

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg i. Els.)

Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbelthiere.

I. Beobachtungen an Fröschen.

Von

Dr. med. **L. Merzbacher**,
Assistent am Institute.

(Mit 11 Textfiguren.)

Wenn man einen Frosch beobachtet, dem die sensiblen Wurzeln für eine oder beide hinteren Extremitäten durchschnitten sind, muss man überrascht sein über die Geringfügigkeit der sichtbaren Störungen. Die Beine werden prompt und geschickt an den Leib angezogen und in dieser Lage gehalten, der Sprung weicht nur gering von der Norm ab, die Coordination ist gut erhalten. Die auffallendste der bemerkbaren Störungen wurde ausführlich und hinreichend von H. E. Hering (1) beobachtet und mit dem Namen des „Hebephänomens“ charakterisirt.

Es drängt sich die Frage auf: Wie regulirt der Frosch noch die Bewegungen seiner Extremitäten, nachdem die so wichtige Controle durch die Sensibilität in Wegfall gekommen ist?

Versuchsanordnungen an Säugethieren haben uns zur Genüge den innigen Zusammenhang zwischen der Bewegungsfähigkeit der Extremitäten und der Thätigkeit der motorischen Centren in höheren Gehirntheilen zu verstehen gelehrt. Es sei nur auf die Untersuchungen von H. E. Hering (1, 2, 3), Sherrington (3), Bickel (4, 5, 6) hingewiesen. Uebereinstimmend fanden die genannten Autoren, dass Mechanismen im Grosshirn vorzüglich es sind, die bei sensibel gelähmten Thieren die regulative Function compensatorisch übernehmen können.

Einen analogen Einfluss höher gelegener Hirncentren auf die Bewegungsfähigkeit der hinteren Extremitäten auch beim Frosche

construiren zu müssen, schien nicht nothwendig zu sein, nachdem man gesehen hatte, dass eine symmetrische Entfernung der Hirntheile bis zur Medulla oblongata keine Schwächung oder Aenderung der motorischen Thätigkeit der Extremitäten zur Folge hatte. Ich erinnere an die Arbeiten von Goltz (7), Schrader (8) und Steiner (9). Auch auf anderem Wege hatte man den besprochenen Einfluss studirt, nämlich mittelst der Reizung von Gehirntheilen. Die Erfolge elektrischer Reizung, die an Säugethieren vor Allem unsere Vorstellungen über Leitungsbahnen vom Gehirne zu den Extremitäten begründeten, gab beim Frosche kein entscheidendes Resultat. In neuester Zeit war es wieder Bickel (10), der auf Grund eigener und fremder Versuche, eine Beeinflussung der Extremitäten von den Hemisphären aus vermittelt elektrischer Reizung leugnen zu müssen glaubte. Ihm stehen allerdings wieder die positiven Versuche von Lapinsky (11) gegenüber. Ich selbst halte die Frage noch für unentschieden. Die Versuche, die ich zur Entscheidung der Frage anstellte, gaben mir keine befriedigende Antwort: zwar konnte auch ich entschieden Bewegungsausserungen der Extremitäten bei Reizung mit schwächsten constanten Strömen beobachten. Ich hatte auch den Eindruck, dass man den Erfolg nicht gut auf Stromschleifen zurückführen kann: setzte ich die Elektroden auf ein in unmittelbarer Nähe der Hemisphären liegendes Knochenstückchen oder auf ein anderes nicht dem Nervensystem angehöriges Gewebstück auf — das Resultat fiel negativ aus. Doch möchte ich dieser Art der Beweisführung keinen zu grossen Werth beimessen. Die Bedingungen für die Ausbreitung der Stromschleifen sind jedenfalls im Nervensystem eben ganz andere und vielleicht bessere als im andersartigen Gewebe.

Durch eine Combination von Eingriffen an den Extremitäten selbst und an höheren Hirntheilen bin ich der Frage nach dem Zusammenhang von Gehirn und Bewegungsfähigkeit der Extremitäten näher getreten. Der Gedankengang war folgender: wenn Abtragung der Hemisphären und der angrenzenden Gehirntheile an und für sich nur geringe, nicht unmittelbar wahrzunehmende motorische Störungen ergibt, so müssen die Störungen mit grösserer Evidenz auftreten, wenn man gleichzeitig andere Bedingungen aufsucht, welche die Bewegungsfähigkeit der Extremitäten — wenn auch nur minimal — beeinträchtigen; solche Bedingungen gibt die Aufhebung der Sensibilität.

Der Untersuchungsplan ist also analog dem, der von Bickel und Jacob (6) am Hunde angewandt wurde, nur mit dem Unterschiede, dass bei den höheren Thieren der eine wie der andere Eingriff an und für sich Ausfallserscheinungen ergibt, die erst allmählich — durch Compensationsvorgänge — ausgeglichen werden, während beim Frosche zunächst gar keine oder nur geringe Ausfallserscheinungen auftreten.

Zunächst wurde eine Anzahl von Thieren beobachtet, denen nur auf einer Seite oder beiderseits die 7., 8., 9. und 10. sensible Wurzel durchschnitten worden war, und eine zweite Reihe, die Hemisphären und Thalami optici durch Exstirpation eingebüsst hatten.

Dank der durch Prof. J. R. Ewald ausgebildeten Technik und die bereits von Bickel in seiner Abhandlung „Ueber den Einfluss der sensiblen Nerven und der Labyrinth auf die Bewegungen der Thiere“ (Pflügers Arch. Bd. 67) auf S. 301 genau beschrieben worden ist, ist die sonst so complicirte Eröffnung des Wirbelcanals und Durchschneidung der Wurzeln sehr vereinfacht. Zur Durchschneidung der Wurzeln bediente ich mich eines sehr einfachen Instrumentes, das gleichzeitig als Isolator der Wurzeln und als schneidendes Werkzeug dient. Eine feine nadelartige, beinahe rechtwinklig über die Fläche abgebogene Lanzette ist nur auf einer Seite mit einer scharfen Schneide versehen; die schneidende Fläche beginnt erst einen halben Centimeter von der Spitze entfernt, so dass man mit der nicht schneidenden Spitze erst unter die vom Flüssigkeitsstrahl emporgehobenen Wurzeln gelangen und das Instrument allmählich unter die zu durchschneidenden Wurzeln dem Rückenmark entlang vorschieben kann, ohne das Rückenmark selbst zu verletzen, da die demselben zugewandte Seite der Lanzette stumpf und abgerundet ist. Hat man die Wurzeln auf diese Weise aufgereiht, so hebt man mit langsamen Bewegungen das Instrument nach aussen, drängt die Wurzeln dadurch gegen die schneidende Kante und schneidet sie durch. Man muss selbstverständlich ein nach rechts und ein nach links schneidendes Instrument besitzen.

Betrachten wir zunächst das einseitig operirte Thier. In den meisten Fällen ist es direct nach der Operation, in der ihm die hinteren Wurzeln für die eine Hinterextremität durchtrennt worden sind, im Stande, äusserst munter davon zu springen. Als die auffallendste Störung ist an ihm das von H. E. Hering (1) näher beschriebene Hebephänomen zu beobachten, d. h. jene übermässig

starke Flexion und Adduction des Beines, wenn es nach dem Sprunge an den Leib angezogen wird. Die Untersuchung machte ich fast ausschliesslich aus äusseren Gründen an Esculenten, bei denen das Phänomen wohl zu bemerken ist und besonders bei frischen Herbstfröschen; viel deutlicher tritt es bei Temporarien auch nicht zur Erscheinung, wie Hering (1) wahrgenommen zu haben glaubte. Constanter als das Hebephänomen ist eine geringe Abweichung und Haltung des Unterschenkels und Fusses zum Oberschenkel in der Ruhelage zu beobachten, eine Anomalie, die sehr charakteristisch ist und deutlichst zur Anschauung kommt, wenn man das Thier von oben her betrachtet. Angenommen, wir haben die linke hintere Extremität eines Frosches centripetal gelähmt, und das Thier ist nach normal ausgeführtem Sprunge zur Ruhe gekommen, so sieht man rechts — bei der Betrachtung von oben — nur die Zehen unter dem Unter- und Oberschenkel hervorragen, links hingegen sieht man fast den ganzen Fuss neben dem Unterschenkel liegen oder sogar die Zehen höher, über dem Unterschenkel hervortreten. Liegt auch noch der Unterschenkel in einer Ebene mit dem Oberschenkel und hat dabei der Fuss die oben beschriebene Lagerung eingenommen, so ist das bereits eine stärkere Haltungsanomalie — wollen wir sie zweiten Grades nennen, um eine kurze Bezeichnung an der Hand zu haben, deren wir uns öfters im Verlaufe dieser Abhandlung zu bedienen haben werden. Die Haltungsanomalie zweiten Grades (auf Fig. 1 für die rechte Extremität abgebildet) ist bei gut operirten Thieren nur in Ausnahmefällen zu beobachten. Solche, die sie constant zur Schau tragen, sind für weitere Operationen nicht verwendbar, da bei denselben auch motorische Elemente in Folge der ersten Operation direct in Mitleidenschaft gezogen worden sind. Wenn H. E. Hering (1) behauptet, dass bei derartig operirten Thieren auffallend abnorme Lagerungen Ausnahmen bilden, und wenn er sich zum Theil in Widerspruch setzt zu den Angaben Stilling's¹⁾ und Claude Bernard's¹⁾, so kann ich auf Grund zahlreicher Beobachtungen die Aeusserung Hering's durchaus bestätigen. Kommt es aber vor, dass die eine Extremität nach dem Sprunge nicht vorschriftsmässig sprungbereit an den Leib gezogen wird, so kann man in den meisten Fällen beobachten, wie nach einiger Zeit

1) Citirt in der Arbeit E. H. Hering's: Ueber Bewegungsstörungen nach centripetaler Lähmung. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. Bd. 38 H. 3 u. 4.

das Thier scheinbar ohne äussere Ursache die abnorme Haltung corrigirt, oder bestimmt auf einen äusseren Reiz hin (z. B. auf den von mir (12) beschriebenen optischen Reflex hin oder auf Druck gegen die Zehen der Vorderfüsse) die Adduction und Flexion vervollständigt, so dass man behaupten kann: das Bestreben, durch Beugung der Extremitäten in allen Gelenken sich in Position zum Sprunge zu setzen, ist die charakteristische erste Reaction, nicht nur des normalen Frosches, sondern auch eines Thieres, dem die hinteren Wurzeln für die Hinterbeine durchschnitten worden sind.

Besondere Beachtung verdient die Thatsache, dass doppel-seitige Durchschneidung eine quantitativ wie qualitativ grössere Störung gibt. Um dieses Verhalten zu würdigen, erscheint es nothwendig, einen Satz zu besprechen, der bis jetzt meines Wissens nur sehr geringe Berücksichtigung gefunden hat. Unverkennbar wird die eine Extremität von der anderen gegenüber liegenden Extremität beeinflusst und zwar haben Sensibilität und Motilität der einen Extremität gleichstarke Bedeutung für die Motilität

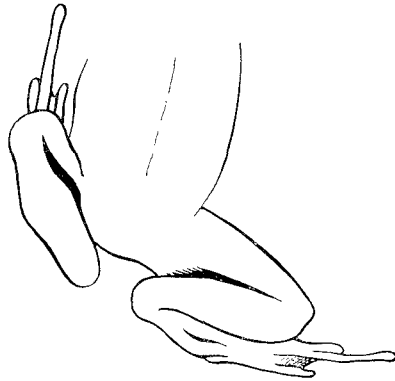


Fig. 1.

der anderen Extremität. Die Erkenntniss dieser Thatsache wird weiterhin von nicht geringer Bedeutung sein für das Verständniss mancher Erscheinungen. E. H. Hering (1) beobachtete dieselbe auch, er schreibt in seiner Abhandlung (1) auf S. 279: „Mir hat es überhaupt den Eindruck gemacht, dass nur bei einseitiger centripetaler Lähmung dieses Hinterbein von dem anderen normalen Hinterbein noch bis zu einem gewissen Grade beeinflusst wird, so dass die Bewegungsstörung einer Extremität noch grösser wird, wenn das symmetrische Bein auch centripetal gelähmt ist.“ Bei der Bedeutung, die ich dem Satze zumesse, mögen an dieser Stelle noch einige diesbezügliche Beobachtungen Erwähnung finden.

Einfluss, den die Motilität und Sensibilität der einen Extremität auf die Motilität der anderen Extremität ausübt.

Ans der menschlichen Pathologie ist bekannt, dass bei einseitigen Paresen (Hysterie) die eine Extremität nur dann bewegt

werden kann, wenn gleichzeitig Bewegungen mit der gesunden Seite ausgeführt werden. Auf S. 583 seiner Abhandlung: „Beiträge zur experimentellen Analyse coordinirter Bewegungen“ (Pflüger's Arch. Bd. 70) citirt H. E. Hering einen von Anton diesbezüglich beobachteten Fall, und er selbst konnte analoge Erscheinungen experimentell am Affen hervorbringen.

In welchem Maasse die Bewegung der einen Extremität eine Reihe coordinirter Bewegungen in der anderen Extremität auslöst, darüber kann man eine Reihe von Erfahrungen an sich selbst sammeln. Man lege z. B. auf dem Stuhle sitzend, das im Kniegelenke flectirte eine Bein auf das andere Bein und achte, welch starker Willensimpuls nöthig ist, um gleichzeitige (entgegenkommende) Bewegungen des anderen Beines zu unterdrücken, während man mit dem einen Bein die bezeichnete Bewegung des Ueberkreuzens auszuführen sich anschickt.

Besonders prägnant tritt der Einfluss der einen Extremität auf die andere beim sog. Müller'schen Frosche zum Vorschein. Dieses Thier zeigt sehr oft, wenn es sich darum handelt, an ihm die Wahrheit des Bell-Magendie'schen Lehrsatzes zu demonstrieren, eine Parese der lediglich sensibel gelähmten Extremität, so dass dieselbe trotz Reizung der motorisch gelähmten anderen Extremität nur geringe Excursionen macht.

Lähmt man vollends die eine Extremität centripetal und centrifugal, so bleibt die auch insensibel gemachte andere Extremität häufig trotz starker Reizung des Vorderthieres lang ausgestreckt liegen, oder führt einzelne schwache Streckbewegungen aus, bis sie endlich früher oder später in Flexionsstellung an den Körper gezogen wird. Besonders deutlich tritt die Beeinträchtigung der Bewegungsfähigkeit zu Tage, wenn das Thier sich im Wasser befindet.

Wie eine geschädigte Extremität die andere Extremität zu ihrem Nachtheile beeinflussen kann, so kann andererseits wieder eine intacte Extremität einer geschädigten zum Nutzen sein. Auf diesen Wechseleinfluss werden wir im Verlaufe dieser Abhandlung noch öfters zu sprechen kommen. Experimentelle Versuche am Hunde, die ich auszuführen beabsichtige, werden die Frage noch eingehender erörtern.

Beeinflussung der Bewegungsfähigkeit der hinteren Extremitäten durch Operationen am Vorder- und Zwischenhirn.

Einer Reihe von Fröschen wurde nach Eröffnung der Schädelhöhle mit einem scharfen Messerchen doppelseitig Grosshirn und Thalami entfernt. Eine ziemlich starke Blutung aus den Gefässen der Basis ist dabei selten ganz zu vermeiden. Irgend welchen sichtbaren Einfluss hat dieser Eingriff auf den Bewegungsmodus in den hinteren Extremitäten nicht: es treten absolut keine uncoordinirten oder atactischen Bewegungen auf, weder im Wasser noch beim Sprunge auf dem Lande. Die eingehenden Untersuchungen von Goltz (7), Schrader (8), Bechterew (13), Steiner (9) u. s. w. ergaben dasselbe negative Resultat.

Combination der Operationen an den hinteren Wurzeln und am Gehirne.

Combinirt man beide Operationen, nachdem man sich überzeugt hat, dass jede an und für sich von geringer bzw. von keiner sichtbaren Bedeutung für den Bewegungsmechanismus der hinteren Extremitäten ist, miteinander, so beobachtet man in ebendenselben Extremitäten eine Störung, die ich kurz als hochgradige Ataxie bezeichnen möchte. Der Name kennzeichnet nicht vollkommen die zu Tage tretenden Erscheinungen; er hebt ein ganz besonders charakteristisches Merkmal einseitig hervor. Darf ich mich unwissenschaftlich ausdrücken, lediglich der Erscheinung, nicht dem Wesen der Sache zu Liebe, so würde ich sagen: die Hinterbeine eines derartig zwei Mal operirten Frosches thun was sie wollen: manchmal bewegen sie sich auf Reizung des Vorderthieres minimal oder gar nicht, in anderen Fällen im Uebermaass, ganz excentrisch, und führen jede für sich Bewegungen aus, die dem Gesammtthier durchaus nicht dienlich sind. Als Minimum der Störung tritt eine enorme Steigerung des „Hebephänomens“ auf, das zu grotesken Bewegungen und Haltungen führt. Die Störungen können also einen mehr paretischen Charakter tragen oder als Coordinationsstörungen mit oder ohne hochgradige Ataxie auftreten oder drittens bloss stark atactische Erscheinungen documentiren.

Man kann wohl behaupten, dass die Ataxie auf eine Coordinationsstörung beruht, nicht aber dass Ataxie und Coordinationsstörung syno-

nyme Begriffe darstellen. Als Ataxie fasst Leyden (14) jene eigenthümliche Art der Bewegung auf, bei der ein „stossweiser, excessiv motorischer Effect“ zur Geltung kommt. Sie erscheint als der Ausdruck einer Störung im Zusammenwirken der Muskeln — als eine Coordinationsstörung im vollen Sinne des Wortes. Hingegen kann man sich Coordinationsstörungen vorstellen, die mit Ataxie in dem oben wiedergegebenen Sinne nichts zu thun haben. Wird z. B. auf einen Reiz hin vom Frosch das eine Bein intensiv nach vorne gegen den Kopf zu gestreckt, das andere hingegen nach hinten ausgestossen, statt dass beide zum regelmässigen Sprunge gleichzeitige Streckbewegungen nach hinten ausführen, so haben wir es lediglich mit einer Störung in dem Coordinationsmechanismus zu thun. Diese Unterscheidung ist vom Standpunkt des Physiologen und Pathologen durchaus wichtig, wenn man die Ursachen dieser verschiedenen Störungen in ihre Componenten zu zerlegen sich anschicken wollte. Ich möchte dies an dieser Stelle nur andeuten: bei der Ataxie geben mangelhafte sensorische oder überhaupt centripetale Einflüsse eine hinreichende Erklärung für ihre Erscheinungen, die Coordinationsstörungen könnten lediglich von centrifugalen Störungen abhängig sein, sei es vom Mangel an Impulsen, die von gewissen Centren normaliter ausgehen, sei es von Störungen in den Verbindungsfasern symmetrischer Rückenmarks- oder Gehirncentren, während die centripetalen Erregungen normal ablaufen.

Warum die eine oder die andere Variation bei zwei Mal operirten Fröschen in den Vordergrund tritt, darüber kann ich keinen genügenden Aufschluss ertheilen: die Paresen sind seltener und finden sich vorzüglich bei ermatteten Sommerfröschen. Andere Thiere wieder zeigen anfänglich nur die starke Form des Hebephänomens und nach zwei bis vier Tagen erst anders geartete Coordinationsstörungen, die meisten, letztere, unmittelbar nach der Operation und dauernd. Im ersten Falle (pseudo-paretische Erscheinungen) handelt es sich nicht um blosse Erscheinungen des Traumaticismus, jenes mit grosser Vorliebe von skeptischen Kritikern herbeigezogenen Erklärungsversuches: Thiere, denen man Schädelhöhle und Rückenmarkscanal in einer Sitzung eröffnet hat, und an denen man sämtliche Manipulationen bis auf die Durchschneidung vorgenommen hat, zeigen die erwähnten Erscheinungen durchaus nicht.

Um eine Vorstellung des Symptomenbildes zu ermöglichen, gebe ich aus dem Protokollhefte einige Beobachtungen wieder und

weise auf die Figuren 2—6 hin, die nach dem Leben gezeichnet oder an der Hand von Photographien in einfachen Contouren wiedergegeben sind.

Frosch Nr. 9.

6. Juni 1901. Durchschneidung der hinteren Wurzeln für die rechte und linke hintere Extremität.

Der Sprung ist wohlgeordnet, die Beine werden prompt angezogen, das Hebephänomen ist in mässigem Grade wahrnehmbar.

10. Juni 3 Uhr. Durchschneidung beider Thalami an der vorderen Lobusgrenze.

Direct nach der Operation paretische Erscheinungen in den hinteren Extremitäten.

Um 6 Uhr starke atactische Erscheinungen und Coordinationsstörungen. So wird z. B. auf Druck gegen die vordere Extremität hin die linke hintere

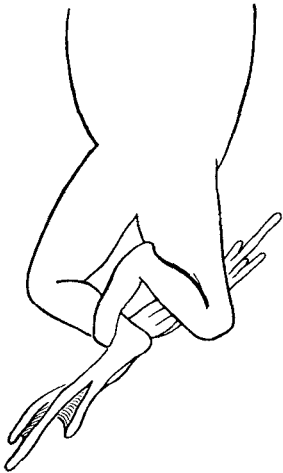


Fig. 2.

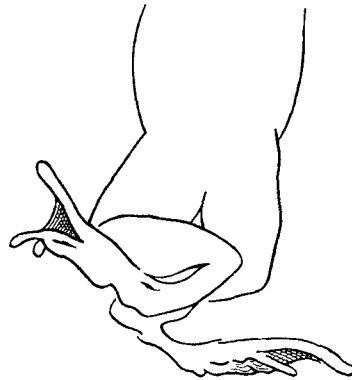


Fig. 3.

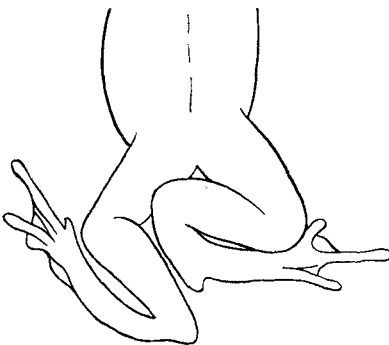


Fig. 4.

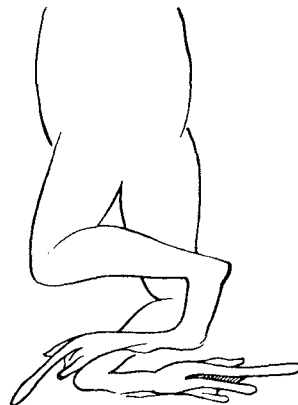


Fig. 5.

Extremität ganz hoch, senkrecht zum Körper gehoben, fällt dann auf die rechte Seite über das rechte Bein hinüber, berührt hier kurz den Boden und wird dann wieder nach links geschleudert, wo sie lang ausgestreckt liegen bleibt. Die rechte macht unterdessen einige unvollkommene Flexionsbewegungen.

11. Juni. Hochgradige Ataxie. Nach übermässigen Excursionen können die Beine in Beugestellung an den Leib angezogen werden. Eine einmal entstandene Verschlingung der Beine wird nur mit grösster Mühe nach wiederholter Applicirung von Reizen wieder gelöst. (Fig. 2.)

20. Juni. Die Ataxie und Incoordination sehr bedeutend. Die Beine werden zwar ab und zu unter atactischen (maasslosen, heftigen) Bewegungen springbereit an den Leib gezogen, bleiben aber meist ungeordnet liegen oder machen auf Reizung des Vorderthieres hin ganz tolle Bewegungen¹⁾. (cfr. Fig. 3—5.)

So werden sie stark nach vorne gegen die Nase zu gepreizt, oder der Fuss allein hebt sich, dass Fussgelenk wird gegen den Boden gestemmt und auf diese Weise der Körper nach rückwärts bewegt, oder es erfolgen sehr heftige Bewegungen des einen Beines über das andere Bein nach der anderen Seite hin.

Frosch Nr. 27.

9. October 12 Uhr. Durchschneidung der 7., 8., 9. und 10. Wurzel links und rechts. Deutliches Hebephänomen.

Um 4¹/₂ Uhr. Thalamusdurchschneidung beiderseits. Direct nach der Operation keine Störung.

Um 7¹/₂ Uhr hochgradiges Hebephänomen. Normaler Sprung selten, häufig Kriechen mit alternirenden Bewegungen rechts und links. Beim Sprunge werden die im Knie- und Fussgelenk gebeugten Beine sehr stark durch Bewegungen im Hüftgelenk nach vorn und oben gebracht. Die Unterschenkel liegen stets neben den Oberschenkeln und unbedeckt von denselben (Haltungsanomalie 2. Grades cfr. S. 456.) Bringt man das Thier auf den Rücken, so dreht es sich in die Bauchlage um, dabei gerathen die Beine in Verschlingungen, die bei Lösungsversuchen vom Thiere aus nur noch complicirter sich gestalten. (cfr. Fig. 6.) Eine künstlich erzeugte Verschlingung wird nur mühsam gelöst.

11. October. Das Hebephänomen eminent stark. Gereizt geht das Thier oft nach rückwärts, doch nur mit Hülfe der Vorderbeine, sodass die Hinterbeine unter den Körper zu liegen kommen oder die Füße werden — als extremste Form des Hebephänomens — nach oben und innen über die Rückenmedianlinie gehoben, so dass sich die Innenseite der Unterschenkel über dem Rücken berühren.

15. October. Hochgradiges Hebephänomen. Beim Emporhalten unter den Achseln ganz ungeschickte Bewegungen des Ober- und Unterschenkels gegen den After hin.

26. October. Wunde gut verklebt. Sehr starkes Hebephänomen bis zur

1) Man kann die oben geschilderten Bewegungsstörungen und andere mehr besonders gut beobachten, wenn man die Zehen des Vorderbeines mit dem Daumen eine Zeit lang drückt.

gegenseitigen Berührung der Unterschenkel über dem Rücken. Im Wasser geräth das rechte Bein unter den Körper nach links, während das linke über den Rücken zu schweben kommt.

8. November. Ataxie und Coordinationsstörungen bestehen hochgradig weiter. Man findet das Thier häufig mit ganz ungeordnet gelegenen Hinterextremitäten in seinem Glasbehälter sitzen. (cfr. Fig. 7.)



Fig. 6.

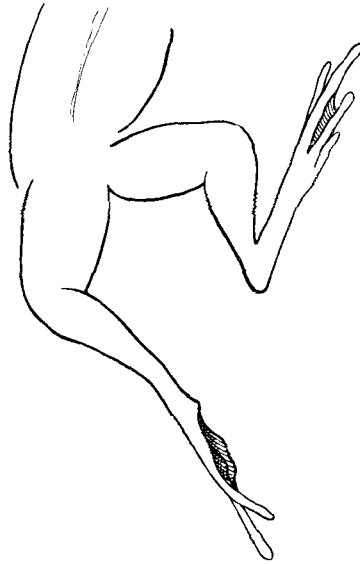


Fig. 7.

Die Beispiele mögen genügen, um den hohen Grad der Störung in der Regulation der Bewegungen zu demonstrieren, die bei diesem combinirten Operationsverfahren zu Tage treten. Um den Regulationsmechanismus, den wir durch unsere Eingriffe in so hohem Maasse in seiner Leistungsfähigkeit geschädigt haben, in einzelne, ihn zusammensetzende Componenten zerlegen zu können, wurde versucht, in allmäligen Uebergängen, durch minder eingreifende Zerstörungen, vom normalen zum oben geschilderten Symptomenbild zu gelangen. Die Zerlegung der Operation, die bis jetzt in zwei Acte abgelaufen war, in einzelne Phasen, die Combination derselben unter einander gestattete einen Einblick in die Thätigkeit des Regulationsmechanismus und gab bestimmte Antworten, die anbei in Form einer Tabelle zunächst übersichtlich zusammengestellt sind und dann einzeln dargelegt werden sollen.

Uebersicht über die verschiedenen Combinationen einzelner Operationen und über die daraus resultirenden Störungen.

Operation	Erfolg für die gleichseitige Extremität	Gekreuzte Extremität	Bemerkungen
1. Einseitig Thalamusoperation, gleichseitig Wurzeloperation	} Starke Störung ¹⁾	Keine Störung	Unterschied zwischen den Extremitäten gering, doch bemerkbare stärkere Störung dergleichseitigen Extremität. Als „gleichseitig“ gilt hier die operirte Extremität.
2. Einseitig Thalamusoperation, gekreuzte Wurzeloperation	} Störung (gering)	Mässige Störung	
3. Einseitig Thalamusoperation, doppelseitig Wurzeloperation	} Starke Störung	Starke Störung	
4. Doppelseitig Thalamusoperation, eins. Wurzeloperation	} Starke Störung	Störung	
5. Doppelseitig Thalamusoperation, doppels. Wurzeloperation	} Stärkste Störung	Stärkste Störung	

Zum Verständniss der Anhäufung von Thatsachen, die aus obiger Tabelle ersichtlich sind, mögen folgende Sätze dienen:

1. Jede Extremität steht unter dem Einfluss **gleichseitiger** Gehirnthteile²⁾).

2. Aus meinen Untersuchungen geht hervor: der Regulationsmechanismus der Bewegungen einer Extremität setzt sich aus drei Componenten zusammen, von denen jeder die Extremität in ihrer Bewegungsfähigkeit zu beeinflussen im Stande ist, nämlich:

1) Das Wort „Störung“ setze ich ein, um einfach die Beeinflussungen der Extremitäten zu bezeichnen, gleichgültig ob nur Haltungsanomalien oder atactische Bewegungserscheinungen, Paresen oder Coordinationsstörungen zu Tage treten. Im Allgemeinen gilt als einfache Störung die Haltungsanomalie, den Graden nach stärker sind Parese, Ataxie, Coordinationsstörung.

2) Ein Einfluss auf die gekreuzte Extremität — wie ihn eigentlich die Versuche von Lapinsky (11) wahrscheinlich machen würden — lässt sich zwar nicht ausschliessen. Er kann aber auf jedem Falle im Vergleich zu dem ganz sicher gestellten Einfluss auf die gleichseitige Extremität nur von geringfügiger Bedeutung sein. Scheinbare Störungen, die man ihm zuschieben könnte, lassen sich einwandsfreier anders erklären. Vgl. hierzu die Bemerkungen zu Gruppe 2 und 4.

- a) aus der eigenen Sensibilität,
- b) aus dem Einfluss der Hemisphären und der Thalami,
- c) aus der Sensibilität und Motilität der analogen Extremität.

Die eingehaltene Reihenfolge entspricht dem Grade der Wichtigkeit dieser drei beeinflussenden Momente. Durch Aufstellung derselben habe ich sicherlich nicht alle Factoren erschöpft, deren Fortfall Coordinationsstörungen ergeben kann. Dass thatsächlich noch anderen eine nicht unwichtige Rolle zukommt, dafür sprechen beredt die Versuche von J. R. Ewald (15, 16, 17) am Labyrinthe, Versuche Bickel's (4, 5, 6, 18), Bechterew's (13) und anderer Autoren. Ich spreche hier nur von denen, die eben von mir im Laufe dieser Untersuchungen angesprochen wurden, einer Untersuchung, die nur einen Beitrag zum Studium der coordinirten Bewegungen liefern will.

Nachdem ich die zwei zum Verständniss der Erscheinungen wichtigsten Sätze — die eben aus diesen Erscheinungen extrahirt worden sind — vorausgeschickt habe, will ich die Resultate der Operationscombinationen an einzelnen Paradigmen erläutern und werde eben durch die Schilderung der Ergebnisse die Wahrheit der genannten Sätze demonstrieren. Stets waren die verschiedenen Operationscombinationen an mehreren Individuen zur Anwendung gekommen, im Ganzen wurden an über 60 Exemplaren ungefähr 200 Operationen ausgeführt.

1. Gruppe. Einseitige Thalamusoperation, gleichseitige Wurzeloperation.

Frosch Nr. 24.

28. Juni 7 Uhr. Durchschneidung der hinteren Wurzeln für die linke Extremität. Störung minimal.

29. Juni 3 Uhr. Entfernung des linken Thalamus und linken Hemisphäre. Unmittelbar nach der Operation keine Störung.

1. Juli. Die Störung ist gering. Steigerung des Hebephänomens links. Nach Einnahme der sprunghereiten Stellung berührt der Fuss in der Ruhelage den Boden nicht und liegt neben dem Unterschenkel (cfr. Fig. 1). Beim Heben unter den Achseln wird die linke Hinterpfote bei den Befreiungsversuchen nicht mitbenützt.

Schwimmen: Das linke Bein wird weniger energisch zu den Abstossbewegungen benützt.

Rechts: Keine Störung.

2. Juli. Die Störung links deutlich. Das Bein wird ab und zu gestreckt nachgeschleift oder verspätet (d. h. nach dem rechten) angezogen und nimmt häufig falsche Lagerung ein.

Bemerkungen: Bei dieser Zusammenstellung sind die geringsten Störungen wahrnehmbar. Die rechte Pfote, die ihre eigne Sensibilität besitzt, centralwärts auch keine Schädigung erfahren hat, also intact ist, kann durch regulatorischen Einfluss die andere doppelt geschädigte Extremität günstig beeinflussen. Durchschneidet man thatsächlich die hinteren Wurzeln der rechten Extremität noch dazu, so sieht man die Störungen links im verstärkten Maasse auftreten und sie zeigen sich auch ganz bedeutend rechts, da dieser Extremität nur noch der regulative Einfluss der rechten Gehirnhälfte zu Gute kommt.

III. Operation 3. Juli 6 $\frac{1}{2}$ Uhr. Durchschneidung der hinteren Wurzeln für die rechte Extremität.

Direct nach der Operation keine Ataxie, doch schleift das linke Bein häufig nach. Im rechten ist das Hebephänomen gleich sehr stark ausgeprägt. Abnorme Haltung II. Grades. Nach 10 Uhr ist die Störung links bedeutender als rechts.

4. Juli. Die linke Extremität wird sehr oft falsch gelagert und ganz gestreckt nachgeschleift. Zieht man beide Pfoten ab, so wird in der Regel die linke Extremität später angezogen als die rechte und in der Ruhelagerung stehen die Zehen viel höher über dem Boden als rechts, manchmal sogar über dem Oberschenkel.

5. Juli. Linke Extremität nachgeschleift in extremer Streckung — also Pseudoparese.

6. Juli. Das Hebephänomen beiderseits ungemein stark ausgeprägt. Die Unterschenkel werden über dem Rücken gebogen und berühren sich in der Aftergegend. Das linke Bein mehr paretisch, das rechte stark atactisch. (Vgl. ferner Gruppe 3.)

2. Gruppe. Einseitige Thalamusoperation, gekreuzte Wurzeloperation.

Frosch Nr. 31.

I. Operation 12. October. Durchschneidung der hinteren Wurzeln für die rechte hintere Extremität.

Das Thier zeigt sehr geringe Störung.

II. Operation 14. October 6 $\frac{3}{4}$ Uhr. Durchschneidung und Entfernung des linken Thalamus und der linken Hemisphäre.

10 Min. nach der Operation: Starke Schädigung der rechten Extremität, doch auch bedeutende der linken: Streckstellungen und paretische Erscheinungen, doch rechts stärker wie links.

15. October. Die linke Extremität zeigt abnorm starke Empfindlichkeit, bleibt ab und zu abnorm liegen (Haltungsanomalie 2. Grades). Die rechte Extremität wird manchmal ganz gestreckt gehalten, während die übrigen Extremitäten in Locomotion begriffen sind. Im Ganzen sind die Störungen mittleren Grades.

16. October. Die linke Extremität, obwohl sensibel, falsch gelagert, die rechte ebenfalls, doch nicht regelmässig.

17. October. Störung rechts und links (Fig. 8).

19. October. Idem.

25. October. Die Störungen beiderseits bestehen weiter: falsche Lagerung, Coordinationsstörungen mit geringen atactischen Phänomenen.

Bemerkungen: Die linke Extremität, obwohl im Besitze ihrer Sensibilität, ist in ihrer Beweglichkeit beeinträchtigt, es gehen ihr eben zwei, wenn auch schwache Regulatoren ab: der Thalamus und die Integrität der anderen Ex-

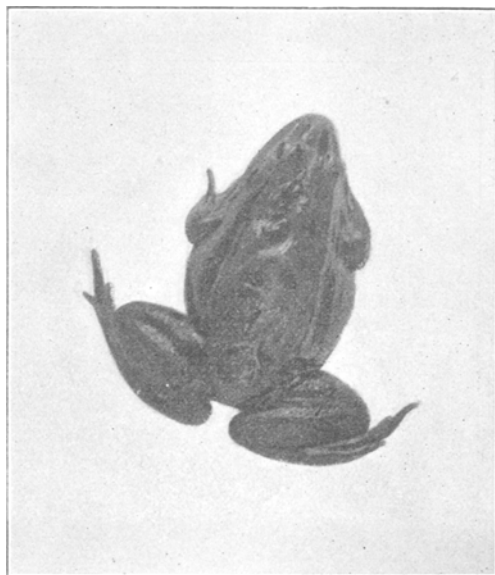


Fig. 8.

tremität. Die rechte Extremität ist gestört, weil ihr ein Haupt- und ein Nebenregulator fehlen: die Sensibilität und die Intactheit der anderen Extremität.

Fällt für die insensible Extremität (in unserem Falle die linke) noch die Regulation vom Gehirne aus weg, so wird sie bedeutend stärker afficirt, ein Befund, der den Beobachtungen aus der Gruppe 3 entnommen werden muss.

3. Gruppe. Einseitige Thalamusoperation und doppelseitige Wurzeloperation.

Frosch Nr. 34.

I. Operation 14. October 7 $\frac{1}{2}$ Uhr. Durchschneidung des rechten Thalamus opt., Entfernung des rechten Thalamus und der rechten Hemisphäre.

Direct nach der Operation absolut keine Störung.

16. October. Keine sichtbare Störung.

II. Operation 16. October 2½ Uhr. Durchschneidung der 7., 8., 9. und 10. Wurzel beiderseits.

Direct nach der Operation zeigen sich beide Beine gestört, das rechte stärker.

17. October. Beide Beine gleich stark gestört.

19. October. Beide Beine gleich stark gestört. Starke Ataxie. Uncoordinirter Sprung, maasslose Bewegungen beiderseits. (cfr. Fig. 9.)

21. October. Sehr starke Ataxie beiderseits. Die Störung rechts unbedeutend stärker.

Bemerkungen: Die starken Störungen erklären sich daraus, dass den beiden Extremitäten der Hauptregulator, die Sensibilität, fehlt; ferner eine Re-



Fig. 9.

gulation von der einen Extremität auf die andere, da beide stark geschädigt, in Wegfall kommt, und noch dazu die eine Extremität durch die Thalamusoperation keine Regulation mehr empfängt und äusserst stark geschädigt die andere Extremität zum Nachtheile derselben mit influencirt.

Entfernung des übrig gebliebenen regulatorischen Factors, des linken Thalamus, kann nur wenig das Gesamtbild beeinflussen:

III. Operation 22. October 4 Uhr. Durchschneidung des linken Thalamus.

Um 7 Uhr ist der Unterschied zwischen dem jetzigen Zustand und dem vor der III. Operation sehr gering.

23. October. Hochgradige Ataxie beiderseits.

28. October. Idem.

4. Gruppe. Doppelseitige Thalamusoperation, einseitige Wurzeloperation.

Frosch Nr. 42.

I. Operation 23. October. Hintere Wurzeln für die rechte hintere Extremität durchschnitten. Geringfügige Störung in Form von Andeutung des Hebephänomens.

II. Operation 24. October. Durchschneidung des rechten Thalamus und Entfernung desselben nebst rechter Hemisphäre. Nachschleifen der rechten Extremität, falsche Lagerung und verspätetes Anziehen derselben.

III. Operation 25. October 4 Uhr. Durchschneidung des linken Thalamus, Entfernung desselben nebst linker Hemisphäre.

Direct nach der Operation ist die Störung auf der rechten Seite viel intensiver geworden. Die linke Extremität ist etwas mitgestört (Haltungsanomalien, starke Ausspreizung nach auswärts beim Sprunge).

Um 8 Uhr kann die Störung rechts sehr deutlich wahrgenommen werden; links ist sie viel unbedeutender als rechts.

29. October. Die Störung der rechten Extremität ist sehr deutlich:

1. Nach dem Sprunge bleibt sie entweder ganz gestreckt liegen oder

2. wird langsam (1—3 Secunden) nach der linken angezogen;

3. nimmt sie falsche Lagerungen ein. Die linke Extremität zeigt häufig falsche Lagerung und atactische Phänomene (cfr. Fig. 10).

Vgl. ferner hierzu die Bemerkungen am Schlusse der Erörterung über die 2. Gruppe.

Bemerkungen: Nach doppelseitiger Thalamusoperation werden die Störungen stärker für ein Thier, das vor dieser Operation nur durch einseitige Wurzeloperation und gleichseitige Thalamusoperation geschädigt worden ist. Dasselbe gilt für einen Frosch, der vor der III. Operation eine Thalamusoperation und Wurzeldurchschneidung der gekreuzten Extremität erfahren hat. (Vgl. Gruppe 2.)

Für die centripetal gelähmte eine Extremität nämlich fallen zwei Regulatoren aus (Sensibilitäts- und Gehirnregulation); ferner ist der dritte Regulator, die andere Extremität, selbst durch die gleichseitige Thalamusoperation beeinträchtigt und gibt eine ungenügende Regulation ab, eine schwächere als nach der II. Operation, die sie im Besitze ihres Thalamus liess.

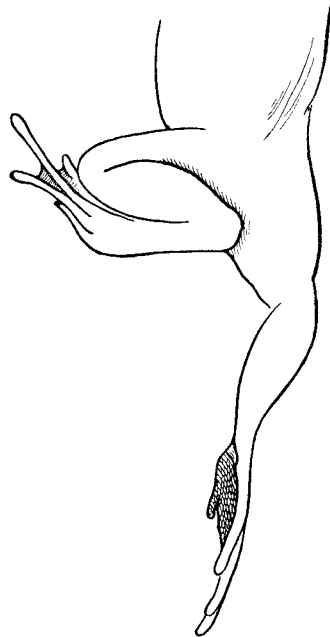


Fig. 10.

Die Ergebnisse der Gruppe 5 (doppelseitige Thalamusoperation, doppelseitige Wurzeloperation) sind auf Seite 460—463 wiedergegeben.

Bemerkungen: Hier müssen die Störungen das Maximum erreichen, nachdem sämtliche Regulationen, deren Bedeutung durch die Zerlegung des Gesamteingriffes in die einzelnen Componenten in den Gruppen 1—4 erkennbar geworden ist, ausgefallen sind.

Wenn wir zum Schlusse den Werth der einzelnen Regulationen unter einander zu vergleichen uns anschicken, so ergibt sich Folgendes:

Den relativ stärksten Werth hat die Regulation durch die Sensibilität; ihr Ausfall bedingt bei nur einseitiger Operation eine geringe Störung, doppelseitig eine etwas stärkere.

Hemisphären und Thalami üben einen Einfluss aus, dessen Ausfall allein keine sichtbare Störung zeigt.

Die dritte Regulation endlich, der wechselseitige Einfluss der Extremitäten auf einander nämlich, ist in der Stärke ihres Werthes abhängig von der bestehenden Summe der beiden anderen Regulatoren; fehlt z. B. für die eine Extremität die Regulation durch centripetale Erregung und durch Einfluss von den genannten Gehirntheilen aus, so zeigt diese Extremität das Maximum an Störung und wird deshalb stark schädigend auf die andere — wollen wir annehmen: intacte — Extremität einwirken. Fehlt der einen Extremität nur der eine, schwächere Regulator (Hemisphäre und Thalamus), so wird sie, selbst nur wenig gestört, geringen Einfluss auf die andere Extremität ausüben können und andererseits wieder durch den Einfluss der vollkommen intacten anderen Extremität günstig beeinflusst werden. Der Einfluss dieses dritten Regulators wird nie so stark sein, um die vollkommen intacte andere Extremität sichtlich zu stören (Gruppe 1); sobald die letztere aber durch einen der anderen beiden Factoren Einbusse erlitten hat, wird sie in Mitleidenschaft gezogen (Gruppe 2 und 4), und natürlich stärker dann, wenn sie durch den Ausfall des stärkeren Regulators stärker beschädigt ist (Gruppe 3).

Es erübrigt noch, näher zu bestimmen, wie gross die Gehirnverletzung sein muss, um in Gemeinschaft mit centripetaler Lähmung den Bewegungsmodus der Extremität zu beeinträchtigen. Unsere Untersuchungen hatten sich nur auf die Theile zu erstrecken, die proximal von den Lobi optici liegen, nachdem

bereits von mehreren Autoren, wie von Goltz (7), Schrader (8), Blaschko (19), Steiner (9), Bechterew (13), die Stellung der letztgenannten Organe zu den coordinirten Bewegungen Gegenstand eingehender Untersuchung geworden ist und die in den Thalami in ziemlicher Uebereinstimmung „sensible Elemente“ verlegt haben.

Ich will im Folgenden einige Versuchsanordnungen wiedergeben, die in der Absicht angelegt worden waren, die regulative Function von Grosshirn und Thalamus auf den Bewegungsmechanismus nach meiner Methode zu beleuchten.

Frosch Nr. 32.

I. Operation 14. October. Durchschneidung der hinteren Wurzeln für die rechte hintere Extremität. Geringes Hebephänomen.

16. October. Schwache Andeutungen des Hebephänomens.

II. Operation 16. October. Entfernung der rechten Hemisphäre. Direct nach der Operation keine Störung.

17. October. Das Hebephänomen etwas verstärkt, sonst keine Störung.

19. October. Idem.

III. Operation 19. October. Entfernung der linken Hemisphäre: Hebephänomen verstärkt, sonst keine Störung.

23. October. Rechts sind geringe Störungen sichtbar: verlangsamte Bewegungen, Andeutungen falscher Lagerung.

30. October. Eine Störung der rechten Seite ist deutlich, wenn auch nicht erheblich.

Aus dieser Versuchsanordnung ist ersichtlich, dass einseitige Entfernung einer Hemisphäre bei gleichseitiger Wurzeloperation von sehr geringer Bedeutung für die Extremität, hingegen doppelseitige Schädigung der Hemisphären bereits von sichtbarem Erfolge ist.

Bei Frosch Nr. 16 wurde die rechte Hemisphäre entfernt und die gekreuzte Extremität asensibel gemacht. Es zeigten sich unbedeutende Störungen derselben; nachdem noch der rechte Thalamus verletzt worden war, traten erheblichere Beeinträchtigungen der Bewegungsfähigkeit der linken Extremität ein, so verlangsamte Bewegung, Pseudoparesen, Verschlingungen mit der anderen Extremität; die rechte Extremität wurde auch in Mitleidenschaft gezogen (cfr. Versuche der Gruppe 2).

Frosch Nr. 10.

I. Operation 6. Juni. Durchschneidung der hinteren Wurzeln links.

II. Operation 7. Juni. Entfernung beider Hemisphären. Die linke Extremität stark gestört — sie wird nachgeschleift —, die rechte durchaus normal.

8. Juni. Die Störung ist beiderseits gering.

10. Juni. Geringe Incoordination links; ab und zu wird das linke Bein nachgeschleift.

III. Operation 10. Juni. Entfernung des linken Thalamus. Die linke Pfote wird nicht mehr angezogen, die rechte normal. (Cfr. Fig. 11.)

11. Juni. Rechts normal. Links pseudoparetisch. Das Thier macht mit den drei Extremitäten Anstrengungen, als ob die lang ausgestreckte, unbewegt liegen bleibende linke hintere Extremität am Boden klebe. Das rechte Bein ist hyperempfindlich¹⁾.

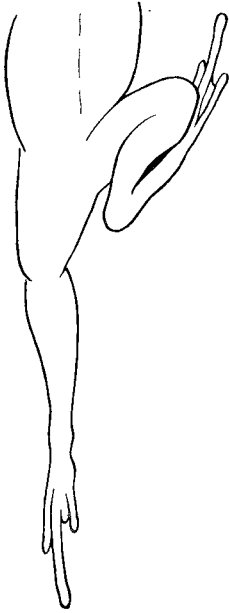


Fig. 11.

Frosch Nr. 8.

I. Operation 4. Juni. Durchschneidung der Wurzeln beiderseits. Geringe Störungen.

II. Operation 5. Juni. Exstirpation der Hemisphären beiderseits: Sprung und Kriechen mit alternirender Beugung und Streckung. Keine ausgesprochene Ataxie oder Coordinationsstörung, jedoch ist ein Unterschied vom Thiere vor der Operation gegeben: die Pfoten nehmen öfters abnorme Lagerung ein, die aber wieder corrigirt werden kann; Andeutungen von Nachschleifen der Pfoten.

III. Operation: Entfernung des linken Thalamus. Das Bild durchaus verändert. Deutliche Zeichen der Pseudoparese beiderseits; uncoordinirtes Zappeln mit den hinteren Extremitäten; die linke Extremität ist entschieden stärker afficirt als die rechte.

11. Juni. Beiderseits starke Ataxie, doch links zeigen sich manchmal pseudoparetische Erscheinungen.

Aus diesen wenigen Beispielen, denen ich noch mehrere hinzufügen könnte, geht deutlich hervor, dass die Läsion des Thalamus durch Ausfall der Regulation Störungen, die bereits nach Ausfall der Regulation von den Hemisphären aus in geringem Grade bestehen,

1) Ich habe in Uebereinstimmung mit Bickel (Pflüger's Arch. Bd. 65) die wiederholte Beobachtung gemacht, dass nach der Wirbelcanal-Eröffnung und einseitigen Wurzeldurchschneidung die andere Extremität eine auffallende Empfindlichkeit zur Schau trägt. Bei einem Frosche ging dieselbe so weit, dass leise Berührung der Extremität genügte, dieselbe — und nur diese — in lang anhaltenden Tetanus zu versetzen. Es handelt sich offenbar um eine Hyperalgesie, wie man sich an Hunden nach einseitiger Wurzeldurchschneidung überzeugen kann, die bei leichtem Drucke auf die intacte Extremität laut aufschreien. Ferner konnte ich constatiren, dass bei Fröschen noch nach einigen Tagen nach der Wurzeldurchschneidung Berührung der centralen Stümpfe der hinteren Wurzeln das Thier zum sogenannten „Katzenschrei“ veranlasste.

bedeutend verstärkt, dass ferner bei Verletzung des Thalamus auf einer Seite, der Hemisphäre auf der anderen die Extremität, die der Regulation durch den Thalamus verlustig gegangen ist, stärker geschädigt ist als die andere Extremität, deren gleichseitiger Thalamus bei fehlender Hemisphäre intact geblieben ist.

Der Schluss ist also gestattet: Der ganze Gehirnthheil, der vor den *Lobi optici* liegt, regulirt die Bewegungen der Extremitäten; in besonders starkem Maasse haben aber die *Thalami optici* diese Regulation übernommen.

Schluss.

Ich glaube durch die geschilderten Versuche den Beweis erbracht zu haben, dass wir bei niederen Wirbelthieren analoge Verhältnisse zu suchen haben wie bei den Säugethieren. Grosshirn und Zwischenhirn im Vereine mit den Einflüssen, die centripetal durch die sensiblen Nerven eingehen und durch welche sich die gegenüberliegenden Extremitäten gegenseitig beeinflussen, bestimmen in hohem Grade die richtige Ausführung der Bewegungen, die wir im Allgemeinen unter dem Begriffe der Locomotion zusammenfassen. Der Unterschied, der in dieser Hinsicht zwischen niederen und höheren Wirbelthieren aufzustellen ist, ist der, dass bei ersteren die regulatorischen Functionen den einzelnen besprochenen Regulatoren mehr diffus zukommen, so dass jeder einzelne mehr oder minder ausfallen kann und erst der Verlust der Gesamtheit eine hochgradige Störung ergibt. Eine feinere Differenzirung der Arbeit in den einzelnen Mechanismen ist nicht gegeben, daher auch das Fehlen von Compensationerscheinungen und daher auch die wechselnden oder gar negativen Resultate bei künstlicher Reizung der Hemisphären. Die Energie, die von jenen Gehirnthheilen aus entwickelt werden kann, ist eben vielleicht zu gering, um an und für sich einen motorischen Effect auszulösen, wenn wir auch künstlich irgendwie sie zu verstärken uns bemühen. In dem Postulate nach irgend einer cortico-fugalen Bahn auch für niedere Vertebraten schliesse ich mich auf Grund meiner Untersuchung Bickel (20) an. Näher zu detailliren aber, wie die verschiedenen Mechanismen arbeiten, welcher Natur ihre Einflüsse sind, ob hemmend, ob erregend, und welches das anatomische Substrat wohl sein möge, wage ich nicht. Wollten wir jetzt schon auf diese Dinge eingehen, wir würden das unbestimmte Gebiet der Hypothesen begehen

und Fragen anschneiden, die den Rahmen der Aufgabe, die wir uns gestellt hatten, überschreiten.

Verzeichniss der bei der vorstehenden Arbeit benutzten Literatur.

- 1) H. E. Hering, Ueber Bewegungsstörungen nach centripetaler Lähmung. Arch. f. exper. Pathologie u. Pharmacologie Bd. 38, H. 3 u. 4.
- 2) H. E. Hering, Beiträge zur experimentellen Analyse coordinirter Bewegungen. Pflüger's Arch. Bd. 70 S. 559.
- 3) H. E. Hering und C. S. Sherrington, Ueber Hemmung der Contraction willkürlicher Muskeln bei elektrischer Reizung der Grosshirnrinde. Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 222.
- 4) A. Bickel, Beiträge zur Lehre von den Bewegungen der Wirbelthiere. Pflüger's Arch. Bd. 65 S. 231.
- 5) A. Bickel, Ueber den Einfluss der sensiblen Nerven und der Labyrinthhe auf die Bewegungen der Thiere. Pflüger's Arch. Bd. 67 S. 299.
- 6) A. Bickel und P. Jacob, Ueber neue Beziehungen zwischen Hirnrinde und hinteren Rückenmarkswurzeln hinsichtlich der Bewegungsregulation beim Hunde. Sitzungsber. der Kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch. z. Berlin 12. Juli 1900.
- 7) Fr. Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869.
- 8) Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirnes. Pflüger's Arch. Bd. 41.
- 9) Steiner, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig 1885.
- 10) A. Bickel, Ueber einige Erfahrungen aus der vergleichenden Physiologie des Centralnervensystems der Wirbelthiere. Pflüger's Arch. Bd. 83.
- 11) M. Lapinsky, Ueber Epilepsie beim Frosche. Pflüger's Arch. Bd. 74 S. 47.
- 12) L. Merzbacher, Ueber die Beziehungen des Sinnesorgane zu den Reflexbewegungen des Frosches. Pflüger's Arch. Bd. 81 S. 223.
- 13) W. Bechterew, Ueber die Functionen der Vierhügel. Pflüger's Arch. Bd. 33 S. 413.
- 14) E. v. Leyden, Artikel „Tabes dorsalis“ in Eulenburg's Realencyklopädie d. ges. Heilkunde Bd. 24. 3. Aufl.
- 15) J. R. Ewald, Neue Beobachtungen über die Beziehungen zwischen dem inneren Ohr und der Grosshirnrinde. Wiener klin. Wochenschr. 1896 Nr. 9.
- 16) J. R. Ewald, Nachwort zu der Arbeit Bickel's: „Ueber den Einfluss der sensiblen Nerven und der Labyrinthhe auf die Bewegungen der Thiere.“ Pflüger's Arch. Bd. 67 S. 345.
- 17) J. R. Ewald, Ueber die Beziehungen zwischen der excitablen Zone des Grosshirns und dem Ohrlabyrinth. Berlin. klin. Wochenschr. 1896 Nr. 42.
- 18) A. Bickel, Ueber Compensationsvorgänge. Münch. medic. Wochenschr. 1900 Nr. 44.
- 19) Blaschko, Das Sehcentrum bei Fröschen. Inaug.-Diss. Berlin 1880.
- 20) A. Bickel, Zur vergleichenden Physiologie des Grosshirns. Pflüger's Arch. Bd. 72 S. 190.