(Aus dem physiologischen Institut der Universität Genf.)

Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien.

Von

Adolf Bickel.

(Mit 2 Textfiguren.)

Zu der nachfolgenden Untersuchung haben mich die Experimente Rosenthal's über den Reflexvorgang beim Frosche angeregt.

Rosenthal fand²⁾, dass die Zeit, welche zwischen dem Beginn der sensibelen, peripherischen Erregung und der ihr folgenden Muskelzuckung verstreicht, von drei Bedingungen abhängig ist, nämlich

- 1) von der Stärke des Reizes,
- 2) von dem peripherischen Ort der Reizung,
- 3) von der Stelle, wo der Reiz im Centralorgan von der Endigung der sensibelen Nervenfasern zur motorischen Ganglienzelle übertritt.

In Bezug auf den Einfluss, den die Reizintensität auf diese Zeit ausübt, fand Rosenthal, dass diese Zeit um so kürzer wird, je stärker der angewandte Reiz ist.

Was den Einfluss des peripherischen Ortes der Reizung auf die Zeit zwischen Reizung und Reflexzuckung anlangt, so stellte dieser Forscher fest, dass diese Zeit um so kürzer wird, je näher die gereizte Körperstelle am Centralorgan liegt.

Die dritte Bedingung, welche die oben genannte Zeit nach Rosenthal beeinflussen soll, hängt von dem Ort im Centralorgan ab, an welchem der Uebergang des Reizes von der Endausbreitung der sensibelen Nervenfasern auf die motorischen Nervenzellen stattfindet. Folgende Versuche haben Rosenthal zu dieser Anschauung geführt.

Es wurde ein Reiz gewählt, der, auf eine Hinterextremität eines entgrosshirnten Frosches applicirt, eben gerade noch eine Zuckung in dem anderen Beine dieses Präparates hervorrief. („Ausreichender Reiz.“) Wurde nun demselben Thiere das Rückenmark der Länge nach in dem Bezirke gespalten, wo die von der peripheren Reizstelle

herkommenden Nerven in dasselbe inseriren, und wo die zu der reagirenden Muskulatur der gekreuzten Extremität hinreichenden motorischen Nerven austreten, so wurde durch den „ausreichenden Reiz“ genau in derselben Weise die Zuckung in der gekreuzten Extremität hervorgerufen, wie vor der Längsspaltung des Rückenmarks. Hatte man aber bei einem enthirnten Frosche das Rückenmark anstatt an jener oben bezeichneten Stelle in der Höhe des oberen Halsmarkes längsgespalten, so ergab sich, dass der Reiz, welcher vor dieser Operation eben ausreichte, eine Reflexzuckung in der gekreuzten Extremität hervorzurufen, nunmehr zu schwach war, und dass in Folge dessen überhaupt keine Muskelreaction mehr der sensibelen Erregung folgte. Erst mit beträchtlicher Verstärkung des Reizes trat die Reflexzuckung wieder auf.

Aus diesen Fundamentalversuchen schloss dann Rosenthal, dass beim Frosch normaler Weise die Reflexe im Allgemeinen und insbesondere auch diejenigen der hinteren Extremitäten durch das Halsmark übermittelt würden, d. h. es fände hier die Umwerthung der sensibelen Erregung in den motorischen Impuls gewöhnlich statt.

Wenn nun bei unversehrttem Halsmark ein geringerer Reiz nothwendig ist, um die gleiche Reflexbewegung hervorzurufen, als in dem Fall, wo das Halsmark theilweise ausser Function gesetzt worden war durch die Längsspaltung, so könnte man sich diese Erscheinung so erklären, dass durch den operativen Eingriff am Halsmark eine Shockwirkung auf die tiefer gelegenen Rückenmarkspartieen ausgeübt würde, die dann eine Leitungserschwerung in diesen Gebieten zur Folge hätte. Diesem Einwurf begegnet aber sofort das zweite Rosenthal'sche Experiment, welches aussagt, dass der ausreichende Reiz auch dann noch zum Hervorrufen des oben beschriebenen Reflexes genügte, wenn das Rückenmark des Frosches in den tieferen Regionen, und zwar an der Stelle, wo die bei dem Versuch in Frage kommenden sensibelen und motorischen Nerven in dasselbe einmünden resp. aus ihm heraustreten, der Länge nach gespalten war. Würde es sich also bei der Durchtrennung des Halsmarkes um eine Shockwirkung auf die tiefer liegenden Rückenmarkspartieen handeln und wäre dadurch die Erschwerung in der Leitungsfähigkeit des Rückenmarks bedingt, so müsste doch vor allen Dingen eine solche Leitungserschwerung auftreten, wenn in unmittelbarer Nähe der Austritts- resp. Einmündungsstellen der bei dem Versuch in Frage kommenden

Nerven das Rückenmark längsgespalten war. Wie aber aus dem Rosenthal'schen Versuch hervorgeht, trat eine derartige Erschwerung in der Leitung nach dieser Operation nicht ein.

Wie schon gesagt, hätten wir uns nach diesen Experimenten die Leitungsverhältnisse im Froschrückenmark so vorzustellen, dass die normaler Weise benützte Verbindung zwischen sensibelem Endapparat und motorischer Ganglienzelle — eine solche Verbindung ist ja zum Zustandekommen eines jeden Reflexes nothwendig — für den in Frage kommenden im Halsmark gelegen sei. Man müsste sich denken, dass diese Brücken des Halsmarks und die Bahnen, welche sie mit den bei unserem Versuch in Frage kommenden Spinalnerven verknüpfen, besonders leicht gangbar, für die nervöse Erregung besonders wegsam seien. Aber nicht nur im Halsmark würden derartige Brücken, würden die Verbindungen der sensibelen und motorischen Nerven liegen, auch in den tieferen Theilen des Rückenmarks müssten wir solche antreffen. Diese letzteren müssten unter gewissen Umständen für die ersteren functionell eintreten können. Das fordern auch die Rosenthal'schen Versuche. Aber diese mehr caudal im Rückenmark befindlichen Verbindungswege sind schwerer passirbar für die nervöse Erregung als die im Halsmark gelegenen. Darauf deutet das Rosenthal'sche Experiment gleichfalls hin. Denn nur so ist es zu erklären, dass nach Unterbrechung der Brücken des Halsmarks stärkere Reize nothwendig werden, um den gleichen Reflex zu erzeugen, als wenn jene noch erhalten sind. Mit anderen Worten, Frösche — und wenn man die Resultate der Rosenthal'schen Versuche, wie Rosenthal scheinbar will, auf das ganze Wirbelthierreich anwendet — Wirbelthiere, welchen das Centralorgan an der Stelle, wo die Medulla spinalis in die oblongata übergeht, total quer durchschnitten ist, müssen am Hinterkörper durch geringere Reize zu Reflexbewegungen veranlasst werden können, als Thiere, denen man das Rückenmark an einem tiefer gelegenen Punkte, etwa in seinem Brusttheile durchtrennt hat.

Hier schienen sich nun Beobachtungen, welche andere Forscher bei Thieren mit quer durchschnittenem Rückenmark angestellt hatten, der Beobachtung Rosenthal's feindlich entgegen zu stellen.

An erstem Orte muss der Versuche von Goltz¹¹⁾ gedacht werden, der bei seinen Hunden, denen das Centralorgan im Brust- und Lendenmark quer durchschnitten war, nach Ablauf der Wundreaction eine erstaunlich leichte Reflexerregbarkeit an dem Hinterkörper dieser Thiere wahrnahm. Die Leichtigkeit, mit der man bei

diesen Thieren durch die geringfügigsten Reize Reflexbewegungen entfesseln konnte, schien es auszuschliessen, dass bei Hunden, denen man das Rückenmark an seinem Uebergang in die Medulla oblongata durchschneiden würde — eine bei Säugethieren allerdings unmögliche Operation! —, diese dort beobachtete Reflexerregbarkeit noch übertroffen würde. Sie müsste übertroffen werden, hätten die Rosenthal'schen Experimente am Frosch auch für den Hund Gültigkeit.

Durch diesen Widerspruch schien die Beweiskraft der Rosenthal'schen Versuche erschüttert zu sein trotz der Cautelen, die der Verfasser bei denselben walten liess. Darum stellte ich mir zunächst einmal die Aufgabe, die Ergebnisse, zu denen Rosenthal durch seine Versuche am Frosch gelangte, auf's Neue experimentell an diesem Thiere zu prüfen und dann auch diese Untersuchungen auf höher stehende Thierarten auszudehnen.

Wenn es richtig ist, dass die durch das Halsmark ziehenden Verbindungen zwischen sensibeler Endausbreitung und motorischer Ganglienzelle für den nervösen Impuls fahrbarer sind als die Brücken, welche im Rückenmark in dem Niveau des Ein- resp. Austritts der bei der Reflexzuckung des Hinterbeines in unserem Versuch in Frage kommenden Nerven gelegen sind, dann muss folgendes Experiment diese Theorie bestätigen.

Man stellt zwei Frösche dar, von denen dem einen das Centralorgan am Uebergang der Medulla spinalis in die medulla oblongata, dem anderen aber das Rückenmark zwischen dem vierten und fünften Wirbel quer durchschnitten ist. Das erste Thier besitzt dann noch die durch das Halsmark ziehenden Verbindungen der sensibelen und motorischen Organe seiner Hinterextremitäten. Der zweite Frosch hat diese Halsmarkbrücken nicht mehr. — Die Thiere werden untersucht, nachdem gleiche Zeiträume nach der Operation, z. B. 72 Stunden, verflossen sind. Nun wird ein mittelstarker Reiz von genau bekannter Dauer und Intensität genommen, und zwar ein Reiz, der bei dem Frosch mit tief durchschnittenem Rückenmark bequem ausreicht, eine gewünschte Reflexbewegung hervorzurufen. Es wurde immer die Schwimmhaut der einen Hinterextremität gereizt und die darauf folgende Zuckung der ganzen gekreuzten Hinterextremität durch einen mit einer Zehe dieses ausgestreckten Beines in Verbindung stehenden Apparat registriert. So war in allen Fällen die Stärke und der Ort der Reizung gleich. Die Zeit, welche zwischen Beginn der Reizung und

Anfang der ihr folgenden Muskelreaction verstrich, wurde genau gemessen. Auf diese Weise wurden die beiden Froschpräparate, welche ich oben beschrieb, untersucht.

Der Frosch, welchem das Centralorgan am unteren Ende der Medulla oblongata durchschnitten war, bot nach unserer Theorie dem von der einen Hinterextremität ankommenden Reize ausgefahrenere Bahnen für den centralen Umsatz dar, als das andere Thier. Aber diese leichter gangbaren Wege müssen, da sie zu dem Halsmark aufsteigen, länger sein, als die schwerer wegsamen, welche der Frosch mit tief durchschnittenem Rückenmark dem centralen Umsatz darbietet. Es leuchtet nun ein, dass bei gleicher Reizstärke und gleichem peripheren Ort der Reizung*) die Zeit, welche zwischen Reizeintritt und Beginn der Muskelreaction verstreicht, von dem Weg, welchen der Reiz im Centralorgan zurücklegt, und von der Leitungsfähigkeit dieser im Centralorgan benutzten Bahnen direct abhängig ist. Ist die Leitungsfähigkeit bei zwei ungleich langen Bahnen dieselbe, so braucht der Reiz, um die längere Bahn zu durchlaufen, mehr Zeit, als bei der kürzeren Bahn. Ist aber die Leitungsfähigkeit der kürzeren Bahn geringer, als die der längeren Bahn, so ändert sich dieses Verhalten der Zeit. Je unwegsamer die kürzere Bahn ist, um so länger dauert es, bis der Reiz sie durchlaufen hat.

Diese Verhältnisse liegen nun nach der Rosenthal'schen Theorie bei unseren beiden Froschpräparaten vor:

Der Frosch mit hoch durchschnittenem Rückenmark (Durchschneidung am Uebergang der Medulla oblongata in die Medulla spinalis) bietet dem von dem einen Bein herkommenden Reiz längere Bahnen zum centralen Umsatz dar als der andere Frosch. Aber die langen Bahnen des ersten Thieres sind wegsamer, als die kurzen des anderen. Ist nun die Zeit, welche zwischen Reizeintritt und Muskelreaction verstreicht, bei dem Frosch mit hoch durchschnittenem Rückenmark kürzer, als die Zeit, welche wir bei dem anderen Thiere finden, so kann diese Zeitdifferenz nur auf die verschiedene Leitungsfähigkeit der beiden Bahnsysteme bezogen werden. Denn wenn man sagen wollte, dass darum bei dem Frosch mit tief durchschnittenem Rückenmark die Zeit für den bekannten Reflex länger sei als bei dem anderen Thiere, weil die Wunde um

*) Es wurde auch darauf gesehen, dass die gemeinsam untersuchten Thiere annähernd gleich gross waren.

so viel näher dem Ursprung der bei dem Reflex in Betracht kommenden Spinalnerven angelegt wird, so widerlegt diesen Einwand der Shockwirkung meiner Meinung nach das oben bereits angeführte Rosenthal'sche Experiment. — Auch bürgt die Zeit, welche ich nach der Operation verstreichen liess, ehe ich die Thiere untersuchte, dafür, dass ein hemmender Einfluss, der von der Operationswunde ausginge, nicht wahrscheinlich ist.

Die Schwierigkeiten, welche sich nun der praktischen Ausführung dieses Versuches entgegenstellten, waren ganz erhebliche.

Zunächst galt es, einen Apparat zu construiren, der für alle Versuche den gleichen, nach Zeit und Intensität wohl abgegrenzten Reiz lieferte, und diesen Reiz, wenigstens das Eintreten desselben, graphisch zur Anschauung brachte. — Ferner musste die reflectorische Zuckung des Beines markirt werden, und es musste nachgewiesen werden, dass die jeweilige Zuckung auch wirklich eine reflectorische war, dass man sie nicht, da ich elektrisch reizte, auf eine directe Einwirkung von Stromschleifen auf die peripheren Nervenstämme der zuckenden Extremitäten zurückführen konnte.

Um möglichst einwurfsfreie Resultate zu erhalten, war ich gezwungen, die Bewegung einer ganzen Extremität zu benutzen und alles zu energische Fixiren des Thieres, wodurch etwa Wunden erzeugt wurden, zu vermeiden. Denn es ist klar, dass, wenn man die Bewegung eines einzigen Muskels etwa hätte registriren oder das zur Aufzeichnung der Bewegung benutzte Bein vielleicht mit Nadeln, die den Femur durchbohrten, auf der Unterlage hätte fixiren wollen, um so etwaigen passiven Bewegungen dieser Extremität vorzubeugen, dass dann der erzeugte Wundreiz allein genügt haben würde, die Ergebnisse meiner Versuche unsicher zu machen. Denn dass periphere Reize reflexhemmend wirken können, darauf brauche ich näher an dieser Stelle nicht einzugehen.

Versuchsanordnung.

Folgenden Apparat, wie er ähnlich auch schon von anderen Autoren (Helmholtz, Exner, Wundt, Ewald) zur Messung der Reflex- resp. Reactionszeit benutzt wurde, hatte ich mir für meine Versuche zusammengestellt.

Auf einem rotirenden Cylinder (Fig. 1, *a*) wird in der Mitte der Oberfläche ein Näpfchen aus Kork (Fig. 1, *b*) angebracht, welches Quecksilber enthält. In dieses Quecksilber taucht einerseits ein Draht

(Fig. 1, *g*) ein, der um den oberen Rand des Cylinders herumläuft (Fig. 1, *h*) und an einer Stelle in eine schmale Metallplatte (Fig. 1, *e*)

sich ausbiegt. Von oben aber senkt sich gleichfalls in das Quecksilber des Korkschälchens (*b*) ein zweiter Draht (Fig. 1, *f*) ein, der durch ein Stativ fixirt wird und sich von hier aus zu einem elektrischen Element (Fig. 1, *E*₁) begibt. Von diesem selben Element führt

ein anderer Draht (Fig. 1, x) zu einem kleinen Elektromagneten (Fig. 1, k), der seinerseits durch einen Kupferdraht (Fig. 1, o) mit einer Metallspitze (Fig. 1, d) in Verbindung steht. Diese Spitze (d) ist in der Nähe des oberen Randes des rotirenden Cylinders nun so angebracht, dass bei der Rotation die Metallplatte (c) des Cylinders (a) von jener Spitze (d) nothwendig gestreift werden muss.

Durch diese Berührung der Spitze (d) mit der Metalleiste (c) wird ein Strom geschlossen, der von dem Element (E_1) durch den Draht (f) in das Quecksilbernäpfchen (b) geht, von hier durch die Drähte (g und h) und die Metallplatte (c) in die Spitze (d) überströmt, sich vermittelst des Drahtes (o) durch den Elektromagneten (k) begibt und dann durch den Draht (x) zum Element (E_1) zurückkehrt. In Folge dessen wird die Deckplatte (Fig. 1, y) des Elektromagneten, die gewöhnlich durch ihre Feder (Fig. 1, v) über den beiden Säulen des Elektromagneten schwebt, herunter gezogen. Sie bleibt so lange unten und wird so lange von den Säulen angezogen, als der Elektromagnet in Thätigkeit ist, als der elektrische Strom, dessen Weg wir oben beschrieben, sich in Action befindet. Es ist nun klar, dass bei gleichmässiger Drehung des Cylinders (a) die Dauer des Contacts zwischen der Metalleiste (c) und der Spitze (d) stets die gleiche ist. In Folge dessen wird also jedesmal zeitlich genau der gleiche Strom durch den Elektromagneten geschickt, so dass mithin bei jeder Drehung des Cylinders einmal und bei allen Drehungen immer genau gleichlang die Deckplatte (y) des Elektromagneten (k) herabgesenkt wird. Sobald der Strom des Elements (E_1) dadurch unterbrochen wird, dass der Contact zwischen den beiden Metallstücken (c und d) in Folge der Cylinderrotation aufhört, schnellt die Deckplatte (y) des Elektromagneten (K), dem Zug der Feder (v) nachgebend, in die Höhe. Diese Deckplatte des Elektromagneten besitzt nun einmal eine Spitze (Fig. 1, m), welche auf dem rotirenden Cylinder den Augenblick fixiren kann, in dem der Magnet vom elektrischen Strom durchflossen wird, d. h. indem die Deckplatte sich herabsenkt. Zu gleicher Zeit besitzt aber diese selbe Deckplatte noch eine zweite Spitze und zwar aus Metall (Fig. 1, l_1), die abwärts zeigt und durch einen Draht (Fig. 1, l_2) mit einem zweiten Element (Fig. 1, E_2) in Verbindung steht. Von diesem Element (E_2) geht nun andererseits ein Draht (Fig. 1, p_1) nach der primären Spirale eines Inductionsapparates (Fig. 1, q). Von hier aus begibt sich ein zweiter Draht (Fig. 1, p_2) nach einem Porzellannapf (Fig. 1, u) und taucht in das darin ent-

haltene Quecksilber ein. Diese Porzellanschale befindet sich nun dicht unter jener Metallspitze (l_1) der Deckplatte des Elektromagneten, und zwar ist sie derart angebracht, dass diese Metallspitze (l_1) bei herabgesenkter Deckplatte (y) eben in das Quecksilber des Näpfchens (g) eintaucht.

Durch die Berührung des Quecksilbers des Näpfchens (g) mit der Metallspitze (l_1) wird nun abermals ein Strom geschlossen, der sich von dem Element (E_2) durch den Draht (p_1), die primäre Spirale des Inductionsapparates (q), von hier durch den Draht (p_2) nach der mit Quecksilber gefüllten Schale (u) begibt und von dort durch die Spitze (l_1) und den Draht (l_2) zu dem Element (E_2) zurückkehrt. Da nun bei jeder Rotation des Cylinders (a), wie wir oben sagten, die Zeit dieselbe ist, während der jedes Mal die durch den Contact von „ c “ und „ d “ hervorgerufene Anziehungskraft des Magneten besteht und mithin auch die Zeit immer die gleiche ist, während der die Deckplatte (y) sich herabgesenkt befindet, so ist auch bei jeder Rotation des Cylinders die Zeit stets genau dieselbe, während der die Spitze (l_1) in das Quecksilber des Näpfchens (g) eintaucht. In Folge dessen werden also auch stets mit grosser Genauigkeit die gleichen Ströme bei jeder Cylinderrotation durch die primäre Spirale des Inductionsapparates geschickt, und es werden somit auch immer Ströme von gleicher Stärke und Dauer in der secundären Spirale inducirt. Diese Ströme der secundären Spirale werden zur Reizung des Thieres verwandt. Bei gleichem Rollenabstand und gleicher Drehungsgeschwindigkeit des Cylinders müssen auch sie allemal gleich sein.

Die Muskelreaction, welche dieser Reiz bewirkt, wird folgendermaassen zur Anschauung gebracht. Nach Art der Marey'schen Sphygmographen habe ich eine Einrichtung getroffen, die darin besteht, dass eine mit einer Membran überzogene Trommel (Fig. 1, t_1), durch einen Gummischlauch mit einer zweiten Trommel (Fig. 1, t_2) in Verbindung steht. Die Membran dieser zweiten Trommel vermag durch ihre eigene Bewegung einen Zeiger (Fig. 1, w) auf und nieder steigen zu lassen, wie wir das beim Marey'schen Sphygmographen gleichfalls haben. Dieser Zeiger schreibt auf dem rotirenden Cylinder.

Die Membran der Trommel (t_1) steht ihrerseits aber durch einen Faden (Fig. 1, z) mit dem Theil des Versuchthieres in Verbindung, dessen Bewegung registriert werden soll. Dadurch, dass durch Muskelcontraction sich der Faden (z) der Trommel (t_1) mehr spannt, wird

die Membran der Trommel (t_1) etwas nach Aussen gezogen; mithin senkt sich die Membran der Trommel (t_2), und der Zeiger (w) markirt dieses auf dem rotirenden Cylinder (a) durch eine abwärts steigende Curve.

Endlich zeichnet auf dem berussten Cylinder (a) noch eine Stimmgabel (Fig. 1, i) mit ihrer Spitze (Fig. 1, n) die Zeit auf ($1/200$ Secunde), damit die Drehungsgeschwindigkeit des Cylinders jedes Mal controlirt werden kann.

Zur Ausführung des Experimentes bringt man nun die drei Spitzen, nämlich die der Stimmgabel (n), die des Elektromagneten (m) und endlich die der Trommel (w) in eine Verticale derart, dass

Fig. 2.

sie sämmtlich die berusste Oberfläche des Cylinders berühren. Nun lässt man den Cylinder einmal rotiren. Man erhält hierdurch drei Curven, die der Stimmgabel, welche uns die Rotationsgeschwindigkeit des Cylinders controliren lässt, die Curve der Spitze des Elektromagneten, die an ihrer tiefsten Stelle uns den Moment des Eintritts der Reizung anzeigt, weil erst bei tiefster Lage der Deckplatte des Elektromagneten der Draht (l_1) in das Quecksilber der Schale (g) eintaucht, und endlich die Curve des mit dem Versuchsthier in Verbindung stehenden Hebels, welche uns an der Stelle, wo sie sich herabzuneigen anfängt, den Beginn der reflectorischen Muskelreaction ankündigt. Diese Curven sind in Figur 2 gemeinschaftlich dargestellt. Je grösser also der Abstand des Punktes, an dem die Curve des mit dem Muskel in Verbindung stehenden Hebels sich zu neigen anfängt (Fig. 2, α), von dem Punkte ist,

welcher durch die herabgesenkte Deckplatte des Elektromagneten markirt wird (Fig. 2, β), desto länger ist naturgemäss die Zeit, welche zwischen Eintritt des Reizes und dem Beginn der Muskelreaction verläuft.

Mit Hülfe dieses Apparates kann man also einmal immer genau denselben Reiz, was Dauer und Stärke anlangt, auf die Präparate einwirken lassen, zweitens aber gestattet der Apparat zugleich die Zeit zu fixiren, welche zwischen dem Beginn dieses wohlbegrenzten Reizes und dem Beginn der auf ihn folgenden Muskelreaction bei verschiedenen Untersuchungsobjecten verstreicht.

Als Reflex zur Registration benutzte ich, wie schon gesagt, die Zuckung einer ganzen linken hinteren Extremität bei Reizung der Schwimmhaut des rechten Hinterbeins. Die Enden der mit der secundären Spirale in Verbindung stehenden Drähte (Fig. 1, p_a) wurden der Schwimmhaut einfach aufgelegt. Wie es Fig. 1 zeigt, wurde der von der Trommel (t_1) ausgehende Faden an einer Zehe des Thieres an der linken Hinterextremität (Fig. 1, s_1) angebunden und dann mit der betreffenden Extremität leicht gespannt. Das andere Bein, auf dessen Fuss (Fig. 1, s_2) ich den Reiz applicirte, wurde wie das ganze übrige Thier auf eine Korkplatte durch Nadeln folgendermaassen fixirt.

Das Versuchsthier lag auf dieser Korkplatte auf dem Bauch. Alle vier Extremitäten waren ausgestreckt. An den Rändern des Thieres waren Nadeln in kurzen Abständen senkrecht in den Kork gesteckt; nur die Extremität, welche ihre Zuckung aufschrieb, blieb frei. So war der Frosch von einem hohen Zaune umgeben, der sich genau den Körpergrenzen des Thieres anpasste. Ausserdem wurden einige Nadelpaare, die man gegenübersteckte, an den Rändern des Thieres derart schräg in der Korkunterlage befestigt, dass sich immer je zwei dieser Nadeln über dem Rücken oder über den drei fixirten Extremitäten des Thieres kreuzten. Auf diese Art wurde eine ziemlich sichere Fixation des Frosches bewirkt, und man konnte ziemlich sicher sein, dass nur durch eine active Bewegung der Extremität (s_1) eine erhöhte Spannung des Fadens (φ) erfolgte.

Um jedoch ganz bestimmt jeden Fehler auszuschliessen und mich zu vergewissern, dass ich echte reflectorische Zuckungen registriert hatte, zerstörte ich häufig, wenn ich die Curven eines Thieres aufgenommen hatte, diesem das Rückenmark und überzeugte mich, dass

nach dieser Operation die vorher beobachtete Reaction der Pfote bei gleichem Versuchsarrangement ausfiel. So glaubte ich, wie gesagt, ganz sicher sein zu dürfen, dass ich es mit echten Reflexbewegungen der einen Extremität bei elektrischer Reizung der anderen zu thun hatte.

Experimente.

a) Versuche am Frosch.

1) Ich stellte eine Gruppe von Fröschen dar, denen ich das ganze Gehirn incl. Cerebellumleiste bis zum Kopfmark extirpiert hatte. Die Thiere besaßen also nur noch Rückenmark und Medulla oblongata. Die Lungenathmung war trotz des Eingriffes gut erhalten, und die Thiere wiesen bald jene grosse Bewegungslebhaftigkeit auf, welche derartig operirte Frösche charakterisirt. Sie krochen rastlos in ihrem Bassin herum und zeigten einige Tage nach der Operation die erhöhte Reflexerregbarkeit an allen Gliedmaassen.

2) Einer zweiten Gruppe von Fröschen hatte ich das Centralorgan an der Stelle quer durchtrennt, an welcher die Medulla oblongata in das Rückenmark übergeht. Das ist also etwas unterhalb des calamus scriptorius. Diese Frösche besaßen demgemäss für den Hinterkörper nur noch das Rückenmark. Auch bei ihnen war die Athmung keineswegs gestört. Dagegen hatte die Bewegungsfähigkeit der Vorderextremitäten eine kleine Einbusse erlitten. Die Hinterbeine hielten diese Thiere gewöhnlich dicht an den Körper angezogen. Ihr Bewegungsmechanismus erwies sich vollkommen unbeschädigt.

3) Bei einer dritten Anzahl von Fröschen hatte ich endlich das Rückenmark zwischen dem vierten und fünften Wirbel durchschnitten. Auch diese Thiere überstanden die Operation gut und zeigten bald die erhöhte Reflexerregbarkeit an den hinteren Extremitäten. Sie hielten diese meist an den Körper adducirt und beantworteten Reize, welche man auf sie einwirken liess, in der lebhaftesten Weise.

Ich muss noch anfügen, dass ich meine Experimente während des Winters ausführte und so nur Winterfrösche benutzen konnte. —

Hier hatte ich also drei verschiedene Gruppen von Präparaten, bei denen sämmtlich einmal — soweit man das überblicken kann — die Shockwirkung in Folge der Operation verstrichen war und bei denen andererseits sich die erhöhte Reflexerregbarkeit des Hinterkörpers eingestellt hatte.

Ich untersuchte nun die Thiere folgendermaassen. Ich wählte von jeder Gruppe ein Präparat derart aus, dass die Zeit, welche zwischen der Operation und der Untersuchung lag, bei diesen drei Thieren genau die gleiche war. So untersuchte ich einmal drei Thiere dieser drei Gruppen, bei denen drei Tage, ein anderes Mal solche, bei denen vier Tage etc. nach der Operation verstrichen waren. Von jedem einzelnen Thiere nahm ich fünf bis acht Curven auf, deren Gleichartigkeit mir bewies, dass ich es immer mit derselben Bewegung zu thun hatte, zerstörte dann dem Thier das Mark, um mich zu überzeugen, dass ich echte Reflexe registriert hatte, und berechnete darauf das Mittel dieser Curven für jedes einzelne Thier. Diese fünf bis acht Curven von einem Thiere differirten mitunter etwas, jedoch nie in erheblichem Maasse. Diese Mittelwerthe, welche ich für die Thiere einer ganzen Gruppe so erhielt, wurden abermals addirt und ihr Durchschnittswerth berechnet. So erhielt ich einen Werth für jede der drei Gruppen meiner Froschpräparate.

Dieser Werth gab mir für jede Gruppe die Zeit an, welche bei gleichem Reiz verstreicht zwischen Reizanfang und Beginn der Muskelreaction. Die Stelle der Application des Reizes, wie die registrierte Muskelbewegung waren bei allen Thieren dieselben. Auch nahm ich darauf Rücksicht, dass die Grösse der jedes Mal gemeinsam untersuchten Thiere der drei Gruppen annähernd die gleiche war.

Ich fand nun, dass für den oben bezeichneten Reflex bei den Fröschen, welchen ich das Rückenmark zwischen dem 4. und 5. Wirbel durchschnitten hatte, die Zeit zwischen Reizanfang und Muskelreaction bedeutend grösser ist als bei Fröschen, denen ich das Centralorgan an der Uebergangsstelle der Medulla oblongata in die Medulla spinalis durchtrennt hatte.

Andererseits aber beobachtete ich, dass nur ein kleiner Unterschied besteht in der Zeit, welche verfliesst zwischen Reizeintritt und Bewegungsreaction bei den Thieren, die Rückenmark und Medulla oblongata; und solchen, die nur noch das ganze Rückenmark für den Hinterkörper besitzen.

Die Zeit zwischen Reizeintritt und Muskelreaction bei gleicher Reizstärke, gleichem Reizort und gleicher Reflexzuckung ist bei den Fröschen meiner ersten Gruppe nur sehr wenig kürzer als die beider zweiten;

dagegen ist diese Zeit unter den oben genannten Bedingungen bei der zweiten Gruppe ganz erheblich kürzer als bei der dritten Gruppe.

b) Versuche an Eidechsen.

An grossen südländischen Eidechsen von 30—35 cm Länge stellte ich gleichfalls entsprechende Versuche an. Allerdings beschränkten diese sich auf das Rückenmark dieser Thiere allein.

Ich hatte zwei Gruppen von Eidechsen dargestellt, bei deren ersterer das Rückenmark hoch oben, etwas cranial vom Austritt des Armplexus durchschnitten war, während ich bei der anderen das Rückenmark etwa 5 mm oberhalb des Austrittes des Beinplexus durchtrennt hatte.

Auch hier untersuchte ich in derselben Weise, wie beim Frosch, von beiden Gruppen immer zwei Eidechsen, bei denen die gleiche Zeit seit Ausführung der Operation verstrichen war. Die Anordnung des Versuches war genau dieselbe, wie ich sie beim Frosch getroffen hatte. Allerdings sei erwähnt, dass ich die beiden Elektroden, welche die Reizung bewirkten, in das Unterhautzellgewebe der einen Pfote einführen musste, da der mächtige Schuppenpanzer der Thiere der ausgewählten elektrischen Erregung einen derartigen Widerstand entgensetzte, dass sie nicht mehr stark genug war, um in der gekreuzten Pfote eine Reaction auszulösen. Auch hier versicherte ich mich, dass ich es mit wirklichen Reflexbewegungen zu thun hatte.

Es sei endlich noch darauf hingewiesen, dass auch bei den Eidechsen, nachdem drei bis vier Tage seit der Operation verstrichen waren, die bekannte erhöhte Reflexerregbarkeit sich am Hinterkörper eingestellt hatte und dass bei den Thieren mit tief durchschnittenem Rückenmark die Bewegungsfähigkeit der Hinterbeine keine quantitative Einbusse erlitten hatte. Bei allen Versuchsthieren war die Athmung selbstredend wohl intact geblieben.

Ich beobachtete nun, dass bei gleicher Reizstärke, gleichem Reizort und gleicher Reflexzuckung die Zeit zwischen Reizeintritt und Muskelreaction bei den Thieren, welche fast das ganze Rückenmark noch besaßen, viel kürzer war, als bei den Eidechsen, welchen ich das Mark dicht oberhalb des Beinplexus durchschnitten hatte.

Diese Versuche bestätigen also aufs Neue die Rosenthal'schen

Experimente über den Reflexvorgang beim Frosche. Zu gleicher Zeit gestatten aber meine Versuche auch, die Rosenthal'sche Theorie über die Leitungsverhältnisse im Froschrückenmark auf höher stehende Thiere, auf die Eidechse auszudehnen. Zwar will ich nicht behaupten, dass normaler Weise der centrale Umsatz bei dem von uns untersuchten Reflex bei der Eidechse im Halsmark stattfinde — denn das beweisen meine Versuche nicht —, sondern ich glaube nur den Schluss ziehen zu dürfen, dass bei dem betreffenden Reflex der centrale Umsatz nicht in dem Niveau des Ein- resp. Austritts der in Frage kommenden Spinalnerven in dem Centralorgan normaler Weise vor sich gehe, sondern vielmehr in einer mehr cranial gelegenen Partie desselben.

Bei den Schildkröten habe ich, wie ich kürzlich mittheilte, ganz die entsprechenden Verhältnisse angetroffen.

Ich hatte Serien von Schildkröten, denen das Rückenmark in verschiedener Höhe quer durchschnitten war. An diesen Thieren nahm ich nun wahr, dass ich, um den gleichen Reflex (Defäcationsreflex) bei den verschiedenen Versuchsthieren zu erzeugen, um so stärkere Reize anwenden musste, je weiter caudal ich die Querschnitt bei diesen Schildkröten angelegt hatte. (*Recherches sur les fonctions de la moelle épinière chez les tortues. Revue médicale de la Suisse Romande, 1897.*)

Ich habe mich, soweit es irgend möglich war, bemüht, die im Vorstehenden beschriebenen Versuche so anzuordnen, dass ihre Resultate möglichst eindeutig würden. Dass trotz meiner Cautelen das Centralnervensystem der Versuchsthier in Folge des operativen Eingriffs zur Zeit des Versuchs sich in einem in Bezug auf die Norm veränderten Zustand der Erregbarkeit befunden haben kann — man mag diesen nun nennen, wie man immer will —, das muss ich dahingestellt sein lassen. Denn die Lehren, welche uns Goltz z. B. über das Wesen des Shocks gegeben hat, mahnen uns zur grössten Vorsicht.

Es ist denkbar, dass, wenn man statt Tage, Wochen und Monate nach der Operation bei den Thieren verstreichen lässt, die Versuchsergebnisse andere werden. Aber es fragt sich dann wieder, ob nach so langem Zwischenraum die Wegsamkeit der Bahnen des Rückenmarks sich nicht überhaupt verändert hat und von der Normalität verschieden geworden ist.

Ob es die Nervenfasern sind, oder die Ganglienzellen, oder sonst

irgend welche andere Gebilde, welche die Verzögerung bei der Reizleitung innerhalb des Centralorgans bewirken, darüber vermag ich nichts auszusagen.

Ich ergreife gerne die Gelegenheit, Herrn Prof. Dr. J. L. Prevost an dieser Stelle meinen besten Dank für die vielseitige Unterstützung, welche er mir bei meinen Versuchen zu Theil werden liess, auszusprechen.

Literatur.

- 1) Helmholtz, Ueber die Geschwindigkeit einiger Vorgänge in Muskeln und Nerven. Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin S. 328. 1854.
- 2) Rosenthal, Ueber Reflexe. Biologisches Centralblatt. 1885.
- 3) Rosenthal, Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1873 und 1875.
- 4) Rosenthal, Sitzungsberichte der physikalisch med. Societät zu Erlangen. 1873.
- 5) Rosenthal, Verhandlungen des Congresses für innere Medicin. 1884.
- 6) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. 2. Abh. Stuttgart 1876.
- 7) Exner, Experimentelle Untersuchungen der einfachsten psychischen Processe. Pflüger's Archiv 1874.
- 8) Exner, Archiv f. Anat. und Physiologie. Physiolog. Abth. S. 570. 1877.
- 9) Exner, Entwurf zur einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. I. Teil S. 526.
- 10) Grünhagen, Ueber das Verhältniss zwischen Reizdauer, Reizgrösse und latenter Reizperiode nach einem neuen Versuchsverfahren. Pflüger's Archiv Bd. 33 S. 296.
- 11) Fr. Goltz, Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes. Pflüger's Archiv 1874.
- 12) Fr. Goltz, Verhandlungen des Congresses für innere Medicin. 1884. (Discussion über den Vortrag Rosenthal's: „Ueber Reflexe“.)
- 13) J. Rosenthal und M. Mendelsohn, Ueber die Leitungsbahnen der Reflexe im Rückenmark und den Ort der Reflexübertragung. Neurologisches Centralblatt Nr. 21. 1897.
- 14) M. Mendelsohn, Untersuchungen über Reflexe. Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin S. 897. 1882.
- 15) M. Mendelsohn, Untersuchungen über Reflexe. Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin S. 123. 1883.
- 16) M. Mendelsohn, Untersuchungen über Reflexe. Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin S. 107. 1885.