Chronische Narkosewirkung und rhythmische Reflexe.

Von

Prof. Dr. U. Ebbecke.

(Aus dem physiologischen Institut in Göttingen).

(Eingegangen am 3. September 1919.)

Während einer tiefen und längerdauernden Narkose kommen eigentlich rhythmische Bewegungen zur Beobachtung, die sich ohne besonderen äusseren Anlass für eine kurze Zeit oder in unregelmässigen Pausen einstellen. Solche Bewegungen ähneln teils, beim Meerschweinchen, denen eines gewöhnlichen Kratzreflexes, teils als rudimentäre Laufreflexe den Freusberg'schen¹⁾ Zeitmarkierbewegungen eines Rückenmarkshundes mit herabhängenden Hinterbeinen. Sie sind von Hitzig und von Ferrier erwähnt und neuerdings von T. Graham Brown²⁾ eingehend beschrieben³⁾. Dieser hebt hervor, dass sie nicht bei allen Individuen und immer nur zufällig und vorübergehend vorkommen, und daher „nur bei einer grossen Reihe von Tieren, welche auch für andere Zwecke benutzt werden, untersucht werden können“.

Es gelingt nun, wie ich fand, diese Bewegungen in der Narkose (im folgenden kurz als Narkosebewegungen bezeichnet) mit Regelmässigkeit zu erzielen an Versuchstieren, die einige Zeit hindurch häufig wiederholten Narkosen unterworfen worden sind. Die Methode hat den weiteren Vorteil, dass dann die Narkosebewegungen, ungestört durch anderweite Operationen und Nebenreize, rein für sich erscheinen, beliebig lange Zeit anhalten und ausser den Hinterbeinen auch die Vorderbeine mit ergreifen. So erleichtert sich die Beobachtung und ergeben sich einige neue Züge. Sehr einleuchtend wird dabei die Beziehung der rhythmischen Narkosebewegungen zu den normalen Laufbewegungen, den Trab- und Galoppbewegungen des normalen

---

1) Reflexbewegungen beim Hunde. Pflüger's Arch. Bd. 9 S. 358. 1874.

2) Die Reflexfunktionen des Zentralnervensystems. Erg. d. Phys. 1913 S. 156, 157 und 1916 S. 650—674.

3) Vgl. ferner: Storm van Leuwen, Chloroformgehalt des Blutes während der Narkoselaufbewegungen der Katze. Pflüger's Arch. Bd. 159 S. 291. 1914, und Böhme, Untersuchungen über die koordinierten Reflexe des menschlichen Lendenmarks, besonders die rhythmischen Reflexe. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilkunde. Bd. 56 S. 217. 1917.

Tiers, die sich auf diese Weise leicht in ihre Bestandteile zerlegen lassen, und auch für die Untersuchung der einfachen Rückenmarksreflexe ist ein so vorbehandeltes Versuchstier besonders geeignet. Weiterhin ist die chronische Wirkung narkotischer Mittel, die sich hier zeigt, als Vergleich mit dem chronischen Alkoholismus von Bedeutung und lässt sich ein Einfluss der Temperatur auf die Reflexe beobachten, der für die Frage der Regulierung der Körpertemperatur verwertbar ist. Unter diesen drei Gesichtspunkten soll nun das Ergebnis meiner, aus dem Jahr 1913/14 stammenden Versuche an narkotisierten Katzen geschildert werden.

1. Rhythmische Narkosebewegungen.

Eine Katze, die im Verlauf der vorhergehenden Wochen schon etwa zehn tiefe, stundenlange Narkosen durchgemacht hat, wird unter einer Glasglocke mit einem äthergetränkten Wattebausch betäubt; danach wird die Narkose ausserhalb der Glasglocke mit einer vor die Schnauze gelegten Düte oder Ledermaske fortgesetzt. Zur Beurteilung des Standes der Narkose empfiehlt es sich, die Narkose zunächst maximal zu vertiefen, bis die Sehnenreflexe nahezu verschwunden sind, und sie dann langsam abklingen zu lassen. Völlige Unterdrückung der Sehnenreflexe ist bei der Katze nahe der Gefahrgrenze und häufig schon mit Aufhören der Atemreflexe verbunden. Während des Abklingens der Narkose kommen nun die Reflexe allmählich nacheinander wieder zum Vorschein, und ein pathischer Reiz, Stechen oder Quetschen der Haut eines Hinterbeins, führt zu einer matten Abwehrbewegung, einer schwachen Beugung der Pfote oder auch schliesslich des ganzen Beins. Indem mit der Zeit der Beugereflex stärker, rascher und ausgiebiger wird, kommt es dahin, dass die Beugung, statt durch passive Erschlaffung in die mittlere Ruhelage zurückzukehren, sogleich von einer deutlichen aktiven Streckung gefolgt wird, die sich auch gegen leichte Widerstände und entgegen der Schwerkraftsrichtung durchzusetzen vermag, und weiter können sich an diese einfachste Kombination der Beugestreckbewegung ganze Reaktionsserien und Reaktionsgruppen anschliessen, indem die Bewegung mehrfach wiederholt wird oder auch auf das ungereizte Glied der andern Seite und andere Körperteile übergreift. Die einzelne Beugestreckphase erweist sich damit als eine Teilreaktion innerhalb einer vollkommeneren Reaktionsform, die zeitlich und räumlich zusammengesetzt ist.

Am leichtesten lassen sich die zusammengesetzten Reaktionen hervorrufen durch einen Dauerreiz von mässiger Stärke, wie Anbringen einer breiten, schraubbaren Klemme an einer Pfote oder Umschlingen eines Unterschenkels mit einem Strick. Durch ver-

schieden starkes Anschrauben oder Festbinden, durch Ziehen am Strick mittels der Hand oder eines belastenden Gewichts lässt sich die Reizstärke variieren. Bei normalen Tieren pflegt der drückende oder quetschende Klemmenreiz einen einzelnen Beugereflex zu bewirken oder eine längere Zeit anhaltende und allmählich erschlaffende Beugung.

Bei der zeitlichen Zusammengesetztheit der Reaktion in den bestimmten Narkosestadien, wo der Reflex nicht mit einer Beugung und Streckung erschöpft ist, sondern sich in einer längeren Reihe von Bewegungen wiederholt, hängt die Dauer der rhythmischen Reaktion, die Zahl der Wiederholungen von der Narkosetiefe ab. Je mehr sich die Narkose abflacht, um so unermüdlicher wird das rhythmische Hin und Her, das sich an den Reiz anschliesst und ihn auch nach seiner Entfernung noch einige Zeit überdauert. Auch die Frequenz, die Schnelligkeit des Rhythmus wird von der Narkosetiefe beeinflusst, durch Vertiefung verlangsamt, durch Abflachung beschleunigt. Bei gleichbleibender Narkose wächst sie durch Verstärkung des Reizes (Anschrauben der Klemme) und durch Atmungsbehinderung und Sauerstoffmangel (Zudrücken der Luftröhre). Im ganzen wechselt das Tempo der Bewegung ebenso, wie das einer Laufbewegung zwischen langsamem Schleichen und raschem Traben wechseln kann, und der Rhythmus ist zuweilen recht unregelmässig. Er kann aber auch mit einer maschinenmässigen, automatenhaften Gleichmässigkeit längere Zeit hindurch weitergehen.

Innerhalb einer solchen Reaktionsserie kommen einige typische Variationen vor. Es kann zuweilen eine Beugestreckbewegung ausfallen, ohne Veränderung des Rhythmus, nur mit entsprechender Verlängerung der Pause. Zum Vergleich denke man an einen Menschen, der in gleichmässigem Tempo laut zählt und dabei zuweilen eine Zahl nur leise für sich spricht. Ähnlich geschieht bei der rhythmischen Reaktion der Hinterbeine die Bewegung abwechselnd lebhaft und matt (stark-schwach, stark-schwach usw.) oder wechseln eine Zeitlang zwei schwache Bewegungen mit einer starken ab (stark-schwach-schwach, stark-schwach-schwach usw.). Auch dann, wenn das Glied in der eingeschobenen Pause völlig ruhig liegt, lässt sich manchmal noch bei genauem Zusehen eine leichte Formveränderung von Muskelpartieen, ein für die Ortsbewegung erfolgloses Vorwölben von Fasergruppen feststellen als Zeichen dafür, dass in der Zwischenzeit der Rhythmus in den Innervationszentren weiterging. Es liegt nahe, hiermit die Störungen des Herzschlags bei Pulsus intermittens und alternans zu vergleichen. Bei Menschen, die gelegentlich aussetzenden Puls haben, führt unter Umständen heftige körperliche Anstrengung nach anfänglicher Pulsbeschleunigung zu einer plötzlichen Pulsverlang-

samung, wobei das Herz sehr kräftig schlägt und sich ein Gefühl von Beklemmung, Schwäche und Übelkeit mit Blässe des Gesichts und Schweissausbruch einstellt; während der Erholung nun schieben sich zwischen die kräftigen Pulsschläge matte, kaum tastbare Pulswellen ein, die allmählich stärker werden, bis sich wieder ein regelmässiger, sehr frequenter Puls herausgebildet hat. In beiden Fällen kann man sich vorstellen, dass die von einem übergeordneten Zentrum ausgehenden Innervationsanstösse bei dem untergeordneten, langsamer funktionierenden Zentrum in ein anfangs absolutes, danach relatives Refraktärstadium fallen und ganz oder teilweise stecken bleiben. Man kann auch an die Cheyne-Stokes'sche Atmung oder an den Wechsel der Gefässweite denken, um sich zu vergegenwärtigen, wie verbreitet solche Schwankungen sind. Wodurch diese „spontanen“ Schwankungen der Funktionsfähigkeit bedingt sind, ist eine weitere Frage. Bei der Beugestreckbewegung kommt das Intermittieren oder Alternieren dann vor, wenn der rhythmische Reflex erst schlecht auslösbar ist.

Gewöhnlich aber sind am geeigneten Narkosetier die rhythmischen Bewegungen, nachdem sie einmal in Gang gekommen sind, gleichmässig und regelmässig und halten nun längere Zeit, auch nach Entfernung des Reizes (der Klemme), unverändert an. Durch lokalen Schmerz (Nadelstich in den Oberschenkel) oder durch breites sanftes Überstreichen und Festhalten des Beines werden sie sistiert, gehemmt.

Ausser dieser zeitlichen Komplikation, die bei absinkender Narkose die einzelne Beugestreckphase in eine längere Reaktionsreihe des gereizten Gliedes umwandelt, ist die räumliche Zusammengesetztheit der rhythmischen Reaktion zu beobachten, indem auch Glieder, die nicht direkt gereizt sind, sich an der Reaktion beteiligen. Zunächst schliesst sich an eine langsame Beugestreckbewegung des einen Beines nach einer kleinen Pause eine ebensolche Bewegung des andern Hinterbeines an, der wiederum die erste Bewegung folgt, womit die Reaktion beendet ist. Von der anfänglichen Andeutung bis zur vollen Entwicklung eines gleichmässigen Paddelns beider Hinterbeine sind allerlei Übergänge möglich. So fällt etwa das ungereizte Bein nur mit einzelnen Bewegungen zwischen die schon in Gang befindlichen rhythmischen Bewegungen des ersten Beines ein, oder es zeigen sich in der Serie des ersten Beines Abschnitte, wo es kräftiger und schneller arbeitet und nun zugleich das andere Bein mitwirkt. Darin kommen wiederum die schon erwähnten spontanen, d. h. von inneren Bedingungen abhängigen Schwankungen der Zentrenfunktion zum Ausdruck. Zuweilen gelingt es, durch kräftiges passives Strecken eines Hinterbeines das Gegenbein zum Anziehen zu bringen und damit den ersten Anstoss zu den rhythmischen Bewegungen zu geben. Dass wie bei den „Zeitmarkierbewegungen“ des Rückenmarkshundes die Bewegung in Gang

gesetzt wird durch senkrechtes Herabhängenlassen der Beine am hochgehobenen Narkosetier, war in meinen Versuchen seltene Ausnahme. Dagegen trat deutliche Wirkung ein, wenn durch Hin- und Herbewegen der unter den Vorderbeinen hochgehaltenen Katze die hängenden Beine mit der Unterlage, dem Fussboden oder der Tischplatte, in reibende Berührung gebracht wurden. Durch diesen, der normalen Pfotenreizung des Auftretens ähnlichen Sohlenreiz lassen sich sowohl Trabbewegungen erzielen, wobei die Pfoten auf der Unterlage hin und her schuffeln, als auch Galoppbewegungen, wobei das Tier durch die gleichzeitigen Streckungen der Hinterbeine in ziemlich kräftigen Stössen ruckweise in die Höhe geschneilt wird, während im übrigen der Körper noch schlaff und untätig ist. Auch dann, wenn bei der in Narkose auf der Seite liegenden Katze schon beide Hinterbeine zugleich lebhaft tätig sind, ist der Grad der Betäubung meist noch so tief, dass die Vorderbeine auf Hautreize nur schwach oder gar nicht reagieren. Erst bei einer weiter abgeflachten Narkose, bei der auch der Pinna-reflex, die rasche Bewegung der leise berührten Ohrmuschel, wiederkehrt, nehmen die Vorderbeine, zunächst mit einzelnen Schlägen, an den Bewegungen teil, und es entwickelt sich allmählich bei einem genügend vorbehandelten Tier ein charakteristisches Bild, das sich durch seine Seltsamkeit dem Gedächtnis leicht einprägt.

Bewusstlos auf der Seite liegend, vollführt die Katze mit Hinter- und Vorderbeinen rhythmische Bewegungen, die nach Art und Geschwindigkeit den gewöhnlichen Trabbewegungen gleichen; sie „paddelt“, wobei sie sich ohne eigentliche Fortbewegung nur ein wenig auf ihrer Unterlage verschiebt, und fährt unermüdlich ohne äussere Reizung halbe Stunden lang in diesen erfolglosen gleichförmigen Laufbewegungen fort. Ihre Körpertemperatur pflegt erniedrigt zu sein und beträgt $34-36^{\circ}\text{C}$. gegenüber 38°C . in der Norm. Leichtes Quetschen einer Pfote oder Zudrücken der Luftröhre beschleunigt das Bewegungstempo. Stärkere Schreck- und Weckreize — schmerzhafter Stich in die Gesichtshaut, Knall oder Lichtreiz — bringen die Bewegung mit einem Schlage zum Stillstand; die Katze hebt den Kopf, der einige schwankende, suchende Bewegungen macht, und scheint sich erstaunt umzusehen, aber bald sinkt der Kopf, wie ermüdet von grosser Anstrengung, wieder auf die Seite, und das Paddeln beginnt von neuem. Im geeigneten Stadium, wo die automatischen Bewegungen schon aufgehört haben, genügt das Überbreiten eines schwarzen Tuches über den Kopf, um die Bewegungen in Gang zu setzen, und das Wegziehen des verdunkelnden Tuches, um sie aufzuhalten. Während die Katze weiter aufwacht, pflegen die Bewegungen von selbst aufzuhören, und nur leichtes Frostzittern und vermehrte Schreckhaftigkeit bleibt noch eine Zeitlang zurück.

In diesem Zustand des automatischen Paddelns ist die Ähnlichkeit der Narkosebewegungen mit den gewöhnlichen Laufbewegungen ohne weiteres deutlich. Es fehlt noch die den ganzen Körper in einheitliche Beziehung setzende Koordination aller Muskelgruppen, die das Erhalten des Gleichgewichts und damit eine wirkliche Fortbewegung ermöglicht, und die erst durch Zentren höherer Ordnung vermittelt wird. Indem sich so bei den Narkosebewegungen die verschiedensten Koordinationsstufen zeigen, lässt sich die Analyse der Laufbewegungen anschaulich durchführen, und erweisen sich die gewöhnlichen Reflexe, der gleichseitige und der gekreuzte Beugereflex und Streckreflex, als Teilfunktionen einer Reaktion, die zeitlich und räumlich zusammengesetzt ist.

Es erhebt sich nun die Frage, wie es kommt, dass eine kontinuierliche Reizung statt mit einer einmaligen oder dauernden Bewegung mit einer rhythmischen Bewegung beantwortet wird. Der allgemeine Eindruck bei der Beobachtung ist der, dass, unter sonst geeigneten Bedingungen, eine einzelne Beinbewegung simultan die entgegengesetzte Bewegung des andern Beines und sukzessiv die entgegengesetzte Bewegung des ersten Beines auslöst oder induziert und sich in einem bestimmten Tempo die zentralen Innervationen spiegelbildlich umkehren nach dem, hauptsächlich von Sherrington genauer dargestellten Mechanismus der reziproken Innervation. Bezeichnen wir die spinalen Beuge- und Streck „Zentren“ der rechten und linken Seite als A_r und B_r , A_l und B_l , so geht die Erregung von A_r mit einer Anregung von B_l und zugleich mit einer Hemmung von B_r und A_l einher, und die zunächst tätigen Gruppen werden nach einer bestimmten Zeit abgelöst von den vorher gehemmten Gruppen, auf die Hemmung erfolgt der Hemmungsrückschlag. Wie weit die rhythmische gegenseitige Auslösung der Bewegungen auf der Steuerung durch periphere, exterozeptive und propriozeptive Reize oder auf zentralen Eigenschaften beruht, ist eine Frage, die seit Bekanntwerden der Freusberg'schen Pendelbewegungen wiederholt erörtert ist. Da die hier geschilderten Versuche, deren Fortführung auch zurzeit noch durch das Fehlen des Tiermaterials verhindert ist, darauf erst Antwort geben würden, wenn sie nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln wiederholt würden, so sei hier nur auf den Befund T. Graham Browns verwiesen, wonach rhythmische Bewegungen der Hinterbeinmuskeln durch geeignete Maassnahmen — rasche thorakale Rückenmarksdurchschneidung an der enthirnten Katze — auch nach Hinterwurzel durchschneidung erzielt werden können und die Erscheinung des Hemmungsrückschlags nach Desafferenzierung sogar besonders deutlich ist. Daraus geht hervor, dass auch nach Wegfall der steuernden peripheren Reize ein zentraler Rhythmus bestehen bleibt, der als Eigenleistung ähnlich

wie beim Atemzentrum zugrundeliegt. Im übrigen zeigen die Narkoseversuche, wie der periphere Reiz (Zug und Druck am Unterschenkel, breiter sanfter Sohlenreiz, passive Beinbewegungen) die rhythmische Bewegung in Gang setzt und unterhält.

Dass die rhythmischen Beugestreckbewegungen bei einer Narkosetiefe auftreten, bei der die Gehirntätigkeit ausgeschaltet ist, dass also die Umsetzung kontinuierlicher oder unregelmässiger Reizung in rhythmische Reaktion die selbständige Eigenleistung schon untergeordneter Rückenmarkszentren ist, steht in Übereinstimmung mit den seit Goltz von verschiedenen Autoren an Rückenmarkstieren, so von Nothnagel¹⁾ an Fröschen, von Singer²⁾ an Tauben und neuerdings von Boehme³⁾ am Menschen gemachten Beobachtungen. Dass aber diese Selbständigkeit bei einer gewöhnlichen Narkose nicht oder nur andeutungsweise hervortritt, während sie im Verlauf weiterer Narkosen immer deutlicher zur Erscheinung kommt, ist ein neuer Punkt, auf den nun des näheren eingegangen werden soll.

2. Chronische Narkosenwirkung.

Schon die einfache Beobachtung zeigt, dass mehrfache Wiederholung langdauernder Narkosen allmählich eine dauernde Veränderung hinterlässt. Bei einer Katze, die im Laufe zweier Monate 18 Narkosen durchmachte, und in der Zwischenzeit sich wohl befand und gut frass, war festzustellen, dass sie an Gewicht zunahm, rundlich und fett, stumpf und träge wurde. Was ihre Toleranz gegen Äther betrifft, so gibt bei der angewendeten Art der Narkose die bis zur Betäubung erforderliche Zeit und Äthermenge darüber keinen sicheren Aufschluss. Die Geschwindigkeit der Betäubung wechselte. Während die Katze gewöhnlich unter der Glasglocke ruhig einschlief, kam es gelegentlich bei den späteren Narkosen vor, dass sie in einem Zustand, wo sie das Körpergleichgewicht nicht mehr halten konnte, einige lobhafte Kratzhiebe gegen die Glaswand oder in die Luft vollführte. Doch verhalten sich da die Katzen individuell verschieden. Nur soviel ist zu sagen, dass ein „Exzitationsstadium“ auftritt, wenn die Katze vor Beginn der Narkose in eine ärgerliche, gereizte Stimmung gebracht worden war, deren Nachwirkung sich, auch nach anfänglich ruhigem Verhalten unter der Glasglocke, im Stadium der Vorbetäubung äussert. Sobald aber auf irgendeine Weise eine Exzitation entsteht, ist damit, ohne unmittelbaren Zusammenhang mit der Toleranz, eine Verlängerung

1) H. Nothnagel, Zur Lehre vom klonischen Krampf. Virchow's Arch. Bd. 49 S. 267. 1870.

2) J. Singer, Zur Kenntnis der motorischen Funktionen des Lendenmarkes der Taube. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 89. 1881.

3) A. Boehme, Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilkunde. Bd. 56 S. 217. 1917

der Betäubungszeit gegeben, da die zahlreichen, durch Bewegung und Tätigkeit selbst herbeigeführten äusseren und Muskelreize als Weckreize wirken und das Einschlafen hintanhaltend. Die deutlichsten Unterschiede der chronisch narkotisierten Katze von der normalen sind die verzögerte Rauscherholung, infolge deren nach Absetzen der Narkosezufuhr die Zeit bis zur völligen Wiederkehr des Bewusstseins verlängert ist und die Übergangsstadien bis zum Erwachen auseinander gezogen erscheinen, und die immer grössere Regelmässigkeit und Vollständigkeit, mit der die geschilderten Laufbewegungen in der Narkose auftreten. So kommt es schliesslich zu einem Bild, das eine noch höhere Koordinationsstufe darstellt als das auf S. 3 (obere Hälfte) beschriebene der schlaff daliegenden Katze. Zwar vermag die Katze sich schon, Paddeln wenn auch schwankend, auf den Beinen zu halten, doch fehlt ihr das Verständnis der Situation und die eigene Initiative. In diesem Stadium nun wandert sie stumpfsinnig, ruhelos und ziellos, unermüdlich hin und her, weicht dabei Widerständen aus, vermeidet, an Ecken und Stuhlbeinen anzustossen, ist aber gegen drohende Handbewegungen, die gegen ihr Auge geführt werden, gleichgültig; durch einen Knall wird sie heftig erschreckt, unter Umständen so, dass sie umfällt, hat aber den Schreck gleich vergessen und wandert weiter. Zuweilen kann man sie an einem breiten, um den Leib geschlungenen Band so in die Höhe halten, dass die Hinterbeine auf dem Boden weiter schreiten und die Vorderbeine in der Luft paddeln, ohne dass sich die Katze dagegen wehrt oder darum kümmert. Eine Schale mit Milch, die vor sie hingestellt wird, umwandert sie oder tritt achtlos mit der Pfote hinein; hält man sie fest und taucht sie mit der Nase in die Milch, so trinkt sie. Die Katze befindet sich also während des Überganges von der Narkose zum vollen Wachen in einem vorübergehenden Zustand der Verblödung¹⁾. Während sie in der tiefen Narkose, wo nur die Hinterbeine Laufbewegungen ausführen, an ein Rückenmarkstier erinnert, ist sie in diesem Stadium der verzögerten Rauscherholung einem grosshirnlosen Tier zu vergleichen. So beschreibt Goltz die Rastlosigkeit des in seinem Aufenthaltsraum auf und ab wandernden, im übrigen völlig gleichgültigen, grosshirnlosen Hundes. Weiter erinnert das Verhalten an die oft lange Zeit mit automatischer Gleichförmigkeit fortgesetzten stereotypen Bewegungen von Katatonikern oder von Deliranten im Beschäftigungsdelir oder auch von Kindern vor dem Einschlafen. Auch von Hirnverletzten ist neuerdings beschrieben, dass sie, bei Gelegenheit der Poppelreuterschen Eimerprobe, in der einige Zeit hindurch mit Anspannung betriebenen Bewegung danach mit einer anscheinend zwangsmässigen Un-

1) Nach seiner Psychologischen Seite ist dieser Zustand verfolgt in meinem Buch über „Die kortikalen Erregungen“, Leipzig 1919, II. Kap.

ermüdllichkeit fortfahren. In allen Fällen erweist sich die Eigentümlichkeit, dass die einmal in Gang gesetzte alternierende Bewegung sich durch wechselseitige Auslösung selbst unterhält, als eine primitive Funktion untergeordneter Zentren, die dann zum Vorschein kommt, wenn das normale abwechslungsvolle Spiel der Impulse beeinträchtigt ist. Wie erklärt sich aber, dass gerade durch chronische Narkosewirkung solche Veränderung herbeigeführt wird?

Es ist bekannt, dass die Pendelbewegungen der Hinterbeine am Rückenmarkshund erst viele Tage oder Wochen nach der Rückenmarksdurchschneidung auslösbar sind, und ihr spätes Erscheinen wird der sehr langsamen Erholung vom Durchschneidungsschock zugeschrieben. Auch beim Hund ohne Grosshirn dauert es lange Zeit, bis alle die anfangs mitgelähmten Funktionen des übriggebliebenen Zentralnervensystems sich wieder einstellen und die Folgen der Operation überwunden haben. Bei der chemischen Enthirnung durch die Narkose kommt ein operativer Schock nicht in Frage. Dennoch liegt das Gemeinsame darin, dass die, wenn auch zeitweise und mit Unterbrechungen erfolgende Ausschaltung der Oberzentren erst längere Zeit gedauert haben muss, bevor die vom gewöhnlichen Einfluss der übergeordneten Stationen abgetrennten Unterzentren auch in ihrer Isoliertheit wieder gut funktionieren. Es kann sich also, wenn für diese Erscheinungen eine gemeinschaftliche Erklärung gesucht werden soll, nicht um eine Hemmung durch Schmerzreize oder Reizung übergeordneter Hemmungszentren und Hemmungsfasern handeln, vielmehr pflegt bei der Narkose- und Alkoholwirkung ein Wegfall von Hemmungen angenommen zu werden, sondern es liegt eine Erholungswirkung vor, eine Art Gewöhnung an eine fernwirkende Störung nach Art der Monakow'schen¹⁾ „Diaschisis“. Bei einer einzelnen Narkose ist die Zeit des Ausfalls übergeordneter Impulse zu kurz, als dass sich währenddessen wesentliche Veränderungen der Unterzentren ausbilden könnten. Je öfter und länger die zeitweise Ausschaltung der narkotisch am frühesten und vollständigsten gelähmten zerebralen oder kortikalen Oberzentren vorkommt, um so grösser wird die Selbständigkeit der in der Narkose weniger betroffenen und isoliert funktionierenden Teile, besonders wenn auch in den Zwischenzeiten eine chronische Schädigung und Funktionsherabsetzung der meistbetroffenen Oberzentren hinterbleibt. In einem stärkeren Unschädlichmachen des Giftes kann die „Gewöhnung“ nicht bestehen, da sich die Giftwirkung mit häufigerer Anwendung in den nicht mehr ganz ausgleichbaren, chronischen Störungen äussert. Wohl aber wird die Isolierungswirkung bei der Narkose ebenso

1) v. Monakow, Theoret. Betrachtungen über die Lokalisation im Zentralnervensystem. *Ergebn. d. Phys.* Bd. 13. 1913.

Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 179.

wie bei dem gewöhnlichen operativen Verfahren verständlich unter der durch viele Tatsachen gestützten Voraussetzung, dass die untergeordneten Zentren von den oberen her normalerweise dauernd einen Erregungsstrom zugeleitet bekommen, der ihre Tätigkeit verändert und verstärkt. Während das Vorhandensein einer tonischen Hemmung, unter deren Einfluss die Unterzentren ständen, überhaupt zweifelhaft ist und hauptsächlich zur Erklärung der Schockerscheinungen hypothetisch eingeführt wurde, ist die Wirkung anregender, bahrender Einflüsse vom Gehirn auf das Rückenmark seit langem einwandfrei bewiesen (Exner). Einen guten Beleg geben neuerdings die Versuche P. Hoffmann's¹⁾, der mittels Registrierung der Aktionsströme feststellt, dass die Reflexerregbarkeit einer Muskelgruppe in direkter Abhängigkeit steht von ihrem durch Tonus oder willkürliche Innervation bewirkten Kontraktionszustande; die tonisch zugeleiteten Impulse steigern also die Erregbarkeit der entsprechenden Reflexzentren. Fällt nun dieser übergeordnete zentrale Einfluss fort, so sinkt zunächst der Tätigkeitsgrad der Unterzentren so tief, dass die gewöhnlichen, sonst reflektorisch wirksamen Reize unterschwellig bleiben. Wie lange der unterwertige Zustand andauert, hängt von dem Verhältnis der Entwicklung der Ober- und Unterzentren ab. So versteht sich ohne weiteres, warum die Dauer der Schockwirkung bei den einzelnen Tierarten (Frosch, Hund, Affe) so verschieden ist, und warum beim Menschen, bei dem die vom Gehirn ausgehenden Impulse am kräftigsten sind, die Rückkehr der Reflexe nach Rückenmarksdurchtrennung am spätesten und unvollkommensten ist, und häufig, zumal unter der Hemmungswirkung pathischer Reize (Decubitus, Blasenentzündung), ganz ausbleibt. Auch der Befund, dass unmittelbar nach der Durchtrennung die Reflexe noch eine Weile erhalten sein können und erst danach für lange Zeit ausfallen, wird hiernach verständlich, während er zu der Annahme einer Reizung hemmender Fasern im Widerspruch steht. So führen die Überlegungen zu erfreulicher Übereinstimmung mit dem Ergebnis, zu dem W. Trendelenburg²⁾ von anderer Seite her gelangte, indem er durch Abkühlung und reizlose Ausschaltung eines Rückenmarksabschnittes die kaudal davon gelegenen Segmente temporär isolierte und auch dann die sogenannte Schockwirkung auftreten sah. Ganz ähnlich ist der Erfolg einer Hinterwurzeldurchschneidung, wonach das desafferenzierte Glied durch Absinken des nicht mehr durch die propriozeptiven Reize unterhaltenen Zentrenonus anfänglich wie motorisch gelähmt erscheint und erst allmählich wieder gebrauchsfähig wird.

1) Die Beziehungen der Schenreflexe zur willkürlichen Bewegung und zum Tonus. Zeitschr. f. Biol. Bd. 68 S. 351.

2) W. Trendelenburg, Der Einfluss der höheren Hirnteile auf die Reflextätigkeit des Rückenmarks. Pflüger's Arch. Bd. 136 S. 429. 1910.

fähig wird. Eine solche indirekte Lähmungswirkung liegt nun auch vor bei der temporären chemischen Ausschaltung der Oberzentren.

Dass sich allmählich durch Rückbildung einzelner und Erholung anderer Funktionen eine neue Selbständigkeit entwickelt, ist eine Eigentümlichkeit, die sich auch bei anderen Organen wiederfindet. Wenn zum Beispiel nach Stanniusligatur die vom Vorhof isolierte Herzkammer nach einiger Zeit in ihrem eigenen langsameren Rhythmus wieder zu schlagen beginnt, oder die nach Nervendurchschneidung maximal erschlafften Blutgefäße allmählich ihren alten, ja einen stärkeren Tonus wiedergewinnen, so ist das ebenfalls als eine Erholung nach Ausfall normaler, übergeordneter Reize erklärt worden.

Gegen diese Deutung der chronischen Narkosenwirkung könnte ein Einwand erhoben werden, der widerlegt werden muss. Wenn das automatische Paddeln der in oberflächlicher Narkose liegenden Katze durch Weckreize oder durch Erwachen plötzlich unterbrochen wird, oder wenn das Überbreiten eines schwarzen Tuches über den Kopf der Katze die automatischen Bewegungen wieder herstellt, das Wegziehen des verdunkelnden Tuches die Bewegung sistiert, so scheint sich darin ein hemmender Einfluss des stärker tätigen Gehirns auf die Unterzentren deutlich auszudrücken. Doch ist zu bedenken, dass in diesem Fall die vorher tätigen Muskeln nicht wie bei der echten Antagonistenhemmung erschlaffen, sondern nur in eine andere, tonische statt rhythmische Erregung versetzt werden, wobei, wie an der angestrengten, gespannten Haltung zu sehen ist, die motorische Erregungssumme zu-, nicht abgenommen hat. Eine Aussendung hemmender Impulse liegt dabei nicht vor. Vielleicht ist die normale Unselbständigkeit und schwächere Eigentätigkeit der Unterzentren darin begründet, dass die von der Peripherie kommenden Erregungen für gewöhnlich auf den feiner ausgebildeten höheren Bögen durch die oberen Teile des Zentralnervensystems geleitet werden, und erst, wenn diese Wege ungangbar geworden sind, die niederen, kürzeren Reflexbögen mehr entwickelt werden.

Die hier gegebene Deutung der chronischen Narkosenwirkung erstreckt sich natürlich ebensogut auf die aus den Erfahrungen der ärztlichen Praxis bekannte, chronische Alkoholwirkung, deren Ähnlichkeit ohne weiteres auffällig ist. Es sei hier, ohne näheres Eingehen auf die psychiatrische Seite, nur angedeutet, wie die bei der Katze erwähnte Gewichtszunahme, der wohl auf Herabsetzung des oxydativen Stoffwechsels beruhende Fettansatz, die geistige Trägheit und Stumpfheit für den chronischen Alkoholiker des ersten Stadiums typisch und wie der Abdunkelungsversuch dem psychiatrischen Versuch an Alkoholdeliranten entspricht, deren Halluzinationen beim Abklingen des Deliriums nur noch bei Abdunkelung, nicht mehr im Hellen

auftreten. Ebenso ist bekannt, dass bei Personen, die des Alkohols ungewohnt sind, der Alkoholgenuss mehr einschläfernd wirkt, während chronische Alkoholisten sich durch das lebhaftes Exzitationsstadium in der Narkose auszeichnen. Allgemein gesprochen, gilt die Regel über das Abhängigkeitsverhältnis der Ober- und Unterzentren wie für Gehirn und Rückenmark so auch für die kortikalen und subkortikalen Gehirnteile und schliesslich auch innerhalb der Grosshirnrinde selbst, von der die komplexesten Funktionen am frühesten und stärksten gelähmt oder auch dauernd geschädigt werden, während untergeordnete Funktionen von der indirekten Lähmung allmählich weniger in Mitleidenschaft gezogen werden und grössere Selbständigkeit gewinnen.

3. Einfluss der Temperatur auf die Reflexe.

Ein narkotisierter Warmblüter pflegt sich, sofern keine besonderen Vorrichtungen getroffen sind, während der Narkose abzukühlen, weil er still mit ausgebreiteter Oberfläche, schlaffem Muskeltonus und weiten Hautgefässen daliegt. Der Wärmeverlust des Körpers kann dabei schon in Zimmertemperatur mehrere Grad betragen. Bei einer Katze, die durch Narkose zeitweilig in ein spinales Tier umgewandelt ist, lässt sich nun leicht beobachten, wie die Reflexe durch Abkühlung und Erwärmung verändert werden. Auf diese Beobachtung näher einzugehen, veranlasst einmal ihre Bedeutung für die Frage nach dem Mechanismus der Temperaturregulierung; denn hier, wo die Temperaturregulierung in ihrer Gesamtheit deutlich versagt, können wir eine Teilwirkung unter einfacheren Bedingungen studieren, ohne ein unbekanntes „Vermögen“ der Temperaturregulierung annehmen zu müssen. Ausserdem zeigt sich, dass dieselbe Erscheinung am Gesamtorganismus und am Rückenmarkstier, am Warmblüter und am Kaltblüter wiederkehrt, die Beobachtungen aber bisher nicht genügend in Zusammenhang gebracht und von den verschiedenen Autoren sehr widersprechend gedeutet sind.

Der Sachverhalt bei einer narkotisierten Katze ist folgender: Während sie sich allmählich abkühlt, fängt sie an zu „frieren“, wenn auch ohne Bewusstsein, und lebhaft zu zittern. Bestrahlt man sie nun mit Wärme, indem man sie nahe an einen glühenden Eisenofen legt oder der Wirkung mehrerer Glühbirnen aussetzt, so hört das Kältezittern auf, zugleich aber werden die vorher lebhaften Reflexe abgeschwächt und einige davon ganz unterdrückt.

Eine genauere Untersuchung des Frostzitterns, das im Durchschnitt bei normalen Tieren ebenso deutlich oder deutlicher zu sein pflegt als bei chronisch vorbehandelten, ermöglicht sich, wenn man das Zittern, nachdem es in maximaler Stärke vorhanden ist, zunächst

durch Vertiefung der Narkose aufhebt und dann durch Abflachung der Narkose allmählich wieder vortreten lässt. Dabei zeigt sich die Beziehung zwischen Kältetremor und Sehnenreflexen in der typischen Reihenfolge: Reflexe (durch Beklopfen der Achilles- und Patellarsehne oder ruckweise elastische Beugung einer Pfote) kaum auslösbar; normale Sehnenreflexe; gesteigerte Sehnenreflexe mit Andeutung von Klonus; kurzdauernder Klonus; unerschöpflicher Klonus auf mechanische Reizung; beiderseitiger Klonus; und schliesslich „spontaner“ Kälteklonus mit allgemeinem Schütteltremor der Extremitäten. Zunächst werden die durch einmaliges Beklopfen ausgelösten Sehnenreflexe lebhafter, es genügt ein schwächeres Beklopfen, später auch eine Erschütterung, die nicht die Kniesehne selbst, sondern nur die Umgebung des Knies trifft, und sogar ein Beklopfen des Bauches; dann werden sie rhythmisch, die Reaktion ist mit einmaliger Bewegung nicht erschöpft und unterhält sich selbst, indem die Erschütterung des zurückpendelnden Gliedes einen neuen Reiz setzt; sie werden doppelseitig, da auf den Reiz auch das ungereizte Hinterbein mit einer gleichzeitigen, gleichsinnigen Bewegung anspricht, und schliesslich tritt die Erregung auch ohne hinzukommende äussere Reize auf. Pathischer Reiz oder kurzdauerndes vorsichtiges Festhalten bringt die klonischen Bewegungen zur Ruhe. Sie unterscheiden sich von den vorher beschriebenen Laufreflexen durch ihre grössere Schnelligkeit, Gleichförmigkeit und Einfachheit, ferner dadurch, dass sie durch Vertiefung der Narkose leichter aufgehoben werden und bei Doppelseitigkeit nicht mit Phasenverschiebung alternierend, sondern mit Phasengleichheit synchron rechts und links auftreten. Hiernach handelt es sich bei den klonischen Kältebewegungen wie bei den Sehnenreflexen um die Tätigkeit anderer Rückenmarkszentren als bei den höher zusammengesetzten Laufbewegungen, zumal beide Arten von Bewegungen sich nicht stören, sondern zusammen vorkommen können, wobei der feinschlägige Rhythmus sich mit dem Laufrhythmus kombiniert, wie etwa ein Oberton mit dem Grundton.

Die geschilderte Reihenfolge zeigt nun sehr deutlich, wie die Kältewirkung in ihren verschiedenen Graden sich bald als eine Steigerung der Reflexerregbarkeit, bald als Erregung äussert. Zwischen Erregung und Erregbarkeitssteigerung bestehen alle Übergänge. Daraus ist zu schliessen, dass zwischen ihnen keine prinzipiellen Unterschiede bestehen. Gerade weil Erregung und Erregbarkeit häufig, besonders von pharmakologischer Seite, scharf getrennt werden, ist hervorzuheben, dass die zum Beispiel für die Strychninwirkung berechnete Scheidung nicht für alle Fälle zutrifft. Wie die Hinterwurzel-durchschneidung bei Strychninvergiftung zeigt, ist der Strychnintetanus ein Reflexkrampf, das Strychnin für sich allein wirkt nicht erregend.

Bei solchen Agenzien muss die Erregbarkeitssteigerung in einer andersartigen Veränderung bestehen, etwa in einer vermehrten Anhäufung von zerfallsfähigem Material, was zu überstarker Entladung führt. Wo aber ein Agens wie die Kälte selbst als Reiz wirken kann, liegt die Formulierung nahe, dass der Reiz bald „unterschwellig“ bleibt und sich dann mit einem andern (mechanischen) Reiz addieren kann, bald selbst überschwellig wird. So liegt der Fall zum Beispiel bei der lokalen pilomotorischen Reaktion, der Gänsehaut; sie lässt sich durch Kältereiz erzeugen, unter Umständen aber zeigt sich die Kältewirkung nur darin, dass nun ein vorher unwirksamer mechanischer Strichreiz die Gänsehaut prompt hervorruft.

Wir fassen so die Reflexsteigerung in der Kälte als einen reflektorisch entstandenen Reizerfolg auf, so wie es seinerzeit Freusberg ¹⁾ getan hat. Denn wenn auch beim Rückenmarksfrosch, an dem Freusberg experimentierte, und allgemein beim Rückenmarkstier ein ausgesprochenes Kältezittern nicht aufzutreten pflegt, so findet sich doch, wie seit Tarchanoff und Freusberg bekannt und mehrfach bestätigt ist, die Reflexsteigerung in der Kälte bei ihnen in gleicher Weise. Auch beim Menschen ist die Anregung der Reflextätigkeit durch Kälte häufig beschrieben. So findet Sternberg ²⁾ sogar erloschene Patellarreflexe nach kaltem Vollbad wieder auslösbar. Bei einem Kranken mit Hirnverletzung und spastischer Lähmung eines Beines konnte ich gelegentlich beobachten, wie der im Laufe der Monate bei fortschreitender Besserung verschwindende Patellar- und Fussklonus wiederkehrte, so oft dem Kranken kalt war. Auch die Winternitz'schen Versuche ³⁾ sind hier anzuführen. Evident wirkt diese Reflexsteigerung im Wärmehaushalt des Warmblüters als Teilfunktion der chemischen Temperaturregulierung. Beim Rückenmarks- und Narkose-tier aber kommt natürlich das Eingreifen eines in unbekannter Weise funktionierenden, temperaturregulierenden Zentrums nicht in Frage. Um so wichtiger ist es für das Verständnis des Mechanismus der Temperaturregulierung, sich über das Zustandekommen der erhöhten Reflextätigkeit zu einigen. Die Streitfragen, die hier vorliegen, sind: Wirkt die Abkühlung infolge einer Stoffwechseländerung des Zentralnervensystems oder als ein direkt an den Zentren angreifender Blutreiz oder als ein reflektorisch wirksamer peripherer Reiz?

1) Über die Erregung und Hemmung der Tätigkeit der nervösen Zentralorgane. Pflüger's Arch. Bd. 10 S. 144. 1875.

2) M. Sternberg, Die Sehnenreflexe. Wien 1893.

3) Winternitz, der durch Überfirnissen der Haut die Tiere abkühlte, schildert die hochgradige allgemeine nervöse Erregbarkeit dieser Tiere, die erst bei weiterem Sinken der Körpertemperatur (bei Katzen von ungefähr 32° C. an) in den soporösen Zustand umschlägt.

Für die Stoffwechselwirkung der Abkühlung ist Biedermann¹⁾ mit ausführlichen Erörterungen eingetreten. Auf Grund des Unterschiedes im Verhalten von Sommerfröschen und Winterfröschen experimentiert er an Kaltfröschen und polemisiert lebhaft gegen die Freusberg'sche Deutung. Er kommt zu dem Ergebnis: Bei der Stoffwechselbeschleunigung in der Wärme, der Stoffwechselverlangsamung in der Kälte werden Dissimilierung und Assimilierung (Zähler und Nenner des Biotonus) nicht in ganz gleichem Maasse betroffen; während eines lebhaft beschleunigten Stoffwechsels vermag die Assimilierung nicht gleichen Schritt zu halten und die Dissimilierung überwiegt, während trägen Stoffwechsels kann es durch relatives Anwachsen der Assimilierung zur Aufspeicherung von Reserve- und Zerfallsstoffen kommen. Auf Grund dieser Aufspeicherung wächst die Erregbarkeit und Widerstandsfähigkeit des Rückenmarks in der Kälte, sie hält aber danach in der Wärme wegen Verbrauchs des Reserve-materials nur kurze Zeit, etwa eine halbe Stunde an. So wahrscheinlich die allgemeinen Überlegungen an sich auch sind, so sind doch bei ihrer Anwendung zwei Ungenauigkeiten unterlaufen. Einmal wendet Biedermann die Erklärung sowohl auf langdauernde wie auf kurzdauernde Kältewirkung an, und zweitens pflegt er von „Abkühlung des Rückenmarks“ zu sprechen²⁾, wo es sich in Wirklichkeit um Abkühlung des ganzen Körpers oder der äusseren Oberfläche handelt. Nun besteht aber ein grosser Unterschied zwischen einem Kältefrosch und einem nur kurz intensiver Kältewirkung ausgesetzten Frosch. Um einen Sommerfrosch künstlich in einen Winterfrosch zu verwandeln, genügt nicht einmal die Kältewirkung mehrerer Stunden. Wie schon Steinach³⁾ angibt, erreichen die Veränderungen erst dann den höchsten Grad, wenn der Frosch 8 Tage im Eisschrank bei ungefähr 5° C. gehalten und dann für 3—5 Tage in einem dünnwandigen Metallbehälter (unter besonderen Vorsichtsmaassregeln zur Vermeidung von Hautentzündungen) unter Eis gesetzt ist. Das ist eine Zeit, deren Erforderlichkeit bei Reflexwirkung unverständlich wäre, und die auf tiefgreifende Stoffwechseländerungen hinweist, im Sinne der von Biedermann und auch von Winterstein⁴⁾ vertretenen Annahme von der Verschiebung im Biotonus. Dagegen hat der ursprüngliche Tarchanoff'sche Versuch folgende Form: „Man bestimmt mit dem Metronom die Zeit, die vergeht, bis ein enthirnter Frosch die Pfote aus dem an-

1) Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarks. Pflüger's Arch. Bd. 80 S. 408. 1900.

2) So auch F. W. Fröhlich, Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung. Ergebn. d. Physiol. 1918 S. 71.

3) Über die elektromotorischen Erscheinungen an Hautsinnesnerven. Pflüger's Arch. Bd. 63 S. 498. 1896.

4) Über die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervenzentren. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 1 S. 129.

gesäuerten Wasser zurückzieht. Dann wird der Vorderkörper (Kopf, Arme, Brust) in Eis eingepackt — am bequemsten zieht man dem Tier ein mit Eisstückchen gefülltes Beutelchen über den Kopf. Jetzt zieht der Frosch die von neuem eingetauchte Pfote sehr viel früher und schneller aus der Flüssigkeit, macht auch ohne weitere Reizung einige Beinbewegungen. Sehr rasch nach der Entfernung des Eises ist der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt“¹⁾). Wenn auch nach Tarchanoff die Eispackung erst nach einer Viertelstunde ihre stärkste Wirkung erreicht, so ist der Erfolg doch schon vorher fast unmittelbar deutlich. Für eine Stoffwechselwirkung ist diese Zeit zu kurz, die nächstliegende Annahme ist die der reflektorischen Wirkung.

Dass es sich um eine Abkühlung des Rückenmarks, die doch für die Stoffwechselwirkung Voraussetzung wäre, und auch um eine direkte Reizung des Rückenmarks durch das abgekühlte Blut nicht handeln kann, lässt sich mit Sicherheit zeigen. Wird bei der Eispackung der freiliegende Rückenmarksquerschnitt des dekapitierten Frosches nicht besonders vor der direkten Eiswirkung geschützt, so gelingt der Versuch nicht. Ebenso wird durch die Trendelenburg'schen Versuche mit lokaler Abkühlung bewiesen, dass die direkte Wirkung der Kälte auf das Zentralnervensystem eine Lähmung, aber niemals eine Erregung oder Erregbarkeitssteigerung ist. Ferner lässt sich nach der Baglioni'schen Methode ein Präparat herstellen, das aus nichts anderem besteht, als aus dem isolierten Rückenmark mit anhängendem N. ischiadici und Unterschenkeln. Ein solches Präparat ist zwar, wie Baglioni²⁾ fand, widerstandsfähiger und haltbarer in der Kälte, die Reflexe aber nehmen nach den Untersuchungen von Geinitz und Winterstein³⁾, bei Erwärmung zu, bei Abkühlung ab, und eine Steigerung der Reflexerregbarkeit durch Kälte konnten Geinitz und Winterstein nicht finden. Am Warmblüterrückenmark haben neuerdings Storm van Leeuwen und M. van der Made⁴⁾ den Einfluss der Temperatur auf die Reflexe untersucht. Der Zweck ihrer Untersuchungen war zunächst, festzustellen, ob die Resultate der pharmakologischen Untersuchungen am Rückenmarkstier beeinträchtigt werden durch die Abkühlung, die das Präparat zu erleiden pflegt. Sie fanden, dass dekapitierte Tiere bei 38° C. für kurze Zeit die lebhafteste Reflexfähigkeit zeigen, sich aber bald erschöpfen, und dass bei einem Absinken der Temperatur unter 35° C. die Reflexe langsam an Erregbarkeit abnehmen, wenn sie auch selbst bei 26° C. bei beeinträchtigter Herz-

1) Freusberg, l. c. S. 181.

2) La fisiologia del midollo spinale isolato. Zeitschr. f. allg. Phys. Bd. 4 S. 384.

3) Über die Wirkung erhöhter Temperatur auf die Reflexerregbarkeit des Froschrückenmarks. Pflüger's Arch. Bd. 115 S. 273. 1906.

4) Über den Einfluss der Temperatur auf die Reflexfunktionen des Rückenmarks von Warmblütern und Kaltblütern. Pflüger's Arch. Bd. 165 S. 37. 1916.

tätigkeit und Sauerstoffversorgung noch verhältnismässig gut vorhanden sind. Das Rückenmark verhält sich also gegenüber der thermischen Einwirkung so, wie es nach den allgemeinen chemischen und biologischen Gesetzmässigkeiten zu erwarten ist, und eine paradoxe Temperaturwirkung findet sich hier nicht. Wohl aber ist in diesem Zusammenhang eine Bemerkung von besonderer Bedeutung, die in der letztgenannten Arbeit als methodischer Nebenfund verzeichnet ist. Zur Erhaltung einer bestimmten Körpertemperatur bei der Untersuchung der Reflexe fanden jene Autoren die Erwärmung mittels geheizter Unterlage und Glühlampe unzweckmässig, da die Reflexe dann innerhalb weniger Minuten „bis auf ein Halb oder noch weniger der Anfangshöhe zurückgingen“; dagegen führte dauernde Magendurchspülung mit temperiertem Wasser zum gewünschten Erfolg ohne Störung der Reflexe. Hierin kommt, wie ich meine, mit aller Deutlichkeit zum Ausdruck, dass Erwärmung (oder Abkühlung) der Haut und Erwärmung (oder Abkühlung) des Rückenmarks oder Gesamtkörpers in ihrem Erfolg sich gerade entgegengesetzt sind. Die Wirkung der Wärmebestrahlung oder Eispackung stellt sich ein, bevor noch eine merkliche Änderung der Körpertemperatur erfolgt ist. Ähnlich lassen sich beim Menschen durch eine nur die Nackenhaut treffende Kälteeinwirkung alle Symptome des Frierens hervorrufen oder lässt sich ein langdauerndes Frösteln durch Eintauchen der Füsse in sehr warmes Wasser beseitigen, ohne dass etwa die kleine, entzogene oder zugeführte Kalorienmenge für eine Veränderung der Körpertemperatur in Betracht käme. Jene holländischen Autoren betrachten die Strahlungswirkung als „ein Beispiel dafür, wie durch Reize (in diesem Falle Wärmereize von der Haut aus) Reflexe gehemmt werden können“. Zufällig steht im gleichen Heft des Pflüger'schen Archivs die Arbeit Goldscheider's, „Über Irradiation und Hyperästhesie im Bereich der Hautsensibilität“, worin gezeigt wird, dass die Hemmungswirkung von Schmerz- und Kältereizen beträchtlich, die von Wärmereizen ganz gering ist. Als Hemmungswirkung kann also die Herabsetzung der Reflexerregbarkeit in der Wärme nicht gedeutet werden, wie ich meine, ist die für reine thermische Hautwirkung geltende Erklärung: Durch die Erwärmung werden die von der Haut ausgehenden, über die ganze Körperoberfläche verbreiteten Kältereize ausgeschaltet, und infolgedessen sinkt der vorher durch alle diese afferenten Anregungen unterhaltene Rückenmarkstonus, was sich in einem Sinken der Reflextätigkeit äussert.

Zur Bekräftigung dieser Auffassung, die die Kältewirkung reflektorisch erklärt, ist es nötig, die Gründe zu widerlegen, die gegen solche Erklärung angeführt sind. Es ist gesagt, für die Reflexsteigerung in der Kälte sei das Erhaltenbleiben der Zirkulation notwendig, sie sei daher durch

Blutwirkung veranlasst; dass sie bei Eispackung erst in einer Viertelstunde ihren höchsten Grad erreiche, sei eine für reflektorische Wirkung zu lange Zeit; zudem sei längerdauernde Applikation von Eis auf die Haut kein Reiz, sondern bewirke Kälteanästhesie.

Das Fehlen der Reflexsteigerung beim entbluteten Frosch ist aus der Empfindlichkeit des Zentralnervensystems für Entziehung von Sauerstoff und Ernährung verständlich; wenn die vermehrte Zufuhr und funktionelle Hyperämie ausbleibt, die für die erhöhte Reflex-tätigkeit Vorbedingung ist, so kann sich auch die Mehrleistung nicht entwickeln. Was die Zeitdauer betrifft, so sei hier ein aus der ärztlichen Praxis bekanntes Beispiel angeführt als Beweis dafür, dass ein Kältereiz unter Umständen eine recht lange Reaktionszeit hat. Es gibt Menschen, die im Winter an zeitweiligem „Absterben der Finger“ leiden; sie bekommen nach dem Waschen mit kaltem Wasser oder nach Berühren eines kalten Gegenstandes einen Gefässkrampf mit spastischem Gefässverschluss in einem oder mehreren Fingern, die leichenblass werden. Gewöhnlich folgt der Spasmus dem Kältereiz nicht unmittelbar, sondern stellt sich erst viele Minuten später ein, obgleich doch sonst Gefässreflexe, plethysmographisch gemessen, sehr prompt einsetzen. Die auf die Hautabkühlung und Kälteempfindung folgende Gefässverengung wirkt ihrerseits weiter als — propriozeptiver — Reiz, und durch zeitliche Summation dieser Reize kommt es schliesslich zum maximalen spastischen Erfolg. Der dritte Einwand schliesslich, dass die Eiskühlung der Haut ja bei längerer Einwirkung anästhesiere und nicht reizen könne, geht von der bekannten Tatsache aus, dass durch Eis oder Äther- und Äthylchloridspray lokale Anästhesie erzielt wird. Es scheint zunächst, dass derselbe Erfolg wie bei der lokalen Wirkung auch bei allgemeiner Wirkung eintreten müsse. Wie wenig das zutrifft, würde sich herausstellen, wenn man etwa versuchen wollte, beide Beine eines Menschen durch Eispackung zu anästhesieren. Es genügt aber schon, nur Hand und Vorderarm in Wasser von ungefähr 10° C. zu tauchen, um zu sehen, dass der Vorderarm dabei durchaus nicht reizlos wird. Zwar verschwindet die anfängliche „eigentliche“ Temperaturempfindung bald durch Adaptation, es bleibt aber ein unangenehmes Kältegefühl übrig, das um so lebhafter und lästiger, ja schmerzhaft wird, je länger der Arm eingetaucht bleibt, und zu allgemeinem Frieren und Frösteln führen kann, auch ohne dass eine Veränderung der Körpertemperatur nachweisbar wäre. Der Grund dafür sind die von den Hautgefässen ausgehenden propriozeptiven Reize, wie ich in meiner Arbeit über die Temperaturempfindungen¹⁾ näher ausgeführt habe. Derartige Reize sind während der ganzen

1) Ebbecke, Über die Temperaturempfindungen in ihrer Abhängigkeit von der Hautdurchblutung und den Reflexzentren. Pflüger's Arch. Bd. 169. 1917.

Dauer der Kälteeinwirkung vorhanden und reflektorisch wirksam. Hat schon an sich die Kälte eine grössere Reizwirkung als die Wärme, weil die Zahl der Kältepunkte zehnmal grösser ist als die der Wärmepunkte, so wird ihre Wirkung noch durch das Gefässgefühl verstärkt.

So gehen, wie zusammenfassend gesagt werden kann, in der Kälte und in geringerem Grade schon bei der gewöhnlichen Aussentemperatur zahlreiche dauernde Reize von der ganzen Oberfläche der Haut mit ihren Gefässen aus, die sich zeitlich und räumlich summieren. In den Reflexzentren, zu denen sie gelangen, regen sie einen Tonus von verschiedener Stärke an, der sich bei höheren Graden als Steigerung der Reflexerregbarkeit oder als Erregung äussert. Die Oberflächenwirkung der Wärme besteht wesentlich in der Ausschaltung dieser Reize und führt damit zum Sinken des Tonus und der Erregbarkeit. Die Oberflächenwirkung einerseits und die thermische Änderung der Körper-, Blut- und Zentrentemperatur anderseits haben entgegengesetzten Erfolg, und wo sie zusammen vorkommen, richtet sich der Gesamterfolg nach dem Stärkeverhältnis der beiden entgegengesetzten Faktoren.

Ist demnach die Reflexsteigerung mit klonischen Reflexen und Tremor der Erfolg einer ausgebreiteten oder andauernden allgemeinen Reizung, so müssen auch nichtthermische, nämlich chemische, faradische und pathische Reize einen ähnlichen Erfolg haben können. Dass dies der Fall ist, soll noch zum Schluss durch Zusammentragen der einschlägigen Beobachtungen gezeigt werden.

Zunächst seien zwei Versuche Freusberg's¹⁾ zitiert:

„Ein dekapitierter Frosch wird in stets gleichen Pausen chemisch gereizt. Aus der ganz schwachen Säurelösung ($\frac{1}{3}\%$) zieht er konstant die Pfote nach 10 Metronomschlägen zurück. Wenn mit einem feinen Glasstäbchen — dessen mechanische Berührung mit der Haut keine Bewegung hervorruft — ein kleiner Tropfen einer 10% igen Schwefelsäurelösung auf die Rückenhaut in der Gegend der Arme gebracht wird, so beginnen ausser Armbewegungen nach vier Metronomschlägen Bewegungen der Hinterbeine. Bei sofortigem Abspülen bringt diese heftige Reizung keine dauernde Veränderung der Erregbarkeit hervor, vielmehr sind nach der gewöhnlichen Ruhepause die genannten Reflexzeiten wieder gültig. Jetzt wird der Frosch gleichzeitig mit der Pfote in die schwache Säure getaucht und am Rücken, sei es auf derselben oder auf der entgegengesetzten Seite, mit der starken Säure gereizt: der Frosch beginnt jetzt schon beim ersten oder zweiten Metronomschläge die heftigsten, zappelnden Reflexbewegungen. Nach einer Pause bedarf es wieder zehn beziehungsweise vier Metronomschläge, bis die beiden Reize, einzeln angewandt, wirksam werden, und der Versuch kann von neuem angestellt, die Summierung der Wirkung von neuem erzielt werden.

Das Wesentliche bei diesen Versuchen ist natürlich nicht, dass gleichzeitig mit dem auf den Hinterkörper einwirkenden schwachen Reiz ein starker Reiz sich gerade vom Vorderkörper her geltend mache. Die Wirkung ist vielmehr dann am stärksten, wenn der eine Reiz die ganze Körperoberfläche trifft und dem Zentralorgan von allen Seiten zugeleitet wird. Das zeigt folgender Versuch.

1) Pflüger's Arch. Bd. 10 S. 182, 183.

Ein enthirnter Frosch zieht die Pfote nach zwölf Metronomschlägen aus dem angesäuerten Wasser. Nun tauche ich nur den Vorderkörper in eine 4%ige Kochsalzlösung, spüle mit Wasser ab, um die Reflexbewegungen aufhören zu machen, und tauche sofort die Pfote wieder in die Säure. Sie wird nach acht Metronomschlägen herausgezogen (bei stärkerer Konzentration der Kochsalzlösung rascher). Nach einer Pause tauche ich den ganzen Frosch wieder in die Kochsalzlösung, spüle ihn ab und tauche sofort wieder die Pfote in die Säure; sie wird nach zwei Metronomschlägen heftig daraus entfernt. Nachher ist die ursprüngliche Erregbarkeit wieder da und lässt sich von neuem durch das Kochsalzbad so hochgradig steigern.“

In den beiden angeführten Fällen ist der Kältereiz durch einen chemischen Hautreiz ersetzt und der gleiche Erfolg erzielt. Ähnlich ist den Neurologen bekannt, dass ein faradisches Vollbad, bei hinreichender Stärke der faradischen Durchströmung, ebenso reflexsteigernd und allgemein aufregend wirkt wie ein kaltes Bad. Sehr deutlich ist der Befund von Lewandowski und Neuhof¹⁾, denen es gelang, bei einem Menschen, dem nach Rückenmarksdurchtrennung sämtliche Reflexe der unteren Extremitäten fehlten, die Rückkehr der Reflexe durch langdauernde faradische Reizung eines Beines zu erzielen. Es wurden starke Ströme und sehr breite Elektroden verwendet. Beim ersten Versuch musste die Faradisierung eine halbe Stunde lang fortgesetzt werden, bis als erster Reflex ein Babinski auslösbar wurde, der nun, wenn auch leicht erschöpfbar, eine Stunde nach Aufhören der Reizung auslösbar blieb. In den Sitzungen der nächsten Tage verringerte sich die zur Reflexerweckung erforderliche Faradisationszeit, vermehrte sich die Zahl der zum Vorschein kommenden Reflexe und verlängerte sich die Zeit, innerhalb deren die belebende Nachwirkung anhielt. Da die Reizung eines Beines für die Reflexerweckung in beiden Beinen genügte, ist eine direkte Muskelwirkung der Faradisierung ausgeschlossen und kommt nur die Wirkung der afferenten Reize auf das Reflexzentrum in Betracht, die als eine die Reizung überdauernde Nachwirkung eine Erregbarkeitssteigerung hinterliess. Hierdurch wurde die Erregbarkeit des Rückenmarks, die durch das Fehlen der sonst dauernd vom Gehirn zuströmenden Impulse gesunken war, soweit gehoben, dass nun die gewöhnlichen peripheren Reize reflektorisch wirksam wurden. Zum Vergleich sei daran erinnert, dass es bei kräftigen Winterfröschen durch lange Zeit fortgesetzte Faradisierung eines Ischiadicus möglich ist, sie in einen der Strychninvergiftung ähnlichen Zustand zu versetzen, wobei sie auch leichte Berührungsreize mit allgemeinem Streckkrampf beantworten.

Beim Menschen haben Ärzte, besonders Chirurgen, häufig Gelegenheit, Reflexsteigerung und Tremor als Folge langdauernder pathischer Reize zu beobachten, eine Erfahrung, die im selben Sinne gedeutet

1) Über die Wiederbelebung der Reflexe nach Rückenmarksdurchschneidung. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychol. Bd. 13. 1912.

und verwertet werden kann. Während der Nachbehandlung eines verwundeten und durch den Wundreiz Schmerzen ausgesetzten Gliedes sieht man häufig beim Verbandwechsel ein deutliches Zittern dieses Gliedes, auch wenn es sich um geringfügige Wunden, etwa eines Fingers, handelt, und der Behandelte selbst angibt, keinerlei Furcht zu haben und keine erheblichen Schmerzen zu spüren. Das Zittern tritt „von selbst“ unwillkürlich ein und betrifft auch nur das eine Glied, nicht den ganzen Körper. Dass hierfür eine Empfindung oder ein Affekt, überhaupt eine Beteiligung des Bewusstseins nicht erforderlich ist, zeigen die Beobachtungen am narkotisierten Menschen. Hier treten zuweilen „spontane“ Ätherkloni in leichter Narkose ein, die für den Operierenden eine lästige Störung sind, sich aber durch breites Überstreichen oder mechanisches Festhalten des zitternden, rhythmisch bewegten Gliedes unterdrücken lassen und ganz wie bei den Tierversuchen auf die Abkühlung des betäubten und stillliegenden Körpers zurückgeführt werden können. Solche Ätherkloni nun sind besonders stark, lästig und schwer zu beseitigen, wenn es sich um Operationen an einem verwundeten Glied handelt, und hauptsächlich bei einem Amputationsstumpf, an dem aus irgendeinem Grunde erneut zu operieren ist. Wieder lassen sich Tierversuche zum Vergleich heranziehen, wenn man an die seit Brown Sequard bekannte Erfahrung denkt, dass Durchschneidung des N. ischiadicus auf einer Seite die Reflexerregbarkeit steigert, zum Beispiel die Auslösung des Kratzreflexes beim Meerschweinchen. Dabei kann es sich natürlich nicht um die Lähmungswirkungen handeln, sondern um die im Ischiadikusstumpf durch Wundreiz oder Entzündung dauernd zum Zentrum geleiteten Erregungen. Darauf deuten auch die bekannten subjektiven Reizerscheinungen, die Amputierte namentlich in der ersten Zeit nach der Amputation zu haben und mit halluzinatorischer Deutlichkeit in das amputierte Glied zu lokalisieren pflegen.

Da bei den angeführten Beispielen von Reflexsteigerung und Tremor durch chemische, faradische und pathische Reizung eine indirekte Stoffwechselwirkung nicht in Betracht kommt, unterstützen diese Beobachtungen die Erklärung der gleichartigen Kältewirkung als einer direkten Reizwirkung auf das Reflexzentrum. Das Gemeinsame der verschiedenen Reizarten liegt darin, dass es sich um eine länger anhaltende und entweder durch ihre grosse Stärke oder durch ihre weite Ausbreitung ausgezeichnete Reizung handelt. Gerade in letzterer Beziehung ist der die ganze Körperoberfläche treffende und auch durch Adaptation nicht unterdrückte Kältereiz vor anderen begünstigt.

Schliesslich sei kurz auf die Wirkung und Nachwirkung psychischer Affekterregungen hingewiesen, die der peripheren Reizung bis in Einzelheiten entspricht. Die Ähnlichkeit von Kälteschreck und psychischem Schreck, schon in der Namensgleichheit ausdrückte, in ihren

körperlichen Symptomen erstreckt sich auch auf die Reflexerregbarkeit. Nach einer erschreckenden Nachricht, einem aufregenden Erlebnis, wie auch nach einer heftigen körperlichen Anstrengung oder im Zustand gespannter Erwartung ist sowohl ein künstlich hervorzurufender Klonus als auch ein spontan auftretender Tremor besonders bei labil veranlagten Menschen nachzuweisen als Folge allgemeiner Zunahme an Zahl und Stärke der vom Grosshirn zum Rückenmark geleiteten Impulse. Ein solcher Affekttremor wird unter Umständen durch das Aufraffen zu einer bestimmten Willenshandlung gehemmt, so wie in dem anfangs geschilderten Bild der Katze ein Weckreiz die rhythmischen und Zitterbewegungen zum Stillstand bringt; ein Geiger beispielsweise, der in unbestimmter Erwartung vor seinem öffentlichen Auftreten zitternd und fröstelnd im „Lampenfieber“ den Beginn des Spiels herbeiwünscht, überrascht danach, sobald er zu spielen begonnen hat, durch die Ruhe und Sicherheit, mit der er seinen Bogen gleichmässig über die Saiten führt. Obgleich hier der Verlauf der Erregungen von unüberschbarer Kompliziertheit ist, bleibt doch die Ähnlichkeit in den Grundzügen erkennbar.

Zusammenfassung.

Durch wiederholte langdauernde Narkosen wird ein Versuchstier (Katze) in seinem Zentralnervensystem allmählich chronisch verändert und zeigt nun während einer Narkose rhythmische Reflexe, die sogenannten Narkosebewegungen, in grosser Regelmässigkeit und Dauer, was die Analyse der Laufbewegungen in ihrer räumlichen und zeitlichen Zusammengesetztheit ermöglicht.

Die nervöse Änderung durch chronische Äther- (oder Alkohol-) wirkung erklärt sich als eine Erholung von dem „Schock“, den die -- temporäre chemische -- Ausschaltung der Oberzentren mit sich bringt, wobei unter Schock das Fehlen der normalen tonischen Anregung verstanden wird, d. h. als eine Anpassung an den Ausfall normaler übergeordneter Reize.

Niedrige Aussentemperatur begünstigt die Reflexe und ruft klonische Sehnenreflexe hervor. Zwischen Erregung und Erregbarkeitssteigerung bestehen dabei alle Übergänge. Abkühlung der Körperoberfläche und Abkühlung der Blut- und Rückenmarkstemperatur haben entgegengesetzten (steigernden --, herabsetzenden) Erfolg auf die Reflexe. Die Reflexsteigerung in der Kälte, die ein Teilfaktor bei der Regulierung der Körpertemperatur ist, aber auch ohne Mitwirkung eines temperaturregulierenden Zentrums zustandekommt, erklärt sich als eine reflektorische Wirkung der Reize, die von den Temperaturpunkten und den Gefässmuskeln der Haut ausgehen. Die gleiche Wirkung haben andere ausgedehnte und anhaltende (chemische, faradische, pathische und Affekt-) Reize.