

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Budapest
[Vorstand: Prof. Dr. *F. Kiss*].)

Die zentrale Innervation der Augenbewegungen.

Von

Dr. J. Szentágothai,
Privatdozent.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. April 1943.)

I. Einleitung.

Unsere Kenntnisse über die Anatomie der Blickbahnen und subcorticalen Blickzentren sind heutzutage noch recht lückenhaft. Wir kennen wohl die corticalen Blickfelder und auch den ungefähren Verlauf der aus ihnen hervorgehenden Fasern. Fast nichts wissen wir dagegen über die subcorticalen Blickzentren, die wir mit gewisser Wahrscheinlichkeit annehmen müssen, besonders in Anbetracht dessen, daß man von der Hirnrinde aus nie einzelne, sondern stets konjugierte Bewegungen auslösen kann. Im allgemeinen glaubt man heute zwei subcorticale Blickzentren annehmen zu müssen, eines für Blickbewegungen in vertikaler Richtung in den vorderen Vierhügeln und eines für Horizontalbewegungen in der Nähe des Abducenskernes.

Vorliegende Arbeit setzt es sich zum Ziel, die wesentlichsten mit den konjugierten Augenbewegungen im Zusammenhang stehenden Fragen unter Anwendung der neuesten experimentellen Untersuchungsmethoden einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Fragen solcher Natur kann man mit den allgemein üblichen neurologischen Forschungsmethoden nicht beikommen. Die in Rede stehenden Bahnen sind zu schwach und mit andersartigen Fasern viel zu vermischte, als daß von einer Verwendung der *Marchi*-Methode die Rede sein könnte. Es kommt bei den sich hier erhebenden Fragen viel weniger auf den Verlauf der Leitungsbahnen, als auf den genauen Endigungsort derselben an. Bei Fragestellungen dieser Art hat sich die Achsenzylinder-Degenerationsmethode bei unseren Untersuchungen sehr gut bewährt, (*Schimert* 1938, *Szentágothai-Schimert* 1941) die es gestattet, die genaue Endigung einer zu einem experimentell lädierten System gehörenden Faser festzustellen. Sie beruht auf dem histologischen Nachweis der sekundär degenerierenden Achsenzylinder und ihrer Endigung an den Ganglienzellen an nach *Groß-Bielschowsky* imprägnierten Präparaten. Andererseits handelt es sich aber um so kleine und eng beisammenliegende Strukturen und Kerne, die experimentellen Eingriffen nur durch geeignete Lokalisationsinstrumente vom Typus des *Horsley-Clarkeschen* stereotaktischen Instrumentes zugänglich gemacht

werden können. Mit Hilfe solcher Apparate kann bekanntlich eine isolierte Nadelelektrode durch den trepanierten Schädel ohne Kontrolle des Auges an jeden beliebigen Punkt des Gehirnes eingeführt werden, um den gewünschten Punkt elektrisch zu zerstören oder zu reizen.

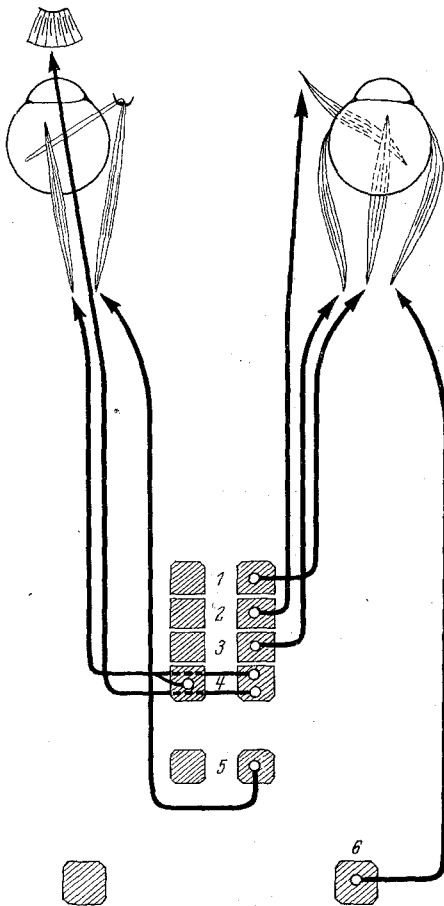


Abb. 1. Die Lokalisation der Augenmuskeln im Oculomotoriuskern und der Wurzelverlauf¹.
 1 Kernteil für den M. rect. inf.; 2 M. obl. inf.;
 3 M. rect. med.; 4 M. rect. sup. und lev. palp. sup.;
 5 Trochleariskern; 6 Abducenskern.

Im Besitze eines von mir selbst konstruierten Apparates nach dem Prinzip des *Horsley-Clarkeschen* Instrumentes, den ich in einer vor kurzem erschienenen Arbeit ausführlicher erwähnte, gelang es, die zur Klarlegung der Blickbahnen, Blickzentren und ihrer Verbindungen mit den Kernen der Augenmuskelnerven unbedingt notwendigen genau lokalisierten Reizungen und herdförmigen Zerstörungen im Gehirn der Versuchstiere vorzunehmen.

Eine Analyse des feineren Leitungsmechanismus der Blickbewegungen auf morphologischer Grundlage hat die selbstverständliche Voraussetzung, daß man die genaue Lokalisation der Ursprungszellen der für die einzelnen Augenmuskeln bestimmten Nervenfasern im Zentralnervensystem kennt. Für die Ursprungszellen der den *Musculus rectus lateralis* und den *Musculus obliquus superior* versorgenden Fasern liegt die Sache sehr einfach. Weniger einfach lagen die Verhältnisse bisher für die vom *Nervus oculomotorius* versorgten Augenmuskeln, da die Lokalisation der Ursprungszellen der einzelnen Augenmuskelnerven mindestens fraglich war.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit gelang es mir mit Hilfe dieses Lokalisationsinstrumentes die genaue Lokalisation der einzelnen Augenmuskeln innerhalb des *Oculomotoriuskernes* zu ermitteln (Abb. 1).

¹ Szentágothai: Arch. f. Psychiatr. 115, 127 (1942).

Die Kerne liegen in der Tat in einer Reihe parallel zum Aquädukt hintereinander, jedoch gerade in der umgekehrten Reihenfolge, wie in dem heute ziemlich allgemein anerkannten Schema von *Bernheimer*. In dem oralsten Teil des Oculomotoriuskernes liegen die Ursprungszellen der für den *Musculus rectus inferior* bestimmten Nervenfasern, unmittelbar caudal jene für den *Musculus obliquus inferior*, hinter diesem etwa in der Mitte des Kernes die für den *Musculus rectus bulbi medialis* und zuhinterst die Ursprungszellen der Fasern für den *Musculus rectus superior* und den *Musculus levator palpebrae*. Die beiden letzteren Kerne konnten nicht ganz genau voneinander abgesondert werden.

Seither gelang es auf Grund von ganz kleinen Zerstörungsherden im *Oculomotoriuskern* und nachfolgender Untersuchung der Achsenzylinderdegeneration in den zu den einzelnen Augenmuskeln ziehenden Nervenästen Klarheit über das ganze Verhalten der Oculomotoriuswurzeln betreffs Kreuzung zu erlangen. Es stellte sich heraus, daß der *Musculus rectus inferior*, *obliquus inferior* und namentlich auch der *Musculus rectus medialis* ausschließlich gleichseitige Wurzelfasern erhalten, während der *Musculus rectus superior* und der *Musculus levator palpebrae superioris* vorwiegend, jedoch nicht ausschließlich von gekreuzten Wurzelfasern versorgt werden. Dieser Befund dürfte nach unseren bisherigen Vorstellungen recht unerwartet sein, da in den meisten Darstellungen gerade der *Musculus rectus medialis* vorwiegend gekreuzte Wurzelfasern erhält, und auch erhalten muß, da sonst die heute allgemein anerkannten Vorstellungen über die Wirkung eines hinteren Längsbündels auf die Augenmuskeln hinfällig würden. Wir werden später sehen, daß das von mir festgestellte Verhalten das einzig logische und mit anderen Tatsachen im Einklang stehende ist.

Im Besitze dieser Angaben ist es nun möglich an eine anatomische Analyse des Leistungsmechanismus der Augenbewegungen heranzugehen. Zu den Untersuchungen verwendete ich Katzen und junge Hunde. Das experimentelle Vorgehen war in der Regel wie folgt: Das in Frage stehende Gebiet des Gehirnes wurde mit Hilfe des stereotaktischen Instrumentes abgetastet und die an verschiedenen Stellen gefundenen elektrischen Reizungsergebnisse genau notiert. An bestimmten Stellen wurden dann die mittels der elektrischen Reizung aufgefundenen Durchtrittsstellen der Blickbahnen zerstört. Nach solchen Eingriffen wurden dann die Augenbewegungen der Versuchstiere einer genauen Prüfung unterzogen, mit besonderer Berücksichtigung des calorischen Nystagmus und des Drehnystagmus. 7 Tage nach der Operation wurden die Versuchstiere getötet und sämtliche in Frage kommenden Teile des Gehirnes an nach *Bielschowsky-Groß* imprägnierten Präparaten auf degenerierende Achsenzylinder und Endigungen untersucht, um so den Zusammenhang der Neuronen miteinander auch anatomisch zu ermitteln.

Im speziellen war mein Gedankengang der folgende. Die mittels elektrischer Reizung jeweils aufgesuchten Blickfelder der Hirnrinde wurden zerstört. Die notwendigerweise degenerierenden Endigungen der aus diesen Gebieten entspringenden Nervenfasern wurden in allen jenen Gebieten gesucht, die möglicherweise als subcorticale Blickzentren in Frage kommen konnten. Auf diese Weise konnten die wahrscheinlichen subcorticalen Blickzentren ermittelt werden. Diese wurden nun einer eingehenden reizungsphysiologischen Analyse unterzogen. Sofern sie sich als Blickzentren erwiesen, wurde nach ihrer Zerstörung mittels der Degenerationsmethode ihr Zusammenhang mit den einzelnen Augenmuskelnervenkernen studiert.

Die andere noch wesentlichere Quelle der Augenbewegungen ist das Labyrinth, dessen Verbindungen mit den Augenmuskelnkernen seit langer Zeit das Interesse der Forschung fesselten. In anatomischer Hinsicht sind unsere diesbezüglichen Kenntnisse noch recht lückenhaft. Eine anatomische Analyse der zentralen Innervation der Augenbewegungen kann den Anspruch auf Vollständigkeit nur erheben, wenn sie diese Zusammenhänge ebenfalls berücksichtigt. Ja man darf wohl sagen, daß die corticale und labyrinthäre Innervation der Augenbewegungen einen einheitlichen Apparat bilden, der nicht gesondert betrachtet werden kann. Aus diesem Grunde bezieht sich ein großer Teil der vorliegenden Arbeit auf die Anatomie der vestibulooculären Bahnen. Die Untersuchungstechnik war im Prinzip die gleiche, wie bei Untersuchung der corticalen Blickbahnen.

Auf eine Untersuchung der Leitungsbahnen, die das Kleinhirn und die cervicalen Dorsalwurzeln (Halsreflexbahnen) mit den Augenmuskelnkernen verbinden, glaube ich vorerst verzichten zu können, teils wegen ihrer praktisch untergeordneten Bedeutung, teils aber um den sowieso schon sehr komplizierten Stoff nicht noch mehr zu belasten.

Ich machte es mir zur Regel, einen Befund als erwiesen nur dann anzunehmen, wenn Reizungsergebnisse, postoperative Erscheinungen und Degenerationsbefunde einander ergänzende Resultate ergaben.

II. Die Blickbahnen corticalen Ursprungs.

Die corticalen Blickfelder sind beim Menschen recht gut bekannt. Auch bei den Affen können von einem bestimmten Bezirk der Frontalrinde, sowie von der Occipitalrinde, vor allem der Area parastriata, aus bei elektrischer Reizung Blickbewegungen nach der Gegenseite ausgelöst werden. Weniger klar liegen die Verhältnisse bei niederen Säugern, z. B. bei Katzen und Hunden. Im Schrifttum finden wir nur recht spärliche Angaben über vom Frontalhirn auslösbare Blickbewegungen dieser Tiere; auch sind die erhaltenen Ergebnisse ziemlich inkonstant. Leider standen uns Affen nicht zur Verfügung, so daß wir uns mit Hunden und Katzen begnügen mußten. An Hunden konnte ich in eigenen Versuchen vom

Gyrus sigmoideus anterior und vom hinteren Ende des *Gyrus proreus* aus mit stärkeren Reizen Augenbewegungen auslösen, und zwar nicht ausschließlich Horizontalbewegungen, sondern auch konjugierte Bewegungen beider Augen nach oben, unten und in einem Falle sogar Rotationsbewegungen. Die Reizungsergebnisse sind ziemlich inkonstant, nicht an jedem Tier auslösbar. Von einer näheren Begrenzung des Blickfeldes kann nicht gesprochen werden. Bei Katzen konnten vom Frontalhirn aus keine klaren Augenbewegungen erzielt werden, dagegen kann man vom Occipitalhirn aus, von einem ziemlich ausgedehnten Gebiet schon bei schwachen Reizen in jedem Falle horizontale Blickbewegungen nach der Gegenseite auslösen.

Da vorliegende Arbeit jedoch nicht eine Analyse der corticalen Blickfelder zum Ziele hat, sondern eine Untersuchung des gesamten Leitungsmechanismus der Blickbewegungen, ist es unnötig länger bei diesem Gegenstand zu verweilen, insbesondere als unser Untersuchungsobjekt, wie erwähnt, nicht besonders günstig für eine Untersuchung der corticalen Blickfelder ist. Wesentlicher für unsere Zielsetzungen ist die Frage: Wie gelangen die Blickfasern corticalen Ursprunges zu den Kernen der Augenmuskelnerven? Hierbei ergeben sich theoretisch zwei Möglichkeiten:

a) Die Fasern corticalen Ursprunges endigen unmittelbar an den motorischen Ganglienzellen der Augenmuskelkerne.

b) Die Fasern corticalen Ursprunges endigen in subcorticalen Blickzentren, aus denen die unmittelbar an den motorischen Ganglienzellen endigenden Fasern hervorgehen.

Beide Möglichkeiten sind im Schrifttum angenommen worden, auf morphologischer Basis und mit geeigneten Mitteln wurde eine Lösung dieser Frage meines Wissens noch nicht angestrebt, da die *Marchi-Methode* wegen dem schon vor der Endigung der Faser eintretenden Verlust der Markscheide nicht zur Entscheidung dieser Frage geeignet sein kann. Die Reizungsergebnisse allerdings sprechen für die Existenz eines Blickzentrums, da von der Hirnrinde aus niemals einzelne, sondern stets nur konjugierte Bewegungen ausgelöst werden können. Mit Hilfe der *Achsenzylinderdegenerationsmethode* war es leicht diese Frage zu entscheiden. Finden sich nach Zerstörung der corticalen Blickfelder degenerierende Achsenzylinder und deren Endigungen an den motorischen Ganglienzellen der Augenmuskelkerne, so ist ein unmittelbarer Zusammenhang der Hirnrinde mit den Kernen erwiesen, ein negativer Befund dagegen zwingt uns mit Sicherheit zur Annahme eines subcorticalen Blickzentrums.

Es wurden deshalb an Hunden und Katzen die jeweils durch Reizung aufgefundenen Blickzentren der Hirnrinde, wegen ihrer schlechten Lokalisierbarkeit ziemlich ausgedehnt zerstört. In einigen Fällen wurde das ganze Frontalhirn entfernt. Bei Katzen konnte einige Tage nach

Läsion der occipitalen Blickfelder eine konjugierte Deviation beider Augen nach der Herdseite beobachtet werden, die nachträglich verschwand. 7 Tage nach solchen Eingriffen wurden die Versuchstiere getötet und die Kerne des *Nervus oculomotorius, trochlearis* und *abducens* an nach *Bielschowsky-Groß* imprägnierten Präparaten eingehend untersucht. *Wie dies eigentlich auch zu erwarten stand, konnte nach Rindenläsionen, welchen Umfang sie auch hatten, nie auch nur ein einziger in Degeneration begriffener Achsenzylinder in den Kernen der Augenmuskelnerven aufgefunden werden.* Dieser negative Befund beweist deutlich, daß es keine unmittelbare corticale Innervation der Augenmuskelkerne gibt, ebenso wie auch, daß die frühere Annahme, wonach der *Abducens-kern* zugleich als Blickzentrum für horizontale Augenbewegungen funktionieren soll, jeder Grundlage entbehrt. Übrigens fand ich auch in der Nähe des *Abducenskernes* keine Degenerationserscheinungen.

Da also die Augenmuskelkerne nicht unter dem unmittelbaren Einfluß der Hirnrinde stehen, mußte ich nach Läsionen der corticalen Blickfelder in jenen Gebieten nach degenerierenden Achsenzylindern und Endigungen fahnden, die als subcorticale Blickfelder in Frage kommen können. In Anbetracht dessen, daß die wichtigsten afferenten Zuleitungen der motorischen Augenmuskelkerne in dem hinteren Längsbündel verlaufen, ist es der naheliegendste Gedanke, zunächst die Ursprungskerne dieses Bündels zu untersuchen, also die *Vestibulariskerne* und die sog. *Commissurenkerne*, da die gesuchten subcorticalen Blickzentren mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit in diese verlegt werden können. Freilich kommen noch andere Gebiete hierfür in Frage, vor allem die *Vierhügelregion* und die *Brückenhaube*.

In den *Vestibulariskernen*, für deren Funktion als Blickzentrum *Spiegel* und *Teschler* (1929) auf Grund physiologischer Untersuchungen eintreten, konnte ich auch nach ganz ausgedehnten Rindenläsionen keine in Degeneration begriffene Fasern auffinden. GleichermäÙen suchte ich Degenerationserscheinungen in der *Brückenhaube* vergeblich. Nach Läsionen des Frontalhirns finden sich in den *vorderen Vierhügeln* überhaupt keine degenerierenden Fasern, nach Zerstörungen im Occipitalhirn fanden sich, wie auch im Schrifttum bekannt, Degenerationserscheinungen in den *Vierhügeln*, so daß diese zunächst nicht aus unseren Betrachtungen ausgeschlossen werden können. Besonderes Interesse hatten jedoch jene Veränderungen, die sich in dem *Nucleus interstitialis (Cajal)* zeigten. Auch nach relativ geringfügigen Läsionen der frontalen Blickfelder fanden sich an der Herdseite in diesem Kerne reichlich einstrahlende deutlich in Degeneration begriffene Achsenzylinder, die an den Ganglienzellen dieses Kernes endigen. Am *Darkschewitsch*schen¹ Kern konnte ich die Endigung solcher Fasern nicht einwandfrei nachweisen. Bei

¹ In der Nomenklatur lehne ich mich an die Auffassung von *Spatz* (1935) an.

näherer Untersuchung dieses Gebietes fanden sich nach Rindenläsionen auch seitlich vom Interstitialkern in der *Formatio reticularis mesencephali*, dorsal vom roten Kern in Degeneration begriffene Achsenzylinder, und zwar nicht nur in der Höhe des Interstitialkernes, sondern auch in weiter caudal liegenden Bezirken dieses Gebietes. Besonders reichlich war hier die Degeneration nach Zerstörungen im Occipitalhirn, welcher Befund jedoch wenig Wert hat, da es sich hierbei wahrscheinlich größtenteils um nach den Vierhügeln ziehende Fasern handeln kann.

Unser Augenmerk wird durch diese Befunde in stärkstem Maße auf den *Interstitialkern* gelenkt, der bekanntlich aller Wahrscheinlichkeit nach mit den Kernen der Augenmuskelnerven in Zusammenhang steht. An zweiter Stelle sind dann die vorderen *Vierhügel* und die *Formatio reticularis* einer näheren Untersuchung wert. Interessanterweise wurde ein unmittelbarer Zusammenhang der frontalen Hirnrinde mit dem Interstitialkern bisher nicht erkannt, was die Unbrauchbarkeit der *Marchi-Methode* bei solchen Fragestellungen deutlich dartut.

III. Der Nucleus interstitialis Cajal als subcorticales Blickzentrum.

Mit Hilfe des stereotaktischen Apparates nahm ich nun Reizungsversuche des *Nucleus interstitialis* an Katzen und jungen Hunden vor. Zur Reizung kamen feine Nadelelektroden zur Anwendung, deren Dicke samt Isolationsschicht aus Glas am Spitzenteil der Elektrode nur 0,2 mm betrug. Von der Isolation war nur ein 0,1 mm langes Stück des 0,1 mm dicken Platindrahtes frei. In einigen Fällen verwendete ich auch zweipolige Elektroden von ähnlicher Konstruktion, ein wesentlicher Vorteil konnte dabei jedoch nicht beobachtet werden.

Aus dem Gebiet ventral und ventrolateral von der Einmündungsstelle des Aquäduktes in den dritten Ventrikel lassen sich zahlreiche Augenbewegungen auslösen, desgleichen regelmäßig auch Kontraktionen in der Facialismuskulatur, vor allem im *Musculus frontalis* und *Orbicularis oculi*. Die stets auslösbaren Pupillenbewegungen haben für uns an dieser Stelle kein Interesse. Bei stärkeren Strömen sind Extensionsbewegungen der vorderen Gliedmaßen zu verzeichnen. Die Augenbewegungen unterscheiden sich prinzipiell von jenen, die bei unmittelbarer Reizung der Augenmuskelerne zu beobachten sind. Sie sind stets etwas langsamer und weicher und muten demnach natürlicher an als letztere, die ruckartig und blitzschnell erfolgen. Auch sind die Bewegungen, die bei Reizung des *Nucleus interstitialis* erfolgen, nicht einzelne, sondern meist konjugierte Bewegungen beider Augen. Bei sehr tiefer Narkose, oder beginnender Asphyxie, sind diese Bewegungen nicht auszulösen, was auch darauf hindeutet, daß zwischen dem gereizten und dem motorischen Neuron eine Synapse eingeschaltet sein muß. Bei stärkerer, etwa künstlicher Beatmung erscheinen die von hier auslösbaren Bewegungen wieder.

Diese Unterschiede sind bei solchen Versuchen genauestens zu beachten, um wegen der Nähe des Oculomotoriuskernes keinem Irrtum zu verfallen.

Die verschiedenen durch Reizung erhaltenen Augenbewegungen lassen sich der Häufigkeit und Auslösbarkeit nach in folgender Reihenfolge darstellen: Am leichtesten und ausnahmslos bei jedem Versuchstier lassen sich Augenbewegungen in vertikaler Richtung auslösen, und zwar *meistens Blickbewegungen beider Augen nach oben*. Ziemlich häufig sind konjugierte Rotationsbewegungen beider Augen zu beobachten, deren Richtung jedoch nicht konstant ist. In manchen Fällen rotiert das mit der Reizung gleichseitige Auge nach innen und das gegenseitige nach außen, in anderen gerade umgekehrt. Seltener sind gut verwertbare Augenbewegungen nach unten, da die Spitze des Oculomotoriuskernes, aus dem die Fasern für den *Musculus rectus inferior* entspringen, zu nahe liegt, so daß es doch oft schwer ist zu entscheiden, ob bei Bewegungen nach unten nicht eine Mitreizung des *Oculomotoriuskernes* mitspielt. Eine genauere Lokalisation dieser verschiedenen Bewegungen innerhalb dieses Gebietes ist nicht möglich, die von beiden Seiten auslösbaren Bewegungen sind sich vollkommen gleich. In allen *Fällen* wurde nach diesen Reizungsexperimenten an der Stelle, von der die charakteristischsten Blickbewegungen ausgelöst werden konnten, mittels Elektrokoagulation ein Herd angelegt, der sich ausnahmslos in einem *Nucleus interstitialis* befand, wie die später erfolgte Sektion und histologische Prüfung erwies¹.

Von besonderem Interesse ist noch die Tatsache, daß vom gesamten Gebiet in und zwischen den beiden Interstitialkernen, ebenso wie von dem vorderen Teil des hinteren Längsbündels aus nie konjugierte Blickbewegungen in horizontaler Ebene ausgelöst werden konnten. Ganz selten fand ich schwache Konvergenzbewegungen bei Reizung des vorderen Höhlengraues, welcher Befund jedoch zu unsicher und mir deshalb nicht als verwertbar erscheint.

Die Bewegungen des *Lidhebers* und des *Musculus frontalis* und *orbicularis oculi* können in den meisten Fällen ohne weiteres ausgelöst werden, ein genaueres Eingehen auf diesen Fragenkomplex möchte ich mir jedoch für eine demnächst erfolgende Mitteilung vorbehalten.

Mit bloßen Reizungsergebnissen, die uns bloß grobe Anhaltspunkte für den Verlauf einer Leitungsbahn, keineswegs aber zur Konstruktion eines komplizierten Reflexapparates unbedingt erforderliche neurologische Einzel Tatsachen geben, konnte ich mich naturgemäß nicht begnügen. Aus diesem Grunde legte ich in zahlreichen (etwa 40) Versuchen in einem oder beiden *Interstitialkernen* kleinere oder zuweilen auch größere, jedoch tunlichst

¹ Auch diese Methodik ist nicht fein genug, um mit absoluter Sicherheit die Funktion des *Darkschewitsch'schen* Kernes von der des *Nucleus interstitialis* abzugrenzen. Immerhin gewann ich den Eindruck, daß vom *N. Darkschewitsch* aus eher Zeichen einer Sympathicusreizung auszulösen sind, was darauf deutet, daß dieser Kern eine zentral vegetative Funktion besitzt.

nicht über die Grenzen der Kerne hinausgehende Zerstörungsherde mittels Elektrolyse (Anode) an. Die Tiere wurden nachfolgend während 7 Tagen am Leben erhalten und ihre Augenbewegungen und Augenreflexe genauestens geprüft. Die Tiere vertrugen diesen Eingriff im wesentlichen ohne jene Erscheinungen, die von *Muskens* (1914—1930) beschrieben wurden. Die von *Muskens* beschriebenen Veränderungen im Verhalten der Tiere sind, wie ich in früheren unveröffentlichten Untersuchungen, die ich in Ermangelung eines stereotaktischen Apparates mittels freihändig angelegter Zerstörungsherde vornahm, oft beobachten konnte, nichts weiteres als Symptome einer schwersten Verletzung im Mittelhirn. Sie dürfen, wie dies *Spatz* (1935) schon richtig erkannte, keineswegs auf den *Nucleus interstitialis* und *Darkschewitsch* zurückgeführt werden.

Bei genauerer Beobachtung findet man, daß vor allem nach beiderseitiger Zerstörung des *Nucleus interstitialis* die Tiere nur sehr selten spontane Augenbewegungen, und auch dann nur solche in horizontaler Richtung ausführen, was zu einem starren Blick führt. Viel wesentlicher sind die Erscheinungen seitens der vestibulären Augenreflexe: Bei beiderseitigen größeren Herden kann bei Rotation des Tieres oder des Kopfes in sagittaler Ebene nicht der normalerweise an diesen Tieren sehr starke vertikale Nystagmus ausgelöst werden, nur eine langsame kompensatorische Bewegung beider Augen in entgegengesetzter Richtung zur Bewegung. Bei kleineren Herden kann nach einigen Tagen der vertikale Nystagmus wieder zurückkehren, seine „schnelle Phase“ bleibt jedoch stark verlangsamt, meist langsamer als die der Drehrichtung entgegengesetzte ursprüngliche „langsame Phase“. Ähnlich verhalten sich die Augen bei Rotation in frontaler Ebene, bei der die Tiere normalerweise einen sehr deutlichen rotatorischen Nystagmus zeigen. Ähnlich, wie beim vertikalen Nystagmus finden wir nach beiderseitigen Herden im *Nucleus interstitialis* eine konjugierte Rollung beider Augen in entgegengesetzter Richtung zur Rotation, der schnelle Schlag der Augen in Richtung der Rotation bleibt dagegen aus. Bei einseitigen Herden zeigt der Nystagmus in vertikaler Richtung keine wesentliche Veränderung, dagegen fällt die „schnelle Phase“ des rotatorischen Nystagmus bei Rotation in frontaler Ebene aus, jedoch stets nur bei Rotation in einer Richtung. Bei gegensinniger Rotation erscheint der rotatorische Nystagmus ungestört. Interessanterweise fällt die „schnelle Phase“ bei rechtsseitigen Herden individuell verschieden, einmal bei Rotation im Uhrzeigersinn, in anderen Fällen im Gegenzeigersinn weg. Bei linksseitigen Herden finden wir das gleiche Verhalten. Besonders hervorzuheben ist, daß der horizontale Drehnystagmus ebenso wie der calorische Nystagmus auch nach großen beiderseitigen Herden ungestört ist. Auf eine Erklärung dieser Erscheinungen können wir nur im letzten Kapitel eingehen.

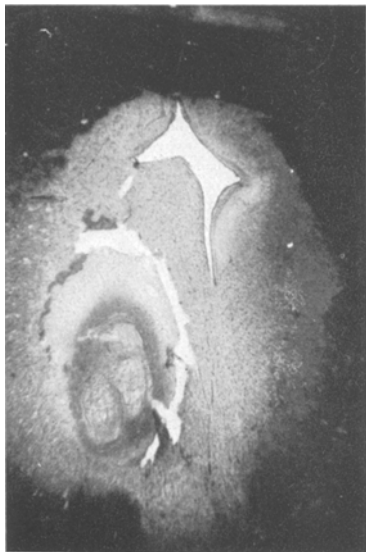


Abb. 2. Zerstörungsherd im Nucleus interstitialis (Cajal). Imprägnation nach Groß-Bielschowsky.

Zur Untersuchung der Achsenzylinderdegeneration wurden die Versuchstiere mit einseitigen Herden nach 7 Tagen getötet, und die Kerne der Augenmuskelnerven einer eingehenden Prüfung unterzogen. Nach doppelseitigen Herden hatte die Untersuchung freilich keinen wesentlichen Wert. Die Degenerationerscheinungen im *Oculomotoriuskern* waren in allen Fällen recht deutlich. Die in Degeneration begriffenen Achsenzylinder oder Kollateralenstrahlen aus dem hinteren Längsbündel in den Oculomotoriuskern ein, um mit gleicherweise in Degeneration befindlichen Endfüßchen an den motorischen Ganglienzellen zu endigen.

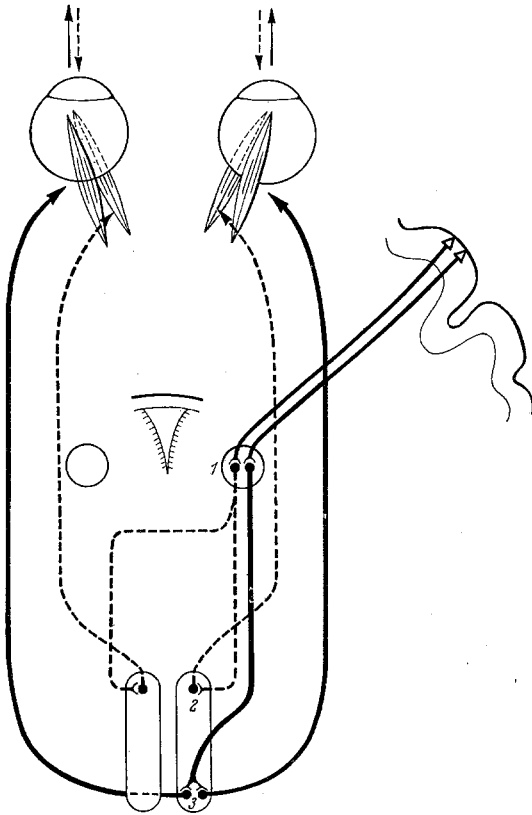


Abb. 3. Verbindungen des Nucleus interstitialis mit den vertikalen Recti. 1 Interstitialkern; 2 Kernteil des N. oculomotorius für den M. rect. inf.; 3 für den M. rectus sup.

Teile des Oculomotoriuskernes war die Degeneration beiderseitig, im hinteren Ende dagegen nur gleichseitig mit dem Herd. Bringen wir dies mit der in der Einleitung erwähnten von mir festgestellten Lokalisation der Augenmuskeln im Oculomotoriuskern in Beziehung, so sehen wir sogleich, daß ein *Nucleus interstitialis* mit beiderseitigen *Mm. recti inferiores*, beiderseitigen *Mm. obliqui inferiores*, sowie wegen der Wurzelkreuzung mit beiderseitigen, jedoch hauptsächlich mit dem gegenseitigen *Musculus rectus superior* in Zusammenhang steht. Der *Musculus rectus medialis* wird vom *Nucleus interstitialis* nicht versorgt.

Die Degenerationerscheinungen im *Oculomotoriuskern* waren in allen Fällen recht deutlich. Die in Degeneration begriffenen Achsenzylinder oder Kollateralenstrahlen aus dem hinteren Längsbündel in den Oculomotoriuskern ein, um mit gleicherweise in Degeneration befindlichen Endfüßchen an den motorischen Ganglienzellen zu endigen.

Im *Oculomotoriuskern* war die Degeneration je nach den verschiedenen Teilen des Kernes sehr verschieden. Zahlreichere in Degeneration befindliche Fasern fanden sich nur in dem vorderen Ende des Oculomotoriuskernes, sowie im hinteren. Im mittleren Teile desselben fanden sich kaum etliche. Im vorderen

Im *Trochleariskern* war die Degeneration recht auffällig und in der Regel unsymmetrisch, auf der einen Seite meist quantitativ stärker, als auf der anderen. Eigentümlicherweise war sie in einigen Fällen gleichseitig mit dem Herd, in anderen Fällen gegenseitig ausgeprägter. Freilich kann dies nicht ganz objektiv festgestellt werden, da die Mittel zu einer exakten quantitativen Bewertung der Degeneration fehlen. Wir sehen also, daß ein *Interstitialkern* mit den beiderseitigen *Mm. obliqui superiores*, und zwar einmal mehr mit dem einen, ein andermal mehr mit dem anderen in Beziehung steht.

Im *Abducenskern* konnte ich trotz eifrigstem Suchen in keinem meiner Fälle auch nur eine in Degeneration begriffene Faser nachweisen, zum Zeichen dessen, daß der *Nucleus interstitialis* mit den in horizontaler Ebene bewegenden Muskeln überhaupt *nicht* in Beziehung steht.

Wir sehen also, daß die Reizungsergebnisse und Degenerationsbefunde im vollkommensten Einklange stehen. Sie zeigen deutlich, daß der *Nucleus interstitialis* (Cajal) ein wichtiges subcorticales Zentrum für die rotatorischen und vertikalen Augenbewegungen ist (Abb. 3 und 4). Die Verbindungen des *Nucleus interstitialis* mit der Hirnrinde sowie der Ausfall willkürlicher vertikaler Blickbewegungen nach Zerstörung der Interstitialkerne zeigen, daß dieses Zentrum ein Teil der willkürlichen vertikalen Blickbahn ist. Daß das subcorticale Zentrum für die *Mm. obliqui und recti inferiores* und *superiores* gemeinsam ist, darf uns nicht wundern, da bekanntlich bei den vertikalen Blickbewegungen stets Recti und Obliqui in verschiedenen Kombinationen zusammenwirken.

Die Feststellung, daß der *Nucleus interstitialis* ein vertikales Blickzentrum sei, ist eigentlich für den Kliniker nichts Unerwartetes. Ist doch bei Tumoren der Epiphyse vertikale Blicklähmung ein häufiges Symptom, desgleichen bei Geschwülsten, die aus dem dritten Ventrikel gegen das vordere Ende des Aquäduktes vordringen (Benedek und Juba

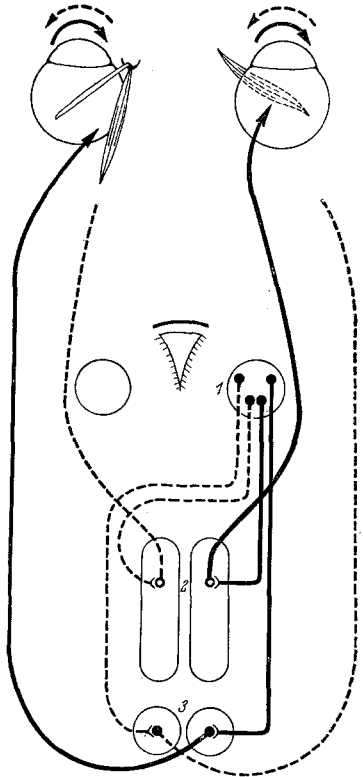


Abb. 4. Verbindungen des Nucleus interstitialis mit den schiefen Augenmuskeln. 1 Interstitialkern; 2 Kern des M. obliquus inf.; 3 Trochleariskern.

1940)¹. Wie wir auch später sehen werden, haben die vorderen Vierhügel dagegen mit den Blickbewegungen überhaupt nichts zu tun.

Interessant ist, daß nach den Degenerationsbefunden ein Interstitialkern eigentlich sämtliche bei diesen Bewegungen mitwirkenden Muskeln, wenngleich auch quantitativ nicht gleichmäßig, versorgt. Was dies für die bei den Augenbewegungen notwendigen synergetischen und antagonistischen Kombinationen der verschiedenen Muskel, besonders in Anbetracht der reziproken Innervation zu bedeuten hat, soll später (Kap. VII) näher besprochen werden. Schon jetzt sehen wir aber, daß über einen Interstitialkern durch die gleichseitige Hirnrinde der gesamte rotatorische und vertikale Blickmechanismus beherrscht werden kann, woraus folgt, daß zur Ausführung solcher Blickbewegungen die einseitige Hirnrinde genügt. Daß dies zutrifft, ist durch das Fehlen von vertikalen Blicklähmungen bei einseitigen Großhirnherden längst bekannt.

IV. Das Blickzentrum für horizontale Augenbewegungen.

Unsere Kenntnisse der Innervation der horizontalen Blickbewegungen beruhen vor allem auf klinischen Erfahrungen, die darauf hinwiesen, daß die corticale Blickbahn durch die innere Kapsel laufend, im Hirnschenkel etwa bis zum kranialen Rande der Brücke verläuft; von hier aus sollen die Fasern in dorsaler Richtung sich kreuzend bis in die Nähe des Abducenskernes verlaufen, wo sie in einem hypothetischen „*pontinen Blickzentrum*“ endigen. Ob man es hierbei mit einem tatsächlichen Zentrum zu tun hat, oder nur mit einer Stelle, wo sich die Fasern umordnen („*fascikuläres Zentrum*“) und die für den *Musculus rectus medialis* bestimmten Fasern sich abzweigen, um im *hinteren Längsbündel* in kranialer Richtung zurückzulaufen, ist fraglich. Jedenfalls versucht man sich die klinisch beobachtete, im Gegensatz zu der corticalen gleichseitige „*pontine*“ Blicklähmung auf diese oder ähnliche Art zu erklären. Spiegel und Teschler (1929) nehmen auf Grund physiologischer Untersuchungen über die Unauslösbarkeit corticaler Blickbewegung nach Zerstörung der Vestibulariskerne an, daß die corticalen Blickbahnen in den Vestibulariskernen umgeschaltet werden. Wie dem auch sei, nach der heute üblichen allgemeinen Auffassung soll der letzte Abschnitt der corticalen Blickbahn in dem zwischen Oculomotorius- und Abducenskern liegenden Abschnitt des hinteren Längsbündels verlaufen, und zwar sollen in einem Längsbündel die für die Blickwendung nach der gleichen Seite notwendigen Fasern verlaufen.

Daß dies sicherlich nicht so einfach sein kann, geht schon aus meinen Untersuchungen über die Lokalisation der Augenmuskeln im Oculomotoriuskern hervor. Wie wir sahen, kreuzen sich die für den *Musculus rectus medialis* bestimmten Wurzelfasern entgegen der landläufigen Auffassung nicht, folglich wird eine konjugierte Horizontalbewegung beider Augen durch den *Oculomotoriuskern* der einen, und den *Abducenskern* der anderen Seite ausgeführt. Dies kompliziert die Frage erheblich, da man früher annahm, daß ein hinteres Längsbündel durch die Innervation der ihm anliegenden gleichseitigen Oculomotorius- und Abducenskern die Augen nach seiner eigenen Seite blicken läßt. Diese sehr gefällige und in allen Schemata angewendete Lösung ist jedoch mit dem tatsächlichen Verhalten der Oculomotoriuswurzeln nicht zu vereinbaren. Das gleiche gilt freilich auch für die vom Labyrinth ausgelösten Blickbewegungen.

¹ Vgl. auch Befunde von *Muskens*.

Wie wir sahen, kann vom Interstitialkern ebensowenig wie vom vorderen Teil des hinteren Längsbündels aus eine konjugierte Blickwendung in horizontaler Richtung ausgelöst werden. Ich beschloß durch systematisches Abtasten des vorderen Mittelhirnabschnittes zunächst die Durchtrittsstelle der horizontalen Blickbahn zu bestimmen. Nach langem Suchen fand ich sie etwa $\frac{1}{2}$ mm seitlich vom *Nucleus interstitialis* in einem Gebiet, das man als *Formatio reticularis mesencephali* bezeichnen kann. Von dieser Stelle kann typisch eine horizontale Blickbewegung nach der Gegenseite ausgelöst werden. Durch weitere Reizungsexperimente suchte ich den genaueren Verlauf dieser Blickbahn zu ermitteln. In oraler Richtung ziehen diese Fasern ziemlich diffus angeordnet gegen die innere Kapsel und verlieren sich mehr und mehr, so daß eine genauere Lokalisation ihres Verlaufes mittels Reizung unmöglich wird. Caudalwärts vom zuerst aufgefundenen Punkte fand ich gegenseitige konjugierte Blickwendung in einem Gebiet das sich unmittelbar lateral vom hinteren Längsbündel in caudaler Richtung erstreckt, und als *Formatio reticularis* bezeichnet wird. Es handelt sich insbesondere um jenes Gebiet das von Ziehen l. c. S. 583 beschrieben und als V. Uc⁴ bezeichnet wird. Es ist freilich nicht möglich, einfach mit Reizungsexperimenten eine genauere Lokalisation dieses Gebietes zu geben. Schreitet man bei solchen Experimenten weiter in caudaler Richtung vor, so gelangt man etwa in der Höhe des caudalen Endes des Oculomotoriuskernes zu einer Stelle, von der aus keine Bewegung des gleichseitigen *Musculus rectus medialis* mehr ausgelöst werden kann, sondern lediglich eine Kontraktion des gegenseitigen *Musculus rectus lateralis*. Weiter caudalwärts gegen die Höhe des Trochleariskernes verliert man die Orientierung wegen anderweitiger störender Einflüsse.

Auch hier ist ein weiteres Eindringen in dieses Problem nur von Degenerationsuntersuchungen zu erhoffen. Aus diesem Grunde wurden in zahlreichen Versuchen kleinere oder größere Zerstörungsherde in der *Formatio reticularis* angelegt, jeweils an Stellen von denen aus charakteristische Horizontalbewegungen der Augen ausgelöst werden konnten. Hier trifft man naturgemäß auf wesentlichere Schwierigkeiten als bei Zerstörungen der Interstitialkerne. Wegen der Nähe des hinteren Längsbündels und anderer wichtiger Strukturen ist es nicht gestattet größere Zerstörungsherde anzulegen, so daß es nicht recht möglich ist, das gesamte für die horizontalen Augenbewegungen wichtige Gebiet auszuschalten, sondern stets nur einen kleineren Teil desselben. Nach der Operation zeigen die Tiere nach einseitigen Herden meist eine leichte Deviation beider Augen nach der Herdseite. Wesentlicher sind die Erscheinungen seitens der Augenreflexe vestibulären Ursprunges. Bei Drehung des Tieres in der Horizontalebene in Richtung der Herdseite zeigt sich keine Veränderung des Drehnystagmus, schwer gestört dagegen ist der Drehnystagmus bei Drehung des Tieres nach der Gegenseite, indem die

„*schnelle Phase*“ erheblich verlangsamt ist oder gar überhaupt fehlt, so daß nur eine gegen die Drehrichtung gerichtete (in Richtung der „*langsamen Phase*“ liegende) Deviation beider Augen zustande kommt. Noch interessanter verhält sich der calorische Nystagmus; bei Einspritzung

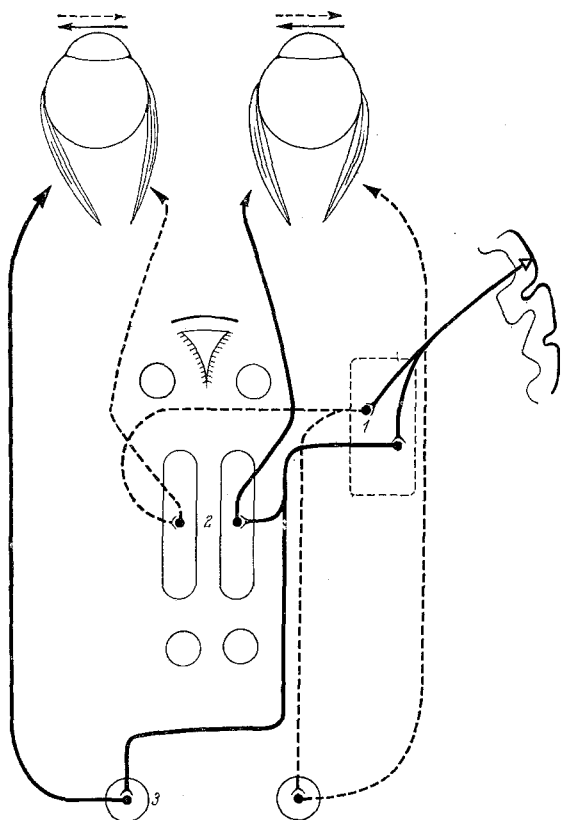


Abb. 5. Verlauf der horizontalen Blickbahn. 1 Formatio reticularis mesencephali; 2 Kern des M. rectus med.; 3 Abducenskern. Die ausgezogene Linie stellt die quantitativ weitaus stärkeren, die punktierte, die schwächeren Verbindungen dar.

kalten Wassers in das Ohr der Herdseite erhalten wir statt des normalen, mit der „*schnellen Phase*“ nach der Gegenseite gerichteten Nystagmus nur eine Zwangsdeviation der Augen nach der gereizten Seite (zugleich Herdseite), also einen Ausfall der „*schnellen Phase*“ bei erhaltener „*langsamer Phase*“ oder bei kleineren Herden eine wesentliche Verlangsamung der schnellen Phase, so daß der Nystagmus umgekehrt zu sein scheint. Dies ist freilich nur eine Täuschung, da die ursprüngliche „*schnelle Phase*“ nun langsamer ist als die „*langsame*“. Die Erklärung dieser Phänomene soll gleicherweise erst in Kapitel VIII versucht werden.

7 Tage nach diesem Eingriff wurden die

Tiere getötet und die Augenmuskelnervkerne auf degenerierende Faserendigungen untersucht. Im *Oculomotoriuskern* fanden sich in der Mittelgegend desselben zahlreiche in Degeneration begriffene Achsenzyylinder, gleichseitig mit dem Herd, an der Gegenseite nur ganz vereinzelte. Dieser Befund hat wegen der großen Nähe des Zerstörungsherdess nicht viel zu sagen. Im *Abducenskern* fanden sich gleicherweise zahlreiche, in Degeneration begriffene Achsenzyylinder, jedoch auf der dem Herde entgegengesetzten Seite, während gleichseitig man nur nach

langem Suchen hie und da spärliche Degenerationszeichen findet. Diese Befunde stehen mit den Reizungsergebnissen in vollstem Einklange, indem eine *Formatio reticularis mesencephali* hauptsächlich mit dem gleichseitigen *Musculus rectus medialis* und dem gegenseitigen *Musculus rectus lateralis* in Zusammenhang steht, folglich eine Ablenkung beider Augen nach der Gegenseite verursachen müßte, was auch in der Tat zutraf (Abb. 5).

Was die Kreuzung der zum *Abducenskern* ziehenden Fasern anbetrifft, so darf man nach den Reizungsergebnissen wohl annehmen, daß diese caudal vom Trochleariskern erfolgt. Diese Fasern verlaufen also wenigstens vor ihrer Kreuzung wahrscheinlich nicht im hinteren Längsbündel, sondern seitlich davon. Dies geht auch aus einem ganz kleinen Herd hervor, den ich unmittelbar hinter dem Trochleariskern im hinteren Längsbündel anlegte, nach dem ich im Abducenskern nicht das geringste Zeichen einer Degeneration beobachten konnte.

Einer näheren Betrachtung wert ist die Beobachtung, daß, wenn auch in geringem Maße, das gegensätzliche Augenmuskelpaar, gegenseitiger Oculomotorius- und gleichseitiger Abducenskern versorgt werden. Wie wir auch später sehen werden, finden wir, daß bei einer afferenten Faserversorgung der motorischen Kerne antagonistischer Muskelgruppen, auch bei physiologisch scheinbar einseitiger Innervation, stets die agonistische Muskelgruppe mit vielen Fasern der zuführenden Leitungsbahn, die antagonistische Muskelgruppe in der Regel mit einigen wenigen Fasern der gleichen Leitungsbahn versorgt wird. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß diese letzteren Verbindungen stets der reziproken Innervation (Hemmung) der Antagonisten dienen, wir müssen jedoch auch annehmen, daß es diese Verbindungen sind, die bei corticalen und subcorticalen Blicklähmungen die Funktion der verlorenen Blickfelder nach einer Zeit auf die andere Rindenhälfte zu übertragen gestatten.

Die dargelegten Befunde stehen in scharfem Gegensatz zur landläufigen Vorstellung von der Existenz eines „*pontinen Blickzentrums*“ für horizontale Augenbewegungen. Das von mir aufgefundene horizontale Blickzentrum erstreckt sich wohl im Mittelhirn ziemlich weit in caudaler Richtung, erreicht aber die Brücke keinesfalls, auch kann seine Zerstörung lediglich eine Blicklähmung nach der Gegenseite verursachen. Es ist nicht zu erwarten, daß eine solche Blicklähmung überhaupt je zur klinischen Beobachtung kommt, da bei Herden in dieser Gegend offenbar zugleich auch der Oculomotoriuskern stark in Mitleidenschaft gezogen wird. Freilich darf die sehr häufige Beobachtung einer gleichseitigen Blicklähmung bei pontinen Herden nicht vernachlässigt werden, hierauf werden wir jedoch in Kapitel VII näher eingehen.

Von den rostralen Vierhügeln konnte ich keine typischen konjugierten Augenbewegungen hervorrufen, ebensowenig wie nach ihrer Zerstörung eine Degeneration in den Augenmuskelnkernen beobachtet wurde.

V. Zusammenhänge der Vestibulariskerne mit den Kernen der Augenmuskelnerven.

Es gibt wohl kaum ein Gebiet des Zentralnervensystems, das seit jeher das Interesse der Forscher so allgemein gefesselt hat, wie der Zusammenhang des Labyrinthes mit den Kernen der Augenmuskelnerven. In anatomischer Hinsicht sind unsere Kenntnisse allerdings noch recht bescheiden, abgesehen von der Tatsache, daß die Fortsätze von Ganglienzellen der Vestibulariskerne im gleichseitigen und gegenseitigen hinteren Längsbündel aufsteigen und an den Augenmuskelnervenkernen endigen, wissen wir sozusagen nichts über die anatomischen Zusammenhänge der beiden Zentren. Anders steht es mit dem sehr reichhaltigen Material an Beobachtungen über die Physiologie und Pathologie der vestibulo-oculären Beziehungen, die freilich auch gewisse anatomische Schlüsse zulassen. Um so berechtigter ist es also zu versuchen, auf morphologischer Grundlage tiefer in die Natur dieser Zusammenhänge einzudringen, da erst anatomisch feststehende Tatsachen den schon seit langer Zeit bekannten, jedoch vielfach noch sehr gegensätzlich gedeuteten physiologischen Beobachtungen eine einheitliche Grundlage zu geben vermögen. Auf morphologischer Basis ist diese Frage allein auf dem Wege von Degenerationsuntersuchungen anzugehen. Was die *Marchi*-Methode auf diesem Gebiet zu leisten vermag, ist sicherlich vollends ausgewertet worden. Die mit dieser Methode erreichten Ergebnisse führen jedoch nicht allzu weit. Aus dem einschlägigen Schrifttum geht hervor, daß aus einer Vestibulariskerngruppe entspringende Fasern in beiden hinteren Längsbündeln aufsteigen, und zwar nach den meisten Untersuchern quantitativ stärker im gegenseitigen. Diese Tatsache beweist nicht viel, da nicht alle aufsteigenden Fasern vestibulären Ursprunges an den Augenmuskelnerven endigen, sondern viele oralwärts weiterziehen. Andere Befunde zeigen, daß nicht alle aufsteigenden Fasern der Vestibulariskerne im hinteren Längsbündel liegen, sondern seitlich davon in der *Formatio reticularis*. Der wesentlichste Mangel aller dieser Untersuchungen ist, daß der Endigungsort solcher Fasern in keinem Falle ermittelt werden konnte. Gerade diese letztere Frage ist der Punkt, auf den wir unbedingt Antwort erhalten müssen, wenn wir Klarheit über die vestibuläre Innervation der einzelnen Augenmuskelkerne erhalten wollen.

Die Achsenzyylinderdegenerationsmethode bietet uns nun Gelegenheit, diese Frage von höchstem Interesse in Angriff zu nehmen. Zunächst wurde die im Schrifttum oft erwähnte Möglichkeit der Abgabe unmittelbarer Vestibularisfasern an die Augenmuskelkerne untersucht. Zu diesem Zwecke wurde mittels des *stereotaktischen Apparates* der Stamm des 8. Hirnnerven beim Austritt aus dem inneren Gehörgang zerstört. Nach 7 Tagen wurden die Augenmuskelkerne auf degenerierte Achsenzyylinder untersucht. Das Ergebnis war mit Ausnahme des gegenseitigen Abducenskernes vollkommen negativ. *Allein im kontralateralen Abducenskern*

endigen unmittelbare Vestibularisfasern, oder deren Reflexkollateralen. Dies wurde von *R. y Cajal* auch so angenommen.

Nun wurden die Vestibulariskerne selbst in Angriff genommen, um die Verbindungen der sekundären Vestibularisfasern mit den Augenmuskelnkernen zu bestimmen. Teils unter unmittelbarer Kontrolle des Auges, teils mittels des *stereotaktischen Apparates* wurden die Vestibulariskerne einseitig tunlichst vollständig zerstört. Auf etwaige Unterschiede in den Verbindungen der verschiedenen Vestibulariskernteile wurde in dieser Arbeit keine Rücksicht genommen.

Nach Zerstörungen der Vestibulariskerne zeigten die Tiere die allbekannten Symptome des akuten Labyrinthausfalles. Nach 6—7 Tagen wurden die Versuchstiere getötet und die Kerne der Augenmuskelnerven an nach *Bielschowsky-Groß* imprägnierten Präparaten untersucht. Eine hochgradige Faserdegeneration fand sich in folgenden Kernen:

1. Im *Abducenskern* ist die Degeneration auf beiden Seiten hochgradig, was jedoch bezüglich des gleichseitigen der Nähe des Zerstörungsherdes zugeschrieben werden muß. In der Tat war die Faserdegeneration nach kleinen, möglichst entfernt vom Abducenskern lokalisierten Herden nur im *gegenseitigen* Abducenskern ausgeprägt. Wie weit es sich hier um unmittelbare Vestibularisfasern, oder sekundäre Bahnen handelt, ist schwer zu sagen.

2. Im *Trochleariskern* war die Achsencylinderdegeneration gleichfalls nur auf der Gegenseite ausgeprägt. Gleichseitig mit dem Herd fand ich nur nach längerem Suchen einige in Degeneration begriffene Fasern.

3. Im *Oculomotoriuskern* verhielt sich die Degeneration recht verschieden, je nach den verschiedenen Teilen des Kernes.

a) Im hintersten Teil des Kernes war die Degeneration an der dem Herd entgegengesetzten Seite ausgeprägt, gleichseitig nur sehr vereinzelt.

b) In der Mitte des Kernes war die Degeneration ausgesprochen gleichseitig, als einziger Stelle unter den Kernen der Augenmuskelnerven.

c) In der Spitze des Oculomotoriuskernes ist die Degeneration wieder nur an der Gegenseite zu beobachten, gleichseitig nur sehr vereinzelt Fasern.

Setzen wir nun die von mir für die einzelnen Augenmuskeln angegebene innere Gliederung des Oculomotoriuskernes in die erhaltenen Ergebnisse ein, so gelangen wir zu folgenden Einzelzusammenhängen. Eine Vestibulariskerngruppe, also zugleich ein Labyrinth, innerviert folgende Augenmuskeln: Den *gegenseitigen Musculus rectus lateralis*, den *gleichseitigen Musculus obliquus superior*, den *gleichseitigen Musculus rectus superior* (vorwiegende Kreuzung der Wurzeln), den *gleichseitigen Musculus rectus medialis* (die Wurzeln kreuzen sich nicht), den *gegenseitigen Musculus obliquus und rectus inferior*¹ (Abb. 6). Vergleichen wir diese

¹ Man sieht, daß von einem Labyrinth aus auf diesem Wege nie zwei antagonistisch wirkende Muskeln innerviert werden. Diese Eigentümlichkeit wurde von *Högyes* klar erkannt und als Gesetzmäßigkeit genau formuliert.

Zusammenhänge mit denen, die auf physiologischer Grundlage von *Andreas Högyes* (1880—1884) zuerst erkannt, später von anderen Autoren

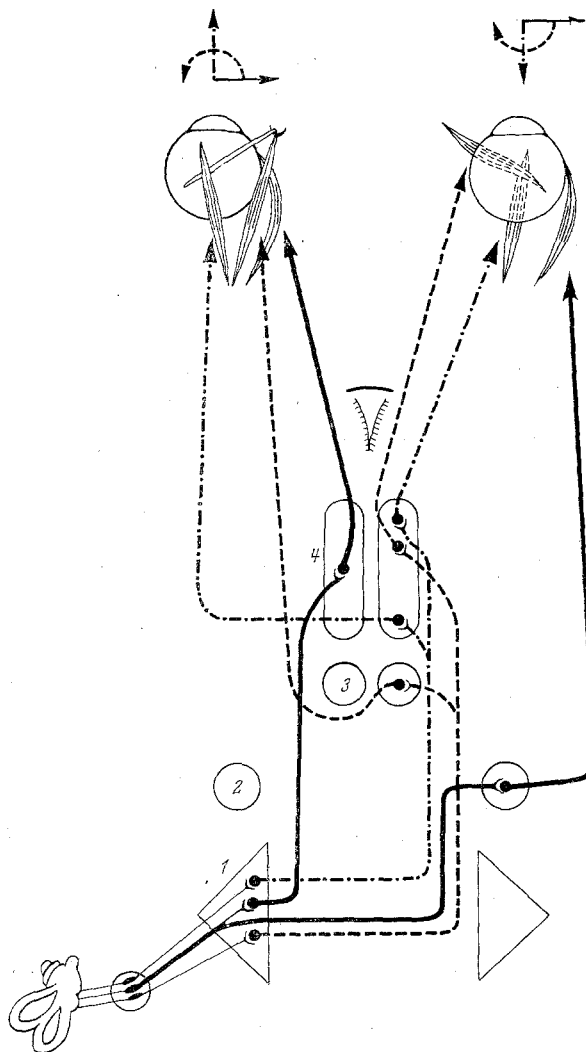


Abb. 6. Die unmittelbaren Verbindungen des Labyrinthes und der Vestibulariskerne mit den Augenmuskelnkernen (über das hintere Längsbündel). 1. Vestibulariskerne; 2. Abducenskern; 3. Trochleariskern; 4. Oculomotoriskern. Weitere Erklärung im Text. Die anatomisch nachweisbaren quantitativ ganz schwachen Verbindungen mit den symmetrischen Augenmuskelnkernen sind nicht angedeutet.

weiter ausgebaut und von *Bartels* (1930) summarisch dahin formuliert wurden, daß ein Labyrinth bestrebt sei: *Das gleichseitige Auge nach oben, das gegenseitige nach unten abzulenken, das gleichseitige Auge nach innen*

und das gegenseitige nach außen zu rotieren, schließlich beide Augen nach der Gegenseite zu lenken, so erkennen wir die absolute Übereinstimmung beider Ergebnisse. Die Degenerationsmethode ergänzt die schon seit langer Zeit bekannten physiologischen Erfahrungen über die vorwiegenden Zusammenhänge eines Labyrinthes mit den einzelnen Augenmuskeln in der schönsten und eindrucksvollsten Weise und gibt ihnen eine feste morphologische Grundlage.

Die morphologischen Untersuchungen zeigen jedoch auch, daß es sich bei der hier angegebenen Innervation von sechs Augenmuskeln von dem einen, und den anderen sechs Augenmuskeln von dem anderen Labyrinth aus, *nur um eine vorwiegende Innervation handeln kann*, da letzten Endes von einer Vestibulariskerngruppe aus sämtliche Augenmuskelkerne Nervenfasern erhalten, von denen sechs quantitativ recht stark, die anderen sechs dagegen sehr schwach innerviert werden. Die schwächeren Faserzusammenhänge stehen offenbar auch hier im Dienste der reziproken Innervation, sie mögen jedoch auch die morphologische Grundlage von komplizierten vestibulären Augenbewegungen sein, die man aus den stärkeren Faserzusammenhängen nicht einfach erklären kann.

Unsere Degenerationsbefunde stehen auch mit den Ergebnissen der *Marchi*-Methode im Einklang, insofern aus ihnen hervorgeht, daß die aufsteigenden Fasern der Vestibulariskerne vorwiegend mit gegenseitigen Augenmuskelkernen in Verbindung treten, also vor allem in dem gegenseitigen Längsbündel verlaufen müssen, wie es die meisten Autoren an *Marchi*-Präparaten beobachten konnten.

VI. Zusammenhänge der Vestibulariskerne mit den subcorticalen Blickzentren.

Von großem Interesse war auch die Frage, ob die Vestibulariskerne mit den subcorticalen Blickzentren in unmittelbarem Zusammenhange stehen. An die Möglichkeit solcher Zusammenhänge muß man um so mehr denken, als sich nach *Marchi*-Präparaten die Degenerationserscheinungen nach Zerstörung der Vestibulariskerne im hinteren Längsbündel weiter in oraler Richtung erstrecken als das orale Ende des Oculomotoriuskernes. In der *Formatio reticularis mesencephali* finden sich gleicherweise Degenerationserscheinungen. In eigenen Untersuchungen konnte ich mit Hilfe der Achsenzylinderdegenerationsmethode einen Zusammenhang der Vestibulariskerne mit den subcorticalen Blickzentren sicherstellen. Eigentümlicherweise war in allen Fällen ein quantitativ bedeutsamerer Zerfall an Fasern stets an der dem Herd entgegengesetzten Seite zu beobachten. Besonders deutlich war die Degeneration im gegenseitigen *Nucleus interstitialis*.

Auch in der *Formatio reticularis* finden sich, in der Brücke gleichseitig, im Mittelhirn gegenseitig zum Läsionsherd, zahlreiche in Degenera-

tion begriffene Achsenzylinder, die an den die Ganglienzellen dieses Gebietes umgebenden Fasergeflechten teilnehmen. Die Zusammenhänge der Vestibulariskerne mit diesen, als subcorticale Blickzentren bedeutsamen Kernen sind auf Abb. 7 schematisch dargestellt.

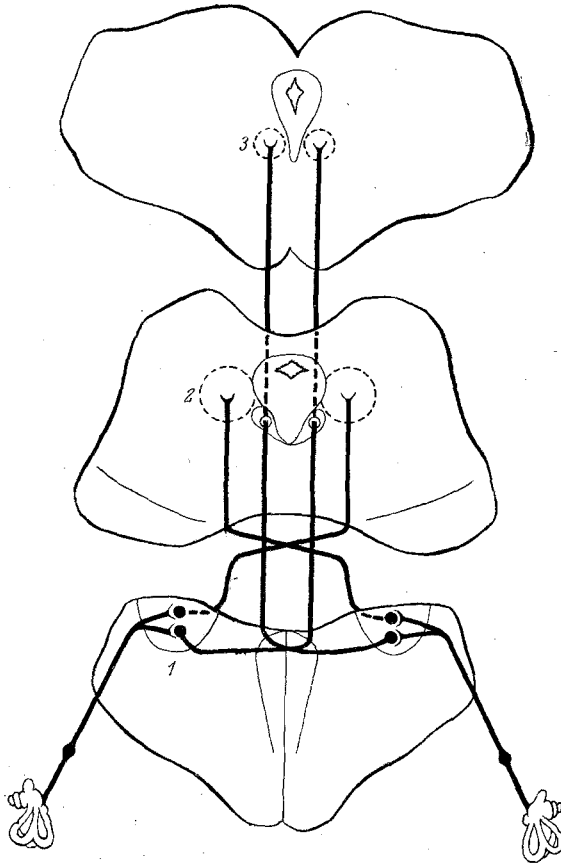


Abb. 7. Verbindungen der Vestibulariskerne mit den subcorticalen Blickzentren.
1 Vestibulariskern; 2 Formatio reticularis mesencephali; 3 Nucleus interstitialis.

Die Bedeutung dieser Verbindungen kann nur im Rahmen des gesamten Leitungsmechanismus der Augenbewegungen besprochen werden, an dieser Stelle kann jedoch schon darauf hingewiesen werden, daß besonders die Verbindungen zwischen den Vestibulariskernen und dem subcorticalen Blickzentrum für horizontale Augenbewegungen, da sie außerhalb des hinteren Längsbündels verlaufen, bedeutungsvoll für eine Erklärung jener Beobachtungen sind, die dafür sprechen, daß zwischen den Augenmuskelnkernen und Vestibulariskernen auch Verbindungen außerhalb des hinteren Längsbündels existieren.

VII. Zusammenfassende Darstellung des zentralen Leitungsmechanismus der konjugierten Augenbewegungen.

a) Horizontale Augenbewegungen.

Aus den in den vorhergehenden Kapiteln dargelegten Befunden lassen sich die wesentlichsten nervösen Zusammenhänge rekonstruieren, die eine konjugierte Blickwendung beider Augen in der Horizontalebene hervorrufen können. Wie schon erwähnt, gibt es zwei wesentliche Quellen, aus denen den Augenmuskelkernen nervöse Impulse zufließen, nämlich das Labyrinth und die Hirnrinde. Bekanntlich wird die Stellung der Augen im Raume auch von anderer Seite her beeinflußt, z. B. von den cervicalen Dorsalwurzeln her, wie dies klar aus der Beobachtung der Halsreflexe hervorgeht; vorderhand lassen wir diese Zusammenhänge jedoch unberücksichtigt. Bei niederen Säugern haben bekanntlich die corticalen Augenbewegungen eine sehr untergeordnete Bedeutung, wenn sie nicht gar vollkommen fehlen, wie bei Tieren mit ganz seitwärtsstehenden Augen. Bei diesen letzteren werden die Augenbewegungen im wesentlichen von den labyrinthären Impulsen beherrscht. Bei höheren Säugern mit mehr nach vorne gerichteten Augen treten die corticalen Augenbewegungen immer mehr in den Vordergrund, so daß die optischen Reflexe die vestibulären weitgehend verdecken.

Andreas Högyes nahm an, daß die Augenbewegungen das Spiel eines labilen Gleichgewichtes sind, bei dem in der Ruhestellung die entgegengesetzt gerichteten Blickkräfte sich vollkommen ausgleichen. Bei einem verstärkten Reiz oder einer Hemmung in der einen der beiden entgegengesetzten Kräftegruppen verliert sich dieses Gleichgewicht und beide Augen wenden sich nach der der überhandgenommenen Kräftegruppe entsprechenden Richtung. *Högyes* entwickelte seine Theorie für die labyrinthären Augenbewegungen, wobei die corticalen Blickbewegungen nicht berücksichtigt wurden. Meines Erachtens läßt sich diese Vorstellung jedoch mit vollem Recht auch auf die corticalen Augenbewegungen ausdehnen, ja man kann sogar den corticalen und den vestibulären Leitungsmechanismus nicht voneinander gesondert betrachten, da beide Mechanismen weitgehend miteinander verknüpft sind. Im folgenden will ich also die jeweils zusammengehörenden corticalen und vestibulären Leitungsmechanismen zu einem einheitlichen Reflexmechanismus synthetisieren. Es soll nichts weiter geschehen, als daß die in den vorigen Kapiteln für die horizontalen Augenbewegungen dargelegten corticalen und vestibulären Leitungsbahnen in einem Schema (Abb. 8) vereinigt werden. Über die Zulässigkeit einer solchen Synthese ist entscheidend, ob das so gewonnene Schema die heute bekannten physiologischen und pathologischen Erscheinungen seitens der Augenbewegungen zwanglos erklärt oder nicht.

Wenn wir, wie dies in Abb. 8 gemacht wurde, die anatomisch nachweisbaren schwächeren Verbindungen, die wahrscheinlich zum größten

Teil der reziproken Innervation dienen, vernachlässigen, um kein allzu kompliziertes und vollkommen unübersichtliches Schema zu bekommen, so können wir aus demselben sechs Blickkomponenten ablesen, die mit römischen Ziffern bezeichnet sind. Von diesen sechs Komponenten sind drei bestrebt die Augen nach rechts, drei andere nach links zu wenden.

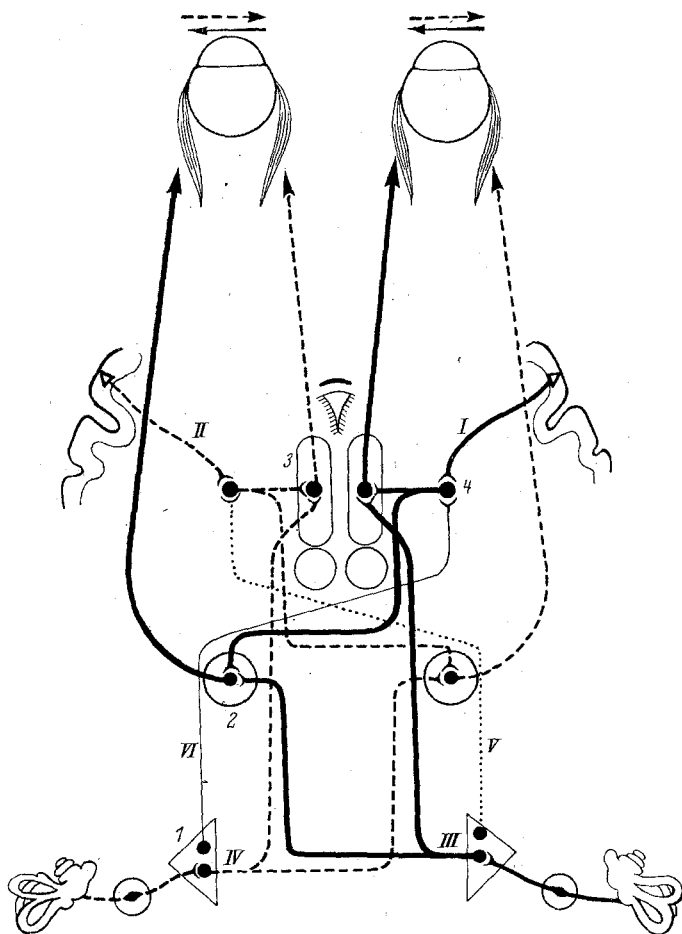


Abb. 8. Schematische Darstellung der Blickbahnen für horizontale Augenbewegungen. 1 Vestibuläriskern; 2 Abducenskern; 3 Oculomotoriskern; 4 Formatio reticularis mesencephali. Die römischen Ziffern zeigen die auf S. 742 angegebenen Blickkomponenten an.

Diese sechs Komponenten sind wie folgt:

- I. Die rechtsseitige Hirnrinde wendet die Augen nach links.
- II. Die linksseitige Hirnrinde wendet die Augen nach rechts.
- III. Das rechtsseitige Labyrinth wendet die Augen nach links.
- IV. Das linksseitige Labyrinth wendet die Augen nach rechts.

V. Das rechtsseitige Labyrinth wendet die Augen auf dem Wege des linken subcorticalen Blickzentrums nach rechts.

VI. Das linksseitige Labyrinth wendet die Augen auf dem Wege des rechten subcorticalen Blickzentrums nach links.

Wie wir sehen, halten sich diese sechs Komponenten bei gleichem Tonus das Gegengewicht. In welcher dieser Komponenten immer eine Erhöhung oder Verminderung des Tonus auch eintrete, der Erfolg ist der, daß eine Kräftegruppe über die andere die Oberhand gewinnt, was zu einer Wendung beider Augen in die dieser Kräftegruppe entsprechenden Richtung führt. Dies ist allerdings eine Theorie, deren Brauchbarkeit sich erst dadurch erweisen kann, daß sie die bisher bekannten physiologischen und pathologischen Erscheinungen seitens der Augenbewegungen zu erklären vermag.

Ohne die geringsten Schwierigkeiten erklären sich die corticalen Blickbewegungen aus diesem Schema. Es ist aus Reizversuchen längst bekannt, daß von einer Rindenhälfte stets eine konjugierte Blickwendung nach der entgegengesetzten Seite ausgelöst werden kann. Eine Zerstörung der Rindenblickfelder oder der aus diesen absteigenden Bahnen führt infolge Überhandnehmens der entgegengesetzt wirkenden Kräfte zu einer Zwangsdeviation der Augen nach der Herdseite und einer Blicklähmung nach der Gegenseite. Die vorübergehende Natur dieser Zwangsdeviation und Blicklähmung läßt sich auch bei tatsächlicher Zerstörung des Rindenblickfeldes durch Übernahme der Funktion seitens anderer Rindengebiete oder durch die Funktionsänderung der normalerweise der reziproken Hemmung dienenden schwächeren Verbindungen des subcorticalen Blickzentrums mit dem antagonistischen Muskelpaar erklären.

Bei Herden im Mittelhirn müßte man eigentlich erwarten, daß ein der corticalen Blicklähmung und konjugierten Deviation vollkommen entsprechender Symptomenkomplex entstehe, wie dies bei meinen Versuchstieren eintrat. In der Praxis scheinen solche Herde regelmäßig die Oculomotoriuskerne oder Wurzeln unmittelbar in Mitleidenschaft zu ziehen, so daß das Bild durch nucleare und infranucleare Lähmungen verdeckt wird. Auf die mit meinem Schema in scheinbarem Widerspruch stehenden willkürlichen gleichseitigen Blicklähmungen bei Brückenherden will ich am Ende dieses Kapitels näher eingehen.

Interessant ist aber vor allem ein Vergleich dieser Leitungsbahnen mit unseren physiologischen Kenntnissen von den vom Labyrinth ausgelösten horizontalen Augenbewegungen. Horizontale Augenbewegungen sind bekanntlich vor allem vom horizontalen Bogengang aus auszulösen. Wenn wir unter Voraussetzung der Richtigkeit der *Mach-Breuer*schen Theorie annehmen, daß die Ursache der gegenseitigen Ablenkung beider Augen bei Drehung des Kopfes in horizontaler Ebene das infolge der Trägheit eingetretene Zurückbleiben der Endolympe im horizontalen Kanal ist, so können wir aus den unmittelbaren Zusammenhängen eines

Labyrinthes mit dem gegenseitigen Rectus lateralis und dem gleichseitigen Rectus medialis ohne weiteres ablesen, daß die primäre Ablenkung der Augen bei horizontaler Kopfdrehung durch die *ampullopetale Strömung* des Bogenganges hervorgerufen werden konnte, nach dessen Seite das Gesicht gedreht wurde. Dies stimmt vollkommen mit der experimentellen Erfahrung von Ewald (1892) und Steinhausen (1932) überein, nach der eine künstliche *ampullopetale Strömung* im horizontalen Bogengang den wirksameren Reiz hervorruft, der sich in einer horizontalen Ablenkung beider Augen nach der Gegenseite kundgibt. Nun wissen wir aber, daß von einem Bogengang aus je nach der Strömung der Endolympe gerade gegensätzliche Augenbewegungen hervorgerufen werden können. Ob die in diesem Falle durch eine *ampullofugale Strömung* in einem horizontalen Bogengang (z. B. beim Kaltwassernystagmus) hervorgerufene Ablenkung beider Augen nach der Seite des gereizten Labyrinthes (langsame Phase des Nystagmus), einfach durch die anatomisch nachgewiesenen schwächeren Verbindungen des Labyrinthes mit den nach der gleichen Seite wendenden Muskeln erklärt werden kann, halte ich mindestens für fraglich. Es ist überhaupt ein sehr schwieriges Problem, wie ein und dieselbe Nervenendstelle diese verschiedenen zwei Reize hervorbringen kann. Die Erscheinungen bei Menschen und Tieren mit nur einem Labyrinth sprechen entschieden gegen die Annahme, daß die gegensätzliche Bewegungsreaktion der Augen einfach durch die von mir anatomisch nachgewiesenen schwächeren Verbindungen zwischen Labyrinth und dem antagonistischen Muskelpaar geleitet würde. Unter ganz physiologischen Bedingungen sind nämlich die von ein und demselben Labyrinth auf zwei antagonistische Augenmuskelgruppen auslösbaren Reize wenigstens im Enderfolg gleichwertig. Folglich ist es sehr unwahrscheinlich, daß der Reizleitung zu der einen Muskelgruppe ein aus sehr zahlreichen, zu der anderen ein aus ganz wenigen Fasern bestehendes Leitungssystem dienen sollte. *Wir müssen also angesichts des ganz unsymmetrischen Verhaltens der unmittelbaren Verbindungen zwischen Vestibulariskernen und Augenmuskelkernen über das hintere Längsbündel rein theoretisch zu dem Schlusse gelangen, daß die primäre vestibuläre Ablenkung der Augen nur in der einen Bewegungsrichtung durch die Fasern des hinteren Längsbündels erklärt werden kann. Bei der Bewegung in der entgegengesetzten Richtung muß ein anderer Leitungsapparat mitwirken.* Dies gilt freilich nur für den Fall, daß nur ein Labyrinth gereizt wird. Bei gleichzeitiger Funktion beider Labyrinthe, wie dies im Leben meist der Fall ist, wären die im Längsbündel verlaufenden unmittelbaren Verbindungen allein genügend, um alle vestibulären Reaktionen auf die Augenmuskeln zu übertragen. Inwiefern unter physiologischen Bedingungen nun die primären vestibulären Ablenkungen der Augen über das hintere Längsbündel oder über jene anderen Verbindungen geleitet werden, die wir annehmen müssen, ist eine Frage, zu der wir heute

noch nicht Stellung nehmen können. Interessanterweise gelangte *Lorente de Nó* (1927) auf dem Wege von physiologischen Untersuchungen zu genau demselben Ergebnis. *De Nó* stellte fest, daß das hintere Längsbündel zur Erklärung auch der langsamen Phase des vestibulären Nystagmus, d. h. der primär vestibulären Ablenkung allein nicht genüge. Den Weg der Reizleitung zwischen Augenmuskelnkernen und Vestibulariskernen verlegte *de Nó* in die *Formatio reticularis* der Brücke und des Mittelhirnes, wo verschiedene den vestibulären Augenbewegungen dienende Schaltneuronen liegen sollen. Diese Annahme konnte mit Hilfe der Achsenzylinderdegenerationsmethode und der Anwendung des stereotaktischen Instrumentes ganz exakt bewiesen werden. In vollkommener Übereinstimmung mit den Befunden von *Lorente de Nó* steht eine Vestibulariskerngruppe vorwiegend mit der gegenseitigen *Formatio reticularis* in Zusammenhang. Der Zusammenhang der *Formatio reticularis mesencephali* mit den nach der Gegenseite wendenden horizontalen Augenmuskeln erkannte ich im Laufe meiner Untersuchungen schon lange Zeit bevor ich mich mit den vestibulären Zusammenhängen der Augenmuskeln überhaupt beschäftigte. Aus dem Reizverlauf in meiner V. und VI. Komponente sieht man, daß ein Labyrinth auf diesem Wege gerade mit den Antagonisten jener Gruppe in Beziehung tritt, mit denen dasselbe auf dem Wege des hinteren Längsbündels unmittelbar zusammenhängt. Unser Schema hebt wahrscheinlich nur einen quantitativ stärkeren Spezialfall solcher Schaltungen über die *Formatio reticularis* hervor. Jedenfalls steht unser auf fast rein morphologischer Basis aufgebautes Schema im schönsten Einklang mit unseren heutigen Kenntnissen über die Physiologie der vestibulären Augenbewegungen.

Wenn wir schon zur Erklärung der langsamen Nystagmusphase die über die *Formatio reticularis* führenden Schaltungen nötig hatten, so gilt dies viel mehr noch für die schnelle Nystagmusphase. Daß diese ihren letzten Ursprung gleichfalls im Labyrinth haben muß, daran ist wohl kaum zu zweifeln, nachdem ein peripherischer Ursprung in den Muskeln ausgeschlossen werden konnte. Daß besonders die *schnelle Phase* mit der *Formatio reticularis* etwas zu tun haben muß, beweisen jene pathologischen Erfahrungen, die zeigen, daß Herde, die dieses Gebiet lädieren, sehr oft einen Ausfall derselben zur Folge haben, wobei die langsame Phase, die ja doch zum großen Teil über das Längsbündel geleitet wird, erhalten bleiben kann. Interessanterweise stören Herde in der Brücke (*Bárány, Krepuska*) die nach der Herdseite gerichtete, meine in der *Formatio reticularis* des Mittelhirnes angelegten Herde die nach der Gegenseite des Herdes gerichtete schnelle Nystagmusphase. Dies stimmt mit dem Verlauf meiner V. und VI. Komponente gut überein. Das Erhaltenbleiben eines horizontalen Nystagmus nach einem totalen Querschnitt zwischen Trochlearis und Abducenskern, wie es in den Experimenten von *de Kleyn* (1922) nachgewiesen wurde, zeigt, daß nicht nur der

im Mittelhirn liegende Teil der *Formatio reticularis*, sondern auch caudalere Teile derselben in der Schaltung zwischen den Vestibularis- und Augenmuskelkernen eine wenn auch wahrscheinlich untergeordnete Rolle besitzen. Wie *Lorente de Nó* richtig hervorhebt, kann man die *Formatio reticularis* nicht in einzelne Kerne verschiedener Funktion zerteilen, da die ganze komplizierte Zellsäule unter anderem der Schaltung zwischen verschiedenen Hirnnervenkernen und auch anderen vorwiegend absteigenden Bahnen (Hirnnervenanteil der Pyramidenbahn) dient¹.

Zieht man zu diesen Erwägungen auch meine (S. 729) über die Störung der schnellen Nystagmusphase erhobenen Befunde bei Zerstörung des *Nucleus interstitialis* heran, so ist wohl der Schluß berechtigt, daß die subcorticalen Blickzentren an der schnellen Phase des Nystagmus teilhaben. Auf diese Weise rücken andere nicht vestibuläre Nystagmusarten (z. B. optische) in den Bereich einer Erklärungsmöglichkeit. Durch die nachgewiesene Verbindung der occipitalen Hirnrinde mit der *Formatio reticularis* des Mittelhirnes ist eine Einwirkung von optischen Reizen auf den zentralen Schaltapparat des Nystagmus unmittelbar gegeben.

In den Verbindungen der Vestibulariskerne (V. und VI. Komponente) mit den subcorticalen Blickzentren erkennen wir die Möglichkeit einer unmittelbaren Einwirkung der vestibulären Reize auf die corticalen Blickbewegungen. Diese Möglichkeit wurde auf Grund klinischer Befunde des öfteren erwogen (*Marburg*, *Moeli-Marinesco* usw.), eine exakte experimentelle Grundlage erhielt sie durch die Untersuchungen von *Spiegel* und *Teschler* (1929), nach denen nach Zerstörung der einseitigen Vestibulariskerne von der gegenseitigen Hirnrinde aus eine Blickwendung nach der Herdseite nicht mehr ausgelöst werden kann. Ich glaube, daß dieser Befund sich mit meinen in Abb. 8 zusammengestellten morphologischen Befunden zwanglos erklärt, wenn man annimmt, daß das horizontale Blickzentrum in seiner Funktion gestört wird, wenn ihm von den gegenseitigen Vestibulariskernen nicht die normalen Reize zugeführt werden. Hier gelangen wir auch zu der Erklärung der gleichseitigen „*pontinen Blicklähmung*“, die sich mit meiner Lokalisation des horizontalen Blickzentrums nicht zu vereinbaren lassen schien. Ein Brückenerd mit gleichseitiger Blicklähmung kann, wie dies einige Fälle von *Sántha* (1933—1935) zeigen, durch Zerstörung der *Formatio reticularis* die Verbindung zwischen Vestibulariskernen und dem gegenseitigen horizontalen Blickzentrum lädieren, wenn auch das hintere Längsbündel noch intakt ist. Die Folge ist ein Ausfall unter den Komponenten, die

¹ In einer später zu veröffentlichenden Arbeit beabsichtige ich darzulegen, daß die allgemeine Vorstellung von der Funktion der *Formatio reticularis* im Hirnstamm einer wesentlichen Korrektur bedarf, in der Hinsicht, daß diese zum großen Teil einen äußerst komplizierten Schaltapparat für die Hirnnervenfunktionen darstellt. Dabei kann schon jetzt hervorgehoben werden, daß aus der cytoarchitektonischen Einheitlichkeit oder Untergliederung eines Gebietes auf die Lokalisation gewisser Funktionen nicht ohne weiteres geschlossen werden kann.

den Blick nach der Herdseite lenken. Dies wäre auch mit der Erfahrung gut zu vereinbaren, daß es sich bei Brückenherden mehr um eine Blickparese, denn um eine Lähmung handelt. Hierfür spricht auch ein bisher ganz unerklärlicher Befund *Báránys*, nach dem bei Kaltwasserkalorisation des Ohres auf der Seite der pontinen Blicklähmung während der Kalorisation beide Augen in die sonst gelähmte Richtung gewendet werden können. Dieser Befund schließt eine Unterbrechung der corticalen Blickbahn bei der pontinen Blicklähmung a priori aus. Wir wissen jedoch, daß bei dem Kaltwassernystagmus die nach der Gegenseite wirkenden Kräfte abgeschwächt werden, wodurch eine primäre vestibuläre Ablenkung beider Augen nach der gereizten Seite (langsame Phase) und ein Nystagmus mit schneller Phase nach der Gegenseite eintritt. Man könnte also annehmen, daß durch Ausfall der nach der Gegenseite wirkenden Kräfte ein neues Gleichgewicht eintritt, das den willkürlichen Blick nach der sonst gelähmten Seite gestattet.

Wenn es uns auch unmöglich ist, heute diese ungemein komplizierten Schaltungen zu überblicken, so glaube ich doch, daß genügend Gründe für die Annahme vorliegen, daß *die Vestibulariskerne besonders im Sinne der Gleichgewichtstheorie tatsächlich einen Einfluß auf die willkürlichen Blickbewegungen haben, in dem sie durch ihre Verbindungen mit den antagonistisch bzw. synergetisch auf die Augen einwirkenden Muskeln jenes labile Gleichgewicht herstellen, in das die corticale Innervation eingreift und bald den nach der einen, bald den nach der anderen Richtung wirkenden Kräften das Übergewicht gibt.* Dies mag wohl auch die Leichtigkeit und Feinheit erklären, mit der die vestibulären und corticalen Reize stets zusammenwirkend die Stellung der Augen beeinflussen. Wir dürfen freilich nicht vergessen, daß die auf Abb. 8 dargestellten Verhältnisse eine grobe Schematisierung der tatsächlichen Lage bedeuten, die uns nur eine ganz annähernde Vorstellung über den tatsächlichen Reizverlauf geben können. Immerhin beruht das Schema auf exakter morphologischer Grundlage, die bisher durchaus fehlte.

b) Vertikale und Rollbewegungen der Augen.

Die vertikalen und rotatorischen Bewegungen der Augen müssen gemeinsam behandelt werden, teils weil sich diese Bewegungen stets mehr oder minder kombinieren, in erster Linie aber weil diese Bewegungen ein gemeinsames subcorticales Blickzentrum besitzen. Es wäre durchaus möglich, in dem gleichen Sinne wie bei den Horizontalbewegungen die corticalen und vestibulären Bahnen zu einem gemeinsamen System zu synthetisieren. Ebenso wie bei den Horizontalbewegungen ließen sich sämtliche Komponenten zusammenstellen, die sich gegenseitig in labilem Gleichgewicht halten. Leider ist es aber wegen der Kompliziertheit der Verhältnisse unmöglich, diese Synthese in einem Schema darzustellen, da wir ein ganz unübersichtliches Bild gewinnen würden. Dadurch, daß

ein *Nucleus interstitialis* mit allen vier verticalen und rotatorischen Augenmuskeln im Zusammenhang steht, ist es uns unmöglich, in die Wirkungsweise des subcorticalen Blickzentrums einen Einblick zu gewinnen, vor allem weil wir die feinere innere Schaltung des *Nucleus interstitialis* nicht kennen. Im folgenden will ich es versuchen an Hand der erhobenen und der in dem Schrifttum niedergelegten Befunde den zentralen Leitungsmechanismus der verticalen und rotatorischen Augenbewegungen darzulegen.

Die Rindenimpulse gelangen, wie wir aus unseren Befunden im II. Kapitel sehen, unmittelbar zu dem *Nucleus interstitialis* (Cajal), und zwar zum gleichseitigen. Von diesem aus können sämtliche verticalen und rotatorischen Augenmuskeln innerviert werden. Dies ist auch notwendig, da bei einem Blick aufwärts die beiden *Recti superiores* und *Obliqui inferiores* zugleich innerviert werden. Gleichzeitig müssen im Sinne der reziproken Innervation beide *Recti inferiores* und *Obliqui superiores* erschlaffen. Beim Blick nach unten geschieht gerade das umgekehrte. Wir sehen also, daß unsere morphologischen Befunde genau mit der physiologischen Notwendigkeit zusammentreffen. Interessant ist auch, daß durch die beiden Interstitialkerne die vertikalen und rotatorischen Augenmuskeln eine doppelseitige Rindeninnervation erhalten. Dies erklärt uns das Fehlen einer corticalen verticalen Blicklähmung. Durch Reizungen der Hirnrinde können freilich vertikale und rotatorische Blickkrämpfe ohne weiteres ausgelöst werden, wie dies in der menschlichen Pathologie auch beobachtet wurde.

Daß der *Nucleus interstitialis* das subcorticale Blickzentrum der vertikalen und rotatorischen Augenbewegungen ist, geht ohne den geringsten Zweifel aus meinen Befunden hervor. Die rostralen Vierhügel, in die dieses Zentrum im allgemeinen verlegt wird, haben mit den Vertikalen und rotatorischen Augenbewegungen sicher nichts zu tun. Auch horizontale Blickbewegungen sind aus dem eigentlichen Gebiet der rostralen Vierhügel nicht auszulösen, nur aus der tiefer gelegenen *Formatio reticularis*. Wie schon erwähnt, weisen auch neuere klinische Befunde in diese Richtung (Benedek-Juba).

Die vestibuläre Innervation der vertikalen und rotatorischen Augenmuskeln ging aus den Degenerationsuntersuchungen gleicherweise ganz eindeutig hervor, und bestätigt die auf Grund physiologischer und pathologischer Beobachtungen gewonnenen Vorstellungen über die Wirkung des Labyrinthes auf diese Augenmuskeln in jeder Beziehung. Ein Labyrinth steht von den vertikalen und schiefen Muskeln vorwiegend mit dem gleichseitigen *Musculus rectus superior* und *Musculus obliquus superior*, sowie dem gegenseitigen *Musculus rectus inferior* und *obliquus inferior* in unmittelbarem Zusammenhang. Folglich hat das Labyrinth die Tendenz das gleichseitige Auge zu heben und nach innen zu rollen, das gegenseitige Auge zu senken und auswärts zu rollen.

Sehr lehrreich ist ein Vergleich zwischen den anatomisch nachweisbaren Zusammenhängen eines Labyrinthes mit den Augenmuskelkernen und den unter physiologischen Bedingungen ausgelösten labyrinthären Augenbewegungen. Hierzu eignet sich besonders die Drehung des Kopfes in der Frontalebene (d. h. um eine occipitonasale Achse). Bei Drehung des Kopfes in dieser Ebene treten bekanntlich kompensatorische Augenbewegungen ein, die nach der heute allgemein anerkannten Auffassung hauptsächlich von den vertikalen Bogengängen ausgelöst werden. Die Augen werden schließlich in einer der jeweiligen Stellung des Kopfes entsprechenden kompensatorischen Augenstellung festgehalten. Die Reize für diese kompensatorischen Augenstellungen werden wahrscheinlich eher von den Maculae ausgelöst. Betrachten wir nun zuerst die mutmaßlich von den Bogengängen ausgelösten Reaktionen. Bei einer Drehung des Kopfes in der Frontalebene ist die Strömung der Endolympe in den beiden vertikalen Bogengängen desselben Labyrinthes stets gleichsinnig, und zwar in dem Labyrinth, das gegen die Schulter gesenkt wird, *ampullofugal*, also von der Ampulle nach dem Kanal gerichtet, im anderen Labyrinth, das ausgehend von der normalen Kopfstellung nach oben gewendet wird, dagegen in beiden Vertikalkanälen *ampullopetal* gerichtet. Wir wissen auch, daß bei einer Drehung des Kopfes in dieser Ebene bei Tieren mit seitwärtsstehenden Augen das Auge der nach unten gewendeten Seite nach oben, der nach oben gewendeten Seite nach unten abgelenkt wird. Bei Tieren mit frontalstehenden Augen und beim Menschen tritt in diesem Falle die bekannte Gegenrollung ein, wobei das Auge der nach der Schulter gewendeten Seite um die optische Achse nach innen, das gegenseitige nach außen gerollt wird. Aus den Untersuchungen von *Högyes* ging nun klar hervor — was leider in der einschlägigen Literatur auch nach dem Erscheinen der deutschen Übersetzung seiner Arbeiten einer näheren Beachtung nicht gewürdigt wurde —, daß beim Kaninchen mit seitlicher Augenstellung bei der Drehung des Kopfes um seine occipitonasale Achse nicht nur rein vertikale, sondern auch rotatorische und horizontale Augenbewegungen auftreten. Diese rotatorischen Bewegungen sind dieselben, die auch beim Menschen als Gegenrollung beobachtet werden können. Diese Beobachtungen wurden später durch die ganz exakten Experimente von *Lorente de Nó* klar bewiesen. Schon *Högyes* erkannte richtig, daß von den bei Drehung des Kopfes um die occipitonasale Achse eintretenden Muskelreaktionen je nach der Augenstellung bald die verticale, bald die rotatorische Komponente quantitativ stärker zum Ausdruck gelangt. Die im Schrifttum oft auftauchende Annahme einer Verschiedenheit der vestibulo-oculomuskulären Verbindungen bei Tieren mit seitlicher und mit frontaler Augenstellung ist vollkommen unbegründet. Wie ich weiter unten auszuführen gedenke, beruht die Verschiedenheit der sichtbaren Reaktionen hauptsächlich auf der verschiedenen Zugrichtung der Muskeln.

Wir sehen also, daß bei der Drehung des Kopfes um die occipitonasale Achse das Auge der nach unten gewendeten Gesichtshälfte nach oben abgelenkt und nach innen rotiert, das Auge der nach oben gewendeten Gesichtshälfte nach außen rotiert und nach unten abgelenkt wird. Vergleichen wir diese Erfahrung mit den nachgewiesenen unmittelbaren Leitungsbahnen, die zeigen, daß ein Labyrinth mit dem gleichseitigen *Musculus rectus* und *obliquus superior* und mit dem gegenseitigen *Musculus rectus* und *obliquus inferior* in unmittelbarem Zusammenhange steht, so ist es ohne weiteres klar, daß die bei dieser Drehung beobachtete Reaktion der Augen am einfachsten durch das Labyrinth ausgelöst werden konnte, in dessen vertikalen Bogengängen eine *ampullofugale Lymphströmung* entstand¹. Bekanntlich zeigen die Experimente *Ewalds* und *Steinhausens*, daß bei beiden vertikalen Bogengängen die ampullofugale Lymphströmung die wirksamere ist. Ebenso wie beim horizontalen Bogengang stehen also unsere anatomischen Befunde im schönsten Einklange mit den bisherigen physiologischen Erfahrungen. Für die von den gleichen Bogengängen durch *ampullopetale* Strömung auch allein auslösbaren entgegengesetzten Augenbewegungen gelten dieselben Erwägungen, die bei den horizontalen Bogengängen erörtert wurden.

Bei der Kopfdrehung um die occipitonasale Achse haben wir es freilich auch vor allem mit kompensatorischen Augenstellungen zu tun, die jedoch in derselben Richtung liegen wie die Bewegungsreaktionen. Liegt ein Tier auf einer Seite, so ist das Auge der nach unten liegenden Seite nach oben abgelenkt und nach innen rotiert, das oben liegende Auge nach unten abgelenkt und nach außen rotiert (je nach der Stellung der Augen im Kopfe ist die eine oder die andere Komponente stärker vertreten). Dies entspricht am untenliegenden Auge einem Kontraktionszustand des *Musculus rectus* und *obliquus superior*, am obenliegenden Auge einem Kontraktionszustand des *Musculus rectus* und *obliquus inferior* (die horizontalen Augenmuskeln wollen wir hier nicht berücksichtigen, da sonst unsere Erwägungen zu kompliziert werden). In Anbetracht der nachgewiesenen Leitungsbahnen auf Abb. 6 müssen wir den Schluß ziehen, daß das untenliegende Labyrinth den Hauptanteil am Hervorrufen dieser Augenstellung hat. Daß dies zutrifft, ist längst bekannt (*Magnus*). Alle experimentellen Angaben deuten darauf hin, daß ein Labyrinth den maximalen Lagereiz auf die Augenmuskeln ausübt, wenn es bei Seitenlage des Kopfes unten, den minimalen, wenn es oben liegt. Diese Erwägungen machen es uns erst verständlich, warum die anatomisch nachweisbaren Zusammenhänge der einseitigen Vestibulariskerne mit den Augenmuskelnkernen so einfach sein können, obwohl sie doch eine grobe Summierung aller aus den verschiedenen Sinnesendstellen eines Labyrinthes den Augenmuskeln unmittelbar zuführenden Leitungen darstellen. Einfach, weil alle aus einem Labyrinth ausgelöst

¹ D. h. aus dem Labyrinth der nach unten gewendeten Seite.

Reize im wesentlichen gerade denselben Augenmuskeln zugeleitet werden. Daß dies so ist, darf uns nicht wundern, da Bogengänge und Maculae im großen und ganzen dieselben Reaktionen auf die Augenmuskeln ausüben wollen, nur reagieren die verschiedenen Sinnesendstellen auf verschiedene physikalische Vorgänge im Labyrinth. Gewisse Sinnesendstellen (Bogengänge) reagieren bei einer einfachen Drehung des Kopfes auf die dabei entstandene Winkelbeschleunigung, andere (Maculae) perzipieren die neu entstandene Lage des Kopfes. Der Enderfolg auf die Augen ist bei einfachen, von der Normalstellung ausgehenden Bewegungen derselbe (*Magnus*). Bei Bewegungen, die von unphysiologischen Stellungen ausgehen, interferieren die Bewegungs- und Lagereize in verschiedenster Weise. Es ist hier nicht der Ort, näher auf diese Fragen einzugehen, es kann nur angedeutet werden, daß diese anatomischen Befunde gegen eine schärfere funktionelle Sonderung der Bogengänge und der Maculae sprechen, und dazu beitragen die Grenzen zwischen beiden Systemen mehr und mehr zu vermischen, wie dies besonders durch die experimentellen Befunde von *Lorente de Nó* schon bisher geschehen ist.

Die auf Abb. 6 und 7 dargestellten Leitungsbahnen erklären auch einen zuerst von *Högyes* unternommenen, im Schrifttum gleicherweise nicht weiter berücksichtigten Versuch, der dann von *de Nó* unabhängig genauestens studiert wurde. Nach einer sagittalen Durchtrennung von Brücke und Medulla in der Mittellinie sind sämtliche kompensatorischen Augenstellungen aufgehoben, was kein Wunder ist, da durch einen solchen Eingriff sämtliche unmittelbaren, wahrscheinlich auch komplizierteren Verbindungen zwischen Labyrinth und vertikalen und schiefen Augenmuskeln aufgehoben sind. Abb. 7 erklärt uns vor allem auch den Ausfall der schnellen Nystagmusphase nach diesem Eingriff (vgl. das im ersten Teil dieses Kapitels über die schnelle Phase Gesagte).

Eine weitere Vertiefung unserer diesbezüglichen Erkenntnisse kann durch eine nähere Betrachtung der Verhältnisse bei Kopfdrehungen in *sagittaler Ebene* (Drehung um die bitemporale Achse) herbeigeführt werden. Wir wissen, daß bei solchen Drehungen beide Labyrinthine sich parallel bewegen, also annähernd dieselben Reize hervorbringen. Andererseits zeigt uns aber eine Projektion der Bogengänge in die Sagittalebene, daß die Lymphströmung in den beiden vertikalen Bogengängen einer Seite gegensinnig ist. Bei der Drehung nach vorne (Nase nach unten) ist die Strömung im oberen Bogengang *ampullofugal* und im unteren *ampullopetal*, bei Drehung nach hinten (Nase nach oben) umgekehrt: im unteren ampullofugal, im oberen ampullopetal. Da wir aus dem Vorhergehenden und aus experimentellen Befunden von *Ewald* und *Steinhausen* wissen, daß in den vertikalen Bogengängen die ampullofugale Strömung die wirksamere ist, was auch durch die Leitungsbahnen wahrscheinlich gemacht werden konnte, ist aus den bei Kopfdrehung in der Sagittalebene erfolgenden Augenbewegungen leicht abzulesen, welche

Augenmuskeln mit den verschiedenen vertikalen Bogengängen vorwiegend zusammenhängen. Bei Tieren mit seitwärtsstehenden Augen werden bei der Drehung nach vorn beide Augen nach außen radgedreht und etwas gehoben (*Högyes*), bei Drehung nach hinten beide Augen nach innen radgedreht und etwas gesenkt. (Die hierbei eintretenden geringfügigen horizontalen Augenbewegungen vernachlässigen wir der Einfachheit halber). Bei Tieren mit frontaler Augenstellung ist die rotatorische Komponente kaum zu beobachten, bei Drehung nach vorn werden die Augen gehoben, bei der Drehung nach hinten beide Augen gesenkt. Aus der Wirkungsweise der Augenmuskeln ist es leicht abzulesen, daß diese Augenbewegungen bei Drehung nach vorn durch beide *Musculi recti superiores* und *obliqui inferiores* bei der Drehung nach hinten durch die *Musculi recti inferiores* und *obliqui superiores* hervorgerufen werden. Da bei der Drehung nach vorn die Lymphströmung im oberen Bogengang ampullofugal ist, kommen wir zum logischen Schluß, daß die oberen Bogengänge vorwiegend den *Rectus superior* und *Obliquus inferior* umgekehrt die unteren Bogengänge den *Musculus rectus inferior* und *obliquus superior* innervieren. Im einzelnen innerviert der:

Rechte obere Bogengang	{ den rechten M. rect. sup. und den linken M. obl. inf.
Linke obere Bogengang	{ den linken M. rect. sup. und den rechten M. obl. inf.
Rechte untere Bogengang	{ den linken M. rect. inf. den rechten M. obl. sup.
Linke untere Bogengang	{ den rechten M. rect. inf. und den linken M. obl. sup.

Freilich handelt es sich hier nur um die unmittelbar über das hintere Längsbündel verlaufende Innervation. Wie bei den horizontalen Bogengängen müssen der gegensätzlichen Lymphströmung andere kompliziertere Bahnen zur Verfügung stehen, so daß wir hier nur von einer vorwiegenden und unmittelbarer Innervation sprechen können. *Högyes* gelangte auf Grund seiner Experimente als erster, wenn auch auf ganz anderem Wege, zu der gleichen Vorstellung¹.

¹ Interessanterweise gelange ich durch rein auf die anatomisch nachgewiesenen Leitungsbahnen gegründete Gedankengänge genau zu demselben Ergebnis wie zuerst *Högyes* und später *Ewald*, der auf Grund seiner klassischen Experimente aussagte, daß *jeder Bogengang die Augen in seiner eigenen Ebene bewegt*. Dies trifft freilich genau nur für Tiere mit seitwärtsstehenden Augen zu. Bei frontaler Augenstellung werden die Augenbewegungen etwas modifiziert (vgl. meine späteren Ausführungen über diesen Gegenstand). Daß man auf zwei so grundverschiedenen Wegen bei einer so komplizierten Frage zu demselben Ergebnis kommt spricht wohl deutlich genug für die Richtigkeit der Theorie. Der Unterschied zwischen *Högyes* (1880) und *Ewald* (1892) ist nur der, daß *Högyes* den Zusammenhang einer Crista mit zwei Augenmuskeln angab, genau wie ich vorstehend, *Ewald* aber nur die bei Reizung eines Bogenganges beobachteten Augenbewegungen berücksichtigte. *Högyes* kam zu seinem Ergebnis teils auf Grund isolierter Bogengangsreizungen, die jedoch wesentlich weniger exakt waren wie die *Ewalds*, teils auf dem Wege einer auf die labyrinthären Augenbewegungen gegründeten überaus geistvollen (wenn auch in einigen Beziehungen irrtümlichen) Spekulation.

Lorente de Nó hält bekanntlich solche Erwägungen für absolut abwegig, da von jedem Bogengang aus sämtliche Augenmuskeln in Bewegung gesetzt werden konnten. Diese Tatsache ist nicht zu leugnen, um so mehr als schon die Experimente von *Högyes* auf diesen Stand der Dinge hinwiesen. Ich fühle mich nicht berufen, an den Befunden *de Nós* Kritik zu üben. Trotzdem besitzen wir in den Degenerationserscheinungen nach Zerstörung der Vestibulariskerne einen klaren anatomischen Befund, der mit vielen physiologischen Erscheinungen übereinstimmt, so daß es meines Erachtens gestattet ist, aus diesen Verbindungen unsere Schlüsse zu ziehen. Zunächst geht aus diesem Befund eindeutig hervor, daß ein Labyrinth mit drei Muskeln des einen, und mit drei anderen Muskeln des anderen Auges in ziemlich unmittelbarem Zusammenhange steht. Dabei ist zu erwägen, daß die nachgewiesenen Leitungsbahnen die Summe der Verbindungen zwischen den fünf Sinnesendstellen im Labyrinth mit den Augenmuskeln darstellt. Daß die Summe der unmittelbaren Verbindungen eines Labyrinthes mit den Augenmuskeln einen bedeutsameren Zusammenhang mit nur der Hälfte der Augenmuskeln zeigt, kann logisch auf zwei verschiedene Arten erklärt werden: 1. Man kann annehmen, daß die verschiedenen Endstellen mit denselben sechs Augenmuskeln zusammenhängen, d. h., daß die von den verschiedenen Sinnesstellen aufgenommenen Reize von den Vestibulariskernen eventuell auf einer gemeinsamen Leitungsbahn zwischen den Vestibulariskernen und den Augenmuskeln weitergeleitet werden. 2. Kann man auch annehmen, daß jede Sinnesendstelle vorwiegend nur mit wenigen (etwa zwei) Augenmuskeln stärker zusammenhängt und sich die verschiedenen Verbindungen der einzelnen Sinnesendstellen auf die Zahl von sechs Augenmuskeln ergänzen. Ich glaube, daß beide Erklärungen zugleich zutreffen, nämlich die erstere bezüglich der Verbindungen von den Otolithen- und Bogengangsendstellen und die zweite bezüglich der Verbindungen der einzelnen Bogengänge. Daß der Otolithenapparat eines Labyrinthes mit dem gleichseitigen *Musculus rectus* und *obliquus superior* und mit dem gegenseitigen *Musculus rectus* und *obliquus inferior* in Verbindung steht, geht aus der erwähnten Beobachtung über den Ausfall der Lagereflexe auf das Auge nach sagittaler Durchtrennung der Fossa rhomboides in der Mitte deutlich hervor. Eine Verbindung mit dem gleichseitigen *Musculus rectus medialis* und dem gegenseitigen *Musculus rectus lateralis* ist möglicherweise auch vorhanden. Daß die drei Bogengänge zusammen wenigstens mit sechs Augenmuskeln zusammenhängen müssen, daran ist wohl nicht zu zweifeln. Folglich ist es auch zu erwarten, daß sich die Verbindungen der Otolithen- und Bogengangsendstellen auf dieselben sechs Augenmuskeln beziehen, da andernfalls die Degenerationserscheinungen nach Zerstörung der einseitigen Vestibulariskerne sich unbedingt auf mehr als sechs, ja eigentlich alle Muskelkerne ausdehnen müßten, was, wie erwähnt, nicht zutrifft, da man den nur nach langem Suchen aufzufindenden spärlichen

degenerierten Achsenzyklindern in den anderen sechs Kernen unmöglich eine Gleichwertigkeit mit der hochgradigen Degeneration in den sechs innervierten Kernen zusprechen kann. Für die Verbindungen der drei Bogengangscristae ist die zweite Erklärungsmöglichkeit die logische, indem man einen vorwiegenden Zusammenhang einer Ampulle mit je zwei Augenmuskeln in dem ausgeführten Sinne annimmt, was auch mit den physiologischen Erscheinungen gut übereinstimmt.

Nun ist freilich anzunehmen, daß die von den verschiedenen Sinnesendstellen entspringenden Reize schon in den Vestibulariskernen verarbeitet werden, so daß von einer Sinnesendstelle aus theoretisch sechs Muskeln innerviert werden können. Auch diese Möglichkeit erlaubt es uns nicht, alle vestibulären Augenmuskelreflexe zu erklären, ebensowenig wie die Beobachtungen von *Lorente de Nó*. Auf Grund meiner neurologischen Befunde komme ich also zu demselben Schlusse, wie dieser Autor, indem ich einen über die *Formatio reticularis* und den *Interstitialkern* verlaufenden komplizierten Schaltapparat annehme, für den meine Untersuchungen in Kapitel VI wesentliche anatomische Grundlagen zutage förderten. Dieser Schaltapparat ist es, mit dessen Hilfe der Reiz einer Sinnesendstelle des Labyrinthes eventuell allen Augenmuskeln beider Augen zugeführt werden kann.

Meines Erachtens handelt es sich hier um zwei verschiedene Verbindungssysteme, zwischen Labyrinth und Augenmuskeln. Das über das hintere Längsbündel verlaufende System bildet sozusagen den Grundstock der labyrinthären Augenmuskelninnervation. Mit Hilfe dieses Systems gelangen die einzelnen Sinnesendstellen im Labyrinth mit bestimmten Augenmuskeln in vorwiegenden Zusammenhang, z. B. die Bogengänge mit denjenigen Muskeln, die die Augen in der Ebene des Bogenganges bewegen. Diese Verbindungen leiten unter physiologischen Bedingungen die einfachen labyrinthären Augenmuskelreaktionen. Zu diesem Grundapparat gesellt sich sekundärerweise ein komplizierter Schaltapparat (*Formatio reticularis* und *Nucleus interstitialis*) hinzu, der die anatomische Grundlage komplizierterer Reaktionen (z. B. Nystagmus) ist und der Verfeinerung und Vereinheitlichung der labyrinthären Augenmuskelreflexe dient. Dieser Apparat gewinnt dadurch, daß er zugleich als willkürliches Blickzentrum dient, und so die den Augenmuskelkernen von der Hirnrinde, dem Labyrinth und wahrscheinlich auch anderen Teilen des Nervensystems zuströmenden Reize verarbeitet, eine hohe Bedeutung als Integrationszentrum der gesamten Innervation der Augenbewegungen.

In Anbetracht dessen, daß das hintere Längsbündel eines der phylogenetisch älteren Systeme ist, kann man annehmen, daß von beiden Verbindungssystemen das über das hintere Längsbündel verlaufende das phylogenetisch ältere ist, zu dem im Laufe der Entwicklung der Schaltapparat der *Formatio reticularis* usw. hinzutritt. Die Funktionen dieser Systeme ergänzen und überlagern sich weitgehend, so daß es bei

Säugern wohl kaum möglich sein dürfte die beiden auseinanderzuhalten. Deshalb wäre es von besonderem Interesse, die labyrinthären Augenmuskelreflexe bei niederen Wirbeltieren möglichst genau zu studieren.

Somit glaube ich, daß zwischen den Untersuchungsergebnissen von *Lorente de Nó* und den Erwägungen, die ich an die von mir anatomisch nachgewiesenen Bahnen knüpfte, kein wesentlicher Widerspruch besteht.

Im übrigen zeigen die Drehversuche von *Lorente de Nó* (bei Drehung um in der Sagittalebene liegende Achsen) ganz deutlich, daß bei jedem Versuch der *M. rectus superior* und *obliquus inferior* oder aber der *M. rectus inferior* und *obliquus superior* gemeinsam, die beiden Muskelpaare aber ganz unabhängig voneinander reagieren. Dies zeigt klar, daß ein Drehreiz, der einen vertikalen Muskel in Aktion versetzt, stets auch den entgegengesetzten Obliquus mitbewegt, wie dies nach den von mir angegebenen Verbindungen auch zu erwarten ist. Daß bei *Lorente de Nó* der Nystagmus der jeweils zusammen reagierenden vertikalen bzw. schiefen Muskeln einander entgegengesetzt war, ist selbstverständlich, da in diesen Experimenten, bei denen in den Bogengängen der beiden Seiten stets entgegengesetzte Strömungen auftraten, immer nur die Muskeln eines Auges registriert wurden, folglich von den gemeinsam reagierenden Muskelpaaren der eine vorwiegend von einem, der andere vom anderen Labyrinth in Bewegung gesetzt wurde. Auch die Untersuchungen *Lorente de Nó*s deuten also entschieden in der Richtung, daß ein Bogengang einen vorwiegenden Zusammenhang mit je zwei Augenmuskeln hat.

Einen interessanten Spezialfall würden Drehversuche bedeuten, die in einer zu den vertikalen Bogengängen parallelen (mit der Sagittalebene einen Winkel von 45° einschließenden) Ebene ausgeführt würden. In diesem Falle würde immer nur ein vertikaler Bogengang der einen und einer der anderen Seite erregt werden, und zwar bei der Drehung nach vorne der obere und bei der Drehung nach hinten der hintere (wegen der ampullofugalen Strömung). Leider standen mir die notwendigen Hilfsmittel für eine exakte Ausführung und Registrierung nicht zur Verfügung. In einfachen Drehversuchen sieht man an Kaninchen ganz klar, daß bei einer solchen Drehung nach vorn sich das Auge der Seite, dessen oberer Bogengang in die Drehungsebene fiel, nach oben (*M. rect. sup.*) bewegt, das entgegengesetzte Auge nach außen radgedreht (*M. obl. inf.*) wurde. Bei Drehung nach hinten wurde umgekehrt das Auge der Seite des in die Drehungsebene fallenden hinteren Bogenganges nach innen radgedreht (*M. obl. sup.*) und das entgegengesetzte Auge nach unten (*M. rect. inf.*) abgelenkt. Freilich entstehen dabei auch horizontale Augenbewegungen. Diese Versuche sind nicht mit der nötigen Exaktheit ausgeführt worden, sie beweisen deshalb nichts Sicheres, immerhin entsprach die beobachtete Augenmuskelreaktion genau dem, was wir auf Grund der erwähnten vorwiegenden Zusammenhänge der Bogengänge mit den einzelnen Augenmuskeln erwarten müssen.

Zum Schlusse ist es von Interesse näher auf die Frage einzugehen, warum die kompensatorischen Augenstellungen und Bewegungen je nach der Stellung der Augen im Kopfe verschieden sind, und ob es gestattet ist hieraus, wie es im Schrifttum oft getan wird, auf einen Unterschied in den zentralen Leitungsapparaten zu schließen (*Magnus*). Wie allgemein bekannt, entstehen bei Tieren mit seitwärtsstehenden Augen (Kaninchen) bei Drehung des Kopfes um seine occipitonasale Achse vorwiegend vertikale, bei Tieren mit frontaler Augenstellung (Katze, Affe, Mensch) Raddrehungen der Augen in Form der bekannten Gegenrollung. Wie erwähnt, erkannte schon *Högyes*, daß es sich hierbei nur um die quantitativ stärkste Komponente der Bewegung handelt, da zu den vertikalen Augenbewegungen des Kaninchens bei solcher Drehung sich stets eine kleine Gegenrollung in demselben Sinne, wie beim Menschen, ja sogar horizontale Augenbewegungen hinzugesellen. Diese Beobachtung wurde im Schrifttum vollkommen vernachlässigt, erhielt aber

in den Experimenten von *Lorente de Nó* seine vollkommenste Bestätigung, indem dieser nachwies, daß bei einer occipitonasalen Drehung des Kopfes sämtliche Augenmuskeln irgendeine Reaktion zeigen¹. Es handelt sich lediglich um das quantitative Vorherrschen einer Komponente, wie es je nach der Stellung der Augen zweckmäßig ist. Daß dies so ist, zeigen Tiere mit Augen, die weder frontal noch seitlich, sondern nach vorne außen gestellt sind. Beim Hund, dessen Augenstellung wesentlich weniger frontal ist, als die der Katze, kann man bei der Drehung um die occipitonasale Achse schon mit freiem Auge gut beobachten, daß vertikale Augenbewegungen (im gleichen Sinne wie beim Kaninchen) und rotatorische (im gleichen Sinne wie bei Katze und Mensch) gleichzeitig auftreten. Diese Beobachtung legt den Gedanken nahe, daß es sich bei diesen verschiedenen Bewegungen im wesentlichen nur um die durch verschiedene Stellung der Augen bedingten Unterschiede in der Zugwirkung derselben Muskeln handelt.

Wie es weiter oben schon ausführlich besprochen wurde, wird bei der Drehung des Kopfes um seine occipitonasale Achse beim Kaninchen das nach unten gewendete Auge vorwiegend gehoben und nach innen rotiert, das oben liegende Auge nach unten gewendet und nach außen rotiert. Dies entspricht am untenliegenden Auge der vorwiegenden Kontraktion des *M. rect. sup.* und des *M. obl. sup.*, am obenliegenden Auge derjenigen des *M. rect. inf.* und des *M. obl. inf.* Bei frontaler Augenstellung ist in der Seitenlage des Kopfes das untere Auge nach innen, das obere Auge nach außen radgedreht, eine vertikale Divergenz der Augen ist z. B. bei der Katze sowie auch beim Menschen nicht zu beobachten. Welcher Muskelwirkung entspricht nun beim frontalstehenden Auge diese Stellung? Am untenliegenden Auge zweifellos einer vorwiegenden Kontraktion des *M. obl. sup.*, am obenliegenden der des *M. obl. inf.*, also denselben Muskeln, die auch beim Kaninchen mitwirkten. Nehmen wir nun an, daß sich ebenso, wie auch am Kaninchen mit dem *Obliquus* auch stets der gleichnamige *Rectus* kontrahiert so ist die Lage, wie folgt: Beim frontalblickenden Auge (Mensch) hat, der Zug des *M. rect. sup.* folgende Wirkung auf das Auge: das Auge wird gehoben nach innen rotiert und adduciert. Der *M. obl. sup.* rotiert das Auge nach innen, abduziert das Auge und senkt den Blick. Folglich sind die sich gleichzeitig kontrahierenden Muskeln des untenliegenden Auges bezüglich der Rotation *Synergeten*, bezüglich der vertikalen und horizontalen Bewegung *Antagonisten*. Es müßte der Enderfolg also eine reine Raddrehung nach innen sein, was beim Menschen auch zutrifft. Beim obenliegenden Auge sollen sich der *M. obl. inf.* und *rectus inf.* gleichzeitig kontrahieren. Der erstere Muskel rotiert das Auge nach außen, hebt und abduziert es, der letztere senkt, adduciert das Auge und raddreht es nach außen. Der Enderfolg muß eine reine Raddrehung nach außen sein, was bekanntlich auch zutrifft. Diese theoretischen Erwägungen können praktisch einfach ausprobiert werden. Bei einer Katze durchschnitt ich den *M. rectus medialis* und anteponierte den *M. rectus lateralis*, wodurch das Auge stark seitwärts gestellt wurde. An diesem Auge erscheint bei einer Drehung um die occipitonasale Achse sogleich eine Vertikalbewegung des Auges im gleichen Sinne, wie beim Kaninchen, was sich daraus erklärt, daß in dieser Stellung des Auges die vertikale Komponente der vertikalen Recti wesentlich größer, die vertikalbewegende Komponente der Obliqui dagegen kleiner wurde, so daß in der Bewegung des Auges die vertikale Wirkung des entsprechenden Rectus zur Auswirkung gelangt. Umgekehrt ist bei

¹ Ich glaube, daß an dieser Stelle die Erklärung, die *Lorente de Nó* seinen Befunden gibt, nicht ganz richtig ist. In seinen Versuchen konnte das Zusammenwirken sämtlicher Augenmuskeln bei den meisten vestibulären Augenbewegungen nicht darum beobachtet werden, weil auch ganz einfach erscheinende Augenbewegungen das Zusammenwirken sämtlicher Augenmuskeln benötigen, sondern weil bei den vestibulären Reaktionen in der Regel nicht einfache, sondern sehr komplizierte und zusammengesetzte Bewegungen entstehen.

einem so künstlich abduzierten Auge die Raddrehung wesentlich geringer geworden. Dies kann man bei einer menschlichen Versuchsperson gleicherweise leicht beobachten, wenn man sie auffordert, stark nach der einen Seite zu blicken. Dreht man in diesem Zustande den Kopf in der Frontalebene, so ist die beim Blick nach vorne beobachtete Raddrehung bedeutend abgeschwächt, ja kaum zu beobachten. Dies beweist mit eindeutiger Klarheit, daß derselbe Vestibularis- (und Halsreflex)reiz, mit denselben Muskeln je nach der Augenstellung des Tieres die entsprechenden kompensatorischen Augenbewegungen hervorruft.

Das Gegenstück hierzu bilden die Erscheinungen bei Drehung des Kopfes um die bitemporale Achse, wo bei Tieren mit seitwärtsstehenden Augen Raddrehungen beider Augen nach innen bzw. außen, bei Tieren mit frontaler Augenstellung dagegen Wendung beider Augen nach oben bzw. unten auftreten. Wie erwähnt wirken in diesem Falle bei der Drehung nach vorne hauptsächlich der *M. rect. sup.* und *obl. inf.* zusammen, bei der Drehung nach hinten der *M. rect. inf.* und der *obl. sup.* Bei frontalstehenden Augen sind also die zusammenwirkenden Muskelpaare bezüglich Raddrehung und Horizontalbewegung *Antagonisten*, bezüglich der Vertikalbewegung *Synergeten*, der Enderfolg dieses Zusammenwirkens muß also eine dem jeweiligen Rectus entsprechende vertikale Ablenkung beider Augen sein, was auch zutrifft. Daß dies im wesentlichen stimmt, ist leicht durch eine Versuchsperson nachzuweisen, die man auffordert stark seitwärts zu blicken. Dreht man in diesem Zustand den Kopf passiv um seine bitemporale Achse, so kann man an dem abduzierten Auge dieselben Raddrehungen beobachten wie beim Kaninchen bei der gleichen Drehung, nämlich bei der nach vorn eine Raddrehung nach außen, bei der nach hinten eine Raddrehung nach innen. Am adduzierten Auge ist die Raddrehung wegen der stark rotatorischen Wirkung des mitwirkenden vertikalen Rectus gerade umgekehrt. Hierbei kann es sich keineswegs um optische Reflexe oder sonstige corticalen Bewegungen handeln, da von der Rinde ausgehende Raddrehungen unbekannt sind.

Diese Erwägungen und einfachen Versuche zeigen, daß die verschiedenen kompensatorischen Augenbewegungen und Stellungen bei Tieren mit verschiedener Augenstellung hauptsächlich eine Sache der durch die Augenstellung bedingten verschiedenen Zugwirkung der gleichen Muskeln ist. Ob dies der alleinige Grund ist, möchte ich bezweifeln. Nach den Untersuchungen von *Lorente de Nó* müssen wir annehmen, daß sich der komplizierte zentrale Schaltapparat der *Formatio reticularis* nicht nur an die normale Stellung des Auges bei jeder Tierrasse weitgehend anpaßt, sondern, wie diese Untersuchungen zeigten, auch an die ganz speziellen Verhältnisse im Labyrinth und im Erfolgsorgan (Augenmuskeln) jedes einzelnen Individuums. Es ist also durchaus wahrscheinlich, daß die zentrale Innervation der Augenbewegungen je nach der Stellung der Augen gewisse, jedoch keineswegs grundlegende Verschiedenheiten aufweist. An dieser Stelle möchte ich erneut hervorheben, daß die Betrachtung der Dinge, wie sie hier gegeben wurde, mit den Beobachtungen *Lorente de Nó*s nicht im Widerspruche steht. Die nachgewiesenen anatomischen Verbindungen eines Labyrinthes mit den Augenmuskeln und alle darauf gegründeten Gedankengänge bilden meines Erachtens nur den Grundstock, man kann sagen das Grundprinzip der vestibulären Augenbewegungsinervation. Auf diesen Grundstock baut sich ein ungemein kompliziertes sekundäres Schaltsystem der *Formatio reticularis* auf, dessen Funktion die des elementaren

Leitungsapparates weitgehend ergänzt und modifiziert, zugleich aber auch überdeckt. Die tiefgreifenden Erkenntnisse, die uns die Untersuchungen von *de Nó* auf diesem Gebiete brachten, dürfen uns jedoch nicht dazu verleiten, die Bedeutung des elementaren Leitungsapparates zwischen Labyrinth und Augenmuskeln zu unterschätzen.

Vom allgemein neurologischen Standpunkt aus ist die hier an zwei ganz verschiedenen Stellen (S. 735 u. 737) gemachte Beobachtung, daß bei der zentralen Innervation eines Muskelkernes durch ein Leitungssystem stets auch der Kern des Antagonisten vom gleichen System her eine ganz schwache, nur aus einzelnen Fasern bestehende, Innervation erhält. *Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich in dieser Beobachtung die anatomische Grundlage der reziproken Innervation erblicke*, um so mehr, als das beobachtete Verhalten von anderen Autoren (*Spiegel*) rein theoretisch schon früher postuliert wurde. Der Mechanismus der reziproken Hemmung ließe sich nach *Spiegel* folgendermaßen vorstellen: Der über wenig Fasern geleitete im übrigen ganz gleiche Reiz bleibt im Kern des Antagonisten unterschwellig, verursacht nur ein Refraktärstadium, das den normalen Einfluß anderer auf diesen Kern einwirkender Bahnen ausschaltet, wodurch sich der normale Tonus des Muskels vermindert.

Zusammenfassung.

Die zentrale Innervation der Augenbewegungen wurde an Katzen und Hunden unter Anwendung eines stereotaktischen Apparates nach dem Prinzip des *Horsley-Clarkeschen* Instrumentes und der Achsenzylinderdegenerationsmethode untersucht. Die Untersuchungen führten zu folgenden Schlüssen:

1. Nach Zerstörung der Hirnrindenfelder, von denen Augenbewegungen ausgelöst werden können, sind in Degeneration begriffene Achsenzylinder und Synapsen in den Augenmuskelkernen nicht zu beobachten, woraus folgt, daß die aus der Hirnrinde entspringenden Blickfasern in einem zwischengeschalteten Blickzentrum endigen.

2. Mit Hilfe der Achsenzylinderdegeneration konnten aus diesen Rindenfeldern Nervenfasern zum *Nucleus interstitialis (Cajal)* und zur *Formatio reticularis mesencephali* verfolgt werden, dagegen überhaupt nicht in die Nähe des Abducenskernes, wo das horizontale Blickzentrum vermutet wird.

3. Bei Reizungsversuchen mit dem stereotaktischen Instrument erwies sich der *N. interstitialis* als Blickzentrum für vertikale und rotatorische Augenbewegungen. Die Degenerationsbefunde an Synapsen in den Augenmuskelkernen nach Zerstörung des Nucl. interstitialis bestätigten die Ergebnisse der Reizversuche.

4. Horizontale konjugierte Blickbewegungen können im gesamten Mittelhirn einzig von der *Formatio reticularis* ausgelöst werden, und zwar stets nach der Gegenseite. Nach Zerstörungsherden in der *Formatio reticularis* konnte auf Grund der Degenerationserscheinungen im gleich-

seitigen Kern des *Musculus rectus medialis* und im gegenseitigen *Abducenskern* ein Zusammenhang dieses Gebietes mit den nach der Gegenseite blickenden Muskeln nachgewiesen werden. Diese Befunde führten zu dem Schlusse, daß die *Formatio reticularis mesencephali* das Blickzentrum für horizontale Augenbewegungen sei. Das hintere Längsbündel hat mit horizontalen willkürlichen Blickbahnen nichts zu tun.

5. Unmittelbare Vestibularisfasern (Reflexkollateralen) endigen lediglich im gegenseitigen *Abducenskern*.

6. Sekundäre Vestibularisfasern aus den Vestibulariskernen der einen Seite hängen über das hintere Längsbündel und die Augenmuskelkerne vorwiegend mit folgenden Augenmuskeln zusammen: *Mit dem gegenseitigen Musculus rectus lateralis; mit dem gleichseitigen Musculus obliquus superior, mit dem gleichseitigen Musculus rectus superior, dem gleichseitigen Musculus rectus medialis und dem gegenseitigen Musculus rectus und obliquus inferior.* Diese Zusammenhänge sind mit der schon bekannten allgemeinen Tendenz des Labyrinthes, das gleichseitige Auge zu heben, adduzieren, nach innen zu rollen, und das gegenseitige Auge zu senken, abduzieren und nach außen zu rollen, im vollsten Einklange.

7. Diese unmittelbaren Verbindungen des Labyrinthes mit den Augenmuskeln über das hintere Längsbündel genügen nicht, um alle Labyrinthreflexe auf die Augen zu erklären.

8. Durch den Nachweis der Endigung zahlreicher sekundärer Vestibularisfasern vorwiegend in den gegenseitigen subcorticalen Blickzentren (Nuc. interstitialis und *Formatio reticularis*) gewinnt der von *Lorente de Nó* angenommene komplizierte Schaltapparat, der zwischen die Vestibulariskerne und Augenmuskelkerne eingeschaltet ist, eine festere anatomische Grundlage. Dieser Schaltapparat ist es, der die labyrinthären Reize erst verarbeitet und das von *Lorente de Nó* erkannte Zusammenspiel aller Augenmuskeln koordiniert.

9. Die unmittelbaren Vestibularisverbindungen über das hintere Längsbündel bilden den phylogenetisch älteren Grundstock der vestibulären Augenmuskelbahnen, auf dem sich der in 8. erwähnte *Schaltapparat sekundär aufbaut*. Diese unmittelbaren Vestibularisverbindungen sind die morphologische Grundlage der einfachen vestibulären Augenbewegungen, die bei Bewegungen und Stellungen des Kopfes im Raume die Augen kompensatorisch zwecks Erhaltung des ursprünglichen Netzhautbildes neu einstellen. Das dabei nötige feinere Zusammenspiel aller Augenmuskeln (zwecks Erhaltung des Augenmittelpunktes, feinere Einstellung usw.) sowie der Nystagmus, vor allem dessen „schnelle Phase“, gehören zur Funktion des komplizierten Schaltapparates.

10. Die unter 6. erwähnten unmittelbaren Vestibularisverbindungen mit den Augenmuskelkernen stehen mit der von *Ewald* und *Steinhausen* angegebenen stärkeren Wirksamkeit der ampullopetalen Endolymphströmung im horizontalen und der ampullofugalen in den vertikalen Bogengängen in vollkommenstem Einklange. Auf der Grundlage dieser

Verbindungen geführte theoretische Erwägungen führen zu dem Schluß, daß der horizontale Bogengang vorwiegend mit dem gleichseitigen *Musculus rectus medialis* und den gegenseitigen *Musculus rectus lateralis*, der obere Bogengang vorwiegend mit dem gleichseitigen *Musculus rectus superior* und dem gegenseitigen *Musculus obliquus inferior*, der untere Bogengang vorwiegend mit dem gleichseitigen *Musculus obliquus superior* und dem gegenseitigen *Musculus rectus inferior* zusammenhängt. Die Beobachtung von Ewald, daß jeder Bogengang die Augen in seiner eigenen Ebene bewegt, entspricht genau diesen Beziehungen zwischen den Bogengängen und den Augenmuskeln. Diese Beziehungen wurden vor etwa 60 Jahren auf anderem Wege durch Högyes richtig erkannt.

11. Die Otolithenapparate eines Labyrinthes hängen vorwiegend mit dem gleichseitigen *Musculus rectus* und *obliquus superior* und dem gegenseitigen *Musculus rectus* und *obliquus inferior* zusammen, wie dies auf physiologischer Grundlage von Magnus und de Kleyn schon angegeben wurde.

12. Durch den Schaltapparat der *Formatio reticularis* und des *Nucleus interstitialis* kann der Reiz einer Sinnesendstelle im Labyrinth gegebenenfalls auch auf alle Augenmuskeln übertragen werden.

13. Da die *Formatio reticularis* und der *Nucleus interstitialis* die corticalen und vestibulären Reize zugleich verarbeiten und auf die Augenmuskelnkerne übertragen, haben diese Kerne als Integrationszentren aller Augenbewegungen eine hohe Bedeutung.

14. Zwischen dem Leitungsmechanismus der labyrinthären Bewegungs- und Lagereflexe der Tiere mit verschiedener Augenstellung (seitliche bzw. frontale) gibt es keinen wesentlichen Unterschied. Die Verschiedenheiten in den sichtbaren Augenbewegungen werden größtenteils durch die durch die verschiedenen Stellungen der Augen bedingte verschiedene Zugrichtung derselben Muskeln verursacht.

Schrifttum.

- Bárány: Physiologie und Pathologie des Bogengangapparates. Leipzig-Wien 1907. — Bartels: Handbuch der Ophthalmologie, Bd. 3. Berlin: Springer 1930. — Benedek-Juba: Arch. f. Psychiatr. **111**, 341 (1940). — Ewald: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1892. — Högyes: Értekezések a természettudományok köréből (ung.) **10** (1880); **11** (1881); **14** (1884). — Dtsch. Übersetzung. Mschr. Ohrenheilk. **46** (1912). — De Kleyn: Graefes Arch. **107**, 480 (1922). — Krepuska: Z. Hals- usw. Heilk. **37**, 414 (1935). — Lorente de Nó: Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln. Wien u. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1928. — Magnus: Körperstellung. Berlin: Springer 1924. Marburg: Dtsch. Z. Nervenheilk. **41** (1911). — Muskens: Brain **36**, 6 (1914); **45**, 1 (1922). — Mschr. Psychiatr. **74**, 268 (1930). — Zbl. Neur. **61**, 497 (1932). — Sántha: Arch. f. Psychiatr. **102**, 249, 539 (1934); **106**, 157 (1936). — Schimert: Z. Anat. **108**, 761 (1938); **109**, 566 (1939). — Spatz: Handbuch der Neurologie, Bd. 1, S. 508. Berlin: Springer 1935. — Spiegel-Sommer: Ophthalmol. und Otoneurologie. Berlin: Springer 1931. — Spiegel-Teschler: Pflügers Arch. **222**, 359 (1929). — Steinhausen: Pflügers Arch. **232** (1932). — Szentágothai-Schimert: Z. Anat. **111**, 222 (1941). — Szentágothai: Arch. f. Psychiatr. **115**, 127 (1942). — Ziehen: Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. IV, Abt. 2. Jena: Gustav Fischer 1934.