

Stumme Leistungen der Propriozeptivität

Von WERNER KOELLA¹, Zürich

Die mannigfältigen aktiven Bewegungen des tierischen und menschlichen Organismus im Rahmen der Auseinandersetzungen mit der Umwelt beruhen auf der Fähigkeit hoch spezialisierter Organe, der Muskeln, Spannungen zu erzeugen. Die zeitliche und räumliche Strukturierung der motorischen Phänomene ist Ausdruck einer entsprechenden *Ordnung* im Einsatz dieser Kräfte. Die Beherrschung der Muskelkontraktion nach Kraft und Zeit durch die zentralnervöse organisierende Apparatur ist die unerlässliche Voraussetzung für den motorischen Erfolg. Eine Bewegung ist nicht nur Ergebnis der *energetischen* Leistung der Muskeln, sondern zugleich der *koordinatorischen* Leistung des Zentralnervensystems. – Beim Hervorbringen zielsicherer Bewegungen spielt ein weiteres Funktionssystem eine entscheidende Rolle: die *Propriozeptivität*, das heißt die fortlaufende sensible Kontrolle der im Skelett-Muskel-System auftretenden Spannungen; die Gesamtheit all dieser Afferenzen läßt im organisierenden Substrat ein Bild der momentanen Situationen hinsichtlich der Stellung der einzelnen Körperteile zueinander und der Lage des Körpers im Raum entstehen. Diese gewissermaßen «hinter den Kulissen» sich abspielende Tätigkeit, diese «stumme Leistung» im Rahmen der *Sensomotorik*, soll im vorliegenden Aufsatz näher beleuchtet werden. –

Sind zwei Skeletteile durch ein Scharniergelenk miteinander verbunden, und beschränkt sich damit die Bewegung auf eine einzige (Raum-)Ebene, dann reicht ein einziges Muskelpaar aus, um alle Bewegungsmöglichkeiten erschöpfend auszunützen. Durch dosierte Abstufung der von den Muskeln produzierten Kräfte kann ein *Gleichgewichtszustand* bei verschiedenen Gelenkstellungen und durch Änderung der entwickelten Spannungen eine *Gelenkbewegung* herbeigeführt werden. Die organisatorische Tätigkeit besteht darin, daß ein zentralnervöses *Erregungsgebilde* formiert wird, das den beiden beteiligten Muskeln die entsprechende Innervationsenergie zufließen läßt. Die Organisation einer solchen Bewegung mit nur einem Freiheitsgrad ist auch insofern wenig kompliziert, als die *qualitative Wirkung* der kontraktilen Elemente unabhängig von der Ausgangsstellung ist, von der aus die Bewegung begonnen wird. Die Kontraktion des einen Muskels führt immer zur Beugung, diejenige des andern, des sogenannten Antagonisten, immer zur Streckung, ob nun das Gelenk stärker oder weniger stark gebeugt ist. Lediglich in *quantitativer* Hinsicht sehen wir eine Abhängigkeit der Kontraktionswirkung von

der Gelenkstellung, indem je nach der gegenseitigen räumlichen Lage der beiden beweglichen Teile der wirksame Hebelarm und damit das Drehmoment verschieden ist.

Komplizierter wird die Situation, wenn die gelenkige Verbindung zwischen zwei Körperteilen Bewegungen in zwei oder gar drei Raumebenen zuläßt. Für eine volle Ausnutzung der motorischen Möglichkeiten sind dann mindestens zwei, bzw. drei Muskelpaare notwendig. Das *Wirbeltiergeuge* läßt uns solche Verhältnisse in besonders eindrücklicher und klarer Weise feststellen; der Augapfel ist nach Art eines *Kugelgelenkes* in der Augenhöhle gelagert; die dadurch ermöglichten Exkursionen nach Richtungen werden durch die in ihrer Anordnung selbst wieder die *drei Kardinalebenen* repräsentierenden Muskelpaare hervorgerufen. Für jede der drei Bewegungsebenen besteht eine Mannigfaltigkeit von verschiedenen Positionen, wie man sie auch am einfachen Scharniergelenk feststellen kann. So lassen sich zum Beispiel zwischen den beiden seitlichen Extremstellungen durch dosierte Krafteinsatz der seitlichen Muskeln theoretisch unendlich viele Zwischenstellungen produzieren; beim Durchlaufen all dieser Positionen wird eine *horizontale Blicklinie* gleichsam abgetastet. Diese einfache Mannigfaltigkeit findet dadurch eine erste Erweiterung, daß sich zu jeder Deviation in Richtung der Horizontalebene (theoretisch) unendlich viele, durch den definierten Zug der oberen und unteren geraden Augenmuskeln herbeigeführte Bulbusstellungen entsprechend *vertikalen* Verschiebungen zuordnen lassen. Es kann – auch bei ruhigstehendem Kopfe – dank dieser Beweglichkeit ein ganzes *Blickfeld* bestrichen werden. Indem bei einer solchermaßen gegebenen Lage der Blickachse der Augapfel mittels einer Wirkung der schrägen Augenmuskeln noch um seine Längsachse *rotiert* werden kann, sehen wir auch eine Bewegungsmöglichkeit in der dritten Raumebene realisiert. – Die momentane Lage des Bulbus ist Ausdruck eines Kräftegleichgewichtes. Durch eine im zeitlichen Verhalten beherrschte Veränderung der von den Augenmuskeln produzierten Spannungen kommt es zur Störung des Gleichgewichtes, damit zur Bewegung und schließlich zur Einnahme einer neuen Gleichgewichtslage. Die Aufgabe des zentralnervösen, organisierenden Substrates besteht darin, die den einzelnen Augenmuskeln zufließenden Innervationsströme im Hinblick auf das motorische Ergebnis – den Funktionserfolg – zu steuern. Die Möglichkeit einer *Kombination von Bewegungsvektoren* in den einzelnen Raumebenen bringt aber eine Kompli-

¹ Physiologisches Institut der Universität Zürich.

zierung in organisatorischer Hinsicht mit sich, indem aus physikalischer Notwendigkeit mit jeder Lageveränderung des Augapfels sich die Zugwirkung der Augenmuskeln verschiebt. So sehen wir, daß der *Musculus rectus lateralis* bei Primärlage, das heißt bei Blick geradeaus, den Bulbus zur Seite wendet, also eine rein abduzierende Wirkung hat. Kontrahiert sich aber dieser selbe Muskel, wenn der Blick – in Abweichung von der Primärlage – nach oben gerichtet ist, dann tritt – auf Kosten der abduzierenden – auch eine rotatorische Komponente auf; mit zunehmender Hebung der Blickachse geht die abduzierende Wirkung immer mehr in eine rotierende über. Bei einer – nur theoretisch möglichen – Aufwärtsrichtung um 90° fehlt die Wendewirkung ganz, und der Abduzens ist zum reinen Rotator geworden. Entsprechend liegen die Verhältnisse, wenn zum Beispiel das Auge aus einer Wendestellung unter dem Einfluß des oberen *M. rectus* nach oben gerichtet wird. Komplizierend wirkt sich dazu noch aus, daß die geraden Augenmuskeln, also die vier *Mm. recti*, nicht am Äquator des Bulbus, sondern etwas nach vorne verschoben ansetzen, was zur Folge hat, daß sich der Ansatz, zum Beispiel des *M. rectus lateralis*, *seu abducens*, bei Aufwärtsdrehung des Bulbus um die durch den Mittelpunkt verlaufende und den Äquator schneidende Achse ebenfalls um einen bestimmten Betrag nach oben verschiebt. Kontrahiert sich nun der genannte Muskel, dann gesellt sich zur abduzierenden und rotierenden Wirkung noch eine Hebekomponente. In Abbildung 1 sind diese Verhältnisse an Hand einer Skizze dargestellt. Eine Kontraktion des *Musculus abducens* bei Ausgangsstellung mit Blick nach oben wirkt sich demnach nicht im Sinne einer reinen Seitwärtswendung aus; diese Muskelaktion hat daneben noch eine weitere Hebung der Blickachse und eine Raddrehung des Bulbus zur Folge. Wenn wir trotzdem eine *zielsichere Bewegung* der Augen auch aus Sekundärlagen heraus beobachten, dann bedeutet dies, daß – beim konkret ins Auge gefaßten Beispiel mit Blickrichtung nach oben – mittels einer zusätzlichen Kontraktion des *M. rectus inferior* und des *M. obliquus inferior* diese unerwünschten hebenden und rotatorischen Kräftekomponenten unwirksam gemacht werden. Daß im Sinne der tatsächlich bestehenden Bewegungspräzision diese kompensierenden Muskelaktionen auf die Größe der störenden Komponenten abgestimmt sein müssen, entspricht – wie aus den vorausgeschickten, auf W. R. HESS zurückgehenden Erörterungen erhellte (1,2) – einem unbedingten, das heißt sich aus physikalischer Notwendigkeit ergebenden Sachverhalt. – Je nach der Ausgangsstellung ist somit zur Erzielung eines definierten Bewegungseffektes das Innervationsdiapositiv für die Augenmuskeln sehr verschieden. Die momentane Bulbuslage übt auf das die Augenbewegung potentiell repräsentierende und den konkreten motorischen Effekt auslösende zentrale Erregungsgebilde einen formenden Einfluß aus.

Diese Einflußnahme führt verständlicherweise zu einer Erweiterung und Komplizierung der organisatorischen Aufgabe. Wie diese im Sinne einer einfach zu realisierenden Lösung bewältigt werden kann, hat vor einigen Jahren W. R. HESS am konkreten Beispiel jenes motorischen Phänomens dargelegt, das sich beobachten läßt, wenn im seitlichen Gesichtsfeld ein Außenweltobjekt, zum Beispiel ein leuchtender Punkt, auftaucht¹. Bei dieser Situation wird automatisch eine Blickbewegung im Sinne einer Zuwendung des Auges ausgelöst. (Eine parallele, unterstützende Kopfdrehung, eventuell gar eine Rotation des ganzen Körpers soll hier zur Vereinfachung vernachlässigt werden.) Dadurch bekommt das Reizobjekt, das sich primär nur auf peripherie Netzhautbezirke projiziert hat, eine derartige räumliche Beziehung zum Sehorgan, daß es

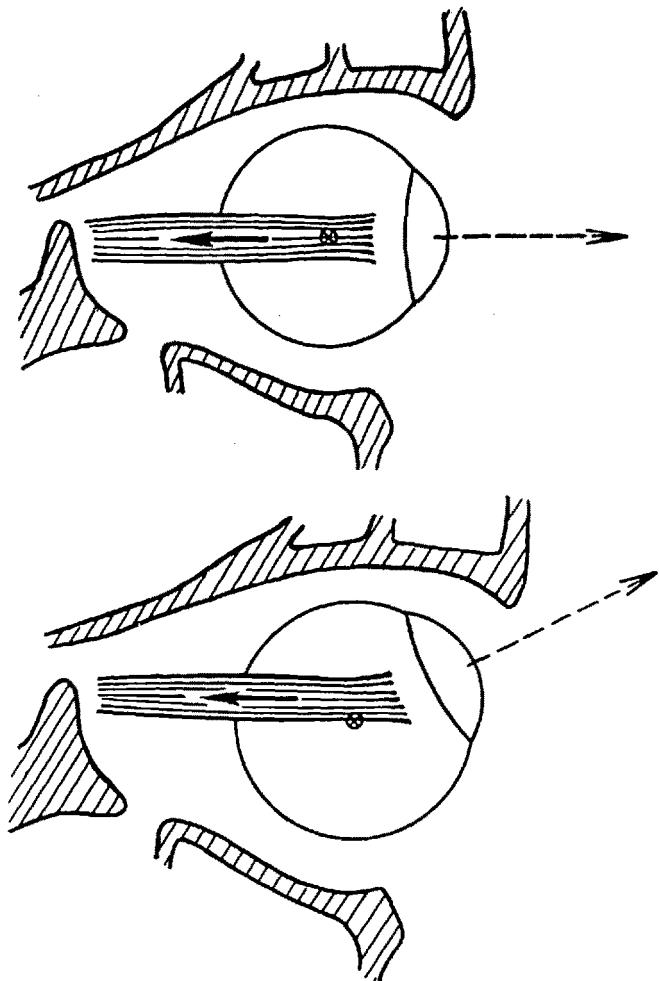


Abb. 1. Rechter Bulbus von rechts gesehen. Oben in Primärlage, unten Blick nach oben gerichtet. Man erkennt, daß durch den Lagewechsel des Bulbus der Ansatz des *Musculus abducens* nach oben verschoben wird, was mit einer Veränderung der Wirkungsweise einhergeht. Zur abduzierenden Wirkung tritt noch eine Hebekomponente (da der Ansatz über dem Drehpunkt liegt) und eine rotatorische Komponente, indem die Augenachse nicht mehr parallel der Zugrichtung verläuft [Aus HESS, Die Motorik als Organisationsproblem, Biol. Zbl. 61, 545 (1941)].

¹ W. R. HESS, Biol. Zbl. 61, 545 (1941); Naturwissenschaft. 30, 441 und 537 (1942).

im Zentrum der Retina, an der Stelle optimalen Auflösungsvermögens, abgebildet wird. Dieser Reflexvorgang wurde übrigens in der Folge noch durch zentrale Reizversuche weiter analysiert und als «visueller Greifreflex» bezeichnet (HESS¹, HOESSLY², AKERT³). In Anwendung der eben entwickelten bewegungsmechanischen Verhältnisse muß gefolgert werden, daß dieses Reflexgeschehen nicht an ein starres Schema gebunden sein kann. Wäre nämlich die mediale Netzhautpartie (die dem lateralen Gesichtsfeld, wo wir das Reizobjekt angenommen haben, entspricht) starr mit dem *M. rectus lateralis* assoziiert, dann könnte wohl aus einer Primärlage des Bulbus heraus der dargestellte Reflexablauf ohne weiteres funktionieren und der Blick mittels einer entsprechenden Augenbewegung auf das reizende Objekt hingewendet werden. Wird aber dasselbe periphere (im konkreten Beispiel das mediale) Netzhautareal bei Sekundärstellung, zum Beispiel bei Blickrichtung nach oben, gereizt, dann führt eine feste funktionelle Koppelung zwischen diesem Netzhautbezirk und dem *M. rectus lateralis* zur motorischen Fehlleistung; das Außenweltobjekt wird durch die Blickbewegung verfehlt. Die reflexauslösende Erregung der selben Netzhautpartie muß in diesem Falle nicht nur die latenten Kräfte des *M. abducens*, sondern auch – wie weiter oben entwickelt wurde – diejenigen des *M. rectus inferior* und *obliquus inferior* aktivieren. In Anpassung an die momentane Situation muß der Impulsstrom so gelenkt, das heißt, das zentrale Erregungsgebilde so geformt werden, daß die der *adäquaten Bewegungsstruktur* zugrunde liegende *Ordnung* im Einsatz der Augenmuskeln schon potentiell resultiert. Den in den Augenmuskeln durch Spannungen und im Bulbuslager durch Druckwirkungen entstehenden Afferenzen – zusammenfassend als orbitale propriozeptive Afferenzen bezeichnet – kommt die Aufgabe zu, diese «Lenkung» der Impulse in Anpassung an die periphere Situation vorzunehmen; dieses Postulat führt zum Begriff des *gelenkten Reflexes*. Wie man sich die funktionelle Verbindung der einzelnen Repräsentanten vorzustellen hat, sei an Hand der beigegebenen Zeichnung (Abb. 2), die wir der zitierten Arbeit von HESS entnehmen, erläutert.

Die Auffassung, daß auf diese Weise die orbitale Propriozeptivität einen integralen Bestandteil im funktionellen motorischen Gefüge darstellt, erhält eine kräftige Stütze durch neueste Befunde von COOPER, DANIEL und WHITTERIDGE⁴; diese Autoren konnten durch Ableitung von Aktionsströmen in den peripheren Stümpfen der durchschnittlichen Augenmuskeln zentralwärts wandernde Impulse nachweisen. Durch die

Feststellung, daß diese Impulsfrequenz eine strenge funktionelle Abhängigkeit vom (passiven) Spannungszustand der entsprechenden Augenmuskeln aufweisen, wurde der Beweis erbracht, daß es sich tatsächlich um propriozeptive Afferenzen handelt.

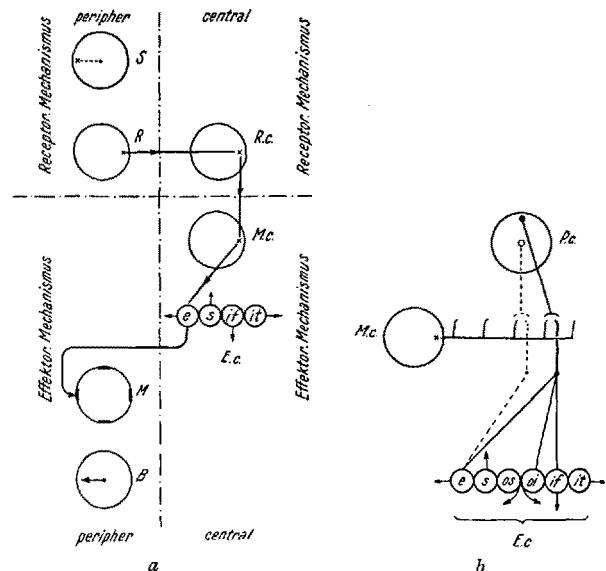


Abb. 2a. Schema des Reizweges bei Blickbewegungen: linkes Auge nach links (orientiert nach der Blickrichtung!). Bei *x* erscheint ein Reizobjekt im temporalen Sehfeld *S*. Es projiziert sich (optisch) in den nasalen Abschnitt des Rezeptorensystems *R* (Retina). Durch Verbindung entsteht ein korrespondierender Erregungsherd der zentralen Vertretung des Rezeptorensystems *Rc*. – In den Prozeß wird einbezogen der richtungsmäßig analog organisierte zentrale motorische Richtapparat («Richtfeld») *Mc*, entsprechend bestehenden Verbindungen auch die zentralen Repräsentanten der Effektoren *Ec* (= Kerne bzw. Kernsektoren der Augenmuskeln; *e* = *R. ext.*; *s* = *R. sup.*; *if* = *R. inf.*; *it* = *R. int.*). Es werden Kräfte des *Rectus externus*, als Glied des Effektoriums, mobilisiert. – Das Auge wendet den Blick nach links und erfaßt optisch das Reizobjekt. Dieser Mechanismus spielt nur treffsicher aus primärer Augenstellung, das heißt von Blick geradeaus. – Es sind nur die geraden Augenmuskeln berücksichtigt [aus W. R. HESS, Biol. Zbl. 61, 545 (1941)].

Abb. 2b. Motorische Beherrschung des Blickfeldes im Sinne doppelter Mannigfaltigkeit: Schéma der auswählenden Reizübertragung (durch Zwischenschaltung eines «Wahlorgans»). – *Mc* motorischer Richtapparat wie in Abbildung 2a. Der vom Rezeptorensystem mitgeteilte Impuls hat hier aber durch Aufzweigung des Erregungsträgers potentielle Beziehungen zu mannigfaltigen Muskelkombinationen. Die wahlweise Aktivierung einer bestimmten Potenz ist durch die Position des Augapfels bestimmt. – Im Schema ist (wie in Abbildung 2a) Wendung nach links induziert; die gestrichelte Linie zeichnet den Weg des Impulses bei Primärstellung des Auges: es wird ausschließlich der *Rectus externus* mobilisiert. Die ausgezogene Linie zeichnet den Weg des Impulses, wenn der Wendereiz bei aufwärts blickendem Auge auftritt: der Impuls wird konform der veränderten Zugrichtung des *R. ext.* verteilt. Seine Hebekomponente (Abb. 1) wird durch den *R. inf.* (*if*) kompensiert, die rotatorische Komponente durch den *Obl. inf.* (*oi*). Die Resultante ist nun wieder eine Linkswendung. In Wirklichkeit werden auch die respektiven Antagonisten (reziprok) einbezogen, überhaupt in jedem Falle der Muskelapparat als Ganzes im Sinne einer dynamischen Einheit. – Die Effektorrepräsentanten *e*, *s* usw. sind durch Pfeile einzeln gekennzeichnet [aus W. R. HESS, Biol. Zbl. 61, 545 (1941)].

Bei diesem Stand der Kenntnisse hatten wir es unternommen, in einer Reihe von Versuchsserien am Kaninchen den am visuellen Greifreflex entwickelten Begriff des *gelenkten Reflexes* an einem andern Beispiel experimentell darzulegen. Als geeignet erschien uns in

¹ W. R. HESS, Helv. physiol. acta 4, C 3 (1946). – W. R. HESS, S. BÜRGI und V. BUCHER, Mschr. Psychiatr. und Neurol. 112, 1 (1946).

² G. F. HOESSLY, Helv. physiol. acta 6, 333 (1948).

³ K. AKERT, Helv. physiol. acta 7, 112 (1949).

⁴ S. COOPER, P. M. DANIEL und D. WHITTERIDGE, J. Physiol. 108, 41 P (1949).

dieser Hinsicht die vom *Vestibularapparat* ausgelöste Augenmotorik. Im Rahmen dieser vestibulären Reflexe richteten wir unser Augenmerk speziell auf den sogenannten *Augennystagmus*, jene pendelnde Bewegung der Bulbi, die dann in Erscheinung tritt, wenn das Versuchstier (oder der Mensch) in Rotation versetzt, oder wenn es nach länger dauernder Rotation brusk abgebremst wird. Diese rhythmische Bewegung, die eine langsame und eine rasche Phase unterscheiden läßt, muß in den Rahmen der sogenannten ereismatischen Motorik eingegliedert werden, das heißt in die Gruppe der Bewegungerscheinungen, denen die Funktion obliegt, für die Zielbewegungen den notwendigen basodynamen Unterbau zu liefern (HESS¹). Der offensichtliche Zweck der langsamen (der Rotation entgegengerichteten) Phase beim perrotatorischen oder Andrehnystagmus besteht darin, daß damit die Beziehung des Sehorganes zur Umwelt aufrechterhalten und somit eine optische Orientierung gewährleistet wird. Bei der passiven Stellungsänderung des Körpers im Raum wird sprungweise immer wieder ein neues Umweltobjekt optisch erfaßt und so lange fixiert, bis die mechanischen Verhältnisse, das heißt die Größe des maximalen Bewegungsausschlages, ein weiteres «Hängenbleiben» verhindern.

Der Nystagmus wird – basierend auf den bekannten Untersuchungen von MACH², BREUER³, EWALD⁴, STEINHAUSEN⁵ u. a. – auf eine Reizung der Bogengangssäppullen im inneren Ohr zurückgeführt. Dank der Trägheit macht die häutigen Bogengänge ausfüllende Endolymphe bei Drehbeschleunigungen zunächst die Bewegung nicht mit, bzw. sie hat das Bestreben, bei negativen Beschleunigungen, das heißt beim Abbremsen, weiterzufließen. In beiden Fällen entsteht eine kurzdauernde Endolymphströmung, die eine windfahnenartig in das Bogengangslumen hineinragende Lamelle, die *Cupula*, zur Seite drückt. Damit werden die in die *Cupula* hineinragenden Sinneshaare verbogen und derart die dort entspringenden Nerven erregt. Ist die Rotationsachse vertikal, so liegt bei Normallage der horizontale Bogengang jeder Seite in der Drehebene, die beiden andern – vertikalen – Halbzirkelkanäle stehen senkrecht darauf; das Drehmoment kann in diesen beiden Kanälen keine Endolymphströmung hervorrufen. Der dann in Erscheinung tretende horizontale Nystagmus wird somit durch eine alleinige Reizung der horizontalen Bogengangssäppulle ausgelöst. Wird das als Versuchstier dienende Kaninchen in einer von der Normallage abweichenden Stel-

lung, zum Beispiel mit erhobenem Kopfe, rotiert, dann ist ein hinsichtlich seiner Schlagebene immer noch der horizontalen Rotationsebene entsprechender, aber bezogen auf die Lidspalte nun schiefer (oder diagonaler) Nystagmus zu beobachten; er ist – nach der Hypothese von MACH (l. c.) – auf ein kombiniertes Erregungsgebilde aus den horizontalen und vertikalen Bogengängen zurückzuführen.

Eine weitere Gruppe von vestibulär ausgelösten motorischen Phänomenen, die in unseren hier referierten Untersuchungen eine wichtige Rolle spielen, sind die sogenannten *tonischen Reflexe*. Sie treten zum Beispiel in Erscheinung, wenn das Versuchstier, von der Normallage ausgehend, langsam mit dem vorderen Pol gehoben wird. Man kann unter solchen Umständen feststellen, wie die (seitlich liegenden) Bulbi eine Gegendrehung, eine sogenannte *Raddrehung*, ausführen, welche die passive Lageänderung des Kopfes wenigstens bei kleineren Exkursionen soweit kompensieren, daß der Bulbus seine Stellung relativ zur Lotrichtung beibehält. Eine analoge Reaktion kommt zustande, wenn der Körper des Tieres mitsamt dem Kopfe eine passive Lageänderung um die Längsachse mitmacht; die compensatorische Reaktion an den Bulbi tritt dann in Form eines Hebens, bzw. Senkens der Hornhaut auf. Die Bewegung der Augäpfel erfolgt also immer um eine Achse, die parallel zu jener liegt, um welche das Tier gedreht wird. Diese tonischen Reflexe werden in den sogenannten *Otolithenapparaten* des Innenohres ausgelöst; es handelt sich um kleine Felder von Sinnesepithel in den *Utriculi* und *Sacculi* – kleinen bläschen- bzw. sackartigen Gebilden – die von einer gallertigen, mit anorganischen Einlagerungen durchsetzten Masse – der Otolithenmembran – bedeckt sind. Bei geradlinigen Beschleunigungen kommt es zu einer kleinen Verschiebung dieser gegenüber der Endolymphe etwas spezifisch schwereren Masse, damit zum Auftreten von Scheerkräften gegenüber dem Sinnesepithel und schließlich zu einer Reizung der Sinneshaare. – Diese kurze Charakterisierung der vestibulären Reaktionen dürfte genügen, um die nachfolgenden Erörterungen auch dem nicht näher Eingeweihten verständlich zu machen. Für mehr ins einzelne gehende Aufschlüsse verweisen wir auf zusammenfassende Darstellungen von MAGNUS und DE KLEYN¹, FISCHER², WERNER³ und LORENTE DE Nò⁴.

Es wurde eben erwähnt, daß nach der hergebrachten Auffassung ein horizontaler Nystagmus durch eine Reizung der horizontalen Bogengänge, ein Nystagmus aber, dessen Schlagebene gegenüber der Lidspalte schief steht, durch eine kombinierte Reizung der horizontalen und vertikalen Bogengänge ausgelöst wird.

¹ W. R. HESS, Der Nervenarzt 15, 457 (1942); Helv. physiol. acta I, C 62 (1943).

² E. MACH, Grundlinien von der Lehre usw. (Engelmann, Leipzig 1875).

³ J. BREUER, Wien. Med. Jb. Heft 1 (1875); Pflügers Arch.

⁴ J. R. EWALD, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan usw. (Bergmann, Wiesbaden 1892).

⁵ W. STEINHAUSEN, Arch. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilk.

¹ R. MAGNUS und A. DE KLEYN, Hdb. der normalen und path. Physiol., Bd. XI (1926).

² M. H. FISCHER, Hdb. der normalen und path. Physiol., Bd. XI (1926); Die Regulationsfunktionen usw. (Bergmann, München 1928).

³ C. F. WERNER, Das Labyrinth (Thieme, Leipzig 1940).

⁴ R. LORENTE DE Nò, Erg. Physiol. 32, 73 (1931).

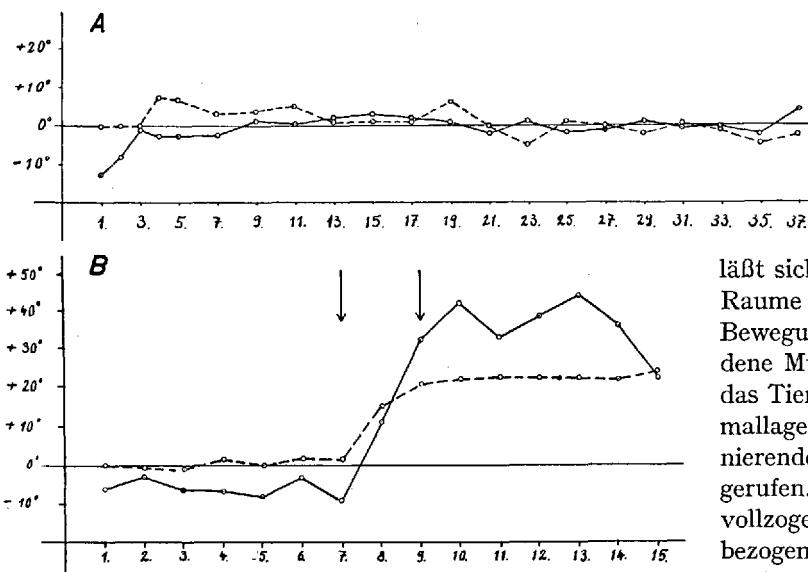


Abb. 8. A: Lage der Schlagebene und des horizontalen Halbmeridians nach Drehen während einer Minute und nachherigem Stoppen ohne Kippung. —— = horizontaler Halbmeridian (0° = horizontale Lage in bezug auf Lidspalte). —— = Schlagebene; Lage in bezug auf Lidspalte. B: Schlagebene und Stellung des horizontalen Halbmeridians beim Nachnystagmus nach einer Kippung um 30° in der Sagittalebene. Man beachte die Drehung von Schlagebene und Meridian.

[aus W. KOELLA, Helv. Physiol. Acta 5, 154 (1947)].

In unseren Versuchen hatte sich nun aber gezeigt, daß diese relativ einfache Konzeption einer Erweiterung bedarf. Es ergab sich nämlich, daß, wenn durch längere dauernde Rotation mit nachfolgender Abbremsung ein horizontaler Nystagmus hervorgerufen wird und das Kaninchen – während dieser Nystagmus im Gange ist – um einen definierten Winkel α in der Sagittalebene gekippt wird, die *Nystagmusschlagebene* eine *Drehung* relativ zur Lidspalte ausführt. Das Ausmaß dieser (Gegen-)Drehung ist gerade so groß, daß der Nystagmus trotz der Lageänderung des Tieres horizontal im Raum bleibt¹. Dieser Sachverhalt bedeutet, daß die durch die Abbremsung der Normallage ausgelöste Erregung der horizontalen Bogengangssampullen nicht nur einen horizontalen Nystagmus, sondern einen – auf die Lidspalte bezogen – schießen Nystagmus herbeiführen kann (Abb. 3). Von den horizontalen Bogengangssampullen wird demnach die Nystagmusschlagebene noch nicht eindeutig festgelegt. Erst durch die Einwirkung eines zusätzlichen Faktors, nämlich die Lage des Versuchstieres relativ zur Lotlinie, wird das richtungsmäßige Verhalten des Nystagmus definitiv bestimmt. Offenbar spielen Afferenzen von seiten der Otolithenorgane, also jener Apparate, die das Verhältnis zur Schwerkraft zu rezipieren imstande sind, die Rolle dieses richtungsweisenden Faktors.

Damit kommen wir zur Frage, wie wir uns die Wirkungsweise dieser zusätzlichen Faktoren vorzustellen

haben. Die Situation ist prinzipiell dieselbe wie beim visuellen Greifreflex. Auf Grund eines definierten Reizes – in jenem Falle war es ein peripher auftauchendes Licht, hier ist es eine zirkuläre Beschleunigung – wird eine Augenbewegung induziert, deren auf die Umwelt bezogene Richtung festgelegt ist; im konkreten Fall läßt sich bei verschiedenen Situationen immer der im Raum horizontale Nystagmus beobachten. Für diese Bewegung müssen je nach Ausgangsstellung verschiedene Muskelkombinationen in Tätigkeit treten. Liegt das Tier horizontal, das heißt, befindet es sich in Normallage, dann wird diese Bewegung durch ein alternierendes Kontrahieren der seitlichen Muskeln hervorgerufen. Hat es aber seinen (passiven) Lagewechsel vollzogen, dann müssen sich an der – auf die Lidspalte bezogen – nun schiefen Bewegung auch noch die *Mm. recti superior* und *inferior* beteiligen. Der diagonale Bewegungsablauf ist auf eine gemeinsame Wirkung des *M. rectus lateralis* und *superior*, bzw. *medialis* und *inferior* zurückzuführen. Anlaß zu dieser Änderung im Erregungsdispositiv gibt die veränderte Ausgangslage, das heißt die veränderte Raumstellung des Tieres, wobei die entsprechenden Erregungen aus den «Schwerrezeptoren», das heißt den Otolithenorganen, aus einer Großzahl von zentralen Dispositiven jenes «auswählen», das der momentanen Schieflage insofern gerecht wird, als es einen im Raum horizontalen Nystagmus hervorruft. Auch an diesem Beispiel zeigt sich damit das *Prinzip des gelenkten Reflexes* als die einfachste Lösung. Abbildung 4, die aus einer kürzlich publizierten Arbeit stammt¹, sei zur Illustrierung des Gesagten beigegeben.

Allerdings wurde hier vorerst noch eine wichtige Tatsache außer acht gelassen, welche zwar im Prinzip nichts ändert, die Sachlage aber kompliziert. Es zeigt sich nämlich, daß das Auge auch während des Nachnystagmus beim Lagewechsel des Tieres eine kompensatorische Raddrehung ausführt; die Wirkung der einzelnen Augenmuskeln entspricht also – wie früher erläutert – nicht mehr derjenigen bei Normallage. Wir haben in der eben zitierten Arbeit¹ diese Komplikation eingehend diskutiert, und wir möchten hier, wo es uns mehr um prinzipielle Belange geht, auf eine nochmalige Darstellung verzichten und nur das Ergebnis dieser Erörterungen festhalten. Man kommt zum Schluß, daß auch hinsichtlich der veränderten Bulbuslage die peripheren Situation – wiederum als Ausdruck einer Leistung der Propriozeptivität – zentralwärts übermittelt wird; das definitive Innervationsdispositiv erweist sich damit auch hier nicht als ein starres Gebilde; seine dynamische Struktur paßt sich den gegebenen Verhältnissen bezüglich der jeweiligen Muskelwirkung an. Aus einer großen Zahl von Möglichkeiten wird unter dem len-

¹ W. KOELLA, Helv. Physiol. Acta 5, 154 (1947).

¹ W. KOELLA, Vijschr. naturf. Ges. Zürich, Beiheft 1 (1950).

kenden Einfluß der orbitalen Propriozeptivität jene konkrete Konstellation «ausgewählt», die die ziel-sichere Bewegung – im konkreten Fall den im Raum horizontalen Nystagmus – gewährleistet. Damit sehen wir ein zweites Mal das Prinzip des *gelenkten Reflexes* realisiert. Abbildung 5 stellt die Verhältnisse bei Berücksichtigung dieser Erweiterung wiederum in Form eines Funktionsschemas dar.

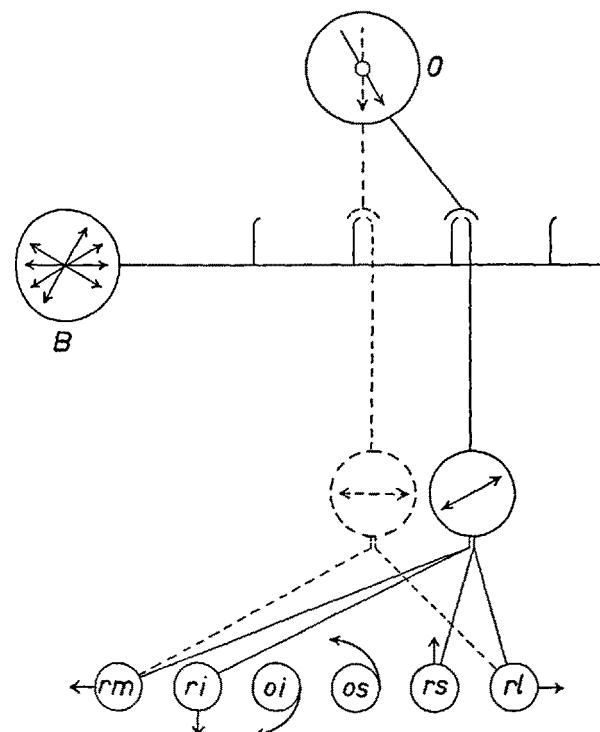


Abb. 4. Funktionsschema betreffend Organisation des Nystagmus bei verschiedenen Stellungen des Tieres im Schwerefeld. Die schrägen Augenmuskeln sind durchschnitten. In der zentralen Repräsentation *B* des Bogengangssapparates kommt es zum Erregungsgebilde «Nystagmus», wobei hinsichtlich der Schlagebene noch eine Vielzahl von Möglichkeiten besteht. Aus dieser Vielzahl wählt die zentrale Repräsentation *O* der Schwerkrezeptoren den für die momentane Raumstellung adäquaten Nystagmus aus und setzt die entsprechenden Muskeln ein. Gestrichelt: Erregungsweg bei Horizontallage; ausgezogen: Erregungsweg bei Stellung vorne-hoch [aus W. KOELLA, Vjschr. Naturf. Ges., Zürich, Beiheft 1 (1950)].

Die vestibulären Reflexe lassen damit eine *Gliederung in einzelne Ebenen* von verschiedener funktioneller Bedeutung erkennen. Die Ausschaltungsexperimente von MAGNUS¹ einerseits und die Hirnreiz- und Ausschaltungsversuche von HESS² andererseits geben uns willkommene Gelegenheit, diese Gliederung noch kurz von einer andern Seite her zu beleuchten. Wie HESS in einem kürzlich publizierten Aufsatze³ auch schon dargelegt hat, mages primär als Widerspruch erscheinen, wenn durch feinst dosierte Reizung im Zwischenhirn motorische Effekte erzielt werden können, die als reizbedingte

Gleichgewichtsverschiebungen im vestibulären System interpretiert werden müssen, und MAGNUS nach Ausschaltung des Thalamus, also bei Mittelhirntieren, noch alle vestibulären sogenannten Stell- und Stehreflexe feststellen konnte. Ausgehend von unseren Versuchsergebnissen, kommen wir – wie HESS – zur Auffassung, daß hier eine Frage «ob oder ob nicht», fehl am Platze ist; es geht nicht darum, ob eine bestimmte Reaktion nach Ausschaltung definierter Areale überhaupt noch ausgelöst werden kann oder nicht, sondern *wie* sich diese Reaktion präsentiert. Es handelt sich um ein Problem quantitativer und qualitativer Abstufung in der funktionellen Bedeutung der verschiedenen Hirnareale. So sind die Effekte, die MAGNUS beobachtete – unter anderem auch den Nachnystagmus – Ausdruck einer relativ direkten, undifferenzierten Wirkung von seiten des Vestibularapparates auf die Augenmuskula-

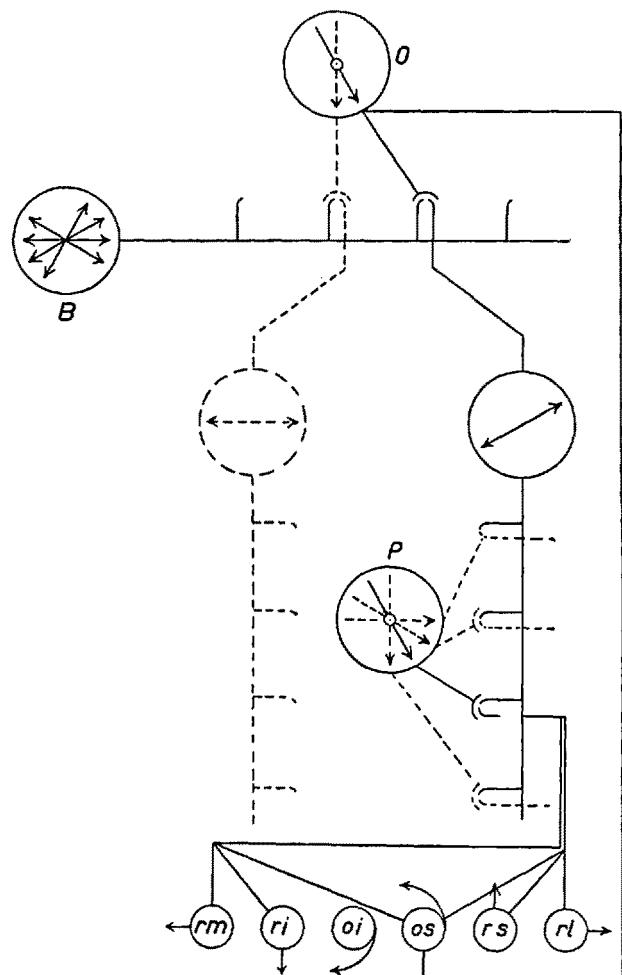


Abb. 5. Funktionsschema betreffend Organisation des Nystagmus bei intakten Augenmuskeln. Hier ist durch Einwirkung der Schwerkrezeptoren schon eine Raddrehung der Bulbi erfolgt. Die zentrale Nystagmuserregung findet somit veränderte Zugwirkungen der Augenmuskeln. Durch Vermittlung der zentralen Repräsentation *P* der Propriozeptivität aus der Orbita wird diesen veränderten Verhältnissen im Dispositiv der Effektoren in qualitativer und quantitativer Hinsicht Rechnung getragen. Dem Schema liegen die Verhältnisse bei einer Stellung vorne hoch zugrunde [aus W. KOELLA, wie Abbildung 4].

¹ R. MAGNUS, *Körperstellung* (Springer, Berlin 1924).

² W. R. HESS, *Helv. physiol. acta*, Suppl. V, 1948. – W. R. Hess und E. WEISSCHEDEL, *Helv. physiol. acta* 7, 451 (1949).

³ W. R. HESS, *Exper.* 7, 51 (1951).

tur. Auf dem Wege dieses tiefen Reflexbogens käme es zu primitiven Sofortreaktionen. Die feine Verarbeitung aber, die Einflußnahme zusätzlicher Afferenzen aus den Schwererezeptoren, aus der Augenhöhle und noch weiteren reflexogenen Zonen, die wir in diesem Rahmen nicht berücksichtigt haben, erfolgt auf höherer Ebene. Die Funktionsschemata in den Abbildungen 4 und 5 lassen erkennen, daß mit dem Auftreten dieser zusätzlichen «Wahlorgane» (HESS) als zentrale Repräsentanten reflexogener Zonen für das ganze Funktionsystem eine erheblich größere räumliche Entfaltung beansprucht wird, so daß offensichtlich auch bei maximalster Platzökonomie im Engpaß des Mittelhirnes nicht Raum genug vorhanden ist. So gibt erst die Ausweitung des ganzen Systems in das volumenmäßig wesentlich größere Zwischenhirn die Möglichkeit einer Überbauung der primitiven Reflexe durch eine die Präzision steigernde und damit den funktionellen Wert erhöhende Apparatur. –

Wenn unsere Ausführungen sich auf die Augenmotorik und die vestibulären Reflexe beschränken, so bedeutet das nicht, daß die hier entwickelten Funktionsprinzipien sich nur auf diese Systeme beziehen sollen. Wir haben dieses Objekt für die Darlegung und auch für die Experimente gewählt, weil – dank anatomischer und physiologischer Besonderheiten – relativ einfache und gut verständliche Verhältnisse vorliegen. Wir sind aber der Auffassung, daß diese Funktionsprinzipien für die gesamte Motorik Gültigkeit haben. Für eine zielsichere Bewegung – besonders wenn sie Ausdruck einer Wirkung einer Großzahl von Einzelkräften ist – muß die Ausgangssituation bei der Gestaltung des zentralen Erregungsgebildes eine ausschlaggebende Rolle spielen. Damit ist die große Bedeutung der «stummen Leistung» der Propriozeptivität für jegliches motorische Geschehen charakterisiert.

Summary

1. Motor functions of the eye serve to illustrate movement as a resultant of muscle actions regulated in regard to time and force. These movements are carried out by three pairs of muscles corresponding to the three spatial dimensions. A particular position or movement of the eyeball is the resultant of a specifically structured, centrally located excitation pattern. This central excitatory state is responsible for the innervation of the muscles concerned, which bring about the dynamic equilibrium of forces responsible for the concrete position or movement.

2. The fact that deviations of the eyeball from the primary position change the effect of the eye muscles complicates the “organisation” of the movement. For accurate movements, the momentary effect of the muscles coming into play must, for physical reasons, be taken into account. With the help of proprioceptive impulses originating in the orbital cavity a corresponding modification of the central excitation pattern is brought about.

3. The so-called visual grasp reflex (optischer Greifreflex, HESS) is used to show how the place these afferent impulses occupy in the motor functional organisation must be understood. These considerations lead to the concept of the “directed reflex” (gelenkter Reflex) of HESS, which was postulated by this author a number of years ago.

4. On the basis of several experimental series, it was possible to demonstrate that the vestibular nystagmus of the eye is also governed by the principle of the “directed reflex”. It was shown, namely, that the plane of the nystagmus beats (Schlagebene des Nystagmus) – as an expression of a particular arrangement of forces – not only depends upon the semi-circular canal system, but also is influenced, corresponding to the momentary position in space, by the gravity receptors, the otolith organs.

5. This “superimposition” of additional “directing” influences on the simple vestibular reflexes is discussed in connection with HESS’ experiments on the excitation of the brain system and the extrapyramidal motor effects revealed by them.

Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. – Für die kurzen Mitteilungen ist ausschließlich der Autor verantwortlich. – Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. – The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

Einfluß kapillaraktiver Stoffe auf die Bargersche Methode zur Bestimmung der Dampfdruckerniedrigung

Wenn die Dampfdruckerniedrigung sehr kleiner Lösungsmengen zu bestimmen ist, wird häufig die Bargersche Mikromethode angewendet¹. Diese Methode besteht

im wesentlichen darin, daß man in eine dünn ausgezogene Glaskapillare die Tropfen von Lösungen verschiedener Konzentration nacheinander aufsaugt (Abb. 1) und dann während längerer Zeit (10–100 Stunden) im Mikroskop das Wachsen der Tropfen niedrigeren Dampfdruckes beobachtet (Abb. 2). Aus der Geschwindigkeit des Wachsens der Tropfen schließt man auf den Dampfdruckunterschied zwischen der zu untersuchenden und der bekannten Vergleichslösung.

Es ist schon länger bekannt, daß es sich dabei nicht ausschließlich um eine isotherme Destillation han-

¹ G. BARGER, Ber. dtsch. chem. Ges. 37, 1754 (1904); Abderhaldens Hdb. biol. Arbeitsmeth. III. A. 1, 729 (1928); J. Chem. Soc. 85, 286 (1904); – K. RAST, Abderhaldens Hdb. biol. Arbeitsmeth. III. A. 1, 743 (1928).