

Aus der Neurologisch-Psychiatrischen Universitätsklinik Pécs, Ungarn
(Dir.: Prof. Dr. St. KÖRNYEY)

Elektrische Tätigkeit der Extremitäten- und Halsmuskulatur bei Labyrinthreizung

Von
L. MOLNÁR

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 30. Dezember 1957)

Die Autoren, die sich in den letzten Jahren mit dem Zusammenhang zwischen Labyrinth bzw. vestibulärem System und Muskeltonus beschäftigten, berichten über abweichende Resultate.

WARD und später KEMPINSKY u. WARD fanden, daß die Enthirnungsstarre und die durch Rindenreizung hervorgerufenen Bewegungen der Extremitäten durch vestibuläre Impulse gesteigert werden. Im Gegensatz hierzu konnten BACH u. MAGOUN bei elektrischer Reizung der Vestibulariskerne keine Steigerung der Muskeltätigkeit feststellen. GERNANDT u. THULIN haben bei Drehreizung reziproke Wirkungen beobachtet.

Daß diese Versuchsergebnisse unter sich so abweichen, beruht aller Wahrscheinlichkeit nach auf methodischen Unterschieden. Die Mehrzahl der Autoren prüfte die Wirkung der Durchschneidung des Nervus vestibularis bzw. der Zerstörung der Vestibulariskerne. Die am meisten als physiologisch zu betrachtende rotatorische Reizung haben nur GERNANDT u. THULIN angewandt. Sie haben dabei den Effekt an einer denervierten Extremität untersucht und nicht die Potentialänderungen von Muskeln, sondern einer einzelnen Vorderwurzel registriert (zur Auslösung der Reflexe wurden nur der Nervus gastrocnemius bzw. der Nervus des Musculus tibialis ant. unversehrt gelassen).

Nachdem also keine der genannten Untersuchungen als vollständig bzw. physiologisch betrachtet werden kann und außerdem ihre Ergebnisse einander auch widersprechen, schien eine Überprüfung der Frage angezeigt. *Die im nachfolgenden zu berichtenden Untersuchungen galten der Beobachtung von Tonusänderungen an Muskeln mit vollkommen intakter spinaler Innervation, im Wachzustand und bei Drehreizung des Labyrinthes.*

Methodik

Die Versuche wurden an 42 ausgewachsenen Katzen ausgeführt. Zur Gewährleistung einwandfreier Atmung wurde in Äthernarkose nach örtlicher Novocainbetäubung eine Tracheakanüle eingeführt. Hiernach wurden die zu untersuchenden Muskeln herauspräpariert. Das Tier wurde auf einem Drehtisch so angeschnallt, daß *sich der Mittelpunkt des Kopfes im Drehmittelpunkt befand. Es konnte also im*

Laufe der Drehung *nicht zu einer Erregung der Statolithorgane kommen* (siehe ADRIAN). Der um 35° nach vorn geneigte Kopf wurde im Kopfhalter eines Horsley-Clarkeschen Apparates befestigt. Hierbei wurde besonders darauf geachtet, daß das Labyrinth unversehrt blieb.

Mit dem wesentlichen Teil des Experimentes (Labyrinthreizung) wurde erst begonnen, wenn sich die Tiere von der Äthernarkose vollkommen erholt hatten und bereits auf die geringsten äußeren Reize lebhaft ansprachen.

Im Laufe der Experimente wurden *zwei* voneinander stark abweichende *Arten der Drehung* angewendet. In einer Reihe von Experimenten erfolgte die Drehung mit Zahnradantrieb. Die Geschwindigkeit wurde nach Anlaufen des Drehtisches innerhalb von 0,5 sec bis $180^\circ/\text{sec}$ gesteigert. Diese Winkelgeschwindigkeit wurde bis zur Beendigung der Drehung unverändert aufrechterhalten. Das Anhalten des Tisches erfolgte ebenfalls plötzlich. In diesen Experimenten wurde die Wirkung von 5 Umdrehungen innerhalb von 10 sec beobachtet.

In späteren Versuchen geschah die Drehung des Tisches mit Hilfe von Schnüren und Rollen. Die Rollen wurden an der Tischachse befestigt. *Diese Art des Antriebes schaltete die ruckartigen Übergänge des Zahnradantriebes aus und gewährleistete glatte Übergänge bei Änderung der Winkelgeschwindigkeit.*

Die Bedeutung der Körperlage des Tieres wurde auch untersucht. In einem Teil der Versuche wurden die Tiere *auf dem Bauche liegend, mit ausgespannten Extremitäten* auf dem Drehtisch befestigt, in anderen wiederum so, daß *sie sich mit ihren Extremitäten auf den Tisch stützen konnten.*

Die Messung der Änderung der Winkelgeschwindigkeit geschah mit Hilfe von 10, rund um die Tischachse angebrachten flachen Spiegeln, welche einen Lichtstrahl auf eine Photozelle reflektieren. Die Photozelle war mit dem EEG-Apparat verbunden.

Zur Ableitung der elektrischen Muskeltätigkeit wurden Nadelelektroden verwendet (bipolare Ableitung, rostfreie Stahlelektroden, 3—30 mm Polabstand). Die Registrierung erfolgte mit einem Kaiserschen Sechsfachschreiber und mit einem Schwarzschen Vierfachschreiber. Hierbei wurden Verstärkung und Filtrierung so eingestellt, daß eine zerrungsfreie Registrierung der Muskelpotentiale gesichert war. Von den Nadelelektroden wurde ein sechs Doppelleitungen enthaltendes, dünnes, leichtes Kabel zu einem senkrecht über dem Mittelpunkt des Tisches gelegenen Punkt geführt, dort fixiert und dann an den EEG-Apparat angeschlossen. Durch diese Vorrichtung ließen sich Artefakte bei der Rotation und Verdrehung des Kabels vermeiden.

1. Bei einer Gruppe der Tiere wurde die durch elektrische Rindenreizung bewirkte Veränderung der Muskeltätigkeit (Flexion und Extension der Extremitäten) untersucht. Zur Reizung der Rinde dienten bipolare Kugelelektroden aus Silber (Oberfläche etwa $0,5 \text{ mm}^2$, Polabstand 3 mm). Es wurde ein Apparat verwendet, der rechteckige Impulsformen gab und voneinander unabhängige Änderungen der Frequenz, Dauer und Spannung der Impulse ermöglichte. Die Spannung der Impulse betrug 0,5—10 V, ihre Dauer 1—3 msec und die Frequenz schwankte zwischen 1—300/sec. Der zur Rindenreizung gebrauchte Strom geriet über Leitungen, die in der hohlen Achse des Tisches verliefen, an die Reizelektroden.

2. Bei einer anderen Gruppe der Tiere wurde der Einfluß der Labyrinthreizung auf die Enthirnungsstarre beobachtet. Die Enthirnung (Durchtrennung des Mesencephalons in einer Ebene zwischen Colliculi superiores und inferiores) wurde bei 13 Tieren nach Unterbindung der A. carotis communis beider Seiten durchgeführt. Bei 14 Tieren erfolgte die Durchtrennung des Hirnstammes ohne vorherige Carotisunterbindung. Nach jedem Versuch wurde mit dem freien Auge geprüft, ob die Durchtrennung in der richtigen Ebene lag und eine vollkommene war.

Ergebnisse

1. Bei 15 Tieren wurde die quantitative Änderung der durch elektrische Rindenreizung an den vorderen und hinteren Extremitäten hervorgerufenen Flexion und Extension (Tätigkeitsveränderung des Musculus triceps, Musculus biceps, Musculus gastrocnemius, Musculus tibialis ant.) untersucht.

In jedem dieser Versuche wurden die Tiere auf dem Bauche liegend, mit ausgespannten Extremitäten befestigt. Die Drehung erfolgte mit Zahnradantrieb (plötzlich bis $180^\circ/\text{sec}$ gesteigerte Winkelgeschwindigkeit).

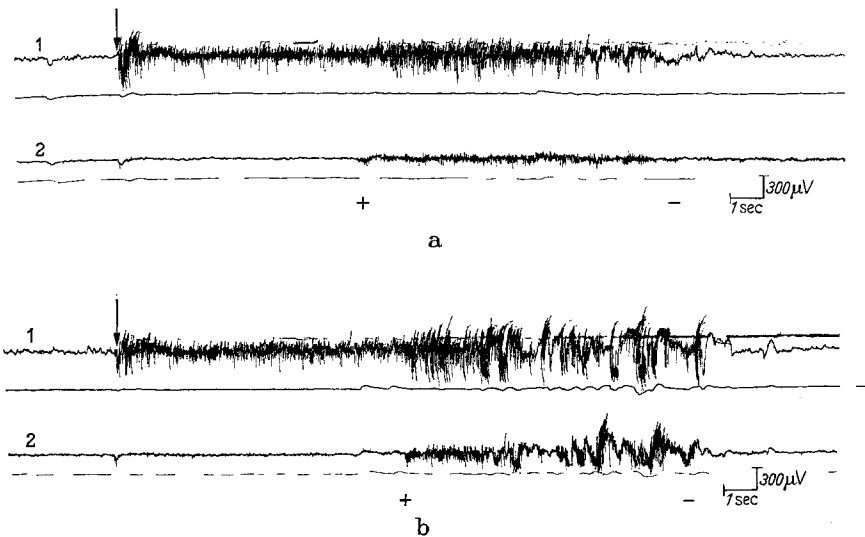


Abb. 1. Tier in Bauchlage mit gespannten Extremitäten. Intensitätsänderung der durch Rindenreizung (0,5 V, 100/sec, 1 msec) hervorgerufenen Muskeltätigkeit der re. vorderen Extremität während bzw. nach Drehung (die Pfeile zeigen den Zeitpunkt der Rindenreizung an). 1 Aktivität des re. Musculus triceps, 2 Aktivität des re. Musculus biceps. Wirkung a einer Linksdrehung, b einer Rechtsdrehung (je 5 Drehungen/10 sec). Innerhalb 0,5 sec bis $180^\circ/\text{sec}$ gesteigerte Winkelgeschwindigkeit.
+ Einsetzen, — Unterbrechung der Drehung

Unter diesen Versuchsbedingungen steigerte sich in jedem Fall die durch Rindenreizung hervorgerufene Muskeltätigkeit während der Drehung in den Extremitäten sowohl in den Flexoren als auch in den Extensoren. Im Moment der plötzlichen Unterbrechung der Drehung hörte diese steigernde Wirkung auf, ja es wurde sogar in jedem Experiment die durch Rindenreizung verursachte Aktivität in jedem Muskel gehemmt (Abb. 1).

Zur Ausschaltung optischer Reize wurde in zahlreichen Fällen die Drehwirkung auch bei verbundenen Augen beobachtet. Unter den geschilderten Versuchsbedingungen war die Wirkung der Drehreizung bei verbundenen und unverbundenen Augen die gleiche.

Während der Drehung konnte auch mit freiem Auge beobachtet werden, daß sich die ganze Muskulatur der Extremitäten in erhöhtem Maße spannte und das Tier ziemlich komplizierte Bewegungen durchzuführen versuchte (woran es allerdings durch seine Fesseln gehindert wurde), wohl um sich, der Drehung entgegenwirkend und auf einem festen (virtuellen) Punkt gestützt, auf die Beine zu stellen.

2. Leichter beurteilbare Resultate wurden durch unsere Beobachtungen hinsichtlich des *Zusammenhanges zwischen Enthirnungsstarre und Labyrinthimpuls* geliefert. Im Laufe dieser Untersuchungen konnte nämlich die

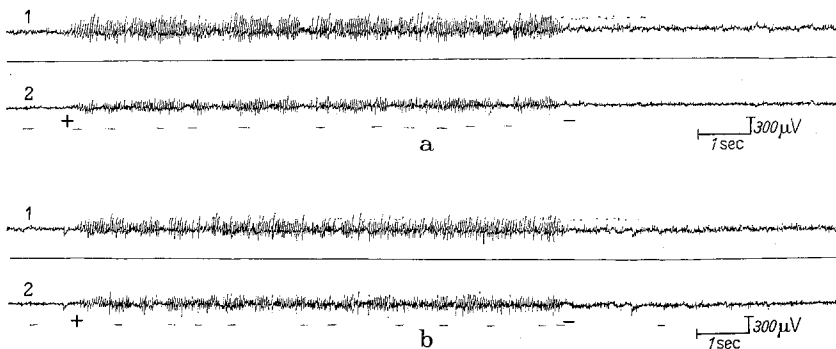


Abb. 2. Enthirtes Tier in Bauchlage mit ausgespannten Extremitäten. Tätigkeit des re. Musculus tibialis ant. (1), des re. Musculus gastrocnemius (2). Je 5 Drehungen nach links/10 sec (a) und nach rechts/10 sec (b). Innerhalb 0,5 sec bis $180^\circ/\text{sec}$ gesteigerte Winkelgeschwindigkeit

Tätigkeitsveränderung einer viel größeren Anzahl von Muskeln — ohne Auftreten von Artefakten — untersucht werden.

Bei den 27 Tieren dieser Versuchsserie wurden folgende Beobachtungen gemacht:

a) *Das Resultat der Labyrinthreizung hing von der Art der Drehung und der Lagerung des Tieres ab.*

Wurde das Tier bei Zahnradantrieb (*plötzlich bis $180^\circ/\text{sec}$ gesteigerte Winkelgeschwindigkeit*) auf dem Bauche liegend mit *ausgespannten Extremitäten* befestigt, so war die *Tätigkeitsänderung in der Extremitätenmuskulatur* dieselbe, wie die im Zusammenhang mit Rindenreizung beobachtete Änderung: die Muskeltätigkeit wurde *durch die Drehung generalisiert* (sowohl in den Flexoren, als auch in den Extensoren) *gesteigert* und *durch ihre Unterbrechung verringert* (Abb. 2).

Dieser Effekt wurde bei 11 Tieren beobachtet. Dagegen erwies sich die Wirkung bei 2 ebenso gelagerten Tieren als von der Drehrichtung abhängig, d. h. es konnten — wenn auch nicht in so ausgeprägter Form wie bei der gleich zu schildernden Lagerung — reziproke Reaktionen festgestellt werden.

Stützte sich das Tier mit den Extremitäten auf den Tisch und erfolgte die Drehreizung bei allmählich zunehmender bzw. verringernder Winkelgeschwindigkeit, so zeigte sich sowohl in den hinteren als auch in den vorderen Extremitäten in jedem Fall eine Wirkung von reziprokem Charakter: die Tätigkeit der Extensoren und Flexoren wurde durch die Drehung und auch durch ihre Unterbrechung in entgegengesetztem Sinne beeinflußt. Die Tätigkeitsänderung ein und desselben Muskels hing wiederum von der Drehrichtung ab (Abb. 3).

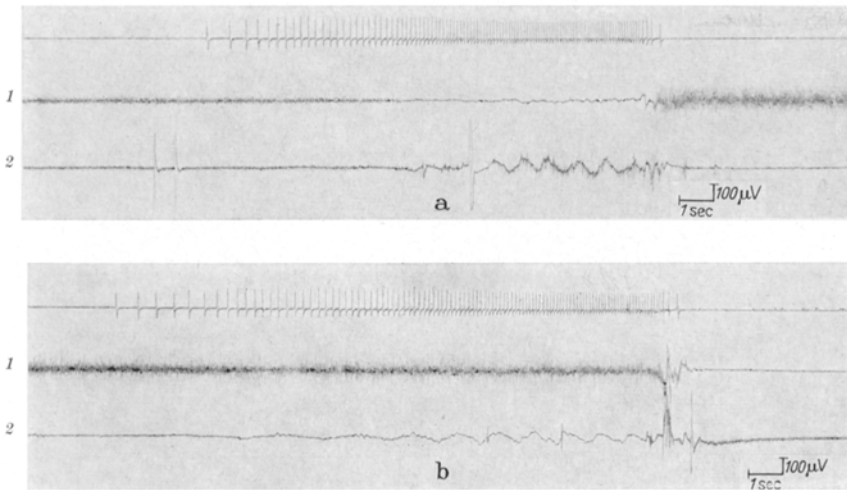


Abb. 3. Auf die Extremitäten gestütztes enthirntes Tier. Tätigkeit des re. Musculus gastrocnemius (1) und des re. Musculus tibialis ant (2). a Es zeigt sich, daß während der Beschleunigung einer Rechtsdrehung (siehe die Zeichen der Photozelle im ersten Kanal; ein Zeichen entspricht einem Drehwinkel von 36°) die Tätigkeit des re. Musculus gastrocnemius allmählich gehemmt wird. Gleichzeitig mit dem vollkommenen Aufhören der Aktivität des re. Musculus gastrocnemius steigert sich die des re. Musculus tibialis ant. Die Wirkung der Unterbrechung des Drehens stellt das genaue Spiegelbild der des Andrehens dar. b Während einer Linksdrehung steigert sich die Tätigkeit des re. Musculus gastrocnemius; im re. Musculus tibialis ant. zeigt sich keine Aktivität. Im Moment der Unterbrechung der Drehung hört die Tätigkeit des Musculus gastrocnemius vollkommen auf, gleichzeitig entwickelt sich im Musculus tibialis ant. eine Aktivität

Doch zeigte sich manchmal auch bei solchen Versuchsbedingungen — infolge des Auftretens unbestimmbarer Faktoren — eine ziemlich komplizierte Tätigkeitsänderung, die aber im wesentlichen einen unverkennbaren reziproken Charakter trug (Abb. 4).

Wenn wir das Tier bei Drehung mit großer, rasch zunehmender Winkelgeschwindigkeit sich auf die hinteren Extremitäten stützen ließen, die vorderen dagegen ausspannten, zeigte sich an den hinteren Extremitäten eine Wirkung von reziprokem, an den vorderen eine von generalisiertem Charakter. Die in der Muskulatur der vorderen Extremitäten beobachtete generalisierte Tätigkeitssteigerung hörte aber nicht sofort nach Unterbrechung der Drehung auf, sondern erst einige Sekunden später (was

übrigens auch bei Tieren vorkam, bei denen alle vier Extremitäten ausgespannt wurden).

Die *Aktivität der Halsmuskeln* wurde durch die Drehung stets in reziprokem Sinne beeinflusst. Dieser Einfluß trat in Abhängigkeit von der Lage des Tieres in Erscheinung.

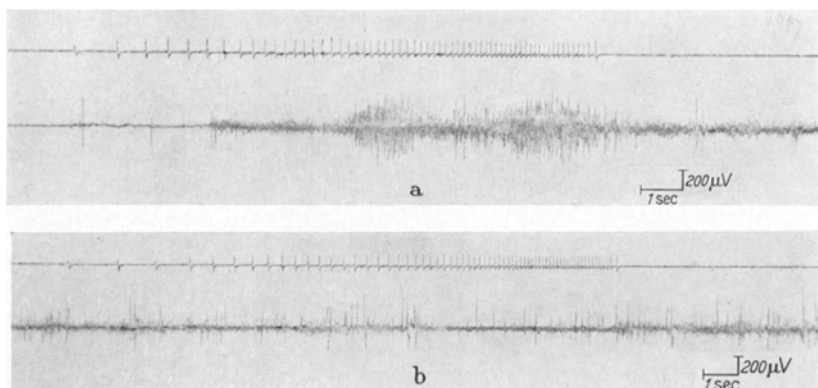


Abb. 4. Auf die Extremitäten gestütztes enthirntes Tier. a Während Rechtsdrehung steigert die Beschleunigung die Tätigkeit des re. Musculus triceps in hohem Maße, jedoch in ausgesprochen unregelmäßiger Weise. Bei plötzlicher Unterbrechung verringert sich die Aktivität, bleibt aber noch immer größer als vor der Drehung. b Linksdrehung. Die Beschleunigung hemmt die Tätigkeit des re. Musculus triceps bedeutend. Nach Unterbrechung der Drehung steigert sich die Aktivität im Verhältnis zur unmittelbar davor beobachteten ganz ausgesprochen

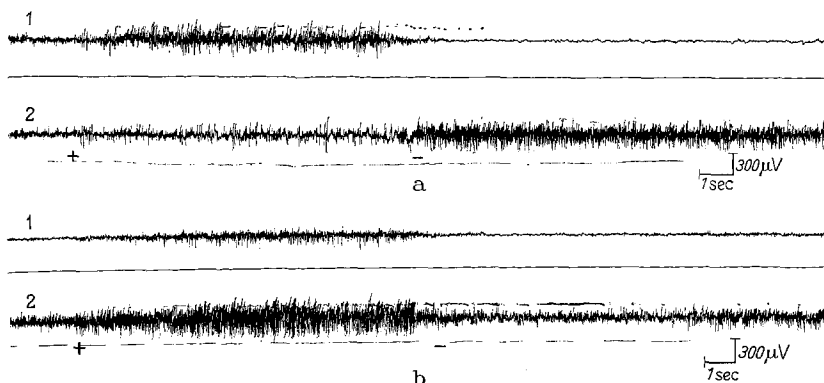


Abb. 5. Enthirntes Tier in Bauchlage mit ausgespannten Extremitäten. Innerhalb 0,5 sec bis $180^\circ/\text{sec}$ gesteigerte Winkelgeschwindigkeit. 5 Drehungen/10 sec. Tätigkeit der re. (1) und der li. (2) Halsmuskeln. — a Linksdrehung — b Rechtsdrehung. Reziproke Wirkung; doch wird durch das Drehen beiderseits — zwar nicht in gleichem Maße — eine Tätigkeitssteigerung hervorgerufen

Bei den mit ausgespannten Extremitäten auf dem Bauche liegenden Tieren steigerte sich zwar *während der Drehung* in fast jedem Fall die Tätigkeit beiderseits, jedoch nicht in gleichem Maße. Während der Drehung nach links war z. B. die von den rechtsseitigen Halsmuskeln abgeleitete Potentialsteigerung wesentlich ausgeprägter als die der linksseitigen;

bei Drehung nach rechts zeigte sich das entgegengesetzte Bild (Abb. 5). Der gleiche Effekt ließ sich bei den Drehungen sowohl mit Zahnradantrieb als auch mit gleichmäßig zunehmender Winkelgeschwindigkeit (siehe Methodik) erzielen.

Die Drehung der auf die Beine gestützten Tiere erfolgte immer mit allmählich zunehmender, alsdann abnehmender Winkelgeschwindigkeit. Hierdurch ließen sich nur reziproke Reflexe auslösen: gleichzeitig mit der Tätigkeitssteigerung der Halsmuskulatur der einen Seite, zeigte sich eine ausgesprochene Hemmung (Abb. 6) auf der anderen.

Nach Aufhören der Drehung konnte an den Halsmuskeln stets das genaue Spiegelbild der Drehwirkung beobachtet werden.

b) Bei 5 der decerebrierten Tiere wurde die Wirkung der Labyrinthreizung nach totaler Kleinhirnentfernung untersucht. Die Tätigkeitsveränderung der Extremitäten- und Halsmuskeln war während und nach der Drehung dieselbe wie vor der Kleinhirnentfernung.

c) An 3 in der Bauchlage mit ausgespannten Extremitäten befestigten decerebrierten Tieren durchgeführte Experimente bewiesen, daß die Extremitätenstarre durch die Labyrinthreizung nach halb- bzw. beiderseitiger Entfernung der Halsmuskulatur dieselbe Änderung erfuhr wie vorher.

Bei ebenfalls 3 auf die Beine gestützten Tieren hörte die reziproke Reflexe auslösende Wirkung der Drehung nach halbseitiger Entfernung

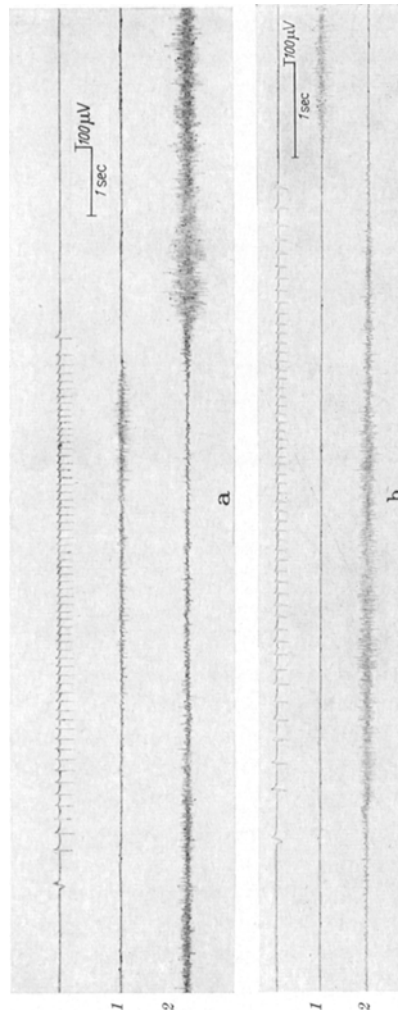


Abb. 6. Auf die Extremitäten gestütztes enthirntes Tier. Tätigkeit der re. (1) und der li. (2) Halsmuskeln. a Linksdrehung. Die mit der Änderung der Winkelgeschwindigkeit eng zusammenhängende, genau gegenseitigen Charakter aufweisende Entwicklung der Tätigkeit der beiderseitigen Halsmuskulatur läßt sich leicht verfolgen. b Rechtsdrehung. Die Wirkung stellt das Spiegelbild der vorherigen dar.

der Halsmuskulatur für die Dauer von $1/2$ —1 Std auf (die Wirkung wurde generalisiert). Hiernach zeigte sich aber wieder der reziproke Effekt.

d) Die generalisierte Wirkung der Drehung auf die Muskeltätigkeit der Extremitäten änderte sich bei den in der Bauchlage mit ausgespannten Extremitäten befestigten Tieren auch nach *halbseitiger Labyrinthzerstörung* nicht (5 Tiere). Bei den auf die Beine gestützten Tieren wurde nach diesem Eingriff in der Muskulatur der Extremitäten (3 Tiere) der

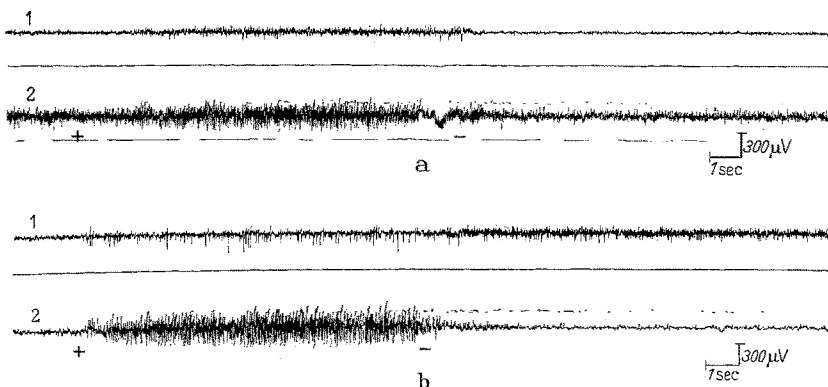


Abb. 7. Enthirtes Tier. Zerstörung des li. Labyrinths. Aktivität der re. (1) und der li. (2) Halsmuskeln. 5 Drehungen/10 sec nach links (a) und nach rechts (b). Nur quantitativer Unterschied bei entgegengesetzter Drehrichtung: bei Rechtsdrehung ist die Tätigkeitssteigerung der linksseitigen Halsmuskeln ausgeprägter, als bei Drehung nach Links

Unterschied im Verhalten der Extensoren und Flexoren wie auch der rechts- und linksseitigen Halsmuskulatur (6 Tiere) vermißt, und es zeigte sich in sämtlichen Muskeln eine generalisierte Wirkung: während der Drehung Steigerung, nach Unterbrechung Hemmung (Abb. 7).

Nach *beiderseitiger Durchtrennung des Nervus vestibularis* (4 Tiere) zeigten sich in der Muskulatur des Halses und weniger ausgeprägt auch in der der Extremitäten in unregelmäßigen Zeitabständen im allgemeinen $1/2$ Std hindurch 0,5—1 sec dauernde Perioden von „spontaner“ Tätigkeitssteigerung. Bei den nach Aufhören dieser Perioden durchgeführten Drehungen ließ sich (sowohl bei den auf dem Bauche liegenden Tieren als auch bei jenen, welche sich auf die Extremitäten stützen konnten) eine ganz unregelmäßige Tätigkeitsänderung beobachten, einmal in einem, alsdann in einem anderen oder in allen der untersuchten Muskeln. Das Maß der Reaktion (ob Tätigkeitssteigerung oder Verminderung) war in jedem Fall geringer als vor der Labyrinthzerstörung.

e) Durch die *halb- bzw. beiderseitige Durchtrennung des Fasciculus longitudinalis medialis* wurde weder die Reaktionsweise der Extremitäten noch die der Halsmuskeln beeinflusst (3 Tiere).

f) Bei 10 Tieren wurde die Wirkung der Labyrinthreizung und die Wirkung schmerzhafter Reize (Stechen der Cornea, der Sohlen, des Schwanzes) auf die Enthirnungsstarre vergleichend geprüft. Hierbei konnte festgestellt werden, daß während der Drehung die Veränderung (Steigerung) der Aktionspotentiale viel bedeutender war, als bei Anwendung der schmerzhaften Reize.

Besprechung der Ergebnisse

Die Erforschung des Bahnungs- bzw. Hemmungssystems des Hirnstammes hat sich bekanntlich auch in bezug auf die Regelung des Muskeltonus als fruchtbar erwiesen. In diesem Zusammenhang gelangte die früher von HÖGYES u. MARIKOVSKY sowie von MAGNUS behandelte Frage der funktionellen Beziehungen zwischen Labyrinth und Tonus der Körpermuskulatur wieder in der Vordergrund.

WARDS Versuche haben bewiesen, daß sich nach Zerstörung des Bahnungsfeldes der *Formatio reticularis* keine Enthirnungsstarre hervorrufen läßt, und daß während der durch Natriumcyanid hervorgerufenen Enthirnungsstarre die elektrische Tätigkeit des Bahnungssystems zunimmt. WARD nahm an, daß in der Aufrechterhaltung der Grundaktivität dieses Bahnungssystems den vestibulären Impulsen die wichtigste Rolle zukommt. Im Einklang hiermit stehen die Beobachtungen von FULTON u. Mitarb., nach denen die Enthirnungsstarre durch Zerstörung der Vestibulariskerne (*Nucleus Deiters*) aufgehoben wird.

Es gibt jedoch Angaben in der Literatur, die sich mit WARDS Auffassung nicht oder nur teilweise vereinbaren lassen.

BACH u. MAGOUN fanden während elektrischer Reizung des Bahnungsfeldes eine Steigerung der durch Rindenreizung hervorgerufenen Bewegungen und der spinalen Reflexe selbst nach Zerstörung der Vestibulariskerne. Ferner konnten durch *Stimulation der Vestibulariskerne* diese Bewegungen und Reflexe nicht beeinflußt werden.

Spätere Versuche von SPRAGUE, SCHREINER, LINDSLEY u. MAGOUN ergaben, daß der Reizeffekt des *Nucleus Deiters* bei der decerebrierten Katze von der Frequenz der Impulse abhängig ist. Bei höheren Frequenzen wird der Dehnungsreflex der Muskeln gehemmt, durch niedere hingegen gesteigert.

SCHREINER u. Mitarb. schließen aus einem Vergleich des Effektes der Zerstörung des *Deitersschen Kernes* und des Bahnungsfeldes, daß außer vom Bahnungsareal aus auch von den Vestibulariskernen aus aktivierende Impulse ins Rückenmark entsendet werden.

BACHS u. MAGOUNS Resultate stehen im Gegensatz zu denen, die KEMPINSKY u. WARD später bei Durchtrennung des *Nervus vestibularis* gewonnen haben. Dieser Eingriff hat die Amplitude der durch Rindenreizung hervorgerufenen Bewegungen wesentlich verringert. Dies spricht

in dem Sinne, daß vestibuläre Impulse tatsächlich für die Grundaktivität des Bahnungssystems von Belang sind.

GERNANDT u. THULIN fanden, daß die Drehung auf den durch Reizung des Nervus gastrocnemius bzw. des Nerven des Musculus tibialis ant. ausgelösten „monosynaptischen Testreflex“ eine reziproke Wirkung ausübt: die Funktion von gewissen Motoneuronen wird gehemmt, die der Antagonisten gleichzeitig gesteigert.

Unsere Beobachtungen lassen sich zugunsten dieser Auffassung verwerten und ergänzen sie auch. Nach unseren Erfahrungen kann darüber wohl kein Zweifel mehr bestehen, daß *die Wirkung der Labyrinthreizung, welche sich bei optimalen Bedingungen sowohl an den Extremitäten als auch an der Halsmuskulatur in der Form von reziproken Reflexen zu erkennen gibt, durch zahlreiche Faktoren beeinflußt werden kann.*

Auf Grund unserer Beobachtungen möchten wir die Rolle folgender Faktoren hervorheben: 1. *Die Körperlage des Tieres* während der Labyrinthreizung. Die Bewegungen der Gliedmaßen bezwecken in jedem Fall eine Stabilisierung der Körperlage. Es liegt auf der Hand, daß sich bei verschiedenen Bedingungen die Reaktionsweise ändern kann. Unsere Erfahrungen weisen darauf hin, daß im Zustandekommen der generalisierten Wirkungen — neben den labyrinthären Impulsen — aller Wahrscheinlichkeit nach propriozeptiven Impulsen aus den Muskeln die bedeutendste Rolle zukommt. Bei den mit ausgespannten Extremitäten befestigten Tieren steigert sich bei plötzlich einsetzender Drehung (auf Grund von ADRIANS Angaben scheint es sicher zu sein, daß auch bei einer Drehung dieser Art der Reizzustand in dem mit der Drehrichtung homolateralen Vestibularkern 10—15 sec hindurch ein gesteigerter ist) auf die Wirkung des Körpergewichtes (infolge der Trägheit) die Spannung in der Muskulatur noch mehr, bei Unterbrechung der Drehung verringert sie sich jedoch in hohem Grade. Die generalisierte Wirkung ergibt sich also aus der Summation der propriozeptiven und labyrinthären Impulse. 2. *Art der Labyrinthreizung*: energische Reizung (plötzlich hohe Winkelgeschwindigkeit erzielende Andrehung) scheint für die Irradiation der Impulse und auch für die Reizung anderer Bogengänge eine Möglichkeit zu bieten. Hierauf weisen jene unserer Beobachtungen hin, in denen energische Andrehung in der Tätigkeitsänderung selbst der am gesetzmäßigsten reziprok reagierenden Halsmuskeln Zeichen der Generalisierung bewirkte. 3. Schon GERNANDT u. THULIN betonten die Bedeutung des Allgemeinzustandes des Tieres. Auch bei Tieren, bei denen die Art der Labyrinthreizung sowie die Körperlage für die Auslösung reziproker Reflexe optimal war, konnte gegen Ende des Experimentes allein infolge der Verschlechterung des Allgemeinzustandes der Effekt einen generalisierten Charakter annehmen.

Für die Bedeutung der obigen (und gewiß auch noch anderer) Faktoren spricht, daß auch nach GÖMÖRYS Erfahrungen die Labyrinthreizung mit Massenreflexen der verschiedensten Muskelgruppen beantwortet wird. Es gelang diesem Autor nur selten, einen „reinen Cristareflex“ auszulösen (Extension auf der Seite des gereizten Labyrinths und Flexion auf der Gegenseite). Dies hat seine anatomische Grundlage darin, daß an den Motoneuronen der Extremitätenmuskulatur keine sekundären Vestibularisneurone endigen (SZENTÁGOTHAÏ). Die Verbindung zwischen Bogengangsreceptoren und Gliedmaßenmuskulatur ist über einen mehr-neuronalen Reflexbogen gesichert, weshalb ein „regelmäßiger“ Effekt nur unter besonders günstigen Bedingungen zustandekommen kann. Im Hinblick auf unsere eigenen Beobachtungen kann uns allerdings diese Erklärung nur teilweise befriedigen. *Nach Durchtrennung des Fasciculus longitudinalis medialis bleibt nämlich die reziproke Wirkung in der Muskulatur sowohl der Extremitäten als auch des Halses erhalten.* Ob sie zustande kommt, wird auch hierbei von den erwähnten Faktoren bestimmt. Auch dies ist bei der Annahme verständlich, daß *in der Leitung der Labyrinthimpulse der Formatio reticularis eine wesentliche Rolle zukommt*, ebenso wie die Feststellung von GERNANDT u. THULIN, daß die Labyrinthwirkungen auch durch eine Durchtrennung des Tractus vestibulospinalis nicht beeinflußt werden. Auch diese Autoren ziehen den Schluß, daß die Labyrinthimpulse über die Formatio reticularis zu den Motoneuronen der Extremitätenmuskulatur gelangen.

Unsere Beobachtungen über den funktionellen Zusammenhang zwischen Labyrinth und Muskulatur und über die Wirkung einer halbseitigen Labyrinthzerstörung werden auf Grund von Experimenten ECKELS verständlich. Unter den von JUNG u. TÖNNIES entwickelten Methoden der Drehreizung eignet sich die Kurzdrehung (etwa $\frac{1}{3}$ Kreisumfang in 1—2 sec) zur Beobachtung der Erscheinungen während der Drehung, und die Langdrehung (mehrere Minuten lang oder unerschwellig durchgeführte Drehung) zur Untersuchung der Verhältnisse in den Vestibulariskernen nach der Drehung. Mittels dieser Drehreizmethoden hat ECKEL — in vollkommener Übereinstimmung mit GERNANDT — Folgendes festgestellt: während der Drehung reagierte etwa $\frac{3}{4}$ der registrierten Neurone auf Beschleunigung zur gleichen Seite mit einer Vermehrung, auf eine Beschleunigung zur Gegenseite mit einer Verminderung der vor der Drehung beobachteten Ruheaktivität. Auf einen Verzögerungsreiz war bei Drehung zur gleichen Seite eine Verminderung, bei Drehung zur Gegenseite eine Verstärkung der Ruheaktivität zu beobachten. — Etwa $\frac{1}{4}$ der Neurone zeigte bei Beschleunigung sowohl zur gleichen als auch zur Gegenseite eine Aktivitätssteigerung und bei der Verzögerung eine Verminderung der Impulsfrequenz. Nach Beendigung einer Langdrehung tritt im Kerngebiet der einen Seite eine

Aktivitätshemmung ein, während sich die Tätigkeit der kontralateralen Kerne steigert. Mit dieser entgegengesetzten Aktivitätsänderung der beiderseitigen Kerngruppen steht die ähnliche Tätigkeitsveränderung der beiderseitigen Halsmuskulatur im vollkommenen Einklang. Es ist leicht ersichtlich, daß dieser Effekt nach halbseitiger Labyrinthzerstörung verschwindet.

Die an den Flexoren und Extensoren der Extremitäten beobachtete Reaktion von reziprokem Charakter spricht nicht dagegen, daß zwischen den Vestibulariskernen und den Motoneuronen der Extremitätenmuskulatur die *Formatio reticularis* vermittelt. Wie bekannt, beeinflußt auch die elektrische Reizung der *Formatio reticularis* die Tätigkeit der antagonistischen Muskelpaare an den Extremitäten in reziprokem Sinne (SPRAGUE u. CHAMBERS, GERNANDT u. THULIN).

Unsere Beobachtungen unterstützen WARDS Auffassung, nach welcher die größte Bedeutung in der Aufrechterhaltung der Enthirnungsstarre den labyrinthären Impulsen beizumessen ist. Sie vermittelt auch Anhaltspunkte hinsichtlich des Mechanismus der spontanen Intensitätsveränderungen der Starre. Bekannterweise ändert sich diese mitunter anfallartig. Da es bei Tieren selbst in vollkommenem Ruhezustand eine Impulsaktivität im *Nervus vestibularis* gibt (ADRIAN, GERNANDT), dürften die spontanen Veränderungen der Enthirnungsstarre hauptsächlich durch Cupulaverlagerungen zu erklären sein, ebenso wie die Veränderungen des Tonus bei Drehreizung. Offenbar spielen beim Intensitätswechsel der Starre andere Reize nur eine untergeordnete Rolle. Es sei auf jene Versuche hingewiesen, welche die Wirkungen schmerzhafter Reize zeigen.

Zusammenfassung

Unter den bei Drehreizung des Labyrinthes beobachteten Wirkungen auf die elektrische Tätigkeit der Extremitäten- und der Halsmuskeln wird die in reziprokem Sinne erfolgende als wesentlich betrachtet. Diese Wirkung kann jedoch durch zahlreiche Faktoren modifiziert werden, so durch die Körperlage des Tieres, die Art der Reizung und den Allgemeinzustand des Tieres. Gewisse Änderungen dieser Faktoren fördern das Auftreten generalisierter Wirkungen.

Halbseitige Labyrinthzerstörung hebt den reziproken Charakter der Reaktion in den Muskeln sowohl der Extremitäten als auch des Halses auf. Halbseitige Entfernung der Halsmuskeln führt vorübergehend zum Auftreten generalisierter Effekte an den Extremitäten.

Durch Entfernung des Kleinhirns werden die Labyrinthwirkungen nicht beeinflußt.

Schmerzreize beeinflussen die Enthirnungsstarre in geringerem Grade als Drehreize.

Scheinbar spontane Änderungen der Enthirnungsstarre sind hauptsächlich auf vestibulare Reize zurückzuführen.

Die Versuche wurden im Physiologischen Universitätsinstitut ausgeführt. Herrn Prof. LISSÁK sei für die Erlaubnis dafür auch an dieser Stelle mein Dank ausgesprochen.

Literatur

- ADRIAN, E. D.: Discharges from vestibular receptors in the cat. *J. Physiol.* (Lond.) **101**, 389—407 (1943). — BACH, L. M. N., and H. W. MAGOUN: The vestibular nuclei as an excitatory mechanism for the cord. *J. Neurophysiol.* **10**, 331 (1947). — ECKEL, W.: Elektrophysiologische und histologische Untersuchungen im Vestibulariskerngebiet bei Drehreizen. *Arch. Ohr., Nas., u. Kehlk.-Heilk.* **164**, 487 (1954). — FULTON, J. F., E. G. T. LIDDELL and D. McK. RIOCH: The influence of unilateral destruction of the vestibular nuclei upon posture and the kneejerk. *Brain* **53**, 327 (1930). — GERNANDT, B.: Response of mammalian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation. *J. Neurophysiol.* **12**, 173 (1949). — GERNANDT, B. E., and C. A. THULIN: Vestibular mechanisms of facilitation and inhibition of cord reflexes. *Amer. J. Physiol.* **172**, 653 (1953). — Reciprocal effects upon spinal motoneurons from stimulation of bulbar reticular formation. *J. Neurophysiol.* **18**, 113 (1955). — GÖMÖRY, A.: in: SZENTÁGOTHAÏ, J.: Die Rolle der einzelnen Labyrinthrezeptoren bei der Orientation von Augen und Kopf im Raume. *Akadémiai Kiadó*. Budapest 1952. — HÖGYES, E., u. GY. MARIKOVSZKY: Neuere Angaben zur Lehre der vom Vestibularnerven ausgehenden Reflexe. (Ung.) *Orvosi Hetilap* **43**, 233 (1903). — JUNG, R., u. J. F. TÖNNIES: Die Registrierung und Auswertung des Drehnystagmus beim Menschen. *Klin. Wschr.* **1948**, 513. — KEMPINSKY, W. H., and A. A. WARD, jr.: Effect of section of vestibular nerve upon cortically induced movement in cat. *J. Neurophysiol.* **13**, 295 (1950). — MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin: Springer 1924. — MAGOUN, H. W., and R. RHINES: An inhibitory mechanism in the bulbar reticular formation. *J. Neurophysiol.* **9**, 165 (1946). — RHINES, R., and H. W. MAGOUN: Brain stem facilitation of cortical motor response. *J. Neurophysiol.* **9**, 216 (1946). — SCHREINER, L. H., D. B. LINDSLEY and H. W. MAGOUN: Role of brain stem facilitatory systems in maintenance of spasticity. *J. Neurophysiol.* **12**, 207 (1949). — SPRAGUE, J. M., and W. W. CHAMBERS: Control of posture by reticular formation and cerebellum in the intact anesthetized and unanesthetized and in the decerebrated cat. *Amer. J. Physiol.* **176**, 52 (1953). — SPRAGUE, J. M., L. H. SCHREINER, D. B. LINDSLEY and H. W. MAGOUN: Reticulospinal influences on stretch reflexes. *J. Neurophysiol.* **11**, 501 (1948). — SZENTÁGOTHAÏ, (SCHMERT), J.: Die Endigungsweise des Tractus vestibulospinalis. *Z. Anat. Entwickl.Gesch.* **108**, 761 (1938). — WARD, A. A. jr.: Decerebrate rigidity. *J. Neurophysiol.* **10**, 89 (1947).

Dr. L. MOLNÁR, Pécs (Ungarn), Psychiatr.-Neurolog. Univ.-Klinik, Rét-u. 2