(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Die Abhängigkeit der Körperstellung vom Kopf- stande beim normalen Kaninchen.

Von

R. Magnus und A. de Kleijn.

[Mit 5 Textfiguren¹⁾.]

Im vorigen Jahre haben wir in diesem Archiv über Versuche berichtet, welche die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung zum Gegenstande hatten²⁾. Es hatte sich dabei ergeben, dass die sehr verwickelten Beziehungen sich restlos zurückführen lassen auf die Superposition von zwei Gruppen von tonischen Reflexen, nämlich erstens Labyrinthreflexen, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes im Raume, und zweitens Halsreflexen, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe ausgelöst werden. Weiland³⁾ hat im Anschluss daran im hiesigen Institut diese selben Beziehungen beim Kaninchen untersucht und konnte feststellen, dass hier, von geringen Verschiedenheiten abgesehen, dieselben Gesetze gelten. Um diese Reflexe völlig isoliert und ungestört durch Spontanbewegungen und durch unkontrollierbare optische oder olfaktorische Einflüsse untersuchen zu können, wurden alle diese früheren Versuche an dezerebrierten Tieren angestellt. Nur so war es möglich, die anfangs schwer ver-

1) Die stereoskopischen Abbildungen sind an den unteren Rand der Textseiten gerückt, so dass sie mit einem gewöhnlichen Stereoskop direkt betrachtet werden können.

2) R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 455. 1912.

3) W. Weiland, Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen; ihr Einfluss auf den Muskeltonus und die Stellung der Extremitäten. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 1. 1912.

ständlichen Erscheinungen zu entwirren. Die Versuche am dezerebrierten Tier boten ferner den Vorteil, dass die dabei auftretende Enthirnungsstarre die Glieder von vornherein in einen Zustand von Tonus versetzt, in welchem alle Änderungen des Tonus besonders deutlich zu erkennen sind. Darauf hat Rothfeld¹⁾ die gleichen Versuche an Kaninchen angestellt, bei denen die Grosshirnfunktion durch Chloroformnarkose ausgeschaltet war, und ist zu identischen Ergebnissen gelangt. (Auf einen nicht sehr wichtigen Differenzpunkt wird weiter unten einzugehen sein.)

Auch bei Vögeln sind ähnliche Reflexe vorhanden, wie sich aus den interessanten Mitteilungen von Huxley²⁾ und Noël Paton³⁾ über reflektorische Apnöe bei Enten ergibt, bei denen Extension oder Dorsalflexion des Halses bei bestimmten Stellungen des Kopfes im Raum Atemstillstand bewirkt.

Nun ist schon in den früheren Mitteilungen (Magnus und De Kleijn, a. a. O. S. 502 und 526; Weiland, a. a. O. S. 25) darauf hingewiesen worden, dass bei verschiedenen Stellungen und Bewegungen normaler, nichtdezerebrierter Tiere die gleichen Reflexe mitzuspielen scheinen. Das kann man an Katzen, Hunden und Kaninchen deutlich erkennen, und beim Besuche eines zoologischen Gartens sieht man leicht, dass es sich offenbar um in der Tierreihe sehr verbreitete Einrichtungen handelt. Danach scheint es sicher, dass die Hals- und Labyrinthreflexe, welche den Tonus und die Stellung des Körpers beherrschen, nicht nur nach der Ausschaltung des Grosshirnes vorhanden sind, sondern auch bei intaktem Zentralnervensystem in Wirksamkeit treten.

Die vorliegende Abhandlung beschäftigt sich daher mit der Frage, ob es gelingt, beim intakten Tier eine Reihe der früher für

1) J. Rothfeld, Beitrag zur Kenntnis der Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. Versuche mit Narkose. Pflüger's Arch. Bd. 148 S. 564. 1912.

2) F. M. Huxley, Reflex postural apnoea in the duck. (Preliminary communication.) Journ. of physiol. vol. 44 p. XXIV. 1912. (Phys. soc.) — F. M. Huxley, On the reflex nature of apnoea in the duck in diving. II. Reflex postural apnoea. Quart. Journ. of exper. Physiol. vol. 6 p. 159. 1913.

3) D. N. Paton, On the neck element in the production of postural apnoea in ducks. (Preliminary communication.) Journ. of physiol. vol. 45 p. XLII. 1913. (Phys. soc.) — D. N. Paton, The relative influence of the labyrinthine and cervical elements in the production of postural apnoea in the duck. Quart. Journ. of exper. Physiol. vol. 6 p. 197. 1913.

dezerebrierte Tiere beschriebenen Reaktionen auf Änderung der Kopfstellung willkürlich hervorzurufen. Dabei sollen nur einige besonders deutlich zu erkennenden Stellungsänderungen beschrieben werden. Wir beschränken uns dabei auf Beobachtungen an Kaninchen, weil diese Tiere sich besonders leicht hantieren lassen, und weil wir auf diese Kaninchenversuche in der nachfolgenden Abhandlung über die Folgezustände der einseitigen Labyrinthexstirpation werden zurückkommen müssen. Denn es wird dort gezeigt werden, dass einseitiger Labyrinthverlust eine Reihe von Erscheinungen auslöst, welche nicht direkte Folgen dieser Operation sind, sondern von der abnormen Kopfstellung abhängen, die bekanntlich durch die Entfernung eines Labyrinthes veranlasst wird.

Zu den Versuchen eignen sich am besten kleine Kaninchen von 700—1200 g. Grössere Tiere sind häufig schwierig festzuhalten und machen vielfach störende Abwehrbewegungen. Nur aus diesem Grunde sind sie nicht so gut zu verwenden. Denn die nachstehend beschriebenen Reaktionen zeigen auch Kaninchen von 4 kg mit grosser Deutlichkeit.

1. Heben und Senken des Kopfes in Fussstellung des Tieres.

Fig. 1 und 2 geben zwei kurz nacheinander aufgenommene stereoskopische Momentaufnahmen desselben Kaninchens wieder. Fig. 1 zeigt das Tier in der gewöhnlichen Hockstellung mit gesenktem Kopfe. Die Vorderbeine sind gebeugt, und infolgedessen fällt der Rücken nach vorne zu in einem Winkel von etwa 30° ab. Wird nunmehr der Kopf des Tieres vorsichtig mit zwei Fingern gehoben, d. i. im Atlanto-Occipitalgelenk und den nächstfolgenden Halsgelenken um die Bitemporalachse so gedreht, dass die Mundspalte um 45° oder mehr über die Horizontalebene gehoben wird, so ändert sich dadurch alsbald die Stellung des ganzen Tieres. Die Vorderbeine werden nämlich kräftig tonisch gestreckt, die ganze vordere Hälfte des Tierkörpers hebt sich und der Rücken steigt nunmehr nach vorne zu in einem Winkel von etwa 30° an (Fig. 2). Auch die Hinterbeine scheinen sich manchmal an dieser Reaktion durch eine Streckung zu beteiligen, doch ist sie stets schwächer als die der Vorderbeine und häufig nicht mit Sicherheit zu erkennen. Senkt man nunmehr den Kopf wieder, oder bringt das Tier nach Loslassen des Kopfes denselben in die alte, gesenkte Stellung zurück, so werden alsbald

auch die Vorderbeine wieder gebeugt, und das Tier hat wieder die auf Fig. 1 abgebildete Stellung.

Man kann diesen Versuch, der sich sehr gut zur Demonstration in der Vorlesung oder im Praktikum eignet, dadurch noch anschaulicher machen, dass man den Beobachter seine eine Hand auf den Rücken des Tieres am medialen Rande der beiden Schulterblätter legen lässt. Bei gehobenem Kopfe und gestreckten Vorderbeinen kann man dann kräftig auf den Rücken des Tieres drücken und fühlt einen beträchtlichen Widerstand der Vorderbeine. Sobald aber der Kopf gesenkt wird, fühlt man wie dieser Widerstand plötzlich dahinschwindet und der Vorderkörper nach unten sinkt.

Diese Reaktion kommt nach unseren und Weiland's früheren Feststellungen durch eine Kombination von Labyrinth- und Halsreflexen in der Weise zustande, dass bei gesenktem Kopfe die Minimumstellung der Labyrinth für den Strecktonus der Glieder gegeben ist, und bei Heben sich der Kopf gegen die Maximumstellung zu bewegt (ohne sie jedoch zu erreichen); zugleich wird vom Halse aus durch Kopfheben Streckung, und durch Kopfsenken Beugung der Extremitäten bewirkt. (Für die näheren Details sei auf unsere früheren Mitteilungen verwiesen.)

2. Heben und Senken des Kopfes in Rückenlage des Tieres.

In Rückenlage des Tieres superponieren sich die Labyrinth- und Halsreflexe in anderer Weise als in Fussstellung. Liegt das Tier auf dem Rücken und ist die Mundspalte horizontal oder etwas (bis 45°) über die Horizontalebene gehoben (Kopf ventralwärts gebeugt), so befindet sich der Kopf in der Maximumstellung für die Labyrinthreflexe, und die Beine sind von den Labyrinthen aus in stärkster Streckstellung. Wird der Kopf stärker in ventraler Richtung

Fig. 1. Normales Kaninchen, freisitzend mit gesenktem Kopfe und gebeugten Vorderbeinen.

gebeugt, oder wird er dorsalwärts gebeugt und die Mundspalte dabei unter die Horizontale gesenkt, so nimmt der Strecktonus der Glieder von den Labyrinthen aus ab. Vom Halse aus dagegen bewirkt jede Ventralbeugung Abnahme, jede Dorsalbeugung Zunahme der Streckung der Beine. Je nachdem also bei einem Tiere die Labyrinth- oder Halsreflexe überwiegen, wird das Endresultat ein verschiedenes sein müssen.

Das ist nun tatsächlich der Fall, und zwar überwiegen bei Kaninchen mit intaktem Grosshirn in den meisten Fällen die Halsreflexe. Legt man ein Kaninchen auf den Rücken und fixiert es in dieser Lage mit einer Hand, die den Thorax des Tieres umgreift, so treten gewöhnlich auf Heben und Senken des Kopfes sehr deutliche Tonusveränderungen der Vorderbeine auf. Bei Tieren mit überwiegenden Labyrinthreflexen werden die Vorderbeine gebeugt, wenn der Kopf maximal ventralwärts und maximal dorsalwärts gebeugt ist, um in Mittelstellung gestreckt zu werden. In der Mehrzahl der Fälle jedoch erfolgt Beugung der Vorderbeine, wenn der Kopf ventralwärts gebeugt ist, und starke Streckung der Vorderbeine bei Dorsalbeugung des Kopfes. Dieses letztere Verhalten findet sich auch bei Tieren nach doppelter Labyrinthexstirpation.

Eine gesonderte Besprechung verlangt das Verhalten der Hinterbeine. Diese reagieren beim intakten Tier im allgemeinen schwächer auf Heben und Senken des Kopfes als die Vorderbeine (während bei dezerebrierten Kaninchen die Hinterbeine gewöhnlich nach den Erfahrungen Weiland's sehr lebhaft reagieren). Auch in den Versuchen von Rothfeld (a. a. O.) an chloroformierten Kaninchen war

Fig. 2. Dasselbe Kaninchen mit gehobenem Kopfe. Die Vorderbeine sind gestreckt, die vordere Körperhälfte aktiv gehoben, der Rücken steigt von vorne nach hinten an. Der Daumen des Experimentators liegt gegen den Unterkieferwinkel an, um den Kopf in seiner Lage zu halten, die Körperlast ruht aber allein auf den Extremitäten des Tieres.

die Reaktion der Hinterbeine meistens eine schwache. Rothfeld gibt nun an, dass bei den Halsreflexen auf Heben und Senken des Kopfes die Hinterbeine immer in entgegengesetztem Sinne reagieren wie die Vorderbeine. Ein solches Verhalten haben wir früher für Katzen und Hunde beschrieben, während Weiland an Kaninchen fand, dass bei diesen Tieren auch vom Halse aus alle vier Extremitäten ihren Tonus stets gleichsinnig ändern. In den Versuchen von Weiland war dieses Verhalten sehr deutlich zu erkennen, weil dabei die Hinterbeine besonders lebhaft Reaktionen zeigten. Aber auch wir haben bei den Versuchen an intakten Tieren zu wiederholten Malen uns von der Richtigkeit der Weiland'schen Angabe überzeugen können. Dorsalbeugung des Kopfes in Rückenlage führt nämlich von den Labyrinthen aus zur Abnahme des Strecktonus der Hinterbeine. Wenn also auf Dorsalbeugung des Kopfes sich die Hinterbeine strecken, so muss dieses ein Halsreflex sein. Tatsächlich haben wir zu wiederholten Malen ein derartiges Verhalten wahrnehmen können, in einigen Fällen handelte es sich um besonders deutliche Reaktionen, so dass ein Irrtum ausgeschlossen erscheint. Wir müssen daher auch aus diesem Grunde die Angabe Weiland's, dass auf Heben und Senken des Kopfes beim Kaninchen durch Halsreflexe eine gleichsinnige Reaktion aller vier Gliedmaassen ausgelöst wird, aufrechterhalten. Es ist dieses übrigens, wie erwähnt, der einzige Differenzpunkt zwischen den Angaben von Weiland und Rothfeld, welche in allen übrigen Punkten eine erfreuliche Übereinstimmung zeigen.

3. Kopfdrehen in Rückenlage des Tieres.

Beim Drehen des Kopfes um die Achse Schnauze-Hinterhauptsloch reagieren durch Halsreflexe die Extremitäten der beiden Körperseiten in entgegengesetztem Sinne. Die Beine, nach deren Seite der Unterkiefer gedreht wird (Kieferbeine), werden gestreckt, die Beine, nach deren Seite der Scheitel gedreht wird (Schädelbeine), werden gebeugt bzw. weniger gestreckt. Hierauf können sich Labyrinthreflexe in der früher von uns und von Weiland geschilderten Weise superponieren, stets aber ist, solange überhaupt die Halsreflexe irgendwie mitspielen, der Tonusunterschied der Extremitäten auf den beiden Körperseiten deutlich ausgesprochen. Auch bei normalen Kaninchen lässt sich dieser Einfluss des Kopfdrehens nachweisen und ist in vielen Fällen so deutlich, dass er sich zur Demonstration eignet.

Fig. 3 zeigt ein Tier, das auf dem Rücken liegt, und bei dem der Kopf nach rechts gedreht ist (d. h. das rechte Ohr ist nach der ventralen Körperseite zu gedreht). Der Tonusunterschied der Vorderbeine ist deutlich zu erkennen: das linke Bein ist Kieferbein und wird stärker gestreckt gehalten als das rechte Schädelbein.

Fig. 4 zeigt den Erfolg der unmittelbar darauf bei demselben Tiere vorgenommenen Linksdrehung des Kopfes. Nunmehr ist das rechte Vorderbein gestreckt und das linke gebeugt. Fig. 5 zeigt dasselbe Tier ebenfalls mit linksgedrehtem Kopf: hier ist der Tonusunterschied der Vorderbeine noch stärker ausgesprochen, das rechte (Kiefer-) Bein ist maximal gestreckt, das linke (Schädel-) Bein stark gebeugt. Auf dieser Abbildung sieht man auch, dass die Hinterbeine in demselben Sinne reagiert haben; das rechte Hinterbein ist mehr gestreckt (bzw. weniger gebeugt) als das linke.

Der Tonusunterschied der Vorderbeine nach Drehen des Kopfes war bei allen von uns untersuchten normalen Kaninchen nachweisbar. In einigen Fällen reagierten die Hinterbeine schwächer als die Vorderbeine, meist aber ist auch der Tonusunterschied der Hinterbeine sehr stark ausgesprochen. Nach doppelter Labyrinthexstirpation lässt sich die Reaktion der Vorder- wie der Hinterbeine noch gut nachweisen.

Fig. 3. Dasselbe Kaninchen, wie Fig. 1 und 2, wurde auf den Rücken gelegt, so dass Kopf, Thorax und Becken mit der Dorsalseite genau nach unten gerichtet sind. Darauf wird der Kopf nach rechts gedreht, d. h. das rechte Ohr wird ventralwärts bewegt, das rechte Auge sieht nach oben. Der Thorax bleibt in seiner früheren Lage liegen. Das linke Vorderbein ist Kieferbein und wird gestreckt, das rechte Vorderbein ist Schädelbein und wird gebeugt. Das Becken dreht sich in umgekehrter Richtung wie der Kopf, so dass die rechte Hinterbacke unten liegt, das linke Hinterbein sich oben befindet. Der Körper des Tieres ist infolgedessen schraubenförmig gedreht. Der Tonusunterschied der Hinterbeine ist auf dieser Aufnahme nicht zu erkennen.

Die bisher geschilderten Änderungen des Gliedertonus auf Kopfdrehen entsprechen durchaus den Reaktionen, welche von uns und von Weiland an dezerebrierten Tieren festgestellt werden konnten. Man kann nun aber ausserdem beim Kopfdrehen in Rückenlage eine Reaktionsbewegung wahrnehmen, welche wir bisher noch nicht beschrieben haben. Dieselbe betrifft den Rumpf. Auf Drehen des Kopfes erfolgen typische Stellungsänderungen des Beckens, welche durch Tonusänderungen der Stammesmuskulatur, insbesondere an der Lendenwirbelsäule, zustande kommen. Diese Reaktionen müssen deshalb etwas eingehender beschrieben werden, weil sie auch nach einseitiger Labyrinthexstirpation deutlich werden und daher zum Verständnis der in der nachfolgenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen notwendig sind. Speziell wird bei der Analyse der Rollbewegungen des einseitig labyrinthlosen Kaninchens auf diese Reflexe zurückzukommen sein.

Fig. 3 (Kaninchen in Rückenlage mit rechtsgedrehtem Kopfe) zeigt, dass, wenn bei Drehen des Kopfes der Thorax in unveränderter Lage bleibt, so dass die dorsoventrale Thoraxachse senkrecht stehen bleibt, das Becken mit den Hinterbeinen eine Drehung in entgegengesetztem Sinne ausführt. Während das rechte Auge nach oben sieht, befindet sich die rechte Hinterbacke unten und liegt dem Tische

Fig. 4. Dasselbe Kaninchen wurde auf den Rücken gelegt, so dass Kopf, Thorax und Becken mit der Dorsalseite genau nach unten gerichtet sind. Darauf wird der Kopf nach links gedreht, d. h. das linke Ohr wird ventralwärts bewegt, das linke Auge sieht nach oben. (Der Kopf ist hier durch die Hand des Experimentators verdeckt.) Der Thorax bleibt in seiner früheren Lage liegen. Das rechte Vorderbein ist Kieferbein und wird gestreckt, das linke Vorderbein ist Schädelbein und wird gebeugt. Das Becken dreht sich in umgekehrter Richtung wie der Kopf, so dass die linke Hinterbacke unten liegt, und das rechte Hinterbein mehr nach oben kommt. Der Körper des Tieres ist infolgedessen schraubenförmig gedreht. Der Tonusunterschied der Hinterbeine ist auf dieser Aufnahme nicht zu erkennen. Die ganze Körperstellung ist das spiegelbildliche Gegenstück zu der Stellung auf Fig. 3.

auf, während das linke Hinterbein sich oben befindet. Der Körper des Tieres bekommt dadurch eine schraubenförmige Drehung, an welcher sich die ganze Wirbelsäule beteiligt. — Fig. 4 zeigt die spiegelbildlich entgegengesetzte Drehung des Körpers nach Linksdrehung des Kopfes. Der Grad der Drehung ist bei verschiedenen Tieren und zu verschiedenen Zeiten verschieden, wie ein Vergleich von Fig. 3 und 4 lehrt. Auf Fig. 3 ist der Grad der Drehung des Beckens grösser.

Es handelt sich hier um einen typischen Halsreflex, der auch nach Exstirpation der beiden Labyrinth noch deutlich nachweisbar ist. Weitere Beweise, dass es sich wirklich um einen Halsreflex handelt, werden sich aus den in der nachfolgenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen an einseitig labyrinthlosen Tieren ergeben. Dort wird sich weiter zeigen, dass auch die Labyrinth Beziehungen zur Stammesmuskulatur und zwar überwiegend einseitige Beziehungen besitzen.

Diese soeben geschilderte und auf Fig. 3 und 4 abgebildete Reaktion der Lendenwirbelsäule auf Kopfdrehen in Rückenlage ist nun aber nicht die einzige, welche sich beobachten lässt. In manchen Fällen tritt zu unserer anfänglichen Überraschung und Verwirrung eine andere Bewegung ein. Auf Drehen des Kopfes wird dann nämlich

Fig. 5. Dasselbe Kaninchen in Rückenlage mit nach links gedrehtem Kopf (linkes Auge oben). Die Lage des Tieres unterscheidet sich von der auf Fig. 4 abgebildeten nur dadurch, dass das Tier als ganzes etwas nach rechts herüber gedreht worden ist, so dass die dorso-ventrale Thoraxachse jetzt nicht mehr senkrecht steht, wie auf Fig. 4, sondern schräg; das rechte Schulterblatt liegt daher auf dem Tische, das linke ist etwas mehr nach oben gerichtet. Infolge dieser Lageänderung hat sich der Stand des Beckens geändert. Dasselbe ist nach der anderen Seite hinüber geschwungen, die rechte Hinterbacke liegt jetzt eher etwas tiefer, und die Lendenwirbelsäule ist nach rechts (der Kieferseite) konkav. Der Körper des Tieres ist infolgedessen nicht mehr schraubenförmig gedreht, sondern bildet einen nach der Kieferseite offenen Bogen. Die Tonusunterschiede der Extremitäten sind die gleichen wie auf Fig. 4. Das rechte Vorderbein (Kieferbein) ist maximal gestreckt, das linke (Schädelbein) ist stark gebeugt. Auf dieser Abbildung ist auch der Tonusunterschied der Hinterbeine gut sichtbar. Das rechte Hinterbein ist stark gestreckt, das linke gebeugt.

nicht das Becken in entgegengesetztem Sinne gedreht, sondern es erfolgt eine Krümmung der Lendenwirbelsäule, so dass diese nach der Kieferseite konkav wird. Fig. 5 veranschaulicht das Resultat einer derartigen Bewegung. Sieht man oben auf ein derartiges Tier, so ist der ganze Körper bogenförmig gekrümmt.

Fortgesetzte Beobachtungen lehrten nun, dass es ganz nach Willkür gelingt, entweder die eine oder die andere Reaktion hervorzurufen, je nach der Lage, die man dem Vorderkörper des Tieres gibt. Ein Vergleich von Fig. 4 und 5 macht das deutlich. Auf Fig. 4 steht die dorsoventrale Thoraxachse senkrecht, auf Fig. 5 ist sie etwas nach rechts gedreht, so dass das rechte Schulterblatt dem Tische aufliegt und das linke Vorderbein sich mehr oben befindet. Im ersteren Falle erfolgt die Drehung des Beckens im umgekehrten Sinne wie die Kopfdrehung, im letzteren Falle die Krümmung der Lendenwirbelsäule mit der Konkavität nach der Kieferseite.

Es scheint, dass es sich in beiden Fällen um ein und dieselbe Reaktion der Stammesmuskulatur des Tieres handelt, welche nur je nach der verschiedenen Lagerung und den dadurch gesetzten verschiedenen mechanischen Bedingungen des Tierkörpers zu einem anderen Endresultat auf die Stellung des Hinterkörpers führt. Das kann man sich beispielsweise durch folgenden Versuch anschaulich machen: Man nehme ein normales Kaninchen und drehe ihm den Kopf nach links (also in der Richtung, wie auf Fig. 4 und 5). Dann lege man das Tier auf seine linke Seite. Dann befindet sich der Scheitel des Kopfes unten und der Unterkiefer oben. Nunmehr lasse man das Tier, ohne die gedrehte Stellung des Kopfes zum Rumpfe zu ändern, über seinen Rücken nach rechts hinüberrollen. Das Tier kommt dann allmählich in die auf Fig. 4 abgebildete Lage. Bis zu diesem Zeitpunkt erfolgt die Reaktion des Hinterkörpers in der Weise, dass das Becken in umgekehrtem Sinne gedreht ist wie der Kopf (vgl. Fig. 4). Lässt man nun aber das Tier weiter über seinen Rücken rollen, so dass die dorsoventrale Thoraxachse die vertikale passiert und sich nach rechts hinüberneigt, wie das auf Fig. 5 zu sehen ist, so kommt ein Moment, in dem das Becken nicht mehr in seiner gedrehten Stellung liegen bleiben kann und nunmehr mit einer mehr oder weniger schnellen Bewegung, manchmal selbst mit einem Ruck nach der anderen Seite hinüberschwingt. Das Endresultat dieser Bewegung zeigt Fig. 5. Wird die Drehung des Tierkörpers noch weiter fortgesetzt, so liegt schliesslich das Tier auf seiner rechten

Seite. Das Herumschwingen des Beckens erfolgt in der gleichen Weise, ob nun die Hinterbeine des Tieres gestreckt oder gebeugt sind. Auch nach Exstirpation beider Labyrinth tritt genau dieselbe Bewegung ein. Es wird in der nachfolgenden Arbeit gezeigt werden, dass bei den Rollbewegungen einseitig labyrinthloser Tiere das Rollen über den Rücken auf die gleiche Weise erfolgt. Daher geben auch die dort abgedruckten kinematographischen Aufnahmen ein gutes Bild dieses Vorganges (vgl. folgende Abhandlung S. 237—247 Fig. 9—14).

Bestimmt man die Stellung der dorsoventralen Thoraxachse, bei welcher dieser Übergang von der einen in die andere Beckenstellung erfolgt, so ergibt sich, dass, solange bei linksgedrehtem Kopfe und bei Rollen über den Rücken sich das linke Schulterblatt unten befindet, das Becken in entgegengesetztem Sinne gedreht ist wie der Kopf. Der Übergang findet bei einigen Tieren statt, wenn die dorsoventrale Thoraxachse die Vertikale passiert, bei anderen dagegen etwas später, wenn die dorsoventrale Thoraxachse bereits einen Winkel von $30\text{--}45^\circ$ mit der Vertikalen bildet.

Das Herumschwingen des Beckens bei diesem Übergang ist eine ausserordentlich deutliche Reaktion. In manchen Fällen kann das Becken dabei eine Drehung von beinahe 180° ausführen. Vergleicht man Fig. 4 und 5, so sieht man, dass der Beckenstand etwa um 90° verschieden ist.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass durch die Stellung des Kopfes zum Rumpfe nicht nur ein reflektorischer Einfluss auf den Tonus der Extremitäten, sondern auch auf die Rumpfmuskulatur ausgeübt wird. Man sieht, in wie entscheidender Weise der Hals die Stellung des ganzen Körpers beherrscht.

4. Kopfdrehen in Fussstellung des Tieres.

Kopfdrehen in Fussstellung des Tieres führt zu Tonuszunahme, zu Streckung und Abduktion des vorderen Kieferbeines, wobei sich Hals- und Labyrinthreflexe superponieren. Das vordere Schädelbein kann sich verschieden verhalten, je nachdem die Hals- oder Labyrinthreflexe überwiegen (vgl. Magnus-De Kleijn a. a. O. S. 505 und Weiland S. 23). Bei intakten Kaninchen mit lebhaften Halsreflexen lässt sich meistens eine Tonusabnahme im vorderen Schädelbein konstatieren. Die dadurch zustande kommende Körperstellung stimmt genau mit der in der nachfolgenden Arbeit (Fig. 8 c und 8 d S. 221) wiedergegebenen überein, so dass auf diese Abbildung verwiesen werden

kann. Die Reaktion erfolgt in gleicher Weise, ob man die Kopfdrehung bei offenen oder geschlossenen Augen vornimmt.

Die Reaktion des Beckens auf Kopfdrehen ist ebenfalls bei Fussstellung des Tieres deutlich. Und zwar erfolgt stets die Drehung des Beckens in umgekehrter Richtung wie die des Kopfes, nicht dagegen die Konkavität der Wirbelsäule nach der Kieferseite.

Dagegen sieht man in den meisten Fällen nicht die erwartete Tonusänderung der Hinterbeine auftreten. Es erfolgt keine Streckung des Kieferbeines und Beugung des Schädelbeines. Im Gegenteil, man sieht manchmal scheinbar den umgekehrten Effekt. Die Ursache hierfür ist leicht zu erkennen. Infolge der Beckendrehung nämlich wird die Hinterbacke auf der Kieferseite mehr dem Boden genähert, auf der Schädelseite mehr vom Boden entfernt. Dabei steht die dorsoventrale Beckenachse schräg, und das Schädelbein ist mit seinem Hüftansatz weiter vom Boden entfernt als das Kieferbein. Da nun das Tier mit beiden Pfoten auf dem Boden aufsitzt, so folgt, dass das Schädelbein mehr gestreckt sein muss als das Kieferbein. In diesem Falle wird also der Tonusunterschied der Hinterbeine durch die Beckendrehung verdeckt und kann nicht zur Geltung kommen.

5. Kopfwenden in Rückenlage des Tieres.

Kopfwenden um die Achse Scheitel-Schädelbasis wirkt schwächer als Kopfdrehen (Weiland a. a. O.). Das lässt sich auch am intakten Kaninchen feststellen. Doch tritt in Rückenlage in vielen Fällen eine deutliche Reaktion der Extremitäten auf Kopfwenden ein, indem die Kieferbeine (nach denen die Schnauze zugewendet wird) gestreckt und die Schädelbeine (nach denen der Hinterkopf zugewendet wird) gebeugt werden. Die Hinterbeine reagieren manchmal ebenso stark wie die Vorderbeine, manchmal schwächer. In einigen Fällen reagierten auch nur die Vorderbeine allein.

Ebenfalls schwächer ist die Reaktion der Lendenwirbelsäule auf Wenden des Kopfes. In vier unter 14 Versuchen wurde das Becken nach der Seite gewendet, nach welcher die Schnauze des Tieres sah, d. h. die Lendenwirbelsäule wurde nach der Kieferseite konkav. Bei Rechtswendung nahm also der Rumpf eine Stellung an, wie sie auf Fig. 5 abgebildet ist. In den übrigen Versuchen liess sich diese Reaktion nicht nachweisen.

6. Kopfbewegungen in Seitenlage des Tieres.

Der Einfluss der Kopfbewegungen auf den Gliedertonus lässt sich in Seitenlage häufig nicht gut untersuchen, weil diese Lage für Kaninchen offenbar recht unbequem ist und die Tiere daher häufig Abwehrbewegungen machen. Besonders das Kopfdrehen mit dem Kiefer nach unten ist häufig ein Signal, sich aus dieser Lage zu befreien und sich in die normale Hochstellung zurückzubgeben. Trotzdem haben wir eine Reihe von sicheren Beobachtungen sammeln können.

Beim Heben und Senken des Kopfes (Dorsal- und Ventralbeugen) ändert sich die Lage des Kopfes zur Horizontalebene nicht, es können daher keine Labyrinthreflexe, sondern nur Halsreflexe zustande kommen. Diese führen bei Dorsalbeugung des Kopfes zur Streckung, bei Ventralbeugung zur Beugung der Beine. An den Vorderbeinen liess sich diese Reaktion in allen von uns untersuchten Fällen nachweisen, an den Hinterbeinen nur dreimal unter zwölf Fällen, während achtmal die Hinterbeine nicht und einmal unsicher reagierten. In den drei positiven Fällen erfolgte die Bewegung der Hinterbeine, entsprechend den Angaben von Weiland, stets in demselben Sinne wie die der Vorderbeine.

Kopfdrehen in Seitenlage kann dazu benutzt werden, um zu entscheiden, ob bei einem Tiere die Hals- oder die Labyrinthreflexe überwiegen (vgl. Magnus-De Kleijn a. a. O. S. 507 und 515, Weiland S. 21). Reagieren die beiderseitigen Extremitäten gleichsinnig, so überwiegen die Labyrinthreflexe, reagieren sie gegensinnig, so überwiegen die Halsreflexe, reagieren nur die Extremitäten der obenliegenden Körperseite, so halten sich beide Reflexe ungefähr die Wage. Bei intakten Kaninchen überwiegen nun in den meisten Fällen die Halsreflexe. In neun von elf Fällen erfolgte auf Kopfdrehen in Seitenlage Streckung des Kieferbeines und Beugung des Schädelbeines. In den zwei anderen Fällen, in denen die Labyrinthreflexe überwogen, wurden die beiden Vorderbeine gestreckt, wenn der Kopf mit dem Scheitel nach unten gedreht wurde, gebeugt bei der umgekehrten Kopfdrehung. Die Hinterbeine reagierten in zehn von den elf Fällen in derselben Weise wie die Vorderbeine, in einem Falle blieben sie unbeeinflusst.

Heben und Senken des Kopfes in Seitenlage scheint in einigen Fällen auch einen Einfluss auf die Lendenwirbelsäule bzw. ihre Muskulatur auszuüben, indem Kopfheben eine Dorsalbeugung, Kopfsenken

eine Ventralbeugung der Lumbalwirbelsäule zur Folge hat. Wir haben diese Reaktion bisher nur in wenigen Fällen beobachten können und verzeichnen sie daher nur als gelegentlichen Einzelbefund. Es sind weitere Versuche erforderlich, um festzustellen, ob es sich um einen gesetzmässigen Reflex handelt.

Schluss.

Die im vorstehenden beschriebenen Versuche zeigen, dass der Einfluss der Kopfstellung auf den Tonus der Gliedmaassen und auf die Haltung des ganzen Körpers sich nicht nur bei dezerebrierten Tieren, sondern auch bei intaktem Zentralnervensystem nachweisen lässt. Es handelt sich nicht um Reflexe, die erst nach Ausschaltung der Rinde in die Erscheinung treten, sondern um Beziehungen, welche die Tiere während ihres Lebens bei den verschiedenen Körperstellungen und Bewegungen tatsächlich benutzen. Für Hund und Katze haben wir früher schon eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt, welche dieses wahrscheinlich machten. Jetzt liess sich für das Kaninchen dieser Nachweis bis in alle Einzelheiten führen.

Hierbei wurde es deutlich, dass die beiden früher an dezerebrierten Tieren ermittelten Reflexgruppen, die Labyrinthreflexe, welche auf Änderung der Lage des Kopfes im Raume eintreten, und die Halsreflexe, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe bedingt sind, beide am intakten Tiere sich demonstrieren lassen.

Labyrinthreflexe auf die Extremitäten liessen sich in den oben beschriebenen Versuchen beim Heben und Senken des Kopfes in Rückenlage und beim Kopfdrehen in Seitenlage nachweisen. Dass die Labyrinth ihren Einfluss auf den Tonus der Halsmuskeln bei verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume reflektorisch auch bei intaktem Zentralnervensystem ausüben, haben wir für Kaninchen, Katze und Hund bereits in einer früheren Mitteilung ¹⁾ zeigen können.

Die Wirksamkeit der Halsreflexe ist in den oben mitgeteilten Versuchen besonders deutlich geworden. Denn diese sind bei intakten Kaninchen stets mit Leichtigkeit nachzuweisen und scheinen hier auch meist lebhafter zu sein als die Labyrinthreflexe. Auf Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe erfolgen alle die Änderungen des Muskeltonus an den Extremitätenmuskeln, welche

1) R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Nackenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 414. 1912.

Weiland und wir in früheren Arbeiten festgestellt haben. Dabei konnte zugleich ein neuer Befund erhoben werden. Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe beeinflusst nicht nur die Extremitäten, sondern auch die Muskulatur des Rumpfes. Besonders reagieren die Muskeln der Lendenwirbelsäule deutlich auf veränderte Haltung des Halses. Hierdurch kommen Stellungen und Bewegungen des Gesamtkörpers zustande, welche für die Deutung der Rollbewegungen labyrinthloser Kaninchen von Bedeutung sind (vgl. die folgende Mitteilung).

Auch bei intaktem Grosshirn haben die Reflexe, welche durch Änderung der Kopfstellung ausgelöst werden, den Charakter von Dauerreaktionen, welche so lange andauern, als der Kopf in der betreffenden Lage gehalten wird.

Einige der im vorstehenden beschriebenen Reaktionen intakter Kaninchen, z. B. auf Heben und Senken des Kopfes in Fussstellung oder auf Kopfdrehen in Rückenlage, sind so deutlich und erfolgen so regelmässig, dass sie sich dazu eignen, um in der Vorlesung oder im Praktikum den Einfluss der Kopfstellung auf die Körperhaltung zu demonstrieren¹⁾.

Zusammenfassung.

1. Bei normalen intakten Kaninchen mit unverletztem Grosshirn kann man den Einfluss der Kopfstellung auf den Tonus der Körpermuskulatur nachweisen.

2. Dabei kann man sowohl den Einfluss der früher geschilderten Labyrinth- wie der Halsreflexe erkennen.

3. Durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe (Halsreflexe) lässt sich nicht nur der Tonus der Extremitätenmuskeln, sondern auch der Rumpfmuskeln (besonders an der Lendenwirbelsäule) beeinflussen.

4. Die Labyrinth können also die Körperstellung entweder direkt beeinflussen oder indirekt, indem sie auf die Stellung des Halses einwirken.

1) In letzter Zeit haben wir auch an zwei kleinen Kätzchen von 3 Monaten die Reflexe auf Heben und Senken des Kopfes an den Vorderbeinen, ferner die Streckung der Kieferbeine und die Beugung der Schädelbeine nach Kopfdrehen in Rückenlage, sowie die Konkavität der Wirbelsäule nach der Kieferseite beim Kopfdrehen nachweisen können. Auch bei intakten Meerschweinchen lassen sich alle diese Reflexe untersuchen.