

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Handbuch der Physiologie des Menschen

in vier Bänden (und einem Ergänzungsbande)

Physiologie des Nerven- und Muskelsystems

Du Bois- Reymond, René

1909

Physiologie des Rücken- und Kopfmarks. Von O. Langendorff

Physiologie des Rücken- und Kopfmarks

von

O. Langendorff.

1. Einleitung.

I. Begriff des Zentralapparates. Bedeutung der grauen Substanz. Die Ganglienzellenhypothese.

Während man den Nerven lediglich die Aufgabe zuschreibt, die an der Körperperipherie empfangenen Reize zum Gehirn und Rückenmark fortzupflanzen und die von diesen Teilen ausgehenden Antriebe den peripheren Organen zu übermitteln, sieht man die Zentralorgane des Nervensystems als die Stätte von Funktionen an, die als zentrale Leistungen der einfachen Nervenleitung gegenübergestellt werden.

Zu den wichtigsten Aufgaben des Zentralapparates gehört die funktionelle Zusammenfassung der in der Peripherie nicht nur räumlich getrennt verlaufenden, sondern mehr noch durch die Isolation ihrer Reizleitung voneinander geschiedenen Nervenfasern. Erst durch die Herstellung solcher Verbindungen und durch die Mannigfaltigkeit ihrer Kombinationen wird eine einheitliche und zweckentsprechende Wirkungsweise der vom Nervensystem abhängigen Organe und Organsysteme bewirkt.

In den Zentralorganen kommen die bewußten Empfindungen zustande und geben zu Vorstellungen und den aus diesen entstehenden, nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauch als willkürlich bezeichneten Bewegungsimpulsen Anlaß. Sie ermöglichen ferner den direkten und ohne Beteiligung des Bewußtseins geschehenden Übergang sensorieller Reize auf motorische Bahnen und vermitteln auf diese Weise die Reflexe. Sie senden außerdem selbständige Impulse aus, die zu den weder vom Willen noch direkt durch Empfindungsreize angeregten automatischen Bewegungen Anlaß geben. Endlich schreibt man den Zentralorganen auch trophische Beziehungen zu den aus ihnen hervorgehenden Nerven und zu anderen Geweben zu ¹⁾.

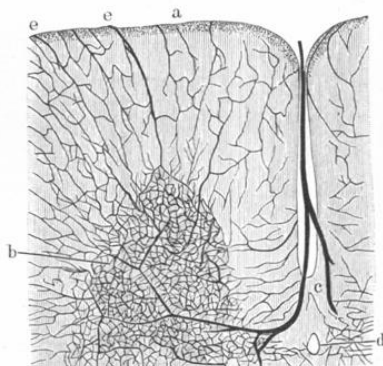
Da Gehirn und Rückenmark aus weißer und grauer Substanz zusammengesetzt sind, muß man fragen, welcher von beiden die zentralen Leistungen zukommen. Seit langer Zeit hat man sich für die graue Substanz ent-

¹⁾ Vgl. dazu Joh. Müller, Handbuch der Physiologie der Menschen 1, 3. Aufl., Koblenz 1838, S. 803; A. W. Volkmann, Wagners Handwörterbuch d. Physiologie 2, 479, 1844.

schieden¹⁾, während man den weißen Massen, deren Elemente sich nicht merklich von denen der peripheren Nerven unterscheiden, wie diesen nur die Aufgabe der Reizleitung zuzuteilen sich für berechtigt gehalten hat. Für diese Auffassung läßt sich folgendes anführen. Wo immer das Zentralnervensystem Vorgänge vermittelt, die wir zu den zentralen zählen, ist graue Substanz vorhanden; mit ihrer Zerstörung verschwinden die Reflexe, während eine ausgedehnte Verletzung der weißen Substanz diese nicht unmöglich macht. Afferente wie efferente Nervenfasern haben ihren Ursprung oder ihr Ende in der grauen Substanz, treten aber gesondert voneinander in sie ein; die Beziehungen beider zueinander, sowie die der motorischen Fasern untereinander, vermag daher nur sie zu vermitteln.

Allen Forschern ist aufgefallen, daß die graue Substanz viel reichlicher mit Blut versorgt wird als die weiße.

Fig. 30.



Blutgefäße des Rückenmarkes der Katze. Nach einem Injektionspräparat von Thiersch. Aus Kölliker. *a* Vorderstrang, *b* Vorderhorn, *c* Äste der *Art. med. spinal. anter.*, *d* Zentralkanal, *e e* Arterien, die in der Gegend der Vorderwurzeln von außen eindringen.

Während die Blutgefäße in der weißen Substanz weite Schlingen bilden, besitzt die graue ein äußerst engmaschiges Gefäßnetz (Fig. 30). Dies ist wie am Rückenmark, so besonders deutlich auch am Großhirn zu erkennen. Aus der reicheren Blutspeisung schloß schon Burdach auf eine regere Lebens-tätigkeit.

Auch von unserem heutigen Standpunkt müssen wir daraus auf besonders lebhaftes Stoffwechselvorgänge und auf Leistungen schließen, die mit erheblicherem Stoffverbrauch einhergehen. Die hier stattfindenden Vorgänge müssen mehr sein als bloße Leitungsprozesse; denn daß diese mit einem nur minimalen Stoffverbrauch verbunden sind, lehren die Beobachtungen an den peripheren Nerven.

Eine wichtige Erläuterung zu dieser Auffassungsweise ergibt das Studium der Erscheinungen, die bei Unterbrechung der Blutversorgung der Zentralorgane auftreten. Schon in kürzester Frist sind, wie ich in Übereinstimmung mit Pflüger nachgewiesen habe²⁾, chemische Verände-

¹⁾ Die beiden Wenzel (1812) hielten die graue Substanz für den Sitz der Empfindung, die weiße für den Leiter der Eindrücke (nach Burdach). Schon vorher hatten Gall und Spurzheim (Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems. Aus dem Französischen. Paris und Straßburg 1809, S. 22 u. 188) die erstere für den Ursprung und Nährstoff der Nerven erklärt. Burdach (Vom Baue und Leben des Gehirns 3, 324, 1826) glaubte, daß Richtung, Sinn und Wille im Mark, Erkenntnis, Gefühl und Denkvermögen in der grauen Substanz ihre Organe haben. Legallois (Oeuvres 1, 20, éd. par Pariset, Paris 1824) sah in ihr den Ursprungsort der Spinalnerven und des sie direkt belebenden Prinzips, in der Marksubstanz nur die Summe der Nervenfasern, die Gehirn und Rückenmark verbinden. — ²⁾ E. Pflüger, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 10, 312, 1875; O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1882, Nr. 50 und Neurol. Zentralbl. 1885, Nr. 24; W. D. Halliburton, Journ. of Physiology 15, 90, 1893; Th. Ziehen,

rungen nachweisbar, die in einer rasch zunehmenden Acidität der im normalen Zustande meist alkalisch reagierenden grauen Substanz ihren Ausdruck finden. Die weiße Substanz bleibt lange alkalisch. Sehr treffend bemerkt Pflüger, daß es kaum ein Gewebe gebe, bei dem selbst bei einer dem Nullpunkt nahen Temperatur die Zersetzung mit solcher Geschwindigkeit ablaufe wie in der Gehirnrinde.

Auch an die farbenanalytischen Untersuchungen von Ehrlich sei hier erinnert, aus denen hervorgeht, daß die graue Substanz des Nervensystems einerseits zu den am besten mit Sauerstoff gesättigten, andererseits zu den sauerstoffbedürftigsten Geweben des Körpers gehört, so daß sich in ihr nach Aufhören der Blutversorgung schnell lebhaft Reduktionsvorgänge geltend machen¹⁾.

Unterbrechung der Blutzufuhr führt auch rasch zu bleibenden anatomischen Veränderungen der grauen Massen. Nach einstündiger Abklemmung der Bauchaorta tritt nach den Untersuchungen von Ehrlich und Brieger, sowie von Singer und anderen eine Nekrose der grauen Rückenmarksubstanz ein, während die weiße nur teilweise und erst sekundär entartet²⁾. Letztere teilt ihre Widerstandsfähigkeit mit den peripheren Nerven, die eine vorübergehende Fernhaltung des Blutstromes weit länger ertragen. Sehen wir nun auch in funktioneller Beziehung überraschend schnell erhebliche Störungen der Blutsperrung folgen, so liegt die Vermutung nahe, daß die betroffenen Verrichtungen auf die graue Masse angewiesen sind. Der fast momentane Verlust des Bewußtseins bei Hirnanämie, die akute Lähmung des Hinterkörpers bei Ausführung des Stensonschen Versuches sind die handgreiflichsten der hierher gehörigen Tatsachen³⁾.

Wie schnell die Fernhaltung des Blutes die weiße Substanz funktionell schädigt, ist freilich sehr schwer festzustellen. Auch die neuen, auf meine Veranlassung von Scheven angestellten Versuche, die anscheinend einer nur geringen Widerstandsfähigkeit das Wort reden, sind doch noch nicht ganz entscheidend. Vorläufig glaube ich, in Übereinstimmung mit vielen anderen Forschern, daran festhalten zu müssen, daß die weiße Substanz eine weit größere Resistenz gegen den Einfluß der Blutleere besitzt als die graue⁴⁾.

Erscheint nach diesen Erwägungen die Bedeutung der grauen Substanz als Sitz der zentralen Vorgänge sichergestellt, so erhebt sich weiter

v. Bardelebens Handbuch d. Anatomie d. Menschen 4 (1 bis 3), 139, Jena 1899; Fr. Müller und A. Ott, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 103, 499, 1904. Gscheidlen (Pflügers Arch. 8, 171, 1874) und Edinger (ebenda 29, 251, 1882) hatten die Reaktion der lebenden Rinde stets sauer gefunden, während Pflüger sie meist schwach sauer, zuweilen neutral, seltener alkalisch fand. Ich selbst habe bei geeigneten Maßregeln (Kälte) stets Bläuung von Lackmus gesehen. Wie dem aber auch sein mag, so viel ist sicher, daß beim Absterben, bei Fernhaltung des Blutstromes usw. eine überaus schnell zunehmende Säuerung auftritt.

¹⁾ P. Ehrlich, Das Sauerstoffbedürfnis des Organismus. Berlin 1885, S. 79, 117, 135 ff. — ²⁾ L. Brieger und P. Ehrlich, Zeitschr. f. klin. Medizin 7 (1884); J. Singer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1887 (3), S. 136; Spronck, Arch. de physiol. 1888; J. Singer und E. Münzer, Denkschriften d. Wien. Akad. d. Wiss. 57 (1890); E. Münzer und H. Wiener, Arch. f. experiment. Pathol. u. Pharmacol. 35, 113, 1895. — ³⁾ Vgl. L. Fredericq, Bull. Acad. roy. de Belgique 18, 54, 1889. — ⁴⁾ S. Mayer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 79 (1879); O. Minkowski, Über die Änderungen der elektrischen Erregbarkeit des Gehirns nach Verschuß der Kopfarterien; H. E. Hering, Zentralbl. f. Physiol. 1898 (10); U. Scheven, Arch. f. Psychiatrie 39, 1, 1904.

die Frage, an welche Elemente derselben man sich diese gebunden denken soll.

Nach der Ansicht der meisten Forscher besteht die graue Substanz, wenn wir von den Blutgefäßen und der Neuroglia absehen, der Hauptsache nach aus Nervenzellen (Ganglienzellen) und aus solchen Bestandteilen (Nervenfaser und Neurofibrillen), die von den Elementen der peripheren Nerven und der weißen Substanz nicht merklich verschieden sind. Auch die so lange rätselhafte Leydig'sche Punktsubstanz in den Ganglien der Wirbellosen enthält anscheinend nur dichte Fibrillengeflechte. Ist es richtig, daß die graue Substanz andere nervöse Elemente nicht besitzt und kommen ihr Eigenschaften und Leistungen zu, die sich an den Nerven nicht beobachten lassen, so liegt die Folgerung nahe, daß diese auf Eigentümlichkeiten der Nervenzellen beruhen. Sträubt man sich gegen einen solchen Schluß, so muß man die Hypothese aufstellen und beweisen, daß die Nervenfäden oder die Neurofibrillen der grauen Substanz und deren Geflechte mit Eigenschaften besonderer Art ausgestattet und dadurch den dieselben histologischen und färberischen Merkmale zeigenden, angeblich sogar ihre direkte Fortsetzung bildenden Achsenzylindern und Fibrillen der peripheren Nervenfaser in funktioneller Hinsicht weit überlegen sind.

Bereits die ersten Entdecker und Untersucher der Ganglienzellen, besonders Valentin und Purkinje, nahmen sie für die zentralen Leistungen in Anspruch; noch lebhafter machte sich diese Anschauung geltend, als es gelang, den Zusammenhang der Ganglienzellen mit Nervenfaser zu erweisen¹⁾. Ihre Hauptvertreter fand sie in Kölliker, Volkmann und R. Wagner, während Henle, Ludwig u. a. sich abweisend verhielten. Die Entdeckung von Ganglienzellenhäufen in automatisch tätigen Organen (im Herzen durch Remak) gab der Ansicht von der zentralen Natur der Nervenzelle gewichtige Stützpunkte. Später hat man oft vergessen, daß die Zurückführung der zentralen Leistungen auf die Ganglienzellen keineswegs auf bewiesenen Tatsachen beruht, und es war gewiß nicht ganz unberechtigt, wenn Henle²⁾ (noch 1879) die Ganglienzellenhypothese ein Vorurteil nannte, und wenn Eckhard³⁾ (in demselben Jahre) auf Grund einer kritischen Würdigung ihrer Grundlagen zu vorsichtiger Skepsis mahnte.

Die als Ganglienzellenhypothese bezeichnete Lehre findet eine wesentliche Stütze in derjenigen Auffassung vom gegenseitigen Zusammenhang von Nervenzellen und Nervenfaser, die unter dem Namen der Neuronentheorie vielen Beifall gefunden hat. Doch muß betont werden, daß sie schon früher bestanden hat als diese, und daß ihre Berechtigung nicht danach bemessen werden kann, ob diese in allen ihren Teilen sich als richtig erweist. Da die neueren Gegner der Ansicht von der zentralen Bedeutung der Nervenzellen zugleich auch die Neuronentheorie ablehnen und zum Teil beide Anschauungen mit denselben Gründen bekämpfen, so muß hier auf diese für die Vorstellungen vom Aufbau des Nervensystems in den letzten 14 bis 15 Jahren maßgebend gewesene Lehre kurz eingegangen werden.

¹⁾ L. Stieda in der Festschrift zum 70. Geburtstag von C. v. Kupffer. Jena 1899, S. 79. Der Entdecker der Ganglienzelle ist Ehrenberg (1833); bei den Wirbeltieren fand sie zuerst Valentin. Die Entdeckung des Nervenfortsatzes dürfte Kölliker zuzuschreiben sein (1845). Vgl. R. Wagner, Handwörterb. d. Physiol. 3 (1), 361 bis 390. — ²⁾ J. Henle, Handbuch der Nervenlehre, 2. Aufl., Braunschweig 1879, S. 10. — ³⁾ C. Eckhard, Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (2), 15 bis 23, 1879.

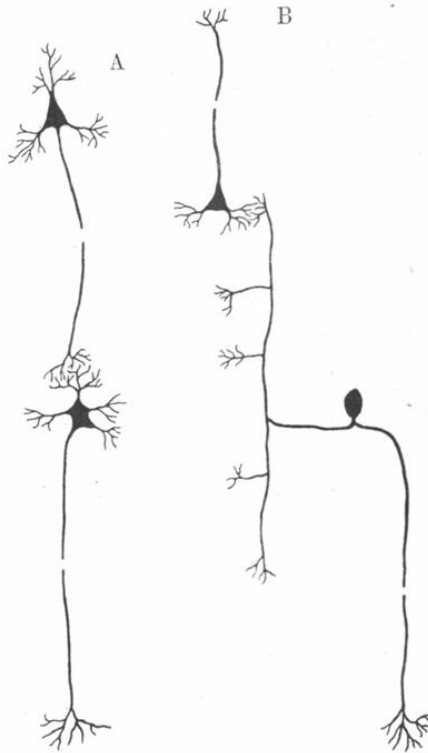
II. Die Neuronenlehre und ihre Gegner¹⁾.

Dieser Lehre zufolge sind die Bausteine des Nervensystems die Neurone (von *νευρῶν*). Unter einem Neuron versteht man eine Nervenzelle mit ihren sämtlichen Fortsätzen, den viel verzweigten Dendriten (Protoplasmafortsätzen) und dem Neuriten (Nerven- oder Achsenzylinderfortsatz, Axon). Als Neurit gilt der Nervenfortsatz in seiner ganzen Ausdehnung bis zu seiner Endverzweigung im peripheren Organ (Muskel, Drüse, Haut) oder bis zu den Endbäumchen, mit denen er selbst und seine Seitenzweige (Kollateralen) in der Nähe anderer Nervenzellen enden. Ein nervöser Zusammenhang zwischen den verschiedenen Neuronen besteht nicht. Vielmehr findet die Fortleitung der Erregung von einem Neuron auf andere durch Kontakt statt. Die Kontaktstellen werden von englischen Autoren als Synapsen (von *σύν* und *ἄπτειν*) bezeichnet.

An der motorischen und sensiblen Leitung nehmen meistens mehrere hintereinander geschaltete Neurone teil, Neurone erster, zweiter usw. Ordnung. So würde ein motorischer Impuls, der von der Großhirnrinde ausgeht, zwei Neurone zu durchlaufen haben (Fig. 31 A), deren eines aus einer kortikalen Pyramidenzelle mit ihrem bis ins Rückenmark verlaufenden Nervenfortsatz besteht, während das andere eine Ganglienzelle des Vorderhornes ist mit der aus ihr entspringenden und bis zum Muskel sich fortsetzenden Vorderwurzelfaser.

Da der die Rinde mit dem Rückenmark verbindende Neurit auf seinem langen Wege zahlreiche Kollateralen abgibt, deren jede nach kurzem Verlauf

Fig. 31.



Zweigliedrige Neuronenketten. A motorische, B sensible Neurone.

¹⁾ Vgl. dazu W. Waldeyer, Deutsche med. Wochenschr. 1891, Nr. 44. M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen, 2. Aufl., Berlin 1895. A. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre d. Menschen, 6. Aufl., Bd. II, Leipzig 1896. Th. Ziehen, Zentralnervensystem (1. Abschnitt) im Handb. d. Anatomie d. Menschen (herausgegeben von Bardeleben). Jena 1899. A. Hoche, Die Neuronenlehre und ihre Gegner. Berlin 1899. M. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Jena 1900. F. Schenck, Würzburger Abhandl. a. d. Gesamtgebiet d. prakt. Med. 2 (7), 1902. Fr. Nissl, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena 1903. A. Bethe, Allgemeine Anatomie u. Physiologie d. Nervensystems. Leipzig 1903.

mit Endbäumchen in der Nähe einer Vorderhornzelle endet, so ist das funktionell von einer Rindenzone beherrschte Gebiet ein sehr ausgedehntes. Ein sensibles Neuron (Fig. 31 B) erster Ordnung besteht aus einer dem Spinalganglion (oder einem homologen Kopfnervenganglion) angehörenden Nervenzelle, deren einziger Fortsatz T-förmig sich teilend, den einen seiner Zweige zur Körperperipherie (z. B. zur Haut) entsendet, den anderen als hintere Wurzelfaser in das Rückenmark eintreten läßt, wo er nach längerem oder kürzerem Verlaufe und unter Abgabe von Seitenzweigen in der Nähe anderer Nervenzellen seine Endbäumchen bildet. Diese Nervenzellen gehören Neuronen zweiter Ordnung an; sie können motorisch sein, dann geht die Leitung von der Empfindungsfaser auf Bewegungsfasern über; oder es sind sensible, die den empfangenen Impuls zum Gehirn weitergeben; oder endlich es sind Schaltzellen, die erst durch ihre Fortsätze zu Neuronen dritter Ordnung in Beziehung treten.

Auch im System des Sympathicus finden wir die Neuronengliederung wieder. Die in den sympathischen Ganglien sich findenden Nervenzellen mit ihren Fortsätzen haben, wie es scheint, durchweg den Charakter motorischer Neurone, an welche die Endbäumchen sympathischer oder cerebros spinaler Fremdfasern angelagert sind.

Aus diesen Einheiten setzt sich nun das ganze Nervensystem zusammen, und auch die graue Substanz besteht, wenn von den stützenden Geweben (Neuroglia) abgesehen wird, nur aus Nervenzellen und deren Fortsätzen.

Die Neuronenlehre hat, wie man sieht, den Versuch gemacht, in die anscheinend unauflösbare Struktur der Zentralorgane Ordnung zu bringen und die Verbindungen und Beziehungen, die hier vorhanden sein müssen, verständlich zu machen. Es konnte nicht ausbleiben, daß bereits die ersten Vertreter und Verbreiter der neuen Anschauungen den Versuch machten, die wichtigsten funktionellen Beziehungen des Zentralorgans vom Standpunkte ihrer Lehre zu deuten.

Indessen ist bei der Zustimmung, welche diese Bestrebungen gefunden haben, vielleicht übersehen worden, daß die oft betonte Übereinstimmung mit sogenannten Postulaten der Physiologie schon deshalb vorhanden sein mußte, weil die anatomischen Forscher die Deutung ihrer nicht immer eindeutigen Funde begreiflicherweise den vorausgesetzten physiologischen Forderungen von vornherein anzupassen gesucht haben. Es ließe sich auch nachweisen, daß dies nicht einmal überall geglückt ist, daß der unendlich vielseitigen Wechselwirkung, wie wir sie im nervösen Zentralorgan antreffen, die beengenden anatomischen Vorbedingungen, wie sie die Neuronenlehre voraussetzt, vielfach nur unvollkommen Rechnung tragen.

Aber sicher scheint doch zu sein, daß die Grundanschauungen, die uns auf diese Weise erwachsen, im wesentlichen richtig sind, und wenn auch noch mancherlei Ergänzungen notwendig sind und wenn auch die fortgesetzte histologische Durchforschung des Zentralorgans Tatsachen zutage gefördert hat oder noch fördern sollte, die einzelnen Punkten der Neuronentheorie widersprechen, so liegt deshalb kein Grund vor, sie, wie manche wollen, einfach über Bord zu werfen.

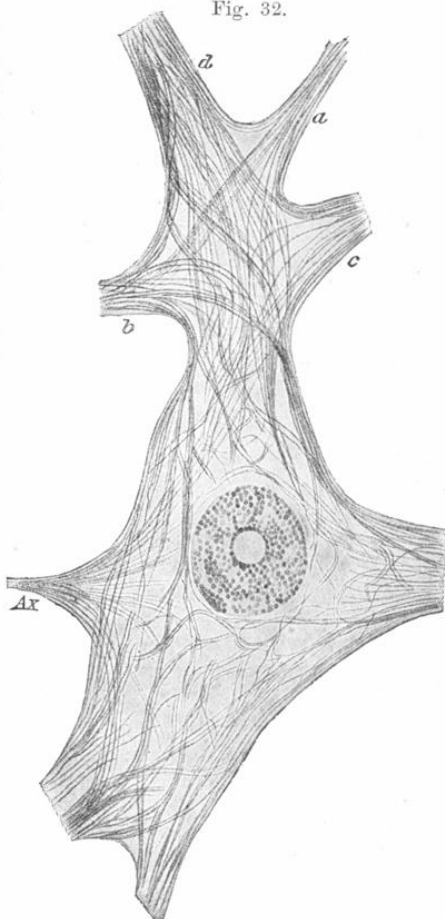
Die Neuronentheorie ist in hohem Maße geeignet, die Meinung von der zentralen Bedeutung der Ganglienzellen zu unterstützen.

Wenn die motorischen Fasern, wie sie lehrt, nicht nur von gewissen Nervenzellen ausgehen, sondern in ihnen ihren wahren Anfang haben, so verstehen wir, wie man diese als Ausgangspunkte selbständiger Bewegungsantriebe, als automatische Zentren, hat auffassen können. Wenn mit den motorischen Zellen die Endbäumchen sensibler Neurone in Kontakt treten, wird der Übergang der Erregung von Empfindungsnerven auf Bewegungsnerven, also das Entstehen der Reflexe, verständlich. Vor allem begreifen wir aber den trophischen Einfluß der Ganglienzelle auf die ihr entstammende Nervenfasern, wenn wir hören, daß jede Nervenfasern als Neurit einer Ganglienzelle entsteht und bis in ihre äußersten Verzweigungen hinein ein Teil dieser Zelle bleibt; wir begreifen, daß sie mit der Zelle lebt und stirbt, daß sie, von ihr getrennt, zugrunde geht und von ihr aus auch wieder neu erzeugt werden kann.

In schroffem Gegensatze zur Neuronentheorie steht eine andere, ebenfalls von geachteten Forschern vertretene Anschauungsweise, die man kurz als die Fibrillenhypothese bezeichnen kann. Stellten nach jener die Nervenzellen anatomische Zentralpunkte für die aus ihnen hervorsprossenden Nervenfasern dar, gehörte nach ihr jede Faser zu einer Nervenzelle, und zwar nur zu einer einzigen, und sollten alle Neurone anatomisch voneinander getrennt sein, so verkündet die gegnerische Theorie die Alleinherrschaft und die Kontinuität der Neurofibrillen. Aus solchen besteht der reizleitende Teil der Nervenfasern (Achsenzylinderfibrillen); sie dringen in eine Ganglienzelle ein, und treten aus ihr wieder heraus und in andere hinein; sie bilden in deren Leibe (bei Wirbellosen) und außerhalb desselben (bei Wirbeltieren) ein Geflecht oder Gitter, das die Zellen untereinander und jede Zelle mit Nervenfasern verschiedener Herkunft verbindet. So besteht ein die ganze graue Substanz erfüllendes fibrilläres Netzwerk; die Ganglienzellen sind nur Durchgangs- und Treffpunkte für die Fibrillen.

Diese Anschauungen fußen wesentlich auf den Befunden Apáthys am Nervensystem wirbelloser Tiere und auf den sich auch auf die Vertebraten erstreckenden Untersuchungen von Nissl und Bethe.

Fig. 32.

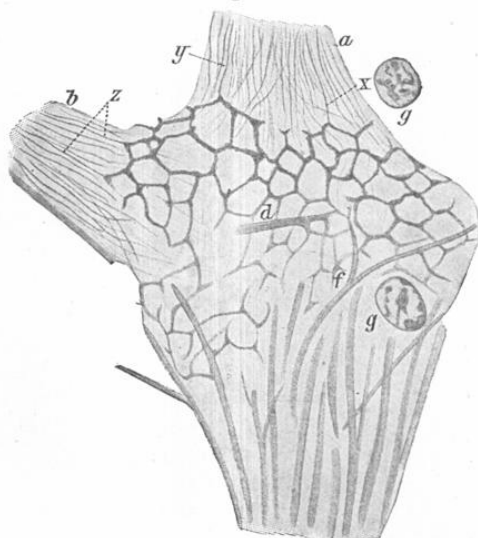


Vorderhornzelle vom Menschen. Fibrillenfärbung.
Nach Bethe.

In Fig. 32 a. v. S. gebe ich (nach Bethe) die Abbildung einer Vorderhornzelle vom Menschen, in der die Fibrillen durch Färbung dargestellt sind. Man sieht, daß sie von einem Fortsatze in andere (*a, b, c, d*), besonders auch aus den Protoplasmafortsätzen in den Achsenzylinderfortsatz (*Ax*) übergehen.

Ich verweise auch auf die Fig. 34 a. S. 216, in der in einer aus dem Vorderhorn des Ochsen stammenden Nervenzelle neben den (weiterhin zu erwähnenden) Tigroidschollen die Fibrillen deutlich sichtbar sind.

Fig. 33.



Vorderhornzelle vom Kalb. Nach Bethe.

Ein Bild von dem von Bethe vermuteten Zusammenhang der an eine Ganglienzelle herantretenden Nervenfasern mit den in der Zelle verlaufenden Fibrillen gibt die Fig. 33.

Hier ist auf der Oberfläche der Zelle ein Netz sichtbar (Golginetz), in das allem Anschein nach einerseits Fibrillen der Zelle (*x, y, z*), anderseits feinste Fäserchen (*d, f*) aus der die Zelle teilweise einhüllenden „Nervenfaserhose“ eintreten. Die Golginetze finden sich nach Bethe auf der Oberfläche aller Ganglienzellen des Zentralnervensystems, breiten sich aber an manchen Stellen von hier aus mehr oder weniger diffus durch die ganze graue Substanz aus.

An die Stelle des Neuronenkontaktes setzt also die gegnerische Lehre den kontinuierlichen Zusammenhang eines peripheren und zentralen Fibrillensystems. Dem in der grauen Substanz gelegenen Teile dieses Systems, dem Neuropil gewisser Wirbellosen, dem Fibrillengitter der Wirbeltiere, werden von ihr alle die zentralen Leistungen zugeschrieben, zu deren Erfüllung man sonst zumeist Ganglienzellen für erforderlich gehalten hat. Das zentrale Fibrillengitter soll automatische Bewegungsimpulse aussenden, es soll Reflexe vermitteln, indem die auf einer afferenten Fibrillenbahn anlangende Erregung einfach auf eine sie direkt fortsetzende efferente Bahn übergeht. Auch die trophische Bedeutung wird den Ganglienzellen abgesprochen, da die Fibrille angeblich auch ohne Zusammenhang mit Nervenzellen leben und, wenn sie zugrunde gegangen ist, sich selbsttätig regenerieren kann. Die Ganglienzellen sind für die nervösen Vorgänge nur insofern von Bedeutung, als sie Fibrillen enthalten und deren gegenseitige Beziehungen vermitteln helfen.

Gegenüber diesen und noch weiter gehenden, von den Vertretern der Fibrillenhypothese gezogenen Konsequenzen muß bemerkt werden, daß deren anatomische Grundlagen doch noch nicht in dem Maße gesichert sind, daß auf sie eine solche die Ganglienzellenhypothese gänzlich umstoßende Auffassung von den zentralen Leistungen gegründet werden könnte. Insbesondere

muß darauf hingewiesen werden, daß nicht einmal der nervöse Charakter der nach Bethe bei der zentralen Leitung so wesentlich beteiligten Fibrillennetze, weder der intracellularen noch der extracellularen gesichert ist, daß manche sie für Teile der Neuroglia, andere für eine Art von Saftkanalsystem halten.

Ferner ist zu beachten, daß die Bedeutung der Neurofibrillen, selbst der peripheren Nervenfasern, auch wenn man nicht, wie z. B. Bütschli, ihre Existenz gänzlich in Abrede stellt, als ausschließlicher Leiter der nervösen Vorgänge nur eine Annahme ist, gegen die sich mancherlei einwenden läßt.

Endlich dürfte es auf Schwierigkeiten stoßen, wenn man das Wesen der zentralen Prozesse vorwiegend auf Leitungsvorgänge beziehen wollte. Selbst der einfachste Reflex enthält, wie wir sehen werden, Elemente, die sich eben als zentrale Bestandteile des Vorganges nicht auf einfache Nervenleitung zurückführen lassen.

Mögen also auch immerhin die neueren Befunde zu Korrekturen der geltenden Ansichten über die Neurone und ihre Verkettung nötigen — ein ausreichender Grund, deshalb die Ganglienzellenhypothese zu verlassen, liegt vorläufig noch nicht vor.

III. Weitere Begründung der Ganglienzellenhypothese.

Lassen wir die Frage nach der Berechtigung der Neuronenlehre beiseite, so liegen unabhängig von ihr noch Tatsachen und Erwägungen vor, die mit mehr oder weniger Recht zugunsten der Ganglienzellenhypothese verwertet worden sind oder verwertet werden könnten¹⁾.

Eine kritische Durchmusterung dieser Beweismittel kann sich natürlich nicht auf diejenigen beschränken, die sich auf die Nervenzellen der grauen Substanz in den cerebrosinalen Zentralorganen beziehen.

1. Es ist oben von der reichen Blutversorgung der grauen Substanz und der damit in Zusammenhang gebrachten Annahme eines besonders regen Stoffverkehrs in ihr die Rede gewesen. Nehmen wir einen solchen für die zentralen Vorgänge in Anspruch, so ist es nicht unwichtig, daß für die Ernährung und Sauerstoffversorgung der Ganglienzellen der grauen Substanz in ganz besonders reichem Maße gesorgt zu sein scheint. In der grauen Substanz des Rückenmarkes nämlich weisen diejenigen Stellen, an denen Zellgruppen liegen, die engsten Maschen der Kapillarnetze auf²⁾.

Manche besonders große Ganglienzellen, wie die riesenhaften, 130 bis 257 μ messenden Nervenzellen im Kopfmark des *Lophius piscatorius* besitzen sogar eigene, ihr Protoplasma durchsetzende Blutgefäße³⁾. Bei den Säugetieren sehen wir ein intracelluläres Saftkanalsystem in das Protoplasma der Nervenzellen eingegraben, das anscheinend mit den an der Zelloberfläche befindlichen Lymphräumen kommuniziert⁴⁾. Endlich sei auf eine Tatsache

¹⁾ O. Langendorff, Die physiologischen Merkmale der Nervenzelle (akademische Rede). Rostock 1901. M. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Jena 1900. A. Bethe, Ergebnisse der Physiologie 3 (2), 195 ff., 1904. —

²⁾ A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. II, 6. Aufl., Leipzig 1896, S. 839. Th. Ziehen, v. Bardeleben's Handb. d. Anat. d. Menschen 4, (1 bis 3), 236. — ³⁾ G. Fritsch, Archiv f. mikrosk. Anat. 27, 13, 1886. —

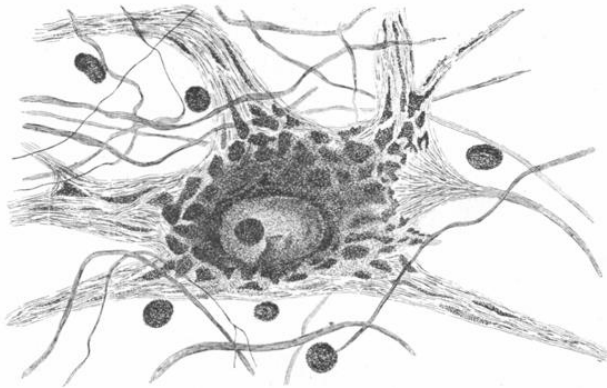
⁴⁾ E. Holmgren, Anatom. Hefte 15 (1), 1899. R. Pewsner-Neufeld, Anatom. Anzeiger 23 (16 u. 17), 1903 (dasselbst weitere Literaturangaben).

verwiesen, die für das besonders große respiratorische Bedürfnis mancher Nervenzellen zu sprechen scheint, daß nämlich bei gewissen Würmern Hämoglobin enthaltende Ganglienzellen nachgewiesen sind ¹⁾).

2. Die Annahme, daß die Tätigkeit der nervösen Zentralorgane eine besondere Wirksamkeit der Nervenzellen voraussetze und mit Dissimilationsprozessen in diesen einhergehe, würde eine große Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es gelänge, bei Vergleichung des ruhenden und des tätigen Nervensystems Unterschiede im mikroskopischen Bilde ihrer Ganglienzellen aufzufinden, die auf den Verbrauch von Zellbestandteilen bei der Tätigkeit schließen ließen. Es liegen nun Beobachtungen vor, die ein solches Verhalten wahrscheinlich machen, wenn auch noch nicht sicher beweisen.

Bekanntlich gelingt es, durch Anwendung gewisser Fixations- und Färbungsmethoden (Verfahren von Nissl) in den Ganglienzellen schollenartige Gebilde darzustellen, die als Chromatinschollen oder Tigroidkörper, auch wohl als Nisslkörper bezeichnet werden (s. Fig. 34). Es handelt sich

Fig. 34.



Vorderhornzelle vom Ochs. Tigroidschollen und Fibrillen gefärbt. Nach Bethé.

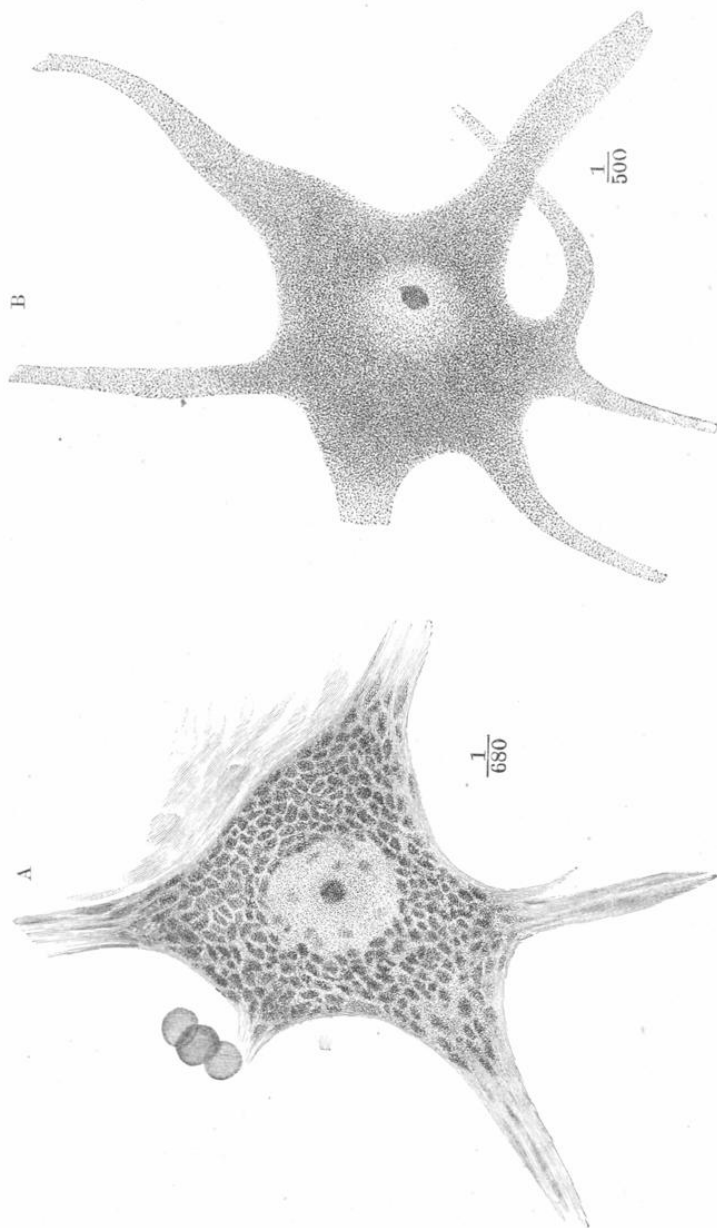
dabei wahrscheinlich nicht um präformierte Gebilde, sondern um artifizielle Produkte, aber immerhin um solche, die unter den gegebenen Bedingungen regelmäßig in bestimmter Form und Anordnung aufzutreten pflegen und deren Beschaffenheit und Darstellbarkeit von dem chemischen Bau des Nervenzellleibes abhängig ist.

Zahlreiche Beobachter haben nun angegeben, daß unter dem Einfluß der Ruhe, der Tätigkeit, der Ermüdung usw. der Gehalt der Nervenzellen an Tigroidsubstanz und deren Verteilung sich ändert ²⁾. Zustände der motorischen Nervenzellen, die man wegen der größeren oder geringeren Dichtig-

¹⁾ So z. B. bei *Aphrodite aculeata* (R. Lankester) und bei vielen Nemeriten (Hubrecht). Siehe O. v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903, S. 55. — ²⁾ Vgl. A. Goldscheider und E. Flatau, Normale und pathologische Anatomie der Nervenzellen, Berlin 1898; von den hier in Betracht kommenden Beobachtungen seien die von Nissl, Vas, Hodge, Mann, Demoor und Pergens, Lugaro, Warrington, Bräunig (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1903, S. 251) angeführt. Die letztere Arbeit enthält ebenso wie die von Goldscheider-Flatau reichliche Literaturnachweise.

keit jener basophilen Schollen als pyknomorphe und apyknomorphe Formen (Nissl) beschrieben hat, haben manche als Ausdruck verschiedener Funktionsgrade aufgefaßt. Ferner sind unter gewissen Bedingungen, ins-

Fig. 35.



Vorderhornzellen des Kaninchenrückemarks. Nach Goldscheider und Flatau.
A Normale Zelle. B Chromatolyse infolge von künstlicher Steigerung der Eigenwärme.

besondere bei Hyperthermie, nach vorübergehender Blutabspernung, nach Durchschneidung der den betreffenden Zellen entstammenden Nervenfasern Veränderungen nachgewiesen worden, die als feinkörnige Umwandlung oder als

Schwellung der Nisslkörper auftreten und in vielen Fällen zur Auflösung und zum Schwunde derselben führen (Chromatolyse oder Tigrolyse). Fig. 35 A a. v. S. zeigt eine normale Vorderhornzelle vom Kaninchen, B eine ähnliche im Zustande der Tigrolyse. Auch infolge von Vergiftungen, z. B. mit Strychnin, mit Tetanusgift usw., treten solche Veränderungen ein ¹⁾.

Die Angaben über das färberische Verhalten der Ganglienzellen bei verschiedenen Tätigkeitszuständen gehen noch vielfach auseinander und geben zu mancherlei Bedenken Anlaß. Insbesondere muß die oft geübte Methode der direkten elektrischen Reizung der Zellen verworfen werden. Beweisend wären nur solche Veränderungen, die sich unter dem Einfluß funktioneller Reize ausbilden, und zwar solcher, die das Auftreten sekundärer Zellveränderungen ausschließen. Die Anwendung von Giften, auch des Strychnins, ist daher nicht unbedenklich. Die Angabe von Nissl²⁾, daß Gifte von gleicher physiologischer Wirkung sehr verschiedenartige Veränderungen der Nervenzellen herbeiführen und daß die Zellveränderungen die Vergiftungserscheinungen lange überdauern können, mahnt zu weiser Vorsicht.

Dennoch glaube ich, daß die schon vorliegenden Erfahrungen zu den besten Hoffnungen berechtigen und daß die Zukunft gerade nach dieser Richtung hin Aufklärungen bringen wird, die für die Frage nach der funktionellen Beteiligung der Nervenzellen an den nervösen Vorgängen von großer Bedeutung sein dürften.

3. Eine andere Reihe von Veränderungen, die man an den Nervenzellen unter dem Einfluß verschiedener funktioneller Zustände hat beobachten wollen, wird unter dem Namen der Plastizität der Neurone zusammengefaßt ³⁾. Es handelt sich dabei um Formveränderungen besonders der Dendriten. Unter dem Einfluß der elektrischen Reizung, der Narkose, des Winterschlafes usw. sahen Demoor und andere an Präparaten, die nach der Golgischen Methode behandelt waren, rosenkranzartige Anschwellungen der Dendriten auftreten und deren Dornenbesatz geringer werden und verschwinden. Manche haben dies als Ausdruck einer amöboiden Tätigkeit der Nervenzelle gedeutet. Obwohl zugegeben werden muß, daß die vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen der verschiedenen Zustände den Gedanken an funktionelle Differenzen sehr nahe legen, ist doch bei den bekannten Tücken des Golgiverfahrens die höchste Skepsis am Platze. Man wird daher nicht leicht den kühnen Schlüssen zustimmen, die unter Zugrundelegung solcher Bilder an die angebliche Aufhebung des Neuronenkontaktes usw. geknüpft worden sind ⁴⁾. Mit der Ablehnung der Neuronenlehre würden alle diese Spekulationen ihre Grundlage verlieren.

4. Von Anfang an hat in der Frage nach der zentralen Bedeutung der Ganglienzellen die periphere Nervenzelle eine große Rolle gespielt. Vor

¹⁾ Über pathologische Veränderungen der Nisslbilder vgl. besonders H. Schmaus Vorlesungen über die pathologische Anatomie des Rückenmarks, Wiesbaden 1901, S. 68 ff. — ²⁾ Nach A. Bethe in den Ergebnissen der Physiologie 3 (2), 206, 1904. — ³⁾ J. Demoor, Zentralbl. f. Physiol. 1895, Nr. 5 und Travaux de l'Institut Solvay 1 (1), 1896; 2 (1), 1898 (daselbst Literaturzusammenstellung). In den Arbeiten des Institut Solvay (1 bis 4) finden sich auch die einschlägigen Abhandlungen von Pergens, Querton, Stefanowska. — ⁴⁾ M. Duval, Compt. rend. soc. biol., 8. et 15. Févr. 1895 (histologische Theorie des Schlafes) und Revue scientifique 9 4. sér.) 1898, p. 321; H. E. Ziegler, Trav. de l'Institut Solvay 3 (1), 1900.

allem hat man ihr die Fähigkeit zugeschrieben, automatische und reflektorische Bewegungen zu vermitteln. In den von Remak und Bidder gefundenen Ganglien des Herzens sah man die Quelle des Herzschlages, im Auerbachschen *Plexus myentericus* den Vermittler des geordneten Ablaufes der Darmperistaltik; sympathische Nervenknoten, wie das Submaxillarganglion, das Ganglion *mesentericum inferius*, galten als Reflexzentren.

An dieser Stelle kann auf die Berechtigung oder Nichtberechtigung dieser Auffassungen nicht näher eingegangen werden. Noch steht die Frage nach der myogenen oder neurogenen Automatie des Herzmuskels zur Diskussion¹⁾; manche von denen, die zwar dem Herzmuskel die Fähigkeit zur Automatie absprechen, wollen diese auch den Herzganglien nicht zugestehen, glauben sie vielmehr den intrakardialen Nervennetzen zuschreiben zu müssen. Solange hier völlige Klarheit fehlt, ist die Begründung der Ganglienzellenhypothese durch die Erfahrungen am Herzen nicht wohl möglich. In betreff der Automatie des Darmes haben in jüngster Zeit die Untersuchungen von Magnus für die Zentralfunktion des *Plexus myentericus* entschieden, sind also wohl zugunsten der Ganglienzellenautomatie zu verwerthen²⁾. Hinwiederum ist die lange lebhaft erörterte Reflexfunktion sympathischer Ganglien durch die Arbeiten von Langley mehr wie je in Frage gestellt³⁾. Vom obersten Halsganglion des Sympathicus habe ich nachgewiesen, daß es einen gewissen Tonus des *M. dilatator pupillae* unterhält⁴⁾.

Mancherlei Beobachtungen auch an wirbellosen Tieren (besonders an Medusen) deuten auf Ganglienzellen als Zentren hin. Indessen glaubt auch hier Bethe ihnen nicht, sondern den Nervennetzen diese Bedeutung zuschreiben zu sollen; die Entscheidung muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben⁵⁾. So viel kann man aber schon heute sagen, daß die Frage nach der Bedeutung der Nervenzellen vermutlich an diesen Objekten, an den Nervenzentren der Wirbellosen und an den peripheren Ganglien der Wirbeltiere, eher zum Austrag gebracht werden wird als an der weit verwickelter gebauten grauen Substanz von Gehirn und Rückenmark.

5. Ein Teil des nervösen Apparates darf schon dann als Zentralorgan anerkannt werden, wenn er auch nur in einer Beziehung Funktionen ausübt, die zu den zentralen gehören, die also ein peripherer Nerv nicht ausüben könnte. Demgemäß sind auch die Spinalganglien nervöse Zentralapparate, wenn auch, wie Ludwig (1852) eingewendet hat⁶⁾, in ihnen weder Übertragungen noch das selbständige Entstehen von Erregungen beobachtet worden ist. Denn zweifellos ist ihre trophische Bedeutung für die zu ihnen in Beziehung stehenden Nervenfasern. Da nun die Spinalganglien außer

¹⁾ Die Frage nach dem Sitze der Herzautomatie habe ich im ersten Bande der „Ergebnisse der Physiologie“, Abteil. 2, 1902, S. 317 ff. ausführlich erörtert. Die Urheber der Ganglientheorie des Herzschlages sind Joh. Müller (1837) und Volkmann (1844). — ²⁾ R. Magnus, Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. 102, 349, 1904. M. weist hier nach, daß die spontanen Bewegungen der isolierten Darmmuskulatur an den Zusammenhang derselben mit dem Auerbachschen Plexus gebunden sind. —

³⁾ J. N. Langley, Ergebnisse d. Physiologie 2 (2), 857, 1903. — ⁴⁾ O. Langendorff, Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., 38. Jahrg., 1900. — ⁵⁾ G. Romanes, Philos. Transact. 166, 269, 1876 u. 167, 659, 1877; A. Bethe, Allg. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems. S. 408 bis 456. Leipzig 1903. (Dort auch die weitere Literatur). —

⁶⁾ C. Ludwig, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen. S. 125. Heidelberg 1852.

den ein- und austretenden Hinterwurzelfasern nur Nervenzellen enthalten, müssen diese es sein, die den trophischen Einfluß ausüben, also nach dieser Richtung hin zentrale Leistungen vollführen.

6. Eine wesentliche Stütze findet die Ganglienzellenhypothese in den Reflexerscheinungen, die uns begreiflicher werden, wenn wir die zentrale Vermittlung zwischen den afferenten und den efferenten Fasern in das Protoplasma der Nervenzellen verlegen. Der später zu besprechende Reflexversuch von Bethe am Taschenkrebs lehrt allerdings, daß reflexähnliche Erscheinungen bei Wirbellosen auch ohne Hilfe von Ganglienzellen stattfinden können. Aber hier liegen die anatomischen Verhältnisse ganz anders wie beim Wirbeltier, bei dem wegen der Art des Ursprungs der motorischen Fasern die Erregung unter allen Umständen die Zelle passieren muß.

Das Studium der Reflexe enthüllt eine Reihe von Eigenschaften des Zentralorgans, die nur dann auf die zentralen Fibrillengeflechte bezogen werden könnten, wenn man zugäbe, daß diesen weitgehende Sonderrechte vor den Fibrillen der peripheren Nervenfasern eingeräumt sind.

Dahin gehört die Tatsache der Reizsummation, die auf eine Aufspeicherung der Reize hindeutet, die wir bei den peripheren Nerven durchaus vermissen. Ferner die Verzögerung der Leitung, die sich in der Größe der Reflexzeit ausspricht. Käme die Reflexübertragung durch direkte Fibrillenleitung in der grauen Substanz zustande, so wäre dieser Zeitverlust schwer verständlich. Löst aber, wie wir behaupten, der bei einer motorischen Nervenzelle auf afferenter Bahn anlangende Impuls einen protoplasmatischen Prozeß aus, der seinerseits erst zur Erregung der efferenten Faser führt, so wäre das Bestehen einer Art von Latenzzeit der Nervenzelle und damit die Verzögerung der Reizleitung wohl verständlich.

Daß eine Auslösung der Reflextätigkeit im Reflexzentrum und nicht eine einfache Fortleitung stattfindet, kann kaum ernstlich bezweifelt werden¹⁾. Die Größe und Ausdehnung der reflektorischen Reaktion bei geringfügigster Reizenergie wäre sonst nicht verständlich. Findet aber Auslösung statt, so kann eine solche nur auf Grund eines Vorrates von potentieller Energie stattfinden. Zu einem solchen Kraftmagazin ist aber das Protoplasma der Nervenzellen ungleich geeigneter als die Substanz der Nervenfibrillen. In peripherischen Nerven finden kaum Auslösungen von erheblicher Größe statt.

Die Annahme eines mit Stoffvorräten ausgestatteten Schaltorgans würde auch die Erscheinungen der Reflexhemmung und Reflexbahnung im Sinne der gegenwärtig herrschenden Ansichten über den Zusammenhang der Funktion mit dissimilatorischen und assimilatorischen Prozessen zu deuten gestatten, wobei freilich zu beachten bliebe, daß diese Art der Deutung keineswegs die einzig mögliche ist.

Endlich spricht zugunsten der Beteiligung der Nervenzellen beim Reflex die später noch genauer zu behandelnde Irreciprozität der Reflexleitung. Beim Bestehen einer direkten Fibrillenleitung ist diese unverständlich, da man den Fibrillen ein doppelsinniges Leistungsvermögen zuschreiben muß,

¹⁾ Siehe dazu W. P. Lombard, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 451; ferner E. Steinach, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 78, 298, 1899. St. fand die negative Reflexschwankung sehr viel stärker als die negative Schwankung am direkt gereizten Nerven.

während bei Einschaltung eines protoplasmatischen Zellkörpers in den Erregungsweg die Richtung ganz wohl einseitig bestimmt sein könnte.

Ich habe diese aus dem Studium der Reflexerscheinungen sich ergebenden Gründe für die Ganglienzellhypothese an dieser Stelle mehr andeuten als ausführen können. Die dabei in Betracht kommenden Tatsachen sollen später eingehender behandelt werden.

2. Allgemeine Zentralfunktionen.

I. Die Reflexerscheinungen.

1. Geschichtliches.

Daß Reflexbewegungen bereits seit den ältesten Zeiten bekannt gewesen sind und die Beachtung der Ärzte gefunden haben, ist sicher. Erst spät aber sind sie ihrem Wesen nach erkannt und von anderen mit ihnen mehr oder weniger verwandten Erscheinungen unterschieden worden¹⁾.

Die Alten haben sie zu den Sympathien (oder Consensus) gerechnet, ein Sammelbegriff, unter dem sehr verschiedenartige Lebenserscheinungen zusammengefaßt wurden. Das Bild der Reflexion für die unwillkürlichen, auf nicht empfundene Sinnesreize eintretenden Bewegungen scheint zuerst Descartes (1649) gebraucht zu haben²⁾. Der Ausdruck kehrt dann häufig wieder, so schon bei Th. Willis (1664), dann bei Astruc (1743), Unzer (1771). Da diese Autoren eine Fülle von Beispielen solcher reflektierter Bewegungen anführen, so Willis die Bewegungen der Ohren und das Schreien von Tieren bei plötzlichen Schalleindrücken, Astruc den Husten bei Reizung der Bronchialschleimhaut, das Niesen bei Reizung der Nasenhöhle, den Lidschluß, die *Ejaculatio seminis*, die Zahnkrämpfe der Kinder, liegt keine Veranlassung vor, die Entdeckung der Reflexbewegungen Prochaska (1784 und später) zuzuschreiben, der allerdings, wie übrigens schon Swammerdam (1737/1738), die reflektorischen Reaktionen Schlafender auf Reize gekannt hat und auf die ähnlichen Erscheinungen bei Apoplektikern und bei geköpften Menschen und Tieren hingewiesen, im übrigen aber, wie aus seinem Lehrbuch der Physiologie hervorgeht, nur sehr wenig klare Vorstellungen von dem Wesen der Reflexe gehabt hat³⁾. Weit wertvoller sind die zahlreichen Beobachtungen und die Experimente, die wir R. Whytt (1751) verdanken⁴⁾. Er zuerst stellt, entgegen den älteren Autoren, welche die Nerven Anastomosen oder die Ganglien als Orte des Übertritts der sensiblen Erregung auf die motorische Bahn angesehen hatten, die Bedeutung des Rückenmarkes für gewisse Reflexe fest, nach dessen Zerstörung er die Abwehrbewegungen geköpfter Frösche verschwinden

¹⁾ Eingehendere Darstellungen der Geschichte der Reflexlehre finden sich bei F. A. Longet, *Anat. u. Physiol. d. Nervensystems etc.* Übers. v. J. A. Hein, 1, 259, Leipzig 1847; J. Cayrade, *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes.* Paris 1864, p. 1—37; M. Neuburger, *Die historische Entwicklung der experimentellen Gehirn- und Rückenmarksphysiologie vor Flourens.* Stuttgart 1897, S. 282 bis 294. Besonders ausführlich ist C. Eckhards *Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Reflexerscheinungen.* Seine Beitr. z. Anat. und Physiol. 9, 29 ff., 1881. — ²⁾ R. Descartes, *Les passions de l'âme.* Paris 1649, p. 21 et p. 53. Vgl. E. du Bois-Reymond, *Gedächtnisrede auf Johannes Müller*, 1858. Abgedruckt in den „Reden“, 2. Folge. Leipzig 1887. (Die Zitate aus Descartes finden sich hier S. 317). — ³⁾ G. Prochaska, *Physiologie oder Lehre von der Natur des Menschen.* Wien 1820; z. B. S. 85 u. S. 99. Longet zitiert: Prochaska, *Opera omnia.* Vindob. 1800, P. II, p. 150; andere Anführungen bei Eckhard, S. 49; vgl. auch A. L. Jeiteles, *Prager Vierteljahrsschr. f. prakt. Heilkunde* 4, 50, 1858. — ⁴⁾ R. Whytt, *The works of R. W. publ. by his son.* Edinburgh 1768. Der Essay über die unwillkürlichen Bewegungen ist aus dem Jahre 1751.

sieht¹⁾; er kennt und berücksichtigt die Shockerscheinungen, die bei Durchschneidung des Rückenmarkes eintreten; er teilt das Rückenmark in zwei Teile und erkennt, daß jeder von beiden reflektorische Bewegungen vermittelt; er beschreibt die reflektorische Absonderung der Tränen und des Speichels; auch die „psychische“ Speichelsekretion ist ihm nicht fremd. Man hat hervorgehoben, daß Whytt der Empfindung eine maßgebende Rolle beim Zustandekommen der Reflexe beigemessen habe und daß deshalb die Ansichten Prochaskas ihm gegenüber einen wesentlichen Fortschritt bedeuten²⁾. Ich kann indessen nicht finden, daß Prochaska die Mitwirkung der Empfindung bei allen Reflexen abgelehnt und daß Whytt sie für alle angenommen habe. Des letzteren „sentient principle“ darf nicht einfach mit Empfindung identifiziert werden.

Unter den späteren vivisektorischen Versuchen zur Reflexlehre kommt denen von Legallois (1812) eine besonders große Bedeutung zu, der zuerst bei Säugtieren die reflektorischen Leistungen isolierter Rückenmarkssegmente untersucht hat³⁾. Freilich spricht er von „sensations“ und ist sogar im Zweifel, ob man es nicht mit einer Mitwirkung des Willens bei den am isolierten Hintertier ausgelösten Bewegungen zu tun habe.

G. Blane, der nach M. Halls Ausspruch der Wahrheit am nächsten gekommen ist, hat ähnliche Versuche angestellt; außerdem beobachtete er an einer anencephalen Mißgeburt, daß sie saugte und schluckte, Urin und Fäces entleerte, beim Kitzeln der Fußsohle das Knie beugte usw.; auch beobachtete er Reflexe an Insekten nach Abreißen des Kopfes⁴⁾. Sehr klar betont ferner Mayo (1823), daß ein Eindruck von einem sensiblen auf einen Bewegungsnerven nur durch Vermittelung des Teiles des nervösen Zentrums übertragen werden könne, mit dem sie beide zusammenhängen, und er erläutert dies durch seinen Versuch, das Zentrum des Pupillarreflexes zu umgrenzen⁵⁾. Die Beobachtungen und Versuche von Calmeil (1828) erstrecken sich auf Insekten, Reptilien, Vögel, Säugetiere und Menschen; sie bringen nichts wesentlich Neues, zeigen aber, daß er richtige Vorstellungen von der reflektorischen Tätigkeit des Rückenmarks gehabt hat⁶⁾.

Hatte sich so die Lehre von den Reflexerscheinungen allmählich entwickelt, so bedurfte es doch noch, um ihr ihre Stellung im physiologischen Lehrgebäude zu sichern, der ordnenden Geister. Noch wurden die Reflexe vielfach mit anderen Erscheinungen zusammengeworfen und verwechselt, mit denen gemeinsam sie früher zu den Sympathien gerechnet worden waren. Noch trat die Scheidung der auf den äußeren Reiz ohne Zutun des Bewußtseins erfolgenden Bewegungsreaktion von den auf Grund von Empfindungen eintretenden Willenshandlungen nicht immer deutlich hervor. Hier Klarheit geschaffen zu haben, ist das Verdienst von Marshall Hall und Joh. Müller⁷⁾.

¹⁾ Dieser „Fundamentalversuch“ der Reflexlehre stammt allerdings nach Whytts eigener Angabe (a. a. O., p. 290) ursprünglich von Hales. — ²⁾ Prochaska sagt (s. Longet, a. a. O., S. 261): „Es ist gewiß, daß Empfindungseindrücke unbewußt sich auf Bewegungsnerven reflektieren können.“ — ³⁾ Oeuvres de César Legallois, Avec des notes de M. Pariset 1 (1824). Die „Expériences sur le principe de la vie“ sind zuerst 1812 veröffentlicht. — ⁴⁾ Nach Marshall Hall, s. unten, S. 55. — ⁵⁾ H. Mayo, Outlines of Physiol., 4. Edit., 1837. M. reklamiert hier seine Priorität gegen M. Hall und zitiert zu diesem Zwecke seine Angabe in den Anatomical commentaries vom Jahre 1823, p. III, p. 138, wo die oben angeführte Bemerkung und der Pupillenversuch (an der Taube) sich findet. Auch die übrigen von ihm gemachten Beobachtungen lassen M. Halls absprechende Kritik kaum berechtigt erscheinen. — ⁶⁾ L. F. Calmeil, Journ. des progrès etc. 11 (1828). — ⁷⁾ Die ersten Veröffentlichungen Joh. Müllers und M. Halls geschahen fast gleichzeitig und unabhängig voneinander. Müller entwickelte die Grundzüge der Reflexionslehre im ersten Teile seines Handbuchs der Physiologie im Frühjahr 1833, S. 333, und behandelte sie ausführlich in dem 1834 erschienenen zweiten Teile, nachdem bereits Halls Arbeit in den Philosoph. Transact. von 1833 publiziert worden war. Hall hatte aber schon 1832 seine Lehre in der Zoological Society vorgetragen. Eine ausführliche Darstellung der Reflexlehre gaben dann M. Halls Memoirs on

Es erscheint mir unfruchtbar, die Verdienste der beiden Forscher gegeneinander abzuwägen. Beide stützen sich auf ein reiches, teils bekannte Tatsachen verwertendes, teils auf neue Beobachtungen und Versuche gegründetes Material. M. Hall schließt die Sinnesnerven des Gehirns von der Fähigkeit, Reflexe zu vermitteln, aus und lehnt die Mitwirkung von Empfindungen bei ihrem Zustandekommen gänzlich ab. Er nimmt ferner für die Reflexe einen eigenen Teil des nervösen Apparates, das exzitomotorische Nervensystem, in Anspruch, indem er meint, daß die dabei wirksamen afferenten Nerven von den sensiblen, die efferenten von den motorischen verschieden seien. Diese Ansichten werden von Joh. Müller nicht geteilt. Im wesentlichen trägt Müller die Reflexlehre so vor, wie sie gegenwärtig fast allgemein gilt.

2. Begriff und allgemeine Charakteristik der Reflexe.

Als Reflexerscheinungen bezeichnet man alle diejenigen Vorgänge, bei denen die Reizung afferenter (zentripetaler) Nervenfasern unmittelbar und ohne Zutun des Willens die Tätigkeit von efferenten (zentrifugalen) Fasern hervorruft. Gehören diese einem Bewegungsnerven an, so besteht der Reflex in einer Reflexbewegung; sind es Hemmungsfasern — in einer reflektorischen Hemmung; haben sie eine sekretorische Funktion — in einer Reflexabsonderung.

Da in den Nervenstämmen ein Übergang einer Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere, von sensiblen auf motorische Nerven nicht stattfindet, so gehört zum Zustandekommen eines Reflexes ein die afferenten mit den efferenten Fasern verbindendes Mittelglied, das Reflexzentrum. Afferente Fasern, Reflexzentrum und efferente Fasern bilden zusammen den Reflexbogen. Zum Zustandekommen eines Reflexes ist die Integrität des Reflexbogens erforderlich. Daher macht nicht nur eine Unterbrechung der anatomischen Kontinuität und überhaupt der Leitungsfähigkeit der beteiligten Nerven, sondern auch die Zerstörung oder Funktionsunfähigkeit des Reflexzentrums den Reflex unmöglich.

Die auffallendsten und am meisten untersuchten Reflexerscheinungen sind die Reflexbewegungen. Sie werden an den dem Willen unterworfenen Skelettmuskeln (animale Reflexe) wie auch an den ihm entzogenen vegetativen Muskeln (viscerale Reflexe) beobachtet. Auch an den ersteren kommen sie immer ohne Zutun eines auf ihre Ausführung gerichteten bewußten Antriebes zustande, sie gehören in die Reihe der unwillkürlichen Bewegungen. Zwar kann die Ausführung der Bewegungsreaktion (durch kinästhetische Empfindungen, Muskelsinn) zum Bewußtsein kommen, doch ist dies nicht erforderlich. Der die Reflexbewegung hervorrufende, auf das zentripetale Element des Reflexbogens wirkende Reiz kann eine Empfindung erzeugen, doch ist, wenigstens bei den niederen Reflexen, das Bewußtwerden des Reizes für deren Entstehung nicht notwendig.

the nervous system, London 1837, deutsch herausgegeben und mit Erläuterungen und Zusätzen versehen von G. Kürschner, Marburg 1840; das erste Memoir ist identisch mit dem in den Phil. Transact. veröffentlichten; das zweite war in der Roy. Society 1837 gelesen, aber in die Transactions nicht aufgenommen worden. Vgl. ferner: M. Hall, Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems. Deutsch von Fr. J. Behrend, Leipzig 1842. Joh. Müllers endgültige Ansichten sind niedergelegt im Handbuch der Physiologie des Menschen 1, 4. Aufl., Koblenz 1844, S. 608 ff.

Beispiele von Reflexbewegungen sind: Der Lidschluß bei Berührung des Auges (afferente Bahn: *Nn. ciliares trigemini*, efferente Bahn: Orbicularis-äste des *N. facialis*); Husten bei Reizung der Kehlkopfschleimhaut (*N. laryngeus sup. vagi* — *N. thoracici* und *lumbales*); Niesen bei Reizung der Nasenschleimhaut; Streckung des Beines im Kniegelenk beim Beklopfen der Patellarsehne u. a. m. In allen diesen Fällen handelt es sich um Reflexe an quergestreiften Muskeln, die auch vom Willen in Tätigkeit gesetzt werden können. Unwillkürliche Muskeln sind bei folgenden Reflexbewegungen beteiligt: Zusammenziehung der Pupille bei Lichteinfall ins Auge (Reflex vom *N. opticus* auf den den *M. sphincter iridis* innervierenden Zweig der *N. oculomotorius*); Blutdruckerhöhung bei Reizung der Haut (sensible Hautnerven — vasomotorische Nerven); Erektion der Brustwarze beim Streichen der Areola. Zuweilen sind bei einem Reflex willkürliche und dem Willen entzogene Muskeln zugleich beteiligt: Lidschluß und Pupillenverengung bei starker Belichtung des Auges; Zittern und „Gänsehaut“ (*Musc. arrectores pilorum*) bei Abkühlung der Haut. Manche aus quergestreiften Fasern bestehende Muskeln, wie der *Cremaster* und der *Tensor tympani*, lassen sich reflektorisch, in der Regel aber nicht willkürlich zur Zusammenziehung bringen.

Sekretorische Reflexe sind: die Tränenabsonderung beim Vorhandensein eines Fremdkörpers im Bindehautsack; die Speichelabsonderung bei chemischer Reizung der Mundschleimhaut; das Schwitzen bei gewissen Hautreizen u. a. m.

Eine reflektorische Erregung von Hemmungsnerven findet statt bei der durch Reizung des Darmes entstehenden Verlangsamung des Herzschlages (sensible Fasern des Bauchsympathicus — herzhemmende Vagusfasern).

Reflektorische Aktionsströme. Da jede Erregung eines Nerven von galvanischen Veränderungen begleitet ist, die mit ihr durch den Nerv sich fortpflanzen, so darf erwartet werden, daß auch der Ablauf der reflektorischen Erregung mit nachweisbaren elektrischen Erscheinungen verbunden ist. Dies ist in der Tat der Fall. Leitet man den zentralen Stumpf des *N. ischiadicus* eines zur Erhöhung der Reflextätigkeit mit Strychnin vergifteten Frosches zu einem empfindlichen Galvanometer oder Elektrometer ab, so tritt infolge jeder leichten Hautreizung eine negative Schwankung des Demarkationsstromes ein. Eine solche läßt sich auch am unvergifteten Tier beobachten, wenn man von den Ästen des *Flexus ischiadicus* das proximale Ende des einen Astes elektrisch tetanisiert, während einer der beiden anderen mit dem Galvanometer in Verbindung steht. Am reinsten ist der galvanische Ausdruck des Übergangs der Erregung von sensiblen auf motorische Nervenfasern dann zu beobachten, wenn man von einer vorderen (motorischen) Spinalnervenzwurzel ableitet und die entsprechende hintere (sensible) Wurzel reizt. Ähnlich wie beim Frosch gelingt auch der Nachweis des reflektorischen Aktionsstromes beim Säugetier¹⁾.

Zahlreiche Reflexe lassen sich ohne weiteres am gesunden Menschen beobachten. Im natürlichen Schlafe sind viele erhalten; zur Beobachtung eignet sich besonders das schlafende Kind.

¹⁾ E. du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität. — P. Grützner, Pflügers Arch. **25**, 279, 1881. — F. Gotch and V. Horsley, Philosoph. Transact. Roy. Soc. London 1891 B, p. 491. — J. Bernstein, Pflügers Arch. **73**, 375, 1898. — L. Hermann, ebenda **80**, 41, 1900. — E. Steinach, ebenda **78**, 297, 1899.

Beim Tierversuch entfesselt die Entfernung des Gehirns oder Durchschneidung des Rückenmarkes eine Fülle von Reflexen. Von jeher hat besonders der enthirnte Frosch zur Anstellung von Versuchen über die Bedingungen der Reflextätigkeit gedient.

Auch die wirbellosen Tiere zeigen auf ihren höheren Stufen die mannigfaltigsten Reflexerscheinungen. Von wirklichen Reflexen wird man indes nur bei solchen Organismen sprechen können, die ein differenziertes Nervensystem besitzen. Ausgeschlossen sind damit wie die Pflanzen, so auch die Protozoen. Zwar haben manche Forscher auch von „Reflexen ohne Nerven“ gesprochen¹⁾; Loeb rechnet die Tropismen (Helio-, Chemo-, Geo-, Stereotropismus u. a.) nicht nur bei Tieren, sondern auch bei Pflanzen zu den Reflexen²⁾; Driesch zählt dazu auch die auf einen Reiz eintretenden Blattbewegungen der Mimose³⁾. Diese Auffassung muß zu einer Verwischung des Reflexbegriffes führen. Wohin gelangt man, wenn man sogar die auf einen lokalen Reiz erfolgende Bewegungsreaktion eines Plasmodiums oder einer Amöbe für eine Reflexbewegung erklärt? Reizbarkeit und Reizleitung machen doch nicht das Wesen des Reflexes aus. Sonst wäre schließlich auch jede auf direkte Reizung erfolgende Muskelzuckung ein Reflex. Nicht einmal das kann für einen solchen entscheidend sein, daß die Bewegungsreaktion an einem von der Reizstelle entfernten Ort eintritt; denn die auf Reizung eines motorischen Nerven erfolgende Muskelreaktion wird doch niemand für eine Reflexbewegung erklären. Richtig ist an der obigen Auffassung, daß die Reflexe eine Form der Reizleitung sind, die man sich als phylogenetisch aus den einfachsten Reizleitungsformen entstanden denken kann. Aber das Charakteristische für jene ist ihr Gebundensein an differenzierte, teils zentrifugal, teils zentrifugal leitende, an ihren Enden miteinander verknüpfte, nervöse Gebilde. Solche finden sich aber nur bei den Metazoen. Bei der Pflanze kann man höchstens von reflexähnlichen Vorgängen reden.

Um eine Bewegung als reflektorisch auffassen zu dürfen, muß dargetan werden, daß sie unwillkürlich und als unmittelbare Folge eines Empfindungsreizes entstanden ist. Der alleinige Nachweis, daß ein solcher Reiz ihr voranging und daß sie beim Fehlen eines solchen ausbleibt, würde für den Nachweis ihrer reflektorischen Natur nicht genügen, denn auch unsere Willenshandlungen werden, wenn auch nicht immer unmittelbar, durch äußere, die Empfindungsnerven treffende Reize verursacht. Ob eine Bewegung aber mit oder ohne Zutun des Willens erfolgt, läßt sich ihr ohne weiteres nicht ansehen. Um hierüber zu entscheiden, sind wir teils auf die Selbstbeobachtung angewiesen, teils auf die Beachtung der besonderen Umstände, unter denen sich eine solche Reaktion bei einem beobachteten Objekt vollzieht.

Die Selbstbeobachtung lehrt, daß die Ausführung gewisser Bewegungen mit Vorstellungen verbunden ist und durch sie notwendig bestimmt wird, während dies bei anderen Bewegungen nicht der Fall ist; daß die einen infolge eines uns bewußt werdenden inneren Antriebes eingeleitet und durchgeführt, die anderen höchstens durch einen solchen gehemmt werden können. Sie lehrt ferner, daß manche auf äußere Reize eintretende Bewegungsreaktionen nicht nur ohne bewußten Antrieb, sondern sogar entgegen einem auf ihre Verhinderung gerichteten Willensimpuls ablaufen. Endlich zeigt die Beobachtung an uns selbst, daß auf sensible Reize zuweilen Reaktionen erfolgen, die wir ohne solche selbst durch die größte Willensanstrengung in dieser Weise

¹⁾ Massart, Zentralbl. f. Physiol. 1902, Nr. 1. — ²⁾ J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Leipzig 1899, S. 2 ff. — ³⁾ H. Driesch, Die „Seele“ als elementarer Naturfaktor, Leipzig 1903, S. 9.

nicht erzeugen könnten. Das letztere ist besonders bei solchen Bewegungen der Fall, wo der Willkür gänzlich entzogene Muskeln in Tätigkeit geraten.

Viel schwerer ist es, bei der Beobachtung fremder Objekte darüber ins klare zu kommen, ob eine Bewegung willkürlicher oder reflektorischer Natur ist. Sind die Bedingungen der Art, daß sie das Vorhandensein von Bewußtsein mit Sicherheit ausschließen lassen (tiefer Schlaf, Narkose), und treten auf Empfindungsreize bestimmte Bewegungen mit maschinenartiger Regelmäßigkeit ein, so wird man von Reflexbewegungen sprechen dürfen. Man wird das auch tun müssen, wenn durch Empfindungsreize Glieder in Bewegung gesetzt werden, die infolge einer Gehirnkrankung sonst ganz untätig bleiben.

In jedem Falle beim gesunden Menschen oder gar bei Tieren zu entscheiden, ob eine Bewegung willkürlich oder unwillkürlich sei, ist schon deshalb unmöglich, weil es eine scharfe Grenze zwischen diesen Bewegungsformen überhaupt nicht gibt, vielmehr Zwischenformen bestehen, die man beliebig der einen oder der anderen Kategorie zurechnen könnte.

Bei den niederen Tieren, bei denen, wenn hier überhaupt von willkürlichen Bewegungen die Rede sein kann, diese viel mehr als bei den höheren Tieren als unmittelbare Folgen von Sinnesreizen auftreten, ist die Entscheidung ganz besonders schwierig. Daher die widerstreitenden Meinungen darüber, ob die ins Licht fliegende Motte nur das Spiel eines phototropen Reflexes ist und ob die sozialen Instinkte der Bienen und Ameisen lediglich auf maschinenmäßigen Reflexbewegungen beruhen¹⁾.

Wo Bewußtsein und Wille in Frage kommen, versagt die naturwissenschaftliche Analyse. Dies kann aber nicht dazu berechtigen, den Unterschied zwischen willkürlichen Bewegungshandlungen und rein mechanischen Reflexbewegungen zu ignorieren und so zu tun, als ob für den exakten Physiologen, weil dessen Methoden hier nicht anwendbar sind, die Begriffe des Willens und Bewußtseins überhaupt nicht existieren dürften.

Viele Reflexbewegungen finden statt, ohne daß der sie veranlassende Empfindungsreiz zum Bewußtsein kommt.

Dies ist der Fall beim Lidschlag, der anscheinend spontan, in Wahrheit aber doch wohl auf Grund ständig vorhandener Reize erfolgt, die eben dieser Dauer wegen nicht wahrgenommen werden; ferner bei manchen Formen des Erbrechens (*Vomitus gravidarum*); bei gewissen Reflexkrämpfen; wahrscheinlich auch bei den sogenannten tiefen Reflexen, bei denen nur die für ihr Zustandekommen unwesentliche Hautreizung, nicht aber die Erschütterung der Sehne oder des Muskels oder des Knochens gespürt wird; endlich naturgemäß in allen Fällen, wo es sich um Reflexe bei Bewußtlosen und um solche in anästhetischen Gliedern (z. B. bei Querschnittsläsionen des Rückenmarkes) handelt.

Beim wachen und unversehrten Menschen löst indes der reflektorisch wirksame Reiz meistens zugleich eine Empfindung aus, doch ohne daß

¹⁾ A. Forel, *Fourmis de la Suisse*, Zürich 1874; *L'année psychologique* 1896. — Romanes, *Die geistige Entwicklung im Tierreich*, Leipzig 1885. — J. Lubbock, *Ameisen, Bienen und Wespen*. Intern. wiss. Bibliothek 57, Leipzig 1883; *Die Sinne und das geistige Leben der Tiere*; ebenda 67, Leipzig 1889. — E. Wasmann, *Instinkt und Intelligenz im Tierreich*, 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1899; *Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere*, 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1900; *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*, Stuttgart 1899. — A. Bethe, *Pflügers Arch.* 70, 15, 1898. — J. Loeb, *Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie*, Leipzig 1899. — W. Wundt, *Grundzüge der physiologischen Psychologie*, 5. Aufl., 3, 258 bis 284, 1903.

diese dabei eine wesentliche Rolle zu spielen braucht. Daß sie hier nur eine Begleiterscheinung ist, geht daraus hervor, daß derselbe Reflex in derselben Weise verlaufen kann, wenn auf irgend eine Weise das Zustandekommen von Empfindungen unmöglich gemacht ist (Pupillenverengung beim Lichteinfall, die auch in der Narkose eintritt; spinale Reflexe verschiedener Art auch nach Durchschneidung des Rückenmarks).

Demgegenüber ist mehrfach hervorgehoben worden¹⁾, daß gewisse Reflexe an die Wahrnehmung des Empfindungsreizes derartig gebunden sind, daß dieser für ihr Zustandekommen wesentlich zu sein scheint. Dies gilt z. B. für das reflektorische Niesen und Husten, die nicht zustande kommen sollen, wenn nicht die sie verursachende Reizung der Nasen- oder Kehlkopfschleimhaut empfunden wird. Nach H. Munk²⁾ muß man hierher auch die Berührungsreflexe und gewisse andere Sinnesreflexe rechnen, für deren Zustandekommen der Eintritt von Tastempfindung, Lichtempfindung Voraussetzung ist, die daher nach Beseitigung der entsprechenden Teile der Großhirnrinde versagen. Munk betrachtet diese Bewegungen als corticale Reflexe und stellt sie den subcorticalen und den (gemeinen) spinalen, bei denen Empfindungen nicht mitspielen, gegenüber.

Durch ihr unwillkürliches Zustandekommen und ihre unmittelbare Abhängigkeit vom sensiblen Reiz charakterisieren sich derartige Bewegungsreaktionen immer noch unzweideutig als Reflexe. Schwieriger ist die Frage, ob diese Bezeichnung auch für eine andere Kategorie von Erscheinungen anzuwenden sei, bei denen nicht nur Empfindungen, sondern sogar Vorstellungen als integrierende Bestandteile des ganzen Vorganges auftreten.

Eine Menge allbekannter Erscheinungen gehört hierher. Durch den Anblick eines Gähnenden wird Gähnen verursacht, bei dazu disponierten Menschen sogar schon durch die Erwähnung des Gähnens oder durch die Vorführung einer Bewegung, die mit der Gähnbewegung eine entfernte Ähnlichkeit hat; Kinder, denen man eine Hand mit ausgestrecktem Zeigefinger nähert, als wolle man sie kitzeln, müssen oft lachen. Manche Menschen spüren Harndrang, wenn sie das Geräusch des aus einem geöffneten Hahn laufenden Wassers hören. Hierher gehört auch das Erbrechen beim Anblick oder der Vorstellung ekelhafter Speisen, die Erektion und der Samenerguß bei wollüstigen Vorstellungen; ferner vor allem auch der Speichelfluß und die Absonderung von Magensaft beim Anblick oder bei der Erwähnung begehrenswerter Speisen (die sogenannte psychische Sekretion³⁾).

Wie leicht die Vorstellung einer Bewegung zur unwillkürlichen Ausführung derselben führen kann, lehrt die Beobachtung mancher Zuschauer beim Billard- oder Kegelspiel, die den Bewegungen der Spielenden mit ähnlichen Bewegungen des eigenen Körpers folgen, sowie die Erscheinungen beim sogenannten Gedankenlesen und Tischrücken (Carpenters ideomotorische Bewegungen).

Der Unterschied dieser Reaktionen und der echten Reflexe liegt darin, daß selbst, wo hier ein Sinnesreiz als *causa movens* vorhanden ist, dieser nicht unmittelbar, sondern erst durch die Hervorbringung von direkten oder

¹⁾ Siehe darüber: Joh. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen 1, 608 bis 623, 4. Aufl., 1844. — G. Kürschner in Marshall Halls Abhandlungen über das Nervensystem, Marburg 1840, S. 170 bis 173. — ²⁾ H. Munk, Sitzungsber. Berl. Akad. d. Wissensch. 36, 692, 1892; 39, 766 ff., 1893; 44, 1142, 1896; 48, 1074, 1903; und: Gesammelte Mitteilungen über die Funktionen der Großhirnrinde, 2. Aufl., Berlin 1890, S. 281 und 301. — ³⁾ Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden (A. d. Russischen v. A. Walther). O. Cohnheim, Münch. med. Wochenschr. 1902, Nr. 52.

assoziierten Vorstellungen wirksam wird, ja daß ein solcher Reiz der Reaktion gar nicht voranzugehen braucht, da diese in gewissen Fällen schon durch die aus inneren Ursachen erfolgende Reproduktion von Vorstellungen hervorgerufen werden kann¹⁾. Man könnte zweckmäßigerweise diese Art von Reaktionen als *Vorstellungsreflexe* bezeichnen.

3. Reflexzentren.

Bei den Wirbeltieren können alle diejenigen Teile des Nervensystems Reflexe vermitteln, in denen afferente mit efferenten Nervenfasern so in Beziehung treten, daß die Möglichkeit eines Übertritts der Erregung der einen auf die anderen gegeben ist. Dies ist lediglich in der grauen Substanz der Fall. Wahrscheinlich kann diese in allen Abteilungen des Zentralorgans eine reflexvermittelnde Wirksamkeit entfalten, als Reflexzentrum dienen. Je nach dem Sitz dieses Zentrums unterscheidet man demgemäß Rückenmarksreflexe (spinale), Kopfmarkreflexe (bulbäre), Mittelhirn-, Sehhügelreflexe usw. (subcorticale Hirnreflexe), endlich Hirnrindenreflexe²⁾ (corticale).

Vom Rückenmark läßt sich sagen, daß jeder genügend große Abschnitt desselben, auch isoliert von der Hauptmasse, als Reflexzentrum dienen kann. In der Theorie ist jedes Rückenmarksegment dazu befähigt, wenn man darunter ein Stück Rückenmark versteht, das einem vorderen und dem entsprechenden hinteren Wurzelpaar zugeordnet ist. Tatsächlich kann man bei vielen niederen Wirbeltieren das Rückenmark durch Querschnitte in eine ganze Reihe von gröberen Abschnitten zerlegen, deren jeder einzelne dem entsprechenden Körperteil als Reflexzentrum dient.

Bei den Säugern ist eine solche Zerlegung schon schwieriger, immerhin aber bis zu einem gewissen Grade möglich.

Sicher gilt die Befähigung des Rückenmarkes, die verschiedenartigsten Reflexe zu vermitteln, auch für den Menschen. Durch die gegenteiligen Angaben mancher Chirurgen und Neurologen darf man sich in dieser Überzeugung nicht beirren lassen. Wenn die einen nach totalen Querschnittsläsionen des Rückenmarkes die Sehnenreflexe, andere die Hautreflexe, noch andere alle Reflexe der unteren Körperpartien haben fehlen sehen, so sind doch genügend verbürgte und durch den Sektionsbefund gesicherte Fälle bekannt, in denen auch nach völliger Leitungsunterbrechung die Reflexe mindestens ebenso deutlich und vielseitig gewesen sind wie an unversehrten Körper. Aber selbst wenn dies nicht der Fall wäre, so würde man doch

¹⁾ Über die Assoziation von Vorstellungen und Bewegungen vgl. Joh. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen 2, 104, Koblenz 1837. H. Ebbinghaus, Grundzüge der Psychologie 1, 690, Leipzig 1902. — ²⁾ Über die Möglichkeit wirklicher Hirnrindenreflexe vgl. H. Munk (Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 44, 1131 ff., 1896) und E. Jendrassik (Deutsch. Arch. f. klin. Med. 52, 569, 1894). Daß auch die sympathischen Ganglien Reflexe vermitteln, ist oft behauptet und oft bestritten worden. Diese Frage kann hier nicht erörtert werden; ich verweise auf: C. Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie 9, 91 ff., 1881 und J. N. Langley im Textbook of Physiology, ed. by Schäfer 2, 616, 1900 und Das sympathische und verwandte nervöse Systeme der Wirbeltiere (autonomes nervöses System) in den Ergebnissen der Physiologie (herausgeg. von Asher und Spiro), 2. Jahrg., 2. Abt., S. 857, 1903.

nicht zu der unwahrscheinlichen Annahme genötigt sein, daß mit der höheren Organisation die reflektorischen Leistungen des Rückenmarks gegenüber denen des Gehirns immer mehr zurücktreten; man könnte vielmehr die durch Querschnittsverletzungen erzeugte Ohnmacht gerade des menschlichen Rückenmarks entweder der Art des Traumas (Quetschung) zur Last legen oder sie auch auf eine höhere Empfindlichkeit gegen Läsionen beziehen; höchstens wäre vielleicht zuzugeben, daß bei den obersten Gliedern der Tierreihe in größerem Maße als bei den tiefer stehenden sich cerebrale Einflüsse geltend machen könnten, die das Rückenmarksgrau auf derjenigen Stufe der Erregbarkeit erhalten, die es nötig hat, um seine eigensten zentralen Leistungen zu vollbringen¹⁾.

Viele sind der Ansicht, daß das Kopfmark in der Vermittlung von Reflexen dem Rückenmark sehr überlegen sei. Von einer spezifischen Überlegenheit kann aber nicht die Rede sein. Allgemeine Reflexe vermag nicht nur die Oblongata, sondern auch das isolierte Rückenmark zu vermitteln (s. später). Wenn die Reflexe des Kopfmarks einen vielseitigeren Charakter besitzen, so rührt das davon her, daß hier so viele zu den verschiedensten Verrichtungen des Körpers in Beziehung tretende Nerven ihren Ursprung haben und aufeinander wirken können. Das Bestehen von koordinierenden Reflexzentren von besonders ausgedehntem Wirkungsbereich ist zwar hier oft angenommen und gelehrt, niemals aber bewiesen worden.

Die Erfahrungen an den Wirbellosen lehren, daß auch hier eine rege Reflex-tätigkeit durch die als nervöse Zentralorgane funktionierenden Teile des Nervensystems vermittelt wird. Bei den Gliedertieren und Würmern mit ausgesprochener Segmentierung des dem Rückenmark homologen Bauchmarkes sind die Reflexzentren der einzelnen Körpersegmente in den entsprechenden Ganglien enthalten. Man findet übrigens bei den Wirbellosen Reflexe auch schon auf denjenigen Entwicklungsstufen, die zwar ein mit Nervenfasern und Ganglienzellen ausgestattetes Nervensystem besitzen, bei denen aber die Zentralisierung desselben noch fehlt, so z. B. bei den Cölenteraten und den Echinodermen²⁾.

4. Die Hervorrufung von Reflexen und deren Bedingungen.

a) Reflexreize und Reizungsmethoden.

Als Reflexreize können alle Eingriffe dienen, die zur Erregung sensibler Nerven oder ihrer peripheren Endorgane tauglich sind. Die adäquaten Reize der Sinneswerkzeuge sind hierbei natürlich auf die entsprechenden, auf sie abgestimmten Apparate angewiesen.

Am häufigsten ist die Wirksamkeit der verschiedenen Reizmittel an der Haut geprüft worden; weniger Erfahrungen besitzen wir über die Reizung der Nervenstämmen. Daß aber hier wesentliche Unterschiede sich finden werden, ist von vornherein wahrscheinlich.

¹⁾ Vielleicht ist hier an eine Art von cerebraler Reflexbahnung oder eine von den höheren Teilen des Zentralorgans besorgte Ladung der Reflexzentren zu denken. van Gehuchten, Elfter internat. med. Kongreß in Moskau. Neurolog. Zentralbl. 16, 919, 1897. — ²⁾ G. Romanes, Philos. Transact. Roy. Soc. 166, 269, 1876 und 167, 659, 1877; J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biol. 34, 298, 1896; 37, 334, 1899; 39, 73, 1900; J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Kapitel 2 bis 8. Leipzig 1899; A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 7. Kapitel. Leipzig 1903.

α) Reizung der Haut am Reflexpräparat vom Frosch.

Hier sind mechanische, chemische, thermische und elektrische Reize wirksam.

Für die mechanischen Hautreize gilt der Satz, daß plötzliche, in der gehörigen Stärke eintretende Reize wirksamer sind als allmählich anwachsende.

Schon ein mäßiger, aber schnell ausgeübter Druck auf den Fuß veranlaßt den des Gehirns beraubten Frosch zu Flucht- und Abwehrbewegungen. Läßt man aber den Druck sehr langsam und kontinuierlich wachsen, so kann er bis zur Zermalmung des Gliedes gesteigert werden, ohne Reflexbewegungen zu verursachen¹⁾.

Auch die plötzliche Aufhebung eines gewohnt gewordenen Druckes kann als Reflexreiz wirken²⁾.

Zur chemischen Reizung dienen in der Regel verdünnte Säuren.

Am häufigsten wird sie nach dem von Türck eingeführten Verfahren geübt, das besonders dann gute Dienste leistet, wenn man die Höhe der Reflexerregbarkeit feststellen will³⁾. Man taucht dabei die Zehen oder den ganzen Fuß des vertikal aufgehängten Präparates in verdünnte Schwefelsäure und bestimmt mittels eines Metronoms die Zeit vom Beginn des Eintauchens bis zum reflektorischen Herausheben des Fußes. Die Konzentration der Lösung darf sehr gering sein, oft ist schon eine Säure wirksam, die kaum deutlich sauer schmeckt; gewöhnlich reicht eine 0,2 proz. Lösung aus. Je größer die Reflexerregbarkeit, desto früher erfolgt die Reaktion.

Richtet man das Augenmerk mehr auf die Topographie der Reflexe und auf die bei Reizung verschiedener Hautstellen erfolgenden verschiedenartigen Reaktionen, so ist dazu eine Berührung mit einem in verdünnte Säure getauchten Glasstab oder das Auflegen mit Säure getränkter kleiner quadratischer Fließpapierschnitzel besser geeignet⁴⁾.

Auch für die chemischen Reflexreize gilt der Satz, daß sehr allmählich ansteigende Reize keine Reaktion erzeugen. Fratscher konnte in manchen Fällen den durch Säuren oder Laugen von langsam wachsender Stärke hervorgebrachten Reiz bis zur Zerstörung des Gewebes steigern, ohne daß das Tier reagierte. Plötzliche Verstärkung der Konzentration hat dagegen Reflexe zur Folge⁵⁾.

Thermische Reize sind am Froschpräparat öfters geprüft worden⁶⁾. Lombard fand bei Berührung der Schenkelhaut mit einem erwärmten Metallplättchen erst solche Wärmegrade wirksam, die beim Menschen bereits

¹⁾ C. Fratscher, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 9, N. F. 2, 139, 1875. —

²⁾ M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 1, 228, Lehr 1858/59; Fr. Goltz, Beitr. z. Lehre v. d. Funktionen d. Nervenzentren d. Frosches, S. 5, Berlin 1869. Von ähnlichen Erfolgen berichten: A. Freusberg, Pflügers Archiv 9, 372, 1874 und Ch. S. Sherrington, Philos. Transact. Roy. Soc. London 190B., 140, 1898.

— ³⁾ L. Türck, Zeitschr. d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte in Wien, 1851, 7. Jahrg., S. 189; J. Setschenow, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarkes im Gehirn des Frosches. Berlin 1863. —

⁴⁾ H. Sanders-Ezn, Sitzungsber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Mathem.-phys. Kl. 1867, S. 5. — ⁵⁾ Fratscher, a. a. O., S. 130. — ⁶⁾ M. Foster, Stud. from the Physiol. Laborat. Cambridge 1, 36, 1873; J. v. Tarchanoff, Bull. Acad. imp. de St. Pétersbourg 16, 226, 1871 und Journ. f. normale u. pathol. Histologie 5, 238, 1872; A. Heinzmann, Pflügers Arch. 6, 222, 1872; W. P. Lombard, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 408.

Schmerz erregen (über 47° C); dagegen fand Foster, daß beim Eintauchen der Zehen in Wasser von nur 30 bis 35° schon Reflexbewegungen entstehen können. Auch Kälte wirkt reflexauslösend.

Jedenfalls ist bei allen thermischen Reizen für den wirksamen Temperaturgrad die Eigentemperatur des Präparates von Bedeutung; daher lassen sich darüber kaum allgemein gültige Angaben machen. Einfluß scheint auch hier die Geschwindigkeit des Temperaturwechsels zu haben; Temperaturschwankungen sollen daher bei sehr langsamer Änderung unwirksam sein¹⁾.

Elektrische Reize sind in der Form tetanisierender Induktionsströme von der Haut aus sehr wirksam. Daß einzelne Induktionsschläge in der Regel erst bei sehr großer Stärke Reflexe erzeugen, unter der Schwelle liegende Einzelreize aber durch Wiederholung wirksam werden können, soll später erörtert werden.

Den tetanisierenden Reiz kann man, wie Stirling²⁾, der Haut durch zwei das Fußgelenk umschließende Schlingen von feinem Golddraht zuführen oder, was ich vorziehe, dadurch, daß man die Zehenspitzen in ein von parallelen Stromfäden durchflossenes Wasserbad versenkt.

β) Reflexreize an der Haut der Warmblüter.

Am häufigsten dient hier zur Hervorrufung von Reflexen der mechanische Reiz. Dabei ist zu beachten, daß leichte Oberflächenreize oft viel wirksamer sind als tiefe Nadelstiche in die Haut. Beim curarisierten Kaninchen kann man durch Berühren oder Anblasen der Haut mächtige Gefäßreflexe erzeugen, während Brennen der Haut mit dem Glüheisen, Ätzung mit Schwefelsäure, Bepinseln mit Senfspiritus oder Ammoniak meist unwirksam ist³⁾. (Über den Kitzelreflex siehe später.)

Von thermischen Hautreizen wirkt beim Menschen am sichersten die Kälte (Berührung der Fußsohlen mit Eisstückchen, Atemreflexe bei Benetzung der Brusthaut mit kaltem Wasser). Wärmereize scheinen Reflexbewegungen nur dann hervorzurufen, wenn sie schmerzhaft sind. Nach hoher Rückenmarksdurchschneidung zeigen Affen und andere Säugetiere lebhaftere Reflexäußerungen, wenn man eine Pfote in heißes Wasser taucht⁴⁾.

Chemische Reize sind besonders von den Schleimhäuten aus wirksam.

So bewirken Chloroform- und Ammoniakdämpfe von der Nasenschleimhaut aus lange expiratorische Atemstillstände, reflektorische Verlangsamung des Herzschlages und Blutdrucksteigerung; chemische Reizung der Mundschleimhaut Speichelabsonderung und mimische Reflexe; daß auch durch die Magen- und Darmschleimhaut Reflexe besonders im Gebiete der vegetativen Sphäre erzeugt werden, ist bekannt.

Periost, Sehnen usw. werden besonders leicht, vielleicht sogar ausschließlich, durch gewisse mechanische Reize zur Erregung reflektorischer Muskelreaktionen angeregt. Diese, eine eigene Klasse bildenden Phänomene hat man als Klopfreflexe bezeichnet. Sicher ist, daß zu ihrer Hervorrufung elektrische Reizung untauglich ist.

¹⁾ C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. 9, 82, 1881.; C. Fratscher, a. a. O., S. 153. — ²⁾ W. Stirling, Ber. über d. Verhandl. d. Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig. Math.-phys. Kl. 26, 372, 1874. — ³⁾ P. Grützner u. R. Heidenhain, Pflügers Arch. 17, 1, 1878. — ⁴⁾ Ch. S. Sherrington, Proceed. Roy. Soc. London 60, 411 u. 414, 1898.

γ) Reizung des Nervenstammes.

Um vom zentralen Stumpfe durchschnittener Nerven aus Reflexwirkungen zu erzielen, bevorzugt man aus naheliegenden Gründen den elektrischen Reiz. Bei Anwendung von Kettenströmen auf afferente Nerven ist Schluß und Öffnung im wesentlichen nach den Normen des Pflügerschen Zuckungsgesetzes reflektorisch wirksam¹⁾. Der Strom wirkt jedoch auch während seiner Dauer.

Dies hat am zentralen Vagusstumpf des Kaninchens und Hundes zuerst Grützner gezeigt, der von hier aus durch konstante Durchströmung reflektorische Wirkungen auf Blutdruck und Atmung hervorrufen konnte²⁾. Daß der von ihm beobachtete anhaltende Atemstillstand nach Schließung aufsteigender Ströme nicht als eine Nachwirkung der durch den Stromschluß bewirkten Erregung aufzufassen, sondern der Dauer des Stromes zuzuschreiben ist, haben ich und Oldag dadurch bewiesen, daß wir den Nerv sich in die Kette einschleichen ließen und dadurch den Schließungsreiz umgingen³⁾.

Am zentralen Vagusstumpf sind übrigens schon sehr schwache (aufsteigende) Ströme zur Erzeugung von Atemstillständen geeignet. Schon die Anlegung einer aus einem Kupfer- und Zinkblechstreifen hergestellten elektrischen Pinzette genügt dazu völlig; leicht erregt den Vagus auch sein eigener Strom⁴⁾. Ströme verschiedener Richtung wirken nicht selten antagonistisch.

Sekundäre Reflexzuckungen beim Auflegen eines sensiblen Froschnerven auf den Muskel eines gereizten Nervmuskelpreparates erhielt Hällstén⁵⁾.

Häufig wiederholte Induktionsschläge bewirken von den zentralen Stümpfen durchschnittener Nerven aus bei Kaltblütern und Säugetieren die allermannigfaltigsten Reflexerscheinungen. Einzelne Schläge sind am Reflexpräparat des Frosches zwar im allgemeinen erst bei sehr großer Intensität wirksam, doch können durch künstliche Steigerung der Reflexerregbarkeit mittels Strychnin oder Kälte⁶⁾ schon sehr schwache Einzelschläge wirksam werden.

Mechanische Reizung zentripetaler Nerven kann ebenfalls zu Reflexerscheinungen führen. Hierbei tritt der Unterschied in der Reizempfindlichkeit zwischen der Haut und dem Nervenstamm oft deutlich hervor; denn um vom *N. ischiadicus* des Frosches Reflexe durch mechanische Einwirkungen (Durchschneidung, Unterbindung, Kneifen mit der Pinzette, Tetanomotor) zu erzielen, sah Hällstén⁷⁾ sich genötigt, zur Strychninvergiftung zu greifen. Die afferenten Vagusfasern des Kaninchens reagieren allerdings auf Unterbindung oder Durchschneidung mit deutlichen Atmungsveränderungen, die ihren Ursprung nicht der Leitungsunterbrechung verdanken, da sie einerseits beim schnellen Durchfrieren der Nerven⁸⁾ ausbleiben, andererseits durch Anlegen neuer Schnitte am zentralen Stumpfe beliebig oft erneuert werden

¹⁾ E. Pflüger, Unters. a. d. physiol. Laborat. zu Bonn. Berlin 1865; J. Settschenow, Über d. elektr. u. chem. Reizung d. sensiblen Rückenmarksnerven d. Frosches, Graz 1868; K. Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 167. —

²⁾ P. Grützner, Pflügers Arch. 17, 215, 1878. — ³⁾ O. Langendorff und R. Oldag, ebenda 59, 201, 1894. — ⁴⁾ Ph. Knoll, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien 85 (3), 282, 1882 und 86, 60, 1882; O. Langendorff und R. Oldag, a. a. O. — ⁵⁾ Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 316. —

⁶⁾ W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 408, 1900. — ⁷⁾ K. Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 94. — ⁸⁾ J. Gad, ebenda 1880, S. 9.

können¹⁾. Reizung des Vagus mittels des mechanischen Tetanomotors von Heidenhain oder rhythmische Dehnung durch eine schwingende Stimmgabel rufen meist expiratorische Reflexe hervor²⁾.

Chemische Reize vermögen vom zentralen Ende des durchschnittenen Hüftnerven des Frosches nicht leicht Reflexbewegungen zu erzeugen³⁾; regelmäßiger als das häufig erfolglos gebrauchte Kochsalz wirken hier Normalösungen von KCl und NaJ⁴⁾. Vom zentralen Vagusstumpfe aus werden beim Kaninchen durch chemische Reize lange dauernde expiratorische Stillstände der Atmung erzeugt. Außer den genannten beiden Salzen ist besonders konzentriertes Glycerin wirksam⁵⁾. Chemische Reizung des zentralen Endes des *N. lingualis* erzeugt reflektorische Speichelabsonderung⁶⁾.

Es ist höchst auffallend, daß die chemischen Reize von zentripetalen Nerven aus vorwiegend Hemmungen erzeugen; Setschenow sah sie die Reflexerregbarkeit herabsetzen, und auch die erwähnten respiratorischen Wirkungen am Vagus charakterisieren sich im wesentlichen als Hemmung der Tätigkeit des Atemzentrums; es scheint, als ob überhaupt durch die Dauerreizung zentripetaler Nerven die Tätigkeit nervöser Zentren eher lahm gelegt als angeregt wird, wie ja auch der Kettenstrom während der Schließungsdauer besonders leicht hemmende Wirkungen entfaltet. Von Reflexen und Reflexreizen darf man deshalb hier eigentlich nicht sprechen.

Daß der Wärmereiz bei warmblütigen Tieren vom Hüftnerven oder Vagus aus kräftige Reflexe hervorbringen kann, hat Grützner⁷⁾ dargetan; Temperaturen von 45 bis 50° C erzeugen reflektorische Blutdrucksteigerung, Herzverlangsamung, Atemstillstand, und zwar ist es nach seinen Beobachtungen nicht der schnelle Temperaturwechsel, sondern die absolute Temperaturhöhe, die erregend wirkt. Kälte schädigt die Leitungsfähigkeit der Nerven und ist deshalb zur Erweckung von Nervenstammreflexen nicht geeignet.

d) Reizung spezifischer Sinnesapparate.

Wie von der Haut aus am leichtesten durch die Reize Reflexe erzeugt werden, die ihren spezifischen Sinnesendorganen adäquat sind, so erzeugen auch von anderen Sinnesflächen her die hier wirksamen Reize reflektorische Reaktionen. Am besten bekannt und von hervorragender Bedeutung ist in dieser Beziehung der die Netzhaut treffende Lichtreiz, der auf dem Reflexwege Pupillenverengung, Lidschluß⁸⁾, Tränenabsonderung, Kontraktion der retinalen Zapfeninnenglieder⁹⁾ und viele andere Reaktionen erzeugt.

Auch für den am meisten studierten Pupillarreflex scheint der Satz Geltung zu haben, daß sehr langsam eintretende Zustandsänderungen nicht als Reflexreize

¹⁾ O. Koths u. E. Tiegel, Pflügers Arch. 13, 84, 1876. — ²⁾ O. Langendorff, Mitteilungen des Königsberger physiologischen Laboratoriums, herausgegeben von W. v. Wittich, 1878, S. 51; Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1882, Nr. 7. —

³⁾ C. Eckhard, Zeitschr. f. ration. Medizin, N. F., 1, 303, 1851; J. Setschenow, Über die elektr. u. chem. Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868. — ⁴⁾ P. Grützner, Pflügers Arch. 58, 96, 1894. — ⁵⁾ O. Langendorff, a. a. O., S. 54.; P. Grützner, Pflügers Arch. 17, 251, 1878. — ⁶⁾ E. Wertheimer, Archives de physiologie (5. sér.) 2, 790, 1890. — ⁷⁾ P. Grützner, Pflügers Archiv 17, 215, 1878. — ⁸⁾ C. Eckhard hat nachgewiesen, daß es sich hierbei um einen wahren Retinalreflex handelt und nicht, wie oft angenommen worden ist, um Vermittelung des Reflexes durch den *N. trigeminus*. Zentralbl. f. Physiol. 9, 353, 1895. — ⁹⁾ Th. W. Engelmann, Pflügers Arch. 35, 498, 1885; A. G. H. van Gendren-Stort, Onderzoekingen Physiol. Laborat. Utrecht, III. R., 10, 183, 1887.

wirken; denn eine sehr allmähliche, auf viele Sekunden verteilte Steigerung der Lichtintensität ist für die Pupille fast wirkungslos, während ein rasches Ansteigen auf dieselbe Lichtstärke eine bedeutende Pupillenverengung herbeiführt¹⁾. Sehr beachtenswert ist die Tatsache, daß schon die momentane Belichtung mit einem elektrischen Funken instande ist, eine, wenn auch nur geringe, Pupillenbewegung hervorzurufen²⁾. Schon sehr deutlich ist eine solche wahrnehmbar, wenn das dunkeladaptierte Auge der nur etwa 0,04 Sek. währenden Beleuchtung durch einen Magnesiumblitz ausgesetzt wird³⁾. Gerade diese Erfahrungen am Auge legen aber die Frage nahe, ob es für Sinnesapparate (einschließlich derjenigen der Haut) überhaupt Momentreize gibt, ob nicht vielmehr jeder, auch der kürzeste Reiz einen Erregungsvorgang von längerer Dauer im betroffenen Organ auslöst, der die Feststellung, ob so flüchtige Erregungen Reflexe hervorrufen können, unmöglich macht.

Ferner ist das Studium des Pupillarreflexes noch insofern von Wichtigkeit, als es lehrt, daß sicher nicht nur Zustandsänderungen, sondern auch bleibende Zustände andauernde Reflexe erwecken können; die Pupille bleibt bekanntlich eng, solange das Licht auf das Auge einwirkt.

Daß die spezifische Reizung auch anderer Sinnesorgane (Gehörorgan, Riechschleimhaut, Geschmacksorgan) Reflexe auslösen kann, möge hier nur erwähnt sein.

b) Die Angriffsorte der Reflexreize.

Es kann als ausgemacht gelten, daß alle afferenten (zentripetalen) Nervenfasern instande sind, Reflexe zu vermitteln. Somit steht die ganze empfindende Körperoberfläche mit Einschluß der Sinnesorgane als Angriffsort für Reflexreize zur Verfügung. Ob es auch afferente Fasern gibt, die, ohne zur Vermittelung von Empfindungen fähig zu sein, lediglich den Reflexen dienen (Reflexfasern), ist nicht sicher. Anlaß zur Annahme solcher Nervenfasern haben besonders die Beobachtungen an den die Atmung reflektorisch beeinflussenden Vagi gegeben; doch ist nicht bewiesen, daß sie nicht auch bewußt werdende Empfindungen vermitteln können. Ebenso steht es bei anderen Nerven, besonders solchen des vegetativen Gebietes, bei denen die Reizschwelle für Empfindungen höher liegt als die für Reflexe.

Die natürliche Angriffsfläche für Reflexreize verschiedenster Art ist vor allem die Haut nebst den angrenzenden Schleimhäuten. Indem sie die unwillkürlichen Reaktionen auf Reize vermittelt, wird sie ihrer Aufgabe, dem Körper als Schutzwehr vor allerlei Schädlichkeiten zu dienen, gerecht. Eine direkte Reizung zentripetaler Nervenstämmen oder Nervenwurzeln kommt unter natürlichen Bedingungen kaum vor. Wenn wir uns ihrer beim Studium der Reflexvorgänge bedienen, so ist das immer ein Notbehelf, zu dem wir greifen, weil sich dabei die Versuchsbedingungen vereinfachen, die Reize besser abstufen lassen. Doch darf, so wertvoll auch solche Versuche für die Beantwortung gewisser allgemeiner Fragen sind, niemals vergessen werden, daß es sich dabei um abnorme, an das Reflexorgan gestellte Anforderungen handelt und daß eine Identität der vom Nervenstamme aus angeregten Reaktion und des von seiner Endausbreitung aus hervorgerufenen physiologischen oder funktionellen Reflexes⁴⁾ nicht erwartet werden darf. Die grundsätzliche

¹⁾ S. Garten, Pflügers Arch. 68, 68, 1897. — ²⁾ M. v. Vintschgau, ebenda 27, 194, 1882. — ³⁾ S. Garten, a. a. O. — ⁴⁾ Biedermann, Pflügers Arch. 80, 445, 1900.

Verschiedenheit der beiden Versuchsweisen ist oft betont worden, so von Fick¹⁾, der hervorgehoben hat, daß durch Hautreizung meist eine geordnete, planmäßige Reihe von Muskelzusammenziehungen folgt, die den Eindruck erwecken, „als reagiere ein überlegendes Wesen auf eine bewußte Empfindung“, während bei Reizung der Nervenstämme im wesentlichen auch Zuckungen einzelner Muskeln auftreten, die eher so aussehen, als ob „eine unbeseelte Maschinerie in Tätigkeit gesetzt werde“²⁾. Wundt³⁾ gibt an, daß die Hautreflexe sich vor denen der Nervenstämme durch ihre unregelmäßige Beschaffenheit (des Zuckungsverlaufes, der Zuckungshöhe, der Größe der Latenzzeit) auszeichnen.

Die größere Empfindlichkeit der Haut ist schon den ersten Beobachtern der Reflexbewegungen [Marshall Hall⁴⁾, Volkmann⁵⁾] aufgefallen und später auch von Wundt⁶⁾ behandelt worden. Sie darf als sicher gelten; der Versuch Grünhagens⁷⁾, diese Angaben zu widerlegen, muß als gescheitert angesehen werden, da er bei seinen elektrischen Reizungen weder die ungleiche Stromdichte noch die verschiedenen großen Leitungswiderstände berücksichtigt hat. Daß indessen unter bestimmten Verhältnissen (im Shock) eine Reizung der hinteren Rückenmarkswurzeln noch wirksam sein kann, wo Hautreize gänzlich versagen, hat Sherrington⁸⁾ angegeben. Offenbar beruht die größere Reflexerregbarkeit der Hautnervenausbreitung darauf, daß hier nicht Nervenfasern, sondern sensible Endorgane gereizt werden, die sich dank ihrer spezifischen Einrichtungen für die Aufnahme schwacher Reize besonders eignen.

Außer der äußeren Haut sind es besonders die Schleimhäute des Atmungs-, Verdauungs- und Urogenitalapparates, deren Reizung zu Reflexen Anlaß gibt, ferner die Bindehaut des Auges, die serösen Membranen (Pleura, Bauchfell), die Sehnen, Aponeurosen, Fascien und Gelenkbänder, das Periost. Daß durch sensible Nerven der Muskeln⁹⁾, auch des Herzmuskels¹⁰⁾, Reflexe vermittelt werden, ist wiederholt angegeben worden. Auch die Gefäßwand kann zum Ausgangsort reflektorischer Vorgänge werden¹¹⁾.

¹⁾ A. Fick, ebenda 3, 326, 1870. — ²⁾ Allgemein gültig ist diese Unterscheidung freilich nicht, denn erstens gibt es Hautreflexe, die den Charakter bewußter und überlegter Reaktionen keineswegs besitzen — man denke an den Cremasterreflex und den Bauchdeckenreflex — und dann lassen sich zuweilen auch von Nervenstämmen aus Reflexe erzielen, die nicht nur auf Zuckungen einzelner Muskeln beruhen (Quakreflex beim Frosch bei Dehnung der Hautnervenstämmchen, vollständiger Schluckakt bei elektrischer Reizung des *N. laryngeus superior*). — ³⁾ W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren, Stuttgart 1876 (2), S. 52. — ⁴⁾ Marshall Hall, Abhandlungen über das Nervensystem (a. d. Engl. von G. Kürschner), Marburg 1840, S. 48. — ⁵⁾ A. W. Volkmann, Müllers Arch. 1838, S. 25 und Art. Nervenphysiologie in Wagners Handwörterbuch 2, 544, 1844. — ⁶⁾ W. Wundt, a. a. O. — ⁷⁾ A. Grünhagen, Lehrbuch der Physiologie 3, 59. — ⁸⁾ Ch. S. Sherrington, Philos. Transact. Roy. Soc. London 109 B., 45, 1898. — ⁹⁾ Asp (und Ludwig), Ber. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Math.-phys. Kl. 1867, S. 135. C. Sachs, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874, S. 175. E. A. G. Kleen, Skandin. Arch. f. Physiol. 1, 247, 1889. E. Tengwall, ebenda 6, 225, 1895. — ¹⁰⁾ Fr. Goltz, Virchows Arch. f. pathol. Anat. 26, 1, 1863. E. Cyon und C. Ludwig, Sitzungsber. d. Sächs. Ges. d. Wissensch., Math.-phys. Kl. 1866, S. 307. K. Gurboki, Pflügers Arch. 5, 289, 1872. L. J. J. Muskens, ebenda 66, 328, 1897. — ¹¹⁾ G. Köster und A. Tschermak, ebenda 93, 24, 1903.

Eine bedeutsame Rolle spielen für die Atmungsregulation die Reflexe der Lunge. Die durch die Haut vermittelten Reflexe sind zu den Sinnesreflexen zu rechnen, zu denen außerdem diejenigen gehören, die von der Netzhaut, vom Gehörorgan, den Bogengangampullen, der Riechschleimhaut, dem Geschmacksorgan aus angeregt werden.

Man könnte daran denken, die Reflexe nach den zum Angriffspunkte des Reizes dienenden Körperstellen oder Organen zu klassifizieren. So könnte man die Hautreflexe den Schleimhautreflexen gegenüberstellen, ferner Knochen-, Sehnen-, Muskelreflexe usw., optische, akustische und andere Reflexe voneinander abgrenzen. Einen wissenschaftlichen Wert hätte eine solche Einteilung aber kaum. Von praktischer Bedeutung ist die von den Klinikern gern gemachte Unterscheidung von Hautreflexen und tiefen Reflexen¹⁾. Unter letzteren werden alle durch Reizung der unter der Haut befindlichen Gebilde, durch Beklopfen der Knochen oder mechanische Erregung der Muskeln, Sehnen, Gelenke usw. verursachten Reaktionsbewegungen verstanden. Viele weigern sich indessen, diese überhaupt als Reflexe anzuerkennen. Bei der diagnostischen Wichtigkeit dieser Reaktionen dürfte eine kurze Besprechung der hier in Betracht kommenden Tatsachen und Überlegungen am Platze sein.

Die tiefen Reflexe.

Seit der Entdeckung des Kniesehenreflexes durch Erb²⁾ und Westphal³⁾ ist eine Fülle von Erscheinungen bekannt geworden, die in dieses Gebiet gehören. Die umfangreiche Literatur ist neuerdings von Sternberg⁴⁾ sorgfältig zusammengestellt und an der Hand zahlreicher eigener Versuche und Beobachtungen kritisch beleuchtet worden.

Von vielen Sehnen aus lassen sich beim Menschen durch Beklopfen mit dem Perkussionshammer Muskelreaktionen hervorrufen; so von der Patellarsehne, der Achillessehne, den Sehnen des Gracilis, *Semitendinosus*, *Tibialis posticus* u. a. m. an der unteren, von der Tricepssehne, von der des *Biceps brachii*, der Fingerstrecker u. a. m. an der oberen Extremität. (Vielleicht ist auch die reflektorische Zuckung des *M. tensor tympani* bei Angabe hoher Töne (Hensen) ein durch frequente Trommelfellschwingungen und deren mechanische Wirkung erzeugter Sehnenreflex.) Ebenso erzeugt die Perkussion vieler Knochen (Kinn, Clavicula, *Spina ant. sup.* des Darmbeines, der vorderen Tibiafläche, der Knöchel usw.), Muskeln und Fascien Zusammenziehungen bestimmter Muskeln und Muskelgruppen.

Der prompte Eintritt dieser Reaktionen hängt meistens von gewissen Versuchsbedingungen ab (Lage der Extremität, Erschlaffung der Antagonisten des in Tätigkeit kommenden Muskels, nach manchen auch von einem gewissen Spannungsgrad desselben u. a. m.); jede von ihnen läßt sich am leichtesten von einer bestimmten Stelle aus hervorrufen, doch sind oft auch andere Stellen in deren Nachbarschaft wirksam (reflexogene Zone von Westphal); fast immer sind mehrere Muskeln an der Zuckung beteiligt.

¹⁾ Vgl. A. Strümpell, Lehrbuch der speziellen Pathologie und Therapie der inneren Krankheiten, 12. Aufl., Leipzig 1899, 3, 79 u. Deutsch. Arch. f. klin. Medizin 24, 175. — ²⁾ W. Erb, Arch. f. Psychiatrie 5, 792, 1875. — ³⁾ C. Westphal, ebenda 5, 803, 1875. — ⁴⁾ M. Sternberg, Die Sehnenreflexe und ihre Bedeutung für die Pathologie des Nervensystems, Leipzig und Wien 1893.

Die praktisch wichtigsten dieser auch als Sehnenphänomene und Knochen- (bzw. Periost-) phänomene bezeichneten Reaktionen sind: das Kniephänomen (Kniesehnenreflex, Patellarreflex, Kniestöß, Kneejerk, réflexe rotulien), das beim Beklopfen des *Ligamentum patellae* eintritt und auf einer schnellen Zusammenziehung vor allem des *Musc. quadriceps* beruht; der Achillessehnenreflex (Kontraktion der Gastrocnemiusgruppe beim Klopfen auf die leicht gespannte Achillessehne) — bei gesteigerter Reflexfähigkeit entsteht daraus der Fußklonus —; endlich die Periostreflexe beim Beklopfen des Köpfchens des Radius (*Supinator longus* und Biceps) und der Ulna (dieselben Muskeln, außerdem Pronation des Vorderarmes und Beugung des Handgelenkes und der Finger), die allerdings beim gesunden Menschen meist nur schwach sind oder sogar ganz fehlen können.

Schon die beiden Entdecker des Kniephänomens waren verschiedener Ansicht über dessen Natur. Während es Erb für einen einfachen Reflex erklärte, sah Westphal in ihm den Ausdruck einer durch die Erschütterung hervorgerufenen direkten Muskelreizung. Diese letztere Auffassung hat neuerdings wieder mehr an Boden gewonnen¹⁾; doch sind die Meinungen der Neurologen und Physiologen, die sich damit beschäftigt haben, noch sehr geteilt.

Gegen die reflektorische Natur der Sehnenphänomene werden besonders folgende meist wenig stichhaltige Gründe angeführt²⁾:

1. Die überaus kurze Latenzzeit. Sie wird aber von verschiedenen Autoren sehr verschieden hoch angegeben; ferner sind unsere Kenntnisse über die Größe der Reflexzeit im allgemeinen, beim Menschen im besonderen sehr dürftig; auch könnte es Reflexe geben, die eine viel geringere zentrale Übertragungszeit beanspruchen als die gewöhnlich geprüften Hautreflexe, bei denen außerdem wahrscheinlich eine nicht unbeträchtliche Latenzzeit des gereizten Organes zur Vergrößerung der Reflexzeit bedeutend beiträgt.

2. Die Unmöglichkeit, die Bewegung durch genuine Hemmung des zentralen Vorganges zu unterdrücken. Allerdings wird zugegeben, daß die Sehnenreflexe gehemmt werden können; dies soll aber nur durch Innervation antagonistischer Muskeln möglich sein (antagonistische Hemmung im Gegensatz zur genuinen).! Dieser [Meinung widersprechen aber zahlreiche Erfahrungen. Das Kniephänomen läßt sich zweifellos sowohl hemmen als bannen, wie die meisten echten Reflexe³⁾.

3. Die angebliche Zwecklosigkeit der durch die Sehnenbeklopfung hervorgerufenen Muskeltätigkeit, während die wirklichen Reflexbewegungen bestimmte Zwecke zum Vorteil des Organismus erfüllen. Gegen diese teleologische Argumentation läßt sich sagen, daß es durchaus nicht zum Begriff des Reflexes gehört, daß er zweckmäßig sei — es gibt sogar unzweckmäßige Reflexe — und daß ferner aus der noch nicht aufgefundenen Bedeutung nicht auf die Bedeutungslosigkeit geschlossen werden darf. Übrigens haben Exner⁴⁾ und Sternberg⁵⁾ in den Sehnenreflexen sogar sehr zweckmäßige Schutzreaktionen erkannt.

Zugunsten der Annahme, daß es sich um wahre Reflexe handle, lassen sich außer den bereits angeführten folgende Tatsachen geltend machen:

1. Tiefe Narkose macht die betreffenden Erscheinungen unmöglich, während doch der Erfolg einer direkten Muskelreizung davon nicht beeinflusst werden dürfte.

¹⁾ Unter ihren Vertretern sind zu nennen: A. de Watteville, Zentralbl. f. Nervenheilkunde 1886, S. 353; W. R. Gowers, Diagnostik der Rückenmarkskrankheiten (a. d. Engl. von Bettelheim und Scheimpflug), Wien 1886, S. 28; A. D. Waller, Journ. of Physiol. 11, 384, 1890; Fr. Gotch, Ebenda 20, 322, 1896. —

²⁾ Vgl. M. Sternberg, a. a. O., S. 55. — ³⁾ Derselbe, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-phys. Kl. 100 (3), 251, 1891. — ⁴⁾ Sigm. Exner, Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen, Leipzig und Wien 1894, 1. Teil, S. 126. — ⁵⁾ M. Sternberg, Die Sehnenreflexe usw., S. 272.

2. Zerstörung der unteren Partien des Rückenmarkes, Durchschneidung der Oberschenkelnerven oder der entsprechenden vorderen oder hinteren Rückenmarkswurzeln hebt das Kniephänomen auf: der „Reflexbogen“ muß unversehrt sein.

Gegen diese Argumente ist von den Verteidigern der direkten Muskelreizung eingewendet worden, daß man sich die Reaktionsfähigkeit des betreffenden Muskels an das Vorhandensein eines zentralen Tonus geknüpft zu denken habe, der reflektorisch von der Peripherie her unterhalten werde. Die erwähnten Eingriffe würden diesen unterdrücken und damit die Muskelaktion unmöglich machen. Diese angenommene Abhängigkeit ist offenbar eine Hypothese ad hoc und findet keinerlei Analogie in sonstigen Erfahrungen über direkte Muskelreizung.

3. Beim Beklopfen der Sehnen oder Knochen kommen oft ganz entfernt gelegene Muskeln in Aktion, deren Miterschütterung sehr fraglich oder sogar undenkbar ist. Besonders aber tritt, beim Menschen zuweilen, beim Kaninchen in der Regel, der Patellarreflex bei einseitigem Klopfen beiderseits ein. Das ist auch dann der Fall, wenn durch besondere Maßregeln dafür gesorgt wird, daß das Bein der nicht gereizten Seite beim Klopfen nicht der geringsten Erschütterung ausgesetzt wird. Für die kontralaterale Reaktion erkennen auch Anhänger der direkten Reizwirkung die Reflexnatur an, zumal da man die Reflexzeit hier sehr groß gefunden hat¹⁾. Unter bestimmten experimentellen Bedingungen und bei manchen Erkrankungen kommen sogar ausschließlich gekreuzte, d. h. allein die Gegenseite der Reizung betreffende Sehnenphänomene vor.

Aus alledem folgt, daß zurzeit kein zwingender Grund vorliegt, die Sehnenphänomene und die analogen Erscheinungen für etwas anderes als für Reflexbewegungen zu halten. Zweifelhaft kann man sein, ob der Ausdruck Sehnenreflex das Richtige trifft. Zwar ist, zuerst von Rollett²⁾, der Nachweis geführt worden, daß die Sehnen mit Nerven versehen sind; ob diese aber sensibel sind, blieb selbst ihrem Entdecker zweifelhaft, da er durch ihre Reizung (beim Frosch) keine Reflexe erzielen konnte. Nach einigen Forschern soll bei dem Sehnenphänomen die beklopfte Sehne lediglich eine passive Rolle spielen und durch die Übertragung der Erschütterung auf den Knochen und die Muskeln zum Reflex führen³⁾. Bemerkenswert ist in bezug darauf die Tatsache, daß nur die mechanische Reizung der Kniesehne die Quadricepszuckung auslösen kann, ihre elektrische Reizung dagegen ohne jeden Erfolg ist. Aber auch wenn bei diesen Erscheinungen nicht sensible Sehnenerven als Angriffspunkte der Erregung in Betracht kommen sollten, würde dies an der allgemeinen Auffassung derselben als Reflexphänomene nichts ändern.

Hautreflexe beim Menschen.

Sie lassen sich von zahlreichen Stellen der Haut durch geeignete (am besten mechanische) Reizung erzielen. Besonders leicht treten sie bei Reizung der Fußsohle und der Achselhöhle ein. Die untere Extremität ist zu ihrer Hervorrufung geeigneter als die obere.

Diagnostische Wichtigkeit besitzen besonders der Bauchdeckenreflex und der Cremasterreflex. Ersterer besteht in Zuckungen der Bauchmuskeln beim raschen Hinstreichen mit einem stumpfen Instrument (Stiel des Perkussionshammers) über die Bauchdecken; ruft man ihn durch Reizung der Haut der Magengrube hervor, so nennt man diesen Reflex auch Sternalreflex. Der Cremasterreflex (Hebung des Hodens durch Zusammenziehung des *M. cremaster*) wird am leichtesten durch kräftiges Streichen der Innenseite des Oberschenkels ausgelöst.

¹⁾ A. F. Waller, Journ. of Physiol. 11, 384, 1890. — ²⁾ A. Rollett, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien 73 (III. Abt.), 1876, S. 34. — ³⁾ Sternberg, Die Sehnenreflexe usw., S. 54.

Von anderen Hautreflexen seien die folgenden erwähnt: Der Glutäalreflex (Kontraktion des *Glutaeus maximus* bei Reizung der Gesäßhaut); der Brustwarzen- oder Mammillarreflex (Erektion der Brustwarze bei Reizung des Warzenhofes); der Scapularreflex (Zusammenziehung der Rhomboidei bei Reizung der Haut zwischen Wirbelsäule und medialem Schulterblattrande); der Plantarreflex (Dorsalflexion der Zehen beim Streichen über die Haut der Fußsohle); der Scrotalreflex (Kontraktion der *Tunica dartos* bei Reizung der Scrotalhaut); der *Bulbocavernosus*-Reflex (Zusammenziehung dieses Muskels bei Reizung der *Glans penis*); der Lidreflex (Schließung der Lider bei Berührung der Lidhaut, der Augenwimpern, der Bindehaut oder der Hornhaut des Auges).

Anderer Reflexe, besonders der zahlreichen zu den Schleimhäuten, und zwar zu bestimmten Abschnitten derselben in Beziehung stehenden reflektorischen Reaktionen wird an anderen Stellen gedacht werden.

c) Einfluß der Reizstärke und der Reizfolge auf die Reflexbewegung.

α) Reizintensität.

Daß ein Reflexreiz, um wirksam zu sein, einen gewissen Schwellenwert erreichen muß, ist selbstverständlich. Ob dessen Größe dieselbe ist wie die zur Erzeugung einer eben merklichen Empfindung notwendige, ist nicht bekannt. Jedenfalls hängt sie von der Höhe der Reflexerregbarkeit ab, worunter wir, ähnlich wie bei der Erregbarkeit des Nerven oder Muskels, die Labilität des Reflexorgans verstehen, d. h. den Grad der Leichtigkeit, mit der er aus dem Zustande der Ruhe in den der Tätigkeit übergeht. Wie der reziproke Wert des eben merklichen Sinnesreizes ein Maß für den Grad der Sinnesempfindlichkeit darstellt, so wird auch die Reflexschwelle zur Reflexerregbarkeit im umgekehrten Verhältnis stehen. Allgemeine Angaben über die zur Auslösung eines Reflexes gerade hinreichende Reizstärke zu machen, ist nicht wohl möglich; auch im einzelnen liegen nur dürftige Angaben vor.

Für die Haut enthirnter Frösche bezeichnet Fratscher¹⁾ eine 0,06prozentige Kalilauge oder eine 0,05 prozentige Schwefelsäure als eben zureichenden Reflexreiz. Steinach²⁾ fand bei demselben Tier („Kaltfrosch“) für Druckreize die Schwelle bei 2 g. Sehr verbreitet ist die Meinung, daß ein Reiz (z. B. ein elektrischer), der eine Reflexbewegung hervorrufen soll, stärker sein müsse als derjenige, der zur erfolgreichen Reizung eines motorischen Nerven gerade ausreicht. Zahlenmäßige Angaben darüber sind natürlich nur dann von Wert, wenn es sich, wie in den Versuchen Wundts³⁾, um vergleichsweise Reizungen vorderer und hinterer Rückenmarkswurzeln oder um die Reizung eines gemischten Nervenstammes in der Kontinuität handelt. Aber auch unter solchen günstigen Versuchsbedingungen ist eine ausreichende Präzision deshalb unerreichbar, weil die zu vergleichenden Nervenfasern doch mit ungleichem Maße gemessen werden müßten, denn der am Bewegungsnerven so gut wirksame einzelne Induktionsschlag ist ein zur Hervorbringung reflektorischer Reaktionen des normalen Tieres ganz untaugliches Mittel. Steigert man aber dessen Reflexfähigkeit durch Strychnin oder durch Abkühlung, so ist zwar der Einzelreiz wirksam geworden, aber ein Maß für die normale Reflexerregbarkeit ist seine Stärke nicht mehr.

In einzelnen Fällen und besonders dort, wo man die Reflexfähigkeit oft zu prüfen Veranlassung hat, wird man natürlich meist leicht entscheiden können, ob eine ungewöhnliche Erhöhung oder Erniedrigung der Reflexschwelle vorliegt. Wenn

¹⁾ C. Fratscher, a. a. O., S. 157. — ²⁾ E. Steinach, Pflügers Arch. 63, 513, 1896. — ³⁾ W. Wundt, Mechanik d. Nerven u. Nervenzentren 2, 19.

gewöhnlich auf einen mäßigen Schlag mit dem Perkussionshammer der Kniesehnenreflex sich einstellt, und ein andermal bereits leichtes Tupfen mit der Fingerbeere genügt, um ihn zu erzeugen, in einem dritten Falle ungewöhnlich kräftige Schläge auf die Patellarsehne ausgeführt werden müssen, so wird man berechtigt sein, aus der Verschiedenheit der nötigen Reizstärke seine Schlüsse zu ziehen.

Eine weitere Frage ist die: in welchem Verhältnis steht bei successiver Reizsteigerung die ausgelöste Reflexbewegung zur Stärke des Reizes? Beim direkt oder indirekt gereizten Muskel nimmt mit zunehmender Reizintensität die Zuckungshöhe zu; nur beim Herzmuskel gilt das Gesetz des: „Alles oder Nichts“, sind also die eben zu reichenden Reize zugleich die maximalen. Auch für die Reflexbewegungen sind viele geneigt, dieses letztere Gesetz für gültig zu halten; die meisten stimmen wenigstens insofern damit überein, daß der Reizbereich, innerhalb dessen die Reflexstärke mit der Reizstärke zunimmt, in sehr enge Grenzen eingeschlossen ist¹⁾. Danach würde der Erfolg der Reizung — soweit er in der Zuckungshöhe des untersuchten Muskels seinen Ausdruck findet — in viel höherem Grade von den Zuständen des Zentralorgans, von der „Ladung“ der Nervenzellen, abhängig sein, wie von der Stärke des gegebenen Reizanstosses.

Indessen ist doch zu beachten, daß die Zuckungshöhe eines einzelnen Muskels als ein zuverlässiges Maß für die bei der Reflexzuckung freigewordene Energie nicht immer angesehen werden darf. Allgemein wird zugegeben, daß mit wachsender Reizstärke die reflektorische Antwort sich auf eine zunehmende Zahl von Muskeln ausdehnt. Die gesamte ausgelöste mechanische Energiemenge könnte daher bei Vermehrung der Reizstärke erheblich wachsen — und sie tut dies sicher —, ohne daß der einzelne Muskel eine Zunahme seiner Verkürzung erkennen zu lassen brauchte.

Doch bedürfen diese Dinge, ehe weitergehende Schlüsse gezogen werden können, noch genauerer Untersuchung, die freilich, wie ich selbst habe erfahren müssen, auf besondere Schwierigkeiten stößt²⁾. Jedenfalls kann die Frage nach der Gültigkeit des obigen Gesetzes nicht durch Versuche entschieden werden, bei denen die Reflexerregbarkeit durch Strychnin oder Kälte künstlich beeinflusst wurde.

β) Refraktärzeit.

Die Übereinstimmung des zentralen Reflexapparates mit dem Herzen soll sich auch auf das Vorhandensein von sogenannten Refraktärperioden erstrecken. Nach der Einwirkung eines erfolgreichen Reflexreizes ist nämlich

¹⁾ W. Wundt, Untersuchungen über die Mechanik der Nerven und Nervenzentren 2, 125. Stuttgart 1876; K. Hällstén, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 95 u. 96; W. Biedermann, Pflügers Arch. etc. 80, 451, 1900; Ch. Sherrington, Phil. Transact. Roy. Soc. 190 B (1898); J. Rosenthal, Biol. Zentralbl. 1884, S. 247; J. Zanietowski, Zentralbl. f. Physiol. 11, 27, 1897. — ²⁾ Meine Untersuchungen, die ich ausführlich zu veröffentlichen noch nicht Gelegenheit hatte, sprechen ebenso wie die auf meine Veranlassung von Scheven angestellten Versuche dafür, daß die Reflexbewegungen auch des einzelnen Muskels mit zunehmender Reizstärke wachsen. (Sch. hat sich des Kniesehnenreflexes und abgestufter mechanischer Reize bedient.) Sitzber. Naturf. Ges. Rostock 1905, Febr. Zu demselben Ergebnis gelangte neuerdings G. A. Pari (Arch. ital. de biol. 42, 109, 1904). J. W. Lange-laan (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1903, Suppl., S. 370) hat versucht, die Beziehungen der Reizgröße zum Reflex mathematisch auszudrücken; er fand experimentell innerhalb eines gewissen kleinen Intervalles das Weber-Fechnersche Gesetz annähernd gültig.

gewissen Angaben zufolge das Zentrum gegen die Wiederholung eines solchen Reizes eine Zeitlang unempfindlich; bei rasch einander folgenden Reizen ist deshalb nur jeder dritte, vierte usw. wirksam.

Zuerst scheinen Broca und Richet¹⁾ auf diese Erscheinung bei Hunden aufmerksam geworden zu sein, die in der Chloralosebetäubung durch Erschütterung des Tisches zu Reflexzuckungen angeregt wurden. Messende Versuche haben Zwaardemaker und Lans²⁾ am Lidreflex des Menschen angestellt, der durch optische Reize oder durch Anblasen des Auges ausgelöst wurde. Danach besteht nach der Einwirkung eines einzelnen erfolgreichen Reizes ein Stadium relativer Unempfindlichkeit des Zentrums, das 0,5 bis 1 Sek. dauert und dem noch eine leichte Herabsetzung der Erregbarkeit bis zu 2,5 bis 3 Sek. Dauer folgt. Als relativ ist die Unempfindlichkeit zu bezeichnen, weil Verstärkung des Reizes das refraktäre Stadium einschränkt, während es für schwächere Reize erheblich größer sein kann. Neuerdings fand Zwaardemaker eine Refraktärphase auch beim Schluckreflex³⁾. Nach eigenen Untersuchungen muß ich das allgemeine Vorkommen einer Refraktärperiode bei Reflexen in Abrede stellen.

Ähnliche Erscheinungen sind auch an der Großhirnrinde angegeben worden, an der rhythmische Einzelreize nur dann unfehlbar sind, wenn deren Intervall nicht zu klein ist⁴⁾.

γ) Summation der Reize.

Wiederholt ist davon die Rede gewesen, daß der Reflexapparat nur sehr schwer durch einzelne kurze Reizanstöße in Tätigkeit zu setzen ist. Soll ein einzelner Induktionsschlag, der die Peripherie trifft, einen reflektorischen Erfolg haben, so muß er sehr stark sein. Ob übrigens starke Öffnungsinduktionsschläge noch als Einzelreize zu betrachten sind, ist zweifelhaft. Einzelne unwirksame Reize können aber, selbst wenn sie nur schwach sind, durch Wiederholung wirksam werden; die Reflexzentren besitzen also die Fähigkeit, Reize zu summieren.

Auf diese sehr wichtige und für die Unterscheidung der Eigenschaften der zentralen und der peripheren Nervensubstanz so bedeutsame Tatsache zuerst hingewiesen zu haben, ist das Verdienst von Setschenow⁵⁾. Spätere Forscher⁶⁾ haben seine Angaben vollkommen bestätigt. Je schneller die Reizfolge, desto leichter scheint der Erfolg einzutreten. Deshalb sind die frequenten Induktionsschläge, wie sie der übliche Schlittenapparat der Laboratorien liefert, von ganz besonders kräftiger Wirkung.

Hängt man einen enthirnten Frosch so auf, daß die Zehenspitzen in einen mit Wasser gefüllten rechteckigen Trog tauchen, dessen Schmalseiten innen mit stromzuleitenden Platinblechen bekleidet sind, so kann man sehr starke einzelne Induktionsströme durch das Wasser schicken, ohne daß das Präparat reagiert; läßt man aber schnell aufeinander folgende Wechselströme hindurchgehen, so wird schon bei geringen Stromstärken der Fuß aus dem Wasser gehoben. Stirling, der in besonders genauer Weise die die Haut treffenden Reize nach der Intensität und der zeitlichen Folge abstufte und die Bewegungsreaktion des Froschpräparates

¹⁾ A. Broca et Ch. Richet, *Compt. rend. soc. de biol.* 1897, p. 333. —

²⁾ H. Zwaardemaker und L. J. Lans, *Zentralbl. f. Physiol.* 1899, Heft 13; *Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde* 1899, Deel II, Nr. 17. — ³⁾ Onders. *Physiol. Laborat. Utrecht.* (5) V, 2, S. 145, 1905. — ⁴⁾ A. Broca et Ch. Richet, *Arch. de physiol.* (5. Sér.) 9, 864, 1897. — ⁵⁾ J. Setschenow, *Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches.* Graz 1868, S. 11. — ⁶⁾ A. Fick, *Pflügers Arch.* 3, 326, 1870; W. Stirling, *Ber. d. Ges. d. Wissensch. Leipzig, math.-phys. Kl.*, 26, 372, 1874; J. Rosenthal, *Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss.* 1875, S. 419; Ward, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1880, S. 72.

graphisch verzeichnete, stellte den Satz auf, daß, je mehr die Reizintervalle vergrößert werden, um so beträchtlichere Stromstärken zur Erzielung des Reflexes nötig sind und daß Vermehrung der Reizfrequenz ein weit besseres Mittel zur Herbeiführung eines Erfolges ist als Verstärkung der Stromintensität. Mehr als 1,5 bis 2,5 Sek. dürfen die Intervalle zwischen den Reizen nicht betragen, wenn Reflexe hervorgerufen werden sollen. Die mit diesen Beobachtungen nicht recht in Einklang zu bringende Angabe von Ward, daß innerhalb gewisser Grenzen (Intervalle von 0,05 bis 0,40 Sek.) für die Auslösung des Reflexes nur die Gesamtsumme, nicht die zeitliche Folge der Einzelreize bestimmend sei¹⁾, ist wahrscheinlich auf besondere Versuchsbedingungen zurückzuführen. Träfe sie zu, so würde der Reflex jedesmal eintreten, wenn eine bestimmte Reizzahl erreicht ist, also früher, wenn rasche, später, wenn langsame Reizfolgen benutzt werden. Nach dem Vorangesagten würde dies aber nur dann möglich sein, wenn entweder bei den großen Intervallen die Reizintensitäten verstärkt oder wenn überhaupt maximale Reizstärken verwendet werden.

Bei Fröschen, die mit Strychnin vergiftet sind, soll die Fähigkeit zur Summierung der Reflexreize erheblich vermindert sein²⁾. Wenn sich dies bestätigt, würde erklärlich sein, daß manche Autoren während der Strychninvergiftung schwache chemische Hautreize wenig wirksam oder zum mindesten weniger wirksam gefunden haben als mechanische, elektrische und andere Reize³⁾; denn die reflektorische Wirksamkeit jener beruht wahrscheinlich auf Summation.

Auch bei anderen als elektrischen Reflexreizungen spielt die Summation der Reize durch das Zentralorgan eine Rolle. So bei der Hervorrufung des Kniephänomens durch Beklopfen der Patellarsehne, wo man das Wirksamwerden der an sich ungenügenden mechanischen Einzelreize durch schnelle Wiederholung leicht beobachten kann⁴⁾. Chemische Hautreize werden oft erst nach längerer Dauer wirksam. Vermutlich summieren sich hier die Reize bis zur zureichenden Stärke; es ist indessen nicht sicher, ob die Summation hier im Zentrum und nicht etwa in der Haut stattfindet.

Auf der chemischen Reizung der Haut durch sehr schwache Säure beruht die Türksche Methode zur Prüfung der Reflexerregbarkeit des Frosches. Das Tier zieht die Pfote aus der Säure heraus, wenn der Reiz durch Summation die erforderliche Intensität erreicht hat. Die Geschwindigkeit, mit der dies geschieht, wird um so größer sein, je höher die Reflexerregbarkeit ist. Natürlich ist die Summationszeit wesentlich von der Reflexzeit (s. sp.) verschieden.

Ähnlichen Erscheinungen begegnet man bei thermischen und auch bei mechanischen Dauerreizen. Bei Rückenmarkskranken ist zuweilen ein vorübergehender mechanischer Reiz nicht imstande, einen Reflex auszulösen, wird dagegen wirksam, wenn er — als gleichmäßiger, ununterbrochener Druck — eine Zeitlang andauert. Diese anscheinende Reflexverspätung ist offenbar eine Summationserscheinung.

Neben der zeitlichen Summation ist bei derartigen Reizen nicht selten eine räumliche wirksam. Eine solche spielt bei den sogenannten Strichreflexen eine Rolle. Wenn z. B. durch ein schnelles Hinstreichen über die Bauchhaut eine Zuckung der Bauchmuskeln erzeugt wird, summieren sich offenbar die schnell hintereinander ihren Ort wechselnden Reizanstöße. Zuweilen ist die Kombination räumlicher und zeitlicher Summation ganz besonders zur Hervorrufung von Reflexen geeignet; so beim Kitzeln, wo die

¹⁾ Ward, a. a. O. — ²⁾ S. Baglioni, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd., S. 229. — ³⁾ Ältere Ausgaben s. bei C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. 9, 15, 1881; K. Schlick, Pflügers Arch. 47, 171, 1890. — ⁴⁾ J. Schreiber, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmacol. 18, 284.

Reizung eine Zeitlang fortgesetzt wird und dabei zwar ihren Ort beständig wechselt, doch aber an die bereits berührten Stellen immer wieder zurückkehrt.

Die Summierung elektrischer Reize ist auch bei der reflektorischen Beeinflussung automatischer Zentren nachgewiesen worden. So z. B. für das vasomotorische. Ein einzelner Induktionsschlag, der nach Abtragung des Gehirns das Kopfmark oder Rückenmark trifft, hat keine Wirkung auf den Blutdruck; höchstens, daß ein sehr starker Schlag ihn um ein sehr geringes erhöht. Schon mäßig starke Einzelreize werden aber durch Summation wirksam, wenn sie mit einer Häufigkeit von zwei bis drei in der Sekunde sich wiederholen. Bleibt die Stromstärke dieselbe, so wächst der Effekt mit zunehmender Reizfrequenz bis zu einer gewissen Höhe derselben (20 bis 25 pro Sekunde); will man durch langsamer einander folgende Reize eine gleiche Wirkung erhalten, so muß die Stromstärke gesteigert werden. Im ganzen ist aber zur Erreichung der Gefäßverengung große Reizfrequenz besser geeignet als Stromverstärkung¹⁾.

Ähnliche Bedingungen scheinen für die reflektorische Reizung des Atmungszentrums vom Vagus oder anderen Nerven aus zu bestehen²⁾.

Auch bei Reizung der motorischen Gebiete der Großhirnrinde erweisen sich einzelne Induktionsschläge erst bei ungeheuren Reizintensitäten wirksam, während Reizfolgen schon bei geringen Stromstärken Erfolg haben³⁾.

Endlich sei angeführt, daß ganz ähnlich den Nervenzellen des cerebrospinalen Zentralapparates sich auch die des oberen Halsganglions verhalten, die in den Weg der pupillenerweiternden Fasern des Hals-sympathicus eingeschaltet sind. Unterhalb des Ganglions sind einzelne Induktionsschläge selten und dann nur bei großer Stärke wirksam, während die aus dem Ganglion entstehenden kopfwärts verlaufenden Nervenfasern auch gegen mäßige Einzelschläge empfindlich sind. In den Versuchen von Mulert ergaben sich für die Reizung der präcellulären Pupillarfasern ähnliche Summationsgesetze, wie sie für die Reflexreize am Frosch-rückenmark gefunden worden sind. Bei großen Reizintervallen findet eine Summation nicht statt; sie beginnt erst bei Intervallen von 0,5 Sek. und nimmt mit wachsender Reizfrequenz anfangs langsam, später rapide zu. Auch hier wird der Effekt mehr durch Verkürzung der Reizintervalle als durch Vermehrung der Reizzahl oder der Stromintensität gesteigert⁴⁾.

Die Summation der Reize ist eine von den Erscheinungen, durch die sich die zentralen Vorgänge im Nervensysteme als grundsätzlich verschieden von denen in der peripherischen Nervensubstanz darstellen. Im einmal gereizten Nerven klingt der Erregungszustand schnell ab, ohne mehr als eine äußerst flüchtige Nachwirkung zu hinterlassen; die Nervenzelle, die ja vermutlich die Wesensverschiedenheit von Peripherie und Zentrum bedingt, behält nach jeder auch noch so kurzen Reizung einen veränderten Zustand zurück, der nur langsam vergeht und sie anspruchsfähiger macht für einen nachfolgenden Reiz. So wird sie fähig, auf eine Folge von ihr zufließenden Reizen zu antworten, deren jeder einzelne unvermögend ist, sie zur Reaktion zu veranlassen, und von zwei oder mehr einander folgenden wirksamen Reizen die späteren mit stärkeren Entladungen zu beantworten.

Der Ausdruck Summation der Reize darf nicht zu Mißverständnissen Anlaß geben. Um eine Aufspeicherung des Reizes als solchen handelt es

¹⁾ H. Kronecker (u. Nicolaidès), Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 437.

— ²⁾ M. Marckwald und H. Kronecker, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 100. — ³⁾ M. Schiff, Lezioni sopra il sistema nervoso encefalico. Firenze 1874, p. 524; N. Bubnoff und R. Heidenhain, Pflügers Arch. 26, 145, 1881. —

⁴⁾ O. Langendorff, Sitzungsber. Naturf. Ges. Rostock 1892; G. Mulert, Pflügers Arch. 55, 550, 1894. Vgl. auch Dastre et Morat, Arch. de physiol. 6, (2) 438.

sich tatsächlich nicht, sondern um das Zurückbleiben eines Restes der durch den Reiz veranlaßten Veränderung in der Zelle, eines Zustandes also, in dem sie erregbarer für eine nachfolgende Reizung ist. Wenn wie beim Herzen auch beim Zentralorgan der motorische Erfolg einer Reizung lediglich durch die Zustände im erregten Organ, nicht aber durch die Reizstärke bestimmt würde, könnte das Reflexzentrum ebensowenig wie das Herz einen Vorteil von einer wirklichen Reizaufspeicherung haben, könnte diese also auch nicht in einer verstärkten Entladung zum Ausdruck bringen. Wohl aber würde es durch die erhöhte Erregbarkeit, in die es ein Reiz versetzte, zu einer stärkeren Reaktion auf den nachfolgenden Anstoß befähigt. Zwischen dem Herzmuskel und dem nervösen Zentralorgan bestände demgemäß in dieser Beziehung, also in der Bedeutung der bei beiden nachweisbaren Summation der Reize, nicht der Unterschied, den man hier feststellen zu müssen geglaubt hat¹⁾.

Summationserscheinungen bei wiederholten Antrieben treten nicht nur dann auf, wenn die Einzelreize, die den Empfindungsnerven treffen, unter der Schwelle liegen, also für sich nicht wirksam sind, sondern auch dann, wenn jeder bereits eine merkliche Reflexzuckung hervorbringt. Auf solcher Summation beruht das zuerst am Herzmuskel entdeckte Phänomen der „Treppe“. Im Beginn einer Reflexserie steigen nämlich anfangs die Zuckungen oft staffelförmig bis zu der zu erreichenden Maximalhöhe an (Fig. 36.)

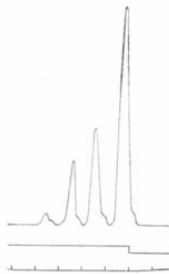
Sehr schön tritt die Summation überminimaler Reize bei dem durch Beklopfen der Patellarsehne erregten Kniephänomen auf, wenn man den Reiz in gleichen Zeitabständen wiederholt. Schreibt man Reihen von Patellarreflexen bei variierter Reizfrequenz auf, so sind die Reflexzuckungen um so höher, je dichter die Reizfolgen sind (Scheven).

Zum Studium der Reizsummation eignen sich auch abgekühlte Frösche, bei denen infolge ihrer erhöhten Erregbarkeit schon mäßig starke einzelne Induktionsschläge Reflexe erzeugen²⁾. Läßt man hier zwei gleich starke Reize in nicht zu geringem Abstände einander folgen, so ist die zweite Zuckung stets verstärkt. Für die Größe des Erfolges ist auch hier natürlich einerseits die Reizstärke, andererseits die Dauer des Intervalls entscheidend; die Spur einer schwachen Reizung verwischt sich schneller als die einer starken.

Zur Summation der Reize gesellt sich bei genügend rascher Reizfolge nicht selten eine Superposition der einzelnen Reflexzuckungen. Beim abgekühlten Frosch ist diese besonders leicht zu erhalten, weil bei ihm sich zu der hoch gesteigerten Reflexerregbarkeit eine Verzögerung des zeitlichen Ablaufs der Erregung gesellt. Die Superpositionserscheinungen gestalten sich aber infolge des Eingreifens der Summation hier sehr charakteristisch: schon bei mäßig frequenten Reizserien nimmt nämlich die Höhe der ersten zwei bis fünf Zuckungen außerordentlich rasch zu, so daß ungewöhnlich große Zuckungshöhen erreicht werden³⁾.

¹⁾ H. Kronecker, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 285. — ²⁾ W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 451, 1900. — ³⁾ Derselbe, a. a. O., S. 458.

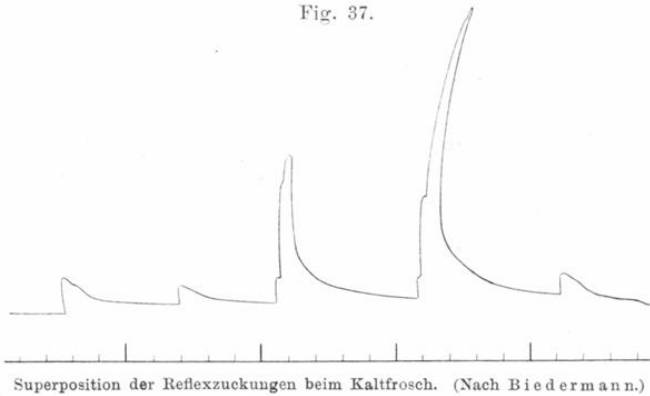
Fig. 36.



„Treppe“ bei Reflexbewegungen. Frosch.
(Nach Stirling.)

Die der Mitteilung von Biedermann entnommene Figur 37 möge das Verhalten bei doppelten und dreifachen Reizen erläutern. Die erste, zweite und fünfte Zuckung sind je durch einen schwachen Öffnungsinduktions-

Fig. 37.



Superposition der Reflexzuckungen beim Kaltfrosch. (Nach Biedermann.)

schlag ausgelöst, die dritte durch zwei, die vierte durch drei ebensolche Reize in der halben Sekunde.

d) Bedingungen der Reflexerregbarkeit.

a) Ermüdbarkeit.

Ob der Reflexapparat bei fortgesetzter Beanspruchung ermüdet, wie schnell dies der Fall, an welche Bedingungen die größere oder geringere Ermüdbarkeit sich knüpft, darüber läßt sich wenig sagen, da systematische Untersuchungen darüber fehlen. Ein Maximum der Reflexleistungen wird man nur bei solchen Versuchsobjekten zu erwarten haben, bei denen der Blutlauf ungestört ist; haben doch die Untersuchungen von Verworn am Strychninfrosch gezeigt, von wie großer Bedeutung für den Eintritt der Reflexermüdung und für die Erholung die Blutversorgung und besonders der Sauerstoff ist ¹⁾. Viele andere Momente werden außerdem ihren Einfluß äußern: die Temperatur (beim Kaltblüter), das Tempo der Reizung (bei periodischen Reflexreihen), die Größe der der Reflexbewegung entgegenstehenden Widerstände u. a. m. Es ist mir nicht zweifelhaft, daß es ein Optimum der Bedingungen gibt, bei dem die regenerativen Prozesse so mit dem Stoffverbrauch Schritt halten, daß eine Ermüdung des Reflexapparates überhaupt nicht eintritt ²⁾.

Bei kühler Temperatur sah ich den mit Strychnin vergifteten Frosch tagelang im reflektorischen Starrkrampf verharren. Schildkröten können mehrere Tage und Nächte hindurch auf periodisch wiederkehrende Reize mit Reflexbewegungen der Extremitäten antworten, ohne das geringste Zeichen der Ermüdung zu zeigen ³⁾. Auch ich habe bei solchen Tieren, in Bestätigung

¹⁾ M. Verworn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd., S. 152. —

²⁾ Wie ja auch unter geeigneten Bedingungen endlose Reihen von willkürlichen Kontraktionen am Ergographen geschrieben werden können (L. Treves, Pflügers Arch. 88, 7, 1901) und auch rhythmisch-automatische Zentralapparate (Atmungs-zentrum) ohne Ermüdung arbeiten. — ³⁾ G. Fano, Arch. ital. de biol. 39, 122, 1903.

der Versuche von Fano, lange Reflexreihen gezeichnet; die 50 Zuckungen der nebenstehenden Figur 38, die ich einem meiner Versuche entnehme, lassen keine Abnahme der Leistungsfähigkeit erkennen ¹⁾.

Scheven hat bei Gelegenheit seiner Untersuchung des Patellarreflexes beim Kaninchen aus mehreren hundert Einzelreflexen bestehende Serien gezeichnet, bei denen Ermüdungserscheinungen erst sehr spät bemerkbar werden.

Allerdings liegen auch gegen-
teilige Angaben vor. Insbesondere hat die schnelle Erschöpfung mit Strychnin vergifteter Tiere oft zur Annahme einer großen Reflexermüdbarkeit geführt. Sternberg sah Ermüdung bei den Sehnenreflexen ²⁾, ich selbst bei spinalen Atemreflexen ³⁾. Natürlich soll auch die Möglichkeit einer Ermüdung des Reflexapparates keineswegs geleugnet werden; es handelt sich nur um die Warnung, sie zu überschätzen und Erfahrungen, die unter ungünstigen Bedingungen gewonnen worden sind, zu verallgemeinern.

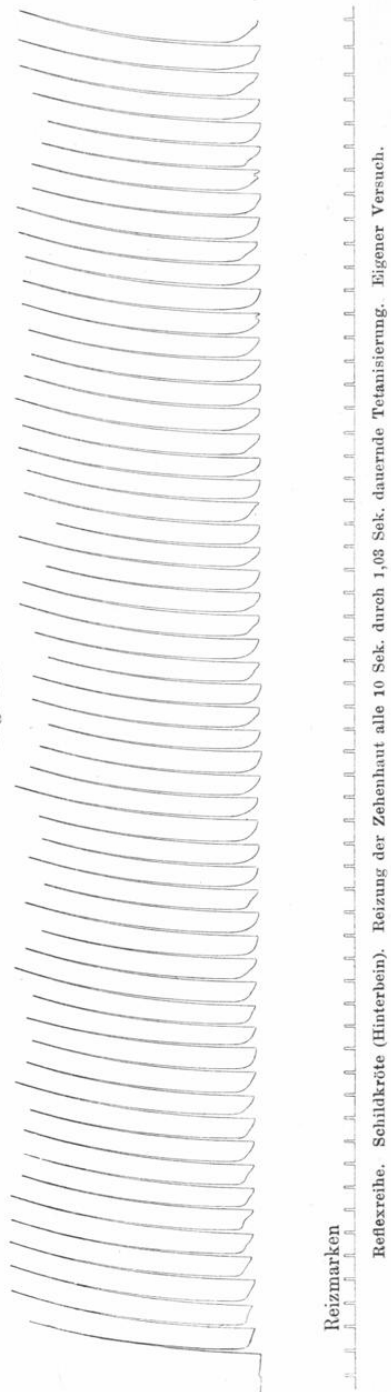
β) Sauerstoffzufuhr.

Wie alle Leistungen der Zentralorgane sind auch die reflektorischen von der Zuführung von Sauerstoff abhängig. Für die Reflexe der warmblütigen Tiere gilt dies in weit höherem Maße als für die der Kaltblüter.

Unter den Wirbellosen gibt es anaerobe Tiere, die mehrere Tage lang in gänzlich sauerstofffreien Medien leben und sich lebhaft (vermutlich auch reflek-

¹⁾ Die auffallenden Höhenschwankungen in der beistehenden Kurve entsprechen den von Fano zuerst beschriebenen und auf einen periodischen Wechsel der Reflexerregbarkeit zurückgeführten Oszillationen. — ²⁾ M. Sternberg, Sitzb. d. Wien. Akad. d. Wiss. 100 (3), 251, 1891. — ³⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 522.

Fig. 38.



torisch) bewegen können¹⁾; doch handelt es sich hier um parasitische Würmer, die im Darmkanal von Säugetieren, also in einer fast gar keinen Sauerstoff enthaltenden Atmosphäre, dauernd leben, bei denen also eine Anpassung an diese besonderen Existenzbedingungen angenommen werden darf.

Das Sauerstoffbedürfnis des Frosches ist natürlich von der Temperatur abhängig. Nach Aubert zeigen Frösche in sauerstoffloser Luft bei 20° mehrere Tage lang Reflexbewegungen, bei 6 bis 10° bleiben sie mehr als fünf Stunden, bei 10 bis 20° über zwei Stunden, bei Temperaturen über 25° nur eine halbe Stunde oder noch kürzere Zeit bewegungsfähig. Schließlich tritt in allen Fällen eine tiefe Betäubung und Reflexlosigkeit ein (asphyktische Narkose), während zugleich Nervenstämmen und Muskeln ihre Erregbarkeit fast unversehrt bewahrt haben. Ähnliche Erscheinungen werden bei Aufbewahrung der Tiere in einem fast ganz luftleeren, nur mit Wasserdampf gefüllten Raume beobachtet. Werden die Tiere wieder an die Luft gebracht, so stellen sich die Funktionen der nervösen Zentralorgane allmählich wieder ein, schneller, wenn der Aufenthalt im sauerstofffreien Medium nur kurze Zeit, langsamer, wenn er länger gedauert hat. Nach mehrstündigem Aufenthalt bei 15 bis 20°C kann es über 24 Stunden währen, bis die Betäubung weicht²⁾.

Diese Beobachtungen erinnern an die Erfahrungen, die man bei Unterbrechung der Blutzufuhr an den Zentralorganen gemacht hat; zwar können diese nicht allein als Folgen der Sauerstoffentziehung gedeutet werden, doch ist diese jedenfalls wesentlich beteiligt. Bei *R. esculenta* erlöschten infolge der Unterbindung der Aorta nach meinen Versuchen die Rückenmarksreflexe bei 15 bis 20°C spätestens in zwei Stunden; der Grasfrosch erstickt schneller; bei ihm soll schon 30 bis 50 Minuten nach Unterbrechung des Blutlaufes die Reflextätigkeit schwinden³⁾. In sehr eindringlicher Weise lehren die Bedeutung des Sauerstoffs die Versuche von Verworn⁴⁾, der das Blut des mit Strychnin vergifteten Frosches durch sauerstofffreie Kochsalzlösung verdrängte und bei fortgesetzter Durchspülung in weniger als einer Stunde die Reflexerregbarkeit vollkommen erlöschten sah. Wurde dann statt der O-freien eine mit Sauerstoff gut geschüttelte Salzlösung durch die Gefäße des Tieres hindurchgespült, so erholte sich der Frosch in kürzester Zeit, und die hohe, für die Strychninvergiftung charakteristische Reflexerregbarkeit kehrte sofort wieder.

Daß bei Säugetieren infolge von Verblutung oder Aortenunterbindung die reflektorischen Leistungen des Rückenmarks sehr schnell verschwinden, lehren zahlreiche Erfahrungen. Bei der Verschließung der Bauchaorta, dem sog. Stençonschen Versuch, rührt die schnell eintretende Lähmung von der Anämie des Lendenmarks her. Nimmt man nun an, daß die motorischen Vorderhornzellen in demselben Moment für zentripetale Reflexreize unregbar werden, in dem sie es für die willkürlichen Bewegungsimpulse sind, so würde

¹⁾ G. Bunge, Zeitschr. f. physiol. Chem. 8, 48, 1883. — ²⁾ H. Aubert, Pflügers Arch. 26, 293, 1881; 27, 566, 1882. Vgl. auch E. Pflüger, Pflügers Arch. 10, 314, 1875. P. Bert, La pression barométrique, Paris 1878, p. 578. —

³⁾ P. Bergman, Skand. Arch. f. Physiol. 7, 198, 1897. Vgl. auch S. Ringer u. Murrell, Journ. of Physiol. 1, 72, 1878/1879 und Heubach, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. 5, 6, 1876. — ⁴⁾ M. Verworn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd.; Berlin. klin. Wochenschr. 1901, Nr. 5; Die Biogenhypothese, Jena 1903, S. 28.

beim Hunde nur ein Zeitraum von $\frac{1}{2}$ bis $1\frac{1}{2}$ Minuten zwischen dem Beginne der Blutleere und dem Erlöschen der Reflexe liegen ¹⁾).

An dieser Stelle muß auch der allerdings nicht unbestrittenen Angabe gedacht werden, daß die durch künstliche Atmung herbeigeführte Apnoe die Reflexkrämpfe mit Strychnin vergifteter Tiere verhindere oder wenigstens verzögere und mildere ²⁾. Sieht man das Wesen des apnoischen Zustandes mit Rosenthal in einer Hyperarterialisierung des Blutes, so gelangt man zu der Folgerung, daß das sauerstoffreichere Blut die Erregbarkeit der reflektorischen Zentralapparate herabsetzt, wie es ja auch die Tätigkeit des Atemzentrums aufhebt. Ganz klar sieht man indessen in dieser Frage noch nicht; vor allem würden neue Untersuchungen darüber erwünscht sein, welchen Einfluß die Apnoe auf das Zustandekommen der gewöhnlichen Reflexbewegungen ausübt.

Stirling ³⁾ hat angegeben, daß beim Frosch künstliche Atmung verschiedener Tiefe und Frequenz keinen merklichen Einfluß auf die Reflexerregbarkeit hat; doch wird die Bedeutung dieses Befundes dadurch abgeschwächt, daß sich bei Fröschen selbst durch sehr energische künstliche Atmung Apnoe nicht herbeiführen läßt ⁴⁾. Für die Reflexbewegungen der Säugetiere liegen Angaben vor, nach denen es gelingen soll, den reflektorischen Lidschluß, den Herzvagusreflex vom Sympathicus und andere Reflexe durch eine bis zur Apnoisierung fortgesetzte künstliche Atmung zu hemmen oder stark zu schwächen ⁵⁾.

Auch Schiff ⁶⁾ vermochte durch lebhaftere künstliche Respiration mit der selbständigen Atmung zugleich alle Reflextätigkeit zu unterdrücken. Da er aber selbst angibt, daß er sehr hohen Einblasungsdruck dabei verwenden mußte, liegt der Verdacht nahe, daß es sich hier nicht um den Sauerstoff gehandelt habe, sondern um den reflexhemmenden Einfluß der fortgesetzten Lungenaufblasung. Ganz ausgeschlossen ist aber eine solche durch die Lungenvagi vermittelte Hemmung, wenn auch die Reflexe des isolierten Lendenmarks beim Hunde durch die Apnoe unterdrückt werden ⁷⁾, oder wenn die nach Abtrennung des Kopfmarks durch Hautreize herbeizuführenden Atmungsreflexe nach lebhafter künstlicher Atmung anfangs ganz ausbleiben und erst allmählich mit wachsender Stärke sich einstellen ⁸⁾.

γ) Temperatur.

Bei kaltblütigen Tieren wächst im allgemeinen mit zunehmender Temperatur die Reflexerregbarkeit ⁹⁾; ebenso kann man sie bei Warmblütern durch Erwärmung steigern. Doch liegen, wenigstens für den Frosch, Beobachtungen

¹⁾ L. Fredericq, Arch. de biol. 10, 131; Travaux du Laboratoire 3, 5, 1889/1890. Colson, ebenda, p. 111. — ²⁾ J. Rosenthal, Compt. rend. Acad. des sc. 64, 1142, 1867. W. Leube, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867, S. 629. Uspensky, ebenda 1868, S. 522. W. Filehne, ebenda 1873, S. 370. R. Buchheim, Pflügers Arch. 11, 177, 1875. Brown-Séquard, Arch. de physiol. norm. et pathol. 4, 204, 1872. Roßbach, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1873, S. 270. L. Pauschinger, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878, S. 401. — ³⁾ W. Stirling, Verh. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig (Math.-phys. Kl.) 26, 386, 1874. — ⁴⁾ H. Aronson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 267. — ⁵⁾ Uspensky, ebenda 1869, S. 401. — ⁶⁾ M. Schiff, Appendici alle lezioni sul sistema nervoso encefalico, Firenze 1873, p. 530; übersetzt im Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. 3, 172, 1875. — ⁷⁾ A. Freusberg, Berl. klin. Wochenschr. 1875, S. 666; Pflügers Arch. 10, 184, 1875. — ⁸⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 522. — ⁹⁾ J. Cayrade, Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes. Thèse. Paris 1864, p. 48. J. Tarchanow und P. Archangelsky, s. unten. H. Winterstein, Zeitschrift f. allg. Physiol. 1, 131, 1902. Die letztgenannten Autoren beobachteten auf der Höhe der Reflexsteigerung (bei einer Körpertemperatur von 32° nach Winterstein) klonische und an die Strychninvergiftung erinnernde tetanische Krämpfe.

vor, die das Verhältnis zwischen Temperatur und Reflexfähigkeit nicht so einfach erscheinen lassen.

Die erste dieser Tatsachen ist die Wärmelähmung¹⁾. Taucht man einen Frosch in Wasser von 37 bis 38° C, so tritt ein der tiefsten Narkose ähnlicher Zustand ein, in welchem das Tier nicht nur der Spontanität völlig beraubt erscheint, sondern auch auf die stärksten Empfindungsreize nicht mehr reagiert²⁾.

Die Lähmung ist eine zentrale, denn Bewegungsnerven und Muskeln sind noch erregbar; das Herz pflegt freilich still zu stehen; doch wäre das Aufhören des Blutlaufes für sich allein nicht imstande, ein so schnelles Erlöschen der zentralen Funktionen herbeiführen. Es läßt sich auch zeigen, daß die alleinige Erwärmung des Rückenmarks oder einzelner Abschnitte desselben zum Erlöschen aller oder der durch den geschädigten Teil vermittelten Reflexe führt, während dabei die Leitung durch die weiße Substanz erhalten bleiben kann³⁾. Die Wärme wirkt also schädigend auf das zentrale Rückenmarksgau. Kühlt man das Tier beizeiten ab, indem man es in kaltes Wasser setzt, so kehren Reflexe, Atmung und die übrigen Lebenserscheinungen bald wieder. Wie der Frosch verhalten sich auch andere Kaltblüter, während durch Überhitzung warmblütiger Tiere ein ähnlicher Zustand nicht herbeizuführen ist.

Die Ursache der Wärmelähmung erkannte bereits Cl. Bernard, ihr Entdecker, in der akuten Erstickung der Zentralorgane; das Blut der erwärmten Tiere fand er sehr dunkel⁴⁾. Offenbar handelt es sich um eine Beschleunigung der Stoffwechselvorgänge, durch die der disponible Sauerstoff so rapide verbraucht wird, daß der Wiederersatz auf dem gewöhnlichen Wege nicht genügt und die Ausscheidung oder Zerstörung der in überreichem Maße entstehenden Stoffwechselprodukte unmöglich wird. Die mangelnde Blutzirkulation wird natürlich diese schädigenden Einflüsse noch verstärken. In einer sauerstofffreien Atmosphäre erholt sich der durch Wärme gelähmte Frosch auch nach der Abkühlung nicht; ebenso versagt die Abkühlung, wenn sie durch Spülung der Blutgefäße des wärmelahmen Frosches mit kalter, aber O-freier Kochsalzlösung geschieht. Leitet man dagegen kühles sauerstoffreiches Blut durch die Gefäße des Tieres, so kehren die zentralen Funktionen zurück⁵⁾.

Auch bei wirbellosen Tieren wird durch höhere Temperaturen das Reflexvermögen aufgehoben; so z. B. beim Blutegel, beim Regenwurm, bei Käfern (besonders Wasserkäfern) und beim Flußkrebs, der schon in Wasser von 27 bis 30° C seine Reflexe verliert, aber selbst nach Einwirkung einer Temperatur von 32° in kaltem Wasser wieder auflebt⁶⁾.

¹⁾ Cl. Bernard, *Leçons sur les anesthésiques et sur l'asphyxie*, Paris 1875, p. 91. — ²⁾ Nach M. Foster, *Journ. of Anat. and Physiol.* **8**, schwinden die Reflexe des Frosches schon bei 30° C. Nach meinen Erfahrungen kann man Eskulenten in einem auf 30° erwärmten Luftbade mehrere Wochen lang am Leben und bei gutem Befinden erhalten. — ³⁾ J. Tarchanow, *Bullet. de l'Académie des sciences de St. Pétersbourg* **16**, 226, 1871. P. Archangelsky, *Militärärztl. Journ. Petersburg* 1873. Febr., S. 21. (Beide zitiert nach C. Eckhard, *Beitr. zur Anat. u. Physiol.* **9**, 136, Gießen 1881.) B. Luchsinger, *Pflügers Arch.* **22**, 169, 1880. — ⁴⁾ Später scheint Bernard über die Ursache der Wärmenarkose anderer Ansicht geworden zu sein. Vgl. seine Vorlesungen über die tierische Wärme, die Wirkungen der Wärme und das Fieber (übersetzt von A. Schuster), Leipzig 1876, S. 351. — ⁵⁾ H. Winterstein, *Zeitschr. f. allg. Physiol.* **1**, 129, 1902. M. Verworn, *Die Biogenhypothese*, Jena 1903, S. 61. Die Versuche von W. sind allerdings durch die gleichzeitige Strychninvergiftung kompliziert. — ⁶⁾ Ch. Richet, *Compt. rend. Acad. des sciences Paris* **88**, 978, 1879. A. Guillebeau u. B. Luchsinger, *Pflügers Arch.* **28**, 22, 1882. B. Luchsinger u. C. Arnold in des letzteren Inaug.-Diss. Bern 1880.

Eine weitere Tatsache, die für die Beurteilung des Temperatureinflusses auf die Reflexe Bedeutung hat, ist die Steigerung der Reflexerregbarkeit des Frosches durch Kälte¹⁾.

Kühlt man einen Frosch (*R. temporaria*) nach Abtrennung des Rückenmarks von der *Med. oblongata* durch Einpacken seines Vorderkörpers in Eis oder durch längere Aufbewahrung im Eisschrank stark ab, so sieht man die durch taktile oder chemische Reize geprüfte Reflexerregbarkeit erheblich über das gewöhnliche Maß hinaus wachsen. Die geringste Reizung der Hinterfüßzehen oder anderer Stellen genügt, um lebhaftere und energische Reflexbewegungen hervorzurufen; insbesondere ergibt auch die Prüfung mittels des Türckschen Verfahrens eine Zunahme der Anspruchsfähigkeit des Reflexapparates. Schon die flüchtigsten Reize werden mit lange andauernder tonischer Erregung beantwortet.

Die Ursache dieser Erregbarkeitssteigerung wird von den Autoren, die sich damit beschäftigt haben, in sehr verschiedenen Umständen gesucht. Freusberg meint sie auf eine Summation der Reize zurückführen zu können, des Kältereizes, der von den sensiblen Nerven aus das Zentralorgan in eine Art von latenter Erregung versetzt, und des zur Prüfung des Reflexvermögens angewendeten Reizes. Den gegenwärtig herrschenden Anschauungen entsprechend würde man vielleicht den von ihm gedachten Vorgang besser als eine Reflexbahnung bezeichnen können. Anderer Meinung ist Biedermann, der die Quelle der Reflexsteigerung in das Zentralorgan selbst verlegt, in welchem durch die Abkühlung eine Veränderung des Stoffwechsels Platz greifen soll. Von den beiden in der lebenden Substanz ständig ablaufenden antagonistischen Prozessen würde durch die Kälte die Dissimilation früher und stärker geschädigt als die Assimilation; daraus ergäbe sich ein Übergewicht der letzteren und mit ihm eine Steigerung der Erregbarkeit. In etwas einseitiger Weise, freilich mit Vorbehalt, versucht v. Baeyer diesen Prozeß lediglich auf eine Sauerstoffspeicherung in den Nervenzellen zu beziehen, die nach seinen Beobachtungen in der Kälte viel bedeutender ist als bei höherer Temperatur.

Trotz der ansprechenden Darlegungen Biedermanns scheint mir die Ursache der Reflexerhöhung in der Kälte noch nicht als in seinem Sinne aufgeklärt gelten zu können, wie ich auch die Ansicht von Freusberg noch nicht als widerlegt ansehen kann. Es ist mir auch zweifelhaft, ob die Versuchsbedingungen von Biedermann einerseits und von Tarchanow und Freusberg andererseits als gleichwertig gelten dürfen.

5. Formen der Reflexbewegung.

Die Reflexzuckung, die man durch Reizung eines sensiblen Nerven mit einem einzelnen Induktionsschlag hervorruft, hat einen ausgedehnteren Verlauf als die von Bewegungsnerven durch denselben Reiz direkt erregte Muskel-

¹⁾ J. v. Tarchanow, Bullet. Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg 16, 233, 1871; Gazette méd. de Paris 1875, Nr. 23 et 34. A. Freusberg, Pflügers Arch. 10, 174, 1874; Arch. für exper. Pathol. und Pharmakol. 6, 49, 1877. W. Wundt, Unters. zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren 2, 56, 1871. W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 408, 1900. H. v. Baeyer, Zeitschr. f. allg. Physiol. 1, 265, 1902.

zuckung¹⁾. Deutlich tritt die Verzögerung ihres zeitlichen Ablaufs hervor, wenn man den Versuch bei Abkühlung des Rückenmarks anstellt; es zeigt sich dann auch, daß sie wesentlich, wenn nicht völlig auf einer Verlangsamung der Muskeler schlaffung beruht²⁾. Durch rhythmische Reizung des Nerven erzielt man reflektorischen Tetanus, bei abgekühlten Tieren natürlich schon bei sehr geringer Reizfrequenz.

a) Tonische Reflexe.

Von der Haut aus vermag man bei Fröschen sehr leicht durch nicht allzu kurz dauernde Reize Reflexbewegungen von tetanischem oder tetanoidem Charakter zu erzeugen³⁾. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß alle Hautreflexe von dieser Art sind. Oft aber dauert die Kontraktion weit länger als die Reizung; ist dies sehr auffällig, währt die Zusammenziehung ganze Sekunden oder gar minuten- und stundenlang, so spricht man von tonischen Reflexen oder auch von tonischen Reflexkrämpfen. Solche Kontraktionen sind durchaus nicht immer von maximaler Größe.

Besonders leicht erhält man sie bei stark abgekühlten Fröschen, bei denen selbst die flüchtigsten Reize mit tonischer Erregung beantwortet werden⁴⁾. Im Hochsommer andererseits bewirkt nicht selten bei enthirnten Fröschen Streichen der Rücken haut eine tetanische Zusammenziehung der Streckmuskeln des Rumpfes⁵⁾. Ein besonders lange anhaltender Reflexkrampf ist der Umarmungsreflex des männlichen Frosches bei der Begattung, der vier bis fünf, bei kalter Witterung acht bis zehn Tage andauern kann⁶⁾.

Mechanische oder elektrische Reizung des Trigeminusgebietes bewirkt bei unversehrten oder des Groß- und Mittelhirns beraubten Fröschen einen gekreuzten Reflex: Das Hinterbein der anderen Seite wird im Hüftgelenk stark gebeugt und abduziert, in den übrigen Gelenken mäßig gestreckt, die Schwimmhaut entfaltet. Auch dieser Reflex hat oft einen ausgesprochen tetanischen Charakter⁷⁾. Bei Grasfröschen kann man durch Drücken oder Reiben der Flanken haut einen tonischen Reflexkrampf hervorrufen, der unter Umständen eine Stunde überdauern kann und der darin sich äußert, daß das Tier mit katzenbuckelartig gekrümmtem Rücken auf den gestreckten Extremitäten unbeweglich stehen bleibt⁸⁾.

Zu den tonischen Reflexen können auch die Strychninkrämpfe gerechnet werden. In einem bestimmten Stadium der Vergiftung bewirken selbst die schwächsten und flüchtigsten Hautreize tetanische Reflexbewegungen. Später brechen, anscheinend ohne veranlassenden Reiz, allgemeine Krämpfe (Strecktetanus) aus, deren reflektorische Natur aber für sicher gehalten wird.

¹⁾ W. Wundt, *Unters. zur Mechanik usw.* 2, 23, 1876. Zu beachten ist, daß Wundt sich der Hilfsvergiftung mit sehr kleinen Strychninmengen bedient hat. Einen tetanischen Charakter aller Reflexbewegungen lehnt er aber gegenüber Kronecker und Stirling ausdrücklich ab; siehe H. Kronecker und W. Stirling, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1878, S. 23, und W. Wundt, *Grundzüge der physiologischen Psychologie* 1, 82 (Anm.), 5. Aufl., Leipzig 1902. — E. Cyon, *Compt. rend. Soc. de biol.* 1876. — ²⁾ W. Biedermann, *Pflügers Arch.* 80, 455, 1900. — ³⁾ Von Tetanus ist nur dann zu sprechen, wenn die Bewegung eine oszillatorische ist und durch Superposition höher ist als eine Zuckung. Es ist zweckmäßig, solche dauernde Zusammenziehungen, die diesen Anforderungen nicht entsprechen, als tetanoide oder Dauerkontraktionen zu bezeichnen. — ⁴⁾ W. Biedermann, a. a. O., S. 416; W. Wundt, a. a. O., S. 60. — ⁵⁾ Fr. Goltz, *Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches*, Berlin 1869, S. 6. — ⁶⁾ Derselbe, a. a. O., S. 20. — ⁷⁾ O. Langendorff, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1887, S. 141. — ⁸⁾ M. Verworn, *Pflügers Arch.* 65, 63, 1897.

Die bei warmblütigen Tieren vorkommenden tonischen Reflexe sind bisher wenig untersucht.

Wir sehen hier ab vom Tonus der Sphincteren und von dem der Irismuskeln und anderen, wahrscheinlich auf reflektorischem Wege unterhaltenen Dauererregungen, ebenso wie auch des Brondgeestschen Muskeltonus beim Frosche nicht Erwähnung geschehen ist, weil an dieser Stelle nur solche Reflexe behandelt werden sollen, die auf accidentelle Reize zurückzuführen sind.

Große Neigung zur Entwicklung tonischer Reflexe zeigen Hunde bei gewissen Graden der Morphinummarkose, bei denen reflektorisch verursachte Muskelkontraktionen nur sehr langsam zurückgehen¹⁾. Ein tonischer Reflex ist auch die von Sherrington²⁾ unter dem Namen „*decerebrate rigidity*“ beschriebene tagelang andauernde spastische Kontraktion gewisser Muskelgruppen, die bei verschiedenen Säugetieren nach Fortnahme des Großhirns und einigen anderen Verletzungen der Zentralorgane auftritt und zu seltsamen Gliederstellungen führt. Als reflektorisch erweist sich dieser Spasmus dadurch, daß Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln die tonische Zusammenziehung der entsprechenden Glieder aufhebt. Bei solchen Tieren nehmen überhaupt alle Reflexbewegungen leicht einen tonischen Charakter an.

Unter pathologischen Bedingungen treten andauernde Reflexkontraktionen auch beim Menschen auf (tonische Reflexkrämpfe). Der dauernde Lidkrampf (tonischer Blepharospasmus) ist dafür ein Beispiel.

b) Periodische Reflexe.

Häufig ist die reflektorische Antwort auf einen dauernden (zuweilen schon auf einen flüchtigen) Reiz periodischer Natur.

Zuerst scheint Ed. Weber³⁾ auf intermittierende Reflexbewegungen aufmerksam geworden zu sein; später hat man erkannt, daß sie sehr häufig vorkommen⁴⁾.

Bei enthirnten Fröschen, deren Haut durch schwache Säure oder elektrisch gereizt wird, ist es fast die Regel, daß der reflektorischen Hauptentladung wiederholte schwächere Bewegungen vorangehen, denen man den Namen der „vorläufigen Reflexe“ gegeben hat. Andere Male wird bei fortdauerndem Reize dieselbe Bewegung mehrmals oder sogar viele Male wiederholt (siehe Fig. 39). Der bekannteste unter derartigen Reflexen ist der Wischreflex, der keineswegs nur bei chemischer, sondern auch bei mechanischer und elektrischer Reizung der Haut auftreten kann⁵⁾; hier sucht das Tier anscheinend durch wiederholte auf die gereizte Stelle der Haut gerichtete Bewegungen den Reiz zu entfernen. Ein leichter andauernder Druck, der auf die Rückenhaut des seines Großhirns beraubten Frosches geübt wird, hat oft ein lange anhaltendes intermittierendes Quaken zur Folge.

Auch bei Säugetieren sind periodische Reflexe nicht selten. Beobachtungen dieser Art sind besonders von Goltz⁶⁾ und Freusberg⁷⁾ nach Versuchen an Hunden mitgeteilt worden. Solche Reflexe finden sich oft schon beim unversehrten Tier; durch Zerstörung des Gehirns oder Durchschneidung des Rückenmarks wird

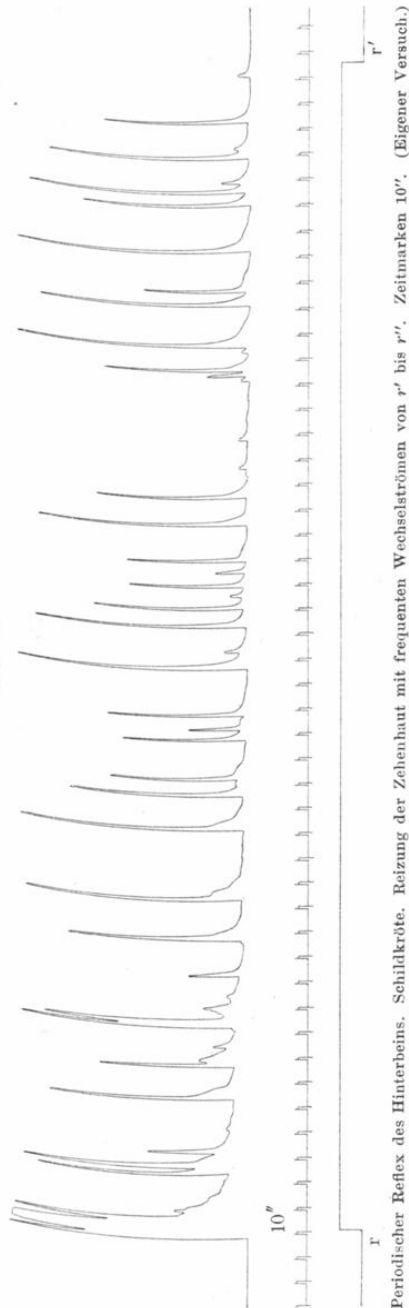
¹⁾ N. Bubnoff u. R. Heidenhain, Pflügers Arch. 26, 178, 1881. — ²⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. 60 (1896); Journ. of Physiol. 22, 319, 1897; in E. A. Schäfers Handbook of Physiol. 2, 913, 1900. — ³⁾ Ed. Weber in Wagners Handwörterbuch der Physiol. 3 (2), 19 und 20, 1846. — ⁴⁾ L. Türk, Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte in Wien 1850, Heft 3. H. Sanders-Ezu, Arbeiten aus der Physiologischen Anstalt zu Leipzig 1867, S. 28. Setschenow, Über die elektrische und chemische Reizung der Rückenmarksnerven des Frosches, Graz 1868, S. 11. W. Stirling, Berichte Sächs. Ges. d. Wiss., Math.-phys. Kl., 26, 372, 1874. H. Nothnagel, Virchows Arch. f. pathol. Anat. 49, 267, 1870. — ⁵⁾ A. Fick, Pflügers Arch. 3, 329, 1870. W. Biedermann, ebenda 80, 421, 1900. — ⁶⁾ Fr. Goltz, ebenda, 8, 460, 1874; 63, 371, 1896. Über die Verrichtungen des Großhirns (Gesammelte Abhandlungen), Bonn 1881. — ⁷⁾ A. Freusberg, Pflügers Arch. 9, 358, 1874.

ihr lebhaftestes Spiel entfesselt: der Schwanz macht bei sanftem Streicheln des Rückens oder auch infolge anderer Reize heftige Hin- und Herbewegungen¹⁾; der Afterschließmuskel zeigt rhythmische Zusammenziehungen, wenn man dem Tiere den Finger in den After steckt; das Hinterbein wird in fortwährendem Wechsel angezogen und ausgestreckt, wenn ein dauernder Druck auf die Zehen ausgeübt wird. Hierher gehört auch der „Kratzreflex“ beim Kitzeln der Bauchhaut²⁾, das reflektorisch zu erzeugende rhythmische Heben und Senken der Hoden durch periodische Kontraktionen des Cremaster und anderes mehr. Beim Kaninchen kann man durch Tetanisierung des *N. laryngeus inf.* lange Reihen periodischer Schluckbewegungen hervorrufen³⁾.

Auch beim Menschen sind viele Reflexäußerungen auf vorübergehende oder dauernde Reize von periodischer oder klonischer Art; besonders gehören hierher aber auch gewisse bei Erkrankungen des Nervensystems sich findende motorische Reizungserscheinungen, die man als klonische Reflexkrämpfe bezeichnet.

Zu den bekanntesten periodischen Reflexen gehört das wiederholte Niesen, Husten und Räuspern, der Singultus (ein klonischer Zwerchfellkrampf), das Augenlidzwickern (klonischer Blepharospasmus). Auch das Zittern und das Zähneklappern (Kaumuskelklonus) gehören hierher, ebenso das von Ewald⁴⁾ beschriebene Kopfschwingen (eine willkürlich eingeleitete, reflektorisch sich fortsetzende Rotationsbewegung des Kopfes, die auf frequenten rhythmischen Zusammenziehungen der Nackenmuskeln

Fig. 39.



Periodischer Reflex des Hinterbeins. Schildkröte. Reizung der Zehenhaut mit frequenten Wechselströmen von r' bis r'' . Zeitmarken 10". (Eigener Versuch.)

¹⁾ Ich sah bei einer Katze mit isoliertem Rückenmark Schwanzwedeln bei leichtem Streichen über die Haut der Kreuzbeingegend; Sherrington (Philos. Transact. 190 [1898]) beim Affen bei Reizung der Schwanzspitze. —

²⁾ Fr. Goltz, a. a. O.; E. Gergens, Pflügers Arch. 14, 340, 1877. —

³⁾ Nach eigener Beobachtung. Siehe auch H. Zwaardemaker, Onderz.

Physiol. Laborat. Utrecht (5) V, 150, 1905. Der Entdecker dieser Erscheinung ist Bidder. — ⁴⁾ J. R. Ewald, ebenda 44, 326, 1889.

beruht). Unter pathologischen Bedingungen werden leicht auch die normalen Sehnenreflexe zu klonischen Phänomenen. Von besonderer Wichtigkeit ist der Fußklonus (periodischer Achillessehnenreflex); auch das Kniephänomen kann klonisch werden.

Es liegt nahe, für das periodische Auftreten von Reflexen bei Anwesenheit eines Dauerreizes die oben erwähnte Refraktärzeit verantwortlich zu machen. Doch gilt diese Deutung sicher nicht für alle periodischen Reflexbewegungen.

c) Alternierende Reflexe.

Die periodische Reflexfähigkeit eines Gliedes kann so zustande kommen, daß einfach Bewegung und Ruhe einer Muskelgruppe miteinander abwechseln. Nicht selten treten aber antagonistisch wirkende Muskelgruppen in alternierende Aktion. So kann infolge eines Hautreizes eine abwechselnde Reihe von aktiven Beugungen und aktiven Streckungen eines Beines ausgeführt werden, indem mit der jedesmaligen Erschlaffung der Flexoren die Extensoren, mit deren Erschlaffung wieder die Flexoren tätig werden. Man sieht solche Reaktionen sowohl beim Frosch als auch bei warmblütigen Tieren¹⁾. Diese periodischen Reflexe beruhen natürlich nicht darauf, daß das Reflexorgan auf einen andauernden Reiz mit wiederholter Tätigkeit antwortet, sondern auf einer Wirkung periodischer Reize, indem die durch den ersten Anstoß erfolgende Beugung des Gliedes als Reiz für die Kontraktion der Streckmuskeln, die Streckung wieder als Beugereiz wirkt und so fort, die eine Gliedstellung also reflektorisch die andere auslöst.

Solche abwechselnde Zusammenziehungen antagonistischer Muskelgruppen treten zuweilen an den beiden Hinterbeinen eines Tieres gleichzeitig und gleichsinnig auf (Strampeln beider Beine); in anderen Fällen wird das rechte Bein gestreckt, während das linke sich beugt und umgekehrt, so daß frequente trommelschlägelartige Bewegungen zustande kommen. Bei dieser zweiten Form der alternierenden Reflexbewegung spielen indessen vielleicht Umstände mit, die in das Gebiet der Reflexhemmung und der antagonistischen Innervation gehören.

Auch in anderen Fällen liegt das oben erwähnte Prinzip dem Auftreten periodischer Reflexbewegungen zugrunde, so daß dadurch der Begriff der periodischen Reaktion auf Empfindungsreize in gewisser Beziehung eine Einschränkung erfährt. Andererseits kann es keinem Zweifel unterliegen, daß viele periodische Reflexbewegungen nicht in dieser Kategorie unterzubringen sind.

Auch für gewisse tonische Reflexe hat man geglaubt, einen intermittierenden, durch die Bewegung selbst immer wieder aufs neue erzeugten Reiz annehmen zu sollen; danach würde der dauernde Tetanus der mit Strychnin vergifteten Tiere dadurch zustande kommen, daß die durch einen äußeren Reiz angeregte Reflexbewegung selbst wieder durch Vermittelung der Empfindungsnerven des tätig gewordenen Bewegungsapparates zu einem neuen Reflexreiz wird, der den Tetanus unterhält²⁾. Doch wird die Richtigkeit dieser Auslegung, wahrscheinlich mit Recht, bestritten³⁾.

¹⁾ A. Freusberg, ebenda 9, 358, 1874. J. Singer, Sitzungsber. Wien. Akad. 89 (3), 1881. W. Biedermann, Pflügers Archiv 80, 421, 1900. — ²⁾ Silv. Baglioni, Zeitschr. f. allgemeine Physiol. 2, 556, 1903, und Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 193. — ³⁾ B. Sanderson and Buchanan, Journ. of Physiol. 28 (1902).

6. Ausbreitung der Reflexerregung und Reflexgesetze.

Von jeder afferenten Faser aus, die in das Rücken- oder Kopfmark eindringt, können allerdings sämtliche spinalen und cerebralen Bewegungsnerven in reflektorische Tätigkeit versetzt werden, doch kommt eine gleichzeitige Erregung aller Motoren nur ausnahmsweise und unter ganz bestimmten Bedingungen (z. B. nach Vergiftung mit Strychnin) vor. Für gewöhnlich ist der Ausbreitung der reflektorischen Erregung eine bald engere, bald weitere Grenze gesetzt. Wieviele und welche motorischen Elemente sich jedesmal am Reflex beteiligen, hängt einestheils von der Intensität des angewendeten Reizes, anderenteils von Bedingungen ab, die sich nicht in eine allgemeine Formel fassen lassen. So viel ist sicher, daß die Ausbreitung der in das Mark eingetretenen Erregung nicht dadurch begrenzt ist, daß unveränderliche und starre Strukturen vorhanden sind, die ihr einen bestimmten Weg in vorgeschriebenen Geleisen anweisen, sondern daß ihr unzählige Wege offen stehen, die sich nur dadurch unterscheiden, daß die einen kürzer oder bequemer sind als die anderen. Kürzer können sie sein infolge der anatomischen Nachbarschaft gewisser afferenter und gewisser efferenter Wurzeln. Bequemer werden sie durch die Übung; die oft betretene Bahn wird „eingeschliffen“. Welche von den möglichen Wegen aber geübt werden, das hängt von der Tierklasse, von der Gattung, von der Art, ja sogar bis zu einem gewissen Grade vom Individuum ab.

Daraus folgt, daß die reflektorische Erregung sich bei verschiedenen Tieren in sehr verschiedener Weise wird verbreiten können. Auch spielt der Ort des Eintritts derselben in das Mark und außer der schon erwähnten Stärke auch die Form der Reizung eine gewisse Rolle.

Es scheint mir deshalb ein vergebliches Bemühen, Gesetze für die Ausbreitung der Gehirn- und Kopfmarkreflexe aufzustellen. Höchstens lassen sich einige wenige allgemeine Gesichtspunkte angeben.

a) Die Pflügerschen Reflexgesetze.

Auch die bereits vor mehr als 50 Jahren aufgestellten Reflexgesetze von Ed. Pflüger¹⁾, die so lange Zeit als klassisch gegolten haben, können als Ausdruck der bisher bekannten Tatsachen nicht mehr angesehen werden.

Pflüger hat geglaubt, seine Untersuchung auf den Menschen beschränken zu sollen, weil sich nur hier entscheiden lasse, ob eine bestimmte Bewegung gewollt oder unwillkürlich sei. Aus einer mühevollen Zusammenstellung der bekannt gewordenen „Reflexneurosen“ vermochte er bestimmte Regeln für die Leitung der reflektorischen Erregung abzuleiten. Die neuere Physiologie hat das Bedenken, das Pflüger davon abgehalten hat, die an enthaupteten Tieren zu machenden Beobachtungen zu verwerten, nicht mehr. Sie setzt vielmehr voraus, daß auch die Bewegungsleistungen des gehirnlosen Tieres lediglich durch die mechanischen Verhältnisse des zentralen Apparates, nicht aber durch etwas, was man Willen nennen könnte, geleitet werden, und ist eher geneigt, das den Reflexen zuzurechnende Gebiet zu vergrößern, als es einzuengen.

Die Hineinbeziehung der am „spinalen Tier“ gemachten Beobachtungen hat nun, was übrigens Pflüger auch nicht anders erwartete, gezeigt, daß eine Ver-

¹⁾ Ed. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der Wirbeltiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen, Berlin 1853.

allgemeinerung der am kranken Menschen gemachten Erfahrungen und der daraus sich ergebenden Gesetzmäßigkeiten nicht angängig ist. Dazu kommt, daß viele der von Pflüger benutzten Krankheitsfälle nach dem gegenwärtigen Stande der Pathologie ganz andere Deutungen erfahren müssen als vor einem halben Jahrhundert. Ich führe nur an, daß die einen wesentlichen Teil des Materials bildenden Fälle von Trismus und Tetanus heutzutage, wo wir diese Erscheinungen als auf Infektion beruhend erkannt haben, offenbar wesentlich anders ausgelegt werden müssen. Dennoch sind die Pflügerschen Gesetze als Muster einer Ableitung naturwissenschaftlicher Induktionsgesetze noch heute höchst beachtenswert. Ihre Mission, die weitere Erforschung dieses dunklen Gebietes zu fördern, haben sie ohnehin reichlich erfüllt.

Ich teile die Pflügerschen Leitungsgesetze in abgekürzter Form mit; ihre Beziehungen zu den späteren Untersuchungen ergeben sich von selbst.

I. Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe.

Wenn dem Reize, welcher einen peripherischen Empfindungsnerven trifft, Muskelbewegungen auf nur einer Körperhälfte als Reflexe folgen, so befinden sich dieselben ohne Ausnahme und unter allen Umständen auf derjenigen Körperhälfte, welcher auch der gereizte Empfindungsnerv angehört.

II. Gesetz der Reflexionssymmetrie.

Wenn die durch eine gereizte Empfindungsfaser bedingte Veränderung im Zentralorgan einseitige Reflexe bereits ausgelöst hat und, indem sie sich weiter verbreitet, auch Motoren der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte erregt, also doppelseitige Reflexe erzeugt, so werden stets und unter allen Umständen nur solche Motoren innerviert, die auch bereits auf der primär affizierten Seite erregt sind, so daß also doppelseitige Reflexe nie in kreuzender Richtung erzeugt werden.

III. Gesetz des ungleich intensiven Auftretens des Reflexes auf beiden Körperhälften bei doppelseitigen Reflexen.

Sind bei doppelseitigen Reflexen die Bewegungen auf der einen Seite stärker als auf der anderen, so ist das immer diejenige Seite, der die gereizte zentripetale Faser angehört.

IV. Gesetz der intersensitiv-motorischen Bewegung und Reflexirradiation.

Löst ein cerebraler Empfindungsnerv Reflexe aus, so liegt der Ursprung der in Tätigkeit tretenden Motoren entweder im gleichen Niveau mit den gereizten sensiblen Wurzeln oder hinter ihnen; die weitere Ausbreitung des Reflexes geschieht von oben nach unten. Bei spinalen Reflexen schreitet die Erregung dagegen vom primären Reflexniveau nur nach oben fort.

V. Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexionen.

Löst eine Empfindungsfaser Reflexe aus, so können diese, mögen sie einseitig oder doppelseitig sein, nur an drei Stellen auftreten: entweder in Motoren, die mit den gereizten Empfindungsnerven in gleichem Niveau liegen, oder in solchen, die aus der *Medulla oblongata* entspringen, oder in sämtlichen Muskeln des Körpers.

b) Lokale Reflexe und Reflexausbreitung bei wachsendem Reize.

Die häufigste Erfahrung ist die, daß ein schwacher Reiz eine Bewegung ausschließlich des gereizten Gliedes hervorruft¹⁾.

Reizt man beispielsweise die linke Hinterpfote eines Tieres, so bewegt sich zunächst nur diese; es gelingt sogar (z. B. bei der Schildkröte), eine isolierte Reflex-

¹⁾ Joh. Müller, Handb. der Physiol. d. Menschen 1, 619, 4. Aufl., 1844. Siehe auch: Calmeil, Journ. des progrès 11, 90, 1828; zitiert bei F. A. Longet, Anatomie u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von Hein) 1, 267.

bewegung einer einzelnen Zehe zu erhalten. Hierher gehören auch gewisse Kopfmarkreflexe, z. B. der einseitige Lidschluß bei Berührung der Bindehaut oder Hornhaut eines Auges (beim Kaninchen, Pferd, den meisten Vögeln, bei den Amphibien); bei jungen Kindern bewirkt Streicheln der Wange eine nur gleichseitige Zusammenziehung der mimischen Muskulatur (Lächeln); beim Kaninchen ruft leichtes Reiben der Wangenhaut ein Aufrichten und Auswärtswenden des entsprechenden Ohröffels hervor (Filehnes Ohrreflex¹⁾). Demselben Gesetze folgen auch die tiefen Reflexe beim Menschen, wie der Patellarsehnenreflex.

Die leichte Überleitung der Erregung auf die Bewegungsnerven des gereizten Gliedes erklärt sich aus der Nachbarschaft ihres Ursprungs und desjenigen der erregten Empfindungsnerven. Den obigen Erfahrungssatz hat man daher oft auch so ausgedrückt, daß die schwächsten Hautreize in der Regel nur solche motorische Nerven erregen, die in der Höhe oder in der Nähe der erregten sensiblen und auf derselben Seite des Rückenmarkes entspringen. Sherrington²⁾ hat nachgewiesen, daß in der Tat zwischen einer hinteren Rückenmarkswurzel und der ihr entsprechenden vorderen eine besonders nahe Reflexverwandtschaft besteht.

So reflektiert sich beim Affen Reizung der dritten dorsalen Lendenmarkswurzel auf die dritte ventrale, von welcher der Cremaster versorgt wird. Die Strecker des Kniegelenks erhalten ihre motorische Innervation von der vierten und fünften vorderen Lumbalwurzel; demgemäß ruft Reizung der vierten und fünften hinteren Lendenmarkswurzel bez. ihrer Ausbreitung den Kniesehnenreflex hervor.

Wächst die Stärke des sensiblen Reizes, so verbreitet sich die reflektorische Reaktion auch auf andere Teile. Zunächst kann sie sich auf weitere Abschnitte des gereizten Gliedes erstrecken.

Reizt man bei einem Frosch oder besser bei einer Schildkröte (nach hoher Rückenmarksdurchschneidung) eine Zehe eines Hinterfußes, so erhält man bei ganz schwachem (taktilem) Reiz eine isolierte Beugung der gereizten Zehe, erst bei Reizverstärkung beugen sich auch die anderen und der ganze Fuß, bei noch stärkerer dazu der Unterschenkel, schließlich auch der Oberschenkel.

Geht die Erregung auf andere Glieder über, so sind es häufig solche derselben Körperseite, die zunächst in Anspruch genommen werden, und in der Regel sieht man erst bei noch weiter verstärktem Reize die Erregung auch auf Muskeln und Glieder der anderen Seite fortschreiten. Man hat daraus den Schluß gezogen, daß die reflektorische Erregung sich im Rückenmark leichter in longitudinaler als in querrer Richtung fortpflanze. Doch lassen zahlreiche Ausnahmen der obigen Regel einen so allgemeinen Anspruch bedenklich erscheinen.

Beim Frosch tritt allerdings, wie Rosenthal gezeigt hat, die Bevorzugung der gereizten Körperseite bei der Reflexausbreitung deutlich hervor. Reizt man hier beispielsweise die linke Hinterpfote, so bewegt sich zunächst diese allein; verstärkt man den Reiz, so treten dazu auch Bewegungen der linken Vorderpfote; erst bei weiterer Reizvergrößerung gerät auch das rechte Vorderbein, endlich auch das rechte Hinterbein in Aktion³⁾. Auch bei der des Gehirnes beraubten Katze

¹⁾ W. Filehne, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 144. — ²⁾ C. S. Sherrington, Philosoph. Transact. Roy. Soc. 190 (1898), p. 146 ff. — ³⁾ J. Rosenthal, Biol. Zentralbl. 4, 247, 1884; Derselbe und M. Mendelssohn, Neurolog. Zentralbl. 16, 978, 1897. Rosenthal und Mendelssohn geben an, daß diese Ausbreitungsregel nur dann gelte, wenn das Rückenmark noch im Zusammenhang mit der Oblongata stehe. Ich finde sie bei abgekühlten Fröschen auch nach Fortnahme derselben gültig.

scheint ein solches Verhalten die Regel zu sein. Dagegen gelingt es, nach meiner Erfahrung, bei der Schildkröte (*Emys*) viel leichter, von einer Hinterpfote aus, außer dieser selbst, auch die der anderen Seite und den Schwanz in reflektorische Tätigkeit zu versetzen, als das gleichseitige Vorderbein.

Daß auch für Säugetiere eine allgemein gültige Regel nicht besteht, zeigen die Erfahrungen von Sherrington¹⁾, der bei verschiedenen Vertretern dieser Klasse nach hoher Durchschneidung des Rückenmarkes („spinal animal“) folgendes beobachtete: Reizung einer Vorderpfote setzt erst diese, dann das Hinterbein derselben Seite und den Schwanz, bei weiterer Reizverstärkung das andere Hinterbein, endlich auch das Vorderbein der anderen Seite in Tätigkeit; dagegen pflegt bei Reizung einer Hinterpfote nach ihr zunächst das andere Hinterbein und der Schwanz, dann das gleichseitige, schließlich das kontralaterale Vorderbein sich am Reflex zu beteiligen.

Weitere Beispiele von Bevorzugung der gereizten Körperseite bei der Reaktion sind folgende: Im Schlaf wird beim Kitzeln eines Nasenlochs stets der Arm derselben Seite zur Abwehr erhoben. Bei Kaninchen, deren Vorderkörper motorisch gelähmt war, aber seine Empfindlichkeit besaß, sahen ich und Scheven Reizung der Conjunctiva eines Auges oder der Haut einer Vorderpfote Reflexbewegungen hervorrufen, die sich auf die gleichnamige Hinterpfote beschränkten.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht auch hervor, daß die Erregung sich im Rückenmark sowohl oralwärts als caudalwärts ausbreiten kann. Nach dem vierten Pflügerschen Gesetze wäre eine Fortleitung spinaler Reflexe nur in aufsteigender Richtung möglich. Es scheint indessen, daß bei Säugetieren die entgegengesetzte sogar leichter eingeschlagen wird.

Wenn die Reflexfähigkeit alle vier Extremitäten ergriffen hat, spricht man von allgemeinen Reflexen.

Es ist lange bekannt, daß bei kaltblütigen Tieren eine weitgehende Ausbreitung der reflektorischen Reaktion auch nach Isolation des Rückenmarks eintreten kann²⁾. Auch bei Säugetieren ist dies der Fall. Allerdings hat Owsjannikow³⁾ zu finden geglaubt, daß beim Kaninchen allgemeine Reflexe nur bei erhaltenem Kopfmark möglich seien; doch ist diese Angabe sicher unrichtig⁴⁾.

c) Bilateral-symmetrische Reflexe.

In gewissen Fällen bleibt schon bei der schwächsten Reizung die Reaktion nicht auf den gereizten Körperteil beschränkt, sondern erstreckt sich, sofern überhaupt ein Erfolg eintritt, auch auf das symmetrische Organ der anderen Seite. Häufig ist hier die Bewegung allerdings schwächer als auf der Reizseite.

Hierher gehört der stets beiderseitige reflektorische Lidschluß beim Menschen und manchen Tieren⁵⁾; die konsensuelle Pupillenverengung bei einseitiger Belichtung; die reflektorische Kontraktion beider Hälften des Zwerchfells⁶⁾, die bei kopfmarklosen Tieren auf Reizung vieler Hautstellen eintritt (obwohl jede Zwerchfellhälfte automatisch auch unabhängig von der anderen und in anderem Rhythmus tätig werden kann). Der Patellarsehnenreflex ist beim Menschen gewöhnlich auf den Schenkel der beklopfen Seite beschränkt, doch kommt er auch bilateral vor; bei

¹⁾ C. S. Sherrington, Phil. Transact. Roy. Soc. **190**, 173, 1898. Über das Verhalten von Säugetieren und Vögeln siehe auch J. Cayrade, *Recherches crit. et experim. sur les mouvements reflexes*. Paris 1864, p. 69. — ²⁾ M. Schiff, Lehrbuch der Physiologie des Menschen **1**, 204, Jahr 1858/59. — ³⁾ Ph. Owsjannikow, Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., 1874, S. 457. — ⁴⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. **22**, 179, 1880; O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1880, Nr. 28. — ⁵⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 144. — ⁶⁾ Derselbe, ebenda 1880, S. 518.

vielen Tieren ist er dies in der Regel. Das ältere Kind reagiert beim Streicheln der Wange mit den mimischen Muskeln beider Gesichtshälften.

Bei verstärkter Reizung wird der Lidreflex auch bei solchen Tieren bilateral, bei denen er bei schwachem Reiz streng einseitig ist (Kaninchen). Bei stärkerem Streicheln der Gesichtshaut hebt das Kaninchen beide Ohrlöffel.

d) Gekreuzte Reflexe.

Zuweilen erstreckt sich die reflektorische Reaktion allein oder doch vorwiegend auf Muskeln der dem Reizort gegenüberliegenden Körperseite. Der Reflex kann hierbei Bewegungsnerven desselben Rückenmarkniveaus in Anspruch nehmen, dem die erregten afferenten Nerven entstammen, oder es treten Motoren eines ganz entfernten Segmentes in Tätigkeit. Als gekreuzte Reflexe sind auch solche Fälle beschrieben worden, in denen bei einseitiger Reizung gekreuzte Extremitäten, d. h. die vordere der einen und die hintere der anderen Seite, miteinander in Tätigkeit kommen.

Der erste Fall ist verwirklicht in folgenden Beispielen. Behandelt man einen Aalschwanz oder den einer Eidechse oder die seitliche Rumpfhaut einer geköpften Schlange mit schwachen taktilen oder thermischen Reizen, so ziehen sich die Muskeln derselben Seite zusammen (der Körper wendet sich dem Reize zu); verstärkt man aber den Reiz, so kontrahiert sich die Muskulatur der Gegenseite (Abwendung vom Reize). Der Reflex ist also bei starker Reizung gekreuzt¹⁾. Krauen der Bauchhaut bewirkt bei Hunden (besonders nach größeren Substanzverlusten des Großhirns) Kratzen mit der Hinterpfote derselben Seite; stellt sich dieser Bewegung aber ein auch nur ganz leichtes Hindernis entgegen, so entsteht der Kratzreflex auf der anderen Seite²⁾. Der Patellarreflex ist beim Menschen, wie angeführt, meist gleichseitig; in gewissen Erkrankungsfällen fehlt er aber auf der gereizten Seite oder ist hier sehr abgeschwächt und ist ausschließlich oder vorwiegend auf der nicht gereizten Seite vorhanden³⁾. Ich habe eine ähnliche Erscheinung beim Druck auf die Achillessehne bei einer Katze nach Ausschaltung des Gehirns gesehen: schwache oder auch gar keine Streckbewegung des gereizten, heftigen Klonus des anderen Unterschenkels.

Besonders auffallend sind diejenigen gekreuzten Reflexe, bei denen die in Aktion tretenden Bewegungsnerven einem von der Reizstelle sehr entfernten Rückenmarksgbiet entstammen. Einen hierher gehörigen, von mir beschriebenen⁴⁾ Reflex habe ich bereits oben erwähnt. Hält man einen Frosch so in der Hand, daß die Hinterbeine schlaff herabhängen, und streift man dann mit einem stumpfen Instrument oder dem Fingernagel über die Augen- oder Trommelfellgegend einer Kopfseite, so erfolgt eine kräftige, oft tetanische schleudernde Bewegung des Hinterbeines der anderen Seite. Dasselbe wird im Hüftgelenk stark gebeugt und abduziert, in den anderen Gelenken mäßig gestreckt, die Schwimnhaut wird entfaltet. Auch elektrische Reizung der genannten Hautgegend läßt den Reflex erscheinen. Auf der Reizseite selbst treten nur geringfügige Muskelreaktionen ein (Lidschluß).

Hierher zählt ferner der Trabreflex von Luchsinger⁵⁾. Bei manchen Tieren läßt sich durch sanfte Reizung eines Beines eine Bewegung in der diagonal gegenüberliegenden Extremität hervorrufen. Dieser Reflex, der an die Zusammen-

¹⁾ E. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarkes der Wirbeltiere. Berlin 1853, S. 112; J. Cayrade, Recherches crit. et expér. sur les mouvements réflexes. Paris 1864, p. 70; B. Luchsinger, Pflügers Arch. 23, 308, 1880. —

²⁾ E. Gergens, Pflügers Arch. 14, 340, 1877. — ³⁾ M. Sternberg, Die Sehnenreflexe. Leipzig und Wien 1893, S. 180. — ⁴⁾ O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wissenschaften 1880, Nr. 28; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 141. —

⁵⁾ B. Luchsinger, Tagebl. d. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte in Baden-Baden 1879, S. 255; Pflügers Arch. 22, 179, 1880; A. Guillebeau und B. Luchsinger, ebenda 28, 61, 1882.

gehörigkeit der diagonalen Extremitäten beim Gehen erinnert, findet sich nur bei Trabgängern (Triton, Hund, Ziege) und fehlt bei solchen Tieren (Frosch, Kaninchen), deren Hinterbeine bei der gewöhnlichen Ortsbewegung gleichzeitig tätig zu werden pflegen. Entsprechende Lokomotionsreflexe zeigen auch gewisse Insekten (Carabus, Hydrophilus, Gryllotalpa¹⁾).

7. Die biologische Bedeutung der Reflexe.

Zahl und Ordnung der bei einer Reflexbewegung beteiligten Muskeln ist sehr verschieden und hängt von der Art, der Stärke und dem Orte der Reizung, nicht zum geringsten Teil aber auch von der Beschaffenheit, den Lebensgewohnheiten, den inneren und äußeren Zuständen des Tieres ab, dessen Reflexmaschine in Tätigkeit gesetzt wird. Diese Abhängigkeiten ergeben sich alle aus der Erkenntnis, daß durch die Reflexe im allgemeinen Bewegungen zur Ausführung gelangen, die der Erhaltung des Individuums oder der Art dienen und demgemäß, wie man es auch ohne irgend eine teleologische Präsumtion ausdrücken kann, den Charakter zweckmäßiger Reaktionen auf den Reiz tragen. Darauf beruht ihre biologische Bedeutung. Die Zweckmäßigkeit spricht sich bei vielen Reflexen darin aus, daß sie geeignet sind, dem Organismus schädliche Reize abzuwehren, günstige Reizeinflüsse ihm näher zu bringen. Starke Reize sind oft schädlich, schwache von Nutzen. Daraus folgt eine Verschiedenheit der Reaktion je nach der Reizintensität. Um den an einem bestimmten Orte angreifenden Reiz abzuwehren, sind andere Bewegungen notwendig, wie diejenigen, die einem anderen Reizorte entsprechen. Damit ist der Einfluß des Ortes der Reizung auf die Reaktion gegeben. Aus demselben Prinzip ergibt sich die Abhängigkeit des Reflexes von der Natur des Reizes. Ein Frosch und ein Molch wird in anderer Weise reagieren müssen, um einer Schädlichkeit zu entgehen, als ein Hund oder ein Mensch, ein im Wasser schwimmendes Tier anders als ein am Lande befindliches und dergleichen mehr. Daraus folgt der Einfluß der Individualität und der Zustände, in denen sich das Individuum befindet.

In der Regel wird der Zweck der Annäherung oder der Abwehr nur durch das geordnete Zusammenwirken mehrerer Muskeln oder Muskelgruppen erreicht werden. Reflexbewegungen einzelner Muskeln sind daher selten, doch kommen sie zweifellos vor.

Allerdings sind die sogenannten tiefen Reflexe (Sehnenreflexe usw.) nicht, wie man vielfach angenommen hat, auf einzelne Muskeln beschränkt, sondern sind vielmehr multimuskulär. Sogar der Patellarreflex setzt die gesamte Quadricepsgruppe, häufig auch noch die Adduktoren und Beuger des Oberschenkels, die Streckmuskeln des Unterschenkels und verschiedene Bauchmuskeln in Tätigkeit. Auch bei anderen Sehnenreflexen sind außer dem zur beklopften Sehne gehörenden Muskel fast stets die Antagonisten beteiligt²⁾. Beim reflektorischen Lidschluß ist, sofern der Reiz schwach ist, allein der *M. orbicularis* wirksam; aber bei starken taktilen oder optischen Reizen kommt es zur Mitwirkung der übrigen mimischen Muskulatur. Unimuskuläre Reflexbewegungen kommen besonders bei der Reizung einzelner hinterer Rückenmarkswurzeln und bei niederen Tieren vor.

Aus dem oben erwähnten Prinzip folgt auch, daß die multimuskulären Reflexe einen koordinierten Charakter besitzen (geordnete Reflexe nach

¹⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. 23, 308, 1880. — ²⁾ M. Sternberg, Die Sehnenreflexe. Leipzig und Wien 1893, S. 8 u. 9.

Hermann). Die Koordination erstreckt sich nicht nur auf das gleichzeitige Zusammenwirken verschiedener Muskeln oder Muskelgruppen, sondern auch auf ihre zeitliche Folge. Beim Schluckreflex werden in bestimmter Reihenfolge Muskeln des Mundbodens, des Rachens, der Speiseröhre u. a. m. in Tätigkeit gesetzt. Es ist klar, daß auch bei vielen anderen reflektorischen Bewegungen eine bestimmte zeitliche Aufeinanderfolge der Zusammenziehungen der einzelnen beteiligten Muskeln zur Erreichung des Bewegungseffektes erforderlich ist. Man kann solche Reflexbewegungen mit Loeb als Kettenreflexe bezeichnen.

Den geordneten Reflexbewegungen stellt man die Reflexkrämpfe gegenüber, die, wenn auch nicht immer, so doch meistens einen ungeordneten Charakter haben.

Viele Reflexbewegungen dienen zur Fernhaltung oder Beseitigung von Schädlichkeiten und können deshalb als Schutzreflexe bezeichnet werden. Wenn das von einem Reize getroffene Glied zurückzuckt, wenn der Reflexfrosch den in verdünnte Säure getauchten Fuß heraushebt oder die kneifende Pinzette wegzudrängen sucht, wenn ein Hustenstoß die Kehlkopfschleimhaut von einem sie belästigenden Fremdkörper befreit, oder wenn das berührte Augenlid sich schließt, die Pupille bei stärkerem Lichteinfall sich verengert, so handelt es sich immer um einen Schutz gegen Schädlichkeiten, der bald auf die eine, bald auf die andere Art erreicht wird. Das eine Mal sind es Fluchtreflexe, das andere Mal Abwehrreflexe, die in Tätigkeit treten. Als Schutzreflexe wirken auch viele Sekretionen (reflektorische Tränenabsonderung, Ausscheidung ätzender oder giftiger Hautsekrete bei manchen Tieren, Entleerung des Tintenbeutels bei den Cephalopoden u. a. m.).

Eine andere Klasse von Reflexen (Fortbeförderungs- und Austreibungsreflexe) dient dem vegetativen Leben, und zwar dadurch, daß durch sie die Inhaltsmassen von Hohlorganen auf vorgeschriebener Bahn weiter geschafft und an geeigneter Stelle aus dem Körper herausbefördert werden: der Schluckreflex, die Peristaltik des Darmes, die Kotentleerung, die Austreibung des Harnes aus der Blase, die Ausstoßung der Frucht aus dem Uterus sind hierher zu rechnen. In dieser Sphäre entfalten auch die regulatorischen Reflexe ihre subtilste Wirksamkeit; zu ihnen würden zu zählen sein die Gefäßreflexe, die für die Blutverteilung und für die Steuerung des Blutdruckes von Bedeutung sind, die reflektorische Regulierung der Atmung durch die Lungenvagi u. a. m. Reflektorische Regulationen spielen aber auch eine wichtige Rolle bei der Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts, bei der Kompensation geänderter Kopfstellungen (statische Reflexe), bei der Korrektur ungewohnter Körperlagen (Umdrehreflexe des Frosches und der Schildkröte). Auch die Sehnen- und Knochenreflexe entfalten eine in diesem Sinne nützliche Tätigkeit.

Nicht immer dient die Reflexbewegung der animalen Muskeln zur Abwehr des Reizes oder zur Flucht; es gibt vielmehr auch Annäherungsreflexe, die dem Organismus von Nutzen sein können. Wenn das Kind die Hand um den die Handfläche berührenden Finger schließt, wenn es die Brustwarze mit den Lippen umfaßt, wenn dem milden, taktilen Reize der Schwanz des Salamanders oder Aales sich zuwendet, haben wir es mit Reflexen dieser Kategorie zu tun.

Im Sinne der Selbsterhaltung wirken auch diejenigen sekretorischen Reflexe, vermöge deren geeignete Verdauungssäfte an der Stelle und zu der Zeit abgesondert werden, wo die aufgenommenen Nahrungsstoffe ihrer bedürfen. Einer wie feinen, dem Bedürfnis entsprechenden quantitativen und qualitativen Abstufung diese Reflexe fähig sind, haben die Untersuchungen von Pawlow gezeigt.

Mit dem Angeführten ist eine auch nur einigermaßen vollständige Aufzählung und Klassifizierung der der Erhaltung des Organismus dienenden Reflexe keineswegs erreicht, können doch die meisten in der einen oder anderen Weise von Nutzen sein. In diesem Sinne kann man ganz allgemein von einer Zweckmäßigkeit der Reflexe sprechen. Diese Zweckmäßigkeit ist aber durchaus nicht metaphysischer Natur. Sie ist bei den Reflexen vorhanden, wie sie bei allen Einrichtungen des Organismus vorhanden ist, und wie sie bei diesen als entstanden zu denken ist durch die natürliche Auslese, die den nützlichen Einrichtungen Bestand verleiht, die schädlichen oder unnützen aber beseitigt, so rührt auch die Zweckmäßigkeit der Reflexe davon her, daß im Laufe der phyletischen und der individuellen Entwicklung diejenigen, die sich als vorteilhaft für die Art oder das Individuum erwiesen, geübt und vererbt wurden, die unvorteilhaften oder unnützen durch Nichtübung oder Vermeidung verschwanden.

Ein Irrtum wäre es übrigens, wenn man glaubte, daß alle Reflexe unter allen Umständen den Charakter der Zweckmäßigkeit tragen.

Ein solcher wird überhaupt nur dann zu erwarten sein, wenn es sich um Reaktionen auf natürliche Reize und um gesunde innere Zustände des reagierenden Organismus handelt. Natürliche Reflexreize sind aber nur solche zu nennen, die an den natürlichen Endorganen der sensiblen Nerven in der Haut, den Schleimhäuten usw. angreifen. Bei elektrischer Reizung der Nervenstämmе oder der hinteren Rückenmarkswurzeln werden deshalb Reflexe von zweckmäßiger Beschaffenheit nicht zu erwarten sein. Einen geradezu unzweckmäßigen Charakter werden die Reflexbewegungen annehmen müssen, wenn durch Vergiftung (z. B. mit Strychnin) oder aus anderen Gründen die Erregung nicht mehr eine gewisse Auswahl von Motoren ergreifen kann, sondern sich über sehr viele oder sogar alle zu verbreiten gezwungen ist.

Aber auch unter natürlichen Bedingungen ausgelöste Reflexe sind nicht immer zweckmäßig. Freilich wird man bei der Beurteilung dieser Frage etwas zurückhaltend sein und sich besonders betreffs der mannigfaltigen Reflexreaktionen der Tiere jeder anthropomorphistischen Betrachtungsweise enthalten müssen.

8. Die Reflexzeit.

Die Zeit, die vom Augenblicke der peripherischen Reizung bis zum Beginn der reflektorischen Muskelzusammenziehung vergeht, nennt man gewöhnlich Reflexzeit. Sie setzt sich zusammen aus der Zeit, die die Erregung braucht, um im zentripetalen Nerven bis zum Zentralorgan zu gelangen, wobei auch eine Verzögerung an der erregten Sinnesfläche in Betracht kommen kann, aus der Leitungszeit des motorischen Nerven, aus der Latenzzeit des Muskels und aus derjenigen Zeit, die der Übergang der Erregung von der zentripetalen auf die zentrifugale Faser innerhalb des Reflexzentrums in Anspruch nimmt. Schon Ed. Weber¹⁾ hatte angegeben, daß zwischen Ischiadicusreizung und

¹⁾ Ed. Weber, Art. Muskelbewegung in R. Wagners Handwörterbuch der Physiologie 3 (2), 19, 1846.

Reflexbewegung eine namhafte Zeit vergeht; Helmholtz¹⁾ stellte als erster durch Messung ihre Größe fest. „Der Unterschied“, sagt er, „zwischen dem Eintritt durch Reizung des Hüftnerven direkt erregter und reflektierter Zuckungen pflegt $\frac{1}{30}$ bis $\frac{1}{10}$ Sek. und mehr zu betragen, so daß auch bei den scheinbar blitzschnell eintretenden Strychninreflexen die Übertragung

Fig. 40.



Messung der Reflexzeit, nach Wundt. Frosch. Pendelmyographion. *d* direkte Muskelzuckung bei Reizung der vorderen, *r* reflektorische Zuckung bei Reizung der hinteren Rückenmarkswurzel.

der Reizung im Rückenmark eine mehr als zwölfmal so große Zeit in Anspruch nimmt als die Leitung in den betreffenden sensiblen und motorischen Nerven.“ Alle späteren Untersuchungen haben das Wesentlichste dieser Angabe bestätigt (Fig. 40).

Wundt²⁾ reizte zur Messung der zentralen Übertragungszeit dicht am Rückenmark abwechselnd eine hintere Wurzel und die zugehörige vordere, so daß die für den Reflex entfallende Zeit mit dem Zeitverlust bei direkter motorischer Reizung verglichen werden konnte, und fand die Differenz beider (beim strychninvergifteten Frosche) zu 0,008 bis 0,015 Sek. Zu fast denselben Zahlen gelangte Cyon³⁾, der die Reflexzeit des Frosches zu 0,008 bis 0,019 Sek. angibt. Rosenthal⁴⁾, der ausgedehnte Zeitmessungsversuche angestellt hat, teilt bestimmte Zahlenwerte nicht mit, macht aber zuerst darauf aufmerksam, daß zur Erzielung gekreuzter Reflexe ein noch größerer Zeitaufwand erforderlich ist als für gleichzeitige. Den Übergang der Erregung von der einen Seite des Rückenmarks auf die andere nennt er Querleitung. Die Zeit der Querleitung beträgt beim Frosche nach Wundt 0,004 Sek.

Für die Reflexbewegungen der Schildkröte (*Emys europaea*) gelangte auf Grund sehr zahlreicher Messungen Fano⁵⁾ zu folgenden (am unverletzten Tiere gewonnenen) Mittelwerten der Reflexzeit:

Retraktion des Halses und Kopfes	0,06 Sek.
„ „ gleichzeitigen Vorderbeines	0,063 „
„ „ „ Hinterbeines	0,06 „
„ „ entgegengesetzten Hinterbeines	0,085 „
Hebung des Unterkiefers	0,052 „

Diese Versuche lehren zugleich, wie wenig konstant die Reflexzeit ist; denn Fano beobachtete periodische Schwankungen ihres Wertes, die recht erheblich sein konnten und die er ebenso wie die gleichzeitigen Variationen in der Höhe der Reflexzuckungen (s. o.) auf Oszillationen in der spinalen Reflexfähigkeit zu beziehen und in letzter Linie auf periodische Einflüsse von seiten des Kopfmarkes zurückzuführen geneigt ist.

Beim Menschen und bei den Säugetieren dürfte die Reflexzeit kaum kürzer sein als beim Kaltblüter. Doch hat auch sie für verschiedenartige Reflexe sicher nicht gleich große Werte. Am häufigsten ist der Lidreflex Gegen-

¹⁾ H. Helmholtz, Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1845, S. 328. — ²⁾ W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nerven-zentren. 2. Abteil. Über den Reflexvorgang und das Wesen der zentralen Innervation, Stuttgart 1876. — ³⁾ E. Cyon, Bullet. Acad. des sciences St. Pétersbourg 19, 394, 1874. — ⁴⁾ J. Rosenthal, Monatsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1873, S. 104. — ⁵⁾ G. Fano, Arch. ital. de biol. 39, 85, 1903 und Reale Accad. dei Lincei ann. 299, 4 (5), 1902.

stand messender Versuche gewesen. Bei der Verschiedenheit der darüber gemachten Angaben ist zu berücksichtigen, daß hier wie bei allen Reflexen die Reizstärke die Größe der Reflexzeit beeinflusst, daß aber außerdem auch die Art der Reizung dabei in Betracht kommt. Der optische Lidreflex (Schluß des Lides infolge eines Lichtblitzes) erfordert eine weit größere Zeit, als der durch elektrische oder taktile Lidreizung hervorgerufene.

Die meisten Untersucher der Zeitverhältnisse des Lidreflexes haben das von S. Exner¹⁾ angegebene Verfahren benutzt, d. h. Aufschreibung des Lidschlusses durch einen Hebel, der mit einem am Oberlid befestigten und über eine Rolle geführten Faden verbunden ist. Nur Garten²⁾ hat sich der photographischen Registrierung bedient.

Bei optischer Reizung fanden:

Exner ¹⁾	0,2168 Sek.
Zwaardemaker und Lans ³⁾	0,088 "
Garten ²⁾	0,061 bis 0,132 "

Bei elektrischer Lidreizung:

Exner ¹⁾	0,0578 "	(starker Reiz).
	0,0662 "	(schwacher Reiz).
Garten ²⁾	0,04 bis 0,041 "	

Bei taktile Reizung der Wangenhaut:

Mayhew ⁴⁾	0,0420 "
--------------------------------	----------

Bei Anblasen der Hornhaut:

Langendorff und C. Franck ⁵⁾	0,070 bis 0,182 "
---	-------------------

Alle diese Angaben gelten für den Menschen; beim Kaninchen fanden die letztgenannten Autoren für die gleiche Reizart 0,065 bis 0,069 Sek.

Von sonstigen Angaben über Reflexzeiten seien noch folgende wegen der Verschiedenheit der Versuchsmethoden (Anwendung teils von Einzelreizen, teils von Reizfolgen u. a. m.) nicht ohne weiteres miteinander vergleichbare Beispiele angeführt:

Reflex vom *N. cutan. brachii*

int. auf den gleichseitigen

M. triceps (Hund) 0,022 bis 0,040 Sek. (François-Franck⁶⁾).

Zwerchfellreflex bei Reizung

des *N. ischiadicus* (Kanin-

chen) 0,0456 bis 0,051 " (Langendorff und Joseph⁷⁾).

Reflexzuckungen bei Erschüt-

terung des Tisches (Hund;

Chloralosebetäubung) 0,042 " (Broca und Richet⁸⁾).

Schlag auf den Tisch (Kanin-

chen) 0,0360 "

Hautreflex (Kaninchen) 0,0333 " | } Waller⁹⁾. |

Vorderbeinreflex bei Reizung

der Haut desselben Gliedes

(Hund) 0,0326 bis 0,0369 "

Hinterbeinreflex (ebenso) 0,0279 bis 0,032 " | } (Libertini¹⁰⁾). |

¹⁾ Sigm. Exner, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 8, 526, 1874. — ²⁾ S. Garten, ebenda 71, 477, 1899. — ³⁾ H. Zwaardemaker und L. J. Lans, Zentralbl. f. Physiol. 1899, Nr. 13. — ⁴⁾ D. P. Mayhew, Journ. of experim. medicine 2, 35, 1897. — ⁵⁾ C. Franck, Über die zeitlichen Verhältnisse des reflektorischen und willkürlichen Lidschlusses. Inaug.-Diss. Königsberg 1889. — ⁶⁾ François-Franck, Leçons sur les fonctions motrices du cerveau, Paris 1887, p. 44. — ⁷⁾ M. Joseph, Zeitmessende Versuche über Atmungsreflexe. Inaug.-Diss. Königsberg 1883 und Arch. f. (Anat. und) Physiol. 1883, S. 480. — ⁸⁾ A. Broca et Ch. Richet, Compt. rend. soc. de biol. 1897, p. 441. — ⁹⁾ A. D. Waller, Journ. of Physiol. 11, 384, 1890. — ¹⁰⁾ G. Libertini, Arch. ital. de biol. 24, 438.

Die mitgeteilten Zahlenwerte bedeuten — abgesehen von denen Wundts — die „rohe Reflexzeit“, d. h. die Reflexzeit in der oben angegebenen Bedeutung. Will man die Zeitdauer des zentralen Vorganges kennen lernen, so muß man sie reduzieren, d. h. die Zeit, die für die sensible Leitung bis zum Rückenmark, für die motorische vom Rückenmark bis zum Muskel verbraucht wird, und endlich auch die Latenzzeit des Muskels abziehen. Eine solche Berechnung setzt, wenn nicht, wie in den Versuchen von Wundt, eigene experimentelle Bestimmungen vorliegen, nicht nur die Kenntnis der Länge der Leitungsbahnen voraus, sondern erfordert auch besser begründete Vorstellungen von der Geschwindigkeit der Nervenleitung und der Muskellatenz, besonders beim Warmblüter, als sie uns zurzeit zu Gebote stehen. Indessen sei angeführt, daß Exner aus der von ihm bestimmten Blinzelreflexzeit (0,0578 bis 0,0662 Sek.) eine „reduzierte Reflexzeit“ von 0,0471 bis 0,0555 Sek. berechnet hat. Danach wäre der zentrale Vorgang mit einem außerordentlich großen Zeitverlust verbunden. Andere haben ihn indessen geringer abgeschätzt.

Besonders niedrig wird von mehreren Forschern die Reflexzeit für die Sehnenreflexe angegeben, an denen zahlreiche Messungen angestellt sind. Die Angaben beziehen sich fast durchweg auf den Kniesehnenreflex beim Menschen.

Bei der verhältnismäßig großen Länge des Weges, den die Erregung zurückzulegen hat, wenn auf Beklopfen der Präpatellarsehne der *M. quadriceps* sich reflektorisch zusammenzieht, wird bei den durch Messung gewonnenen Zahlen der für die extraspinale Leitung zu machende Abzug hoch ausfallen müssen. Schätzt man die Länge der Nervenstrecke auf nur 120 cm — was sicher eher zu wenig als zu viel ist —, so würde bei der möglichst groß angenommenen Leitungsgeschwindigkeit von 60 cm in 0,01 Sek. die extraspinale Leitung allein 0,02 Sek. in Anspruch nehmen; unter Einrechnung einer Latenzzeit von nur 0,005 Sek. betrüge der zu machende Abzug also mindestens 0,025 Sek. Danach sind die durch den Versuch gewonnenen Rohwerte zu beurteilen. Wenn also manche Autoren dafür Größen angeben, die genau oder nahezu 0,025 Sek. betragen, so würde daraus folgen, daß sie die Dauer des zentralen Vorganges unmeßbar klein gefunden haben.

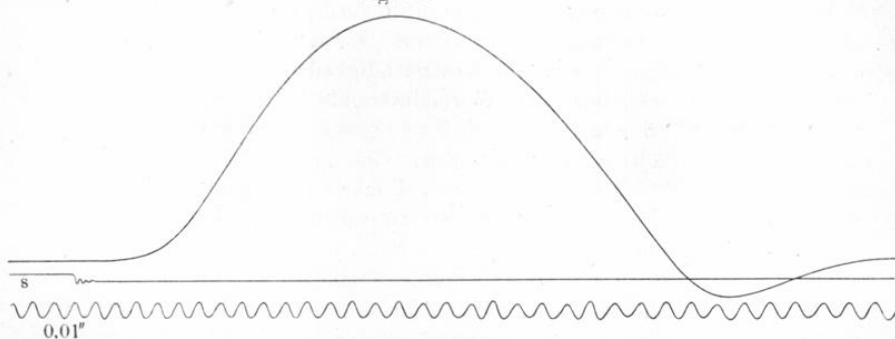
Ich entnehme einer Zusammenstellung von Jendrassik¹⁾ folgende Angaben:

	Rohe Reflexzeit Sek.	Zentraler Vorgang Sek.
Burckhardt (1877)	—	0,0387 bis 0,04
Tschirjef (1879; bei erhöhter Reflexerregbarkeit)	0,058 bis 0,061	0,032 bis 0,034
Gowers (1879)	0,09 bis 0,15	0,05
Brissaud (1880) bei Gesunden	0,048 bis 0,052	
„ bei erhöhter Reflexerregbarkeit „	0,038 bis 0,042	
Waller (1880)	0,03 bis 0,04	0,02
James (1880)	0,025	
Watteville (1882)	0,03	
Eulenburg (1882)	0,016 bis 0,032	
Rosenheim (1884)	0,025 bis 0,10	
Jendrassik (1894)	0,039	

¹⁾ E. Jendrassik, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 52, 569, 1894.

Der letztgenannte Autor zog von dem von ihm ermittelten Zeitwert die bei direkter elektrischer Reizung des *M. quadriceps* für die Latenzzeit des Muskels und für die Verzögerung durch den Schreibapparat erhaltene Zeit ab und fand dadurch die Reflexzeit bis auf 0,0234 Sek. reduziert. Bringt man davon noch die Zeit der extraspinalen motorischen und sensiblen Leitung mit 0,02 Sek. (s. oben) in Abzug, so würde sich für die Dauer des zentralen Übertragungsvorganges ein Wert von nur 0,0034 Sek. ergeben. Diese Zeit erscheint klein, ist aber doch nicht

Fig. 41.



Graphische Messung der Reflexzeit beim Patellarreflex des Kaninchens. s verzeichnet den Reizmoment.
(Nach einem Versuch von Scheven.)

allzu gering zu achten; denn unter der Annahme der oben vorausgesetzten Leitungsgeschwindigkeit würde ein Zeitraum von 0,0034 Sek. genügen, um die Erregung durch eine Nervenstrecke von mehr als 20 cm sich fortpflanzen zu lassen.

In meinem Laboratorium hat Scheven eine größere Reihe von Messungen am Kaninchen ausgeführt. Er fand die (nicht reduzierte) Reflexzeit des Patellarreflexes um etwa 0,01 Sek. größer als die Latenzzeit des direkt elektrisch gereizten Muskels¹⁾. (Vgl. dazu Fig. 41).

Über die Querleitungszeit bei höheren Tieren liegen nur wenige Angaben vor. François-Franck²⁾ gibt sie für einen spinalen Reflex des Hundes zu 0,022 Sek. an. Er reizte einen Hautherv der vorderen Extremität und registrierte die Reflexzeit für den *M. triceps brachii* derselben und der entgegengesetzten Seite. Die Differenz beider hatte den angeführten auffallend hohen Wert.

Über die Querleitungszeit von Reflexbewegungen, die auch bei einseitiger Reizung gewöhnlich beiderseits ausgeführt werden (bilateral-symmetrische Reflexe), hat zuerst Donders³⁾ messende Versuche angestellt. Er fand, daß beim Menschen bei einseitiger Belichtung der Pupillarreflex an beiden Augen gleichzeitig auftritt. Reizt man bei einem Kaninchen nach Abtrennung des Kopfmarkes den zentralen Stumpf eines *N. ischiadicus*, so pflegt eine reflektorische Zwerchfellkontraktion einzutreten, die beide Hälften des Muskels betrifft. Die von der Luft-röhre aus aufgenommene Atmungskurve läßt keinerlei Anzeichen einer zeitlichen Verschiedenheit der beiden Seiten entdecken. Für den reflektorischen Lidschluß suchte C. Franck⁴⁾ die Frage, ob hier die Querleitung einen merklichen Zeitverlust bedinge, dadurch zu entscheiden, daß er den durch Anblasen einer Hornhaut herbeigeführten Reflex entweder auf derselben oder auf der anderen Seite oder beiderseits (nach dem Verfahren von Exner) registrierte. Er fand wohl Differenzen, aber sie waren nicht einsinnig und zudem nicht größer als die Schwankungen, denen man bei einseitigem Reflex begegnete, so daß durch diese

¹⁾ U. Scheven, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie 61, 764, 1904. — ²⁾ François-Franck, a. a. O. — ³⁾ C. Donders, Nederl. Arch. voor Genees- en Natuurkunde 2, 106, 1865. — ⁴⁾ C. Franck, a. a. O.

Versuche die Frage nicht entschieden werden konnte. Übrigens gelten die oben angeführten Reflexzeitwerte von Exner für die Schließung des Lides der nicht gereizten Seite.

Nicht ohne Interesse sind die Mitteilungen über die Reflexzeit bei reflektorischer Erregung glatter Muskeln. Die wenigen vorliegenden Angaben beziehen sich zumeist auf den Eintritt der Pupillenverengung beim Einfall von Licht in das Auge. Listing¹⁾ schätzte den damit verbundenen Zeitverlust auf 0,4 Sek.; F. Arlt jun.²⁾ (und Donders) bestimmten ihn zu 0,492 Sek. im Mittel; v. Vintschgau³⁾ fand die Zeitdauer vom Beginn des Lichteinfalls in das eine Auge bis zum Beginn der Pupillenverengung des anderen gleich 0,30 bis 0,33 Sek. Ähnliche Ergebnisse scheint Garten⁴⁾ erhalten zu haben, der sich der photographischen Registriermethode bediente; doch macht er keine näheren Angaben. Bei der langen, übrigens auch inkonstanten Latenzzeit glatter Muskeln und dem sicheren Bestehen einer größeren retinalen Verzögerung beim Lichtreiz wird die ansehnliche Höhe dieser Reflexzeiten nicht wundernehmen dürfen.

Die Latenzzeit der vasomotorischen Reflexe dürfte kaum jemals exakt bestimmt sein. Nach plethysmographischen Messungen am Menschen würde sie 3 bis 4 Sek. und mehr betragen⁵⁾.

Die Länge der Zeit, die der innerhalb des Zentralorgans sich vollziehende Übergang der Erregung von der afferenten auf die efferente Bahn in Anspruch nimmt, läßt darauf schließen, daß sich bei diesem Vorgange Widerstände geltend machen, die größer sind, als die, welche dem Erregungsablauf im peripherischen Nerven begegnen. Vermutlich findet die Verzögerung an der Stelle statt, wo die Erregung von den Endverzweigungen sensibler Kollateralen auf die motorischen Zellen durch Vermittelung von deren Dendriten übergeht. Eine solche Verzögerung scheint sich unter ähnlichen Verhältnissen ganz allgemein geltend zu machen. So sehen wir dieselben Vorderhornzellen des Rückenmarks die Leitung auch dann aufhalten, wenn ihnen die Erregung auf corticospinalen Bahnen zufließt⁶⁾, und zwar um Zeitwerte, deren Größe der (reduzierten) Reflexzeit sehr ähnlich ist. Man könnte vermuten, daß die Nervenzelle eine gewisse Latenzzeit besitzt, bedingt durch die Auslösungsvorgänge, die beim Anlangen einer Erregung in ihr ablaufen. Nichts spricht eindringlicher als diese Erscheinung gegen die Behauptung, daß die Fortpflanzung der Erregung im Zentralorgan einfach durch kontinuierliche Fibrillenleitung geschehe.

Ob freilich die aus den Messungen sich ergebende Reflexzeit der einfachen Nervenzellenlatenz entspricht oder einem Multiplum derselben, dürfte so lange zweifelhaft bleiben, als wir nicht wissen, ob bei einem einfachen Reflexvorgang eine oder mehrere Zellstationen passiert werden müssen.

Werden größere Anforderungen an den Reflex gestellt, so wird dadurch die Reflexzeit vergrößert. Dies zeigt das Bestehen der Querleitungszeit, die viel zu groß ist, als daß sie durch die nur unbedeutend größere Weglänge erklärt werden könnte.

¹⁾ Listing, s. v. Vintschgau, a. a. O., S. 365. — ²⁾ F. Arlt jun., Arch. f. Ophthalmol. 15 (1), 294. — ³⁾ M. v. Vintschgau, Pflügers Arch. 26, 324, 1881. — ⁴⁾ S. Garten, ebenda 68, 68, 1897. — ⁵⁾ E. Cavani, Arch. ital. de biol. 39, 129, 1903. — ⁶⁾ M. Joseph, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, S. 480.

Wie wenig überhaupt für die Größe der Reflexlatenz die Länge des innerhalb des Zentralorgans zurückzulegenden Weges maßgebend ist, lehren auch die Versuche Lombards¹⁾, der am Hinterschenkel des Frosches die zeitliche Ausbreitung des Reflexes auf die einzelnen Muskeln untersuchte. Er fand, daß die Reihenfolge der successiven in Aktion tretenden Muskeln selbst bei unmittelbar hintereinander folgenden gleichstarken und dieselbe Hautstelle treffenden Reizen einem anscheinend ganz regellosen Wechsel unterworfen ist. Meist lagen die Momente, in denen der erste und der letzte der beteiligten Muskeln seine Zusammenziehung begann, weit auseinander: das Maximum der Ausbreitungszeit betrug bei taktiler Hautreizung 0,196 Sek., bei thermischer sogar 5,964 Sek. Nur bei Strychninvergiftung verringern sich diese Unterschiede der reflektorischen Latenzen so bedeutend, daß die ganze Ausbreitungszeit nur noch nach Hundertstel Sekunden mißt, alle untersuchten Muskeln also fast gleichzeitig ihre Tätigkeit beginnen.

Die für eine bestimmte Reaktion gemessene Reflexzeit besitzt keinen unveränderlichen Wert, scheint vielmehr unter veränderten Bedingungen von sehr verschiedener Größe sein zu können. Vor allem hängt sie von der Reizstärke ab. Rosenthal fand, daß die Reflexzeit um so kleiner wird, je stärker der Reiz ist, und daß sie bei sehr starken Reizen sogar unmerklich klein werden kann. Auch Wundt sah eine Abnahme der (rohen) Reflexzeit bei zunehmender Reizintensität, glaubte aber, sie auf Rechnung der „direkten“ Latenz setzen zu müssen. Beim Menschen hat Exner einen deutlichen Einfluß der Reizstärke für den Lidreflex nachgewiesen (s. oben); für den Tricepsreflex des Hundes bei Reizung eines Hautnerven fand François-Franck bei zunehmender Reizintensität (Öffnungsinduktionsschlag) die Werte: 0,040, 0,038, 0,026 und 0,022 Sek.

Einen Einfluß auf die Größe der Reflexzeit übt auch die Temperatur. Kälte verzögert nach Wundt den Eintritt der Reflexzuckung beim Frosch erheblich. Dasselbe fanden beim Säugetier Broca und Richet. Bei abnehmender Eigentemperatur des Tieres erhielten sie folgende Werte:

Rectumtemperatur ° C	Reflexzeit Sek.
40	0,042
39	0,045
37	0,048
36	0,049
35	0,050
34	0,060
31,5	0,080
29	0,100

Ich finde die Reflexzeit (*N. ischiadicus* und *M. triceps femoris* derselben Seite) bei dem auf wenige Grade über Null abgekühlten Frosche ungefähr = 0,05 bis 0,06 Sek. Da Abkühlung die Latenzzeit des Muskels vergrößert und die Reizleitung im Nerven erheblich verzögert, so ist sicher diese Zunahme der Reflexzeit teilweise auf die peripherischen Organe zu beziehen. Daß diese aber nur einen kleinen Anteil daran haben, geht mit aller Sicherheit aus den oben erwähnten Versuchen von Wundt hervor.

Ermüdung verlängert Reflexzeit und Querleitungszeit. Über periodische Schwankungen der Reflexzeit siehe oben S. 263.

¹⁾ W. P. Lombard, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 408.

Von toxischen Einflüssen sei der des Strychnins angeführt. Nach Rosenthal soll durch dieses Gift die Reflexzeit, in noch höherem Maße die Querleitungszeit verkleinert werden. Dieser Meinung begegnet man auch öfter in Lehrbüchern, während nach den Untersuchungen von Wundt kleine Strychnindosen gar keinen Einfluß haben, größere eine besonders bei schwächerer Reizung sehr erhebliche Verzögerung des Reflexes herbeiführen.

9. Reflexhemmung und Reflexbahnung.

a) Willkürliche (cerebrale) Hemmung.

Die alltägliche Erfahrung lehrt, daß man imstande ist, Reflexbewegungen willkürlich zu unterdrücken. Damit dies glücke, müssen aber zwei Bedingungen erfüllt sein. Erstens darf der den Reflex anregende Reiz eine gewisse Größe nicht übersteigen; diese ist natürlich von dem Grade der vorhandenen Reflexerregbarkeit abhängig. Der auf leise Berührung des Lides eintretende Lidschluß kann unterdrückt werden, den durch starke elektrische Reizung hervorgerufenen zu hemmen, gelingt dagegen meistens nicht. Den Hustenreiz zu überwinden ist man eine Zeitlang imstande; wächst der Reiz durch längere Dauer (Summation), so durchbricht endlich der Reflex die Hemmung. Dennoch gelingt es in vielen derartigen Fällen, den Reflex wenigstens abzuschwächen; statt des Hustens erscheint dann nur ein Räuspern, statt des Niesens ein explosives, aber mit wenig Geräusch verbundenes Ausatmen. Willensschwache Personen sind außerstande, selbst schwache Reflexe zu überwinden.

Ein zweiter Umstand ist der, daß selbst unter geeigneten Bedingungen keineswegs alle Reflexe durch den Willen unterdrückt werden können. Nur solche reflektorische Bewegungen und überhaupt nur solche Reaktionen können willkürlich gehemmt werden, die auch willkürlich erzeugt werden können. Damit ist die ganze Fülle der an glatten Muskeln hervorzurufenden Reflexbewegungen von der Hemmung durch den Willen ausgeschlossen. Niemand ist imstande, die Pupillenverengung beim Lichteinfall, die Kontraktion der Blutgefäße bei Hautreizen oder die reflektorische Erektion willkürlich zu unterdrücken. Aber auch quergestreifte Muskeln, die der Wille nicht zur Zusammenziehung bringen kann, sind anscheinend durch den Willen an ihrer reflektorischen Tätigkeit nicht zu hindern. Dies dürfte z. B. vom Cremasterreflex und von dem des *M. bulbocavernosus* gelten. Ausgenommen sind ferner alle Reflexabsonderungen: die reflektorische Sekretion der Tränen, des Speichels u. a. m. Auch die Ejakulation des Samens kann nicht inhibiert werden; höchstens kann verhindert werden, daß der sie hervorrufende Reiz die zu ihrer Auslösung nötige Summationsgröße erreicht. Endlich wird der Wille auch bei der reflektorischen Tätigkeit der herzhemmenden Vagusfasern versagen.

Mit demselben Rechte, mit dem man in der Großhirnrinde das Organ sieht, in welchem die willkürlichen Bewegungsimpulse in die motorischen Bahnen geleitet werden, darf man in ihr auch die Quelle der willkürlichen Reflexhemmung sehen. Die experimentellen Erfahrungen an Tieren lehren nun in der Tat, daß das Gehirn im allgemeinen, bei den höheren Tieren die Großhirnrinde im besonderen, die Fähigkeit zur Hemmung spinaler und bulbärer Reflexe besitzt.

Bereits bei den Wirbellosen ist diese Beziehung vorhanden. Das Gehirn der Arthropoden (Oberschlundganglion) ist in erster Linie ein die Reflexe des Bauchmarkes hemmendes Organ. Nach seiner Fortnahme oder nach Durchschneidung der Schlundkommissuren treten die Reflexbewegungen des normalen Tieres (Putzreflex, Umdrehreflex, Abwehr-, Freß-, Schwimmreflex u. a. m.) schon bei schwächerer Reizung ein als sonst. Die Hemmung erstreckt sich auf die gleiche Körperhälfte¹⁾. Auch bei den Kephelopoden werden durch Entfernung des Cerebralganglions die Reflexe gesteigert²⁾.

In betreff der Wirbeltiere sind vor allem die an Fröschen gemachten Beobachtungen anzuführen. Goltz³⁾ wies nach, daß nach der Abtragung der Großhirnappen gewisse Reflexe, die am unversehrten Tier vorhanden sein aber auch fehlen können, mit maschinenmäßiger Regelmäßigkeit eintreten. Dazu gehört das Quaken beim Drücken oder Streichen der Rückenhaut mit einem glatten Körper (Goltzscher Quakversuch); ferner der Umklammerungskampf des brünstigen männlichen Frosches, der nicht nur wie der im Besitz seines Großhirns befindliche das trächtige Weibchen, sondern wahllos jeden ihm an die Brust gelegten Gegenstand umarmt. Dem unversehrten Tiere steht es frei, ob es den Reflex zulassen will oder nicht, dem des Großhirns beraubten ist das Vermögen, ihn zu hemmen, genommen.

Daß auch andere Teile des Froschgehirns die Fähigkeit der Reflexhemmung besitzen, haben die Versuche von Setschenow⁴⁾ gezeigt. Mit Hilfe des Türckschen Verfahrens ermittelte dieser Forscher, daß nach der Abtrennung des Mittelhirns (*Lobi optici*) und des Kopfmarkes die Reflextätigkeit des Rückenmarkes zunimmt. Die Zunahme zeigt sich in einer Verkürzung der zur Auslösung der Hinterbeinreflexe erforderlichen Summationszeit des chemischen Reizes. Durch Reizung der genannten Hirnteile werden die Reflexe verzögert oder ganz gehemmt. Die reflexhemmende Bedeutung dieser Teile ist eine Folge ihrer Beziehungen zu den Sinnesfunktionen.

Setschenow hat geglaubt, aus diesen Beobachtungen auf die Existenz spezifischer, in tonischer Erregung befindlicher Reflexhemmungsmechanismen schließen zu müssen und hat diese seine Anschauung gegenüber den Angriffen zahlreicher Forscher aufrecht zu erhalten gesucht⁵⁾. Indessen kaum mit Erfolg. Sicher ist nur, daß das Gehirn des Frosches, und zwar nicht nur das Großhirn, sondern vor allem auch das Mittelhirn, sowie das Kopfmark die Rückenmarksreflexe zu hemmen vermag, und es scheint, daß es diesen seinen Einfluß dauernd ausübt. Offenbar verdankt es aber diese Fähigkeit dem Umstande, daß es fortwährend Anregungen von seiten der Sinnesnerven empfängt.

¹⁾ A. Bethe, Pflügers Arch. 68, 538, 1897. — ²⁾ J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biol., N. F. 13, 597. — ³⁾ Fr. Goltz, Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869, S. 1, 20, 39. — ⁴⁾ J. Setschenow, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarkes im Gehirn des Frosches. Berlin 1863. — ⁵⁾ Von den zahlreichen Arbeiten, die sich mit diesem Gegenstande beschäftigt haben, seien folgende angeführt: A. Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action reflexe. Turin 1864; F. Matkiewicz, Zeitschr. f. rationelle Medizin (3. Reihe) 21, 230, 1864; A. Danilewsky, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1866, S. 677 u. S. 707; J. Setschenow, Zeitschr. f. rat. Medizin (3. Reihe) 23, 6, 1865; Derselbe u. W. Paschutin, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865; E. Cyon, Beitr. zur Anat. u. Physiol., als Festgabe Karl Ludwig von seinen Schülern. Leipzig 1875, S. 166; J. Setschenow, Pflügers Arch. 10, 163, 1875; W. Schlösser, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 303; P. Albertoni, Arch. ital. de Biol. 9 (1887) u. Zentralbl. f. Physiol. 1888, S. 733.

Wir werden später sehen, daß das nervöse Zentralorgan durch zentripetale Einflüsse in seiner Fähigkeit, Reflexreize zu beantworten, geschädigt oder sogar gänzlich gehindert werden kann. Dem Gehirn strömen solche Reize fortwährend zu. Insbesondere kommen hier die Anregungen seitens des Gesichtssinnes in Betracht. Geblendete oder im Dunklen gehaltene Frösche zeigen gesteigerte Reflexe; auch stellt sich nach Durchschneidung der Sehnerven der Quakreflex mit derselben Regelmäßigkeit ein wie bei großhirnlosen Tieren¹⁾.

Daß gerade das Mittelhirn eine besonders ausgesprochene Fähigkeit zur Reflexhemmung besitzt, folgt aus seinen Beziehungen zu den Sinnesfunktionen im allgemeinen und zum Gesichtssinn im besonderen; sehen wir doch bei allen niederen Vertebraten aus dem Dache der Zweihügel (*Lobi optici*) die Sehnerven hervorgehen. Das Verhältnis der Oblongata zu den sensiblen Bahnen und besonders zum *N. acusticus*²⁾ macht die Beziehungen dieses Abschnittes zur Reflexhemmung verständlich. Nicht spezifische Reflexhemmungszentren sind demnach in diesen Teilen des Froschgehirns gelegen, sondern es folgt ihr tonischer Einfluß auf die reflektorische Tätigkeit des Rückenmarkes lediglich aus den ihnen zuströmenden Sinnesreizen.

Bei der Schildkröte scheinen die *Lobi optici* eine analoge Bedeutung für die Reflexhemmung zu besitzen wie beim Frosch; dies geht aus den Untersuchungen von Fano³⁾ hervor. Nach Entfernung dieses Hirnteiles stellen sich hier unaufhörliche Ortsbewegungen ein, die vom Kopfmark her angeregt und, solange die *Lobi optici* unversehrt sind, durch diese gehemmt werden. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese von Fano als automatisch bezeichneten Bewegungen als reflektorisch auffaßt.

Die reflexhemmende Wirksamkeit des Froschhirns ist, wie ich⁴⁾ gezeigt habe, eine gekreuzte, dergestalt, daß Abtrennung einer Hirnhälfte eine Steigerung, einseitige Reizung eine Hemmung der Reflexe des entgegengesetzten Hinterbeines herbeiführt. Die gekreuzte Reflexsteigerung erscheint nach einseitiger Schnittführung durch die Sehhügelgegend oder hinter den *Lobi optici* oder durch das Kopfmark dicht hinter der Kleinhirnleiste, während die Durchtrennung der einen Kopfmarkhälfte hinter der Spitze des *Calamus scriptorius* die Reflexe des gleichseitigen Hinterbeines steigert.

Mit den Versuchen an Kaltblütern stimmen die an Säugetieren gemachten Beobachtungen überein. Entsprechend dem stärkeren Hervortreten der Hirnrinde wird hier die cerebrale Reflexhemmung zu einer corticalen. Bei Hunden tritt, wie besonders Goltz gezeigt hat, nach ausgedehnten Verstümmelungen des Großhirns eine deutliche Reflexsteigerung und damit eine Fülle von merkwürdigen Reflexerscheinungen zutage, die beim unversehrten Tiere gar nicht oder nur zuweilen nachweisbar sind⁵⁾.

Hierhin gehört der Kratzreflex (Kratzbewegungen mit dem entsprechenden Hinterfuß beim Krauen der seitlichen Bauchhaut), der Leckreflex (rhythmisches

¹⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 435. Vgl. auch Fubini, Moleschotts Unters. zur Naturlehre usw. 11, 586, 1876; O. Spode, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, S. 113; W. v. Boetticher in W. Preyers Sammlung physiologischer Abhandlungen, II. Reihe, 3 (1878); L. Merzbacher, Pflügers Arch. 81, 222, 1900. Ich bemerke dazu, daß ich meine frühere Meinung, der Erfolg der Großhirnentfernung nach Goltz beruhe auf der gleichzeitigen Durchschneidung der Sehnerven, nicht mehr aufrecht erhalte. — ²⁾ L. Eddinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. 6. Aufl. Leipzig 1900. 7. bis 10. Vorlesung. — ³⁾ G. Fano, Pubblicaz. del R. Istituto di studi superiori. Firenze 1884; Arch. ital. de biol. 39, 96, 1903; Fano e Lourie, Riv. speriment. di Freniatr. e Medicina legale ann. XI. 1885. — ⁴⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 96. — ⁵⁾ Fr. Goltz, Pflügers Arch. 13, 427, 1877; 34, 475, 1884; 42, 443, 1888; 51, 576, 1892. Vgl. auch Ch. Richet, ebenda 37, 625, 1885; E. Gergens, ebenda 14, 340, 1877.

Ausstrecken der Zunge beim Kitzeln der Schwanzwurzelgegend), der Schüttelreflex (Schütteln wie nach dem Bade beim Krauen des Nackens); ferner Gähnen beim Streichen über den Unterkieferrand, Grunzen bei sanftem Reiben des Nasenrückens u. a. m.

Offenbar haben solche Tiere die Fähigkeit der willkürlichen Steuerung ihrer spinalen und bulbären Reflexe verloren.

Auch der von Sherrington aufgefundene, auf zentripetale Erregungen zurückzuführende Spasmus der Extensoren ist hier anzuführen, der bei Affen und anderen Säugetieren nach Fortnahme des Großhirns auftritt und zweifellos einer Erhöhung der Reflexerregbarkeit seine Existenz verdankt. Wenn er nicht spontan auftritt, kann man ihn durch leises Streichen der betreffenden Extremität hervorrufen. Nach einseitiger Entfernung des Großhirns wird die operierte Körperseite von der spastischen Steifigkeit befallen¹⁾.

Man hat ferner gefunden, daß bei Hunden durch mechanische und elektrische Erregung der vorderen Hirnlappen die Hautreflexe deprimiert werden können²⁾. In Übereinstimmung damit scheint die Angabe zu stehen, daß bei Hunden und Affen die Fortnahme der Stirnlappen, besonders der gleichseitigen, die Reflexzeit verkürze, ihre Reizung sie verlängere³⁾. Bei cerebralen Hemiplegien findet man auch beim Menschen sehr oft eine deutliche Zunahme in der Reflexerregbarkeit der gelähmten Glieder.

Die hohe Reflexerregbarkeit der Neugeborenen ist vermutlich dadurch bedingt, daß die Fähigkeit des Gehirns zur Reflexhemmung erst langsam im extrauterinen Leben erstarkt (Soltmann).

Mit den erörterten Einflüssen des Gehirns hängt zusammen, daß auch der hohen Durchschneidung des Rückenmarkes eine Reflexsteigerung folgt. Sie ist in allen Wirbeltierklassen zu beobachten, doch kann ihr Auftreten durch verschiedene Momente beeinträchtigt werden.

Vor allem durch den mit jeder Operation am Zentralnervensystem verbundenen Shock, der besonders bei den dem Menschen näher stehenden Säugetieren sehr ausgesprochen ist und nur langsam schwindet, doch selbst bei den Amphibien nicht fehlt. Bei Durchschneidungsversuchen muß sein Abklingen abgewartet werden, um die Reflextätigkeit des Rückenmarkes in ihrer vollen Höhe beobachten zu können. Die dazu nötige Zeit kann von sehr verschiedener Größe sein. Am geringsten ist der Shock bei glatten Durchschneidungen des Markes mit scharfen Instrumenten.

Ein weiteres Hindernis bilden die Zirkulationsstörungen, die teils durch die Durchschneidung wichtiger Rückenmarksgefäße (*Art. spinalis anterior*), teils durch das Sinken des arteriellen Blutdruckes verursacht werden. Ihnen kann man zuweilen durch eine subcutane oder intravenöse Salzwasserinfusion begegnen.

Bei Warmblütern hat man bei Operationen dieser Art durch künstliche Atmung für den Ersatz der etwa aufgehobenen natürlichen Sorge zu tragen, ebenso auch der allzu großen Abkühlung durch geeignete Maßregeln vorzubeugen.⁴⁾

Die Übelstände des mit der Rückenmarksdurchschneidung verbundenen Shocks lassen sich durch unblutige Ausschaltung des Gehirns vermeiden. Man kann zu diesem Zwecke sich der Unterbindung der vier Gehirnarterien (nach Kußmaul und Tenner) bedienen, doch führt diese nur beim Kaninchen sicher zum Ziele; auch hat man sich zu erinnern, daß dabei auch das Cervicalmark der Blutversorgung beraubt wird, die vorderen Extremitäten also aus der Prüfung der Reflextätigkeit ausscheiden. Die der akuten Hirnämie folgenden Krämpfe und ihre Folgen (Lungen-

¹⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London 60 (1896); Journ. of Physiol. 22, 319, 1898; Philos. Transact. Roy. Soc. 190, 178, 1878. — ²⁾ L. N. Simonoff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1866, S. 545. — ³⁾ G. Libertini, Arch. p. l. science mediche. 19, 337, 1895; G. Fano, Atti della R. Accad. dei Lincei anno 292, 4 (ser. 5), 1895 und Arch. ital. de biol. 24 (3), 1895.

ödem) vermeidet man nach meinen Erfahrungen am besten durch mäßige Narkose. Vortreffliche Dienste leistet die Embolisierung der Gehirngefäße durch geschmolzenes Paraffin¹⁾. Man spritzt leicht schmelzendes Paraffin, das auf etwa 48° C erwärmt ist, in das periphere Ende einer Carotis ein und kann dadurch sämtliche Gehirnarterien bis in die Vertebrales hinein verstopfen. Bei Einleitung künstlicher Atmung kann man danach die spinalen Reflexe oft stundenlang beobachten. Diese Methode gibt auch nach unseren Erfahrungen bei Kaninchen, Katzen und Hunden vorzügliche Erfolge. Haut- und Sehnenreflexe sind danach oft enorm gesteigert.

Bei tieferen Rückenmarksdurchschneidungen hat man die Möglichkeit, Tage und Wochen zu warten, bis man zur Prüfung der Reflexe schreitet. Doch setzen dieser späten Untersuchung die sekundäre Degeneration der absteigenden Rückenmarksbahnen und die sich an sie anschließenden, auch auf die gangliösen Elemente der Vorderhörner sich erstreckenden anatomischen Veränderungen eine Grenze. Sehr richtig hebt Sherrington²⁾ hervor, daß man zur Untersuchung der Reflexe in diesen Fällen den Zeitraum herauszufinden hat, der zwischen dem Schwinden der Shockerscheinungen und dem Eintritt der degenerativen Störungen gelegen ist. Bei den dem Menschen nahestehenden Säugern und beim Menschen selbst kann dieser Zeitraum sehr kurz sein.

Handelt es sich nicht um glatte Durchtrennungen des Rückenmarkes, sondern um langsame Durchquetschungen, so ist die Gefahr, die funktionellen Leistungen des Rückenmarkes, besonders auch seine reflektorischen, erheblich und in abnormer Weise beschränkt zu finden, sehr groß. Dies ist für die Beurteilung des Verhaltens des menschlichen Rückenmarkes nach totalen „Querschnittsläsionen“ von großer Wichtigkeit. Bei ungenügender Berücksichtigung dieses Umstandes könnte man dazu gelangen, dem vom Gehirn völlig abgetrennten Rückenmark des Menschen die Fähigkeit, Reflexe zu vermitteln, ganz abzusprechen. Es ist richtig, daß in einer ganzen Reihe von Fällen bei völliger Isolation des Rückenmarkes die Reflexe überhaupt oder wenigstens die Sehnenreflexe fehlten; andererseits sind aber Fälle bekannt, wo sie vorhanden waren, und solche, in denen sie — ganz dem entsprechend, was nach dem Tierversuch erwartet werden mußte — deutlich gesteigert waren. Nur die letzteren lassen das Verhalten des isolierten Spinalmarkes rein erkennen; allen Fällen, in denen die Reflexe fehlen oder abgeschwächt sind, kommt keine physiologische und wahrscheinlich auch eine nur sehr unsichere klinisch-diagnostische Bedeutung zu³⁾.

b) Zentripetale Reflexhemmung.

Durch Reizung zentripetaler Nerven lassen sich die Reflexbewegungen unterdrücken oder wenigstens abschwächen.

Diese Tatsache ist schon lange bekannt. So erwähnt bereits Marshall Hall⁴⁾, daß das Niesen oft durch starkes Reiben der Nase aufgehalten werden

¹⁾ M. Marekwald, Zeitschr. f. Biol. 26, 260, 1890; L. Asher und F. Lüscher, ebenda, N. F., 20, 499, 1899. — ²⁾ Ch. S. Sherrington, Phil. Transact. Roy. Soc. London 190, 128 ff., 1898 und Schäfers Text-book of Physiol. 2, 848, 1900. —

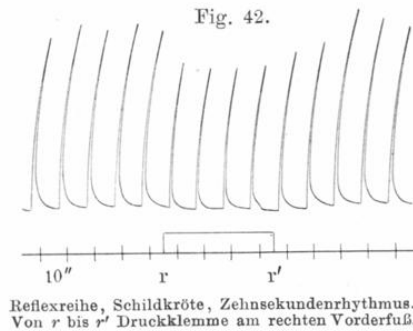
³⁾ Von der umfangreichen Literatur dieses Gegenstandes seien folgende Schriften angeführt: Ch. Bastian, Brit. med. Journ. 1, 480, 1890. (Ref. im Neurol. Zentralbl. 10, 151, 1891); L. Bruns, Neurol. Zentralbl. 12, 28, 1893 und Arch. f. Psychiatrie 25 (1893); M. Nonne, Arch. f. Psychiatrie 33 (1900); F. Brasch, Fortschritte der Medizin 18, 121, 1900; W. Kausch, Mitt. a. d. Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie 7 (1901; Ref. im Neurol. Zentralbl. 21, 165, 1902); F. Jolly, Neurol. Zentralbl. 21, 334, 1902. Vom Standpunkte der Chirurgie ist die Frage ausführlich behandelt bei Th. Kocher in den Mitteilungen a. d. Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie 1 (4), 1896; ber. S. 514 ff. und S. 553; und bei W. Wagner u. P. Stolper, Die Verletzungen der Wirbelsäule und des Rückenmarkes (Deutsche Chirurgie, Lieferung 40). Stuttgart 1898, S. 73 ff. — ⁴⁾ M. Hall, Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems. Deutsch von Fr. J. Behrend, Leipzig 1842, S. 410.

kann. v. Graefe beobachtete, daß der tonische Reflexkrampf der Augenlider durch Druck auf die Austrittsstellen der Trigeminusäste gehemmt werden kann; die Augenlider springen dabei wie durch Federdruck auf¹⁾.

Bei Tierversuchen kann man sich von der zentripetalen Hemmung der Reflexbewegungen leicht überzeugen.

Vor allem bei Kaltblütern²⁾. Der Quakreflex des Frosches wird durch heftige Reizung von Empfindungsnerven (Druck auf eine Pfote) unterdrückt (Goltz). Reizt man den linken Ischiadicus elektrisch, so kann man währenddem vom rechten Bein aus durch mechanische Reize keine Reflexbewegungen auslösen.

Das Vorhandensein des Gehirns ist für den Erfolg dieser Art von Reflexhemmung nicht erforderlich, auch am isolierten Rückenmark lassen sich die Reflexe durch Reizung sensibler Nerven hemmen³⁾. Reizt man die Zehenhaut einer Schildkröte, der man das Rückenmark in der



Höhe des dritten bis vierten Halswirbels durchschnitten hat, in gleichen Zeitabständen (alle 10'') durch eine kleine Anzahl von Induktionsschlägen von stets gleicher Stärke, so zeichnet das betreffende Hinterbein eine Reihe von regelmäßigen, in ihrer Höhe nur unbedeutend schwankenden Reflexbewegungen auf. Quetscht man nun die Zehen des anderen Hinterbeins oder eines Vorderbeins oder den Schwanz oder eine andere Hautstelle durch Anlegen einer kleinen Arterienklemme, so vermindert sich während der Quetschungsdauer, mindestens aber

in der ersten Zeit derselben die Höhe der Reflexbewegungen sehr merklich. Fig. 42 (nach eigenem Versuch) gibt ein Bild dieses Verhaltens.

Schon schwache Reize genügen oft zur Herbeiführung einer deutlichen Reflexhemmung. Berührt bei Benutzung des Türckischen Verfahrens der Reflexprüfung das nicht reagierende Bein des Frosches die Wand des die Säure enthaltenden Gefäßes, so findet man die Zeit bis zum Herausheben der gereizten Pfote stets merklich verlängert⁴⁾. Die rhythmischen Schlingelreflexe geköpfter Schlangen werden durch die leiseste Berührung einer beliebigen Hautstelle gehemmt⁵⁾.

Ebenso lassen sich die Reflexe der Säugetiere beeinflussen. Die lebhaften Reflexäußerungen des Hundes, dessen Rückenmark an der unteren Grenze des Brustmarkes durchschnitten worden ist, werden durch gleichzeitige Hautreize sämtlich gehemmt⁶⁾: Die reflektorischen Pendelbewegungen der senkrecht herabhängenden Hinterbeine hören auf, wenn man den Schwanz kneift; ebenso schwindet die durch Reiben der Vorhaut hervorgerufene Erektion, wenn die Pfote oder der Schwanz gedrückt wird; der durch Einführen des Fingers in den Mastdarm zu rhythmischen Zusammenziehungen gebrachte Afterschließmuskel stellt diese ein, wenn man die Haut reizt.

¹⁾ Angeführt von A. Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. u. Therapie 3, 135, 12. Aufl., 1899. — ²⁾ A. Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe, Turin 1864. Fr. Goltz, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1865, Nr. 45; Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869, Abschn. 1 u. 3. A. Freusberg, Pflügers Arch. 10, 174, 1875. O. Langendorff, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1880, Nr. 28; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 141. J. Setschenow, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches, Graz 1868. — ³⁾ H. Nothnagel, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1869, Nr. 14; Virchows Arch. f. pathol. Anatomie 49, 273 ff. Lewisson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1869, S. 225. — ⁴⁾ O. Langendorff, ebenda 1877, S. 99. — ⁵⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. 27, 191, 1882. — ⁶⁾ A. Freusberg, Pflügers Arch. 9, 358, 1874 und 10, 174, 1875.

Auch die Sehnenreflexe lassen sich durch Reizung sensibler Nerven hemmen. Beim Kaninchen, dessen Rückenmark durchschnitten ist, bleibt der Achillessehnenreflex mehrere Sekunden bis zwei Minuten lang aus, wenn man den *N. peroneus* oder den *N. cutaneus cruris posterior* durchschneidet¹⁾. Reizung des zentralen Stumpfes der den Flexoren des Unterschenkels zugehörigen Nerven unterdrückt den Patellarreflex bei der Katze²⁾. Beim Menschen kann derselbe Reflex durch Reizung der Conjunctiva, der Nasenschleimhaut und durch Hautreize gehemmt werden³⁾.

Tonische Reflexe werden ebenfalls durch Reizung von Empfindungsnerven aufgehoben. An abgekühlten Fröschen gerät das Hinterbein nach Reizungen für lange Zeit in Beugestellung; übt man nun einen leichten Druck auf die Zehen des anderen Fußes, so fällt das angezogene Bein sofort wie gelähmt herab⁴⁾. In gewissen Stadien der Morphinarkose lassen sich bei Hunden reflektorisch leicht tonische Muskelzusammenziehungen erzeugen. Leichte Berührung der Haut genügt, um sie sofort verschwinden zu machen⁵⁾. Der von Filehne entdeckte reflektorische Ohröffeltonus des Kaninchens hört sofort auf und das aufgerichtete Ohr sinkt zurück, wenn man dessen Spitze oder einen Punkt der Außenfläche leicht berührt oder durch einen Luftstrom anbläst⁶⁾. Auch die tagelang andauernde reflektorische Extensorensteifigkeit des Großhirns beraubter Säugetiere läßt sich durch Hautreize, durch Reizung sensibler Nerven und Nervenwurzeln beseitigen⁷⁾. Hierher gehört auch die oben erwähnte Angabe von Graefe. Ähnliche Beobachtungen kann man übrigens auch an glatten Muskeln machen. Hat man einem Kaninchen oder einer Katze den Halssympathicus durchschnitten oder das obere Halsganglion entfernt, so bewirkt Reizung des proximalen Ischiadicusendes nach wie vor Pupillenerweiterung, die jetzt nur durch Hemmung des (reflektorischen) Tonus des *Sphincter iridis* zustande kommt⁸⁾.

Der Wille vermag, wie oben bemerkt wurde, nur solche reflektorische Bewegungen zu hemmen, die auch willkürlich erzeugt werden können. Durch Reizung zentripetaler Nerven dagegen werden, wie aus dem Angeführten folgt, auch die Reflexe solcher Muskeln unterdrückt, die dem Willen entzogen sind. Ebenso hemmt Hautreizung auch den Erfolg der reflektorischen Vagusreizung beim Goltzschen Klopversuch: Das Klopfen der Baueingeweide führt hier nicht zum Herzstillstand⁹⁾. Es wird hier sozusagen eine reflektorische Hemmung gehemmt. Endlich ist auch die Unterdrückung sekretorischer Reflexe durch Reizung sensibler Nerven beschrieben worden. Die Absonderung des Pankreassaftes wird durch Reizung des proximalen Vagusstumpfes und anderer sensibler Nerven aufgehoben¹⁰⁾. Ebenso wird die durch zentrale Lingualreizung herbeigeführte Speichelsekretion durch Reizung des *N. ischiadicus* unterdrückt¹¹⁾.

Wenn Reflexbewegungen durch Reizung von Empfindungsnerven gehemmt werden, so bedeutet dies aller Wahrscheinlichkeit nach, daß die den Ursprungsort der Bewegungsnerven bildenden Nervenzellen der Vorderhörner

¹⁾ M. Sternberg, Die Sehnenreflexe, Leipzig und Wien 1897, S. 90. —

²⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London **52**, 1892. — ³⁾ H. P. Bowditch and J. W. Warren, Journ. of Physiol. **11**, 25, 1890. — ⁴⁾ W. Biedermann, Pflügers Arch. **80**, 423, 1900. — ⁵⁾ N. Bubnoff u. R. Heidenhain, ebenda **26**, 178 ff., 1881. — ⁶⁾ Nach eigener Beobachtung. — ⁷⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London **60**, 414; Journ. of Physiol. **22**, 319; Philosoph. Transact. Roy. Soc. London **190 B**, 179, 1898. — ⁸⁾ A. Steil, Pflügers Arch. **58**, 161, 1894. Dasselbst die frühere Literatur. O. Langendorff, Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde, 38. Jahrg., 1900. — ⁹⁾ Fr. Goltz, Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869, S. 41. — ¹⁰⁾ N. Bernstein, Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1869, S. 106. M. Afanassiew und J. Pawlow, Pflügers Arch. **16**, 182, 1878. — ¹¹⁾ J. Pawlow, ebenda **26**, 272, 1878.

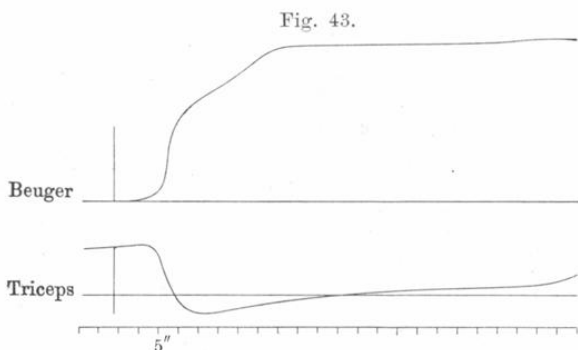
in einen lähmungsartigen Zustand versetzt werden. Da dieselben Nervenzellen auch die Aufgabe haben, die vom Gehirn ausgehenden Bewegungsimpulse den Muskeln zu übermitteln, so ist anzunehmen, daß durch ähnliche Einflüsse auch die Willkürbewegungen gelähmt werden können. Man nennt diesen Zustand (nicht ganz zutreffend) Reflexlähmung.

Bei Tieren (Kaninchen, Hunden) sind solche Erscheinungen nach experimenteller Quetschung von Eingeweiden (Nieren, Uterus, Blase, Darm) von Lewisson¹⁾ beobachtet worden, nachdem schon lange Zeit vorher (Stanley, Graves, Henoch, Romberg) gewisse Rückenmarkslähmungen beim Menschen, die man im Gefolge von Blasen-, Nierenerkrankungen u. ä. hatte auftreten sehen, als reflektorisch gedeutet worden waren (*Paraplegia urinaria*, *P. uro-genitalis*). Das Vorkommen solcher Lähmungen beim Menschen steht fest; ob sie aber immer funktioneller Natur sind und nicht vielmehr auf aufsteigende Neuritiden usw. bezogen werden müssen, ist fraglich. Jedenfalls kann aber die Möglichkeit echter Reflexlähmungen nicht bestritten werden. Für ihre physiologische Verwertung würde es nichts ausmachen, wenn man sie, wozu einige Kliniker geneigt sind²⁾, samt und sonders in das Gebiet der hysterischen Lähmungen verweisen müßte.

c) Antagonistische Innervation.

Ruft man willkürlich oder durch Reizung der Hirnrinde oder auch reflektorisch die Tätigkeit einer Muskelgruppe hervor, so tritt in vielen Fällen neben ihr ein Nachlassen des Tonus der entsprechenden Antagonistengruppe ein³⁾. Man kann aber auch sagen: Bewirkt man willkürlich oder durch Reizung eines sensiblen Nerven die Erschlaffung eines reflektorisch kontrahierten Muskels, so entsteht häufig zugleich eine Zusammenziehung der Antagonisten.

Reizt man z. B. bei der Katze einen Zweig des für die Unterschenkelbeuger bestimmten Nerven, so entsteht gleichzeitig eine reflektorische Kontraktion der von



Reflektorische Kontraktion der Beugemuskeln des Vorderarmes bei gleichzeitiger Hemmung des Triceps-Tonus (Macacus).
Nach Sherrington.

den übrigen Zweigen versorgten Flexoren und eine Erschlaffung der Streckmuskeln nebst Unfähigkeit derselben, den Kniesehnenreflex zu erzeugen⁴⁾. Einen ähnlichen Versuch (an der vorderen Extremität eines Affen) zeigt Fig. 43.

Die tonische Reflexbeugung eines Hinterbeines beim abgekühlten Frosch schwindet, wenn man die Zehen des anderen Beines drückt; zugleich tritt oft eine aktive Zusammenziehung von dessen Streckmuskeln ein⁵⁾. Die durch

Reizung der Haut herbeigeführte Pupillenerweiterung beruht teils auf einer Hemmung des reflektorischen Sphinctertonus, teils auf einer aktiven Zusammenziehung des Dilators.

¹⁾ Lewisson, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1869, S. 255. — ²⁾ A. Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. u. Therapie 3, 69, 12. Aufl. 1899. — ³⁾ Vgl. H. E. Hering, Die intrazentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skelettmuskulatur. Ergebn. d. Physiol., 1. Jahrg., 2. Abt., 1902, S. 518 ff. — ⁴⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London 52 (1893); 59 (1896). — ⁵⁾ W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 426, 1900; daselbst sind auch frühere Angaben anderer Forscher angeführt.

Auch bei der willkürlichen Hemmung der Reflexe kann, wie die Selbstbeobachtung lehrt, eine Innervation antagonistischer Muskeln mitspielen. Um den Lidreflex zu unterdrücken, öffnet man die Augen möglichst weit; um nicht niesen zu müssen, verharrt man in der Inspirationsstellung und preßt Lippen und Zähne zusammen; durch Expirationsanstrengung sucht man den Inspiratorenkrampf zu unterdrücken, der beim Einsteigen in ein kaltes Bad entsteht u. a. m.¹⁾

So sehr auch die antagonistische Innervation geeignet ist, im Sinne der beabsichtigten Reflexhemmung zu wirken, so geht es doch nicht an, die Hemmung von Reflexen lediglich oder für die Mehrzahl der Fälle auf die Antagonistenwirkung zurückzuführen und die Existenz einer echten Reflexhemmung zu leugnen²⁾. Gegen eine solche Auffassung sprechen zahlreiche experimentelle Erfahrungen.

Einmal kann man durch zentripetale Reize die Reflexe auch solcher Muskeln hemmen, die, wie der *Sphincter ani*, gar keine Antagonisten besitzen³⁾ oder deren Antagonisten man entnervt hat (Entnervung des *Dilatator iridis* durch Fortnahme des oberen Halsganglions und Fortbestehen der Pupillenerweiterung auf Hautreize; Hemmung des Patellarreflexes nach Durchschneidung des den antagonistischen Flexoren zugehörigen Nerven⁴⁾). Ferner hat Goltz bewiesen, daß bei der Hemmung des Klopfreflexes nicht etwa Beschleunigungsnerven des Herzens in Tätigkeit kommen⁵⁾. Außerdem ist anzuführen, daß die zur Reflexhemmung ausreichenden Hautreize oft viel zu schwach sind, um eine reflektorische Muskeltätigkeit auszulösen; daß bei der Hemmung komplizierter Reflexe eine Menge von Muskeln in geordnete und quantitativ gut abgestufte Tätigkeit versetzt werden müßte, um den Reflex genau, und ohne daß ein Überschuß bleibt, zu kompensieren; daß man endlich zuweilen infolge stärkerer Hautreize bei völliger Reflexlosigkeit eine Erschlaffung der ganzen Körpermuskulatur beobachtet hat.

Mit den Reflexhemmungen auf zentripetalem Wege ist nahe verwandt die Hemmung, die auch automatische Bewegungen durch Reizung afferenter Nerven erfahren können. Daß auch hier sich eine antagonistische Innervation bemerklich machen kann, lehren die Erfahrungen am Atmungszentrum bei Vagusreizung. Schwache Tetanisierung des *N. laryngeus superior* nämlich führt einfache Inspirationshemmung, stärkere dazu eine aktive Zusammenziehung der Expiratoren herbei⁶⁾. Chemische Reizung der nasalen Ausbreitung des *N. trigeminus* bewirkt allerdings von vornherein neben der Hemmung der Inspiration einen Expirationskrampf; doch tritt die Hemmung auch nach experimenteller Ausschaltung der in Betracht kommenden Antagonisten ein, so daß also auch hier die Existenz einer genuinen Hemmung gesichert ist⁷⁾.

d) Bahnung der Reflexe (Reflexförderung).

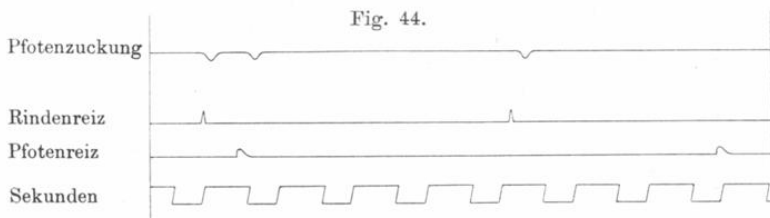
Ebenso wie die Reflexe durch corticale, subcortical und spinale Einflüsse gehemmt werden können, so vermögen auch Einwirkungen dieser Art die Reflexe zu verstärken und nicht ausreichende Reflexreize wirksam zu machen. Exner, der diese schon von Wundt⁸⁾ und Freusberg⁹⁾ unter-

¹⁾ W. Schlösser, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 303. — ²⁾ H. Munk, Verhandl. Physiol. Ges. Berlin 1881/82; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881. — ³⁾ J. R. Ewald, Pflügers Arch. 94, 46, 1903 (Anmerk.); Fr. Goltz, ebenda 8, 480, 1874. Siehe auch R. Heidenhain, ebenda 26, 552 ff., 1881. — ⁴⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. London 1892, und Zentralbl. f. Physiol. 12, 483, 1898 (4. Intern. Physiologenkongreß Cambridge). — ⁵⁾ Fr. Goltz, Funktionen der Nervenzentren, S. 12 ff. — ⁶⁾ J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus, Berlin 1862, S. 219 ff. — ⁷⁾ C. Wegele, Verhandl. Physik.-med. Ges. Würzburg, NF., 17, Nr. 1, 1882. — ⁸⁾ W. Wundt, Unters. z. Mechanik d. Nerven u. Nervenzentren. Stuttgart 1878, 2. Abtlg., S. 84 ff. — ⁹⁾ A. Freusberg, Pflügers Arch. 10, 174, 1874.

suchten Erscheinungen näher studierte, hat für sie den Namen Bahnung eingeführt ¹⁾.

Bis zu einem gewissen Grade decken sich die unter diesen Begriff fallenden Vorgänge mit dem bereits oben behandelten der Summation der Reize, doch ist der Begriff der Reflexförderung der weiter gehende, die Summation nur ein spezieller Fall.

Zunächst zeigt es sich, daß subminimale Reflexreize bei Säugetieren durch gleichzeitige oder kurz vorhergehende Reizung der Hirnrinde wirksam werden können. Die beistehende Aufzeichnung gibt dafür ein gutes Beispiel.



Reflexbahnung durch Reizung der Hirnrinde. Nach Exner.

Der schreibende Muskel ist der *Abductor pollicis* des Kaninchens. Der erste Hautreiz ist wirksam, nachdem ihm eine Gehirnreizung kurz vorhergegangen ist; der zweite ist ohne Wirkung, da seit dem letzten Rindenreiz schon mehrere Sekunden verflossen sind.

Die Hirnreizung kann für sich ebenfalls unwirksam sein und doch die Fähigkeit haben, den Reflex zu fördern. Daß auch das Umgekehrte stattfinden, daß eine unter der Schwelle liegende Rindenreizung durch vorhergehende sehr leichte Hautreize wirksam gemacht werden kann, haben Heidenhain und Bubnoff ²⁾ gezeigt.

Wenn der Hautreiz für sich bereits eine schwache Wirkung hat, wird diese erheblich verstärkt, wenn man die Hirnrinde mit subminimalen Wechselströmen tetanisiert.

Natürlich erstreckt sich die fördernde Wirkung der Rindenreizung nur auf eine gewisse Zeit; nach 0,6 Sek. ist sie noch deutlich, nach etwa einer Sekunde eben verschwunden ³⁾.

Ob der Wille ebenso wie er reflexhemmend eingreift, die Reflextätigkeit auch zu fördern vermag, ist noch nicht ganz klargestellt. Die Erwartung eines Reflexreizes scheint das Reflexzentrum gewissermaßen laden zu können, so daß der erfolgende Reiz einen schnelleren und kräftigeren Erfolg hat. Doch erweist sich andere Male auch wieder die auf den Reiz oder ihren Erfolg gerichtete Aufmerksamkeit als störend; so kann der Patellarreflex dadurch vereitelt werden, während er bei Ablenkung der Aufmerksamkeit leicht erzielt wird ⁴⁾.

¹⁾ Sigm. Exner, ebenda 28, 487, 1882; Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen, Leipzig u. Wien 1894, S. 76. Trotzdem der Ausdruck Bahnung sich sprachlich empfiehlt, ist er doch nicht ganz unbedenklich, da er bestimmte, vielleicht nicht zutreffende Vorstellungen über die zentrale Mechanik erweckt, die diesen Vorgängen zugrunde liegt. Das Wort Reflexverstärkung trifft auch nicht das Richtige, da nicht vorhandene Reflexe nicht verstärkt werden können. Vielleicht wäre es am besten, den ganz voraussetzungslosen Ausdruck Reflexförderung zu verwenden. — ²⁾ N. Bubnoff u. R. Heidenhain, Pflügers Arch. 26, 174 ff., 1881. — ³⁾ S. Exner, Entwurf usw. S. 77. — ⁴⁾ Darauf beruht meiner Meinung nach der Erfolg des sog. Jendrassik'schen Kunstgriffs (Neurol. Zentralbl. 1885,

Eine Reflexförderung entsteht auch infolge peripherischer Einwirkungen. Daß gewisse Sinnesreize in dieser Beziehung sehr wirksam sind, geht aus zahlreichen Beobachtungen¹⁾ hervor. Akustische und optische Reize, Anblasen der Conjunctiva, leichte taktile Reizung verschiedener Hautstellen, ein kaltes Bad u. a. m. steigern oft die Reflexe und lassen sie zum Vorschein kommen, wo sie fehlen. Dies gilt für Tiere, wie für Menschen. Bei diesen kann man z. B. das erfolglose Beklopfen der Patellarsehne durch Reiben oder Kneten der Haut wirksam machen. Aber auch starke Hautreize, Tetanisieren des *N. ischiadicus* und anderer Nerven wirken oft bahnend.

Im allgemeinen können dieselben zentripetalen Einflüsse, die reflexhemmend wirken, auch reflexfördernd sein. Es läßt sich zurzeit noch nicht sagen, unter welchen Bedingungen die eine oder die andere Wirkung hervortritt. Die Reizstärke scheint von geringer Bedeutung zu sein; denn starke sowohl als schwache Reize können hemmen und fördern. Auch der Angriffsort ist nicht maßgebend; denn beiderlei Wirkungen erzielt man von den verschiedensten Körperstellen aus, gleichgültig, ob sie dem reflexfähigen Gliede selbst angehören oder von ihm mehr oder weniger weit entfernt sind. Sicher ist aber der Zustand bedeutsam, in dem sich zur Zeit des einfallenden Zusatzreizes das Reflexorgan befindet. Der in starker Reflexaktion befindliche — etwa dauernd erregte — Zentralapparat wird leichter gehemmt, die Wirksamkeit des untätigen oder in schwacher Tätigkeit begriffenen leichter gefördert²⁾. So wirkt auch, wenn es erlaubt ist, statt eines Reflexzentrums ein automatisches anzuführen, schwache Momentreizung des proximalen Vagustumpfes inspiratorisch, wenn sie in die Expiration fällt, expiratorisch (d. h. inspirationshemmend), wenn sie im Inspirationsmoment eintritt³⁾.

e) Erklärung der Reflexhemmung und -bahnung.

Das Phänomen der Reflexhemmung hat die verschiedensten Erklärungen erfahren⁴⁾. Teilweise sind diese bereits im vorhergehenden erwähnt worden.

S. 412), der darin besteht, daß man das Individuum, dessen Kniesehnenreflex untersucht werden soll, eine willkürliche Kontraktion der Armmuskeln ausführen läßt.

¹⁾ S. Exner, Pflügers Arch. 28, 498, 1882. S. Weir Mitchell and Lewis, Med. News 1886. H. P. Bowditch and J. W. Warren, Journ. of Physiol. 11, 25, 1890. J. Schreiber, Deutsch. Arch. f. klin. Med. 35, 254, 1884. — ²⁾ Siehe dazu R. Heidenhain, Pflügers Arch. 26, 546, 1881. — ³⁾ N. Wedensky, ebenda 27, 1, 1882. Die Angaben dieses Forschers scheinen mir durch die widersprechenden Befunde von Lewandowsky (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1896, S. 205) nicht widerlegt zu sein. — ⁴⁾ J. Setschenow, Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen usw. Berlin 1863. H. Nothnagel, Virchows Arch. f. pathol. Anat. 49, 267, 1870. M. Schiff, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen 1, 200, Jahr 1858/1859. A. Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe. Turin 1864. Fr. Goltz, Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches 3, 44, Berlin 1869. A. Freusberg, Pflügers Arch. 10, 174, 1875. E. Cyon, Bull. Acad. St. Pétersbourg 16, 97, 1871. W. Wundt, Unters. z. Mechanik d. Nerven u. Nervenzentren 2, 99, Stuttgart 1871. H. Munk, Verh. Physiol. Ges. Berlin 1881/1882, Nr. 1. W. Schlösser, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 303. Brown-Séquard, Recherches expérimentales et cliniques sur l'inhibition et la dynamogénie. Paris 1882. S. J. Meltzer, Inhibition. Reprint. from the New York Medical Journal 1899. Eine neuere, sehr eingehende Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten bei H. E. Hering, Ergebn. d. Physiol. (2) 1, 503 ff., 1902, wo zugleich das Problem auf alle intrazentralen Hemmungsvorgänge ausgedehnt wird.

Setschenow nahm für den Frosch die Existenz spezifischer Reflexhemmungsmechanismen im Gehirn an; Nothnagel glaubte solche auch in das Rückenmark verlegen zu müssen. Der reflexsteigernde Erfolg der Gehirnentfernung schien durch den Tonus der cerebralen Hemmungsmechanismen erklärt, die hemmende Wirkung von Empfindungsreizen stellte sich als reflektorischer Einfluß auf die von jenen Zentren ausgehenden intrazentralen Hemmungsbahnen dar.

Schiff und sein Schüler Herzen gestanden nur dem Großhirn einen spezifischen Einfluß auf die spinalen Reflexe zu. Im übrigen waren sie der Ansicht, daß jede starke Reizung irgend eines beliebigen zentralen oder peripherischen Abschnittes des Nervensystems die Reflextätigkeit der übrigen Teile deprimiere, weil der durch die übermäßige Reizung in Anspruch genommene Apparat auf schwächere Reize nicht mehr zu reagieren vermöge. Umgekehrt verursacht nach ihnen die Entfernung eines beliebigen, genügend großen Abschnittes des Nervensystems eine Reflexsteigerung, weil die Erregung sich nunmehr auf den zurückgelassenen Rest des Nervensystems beschränkt und daher ihre Wirkung kräftiger zum Ausdruck kommt.

Nach Goltz büßt jedes Zentrum, das einen bestimmten Reflexakt vermittelt, an Erregbarkeit für diesen ein, wenn es gleichzeitig von irgend welchen anderen Nervenbahnen aus, die an jenem Reflex nicht beteiligt sind, in Erregung versetzt wird. Diese Anschauung führt Freusberg weiter aus, indem er zugleich auch die Erscheinungen der zentripetalen Reflexförderung berücksichtigt. Seiner Meinung nach verstärken sich solche auf ein bestimmtes Zentrum wirkende Reize gegenseitig, wenn sie, jeder für sich, dessen Tätigkeit erzeugen; der eine unterdrückt dagegen die Wirkung des anderen, wenn er für sich allein andere Zentren in Erregung versetzt.

Cyon suchte die Erscheinungen der Hemmung auf Interferenz verschiedener Reize zurückzuführen; zu ähnlichen Anschauungen gelangte auch Wundt.

H. Munk und sein Schüler Schlösser verteidigten die Ansicht, daß die Reflexhemmung auf einer Innervation antagonistischer Muskeln beruhe.

Andere haben auch wohl, anknüpfend an die sogenannte „Widerstandshypothese“, die von Rosenthal zur Erklärung der respiratorischen Hemmungswirkung des *N. laryngeus superior* aufgestellt worden war¹⁾, die Reflexhemmung dadurch zu deuten gesucht, daß die vom Gehirn oder von afferenten Nerven hervorbrachte Wirkung auf der Erzeugung oder Vermehrung eines Widerstandes beruhe, der dem zentralen Ablauf des Reflexvorganges sich entgegensstelle.

Jede Erklärung des Reflexhemmungsvorganges wird davon ausgehen müssen, daß die Hemmung im Reflexzentrum selbst stattfindet, daß, nach dem Ausdruck von Biedermann²⁾, die Erregung am Orte ihres Entstehens ausgelöscht wird. Zwar haben einige Forscher die Ansicht verfochten, daß das periphere Erfolgsorgan der Sitz der Hemmung sei, daß es durch den wirkenden nervösen Einfluß zeitweise paralysiert und dadurch zur Reaktion auf die zentrale Erregung unfähig gemacht werde³⁾. Durch Verworn⁴⁾ und durch H. E. Hering ist indessen gezeigt worden, daß die dieser Auffassung zugrunde liegenden Versuche fehlerhaft und nicht beweiskräftig sind.

Nach meiner Meinung könnte man die in Betracht kommenden Erfahrungen, zugleich die Bahnungserscheinungen berücksichtigend, etwa so ausdrücken, daß man sagt: Ein Reflexzentrum, das außer dem Reflexreiz gleichzeitig oder kurz vor diesem einen anderen Impuls empfängt, wird dadurch je nach den Umständen in seiner reflektorischen Wirkung gefördert oder gehemmt.

¹⁾ J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *Nervus vagus*, Berlin 1862, S. 238 ff. — ²⁾ W. Biedermann, Pflügers Arch. 80, 437, 1900. — ³⁾ Vgl. H. E. Hering, a. a. O., S. 522 bis 524. — ⁴⁾ M. Verworn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, Suppl.-Bd., S. 105.

Freilich liegt eine Unklarheit in dem Ausdruck „je nach den Umständen“, aber darüber kommen wir bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nicht hinweg. Auch liegt natürlich in dieser Formulierung noch keine Erklärung der Hemmungs- und Bahnungserscheinungen, sondern sie gibt den Tatsachen nur einen allgemeinen Ausdruck. Die Erklärung muß ausgehen von der Solidarität des gesamten Zentralapparates, d. h. von der Voraussetzung, daß alle Teile der grauen Substanz irgendwie miteinander funktionell zusammenhängen, so daß jeder Abschnitt derselben von jeder an irgend einer Stelle zentripetal einbrechenden Erregung in Mitleidenschaft gezogen werden kann. Wir legen ihr ferner zugrunde die (noch später zu diskutierende) Hypothese, daß ein Reflexzentrum seine anatomische Grundlage in einem Komplex von Ganglienzellen hat, die, näher oder entfernter voneinander gelegen, der grauen Substanz der Vorderhörner angehören.

Dies vorausgesetzt wird man die Erklärung anknüpfen dürfen an die allgemeinen Vorstellungen, die man sich zurzeit vom Geschehen in der lebenden Substanz überhaupt macht. Einer verbreiteten Anschauungsweise folgend, können wir annehmen, daß in jeder Nervenzelle ständig nebeneinander zweierlei Stoffwechselvorgänge ablaufen: ein zerlegender und ein aufbauender, Dissimilation und Assimilation. Der funktionelle Ausdruck der ersteren ist die Tätigkeit, der der letzteren die Ruhe. Einflüsse, die Dissimilation hervorrufen oder steigern, wirken deshalb erregend, solche, die Assimilation erzeugen, hemmend.

Trifft nun ein zur Auslösung eines Reflexes geeigneter Reiz eine sensible Faser, so kann man sich vorstellen, daß diese in den motorischen Zellen zunächst eines beschränkten Rückenmarkgebietes einen Dissimilationsvorgang anregt, der seinen Ausdruck in der Innervation eine Anzahl von Muskelfasern oder Muskeln findet: es entsteht eine Reflexbewegung. Trifft etwas früher ein anderer Reiz eine andere Faser, so ist ein Doppeltes möglich. Entweder wirkt sie ebenfalls dissimilatorisch; dann kann er, wenn er auch für sich nicht zur Herbeiführung eines Reflexes ausreicht, doch die Zellen des Reflexzentrums in einen Zustand versetzen, der sie dem primären Reflexreiz zugänglicher macht, er wird sie erregbarer machen, sie gewissermaßen laden. Erfolgt dann der auslösende Reiz, so trifft dieser die Zellen in einem labileren Zustande: der Reflex ist erleichtert und verstärkt. In diesem Falle wirkt der accessorische Reiz reflexfördernd oder bahnend.

In anderen Fällen regt er indessen die Assimilationsvorgänge an. Kommt hier der Reflexreiz später, so vermag die durch ihn herbeigeführte Dissimilation die vorher gesetzte Assimilation nicht zu überwinden: der Erfolg bleibt aus. Oder sie überwindet diese zwar, aber wird doch durch sie in ihrer Wirkung derartig beschränkt, daß die Entladung schwächer ausfällt. Ist der Reflexvorgang bereits im Gange, wenn der Assimilationsreiz einbricht (tonische oder periodische Reflexe), so wird er ebenfalls beseitigt oder geschwächt. In diesen Fällen hat der accessorische Reiz hemmend gewirkt.

Dieselbe Beobachtungsweise hat auch Gültigkeit für die Summation. Sie beruht auf einer Reflexbahnung, setzt aber voraus, daß die aufeinanderfolgenden Reize an einer und derselben afferenten Faser angreifen. Daß dabei zuweilen erst nach zahlreichen und in nicht zu großen Zeitabständen wieder-

holten Reizen die Entladung eintritt, bereitet dem Verständnis keine besonderen Schwierigkeiten.

Manche afferente Reize vermögen, während sie den untersuchten Reflex hemmen, zugleich selbst einen anderen Reflex zu erzeugen, indem sie in ihrem speziellen Wirkungsbereich einen Dissimilationsvorgang auslösen und zugleich in einem Nachbargebiete assimilatorisch wirken. Dieser Fall tritt bei der oben besprochenen antagonistischen Innervation ein, wo ein Empfindungsreiz den Tonus einer Muskelgruppe aufhebt, während er zugleich deren Antagonisten zur Kontraktion bringt. Vielleicht handelt es sich hier um eine Art von Kontrastwirkung im Sinne der von E. Hering vertretenen Anschauungen über die analogen Vorgänge in der Netzhaut.

Anstatt durch afferente Bahnen können Assimilations- und Dissimilationsreize den Elementen eines Reflexzentrums auch durch intrazentrale, vom Gehirn ausgehende Bahnen zufließen. Assimilationsreize dieser Art können fortwährend dämpfend auf die Dissimilation einwirken; dann macht sich ein tonischer Zustand cerebraler Reflexschwächung geltend. Werden diese Impulse verstärkt, so werden selbst starke Reflexreize nicht imstande sein, einen Bewegungseffekt zu erzeugen: die Reflexhemmung ist absolut. Entfernung des Herdes, von dem eine solche cerebrale Hemmung ausgeht, läßt die Reflextätigkeit zur freiesten Entfaltung kommen. Da andererseits cerebrale Impulse auch reflexfördernd wirken können, wird anzunehmen sein, daß jene intrazentralen Bahnen, die vielleicht mit den corticofugalen Bewegungsbahnen identisch sind, auch dissimilatorische Anregungen zu vermitteln vermögen.

10. Die anatomische Grundlage der Reflexerscheinungen.

Wenn man sich die Frage vorlegt, welche anatomische Anordnung innerhalb des Rückenmarkes am meisten geeignet wäre, die Erscheinungen der Reflextätigkeit im allgemeinen, die der Lokalisation und der Ausbreitung der Reflexe im besonderen verständlich erscheinen zu lassen, so gelangt man zu dem Schlusse, daß in erster Linie die Anordnung natürlich geeignet sein müßte, den im peripheren Verlauf der Nerven nicht stattfindenden Übergang der auf afferenten Bahnen eintretenden Erregungen auf efferente Bahnen zu ermöglichen, und daß sie zweitens so beschaffen sein müßte, daß sie die Ausbreitung der Erregung nach den verschiedensten Richtungen nicht beengt. Für den Physiologen wird diejenige Vorstellung vom feineren Aufbau des Zentralapparates die befriedigendste sein, die in bezug auf präformierte Reflexbahnen das wenigste voraussetzt und den funktionellen Beziehungen den denkbar weitesten Spielraum gibt.

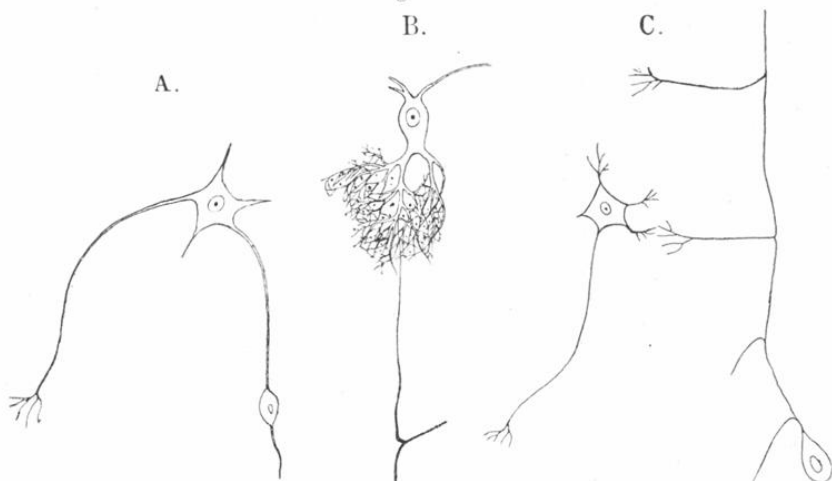
Je nach dem Stande der feineren Anatomie der Zentralorgane ist das Bild, das man sich von der zentralen Reflexübertragung gemacht hat, ein anderes gewesen. Ich stelle hier drei Reflexschemata zusammen (Fig. 45), die drei verschiedene Stufen der Erkenntnis des Rückenmarkaufbaues widerspiegeln ¹⁾.

¹⁾ Ich übergehe hier die Anschauungen von Marshall Hall, Grainger u. a., nach denen ein eigenes excitomotorisches Nervensystem bestehen sollte, dargestellt durch zentripetale Fasern, die mit den hinteren Wurzeln ins Rückenmark eintreten und hier direkt in zentrifugale (reflektomotorische) Fasern übergehen; ebenso die von Volkmann und Ludwig vertretene Auffassung, der zufolge das

Das erste davon (A) ist im wesentlichen R. Wagner entlehnt, der, nachdem er nachgewiesen hatte (1846), daß die Ganglienzellen der Cerebrospinalganglien (bei Fischen, besonders bei Torpedo) mit zwei Fortsätzen ausgestattet sind, deren einer nach dem Zentralorgan, deren anderer nach der Peripherie hinzieht, diesen Befund verallgemeinern zu dürfen glaubte und daraufhin die Reflexe zu deuten unternahm¹⁾. In seinem Schema mündet die aus einer Zelle des Spinalganglions hervortretende sensible Faser in eine Ganglienzelle des Rückenmarkes ein, aus der andererseits wieder eine motorische Faser entspringt. Damit ist der Übergang der zentripetalen Erregung auf die zentrifugale Bahn gegeben.

Das zweite Schema (B) entspricht den Vorstellungen von Gerlach und ist im wesentlichen nach einer von ihm gegebenen Abbildung gezeichnet²⁾. Bekanntlich war dieser Forscher zu dem Ergebnis gelangt, daß die graue

Fig. 45.



Anatomische Deutung der Reflexe. A. Schema von R. Wagner. B. Im Anschluß an Gerlach. C. Schema der Neuronenlehre.

Substanz des Rückenmarkes hauptsächlich aus einem feinen Netzwerk besteht, dem sog. Gerlachschen Fasernetz, an dessen Bildung einerseits die eintretenden und in feinste Fäserchen sich auflösenden hinteren Wurzelfasern, andererseits die Verzweigungen der Protoplasmafortsätze der motorischen Ganglienzellen sich beteiligen sollten. In der Physiologie haben die auf dieser Struktur sich gründenden Vorstellungen von der Vermittelung und Ausbreitung der Reflexe lange Zeit die größte Anerkennung genossen. Durch die Neuronenlehre wurden sie verdrängt.

Gesetz der isolierten Leitung im Zentralorgan keine Geltung haben und die Erregung daher durch „Querleitung“ von sensiblen auf motorische Fasern leicht übertragen werden sollte. Vgl. A. W. Volkmann, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 2, 545 u. 528, 1844. C. Ludwig, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 1, 143, Heidelberg 1852.

¹⁾ R. Wagner, Handwörterbuch d. Physiol. 3 (1), 360 ff., Braunschweig 1846. — ²⁾ J. Gerlach, Strickers Handb. d. Lehre von den Geweben 2, 679, 1872, Fig. 223. (Diese Figur ist nicht schematisch, sondern gibt den mikroskopischen Befund an einem Karminpräparat vom Ochsenrückenmark wieder.)

Diese deutet den Reflex nach dem in Fig. 45, C gegebenen Schema, dem zufolge die in die sensible Faser eingetretene Erregung durch deren Kollateralen mit ihren Endverzweigungen einer Anzahl motorischer Nervenzellen mitgeteilt wird.

Lassen wir die Wagnersche Ansicht, die seit den Untersuchungen von Deiters der anatomischen Berechtigung entbehrt, beiseite, so ist die an die Befunde Gerlachs anknüpfende Anschauung¹⁾ auch heute noch sehr beachtenswert.

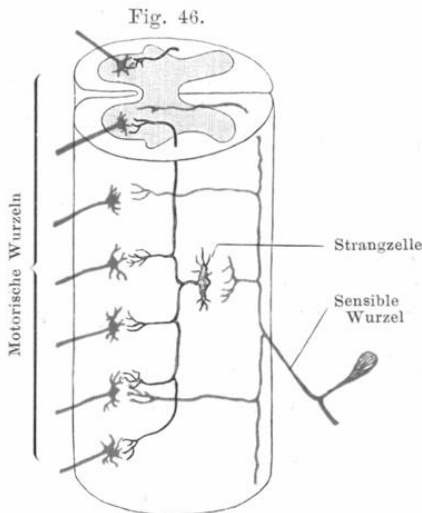
Nach ihr ist jede eintretende sensible Faser durch das Netzwerk der grauen Substanz zu allen motorischen Zellen in Beziehung gesetzt. Die Erregung kann daher von jedem sensiblen Element auf alle Motoren übertragen werden. Daß dies im allgemeinen nicht der Fall ist, schrieb man einem durch das Fasernetz gegebenen Widerstande zu, der schwächere afferente Reize nur bis in die nächstgelegenen motorischen Nervenzellen gelangen ließ (lokale Reflexe), stärkeren aber auch sich weiter zu verbreiten gestattete. Häufiger Gebrauch sollte den Widerstand in bestimmten Richtungen verringern („Einschleifen der Bahnen“). Durch Gifte (Strychnin) sollte er ganz beseitigt und damit eine Ausbreitung der Erregung auf alle Motoren bewirkt werden. Auch die Erscheinungen der Reflexhemmung und -bahnung, die Existenz einer größeren Reflexlatenzzeit schienen begreiflich.

Ich muß bekennen, daß mir das Gerlachsche Schema und seine Ausdeutung auch heute noch ungemein zusagt, trägt es doch am meisten den

oben ausgesprochenen Forderungen Rechnung, beengt es doch am allerwenigsten die ungeheuer mannigfaltigen und variablen funktionellen Beziehungen, die zwischen sensiblen und motorischen Elementen bestehen müssen und die man nur mit großem Zwang auf gegebene anatomische Verbindungen zurückführen könnte.

Ich glaube, daß in dieser Hinsicht die ältere Vorstellung auch den gegenwärtig beliebten Schemata der Neuronentheorie, die besonders in den klaren, ihnen von Kölliker, Waldeyer, Lenhossék gegebenen Formen so leicht Eingang bei den Physiologen gefunden haben, überlegen ist.

Fig. 46 gibt (nach Henle-Merkel) ein Bild von dieser zurzeit herrschenden Auffassung.



Schema der Reflexbogen im Rückenmark
(nach Henle-Merkel).

Die in das Rückenmark eingetretene sensible Faser teilt sich danach in einen aufsteigenden (längeren) und einen absteigenden (kürzeren) Ast. Beide entsenden rechtwinklig abgehende Reflexkollateralen, die bald in End-

¹⁾ Vgl. die älteren Lehrbücher der Physiologie, z. B. L. Hermann, 8. Aufl., Berlin 1886, S. 395; L. Landois, 7. Aufl., Wien und Leipzig 1891, S. 776.

verzweigungen sich aufsplitternd mit diesen an die den motorischen Fasern zum Ursprung dienenden Vorderhornzellen herantreten. Teils tun sie dies direkt, teils durch Vermittelung von Schaltzellen (auch als Strangzellen oder Assoziationszellen bezeichnet), die, indem sie ihrerseits je einen mit Kollateralen versehenen Neuriten ausgeben, die Wirkungssphäre der sensiblen Faser beträchtlich vergrößern. (Solche Schaltzellen bildete übrigens auch schon R. Wagner ab und erläuterte damit das Zustandekommen der reflektorischen „Mitbewegung“, d. h. der gleichzeitigen Beteiligung verschiedener Muskelgebiete beim Reflex.)

So bestechend diese schematische Darstellung auch sein mag, so erhält doch bei näherer Betrachtung, daß sie nur die allereinfachsten Beziehungen klar macht. Sie würde z. B. imstande sein, lokal beschränkte Reflexe, wie das Kniephänomen, zu erklären. Durch die Einfügung der Schaltzellen würde auch die Beteiligung entfernterer motorischer Apparate verständlich. Wenn man aber bedenkt, daß eine und dieselbe reflektorische Antwort von den verschiedensten sensiblen Territorien der Haut angeregt werden kann, daß demnach Tausende von Reflexkollateralen zu einen und denselben Vorderhornzellen müßten in Beziehung treten können, so wird klar, daß dieser Anforderung ein so beengendes Schema, wie das vorliegende, nicht genügen kann. Ebenso setzt auch der beispielsweise bei der Strychninvergiftung zutreffende Fall, daß alle Bewegungsnerven des Körpers von einer einzigen Hautstelle aus in Tätigkeit gesetzt werden können, Verbindungsmöglichkeiten voraus, denen ein so einfaches Schema nicht gerecht wird.

In dieser Beziehung scheint auf den ersten Blick die neuerdings der Neuronenlehre gegenübergestellte Fibrillentheorie von Bethe, Nissl u. a. zu befriedigenderen Vorstellungen zu führen. Indessen sind die anatomischen Voraussetzungen dieser Lehre keineswegs so sicher, daß sie bereits für unsere Vorstellungen von der strukturellen Grundlage der Reflexe maßgebend sein könnten. Doch scheint mir beachtenswert, daß in den Anschauungen Bethes wieder eine merkliche Hinneigung zu den älteren Theorien sich geltend macht. An die Stelle des Gerlachschen Fasernetzes ist hier das Golginetz getreten, in das sowohl Elemente der an die Nervenzellen herantretenden Fremdfasern, als auch intracelluläre Fibrillen eintreten sollen, die sich andererseits wieder in dem die Zelle verlassenden Achsenzylinderfortsatz sammeln ¹⁾.

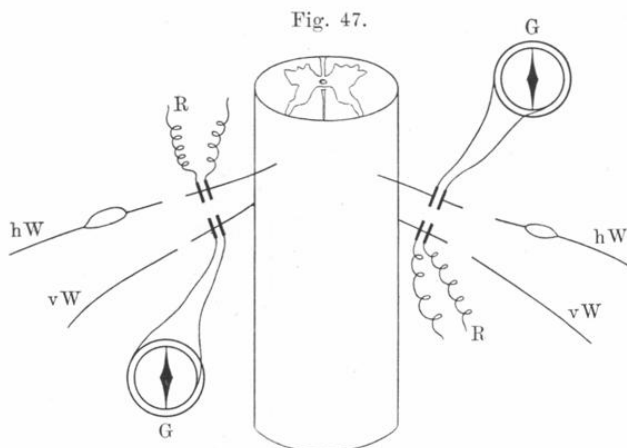
Wie alles zentrale Geschehen soll sich nach Bethe auch die Reflexübertragung im Fibrillengitter der grauen Substanz abspielen. Den Ganglienzellen ist dabei keine aktive Rolle zugewiesen; nur dadurch, daß sie den Neurofibrillen Durchgang gewähren, sind sie von Bedeutung. Der zentrale Anteil des Reflexvorganges soll lediglich ein Leitungsprozeß sein, der nur leitende Elemente, also Fibrillen in Anspruch nimmt.

Schon oben mußte gegenüber dieser Auffassung darauf hingewiesen werden, daß es nicht angeht, den Übergang der Erregung von zentripetalen auf zentrifugale Fasern als einfache Nervenleitung aufzufassen, daß vielmehr hierbei Auslösungsprozesse sich geltend machen, die auf eine Beteiligung zelliger, mit Kraftvorräten ausgestatteter Elemente hinweisen. Auch entsteht

¹⁾ A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. Vgl. besonders Fig. 43 (S. 100), welche die Reizleitung im Zentralnervensystem der Wirbeltiere schematisch darstellt.

für diejenigen, welche im Reflexvorgang nur eine einfache Fibrillenleitung sehen wollen, eine große Schwierigkeit daraus, daß den Nervenfasern, also auch den Neurofibrillen, nach alseitigem Zugeständnis ein doppelsinniges Leitungsvermögen zukommt, während für die Reflexbahn sich zeigen läßt, daß die Erregung zwar in der Richtung vom afferenten zum efferenten Nerven, nicht aber in der entgegengesetzten verlaufen kann.

Diese Nichtumkehrbarkeit (Irreziprozität) des Reflexvorganges folgt bereits aus Versuchen von Joh. Müller¹⁾. Durchschnitt er bei einem Frosch die zu dem einen Hinterbein gehörigen hinteren Rückenmarkswurzeln und den *N. ischiadicus* derselben Seite und reizte er, nachdem durch Opiumvergiftung die Reflexerregbarkeit des Tieres erheblich gesteigert worden war, den zentralen Stumpf des durch seine Vorderwurzeln noch mit dem Rückenmark zusammenhängenden Hüftnerven, so traten keine Reflexzuckungen auf, obwohl schon die leiseste Berührung anderer Körperstellen solche erzeugte. Ähnliches haben auch Volkmann²⁾, Hermann u. a. beobachtet. Hermann³⁾ und Bernstein⁴⁾ haben außerdem gezeigt, daß es niemals gelingt, auch nicht am hochempfindlichen strychninisierten⁵⁾ Frosche, durch



Versuch über rechtläufige und rückläufige Reflexleitung.

Reizung der zentralen Enden motorischer Fasern in den nahe davon entspringenden sensiblen eine (reflektorische) negative Stromschwankung hervorzurufen, während doch die Reizung einer sensiblen Rückenmarkswurzel in den benachbarten motorischen eine sehr merkliche reflektorische Schwankung erzeugt⁵⁾.

Beistehende Fig. 47 gibt eine schematische Darstellung der auf diese Weise angestellten Versuche. Links ist die wirksame, rechts die unwirksame Anordnung gezeichnet. *vW* sind vordere, *hW* hintere Wurzeln, *G* bezeichnet ein Galvanometer, *R* die Reizvorrichtung.

Diese Irreziprozität wäre bei nur fibrillärer Fortpflanzung des Reizes unverständlich, da kein Grund vorliegt, den zentralen Fibrillen, die doch nur die direkten Fortsetzungen der peripheren sein sollen, im Gegensatz zu diesen ein nur einsinniges Leitungsvermögen zuzuschreiben. Wäre dagegen ein Zellkörper in die Reflexbahn eingeschaltet, so wäre ein solches Verhalten ganz wohl denkbar. Man könnte an ventilartige Einrichtungen denken (Bernstein), die dem Erregungs-

¹⁾ Joh. Müller, Handb. d. Physiol. d. Menschen. 4. Aufl. 1844, S. 625. —

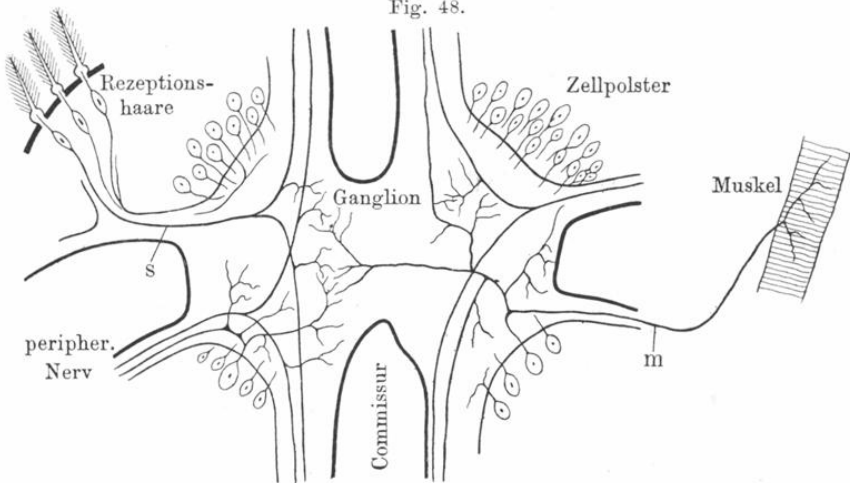
²⁾ A. W. Volkmann, Müllers Archiv usw. 1838, S. 23. — ³⁾ L. Hermann, Lehrb. d. Physiol., 11. Aufl., Berlin 1896, S. 421; Pflügers Arch. 80, 41, 1900. —

⁴⁾ J. Bernstein, Pflügers Arch. 73, 374, 1898. — ⁵⁾ Siehe auch F. Gotch und V. Horsley, Philos. Transact. Roy. Soc. 1891 B, p. 267.

vorgang den Durchtritt durch die Nervenzelle nur in einer Richtung erlauben. Man könnte ferner mit Engelmann die Einsinnigkeit der Leitung durch die verschiedene Anspruchsfähigkeit und den verschiedenen Erregungsverlauf in den hintereinander geschalteten Gebilden erklären¹⁾. Man könnte sich aber auch vorstellen, daß es sich bei der Übertragung des Reizes durch die Nervenzelle gar nicht um eine gewöhnliche nervöse Leitung handelt, sondern daß der anlangende Reiz in ihr einen Erregungsvorgang spezifischer Art auslöst, den die Zelle zwar dem aus ihr entspringenden Neuriten mitteilen kann, dessen Wurzeln mit ihrem Protoplasma in engster Berührung stehen, den sie aber nicht auf die mit ihr in ganz anderer anatomischer Verbindung, vielleicht sogar nur in Kontakt stehenden Endbäumchen der sensiblen Kollateralen zu übertragen vermag.

Gegenüber den aus der Anerkennung der Ganglienzellenhypothese sich ergebenden Vorstellungen vom Zustandekommen der Reflexe, hat Bethe die Bedeutungslosigkeit der Nervenzellen für den Reflexvorgang durch ein interessantes Experiment direkt zu beweisen versucht²⁾.

Fig. 48.



Zu Bethes Reflexversuch am Taschenkreb (nach Bethe).

Sein am Taschenkreb ausgeführter Versuch beweist allerdings, daß bei gewissen wirbellosen Tieren Reflexe oder reflexähnliche Vorgänge ohne jede Beteiligung von Ganglienzellen möglich sind. So wertvoll und wichtig aber dieser Nachweis auch ist, so muß doch vor seiner Überschätzung gewarnt und eine Übertragung auf die Verhältnisse höherer Tiere als unzulässig bezeichnet werden.

Die Ganglien des zu diesem Experiment gewählten Krusters (Taschenkreb, *Carcinus maenas*) sind so gebaut, daß die afferenten (rezeptorischen, sensiblen) Nervenfasern, deren Ganglienzellen dicht unter der Haut, in der nächsten Nähe

¹⁾ Th. W. Engelmann, Pflügers Arch. 61, 281, 1895 und 62, 400, 1896. —

²⁾ A. Bethe, Arch. f. mikroskop. Anatomie 50, 460, 589, 1897; 51, 382, 1898; Biolog. Zentralbl. 18, 843, 1898; Allgemeine Anatomie u. Physiologie d. Nervensystems. Leipzig 1903, S. 328. Ein von Loeb (Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie usw., Leipzig 1899, S. 22 ff.) an Ciona angestellter Versuch kann als Beweis gegen die Beteiligung von Ganglienzellen an den Reflexen nicht gelten. Erstens widersprechen dem die zu ganz anderen Resultaten gelangenden Versuche von R. Magnus (Mittteil. Zoolog. Stat. Neapel 15, 4. Heft, 1902), und zweitens ist der seines Ganglions beraubte Körper jener Ascidie sicher noch im Besitze zahlreicher anderer Nervenzellen.

der „Rezeptionshaare“ liegen (Fig. 18), in das Ganglion eintreten, sich hier verästeln und an der Bildung des zentralen Faserfilzes (Neuropil) beteiligen. Die motorischen Nervenzellen sind in der Form von Polstern in der Peripherie des Ganglions angeordnet. Ihr Neurit teilt sich (ähnlich wie bei den Ganglienzellen der Spinalganglien vieler Wirbeltiere) T-förmig; der eine Ast geht zur Peripherie und tritt in Verbindung mit Muskelfasern, der andere begibt sich in das Innere des Ganglions und nimmt, indem er sich aufteilt, ebenfalls Anteil an der Bildung des Neuropils.

In den Antennennerven verlaufen afferente (rezeptorische) und efferente (motorische) Fasern gemeinsam. Das zentrale Gebiet der zweiten Antenne nimmt den untersten Teil des Gehirnganglions ein. Umschnitt nun Bethe diesen Teil des Ganglions so, daß die zentralen Verzweigungen der motorischen und der rezeptorischen Fasern einerseits vom übrigen Zentralnervensystem, andererseits von den motorischen Zellpolstern völlig isoliert wurden, so ging zwar zunächst der Tonus und die Reflexerregbarkeit des Fühlers verloren, stellte sich aber am Tage nach der Operation wieder her; nach Ablauf dieser Frist wurde die Antenne beim Berühren flektiert und dann wieder vorgestreckt. Schwache, an sich unwirksame Reize wurden durch Wiederholung wirksam. Die Reflexerregbarkeit war anfangs erhöht, später nahm sie ab; am vierten Tage war sie erloschen.

Bethe folgert aus diesem Experiment, daß beim Taschenkreb zu den wesentlichsten Erscheinungen des Reflexes Ganglienzellen nicht erforderlich sind, daß sogar eine Summation der Reize und die Aufrechterhaltung des Tonus ohne sie möglich ist.

Den Einwand, daß die beteiligten dendritischen Fortsätze der motorischen Zellen noch als Teile ihres Protoplasmas anzusehen seien, die Ganglienzellen also nicht vollständig gefehlt hätten, hält er mit Recht für gegenstandslos, da man bei den zentralen Leistungen der Ganglienzellen immer nur an den kernführenden Teil des Neurons gedacht hat. Es muß also zugegeben werden, daß jene Folgerung berechtigt ist und daß sogar höchstwahrscheinlich auch unter normalen Verhältnissen ein die Fühlhaare treffender Reiz mit Umgehung der motorischen Nervenzellen die efferenten Bahnen erreicht; denn die an der Teilungsstelle eines motorischen Zellfortsatzes anlangende Erregung wird vermutlich den nächsten ihr gebotenen Weg einschlagen und direkt in den Muskelast der Faser übergehen, anstatt den Umweg durch die Zelle zu machen¹⁾.

Ganz anders als bei diesem Krebs liegen aber die Verhältnisse bei den Wirbeltieren. Hier ist eine Umgehung der motorischen Nervenzelle gar nicht denkbar. Sie ist in den Weg der reflektorischen Erregung eingeschaltet, und zweifelhaft könnte nur sein, welchen Anteil das interfibrilläre Protoplasma der Zelle an dem Vorgange nimmt. Wir glauben uns für eine wesentliche, den Charakter des Reflexes bestimmende Beteiligung aussprechen zu müssen und meinen, daß diese Auffassung durch den Betheschen Versuch nicht erschüttert wird. Manche Reflexe der Wirbellosen stehen vielleicht auf einer tieferen Stufe, die sie von den einfachen Leitungsvorgängen nur wenig entfernt.

Im ganzen kann man sagen, daß weit mehr Argumente sich zugunsten einer wesentlichen Mitbeteiligung von Nervenzellen am Reflexvorgang anführen lassen, als gegen eine solche. Auf die Bedeutung der Summation der Reflexreize und des Bestehens einer merklichen Reflexzeit für diese Frage ist schon oben (S. 243 u. 267) hingewiesen worden. Ebenso ist bereits ausgeführt worden, daß auch die Deutungen der Reflexhemmungs- und

¹⁾ Die anatomischen Verhältnisse liegen hier ähnlich wie bei den Zellen der Spinalganglien, bei denen durch mich (mit Diederichs), später durch Steinach gezeigt worden ist, daß die von der Peripherie anlangenden Reize die Zellen nicht zu passieren brauchen. Doch hat es sich bei diesen Versuchen nicht um zentrale Vorgänge, sondern um einfache Leitungsprozesse gehandelt. O. Langendorff, Sitzungsber. Naturforsch. Gesellsch. zu Rostock 1898, Nr. 5; C. Steinach, Pflügers Arch. 78, 291, 1899.

-bahnungsvorgänge am leichtesten an die Ganglienzellenhypothese anknüpft. An dieser wird man festhalten müssen, auch wenn die Neuronenlehre in ihrer gegenwärtigen Gestalt noch nicht völlig genügen kann.

II. Zentrale Irradiation der Erregung.

1. Mitempfindung.

In einer gewissen Verwandtschaft zu den Reflexbewegungen steht die Mitempfindung (Joh. Müller¹). Sie beruht darauf, daß sich Empfindungen über die gereizte Stelle hinaus in ihre Nachbarschaft oder nach entfernter gelegenen Stellen hin ausbreiten können.

Der durch einen kariösen Zahn erzeugte Schmerz kann auf die Nachbarzähne²), ja auf die ganze Gesichtshälfte übergreifen. Der Schmerz eines krankhaft affizierten Fingers wird nicht selten auch in den anderen Fingern, in der ganzen Hand, sogar im ganzen Arm empfunden. Hierher gehört auch die Kitzelempfindung im Kehlkopf bei Reizung der tieferen Teile des äußeren Gehörganges, die rieselnde Empfindung in der Haut beim Hören gewisser hoher Töne (Schieferstift auf einer Tafel, Kratzen einer Glasplatte), Kitzel in der Nasenschleimhaut beim Sehen in helles Licht u. a. m. Manche Personen haben beim Schlucken von Eis eine schmerzhaft empfundene Empfindung auf der Scheitelhöhe, die nach Hinterhaupt und Stirn ausstrahlt³), andere ein flüchtiges Kältegefühl in der Bauchhaut bei Eingießung geringer Wassermengen in das Rectum.

Offenbar handelt es sich in allen diesen Fällen um eine zentrale Irradiation der Erregung innerhalb der grauen Substanz. Vermutlich kann eine solche bereits im Rückenmark bei den Gehirnnerven in den primären Zentren stattfinden. Bei entfernteren Mitempfindungen (Quincke) springt die Erregung vielleicht erst in zentraleren Abschnitten des Empfindungsapparates über, wofern nicht, wie in dem Falle von Kehlkopfkitzel bei Gehörgangreizung, das primäre und das sekundäre Empfindungsgebiet von einem und demselben Nerven (hier dem Vagus) versorgt werden. Man hat auch an Isolationsstörungen innerhalb der erregten Nervenstämmen oder der Spinalganglien gedacht; doch sind solche viel unwahrscheinlicher und würden für einzelne der beobachteten Erscheinungen gar nicht in Betracht kommen können.

Den weiteren Vorgang hat man sich so zu denken, daß neben der primären Erregung auch die ausgestrahlte von den empfindenden Zentralteilen nach dem Gesetz der Exzentrizität an die entsprechenden Partien der Körperperipherie verlegt wird. Irreführend ist daher die von einigen gewählte Bezeichnung Reflexempfindung; denn abgesehen davon, daß dieser Name in früherer Zeit für eine andere, übrigens durchaus unwahrscheinliche Beziehung gebraucht worden ist⁴), würde sie in den vorliegenden Fällen nur dann berechtigt sein, wenn die in das Rückenmark eingetretene Erregung einer sensiblen Faser durch

¹) Joh. Müller, Handbuch d. Physiol. d. Menschen 1, 603, 4. Aufl., 1844. —

²) Nach S. Exner (Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen 1894 (1), S. 68) ziehen Schmerzen in einem Zahn des Oberkiefers auch den entsprechenden Gegenzahn des Unterkiefers in Mitleidenschaft — eine Beobachtung, die ich bestätigen kann. — ³) H. Quincke, Zeitschr. f. klin. Med. 17, 429, 1890. — ⁴) G. Valentin, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 2 (2), Braunschweig 1848, S. 492.

Vermittelung der grauen Substanz zentrifugal in eine in der Nachbarschaft oder höher oben entspringende überginge¹⁾. Daß eine solche Überleitung stattfinden kann, müßte erst durch Versuche bewiesen werden; die vorliegenden dürften für einen solchen Beweis nicht ausreichen.

Allerdings haben Gotch und Horsley²⁾ angegeben, daß bei Reizung des zentralen Stumpfes des durchschnittenen *N. ischiadicus* eine negative Schwankung des Nervenstromes in einer hinteren Rückenmarkswurzel eintreten kann und daß eine ebensolche Wirkung auch dann an einer Hinterwurzel sich beobachten läßt, wenn man nach vorheriger Durchtrennung aller zugehörigen Vorderwurzeln den proximalen Ischiadicusstumpf tetanisiert. Allein Hermann³⁾ ist bei Versuchen ähnlicher Art zu ganz negativen Ergebnissen gelangt. Nach Steinach sind Reflexe von hinteren Wurzeln auf hintere Wurzeln möglich, doch nur unter Beteiligung in ihnen verlaufender efferenter Fasern⁴⁾.

Die Annahme, daß die zur Mitempfindung führende Irradiation der Erregung bereits im Rückenmark und nicht erst in der Großhirnrinde stattfindet, wird durch gewisse klinische Beobachtungen sehr wahrscheinlich gemacht.

Schon lange ist bekannt⁵⁾, daß bei Erkrankungen innerer Organe schmerzhaft Empfindungen in bestimmten anderen Körperteilen auftreten, so bei Herzleiden (*Angina pectoris*) Schmerzen im linken, seltener im rechten Arm, bei Leberabsceß Schulterschmerz u. a. m. Bemerkenswert ist, daß dabei der Schmerz an der erkrankten Stelle sehr gering sein oder ganz fehlen kann, so daß sich die sekundäre Empfindung allein oder fast allein geltend macht. Quincke hat die Erscheinung als paradoxe Empfindung bezeichnet. Es handelt sich offenbar in den meisten Fällen um eine Irradiation von sensiblen Elementen des sympathischen Gebietes auf cerebrospinale Empfindungsnerven, wobei wegen der nur stumpfen Empfindlichkeit der inneren Organe der primäre Schmerz fehlen kann. Head⁶⁾ hat nun unter Berücksichtigung eines großen Krankenmaterials zu zeigen gesucht, daß bei dieser paradoxen Lokalisierung des Schmerzes („referred pain“) eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit besteht. Die für die einzelnen Erkrankungen von ihm näher begrenzten schmerzhaften (oder auch nur hyperästhetischen) Zonen der Haut entsprechen nämlich bestimmten Rückenmarkssegmenten; diese Segmente sind jedesmal diejenigen, aus welchen die dem erkrankten Eingeweide angehörenden Empfindungsnerven hervorgehen⁷⁾. Hier liegt das Bestehen einer spinalen Irradiation auf der Hand; denn es ist in hohem Maße unwahrscheinlich, daß die segmental benachbarten sensiblen Fasern, die so verschiedene Organe versorgen, auch cortical benachbart sein oder doch in der Rinde in näherer Beziehung zueinander stehen sollten. Die corticale Irradiation ist hier aber auch darum abzulehnen, weil in den meisten Fällen die Erregung der visceralen Fasern vielleicht gar nicht bis zur Hirnrinde vordringt.

Um eine Empfindungsirradiation handelt es sich auch in denjenigen pathologischen Fällen, in denen die Reizung einer Hautstelle nicht empfunden wird,

¹⁾ Natürlich müßte auch von dieser, selbst wenn sie die Erregung bis zu ihrer peripherischen Ausbreitung fortpflanzen würde, jene von dort erst zum Zentrum aufsteigen und in diesem wieder in die Peripherie projiziert werden. — ²⁾ F. Gotch und V. Horsley, Philos. Transact. 1891 B, p. 489. — ³⁾ L. Hermann, Pflügers Arch. 80, 41, 1900. Siehe dagegen: C. S. M. Sowton, Proc. Roy. Soc. 64, 353, 1899. — ⁴⁾ E. Steinach, Pflügers Arch. 71, 547, 1898. — ⁵⁾ H. Quincke, a. a. O. — ⁶⁾ H. Head, Die Sensibilitätsstörungen der Haut bei Visceralerkrankungen. A. d. Engl. von W. Seiffer, Berlin 1899. Vgl. ferner J. Roß, Brain 10, 333, 1887; J. Kyri, 66. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte Wien 1894. — ⁷⁾ Der Sympathicus besitzt bekanntlich keine eigenen Empfindungsnerven, sondern vermittelt die Empfindlichkeit der von ihm versorgten Eingeweide durch Nervenfasern, die dem Rückenmark entstammen und ihm durch *Rami communicantes* zufließen (A. Koelliker, Handb. d. Gewebelehre d. Menschen, 6. Aufl., 2, 856, 1896).

wohl aber eine Empfindung in der symmetrischen Partie der anderen Körperhälfte hervorruft (Allochirie¹⁾). Von Mitempfindungen kann man hier nicht wohl sprechen, da die gereizte Hautstelle selbst gar nichts empfindet. Mott hat diese Erscheinung auch bei Affen beobachtet, denen er eine Rückenmarkshälfte durchschnitten hatte.

Die durch Irradiation entstandene (sekundäre) Empfindung kann auch zu Reflexbewegungen führen. Man kann hier von sekundären Reflexen sprechen. Das Niesen beim Sehen in helles Licht, die Hustenbewegung bei Berührung des Gehörganges sind dafür Beispiele. Bemerkenswert ist, daß solche sekundäre Reflexbewegungen auch dann eintreten können, wenn der sie veranlassende Empfindungsreiz gar nicht zum Bewußtsein kommt (Quincke).

2. Mitbewegung.

Als Mitbewegungen oder assoziierte Bewegungen bezeichnet man seit Joh. Müller²⁾ solche Bewegungen, die zugleich mit intendierten willkürlichen gegen den Willen oder wenigstens ohne dessen Zutun ausgeführt werden. Beim neugeborenen Kinde ist eine Lokalisierung der Bewegungsantriebe noch wenig ausgebildet; eine Menge von Muskeln werden in Tätigkeit gesetzt, wo wenige zur Erfüllung des Bewegungszweckes genügen würden. Erst allmählich lernt das Kind Arme und Beine gesondert brauchen und die intendierten Bewegungen ohne unnötige und zweckwidrige Mitbewegungen ausführen.

Aber auch dem Erwachsenen haften noch mancherlei Unvollkommenheiten in dieser Beziehung an. Besonders gilt das dort, wo entweder selten gebrauchte einzelne Muskeln gesondert kontrahiert oder wo bestimmte Bewegungsfertigkeiten erlernt werden sollen.

Wer sich bemüht, die Nasenflügel zu heben oder zu senken, wird in der Regel außer den dazu nötigen Muskeln auch noch andere in Tätigkeit treten lassen: die Stirn runzeln, das Auge schließen u. a. m. Dasselbe geschieht beim Versuch, die Ohrmuskeln zu kontrahieren.

Der beginnende Klavier- oder Geigenspieler nimmt mit Muskeln des Oberarmes, des Rumpfes an den Bewegungen teil, die allein von denen des Unterarmes ausgeführt werden sollen, der ungeschulte Sänger runzelt die Stirn und führt andere überflüssige Mitbewegungen aus; ebenso geht es beim Tanzen u. a. m. Die Schulung lehrt diesen Aufwand einschränken und die verlangten Bewegungen mit dem mindesten Maß von Mitteln ausführen.

Auch bei den gewöhnlich geübten Bewegungen tritt eine Mittätigkeit dem Zwecke fremder Muskeln und Muskelgruppen leicht zutage, wenn die Bewegungsantriebe besonders stark sind.

Hierher gehört das Runzeln der Stirn und die Verzerrung des ganzen Gesichtes beim Heben von Lasten. Versucht man durch Adduktion des Daumens einen Gegenstand fester und fester zu pressen, so geraten fast alle Muskeln der Hand, die des Unterarmes und schließlich noch die des Oberarmes in Bewegung³⁾. Bei stärkerer Zusammenziehung der Kaumuskeln gerät leicht der *M. tensor tympani* in Mitbewegung; die meisten Menschen vermögen diesen Muskel nur auf diese Weise in Tätigkeit zu versetzen.

¹⁾ Wohl zuerst beschrieben von M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. des Menschen 1, Lahr 1858/59. Dasselbst ein Fall von Boyer und brieflich mitgeteilte Beobachtungen von van Deen. — ²⁾ Joh. Müller, Handb. d. Physiol. 1, 587, 4. Aufl., 1844. — ³⁾ S. Exner, Physiol. der Großhirnrinde. Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (2), 251.

Mit den willkürlich innervierten Muskeln können auch solche regelmäßig in assoziierte Tätigkeit kommen, die der Wille direkt gar nicht beherrscht. Hierher gehört die Kontraktion des *Sphincter iridis* beim Nachinnenwenden des Auges. Die Assoziation gewisser symmetrischer Muskeln der beiden Körperhälften erfolgt oft so zwangsmäßig, daß ihre Isolation voneinander nur mühsam erlernt werden kann: der willkürliche Lidschluß, die assoziierten Augenbewegungen.

Die Ursache aller wahren Mitbewegungen ist in den Einrichtungen des nervösen Zentralapparates begründet und wird gewöhnlich auf eine Irradiation des Bewegungsimpulses innerhalb der grauen Substanz zurückgeführt. Bestimmte Vorstellungen über den Modus dieses Geschehens fehlen jedoch. Auch bleibt in vielen Fällen zweifelhaft, ob die Ausbreitung der Erregung schon in den corticalen Apparaten oder erst im Rücken- oder Kopfmark stattfindet.

Letztere Abschnitte sind offenbar in manchen Fällen von Mitbewegung beteiligt, die bei Hemiplegikern beobachtet werden. Zuweilen treten hier gelähmte Glieder bei Bewegung nicht gelähmter Muskeln in Mitaktion (Heben des gelähmten Armes beim Gähnen, Husten oder Niesen); oder es überträgt sich beim Versuch, paretische Muskelgruppen zu innervieren, der gesteigerte Impuls auf andere Muskelgebiete, auch auf solche der gesunden Seite¹⁾.

An der Grenze des Pathologischen stehen die vereinzelt Angaben²⁾ über zwangsmäßige Mitbewegung der Muskeln einer Extremität bei Innervation der symmetrischen Muskeln der anderen. Es sind Fälle beschrieben, in denen die linke Hand gleichzeitig die Bewegungen der rechten nachahmte. Solche Assoziationen sind erblich.

Diese Fälle erinnern an gewisse experimentelle Erfahrungen bei Reizung der motorischen Rindenfelder. Hier treten neben den kontralateralen Bewegungen oft auch solche in den entsprechenden Extremitäten der gereizten Seite ein (Hitzig). Zuerst haben François-Franck und Pitres³⁾, dann Lewaschew⁴⁾ (unter Heidenhains Leitung) nachgewiesen, daß die gleichseitigen Bewegungen nicht etwa durch direkte gleichseitige Leitung, sondern vermittelt der gekreuzten Leitungsbahn und durch Querleitung im Rückenmark zustande kommen; nach Durchschneidung z. B. der rechten Dorsalmarkhälfte bleibt nämlich bei rechtsseitiger Rindenreizung die beiderseitige Reaktion in der hinteren Extremität bestehen. Auch wird diese durch völlige Degeneration der der Reizseite entsprechenden spinalen Pyramidenbahn nicht gehindert. Offenbar muß also eine Verbindung zwischen den beiderseitigen spinalen Segmentalzentren existieren. Die Durchquerung der grauen Substanz erfordert eine nicht unerhebliche Zeit (0,015 Sek. nach François-Franck).

III. Automatie.

Unter automatischen Bewegungen⁵⁾ versteht man solche, die, weder durch psychische Einwirkungen, noch durch zentripetale Anregungen verursacht, auf Grund innerer Reize erfolgen. Die inneren Reize können solche sein, die in dem mit Automatie begabten Organ oder Gewebe selbst entstehen (autochthone Reize), oder solche, deren Quelle fern von diesem liegt, und die ihren erregenden Einfluß durch die Vermittelung des Blutes ausüben

¹⁾ W. Erb, Krankh. d. Nervensystems (Ziemssens Handb. d. spez. Pathol. u. Therapie 12 (1. Hälfte), 364; A. Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. usw. 3, 488, 12. Aufl., Leipzig 1899. — ²⁾ O. Damsch, Zeitschr. f. klin. Med. 19, 170, Suppl., 1891; M. Levy, Neurol. Zentralbl., 20. Jahrg., S. 605, 1901. — ³⁾ François-Franck et A. Pitres, Travaux du Laboratoire de M. Marey 4, 432, 1878/79; François-Franck, Leçons sur les fonctions motrices du cerveau, p. 59, Paris 1887. — ⁴⁾ Lewaschew, Pflügers Arch. 36, 279, 1885. — ⁵⁾ Joh. Müller, Handb. d. Physiol. 2, 66, 1840.

(heterochthone Reize¹⁾. Es ist aber daran festzuhalten, daß nur dann von Automatie die Rede sein kann, wenn der Entstehung der inneren Reize nicht abnorme Bedingungen zugrunde liegen. Die durch die veränderte Blutbeschaffenheit bei der Erstickung erzeugten Krämpfe wird man daher ebensowenig zu den automatischen Leistungen rechnen, wie etwa die durch Vergiftungen hervorgerufene Speichelabsonderung u. a. m. Die Ursache der automatischen Bewegungen könnte in den Muskeln selbst, in den mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven oder in deren Zentralorganen gelegen sein. Hier soll nur von solchen die Rede sein, deren Quelle im Rückenmark und Kopfmark gelegen ist.

Joh. Müller unterschied die automatischen Bewegungen in tonische und in rhythmische.

Zu den tonisch-automatischen Bewegungen rechnen viele die dauernde Zusammenziehung, in der sich die ganze oder ein Teil der Skelettmuskulatur befindet (Muskeltonus), den Tonus der Sphinkteren und den Gefäßtonus. Es wird sich zeigen, daß diese Tätigkeitszustände höchstens teilweise als automatisch angesehen werden können, vielmehr größtenteils reflektorischer Natur sind. In den einschlägigen Abschnitten der speziellen Physiologie des Rückenmarks und Kopfmarks werden sie im einzelnen behandelt.

Unter den vom Zentralorgan beherrschten rhythmisch-automatischen Bewegungen sind die wichtigsten und für die höheren Wirbeltiere allein in Betracht kommenden die Atembewegungen. Sie werden in der Lehre vom Atemzentrum besprochen. Auf die Tätigkeit der Lymphherzen (bei Amphibien und Reptilien), deren spinale Innervation zwar vielfach behauptet, aber doch nicht sichergestellt ist, soll hier nicht eingegangen werden.

IV. Spinale und bulbäre Koordination.

Die Bewegungsreaktionen der ihres Gehirns und Kopfmarkes beraubten Tiere zeigen, in wie mannigfaltiger Weise noch das isolierte Rückenmark Muskeln und Muskelgruppen zu bestimmten Wirkungen zusammenzuordnen vermag. Aus allen Wirbeltierklassen lassen sich Beispiele für eine solche koordinatorische Tätigkeit des Rückenmarks beibringen.

Wenn man den an der Schwelle des Wirbeltierreiches stehenden Amphioxus in Stücke zerschneidet, kann jedes derselben die gleichen Ortsbewegungen ausführen wie das ganze Tier. Der geköpfte Haifisch durchschwimmt ein mehrere Meter langes Bassin, sein abgeschnittener Schwanz macht die gleichen Bewegungen wie der Rumpf. Dasselbe gilt für Rochen und für Ganoiden (Stör). Beim Aal wird die Form der Ortsbewegung durch Rückenmarksdurchschneidung nicht wesentlich verändert; sein abgeschnittener Schwanz macht sogar spontane (?) Schlängelbewegungen²⁾.

Daß der Rückenmarksfrosch noch der verwickeltsten Bewegungskoordinationen fähig ist, ist bekannt; die Fluchtreflexe, der Wischreflex, Stemmreflex u. a. sind dafür Beispiele. Geordnete Lokomotionen kann auch der des Kopfmarkes beraubte

¹⁾ Über den Begriff der inneren Reize vgl. O. Langendorff, Ergebnisse d. Physiol., 1. Jahrg. (2), 1902, S. 322 ff. — ²⁾ J. Steiner, Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abteil. Braunschweig 1888; A. Bickel, Pflügers Arch. 68, 110, 1897; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 481. Vgl. auch E. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks. Berlin 1853, Kap. II und III.

Frosch noch ausführen¹⁾. Er kann springen und schwimmen. Ähnliches sieht man bei den Reptilien.

Für das Rückenmark der Vögel besitzen wir analoge Angaben. Das isolierte Lendenmark der Taube vermag auf sensible Reize Bewegungskombinationen der hinteren Extremitäten zu vermitteln, die völlig den beim Gehen des unverletzten Tieres benutzten entsprechen. Enten, denen das Rückenmark durchschnitten wurde, machen, auf das Wasser gesetzt, Ruderbewegungen mit den Füßen und steuern dabei mit dem Schwanz²⁾. Daß geköpfte Hühner und andere Vögel noch laufen und fliegen können, wird von alten wie neueren Beobachtern bezeugt³⁾.

Ebenso ist das isolierte Rückenmark der Säugetiere imstande, den geordneten Ablauf verwickelter Bewegungen zu vermitteln. Der Hund, dessen Lendenmark man vom Brustmark abgetrennt hat, zeigt ausgesprochene lokomotorische Reflexe der Hinterbeine. Schon die bloße Berührung des Fußbodens mit den Sohlen wirkt als auslösender Reiz für den Beugereflex des Beines; und indem die durch die Flexion bewirkte Hautverschiebung, Sehnen- und Gelenkdehnung usw. zum Reflexreiz für die Innervation der Streckmuskeln wird, kommt es zu abwechselnden Beugungen und Streckungen der hinteren Extremität, die bald auf beiden Seiten gleichzeitig, bald alternierend ausgeführt werden und durchaus an die beim Gange des unverletzten Tieres gemachten Bewegungen erinnern. Junge Hunde können oft schon kurze Zeit nach der Operation auf den vier Beinen stehen, und da die rhythmischen Reflexbewegungen der gelähmten Hinterbeine sich den willkürlich innervierten Bewegungen der Vorderbeine mehr oder weniger vollkommen anschließen, kann sogar der Eindruck eines koordinierten Zusammenwirkens von Hinter- und Vordertier entstehen und selbst geübten Beobachtern eine Wiederherstellung des gelösten Zusammenhanges vortäuschen⁴⁾.

Nach Abtrennung des Rückenmarkes vom Kopfmark werden durch Hautreize leicht Atemreflexe erzeugt. Beim Kaninchen treten hierbei stets, auch bei einseitiger Reizung, beide Zwerchfellhälften in synchrone Tätigkeit; bei Hunden und Katzen gesellen sich dazu auch die Rippenheber⁵⁾. Auch beim Pferde entstehen nach derselben Operation auf Reizung der sensiblen *Rami perforantes* der Interkostalnerven koordinierte Atembewegungen, an denen mit dem gesamten Zwerchfell auch die *M. intercostales externi* sich beteiligen⁶⁾. Durch rhythmische Reizung vermag man rhythmische Atembewegungen hervorzurufen, die den normalen durchaus ähnlich sind und das Leben des Tieres eine Zeitlang erhalten.

Da nach den Untersuchungen von Goltz und seinen Schülern⁷⁾ der Hund mit isoliertem Lenden- und Sacralmark auch alle die koordinierten Reflexe auszuführen imstande ist, die zur Zurückhaltung des Harns in der Blase und zu ihrer Entleerung, zur Kotausscheidung, zum Begattungs- und zum Geburtsakt notwendig sind, hat man auch hierin einen Beweis für die koordinatorischen Leistungen des Rückenmarkes gesehen, und ich glaube, daß dies berechtigt ist, wenn auch eine spätere Arbeit von Goltz und Ewald⁸⁾ gezeigt hat, daß diese Vorrichtungen auch dann noch sich vollziehen können, wenn man das Tier fast seines ganzen Rückenmarkes beraubt hat. Es treten dann, wie es scheint, sekundäre Zentralapparate in Tätigkeit, die bei vorhandenem Rückenmark nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Die Tatsache, daß das isolierte Rückenmark, ja sogar ein einzelner Abschnitt desselben koordinierte, aus dem zweckmäßigen Zusammenspiel mehrerer

¹⁾ M. E. G. Schrader, Pflügers Arch. **41**, 82, 1887; A. Bickel, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 485. — ²⁾ J. Singer, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., III. Abteil., **89**, 167, 1884; J. Tarchanoff, Pflügers Arch. **33**, 619, 1884. —

³⁾ C. Legallois, Oeuvres. T. I. Paris 1824 (éd. Pariset), p. 40. — ⁴⁾ A. Freusberg, Pflügers Arch. **10**, 358, 1874; H. Eichhorst und B. Naunyn, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmacol. **2**, 225, 1874; M. Philipson, Compt. rend. Acad. des Sciences **136**, 61, 1903. — ⁵⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 534 und 1893, S. 408. — ⁶⁾ A. Chauveau, Soc. de biol. 1891 (9. sér.) **3**, Nr. 34. — ⁷⁾ Fr. Goltz (u. A. Freusberg), Pflügers Arch. **8**, 460, 1873; **9**, 552, 1874. Vgl. auch R. Heidenhain (und E. Kabierske), Pflügers Arch. **14**, 527 (Fußnote), 1877. — ⁸⁾ J. R. Ewald u. Fr. Goltz, ebenda **63**, 362, 1896.

Muskeln und Muskelgruppen hervorgehende Bewegungen zu vermitteln vermag, eine Erkenntnis, die bereits Legallois gewonnen hatte, ist durch die mit Flourens anhebenden Zentralisationsbestrebungen mehr als billig in den Hintergrund gedrängt worden. Man hatte nötig gefunden, eigene Koordinationszentren für die Ortsbewegungen, für die Atembewegungen u. a. m. anzunehmen und als deren Sitz das Kleinhirn, das Kopfmark, die subcorticalen Ganglien bezeichnet. Aber ohne zureichende Gründe! Die selbständigen, wenn auch immer reflektorisch angeregten Leistungen des Rückenmarkes beweisen deren Unzulänglichkeit. Wenn es möglich ist, daß ein höheres Wirbeltier auch nach Abtragung des Gehirns und des Kopfmarkes auf sensible Reize hin geht und schwimmt und atmet, so ist die Annahme übergeordneter extraspinaler Zentren, welche die dabei in Tätigkeit tretenden Muskeln zur einheitlichen Arbeit zusammenordnen sollen, mindestens nicht notwendig.

Natürlich darf dabei die Frage nach der Existenz solcher Zentralapparate nicht verquickt werden mit der nach dem Bestehen von Zentren, die vermöge der ihnen zugehenden Sinnesindrücke auf die feinere Ausarbeitung und Abstufung der Bewegungen bestimmend wirken können, und deren Sitz man ohne Zweifel in die höheren Abschnitte des Zentralorgans zu verlegen hat.

Nachdem die koordinatorischen Leistungen des Rückenmarks nicht mehr abgelehnt werden konnten, hat man den Versuch gemacht, die Zentralisationslehre durch die Annahme spinaler Koordinationszentren zu retten. Wenn man aber bedenkt, in wie unendlich vielen Kombinationen die vom Rückenmark beherrschten Muskeln tätig werden können, wird man auch diesen Ausweg nicht für einen glücklichen halten. Oder soll man im Rückenmark des Frosches ein präformiertes Wischzentrum, Sprungzentrum, Schwimmzentrum, Kriechzentrum usw. annehmen, von denen jedes eine gewisse Anzahl von Muskeln zu einer Bewegungseinheit zusammenfassen und in denen ein und derselbe Muskel in den verschiedensten Kombinationen vertreten sein müßte?

Es liegt auch nur ein einziger Versuch vor, experimentell den Nachweis eines solchen spinalen Koordinationsapparates zu erbringen. Gad¹⁾ hat nämlich geglaubt, aus seinen Versuchen auf die Existenz eines eigenen im obersten Teil des Dorsalmarkes gelegenen Koordinationszentrums für den Beugemechanismus der Hinterbeine beim Frosche schließen zu müssen und dessen vermeintlichen Nachweis zu weitgehenden allgemeinen Folgerungen benutzt. Ich habe bereits vor längerer Zeit auf die Unzulänglichkeit seiner Beweisführung hingewiesen²⁾.

Gad folgert die Existenz eines solchen von den Segmentalzentren der Beugernerven verschiedenen und ihnen übergeordneten Zentrums aus dem Eintritt von Beugekrämpfen der hinteren Extremitäten bei lokaler Behandlung der entsprechenden Rückenmarkspartie mit Strychninlösung und aus ihrem Verschwinden infolge eines in der Höhe des dritten Spinalnervenpaares geführten Schnittes. Indessen sieht man — wie ich gegen Gad behaupten muß — auch bei allgemeiner Strychninvergiftung (vom Lymphsack aus) Beugekrämpfe nicht selten den Streckkrämpfen vorangehen, und es hindert nichts die Annahme, daß ihr Erscheinen bei

¹⁾ J. Gad, Verhandl. physikal.-med. Ges. Würzburg, N. F., 18, Nr. 8, 1884; J. Gad u. J. F. Heymans, Kurzes Lehrbuch der Physiologie. Berlin 1892, S. 111. —

²⁾ O. Langendorff, Korrespondenzbl. d. Allgem. mecklenburg. Ärztevereins 1893, Nr. 150. Ich bin in dem Selbstreferat auf die von mir angestellten Versuche nicht eingegangen; eine ausführliche Darstellung derselben habe ich bis jetzt nicht gegeben.

der angeblich lokalen Vergiftung nichts ist als das erste Stadium einer sich langsam ausbildenden allgemeinen. Daß ein Schnitt durch das obere Rückenmark die Krämpfe zum Verschwinden bringt, darf nicht befremden, da solche Schnitte durch den mit ihnen verbundenen Shock auch bei voll ausgebildeter Allgemeinvergiftung die Krämpfe des Hinterkörpers meist mit einem Schlage aufheben. Ich habe die Beugekrämpfe der Hinterbeine auch eintreten sehen, wenn ich einen kleinen Strychninkristall auf die distale Schnittfläche des in seiner Mitte durchschnittenen Kopfmarkes brachte, und habe sie verschwinden sehen, wenn ich dann das Mark dicht unter dem ersten Wirbel durchschnitt. Das Zentrum Gads soll doch aber weiter hinten liegen.

Andere experimentelle Tatsachen, durch welche die Existenz derartiger spinaler Koordinationszentren gefordert würde, sind nicht vorhanden. Es liegt auch keine Notwendigkeit zu ihrer Annahme vor. Die Reflexzentren, durch die geordnete Reflexe vermittelt werden, kann man auffassen als physiologische Kombinationen, die nur eine funktionelle, keine anatomische Einheit darstellen. Jedes derartige Zentrum besteht aus der Summe der motorischen Zellen, die den bei der betreffenden Bewegung beteiligten Bewegungsnerven zum Ursprung dienen. Viele davon mögen einander anatomisch benachbart oder gruppenweise durch Strangzellen zusammengefaßt sein. Andere liegen aber räumlich voneinander getrennt und sind nur sozusagen durch ein funktionelles Band miteinander verbunden. Nur wenn dies so ist, werden die vielfachen variablen Kombinationsmöglichkeiten der bei den mannigfaltigen spinalen Reflexen beteiligten Muskeln verständlich. Gegenüber einem nativistischen, die Präexistenz angeborener Zentren voraussetzenden Standpunkt hat eine empiristische Auffassung weit mehr für sich, der zufolge es sich bei diesen Bewegungskombinationen, nach einem Ausdruck Lotzes, nicht um „Mechanismen der ersten Konstruktion, sondern um Mechanismen der Übung“ handelt. Nur insoweit wäre dabei an angeborene Einrichtungen zu denken, als die Herstellung nützlicher und zweckmäßiger Verbindungen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung oft geübt und die Anlage dazu als Vermächtnis früherer Geschlechter vererbt worden ist. Vor allem dürfte dies für die lokomotorischen Muskelkombinationen gelten.

Auch die Reflexzentren des Kopfmarkes haben in dieser Beziehung vor denen des Rückenmarkes nichts voraus. Die verwickelten Muskelkombinationen, deren Zustandekommen an die Existenz der *Medulla oblongata* geknüpft ist und für die man zusammenfassende koordinatorische Zentren mit so großer Freigebigkeit konstruiert hat, bedürfen solcher Einrichtungen nicht. Es ist auch niemals wirklich nachgewiesen worden und läßt sich auch gar nicht nachweisen, daß im Kopfmark Koordinationszentren für den Brechakt, für Niesen, Husten, Lachen und Weinen usw. liegen. Nur insofern ist das Kopfmark bei diesen Reflexen beteiligt, als in ihm ein Teil der Segmentalzentren gelegen ist, die den dabei in Betracht kommenden Muskeln zugehören. Das Brechzentrum z. B. setzt sich zusammen aus den bulbären Zentren der bei der Bewegung des Magens und Schlundes beteiligten Vagusfasern und den spinalen Zentren der *Nervi phrenici* und der die Bauchmuskeln beherrschenden Dorsalnerven. Das Zentrum erstreckt sich also von der Oblongata bis tief in das Brust Rückenmark hinein und ist keineswegs auf einen circumscribten Herd des Zentralorganes angewiesen. Eine Stütze für die Richtigkeit dieser Auffassung sehe ich in der nachgewiesenen Teilbarkeit

solcher Zentren. So läßt sich eine geordnete Tätigkeit der beim Brechakt wie beim Wiederkauen wesentlich beteiligten Bauchpresse (Herabsteigen des Zwerchfells und Kontraktion der Bauchmuskulatur) auch nach hoher Rückenmarksdurchschneidung durch zentripetale Reizung des *N. splanchnicus* herbeiführen¹⁾.

Eigene Koordinationszentren werden auch für die außer von der Großhirnrinde vom Mittelhirn beherrschten assoziierten Augenbewegungen angenommen. In den Versuchen von Adamük²⁾ über Reizung der vorderen Vierhügel hat man den Beweis für deren Existenz gesehen. Eine Nachprüfung dieser Experimente mit positivem Ergebnis steht meines Wissens noch aus. Dagegen haben die Untersuchungen Bernheimers³⁾ gezeigt, daß man bei Affen die vorderen Vierhügel fortnehmen kann, ohne dadurch die assoziierten Augenbewegungen zu gefährden. Andere haben auf die Ursprungsverhältnisse der Oculomotorius- und Abducensfasern in den entsprechenden Kernen hingewiesen und in der vorhandenen Gruppierung der Faserursprünge (z. B. in dem übrigens sehr fraglichen Ursprung von für den *Rect. int.* bestimmten Fasern aus dem gekreuzten Abducenskern) die Grundlage der Bewegungsassoziation zu erkennen geglaubt. Eine solche Einrichtung würde die Annahme übergeordneter Koordinationszentren ganz unnötig machen.

Bei der Mannigfaltigkeit der binocularen Assoziationen ist indessen die generelle Annahme eigener dafür bestimmter anatomischer Einrichtungen dieser Art nicht wahrscheinlich. Doch kann hier auf die Verhältnisse nicht eingegangen werden.

Für die automatischen Koordinationen des Kopf- und Spinalmarkes (Atembewegungen) habe ich seit Jahren eine ähnliche Auffassung durchzuführen gesucht wie für die reflektorischen. Gegenüber der seit Flourens fast allgemein gewordenen Annahme eines einheitlichen koordinierenden Atemzentrums im Kopfmark habe ich versucht, der Anschauung Geltung zu verschaffen, daß das Atemzentrum nichts anderes ist als der Inbegriff aller der Ursprungszentren der Atemnerven, die sich von der oberen Oblongata an bis tief ins Brustmark erstrecken und funktionell miteinander verknüpft sind. An späterer Stelle wird auf diesen Gegenstand näher eingegangen werden müssen.

Wie weit diese dezentralisierende Anschauungsweise auch auf die willkürlichen Bewegungen anwendbar ist, die sich ja derselben spinalen und bulbären Zentren bedienen, welche zur Vermittelung der Reflexe dienen, kann hier nicht näher untersucht werden.

V. Trophische Bedeutung der Zentralorgane.

1. Sekundäre Degeneration der Nerven.

Schon seit dem Ende des 18. Jahrhunderts war bekannt, daß der distale Stumpf eines durchschnittenen Nerven seine Reizbarkeit einbüßt, während der proximale sie behält. Im Jahre 1839 entdeckte H. Nasse⁴⁾, daß erhebliche histologische Veränderungen mit dem Schwunde der physiologischen

¹⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. 28, 75, 1882. L. ist in bezug auf den von ihm näher studierten Ruminationsreflex und dessen Zentrum zu Anschauungen gelangt, die sich durchaus mit den von mir vertretenen decken. Auch für ihn resultiert der Begriff des Zentrums für das Wiederkauen aus einer funktionellen durch beständige Übung gezüchteten Verknüpfung aller der einfachen Zentren, die den beteiligten Nerven zum Ursprung dienen (Pflügers Arch. 34, 295, 1884). —

²⁾ Adamük, Onderzoekingen Physiol. Laborator. Utrecht II. R. 3, 140, 1870; Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1870, S. 65. — ³⁾ St. Bernheimer, Wiener klin. Wochenschr. 1899, Nr. 52; Sitzungsber. Wien. Akad. 108 (3), 299, 1899. — ⁴⁾ H. Nasse, Müllers Arch. f. Anatomie 1839, S. 405.

Leistungsfähigkeit einhergehen, und seither ist das funktionelle wie das histologische Verhalten des der Degeneration verfallenden Nerven Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Trotzdem sind noch viele Punkte kontrovers, die Deutung des mikroskopischen Befundes vielfach strittig¹⁾.

So sind die Meinungen darüber verschieden, ob bei der Nerven Degeneration alle Bestandteile der Nervenfasern oder nur das Mark oder nur Mark und Achsenzylinder zerstört werden, ob und wie die Trümmer der zerstörten Faser resorbiert werden, ob die Entartung an der Schnittstelle beginnt und zentrifugal fortschreitet oder ob sie gleichzeitig alle Teile der Nerven ergreift oder gar in der Peripherie beginnend zentralwärts zur Schnittstelle sich fortpflanzt. Nach den neuesten Untersuchungen²⁾ ist es indessen sehr wahrscheinlich, daß der Degenerationsprozeß nahezu gleichzeitig den ganzen distalen Anteil des Nerven bis in seine äußersten Verzweigungen befällt und sich auf sämtliche Elemente seiner Fasern erstreckt.

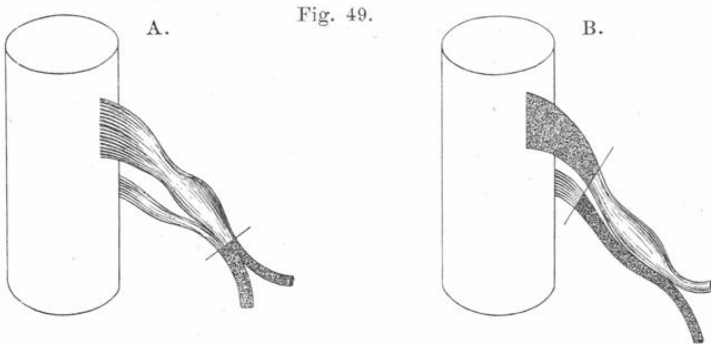
Die ersten degenerativen Veränderungen durchschnittener oder durchquetschter Nerven machen sich bei Warmblütern schon kurze Zeit nach der Verletzung bemerklich; ihren frühesten Stadien (Zerfall der Achsenzylinderfibrillen) geht aber der Verlust der Aufnahmefähigkeit für Reize voraus. Über das Schwinden der Erregbarkeit liegen zahlreiche Angaben vor³⁾. Gewöhnlich nimmt man mit Longet an, daß bei Säugetieren der Nerv erst vier Tage nach der Durchschneidung seine Reizbarkeit eingebüßt hat; doch gilt dies höchstens für den Hund; bei Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten ist sie schon nach 48 Stunden verschwunden (Ranvier), bei der Taube nach 2½ Tagen (Waller). Lange scheint sie sich bei den Einhufern zu erhalten; doch finden sich nicht nur individuelle Verschiedenheiten innerhalb derselben Spezies, sondern auch Differenzen bei verschiedenen Nerven desselben Individuums und sogar Unterschiede im Absterben der funktionell verschiedenen Nervenfasern eines und desselben Nervenstammes. So fand Arloing, daß beim Esel, Pferd und Maultier die Erregbarkeit des durchschnittenen *N. facialis* in der Regel zwar nach acht bis zehn Tagen erlischt, daß sie aber gelegentlich noch am 31. Tage vorhanden sein kann. Die Hemmungsfasern des Vagus können bei diesen Tieren noch nach 17 Tagen reizbar sein und die acceleratorischen überleben, wie schon Schiff fand, die herzhemmenden Fasern dieses Nerven. Länger als in der Regel beim Warmblüter hält sich die Erregbarkeit der vom Zentralorgan abgetrennten Nerven beim Frosch: im Sommer fand sie Bethe (am Ischiadicus) nach 15 bis 18 Tagen, im Winter nach 20 Tagen erloschen; durch künstliche Erwärmung der Frösche kann man indessen den Eintritt der Unerregbarkeit sehr beschleunigen. Bei winterschlafenden Säugetieren ist während des Schlafes die Degeneration durchschnittener Nerven sehr verlangsamt (Schiff)⁴⁾.

Die anatomischen Veränderungen der Nerven nach der Durchschneidung (Markzerfall) sind so auffallend, daß sie dazu dienen können, die periphere Verbreitung eines Nerven mit größerer Sicherheit festzustellen, als die subtilste Präparation es vermag. Zu diesem Zwecke zuerst von Waller empfohlen, wird diese nach ihm benannte Methode sehr oft benutzt.

¹⁾ Siehe die ausführliche Zusammenfassung von H. Stroebe, Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 6, 849, 1895; ferner H. Schmaus, Vorlesungen über die pathol. Anat. d. Rückenmarks, Wiesbaden 1901, S. 94 ff. — ²⁾ O. v. Büngner, Zieglers Beiträge zur pathol. Anat. 10, 321, 1891; vgl. auch A. Bethe, Allg. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, Leipzig 1903, S. 153 ff. (Nach Bethe schreitet die Degeneration von der Schnittstelle aus von Segment zu Segment nach der Peripherie fort.) — ³⁾ F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (Deutsch von Hein) 1, 49, Leipzig 1847; M. Schiff, Pflügers Arch. 18, 172, 1878; S. Arloing, Arch. de physiol. (5. sér.) 8, 75, 1896; A. Bethe, a. a. O. — ⁴⁾ Schiff hat unter Umständen bei Winterfröschen den abgetrennten Nerv bis in die 13. Woche erregbar gefunden (Lehrb. d. Physiol., Lahr 1858/59, S. 112); die anatomischen Veränderungen treten hier sehr spät auf und sind sehr geringfügig (E. Neumann, Arch. f. Entwicklungsmechanik 13, 471, 1901). Siehe auch L. Merzbacher, Pflügers Arch. 100, 568, 1903.

Als sekundäre Degeneration bezeichnet man die bis in die feinsten Verzweigungen der Nerven sich erstreckende Entartung im Gegensatz zur primären oder traumatischen. Diese besteht in Veränderungen, die lediglich als eine lokal beschränkte Folge der Verletzung aufzufassen sind und deshalb sich auch am zentralen Stumpfe der durchschnittenen Nerven nachweisen lassen. Nach Engelmann geht hier die Veränderung der Nervenfasern nur bis zum nächsten Ranvierschen Schnürring; doch wird dieser Angabe vielfach widersprochen. Nach Bethe würde ein Unterschied zwischen primärer und sekundärer Degeneration überhaupt nicht bestehen, sondern das Trauma die einzige Ursache der nach Kontinuitätstrennung usw. eintretenden Degeneration sein¹⁾.

Bei der Durchschneidung eines gemischten Nervenstammes degenerieren die im peripheren Teil enthaltenen motorischen und sensiblen Fasern in gleicher Weise, der zentrale Stumpf bleibt im wesentlichen unverändert. Waller²⁾ führte seine Durchschneidungsversuche an den Rückenmarkswurzeln aus, von denen die vorderen nur motorische, die hinteren mit dem Intervertebralganglion verbundenen nur sensible Elemente enthalten. Wurden beide



Das Wallersche Gesetz. Nach Cl. Bernard. In beiden Bildern ist die Schnittführung ersichtlich. Die degenerierenden Abschnitte der spinalen Wurzeln dunkel punktiert.

zentral vom Ganglion durchschnitten, so entartete der ganze distale Teil der vorderen Wurzel und der proximale, d. h. der mit dem Rückenmark noch in Zusammenhang gebliebene Abschnitt der hinteren Wurzel. Der proximale Anteil der vorderen und alle mit dem Ganglion in Verbindung gebliebenen Anteile der hinteren Wurzel — nebst ihrer peripheren Verbreitung — blieben unversehrt. Wurden dagegen die beiden Wurzeln unterhalb des Ganglions durchtrennt, so blieben die proximalen Stümpfe intakt, während die distalen degenerierten.

In Fig. 49 ist dieses Versuchsergebnis, dem man den Namen des Wallerschen Gesetzes gegeben hat, schematisch dargestellt.

Die Wallerschen Versuche sind oft, zuerst von Cl. Bernard, wiederholt und bestätigt und der daraus gezogene Schluß, daß das Rückenmark das trophische Zentrum der motorischen, das Spinalganglion das der sensiblen Nervenfasern enthalte, ist allgemein angenommen worden. Die widersprechenden Versuchsergebnisse, zu denen einige Untersucher gelangt sind, beruhen teils, wie die gänzlich abweichenden von Vejas, auf

¹⁾ W. Engelmann, Pflügers Arch. 13, 474, 1876; A. Bethe, a. a. O. —

²⁾ A. Waller, Compt. rend. Acad. des sciences 34 (1852) (sechs Mitteilungen); Müllers Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1852, S. 392.

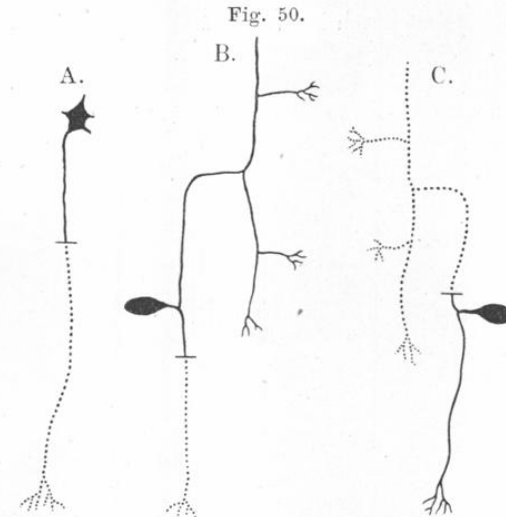
unvollkommener Versuchstechnik, teils lassen sie, wie die von Joseph, den Kernpunkt des Wallerschen Gesetzes unberührt¹⁾.

An der Hand der Neuronenlehre erscheinen die im Wallerschen Gesetz ausgesprochenen Tatsachen verständlich. Wenn jede Nervenfasern ein Ganglienzellenfortsatz ist, ist zu begreifen, daß sie nach Abtrennung von ihrer Ursprungszelle zugrunde geht. Die motorischen Fasern, die in der Vorderwurzel enthalten sind, stammen aus den großen Nervenzellen der Vorderhörner des Rückenmarks und haben daher dort ihr trophisches Zentrum;

die sensiblen Nervenfasern wurzeln dagegen in den Zellen des Intervertebralganglions und gehen deshalb zugrunde, wenn sie von ihnen getrennt, bleiben erhalten, wenn sie mit ihnen in Zusammenhang geblieben sind.

Fig. 50 stellt schematisch diese Verhältnisse dar. A ist ein motorisches Neuron, B und C sensible Neurone. Die bei den angegebenen Schnittführungen degenerierenden Abschnitte der Fasern sind punktiert. Bei C muß natürlich die Entartung sich bis in das Rückenmark hinein erstrecken.

Es ist nach dem Gesagten verständlich, daß nicht nur Nervendurchschneidungen zur



Schematische Darstellung der sekundären Entartung der Neurone nach Durchschneidung der Nervenfasern. A motorisches, B und C sensible Neurone. Der degenerierende Anteil punktiert.

sekundären Degeneration der Nervenfasern führen, sondern daß auch Zerstörung der Nervenzellen solche zur Folge haben müssen.

Worin der trophische Einfluß, den man danach den Ganglienzellen zuschreiben gezwungen ist, eigentlich besteht, ist ganz unklar. Alle darüber geäußerten Vermutungen sind ungenügend; auch die von vornherein wahrscheinlichste, daß funktionelle Inanspruchnahme notwendig sei zur Erhaltung der Struktur und Leistungsfähigkeit, reicht nicht aus und bedürfte außerdem, auch wenn sie zuträfe, erst wieder einer Erklärung. Es erscheint mir müßig, die verschiedenen Deutungsversuche hier aufzuzählen.

Als retrograde Degeneration bezeichnet man Veränderungen, die in cellulipetaler Richtung von der Stelle der Durchschneidung eines Nerven auftreten und nicht nur die Nervenfasern, sondern auch die Nervenzellen beteiligen.

¹⁾ Claude Bernard, *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux* 1, 235, Paris 1858; P. Vejas, *Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Spinalganglien*, Inaug.-Dissert., München 1883; M. Joseph, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1887, S. 296. Joseph fand nach proximal vom Ganglion geschehener Durchschneidung der Hinterwurzeln ein dünnes Faserbündel des peripheren Stumpfes entartet und ein entsprechendes im zentralen Stumpfe erhalten und schloß daraus, daß ein kleiner Teil der Fasern der hinteren Wurzel sein nutritives Zentrum nicht im Ganglion, sondern im Rückenmark habe; übrigens wird diese Angabe bestritten.

An letzteren zeigen sich diese Erscheinungen schon sehr früh (Zerfall des Nissl'schen Körpers, des Tigroides, „Tigrolyse“); die degenerativen Veränderungen der Fasern scheinen erst sekundär, als Folgen der Zellenentartung, einzutreten.

Auf einer retrograden Degeneration beruhen die anatomischen Veränderungen im Rückenmarksgrau, in den spinalen Wurzeln und den zentralen Nervenstämmen, die man längere Zeit nach der Amputation von Gliedern (bei Menschen und Tieren) oder nach Nervenexzisionen beobachtet hat, bei denen eine Regeneration ausgeschlossen war. Die Gudden'sche Methode zur Auffindung der Ursprungsgebiete bestimmter Nerven beruht, soweit nicht, wie bei ihrer Ausführung an Neugeborenen, nur eine Entwicklungshemmung (Agenesie) der zentralen Teile in Betracht kommt, auf der experimentellen Erzeugung solcher retrograder Degenerationen¹⁾.

Das Gesetz, das für die Neurone erster Ordnung gilt, hat auch für die Neurone höherer Ordnung Gültigkeit. Wird also ein Komplex grauer Substanz im Gehirn zerstört, so entarten alle diejenigen Nervenfasern, die sich von den darin enthaltenen Nervenzellen ableiten.

Eine Zerstörung der Zentralwindungen der Großhirnrinde beim Menschen hat demgemäß eine sekundäre Degeneration der gesamten entsprechenden Pyramidenbahn zur Folge, von der Marksstrahlung des Großhirns und der *Capsula interna* an, durch den Hirnschenkel und das Kopfmark hindurch bis tief in das Rückenmark hinein, bis zu den Stellen, wo die Pyramidenfasern neben den Zellen der Vorderhörner ihr Ende finden.

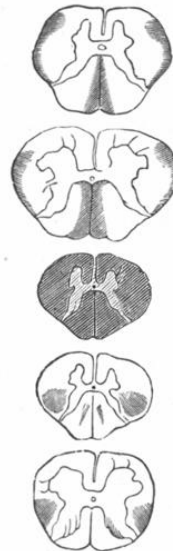
Ähnliches wird bei den sogenannten Querschnittsläsionen des Rückenmarks beobachtet; sind sie total, so findet man bestimmte Strangsysteme nach oben und nach unten von der Verletzungsstelle degeneriert. Man spricht hier demgemäß von absteigender und aufsteigender sekundärer Degeneration. In den beiden durch die Läsion begrenzten Rückenmarksabschnitten verläuft die Degeneration in verschiedenen Systemen. Absteigend degenerieren nämlich diejenigen Fasermassen, deren trophische Zentren (Ursprungszellen) oberhalb der Läsionsstelle gelegen sind, aufsteigend diejenigen, deren Zellen unterhalb derselben liegen.

Schematisch stellen sich die Verhältnisse nach einer Querschnittserkrankung im oberen Brustmark etwa so dar, wie Fig. 51 es anzeigt.

Für die Erkennung des Faserverlaufes und Faserursprungs der zentralen Bahnen leistet das Studium der auf- und absteigenden Degenerationen äußerst wertvolle Dienste; nicht minder zur Erkennung des Sitzes zentraler Erkrankungsherde.

Zuweilen greift die Degeneration von dem primär geschädigten Neuron auf das nächste über (tertiäre Degeneration). So können von der sekundären Entartung der Pyramidenbahnen die entsprechenden Vorderhornzellen des Rückenmarks beteiligt werden und demgemäß außer diesen auch die von ihnen entspringenden motorischen Fasern zugrunde gehen.

Fig. 51.



Sekundäre auf- und absteigende Degeneration bei einer Querschnittserkrankung im oberen Brustmark. Aufwärts sind die Goll'schen Stränge und die Kleinhirnbahnen, abwärts die Pyramidenseitenstrangbahnen entartet. Nach Strümpell, Lehrb. d. spez. Pathol. u. Therap. d. inneren Krankheit. 3. Aufl., Leipzig 1899, Vogel.

¹⁾ Ausführliche Literaturangaben bei Stroebe, a. a. O., S. 902 ff.; A. Forel, Arch. f. Psychiatrie 18, 162, 1887; G. Marinesco, Neurol. Zentralbl. 11, 163, 1892; O. Kohnstamm, Schmidts Jahrbücher d. ges. Med. 261, 253, 1899; E. Raimann, Jahrbücher f. Psychiatrie u. Neurologie 1900. S.-A.

Eine besondere Frage ist die, ob und inwieweit im embryonalen Leben die Existenz der peripheren (motorischen) Nerven von den Zentren abhängt. E. Neumann¹⁾ ist auf Grund eigener und fremder Beobachtungen an Fällen von Anencephalie und Amyelie u. ä. mit E. H. Weber der Meinung, daß im Embryo zwar die Entstehung der motorischen Bahnen von den Nervenzentren ausgeht und deren Präexistenz voraussetzt, daß sie aber, einmal entstanden, während der Fötalzeit wahrscheinlich des trophischen Einflusses der Zentralorgane nicht mehr bedürfen und deshalb auch in solchen Fällen vorhanden und gut entwickelt sein können, in denen das Rückenmark während des Fötallebens zugrunde gegangen ist.

2. Regeneration der Nerven.

Durchschnittene Nerven können morphologisch und physiologisch sich wiederherstellen. Eine Regeneration der Nervenleitung ist selbst dann noch möglich, wenn infolge einer Neurektomie die beiden Stümpfe der Nerven weit voneinander abliegen; doch erleichtert deren nahe Berührung die Restitution. Sicher ist aber, daß eine Verheilung der durchschnittenen Nerven *per primam intentionem* nicht möglich ist; selbst dann bleibt eine solche aus, wenn die Stümpfe durch Anlegung einer Nervennaht möglichst innig miteinander vereinigt worden sind²⁾. Die nächste Folge der Nervendurchschneidung ist stets die Degeneration. Aber noch während sie im Gange ist, pflegt die Regeneration zu beginnen. Aller Wahrscheinlichkeit nach bedarf die Regeneration der Mitwirkung der entsprechenden Nervenzellen.

Noch gehen die Meinungen über den mikroskopischen Ablauf des Regenerationsvorganges weit auseinander³⁾; besonders darüber, aus welchem Material die neugebildeten Nervenfasern entstehen, ob und inwieweit der zentrale Stumpf des Nerven bei der Neubildung sich beteiligt u. a. m. Die größte Wahrscheinlichkeit hat für sich die Ansicht, daß die neuen Nervenfasern durch Auswachsen des unversehrt gebliebenen zentralen Teiles des Nerven entstehen (Waller). Das geschädigte Neuron würde also in der Weise sich regenerieren, daß es die alten Bahnen gewissermaßen aufsucht und in ihnen bis zum Endorgan fortwächst. Eine aktive Beteiligung der ernährenden Ganglienzelle wäre bei dieser sehr plausiblen Auffassung nicht in Abrede zu stellen. Andererseits wird eine autogene Entstehung von Nervenfasern aus den degenerierten Massen des peripheren Nervenanteils oder aus Substanzen, die an deren Stelle getreten sind, mit oder ohne eine gewisse trophische Beteiligung des Zentrums, behauptet (Philippeaux u. Vulpian, E. Neumann). Neuerdings hat Bethe die autogene Regeneration in dem vom Zentrum völlig getrennten Nerven lebhaft verteidigt; wie nach seiner Anschauung die sekundäre Degeneration nichts zu tun hat mit der Aufhebung des Zusammenhanges mit der Nervenzelle, so soll die Nervenzelle auch bedeutungslos für die Regeneration sein⁴⁾.

¹⁾ E. Neumann, Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen 13, 448, 1901. —

²⁾ Die älteren Angaben bei H. Falkenheim, Zur Lehre v. d. Nervennaht, Inaug.-Dissert., Königsberg i. Pr. 1886. — ³⁾ H. Stroebe, a. a. O.; E. Neumann, Arch. f. mikroskop. Anat. 18, 302, 1880; v. Büngner, a. a. O. — ⁴⁾ A. Bethe, a. a. O., S. 182 ff. Die Angaben von Philippeaux u. Vulpian (1859) hat letzterer später ausdrücklich widerrufen (Arch. de physiol. 1874, p. 185). van Gehuchten (Bull. Acad. roy. de Belgique 1904, p. 50) hat die Versuche von Bethe bestätigt; doch sind Langley u. Anderson (Journ. of Physiol. 31, 418, 1904) zu wesentlich abweichenden Ergebnissen gelangt. Die vorliegenden, anscheinend im Sinne einer autogenen Regeneration sprechenden Befunde mehrerer Chirurgen sind nicht gegen den Verdacht gesichert, daß in das periphere Ende des durchschnittenen Nerven Fasern vom zentralen Stumpfe eines anderen, bei der Operation mit verletzten Nerven hineingewachsen seien. Siehe ferner auch Münzer, Neurol. Zentralbl. 1902, S. 1090 und 1903, S. 62.

Daß bei den höheren Wirbeltieren eine morphologische und funktionelle Regeneration auch innerhalb der Zentralorgane vorkommt, ist nicht wahrscheinlich. Bei Amphibien und Reptilien ist sie nach Durchschneidung des Rückenmarks sicher konstatiert; für die Taube ist sie von Brown-Séquard behauptet worden. Am Säugetierrückenmark scheinen zwar Ansätze zu einer Wiederherstellung der durchschnittenen Nervenfasern vorzukommen, doch führen sie zu keiner Restitution der Leitung.

3. Trophischer Einfluß der Nervenzentren auf periphere Organe.

Wenn ein Nerv durchschnitten wird, entartet nicht nur sein distaler Anteil, sondern allmählich werden auch die von ihm abhängigen Muskeln ergriffen und verfallen der Atrophie. Auch bei solchen Rückenmarkserkrankungen ist dies der Fall, bei denen die grauen Vordersäulen, speziell die in ihnen gelegenen motorischen Nervenzellen geschädigt und zerstört sind (*Polioomyelitis anterior*, amyotrophische Lateralsklerose). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Drüsen, die ebenfalls der Atrophie verfallen, wenn der zugehörige sekretorische Nerv durchschnitten wird (*Chorda tympani* und Submaxillardrüse).

Man hat diese Tatsachen so erklärt, daß man sagte: Nervenzelle, Nervenfasern und Muskelfaser (bzw. Drüsenzelle) bilden zusammen eine trophische Einheit; wie die Ganglienzelle die Nervenfasern erhält und ernährt, so ist sie auch für die mit dieser verbundene Muskelfaser (oder Drüsenzelle) das nutritive Zentrum. Man könnte dieses Verhältnis auch so ausdrücken, daß die funktionellen Antriebe, die vom Zentralorgan aus durch den Nerv das Erfolgsorgan erreichen, zugleich trophische Reize seien, bei deren Fehlen das Organ zugrunde gehen müsse. Dann wäre die degenerative Atrophie der Muskeln zugleich eine Inaktivitätsatrophie¹⁾, und es wäre verständlich, daß fortgesetzte Galvanisierung gelähmter Muskeln sie vor dem Zugrundegehen schützen kann. Daß bei corticalen Lähmungen solche Atrophien, wenigstens primär, nicht auftreten, brauchte nicht auf einen mystischen Einfluß der Vorderhornzellen bezogen, sondern könnte dadurch erklärt werden, daß in solchen Fällen das noch bestehende Reflexvermögen die Muskelfaser aktiv erhält.

Größere Schwierigkeit für die Erklärung machen die bei Nervenkrankheiten oft zur Beobachtung kommenden trophischen Störungen der Haut und ihrer Anhangsgebilde, sowie der Knochen und der Gelenke. Es sei erinnert an den sogenannten „neurotrophischen“ Decubitus bei Querschnittserkrankungen des Rückenmarkes, an das Ausfallen der Haare, der Nägel, der Zähne bei Tabes u. a. m., an den *Herpes zoster* im Verlauf der Nerven bei Neuralgie, an tabetische Knochenbrüchigkeit und Arthropathien u. a. m.

Vielfach hat man diese Erscheinungen durch die Annahme trophischer Nerven zu erklären gesucht, denen natürlich auch trophische Zentren

¹⁾ Daß die bloße Untätigkeit eines Muskels andere Strukturveränderungen desselben herbeiführen kann wie die bei fehlender Innervation entstehenden, ist bekannt; auf die Art und Ursache der Verschiedenheit kann indessen hier nicht eingegangen werden.

entsprechen müßten. Doch scheint diese Annahme nicht geboten zu sein; ist es doch sehr wahrscheinlich, daß in vielen derartigen Fällen die Empfindungslähmung eine wesentliche Rolle spielt. Ferner wäre auf die meist gleichzeitig vorhandenen vasomotorischen Störungen hinzuweisen. Endlich würden manche Fälle (Herpes) durch das Vorhandensein einer Neuritis und Fortpflanzung des entzündlichen Vorganges auf die Haut zu erklären sein.

Noch weniger als durch klinische Erfahrungen ist die Annahme eines spezifisch trophischen Einflusses der Nervenzentren auf die Gewebe durch experimentelle Resultate gestützt.

Als Typus der neuroparalytischen Entzündung galt lange die von Magendie entdeckte Keratitis nach intracranieller Durchschneidung des Trigeminus¹⁾. Allein gerade hier läßt sich der Beweis liefern, daß lediglich die Sensibilitätslähmung der Hornhaut die Quelle der Erkrankung ist. Das unempfindliche Organ ist in viel höherem Maße Traumen ausgesetzt als das normale, das durch seine Sensibilität und die mit ihr zusammenhängenden Schutzreflexe vor Schädigung behütet wird. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liegt — ganz abgesehen von den pathologisch-anatomischen Gründen, die für sie sprechen — vor allem darin, daß beim Kaninchen bei sorgfältiger Fernhaltung von Traumen durch künstliche Schutzvorrichtungen die Hornhautaffektion nach Trigeminusdurchschneidung ausbleibt²⁾. Beim Menschen, der sein unempfindliches Auge besser zu schützen versteht und bei dem das nahe gelegene andere Auge und der doppelseitig spielende Lidschlußreflex das anästhetische Auge bewachen hilft, pflegt nach Exstirpation des Ganglion semilunare (Gasseri) überhaupt keine Keratitis einzutreten³⁾. Beim Kaninchen hat Ranvier die ganze Hornhaut durch Circumzision aller Nerven beraubt; dennoch blieb sie völlig klar, weil die empfindlich gebliebene Nachbarschaft sie schützte. Durchschneidet man einem so operierten Tiere noch den *N. trigeminus* in der Schädelhöhle, so tritt mit Sicherheit die Keratitis ein⁴⁾. Trophische Hornhautnerven und entsprechende trophisch wirksame Zentralorgane anzunehmen, liegt danach also kein Anlaß vor.

Ein weiteres klassisches Beispiel ist die nach Durchschneidung der Vagi auftretende Lungenentzündung. Auch sie ist als eine neuroparalytische bezeichnet worden im Sinne der Annahme trophischer Nerven. Schon Traube hat sie indessen zutreffend als Schluckpneumonie aufgefaßt, entstanden durch das Hineingelangen von Speichel, Nahrungsbestandteilen usw. in die der Empfindung beraubten Luftwege⁵⁾. Von den vielen Beobachtungen, welche die Richtigkeit dieser Auffassung dartun, sei nur aus neuerer Zeit der von Pawlow gelieferte Beweis angeführt, der darin besteht, daß Hunde die beiderseitige Vagusdurchschneidung

¹⁾ F. Magendie, Journ. de physiol. expér. 4, 176, 1824; Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten (A. d. Franz. von G. Krupp), Leipzig 1841, S. 243. (Nach Longet hat H. Mayo schon ein Jahr vor Magendie die Trigeminuskeratitis beschrieben.) Cl. Bernard, Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux 2, 48 ff., Paris 1858. — ²⁾ H. Snellen, Holländ. Beitr. z. Natur-u. Heilk. 1857; Senftleben, Virchows Arch. f. path. Anat. 65, 69, 1875 u. 72, 278, 1878. Durch die Versuche von Senftleben wird auch die auch heute noch von vielen geteilte Meinung Meißners widerlegt (Meißner u. Büttner, Zeitschr. f. rat. Med. (3. Reihe) 15, 254, 1862), daß die Hornhaut durch die Trigeminusdurchschneidung weniger widerstandsfähig gegen traumatische Einflüsse werde. — ³⁾ F. Krause, Münchner med. Wochenschr. 1895, Nr. 25 f., S. 18 d. S.-A. — ⁴⁾ L. Ranvier, Leçons d'anatomie générale, Paris 1881, p. 413 ff.; A. Hanau, Zeitschr. f. Biol. 16, 146, 1897. Sehr ausführlich handeln über die *Keratitis neuroparalytica* unter Berücksichtigung der gesamten Literatur: H. Wilbrand und A. Sängner, Die Neurologie des Auges 2, 206 ff., Wiesbaden 1901, — ⁵⁾ L. Traube, Gesammelte Beitr. z. Pathol. u. Physiol. 1, 1, Berlin 1871. Betreffs der zahlreichen anderen Arbeiten vgl. O. Frey, Die pathologischen Lungenveränderungen nach Lähmung der *Nervi vagi* (Züricher Preisschrift), Leipzig 1877.

überstehen und auch keine Pneumonie bekommen, wenn durch eine Speiseröhrenfistel das Hineingelangen von Futterbestandteilen in den Kehlkopf gehindert und von einer Magenfistel aus die Ernährung des Tieres besorgt wird¹⁾.

Ähnlich steht es mit anderen Fällen. So hatte Eichhorst auf Grund von Beobachtungen an Vögeln (Tauben) behauptet, der *N. vagus* führe trophische Fasern für den Herzmuskel. Infolge eigentümlicher anatomischer Verhältnisse fehlt nämlich hier die Affektion der Lungen, und der Tod nach Vagusdurchschneidung ist hier sehr verspätet und lediglich durch Inanition bedingt. Eichhorst, der bei der Sektion solcher Tiere eine fettige Entartung in den Elementen des Herzmuskels fand, zog daraus den erwähnten Schluß. Indessen mit Unrecht, da schon die Inanition allein genügt, um eine fettige Degeneration in vielen Organen, auch im Herzmuskel, zu erzeugen²⁾.

Das physiologische Experiment liefert, wie aus dem Vorhergehenden folgt, keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß das cerebrospinale Zentralorgan einen spezifisch trophischen Einfluß auf die Gewebe ausübe.

Auch den Spinalganglien kommt ein solcher nicht zu. Für die oft gehegte Vermutung ihrer trophischen Funktion schien eine experimentelle Grundlage geschaffen zu sein, als Joseph bei Katzen, denen er das Ganglion des zweiten Halsnerven mit Einschluß eines Stückes der hinteren und der vorderen Wurzel ausgeschnitten hatte, im Ausbreitungsgebiete des Nerven, doch nur in einem beschränkten Teile desselben, Haarausfall (Alopecie) beobachtet hatte. Doch ist der Mechanismus dieser Erkrankung noch durchaus unklar. Vasomotorische Lähmung dürfte nicht mitspielen, da die Gefäßnerven erst mit tiefer entspringenden Spinalwurzeln austreten; doch dürften Sensibilitätsstörungen mit ihren Folgen in Betracht kommen und auch neuritische Prozesse nicht ausgeschlossen sein³⁾.

Ganz vereinzelt stehen die Angaben von Gaule, der bei Stichverletzung einzelner Spinalganglien trophische Veränderungen der Haut und Blutungen in die Muskeln beobachtet haben will. Derselbe Autor hat angegeben, daß eine Durchschneidung des *N. trigeminus* im Ganglion oder distalwärts davon augenblicklich erkennbare Ernährungsstörungen der Hornhaut hervorbringe⁴⁾.

Auch diese Angaben, denen offenbare Versuchsfehler zugrunde liegen, nötigen ebensowenig wie die vorliegenden klinischen Erfahrungen, den Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien eine über die Erhaltung ihres Nervenfortsatzes hinausgehende trophische Wirksamkeit zuzuerkennen.

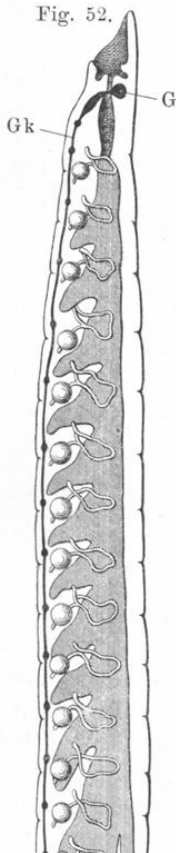
3. Die segmentale Bedeutung von Rücken- und Kopfmark.

Bei vielen wirbellosen Tieren zeigt der Körper eine ausgesprochene Gliederung in hintereinander folgende, einander mehr oder weniger gleichwertige Segmente (Metameren). Dieser Segmentierung entspricht ein ebenfalls gegliedertes nervöses Zentralorgan. Den vordersten Teil desselben bildet ein Gehirn (Schlundganglion); an dieses schließt sich eine bilateral-symmetrische Kette von Ganglien an, die durch Quer- und Längskommissuren miteinander verbunden sind und von denen jedes Paar einem Körpersegment zugehört. Diese Ganglienkette heißt das Bauchmark.

¹⁾ J. P. Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen (deutsch v. A. Walther), Wiesbaden 1898, S. 65; P. Katschkowsky, Pflügers Arch. **84**, 15, 1901. —

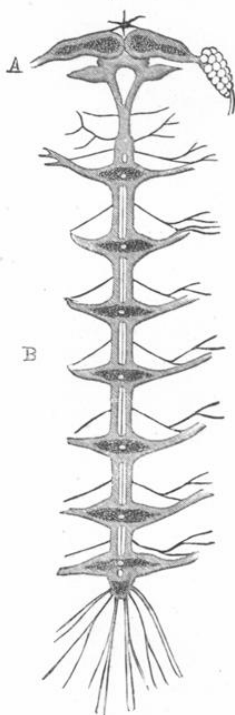
²⁾ H. Eichhorst, Die trophischen Beziehungen der *Nervi vagi* zum Herzmuskel. Berlin 1879; R. Zander, Pflügers Arch. **19**, 324 ff., 1879; A. Hofmann, Virchows Arch. **150**, 161, 1897. — ³⁾ M. Joseph, Virch. Arch. f. pathol. Anat. **107**, 119, 1887 u. **114**, 548, 1888; S. Samuel, ebenda **114**, 378, 1888. — ⁴⁾ J. Gaule, Zentr. f. Physiol. **5**, 409 u. 450, 1891; **6**, 313 u. 361, 1892. Vgl. dazu C. Eckhard, ebenda **6**, 328, 1892 und J. Salvioli, Arch. per le scienze med. **20**, 393.

Fig. 52.



Nervensystem einer Annelide (Blutezel). G Gehirn, Gk Ganglienketten. Nach Leuckart.

Fig. 53.

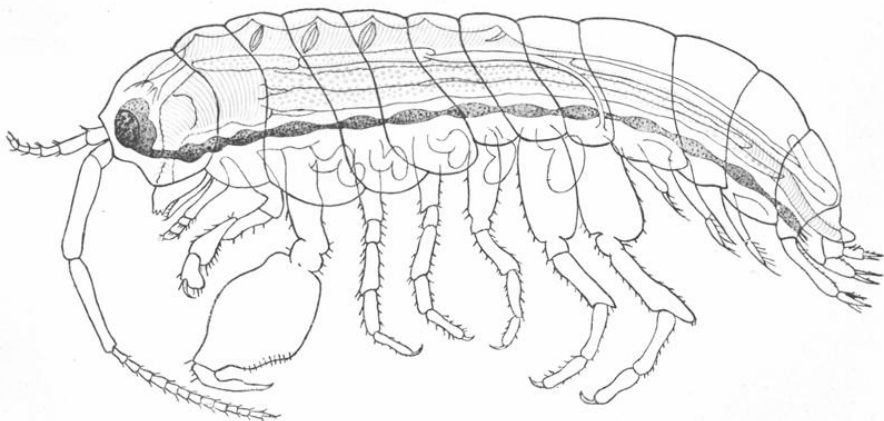


Nervensystem von *Porcellio scaber* (Assel). Nach Leydig. A Hirn, B Bauchmark. (Nach R. Hertwigs Lehrb. d. Zoolog.)

Die Strickleiterform dieses Nervensystems wird meist dadurch vereinfacht, daß die Querkommissuren verkürzt werden, je zwei bilaterale Ganglien also anscheinend zu einfachen Nervenknotten verschmelzen. In dieser Form finden wir das nervöse Zentralorgan bei den Anneliden (Fig. 52) und bei manchen Arthropoden (Fig. 53 und Fig. 54; vgl. auch später Fig. 61). Jedes dieser Bauchmarksganglienpaare ist das physiologische Zentrum für die entsprechende Körpermetamere, die aus ihm ihre afferenten und efferenten Nerven erhält. Indessen verwischt sich bei den meisten Klassen der Gliedertiere die segmentale Anordnung des Bauchmarkes durch Verschmelzung der hintereinander gelegenen Ganglien, die so weit gehen kann, daß sich fast die Gesamtheit derselben zu einer einzigen Masse kondensiert.

Bei den Wirbeltieren, auch bei den höchsten, ist eine segmentale Gliederung des Leibes und mit ihr des Zentralnervensystems im embryonalen Zustande vorhanden. Der Zahl der Urwirbel und der aus ihnen hervorgehenden

Fig. 54.



Nervensystem einer Crustacee (*Orchestria cavimana*). Nach Nebeski. Sagittalschnitt. (Aus R. Hertwig.)

segmentalen Skelett- und Muskelanlagen entsprechen hier die Segmente des Medullarrohres (Neuomeren oder Neurotome).

Später bleibt diese Gliederung noch an der Segmentierung der Wirbelsäule und dem der Wirbelanordnung entsprechenden Ursprung der spinalen Nervenwurzeln erkennbar. Im übrigen Körper, besonders auch in der Muskulatur hat sich die Metamerie mehr oder weniger verwischt. Im Rückenmark selbst deuten nur noch bei Fischen, Schlangen und einigen anderen Reptilien den Wurzelsprüngen entsprechende kleine Anschwellungen des Rückenmarks auf die anfängliche Gliederung hin¹⁾.

Es muß hier erwähnt werden, daß allem Anschein nach zuerst Gall im Rückenmark der Wirbeltiere das morphologische und physiologische Analogon des Bauchmarks der Gliedertiere vermutet hat²⁾. Ob diese Annahme vom anatomischen Standpunkte aus ganz unbedenklich ist, soll hier nicht untersucht werden. In physiologischer Beziehung läßt sich gegen sie wenig einwenden; denn im allgemeinen ist es richtig, daß jeder Rückenmarksabschnitt, aus dem ein bilateral-symmetrisches Wurzelpaar hervortritt, für die vorderen (motorischen) Wurzeln zugleich den wahren Ursprung, für die hinteren (sensiblen) eine erste Endstation bedeutet und daher jedes durch den Wurzelsprung charakterisierte Rückenmarkssegment, indem es einen bestimmten Anteil des Körpers mit Bewegungs- und Empfindungsnerven versorgt, für diesen das primäre nervöse Zentrum darstellt. Von einer dieser Gliederung entsprechenden Metamerie des Leibes ist freilich beim entwickelten Wirbeltiere nicht mehr die Rede. Dennoch kann man auch hier noch von spinalen Segmentalzentren sprechen, wenn man darunter nicht mehr verstehen will als die durch die Ursprünge der Rückenmarkswurzeln gegebene funktionelle Beziehung bestimmter, freilich mit ihrer peripheren Projektion vielfach ineinander übergreifender Markabschnitte zu bestimmten Körperpartien.

In diesem Sinne ist auch der neuerdings besonders von den Neurologen und Chirurgen gebrauchte Begriff des Rückenmarkssegmentes aufzufassen.

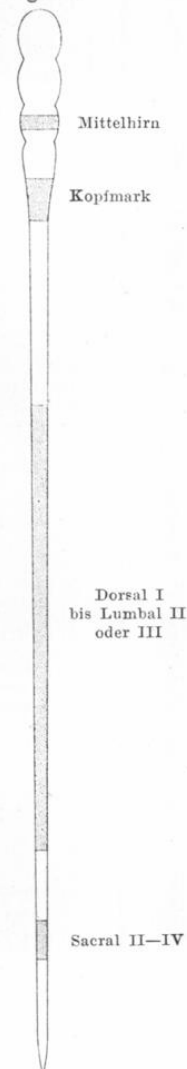
Um die segmentale Bedeutung der einzelnen Rückenmarks- und Kopfmarksabschnitte kennen zu lernen, wird man daher in erster Linie mit der peripheren Verbreitung und Leistung der in den einzelnen Rückenmarkswurzeln und den ihnen homologen Gehirnnerven verlaufenden Nervenfasern zu rechnen haben.

Daraus ergibt sich zunächst die Beziehung der einzelnen Abschnitte des Zentralorgans zu den verschiedenen Partien der Körperoberfläche und zu den Skelettmuskeln. Mit Langley³⁾ kann man neben diesem dem animalen Leben dienenden Anteil des Zentralorgans einen weiteren unterscheiden, der den der Willkür entzogenen und gemeinhin als vegetativ bezeichneten Verrichtungen des Körpers dient, der Innervation der glatten Muskeln, der Drüsen usw. Gaskell hat diesen das animale System gewissermaßen durchwachsenden und durchsetzenden Teil des Zentralorgans als *viscerales*, Langley als *autonomes Nervensystem* bezeichnet. Diesem Forscher zu-

¹⁾ G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881, S. 351 u. 384. —

²⁾ Gall u. Spurzheim, Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems, Paris u. Straßburg 1809, S. 25 u. 192. — ³⁾ J. N. Langley, Ergebnisse der Physiologie, II. Jahrg. (2), 1903, S. 818 u. Brain 26, 101, 1903.

folge besteht dasselbe aus vier voneinander getrennten Abteilungen, einem dem Mittelhirn (dem Boden des Aquädukts) angehörenden, einem bulbären Fig. 55.



Das autonome Nervensystem des Menschen.
Nach Langley.

(im Kopfmark gelegenen), einem sacralen und endlich dem bei weitem größten Anteil, der im Brustmark liegt und alle die für den Sympathicus bestimmten Fasern abgibt (Fig. 55).

Der sympathische Teil des autonomen Systems reicht bei der Katze vom ersten Dorsalnerven bis zum vierten oder fünften, bei Menschen bis zum zweiten oder dritten Lendennerven.

Der sacrale Teil umfaßt das Ursprungsgebiet der sog. *Nn. erigentes* (besser *Nn. pelvici* oder Beckennerven genannt), und reicht bei der Katze vom ersten bis dritten, beim Menschen vom zweiten bis vierten Kreuzbeinnerven.

Der bulbäre Teil gehört im wesentlichen dem Ursprungsgebiet der Vagusgruppe an, der mesencephale dürfte mit der aus kleinen Zellen bestehenden Abteilung des Oculomotoriuskernes sich decken.

Die Verbindung des dorso-lumbalen Teiles des Zentralorgans mit dem Sympathicus wird von den entsprechenden Rückenmarkswurzeln aus durch die *Rami communicantes* vermittelt.

Was die Leistungen dieser einzelnen Teile des autonomen Nervensystems anlangt, so ergeben sich die des sympathischen Abschnittes aus den Verrichtungen des Sympathicus. Insbesondere sind darin die spinalen vasomotorischen (gefäßverengernden) Zentren enthalten, ferner sekretorische Zentren für die Schweißdrüsen, motorische für den *Dilatator iridis* und den Orbitalmuskel, für die glatte Muskulatur des Verdauungskanals, der Milz und des Urogenitalapparates, acceleratorische für das Herz.

Mit diesen Versorgungsgebieten decken sich zum Teil die der übrigen Abschnitte des autonomen Systems, vielfach aber in der Art, daß der sympathischen Innervation antagonistisch wirkende Innervationen parallel gehen.

Der mesencephale Abschnitt steht in Beziehung zum *Sphincter iridis* und zum Ciliarmuskel, der bulbäre läßt aus sich hervorgehen die herzhemmenden Fasern des Vagus, ferner Gefäßerweiterer für die Schleimhäute des Kopfes, Bewegungs- und Hemmungsfasern für die Darmmuskulatur (vom Oesophagus bis zum *Colon descendens*), für die Tracheal- und Bronchialmuskeln, sekretorische (?) für die Magendrüsen, die Leber, das Pankreas.

Endlich besorgt der sacrale Abschnitt: Gefäßerweiterung im Rectum, Anus und den äußeren Geschlechtsorganen; Kontraktion der Muskeln des *Colon descendens*, des Rectum und Anus; Hemmung der glatten Muskulatur des Anus; Kontraktion der Blase; Hemmung (und Kontraktion [?]) der Harnröhre; Hemmung der Muskeln der äußeren Genitalien.

I. Die Rückenmarksnerven.

1. Das Magendie-Bellsche Gesetz.

Jeder Rückenmarksnerv entspringt jederseits mit zwei Wurzeln, einer vorderen (ventralen) und einer hinteren (dorsalen). Die dorsale Wurzel tritt in ein Ganglion (Intervertebralganglion) ein, hinter dem sie sich mit der ven-

tralen vereinigt. Die Erkenntnis, daß den beiden Wurzeln eine verschiedene physiologische Bedeutung zukommt, daß die vordere die motorische, die hintere die sensible Leitung übernimmt, ist eine der wichtigsten Etappen in der Geschichte der experimentellen Physiologie. Man bezeichnet diesen Satz wohl noch häufig als den Bellschen Lehrsatz; die geschichtliche Gerechtigkeit verlangt indessen, daß ihm der Name des Magendie-Bellschen Gesetzes gegeben werde¹⁾.

Wenn Ch. Bell auch im Jahre 1811 erkannte, daß mechanische Reizung der vorderen Wurzeln Bewegung erzeugt, während dies bei den hinteren Wurzeln nicht der Fall ist, blieb er doch noch weit entfernt von der Erkenntnis des wahren Verhaltens. Es war Magendie vorbehalten (1822), den Nachweis zu führen, daß, wenn bei einem Tiere die hinteren Wurzeln durchschnitten werden, die betreffenden Extremitäten unempfindlich werden, ohne ihre Bewegungsfähigkeit einzubüßen, und daß andererseits die Durchschneidung der vorderen Wurzeln die Motilität lähmt, ohne die Empfindlichkeit zu beeinträchtigen. Seine klassische Form erhielt dieser Fundamentalversuch durch Joh. Müller, der ihn am Frosch anzustellen lehrte²⁾. Durchtrennt man hier auf der einen Seite die für das Hinterbein bestimmten dorsalen, auf der anderen die entsprechenden ventralen Wurzeln, so wird das eine Bein völlig bewegungslos bei erhaltener Sensibilität, während das andere seine Beweglichkeit erhalten, seine Empfindlichkeit und seine Fähigkeit, Reflexe zu vermitteln, aber eingebüßt hat³⁾. Weniger klar schienen anfangs die Erfolge von Reizungsversuchen zu sein. Hält man sich an den Frosch, so erkennt man allerdings unschwer, daß die Vorderwurzeln motorisch, die Hinterwurzeln sensibel sind; denn nach ihrer Durchschneidung hat mechanische oder elektrische Reizung der distalen Stümpfe nur bei den vorderen Wurzeln, Reizung der proximalen Stümpfe nur bei den hinteren Wurzeln Erfolg, und zwar entstehen im ersten Falle Zusammenziehungen der entsprechenden Muskeln, im zweiten Schmerzaeusserungen oder Reflexbewegungen. Aber beim Säugetier erhielt bereits Magendie Resultate, die ihn anfangs an der Aufstellung eines präzisen Gesetzes hinderten. Reizung der Vorderwurzeln veranlaßte nämlich hier auch deutliche Empfindung. Indessen bewies Magendie, daß es sich hierbei nur um eine entlehnte Empfindlichkeit handelt (rückläufige Sensibilität), die darauf zu beziehen ist, daß Empfindungsfasern der hinteren Wurzel umbiegen und, sich den motorischen Fasern der vorderen beigesellend, mit ihnen eine Strecke weit verlaufen. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung liegt darin, daß erstens bei durchschnittener Vorderwurzel nur die Reizung ihres peripheren, nicht aber die ihres zentralen stumpfen Empfindung verursacht, und daß zweitens die Empfindlichkeit der vorderen Wurzel durch Durchschneidung der entsprechenden hinteren beseitigt wird. Der Übertritt der sensiblen Elemente in die Vorderwurzelbahn wird vermutlich durch die Plexus vermittelt oder findet an noch peripherer gelegenen Stellen statt⁴⁾.

¹⁾ Die Geschichte des Magendie-Bellschen Gesetzes ist dargestellt bei: F. A. Longet, *Anat. u. Physiol. d. Nervensystems* (deutsch von J. A. Hein) 1, Leipzig 1847; Vulpian, *Leçons sur la physiol. comp. du système nerveux*, Paris 1866, p. 105; S. Mayer, *Hermanns Handb. d. Physiol.* 2 (1), 216, 1879; C. Eckhard, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* 2, 137, 1883; A. Bickel, *Pflügers Arch.* 84, 276, 1901. — ²⁾ Ch. Bell, *An idea of a new anatomy of the brain*, submitted for the observations of his friends, London 1811; *Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems* (deutsch v. M. H. Romberg), Berlin 1836, Vorrede S. XXV und S. 23 ff.; F. Magendie, *Journ. de physiol.* 2, 276 et 366, 1822; *Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten* (deutsch G. Krupp), Leipzig 1841, S. 255; J. Müller, *Frorieps Notizen* 1831, Nr. 646 u. 647; *Handb. d. Physiol.* 1, 4. Aufl., 1844, S. 558. — ³⁾ Eine zweckmäßige von Ewald angegebene Methode zur Anstellung dieses Versuches teilt A. Bickel mit: *Pflügers Arch.* 67, 300, 1897. — ⁴⁾ Ausführlich behandelt die rückläufige Sensibilität Cl. Bernard in den *Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux* 1, 2. bis 6. Vorlesung.

Die Gültigkeit des Magendie-Bellschen Gesetzes wird somit durch das Vorkommen der „rückläufigen Empfindlichkeit“ in den vorderen Wurzeln nicht berührt. Ebensowenig ändert daran etwas die schon den älteren Beobachtern bekannte Tatsache, daß der Durchschneidung der hinteren Wurzeln Bewegungsstörungen folgen; denn diese Störungen sind ataktischer Natur und lediglich durch den Fortfall der Empfindung bedingt. An dieser Stelle kann auf sie nicht näher eingegangen werden.

Eine andere Frage aber ist, ob man dem Gesetze eine allgemeinere Fassung zu geben und auszusprechen berechtigt ist, daß alle zentrifugalen (efferenten) Fasern das Rückenmark durch die vorderen Wurzeln verlassen, alle zentripetalen (afferenten) durch die hinteren eintreten.

Eine Reihe von Tatsachen scheint einer solchen Verallgemeinerung günstig zu sein. Zuerst bewies Pflüger, daß die gefäßverengenden Nerven durch die Vorderwurzeln verlaufen, dann Budge das gleiche von den pupillenerweiternden; später wurde gefunden, daß denselben Weg auch die Schweißnerven (Adamkiewicz, Vulpian) und die pilomotorischen Nerven (Langley u. Sherrington) nehmen¹⁾.

Im Gegensatz dazu hat aber Stricker angegeben, daß die gefäßerweiternden Nervenfasern, die im *N. ischiadicus* des Hundes verlaufen, das Rückenmark durch die hinteren Wurzeln des vierten und fünften Lumbalnerven verlaufen²⁾.

Diese Angabe ist mehrfach bestritten worden; neuere Untersuchungen haben aber als zweifellos ergeben, daß bei vorwurfsfreier Anstellung von mechanischen oder elektrischen Reizungsversuchen an den distalen Stümpfen gewisser hinterer Wurzeln Gefäßdilatation erhalten werden kann³⁾. Besonders beachtenswert sind in dieser Beziehung die Versuche von Morat und von Bayliss; letzterer erhielt beim Hunde in den Hinterbeinen bei Reizung der fünften Lumbal- bis ersten Sacralwurzel und in den Vorderbeinen von der sechsten bis achten Cervical- und der ersten Dorsalwurzel aus Gefäßweiterung. Ähnliche Angaben hat Wersiloff gemacht. Die Frage ist nur, ob man es hierbei wirklich mit zentrifugalen Fasern zu tun hat. Bayliss lehnt, auf den negativen Ausfall von Degenerationsversuchen gestützt, diese Deutung ab; er glaubt, daß es sich um Reizung sensibler Elemente handle, die die Gefäßweiterung nach Art eines sympathischen Axonreflexes (Langley) erzeugten, während Morat, der nach Durchschneidung der betreffenden hinteren Wurzeln eine allerdings erst spät eintretende Degeneration beobachtet hat, die zentrifugale Natur jener Fasern für sicher hält. Das letzte Wort in dieser Frage ist noch nicht gesprochen. Doch ist wichtig, daß nach den Untersuchungen von Steinach beim Frosch auch visceromotorische Nervenfasern in den hinteren Wurzeln enthalten sind, und zwar im zweiten bis sechsten Nerven für Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Rectum, im siebenten bis neunten Nerven für die Blase. Gegenüber den auf Grund sehr sorgfältiger Versuche gemachten Angaben von Steinach dürften die verneinenden Ergebnisse, die Horton-Smith erhalten hat, kaum schwer ins Gewicht fallen⁴⁾.

¹⁾ E. Pflüger, Allg. med. Zentralzeitung 1855, S. 538 u. 602; 1856, S. 250; J. Budge, Über die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855, S. 110; A. Adamkiewicz, Die Sekretion des Schweißes, Berlin 1878, S. 52; A. Vulpian, Compt. rend. 78, 1309, 1878; J. N. Langley u. C. S. Sherrington, Journ. of Physiol. 12, 278, 1891. — ²⁾ J. Stricker, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wissensch. 74 (3), 1, 1876. — ³⁾ J. P. Morat, Arch. de physiol. 4 (5), 689, 1892 und Compt. rend. Acad. des Sciences 124, 919, 1897; N. M. Wersiloff, Le physiologiste russe 1, 48, 1898; W. M. Bayliss, Journ. of Physiol. 26, 173, 1901. — ⁴⁾ E. Steinach, „Lotos“, N. F., 14 (1893); Pflügers Arch. 60, 593, 1895 und 71, 523, 1898; R. J. Horton-Smith, Journ. of Physiol. 21, 101, 1897.

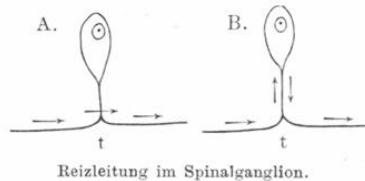
Für den Frosch wäre danach eine Verallgemeinerung des Magendie-Bell-schen Gesetzes ausgeschlossen; dagegen liegt, wenn wir die Anschauungsweise von Bayliss gelten lassen, für das Säugetier bis jetzt kein absolutes Hindernis vor, das, was ursprünglich nur von den Bewegungsfasern der Skelettmuskeln galt, auf alle zentrifugalen Fasern auszudehnen und dem Gesetze die entsprechende allgemeine Fassung zu geben.

2. Bedeutung der Spinalganglien.

Die hinteren Wurzelfasern treten bekanntlich durchweg in das Spinal- oder Intervertebralganglion ein und schließen sich erst, nachdem sie dieses verlassen, den vorderen Wurzelfasern an, mit denen sie nunmehr einen aus afferenten und efferenten Bestandteilen gemischten Nervenstamm bilden. Eigentlich muß man sagen, nicht daß die hinteren Wurzelfasern das Ganglion durchsetzen, sondern daß sie in ihm entspringen. Wenn sich auch bei niederen Wirbeltieren nach manchen Angaben in den Hinterwurzeln gewisse Fasern finden, deren Ursprungszellen im Rückenmark liegen und die infolgedessen das Ganglion glatt durchlaufen (Ramón y Cajal, Lenhossék), so ist für die höheren Tiere ein solcher Nachweis nicht mit Sicherheit geliefert. Die Nervenzellen der Spinalganglien besitzen je einen Fortsatz, der noch im Ganglion sich T-förmig teilt (Ranvier) und dessen einer Ast proximalwärts in das Rückenmark zieht, dessen anderer distalwärts zur Körperperipherie verläuft.

Bei dieser Sachlage erhebt sich die Frage, ob die von der Peripherie anlangenden Erregungen die Zellen der Ganglien durchsetzen müssen, um zum Rückenmark zu gelangen, oder ob sie dieselben umgehen; denn es ist klar, daß man sich vorstellen könnte, daß die an der Teilungsstelle *t* (Fig. 56) anlangende Erregung hier entweder auf direktem Wege auf den proximalen Ast übergehen (Fig. 56A) oder in der Stammfaser aufsteigend und dann wieder absteigend erst auf dem Umwege über die Zelle zum Rückenmark gelangen könnte (Fig. 56B).

Fig. 56.



Ältere Versuche von Exner schienen zugunsten der ersten Annahme zu sprechen, denn mittels des Rheotomverfahrens stellte dieser Forscher fest, daß die der Erregung parallel laufende negative Schwankung das Spinalganglion ohne Zeitverlust durchsetzt. Andererseits hatten sowohl Wundt als Gad und Joseph aus ihren direkten Zeitbestimmungen (ersterer bei den Spinalganglien des Frosches, letztere bei dem den Spinalganglien homologen Jugularganglion des *N. vagus*) eine nicht unerhebliche Leitungsverzögerung erschlossen.

Versuche, die ich gemeinsam mit Diederichs angestellt habe, sprechen wieder zugunsten der Möglichkeit einer Umgehung der Zellen. Wir gingen von der besonders an den sympathischen Ganglienzellen gemachten Erfahrung aus, daß Aufhebung der Blutzufuhr oder Erstickung sie in kurzer Zeit zur Weitergabe anlangender Erregungsantriebe unfähig macht. Trotz mehrstündiger (bis 24 Stunden dauernder) Anämie sahen wir an den Spinalganglien des Frosches die negative Schwankung des Nervenstromes bei distaler Reizung auf den proximalen Teil der hinteren Wurzel übergehen. Ebenso erhielten wir beim Säugetier bei Reizung des Halsvagus deutliche Wirkungen auf die Atmung, nachdem 15 bis 54 Minuten vorher durch Einspritzen einer gewissen Menge einer erstarrenden Paraffinmasse in die Carotis eine lokale Anämie des Jugularknotens herbeigeführt worden war.

Endlich fanden wir, daß auch lokale oder allgemeine Nikotinvergiftung, die nach Langley und Dickinson die Leitung durch alle sympathischen Ganglien aufhebt, die durch das Vagusganglion sowie durch das *Ganglion Gasseri* in keiner Weise beeinträchtigt. Unsere an den Spinalganglien des Frosches angestellten Experimente haben eine Erweiterung und volle Bestätigung durch Steinach erhalten. Merkwürdigerweise sind sie unter dem Namen des Steinachschen Versuches in die Literatur übergegangen.

Steinach bestätigte das lange Erhaltenbleiben der Fortpflanzung des Aktionsstromes auch bei völliger Isolation des Ganglions (nach 36- bis 38 stündiger Aufbewahrung der dasselbe enthaltenden Nervenwurzel); ferner zeigte er, daß am lebenden Frosch die reflektorische Reaktion viele Tage lang nach möglichster Isolierung des Ganglions fortauern kann; endlich bewies ihm die nach dem Verfahren von Nissl an den anämisierten Nervenzellen vorgenommene mikroskopische Untersuchung, daß das Spinalganglion für die physiologischen Reize noch zu einer Zeit durchgängig ist, in der sämtliche Zellen desselben bereits der Degeneration verfallen sind.

In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen stehen auch die Erfahrungen von Morat, der bei Prüfung der reflektorischen Äußerungen strychninierter Frösche den Erfolg einer Reizung unabhängig davon fand, ob man die sensiblen Fasern oberhalb oder unterhalb des Ganglions reizte, und auch die Größe der Reflexzeit bei beiden Reizungsweisen nur innerhalb solcher Grenzen schwanken sah, in denen sie auch bei Reizung derselben Nervenstelle zu schwanken pflegt. Auch Moore und Reynolds fanden, daß der Zeitunterschied bei beiden Reizungsweisen nur der Länge der Nervenstrecke entspricht¹⁾.

Aus den vorliegenden Erfahrungen muß demgemäß der Schluß gezogen werden, daß die zentripetale Erregung, um durch ein Spinalganglion oder ein homologes Kopfnervenganglion das Zentrum zu erreichen, die Nervenzellen des Ganglions nicht durchsetzt oder wenigstens nicht zu durchsetzen braucht. Möglich ist ja auch, daß unter normalen Bedingungen die Erregung an der Teilungszelle zwar unmittelbar vom distalen zum proximalen Aste des Nervenfortsatzes übergeht, daß aber doch die Nervenzelle, indem sie dabei einen geringen Erregungsanteil empfängt, nach dem Ausdruck von Gad gewissermaßen einen Wegzoll erhebt.

Es ist indessen zu beachten, daß auf ontogenetisch und phylogenetisch tieferen Stufen die Spinalganglienzellen bipolar sind, bei den Fischen während des ganzen Lebens, aber bei allen Wirbeltieren in gewissen Stadien der embryonalen Entwicklung. Hier ist also eine Leitung mit Umgehung der Nervenzellen nicht möglich. In dem bleibenden Zustande der höheren Vertebraten, in welchem die Unipolarisation der Zellen (v. Lenhossék) erfolgt ist, haben wir vermutlich eine Differenzierung zu sehen, vermittelt deren der Erregung der Weg durch die Zelle erspart wird, ohne daß dabei deren trophischer Einfluß auf die ihr entstammende Faser beeinträchtigt wird.

Alle Betrachtungen über Relaisfunktionen u. ä. der Intervertebralganglien sind gegenstandslos, wenn der Erregungsweg überhaupt nicht durch ihre Zellen führt. Der trophische Einfluß der Spinalganglien auf die sensiblen Fasern ist das einzige, was von ihrer Bedeutung bekannt ist. (S. darüber S. 300.)

¹⁾ W. Wundt, *Unters. z. Mechanik der Nerven und Nervenzentren* 2, 45 u. 104, Stuttgart 1876; Sigm. Exner, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1877, S. 567; J. Gad u. M. Joseph, ebenda 1889, S. 199; O. Langendorff, *Sitzungsber. d. Naturforschenden Ges. zu Rostock* 1898, Nr. 5; H. Diederichs, *Zur Kenntnis der Reizleitung in den Cerebrospinalganglien*. Diss., Rostock 1900; E. Steinach, *Pflügers Arch.* 78, 291, 1899; B. Moore u. H. W. Reynolds, *Zentralbl. f. Physiol.* 12, 501, 1898; J. P. Morat, *Arch. de physiol.* 10 (5), 278, 1899.

II. Das Rückenmarkssegment.

Entsprechend den aus ihm hervorgehenden Wurzelpaaren kann man sich, wie bemerkt, das Rückenmark in Segmente zerlegt denken, deren jedes also einen Markabschnitt darstellt, der durch die aus ihm hervorgehenden Empfindungs- und Bewegungsnerven zu bestimmten Hautregionen und Muskeln in Beziehung steht. Die Kenntnis der segmentalen Verteilung der Spinalwurzeln ist von hohem praktischen Interesse, und es ist daher viel Arbeit darauf verwandt worden, hier möglichste Klarheit zu schaffen.

Auf experimentellem Wege ist dies nur beim Tiere möglich.

Hier verdanken wir die ersten Untersuchungen Eckhard, der, um beim Frosche die Verteilung der Vorderwurzeln kennen zu lernen, sie einzeln reizte und zur Feststellung der sensiblen Verbreitungsgebiete alle Hinterwurzeln eines Körperabschnittes bis auf eine durchschnitt und dann den empfindlich gebliebenen Hautbezirk aufsuchte. Weitere Angaben machten für das Kaninchen Peyer und Krause, von denen der letztere sich ebenso wie Meyer der Wallerschen Degenerationsmethode bediente. Ferner ist Koschewnikoff zu nennen, der wie Eckhard am Frosch experimentierte. Von ganz besonderer Bedeutung waren die von Türck angestellten, erst nach seinem Tode veröffentlichten Untersuchungen am Hunde. Aus der neuesten Zeit stammen die ausgezeichneten Arbeiten von Sherrington über die Verteilung der Vorder- und Hinterwurzeln bei der Katze und beim Affen (*Macacus*).

Um beim Menschen ähnliche Feststellungen zu machen, ist man zumeist auf die Statistik der traumatischen Rückenmarkserkrankungen angewiesen. Auf Grund des vorliegenden klinischen Materiales sind Innervationsschemata von Allen Starr, Thorburn, Head und besonders von Kocher entworfen worden, zu denen sich neuerdings die von Wichmann und von Seiffer mitgeteilten gesellen¹⁾.

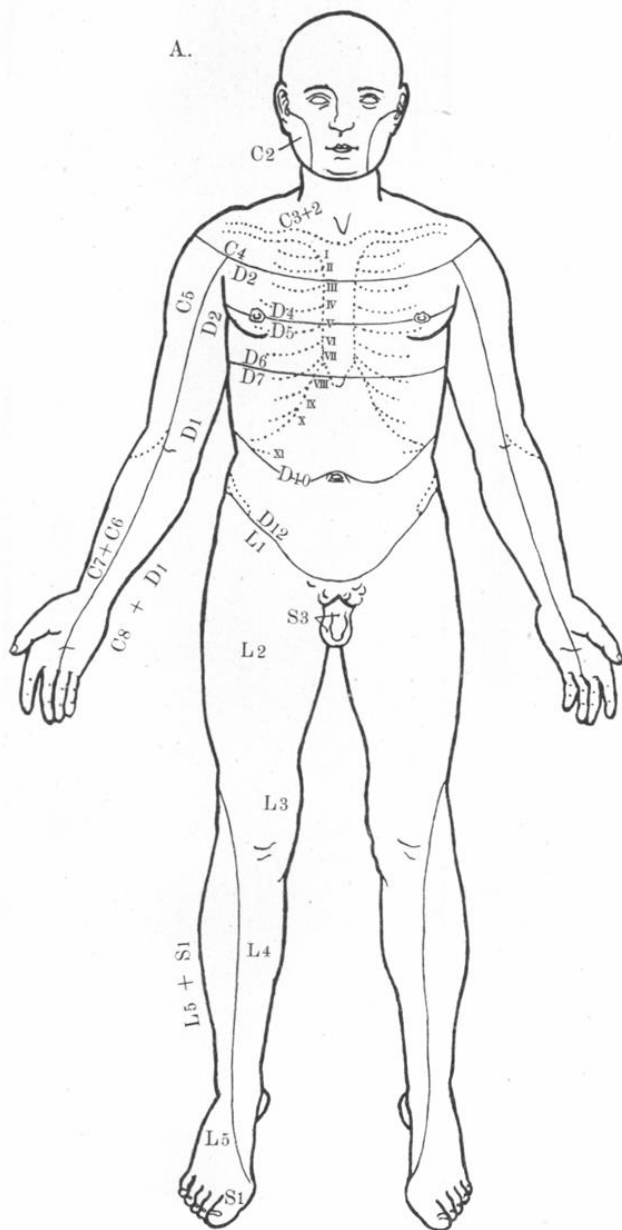
Die wichtigsten Ergebnisse dieser mühevollen Untersuchungen sind folgende:

Was die sensible Segmentalinnervation der Haut anlangt, so lehrt der Tierversuch, daß jede Hinterwurzel ein zusammenhängendes Hautgebiet versorgt, auch dann, wenn sie in den Geflechten sich mehrfach verzweigt und verschiedenartige Anschlüsse findet. Es besteht indessen keine scharfe Abgrenzung der den verschiedenen Rückenmarkssegmenten angehörenden Hautpartien voneinander. Vielmehr greifen die Gebiete benachbarter Segmente derartig ineinander über, daß jeder größere Hautbezirk mindestens von zwei oder drei Wurzeln zugleich versorgt wird. Doch lassen sich den einzelnen Segmenten entsprechende „Kerngebiete“ (Kocher) ermitteln, die den mittleren Teilen eines sensiblen Feldes nach Abzug der übergreifenden Nachbarfelder entsprechen. Die gegenseitige Überdeckung der einzelnen Innervationsbezirke erklärt die Tatsache, daß nach Durchschneidung einer einzelnen Hinterwurzel ein Sensibilitätsausfall meist gar nicht zu ermitteln ist.

¹⁾ Die ältere Literatur bei S. Mayer, Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (1), 229 f.; C. S. Sherrington, Philos. Transact. Roy. Soc. London 184 B, 641, 1893 u. 190, 1898 (abgedruckt in The Thompson Yates Laboratories Reports 1, 46, 1900); ferner in E. A. Schäfers Textbook of Physiology 2, 880, 1900; Th. Kocher, Mitt. aus d. Grenzgebieten d. Medizin und Chirurgie 1, Heft 4, 415 bis 660, 1896; R. Wichmann, Die Rückenmarksnerven und ihre Segmentbezüge, Berlin 1900 (mit ausführlichem Literaturverzeichnis); W. Seiffer, Arch. f. Psychiatrie 34, Heft 2, 1901. Über die weiteren klinischen Untersucher s. Sherrington, a. a. O. 1893, S. 648.

An den Extremitäten greifen die einzelnen Segmentgebiete weit stärker ineinander über als am Rumpf. Türk hatte daher der Hals- und Rumpf-

Fig. 57.

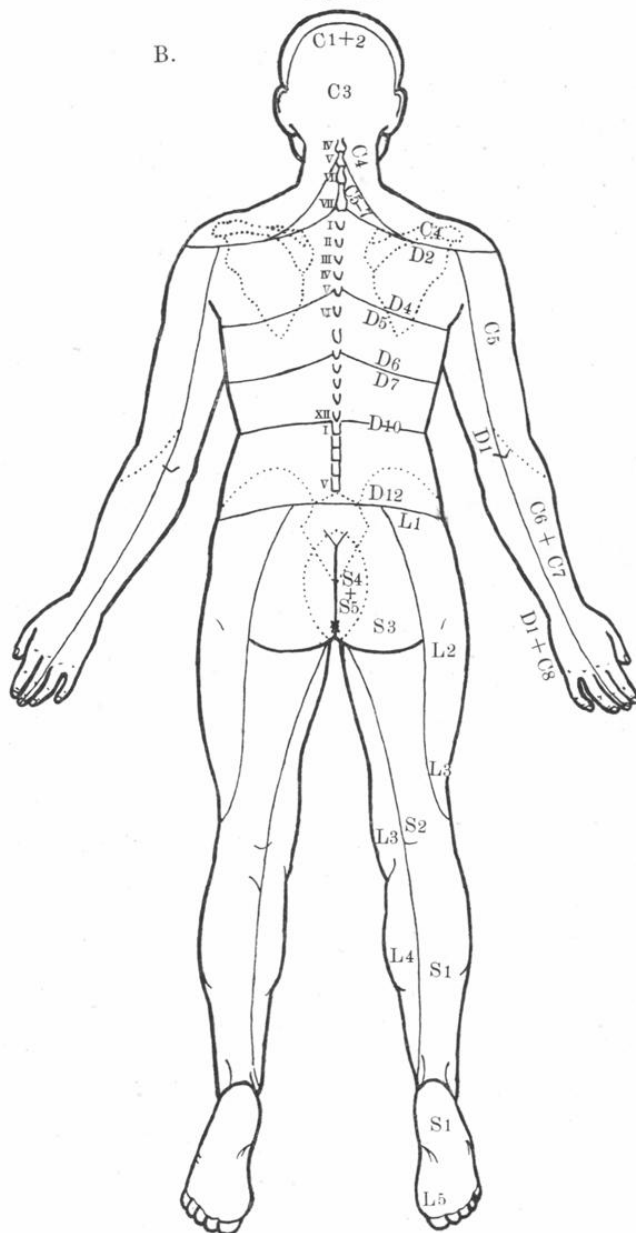


Spinales Sensibilitätsschema. Nach Seiffer.

haut „ausschließende“, d. h. nur von je einer Wurzel versorgte Bezirke zugeschrieben, während er für die Haut der Extremitäten neben solchen auch

„gemeinschaftliche“ Gebiete annahm. Indessen findet eine Überdeckung der Wurzelbezirke auch in der Rumpfhaut statt.

Fig. 57.



Spinales Sensibilitätschema. Nach Seiffer.

Die an Katzen und besonders auch an Affen erhaltenen Ergebnisse Sherringtons haben sich im wesentlichen auch für den Menschen bestätigen

lassen. Versucht man hier auf Grund der Erfahrungen über totale Querschnittsläsionen des Rückenmarkes die den einzelnen Segmenten entsprechenden Hautfelder zu ermitteln, so ist dies, wie Kocher richtig bemerkt, nicht mit der Genauigkeit möglich, die sich beim Tierversuch erreichen läßt, und die Zunahme des Erfahrungsmaterials wird noch lange zu Korrekturen der entworfenen Schemata nötigen. Hier sei in Fig. 57 (A und B) eine Sensibilitäts-tafel mitgeteilt, die nach dem Vorgange von Kocher u. a. neuerdings von Seiffer zum Zwecke praktischer Verwendung entworfen worden ist und ein sehr anschauliches Bild von der segmentalen Versorgung der Haut gibt.

Der plurisegmentalen Innervation der einzelnen Hautgebiete entspricht eine ähnliche Versorgungsweise der Muskeln mit motorischen Fasern. Fast jeder Muskel erhält, wie schon Eckhard beim Frosch gefunden hatte und Sherrington auch für den Affen feststellte, seine Innervation von mehreren einander benachbarten Vorderwurzeln und damit von verschiedenen Rückenmarkssegmenten. Andererseits ist jede vordere Spinalwurzel an der Versorgung mehrerer Muskeln beteiligt, so daß durch Durchschneidung einer Vorderwurzel eine Anzahl Muskeln, jeder derselben aber nur teilweise gelähmt wird.

Die von einem und demselben Segment versorgten Wurzeln sind indessen nicht etwa, wie vielfach behauptet worden ist, solche, die zueinander in einem bestimmten funktionellen Verhältnis stehen, durch deren Zusammenwirken koordinierte, für die Erreichung bestimmter Bewegungszwecke geeignete Wirkungen erzeugt werden¹⁾, sondern sie besitzen oft antagonistische Funktionen und liegen nicht selten so weit voneinander entfernt, daß ihre gemeinschaftliche Tätigkeit nicht in Frage kommen kann. Es hätte ja viel Verlockendes, anzunehmen, daß den mannigfaltigen Kombinationen, in denen die Muskeln synergisch tätig werden können, eine anatomische Anordnung in der ersten zentralen Projektion (Gad) zugrunde liege, derart, daß jeder Muskel mit dem einen Teile seiner Elemente zu der einen, mit einem anderen zu einer anderen Funktionsgruppe gehörte. Indessen ist, wie Sherrington bemerkt, ein solches Verhältnis schon deshalb unwahrscheinlich, weil von einzelnen Wurzeln oft nur so geringe Anteile mancher Muskeln versorgt werden, daß diese für eine funktionelle Mitwirkung nicht in Betracht kommen können.

Offenbar hat daher die plurisegmentale Innervation der Muskeln weniger eine funktionelle, als eine morphologische Bedeutung; sie ist ein Überbleibsel der embryonalen Metamerie, der ursprünglichen Zugehörigkeit der Muskel-segmente (Myotome) zu den einzelnen Urwirbeln und den ihnen entsprechenden Segmenten des Medullarrohres, den Neurotomen.

Für die ärztliche Praxis ist die Kenntnis derjenigen Muskeln, die von jeder Vorderwurzel versorgt werden, von nicht geringer Bedeutung. Auf

¹⁾ D. Ferrier u. F. Yeo, Proc. Roy. Soc. 32, 12, 1881; J. Gad, Festschr. zur Feier des 300jähr. Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg, Leipzig 1882. Nach Ferrier und Yeo sollen der Reizung der verschiedenen Vorderwurzeln beim Affen folgende Bewegungen entsprechen:

I D. Bewegung der Hand wie beim Pflücken einer Frucht,

VI C. Arm dem Munde genähert,

VII C. Bewegung, als wenn das Tier seinen Körper mit der Hand aufrichten wollte,

VIII C. Kratzen in der Gesäßgegend.

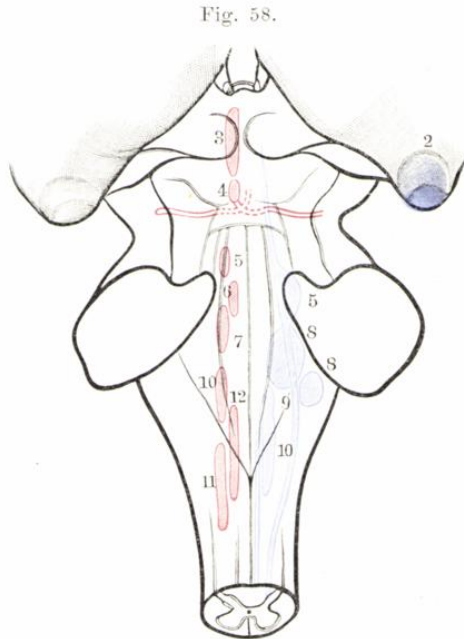
Offenbar hat es sich bei diesen Versuchen um Reflexe gehandelt.

Grund der klinischen Erfahrung sind daher auch hierfür Innervations-schemata entworfen worden. Ich verweise in dieser Beziehung auf die von Kocher und von Wichmann mitgeteilten Tafeln und besonders auf die tabellarische Übersicht, die unter Benutzung des neuesten Beobachtungsmaterials von Edinger gegeben worden ist ¹⁾.

III. Übersicht über die Verrichtungen der Gehirnnerven.

Mit Ausnahme des ersten und des zweiten Paares entspringen alle Gehirnnerven aus dem Kopmark oder diesem benachbarten Teilen. Insbesondere muß der graue Boden des vierten Ventrikels und seine unterhalb des Aquäduktes gelegene Fortsetzung als das Kerngebiet der Kopfnerven angesehen werden (Fig. 58).

Sehen wir von den beiden vordersten Paaren, dem *N. opticus* und *N. olfactorius*, ab, so tritt bei den übrigen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Ursprungsverhältnissen der Spinalnerven zutage. Die Fasern aller motorischen Nervenwurzeln entspringen nämlich als Neuriten der als Nervenkerne bezeichneten Ganglienzellengruppen, während die sensiblen die ihnen zugehörigen Nervenzellen in den Kopfnervenganglien haben, die sie passieren. Die motorischen Nervenkerne enthalten somit die Anfänge der motorischen Neurone erster Ordnung, während die sog. sensiblen Kerne aus Nervenzellen bestehen, die bereits Neurone zweiter Ordnung angehören. Die rein sensiblen Hirnnerven gleichen



Nervenkerne des Kopmarkes; die motorischen rot, die sensiblen blau. Nach Toldt. Die Zahlen entsprechen der anatomischen Reihenfolge der Gehirnnerven.

somit spinalen Hinterwurzeln, die motorischen spinalen Vorderwurzeln und die den ersteren zugehörigen Ganglien (Semilunarganglion des Trigeminus, *Ganglion petrosum* des Glossopharyngeus, *Ganglion jugulare vagi* usw.) den Intervertebralganglien. Manche Hirnnerven, wie z. B. der Trigeminus, entspringen geradezu mit einer vorderen motorischen und einer hinteren, das Ganglion durchsetzenden sensiblen Wurzel (Fig. 59 a. f. S.).

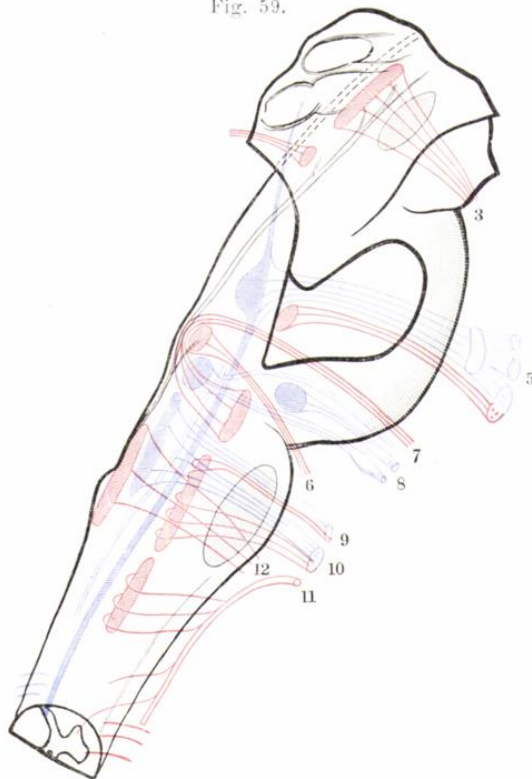
Dementsprechend unterscheidet man auch einen motorischen und einen sensiblen Kern des Trigeminus, Glossopharyngeus und Vagus. Den *N. intermedius* fassen viele als sensible Wurzel des Facialis auf, deren Ursprungszellen im *Ganglion geniculi* liegen.

¹⁾ Kocher, a. a. O.; Wichmann, a. a. O.; L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane usw. 1. 93, 7. Aufl., 1904.

I. Die spezifischen Sinnesnerven (**1., 2. und 8. Hirnnerv**): *N. olfactorius* (Riechnerv), *N. opticus* (Sehnerv), *N. acusticus* (Hörnerv, *N. octavus*, Ewald, *N. vestibularis* und *cochlearis*) werden mit ihren wichtigsten Beziehungen an anderen Stellen behandelt. Nur in betreff des Opticus sei hier erwähnt, daß manche ihm außer den eigentlichen Sehfasern noch Reflexfasern zuschreiben, die den Pupillarreflex vermitteln sollen, und daß ferner in ihm nach Engelmann auch zentrifugale Elemente enthalten sind, die, direkt oder auf reflektorischem Wege erregt, Bewegungserscheinungen an den Netzhautzapfen und am Pigmentepithel hervorrufen.

II. Der **3., 4. und 6. Hirnnerv**: *N. oculomotorius*, *N. trochlearis*, *N. abducens*¹⁾, sind die Bewegungsnerven des Auges. Der Oculomotorius innerviert den *Rectus sup.*, *inf.*, *medialis*, *Obliquus inf.* und den *Levator palpebrae superioris*. Ferner

Fig. 59.



Kerne und Wurzeln der Hirnnerven. Seitliche Ansicht des Kopfmarkes. Die motorischen Kerne und Nerven rot, die sensiblen blau. Nach Toldt. Die Zahlen haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 58.

treten Fasern dieses Nerven zum *Ganglion ciliare* und versehen auf diesem Wege die (beim Menschen und den Säugetieren) aus glatten Fasern bestehenden Binnenmuskeln des Auges, den *Sphincter iridis* und *Ciliaris*. Der Ciliarknoten muß als ein sympathisches Ganglion aufgefaßt werden, dessen Nervenzellen in den Weg der Pupillenverengerungs- und Accommodationsfasern eingeschaltet sind. An dem frühen Absterben dieser Zellen liegt es, wenn nach dem Tode die Möglichkeit, durch Reizung des *N. oculomotorius* die Pupille zu verengern, so bald erlischt. Die postcellulären Fasern bleiben noch lange nach dem Tode erregbar. Dem Oculomotorius sind auch sensible Elemente zugeschrieben worden (Adamük), doch fehlen darüber neuere Erfahrungen. Vollständige Lähmung des Oculomotorius bewirkt außer einer erheblichen Einschränkung in der Beweglichkeit des Bulbus, Abduktion und geringe Protusion desselben (weil die Recti als Retraktoren wirken), ferner Herabsinken des Oberlides (Ptosis), Erweiterung der Pupille und endlich dauernde Einstellung

Unfähigkeit derselben, auf Lichteinfall zu reagieren, des Auges auf die Ferne (Accommodationslähmung).

Der *N. trochlearis* versorgt den *M. obliquus sup.*, der *N. abducens* den *Rectus lateralis*; aus dem Ausfall dieser Funktionen ergeben sich die Störungen, die bei Lähmung der betreffenden Nerven beobachtet werden.

¹⁾ C. Eckhard, Geschichte der Physiologie der motorischen Nerven des Auges. Beitr. z. Anat. u. Physiol. 11, 115, 1885; O. Langendorff, Pflügers Archiv 56, 522, 1894.

III. Der 5. Gehirnnerv: *N. trigeminus*¹⁾. Die stärkere Portion der Trigemiuswurzel, an deren Bildung sich außer den im sensiblen Trigemiuskern endenden Fasern auch die aufsteigende Trigemiuswurzel beteiligt, vereinigt sich, nachdem sie das Gassersche Ganglion passiert hat, mit der schwächeren, die ihren Ursprung aus dem motorischen Trigemiuskern und aus der vom Mittelhirn herabsteigenden Wurzel herleitet (siehe Fig. 59). Die *Portio major* führt dem gemeinsamen Stamme die sensiblen, die *Portio minor* die motorischen Elemente zu. Die sensiblen Leistungen sind die überwiegenden. Der Trigemius versorgt nämlich mit Empfindungsfasern die Haut des Gesichtes und einen Teil der behaarten Kopfhaut, größtenteils ferner die Schleimhaut der Nase (*Regio respiratoria*) und des Mundes, die Zähne, das Auge usw. Reizungen in diesen Verästelungsgebieten geben zu den mannigfaltigsten reflektorischen Bewegungen, Sekretionen und Hemmungen Anlaß (Lidschluß und Tränenabsonderung bei Berührung des Auges, Speichelsekretion bei Reizung der Zungenschleimhaut, Hemmung der Atembewegungen, Glottisverschluß, Verlangsamung des Herzschlages bei gewissen Reizungen der Nasenschleimhaut u. a. m.).

Mit Bewegungsnerven versorgt der Trigemius durch seinen *Ramus masticatorius* die Kaumuskulatur, ferner den für den Schluckakt wichtigen *M. mylohyoidus*, den *Tensor veli palatini* und den *Tensor tympani*, der deshalb beim Kauen leicht in Mitbewegung gerät.

In betreff seiner vielleicht originären Beziehungen zum Geruch und zum Geschmack muß auf die diese Funktionen behandelnden Abschnitte dieses Handbuchs verwiesen werden; ebenso ist bezüglich seiner sekretorischen Beziehungen zur Tränendrüse, zu den Schweißdrüsen und der ihm nur durch die Aufnahme fremder Nervenfasern vermittelten Bedeutung für die Speichelabsonderung auf die einschlägigen Kapitel hinzuweisen.

Inwieweit die im Trigemius verlaufenden Vasodilatoren (für Nasen- und Mundschleimhaut) ihm ursprünglich eigentümlich sind, dürfte noch nicht ganz entschieden sein; wahrscheinlich stammen sie ganz oder teilweise aus dem Sympathicus, und jedenfalls erhält der *Ramus lingualis* seine gefäßerweiternden Fasern für den vorderen Teil der Zunge und die unteren Speicheldrüsen von der *Chorda tympani*. Auf der Anwesenheit dieser Fasern im Zungenaste beruht wahrscheinlich das scheinbare Motorischwerden desselben nach Durchschneidung des Bewegungsnerven der Zunge, des *N. hypoglossus*. Philippeaux und Vulpian hatten gefunden, daß einige Tage nach der Hypoglossusdurchschneidung Reizung des peripheren Stumpfes des durchschnittenen Lingualis, also des sensiblen Zungenerven, Bewegungen der Zungenmuskulatur hervorruft. Heidenhain hat aber nachgewiesen, daß diese Kontraktionen nur eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den durch Hypoglossusreizung zu erzielenden besitzen, und die Angabe Vulpians bestätigt, daß ihr Eintritt an das Vorhandensein zentrifugaler Fasern im *N. lingualis* gebunden ist. Es ist zu vermuten, daß dieses die gefäßerweiternden sind und daß unter dem Einfluß des durch deren Reizung verstärkten Blutstromes die im Absterben begriffenen Endigungen des *N. hypoglossus* oder auch die durch den Verlust ihrer Innervation empfindlicher gewordenen Muskelfasern in Erregung geraten. Mit Heidenhain, der übrigens lieber eine Reizung lymphosekretorischer Fasern hat annehmen wollen, kann man diese Erscheinung als pseudomotorische bezeichnen²⁾.

Die pupillenerweiternden Elemente, die man dem Trigemius zugeschrieben hat, gehören lediglich dem Sympathicus an.

Was die pupillenverengernden Fasern anlangt, die in ihm verlaufen sollen, so dürfte jetzt diese oft erörterte Angelegenheit nahezu geklärt sein. Die alte Beobachtung von Magendie, daß intracraniale Durchschneidung des Trigemius beim Kaninchen eine starke Pupillenverengerung bewirkt, kann wohl jeder Physiologe aus eigener Erfahrung bestätigen, ebenso die von Longet u. a.

¹⁾ C. Eckhard, Geschichte des *N. trigeminus*, Beitr. z. Anat. u. Physiol. 12, 111, 1888. — ²⁾ Philippeaux et Vulpian, Compt. rend. Acad. des Sciences 56, 1009, 1863; A. Vulpian, ebenda 66, 146, 1873; E. Bleuler und K. Lehmann, Pflügers Arch. 20, 354, 1879; R. Heidenhain, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, Suppl. S. 133

herrührende Bemerkung, daß die Pupille später wieder weiter wird und auf Licht reagiert. Danach ist es zweifellos, daß es sich um eine Reizerscheinung handelt. Die Frage, ob diese direkt oder auf reflektorischem Wege (Budge) zustande kommt, ist durch die Reizversuche von Grünhagen und von Eckhard, bei denen Reflexe auf den *N. oculomotorius* ausgeschlossen waren, zugunsten einer direkten zentrifugalen Wirkung des Nerven auf die Iris entschieden. Nach den Befunden Eckhards lassen sich derartig wirksame Fasern in der aufsteigenden Quintuswurzel bis hinab zum zweiten Halswirbel nachweisen. Bis jetzt hat man aber solche Wirkungen des Trigeminus nur beim Kaninchen gesehen, bei Katzen dagegen vermißt. Ob daher diese Ergebnisse geeignet sind, die „spinale Miosis“ des Menschen verständlich zu machen, ist fraglich. Krause fand hier nach Fortnahme des *Ganglion Gasseri* die Pupille in einem Falle genau ebenso weit wie die der anderen Seite, in zwei anderen Fällen dagegen weiter¹⁾.

Die experimentelle Durchschneidung des Trigeminus wird beim Kaninchen in der Regel intracranial nach dem von Magendie angegebenen Verfahren geübt²⁾. Nach ihrer Ausführung tritt Anästhesie aller vom Trigeminus mit Empfindungsfasern versorgten Gebiete ein. Ferner sind natürlich die Kaumuskeln gelähmt. Der Tonusverlust und die Bewegungsstörungen im Gebiete der mimischen Gesichtsmuskulatur (Ch. Bell u. a.) sind lediglich auf den Sensibilitätsausfall zurückzuführen. Über die danach eintretenden Ernährungsstörungen am Auge und an anderen Teilen, die man auf die Existenz trophischer Nervenfasern hat zurückführen wollen, vgl. S. 304.

Die durch Krankheiten bedingten Fälle von Quintuslähmung, besonders aber die neuerdings öfters geübte operative Entfernung des *Ganglion Gasseri* geben Gelegenheit, auch am Menschen die Folgen des Ausfalls der Trigeminusfunktion zu studieren. In betreff der Folgen dieses Eingriffs sei besonders auf die einschlägigen Mitteilungen von F. Krause³⁾ hingewiesen. Aus ihnen ist hervorzuheben, daß die Tränenabsonderung zwar vermindert, aber nicht aufgehoben wird und daß trophische Veränderungen weder am Auge noch an anderen Stellen eintreten brauchen.

IV. Der 7. Gehirnnerv, *N. facialis*. Der Facialis ist ein im wesentlichen motorischer Nerv. Die in seinem Verlaufe, schon an seiner Austrittsstelle aus dem *Foramen stylomastoideum*, nachweisbare Empfindlichkeit entlehnt er dem Trigeminus und dem *R. auricularis vagi*; die sensorischen Fasern (Geschmacksfasern), die in seinem Paukenhöhlenaste, der *Chorda tympani*, verlaufen und mit dem *N. lingualis* die vorderen Abschnitte der Zunge erreichen, werden vom Trigeminus oder vom Glossopharyngeus oder vom *N. intermedius* abgeleitet. Die ebenfalls durch die Chorda vermittelten sekretorischen Beziehungen des Facialis zur Unterkiefer- und Unterzungendrüse, die an anderer Stelle erörtert werden, seien hier nur erwähnt. Es dürfte sicher sein, daß der Facialis die entsprechenden Fasern schon an seinem Ursprunge besitzt. Auch für die Tränendrüse führt er sekretorische Fasern.

Seine motorischen Wirkungen beziehen sich vor allem auf die mimische Gesichtsmuskulatur. Die Erscheinungen der Facialislähmung treten daher besonders prägnant beim Menschen hervor, dessen Gesichtsausdruck weit modulationsfähiger ist als der der meisten Tiere. Bei einseitiger Lähmung erscheint das Gesicht wegen des Überwiegens der noch innervierten Muskeln der anderen Gesichtshälfte nach der gesunden Seite hin verzogen. Bei längerer Dauer der Lähmung kann indessen durch Kontraktur der gelähmten Muskeln das Bild sich umkehren.

Wenn man einem jungen Kaninchen den *N. facialis* ausreißt, so bildet sich allmählich nach den von Schauta gemachten Beobachtungen eine starke Verziehung

¹⁾ Die ältere Literatur bei C. Eckhard, a. a. O., S. 133; A. Grünhagen, Lehrb. d. Physiol., 7. Aufl., 3, 121, 1887; C. Eckhard, Zentralbl. f. Physiol. 6, 129, 1892; F. Krause, s. u. — ²⁾ Cl. Bernard, Leçons sur le système nerveux 2, 48, 1858. Beim Frosch ist der *N. trigeminus* leicht von der Mundhöhle aus zu durchschneiden. — ³⁾ F. Krause, Die Neurologie des Trigeminus, Leipzig 1896, u. Münch. med. Wochenschr. 1895, Nr. 25 ff.

der Mundspalte und der ganzen Schnauze nach der gelähmten Seite hin aus¹⁾. Nach längerer Zeit findet man, daß auch das Knochengerüst des Kopfes sich an der Verschiebung beteiligt: der Schädel ist nach der gelähmten Seite hin gewissermaßen verbogen. Nach Schauta und Brücke hängt dies mit dem gehemmten Wachstum der paralytischen Muskeln und dem dadurch verursachten stärkeren Zuge auf die darunter liegenden Knochen zusammen. Vielleicht liegt der Gesichtsverzerrung eine aktive Kontraktur der gelähmten Muskeln zugrunde. In einer bisher nicht veröffentlichten Untersuchungsreihe habe ich gefunden, daß die Verziehung der Weichteile des Gesichtes nach der kranken Seite sich bereits wenige Tage nach der Ausreißung der Facialis zu zeigen beginnt und im Laufe von Monaten und Jahren sich zu ganz ungeheuerlichen, auch am tief betäubten und am toten Tiere nachweisbaren Verzerrungen ausbildet.

Bei Hunden treten im Gebiete der gelähmten Muskulatur außer den auch bei Kaninchen wahrnehmbaren fibrillären später sehr lebhafte fasciculäre Zuckungen auf, die, wie Schiff gefunden hat, insofern vom Trigemini abhängig sind, als sie durch Durchschneidung desselben aufgehoben, durch Reizung verstärkt werden²⁾. Ganz klar sind diese Beziehungen nicht, doch ist nicht unwahrscheinlich, daß es sich hier ähnlich wie bei der Zunge um pseudomotorische Wirkungen (siehe oben) handelt.

Zu den bei der Facialislähmung beteiligten Muskeln gehört auch der Schließmuskel des Auges (*M. orbicularis*). Die abnorm weite Öffnung der Lidspalte (Lagophthalmos), die Unvollständigkeit des Augenverschlusses, der Mangel des Lidreflexes können zu Augenentzündungen und Tränenträufeln führen. Doch lernen Kaninchen bald, durch reflektorische Innervierung des *Retractor bulbi* und durch die Nickhaut ihr Auge vor traumatischen Einflüssen zu schützen.

Durch seine Beziehungen zu den Muskeln der Nase und des Mundes ist der Facialis der motorische Nerv für die Kopfatmung. Nach seiner Durchschneidung hören die Atembewegungen der Nasenflügel auf. Cl. Bernard sah nach beiderseitiger Facialisdurchschneidung ein Pferd an Erstickung zugrunde gehen; doch bildet sich wohl nur ausnahmsweise ein die Atmung behindernder Ventilverschluß durch die gelähmten Nasenflügel aus; Ellenberger fand, daß beim Pferde die beiderseitige Lähmung der Gesichtsnerven meistens nicht von üblen Folgen begleitet ist³⁾.

Die Beziehungen des Facialis zur Muskulatur des weichen Gaumens (*Levator veli* und *Musculus uvulae*) sind ganz unsicher. Die auf direkten Reizungsversuchen beruhenden Angaben darüber sind spärlich und z. T. widersprechend, und die Richtigkeit der in diesem Sinne gedeuteten klinischen Erfahrungen wird bezweifelt. Man nimmt an, daß die betreffenden Fasern sich im *Ganglion geniculi* vom Facialis ablösen und durch den *N. petrosus superficialis major* zum *Ganglion sphenopalatinum* und von da zum Gaumen gehen. Jedenfalls empfangen aber die genannten Muskeln auch motorische Fasern vom *Vago-Accessorius*.

Unter den übrigen vom Facialis innervierten Muskeln ist der *M. stapedius* zu nennen. Auf seinen Ausfall wollen manche die bei Facialislähmung zuweilen beobachtete Steigerung der Empfindlichkeit gegen Schalleindrücke (*Hyperakusis Willisiana*) zurückführen. Es fragt sich aber, ob nicht in solchen Fällen der dem Facialis benachbarte Stamm des *N. acusticus* beteiligt und auf ihn die Gehörstörung zurückzuführen ist.

V. Der 9., 10. und 11. Gehirnnerv bilden an ihrem Ursprung eine zusammenhängende Gruppe, deren einzelne Glieder voneinander zu trennen wenig physiologisches Interesse bietet. Glossopharyngeus und Vagus entstehen sowohl in ihren motorischen als in ihren sensiblen Anteilen aus denselben Kernen (dorsaler Vagus-Glossopharyngeuskern, Solitäre Bündel und *Nucleus ambiguus*), und der allein als Hirnnerv zu deutende cerebrale Anteil des *N. accessorius* (*Accessorius vagi*),

¹⁾ Schauta, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 65, 105; E. Brücke, Vorlesungen über Physiologie 2, 87, Wien 1873. — ²⁾ M. Schiff, Zentrabl. f. Physiol. 1892, Heft 2 u. 3. — ³⁾ M. Sußdorf in Ellenbergers Vergleich. Physiol. d. Haussäugetiere 1, 607, 1890.

dessen Kerngebiet sich von dem des motorischen Vagus kaum trennen läßt, verläuft nur eine kurze Strecke mit der spinalen Portion des Nerven vereinigt, um sich bald unauflösbar mit dem Vagus zu verbinden. Die Resultate der langjährigen mühevollen Bestrebungen, aus den gemeinsamen Leistungen des Vago-Accessorius den jedem der beiden Nerven zukommenden Anteil zu sondern, haben die Ansicht derjenigen nicht bestätigt, die im Vagus einen lediglich aus zentripetalen Fasern zusammengesetzten Nerven zu erblicken glaubten, zu dem sich der hinzutretende Accessoriusast wie eine vordere motorische Spinalnervenzwurzel verhalten sollte. Jetzt weiß man vielmehr, daß die Vaguswurzel bereits vor dem Eintritt des 11. Hirnnerven motorische Fasern enthält, und ob der Accessorius nur aus solchen besteht, ist zweifelhaft¹⁾.

Am ehesten läßt sich eine Sonderung des *N. glossopharyngeus* durchführen. Seine hervortretendste Eigenschaft ist die eines sensorischen Nerven. Er führt Geschmackfasern für den hinteren Teil der Zunge und andere mit Schmeckfähigkeit ausgestattete Gebiete und ist überhaupt vielleicht der einzige Geschmacksnerv. Wahrscheinlich leiten sich nämlich die mit demselben Vermögen ausgestatteten Chordafasern, die mit dem *N. lingualis* zum vorderen Teil der Zunge gehen, aus dem *N. intermedius* her, der allem Anscheine nach aus dem Glossopharyngeuskern stammt. Der Trigemini scheint nicht immer ursprünglich mit gustatorischen Elementen ausgestattet zu sein.

Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß der 9. Hirnnerv auch andere zentripetale Fasern enthält. Von seiner Endausbreitung in der Zungenwurzel, den hinteren Gaumenbögen und der Pharynxwand lassen sich reflektorische Würg- und Brechbewegungen auslösen; Reizung seines Stammes hemmt, wie Kronecker und Meltzer nachgewiesen haben, die Schluckbewegung und bringt nach Marckwald die Atmung in derjenigen Phase, in der sie sich gerade beim Wirksamwerden des Reizes befand, zum Stillstand²⁾. Auch die Schleimhaut der Paukenhöhle und der *Tuba Eustachii* verdanken dem Glossopharyngeus ihre Empfindlichkeit.

Über die Frage, ob dieser Nerv auch motorische Fasern führe, ist viel gestritten worden. Joh. Müller behauptete dies aus anatomischen Gründen, und die Reizungsversuche Volkmanns u. a. an den Wurzelbündeln ergaben, daß in der Tat der *Constrictor pharyngis medius* und der *Stylopharyngeus* von ihm versorgt werden, während Longet bei ähnlichen Versuchen verneinende Ergebnisse erhielt³⁾.

Sekretorische Fasern führt der Glossopharyngeusstamm für die Parotis, gefäßerweiternde für das hintere Drittel der Zunge, die vorderen Gaumenbögen und die Mandeln.

1. Leistungen des Vago-Accessorius.

Die Wirkungen des *N. vagus* oder genauer des *N. vago-accessorius* erstrecken sich auf drei große Gebiete des vegetativen Lebens, auf das Zirkulationssystem, auf die Atmung und auf den Verdauungsapparat.

a) Zirkulationsapparat.

Der Vagus ist der wichtigste Regulator des Herzschlages. Durch zentrifugale in ihm enthaltene Fasern beeinflusst er die Tätigkeit des Herzens nach den verschiedensten Richtungen. Nach Engelmann würden beim Frosche mindestens acht verschiedene Wirkungen des Vagus zu unterscheiden sein, nämlich chronotrope, inotrope, dromotrope und bathmotrope, deren jede im positiven oder negativen

¹⁾ Die neuesten Bearbeiter dieser Frage, Großmann und Kreidl, geben für die in Rede stehende Wurzelgruppe die Einteilung der Anatomen ganz auf und unterscheiden drei Bündel, ein oberes, mittleres und unteres. Wir kommen auf die Bedeutung derselben unten zurück. — ²⁾ H. Kronecker und S. Meltzer, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883, Suppl.; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. 23, 89, 1887. — ³⁾ F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) 2, 181 ff., 1849. Nach Kreidl sollen beim Affen alle Schlundschürer vom Vagus innerviert werden.

Sinne sich auf die Schlagzahl, die Schlagstärke, die Leitfähigkeit und Anspruchsfähigkeit des Herzmuskels geltend machen könnte. Beim Warmblüter ist die augenfälligste unter diesen Wirkungen die negativ-chronotrope. Die lange bekannte Beschleunigung des Herzschlages bei Durchschneidung der Vagi, die Verlangsamung und der diastolische Stillstand, den ihre Reizung verursacht, gehören in diese Kategorie.

Nach den Untersuchungen von Porter und besonders von Maaß führt der Vagus auch Vasomotoren (Verengerer) für die Kranzgefäße des Herzens.

Reizung des als *N. depressor* bezeichneten zentripetalen Vagusastes wirkt herabsetzend auf den arteriellen Blutdruck und vermag wie auch diejenige anderer Vagusäste reflektorisch die herzhemmenden Vagusfasern zu erregen. Dieser Nerv kann, da er durch Steigerung des Füllungsdruckes im Aortenbogen erregt wird (Köster und Tschermak), die Gefahren einer allzu starken Spannung im Gefäßsystem abwenden.

b) Atmungsapparat.

Vor allem tritt der Vagus hier durch seine in den Lungen endenden afferenten Fasern als wichtiger Regulationsnerv für die Atembewegungen auf, die von diesen Elementen im hemmenden und im erregenden Sinne beeinflusst werden. Dies tritt zunächst bei der Durchschneidung der Vagi hervor, infolge deren die Atmung angestrengter, langsamer und tiefer wird; ferner bei künstlicher Reizung seines proximalen Stumpfes, durch die Frequenz und Tiefe der Atmung in mannigfaltigster Weise verändert, tonische Zusammenziehung oder völlige Erschlaffung der Inspirationsmuskeln herbeigeführt werden kann usw.; endlich durch die expiratorische und inspiratorische Wirkung, die den normalen oder künstlich übertriebenen Veränderungen des Lungenvolumens zukommt und durch die jener reflektorische Mechanismus sich geltend macht, den man mit Hering und Breuer als die Selbststeuerung der Atembewegungen bezeichnet¹⁾.

Von anderen zentripetalen Vagusästen wirkt auf die Atmung besonders der obere Kehlkopfnerv, durch dessen Erregung expiratorische Reflexe (Husten) und Atmungsstillstände erzeugt werden können.

Von den efferenten Vagusfasern stehen die einen in Beziehung zur Kehlkopfmuskulatur und damit zur Stimmbildung, indem durch den *N. laryngeus sup.* der *M. crico-thyreoideus*, durch den *N. recurrens* alle übrigen Larynxmuskeln innerviert werden. Andere begeben sich zur glatten Muskulatur der Bronchien und Bronchiolen und üben auf sie einen teils constrictorischen, teils dilatatorischen Einfluß aus. Die von Longet und Volkmann entdeckte bronchomotorische Wirkung der Vagusreizung ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen; von ihrer Existenz überzeugt man sich am besten am frisch getöteten Tiere, dessen Luftröhre mit einer Mareyschen Kapsel oder einem Wassermanometer in Verbindung steht, oder durch onkometrische Beobachtung des Lungenvolumens. Nach dem letzteren Verfahren sind die neuesten über diesen Gegenstand vorliegenden Untersuchungen von Dixon und Brodie ausgeführt²⁾.

c) Verdauungsapparat.

Hier tritt der Vagus in erster Linie als Bewegungsnerv des Schlundes und der Speiseröhre auf. Daraus ergibt sich seine Bedeutung für den Schluckakt. Die Sphincteren der Cardia und des Pylorus scheinen vom Vagus sowohl erregende

¹⁾ Die ältere Literatur der zentripetalen Vagusreizung bei J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *Nervus vagus*, Berlin 1862, S. 21 bis 36; die neuere bei demselben Autor in Hermanns Handb. d. Physiol. 4 (2), 254, 1882 und O. Langendorff und R. Oldag, Pflügers Arch. 59, 201, 1894; J. Breuer, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1868. — ²⁾ Die früheren Arbeiten bei L. Gerlach, Pflügers Arch. 13, 491, 1876 und Fr. Riegel und L. Edinger, Zeitschr. f. klin. Med. 5, 413; W. Einthoven, Pflügers Arch. 51, 367, 1892; Th. Beer, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, Suppl., S. 101; W. E. Dixon und T. G. Brodie, Journ. of Physiol. 29, 97, 1903.

als hemmende Fasern zu erhalten. Besonders kann am atropinisierten Tiere (Kaninchen) durch Vagusreizung eine Aufhebung des tonischen Cardiaverschlusses herbeigeführt werden (Langley). Beim Erbrechen ist die durch Vermittlung der Vagi geschehende Eröffnung der Cardia von Wichtigkeit. Hemmende Wirkungen auf einen Teil des Digestionskanales äußert der Vagus besonders beim Frosche, da Magen und Speiseröhre nach Durchschneidung beider Vagi oder Zerstörung des Kopfmarkes in einen andauernden Kontraktionszustand geraten (Rosenkranzversuch von Goltz). Beim Säugetier wird die Peristaltik des Magens, Dünndarmes und Dickdarmes durch Vagusreizung angeregt oder, wenn vorhanden, verstärkt. Durchschneidung der Vagi aber hebt diese Bewegungen nicht völlig auf. Bei der Schleihe, (*Tinca vulgaris*), deren Darm eine größtenteils quergestreifte Muskulatur besitzt, bewirkt Tetanisierung der Vagi eine sofort eintretende und der Reizungsdauer entsprechende Zusammenziehung dieser Muskeln (Ed. Weber, Mahn).

Daß der Vagus sekretorische Fasern für die Drüsen der Magenschleimhaut und für das Pankreas führt, ist jetzt durch die Versuche von Pawlow und seinen Schülern sicher festgestellt.

Der Vagus enthält auch sensible Fasern für den Magen. Doch entbehrt die Annahme Brachets, daß er das Gefühl der Sättigung, des Hungers und des Durstes vermittele, jeder ausreichenden Begründung.

2. Die Anteile des Vagus und des Accessorius an den Verrichtungen des gemischten Stammes.

Es ist schon oben erwähnt worden, daß Großmann, Kreidl und ihre Mitarbeiter das Wurzelgebiet des neunten bis elften Gehirnnerven bündelweise abzuteilen und die jedem der drei Bündel zukommenden Funktionen experimentell festzustellen gesucht haben¹⁾. Die Abweichungen dieser Einteilung von den üblichen der Anatomen sind übrigens nicht erheblich; denn beim Affen (*Macacus*) entspricht nach Kreidl der obere Teil des obersten Bündels dem Glossopharyngeus, der untere (voroberste) dem Vagus, das mittlere Bündel dem *Accessorius cerebialis*, das unterste dem *Accessorius spinalis*. Das voroberste Bündel versorgt diesen Untersuchungen zufolge die Schlundschnürer, die *Mm. palatoglossus* und *palatopharyngeus*, die Speiseröhrenmuskulatur, den *M. crico-thyreoideus* und enthält außerdem die der Atmungsregulation dienenden Fasern. Dem mittleren Bündel dagegen entstammen die motorischen Elemente des *N. recurrens* (für die Kehlkopfmuskeln), Motoren für den *Levator veli palatini* und endlich auch die herzhemmenden Fasern. Da das mittlere Bündel lediglich dem *Accessorius cerebialis* (oder *vagi*) entspricht, so würde damit die Ansicht derjenigen Forscher bestätigt sein, die den *Accessorius vagi* für den Herzregulator, und teilweise auch die derjenigen, die ihn für den Stimmnerven erklärt haben. Wie schon angedeutet, kommt nach unserer Meinung diesen Fragen nicht die Bedeutung zu, die man ihnen lange Zeit beigemessen hat. Das unterste Bündel der Wurzelgruppe enthält die Wurzelfasern des *Accessorius spinalis*. Er versorgt mit motorischen Fasern den *M. sternocleidomastoideus* und *M. cucullaris*.

3. Der Tod nach Durchschneidung beider Vagi²⁾.

Die einseitige Durchschneidung des Vagus wird ohne üble Folgen vertragen; die danach entstehenden Störungen gleichen sich wieder aus. Dagegen ist die beiderseitige Durchtrennung des Nerven ein tödlicher Eingriff. Trotz der vielen

¹⁾ A. Kreidl, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. 106 (3), 197, 1897. (Dasselbst die älteren Angaben über die dem Accessorius zugeschriebenen Leistungen des Vago-Accessorius); M. Großmann, ebenda 98, 466, 1889; K. Réthi, ebenda 101 (1892); A. Kreidl, Pflügers Arch. 59, 9, 1895; M. Großmann, ebenda S. 1; Th. Beer und A. Kreidl, ebenda 62, 156, 1896. Eine erschöpfende Darstellung der Geschichte der Experimentalphysiologie des Accessorius gibt C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. 10, 171, 1883. — ²⁾ O. Frey, Die pathologischen Lungenveränderungen nach Lähmung der *Nervi vagi*. Leipzig 1877; S. Mayer,

darauf gerichteten Untersuchungen ist die Ursache des letalen Ausgangs noch sehr dunkel. Bei jungen Tieren (Hund, Kaninchen u. a. m.), die fast unmittelbar nach der Operation sterben, handelt es sich, wie Legallois gefunden hat, zweifellos um Erstickung¹⁾; die sehr nachgiebigen Kehlkopfknorpel verlieren hier durch die Lähmung der Kehlkopfmuskeln ihren Halt und verursachen bei den der Operation folgenden tieferen Atemzügen einen ventilartigen Verschluss des Larynxeinganges. Durch Tracheotomie beugt man dem schnellen Eintritt des Todes vor. Ähnliche Umstände scheinen sich bei Pferden und Katzen verschiedenen Alters geltend zu machen; auch hier rettet nur der Luftröhrenschnitt vor schnellem Zugrundegehen.

Ältere Kaninchen pflegen die beiderseitige Vagotomie höchstens 24 Stunden zu überleben. Tracheotomiert man sie, so bleiben sie etwas länger am Leben. Hunde gehen manchmal nach zwei bis vier Tagen, zuweilen aber erst viel später zugrunde. Unter 14 Hunden, die H. Nasse operiert hatte, lebten drei 30, 57 und 62 Tage; Sédillot sah einen Hund die beiderseitige Vagotomie zehn Wochen und einige Tage, Bidder einen Monat und 18 Tage, Boddaert gar drei Monate und 6 Tage überleben.

Was nun die Ursache des Todes anlangt, so haben viele Autoren ein großes Gewicht auf die schon seit Valsalva bekannte Lungenentzündung gelegt, die man bei der Sektion findet. Diese ist, wie Traube gezeigt hat, eine Fremdkörperpneumonie und kommt dadurch zustande, daß die nur unvollkommene Schließung der Stimmritze das Eindringen von Speichel, Speisebestandteilen usw. aus dem gelähmten Oesophagus in die ihrer Empfindlichkeit und daher ihrer Schutzreflexe beraubten Luftwege ermöglicht. Die einzige Ursache für den tödlichen Ausgang kann indes in dieser Pneumonie nicht gesehen werden, da der Tod auch bei solchen Kaninchen und Hunden eintritt, bei denen man keine oder nur unerhebliche Lungenveränderungen findet, und da auch Vögel, bei denen wegen der besonderen Innervationsverhältnisse des oberen Kehlkopfes keine Gelegenheit zum Eindringen von Fremdkörpern gegeben ist und die Lungen infolgedessen ganz unversehrt bleiben, wenn auch spät, schließlich doch ausnahmslos zugrunde gehen.

Andere haben an die regulatorischen Beziehungen der Vagi zum Herzschlage gedacht und angenommen, daß das nicht mehr gezügelte Herz sich gewissermaßen zu Tode arbeite. Aber man kann ein Kaninchen wochenlang mit Belladonna- blättern füttern, ohne daß es unter der dadurch bewirkten Herzvaguslähmung merklich leidet.

Auch an die Lähmung der Bronchialmuskeln, an den Fortfall der Atmungsregulation, an die gesteigerte Atemanstrengung hat man gedacht. Man hat ferner auf die gestörte Magensaftabsonderung und die erschwerte Fortschaffung des Mageninhaltes und die dadurch bedingte Möglichkeit einer Autintoxikation hingewiesen; für den Vagustod der Vögel hat man die durch die Lähmung der Speiseröhre herbeigeführte Inanition verantwortlich gemacht. Andere haben nicht in einer einzelnen funktionellen Störung, sondern in dem Wegfall mehrerer oder aller der mannigfaltigen Leistungen der Vagi die Todesursache erblicken wollen. Ich muß es mir versagen, auf die verschiedenen Versuchsverfahren einzugehen, durch die man diese verschiedenen Ansichten hat beweisen wollen. Die beachtenswerteste von allen dürfte, soweit es sich um den Hund handelt, die von Pawlow und seinen Schülern aufgestellte und experimentell begründete Erklärung des Vagustodes sein. Pawlow sieht die Todesursache in zwei Momenten: in der Erkrankung der Lunge und in der Schädigung des Verdauungsapparates mit ihren Folgen. Gelingt es, diese beiden Wirkungen der Vagotomie zu vermeiden, so verhütet man den tödlichen Ausgang. Der Eintritt der Pneumonie kann durch Anlegung einer Speiseröhrenfistel verhindert werden, durch die Schleim, Speichel, Nahrungsbestandteile von den Luftwegen ferngehalten werden. Ferner ist eine Magen-fistel anzulegen, durch die das Tier normal ernährt, die Absonderung des Magen-

Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (1), 261, 1879; P. Herzen, Les causes de la mort après la double vagotomie dans leur rapport avec les conditions de survie. Lausanne 1897; P. Katschkowsky, Pflügers Arch. 84, 6, 1901.

¹⁾ C. Legallois, Oeuvres (éd. Pariset) 1, 169 ff., Paris 1824.

saftes unter Kontrolle gehalten, unverdauter Mageninhalt ausgespült werden kann. Hunde, die so behandelt worden sind und denen vor allem jede Verdauungsstörung ferngehalten wird, bleiben, wie besonders auch durch die neueren Versuche von Katschkowsky bestätigt wird, nach gleichzeitiger, in der Halsgegend ausgeführter Exzision der beiden Vagi unbegrenzte Zeit am Leben. Sehr bemerkenswert ist, daß bei solchen Tieren nach einiger Zeit die Zahl der Herzschläge wieder zur Norm zurückgeht, die Atmung aber dauernd verlangsamt bleibt.

VI. Der 12. Gehirnnerv, *N. hypoglossus*, ist an seinem Ursprunge reiner Bewegungsnerv; durch Anastomosen mit Spinalnerven erhält er sensible Elemente. Er versorgt die Zungenmuskulatur und führt zugleich der Zunge vasomotorische Fasern zu. Sein Einfluß ermöglicht die verschiedenen Gestaltveränderungen der Zunge, ihre Bewegungen innerhalb und außerhalb der Mundhöhle, ihre Teilnahme an den Akten der Bissenformung, des Schluckens (*M. longitudinalis* und *Hypoglossus*) und des Sprechens. Schwache Tetanisierung des Nerven bewirkt Zurückziehen, stärkere Vorstrecken der Zunge.

Ist ein Hypoglossus gelähmt, so weicht die Zunge innerhalb der Mundhöhle nach der gesunden Seite ab; wird sie aber hervorgestreckt, so ist ihre Spitze nach der gelähmten Seite hin abgelenkt. Dieses eigentümliche Verhalten, das mehrfache Erklärungsversuche veranlaßt hat, rührt, wie Schiff richtig erkannt hat, davon her, daß beim Hervorstrecken der Zunge der *M. genioglossus* tätig ist, dieser aber bei einseitiger Wirksamkeit die Zunge zugleich nach der entgegengesetzten Seite abbiegt¹⁾.

4. Beziehungen des Rücken- und Kopfmarkes zu einzelnen Organen und Organsystemen.

I. Beziehungen zur Skelettmuskulatur.

1. Die Unterhaltung des Muskeltonus.

Von älteren Forschern ist vielfach behauptet worden, daß alle quergestreiften Muskeln des Körpers sich während des Lebens in einer gewissen Spannung befinden. Diesen Tonus dachte man sich verursacht durch schwache Impulse, die den Muskeln von seiten der Zentralorgane und durch Vermittelung der Bewegungsnerven andauernd, auch bei scheinbarer Untätigkeit der Muskulatur, zugehen sollten.

Diese Lehre wurde besonders durch die Autorität Joh. Müllers²⁾ gestützt; sie schien ihm begründet einmal durch die Erfahrung, daß durchschnitene oder von ihrem Ansatzpunkte abgetrennte Muskeln sich retrahieren, und ferner durch die einseitige Verziehung von Körperteilen im Sinne bestimmter Muskelgruppen nach Lähmung ihrer Antagonisten (Gesichtsverziehung nach der gesunden Seite bei einseitiger Facialislähmung, Ablenkung der Zunge zur anderen Seite bei Lähmung eines *N. hypoglossus* u. a. m.)

Ed. Weber³⁾ indessen zeigte, daß die Zurückziehung durchschnittener Muskeln nur in deren Elastizität ihren Grund hat. In der Tat sind die Skelettmuskeln zwischen ihren Ansatzpunkten über ihre natürliche Ruhelänge gespannt und retrahieren sich daher infolge der Durchschneidung auch

¹⁾ M. Schiff, Arch. f. physiol. Heilkunde 10, 579, 1851; F. Lange, Archiv f. klin. Chirurgie 46 (3), 1894. — ²⁾ Joh. Müller, Handb. d. Physiol. 2, 80, 1840. — ³⁾ Ed. Weber, Wagners Handwörterb. d. Physiol. 3 (2), 105, 1846.

dann, wenn vorher ihre Nerven durchtrennt oder die Zentralorgane gelähmt wurden.

Auch der zweite von Müller angeführte Grund ist nicht ohne weiteres zugunsten der Tonuslehre zu verwerten; denn die betreffende Erscheinung läßt sich auch anders erklären.

Auf die Möglichkeit einer anderen Deutung hat Hermann¹⁾ aufmerksam gemacht. Bekanntlich dehnt sich ein kontrahiert gewesener Muskel bei der Erschlaffung nur dann vollständig aus, wenn dehnende Kräfte auf ihn wirken. Bei den quergestreiften Muskeln des Körpers besorgen dies die Antagonisten. Sind sie gelähmt, so muß ihrem Widerpart nach jeder Zusammenziehung ein Verkürzungsrückstand verbleiben. Durch ihn wird aber das Glied nach der gesunden Seite abgelenkt werden müssen. Ganz einwurfsfrei scheint mir diese Deutung freilich nicht zu sein. Die Verfechter des Muskeltonus beziehen diesen gegenwärtig auf reflektorische Einflüsse. Wenn nun nach einseitiger Lähmung der Empfindungsnerven eines Gebietes, z. B. einer Gesichtshälfte, ebenfalls eine Verziehung nach der anderen Seite eintritt — und dies ist, wenn auch in geringem Maße, zweifellos der Fall —, so ist jene Erklärung nicht anwendbar; denn die Muskeln der anästhetischen Seite können noch willkürlich kontrahiert werden und müßten daher auch in diesem Zustand, den Verkürzungsrückstand ihrer Antagonisten zu beseitigen.

Auch die experimentelle Prüfung der Tonuslehre lieferte mehreren Forschern negative Resultate.

So untersuchte Heidenhain²⁾ mit den besten Hilfsmitteln der physiologischen Technik die Länge eines mit dem Rückenmark im Zusammenhang befindlichen Froschmuskels vor und nach der Durchschneidung seines Nerven und fand, daß eine Zunahme derselben sich nicht nachweisen ließ; daraus folgerte er, daß die animalen Muskeln einen vom Nervensystem abhängigen Tonus nicht besitzen.

Andererseits zeigten einige Jahre darauf die Mitteilungen von Brondgeest³⁾, daß wenigstens gewissen Muskelgruppen des Frosches, nämlich den Flexoren der Hinterbeine, in der Tat ein zentral vermittelter Tonus zukommt.

Der klassische Versuch von Brondgeest ist folgender. Ein geköpfter Frosch oder besser ein solcher, dem man das Rückenmark hoch oben durchschnitten hat, wird vertikal aufgehängt. Hat man ihm vorher auf der einen Seite den *N. ischiadicus* durchtrennt, so hängt das entsprechende Bein schlaff herunter, während das der anderen Seite in leichter Beugestellung verharrt und daher deutlich kürzer als jenes erscheint. Der Versuch gelingt besonders leicht an abgekühlten Fröschen (Biedermann). Nachdem Brondgeest so die Existenz eines Beugertonus der Hinterbeine nachgewiesen hatte, ging er einen Schritt weiter. Anstatt des *N. ischiadicus* durchschnitt er einseitig die entsprechenden hinteren Rückenmarkswurzeln und sah danach das Hinterbein ebenfalls länger werden als das der anderen Seite.

Indem Brondgeest den Beugertonus auf zentripetal dem Rückenmark zugeführte Erregungen bezog, wurde er der Begründer der Lehre

¹⁾ L. Hermann, Lehrb. d. Physiol., 11. Aufl. 1896, S. 419. — ²⁾ R. Heidenhain, Physiologische Studien, Berlin 1856, S. 9. Dasselbst auch die ältere Literatur. Gleichzeitig mit ihm gelangte auch L. Auerbach, der an Säugetieren experimentierte, zu ähnlichen Folgerungen (Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1856, S. 32 u. 127). Nicht so klare Resultate hat W. Wundt erhalten, der an Fröschen mit ungestörter Blutzirkulation experimentierte (Die Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig 1858). — ³⁾ Brondgeest, Onderzoekingen over den tonus der willekeurigen spieren. Akad. Proefschr. Utrecht 1860, und Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860, S. 703; E. Cyon, Pflügers Arch. 8, 347, 1874.

vom Reflextonus¹⁾. Anfangs stieß auch diese Lehre, besonders aber die Verallgemeinerung der an einer bestimmten Muskelgruppe des Frosches erhaltenen Resultate auf Widerspruch. Bezüglich des Brondgeestischen Versuches selbst wies man darauf hin, daß durch die künstliche Lage, die man dem Froschpräparat erteilen muß, um den Beugertonus wahrzunehmen, ungewöhnliche Bedingungen geschaffen würden, indem die mit der vertikalen Stellung verknüpfte Dehnung der Haut abnorme Empfindungsreize erzeuge. Man fand, daß der auf Quecksilber schwimmende dekapitierte Frosch keinen Flexorontonus zeigt²⁾.

Seither hat man indessen das Bestehen eines Reflextonus für viele andere Muskeln oder Muskelgruppen dargetan, auch für solche der Säugetiere und des Menschen, und wenn es auch richtig ist, daß ohne eine gewisse Dehnung der Haut, der Muskeln, der Gelenke dieser Tonus vielleicht ganz vermißt werden möchte, so ist doch fraglich, ob unter normalen Bedingungen eine solche Dehnung gänzlich fehlen kann.

Von Bedeutung für die Lehre vom Reflextonus sind besonders die Versuche von Tschirjew und von v. Anrep. Letzterer sah schwach belastete Froschmuskeln (*Adductor magnus* und *semimembranosus*) nicht nur bei Durchschneidung ihrer Nerven, sondern auch infolge von Curarisierung und bei Vergiftung mit kleinen, nur die sensiblen Nerven lähmenden Cocainmengen sich verlängern. Tschirjew fand, daß auch beim Säugetier (Kaninchen) die Länge des *M. quadriceps* auf Durchtrennung sowohl der vorderen wie der hinteren Rückenmarkswurzeln zunimmt³⁾. Beim Affen tritt nach Durchschneidung der sensiblen Wurzeln eine bis zur Aufhebung gehende Tonusabnahme der entsprechenden Muskeln ein⁴⁾.

Auch für das Säugetier ist festgestellt, daß das Rückenmark den Skelettmuskeltonus vermittelt, wenn es auch nicht dessen einzige Quelle ist. Zwar sind beim Hunde nach vollkommener Querdurchschneidung des Markes in der Höhe der unteren Brustwirbel die Hinterbeine zunächst ganz schlaff; nach einigen Tagen aber, wenn auch die Reflexe wiederkehren, wird ihre passive Beweglichkeit geringer, und noch später zeigt das vertikal gehaltene Tier deutliche Beugung im Hüft-, Fuß- und Kniegelenk: der Reflextonus hat sich wiederhergestellt⁵⁾. Ganz ähnlich verhalten sich die unteren Extremitäten von Tauben, deren Lendenmark vom Brustmark abgetrennt worden ist⁶⁾. Es will nicht viel besagen, daß manche Kliniker beim Menschen die „schlafte Lähmung“ als Zeichen einer totalen Querschnittsläsion des Rückenmarks betrachten; eine solche ist auch hier nur so lange vorhanden, als auch alle Reflexe fehlen. Mit ihnen stellt sich der Tonus der gelähmten Gliedmaßen wieder her.

¹⁾ Schon Marshall Hall (Abhandl. über d. Nervensystem, Marburg 1840, S. 94) läßt den Tonus der Skelettmuskeln vom Rückenmark abhängen, erkennt ihn aber nicht, wie den der Sphincteren, für einen reflektorischen an. Den Gedanken eines solchen hatte übrigens auch schon Stilling gehabt (Arch. f. physiol. Heilkunde 1842, S. 98), und Volkmann hatte gegen diese Auffassung Einwände erhoben (Wagners Handwörterbuch der Physiologie 2, 488). — ²⁾ F. Cohnstein, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. — ³⁾ S. Tschirjew, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, S. 78; B. v. Anrep, Pflügers Arch. 21, 226, 1880. Neuere Versuche liegen vor von J. W. Langelaan (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 1901, S. 106), der auch stark gedehnte Muskeln bei Durchschneidung ihrer Nerven oder bei direkter Cocainisierung sich plötzlich verlängern sah. — ⁴⁾ F. W. Mott und C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. 57, 484, 1895; F. W. Mott, Vier Vorlesungen aus der allgemeinen Pathologie des Nervensystems. Deutsch von Wallach. Wiesbaden 1902, S. 27. Vgl. ferner H. E. Hering, Pflügers Arch. 68, 19, 1897 und Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. 38, 266, 1897. — ⁵⁾ H. Munk, Sitzungsber. Preuß. Akad. d. Wissenschaften, mathem.-physikal. Kl., 48, 1069, 1903. — ⁶⁾ J. Singer, Sitzungsber. Wiener Akad. d. Wiss. 89 (3), März 1884.

Bei Tabikern wird Tonusverlust der unteren Extremitäten sehr häufig beobachtet. Muskens fand, daß bei ihnen ebenso wie bei Tieren (Katzten), denen die Hinterwurzeln durchtrennt wurden, das durch einen Stoß zum Schwingen gebrachte atonische Bein mehr Schwingungen ausführt als ein gesundes und im Besitze seines Tonus befindliches¹⁾.

An diese Beobachtung erinnern auch die Angaben von Emanuel über die Gleichgewichtsschwingungen der einem plötzlichen vorübergehenden Zuge ausgesetzten Hinterbeine beim Frosch. Das normal innervierte Bein zeigt hierbei eine charakteristische, auf das Bestehen von aktiven Muskelwiderständen deutende „Tonuskurve“, während nach Curarisierung, nach Durchschneidung des *N. ischiadicus* oder der vorderen oder hinteren Spinalwurzeln nur pendelartig auf- und absteigende elastische Schwingungen eintreten, die sich von denen des toten Tieres nicht unterscheiden („Leichenkurve“²⁾).

In ausgesprochener Weise macht sich der Reflextonus im Trigeminalgelände geltend. Nach intracranieller Durchschneidung dieses Nerven sinkt beim Kaninchen der entsprechende Ohröffel sofort wie gelähmt herab³⁾. Schon lange vor Filehne, der diese Tatsache entdeckte, hatten Ch. Bell⁴⁾ und Magendie⁵⁾ ähnliche Beobachtungen mitgeteilt; sie waren aber in Vergessenheit geraten. Es handelt sich bei diesen Versuchen ebenso wie bei den neueren von Exner und Pineles⁶⁾ allerdings nicht allein um Tonusverlust, sondern um tiefer greifende Bewegungsstörungen, die den von Exner aufgestellten Begriff der Sensomobilität zu erläutern geeignet sind⁷⁾. Auch beim Menschen tritt infolge von Trigeminauslähmung mit einer Störung des Mienenspiels der anästhetischen Gesichtshälfte wahrscheinlich auch eine gewisse Schläffheit des Gesichtsausdruckes in der Ruhe ein; bei einseitigem Gesichtsschmerz (*Tic douloureux*) hat man dauernde Kontraktion der gleichseitigen Facialismuskulatur beobachtet, die als ein gesteigerter Tonus gedeutet werden kann.

Der Lehre vom Reflextonus erwächst eine wesentliche Stütze aus dem zuerst von Cyon beobachteten Einfluß der hinteren Rückenmarkswurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen. Cyon fand nämlich, daß die elektrische Reizbarkeit der Vorderwurzeln, solange die entsprechenden Hinterwurzeln erhalten blieben, größer war als nach deren Durchschneidung; er deutete die Erscheinung im Sinne eines Dauerreflexes, indem er annahm, daß durch fortwährende zentripetal dem Rückenmark zuströmende Reize eine schwache Erregung der aus ihm hervorgehenden motorischen Fasern erzeugt werde, die sich zu der durch die künstliche Reizung bedingten addiere⁸⁾. Die Angaben von Cyon sind mehrfach bestritten worden⁹⁾; neuere Beobachtungen von Belmondo und Oddi¹⁰⁾ sprechen jedoch sehr zu ihren Gunsten.

Dürfen wir sie als sichergestellt ansehen, so können sie gewissermaßen als eine andere Form des Brondgeestschen Versuches an den hinteren

¹⁾ L. J. J. Muskens, Neurol. Zentralbl. 18, 1074, 1899. — ²⁾ G. Emanuel, Pflügers Arch. 99, 363, 1903. — ³⁾ W. Filehne, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 432. — ⁴⁾ Ch. Bell, Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems. A. d. Engl. von M. H. Romberg. Berlin 1836, S. 59 u. 64. — ⁵⁾ Magendie, Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten. A. d. Franz. von G. Krupp. Leipzig 1841, S. 306. — ⁶⁾ Pineles, Zentralbl. f. Physiol. 4, 741, 1891. — ⁷⁾ S. Exner, Pflügers Arch. 48, 592, 1891, und Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. Wien und Leipzig 1894, S. 124. — ⁸⁾ E. Cyon, Ber. Sächs. Ges. d. Wissensch., math.-physikal. Kl., 1865, S. 85; F. Steinmann, Bullet. Acad. St. Pétersbourg 7, 787, 1871. — ⁹⁾ v. Bezold u. Uspensky, Stud. d. Würzburger Physiol. Laborat.; G. Heidenhain, Pflügers Arch. 4, 435, 1871; Grünhagen, Zeitschr. f. rationelle Medizin, 3. Reihe, 26, 190. — ¹⁰⁾ E. Belmondo e R. Oddi, Rivista sperim. di Freniatria 1890.

Wurzeln gelten. Sie weisen aber nur die Existenz eines nervösen Tonus nach; daß diesem immer ein muskulärer entspricht, ist nicht notwendig; er könnte fehlen, wenn die reflektorische Erregung der motorischen Wurzeln nur schwach wäre.

Eine beständige tonische Tätigkeit aller Skelettmuskeln zu behaupten, ist man auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht berechtigt; denn die vorliegenden Versuche lehren zunächst nur, daß gewisse Muskeln oder Muskelgruppen unter gewissen Bedingungen sich tonisch erregt zeigen. Beim Brondgeestschen Versuch und ebenso bei vielen anderen sind dies die Beuger der frei herabhängenden Hinterbeine. Das Übergewicht des Tonus der Flexoren und Adduktoren über den der Strecker und Abduktoren geben selbst solche Beobachter zu, die von der Existenz eines allgemeinen Muskeltonus überzeugt sind ¹⁾. Die Erklärung für dies Verhalten liegt vielleicht darin, daß, wie bekannt, der Beugemechanismus der Hinterbeine des Frosches direkt wie reflektorisch am leichtesten erregt wird. Sind die von der Peripherie kommenden Reize nur schwach, so genügen sie deshalb zur Tonisierung der Flexoren, lassen aber andere Muskeln in Ruhe.

Als Angriffsort der dem spinalen Reflextonus zugrunde liegenden Reize hat man anfänglich die Haut angesehen, die ja dauernd durch die Berührung mit der Unterlage, durch Druck und Dehnung mancherlei Reizungen ausgesetzt ist. Die Untersuchungen von Mommsen ²⁾ haben indessen gezeigt, daß auch nach Fortnahme oder Anästhesierung der Haut der Reflextonus fortbesteht. Vermutlich kommen daher außer den Hautnerven die afferenten Nerven der Muskeln, Sehnen, Aponeurosen und Gelenke in Betracht. Die Verschiedenheit der Reize, die bei den verschiedenen zufälligen oder willkürlichen Gliederstellungen diese Nerven treffen, muß notwendigerweise einen großen Wechsel in der Stärke des Reflextonus zur Folge haben.

Aber sind denn die Muskeln überhaupt nur infolge der ihnen durch hintere Rückenmarkswurzeln zuströmenden reflektorischen Erregung tonisch tätig? Gibt es nicht vielleicht auch andere Quellen des Muskeltonus? Ist immer nur das Rückenmark sein Vermittler?

Zunächst läßt sich zwar nicht beweisen, aber auch nicht bestreiten, daß das nervöse Zentralorgan auch autochthon einen Tonus entfalten könnte, der in einer gelinden Muskeleirregung seinen Ausdruck fände und in seiner Höhe von den Zustandsänderungen des Zentralorgans, von Einflüssen der Blutbeschaffenheit u. a. m. abhängig wäre. Aber halten wir uns an den Reflextonus! Seine spinale Natur ist beim Brondgeestschen Versuche dadurch bewiesen, daß dieser nicht nur nach Abschneiden des Kopfes, sondern auch nach hoher Rückenmarksdurchschneidung gelingt. Wenn aber, wie in den Beobachtungen von Mott und Sherrington, beim sonst unverletzten Tier Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln zu einer Atonie der Glieder führt, so braucht man nicht ausschließlich an das Rückenmark als Zentralherd dieser Erregung zu denken. Vor allem wird an das Großhirn (Rinde und subcorticale Ganglien) zu denken sein, aber auch das kleine Gehirn wird man nicht ausschließen dürfen. Wenn ferner die beständigen

¹⁾ G. Kürschner, Nachträge u. Ergänzungen zu Marshall Halls Abhandlungen über das Nervensystem. Marburg 1840, S. 160. — ²⁾ J. Mommsen, Virchows Arch. f. pathol. Anat. 101, 22, 1885.

Anregungen, die Haut- und Muskelnerven den Zentralorganen zugehen lassen, zur Erzeugung eines Reflextonus genügen, so wird man annehmen dürfen, daß die beständigen Erregungen, denen sie von seiten der höheren Sinnesnerven ausgesetzt sind, mindestens dieselben Folgen werden haben können.

Ein Einfluß des Großhirns auf den Muskeltonus ist nach den vielfachen Erfahrungen bei großen experimentell erzeugten Substanzverlusten kaum abzulehnen¹⁾. Daß auch er reflektorischer Natur sei, darf vermutet werden.

Auch Beobachtungen an wirbellosen Tieren sind hier anzuführen. Nach Bethe übt bei den Arthropoden (*Astacus*, *Squilla*, *Apis*) das Gehirn (Oberschlundganglion) einen tonischen Einfluß auf die gesamte Körpermuskulatur aus. Seine Ausschaltung scheint besonders zu einer Atonie der Streckmuskeln zu führen. Da bei einseitiger Fortnahme des Gehirns hier eine Krümmung des Körpers nach der gesunden Seite auftritt, muß angenommen werden, daß jede seiner Hälften den Tonus der gleichseitigen Körperhälfte unterhält²⁾. Bei vielen Wirbellosen spielt der vom Nervensystem unterhaltene Tonus der Muskulatur offenbar eine bedeutende Rolle. Bemerkenswert ist indessen, daß Fortnahme des Zentralnervensystems bei gewissen Tieren, z. B. *Aplysia*, den Tonus nicht nur nicht beseitigen, sondern sogar erheblich steigern soll³⁾.

Was das Kleinhirn anlangt, so gehört nach Aussage eines der besten Kenner seiner Verrichtungen, Luciani, Atonie der Glieder zu den sichersten Folgen seiner Zerstörung.

Nach diesem Forscher erstreckt sich der Einfluß des kleinen Gehirns in dieser Beziehung besonders auf die Muskeln der hinteren Extremitäten und auf die Strecker der Wirbelsäule; er ist zwar bilateral, vollzieht sich aber doch vorwiegend in gekreuzter Richtung. Die Quelle der cerebellaren Beziehungen zur Muskulatur sieht Luciani in den Eindrücken, die dem Kleinhirn von der Peripherie her auf den Bahnen der Sinnesnerven zufließen⁴⁾.

Sind unter diesen letzteren hier namentlich diejenigen afferenten Nerven zu verstehen, auf deren Bahnen die taktilen und Muskelgefühle geleitet werden, so ist andererseits ein Einfluß auch anderer Sinnesnerven auf den Muskeltonus nicht unwahrscheinlich. Doch liegen darüber meines Wissens keine bestimmten Angaben vor, mit Ausnahme der wichtigen Tatsachen, die Ewald für die nicht dem Hören dienenden Endorgane des *N. octavus* aufgedeckt hat⁵⁾.

Nach ihm übt das Labyrinth (Bogengangapparat) einen beständigen tonisierenden Einfluß auf die Muskulatur aus (Ohrtonus). Ausschaltung der Labyrinth führt daher zu Tonusstörungen und durch sie zu sehr merklichen Schädigungen im Gebrauch der Muskeln, zu einem Mangel an Präzision in ihren Leistungen, der besonders in den am meisten präzise arbeitenden Muskeln, denen des Auges, des Halses, den Flugmuskeln der Vögel, bemerklich wird. Jedes Labyrinth steht mit allen Muskeln,

¹⁾ Vgl. z. B. A. v. Koranyi u. J. Loeb, Pflügers Arch. 48, 429, 1891. Beim Frosch fand Emanuel (a. a. O.) einen Einfluß der *Thalami optici*. M. Lewandowsky, Journ. f. Psychologie u. Neurologie 1, 72, 1902. — ²⁾ A. Bethe, Pflügers Arch. 68, 449 (538), 1897. — ³⁾ Derselbe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, S. 370. Dasselbst noch andere Angaben über den Tonus der Wirbellosen. Von großem Interesse ist der zweifellos neurogene Tonus bei *Sipunculus nudus*, den J. v. Uexküll (Zeitschr. f. Biol. 44, 269, 1903) und R. Magnus (Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmacol. 50, 86, 1903) untersucht haben. — ⁴⁾ L. Luciani, Das Kleinhirn. Deutsche Ausgabe von M. O. Fraenkel. Leipzig 1893. — ⁵⁾ J. R. Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des *Nervus octavus*. Wiesbaden 1892; A. Bickel, Pflügers Arch. 67, 299, 1897 (mit einem Nachwort von J. R. Ewald).

vorwiegend aber mit denen der gekreuzten Körperhälfte (besonders mit ihren Beugern und Adduktoren) in Beziehung, so daß bei einseitiger Zerstörung des Labyrinths charakteristische Körperhaltungen auftreten. Den Teil des Endorganes des achten Gehirnnerven, der diese tonische Muskeltätigkeit vermittelt, bezeichnet Ewald als das Tonuslabyrinth.

Bei der offensbaren Ähnlichkeit des durch das Labyrinth vermittelten und des cerebellaren Tonus liegt es nahe, an gegebene Beziehungen der dabei wirkenden Apparate zu denken, derart etwa, daß das Goltzsche Sinnesorgan der Bogengänge im Kleinhirn sein Zentrum hätte. Ewald glaubt allerdings eine solche Beziehung ablehnen zu müssen, da wesentliche Unterschiede zwischen den Kleinhirnsymptomen und den Erscheinungen bestehen, die nach Ausschaltung der Bogengänge beobachtet werden¹⁾.

Es wäre übrigens nicht unmöglich, daß der achte Gehirnnerv außerdem auch in seiner Eigenschaft als Hörnerv einen Einfluß auf den Muskeltonus besäße, ebenso wie wahrscheinlich auch dem Sehnerven tonussteigernde Wirkungen zukommen. Der Tonus des *M. sphincter pupillae* hängt zweifellos vom *N. opticus* ab; doch lasse ich ihn hier, wo nur der Skelettmuskeltonus in Frage steht, beiseite.

Die tonischen Antriebe, die den Muskeln durch Vermittelung der nervösen Zentralorgane zugehen, werden, auch wenn sie nicht zu sichtbaren Muskelkontraktionen führen, durch ihren Einfluß auf den Stoffwechsel bemerklich. Es ist hier an den chemischen Muskeltonus zu erinnern, der von Pflüger und Zuntz nachgewiesen worden ist und dessen Quelle auf beständig wirkende Hautreize zurückgeführt wird.

Auch muß hier des Einflusses gedacht werden, den nach Hermann und seinen Schülern das nervöse Zentralorgan auf den Eintritt der Totenstarre hat. Durchschneidet man bei Warmblütern sofort nach dem Tode einen *N. ischiadicus*, so tritt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Starre an dem entsprechenden Beine 10 bis 20 Minuten später ein als an dem anderen²⁾. Das zentrale Nervensystem beschleunigt offenbar ihren Eintritt, sendet also noch im Absterben den Muskeln Antriebe zu, die sich freilich nicht mehr in eigentlichen Kontraktionen äußern können, doch aber den Eintritt eines Zustandes begünstigen, der dem der Zusammenziehung zum mindesten ähnlich ist. Die Untersuchungen von Ewald bringen auch diese Erscheinungen in Beziehung zum Tonuslabyrinth³⁾.

2. Das sogenannte Krampfzentrum⁴⁾.

Kußmaul und Tenner bewiesen in ihren im Jahre 1857 veröffentlichten klassischen Untersuchungen die Identität der seit alten Zeiten bekannten Verblutungskrämpfe mit den bei der Erstickung durch Luftmangel eintretenden Krämpfen und mit denen, die man durch Erzeugung plötzlicher Blutleere im Gehirn hervorrufen kann. Die Hirnanämie erreichten sie (bei Kaninchen)

¹⁾ B. Lange, Pflügers Arch. 50, 615, 1891. — ²⁾ A. v. Eiselsberg, ebenda 24, 229, 1881; A. v. Gendre, ebenda 35, 45, 1885 (mit Zusatz v. L. Hermann); G. Aust, ebenda 39, 241, 1886; M. Bierfreund, ebenda 43, 195, 1888. — ³⁾ J. R. Ewald (mit H. Willgerodt), Pflügers Arch. 63, 521, 1896. — ⁴⁾ A. Kußmaul und Tenner, Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre 3 (1857); Nothnagel, Virchows Arch. f. pathol. Anat. 44, 1; R. Heidenhain und N. Bubnoff, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 26, 173, 1881; Binswanger, Arch. f. Psychiatrie 19, 759. Eine ausführliche Übersicht über die vorliegenden Untersuchungen gibt Binswanger in dem Artikel „Epilepsie“ in A. Eulenburgs Realenzyklopädie d. ges. Heilkunde. 3. Aufl., 7, 126, 1895.

durch Unterbindung der vier Gehirnarterien. Da die Anämielkrämpfe auch nach der Entfernung des Großhirnes eintraten, Blutleere des Rückenmarkes oder Verblutung der Tiere nach hoher Durchschneidung des Rückenmarkes aber keine Krämpfe hervorrief, so folgerten Kußmaul und Tenner, daß bei den von ihnen erzeugten epileptiformen Erscheinungen eine Erregung infracorticaler, hinter den Sehhügeln gelegener exzitomotorischer Organe stattgefunden habe. Nothnagel fand später, daß durch Durchschneidung der Varolsbrücke tonische und klonische Krämpfe erzeugt werden können; in diesen Hirnteil verlegte er deshalb das „Krampfzentrum“.

Auch Heidenhain und Bubnoff neigten zur Annahme ähnlicher Apparate im Pons und im Kopfmark. Binswanger und Ziehen konnten durch mechanische oder faradische Reizung eines im vordersten Teil der Rautengrube bzw. im Haubenteil der Brücke gelegenen Bezirkes tonische Krämpfe der gesamten willkürlichen Muskulatur hervorrufen, denen beim Kaninchen sich Lauf-, Tret-, Strampelbewegungen usw. der Extremitäten beigesellten.

Auch beim Frosch sind ähnliche Beobachtungen gemacht worden. Heubel reizte hier die untere Hälfte des vierten Ventrikels in der Nähe der *Colamus scriptorius* mechanisch oder durch 10proz. Kochsalzlösung und sah dabei mit einem Schrei beginnende klonische und tonische Krämpfe entstehen. Diese Beobachtungen bestätigte Lapinsky, der bei Verwendung des Kreatins als Reizmittel sich mehrmals wiederholende „epileptische Anfälle“ hervorrufen konnte¹⁾.

Daß in den angeführten Abschnitten des Zentralorgans motorische Gebilde liegen müssen, deren mechanische oder chemische Reizung oder deren plötzliche Anämie zur Entstehung typischer Krämpfe der Skelettmuskulatur führt, kann nach den vorliegenden Angaben nicht bezweifelt werden. Die weitere Forschung hat die Aufgabe, ihre Natur näher festzustellen. Ihnen den Namen eines Krampfzentrums zuzugestehen, möchte ich indessen aus mancherlei Gründen Bedenken tragen.

Die Angaben von Kußmaul und Tenner sind nach mehreren Richtungen rektifiziert worden. Vor allem ist die Bedeutung des Großhirns für die Entstehung epileptiformer Krämpfe von ihnen verkannt worden: bei Hirnanämie, Verblutung und Erstickung dürften die corticalen Apparate in erster Linie beteiligt sein. Aber auch den motorischen Zentralorganen des Rückenmarkes kommt die Fähigkeit zu, durch akute Erstickung erregt zu werden und Krämpfe zu veranlassen. Die von Kußmaul und Tenner bestrittene Angabe M. Halls, der Verblutungskrämpfe auch nach Durchschneidung des Rückenmarkes auftreten sah, ist zweifellos richtig. Dafür haben besonders die Untersuchungen von Luchsinger den Beweis geliefert²⁾. Die Fähigkeit, durch Erstickung oder die ihr in dieser Beziehung gleichwertige Blutentziehung in Erregung versetzt zu werden, kommt sicher allen motorischen Zentren des Gehirns und Rückenmarkes zu.

II. Beziehungen zur Atmungsinnervation.

Daß die periodische Tätigkeit der Atmungsmuskulatur vom nervösen Zentralorgan angeregt wird, folgt aus ihrem Aufhören nach Zerstörung desselben oder nach Durchschneidung der entsprechenden Bewegungsnerven.

¹⁾ E. Heubel, Pflügers Arch. 9, 263, 1874; M. Lapinsky, ebenda 74, 47, 1899. — ²⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. 14, 383, 1877.

Es besteht also ein Atemzentrum. Wie dasselbe beschaffen ist, in welchem Teile des Zentralapparates es seinen Sitz hat, und worauf sich die Annahme seiner Automatie gründet, das sind Fragen, deren Erörterung hier nicht umgangen werden kann. Die Geschichte des Atemzentrums spiegelt so sehr die zu verschiedenen Zeiten herrschende Auffassung von der Natur der nervösen Zentren wider, daß sich schon dadurch ein Eingehen auf sie wie auf die gegenwärtig auf diesem Gebiete bestehenden Streitfragen an dieser Stelle rechtfertigt. Andere Fragen der zentralen Atmungsinervation müssen anderen Abschnitten dieses Werkes vorbehalten bleiben.

1. Natur und Sitz des Atemzentrums.

Galen¹⁾ wußte, daß eine Durchschneidung des Rückenmarkes hinter dem ersten oder zweiten Halswirbel tödlich ist. Später ist diese Tatsache mehrfach wieder entdeckt worden²⁾. Erst Legallois (1812) hat durch zielbewußte Versuche nachzuweisen versucht, daß das Atemzentrum — *le premier mobile de la respiration* — in einer umschriebenen, in der Nähe des Vagusursprungs gelegenen Stelle der *Medulla oblongata* seinen Sitz habe. Bei jungen Kaninchen entfernte er schichtweise das ganze Gehirn; ohne die Atmung aufzuheben, konnte er das ganze große und kleine Gehirn, ja sogar den oberen Teil des Kopfmarkes fortnehmen. Traf aber der Schnitt die Gegend des Ursprunges der Vagi, so hörte die Atmung plötzlich auf³⁾.

Ch. Bell, der diese Versuche bestätigte, suchte die Existenz eines spezifischen Respirationsnervensystems zu beweisen; die bei der Atmung (Inspiration) beteiligten Nerven läßt er aus dem Seitenstrang des oberen Halsmarkes und dessen bulbärer Fortsetzung hervorgehen, und in diese Region verlegt er „den Sitz der Kraft, welche die respiratorischen Bewegungen leitet“. „Die innige Sympathie“, sagt er, „welche die Muskeln beim Atemholen vereinigt, und zwar Muskeln, die in entfernt voneinander liegenden Teilen des Körpers ihren Sitz haben, deutet auf einen gemeinschaftlichen Mittelpunkt als Herd dieser Kraft“⁴⁾.

Das Bedürfnis, die Koordination und regelmäßige Aufeinanderfolge der Atembewegungen auf das Wirken eines einheitlichen Zentralapparates zurückzuführen, hat auch die meines Erachtens weit überschätzten, über mehrere Jahrzehnte sich erstreckenden Lokalisationsversuche von Flourens veranlaßt⁵⁾.

Von vornherein (1827) ist Flourens geneigt gewesen, den Zentralherd der Atmung in einen Punkt der *Medulla oblongata* zu verlegen, der sich innerhalb eines Gebietes befinden sollte, das von der Gegend unmittelbar über dem Ursprung des achten Hirnnervenpaares (*N. vagus*) bis etwa drei Linien darunter reicht. Später (1851) glaubte er das gesuchte Zentrum in einer stecknadelkopfgroßen Stelle der grauen Substanz im hinteren Winkel des *Calamus scriptorius* gefunden zu haben. Wird dieses Zentrum durch einen oberhalb desselben geführten Schnitt vom Gehirn getrennt, so dauern die Atembewegungen des Rumpfes fort und sind die des Kopfes aufgehoben; das Umgekehrte tritt ein, wenn der Schnitt unterhalb des Zentrums fällt. Flourens war keineswegs, wie viele annehmen, der Meinung, daß dieser Punkt lediglich die Atembewegungen beherrsche; vielmehr glaubte er, daß er auch die Koordination aller für die Erhaltung des Tieres bedeutsamen Bewegungen

¹⁾ Cl. Galenus, De anatomicis administrationibus ed. Kühn. Leipzig 1821. Liber VIII, Cap. IX, p. 696 (nach Longet zitiert). — ²⁾ Z. B. von Lorry, Mémoires des savants étrangers, Acad. des sciences 3, 366, 1760. — ³⁾ C. Legallois, Oeuvres (édit. Pariset) 1, 64, Paris 1824. — ⁴⁾ Ch. Bell, Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems (deutsch v. Romberg), 2. Aufl., Berlin 1876, S. 117 ff. — ⁵⁾ Die hauptsächlichsten auf das Atemzentrum bezüglichen Arbeiten dieses Forschers finden sich abgedruckt in P. Flourens, Recherches expériment. sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. II. édition. Paris 1842. Chap. X—XII (p. 169—213); s. ferner: Compt. rend. Acad. des sciences 33, 439, 1851. Von der engen Umgrenzung des *Noeud vital* ist übrigens Flourens später zurückgekommen: Journ. de la physiol. 2, 168, 1859.

(*mouvements de conservation*) besorge; daß er für sie dieselbe Rolle spiele wie seiner Meinung nach das Kleinhirn für die Koordination des Stehens und Gehens. Ja noch mehr: von diesem Punkte hängen nach ihm alle anderen nervösen Funktionen ab, er ist der Zentralpunkt des ganzen Nervensystems. Später ist Flourens noch viel weiter gegangen, ist seine Auffassung dieses Zentrums immer vitalistischer geworden. Sie kulminiert in der nach dem Vorgang von Lamarck (für den Vegetationspunkt der Pflanze) gewählten Bezeichnung: *noeud vital*. Trotz aller Abneigung der modernen Forschung gegen vitalistische Lehren hat der „Lebensknoten“ in den Lehrbüchern seinen Namen und sein Ansehen bis auf den heutigen Tag behauptet. In der gegenwärtigen Physiologie erscheint er geradezu als der Typus eines nervösen Zentrums, bestimmt und geeignet, eine Vielheit nervöser Apparate zu einheitlicher und geordneter Tätigkeit zusammenzufassen.

Gegen die Ansichten Flourens' über die Lage und Ausdehnung dieses Zentrums sind freilich mancherlei Einwände erhoben worden. Longet (1847), der geneigt war, das Atemzentrum in die grauen Massen des Seitenstranges der Oblongata zu verlegen, sah ebenso wie Volkmann die Atembewegungen beider Körperseiten nach medianer Teilung des ganzen Kopfmarkes fortdauern¹⁾. Schiff (1852) schnitt den Flourensschen angeblichen Lebensknoten und das ihn umschließende Dreieck von grauer Substanz ganz und gar heraus; er exzidierte ferner aus der ganzen Länge der Oblongata die graue Substanz des Bodens neben der Mittellinie in der Breite von fast zwei Linien; er löste endlich den hinteren Teil der *Alae cinereae* ab — alles, ohne Atmung und Leben zu gefährden. Aus diesen Versuchen schloß Schiff, daß jede Körperhälfte ihr eigenes Atemzentrum habe und daß dasselbe jederseits wenig hinter der Austrittsstelle der Vagi nahe dem Seitenrande des grauen Bodens des vierten Ventrikels gelegen sei²⁾.

Brown-Séquard (1855) behauptete, daß man bei Vögeln die ganze Oblongata entfernen könne, ohne daß die Atmung aufhöre; er führt auch andere Autoren an zum Beweise dafür, daß bei neugeborenen Säugetieren und bei Reptilien (Krokodilen) das Kopfmark für das Bestehen der Atmung nicht nötig ist³⁾.

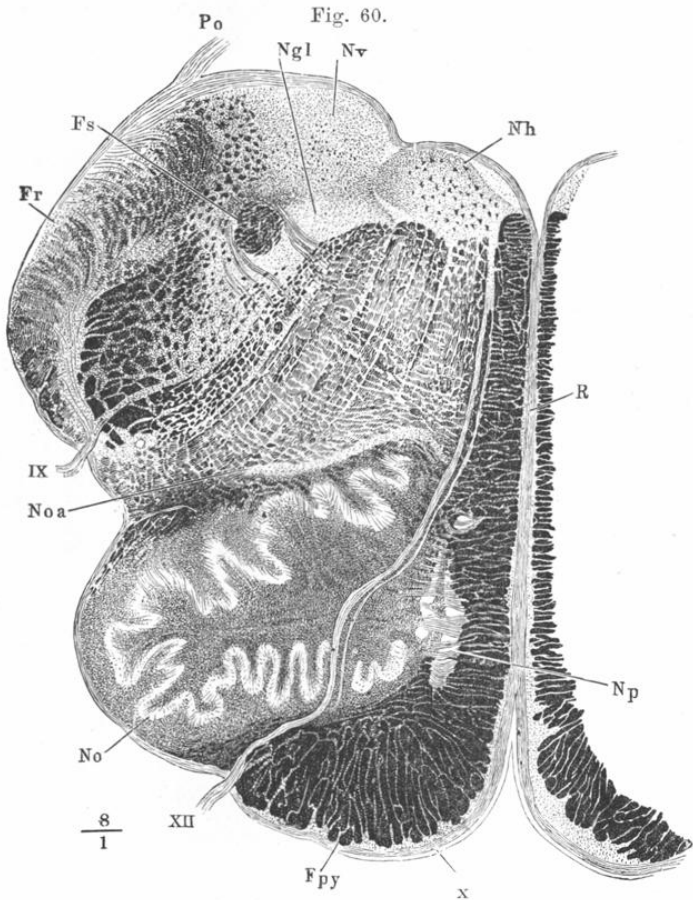
Durch die ganze fernere Geschichte des Atemzentrums zieht sich das Betreiben, zumeist unter Anerkennung seines bulbären Sitzes, es genauer zu lokalisieren. Fast jeder Autor verlegt es aber an eine andere Stelle: Gierke fand, in Übereinstimmung, wie es scheint, mit älteren Angaben von Longet, daß das graue Substanz enthaltende Solitär Bündel (*F. s. Fig. 31*) durchschnitten werden muß, um die Atmung aufzuheben. Mislawsky leugnet dies und erkennt das Atemzentrum in gewissen Zellgruppen in der Nähe der Hypoglossuswurzeln; nach Knoll liegt die obere Grenze des Atemzentrums 5 mm über der Calamusspitze; Gad und Marinescu verlegen es in die *Formatio reticularis*, und zwar beim Kaninchen in den zellenreicheren lateralen Teil derselben; nach Christiani setzt sich das Atemzentrum zusammen aus den nach seinen und Martins Untersuchungen respiratorisch wirksamen Partien der Sehhügel und der Vierhügel⁴⁾.

¹⁾ F. A. Longet, Anatomie u. Physiol. des Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) 1, 325, Leipzig 1847. Über die Folgen der medianen Spaltung des Kopfmarkes vgl. auch: O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881, S. 78; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 97, 170, 1888; A. Kreidl, Pflügers Arch. 74, 181, 1899. Aus diesen letzteren Mitteilungen geht hervor, daß unter gewissen Bedingungen, z. B. nach einseitiger Vagusdurchschneidung, die durch die Kopfmarksspaltung nicht gestörte Synchronie der Atembewegungen beider Seiten aufhört.

— ²⁾ M. Schiff, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen. Lahr 1851, S. 322. —

³⁾ E. Brown-Séquard, Experimental and clinical researches on the physiology and pathology of the spinal cord. Richmond 1855, p. 51; Journ. de la physiol. 1, 217, 1858 u. 3, 151, 1860. — ⁴⁾ Gierke, Pflügers Arch. 7, 583, 1873 und Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1885, Nr. 34; N. Mislawsky, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1885, Nr. 27; Ph. Knoll, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss. 92 (3), 328, 1885, und Biolog. Zentralbl. 6, 310, 1886; Joh. Gad, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 175; Joh. Gad et Marinescu, Compt. rend. Acad. des sciences 115, 444, 1892; A. Christiani, Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, Febr.; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 295; H. N. Martin and W. D. Booker, Journ. of Physiol. 1 (1878).

Die Frage nach der Lokalisation des Atemzentrums, die bisher in so unbefriedigender Weise beantwortet worden ist, wäre müßig, wenn es überhaupt kein einheitliches, anatomisch mehr oder weniger eng begrenztes Atemzentrum gäbe. Der Flourensschen Anschauung gegenüber, die das zweckentsprechende rhythmisch abwechselnde Zusammenwirken der Respirationsmuskeln auf einen zusammenfassenden und koordinierenden Zentralpunkt zurückführt, läßt sich, wie ich in meinen von 1880 bis 1893 aus-



Querschnitt des Kopfmarkes durch die Mitte des Olivenkernes. (Nach Henle.)
Fpy Fun. pyramidalis. *Fr* Fun. restiformis. *Np* Nucl. pyramidalis. *No* Nucl. oliv. *Noa* Nucl. oliv. access. *Nh* Nucl. hypoglossi. *Nv* Nucl. vagi. *Ngl* Nucl. glossopharyngei. *Po* Ponticulus. *R* Raphe.
IX N. glossopharyng. *XII* N. hypoglossus. *Fs* Funicul. solitarius.

geführten Arbeiten gezeigt habe¹⁾, eine solche grundsätzlich verschiedene Ansicht mit gewichtigen Gründen verteidigen.

Daß selbst das verwickeltste Zusammenwirken von Muskeln zu einheitlichen Bewegungszwecken besonderer Koordinationszentren nicht bedarf, daß die Existenz solcher bei der Vielseitigkeit der möglichen Kombinationen

¹⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880, S. 518; 1881, S. 78 u. S. 519; 1883, S. 80; 1887, S. 237; 1888, S. 283; 1891, S. 486; 1893, S. 397.

sogar undenkbar ist, das lehren die Erfahrungen über die spinalen Reflexkoordinationen, von denen im IV. Abschnitt (S. 293) die Rede gewesen ist. Wie hier die spinalen Ursprungszentren (Segmentalzentren) der Bewegungsnerven in bald der einen, bald der anderen Kombination tätig werden, je nach der Art und der Stärke und dem Orte des sie hervorruhenden Empfindungsreizes, so könnte man sich vorstellen, daß auch das, was man als Atemzentrum bezeichnet, kein anatomisch einheitliches Gebilde ist, sondern nur der Inbegriff aller der bei der Atmung in Wirkung tretenden Segmentalzentren des Rückenmarkes und Kopfmarkes. Daß solche Segmentalzentren der Atmungsmuskeln bestehen, unterliegt keinem Zweifel; denn wie alle Bewegungsnerven entspringen auch die bei der Atmung beteiligten aus den entsprechenden in der *Medulla spinalis* und teilweise auch in der *Oblongata* gelegenen Nervenkerneln. Daß diese reflektorisch und automatisch tätig werden können, läßt sich experimentell beweisen.

Für diese und gegen die zentralisierende Auffassung lassen sich mancherlei Tatsachen und Überlegungen anführen:

1. Bei der Mannigfaltigkeit der Kombinationen der Atemmuskeln, wie sie sich besonders bei den modifizierten Atemreflexen darstellt, sind die Lokalisatoren genötigt, eine ganze Anzahl besonderer Koordinationszentren für die bei der Atmung beteiligten Muskeln anzunehmen. Wer das zusammenfassende Atemzentrum anerkennt, wird konsequenter Weise auch die Existenz einheitlicher und anatomisch begrenzter Zentren für Husten, Niesen, Erbrechen, Lachen, Weinen usw. behaupten müssen. Eine solche Annahme hat aber ebensowenig Wahrscheinlichkeit für sich wie die Behauptung, daß spinale Koordinationszentren für alle die verschiedenen vom Rückenmark vermittelten Reflexkombinationen existieren. (Vgl. S. 295).

2. Da die Fähigkeit besteht, willkürlich die einzelnen Atmungsmuskeln (Zwerchfell, Rippenheber) in Tätigkeit zu setzen, müßte der Rindenimpuls entweder unter Umgehung des vorausgesetzten gemeinsamen Zentrums an den einzelnen segmentalen Zentren angreifen oder das gemeinschaftliche bulbäre partiell erregen können. Beide Angriffsweisen würden für die Lokalisatoren sehr unbefriedigend sein; doch haben sich sogar eifrige Verfechter der Flourens'schen Ansicht zugunsten des ersteren Weges ausgesprochen¹⁾.

3. Es ist unklar, welche Atmungsmuskeln eigentlich in dem gemeinsamen Zentrum repräsentiert sein sollen: nur die unter den gewöhnlichen Bedingungen tätigen oder alle, auch die accessorischen? Da bei anwachsendem Atmungsreiz auch Gesichts-, Nacken- und Extremitätenmuskeln in geordnete respiratorische Tätigkeit kommen, müßte man konsequenterweise annehmen, daß auch sie im Atemzentrum vertreten sind. Die respiratorische Tätigkeit kann aber unter Umständen auch noch zahlreiche andere Muskeln mitergreifen, die zum Zwecke der Atmung gar nichts beitragen und doch synchron mit den eigentlichen Atmungsmuskeln arbeiten²⁾. Haben auch sie alle ihre Vertretung im Atemzentrum? Viele werden sagen, es handle sich hierbei um Irradiationen. Damit wäre aber zuzugestehen, daß auch bei der normalen Atmung nur eines der segmentalen Zentren primär tätig zu sein und seine Erregung auf die anderen Segmentalzentren auszustrahlen brauchte.

4. Wenn ein gemeinsames Zentrum existiert, so wäre vorauszusetzen, daß zentripetale Impulse, welche die Atmung verändern, durch Vermittelung dieses Zentrums wirken und daher alle Atmungsmuskeln in gleichem Sinne beeinflussen.

¹⁾ Ph. Knoll, Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss. 92 (3), 1885, Juliheft. —

²⁾ O. Langendorff, a. a. O. 1880, S. 543. In der Narkose begleiten sehr oft regelmäßige Extremitätenbewegungen jeden Atemzug. Vgl. dazu die Angaben von A. Mosso über die analogen Erscheinungen beim schlafenden Menschen und andere einschlägige Beobachtungen. Archivio di Fisiologia 1, 143, 1904.

Letzteres ist aber nicht der Fall. Bei Reizung des zentralen Vagusstumpfes (am Kaninchen) kann das Zwerchfell in inspiratorischen Stillstand geraten, während gleichzeitig die Nasenflügel ihre Atembewegungen fortsetzen oder sogar in Expirationsstellung verharren¹⁾. Beim Frosch sah ich infolge leichter mechanischer Reizung der Gesichtshaut die Bewegungen der Nasenlöcher lange stillstehen, während die übrigen Atembewegungen fort dauerten. Die Brustatmung (bei Hunden und Katzen) kann rhythmisch weitergehen, während das Zwerchfell durch Vagusreizung stillsteht oder (infolge operativer Eingriffe am Kopfmarm) sich in anhaltendem Krampfe befindet²⁾.

Überhaupt besteht, worauf Mosso wiederholt hingewiesen hat, eine weitgehende Unabhängigkeit der Atembewegungen des Kopfes, des Zwerchfelles und des Thorax voneinander, sowohl was ihre Stärke als ihren Rhythmus anlangt. Jedes entsprechende Segmentalzentrum kann unabhängig von den anderen mehr oder weniger rasch und kräftig in Tätigkeit treten, das eine früher absterben als das andere³⁾.

5. Wird durch die obigen Anführungen schon bewiesen, daß eine gewisse Autonomie der dem zentralen Atmungsapparat angehörenden Teilzentren besteht, so wird eine solche in bündigster Weise bewiesen dadurch, daß es unter Umständen gelingt, einzelne dieser Zentren, aus dem Zusammenhang mit dem sog. Lebensknoten gelöst, in selbständiger automatischer Tätigkeit zu sehen. Schon oben wurde erwähnt, daß Brown-Séquard Angaben über das Atmen kopfmarkloser Tiere gemacht hat. Später haben im Strickerschen Laboratorium v. Rokitsansky und v. Schroff nach hoher Durchschneidung des Halsmarkes Atembewegungen beobachtet, der erstere, indem er Kaninchen nach der Operation mit Strychnin vergiftete, der letztere, indem er die Tiere (Kaninchen und Hunde) eine Zeitlang bei künstlicher Atmung im Wärmekasten hielt⁴⁾.

Ich selbst habe nach Abtragung des Kopfmarmes, bei neugeborenen oder wenige Tage alten Kaninchen, Katzen und Hunden, seltener an älteren Tieren, bei Tieren jeden Alters aber unter Zuhilfenahme geringer Strychnindosen (0,5 bis 1 mg Strychn. nitr.), rhythmische Atembewegungen auftreten sehen. Notwendig ist, daß sofort nach der Operation künstliche Atmung eingeleitet wird. Wenn man durch diese hin und wieder die aufgetretene Spontanatmung ablöst, kann man lange Zeit hindurch die automatische Tätigkeit der spinalen Atemzentren beobachten⁵⁾.

Die Richtigkeit dieser Beobachtungen ist auf Grund ungenügender Versuche oft bestritten und die daraus gezogenen Schlüsse vielfach abgelehnt worden⁶⁾. Die einen haben nach Isolation des Rückenmarks weder Atemreflexe noch automatische Atmungen gesehen; andere geben die ersteren zu, vermissen aber die letzteren; manche konzedieren das Vorkommen anscheinend selbständiger Atembewegungen, halten sie aber für reflektorisch oder für Krämpfe oder erklären die am freigelegten Zwerchfell beobachteten Kontraktionen für sekundäre Zuckungen, durch elektrische Einwirkung des Herzens auf den *N. phrenicus* veranlaßt, oder vergleichen sie mit den rhythmischen Zuckungen absterbender Interkostalmuskeln und abgeschnittener Insektenbeine.

¹⁾ J. Rosenthal, Die Atembewegungen und ihre Beziehungen zum *Nervus vagus*. Berlin 1862, S. 217 u. 218. — ²⁾ Derselbe, a. a. O., S. 31 u. 163; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. 23, 71, 1886. — ³⁾ A. Mosso, Reale Accademia dei Lincei 1884/85, anno 282, p. 25; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, Suppl., S. 68 ff. — ⁴⁾ P. Rokitsansky, Wien. med. Jahrbücher 1874, S. 30; v. Schroff, ebenda 1875, S. 324. — ⁵⁾ O. Langendorff, a. a. O. 1880. — ⁶⁾ L. Fredericq, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, Suppl., S. 51; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 92, 328, 1885; 97, 163, 1888; M. Schiff, Archives des sciences phys. et natur. 16 (3), 596, 1886; Gesammelte Beiträge zur Physiologie 1, 1, Lausanne 1894; H. Girard, Recherches sur l'appareil respiratoire central. Genève et Bale 1891; H. Kronecker, Deutsche med. Wochenschr. 1887, Nr. 36/37; M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. 23 (1886); Mitt. d. Naturf. Ges. in Bern 1889, S. 59; J. Gad, a. a. O.; F. A. Kehrler, Zeitschr. f. Biol. N. F. 10, 450, 1893; R. Arnheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1894, S. 1; M. Lewandowsky, ebenda 1896, S. 483.

Die Wahrheit ist, daß es sich um zweifellose, automatische, geordnete Atembewegungen handelt, die in mehr oder weniger gleichmäßigem Rhythmus oft in langen Reihen einander folgen, und die auch in den Fällen, in denen Strychnin angewendet wird, nichts mit reflektorischen Krämpfen zu tun haben.

Mehrere Jahre nach mir hat Wertheimer am erwachsenen Hunde ohne Zuhilfenahme von Vergiftung nach Abtrennung des Kopfmarkes spontane, rhythmische Atmungen erhalten. Er hat die künstliche Atmung lange, zuweilen 4 bis 5 Stunden, fortgesetzt, ehe die spontane erschien; diese war sehr frequent und wenig regelmäßig und konnte, einmal erwacht, lange Zeit andauern. Bei vorher abgekühlten Tieren kehrte die Atmung oft schon unmittelbar nach der *Sectio bulbi* zurück¹⁾.

In letzter Zeit hat Mosso bei Katzen, die er nach der Abtrennung der Oblongata unter künstlicher Respiration im warmen Bade hielt, ebenfalls das Auftreten spinaler Atembewegungen beobachtet. Er hat ferner wahrscheinlich gemacht, daß die sog. Terminalatmungen des erstickenden Tieres lediglich spinaler Natur sind²⁾.

6. Von den Verteidigern des bulbären Atemzentrums ist betont worden, daß einseitige Durchschneidung des Markes dicht unter der Calamusspitze die Atembewegungen der gleichen Körperseite dauernd aufhebe³⁾. Dies ist jedoch nur manchmal der Fall; andere Male fehlt entweder jeder Stillstand oder er ist nicht bleibend. Ein Einwand gegen das Bestehen selbständiger spinaler Atemzentren ist also aus diesen Versuchen nicht herzuleiten. Allerdings können sie auch nicht als Beweis für deren Existenz dienen⁴⁾.

Aus den hier angeführten Beobachtungen geht hervor, daß die vom Kopfmark isolierten spinalen Ursprungszentren des Zwerchfells und der Rippenheber automatisch tätig sein können.

Da die Annahme eines den Ausgangspunkt der Atmungsinervation darstellenden bulbären Zentrums in erster Linie sich auf die angebliche Tatsache stützt, daß Zerstörung des Kopfmarkes oder Abtrennung desselben vom Rückenmark alle Atembewegungen sofort und für immer aufhebt, so ist damit der Grundpfeiler der Legallois-Flourens'schen Lehre erschüttert.

Eine andere Frage ist, ob die Koordination der Atembewegungen die Existenz eines einheitlichen, den Segmentalzentren der Atemnerven übergeordneten Zentrums erfordert. Die von Mosso bewiesene relative Unabhängigkeit der einzelnen am Atmungsakt beteiligten Bewegungen voneinander macht das Bestehen eines solchen Apparates nicht gerade wahrscheinlich. Die weiteren, im Vorangehenden angeführten Beobachtungen und Betrachtungen haben gezeigt, daß selbst, wenn immer eine tadellose Koordination bestände, dies ein eigenes koordinierendes Zentrum nicht erfordern würde.

Anstatt mit einem monarchischen Staatswesen, dessen Oberhaupt alle die Fäden der Einzelregierungen in der Hand hält, vergleiche ich den zentralen Atmungsapparat mit einer föderativen Republik, deren einzelne, für sich bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängigen Glieder durch ein inneres Band zu gemeinsamen Zielen vereinigt sind.

Danach würden die einzelnen Segmentalzentren der Atmungsmuskeln, die nichts anderes sind als die entsprechenden Teile der Kerne des *N. facialis*,

¹⁾ E. Wertheimer, Journ. de l'anat. et de la physiol. 22, 458, 1886; 23, 567, 1887; Archives de physiol (5. sér.) 1, 761, 1889. — ²⁾ A. Mosso, Rendiconti R. Accademia dei Lincei vol. 12 (2. sem.), ser. 5, fasc. 11, p. 535 u. fasc. 12, p. 585, 1903. — ³⁾ M. Schiff, Pflügers Arch. 4, 225, 1871; M. Marckwald, The movements of respiration etc., London 1888, p. 149. — ⁴⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 397; F. W. Mott, Journ. of Physiol. 12, V, 1891; Philos. Transact. 183 B., 1.

N. vagus, *N. phrenicus*, der Intercostalnerven usw., nur durch ein funktionelles Band zusammengehalten sein, würde das Atmungs-zentrum somit einen physiologischen Begriff, keine anatomische Einheit darstellen.

Vielleicht ist einer der Kerne durch besonders hohe Erregbarkeit oder besonders starke Entwicklung der Atemreize ausgezeichnet und bildet deshalb in der Regel den Ausgangspunkt der Erregung. Dieser Kern könnte der des Vagus sein, der durch seine anatomischen Beziehungen vielleicht zentripetalen, seine Erregbarkeit dauernd erhöhenden Einflüssen ganz besonders ausgesetzt ist. Insofern wäre dieser dann der führende Teil des Atemzentrums, aber doch, was ich besonders betonen möchte, himmelweit verschieden von dem, was die Anhänger der Flourens'schen Lehre als führendes Atemzentrum bezeichnen: er wäre nur ein *primus inter pares*.

In dieser Auffassung läge eine Versöhnung der widerstreitenden Ansichten über die Bedeutung des Kopfmarkes für die Atmung. Mit ihr könnten sich auch diejenigen Forscher einverstanden erklären, die betonen, daß in der Regel die Zerstörung des unteren Kopfmarkes die Atmung aufhebt, und dem bei solchen Operationen meiner Meinung nach stark ins Gewicht fallenden Shock der distalen Nervenzentren eine nur geringe Bedeutung zuerkennen wollen.

Mit dieser Anschauungsweise wären auch die Befunde von Großmann vereinbar, denenzufolge jeder der drei nach ihm das Atemzentrum zusammensetzenden Nervenkerne (Thorax-, Vagus- und Facialiskern) einzeln zur Abgabe rhythmischer Impulse im allgemeinen zwar nicht befähigt ist, es aber bleibt, solange er noch mit einem der beiden anderen Kerne im Zusammenhang steht¹⁾.

Die Untersuchungen über das Atemzentrum haben in erster Linie das Inspirationszentrum berücksichtigt. Erfolgt die Ausatmung lediglich passiv, so bedarf man offenbar der Annahme eines eigenen Expirationszentrums nicht. Für die aktive Expiration soll nach den einen ein nur reflektorisches, nach den anderen ein automatisches Zentrum bestehen. Wo es liegen soll, wird nur vermutungsweise angegeben; Gad und Arnheim verlegen es in die *Medulla oblongata*²⁾. Indessen setzt es sich höchstwahrscheinlich nur aus den Nervenkerne der bei der Expiration beteiligten Muskeln zusammen, liegt also seinem überwiegenden Teile nach im Rückenmark.

Ebensowenig wie für dieses Zentrum ist der bulbäre Zentralsitz für die Bewegungen des Erbrechens, Hustens, Niesens, Gähns usw. erwiesen. Eigene Koordinationsapparate für diese Reflexe anzunehmen, ist durchaus überflüssig.

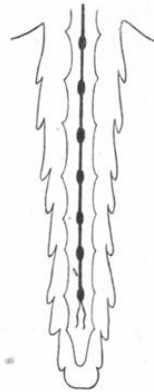
Die vorangehenden Angaben über das Atemzentrum beziehen sich auf das der Säugetiere. Mutatis mutandis werden sie auch für das der Vögel Geltung haben. Über die Automatie der spinalen Respirationszentren bei den Reptilien liegen bisher nur wenige, nicht übereinstimmende Mitteilungen vor. Beim Frosch befindet sich das Atemzentrum ausschließlich im Kopfmark; denn von hier entspringen die beteiligten Nerven (Trigeminus und Vagus). Ein Schnitt, der die

¹⁾ M. Großmann, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 98 (3), 385, 1889; S. Exner, Entwurf zu einer physiol. Erklärung der psychischen Erscheinungen, Leipzig u. Wien 1894, S. 80; A. Kreidl, Pflügers Arch. 74, 181, 1899. — ²⁾ J. Gad, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 388 u. 1893, S. 183; R. Arnheim, a. a. O., S. 33; M. Lewandowsky, a. a. O., S. 487.

beiden Kerne dieser Nerven voneinander trennt, hebt nach Schrader die Atembewegungen auf; doch konnte beobachtet werden, daß nach Zerstörung eines derselben der andere noch rhythmische Bewegungen veranlaßt¹⁾. Bei den Knochenfischen soll das Atemzentrum in der den proximalen Teil der Rautengrube überspannenden Brücke gelegen sein²⁾.

Bei vielen Arthropoden, und zwar bei solchen, bei denen die Metamerie des Zentralnervensystems noch nicht durch weitgehende Verschmelzung von Bauchmarkganglien verwischt ist, ist der strikte Nachweis zu führen, daß der Teil der Ganglienkette, der den bei der Atmung beteiligten Nerven zum Ursprung dient, das Atemzentrum enthält, ja daß bei gewissen Formen jedes atmende Körpersegment sein eigenes autonomes Atemzentrum im zugehörigen Ganglion besitzt. So liegt bei gewissen Krebstieren (*Idothea*, *Limulus*) das Zentrum für die respiratorischen Bewegungen des abdominalen Kiemenapparates in den abdominalen Ganglien³⁾. Bei den Libellenlarven werden die zur Wasseratmung dienenden Bewegungen der Rectalpumpe von den entsprechenden hinteren Abschnitten des Bauchmarkes innerviert⁴⁾. Bei den ausgebildeten Libellen (Fig. 61) setzt nicht allein das abgetrennte Abdomen seine Atembewegungen fort, sondern es atmen auch isolierte Hinterleibssegmente, sofern sie mit dem entsprechenden Ganglion in Verbindung geblieben sind⁵⁾. Das Atemzentrum ist hier sozusagen das Ideal eines aus autonomen Segmentalzentren bestehenden, geordnet arbeitenden rhythmisch-automatischen Zentralapparates.

Fig. 61.



Bauchmark einer Libelle. Die Abbildung zeigt die Segmentalzentren der einzelnen Abdominalsegmente.
(Mit Benutzung einer Fig. von V. Graber.)

2. Die Automatie des Atemzentrums.

Legallois, Bell, Flourens haben das „primum mobile“ der Atmung in das Kopfmark verlegt, über die Natur seiner Tätigkeit sich aber nicht näher geäußert. Joh. Müller erklärte sie für eine automatische und trat dadurch in Gegensatz zu M. Hall, der die Atmung als einen durch die *Nn. vagi* vermittelten, durch den Willen geregelten und kontrollierten Reflexakt ansah⁶⁾. Eine reflektorische Tätigkeit des Atemzentrums haben auch, und zwar unter Berücksichtigung nicht nur der Vagi, sondern auch der sensiblen Nerven der Haut und anderer Organe, Volkmann⁷⁾, Vierordt⁸⁾, v. Wittich⁹⁾, Schiff¹⁰⁾ angenommen; seine Automatie hat besonders Rosenthal¹¹⁾ verteidigt. Er sah die Atembewegungen des Kaninchens fortdauern,

¹⁾ M. E. G. Schrader, Pflügers Arch. 41, 89, 1887. — ²⁾ Flourens, Système nerveux, p. 432; J. Steinér, Die Funktionen des Zentralnervensystems usw., 2. Abteil., Braunschweig 1888, S. 34. — ³⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1888, S. 284; J. H. Hyde, Journ. of Morphology 9, 431, 1894; J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie usw., Leipzig 1899, S. 71 u. 72. — ⁴⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. 22, 168, 1880. — ⁵⁾ F. Plateau, Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes, Bruxelles 1884, p. 118 (dort auch ähnliche Angaben früherer Autoren); O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883, S. 80. — ⁶⁾ Marshall Hall, Abhandlungen über das Nervensystem. Aus d. Engl. v. G. Kürschner, Marburg 1840, S. 87 ff. — ⁷⁾ W. Volkmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1841, S. 342. — ⁸⁾ K. Vierordt, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 2, 912, 1844. — ⁹⁾ W. v. Wittich bei E. Rach, Quomodo medulla oblongata, ut respirandi motus efficiat, incitatur. Diss. Königsberg 1863 und Virchows Arch. f. pathol. Anat. usw. 27, 322. — ¹⁰⁾ M. Schiff, Lehrb. d. Physiol. des Menschen, Lahr 1858/59, S. 413; Ges. Beitr. zur Physiol. 1, 42, 1894. — ¹¹⁾ J. Rosenthal, Hermanns Handbuch d. Physiol. 4 (2), 269 ff., 1882.

nachdem das Rückenmark am 7. Halswirbel, das Gehirn in der Vierhügelgegend, alle hinteren Wurzeln am Halsteil des Rückenmarks und beide Vagi durchschnitten waren. Die Verteidiger der reflektorischen Funktion des Atemzentrums hatten angenommen, daß die Kohlensäure des Blutes die zentripetalen Nerven erregt. Rosenthal glaubte, daß der „Blutreiz“ direkt auf das Atemzentrum des Kopfmarks wirke, und sah diese Ansicht dadurch bestätigt, daß am apnoisch gemachten Tiere Verschluß der Kopfarterien Atembewegungen hervorrief.

Später habe ich, und fast gleichzeitig auch Schrader und Knoll, Versuche an Fröschen angestellt, aus denen hervorging, daß das von fast allen sensiblen Einflüssen isolierte Atemzentrum fortfährt, seine Antriebe den Atmungsmuskeln zuzusenden¹⁾. Ich entfernte beim Frosch Großhirn und Mittelhirn, durchschnitt das Mark im oder dicht hinter dem Atlas, zerstörte den distalwärts von diesem Schnitt gelegenen Teil des Rückenmarks und fügte dazu noch die Fortnahme der Lungen und des Herzens. Dennoch blieben die Atembewegungen des Mundbodens, der Nasenlöcher und der Stimmritze erhalten. Auch Knoll vermochte Frösche nach Isolation des Kopfmarks durch mehrere Tage atmend am Leben zu erhalten.

Als neuester Verteidiger der Reflexnatur der rhythmischen Atembewegungen, wenn auch mit einem gewissen Vorbehalt, tritt Marckwald auf²⁾.

Er durchschnitt bei Kaninchen das Kopfmark in der Höhe der *Tubercula acustica* und sah danach die Atmung regelmäßig weitergehen. Füge er zu dieser Operation aber die Durchschneidung der *N. vagi* hinzu, so änderte sich der Atemmodus in auffallender Weise: es traten Inspirationskrämpfe von kürzerer oder längerer Dauer (bis $1\frac{3}{4}$ Minuten und darüber) auf, die mit aktiven oder passiven Expirationen abwechselten. Durchschneidung des Rückenmarks in der Höhe des letzten Halswirbels, der *Plexus brachiales* und *cervicales* und der *Nn. glossopharyngei* brachte weitere Änderungen des Bildes nicht hervor. Aus diesen Versuchen schloß Marckwald, daß die normale rhythmische Atmung ein vornehmlich durch die Vagi vermittelter reflektorischer Akt sei. Fallen die Vagi fort, so decken ihren Ausfall die „oberen Hirnbahnen“, d. h. die höheren Sinnesnerven, der Trigemminus u. a. Fehlen beiderlei Impulse, so vermag das nunmehr nur noch automatisch tätige Zentrum sich lediglich in der Erregung arhythmischer Atemkrämpfe zu äußern.

Wie wenig indessen die von Marckwald erhobenen Befunde eine Verallgemeinerung zulassen und wie irrtümlich die daraus gezogenen Schlüsse sind, haben übereinstimmend die Untersuchungen von Loewy³⁾ und die von Franck und mir⁴⁾ gezeigt.

Wir wiesen nach, daß das isolierte Atemzentrum des Kaninchens und der Katze nicht nur automatische Tätigkeit zu entfalten, sondern auch eine fast normale Atemrhythmik zu unterhalten vermag. Die Atemkrämpfe erkannten wir als eine nebensächliche und in ihrer Stärke und Dauer schwankende, zuweilen sogar fehlende Folge der Hirnverletzung. Ihr Ausbleiben bei Unversehrtheit der Vagi erklärte sich aus der regulatorischen Tätigkeit dieser Nerven.

Da auch Loewy dartun konnte, daß das isolierte, von allen sensiblen Verbindungen losgelöste Atemzentrum der Säugetiere eine rhythmische und vom Blutreiz in normaler Weise abhängige Tätigkeit zu entfalten vermag, so dürfen wir die Frage, ob eine Automatie des Atemzentrums besteht oder

¹⁾ O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 285; M. E. G. Schrader, Pflügers Arch. 41, 89, 1887; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 95 (3), 1887. — ²⁾ M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. 23, 1887, S. 54 d. Sonderabdruckes u. sp. — ³⁾ A. Loewy, Pflügers Arch. 42, 245, 1888. — ⁴⁾ C. Franck u. O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1888, S. 286.

nicht, für Kaltblüter und Säugetiere im bejahenden Sinne beantworten; auch den späteren Bestrebungen, die Richtigkeit der Marckwaldschen Auffassung durch unblutige Abtrennung der Oblongata (Paraffineinspritzung in die Hirngefäße) zu erweisen, werden wir keine größere Beweiskraft gegen diese Auffassung zuzuerkennen genötigt sein ¹⁾.

Zur Stütze der nicht reflektorischen Arbeitsweise des Atemzentrums kann auch die Erfahrung dienen, daß in der Asphyxie nicht selten die Reflex-tätigkeit früher erlischt als die Atembewegungen ²⁾.

III. Beziehungen des Zentralorgans zur Blutbewegung.

1. Gefäßtonus und vasomotorische Zentren ³⁾.

Seit den Arbeiten von Ludwig und seinen Schülern verlegt man in das Kopfmark einen alle Gefäßnerven des Körpers zusammenfassenden Zentralapparat, das Gefäßnervenzentrum oder vasomotorische Zentrum. Nachdem schon Schiff (1855) die Existenz eines solchen vermutet hatte, wiesen Ludwig und Thiry (1864) nach, daß gewisse kurz zuvor von v. Bezold beschriebene Erscheinungen (Sinken des arteriellen Blutdruckes nach Abtrennung der *Med. oblongata*, Steigen desselben bei Reizung des Halsmarkes) durch das Vorhandensein eines tonisch tätigen vasomotorischen Zentrums im Kopfmark erklärt werden müssen. Sie zeigten ferner, daß dasselbe auch reflektorisch erregt werden kann ⁴⁾. Mit der näheren Lokalisierung dieses Zentrums haben sich später in Ludwigs Laboratorium Owsjannikow und Dittmar beschäftigt. Indem sie durch systematische Schnittreihen die Oblongata quer durchteilten und dabei die Höhe des Blutdruckes und deren reflektorische Beeinflußbarkeit kontrollierten, gelangten sie zur Feststellung einer oberen und einer unteren Grenze. Nach Dittmar reicht das Zentrum (beim Kaninchen) ungefähr vom unteren Rande des *Corpus trapezoides* bis etwa 3 mm über die Spitze des *Calamus scriptorius*, liegt also etwa im Ursprungsgebiet des *N. facialis*. Es ist bilateral und soll dem Seitenstrangkern (Antero-lateral-nucleus von Clarke) entsprechen ⁵⁾.

Die tonische Tätigkeit des Gefäßnervenzentrums darf, da bis jetzt ihre Entstehung durch afferente Einflüsse nicht nachgewiesen ist, als eine automatische bezeichnet werden. Sie macht sich derart geltend, daß sie die Ringmuskeln der Arterien in einer gewissen mittleren Zusammenziehung erhält. Abtrennung des Kopfmarkes bewirkt demnach allgemeine Gefäßerweiterung. Der Blutdruck sinkt dabei sehr erheblich, doch niemals auf Null; Stricker

¹⁾ M. Marckwald, Zeitschr. f. Biol. 26, 260, 1890; L. Asher u. Fr. Lüscher, ebenda 38, 499, 1899. — ²⁾ A. Mosso, Accad. dei Lincei 12, 594, 1903. —

³⁾ Vulpian, Leçons sur l'appareil vaso-moteur, Paris 1875; A. Dastre et J. P. Morat, Recherches expérimentales sur le système nerveux vasomoteur, Paris 1884; R. Tigerstedt, Lehrb. der Physiol. des Kreislaufes, Leipzig 1893, S. 516 bis 541. — ⁴⁾ M. Schiff, Unters. z. Physiol. d. Nervensystems, Frankfurt a. M. 1855, S. 198; K. Ludwig und L. Thiry, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 49, 421, 1864; A. v. Bezold, Unters. über die Innervation des Herzens 2, 273, Leipzig 1863.

— ⁵⁾ Ph. Owsjannikow, Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Abteil., 1871; C. Dittmar, ebenda 1873. Ähnlich C. Eckhard, Beitr. z. (Anat. u.) Physiol. 7, 81, 1876 (1873).

sah ihn bei curarisierten Hunden bis auf etwa 40 mm Hg, bei chloroformierten nur auf 70 bis 80 mm Hg sinken; nach Ustimowitsch betrug bei einem Hunde der Blutdruck vor der Halsmarkdurchschneidung 129 bis 140, zwei Stunden nachher 36 bis 41 mm Hg¹⁾. Lassen schon diese Beobachtungen darauf schließen, daß auch innerhalb des Rückenmarks tonisch wirksame Gefäßzentren liegen müssen, so wird dieser Schluß durch zahlreiche weitere Erfahrungen bestätigt²⁾.

Legallois hatte gefunden, daß bei geköpften Kaninchen der Blutlauf eine Zeitlang gut erhalten bleiben kann, wenn man künstliche Atmung einleitet, daß er aber sofort stockt, wenn dazu die Zerstörung des Rückenmarkes ausgeführt wird, und hatte daraus geschlossen, daß das Herz seine Kraft aus dem Rückenmark schöpfe. Erst Goltz gab die richtige Deutung, indem er das Erliegen der Zirkulation auf die gänzliche Lähmung der Gefäße zurückführte. In der Tat sieht man den durch Abtrennung des Kopfmarkes bereits herabgesetzten Blutdruck noch weit tiefer absinken, wenn man dazu das Rückenmark zerstört. Hat sich beim Hunde nach einer im untersten Brustmark vorgenommenen Markdurchschneidung nach längerer Zeit der Gefäßtonus in den hinteren Extremitäten wiederhergestellt, so geht er aufs neue verloren, und die Gefäße werden wieder weiter, wenn man das Lendenmark ausbohrt.

Die spinalen Gefäßnervenzentren werden ähnlich wie die der Oblongata durch Dyspnoe, sowie reflektorisch durch Reizung der Körperoberfläche in erhöhte Tätigkeit versetzt. Am sichersten konstatiert man diese Wirkungen (beim Kaninchen) nach unblutiger Ausschaltung des Gehirns durch Unterbindung oder Embolisierung der Kopfgefäße. Auch depressorische Erfolge afferenter Reize lassen sich noch bei isoliertem Rückenmark beobachten und sind, wie auch beim unversehrten Tiere, wahrscheinlich in erster Linie auf eine Hemmung des zentralen (hier spinalen) Gefäßtonus zu beziehen. Endlich kann man auch noch nach Fortnahme der Oblongata jene Traube-Heringsschen Blutdruckwellen beobachten, die man als periodische, vom Atemzentrum abhängige Schwankungen des vasomotorischen Tonus gedeutet hat³⁾.

Mehrfach hat man auf die verhältnismäßige Geringfügigkeit oder den späten Eintritt dyspnoischer und reflektorischer Wirkungen an den spinalen Gefäßzentren hingewiesen und in der Promptheit und Stärke des Erfolges eine charakteristische Eigenschaft des bulbären Hauptzentrums erkennen wollen. Ob solche Unterschiede auch bestehen, wenn der Shock des operativen Eingriffs gänzlich vorübergegangen ist und der volle spinale Tonus sich wiederhergestellt hat, ist noch nicht untersucht.

Was die Lage der spinalen Gefäßnervenzentren anlangt, so ist durch die Untersuchungen von Gaskell und Langley der anatomische wie experimentelle Nachweis geführt, daß die vom Rückenmark entspringenden und in den Sympathicus übertretenden Nervenfasern samt und sonders in den weißen *Rami communicantes* aller Dorsalnerven und der ersten vier bis fünf

¹⁾ S. Stricker, Wien. med. Jahrb. 1886, S. 1; Ustimowitsch, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, S. 186. — ²⁾ Fr. Goltz, Arch. f. pathol. Anat. 29, 403, 1864; Pflügers Arch. 8, 482, 1874; Kowalewsky u. Adamük, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1868, S. 582; M. Nußbaum, Pflügers Arch. 10, 374, 1875; W. Schlesinger, Wien. med. Jahrb. 1874, S. 1; R. Heidenhain (mit R. Kabierske) Pflügers Arch. 14, 518, 1877; B. Luchsinger, ebenda 16, 518, 1878; Konow und Stenbeck, Skandin. Arch. f. Physiol. 1, 403, 1889; L. Asher u. Fr. Lüscher, Zeitschr. f. Biol. 38, 526, 1899. — ³⁾ B. Luchsinger, a. a. O.; E. Wertheimer, Arch. de physiol. 1889, p. 388.

Lumbalnerven enthalten sind. Unter ihnen befinden sich auch die zur Versorgung der verschiedenen Körpergebiete bestimmten Vasomotoren. Da es wahrscheinlich ist, daß die Austrittssegmente dieser Fasern zugleich ihre Ursprungssegmente sind, so kann man sagen, die spinalen Gefäßzentren liegen innerhalb des ersten Dorsal- bis vierten oder fünften Lumbalsegmentes. Dies gilt für die Katze und ähnlich auch für den Hund; beim Menschen reicht die untere Grenze vermutlich nur bis zum zweiten und dritten Lumbalsegment.

Im ersten bis fünften (am meisten im zweiten und dritten) Brustnerv verlaufen die Gefäßnerven für den Kopf, vom vierten bis neunten für die vordere Extremität, vom 11. oder 12. Brustnerv bis zum dritten oder vierten Lendennerv die für die hintere Extremität bestimmten. Die Lungenvasomotoren sollen nach Bradford und Dean in der zweiten bis siebenten, hauptsächlich in der dritten bis fünften, nach François-Franck besonders in der zweiten und dritten Dorsalwurzel enthalten sein. Doch wird deren Existenz überhaupt bestritten. Die Gefäßnerven für die Baucheingeweide treten vom fünften Brust- bis zum dritten Lendennerv heraus¹⁾.

In den entsprechenden Rückenmarksabschnitten liegen somit die segmentalen vasomotorischen Zentren, in ihrer Gesamtheit durch ihren Tonus für den Blutkreislauf von wesentlicher Bedeutung, als Einzelzentren durch ihre reflektorischen Beziehungen die Blutverteilung lokal regulierend und beherrschend, alle aber, wenigstens nach der gegenwärtig herrschenden Ansicht, dem allgemeinen im Kopfmark gelegenen Zentrum untergeben.

Bei der Abschätzung ihrer Leistungen darf aber eines nicht übersehen werden. Als Goltz und Ewald beim Hunde den größten Teil des Rückenmarkes, vom unteren Halsmark bis einschließlich des Sacralmarkes, entfernt hatten, stellte sich allmählich der anfangs verloren gegangene Tonus der Blutgefäße wieder her²⁾. Schon früher hatte man beobachtet, daß auch in den Gefäßen eines Gliedes, dessen Nerven man durchschnitten hat, der Tonus allmählich wiederkehrt. Entweder müssen also in den Blutgefäßen selbst bzw. in ihrer Nähe periphere Gefäßzentren bestehen, oder es muß die Gefäßmuskulatur von sich aus tonisch tätig sein können. Die Frage ist nur, ob man außer diesem peripherischen Tonus einen cerebrospinalen überhaupt noch anerkennen solle. Ich glaube nicht, daß man so weit gehen darf, ihn zu leugnen und mit Goltz und Ewald den nach der Ausrottung des Rückenmarkes und selbst nach Durchschneidung eines Nerven eintretenden Tonusverlust für Shockerscheinungen zu erklären; doch kann an dieser Stelle auf eine genauere Erörterung dieser Frage nicht eingegangen werden. Die Bedeutung der reflektorischen Wirksamkeit der spinalen Gefäßzentren bleibt von dieser Streitfrage unberührt. Fehlt das Rückenmark, so fehlt damit jede Möglichkeit, entfernte Gefäßgebiete reflektorisch zu beeinflussen, wenn auch örtliche Reize ähnlich wie bei unversehrten Tieren auf die Gefäßweite wirken.

¹⁾ W. H. Gaskell, Journ. of Physiol. 7, 1, 1886; J. N. Langley, Ergebnisse d. Physiol. (herausg. v. Asher u. Spiro), II. Jahrgang. (2) 1903, S. 818 (woselbst die früheren Arbeiten angeführt sind); J. R. Bradford, Journ. of Physiol. 10, 358, 1889; W. M. Bayliss und J. R. Bradford, ebenda 16, 10, 1894; J. R. Bradford und H. P. Dean, ebenda p. 34; Ch. A. François-Franck, Arch. de physiol. 7, 744 u. 816, 1895; François-Franck et L. Hallion, ebenda S. 478, 908, 923, 1896 und 9, 434, 448, 661, 1897. Nach Biedl (Wien. klin. Wochenschr. 1895, Nr. 52) sollen die in den Splanchnicus übergehenden Vasomotoren vom sechsten Hals- bis fünften Brustnerven austreten. Längere Zeit nach der Durchschneidung der Splanchnicus fand Biedl in der entsprechenden Markregion die Nervenzellen des Seitenhorns bzw. der lateralen Teile des Vorderhorns atrophiert. — ²⁾ Fr. Goltz und J. R. Ewald, Pfügers Arch. 63, 388, 1896.

Da efferente Gefäßerweiterungsnerven existieren, so bestehen vermutlich auch Zentren, aus denen sie hervorgehen und in denen sie möglicherweise reflektorisch beeinflußt werden können. Einen tonischen Einfluß scheinen diese nicht zu üben. Wie weit die reflektorische Gefäßdilataion die Wirkung der Dilatoren in Anspruch nimmt, wie weit sie allein durch Hemmung des Constrictorentonus zu erklären ist, kann noch nicht als entschieden angesehen werden. Vielleicht handelt es sich hierbei um antagonistische Reflexe, indem gleichzeitig die Gefäßerweiterer erregt und die Verengerer gehemmt werden.

Wo die Zentren der Dilatoren ihren Sitz haben, ist noch ganz unklar. Manche glauben, daß sie im Kopfmark liegen, andere wollen sie auch dem Rückenmark zuerkennen; wahrscheinlich liegen sie dort, wo auch die Constrictorenzentren gelegen sind.

2. Regulationszentren des Herzens¹⁾.

Durch Vermittelung der *Nervi vagi* übt das Kopfmark einen tonisch hemmenden Einfluß auf die Herztätigkeit aus (Vagustonus). Werden die Vagi durchschnitten, so fällt dieser Einfluß fort, und das Herz schlägt schneller²⁾.

Bei Tieren, die wie die kleinen Säugetiere und Vögel einen sehr frequenten Herzschlag haben, ist der Erfolg der Vagusdurchschneidung nicht so deutlich, aber doch immerhin nachweisbar. Die Behauptung, daß das ausreichend atmende oder künstlich ventilierte Tier gar keinen Vagustonus erkennen lasse (Landois), ist entschieden irrtümlich³⁾. Eine energische künstliche Atmung vermag freilich durch die damit verbundene Reizung der Lungenvagi eine zentripetale Hemmung des Tonus herbeizuführen; doch darf das unter diesen Umständen beobachtete Ausbleiben der Pulsbeschleunigung bei der Vagusdurchschneidung nicht für normal gehalten werden. Beim Frosch ist ein Vagustonus allerdings nicht nachzuweisen. Ebenso fehlt er bei neugeborenen Säugetieren und bildet sich wahrscheinlich auch beim Menschen erst innerhalb der ersten Wochen des extrauterinen Lebens aus. Weder Vagusdurchschneidung noch Atropinvergiftung hat bei Neugeborenen eine Steigerung der Schlagzahl des Herzens zur Folge, und die hier vorhandene hohe Frequenz des Herzschlages ist wohl auf diese Atonie des Vaguszentrums zurückzuführen. Die Fähigkeit, den Herzschlag zu hemmen, fehlt indessen dem Vagus der Neugeborenen keineswegs⁴⁾.

Der am meisten verbreiteten Auffassung zufolge ist der Tonus des Vaguszentrums automatischer Natur. Bernstein⁵⁾ hat die Ansicht verteidigt, daß er reflektorischen Ursprungs sei. Hatte er das Halsmark zwischen dem dritten und vierten Wirbel durchschnitten, so bewirkte Durchtrennung der Vagi keine Zunahme der Herzfrequenz. Doch ist fraglich, ob diese Beobachtung nur eine solche Deutung erfahren kann.

Der Sitz des herzhemmenden Vaguszentrums ist zweifellos das Kopfmark. Zwar soll nach manchen Beobachtern auch die Reizung anderer

¹⁾ R. Tigerstedt, Lehrb. d. Physiol. d. Kreislaufes. Leipzig 1893, S. 228 ff.
 — ²⁾ Daß Vagusdurchschneidung den Herzschlag beschleunigt, ist mindestens seit dem 17. Jahrhundert bekannt; die richtige Deutung aber war erst möglich, als die Brüder Weber 1845 die hemmende Wirkung einer Tetanisierung der Vagi und des Kopfmarkes entdeckt hatten. — ³⁾ L. Landois, Lehrb. d. Physiol., 7. Aufl., 1891, S. 804. — ⁴⁾ O. Soltmann, Jahrb. f. Kinderheilkunde. N. F. II, 101, 1877; O. Langendorff, Breslauer ärztl. Zeitschr. 1879, Nr. 24; B. v. Anrep, Pflügers Arch. 21, 78, 1880. — ⁵⁾ J. Bernstein, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864, S. 614.

Hirnteile den Herzschlag hemmen können, doch dürfte es sich dabei um Erregung sensibler Bahnen handeln, die eine reflektorische Vagusreizung herbeiführt. Nach den Stichversuchen von Laborde liegt bei der Katze das Vaguszentrum etwa in der Mitte der Rautengrube, in der Nähe der aufsteigenden Trigeminuswurzel, also ziemlich weit lateral ¹⁾.

Reflektorisch ist das Vaguszentrum von den verschiedensten zentripetalen Nerven zu beeinflussen, vor allem von denen der Baueingeweide. Darauf beruht der Erfolg des Goltzschen Klopfversuches (Herbeiführung lange dauernden Herzstillstandes durch Beklopfen der Baueingeweide eines Frosches). Der Versuch gelingt mit einiger Abänderung auch bei Säugetieren; wird eine hervorgeholte Darmschlinge kräftig gedrückt, so verlangsamt sich der Herzschlag. Reizung des zentralen Endes des durchschnittenen *N. splanchnicus* führt zu demselben Erfolg. Eine reflektorische Herzverlangsamung erzielt man beim Kaninchen auch leicht durch Reizung der Nasenschleimhaut mittels Ammoniak, Chloroform usw. Alle diese Erfolge fehlen nach vorhergeschickter Durchschneidung der Vagi oder Atropinvergiftung.

Eine Reizung des Vaguszentrums dürfte vorliegen bei derjenigen Verlangsamung des Herzschlages, die durch Erhöhung des intracraniellen Druckes erzeugt wird. Verminderte Pulszahl gehört zu den wichtigsten Symptomen des Hirndruckes (durch Bluterguß in die Schädelhöhle, meningitische Exsudate, intracranielle Tumoren). Es wird angenommen, daß diese Momente den Blutlauf in der Oblongata beeinträchtigen und eine dyspnoische Erregung der Kopfmarkzentren herbeiführen ²⁾.

Andererseits hat aber Steigerung des arteriellen Blutdruckes und die dadurch vermehrte Blutfülle des Gehirns bei intakten Vagi eine vom Zentrum ausgehende Verlangsamung des Herzschlages zur Folge — eine regulatorische Wirkung, die offenbar geeignet ist, das Gehirn vor zu starkem Blutandrang zu schützen.

Wie auf die übrigen Zentren der Oblongata und des Rückenmarkes übt auch auf das Herzhemmungszentrum einen erregenden Einfluß der veränderte Gasgehalt des Blutes, wie er sich bei behinderter Atmung findet. Die dadurch erzeugte dyspnoische Verlangsamung des Herzschlages fehlt, wenn die Vagi durchschnitten sind.

Bei Affektionen des Halsmarkes, besonders bei Frakturen der Halswirbelsäule, hat man zuweilen eine wochenlang anhaltende Herabsetzung der Herzfrequenz (auf 20 bis 36 Schläge pro Minute) beobachtet. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um eine Reizung des Kopfmarkzentrums oder der Wurzeln der Herzvagi und nicht um eine vom Halsmark direkt ausgehende Wirkung handelt ³⁾.

Manche nehmen an, daß im Kopfmark auch die Acceleratoren des Herzens ihr Zentrum haben; doch ist durch unzweideutige Versuche ein solches bis jetzt nicht nachgewiesen worden.

Jedenfalls ist die Herzbeschleunigung, die bei Reizung des Kopf- oder Halsmarkes nach Ausschaltung der Vagi beobachtet wird, dafür nicht beweisend;

¹⁾ Laborde, Arch. d. physiol. 1888, p. 397. — ²⁾ E. Leyden, Arch. f. path. Anat. 37, 550, 1866; B. Naunyn u. J. Schreiber, Über Hirndruck. Leipzig 1881, S. 12 und später. — ³⁾ J. M. Charcot, Klin. Vorträge über Krankheiten des Nervensystems (deutsch v. B. Fetzner). Stuttgart 1878, 2. Abt., S. 149.

denn sie könnte auf der dadurch hervorgerufenen Blutdrucksteigerung beruhen. Allerdings wird angegeben, daß der Erfolg auch nach Durchschneidung der Splanchnici eintritt, dagegen nach Entfernung des die *Nervi accelerantes* enthaltenden obersten Brust- und untersten Halsganglions ausbleibt, und dies wäre kaum anders zu verstehen, als daß wenigstens ein Teil jener Nerven seinen Ursprung vom Kopfmark herleitet oder dasselbe durchsetzt. Doch sind die vorliegenden Angaben nicht frei von Widersprüchen¹⁾.

Die primären Zentren der Acceleratoren liegen vermutlich in denjenigen Abschnitten des Rückenmarkes, aus denen jene zum Anschluß an das *Ganglion stellatum* austreten. Dies sind hauptsächlich die obersten Dorsalsegmente²⁾. Ein Tonus scheint ihnen nicht zuzukommen.

IV. Zentren für die Bewegungen des Verdauungs-, Stimm- und Urogenitalapparates.

1. Saugen.

Das Saugen der Kinder ist ein durch die Berührung der Lippen mit der Brustwarze ausgelöster Reflexakt. Als Bewegungsnerv kommt dabei neben Facialis und motorischem Trigeminus hauptsächlich der Hypoglossus in Betracht. Erfahrungen an Anencephalen lehren, daß das ganze Gehirn mit Ausschluß des Kopfmarkes fehlen kann, ohne daß das Saugen beeinträchtigt ist. Das Zentrum liegt im Ursprungsgebiet der genannten Nerven³⁾.

2. Kauzentrum.

Der Kauakt kann reflektorisch auch nach Entfernung des Großhirns angeregt werden. Das Zentrum liegt vermutlich im motorischen Trigeminuskern. Zum Schluckzentrum hat dasselbe nahe Beziehungen. Reizt man gewisse Stellen der Großhirnrinde, so entstehen bilaterale rhythmische Kaubewegungen, denen sich Schlingbewegungen anschließen. Réthi und Economo geben an, durch Reizungsversuche und durch die Untersuchung sekundärer Degeneration die von der Rinde ausgehenden Bahnen bis zu einem Koordinationszentrum verfolgt zu haben, in dem der Freßakt (Kauen und Schlucken) als Ganzes ausgelöst wird. Nach Economo liegt dasselbe im medialen Teil der vorderen Hälfte der *Substantia nigra Soemmeringi*⁴⁾.

3. Schluckzentrum.

Die Schluckbewegung ist ein wohlkoordinierter Akt, der in der Regel willkürlich eingeleitet wird, aber einmal begonnen ohne Zutun des Willens mechanisch abläuft. Er kann auch reflektorisch herbeigeführt werden, z. B. vom *N. laryngeus superior* aus (Bidder), durch dessen andauernde Reizung

¹⁾ W. v. Bezold, Untersuchungen über die Innervation des Herzens, 1863, S. 191; M. u. E. Cyon, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1867, S. 389. — ²⁾ S. Stricker u. J. Wagner, Wiener med. Jahrbücher 1878, S. 363; François-Franck, Gazette hebdomad. 1879, p. 232 (zit. nach Tigerstedt, a. a. O., S. 264); J. N. Langley, Ergebn. d. Physiol., II. Jahrg. (2) 1903, S. 843. — ³⁾ Marshall Halls Abhandlungen über das Nervensystem (deutsch v. K. Kürschner). Marburg 1840, S. 18; C. Basch, Prager med. Wochenschrift 1894, Nr. 5 u. 6. — ⁴⁾ L. Réthi, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., 3. Abt., 102 (1896); C. J. Economo, Pflügers Arch. 91, 629, 1902.

eine ganze Reihe von Schluckbewegungen ausgelöst werden kann. Für die normale Auslösung des Schlingaktes sind jedenfalls gewisse Schleimhautgebiete des Vagus und Glossopharyngeus von Bedeutung.

Die beim Schlucken beteiligten Bewegungsnerven gehören dem dritten Trigeminusaste, dem *N. hypoglossus*, dem Vagus und Glossopharyngeus an. Die entsprechenden Anteile der Kerne dieser Nerven bilden das Schluckzentrum.

Dasselbe liegt demgemäß im Kopfmak. Vulpian hat bewiesen, daß man einer Katze alle vor der Oblongata gelegenen Hirnteile fortnehmen kann, ohne daß das Schlucken unmöglich wird; nach Meltzer kann man bei Hunden das Mark in der Höhe der Calamusspitze durchschneiden, ohne den Schluckakt zu schädigen. Zerstörung des Kopfmaktes hebt ihn auf. Marckwald gibt an, daß er durch Ausstanzen der *Alae cinereae* die Atmung aufheben konnte, ohne das Schlucken unmöglich zu machen; aus diesen und anderen Versuchen schließt er, daß das Schluckzentrum in der Rautengrube höher liege als das Atemzentrum. Die Ansicht von Schröder van der Kolk, daß es bei Tieren in die untere Olive, beim Menschen in den entsprechenden Teil der Olive zu verlegen sei, beruht nicht auf experimentellen Erfahrungen¹⁾.

Der gesetzmäßige Ablauf der Schluckbewegung, bei der hintereinander die beteiligten Muskeln der Mundhöhle, die Schnürer des Pharynx, die einzelnen Abteilungen der Speiseröhre, schließlich die Cardia in Tätigkeit kommen, muß auf einer zentralen Koordination beruhen. Mosso hat nämlich gezeigt, daß Durchschneidung oder Unterbindung des Oesophagus, ja Ausschneiden eines Stückes desselben die geordnete Fortpflanzung der Schlingbewegung nicht verhindert; die Versuche von Kronecker und Meltzer haben zu demselben Ergebnis geführt²⁾. Es liegt indessen kein Anlaß vor, ein besonderes Koordinationszentrum für den Schluckakt anzunehmen.

Sehr bemerkenswert ist der Einfluß, den die Tätigkeit des Schluckzentrums auf benachbarte Zentren ausübt. Man hat nicht ganz zutreffend diese Wirkungen als Irradiationen bezeichnet. Die Atmung wird gehemmt, die Herztätigkeit durch Herabsetzung des Vagustonus beschleunigt, der Blutdruck vermindert usw. Ja es kann sogar die Einleitung einer Schluckbewegung den Ablauf einer vorher bereits begonnenen aufhalten.

4. Lautbildung.

Die Bildung der Sprachlaute ist an die Unversehrtheit der Nervenkerne gebunden, aus denen die für die Artikulation in Betracht kommenden motorischen Nerven hervorgehen, also an die des Hypoglossus, Vago-Accessorius, Facialis. Bei der progressiven Bulbärparalyse leidet daher die Lautbildung in dem Maße, in dem diese Kerne erkranken. Manche nehmen an, daß das Kopfmak das Artikulationszentrum selbst enthalte, und führen mancherlei Tatsachen zugunsten dieser Auffassung an. Mit einem einzelnen Apparat dieser Art wäre aber wenig anzufangen; man müßte konsequenter Weise ein

¹⁾ Vulpian, *Leçons sur la physiol. du système nerveux*, Paris 1866, p. 497; S. Meltzer, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1883, S. 209; H. Kronecker u. S. Meltzer, ebenda, Supplbd. 1883, S. 328; M. Marckwald, *Zeitschr. f. Biologie* 25, 1, 1889; Schröder van der Kolk, *Bau u. Funktionen der Medulla spinalis und oblongata* usw. (übers. von F. W. Theile), Braunschweig 1859, S. 175. — ²⁾ A. Mosso, *Moleschotts Unters. z. Naturlehre* 11, 327, 1876. S. J. Meltzer, *Americ. Journ. of Physiol.* 2, 266, 1899.

Artikulationszentrum für jeden Stimmlaut fordern. Die Annahme, daß das Stimmzentrum in die Oliven zu verlegen sei (Schröder van der Kolk), ist ganz unbegründet¹⁾.

Säugetiere, denen man Groß- und Mittelhirn fortgenommen hat, können noch schreien; auch beim Frosch liegt das Quakzentrum distalwärts von den *Lobi optici*.

5. Zentren für Blase, Mastdarm und Geschlechtsorgane.

Im Lumbosacralmark sind reflektorisch und zum Teil auch tonisch wirksame Zentralapparate für die Bewegungsmechanismen der Beckenorgane gelegen. Von hier kommen die Nervenfasern, die aus dem Rückenmark direkt oder auf dem Umwege über den sympathischen Grenzstrang zu den unteren Abschnitten des Darmkanals, zur Harnblase, zu den inneren und äußeren Geschlechtsorganen beim männlichen und beim weiblichen Geschlecht gelangen. Auf Grund der an den Wurzeln der entsprechenden Spinalnerven vorgenommenen Reizungen, der Ergebnisse der experimentellen Isolation einzelner Markabschnitte, endlich auch der klinischen Erfahrungen am Menschen hat man den segmentalen Sitz dieser Zentren festzustellen gesucht. Die Bestimmungen können indessen nach der Natur der Sache nur annähernde sein; besonders ist es immer zweifelhaft, ob der wahre Ursprung und damit das nächste Zentrum tatsächlich in demjenigen Segment liegt, aus dem die entsprechenden Motoren heraustreten. Meistens wird es in einem proximaleren Gebiete liegen; um wieviel höher, bleibt aber immer fraglich.

Den in diesen Partien des Rückenmarkes nachgewiesenen Zentralapparaten hat man mit Budge den Namen eines *Centrum vesico-spinale*, *Centrum ano-spinale* und *Centrum genito-spinale* gegeben. Die Ansichten über deren Bedeutung für den Vollzug der damit gekennzeichneten Verrichtungen haben sich wesentlich modifizieren müssen, nachdem durch Goltz und Ewald der Nachweis geführt worden war, daß diese im wesentlichen in einem für die Erhaltung des Organismus ausreichenden Maße auch dann noch zustande kommen können, wenn das ganze Rückenmark mit Ausschluß seines obersten Abschnittes vollständig entfernt ist. Beweisen nun aber diese Beobachtungen auch, daß dem sympathischen Nervensystem auch beim Säugetier eine bis dahin ungeahnte Selbständigkeit gegenüber dem cerebros spinalen zukommt, so muß doch beachtet werden, daß die Beziehungen jener vegetativen Funktionen zum Rückenmark doch insofern von großer Wichtigkeit sind, als sie einerseits den anregenden und regulatorischen Einfluß des Gehirns auf jene vermitteln, andererseits den mannigfaltigen und gewiß nicht gleichgültigen Einwirkungen der ganzen sensiblen Körperperipherie auf die vegetativen Leistungen einen Angriffspunkt geben.

a) Harnentleerung.

Die motorischen Nerven der Blase verlassen auf zwei Wegen das Rückenmark. Der erste davon geht bei der Katze nach den im wesentlichen auch von anderen Untersuchern bestätigten Angaben von Nawrocki und Skabitschewsky

¹⁾ A. Kußmaul, Die Störungen der Sprache. Leipzig 1877, S. 65 ff.

durch die 4. und 5. vordere Lumbalwurzel, um über den Grenzstrang des Sympathicus und das *Ganglion mesentericum inferius* den *Plexus hypogastricus* zu erreichen. Der zweite Weg führt durch die 2. und 3. vordere Sacralwurzel über die sogenannten *Nervi erigentes* direkt zu jenem Plexus. Den durch die Ursprünge jener Nervenwurzeln bezeichneten Rückenmarkspartien scheint die Lage des spinalen Reflexzentrums für die Blasenentleerung zu entsprechen. Die genannten Forscher glauben, daß dasselbe zwischen dem 2. und 5. Lendenwirbel liege; auf Grund systematischer Schnittversuche hat auch Stewart die obere Grenze des Zentrums in die Nähe der Austrittsstelle der 2. Lumbalwurzel verlegt; aber die untere Grenze ist durchaus unsicher¹⁾. Jedenfalls reicht sie in das Sacralmark hinein. Auf Grund klinischer Beobachtungen wird angenommen, daß sich beim Menschen das „Blasenzentrum“ etwa vom 2. bis 4. Sacralsegment erstrecke. Damit ist allerdings der auch hier wahrscheinlichen lumbalen Quelle der Blasenerven nicht Rechnung getragen; aber es ist zu beachten, daß nach den Versuchen von Langley und Anderson die von den Lendenwurzeln zu erzielenden Blaseneffekte überhaupt nur unbedeutend sind.

Durch Vermittelung dieses Zentrums vermögen alle oder fast alle sensiblen Nerven des Körpers auf die Blasenmuskulatur zu wirken, vor allem aber auch von den sensiblen Nerven der Harnblase diejenigen, die in der 2. und 3. hinteren Sacralwurzel zum Rückenmark gelangen²⁾. Die Angabe, daß die nicht der Blase angehörenden Empfindungsnerven Blasenreflexe nur unter Mitwirkung des Gehirns hervorrufen können, ist sicher nicht richtig; denn auch nach Durchschneidung des Rückenmarkes oberhalb des Lendenteiles bewirkt Reizung des *N. ischiadicus* und anderer Empfindungsnerven Entleerung der gefüllten Blase. Aus den Längsteilungsversuchen von Stewart geht hervor, daß das Blasenzentrum ein bilaterales ist, eine jede seiner Hälften aber auf die ganze Blase wirkt.

Mit der reflektorisch hervorgerufenen Zusammenziehung des Blasenmuskels (Detrusor) geht wahrscheinlich eine Erschlaffung des tonisch kontrahierten Sphincter Hand in Hand³⁾.

Hat man bei einem Tier (Hund, Affe) das Rückenmark oberhalb des Blasenentrums, etwa in den untersten Dorsalsegmenten, durchtrennt, so stellt sich auch die anfangs gestörte „spontane“ Harnentleerung nach einiger Zeit wieder her. Freilich fehlt hier der Willensimpuls, der am intakten Tiere den Entleerungsmechanismus zur Tätigkeit anregt; offenbar ruft die bis zu einem gewissen Grade gediehene Füllung der Blase jedesmal den Reflex hervor. Es besteht dann weder Inkontinenz noch Harnretention⁴⁾.

Doch haben die Versuche von Goltz und Ewald, sowie von L. R. Müller gezeigt, daß auch nach Herausschneiden des Lenden- und Kreuzbeinmarkes beim Hunde die anfängliche Blasenlähmung allmählich sich bessert, und daß nach einiger Zeit selbständige Entleerungen der Blase mit aller Sicherheit und Regelmäßigkeit eintreten. Wahrscheinlich vollziehen sich diese Leistungen unter Beteiligung des oben erwähnten sympathischen Nervenapparates⁵⁾.

Beim Menschen gehört Blasenlähmung ebenso wie *Retentio* oder *Incontinentia alvi* zu den sichersten Kennzeichen totaler Querläsionen des Markes (Kocher). Dies beweist aber nicht, daß hier die Innervationsverhältnisse anders liegen, wie

¹⁾ F. Nawrocki u. B. Skabitschewsky, Pflügers Arch. 48, 335, 1891 u. 49, 141, 1891 (dasselbst auch die ältere Literatur berücksichtigt); J. N. Langley u. H. K. Anderson, Journ. of Physiol. 19, 71, 1895; C. C. Stewart, Americ. Journ. of Physiology 2, 182, 1899. — ²⁾ Die Blasenreflexe, die durch Reizung der *Nn. hypogastrici* erzeugt werden, haben im *Ganglion mesentericum inf.* ihr Zentrum; nach Langley u. Anderson handelt es sich dabei um sogenannte präganglionäre Axonreflexe. — ³⁾ M. v. Zeißl, Pflügers Arch. 53, 560, 1893 und 55, 569, 1894; A. Hanč, ebenda 73, 453, 1898. — ⁴⁾ Fr. Goltz (mit A. Freusberg), Pflügers Arch. 8, 474, 1874. — ⁵⁾ Fr. Goltz u. J. R. Ewald, Pflügers Arch. 63, 384, 1896; L. R. Müller, Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde 21, 86, 1901.

bei Tieren, oder daß hier allein das Gehirn den betreffenden Apparat in Gang setzen oder in Tätigkeit erhalten kann, sondern zeigt nur, mit wie großer Vorsicht solche Beobachtungen an Verletzten und Kranken für physiologische Schlüsse verwertet werden müssen.

b) Kotentleerung.

Nach Isolation des Lumbosacralmarkes (beim Hunde) stellt sich, wie Goltz und Freusberg gezeigt haben, der anfänglich gestörte Schluß des *Sphincter ani externus* wieder her. Einführung eines Fingers u. a. in den Mastdarm hat jetzt rhythmische Sphinkterkontraktionen zur Folge, die durch stärkere Reizung sensibler Nerven gehemmt werden können. Die reguläre Entleerung des Kotes pflegt ebenfalls wiederzukehren¹⁾.

Das Zentrum für den Sphinkter liegt dem für die Harnblase bestimmten sehr nahe. Nach Masius und nach Ott entspräche es beim Hunde der Mitte des 5., beim Kaninchen und bei der Katze der Grenze vom 6. und 7. Lendenwirbel. Die den Muskel in Tätigkeit setzenden Fasern treten beim Kaninchen im 2. und 3., bei der Katze im 1. und 2. Sacralnerven aus dem Rückenmark hervor²⁾. Beim Menschen wird das 3. und 4. Sacralsegment als Sitz des Sphinkterenzentrums (*Centrum ano-spinale*) angesehen.

Damit ist natürlich noch nicht das spinale Zentrum für den Defäkationsakt gegeben; doch liegen wenigstens teilweise die Ursprünge anderer hierbei beteiligter Bewegungsnerven in der Nähe. Nach Langley und Anderson empfangen nämlich Rectum, *Colon descendens* und *Sphincter ani internus* ihre Innervation bei Katze und Kaninchen hauptsächlich von der 3. bis 5. Sacralwurzel. Bedenkt man aber, daß bei der normalen Kotentleerung auch die Bauchpresse wesentlich beteiligt ist, so wird klar, daß eine enge Begrenzung eines solchen Zentralapparates überhaupt nicht möglich ist.

Regelmäßige Kotentleerung stellt sich auch bei solchen Hunden wieder her, denen der größte Teil des Rückenmarkes, einschließlich seines untersten Abschnittes, entfernt worden ist. Auf die spinale Innervation oder auch nur die spinale Vermittelung ist also der beteiligte Mechanismus (natürlich mit Ausschluß der Bauchmuskeln) nicht durchaus angewiesen³⁾.

c) Genitalreflexe.

a) Männliche Geschlechtsfunktionen.

Die Erektion des Penis beruht hauptsächlich auf einer Erweiterung der Blutgefäße des Gliedes; die Ejakulation des Samens wird, wenigstens teilweise, durch Zusammenziehungen der Muskeln des *Ductus deferens*, der Samenbläschen und der Prostata bewirkt, denen sich solche der *Mm. ischio- und bulbocavernosi* hinzugesellen. Die Erektion ist von einer Kontraktion der *Tunica dartos* und des Cremaster begleitet. Die männlichen Genitalreflexe müssen ihre Zentren im Lumbosacralmark haben, denn bei Tieren läßt sich nach Abtrennung desselben vom übrigen Rückenmark, wie Brachet, Cayrade und

¹⁾ Über den Tonus des Afterschließens s. ferner: Fr. Goltz u. J. R. Ewald, Pflügers Arch. 63, 375, 1896; L. Merzbacher, ebenda 92, 585, 1902. Die reflektorische Natur des Sphinktertonus hatte schon M. Hall behauptet, aber nicht bewiesen. Erst Gianuzzi wies nach, daß nach Durchschneidung der sensiblen Sacralwurzeln die Sphinkteren der Blase und des Afters erschlaffen (Ricerche del gabinetto di fisiologia. Siena 1867—1869). — ²⁾ Masius, Bullet. Acad. Roy. de Belgique 1867 und 1868; J. Ott, Journ. of Physiol. 2, 54, 1879; C. S. Sherrington, ebenda 13, 672, 1892; J. N. Langley u. H. K. Anderson, ebenda 18, 67, 1895. — ³⁾ Fr. Goltz u. J. R. Ewald, a. a. O.

besonders Goltz gezeigt haben, durch mechanische Reizung des Gliedes Erektion und Ejakulation hervorrufen¹⁾. Die klinischen Erfahrungen am Menschen führen zu demselben Ergebnis.

Die von Eckhard entdeckten *Nn. erigentes* (denen aber außer der genitalen auch andere Verrichtungen zukommen) stammen beim Hunde und der Katze aus den Vorderwurzeln des 1. und 2., beim Kaninchen aus dem 2. bis 4., beim Affen (*Macacus rhesus*) zumeist aus dem 2. und 3. Sacralnerven²⁾. Demnach wird man das Zentrum des Erektionsreflexes in den entsprechenden Segmenten des Sacralmarkes zu suchen haben.

Die Austrittsstellen der für Samenleiter und Samenblasen bestimmten Fasern entsprechen beim Affen dem 2. und 3., bei der Katze dem 3. und 4. Lumbalsegment. Das Zentrum für die Samenentleerung liegt also höher als das der Erektion. Dieselben Segmente geben die motorischen Fasern für den Cremaster ab.

Beim Menschen soll der Cremasterreflex das 1. bis 3. Lumbalsegment in Anspruch nehmen. Das Zentrum für die bei der Ejakulation beteiligten *Mm. ischio- und bulbocavernosi* wird hier in das 3. Sacralsegment verlegt.

Im Widerspruch mit den hier aufgeführten Angaben stehen die auch an sich nicht ganz klaren Versuchsergebnisse von Müller, der bei Hunden einerseits nach Herausnahme des unteren Brustmarkes und des Lumbalmarkes Erektionen infolge mechanischer Reizung des Gliedes erhielt, andererseits aber einen Hund beobachtete, dem das ganze Sacralmark und der größte Teil des Lendenmarkes entfernt worden war und der beim Zusammenbringen mit einer läufigen Hündin Erektion und Samenejakulation zeigte. Müller führt auch eine von ihm gemachte klinische Beobachtung an, der zufolge ein Kranker nach Zertrümmerung des Sacral- und unteren Lumbalmarkes noch zwei Kinder gezeugt hat³⁾.

β) Weibliche Geschlechtsfunktionen.

Goltz hat nachgewiesen, daß eine Hündin, der das Rückenmark an der Grenze von Brust- und Lendenmark durchschnitten worden ist, konzipieren und Junge zur Welt bringen kann. Auf eine wesentliche Beteiligung des Lumbosacralmarkes am Gebärfakte darf man indessen aus dieser auch von anderen bestätigten und auch am Menschen gemachten Beobachtung deshalb nicht schließen, weil Konzeption, Gravidität und Geburt auch nach völliger Ausrottung des unteren Rückenmarkes noch möglich sind⁴⁾.

Es lassen sich aber am unversehrten Tiere und Menschen von zahlreichen spinalen Empfindungsnerven aus, z. B. durch Reizung des *N. ischiadicus*, reflektorische Bewegungen des weiblichen Genitalschlauches anregen, deren Zentralherd zweifellos im Rückenmark zu suchen ist.

Der Ort dieses Zentrums scheint etwa demjenigen zu entsprechen, der beim männlichen Geschlecht die Innervation der Samenleiter und Samenbläschen besorgt,

¹⁾ J. L. Brachet, *Recherches expérimentales sur les fonctions du système nerveux ganglionnaire*, Bruxelles 1834, p. 250; J. Cayrade, *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes*, Paris 1864, p. 45; Fr. Goltz (mit Freusberg), *Pflügers Arch.* 8, 460, 1874. — ²⁾ Ich lege diesen Angaben die sorgfältigen Untersuchungen von Sherrington und von Langley und Anderson zugrunde, mit denen übrigens auch die Ergebnisse anderer Autoren im wesentlichen übereinstimmen; J. N. Langley und H. K. Anderson, *Journ. of Physiol.* 19, 85 u. 122, 1895. — ³⁾ L. R. Müller, *a. a. O.*, S. 124 bis 125. — ⁴⁾ Fr. Goltz (mit A. Freusberg), *Pflügers Arch.* 9, 552, 1874; R. Heidenhain (mit E. Kabierske), ebenda 14, 527, 1877; A. Routh, *Transact. Obstetric. Soc. London* 39 (1897); Fr. Goltz und J. R. Ewald, ebenda 63, 385, 1896.

nämlich dem 3. bis 5. Lumbalsegment beim Kaninchen, dem 3. und besonders dem 4. Segment bei der Katze. Die Sacralnerven enthalten, wie Langley und Anderson im Gegensatz zu Kehrer, Körner und Röhrig angeben, keine Bewegungsnerven für Uterus und Vagina¹⁾.

V. Sekretionszentren.

1. Schweißabsonderung.

Die Sekretionsnerven für die Schweißdrüsen scheinen, soweit die noch unvollständigen Erfahrungen ein Urteil darüber zulassen, mit denselben Rückenmarkswurzeln auszutreten wie die für die betreffenden Körperteile bestimmten Vasomotoren. Nahe ihrem Austritt haben sie Zentralapparate im Rückenmark, die auch nach Isolation von Gehirn, Kopfmark und höheren Markabschnitten durch Hitze, Dyspnoe, Gifte (Pikrotoxin) und auf dem Reflexwege erregt werden können. Bei der Katze dürften die spinalen Schweißzentren für die Vorderpfoten hauptsächlich im 6. bis 8. Dorsalsegment liegen, die der Hinterpfoten vornehmlich vom 13. Dorsalsegment bis zum 3. Lumbalsegment reichen²⁾.

Manche nehmen an, daß im Kopfmark ein allgemeines, die spinalen Zentren zusammenfassendes Schweißabsonderungszentrum liege; beweisende Tatsachen sind dafür aber nicht beigebracht worden.

2. Speichelabsonderung.

Die sekretorische Betätigung der Speicheldrüsen ist teilweise oder gänzlich an die reflektorische Erregung der im Kopfmark gelegenen Speichelzentren gebunden. Diese fallen zweifellos mit den Ursprungszentren der cerebralen Absonderungsnerven zusammen; doch meint Grützner, daß man in der Oblongata auch den Ursprung der sympathischen Sekretionsnerven zu suchen habe. Bernard vermochte durch einen etwas hinter den Trigeminiursprung treffenden Stich in den Boden der 4. Gehirnkammer Speichelabsonderung herbeizuführen. Das Zentrum ist bilateral, das einer jeden Seite aber wirkt, wenigstens soweit die Unterkieferspeicheldrüse in Betracht kommt, auf die entsprechenden Drüsen beider Seiten. Es dürfte indessen nicht ganz sicher sein, inwiefern bei solchen Reizungen die sensiblen Elemente der aufsteigenden Trigeminiwurzel beteiligt, die Wirkungen also reflektorische sind. Anatomisch soll an der Grenze von Brücke und Kopfmark im dorsalen Haubenteil sich ein *Nucleus salivatorius* (Kohnstamm) nachweisen lassen, dessen Nervenfortsätze sich durch den *N. intermedius* zum Facialis und weiter durch die *Chorda tympani* zur Submaxillardrüse begeben³⁾. Bei progressiver Bulbärparalyse wird häufig starker Speichelfluß beobachtet, der sicher wenigstens

¹⁾ J. N. Langley und H. K. Anderson, a. a. O., p. 122. Dort auch die frühere Literatur. — ²⁾ B. Luchsinger, Hermanns Handb. d. Physiol. 5 (2), 421, 1883; A. Adamkiewicz, Die Sekretion des Schweißes, Berlin 1878; J. N. Langley, Journ. of Physiol. 12, 367, 1891. — ³⁾ Cl. Bernard, Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux 1, 399, Paris 1858; C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. 4, 191, 1869; L. Loeb, ebenda 5, 20, 1870; P. Grützner (mit v. Chlappowski), Pflügers Arch. 7, 522, 1873; O. Kohnstamm, Kongreß f. innere Med. 1902, S. 361.

teilweise auf vermehrter Absonderung beruht; doch ist unklar, ob es sich hierbei um eine Reizungs- oder Lähmungserscheinung (paralytische Sekretion) handelt.

Fig. 62.

3. Tränenabsonderung.

Das Zentrum für die durch Reizung zentripetaler Nerven, besonders der Augenäste des *N. trigeminus* zu erzielende Tränenabsonderung dürfte in den oberen Teilen des Kopfmarkes liegen; doch sind nur wenig ausreichende Untersuchungen darüber vorhanden. Wenn Seck findet, daß zum Zustandekommen dieses Reflexes das Rückenmark bis zum 4. bis 5., sogar bis zum 6. Halswirbel erhalten sein muß, so ist dies nur so zu verstehen, daß die distalen Teile der aufsteigenden Trigeminiwurzel den zentripetalen Ast des Reflexbogens bilden¹⁾. Die Angabe, daß beim Hunde Reizung des Sehhügels und gewisser Abschnitte des *Gyrus sigmoides* der Großhirnrinde Sekretion hervorruft, sprechen nicht gegen die bulbäre Lage des Sekretionszentrums, und die daraus und aus Schnittversuchen hergeleitete Behauptung, dasselbe liege im Sehhügel, ist kaum berechtigt²⁾.

4. Der Zuckerstich.

Im Winter 1854/55 teilte Cl. Bernard mit, daß man durch Stichverletzung einer bestimmten Stelle des verlängerten Markes die hauptsächlichsten Erscheinungen des Diabetes, Glykosurie und Polyurie, erzeugen könne³⁾. Diese hervorragende Entdeckung hat eine Fülle von weiteren Untersuchungen angeregt und ist zur Grundlage aller Forschungen über die Pathogenese des Diabetes geworden⁴⁾.

Zur Ausführung des Zuckerstiches (*piqûre*) benutzte Bernard ein Instrument beistehender Form (Fig. 62). Dasselbe wird (beim Kaninchen) hinter der *Tuberositas occipitalis*, zwischen ihr und der *Protuberantia occipitalis externa* durch das Hinterhauptsbein eingestoßen, durchbohrt das Kleinhirn und, indem es bis zur Berührung seiner Spitze mit der Schädelbasis weiter geführt wird, die Oblongata unter Schonung der Pyramidenstränge. Die zu treffende Stelle liegt nach Bernard zwischen den Ursprüngen der *Nn. acustici* (Verbindungsline der *Tubercula acustica*) und der *Nn. vagi* (Fig. 63 a. f. S.). Sicherer ist die Operation, wenn der 4. Ventrikel freigelegt wird. Das Instrument wird am besten so eingestoßen, daß seine Spitze die Mittellinie trifft und die Schneide senkrecht zu dieser steht.



Piqûre-Instrument nach Claude Bernard.

¹⁾ H. Seck, Eckhards Beiträge 11, 1, 1885. — ²⁾ W. Bechterew u. N. Mislawsky, Neurol. Zentralbl. 10, 481, 1891. — ³⁾ Claude Bernard, Leçons de physiol. expér. (Cours du semestre d'hiver 1854 bis 1855), Paris 1855, p. 289. (Die erste Veröffentlichung soll schon um einige Jahre früher, nämlich im Februar 1849 in der Soc. de biologie erfolgt sein); Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux 1, 397, Paris 1858; Leçons sur le Diabète etc., Paris 1877, p. 370. — ⁴⁾ Eine ausführliche geschichtliche Darstellung des Zuckerstich-Diabetes gibt E. Pflüger, Pflügers Arch. 96, 303, 1903. Von großer Bedeutung für das Verständnis des nervösen Mechanismus, der hierbei in Frage kommt, wurden vor allem die Arbeiten von C. Eckhard in seinen Beiträgen zur Anatomie und Physiologie (siehe bes. 4, 1, 1869).

Eine halbe bis eine Stunde nach dem Stich enthält der Harn Zucker; die Glykosurie dauert meist 5 bis 6 Stunden, selten länger. Zugleich ist die Harnmenge vermehrt; statt des normalerweise trüben und alkalischen Harns wird klarer und sauer reagierender ausgeschieden.

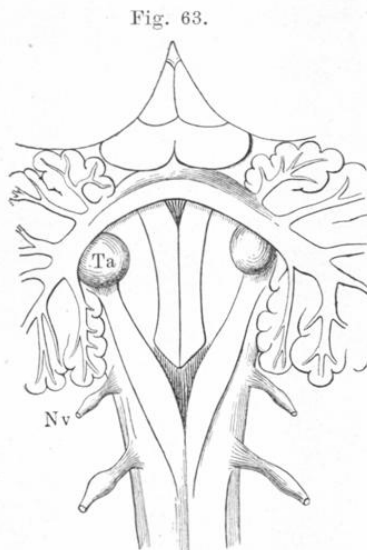
Der Versuch gelingt ebenfalls bei Fleischfressern. Auch beim Frosch, besonders im Herbst, hat der Zuckerstich Erfolg.

Was die Erklärung des Erfolges der Bernardschen Piqûre anlangt, so ist zunächst zu bemerken, daß schon ihr Urheber den künstlichen Diabetes mit vollem Recht als eine Reizungserscheinung aufgefaßt hat. Für diese Auffassung spricht die Art der Verletzung, ihre vorübergehende Wirkung, die Möglichkeit, nach Aufhören derselben sie durch Wiederholung des Stiches mehrmals wieder hervorzurufen.

Ferner steht fest, daß die Glykosurie durch einen Einfluß auf die Leber, und zwar unter Beteiligung ihres Glykogenbestandes zustande

kommt; denn nach Exstirpation der Leber (beim Frosch) ist der Zuckerstich unwirksam, ebenso nach Zerstörung der Leberfunktion durch Arsenvergiftung; endlich fehlt der Erfolg bei Hungertieren, deren Leberglykogen geschwunden ist.

Welcher Art dieser Einfluß ist, kann nicht zweifelhaft sein, wenn man an die Deutung denkt, die Bernard der Glykogenfunktion der Leber gegeben hat. Wenn die Leberzelle nicht nur aus dem ihr dargebotenen Material Glykogen bildet, sondern das entstandene immer wieder in Zucker verwandelt und diesen an das Blut abgibt, so liegt der Gedanke nahe, diesen Vorgang als eine Sekretion zu bezeichnen und in Beziehung zum Nervensystem zu setzen. Läge im Kopfmark ein nervöses Sekretionszentrum, so wäre eine vermehrte Zuckerbildung in der Leber bei Reizung desselben, eine daraus sich ergebende Hyperglykämie und als deren Folge die



Boden des vierten Ventrikels vom Kaninchen.
Ta Tuberculum acusticum. Nv Nervus vagus.
Nach Bernard.

Glykosurie verständlich¹⁾. Diese Auffassung hat viel Wahrscheinlichkeit für sich, wenn es auch bisher noch nicht gelungen ist, mit genügender Sicherheit die zuckersekretorischen Nerven der Leber aufzufinden. Nur so viel ist vielleicht anzunehmen, daß die von der Zuckerstichstelle ausgehenden Nervenbahnen durch die *Nn. splanchnici* verlaufen; denn nach deren Durchschneidung ist die Piqûre erfolglos.

Besteht ein solches der Zuckersekretion in der Leber vorstehendes Zentrum im Kopfmark, so ist verständlich, daß dasselbe auch durch Dyspnoe und auf reflektorischem Wege (durch Reizung des Vagus, Ischiadicus und

¹⁾ E. Pflüger, a. a. O., bes. S. 360 ff.; O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, Suppl.-Bd., S. 274.

anderer Nerven) erregt und dadurch Glykosurie erzeugt werden kann. Experimente und klinische Erfahrungen liefern dafür Beispiele.

Pflüger hat den Gedanken ausgesprochen, daß der durch die Piqûre in übermäßig verstärkte Tätigkeit geratende Zentralapparat die Zuckerbildung in der Leber je nach dem vorhandenen Bedürfnisse reguliere. Man hätte sich dann vielleicht vorzustellen, daß unter normalen Bedingungen von seiten der zuckerbedürftigen Organe, besonders der Muskeln, je nach dem Grade ihrer Tätigkeit, also auch ihres Zuckerbedarfs, reflektorisch das Kopfmärkzentrum zu stärkerer oder weniger starker Tätigkeit angeregt und damit die Leber zur Hergabe der notwendigen Zuckermenge veranlaßt wird. Ist die reflektorisch oder auch anderweitig herbeigeführte Erregung des Sekretionszentrums so stark, daß die dadurch bewirkte Zuckerbildung den Bedarf übersteigt, so muß Zucker aus dem Blute in den Harn übergehen. Dieser hypothetische Zentralapparat, den man mit Pflüger als Zuckerzentrum bezeichnen könnte, würde eine bedeutsame Rolle im Stoffhaushalt zu spielen haben.

Neben der Glykosurie besteht nach der Piqûre auch Polyurie. Diese ist oft als eine Nebenerscheinung aufgefaßt und als Folge der diuretischen Wirkung des reichlich ins Blut gelangten Zuckers erklärt worden. Außer anderen Bedenken, die sich gegen diese Ansicht geltend machen lassen, spricht wider sie die Tatsache, daß die Polyurie auch für sich ohne Glykosurie und andererseits auch Glykosurie ohne Vermehrung der Harnmenge als Folge des Zuckerstichs auftreten kann. Nach Bernard soll das erstere der Fall sein, wenn der Stich zu weit nach oben (oralwärts), das letztere, wenn er zu weit nach unten (aboral) geführt worden ist. Eckhard gibt neuerdings an, daß eine reine oder wenigstens nahezu zuckerlose Polyurie erzielt werden kann, wenn man die Gegend der *Eminentiae teretes* verletzt¹⁾.

Daß es sich bei dieser und bei der mit Zuckerausscheidung einhergehenden Polyurie um einen direkten Einfluß der Verwundung auf die Nierensekretion handle, ist nicht sehr wahrscheinlich, da bisher alle Versuche, eine direkte Abhängigkeit der Harnabsonderung von sekretorischen Nerven aufzufinden, erfolglos geblieben sind. Vermutlich sind hier vasomotorische Wirkungen, vielleicht eine lokale Blutdrucksteigerung in der Niere, im Spiele²⁾.

Auch beim Menschen ist bei Erkrankungen des Kopfmärkes zuckerlose Polyurie (*Diabetes insipidus*) beobachtet worden.

VI. Zentren für Lidschluß und Pupillenbewegung.

1. Lidreflex.

Reflektorischer Lidschluß kommt entweder dadurch zustande, daß plötzlich starkes Licht ins Auge einfällt, oder durch Berührung der Lider, der Bindehaut oder der Hornhaut mit fremden Körpern, endlich durch plötzliche,

¹⁾ Cl. Bernard, *Leçons de physiol. expérim.* 1855, p. 339; C. Eckhard, *Zeitschr. f. Biol. (N. F.)* **26**, 407, 1903. — ²⁾ R. Heidenhain, *Hermanns Handb. d. Physiol.* **5** (1), 362, 1883. Neuerdings hat G. Vinci (*Arch. ital. de biol.* **34**, 288, 1901) auf Grund wenig beweisender Experimente die Existenz eines Harnsekretionszentrums im Rückenmark des Hundes behauptet, das zwischen 3. und 4. Halswirbel liegen soll.

aber nicht bis zur Berührung gehende Annäherung eines Fingers usw. an das Auge. Der auf die letztgenannte Weise herbeigeführte „Bedrohungsreflex“ gehört zu den Vorstellungsreflexen und bedarf zu seinem Zustandekommen der Mitwirkung der Großhirnrinde. Der auf Lichtreiz erfolgende „Blendungsreflex“ soll nach einer verbreiteten Annahme durch den *N. trigeminus* vermittelt werden¹⁾; indessen hat Eckhard gezeigt, daß er sich nach Durchschneidung des *N. opticus* nicht mehr hervorrufen läßt, dagegen nach Trigeminiisdurchschneidung bestehen bleibt, ferner auch durch elektrische Reizung des Sehnerven erzeugt werden kann. Fortnahme der Großhirnklappen läßt beim Hunde und beim Kaninchen diesen Reflex unverändert; ob das Mittelhirn und welche Teile desselben für ihn von Bedeutung sind, ist noch nicht klar²⁾.

Ein sicher bulbärer Reflex ist das bei Berührung des Auges eintretende Blinzeln. Das Zentrum desselben reicht nach hinten etwa bis zur Mitte der *Alae cinereae* und nach vorn höchstens bis zum proximalen Rande der Brücke [Nickell³⁾].

Dieser Reflex ist beim Menschen und bei Tieren mit gemeinschaftlichem Gesichtsfeld stets bilateral; bei Fröschen, Vögeln, Kaninchen bewirkt dagegen schwache einseitige Reizung nur einseitigen Lidschluß.

2. Pupillenverengerungsreflex.

Die Tatsache, daß die Pupille bei Lichteinfall sich verengert, in der Dunkelheit weiter wird, ist seit uralten Zeiten bekannt; die Erkenntnis, daß es sich hierbei um einen Reflex vom Sehnerven auf den *N. oculomotorius* handle, knüpft sich an die Namen von Rob. Whytt (1751) und von H. Mayo (1823⁴⁾). Der letztere wies insbesondere nach, daß am abgeschnittenen Kopfe auch die mechanische Reizung des Sehnerven Pupillenverengung zur Folge hat.

Den Zentralherd dieses Reflexes zu begrenzen, hat seine besonderen Schwierigkeiten, da bei Versuchen dieser Art Verletzungen des afferenten Teiles des Reflexbogens, nämlich des *Tractus opticus*, schwer zu vermeiden sind. Wenn daher vielfach angegeben wird, das Zentrum des Pupillarreflexes sei in den vorderen Vierhügeln gelegen (Flourens, Longet, Budge), so kann dies nicht ohne weiteres als richtig gelten. In der Tat konnte Knoll bei gehöriger Vorsicht die eigentlichen Vierhügel völlig zerstören, ohne den Reflex aufzuheben⁵⁾.

¹⁾ E. Brücke, Vorlesungen über Physiol. 2, 95, 4. Aufl., Wien 1887. —

²⁾ C. Eckhard, Zentrabl. f. Physiol. 9, 353, 1895; Fr. Goltz, Pflügers Arch. 51, 578, 1892. Beim Menschen hat man Ausfall dieses Reflexes bei corticaler Hemianopsie beobachtet und deshalb geglaubt, das Zentrum in die Occipitalrinde verlegen zu müssen. Siehe H. Wilbrandt und A. Sänger, Die Neurologie des Auges 1, 28, Wiesbaden 1899. Ob hier eine wirkliche Ausfallserscheinung vorliegt, darf als fraglich bezeichnet werden. — ³⁾ S. Exner, Pflügers Arch. 8, 530, 1874; H. Seck, Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. 11, 1, 1885; R. Nickell, Pflügers Arch. 42, 547, 1888. (Die von mir kontrollierten Angaben von Nickell beruhen zumeist auf Versuchen mit einseitiger Kopfmardurchschneidung, bei denen die Tiere länger beobachtet werden konnten als bei totaler.) — ⁴⁾ C. Eckhard (Geschichte der Physiologie der motorischen Nerven des Auges), Beitr. z. Anat. u. Physiol. 11, 117, 1885; siehe auch J. Budge, Über die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855, S. 136. — ⁵⁾ Ph. Knoll, Eckhards Beitr. usw. 4, 109, 1869.

Es liegt auch gar kein Grund vor, ein Zentrum für denselben anzunehmen, das außerhalb derjenigen Abschnitte des Oculomotoriuskernes gelegen wäre, die den für den *Sphincter iridis* bestimmten Fasern des dritten Hirnnerven zum Ursprung dienen. Nach Bernheimer, Edinger u. a. darf wohl als sicher angenommen werden, daß dies die als kleinzellige, paarige Mediankerne beschriebenen Zellgruppen des Oculomotoriuskernes sind. Bis in ihre Nähe glaubt Bernheimer auch die den Irisreflex vermittelnden „Pupillarfasern“ des Sehnerven verfolgen zu können. Danach würde das Zentrum dieses Reflexes unterhalb des vordersten Abschnittes der Vierhügelplatte, in der den Boden des *Aquäduktus Sylvii* bildenden grauen Masse zu suchen sein¹⁾.

Die Ansicht Bachs, der das Zentrum auf Grund wenig beweisender Versuche in das Rückenmark verlegt, hat kaum Anhänger gefunden²⁾. Die älteren Vermutungen, nach denen es im Ciliarganglion liegen sollte, entbehren jeder tatsächlichen Basis. Bei Fischen und Fröschen verengt sich nach der Entdeckung von Arnold, Brown-Séquard und Budge auch die Pupille des ausgeschnittenen Auges, ja sogar die der isolierten Iris bei Lichteinfall³⁾. Diese vielfach untersuchte Erscheinung hat indessen mit dem Pupillenreflex der höheren Tiere nichts zu tun.

Beim Menschen tritt auch bei einseitiger Belichtung stets eine Pupillenverengung in beiden Augen ein (konsensueller Reflex). Offenbar hängt diese Erscheinung mit der partiellen Sehnervenkreuzung zusammen, durch die jeder der beiden Sehnerven zu beiden Oculomotoriuskernen in Beziehung tritt. Die Anhänger eigener, von den Sehfasern verschiedener, lediglich der Reflexvermittlung dienender Pupillarfasern im *N. opticus* nehmen an, daß beide Fasergruppen im Chiasma eine nur teilweise Kreuzung erfahren.

Der konsensuelle Reflex fehlt bei den niederen Säugetieren (bis zu den Nagern aufwärts), ferner bei den Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen. Diese Tiere weisen sämtlich eine totale Faserkreuzung im Chiasma auf. Wenn hier der Pupillarreflex nur auf dem durch Licht erregten Auge erfolgt, so ist dies nach Steinach, der diese Befunde erhoben hat, nur dadurch möglich, daß hier auch eine totale Kreuzung im zentrifugalen Teile des Reflexbogens und eine völlige Trennung der beiden Pupillarreflexbahnen statthat⁴⁾.

Solange dem Auge Licht zuströmt, befindet sich der *M. sphincter iridis* in tonischer Tätigkeit; im Dunkeln hört der Tonus auf, die Pupille gerät hier in jenen Zustand größter Erweiterung, wie ihn die photographischen Blitzlichtaufnahmen dunkeladaptierter Augen erkennen lassen. Die ausschließlich reflektorische Natur dieses Sphinctertonus wird dadurch bewiesen, daß die nach Sehnervendurchschneidung eintretende Pupillenerweiterung durch Durchschneidung des *N. oculomotorius* nicht weiter zunimmt⁵⁾.

3. Reflektorische Pupillenerweiterung.

Die bei Reizung des Hals sympatheticus eine Erweiterung der Pupille herbeiführenden Nervenfasern entstammen den obersten Segmenten des

¹⁾ St. Bernheimer, Arch. f. Ophthalmol. **44**, 481, 1897 u. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. **107**, 98, 1899; L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, S. 314, 6. Aufl., Leipzig 1900. — ²⁾ L. Bach, Arch. f. Ophthalmol. **47**, 339, 1898 u. Ber. d. 27. Vers. d. Ophthalmol. Ges., Heidelberg 1898, S. 98. — ³⁾ J. Budge, a. a. O., S. 141; E. Steinach, Pflügers Arch. **52**, 495, 1892; R. Magnus, Zeitschr. f. Biol. **20**, 567, 1899. — ⁴⁾ E. Steinach, Pflügers Arch. **47**, 289, 1890. — ⁵⁾ Waller u. Budge, Compt. rend. Acad. d. sc. **33**, 420, 1851. Vgl. C. Eckhard, Beitr. z. Anat. u. Physiol. **9**, 157/158, 1881.

Dorsalmarkes (Bernard, Langley, Sherrington); die Angabe mehrerer Autoren (Budge u. a.), daß auch die untersten Cervicalnervenzurzen solche Fasern enthalten, hat sich nicht bestätigt. Wie bei Hund und Katze scheint auch beim Menschen (Klumpke, Oppenheim) der erste Dorsalnerv die meisten Pupillarfasern zu führen¹⁾.

In die Gegend des Ursprungs dieser Elemente hat Budge²⁾ sein *Centrum cilio-spinale inferius* verlegt. Ein anderes pupillenerweiterndes Zentrum sollte im Kopfmark, in der Gegend des Hypoglossusursprungs liegen: *Centrum cilio-spinale superius*. Die Pupillenverengung, die nach Durchschneidung des Halssympathicus auftritt, wurde auf den Fortfall eines vom unteren Zentrum ausgehenden tonischen Einflusses bezogen. Andere verlegten den ganzen Zentralapparat in die Oblongata oder gestanden wenigstens dem dort vermuteten Zentrum eine Art von Oberherrschaft über das spinale zu.

Man muß zugeben, daß die Reizungsversuche, auf Grund deren die Lage des spinalen Zentrums zwischen 6. Hals- und 4. Brustwirbel festgestellt wurde, nicht gerade geeignet waren, seine Existenz sicher zu beweisen, und auch die Exstirpationsversuche von Budge sind nicht dazu angetan, jeden Zweifel zu heben. Trotz der zahlreichen dagegen erhobenen Widersprüche³⁾ ist aber die Annahme eines solchen Zentrums sicher begründet. Freilich sind auch die später benutzten Versuchsweisen zur völligen Klarstellung des Sachverhaltes nicht alle geeignet gewesen.

Die Erweiterung der Pupille bei Dyspnoe, bei Reizung sensibler Nerven und Strychninvergiftung ist vielfach ohne weiteres für den Ausdruck einer reflektorischen usw. Reizung des Halssympathicus gehalten worden. Durchschnitt man nun bei einem Tiere das oberste Halsmark und sah man danach diese Erscheinungen fortbestehen, so schloß man auf das Vorhandensein eines spinalen Zentrums der pupillendilatierenden Nervenfasern.

Indessen läßt sich nachweisen, daß auch nach Durchschneidung des Halssympathicus und sogar nach Exstirpation des oberen Halsganglions weder die reflektorische Mydriasis ausbleibt (Vulpian), noch Dyspnoe oder Strychninvergiftung unwirksam geworden sind. Es beruht dies darauf, daß einerseits Empfindungsreize die Pupille auch dadurch dilatieren können, daß sie den Tonus des den *Sphincter iridis* beherrschenden Oculomotoriuszentrums hemmen, und daß andererseits durch Dyspnoe die Muskelfasern des Dilators auch direkt oder durch Vermittelung anderer Nerven (Trigeminus ?) gereizt werden können. Damit wird natürlich die obige Beweisführung hinfällig.

Daß tatsächlich ein spinale Zentrum besteht und daß es eine tonische Wirksamkeit entfaltet, geht aus folgenden Beobachtungen hervor⁴⁾. Nach hoher Halsmarkdurchschneidung verursacht die Durchtrennung eines Halssympathicus eine deutliche Verengung der entsprechenden Pupille. Wird das Halsmark nur einseitig durchschnitten, so tritt (beim Kaninchen, seltener bei Katzen) eine Verengung der gleichseitigen Pupille ein; sie ist aber vorübergehend. Fügt man zu dieser Operation die Durchschneidung des Halssympathicus

¹⁾ J. N. Langley, Ergebnisse der Physiologie, Jahrg. II (2), 1903, S. 825; R. Wichmann, Die Rückenmarksnerven und ihre Segmentbezüge, Berlin 1900, S. 173.

— ²⁾ J. Budge, Über die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855, Kap. 4. —

³⁾ Literaturnachweise bei F. Nawrocki u. J. Przybylski, Pflügers Arch. 50, 234 u. besonders E. P. Braunstein, Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung, Wiesbaden 1894, S. 4 bis 57. — ⁴⁾ B. Luchsinger, Pflügers Arch. 22, 158, 1880 u. 28, 72, 1882; A. Steil u. O. Langendorff, ebenda 58, 155 u. 165, 1894.

hinzu, so wird die Pupille dauernd erheblich enger als die der anderen Seite. Hat man endlich rechts das Halsmark, links den Sympathicus durchschnitten, so ist die linke Pupille dauernd enger als die rechte.

Es ist unmöglich, diese Tatsachen anders zu deuten als unter der Voraussetzung eines tonisch tätigen Spinalzentrums für die die Pupillenerweiterung besorgenden sympathischen Nervenfasern. Daß das Zentrum für diese zugleich nutritive Bedeutung besitzt, läßt sich ebenfalls beweisen.

Offenbar wird das *Centrum ciliospinale* durch diejenigen Ganglienzellengruppen des oberen Brustmarkes dargestellt, aus denen die im Halsympathicus zum oberen Halsganglion verlaufenden Pupillenfasern entspringen.

Ein bulbäres, dem spinalen koordiniertes oder gar übergeordnetes Pupillenerweiterungszentrum anzunehmen, scheint kein zwingender Grund vorzuliegen. Die der Halsmarkdurchschneidung folgende (vorübergehende) Miosis erklärt sich zur Genüge aus einer traumatischen Tonusherabsetzung des spinalen Zentrums.

5. Das Rückenmark als Leitungsorgan¹⁾.

Eine vollständige Durchschneidung oder Durchquetschung des Rückenmarks hebt jeden funktionellen Zusammenhang der unterhalb des Schnittes gelegenen Körperteile mit dem Gehirn auf. Hohe Durchtrennungen lähmen die willkürliche Bewegung und die Empfindung fast im ganzen Körper; tiefere bewirken dasselbe für alle diejenigen Körpergegenden, die ihre Innervation von den unterhalb des Schnittes entspringenden Spinalnervenzweigen empfangen, und nur solche Leistungen bleiben hier übrig, deren automatische oder reflektorische Zentren im Rückenmark selbst ihren Sitz haben. Sehen wir das Gehirn als denjenigen Teil des Nervensystems an, in dem die Empfindungen zustande kommen und von dem die willkürlichen Bewegungsantriebe ausgehen, so muß aus diesen Tatsachen geschlossen werden, daß die Erregungsleitung von der Körperperipherie zum Gehirn und vom Gehirn zur Peripherie auf das Rückenmark als alleiniges Leitungsorgan angewiesen ist.

Die angeführten Tatsachen waren im wesentlichen schon den Ärzten des Altertums bekannt. Galen²⁾ vergleicht das Rückenmark mit einem dem Gehirn ent quellenden Strome, der die Nerven wie Bäche zu allen Teilen des Körpers entsendet. Eine experimentelle Grundlage für diese Auffassung gewinnt er als erster in systematisch durchgeführten Durchschneidungsversuchen bei Tieren. Über die Folgen der in verschiedenen Höhen ausgeführten Durchtrennung des Rückenmarks finden wir genaue Angaben bei Oribasius³⁾. Die Wirkungen der traumatischen Rückenmarksläsion beim Menschen sind bereits in den Hippokratischen Schriften⁴⁾ beschrieben; später schildert sie Celsus⁵⁾.

An diese durch Experiment und klinische Beobachtung tausendfach bestätigten Erfahrungen über die Folgen der Rückenmarksdurchschneidung knüpft die Frage an, ob die das Rückenmark in absteigender und aufsteigender

¹⁾ Die Leitung durch das Kopfmark wird hier nicht besonders behandelt; das wenige, was darüber an experimentellem Material vorliegt, gelangt bei der spinalen Leitung zur Besprechung. — ²⁾ Galenus, De usu partium, Lib. XII, cap. 10. — ³⁾ Oeuvres de Oribase ed. Daremberg, p. 178. — ⁴⁾ Hippokrates, De articulis, cap. 48. — ⁵⁾ Celsus, De medicina, Lib. VIII, cap. 14.

Richtung durchlaufenden Erregungen gleichseitige oder gekreuzte Bahnen in Anspruch nehmen, um vom Gehirn aus die Körperperipherie, von dieser aus das Gehirn zu erreichen. Lange vor der Bekanntschaft mit den feineren histologischen Verhältnissen des Rückenmarks mußten die anatomischen Befunde (Pyramidenkreuzung) einerseits, die Beobachtungen an Apoplektischen u. a. andererseits zur Stellung und experimentellen Beantwortung einer solchen Frage auffordern¹⁾.

Die spätere Erkenntnis, daß Bewegungs- und Empfindungsnerven das Rückenmark auf getrennten Bahnen verlassen, nötigte weiterhin zu der Untersuchung, ob schon innerhalb des Zentralorganes motorische und sensorische Impulse getrennte Wege gehen, und zur Entscheidung darüber, welches diese Wege sind. Weitere speziellere Fragen über den Verlauf der den verschiedenen Empfindungsqualitäten zugehörigen Leitungsbahnen, über die topographische Gliederung der für die verschiedenen Muskelgebiete bestimmten motorischen, über den Weg der vasomotorischen, der sekretorischen und anderer Bahnen mußten notwendigerweise sich anschließen.

Noch stehen wir mitten drin in diesen Untersuchungen, und nur ein kleiner Teil jener Fragen kann als beantwortet gelten.

I. Untersuchungsmethoden.

Die zu Gebote stehenden und benutzten Forschungsmethoden sind teils morphologische, teils experimentelle, teils klinische und pathologisch-anatomische.

Die morphologische Forschung wird bei diesen Untersuchungen in erster Linie von physiologischen Überlegungen geleitet. Von rein anatomischem Standpunkte aus kann es zwar erwünscht sein, ein Verständnis des höchst verwickelten Aufbaues der Zentralorgane zu gewinnen; aber selbst die genaueste Einsicht in diese Verhältnisse wäre unfruchtbar, wenn dabei nicht fortdauernd die funktionelle Bedeutung der einzelnen Glieder dieses Systems im Auge behalten würde. Den Ausgangspunkt aller anatomischen Untersuchungen über den Faserverlauf im Hirn und Rückenmark bildet daher das Bell-Magendiesche Gesetz in demselben Maße, wie es auch der experimentellen Forschung über die Leitungsverhältnisse zugrunde liegt.

Die fortgeschrittenen Differenzierungsmethoden, unter denen besonders die von Weigert und von Golgi eingeführten allgemeine Anerkennung und Anwendung gefunden haben, und denen sich das Ehrlichsche Methylenblauverfahren ebenbürtig anschließt, haben schon am reifen Rückenmark zu den wertvollsten Entdeckungen über den Zusammenhang der Elemente geführt. Eine ganz besonders bedeutsame Förderung erfuhr aber die morphologische Forschung durch die von Flechsig erkannte Tatsache, daß im embryonalen Leben die Entwicklung der Markscheiden der intrazentralen Nervenfasern derartig erfolgt, daß funktionell zusammengehörige Fasersysteme zu gleicher Zeit ihr Mark erhalten. Die darauf gegründete Untersuchungsmethode hat ihre Fruchtbarkeit vor allem auch dort erwiesen, wo sie nicht nur auf eine bestimmte Tierart oder den Menschen sich beschränkte, sondern, wie dies besonders von Eninger durchgeführt wurde, die bald einfacheren, bald komplizierteren Verhältnisse in der ganzen Reihe der Wirbeltiere in Betracht gezogen hat.

¹⁾ Aretaeus (De causis diuturn. affectionum, Lib. I, cap. 7) lehrte bereits, daß Verletzungen des Gehirns gekreuzte, des Rückenmarks gleichseitige Lähmung zur Folge haben.

Ein weiteres Hilfsmittel erwuchs der Erforschung des Leitungsapparates aus der näheren Untersuchung der von Türk im Jahre 1851 entdeckten sekundären Degeneration der Rückenmarksstränge. Die anatomische Durchmusterung erkrankter Rückenmarke ergab, daß in gewissen Fällen Entartungen von Fasersystemen auftreten, deren genaueres Studium im Zusammenhang mit der vorausgegangenen klinischen Beobachtung mancherlei wichtige Einsicht zu erschließen geeignet ist. Man erkannte, daß die Strangdegenerationen oft einen teils aufsteigenden, teils absteigenden Charakter haben und daß dieser von dem Sitze der zugrunde liegenden Läsion abhängig ist, daß sie also dem Wallerschen Entartungsgesetze folgen und daher bündige Schlüsse auf den Ursprung und das Ende von Fasern und Fasermassen und auf deren zentrifugalen oder zentripetalen Verlauf erlauben. Die experimentelle Ausbeutung dieses Verhaltens, die Setzung künstlicher Gehirn- und Markläsionen beim Tier und die spätere Untersuchung der nachfolgenden Degeneration, eröffnete einen neuen und sehr fruchtbaren Forschungsweg.

Die experimentell-physiologische Untersuchung der Faserleitung ist, wenn man von jenen künstlich herbeigeführten Degenerationsprozessen absieht oder sie nur zur Kontrolle der richtigen Ausführung von Operationen in Betracht zieht, in erster Linie auf die Beobachtung des Funktionsausfalles bei partiellen Durchschneidungen angewiesen. Zur Prüfung der Funktionsdefekte bedient man sich dabei entweder der einfachen Konstatierung motorischer oder sensorischer Störungen oder man reizt, wie dies zuerst Eckhard vorgeschlagen hat, die motorischen Gebiete der Rinde und sieht, ob nach bestimmten Partialschnitten durch das Mark die vorher wirksame Reizung noch Erfolg hat oder nicht. In einzelnen Fällen sind auch elektrophysiologische Methoden (Untersuchung der Aktionsströme) zur Verwendung gekommen (Gotch und Horsley).

Gegenüber den glänzenden Erfolgen der neueren anatomischen Untersuchungen über den Leitungsapparat des Rücken- und Kopfmarkes sind die Ergebnisse der Durchschneidungsversuche nicht gerade als sehr bedeutend zu bezeichnen. Auf den ersten Blick scheint eine Menge von Widersprüchen zwischen den Angaben der einzelnen Experimentatoren zu bestehen, und nicht immer gelingt es, deren Ursachen hinreichend aufzuklären.

Allerdings begegnet die experimentelle Forschung beim Rückenmark ganz besonders großen Schwierigkeiten, die zu überwinden auch der fortgeschrittenen Operationstechnik nur schwer gelingt. Das von einem hervorragenden Forscher angewandte Bild, das die experimentelle Analyse der Funktionen des Zentralnervensystems mit der Zergliederung eines Taschenuhrwerkes mittels Pistolenschüssen vergleicht, ist zwar nicht gerade glücklich gewählt; aber setzen wir darin statt der Pistole einen Schmiedehammer, so steht die Feinheit dieses Werkzeuges etwa in demselben Verhältnis zu dem zarten Mechanismus der Taschenuhr, wie das Messer des Operateurs zu der kunstvollen und verschlungenen Tektonik des Rückenmarkes.

Die Schwierigkeit der experimentellen Untersuchungen beruht indessen nicht einmal so sehr auf der Subtilität der Operation, als vielmehr auf der Beurteilung ihres Erfolges. Es ist klar, daß die Bedeutung der verschiedenen Stränge und Faserzüge für Bewegung und Empfindung nicht nach den Defekten beurteilt werden kann, die sich unmittelbar nach der Operation beobachten lassen; denn durch die mit der Verwundung verbundene Reizung können benachbarte oder entfernte Teile des Rückenmarks in Mitleidenschaft gezogen, deren normale Leistungen gehemmt oder gesteigert werden. Man darf annehmen, daß nach einer gut gelungenen aseptischen Operation diese operative Reizung allmählich abklingt. Da dies um so vollständiger der Fall sein wird, je längere Zeit seit dem Eingriff verflossen ist, so könnte es scheinen, daß ein möglichst später Termin zur Beurteilung der eigentlichen Ausfallserscheinungen am geeignetsten wäre. Dabei verfällt man aber wieder in einen Fehler; denn in dem langen Intervall können Kompensationen eintreten, vikariierende für gewöhnlich nicht betretene Bahnen wegsam geworden sein. Eine solche Untersuchung ist von Wert, wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, welche Wege von den das Rückenmark durch-

laufenden Bewegungs- und Empfindungsimpulsen überhaupt eingeschlagen werden können und welches Minimum von Rückenmarkssubstanz ihnen genügt. Sie sagt aber nichts darüber aus, auf welchen Bahnen für gewöhnlich jene Impulse geleitet werden und welche Bedeutung in dieser Hinsicht dem zerstörten Teile zukommt.

Eine Untersuchungsweise, die hauptsächlich die Spätfolgen der Verwundung oder Erkrankung ins Auge faßt, wird daher besonders für den Arzt von Bedeutung sein; für den Physiologen, der zunächst die normal eingeschlagenen Wege kennen lernen möchte und für den die Frage nach der möglichen Kompensation doch erst in zweiter Linie kommt, wird eine möglichst frühe, aber nicht allzu frühe Untersuchung wertvoller sein. Vor allem aber wird er das Maximum von Leistungen, das sofort oder kurze Zeit nach dem Eingriff — etwa am darauf folgenden Tage — beobachtet wird, berücksichtigen müssen, und von den Spätfolgen werden für ihn die bleibenden Defekte von größerer Wichtigkeit sein, wie die erhaltenen oder wiedergekehrten Leistungen. Bei der Beurteilung der Wiederherstellung der Funktionen wird man sich — was übrigens vielfach bei solchen Versuchen ausdrücklich festgestellt wird — erinnern müssen, daß bei höheren Wirbeltieren von einer anatomischen Regeneration durchschnittener Rückenmarksabschnitte nicht die Rede sein kann.

Daraus, daß die verschiedenen Experimentatoren — absichtlich oder unabsichtlich — teils die eine, teils die andere Untersuchungsweise bevorzugen, daß sie bald mehr auf den sofortigen Ausfall, bald mehr auf die bleibenden Zustände Wert gelegt haben, erklärt sich die große Verschiedenheit der vielen vorliegenden Angaben.

Als weiteres Forschungsmittel steht der experimentellen Untersuchung nervöser Apparate neben der Durchschneidung die Reizung zu Gebote. Es versteht sich von selbst, daß gerade bei den Zentralorganen, an denen die strengen Bedingungen galvanischer Reizversuche nur selten zu erfüllen sind und an denen andere künstliche Reize meist versagen, die Ergebnisse solcher Versuche ganz besonders behutsam zu beurteilen sind. Den älteren Forschern schien es unbedenklich, die Leitungsverhältnisse des Rückenmarkes in der Weise zu untersuchen, daß die einzelnen Abteilungen besonders der weißen Substanz von der Oberfläche her oder auf dem Querschnitt elektrisch gereizt wurden, und je nachdem ein Bewegungserfolg eintrat oder Zeichen des Schmerzes erfolgten, auf motorische und sensible Bahnen zu schließen. Dies änderte sich, als van Deen mit der Lehre auftrat, daß die weiße Substanz des Rückenmarkes, abgesehen von den sie durchsetzenden Nervenwurzeln, ganz unregbar sei, und als auch Schiff der eigentlichen Rückenmarkssubstanz, sowohl den grauen als den weißen Massen, die Fähigkeit der Sensibilität und Motilität gänzlich absprach, ihnen nur ein Leistungsvermögen für die natürlichen Bewegungs- und Empfindungsimpulse zuschrieb und sie deshalb als kinesodische und ästhesodische Substanzen bezeichnet¹⁾.

Während die einen die Schiff'schen Anschauungen acceptierten, hielten andere durch seine Bedenken die Lehre von der Reizbarkeit der Rückenmarkssubstanz nicht für widerlegt²⁾. Diese beriefen sich auf die zweifellosen Erfolge,

¹⁾ Diese Bezeichnungen sollten nach Schiff für die graue Substanz und für die Vorderstränge gelten, den Hintersträngen, die er im wesentlichen für direkte Fortsetzungen der sensiblen Spinalwurzeln ansah, sprach Schiff die Reizbarkeit nicht ab. — ²⁾ Eine ausführliche Aufzählung der älteren Arbeiten bei C. Eckhard, Hermanns Handb. d. Physiol. 2, 145 u. 146, 1879. Die wichtigsten sind: J. van Deen, *Frorieps Neue Notizen* 25, 323, Nr. 549, 1843; Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre 6, 297, 1859 u. 7, 280, 1860; M. Schiff, *Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen*, 1. Aufl. 1858/59, S. 247, 286 u. ö.; L. Auerbach, *Günsburgs med. Zeitschr.* 4, 464, 1853; A. Chauveau, *Journ. de la physiol.* 4, 29 u. ö., 1861; H. Engelken, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1867, S. 198; S. Mayer, *Pflügers Arch.* 1, 166, 1868; A. Fick, ebenda 2, 414, 1869; C. Dittmar, *Ber. Sächs. Ges. d. Wiss.* 1870. Von neueren Untersuchungen erwähne ich: B. Luchsinger, *Pflügers Arch.* 22, 169, 1880; M. Schiff, ebenda 28, 537, 1882; 29, 537, 1882; 30, 199, 1883; 31, 357, 1883; 38, 182, 1886; M. Mendelssohn, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1883, S. 281; W. Biedermann, *Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss.*,

die man durch Anwendung galvanischer Reize erzielt, jene betonten die nur schwer auszuschließende Mitreizung vorderer und hinterer Spinalnervenzurzel und wiesen einerseits auf die auffallende Unwirksamkeit mechanischer Reize hin, andererseits auf die zur Erreichung von Wirkungen notwendige hohe Stärke des elektrischen Reizstromes. War nun auch die Mitreizung nahegelegener vorderer Rückenmarkszurzel durch deren Durchschneidung und durch den nicht auf das Reizniveau sich beschränkenden Effekt ausgeschlossen, gelang es auch, die Fehlerquellen der Stromschleifen und damit die Beteiligung entfernter motorischer Wurzelfasern durch geeignete Maßregeln zu vermeiden, so blieb immer noch die Möglichkeit zu beachten, daß es sich bei den beobachteten Reizerfolgen um eine Erregung zentripetaler Wurzelelemente und dadurch herbeigeführte Reflexbewegungen handelte. Die Annahme von Reflexen lag um so näher, als die beobachteten motorischen Wirkungen mehr an reflektorische als an direkt erregte Bewegungen erinnerten und als mehrfach die Angabe wiederkehrt, daß auch die Reizung der Hinterstränge, in denen man motorische Leitungsbahnen nicht vermuten durfte, von Bewegungserfolgen begleitet sein könne.

Die Möglichkeit, von geeigneten Stellen des Rückenmarksquerschnittes Reflexe zu erzeugen, wird sich nicht in Abrede stellen lassen. Auch der homolaterale Charakter der bei umschriebener Reizung entstehenden Bewegungen würde nicht gegen diese Deutung sprechen. Aber alle Bewegungserfolge, die man so erzielt, für Reflexe zu halten, liegt gewiß kein Anlaß vor. Wenn der Anschein dafür zu sprechen scheint, so muß man sich erinnern, daß auch die durch direkte Erregung der medullären motorischen Leitungsbahnen hervorgerufenen Bewegungen ganz nach der Art von Reflexen zustande kommen, da ja diese Bahnen die Schaltstationen der Vorderhornzellen zu passieren haben, also von einem Neuron auf ein anderes übergehen. Dieser Umstand reicht hin, um zu erklären, weshalb ein weißer motorischer Rückenmarksstrang sich Reizungen gegenüber nicht völlig wie ein peripherer Bewegungsnerv verhält, weshalb Leitungsverzögerungen von der Größenordnung der Reflexzeit bestehen, weshalb alle die Einflüsse, welche die Reflexerregbarkeit herabsetzen oder aufheben, auch die Wirksamkeit der Reizung der motorischen Rückenmarksbahnen beeinträchtigen u. a. m.

Die Untersuchungen von Fick und Engelken, von Luchsinger, Biedermann u. a. haben gewiß dazu beigetragen, daß zurzeit wohl die meisten geneigt sind, die Reizbarkeit des Rückenmarkes anzuerkennen; hauptsächlich aber ist es ein anderer Umstand gewesen, der diesem ganzen Kampf der Meinungen eine entscheidende Wendung gegeben hat, das ist die Entdeckung der elektrischen Reizbarkeit gewisser Abschnitte der Großhirnrinde und der von ihr ausgehenden Markfaserung. Diese Fähigkeit, die man der weißen Substanz des Stabkranzes zuzugestehen sich genötigt sieht, wie sollte man sie der weißen Rückenmarkssubstanz aberkennen? Wie wäre es zu verstehen, wenn die den großen Pyramidenzellen der Zentralwindungen entstammenden Nervenfasern direkt unterhalb der Großhirnrinde und in ihrem Verlauf durch die innere Kapsel elektrisch erregbar wären, diese Eigenschaft aber nach ihrem Eintritt in das Rückenmark verloren hätten?

Nach alledem gelangen wir zu dem Ergebnis, daß das Reizungsverfahren eine berechtigte Stellung bei der experimentellen Untersuchung der spinalen Leitungs-

III. Abt., 87 (1883); De Boeck, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1889, S. 238; J. Gad u. E. Flatau, Neurolog. Zentralbl. 1897, Nr. 11 u. 12. Am Rückenmark hingerichteter Menschen experimentierten: M. Roßbach, Verhandl. d. physikal.-med. Ges. zu Würzburg 15 (1881) u. A. Hoche, Neurol. Zentralbl. 1895, Nr. 17. Besondere Angaben über Reizung der grauen Substanz: E. A. Birge, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1882, S. 481; W. Sirotonin, ebenda 1887, S. 154; N. Muchin, Zeitschr. f. Biol. N. F. 14, 21. Viele Experimentatoren haben, ohne auf eine prinzipielle Kritik ihres Versuchsverfahrens einzugehen, elektrische Reizversuche an den weißen Strängen des Rückenmarks vorgenommen, besonders vor dem Auftreten von van Deen u. Schiff, obwohl damals die Unerregbarkeit der Gehirns- substanz als Dogma galt. Vgl. F. A. Longet, Anat. u. Physiol. des Nervensystems (deutsch v. J. A. Hein) 1, 231, 1847. Die graue Substanz hielt Longet ebenso wie vor ihm Magendie für unerregbar.

bahnen beanspruchen darf, und daß vorsichtig damit angestellte Versuche zwar nicht, wie einst Longet meinte, den besten physikalischen Experimenten an die Seite gestellt werden können, aber doch brauchbare Resultate zu liefern vermögen.

Eine wesentliche Ergänzung erfährt der Tierversuch, soweit er die Ausfallserscheinungen bei bestimmten Verwundungen des Rückenmarkes ins Auge faßt, durch die klinischen Beobachtungen an kranken Menschen, zumal wenn diese von genauen pathologisch-anatomischen Untersuchungen begleitet sind.

Freilich verlangt die Verwertung klinischer Fälle besondere Vorsicht. Nur selten wird es sich dabei um so präzise und umschriebene Läsionen handeln, wie sie im Tierversuch verhältnismäßig leicht in gewähltem Niveau, in vorgeschriebener Richtung und in beliebiger Zahl hervorgebracht werden können. Andererseits bietet die Beobachtung am Menschen unschätzbare Vorteile dadurch, daß eine weit feinere Untersuchung der Ausfallssymptome hier möglich ist, als beim Tier. Über bewußt werdende Empfindungen ist bei diesem direkt nichts zu erfahren, während deren Feststellung beim Menschen unschwer möglich ist; vollends macht die Unterscheidung der einzelnen Empfindungsqualitäten, die Prüfung des Lokalisationsvermögens u. a. m. bei diesem weit geringere Schwierigkeiten.

Kommt es endlich darauf an, festzustellen, auf welchen Bahnen und in welcher Richtung motorische oder sensorische Impulse im Rückenmark des Menschen fortgeleitet werden, so werden die Erfahrungen an Tieren für sich allein überhaupt nicht maßgebend sein können, da selbst unter den verschiedenen Gliedern der Säugetierklasse zweifellos Verschiedenheiten vorkommen, und nicht ohne weitere Prüfung vorausgesetzt werden kann, daß das etwa für den Hund oder den Affen als gültig befundene Schema auf den Menschen übertragen werden darf.

II. Anatomische Ermittlungen über den Leitungsapparat des Rückenmarkes ¹⁾.

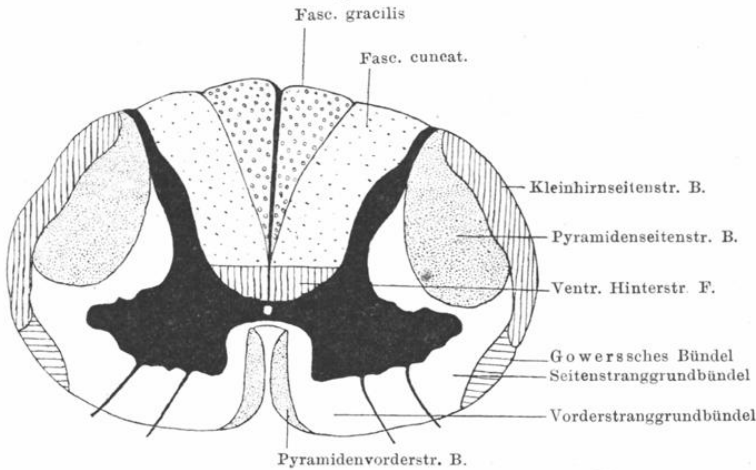
Der zentripetalen und zentrifugalen Leitung dient in erster Linie die weiße Substanz. Ihre Fasermassen vermitteln die Verbindung des Rückenmarkgraues und damit der Körperperipherie mit den einzelnen Abteilungen des Gehirns; und zwar läßt sich nachweisen, daß in ihr besondere Verbindungsbahnen zum Kopfmark, zum Kleinhirn, zum Mittelhirn, zu den Sehhügeln, zur Großhirnrinde bestehen.

Die weiße Substanz wird durch die Längsfurchen und Austrittsstellen der Vorder- und Hinterwurzeln bekanntlich in je zwei Vorder-, Seiten- und Hinterstränge zerlegt. Die Untersuchung der Markentwicklung und der sekundären Degeneration hat zu einer noch spezielleren Gliederung geführt.

¹⁾ P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Hirn und Rückenmark des Menschen, Leipzig 1876; M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Zentralnervensystems im Lichte neuerer Forschung, 2. Aufl., Berlin 1895; A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre d. Menschen 2, 6. Aufl., Leipzig 1896; Th. Ziehen, Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Rückenmarks in K. v. Bardelebens Handb. d. Anatomie des Menschen 4, 1 bis 3. Abteilung, Jena 1899; W. v. Bechterew, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark (deutsch v. R. Weinberg), 2. Aufl., Leipzig 1899; Chr. Jakob, Atlas des gesunden und kranken Nervensystems, 2. Aufl., München 1899; H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane, 4. Aufl., Leipzig u. Wien 1901; H. Schmaus, (und S. Sacki), Vorlesungen über die pathologische Anatomie des Rückenmarkes, Wiesbaden 1901; M. Lewandowsky, Untersuchungen über die Leitungsbahnen des *Truncus cerebri* usw., Jena 1904 (konnte nicht mehr benutzt werden); L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane der Menschen und der Tiere 1, 7. Aufl., Leipzig 1904. Der letztgenannten vortrefflichen Darstellung habe ich mich hier im wesentlichen angeschlossen.

Vorläufig sei davon an der Hand der Fig. 64, die einen Querschnitt durch das Halsmark des Menschen darstellt, folgendes erwähnt.

Fig. 64.



Fasersysteme des Rückenmarksquerschnittes.

Man unterscheidet:

- | | |
|--|-----------------|
| 1. Pyramidenvorderstrangbahnen | } Vorderstränge |
| 2. Vorderstranggrundbündel | |
| 3. Pyramidenseitenstrangbahnen | } Seitenstränge |
| 4. Seitenstranggrundbündel | |
| 5. Kleinhirnseitenstrangbahnen | |
| 6. Gowersche Bündel | } Hinterstränge |
| 7. Burdachsche Stränge | |
| 8. Gollische Stränge | |

Als kurze Bahnen werden solche bezeichnet, die lediglich zur Verbindung verschiedener Querschnittshöhen des Rückenmarkes miteinander dienen, also dem „Eigenapparat“ des Rückenmarkes (Edinger) angehören, lange Bahnen sind solche, die vom Rückenmark ununterbrochen bis ins Gehirn reichen. Die Vorder- und Seitenstranggrundbündel (Vorderseitenstrangreste) enthalten zahlreiche kurze, die übrigen Systeme dagegen vorwiegend lange Bahnen.

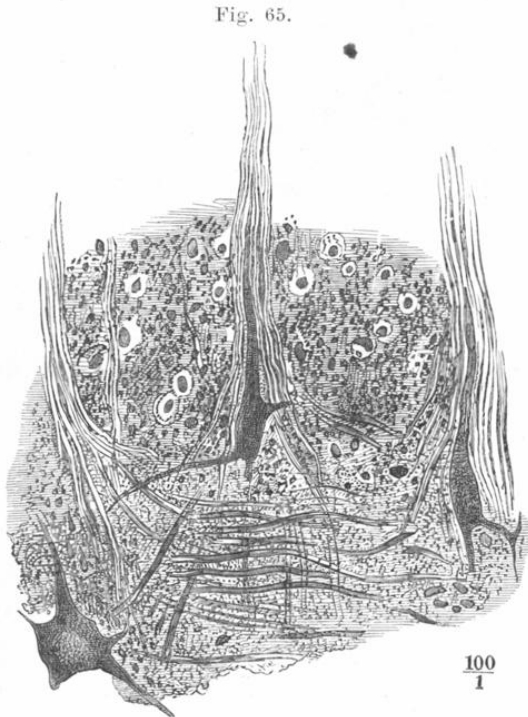
Die Pyramidenvorder- und -seitenstrangbahnen (Pyramidenbahnen, *Tractus cortico-spinales*) sind aus Fasern zusammengesetzt, deren Ursprungszellen in der motorischen Region der Großhirnrinde liegen und die, durch die innere Kapsel, den Hirnschenkelfuß und die Brücke zur Oblongata verlaufend, dort die ventralen Pyramidenstränge darstellen. Der in der Decussatio pyramidum sich kreuzende mächtigere Teil dieses Systems gelangt in die Seitenstränge des Rückenmarkes und zieht in ihnen unter fortwährender Abgabe von Kollateralen (d. h. von feinen in die graue Substanz eintretenden und hier nach kurzem Verlauf in Endbäumchen sich aufsplittenden Seitenzweigen) und auf diese Weise sich allmählich erschöpfend bis in die caudalsten Teile des Markes. Die Endbäumchen der Kollateralen treten an die Vorderhornzellen heran, aus denen die vorderen Wurzelfasern entspringen (Fig. 65 a. f. S.).

Die Pyramidenvorderstrangbahnen sind die im Kopfmark ungekreuzt gebliebenen Anteile der Pyramiden. Sie treten der Annahme von Kölliker u. a. zufolge im oberen Rückenmark successive durch die vordere Kommissur in das Vorderhorn der anderen Seite ein, um hier wie die Pyramidenseitenstrangbahnen zu enden. In den distaleren Teilen des Rückenmarkes sind sie daher nicht mehr vorhanden. Doch dürfte eine solche spinale Kreuzung der Pyramidenvorderstrangbahnen nur einen Teil ihrer Fasern betreffen. Manche Autoren haben den Übergang von Fasern in das Vorderhorn derselben Seite und Endigung daselbst direkt beobachtet; andere geben sogar an, daß alle Fasern sich so verhalten.

Ihr Ausgang von den Pyramidenzellen der als motorisch bezeichneten Abschnitte der Großhirnrinde und ihre Endigung in der Nähe der den motorischen Wurzelfasern zum Ursprung dienenden Vorderhornzellen charakterisieren die Pyramidenbahnen als Wege, auf

denen corticale Impulse zu den Muskeln geleitet werden. Sie degenerieren bei Querschnittsverletzungen des Rückenmarkes, bei Zerstörungen der entsprechenden Rindenpartien, sowie bei Unterbrechung ihrer Bahn innerhalb des Gehirns in absteigender Richtung.

Die Kleinhirnseitenstrangbahnen (*Tractus cerebello-spinales*) bestehen aus Fasermassen, deren Ursprungszellen im Rückenmark gelegen sind und die diese mit dem Kleinhirn verbinden. Sie gehen aus den Neuriten der die Clarkeschen Säulen bildenden Zellenkomplexe hervor. An diese Zellen treten Kollateralen gewisser Hinterwurzelfasern heran. Durch diese Beziehungen einerseits und ferner dadurch, daß die Kleinhirnseitenstrangbahnen nach Rückenmarksdurchschneidung in aufsteigender Richtung degenerieren, sind diese als lange zentripetale Bahnen gekennzeichnet. Daselbe gilt von den Fasern der



Ursprung der Vorderwurzelfasern aus den Nervenzellen des Vorderhorns. Nach Henle.

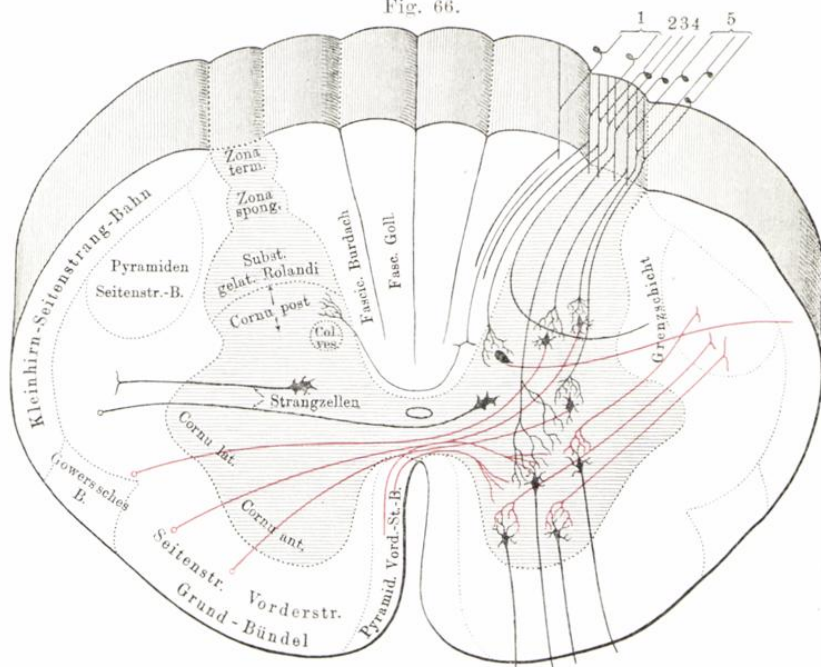
Gowerschen Bündel, die nicht aus den Clarkeschen Säulen, sondern aus anderen Zellen, wahrscheinlich aus solchen der Vorderhörner, hervorgehen und teils ebenfalls im Kleinhirn, teils im Kopfmark enden, vielleicht auch bis zum Großhirn ziehen.

Die Gollischen und Burdachschen Stränge setzen sich aus Hinterwurzelfasern zusammen, die in ihnen direkt aufsteigen. Die an den distaler gelegenen Stellen eintretenden Wurzeln verlaufen zunächst eine Strecke weit in den Burdachschen Strängen und werden, je höher sie aufsteigen, durch die neu hinzutretenden Fasermassen mehr und mehr medialwärts in die Gollischen Stränge gedrängt. Im Kopfmark finden diese im Rückenmark ungekreuzt verlaufenden Bahnen ihr vorläufiges Ende, indem sie sich um die Zellen der Hinterstrangkern (*Nucleus funiculi gracilis* und *cuneati*) aufsplitteln. Ihre Ursprungszellen liegen in den Intervertebralganglien. Auf ihrem Wege zur Oblongata geben diese direkten Hinterstrangbahnen zahlreiche Seitenäste an die graue Substanz ab (Reflexkolla-

teralen) und werden dadurch nach oben zu an Masse mehr und mehr verringert. Eine Kreuzung erfahren diese zentripetalen Bahnen erst in ihrer aus den Hinterstrangkernen hervorgehenden Fortsetzung. Die aus den Kernen des zarten Stranges und des Keilstranges entspringenden Neuriten gehen nämlich in der Schleifenkreuzung auf die andere Seite. Sie bilden dann die Schleifenbahn, die in den subcorticalen Ganglien ihr Ende und weiteren Anschluß findet.

Die Grundbündel des Vorderstranges und des Seitenstranges (Vorderseitenstrangreste) degenerieren in ihrer Hauptmasse bei Querläsionen nur auf kurze Strecken, und zwar nach aufwärts wie nach abwärts. Sie stellen daher im wesentlichen kurze Bahnen dar und dienen zur Verknüpfung verschiedener Rückenmarkshöhen miteinander (Assoziationsbahnen). Ihre hauptsächlichste Quelle liegt in den sog. Strangzellen der grauen Substanz, die je einen Fortsatz in die Vorderseitenstränge schicken; dieser Fortsatz teilt sich dort in einen aufsteigenden

Fig. 66.



Schema eines Rückenmarksquerschnittes, in das der zentrale Verlauf einiger wichtiger Züge eingezeichnet ist. Bahnen erster Ordnung schwarz, Bahnen zweiter Ordnung rot. (Im wesentlichen nach L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane 1, 7. Aufl., 1904. Leipzig, Vogel.)

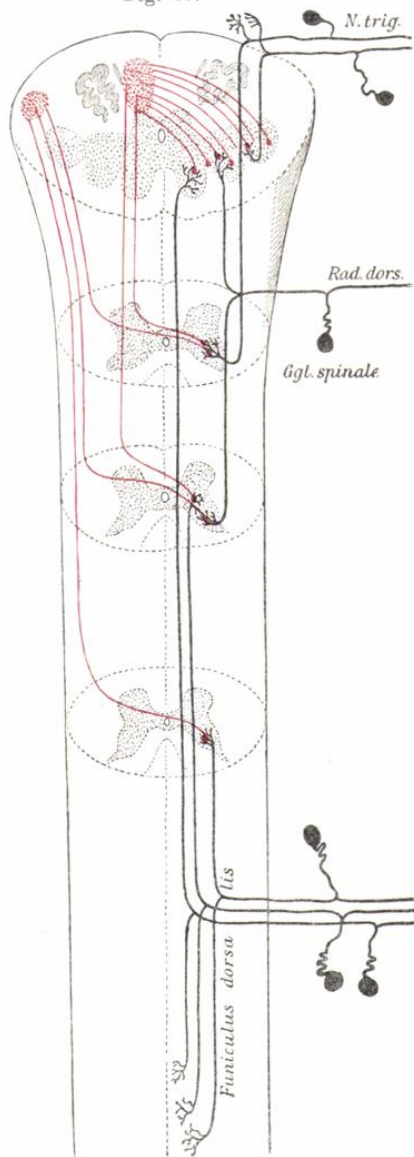
und einen absteigenden Ast, deren jeder nach Abgabe von Kollateralen an die graue Substanz schließlich selbst in diese abbiegt und in ihr endet. Man nimmt an, daß diesen Bahnen eine große Bedeutung für die funktionelle Verknüpfung räumlich entfernt von einander gelegener Nervenkerne zukommt.

Außerdem enthalten die Vorderseitenstrang-Grundbündel auch lange Bahnen. Ein Teil derselben geht aus solchen Nervenzellen der grauen Substanz der anderen Rückenmarkshälfte hervor, an die ein Teil der Hinterwurzelfasern direkt herantritt. Wir haben es hier mit den gekreuzt verlaufenden, sekundären zentripetalen (sensiblen) Bahnen zu tun. Sie lassen sich, medial vom Kleinhirn-seitenstrang gelegen, bis zum Sehhügel verfolgen und sind daher als *Tractus thalamo-spinales* bezeichnet worden.

Im Seitenstrang verläuft ferner eine zentrifugal leitende Fasermasse, die aus den Zellen des roten Kernes der Haube hervorgeht, bald nach ihrem Ursprung eine Kreuzung erfährt und im Rückenmark ventral vom Pyramidenstrang zu

finden ist: *Tractus rubro-spinalis* oder Monakowsches Bündel. Durch den roten Kern steht dasselbe andererseits mit dem Kleinhirn und direkt oder indirekt (durch den Sehhügel) auch mit dem Großhirn in Verbindung. Ferner

Fig. 67.



Sensiblen Rückenmarksbahnen. Die primären
Bahnen schwarz, die sekundären rot.
Nach Edinger a. a. O.

findet man hier, sowie im Vorderstrang die *Tractus tecto-spinales*, die aus dem Mittelhirndach stammen und ebenso wie die *Tractus vestibulo-spinales*, die das Rückenmark mit dem wahrscheinlich dem Vestibularapparat zugehörigen Deitersschen Kern verbinden, zentrifugaler Natur sind und wahrscheinlich zu den Vorderhornzellen in Beziehung treten. Endlich sei noch der im Vorderseitenstrang des Halsmarkes gelegene *Tractus olivaris* (Dreikantenbahn) erwähnt.

In den hier gemachten Angaben über die Gliederung der weißen Substanz und die Beziehungen der Fasersysteme zum Rückenmarksgrau, zu den spinalen Nervenwurzeln und zu den proximaleren Abschnitten des Zentralsystems ist das Wichtigste enthalten, was sich aus der morphologischen Untersuchung über den Verlauf der motorischen und der sensorischen Bahnen ergibt. Könnte man alle in den Wurzeln ins Rückenmark eintretenden Nervenfasern in ihrem spinalen Verlaufe bis zu der nächsten von ihnen erreichten Endstation verfolgen und ebenso den dort sich findenden Anschlüssen bis in das Gehirn hinein nachgehen, so wäre — unter der Voraussetzung der strengen Gültigkeit des Magendie-Bellschen Gesetzes — dem Verlangen nach einer genauen Kenntnis der motorischen und sensiblen Leitungswege im Rückenmark zunächst genügt, wenn auch dabei noch mancherlei weitere Fragen vorläufig unbeantwortet blieben. Natürlich sind wir von einer solchen morphologischen Lösung unseres Problems weit entfernt.

Das Angeführte bedarf übrigens noch einiger Ergänzungen. Wir gehen dabei von den Spinalwurzeln aus.

Die Vorderwurzeln (Fig. 65) entspringen nach der von den meisten vertretenen Ansicht samt und sonders aus Vorderhornzellen derselben Rückenmarkshälfte, an die teils Kollateralen der Pyramidenseitenstrangbahnen derselben, teils herüberkreuzende Fasern aus den Pyramidenvorderstrangbahnen der anderen Seite herantreten. Daraus und aus dem weiteren Verlauf jener Bahnen geht hervor, daß die durch die Vorderwurzeln zur Mus-

kulatur gelangenden corticalen Impulse von der gegenüber liegenden Gehirnhälfte kommen, und daß eine Kreuzung dieser Bahnen größtenteils im Kopfmark und in geringerem Maße in den oberen Partien des Rückenmarkes stattfindet.

Nach manchen Autoren soll eine Kreuzung der Pyramidenvorderstrangbahnen überhaupt nicht bestehen. In sehr seltenen Fällen findet überhaupt keine, in anderen eine totale Pyramidenkreuzung statt. Die Meinung, daß die Vorderstrangpyramiden nur dem Menschen zukommen, ist nicht richtig, doch sind bei diesem die Pyramidenbahnen weit stärker entwickelt als bei den Tieren. Bei manchen Tieren (Ratte, Maus usw.) verlaufen die Pyramidenbahnen in den Hintersträngen. Aus dem oben Angeführten geht ferner hervor, daß die Ursprungszellen der motorischen Wurzelfasern wahrscheinlich auch unter dem Einfluß von Impulsen stehen, die vermittelt der tecto-spinalen und rubro-spinalen Faserzüge vom Mittelhirn und vom Kleinhirn an sie gelangen, und daß auch der zentrale Vestibularapparat einen Einfluß auf sie geltend machen kann. Vielleicht haben wir es hier mit den Leitungsbahnen für jene bisher noch zu wenig aufgeklärten Einflüsse zu tun, die das kleine Gehirn, der Bogengangapparat und andere sensorische Zentren auf den Tonus und die Energie der willkürlichen Muskulatur ausüben.

Viel verwickelter als der Verlauf der vorderen Wurzeln im Marke gestaltet sich der der hinteren. Man kann in Hinsicht auf ihre Beziehungen unterscheiden: 1. solche, die in den Hintersträngen direkt unter Abgabe von sog. Reflexkollateralen an die graue Substanz hinwärts ziehen, um dort in den Hinterstrangkernen (*Nucleus funiculi gracilis* und *cuneati*) ihr nächstes Ende zu finden; einen Zweig entsendet jede dieser Fasern gleich nach ihrem Eintritt in distaler Richtung; 2. solche, die sich an die Zellen der Clarkeschen Säulen begeben und dort sich aufsplittern; ihre (indirekte) Fortsetzung finden sie in den Kleinhirnsseitenstrangbahnen, die im Oberwurm des Cerebellum enden; 3. solche, die selbst oder durch ihre Kollateralen an andere Zellen der grauen Substanz, besonders der Hinterhörner, herantreten; die Neuriten dieser Zellen ziehen in die andere Rückenmarkshälfte hinüber, sie sind es, die als *Tractus thalamo-spinales* sich bis in die Sehhügelgegend verfolgen lassen.

Die afferenten Impulse, die durch die hinteren Wurzeln in das Zentralorgan gelangen, bedienen sich demgemäß, soweit sie bis zum Gehirn fortgeleitet werden, primär oder sekundär sich kreuzender Bahnen. Die direkten (exogenen) Hinterstrangbahnen gelangen zwar, soweit sie sich nicht schon im Rückenmark durch Abgabe von Kollateralen erschöpft haben, ungekreuzt in die entsprechenden Kerne des Kopfmarkes; aber die von dort ausgehenden Bahnen zweiter Ordnung treten in der Schleifenkreuzung auf die andere Seite und setzen dann erst ihren Weg in das Gehirn fort. Den Ganglienzellen der bulbären Hinterstrangkern ganz analog ist die Gesamtheit jener spinalen Zellen, an welche die Hauptmasse der Hinterwurzelfasern herantritt und deren Achsenzylinderfortsätze, durch die vordere Kommissur zur anderen Seite herüberkreuzend, als endogene Sekundärbahnen in den Faserzügen des Vorderseitenstranges zum Gehirn aufsteigen. Nur für diejenige sekundäre Bahn, die, aus den Stilling-Clarkeschen Säulen stammend, als Kleinhirnsseitenstrangbahn aufwärts zieht, scheint die Kreuzung nicht sicher zu sein; jedenfalls könnte eine solche erst nach dem Betreten der Kleinhirngegend stattfinden.

Sicher steht die Großhirnrinde wie mit den motorischen, so auch mit den sensiblen Wurzeln der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte in Verbindung.

III. Experimentelle und klinische Erfahrungen.

1. Die Bedeutung der verschiedenen Rückenmarksstränge und der grauen Substanz für die Leitung.

Die Entdeckung des Magendie-Bellschen Gesetzes legte den Gedanken nahe, die Bahnen der das Rückenmark auf getrennten Wegen verlassenden Bewegungs- und Empfindungsnerven auch innerhalb des Zentralorgans experimentell zu verfolgen¹⁾.

¹⁾ Über die ältere Literatur vgl. Joh. Müller, Handb. d. Physiol. 1, 692—694, 4. Aufl., 1844; C. Eckhard in Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (2), 148 ff., 1879;

Schon früher hatte Walker vermutet, daß den einzelnen von den Anatomen unterschiedenen Strängen des Rückenmarkes eine verschiedene funktionelle Bedeutung zukomme, und, ohne sich auf Versuche stützen zu können, den Vordersträngen die Empfindungsleitung, den Hintersträngen die Leitung der willkürlichen Bewegungsantriebe zugeschrieben. War er zu seiner Behauptung dadurch gekommen, daß er fälschlich die vorderen Rückenmarkswurzeln für die sensiblen, die hinteren für die motorischen hielt, so führte die Entdeckung des wahren Verhaltens viele Forscher zu der Überzeugung, daß die Bewegungsleitung den Vordersträngen, die Empfindungsleitung den Hintersträngen zukomme. Bell selbst, sowie Magendie haben diese Auffassung vertreten, und in den Durchschneidungsversuchen von van Deen, in den Reizungsexperimenten von Kürschner und besonders von Longet fand sie eine experimentelle Stütze. Andere verhielten sich skeptisch oder gelangten direkt zu anderen Resultaten. Vor allem hat Stilling die Bedeutung der grauen Substanz betont, ohne die er eine Fortpflanzung der Empfindungs- wie der Bewegungsimpulse für unmöglich erklärte; auch van Deen hat später sich im wesentlichen zu dieser Ansicht bekannt. Aus den Experimenten von Eigenbrodt dagegen mußte gefolgert werden, daß auch die Seitenstränge motorische, vielleicht auch sensible Bahnen enthalten, und noch mehr tritt deren Bedeutung in den an Kaninchen angestellten Versuchen von Türck hervor. Nach Türck erweisen sich die Seitenstränge als empfindlich gegen mechanische Reize, und ihre Verletzung bewirkt Überempfindlichkeit der gleichen, Anästhesie auf der gegenüberliegenden Körperseite; ferner tritt danach gleichseitige Bewegungslähmung ein, deren Ausdehnung und Dauer sich nach der Größe der Verletzung zu richten scheint, die aber selbst bei vollständiger Durchschneidung eines Seitenstranges stets unvollkommen ist.

Für die experimentelle Erforschung der spinalen Leitung sind von besonders großer Bedeutung geworden die Untersuchungen von Brown-Séquard und von Schiff. Während die zahlreichen, an sehr verschiedenen Stellen gemachten Angaben Brown-Séquards eine Übersicht über die von ihm nach mancherlei Wechsel gewonnenen Ansichten sehr erschweren, hat Schiff seine an Fröschen und Säugetieren angestellten Versuche und ihre Ergebnisse in seinem Lehrbuch (1858/59) im Zusammenhang niedergelegt, und es scheint nicht, daß die vier Dezennien, die Schiff noch nach dieser Veröffentlichung der Physiologie hat widmen dürfen, seine Meinung über die Leitungsverhältnisse im Rückenmark in wesentlichen Punkten geändert haben¹⁾. Diese Meinung gipfelt in betreff der Bewegungsleitung darin, daß sie den Vordersträngen und der grauen Substanz zukomme.

Einerseits nämlich wurden in einigen Versuchen noch Reste von willkürlicher Bewegung beobachtet, nachdem in der Höhe der obersten Brustwirbel das ganze Rückenmark mit Ausnahme der Vorderstränge (und eines guten Teiles der Seitenstränge) durchschnitten worden war, andererseits blieb nach Durchschneidung der

A. Grünhagen (Funke), *Lehrb. d. Physiol.* 3 (7. Aufl.), 16 ff., 1887. Ich führe noch besonders an: F. A. Longet, *Anat. u. Physiol. d. Nervensystems* (deutsch von Hein) 1, 228 ff., 1847; J. Stilling, *Unters. über die Funktion des Rückenmarkes und der Nerven.* Leipzig 1842; L. Türck, *Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse*, 6, 427, 1851; M. Schiff, *Lehrb. d. Physiol.* Lahr 1858/59, S. 228 ff. (Besonders beachtenswert sind in diesem Werke auch noch heute die einleitenden Bemerkungen zur Methodik der Rückenmarksversuche); Brown-Séquard, *Lectures on the physiology and pathol. of the nerv. centres.* Philadelphia 1860. Weitere Arbeiten von Schiff und Brown-Séquard s. später.

¹⁾ Vgl. M. Schiff, *Allg. Wien. med. Zeitung* 1877, Nr. 43, ferner den betreffenden Abschnitt in den *Ges. Beiträgen zur Physiologie* 3, 242 ff., Lausanne 1896, und A. Herzen, *Revue méd. de la Suisse romande* 20, 17/18 d. S.-A., 1900.

Vorderstränge allein die Bewegung erhalten, ging aber, wenn dazu noch die ganze graue Substanz durchschnitten wurde, gänzlich verloren.

Was die Empfindungsleitung anlangt, so unterscheidet Schiff zwischen der Leitung schmerzhafter und taktiler Empfindungen und weist beiden eine verschiedene Bahn an: Während der Schmerz durch die graue Substanz geleitet wird, übernehmen die Hinterstränge die Fortleitung der Tastempfindungen.

Die Bedeutung der Hinterstränge erläutert folgender Versuch, den Schiff zuerst auf der Karlsruher Naturforscherversammlung im Jahre 1858 demonstrierte: Wenn Kaninchen starke Blutverluste erleiden, werden sie gegen taktile Reize hochempfindlich. Wird einem solchen Tiere das ganze Mark mit Ausschluß der Hinterstränge (in den untersten Halssegmenten) durchschnitten, so reagiert es auf leise Berührung der Hinterfüße oder des Bauches, auf Anblasen der Haut durch plötzliches Erheben des Kopfes, Bewegung der Ohren u. dgl., bleibt aber völlig in Ruhe, wenn man die Pfote oder den Schwanz heftig drückt oder zerquetscht oder sogar den Ischiadicus zermalmt. Schiff hat diesen Zustand mit den pathologischen, auch durch Bleivergiftung oder Äthernarkose herbeigeführten Fällen von Analgesie in Parallele gestellt, in denen die Erhaltung der Tastempfindlichkeit jede Schmerzempfindung aufgehoben ist¹⁾. Andererseits sah Schiff die Hinterbeine eines Tieres ihre Schmerzempfindlichkeit bewahren, wenn im Dorsalmark die gesamte weiße Substanz unter Schonung der grauen durchschnitten wurde; ja sie war erhalten, wenn nur noch eine kleine Brücke der grauen Masse bestehen blieb²⁾. Bemerkenswert ist, daß nach Schiff unter solchen Umständen schmerzhaft Reize sogar noch richtig lokalisiert werden können.

Je geringer die Masse unverletzter Substanz, desto mehr fand sich die Gefühlsleitung verlangsamt, eine Beobachtung, die vielfach das Interesse der Pathologen erregt hat, da Fälle von verlangsamer Leitung (verspäteter Empfindung) auch beim Menschen vorkommen.

Eine neue Ära der Rückenmarksforschung beginnt mit den einschlägigen Arbeiten der Ludwigschen Schule³⁾.

In methodischer Beziehung bringen sie einen großen Fortschritt. Die Begrenzung des zu führenden Schnittes wird nicht mehr der wenn auch noch so geübten, doch nicht völlig zuverlässigen Hand des Operateurs überlassen, sondern die Verletzung geschieht durch ein in fester Führung befindliches, genau in der gewünschten Richtung und Ausdehnung schneidendes Instrument. Nach Beendigung des Versuchs wird die gesetzte Verwundung durch Anfertigung von mikroskopischen Schnittreihen und vergrößerte photographische Darstellung der Schnitte in der denkbar vollkommensten Weise kontrolliert.

Besonders bemerkenswert sind die Versuche von Woroschiloff. Sie haben zu dem damals vielen unerwarteten, aber bereits aus Versuchen von

¹⁾ Siehe darüber E. H. Weber, Wagners Handwörterbuch d. Physiol. 3 (2), 565, 1846. Dasselbst auch die berühmte Selbstbeobachtung des Genfer Arztes Vieusseux. — ²⁾ Die wörtliche Angabe lautet dahin, daß „eine äußerst kleine Brücke grauer Substanz, mag sie im Zentrum, in den Seitenteilen, oben oder unten von der grauen Masse liegen, mag sie eine einfache longitudinale, schräge oder gebrochene Richtung haben, fähig ist, das Druck- und Schmerzgefühl von allen Teilen des Hinterkörpers nach dem Gehirn zu leiten“. Ges. Beitr. z. Physiol. 3, 248. — ³⁾ F. Miescher, Berichte d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1870, S. 404; F. Nawrocki, ebenda 1871, S. 585; C. Dittmar, ebenda 1873, S. 455; Woroschiloff, ebenda 1874, S. 248. Im Texte wird nur die letztere Arbeit besprochen, die anderen handeln von den Rückenmarkswegen, die von den reflektorische Blutdrucksteigerung herbeiführenden zentripetalen Bahnen eingeschlagen werden, und lokalisieren sie ebenfalls in die weißen Seitenstränge.

Türck, Chauveau u. a. abzuleitenden¹⁾, von unserem heutigen anatomischen Standpunkte aus sehr verständlichen Ergebnis geführt, daß den bisher meist zu wenig gewürdigten Seitensträngen eine wesentliche Bedeutung für die Fortleitung der sensiblen wie der motorischen Impulse zukommt.

Wird in der Höhe des letzten Brustwirbels beim Kaninchen ein Querschnitt durch das Rückenmark angelegt, der nur die beiden Seitenstränge schont, so erleidet weder der reflektorische Zusammenhang zwischen dem vorderen und dem hinteren Abschnitt des Tieres eine Störung, noch werden die Bewegungen des Hintertieres beeinträchtigt, während eine Durchschneidung beider Seitenstränge Bewegung und Empfindung des Hintertieres völlig lähmen soll.

Weder die Hinter- und Vorderstränge noch die graue Substanz enthalten nach diesen Versuchen „lange“ Leitungsbahnen, die den funktionellen Verkehr des Gehirns mit den aus dem Rückenmark hervorgehenden Bewegungs- und Empfindungsnerven vermitteln; vielmehr sollen die bis zum Gehirn aufsteigenden motorischen und sensiblen Bahnen allein auf die Seitenstränge angewiesen sein.

Da diese Sätze nur aus Versuchen erschlossen worden waren, die am Kaninchen angestellt waren und zunächst nur für das der Brust-Lendenmarksgrenze entsprechende Niveau Geltung beanspruchen durften, war es wichtig, daß N. Weiß beim Hunde zu gleichen Ergebnissen gelangte und daß Ott und Smith sie auch für das Halsmark des Kaninchens bestätigten²⁾.

Freilich war damit das letzte Wort in dieser Sache nicht gesprochen. Schiff vertrat auch gegenüber den Versuchen von Woroschiloff auf Grund neuer Experimente seine früheren Ansichten aufs neue³⁾. Aber auch die Untersuchungen anderer lehrten, daß den Seitensträngen eine ausschließliche Bedeutung für die Leitung nicht zukommen kann⁴⁾.

Bei manchen dieser Versuche, bei denen der durch die kurze Versuchsdauer der Woroschiloffschen Experimente vielleicht bedingte Fehler vermieden wurde, bleibt allerdings fraglich, ob jene Leitungswege, die sich nach

¹⁾ L. Türck, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, 6, 427, 1851; A. Chauveau, Compt. rend. Acad. des sciences 44, 986, 1837; auch von Hohn (Einige Versuche über den Faserverlauf im Rückenmark, Würzburg 1857) waren die bei der Durchschneidung einer Markhälfte beobachteten Erscheinungen (homolaterale Bewegungslähmung, Herabsetzung oder Verlust der Empfindlichkeit auf der anderen Seite) auf die Seitenstrangzerstörung bezogen worden, die, für sich ausgeführt, dieselben Folgen hatte. — ²⁾ N. Weiß, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., 80 (3), 1879; J. Ott and R. Smith, Americ. Journ. of med. sciences 1879, Octbr. Doch vgl. G. R. Wood Field in Otts Contributions to the physiol. and pathol. of the nervous system, Part 4, 1882, wo zwar den Seitensträngen die Leitung der willkürlichen Bewegungsimpulse und die Schmerzleitung, teilweise auch die Fortpflanzung taktiler Erregungen zugeschrieben, daneben aber anerkannt wird, daß auch die Hinterstränge neben den „koordinatorischen“ auch taktile und die Vorderstränge gleichfalls willkürlichen-motorische Impulse leiten. — ³⁾ M. Schiff, Allg. Wien. med. Zeitung 1879, Nr. 43. Ges. Beitr. z. Physiol. 3, 242 bis 441, 1896. — ⁴⁾ K. Osawa, Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes. Inaug.-Diss., Straßburg 1882; W. Kusmin, Wien. med. Jahrb. 1882, S. 355; A. Borgherini (u. S. Stricker), Mitteil. a. d. Inst. f. allg. Pathol. in Wien 1886. Schon nach wenigen Tagen wurde in Borgherinis Versuchen das infolge der Durchschneidung eines Seitenstranges gelähmte Glied wieder beweglich; die darauf folgende Durchtrennung des anderen Seitenstranges lähmte es aufs neue; doch ging auch diese Lähmung im Laufe einiger Wochen, wenn auch unvollständig, zurück.

eingreifenden Durchschneidungen schließlich instande zeigten, Empfindung und Willkürbewegung zu vermitteln, schon unter gewöhnlichen Verhältnissen diesen Zwecken dienen, ob durch diese Experimente nicht vielleicht nur Hilfsbahnen aufgedeckt wurden, die nur im Notfall, beim Versagen der Seitenstrangleitung, zur Verwendung kommen, während in der Norm allein diese als die Bahn geringsten Widerstandes betreten wird.

Jedenfalls ist auf die von Woroschiloff gefundene Tatsache, daß bei alleiniger Schonung der weißen Seitenstränge Bewegung und Empfindung erhalten bleiben, ein größerer Wert zu legen als auf seine Angabe, daß mit ihrer alleinigen Durchschneidung beide verschwinden. Der erste Satz genügt, um die große Bedeutung der Seitenstränge für den Leitungsvorgang zu kennzeichnen, auch dann, wenn man ihn nicht dahin auffaßt, als blieben bei alleiniger Erhaltung der Seitenstränge Bewegungs- und Empfindungsleitung völlig normal und ungeschädigt. Zu einer solchen Auffassung würden in der Tat die Woroschiloffschen Versuche nicht berechtigen, da die Sensibilitäts- und Motilitätsprüfung hier nur eine summarische sein konnte.

Wenden wir uns nunmehr an diejenigen Untersuchungen, die sich mit der Bedeutung der übrigen Rückenmarksstränge sowie der grauen Substanz beschäftigt haben.

Das wenige, was über die Vorderstränge zu berichten ist, soll später angeführt werden (s. S. 390 u. 391).

Zahlreichere Untersuchungen liegen in betreff der Hinterstränge vor; doch ist eine völlige Aufklärung über ihre Leistungen noch nicht erreicht. Das klassische Experiment von Schiff ist von Osawa¹⁾ mit negativem Ergebnis wiederholt worden; denn er sah bei Hunden, Kaninchen und Katzen nach Durchschneidung des ganzen Markes mit Ausnahme der Hinterstränge mit der Motilität auch die Empfindlichkeit völlig schwinden und selbst nach zwei bis fünf Tagen nicht zurückkehren. Andererseits konnte er sich bei mehreren Tieren (Hunden, Katzen), denen die Hinterstränge im unteren Teile des Halsmarks durchschnitten worden waren, nicht nur von dem Bestehenbleiben der Schmerzempfindlichkeit überzeugen, sondern er fand auch deutliche Zeichen von Tastempfindung.

Andere Beobachter erhielten indessen bei Hinterstrangdurchschneidung wieder Ergebnisse, die mit den Anschauungen von Schiff zu stimmen schienen²⁾. Einer der neuesten Autoren (Borchert) nimmt eine vermittelnde Stellung ein; er findet beim Hunde neben der Schmerzempfindung auch die Berührungsempfindung zwar erhalten, aber abgestumpft und die feinere Lokalisation der Reize geschädigt³⁾.

Diese letzteren Angaben dürften mit gewissen am Menschen gemachten Erfahrungen übereinstimmen, denen zufolge selbst bei fortgeschrittener Tabes und

¹⁾ K. Osawa, a. a. O., S. 96 u. 97; C. Martinotti, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1890, Suppl., S. 182, hat bei Kaninchen nach Zerstörung der Hinterstränge ebenfalls keine Empfindungsstörung gesehen. — ²⁾ A. Herzen u. N. Löwenthal, Arch. de physiol. 1, 260, 1886; A. Bickel, Münch. med. Wochenschr. 1898, Nr. 37 (er findet nach jener Operation bei einem Hunde Leitungshemmung für Tast- und Kältereize); A. Herzen, Revue méd. de la Suisse romande 1900, p. 5 (kommt zu einem ähnlichen Ergebnis). — ³⁾ M. Borchert, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, S. 389.

ausgedehnter Entartung der Hinterstränge die Tastempfindung erhalten sein kann¹⁾. Auch hier wird einer gewissen Stumpfheit des Gefühls und Störung des örtlichen Unterscheidungsvermögens Erwähnung getan.

Die tabischen Symptome haben die Aufmerksamkeit auf eine andere, von vielen in Beziehung zu den Hintersträngen gebrachte Sinnesstörung gelenkt, nämlich auf die Schädigung (bzw. den Ausfall) des Muskelsinnes, in der zahlreiche Kliniker die Ursache der charakteristischen Koordinationsstörungen (Ataxie) erblicken. Gegenwärtig sind auch viele Experimentatoren überzeugt, daß den Hintersträngen, und zwar deren langen Bahnen ein Anteil an der Vermittelung der unter diesem Namen zusammengefaßten Gefühle (der „tiefen“ Sensibilität) zukomme²⁾.

Eine wesentliche Bedeutung für die Schmerzleitung kann den Hintersträngen kaum zugeschrieben werden.

In gar keiner Beziehung dürften sie zur Bewegungsleitung stehen³⁾; ihre Durchschneidung und ihre degenerative Zerstörung hat keinen eigentlichen Bewegungsausfall zur Folge.

Schiff beobachtete bei Reizung distalwärts abgelöster Hinterstranglappen keine motorischen Wirkungen⁴⁾. Sherrington hat allerdings die Reizung am distalen Hinterstrangquerschnitt wirksam gefunden; er betrachtet aber den Erfolg wohl mit Recht als einen reflektorischen, indem er annimmt, daß durch eine antidrome Reizleitung Kollateralen der sensiblen Bahnen in Tätigkeit gesetzt werden⁵⁾.

Es bleibt noch übrig, die Bedeutung der grauen Substanz des Rückenmarks für die Leitungsvorgänge zu behandeln. Ihre Beteiligung an der motorischen und sensiblen Leitung ist außer aller Frage; denn wenn alle vorderen Wurzelfasern aus Zellen der grauen Vordersäulen hervorgehen und wenn der bei weitem größte Teil der hinteren Wurzelfasern gleich nach ihrem Eintritt ins Rückenmark in der grauen Substanz sein vorläufiges Ende findet oder sie wenigstens durchzieht, so braucht nicht erst auf die oft trügerischen Aussagen des Experimentes gewartet zu werden, um über die Bedeutung der grauen Masse für die Leitung zu entscheiden. Aber das Experiment führt zu demselben Resultat. Man kann das Lendenmark des Kaninchens durch Kompression der Bauchorta des arteriellen Blutzufusses berauben und sieht danach in wenigen Minuten eine absolute Motilitäts-

¹⁾ E. v. Leyden u. Goldscheider, Die Erkrankungen des Rückenmarks und der *Med. oblongata*, Wien 1897, S. 547; H. Oppenheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Suppl., S. 12. — ²⁾ J. Borowikow, Die Bedeutung des Hinterstranges des Rückenmarks für die Leitung des Muskelsinnes. Diss., Petersburg 1900. Ref. in Neurol. Zentralbl. 21, 65, 1902; W. v. Bechterew, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1890, S. 489. Ob das von ihm beobachtete Taumeln und Schwanken nach Verletzung des *Nucleus funic. gracil.* oder Durchschneidung der Hinterstränge beim Hunde auf eine auf Muskelsinnstörung zu beziehende Ataxie zurückzuführen ist, kann fraglich sein. Taktile Störungen waren nicht vorhanden. Ähnliche Erscheinungen beobachtete A. Tschermak (Arch. f. Anat. [u. Physiol.] 1898, S. 346) bei der Katze nach einseitiger Abtragung der Hinterstrangkerne. Auch hier waren keine größeren Störungen der Hautsensibilität nachweisbar. Vgl. auch Ferrier u. Turner, Philos. Transact. 185 (2), 755, 1895 (Versuche am Affen); E. Münzer u. H. Wiener, Neurol. Zentralbl. 18, 962, 1899. — ³⁾ Über frühere Angaben darüber s. C. Eckhard, Hermanns Handb. 2 (2), 155/156. — ⁴⁾ M. Schiff, Ges. Beitr. z. Physiol. 3, 268, Lausanne 1896. — ⁵⁾ C. S. Sherrington, Proc. Roy. Soc. 61, 243, 1897. Ob diese Hypothese zur Erklärung des Reflexes notwendig ist, bleibe dahingestellt.

und Sensibilitätslähmung des Hinterkörpers eintreten. Bei etwa einstündiger Abklemmung wird diese Lähmung dauernd. Ehrlich und Brieger haben nachgewiesen, daß die anatomische Grundlage dieses dauernden Funktionsausfalles eine Nekrose der grauen Substanz im Bereich der Blutsperrung ist. Auch die unmittelbare Folge des Aortenverschlusses ist auf die Lähmung der grauen Substanz zu beziehen, da eine so große Abhängigkeit der weißen Fasermassen vom Blutstrom nicht wahrscheinlich ist. Doch ist zuzugeben, daß letzteres nicht sicher bewiesen ist.

Nehmen wir die Beteiligung der grauen Substanz bei der Leitung als sicher an, so bleibt noch zu untersuchen, ob sie bei allen das Gehirn mit der Peripherie des Körpers verbindenden Leitungen notwendig beteiligt ist oder ob es auch Impulse gibt, die mit Umgehung der grauen Masse fortgepflanzt werden können. Hierbei könnte es sich nur um gewisse zentripetale Impulse handeln, für die man die direkten exogenen Hinterstrangfasern verantwortlich gemacht hat. Die Beantwortung dieser Frage scheint daher mit der schon berührten nach der Bedeutung der Hinterstränge für die Leitung zusammenzufallen. Doch ist zu bemerken, daß, wenn man diesen auch eine gewisse Beteiligung an der Empfindungsleitung zugesteht, diese nicht notwendigerweise auf exogene Bahnen angewiesen zu sein brauchte, daß vielmehr mancherlei Gründe für die Annahme sprechen, daß auch hierbei primär die graue Substanz beteiligt ist, die, wenigstens bei manchen Tierarten (z. B. Kaninchen), Hinterstrangfasern zum Ursprung dient.

Ganz verschieden ist diese Auffassung einer Beteiligung der grauen Masse an der motorischen und sensiblen Leitung von der von Schiff vertretenen Ansicht, der zufolge ein Teil der afferenten Impulse (Schmerzempfindung) lediglich durch die graue Substanz fortgepflanzt werden soll. Durch die Erfahrung, daß die alleinige Erhaltung der Seitenstränge (in einem bestimmten Rückenmarksniveau) zur Erhaltung der Schmerzleitung genügt, ist diese Annahme widerlegt. Sie wird auch dadurch nicht bewiesen, daß bei eingreifenden Durchschneidungen eine graue Substanzbrücke genügt, um die Leitung schmerzhafter Erregungen möglich zu machen; denn dies beweist nur, daß sie im Notfall, d. h. wenn sozusagen alle Stränge reißen, die Leitung übernehmen kann. Dasselbe gilt von den Beobachtungen über die Symptome der Syringomyelie beim Menschen, in denen Schiff eine glänzende Bestätigung seiner Anschauungen sehen zu dürfen geglaubt hat¹⁾. Hier ist die graue Substanz zerstört und bei Erhaltung der taktilen Leitung Analgesie und Thermanästhesie vorhanden. Doch genügt, um diesen Ausfall zu erklären, die Annahme, daß die entsprechenden Bahnen die graue Substanz zwar passieren, aber nicht in ihr verbleiben.

Trotz der dagegen erhobenen Einwände hat die Ansicht von Schiff auch neuerdings noch Vertretung gefunden²⁾.

Die weiteren und zwar spezielleren Angaben über die Leitungsbahnen im Rückenmark können erst behandelt werden, nachdem darüber berichtet worden ist, was man auf experimentellem Wege über die Kreuzung derselben ermittelt hat. Es soll dann versucht werden, ein Bild von der motorischen und der sensiblen Leitung zu entwickeln, wie es aus dem vorliegenden Versuchsmaterial und aus dem, was auf anatomischem Wege festgestellt ist, sich ergibt.

¹⁾ M. Schiff, Ges. Beitr. 3, S. 268 und 269 (Zusatz vom Jahre 1895). —

²⁾ H. H. Tooth, Journ. of Physiol. 13, Suppl., p. 773, 1892.

2. Die Kreuzung der Leitungsbahnen.

a) Tierversuche.

In der Absicht, Auskunft über die Kreuzung der spinalen Leitungsbahnen zu erhalten, ist die Durchtrennung einer Seitenhälfte des Rückenmarkes von zahlreichen Beobachtern ausgeführt worden¹⁾.

Indem ich hier die einschlägigen, teilweise nur auf den Frosch bezüglichen Angaben von Fodéra, Schöps, van Deen, Stilling, Türck, Budge, van Kempen, Valentin, v. Bezold, Volkmann, Kölliker, Eigenbrodt nur erwähne, wende ich mich zu den am meisten beachteten Forschungsergebnissen von Brown-Séguard²⁾ und von Schiff³⁾.

Brown-Séguard, dessen Ansichten über die Motilitätslähmung nach einseitiger Markdurchschneidung zu verschiedenen Zeiten verschieden lauteten, schließlich aber wohl dahin gingen, daß die Bewegung auf der Schnittseite aufgehoben, auf der anderen erhalten sei, sah die Empfindlichkeit des Hintertieres auf der Seite des Halbschnittes gesteigert (Hyperästhesie), auf der Gegenseite vernichtet oder sehr geschwächt. Schiff, der besonders den Hund als Versuchstier benutzte, fand nach der hinter dem 4. Halswirbel vorgenommenen Durchtrennung einer Markhälfte anfangs die Bewegungsfähigkeit beider Körperhälften geschwächt; schließlich blieb aber nur eine Bewegungsschwäche beider Gliedmaßen der verletzten Seite zurück, die sich auf eine Parese der Adduktoren beziehen ließ. Von Empfindungsstörungen erwähnt er die gleichseitige Hyperästhesie, die anfangs rasch zunimmt, sich dann aber verringert und nach ein bis drei Wochen verschwunden ist und einer etwas herabgesetzten Schmerzempfindlichkeit Platz gemacht hat. Auf der anderen Seite ist nach Schiff der Hinterkörper anfangs ganz gefühllos; später stellt sich die Empfänglichkeit für schmerzhaftes Druckreize zwar wieder her, doch bleibt meistens eine dauernde Unterempfindlichkeit zurück. Die Tastempfindung ist auf der verletzten Seite verloren, auf der anderen herabgesetzt.

Weiß⁴⁾ fand bei Hunden nach einem seitlichen Halbschnitt zwischen letztem Brust- und oberstem Lendenwirbel Sensibilität und Motilität anfangs beiderseits fast völlig verloren. Schon nach ein bis zwei Stunden wurde aber das Bein der unverletzten Seite wieder beweglich, das andere blieb zunächst völlig gelähmt. Die Empfindlichkeit war beiderseits gleich, aber herabgesetzt; dabei verblieb es auch bei längerer Beobachtung, während sich die Motilität des gelähmten (gleichseitigen) Beines allmählich wieder herstellte.

Osawa⁵⁾ hat bei Hunden seitliche Halbschnitte in derselben Höhe wie Weiß ausgeführt. Gleich nach der Operation fand er beide Hinterbeine gelähmt und

¹⁾ Die ältere Literatur bei F. A. Longet, *Anat. und Physiol. d. Nervensystems* (deutsch von J. A. Hein) 1, 227, 1847; ausführliche Darstellung der späteren (bis 1882) bei K. Osawa, *Untersuchungen über die Leitungsbahnen im Rückenmark des Hundes*, Inaug.-Diss., Straßburg 1882. Die ersten Durchschneidungen einer Seitenhälfte des Rückenmarkes scheint Galen, und zwar an Schweinen, ausgeführt zu haben. (De anatomicis administrationibus lib. 8, cap. 6, 8, 9.) Auch die Teilung des Markes in zwei Längshälften (s. unten) hat er gemacht. Da im letzteren Falle keine Lähmung eintrat, dagegen nach der queren Durchtrennung einer Markhälfte Bewegung und Empfindung auf derselben Seite verloren gingen, schloß er auf den ungekreuzten Verlauf der spinalen Leitungsbahnen. —

²⁾ E. Brown-Séguard, *Compt. rend.* 24, 389, 1847; *Experimental and clinical researches on the physiology and pathology of the spinal cord*, Richmond 1855; *Journ. de la physiol.* 6, 124, 232, 581, 1863/65; *Arch. de physiol.* 1, 610 u. 716, 1868; 2, 236 u. 693, 1869; 6 (5. sér.), 195, 1894. Über weitere Mitteilungen dieses Forschers siehe die unten zitierte Arbeit von Oppenheim, S. 28, sowie Osawa, a. a. O., S. 13. — ³⁾ M. Schiff, *Lehrb. d. Physiol. des Menschen*, Lahr 1858/79, S. 255 ff. u. 288 ff. — ⁴⁾ N. Weiß, *Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss.* 80 (3), 1879. — ⁵⁾ K. Osawa, a. a. O.

gefühllos. Die Beweglichkeit des Beines der unverletzten Seite stellte sich schon nach einigen Stunden oder Tagen wieder her, die der anderen Seite viel langsamer. Erst gegen Ende der ersten Woche traten hier willkürliche Bewegungen wieder auf; nach zwei bis vier Wochen konnten die Tiere wieder laufen. Nach ein bis zwei Monaten war die Bewegungsstörung gänzlich beseitigt. Später erst stellte sich die Empfindlichkeit wieder ein. Auf der nicht verletzten Seite waren Spuren davon im Laufe der zweiten Woche, an der anderen erst viel später bemerkbar. Dann wuchs sie beiderseits; doch blieb sie fast immer dauernd etwas unter der Norm. Bei Katzen sah Osawa Sensibilität und Motilität viel früher wiederkehren als bei Hunden.

Auch die neueren Beobachter stimmen in bezug auf die motorische Funktion dahin überein, daß die der Verletzung gegenüberliegende Seite höchstens vorübergehend in ihrer Beweglichkeit geschädigt wird, daß aber auch die anfängliche Lähmung der dem Halbschnitt entsprechenden Seite völlig oder fast vollständig zurückgeht. So fand Mott¹⁾ beim Affen drei Wochen nach der Verletzung die Motilität nur wenig beeinträchtigt, Schäfer²⁾ bei demselben Tier von der anfangs vorhandenen Bewegungslähmung später nichts mehr nachweisbar. Ähnlich lauten die Angaben von Turner³⁾ für den Affen, von Bottazzi⁴⁾ für den Hund, von Marshall⁵⁾ für die Katze.

Was dagegen die Empfindlichkeit anlangt, so besteht keine völlige Übereinstimmung. Schäfer sah auf der operierten Seite anfängliche Hypästhesie; doch kehrte schon nach wenigen Tagen die Empfindlichkeit auch für schwache Hautreize und die Lokalisation für solche wieder. Auf der gegenüberliegenden Seite fand er überhaupt keine Sensibilitätsstörung. Turner fand nach hohen Semisektionen auf der Gegenseite für die obere Extremität anfangs Schmerz- und Temperaturempfindung aufgehoben, die Tastempfindung erhalten, für die untere Extremität völlige Anästhesie. An beiden Extremitäten ging aber die Empfindungslähmung zurück, vollständiger im Arm als im Bein. Mott gibt an, daß er noch nach drei Wochen Herabsetzung der Schmerzempfindung auf der Gegenseite, aber noch größere Sensibilitätsstörungen auf der operierten Seite beobachtet habe, auf der nicht nur die Schmerzempfindlichkeit ebenfalls verringert, sondern auch Muskelgefühl, Tast- und Temperaturempfindung aufgehoben war. Alle diese Angaben beziehen sich auf den Affen.

Beim Hunde fand Bottazzi dauernd eine geringere Hypalgesie (Unterempfindlichkeit für schmerzhaft Reize) auf der operierten, eine größere auf der anderen Seite, während die erstere Seite zugleich taktile und thermische Anästhesie aufwies. Letztere Beobachtung machte auch Marshall bei der Katze.

Ich selbst habe gelegentlich bei Meerschweinchen, denen ich das Rückenmark im untersten Brustteil einseitig durchschnitten hatte, im Laufe von Monaten die anfänglich vorhandenen Bewegungs- und Empfindungsänderungen völlig schwinden sehen, so daß weder ein Empfindlichkeitsunterschied, noch irgend welche merkliche Bewegungsschwäche der beiden Hinterbeine nachgewiesen werden konnte. Bei einer Katze sah ich vier Monate nach der Durchschneidung einer Halsmarkshälfte nur eine geringe, anscheinend ataktische Bewegungsschwäche der operierten Seite; doch fehlen hier genauere Sensibilitätsprüfungen.

Aus den vorliegenden, miteinander nicht immer leicht zu vereinbarenden Angaben dürfte doch soviel hervorgehen, daß, wenn man von den ersten, zweifellos dem Shock zuzuschreibenden Defekten absieht, die Folgen der Durchschneidung einer seitlichen Rückenmarkshälfte bei den Säugetieren sich zunächst äußern 1. in einer Bewegungslähmung der der Verletzung entsprechenden Seite und 2. in einer Empfindungslähmung, die

¹⁾ F. W. Mott, Philos. Transact. Roy. Soc. 183, 1, 1892. — ²⁾ E. A. Schäfer, Proc. Physiol. Soc. Journ. of Physiol. 24, XXII, 1899. — ³⁾ W. A. Turner, Brain 15, 116, 1892. — ⁴⁾ F. Bottazzi, Zentralbl. f. Physiol. 8, 530, 1894. — ⁵⁾ Ch. D. Marshall, Proc. Roy. Soc. 57, 475, 1895.

beide Körperhälften betrifft, für keine von beiden absolut, auf der gekreuzten Seite aber meist stärker ist und auf der gelähmten durch eine meist vorübergehende Überempfindlichkeit verdeckt werden kann. Später kommt es zum Ausgleich. Dieser kann für die motorischen Leistungen ein vollständiger sein, doch können auch homolaterale Paresen zurückbleiben. Auch die Sensibilitätsstörungen scheinen im Laufe der Zeit gänzlich schwinden zu können; doch dürfte meistens eine gewisse beiderseitige, wenn auch nicht beiderseits gleichwertige Gefühlsabstumpfung dauernd zurückbleiben.

Für die Kreuzungsfrage sind natürlich nur die primären Symptome verwendbar, da jene nur dann einen Sinn hat, wenn man von den möglichen Kompensationen absieht. Aus den Anfangssymptomen aber folgt, daß die Bewegungsbahnen ohne Kreuzung, die Empfindungsbahnen größtenteils gekreuzt, teilweise aber ungekreuzt durch das Rückenmark laufen. Andererseits ist aus der späteren Rückbildung der Störungen zu entnehmen, daß nach Unterbrechung der gewöhnlich eingeschlagenen Wege beide Markhälften Bewegungs- wie Empfindungsimpulse für jede oder von jeder der beiden Körperhälften zu leiten vermögen.

An die einfachen Semisektionen des Markes schließen sich Versuche an, bei denen zu einem Halbschnitt in gewissem Abstände davon noch ein zweiter, die andere Markhälfte durchtrennender geführt wird.

Versuche dieser Art sind zuerst von van Deen und Stilling, Valentin (an Fröschen), von Eigenbrodt, Schiff, Brown-Séquard, Weiß (an Säugertieren) ausgeführt worden. Manche sahen danach Bewegungsfähigkeit und Empfindung schwinden. Schiff sah beide, wenn auch vermindert, wiederkehren, und damit stimmt auch das überein, was Osawa gefunden hat. Nach dem zweiten Halbschnitt verhalten sich, wenn man ihn ausführt, nachdem die durch den ersten gesetzten Störungen wieder kompensiert sind, Motilität und Sensibilität ähnlich wie das erste Mal, d. h. sie kehren nach anfänglicher Störung allmählich zurück; doch geschieht dies später und unvollständiger als nach dem ersten Schnitte.

Sogar ein dritter Halbschnitt kann noch, wie derselbe Autor fand, den beiden ersten hinzugefügt werden, ohne daß die Bewegungsfähigkeit gänzlich aufgehoben wird. Freilich bleibt sie stark gestört, und die Empfindlichkeit kehrt nicht mehr zurück¹⁾.

Der Schluß, den diese Versuche, aus denen naturgemäß für die normalen Leitungswege nicht viel zu entnehmen ist, erlauben, ist der, daß Bewegungs- und Empfindungsimpulse höchst verschlungene Wege einschlagen können, um das Erfolgsorgan zu erreichen. Ich möchte hier indes nicht, wie dies geschehen ist, von „geschlängelten Leitungsbahnen“ sprechen, da man unter solchen bereits gebahnte Wege verstehen würde, während hier doch offenbar der seinen gewöhnlichen Pfad unterbrochen findende Impuls sich auf Umwegen und unter Benutzung von Seitengassen einen neuen sucht.

¹⁾ Auch dieser Versuch ist bereits im Jahre 1853 von Schiff angestellt worden, freilich mit anderem Ergebnis. „In einem Versuche“, sagt er, „ist es mir gelungen, zuerst die rechte Hälfte bis über die Mitte einzuschneiden, zwei Wirbel höher die linke und noch zwei Wirbel höher wieder die rechte, und die Empfindung war erhalten.“ (Ges. Beitr. z. Physiol. 3, 256.)

Zu demselben Schlusse führen auch die von einigen angestellten Versuche mit Durchschneidung einer dorsalen oder ventralen Markhälfte; doch soll hier näher auf sie nicht eingegangen werden.

Auch mediane Teilungen des Markes, teils in größerer Ausdehnung, teils auf einem beschränkten Gebiete, sind mehrfach gemacht worden.

Zumeist betreffen sie den Frosch (Valentin, Stilling, Volkmann). Bei Säugetieren haben Oré und Schiff nach partiellen Längsteilungen noch Reste von Empfindung in den entsprechenden Gliedern bestehen, andere sie gänzlich schwinden sehen. Die Motilität fand Brown-Séguard erhalten, während andere mehr oder minder große Störungen beobachtet haben. Indessen ist die genaue Innehaltung der Medianebene bei dieser schwierigen und sehr eingreifenden Operation nicht leicht. Den Angaben über Funktionsausfälle wird man daher mit einigem Mißtrauen begegnen müssen. Aus anatomischen Gründen wäre anzunehmen, daß eine gelungene Zerlegung des Rückenmarks in zwei Seitenhälften etwa in der ganzen Ausdehnung der Lendenanschwellung die Bewegung der hinteren Extremitäten gar nicht beeinträchtigen, ihre Empfindlichkeit dagegen zwar nicht vollständig, aber doch teilweise aufheben müßte. Die Atembewegungen können nach medianer Teilung des ganzen Halsmarkes bilateral erhalten bleiben, wenn Abweichungen des Schnittes nach einer Seite vermieden werden¹⁾.

Die Bahn, die nach Unterbrechung der Leitungsbahnen einer Seitenhälfte des Markes der Wiederherstellung der willkürlichen Bewegungen dient, hat Rossolimo in der Weise festzustellen gesucht, daß er nach einmaliger Markdurchschneidung und nach eingetretener Restitution das Rückenmark auf derselben Seite höher oben noch einmal durchschnitt. Da er fand, daß selbst bei sehr hoher Anlegung dieses zweiten Schnittes keine Bewegungsstörungen der hinteren Extremitäten eintraten, schloß er, daß die „neue“ motorische Bahn vom Anfang des Rückenmarkes an bereits auf der Gegenseite verläuft und erst im Niveau der Lendenanschwellung auf die operierte Seite tritt. Diese Schlußfolgerung sah er bestätigt durch den Erfolg eines in dieser Höhe angelegten Sagittalschnittes, der sofort eine Lähmung des restituierten Beines herbeiführte²⁾.

Diese Versuche verdienen weiter verfolgt zu werden. Aus Experimenten von Lewaschew ist nämlich der allerdings nicht ganz einwandfreie Schluß gezogen worden, daß die bei Reizung der motorischen Partien der Hirnrinde des Hundes im Rückenmark absteigenden Bewegungsimpulse in jedem Niveau auf die andere Seite des Rückenmarkes gelangen können³⁾. Jedenfalls braucht von den „willkürlichen“ Bewegungsantrieben nicht dasselbe zu gelten.

Die Überempfindlichkeit nach partiellen Markdurchschneidungen⁴⁾ ist schon im Jahre 1823 von Fodéra beschrieben worden; seine Angabe hat aber so wenig Beachtung gefunden, daß sie später (1850) neu entdeckt werden mußte. Fodéra und viele andere haben sie nach Durchtrennung der hinteren (dorsalen) Markhälfte bzw. der Hinterstränge beobachtet; Brown-Séguard und Türck nach der seitlichen Halbierung des Markes und besonders auch nach Durchschneidung der Seitenstränge. Schiff fand sie am deutlichsten außer nach der Semisektion auch nach der Hinterstrangdurchschneidung, doch sah er sie auch nach anderen,

¹⁾ Hénocque et Eloy, *Compt. rend. Soc. de biol.* 1882, p. 608; R. Nitschmann, *Pflügers Arch.* 35, 558, 1885. — ²⁾ G. Rossolimo, Experimentelle Untersuchung der Frage über sensible und motorische Bahnen im Rückenmark. Diss., Moskau 1887 (russisch). Ref. in Hermanns Jahresber. d. Physiol. 1887, S. 34. —

³⁾ Lewaschew, *Pflügers Arch.* 36, 279, 1885; gegen ihn wendet sich E. Steffany, *Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol.* 12, 41, 1888. — ⁴⁾ Fodéra, *Journ. de la physiol.* 3, 191, 1823; Brown-Séguard zuerst *Compt. rend. Acad. des Sciences* 1850, dann an verschiedenen Stellen seiner Arbeiten, besonders. *Exper. researches on the physiol. and pathol. of the spinal cord.* Richmond 1855; L. Türck, *Zeitschr. d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte zu Wien* 1851, Märzheft; M. Schiff a. a. O.; Woroschiloff a. a. O.; C. Martinotti, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1890, Suppl. S. 182.

unter Schonung dieser Stränge ausgeführten Querschnittverletzungen auftreten. Woroschiloff gibt an, daß beim Kaninchen der mittlere, zwischen Vorder- und Hinterhorn liegende Teil des Seitenstranges verletzt sein müsse, um die Hyperästhesie zur Erscheinung zu bringen; nach Martinotti ist auch das hintere Drittel dieses Stranges beteiligt. Koch fand nach Durchtrennung der lateralen Teile der Seitenstränge Überempfindlichkeit der Gelenke, nach medialer Durchtrennung Überempfindlichkeit der Haut. Die meisten stimmen darin überein, daß die Erscheinung vergänglich ist. Schiff z. B. sah beim Hunde nach Durchschneidung einer Seitenhälfte des Markes die Überempfindlichkeit nach 17 bis 22 Tagen, bei jungen Katzen schon nach 12 bis 16 Tagen verschwinden. Nicht immer lassen die vorhandenen Angaben deutlich erkennen, daß es sich wirklich um eine erhöhte Empfindlichkeit und nicht um eine Steigerung der Reflexerregbarkeit gehandelt habe. Versuche an Tieren geben darüber überhaupt nur schwer Aufschluß; beim Menschen aber ist bei Halbseitenläsionen eine wahre Hyperästhesie bzw. Hyperalgesie entweder nur spurweise, oder überhaupt nicht vorhanden. Auch bei Tieren fehlt sie sehr oft.

Was die Erklärung der Erscheinung anlangt, so wird man sich nur schwer entschließen können, mit der Ludwigschen Schule an den Fortfall spezifischer zentripetaler Hemmungsfasern zu denken. Wahrscheinlicher ist die Schiffsche Annahme, daß sie auf einem Reizzustand an den durchschnittenen Teilen oder in deren Nachbarschaft beruhe. Dafür spricht ihre allmähliche Abnahme. Die wiederholt, auch von mir, gemachte Beobachtung, daß zuweilen die Hyperästhesie sich auch auf Hautstellen erstreckt, deren Empfindungsnerven oberhalb der Stelle des Halbschnittes aus dem Rückenmark entspringen, könnte zugunsten dieser Auffassung verwertet werden. Eine physiologische Bedeutung käme, wenn diese Deutung zutrifft, dem Auftreten der Hyperästhesie nicht zu.

b) Beobachtungen am Menschen.

Neben dem Tierversuch sind für die Beantwortung der Frage nach der Kreuzung der Leitungsbahnen auch die klinischen Erfahrungen bei der sog. Halbseitenläsion von großem Werte.

Der dafür charakteristische Symptomenkomplex ist zuerst von Brown-Séquard erkannt worden (Brown-Séquardsche Lähmung). Er kommt zur Beobachtung bei Stichverletzungen des Rückenmarks und bei Wirbelleiden, sowie bei einer Reihe anderweitiger, mehr oder weniger örtlich beschränkter, einseitiger Erkrankungen des Markes.

Wie bei seinen Tierversuchen fand Brown-Séquard beim Menschen motorische Lähmung bei erhaltener und sogar gesteigerter Empfindlichkeit (Hyperästhesie) auf der Seite der Läsion, Anästhesie bei erhaltener Beweglichkeit auf der anderen Seite. Er zog aus diesen Erscheinungen den Schluß, daß auch beim Menschen die Empfindungsbahnen in ihrem Verlauf durch das Rückenmark sich kreuzen, während die Bewegungsbahnen, einmal ins Rückenmark eingetreten, auf derselben Seite verbleiben. Erst lange nach seinen ersten Arbeiten über diesen Gegenstand hat er sich, durch mancherlei gegen seine Beobachtung und deren Deutung erhobene Einwände gedrängt und wohl auch durch seine später befestigten Ansichten über die Hemmungswirkungen nervöser Eingriffe veranlaßt, von seiner früheren Erklärungsweise abgewendet. Indessen ist diese von anderen aufgenommen worden, und gegenwärtig sind die meisten Kliniker auf Grund zahlreicher Beobachtungen sich nicht nur darüber einig, daß der von Brown-Séquard geschilderte Symptomenkomplex zu Recht besteht, sondern sie stimmen auch darin überein, daß er dafür von vornherein eine im wesentlichen zutreffende Erklärung gegeben habe.

Aus den letzten Jahren liegen mehrere zusammenfassende Besprechungen der Brown-Séquardschen Lähmung vor. Von den für die Physiologie besonders wertvollen ist außer der von Kocher gegebenen eine solche von Oppenheim zu nennen und die durch eine reiche Kasuistik und deren sorgfältige Verwertung ausgezeichnete Abhandlung von Petré¹⁾.

Aus diesen Arbeiten geht hervor, daß beim Menschen die einseitige Durchtrennung oder Zerstörung des oberen Rückenmarkes folgende Störungen (besonders der unteren Extremitäten) beobachten läßt:

1. Gleichseitige Bewegungslähmung. Sie braucht aber nicht die gesamte Muskulatur der Gliedmaßen zu betreffen, sondern ist vollständig und dauernd nur in gewissen Muskelgruppen.

2. Hyperästhesie der gelähmten Seite. Sie kann gänzlich fehlen und pflegt nicht sehr erheblich zu sein.

3. Anästhesie der Gegenseite. Sie betrifft in den allermeisten Fällen ausschließlich die Schmerzempfindung (Analgesie) und die Temperatursinne (Thermanästhesie).

4. Über das Verhalten des Tastsinnes (Drucksinn, Berührungsempfindung) lassen sich ganz bestimmte Angaben nicht machen. Er kann beiderseits unversehrt oder beiderseits oder endlich auf einer der beiden Seiten herabgesetzt sein.

5. Das Muskelgefühl (Lageempfindung, Bathyästhesie) ist meistens auf der verletzten Seite aufgehoben oder herabgesetzt, auch auf der gekreuzten nur dann, wenn der Krankheitsprozeß die Mittellinie überschreitet.

Für die Bahnenkreuzung im Rückenmark des Menschen ergeben sich aus diesen Erfahrungen folgende Schlüsse.

Die motorischen Wege für die Extremitäten laufen ungekreuzt. Wenn anscheinend dem widersprechend oft auch unvollständige einseitige Bewegungslähmungen beobachtet werden, so kann dies nur daran liegen, daß während der Dauer der Erkrankung (die ja oft nur sehr langsam verläuft) ein Ausgleich stattgefunden hat, wie wir ihn ja auch vom Tierversuch her kennen. In den beiden in der physiologischen Literatur am meisten erwähnten Fällen von traumatischer Halbseitenläsion (W. Müller²⁾ und R. Weiß³⁾, die fast reine Experimente darstellen, war die gleichseitige Motilitätslähmung absolut. Sollte die Unvollständigkeit der letzteren, die in anderen Fällen beobachtet worden ist, das Vorhandensein einer partiellen Kreuzung der

¹⁾ Th. Kocher, Mitteilungen a. d. Grenzgebieten d. Medizin u. Chirurgie 1, (4), 527, 1896; H. Oppenheim, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, Supplementband, S. 1; K. Petré, Skand. Arch. f. Physiol. 13, 9, 1902. Von anderen Darstellungen seien erwähnt: J. M. Charcot, Klin. Vorträge über die Krankheiten des Nervensystems (übersetzt von Fetzner), II. Abteil., S. 129 ff., Stuttgart 1878; W. R. Gowers, Handb. d. Nervenkrankheiten, 2. Aufl. (deutsch v. K. Grube), Bonn 1892, S. 240; E. v. Leyden und Goldscheider, Die Erkrankungen des Rückenmarkes und der *Medulla oblongata*. Wien 1897, S. 108 ff.; L. Mann, Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. 10, 1, 1896; J. Déjerine, Sémiologie du système nerveux (Bouchards Traité de pathologie générale 5, Paris 1901). Die ältere Literatur, auch die experimentelle, bei H. Köbner, Deutsches Arch. f. klin. Med. 19, 169, 1877. — ²⁾ W. Müller, Beitr. z. pathol. Anat. u. Physiol. d. menschl. Rückenmarkes. Leipzig 1871. Durchtrennung der ganzen linken Hälfte des Rückenmarkes unter dem dritten Brustnervenpaar, Mitverletzung des rechten Hinterstranges. Totale motorische Lähmung des linken Beines und der linksseitigen Bauchmuskulatur. Rechte untere Extremität frei beweglich. — ³⁾ R. Weiß, Langenbecks Arch. f. klin. Chirurg. 21, 226, 1877. Der Schnitt hatte hier das obere Halsmark zwischen Atlas und Schädel rechts vollständig durchtrennt. Völlige Paralyse der rechten oberen und unteren Extremität; links nur vorübergehende, wahrscheinlich auf Kompression der Nervenwurzeln zu beziehende Bewegungsstörung im Arm, linkes Bein von normaler Beweglichkeit.

Bewegungsbahnen beweisen, so hätte auch die Gegenseite teilweise gelähmt sein müssen, was aber nicht der Fall war.

Was die Kreuzung der Empfindungsbahnen anlangt, so kann man die Schlußfolgerungen der genannten Autoren dahin zusammenfassen, daß die für Schmerzempfindung und Temperatursinn (Kälte- und Wärmesinn) bestimmten nahe dem Eintrittsniveau der Hinterwurzeln auf die andere Seite gehen und auf ihr in die Höhe ziehen, während die Bahnen, welche die dem Muskelsinn oder der „tiefen“ Sensibilität zugerechneten Sensationen leiten, wahrscheinlich ungekreuzt nach oben führen. Den schwankenden Angaben über das Verhalten des Tastsinnes entsprechen ebenso unsichere Schlüsse über die Kreuzung der Tastbahn. Sie scheint sehr verschiedene Wege einzuschlagen und auf ihnen teils gleichzeitig, teils gekreuzt dem Gehirn zuzustreben. Die Kreuzung der für die unteren Extremitäten bestimmten Schmerz- und Temperatursinnbahnen ist nach Petréen meistens im 1. Lumbalsegment, sicher aber im 12. Dorsalsegment bereits vollendet.

IV. Die Leitungsbahnen für Empfindung und Bewegung.

1. Sensible Leitung.

Die Erörterung der Empfindungsleitung muß an die Vorstellungen anknüpfen, die uns aus den Arbeiten von Blix, Goldscheider, v. Frey u. a. über die spezifische Differenzierung der durch die Haut vermittelten Empfindungen erwachsen sind, und an die Erfahrungen über die sog. Muskelgefühle, die bewußt werdend oder unbewußt zur Bewegungsregulation beitragen.

Die verschiedene Lokalisierung der peripheren Endapparate für die sog. „Hautsinne“, sowie die Erfahrungen der Pathologie über ihr verschiedenes Verhalten bei zentralen Erkrankungen machen die Annahme, daß die ihnen dienenden Leitungen im Zentralorgan voneinander geschieden seien, fast unabweisbar. Man wird daher zu fragen haben: Welche Bahnen werden beansprucht:

- a) für die Schmerzleitung;
- b) für die Leitung der taktilen Eindrücke (Tastsinn, Drucksinn, Berührungsempfindung);
- c) für die Temperatursinnleitung, und zwar gesondert für den Wärme- und Kältesinn;
- d) für die Impulse, die dem Muskelsinn (Lagegefühl, Bewegungsempfindung, Kraftsinn) angehören, wobei zu berücksichtigen ist, daß auch die Druck- und Zugempfindung der Haut eine Komponente dieser Gefühle darstellt.

Viele Experimentatoren haben sich, obwohl Schiff und Brown-Séguard bereits auf den richtigen Weg verwiesen hatten, meistens damit begnügt, nach operativen Eingriffen am Rückenmark festzustellen, ob die Sensibilität der unterhalb gelegenen Körperabschnitte erhalten war; nur wenige haben die allerdings beim Tier schwierige Differenzierung der einzelnen Empfindungsqualitäten versucht. Vielfach fließt daher hier eine ergiebigere Quelle der Erkenntnis aus der klinischen Beobachtung (s. o. die Beobachtungen über Halbseitenläsionen und die daraus gezogenen Schlüsse).

a) Die Schmerzleitung.

Sie beansprucht die Seitenstränge, und zwar allem Anschein nach für jede Körperhälfte den Seitenstrang der entgegengesetzten Seite.

Zur Verknüpfung des Seitenstranges mit den den hinteren Wurzeln angehörenden Fasern dient die graue Substanz. Sie ist somit bei der Leitung schmerzhafter Impulse wesentlich beteiligt, und zwar in der Weise, daß in ihr die eintretenden Wurzelfasern eine Unterbrechung oder Umschaltung erfahren und daß aus den Hinterhornzellen, an die sie sich heranbegeben, eine sekundäre (endogene) Bahn hervorgeht, die sich in den Seitenstrang der anderen Seite begibt. Aus den klinischen Beobachtungen scheint zugleich hervorzugehen, daß diese sekundäre Bahn im Seitenstrange nicht nahe der grauen Substanz, sondern mehr in seinem lateralen Anteil gelegen ist¹⁾.

Die Angabe, daß bei der experimentellen Halbseitenläsion die gekreuzte Empfindungslähmung meist keine absolute ist, kann entweder auf das Erhaltensein taktiler Empfindungen bezogen werden, die gleichzeitig geleitet werden, oder — was bei längerer Beobachtungsdauer wahrscheinlicher ist — auf kompensatorischen Ersatz, der in weitester Ausdehnung möglich sein muß. Hierbei wird vor allem an die graue Substanz zu denken sein. Die von Schiff zuerst hervorgehobene Tatsache, daß jede graue Substanzbrücke imstande ist, die Schmerzempfindung zu leiten, ist sicher richtig; aber die Leitungsverzögerung, die er selber in den Fällen beobachtete, wo solche Substanzbrücken die Leitung vermitteln mußten, spricht dafür, daß hier abnorme Widerstände bestanden. Der oben bezeichnete Weg für die Schmerzimpulse dürfte unter den möglichen Wegen derjenige sein, der die geringsten Widerstände bietet und deshalb für gewöhnlich allein benutzt wird, oder vielmehr: der deshalb den geringsten Widerstand bietet, weil er der gewöhnlich eingeschlagene und daher der am besten gebahnte ist.

Wenig Wahrscheinlichkeit hat die Meinung von Schiff, Herzen u. a., daß die graue Substanz unter normalen Bedingungen den alleinigen Weg für die Schmerzimpulse darstellt; denn es sind Krankheitsfälle (Syringomyelie, Myelitis) bekannt, in denen die graue Substanz im oberen Rückenmark völlig zerstört gefunden wurde, während die Sensibilität der unteren Extremitäten, insbesondere die Schmerz- und Temperaturempfindlichkeit, normal war²⁾.

Daß die Hinterstränge wesentlichen Anteil an der Schmerzleitung nehmen, ist ebenfalls nicht wahrscheinlich. Sie können freilich in hohem Maße schmerzempfindlich sein. Sie sind es aber, wie schon Türck fand, nicht immer und verdanken diese Eigenschaft wohl nur den in ihnen eine Strecke weit verlaufenden Hinterwurzelfasern.

b) Die Leitung der Temperaturempfindung.

Für die Temperatursinne besteht beim Menschen nach den Untersuchungen von Petréon und von Oppenheim eine dem Verlauf der Schmerzbahnen durchaus analoge Leitung, und zwar scheint sich eine Scheidung der

¹⁾ Petréon, a. a. O., S. 50. — ²⁾ Derselbe, ebenda S. 42 ff.

Nagel, Physiologie des Menschen. IV.

für Kälte- und Wärmeempfindung bestimmten Wege nicht nachweisen zu lassen. Beide Autoren geben, auf ein großes Beobachtungsmaterial am Menschen gestützt, an, daß Analgesie und Thermanästhesie stets vereint miteinander vorkommen¹⁾. Auch die der Temperaturempfindung dienenden Bahnen verlaufen also durch die graue Substanz (Hinterhorn) und gelangen von da in den gekreuzten Seitenstrang, in welchem sie in die Höhe steigen.

Herzen und Löwenthal dagegen haben bei Katzen nach hoher Hinterstrangdurchschneidung eine Aufhebung des Kältegefühls, besonders am Hinterbein der verletzten Seite beobachtet, und Herzen hat auch später noch diese Tatsache wiederholt bestätigt und demonstriert²⁾. Auf Wärmereize pflegen Tiere nur zu reagieren, wenn sie unangenehm, also schmerzhaft sind; über die Leitung der Wärmeempfindung läßt sich daher bei ihnen nichts Sicheres eruieren.

c) Die Tastbahn.

Schwieriger noch als die Feststellung der für die übrigen „Hautsinne“ bestimmten spinalen Leitungsbahnen ist die Ermittlung des Weges, den die taktilen Erregungen (Berührungsempfindung, Drucksinn) einschlagen. Geht man von der Annahme aus, daß sie lediglich auf eine einzige Bahn, ein einzelnes Strangsystem, angewiesen seien, so gelangt man bei Durchmusterung der verschiedenen Angaben der Experimentatoren und der Kliniker zu keiner Klarheit.

Wenn einerseits Schiff nach Durchschneidung der Hinterstränge die Berührungsempfindlichkeit geschwunden, bei ihrer alleinigen Unversehrtheit erhalten findet, wenn andererseits beim Menschen die Hinterstränge völlig sklerosiert sein können bei erhaltener Tastempfindung, so scheint eine unüberbrückbare Kluft zwischen den Konsequenzen zu klaffen, zu denen diese Beobachtungen führen. Man darf aber nicht vergessen, daß die klinischen Beobachtungen es mit chronischen Erkrankungen zu tun haben, in deren Verlauf Hilfsbahnen sich eröffnet haben konnten, die den entstandenen Schaden ersetzen. Dieser Einwurf trifft aber nicht die den Angaben Schiffs widersprechenden experimentellen Befunde von Borchert³⁾, der schon kurze Zeit nach der Hinterstrangdurchschneidung beim Hunde das deutliche Vorhandensein der Berührungsempfindung nachzuweisen vermochte.

Die Analyse der vorliegenden klinischen Beobachtungen führt Petré⁴⁾ zu dem Schlusse, daß die Tastbahn weder ausschließlich in die graue Substanz, noch in die Vorder- oder Hinter- oder Seitenstränge verlegt werden könne, daß vielmehr die taktilen Impulse teils durch die Hinterstränge geleitet werden, teils etwa denselben Wegen folgen, die der Schmerzleitung dienen, also ihren Weg durch die graue Substanz in den Seitenstrang (der anderen Seite) nehmen. Andere Kliniker glauben, daß die Tastreize durch alle aufsteigenden Bahnen geleitet werden können, noch andere, daß der Hinterstrangleitung wenigstens eine bevorzugte Stellung zukomme. Borchert

¹⁾ K. Petré, Skand. Arch. f. Physiol. 13, 9, 1902; H. Oppenheim, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1899, Suppl., S. 1. — ²⁾ A. Herzen u. N. Löwenthal, Arch. de physiol. 1, 260, 1886; A. Herzen, Pflügers Arch. 38, 93, 1886; Revue méd. de la Suisse romande 20, Janv. 1900. Der einzige Versuch am Hunde, durch den Bickel (Münch. med. Wochenschr. 1898, Nr. 37) zu demselben Ergebnis kommt wie Herzen und Löwenthal, dürfte kaum beweisend sein. — ³⁾ Borchert, a. a. O., S. 32 des S.-A. — ⁴⁾ Petré, a. a. O., S. 59.

schließt aus seinen bereits erwähnten Tierversuchen, daß die Hinterstränge zwar nicht die ausschließliche Leitung taktiler Reize, wohl aber die Vermittlung einer feineren Lokalisation der Empfindung besorgen.

Eine Teilnahme der Hinterstränge an der taktilen Leitung wird, soviel ich sehe, nur von wenigen in Abrede gestellt, von den meisten aber ihre ausschließliche Bedeutung für diesen Vorgang geleugnet. Und mit diesem, wenn auch noch recht unbefriedigenden Schlusse müssen wir uns vorläufig begnügen.

In der Regel werden für die den Hintersträngen zugeschriebene Aufgabe deren exogene Bahnen verantwortlich gemacht. Das mag für den Menschen zutreffen, bei dem sie stark entwickelt sind. Begründete Zweifel dagegen dürfte man hegen, ob auch bei den gewöhnlich benutzten Versuchstieren diese Auffassung zu Recht besteht. Hier ist vielmehr wahrscheinlicher, daß alle oder fast alle Fasern der Hinterwurzeln sofort nach ihrem Eintritt ins Mark oder nach kurzem Verlauf in den Hintersträngen in die graue Substanz eindringen und daß die weitere Leitung durch Vermittlung sekundärer Bahnen sich vollzieht. Kommt beim Kaninchen den Hintersträngen ein wesentlicher Anteil an der taktilen Leitung zu, so müssen dafür endogene, aus der grauen Substanz wieder auftauchende und in diesen Strängen hirnwärts verlaufende Fasern in Anspruch genommen werden¹⁾.

d) Die Leitung des Muskelgefühls.

Die Pathologen sind der Ansicht, daß an der Leitung des Muskelgefühls die Hinterstränge zum mindesten einen Anteil haben; doch steht, wie Petréen bekennt, eine genauere Analyse der diese Gefühlsqualität betreffenden Beobachtungen noch aus. Die Störungen des Lagegefühls und der Bewegungskoordination bei Degeneration der Hinterstränge sind dort, wo die Berührungsempfindung erhalten ist, kaum anders zu deuten als durch die Schädigung der Muskelgefühlsleitung bzw. der Bahn für die Empfindlichkeit der tiefen Teile (Bathyanästhesie).

Neben den Hintersträngen wird man vielleicht auch den Kleinhirnsseitenstrangbahnen und den Gowersschen Bündeln eine Beteiligung, vielleicht sogar eine wesentliche, an der Muskelgefühlsleitung zuzuschreiben haben. Wenn indessen für das Bewußtwerden afferenter Impulse das Großhirn unerläßlich ist, so könnten diese Bahnen zum Bewußtsein gelangende Muskelgefühle nur indirekt vermitteln, da sie ihr primäres Ende gänzlich oder größtenteils im Kleinhirn finden.

Jedenfalls scheint so viel sicher zu sein, daß die betreffenden Leitungen im Rückenmark ohne Kreuzung nach oben ziehen. Mit dem auf anatomischem Wege ermittelten Verhalten der in Betracht kommenden Bahnen würde dies gut stimmen. Der Tierversuch hat bisher über die Leitungsbahnen des Muskelgefühls keinen Aufschluß gegeben.

¹⁾ O. Langendorff, Pflügers Arch. **71**, 401, 1898; E. Münzer u. H. Wiener, Neurol. Zentralbl. **18**, 962, 1899; A. Herzen, Revue méd. de la Suisse romande **20**, 18 ff., d. S.-A. 1900.

2. Motorische Leitung.

Die Bedeutung der Seitenstränge für die vom Willen angeregten Bewegungen folgt aus den Versuchen von Woroschiloff, Weiß u. a. Geht man von der Vorstellung aus, daß die Antriebe zu solchen Bewegungen von der Großhirnrinde stammen, so wird sich vermuten lassen, daß auch die Reizung der motorischen Rindenfelder nach Zerstörung der Seitenstränge unwirksam ist. Die Richtigkeit dieser Annahme hat sich, wenigstens für das den Vorderbeinen zugeordnete Rindenfeld des Kaninchens und für den größeren Teil des Halsmarkes, bestätigen lassen¹⁾.

Da aus der Extremitätenregion der Hirnrinde jene langen corticospinalen Bahnen hervorgehen, die, zum bei weitem größten Teile in den Pyramidenseitenstrangbahnen enthalten, eine direkte Verbindung der Rinde mit den motorischen Nervenzellen der Vorderhörner darstellen, lag die Annahme nahe, daß sie es seien, deren Zerstörung die lähmende Wirkung der Seitenstrangdurchschneidung bedinge. Man hat daher geradezu die Pyramidenstränge für die motorische Willkürbahn erklärt. Nur in den oberen Teilen des Markes hatte man dabei auch den Pyramidenvorderstrangbahnen Rechnung zu tragen, die den geringeren, ungekreuzten Anteil der Pyramiden repräsentieren, sich aber bald, teils auf derselben Seite verbleibend, teils auf die andere hinübertretend, erschöpfen.

Diese Auffassung mußte indessen eine wesentliche Einschränkung erfahren durch die von mehreren Beobachtern gemachte Mitteilung, daß nicht nur die elektrische Reizung der Hirnrinde durch die Zerstörung der Pyramidenbahn ihre motorischen Wirkungen nicht einbüßt, sondern daß auch die willkürliche Bewegung dadurch nicht dauernd geschädigt zu werden braucht²⁾. Andererseits wurde freilich festgestellt, daß die alleinige Erhaltung der Pyramidenstränge genügt, um der Rindenreizung ihre Wirksamkeit zu erhalten³⁾, und daß Reizung der Pyramiden des Kopfmarkes Bewegungen in den Gliedern der entgegengesetzten Körperhälfte hervorbringt⁴⁾.

Die Bedeutung des Pyramidenausfalles ist in den letzten Jahren besonders von Rothmann und von Probst einer eingehenden, durch die neuesten Forschungen der Hirn-Rückenmark-Anatomie geleiteten Untersuchung unterworfen worden⁵⁾.

¹⁾ E. Steffahn, *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* **12**, 41, 1888. Siehe auch M. Probst, *Arch. f. Anat. (u. Physiol.)* 1902, Suppl., S. 147. — ²⁾ A. Herzen u. N. Löwenthal, *Arch. de physiol.* 1886, p. 260; Brown-Séquard, ebenda (5. sér.) **1**, 606, 1889; J. Starlinger, *Neurol. Zentralbl.* **14**, 390, 1895 u. *Jahrb. f. Psychiat.* **15**, 1, 1897; E. Wertheimer u. L. Lepage, *Arch. de physiol.* 1896, p. 614; H. E. Hering, *Wien. klin. Wochenschr.* 1899, Nr. 33; *Pflügers Arch.* **70**, 574 ff. Vgl. auch die zahlreichen Beobachtungen über das Fehlen von Bewegungsstörungen nach Exstirpation der motorischen Rindenfelder und nach der dadurch bewirkten sekundären Degeneration der Pyramidenbahnen. — ³⁾ Brown-Séquard a. a. O. — ⁴⁾ Wertheimer u. Lepage a. a. O. Dort auch die Angaben früherer Forscher. Die Angabe von Brown-Séquard (*Arch. de physiol.* 1899, p. 219), daß Pyramidenreizung im Kopfmark gleichseitige Bewegungen zur Folge habe, wird hier widerlegt. — ⁵⁾ M. Rothmann, *Neurol. Zentralbl.* **19**, 44 u. 1055, 1900; **21**, 977, 1902; *Berl. klin. Wochenschr.* 1901, Nr. 21; ausführliche Darstellung der Versuche i. d. *Zeitschr. f. klin. Med.* **44**, 183, 1902; M. Probst, *Jahrb. f. Neurol. u. Psychiat.* **20**, 2/3, 1901, u. *Arch. f. Anat. (u. Physiol.)* 1902, Suppl., S. 147.

Rothmann fand, daß beim Hunde nach Ausschaltung der Pyramidenbahn (Zerstörung der *Decussatio pyramidum* mit nachfolgender totaler Degeneration beider Pyramidenseitenstrangbahnen) die Möglichkeit, von den motorischen Rindengebieten Bewegungen der Glieder der anderen Seite zu erhalten, nur sehr vorübergehend aufgehoben ist, daß danach aber etwas stärkere Ströme zur Erzielung der Wirkungen nötig sind, während allerdings beim Affen, bei dem bereits H. E. Hering eine bedeutende Einschränkung des Rindeneffektes festgestellt hatte, der beiderseitige Verlust des Pyramidenseitenstranges die Erregbarkeit nur an zwei kleinen, den Finger- und Zehenbewegungen zugehörigen Stellen der Extremitätenregionen bestehen läßt. Die willkürlichen Bewegungen zeigten sich bei Hunden wie bei Affen nur vorübergehend erheblich gestört; schon nach kurzer Zeit waren beim Affen selbst die feinsten Greifbewegungen mit den Fingern ausführbar, und nur eine gewisse Plumpheit der gröberen Bewegungen blieb zurück¹⁾.

Ähnliches berichtet Probst, der außer an Hunden auch an Katzen, Igel, Vögeln experimentiert hat. Bemerkenswert ist ferner, daß Wertheimer und Lepage selbst unmittelbar nach der queren Durchschneidung der bulbären Pyramiden beim Hunde die gekreuzten Wirkungen der Rindenreizung in gewohnter Weise hatten eintreten sehen.

Wenn nun auch durch die übereinstimmenden Versuchsergebnisse dieser Forscher die vorwiegende Bedeutung der Pyramidenbahnen für die cortico-spinale Reizleitung nicht in Frage gestellt wird, so geht aus ihnen doch hervor, daß neben ihnen noch andere Bahnen existieren müssen, die bei unterbrochener Pyramidenleitung den Verkehr zwischen der Hirnrinde und dem motorischen Rückenmarksgrau aufrecht erhalten.

Als solche supplementäre motorische Leiter hat man die sekundären, aus einer mehrgliedrigen Neuronenkette bestehenden, im Rückenmark ebenfalls den Seitensträngen angehörenden Bahnen erkannt, die im Monakowschen Bündel (*Tractus rubro-spinalis*) vorliegen, das die Vorderhornzellen des Rückenmarkes mit dem roten Kern der Haube verbindet, während dieser andererseits mit dem Sehhügel und durch ihn mit den entsprechenden Rindenpartien in Verbindung steht.

Allerdings kann auch dieses Bündel oder seine zentrale Fortsetzung bei Tieren zerstört werden, ohne daß der Erfolg der Rindenreizung ausbleibt. Dann tritt eben die Pyramidenbahn allein in Funktion. Gleichzeitige Vernichtung beider Leitungsbahnen dagegen, die man durch einseitige Durchschneidung des Kopf- oder Rückenmarkes oder auch nur des Seitenstranges erzielen kann oder die durch Zerstörung des roten Kernes und Durchschneidung des Hirnschenkelfußes herbeigeführt wird, vernichtet sicher den Reizerfolg (Probst, Rothmann).

Je tiefer man in der Tierreihe herabsteigt, und je mehr die Bedeutung der Großhirnrinde den subcorticalen grauen Massen gegenüber zurücktritt, desto bedeutungsvoller werden die sekundären, desto unerheblicher die direkten cortico-spinalen Wege. Beim Menschen dagegen sind gerade diese, die phylogenetisch jüngsten Bahnen, nicht allein anatomisch am stärksten ausgebildet, während ihnen gegenüber die rubrospinalen sehr zurückstehen, sondern sie haben auch funktionell

¹⁾ Es ist wichtig, diesen auffallenden Unterschied zwischen den willkürlichen Bewegungen und den durch Reizung der motorischen Rindenfelder zu erzielenden zu betonen; man ersieht daraus jedenfalls, daß das Vorhandensein oder Fehlen der Reizleitung bei Rindenerregung nicht auf ein gleiches Verhalten der funktionellen Leitung zu schließen erlaubt. Hier besteht noch eine Lücke in unseren Kenntnissen, und manche vorgefaßte Meinung wird wohl durch diese neuen Erfahrungen modifiziert werden.

das Übergewicht. Nach Pyramidenläsionen treten daher hier meist Lähmungen oder bleibende Paresen ein. Doch können auch beim Menschen, wie die Erfahrungen bei der mit Degeneration der Pyramidenbahnen einhergehenden spastischen Spinalparalyse beweisen, die Bewegungsstörungen gering sein oder nach einiger Zeit zum Ausgleich kommen.

Über die Verteilung der für die verschiedenen Muskelgebiete bestimmten Leitungsbahnen innerhalb der Seitenstränge ist nur wenig bekannt. Manches spricht dafür, daß sie wenigstens in gewissen Rückenmarkshöhen so durcheinandergemischt sind, daß von einer topischen Gliederung, von einem Zusammensein funktionell zusammengehörender Bahnen nicht die Rede sein kann.

So fand de Boeck, der die Rückenmarksstränge des Kaninchens mechanisch durch Nadelstiche oder durch unipolar angewendete Induktionsströme reizte, bei Reizung der verschiedensten Punkte dieselben motorischen Wirkungen. Aus andersartigen Versuchen ist Steffahn zu einem ähnlichen Ergebnis gelangt. Endlich glaubt auch Rothmann daraus, daß er die untere Hälfte der Pyramidenkreuzung durchschneiden konnte, ohne daß dadurch sich etwas in den Erfolgen der Rindenreizung änderte, folgern zu müssen, daß die den Muskeln der Extremitäten angehörenden Pyramidenfasern gleichmäßig über den ganzen Querschnitt verteilt seien¹⁾.

Zu abweichenden Resultaten führten dagegen die bei Hunden am Rückenmarksquerschnitt ausgeführten Lokalreizungen von Gad und Flatau. Wenigstens insofern ergab sich hier eine örtliche Differenzierung der motorischen Bahnen, als die kürzeren, für nahe gelegene Körperteile bestimmten Fasern näher der grauen Substanz der Vordersäulen, die längeren, den entfernteren Muskelgebieten zugehörenden mehr in den lateralen dorsalen Teilen der Seitenstränge liegend gefunden wurden²⁾.

Jedenfalls sind weitere Versuche nötig, bevor man in dieser Angelegenheit bestimmtere Aussagen machen kann. Wenn es gelänge, die Reizungsmethode von dem Verdachte der Einnischung von Reflexen zu befreien, würde sie in der Form der Kühneshen unipolaren Reizung am besten geeignet sein, hier Klarheit zu schaffen.

Die Bedeutung der Vorderstränge für die motorische Leitung kann gegenüber der Wichtigkeit der außer den Seitenstrangpyramiden auch die Monakowschen Bündel enthaltenden Seitenstränge nur gering sein. Was man ihnen in dieser Beziehung zuschreiben kann, wird man vermutlich auf die Pyramidenvorderstrangbahnen zu beziehen haben. Diesen jede Beteiligung abzusprechen, geht nicht an, trotz ihrer geringen Mächtigkeit — man hat ihre Existenz, allerdings mit Unrecht, für das Tierrückenmark (besonders der Carnivoren) sogar gezeugnet — und obwohl sie nur für das obere Mark in Betracht kommen.

Die älteren Beobachter³⁾, welche die Wichtigkeit der Vorderstränge für die Bewegungsleitung betonten, haben zumeist an Fröschen experimentiert, und die an Säugetieren angestellten Versuche sind — was bei der Schwierigkeit solcher Versuche natürlich ist — nicht immer sehr überzeugend. Von den Neueren hat Steffahn angegeben, daß beim Kaninchen die corticospinalen Wege für gewisse Muskeln des Vorderbeines im obersten Abschnitt des Halsmarkes den Vordersträngen angehören und erst tiefer unten in die Seitenstränge übertreten. Sonst liegen nur wenige positive Angaben vor⁴⁾.

¹⁾ de Boeck, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1889, S. 238; E. Steffahn, Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. 12, 41, 1888; M. Rothmann, Zeitschr. f. klin. Med. 44, 211 u. 212, 1902. — ²⁾ J. Gad u. E. Flatau, Neurol. Zentralbl. 16, 481 u. 542, 1897. — ³⁾ Siehe C. Eckhard in Hermanns Handb. d. Physiol. 2 (2), 150, 1879. — ⁴⁾ N. Giannettasio e A. Pugliese, Rivista di patologia nerv. e ment. 6, 97, 1901.

Sicher ist jedenfalls, daß es nicht etwa die Vorderstrangpyramiden sind, die nach Zerstörung der Pyramidenseitenstrangbahnen für diese die Leitung übernehmen. Beim Hunde bleibt die Reizung der Hirnrinde wirksam, wenn alle Pyramidenfasern (im Kopfmark) durchtrennt werden, und auch beim Affen ist das Ergebnis der Rindenreizung dasselbe, ob mit den Pyramidenseitensträngen die Vorderstrangbahnen zerstört sind oder nicht. Andererseits ist die gekreuzte wie die gleichseitige Leitung von der Großhirnrinde zu den Hinterbeinen (des Hundes) gänzlich aufgehoben, wenn man beide Hinterseitenstränge bei völliger Schonung der Vorderstränge im unteren Dorsalmark durchschneidet¹⁾.

Beachtenswert ist indessen, daß die isolierte Durchschneidung der beiden Vorderstränge im obersten Halsmark des Hundes neben gewissen sensorischen Störungen eine dauernde Parese der Rumpfmuskulatur hinterlassen soll²⁾. Aus anatomischen Gründen hat man schon früher eine derartige Beziehung vermutet.

Anhang.

a) Respiratorische Bahnen.

Ch. Bell hatte, ohne genügende Beweise dafür beizubringen, die Seitenstränge für die Vermittler der Atembewegungen erklärt³⁾; Longet, der anfänglich sich zweifelnd über diesen Punkt aussprach, gelangte später auf dem Wege der Ausschließung zu demselben Ergebnis⁴⁾. Schiff, dem es gelungen war, bei Hunden und Kaninchen den Seitenstrang einer Rückenmarkshälfte im obersten Halsmark ohne weitere Verletzungen zu durchschneiden und die Tiere am Leben zu erhalten, gibt an, daß danach alle Atembewegungen des Rumpfes auf der verletzten Seite vollständig und dauernd aufgehoben sind⁵⁾. Nach Vulpian hemmt Durchschneidung eines Seitenstranges die Atembewegungen nur dann, wenn sie vorher schwach waren; das Zustandekommen angestrenzter Atembewegungen soll dagegen durch die Trennung beider Seitenstränge nicht verhindert werden⁶⁾. Gad und Marinescu haben die bulbospinale Leitungsbahn für die Atembewegungen in die *Processus reticulares* verlegt⁷⁾. Die Seitenstränge macht auch Porter verantwortlich, der die Atembewegungen nach hoher Durchschneidung des Markes bei Schonung eines Seitenstranges fortbestehen sah⁸⁾. Rothmann ist auf Grund von Experimenten an Hunden und einem Affen zu dem Ergebnis gelangt, daß die spinale Atmungsbahn größtenteils im ventralen Abschnitt des Vorderseitenstranges verläuft, und zwar sollen hier die für das Zwerchfell bestimmten Fasern lokalisiert sein, während die für die Thoraxbewegung dienenden den lateralen Teil des Vorderstranges passieren. Ferner fand Rothmann, daß nur die Durchschneidung beider Vorderstränge und Vorderseitenstränge die Atmung aufhebt⁹⁾.

Wegen der großen Nähe der spinalen Ursprungszentren der Atemnerven und aus anderen Gründen sind die durch solche Durchschneidungen erzielten Atmungs-

¹⁾ M. Rothmann, a. a. O. (Zeitschr. f. klin. Med.). — ²⁾ Derselbe, Neurol. Zentralbl. 22, 744, 1903. — ³⁾ Ch. Bell, Philos. Transact. 1822; Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems (Aus d. Engl. v. M. H. Romberg), Berlin 1836, S. 91. — ⁴⁾ F. A. Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems (deutsch von J. A. Hein) 1, 241, Leipzig 1847 und bei Schiff a. a. O. — ⁵⁾ M. Schiff, Lehrb. d. Physiol., Lahr 1858/59, S. 307 ff.; Pflügers Arch. 4, 225, 1871; Ges. Beitr. z. Physiol. 1, 12, Lausanne 1894. — ⁶⁾ Vulpian, Zit. nach Vierordts Physiol. 1877, S. 226. — ⁷⁾ J. Gad u. Marinescu, Compt. rend. Acad. des sciences 115, 444, 1892; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 182. — ⁸⁾ W. T. Porter, Zentralbl. f. Physiol. 1894, Nr. 7 und Journ. of Physiol. 17, 455, 1895. — ⁹⁾ M. Rothmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, S. 11; ähnlich auch O. Kohnstamm, Monatshefte f. Psychiat. u. Neurol. 8, 261, 1900.

defekte ganz besonders kritisch zu betrachten. Noch ist trotz vielfacher Bemühungen nicht einmal darüber eine Einigung erzielt, ob die einseitige Durchschneidung einer ganzen Markhälfte die Atembewegungen auf der verwundeten Seite aufhebt oder nicht¹⁾.

b) Vasomotorische Bahnen.

Die von der Oblongata durch das Halsmark laufenden Gefäßverengungsfasern unterliegen nach Aussage der vorliegenden Versuche einer teilweisen Kreuzung, so daß vielleicht alle Gefäßgebiete Vasomotoren aus beiden Markhälften beziehen. Zuerst erschloß eine Partialkreuzung Schiff, der bei Halbschnitten, die im obersten Halsmark ausgeführt worden waren, auf der verletzten Seite eine Temperaturzunahme am Kopf, Vorderarm und Unterschenkel, Vorder- und Hinterfuß beobachtete, zugleich aber eine solche auch am Rumpfe, Schulter, Oberarm und Oberschenkel der anderen Seite nachweisen konnte²⁾. Diese Angaben sind mehrfach kritisiert und bestritten worden. Doch reden auch die neueren Ergebnisse von Nicolaides dem Bestehen einer partiellen Vasomotorenkreuzung, wenigstens beim Kaninchen, das Wort³⁾. Dieser Forscher reizte nämlich den distalen Stumpf des durchschnittenen Halsmarkes, nachdem er vorher im unteren Brustmark einen Halbschnitt ausgeführt hatte. Beobachtete er dabei die Nieren, so sah er beiderseitiges Erblassen, freilich geringer und später eintretend auf der verletzten Seite; daraus schloß er, daß die für die Nieren bestimmten Vasomotoren größtenteils gleichseitig, zum Teil aber auch gekreuzt verlaufen. Da ferner eine einseitige hohe Markdurchschneidung den Blutgefäßtonus nur unbedeutend schwächt und die druckerhöhenden Wirkungen sensibler Reize nicht merklich schädigt, glaubte Nicolaides vermuten zu müssen, daß jede Markhälfte Gefäßfasern für beide Körperhälften führe. Doch ist bei dieser Schlußfolgerung der Existenz tonisch und reflektorisch tätiger Spinalzentren nicht Rechnung getragen.

Dasselbe gilt für die ebenfalls dem Ludwigschen Laboratorium entstammende Untersuchung von Dittmar, aus denen geschlossen wurde, daß die Vasomotoren beim Kaninchen wenigstens im oberen Halsmark größtenteils in den Seitensträngen verlaufen⁴⁾. Hatte er nämlich das Rückenmark am dritten Halswirbel mit alleiniger Schonung dieser Stränge durchschnitten, so ergab Reizung des *N. ischiadicus* immer noch Blutdrucksteigerung. Da man aber eine solche unter günstigen Verhältnissen auch nach totaler Markdurchschneidung erhalten kann, so beweist der Versuch nichts für den Verlauf der vasomotorischen Bahnen. An sich ist die Annahme, daß ihnen der Seitenstrang diene, nicht unwahrscheinlich; doch bedarf sie besserer Begründung.

Beim Menschen beobachtet man gleichseitige Vasomotorenparalyse (aus der erhöhten Hauttemperatur erschlossen) bei Halbseitenläsionen: die motorisch gelähmten Glieder sind also auch vasomotorisch gelähmt. Doch bildet sich diese Erscheinung völlig zurück⁵⁾. Von Gefäßerweiterungen auf der Gegenseite wird nicht berichtet.

¹⁾ Brown-Séquard, Arch. de physiol. 2, 299, 1869 und ebenda (5. sér.) 5, 194, 1893; O. Langendorff, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881, S. 85; 1887, S. 289; 1893, S. 397; M. Marcwald, The movements of respiration Append. 2, 149, London 1888; Ph. Knoll, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-nat. Klasse, 97 (3), 1, 1888; F. W. Mott, Proc. Physiol. Soc. 1891, Journ. of Physiol. 12, V; H. Girard, Mémoires de la Soc. de physique et d'histoire nat. de Genève, Vol. suppl. 1890, No. 4, p. 63. — ²⁾ M. Schiff, Untersuchungen z. Physiol. d. Nervensystems 1, 195 ff., Frankfurt a. M. 1855; Gesammelte Beiträge z. Physiol. 2, 578, Lausanne 1894. — ³⁾ R. Nicolaides, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1882, S. 28. — ⁴⁾ C. Dittmar, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., math.-physikal. Klasse, 25, 455, 1873. — ⁵⁾ Th. Kocher, Mitteil. a. d. Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie 1 (4), 529, 1896.