

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Oxford, England
(Direktor: Professor E. G. T. LIDDELL).

Beobachtungen über die motorische Rinde des Affen*. (Rhesus, *Papio strepitus* und *Papio papio*.)

Von

P. GLEES, J. COLE, E. G. T. LIDDELL und C. G. PHILLIPS.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. April 1950.)

- I. Die Wiederherstellung der motorischen Funktion nach wiederholten Läsionen von Area 4. P. GLEES und J. COLE.
- II. Die Überlagerung der motorischen Funktionen nach elektrischer Reizung von Area 4. E. G. T. LIDDELL und C. PHILLIPS.
- III. Diskussion und Zusammenfassung. P. GLEES.

Einleitung.

Eng umschriebene Abtragung der Unterabteilungen der motorischen Region des Affen mit nachfolgender histologischer Untersuchung der MARCHISCHEN Degeneration (durch P. G.) zeigte, daß eine Abtragung der Handregion von Area 4 eine Degeneration von cortico-spinalen Fasern nicht nur bis Halsmarkhöhe, sondern selbst bis in das Lumbalmark hinab verfolgen ließ. Außerdem wurde durch Zählung der degenerierten Fasern nach Läsion der motorischen Beinregion im Rückenmark schon im Halsmark ein Faserverlust festgestellt.

Diese anatomische Feststellung löste die Fragestellung aus, ob die spinale Überschneidung der Unterabteilungen des motorischen Feldes eine Grundlage für die schnelle Wiederherstellung der motorischen Funktion sein könnte, die nach kleinen Läsionen innerhalb der motorischen Rinde auftritt.

In dem Versuch, diese Frage zu beantworten, wurden eine Reihe von Experimenten ausgeführt, in denen Rhesus-Affen und Paviane sorgfältig dressiert wurden, um die motorische Wiederherstellung qualitativ zu erfassen. (Einige dieser Resultate an Rhesus-Affen wurden an anderer Stelle veröffentlicht [GLEES und COLE, J. Neurophysiol.])

Material.

Die trainierten Tiere waren 5 männliche Affen, deren Alter durch das Gewicht auf ungefähr 2 Jahre geschätzt wurde (KENNARD, 1942).

* Prof. Oskar und Cécile Vogt zum 80. und 75. Geburtstag gewidmet.

Außerdem verwendeten wir für histologische Studien noch weitere 10 untrainierte Affen, in deren Area gigantopyramidalis kleine Läsionen gesetzt wurden.

Die prä-operative Dressur.

Die feinste Bewegung schien uns die Opposition des Daumens und des Zeigefingers zu sein. Um diese Bewegung beim Affen einzuüben, gebrauchten wir eine „Problembox“ (problem box) in Form einer Streichholzschachtel (s. Abb. 4), die nur zu öffnen ist, wenn das Tier die vorgestreckte Lippe zwischen Daumen und Zeigefinger ergreift. Um ein Maß der Stärke des Griffes zu erhalten, befestigten wir am hinteren Innenteil der Schachtel einen feinen Faden, den wir dann durch ein hinten in der äußeren Hülle angebrachtes Loch zogen. An das Ende des Fadens knüpften wir einen Haken, an den wir Gewichte aus Messing anhängen, die in Stufen von 3 g bis zu 174 g variiert werden konnten.

Das operative Verfahren.

Alle Tiere sind unter Nembutalnarkose operiert worden. Es wurde eine Trepanation ausgeführt, die die motorische Rinde freilegte. Das motorische Gebiet wurde darauf mit Hilfe eines Block-Oscillator-Reizgerätes aufgesucht und stimuliert. Das Reizgerät liefert Kondensator-entladungen von einer Zeitkonstanten von 1 msec und erlaubt auch Frequenz- und Intensitätsänderungen.

Mit dieser Methode wurde das ganze motorische Gebiet, von dem wir Daumenreaktionen erhielten, zuerst aufgezeichnet und danach entweder abgetragen oder unterschritten. Am Schluß der Operation legten wir die Dura zurück und vernähten die Kopfhaut.

Das post-operative Verfahren.

Innerhalb 24 Std nach der Operation wurde der Affe wieder mit der Problembox geprüft, und dies Verfahren täglich so lange fortgesetzt, bis keine weitere Verbesserung der Funktion zu bemerken war. Bei den Affen Giant und Bimbo wurde die motorische Rinde dann wieder mit demselben operativen Verfahren freigelegt, und wir fanden, daß Daumenreaktionen auf Reizung von den an die Läsion anliegenden Regionen erhalten wurden, während vor der ersten Operation in diesen Regionen keine Reaktionen ähnlicher Art zu erhalten waren.

In den Fällen Giant und Bimbo wurden diese neuen Regionen weitgehend abgetragen und es folgte noch eine weitere Prüfperiode mit der „Problembox“, durch die, infolge der damit gesetzten zweiten Läsion, eine erneute Lähmung zustandekam, bevor die Tiere getötet und die histologischen Untersuchungen von Gehirn und Rückenmark durchgeführt wurden.

Resultate.

Die Wirkung der ersten Operation auf die motorische Kraft und Geschicklichkeit wurde im Verhältnis zur Zeit graphisch dargestellt. Im Falle von Giant, der vor der Operation bis zu 150 g ziehen konnte, zeigte es sich, daß maximale Wiederherstellung nach etwa 10 Tagen erfolgte. Das Tier war dann in der Lage, ein Gewicht von 136 g mit Daumen und Zeigefinger zu ziehen.

Die zweite Operation innerhalb derselben motorischen Rinde rief eine völlige schlaaffe Lähmung des linken Armes hervor sowie eine leichte Lähmung des linken Beines. Nach dieser ausgedehnten Abtragung war das Tier unfähig, seinen linken Daumen und seinen ersten Finger für die Öffnung der Problemdose zu gebrauchen, aber ein Gebrauch der Hand kehrte dann doch soweit zurück, daß es dem Tier möglich war, diese zum Füttern und zum Klettern im Käfig zu gebrauchen.

Bevor die Tiere getötet wurden, hatten wir auch die gegenüberliegende motorische Rinde extirpiert. Wir wollten sehen, ob unter Umständen von der gegenüberliegenden Seite aus eine Wiederherstellung der motorischen Funktion erfolgen könnte. Wir gewannen jedoch aus diesen Versuchen den Eindruck, daß eine Wiederherstellung der motorischen Funktion zuerst von den übriggebliebenen Teilen der motorischen Rinde, die der geschädigten Seite gegenüberliegt, bewerkstelligt wird.

Histologische Befunde beim Rhesus-Affen.

Gehirn und Rückenmark wurden in 5%iger Formalin-Kochsalzlösung fixiert und die einzelnen Stücke mit der MARCHI-Methode von SWANK-DAVENPORT imprägniert. Horizontalschnitte der inneren Kapsel zeigten, daß die degenerierten Fasern, die von der Läsion im Daumen- oder Handfeld der motorischen Rinde herstammten, nicht in einem wohlumschriebenen Faserbündel absteigen, sondern mehr oder weniger vom Knie der inneren Kapsel bis zum occipitalen Ende des hinteren Schenkels verstreut waren. Auch im Mittelhirn, in der Brücke und in der Medulla oblongata waren die Fasern über das ganze Pyramidenfeld verstreut. Inbezug auf das Rückenmark erlitten die Fasern, insoweit sie vom Daumenfeld herrührten, im Halsmark einen starken Ausfall, jedoch ließ sich von der Daumen-, Hand- oder Gesichtsregion eine gewisse Anzahl von Fasern bis in das Lumbalmark hinunter verfolgen. Aus den histologischen Studien der trainierten und untrainierten Affen konnte daher geschlossen werden, daß auch die motorischen Regionen, deren Reizung bei gewöhnlichen Reizversuchen keine Wirkungen auf die untere Extremität ausübte, dennoch mit dem Lumbal-

mark Faserverbindungen haben. Um noch das quantitative Verhältnis von degenerierten Fasern nach einer Läsion im primären Daumenfeld anzugeben, so konnten in der Höhe der Medulla oblongata ungefähr 400 Markfasern, im unteren Cervicalmark 73, in der Mitte des Thorakalmarkes 42 und in der Höhe der Lumbalanschwellung 17 Markfasern gezählt werden.

Diese Experimente über die motorische Rinde des Rhesus-Affen wurden dann auf den Pavian, *Papio papio* und *Papio strepitus* ausgedehnt.

Nach FULTON (1932) kann der Pavian, trotzdem ELLIOT ihn mit den Rhesus-Affen zusammen klassifiziert, nicht als ein niederer Affe beschrieben werden. FULTON schreibt hierüber:

„Es bestehen bedeutende anatomische und physiologische Gründe für eine Gruppierung des Pavians zwischen den catarrhinen Affen und niederen Stufen der Anthropoiden.“

Die Gründe für die höhere Stellung des Pavians im Verhältnis zum Rhesus-Affen sind das relativ hohe Hirngewicht und die große Anzahl der Hirnwindungen.

Wir konnten für unsere Tiere die folgenden Beziehungen feststellen:

	Nr.	Körpergewicht	Gehirngewicht
Papio strepitus	1	6,0 kg	144 gr
	2	5,5 kg	165 gr
Papio papio	1	5,0 kg	130 gr
	2	4,2 kg	138 gr
	3	5,4 kg	141 gr
	4	4,0 kg	143 gr
	5	6,0 kg	163 gr

Aus diesen Tatsachen ergab sich, daß beide Papio-Arten, die wir verwandten, den Anthropoiden näher stehen als die Rhesus-Affen. Ferner, wie in Abb. 1a und b gezeigt wird, sind bei unseren Pavianen die Hirnwindungen, besonders die der Frontalgebiete, stärker entwickelt als beim Rhesus-Affen.

Der erste für diesen Versuch gebrauchte Pavian war ein männlicher *Papio strepitus* (ELLIOT) mit einem Gewicht von 6 kg.

Am 20. Oktober 1949 wurde ein großer Hautlappen unter Nembutalnarkose nach außen geklappt und die Schädelknochen von einem großen Teil der rechten Hemisphäre abgetragen. Wir nahmen für die Aufsuchung der motorischen Rindenpunkte monopolare und bipolare Reizungen vor.

Folgende motorische Punkte wurden festgestellt (Abb. 1a und b):

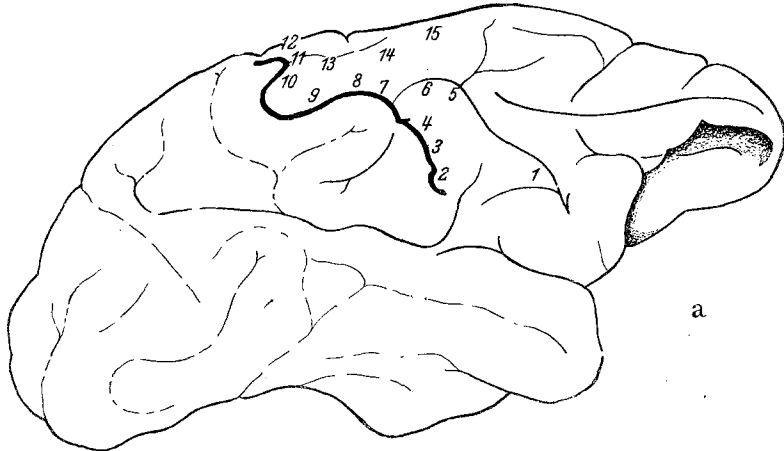


Abb. 1a. Die rechte Großhirnhälfte von *Papio strepitus* von lateral gesehen; die motorischen Reizpunkte sind im Text beschrieben.

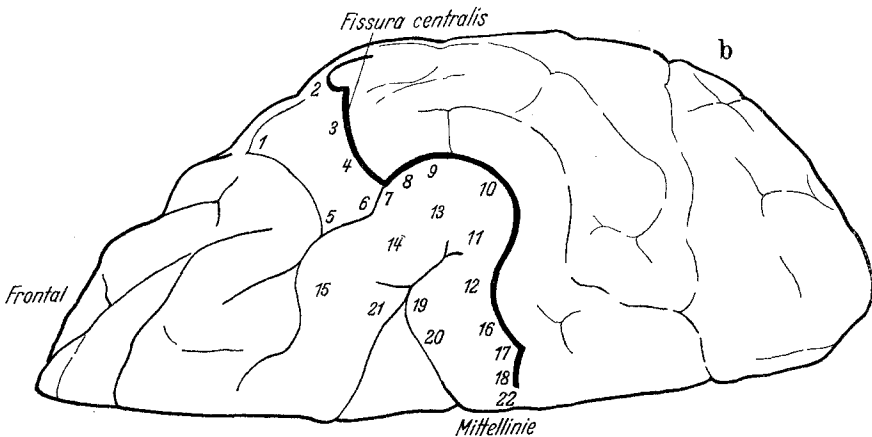


Abb. 1b. Die rechte Großhirnhälfte von *Papio strepitus* von oben gesehen.

Punkte dargestellt im Diagramm:

1. Zurückziehen der Zunge ipsilateral.
2. Zurückziehen der Zunge kontralateral.
3. Übergang von Zunge zu Gesicht.
4. Nase und Gesicht.
5. Lippe.
6. Nase und Zunge.
7. Supination und Extension von Daumen und Finger 2 und 3.

8. Supination und Extension von Handgelenk.
9. Extension des Handgelenkes.
10. Schulterbewegungen.
11. Ausstrecken des ganzen Armes; die Hand wird vorwärts geschoben.
12. Ausstrecken und Zurückziehen des Armes.
13. Armbewegung und Fingerstrecken.
14. Fingerstreckung.
15. Vordere Grenze der Handbewegungen und Vorderarmstreckbewegungen.
16. Bewegungen der Lippe.
17. Große Zehe.
18. Fußbewegungen.
19. Schwanz, Basalteil.
- 19a. Leichte Schwanzbewegungen.
20. Fuß und große Zehe.
21. Lippe, gelegentlich von Schwanzbewegungen begleitet.
22. Fußknöchel- und Zehenbewegungen.
23. Schwanz, Basalteil.

Allgemeine Besprechung der Reizversuche.

Soweit uns bekannt, sind Rindenreizungen des Pavians nur selten durchgeführt worden. Es stand uns zur Zeit nur das Protokoll von GRAHAM-BROWN und SHERRINGTON (1911) zur Verfügung. Aus diesem Grunde haben wir eine eingehende Beschreibung der Reizpunkte gegeben und schließen noch folgende Bemerkungen an. Die Zentralfurche zeigte eine scharfe Biegung nach frontal, ganz im Gegensatz zum Rhesus-Affen, wo sie fast vertikal zur Fissura Sylvii verläuft. Außerdem hat die motorische Rinde des Pavians eine größere Ausdehnung in frontaler Richtung. Das Daumenfeld ist nicht sehr ausgedehnt und gewöhnlich mit Bewegungen von anderen Fingern kombiniert. Das Gesichtsfeld ist sehr ausgedehnt, besonders für Bewegungen der Nase, die mit Lippenbewegungen kombiniert sein können. Das Zungenfeld ist ebenfalls sehr groß und es konnten Reizpunkte aufgezeigt werden, durch deren Reizung die Zunge nicht nur ausgestreckt wurde, sondern auch nach links oder rechts abgebogen oder ganz eingezogen wurde. Bei Reizversuchen an Makakken wurden unabhängige Felder für kontralaterale und ipsilaterale Hebung der Mundwinkel gefunden.

Punkt 13 ergab Armbewegungen mit Fingerbewegungen. Punkt 21 wies ein Feld auf, deren Reizung Lippenbewegungen zusammen mit Schwanzbewegungen bewirkte.

Man sieht daraus, wieviele komplizierte Bewegungsabläufe von kleinen Gebieten der motorischen Rinde auslösbar waren. Das Feld,

deren Irritation Bewegungen der großen Zehe ergab, war sehr viel größer als das Daumenfeld. Es entsprach somit durchaus der Zehengröße. Der große Zeh wird beim Pavian in ausgedehnter Weise benutzt.



Abb. 2.



Abb. 3.

Abb. 2. Die linke Hand von *Papio strepitus*. Beachte die relativ kleine Daumengröße.

Abb. 3. Ein Teil des linken Fußes desselben Tieres. Beachte den wohlausgebildeten großen Zeh, der der Größe der motorischen Representation entspricht.

In Abb. 2 und 3 geben wir zum Vergleich Photographien von Hand und Fuß des betreffenden Tieres (Abb. 2 und 3).

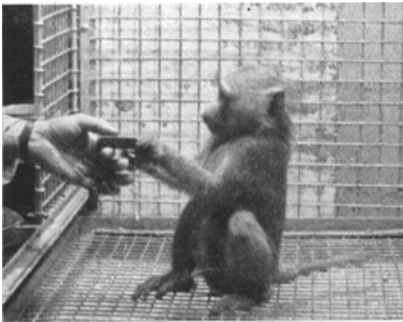


Abb. 4a.



Abb. 4b.

Abb. 4a. Der linkshändige Pavian (Joey) gebraucht Daumen und Zeigefinger, um die Problemdose zu öffnen. Beachte das Gewicht, das an dem Haken der Dose hängt.

Abb. 4b. Das gleiche Tier 6 Std nach Operation (Extirpation der Daumenregion). Das Tier ist immer noch fähig mit Daumen und Zeigefinger die Dose zu öffnen, falls kein Gewicht anhängt.

Wenn die Frequenz auf 17 sec erniedrigt wurde, folgten die Muskelkontraktionen der Reizfrequenz. Von der postcentralen Rinde konnte kein motorischer Reizerfolg ausgelöst werden.

Der zweite Pavian (*Papio strepitus*) war ein Männchen. Sein Gewicht betrug 5,5 kg. Bei der prä-operativen Dressur erwies sich dieses Tier (M. C. L. 15 oder Joey genannt) als ein ausgeprägter Linkshänder. Er war außerordentlich gelehrt und lernte sehr rasch mit der

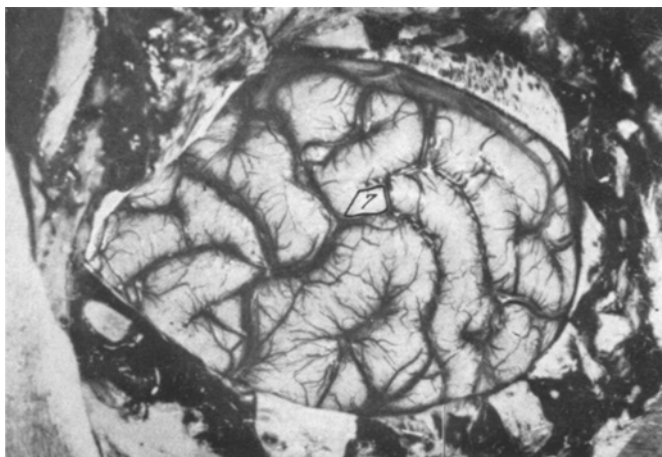


Abb. 5. Die freigelegte rechte Großhirnhälfte von *Papio strepitus* während der Reizung. Das später exstirpierte Daumenfeld ist mit 7 (vgl. Abb. 1a und 1b) bezeichnet.

Problemlose zu arbeiten. Seine maximale Zugleistung betrug 62 g (Abb. 4a und b).

Bei der Operation wurde dieselbe Technik wie bei den Rhesus-Affen angewandt. Wir trugen das Daumenfeld der rechten motorischen Rinde ab (in Abb. 5 durch Linien eingerahmt).

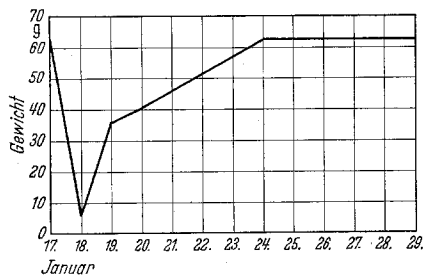


Abb. 6. Graphische Darstellung der Wiederherstellung der motorischen Funktion in *Papio strepitus* (Joey).

Von diesem Daumenfeld wurden nicht nur Bewegungen des Daumens selbst, sondern auch kombinierte Bewegungen des Daumens mit dem zweiten und dritten Finger erzielt. Schon am Abend der Operation konnte das Tier die linke Hand zum Klettern und zur Nahrungsaufnahme gebrauchen, die Problem-

dose jedoch nur bis zu 6 g öffnen (Abb. 4b). Am nächsten Tag zog er bereits 36 g und innerhalb von 10 Tagen hatte er seine alte Leistungshöhe erreicht (Abb. 6).

Histologische Befunde von M. C. L. 15 (Joey).

Die MARCHI-Präparate der motorischen Rinde, der inneren Kapsel (Abb. 7a), der Medulla oblongata und verschiedener Höhen des Rückenmarkes zeigten eine deutliche Degeneration der cortico-spinalen Fasern. Diese Degeneration war über das ganze Pyramidenfeld der Medulla (etwa 720 Fasern) und des Rückenmarkes verstreut. Eine gewisse Anzahl (41 Fasern) von Fasern konnte bis in das Lumbalmark verfolgt werden.

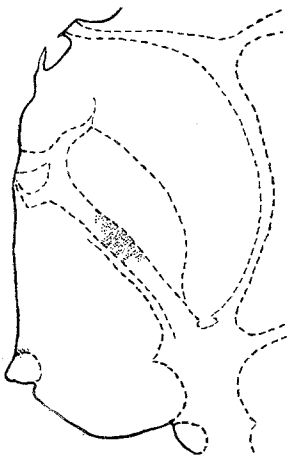


Abb. 7a.

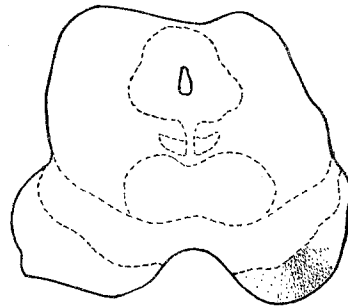


Abb. 7b.

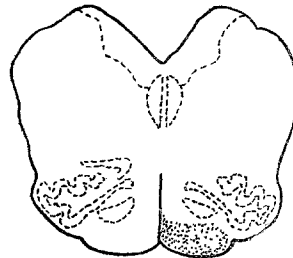


Abb. 7c.

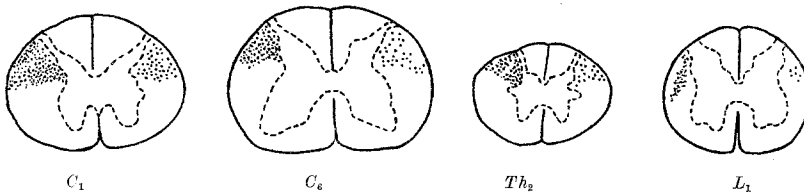


Abb. 7d.

Abb. 7a—7d. Die Marchi Degeneration nach Exstirpation des primären Daumenfeldes (siehe Abb. 3). In Höhe der Medulla konnten ungefähr 720 Fasern gezählt werden. In Höhe von C_1 , 594 gekreuzte und 105 ungekreuzte Fasern. C_6 , 350 gekreuzte Fasern, Th_2 , 220, L_1 , 1. 40 Fasern. Abb. 7a ist in Höhe der Capsula interna. (Horizontalschnitt.) Abb. 7b ist in Höhe des Mittelhirns.

Der größte Teil der cortico-spinalen Fasern kreuzte auf die entgegengesetzte Seite, aber ein größerer Prozentsatz von Fasern (im Verhältnis zum Makakken) bleibt ungekreuzt. Es sind verhältnismäßig wenige Fasern, die im ventralen ungekreuzten Pyramidentrakt caudalwärts ziehen. (Für Darstellung der degenerierten Fasern s. Abb. 7a—7d.)

Die Überschneidung der motorischen Funktion nach elektrischer Reizung der Area 4 (E. G. T. LIDDELL und C. G. PHILLIPS).

LIDDELL und PHILLIPS (1950) haben kürzlich einige ihrer Resultate über die elektrisch erregbare motorische Rinde des Pavians (*Papio papio*) veröffentlicht. Diese und die folgenden Ergebnisse bestätigen unsere im ersten Kapitel dieser Arbeit beschriebenen Befunde, daß die räumliche Organisation der motorischen Rinde weniger stark ist, als dies allgemein dargestellt wird.

Die Experimente wurden unter Bedingungen ausgeführt, in denen ein Einfluß von Bahnung (facilitation) und Auslöschung (extinction) ausgeschlossen werden konnte. Die Bedingungen waren so, daß von jedem Punkt der Rindenoberfläche der denkbar kleinste Reiz zur Wirkung kam. In Gegensatz zu den Experimenten von GLEES und COLE benützten die Autoren als Narkosemittel das in Deutschland unter dem Namen Evipan bekannte Hexobarbitone. Dieses Narkosemittel hat vor den Barbitursäurepräparaten den Vorzug, daß die anfänglich tiefe Betäubung, die für die chirurgische Freilegung des Gehirns notwendig ist, nachher wesentlich nachläßt und durch weitere Injektionen in den Peritonealraum während des ganzen Experiments auf einer gewünschten Tiefe gehalten werden kann. Es erwies sich als weiterer großer Fortschritt für den Erfolg des Experiments, daß das freigelegte Gehirn mit flüssigem Paraffinwachs, das Körpertemperatur hatte, bedeckt wurde. Unter diesen Bedingungen hat die Hirnrinde eine frische Farbe, die Arterien pulsieren frei und das Gehirn zeigte weder Schwellung noch Schrumpfung. Der Kopf des Tieres wurde in einem Halter fixiert und als Kathode eine punktförmige, aus einem kleinen auf einer Feder sitzenden Silberball von 0,75 mm im Durchmesser bestehende Punkt-elektrode verwandt. Die ganze Elektrode ist auf ein Gestell montiert und kann von diesem aus in jeder Richtung bewegt werden. Die indifferente Anode besteht aus einem Silberblech oder einer Silberplatte, die unterhalb der Kopfhaut vernäht wird. Die Reizerfolge waren unabhängig von der Lage der indifferenten Elektrode und auch die gleichen nach bipolarer Reizung. Die Stellungen der Elektrode wurden in Photographien der Hirnrinde bei Beginn jedes Experimentes genau festgehalten. Das von Dr. A. H. S. HOLBOURN konstruierte Reizgerät gab rechteckige Stromkurven, deren Stärke genau gemessen werden konnte und die sich als von Reizdauer und -frequenz unabhängig erwiesen.

Die Wirkung von Stromstößen wurde zuerst untersucht. Es stellte sich heraus, daß „Facilitation“ oder „Extinction“ nicht auftreten, wenn die Reizfrequenz 1 cye pro sec oder geringer war. Gewöhnlich wurden 3 oder 4 Stöße mit dieser Frequenz gegeben, und es verstrich minde-

stens 1 min, bevor die nächste Reizung begann. Die optimale Reizdauer betrug ungefähr 5 msec.

Ein bestimmter Teil des mittleren Drittels des Gyrus praecentralis hatte den niedrigsten Schwellenwert (1,0—1,6 Milliamp). Jeder Stoß verursachte eine Beugung im gegenüberliegenden Daumen. Die Bewegung bestand im allgemeinen aus Beugung und Abduktion, manchmal kamen auch Extension und Abduktion des Zeigefingers hinzu, die unter Umständen mit einer Beugung oder Abduktion des kleinen Fingers oder mit beiden kombiniert waren. Eine andere Bewegung konnte von der entspr. Region aus mit dieser Stromstärke ausgelöst werden und auch keine Bewegung von dem übrigen Teil der motorischen Rinde (Abb. 8a).

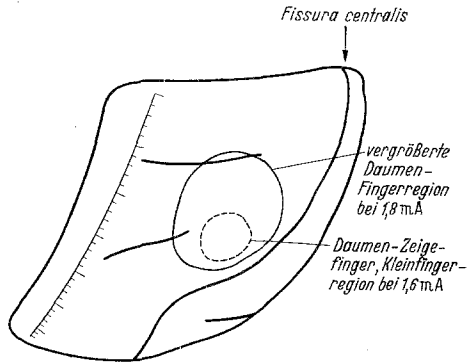


Abb. 8a. Der linke Gyrus praecentralis von *Papio papio*. Die geringste Ausdehnung der Daumen-Zeigefinger-Kleinfinger-Region (— —). Stromstärke 1,6 Milliamp. Pulsdauer 4,5 msec. Maßstab in mm. Äußere schwarze Umrandung zeigt den Knochenrand an. Die Vergrößerung der Daumen-Zeigefinger-Kleinfinger-Region (schwarz ausgezogen) bei Stromstärke 1,8 Milliamp.

Eine kleine Steigerung der Stromstärke hatte eine Vergrößerung dieses Daumenfeldes in medialer Richtung zur Folge (Abb. 8a). Die

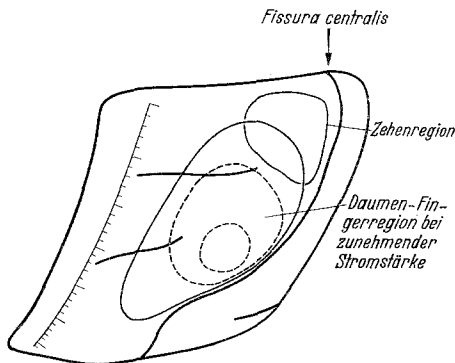


Abb. 8b. Weiter vergrößerte Daumen-Zeigefinger-Kleinfinger-Zone in schwarz, überschneidet die Zehen-Zone, die auch in schwarz ausgezogen ist.

Bewegungen, die man von diesen ausgedehnten Feldern erhielt, glichen denen, die von den engeren Reizfeldern mit schwächeren Stromstößen erzeugt waren. Die übrigen Teile der motorischen Rinde zeigten bei dieser Stärke keine Reaktion. Die Abtragung der Region des niedrigsten Schwellenwertes verminderte in keiner Weise die Daumenkontraktionen, die von den Rindenteilen mit höherem Schwellenwert auszulösen waren.

Wenn die Stromstärke weiter verstärkt wird, dann vergrößert sich diese Region noch weiter in medialer Richtung. In diesem Stadium erhielt man auch schnelle Bewegungen der Zehen, wenn weiter medialwärts eine zusammenhängende Zone gereizt wird (Abb. 8b). Diese Bewegungen, wie die der Hand variieren; manchmal ist es der Hallux

allein oder mit dem mittleren Zeh zusammen. Manchmal bekommt man eine Streckung der vier kleinen Zehen allein oder zusammen mit einer Abduktion des Hallux. Falls die Stromstärke weiter gesteigert wird, dehnen sich diese Daumen- und Zehenregionen weiter medialwärts und lateralwärts aus, wobei sie sich mehr und mehr überschneiden. Es erscheint dann eine dritte Region, deren Reizung Bewegungen der Zunge und manchmal auch des gegenüberliegenden unteren Gesichtes nach sich zieht. Dieser Reizerfolg wird von seitlichen Teilen des Gyrus praecentralis (Abb. 8c) erzielt. Mit noch stärkeren Stromstößen überschneiden sich diese drei Gebiete so ausgiebig, daß schnelle Bewegungen, die

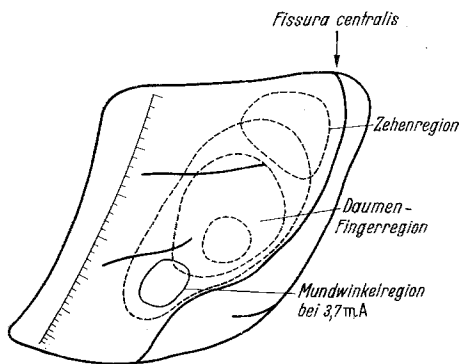


Abb. 8c. Die Region für den Mundwinkel in schwarz eingetragen. Stromstärke 3,7 Milliamp. (Die weitere Vergrößerung der Daumen- und Zeh-Region ist hier nicht mehr eingezeichnet.)

bei gewöhnlicher Reizung nur von allen drei Regionen zusammen auszulösen waren, jetzt von irgendeinem Teil der motorischen Region durch alleinige Reizung dieses einzelnen Abschnitts erzielt werden kann. Mit etwas stärkeren Stromstößen innerhalb des Feldes, von dem aus man mit niedrigeren Schwellenwerten die Daumenreaktionen auslösen konnte, erhält man dann auch die Finger- und Handgelenkbewegungen.

Wir möchten hier auch betonen, daß die Tiefe der Narkose von ausschlaggebender Bedeutung ist. In jedem Experiment, und zwar verschiedene Male während jedes Versuches sah man, daß die erregbaren Regionen bei zunehmender Narkose zusammenschrumpften oder völlig verschwanden. Dies ereignete sich jedesmal kurz nach der Injektion des Mittels. Die erregbaren Felder erschienen wieder (der Daumen zuerst, das Gesicht zuletzt) und vergrößerten sich proportional zur Milderung der Narkose.

Die motorischen Reizpunkte, die ungefähr der klassischen Hirnkarte des Pavians entsprechen (GRAHAM-BROWN und SHERRINGTON, 1911), konnten mit Leichtigkeit in dem gleichen Gehirn dargestellt werden, indem einfach die Reizfrequenz auf 50 oder 75 pro sec erhöht wurde. Die schwächeren Impulse lösten dann die gewöhnliche Reichweite der somatischen Bewegungen von der ganzen motorischen Rinde aus, jedoch mit einer Latenzperiode (COOPER und DENNY BROWN, 1927) von 2 oder 3 sec. Die stärkeren Impulse gaben sofort Reizeffekte. Von vielen zufällig gewählten Rindenpunkten war es durch Verwendung einer größeren Frequenzveränderung möglich, die lokale Ausgestaltung

des Reizerfolges zu beobachten. Dies enthüllte dann die ganze Kompliziertheit des motorischen Apparates, in dem als Ganzes gesehen die einfache Gestalt der Hand, der Zehen und des Gesichtes durch den Experimentator dazu gebracht werden können, sich in den Reichtum der Repräsentation der klassischen motorischen Gehirnkarte aufzulösen.

Besprechung der Ergebnisse.

Die Reizung der motorischen Rinde des Rhesus-Affen und des Pavians mit dem „blocking oscillator“-Reizgerät zeigt die wohlbekannten Unterabteilungen der motorischen Rinde in fast mosaikartiger Anordnung. Die früheren Befunde von GRAHAM BROWN und SHERRINGTON (1912), C. und O. VOGT (1919), M. VOGT (1933) und FULTON (1932) wie die von anderen Autoren konnten dadurch bestätigt und ergänzt werden. GRÜNBAUM und SHERRINGTON (1903) hatten die Vermutung ausgesprochen, daß das Wiederauftreten von wohlausgeführten Bewegungsformen nach Rindensexstirpation durch subcorticale Tätigkeit verursacht sei. Die Schnelligkeit, mit der komplizierte motorische Akte, wie das Öffnen der „Problemdose“, nach Läsionen der zuständigen motorischen Rinde wiederhergestellt werden, macht ein Wiedererlernen von subcorticalen Zentren aus unwahrscheinlich, da dies wesentlich mehr Zeit benötigen würde. Erneute Läsionen innerhalb der motorischen Rinde ergaben frische Lähmungen in der wiedererholten Extremität. Weiterhin konnten nach einem gewissen Zeitintervall durch elektrische Reizung von der Läsion benachbarten Teilen der noch teilweise intakten motorischen Rinde Bewegungen erzielt werden, die hier vorher nicht zu erhalten waren. Diese Befunde weisen darauf hin, daß die motorische Rinde kein starres Mosaik sein kann. Wäre sie dieses, hätte jede Abtragung einer ihrer Unterabteilungen einen dauernden Ausfall hervorrufen müssen.

Die im zweiten Teil der Arbeit berichteten Reizversuche von LIDDELL und PHILLIPS demonstrieren, daß auch unter den Reizbedingungen Daumenbewegungen von einem viel größeren Gebiet erzielt werden können, als das Daumenfeld mit dem „blocking oscillator“ vermuten ließ. Ich bezeichne daher dieses so gefundene Daumenfeld als primäres Daumenfeld. LIDDELL und PHILLIPS konnten weiterhin aufzeigen, daß Daumenreaktionen auch von der „Beinregion“ ausgelöst werden konnten. Daß dies unter Umständen auch durch intra-corticale Verbindungen zum primären Daumenfeld hin geschehen kann, war zunächst nicht auszuschließen. SPERRY (1947) konnte jedoch durch vertikale Einschnitte in die motorische Rinde zeigen, daß die motorische Geschicklichkeit durch solche Eingriffe nicht beeinträchtigt wird. Die Abtragung des primären Daumenfeldes hatte jedoch keine Wirkung

auf den Daumenreizerfolg von der Beinregion. Dies bringt einen weiteren physiologischen Beweis für die Auffassung der *pluri-segmentalen Verbindung* eines gegebenen Rindenpunktes mit cervicalen und lumbalen Höhen des Rückenmarkes. Diese pluri-segmentalen Verbindungen von jeder Unterabteilung des Feldes 4, die wir feststellen konnten, erklären wahrscheinlich auch MARION HINES Befunde beim Makakken (1942), daß die für die fötale motorische Rinde und die des Neugeborenen charakteristischen holo-kinetischen oder primitiven Bewegungsformen in ein idio-kinetisches System der reifen motorischen Rinde übergehen, mit all ihren hochspezialisierten Bewegungen.

Falls diese Erklärung zutrifft, könnten die noch bestehenden pluri-segmentalen Verbindungen (durch anatomische und physiologische Tatsachen unterstützt) der ausgereiften Rinde als Grundlage für die Reorganisation und Wiederherstellung der motorischen Funktion dienen, die nach teilweiser Abtragung der Area 4 auftritt.

Die Reizung der unbetäubten motorischen Rinde durch implantierte Elektroden durch CLARK und WARD (1948) zeigen, daß motorische Reizerfolge von einem viel größeren Rindengebiet erhalten werden können, als dies beim betäubten Tiere der Fall ist.

Wir können daher annehmen, daß die Reizung der motorischen Rinde des narkotisierten Tieres nur ein reduziertes Bild der motorischen Rinde ergibt, und daß viele beobachtete Reizerfolge durch die Reizung der unterliegenden weißen Substanz erzielt werden. Diese Möglichkeit ist auch eingehend von M. VOGT (1933) studiert worden, die zeigen konnte, daß Reizung der weißen Substanz der Area 4 ähnliche Reizerfolge wie Reizung der Rindenoberfläche geben kann, jedoch mit einem anderen Schwellenwert.

Hinsichtlich unserer Befunde und die von anderen Autoren, möchten wir die Vermutung aussprechen, daß obgleich die klassische Hirnkarte der motorischen Region mit ihren Unterabteilungen ihren vollen Wert behält, diese doch ein sehr vereinfachtes Bild der tatsächlichen Verhältnisse wiedergibt.

Unsere Vorstellung, daß die Unterabteilungen des motorischen Feldes, abgesehen von ihren Hauptverbindungen pluri-segmentale Projektionsbahnen zum Rückenmark senden, ist die Basis für eine schnelle Erholung nach Läsionen dieser Unterabteilungen. Denn diese vorhandenen Nebenverbindungen können den cortico-spinalen Kreislauf wiederherstellen und auch die wechselnden Resultate der Rindenreizung erklären, wie die von MURPHY und GELLHORN (1945).

Wir möchten zum Schlusse dieser Arbeit Miss G. SMITH, Mr. T. MARSLAND, Mr. F. ELVIDGE und cand. med. TILLEARD-COLE für ihre technische Hilfe unseren Dank aussprechen.

Literatur.

CLARK, G., and J. R. WARD: *Brain* **71**, III, 332 (1948). — COOPER, S., and D. DENNY-BROWN: *Proc. roy. Soc. Lond. B.* **102**, 222 (1927/28). — FULTON, J. F., and A. D. KELLER: *The Sign of Babinski*. Illinois: C. G. Thomas 1932. — GLEES, P., and J. COLE: Recovery of skilled motor functions after small repeated lesions of motor cortex in Macaque. *J. Neurophysiol.* **13**, 137 (1950). — GRAHAM-BROWN, T., and C. S. SHERRINGTON: *J. Physiol.* **43**, 209 (1911). — GRUNBAUM, A. S. F., and C. S. SHERRINGTON: *Proc. roy. Soc. Lond.* **72**, 152 (1903). — HINES, M.: *Biol. Rev.* **18**, 1 (1942). — KENNARD, M. A.: *Arch. of Neur.* **48**, 227 (1942). — LIDDELL, E. G. T., and C. G. PHILLIPS: Overlap of cortical motor areas. *T. Physiol.* **III**, 38 P. (1950). — MURPHY, T. P., and E. GELLHORN: *Arch. Neurol. and Psychiat.* **54**, 256 (1945). — SPERRY, R. W.: *J. Neurophysiol.* **10**, 275 (1947). — VOGT, M.: *J. Psychol. u. Neurol. Leipzig*, **45**, 298 (1933). — VOGT, O., u. C. VOGT: *J. Psychol. u. Neurol. Leipzig*, **25**, 221 (1919).

Dr. P. GLEES, University Laboratory of Physiology, Oxford, England.