

I.

Die ersten Ursachen des Rhythmus in der Tierreihe.

Von

J. v. Uexküll.

Mit vier Abbildungen im Text.

Als typischen Vertreter aller rhythmischen Bewegungen wird man immer wieder das Herz nennen. Leider setzt das Herz der Analyse seiner Bewegungen und ihrer Ursachen die grössten Schwierigkeiten entgegen. Infolge davon herrschen noch über die einfachen Grundfragen die widersprechendsten Ansichten. Die Mehrzahl der Physiologen nimmt immer noch die Muskelfaser selbst als Erregungsüberträger und Rhythmus erzeuger in Anspruch. Die Erregungsübertragung scheint diesen Physiologen durch den Engelmannschen Versuch gesichert, der beweist, dass die Erregung sich auch im Zick-Zack über ein zerschnittenes Herz hin fortsetzen kann. Als Beweis für den muskulären Ursprung des Rhythmus werden die Zuckungen herangezogen, denen ein Froschsartorius verfällt, den man nach dem Vorgange Loebs in eine 1⁰/₁₀ige reine Kochsalzlösung gelegt hat.

Von den Gegnern wird darauf hingewiesen, dass Kronecker gezeigt habe, wie durch einen einzigen Nadelstich, der eine sehr eng begrenzte Stelle treffen muss, ein schlagendes Säugetierherz in ein allgemeines Flimmern verfällt, was ohne Annahme eines Zentrums irgend welcher Art kaum zu deuten ist. Ferner wird die begründete Frage aufgeworfen, was denn die unzähligen Nervenfasern im Herzen zu tun haben, wenn ihnen die Erregungsübertragung von den Muskelfasern abgenommen ist?¹⁾

Eine Einigung ist deswegen so schwer zu erzielen, weil die fundamentale Eigenschaft des Herzens, die offenbar die Ursache des Rhythmus darstellt,

¹⁾ Merkwürdigerweise nimmt Engelmann an, dass die Nervenfasern die Erregung bis ins einzelne regulieren, aber bei Leibe nicht übertragen können.

nämlich eine von Kronecker im Jahre 1874 entdeckte, von Marey später „refraktäre Periode“ benannte Erscheinung, sowohl muskulären wie nervösen Ursprungs sein kann.

Es versteht sich von selbst, dass ein muskulöses Organ, das die Fähigkeit besitzt, die gleichen Reize periodenweise einzulassen und mit Kontraktion zu beantworten und periodenweise ganz auszuschliessen, bereits ein rhythmisch arbeitendes Gebilde ist.

Es war daher von grosser Bedeutung für die Klärung der Frage nach rhythmisch arbeitenden Organismen zu suchen, die eine refraktäre Periode besaßen und deren anatomischer Bau keinen Zweifel darüber aufkommen liess, ob die Erregungsleitung muskulär oder nervös war.

Einen solchen Organismus hat Bethe in den Medusen gefunden, deren Erregungsleitung sicher nervös ist und die ihren Rhythmus einer refraktären Periode verdanken, in der sie für alle Arten von Reiz unzugänglich sind. Bethe hat ferner gezeigt, dass die Medusen weitere charakteristische Eigenschaften des Herzens aufweisen, wie das Alles- oder Nichts-Gesetz und die Extrasystole etc.

Sein Hauptverdienst beruht aber darin, dass er die anatomische Sachlage gründlich geklärt hat. Er hat bewiesen, dass sowohl im Froschherzen wie in den Medusen die nervösen Elemente Netze bilden, in denen sich eingestreute Ganglienzellen finden. Diese Nervenetze nimmt Bethe als Erzeuger und Überträger des Rhythmus in Anspruch.

Damit sind wir wohl dem Ursprungsgebiet des Rhythmus näher gerückt, eine wirkliche Analyse des Rhythmus haben wir aber noch nicht gewonnen.

Man stelle sich ein reich verzweigtes Nervenetz vor, in das einerseits zentripetale Nerven einmünden, die von den Rezeptionsorganen stammen, andererseits zentrifugale Nerven austreten, um nach den Muskelfasern zu ziehen. (Die Ganglienzellen lassen wir fürs erste ausser acht.) In diesem diffusen Nervenetz wird sich jede Erregung diffus ausbreiten. Man darf annehmen, dass die Erregung, die von irgend einer Seite her in das Nervenetz einbricht, eher zu den nächstgelegenen Muskeln gelangen wird als zu den entfernteren. Ferner darf man annehmen (was übrigens von Bethe bewiesen wird), dass die Erregung rascher über reichverzweigte Gebiete hineilt als über solche, die nur mit einem spärlichen Nervenetz versehen sind.

Das ist aber auch alles. Irgend ein Hinweis für das Auftreten des Rhythmus findet sich in alledem nicht. Und doch arbeiten Organismen mit solchen Nervenetzen in schönem gleichmässigen Rhythmus. Es muss also noch irgend ein regulierendes Moment vorhanden sein, das der directionslosen Erregung bestimmte Bahnen weist.

Die Medusen lassen uns hier im Stich; wir müssen nach anderen Objekten suchen, die uns weitere Aufklärung verschaffen. Ein solches Objekt ist der Arm des Schlangensterne.

Die Schlangensterne gehören zu den bekannten Seesternen, die auch jeder Festlandsphysiologe gelegentlich in der Abbildung kennen gelernt hat.

Fünf lange, drehrunde, sehr bewegliche Arme sitzen strahlenförmig an einer runden Scheibe, die den Mittelkörper bildet und die Ernährungsorgane enthält.

Die Arme bestehen im wesentlichen aus zahlreichen, gleichartigen, knöchernen Wirbelstücken, die nach Art einer Geldrolle aneinander sitzen.

Die einzelnen Wirbel sind mit ihren zentralen Partien gegeneinander eingelenkt und durch Muskeln verbunden (Abb. 1). Die Hauptexkursionen sind seitliche, daher darf man jedes Wirbelgelenk als einen zweiarmigen Hebel auffassen. Diese zahlreichen Hebel spielen so gegeneinander, dass das Zusammenneigen der Hebelarme auf der einen Seite ein Auseinanderfahren der Hebelarme auf der anderen Seite zur Folge hat. Es werden demnach bei jeder seitlichen Beugung des Armes die Hebelarme der konkaven Seite sich nähern und die der konvexen Seite auseinander fahren. Das hat die Dehnung der Muskeln auf der konvexen Armseite zur Folge, während die Muskeln auf der konkaven Seite sich verkürzen können.

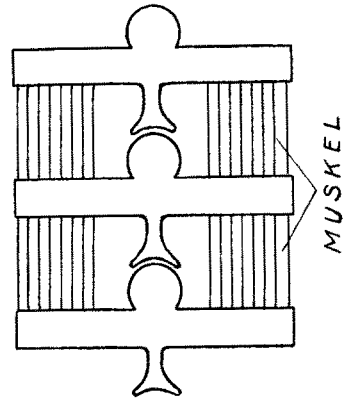


Fig. 1.

Das nervöse Netz ist nicht über den ganzen Arm gebreitet, sondern zu einem gesonderten strangförmigen Gebilde zusammengerollt, das alle Armwirbel an ihrer Unterseite miteinander verbindet — dem Achsenstrang.

Die fünf Achsenstränge der fünf Arme münden in den Nervenring, der im Mittelkörper gelegen ist und den Mund umschliesst.

Diese Kenntnis genügt, um uns über das Fundamental-Experiment zu orientieren. Dieses wird folgendermassen ausgeführt: Man beraubt einen Schlangenstein aller Arme bis auf einen. Dann legt man den Nervenring bloss und schneidet ihn quer durch und zwar an der dem übrig gebliebenen Arm gegenüber liegenden Seite. Dadurch erhält man einen Achsenstrang, der sozusagen von zwei Zügeln gehalten wird. Einer führt von links und der andere von rechts an ihn heran. Die Reizung des Nervenringes mit Induktionsschlägen gibt bei normaler Lage des Armes, wie zu erwarten ist, eine Kontraktion des Armes nach der gereizten Seite hin. Dadurch erfahren wir, dass alle Muskeln der gleichen Armseite unter sich besonders gute nervöse Verbindungen haben.

Jetzt befestigt man den Mittelkörper des Schlangensterne an ein Stativ und lässt den Arm seitlich herabhängen, so dass er durch sein eigenes Gewicht gebeugt wird (Abb. 2). Die Wirbelmuskeln sind jetzt auf der konvexen

Seite, die nach oben schaut, gedehnt und auf der unteren konkaven Seite verkürzt.

Auf einen solchen Arm hat die Reizung eine ganz andere Wirkung. Die Richtung, aus der die Erregung kommt, hat keinen Einfluss mehr auf die Muskelkontraktion — es antworten bei Reizung gleichgültig welcher Hälfte des Nervenringes (R , oder R_{II}) immer nur die gedehnten Muskeln, und der Arm schlägt immer nach oben.

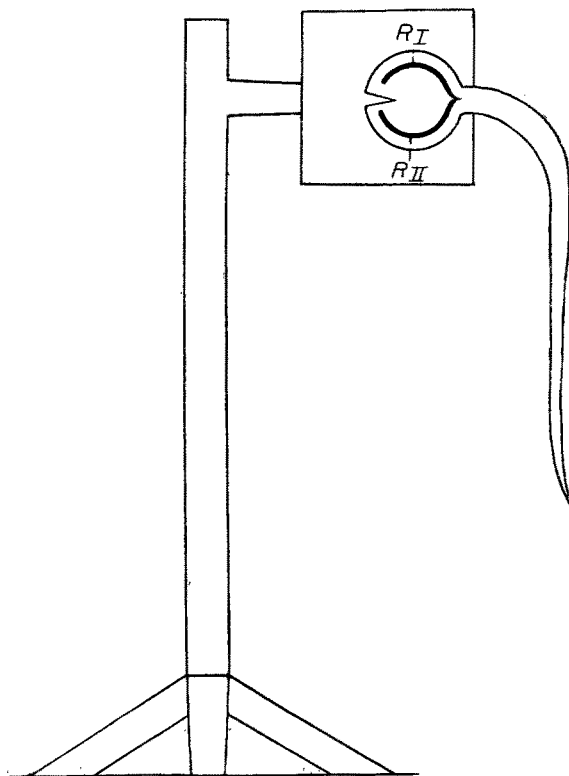


Fig. 2.

Die Dehnung der Muskeln hat also den Erregungsablauf beeinflusst, indem sie die Erregung aus ihrem eingeschlagenen Wege ablenkte und zu den gedehnten Muskeln hinleitete.

Die Muskeldehnung ist an sich kein Reiz und bedeutet auch keine blosse Erregbarkeitssteigerung, da eine solche niemals eine Erregung aus anderen Bahnen an sich zu reißen vermag. Die Muskeldehnung erteilt aber der auftretenden Erregung im Nervenetz die Direktion, die ihr fehlte.

Das Fundamentalgesetz für den Erregungsverlauf lautet demnach: Die Erregung fließt in einem Nervenetz immer zu den gedehnten Muskeln hin. Für die Schlangensterne reicht auch die Anwendung dieses

Gesetzes aus, um ihre rhythmischen Gehbewegungen hervorzurufen. An einem normalen, am Boden liegenden Sterne ruft jeder Reiz erst eine Beugung aller Arme nach dem Reizorte hin hervor. Durch diese Beugung werden die Muskeln der einen Armseite verkürzt und auf der anderen Seite gedehnt. Jetzt fließt die Erregung zu den gedehnten Muskeln hin und ruft die entgegengesetzte Bewegung hervor — und so fort in schönem Rhythmus. Wie hierdurch eine Fortbewegung des ganzen Sternes — ein Fliehen vor dem Reize zustande kommt, habe ich neuerdings in einer speziellen Arbeit über die Schlangensterne niedergelegt.

Bei den Schlangensteinen reduziert sich demnach die refraktäre Periode darauf, dass die verkürzten Muskeln im Vergleich zu den gedehnten Muskeln refraktär sind. Ich habe das früher so ausgedrückt: die gedehnten Muskeln sind für die Erregung eingeklinkt und die verkürzten Muskeln sind ausgeklinkt.

Noch einen Schritt weiter in das Verständnis von refraktärer Periode und Rhythmus führt uns das Studium des Seeigelstachels.

Die Seeigel oder Seekastanien bestehen aus einer kugeligen Kalkschale, die die Eingeweide birgt. Auf der Aussenseite der Schale befinden sich zahlreiche kugelförmige Erhebungen, die als Gelenkköpfe für die Stacheln dienen. Die Stacheln tragen an ihren Basen kleine Gelenkpfannen, die auf dem Gelenkkopf sehr ausgiebige Bewegungen machen können. Ein Kranz von Muskeln umgibt jedes dieser Kugelgelenke. In der Oberhaut dicht über den Muskeln liegt ein Ring von Ganglienzellen, welche kurze zentrifugale Nerven zu den darunter liegenden Muskeln senden. Der Ganglienzellenring ist an zahlreiche Nervennetze angeschlossen, die sich über die ganze Oberhaut des Seeigels ausbreiten. Für eine raschere Verbindung sorgen besondere Bahnen, die innerhalb der Schale liegend die Nervennetze der verschiedenen Seiten direkt miteinander verbinden — die Radialnerven.

Zum Experimentieren bedient man sich am besten eines kleinen Glasröhrchens, das man an beliebiger Stelle zwischen die Stacheln drückt, die es ruhig festhalten.

Setzt man nun auf einer beliebigen abliegenden Stelle der Oberhaut einen Reiz, am besten durch leichtes Klopfen, so wandert das Glasröhrchen auf dem kürzesten Wege zum Reizort hin und dabei sind; was sehr bemerkenswert ist, nur die jeweils direkt vom Glasrohr berührten Stacheln in Bewegung; alle andern verharren in Ruhe.

Aus anderen Versuchen wissen wir, dass die Nervennetze so angeordnet sind, dass immer die nach der gleichen Richtung schauenden Muskeln der Stacheln an das gleiche Nervenetz angeschlossen sind. Wir sind demnach imstande, uns die Verhältnisse bei der Röhrchenwanderung im Schema klar zu machen.

Untenstehende Abbildung 3 zeigt uns drei Seeigelstacheln (A, B und C). Ein Nervenetz ist andeutungsweise eingezeichnet, es verbindet die (vom Beschauer aus gesehen) linken Stachelseiten miteinander. In dieses Nervenetz sei die Erregung, von den Radialnerven herkommend, eingebrochen. Die Erregung stamme von einem Reizort (R), der in der Verlängerung des Nervennetzes nach links hin liegt. Das Glasröhrchen liegt zwischen B und C. Die Erregung lässt A und B völlig unberührt, ihre Wirkung offenbart sie erst bei C. Die durch den Druck des Glasröhrchens gedehnten Muskeln von C kontrahieren sich und der Stachel C presst jetzt das Glasrohr an B. B gibt, wie das die allgemeine Regel ist, einem sanften Druck nach, biegt

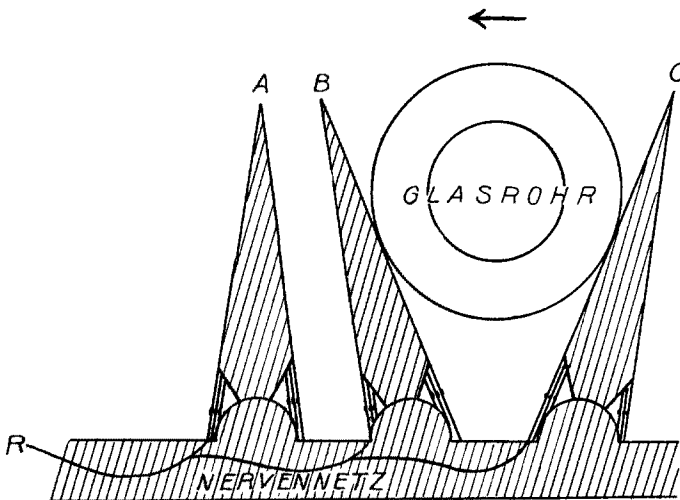


Fig. 3.

sich fort und verschafft dadurch dem Glasrohr die Möglichkeit, weiter vorzurücken. Das Glasrohr gelangt von C geschoben über B hinweg nach A hin. Nun richtet sich B wieder auf und befindet sich jetzt in der Lage von C am Anfang des Versuchs. B presst nun seinerseits das Glasrohr auf A und dasselbe Spiel wiederholt sich, bis das Glasrohr am Reizort angelangt ist. Dabei sind immer nur diejenigen Stacheln am Fortschieben beteiligt, deren gedehnte Muskeln von der Erregung getroffen werden. Wiederum fließt die Erregung nach den gedehnten Muskeln hin, wiederum sind nur die gedehnten Muskeln für die Erregung eingeklinkt und geben der directionslosen Erregung die Richtung an, die sie einschlagen muss.

Der Seeigelstachel lehrt uns aber, dass unter gewissen Umständen auch der normallange Muskel für die Erregung völlig refraktär sein kann und dass dann durch die Dehnung die Reaktionsmöglichkeit erst neu geschaffen wird.

Wie entsteht beim Seeigel aus der refraktären Periode der Rhythmus?

Es ist einleuchtend, dass, wenn ich an Stelle eines einzigen Glasröhrchens eine ganze Anzahl solcher Röhrchen auf den Seeigel gelegt hätte, jeder Stachel nicht einmal, sondern mehrere Mal die gleiche Bewegung vollziehen müsste — und die Wiederkehr der gleichen Bewegung im gleichen Zeitintervall nennen wir Rhythmus.

Diesen Bedingungen, die zur Wiederholung der gleichen Bewegung führen, ist der Seeigel aber auf seiner Unterseite dauernd unterworfen, weil er die Stacheln, die auf den Erdboden stossen, durch seine eigene Last beugt. Trifft den Seeigel irgendwo ein Reiz, so wird er den Erdboden, wie vorher das Glasröhrchen, dem Reizort zuschieben, d. h. er wird vor dem Reiz fliehen, indem er rhythmische Stachelbewegungen ausführt.

Schlangensterne und Seeigel bilden keineswegs Einzelfälle, in denen das allgemeine Gesetz des Erregungsablaufes in Nervennetzen zur Geltung kommt. Im Gegenteil ist seine Geltung eine ganz allgemeine, so lange die Nervenetze ihren einfachen Charakter bewahren. Selbst in den Fällen, wo durch höhere Komplikationen im Zentralnervensystem die Erregung zwangsläufig geführt wird, sind diese Komplikationen nur aus der Kenntnis des allgemeinen Gesetzes heraus zu verstehen.

Hier haben wir es nur mit dem einfachen Grundsatz zu tun, in dessen Verständnis wir tiefer einzudringen suchen. Was sollen wir uns dabei denken, dass ein gedehnter Muskel die Erregung aus dem Nervenetz, dem er angeschlossen ist, zu sich heranzuziehen vermag? Eine bloss äusserliche Formänderung kann unmöglich ihre Wirkung so weit in das innerste Getriebe des ganzen Organismus hinein erstrecken, wenn sich nicht mit ihr zugleich eine innere Umänderung vollzieht.

An dieser Stelle muss ich die Physiologen bitten, ihre Erfahrungen, die sie am quergestreiften Muskel gesammelt haben, für einen Moment ausser acht zu lassen. Ein quergestreifter Muskel, der gedehnt wird, schnellt sofort nach Aufhebung der Dehnung wie ein elastischer Strang in seine Anfangslänge zurück. Der reine glatte Muskel hat keine Anfangslänge. Seine jeweilige Länge ist ein Kompromis aus der Last, die man ihm zum Tragen gibt, und des in ihm herrschenden Erregungszustandes. Einen dauernden Erregungszustand nennen wir Tonus. Also ist die Länge des glatten Muskels zugleich abhängig von Last und Tonus.

Wird ein glatter Muskel gedehnt, so folgt er der Dehnung willig. Wird die Dehnung aufgehoben, so schnellt er nicht zurück, sondern bleibt lang und kehrt erst ganz allmählich zur vorigen Länge zurück. Er befindet sich also nach Aufhebung der Dehnung in einem anderen Erregungszustand als vor der Dehnung. Denn obgleich er wiederum nur mit dem Eigengewicht belastet ist, ist er dennoch länger als zuvor¹⁾. Wir drücken das folgender-

¹⁾ Ich erinnere hier an einen Satz aus den Beiträgen zur vergl. Physiologie der irritablen Substanzen von A. Fick aus dem Jahre 1863: „Ich vermute im Gegenteil, dass der Muschel-

massen aus: Die Dehnung bringt den Tonus im Muskel zum Sinken oder der gedehnte Muskel hat ein niedrigeres Tonusniveau als der ungedehnte.

Der jeweilige Erregungszustand (oder Tonus) im glatten Muskel ist nicht bloss gelegentlich vom Nerven aus beeinflussbar, sondern steht dauernd unter dem Einfluss des Nervensystems und wird von hier aus reguliert. Wird der Muskelnerv durchschnitten oder das Zentralnervensystem gelähmt, so ändert sich der Erregungszustand im Muskel — der Tonus sinkt.

Es stellt sich dabei heraus, dass es eng umgrenzte Stellen des Nervensystems sind, die der Eintrittsstelle des Muskelnerven ins zentrale Nervennetz zunächst liegen, deren Amputierung Tonusfall im Muskel zur Folge hat. :

Vom physiologischen Standpunkt aus nennen wir eine solche Stelle ein Zentrum — ob es anatomisch ein Fibrillengitter repräsentiert, lässt sich vorerst nicht entscheiden,

Soweit lässt sich alles Schritt für Schritt durch Tatsachen belegen. Der einzige Schluss, der nicht unmittelbar durch Tatsachen belegt werden kann (weil das Zentrum der direkten Beobachtung entzogen ist), ist folgender: Wie das Zentrum den Tonus im Muskel beherrscht, beeinflusst seinerseits der Tonus im Muskel den Tonus seines Zentrums. Ist dieses vorausgesetzt, so verstehen wir, dass ein durch die Dehnung im Muskel herabgesetztes Tonusniveau seinerseits das Tonusniveau in dem zu ihm gehörenden Zentrum herabsetzt.

Dass aber ein Zentrum, dessen Erregungszustand sich geändert hat, auf den Erregungsablauf in seinem Nervennetz von massgebendem Einfluss sein kann, bereitet dem Verständnis keine Schwierigkeiten mehr.

Da im Fall der Muskeldehnung das Tonusniveau im Zentrum gesunken war und, wie wir wissen, die Erregung daraufhin ihm zufliesst, so drücken wir den hierbei auf den Erregungsablauf ausgeübten gesetzmässigen Zwang aus, indem wir sagen: In einem Nervennetz fliesst die Erregung vom Ort höheren Tonusniveaus zum Orte niederen Tonusniveaus hin.

Da wir unter Tonus einen dauernden Erregungszustand verstanden haben gegenüber der flüchtigen Erregung, so ist damit gesagt, dass zwischen beiden kein anderer Unterschied besteht als durch die grössere oder geringere Dauer ihres Auftretens bedingt ist. Im Wort Erregung ist der Begriff des schnell Wechselnden bereits festgelegt, während der Begriff des Tonus noch nicht endgültig geprägt ist. Wir können demnach eher das Wort Tonus für Erregung einsetzen als umgekehrt. Dadurch gelangen wir zu einer einheit-

muskel unter verschiedenen Belastungen gleichsam ein verschiedener Körper wird, dass mit anderen Worten seine ganze molekulare Konstitution und folgeweise seine physiologischen Eigenschaften, insbesondere seine Reizbarkeit von der Belastung nicht unabhängig ist. Mit einem Worte, die ganze Erscheinung macht mir den Eindruck, als ob unser Muskel durch Dehnung dem Reize zugänglicher gemacht würde.“

lichen Ausdrucksweise, ohne am Sinn etwas zu ändern. Wir drücken dann den obigen Satz folgendermassen aus: Der Tonus fliesst vom Orte seines höheren Niveaus zum Orte seines niederen Niveaus hin.

Man wird bemerken, dass bei dieser Ausdrucksweise über das Zentrum noch nichts näheres ausgesagt wird, als dass damit im Nervennetz ein bestimmter Ort bezeichnet wird, ohne weitere spezifische Eigenschaften.

Unter dieser Voraussetzung beruht die refraktäre Periode darauf, dass der Ort im Nervennetz, den wir als Zentrum bezeichnen, nur eine gewisse Summe Tonus beherbergen kann und dass jeder neu hinzukommende keinen Einlass findet.

Ist der Tonus in ein Zentrum geflossen, so verursacht dieses Zentrum eine Tonussteigerung in seinem Muskel, die sich in der Verkürzung des Muskels kundgibt. Dabei steigt der Tonus sowohl im Muskel wie im Zentrum und der Tonus, der sich in dem übrigen Nervennetze befindet, wird gezwungen, andere Bahnen einzuschlagen.

Wird durch die Verkürzung des einen Muskels, wie das im Arm des Schlangensterne der Fall ist, ein anderer Muskel zwangsmässig gedehnt, so fliesst der Tonus jetzt dahin.

Packen alle Muskeln wie bei den Medusen an dem gleichen elastischen Widerstand an, so werden sie alle im Takt arbeiten, denn sie werden durch den elastischen Schirm alle zu gleicher Zeit gedehnt, der Tonus fliesst aus dem Nervennetz in alle Zentren gleichzeitig ein und alle Muskeln kontrahieren sich demgemäss gleichzeitig.

Unsere Reduktion lief also darauf hinaus, dass die Zentra (d. h. bestimmte Orte im Nervennetz, von denen der Muskeltonus abhängt) Ursache der refraktären Periode und damit des Rhythmus sind, der je nach dem Bau des Tieres in eigenartiger Weise zum Ausdruck kommt.

Es lässt sich der positive Beweis für diese Behauptung erbringen. Aus einem Seewurm (*Sipunculus nudus*), der im Sande des Mittelmeeres lebt, lässt sich folgendes Präparat herstellen, das wir für sich allein betrachten wollen, ohne uns um das übrige Tier weiter zu kümmern.

Das Präparat (Fig. 4) besteht aus dem als Doppelkugel geformten Hirn. An jede Kugel schliesst sich eine dünne Kommissur, die zum Bauchstrang führt. Aus jeder Kommissur treten je zwei Muskelnerven, die zu den vier Retraktoren genannten Muskeln hinziehen. Die linke Kommissur, an der die Retraktoren 3 und 4 sitzen, ist in unserem Präparat nahe dem Bauchstrang durchschnitten¹⁾. Die Zentra, die den Muskel-Tonus dauernd beherrschen, sitzen nicht im Hirn, sondern im Bauchstrang. Darum sind die Retraktoren 3 und 4 länger als 1 und 2. Die Retraktoren 3 und 4 sind

¹⁾ Retraktoren, die derart vom Bauchstrang getrennt sind, zeigen nie mehr spontane, rhythmische Bewegungen.

völlig ausser Konnex mit dem Bauchstrang, denn bei Reizung des Bauchstranges bei R kontrahieren sich bloss 1 und 2.

Vom Hirn aus geht nur gelegentlich eine Tonussteigerung dem Muskel zu; trotzdem zeigt auch das Hirn bei schwacher Reizung mit einzelnen Induktionsschlägen eine deutliche refraktäre Periode¹⁾.

Das über alles Erwarteten Auffallende an diesem Präparat zeigt sich aber darin, dass man die refraktäre Periode des Hirnes, die an den Muskeln 3 und 4 zur Beobachtung kommt, durch eine Reizung des Bauchstranges bei R beeinflussen kann. Je stärker ich den Bauchstrang tetanisiere (was eine immer stärker werdende Kontraktion der Retraktoren 1 und 2 zur Folge hat, die Retraktoren 3 und 4 aber gar nicht berührt), desto länger und ausge-

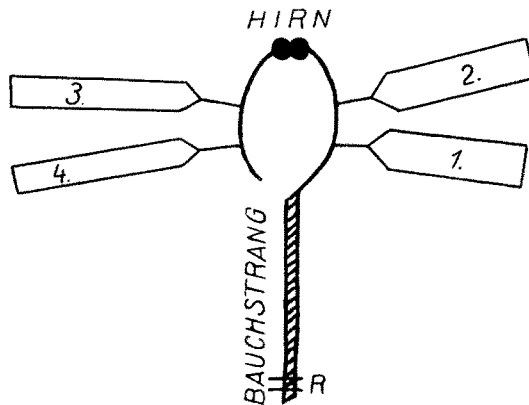


Fig. 4.

sprochener wird die refraktäre Periode bei Reizung des Hirnes, und schliesslich, wenn 1 und 2 ad maximum kontrahiert sind, wird das Hirn für jeden Reiz dauernd refraktär. Kein Reiz, der das Hirn trifft, vermag dann zu den ruhig daliegenden Retraktoren 3 und 4 zu gelangen. Sobald man mit der Reizung des Bauchstranges aufhört, wird das Hirn wiederum für jeden Reiz passierbar. Während der refraktären Periode des Hirnes bleiben die Retraktoren 3 und 4 lang und schlaff und sprechen auf jeden direkten Muskelreiz an wie normal.

Es beschränkt sich das Auftreten der refraktären Periode, wie wir sehen, ganz ausschliesslich auf das Hirn. Und was besonders auffallend ist, die refraktäre Periode des einen Nervennetzes kann durch Vorgänge in einem anderen Nervenetz hervorgerufen werden, dessen Tonus gar nicht hinüber fliesst²⁾.

1) Bei Reizung mittelst Metronom, alle Sekunden einmal, antwortet das Präparat erst auf den sechsten Schlag, wenn der Muskel wieder abgesunken ist.

2) Vielleicht liegt hier eine Art Vaguswirkung vor.

Ist damit einerseits der zentrale Ursprung der refraktären Periode und durch sie der zentrale Ursprung des Rhythmus bei den niederen Tieren unumstößlich festgelegt, so eröffnet sich andererseits der Ausblick nach Nerven-netzen hin, die bereits eine weit höhere Komplikation besitzen, als die einfachen Netze der Seeigel und Schlangensterne.

Die Frage nach der Natur der Zentren tritt damit immer mehr in den Brennpunkt des Interesses. Genügt die Auffassung, wonach sie bloss Orte im Nerven-netz sind, in denen sich der Tonus ansammeln kann, oder sind sie vielleicht spezifische Apparate, die aktiv in den Ab- und Zufluss des Tonus eingreifen? Diese Fragen und ihre Beantwortung führen bereits über unser Thema hinaus. Ich halte meine Aufgabe für abgeschlossen, wenn ich gezeigt habe, wie ausserordentlich viel einfacher sich die Analyse der rhythmischen Vorgänge bei den niederen Tieren gestaltet.

Diejenigen Forscher, denen an der Analyse der Herzbewegungen ernsthaft etwas gelegen, werden nicht versäumen dürfen, bei den einfacher gebauten Tieren sich Rat und Aufklärung zu verschaffen.

Freilich wenn man die Aussprüche der offiziellen Physiologie befragt, sollte man glauben, dass das Leben erst mit dem Frosch beginnt. Eine jede Arbeit, die sich mit Lebensproblemen niederer Tiere befasst, wird mit eisiger Nichtachtung begrüsst. Trotzdem gibt es ungezählte einfache Wesen, die sich der allerhöchsten Missbilligung auszusetzen wagen und leben. Ja mit ihren hunderterlei Lebensformen bieten sie dem Forscher so zahlreiche biologische Probleme, dass Frosch, Hund, Katze und Kaninchen daneben nur einen ärmlichen Eindruck machen.

Jedes dieser Tiere bietet der Analyse des Nervensystems andere und neue Angriffspunkte. Und diese Analyse geht weit über ihre Bedeutung für die Aufklärung rhythmischer Bewegungen hinaus. Denn unser eigenes Zentralnervensystem ist im letzten Grunde auch nichts anderes als ein Nerven-netz.
