



(Aus dem physiologischen Institut der Universität Lemberg.)

## Über elektrische Erscheinungen im Zentralnervensystem des Frosches.

Von

**A. Beck.**

11342

(Hierzu Tafel XX und XXI.)

Meine in den Abhandlungen der Krakauer Akademie der Wissenschaften im Jahre 1911 veröffentlichten Untersuchungen über den Verlauf der Aktionsströme im Zentralnervensystem enthalten eine Reihe von Tatsachen, deren Bekanntgabe einem grösseren Kreise der Fachkollegen ich für angezeigt erachte, zumal wie aus der von W. W. Neminski<sup>1)</sup> publizierte Arbeit zu ersehen ist, diese Untersuchungen von auf demselben Gebiete arbeitenden Forschern unbeachtet geblieben sind.

Die Untersuchungen wurden am Zentralnervensystem des Frosches mit Hilfe des Einthoven'schen Saitengalvanometers unternommen. Zweck derselben war, den Verlauf der von mir bereits früher studierten elektrischen Erscheinungen im zentralen Nervensystem genauer zu erforschen. Bei einem Teile der Versuche war im Galvanometer als Saite ein Wolaston'scher Platinfaden von 7800 Ohm Widerstand, in einem anderen ein ebensolcher von 10500 Ohm Widerstand angebracht. Die Empfindlichkeit betrug  $12 \times 10^{-10}$  bis  $8 \times 10^{-10}$  und wurde in jedem einzelnen Falle notiert.

Als Objekt diente die sorgfältig aus dem Wirbelkanal herauspräparierte zerebrospinale Achse von stark gekühlten Fröschen. Es wurden am Präparate entweder die unversehrten Hinterextremitäten behalten (wenn nämlich die Haut derselben mechanisch oder chemisch gereizt werden sollte), oder nur noch die ebenfalls präparierten Nervi

1) Einige elektrische Erscheinungen im Zentralnervensystem bei *Rana temporaria*. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913 S. 321.

K

19.12.59

A. Beck

31\*

ischiadici. In letzterem Falle wurde vor dem Präparieren der Nerven darauf geachtet, ob bei mechanischer Reizung der Haut der Extremitäten eine Reaktion (Reflex) eintritt, und nur solche Präparate wurden zu den Versuchen benützt, bei welchen die Reaktion prompt eintrat. Selbstverständlich wurden zu denjenigen Versuchen, bei denen die Hinterextremitäten unversehrt geblieben waren, ebenfalls nur solche Präparate angewendet, bei welchen diese Probe positiv ausgefallen ist. Das Präparat wurde in eine gekühlte feuchte Kammer, welcher Sauerstoff zuströmte, gebracht. In derselben befanden sich auch die entsprechenden unpolarisierbaren Elektroden, deren Enden in Gestalt von in physiologischer Kochsalzlösung getränkter Wollfäden an die gewählten Stellen des Zentralnervensystems angelegt wurden, wie auch für die Reizung bestimmte Platinelektroden.

Die feuchte Kammer bestand aus einer viereckigen Zinkblechplatte, durch welche drei Paar in Glasröhren isolierte weiche Drähte durchgingen und welche an der Peripherie eine 1 cm breite und eine ebenso tiefe Rinne besass. In diese Rinne, die mit Wasser gefüllt wurde, passte der untere Rand eines viereckigen Glaskastens, durch dessen eine aus Blech gefertigte Seitenwand ein den Sauerstoff zuleitendes Röhrchen und ein anderes mit einem Wassermanometer verbundenes Röhrchen führte. Verbunden wurden mit dem Galvanometer entweder zwei verschiedene Punkte des unversehrten Zentralnervensystems, oder es wurde ein Querschnitt an der Médulla oder am Rückenmark angelegt und von demselben und einer intakten Stelle der dorsalen Fläche des Rückenmarks abgeleitet.

#### Der sogenannte Ruhestrom.

Werden zwei verschiedene Punkte der möglichst intakten zerebrospinalen Achse mit dem Galvanometer verbunden, so entsteht fast immer ein mehr oder weniger grosser Ausschlag, welcher das Bestehen eines Potentialunterschiedes beweist. Isopotentiell waren solche zwei Punkte äusserst selten (2,6%). Die Richtung des Stromes war in der grossen Mehrzahl der Versuche (81,3%) aufsteigend, d. h. der proximale Teil des Zentralnervensystems war im Verhältnis zum distalen Teile positiv, so dass der Strom im Leiter von oben nach unten, im Präparat proximalwärts floss. Die entgegengesetzte, d. h. absteigende Richtung des Stromes war viel seltener, und zwar in 16%, zu konstatieren. Die absteigende

Richtung wurde nämlich bei solchen Ableitungen beobachtet, bei denen eine der unpolarisierbaren Elektroden an die Lumbalschwellung, während die andere höher oben angelegt war. Berührte aber die untere Elektrode eine Stelle des dorsalen Rückenmarkes, so hatte der Strom eine aufsteigende Richtung. Dies würde beweisen, dass die Richtung des sogenannten Ruhestromes unter anderem auch davon abhängig ist, ob eine Stelle mit dem Galvanometer verbunden ist, welche in grösserer Anzahl Nervenzellen enthält, und dass die Gegenwart dieser Zellen ein Steigen des positiven Potentials bewirkt.

Die Konstanz, mit welcher die Richtung des Stromes davon abhängt, von welchen Stellen er abgeleitet wird, zeigt sich auch darin, dass sogar nach Anlegung eines Querschnittes und Ableitung von diesem Querschnitte und der Längsoberfläche des Rückenmarkes der Strom nicht immer — wie etwa zu erwarten wäre — eine absteigende, sondern, wie am unversehrten Präparat, eine aufsteigende Richtung besitzt.

Wir sehen hier somit eine Übereinstimmung mit den von Cybulski an Muskeln beobachteten Tatsachen. Während aber die Resultate Cybulski's in der spezifischen Struktur der Muskelfaser ihre Erklärung finden, gestattet der so komplizierte Bau des zentralen Nervensystems keine derartige Erklärung.

Was die elektromotorische Kraft betrifft, welche die Verbindung zweier Stellen des Zentralnervensystems des Frosches mit dem Galvanometer liefert, so zeigte es sich, dass dieselbe bei Ableitung von den Hemisphären und der Lumbalschwellung am grössten war (6 bis 34, im Mittel 18 Millivolt); kleiner war sie bei Ableitung von der Medulla und der Lumbalschwellung (2,5—27, im Mittel 10 Millivolt), am kleinsten bei der Ableitung von den Hemisphären und der Medulla einerseits und von einer anderen Stelle des Rückenmarks andererseits (7—8 Millivolt).

Es mag noch hinzugefügt werden, dass der „Ruhestrom“ während der Dauer des Versuches nicht wesentlich an Stärke abnimmt, dass er aber unter der Einwirkung von  $\text{CH}_3\text{Cl}$  und Sauerstoffmangel schwächer, dagegen nach Bepinselung des Rückenmarkes mit Strychninlösung stärker wird.

#### Aktionsströme.

Wird dem mit dem Galvanometer verbundenen Zentralnervensystem eine Erregung zentripetal zugeleitet, so entsteht, nachdem

der Ruhestrom kompensiert worden ist, eine neuerliche Ablenkung der Saite, deren Verlauf und Gestalt von der Art des Reizes abhängt.

### 1. Elektrische Reize.

Elektrisch wurde der Nervenstamm gereizt, und zwar entweder vermittelt einzelner oder vermittelt wiederholter Induktionsschläge (tetanisch). Der Verlauf des Saitenausschlages bei Reizung mit einem Induktionsschlage war nicht immer gleich. Häufig stellte er das Bild eines zweiphasischen Stromes dar. Fig. 1 auf Taf. XX, welche bei Ableitung vom verlängerten Mark und der Lumbalanschwellung erhalten worden ist, zeigt ein Beispiel einer solchen Ablenkung. Es konnte leicht konstatiert werden, dass der zweiphasische Verlauf des Aktionsstromes wirklich eine Begleiterscheinung des Aktionszustandes des Nervensystems und nicht eine künstlich hervorgerufene Erscheinung ist. Es zeigte sich nämlich, dass die Veränderung fast gleich ablief, ohne Unterschied, ob mit Schliessungs- oder Öffnungsinduktionsstrom gereizt wurde, und zwar auch dann, wenn man galvanischen, sei es auf- oder absteigender Strom, verwendete.

Die geschilderte doppelsinnige Ablenkung kann eine zweifache Ursache haben: Erstens ist es möglich, dass infolge der bekanntlich verlangsamten Leitung im Zentralnervensystem die mit dem Galvanometer verbundenen Stellen nicht gleichzeitig erregt werden, was zum Entstehen von zwei entgegengesetzten, zeitlich getrennten Potentialdifferenzen führen muss. Die zweite Möglichkeit besteht in der Annahme von zweierlei ebenfalls zeitlich getrennten, entgegengesetzten chemischen Prozessen, eines katabolischen und eines anabolischen, ähnlich wie Cybulski das Entstehen von zweiphasischen Strömen im Muskel erklärt.

In manchen Versuchen trat auf Einzelreiz eine Ablenkung nur in einer Richtung auf, und zwar sowohl bei Reizung mit Induktionsströmen (Taf. XX, Fig. 2), wie auch durch Schliessung oder Öffnung des galvanischen Stromes (Taf. XX, Fig. 3 und 4). Gleichgültig, welche Richtung der reizende Strom hatte, immer wies die Ablenkung darauf hin, dass der Lumbalabschnitt, resp. sein benachbarter Teil, elektronegativ war.

In Fig. 3 und 4 tritt ausserdem die Wirksamkeit der Schliessung und Öffnung des auf- und absteigenden Stromes nach dem Pflügerschen Erregungsgesetze eklatant zum Vorschein. So ist die Saiten-



ablenkung bei Schliessung des absteigenden Stromes bedeutend schwächer als bei Öffnung dieses Stromes (Taf. XX, Fig. 3), während die Schliessung des aufsteigenden Stromes (Fig. 4) eine starke Ablenkung von längerer Dauer hervorruft (Analogie zum Schliessungstetanus). In manchen Fällen war die Schliessung des absteigenden Stromes ganz unwirksam (Taf. XX, Fig. 5).

Der positive Erfolg der zentripetalen Reizung des zentralen Nervensystems durch Einzelinduktionsströme stimmt übrigens mit der entgegen der früher vorherrschenden Ansicht zuerst von Biedermann<sup>1)</sup>, dann von Steinach<sup>2)</sup> hervorgehobenen Wirksamkeit von Einzelreizen auf das Zentralsystem gut überein.

Die Reizung des zentripetalen Abschnittes des N. ischiadicus durch eine Reihe von schnell aufeinanderfolgenden Induktionsschlägen liefert Saitenablenkungen von charakteristischer Gestalt, welche aber trotzdem untereinander manche Abweichungen zeigen. Eine der oft beobachteten Formen der Ablenkung stellt Fig. 6 auf Taf. XX dar. Wir sehen hier die Kurve ziemlich rasch ansteigen und schnell ihr Maximum erreichen; hier verweilt sie während der ganzen Dauer der Reizung. Auch nach Aufhören der Reizung bleibt die Ablenkung noch eine Zeit bestehen, während sie sich in anderen Versuchen rasch dem Nullpunkte näherte. Die Richtung des Stromes war immer — wenn eine ableitende Elektrode die Lumbalschwellung berührte oder sich dicht oberhalb derselben befand — eine aufsteigende. Bei anderer Ableitung war die Ablenkung nicht von gleicher Richtung.

Die geschilderte Form des Aktionsstromes weist darauf hin, dass infolge der „Tetanisation“ die Prozesse der Dissimilation die anaboli-schen überwiegen, und zwar nicht nur während der Dauer der Reizung selbst, sondern auch noch eine Zeit lang danach.

Ausser der Hauptablenkung lieferte die Tetanisation des Nerven in vielen Versuchen eine ganze Reihe von kleineren Ablenkungen, welche auf der Kurve als sekundäre Wellen sichtbar sind (z. B. Taf. XX, Fig. 7, welche auch einen anderen Typus durch Tetanisation erhaltener Kurven darstellt). Da die Zahl dieser sekundären Er-

---

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

2) Steinach, Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung. Pflüger's Arch. Bd. 125, S. 337.

hebungen genau derjenigen der Reizschläge entsprach, besteht kein Zweifel darüber, dass dieselben infolge von Stromschleifen entstehen. Trotzdem spricht die Form der eigentlichen Kurve, auf welcher sich diese unstreitig künstlich hervorgebrachten Wellen befinden, ausser allem Zweifel dafür, dass wir es mit echten, im Zentralnervensystem entstandenen Aktionsströmen zu tun haben. Aber nicht nur die Form selbst; durch eigens zu diesem Zwecke angestellte Versuche konnte dies zur Genüge bewiesen werden. Erstens zeigte es sich, dass die Richtung der Hauptablenkung sich nicht änderte, sondern gleich blieb, wie auch der reizende Strom gewendet wurde, und zwar nicht nur bei Anwendung von Induktionsstrom, sondern auch bei Reizung mit unterbrochenem galvanischen Strom. So zeigen Fig. 8 und 9 das Bild der Ablenkung bei Reizung mit intermittierendem galvanischen Strom, und zwar Fig. 8 mit absteigendem, Fig. 9 mit aufsteigendem Strom. Man sieht, dass die Saitenablenkung in beiden Fällen dieselbe Richtung behält. Zweitens blieben zwar bei Chloroformnarkose die künstlich durch Stromschleifen hervorgerufenen Bewegungen der Saite des Galvanometers bestehen, doch schwächte die Narkose die Grösse der Hauptablenkung sichtlich ab, und bei vollständiger Narkose blieb dieselbe gänzlich aus. (S. Fig. 10 und 10 a.) In ähnlicher Weise schwand diese Ablenkung auch nach Unterbindung des Nerven proximalwärts der Reizstelle, während die kleineren Wellen unberührt weiter bestehen blieben. Schliesslich sei noch bemerkt, dass in manchen Versuchen überhaupt diese Wellen nicht sichtbar waren und dennoch eine ausgiebige Ablenkung auftrat. (Ein Beispiel hierfür liefert Fig. 6.)

In einigen Versuchen war der Verlauf der durch „tetanisierende“ Reizung hervorgerufenen elektrischen Erscheinung ein anderer als der oben geschilderte. So sahen wir manchmal vor der nach oben gerichteten Hauptschwankung eine schwache, kurz dauernde Ablenkung in entgegengesetzter Richtung. Diese Erscheinung wäre vielleicht auf eine durch den Reiz hervorgerufene, kurzdauernde Hemmung, welche von einem anabolischen Prozess begleitet sein könnte, zurückzuführen oder auch so zu deuten, dass durch den Anfangsreiz zunächst der Aktionszustand des proximalen Teiles des Nervensystems intensiver ist und erst nachträglich der Aktionszustand im unteren Rückenmarksabschnitt die Oberhand gewinnt.

Eine besondere Form der Ablenkungen bei Reizung des Nerven mit Induktionsströmen zeigt Fig. 11 (Taf. XXI). Die hier sichtbaren

rhythmisch auftretenden Ausschläge werden unten bei Behandlung der Ergebnisse der mechanischen und der chemischen Reizung besprochen werden.

Die Grösse der Ablenkung ist bei Anwendung nicht zu starker Ströme nur in geringem Maasse von der Stärke des angewandten Stromes abhängig. Dies sehen wir in Fig. 12 hervortreten. Bei Reizung mit Rollenabständen von 150—80 mm (Taf. XXI, Fig. 12 a, b, c) wuchs die Grösse der Saitenablenkung nicht merklich. Erst bei Rollenabstand von 50 mm (Taf. XXI, Fig. 12 d) beträgt die Ablenkung fast das Doppelte.

## 2. Mechanische und chemische Reize.

Eine Reihe von Versuchen wurde ausgeführt behufs Konstatierung, ob und welche elektrische Erscheinungen durch adäquate Reize im Zentralnervensystem hervorgerufen werden. Zu diesem Zwecke wurde die unversehrte Haut der Hinterextremität des Frosches mechanisch (Stich mit Igelstachel) oder chemisch (verdünnte Schwefelsäure) gereizt.

Mechanische Reizung der Haut ruft eine Ablenkung der Galvanometersaite hervor, welche je nach der Dauer des Reizes eine verschiedene Gestalt besitzt. Es erscheint entweder eine einzelne kurze oder länger andauernde Erhebung oder eine Reihe von solchen Erhebungen (Taf. XXI, Fig. 13).

Da diese Versuche mit adäquaten Reizen nur an Präparaten mit unversehrten Hinterextremitäten angestellt werden konnten, wobei der Reiz auch Muskelbewegungen als Reaktion hervorrufen musste, so war es möglich, dass die in diesen Fällen beobachteten Aktionsströme nicht solche des Rückenmarkes sind, sondern Abzweigungen der Muskelströme darstellen. Um jeden Zweifel darüber auszuschalten, wurden in einem Versuche die vorderen lumbalen Rückenmarkswurzeln durchschnitten, wodurch die Muskelbewegungen bei Reizung der Haut ausgeschlossen wurden, während doch der zentripetal wirkende Reiz das Rückenmark ungehindert treffen konnte. Es zeigte sich nun, dass trotz Aufhören der Muskelbewegungen doch auf Reizung der Haut die Galvanometerablenkungen denselben Charakter trugen wie vor der Durchschneidung der Wurzeln, wenn sie auch etwas niedriger waren (was auf eine unbeabsichtigte Schädigung des Präparates beim Durchschneiden der Wurzeln zurückzuführen wäre).



Es steht somit ausser allem Zweifel, dass die durch die mechanische Reizung der Haut hervorgerufenen Galvanometerablenkungen, mögen sie in Form von einzelnen oder von wiederholten Ausschlägen auftreten, den Ausdruck von in den Rückenmarkszentren entstandenen Aktionszuständen bilden. In letzterem Falle sind offenbar die von den motorischen Zentren aus gegebenen Impulse ebenfalls von rhythmischer Natur, was auch bei elektrischer Reizung manchmal zu konstatieren war (siehe oben S. 466, 467 und Fig. 11, Taf. XXI).

Analoge Erscheinungen liefert auch die Erregung der Hautnervenendigungen durch chemische Reize. Der Unterschied im Verlaufe der elektrischen Erscheinungen hängt offenbar nur von den Eigentümlichkeiten des Reizes selbst ab, welcher seine Wirkung nur langsam entwickelt und auch länger dauert, da doch der chemische Reiz nicht so rasch wie der mechanische entfernt werden kann.

Beispielsweise zeigt die Kurve in Fig. 14, dass nach einer 1,6 Sekunden dauernden Periode latenter Reizung, welche eigentlich nichts anderes als den zur Summierung der schwachen chemischen Reize nötigen Zeitabschnitt ausdrückt, eine Ablenkung eintritt, welche lange anhält, deren Dauer nämlich meist von der Reizdauer abhängt. Das Plateau der Kurve verläuft auch hier entweder in Form einer fast geraden Linie, oder die Kurve weist eine Reihe von Schwankungen auf (Fig. 15). Dass diese Schwankungen wirklich der Ausdruck von im Zentralnervensystem auftretenden elektrischen Veränderungen und nicht etwa die Folge von Übertreten der Muskelströme sind, zeigten solche Versuche, in denen trotz lebhafter Reflexbewegungen die Ablenkung eine einheitliche und keine rhythmisch schwankende war, und solche, bei denen im Gegenteil manchmal rhythmische Schwankungen auftraten, während die Reflexbewegungen kaum sichtbar waren. Ausserdem gab der Versuch, in welchem die Vorderwurzeln der Lumbalschwellung durchtrennt worden waren und die Haut chemisch gereizt wurde, ein analoges Resultat wie bei mechanischer Reizung. Auch bei chemischer Reizung der Haut blieben nach Durchschneidung der Wurzeln die rhythmischen Schwankungen der Galvanometerablenkung bestehen.

Aus allen oben geschilderten Versuchen geht hervor, dass den im Zentralnervensystem durch einen zentripetal wirkenden Reiz hervorgerufenen elektrischen Erscheinungen die Eigenschaft zukommt, dass ihr Verlauf eine mehr oder weniger ausgesprochene Variabilität



aufweist. Wir beobachten hier nicht jenes einheitliche Bild im Verlaufe der elektrischen Veränderung, welches uns bei analogen Versuchen an Muskeln und peripheren Nerven entgegentritt. Diese Mannigfaltigkeit tritt nicht nur in verschiedenen Versuchen zum Vorschein, sondern wir begegnen ihr auch manchmal, wenn auch seltener, im Verlaufe eines und desselben Versuches, sogar bei Verbindung derselben Stellen des Zentralnervensystems mit dem Galvanometer.

Der Unterschied zwischen dem Verhalten der peripheren Nerven und dem des Zentralnervensystems liegt jedem Anschein nach darin, dass, während in peripheren Nerven der in die Nervenfasern durch den Reiz eingeführte Aktionszustand mit einer gewissen Regelmässigkeit die ganze Faserstrecke ununterbrochen durchläuft, es doch nicht anzunehmen ist, dass auch im zentralen Nervensystem der Verlauf des Aktionszustandes immer ein ganz einheitlicher sei.

Denn wollen wir annehmen, dass die im zentralen Nervensystem beobachteten elektrischen Erscheinungen der Ausdruck von nicht nur in den Nervenfasern, sondern auch in den Nervenzentren entstandenen Tätigkeitszuständen sind — und eine solche Annahme ist, wie ich in einer früheren Arbeit dargetan habe<sup>1)</sup>, ganz begründet —, so ist es leicht begreiflich, dass der Verlauf der elektrischen Erscheinungen im Zentralnervensystem von dem Zustande dieser Zentren und vor allem davon abhängt, an welcher Stelle des Zentralnervensystems ein intensiverer Aktionszustand erscheint. Es wird doch immer von zwei Stellen des Nervensystems zum Galvanometer abgeleitet; an beiden dieser Stellen befinden sich ausser Nervenfasern, in denen die elektrischen Vorgänge ähnlich verlaufen können wie in den Nervenfasern der peripheren Nerven, noch Nervenzentren, deren Tätigkeitszustand in hohem Grade den Verlauf dieser Vorgänge zu beeinflussen geeignet ist. Einmal kann der Aktionszustand in den einen Zentren, ein anderes Mal in den anderen überwiegen; in einem anderen Falle können wieder die einen Zentren tätig sein, während die anderen in Ruhe verbleiben. Schliesslich ist es auch möglich, dass die beiden Zentren entweder gleichzeitig oder zeitlich verschieden in Aktionszustand von derselben Stärke geraten. Aus diesen mannigfachen Kombinationen resultiert ein verschiedenes Ergebnis.

---

1) Abhandl. der mathem.-nat. Abt. der Akad. der Wissensch. in Krakau Bd. 91 Serie B. 1901.