

Hemmung, Ermüdung und Bahnung der Sehnenreflexe im Rückenmark

von

Dr. Maximilian Sternberg,

Secundärarzt I. Classe des k. k. allgemeinen Krankenhauses *Wien.*

(Mit 5 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Juni 1891.)

Die tägliche Erfahrung zeigt uns, dass der Zustand des Centralnervensystems fortwährenden Schwankungen unterworfen ist. Wir wissen, dass Qualität und Quantität unserer Arbeitsleistung und Arbeitsfähigkeit, ja unserer Thätigkeit überhaupt, wechseln, dass die wahrzunehmenden Veränderungen zum Theile in Beziehung zur Zeitdauer der Thätigkeit stehen, dass Ruhe, Schlaf, Nahrungsaufnahme, äussere Reize der allerverschiedensten Art von bedeutendem Einflusse sind, dass dieselben bald die Thätigkeit zu steigern, verborgene Energie gleichsam aufzuwecken vermögen, bald im Gegentheile lähmend und herabstimmend auf uns wirken.

Diese Thatsache ist von einer sehr grossen Zahl von Untersuchern — es haben sich fast alle Physiologen von Namen damit beschäftigt — in allgemein bekannten Arbeiten experimentell studirt worden. Die Thätigkeitsäusserungen des Centralnervensystems, an denen man seine Zustandsänderungen prüfte, waren Reactionszeit und allgemeines Verhalten von Muskelcontractionen, welche theils durch Reizung motorischer Theile der nervösen Centralapparate, theils auf reflectorischem Wege hervorgerufen wurden. Mit Hilfe dieser Muskelzuckungen sind die Gesetze der Ermüdung, Hemmung und Bahnung erforscht worden.

In den letzten anderthalb Jahrzehnten ist nun eine bis dahin unbeachtete Gruppe von Reflexen, die Sehnenreflexe, allerdings zumeist an Kranken und vom klinischen Standpunkte, eingehender untersucht worden.

Auch diese Reflexe unterliegen Schwankungen, welche als Ermüdung, Bahnung und Hemmung aufgefasst werden müssen.

Die folgende Arbeit soll sich mit der kritischen und experimentellen Untersuchung dieser Erscheinungen, soweit sich dieselben im Rückenmarke, mit Ausschluss cerebraler Einflüsse vollziehen, beschäftigen.

I. Literatur.

Es finden sich in der medicinischen Literatur eine Anzahl isolirter Beobachtungen, welche diesen Gegenstand betreffen.

Waszunächst die Ermüdung anbelangt, so fand Schuster¹ „nach grossen körperlichen Anstrengungen, Nachtwachen, langen Reisen, schwächenden Curen“, die Sehnenreflexe erhöht.

Erlenmeyer² beobachtete Steigerung des Patellarreflexes, nachdem eine „mehrstündige anstrengende Bergtour“ gemacht worden war, ebenso „nach längerem Reiten, besonders nach angestrenghem Reiten unruhiger Thiere“.

Ich³ habe, unbekannt mit diesen beiden Mittheilungen, Steigerung der Sehnenreflexe nach einer anstrengenden Fusstour beobachtet und durch Versuche festgestellt, dass es bei der Steigerung der Sehnenreflexe durch Ermüdung nicht sowohl auf die locale Ermüdung der thätig gewesenen Muskeln, als auf die allgemeine Ermüdung ankommt, welche durch irgend welche körperliche oder geistige Anstrengung verursacht sein kann. Ich hielt es für nicht unwahrscheinlich, dass die Erklärung dieser Erscheinung in dem Wegfall cerebraler Hemmungen für die Sehnenreflexe liege.

Diese erstangeführten Beobachtungen wären demnach eigentlich nicht hieher zu rechnen.

¹ A. Schuster, Diagnostik der Rückenmarkskrankheiten. Berlin 1884. S. 36.

² A. Erlenmeyer, Über statische Reflexkrämpfe. Leipzig 1885. S. 20.

³ M. Sternberg, Centralblatt für Physiologie 1887. S. 81.

In Fällen hochgradigster Erschöpfung ist mehrfach Verschwinden der Patellarreflexe gesehen worden. Dieselben stellten sich nach ausgiebigem Ausruhen wieder in normaler Stärke ein. Solche Beobachtungen wurden von Muhr,¹ Jendrassik² und Anderen gemacht.

Hier ist auch die Angabe von Rosenbach³ zu erwähnen, dass im tiefen Schläfe das Kniephänomen fehlt, eine Beobachtung, welche von Bowditch und Warren⁴ bei ihren später anzuführenden Untersuchungen ebenfalls gemacht wurde.

Ferner haben Nothnagel,⁵ Lewinski⁶ und Erb⁷ beobachtet, dass Sehnenreflexe, welche in Folge von Affectionen des Centralnervensystems krankhaft gesteigert waren, durch verschiedene Hautreize, als: Druck auf den kleinen Finger, resp. die grosse Zehe, starkes Kneifen, Einwirkung starker faradischer Ströme, sowie durch Druck auf periphere Nerven — auch der anderen Extremität, gehemmt werden konnten.

Weitere Beobachtungen beziehen sich auf Verstärkung der Sehnenreflexe.

Schreiber⁸ theilte mit, dass er an gewissen Kranken, welche scheinbar keine Patellarreflexe besaßen, solche durch Reiben der Haut des Unterschenkels hervorrufen konnte. Auch beobachtete dieser Untersucher, dass in manchen Fällen der Reflex anfangs sehr träge und schwach auftrat, mit jedem folgenden Schlage auf die Patellarsehne aber immer stärker wurde.

¹ Muhr, Psychiatrisches Centralblatt, 1878, Nr. 2 (ref. in Schmidt's Jahrb. 1885, S. 207).

² E. Jendrassik, Deut. Archiv für klinische Medicin, Bd. XXXIII, S. 191.

³ O. Rosenbach, Zeitschrift für klinische Medicin, Bd. I, S. 366.

⁴ H. P. Bowditch and J. W. Warren, Journal of Physiology, Vol. XI, Nos. 1 & 2 (P. 58 des S. A.)

⁵ H. Nothnagel, Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. VI, S. 332.

⁶ Lewinski, Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. VII, S. 327.

⁷ W. Erb, Krankheiten des Rückenmarks in: Ziemssen, Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, XI, 2, Leipzig 1878, S. 59.

⁸ J. Schreiber, Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, Bd. XVIII, S. 270.

Es handelt sich also hier um Erscheinungen von Bahnung, sowohl durch sensorische Reize, als auf reflectorischem Wege. (Die letztere Form der Bahnung ist bekanntlich zuerst von Wundt¹ und S. Exner² untersucht worden.)

Hier ist endlich die klinisch äusserst werthvolle Entdeckung von Jendrassik³ anzuführen, dass bei energischer Action der Muskeln des Armes ein gleichzeitig ausgelöster Patellarreflex verstärkt auftritt, und bei gesunden Personen, bei denen das Kniephänomen anscheinend fehlt, dasselbe auf diese Art zum Vorscheine gebracht werden kann.

Die bisher aufgezählten Beobachtungen sind zum grössten Theile mehr gelegentlich und nebenbei, am Krankenbette gemacht worden.

In den letzten Jahren aber haben mehrere amerikanische Forscher das Verhalten des Patellarreflexes am gesunden Menschen unter verschiedenen Einflüssen in einer Reihe von ausgezeichneten Arbeiten einer systematischen Untersuchung unterzogen.

Weir Mitchell und Lewis⁴ haben Steigerung („reinforcement“) des Kniephänomens durch willkürliche Bewegungen, durch schmerzhaftes Hautreize, durch Einwirkung der Hitze, Kälte oder Elektrizität auf die Haut, endlich durch plötzliche Belichtung der Retina mittelst eines brennenden Magnesiumdrahtes hervorgerufen. Sie fanden dabei, dass die Steigerung des Patellarreflexes durch diese Einflüsse nur ganz kurze Zeit anhält.

Lombard⁵ untersuchte eingehend die Veränderungen des Kniephänomens am Menschen unter den verschiedenen Einflüssen des täglichen Lebens in vielen Tausenden von Einzelversuchen. Die Versuchsperson nahm dabei Seitenlage ein, das Bein war suspendirt, die Excursionen wurden graphisch aufge-

¹ W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, II, Stuttgart 1876, S. 67.

² S. Exner, Pflüger's Archiv, Bd. XXVIII, S. 487.

³ E. Jendrassik, l. c. und Neurolog. Centralbl. 1885, S. 412.

⁴ W. Mitchell and M. Lewis, Medical News. 1886, Feb. 13 & 20.

⁵ W. P. Lombard, American Journal of Psychology I, 1887, P. 1 und Archiv f. Anatomie und Physiologie 1889, Suppl. S. 292.

nommen. Er fand, dass „fatigue, hunger, enervating weather and sleep, conditions which decrease the activity of the whole central nervous system, decrease the average knee-jerk, while rest, nourishment, invigorating weather and wakefulness, influences which increase the activity of the central nervous system, increase the average knee-jerk“. Ausserdem ergab sich eine tägliche Variation in der Grösse des Kniephänomens, deren Maximum auf den Morgen fiel. Lombard bestätigte endlich den bahnenden Einfluss von sensorischen Reizen, willkürlichen Bewegungen und psychischen Erregungen, welche gleichzeitig mit dem Schlag auf die Patellarsehne einwirken.

Bowditch und Warren¹ untersuchten gleichfalls die Wirkung von willkürlichen Bewegungen und sensorischen Reizen auf die Patellarreflexe gesunder Menschen, und zwar in äusserst sorgfältiger Weise in mehr als 42.000 Einzelexperimenten. Es wurden sowohl die Art und Form der einzelnen Reflexbewegungen studirt, als auch insbesondere die zeitlichen Beziehungen zwischen den bahnenden oder hemmenden Reizen und den Reflexbewegungen ermittelt. Als sensorische Reize dienten plötzliche Gehörseindrücke, Lichtblitze, Anblasen der Conjunctiva, der Nasenschleimhaut und verschiedener Hautstellen.

Durch alle diese Beobachtungen und Untersuchungen ist die Thatsache, dass die Sehnenreflexe die Erscheinungen der Ermüdung, Bahnung und Hemmung zeigen, unzweifelhaft festgestellt.

Es ist klar, dass diese Vorgänge in letzter Linie sich in der grauen Substanz jenes Rückenmarksabschnittes vollziehen, in dem die Kuppe des betreffenden Reflexbogens gelegen ist.

Es ist aber sowohl von grossem theoretischen Interesse für die Einheitlichkeit unserer Vorstellungen über die Functionen des Centralnervensystems, als von praktischer Wichtigkeit für das Verständniss vieler Erkrankungen des Hirns und Rückenmarkes, die Frage zu untersuchen, auf welchen Wegen bahnende und hemmende Einflüsse zu den Centren der Sehnenreflexe gelangen.

Insbesondere fragt es sich, ob diese Einflüsse direct auf die spinalen Reflexcentren oder etwa auf dem Wege des Hirns wirken.

¹ L. c.

Auf Veranlassung von Weir Mitchell hat E. T. Reichert¹ diese Frage einer experimentellen Bearbeitung unterzogen. Die Versuche wurden an Hunden angestellt. In der Narkose wurde den Thieren das untere Hals- oder obere Brustmark durchschnitten. Nach etwa zwei Stunden waren die anfangs herabgesetzten Sehnenreflexe normal. Nun wurde das Thier an einem Apparate befestigt, welcher dem von Lombard zu Versuchen am Menschen verwendeten ähnlich war. Es bereitete grosse Schwierigkeit, den Hund mit „such a complex of apparatus“ sicher zu verbinden und ohne dass Bewegungen des Thieres die Versuchsanordnung störten. Als sensible Reize dienten starkes Kneipen der Zehen des anderen Beines, starke Faradisation der Haut oder des Brustmarkes mittelst eingestochener Elektroden.

Der Ausschlag des Unterschenkels und der Moment des Reizes wurden graphisch verzeichnet. Das Resultat dieser Versuche war, dass sich keinerlei Zusammenhang zwischen der Stärke des Partellarreflexes und den gleichzeitigen sensorischen Reizen nachweisen liess.

Reichert schliesst daher aus seinen Versuchen, dass die Verstärkung oder Hemmung des Kniephänomens lediglich durch Beeinflussung cerebraler Centra erfolge, welche dann ihrerseits wiederum auf die spinalen Reflexmechanismen einwirken.

Soweit lauten die Angaben, welche in der Literatur über diesen Gegenstand vorliegen.

II. Eigene Untersuchungen.

A) Allgemeines.

Seit mehreren Jahren mit Untersuchungen über die Sehnenreflexe beschäftigt, hatte ich zur Zeit der Publication der Arbeit von Reichert bereits eine Anzahl von Thierexperimenten angestellt, deren Ergebnisse zu den Resultaten dieses Autors in diametralem Gegensatze standen. Durch äussere Umstände ist der Abschluss dieses Theils der Arbeiten bis jetzt verzögert worden.

¹ E. T. Reichert, Journal of nerv. and ment. diseases. February 1890.

Die vorliegende Abhandlung enthält nun die Mittheilung von Beobachtungen, aus denen unzweifelhaft hervorgeht, dass in dem vom Hirne abgetrennten Rückenmarke der Säugethiere sich Vorgänge abspielen, welche bedeutende Veränderungen in der Art und Stärke der Sehnenreflexe zur Folge haben, und dass diese Vorgänge durch Reize, die auf sensorische Nerven oder intraspinalen Fasern ausgeübt werden, eine wesentliche Beeinflussung erfahren.

Ich werde in dieser Arbeit auch einige Punkte der allgemeinen Theorie der Sehnenreflexe erörtern müssen, welche mit der Frage der Bahnung und Hemmung nichts zu thun haben und daher streng genommen nicht in den Rahmen der Abhandlung gehören würden, deren Verständniss aber zur richtigen Deutung der mitunter ziemlich verwickelten Erscheinungen, die bei den Versuchen zu Tage treten, unbedingt nöthig ist, und die bisher keine ausreichende Beachtung gefunden haben. Es bezieht sich dies insbesondere auf das sogenannte „paradoxe Kniephänomen“, das ist das Auftreten von Beugung des Unterschenkels bei Auslösung des Patellarreflexes statt der gewöhnlichen Streckbewegung.

Die Versuchsanordnung war im Wesentlichen die, dass den Thieren — Kaninchen und Hunden — das Rückenmark im Brusttheile durchschnitten, und, nachdem sich die Thiere von der Operation erholt hatten, der Sehnenreflex einer bestimmten Muskelgruppe längere Zeit hindurch unter verschiedenen Bedingungen geprüft wurde.

Das Verhalten war nun bei den einzelnen Thieren ein verschiedenes. Es gelang indessen bald, bestimmte Typen herauszufinden, Typen sowohl in dem Verhalten der Sehnenreflexe an sich, als in ihrer Reaction auf äussere Einflüsse.

Die beiden Thierarten, die ich verwendete, wiesen grosse Verschiedenheiten auf. Das Phänomen der reflectorischen Hemmung konnte ich bei Kaninchen sehr oft sehen, während es mir nicht gelang, es bei Hunden hervorzurufen. Andererseits sah ich die Bahnung der Sehnenreflexe beim Kaninchen nie in eclatanter Weise, während sie an Hunden sehr häufig zu beobachten ist.

B) Versuche über Hemmung.

Zu den Versuchen erwiesen sich namentlich grosse, weisse Kaninchen geeignet, welche überhaupt für Experimente über Sehnenreflexe am besten zu sein scheinen, da diese Reflexe an ihnen besonders deutlich sind.

Zu den hier mitgetheilten Versuchen benutzte ich den Achillessehnenreflex, über welchen einige Worte vorausgeschickt werden müssen.

Dieser Reflex lässt sich beim Kaninchen durch einen Schlag auf die Achillessehne oder den Fersenbeinhöcker, unter Umständen auch durch Schlag auf gewisse Stellen der Planta auslösen. Auch wenn man die Achillessehne mit dem Tuber calcanei vom Fersenbeine abkneipt oder absägt, das Tuber in eine Klammer fasst, und nun bei passender Spannung der Sehne entweder diese selbst, oder das abgetrennte Knochenstück, oder die Klammer beklopft, erhält man den Reflex. Ebenso kann man ihn erhalten, wenn man die Sehne vom Fersenbeine abschneidet, anspannt und beklopft, oder wenn man endlich die Muskeln, die in die Sehne übergehen, mit einem Bindfaden umschnürt, diesen letzteren anspannt und beklopft.¹

Der Schlag wird mit einem leichten Hämmerchen oder einfach und zweckmässig mit dem Griffe einer geraden Scheere geführt.

Die Muskeln, welche constant auf diese Beklopfung zucken, sind der Triceps surae und der Musculus plantaris. Die Sehne des letzteren geht nun zwar an der Achillessehne vorbei in die Planta pedis und endigt an den zweiten Phalangen der Zehen.² Sie hängt jedoch mit der Achillessehne durch Bindegewebszüge anatomisch zusammen und es zuckt thatsächlich der Plantaris zusammen mit dem Triceps surae beim Achillessehnenreflexe. Man kann daher wohl unbedenklich den ganzen Muskelcomplex der Gemelli, Soleus und Plantaris für unsere Zwecke als eine

¹ Die Verhältnisse sind ganz dieselben, wie ich sie für andere Muskeln beschrieben habe, in: Verhandlungen des IX. Congresses f. innere Medicin, Wiesbaden 1890, S. 428.

² Vergl. W. Krause, Die Anatomie des Kaninchens, Leipzig 1868 S. 121.

physiologische Einheit, als einen Muskel auffassen.¹ Ich habe denselben in meinen Versuchsprotokollen kurz als „Wadenmuskel“ bezeichnet.

In einigen Versuchen habe ich um den Muskelreflex² rein, isolirt vom Knochenreflexe, studiren zu können, den „Wadenmuskel“ vom Unter- und Oberschenkel abgelöst, durch die oberen Ansatzsehnen eine starke Nadel durchgestochen, unten die Sehne vom Fusse getrennt und nun den Muskel, der noch durch Gefässe und Nerven mit dem Körper zusammenhing, zwischen Klammern ausgespannt.

In manchen Fällen ist der Achillessehnenreflex multimusculär. Es zucken nämlich bei der Auslösung desselben von der Achillessehne aus manchmal auch Muskeln des Oberschenkels, namentlich der Biceps femoris.

Zur Rückenmarksdurchschneidung wurde das Thier in gewöhnlicher Weise aufgebunden, der Wirbelcanal in hinreichender Ausdehnung mit Knochenzangen eröffnet, die Dura mater zur Ansicht gebracht, und meist sofort, ohne weitere Präparation des Rückenmarkes, sämtliche Weichtheile des Wirbelcanals mit einem schmalen, spitzen Messer durchschnitten. In die Wunde wurde zur Stillung der Blutung eine kleine Menge Penghawar Djambi gestopft und die Haut darüber vernäht.

Bei dieser Operation musste leider von der Narkose abgesehen werden, da jede Art derselben das Zugrundegehen des Thieres, welches eine unausbleibliche Folge des Eingriffes ist,³ und damit das Erlöschen der Sehnenreflexe sehr beschleunigt. Wenn man indess die Operation vorher am Cadaver gut eingeübt hat, so lernt man dieselbe bald so ausführen, dass das Thier entweder gar keine Schmerzen äussert, oder doch nur bei der Durchschneidung der Hautnervenstämmchen neben dem Rück-

¹ Es kann für unsere Zwecke ebenso unbedenklich die Thatsache vernachlässigt werden, dass der Triceps surae beim Kaninchen selbst wiederum aus Partien weisser und rother Muskelfasern zusammengesetzt ist. Vergl. Ranvier, Archives de physiologie norm. et path. 1874, pp. 5, 446.

² Siehe meinen Vortrag, in: „Verhandlungen des Congresses f. innere Medicin“ l. c.

³ F. Goltz, Pflüger's Archiv, Bd. 8, S. 460.

grate und während der allgemeinen Krämpfe bei der Rückenmarksdurchschneidung. Die letzteren aber können auch durch Narkose nicht gänzlich vermieden werden.

Nachdem das Brustmark durchtrennt war, wurde die Befestigung des Thieres gelockert und dasselbe durch 30 bis 45 Minuten, am besten vor dem warmen Ofen, oder den hinteren Theil in ein Tuch gehüllt, ausruhen gelassen.

Nach dieser Zeit sind wieder deutliche Sehnenreflexe zu constatiren.

Nun wurde das Thier neuerdings, und zwar in Rückenlage, befestigt, und es wurden der „Wadenmuskel“ und die Äste des Ischiadicus präparirt. Zu dem Behufe wurde ein Hautschnitt auf der hinteren Fläche des Beines in der Richtung der Axe der Extremität von der Mitte des Oberschenkels bis zur Ferse geführt, die Haut abgelöst, eine grössere über der Fascie verlaufende Vene zwischen zwei Ligaturen durchschnitten, dann die Fascie gespalten, der untere Theil des Biceps femoris, der in die Fascie des Unterschenkels übergeht, eventuell auch der untere Theil des Semimembranosus durchtrennt und zurückpräparirt. Entfernt man noch einige Fettklumpchen aus der Kniekehle, so sind hiedurch der Gastrocnemius und die Äste des Ischiadicus: Cutaneus femoris posterior, Tibialis und Peroneus freigelegt. Man präparirt noch die Achillessehne frei, fasst den Fuss in eine Klammer, welche an einem festen Stativ stellbar ist und fixirt damit das Sprunggelenk in Dorsalflexion. Eine passende Unterlage wird unter das Knie gelegt und so der „Wadenmuskel“ mässig gespannt. Der zweckmässige Grad von Spannung, bei dem der Reflex am besten ist, muss ausprobiert werden.

Bei der Präparation wird mit Wattabäuschchen, die mit physiologischer Kochsalzlösung befeuchtet sind, getupft. Die freigelegten Muskeln und Nerven müssen von Zeit zu Zeit mit Blut oder Kochsalzlösung befeuchtet und mit der zurückgeschlagenen Haut auf einige Augenblicke bedeckt werden, weil sie rasch trocknen und abkühlen. ¹

¹ Die Muskeln und Nerven des Kaninchens sind gegen Austrocknung und Abkühlung besonders empfindlich, sie erleiden dadurch rasch Einbusse an ihrer Vitalität. Besonderen Einfluss mag hiebei in unseren Versuchen

An den so präparirten Thieren wird nun folgender Versuch ausgeführt:

Man überzeugt sich, dass der Achillessehnenreflex prompt vorhanden ist. Nun wird mit einem Scheerenschlag der Nervus peroneus, der zum „Wadenmuskel“ in keiner anatomischen Beziehung steht, durchgeschnitten, und hierauf abermals der Achillessehnenreflex geprüft. In den allermeisten Fällen ist der Reflex unmittelbar nach der Durchschneidung sehr gering, in vielen Fällen gänzlich verschwunden. Nach einigen Secunden bis zu einer oder zwei Minuten kehrt er allmähig zur vollen Stärke zurück. Schneidet man jetzt wieder ein Stückchen vom centralen Stumpfe des Nerven ab, so wird der Reflex wieder inhibirt, stellt sich dann nach einiger Zeit wieder in seiner normalen Intensität ein. Diesen Versuch kann man oft sechs bis acht Mal wiederholen, so lange noch Nerv zum Abschneiden verfügbar ist.

Bei der Durchschneidung des Nerven treten bei manchen Thieren reflectorische Krämpfe von kurzer Dauer ein. Der Effect der Hemmung ist der Stärke dieser Krämpfe im Grossen und Ganzen proportional. Bei solchen Thieren bei denen der

die Störung der Circulationsverhältnisse durch den Rückenmarksschnitt haben. Der Abnahme der Contractionsfähigkeit geht mitunter ein Stadium äusserst gesteigerter Erregbarkeit voraus. Man kann in diesem Zustande Zuckungen erhalten, wenn man den motorischen Nerven eines Muskels leicht erschüttert, z. B. mit dem Finger betupft, oder ihn mit einem nicht vorgewärmten Operationsinstrumente, einer Pincette oder dergleichen berührt. Ich habe diese Erscheinung zu einer Zeit beobachtet, in der die Sehnenreflexe mit der Abnahme der Lebensthätigkeit bereits im Erlöschen waren, und bin das erstemal durch das höchst frappante Phänomen einer Muskelzuckung bei Beklopfen einer scheinbar indifferenten Stelle in grosses Erstaunen versetzt worden, bis die genaue Untersuchung ergab, dass es sich um directe mechanische Reizung des motorischen Nerven gehandelt hatte, welche durch einen gespannten Bindegewebsstrang vermittelt worden war. Ich glaube, ausdrücklich auf diese Quelle von Täuschungen und Irrthümern aufmerksam machen zu müssen, um so mehr, als gelegentlich schon Forscher von hervorragendem Rufe ähnlichen Täuschungen unterlegen sind. (Vergl. L. Hermann, Allg. Muskelphysik in: Hermann, Handbuch der Physiologie I. 1, Leipzig 1879, S. 113 und W. Biedermann, diese Sitzungsberichte, Bd. 97, S. 145.)

Krampf sehr heftig ist, tritt temporäres Verschwindendes Reflexes ein. Bei anderen Individuen mit geringeren Krampferscheinungen wird der Reflex nur merklich schwächer. Endlich kam es vor, dass die Hemmung sehr undeutlich war oder überhaupt nicht eintrat; bei diesen Thieren traten auch keine Reflexkrämpfe auf.¹

¹ Ich habe bisher die Verminderung oder Aufhebung des Achillessehnenreflexes ohne Weiteres als „Hemmung“ bezeichnet. Es lässt sich nun einwenden, dass die Erscheinung auch darauf beruhen könnte, dass die Erregbarkeit der grauen Substanz durch die reflectorischen Krämpfe temporär vermindert wird, mit anderen Worten, dass es sich um ein Ermüdungsphänomen handle.

Die Frage, auf die es ankommt, ist also die folgende: Sind die reflectorischen Krämpfe nach der Durchschneidung des sensiblen Nerven eine der Reflexminderung coordinirte Erscheinung, oder sind sie die Ursache der Reflexminderung?

Solche Reflexkrämpfe treten, wie schon die ersten Experimentatoren über die Hemmung durch centripetalen Reiz: Herzen, Setschenow und Nothnagel angeben, bei starker Reizung sensorischer Nerven häufig auf. Beim Frosche geht nach Nothnagel die bekannte Unterdrückung der Hautreflexe durch Faradisation des centralen Stumpfes eines durchschnittenen Ischiadicus und die Stärke des Reflexkrampfes zum Theile parallel, aber nur zum Theile. Wird nämlich der Versuch verhältnissmässig kurze Zeit nach der Durchschneidung des Rückenmarkes angestellt, so verursacht ein starker Strom einen ganz kurzen Reflexkrampf im anderen Beine und dann völlige Aufhebung der Reflexe in demselben, welche die Einwirkung des Stromes bis zu einer Minute überdauern kann. Ist der Strom nur schwach, dann fehlen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle Krampf und Reflexherabsetzung gänzlich oder sind beide nur in sehr geringem Masse vorhanden. Wenn aber der Versuch einen oder mehrere Tage nach der Rückenmarksdurchschneidung angestellt wird, dann ändert sich die Sache. Dann ruft die Faradisation des Nerven längerdauernde klonische Reflexkrämpfe hervor, die Unterdrückung der Reflexthätigkeit dagegen fehlt meistens gänzlich. Beim Frosche ist demnach das Verhalten der Reflexkrämpfe und der Hemmung nur bei einem gewissen Zustande des Rückenmarkes parallel.

Bei anderen Thieren wieder treten solche Reflexkrämpfe sogar bei Einflüssen auf, welche nicht zur Verminderung, sondern zur Bahnung der Sehnenreflexe führen. Derartige Experimente am Patellarreflex des Hundes werden in dieser Abhandlung weiter unten mitgetheilt.

Ich glaube es demnach für wahrscheinlicher halten zu sollen, dass der Reflexkrampf in unseren Versuchen nur eine Begleiterscheinung ist und dass wir es bei dem Verschwinden des Sehnenreflexes mit einem wirklichen Hemmungsphänomen zu thun haben.

Mehrmals habe ich beobachtet, dass bei Vorhandensein eines multimuskulären Reflexes die Hemmung für den eigentlichen Achillessehnenreflex eine vollständige war, während die Reflexzuckung im Biceps femoris nur wenig oder gar nicht beeinflusst wurde.

Wenn die Hemmung vom Nervus peroneus aus sehr stark war, dann gelang es auch, durch Insultirung des Nervus cutaneus cruris posterior (Krause) solche zu erzeugen. In anderen Fällen war die Durchschneidung dieses Hautnerven ohne Einfluss auf den Reflex.

Als Beispiele sind im Folgenden einige Versuchsprotokolle mitgetheilt. Zuerst eine Beobachtung von intensiver Hemmung:

26. Februar 1890. Grosses albinotisches Kaninchen. Kräftiges Thier.

3^h 10^m. Nachmittags. Unteres Brustmark durchgeschnitten.

3^h 40^m. Es wird am linken Beine durch Trennung des Biceps femoris und des Semimembranosus der Ansatz des Gastrocnemius am Oberschenkel freigelegt. Prompter Achillessehnenreflex.

3^h 45^m. Tuber calcanei mit der sich daran ansetzenden Achillessehne wird abgeknüpft und in einer Klammer befestigt.

Beklopfung der Sehne ruft prompte Zuckung im Wadenmuskel hervor.

Durch die oberen Ansatzsehnen des Wadenmuskels wird eine Nadel durchgestossen, der Muskel selbst vom Knochen abgelöst und mittelst der Nadel, in die eine zweite Klammer gefasst wird, gespannt.

4^h. Prompter Achillessehnenreflex. Durchschneidung des N. peroneus. Sehr starke klonische Krämpfe im Wadenmuskel.

Die Parallelität der Stärke des Reflexkrampfes und der Grösse und Dauer der Herabsetzung des Sehnenreflexes würden darauf beruhen, dass beide in gleichem Masse von der Fähigkeit des Rückenmarkes abhängen, durch einen äusseren Reiz beeinflusst zu werden.

Damit ist natürlich nicht die Frage tangirt, ob nicht in letzter Linie wieder die Hemmung auf einer Verminderung der Erregbarkeit der grauen Substanz beruhe, wie es die bekannte Theorie von Goltz postulirt. (F. Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869, S. 39 ff.)

Vergl. ferner: Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe. Turin 1864. — J. Setschenow, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868. — H. Nothnagel, Ctbl. f. d. med. Wissenschaften 1869, S. 211 und Virchow's Archiv, Bd. 49, S. 267.

Auf Beklopfen der Achillessehne keine Zuckung (mehrmals).

Der Muskel, welcher etwas trocken geworden ist, wird mit Blut befeuchtet und mit Haut bedeckt.

1^m Ruhe.

4^h 3^m. Schwäche, allmählig prompte Reflexe.

4^h 4^m. Prompte Reflexe.

4^h 5^m. Durchschneidung des N. cutaneus cruris posterior.

Krämpfe im Wadenmuskel, welche einige Secunden dauern.

Nach Aufhören derselben auf Beklopfen der Achillessehne kein Reflex im Wadenmuskel, wohl aber deutliche Zuckung im Biceps femoris (früher nicht beachtet).

Nach 2 Minuten Pause prompte Zuckung im Wadenmuskel bei Beklopfung seiner Sehne, gleichzeitige Zuckung im Biceps femoris.

4^h 8^m. Abschneidung eines Stückchens vom centralen Stumpfe des N. peroneus. Krämpfe im Wadenmuskel. Auf Beklopfen der Achillessehne keine Zuckung.

4^h 9^m. Wieder deutlicher Achillessehnenreflex.

4^h 10^m. Durchschneidung des N. tibialis posticus (d. h. des motorischen Nerven des Wadenmuskels).

Äusserst heftige klonische Krämpfe im Wadenmuskel.

Nach Aufhören derselben ein andauerndes Wogen und Schwirren im Muskel mit wurmförmigen Bewegungen.

Auf Beklopfen der Sehne keine Zuckung.

Dieselbe kehrt nicht wieder. Thier mit Chloroform getödtet.

Die folgende Beobachtung zeigt eine viel schwächere Hemmung:

10. Mai 1891. Grosses, weisses Kaninchen. Wenig kräftig.

10^h 45^m Vormittags. Brustmark durchschnitten.

11^h 25^m. Linkes Bein. Wadenmuskel und die Äste des Ischiadicus freigelegt.

Prompter Achillessehnenreflex.

Durchschneidung des N. peroneus.

Hierauf kein Reflexkrampf. Der Achillessehnenreflex vielleicht etwas schwächer als vorher, aber nicht mit Sicherheit zu constatiren.

Ein Schnitt durch den centralen Stumpf.

Diesmal der Reflex nach dem Schnitte merklich schwächer. Der Reflex erholt sich bald.

Nochmals Schnitt.

Erfolg der Hemmung nicht sicher.

Durchschneidung des N. cutaneus posterior ohne Einfluss auf den Reflex.

Die Hautwunde am Beine wird geschlossen.

11^h 40^m. Rechtes Bein. Wadenmuskel und Äste des Ischiadicus freigelegt.

Prompter Achillessehnenreflex.

Durchschneidung des N. peroneus.

Kurz dauernder Krampf im Wadenmuskel, der aus einigen Zuckungen besteht.

Reflex ist verschwunden, kehrt nach dem dritten oder vierten Schlage wieder, ist bei dem achten Schlage wieder so kräftig wie vorher. (Circa 25 Secunden nach der Durchschneidung.)

Abermals Schnitt durch den centralen Stumpf.

Eine einzige Reflexzuckung durch den Schnitt. Achillessehnenreflex nicht ganz geschwunden, doch bedeutend schwächer als vorher.

Mit dem fünften bis sechsten Schlage wieder normaler Reflex.

Abermals ein Stückchen abgeschnitten. Einige ganz schwache Reflexzuckungen durch den Schnitt ausgelöst.

Achillessehnenreflex diesmal gänzlich geschwunden, kehrt aber nach einigen Schlägen wieder.

Wieder ein Stückchen abgeschnitten. Reflex deutlich geringer geworden, erholt sich nicht mehr zur früheren Stärke.

Durchschneidung des N. cutaneus cruris post. ohne Einfluss auf den Reflex.

12^h 10^m. Thier getödtet.

Man sieht aus dem zweiten der mitgetheilten Experimente, dass der Verlauf des Versuchs am selben Thiere an beiden Beinen verschieden sein kann, dass sogar das Verhalten des Reflexes aus derselben Extremität Schwankungen unterworfen ist. Man hat es also keineswegs mit Versuchen zu thun, die unter allen Umständen „gehen“.

Es handelt sich eben darum, in welchem Zustande der Activität und der Erregbarkeit das Stück Centralnervensystem, dessen Vorgänge wir mit Hilfe der Sehnenreflexe studiren, angetroffen wird.

Beim Kaninchen arbeitete ich recht eigentlich an einem sterbenden Thiere. Wie bereits Goltz ¹ hervorgehoben hat, vertragen diese Thiere die Durchschneidung des Rückenmarkes sehr schlecht, sie gehen längstens innerhalb vierundzwanzig Stunden daran zu Grunde.

Das Verhalten des Rückenmarks ist also, grob schematisch aufgefasst, im Allgemeinen das Folgende: Nach der Durchschneidung entsteht ein tiefer Shock mit Hemmung aller Functionen. Dann erholt sich das Rückenmark, die Activität steigt bis zu einer gewissen Höhe, verbleibt auf derselben eine

¹ L. c.

Zeit lang, hierauf fällt dieselbe ab, indem das Thier allmählig an den allgemeinen Folgen der Durchschneidung — im Wesentlichen die Abkühlung der hinteren Körperhälfte — zu Grunde geht. Es ist demgemäss nur während einer gewissen Zeit, die oft ziemlich kurz ist, möglich, die Sehnenreflexe am Kaninchen zu studiren.

Auch während dieser „normalen“ Zeit kann der Zustand des Rückenmarkes sehr verschieden sein. Ausser dem Verhalten der Hemmungserscheinungen weist die verschiedene Intensität der Krämpfe, die reflectorisch infolge von Insulten auftreten, darauf hin.

Von den Reflexkrämpfen, die bei Durchschneidung von Nerven auftreten, habe ich bereits gesprochen.

Ähnliche tonische und klonische Krämpfe habe ich bei manchen Thieren gelegentlich von Sehnenreflexversuchen in einzelnen Muskeln auftreten gesehen, wenn ich die Sehne vom Ansatzpunkte ablöste und so den Muskel seiner gewohnten Dehnung beraubte.

Im Allgemeinen kann ich aber sagen, dass die Existenz einer Hemmung der Sehnenreflexe sich beim Kaninchen in der überwiegenden Mehrzahl der Beobachtungen nachweisen liess.

Anders verhält es sich beim Hunde. Man legt die Theilungsstelle des Ischiadicus frei, indem man einen Hautschnitt in der längeren Diagonale der Kniekehle führt, der äusseren Hälfte der kürzeren Diagonale entsprechend noch einen auf dem früheren Schnitte senkrechten macht, die beiden dreieckigen Hautlappen nach aussen abpräparirt und den M. Biceps femoris im unteren Theile zwischen zwei Massenligaturen durchschneidet. Prüfte ich nun den Achillessehnenreflex, durchschnitt den Nervus peroneus und löste unmittelbar danach wieder den Achillessehnenreflex aus, so liess sich kein Unterschied wahrnehmen. Ich habe den Versuch mehrmals, jedesmal mit dem gleichen negativen Resultate ausgeführt.

C) Versuche über Ermüdung und Bahnung.

Die folgenden Beobachtungen wurden ausschliesslich an Hunden, und zwar am Patellarreflexe angestellt. Als Reize

dienten Parodisation des Rückenmarkes und des Ischiadicus des anderen Beines.

Einige Vorversuche hatten ergeben, dass die richtige Wahl der Versuchstechnik von massgebender Bedeutung für das Gelingen war. Insbesondere kam es auf fünf Punkte an:

1. Die Narkose,
2. die Fixirung des Thieres,
3. die Verwendung eines Instrumentes, welches gestattete, beliebig viele Schläge von constanter Stärke zu ertheilen,
4. die Übertragung der Reflexbewegungen auf eine Schreibvorrichtung,
5. die Verwendung von Rückenmarkselektroden, welche bei Umlegung des Thieres sicher ihren Platz nicht veränderten.

Ad 1. Die Thiere wurden während der Versuche in tiefer Morphin- oder Morphin-Chloralhydrat-Narkose gehalten.

Ad 2. Der Patellarreflex des Hundes beschränkt sich in der Regel nicht auf Bewegungen im Kniegelenke: es sind daran gewöhnlich auch die Gelenke der Hüfte und des Fusses theilhaftig. Für diese Untersuchungen habe ich mich jedoch auf die Beobachtung der Bewegungen des Unterschenkels gegen den Oberschenkel beschränkt, und es wurde der Oberschenkelknochen der Extremität fixirt, an welcher der Versuch angestellt wurde. Zu diesem Zwecke wurde folgendermassen verfahren:

Es war das tief narkotisirte Thier in der Rückenlage am gewöhnlichen Hundebrette festgebunden. Nun wurde an der Aussenseite des Oberschenkels quer zur Axe desselben ein Hautschnitt geführt. Indem man die Fascie zart abpräparirt, eröffnet man den Spalt zwischen M. Biceps femoris und M. Vastus externus, welche beide man an der verschiedenen Anordnung ihrer Fasern unterscheidet. Man erweitert jetzt die Hautwunde durch einen zweiten in der Richtung des Muskelspaltes geführten, zum früheren senkrechten Hautschnitt, zieht den Biceps mit einem stumpfen zweizinkigen Haken nach hinten und eröffnet durch einige Schnitte in das Bindegewebe den Muskelspalt vollends, der bis an den Oberschenkelknochen führt. Der Vastus externus wird bei der Operation am besten gar nicht berührt, oder höchstens mit dem in physiologische Kochsalzlösung getauchten Finger. (Da hier kein irgendwie nennenswerthes Gefäss verläuft,

hat man es mit keiner Blutung zu thun und es ist deshalb die Präparation mit dem Messer dem rohen Auseinanderziehen der Muskeln weit vorzuziehen). Nun wird das Periost des Femur in der Längsrichtung eingeschnitten und der Knochen mit einem Drillbohrer in frontaler Richtung durchbohrt.

In den gebohrten Canal wird eine passende — nicht zu dünne — Schraube aus Eisen (sogenannte „Holzschraube“) eingeschraubt. Dieselbe muss so lang sein, dass der Kopf etwa einen halben Centimeter über die Muskelbäuche hervorragt. Nun wird die Hautwunde rings um die Schraube vernäht. Wird nun diese in eine massive eiserne Klammer gefasst, welche ihrerseits an einem an den Tisch angeschraubten Stative stellbar ist, so ist das Thier nunmehr vollkommen fixirt.

In einigen Versuchen habe ich von dem Muskelspalt zwischen Biceps und Vastus externus aus in der Länge von etwa drei Centimetern die Musculatur vom Oberschenkelknochen mittelst eines gekrümmten Elevatoriums abgelöst und durch den Spalt eine sehr starke Klammer eingeführt, in die der Knochen gefasst wurde.

Es ist jedoch diese letztere Befestigungsmethode im Allgemeinen weniger zu empfehlen, da bei der Operation Verletzungen der Musculatur nicht vermieden werden können und diese ausserdem noch dadurch geschädigt wird, dass sie dauernd mit einer grossen Masse kalten Metalls in Berührung bleibt.¹ Indessen hat gerade diese, eigentlich unzweckmässige Befestigung zu einigen interessanten Beobachtungen Veranlassung und Aufklärung gegeben.

Ad 3. Es finden sich in der Literatur, namentlich in jenen Arbeiten, die sich mit Messungen der zeitlichen Verhältnisse der Sehnenreflexe beschäftigen, eine ziemliche Menge von Schlagvorrichtungen für den Patellarreflex angegeben, welche jedoch sämmtlich für meine Zwecke nicht geeignet waren. Es handelte sich darum, einen Apparat zu verwenden, bei dem der Hammer unmittelbar nach dem nach abwärts gerichteten Schlage auf die Patellarsehne sich von derselben wieder erhob. Die einzelnen

Es wurde zwar die Klammer vor der Anlegung auf Bluttemperatur erwärmt.

Schläge mussten von gleicher Stärke sein. Die naheliegende Anwendung einer elektromagnetischen Vorrichtung wollte ich wegen der lästigen Complicirtheit vermeiden, die die ohnehin sehr zeitraubenden Vorbereitungen zu jedem Versuche noch vermehrt hätte. Ich habe mich deshalb der Federkraft bedient und folgendes Princip bei der Construction verwendet.

Wird eine gerade Feder, welche an einem Ende befestigt ist, dadurch in Schwingungen versetzt, dass das freie Ende weit aus der Ruhelage entfernt und dann losgelassen wird, so nehmen die Ausschläge anfangs sehr rasch ab, so dass die Feder, nachdem sie einige wenige grosse Schwingungen vollführt hat, von denen jede kleiner war als die vorhergehende, sehr bald nur in kleinen Excursionen um die Ruhelage schwingt. Wird das Ende der Feder jedesmal bis zu einem bestimmten Punkte abgebogen, so ist ein bestimmter Punkt der anderen Seite das Maximum des Ausschlages, das nur einmal bei jeder Reihe von Schwingungen erreicht wird. Ein Gegenstand, der sich in diesem Punkte befindet, erhält daher jedesmal einen sehr kurz dauernden Schlag von constanter Stärke, vorausgesetzt, dass die Elasticität der Feder constant ist. Diese Voraussetzung kann man bei geringen Temperaturschwankungen für die Grenzen der Versuchsfehler, auf die es hier ankommt, unbedenklich machen.

Nach diesem Principe habe ich den auf Taf. I, Fig. 1, abgebildeten „Reflexhammer“ anfertigen lassen.

Mit einer runden, eisernen Stange *a*, welche mittelst Kreuzkopfs an einem an den Tisch angeschraubten Stative stellbar ist, sind zwei vierkantige Stangen *b* und *c* vernietet. Die Stange *b* ist zweimal rechtwinkelig gebogen und trägt auf ihrem oberen Theile eine verschiebbare Backe *f* aus Messing, mit deren Hilfe eine gerade Feder *d* (Miederplanchette) mittelst Schraube festgeklemmt ist. Die Stange *c* ist in einer zur Stange *b* parallelen Ebene in einem stumpfen Winkel gebogen und trägt an ihrem oberen Ende einen Reiber *e* aus Messing, der senkrecht auf der Ebene der Zeichnung steht. Seine Excursionsfähigkeit ist durch einen rückwärts angebrachten Stift, der in der Abbildung nicht sichtbar ist, auf ein geringes Mass beschränkt. Durch diesen Reiber wird das obere Ende der Feder *d* festgehalten; wird sein Griff niedergedrückt, so schnellt die Feder bis zur (punktirten) Lage *d'* hinab

und kehrt nach wenigen grösseren Schwingungen, von denen keine die Lage d' mehr erreicht, in eine mittlere Stellung zurück, aus der sie mit der Hand wieder in die Höhe gehoben wird, worauf man sie mit dem Reiber e fixirt. An der Feder, etwas unterhalb ihres oberen Endes, ist ein beilförmiges Hämmerchen g aus weichem schwarzen Radirgummi,¹ mittelst zweier Schraubchen befestigt. Seine untere Kante ist derart schief abgestutzt, dass sie beim Aufschlagen desselben — in der Lage d' — horizontal zu liegen kommt.

Mit dieser einfachen Vorrichtung kann man bei richtiger Einstellung beliebig viele Schläge von gleichbleibender Stärke ertheilen.

Ad 4. Zur Schreibung wurden die Bewegungen des Unterschenkels in der Verticalebene verzeichnet. Nun ist zwar das Kniegelenk kein Charnier, und es geschehen in demselben auch Bewegungen in seitlicher Richtung. Dieselben sind jedoch so unbedeutend, dass sie für die Zwecke unserer Untersuchungen nicht in Betracht kommen.²

Ich habe desshalb die auf Taf. I, Fig. 2, schematisch dargestellte Methode der Schreibung gewählt. (In der Abbildung sind alle unwesentlichen Theile, als Stative u. dergl., weggelassen.)

Es wird ein kleiner Hautschnitt auf der äusseren Seite der Vorderfläche des Unterschenkels geführt, zwischen den Extensoren eingegangen, die Tibia blossgelegt, mittelst eines Drillbohrers in frontaler Richtung durchbohrt und die gegenüberliegende Haut der Innenseite durchstossen. Durch den gebohrten Canal wird ein Seidenfaden gezogen und seine Enden zusammengeknüpft. Derselbe ist mittelst feiner Häkchen mit einem zweiten Faden zusammengehängt, der an einer kleinen leichten Scheibe aus Hartkautschuk angreift. In den Rand der Scheibe sind zwei Nuten eingeschnitten. In der einen Nute ist der erwähnte Faden angekittet, in der

¹ In einigen Versuchen verwendete ich ein Hämmerchen aus Holz. Die Anwendung dieses harten Instrumentes hatte, wie unten beschrieben werden wird, gelegentlich das Auftreten eines paradoxen Kniephänomens zur Folge.

In einer Beobachtung, die später (S. 280) mitgeteilt ist, war die seitliche Beweglichkeit des Kniegelenkes allerdings von Bedeutung.

zweiten zieht ein Seidenfaden in entgegengesetzter Richtung zu einer stählernen Feder, welche an einem Brettchen aus hartem Holze befestigt ist.

Das Brettchen ist an einem Stative so angebracht (nicht abgebildet), dass es in beliebige Höhe und Neigung gegen die Horizontalebene gestellt werden kann. Durch die Spannung der Feder ist der Unterschenkel suspendirt.

An der Kautschukscheibe ist in einem Radius derselben eine Feder aus spanischem Robre befestigt, welche auf einer Kymographiontrommel schreibt, die mit berusstem Glanzpapier überzogen ist. Die Patellarreflexe werden als Zacken verzeichnet, deren Spitzen nach unten gerichtet sind.

Ad 5. Als Rückenmarkselektroden dienten feine Kupferdrähte, an deren Enden kleine Kugeln angeschmolzen waren. Zur Befestigung einer solchen Elektrode war ein Zinkblechstreifen dem Rücken des Thieres entsprechend gebogen und an beiden Enden mit Löchern versehen, durch die ein Band um den Bauch des Thieres gezogen wurde. In ein Loch in der Mitte des Blechstreifens (Taf. I, Fig. 3) war eine aus zwei ineinander geschraubten Stücken bestehende Hülse aus Hartkautschuk eingesetzt, in deren Mitte sich eine axial durchbohrte Klemme aus Messing befand, welche die Leitungsschnur und die Elektrode aufnahm. Nachdem die Elektrode in das Rückenmark eingestossen war, wurde sie in der Klemme befestigt, der Blechstreifen an den Bauch, respective Thorax, gebunden, die Hautwunde am Rücken möglichst vernäht und der Streifen durch die vier kleinen Löcher um die Mitte an die Haut angenäht. —

Die ganze Versuchsanordnung gestaltete sich demgemäss nun folgendermassen:

Das Thier wurde durch eine subcutane Injection von 0·2 Morph. mur. und Inhalation von Äther tief narkotisirt, der Wirbelcanal im unteren oder mittleren Brusttheile mit Knochenzangen eröffnet, das Rückenmark blossgelegt. Dasselbe wurde an zwei etwa einen halben Centimeter von einander entfernten Stellen quer durchschnitten.

Der obere Schnitt wurde angebracht, damit bei der Faradisation des unteren Abschnittes nicht durch Stromschleifen, die nach oben dringen, Schmerz verursacht würde. Bei sehr starken

Strömen ist diese Massregel jedoch ohne Wirkung. Nach der Durchschneidung wurde ein wenig Peughawar in die Wunde gestopft, die Hautwunde durch Naht geschlossen. Unmittelbar darauf wurde das Sacralmark (zu einem sogleich zu erwähnenden Zwecke) freigelegt, in die Wunde ebenfalls etwas Penghawar gestopft, die Haut darüber vernäht.

Nun wurden beide Tibien durchbohrt und Seidenfäden durchgezogen. In einigen Versuchen wurde auch gleich der Oberschenkelknochen blossgelegt und die Schraube zur Fixirung eingedreht.

Nach diesen Operationen wurde das Thier durch sechs bis sieben Stunden am warmen Ofen ausruhen gelassen.

Nach dieser Zeit erhielt es wieder 0·2 Morph. mur. subcutan. In einigen Versuchen wurde jetzt auch eine Jugularis freigelegt und zur Verabreichung von Chloralhydrat eine Canüle eingebunden. Nachdem Narkose eingetreten war, wurden die Hautwunden am Rücken wieder geöffnet und in das Brust- und Sacralmark je eine der beschriebenen Elektroden eingestossen und in der oben angegebenen Weise befestigt.

Jetzt wurde der Hund auf den Rücken gelegt festgebunden und der Oberschenkel an der Schraube oder mit der jetzt eingeführten Knochenklammer in der angegebenen Weise befestigt.

Nun wurde der Unterschenkel an die Schreibvorrichtung angehängt und endlich der „Reflexhammer“ angebracht. Die Einstellung des letzteren war ziemlich mühsam und erforderte viele Zeit, da auch die Stellung des Oberschenkels und die Spannung der Feder an der Schreibvorrichtung immer wieder geändert werden mussten, bis die Reflexe möglichst schön waren. War aber die Vorrichtung einmal eingestellt, so konnte das Thier stundenlang beobachtet werden, wenn nur von Zeit zu Zeit durch Application von Morphin oder Chloralhydrat für die Narkose gesorgt wurde. Änderte sich im Verlaufe des Versuches der Tonus der Oberschenkelmuskeln sehr bedeutend, so musste allerdings der Hammer neu eingestellt werden.

Die Beobachtungen selbst wurden in der Weise vorgenommen, dass durch längere Zeit, immer nach Pausen von einigen Minuten, Reihen von Reflexen verzeichnet wurden. War eine gewisse Constanz im Verhalten derselben eingetreten, so wurde

die Faradisation des Rückenmarkes oder des Ischiadicus des anderen Beines vorgenommen und danach wieder durch einige Zeit die Reflexe verzeichnet.

Es kommen also in Betracht: erstens das Verhalten der Reflexe ohne besondere äussere Reize, zweitens die Reaction der Reflexe auf Reize.

In ersterer Beziehung ist Folgendes zu bemerken:

In der Mehrzahl der Beobachtungen waren die Ausschläge im Anfange von einer gewissen mittleren Höhe. Nach einiger Zeit wurden sie kleiner und zugleich zeigte sich eine deutliche Ermüdbarkeit des Rückenmarks für den Reflex. Es wurde nämlich nur etwa jeder vierte bis sechste Schlag mit einer deutlichen Reflexcontraction beantwortet, während die dazwischen erfolgenden Schläge nur ganz schwache Zuckungen auslösten, oder sogar solche, bei denen man zweifeln musste, ob es sich um Ausschlag durch Muskelzuckung oder einfach um den Effect der mechanischen Erschütterung des Beines handelte. Eine solche Curve zeigt beispielsweise Taf. IV 7^h 53^m. (Von rechts nach links zu lesen!)

In anderen Versuchen waren von vornherein sehr starke Reflexe mit bedeutendem Ausschlage vorhanden, oft aus mehrfachen Contractionen bestehend (Taf. IV, die Curven der letzten Zeile).

Wieder in anderen Fällen waren anfangs Reflexe vorhanden, dieselben erloschen nach einiger Zeit gänzlich. Gewöhnlich ging dem vollständigen Verschwinden ein Stadium ausgesprochener Ermüdbarkeit für den Reflex voraus. Dabei verhielt sich das Bein, welches zur Schreibung verwendet wurde, und das andere freie meist gleich. In einigen Fällen aber schwand an dem ersteren Beine zu einer Zeit der Patellarreflex, in der er am anderen freien noch vorhanden, ja mitunter sogar sehr stark war.

Endlich sah ich einmal ein Thier, an welchem absolut keine Patellarreflexe hervorzurufen waren und bei dem auch nach der sogleich zu besprechenden Reizung des Ischiadicus und der Einspritzung von Strychnin keine auftraten.

Was zweitens die Reaction der Reflexe auf Reize betrifft, so habe ich, wie schon erwähnt, als Reiz nur den faradischen Strom verwendet. Die Vortheile, welche derselbe von vornherein

gegenüber mechanischen, thermischen und chemischen Reizen darbietet, sind so bedeutend und die Resultate, die ich bei Anwendung desselben erzielt habe, waren so befriedigend, dass ich auf Versuche mit anderen Arten von Reizen verzichtet habe. Es liess sich nun im Verhalten der Reflexe gegen Reizung deutlich ein gesetzmässiges Verhalten constatiren:

- a) In allen Beobachtungen, in welchen die Reflexe schwach waren, oder allmählig geringer wurden, so dass das Rückenmark, wenn ich so sagen darf, allmählig „einschlieft“, wurden nach Einwirkung genügend starker faradischer Ströme sehr starke Reflexe hervorgerufen. Dieselben nahmen continuirlich ab und waren nach einigen Minuten wiederauf den früheren Stand herabgesunken. Eine neuerliche Reizung stellte wieder starke Reflexe her, dieselben nahmen bald wieder ab. Dieser Versuch konnte beliebig oft wiederholt werden. Das ist nun genau die Erscheinung, die S. Exner „Bahnung“ genannt und bei Reizung centripetaler Bahnen gesehen hat.

Wendete ich schwächere Ströme an, so war die Bahnung weniger ausgeprägt. Sank die Intensität des Stromes unter ein gewisses Mass, so blieb die Reizung ohne Wirkung,¹ ebenso wenn die Reizung zu kurz dauerte.²

- b) Wenn sehr starke Reflexe vorhanden waren, so wurde durch die Application des faradischen Stromes auf das Rückenmark eine bedeutende Herabsetzung derselben für kurze Zeit erzielt.

Gelegentlich hatte es den Anschein, als ob die beiden Wirkungen a) und b) sich combinirten. Es war nämlich unmittelbar

¹ Es wurden Dauer und Stärke der Faradisation vielfältig variirt. Durch Einwirkung ganz schwacher Ströme, welche keine Bewegungen der Extremitäten erzeugten, gelang es mir nicht, eine merkliche Wirkung zu erzielen, auch dann nicht, wenn die Application bis zu 20 und 30 Minuten dauerte.

² Ich glaube vermuthen zu dürfen, dass in diesem Umstande das negative Resultat, welches Reichert bei seinen auf S. 6 angeführten Versuchen erhielt — zum Theile wenigstens — begründet war. Eine wirkliche Kritik dieser Arbeit kann ich jedoch nicht geben, da die Mittheilung äusserst kurz gehalten ist, auch keine Versuchsprotokolle enthält.

nach der Reizung der Reflex geringer, als vorher; nach kurzer Zeit aber traten mächtige Ausschläge auf, die wieder allmählig schwächer wurden. Es entspricht dies vollkommen der allgemeinen Erfahrung, nach der Ermüdung und Reizung die mit einander unablässig ringenden Gewalten im Nervensysteme sind.

Im Folgenden theile ich nun einige Beobachtungen mit den Curven in extenso mit, da ich die weiteren Erörterungen an die Besprechung der einzelnen Versuche mit ihren Details knüpfen muss. Die Curven finden sich auf Taf. II—V. Sie sind photolithographische Reproductionen der Originalcurven. Sie sind sämmtlich von rechts nach links zu lesen.

14. April 1891. Mittelgrosser gelbbrauner Hund. 0·2 Morph. mur. subcutan, dann Ätherinhalation.

10^h 30^m Vormittags. Unteres Brustmark durchschnitten. Geringe Blutung. Unmittelbar darauf das Sacralmark freigelegt.

5^h Nachmittags. 0·2 Morph. mur. subcutan, dann noch etwas Ätherinhalation.

Beide Tibien durchbohrt, ins Rückenmark die Elektroden eingeführt.

Der rechte Femur wird freigelegt und die Knochenklammer gefasst.

Die Apparate werden eingestellt.

6^h 17 Schreibung (die Curven siehe auf Taf. II, Serie I). Jede grosse Zacke entspricht einem Patellarreflex.

6^h 17^m bis 6^h 21^m. Reizung des Rückenmarkes mit ganz schwachem Strome.

6^h 22^m. Schreibung. Leichter Tremor des Beines während derselben. Die Reflexe sind kleiner geworden.

6^h 29^m. Schreibung. Kleine Reflexe.

6^h 33^m bis 6^h 38^m. Reizung des Rückenmarkes mit ganz schwachem Strome.

6^h 38^m. Schreibung. Die Ausschläge des Beines sind so minimal, dass es wahrscheinlich ist, dass dieselben nur mechanische Erschütterungen darstellen.

6^h 39^m bis 6^h 41^m. Reizung des Rückenmarkes mit stärkerem Strome, so dass leichter Tetanus der Beine entsteht.

6^h 42^m. Schreibung. Deutliche Reflexe. Jeder zweite von ihnen ist kleiner.

6^h 47^m. Schreibung. Die Reflexe sind wieder kleiner geworden.

6^h 55^m. Keine deutlichen Reflexe. Es wird die Stellung des Beines geändert, so dass das Knie stärker gebeugt ist.

6^h 57^m. Schreibung. Keine deutlichen Reflexe, wohl nur mechanischer Effect der Erschütterung.

Am linken freien Beine sind noch deutliche Reflexe vorhanden, doch zeigt sich ausgesprochene Ermüdbarkeit, indem die Reflexe mit jedem folgenden Schlage kleiner werden, so dass der vierte Schlag keine Reflexe hervorruft. Nach kurzer Pause wieder deutlicher Reflex, der mit dem vierten Schlage wieder verschwindet u. s. w.

Das rechte Bein wird in die frühere Stellung gebracht.

7^h 30^m. Schreibung. Keine Reflexe vorhanden (wie 6^h 57^m).

7^h 15^m. Ebenso.

7^h 19^m. Ebenso.

7^h 20^m. Schwache Reizung des Rückenmarkes. Danach beim Klopfen aus freier Hand schwache Patellarreflexe.

7^h 26^m. Schreibung. Wie um 7^h, nur mechanischer Effect des Schlages.

7^h 28^m bis 7^h 29^m. Reizung mit etwas stärkerem Strome, aber noch so schwach, dass keine Muskelcontractionen in den Beinen entstehen.

7^h 29^m. Schreibung. Wie vorher. Reflexe fehlend. Reizung mit starkem Strome durch $\frac{1}{4}$ Minute, so dass mässiger Tetanus der Beine entsteht.

7^h 30^m. Schreibung. Ganz schwache, aber deutliche Reflexe.

7^h 32^m. Reizung mit enorm starkem Strome (Rollen des Inductionsapparates nahe über einander geschoben). Sehr starker Tetanus der Beine. Dauer der Reizung 1^m.

Nach Aufhören der Reizung starker Tetanus in den Beinen nachdauernd. Nachdem derselbe geschwunden.¹

7^h 36^m. Schreibung. Sehr starke Reflexe.

7^h 40^m bis 7^h 50^m. Schreibungen. Die Reflexe nehmen continuirlich ab, bis sie wieder ganz klein geworden sind.

7^h 52^m. Reizung des Rückenmarkes mit äusserst starkem Strome (wie früher) durch 1^m.

7^h 54^m bis 8^h. Schreibungen. Die Reflexe wieder sehr stark. Sie nehmen continuirlich ab.

8^h 2^m. Abermals Reizung mit äusserst starkem Strome durch 1^m.

8^h 3^m bis 8^h 11^m. Schreibungen. Wieder anfangs sehr starke Reflexe, die allmählig abnehmen.

8^h 12^m. Nochmals sehr starke Reizung des Rückenmarkes durch 1^m.

8^h 14^m bis 8^h 18^m. Schreibungen. Verhalten der Reflexe wie um 8^h 8^m bis 8^h 11^m.

8^h 20^m. Thier getödtet.

¹ Es ist dieses erste Mal, wie der Vergleich mit den folgenden Curven 7^h 45^m, 8^h 3^m und 8^h 14^m lehrt, ein wenig zu lange mit der Schreibung gewartet, und dadurch das erste Stadium der grössten Reflexsteigerung verpasst worden, welches eben noch in die Zeit der tetanischen Steifigkeit des Beines hineingefallen ist.

In diesem Versuche nahmen die anfangs deutlich vorhandenen Reflexe constant ab, bis sie so gut wie Null waren. Ganz schwache Ströme waren ohne Einfluss auf den Reflex. Ein etwas stärkerer Strom zeigte deutlich eine bahnende Wirkung (6 Uhr 42 Min.), die jedoch nur gering war.

Ein starker Strom von $\frac{1}{4}$ Minute Einwirkungsdauer verursachte schon stärkere Bahnung. Wirkte aber ein äusserst starker Strom durch 1 Minute ein, so war sehr intensive Bahnung zu constatiren, welche 6 bis 8 Minuten lang anhielt.

Die folgende Beobachtung zeigt ein wenig complicirtere Verhältnisse (Taf. III, Serie II und III).

24. April 1891. Mitteltgrosser weisser langhaariger Hund (Weibchen). Anämisches Thier mit blassen Muskeln.

10^h Vormittags. In Morphin-Äther-Narkose das untere Brustmark durchschnitten, dann das Sacralmark freigelegt und beide Tibien durchbohrt.

5^h Nachmittags. Injection von 0.2 Morph. mur. Rückenmarkselektroden eingesetzt. Der rechte Femur wird in die Knochenklammer gefasst. Hölzernes Hämmerchen am „Reflexhammer“.

5^h 46^m bis 5^h 55^m. Schreibungen (Taf. III, Serie IIa). Die Reflexe erweisen sich sämmtlich als „paradoxe“ (Zacken zuerst nach oben gerichtet, und dann erst nach unten).

Wird die Patellarsehne nicht mit dem „Reflexhammer“, sondern aus freier Hand mit dem Griffe einer geraden Scheere oder einfach mit der Kuppe des Zeigefingers beklopft, so sind die Reflexe normal. Wird aber der Schlag mit der Scheere so stark geführt, dass man den Widerstand des Knochens fühlt, und der Schlag etwa so intensiv ausfällt, wie der recht kräftige Schlag des Reflexhammers, so erhält man auch aus der Hand „paradoxe“ Reflexe.

Die Curve *b* zeigt zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Serien von Schreibungen: die erste von normalen Reflexen, durch Beklopfen mit dem Zeigefinger ausgelöst, die zweite von paradoxen Reflexen, bei Verwendung des „Reflexhammers“ erzeugt.

7^h. Das Thier ist etwas unruhig geworden. Blosslegung der linken Vena jugularis, Einführung einer Canüle in dieselbe und Injection einer 20procentigen Lösung von Chloralhydrat. In den linken Femur wird eine Schraube eingedreht und das Bein mittelst derselben fixirt.

7^h 21^m. Schreibung am linken Beine. (Taf. III, Serie III). Die Reflexe sind so schwach, dass es fraglich erscheint, ob man es mit wirklicher Muskelzuckung oder mit mechanischer Erschütterung zu thun hat.

7^h 22^m. Reizung des Rückenmarkes durch ziemlich starken faradischen Strom 1^m lang.

7^h 23^m. Schreibung. Starke Reflexe.

7^h 24^m. Schreibung. Die Reflexe haben wieder bedeutend abgenommen.

7^h 25^m bis 7^h 26^m. Abermals Reizung des Rückenmarkes.

7^h 26^m. Schreibung. Steigerung der Reflexe.

7^h 27^m. Reflexe fast erlöschen.

7^h 28^m bis 7^h 29^m. Reizung des Rückenmarkes. Der Strom noch etwas stärker.

7^h 30^m. Schreibung. Sehr starke Reflexe, welche gleich wieder abnehmen.

7^h 31^m. Reflexe ganz klein.

7^h 34^m. Schreibung.

7^h 35^m. Reizung des Rückenmarkes.

7^h 36^m. Schreibung. Starke Reflexe.

7^h 38^m. Schreibung. Reflexe klein.

7^h 40^m. Schreibung. Reflexe so gut wie Null.

7^h 41^m bis 7^h 42^m. Reizung des Rückenmarkes.

7^h 42^m. Schreibungen. Starke Reflexe, die rasch abnehmen.

(Beim 2. und 6. Reflexe sind spontane, krampfartige Zuckungen mit dem Reflex zusammengefallen.)

Thier getödtet.

} Die Curven sind missglückt.

Am linken Beine dieses Thieres fanden sich die typischen Erscheinungen der Bahnung des Patellarreflexes durch Reizung intraspinaler Fasern.

Der Effect dauerte an diesem Individuum, welches ziemlich schwächlich und anämisch war, verhältnissmässig kurz, 1 bis 2 Minuten.

Sehr bemerkenswerth ist das Auftreten des paradoxen Reflexes am rechten Beine. Da dieses Phänomen bei den Versuchen öfters zur Beobachtung kam, bedarf es einer eingehenderen Besprechung.

Das Auftreten eines Beugestosses statt einer Streckbewegung beim Patellarreflexe ist von Berger,¹ Schuster,² Marinian³ und Benedikt⁴ an Kranken beobachtet worden.

¹ Berger, Centralblatt für Nervenheilkunde, Psychiatrie und gerichtliche Psychopathologie, herausgegeben von Erlenmeyer. 1879, S. 73.

² A. Schuster, Diagnostik der Rückenmarkskrankheiten. Berlin 1884, S. 32.

³ W. Marinian, Rivista clinica, X., Bologna 1884, p. 430.

⁴ M. Benedikt, Neurologisches Centralblatt, 1889, Nr. 17.

Lombard ¹ fand diese Form des Patellarreflexes gelegentlich bei seinen Versuchen an gesunden Menschen. Die recht zweckmässige Bezeichnung „paradoxes Kniephänomen“ rührt von Benedikt her. An Thieren ist die Erscheinung bisher nicht untersucht worden.

Wenn wir die Curven paradoxer Reflexe (Taf. III, Serie II und Serie IV, 7^h 38^m—7^h 52^m), mit denen von normalen Reflexen vergleichen, so verhalten sie sich zu einander beinahe wie Spiegelbilder. Bei den normalen Reflexen kommt es vor, dass auf die zuerst ausgeführte Streckbewegung eine Beugebewegung folgt. Diese mag zum Theile bloss elastische Schwingung sein, zum Theil ist sie aber durch wirkliche Muskelcontraction bedingt. Beispiele sind die Curven auf Taf. III, Serie IV, 6^h 56^m ff. und Taf. IV, Serie V, 6^h 20^m ff. Diesen entsprechen unter den paradoxen Reflexen die, welche in dem eben mitgetheilten Versuch zur Beobachtung gelangten. Ausserdem kommen paradoxe Reflexe vor, in deren Curve die Beugebewegung fast ausschliesslich zum Ausdrucke gelangt, wie die in dem weiter unten zu besprechenden Versuche (Serie IV) mitgetheilten. Diese entsprechen wieder den Curven in Serie I.

Zur Erklärung des Phänomens muss ich mich auf die Resultate meiner Untersuchungen über das Wesen der Sehnenreflexe beziehen, von denen ich eine kurze Mittheilung auf dem IX. Congresse für innere Medicin gemacht habe.² Ich habe nachgewiesen, dass die Erscheinung, die man gewöhnlich Sehnenreflex nennt, in der Regel aus zwei Phänomenen zusammengesetzt ist: Erstens einer Zuckung des Muskels, dessen Sehne beklopft wird, ausgelöst durch Übertragung des Stosses auf die sensorischen Nerven des Muskels, zweitens einer Zuckung sämtlicher an dem betreffenden Abschnitte der Extremität sich inserirenden Muskeln, ausgelöst durch Erschütterung der periostalen Nerven des Knochens. Für gewöhnlich überwiegt der Effect der Contraction desjenigen Muskels, dessen Sehne direct beklopft wird. Beim Patellarreflex speciell erfolgt eine Contraction sämtlicher Muskeln des Oberschenkels, es überwiegt aber

¹ W. P. Lombard, Journal of Physiology. X., p. 122.

² L. c.

die des Quadriceps und der normale Patellarsehnenreflex ist darum ein Streckstoss im Knie. Es kann aber aus verschiedenen Ursachen dahin kommen, dass der Knochenreflex, dessen Wirkung die Fixirung des Gelenkes ist, über den Muskelreflex die Oberhand gewinnt. Ist nun gar der Muskel, dessen Sehne den ersten Angriffspunkt des Stosses bildet, in seiner Contractionsfähigkeit irgendwie behindert, so überwiegen im Zusammenwirken seine Antagonisten und es kommt der paradoxe Reflex zum Vorschein.

Ein solcher Fall lag in unserem Versuche vor. Es wurde bei der Einführung der Knochenklammer (Vgl. S. 268) der Quadriceps ein wenig beschädigt. Wurde nun der Schlag auf die Patellarsehne so sanft geführt, dass der Knochen nicht mit erschüttert wurde, so erhielt man den isolirten Muskelreflex des Quadriceps: Streckung des Knies. Wurde dagegen der Schlag so stark wie gewöhnlich geführt und wie am andern Beine, so wurden Muskel- und Knochenreflex ausgelöst, im Zusammenwirken der Oberschenkelmuskeln siegten die Beuger über den lädirten Quadriceps. Starke Schläge mussten also Beugung des Oberschenkels: „paradoxen Reflex“ verursachen. Dass diese Auffassung richtig ist, beweist das Verhalten des anderen Beines, welches durch das für den M. quadriceps ungefährliche Verfahren der Einbohrung einer Schraube in den Oberschenkelknochen befestigt wurde und an welchem die Reflexe normal waren.

Ich habe mich endlich davon überzeugt, dass ich das paradoxe Kniephänomen willkürlich herstellen konnte, wenn ich den Quadriceps dadurch schädigte, dass ich einige der Faserung parallele Schnitte in den Muskel machte — wodurch jedenfalls eine Anzahl motorischer Nervenfasern zerstört wurde.

Ich reihe an diese Beobachtung die folgende, welche die Bahnung durch Reizung eines sensorischen Nerven illustriert. Sie ist dadurch complicirt, dass im Verlaufe des Versuches wieder ein paradoxes Kniephänomen auftrat, welches aber diesmal durch eine andere Ursache, als in dem eben besprochenen Versuche bedingt war.

29. April 1891. Mittlgrosser, schwarzer Hund, Weibchen.

10^h 30^m Vormittags. In Morphin-Äther-Narkose das untere Brustmark

durchschnitten. Sacralmark freigelegt. Beide Tibien durchbohrt. In den rechten Femur die Schraube eingedreht.

6^h Nachmittags. 0·2 Morph. mur. subcutan und eine 20procentige Lösung von Chloralhydrat in die linke Jugularis eingespritzt. Elektroden im Rückenmark befestigt, etc. Kautschukhämmerchen am „Reflexhammer“.

6^h 53^m. Schreibung (Tafel III, Serie IV). Sehr kleine Reflexe; deutliche Ermüdbarkeit.

6^h 56^m. Reizung des Rückenmarkes mit starkem faradischen Strome durch $\frac{1}{4}$ ^m.

6^h 56 $\frac{1}{4}$ ^m bis 7^h 3^m. Schreibungen. Die Reflexe sind nach der Reizung gesteigert, nehmen dann ab.

Der linke Ischiadicus wird nun freigelegt. Injection von etwas Chloralhydrat.

7^h 34^m. Schreibung. Sehr kleine Reflexe.

An den Ischiadicus werden Elektroden angelegt.

7^h 37^m bis 7^h 38^m. Reizung des Ischiadicus. Während derselben Reflexetanus im rechten Beine. Danach eine gewisse Steifigkeit zurückbleibend.

7^h 38^m bis 7^h 39^m. Schreibungen.

Sehr starke Reflexe, welche allmählig erlöschen. Dieselben sind „paradox“.

Es sind nämlich Reflexzuckungen in den Adductoren beim Tetanus aufgetreten und es hat sich dadurch die Lage des Unterschenkels gegen den Oberschenkel und gegen den „Reflexhammer“ derart geändert, dass der Hammer jetzt anstatt der Patellarsehne die Tuberositas tibiae trifft und Knochenreflex der Beuger macht. Es wird jedoch absichtlich vorläufig nichts geändert.

7^h 43^m. Schreibung. Wieder ganz kleine Reflexe, so gut wie Null.

7^h 44^m. Reizung des Ischiadicus durch $\frac{1}{2}$ ^m.

7^h 44 $\frac{1}{2}$ ^m bis 7^h 49^m. Schreibungen. Wieder sehr starke paradoxe Reflexe, die continuirlich abnehmen.

7^h 49 $\frac{1}{2}$ ^m. Reizung des Ischiadicus durch $\frac{1}{2}$ ^m.

7^h 50^m bis 7^h 52^m. Schreibungen. Verhalten der Reflexe wie um 7^h 44^m.

7^h 53^m. Hammer und Klammer werden anders gestellt.

Schreibung. Normale Reflexe, deutliche Ermüdbarkeit.

7^h 57^m. Schreibung. Reflexe wie vorhin.

7^h 58^m bis 7^h 59^m. Reizung des Ischiadicus. Starker Reflexetanus des Beines.

7^h 59^m bis 8^h 7^m. Schreibungen.

Im Beginne der Schreibung noch klonische Zuckungen und Tremor im Beine, welche die Reflexcurven compliciren. Mit dem Nachlassen der motorischen Reizerscheinungen sind die gesteigerten Reflexe deutlich dieselben nehmen allmählig ab.

8^h 8^m bis 8^h 9^m. Reizung des Rückenmarks.

8^h 9^m bis 8^h 11^m. Schreibungen. Wieder gesteigerte Reflexe welche bald sehr klein werden.

Thier getödtet.

In diesem Versuche ist zu Anfang und zu Ende Bahnung durch Rückenmarksreizung, im Verlaufe derselben Bahnung durch periphere Reizung erzeugt worden.

Er zeigt erstens, dass der Effect der beiden Arten von Reizung ganz der gleiche ist. Zweitens ist aus diesem Versuche zu ersehen, dass das paradoxe Kniephänomen denselben Gesetzen der Bahnung unterworfen ist, wie das normale.¹

Als viertes Versuchsbeispiel endlich theile ich noch eine ziemlich complicirte Beobachtung mit, in der sich Ermüdung und Bahnung combinirt haben. (Taf. IV, Serie V.)

22. April 1891. Mittelgrosser brauner Hund. Sehr kräftiges Thier. Morph. mur. 0·3 subcutan.

1¹/₂ 11^h. Das Thier ist auf Morphin nicht tief eingeschlafen. Ätherinhalation.

Unteres Brustmark durchschnitten. Sacralmark freigelegt. Starke Blutung dabei aus den stark bluthältigen Knochen und Muskeln.

5^h Nachmittags. Morph. mur. 0·2 subcutan. Befestigung der Rückenmarkselektroden, der Klammer am rechten Oberschenkelknochen, des Schreibapparates und des Reflexhammers. Das Thier ist nicht ganz ruhig, es erfolgen in den unteren Extremitäten öfters Zuckungen, Zittern u. s. w.

6^h 20^m. Schreibung. Sehr starke Reflexe. Das Bein zittert etwas, was in dem Abscissen zwischen den Reflexen zum Ausdrucke kommt.

6^h 26^m. Schreibung. Reflexe ebenso.

6^h 27^m bis 6^h 32^m. Reizung des Rückenmarkes mit ganz schwachem Strom, so dass keine Bewegungen der Beine dadurch verursacht werden.

6^h 32^m. Schreibung. Reflexe wie vorher.

6^h 33^m. Schreibung. Reflexe etwas grösser. Dazwischen spontane Zuckungen, z. B. bei s.

6^h 34^m. Injection von 0·1 Morph. mur.

6^h 35^m. Wieder Reizung mit schwachem Strome durch 7^m.

6^h 42^m. Schreibung. Die Reflexe ganz wenig kleiner.

6^h 45^m. Schreibung. Ebenso.

Es hat sich während der Schreibung der Tonus des Quadriceps gehoben, wie aus der Senkung der Abscisse bei a hervorgeht.

¹ Damit dürften wohl die Zweifel widerlegt sein, welche Bowditch und Warren gegen die Existenz des paradoxen Kniephänomens (l. c. S. 64 des S. A.) erhoben haben.

6^h 46^m. Nochmals Reizung mit schwachem Strom durch 4^m.

6^h 50^m. Schreibung. Die Reflexe ungleich, doch im Ganzen wie vorher.

6^h 52^m. Schreibung. Ebenso.

6^h 54^m. Schreibung. Ebenso.

6^h 55^m. Reizung des Rückenmarks mit enorm starkem Strome (Rollen des Inductionsapparates zum grössten Theile über einandergeschoben, durch 1^m).

Danach starke klonische und tonische Krämpfe. Nachdem dieselben aufgehört, bleibt eine geringe Steifigkeit des Beines zurück.

7^h 2^m bis 7^h 7^m. Schreibungen. Die Reflexe untereinander nicht gleich, aber sämmtlich viel kleiner als vorher. Die Beine steif.

7^h 9^m. Schreibung. Wieder starke Reflexe wie vorher. Das Bein zittert fortwährend und ist steif, so dass der Beugung im Kniegelenke merklicher Widerstand entgegengesetzt wird (ebenso wie vorhin).

7^h 10^m bis 7^h 15^m. Schreibungen. Reflexe ebenso. Spasmus mit Zittern im Beine dauert fort.

7^h 18^m. Reizung des Rückenmarkes mit ziemlich starkem Strom (doch viel schwächer als früher) durch 1^m.

7^h 20^m. Schreibung. Reflexe ungleich, im Ganzen etwas kleiner.

7^h 21^m. Kurzdauernder spontaner klonisch-tonischer Krampf im Beine.

7^h 22^m. Schreibung. Das Bein zittert während derselben. Die Reflexe nehmen rasch ab.

Es zeigt sich durch Prüfung der Reflexe aus freier Hand, dass die Abnahme nur eine scheinbare und dadurch bedingt ist, dass durch die Krämpfe die Befestigung der Klammer am Stativ sich gelockert hat und so die Stellung des Beines zum Reflexhammer eine andere geworden ist.

Hammer und Klammer werden frisch gestellt. Injection von 0.05 Morph. mur.

7^h 25^m. Schreibung. Starke Reflexe.

7^h 26^m. Schreibung. Ebenso.

7^h 27^m. Reizung des Rückenmarkes mit sehr starkem Strom (stärker als 7^h 18^m) durch 1^m.

Starker Tetanus der Beine, der nach der Reizung fortdauert. Nachdem derselbe nachgelassen:

7^h 31^m. Schreibung. Ganz kleine Reflexe.

7^h 33^m. Schreibung. Reflexe wie vorher.

7^h 36^m. Schreibung. Die Reflexe werden grösser und klonisch (aus mehreren Zuckungen bestehend).

7^h 37^m und 7^h 50^m. Schreibungen. Grössere Reflexe.

Öfters spontane Zuckungen und Tremor.

7^h 55^m bis 7^h 57^m. Schreibungen. Reflexe werden allmähig kleiner.

8^h. Schreibung. Ziemlich kleine Reflexe.

8^h 1^m. Reizung des Rückenmarkes durch 1^m.

8^h 2^m. Schreibung. Reflexe etwas grösser.

8^h 4^m. Schreibung. Reflexe noch grösser.

8^h 7^m. Schreibung. Reflexe wieder klein geworden.

8^h 15^m. Es hat sich der Unterschenkel spontan etwas gehoben, so dass der Hammer ein wenig stärker aufschlägt.

Schreibung. Grössere Reflexe.

8^h 16^m und 8^h 18^m. Schreibungen. Ebenso.

8^h 20^m. Reizung des Rückenmarkes durch 1^m. Strom so stark, wie um 6^h 5^m.

8^h 21^m. Schreibung. Kleiner Reflex.

8^h 23^m. Schreibung. Ebenso.

8^h 24^m. Schreibung. Reflexe grösser.

8^h 25^m bis 8^h 28^m. Reflexe wachsen immer mehr.

8^h 34^m. Reflexe haben wieder abgenommen.

Thier getödtet.

Wenn wir den Verlauf dieses Versuches überblicken, so haben die Reflexe im Grossen und Ganzen von anfänglich sehr bedeutender Intensität constant abgenommen.

Auf diesen Gang waren länger dauernde schwache Reizungen des Rückenmarkes ohne Einfluss. Sehr starke Reizung drückte um 6 Uhr 5 Minuten und 7 Uhr 27 Minuten die Reflexe temporär sehr bedeutend herab; der ermüdende Einfluss einer mässig starken Reizung um 7 Uhr 21 Minuten ist minder deutlich. Nachdem die Reflexe im Allgemeinen schwächer geworden waren, hatte die Reizung des Rückenmarkes um 8 Uhr 1 Minute deutlich bahnenden Einfluss. Sehr starke Rückenmarksreizung um 8 Uhr 20 Minuten verursachte erst eine weitere Abnahme der Reflexe (wohl als Ermüdung aufzufassen), dann aber brach der Effect der Bahnung hervor, indem sehr starke Reflexe auftraten, die später wieder abnahmen.

Aus diesen Beobachtungen geht zur Evidenz die Existenz spinaler Bahnung und Hemmung der Sehnenreflexe hervor. Es ist zugleich deutlich, dass der Effect beider Vorgänge von dem jeweiligen Zustande des Rückenmarkes abhängig ist, das heisst, abhängig ist von Vorgängen, welche sich im Rückenmarke abspielen und deren Natur uns gänzlich unbekannt ist. Die Aus-

drücke „Activität“, „Erregbarkeit“, „Empfänglichkeit“ u. a. sind Worte für diese Thatsache, mit denen wir gegenwärtig unsere Unkenntniss verdecken.

Ich habe anfänglich erwartet, diesen Zustand des Rückenmarks durch äussere Mittel dauernd beeinflussen zu können. Ich habe mich jedoch bald überzeugt, dass dies nur in sehr beschränktem Masse möglich ist. Beim Kaninchen war es überhaupt nicht recht durchführbar, beim Hunde hat nur die Narkose Einfluss, und hier stehen wir wieder vor der sehr verschiedenen „Empfänglichkeit“. Sicherem Einfluss kann ich eigentlich nur dem Chloralhydrat zuschreiben; damit gelingt es, die Sehnenreflexe herabzudrücken. Bei der Morphinnarkose ist das Verhalten derselben bei gleich tiefer Narkose bei verschiedenen Individuen verschieden, im Allgemeinen wirken grosse Dosen nicht sehr herabsetzend, wie dies auch von Eulenburg¹ und Heinrichs² angegeben wird. Länger dauernde Herabsetzung durch Ermüdung des Rückenmarks ist mir nicht gelungen. An dem schon oben (S. 273) erwähnten Thiere, welches keine Reflexe hatte, gelang es nicht durch Verabreichung von Strychnin — welches nach den übereinstimmenden Angaben von Westphal,³ Berger,⁴ Eulenburg⁵ u. A. die Sehnenreflexe steigert — den Patellarreflex zum Vorschein zu bringen.

Wiewohl bei diesem Thiere typischer Strychnintetanus mit Streckkrämpfen und enorm gesteigerter Reflexerregbarkeit der Haut eintrat, blieben die Sehnenreflexe erloschen, gelang es weder während der Anfälle, noch in der Zeit der Ruhe, noch während der gelegentlich eintretenden Perioden mässiger Steifigkeit der Extremitäten, solche auszulösen.

¹ Eulenburg, Deut. med. Wochenschrift, 1881, S. 199.

² J. Heinrichs, Über das Verhalten der Reflexe, insbesondere der Patellarreflexe in der artificiellen (toxischen) Narkose. Inaug. Diss. Greifswald, 1880.

³ C. Westphal, Arch. für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. 12, S. 805.

⁴ Berger, l. c.

⁵ Eulenburg, Zeitschrift für klinische Medicin, Bd. 4, S. 186.

Wenn ich nun die Ergebnisse meiner experimentellen Untersuchungen kurz zusammenfasse, so kann ich Folgendes aussagen:

1. An dem vom Hirne abgetrennten Rückenmarke gewisser Säugethiere sind die Erscheinungen der Bahnung, Ermüdung und Hemmung der Sehnenreflexe zu beobachten.

2. Das Auftreten dieser Phänomene ist von dem jeweiligen Zustande des Rückenmarkes abhängig.

3. Das paradoxe Kniephänomen beruht auf dem Überwiegen des Knochenreflexes über den Muskelreflex des Quadriceps.

4. Es ist genau so wie der normale Reflex der Bahnung unterworfen.

Diese Resultate gelten natürlich zunächst nur für den Hund, resp. das Kaninchen. Es ist aber nach den eingangs angeführten Beobachtungen sehr wahrscheinlich, dass sie auch auf den Menschen auszudehnen sind.

So handelte es sich in den Beobachtungen über Hemmung am Menschen um Krankheitsfälle, in denen die Leitung von den unteren Abschnitten des Rückenmarkes aufgehoben oder doch mindestens in hohem Grade beeinträchtigt war. Erb gibt beispielsweise an, dass in dem einen Falle, in dem eine Compressionsmyelitis vorlag, „der Patellarreflex durch starkes Kneifen der Bauchhaut (welches selbst nicht empfunden wurde) sofort gehemmt“ wurde.

Ebenso erfolgt die Bahnung des Patellarreflexes, die man nach dem Vorgange von Schreiber durch Reiben der Haut erzielt, nach Allem, was wir über das Verhalten solcher Reize wissen, höchst wahrscheinlich nicht auf dem Umwege über das Hirn, sondern auf dem Wege des Rückenmarks.

Andere Einflüsse auf die Sehnenreflexe sind aber wiederum ganz gewiss cerebraler Natur. Es geht aus Krankenbeobachtungen, wie aus den Experimentaluntersuchungen von Adamkiewicz,¹ Prus,² Schwarz³ und Anderen die Existenz einer cerebralen Bahnung und Hemmung für diese Phänomene hervor.

¹ A. Adamkiewicz, Diese Sitzungsberichte, Bd. 88, S. 253.

² Prus, Przegląd lekarski, 1885, Nr. 5.

³ A. Schwarz, Arch. für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. 13, S. 621.

Halten wir diese Resultate zusammen, so ergibt sich, dass die Sehnenreflexe von einem ziemlich complicirten Mechanismus abhängig sind, und dass ihr Verhalten in irgend einem gegebenen Momente das Resultat des Zusammenwirkens einer ganzen Reihe von Bedingungen ist, welche sich in verschiedener Weise combiniren können,

Welche Consequenzen sich daraus für die Klinik ergeben, und ob insbesondere die gegenwärtig in der Nervenpathologie übliche Auffassung der Verhältnisse auch fernerhin haltbar ist, das soll an einem anderen Orte erörtert werden.

Die mitgetheilten Untersuchungen sind in den Räumen und mit den Hilfsmitteln des Wiener physiologischen Institutes, welche mir die Vorstände, Herr Hofrath Ernst v. Brücke und Herr Professor Sigmund Exner mit grösster Liberalität zur Verfügung gestellt haben, ausgeführt worden. Herr Professor Exner unterstützte mich bei der Arbeit vielfach durch Rath und That. Den Herren Assistenten des Institutes, Dr. Sigmund Fuchs und Dr. Alois Kreidl, bin ich für die grosse Liebenswürdigkeit, mit der sie mir bei den oft mehrere Stunden ununterbrochen dauernden Experimenten assistirt haben, zu wärmstem Danke verpflichtet.

Über die Beziehung der Sehnenreflexe zum Muskeltonus

von

Dr. Maximilian Sternberg,

Secundararzt I. Classe des k. k. allgemeinen Krankenhauses in Wien.

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Juni 1891.)

Seit der Entdeckung der Sehnenreflexe ist von einer grossen Anzahl Autoren die Ansicht vertreten worden, dass diese Phänomene in innigem Zusammenhange mit dem Tonus der Musculatur stehen. Es ist wohl unnöthig, die gesammte, höchst umfangreiche Literatur dieses Gegenstandes hier anzuführen, es seien nur einige der wichtigsten Arbeiten genannt. Nach der Anschauung der Einen soll zum Zustandekommen der Sehnenphänomene ein gewisser, reflectorisch verursachter Tonus der betreffenden Muskeln nothwendig sein; es ist diese Theorie vor Allen von Westphal,¹ de Watteville,² Gowers³ und Waller⁴ vertreten worden. Nach Andern sind wieder gerade die Sehnenreflexe die hauptsächlichste Quelle dessen, was man gewöhnlich Tonus nennt. Durch Experimente haben unter Anderen

¹ C. Westphal, Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. 5, S. 803 und Bd. 10, S. 294.

² A. de Watteville, Brit. med. Journ., May 20, 1882 u. June 19, 1886; Centralblatt für Nervenheilkunde, Psychiatrie und gerichtliche Psychopathologie, hrsggeg. v. Erlenmeyer, 1886, S. 353.

³ W. R. Gowers, Med. Chir. Transactions, Vol. 62, 1879 und Diagnostik der Rückenmarkskrankheiten, übersetzt v. K. Bettelheim und M. Scheimpflug, Wien, 1886, S. 28.

⁴ A. D. Waller, Brain, X, p. 179; Lancet, July, 1881; Journal of Physiology, XI, p. 384.

Tschirjew ¹ und Mommsen ² diese Meinung zu bestätigen gesucht.

Den Ausgangspunkt für die Theorie vom Zusammenhange zwischen Muskeltonus und Sehnenreflexen bildeten eigentlich Beobachtungen am Krankenbette. Bei einer Reihe von Erkrankungen des Centralnervensystems finden sich Muskelspannungen und Contracturen, und bei diesen Erkrankungen sind die Sehnenreflexe gewöhnlich gesteigert.

Ich will hier die Frage des Verhaltens der Sehnenreflexe in Krankheitsfällen nicht berühren³ und nur meine experimentellen Untersuchungen über den Gegenstand mittheilen.

Gelegentlich meiner in der vorhergehenden Abhandlung⁴ mitgetheilten Versuche über Bahnung und Ermüdung habe ich häufig durch Faradisation des Rückenmarks oder eines Hüftnerven Tetanus der unteren Extremitäten hervorgerufen. Der starke Krampfschwand entweder sofort nach dem Aufhören des Reizes oder doch ganz kurze Zeit nachher. Längere Zeit aber, oft über fünf Minuten, blieb noch eine gewisse, bald mehr, bald minder ausgesprochene Steifigkeit im Beine zurück, so dass dasselbe weniger leicht im Kniegelenke gebeugt werden konnte. Wenn man überhaupt die Existenz eines Tonus anerkennt, so wird man nicht umhin können, zu sagen, dass in diesen Fällen der Tonus der Extensoren temporär gesteigert war. Es documentirte sich dies für das Auge sofort darin, dass der an einer Feder suspendirte Unterschenkel gehoben, also in der Curve am Kymographion die Abscissenaxe gegen früher gesenkt war. Solche Tonusänderungen kamen unter Umständen auch scheinbar unabhängig von äusseren Einflüssen zu Stande. Z. B. zeigt die Curve 6^h 45^m auf

¹ S. Tschirjew, Archiv f. Anatomie und Physiologie, Physiolog. Abtheilung, 1879, S. 78; Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. 8, S. 689.

² J. Mommsen, Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. 15 S. 847; Virchow's Archiv, Bd. 101, S. 22.

³ Ich habe an einem anderen Orte darauf aufmerksam gemacht, dass es eine ganze grosse Gruppe von Contracturen gibt, bei denen die Sehnenreflexe nie gesteigert, vielmehr in der Regel herabgesetzt sind oder fehlen. M. Sternberg, Verhandlungen des IX. Congresses f. innere Medicin. Wiesbaden, 1890, S. 428.

⁴ M. Sternberg, Diese Sitzungsberichte, Bd. 100.

Taf. V der vorigen Abhandlung bei α eine solche spontane Steigerung des Tonus.

Wie verhielten sich nun die Reflexe bei gesteigertem Tonus? Je nachdem der Reiz Ermüdung oder Bahnung hervorrief, waren die Reflexe erhöht oder vermindert, ganz unabhängig davon, ob der Tonus gesteigert war oder nicht. Insbesondere waren bei gesteigertem Tonus, oft im Verlaufe eines und desselben Versuches, einmal die Reflexe stark, ein anderesmal wieder gering. Ich kann mich zur Illustration des Gesagten einfach auf die Versuchsprotocolle und die zugehörigen photolithographisch reproducirten Curven berufen, die in der vorigen Abhandlung mitgetheilt sind.

So ist beispielsweise im Versuche vom 22. April (S. 282 um 6^h 55^m eine „geringe Steifigkeit“ des Beines notirt, die nach der Reizung des Rückenmarkes zurückgeblieben ist. Die Reflexe um 7^h 2^m — 7^h 7^m sind kleiner als vor der Reizung, während die Beine steif sind, was früher nicht der Fall war. Einige Minuten später, um 7^h 9^m erscheinen wieder starke Reflexe in der Curve, das Bein ist noch fortwährend steif.

Im Versuche vom 29. April (S. 281) zeigt die Curve um 7^h 34^m sehr kleine Reflexe. Nach der Reizung des Ischiadiens bleibt um 7^h 38^m vom Reflexetanus eine „geringe Steifigkeit“ im Beine zurück. Die in diesem Zustande ausgelösten Reflexe sind, wie auf Taf. III ersichtlich, sehr stark.

Ganz ähnlich war das Verhalten im Versuche vom 14. April (S. 276) um 7^h 36^m — 8^h 18^m.

Andererseits war öfters Reflexsteigerung zu beobachten, ohne dass der Tonus eine Änderung gezeigt hätte.

Es besteht also kein nothwendiger Zusammenhang zwischen Steigerung der Sehnenreflexe und gesteigertem Tonus.

Es stimmt dieses Ergebniss meiner Thierversuche mit dem Resultate vollkommen überein, zu dem Lombard¹ aus genauen Versuchen am gesunden Menschen gelangt ist. Lombard hatte Unter- und Oberschenkel der Versuchsperson suspendirt. Bei den Versuchen geschah es öfters, dass der Unterschenkel nach einigen Reflexausschlägen nicht ganz wieder in die frühere Lage zurückkehrte, so dass das Knie nunmehr in einer gestreckteren Stellung

¹ W. Lombard, Journal of Physiology, X, p. 122.

verharrte. Es handelte sich also um Veränderungen in dem Verhalten der Musculatur, welches man wohl nicht gut anders als mit dem hergebrachten Namen des Tonus bezeichnen kann. Grösse und Form der jeweiligen Patellarreflexe aber waren von diesem Verhalten gänzlich unabhängig, und Lombard schliesst (S. 133): „that the knee-jerk may be large, when the tension of the muscles is high, medium or low, and that the knee-jerk may be small, when the tension of the muscle is high, medium or low.“

Fig. 1.

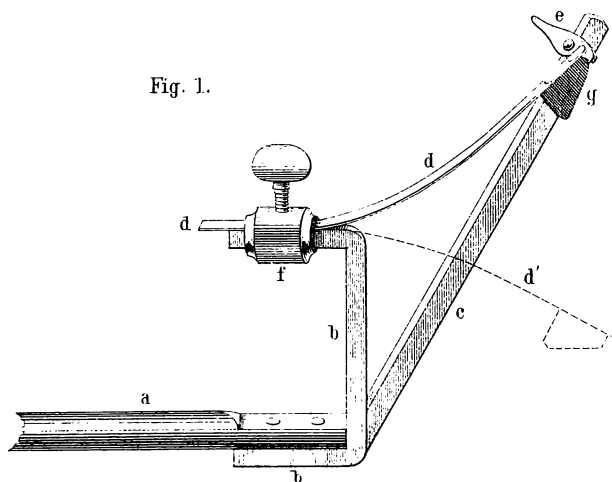


Fig. 2.

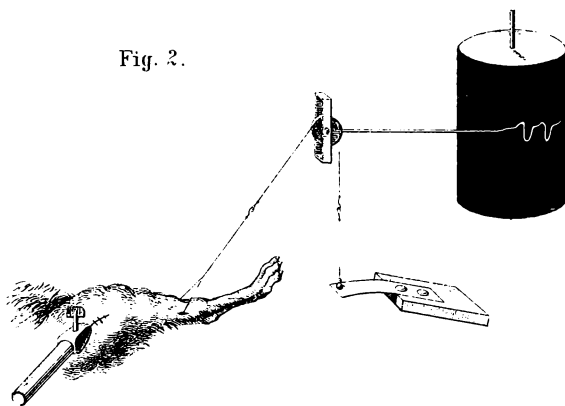
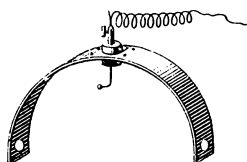
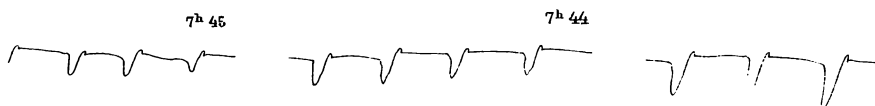
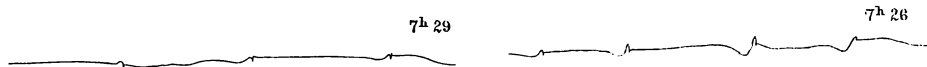
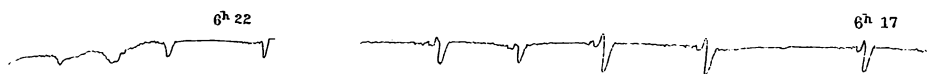
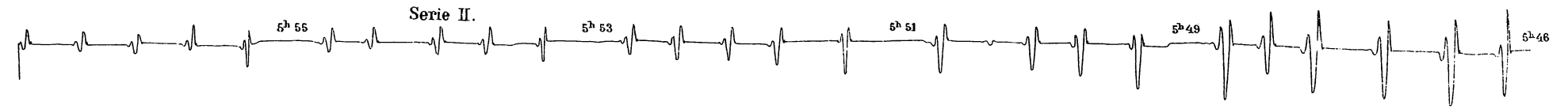
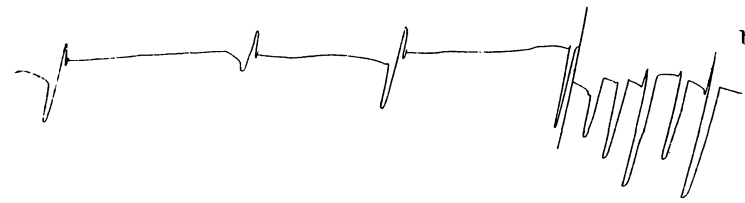


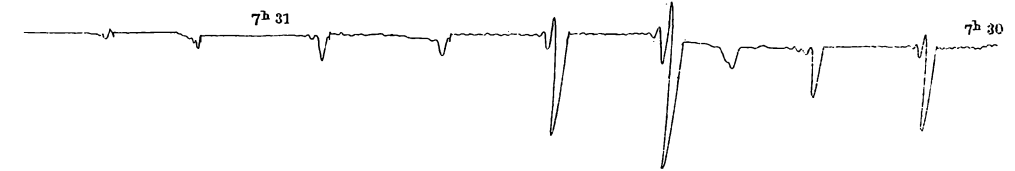
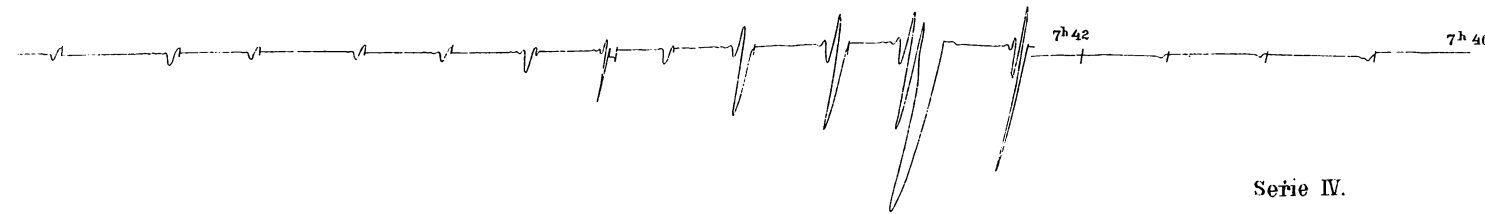
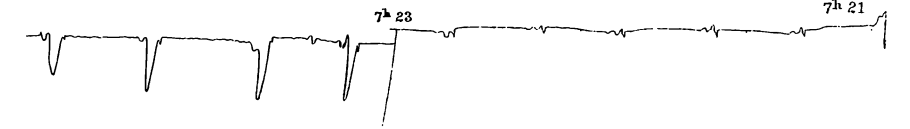
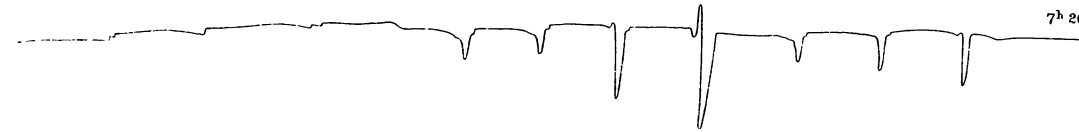
Fig. 3.



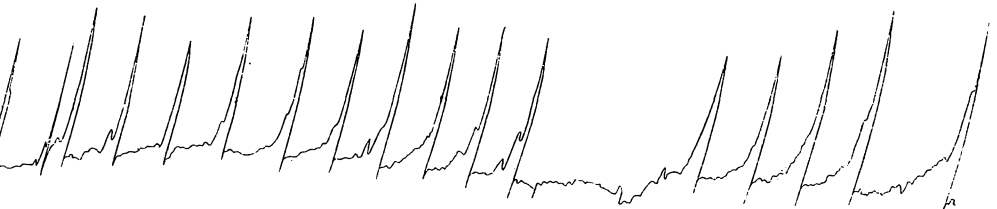
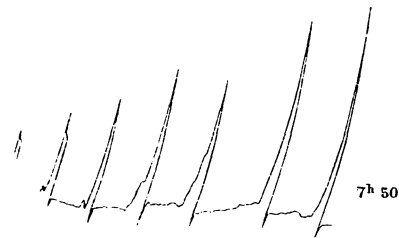
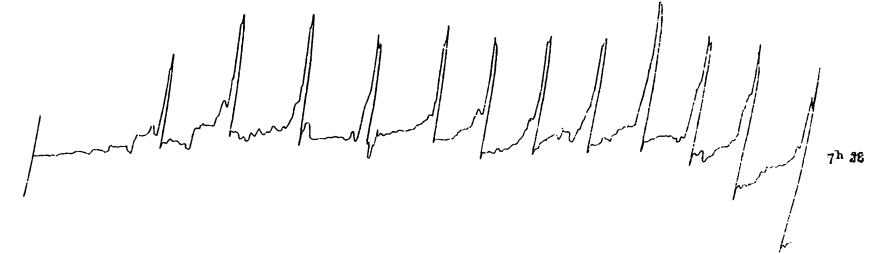
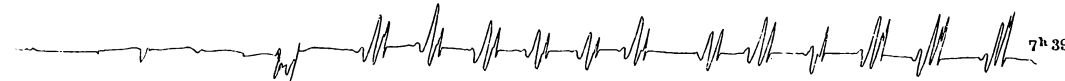
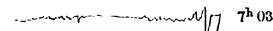




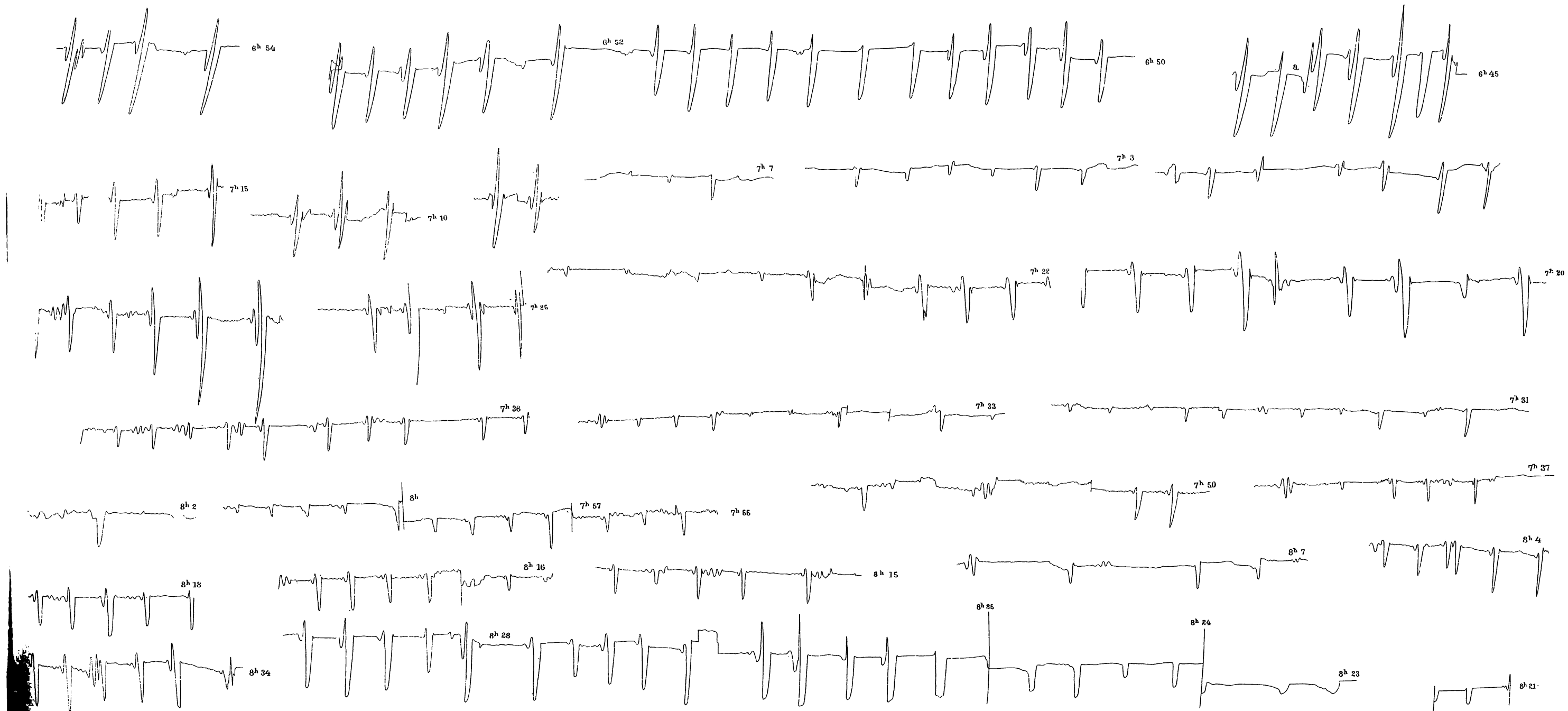
Serie II.



Serie III.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [100_3](#)

Autor(en)/Author(s): Sternberg Maximilian

Artikel/Article: [Hemmung, Ermüdung und Bahnung der Sehnenreflexe im Rückenmark. 251-291](#)