$ ($\frac{1}{30}''$)	475	1 : 1,17	3,12 : 1	0,25	III(?)
38		450	1,17 : 1	1 : 3,12	0,8	II
39		475	1 : 1,17	3,12 : 1	0,25	III
40		450	1,17 : 1	1 : 5,0	1,25	I
	2 M. Ruhe	450	1 : 1,17	5,0 : 1		

Laufende Nummer der Ver- suche.	Reiz :		Verhältnisse der		Latenz- zeit in Secun- den.	Zuk- kungs- grad.
	Intervall.	Stärke in Einheiten.	Reizstärken.	Latenzzeiten.		
41	$\frac{1}{15}''$ ($\frac{1}{30}''$)	175	4,17 : 1	1 : 5,0	0,25	III
42		150	1 : 4,17	5,0 : 1	1,25	I
43		175	4,17 : 1	1 : 6,8	0,25	III
44		150	1 : 4,0	1,13 : 1	1,7	I
45		150	1 : 4,07	5,0 : 1	1,5	I
46		160	1 : 4,09	1,5 : 1	0,3	III
47		175	4,09 : 1	1 : 1,5	0,2	III
48		160	1 : 4,09	1,5 : 1	0,3	III
49		175	4,09 : 1	1 : 2,0	0,2	III
50		160	1 : 4,0	1,33 : 1	0,4	II
51		160	1 : 4,09	1,5 : 1	0,3	II
52		175	4,09 : 1	1 : 1,25	0,2	II
53		160	1 : 4,0	1 : 1,2	0,25	II
54		160	1 : 4,09	1,5 : 1	0,3	II
55		175	4,09 : 1	1 : 2,0	0,2	II
56		160	1 : 4,09	2,0 : 1	0,4	II
57		175	4,09 : 1	1 : 1,5	0,2	II
58		160	1 : 4,09	1,5 : 1	0,3	II
59		175	4,09 : 1	1 : 3,5	0,2	II
60		160	1 : 4,09	2,33 : 1	0,7	II
61		175	4,09 : 1	1 : 2,33	0,3	II
62		160	1 : 4,09	2,33 : 1	0,7	I
63		175	4,09 : 1	1 : 2,33	0,3	II
64		160	1 : 4,09	2,33 : 1	0,7	I
65		175	1 : 4,09	2,33 : 1	0,7	II

Laufende Nummer der Ver- suche.	Reiz:		Verhältnisse der		Latenz- zeit in Secun- den.	Zuk- kungs- grad.
	Intervall.	Stärke in Einheiten.	Reizstärken.	Latenzzeiten.		
	$\frac{1}{15}''$ ($\frac{1}{30}''$)		1,09 : 1	1 : 3,33	0,3	II
66		160	1 : 1,09	4,0 : 1	1,0	II
67		175	1,09 : 1	1 : 2,8	0,25	II
68		160	1 : 1,09	3,5 : 1	0,7	II
69		175	1,09 : 1	1 : 2,0	0,2	II
70		160	1 : 1,09	2,0 : 1	0,4	II
71		175	1,09 : 1	1 : 4,0	0,2	II
72		160	1 : 1,09	3,2 : 1	0,8	I
73		175	1,09 : 1	1 : 3,2	0,25	II
74		160	1 : 1,0		0,8	II
75		160	1 : 1,09			0
76		175	1,09 : 1	1 : 6,0	0,2	II
77		160	1 : 1,0	1,09 : 1	1,2	II
78		160			1,1	II

Schluss des Versuches.

Zwischen je 2 Beobachtungen war, wo nichts Anderes bemerkt ist, immer $\frac{1}{2}$ Minute Ruhepause eingeschoben.

Trotz der erwähnten Unregelmässigkeiten bei gleichen Verhältnissen, denen natürlich auch solche bei ungleichen entsprechen, kann man doch auch wieder das schon erwähnte Factum beobachten, dass nach einigen Reizperioden die Erregbarkeit etwas steigt, so dass 80 Einheiten erst 1,8''—2,0'' danach 1,4''—1,5'' wirken müssen, bevor sie Reflexe auslösen; und dass 70 E den Effect erreichen, welchen zuvor 80 E hatten. Bald aber nehmen die Zeiten latenter Reizung wieder zu, so dass der Reizstärke 150 E, welcher anfänglich eine Latenz 1,0'' sodann 0,7''—0,8'' entsprach, später (bei gleichem Intervall $\frac{1}{15}''$) die Zeiten, 0,9''—1,2''—1,7'' zugehören.

Abgesehen von solchen Modificationen der Erregbarkeit finden wir, dass wenn die Werthe der Reizquotienten von der 4 abweichen, auch die Latenzquotienten sich ändern, und zwar fast stets in entgegengesetztem Sinne, so dass wachsenden Reizen abnehmende Latenzen entsprechen. Aber wir bemerken auch, dass nicht (wie man etwa hätte erwarten können) Reizquotienten und Latenzquotienten gleicher Reihe einander genau reciproke Grössen sind. Betrachten wir die einzelnen Werthe (nach den Zeilen 4—8, welche grosse Anomalien bieten) näher, so finden wir, dass bei mässigen Aenderungen in der Reizintensität die Verhältnisse der zugeordneten Zeitgrössen nicht beträchtlich von den erwarteten abweichen; dass aber, wenn der Reiz bedeutend variirt wird, die Latenzen in noch erheblicherem Grade sich ändern (No. 17 bis 21). Eine weitere Steigerung dieser Differenzen zwischen den zugeordneten Werthen der Verhältnisszahlen in den 2 mittleren Columnen findet sich in den Zeilen No. 23 und 24. Dann aber sehen wir mit fortschreitender Ermüdung den grossen Reizquotienten nahezu gleiche, wohl auch kleinere reciproke Latenzquotienten, einmal (No. 31) selbst identische zukommen. Als Inductionsströme von 125 Einheiten, trotz grosser Frequenz, fast effectlos geworden waren (No. 35), und nun 150 E in die Stufe der regelmässig wirkungsfähigen Reize gerückt waren, erhielten, bei abermaliger Steigerung um 25 Einheiten, die Verhältnisszahlen der Latenzzeiten viel höhere Werthe, als sie in früheren Ermüdungsstadien bei schwächeren Reizen gleicher Frequenz hatten, deren Intensitäten ebenfalls um 25 E verschieden waren. Selbst als (No. 45) die hinreichende Stromintensität (150 E) um nur 10 E gesteigert wurde, nahmen die Latenzzeiten ganz unverhältnissmässig zu, während ein fernerer Reizzuwachs um 15 E die latente Erregung nur wenig verkürzte. Im weiteren Verlaufe des Versuchs steigen, bei immer gleichen Verhältnissen, die Proportionen der Latenzgrössen, so dass sie den Werth 4 : 1 (No. 66) und schliesslich selbst 4 : 6 erreichen, indem nur die Latenzzeiten des schwächeren Reizes beträchtlich wachsen, diejenigen des stärkeren aber ziemlich unverändert bleiben.

Es sind demnach die Zeiten latenter Reizung keineswegs einfache Functionen der Stromstärken, etwa in der Weise, wie man die Muskelzuckungshöhen von Reizen motorischer Nerven abhängig

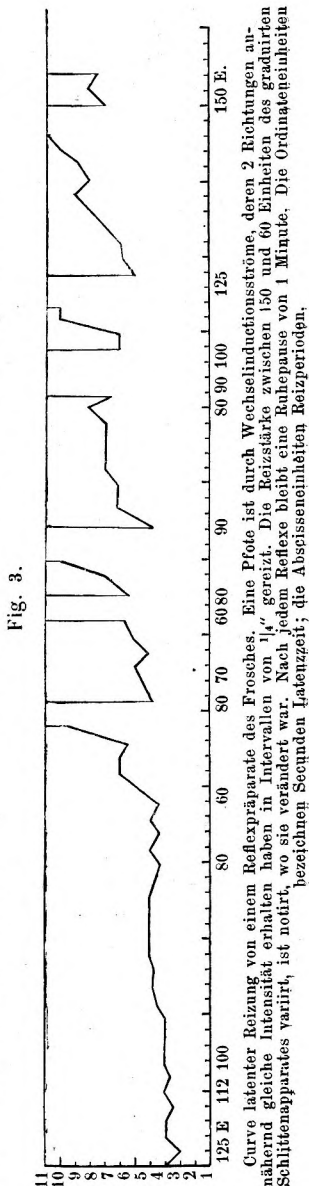
ansah, sondern gleichen Reizzuwachsen entsprechen, unter verschiedenen Erregbarkeitsverhältnissen desselben Reflexpräparates, ganz verschiedene Erregungswerthe. Etwas frappant könnte man das Ergebniss der Beobachtungen so formuliren: Zwischen maximalen Reizen (kleiner Latenzzeit) und minimalen (grosser Latenz) besteht nur ein schmaler Grenzraum. Befinden sich die 2 verglichenen Reize jenseits der Grenze (sind also beide maximale) so differiren die zugehörigen Latenzwerthe nur wenig von einander, wie verschieden auch die absoluten Werthe der Reizintensitäten sein mögen; bleibt aber ein Reiz unter der Grenze, oder geräth in Folge der Ermüdung in das Gebiet der minimalen, während der andere, damit verglichene noch oberhalb im Maximalbereiche steht, so sind die Effecte der 2 Erregungen beträchtlich verschieden, obwohl deren Intensitäten, nach absoluten Maßen bestimmt, möglicherweise nur geringe Differenzen haben.

Als ich über die Ursache dieser seltsamen Erscheinung nachdachte, fiel mir ein, dass ja auch die Reizfrequenz einen grossen Einfluss auf die Latenzzeit hat, und dass vielleicht mit der Intensität der angewandten Reize auch deren Frequenz geändert werde. — Der schwingende Stab, welcher die häufigen Unterbrechungen (22 und 30 pro Secunde in der betrachteten Experimentalreihe) vermittelte, gab ja in einer Secunde 44, respective 45 Schliessungen und eben so viele Oeffnungen des primären Stromes. Da nun die Oeffnungsinductionsschläge stärkere Reize sind als die Schliessungsinductionsströme, so werden die ersteren schon bei einem Rollenabstande wirksam werden, bei welchem die letzteren noch ohne Effect sind. Treten aber, bei Näherung der Rolle, die Schliessungen ebenfalls in das Gebiet der hinreichenden Reize, so wird die Frequenz der wirksamen Erregungen verdoppelt. Unter der (später gerechtfertigten) Voraussetzung, dass in dem soeben betrachteten Versuche, bei mässigen Reizstärken nur die Oeffnungsschläge wirksam waren, habe ich in der 2ten Tabellen-Columnne neben das eingeklammerte Stromintervall das doppelt so grosse wirkliche Reizintervall gestellt.

Um diese Anschauung zu prüfen, versuchten wir die Wechselinductionsströme mit Hülfe einer, Seite 234 beschriebenen Vorrichtung am *Ruhmkorff'schen* Interruptor gleichzumachen.

Die nebenstehende Curve (Fig. 3.) giebt die Resultate einer mit den beschriebenen Mitteln gewonnenen Versuchsreihe wieder. Sie ist derart erhalten, dass über jedem Anfangspuncte der, einer Versuchsperiode sammt Ruhepause (von 1 Minute) entsprechenden, markirten Abscisseneinheit die zugehörigen Zeiten latenter Reizung als Ordinaten aufgetragen sind, deren je 1 Secunde bedeutende Längeneinheiten an der Anfangsordinate bezeichnet sind. Die Verbindungslinie der Ordinatenendpunkte giebt die Curve der Latenzzeiten. Die senkrechten, dünnen Linien, welche von den abgebrochenen Curvenenden zu dem oberen Grenzstriche aufsteigen, sollen andeuten, dass der in jenes Bereich fallende Reiz keinen Reflex auslöste, also die Latenzzeit als unendlich gross markirt werden kann.

Die Curve lehrt, dass die latente Reizdauer eines frischen Reflexpräparates nicht wesentlich verlängert wird, wenn man die Reizstärke mindert. 125 E, 112 und 100 Einheiten wirken nach ziemlich gleicher Reizdauer, während nach der 10ten Periode, bei unveränderter Reizstärke, die Latenzzeit sich allmählich von 3" auf 4" verlängert. Auf diesem Stande hält sie sich aber auch noch bei 80 E. Erst die um weitere 20 Einheiten verminderte Stromintensität steigert die Latenzzeit beträchtlich, wird aber auch bald gänzlich unwirksam (Latenz ∞). Auf 80 Stromeinheiten reagirt der Schenkel wieder nach



kurzer Reizdauer, welche auch bei 70 Einheiten noch nicht wesentlich wächst, während 60 Einheiten auch jetzt effectlos bleiben. Die Latenzzeit bei 80 Einheiten setzt wieder da ein, wo sie zuvor bei 70 abgebrochen war, und wird bald ∞ . 90 Einheiten wirken anfänglich nach relativ kurzer Latenz, sodann nach mässiger. Schliesslich erscheint einmal die Reflexzuckung um ein Weniges früher, aber 80 E und 90 E bleiben ohne Effect. Es vermögen auch 100 Einheiten nur einige Reizperioden hindurch sich geltend zu machen. Unter dem Einflusse von 125 Einheiten, die im Anfange keineswegs deletär gewirkt hatten, wachsen jetzt rapide die Latenzzeiten, bald bis ∞ . 150 Einheiten lösen noch nach mässiger Dauer schwache Reflexe aus, dann stirbt das Präparat plötzlich ab: bleibt auch auf Reize von 1000 E unthätig.

Dieser natürlich durch mehrere Versuchsreihen bestätigte Befund zeigt also, dass die Dauer der latenten Reizung keineswegs immer so wesentlich von der Intensität der Reizung abhängt, als man bisher angenommen hat. Wenn mässige Reize, bei abnehmender Erregbarkeit nahezu minimal werden, verlängern sich die Latenzzeiten bedeutend, und können nunmehr durch stärkere Erregung erheblich herabgedrückt werden. Wir sehen aber zugleich, dass nicht etwa, wie beim Nervmuskelpräparate stärkere (untermaximale) Reize den schwächenden Einfluss der überstandenen Actionen zu compensiren im Stande sind. Die Leistungsfähigkeit, welche der Reflexfrosch, abgesehen von der Intensität der Zuckungen, durch die Geschwindigkeit der Reaction bekundet, nimmt bei diesem in weit unregelmässiger Weise ab, wie beim Muskel; ihr Ablauf ist auch nicht, wie derjenige der Muskelermüdung, durch grössere Ruhepausen sehr flach zu erhalten, sondern wird gegen das Ende zu immer steiler und bricht (wie schon früher erwähnt worden) dann häufig ganz plötzlich ab.

Die Länge einer solchen Ermüdungscurve und die Steigung der einzelnen Stücke ist jedoch, selbst zur gleichen Jahreszeit (Winter), sehr grossen, individuellen Schwankungen unterworfen. So reagirte ein sehr empfindliches Präparat zu Beginn des Versuches auf Reize von 5 Einheiten nach 0,5 Secunden latenter Reizung; aber aber auch, nachdem es (im Verlaufe von 1½ Stunden) 73 Reizperioden überstanden hatte, genügten ihm noch Inductionsströme von 8 bis 15 Einheiten, in ½" Intervall wirkend zu reflectorischer Bewegung nach 1" latenter Reizung. Solche

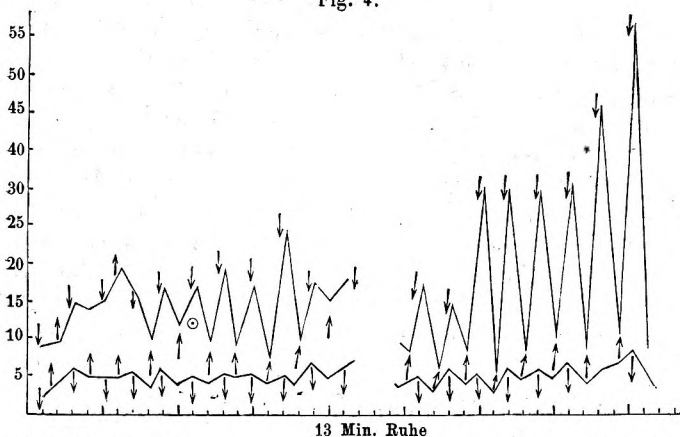
Charakterverschiedenheit zeigt sich auch bei den Reflexpräparaten bezüglich ihrer Empfindlichkeit gegen Ströme verschiedener Richtung. Während bei manchen Fröschen aufsteigende Ströme (vom Fuss gegen den Unterschenkel) und absteigende Ströme völlig gleichwerthig waren, erwies sich bei anderen die absteigende Richtung des Schliessungsinductionsschlages wirksamer, als die aufsteigende, bei wieder anderen war das Verhältniss umgekehrt. Es existirt also, wie für die mit Inductionsschlägen gereizten Froschmuskeln ¹⁾, so auch für die Reflexpräparate kein allgemein gültiges Zuckungsgesetz. Bei letzterem ist die Inconstanz jedoch noch grösser, insofern, als die Reaction auch bei demselben Individuum in den verschiedenen Ermüdungsstadien sich ändert. In Fig. 4 sind die Ergebnisse einer Versuchsreihe dargestellt, in welcher die Effecte der im Präparat verschieden gerichteten Inductionsströme untersucht wurden. Damit wir in jeder Reizperiode nur gleich geartete Inductionsschläge erhielten, stellten wir für diese Experimente den Interruptor so her, dass sein Anker (wie der *Wagner'sche* Hammer die *Pflüger'sche* Abblendung ²⁾), sobald der Magnet ihn angezogen hat, einen Bügel von Kupferdraht in 2 Quecksilbernäpfchen senkt, welche mit den Polen der secundären Spirale des Inductorium verbunden sind. So werden die Oeffnungsschläge vom Präparate abgeleitet. — Freilich gestattet diese Anordnung, sollte sie präcis functioniren, keine sehr schnellen Schwingungen des Ankers. — Die gleich gerichteten Schliessungsinductionsströme wurden nach jeder Reizperiode gewendet, so dass die Pflote abwechselnd von aufsteigenden (↑) und absteigenden (↓) Strömen durchflossen wurde. In der nächsten Figur bitte ich vorerst nur die obere Curve zu betrachten; die untere wird uns später interessiren.

Im Anfange der (oberen) Curve sehen wir die Latenzzeiten allmählich wachsen, unabhängig von der Stromesrichtung. Von der 8ten Reizperiode ab beginnen die Ströme aufsteigender Richtung (↑) sich durch kurze Zeiten latenter Reizung auszuzeichnen, während die absteigenden (↓) Inductionsschläge etwas längerer Reizzeit wie zuvor bedürfen, einmal (17. Periode) sogar

1) *H. Kronecker*, Monatsberichte der Akad. d. Wissenschaften zu Berlin 1870 S. 640.

2) *E. Pflüger*, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1858 S. 130.

Fig. 4.



Das Reflexpräparat reizen Schliessungsinductionsschläge von 20 E Intensität in $\frac{1}{2}$ " Intervall. Dieselben folgen einander nach Pausen von 3 Minuten abwechselnd in absteigender (\downarrow) und aufsteigender (\uparrow) Stromesrichtung. Die Abscissenstriche markiren Reizperioden. Die Ordinatenmarken je 5 Sekunden latenter Reizung. Die obere Curve bezeichnet die Zeitpunkte starker reflectorischer Zuckung.

bis 24", um starke Reflexe auszulösen¹⁾. Nach längerer (13 Minuten) Ruhe, während deren das Quecksilber der Nebenschliessung gereinigt wurde, bildeten sich sehr grosse, regelmässige Unterschiede in den Wirkungen der Ströme beider Richtungen aus, so dass nach 4 Perioden die Zacken der Latenzzeitcurve sehr gross werden. Es zeigt sich dabei, dass die Latenz nur für Ströme einer Richtung sehr bedeutend wächst (bis über 51" latenter Reizung): eine Eigenthümlichkeit, welche der bei Tabelle III erwähnten analog ist. Dort bemerkten wir, dass die Latenzen für starke Reize mit der Ermüdung nur wenig, für schwache Reize aber erheblich wachsen, und dass darum die Quotienten der Latenzzeiten die reciproken Verhältnisse der Reizzeiten immer beträchtlicher übertreffen. — Die späteren Versuchsperioden, welche in die graphische Darstellung der Resultate nicht aufgenommen sind, deuten wieder auf merkwürdige Aenderungen der Erregbarkeit. Die Curve senkt sich wieder, und die Unterschiede der Wirkungen zwischen aufsteigenden und absteigenden Strömen verschwinden, ähnlich wie es im Anfang des Versuches der Fall war. Mit der Ermüdung wachsen später die Latenzzeiten für

1) Die längere Latenz absteigender Schliessungsinductionsreize könnte dem Zuckungsgesetze gemäss auf das von Rosenthal (l. c.) formulierte 6te Gesetz zurück geführt werden, demzufolge »die Reflexzeit für die vom Rückenmark entferntere Stelle grösser, als für die nähere« ist.

beide Stromrichtungen. Mit Strömen hoher Intensität kann man aber sodann wieder Zuckungen sehr kurzer Latenz erhalten.

Die einzelnen Stromstösse folgten bei dieser Experimentalreihe in Zwischenräumen von $\frac{1}{2}$ ".

Nur bei seltenen Reizen erreichen die Zeiten der latenten Erregung die bedeutenden Werthe von 1 Minute und darüber. Nur in diesen Fällen konnten wir daher auch, bei Aenderung der Reizintensität, grosse Unterschiede der Latenzzeit beobachten.

Es war somit zu erwarten, dass die Dauer latenter Reizung wesentlich vom Reiztempo beeinflusst werde. Schon die 3 Tabellen, welche als Beispiele für die Wirkung der wechselnden Reizstärken in dieser Arbeit angeführt worden sind, geben Gelegenheit, den Einfluss der wechselnden Reizfrequenz zu beachten.

In Tabelle I (S. 235) ist auf der letzten Linie, welche das Reizintervall $\frac{1}{8}$ " enthält, die Latenzzeit 2,0" notirt, welche der Reizstärke 150 Einheiten entspricht, während die nächste Reizperiode gleicher Intensität vom Intervall $\frac{1}{10}$ " nur eine Dauer von 1,2" bis zur Zuckung beansprucht. Noch prägnanter ist in Tabelle II der Unterschied zwischen den 2 benachbarten Latenzwerthen 2,0" und 0,5". In beiden Fällen schlugen Inductionsströme gleicher Intensität (10 Einheiten) die Froschpfote; aber im ersten Falle war das Reizintervall $\frac{1}{4}$ " im zweiten $\frac{1}{8}$ ". In der Tabelle III (S. 241) fanden geringere Aenderungen der Reizintervalle: ($\frac{1}{11}$ " und $\frac{1}{15}$ " statt. Aber auch hier variirt mit dem Intervallwechsel in deutlicher Weise die Zeit der Latenz:

1.	{	11 Reize (100 E)	pro Sec. wirkten nach	1,7" Latenz	
		15 " (100 E)	" " " "	1,2" "	
2.	{	15 " (150 E)	" " " "	0,7" "	
		11 " (150 E)	" " " "	0,9" "	
3.	{	11 " (150 E)	" " " "	1,0" "	
		15 " (150 E)	" " " "	0,8" "	

Der Anblick dieser Tabelle könnte zu der Hypothese verleiten, dass in jedem Stadium der Erregbarkeit des Präparates eine bestimmte Anzahl von Reizen gewisser Intensität erforderlich sei, um einen Reflex auszulösen. Denn in den ersten 2 Parallelfällen trafen resp. 18,7 und 18,0 Reize den Schenkel, bevor er gehoben wurde; in dem 2ten Paare waren 10,5 und 9,9 Schläge wirksam. In dem 3ten Paare reagirte der Schenkel auf den 11ten und 12ten Stromstoss. Eine solche Annahme würde sich aber nur in seltenen Fällen bewähren. Wir finden Abweichungen nach beiden Seiten.

Eine tabellarische Zusammenstellung einiger Schlagzahlen, welche in benachbarten Reizperioden gleicher Intensität aber verschiedenen Intervalls für den Reflex erforderlich waren, wird nicht nur dienen, um die soeben erwähnte Hypothese zu entkräften, sondern auch weitere nützliche Fingerzeige geben.

Die folgenden Proben sind aus passenden Experimenten da herausgegriffen, wo alle Versuchsbedingungen am gleichmäßigsten waren. Jede der laufenden Nummern der Tabelle bezeichnet eine Versuchsreihe. Mehrere Paare aus einem Experimente tragen die gleichen Ordnungszahlen nebst verschiedenen Buchstaben.

Tabelle IV zeigt den Einfluss verschiedenen Reizintervalls auf die Dauer der latenten Reizung.

Laufende Nummer der Versuche.	Reiz:		Zum Reflex erforderliche:	
	Stärke Einheiten.	Intervall Secunden.	Reizdauer Secunden.	Schlagzahl.
1	150	$\frac{1}{8}$	2,0	16,0
	150	$\frac{1}{50}$	1,2	60,0
2	10	$\frac{1}{4}$	2,0	8,0
	10	$\frac{1}{48}$	0,5	24,0
3a	100	$\frac{1}{4}$	2,2	17,6
	100	$\frac{1}{21}$	0,3	6,3
3b	100	$\frac{1}{21}$	0,7	14,7
	100	$\frac{1}{8}$	2,4	19,2
4	100	$\frac{1}{8}$	2,3	18,4
	100	$\frac{1}{21}$	0,7	14,7
5a	100	$\frac{1}{8}$	1,7	13,6
	100	$\frac{1}{21}$	0,7	14,7
5b	175	$\frac{1}{21}$	0,25	5,25
	175	$\frac{1}{8}$	1,0	8,0
6	20	$\frac{1}{4}$	7,5	30,0
	20	$\frac{1}{8}$	2,0	16,0
7	15	$\frac{1}{4}$	5,0	20,0
	15	$\frac{1}{8}$	1,0	8,0
8a	11	$\frac{1}{4}$	4,0	16,0
	11	$\frac{1}{8}$	2,0	16,0

Laufende Nummer der Versuche.	Reiz:		Zum Reflex erforderliche	
	Stärke Einheiten.	Intervall Secunden.	Reizdauer Secunden.	Schlagzahl.
8b	30	$\frac{1}{4}$	4,0	4,0
	30	$\frac{1}{8}$	0,5	4,0
9	8	$\frac{1}{4}$	7,0	28,0
	8	$\frac{1}{8}$	3,0	24,0
10	10	$\frac{1}{8}$	5,0	40,0
	10	$\frac{1}{4}$	15,0	60,0
11	15	$\frac{1}{4}$	4,5	12,0
	15	$\frac{1}{4}$	4,0	16,0
12a	12	$\frac{1}{5}$	2,5	12,5
	12	$\frac{2}{5}$	7,0	15,5
12b	20	$\frac{2}{5}$	30,0	75,0
	20	$\frac{1}{5}$	5,0	25,0
12c	20	$\frac{1}{5}$	10,0	50,0
	20	$\frac{2}{5}$	45,0	112,5
13a	10	$\frac{1}{2}$	6,0	12,0
	10	$\frac{1}{4}$	2,5	10,0
13b	10	$\frac{1}{2}$	4,0	8,0
	10	$\frac{1}{4}$	15,0	15,0
13c	10	$\frac{1}{3}$	19,0	19,0
	10	$\frac{3}{2}$	50,0	33,0
14	15	$\frac{1}{2}$	5,0	10,0
	15	$\frac{1}{4}$	3,0	12,0
15	8	$\frac{1}{4}$	4,0	4,0
	8	$\frac{1}{2}$	2,5	5,0
16a	500	$\frac{1}{4}$	4,0	4,0
	500	$\frac{1}{2}$	3,0	6,0
16b	400	$\frac{1}{4}$	13,0	52,0
	400	$\frac{1}{2}$	30,0	60,0
17	15	$\frac{1}{2}$	46,0	92,0
	15	$\frac{1}{4}$	5,0	20,0
18	900	$\frac{1}{2}$	25,0	50,0
	900	$\frac{1}{4}$	5,0	20,0

Laufende Nummer der Versuche.	Reiz:		Zum Reflex erforderliche	
	Stärke Einheiten.	Intervall Secunden.	Reizdauer Secunden.	Schlagzahl.
19	400	$\frac{1}{2}$	4,5	9,0
	400	1	34,0	34,0
20	1000	1	9,0	9,0
	1000	$\frac{1}{2}$	5,5	11,0
21a	1000	2	35,5	17,75
	1000	$\frac{3}{2}$	8,5	5,6
21b	1000	$\frac{3}{2}$	16,5	14,3
	1000	2	55,0	27,5
22	500	$\frac{3}{2}$	6,7	4,36
	500	2	35,5	17,75
23	1000	2	80,0	40,0
	1000	$\frac{3}{2}$	63,0	42,0

Schon ein flüchtiger Ueberblick der vorstehenden Tabelle lehrt, dass bei dem gleichen Präparate, in demselben Stadium der Erregbarkeit, bei unveränderter Reizintensität dem kleineren Reizintervalle die kürzere Latenz zugehört.

Man bemerkt aber sogleich, dass es ganz unstatthaft wäre, die Resultate mehrerer Versuchsreihen mit einander zu vergleichen; denn bei demselben Reizintervalle zeigten sich sehr abweichende Latenzzeiten: z. B. bei $\frac{1}{8}$ " Intervall Schwankungen zwischen 0,5" und 5" Latenz, bei $\frac{1}{4}$ " Intervall latente Reizung von 1" bis 30" u. s. w.

Die Reizbarkeit der verschiedenen Präparate ist so mannigfaltig, dass man für jedes den erregenden Strömen eine andere Intensität geben muss. Freilich dienen die notirten Reizeinheiten auch nicht als absolute Mafse, weil die zur Stromerzeugung verwendeten *Grove'schen* Elemente nicht jedesmal mit frischen Säuren gefüllt wurden. Während desselben Experimentes aber bleibt die Kette merklich constant. —

Soviel kann man durch alle individuellen und experimentellen Verschiedenheiten hindurch erkennen, dass frequente Reize (etwa bis $\frac{1}{8}$ " Intervall herab) auch unter ungünstigsten Verhältnissen (gesunkener Erregbarkeit und geringer Stromstärke) nicht die

lange Latenzzeit erreichen, wie sie den seltenen Reizen ($\frac{1}{2}$ " bis 2" Intervall) in der Regel zukommt.

Je grösser die Differenz der zusammengehörigen Reizintervalle, um so grösser ist gewöhnlich auch der Unterschied der Zeiten latenter Reizung.

Die Intervalldifferenz $\frac{1}{8} - \frac{1}{21} = 0,08$ entspricht 4,39" als der aus den aufgeführten Versuchen berechneten mittleren Differenz der Zeiten latenter Reizung; die Intervalldifferenzen $\frac{1}{4} - \frac{1}{8} = 0,125$ coincidiren mit dem mittleren Werthe der Latenzabweichungen von 4,07"; den Unterschieden der Intervalle $\frac{1}{2} - \frac{1}{4} = 0,25$ gehört als Mittel der Latenzdifferenzen der Werth 42,4" zu.

Die 3 Periodenpaare mit der Intervalldifferenz $\frac{2}{5} - \frac{1}{5} = 0,2$ sind zur Bestimmung des mittleren Werthes nicht zu gebrauchen, weil die 2 späten Gruppen Stadien hoher Ermüdung entsprechen.

Für die Intervalldifferenz 0,5 stellt sich als zugehöriger Mittelwerth der Latenzdifferenzen 23,3 heraus. Wenn wir aber 9,0 und 3,5 : die Subtractions-Ergebnisse der Gruppen 13b und 20 ausschliessen, so kommen wir sogar auf den Mittelwerth 30,4. Es ist auch begreiflich, dass der grossen Differenz 0,5 eine verschiedene Geltung zukommt, je nachdem sie aus $1 - \frac{1}{2}$ oder aus $\frac{3}{2} - 1$ oder aus $2 - \frac{3}{2}$ entstanden ist. Die in Zwischenräumen von 2" oder $\frac{3}{2}$ " folgenden Inductionsschläge müssen für die meisten Frösche sehr stark gewählt werden, und viele Male wiederkehren, um überhaupt Effect zu haben, während die Stösse, welche einander in 1" Intervall folgen, ohne dass sie sogleich eine sehr hohe Intensität brauchen, für sehr viele Präparate zur reflectorischen Erregung taugen, freilich bei manchen (bei denen $\frac{3}{2}$ " Intervall gänzlich unwirksam ist) erst nach öfterer Wiederkehr.

Wenn man statt der Differenzen von Reizen und Latenzen die Verhältnisse derselben betrachten will, so findet man diese am einfachsten ausgedrückt in den zum Reflexe erforderlichen Schlagzahlen, die in der 5ten Columne der Tabelle angegeben sind.

Aus diesen Zahlen ist ersichtlich, dass man nicht annehmen darf: es sei, um einen Reflex auszulösen, bei unveränderter Erregbarkeit des Schenkels, ein bestimmtes Reizquantum erforderlich, welches auch bei wechselndem Intervalle gleichintensiver Stromstösse eine immer gleiche Anzahl derselben erfordert. Die zusammengehörigen Schlagzahlen eines Versuchspaares weichen meist beträchtlich von einander ab. Nur in den zwei Gruppen

der Reihen No. 8a und No. 8b finden sich, wohl durch Zufall, gleiche Werthe. In den weitaus meisten Fällen gehören zu den grösseren Intervallen auch grössere Schlagzahlen, d. h. die Dauer der latenten Reizung ist bei seltneren Reizen nicht nur absolut länger, als bei häufigeren, sondern auch mehr als nöthig ist, um die gleiche Reizzahl vollführen zu lassen. Nicht selten muss bis zur Schenkelerhebung die Schlagzahl der seltenen Reize die der häufigeren sogar um ein Vielfaches übertreffen. Diese Erscheinung hat eine gewisse Analogie mit dem S. 227 erwähnten Resultate der *W. Baxt'schen* Untersuchung, welche ergab, dass die latenten Wirkungszeiten rascher wachsen, als die reizenden Säuren an Stärke abnehmen. Nur die beiden ersten in der Tabelle aufgeführten Gruppen weichen in auffallender Weise von dem Verhalten der übrigen ab. Relativ sehr viele Reize kleiner Intervalle treffen den Schenkel, bevor er sich erhebt.

Der Ursache dieser eigenthümlichen Erscheinung mit Hülfe vollkommener Reizinstrumente nachzuforschen, habe ich noch nicht Gelegenheit gefunden.

Ferner ist auch aus diesen Notizen (5a, b und 8a, b) zu erkennen, wie bei grösserer Reizintensität die Zeit der Latenz etwas abnimmt. Die Ermüdung wirkt, wie früher schon (S. 246 Fig. 3) gezeigt worden ist, in entgegengesetztem Sinne. In der Gruppe 3a, welche die gleiche Reizintensität mit der 2a hat, ist zwar die Schlagzahl für $\frac{1}{8}$ " die kleinere; aber der Grad des Reflexes war zugleich in diesem Falle ein sehr niederer. — Wir werden auf die Beziehung zwischen Zuckungsgrad und Latenzzeit bald zurückkommen. — Man kann den die Latenz verlängernden Einfluss der Ermüdung also compensiren, indem man den Reiz verstärkt; doch gilt dies nicht in gleichem Grade für alle Intervalle. Während man bei mittleren Intervallen die Ermüdung übercompensiren kann (5a, b, 8a, b.) vermag man dies bei grösseren nicht mehr (12a, b, c.). Es erreicht bei solchen die Dauer der latenten Reizung schnell sehr hohe Grade. Das Wachsthum der Latenzen bei Reizung mit Stromstössen verschiedenen Intervalls wird die folgende, nach den Daten einer Versuchsreihe construirte Curve Fig. 5. anschaulich machen.

Diese Versuchsreihe lässt erkennen, wie das frische Präparat gleich schnell auf Reize ziemlich verschiedener Intensität

(20 E und 12 E) und verschiedenen Intervalls ($\frac{1}{3}$ " und $\frac{2}{3}$ ") reagirt. Nur ist der Umfang der 2 ersten Zuckungen etwas grösser, als derjenige der zunächst folgenden, die nur den Grad II erreichen. In der 6ten Periode ist, unter gleichen äusseren Bedingungen wie zuvor, ein Reflex vom Grad II erst nach 10" langer Reizung zu erhalten. Bei Intervall $\frac{1}{3}$ aber schon nach 2". Den gleichen Vorgang konnten wir nun wiederholt beobachten, Intervall $\frac{1}{3}$ brauchte nur den 5ten Theil der Reizzeit von Intervall $\frac{2}{3}$.

In der 12ten Versuchsperiode kam der Reflex auf den seltenen Reiz etwas verfrüht, aber in den folgenden Perioden wuchs die Latenz schnell und wurde bald ∞ d. h. der Reiz 12 E $\frac{2}{3}$ " I. vermochte, trotz minutenlanger Einwirkung, keinen Reflex mehr auszulösen. Indessen blieben die frequenten Reize gleicher Intensität noch mässig wirksam: die Dauer ihrer Latenz blieb klein. Für die zweite Hälfte unserer Versuchsreihe mussten die Reize 15 E bis 20 E beansprucht werden. 20 E $\frac{2}{3}$ " bleibt ungefähr ebensolange effectlos, als 15 E $\frac{1}{3}$ ". Als beide Frequenzen bei derselben Stromintensität verglichen wurden, zeigte sich das Untergewicht der seltenen bald in sehr eclatanter Weise. Etwa 10mal längere Reizung erforderte die in $\frac{2}{3}$ " Intervall erfolgende Stossreihe, bevor der Reflex zum Durchbruch kam, als diejenige doppelter Häufigkeit. Es trafen also im ersten Falle 5mal mehr Reize die Nerven als die letzten. Man bemerkt zugleich, dass die späten Reflexe keineswegs schwächer zu sein brauchen, als die früh eintretenden. Kommt es aber eine Weile nach der präsumptiven Latenzzeit nur zu schwacher Entladung (I), dann ist Unwirksamkeit des angewendeten Reizes, oder, wenn schon starke Ströme applicirt worden, gänzliches Absterben in naher Aussicht. Gelegentlich bitte ich gleich hier, zu beachten, wie am Anfange der Curve, wo diese ihren kleinzackigen Verlauf beginnt, die Verlängerung der Latenz für seltene Reize nicht unvermittelt auftritt, sondern eine schwache Zuckung (\odot'), anstatt der erwarteten stärkeren (II oder III) sich einstellt, der erst mehrere Secunden später die definitive folgt. Solche submaximalen Reflexe wollen wir »vorläufige« nennen, im Gegensatz zu den »endgültigen«. Diese Erscheinung wiederholt sich bei dem nächsten ($\frac{2}{3}$ ") Versuche; im dritten tritt die vorläufige Zuckung etwas verspätet auf. In der 4ten Zacke steht die Marke \odot wieder gesetzmässig: in der allmählich ansteigenden Linie, welche die Marke \odot in Zacke 5 mit dem Endpunkte des ersten horizontalen Curvenstückes verbindet.

(18 E) etwas übersteigt. Als wir versuchten, die Latenz der häufigen Reize zu verlängern, indem wir die Stromintensität (auf 15 E) minderten, blieb der Reflex gänzlich aus. Abwechselnde Erregungen von 20 E $\frac{1}{2}$ " Int. und 18 E $\frac{1}{4}$ " Int. brauchten Latenzzeiten, deren graphische Darstellung das flachzackige Linienstück ergibt. Darauf erscheint eine vorläufige Zuckung (⊙) zur Zeit, wo die endgültige zu erwarten war, und diese verspätet sich bis 45" nach Beginn der Reizungsperiode. Der nächste definitive Zuckungspunct für 20 E $\frac{1}{2}$ " Int. steht am richtigen Orte. Die Curve bleibt nun für 2 Perioden tief, obwohl in der 2ten statt der Reize von 20 E nur solche von 18 E verwendet worden sind. Der Frosch scheint reizbarer geworden zu sein; dennoch erreicht die Latenz für 20 E $\frac{1}{2}$ " Int. nur wieder den früheren Werth, nachdem freilich ein vorläufiger Reflex ausgelöst war. Nun wurde der Reiz 18 E $\frac{1}{2}$ " Int. geprüft, ob dieser jetzt auch dem von 20 E $\frac{1}{2}$ " Int. in der Wirkung gleiche, wie es 20 E $\frac{1}{4}$ " Int. bezüglich 18 E $\frac{1}{4}$ " Int. gethan hatte. Diese Erwartung erfüllte sich zwar nicht: zur betreffenden Zeit trat kein endgültiger Reflex ein, aber es kam doch zu einer schwachen vorläufigen Entladung, der nach 58" und 64" zwei weitere folgen und endlich nach 109" latenter Reizung eine sehr starke Entladung. In der folgenden Reizperiode ist die Erregbarkeit soweit gestiegen, dass nunmehr der Endreflex auf Reizung 18 E $\frac{1}{2}$ " Int. nur 5" später erfolgt, als die Reflexe bei frequenter Stromfolge (18 E $\frac{1}{4}$ " Int.) auftreten. Bald aber werden die Unterschiede der Latenzzeiten seltener und häufiger Reize wieder gross, indem die ersteren sprungweise wachsen, um dann in hohen Breiten beträchtlich zu schwanken. Dies Verhältniss ändert sich in dem Theile der Curve, welcher nicht mehr mit abgebildet ist. Da konnten die seltenen Reize von der Intensität 18 E überhaupt keinen Reflex mehr auslösen und mussten durch solche von der Intensität 20 E ersetzt werden, welche ebenfalls lange latent wirken mussten. Während dessen halten sich die Zeiten der Latenz für die frequenten Reizungen fast unverändert auf relativ niedrigem Werthe von 3"—4". Erst als das Präparat sehr ermüdet war summirten sich auch die Reize von $\frac{1}{4}$ " Int. bisweilen selbst 40" lang schliesslich zu sichtbarer Zuckung.

Während die beiden ausführlich beschriebenen Beispiele von Versuchsreihen zum Vergleiche der Wirkungen seltener und häufiger Reize absolut lange Latenzen darboten, gewährt die

In den kleinen Verhältnissen finden wir die Vorgänge der Latenzschwankungen bei seltener Reizfolge, wie sie in den vorigen Curven grosser Latenzen ausgedrückt sind, wieder.

Mit wechselndem Reizintervall variirt die Latenz des frischen Präparates nur wenig. Plötzlich aber steigen die Zeiten latenter Reizung für seltene Stromstösse auf hohe Werthe, während für häufige die kleinen Latenzzeiten bestehen bleiben. Die dritte Spitze der grossen Zacken bleibt wesentlich tiefer, als die 2 früheren, zugleich aber ist der Reflex als schwach bezeichnet und bleibt bei der nächsten Reizung mit Intervall $\frac{1}{3}$ ganz aus. Dies deutet darauf hin, dass jener Reflex nur ein vorläufiger gewesen ist, der endgültige aber nicht zu Stande kommen konnte. Auch etwas längere Ruhe vermag dem Reize 30 E $\frac{1}{3}$ Int. nicht zu seiner Wirksamkeit zu verhelfen. Die Ströme von 35 Einheiten sind aber jetzt noch längere Zeit, nach mässig hoher Latenzzeit, mächtig.

Es sind bei dieser Versuchsreihe nur die zuerst auftretenden Reflexzuckungen berücksichtigt worden. Der Reiz wurde abgebrochen, nachdem das Präparat überhaupt reagirt hatte. Es sind 'also »vorläufige Reflexe« stets als endgültige notirt. Daraus erklären sich, wenn man den Zuckungsgrad in Betracht zieht, theilweise die relativ grossen Schwankungen in der Latenzzeit. Wir werden auf diesen Punct bald näher eingehen.

Bisher haben wir die Veränderungen betrachtet, welche die Dauer latenter Reizung erleidet, wenn die Intensität der erregenden Ströme gewechselt wurde, und wenn das Intervall variirte. Nur gelegentlich haben wir auch die resultirenden Effecte gleichzeitiger Grössenänderungen der beiden Variablen berücksichtigt.

Die nächste Curve (Fig. 8) soll zeigen, wie die Reflexzeiten sich verhalten, wenn Reiztempo und Reizstärke gleichzeitig in entgegengesetztem Sinne geändert werden. Da wir aus einer früheren Versuchsreihe (Fig. 5) ersehen haben, dass ein frisches Präparat ziemlich gleich schnell auf erheblich verschiedene Reize reagiren kann, so habe ich die dargestellte Curve da begonnen, wo in den Experimenten die wechselnden Reizintervalle auch die Latenzen merklich schwanken liessen.

Erregbarkeit rapide: 15 E $\frac{1}{8}$ " Int. brauchten zur schwachen Wirkung statt 6 Secunden 16", ebenso 20 E $\frac{1}{4}$ " Int. anstatt 5" nun 9" zu spurweisem Reflexe. Danach konnten auch häufige Reize von 20 E, von 50 E und noch grösserer Stärke keine Bewegung mehr hervorrufen.

Aus dieser Versuchsreihe geht hervor, dass es möglich ist, divergirende Effecte von Reizen verschiedener Frequenz und Intensität zu compensiren; aber es lässt sich keine Anweisung dafür geben, wie die componirenden 2 Variablen gewählt werden müssen, damit constante Latenzzeiten resultiren. Wie wir gesehen haben (Tabelle III), entsprechen in verschiedenen Ermüdungsstadien gleichen Reiz-Unterschieden oder -Verhältnissen ganz verschiedene Latenz-Differenzen oder -Proportionen. Ebenso nehmen bei Einwirkung verschieden frequenter Reize die Latenzzeiten mit schwindender Erregbarkeit in ganz verschiedenem Verhältnisse zu: bei seltenen viel schneller und mehr sprungweise als bei häufigen. Der Reizzuwachs, welcher also beim frischen Präparate genügt, um bestimmten, seltenen Intervallen die Macht häufiger, schwächerer Reize zu geben, reicht beim ermüdeten dazu nicht mehr aus: ein Umstand, der in Fig. 5 deutlich zu Tage tritt und auch in Fig. 6 bemerkbar ist.

Freilich kann man auch bei wechselnder mittlerer Reizfrequenz Latenzzeiten constanter Grösse dadurch sicher erreichen, dass man die Reize übermässig stark giebt; dann tritt aber stets das Latenzminimum ein. In solchem Falle erfährt man natürlich nichts über das Verhältniss der Erregungskräfte von Stossintensität und Stosszahl. Somit lässt sich nach unseren Erfahrungen folgender Satz aufstellen: Durch Variation der Intensität einzelner Stromstösse kann die Latenzzeit nur innerhalb enger Grenzen verändert werden; hingegen bietet die Abstufung der Reizintervalle ein Mittel, um ausserordentlich grosse Schwankungen in der Dauer latenter Reizung zu erzielen. Daher können kleine Latenzdifferenzen, welche durch Tempowechsel veranlasst worden sind, durch Aenderung der Stromintensität ausgeglichen werden, grosse Unterschiede aber nicht.

Uebrigens lässt sich die Zeit der Latenz durch Tempowechsel nicht beliebig variiren. Die Stromintensitäten, welche für häufige Reize hinreichend sind, bleiben es nicht auch für seltene. Dies haben wir schon bei Betrachtung der Figuren 5 und 7 wahr-

nehmen können. Die seltneren Reize (anfänglich sehr wirksamer Intensität) versagten auch dort bald gänzlich, ohne dass zuvor maximale Latenzzeiten erzielt worden wären. Wir mussten die Stromintensität verstärken, um den seltneren Stößen Erfolg zu verschaffen. — Je mehr die Reizintervalle vergrößert werden, um so beträchtlichere Stromstärken sind zum Reflexe nöthig.

Tabelle V zeigt, wie die Zeiten latenter Reizung mit dem Reizintervalle wachsen; seltene Reize zur Wirkung bald starke Ströme erfordern, welche die Erregbarkeit schnell vernichten.

Ruhepausen zwischen den Reizperioden.	Reiz:		Latenzzeit Secunden.	Zuckungsgrad.
	Intervall Secunden.	Stärken Einheiten.		
24 Minuten	0,5	40	6	II
11 "	0,25	40	2,5	II
5 "	0,5	40	{ 5,0	I
			{ 6	II
5 "	0,25	40	2,5	II
5 "	0,5	40	{ 3	I
			{ 4	II
9 "	1,0	40	8	II
5 "	1,0	40	{ 9	I
			{ 15	II
5 "	1,0	40	{ 7	I
			{ 14	II
5 "	1,0	40	{ 8	II
			{ 19	II
5 "	1,5	40	50	II
5 "	1,5	40	63	II
7 "	1,5	40	63	II
5 "	1,5	40	∞	
5 "	1,5	15	{ 30	II
			{ 90	0
5 "	1,5	15	∞	
5 "	1,5	15	∞	
5 "	0,25	40	40	I
5 "	1,5	30	45	III
5 "	0,25	15	14	II
5 "	1,5	30	∞	
5 "	0,25	30	6	II
7 "	1,5	40	∞	

In dieser Tabelle bedeuten die geklammerten Zahlen die Latenzzeiten der aufeinander folgenden Reflexzuckungen (»vorläufigen« und »endgültigen«) einer Reizperiode.

Es ist beachtenswerth, dass hier auch die Latenzzeiten für

kleine Intervalle ($0,25''$), die anfänglich normal kurz sind, nach den Perioden starker Reizung in grossen Intervallen, bei gleicher Reizstärke ungewöhnlich lang werden; erst durch relativ starke Ströme auf das gewöhnliche Mass herabgedrückt werden können, während wir sonst gesehen haben, dass sie sich, trotz eingeschobener grosser Latenzen, bei wenig veränderter Stromintensität, auf ziemlich gleichem Niveau erhalten.

Je distanter die Reize gewählt werden, in desto früheren Ermüdungsstadien werden sie gänzlich unwirksam. Inductionsschläge (Schliessung und Oeffnung), die im Intervall $2,5''$ folgten, habe ich nur einige Male wirksam gesehen, als wir bei frischem Präparate sehr hohe Reizstärken anwendeten. Die Dauer der latenten Reizung war sogar in solchem Falle, welchen die folgende Tabelle VI demonstriert, sehr kurz, als der Pfote sogleich im Beginn des Experimentes die stärkeren Schläge zugeführt wurden. Schnell aber erlosch die Empfindlichkeit gegen die seltenen Reize, dann gradatim gegen immer häufigere. Die ausserordentlich intensiven Schläge liessen auch beim fast abgestorbenen Präparate keine langen Latenzzeiten zu. Plötzlich, nachdem eine doppelte Ruhezeit ($2''$) noch eine Zuckung kleiner Latenz auf Reize von Intervall $0,5''$ ermöglicht hatte, war die Erregbarkeit gänzlich erloschen: auch gegen das sonst unfehlbare Kneipen.

Tabelle VI zeigt, wie sehr seltene Reize nur bei ausserordentlichen Stromstärken vom frischen Präparate Reflexe auslösen, bald unwirksam werden; und wie mit sinkender Erregbarkeit immer kleinere Reizintervalle versagen.

Ruhepausen Minuten.	Reiz:		Latenzzeit Secunden.	Zuckungsgrad.
	Intervall Secunden.	Stärken Einheiten.		
38	2,5	1000	5,0	III
1	2,5	1000	∞	
1	2,0	1000	∞	
2	2,0	1000	∞	
			$\left\{ \begin{array}{l} 25,5 \\ 48 \\ 58 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} I \\ I \\ II \end{array} \right.$
1	1,5	1000	10,0	III
1	1,5	1000	36,0	II
1	1,5	1000	42,0	III
1	1,5	1000	48,0	III
1	2,0	1000	$\left\{ \begin{array}{l} 46,0 \\ 66,0 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} I \\ II \end{array} \right.$
1	2,0	1000	35,5	I

Ruhepausen Minuten.	Reiz:		Latenzzeit Secunden.	Zuckungsgrad.
	Intervall Secunden.	Stärken Einheiten.		
1	1,5	1000	7,5	III
1	1,5	1000	18,0	II
1	1,5	1000	16,5	III
1	2,0	1000	64,0	III
1	2,0	1000	42,5	III
1	2,0	1000	49,0	III
3	1,5	1000	19,0	III
1	1,5	1000	18,75	III
1	1,5	1000	21,0	III
1	1,5	1000	36,0	II
1	1,5	1000	40,5	II
1	1,5	1000	26,0	III
1	1,5	1000	53,75	I
1	1,5	1000	∞	
3	1,5	1000	∞	
1	1,0	1000	10,0	II
1	1,0	1000	11,0	II
1	1,0	1000	14,0	I
1	1,0	1000	16,0	II
1	1,0	1000	∞	
10	0,5	1000	8,5	II
1	0,5	1000	8,0	II
1	0,5	1000	8,5	II
1	0,5	1000	9,0	I
1	0,5	1000	10,0	I
1	0,5	1000	∞	
		Kneipen	—	II
2	0,5	1000	11,5	
1	0,5	1000	∞	
		Kneipen		0

In einem anderen Falle, wo die Schläge in 2,5" Intervall 900 E 1 Minute lang ohne Effect den Schenkel eines frischen Präparates getroffen hatten, vermochten nunmehr 1000 Einheiten erst nach 40 Secunden latenter Reizung schwachen Reflex zu erzeugen, darauf bei umgekehrter Stromesrichtung eine schwache Zuckung nach 17, 15" Latenz. Hiernach war aber selbst das Intervall 2,0" fast gänzlich ohnmächtig: erst Reize, die alle Secunden folgten erzielten einige prompte Reflexe nach kurzen Latenzzeiten. Nach einigen Reizperioden aber waren auch Schläge vom Intervall 0,5" nicht mehr zuverlässig, und unaufhaltsam starb das Präparat ab.

Es wirken also starke Reize sehr schnell deletär, auch ohne sichtbare Reflexe auszulösen. Wir werden bald sehen, dass auch untermaximale Schläge d. h. solche, die bei mittleren Reizinter-

vallen für den Reflex noch genügen, bei grossen aber nicht, die Erregbarkeit stark herabsetzen. Es beruht hierin ein wesentlicher Unterschied von dem Verhalten der quergestreiften Muskeln, bei welchen *Kronecker* den eigenthümlichen Umstand bemerkt hat »dass schwächere Reize, wenn sie keinen erheblichen Effect mehr haben, nicht ermüden, wie es maximale Reize thun auch ohne mechanische Wirkung zu äussern, dass der mit unwirksamen Reizen behandelte Muskel sich fast wie ein ruhender verhalte.«¹⁾

So erkennen wir, dass die aufeinanderfolgenden Reize im Präparate zwei entgegengesetzte Ziele anstreben: die Bewegung auszulösen und das Leben zu vernichten. Nun scheint diese schädliche Kraft nur den intensiven Reizen in hohem Grade zuzukommen; die Bewegung aber wird, wie wir gesehen haben, besser gefördert durch Wiederholung der Stösse, als durch Verstärkung derselben. Bei den seltenen Reizen, welche starke Ströme erfordern, um überhaupt wirksam zu werden, ist daher der schädigende Einfluss merklicher, als bei frequenter Stromfolge.

Wie haben wir uns die Summation der Bewegungen vorzustellen?

Einige wichtige Aufschlüsse können wir, wie ich glaube darüber gewinnen, wenn wir die schon erwähnten Erscheinungen der »vorläufigen Reflexe« betrachten.

Türck sagt in seiner schon wiederholt erwähnten Arbeit²⁾ »Sehr häufig erfolgt eine kräftige Streck- und Beugebewegung der in die Säure getauchten Extremität (des Frosches) nicht plötzlich, sondern es gehen ihr erst geringe, langsame Bewegungen voraus.« »Es wurden dadurch für jede Hinterextremität zwei Ziffern erhalten z. B. 12—17 Secunden Latenz an der normalen, 7—12 an der hyperästhethischen.

1) Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig 1874 S. 264.

Die von *Funke* (*Pflügers Archiv f. Physiologie* Bd. VIII. S. 247) bemerkte Abweichung ist nur eine scheinbare. Die Schliessungsinductionsschläge, welche daselbst mit den zugehörigen Oeffnungsschlägen als gleichwerthig maximal angesehen werden, waren eben nicht maximale, wie sich daraus ergibt, dass sie früher unwirksam werden, als die letzteren und wohl auch schon anfangs kleine Höhendifferenzen zeigen. Die in Fig. 22 (a) (Tafel III) als Beispiel facsimilirte Schliessungszuckung ist von der dazu gehörigen Oeffnungszuckung der Höhe nach relativ mehr verschieden, wie die von *Kronecker* (l. c. S. 260 Fig. 30) als maximal und untermaximal bezeichneten Zuckungen.

2) l. c. Separatabz. S. 3.

*Sanders-Ezn*¹⁾ bespricht »die Wiederholung derselben Bewegung bei anhaltender (chemischer) Reizung« in einem besonderen Capitel. Er findet zwischen dem ersten und zweiten Erscheinen derselben Muskelbewegung stets eine deutlich wahrnehmbare Pause, welche um so kürzer währt, je grösser die Reizbarkeit ist. »Dieses abwechselnde Verschwinden und Erscheinen einer Bewegung zeigt an, dass der Reiz, obwohl er continuirlich besteht, dennoch nur periodisch seine auslösende Wirkung äussert.« Er beobachtete öfter, dass wenn zwei gleiche, schwächere Reize kurz nach einander applicirt wurden, die auf den letzteren folgende Bewegung energischer war als diejenige, welche nach dem ersteren Reiz auftrat. Als die wahrscheinlichste Erklärung dafür hält er: »dass die vom ersteren 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.«

Eine analoge Erscheinung hatte *Eduard Weber* beobachtet,²⁾ als er die Wechselströme des elektromagnetischen Rotationsapparates durch einen Froschunterschenkel schickte, welcher nur durch den Ischiadicus mit dem Rumpfe in Verbindung war. *Weber* fand (wie am Eingange dieser Arbeit berichtet ist) dass eine namhafte Zeit verging, ehe die Bewegungen erfolgten, »dass ferner, ungeachtet die Einwirkung des Rotationsapparates ununterbrochen fort dauerte, die Muskelbewegungen vorübergingen, Pausen zwischen sich liessen, und wieder kamen, als ob das Thier wirkliche Anstrengungen machte, dass endlich auch nicht immer dieselben Muskeln in Bewegung geriethen.«

Aehnliche Eigenthümlichkeiten haben *Setschenow* sowie *Nothnagel*³⁾ bei elektr. Reizung des centralen Ischiadicusstumpfes bemerkt. — Bei schwacher Reizung mit tetanisirenden Strömen des Schlitteninductorium sah *S.* sogleich nach dem Beginne nur eine einzige flüchtige Bewegung der vorderen Extremitäten, oder hierauf noch eine Reihe Secundenlang wärender, zitternder Zuckungen; danach Ruhe. Mittelstarke Reizung gab sogleich an beiden vorderen Extremitäten starke Bewegung, welche sodann

1) Arb. aus der physiol. Anstalt zu Leipzig 1867 S. 29.

2) Art. Muskelbewegung, *Wagner's* Handwörterbuch der Physiologie Bd. III. Abth. II. 1846. S. 49.

3) Zur Lehre vom klonischen Krampf. *Virchow's* Arch. Bd. 49. S. 276.

einen tetanischen Charakter annahm, um nach einigen Secunden, wie im vorigen Falle, absoluter Ruhe Platz zu geben. »Dauert die Reizung nichts desto weniger weiter, so sieht man nach Verlauf einiger Zeit (manchmal nach 1—2 Minuten) eine tetanische Welle in den Körper des Frosches hereinbrechen, welche gewöhnlich an den Resten der Femoralmuskeln der gereizten Seite beginnt, sich von hier aus auf die Bauchmuskeln und die anderen Extremitäten fortpflanzt und in Form eines starken, andauernden Strecktetanus endet. Später folgen dann ungeordnete Bewegungen.« »Bei starker Reizung wird die erste Bewegungsphase übergangen. Anstatt ihrer sieht man höchst unbedeutende Bewegung in den Extremitäten mit nachfolgender Ruhe von einigen Secunden, oder ein sofortiges Auftreten der zweiten Bewegungsphase in Form einer tetanischen Hebung der Extremitäten mit nachfolgendem Strecktetanus.« *Setschenow* erklärt die Ruhe nach dem ersten Anfall für eine Hemmungserscheinung, hervorgerufen durch den starken Reiz: denn wenn die Reizung des Nerven im Anfange der Ruheperiode unterbrochen wird, so bekommt man immer als Nachwirkung eine (manchmal sogar sehr starke) tetanische Streckung der Arme.

Einen Fortschritt in der Analyse des Vorgangs der Summation machte *Setschenow* durch Reizung des centralen Ischiadicusstumpfes mit einzelnen elektrischen Schlägen. Er sagt ¹⁾ »unterbricht man constante galvanische Ströme (welche zu schwach sind, als dass Schliessung und Oeffnung derselben einzeln zu wirken vermochte), beispielsweise 60 Mal in 1 Minute, so tritt nach einiger Unterbrechung die erste Zuckung noch schwach und in einer beschränkten Anzahl von Muskeln ein, die zweite, dritte u. s. w. werden immer stärker und ausgebreiteter, bis endlich eine Bewegung der ganzen Extremität zu Stande kommt, aber auch jetzt sieht man dennoch oft eine jede Stromesschwankung durch eine Zuckung der in der Bewegung begriffenen Extremität beantwortet.

In keiner der besprochenen Arbeiten finden sich genauere Angaben über das zeitliche Verhältniss, in welchem die während einer Reizperiode ausgelösten Reflexe zu einander stehen.

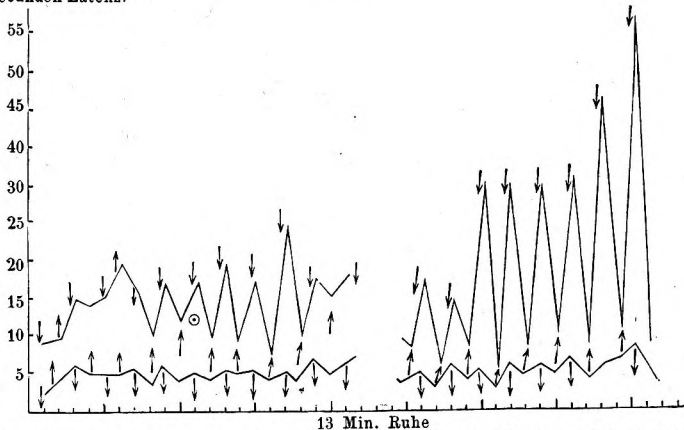
Die Tabelle II (S. 235) dieser Abhandlung führt schon einige Werthe auf, welche bei mässiger Reizfrequenz ($\frac{1}{4}$ ") ein ziemlich

1) l. c. S. 11.

schnelles Anwachsen der Latenzzeiten, der vorläufigen, wie der endgültigen Reflexe zeigen. Durch Fig. 4 ist sodann eine Versuchsreihe dargestellt, wo in jeder Reizperiode die vorläufigen Reflexe aufgetreten sind. Die charakteristische Curve dieser Latenzzeiten, welche ich dort nicht besprochen habe, sei hier noch einmal wiedergegeben.

Fig. 4.

Secunden Latenz.



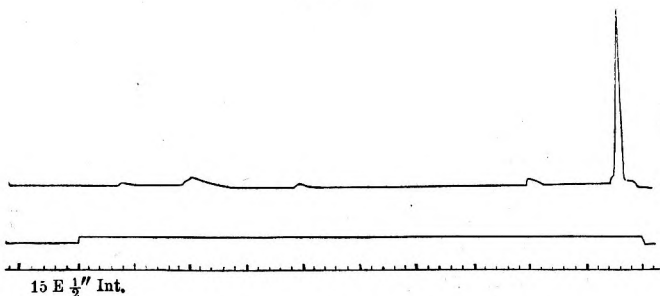
Das Reflexpräparat reizen Schliessungsinductionsschläge von 20 E Intensität in $\frac{1}{2}$ " Intervall. Die Reizperioden folgen einander in Pausen von 3 Minuten, abwechselnd in absteigender (\downarrow) und aufsteigender (\uparrow) Stromesrichtung. Die Abscissenstriche markiren Reizperioden. Die Ordinatenmarken je 5 Secunden latenter Reizung. Die untere Curve bezeichnet die Latenzzeiten vorläufiger (schwacher) reflectorischer Zuckung, die obere verbindet die Punkte endgültiger (starker) Erregung.

Der Verlauf der unteren Curve weicht in auffallender Weise von demjenigen der oberen ab. Während diese durch ihre grossen Zacken anzeigt, dass die Latenzen für die absteigenden Ströme schnell zu sehr grossen Werthen anwachsen, halten sich die Latenzen der vorläufigen Reflexe in engen Grenzen (3"—8"), obwohl auch hier eine geringere Wirkung der absteigenden Ströme merklich ist. Uebrigens hatten in dieser Versuchsreihe die vorläufigen Reflexe eine eigenthümliche Form. Es waren nicht schnell vorübergehende Zuckungen, sondern leichte aber andauernde Hebungen des Fusses, welche ganz allmählich wuchsen, zu welcher sich dann schwache Kniebeugungen gesellten, bis plötzlich die Beuger am Fuss, Unterschenkel und Oberschenkel stark contrahirt wurden, wonach gewöhnlich die Reizfolge abgebrochen wurde und der Schenkel plötzlich in die Ruhe-

lage zurück sank. In vielen Versuchen dieser Reihe, wo die Reizung sehr lange dauern musste, bevor es zum endgültigen starken Reflexe kam, wich die schwache tonische Contraction einzelnen, kleinen, in langen unregelmässigen Pausen folgenden Zuckungen (deren Latenzen in Figur 4 nicht markirt sind), zwischen denen die vom Trittbretthebel gezeichnete Curve wieder mit der Abscissenlinie sich vereinigte. Diesen Tonus, welcher an den von *E. Cyon*¹⁾ vertheidigten erinnert, habe ich in einigen Experimenten bei Reizung der Haut mit seltneren Inductionsschlägen beobachtet, mehreremals auch während tetanisirende Ströme den Schenkel trafen. In der Regel aber blieben die vorläufigen Reflexe von einander und vom definitiven getrennt. Ihr Verlauf ist zuweilen flach, meist aber steil auf- und absteigend. Der zeitlichen Folge nach treten zweierlei wesentlich verschiedene Arten auf: 1) in grösseren regelmässigen oder unregelmässigen Pausen, meist derart, dass alle vorläufigen Zuckungen klein sind (Grad 1), oder dass die späteren grösser sind als die ersten, 2) (nach kürzerer oder längerer Latenz) in Intervallen, welche mit allen Reizen, oder wenn diese ungleich stark, mit den stärkeren isarithmisch sind. Diese vorläufigen Zuckungen sind fast immer 1sten Grades.

Von der ersten Art giebt folgendes Facsimile Fig. 9 eine Probe.

Fig. 9.



Der Schenkel eines Reflexfroschpräparates mit 5 Gramm belastet und an den Zeichenhebel gebunden, durch Wechselinductionsströme von 15 E Intens., im Intervall v. $\frac{1}{2}$ '' gereizt, schreibt seine Hebungen auf die oberste Linie des unendlichen Papieres.

Die mittlere durch den Nebenschlüssel gezogene Linie wird nach oben geknickt, sobald der Reiz dem Schenkel zugeleitet, und nach unten, wenn er abgeleitet wird. Auf der untersten Linie sind Secunden markirt.

1) *Pflüger's Archiv* Bd. VIII. 1874. S. 348.

Hier folgte 3,5" nach Beginn der Reizung die erste kleine Pfotenhebung, dieser nach 6" eine wenig stärkere, dann nach Pausen von 9" und 20" je eine vereinzelte schwächere, endlich nach 48" Latenz eine starke Hebung des ganzen Schenkels (Zuckungsgrad III).

Nach kurzer Ruhe vermochte dieser Schenkel auf häufigere Reize ($\frac{1}{4}$ " Intervall) derselben Stärke nach 4" Latenz mit einer hohen Zuckung zu antworten, welcher auch bei anhaltendem Reize keine mehr folgten.

Bis zu welchem Grade aber in erregbarem Präparate eine seltene Folge schwacher Reize sich zu steigern vermag, zeigt die facsimilirte Fig. 10, die wegen absonderlicher Länge der Originalcurve in abgebrochenen Stücken hat dargestellt werden müssen.

Wir sehen, dass bis zur ersten vorläufigen Zuckung (Grad I) 57 Sekunden lange Reizung erforderlich gewesen ist; von da ab bis zur zweiten fernere 33" währende Schlagfolge, sodann bis zur dritten eine Reizdauer von 18", hierauf bis zur

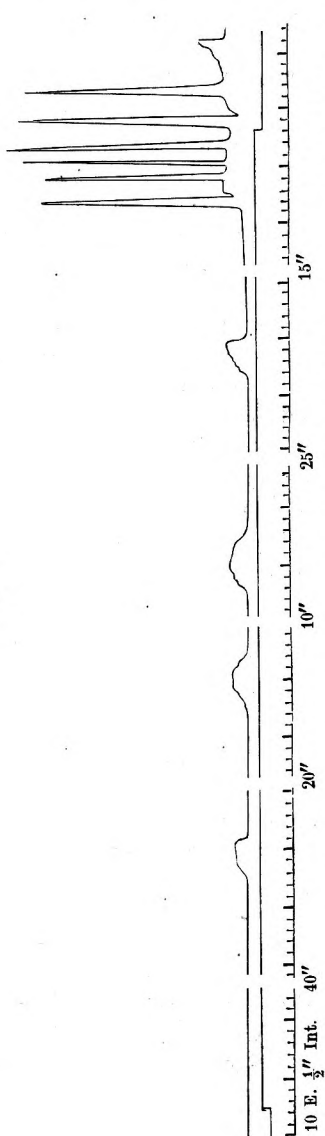


Fig. 10.

Der Schenkel des Reflexpräparates, befestigt, wie unter Fig. 9. beschrieben ist, wird mit Inductionsschlägen von 10 E in $\frac{1}{2}$ " Intervall erzeit. Die mittlere Linie und die untere (Zeit) Linie haben die gleiche Bedeutung wie in letzter Figur. Die Zahlen der Sekunden, welche den ausgeschnittenen Stücken entsprechen, sind jedesmal an die betreffende Stelle gesetzt.

4ten 43" Erregungszeit. Nach fernerem 27 Reizsecunden macht der Schenkel eine Reihe heftiger Hebungen und Senkungen, und kommt, auch nachdem der Reiz aufgehört hat, nicht sogleich zur Ruhe.

Wird nach so heftiger Entladung weiter gereizt, so bleibt auch ein erregbarer Schenkel bei mässiger Reizintensität und Frequenz längere Zeit in Ruhe. Dann kann es zu neuer, vielleicht auch starker, aber wohl kaum nochmals zu krampfartig wiederholter Entladung kommen. So gab z. B. der Schenkel welcher das Original von Fig. 40 geschrieben hatte, später, durch Ströme von 10 E $\frac{1}{4}$ " Int. erregt, nach 2,5" Latenz einen starken Reflexkrampf von 8,5" Dauer, dann blieb der fortwirkende Reiz 35" latent, brachte aber nun eine Zuckung vom Grad III hervor, sodann jedoch während 2 Minuten langer Reizung nicht mehr. Dabei war der Schenkel keineswegs abgestorben, denn leichte mechanische Reizung weckte noch gegen Ende dieser Erregungsperiode starken Reflex. Ebenso war nach Ruhe von einigen Minuten der gleiche Reiz fähig, binnen 1,5" wiederholte hohe Zuckungen (Grad IV) zu veranlassen; hiermit war aber die Beweglichkeit für die ganze übrige Reizzeit von fast 3 Minuten erschöpft. Ruhe von 6 Min. gab dem Schenkel hohe und prompte Erregbarkeit zurück. — Es bedarf aber nicht einmal der minutenlangen Ruhe. Auch 10" schafften dem Präparate einen hohen Grad seiner Reflexfähigkeit wieder. Hierdurch wird bewiesen, worauf ich schon oben (S. 267) hingedeutet habe: dass auch untermaximale Reize das Reflexpräparat ermüden. Zur Erholung braucht man aber nur sehr kurze Zeit.

Was von denjenigen Reflexen berichtet worden ist, die auf den elektrisirten Schenkel beschränkt bleiben, gilt auch für die auf den zweiten Schenkel ausgebreiteten, welche nach intensiver oder längerer Reizung einer Hautstelle entstehen.

Wird ein Schenkel schwach erregt, sei es, dass schwache Reize ihn treffen, oder dass seine Reizbarkeit abgenommen hat, so bleibt nicht nur seine Erregung länger latent, sondern sie pflanzt sich auch nicht mehr auf den anderen Schenkel fort. Zumal macht sich diese Eigenthümlichkeit geltend, wo nach einer vorläufigen Anfangszuckung eine zweite folgt. — Wenn die zweite stärker ist, so beginnt nun der andere Schenkel mit dem ersten die starke Bewegung. Hat aber längere Reizung für den ersten keinen Effect, so bleibt auch der zweite ruhig. Schreitet die

Ermüdung weiter fort, so nimmt auch an der starken zweiten Contraction der andere Schenkel nicht Theil. Aber es kann auch im vorgerückten Ermüdungsstadium nach längerer Latenz noch eine starke wiederholte Zuckung beider Schenkel zu Stande kommen. Hierauf haben die nervösen Centren in grösserer Ausdehnung ihre Erregbarkeit zeitweilig oder unwiederbringlich eingebüsst.

Könnte man nun den Reiz vielleicht so wirken lassen, dass sich seine bewegende Kraft summire, nicht aber sein schädlicher Effect? Es scheint dieses Postulat eine *Contradictio in adjecto* zu involviren. Denn wenn die Bewegung von Reiz zu Reiz gehäuft wird und nur die ausgelöste Bewegung, nicht das auslösende Moment ermüdet, so dürfte nur in dem Masse, als die interne Thätigkeit wächst, auch die Erschöpfung zunehmen. Wenn man dagegen die Reflexentladungen als resultirende Effecte von unabhängigen, widerstrebenden Kräften: beschleunigenden und hemmenden ansieht, so stände nichts im Wege, sich vorzustellen, dass bei einer gewissen Reizfolge die Hemmungen sich nur in verschwindender Weise zu sammeln im Stande wären, indessen die Bewegungsimpulse die Intervalle gut überdauerten: es könnte durch passend geordnete Pausen den anregenden Nerven noch die kleine Erholungszeit gewährt werden, welche den hemmenden nicht genügt. Nach den früheren Erörterungen dürfte man daran zweifeln, dass eine Reizfolge existire, bei der die Nachwirkung der Stösse über eine ganz kurze Zeit dauert. Das möglich grösste Reizintervall habe ich ja mit 2,5" bezeichnet, und bei dieser Gelegenheit grade hervorgehoben, dass Reize, welche so seltene Folge vertragen, ohne ihren nachhaltigen Effect einzubüssen, sehr stark sein müssen, und in Folge dessen die Erregbarkeit schnell vernichten. Nun hatten wir aber aus eignen und anderer Forscher Erfahrungen ersehen, dass heftige Reflexkrämpfe den Reiz überdauern, zuweilen in erheblichem Grade. Es schien also, dass zu beträchtlicher Intensität gesteigerte interne Bewegungen länger nachwirken, als einzelne Stösse.

Es musste also möglich sein, gewissermassen Summen zu summiren; solche mussten grössere Reizintervalle vertragen. In der That ist es uns gelungen, bis über 12 Secunden Ruhezeit hinaus die Nachwirkung der reflectorischen Erregung sichtbar zu machen. Das träge Präparat brauchte starke Reize: 1000 Ein-

heiten im Intervall $\frac{1}{2}$ ". Die kleine Versuchsreihe ordnet sich am bequemsten wieder tabellarisch:

Dauer der:					Maximale Höhe der Curve.
Ruhepause,	latentem Reizung,	Reizungs- Periode,	ganzen Con- traction,	nach dem Reiz- ende bleibenden Contraction,	
	1,0"	10,5"	12,0"	2,5"	12,0 Millm.
12,5"	2,0"	8,0"	8,0"	2,0"	9,0 "
10,0"	2,2"	6,0"	6,2"	2,4"	5,0 "
11,0"	2,3"	6,0"	6,0"	2,7"	6,0 "
12,5"	2,5"	6,0"	6,0"	2,5"	5,5 "
10,3"	2,0"	7,0"	4,2"	0	57,0 "
12,0"	3,0"	13,5"	10,0"	0	2,0 "

So häuften sich die Erregungen von Periode zu Periode, ohne dass die Höhe der vorläufigen Zuckungen etwa zugenommen hätte, oder auch die Länge der sichtbaren Nachwirkung beträchtlich gewachsen wäre. Nach der starken Entladung aber waren überhaupt nur noch ein paar kleine Reflexe zu erzwingen. Man darf daher kaum zu der Annahme seine Zuflucht nehmen, dass in diesem Falle nicht die Erregung, sondern nur die Erregbarkeit durch die Reize gesteigert worden sei. Es ist kaum zu glauben, dass so ausserordentlich starke Reize, welche das Präparat bald abzutödten im Stande sind, die Erregbarkeit zuvor noch gesteigert haben sollten. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, dass von den zunächst erregten nervösen Centraltheilen aus benachbarte in Mitschwingung versetzt werden, und diese Bewegung, wenn der äussere Anstoss fort dauert, immer weiter geht (daher die Reflexe sich ausbreiten). Wenn schon eine grosse Masse in Schwingung gerathen ist, kann auch der primäre Impuls kurze Zeit entbehrt werden, ohne dass sogleich Alles in Stillstand geräth. Die kräftigen neuen Anstösse, welche nach mehreren Ruhesecunden die etwas erholten Nervenenden treffen, vermögen dem ganzen System die zuvor erreichte Amplitude wieder zu geben, dann sie zu vergrössern. In gleichmässigen, längeren (2"—2,5") Intervallen folgende, einzelne, starke Reize dagegen verschwenden ihre Kräfte. Die Vibrationen, welche durch die einzelnen Impulse geweckt werden, bewahren nicht lange ihre Intensität und bleiben local. Nur schwer gelingt es daher seltenen Stössen, den kleinen Rest so zu vergrössern, dass es zu ausgebreiteten Bewegungen kommt, während durch häufige Reize (z. B. $\frac{1}{4}$ ") nur mässiger Stärke das Präparat nicht selten sogar zu den complicirten schein-

bar zweckmässigen Wischbewegungen gebracht wird, wie sie bei chemischen Reizen so auffallend sind.

Die starken Reize ermüden besonders die peripheren Nerven und so wird auch der von diesen ausgehende Stoss schwächer. Daher kommt es, dass vorläufige Reflexe häufig zu den Zeiten ausbleiben, wo sie nach Analogie vorhergehender und folgender Reizperioden eingetreten sein sollten (vergl. Fig. 5 und 6 S. 256 und 258). Eine geringe Schwächung des Inductionstromes oder der Sensibilität der Nerven genügt, um den Reiz von der meist nur knapp erreichten Schwelle zurückzuhalten. Im Gegentheil vermag oft eine ganz schwache Hülfe, zuweilen sogar leise Berührung (mit Pinsel oder Finger) während der elektrischen Reizung einen Reflex auszulösen. Die zuweilen scheinbar spontan auftretenden Bewegungen des Reflexpräparates habe ich schon früher (S. 238) als Summationszuckungen zu deuten versucht. —

Die Hemmungshypothese erscheint mir daher für die hier betrachteten Vorgänge entbehrlich.

Als zweite Kategorie von vorläufigen Reflexen habe ich oben die regelmässigen mit den stärkeren Reizen isarithmischen Zuckungen angeführt. Sie treten sehr häufig auf, zumal wenn die Haut mit mässig frequenten und intensiven Schlägen gereizt wird. Ihre Grösse ist meist sehr gering, zuweilen aber auch recht bedeutend. Es macht gewöhnlich den Eindruck, als ob die Pfote durch directe Reizung ihrer Muskeln bewegt würde; aber man kann sich bei genauerer Prüfung davon überzeugen, dass auch diese Contractionen reflectorische sind; denn bei ermüdeten Präparaten treten sie erst nach merklicher, zuweilen nach langer Latenz auf, und wechseln häufig periodisch ihre Stärke: eine Erscheinung die wir bald näher würdigen werden.

Es ist daher die (S. 229 schon erwähnte) Besorgniss des Herrn *Meihuizen*, man werde bei elektrischer Reizung der unversehrten Haut directe und Reflexzuckungen nicht unterscheiden können auch für diesen Fall der rhythmischen vorläufigen Reflexe unnöthig. Sehr starke Reize wirken natürlich auch auf die tiefere Musculatur. Wenn die Reflexerregbarkeit dem Erlöschen nahe war, sahen wir häufig die starken Ströme durch eine Streckung der Pfote beantwortet. In einigen Fällen war auch diese Bewegung unzweifelhaft als reflectorische anzusprechen denn sie trat nach längerer Latenz ein und war auch durch

Kneipen der Zehen desselben oder des anderen Fusses zu wecken. Aber auch nach gänzlicher Reflexerschöpfung streckte sich die durch starke Ströme gereizte Pfote, spreizten sich die Zehen; unzweifelhaft in Folge von directer Muskelreizung.

Die vorläufigen rhythmischen Reflexe haben wir sowohl mit dem (S. 229) beschriebenen Apparate, als auch, der besseren Uebersicht wegen, an dem Cylinderkymographion beobachtet. Hier war es uns möglich, Reihen von nahe 400 Reflexversuchen auf ein Blatt zu vereinigen. Da mussten wir aber auf Raumersparniss bedacht sein und haben deswegen den Zeichenhebel zwischen eine Hemmung geschlossen, welche ihm nur kleine Excursionen erlaubte. Die Pfotenbewegungen unterscheiden sich hier von den Schenkelhebungen wesentlich durch ihre Flüchtigkeit. Der Zuckungsgrad wurde übrigens an die betreffende Curvenstelle während des Experimentes notirt. Die folgende Figur 11a und 11b, (welche um der Raumvertheilung willen in 2 Stücke zerlegt ist) giebt Beispiele von so registrirten Curvenstücken.

Fig. 11a.

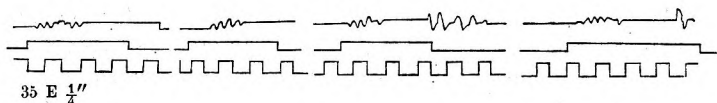
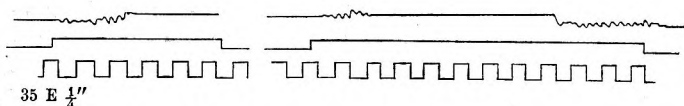


Fig. 11b.



Die Pfote des aufgehängten Reflexpräparates ruht auf dem nur in engen Grenzen beweglichen Zeichenhebel. Dieser zieht die oberste Linie (in der Figur von links nach rechts) gradlinig, solange er in Ruhe ist, wellig, wenn er durch Pfote und Gegengewicht rhythmisch ab- und aufgedrückt wird. Die Mittellinie bezeichnet durch hohen Verlauf, dass die Haut mit Inductionsschlägen von 35 Einheiten in $\frac{1}{4}$ Intervall gereizt wurde; durch tiefen, dass die Reize abgeblendet waren. Die unterste Linie markirt Secunden, in halbe getheilt.

Fig. 11a giebt benachbarte Curvenstücke, die früheren Ermüdungsstadien zugehören, Fig. 11b solche aus etwas späteren wieder.

Die kleinen Verhältnisse der Zuckungscurven verlangen genaue Betrachtung, um die Details erkennen zu lassen. Aber schon bei flüchtiger Ansicht der 2 Figuren bemerkt man, dass in den herausgegriffenen Fällen nach latenter Reizung von 0,2 bis 0,6 Secunden die rhythmischen Reflexe begannen, und nach

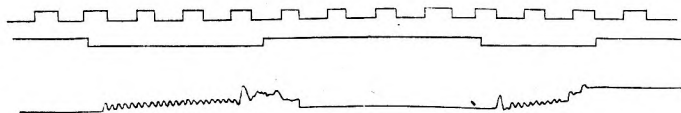
einer Gesamtlatenz von $1,3'' - 1,8''$ in die endgültige Schenkelhebung übergangen, so dass nun der befreite Hebel in ein klein wenig höherer Lage seine Ruhelinie zeichnen konnte.

Wenn der ReflEXTETANUS gelöst war und der Schenkel schnell auf den Hebel zurück fiel, dehnte dieser die (aus einem starken Gummiring gefertigte) Hemmung etwas nach unten und kehrte erst nach einer, wohl auch mehreren Nachschwingungen zur Ruhelage zurück, wie man es in der 3ten und 4ten Periode der Fig. 11a bemerken kann. So ist Anfang und Ende des ReflEXTETANUS meist präcis markirt. Nur wenn die Contraction sehr flach an- und absteigt, muss die subjective Beobachtung den Apparat controlliren. In den 2 vorgeführten Versuchscurven der Fig. 11 erkennen wir, dass die Latenzzeiten der vorläufigen Reflexe ziemlich die gleichen geblieben sind ($0,2'' - 0,4''$), dass jedoch die endgültigen Reflexe im Allgemeinen längerer Latenzzeiten bedürfen $1,9''$ bis $2,2''$. Zugleich lässt der zweite Versuch erkennen, dass bei länger dauernder Reizung der endgültige ReflEXTETANUS wieder nachlässt und nun wiederum rhythmische Contraktionen der Pfote erfolgen.

Die Grenzwerthe der in der ganzen Versuchsreihe bestimmten Latenzzeiten zeigen noch viel grössere Differenzen. Die Endreflexe des frischen Präparates traten auf starke Reize (70 E) nach so kurzer Zeit ein, dass für deren Messung die gewählte Geschwindigkeit der Kymographiontrommel nicht genügte, während in den höchsten Ermüdungsstadien 12 Secunden latente Reizung constatirt werden. Auch die vorläufigen Reflexe machten sich zuweilen erst nach Latenz von mehreren Secunden bemerklich.

Die nächste Figur 12 führt eine Probe sehr gleichmässigen Pfotentanzes vor.

Fig. 12.



Reflexpräparat durch Inductionsschläge von 100 E und 125 E in $\frac{1}{8}''$ Intervall (mit Hilfe einer vibrirenden Klinge gereizt. Apparat wie in der vorigen Figur.) Nur (sind) Reizlinie und Zeitmarkirlinie über der Zuckungcurve gezogen, und die Mittellinie bezeichnet durch ihr Absteigen den Beginn des Reizes.

In diesem Falle beantwortete die Pfote nur jeden zweiten Reiz (Oeffnungsschlag) und reagierte auf die Schliessungsschläge gar nicht sichtbar, genau wie ein überlasteter, schwach gereizter oder sehr ermüdeter Muskel. Die reflectorische Natur dieser Zuckungen ist auch hier durch die Länge der latenten Reizung bewiesen. Ausserdem zeigen auch fernere Reflexperioden des Präparates ein Anwachsen der anfangs unmerklichen, rhythmischen Zuckungen, was ich bei Muskelreizungen solcher Frequenz niemals wahrgenommen habe. An obiger Figur ist noch die lange Reihe der Pfoten-Vibrationen vor Auslösung der hohen Reflexcontraction bemerkenswerth. Die benachbarte Curve, welche bei Reizstärke 125 E erzeugt worden ist, enthält ein viel kürzeres Stadium der vorläufigen Reflexe, d. h. die Latenz bis zum endgültigen Reflexe ist kürzer als bei stärkerer Reizung.

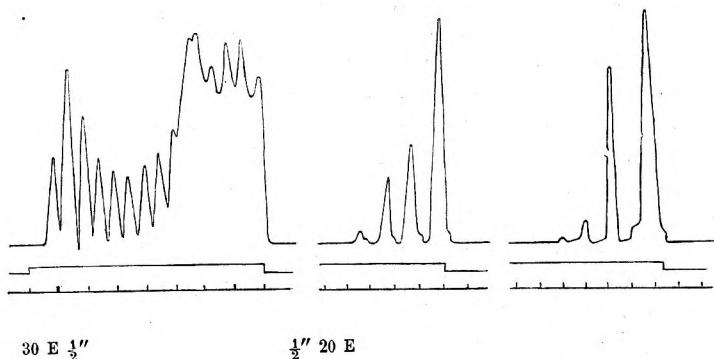
Wir haben auch eine andere sehr empfindliche Methode angewendet, um die zeitliche Folge der leisesten reflectorischen Zuckungen zu registriren: Auf den Ankerbalken eines *Schortmann'schen Relais*¹⁾ wurde eine dünne Korkplatte gesetzt, welche die Zehen des Präparates berührte. Die Platinspitze am Gegenende des empfindlich balancirenden Balkens taucht in ein Quecksilbernäpfchen, sobald die Pfote den Doppelhebel entlastet.

Wird hierdurch ein Strom geschlossen, so notirt der mit Schreibspitze versehene Anker eines kleinen Elektromagneten an der Kymographiontrommel den Moment der Hebung, und man erhält bei der rhythmischen Zuckungsfolge kleinzackige Curven, bei den längeren Contractionen hochgradiger Reflexe lange Marken. Für Messungen sind diese Curven sehr bequem, wegen der Schärfe des notirten Momentes, für den Anblick sehr langweilig charakterlos, weshalb ich davon keine Probe gebe. Diese Vorrichtung gestattet auch jede Manipulation am Präparate während des Experiments, weil man beliebig entfernt vom berussten Kymographion bleiben kann. Endlich wäre sie wohl empfehlenswerth für Demonstration vor grossem Hörerkreis, weil eine elektrische Glocke sehr präcis die Folge der Reflexe markirt, wenn man sie klingeln lässt, solange der Schenkel gehoben ist. Es liegt jetzt die Frage nahe: Sind diese rhythmischen Reflexe fundamental verschieden von den früher betrachteten, einzelnen, vorläufigen?

¹⁾ s. bei *Bowditch*, Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig 1871. S. 142.

Auf den letzten Blättern habe ich schon die Ansicht vertheidigt, dass jeder Reiz einen Zuwachs zur Bewegung der Reflexcentren setzt, dass mehrere Einzelstösse sich summiren bis die Reizschwelle überschritten wird, und ein vorläufiger Reflex erscheint, dass dann die Summation weitergeht, bis eine endgültige Zuckung oder ein Krampfanfall die Reaction abschliesst. Also nicht durch jede kleine Zuckung wird die fernere Bewegung aufgehoben, sondern nur durch starke Entladungen. Warum sollte nicht auch jeder Reiz, nachdem durch Summation einiger die Schwelle einmal erreicht ist, seine kleine Entladung zur Folge haben, deren Reste sich dann bis zum Endreflexe steigern, ähnlich wie wir in Tabelle VI die primären kleinen Reflexsummen weiter zu grossen secundären sich häufen sahen? Es gehörte dazu nur grosses Gleichmafs der Reize und Erregbarkeit. — Somit wäre dieser Vorgang als ein besonderer Fall der gewöhnlichen dargestellt. Die Anschauung vermag ich damit zu begründen, dass ich einige Entladungsformen vorlege, welche den Uebergang der vereinzelt Reflexe in die rhythmischen zeigen.

Fig. 43.



Die Originale dieser verjüngten Zuckungscurven haben nach einander 2 Reflexpräparate, deren Fussgelenke durch angeknüpften Faden mit dem Schreibhebel verbunden waren, auf unendliches Papier gezeichnet. Das eine Präparat war durch Inductionsströme von der Intensität 30 E in Intervallen von $\frac{1}{2}$ '' gereizt worden, das andere bei Stromstärke 20 E in $\frac{1}{2}$ '' Intervall. Die mittlere Linie zeigt durch höheren Verlauf die Reizzeit an. Die unterste Linie markirt Sekunden.

Die erste Curve zeigt eine ganze Reizperiode mit den synarithmischen, ziemlich starken Reflexen, die nach kurzer (fast 1'') Latenz anheben, sich nach 5'' Latenz zu einem Krampf verstär-

ken, an dessen Curve noch die ihn componirenden Impulse zu erkennen sind.

Die zweite Curve stellt eine Gruppe von Reflexzuckungen dar, welche nach 5" langer latenter Reizung durch Inductionsschläge vom Intervalle $1\frac{1}{2}$ " zum Vorschein gekommen waren. Die vorläufigen folgen einander in Intervallen von etwa 4" und wachsen schnell zur endgültigen Contraction. Die dritte Gruppe endlich giebt das Endstück einer längeren Reizperiode (20 E $1\frac{1}{2}$ " Intervall) wieder, in welcher vor dieser Entladung noch vereinzelte vorläufige nach resp. 13" (Grad I), 14" (Grad II), 20" (Grad II), 28" (II), 31" (II) erfolgt waren; dann geschah die erste kleine Unterschenkelhebung dieser Gruppe. Nach 38" Gesamtlatenzzeit und in Zwischenräumen von 4"—4,5" kam es zur vollen Entladung (welche die vorletzte noch um mehr übertrifft, als hier bei dem immerhin beschränkten Umfange der Figuren angegeben werden konnte). Es sind also hier Unterschenkelhebungen, welche vereinzelt oder in rhythmischer Folge dem Endreflexe vorausgehen. Diese vorläufigen sind bei relativ schwachem Reiz so gross, dass man bei ihnen wohl schwerlich auf den Gedanken kommen wird, sie seien durch Stromeschleifen veranlasst, welche als directe Muskelreize bis auf die Beuger des Unterschenkels sich ausbreiteten. Die weiterhin zur Erläuterung einer verwandten Frage dienende Figur 14 giebt noch ein Beispiel für eine rhythmische Folge kleinerer Reflexe, welche aber ebenfalls vom Unterschenkel gezeichnet sind. Es findet sich in meinen Versuchscurven noch eine Anzahl von Bildern, welche als Uebergangsstufen der vorgetragenen Varianten dienen können. Ich habe Reihen von grossen, im halben Rhythmus der Reize folgenden Reflexe oder rhythmische gruppirte, welche mit einzelnen abwechseln etc. — In der Fig. 8 war ein Beispiel mitgetheilt, in welchem von der Mitte der Reihe ab in jedem Versuche ein schwacher (I) Anfangsreflex auftrat, welchem nach einer Pause der starke (III) folgte; auch in der Latenzcurve Fig. 6 sind durch Ringel ⊙ einige vorläufige, in sehr ungleichen Distanzen folgende Reflexe angedeutet, neben solchen, wo nur einfache Entladung zu erreichen war. Vergleicht man diese Modificationen, so wird man die Brücke von den einfachen endgültigen Entladungen zu den isolirten Reflexen der Figuren 9 und 10, von da zu den rhythmischen der Figuren 11 und 12 finden und zu dem Schlusse kommen, dass zwischen den Grenzformen eine durch die

Reizzahl bestimmbare Menge von Combinationen möglich ist; wenn man aber die continuirlich variable Zuckungshöhe berücksichtigt, eine unendliche Anzahl.

Der einfacheren Betrachtung halber haben wir bisher gewöhnlich den ersten starken Reflex »endgültig« genannt. Mit gewissem Rechte: denn wir haben schon bemerkt, dass bei mittlerer Erregbarkeit und mässigen oder schwachen Reizen dem ersten starken einfachen oder krampfartigen Reflexanfall in derselben Reizperiode gewöhnlich kein weiterer folgt. Anders aber ist es bei sehr erregbaren oder mit intensiven Reizen behandelten Präparaten. Da folgen oft viele sehr hohe Zuckungen in kurzen oder langen Intervallen. Nach einiger Zeit werden die Entladungen kleiner, seltener, unregelmässig und verschwinden gänzlich. Das vorletzte dieser Stadien beansprucht unser besonderes Interesse. Wenn das Präparat nur noch zu mittelstarken oder schwachen Reflexen fähig ist, welche Zuckung haben wir dann als endgültige zu betrachten, wann dürfen wir die Reizung als aussichtslos abbrechen? *Rosenthal*¹⁾ sieht bei Bestimmung der »Reflexzeit« »ganz ab von solchen Reizen, welche nicht das Maximum der Reflexwirkung geben und vergleicht nur solche Reize, welche grade ausreichen dieses Maximum zu bewirken (»ausreichende Reize«) mit stärkeren (»übermaximalen«). In unsern Versuchen hätten wir dies System nicht befolgen dürfen, ohne viele werthvolle Daten zu verlieren. Hätte ich die in den Curven mit I und II markirten Punkte vernachlässigt, so wären zahlreiche störende Lücken geblieben. Man betrachte z. B. Fig. 5. Wie oft sind darin, genau an den erwarteten Orten, statt der maximalen Zuckungen (III), solche vom Grade II oder auch I, andererseits auch stärkere, krampfartige (IV).

Aehnliches findet sich in anderen Beispielen. Es scheint demnach, dass nicht die Stärke oder der Umfang der Reflexzuckung von principieller Bedeutung ist, sondern der Umstand, dass überhaupt eine volle Entladung stattgefunden habe.

Welchen Vorgang haben wir aber eine volle Entladung zu nennen? Dies ist wohl die wichtigste Frage, auf welche wir bisher in dieser Untersuchung gestossen sind.

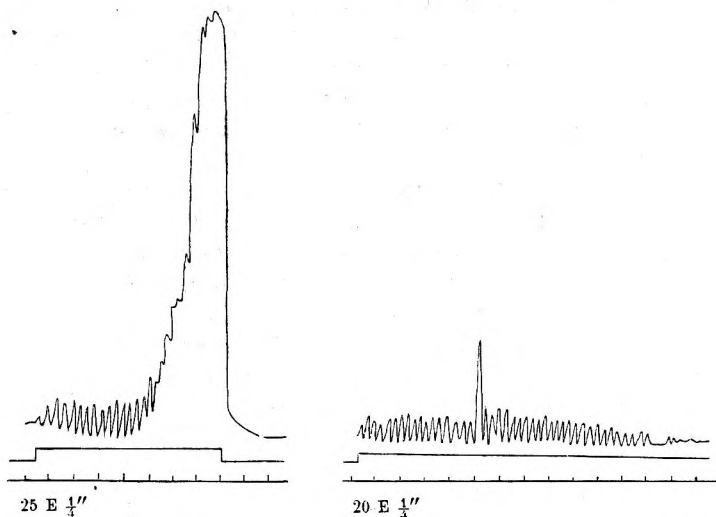
Wenn wir ein Reflexpräparat beobachten, welches schon

1) Sitzungsber. d. phys.-med. Societ. zu Erlangen 1873. S. 13.

ziemlich starker elektrischer Hautreize bedarf, um in Bewegung versetzt zu werden, und wir es mit mässig frequenten Schlägen behandeln, so sehen wir häufig nach kurzer Zeit die Pfole mit in rhythmische Bewegung gerathen. Dieses Taktschlagen im vollen oder halben Tempo der Reize verstärkt sich allmählich; bis ein grosser Reflex erfolgt.

Wenn das Präparat noch rüstiger ist, so beginnt wohl auch der Unterschenkel sogleich das Spiel mit, und zeichnet Curven, wie die erste der folgenden facsimilirten Fig. 14. Ist aber die Erregung schwächer (weil Reiz oder Reizbarkeit abgenommen hat), so kommt es nicht mehr zum grossen Reflexe (Grad III), sondern die Pfofen- oder kleinen Unterschenkelvibrationen verstärken sich nur zu schwacher Unterschenkelhebung.

Fig. 14.



Reflexfroschpräparat mit Inductionsströmen von 25 E und 20 E Intensität, in Intervallen von $\frac{1}{4}$ '' gereizt, schrieb mittelst des am Fussgelenke hängenden Hebels seine Zuckungen auf das unendliche Papier eines Kymographion. Die mittlere Linie markirt die Reizdauer, die untere Secunden.

Solches Verhältniss stellt die zweite Curve der Fig. 14 dar. — Oder endlich sieht man nur die rhythmischen Pfofenschläge periodisch zu- und abnehmen, ohne dass der Unterschenkel mit bewegt wird. Oft kehrt, wie die vorläufige Reflexzuckung,

so auch solche Schlaggruppe in einer Reizungsperiode mehrmals wieder, und es ereignet sich häufig, dass die erste Gruppe es zwar nicht mehr bis zur Unterschenkelhebung bringt, aber nach mehreren, oft vielen Secunden völliger Ruhe wieder die Pfotenbewegungen anheben und zur Unterschenkelhebung oder auch wohl zur Oberschenkelhebung sich steigern. Hat man in solchen Beobachtungen einige Erfahrungen gewonnen, so kann man es während längerer Reizperiode dem Schenkel ansehen, ob von ihm, bei den waltenden Reizen, noch ein Reflex zu hoffen ist: Wenn die Pfotenschläge spät anheben, nur wenig sich steigern, um bald wieder abzunehmen, das zweite Mal nicht kräftiger, sondern matter als zuvor wiederkehren, und nur noch kleineres Maximum erreichen, so dürfen wir an einem guten Reflexe verzweifeln. Aber auch die gegründete Hoffnung auf eine kräftige Auslösung wird manchmal getäuscht: Der Schenkel ist in bestem Zuge, die Pfotenschwingungen steigern sich mehr und mehr, endlich erfolgt auch ein leises Zucken des Unterschenkels; aber nun sinken die Schläge wieder zum energielosen Wedeln herab und auch in der nächsten Schwingungsgruppe, wenn überhaupt solche zu Stande kommt, bleiben die Pfotenhebungen kraftlos.

Wie *Eduard Weber* am citirten Orte die intermittirenden Bewegungen der reflectorisch erregten Glieder mit denjenigen eines Thieres verglich, »das wirkliche Anstrengungen macht« so möchte ich den ebengeschilderten Vorgang eine Sisyphus-Arbeit nennen: Nahe dem Ziele (der Auslösung eines kräftigen Reflexes) ermattet die Kraft, und die gethane Arbeit wird vergeblich, sie muss von Neuem begonnen werden. Dies scheint mir den Moment der Auslösung zu bezeichnen. Eine einfache oder complexe Auslösung erschöpft den vorhandenen Vorrath. — Dieser kann im frischen Präparate sehr schnell wieder gewonnen werden. Die Spannkraften werden verfügbar durch die Reize, aufgespeichert durch den regenerirenden Stoffwechsel. Auch die minimalen Erregungen, welche die engst localisirten Reflexe in der Pfote auslösen, scheinen zu ermüden, denn auch diese allein haben wir rhythmisch wachsen und abnehmen und verschwinden sehen, aber diese Abnahme der Erregbarkeit scheint sehr geringfügig zu sein, denn oft halten solche Vibrationen minutenlang an.

Wir können uns vielleicht den Vorgang durch einen ein-

fachen Vergleich klar machen: Ein Pendel bedarf minimalen Anstosses, um ein wenig aus der Ruhelage gehoben zu werden; zurückkehrend vermag es aber auch nur sehr kleine Widerstände zu überwinden. Weiter hinaufgeworfen gewinnt es bei der Rückkehr auch grössere Beschleunigung und vermag, bei entsprechender Masse, eine grössere lebendige Kraft auf einen widerstehenden Körper zu übertragen. Ist das Hinderniss nicht gross, so speichert das Pendel seinen Kraftrest durch Steigen nach der entgegengesetzten Richtung auf; es kann bei der Rückkehr nochmals Widerstände überwinden, und so weiter bis seine Kraft aufgezehrt ist, seine Schwingungen um die Gleichgewichtslage unmerklich werden, und es endlich still steht. Denken wir uns nun ferner ein zweites Pendel, gleicher Länge, so neben das erste gesetzt, dass die beiden Schwingungsebenen parallel sind. Ein leicht beweglicher Fortsatz, (z. B. ein Stück Uhrfeder von kleiner Elasticität) sei am zweiten Pendel so befestigt, dass das erste Pendel ihn beim Passiren der Ruhelage trifft. — Bei kleinem Ausschlage wird die Feder ganz schwach angestossen, nicht genügend, um gebogen zu werden. Der Fortsatz überträgt, wie ein steifer, den Stoss auf das zweite Pendel, das bewegt sich schwächer als das erste, welches durch den Widerstand verzögert, aber nicht zum Stillstand gebracht ist.

Bei grosser Elongation fällt das erste Pendel mit grosser Geschwindigkeit gegen den federnden Vorsprung, drückt ihn zur Seite und vollendet das andere Viertel seiner Schwingung. Indessen hat aber das zweite Pendel auch den Theil der Kraft, für welchen die Feder noch unbiegsam war, aufgenommen. Es macht eine kleine Schwingung, aber da seine Schwingungsdauer gleich derjenigen des ersten ist, ebenfalls eine Viertelschwingung, und kommt gleichzeitig mit dem stark bewegten in der Gleichgewichtslage an. Dort erhält es von dem schnell fallenden einen neuen Impuls, welchen die Feder wieder zum Theil überträgt. Derart summiren sich die Anstösse des ersten Pendels in ihrer Wirkung auf das zweite, und es kann dieses endlich die volle Amplitude des ersten erlangen.

Die Anwendung dieses Bildes auf den Reflexvorgang liegt nahe. Wir brauchten uns blos vorzustellen, dass die Kraft der motorischen Nerven das erste Pendel anstösst, dass der nächste sensible Nerv von dem Pendel einen Impuls erhält, sobald dieses auf der Rückkehr die Ruhelage passirt. Vom zweiten secundär

bewegten Pendel würden die Enden anderer Nerven in Erregung versetzt werden, sobald die lebendige Kraft des Schlages eine gewisse Grenze überschritten hat. Ein drittes, ähnlich gekuppeltes Pendel würde einen schwingenden Complex dritter Ordnung darstellen können. Um den vermehrten Stoffverbrauch, zumal bei secundären und tertiären Auslösungen zu erklären, muss man die gewiss berechnete Complication in unser Bild einführen, dass in dem Momente, wo die Kräfte des secundären oder auch tertiären Pendels genug gesteigert sind, um in den Nervenenden einen Bewegungsvorgang einzuleiten, dort eine Art Explosion stattfindet, die den Bewegungsimpuls nach der Peripherie sendet, aber auch mit auf das Centrum zurückwirkt.

Wärmeentwicklung und Säureproduction mögen die zeitweise Abstumpfung der centralen Erregbarkeit mit verschulden. Durch häufige Entladungen wird das ganze System schwerer beweglich; so müssen die Uebertragungen von einem zum anderen vibrirenden Systeme sehr lange währen, ehe die für eine Auslösung genügende Kraft bis zum zweiten oder 3ten gelangt ist.

Aber es braucht auch nicht die Erschöpfung der centralen Theile die Schuld an der Unwirksamkeit der Hautreizungen zu tragen: Es können auch die peripheren Hautnerven den Dienst versagen und dadurch den elektrischen Impulsen die Brücke zum Centrum unwegsam machen.

Dies kann man leicht erkennen, indem man vom anderen Schenkel aus die Reflexerregbarkeit des beobachteten Schenkels prüft. Häufig, wenn sehr starke Hautreize in grossen Intervallen, ohne viel Effect eingewirkt haben, findet man die centrale Erregbarkeit erhalten. Meine Erfahrungen reichen nicht aus, um die interessante Frage zu entscheiden, ob die unerregbar gewordenen Hautnerven das Centrum gar nicht mehr beeinflussen.

Es bleibt mir jetzt noch ein wichtiger Punct zu erörtern, welcher für das Princip der Summation von fundamentaler Bedeutung ist.

Wir haben bisher die Reflexe betrachtet, insoweit sie als Effecte summirter elektrischer Hautreize auftreten, wir haben die Momente hervorgehoben, welche den gesuchten Effect ermöglichen, begünstigen oder benachtheiligen. Es fragt sich nun, ob denn überhaupt ein Reflex ohne Summation von Reizen zu Stande kommen kann. Es scheint dies unfraglich. Ein

Stich genügt, um ein Thier in die Flucht zu treiben, ein Druck, um die Pfote des Reflexfrosches zur lebhaften Contraction zu veranlassen. Die sehr kurz dauernden Entladungen der Leidner Flasche hatten schon *Cavendish* und *Volta*¹⁾ auf die sensiblen Nerven von Fisch und Mensch wirksam gefunden. *Setschenow*, *Fick*, *Rosenthal* haben in den angeführten Arbeiten die Effecte einzelner elektrischer Entladungen (Stromunterbrechungen und Inductionsschläge) verfolgt. Ich habe selbst schon (S. 260) gelegentlich bemerkt, dass bei sehr starken, seltenen Reizen frischer Präparate der Reflex früher eintrat, als der zweite Schlag. Alle Forscher sind aber auch darin einig, dass man zur reflectorischen Erregung durch einzelne Inductionsströme ganz unvergleichlich viel grössere Stromstärken braucht, als zum Reizen der motorischen Nerven, während für die Summationsreflexe ja verhältnissmässig schwache Reize genügen.

Um die Ursache dieses merkwürdigen Unterschiedes ausfindig zu machen, haben wir in mehreren Versuchsweisen die Effecte einzelner Inductionsschläge bei unserer Applicationsmethode geprüft und mit den Wirkungen wiederholter Reize verglichen. Folgendes war das Ergebniss unserer Experimente mit einzelnen Inductionsschlägen.

Reflexe werden durch einfache (immer auf die Schenkelhaut applicirte) Inductionsschläge nur dann ausgelöst, wenn diese sehr stark sind. In den meisten Fällen contrahirt sich der Schenkel überhaupt nur wenige Male auf derartigen Reiz, auch wenn längere Ruhe zwischen den Schlägen gegönnt wird. Nur sehr ausdauernde Präparate können 50 solche Reize vertragen. Diese müssen aber schliesslich zu ganz abnormen Höhen gesteigert werden. Die Latenzzeit kann bis zu 3", wohl auch noch mehr zunehmen. In welcher Art sie anwächst, wird das folgende facsimilirte Beispiel besser klar machen, als Zahlenbelege es vermögen. (Siehe Fig. 15a u. b.)

Wir bemerken an allen Curvenabschnitten, mit Ausnahme des ersten (P_1), zwei oder auch drei verschieden geformte Theile: eine spitze, kurze Erhebung und eine längere, mannigfach gestaltete, dazwischen oder dahinter noch ab und zu eine kleine einfache oder doppelte Zacke. Die Deutung ist klar. Die erste

1) *E. du Bois-Reymond* Untersuchungen über thierische Elektricität 4848. Bd. I. S. 290.

Fig. 15a.

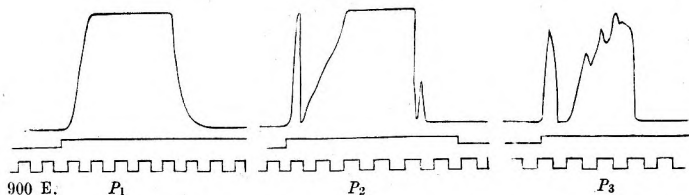
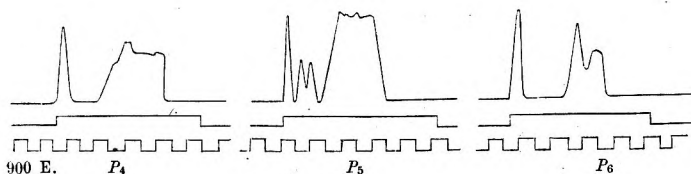


Fig. 15b.



Der linke Fuss eines grossen Frosches ruht auf dem früher beschriebenen Zeichen-Hebelbrettchen. Ihn reizt in jeder der 6 Perioden (P_1 bis P_6) ein Oeffnungsinductionsschlag von 900 Einheiten (grösste Intens. eines grossen mit 2 frischen *Grove'schen* Elementen bespannten Schlitteninductorium). Nach jeder Reizung ist eine Minute Ruhe gelassen. Die Reizfeder macht in der Mittellinie einen Knick nach oben, wenn der primäre Strom geöffnet wird. Der Zeitmarkirer notirt Secunden ($\frac{1}{2}''$ hoch $\frac{1}{2}''$ tief).

Spitze stellt die zusammengedrängte Zuckungcurve vor, welche der directen Reizung motorischer Elemente des Schenkels ohne merkliche Latenz folgt. In der ersten Periode (P_1) bleibt diese unsichtbar, weil sie mit der langen Reflexcurve verschmolzen ist, die schon nach geringer Latenz anhob, bevor die erste vom Maximum sinken konnte. In den übrigen dargestellten Perioden, welche auch auf dem Originalblatte in fast continuirlicher Reihe einander folgen, sehen wir die Zuckungscuren der Reflexe immer weiter von der direct erregten abrücken. Immer haben sie einen tetanischen Charakter. Zuweilen mit Andeutung von klonischen Krämpfen. Der schnelle Abfall der Schreibfeder zwischen den beiden Zuckungen beweist, dass nicht etwa träge Schwingung des Hebels die Zuckung verlängert habe. Die Reflexlatenzzeit sehen wir in P_6 den Werth von $1,7''$ erreichen. Das Wachsen der Latenz mit der Ermüdung ist auch bei den Reflexen durch einzelne Zuckungen eine gewöhnliche Erscheinung. Die Abhängigkeit der Dauer latenter Reizung von der Intensität des erregenden Stromes ist nicht leicht zu constatiren, weil man die ohnedies hohen Anfangsstärken schnell steigern

muss, um überhaupt eine längere Reihe von Reflexen zu erhalten. In einigen Fällen, wo es möglich war wachsende und sinkende Stromstärken zu vergleichen, erschien die Intensität ohne Einfluss auf die Latenzzeit.

Die Schliessungsinductionsschläge sind überhaupt nur in seltenen Fällen mächtig, Reflexe auszulösen, stets aber werden sie in ihrer Wirkung von den Oeffnungsschlägen übertroffen. Als Schliessungsschläge von 800 Einheiten, nach Latenzzeiten von 1,25" bis 1,75" Reflexzuckungen erzwangen, vermochten 900 E sie auch nur bis auf 1,7" herabzudrücken. Oeffnungsschläge von gleicher Intensität dagegen lösten darauf nach 0,7" bis 0,8" Latenzzeit starke Zuckung aus. Da nun am Oeffnungsinductionsschlage besonders starke oscillirende Entladung wahrgenommen wird¹⁾ so liegt der Gedanke nahe, auch deren Reflexzuckungen als Summationseffecte aufzufassen. — In der That gaben, als einzelne Inductionsschläge grösster Intensität (700—900 E) erst nach längerer Latenz (1,7") und dann gar nicht mehr wirkten, tetanisirende Reize mässiger Stärke (100 E) Reflexzuckungen nach unmerklich kurzer Latenz. — Dies Resultat war im höchsten Grade auffallend, weil es nach den gangbaren Anschauungen unverständlich ist, wie ein starker Reiz längere Fortpflanzungsgeschwindigkeit erfordern sollte, als viele schwächere. Dies Ereigniss aufzuklären, dienten schliesslich Versuche, in denen der geprüfte Effect eines einzelnen Schlages mit demjenigen mehrerer in verschiedenem Intervalle auf einander folgenden verglichen wurde.

Es wirkte anfänglich ein Schliessungsschlag, wie der Oeffnungsschlag (durch Einschalten guter Nebenleitung gewonnen) von 600—700 E nach Latenzzeiten von 0,7—0,6 Secunden. Im Intervall von 4" auf einander folgende Schläge vermochten ihre Wirkungen zu viel stärkerem, als dem einfachen Reflexe zu summiren. Bei Anwendung des gewöhnlichen Oeffnungs- und Schliessungsschlages gelang dies noch in Intervallen von 3". Als aber zwei Reize einander in einem Intervall folgten, welches kürzer

1) *Donders Proces-verbaal van de Academie te Amsterdam 1868. 30 Mai. No. 4.*

Helmholtz Verhandl. des naturhist. med. Vereins zu Heidelberg 1869.

Beide Arb. referirt in *Wiedemanns Lehre vom Galvanismus und Elektromagnetismus 2. Auflage Braunschweig 1874. Bd. II. Abth. 2. S. 360 und 428.*

war, als die Dauer der latenten Reizung einfachen Schlages (0,2"), so erfolgte der Reflex unmittelbar nach dem zweiten Reize, also nach viel kürzerer Latenzzeit, als nach gleich starkem einfachem Inductionsschlage. Hierdurch ist bewiesen, dass die beobachtete Zeit latenter Reizung nicht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung vom peripherischen sensiblen Nervenende zum motorischen peripherischen angiebt, denn sonst wäre nicht einzusehen, warum ein zweiter Reiz früher ankommen sollte, als ein gleich starker erster, sondern dass die Bestimmung der latenten Reizung auch die Zeit aufnimmt, welche erforderlich ist, um die Bewegung im Rückenmarke bis zur Schwelle zu bringen. Diese Anschauung wäre im Einklange mit derjenigen von S. Exner, der als »reducirte Reflexzeit« diejenige Zeit definirt, »welche die nervösen Centren gebrauchen, um den sensiblen Eindruck in einen motorischen zu verwandeln«. ¹⁾

Auf die Frage, wie es komme, dass auch erweislich einfache Reize überhaupt Summations-Wirkungen äussern können, hat Engelmann ²⁾ die Auskunft ertheilt: es wirken sehr starke Inductionsschläge auf den Nerven thermisch (und chemisch) verändernd ein. In der That haben wir auch in unseren Versuchen gesehen, dass ein empfindlicher Schenkel, mit Einzelschlägen stärkster Art behandelt, unmittelbar in einen Tetanus gerieth, der von den motorischen Gebilden ausgelöst sein musste. Viele Beobachter haben auch längst constatirt, dass der Hüftnerv, durch einen einzigen starken Inductionsschlag getroffen, einen Tetanus des Wadenmuskels auszulösen im Stande ist.

So hätten wir denn auch die scheinbaren Einzelreize in das Gebiet der summirten gebracht, und können den Satz aussprechen: Reflexe können nur durch wiederholte Anstösse der nervösen Centren ausgelöst werden.

Die Resultate der vorstehenden Experimente finden ihre Bestätigung in mancherlei Erfahrungen, welche wir an uns selbst zu machen vermögen: Ein Stich in die Nasenschleimhaut schmerzt, Kitzeln erregt Niesen. Der Husten giebt ein deutliches Beispiel reflectorischer Entladungen auf summirte Reize. Wir fühlen ein Körnchen oder ein Fäserchen, das in Berührung mit der Schleim-

1) *Pflüger's Archiv f. Physiol.* 1874. Bd. VIII. S. 530.

2) *Pflüger's Archiv.* 1872. Bd. V. S. 37.

haut des Kehlkopfs gerathen ist. Die leise Empfindung wächst, ohne neue Ursache, zum Reiz; allmählich fühlen wir uns zum Räuspern veranlasst, darauf zum seltenen, kurzen Husten. Ist dieser nicht fähig den störenden Körper zu entfernen, so steigern sich die heftigeren Expirationsstösse endlich zu Krampfanfällen. Den mächtigen Entladungen folgt ein Stadium der Ermattung, welches Ruhe schafft, trotz fortdauernden Reizes, bis auf's Neue die Erregung wirksam zu werden vermag. Aber auch, wenn der reizende Gegenstand herausgeschleudert worden ist, klingt noch eine Weile das Gefühl nach, und äussert sich auch wohl in leisem Husten und Räuspern, das eine gewisse Befriedigung gewährt, wie das Nachschlucken und das Nachschluckzen.

Auch die Empfindung ohne Reflexübertragung kann durch wiederholte kleine Reize gesteigert werden. Intermittirende leichte Berührung der Haut weckt Kitzel, welcher bei längerer Dauer unerträglich werden kann. Die unermüdlich wiederkehrende Fliege vermag durch ihre seltenen, schwachen Stiche nervöse Menschen in grosse Aufregung zu versetzen. Ein starker Stoss, oder Druck oder Schnitt ist leicht zu ertragen.

Berichtigung.

S. 285 Z. 3 v. u. anstatt motorischen lies sensiblen

S. 285 Z. 2 v. u. anstatt sensible lies motorische