

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Oslo (Prof. J. JANSEN)
Norwegen

Über den Ursprung der sekundären vestibulo-cerebellaren Fasern bei der Katze

Eine experimentell-anatomische Studie

Von

A. BRODAL und A. TORVIK

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 18. Februar 1957)

Einleitung

Vergleichend-anatomische Untersuchungen haben gezeigt, daß der Vestibularisapparat mit dem Lobulus flocculonodularis des Kleinhirns innig verknüpft ist. Aus Beobachtungen an normalem Material von Feten und Erwachsenen ist geschlossen worden, daß bei den Säugern sowohl primäre wie sekundäre Vestibularisfasern vorzugsweise zu der Flocke, dem Nodus und dem Dachkern verlaufen (CAJAL, 1909, LARSELL, 1936 a, 1936 b, u. a.). Experimentelle Untersuchungen mit der Marchi-Methode (INGVAR, 1918, DOW, 1936) scheinen dies zu bestätigen. Nach DOW (1936) endigen alle primären Vestibularisfasern in der gleichseitigen Kleinhirnhälfte. Einige verlaufen auch nach der Uvula. In einer elektrophysiologischen Studie erhielt DOW (1939) entsprechende Resultate, indem er nach Reizung des Nervus vestibuli Aktionspotentiale von der Flocke, dem Nodus und dem angrenzenden Teil der Uvula sowie von der Lingula ableiten konnte. Die sekundären vestibulocerebellaren Fasern endigen nach DOW (1936) in denselben Gebieten wie die primären, und zwar erreichen einige Fasern nach Überschreitung der Mittellinie im Kleinhirn auch die entsprechenden Abschnitte der kontralateralen Kleinhirnhälfte. Die experimentellen Untersuchungen von DOW (1936) wurden bei Katzen und Ratten mit der MARCHI-Methode vorgenommen.

Obwohl LORENTE DE NÓ (1924) die Existenz von primären vestibulocerebellaren Fasern verneint (GOLGI-Studien bei der Maus), hält die Mehrzahl der Autoren diese Fasern für sichergestellt. Auch über das Vorhandensein von sekundären vestibulocerebellaren Fasern scheint Einstimmigkeit zu herrschen, obwohl die Meinungen darüber auseinandergehen, aus welchen Kernen des Vestibulariskomplexes diese Fasern stammen. Aus Studien an fetalem Material vom Opossum schließen VORIS u. HOERR (1932), daß der mediale und spinale Vestibulariskern solche Fasern abgeben, während LARSELL (1936 a) der Meinung ist, daß

nur eine kleine Menge sekundärer vestibulocerebellarer Fasern aus diesen Kernen, die Mehrzahl aus dem Deiterschen und dem Bechterewschen Kerne stammen. LORENTE DE NÓ (1924) leitet bei der Maus die Fasern aus Zellen, die zerstreut im Vestibulariskernkomplex vorkommen, ab.

Entscheidende Auskünfte über diese Frage können jedoch kaum aus Untersuchungen an normalem Material erwartet werden. Auch sind experimentelle Studien mittels der Marchi-Methode nach Läsionen der Kerne wenig geeignet, diese Frage zu klären, denn die Gefahr der Mitverletzung von Fasern, welche aus anderen Abschnitten des Vestibulariskomplexes als dem primär geschädigten Kern stammen, kann kaum vermieden werden. Aus diesen Gründen wagte es Dow (1936) nicht, Schlußfolgerungen bezüglich des Ursprungsgebietes aus seinen Experimenten zu ziehen. In den Arbeiten von Verff., welche die auf- und absteigenden efferenten Fasern aus den Vestibulariskernen studiert haben, finden sich gelegentlich Bemerkungen über vestibulocerebellare Fasern. HASHIMOTO (1928) meint z. B. nach Läsion des Nucleus Deiters Fasern nach dem Dachkern verfolgt zu haben. BUCHANAN (1937) erwähnt in das Kleinhirn eintretende Fasern bei einer Katze, wo der Bechterewsche Kern und das Brachium conjunctivum geschädigt waren. Die Fasern wurden nach dem Dachkern und dem Wurm verfolgt.

Um den Ursprung der sekundären vestibulocerebellaren Fasern mit Eindeutigkeit zu bestimmen, muß man die in den Vestibulariskernen nach Kleinhirnläsionen auftretenden retrograden Zellveränderungen untersuchen. Nur wenige Untersuchungen dieser Art scheinen vorzuliegen. Nach Exstirpation des „Flocculus“ bei 5 Kaninchen beobachtete KUZUME (1926) Tigrolyse in den mittelgroßen und in einigen der großen Zellen des Deitersschen Korns auf der Läsionsseite. Der mediale Kern war fast normal, der Bechterewsche Kern gänzlich normal. Nach Läsion des Dachkorns beobachtete der Verf. Tigrolyse von Zellen in dem Bechterewschen und dem Deitersschen Kern, im medialen Vestibulariskern sowie im Nucleus dentatus. Auch YOSHIDA (1924) fand nach Läsionen des Kleinhirns tigrolytische Zellen im Deitersschen Kern, während SPAIER (1936) nach Verletzung des Dachkorns bei Hunden retrograde Zellveränderungen im Bechterewschen Kern, aber nicht in anderen Vestibulariskernen vorfand. Dow (1936) fand in seinem Material keine überzeugenden Zellveränderungen in den Vestibulariskernen.

Die Ergebnisse der Verff., welche den Ursprung der sekundären Vestibularisfasern mittels der Methode der retrograden Degeneration untersucht haben, sind somit nicht gänzlich übereinstimmend. Zum Teil dürfte dies darauf beruhen, daß die beobachteten Zellveränderungen nicht eindeutig waren. Die obengenannten Verff. verwandten alle erwachsenen Versuchstiere. Nach unserer Erfahrung erhält man bei ganz jungen Tieren, welche nur wenige Tage nach der Operation am Leben

erhalten werden (modifizierte Guddensche Methode, BRODAL, 1939, 1940) bessere Resultate, indem bei solchen Tieren die Nervenzellen auf Schäden ihres Neuriten rascher und mit stärker markierten retrograden Veränderungen als bei Erwachsenen reagieren.

Aus diesem Grunde haben wir in dieser Arbeit versucht festzustellen, ob nach Kleinhirnläsionen bei jungen Katzen retrograde Zellveränderungen in den Vestibulariskernen vorkommen, mit besonderer Rücksichtnahme auf ihre Lokalisation innerhalb des Kernkomplexes. Zur Verwendung kam ein experimentelles Material, das vorher für das Studium von anderen cerebellarafferenten Verbindungen benutzt wurde. Es zeigte sich, daß sich aus diesem Material einige Auskünfte über den Ursprung der sekundären vestibulocerebellaren Fasern erhalten ließen.

Material und Methoden

Das für diese Untersuchungen verwendete Material wurde früher für das Studium der cerebellarafferenten Verbindungen aus dem Nucleus reticularis paramedianus (BRODAL, 1953, BRODAL u. TORVIK, 1954) und aus dem perihypoglossalen Kernkomplex (BRODAL, 1952, TORVIK u. BRODAL, 1954) benutzt. Es besteht aus einer größeren Anzahl von Gehirnen junger Katzen, bei welchen nach der modifizierten Guddenschen Methode (BRODAL, 1939, 1940) im Alter von 6–21 Tagen Läsionen des Kleinhirns gesetzt wurden, und die 4–10 Tage nach der Operation getötet wurden.

Die operativen Eingriffe wurden steril in Nembuthal-Narkose vorgenommen. Der Hirnstamm mit dem Kleinhirn wurde in 96% Alkohol fixiert, in Paraffin eingebettet und in transversalen, lückenlosen Serien von 15 μ Dicke geschnitten. Jeder fünfte Schnitt wurde mit Thionin gefärbt.

Die in den Vestibulariskernen beobachteten retrograd veränderten Zellen wurden in Zeichnungen von Transversalschnitten durch den Hirnstamm eingetragen. Die Zeichnungen sind mit Hilfe eines Edingerschen Projektionsapparates gemacht worden und nachträglich mikroskopisch kontrolliert. Jede Zelle, welche unzweifelhafte Kennzeichen von retrograden Veränderungen (vgl. unten) darbot, wurde in der Zeichnung des entsprechenden Schnittes eingetragen.

Da es sich für uns nur darum handelt, den *Ursprung* von sekundären vestibulocerebellaren Fasern zu bestimmen, konnten wir Serien von Versuchstieren verwenden, bei denen die Läsion nicht nur auf die „vestibulären“ Abschnitte des Kleinhirns (Lobus flocculo-nodularis und Nucleus fastigii) beschränkt war, sondern auch Tiere, bei denen diese Abschnitte zusammen mit anderen geschädigt waren. Als Kontrollmaterial dienten Serienschnitte von Gehirnen normaler Katzen von demgleichen Alter wie die Experimentaltiere, sowie von Tieren, bei denen die Läsion nicht die „vestibulären“ Kleinhirnabschnitte betraf.

Ergebnisse

Die normalen Vestibulariskerne bei der Katze

Eine erste Voraussetzung für die richtige Bewertung von pathologischen Zellveränderungen in einem Kerngebiet ist bekanntlich eine genaue Kenntnis seiner normalen Histologie. Wenn es sich um einen Kernkomplex wie den der Vestibulariskerne handelt, ist ferner von Wichtigkeit, daß über die verwendete Zerlegung des Komplexes in besondere

Kerne kein Zweifel besteht. Viele sich widersprechende Angaben im Schrifttum über die Verbindungen der Vestibulariskerne beruhen ohne Zweifel darauf, daß derselbe Abschnitt des Komplexes mit verschiedenen Namen belegt wurde.

Die normale Histologie und Topographie der Vestibulariskerne bei der Katze wurden in einer anderen Arbeit ausführlich behandelt (BRODAL u. POMPEIANO, 1957 a). Bezüglich Einzelheiten sei auf diese Publikation verwiesen. Da die von uns verwendete Abgrenzung der einzelnen Kerne des Vestibulariskomplexes aus den Zeichnungen in Abb. 2 u. 4 zu sehen ist, dürfte eine Erörterung dieser Frage hier überflüssig sein. Nur soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß der spinale (absteigende) Kern eine ansehnliche Größe besitzt und daß von einigen Verff. fälschlich nur ein kleinerer Teil des ganzen spinalen Kerns als solcher bezeichnet wurde. Auf einige andere topographische Daten werden wir in der Diskussion unserer Befunde zurückkommen.

Retrograde Zellveränderungen in den Vestibulariskernen nach Läsionen des Kleinhirns

Nach Läsionen der „vestibulären“ Abschnitte des Kleinhirns finden sich bei unseren Versuchstieren in gewissen Gebieten des Vestibulariskernkomplexes (vgl. unten) Nervenzellen mit den charakteristischen Kennzeichen der retrograden Zellveränderung: Tigrolyse und Verdrängung des Kerns an die Zellperipherie. Oft ist auch eine gewisse Blähung des Perikaryons vorhanden, indem die affizierten Zellen meistens abgerundeter als normale Zellen derselben Typen erscheinen. Am deutlichsten sind diese Veränderungen an den größeren Zellen zu erkennen, wie sie in gewissen Gebieten des spinalen und des medialen Kerns vorkommen (Abb. 1 e). (Hier wird von dem Deiterschen Kern, wo keine Veränderungen nachgewiesen wurden, abgesehen.) Die meisten veränderten Zellen sind jedoch von den kleineren Typen (Abb. 1 a—e). Wegen ihres verhältnismäßig sparsamen Cytoplasmas ist die Peripherverdrängung des Kerns nicht immer markiert. Jedoch kann man mitunter Zellen begegnen, deren Kern den Eindruck macht, als sei er im Begriff, aus dem Perikaryon herausgepreßt zu werden (Abb. 1 a, 1 b).

In den Gebieten der Vestibulariskerne, wo Zellen mit den hier beschriebenen Veränderungen vorkommen, finden sich regelmäßig auch viele zweifellos gänzlich normale Zellen. Daneben kommt aber eine wechselnde Menge von Zellen vor, die leichtere Veränderungen zeigen, besonders eine mehr oder weniger ausgesprochene Tigrolyse. Der Kern dieser Zellen ist in der Regel deutlich peripherwärts verschoben. Da aber normalerweise bei so jungen Tieren wie den hier verwendeten eine etwas exzentrische Lage des Kerns keine Seltenheit ist, ist die Lage des Zellkerns ein wenig zuverlässiges Merkmal. Die meisten von den in dieser

Weise affizierten Zellen sind jedoch kaum normal, sondern repräsentieren höchstwahrscheinlich Zellindividuen, die von beginnenden oder leichteren retrograden Veränderungen befallen sind. Vielfach ist es aber un-

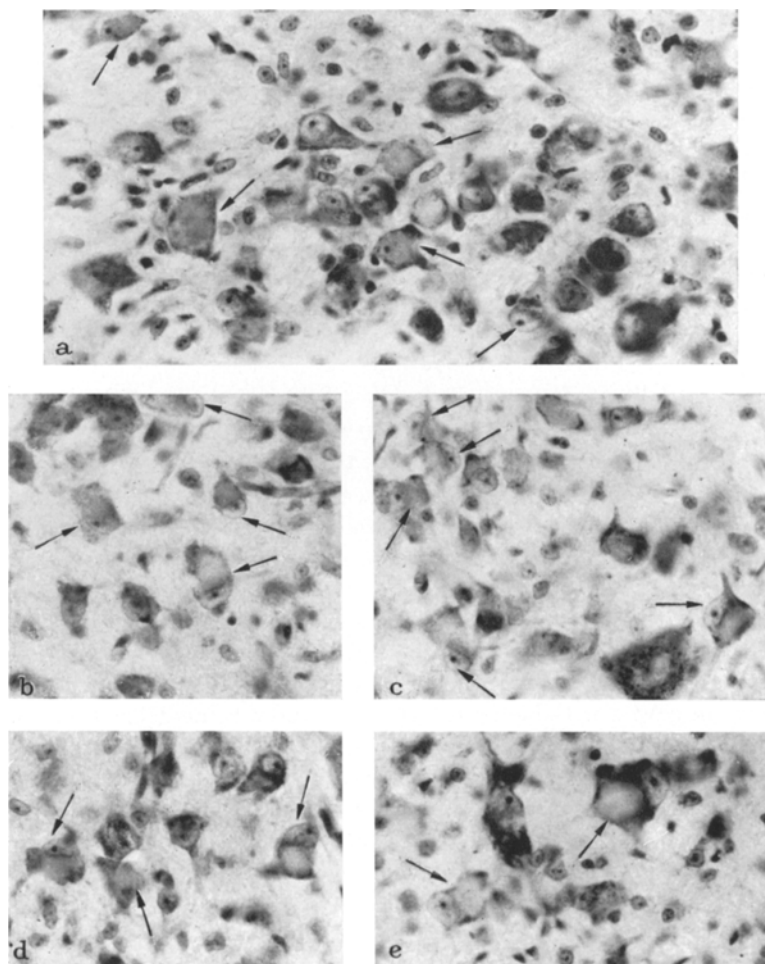


Abb. 1. Mikrophotographien von Zellen mit typischen retrograden Veränderungen (Pfeile) in dem spinalen und medialen Vestibulariskern nach Läsionen des Kleinhirns. Thioninfärbung. Vergr. 360mal. *a* Aus dem caudalen, ventrolateralen Abschnitt des spinalen Kerns bei Katze 0,100 (vgl. Abb. 2). Retrograde Zellen in der Gruppe „j“ (vgl. Text). Einige Zellen sind nicht im Focus. *b* Aus dem mittleren, ventrolateralen Abschnitt des spinalen Kerns bei Katze 0,154 (vgl. Abb. 3). *c* Aus dem caudalen Teil des spinalen Kerns bei Katze 0,154. Unten rechts eine große normale Zelle. *d* Aus dem caudalen Teil des medialen Kerns bei Katze 0,154. *e* Aus dem spinalen Kern bei Katze 0,129 (vgl. Abb. 3)

möglich zu entscheiden, ob eine bestimmte Zelle noch als normal anzusehen ist, oder ob sie als pathologisch gewertet werden soll. Aus diesem Grunde haben wir in unserer Bewertung der Veränderungen nur Zellen

mit typischen Veränderungen berücksichtigt, und nur solche Zellen sind in den Diagrammen (vgl. Abb. 2 u. 4) von den Versuchsserien eingetragen. Wir werden bei der Besprechung unserer Befunde auf die hierhergehörigen Probleme zurückkommen.

Die in unseren Serien beobachteten retrograden Zellveränderungen sind von ganz demselben Typus wie die nach Unterbrechung des hinteren Längsbündels auftretenden (BRODAL u. POMPEIANO, 1957 b).

Ursprungsgebiete der sekundären vestibulocerebellaren Fasern

Typisch retrograde Zellveränderungen wie die oben-beschriebenen finden sich in unserem Material in bestimmten Gebieten des spinalen und des medialen Vestibulariskerns, und zwar nach Läsionen, welche die „Vestibularisanteile“ des Kleinhirns mit betroffen haben. Im folgenden werden einige Fälle etwas ausführlicher besprochen, um Einzelheiten der vestibulocerebellaren Projektion klarzulegen.

Katze 0.160. Bei der Operation 8 Tage alt, nach 5 Tagen getötet (Abb. 2 u. 1a). Der ganze Wurm des Kleinhirns und der größte Teil des linken Lobulus paramedianus sind entfernt worden (Abb. 2). Die Abtragung von Kleinhirngewebe erstreckt sich bis zum 4. Ventrikel. Die mikroskopischen Schnitte zeigen, daß auf der linken Seite der Dachkern und ein wenig vom Nucleus interpositus entfernt worden sind. Vom rechten Dachkern ist der am meisten laterale Teil noch bewahrt. Der Hirnstamm ist von der Läsion nicht betroffen.

In den *Vestibulariskernen* finden sich in gewissen Gebieten typisch retrograd veränderte Zellen mit den obenbeschriebenen Kennzeichen (vgl. Abb. 1). In dem Bechterewschen und Deitersschen Kern sind keine solche Zellen vorhanden, sondern ihr Vorkommen ist auf den medialen und spinalen Kern begrenzt. Die Veränderungen sind bilateral und ungefähr von gleicher Intensität auf beiden Seiten. In den Zeichnungen in Abb. 2 gibt jeder Punkt innerhalb des Kerngebietes eine in dem abgebildeten Schnitte vorkommende, typisch retrograd veränderte Zelle an. Es erhellt aus der Abb. 2, daß die Mehrzahl der veränderten Zellen im spinalen Kern vorkommt, und zwar besonders in den ventrolateralen Abschnitten seiner caudalen Hälfte (vgl. Abb. 2). Besonders sei bemerkt, daß viele der Zellen einer verhältnismäßig kompakten Gruppe „x“ pathologisch sind (vgl. Abb. 1a, und BRODAL u. POMPEIANO, 1957 a). In den dorsalen Gebieten des caudalen Abschnittes des spinalen Kerns findet sich auch eine ansehnliche Zahl von retrograd veränderten Zellen, während mehr rostral die Veränderungen auf die ventrolateralen Gebiete beschränkt sind. Im medialen Kern sind retrograd veränderte Zellen nur caudal nachzuweisen, und zwar besonders in den ventralen Gebieten.

Zwischen den veränderten Zellen findet sich immer eine beträchtliche Zahl von normalen Zellen, sowie einige, die wahrscheinlich verändert sind, aber nicht als typisch retrograd bezeichnet werden können. Zellen von dem letztgenannten Typus sind nicht in den Zeichnungen eingetragen worden.

Zuletzt sei erwähnt, daß in einer kleinzelligen Gruppe „x“ (Abb. 2), lateral vom absteigenden Kern und mediorostral vom Nucleus cuneatus externus, die Mehrzahl der Zellen typisch retrograd verändert ist.

Befunde, die mit denen in dem obenbeschriebenen Falle übereinstimmen, wurden bei anderen Tieren gemacht, bei denen die Läsion den Wurm mit dem Dachkern umfaßt. Bei der Katze 0.129 (10 Tage—5 Tage) ist

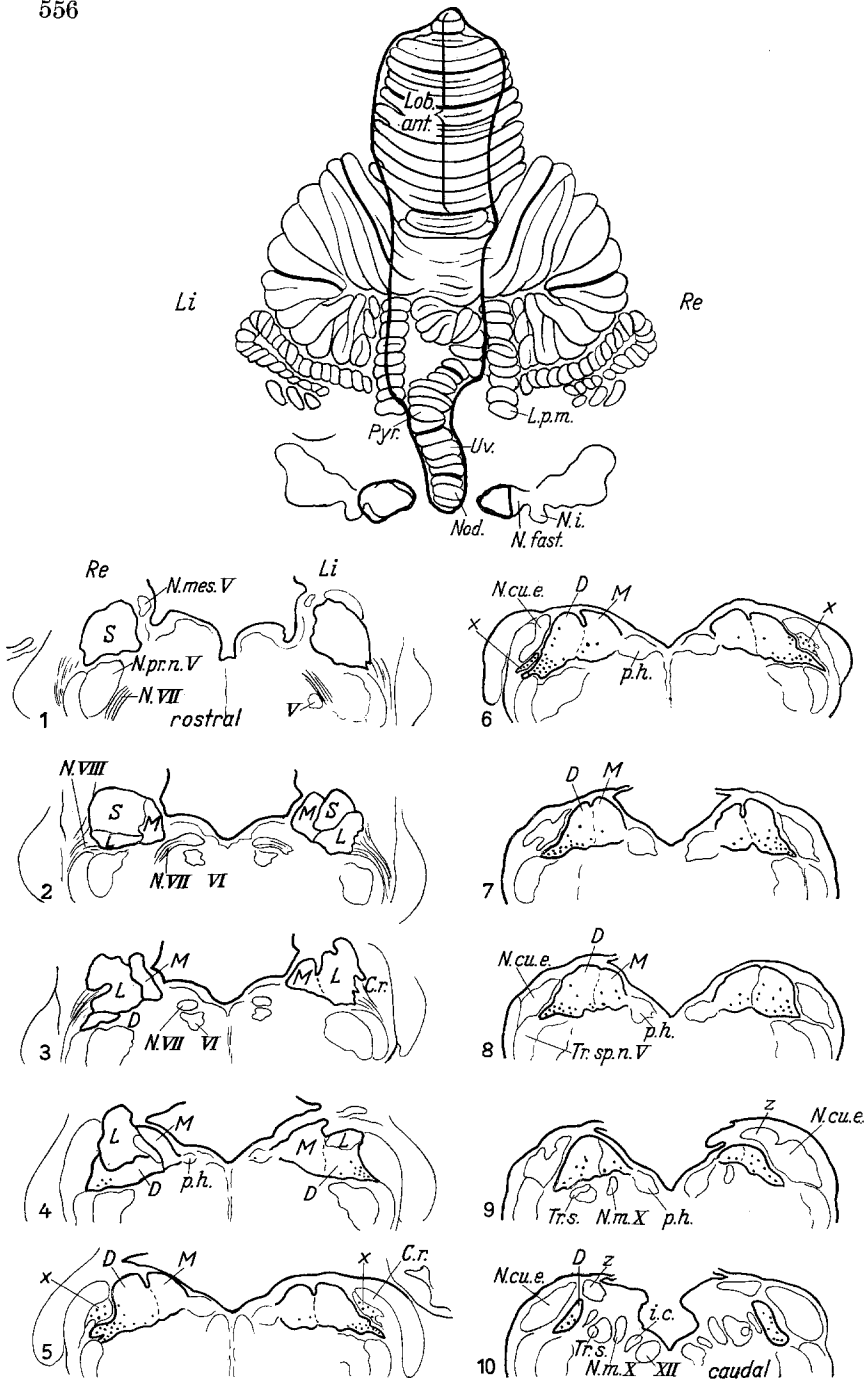


Abb. 2 (Unterschrift s. S. 557)

die Läsion des Wurms (Abb. 3) im caudalen Gebiet etwas weniger umfassend als bei Katze 0.160 (Abb. 2), dagegen sind die beiden Dachkerne gänzlich entfernt. Bei der Katze 0.154 (9 Tage—6 Tage) überschreitet die Läsion das Wurmgebiet (Abb. 3) und umfaßt auch laterale Abschnitte der zentralen Kerne. Die Veränderungen in dem medialen und spinalen Vestibulariskern haben in beiden Fällen dieselbe Ausbreitung wie bei Katze 0.160 (Abb. 2). Auch die Zellveränderungen sind identisch, wie die Abb. 1b—e, die von diesen Serien stammen, zeigen. Bei der Katze 0.154 hat es den Anschein, daß in den veränderten Gebieten auch ein gewisser Zellschwund stattgefunden hat, was wahrscheinlich mit der etwas längeren Überlebenszeit in diesem Falle (6 Tage) zusammenhängt. In dieser Serie finden sich auf der einen Seite vereinzelt pathologische Zellen auch in den dorsalen Abschnitten des Bechterewschen und Deitersschen Kerns. Da aber die Läsion auf dieser Seite bis an die Peripherie dieser Kerne reicht, und die Gliareaktion in der Umgebung der Läsion sich bis in das Gebiet der Kerne erstreckt, finden wir es berechtigt anzunehmen, daß die wenigen veränderten Zellen im Deitersschen und Bechterewschen

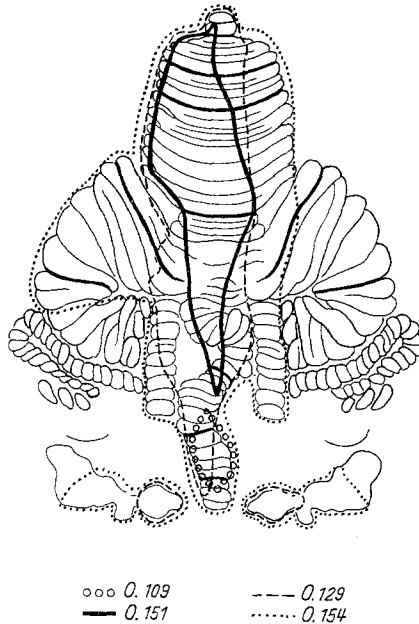


Abb. 3. Im Diagramm von dem Kleinhirn sind die Umfänge der Läsionen bei vier im Texte besprochenen Fällen angegeben. Retrograd veränderte Zellen finden sich in denselben Abschnitten der Vestibulariskerne wie bei der Katze 0.160 (vgl. Abb. 2). Abkürzungen wie in Abb. 2

← Abb. 2. Diagrammatische Darstellung der Befunde bei der Katze 0.160. Oben ist die Läsion in einem Schema des entfaltet gedachten Kleinhirns eingezeichnet. Unten Zeichnungen von Schnitten durch den Vestibulariskernkomplex in gleichen Abständen. Jeder eingetragene Punkt gibt eine in dem abgebildeten Schnitt nachgewiesene typisch retrograd veränderte Zelle an. *B. c.* Oberer Kleinhirnstiel; *C. r.* Strickkörper; *D.* Spinaler, absteigender, Vestibulariskern; *Flocc.* Flocke; *i. c.* Nucleus intercalatus (STADERINI); *L.* Lateraler, Deitersscher Vestibulariskern; *Li* links; *Lob. ant.* Lobus anterior; *L. p. m.* Lobulus paramedianus; *M.* Medialer Vestibulariskern; *N. cu. e.* Nucleus cuneatus externus; *N. dent.* Zahnkern; *N. fast.* Dachkern; *N. f. cu.* Nucleus funiculi cuneati; *N. i.* Nucleus interpositus; *N. i. n. VIII* Interstitieller Kern des Nervus vestibularis; *N. m. X* Dorsaler motorischer Vagus; *N. mes. V* Mesencephaler Trigemuskern; *Nod.* Nodulus; *N. pr. n. V* Sensibler Hauptkern des Trigemini; *N. tr. sp. n. V* Spinaler Trigemuskern; *N. VII, VIII* Hirnnerven No. VII und VIII; *P. flocc.* Parafocculus; *p. h.* Nucleus praepositus hypoglossi; *Pyr.* Pyramise; *Re* rechts; *S* Bechterewscher Vestibulariskern; *Tr. s.* Tractus solitarius; *Tr. sp. n. V* Tractus spinalis des Trigemini; *Uv.* Uvula; *V, VI, VII* Motorische Kerne der betr. Hirnnerven; *x* kleinzellige Gruppe lateral vom absteigenden Vestibulariskern; *z* kleine Zellgruppe dorsal vom absteigenden Kern

Kern in diesem Fall direkt von den Veränderungen an der Läsionsstelle betroffen worden sind. Diese Annahme wird dadurch unterstützt, daß die Veränderungen nur einseitig auftreten und daß sie in anderen Fällen nicht beobachtet wurden.

Bei Tieren, bei denen das Kleinhirn vollständig entfernt wurde (z. B. Katze 0.131, nicht abgebildet), finden sich retrograd veränderte Zellen nur in denselben Gebieten der Kerne wie bei dem in Abb. 2 gezeigten Falle. Daher darf die Schlußfolgerung gezogen werden, daß sekundäre vestibulocerebellare Fasern aus dem medialen und spinalen Kern ihren Ursprung nehmen, und zwar besonders aus dem ventrolateralen Gebiet des spinalen Kernes¹.

In Anbetracht des von anderen Verff. festgestellten Endigungsgebietes der sekundären vestibulocerebellaren Fasern dürfte in den oben beschriebenen Fällen die Läsion des Dachkerns und des caudalsten Teils des Wurmes (Nodus-Uvula) für die retrograden Veränderungen in den Vestibulariskernen verantwortlich zu machen sein. Daß dies der Fall ist, wird durch die Befunde in anderen Fällen wahrscheinlich gemacht, z. B. Katze 0.109 (21 Tage—5 Tage), wo die Läsion nur die Uvula und einen Teil des Nodus zerstört hat (Abb. 3). Hier finden sich einige retrograde Zellen in den obenbeschriebenen Gebieten. In einem anderen Falle (Katze 0.123, 10 Tage—4 Tage, nicht abgebildet) war der hintere Teil des Wurmes und die Hälfte des einen Dachkerns entfernt. Retrograde Zellen kommen in denselben Gebieten wie oben beschrieben vor. Von besonderem Interesse sind die Befunde bei der Katze 0.151 (8 Tage — 5 Tage). Die Läsion (Abb. 3) erreicht hier caudal nicht die Uvula, rostralwärts aber ist der vorderste Teil des Lobus anterior einseitig betroffen und sind Fasern zu der Lingula unterbrochen. Einige wenige, typisch retrograde Zellen finden sich in denselben Gebieten der Vestibulariskerne wie bei der Katze 0.160 (Abb. 2), die meisten auf der Seite, wo der vorderste Abschnitt des Lobus anterior geschädigt ist. Die Befunde in dieser Serie dürfen wahrscheinlich als Stütze für die Existenz von sekundären vestibulocerebellaren Fasern nach der Lingula (vgl. Einleitung) aufgefaßt werden.

Unser Material erlaubt keine bestimmte Aussage in bezug auf die Frage, ob die sekundären vestibulocerebellaren Fasern sich innerhalb des Kleinhirns bilateral verteilen, da die Läsion in keinem Falle streng einseitig ist. Bei einigen Tieren, z. B. der oben erwähnten Katze 0.123, sowie bei der Katze 0.113 (13 Tage—5 Tage, nicht abgebildet) ist jedoch die Läsion auf der einen Seite umfassender als auf der anderen. In solchen Fällen finden sich regelmäßig etwas mehr retrograde Zellen auf der Seite der meist umfassenden Läsion, was einen Hinweis darauf bietet, daß

¹ Die meisten Zellen der kleinen Gruppe *x* senden auch ihre Fasern zum Kleinhirn.

vestibulocerebellare Fasern in etwas größerer Menge zur homolateralen Kleinhirnhälfte als zur kontralateralen verlaufen.

Bei mehreren Katzen, bei denen die Kleinhirnläsionen nur Abschnitte des Lobulus ansoparamedianus und den Paraflocculus betrafen, fanden wir keine retrograden Zellen in den Vestibulariskernen. Wenn aber bei solcher Läsion auch die Flocke entfernt wurde, traten veränderte Zellen auf. Über das Ursprungsgebiet von Fasern nach der Flocke geben Fälle Auskunft, in denen eine Läsion der einen Hemisphäre auch den Flocculus umfaßt. (Leider ist es uns nicht gelungen, eine isolierte Abtragung dieses Abschnittes zu erzielen.) Der folgende Fall soll ausführlicher besprochen werden.

Katze 0.119. Bei der Operation 8 Tage alt, nach 4 Tagen getötet (Abb. 4). Bei der Operation wurde beinahe die ganze linke Kleinhirnhemisphäre entfernt. Nur ein caudales Folium des Lobulus paramedianus blieb übrig. Die Flocke und der Paraflocculus fehlen vollständig. Die lateralen Abschnitte der hinteren Folien des Lobus anterior sind leicht geschädigt. Von den Kleinhirnkernen sind der Nucleus dentatus und ein Teil des Nucleus interpositus entfernt. In der Tiefe erreicht die Läsion den lateralsten Abschnitt des Deitersschen Kerns (vgl. die schraffierten Felder in den Zeichnungen 1—3 in Abb. 4). Hier findet sich eine mäßige Gliareaktion, aber nichts vom Kern selber ist entfernt worden.

In den Vestibulariskernen findet sich in dem spinalen Kern auf der Läsionsseite eine Anzahl von typisch retrograd veränderten Zellen (Abb. 4). Diese Zellen liegen innerhalb des Gebietes, das bei Wurmläsionen verändert ist, haben aber eine mehr beschränkte Ausbreitung. Besonders die caudalsten Teile dieses Gebietes sind frei von veränderten Zellen. In dem spinalen Kern der anderen Seite lassen sich nur ein paar veränderte Zellen nachweisen.

Im medialen Kern finden sich auf der Läsionsseite nur einige wenige veränderte Zellen, im kontralateralen Kern keine.

Im lateralen Kern auf der Läsionsseite sind einige von den am meisten lateral gelegenen Zellen vollständig tigrolytisch und aufgebläht, mit einem extrem randständigen Kern. Alle diese Zellen befinden sich in dem Gebiet des Kerns, das an die Läsion grenzt, während die anderen Zellen des lateralen Kerns vollständig normal aussehen. Im Nucleus superior der Läsionsseite ist eine einzige, typisch retrograd veränderte Zelle zu sehen.

Die kleinzellige Gruppe *x* (Abb. 4) enthält einige typisch retrograd veränderte Zellen auf der Läsionsseite, keine auf der entgegengesetzten Seite.

Entsprechende Befunde wurden in einigen anderen Fällen gemacht, z. B. Katze R. 152 (8 Tage—5 Tage, Abb. 4). Die Läsion erreicht in diesem Falle nicht die Vestibulariskerne, und es finden sich keine veränderten Zellen in den Deitersschen und Bechterewschen Kernen.

Aus diesen Fällen darf geschlossen werden, daß die sekundären vestibulocerebellaren Fasern zur Flocke aus denselben Gebieten der Vestibulariskerne wie die Fasern zum Dachkern, zum Nodus und zur Uvula stammen. Jedoch ist zu erkennen, daß die Flocke ihre Fasern besonders aus den mehr rostralen Abschnitten des ganzen Gebietes erhält. Auch ist es offenbar, daß die Zahl der sekundären vestibulocerebellaren Fasern zur Flocke erheblich spärlicher ist als die zu den Mittellinienstrukturen

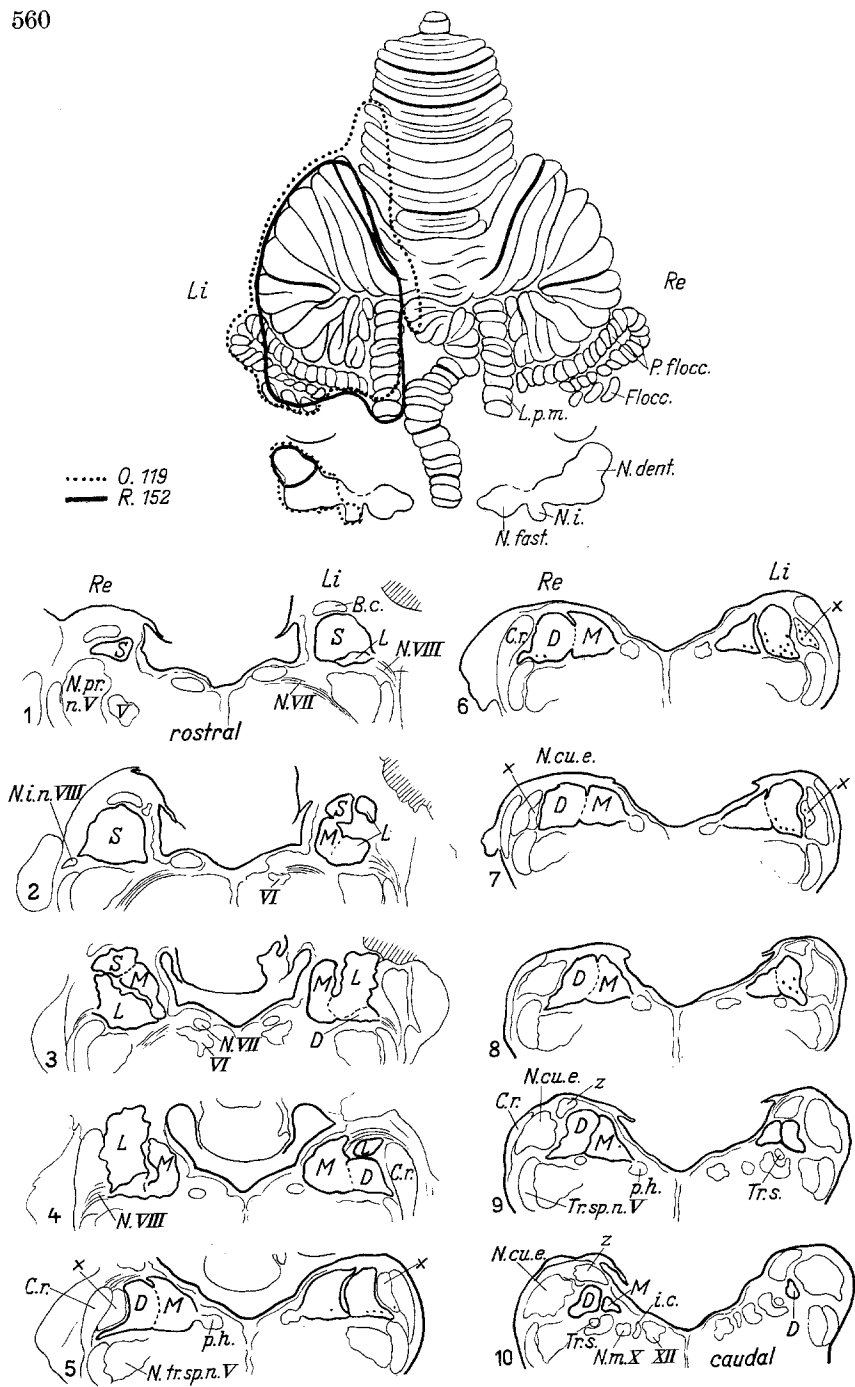


Abb. 4 (Unterschrift s. S. 561)

des Kleinhirns. Schließlich zeigen die Befunde, daß die Fasern zur Flocke hauptsächlich, jedoch nicht ausschließlich, homolateral verlaufen. Ein Diagramm über die Gesamtergebnisse unserer Untersuchungen zeigt Abb. 5.

Besprechung der Befunde

Die in den Vestibulariskernen unserer Experimentaltiere beobachteten Zellveränderungen (siehe Abb. 1) bieten die typischen Kennzeichen der retrograden Zellveränderungen dar. Wir dürfen deshalb das Vorkommen von solchen Zellen als Ausdruck dafür auffassen, daß ihre Neuriten unterbrochen worden sind, d. h. daß die Verbreitung der typisch veränderten Zellen die Ursprungsgebiete von sekundären vestibulocerebellaren Fasern angibt. Daß es sich hier um echte retrograde Veränderungen handelt, wird dadurch bestätigt, daß 1. Zellen mit dem geschilderten Aussehen bei normalen Kontrolltieren immer fehlen; daß 2. die retrograd veränderten Zellen bei allen Versuchstieren nur in bestimmten Gebieten der Vestibulariskerne auftreten, und daß 3. die Zellen mit denselben Veränderungen, welche in den Vestibulariskernen nach Läsionen des Rückenmarks

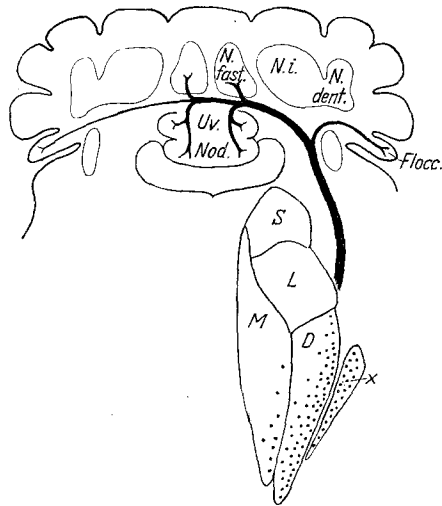


Abb. 5. Schematische Darstellung vom Ursprungsgebiet der sekundären vestibulocerebellaren Fasern (punktiert), auf einen Horizontalschnitt durch die Vestibulariskerne projiziert. Endigungsgebiete der Fasern und das Diagramm vom Kleinhirn in Anlehnung an ein Schema von DOW (1936). In bezug auf Einzelheiten vgl. Text. Abkürzungen wie in Abb. 2

oder des Hirnstammes auftreten, eine andere Lokalisation haben (vgl. bzw. POMPEIANO u. BRODAL, 1957, und BRODAL u. POMPEIANO, 1957 b).

Um fehlerhafte Schlußfolgerungen bezüglich des Ursprungsgebietes der vestibulocerebellaren Fasern zu vermeiden, haben wir nur Zellen mit typischen Veränderungen berücksichtigt. In den befallenen Gebieten der Vestibulariskerne findet sich jedoch, wie oben erwähnt, immer auch eine Anzahl von Nervenzellen, die eine leichtere Tigrolyse und eine geringgradige Peripherverschiebung des Kerns zeigen. Es ist überaus wahr-

← Abb. 4. Diagrammatische Darstellung der Befunde bei der Katze 0,119, nach demselben Prinzip wie in Abb. 2. (In dem Diagramm vom Kleinhirn ist auch die Läsion bei der Katze R. 152 eingetragen.) Die schraffierten Felder in den Zeichnungen 1—3 geben die Ausbreitung der Läsion bei der Katze 0,119 an (vgl. Text). Die Veränderungen in den Vestibulariskernen sind auf der Seite der Läsion am meisten markiert. Abkürzungen wie in Abb. 2

scheinlich, daß auch diese Zellen eine Schädigung ihrer Neuriten erlitten haben und daß die leichteren Veränderungen darauf beruhen, daß die Prozesse in den Zellen nicht genügend Zeit zur völligen Entwicklung gehabt haben. Es ist wohl bekannt, daß die einzelnen Zellindividuen in einem Kern auf einen Schaden nicht alle mit der gleichen Geschwindigkeit reagieren. Hätten wir bei unseren Tieren eine längere Überlebensdauer gewählt, würden wahrscheinlich mehr Zellen affiziert gewesen sein. Da aber die retrograd veränderten Zellen bei so jungen Tieren, wie den hier verwendeten, sehr rasch völlig zugrunde gehen (vgl. BRODAL, 1939), wäre das Resultat ein Zellschwund gewesen, der in Kernen, wie den hier in Frage kommenden, schwer zu beurteilen ist. In einigen Experimenten haben wir denn auch den Eindruck, daß ein gewisser Zellschwund in den befallenen Bezirken vorhanden ist.

Aus dem oben Angeführten folgt, daß die von uns registrierten pathologischen Zellen offensichtlich nur ein Minimum der totalen Menge der Zellen darstellen, welche tatsächlich ihre Neuriten ins Kleinhirn senden. Diesem methodischen Mangel wird jedoch dadurch entgegengewirkt, daß kein Gebiet fälschlich als Ursprungsort von sekundären vestibulocerebellaren Fasern angegeben wird. Unsere Befunde schließen aber nicht aus, daß auch andere Gebiete, als die von uns gefundenen, tatsächlich Fasern nach dem Kleinhirn schicken, da damit gerechnet werden muß, daß die Nervenzellen in allen Abschnitten des Komplexes nicht in der gleichen Weise auf eine Durchtrennung ihres Neuriten reagieren. Besonders kann nicht ganz ausgeschlossen werden, daß erhaltene Kollateralen oder Zweige des Neuriten das Perikaryon solcher Zellen vor dem Auftreten von retrograden Veränderungen schützt. Jedoch deuten die Beobachtungen von CAJAL (1909) nicht darauf hin, daß Zellen des Deitersschen und Bechterewschen Kerns, von denen gegebenenfalls die Rede sein mußte, Kollateralen oder Neuritenzweige ins Kleinhirn senden. Wir sind deshalb geneigt anzunehmen, daß unsere negativen Befunde in bezug auf diese zwei Kerne tatsächlich ein Ausdruck dafür sind, daß die Kerne nicht an der vestibulocerebellaren Projektion beteiligt sind¹.

¹ Wie oben erwähnt, fanden wir in einigen Gehirnen vereinzelte retrograd veränderte Zellen auch im Bechterewschen und Deitersschen Kern. Es handelt sich in diesen Fällen jedoch immer um Läsionen, die sich bis an die Grenze des betreffenden Kerns erstrecken, und da ähnliche Veränderungen in allen anderen Fällen fehlen, erscheint es berechtigt, diese Zellen außer acht zu lassen. — FUSE (1912) fand bei neugeborenen Kaninchen, die lange am Leben gehalten wurden (Guddensche Methode), einen Schwund der kleineren Elemente des Deitersschen Kerns, während die großen Zellen nicht beeinflusst waren. Seine Schlußfolgerung, daß dies die Existenz von Fasern aus diesem Kern zum Kleinhirn bedeutet, dürfte jedoch nicht stichhaltig sein, denn diese Veränderungen können ebensogut als Folge eines Schwundes der reichlichen cerebellovestibularen Fasern gedeutet werden.

Unsere Schlußfolgerungen bezüglich des Ursprungsgebietes der sekundären vestibulocerebellaren Fasern stimmen somit mit den Beobachtungen von VORIS u. HOERR (1932) überein, welche solche Fasern aus dem medialen und spinalen Kern ableiten. Tatsächlich stammen sie, wie unsere Befunde zeigen, nur aus bestimmten Abschnitten dieser Kerne.

Wie eingangs erwähnt, haben einige Verff. (YOSHIDA, 1924, KUZUME, 1926, HASHIMOTO, 1928, SPAIER, 1936) nach Läsionen des Kleinhirns das Vorkommen von tigrolytischen Zellen im Deitersschen und Bechterewschen Kern beobachtet. Es dürfte überaus wahrscheinlich sein, daß die Befunde dieser Verff. (welche miteinander nicht übereinstimmen) darauf beruhen, daß in ihren Fällen die Tigrolyse nicht auf Unterbrechung des Neuriten der betreffenden Zellen beruhte. Erstens mag die Läsion in einigen ihrer Fälle zu nahe an die Kerne gereicht haben, so daß die sekundären Veränderungen in der Umgebung der Läsion auf das Kerngebiet eingewirkt haben (wie wir es auch in einigen Fällen beobachtet haben, vgl. oben). Zweitens muß damit gerechnet werden, daß die als Folge der Kleinhirnläsion auftretende Degeneration der cerebellovestibularen Fasern leichtere Störungen der Zellen der Empfangskerne (besonders des Deitersschen Kerns) hervorrufen kann. Endlich ist von Belang, daß die von diesen Verff. beobachteten Veränderungen kaum als typisch retrograd bezeichnet werden können, und ihre Befunde können deshalb kaum als beweiskräftig angesehen werden. Wahrscheinlich ist es auch von Belang, daß sie alle erwachsene Tiere verwendeten. Es sei hier erwähnt, daß LEWY (1910) nach Kleinhirnläsionen den Deitersschen Kern normal fand.

Daß nach Läsion des Deitersschen oder des Bechterewschen Kerns degenerierende Fasern im Kleinhirn beobachtet wurden (HASHIMOTO, 1928, BUCHANAN, 1937), bedeutet nicht, daß diese Kerne Fasern ins Kleinhirn senden. In BUCHANANS (1937) Fall mag die Mitläsion des Brachium conjunctivum vielleicht ventrale spinocerebellare oder rubro-cerebellare Fasern (BRODAL u. GOGSTAD, 1954) unterbrochen haben. Bei einer Läsion des Deitersschen Kerns (HASHIMOTO, 1928) muß mit einer möglichen Unterbrechung der vestibulocerebellaren Fasern aus dem spinalen Kern, welche durch das Corpus restiforme verlaufen, gerechnet werden.

Ein gültiger experimenteller Beweis für den Ursprung von sekundären vestibulocerebellaren Fasern aus dem Deitersschen und Bechterewschen Kern scheint demnach nicht gebracht zu sein. Auch liefern die GOLGI-Studien von CAJAL (1896, 1909) keinen Beleg für diese Anschauung. Unsere Befunde hinterlassen keinen Zweifel, daß solche Fasern vornehmlich dem spinalen Kern, in kleinerem Ausmaße auch dem medialen Kern, entstammen. Einige Punkte unserer Befunde bedürfen einer kurzen Erörterung.

Obwohl unser Material keine bestimmten Schlußfolgerungen bezüglich des Endigungsgebietes der sekundären vestibulocerebellaren Fasern erlaubt, sind unsere Befunde im Einklang mit den Angaben von anderen Verff., daß solche Fasern zum Lobulus flocculo-nodularis, zur Uvula und zum Dachkern verlaufen. Die Befunde bei Katze 0.151 (Abb. 3) sind mit den Angaben von INGVAR (1918) vereinbar, daß einige Fasern den rostralsten Teil des Wurmes im Lobus anterior erreichen. Ferner stimmen unsere Befunde mit denen von Dow (1936) überein, daß die Fasern zur Uvula, zum Nodus und zum Dachkern sich bilateral verteilen, jedoch mehr homolateral wie kontralateral. Die Fasern zur kontralateralen Flocke scheinen sehr spärlich zu sein.

Wie aus den Abb. 2 und 4 ersichtlich, stammt die größte Menge von sekundären vestibulocerebellaren Fasern aus den ventrolateralen Gebieten des spinalen Kerns, während spärlichere Fasern aus anderen Abschnitten dieses Kerns sowie aus dem medialen Kern ihren Ursprung nehmen. Das Ursprungsgebiet deckt sich somit nicht mit bestimmten cytoarchitektonisch wohlbegrenzten Gebieten des Kernkomplexes. In dem ventrocaudalen Teil des spinalen Kerns findet sich bei der Katze eine charakteristische, ziemlich kompakte Gruppe von mittelgroßen Nervenzellen (in bezug auf Einzelheiten sei auf BRODAL u. POMPEIANO, 1957a, verwiesen). Eine ansehnliche Menge der Zellen dieser Gruppe „f“ zeigt nach Kleinhirnläsionen retrograde Zellveränderungen (vgl. Abb. 1a). Daß diese Gruppe jedoch nicht, ebensowenig wie der spinale Kern als Ganzes, ausschließlich auf das Kleinhirn projiziert, erhellt aus der Tatsache, daß auch nach Läsionen des hinteren Längsbündels im Hirnstamm einige ihrer Zellen mit retrograden Veränderungen reagieren (BRODAL u. POMPEIANO, 1957b). Bezüglich der Gruppe „f“ scheint somit dasselbe Prinzip zu gelten wie für den ganzen spinalen Kern: die vestibulocerebellaren Fasern entspringen nicht aus scharf umschriebenen Feldern, welche für sie allein reserviert sind, sondern innerhalb ihres Ursprungsgebietes kommen Zellen vor, welche ihre Neuriten anderswo als nach dem Kleinhirn senden. Daß trotzdem die Fasern zur Flocke und die zu dem Wurm und dem Dachkern nicht ganz identische Ursprungsgebiete haben, ist bemerkenswert. Vielleicht kann dieses Verhalten in Einklang mit anderen Daten gebracht werden, welche darauf deuten, daß der Nodus und die Flocke funktionell nicht ganz gleichwertig sind (für eine Erörterung dieser Frage sei auf BRODAL u. JANSEN, 1954, S. 286 ff. verwiesen).

Für eine genauere Analyse von der funktionellen Rolle der sekundären vestibulocerebellaren Verbindungen ist eine erweiterte Kenntnis von den afferenten Fasern zu den Ursprungsgebieten der genannten Fasern nötig. Wir wissen z. B. noch nichts darüber, ob die primären vestibulären Fasern, welche in den betreffenden Gebieten endigen, nur aus bestimmten Abschnitten des Vestibularapparats kommen, und wenn dies der

Fall wäre, aus welchen. Daß der spinale und der mediale Kern nicht einfach als Schaltstellen in einer vestibulocerebellaren Bahn anzusehen sind, erhellt aus mehreren Tatsachen. Erstens schickt eine große Menge der Zellen dieser Kerne ihre Fasern in das aufsteigende hintere Längsbündel (BRODAL u. POMPEIANO, 1957 b). Ferner empfangen diese Kerne Fasern aus dem Nodus (DOW, 1938) sowie aus dem Dachkerne (Literatur bei JANSEN, 1954, THOMAS, KAUFMAN, SPRAGUE und CHAMBERS, 1956). Auch endigen in dem spinalen Kern aufsteigende Fasern aus dem Rückenmark (LORENTE DE NÓ, 1924, THIELE u. HORSLEY, 1901 u. a.). Von besonderem Interesse ist es, daß nach LORENTE DE NÓ (1924) die spinalaffferenten Fasern nur in dem ventrocaudalen Abschnitt des spinalen Kerns enden¹ und daß die fastigiobulbären Fasern auch besonders den caudalen Teil dieses Kerns versorgen (JANSEN, 1956). Die für das Kleinhirn bestimmten einkommenden vestibulären Impulse scheinen demnach in dem spinalen Kern mit sowohl spinalen wie cerebellaren Impulsen zusammenzutreffen, was wahrscheinlich macht, daß hier eine erhebliche Modifikation der vestibulären Erregungen möglich ist, bevor sie nach dem Kleinhirn weitergeleitet werden.

Zusammenfassung

Bei jungen Katzen wurden Läsionen des Kleinhirns gesetzt, und die Tiere wurden nach einigen Tagen nach der modifizierten Guddenschen Methode (BRODAL, 1939, 1940) getötet. In thioningefärbten transversalen Serienschnitten durch den Hirnstamm wurden die Vestibulariskerne auf das Vorkommen von retrograden Zellveränderungen untersucht.

Typische retrograde Zellveränderungen (vgl. Abb. 1) wurden nach Läsionen gefunden, welche einen oder mehrere der folgenden Kleinhirnabschnitte umfassen: *Nodus*, *Uvula*, *Dachkern* und *Flocculus*. Typisch veränderte Zellen kommen *nur im spinalen und medialen Kern* vor, und zwar besonders in den ventrolateralen Gebieten der caudalen Hälfte des spinalen (absteigenden) Kerns. (Abb. 2). Daneben finden sich einige in mehr dorsalen Abschnitten desselben Kerns sowie in einer kleinen Zellgruppe (hier mit x bezeichnet) lateral vom spinalen Kern und in den ventralen Gebieten des medialen Kerns. Die Fasern zum Flocculus entstammen vornehmlich den mehr rostralen Bezirken des ganzen Ursprungsgebietes (Abb. 4). und verlaufen fast ausschließlich homolateral. Die

¹ Noch nicht veröffentlichte Untersuchungen zeigen, daß diese spinalen Fasern vornehmlich in der kleinen, von uns als Gruppe x bezeichneten Zellansammlung enden. Diese kleinzellige Gruppe ist wahrscheinlich nicht als ein Anteil des eigentlichen Vestibulariskomplexes anzusehen (vgl. BRODAL u. POMPEIANO, 1957 a). In der kleineren Zellgruppe z (vgl. Abb. 2 u. 4), welche wie die Gruppe x primäre vestibuläre Fasern nicht empfängt, finden sich nach Kleinhirnläsionen keine sicheren Veränderungen.

Verbindungen mit dem Dachkern und dem Wurm scheinen sowohl gekreuzt wie ungekreuzt zu sein.

Anhaltspunkte dafür, daß der Deiterssche und Bechterewsche Kern an der sekundären vestibulocerebellaren Projektion teilnehmen, konnten nicht gefunden werden.

Übereinstimmend mit unseren Befunden sprechen auch die Ergebnisse anderer Autoren dafür, daß die vestibulären Impulse auf ihrem Weg nach dem Kleinhirn in dem spinalen Kern durch Impulse aus dem Rückenmark und dem Kleinhirn modifiziert werden können.

Literatur

- BRODAL, A.: Experimentelle Untersuchungen über retrograde Zellveränderungen in der unteren Olive nach Läsionen des Kleinhirns. *Zschr. Neurol. Berlin* **166**, 624—704 (1939). — Modification of Gudden method for study of cerebral localization. *Arch. Neurol. Psychiatr., Chicago*. **43**, 46—58 (1940). — Experimental demonstration of cerebellar connexions from the peri-hypoglossal nuclei (nucleus intercalatus, nucleus praepositus hypoglossi and nucleus of Roller) in the cat. *J. of Anat.* **86**, 110—129 (1952). — Reticulo-cerebellar connections in the cat. An experimental study. *J. Comp. Neurol.* **98**, 113—154 (1953). — BRODAL, A., and A. CHR. GOGSTAD: Rubro-cerebellar connections. An experimental study in the cat. *Anat. Rec., Philadelphia* **118**, 455—486 (1954). — BRODAL, A., and J. JANSEN: Structural organization of the cerebellum. Pp. 285—387 in: JANSEN and BRODAL: *Aspects of Cerebellar Anatomy*. Oslo: Johan Grundt Tanum 1954. — BRODAL, A., and O. POMPEIANO: The vestibular nuclei in the cat. *J. of Anat.* (1957a). Im Druck. — The origin of ascending fibres of the medial longitudinal fasciculus from the vestibular nuclei. An experimental study in the cat. (1957b). In Vorbereitung. — BRODAL, A., and A. TORVIK: Cerebellar projection of paramedian reticular nucleus of medulla oblongata in cat. *J. of Neurophysiol.* **17**, 484—495 (1954). — BUCHANAN, A. R.: The course of the secondary vestibular fibers in the cat. *J. Comp. Neurol.* **67**, 183—204 (1937). — CAJAL, S. RAMON Y: *Studium der Medulla oblongata*. Leipzig: Johann Ambrosius Barth 1896. — *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vértébrés*. Paris: Maloine 1909. — Dow, R. S.: The fiber connections of the posterior parts of the cerebellum in the rat and cat. *J. Comp. Neurol.* **63**, 527—548 (1936). — Efferent connections of the flocculo-nodular lobe in macaca mulatta. *J. Comp. Neurol.* **68**, 297—305 (1938). — Cerebellar action potentials in response to stimulation of various afferent connections. *J. of Neurophysiol.* **2**, 543—555 (1939). — FUSE, G.: Die innere Abteilung des Kleinhirnstieles (MEYNEERT, I. A. K.) und der Deitersche Kern. *Arb. Hirnanat. Inst. Zürich* **6**, 29—267 (1912). — HASHIMOTO, T.: Experimentelle Untersuchungen über die spinale Bahn des N. vestibularis, mit besonderer Berücksichtigung auf dem Gebiete des Deiters descendens et ascendens Winklers. *Fol. anat. Jap.* **6**, 537—598 (1928). — INGVAR, S.: Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns nebst einem Versuche zu einheitlicher Erklärung der zerebellaren Funktion und Lokalisation. *Folia neuro-biol., Leipzig* **11**, 205—495 (1918). — JANSEN, J.: Efferent cerebellar connections. Pp. 189—248 in: JANSEN and BRODAL: *Aspects of Cerebellar Anatomy*. Oslo: Johan Grundt Tanum 1954. — On the efferent connections of the cerebellum. Pp. 232—239 in: „Progress in Neurobiology“ (Proc. First Internat. Meet. Neurobiol.). Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1956. — KUZUME, G.: Experimentell-anatomische Untersuchungen über die inneren und äußeren Verbindungen des Flocculus und der Kleinhirnkern (hauptsächlich des Dachkerns). *Fol. anat. Jap.* **4**, 75—110 (1926). —

LARSELL, O.: The development and morphology of the cerebellum in the opossum. II. Later development and adult. *J. Comp. Neurol.* **63**, 251—291 (1936a). — Cerebellum and corpus pontobulbare of the bat (*Myotis*). *J. Comp. Neurol.* **64**, 275 bis 302 (1936b). — LEWY, F. H.: Der Deiterssche Kern und das Deitero-spinale Bündel. *Arb. Hirnant. Inst. Zürich* **4**, 227—243 (1910). — LORENTE DE NÓ, R.: Etudes sur le cerveau postérieur. *Trav. Laborat. rech. biol. Univ. Madrid* **22**, 51—65 (1924). — POMPEIANO, O., and A. BRODAL: The origin of vestibulospinal fibres in the cat. An experimental study, with comments on the descending medial longitudinal fasciculus. *Arch. Ital. d. Biol.* (1957). Im Druck. — SPAIER, E. L.: Zur Frage der Verbindungen zwischen dem Vestibularisnerven und dem Kleinhirn. (Russ.) *Vestn. Otol. Nr. 2*, 25—31; zit. nach *Zbl. Neurol. Berlin* **82**, 555 (1936). — THIELE, F. H., and V. HORSLEY: A study of the degenerations observed in the central nervous system in a case of fracture dislocation of the spine. *Brain* **24**, 519—531 (1901). — THOMAS, D. M., R. P. KAUFMAN, J. M. SPRAGUE and W. W. CHAMBERS: Experimental studies of the vermal cerebellar projections in the brain stem of the cat (fastigiobulbar tract). *J. of Anat.* **90**, 371—385 (1956). — TORVIK, A., and A. BRODAL: The cerebellar projection of the perihypoglossal nuclei (nucleus intercalatus, nucleus praepositus hypoglossi and nucleus of Roller) in the cat. *J. of Neuropath.* **13**, 515—527 (1954). — VORIS, H. C., and N. L. HOERER: The hindbrain of the opossum, *Didelphis virginiana*. *J. Comp. Neurol.* **54**, 277—355 (1932). — YOSHIDA, I.: Ein Beitrag zur Kenntnis der zentralen Vestibularisbahn. *Fol. anat. Jap.* **2**, 283 bis 288 (1924).

Prof. Dr. A. BRODAL, Oslo (Norwegen). *Anatom. Inst. d. Univ., Karl. Johans gt.* 47