Zur Kenntnis der spinalen Koordination der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus.

Von

J. S. Beritoff (St. Petersburg).

(Mit 32 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort.	171
I. Beugungs- und Streckungsphase der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus an den Hinterextremitäten des Rückenmarksfrosches.	172
II. Die anatomische und funktionelle Sonderstellung der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Geh- und Springtypus	184
III. Über die Lokalisation der Koordinationsapparate der Beugungs- und Streckungsinnervation und über den Ursprung der zweiphasischen Reflexe bei einer gesteigerten Erregbarkeit dieser Apparate	200
IV. Über den interzentralen Einfluss auf die eine Hälfte der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus seitens der anderen symmetrischen Hälfte und auch seitens ebensolcher Apparate anderer Reflexe	211
V. Eine Untersuchung der sukzessiven Koordination der einzelnen Phasen der Beugungs- und Streckungsinnervation im rhythmischen Reflex vom Geh- und Springtypus	223

Vorwort.

In den letzten 20 Jahren ist, dank den Forschungen von Ch. S. Sherrington (1892—1911) wie auch vieler anderer zeitgenössischer Physiologen (Biedermann 1900, Babák 1903, Baglioni 1900—1910, Philipsson 1905, Magnus 1909, Graham Brown 1910—1912 u. a.), eine Reihe sehr wichtiger Tatsachen hinsichtlich der spinalen Koordination der rhythmischen Reflexe festgestellt worden. Es bleiben jedoch noch viele sehr wichtige Fragen ungelöst. Zu diesen gehören z. B. folgende:

1. Nehmen im zentralen Nervensystem die Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Geh- und Springtypus

irgend eine anatomische oder funktionelle Sonderstellung im Vergleich mit den gleichen Apparaten anderer Reflexe ein?

2. Inwieweit ist die koordinierende Tätigkeit in den beiden symmetrischen Hälften des Rückenmarkes den bezeichneten rhythmischen Reflexen notwendig?

3. Inwieweit wird die Koordination der gekreuzten Innervationen einerseits durch die koordinierenden Elemente der primär erregten Hälfte des Rückenmarkes bestimmt und andererseits durch die gleichen Elemente der anderen Hälfte, wo sie auf den motorischen Apparat übergehen?

Bei der Erforschung der reflektorischen Tätigkeit an Rückenmarksfröschen, unter der Bedingung einer lokalen Erhöhung der Erregbarkeit bestimmter Koordinationsapparate durch eine Strychninvergiftung, habe ich im Laufe meiner dreijährigen Arbeit viele interessante Tatsachen in bezug auf diese und andere ähnliche Fragen gesammelt. Die Erörterung des gewonnenen Materials wird den Hauptinhalt vorliegender Abhandlung bilden. Bevor ich aber dazu übergehe, muss ich noch bei der Charakteristik der reflektorischen Reaktionen des Rückenmarksfrosches verweilen, aus denen sich der normale rhythmische Reflex zusammensetzt.

I. Beugungs- und Streckungsphase der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus an den Hinterextremitäten des Rückenmarksfrosches.

An den Hinterextremitäten des Rückenmarksfrosches (*Rana temporaria*) befindet sich ein weites Rezeptivfeld, d. h. eine grosse Hautoberfläche, deren Reizung hauptsächlich einen Beugungsreflex der gereizten Extremität hervorruft, und zwar die Beugung der wichtigsten Gelenke: des Hüft-, Knie- und Fussgelenkes. Dieses Rezeptivfeld erstreckt sich längs der medialen Seite des Oberschenkels, längs der äusseren Seite des Unterschenkels, und weiterhin auf der dorsalen Seite des ganzen Fusses, mit einem Wort im Ausbreitungsgebiet der ganzen IX. Hinterwurzel (Nomenklatur der Wurzeln nach Ecker). Dieser selbe Reflex wird selbstverständlich auch durch eine Reizung dieser Wurzel und des dem gegebenen Felde entsprechenden N. peroneus hervorgerufen. Die Reizung der Haut an der medialen Seite des Unterschenkels, d. h. über dem M. gastrocnemius, und an der ventralen Oberfläche des Fusses jedoch kann sowohl einen Beugungs- als auch einen Streckungs-

reflex hervorrufen. Bei sensiblen Präparaten tritt bei solch einer Reizung am häufigsten ein Streckungsreflex ein, wobei sich alle oben genannten Gelenke strecken. Bei Reizung der Haut über der Achillessehne und an der ventralen Seite des Tarsus und Metatarsus trägt die Streckung den Charakter eines Sprungreflexes. Er dauert etwa 0,5 Sekunden und wird von einem ebensolchen Strecken der entgegengesetzten Extremität begleitet. Dieser Reflex hängt in seinem Verlauf äusserst wenig von der Intensität oder der Dauer der Reizung ab. Es ist möglich, dass es derselbe Reflex ist, welcher von S. Baglioni bei einer anhaltenden taktilen Reizung der Fusssohlen beider Extremitäten beobachtet wurde¹⁾. Allein der von mir bezeichnete Sprungreflex wurde nicht nur durch eine taktile Reizung beider Extremitäten hervorgerufen, sondern auch durch eine mechanische oder elektrische Reizung an einer Extremität. Ausserdem tritt in meinen Versuchen gewöhnlich nach der Streckung eine Beugung der beiden Extremitäten gleichzeitig ein, d. h. das Tier nimmt die ihm eigene sitzende Lage ein. (Fig. 3 gibt eine myographische Illustration dieser Reflexe mit dem Effekt am Triceps und Semitendinosus.)

In seltenen Fällen kann der Streckungsreflex auch durch die Reizung des der Hautoberfläche an der ventralen Seite des Fusses entsprechenden N. superficialis und besonders der X. hinteren Wurzel hervorgerufen werden. Dieser Streckungsreflex trägt jedoch nicht mehr den Charakter eines Sprunges. Seine Dauer und Amplitude hängen von der Dauer und Intensität der Reizung ab.

Bei näherer Erforschung des einen oder des anderen Reflexes wandte ich die gewöhnliche Methode der graphischen Aufzeichnung der Muskeleffekte an. Zu diesem Zwecke bediente ich mich hauptsächlich des folgenden antagonistischen Muskelpaares an dem Oberschenkel: Semitendinosus, des Beugers des Kniegelenkes und Streckers des Hüftgelenkes, und Triceps, des Streckers des ersten und Beugers des zweiten Gelenkes.

Beim Beugungsreflex tritt eine Kontraktion sowohl am Semitendinosus als auch am Triceps auf, aber, wie ich schon in anderen Arbeiten²⁾ gezeigt habe, die Kontraktion des Triceps ist gewöhnlich

1) S. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion S. 16. Wiesbaden 1907.

2) J. Beritoff, Über die reziproke Innervation der Skelettmuskeln bei der lokalen Strychninvergiftung des Rückenmarkes. Erste Mitteilung. Travaux du labor.

bedeutend schwächer als die des Semitendinosus und tritt nur bei einer relativ starken Reizung ein (Fig. 2). Jedoch am wichtigsten ist, dass die Kontraktion des Triceps immer von einer Hemmung begleitet wird. Letztere tritt bei folgendem Experiment hervor: Wenn man zuerst am Triceps eine bedeutende Kontraktion auf irgendeinem reflektorischen Wege erregt, z. B. indem man einen Abwischreflex durch eine Reizung der Vorderextremität auf derselben Seite hervorruft¹⁾, so nimmt diese Kontraktion bei einer reflektorischen Erregung der Beugung gleichzeitig mit dem Eintritt der Kontraktion am Semitendinosus ab. Selbstverständlich tritt dieses nur in dem Falle ein, wenn die Kontraktion des Triceps im Beugungsreflex allein genommen eine geringere Amplitude aufweist als im Abwischreflex. Ebenso tritt bei einer reflektorischen Erregung der Streckung (nicht vom Sprungcharakter) in den meisten Fällen eine Kontraktion beider Muskeln ein; jetzt aber erscheint sie umgekehrt am Semitendinosus schwächer als am Triceps und wird am ersten Muskel gewöhnlich von einer Hemmung begleitet. Fig. 1 stellt die entsprechenden Myogramme dar. Im ersten von ihnen sind uns die Effekte der beobachteten Muskeln im Beugungsreflex bei einer Reizung der IX. Hinterwurzel gegeben: eine starke Kontraktion am Semitendinosus und eine geringe am Triceps, und im zweiten die umgekehrten Effekte im Streckungsreflex bei einer Reizung der X. Hinterwurzel. Weiterhin folgen die Effekte bei einer Kombination dieser zwei Reizungen, und zwar: in der dritten Aufzeichnung wird der Effekt am Triceps, der vermittels der X. Hinterwurzel hervorgerufen wurde, bei der Reizung der IX. gehemmt, und in der vierten kann das Umgekehrte bei einem umgekehrt angestellten Versuch beobachtet werden. Jedoch findet bei diesen Versuchen mit einer Kombination auch eine gegenseitige Hemmung der Reflexe statt; so z. B. ist in der dritten Aufzeichnung der Effekt des Semitendinosus seitens der IX. Wurzel bedeutend reduziert im Vergleich zu dem, was in der ersten Aufzeichnung beobachtet wurde.

de physiol. à l'université de St. Pétersbourg t. 4—5 p. 241. Années 1909—1910. — J. Beritoff, Über die spinale reflektorische Nachwirkung der Skelettmuskeln des Rückenmarksfrosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913 H. 1.

1) J. Beritoff, Über die reziproke Innervation etc. I. Mitt. 1909—1910. — J. Beritoff, Über die Innervation einiger Muskeln des Oberschenkels im Abwischreflex des Rückenmarksfrosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912 S. 296.

(Überall auf den Myogrammen bedeutet *S* die Kurve des M. semitendinosus und *T* den M. triceps. Über der Markierlinie der Reizung bezeichnet *P* den N. peroneus, *Sup* den N. superficialis, *VIII R*, *IX R* und *X R* die VIII., IX. und X. hintere Wurzel; *s* und *d* bedeuten bei all diesen Bezeichnungen sinister und dexter. Die Ziffern in Klammern bezeichnen die Häufigkeit der Reizung durch Induktionsströme, die Ziffern ohne Klammern den Rollenabstand in Zentimetern im Schlitteninduktorium von Du Bois-Reymond mit zwei Daniell-Elementen im primären Kreis. Die

Fig. 1. Rückenmarksfrosch.

Buchstaben *O* und *S* unter dem Signal entsprechen dem Öffnungs- und Schliessungsschlag. Die Schnelligkeit der Drehung des Kymographen ist auf jedem Myogramm besonders angegeben.)

Die Tatsache einer Hemmung des Triceps beim Beugungsreflex und des Semitendinosus beim Streckungsreflex wird trotz ihrer Kontraktion noch durch den Umstand bewiesen, dass unter einigen günstigen Bedingungen diese Kontraktion sich nach dem Aufhören der Reizung in bedeutendem Masse verstärkt. So findet z. B. auf Fig. 2 in der ersten Aufzeichnung des Beugungsreflexes bei einer schwächeren Reizung (75 cm R.-A.) am Triceps keine Kontraktion statt; in der zweiten bei einer verstärkten Reizung (70 cm) tritt eine solche auch an diesem Muskel ein; in der dritten Aufzeichnung aber, wo dieselbe Reizung etwas mehr ausgedehnt wurde, verstärkt sich diese Kontraktion bedeutend nach dem Aufhören der Reizung. d. h. es tritt genau dieselbe Erscheinung auf, die man der

„rebound contraction“ von Sherrington¹⁾ als genau analog betrachten muss.

Und so darf man, trotz der gleichzeitigen Kontraktion des Semitendinosus und Triceps beim Beugungs- und Streckungsreflex, keineswegs am reziproken, antagonistischen Typus ihrer Innervationen bei jedem von diesen Reflexen zweifeln; dabei tritt der Semitendinosus als Beuger und der Triceps als Strecker des

Fig. 2. Rückenmarksfrosch.

Kniegelenkes auf. Ich habe die Erscheinung der gleichzeitigen Erregung und Hemmung der gegebenen Muskeln auch bei reflektorischen Abwischbewegungen unter verschiedenen Bedingungen des Experiments beobachtet²⁾ und auch beim gleichzeitig mit dem Abwischreflex auf der entgegengesetzten Hinterextremität hervor-

1) Ch. S. Sherrington, Integrative Action of the Nervous System p. 203—214. New-York 1906. — Ch. S. Sherrington, Ninth Note. Proc. Roy. Soc. B. vol. 77 p. 478. 1906. — Ch. S. Sherrington, Eleventh Note. Proc. Roy. Soc. B. vol. 80 p. 53. 1908. — Ch. S. Sherrington, Flexion-reflex of the Limb etc. Journ. of Physiol. vol. 40 p. 69—71, 85—103. 1910.

2) J. Beritoff, Über die reziproke Innervation der Skelettmuskeln etc. I. Mitteilung. S. 284—285. 1909—1910. — J. Beritoff, Über die gegenseitige Einwirkung der koordinierenden Reflexapparate des Rückenmarkes. Bull. du Labor. Biol. de St. Pétersbourg t. 12 p. 13. 1912.

gerufenen Reflex¹⁾. Das Faktum des gleichzeitigen Vorhandenseins der Erregung mit der Hemmung wurde in letzter Zeit von Graham Brown²⁾ in bezug auf die zweigelenkigen Muskeln Gastrocnemius und Tibialis ant. und von Sherrington und Sowton³⁾ in bezug auf den Semitendinosus an Katzen konstatiert. Graham Brown leugnet sogar die Möglichkeit einer strengen Durchführung der Demarkationslinie zwischen der Flexion und Extension, denn von einem Extrem — der reinen Flexion — führt ein ganz allmählicher Übergang zum anderen — der reinen Extension. Während dieser Übergangsreaktionen kann die Kontraktions- ebenso wie die Erschlaffungsphase mit einer gleichen oder verschiedenen Intensität gleichzeitig an den beiden antagonistischen Muskeln auftreten.

Es ist jedoch selbstverständlich, dass bei den beobachteten Muskeln eine starke reziproke Hemmung in vollkommen reiner Form nicht ausgeschlossen ist. Bei stark tonischen Präparaten bin ich wiederholt imstande gewesen, sogar eine Senkung der Kurve unter die Abszisse zu beobachten, besonders bei einem Sprungreflex. So z. B. auf Fig. 3 wird bei einer elektrischen Reizung der Haut über der Achillessehne in der anfänglichen, extensorischen Phase die Hemmung am Semitendinosus von einer Senkung der Kurve unter die Abszisse begleitet; dabei ist dieses in der zweiten Aufzeichnung stärker ausgeprägt, in welcher die Reizung als auch die Effekte stärker sind als in der ersten.

Sowohl der Beugungs- als auch der Streckungsreflex lösen einander unter bestimmten Bedingungen ab. Die Intensität und Dauer der Reizung spielen darin eine sehr wichtige Rolle, wie das aus Sherrington's⁴⁾ Forschungen gut bekannt ist.

Meinerseits führe ich Fig. 4 zur Illustration der Abhängigkeit der Grösse des nachfolgenden Reflexes von der Dauer der primären

1) J. Beritoff, Über die Innervation einiger Muskeln etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1912 S. 307.

2) Graham Brown, Studies in the Physiology of the Nervous System. IX. Reflex Terminal Phenomena etc. Quarterly Journ. of experim. Physiol. vol. 4 p. 331. 1911. — Graham Brown, Studies in the Physiology of the Nervous System. XI. Immediate Reflex Phenomena etc. Quarterly Journ. of experim. Physiol. vol. 5 p. 237.

3) C. S. Sherrington and S. C. M. Sowton, On Reflex Inhibition of the Knee Flexor. Proc. Roy. Soc. vol. 84 B p. 201. 1911.

4) C. S. Sherrington, die oben zitierten Arbeiten.

Fig. 3. Rückenmarksfrosch. Zwei Versuche (*A* und *B*) bei verschieden starker Reizung der Haut über der Achillessehne. Sie wurde mittels der einen Elektrode hervorgerufen; die andere Elektrode erschien diffus und lag auf der Unterlage, auf welcher das Präparat ausgebreitet war, in einer Entfernung von 0,5 cm von dem zu reizenden Gebiet. Beim Beginn der Reizung tritt sowohl in *A* als auch in *B* ein Sprungreflex ein, darauf folgt die Beugung. In *B* dauert die Beugung die ganze Zeit der Reizung an, und bei seinem Aufhören tritt an seine Stelle eine schwache Streckung, die aber schon nicht mehr den Charakter eines Sprunges trägt.

Fig. 4. Rückenmarksfrosch. Drei Aufzeichnungen des zweiphasischen Reflexes bei verschiedener Reizdauer. Er besteht in jeder Aufzeichnung aus einer flexorischen (der ersten) und einer extensorischen (der zweiten) Phase.

Reizung an. Auf dieser Figur erscheinen in der ersten Aufzeichnung bei einer Reizung der IX. hinteren Wurzel etwa 2 Sekunden lang

die zweiphasischen Effekte als die maximalen. Wie bei einer Verdoppelung dieser Reizungsdauer (*C*), so auch bei ihrer Verringerung um die Hälfte (*B*) verkleinert sich der zweite Reflex.

Die Ablösung eines Reflexes durch einen anderen, entgegengesetzten kann nicht nur nach dem Aufhören der Reizung eintreten, sondern auch während ihrer Dauer. Fig. 3 und 6 können als Illu-

Fig. 5. Rückenmarksfrosch. In *A* ein einphasischer Beugungsreflex bei einer gewissen kurzen Reizung. In *B* wird der Reflex bei einer länger andauernden Reizung zweiphasisch; der Beugungsreflex wird von einem Streckungsreflex während der Reizung abgelöst.

stration für die Ablösung des Streckungs- durch den Beugungsreflex während der Reizung dienen. Fig. 5 gibt ein analoges Beispiel für die Ablösung des Beugungs- durch den Streckungsreflex. Dieser Wechsel der reflektorischen Reaktionen während der Reizung kann besonders leicht an warmen Präparaten beobachtet werden, welche mehrere Tage hindurch in Zimmertemperatur erhalten wurden. Die Aufzeichnungen von Fig. 5 wurden von solch einem Präparat erhalten.

An Warmblütern war besagte Erscheinung Sherrington¹⁾

1) C. S. Sherrington, z. B. in der Abhandlung: Ninth Note. Proc. Roy. Soc. vol. 77 B. p. 478. 1906.

bekannt; jedoch ist sie von Graham Brown¹⁾ zum ersten Male registriert und genau erforscht worden.

So ist man also gezwungen zuzugeben, dass der Eintritt des zweiten antagonistischen Reflexes nach dem ersten in direkter Verbindung nicht mit dem Aufhören der Reizung, sondern mit dem Aufhören, oder richtiger, mit dem Schwächerwerden derjenigen zentralen Prozesse stehe, welche den ersten Reflex bedingen. Dieser Umstand tritt immer nach dem Aufhören der Reizung ein; er kann aber selbstverständlich auch während derselben stattfinden, wenn diese mehr oder weniger lang andauert und der primäre Typus der zentralen Tätigkeit nicht imstande ist, solch eine Dauer zu ertragen.

Die Stärke der Reizung ist nicht nur dadurch von grosser Wichtigkeit, dass sie die Ablösung der antagonistischen Reflexe bedingt. Sie kann den Charakter selbst der Reaktionen von Grund aus verändern. Der Grundzug dieser Veränderungen besteht darin, dass bei einer gegebenen Reizungsstärke, schon beim ersten Beginn ihrer Wirkung, der Reflex nicht als derselbe erscheint, wie er bei einer anderen Stärke gewesen wäre. So z. B. haben wir bei mässigen Reizungen einen zweiphasischen Reflex mit einer Extension am Anfang; bei einer gewissen Verstärkung der Reizung tritt der Reflex wieder zweiphasisch auf, dieses Mal jedoch mit einer Flexion am Anfang. Bei einer noch grösseren Reizungsstärke kann sich der Charakter des Reflexes wieder verändern. Während der Reizung weisen die Muskeln eine allgemeine krampfhaft Erregung mit Anzeichen einer starken Hemmung auf, nach dem Aufhören der Reizung aber einen gut ausgeprägten alterierenden Reflex. Es ist selbstverständlich, dass sich, in Verbindung mit dem Aufhören der Reizung, die in einer Gruppe von Muskeln stattfindende Kontraktion verstärkt, in der anderen aber, der antagonistischen, im Gegenteil verringert. Zur Illustration führe ich Fig. 6, 7 und 8 an, die an einem und demselben Präparat aufgezeichnet sind bei verschiedenen starken Reizungen der Haut über der Achillessehne. Auf Fig. 6 wird bei einer schwachen Reizung der anfängliche Streckungsreflex vom Charakter eines Sprunges durch einen Beugungsreflex bis zum Aufhören der Reizung abgelöst.

1) Graham Brown, die oben zitierten Arbeiten.

Bei einer darauffolgenden Verstärkung der Reizung (Fig. 7) tritt während derselben nur ein Beugungsreflex ein, der Streckungsreflex aber vom Charakter eines Sprunges folgt sofort nach dem Aufhören

Fig. 6. Rückenmarksfrosch. Es wird die Haut über der Achillessehne der linken Extremität erregt. Reizungsmethode siehe Erläuterung zu Fig. 3.

Fig. 7. Das Präparat von Fig. 6. Die Reizung der Haut über der Achillessehne ist bis zu 10 cm R.-A. im Vergleich zu 12 cm auf der vorhergehenden Figur verstärkt.

der Reizung; nach ihm tritt wieder der Beugungsreflex ein. Bei einer weiteren Verstärkung der Reizung (Fig. 8) findet während derselben zuerst ein kurzer extensorischer Reflex (unbedingt ein Sprung) statt, darauf aber folgen gehemmte Kontraktionen an beiden

zu beobachtenden Muskeln; nach dem Aufhören der Reizung jedoch entstehen zweiphasische Effekte vom normalen Typus: zuerst ein Beugungs-, darauf ein Streckungsreflex, aber schon nicht mehr vom Charakter eines Sprunges. Der Typus des Reflexes, welcher in allgemein gehemmten Kontraktionen während einer starken Reizung und in den darauffolgenden richtig koordinierten Bewegungen zum

Ausdruck gelangt, ist schon von J. Setschenoff¹⁾ (1868) beschrieben worden.

Ferner wurde er von N. Wedensky und A. Uchtomsky an Katzen (1908) beobachtet und von diesen Autoren der Setschenoff'sche Reflex²⁾ genannt. In der letzten Zeit wurde er von Graham Brown 1911—1912³⁾ ebenfalls an Katzen ausführlich studiert.

Fig. 8. Das Präparat von Fig. 6 und 7. Jetzt ist die Reizung der Haut über der Achillessehne noch mehr verstärkt im Vergleich mit den vorhergegangenen Figuren — bis zu 8 cm R.-A.

Auf Grund derartiger Veränderungen der reflektorischen Reaktionen in Verbindung mit der Reizungsstärke muss man

schliessen, dass die in gewissem Sinne gesonderte Lage der peripherischen Oberfläche der Hinterextremität des Frosches als Rezeptivfeld des Beugungs- und des Streckungsreflexes nur im Fall von mässigen Reizungen mit Recht behauptet werden kann. Da aber bei einigen Variationen der Stärke und auch der Dauer der Reizung sowohl der

1) J. Setschenoff, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches S. 13. (Russisch.) St. Petersburg 1868.

2) N. Wedensky und A. Uchtomsky, Les réflexes des muscles antagonistes sous l'influence des excitations électriques du nerf sensitif. Travaux du labor. d. physiol. à l'université de St. Pétersbourg t. 3 p. 185. Année 1908.

3) Graham Brown, die zitierten Arbeiten.

eine wie auch der andere Reflex von einem oder dem anderen Felde hervorgerufen werden kann, so wäre es richtiger, die Peripherie der Hinterextremität im Gebiet der Ausbreitung der IX. und X. hinteren Wurzel überhaupt als Rezeptivfeld der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus zu betrachten.

Bei sensiblen spinalen Froschpräparaten tritt gleichzeitig mit der gereizten Hinterextremität auch an der entgegengesetzten hinteren eine reflektorische Reaktion ein. Wie aus den Versuchen von Biedermann¹⁾ bekannt, verbindet sich der Beugungsreflex der gereizten Hinterextremität mit dem Streckungsreflex der entgegengesetzten. In seltenen Fällen zweiphasischer gekreuzter Reaktionen verbinden sich letztere mit nicht gekreuzten nach dem Gehtypus. Im Fall einer Reizung im Gebiet der Achillessehne, wenn an der entsprechenden Extremität ein kurzer extensorischer Reflex vom Charakter eines Sprunges erfolgt, weist die entgegengesetzte Extremität auch einen kurzen Streckungsreflex auf. Solch ein Verbundensein der gekreuzten und nichtgekreuzten Reflexe kann, als allgemeine Regel, nur an Präparaten mit freibeweglichen und nicht operierten Extremitäten beobachtet werden. Wenn aber die Extremitäten operiert und fixiert sind, wie bei der myographischen Methode der Forschung, so weisen die gekreuzten Innervationen, nach den Effekten am Semitendinosus und Triceps zu urteilen, entweder einen Beugungscharakter auf, oder sie gehören keinem bestimmten Typus an. Aller Wahrscheinlichkeit nach spielt bei dieser Veränderung der gekreuzten Reaktionen, in Verbindung mit der Fixation der Extremitäten, jene ganze Summe der peripherischen Impulse eine wichtige Rolle, welche einerseits bedingt sind durch die dem Frosch unnatürliche gestreckte Lage der Extremitäten und andererseits durch die beständige Reizung der fixierten Hautabschnitte im Moment der Bewegung der letzteren. Bei meinen Experimenten fixierte ich die Extremitäten dadurch, dass ich mittels Stecknadeln ihre Haut (von der lateralen Seite des Knies und des Tarsus) an eine Korkunterlage feststeckte.

Ich hielt es für geboten, eine ausführliche Charakteristik der Beugungs- und Streckungsphase der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus zu geben, wie sie unter den einen oder den anderen

1) W. Biedermann, Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarkes. Pflüger's Arch. Bd. 80 S. 408. 1900.

Reizungsbedingungen an normalen Rückenmarksfröschen hervortreten. Dieses war notwendig, damit wir imstande wären, die besonderen Veränderungen genau zu verfolgen, welche bei einer Strychninvergiftung der entsprechenden koordinierenden Apparate des Rückenmarkes stattfinden.

II. Die anatomische und funktionelle Sonderstellung der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Geh- und Springtypus.

Die Annahme von Verworn¹⁾, dass das Strychnin nicht auf die Bewegungsmechanismen des Rückenmarkes wirke, suchte Baglioni²⁾ experimentell zu beweisen. Er fand nämlich, dass bei einer Applikation von Gift auf einen bestimmten Abschnitt der dorsalen Oberfläche des Rückenmarkes die Vergiftung sich äussert: einerseits in einer starken Erhöhung der Sensibilität in dem dem vergifteten Abschnitt entsprechenden peripherischen Gebiete und andererseits in einem vollkommenen Ausfall der Koordination der reflektorischen Reaktionen, die aus diesem Gebiet hervorgerufen wurden, wobei sie sich in tetanische Krämpfe verwandelten, und dass die Applikation von Gift auf die ventrale Seite überhaupt auf die reflektorische Tätigkeit keine Wirkung ausübe. Meinen Experimenten zufolge ist die gegebene Charakteristik der dorsalen Vergiftung nicht ganz richtig. Diese Vergiftung an sich führt zu keiner Störung der koordinierten Reaktionen. Ich habe gefunden, dass bei einer dorsalen Applikation von Strychnin auf das Gebiet des 3.—8. Segmentes (Nomenklatur der Segmente auch nach Ecker) sich die zentralen reziproken Innervationen ausserordentlich verstärken, welche für den Abwischreflex charakteristisch sind³⁾. (Dieser Reflex besteht darin,

1) M. Verworn, Zur Kenntnis der physiologischen Wirkung des Strychnins. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900 S. 385.

2) S. Baglioni, Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rückenmarkes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Supplbd. S. 193. 1900. — S. Baglioni, Physiologische Eigenschaften der sensiblen und der motorischen Rückenmarkselemente. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1904 S. 112. — S. Baglioni, Zur Analyse der Reflexfunktion S. 87. Wiesbaden 1907. — S. Baglioni, Contributti alla fisiologia generale dei centri nervosi. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1909 S. 1.

3) J. Beritoff, Über die reziproke Innervation der Skelettmuskeln etc. I. Mitteilung. 1909—1910. — J. Beritoff, Über die Innervation einiger Muskeln des Oberschenkels im Abwischreflex des Rückenmarkes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912 S. 296.

dass die Hinterextremität der gereizten Seite an den gereizten Abschnitt herangezogen wird und ihn mit den Zehen abwischt. Sein Rezeptivfeld aber liegt auf den Vorderextremitäten, auf dem Rücken, auf den Flanken des Körpers und auf der Aussenseite des Oberschenkels im Gebiet des *M. triceps*). Bei einer dorsalen Vergiftung tritt nur in dem Fall eine Störung der koordinierten Reaktionen an den Hinterextremitäten ein, wenn, wie Dusser de Barenne¹⁾ gezeigt hat, eine ventrale Vergiftung in der Pars lumbalis vor sich geht. In solchen Fällen treten bei Erregung des dorsal vergifteten Abschnittes an den Hinterextremitäten tetanische Krämpfe auf. Selbstverständlich werden letztere auch häufig bei einer Applikation von Gift an der dorsalen Seite beobachtet, denn im Laufe der Zeit kann sich das Gift bis zur ventralen Hälfte der Pars lumbalis verbreiten. Bei meinen Experimenten geschah das um so häufiger, je näher sich der vergiftete dorsale Abschnitt zu der ventralen Hälfte des 9. und 10. Segmentes befand. Es war aber in jedem Fall zu solch einer Verbreitung des Strychnins eine lange Zeitdauer notwendig — etwa eine Stunde oder mehr.

Daraus folgt, dass die Strychninvergiftung des Rückenmarkes von der dorsalen Seite als gute Methode für die Erforschung der Koordinationstätigkeit in bestimmten Teilen des Markes betrachtet werden kann. Dadurch, dass wir mittels einer Strychninvergiftung die Erregbarkeit der Koordinationsapparate im gegebenen Abschnitt des Rückenmarkes erhöhen, erleichtern wir in bedeutendem Masse die Erforschung der charakteristischen Tätigkeit der gegebenen Apparate und ihrer Abhängigkeit von den interzentralen Einflüssen seitens der Koordinationsapparate anderer Abschnitte des Rückenmarkes. Anfänglich bediente ich mich der gegebenen Methode zur Erforschung der Koordinationsapparate des Abwischreflexes. In den oben zitierten Arbeiten habe ich unter anderem gezeigt, dass erstens die dorsale Vergiftung im Gebiet des 3.—8. Segmentes die für den Abwischreflex charakteristischen reziproken Innervationen ausserordentlich verstärkt: z. B. die erregende Innervation in bezug auf den *Triceps*, den *Sartorius* und

1) Dusser de Barenne, Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystem. II. *Folia neuro-biologica* t. 5 p. 42. 1911. — Dusser de Barenne, Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystem. IV. *Folia neuro-biologica* t. 6 p. 277. 1912.

Ileofibularis und eine hemmende in bezug auf den Semitendinosus, den Semimebranosus und den Gracilis major; und dass zweitens diese Verstärkung nur für die Reflexbogen des Abwischreflexes eintritt, welche unmittelbar vom dem vergifteten Marksabschnitt entsprechenden Rezeptivfeld ausgehen. Reflexe aber, die durch andere Reflexbogen hervorgerufen werden, die nicht dem vergifteten Abschnitt entsprechen, sowohl vom Abwischtypus als auch andere, z. B. vom Beugungstypus, behielten während der ganzen Zeit ihre normale Erregbarkeit und Intensität bei. Auf diese Weise müsste man schon auf die gegebenen Tatsachen hin schliessen, dass bei einem Frosch die Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus für die Hinterextremitäten nicht im Gebiet der bezeichneten 3.—8. Segmente zu suchen sind, sondern irgendwo in der Höhe der übrigen: des 9., 10. und 11. Segmentes, und dass sie vollkommen getrennt von den Koordinationsapparaten des Abwischreflexes funktionieren.

Folgende Experimente mit einer Strychninvergiftung des 9. und 10. Segmentes führten mich zu einer genauen Erforschung dieser Frage¹⁾.

In allgemeinen Umrissen war die Methodik meiner Arbeit etwa folgende. Bei einem Rückenmarksfrosch wurde das Brust- und Lendenmark von der hinteren Seite freigelegt. Ausserdem wurden in der Höhe des Lendenmarkes die Seitenteile der Wirbel abgeschnitten. Die Eingeweide wurden entfernt, um der Möglichkeit der Ausbreitung des Giftes durch das Blut vorzubeugen. Diese der Atmung und des Blutumlaufs beraubten Präparate konnten im Winter die reflektorische Tätigkeit bis zu 7 Stunden bewahren. Die Vergiftung geschah durch Anlegen von Stücken Filtrierpapier (von etwa 1 qmm) an das Rückenmark, die mit einer Lösung von 0,05 bis 0,5 % Strichnini hydrochlorici angefeuchtet waren. Die Versuche wurden an Winterfröschen und zudem noch an mehr oder weniger gekühlten vorgenommen. Infolge davon entwickelte sich die Vergiftung sehr langsam. Eine Erhöhung der Erregbarkeit äusserte sich erst nach 5—7 Min. nach der Giftapplikation. Gewöhnlich wurden die Papierchen nach 10 Min. entfernt. Um eine gleichzeitige Ver-

1) In allgemeinen Umrissen sind die Resultate dieser Versuche der kaiserl. St. Petersburger Gesellschaft von Naturforschern in der Sitzung vom 22. November 1912 vorgelegt worden.

giftung des 9. und 10. Segmentes zu erzielen, wurden die mit Gift getränkten Papierchen zwischen den Insertionsstellen der IX. und X. hinteren Wurzel angelegt, d. h. sie nahmen den vorderen Teil des 10. und den hinteren des 9. Segmentes¹⁾ ein. Obgleich die gegebenen Segmente auf diese Weise nicht vollkommen vom Gift bedeckt wurden, so mussten sie doch, dank der Verbreitung der Lösung vor und hinter dem zu vergiftenden Gebiet, mehr oder weniger gleichmässig längs ihrer ganzen Ausdehnung der Vergiftung anheimfallen. Nur auf diese Weise konnte man eine lokale Vergiftung der gegebenen Segmente bewerkstelligen. Im Fall einer Giftapplikation auf das ganze Gebiet des 9. und 10. Segmentes würde sich das Gift unfehlbar auch über die benachbarten Segmente, das 8. und 11., verbreiten. Wenn es nötig war, entweder nur das 9. oder nur das 10. Segment zu vergiften, so wurden die giftgetränkten Papierchen an die Insertionsstelle der entsprechenden Hinterwurzel angelegt. Diese Vergiftung kann nicht mehr streng lokal sein, wie wir das weiter unten sehen werden. Wenn man z. B. auf diese Weise Gift an das 9. Segment legt, so muss es auch auf das benachbarte 10. Segment übergehen, welches, allen Forschungsergebnissen zufolge, etwas hinter der Insertionsstelle des IX. Wurzelpaares beginnt. Ebenso wenig konnte man das 9. Segment lokal vergiften, indem man Gift vor der IX. Wurzel anlegte, da es in diesem Fall in das 8. Segment gelangen konnte, was äusserst unerwünscht wäre.

Bei der dorsalen Applikation des Giftes nur auf eine symmetrische Hälfte des 9. und 10. Segmentes weist die Reizung im Gebiet der Ausbreitung der entsprechenden Hinterwurzeln, d. h. im Rezeptivfeld des Beugungs- und Streckungsreflexes der gegebenen Seite, im Anfang der Vergiftung eine starke Erhöhung der Erregbarkeit dieser Reflexe auf. Weiterhin fängt dieselbe Reizung an, starke zweiphasische Reflexe hervorzurufen, in welchen die erste Phase bald von einem

1) Nach Masius und Vanlair nehmen bei einem Frosch die „reflektorischen Zentren“ für jedes gegebene Wurzelpaar ein Rückenmarkssegment ein, „das gleich hinter dem Ursprung des Wurzelpaares anfängt und nach vorn gleich hinter der Insertionsstelle des kranialwärts folgenden Wurzelpaares endigt“. „De la situation et de l'étendue des centres reflexes de la moelle épinière, chez la grenouille.“ Mémoires couronnées et autres mémoires publiées par l'Académie royale de Belgique t. 21. Bruxelles 1870. Das Resümee dieser Frage siehe Abhandlung von G. van Rynberk: Über unisegmentale (monomere) Rückenmarksreflexe. Folia neuro-biologica vol. 2 p. 719. 1909.

Beugungs-, bald von einem Streckungsreflex gebildet wird, je nachdem, wo die Reizung appliziert wurde, und zwar beginnen diese zweiphasischen Reflexe bei einer Reizung der Haut an der ventralen Seite des Fusses und über dem Gastrocnemius gewöhnlich mit einem Streckungsreflex; im Fall aber einer Reizung anderer Abschnitte beginnen sie umgekehrt — mit einer Beugung. Mit einem Wort, diese erste Periode der Vergiftung behält den gewohnten lokalen Charakter der reflektorischen Reaktionen bei. Bei einer weiteren

Fig. 9. Rückenmarksfrosch. Beugungsreflex vor der Vergiftung bei einer tetanisierenden Reizung der IX. hinteren Wurzel.

Entwicklung der Vergiftung ruft jede wirksame Reizung der bezeichneten Rezeptivfelder nicht mehr einen zweiphasischen, sondern einen mehrphasischen rhythmischen Reflex — bis zu zehn Phasen und mehr — hervor. Dabei beginnt er stets mit der Streckungsphase. Folglich verschwindet während dieser Periode der Vergiftung der bezeichnete lokale Charakter der Reaktionen vollständig.

Diese Tendenz zur Veränderung der reflektorischen Reaktionen kann bei der myographischen Forschungsmethode gut verfolgt werden. Jetzt aber, bei einem vollentwickelten Stadium der Vergiftung, über-

erschreitet die Anzahl der Phasen der antagonistischen Reaktionen an den von uns gewählten Muskeln nicht die Zahl vier. Gewöhnlich aber sind diese Reaktionen zweiphasisch. Dabei zeigen immer nur die erste und zweite Phase mehr oder weniger reine reziproke Beziehungen. Am häufigsten weisen nach diesen Phasen beide Muskeln langandauernde Kontraktionen auf. Solch eine Entartung der Reaktionen im Vergleich zu dem, was man bei Bewegungsfreiheit der Extremitäten beobachtet, wird unzweifelhaft von den sekundären peripherischen Impulsen bedingt, die in Verbindung mit der Fixation der Extremitäten stehen. Zur Illustration führe ich Fig. 9, 10, 11 und 12 an. Sie sind von einem und demselben Präparat gewonnen:

Fig. 10. Dasselbe Präparat und dieselbe Reizung wie auf Fig. 9. Die linke Seite des 9. und 10. Segmentes ist mit Strychnin vergiftet. Die Aufzeichnung ist während des entwickelten Stadiums der Vergiftung gemacht worden. Der Effekt ist seinem Wesen nach ein dreiphasischer. Gut ausgeprägt ist nur die erste, die extensorische Phase; während der darauffolgenden Phasen werden an beiden Muskeln bedeutende Kontraktionen beobachtet, welche noch längere Zeit fortauern.

Fig. 11. Dasselbe Präparat. Die Aufzeichnung ist etwas früher als die der vorhergehenden Figur gewonnen. Die Reizung der IX. hinteren Wurzel ist mittels eines Öffnungsschlages bewirkt worden. Der Effekt ist zweiphasisch mit einer extensorischen Phase am Anfang. Vor der Vergiftung rief solch eine Reizung keine Effekte hervor; bei einer grösseren Reizungsstärke aber trat ein schwacher Beugungsreflex ein.

Fig. 9 vor der Vergiftung, die übrigen im entwickelten Stadium der Vergiftung bei verschiedenen Reizungsbedingungen.

Fig. 12. Das vorübergehende Präparat. Eine mechanische Reizung der Haut an dem Fuss, eine vorübergehende Berührung. Die Aufzeichnung ist während des vollentwickelten Stadiums der Vergiftung nach Fig. 10 erhalten. Der Effekt ist ein dreiphasischer. Nach den phasischen Effekten zeigen beide Muskeln eine langandauernde Erregung.

Fig. 13. Rückenmarksfrosch. Die Vergiftung ist an der linken Seite des 9. und 10. Segmentes vorgenommen worden. Die Haut auf der ventralen Seite des Metatarsus wird mittels einer leichten Berührung gereizt. Zwei Aufzeichnungen, die der Zeitraum etwa 1 Minute trennt, wurden während des entwickelten Stadiums der Vergiftung gewonnen. In der Aufzeichnung B sinkt während der extensorischen Phase vom Charakter des Sprunges die Kurve des Semitenodinosus deutlich unter die Abszisse.

Bei myographischen Aufzeichnungen tritt gewöhnlich auch am Semitenodinosus in der ersten, extensorischen Phase eine nicht grosse Kontraktion ein. Sie nimmt früher ab, als die Kontraktion des Triceps ihren Höhepunkt erreicht. Es kommt aber auch vor, dass in dieser Phase der Semitenodinosus eine vollkommene Hemmung aufweist, besonders wenn die Reizung auf die Plantaroberfläche des Fusses appliziert wird. In diesem Fall zeigt sowohl die erste, die extensorische Phase vom

Charakter des Sprungreflexes als auch die darauffolgende flexorische Phase reine reziproke Beziehungen. Das illustriert z. B. Fig. 13.

Schon im Stadium der zweiphasischen Reaktionen auf der vergifteten Seite wird der Reflex auf die andere Extremität in intensiver Form übertragen. Allein der gekreuzte Reflex verstärkt sich bedeutend während des darauffolgenden Stadiums mehrphasischer Reflexe. Jetzt erscheint er auch mehrphasisch, ebenso wie der nicht gekreuzte, und verbindet sich mit ihm mit grosser Genauigkeit nach dem Geh-typus. Dieser gekreuzte Reflex jedoch entwickelt sich immer später als der nicht gekreuzte, und es kann sogar geschehen, dass der erste, bei einer starken Entwicklung des letzteren, ganz fehlt. Wie in dem vorhergehenden Kapitel gezeigt worden ist, ruft eine elektrische und mechanische (schmerzhafte) Reizung der Haut auf der ventralen Seite des Tarsus und Metatarsus sehr häufig einen beiderseitigen Sprungreflex hervor. Jetzt tritt dieser Reflex von der vergifteten Seite mit der grössten Regelmässigkeit bei einer blossen Berührung des gegebenen Hautabschnittes auf, folglich mittels einer taktilen Reizung.

Im Fall von fixierten Extremitäten bei der myographischen Forschungsmethode tritt der gekreuzte Reflex an der entgegengesetzten Extremität sehr selten mehrphasisch auf. Gewöhnlich erscheint er als einphasischer Beugungsreflex, der sich mit der ersten Streckungsphase der vergifteten Seite verbindet. Bei dieser Beugungsreaktion weist der Semitendinosus eine starke Kontraktion auf, der Triceps aber eine schwache, gehemmte. Im Fall von zweiphasischen Reaktionen zeigt der letzte Muskel in der zweiten, extensorischen Phase eine starke supplementäre Kontraktion bei einer gleichzeitigen Abschwächung am Semitendinosus. Diese ganze Zeit über bewahrt die entgegengesetzte Extremität ihre normale Sensibilität und fährt fort, auf eine unmittelbare Reizung mit normalen und lokalen einphasischen Reflexen zu antworten. Diese Tatsachen zeigen uns, dass das Strychnin auf die entgegengesetzte Hälfte des Rückenmarkes von der vergifteten Seite aus nicht übergetreten war. Auf diese Weise darf man die bezeichnete Verstärkung der gekreuzten Reaktionen nicht der erhöhten reflektorischen Tätigkeit der entgegengesetzten Koordinationsapparate zuschreiben. Allein man muss bemerken, dass, wenn sich die Reaktionen nicht auf die gegebene Extremität beschränken, sondern in beiden auftreten, sie immer demjenigen mehrphasischen Typus angehören, welcher bei einer un-

mittelbaren Erregung des vergifteten Abschnittes hervorgerufen wird. Jedoch beiderseitige Reaktionen solcher Art fehlen bei einer Reizung der entgegengesetzten Seite vollkommen, wenn die IX. und X. hintere Wurzel an der vergifteten Seite durchschnitten sind. Die jetzt hervorgerufenen Reaktionen gehören dem gewöhnlichen normalen Typus an. Hieraus folgt, dass das Auftreten des rhythmischen Reflexes bei einer Reizung der Hinterextremität der nicht vergifteten Seite von der Erregung des vergifteten Abschnittes durch die sekundären peripherischen Impulse, die längs der IX. und X. Hinterwurzel der entsprechenden Seite verlaufen, bedingt wird. Diese Impulse mussten unbedingt an der Peripherie während der Bewegung der Extremität beim primär-erregten, gekreuzten Reflex entstehen.

Oben haben wir darauf hingewiesen, dass im Stadium mehrphasischer Reflexe der lokale Charakter der reflektorischen Reaktionen, bei einer Reizung im Rezeptivfeld der rhythmischen Reflexe, vollkommen verschwindet. Es stellt sich heraus, dass die Hinterextremität der vergifteten Seite überhaupt keiner lokalen Reaktionen fähig ist, wo auch immer die Reizung appliziert würde. Ein und derselbe Typus der rhythmischen Reflexe tritt bei Reizungen jedes beliebigen Abschnittes des Rezeptivfeldes des Abwischreflexes auf. Allein diese Erscheinung findet nicht statt, wenn die IX. und X. hintere Wurzel an der vergifteten Seite durchschnitten sind. Unter dieser Bedingung wird der Abwischreflex mit all seinen typischen Merkmalen hervorgerufen: mit dem Heranziehen der Extremität an den gereizten Abschnitt und mit dem Abwischen der Stelle mit den Zehen. Das Fehlen der lokalen Reaktionen des Abwischreflexes bei einer vollständigen peripherischen Sensibilität an der Hinterextremität muss also von der Erregung des vergifteten Abschnittes durch peripherische Impulse sekundären Ursprungs bedingt werden.

Die angeführten Veränderungen der reflektorischen Reaktionen bei einer einseitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes wird auch beim Fehlen der peripherischen Sensibilität an der Hinterextremität der vergifteten Seite beobachtet. Es wurden an der gegebenen Seite alle Hinterwurzeln der Pars lumbalis oder nur die IX. und X. Wurzel durchschnitten. Bei Entwicklung der Vergiftung ruft die Reizung des zentralen Abschnittes der IX. oder X. Wurzel statt des gewöhnlichen Beugungsreflexes an der entsprechenden Extremität einen mehrphasischen Reflex an beiden Extremitäten hervor. Jetzt aber tritt dieser Reflex bei kurzen Reizungen immer zwei-

phasisch, sogar an Präparaten mit freibeweglichen Extremitäten auf. Wie gewöhnlich verbinden sich diese Reaktionen der einen und der anderen Extremität nach dem Typus des Gehens und beginnen an der vergifteten Seite mit einer Streckung und an der anderen mit einer Beugung. Dabei kann die Ablösung der Phasen sowohl während als auch nach der Reizung erfolgen. Fig. 14 illustriert z. B. solch einen zweiphasischen Reflex bei einer Reizung durch einen Induktionsschlag. Nur zuweilen bei langandauernden Reizungen besteht der Reflex aus einer grossen Zahl von Phasen, deren Ablösung noch während der Reizung vor sich geht. Gewöhnlich aber übersteigt auch bei dieser Reizung die Anzahl der Phasen nicht die Zahl zwei. An der gleichen Seite kann sich die zweite, die Beugungsphase, lange Zeit hindurch unverändert erhalten. Das beweist, dass man durch eine direkte Reizung des Nervs nicht die feine Regulierung der Erregung des vergifteten Abschnittes durch sekundäre Reizungen ersetzen kann, welche bei einer intakten peripherischen Sensibilität an Präparaten mit freibeweglichen Extremitäten vorhanden ist. Myographischen

Fig. 14. Rückenmarksfrosch. Die Vergiftung ist in der Höhe des 9. und 10. Segmentes von der linken Seite ausgeführt worden. Die IX. und X. hintere Wurzel sind auf dieser Seite durchschnitten. Ein zweiphasischer Effekt mit reinen reziproken Beziehungen.

Aufzeichnungen zufolge weisen jetzt zweiphasische Reaktionen bei mässigen Reizungen reinere reziproke Beziehungen auf als bei einer intakten peripherischen Sensibilität an fixierten Präparaten. Allein auch jetzt zeigt der Semitendinosus in der ersten, extensorischen Phase an der vergifteten Seite sehr häufig eine geringe, schnell vorübergehende Kontraktion (Fig. 22 B u. 23 B). Folglich kann seine Entstehung bei intakter Sensibilität mit den sekundären peripherischen Impulsen nicht in Zusammenhang gebracht werden.

Auf die Periode gut entwickelter rhythmischer Reflexe folgt ein Herabsinken der reflektorischen Tätigkeit, welches sich zu allererst durch die Verringerung der Zahl der Phasen äussert. Zuletzt werden

durch eine kurze Reizung im Rezeptivfeld dieser Reflexe nur einphasische Reaktionen hervorgerufen. Bei einigen Präparaten trägt dieser einphasische Reflex einen rein extensorischen Charakter. Die reziproken Beziehungen äussern sich in diesem Reflex unter anderem dadurch, dass bei Fortsetzung der Reizung bis zum Schwächerwerden der Streckungsreaktion letztere von einem Beugungsreflex abgelöst wird, wie es uns Fig. 15 zeigt. Bei anderen Präparaten fallen während der letzten Periode der reflektorischen Tätigkeit die antagonistischen Innervationen vollkommen fort, und auf jede wirk-same Reizung im Felde der IX. und X. hinteren Wurzel antwortet die Extremität mit gleichzeitigen Kontraktionen aller Muskeln. Diesen

Fig. 15. Rückenmarksfrosch. Vergiftung an der linken Seite des 9. und 10. Segmentes. Die Aufzeichnung wurde 1^h 15' nach der Vergiftung erhalten. Das Signal notiert die Momente der Schliessungs- und Öffnungsschläge. Zwischen der ersten und zweiten Aufzeichnung liegt ein Zeitraum von etwa einer halben Minute.

Fall der Vergiftung hatten wir im Sinn, als wir oben von einer Störung der antagonistischen Reaktionen und vom Auftreten von tetanischen Krämpfen bei einer dorsalen Vergiftung sprachen (s. S. 185). Es ist charakteristisch, dass die Störung der antagonistischen Reaktionen häufig nur an der Extremität der vergifteten Seite beobachtet wird. Zu der Zeit, wenn diese Extremität in eine lang-andauernde krampfhaft Extension verfällt, führt die andere eine Reihe von sich ablösenden Flexionen und Extensionen aus. Zuweilen behauptet sich die krampfhaft Extension der ersten Extremität nicht während der ganzen Zeit des Reflexes. Nach einiger Zeit beginnt sie auch rhythmische Bewegungen zu vollführen. In diesem Fall erscheinen die Reaktionen der einen und der anderen Extremität

streng nach dem Gehtypus verbunden. An einigen Präparaten äussert der gekreuzte Reflex nach einiger Zeit gleichfalls einen krampfhaften Charakter. Die Störung des nicht gekreuzten Reflexes ist aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Ausbreitung des Strychnins auf die ventrale Seite des 9. und 10. Segmentes bedingt. Es ist jedoch schwer, sich Rechenschaft hinsichtlich der Störung des gekreuzten Reflexes zu geben. In diesem Fall antwortet die entgegengesetzte Extremität auf eine unmittelbare Reizung wie auch früher mit normalen und lokalen Reaktionen; deshalb besteht kein Zweifel, dass das Strychnin nicht auf die dorsale Hälfte dieser Seite übergegangen ist. Es ist aber möglich, dass sich das Gift direkt auf ihrer ventralen Seite ausgebreitet hatte. In diesem Fall erhält das Ausfallen der Koordination in dem gekreuzten Reflex der entgegengesetzten Extremität, wenn bei einer unmittelbaren Reizung ihre Reaktionen normal sind, eine befriedigende Erklärung.

Bei der dorsalen Strychninvergiftung des 9. und 10. Segmentes auf beiden symmetrischen Hälften äussern sich dieselben Tendenzen zur Veränderung der reflektorischen Reaktionen wie auch bei einer einseitigen Vergiftung. Nur während des entwickelten Stadiums der Vergiftung erscheinen die beschriebenen rhythmischen Reflexe bei Präparaten mit freibeweglichen Hinterextremitäten länger andauernd: Die Zahl der Phasen für jede Extremität kann bis zu 20 steigen. Jetzt können aber die rhythmischen Reflexe auch dem Springtypus angehören. Dieser Reflex tritt gewöhnlich bei einer gleichzeitigen Reizung beider Hinterextremitäten ein; er kann aber auch bei Reizung der einen Seite stattfinden, und zwar, wenn diese auf die ventrale Seite des Tarsus und Metatarsus appliziert wird. Eine interessante, eigenartige Erscheinung bietet folgender reflektorische Effekt. Wenn man das Präparat so von der Unterlage abhebt, dass die Hinterextremitäten sie berühren, so kann folgendes Bild der Reaktionen entstehen: Die eine Hinterextremität stemmt sich gegen die Unterlage, die andere aber vollführt eine lange Reihe rhythmischer Beugungs- und Streckungsbewegungen. Es ist interessant, zu bemerken, dass Singer¹⁾ an Lendenmarkstauben eine genau analoge

1) J. Singer, Zur Kenntnis der motorischen Funktionen des Lendenmarkes der Taube. Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse der kaiserl. Akad. der Wissensch. Bd. 89 S. 167. Wien 1884.

Erscheinung beobachtet hat. Er weist nämlich darauf hin, dass, wenn man im Moment der rhythmischen Bewegungen der Beine einen Finger unter das Bein hält, welches sich in der Streckung befindet, es sich gegen den Finger stemmt und aufhört sich zu bewegen, während das andere Bein ungehindert fortfährt rhythmische Bewegungen zu vollführen.

Beim myographischen Aufzeichnen der Muskeleffekte weisen letztere bei dieser Vergiftung noch weniger ausgeprägte reziproke

Fig. 16. Rückenmarksfrosch. Vergiftung auf beiden symmetrischen Hälften des 9. und 10. Segmentes. Das Myogramm ist während des entwickelten Stadiums der Vergiftung aufgezeichnet. In der Mitte des Myogrammes weisen die Effekte einen deutlicher ausgeprägten Antagonismus auf.

Beziehungen auf als bei der einseitigen. Deutliche antagonistische Reaktionen werden nur während der ersten Stadien der Vergiftung beobachtet, d. h. noch vor der maximalen Erhöhung der Erregbarkeit. In dem vollentwickelten Stadium der Vergiftung aber nimmt die Reziprozität der Muskelreaktionen in bedeutendem Masse ab (Fig. 16). Dass in den angeführten Fällen die Störung der antagonistischen Reaktionen in der Tat mit der Fixation der Extremitäten in Beziehung steht und von den peripherischen Impulsen sekundären Ursprunges bedingt wird, kann man ganz deutlich an den Versuchen sehen, wo die IX. und X. hintere Wurzel an beiden Seiten durchschnitten sind. Nach solch einer Operation führt eine beiderseitige Vergiftung des

9. und 10. Segmentes bei fixierten Präparaten nicht zu einer Störung der antagonistischen Reaktionen. Bei einer entwickelten Vergiftung wird der Beugungsreflex, welcher vor der Vergiftung an der entsprechenden Extremität von der IX. Hinterwurzel hervorgerufen wurde, von beiderseitigen zweiphasischen Reaktionen abgelöst. Letztere gehören stets dem Gehtypus an, wie auch bei einer einseitigen Vergiftung. Jetzt kann auch die Ablösung der Reaktionen sowohl während als auch nach der Reizung vor sich gehen. Während einer langandauernden Reizung kann die Zahl der Phasen mehr als zwei betragen, aber auch hier verbleibt die Reaktion am häufigsten zweiphasisch.

Bei einer Applikation von Strychnin nur auf das 9. oder das 10. Segment erscheint der allgemeine Charakter der Veränderung der reflektorischen Reaktionen als der gleiche, welcher nach einer Vergiftung beider Segmente gleichzeitig stattfindet. Man muss annehmen, dass eine Lokalisation des Giftes in einem von diesen Segmenten beinahe unerreichbar ist. Wie oben gezeigt wurde, musste sich das Gift infolge der geringen Ausdehnung des Segmentes mit Notwendigkeit von einem auf das andere ausbreiten. Allein, mittels der myographischen Forschung tritt eine gewisse Verschiedenheit in der Veränderung der Reaktionen beim Applizieren von Gift auf das eine oder das andere Segment hervor. Im Hinblick auf das besondere Interesse soll ihre Darlegung im nächsten Kapitel erfolgen.

Ausser dem 9. und 10. Segment werden zur Pars lumbalis des Frosches noch das 8. und 11. Segment gerechnet. Hinsichtlich des 8. Segmentes zeigte ich schon oben, dass seine dorsale Vergiftung einen Einfluss auf die reflektorischen Bogen des Abwischreflexes ausübt, und zwar auf die Bogen, welche von der Hautoberfläche längs der äusseren Seite des Oberschenkels führen. Es bleibt uns nur noch die Betrachtung der Beziehung des Strychnins zum 11. Segment übrig. Die hintere Wurzel dieses Segmentes hat eine sehr geringe Quantität von Fasern. Nach Birge war sie bei einem Exemplar gleich 27 zu 547 Fasern in der X. hinteren Wurzel und zu 737 in der IX.; bei einem anderen Exemplar war sie gleich 41 zu 993 in der X. und zu 1101 in der IX. hinteren Wurzel¹⁾. Dementsprechend muss man annehmen, dass die koordinierende Rückenmarkshälfte in der Höhe des 11. Segmentes von bedeutend geringerer

1) A. Birge, Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882 S. 434.

Grösse ist als auf der Höhe des 10. oder 9. Segmentes. Das Gebiet der peripherischen Ausbreitung der XI. hinteren Wurzel ist bekanntlich sehr klein. Nach Koschewnikoff z. B. liegt es rund um die Analöffnung und an der inneren Seite des oberen Teiles des Oberschenkels¹⁾. Nach meinen Beobachtungen an einigen Präparaten verbreiten sich die Fasern dieser Wurzel auch auf der ventralen Seite des Fusses, d. h. im Gebiet der X. Hinterwurzel. Das trat nach Durchschneiden der VIII., IX. und X. Hinterwurzel bei Präparaten hervor, die in der Pars lumbalis mit Strychnin vergiftet waren. Die Reizung der Haut in der Nähe der Analöffnung ruft charakteristische Reaktionen vom Typus des Abwischreflexes hervor: das Heranziehen beider Hinterextremitäten zum gereizten Abschnitt und das Abwischen desselben sowohl mit der einen als auch der anderen Extremität. Dieser Reflex ist z. B. von Bickel²⁾ beschrieben worden. Die Erforschung der Wirkung des Strychnins auf das 11. Segment ist infolge der geringen Grösse seiner koordinierenden Hälfte und auch infolge der nahen Nachbarschaft desselben mit dem 10. Segment mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Jedenfalls konnte ich am Anfang der Vergiftung eine Steigerung der Sensibilität im bezeichneten Gebiet der Hüfte und eine starke Erhöhung der reflektorischen Reaktionen des Abwischreflexes vom bezeichneten Typus konstatieren. Zu dieser Zeit, wiesen sowohl die Sensibilität im übrigen Teil der Hinterextremität als auch die reflektorische Tätigkeit bei ihrer Reizung keine bemerkbaren Veränderungen auf. Erst in der Folge, aller Wahrscheinlichkeit nach dank dem Übergang des Strychnins auf das 10. Segment, trat sowohl eine Steigerung der Sensibilität im Ausbreitungsgebiet der X. hinteren Wurzel als auch die Entwicklung rhythmischer Reflexe vom Ortsbewegungstypus hervor.

Auf Grund des gegebenen Tatsachenmaterials muss man folgende Schlüsse ziehen:

1. Die Koordination der Beugungs- und Streckungsreflexe der Hinterextremitäten und auch ihre Verbindung zu rhythmischen Reflexen vom Ortsbewegungstypus (Gehen und Springen) gehen bei Rückenmarks-

1) A. Koschewnikoff, Über die Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten beim Frosche. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868 S. 326.

2) A. Bickel, Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900 S. 485.

fröschen im Innern des 9. und 10. Segmentes vor sich. Folglich befinden sich die spinalen, koordinierenden Apparate der gegebenen rhythmischen Reflexe in der Höhe dieser Segmente.

2. Eine gesteigerte Tätigkeit dieser Koordinationsapparate in einer Hälfte des 9. und 10. Segmentes ist vollkommen hinreichend, um an den Hinterextremitäten rhythmische Reflexe vom Gehtypus zu bedingen. Jedoch die rhythmischen Reflexe vom Springtypus setzen stets eine gesteigerte Tätigkeit in beiden symmetrischen Hälften voraus.

3. Eine richtige Regulierung der Tätigkeit der Koordinationsapparate der bezeichneten rhythmischen Reflexe durch sekundäre peripherische Impulse wird nur erzielt, wenn die Hinterextremitäten frei beweglich sind. Im Fall ihrer Fixierung, bei myographischer Forschungsmethode, fällt diese Regulierung durch sekundäre Impulse, welche eine lange Reihe sich abwechselnder Beugungs- und Streckungsreflexe bedingt, vollkommen fort. Bei der Fixation müssen die sekundären Impulse anderer Art sein, da sie die Tätigkeit der Koordinationsapparate nicht nur nicht regulieren, sondern im Gegenteil in negativem Sinn auf sie wirken.

4. Diese Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe haben die Fähigkeit, unabhängig von sekundären Impulsen seitens des Rezeptivfeldes der gegebenen Reflexe die nach dem Gehtypus verbundenen Innervationen zu den Hinterextremitäten, welche durch eine primäre Reizung hervorgerufen waren, durch andere, ihnen entgegengesetzte, zu ersetzen.

Ausserdem kann aus den angeführten Beobachtungen noch folgender Schluss gezogen werden, dessen nähere Begründung im IV. Kapitel erfolgen wird, und zwar:

5. Die funktionelle Tätigkeit der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe in einer symmetrischen Hälfte des 9. und 10. Segmentes verläuft gewöhnlich getrennt, sowohl von den gleichen Apparaten der entgegengesetzten Hälfte als auch von den Apparaten anderer Segmente derselben oder auch der

anderen Seite; d. h. sie wird gewöhnlich nicht auf interzentralem Wege, weder seitens gleicher Koordinationsapparate der anderen Hälfte noch von Koordinationsapparaten eines anderen Reflextypus, erregt.

Dass überhaupt das Lendenmark des Frosches langandauernder rhythmischer Reflexe vom Geh- und Springtypus fähig ist, das ist schon von den Versuchen von Danilewsky¹⁾, Bickel²⁾, Babák³⁾ her bekannt. Die Forschungsmethoden dieser Autoren waren ein und dieselben. Sie durchschnitten das Rückenmark über der Pars lumbalis und erforschten im Laufe der Zeit die zu beobachtenden Veränderungen der reflektorischen Tätigkeit. Nach Verlauf von einigen Wochen und Monaten erlangten die Präparate die Fähigkeit zu andauernden rhythmischen Reflexen vom Ortsbewegungstypus an den Hinterextremitäten, obgleich dabei alle Merkmale einer Regeneration fehlten. Da aber von allen diesen Autoren keine Entwicklung der rhythmischen Reflexe beim Durchschneiden des Rückenmarkes unter dem 7. Segment, z. B. im Gebiet des 8., beobachtet wurde, wahrscheinlich infolge einer mechanischen Verletzung des benachbarten 9. Segmentes, so musste man nach ihren Resultaten entweder die ganze Pars lumbalis vom 8. bis zum 11. Segment inklusive als Koordinationszentrum der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus anerkennen, wie das Babák auch tut, oder aber die Frage nach seiner genaueren Lokalisation musste offengelassen werden.

III. Über die Lokalisation der Koordinationsapparate der Beugungs- und Streckungsinnervation und über den Ursprung der zweiphasischen Reflexe bei einer gesteigerten Erregbarkeit dieser Apparate.

Im vorhergehenden Kapitel haben wir darauf hingewiesen, dass bei einer Giftapplikation nur auf das 9. oder das 10. Segment dieselben Veränderungen der reflektorischen Reaktionen beobachtet werden wie auch bei einer gleichzeitigen Giftapplikation auf beide Segmente. Allein bei der myographischen Forschungsmethode hatte ich Gelegenheit, eine gewisse Verschiedenheit in den Veränderungen

1) V. Danilewsky, Über die tonischen Reflexe und ihre Hemmung. Pflüger's Arch. Bd. 78 S. 194. 1899.

2) A. Bickel, die oben zitierte Arbeit.

3) E. Babák, Über die Entwicklung der lokomotorischen Koordinations-tätigkeit im Rückenmarke des Frosches. Pflüger's Arch. Bd. 93 S. 134. 1903.

der Effekte in Verbindung mit der Vergiftung des einen oder des anderen Segmentes zu beobachten. Es äussert sich bei der Vergiftung einer symmetrischen Hälfte des 9. Segmentes, durch dessen hintere Wurzel hauptsächlich ein Beugungsreflex hervorgerufen wird, die gesteigerte Erregbarkeit vor allem in bezug auf diesen Reflex. So ruft im Anfang der Vergiftung eine mechanische Reizung der Haut oder einzelne Induktionsschläge auf den Nerv aus dem Ausbreitungsgebiet der IX. und X. hinteren Wurzel verstärkte Beugungsreflexe hervor. Bei Entwicklung aber der mehrphasischen Reflexe erscheint die Kontraktion des Semitendinosus in der ersten, extensorischen Phase besonders bedeutend. Ausserdem äusserten diese Reflexe in einigen Fällen die Tendenz, mit der Beugungsphase zu beginnen. Diese Phase erwies sich als nur von kurzer Dauer, und die starke Kontraktion des Semitendinosus wurde von einer schwachen, gehemmten Kontraktion am Triceps begleitet. Nach dieser trat die Streckungsphase ein, auch eine sehr kurzandauernde, in welcher der Triceps eine starke Kontraktion und der Semitendinosus eine gewisse Abschwächung der vorhergehenden Kontraktion aufwies. Darauf folgte wieder eine Beugungsphase, dieses Mal aber in einer langandauernden Form. Ein Beispiel für solch eine Reaktion ist in Fig. 17 gegeben. In den letzten Stadien der reflektorischen Tätigkeit jedoch werden bei dieser Vergiftung niemals reine antagonistische Effekte vom Beugungs- oder Streckungstypus beobachtet.

Fig. 17. Rückenmarksfrosch. Vergiftung des 9. Segmentes von der rechten Seite. Entwickeltes Stadium der Vergiftung. Der Semitendinosus befindet sich die ganze Zeit über in einer starken tonischen Kontraktion. Die Reaktionen beginnen mit einer kurzen flexorischen Phase, darauf folgt eine gleichfalls kurze extensorische; zum Schluss tritt eine langandauernde Flexion ein. Eben solche Reaktionen wurden bei einer mechanischen Reizung der Haut und sogar spontan, d. h. durch irgendwelche unbekannte Reizungen, hervorgerufen.

Das Umgekehrte erfolgt bei einer einseitigen Vergiftung des 10. Segmentes. Zu Beginn der Vergiftung rufen schwache und kurze Reizungen desselben Rezeptivfeldes einen starken Streckungsreflex mit reinen reziproken Beziehungen hervor. Bei starken und

langandauernden Reizungen erscheint der Reflex zweiphasisch, aber auch in diesem Fall äussern sich in der ersten extensorischen Phase

Fig. 18. Rückenmarksfrosch. Vergiftung des 10. Segmentes von der linken Seite. Es wird der N. superficialis durch einzelne Induktionsschläge mittels eines Metronoms gereizt. Vor der Vergiftung ergab solch eine Reizung keine Effekte, eine tetanische aber rief Beugungsreaktionen hervor. Bei der zweiten Reizung wird auch der Semitendinosus erregt: Eine geringe Kontraktion während der Kontraktion des Triceps nimmt nach Erschlaffung des letzteren etwas zu.

reine reziproke Innervationen. So zeigt Fig. 18 eine Reihe Streckungsreaktionen bei einer Reizung des Ners durch einzelne Induktionsschläge, und Fig. 19 — vom selben Präparat gewonnen — illustriert einen zweiphasischen Effekt bei einer tetanischen Reizung desselben Ners. In der Folge, bei Entwicklung mehrphasischer Reflexe, beginnen letztere immer mit einer extensorischen Phase, in welcher die Anfangskontraktion des Semiten-

Fig. 19. Das Präparat von Fig. 18. Eine tetanische Reizung desselben Ners. Ein zweiphasischer Effekt, wobei die langandauernde Abnahme der Kontraktion am Triceps von einer ebenso langandauernden Steigerung der Kontraktion am Semitendinosus begleitet wird. Darin drückt sich die reine Reziprozität der Beziehungen der gegebenen Reaktionen aus.

dinosus sehr häufig vollkommen fehlt. Und endlich, während des letzten Stadiums der zentralen Tätigkeit, erscheint der hervorgerufene einphasische Reflex in den meisten Fällen als reine Extension.

Aus diesen Beobachtungen, bei einer einseitigen Vergiftung nur des 9. oder 10. Segmentes, muss man folgenden Schluss ziehen: Es existiert im Gebiet dieser Segmente eine gewisse Differenzierung der Zentren, der zufolge in jeder Hälfte des 9. Segmentes vor allem eine Koordination des Beugungsreflexes der entsprechenden Hinterextremität stattfindet, und in jeder Hälfte des 10. Segmentes eine Koordination des Streckungsreflexes dieser Extremität.

Aus den angeführten Beobachtungen ist zu ersehen, dass bei einer Giftapplikation auf das 10. Segment der besondere Charakter der Veränderungen der reflektorischen Reaktionen sich viel ausdrucksvoller äussert, im Vergleich zur gleichzeitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes, als bei einer Giftapplikation auf das 9. Segment. Das hängt von folgendem Umstande ab. Wie im vorhergehenden Kapitel gezeigt worden ist, wurde die Vergiftung des 9. Segmentes mittels einer Giftapplikation auf die Insertionsstelle der IX. hinteren Wurzel vorgenommen. Infolge davon, dass das 10. Segment nicht weit hinter dieser Stelle beginnt, d. h. quasi an das zu vergiftende Gebiet grenzt, kann kein Zweifel darüber bestehen, dass das Gift sich auch über dieses Segment verbreitet. Umgekehrt aber, bei einer Giftapplikation auf die Insertionsstelle der X. hinteren Wurzel, ist es möglich, dass das Gift nicht auf das 9. Segment übergeht, denn das letztere grenzt nicht unmittelbar an das vergiftete Gebiet. Deswegen wurde bei einer Giftapplikation auf das 9. Segment eine allgemeine Vergiftung des 9. und 10. Segmentes eher erzielt als bei einer Giftapplikation auf das 10. Segment. Folglich mussten die charakteristischen Züge der Koordinationstätigkeit des 10. Segmentes ausdrucksvoller hervortreten als diejenigen derselben Tätigkeit des 9. Segmentes.

Der oben angeführte Schluss über die Lokalisation der Koordinationsapparate des Beugungs- und Streckungsreflexes ist für das Verständnis des Ursprungs der anfänglichen Kontraktion am Semitendinosus während der ersten, extensorischen Phase und auch für einige zweiphasische Reflexe bei einer gleichzeitigen Vergiftung des 9. und

10. Segmentes von grosser Wichtigkeit. Wir wollen vor allem bei der ersten Frage verweilen.

Wenn die Vergiftung sich über beide Segmente gleichzeitig ausbreitet, so muss eine lokale Erregung eines dieser Segmente, d. h. das Hervorrufen einer reflektorischen Reaktion mittels eines Segmentes, äusserst schwierig werden. Wie aus den oben angeführten Tatsachen zu ersehen ist, kann jedes von diesen Segmenten bei einzelner Vergiftung sowohl durch die entsprechende als auch durch die andere Hinterwurzel erregt werden. Wenn aber bei einer Reizung beide Segmente erregt werden, so muss eine Innervation vom Beugungscharakter seitens des 9. Segmentes sowohl als auch eine vom Streckungscharakter seitens des 10. Segmentes gleichzeitig erfolgen. Und so wird also der Charakter der Anfangsreaktion vollständig durch die Intensität der einen und der anderen Innervation bedingt. Daraus folgt, dass bei einer Vergiftung des 9. und 10. Segmentes die am Semitendinosus beobachtete Kontraktion in der ersten, extensorischen Phase als eine Äusserung einer Beugungsinnervation erscheinen kann, die gleichzeitig mit einer Streckungsinnervation eintrat; ihr Fehlen aber bei der Vergiftung nur des 10. Segmentes muss seine Erklärung in der lokalen Erregung eines vergifteten Segmentes finden. Diese Behauptung gewinnt durch folgende Beobachtung sehr an Kraft. Bei einer gleichzeitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes rufen wiederholte Reizungen in gewissen geringen Zeitabständen am Semitendinosus immer bedeutendere Kontraktionen in der ersten, extensorischen Phase hervor. Gleichzeitig nimmt die Kontraktion des Triceps stark ab. Bei einer weiteren Wiederholung der Reizung kann diese extensorische Phase vollständig fortfallen, und dann weist der Semitendinosus von Anfang an eine starke Kontraktion auf. Diese Erscheinung verdeutlicht Fig. 20. Aus dieser Figur ist zu ersehen, dass in der extensorischen Phase die Stärke der Anfangskontraktion am Semitendinosus im umgekehrten Verhältnis zur Kontraktion des Triceps steht. Die gegebene Erscheinung kann vor allem vom Gesichtspunkt der gleichzeitigen Beugungs- und Streckungsinnervation aus erklärt werden. Und zwar, da in der Streckungsinnervation je grösser die Kontraktion des Triceps, desto stärker die Hemmung am Semitendinosus ist, so muss selbstverständlich die Kontraktion des letzten Muskels unter dem Einfluss der Beugungsinnervation um so schwächer erscheinen. Mit dem Ver-

schwinden desjenigen Charakters der Kontraktion am Triceps, welcher eine Streckung ausdrückt, verschwindet auch die Anfangskontraktion des Semitendinosus, wovon das ungehemmte Erscheinen der Beugungsinervation, d. h. die lokale Tätigkeit des 9. Segmentes, zeugt.

Die bezeichnete Anfangskontraktion des Semitendinosus nimmt gewöhnlich noch früher ab, ehe die Kontraktion am Triceps seinen Höhepunkt erreicht. Diese Erscheinung findet darin seine Erklärung, dass die Hemmung am Semitendinosus bei einer Streckungsinervation sich

Fig. 20. Rückenmarksfrosch. Vergiftung an der linken Seite des 9. und 10. Segmentes. Aufgezeichnet vor dem Stadium der vollen Entwicklung der Vergiftung. Drei Aufzeichnungen bei einer mechanischen Reizung (Berührung) einer und derselben Zehe der linken Hinterextremität. Der Zeitabstand zwischen den einzelnen Aufzeichnungen beträgt weniger als eine Minute. Die ersten zwei weisen zweiphasische Effekte auf, wobei in der zweiten Aufzeichnung (B) die extensorische Phase bedeutend schwächer ist als in der ersten (A); dementsprechend ist die Kontraktion am Semitendinosus während dieser Phase in B stärker als während derselben Phase in A. In der dritten Aufzeichnung (C) ist ein einphasischer Beugungsreflex; der Semitendinosus kontrahiert von Anfang an stark und ohne Hemmung.

ebenso allmählich entwickelt wie die Erregung an seinem Antagonisten, dem Triceps, bei derselben Innervation. Infolge davon kann am ersten Muskel eine Kontraktion durch eine Beugungsinervation am stärksten in der Anfangsperiode entstehen, bevor noch die Streckungsinervation ihre maximale Intensität erreicht hat. Eine analoge Erscheinung kann auf künstlichem Wege bei einer Kombination von zwei reflektorischen Reizungen erzielt werden, von denen eine zur Kontraktion und die andere zur Hemmung ein und desselben Muskels führt. Das kann z. B. in bezug auf den Semitendinosus bei Reizungen im Beugungs- (Kontraktion) und Abwischfelde (Hemmung), wie es Fig. 21 zeigt, stattfinden. Hier wie auch in der ersten, extensorischen Phase des rhythmischen Reflexes verläuft die Kontraktion schnell, noch vor

der maximalen Kontraktion am Triceps. Selbstverständlich hängt seine Grösse von der Intensität der einen oder der anderen Reizung ab: z. B. wird sie um so grösser, je stärker die erregende Reizung und je schwächer die hemmende ist.

Bei einer gleichzeitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes kann man das Eintreten des einphasischen Reflexes an Stelle des

Fig. 21. Rückenmarksfrosch. Myogramm *A* zeigt die Effekte eines Abwischreflexes und Myogramm *B* diejenigen eines Beugungsreflexes. Myogramm *C* illustriert die Effekte bei einer Kombination der Reizungen, die zu diesen beiden Reflexen führen; hier ist die Kontraktion des Semitendinosus bedeutend schwächer als auf dem Myogramm *B* und behauptet sich nur bis zum Moment der maximalen Kontraktion des Triceps.

zweiphasischen auch infolge von verhältnismässig schwachen Reizungen beobachten, während stärkere die gewöhnlichen zweiphasischen Reaktionen hervorrufen werden. Und zwar im Fall der Durchschneidung der hinteren Wurzeln, d. h. wenn die Entladung der Zentren nur von der primären Reizung abhängt, bei schwachen und kurzen Reizungen der IX. oder X. hinteren Wurzel, können die reflektorischen Reaktionen einphasisch sein. Das tritt gewöhnlich vor oder nach der maximalen Entwicklung der reflektorischen Tätigkeit ein. Nach den Effekten am Semitendinosus und Triceps zu urteilen, weisen diese einphasischen

Reaktionen entweder einen rein flexorischen und extensorischen Charakter auf, oder aber sie stellen nichts Bestimmtes dar: Beide Muskeln zeigen eine bedeutende Kontraktion (Fig. 22 und 23). Es unterliegt keinem Zweifel, dass, im Fall eines einphasischen Reflexes:

Fig. 22. Rückenmarksfrosch. Vergiftung des 9. und 10. Segmentes an der linken Seite: Die IX., X. und XI. hintere Wurzel sind an dieser Seite durchschnitten. Auf dem Myogramm A bei einer schwachen Reizung der X. hinteren Wurzel tritt ein langandauernder Beugungsreflex ein. Vor der Vergiftung rief solch eine Reizung ebensolch einen Effekt hervor. Auf dem Myogramm B, das gleich nach A aufgezeichnet wurde, sind bei einer stärkeren Reizung gewöhnlich zweiphasische Reaktionen abgebildet.

Fig. 23. Rückenmarksfrosch. Die linke Seite des 9. und 10. Segmentes ist vergiftet. Die IX., X. und XI. hintere Wurzel an dieser Seite sind durchschnitten. Auf dem Myogramm A sind bei Reizung der X. hinteren Wurzel durch einen Induktionsschlag bedeutende Kontraktionen an beiden Muskeln bemerkbar; allein, es ist auch ein Hinweis auf einen Antagonismus zwischen ihnen ganz am Anfang der Reaktionen vorhanden. Auf dem Myogramm B erscheinen die Effekte bei einer tetanischen Reizung zweiphasisch.

einer Flexion oder Extension, wir es mit einer lokalen Erregung einer Beugungs- oder Streckungsinervation zu tun haben, wogegen

im anderen Fall, bei einer gleichzeitigen Kontraktion beider Muskeln, eine Erregung beider Innervationen erfolgt. Aber diese Innervationen sind so schwach, dass sie einander nicht vollständig hemmen können oder nur eine sehr geringe Hemmung ganz am Anfang der Reaktion äussern, wie das Fig. 23 zeigt. Wenn aber bei stärkeren und längeren Reizungen der Reflex zweiphasisch mit einer extensorischen Phase am Anfang erscheint, so muss man annehmen, dass unter den gegebenen Versuchsbedingungen die extensorische Innervation, sowohl mit ihrer erregenden als auch hemmenden Hälfte, intensiver ist als die ihr gleichzeitige flexorische.

Wir haben oben die Frage über die Lokalisation der Koordinationsapparate vom nichtgekreuzten Beugungs- und Streckungsreflex betrachtet. Die gleiche Frage hinsichtlich der gekreuzten Reflexe habe ich nicht näher untersucht. Allein auf Grund einiger Beobachtungen kann man auch auf diese Frage mehr oder weniger bestimmt antworten. Erstens, wie schon oben gezeigt, erwiesen sich die gekreuzten Innervationen sowohl bei einer einseitigen Vergiftung nur des 9. oder 10. Segmentes als auch beider zusammen stets streng übereinstimmend in ihrem Verlauf mit den nichtgekreuzten. Zweitens, wie das im folgenden Kapitel ausführlich bewiesen wird, nehmen an der Entstehung der gekreuzten Innervation die Koordinationsapparate der entgegengesetzten Seite, wo sie auf den efferenten Apparat übergehen, gar keinen Anteil. Daraus muss man folgern, dass in jeder der gegebenen Phasen des rhythmischen Reflexes sowohl die gekreuzte als auch die nichtgekreuzte Reaktion von der Tätigkeit der vergifteten Hälfte der gegebenen Segmente bedingt werden. Man kann also annehmen, dass z. B. bei einer einseitigen Vergiftung nur des 10. Segmentes die Koordination der gekreuzten reflektorischen Reaktion in der ersten Phase des rhythmischen Reflexes im Inneren der vergifteten Hälfte des 10. Segmentes vor sich geht, d. h. dort, wo auch die Koordination der mit ihr verbundenen nichtgekreuzten extensorischen Reaktion erfolgt.

Ich halte es für geboten, zu bemerken, dass eine strenge Scheidung der Funktionen zwischen den Koordinationsapparaten des 9. und 10. Segmentes nicht zulässig ist. Wenn ich den Ursprung der Beugungs- oder Streckungsinnervation in das eine oder andere Segment lokalisiere, habe ich nur die Anfangsphasen der rhythmischen Reflexe und zudem nur die Mehrzahl der Fälle im Sinne. Selbstverständlich wird dadurch nicht in Abrede gestellt, dass in jedem von diesen

Segmenten diese beiden Innervationen stattfinden können. Wie schon oben gezeigt, können auch bei einer lokalen Steigerung der Erregbarkeit nur im 10. Segment rhythmische Reflexe mit einer grossen Anzahl sich ablösender Beugungs- und Streckungsphasen beobachtet werden. Ausserdem kann kein Zweifel darüber bestehen, dass beim gewöhnlichen Verlauf der rhythmischen Reflexe beide Segmente als ein Ganzes wirken. Das muss man daraus schliessen, dass 1. die peripherischen Impulse sekundären Ursprungs von seiten der Hinterextremität sowohl zum 9. als auch zum 10. Segment führen müssen; dass 2. bei einer Giftapplikation auf ein Segment die gesteigerten Effekte, welche ihre Entstehung dem Strychnin verdanken, sowohl durch die entsprechende hintere als auch durch die andere Wurzel hervorgerufen werden.

Der von uns eingenommene Standpunkt, hinsichtlich der Beugungs- und Streckungsinnervation in der ersten, extensorischen Phase des rhythmischen Reflexes bei einer Vergiftung des 9. und 10. Segmentes gibt uns ein wichtiges Moment für das Verständnis der auf myographischem Wege aufgezeichneten zweiphasischen Reflexe an der zu reizenden Seite an die Hand. Auf Grund der demonstrierten Myogramme in der vorhergehenden Darstellung mussten wir uns überzeugen, dass an dieser Seite die extensorische Reaktion gewöhnlich sehr kurz ist, und dass umgekehrt die flexorische sehr lange währt. Das eine wie das andere ist gleich wertvoll wie für die einphasischen, so auch für die zweiphasischen Reflexe. Daraus folgt, dass unter der Bedingung des gleichzeitigen Auftretens der Beugungs- und Streckungsinnervation der Reflex sich als zweiphasisch herausstellen muss, denn die extensorische Innervation wird früher aufhören als die flexorische. Und in der Tat, solch eine Erklärung des Ursprungs der zweiphasigen Reaktionen drängt sich einem selbst auf, z. B. durch die Aufzeichnungen von Fig. 20, wo nach der Ermüdung der extensorischen Innervation die anfängliche Kontraktion am Semitendinosus in der extensorischen Reaktion anwächst und sich mit der folgenden Kontraktion aus der flexorischen Reaktion vereinigt. Auf dasselbe weisen auch die Aufzeichnungen von Fig. 22 hin, wo bei einer schwachen Reizung eine langandauernde Flexion als zweite Phase des zweiphasischen Reflexes auftritt. Dasselbe besagt auch Fig. 23, in welcher bei einer momentanen Reizung beide Muskeln bedeutende Kontraktionen aufweisen, aber mit einem schwachen Antagonismus am Anfang. Die Kontraktionskurve des Semitendinosus

zeigt eine leichte Hemmung in ihrem Anstieg, und dieser Moment fällt mit der stärksten Kontraktion am Triceps zusammen, was unbedingt darauf hinweist, dass sich am Anfang die flexorische Innervation unter dem hemmenden Einfluss der extensorischen befindet. Bei einer grösseren Intensität der letzten Innervation würde sich diese Hemmung der Kontraktion am Semitendinosus natürlich noch stärker äussern, und dadurch erschiene der periphere Effekt dieser zweifachen Innervation als zweiphasisch, was auch das Myogramm *B* derselben Fig. 23 zeigt.

Man kann also zugeben, dass die bei einer gleichzeitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes nichtgekreuzten zweiphasischen Reaktionen ihre Entstehung den drei folgenden Bedingungen verdanken: 1. der gleichzeitigen Erregung der Beugungs- und Streckungsinnervation; 2. der längeren Dauer der ersten Innervation im Vergleich mit der zweiten und 3. der grösseren Intensität der letzteren, der extensorischen Innervation im Vergleich zur ersten, der flexorischen. Folglich können die besprochenen zweiphasischen Reaktionen in der Hauptsache nicht nach dem Prinzip der sogenannten sukzessiven spinalen Induktion entstehen, welche nach Sherrington darin besteht, dass während jedes gegebenen Reflexes sich die Bedingungen für das Eintreten des anderen entgegengesetzten Reflexes vorbereiten und darauf der erste Reflex unmittelbar in diesen letzteren übergeht; oder es kann die Kontraktion am Semitendinosus nach der Hemmung nicht als unbedingtes Resultat eines unmittelbaren Wechsels der zentralen Hemmungsprozesse mit den Erregungsprozessen betrachtet werden, d. h. als „rebound contraction“ oder als „postinhibitory exaltation“ von Sherrington. Gleichzeitig kann aber nicht daran gezweifelt werden, dass an der Entstehung der zweiten flexorischen Phase auch die sukzessive Induktion im Sinne von Sherrington sich beteiligen könnte. Das ist unter anderem aus der Tatsache ersichtlich, dass bei einer einseitigen Vergiftung nur des 10. Segmentes eine reine einphasische extensorische Reaktion als Antwort auf eine kurze oder schwache Reizung beobachtet wird, aber bei starken oder langandauernden Reizungen reine zweiphasische Reaktionen mit einer Streckungsphase am Anfang auftreten. Da bei dieser Versuchsbedingung während der extensorischen Phase die Beugungsinnervation sehr oft gar nicht erscheint, so kann man annehmen, dass die

zweite, flexorische Phase infolge der sukzessiven Induktion eintritt. Wenn aber die sukzessive Induktion bei der Vergiftung nur des 10. Segmentes vor sich geht, muss sie selbstredend auch bei einer gleichzeitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes stattfinden. Wahrscheinlich wird auch bei dieser Vergiftung infolge der sukzessiven Induktion die Streckungsinnervation des 10. Segmentes von einer Beugungsinnervation abgelöst; allein letztere summiert sich in ihrem äusseren Ausdruck mit der Fortsetzung der anfänglich hervorgerufenen Beugungsinnervation vom 9. Segment. Auf diese Weise kann die Beteiligung der spinalen sukzessiven Induktion in den gegebenen phasischen Reaktionen nicht in Abrede gestellt werden; sie kann aber andererseits hier auch nicht dem Wesen nach als unentbehrlich bezeichnet werden.

IV. Über den interzentralen Einfluss auf die eine Hälfte der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus seitens der anderen symmetrischen Hälfte und auch seitens ebensolcher Apparate anderer Reflexe.

Oben haben wir uns mit solchen Tatsachen bekannt gemacht, die darauf hinweisen, dass sowohl die gekreuzten als auch die nicht-gekreuzten Impulse, welche aus anderen Teilen des Rückenmarkes in den efferenten Apparat der gegebenen symmetrischen Hälfte des 9. und 10. Segmentes führen, nicht imstande sind, hier den koordinierenden Teil des Markes zu erregen; dabei findet dieses sogar ungeachtet einer starken Steigerung der Erregbarkeit dieses koordinierenden Teils unter der Wirkung des Strychnins statt. So wird beim Fehlen der peripherischen Sensibilität im Ausbreitungsgebiet der IX. und X. hinteren Wurzel der vergifteten Segmente der Abwischreflex an den Hinterextremitäten mit beinahe einem gleichen lokalen Charakter und mit gleicher Intensität hervorgerufen wie an einem normalen Präparat. Dabei ist weder ein Sinken der Reizschwellen noch sonst irgendeine vom Strychnin bedingte Veränderung zu beobachten. Sogar umgekehrt, im Laufe der Zeit heben sich die Schwellen, die Intensität der Reaktionen fällt, der Verlauf der Muskelkontraktionen verlangsamt sich bedeutend; alles das sind die gewöhnlichen Merkmale der Erschöpfung der entsprechenden Koordinationsapparate. Zur Illustration ist Fig. 24 angeführt. Hier wird der Abwischreflex aus dem 8. Segment bei Reizung des N. cut.

femoralis lateralis hervorgerufen. Durch die VIII. hintere Wurzel gelangen die Fasern dieses Nerven in das Rückenmark.

Dasselbe muss man überhaupt von den Reaktionen der sensibel gelähmten Hinterextremität der gegebenen vergifteten Seite sagen, welche bei einer Reizung der anderen, nicht vergifteten Seite auftreten. Diese gekreuzten Reaktionen zeigen gleichfalls keine Steigerung der Intensität oder ein Sinken der Reizschwelle oder überhaupt irgendwelche vom Strychnin bedingte Veränderungen.

Fig. 24. Rückenmarksfrosch. Es sind beide Seiten des 9. und 10. Segmentes vergiftet. Alle hinteren Wurzeln der Pars lumbalis mit Ausnahme der VIII. dex. sind durchschnitten. Gegeben sind die Effekte des Abwischreflexes bei Reizung N. cut. femoralis later. dex. Das Myogramm A ist 30', das Myogramm B 53' nach der Vergiftung aufgezeichnet worden. Die Intensität der Reaktion am Triceps ist in B bedeutend schwächer als in A, obgleich im ersten Fall die Reizungsstärke sogar etwas grösser war. Im Stadium der Aufzeichnung des Myogramms B ergab die Reizung der X. oder XI. hinteren Wurzel derselben Seite starke zweiphasische Effekte. Fig. 27 z. B. zeigt solch einen zweiphasischen Effekt vom selben Präparat 2' nach diesem Myogramm.

Es fragt sich nun, ob diese Unfähigkeit, eine Erregung der vergifteten Koordinationsapparate durch Impulse zentralen Ursprungs hervorzurufen, nicht von der geringen Intensität der letzteren abhängt? Würde dasselbe vor sich gehen, wenn diese Impulse aus den gleichfalls vergifteten Apparaten des Rückenmarks ausgingen? Mit anderen Worten, existiert, wenn auch unter dieser Bedingung, irgendeine Möglichkeit interzentraler Einflüsse einerseits zwischen

den symmetrischen Hälften der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus und andererseits zwischen diesen Apparaten und anderen, welche ausserhalb des Gebiets des 9. und 10. Segmentes liegen, d. h. solchen, welche zum Typus anderer Reflexe gehören?

Wollen wir zuerst bei der Frage nach dem interzentralen Einfluss zwischen den symmetrischen Hälften der Koordinationsapparate unter der Bedingung ihrer gleichzeitigen Strychninvergiftung stehen bleiben.

Es erweist sich, dass es ganz unwahrscheinlich ist, dass sogar in diesem Fall die gekreuzten Impulse imstande wären, die Koordinationsapparate derjenigen Hälfte der gegebenen Segmente, wo sie auf den motorischen Apparat übergehen, zu erregen. Das ergibt sich aus folgenden Beobachtungen:

A. Wie uns bereits bekannt ist, kann, im Fall einer Durchschneidung der hinteren Wurzeln der gegebenen vergifteten Segmente, die Reizung des zentralen Abschnittes der einen von diesen Wurzeln beiderseitige zweiphasische Reaktionen vom Gehtypus hervorrufen; dabei verbindet sich die erste, die extensorische Phase der gereizten Seite mit der Flexion der anderen usw. Wenn man bedenkt, dass in dem entwickelten Stadium der Vergiftung jede Hälfte des 9. und 10. Segmentes auf jede beliebige wirksame Reizung mit gleichseitiger extensorischer Reaktion zu Beginn antwortet, so wäre es höchst merkwürdig, eine Erregung dieser Hälfte durch gekreuzte Impulse zuzulassen, wenn die Anfangsphase des gekreuzten Reflexes immer eine flexorische ist. Wir haben zwar im vorhergehenden Kapitel auf die Möglichkeit eines Hervorrufens einer flexorischen Reaktion bei einer unmittelbaren Erregung der vergifteten Hälfte mittels schwacher Reizungen hingewiesen, aber diese Reaktion ist ja stets einphasisch, während die gekreuzte flexorische durch die extensorische abgelöst werden kann. Ausserdem kann die letzte Reaktion über eine grosse Amplitude verfügen, was bei der ersten nicht vorkommt. Diese Tatsachen weisen auf den verschiedenen Ursprung der einen und der anderen flexorischen Innervation hin.

B. Im Fall der Durchschneidung der IX. und X. hinteren Wurzel sind die nichtgekreuzten Reaktionen an jeder Extremität bei einer Reizung eines zentralen Wurzelabschnittes immer intensiver als die gekreuzten bei einer gleichstarken Reizung des gleichnamigen Abschnittes der anderen Seite (s. Fig. 25). Auch die Versuche

Fig. 25. Von ein und demselben Präparat aufgezeichnet wie die vorhergehende Figur, aber nur von der linken Seite. Ein entwickeltes Stadium der Vergiftung. Myogramm *A* zeigt starke, zweiphasische, nichtgekreuzte Reaktionen mit einer Streckungsphase am Anfang und Myogramm *B* einen schwachen, gekreuzten Beugungsreflex bei ebensolch einer Reizung an der rechten Seite.

Fig. 26. Aufgezeichnet von der linken Seite desselben Präparates. Während der Reizung der X. Wurzel auf der rechten Seite, welche die flexorische Reaktion hervorruft, wird die Reizung für kurze Zeit auf die linke X. Wurzel appliziert. Die flexorische Reaktion wird sofort unterbrochen und von einer extensorischen ersetzt. Nach Aufhören der letzten Reizung tritt von neuem eine Flexion ein; diesmal aber ist sie bedeutend stärker, da jetzt die gekreuzte Flexion sich mit der zweiten, der flexorischen Phase des nichtgekreuzten Reflexes summiert. Jedoch nach Aufhören der entgegengesetzten Reizung wird die Flexion wiederum von einer Extension abgelöst, welche als zweite Phase des gekreuzten Reflexes erscheint.

mit einer Kombination der Reizungen zeigen, dass die gekreuzten Innervationen stets ihren Platz den nichtgekreuzten abtreten. Das ist z. B. aus Fig. 26 leicht ersichtlich. Diese Verschiedenheit in der Intensität des gekreuzten und nichtgekreuzten Reflexes müsste nicht bestehen, wenn bei der gekreuzten Innervation auch die Koordinationsapparate erregt würden, auf deren Seite sie in den motorischen Apparat übergehen. Da bei einer gut entwickelten Strychninvergiftung die Fähigkeit zur Gradation der Intensität der Effekte in bedeutendem Maass abgeschwächt ist, so könnte man bei einer Erregung dieser Koordinationsapparate durch gekreuzte Impulse das Auftreten ebenso intensiver Reaktionen als wie bei ihrer unmittelbaren Erregung erwarten.

C. Endlich, unter denselben Versuchsbedingungen weisen die nichtgekreuzten reziproken Reaktionen an der einen und der anderen Hinterextremität gewisse individuelle Züge auf. Das ist z. B. aus einem Vergleich des Myogramms A in Fig. 25 mit Fig. 27 ersichtlich. Letzteres ist von demselben Präparat aufgezeichnet wie auch die erste Figur, jedoch von der rechten Seite. Andererseits äussern die nichtgekreuzten Reaktionen der einen Seite bei ein und derselben Reizung eine grosse Übereinstimmung in ihrem Verlauf mit den gekreuzten Reaktionen der anderen

Seite. Das ersieht man z. B. mit Leichtigkeit aus Fig. 28 und 29, welche nacheinander zuerst von den Muskeln der einen Seite (Fig. 28) und darauf von den gleichnamigen Muskeln der anderen Seite (Fig. 29) aufgezeichnet wurden. Wenn die von der einen Seite des 9. und 10. Segmentes auf die andere hinübergelassenen Impulse dort die Koordinationsapparate erregen würden, so könnten die nichtgekreuzten Reaktionen der einen Seite nicht die bezeichnete strenge Übereinstimmung in ihrem Verlauf mit den gekreuzten der anderen Seite aufweisen. Die letzteren müssten auf irgendeine Weise die Tätigkeit dieser Koordinationsapparate ausdrücken.

Fig. 27. Dasselbe Präparat. Die Aufzeichnung ist von der rechten Seite einige Minuten nach Fig. 25 gemacht. Charakteristische Züge dieser Reaktionen: eine schwach ausgeprägte reziproke Verbindung in der zweiten Phase und eine klonische Kontraktion am Semitendinosus beim Eintritt dieser Phase.

Fig. 28. Lendenmarksfrosch. Vergiftung des 9. und 10. Segmentes von beiden dorsolateralen Seiten. Alle hinteren Wurzeln der Pars lumbalis sind durchschnitten. Das Myogramm zeigt nichtgekreuzte Reaktionen auf der linken Seite.

Fig. 29. Das Präparat der vorhergehenden Figur. Gekreuzte Reaktionen auf der rechten Seite bei derselben Reizung. Die zusammengesetzten Reaktionen dieser beiden Figuren zeigen eine grosse Ähnlichkeit; z. B. in der zweiten Phase weist der Triceps der gereizten Seite und der Semitendinosus der anderen eine gleiche klonische Kontraktion auf, die zwei anderen Muskeln aber zeigen umgekehrt eine tetanische Kontraktion.

So müssen wir also auf Grund der gegebenen Beobachtungen den Schluss ziehen, dass die gekreuzten Innervationen, welche der einen Hälfte der Koordinationsapparate der rhythmischen Reflexe vom Ortsbewegungstypus entspringen, die andere, die symmetrische Hälfte dieser Apparate nicht erregen, und folglich können sie beim Übergang auf den motorischen Apparat keine Veränderungen unter dem Einfluss der letzten Hälfte der Koordinationsapparate erleiden. Daraus folgt, dass

jede der symmetrischen Hälften der Koordinationsapparate der gegebenen Reflexe vollkommen selbständig funktioniert und durch ihre Tätigkeit sowohl

den Charakter der nichtgekreuzten Reaktionen (an der entsprechenden Hinterextremität) als auch die mit ihnen verbundenen gekreuzten (an der entgegengesetzten Hinterextremität) bedingen kann. Es kann also jede der symmetrischen Hälften dieser Koordinationsapparate rhythmische Reaktionen vom Gehtypus ganz unabhängig von der anderen Hälfte hervorrufen.

Wollen wir jetzt zur Frage nach der gegenseitigen Einwirkung zwischen den gegebenen Koordinationsapparaten der rhythmischen Reflexe und denselben Apparaten anderer Reflexe übergehen.

Vor allem ist es nötig, zu bemerken, dass bei einer normalen Erregbarkeit der Koordinationsapparate dieser anderen Reflexe die Möglichkeit irgendwelcher interzentraler Einflüsse, die fördernd auf den Verlauf der gegebenen rhythmischen Reflexe einwirken würden, nicht zugelassen werden kann. Wenn man z. B. Versuche mit einer Vergiftung des 9. und 10. Segmentes an lumbalen Präparaten mit einem in der Höhe des 7. Segmentes durchschnittenen Rückenmark (dabei wird das 8. Segment mechanisch lädiert, wodurch der Abwischreflex aufhört durch die VIII. hintere Wurzel hervorgerufen zu werden) vornimmt, so kann sowohl die uns bekannte Entwicklung der rhythmischen Reflexe vom Geh- und Springtypus bei vorhandener peripherischer Sensibilität an den Hinterextremitäten als auch das Auftreten zweiphasischer Reaktionen vom Gehtypus nach der Durchschneidung aller hinteren Wurzeln stattfinden (s. z. B. Fig. 28 und 29). Folglich wenn wir bei einer Kombination der Reizungen im Rezeptivfeld des Beugungs- und Abwischreflexes dennoch eine Ablösung des Beugungs- durch den Abwischreflex oder umgekehrt beobachten, so muss man das nicht der Wechselwirkung der Koordinationsapparate des einen und der des anderen Reflexes zuschreiben, sondern dem Übergewicht der charakteristischen Innervationen des einen Reflexes über die Innervationen des anderen in ihrem Kollisionsort am Anfang der efferenten Bahn.

Bei den gegebenen Beobachtungen haben wir es mit einer normalen Erregbarkeit der Koordinationsapparate des Abwischreflexes zu tun. Es fragt sich nun, welcher Art wären die Beziehungen zwischen den Apparaten des gegebenen und des rhythmischen Reflexes, wenn alle diese Apparate einer Strychninvergiftung ausgesetzt würden?

Experimente zeigen, dass, wenn einerseits das 9. und 10. Seg-

ment und andererseits irgendein Abschnitt im Gebiet des 3.—8. Segmentes gleichzeitig vergiftet werden, die Reizung des Nerven, welcher einem vergifteten Abschnitt entspricht, nicht nur die Koordinationsapparate des gegebenen Abschnittes, sondern auch die anderen vergifteten erregen kann. Je distaler dabei der vergiftete Abschnitt im Gebiet des 3.—8. Segmentes ist, desto deutlicher tritt diese Erscheinung hervor. Es ist ein sehr sensibles Präparat erforderlich, um dieses bei einer Vergiftung der Pars brachialis zu beobachten. Am ausgeprägtesten tritt es bei einer Vergiftung des 8. Segmentes hervor. Im letzten Fall, beim Fehlen der peripherischen Sensibilität sowohl an den Hinterextremitäten als auch am ganzen Körper (Durchschneidung der V.—XI. hinteren Wurzel), fängt die Reizung des zentralen Abschnittes der VIII. oder der IX. und X. Wurzel einige Zeit nach der Vergiftung an, ein und dieselben kombinierten Effekte des Abwisch- und der rhythmischen Reflexe hervorzurufen. Bei einer jeden solchen Reizung treten an den Hinterextremitäten rhythmische Beugungs- und Streckungsreaktionen ein, mit für den Abwischreflex typischen Bewegungen der Zehen. Ein sehr interessantes Bild der Reaktionen bieten unter diesen Versuchsbedingungen die zu beobachtenden Muskeln. Ich werde hier eine Reihe von Aufzeichnungen (Fig. 30, 31 und 32) von ein und demselben Präparat anführen, bei welchem nur das 8. und 9. Segment vergiftet und alle hinteren Wurzeln der Partes lumbalis und thoracalis durchschnitten waren. Bei solch einer Vergiftung steigert sich gleichzeitig die Erregbarkeit der Koordinationsapparate sowohl des Abwisch- im 8. Segment als auch des Beugungsreflexes im 9. Segment. Am Anfang der Vergiftung tritt bei einer Reizung der VIII. hinteren Wurzel ein Abwischreflex ein. Er erfolgt nach dem Aufhören der Reizung. Während der Reizung jedoch zeigte sich eine allgemeine Hemmung der Muskeln (Myogramm *A* in Fig. 30). Über den Fall, dass ein Abwischreflex nach der allgemeinen Hemmung der Muskeln hervorgerufen wurde, ist viel und ausführlich in einer der vorhergehenden Arbeiten¹⁾ berichtet worden. Bei der Weiterentwicklung der Vergiftung fängt derselbe Reflex an, auch während der Reizung aufzutreten (Myogramm *B* in Fig. 30). Bald jedoch ruft die Reizung derselben Wurzel nicht den gewöhnlichen Abwischreflex, sondern ein

1) Beritoff, Über die Innervation einiger Muskeln usw. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912 S. 296.

sehr kompliziertes Bild der Reaktionen hervor. Jetzt erzeugen tetanische Reizungen und nach einer gewissen Ruhepause auch einzelne Induktionsschläge am Semitendinosus eine Kontraktion. Diese ist während der Kontraktion des Triceps mehr oder weniger stark gehemmt; in Verbindung aber mit der Abschwächung des

Fig. 30. Rückenmarksfrosch. Alle hinteren Wurzeln der Partes lumbalis und thoracalis sind durchschnitten. Vergiftet sind das 8. und 9. Segment auf der linken Seite. Myogramm *A* ist 5' nach der Vergiftung aufgezeichnet und Myogramm *B* 3' nach *A*.

Fig. 31. Präparat der vorhergehenden Figur. Die Myogramme sind eins nach dem anderen 15' nach der Vergiftung aufgezeichnet.

letzteren nimmt sie bedeutend zu (Myogramm *A* in Fig. 31 und Fig. 32). Auf diese Weise kommt ein eigenartiger zweiphasischer Effekt zustande, welcher seinen Ursprung zweifellos folgenden drei Bedingungen verdankt: 1. der gleichzeitigen Erregung der reziproken Innervation des Abwisch- und Beugungsreflexes, 2. dem Übergewicht der ersten Innervation über die zweite im Kollisionsort beim efferenten Apparat, 3. der längeren Dauer der Beugungsinnervation im Vergleich zur

Abwischinnervation. Diese Überzeugung gründet sich auf folgende Tatsachen: 1. die Hemmung des Semitendinosus im Abwischreflex zeigt nicht die Tendenz, sich durch eine Erregung ablösen zu lassen, d. h. eine „rebound contraction“ zu vollführen, wie das bei einer Hemmung in Beugungs- und Streckungsreflexen¹⁾ üblich ist. Folglich kann die Verstärkung der Kontraktion am Semitendinosus in Verbindung mit der Erschlaffung am Triceps nicht als „rebound contraction“ von der vorhergegangenen Hemmung im Abwischreflex betrachtet werden; 2. der Charakter der Kontraktion am Semitendinosus ist in der zweiten Phase derart, dass er die Möglichkeit, diese

Fig. 32. Präparat von Fig. 30 und 31. Das Myogramm ist 25' nach der Vergiftung nach einer langwährenden Ruhepause aufgezeichnet.

für eine „rebound contraction“ zu halten, überhaupt ausschliesst, und zwar steigt sie sehr langsam, bedeutend langsamer als in den Fällen, wenn sie ganz am Anfang der Reaktionen entsteht (siehe Myogramm A in Fig. 31 und Fig. 32). Ausserdem verfügt diese Kontraktion am Semitendinosus in der zweiten Phase über eine geringere Amplitude als in den einphasischen Reaktionen vom Beugungscharakter, welche bei schwachen und kurzen Reizungen ohne hinlängliche Ruhepause nach den vorhergegangenen zweiphasischen Effekten hervorgerufen werden (Fig. 32 und Myogramm B in Fig. 31). Alles das zeugt davon, dass die zweite Phase sich unter dem Einfluss einer andauernden Hemmung befindet. Diese langwährende Hemmung

1) Beritoff, Über die Innervation einiger Muskeln usw. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912 S. 296.

muss stattgefunden haben, denn, wie ich in einer Arbeit¹⁾ bewiesen habe, zeigt die Hemmung am Semitendinosus im Abwischreflex eine ebenso langandauernde Nachwirkung wie auch die mit ihr verbundene Erregung des Triceps. Selbstverständlich könnte eine Hemmung solcher Art nicht bei einer sukzessiven spinalen Induktion stattfinden, wo sie, wie bekannt, vollkommen von einer Erregung abgelöst wird, infolge davon sowohl ein schnelles Ansteigen „rebound contraction“ als auch eine Vergrößerung dieser Kontraktion mit einer Verstärkung der vorhergegangenen Hemmung vor sich geht.

Die zweiphasischen Effekte des beschriebenen Typus wurden am gegebenen Präparat bei der Vergiftung des 8. und 9. Segmentes auch durch eine Reizung der X. hinteren Wurzel hervorgerufen. Diese Reizung bewirkte vor der Vergiftung nur einen Beugungsreflex. Bei der gegebenen Reizung trat die Periode der kombinierten Beugungs- und Abwischreflexe etwas später als bei der Reizung der VIII. Wurzel ein.

Bei der Betrachtung der zweiphasischen Reaktionen nach der Vergiftung des 9. und 10. Segmentes haben wir auch die Möglichkeit ihrer Entstehung unabhängig von der sukzessiven spinalen Induktion festgestellt, und zwar dank der gleichzeitigen Erregung der andauernden Beugungsinervation seitens des 9. Segmentes und der kurzen Streckungsinervation seitens des 10. Segmentes. Wir haben aber auch gesehen, dass sich die sukzessive Induktion an der Entstehung dieser zweiphasigen Reaktionen doch beteiligen kann. Im Fall der zweiphasischen Reaktionen auf den eben demonstrierten Figuren bei einer Vergiftung des 8. und 9. Segmentes könnten diese auch seitens des 9. Segmentes stattfinden. Im Stadium aber der gegebenen Myogramme hat die Vergiftung des letzteren augenscheinlich nicht den Höhepunkt erreicht, wodurch seine Tätigkeit sich jedesmal auf eine andauernde einphasische Innervation vom Beugungscharakter beschränkte. Dieses ist um so wahrscheinlicher, als am gegebenen Präparat die Vergiftung mittels eines Anlegens an die Insertionsstelle der VIII. Hinterwurzel bewirkt wurde, folglich das 8. Segment ganz zuerst und am stärksten der Vergiftung ausgesetzt war und darauf erst das benachbarte 9. Segment.

Und so weisen uns denn die gegebenen Beobachtungen darauf

1) Beritoff, Über die reflektorische Nachwirkung der Skelettmuskeln des Rückenmarksfrosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1. Heft 1913.

hin, dass bei einer grossen Erregbarkeit der Koordinationsapparate des rhythmischen Reflexes vom Ortsbewegungstypus und des Abwischreflexes eine Reizung des Nerven, welcher dem Rezeptivfeld eines dieser Reflexe entspricht, sowohl die einen als auch die anderen Apparate erregen kann.

Es fragt sich jetzt, ist diese Erscheinung durch die Wechselwirkung dieser Apparate untereinander bedingt, d. h. verdankt sie ihren Ursprung der Einwirkung der primär erregten Koordinationsapparate des einen Reflexes auf dieselben Apparate des anderen, oder werden die einen und die anderen Apparate primär mittels der gereizten hinteren Wurzelfasern erregt? Wenn man davon ausgeht, dass bei der Vergiftung irgendeines Segmentes die Bedingung seiner Erregung durch Wurzelfasern der anderen Segmente unverändert bleibt, ob diese Segmente auch vergiftet werden oder nicht, so muss man den Schluss ziehen, dass im Fall einer gleichzeitigen Steigerung der Erregbarkeit der Koordinationsapparate der beiden Reflexe die bei einer reflektorischen Reizung beobachtete Erregung dieser Apparate, infolge eines unmittelbaren Einflusses primär erregter Koordinationsapparate auf andere, vor sich gehen muss.

Auf Grund der angeführten Tatsachen über die Wechselwirkung der Koordinationsapparate komme ich zur Schlussfolgerung, dass die mit einer gesteigerten Erregbarkeit versehenen Koordinationsapparate des rhythmischen Reflexes vom Ortsbewegungstypus vollkommen getrennt funktionieren können, jedoch nur unter der Bedingung, dass die Erregbarkeit derselben Apparate der anderen Reflexe normal ist. Wenn aber die Erregbarkeit sowohl der einen als auch der anderen Apparate gesteigert ist, so tritt eine Wechselwirkung zwischen ihnen ein, welche vor allem von dem Erregbarkeitsgrad und darauf von ihrer anatomischen Nachbarschaft bestimmt wird. Zu demselben Schluss bin ich schon früher bei der Erforschung der Koordinationsapparate des Abwischreflexes¹⁾ gekommen.

1) Beritoff, Über die reziproke Innervation der Skelettmuskeln usw. I. Mitt. 1909—1910.

V. Eine Untersuchung der sukzessiven Koordination der einzelnen Phasen der Beugungs- und Streckungsinnervation im rhythmischen Reflex vom Geh- und Springtypus.

Die Bedingungen, unter welchen der rhythmische Reflex vom Gehtypus an den Hinterextremitäten beobachtet werden kann, sind schon aus den vorhergegangenen Darlegungen bekannt. Jede von den symmetrischen Hälften der Koordinationsapparate des 9. und 10. Segmentes ist imstande, diesen Reflex hervorzurufen. Beim Fehlen der peripherischen Sensibilität an den Hinterextremitäten kann letzterer, als Antwort auf eine kurze Reizung, nicht mehr als aus zwei Phasen bestehen. Bei ihrem Vorhandensein aber ruft dieselbe kurze Reizung einen rhythmischen Reflex mit einer grossen Anzahl von Phasen hervor. Selbstverständlich wird dieser Unterschied in der Quantität der Phasen bei ein und denselben kurzen Reizungen von dem Umstand bedingt, dass bei der peripherischen Sensibilität die Tätigkeit der Koordinationsapparate auf lange Zeit durch sekundäre peripherische Impulse unterstützt wird. Andererseits ist beim Vorhandensein der peripherischen Sensibilität die Zahl der Phasen im Reflex bedeutend grösser, wenn die Erregbarkeit an beiden Hälften der gegebenen Apparate gesteigert ist, und dieser verläuft dann mit einer gleichartigeren Intensität an den beiden Extremitäten. Daraus folgt, dass bei einer beiderseitigen Vergiftung der Reflex vom Gehtypus durch die Tätigkeit beider Hälften der Koordinationsapparate bedingt wird.

Wollen wir nun betrachten, wie wir uns den Verlauf dieses Reflexes vom Gehtypus bei einer Mitwirkung der beiden Hälften der Koordinationsapparate vorstellen müssen. Wir nehmen z. B. den Fall, wenn die Reizung auf der rechten Seite appliziert wird. Infolge der Tätigkeit der primär erregten rechten Hälfte dieser Apparate wird die entsprechende Extremität zuerst mit einer Streckung und darauf mit einer Beugung antworten; an der entgegengesetzten Seite, der linken, wird umgekehrt zuerst eine Flexion und darauf eine Extension beobachtet. Die einen sowohl als auch die anderen Reaktionen würden auch beim Fehlen der peripherischen Impulse sekundären Ursprungs stattfinden. Unter den gegebenen Bedingungen aber müssen diese Impulse vorhanden sein, und deshalb können die an der linken Seite entstandenen sekundären Impulse die entsprechende Hälfte der Koordinationsapparate erregen. Als Resultat gehen aus

dieser Hälfte auch zweiphasische Innervationen zu den beiden Hinterextremitäten über, wobei die erste Phase dieser Innervationen der Zeit nach mit der zweiten Phase der Innervationen aus der rechten Hälfte zusammenfällt. Da aber diese Phasen für jede Extremität gleichartig erscheinen, so wird an der rechten Seite eine Summierung der nichtgekreuzten flexorischen Innervation mit der gekreuzten und an der linken eine Summierung der gekreuzten extensorischen Innervation mit der nichtgekreuzten vor sich gehen. Ferner, wenn eine Erregung der linken Hälfte erfolgte und die erste Phase ihrer Innervationen mit der zweiten Phase der Innervationen der rechten Seite zusammenfiel, so musste also mit dem Eintritt der zweiten Phase von der linken Seite der Reflex in die dritte Phase übergehen. Die rechte Extremität wird während dieser Zeit eine extensorische Reaktion gekreuzten Ursprunges zeigen. Da aber an dieser Seite während der vorhergehenden flexorischen Phase die Bedingungen für die Erregung neuer zweiphasischer Innervationen seitens der entsprechenden Hälfte der Koordinationsapparate vorhanden waren, so kann folglich an jeder Seite eine Summierung der ersten Phase dieser Innervationen mit einer gleichartigen, zweiten Phase von der linken Seite stattfinden. Mit dem Eintreten der zweiten Phase der neuen Innervationen der rechten Hälfte geht der Reflex in die vierte Phase über. Auf demselben Wege werden auch die anderen Phasen des Reflexes erfolgen, bis beide Hälften der Koordinationsapparate soweit ermüdet sind, dass sie auf sekundäre Impulse nicht mehr reflektorisch werden reagieren können.

Wollen wir uns nun zur Frage über die sukzessive Koordination des rhythmischen Reflexes vom Springtypus wenden. Die Bedingungen, unter denen dieser Reflex beobachtet wird, sind auch oben dargelegt. Es wurde hingewiesen, dass dieser Reflex nur bei einer beiderseitigen Vergiftung des 9. und 10. Segmentes an Präparaten mit freibeweglichen Extremitäten und mit peripherischer Sensibilität an den letzteren eintritt. Dabei ist es notwendig, dass die primäre Reizung auf beide Extremitäten gleichzeitig appliziert würde. Dieser Reflex kann jedoch auch bei einer Reizung der einen Extremität hervorgerufen werden, wenn diese zu einem Sprungreflex führt, z. B. bei Applikation der Reizung auf die Haut über der Achillessehne. Mit anderen Worten, für die Entwicklung des rhythmischen Springreflexes ist es erforderlich, dass beide Hälften der Koordinationsapparate sekundär erregt werden könnten, und dass die primären Reaktionen

beider Extremitäten gleichartig wären. Und in der Tat, wenn die Möglichkeit der Erregbarkeit beider Hälften durch sekundäre periphere Impulse ausgeschlossen ist, z. B. wenn man die IX. und X. hintere Wurzel an einer Seite durchschneidet, so wird der Reflex vom Springtypus durch Reizung einer sensiblen Extremität keinesfalls hervorgerufen werden können. Jetzt tritt sogar nach dem von dieser Extremität hervorgerufenen Sprungreflex nur ein rhythmischer Reflex vom Gehtypus ein.

Den Verlauf des Reflexes vom Springtypus stelle ich mir folgendermaassen vor. Der Charakter der Innervationen der einen und der anderen Hälfte der Koordinationsapparate ist jetzt der gleiche wie auch beim Reflex vom Gehtypus. Jede von ihnen ruft unter dem Einfluss sekundärer peripherischer Impulse eine nach der anderen zweiphasische Innervationen hervor, die nach diesem Typus verbunden sind. Jetzt aber fällt jede Phase der einen Hälfte mit der gleichen Phase der anderen zusammen. Da aber in jedem gegebenen Moment die gekreuzte Innervation in bezug auf die nichtgekreuzte antagonistisch erscheint, so kann die erste natürlich nicht zur Verstärkung der letzteren dienen. Sie kann aber auch die letztere am Erscheinen nicht hindern, da, wie oben gezeigt, die gekreuzte Innervation über eine bedeutend geringere Intensität verfügt als die nichtgekreuzte, und deshalb tritt in ihrem Kollisionsort beim Bewegungsapparat erstere ihren Platz stets der letzteren ab.