(Aus dem physiologischen Institut der Universität Halle a./S.)

Ueber reflectorische negative Schwankung des Nervenstroms und die Reizleitung im Reflexbogen.¹⁾

Von

J. Bernstein.

Schon E. du Bois-Reymond hat sich bemüht, am Nerven eine negative Schwankung nachzuweisen, wenn derselbe von seinem Centralorgan aus in Thätigkeit versetzt wird. Er gibt an, dass man eine, wenn auch schwache negative Schwankung am centralen Stumpfe des N. ischiadicus eines lebenden Frosches wahrnimmt, sobald nach einer Vergiftung mit Strychnin heftige Krämpfe ausbrechen. Da wir die Strychninkrämpfe ihrem Wesen nach für reflectorische Krämpfe zu halten haben, verursacht durch die abnorm gesteigerte Reflexerregbarkeit der Centren, so geht daraus hervor, dass die reflectorische Erregung der motorischen Nerven mit einer negativen Schwankung verknüpft ist.

Eine genauere Untersuchung der durch Reflex hervorgerufenen Schwankungen des Nervenstroms schien mir nach unseren jetzigen erweiterten Kenntnissen vom Bau der Centralorgane des Nervensystems ein erhöhtes Interesse zu beanspruchen. Wir wissen, dass der einfachste Reflexbogen des Rückenmarks aus zwei Neuronen zusammengesetzt ist, einem sensibeln, dessen Nervenzelle in dem Spinalganglion, und einem motorischen, dessen Nervenzelle in den vorderen Partien der grauen Substanz liegt.

Es ist von Exner²⁾ untersucht worden, wie sich die negative Schwankung der hinteren Wurzeln bei Reizung des peripheren Stammes verhält, um zu ermitteln, ob eine Aenderung des Vor-

1) Kurz mitgetheilt auf der Versammlung der Neurologen und Psychiater in Halle a./S. im October 1897. Archiv f. Psychiatrie Bd. 30 Heft 2.

2) Monatsber. der Berliner Akademie. 29. Nov. 1877.

ganges in dem Spinalganglion erfolgt. Er hat nach der Rheotom-methode weder eine Aenderung der Geschwindigkeit noch der Dauer constatiren können, während man hätte vermuthen sollen, dass die Passage der Erregung durch die Nervenzellen einen modificirenden Einfluss haben würden. Da aber nach Ranvier¹⁾ bei den Säugethieren und Amphibien die Zellen der Spinalganglien nur einen Nervenfortsatz haben, der sich T-förmig nach der Peripherie und dem Centrum hin theilt, so wäre es möglich, dass die Erregung die Zelle gar nicht passirt, diese vielmehr nur noch ihre trophische Function behalten hat. Man müsste daher diesen Versuch an Fischen (Rochen) wiederholen, deren Spinalnervenzellen mit zwei diametralen Nervenfortsätzen versehen sein sollen²⁾. Ausserdem kommt wohl in Betracht, dass eine grosse Zahl von hinteren Wurzelfasern ihre Nervenzelle in der Peripherie haben könnten.

Wenn hingegen die Reizleitung durch einen Reflexbogen geschieht, so muss nicht nur die motorische Ganglienzelle in Action versetzt werden, sondern es muss auch eine Uebertragung der Erregung von dem Endbäumchen des sensiblen Nerven auf die motorische Ganglienzelle statthaben. Es ist daher zu erwarten, dass diese beiden Vorgänge in der negativen Schwankung des motorischen Nerven in irgend einer Form zum Ausdruck kommen.

Bisher ist, soviel mir bekannt, eine reflectorische negative Schwankung auf künstliche Reizung sensibler Nerven noch nicht beobachtet worden. Die bisher gebräuchlichen Galvanometer besaßen, wie ich glaube, auch nicht die hierzu erforderliche Empfindlichkeit bei gleichzeitig hinreichender Sicherheit des Nullpunktes. Ich erhielt zwar schon vor einigen Jahren an einer Spiegelboussole nach du Bois-Reymond mit aperiodischem, astasirtem Magneten kleine, aber unzweifelhafte Wirkungen, doch war es wünschenswerth, diese Wirkungen mit grösserer Sicherheit festzustellen. Astasirte (Hauy'sche Methode) Magnete und astatische Magnetpaare können zwar sehr empfindlich eingestellt werden, aber es wächst damit auch die Unsicherheit und die beständige Wanderung des Nullpunktes in Folge von Schwankungen des Erdmagnetismus und äusseren magnetischen und elektrischen Störungen. Da die elektrische Strassenbahn in

1) Technisches Lehrbuch der Histologie S. 947 u. ff. Deutsch 1888.

2) R. Wagner, Handwörterbuch Bd. 3 Th. 1 S. 360. — Siehe Ranvier loco cit.

Halle die Benutzung dieser Galvanometer zu feineren Messungen im physiologischen Institut gänzlich unmöglich gemacht hat, so habe ich seitdem ein Galvanometer nach Deprez-d'Arsonval aus der Werkstatt von Siemens & Halske (Berlin) in Gebrauch genommen. Dasselbe ist von äusseren magnetischen und elektrischen Störungen gänzlich frei, besitzt einen sehr stabilen Nullpunkt, hat fast aperiodische Schwingungen und besitzt eine Empfindlichkeit von etwa $0,078 \cdot 10^{-8}$ Amp. für 1 mm Ausschlag bei 1 m Scalenabstand. Dies ergab für etwa 3 m Abstand eine 3fache Empfindlichkeit.

Versuche.

Am leichtesten lassen sich reflectorische negative Schwankungen an einem der Aeste des Plexus sacralis des Frosches beobachten, wenn ein anderer Ast desselben gereizt wird. Das Präparat besteht aus der vom Kopf an den oberen Wirbeln abgetrennten isolirten Wirbelsäule mit erhaltenem Rückenmark und den austretenden drei Aesten des Plex. ischiad. (N. dors. VII, VIII, IX), welche in Folgendem mit Ast I, II, III bezeichnet werden sollen. Dieselben sind von ihrer Vereinigungsstelle zum N. ischiad. bis zur Wirbelsäule isolirt freigelegt und können entweder einzeln mit den erregenden Elektroden oder mit ableitenden Elektroden verbunden werden.

Die Wirbelsäule wird mit Nadeln auf einer Korkplatte befestigt, und beide Aeste des Plexus werden mit Längsschnitt und Querschnitt je an ein Paar unpolarisirbarer Elektroden angelegt. Die Anordnung ist so eingerichtet, dass durch Umlegen zweier Wippen einmal der eine Ast gereizt und der andere zum Galvanometer abgeleitet werden kann und umgekehrt. Zu diesem Zwecke wird die secundäre Spirale des Schlitteninductoriums mit der Achse einer Pohl'schen Wippe ohne Kreuz verbunden, und die beiden Näpfe der einen und der anderen Seite werden mit je einem der beiden Nervenäste verbunden, so dass beim Umlegen mal dem einen, mal dem andern die Ströme zugeleitet werden. Ausserdem sind die Näpfe beider Seiten mit den entsprechenden Näpfen einer zweiten Wippe ohne Kreuz verbunden. Die Achse dieser zweiten Wippe führt zum Galvanometer. Stellt man nun z. B. die erste Wippe so ein, dass Ast II gereizt wird, so legt man die zweite Wippe so um, dass der Nervenstrom des Astes I, der von der ersten Wippe zur zweiten geleitet wird, in das Galvanometer eintritt und ebenso umgekehrt. Die eine Lage wird mit 1, die andere 2 bezeichnet werden.

Zur Reizung wurde nur Helmholtz'sche Einrichtung des Schlittens mit einem Daniell benutzt.

Ich führe folgenden Versuch an:

7. October 1897. Wirbelsäule mit Rückenmark. Linker Plex. ischiad. Der Ast III wird mit dem einen, die Aeste I und II zusammen werden mit dem anderen Elektrodenpaare verbunden. Bei Lage 1 wird in I und II gereizt und III abgeleitet, bei Lage 2 wird III gereizt, und es werden I und II abgeleitet.

Nervenstrom		Negative Schwankung		Rollen- entfernung
Ablenkung	Comp.			
Lage 2.				
572 — > Scala	34	{ 575—591 582	— 16 — 9 } — 12,5	32 mm
Lage 1.				
572—83	46	573—575	— 2	—
Rückenmark zerstört. Lage 2.				
> Scala	21	0	—	—

Abgeleitete Strecke $lq = 5$ mm. Bis zur Wirbelsäule $lc = 5$ mm.

Aus diesem Versuch ersieht man, dass die Reflexleitung in der Richtung nach vorn eine stärkere Wirkung hervorbringt als in der Richtung nach hinten. Dies erklärt sich zur Genüge aus der grösseren Zahl von Collateralen, welche die sensible Stammfaser nach vorn hin in die graue Substanz hineinsendet, entsprechend der stärkeren Ausbreitung der Reflexe in der Richtung nach dem verlängerten Mark hin. Nach der Zerstörung des Marks blieb jede Reizung erfolglos. Es konnten die Ablenkungen vorher also nicht durch irgend eine secundäre Einwirkung, sei es eine elektrotonische oder secundäre negative Schwankung innerhalb der Aeste oder der Wurzeln hervorgebracht sein.

Da die Reizleitung im Reflexbogen nur von den sensibeln nach den motorischen Fasern hin geschieht, so war es nothwendig, die Versuche an den vorderen und hinteren Wurzeln der Nerven anzustellen. Es wurden daher an dem genannten Präparate die Wurzeln des Plex. ischiad. einer Seite durch Aufbrechen der Wirbelsäule freigelegt, vor ihrem Austritt aus dem Canal abgeschnitten und unter Schonung des Marks auf zwei neben der Wirbelsäule gelagerte Deckgläschen ausgebreitet. Auf der einen Seite lag eine hintere, auf der anderen eine vordere Wurzel, so dass beiden die Elektroden, welche fein zugespitzt waren, sicher angelegt werden konnten.

Ich führe folgende Versuche an:

9. October 1897. Lage 1: vordere Wurzel abgeleitet, hintere gereizt. Lage 2: hintere Wurzel abgeleitet, vordere gereizt.

Nervenstrom	Negative Schwankung	Rollenentfernung
Lage 1.		
+ 223	— 0,5	32 mm
+ 223	— 1	0
Lage 2.		
+ 341	0	0
+ 404	0	0
+ 409	0	0
Lage 1.		
+ 214	— 0,5	0

11. October 1897. Alles ebenso.

Nervenstrom		Negative Schwankung	Rollenentfernung
Ablenkung	Comp.		
Lage 1.			
+ 347		— 0,75	30 mm
+ 347		— 1	0
Lage 2.			
> Scala	65 mm	0	0
	76 "	0	0
	85 "	0	0
Lage 1.			
	32 mm	— 1	0
	32 "	— 0,5	0
	32 "	— 1	0

$lq = 3-5$ mm. $lc = 5$ mm.

16. October 1897. Alles ebenso.

Nervenstrom		Negative Schwankung	Rollenentfernung
Ablenkung	Comp.		
Lage 1.			
+ 258	—	— 2,5	0
Lage 2.			
+ 428	50 mm	0	0
Lage 1.			
—	24 mm	— 3	0
Lage 2.			
—	14 mm	0	0

Die Versuche zeigen deutlich, dass die Reizung der hinteren Wurzel negative Schwankung in der vorderen Wurzel zur Folge hat, dass aber die Reizung der vorderen Wurzel unter denselben Bedingungen niemals eine negative Schwankung in der hinteren Wurzel verursacht. Die Reizleitung im Reflexbogen gestattet also den Durchgang der Erregung nur in einer Richtung, obgleich wir annehmen dürfen, dass sie in beiderlei Fasern eine doppelsinnige ist. Nun wussten wir zwar, dass die Reizung der centralen vorderen Wurzel keine Empfindungen oder irgend welche reflectorische Wirkungen herbeiführt, dass also eine Fortleitung der Erregung in centripetaler Richtung zu sensibeln und motorischen Centren anderer Nerven nicht stattfindet. Aber es bestand noch die Möglichkeit, dass eine Fortleitung durch den Reflexbogen in umgekehrter Richtung nach der Peripherie hin stattfände, welche sich durch kein physiologisches Zeichen bemerkbar mache. Aus den Versuchen geht indess hervor, dass auch dies nicht der Fall ist. Es muss vielmehr an irgend einer Stelle des Reflexbogens eine ventilartige Einrichtung existiren, welche dem Erregungsprocess den Durchtritt nur in einer Richtung gestattet.

Wären, wie man früher glaubte, die Nervenzellen direct durch Nervenfasern mit einander verbunden, so wäre nicht einzusehen, wesshalb eine mit zwei Fasern versehene Zelle, nicht ebensogut nach der einen wie nach der andern Richtung von einer Faser zur andern leiten sollte. Dies geschieht auch offenbar in der mit zwei Nervenfortsätzen versehenen Spinalnervenzelle. Anders dagegen das Verhalten zweier Neurone zu einander. In diesem Falle kann, wie es scheint, nur eine Uebertragung der Erregung von dem Endbäumchen des einen Neurons auf die benachbarte Zelle des anderen stattfinden, aber niemals umgekehrt. An dieser Stelle ist demnach das Ventil zu suchen, welches den umgekehrten Weg sperrt. Der Sinn dieser Einrichtung in einem aus mindestens zwei Neuronen zusammengesetzten Reflexbogen ist offenbar der, eine Rückleitung vollkommen auszuschliessen.

Die Art der Reizung einer Nervenzelle durch das sie umfassende Endbäumchen ist uns vorläufig unbekannt. Man könnte sie für eine elektrische halten, entsprechend der Hypothese von Kühne, dass die Reizung der Muskelfasern durch die motorischen Nervenendigungen eine elektrische sei, bewirkt durch die negative

Schwankung derselben. Oder man betrachtet alle diese Endapparate, die man als analoge Gebilde ansehen kann, gewissermaassen als kleine elektrische Organe. Lässt man diese Anschauung zu, so würde es begreiflich sein, dass die Nervenzelle, welche einen elektrischen Schlag nicht erzeugen kann, auch nicht im Stande ist, auf das Endbäumchen einzuwirken. Gegen diese Hypothese, welche man eine „Entladungshypothese“ nennen könnte, würde man indessen den Einwand machen können, dass wenn zwei Endbäumchen dieselbe Zelle umgreifen, diese Endbäumchen sich auch gegenseitig reizen müssten. Würde z. B. eine Pyramidenfaser eine Vorderhornzelle elektrisch erregen, so würde der Schlag auch ein sensibles Endbäumchen einer hinteren Wurzelfaser in der Umgebung derselben Zelle reizen müssen. Dies geschieht offenbar nicht. Nimmt man statt dessen einen Uebergang der Erregung durch blossen Contact an, so ist es wohl denkbar, dass die Auslösung der Processe nur nach einer Richtung vom Endbäumchen zur Zelle hin möglich ist und nicht umgekehrt.

Bei der Reizung der centralen motorischen Wurzel könnte schliesslich die Hemmung der Reizleitung noch an einer anderen Stelle erfolgen, nämlich an dem Ursprung der Nervenfaser in der Zelle. Dann würde dieselbe hierbei überhaupt nicht in Action gerathen. Hiergegen spräche freilich das Vorkommen bipolarer Zellen, wie der Spinalnervenzellen bei Fischen, deren Fortsätze cellulipetal und cellulifugal sind. Doch könnten wohl in dieser Richtung Unterschiede existiren.

Weitere Untersuchungen über den zeitlichen Ablauf der reflectorischen negativen Schwankung im Nerven würden über den Modus der Erregung in der Nervenzelle mancherlei Aufschlüsse gewähren. Diese Versuche, mit dem Rheotom angestellt, dürften schon einige Erfolge versprechen. Weniger mühsam und lohnender würde die Verwendung eines möglichst schnell reagirenden Capillarelektrometers sein. Da aber auch dieses keine ganz sichere Gewähr für die Deutung der Curven bietet, so würde es gerathen sein, beide sich in mancher Hinsicht ergänzende Methoden anzuwenden.