

Aus dem Physiolog. Institut d. Universität Freiburg/Br.

## Die Beziehungen des Willens und der einfachsten Reflexformen zueinander\*.

Von  
**PAUL HOFFMANN.**

(Eingegangen am 6. April 1950.)

Es wird im allgemeinen Zustimmung begegnen, wenn man die Schichtung der Willensaktion und der Reflexe in der Weise formuliert, daß man sagt, die einfachste Wirkung ist der Reflex, eine schon wesentlich höhere der bedingte, erlernte Reflex, die höchste die bewußte, mit einem Urteil verbundene, Willensaktion. Diese Ordnung erscheint einleuchtend, denn offensichtlich ist die erstgenannte Leistung diejenige, die auch die anatomisch primitivsten Umstände verlangt, die letzte die komplizierteste. Aber dieses Schema einer einfachen Schichtung gibt doch ersichtlich nun einen relativ oberflächlichen Einblick in die wirklichen Umstände. Die Anatomie lehrt, daß die verschiedenen Leistungen die gleichen Neurone verwenden, daß es also zu gegenseitigen inneren Beziehungen kommen muß. Beziehungen von Reflexen zueinander sind nun sehr weitgehend untersucht worden, denn im Grunde ist ja jede auf Reiz hervorgerufene Reflexveränderung (Conditioning) ein solches Experiment.

Allgemein bekannt sind die Versuche von SHERRINGTON über die Einwirkung verschiedenartiger Reize auf dem Kratzreflex, bei dem sich zeigt, daß von bestimmten Stellen aus (eben aus dem receptiven Felde des Reflexes) eine Förderung, von andern (z. B. von den Extremitäten her bei Auslösung des Beugereflexes), eine Hemmung entsteht<sup>1</sup>. Ferner die Versuche des gleichen Autors über das Auftreten alternierender Bewegungen bei gleichzeitigem und gleichstarkem Reflexreiz an beiden Körperseiten. Es geht schon aus diesen Versuchen hervor, daß eine vielseitige Abhängigkeit der verschiedenen Reflexe voneinander besteht. Sobald man in diese gegenseitigen Beziehungen auch noch die Willensaktion einordnen will, muß man zu Versuchen am Menschen greifen, es sei denn, daß man Dressurversuche vornimmt, wie sie in Verfolg der PAWLOWSCHEN Vorstellungen vielfach durchgeführt worden sind.

Verf. hat in vielseitigen Versuchen am Menschen den Zusammenhang der Willkür mit den Reflexen unter den einfachsten möglichen Be-

\* Prof. OSKAR und CÉCILE VOGT zum 80. und 75. Geburtstag gewidmet.

dingungen festzustellen versucht. Es ergeben sich nun zahlreiche Zusammenhänge zwischen den in den letzten Jahren veröffentlichten Tierexperimenten und meinen zum Teil schon Jahrzehnte zurückliegenden. Diese aufzuzeigen soll der Zweck dieses Aufsatzes sein. Manches läßt sich am Tier, manches am Menschen besser zeigen. Die Zusammenfassung beider ergibt erst das richtige Bild des heutigen Standes der Kenntnisse.

Die Entwicklung der Physiologie der Reflexe seit 1940 hat die Sicherheit gebracht, daß es zulässig ist, die Reflexe nach der Zahl der durchschrittenen Neurone einzuteilen. Man spricht demgemäß von monosynaptischen und polysynaptischen, zweineuronigen und mehrneuronigen Reflexen<sup>2</sup>. Diese unterscheiden sich nicht nur durch die Dauer der Reflexzeit, die bei den monosynaptischen Reflexen die kürzest mögliche ist, sondern auch durch ihre charakteristischen Bahnungs-, Hemmungs- und Summationserscheinungen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die monosynaptischen Reflexe den Sehnen- oder Eigenreflexen, den myotatischen Reflexen, (dies sind Synonyma) entsprechen, die polysynaptischen den Fremdreflexen. Dabei ist ersichtlich, daß die Eigenreflexe eine ganz enge außerordentlich charakteristisch begrenzte Gruppe sind (sie überschreiten eben in allen Fällen nur eine Synapse), während die Fremdreflexe demgegenüber einen sehr viel lockeren Begriff darstellen, denn zu ihnen gehören sehr viel verschiedene Arten von Reflexen. Da man sich denken kann, daß es zwei-, drei- usw. synaptische Reflexe gibt und da diese sich natürlich fortschreitend stufenweise mit der Zahl der Synapsen von den monosynaptischen Eigenreflexen entfernen, so muß man es wohl für möglich halten, daß es Reflexarten gibt, die gewissermaßen zwischen den monosynaptischen und den polysynaptischen stehen, die typische Eigenschaften der Eigenreflexe mit solchen der Fremdreflexe verbinden. Und solche sind zweifellos nachweisbar. Der Zungenkieferreflex beim Hunde ist ein solcher besonders einfacher Fremdreflex und unter pathologischen Umständen sind beim Menschen von DUENSING<sup>3</sup> ähnliche beschrieben worden, die zwar eine längere Reflexzeit haben als der entsprechende Eigenreflex, andere Rezeptoren, aber insofern diesem entsprechen, als sie Einzelsalven von Erregungen, Einzelzuckungen des Muskels hervorrufen. Wenn wir heute annehmen, daß alle monosynaptischen Reflexe prinzipiell physiologisch identisch sind, so müssen wir uns darüber klar sein, daß der Beweis hierfür nur schwer zu erbringen ist. Unzweifelhaft ist nur, daß die Eigenreflexe monosynaptische Reflexe sind. Diese Eigenreflexe haben aber auch ganz spezifische Nervenfasern (die am schnellsten leitenden Fasern des peripheren Nervensystems überhaupt<sup>4, 5</sup>). Man kann sich sehr wohl denken, daß es auch monosynaptische Reflexe gibt, die

andere Rezeptoren haben, andere, vielleicht viel langsamer leitende Fasern; daß es z. B. im vegetativen Nervensystem zahlreiche monosynaptische Reflexe gibt, die man doch nicht mit Recht „Eigenreflexe“ nennen könnte, obgleich es gewiß zulässig ist, diesen Ausdruck auch für die reflectorische Steuerung vegetativ innervierter Organe z. B. glatter Muskulatur zu verwenden.

Für die Beziehung der monosynaptischen Reflexe zum Willen läßt sich nun die sehr einfache Formel geben, daß mit steigender Innervation die Intensität der Reflexe zunimmt und mit abnehmender abnimmt<sup>6</sup>. Die beiden Vorgänge sind also miteinander gekoppelt. Wird der Muskeltonus durch Kontraktion der Antagonisten so weit als möglich herabgedrückt, so fallen die Eigenreflexe ganz aus, auch dort, wo sie auch bei fehlender Innervation stets auslösbar sind (Strecker des Beines).

Wie wird diese Beziehung zwischen Reflex und Willkür hervorgerufen? Sie könnte entstehen

1. durch Veränderung der Erregbarkeit der peripheren Receptionsorgane,
2. durch einen vom Muskel ausgehenden Reflex, der hervorgerufen wird durch die Veränderung von Spannung und Länge,
3. durch unmittelbare nervöse Koppelung im Zentrum.

Von diesen Möglichkeiten läßt sich Nr. 1 ohne weiteres dadurch ausschließen, daß man den Reflex inadäquat auslöst, d. h. durch Induktionsschlag auf den Nerven (wie bei Tieren der monosynaptische Reflex immer ausgelöst wird.) Es zeigt sich, daß die Bahnung und Hemmung in diesem Falle genau so erfolgt wie bei adäquatem Reiz (Dehnung des Muskels in der Längsrichtung).

Es erscheint wichtig, daß es gelang nachzuweisen, daß beim JENDRASSIKSchen Handgriff es sich tatsächlich um eine Bahnung durch Steigerung der Erregbarkeit der peripheren Sinnesorgane handelt. In diesem Falle ist also die mit einer willkürlichen Kontraktion (allerdings anderer Muskelgruppen) zusammenhängende Reflexsteigerung auf ganz anderem Wege hervorgerufen als in unserem<sup>7</sup>.

Die eigentümliche Beziehung der monosynaptischen Reflexe zum Willen, die die Möglichkeit, eine Willküraktion nach Belieben zu einer Reflexreihe von Eigenreflexen zu machen, in sich schließt, läßt es ungemein wahrscheinlich sein, daß der Fall 3 im wesentlichen vorliegt, wenn auch Nr. 2 nicht ausgeschlossen werden kann.

Ferner ergibt sich, daß ebenso wie die willkürliche Innervation auch jede fremdreflektorische in völlig gleicher Weise die monosynaptischen Reflexe bahnt und hemmt. Dies beweist, daß der Vorgang unmittelbar im Rückenmark in der Höhe der Übertragung der monosynaptischen

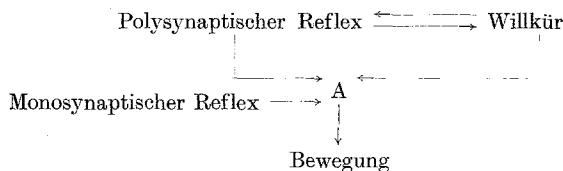
Reflexe selbst gelegen sein muß, daß hier Fremdreflexe und Wille die gemeinsame letzte Strecke benutzen und demgemäß die Reaktion identisch ist.

Die Unterstellung der monosynaptischen Reflexe unter die polysynaptischen und unter den Willen wird nun noch besonders dadurch deutlich, daß durch einen wichtigen Mechanismus bewirkt wird, daß die Willensbewegung oder der Fremdreflex durch den auftretenden monosynaptischen Reflex im Grunde nicht verändert wird, daß er sich vielmehr nur den gegebenen Umständen der Muskulatur anpaßt. Es wird der monosynaptische Reflex nicht *zusätzlich* zu der willkürlichen Kontraktion gestellt, sondern *er ersetzt sie*, er verteilt die Innervation nur anders, er erzeugt keine besondere neue. Diese Erscheinung ist nur durch das Auftreten der Hemmungsperiode, der silent period, möglich, die die für den monosynaptischen Reflex ausgegebene „Innervationsenergie“ (es ist dies ja ein höchst theoretischer und unscharfer Begriff) wieder einspart<sup>8</sup>.

Die silent period ist ein Phänomen, dessen Zustandekommen sehr verschieden erklärt wird. Verf. hatte früher angenommen, daß sie durch die Refraktärperiode der Nervenzellen des Vorderhorns zustande käme. Aber dem widerspricht, daß sich bei Versuchen erweisen ließ, daß diese jedenfalls bis auf 3 msec herabgedrückt werden kann<sup>9</sup>. Die silent period ist in ihrer Dauer doch von anderer Größenordnung. Sie ist bei verschiedenen Tieren verschieden lang. Beim Menschen kann sie im allgemeinen auf etwa 100 msec geschätzt werden, bei den Laboratoriumstieren ist sie sehr viel kürzer (25—35 msec). (SCHOEN unveröffentlichte Versuche.) Aber wenn sich eben zeigen läßt, daß eine Vorderhornnervenzelle des Kaninchens oder der Katze bereits nach 3 msec wieder eine Erregung abzusenden vermag, so kann füglich die silent period von 30 msec Dauer nicht durch eine Refraktärperiode entstehen. Gewiß kann man die silent period durch Steigerung der Innervation verkürzen, doch eine Verminderung auf  $1/10$  der Dauer, auch durch sehr intensive willkürliche Anspannung erscheint nicht möglich.

Außer dieser Ansicht sind eine Reihe anderer Möglichkeiten diskutiert worden: Ausfall der sensiblen Erregung durch die Kontraktion und Entlastung der mit den Muskelfasern parallel geschalteten Muskelspindeln (FULTON und PI SUNER<sup>10</sup>), Hemmungsreflexe aus den Muskeln (DENNY-BROWN<sup>11</sup>) — diese letztere Möglichkeit erscheint sehr wichtig —, Auftreten eines inneren Rhythmus des Rückenmarks, der sich in verschiedenen Vorgängen, vor allem auch im Zittern, dokumentieren kann (JUNG<sup>12</sup>, TÖNNIES<sup>13</sup>).

Das Verhältnis der monosynaptischen Reflexe zu der Willkür einerseits und zu den polysynaptischen Reflexen andererseits kann unzweifelhaft durch folgendes Schema veranschaulicht werden:



Die Umstände am Punkte A des Schemas sind, wie geschildert, verhältnismäßig einfach in eine feste allgemeingültige Regel zu bringen. Sehr viel größere Schwierigkeiten macht die gegenseitige Beziehung zwischen Willkür und Fremdreflexen. Seit es möglich geworden ist, regelmäßig auftretende Fremdreflexe beim normalen Menschen zu untersuchen, kann man auch diesem Problem nähertreten. Für unsere Darstellung kommen die vegetativen Innervationen nicht in Betracht, da sie ja einer direkten Wirkung des Willens nicht unterliegen.

Im deutlichen Gegensatz zu der für die Eigenreflexe gültigen Regel findet man bei Fremdreflexen *keine* Bahnung durch eine gleichzeitige willkürliche Bewegung. Dagegen zeigt es sich mit größter Regelmäßigkeit, daß eine *Hemmung* in den innervierten Antagonisten und auch in den Agonisten *immer* erzielbar ist. Ein besonders gutes Beispiel ist der Beugereflex, der offenbar mit dem Zungenkieferreflex zu den einfachsten gehört, die untersucht werden können. Es zeigt sich, daß bei Reizung der Extremität stets eine Hemmung eintritt und zwar besonders deutlich in den innervierten Streckern, aber auch in den innervierten Beugern. Das Phänomen der Schaltung ist hier also äußerst eindrucksvoll. Natürlich kann eine Hemmung nur in einem innervierten Muskel eintreten, aber man sollte meinen, daß bei Innervation der Beuger und Auslösung des Beugereflexes (durch Reizung der Hand z. B.) keine Hemmung, sondern eine Förderung auftreten würde; dies ist aber nicht der Fall, es kommt zu einer sehr deutlichen Hemmung in den Beugern, also gewissermaßen zu einer Erleichterung der Streckbewegung (HOFFMANN u. TÖNNIES<sup>14</sup>, HOFFMANN, SCHENK u. TÖNNIES<sup>15</sup>, SCHENCK u. KOEHLER<sup>16</sup>).

Betrachtet man die durch einen kurzen Reiz (Induktionsschlag oder Thyratrontentladung) eintretende Hemmung, so fällt auf, daß sie eine charakteristische Dauer hat. Diese Dauer stimmt etwa mit der einer silent period unter gleichen Umständen überein. Da aber der Wille auch gegen die Reflexwirkung die Bewegung durchführen will, so entsteht nach Ablauf der Hemmung ein Rückenschlag, so daß mechanisch, abgesehen von einem kleinen Ruck, die intentionierte Bewegung störungsfrei durchgeführt wird. Bei rascher Wiederholung des Hemmungsreizes wird die Hemmungsdauer verkürzt, ohne daß die Hemmung an sich aufgehoben wird, der Rückenschlag ist auf einen sehr engen Moment zusammengedrängt. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß es dem Willen

nicht gelingt, diese Hemmung zu unterdrücken. Das Auftreten eines positiven Beugereflexes ist bei den bequem anwendbaren Reizstärken nicht feststellbar. Man käme also zu dem Schluß, daß die Willkür in der Lage ist, die positive Reflexwirkung zu verhindern, aber nicht die Hemmung in den Antagonisten. Die hemmende Reflexwirkung würde ihrerseits wiederum bei so einfachen Reflexen wie dem Zungenkieferreflex und dem Beugereflex einen eigentümlichen zyklisch genau begrenzten Ablauf haben, der sich immer nahezu identisch verhält und der nur geringen Veränderungen durch die Stärke der Innervation, gegen die er zu wirken hat, ausgesetzt ist. Die Hemmung kann wohl verkürzt, aber nicht ganz aufgehoben werden. Der Wille kann die Hemmung nur einengen und kompensieren. Ein Reflexreiz, der sich gegen eine schwache Innervation durchsetzt, setzt sich auch gegen eine starke durch. Es erscheint so, als ob die Hemmungswirkung parallel mit der Stärke der ihr entgegengesetzten Innervation anwächst.

Der Fremdreflex vermag also, im Gegensatz zum Eigenreflex, seine Selbständigkeit gegenüber dem Willen aufrecht zu erhalten. Der Wille kann den polysynaptischen Reflex zwar kompensieren, wenn er ihm zuwiderläuft, aber er baut ihn nicht in seine eigene Funktion ein. Auch beim polysynaptischen Reflex wird die eigentümliche Rhythmicität der Funktion des Rückenmarks, die sich in der silent period, im Tremor, in der Maximalzahl der willkürlichen Bewegungen zeigt, deutlich.

Bei Auslösung der polysynaptischen Reflexe wird ein eigentümlicher Schwingungsvorgang sichtbar, der eine positive Reaktion hervorruft, die die Hemmung in zwei Teile trennt. Versuche von BERNHARD und THERMAN<sup>17</sup> an Tieren haben ergeben, daß durch einen solchen Reflexreiz Beuger und Strecker reciprok abwechselnd in Tätigkeit treten. Diese Funktion ist beim normalen Menschen nicht zu erkennen, sie bleibt nur angedeutet in der Unterbrechung der Hemmung.

Wir werden nach diesen Ergebnissen uns vorstellen müssen, daß sowohl Wille wie Fremdreflex auf das Rückenmark in der Weise wirken, daß die eigentümliche Neigung dieses zu rythmischer Reaktion in der einen oder anderen Richtung angetrieben wird. Wenn das Rückenmark eine eigene Schwingungsquenz hat, so kann es erzwungene Schwingungen machen, und dies ist der gewöhnliche Zustand. Nur unter besonderen Umständen wird der *innewohnende* Schwingungsvorgang deutlich. Im allgemeinen gelingt es dem Willen, wohl eine erzwungene Schwingungsfrequenz durchzusetzen, nur ist es ihm nicht möglich, eine höhere herbeizuführen als der Eigenfrequenz entspricht. Offensichtlich ist beim Menschen und bei unseren Laboratoriumstieren die Schwingungsfrequenz nicht die gleiche. Beim Menschen ist sie ganz wesentlich geringer als beim Hund, Katze oder Kaninchen. Durch künstlichen Reiz kann wohl bewirkt werden, daß 40 Hemmungsvorgänge in der Sekunde

im menschlichen Rückenmark auftreten, aber willkürlich sind wir nicht in der Lage, einen so schnellen Wechsel von Hemmung und Erregung herbeizuführen.

Es erscheint sehr wichtig, daß BERNHARD und THERMAN die Verbindung der rhythmischen Bahnungs- und Hemmungsvorgänge im Rückenmark der Katze mit den verschieden gepolten Rückenmarks-potentialen herstellen konnten. Dem zyklischen Ablauf dieser Spannungen entspricht der entsprechende der Bahnung und Hemmung.

#### Zusammenfassung.

Es wird auf Grund der Versuche des Verf. beim Menschen und der neuen bei Tieren gewonnenen Ergebnisse versucht, das Zusammenwirken des Willens und der einfachsten Reflexformen in ein allgemeingültiges Schema zu bringen. Für die Eigenreflexe erscheint eine solche Aufgabe durchführbar, während schon bei den einfachsten Fremdreflexen (Zungenkieferreflex, Beugereflex) sehr viel größere Schwierigkeiten auftreten. Besonders eigenartig ist, daß der Wille die Hemmungswirkung der Reflexe in den Antagonisten nicht aufheben kann, wohl aber den positiven Effekt. Ferner findet man Beziehungen zu einem inneren Rhythmus des Rückenmarks, der sich in der silent period, dem Tremor und auch in dem phasischen Ablauf kurz dauernder Hemmungsreflexe in sehr ähnlicher Weise wiederholt.

#### Literatur.

- <sup>1</sup> SHERRINGTON, C. S.: The integrative action of the nervous system. New Haven u. London 1906. — <sup>2</sup> LLOYD, D. P. C.: Principles of spinal reflex activity, in HOWELLS Textbook of physiology, 15. Aufl. (FULTON), 1947. — <sup>3</sup> DUENSING, F., u. M. SCHNEIDER: Z. Neur. **168**, 690 (1940). — <sup>4</sup> KURELLA, H.: Verh. neur. Ges. 1933. — <sup>5</sup> LLOYD, D. P. C.: I. Neurophysiol. **6**, 293 (1943). — <sup>6</sup> HOFFMANN, P.: Z. Biol. **68**, 531 (1918). — Erg. Physiol. **36**, 45 (1934). — <sup>7</sup> SOMMER, J.: Dtsch. Z. Nervenheilk. **150**, 249 (1940). — <sup>8</sup> HOFFMANN, P.: Erg. Physiol. **36**, 50 (1934). — <sup>9</sup> TÖNNIES, J. F., u. R. JUNG: Pflügers Arch. **250**, 667 (1948). Siehe aber KUGELBERG, E.: Brain **69**, 310 (1946). — <sup>10</sup> FULTON, J. F., and J. PI SUNER: Amer. J. Physiol. **83**, 554 (1928). — <sup>11</sup> DENNY-BROWN, D. Z.: Proc. roy. Soc. Lond. **193**, 321 (1928). — <sup>12</sup> JUNG, R.: Z. Neur. **173**, 263 (1941). — <sup>13</sup> TÖNNIES, J. F.: Arch. Psychiatr. **182**, 478 (1949). — <sup>14</sup> HOFFMANN, P., u. J. F. TÖNNIES: Pflügers Arch. **50**, 103 (1948). — <sup>15</sup> HOFFMANN, P., E. SCHENCK, u. J. F. TÖNNIES: Pflügers Arch. **250**, 724 (1948). — <sup>16</sup> SCHENK, E., u. B. KOEHLER: Pflügers Arch. **251**, 504 (1949). — <sup>17</sup> BERNHARD, C. G., u. P. O. THERMAN: Acta physiol. scand. **14**, Suppl. 47, 3 und 5 (1947).

Prof. Dr. P. HOFFMANN, Freiburg, Physiol. Institut.