(Aus dem physiologischen Institut der Universität Lemberg.)

Über den Einfluss der Kopfstellung auf die vestibularen Reaktionsbewegungen der Tiere ¹⁾.

Von

Dr. **J. Rothfeld,**

Assistent an der Nervenlinik der Universität Lemberg.

(Mit 6 Textfiguren und Tafel IX.)

Klinisch-physiologische Untersuchungen von Bárány ²⁾ haben gezeigt, dass durch Reizung der Labyrinth, sei es durch Ausspülung mit heissem oder kaltem Wasser, sei es durch Drehen am Drehstuhl, einerseits Augenreflexe, Augennystagmus, andererseits eine Reihe von Reaktionsbewegungen des Körpers und der Extremitäten hervorgerufen werden. Erzeugt man bei einem normalen Menschen einen rotatorischen Nystagmus nach rechts, und lässt man die Versuchsperson während der Dauer des Nystagmus die Stellung wie bei der Prüfung des Romberg'schen Phänomens annehmen, so fällt der normale Mensch nach links; dreht man nun den Kopf der Versuchsperson nach rechts, so fällt sie nach vorne, wird der Kopf nach links gedreht, so erfolgt ein Fallen nach hinten. Bei gleichbleibendem vestibularen Reiz und bei gleichbleibendem Augennystagmus ändert sich also in gesetzmässiger Weise die Richtung der Fallreaktion, bloss durch die Änderung der Lage des Kopfes gegen den Rumpf. Klinische Fälle mit Läsionen des Kleinhirnwurmes (Wurmtumoren) haben gelehrt, dass in diesen Fällen kein Einfluss der Kopfstellung auf die Fallreaktion vorhanden ist, woraus Bárány geschlossen

1) Die Arbeit wurde der Akademie der Wissenschaften in Krakau in der Sitzung vom 8. Juni 1914 vorgelegt; erscheint in den Berichten der Akademie Serie B 1914.

2) Literatur s. Bárány, Klinik des Bogengangapparates. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Ärzte Wien 1913.

hat, dass im Kleinhirnwurm ein Zentrum für diese Reaktion besteht, nach dessen Zerstörung das normalerweise auftretende Fallen ausbleibt.

Ein weiteres wichtiges Ergebnis der Bárány'schen Untersuchungen ist folgender Versuch.

Lässt man einen normalen Menschen bei geschlossenen Augen mit gestrecktem Arm auf den vorgehaltenen Zeigefinger des Untersuchers zeigen, so zeigt er schon bei geringer Übung immer richtig (Zeigerversuch von Bárány). Die Prüfung gelingt in allen Gelenken und sowohl bei Bewegungen in vertikaler Richtung, von oben nach unten, wie auch in horizontaler von der Seite zur Medianlinie. Erzeugt man jedoch einen kalorischen oder Drehnystagmus, so gelangt der Zeigefinger der Versuchsperson nicht zum Finger des Untersuchenden, sondern weicht in der Richtung der langsamen Komponente des gleichzeitig bestehenden Nystagmus ab: er zeigt vorbei.

Dieses Phänomen erklärt Bárány durch die Annahme entsprechender Zentren in der Kleinhirnhemisphäre, im Sinne Bolk's, wo die Muskulatur der Extremitäten vertreten ist. Bárány nimmt für jedes Gelenk vier Zentren an, und zwar für die Bewegung nach rechts und links, nach oben und unten. Bei Zerstörung eines Zentrums überwiegt das antagonistische Zentrum z. B. bei einer Läsion des Zentrums für das Vorbeizeigen nach rechts, überwiegt das für das Zeigen nach links, und es tritt Vorbeizeigen nach links auf; in diesem Falle fehlt auch das Vorbeizeigen nach rechts, beim experimentellen Nystagmus nach links. Im normalen Zustande bewirken diese Zentren einen Tonus der Muskulatur, den zerebellaren Tonus, der bei hinzutretendem vestibularen Reiz verstärkt wird und entsprechend dem tonisierten Zentrum, wird der Muskeltonus erhöht, wodurch ein Vorbeizeigen erfolgt. Das experimentell, durch die Reizung des Vestibularapparates erzeugte Vorbeizeigen hängt jedoch absolut von der Kopfstellung ab, indem man dasselbe durch Änderung der Kopfstellung ändern kann; so tritt z. B. bei horizontalem Nystagmus nach rechts und bei aufrechter Kopfstellung Vorbeizeigen nach links auf; wird jedoch der Kopf, während der horizontale Nystagmus noch dauert, beispielsweise 90° auf die rechte Schulter geneigt, so tritt an Stelle des Vorbeizeigens nach links ein Vorbeizeigen nach oben auf, nach Neigung auf die linke Schulter Vorbeizeigen nach unten.

Sowohl die Reaktionsbewegungen des Körpers, die Fallreaktion, wie auch die der Extremitäten, das Vorbeizeigen, wird durch eine willkürlich geänderte Kopfstellung in gesetzmässiger Weise verändert.

In der vorliegenden Abhandlung wollen wir versuchen, zwei Fragen zu lösen:

1. Besteht auch beim Tiere ein Einfluss der Kopfstellung auf die vestibularen Reaktionsbewegungen, und lassen sich dieselben durch Veränderung der Kopfstellung beeinflussen?

2. Lässt sich eine Analogie zwischen den Reaktionsbewegungen der Tiere und der Menschen durchführen?

Die normalerweise auftretenden Reaktionsbewegungen bei Tieren wurden von Bárány, Reich und Rothfeld¹⁾ beschrieben. Zehnmalige Drehung nach rechts bei normaler Kopflage bewirkt nach dem Stehenbleiben einen horizontalen Augennystagmus nach links; der Kopf ist nach rechts gedreht und wird ruckweise rhythmisch nach links bewegt (Kopfnystagmus nach links); der Rumpf ist mit der Konkavität nach rechts gekrümmt (Rechtskonkavität), das Tier führt Manègebewegungen nach rechts aus. Wir haben also nach Rechtsdrehen bei normaler Kopflage einen Kopf- und Augennystagmus in der entgegengesetzten Richtung wie die vorausgegangene Drehung, Kopfdrehung, Krümmung der Wirbelsäule und Manègebewegungen in der stattgefundenen Drehrichtung. Drehung nach links hat bei normaler Kopflage dieselben Erscheinungen zufolge, nur ist die Richtung umgekehrt. Zehnmalige Drehung nach rechts bei dorsal gebeugtem Kopfe bewirkt einen vertikalen Augennystagmus am rechten Auge gegen das Unterlid, am linken gegen das Oberlid, also einen Nystagmus in bezug auf das Tier vertikal nach rechts; das Tier fällt nach links, was oft so stark ist, dass sich das Tier um seine Körperlängsachse nach links wälzt. Die Fallreaktion ist also der Richtung der vorausgegangenen Drehung entgegengesetzt. Zehnmalige Linksdrehung bewirkt Fallen nach rechts. Wird das Tier bei linksseitiger Lage des Kopfes zehnmal nach rechts gedreht, so entsteht ein rotatorischer Nystagmus auf beiden Augen nach rückwärts, der Kopf wird ventral gebeugt, an

1) Neurolog. Zentralbl. 1912. Genaue Beschreibung der Untersuchungsmethode ist auch in Rothfeld's „Physiologie des Bogengangapparates“ angegeben. Verhandl. deutscher Naturf. u. Ärzte 1913.

die Unterlage gepresst, das Tier rennt nach vorne, wobei der Körper bald auf die rechte, bald auf die linke Seite geneigt wird. Zehnmalige Linksdrehung bei linksseitiger Kopflage bewirkt einen rotatorischen Nystagmus nach vorne, der Kopf wird stark dorsal gedreht, die vorderen Extremitäten werden gestreckt und gehoben, die hinteren eingezogen, das Tier weicht nach rückwärts zurück und zeigt eine deutliche Tendenz, sich nach rückwärts zu überschlagen.

Die Lösung der ersten Frage, ob beim Tiere ein Einfluss der Kopfstellung auf die vestibularen Reaktionsbewegungen vorhanden ist, stösst auf grosse Schwierigkeiten, weil ein analoger Versuch wie beim Menschen nicht möglich ist, da wir nicht imstande sind, während der Dauer des vestibularen Reizes die Kopfstellung des Tieres dauernd zu verändern; jede Änderung der Kopfstellung während der schon begonnenen Reaktionsbewegung bewirkt, dass dieselbe sofort unterbrochen wird. Eine dauernde Fixierung des Kopfes in einer ungewohnten Stellung, z. B. durch Annähern des Kopfes an eine Stelle des Rumpfes führt ebenfalls zu keinem Resultate, wie ich mich mit Herrn Doz. Bárány und Dr. Reich während unserer gemeinsamen Arbeit überzeugen konnte; die Tiere bewegen sich dann nach stattgefundener Drehung überhaupt nicht, was wahrscheinlich darauf zurückzuführen ist, dass die Drehung bei ungewöhnlicher Kopfstellung geschieht und weil das Auftreten der Reaktion des Kopfes durch seine Fixierung verhindert wird, was wir noch weiter beweisen werden. Diese Umstände erschwerten die Durchführung eines absoluten Beweises, obwohl einzelne Tatsachen und genaue Beobachtung der Reaktionsbewegungen ihre Abhängigkeit von der Kopfstellung sehr wahrscheinlich machten.

Durch ein einfaches Experiment ist es mir gelungen, zu beweisen, dass auch beim Tiere die Reaktionsbewegungen durch die Kopfstellung ebenso beeinflusst werden wie beim Menschen. Es wurden bei einem Kaninchen sämtliche Nackenmuskeln durchschnitten, so dass der Kopf nach unten gerichtet war und das Tier nicht imstande war, den Kopf zu heben. Von den spontanen Erscheinungen, die bloss infolge der Durchschneidung der Nackenmuskulatur resp. infolge der ungewohnten Kopfstellung auftraten, wollen wir vorläufig absehen; wir werden sie unten näher schildern. Wird ein solches Tier am Drehstuhl gedreht, wobei der Kopf während der Drehung in gewöhnlicher Lage fixiert wird (ca. 45° unter der Horizontalebene),

und erst nach vollendeter Drehung freigelassen, so bleibt er nicht wie bei einem normalen Tier in gewöhnlicher Lage, sondern fällt nach unten. Auf diese Weise führen wir einen analogen Versuch wie beim Menschen aus: es wird die Kopfstellung bei schon erfolgtem labyrinthären Reiz geändert. Bei unserem Tiere erfolgt an Stelle der Manöverbewegungen nach Drehung bei normaler Kopflage stets eine Fallreaktion in entgegengesetzter Richtung als die vorausgegangene Drehung. Wird das Tier bei normaler Kopflage zehnmal nach rechts gedreht, so tritt nach vollendeter Drehung ein horizontaler Nystagmus nach links auf, also am linken Auge gegen das Ohr, am rechten gegen die Schnauze; nachdem der Kopf freigelassen wird und infolgedessen nach unten gerichtet ist, so ist jetzt der horizontale Nystagmus im Raum vertikal, am rechten Auge nach unten, am linken nach oben und in bezug auf das Tier ist es nun ein vertikaler Nystagmus nach rechts; das Tier fällt nach links um, in der Richtung der langsamen Komponente des Nystagmus. Es erfolgt also bei unverändertem vestibulären Reize eine vollkommen veränderte Reaktionsbewegung, was durch die Veränderung der Kopfstellung verursacht wurde. Dieser Versuch ist dem Versuch beim Menschen vollkommen analog; die Reizung des Vestibularapparates erfolgte bei normaler Kopfstellung, die Änderung der Lage des Kopfes bei bereits bestehendem horizontalen Nystagmus. Ich glaube dadurch bewiesen zu haben, dass auch beim Tiere die Kopfstellung auf die Reaktionsbewegung einen wesentlichen Einfluss ausübt. Die von Bárány in unzweideutiger Weise nachgewiesene Bedeutung der Kopfstellung für die Richtung der Reaktionsbewegungen beim Menschen wird durch unser Tierexperiment bekräftigt.

Aus der obigen Feststellung der Abhängigkeit der Art der Reaktionsbewegungen von der Lage des Kopfes ergibt sich eine Reihe wichtiger Tatsachen für die Analyse der Reaktionsbewegungen beim Tiere. Es drängt sich nämlich die Frage auf, welchen Anteil hat die vestibular bedingte Kopfstellung resp. Reaktionsbewegung des Kopfes am Zustandekommen und Verlauf der Reaktionsbewegungen der Tiere?

Um einer Lösung näher zu kommen, müssen wir zuerst den Einfluss der Kopfstellung auf die der Extremitäten und des Rumpfes bei normalen Tieren kennen lernen. Eine erschöpfende Aufklärung über diesen Zusammenhang geben uns die Untersuchungen von

Magnus und de Kleijn¹⁾, die dann von Weiland²⁾ und mir³⁾ wiederholt und bestätigt wurden.

Magnus und de Kleijn haben an dezerebrierten Katzen nachweisen können, dass die Veränderung der Kopfstellung den Tonus der Extremitätenmuskulatur wesentlich beeinflussen, und sie konnten eine gewisse Regelmässigkeit dieser Erscheinungen feststellen. Die Verfasser unterscheiden Hals- und Labyrinthreflexe, indem sie diejenigen Erscheinungen, die nach Änderung der Kopflage im Raum ohne Veränderung der Verhältnisse zwischen Kopf und Körper auftreten, als „Labyrinthreflexe“, die bei Änderung der Kopfstellung gegen den Rumpf als „Halsreflexe“ bezeichnen. Die Halsreflexe können nach Exstirpation beider Labyrinthe studiert werden, die Labyrinthreflexe dagegen, indem der Kopf durch Eingipsen in eine fixe Stellung gegen den Rumpf gebracht wird. Wird eine dezerebrierte Katze mit entfernten Labyrinthen in Bauchlage gebracht und der Kopf dorsalwärts gebogen, so tritt in den vorderen Extremitäten ein erhöhter Tonus auf, der sich in einer Streckung beider Vorderbeine wie auch durch gesteigerten Muskeltonus kundgibt. Wird der Kopf ventralwärts gebeugt, so erfolgt in beiden Vorderbeinen eine Tonusabnahme. Das Verhalten der hinteren Extremitäten ist umgekehrt. Dorsalbeugung bewirkt Tonusabnahme, Ventralbeugung Tonuszunahme der Muskulatur der Hinterbeine. Auch Wendungen des Kopfes, Bewegungen um die Längsachse haben ebenfalls auf die Stellung und den Tonus der Extremitäten einen Einfluss in dem Sinne, dass in den Extremitäten der einen Seite eine Tonusabnahme, der anderen eine Tonuszunahme erfolgt. Dreht man z. B. den Kopf um seine Längsachse nach rechts, so tritt eine Tonussteigerung in den linksseitigen, eine Tonusabnahme in den rechtsseitigen Extremitäten ein. Eine Bewegung des Kopfes nach rechts um seine vertikale Achse, so dass die Schnauze nach rechts sieht, bewirkt eine Tonuszunahme in den rechten und Tonusabnahme in den linken Extremitäten.

Durch Eingipsen des Tieres und Ausschaltung der Halsbewegungen werden Labyrinthreflexe ausgelöst. So steigt der Tonus der Extremitäten, wenn das Tier, das in Rückenlage sich befindet,

1) Pflüger's Arch. Bd. 145. 1912.

2) Pflüger's Arch. Bd. 147. 1912.

3) Pflüger's Arch. Bd. 149. 1912.

aus der horizontalen Ebene so gebracht wird, dass der Kopf über die Horizontale gehoben wird; befindet sich der Kopf unter der Horizontalebene, so erfolgt eine Tonusabnahme der Extremitätenmuskulatur.

Ebenso wie für die Extremitäten wurde auch von Magnus und de Kleijn ein gesetzmässiges Verhalten und Änderung des Tonus der Stammes- und Beckenmuskulatur nach Kopfbewegungen nachgewiesen¹⁾. Nach Rechtsdrehen des Kopfes in Rückenlage des Tieres (rechtes Auge oben) befindet sich die rechte Hinterbacke unten — das linke Hinterbein oben; infolge dieser Stellung erfährt der Körper des Tieres eine schraubenförmige Drehung, oder es erfolgt eine nach der Kieferseite gerichtete Konkavität der Wirbelsäule. Auch in Fussstellung erfolgt nach Kopfdrehung eine Drehung des Beckens in umgekehrter Richtung als die des Kopfes. Nach Kopfwendungen in Rückenlage entsteht eine Konkavität der Wirbelsäule zur Seite des Kiefers.

Der Nachweis dieser Abhängigkeit der Gliederstellung und der Tonusänderung der Rumpfmuskulatur von der Kopfstellung ist für unsere Frage, für die Analyse der vestibularen Reaktionsbewegungen bei Tieren, von grosser Bedeutung. Wir wollen nun versuchen, auf Grund dieser Tatsachen die vestibularen Reaktionsbewegungen zu analysieren.

Wir beginnen mit den experimentellen Manöverbewegungen, die nach Drehung eines Kaninchens bei gewöhnlicher Kopfstellung erfolgen. Wurde das Tier zehnmal nach rechts gedreht, so entsteht nach dem Stehenbleiben ein Kopfnystagmus nach links, eine deutliche Krümmung der Wirbelsäule mit der Konkavität nach rechts, und das Tier dreht sich im Kreise nach rechts, wobei man bemerken kann, dass die Achse, um welche sich das Tier dreht, sich nicht in der Mitte des Körpers, sondern mehr nach vorne befindet, ungefähr in den vorderen Thoraxpartien. Der Kopfnystagmus nach links besteht aus einer langsamen Kopfwendung nach rechts, auf welche die rasche Komponente nach links folgt. Die langsame Wendung des Kopfes nach rechts — die Schnauze ist nach rechts gerichtet — bewirkt, wie aus den Untersuchungen von Magnus und de Kleijn hervorgeht, eine Streckung des Kieferbeines, also des rechten Beines, und eine Einziehung des Schädelbeines. Dieselbe Kopf-

1) Pflüger's Arch. Bd. 154. 1913.

bewegung hat ausserdem eine Krümmung der Wirbelsäule mit der Konkavität zur Kieferseite zur Folge. Diese Stellung des Körpers, die Krümmung der Wirbelsäule, wird vom Tiere auf diese Weise korrigiert, dass der Hinterkörper in entgegengesetzter Richtung als die Kopfwendung übertragen wird, also in unserem Beispiele (der Kopf ist nach rechts gewendet) wird der Hinterkörper nach links übertragen; gleichzeitig erfolgt die rasche Komponente des Kopfnystagmus, eine Wendung nach links, und sofort erfolgt wieder die langsame Wendung nach rechts mit der ihr entsprechenden Extremitätenstellung und Krümmung der Wirbelsäule mit der Konkavität nach rechts, worauf wieder die rasche Kopfwendung nach links und Übertragung des Hinterkörpers nach links folgt. Dieser Wechsel der Kopfstellung von rechts nach links, der Wechsel der Extremitätenstellung, der Stellung der Wirbelsäule und Änderung der Lage des Hinterkörpers, bewirkt die Manègebewegungen nämlich in der Weise, dass der vordere Körperteil, der Thorax, fast einen fixen Punkt vorstellt und der hintere Körperteil sich nach links bewegt. Dass tatsächlich dieser Wechsel der Kopfstellung den wichtigsten Anteil am Zustandekommen der Manègebewegungen hat, konnte ich mich an einem normalen Kaninchen durch folgenden Versuch überzeugen. Um beim obigen Beispiel zu bleiben, wird der Kopf eines Kaninchens nach rechts gewendet, und damit die Rechtskonkavität deutlich ist, wird der Körper passiv so gebeugt, dass die rechte Hinterbacke sich der Schnauze nähert. Nun wird gleichzeitig der Körper freigelassen und der Kopf nach links gewendet; das Tier überträgt infolge dieser Bewegung den hinteren Körperteil nach links. Jetzt wird wieder der Kopf nach rechts gewendet, was schon genügt, um eine deutliche Rechtskonkavität der Wirbelsäule und Bewegungen des Hinterkörpers hervorzurufen. Durch abwechselnde rasche Kopfwendungen nach links und langsame nach rechts wird das Tier zu Manègebewegungen nach rechts gezwungen.

Aus dem Angeführten ergibt sich, dass die vestibularen Manègebewegungen aus zwei wichtigen Faktoren bestehen: erstens aus dem direkten vestibularen Einfluss auf den Körper und auf die Extremitäten, zweitens aus den Folgen der Kopfbewegungen, die einen Tonuswechsel der Extremitäten- und Rumpfmuskulatur bewirken. Der direkte Einfluss des vestibularen Reizes bewirkt die vestibularen Kopfreaktionen und addiert

sich im übrigen zu den sekundären Erscheinungen, die als Folgen der Kopfstellung aufzufassen sind. Die Kopfstellung hat also einen sehr wichtigen Einfluss auf das Zustandekommen der Reaktionsbewegungen beim Tiere und dieser Einfluss scheint beim Tiere sogar wesentlicher zu sein als beim Menschen; sollte nämlich infolge einer Störung im Reflexbogen für die vestibuläre Reaktionsbewegung des Kopfes keine Kopfreaktion auftreten, so müsste auch die ganze vestibuläre Reaktionsbewegung ausbleiben oder zumindestens sehr herabgesetzt sein. Andererseits müssen auch die Tonusänderungen der Extremitäten- und Rumpfmuskulatur deutlich ausgesprochen sein; es müssen also deutliche „Halsreflexe“ vorhanden sein, damit die Reaktionsbewegung deutlich hervortritt. Dadurch wird es verständlich, dass wir oft bei einem normalen Kaninchen eine sehr geringe Reaktion finden, obwohl der periphere und zentrale Vestibularapparat intakt ist; die Ursache liegt entweder in der schwachen Kopfreaktion oder in den schwach ausgeprägten Halsreflexen. Die Tatsache, dass die Kopfreaktion für das Zustandekommen der Reaktionsbewegungen bei Tieren absolut notwendig ist, erklärt uns, warum bei ungewohnter Kopfstellung (z. B. Annähen an den Rumpf) das Tier überhaupt keine Bewegungen nach Drehungen ausführt; es fehlen in diesem Falle die Tonusänderungen in den entsprechenden Extremitäten- und Körpermuskeln, die sonst durch die vestibular bedingten Kopfbewegungen hervorgerufen werden.

Ähnlich wie die experimentellen Manöverbewegungen können wir auch die vestibular erzeugten Fallreaktionen, die Rollbewegungen, analysieren. Die Erscheinung der Rollbewegungen ist an und für sich dieselbe, wie wir sie z. B. nach Zerstörung eines Labyrinthes sehen. Eine sehr genaue Analyse verdanken wir Magnus und de Kleijn¹⁾, und wir wollen ihren Ausführungen einige für uns wichtige Tatsachen entnehmen. Auf Grund kinematographischer Serienaufnahmen gelangen die Autoren zur Ansicht, dass während einer Rollbewegung eines labyrinthlosen Kaninchens das Tier Lauf- und Springbewegungen ausführt, welche Bewegungen jedoch infolge der, durch die Labyrinthoperation bedingten spiralen Körper- und Kopfdrehungen derart modifiziert werden, dass sich das Tier nicht vorwärts bewegt, sondern sich durch den Raum schraubt. Das Maassgebende für die Rollbewegungen ist also die durch die Labyrinth-

1) l. c.

ausschaltung ausgelöste Kopf- und Körperstellung; der Kopf zeigt nämlich vorwiegend eine Drehung zur Seite der Operation; das Vorderbein auf derselben Seite ist stark gestreckt, das der Gegenseite ist eingezogen; die Wirbelsäule zeigt eine spirale Krümmung. Die Rumpfdrehung und die Extremitätenstellung ist einerseits eine Folge des Einflusses des übriggebliebenen Labyrinthes, anderseits auch des Einflusses der Kopfstellung, der Halsreflexe. — Ein äusserer Reiz bewirkt, dass das Tier Lauf- und Springbewegungen ausführt, wobei jedoch die soeben geschilderte Kopf-, Rumpf- und Extremitätenstellung die Laufbewegungen zu Rollbewegungen verändert.

Wird ein normales Tier bei Dorsaldrehung des Kopfes am Drehstuhl gedreht, so erfolgt ein Fallen resp. ein Rollen in entgegengesetzter Richtung als die vorausgegangene Drehung. Nach dem Stehenbleiben nach zehnmaliger Drehung, z. B. nach rechts, sieht man zuerst eine Drehung des Kopfes nach links (der Schädel ist nach links, der Kiefer nach rechts gerichtet); die rechte vordere Extremität wird gestreckt, die linke eingezogen; die Wirbelsäule ist spiral gekrümmt, das Tier fällt resp. wälzt sich nach links, was so lange dauert, als der vestibuläre Reiz besteht. Während der Wälzungen kann man auch in einer gewissen Phase die Lauf- resp. Springbewegungen bemerken, wie sie Magnus und de Kleijn beschrieben haben. Diese Tatsachen beweisen, dass die vestibuläre Fallreaktion bei den Tieren einerseits vom vestibulären Reiz abhängt, anderseits von der Tonusänderung der Extremitätenmuskulatur, die durch die Kopfstellung bedingt ist; der direkte vestibuläre Reiz ruft die Kopfstellung hervor und addiert sich, was die Extremitäten- und Körperstellung betrifft, zu den durch die Kopfstellung bedingten Erscheinungen.

Wir kommen nun zur Reaktionsbewegung, die nach Drehung bei Seitenlage des Kopfes auftritt, zu dem Vorwärtslaufen und Zurückweichen des Tieres. Für die letztere Reaktion ist eine ventrale Krümmung der Wirbelsäule, eine starke Dorsaldrehung des Kopfes und Streckung der vorderen Extremitäten charakteristisch; bei genauer Beobachtung sind auch hier Lauf- und Springbewegungen zu bemerken. Aus den Versuchen von Magnus und de Kleijn wissen wir, dass eine Dorseldrehung des Kopfes eben diese Stellung der Extremitäten hervorruft; wir sind also auch hier berechtigt, anzunehmen, dass die Streckung der Extremitäten zum Teil von der durch den vestibulären Reiz bedingten Kopfstellung abhängt, dass

also auch hier die Reaktionsbewegung des Kopfes einen wesentlichen Anteil am Zustandekommen der in Rede stehenden Reaktionsbewegung hat.

Auch für die Reaktion des Vorwärtsrennens, welches mit einer starken Ventralbeugung des Kopfes verbunden ist, können wir die Bedeutung der Kopfstellung resp. der Kopfbewegungen nachweisen. Bevor wir jedoch an diese Ausführungen gehen, möchten wir einige Bemerkungen über die Erscheinungen vorausschicken, die bei einem Kaninchen infolge der Durchschneidung der Halsmuskeln auftreten. Wir wollen dieselben kurz zusammenfassen und nur drei Gruppen

Fig. 1. Kaninchen nach Durchschneidung der Nackenmuskulatur.

berücksichtigen, nämlich die Erscheinungen nach Durchschneidung: 1. der dorsalen, 2. der ventralen Halsmuskeln, 3. nach Durchschneidung der dorsalen Muskeln und der der Seitengegend des Halses. Obwohl für unsere Frage nur die dritte Gruppe von Bedeutung ist, möchte ich jedoch anhangsweise zuerst die zwei ersteren besprechen.

ad 1. Infolge der Durchschneidung der Dorsalmuskulatur des Halses ist der Kopf stark ventral gebeugt, so dass die Längsachse des Kopfes fast senkrecht steht; die vorderen Extremitäten sind maximal nach vorn gestreckt und zeigen eine bedeutende Tonussteigerung (Fig. 1); die hinteren Extremitäten zeigen ebenfalls oft einen erhöhten Tonus der Muskulatur, was jedoch nicht so konstant vorkommt wie an den vorderen Extremitäten. Wie ist die Tonussteigerung im vorliegenden Versuche zu deuten? Es kann sich im

vorliegenden Falle entweder um Labyrinthreflexe oder um Halsreflexe handeln, also um einen Einfluss der Kopfstellung im Raum oder der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf. Die Entscheidung gab ein Versuch, in welchem die Dorsalmuskeln bei einem labyrinthlosen Tiere durchschnitten wurden; auch hier traten dieselben Erscheinungen auf, wie sie oben geschildert wurden. Es ergab sich daraus, dass die Tonussteigerung der Extremitäten, vorwiegend der vorderen, als Halsreflexe aufzufassen sind, also von der Stellung des Kopfes zum Rumpfe abhängen. Es müsste also die anormale Ex-

Fig. 2. Dasselbe Tier wie in Fig. 1 bei horizontal gehobenem Kopfe.

tremitätenstellung nach entsprechender Korrektur der Kopfstellung verschwinden. Das ist tatsächlich der Fall; wird nämlich der Kopf bei einem operierten Tiere zur horizontalen Ebene gehoben, so werden sofort die vorderen Extremitäten eingezogen; das Tier kommt in die normale Stellung, wie dies Fig. 2 zeigt. — Wird nun der Kopf weiter dorsal gedreht, so erfolgt wie bei einem normalen Kaninchen eine Streckung beider vorderen Extremitäten (Fig. 3). Auch in Rückenlage des Tieres erfolgen normale Reaktionen auf Änderung der Kopfstellung nach Drehen und Wenden in dem Sinne, dass stets eine Streckung des Kieferbeines und Einziehung des Schädelbeines erfolgt. Auf Grund dieser Befunde war es sehr naheliegend, anzunehmen, dass die Änderung der Lage der Halswirbelsäule, die tiefe Sensibilität der Gelenke für die Gliederstellung verantwortlich

zu machen ist. Diese Annahme wird durch die beigeschlossenen Röntgenaufnahmen, die den beträchtlichen Unterschied in der Stellung der Wirbelsäule eines normalen und operierten Kaninchens zeigen, bestätigt. So sehen wir auf Fig. 4 (Taf. IX) am Röntgenbilde eines normalen Tieres die starke Krümmung der Wirbelsäule, die nach Durchschneidung der dorsalen Halsmuskeln fast gerade gestreckt ist [Fig. 5 (Taf. IX)] und nach Hebung des Kopfes wieder ihre Krümmung erreicht [Fig. 6 (Taf. IX)].

Fig. 3. - Dasselbe Tier wie in Fig. 1 nach Dorsaldrehung des Kopfes.

ad 2. Die Durchschneidung der ventralen Halsmuskeln hat einen vollkommen entgegengesetzten Erfolg. Der Kopf ist etwas über die Norm gehoben, alle vier Extremitäten haben ihren Tonus vollkommen verloren (Fig. 7), so dass ein auf den Tisch hinunterfallendes Tier sich nicht mehr auf die Beine stützt, sondern mit dem Thorax und Kopfe an den Tisch anschlägt. Im Gegensatze zu den Tieren mit durchschnittenen dorsalen Halsmuskeln erholen sich die Tiere nach Durchschneidung der ventralen Muskulatur sehr bald, so dass sie nach einigen Stunden sich frei bewegen können.

ad 3. In dieser Gruppe der Versuche wurden ausser den dorsalen Halsmuskeln auch die Muskeln der Seitengegend des Halses (Musculi scaleni) durchtrennt. Bei diesen Tieren kommt es ausser der bereits ad 1) beschriebenen Ventralbeugung des Kopfes noch zu

spontanen Kopfbewegungen in der Weise, dass der mit der Schnauze nach unten vertikal stehende Kopf abwechselnd nach rechts und links geneigt wird, wobei die Schnauze einen fixen Punkt bildet und bald das rechte, bald das linke Ohr gesenkt wird (Fig. 8). Mit diesen

Fig. 7. Kaninchen nach Durchschneidung der ventralen Halsmuskulatur.

Kopfbewegungen sind folgende Erscheinungen seitens der Extremitäten und des Rumpfes verbunden: wurde der Kopf nach rechts bewegt

Fig. 8.

(*a b₂* Fig. 8), so erfolgt eine deutliche Streckung der rechten vorderen Extremität, der Hinterkörper liegt auf der linken Hinterbacke, beide hinteren Extremitäten befinden sich auf der rechten Seite, wobei die rechte hintere Extremität gestreckt, die linke eingezogen ist; die Wirbelsäule ist infolgedessen mit der Konkavität nach rechts etwas

gekrümmt (Fig. 9). Bei der Kopfbewegung nach links (ab_1 Fig. 8) ist die Lage der Extremitäten und des Körpers umgekehrt¹⁾.

Diese nach Durchschneidung der dorsalen Halsmuskeln und der Muskeln der Seitengegend des Halses auftretenden Erscheinungen erinnern lebhaft an die bei der Reaktion des Vorwärtsrennens auftretenden Körperbewegungen. Nach Drehung bei Seitenlage des Kopfes tritt ebenfalls eine starke Ventralbeugung des Kopfes auf, der abwechselnd nach rechts und links zusammen mit dem Körper geneigt wird; unter diesen Bewegungen rennt das Tier nach vorne.

Fig. 9. Eine vom Tier spontan eingenommene Stellung; zum Zweck der photographischen Aufnahme wurde der Kopf in derselben Stellung weiter gehalten.

Es lassen sich also durch Durchschneidung bestimmter Muskelgruppen, also bloss durch eine bestimmte ungewöhnliche Kopfstellung, analoge Erscheinungen seitens der Extremitäten und des Körpers hervorrufen, wie wir sie durch einen vestibularen Reiz bei Seitenlage des Kopfes erzeugen. Diese Analogie der Erscheinungen weist darauf hin, dass vor allem die vestibuläre Kopfreaktion

1) Dieselbe Erscheinung lässt sich bei einem normalen Kaninchen hervorrufen, wenn der Kopf ventral gebeugt und dann nach rechts und links gewendet wird (Bewegung um die Achse Schädelbasis—Schädeldach); gegen die von Magnus und de Kleijn aufgestellte Regel erfolgt hier eine Streckung des Schädelbeines und Einziehung des Kieferbeines.

für die Art der Reaktionsbewegung maassgebend ist, dass also die Kopfstellung einen wichtigen Einfluss auf die vestibularen Reaktionsbewegungen ausübt.

Wollen wir die bisherigen Tatsachen zusammenfassen, so ergibt sich: 1. dass auch beim Tiere der Einfluss der Kopfstellung auf die Reaktionsbewegungen durch den oben angeführten Versuch mit der Durchschneidung der Nackenmuskulatur bewiesen ist; 2. dass die Kopfstellung resp. dass die vestibularen Reaktionsbewegungen des Kopfes eine Reihe sekundärer Erscheinungen hervorrufen, die auf Grund der Kenntnisse der von Magnus und de Kleijn erforschten Tonusveränderungen der Extremitäten- und Rumpfmuskulatur bei Änderung der Kopfstellung studiert werden können und eine Analyse der Reaktionsbewegungen ermöglichen.

So spielt bei den Manöverbewegungen, die bei Drehung bei normaler Kopfstellung auftreten, der Kopfnystagmus, die abwechselnd langsame und rasche Wendung des Kopfes eine wesentliche Rolle; bei der Fallreaktion nach Drehung bei dorsal gebeugtem Kopfe ist es die Drehung des Kopfes um seine Längsachse, bei der Reaktion des Vorwärtsrennens und Zurückweichens, nach Drehung bei Seitenlage des Kopfes ist es die dorsale resp. ventrale Kopfbeugung, die für die entsprechende Extremitäten- und Körperstellung und dadurch für die Art der Reaktionsbewegung ausschlaggebend ist. Der vestibulare Reiz übt seinerseits einen direkten Einfluss sowohl auf die Extremitäten- wie auch auf die Körpermuskulatur aus, in der Weise, dass er sich zu dem obigen Einflusse der Kopfstellung addiert; die Stellung und Bewegungen der Extremitäten und des Rumpfes sind daher Resultierende beider Einflüsse zusammen.

Wenn wir die Reaktionsbewegungen beim Menschen und die beim Tiere vergleichen, so ergibt sich der Unterschied, dass beim Tiere die Reaktionsbewegungen des Körpers und der Extremitäten gleichzeitig auftreten, beim Menschen dagegen die Reaktionen isoliert zu prüfen sind. Aus der obigen Analyse geht jedoch hervor, dass wir bis zu einem gewissen Grade auch beim Tiere diese Reaktionen voneinander trennen können, und dass eine weitgehende Analogie mit den Reaktionsbewegungen beim Menschen vorhanden ist. Einem bestimmten vestibularen Reize und einer bestimmten Kopfstellung entspricht nämlich eine konstante Reaktionsbewegung des Körpers und der Extremitäten, welche letztere mit dem Vorbeizeigen beim

Menschen analog ist. Als ein Beispiel dieser Analogie seien hier die Erscheinungen während des horizontalen Nystagmus angeführt; bei einem horizontalen Nystagmus z. B. nach links kommt es beim Kaninchen zu einer Streckung und Abduktion der rechten und Erschlaffung der linken vorderen Extremität, eine Erscheinung, die beim Menschen mit dem Vorbeizeigen nach rechts, beim horizontalen Nystagmus nach links, bei aufrechter Kopfstellung, zu vergleichen ist. Bei rotatorischem Nystagmus nach vorne erfolgt beim Kaninchen eine Streckung und Hebung der vorderen Extremitäten, die mit einer Tendenz, sich nach rückwärts zu überschlagen, verbunden ist; dies entspricht beim Menschen einem Fallen nach rückwärts mit einem Vorbeizeigen nach oben, während eines vertikalen Nystagmus nach unten¹⁾.

Aus der obigen Analogie der Reaktionsbewegungen ergeben sich einige Hinweise für die Lösung der Frage der Lokalisation der vestibularen Reaktionen beim Tiere. Bárány hat auf Grund zahlreicher klinischer Untersuchungen nachgewiesen, dass die Reaktionen des Rumpfes, die Gleichgewichtsstörungen während des Labyrinthreizes vom Kleinhirnwurm ausgehen, die Reaktionen der Extremitäten das Vorbeizeigen ihre Lokalisation in der Kleinhirnhemisphäre hat. Auch experimentelle Untersuchungen haben die Bedeutung des Kleinhirns für die Entstehung der Reaktionsbewegungen beim Tiere bestätigt. Exstirpationsversuche von Bárány, Reich und Rothfeld, wie Entfernung eines Wurm- oder Hemisphärenteiles des Kleinhirns, Durchschneidung des Kleinhirnwurms in der Medianlinie, Exstirpation anderer Hirnteile usw., haben mehrere wichtige Hinweise bezüglich der Lokalisation der vestibularen Reaktionsbewegungen geliefert; wenn auch diese Frage noch nicht endgültig gelöst ist, so geht aus den obigen Untersuchungen hervor, dass das Kleinhirn einen sicheren Einfluss auf die in Rede stehenden Reaktionen beim Vierfüßler ausübt. Da jede Reaktionsbewegung der Tiere aus gleichzeitig auftretenden Reaktionen des Körpers und der Extremitäten zusammengesetzt ist und ihr Zustandekommen von mehreren Faktoren abhängt, so ist es meiner Ansicht nach wahrscheinlich, dass die Reaktionsbewegungen der Tiere nicht als solche

1) Der vertikale Nystagmus nach unten beim Menschen entspricht dem rotatorischen nach vorne beim Kaninchen (s. Leidler, Arbeiten Obersteiner's Bd. 20 S. 329).

im Zentralnervensystem vertreten sind, mit anderen Worten, dass wahrscheinlich keine speziellen Zentren für einzelne Reaktionsbewegungen als Ganzes gegeben sind, z. B. ein Zentrum für die experimentellen Manöverbewegungen, für die Fallreaktion usw. Es ist vielmehr anzunehmen, dass die Reaktionsbewegungen nach einzelnen Körperteilen im Kleinhirn vertreten sind, dass also separate Zentra für die Reaktionsbewegungen des Kopfes, des Rumpfes und für die einzelnen Extremitäten vorhanden sind, und dass erst ein Zusammenwirken bestimmter Zentren das Auftreten einer bestimmten Reaktionsbewegung bedingt. Der experimentelle Beweis für diese Vermutung müsste sich auf das Lokalisationsprinzip von Bolk stützen; es müssten nach Zerstörung bestimmter Zentren im Kleinhirn gewisse Reaktionen in den, den zerstörten Zentren entsprechenden Körperteilen ausbleiben.

Sollte sich dieser Weg für die weiteren experimentellen Untersuchungen als richtig erweisen, so könnte die Frage der Lokalisation der Reaktionsbewegungen der Tiere endgültig gelöst werden.

Auf diese Weise gelangen wir zu derselben Ansicht, wie sie Bárány ausgesprochen hat, dass nämlich im Kleinhirn besondere Zentren für die Reaktionsbewegungen des Körpers und der Extremitäten anzunehmen sind, was auch von diesem Autor zum grossen Teil beim Menschen nachgewiesen wurde.

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6