

Die automatische Regulierung der Körperhaltung

Von W. R. HESS¹, Zürich

Einleitung

Es ist wohl nicht Zufall, daß die Gestalt des Menschen und auch mancher Tiere so häufig zum Thema künstlerischer Plastiken genommen worden ist und immer wieder gewählt wird. Tatsächlich gibt sie dem schaffenden Künstler Gelegenheit, den sich einführenden Beschauer in verschiedener Hinsicht zu beeindrucken. Eine wesentliche Rolle spielen dabei die harmonischen Proportionen, welche die Empfindung eines Wohlklanges hervorrufen. Neben diesen anatomisch fixierten Verhältnissen spricht noch ein anderes Moment entscheidend mit. Wenngleich die Plastik in starre Form gebannt ist, hat das wohlgelungene Kunstwerk ausgesprochen *dynamischen Inhalt*. Auch dieser löst im Betrachter eine zustimmende Resonanz aus. Gesichtsausdruck, Haltung des Kopfes, der Glieder, des ganzen Körpers verraten Spannungen, Bereitschaft zum Handeln, also physiologische Funktion. Und in der Tat ist es so beim lebendigen Modell. Selbst im aufrechten Gleichgewicht steht die gesamte Körpermuskulatur unter dem Einfluß einer tonisierenden Innervation, welche – abgesehen von gewissen Ausdrucksformen – die *Ausgangslage zielgerichteter motorischer Leistung* darstellt. Damit steht die fein ausgewogene Körperhaltung am Anfang der ganzen *Kinematik des Skelettmuskelapparates*, in deren Rahmen sie im folgenden auch behandelt wird.

Die große Bedeutung, welche der aktiv gesicherten Körperhaltung zukommt, macht es verständlich, daß sich schon viele Untersucher mit diesem Thema befaßt haben. Hier muß es genügen, wenn wir uns auf SHERRINGTON² und R. MAGNUS und Mitarbeiter berufen. Die monographischen Darstellungen von R. MAGNUS³ und von RADEMAKER⁴ geben Auskunft über deren reiches Erfahrungsmaterial und auch die Forschungsergebnisse früherer Autoren. Was wir selbst beizutragen haben, kann inhaltlich als Fortsetzung gelten, obgleich unsere Untersuchungen von anderen Fragestellungen ausgingen und auch eine andere Technik zur Anwendung kam.

Unser Arbeitsplan galt nämlich primär dem *vegetativen Nervensystem*, im speziellen den im Zwischenhirn (Diencephalon) untergebrachten höheren Regulationsmechanismen. Um nähere Auskunft zu erhalten, wurde das ins Auge gefaßte Gebiet mit äußerst feinen Elektroden elektrisch abgetastet. Die dabei in Erscheinung

tretenden Symptome einerseits, die histologisch eruierten, verantwortlichen Reizstellen andererseits dienten als Ausgangsmaterial für eine kartographische Darstellung der diencephalen Organisationen, durch welche die vom vegetativen Nervensystem kontrollierten inneren Organe nach bestimmten Gesetzen gesteuert werden. Eine Serie von Einzelpublikationen und zwei zusammenfassende Bearbeitungen geben darüber nähere Auskunft¹. Hier sei nur das Endergebnis gekennzeichnet, welches darauf hinausläuft, im Zusammenspiel der Organe ein den wechselnden Verhältnissen angepaßtes Gleichgewicht herzustellen oder, wie man auch sagen kann, die *innere Haltung* des Organismus zu bestimmen.

Die Versuche waren so disponiert, daß sie das ganze Zwischenhirn und darüber hinaus noch die angrenzenden Hirnabschnitte umfaßten. Dabei gelangten Elektroden auch in Abschnitte, aus welchen *Bewegungseffekte* ausgelöst wurden. Es war gegeben, diesen ebenfalls unser Interesse zu widmen. Hierzu hatten wir um so eher Anlaß, als Aussichten bestanden, eine schon längst empfundene Lücke zu füllen. Denn soviel war von Anfang an außer Zweifel, daß wir mit unserem Experiment mitten in ein Gebiet hineingriffen, welches zu der sogenannten *extrapyramidalen Motorik* in enger Beziehung steht, d.h. jenem Innervationssystem, welches als automatisierter Partner der Willkürmotorik zur Seite steht, im übrigen aber eine bei weitem noch nicht abgeklärte Rolle spielt.

Experimentelles Vorgehen

Um sich in die Funktionsweise eines Mechanismus Einblick zu verschaffen, benützt die klassische Physiologie zwei Wege. Der eine wird beschritten, indem man Läsionen setzt und indirekt aus den Ausfallserscheinungen Rückschlüsse auf den Beitrag zieht, welcher das ausgeschaltete Organ (in unserem Fall eine Hirnpartie) an die normale Leistung liefert. Demselben Prinzip folgt auch der Kliniker in Verbindung mit dem Pathologen, wenn er die Symptomatik von Krankheitsbildern im Sinne eines naturgegebenen Experimentes verwertet. Gewiß hat dieses Vorgehen schon manch wertvollen Aufschluß gebracht. Die Rekonstruktion der normalen Kausalzusammenhänge leidet aber an einer grundsätzlichen Fehlerquelle. Sie entsteht dadurch, daß der *lebendige Organismus* Reservekräfte einsetzt, welche den Funktionsdefekt mehr oder weniger überdecken und verschleiern. Die Fähigkeit zur Kompensation ist in besonders hohem Maße beim Zentralnervensystem ausgeprägt, speziell in der Form, daß primitivere, auf tieferer Ebene liegende Regulations-

¹ Physiologisches Institut der Universität Zürich.

² C. S. SHERRINGTON, *The integrative action of the nervous system* (2nd Edition, Oxford University Press, 1947).

³ R. MAGNUS, *Körperstellung* (Julius Springer, Berlin 1924).

⁴ G. G. J. RADEMAKER, *Das Stehen* (Julius Springer, Berlin 1931).

¹ W. R. HESS, *Die funktionelle Organisation des vegetativen Nervensystems* (Benno Schwabe, Basel 1948); *Das Zwischenhirn: Syndrome, Lokalisationen, Funktionen* (Benno Schwabe, Basel 1949).

vorrichtungen mit verstärktem Akzent und vielleicht auch mit qualitativ erweiterten Potenzen eingreifen, wenn höhere Zentrenabschnitte außer Tätigkeit gesetzt werden. – Günstiger liegen die Verhältnisse, wenn man in den intrazentralen Erregungsablauf auf künstlichem Wege Reize hineinfließen läßt, welche nicht stärker bemessen sind, als die unter natürlichen Bedingungen, z. B. von regulierenden Sinnesapparaten einlaufenden nervösen Impulse. Man ahmt so eine durch Sinnesreize direkt oder indirekt bewirkte Verschiebung in der Erregungsverteilung nach und erhält unter günstigen Bedingungen eine Symptomatik vorgespielt, welche zu physiologischen Funktionen (oder Funktionsausschnitten) in *direkter* Beziehung steht. Um dieselbe zu verwerten, gehört nur noch dazu, daß man die Stelle genau kennt, an welcher der zusätzliche Reiz in das System eingeführt worden ist. Aufschluß hierüber vermittelt die histologische Kontrolle des Gehirnes vom Versuchstier, als welches in unserem Falle die motorisch sehr begabte Katze diente.

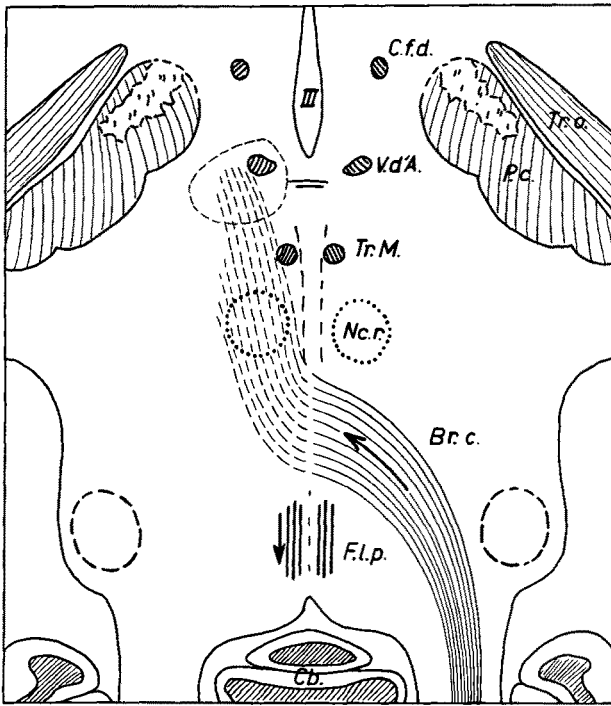


Abb. 1. Schema betreffend den Verlauf der Bindearmfasern (Brachium conjunctivum) vom Kleinhirn zum Zwischenhirn. Die zur Darstellung gebrachte Ebene ist eine Flächenabwicklung entlang dem Verlauf dieser Fasern. Sie sind bis zur Kreuzung durch ausgezogene Linien, nach derselben durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Die Brachiumfasern endigen zum Teil im roten Kern, z. T. ziehen sie durch diesen hindurch und gelangen über das Haubenfeld ins Endigungsgebiet im medialen Teil der Ventralkerne des Thalamus (mit gestrichelter Linie umgrenzte Zone am rostralen [i. e. oberen] Ende des Faserzuges). Alle Reizstellen, welche im Bereiche des dargestellten Faserzuges liegen, werden mit Raddrehung des Kopfes beantwortet. Vor der Kreuzung erfolgt die Raddrehung mit der gereizten Seite des Kopfes aufwärts, nach der Kreuzung mit der Gegenseite des Kopfes aufwärts. Ein Irrtum in der Zuordnung ist also ausgeschlossen. – *Br. c.* Brachium conjunctivum; *Cb.* Cerebellum; *C.f.d.* Columna fornicis descendens; *F.l.p.* Fasciculus longitudinalis posterior; *N.c.r.* Nucleus ruber; *P.c.* Pedunculus cerebri; *Tr. M.* Tractus Meynert; *Tr. o.* Tractus opticus; *V. d'A.* Fasciculus Viciq d'Azyr; *III.* Ventriculus III.

Die erste Übersicht über die in verschiedenen Versuchsserien erhaltenen Befunde gab zu erkennen, daß aus dem Zwischenhirn Wege zu allen möglichen Muskeln und Muskelgruppen führen. Einmal waren es Bewegungen der Ohren, der Augenbrauen, der Augenlider, der Wangen, des Schnurrbartes, der Lippen, der Zunge oder des Unterkiefers, welche man als Antwort auf lokalisierte Zwischenhirnreize zu sehen bekam. In anderen Fällen zeigten sich Bewegungen des Kopfes, der Vorder-, gelegentlich auch der Hinterextremitäten und des Schwanzes. Meist traten die motorischen Effekte in bestimmter Gruppierung auf; es kamen aber auch isolierte Symptome vor, z. B. ein Zinkern der Augenlider einer Seite, unter Umständen sogar einer einzelnen Augenbraue, einer Schnurrbarthälfte oder der Vorderextremität einer Seite. Diese im Ansprechen der verschiedensten Muskeln bzw. Muskelgruppen zum Ausdruck kommende Mannigfaltigkeit wurde dadurch noch erhöht, daß die Bewegungen wesentliche Unterschiede hinsichtlich ihres ganzen Charakters aufwiesen: Um auch den Zeitfaktor der Analyse zugänglich zu machen, war die Reizung durch Impulsreihen von niedriger Frequenz (8 Hz) ausgeführt worden. So konnten Effekte zustande kommen, bei denen sich dem Reizrhythmus synchrone Bewegungsstöße abzeichneten. In anderen Fällen kam es zu einem mehr oder weniger ausgesprochenen Verschmelzen der Bewegungsimpulse; sie wurden also von einer Dauerinnervation überbrückt. Weitere Kriterien waren das zeitliche Intervall zwischen Reizbeginn und Sichtbarwerden der Reizwirkung – also die *Latenzzeit*, ferner ein sofortiges Abbrechen des Symptomes mit Reizschluß oder ein kürzeres oder längeres *Überdauern*. Alle diese Kennzeichen zusammengekommen lieferten wertvolle Hinweise, ob die gereizten Elemente in relativ naher Beziehung zu den Effektoren, d. h. den Muskeln, stehen, oder ob die gesetzten Erregungen auf ihrem Weg von der Reizstelle zu den aktivierten Muskeln noch zentrale Organisationen durchlaufen, welche eine *Umformung* mit Aufspeicherung der Einzelerregungen bewirken. Auf diese Weise bildet sich nämlich jene überbrückende tonische Komponente heraus. Noch markanter kommt die zentrale Umformung zum Ausdruck, wenn infolge der intermittierenden Reizung eine *zyklische* Bewegung auftritt, deren Takt vom Reizrhythmus vollständig abgelöst ist, also eine Eigenfrequenz hat. In beiden Fällen ist man – wie gesagt – sicher, daß zwischen die gereizten Elemente und den ausführenden Muskelapparat Ganglienzellgruppen eingeschaltet sind, welchen der Wert von funktionsspezifischen Zentren oder Zentrenabschnitten zukommt. Entsprechend hat man es also in diesen Fällen mit der Reizung präzentraler Elemente bzw. aufsteigender Faserzüge zu tun. Dagegen ist die im Reizrhythmus stark ausgesprochene intermittierende Bewegung charakteristisch für Reizung absteigender Faserzüge oder relativ kurzer Reflexbogen.

Um hinsichtlich der Beziehung zwischen gereizten Elementen und resultierenden Symptomen zu einer zusammenfassenden Übersicht zu gelangen, wurde eine spezielle Arbeitstechnik entwickelt. Jedes eindeutig definierbare Bewegungsbild, dessen Analyse sich ausnahmslos auf das Studium kinematographischer Registrierung stützte, erhielt ein graphisches Symbol zugeordnet. In Schemata von Hirnschnitten eingetragen brachten solche eine unzweideutige Ordnung zum Ausdruck, worüber an anderer Stelle ausführlich Bericht erstattet ist¹.

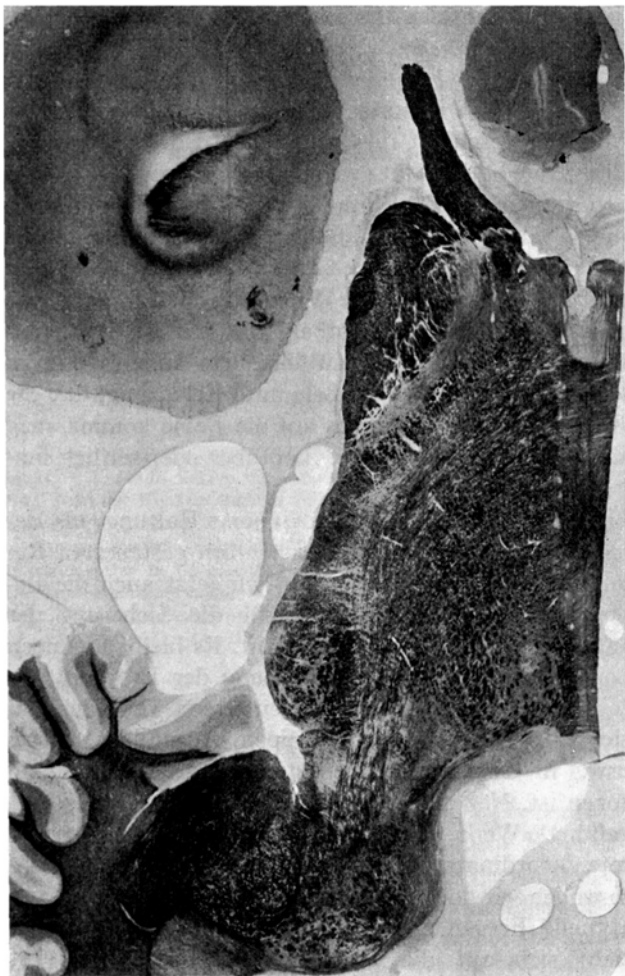


Abb. 2. Horizontalschnitt durch ein normales Katzenhirn, Faserfärbung. Das Photogramm entspricht dem Bereich zwischen Kleinhirn und Bindearmkreuzung. Rostralwärts (i. e. oben) verlassen die Fasern diese Ebene und lassen sich aufwärts verfolgen entsprechend der Abwicklung im Schema Abb. 1.

Der letzte Schritt in der Bearbeitung des Materials bestand darin, an Hand der zu diesem Zwecke hergestellten photographischen Atlanten von Hirnschnittserien zu kontrollieren, welche Strukturen gemäß ihrer topographischen Korrespondenz mit der Anordnung

der Symbole als für die beobachteten Symptome verantwortlich in Betracht fallen.

Ergebnisse

Wirkten anfangs die Fülle des von reichlich 3000 Reizstellen mit je drei verschiedenen Spannungsstufen, verteilt in mehr als 400 in Serien geschnittenen Gehirne und die auf etwa 10 km Schmalfilm fixierte Symptomatik fast erdrückend, so waren wir, nachdem die ordnende Verarbeitung ein Stück vorangekommen war, für jeden Einzelbefund froh. Denn jede Übereinstimmung bedeutete Bestätigung, Abweichungen dagegen bildeten oft die Brücke zu anderen Bewegungsformen, und damit zum Verständnis des Gesamtbildes. Um dieses zu erreichen, war trotz des scheinbar überreichlichen Materials immer wieder Anlaß, dieses im Verlauf der Analyse noch fallweise zu ergänzen bzw. Stichproben aufs Exempel zu machen. Der Wert der großen Zahl kam ferner darin maßgeblich zur Geltung, daß neben offenkundig zusammengesetzten Symptomen eine genügende Anzahl reiner Effekte zur Verfügung stand, wie solche auch unter physiologischen Situationen zu beobachten sind. Diese waren es, die nun in erster Linie anvisiert wurden. Wohl am auffälligsten ist in dieser Hinsicht die *Raddrehung*: Der beim stehenden und beim sitzenden Tier gerade gehaltene Kopf fängt mit Einsetzen der äußerst schwach dosierten Reizung (0,75–1,0 V) an, in Form kleiner Bewegungsstöße um die Längs- (d.h. um die rostrokaudale) Achse zu rotieren (Abb. 3). Die intermittierende Bewegung kommt nach und nach zum Stillstand, so daß die Katze mit dauernd schräg gehaltenem Kopfe dasteht, unter Umständen auch so herumläuft. Mit Aussetzung der Reizung stellt sich der Kopf sofort wieder auf Normalhaltung ein, um bei neuer Reizung wieder in Schräghaltung überzugehen. Wichtig ist die Erfahrung, daß eine während der Reizung von Hand bewirkte Rückdrehung dadurch beantwortet wird, daß nun die Schrägstellung auf die frei beweglich gebliebenen Augäpfel übergeht, wodurch die visuelle Einstellung zur Umwelt weiter der Schrägstellung entspricht. Dadurch gibt sich kund, daß der im Zwischenhirn angesetzte künstliche Reiz die Kopf-Augen-Haltung auf eine andere Gleichgewichtslage einreguliert hat. Der Reizzufluß erzeugt in einer Richtung ein Übergewicht, wobei die der Reizstelle entgegengesetzte Kopfseite aufwärts, die der Reizstelle entsprechende Seite abwärts wandert. Zu diesen Feststellungen kommt eine neue Erfahrung, wenn in einem zweiten Akt durch die gleiche Elektrode, die den eben beschriebenen Effekt erzeugte, ein schwacher Diathermiestrom geleitet wird. 40 mA während 10 s genügen in der Regel, um durch Unterbrechung eine Innervationsverteilung zustande kommen zu lassen, bei welcher genau das Spiegelbild zum Reizeffekt entsteht. Diese Wirkung ist deshalb wichtig, weil sie beweist, daß die vorher auf den Reiz ansprechenden Strukturelemente *sich normalerweise im*

¹ W. R. HESS, *Das Zwischenhirn: Syndrome, Lokalisationen, Funktionen* (Benno Schwabe, Basel 1949).

Zustand der Erregung befinden. Der thermisch bewirkte, gezielte und entsprechend zirkumskripte Herd eliminiert eine bestimmte Innervationskomponente und läßt die Gleichgewichtslage auf die andere Seite umkippen. Ein weiterer Tatbestand von Bedeutung ist durch die Erfahrung gekennzeichnet, daß nun eine erneute, mit der früheren Spannung ausgeführte Reizung wirkungslos bleibt; dies ist ein Beweis dafür, daß es sich tatsächlich um eine Unterbrechung bzw. Ausschaltung jener Elemente handelt, welche vorher die reizbedingte Raddrehung bewirkten. Wenn nach den eben beschriebenen Beobachtungen die Reizspannung etwas gesteigert wird, so gelangt man zu einer noch etwas erweiterten Erkenntnis: Indem sich nun wieder die gleichen oder sehr ähnliche Effekte einstellen, wie vor dem Setzen des Herdes, erfährt man, daß durch ihn nur eine gewisse Zahl gleichwertiger oder nahe funktionsverwandter Elemente ausgeschaltet worden war. Die Graduierung beruht also auf dem Umfang des Einsatzes, d.h. der *Zahl der Elemente*. Diese Einsicht kommt dem Physiologen allerdings nicht unerwartet. An Stelle einer Vermutung hat uns nun aber das mit genügender Präzision durchgeführte Experiment den Beweis eines Prinzips *in Anwendung auf die zentrale Organisation motorischer Leistungen* geliefert. Noch einen Schritt weiter werden wir geführt, wenn an dem sonst intakten Tier der Reiz Stufe um Stufe gesteigert wird, wobei man aber immer noch die an sich niedrige Spannung von 4 Volt nicht zu überschreiten braucht. Dabei sieht man, wie die Raddrehung immer mehr um sich greift: Dem Kopf schließt sich der Vorderkörper an, und diesem folgt bei noch etwas höherer Spannung der Gesamtkörper, so daß eine richtige Wälzbewegung ausgeführt wird.

Was hier im einzelnen beschrieben wurde, wiederholt sich bei Bewegungen in anderen Ebenen, und zwar in eindeutiger Abhängigkeit von dem Areal, in welchem sich die Reizelektroden befinden bzw. der kleine diathermisch erzeugte Koagulationsherd gesetzt wird. So bekommt man unter gegebenen Umständen ein *Hochheben* des Kopfes, das mit erhöhter Intensität der Reizung den Vorderkörper miterfaßt und schließlich das ganze Tier hochrichtet (Abb. 4). Ein entsprechend lokalisierter Herd führt dazu, daß das Tier den Kopf vornüber gesenkt trägt. Es besteht nun also ein Ausfall an der normalen Spannung der Hebemuskulatur. Aus einem dritten Gebiet besteht die Reizwirkung im aktiven *Senken* des Kopfes und des Vorderkörpers; die Ausschaltung durch die hier verantwortliche Elektrode führt zu einer Haltung mit hochgehobenem Kopf und Vorderkörper (Abb. 5). Bei wieder anderer Lokalisation der Elektroden zeigt sich ein *Seitwärtswenden*, nämlich je nach Areal in der dem Reiz entgegengesetzten oder ihm zugewendeten Richtung. Diese in der Horizontalebene sich ausdrückenden Deviationen haben aber im zeitlichen Verhalten einen besonderen Charakter; sie treten mit erheblicher Verzögerung auf und überdauern etwas die Reizung. Vermutlich hängt

dieser andere Mechanismus damit zusammen, daß bei Bewegungen in der Horizontalebene keine Änderung zur Richtung der Schwerkraft erfolgt. Mit dieser Andeutung muß es an dieser Stelle sein Bewenden haben. Im übrigen erläutern die beigegebenen Bilder mit Legenden das Gesagte.

Besprechung

Fassen wir die sich auf die Sagittal- und die Frontalebene beziehenden motorischen Antworten auf Reiz und Ausschaltung zusammen, so ist soviel sicher, daß unsere Elektroden direkt auf eine im *Zwischen- und im Vorderabschnitt des Mittelhirnes liegende nervöse Apparatur* Einfluß nehmen, welche die normale Kopf- und Körperhaltung bestimmt. So stellt das Individuum gleichsam sein motorisches «Ich» der Umwelt gegenüber. Es geschieht dies ungewollt, d.h. reflektorisch. Die Dauer-Aktivität wird – wie gesagt – in den Folgen der Unterbrechungen offenkundig, ferner wenn man in der einen oder anderen Ebene, der einen oder anderen Richtung durch äußere Kraft eine Deviation erzwingt. Man fühlt die Widerstände und sieht die rasche Rückkorrektur, sobald die von außen angreifende Kraft zu wirken aufhört. Ein anderes physiologisches Beispiel ist die bekannte Erfahrung, daß die Katze automatisch immer auf die Beine kommt, mag sie fallen wie sie will, d.h. kopfüber oder seitlich umkippend.

Haben wir einleitend von «innerer Haltung» als Resultante einer aus dem Zwischenhirn gesteuerten Regulation gesprochen, so haben wir jetzt auch die Bedeutung des Zwischenhirnes für die Sicherung der «äußeren Haltung» kennengelernt. Es bleibt nur noch beizufügen, daß auch die Stellung der Extremitäten relativ zum Körper und der einzelnen Teile des Gesichtes, wie Schnurrbart, Lippen, Augenlider, Ohren usw., in das ganze Innervationsdispositiv miteinbezogen ist. Näheres hierüber ist an anderer Stelle ausgeführt¹. Wenn wir hier nicht weiter auf die angedeuteten koordinatorischen Beziehungen eingehen können, so wollen wir doch noch drei in diesem Zusammenhang aktuelle Fragen zur Sprache bringen: Die erste bezieht sich auf die *Dauererregung*, welche das Innervationssystem in «Spannung» (Tonisierung) hält? Um nähere Einsicht zu gewinnen, sind die beschriebenen Experimente noch weiter entwickelt worden, nämlich durch Anwendung der «Marchtechnik»: Man läßt nach Setzen des zirkumskripten Herdes eine gewisse Zeit (etwa 18 Tage) verstreichen. Inzwischen wird ein Degenerationsstadium der von der Reizstelle wegführenden markhaltigen Nervenfasern erreicht. In diesem lassen sie sich durch Imprägnation mit Osmiumsäure darstellen, so daß man in den Hirnschnittpräparaten nun nicht nur über die Reizorte, sondern auch die Wege orientiert wird, auf welchen die von der Elek-

¹ W. R. HESS und E. WEISSCHEDEL, *Helv. Physiol. Acta* 7, 451, (1949).

Abb. 3. *a* Reizung erzeugt Raddrehung. — *b* Die vorher gereizte Struktur ist durch einen diathermisch gesetzten Herd ausgeschaltet. Der Kopf zeigt nun eine Raddrehung in entgegengesetzter Richtung. Das von der Elektrode erfaßte Substrat ist also bei Normalhaltung tonisiert. Symmetrisch gesetzte Elektroden wirken genau gegensinnig. Die symmetrisch gelegenen Zentren spielen die Kopfhaltung auf die Normallage ein im Sinne eines zentro-dynamischen Gleichgewichtes [aus *Helv. Physiol. Acta* 7, 451–469 (1949)].

*a**b*

Abb. 4. *a* Bei der Reizung werden Kopf und Vorderkörper gehoben; die Vorderextremitäten sind gestreckt. — *b* Durch dieselbe Elektrode wird ein Diathermiestrom geschickt und so ein kleiner zirkumpolarer Herd gesetzt. Das Bild zeigt den Effekt dieser Ausschaltung, nämlich: Kopf und Vorderkörper sind bis auf die Tischplatte gesenkt und die Vorderextremitäten eingeknickt. Das gereizte Substrat ist also bei Normalhaltung tonisiert im Wettstreit mit der zentral-nervösen Apparatur für Senken; Elektrodenspitze im Tractus rubrospinalis [aus *Helv. Physiol. Acta* 7, 451–469 (1949)].

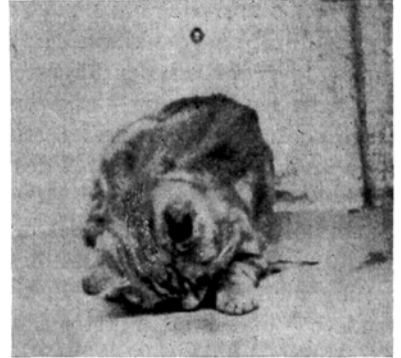
*a**b*

Abb. 5. *a* Bei Reizung wird Kopf vornüber-gesenkt. — *b* Nach Setzen eines zirkumpolaren Herdes wird der Kopf in abnorm hoher Stellung gehalten. Das gereizte Substrat ist also bei Normalhaltung tonisiert (vgl. Legende zu Abb. 1). Elektrodenspitze in Commissura posterior. Aus Hebe- und Senkinnervation ergibt sich als dynamische Resultante die Normalhaltung [aus *Helv. Physiol. Acta* 7, 451–469 (1949)].

*a**b*

trode induzierte Erregung sich fortpflanzt. So bedeutet der durch eine histologische Technik erhobene Befund auch für den Physiologen eine wertvolle Vervollständigung des im Reiz- und Ausschaltungsexperiment gewonnenen Bildes; darüber hinaus gibt er ein schönes Beispiel, wie durch die Verknüpfung des funktionellen und des morphologischen Aspektes der Einblick in eine Organisation vertieft wird. Im konkreten Fall ist dieser nicht nur theoretisch interessant, sondern er vermittelt auch dem sich mit zentralen Störungen befassenden Mediziner nützliche Kenntnisse. In der einen wie der andern Hinsicht steht die Beziehung zwischen Funktion und bestimmten Kerngebieten bzw. Faserzügen im Vordergrund. Das Ergebnis der ganzen Analyse läßt sich dahin zusammenfassen, daß *eine strenge Ordnung herrscht*, in welcher die spezifischen Funktionen durch morphologische Organisation definiert sind. Der in unseren Experimenten in Aktion versetzte nervöse Apparat arbeitet qualitativ und quantitativ mit derselben Eindeutigkeit, wie z.B. das optische System

oder das sogenannte Gleichgewichtsorgan (Vestibularapparat). Mit diesem steht es auch in engster Beziehung, indem es an der zentralen Verarbeitung der von ihm ausgehenden Erregungen maßgeblich beteiligt ist.

Auf Grund morphologischer Anordnung und gemäß bestimmter physiologischer Eigenschaften der Elemente werden die Impulse so gelenkt, daß sie die zur spontanen Normalhaltung und zur Rückkorrektur bei passiv erzeugter Deviation geeignete Muskelgruppe aktivieren. Dabei unterstehen die Raddrehungen sicher, die Bewegungen in der Sagittalebene (also auf- und abwärts) sehr wahrscheinlich der Kontrolle des Kleinhirnes, welches speziell in seinem phylogenetisch älteren Teil eine Funktion erfüllt, die für die Motorik von primärer Bedeutung ist. Die Mitbeteiligung des Kleinhirnes muß daraus geschlossen werden, daß die in Betracht fallenden Kerngebilde bzw. Kernabschnitte durch einen stark entwickelten Faserzug, dem sogenannten Bindearm, an das Kleinhirn «angeschlossen» sind. Ein funktionelles Argument liefern die experi-

mentell-physiologischen Erfahrungen, welche man bei Läsionen und Reizungen sowohl des Vestibularapparates, wie auch bestimmter Abschnitte des Kleinhirnes macht. Es zeigen sich dabei ganz analoge Symptome, wie bei den beschriebenen künstlichen Reizungen und Ausschaltungen im Zwischenhirn und vorderen Abschnitt des Mittelhirnes. Es beweist – wie gesagt – die der Reizwirkung entgegengesetzte Deviation nach Unterbrechung, daß die verantwortlichen Elemente normalerweise sich im Zustand einer Dauererregung befinden, d.h. tonisiert sind. Der die Normalhaltung bestimmende Muskelapparat zieht also gleichzeitig nach rechts und nach links, nach oben und unten, radrehend im Sinne des Uhrzeigers und dessen Laufrichtung entgegen. Kraft der dargestellten Organisation ist somit die Ruhehaltung – und wie sie jede willkürlich aufgesuchte Sekundär- und Tertiärstellung – eine Resultante von im Wachzustand des Individuums aktiver Muskelkräfte. Die reflektorisch ausregulierte Haltung entspricht somit in ihrem Mechanismus einem *dynamischen Gleichgewicht*. Dabei ist diese unabweisbare Folgerung nicht nur auf die Muskelkräfte zu beziehen, sondern – und zwar in erster Linie – auf das zentrale Erregungsgebilde, welches durch Vermittlung der motorischen Nerven ins Muskelsystem projiziert wird. Indem man sich diese Verhältnisse gegenwärtig hält, ist auch definiert, wie die bekannte, vom Vestibularapparat und dem Kleinhirn ausgehende «allgemeine Tonisierung» der Skelettmuskulatur physiologisch zu begreifen ist: Alles ist in latenter Bewegung, welche bei der geringsten ungewollten Abweichung im Sinne eines Korrekturvorganges aktuell in Erscheinung tritt. Es bestehen gute Gründe, diese Wesensgleichheit zwischen gesicherter Haltung und die Haltung sichernder (Korrektur-) Bewegung zu betonen. Denn der Irrtum liegt nahe, äußerliche Ruhe im Kräftegleichgewicht, d.h. Haltung und Stehen, statisch zu interpretieren.

Weitere Zusammenhänge

In der Darstellung unserer Beobachtungen und der anschließenden Besprechung wurde nur eine bestimmte Gruppe motorischer Effekte ins Auge gefaßt. In Betracht des zur komplexen Struktur der Gesamtmotorik relativ knappen Raumes war eine solche Beschränkung nicht zu umgehen. Auch mußten wir auf all das verzichten, was eine genauere Kenntnis des anatomischen Aufbaues des Gehirnes voraussetzt. – Dagegen ist es wohl richtig, wenn hier noch einige Hinweise gegeben werden, wie sich der besprochene *Funktionsausschnitt ins Ganze fügt*. In dieser Hinsicht sind die Beobachtungen wichtig, daß aus einem bestimmten Bereich des Zwischenhirnes (der sogenannten Radiatio thalamica, inbegriffen umschriebene Gebiete des Ventralhornes, ferner in sie einströmende Faserzüge) isolierte und kombinierte Bewegungen im Gesicht und an den Extremitäten ausgelöst werden. Die funktionelle und histologische Analyse läßt keinen Zweifel darüber

bestehen, daß für diese Art der Reizwirkungen Erregungen verantwortlich sind, welche normalerweise durch Spannungen in Muskeln, Sehnen, Gelenkkapseln, durch Druck auf Gelenkflächen, auf die Haut und durch Zugkräfte in der Unterhaut induziert werden. Mit anderen Worten ausgedrückt haben wir es hiebei mit einem Ansprechen von Sektoren aus dem *propriozeptiven System* bzw. der sogenannten *Tiefensensibilität* zu tun. Es ist ein willkommenes Ergebnis, daß dieses Reflexsystem auf der Ebene des Zwischenhirnes klar von jenem getrennt werden kann, welches – wie oben dargestellt – durch das Gleichgewichtsorgan gesteuert wird. Ebenso wertvoll sind aber jene Reizbefunde, welche erkennen lassen, wie die beiden Systeme zusammenspielen. Hier ist an jenes zuerst erwähnte Beispiel zu erinnern, wo der Kopf rotiert und nach Erreichen einer bestimmten Schrägstellung Halt macht. Eigentlich sollte die Rotationsbewegung solange weitergehen, als die Reizung dauert. Es geschieht dies aber deshalb nicht, weil mit zunehmender Rotation Spannungen entstehen, im konkreten Fall vor allem in den Halswirbelgelenken. Für sich allein würde die dadurch erregte Propriozeptivität reflektorisch den Kopf in die Normalhaltung zurückführen. Im Reizexperiment treten diese natürlich ausgelösten Impulse in Wettstreit mit den künstlich erzeugten Erregungskomponenten, welche die Rotation veranlassen. In der Deviationsstellung kommt das Gleichgewicht beider Mechanismen zum Ausdruck. Entsprechend diesen Verhältnissen ist es leicht, die eingenommene Gleichgewichtslage zu verschieben; man braucht nur die Reizintensität zu steigern. Dabei geht die Ablenkung um einen Grad weiter, um dann wieder durch den nun ebenfalls verstärkten Einfluß der Propriozeptivität aufgehalten zu werden. Wird der zentral gesetzte Reiz schließlich noch um eine Stufe akzentuiert, so erhält er absolutes Übergewicht und das Tier führt eine Wälzbewegung aus, so wie sie oben beschrieben worden ist (S. 53).

Die Absicht, die im Mittel- und Zwischenhirn organisierten *Reflexmechanismen* in den Rahmen der Gesamtmotorik hineinzustellen, führt auch zur Frage nach den Beziehungen zur *Willkürinnervation*. Hier liegt die Sache so, daß jene den *dynamischen Unterbau* zu dieser liefern. Es ist dies so zu verstehen, daß jeder willkürlich durchgeführte Bewegungsablauf aus rein physikalischen Gründen nur dann zielgerecht koordiniert werden kann, wenn jeder Muskel sein relatives Punctum fixum hat. Diese mechanische Voraussetzung ist deswegen nicht ohne weiteres erfüllt, weil die einzelnen Teile des Skelettes gegeneinander verschieblich sind. Sobald etwas in Bewegung gerät, wirken auf dieses instabile System nicht nur Muskelkräfte in der gezielten Richtung. Am Ansatzpunkt der einzelnen Muskeln macht sich ein unbeabsichtigter aber unvermeidbarer Gegenzug geltend; auch Rückstoßkräfte und der mit der Stellungsänderung wechselnde Einfluß der Schwerkraft können Anlaß zu störenden Ablenkungen geben.

Daß dies in Wirklichkeit auch bei den verwickeltsten, von der Willkür gesteuerten Bewegungen nicht geschieht, dafür sorgt ein extensiv entfaltetes Reflexsystem, von dem wir eben einen wichtigen Ausschnitt näherkennengelernt haben. Von ihm wird eine bestimmte Ausgangsstellung gesichert, auch jede willkürlich erreichte Situation, welche wieder die Ausgangsstellung der nächsten willkürlichen Bewegungsphase ist. Tatsächlich brauchen wir uns im Vollzug einer willkürlich komponierten motorischen Leistung bewußt nur um die Entwicklung der zielgerichteten (teleokinetischen) Impulse zu kümmern. Die *abstützenden* (ereismatischen) Kräfte werden automatisch, deswegen aber nicht weniger genau abgemessen, aktiviert. Hier mag eingefügt werden, daß auch die Erfahrungen der praktischen Medizin dazu geführt haben, die Gesamtmotorik auf die Leistungen von zwei Systemen zurückzuführen. Dabei wurde unter dem vorherrschenden Einfluß der Morphologie die Scheidung nach dem Verlauf der zentrifugalen Nervenbahnen vorgenommen und dem sogenannten Pyramidensystem der extrapyramidale Innervationsapparat gegenübergestellt. Bei näherem Zusehen erkennt man, daß sich die morphologische Organisation eng an das funktionelle Dispositiv anlehnt. Man wird sich aber trotzdem davon Rechenschaft geben, daß dort, wo es sich um die Wirkung von Kräften handelt, nur dynamische Begriffe dem ganzen Sachverhalt angemessen sind. So sind wir dazu gekommen, der willkürlichen, zielstrebigsten als *teleokinetische*, die reflektorisch abstützende als *ereismatische* Innervation gegenüberzustellen. Aus dem *Zusammenspiel der beiden Systeme resultieren die vollendeten Leistungen der Biomotorik, inbegriffen die Sicherung definierter Ausgangsstellungen*.

Wir wenden uns einer letzten, nach dem Gesagten naheliegenden Frage zu, indem wir die funktionellen Beziehungen der im Zwischenhirn eingebauten Reflexzentren zu den in tieferen Hirnabschnitten liegenden zu präzisieren suchen. Damit kommen wir auf jene Hinweise zurück, durch welche wir in der Einleitung zur Berichterstattung über unsere eigenen Untersuchungen geführt wurden. Gemeint sind speziell die Forschungsergebnisse, welche in den bekannten Monographien von MAGNUS über die «Körperstellung» und von RADEMAKER über das «Stehen» ausführlich beschrieben sind (Zit. S. 1). Nach den oben gegebenen Ausführungen mußes auffallen, wenn MAGNUS auf Grund seiner Experimente zu Folgerungen geführt wird, die er in die nachstehenden Sätze kleidet: «Das Tier mit intaktem Mittelhirn ist imstande, aus jeder abnormen Lage reflektorisch mit absoluter Sicherheit die Normalstellung einzunehmen, welche dann als Ausgangspunkt für alle möglichen willkürlichen und reflektorischen Bewegungen dienen kann.» An anderer Stelle findet sich folgende, uns hier ebenfalls interessierende Interpretation bestimmter experimenteller Befunde: «Durch die mitgeteilten Untersuchungen ist auf Grund eingehender

physiologischer Beobachtung und sachkundiger anatomischer Kontrolle der Nachweis geführt worden, daß sämtliche untersuchten Labyrinthreflexe und -reaktionen nach völliger Abtrennung des Kleinhirns einschließlich der Kleinhirnerne erhalten sind, und daß die bei den Labyrinthreflexen beanspruchten Leitungsbahnen nicht über das Kleinhirn laufen.» – Der Inhalt dieser Formulierungen scheint mit unseren eigenen Befunden direkt im Widerspruch zu stehen. Jedenfalls ergibt sich die Notwendigkeit, nach einer Abklärung zu suchen, welche Rolle bei intaktem Zentralnervensystem die einzelnen Hirnabschnitte für die Regulierung der Körperhaltung spielen. In diesem Sinne ist fürs erste zu vermerken, daß MAGNUS die oben registrierten Aussagen nicht als absolut aufgefaßt haben will; denn er fügt ergänzend hinzu, es sei nicht gesagt, daß nicht irgendwelche von den Labyrinthen ausgehende Erregungen bei intaktem Zentralnervensystem auch ins Kleinhirn gelangen können und an den immer noch unbekannten Funktionen dieses Hirnteiles sich in der einen oder andern Weise beteiligen. Ferner wird mit der Möglichkeit gerechnet, daß vom Kleinhirn ausgehende Impulse zu den im Hirnstamm liegenden Zentren für die Labyrinthreflexe gelangen und dort eine verstärkende und hemmende Einwirkung auf den Ablauf der Labyrinthreflexe ausüben. Wie trotz dieser Reservatio die Gesamtsituation End aller End eingeschätzt wird, geht aus folgendem Satz hervor: «Alle derartigen Möglichkeiten beeinträchtigen aber die Schlußfolgerung nicht, daß die Zentren für die Labyrinthreflexe außerhalb des Kleinhirns gelegen sind, und daß man daher endgültig mit der noch immer sehr verbreiteten Vorstellung brechen muß, nach welcher das Kleinhirn der Zentralapparat für die Labyrinthreflexe sein soll.» Diese Schlußfolgerung geht zweifellos zu weit. Haben doch unsere oben beschriebenen Experimente außer Frage gestellt, daß Effekte wie Raddrehen des Kopfes bis zu einer auf den ganzen Körper übergreifenden Wälzbewegung durch fein dosierte Reizung jenes stark ausgebildeten Faserzuges bewirkt wird, welcher aus dem Kleinhirn stammend, dieses mit einem umschriebenen Abschnitt des im Zwischenhirn liegenden Ventrialkernes (*Nucleus ventriculis thalami*) verbindet. Der Einfluß der funktionell engen Verbindung von Kleinhirn und Zwischenhirn hat sich – wie gezeigt – auch bei Unterbrechung durch umschriebene Herde bestätigt, indem nun – wie gesagt – genau entgegengerichtete Deviationen zutage treten. Was weiter die maßgebende Mitwirkung des Zwischenhirns an der Regulierung der Körperhaltung betrifft, so informiert uns darüber das bei Reizung aus bestimmtem Bereich ausgelöste Hochheben des Kopfes, welches unter Umständen den Vorderkörper einbezieht und bis zum Rückwärtsüberschlagen führen kann (S. 54). Bei diesem Sachverhalt bleibt keine andere Erklärung der sich widersprechenden Befunde übrig, als die Bezugnahme auf das Gesetz, nach welchem *Ausschaltung* übergeord-

netter regulatorischer Instanzen zur Folge hat, daß untergeordnete und auf tieferer Ebene liegende Teile der Gesamtapparatur kompensierend einspringen. Das Werk von MAGNUS und seinen Mitarbeitern wird nicht beeinträchtigt, wenn wir uns heute auf Grund neuer Erfahrungen sagen müssen, daß seine Ergebnisse, wie eben angedeutet, zu *extensiv* interpretiert worden sind. Tatsächlich verhält es sich so, daß *Durchschneidungen*, welche einen *stufenweisen Aufbau* eines sich über verschiedene Hirnabschnitte verteilenden, koordinierten und selbst wieder koordinierenden Systemes trennen, ein *fein ausgewogenes Gleichgewicht zerstören und Verschiebungen im Wirkungsgrad zur Folge haben*. Die untergeordneten Funktionen erhalten, wenn sie von einer übergeordneten Beherrschung befreit sind, einen erhöhten bzw. sich massiver ausdrückenden Akzent. Dabei muß im konkreten Fall die Möglichkeit offen gelassen werden, daß den im hinteren Teil des Mittelhirnes und weiter caudal davon liegenden nervösen Vorrichtungen im natürlichen Zusammenhang vielleicht doch eine besondere Rolle zufällt und dank der direkten Verbindungen *Sofortkorrekturen* besorgen. Die von MAGNUS und Mitarbeitern gemachten Beobachtungen würden in diesem Falle die entsprechenden Reflexmechanismen darstellen. Ihre Bedeutung wäre unter normalen Verhältnissen ein Zeitgewinn. Den durch weitläufigere Verbindungen mobilisierten Kräften kommt dagegen der Vorzug zu, mit hoher *Präzision* zu arbeiten. Diese Fähigkeit entspricht nach anderweitigen Erfahrungen der extensiveren Entfaltung des Koordinationsapparates. Tatsächlich imponieren die aus dem Zwischenhirn und ihm nächstgelegenen Abschnitte des Mittelhirnes (mit seinen an anderer Stelle spezifizierten Formationen¹) durch ihre äußerst feine Abstufbarkeit. Mit dem zu weitgehenden Vertrauen auf das Durchschneidungsexperiment in der Tendenz, durch dasselbe funktionelle Einheiten zu zergliedern, mag es auch zusammenhängen, wenn zwischen der Möglichkeit eines operierten Tieres, sich in Stellung zu bringen oder sich in Stellung zu halten, von MAGNUS eine so scharfe Trennung gemacht wird. Hier muß man sich darüber klar sein, daß die weiter oben präzisierte dynamische Konzeption für das ganze motorische System gilt, welche auch hinter der Regulierung der Haltung das aktive Gegenspiel sich ausbalancierender Kräfte sieht. Entsprechend liegt der Unterscheidung in Steh- und Stellreflexe nur ein quantitatives Moment zugrunde. Richtig ist, daß das Sichaufrichten die Mobilisierung stärkerer Kräfte und einen entsprechend fähigeren Innervationsapparat erfordert, als das einfachere Sichinstellunghalten. Im Prinzip handelt es sich aber um den gleichen, d.h. in jedem Falle *stato-kinetischen*

Mechanismus, dessen höhere Instanzen im Zwischenhirn liegen und in welche auch bestimmte Abschnitte des Kleinhirnes einbezogen sind. – Zieht man einen noch weiteren Rahmen, so sehen wir noch einen besonderen Abschnitt in das ganze Stabilisierungssystem einbezogen, welcher nämlich auf dem *Bewußtwerden* von Sinnesreizen beruht. Diese kommen ebenfalls zum Spielen, wenn Verschiebungen aus der Gleichgewichtslage erfolgen. Dabei muß man annehmen, daß bestimmte Teile der Hirnrinde aktiv eingreifen. Auf dieser Ebene finden schließlich die optischen Wahrnehmungen Anschluß, soweit sie sich auf die Orientierung im Raume beziehen und das Bewußtsein streifen. – Die Frage, wie auch diese aus automatisierten Mechanismen sich entwickeln und dem vestibular-proprioceptiv gesteuerten System koordiniert werden, steht hier nicht mehr zur Diskussion. Der Hinweis ist aber deshalb begründet, weil es darauf ankommt, den dargestellten Ausschnitt aus der Biomotorik in seinem weiteren Zusammenhange zu zeigen. Wie in dieser Hinsicht ein erster experimenteller Schritt gemacht worden ist, läßt die Ausdehnung unserer Untersuchungen auf die vordern Vierhügel, dann speziell auf das sogenannte *Tectum opticum* erkennen¹.

Summary

Man and animals possess while walking an automatically regulated posture, on the basis of which conative acts are undertaken. In the initiation and maintenance of this posture, according to the findings of MAGNUS and his collaborators, elementary centers play a decisive part even among higher mammals. Our own investigations show, however, that the diencephalon is also involved to a high degree when the central nervous system is intact. This may be recognized from the fact that one can elicit very finely graded movements such as raising and lowering, rotating and deviation of the head and even of the body from the diencephalon. Comparison of stimulation and circumscribed coagulation experiments proves that the critical structures are subject to a considerable tonus in the waking state. The coordination obtained by histological checks between the effect and place of application of the stimulus makes possible an exact representation of the regulatory apparatus. This provides not only for the maintenance of a voluntarily assumed posture, but also for reflex corrective and compensatory movements. Its performances are set in the framework of total motility. The reflexes that action a lower level (MAGNUS) appear more highly accentuated after removal of the upper segments. In relation to the intact central nervous system they probably perform an immediate correction, which, however, functions only approximately. The finer modelling of posture in the sense of a dynamic equilibrium takes place reflectorily through superordinated centers. The neural apparatus, consisting of nuclei and fibre connections, has been cleared up through the coordination of histological investigations and experimental physiological observation.

¹ W. R. HESS und E. WEISSCHEDEL, *Helv. Physiol. Acta* 7, 451 (1949); *Aus dem Zwischenhirn ausgelöste motorische Symptome an den Extremitäten und im Gesicht*, *Der Nervenarzt*, 1951 (im Druck).

¹ K. AKERT, *Helv. Physiol. Acta* 7, 112 (1949). – W. R. HESS, S. BÜRGI und V. BUCHER, *M Schr. Psych. u. Neurol.* 112, 1 (1946).