

Aus der Universitäts-Nervenlinik Göttingen (Direktor: Prof. Dr. K. CONRAD)
Neurophysiologische Abteilung (Leiter: Prof. Dr. F. DUENSING)

Über die Konvergenz verschiedener labyrinthärer Afferenzen auf einzelne Neurone des Vestibulariskerngebietes* **

Von

F. DUENSING und K. P. SCHAEFER

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. Juni 1959)

In unserer letzten Arbeit^{5c} ist über den Frequenzgang vestibulärer Neurone bei der Horizontalbeschleunigung berichtet worden. Es gelang, bei zahlreichen Neuronen eine nystagmische Modulation zu registrieren, die auf eine *Refferenz* seitens der *Formatio reticularis* hindeutete. Wir sind nunmehr dazu übergegangen, neben der Horizontalbeschleunigung weitere Labyrinthreize, nämlich *Kippungen* des Tieres um die naso-occipitale und bitemporale Achse, anzuwenden. Dabei hat sich eine sehr auffällige Konvergenz verschiedener labyrinthärer Sinnesendstätten auf das einzelne vestibuläre Neuron nachweisen lassen.

Methodik. Als Versuchstiere dienten wieder Kaninchen. Es wurde ein Kippbrett konstruiert und auf den elektrotonisch gesteuerten Drehstuhl von TÖNNIES²⁴ montiert, welches Kippungen sowohl um die Längsachse als auch um die bitemporale Achse gestattet. Im übrigen war die Methodik die gleiche wie in den vorangehenden Arbeiten^{5a—c}. Hervorzuheben ist allerdings, daß wir diesmal bei der Mehrzahl der Tiere das *Kleinhirn in situ* belassen haben, mit der Mikroelektrode also durch das intakte Kleinhirn in die Vestibulariskerne eingegangen sind.

In der Regel wurden nach Auffindung eines Neurons zuerst Horizontalbeschleunigungen und anschließend Kippungen durchgeführt. Häufig ist die gleiche Andrehung bzw. Kippung mehrmals wiederholt worden, und es sind einzelne Neurone bis zu einer Stunde lang registriert worden. Die vollständige „Testung“ gelang aber nicht bei jeder Einheit. Die mit den Kippungen manchmal verbundenen reflektorischen Abwehrbewegungen der in nur leichter Äthernarkose befindlichen oder fast wachen Tiere sowie auch die durch die Durchblutungsstörungen bedingten Hirnvolumenänderungen brachten gelegentlich Amplitudenschwankungen der spikes mit sich, die eine beginnende Verschiebung der Mikroelektrode anzeigten und dazu zwangen, auf die Kippung in dieser oder jener Ebene zu verzichten.

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

** Auszugsweise vorgetragen auf der 24. Tagung der Deutschen Physiologischen Gesellschaft, München 1958^{5d}.

Ergebnisse

Wir beziehen uns auf die Registrierung von 54 Neuronen. Um die Untersuchungsergebnisse übersichtlich darzustellen, ist es notwendig, die verschiedenen Reaktionsweisen des einzelnen Neurons nacheinander zu schildern und zunächst nur die Resultate der *Kippung um eine Achse* zu betrachten. Danach sollen die vielseitigen Reaktionen des einzelnen Neurons im Zusammenhang beschrieben werden.

Kippung um die naso-occipitale Achse (= in der Frontalebene). Bei Kippung um die naso-occipitale Achse haben wir — wenn auch in sehr unterschiedlicher Häufigkeit — fünf verschiedene Lagereaktionen des Neurons beobachtet, die folgende Kennzeichen erhalten sollen:

Aktivierung bei Kippung zur Seite der Einheit und Hemmung bei Kippung zur Gegenseite: Reaktion α .

Hemmung bei Kippung zur Seite der Einheit und Aktivierung bei Kippung zur Gegenseite: Reaktion β .

Aktivierung bei Kippung nach rechts und links: Reaktion γ .

Hemmung bei Kippung nach beiden Seiten: Reaktion δ .

Keine Beeinflussungen durch Kippungen zur Seite: Reaktion ϵ .

Neben Einheiten, welche die typischen *Lagereaktionen* zeigen, haben wir auch solche gefunden, bei denen während des Kippvorganges *Beschleunigungsreaktionen* (durch Bogengangreizung) in Erscheinung traten. Wir kennzeichnen die letzteren mit denselben Symbolen wie die Lagereaktionen jedoch mit einem zusätzlichen Apostroph.

Lagereaktion α . Diese häufigste Reaktion bei der Kippung zur Seite und zugleich die erwähnte *Ansprechbarkeit des gleichen Neurons auf Reizung des horizontalen Bogenganges einerseits und der Lagereceptoren andererseits* soll Abb. 1 belegen. Die Registrierungen stammen von einem Neuron des rechten Nucleus triangularis. Zeile a zeigt die Spontanentladungen in Normalstellung des Tieres (Brett horizontal, Mundspalte etwa 45° nach vorn unten weisend). Horizontalbeschleunigung nach rechts (siehe Zeile b) führt zu einer raschen Frequenzzunahme, Horizontalandrehung nach links (siehe Zeile c) zu Frequenzabnahme. Die Einheit ist danach als Typ I* erkannt. Nunmehr wird das Tier 15° nach rechts gekippt, wobei eine beträchtliche Frequenzsteigerung — vgl. Frequenz in Normallage a — eintritt (d). In der Stellung 15° nach links gekippt hingegen ist die Einheit völlig blockiert (e).

Da es uns in erster Linie auf die Untersuchung der komplexen Reaktionsmöglichkeiten des einzelnen Neurons ankam, haben wir uns vielfach auf die Ermittlung der Richtung der Frequenzänderung bei den Kippungen beschränkt. In den Fällen, in denen darüber hinaus bei verschiedenem Neigungswinkel die Entladungsfrequenz ermittelt wurde, konnte in dem untersuchten Bereich von

* Unsere Typeneinteilung⁵⁰ nach der Reaktion bei der Winkelbeschleunigung in der Horizontalen:

	Andrehung nach homolateral	Andrehung nach kontralateral
Typ I	Aktivierung	Hemmung
Typ II	Hemmung	Aktivierung
Typ III	Aktivierung	Aktivierung
Typ IV	Hemmung	Hemmung

Typ IV kommt in der vorliegenden Arbeit nicht vor.

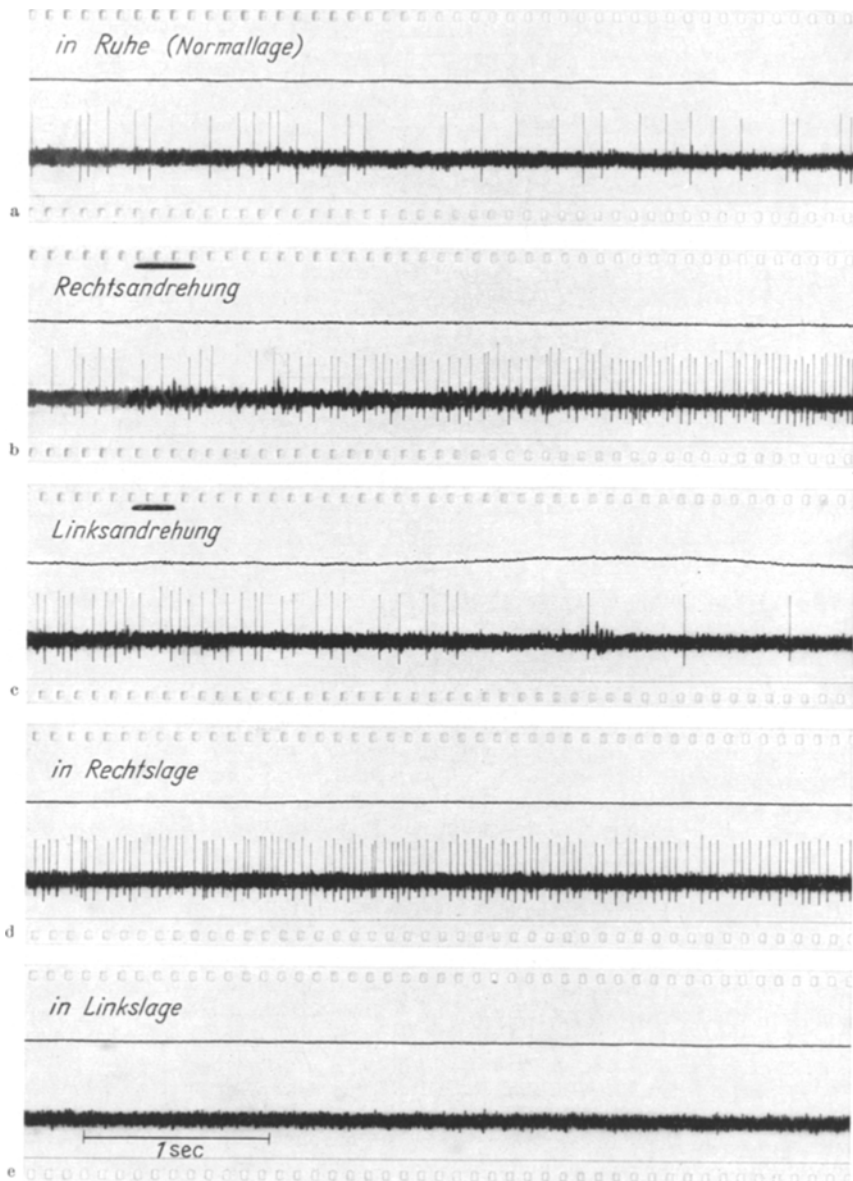


Abb. 1. Neuron des rechten Nucleus triangularis. a Spontanentladungen in Normalstellung des Tieres. b Horizontalbeschleunigung nach rechts führt zu Frequenzzunahme. c Horizontalandrehung nach links zeitigt Frequenzabnahme. d Tier 15° nach rechts gekippt, das Neuron ist aktiviert, wie der Vergleich mit Zeile a lehrt. e Tier 15° nach links gekippt: Blockierung des Neurons

Normallage bis 20 oder 30° Seitneigung in Bestätigung der eingehenden Untersuchungen von L. SCHOEN²² eine annähernd lineare Abhängigkeit der Frequenz vom Kippwinkel festgestellt werden.

In Tab.1 ist die Korrelation zwischen Kippwinkel und Entladungsfrequenz eines Neurons vom Typ I in Zahlen wiedergegeben. Die Werte liegen bei der graphischen Darstellung annähernd auf einer Geraden. — Der Frequenzzuwachs pro Winkelgrad ist von Einheit zu Einheit verschieden. Es gibt Neurone, die mit starkem Frequenzzuwachs bei Kippung zur Seite der Einheit antworten, und solche, die unempfindlich auf Seitkippung reagieren (Tab.2: Neuron vom Typ II).

Tabelle 1

*Kippung um die naso-occipitale Achse,
Lagereaktion α , Neuron vom Typ I
im rechten Nucleus triangularis*

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz des Neurons
Linkslage 10°	0
Linkslage 5°	2
Normallage	5
Rechtslage 5°	12
Rechtslage 15°	22

Tabelle 2

*Kippung um die naso-occipitale Achse,
Lagereaktion α , Neuron vom Typ II
im rechten Deiters α*

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz des Neurons
Linkslage 30°	26
Linkslage 20°	30
Linkslage 10°	36
Rechtslage 10°	41
Rechtslage 20°	46
Rechtslage 30°	50

Feuert das Neuron in Ruhe nur mit geringer Frequenz, so tritt bei Kippung zur Gegenseite sogleich völlige Blockierung ein (Tab.1). Bei Neuronen, deren Ruheentladungsfrequenz hoch liegt dagegen, kann natürlich die Frequenzabnahme bei Kippung zur Gegenseite verfolgt werden (Tab.2).

Die Reproduzierbarkeit der Werte bei derartigen Kippversuchen kann beim Kaninchen allerdings durch verschiedene Umstände beeinträchtigt sein. So kann z.B. im Verlauf einer Reihe von Kippungen eine progressive Zunahme der Normallagefrequenz eintreten. Vereinzelt haben wir aber auch eine abrupte Abnahme der Ausgangsfrequenz erlebt, die darauf hindeutet, daß dem Tiere gleichsam ein aktives Eingreifen in die neuronale Aktivität des Vestibularapparates möglich sein könnte.

Beschleunigungsreaktion α' bei Kippung um die naso-occipitale Achse. Die vorangehenden Ausführungen beziehen sich auf Kippversuche, die so durchgeführt worden sind, daß mit dem Tierbrett ein bestimmter Winkelgrad eingestellt und unmittelbar anschließend das Neuron registriert worden ist. Nimmt man bereits während des Kippvorganges eine Registrierung vor und setzt diese nach Einstellung eines bestimmten Kippwinkels längere Zeit fort, oder schließt man nach einem Intervall von beispielsweise 1—3 min eine 2. Ableitung bei ungeänderter Position an, so zeigen sich nicht selten „adaptive“ Reaktionen, wie Abb.2 veranschaulichen soll. Es handelt sich um ein Neuron des rechten Vestibulariskengebiets vom Typ I, welches bei der Horizontalbeschleunigung nur angedeutet nystagmisch moduliert wurde. Die Ruheentladungsfrequenz in Normalstellung des Tieres liegt zwischen 8 und 10/sec (nicht abgebildet). Durch Kippung nach rechts wurde Aktivierung, durch Kippung nach links Frequenzabnahme erzielt. Kurventeil a stellt das Verhalten des Neurons bei einer Kippung von Linkslage 20° nach rechts hinüber dar. Die Entladungsfrequenz steigt von 1—3/sec auf maximal 75/sec an, und im Zusammenhang mit einem Augenruck findet eine zusätzliche Aktivierung statt. Bei Erreichen der Rechtslage 20° (siehe Reizmarke in b) beträgt die Frequenz 44/sec.

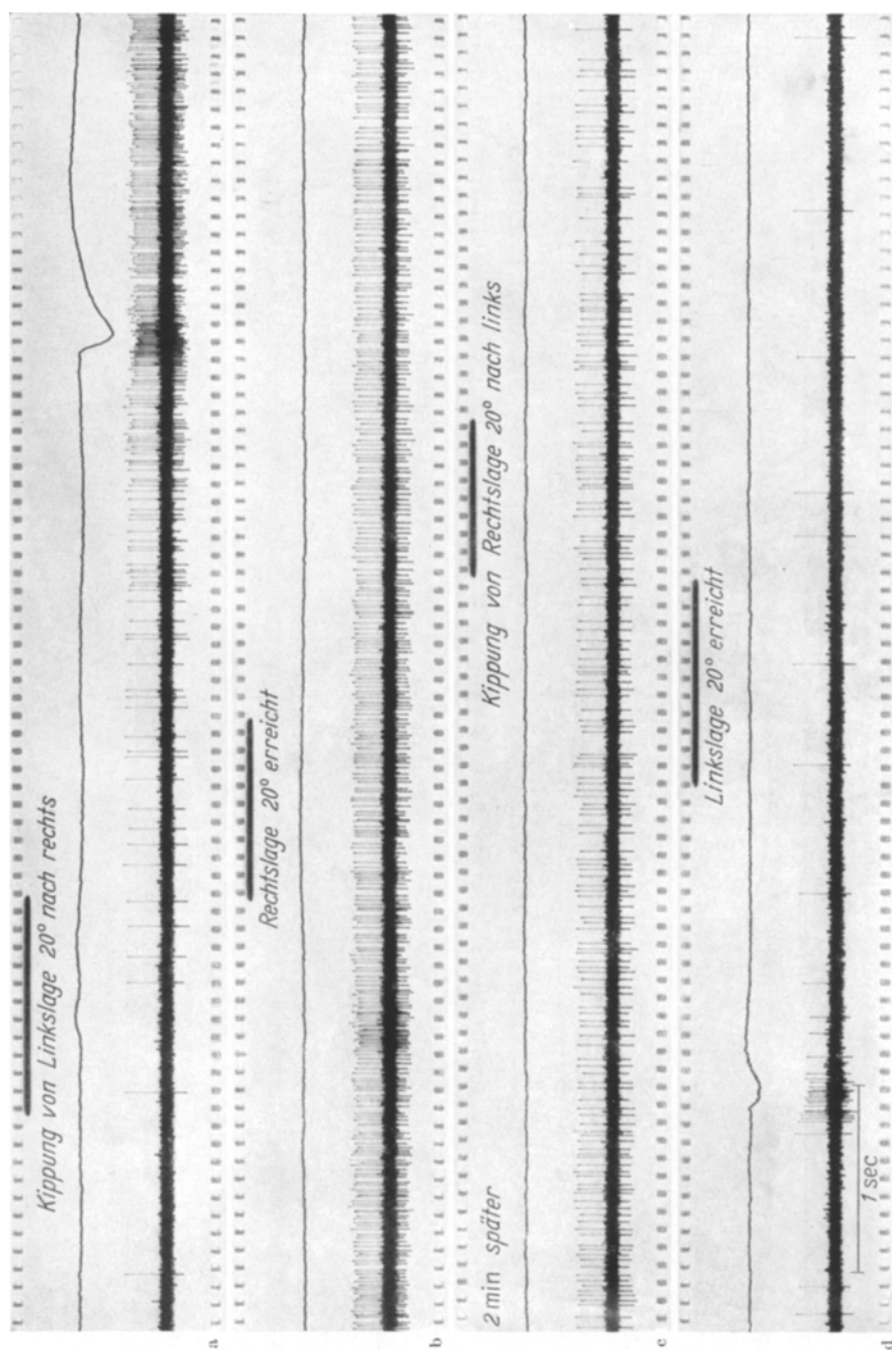


Abb. 2. Neuron im rechten Vestibulärkerngebiet vom Typ I. a Kippung von 20° Linkslage nach rechts hinüber; rascher Anstieg der Entladungsfrequenz. Ein Augenruck hat zusätzliche Aktivierung zur Folge. b Nach Erreichen der Position 20° rechts gekippt ist ein leichtes Absinken der Frequenz festzustellen. c 2 min später; die Durchschnittsfrequenz ist noch etwas abgesunken; ab Reizmarke wird eine Kippung von Rechtslage 20° nach links hinüber durchgeführt. Rückgang der Entladungsfrequenz ist die Folge. d Fortsetzung der Kippung nach links; Einheit feuert selten, ein Augenruck bringt passagere Aktivierung mit sich. Obere glatte Kurve = Elektronystagmogramm

Nach 2 min (siehe Anfang von Zeile c) ist die Entladungsfrequenz auf 25/sec abgesunken. Die dann folgende Rückbewegung nach links ist von einer raschen Frequenzabnahme auf 1—3/sec begleitet; dabei tritt gegen Ende des Kippvorganges wieder ein Augenruck mit Aktivierung der Einheit auf (siehe Zeile d Anfang). Nach

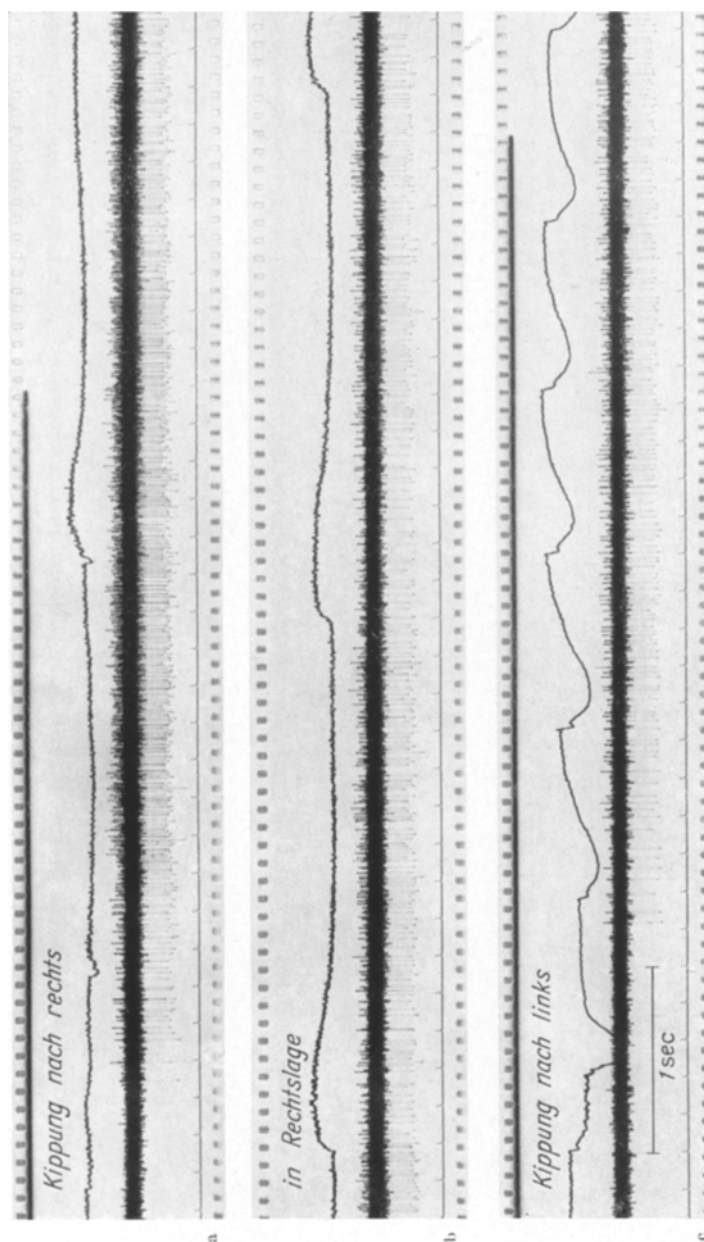


Abb. 3. Neuron des rechten *Triangularis* vom Typ III γ . Das Neuron ist in Normalstellung nicht aktiv. a Kippung von Normalstellung zu Rechtslage 20° . Das Neuron wird aktiviert, b in Rechtslage; also Fortsetzung von a. Lagenystagmus nach rechts mit locker gekoppelter Frequenzabnahme während des Augenrucks. c Kippung von Nullage (ohne Entladungen) zur Linkslage; wiederum wird das Neuron aktiviert, aber nicht so stark wie in Rechtslage. Hingegen tritt ein wesentlich frequenterer Lagenystagmus nach links auf

Erreichen der Linkslage sind 1–4 Entladungen pro Sekunde zu zählen. Anschließend ist ein ganz leichter Anstieg zur Ruheentladungsfrequenz zu verzeichnen (nicht abgebildet).

Wir haben im vorliegenden Fall also zu unterscheiden zwischen den Beschleunigungsreaktionen während der Kippung und den in gekippter Stellung zutage tretenden Lagereaktionen.

Es hat sich uns bewährt, zur Übersicht über den Verlauf derartiger Beschleunigungsreaktionen den Frequenzgang in schematisierter Form aufzuzeichnen, wie am Beispiel der Abb. 5a gezeigt werden soll: Wir haben uns in diesen Fällen darauf beschränkt, die Frequenz in Ruhe, das Maximum bzw. Minimum während der Kippungen und die Zahl der Entladungen in Rechts- und Linkslage einzutragen. Die Richtung der Kippung kennzeichnen Pfeile. Es resultiert durch die überschießenden Reaktionen eine charakteristische vierseitige Figur zu beiden Seiten der Ordinate. Man sieht mit einem Blick, daß unser im linken Nucl. Deiters α gelegenes Neuron in Linkslage eine Aktivierung, in Rechtslage eine Frequenzminderung erfährt und daß während der Kippungen von Normallage zu Linkslage sowie von Rechtslage zu Normallage eine überschießende Aktivierung, während der beiden Kippungen nach rechts hinüber hingegen eine nur wenig über das Ziel hinausgehende Frequenzminderung eintritt. Das Ausmaß der Kippung betrug in diesem Fall etwa 20° .

Lagereaktion β . Wenn auch in der überwiegenden Mehrzahl der Beobachtungen bei Kippung zur Seite der Einheit eine Aktivierung auftrat, so haben wir doch in 3 Fällen die reziproke Reaktion beobachtet, also Hemmung bei Kippung zur Seite des Neurons, Aktivierung bei Kippung zur Gegenseite (siehe Tab. 3).

Reaktion γ und γ' . Bei 5 Neuronen wurde die Reaktion Aktivierung in Rechts- und Linkslage nachgewiesen, und zwar vornehmlich beim Typ III, der bei der Horizontalbeschleunigung nach beiden Seiten mit einer Aktivierung reagiert. Auch hier sieht man in der Regel eine Verbindung von Beschleunigungs- und Lagereaktion, wobei die letztere bald deutlich, bald nur geringfügig ausgeprägt ist. Wir bringen zunächst eine Beobachtung mit Lage- und geringer Beschleunigungsreaktion. Die in Abb. 3 wiedergegebenen Kurvenabschnitte stammen von einem im rechten Deiters α in der Ebene des Nervus vestibularis gelegenen Neuron, das in 0-Lage und auch noch bei 10° Rechts- und Linkslage schweigt, dagegen bei 20° Rechtslage und Linkslage beträchtlich aktiviert ist. Zeile a zeigt die Kippung von der 0-Stellung zur Rechtslage 20° hinüber, in der die Einheit mit hoher Frequenz feuert. Überdies tritt ein Lagenystagmus mit rascher Phase nach rechts auf. Laut Zeile b bleibt die Frequenzsteigerung in Rechtslage bestehen, wenn auch eine gewisse adaptative Frequenzabnahme eingetreten ist. Bei den Rechtsrucken erkennt man eine Frequenzminderung des Neurons. Zeile c ist während der Kippung von der 0-Stellung zur Linkslage registriert worden. Auch hier setzt nach Erreichen einer Seitneigung von etwa 15 – 20° das Feuern der in Normalstellung nicht tätigen Einheit ein, und es tritt ein nach links gerichteter Lagenystagmus auf, dessen Frequenz wesentlich höher liegt als die des Rechtsnystagmus in Rechtslage. Abb. 4 gibt ein Beispiel für ein Neuron — es ist im linken Nucleus Deiters α gelegen —,

Tabelle 3

Kippung um die naso-occipitale Achse. Simultane Registrierung von 2 Einheiten im linken Deiters α vom Typ I. Das niederfrequent feuernde Neuron 1 reagiert reziprok, also gemäß β , das 2., hochfrequent feuernde Neuron zeigt die übliche Reaktion α

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz	
	Neuron 1	Neuron 2
Linkslage	27	115
Normallage	35	95
Rechtslage	60	80

welches bei der Kippung um die naso-occipitale Achse vornehmlich eine *Beschleunigungsreaktion* γ' , aber kaum eine Lagereaktion zeigt (siehe Zeile a und c). Den schematisierten Frequenzgang eines anderen gleichartig reagierenden Neurons findet man in Abb. 5c.

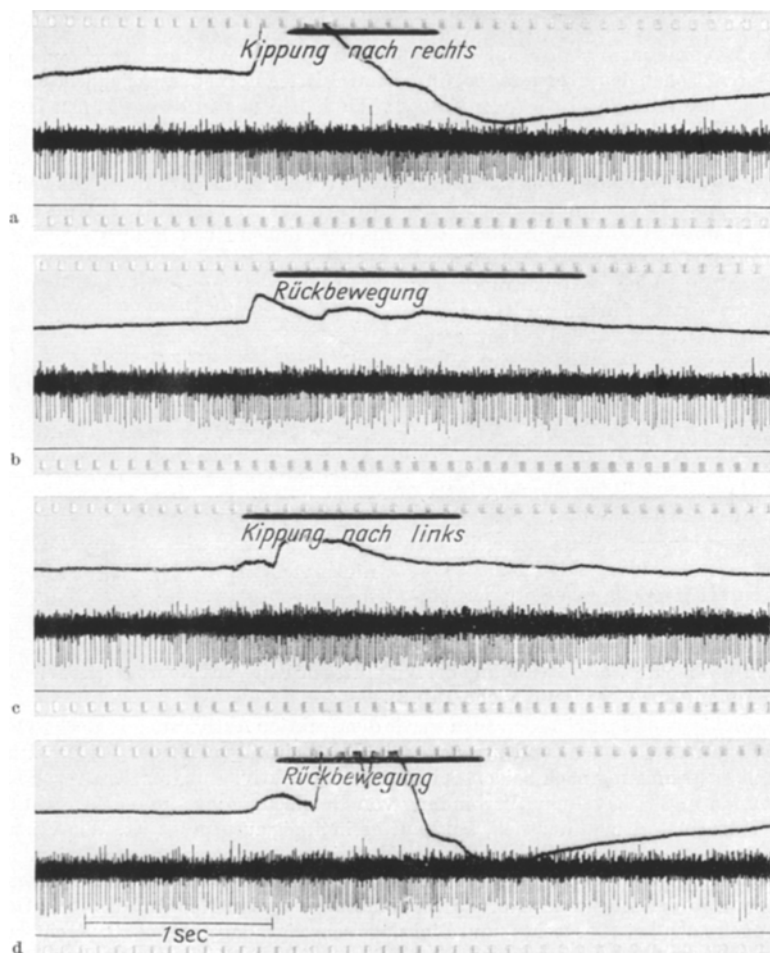


Abb. 4. Neuron im linken Deiters α vom Typ III γ' 3' (arousal-abhängig), welches während der Kippungen in allen Richtungen flüchtig aktiviert wird. a Kippung von Normalstellung nach Rechtslage 20°. b Kippung zurück zur Normalstellung. c Kippung nach links. d Rückbewegung zur Normalstellung. Beim Anheben und Senken der Schnauze ergeben sich dieselben Bilder wie in Zeile c und d. Die Ausschläge im Elektronystagmogramm sind hier durch Elektrodenverschiebung bedingt und lassen nicht auf bestimmte Augenbewegungen schließen

Reaktion δ . Bei 2 Neuronen haben wir die interessante Reaktion: Frequenzabnahme bei Kippung nach rechts und links gefunden und zwar bei zwei gleichzeitig registrierten Neuronen, die vermutlich im Nucleus Deiters gelegen waren (siehe Tab. 4). Wenn es auch durchaus möglich ist, daß diese 2 Neurone nicht innerhalb

der Vestibulariskerne sondern in der *Formatio reticularis* lokalisiert waren (die Neurone liegen in der Nähe einer durch Elektrolysepunkt im Deiters α lokalisierten Einheit), so soll ein Hinweis auf diese Reaktionsmöglichkeit doch nicht fehlen.

Reaktion ε . 7 Neurone, die bei der Horizontalbeschleunigung reagierten, zeigten bei der Kippung zur Seite keine eindeutige Frequenzänderung.

Tabelle 4

Kippung um die naso-occipitale Achse, Reaktion δ (Aktivitätsabnahme in Rechts- und Linkslage) 2 gleichzeitig registrierte Neurone vom Typ δ , vermutlich im linken Deiters

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz	
	kleinamplit. Neuron	großamplit. Neuron
Linkslage	21	0
Normallage	30	18
Rechtslage	20	6

Tabelle 5

Kippung um die bitemporale Achse. Reaktion 1 (Aktivierung beim Anheben des Kopfes) Neuron vom Typ I α 1 an der Grenze vom linken Nucleus triangularis zum Deiters

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz des Neurons
Normallage	0
Kopf angehoben 5°	5
Kopf angehoben 10°	14
Kopf angehoben 15°	20

Kippungen um die bitemporale Achse. Bei der Kippung um die bitemporale Achse unterscheiden wir folgende 5 Reaktionen (einschließlich einer theoretisch möglichen, aber bisher noch nicht gefundenen Antwort):

Aktivierung bei Anheben und Hemmung beim Senken der Schnauze*: Reaktion 1.

Hemmung beim Anheben und Aktivierung beim Senken der Schnauze:

Reaktion 2.

Aktivierung sowohl beim Heben als auch beim Senken der Schnauze: Reaktion 3.

Hemmung bei Heben und Senken der Schnauze (bisher nicht beobachtet):

Reaktion 4.

Keine Frequenzänderung bei Kippung um die bitemporale Achse: Reaktion 5.

Zur Kennzeichnung korrespondierender Beschleunigungsreaktionen werden dieselben Ziffern mit einem zusätzlichen Apostroph eingesetzt.

Reaktion 1. Bei 20 Einheiten, bei denen Kippungen um die bitemporale Achse vorgenommen wurden, zeigte sich übereinstimmend, daß Anheben der Schnauze mit Frequenzsteigerung, Senken der Schnauze hingegen mit Frequenzabnahme bzw. Blockierung der Entladungen verknüpft war (siehe Tab. 5). Teilweise erfolgten auch hier Beschleunigungsreaktionen mit nachfolgender Adaptierung auf das für die neue Position charakteristische Frequenzniveau (siehe Abb. 5 d).

Es ist gut möglich, daß bei Neuronen ohne überschießende Reaktion die Neigung des Tierbrettes sehr langsam vorgenommen worden ist und daß man eine derartige adaptative Reaktion bei raschem Kippen erhalten haben würde. Es könnte sich hier aber auch um Neurone handeln, bei denen *nur die Lagereaktion* auslösbar ist.

Eingehende Untersuchungen über die Korrelation zwischen Grad der Kippung in der Sagittalen und Frequenz der Entladungen liegen nicht vor; nach wenigen Stichproben zu urteilen, dürfte innerhalb des Bereichs: Anheben des Kopfes um etwa 20° die Beziehung linear sein (Tab. 5). Vergleicht man die Aktivitätsänderungen des Neurons bei Kippungen um die bitemporale Achse nach oben und unten, so zeigt sich manchmal, daß die Frequenzabnahme beim Senken der Schnauze relativ geringer ist als die Frequenzzunahme beim Anheben des Kopfes.

* Die Ausdrücke „Schnauze heben“ und „Schnauze senken“ bedeuten Anheben bzw. Senken des kopfseitigen Endes des Tierbrettes. Die Position des Kopfes in Bezug auf den Tierkörper blieb bei den Kippungen ungeändert.

Reaktion 2. 8 Einheiten antworteten auf Kopfhoben mit Frequenzabnahme und auf Kopfsenken mit Aktivierung (Beispiel siehe Tab. 6).

In Abb. 5e findet man den schematisierten Frequenzgang eines Neurons aufgezeichnet, das die Reaktion 2, kombiniert mit einer gleichläufigen Beschleunigungsreaktion, zeigt. Hier erfolgt beim *Senken* des Kopfes eine überschießende Aktivierung. Das Frequenzminimum liegt übrigens nicht in Linkslage, sondern in 0-Lage.

Reaktion 3. Persistierende Aktivierung sowohl beim Anheben als auch beim Senken der Schnauze ist 6 mal beobachtet worden (Beispiel in Tab. 7). Werden beide Bewegungen rasch durchgeführt, so kann man überschießende Reaktionen erzielen.

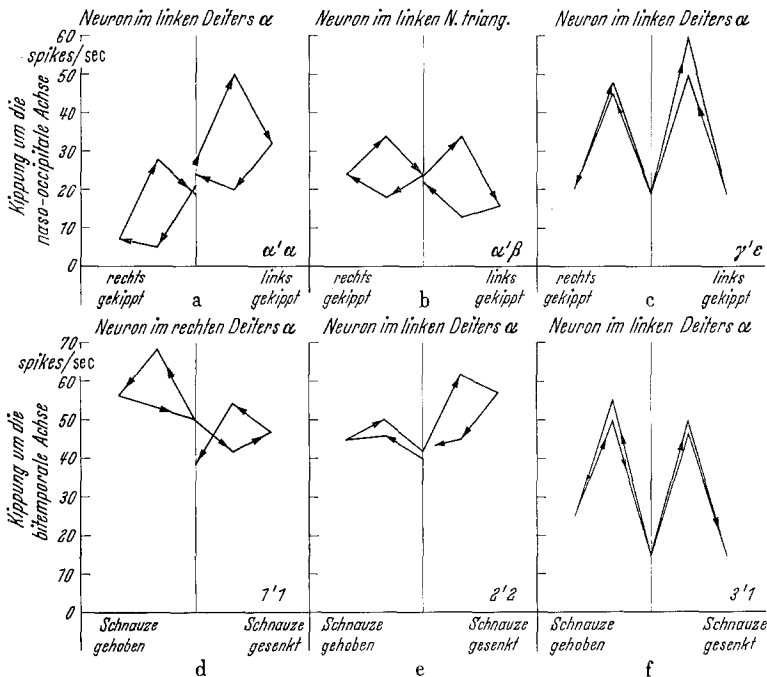


Abb. 5. Schematischer Frequenzgang der Beschleunigungs- und Lagereaktionen einiger Neurone bei der Kippung um die naso-occipitale und um die bitemporale Achse. *Kippungen um die naso-occipitale Achse:* a Neuron des linken Deiters α . Bei Linkskippung erfolgt eine überschießende Aktivierung mit nachfolgender Adaptation, bei Rechtskippung eine leicht überschießende Hemmung (Reaktion α'). Die Lagereaktion erfolgt gemäß α , es tritt also in Linkslage Aktivierung, in Rechtslage Frequenzabnahme ein. b Eine Beschleunigungsreaktion β' ist nicht beobachtet worden; um die Lücke zu füllen, wird der Frequenzgang eines im rechten Triangularis gelegenen Neurons mit der Lagereaktion β aber der Beschleunigungsreaktion α' wiedergegeben. c Beschleunigungsreaktion γ' . Sowohl bei Rechts- als auch bei Linkskippung tritt eine überschießende Aktivierung mit nachfolgender Adaptation etwa auf die Frequenz der Normallage ein. — *Kippungen um die bitemporale Achse:* d Beschleunigungsreaktion $1'$ kombiniert mit Lagereaktion 1. Das Neuron erfährt also beim Anheben der Schnauze eine Frequenzzunahme, beim Senken der Schnauze Frequenzabnahme. Während des Anhebens der Schnauze überschießende Frequenzsteigerung, während des Senkens der Schnauze leicht überschießende Frequenzminderung. e Neuron mit Beschleunigungsreaktion $2'$ und Lagereaktion 2 bei der Kippung um die bitemporale Achse. Der Frequenzgang ist annähernd reziprok zu dem des Neurons mit der Reaktion $1'$. f Neuron mit Beschleunigungsreaktion $3'$ bei Kippung um die bitemporale Achse. Sowohl beim Anheben als auch beim raschen Senken der Schnauze ist eine Aktivierung mit nachfolgender Adaptation zu verzeichnen. Zugleich erfolgt aber eine leichte Lagereaktion 1 mit geringer Frequenzsteigerung beim Anheben der Schnauze, aber ohne Frequenzminderung beim Senken der Schnauze

Dies war z.B. der Fall bei zwei nicht durch einen Elektrolysepunkt lokalisierten Neuronen vom Typ I, die arousal-abhängig waren und bei der Kippung in der Frontalebene die Reaktion γ' zeigten (siehe Abb. 5f).

Reaktion 5. Keine Antwort auf Kopfheben ist bei 6 Neuronen vermerkt worden.

Tabelle 6

*Kippung um die bitemporale Achse.
Reaktion 2 (Aktivierung beim Senken
des Kopfes) Neuron vom Typ I δ 2 im
rechten Nucleus triangularis ventral*

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz des Neurons
Normallage	43
Kopf gehoben 10°	36
Kopf gehoben 20°	24
Kopf gehoben 30°	12

Tabelle 7

*Kippung um die bitemporale Achse.
Reaktion 3 (Aktivierung bei Anheben
und Senken des Kopfes) Neuron vom
Typ III γ^3 im rechten Deiters α*

Lage des Tieres	Entladungsfrequenz des Neurons
Normallage	7
Kopf angehoben	26
Kopf gesenkt	30

Tabelle 8

			A Kippung um die bitemporale Achse					Summe von A	B Kippung nur um die naso-occipitale Achse	A + B
			1	2	3	4	5			
Kippung um die naso-occipitale Achse	Typ I	α	13	1	1		2	17	8	25
		β	2					2		2
		γ			1			1		1
		δ					2	2	3	5
		ε								
	Typ II	α	2	2	1		1	6	2	8
		β	1					1		1
		γ		1				1		1
		δ			1			1		1
		ε		1				1	1	2
	Typ III	α	1					1		1
		β								
		γ		2	2			4		4
		δ								
		ε								
							37			
C Kippung nur um die bitemporale Achse			1	1		1		14	3	
									54	

Die Antworten der 3 Haupttypen bei Kippung um beide horizontale Achsen.

Wir berichten tabellarisch darüber, welche Reaktionen beim einzelnen Neuron auf verschiedene Labyrinthreize hin beobachtet werden konnten. Dabei gehen wir jetzt von unseren Haupttypen (siehe Anmerkung auf S. 346) aus, unterlassen aber mit Absicht eine Angabe über die früher herausgestellte nystagmische Modulation.

Tab.8 bringt eine Übersicht über alle bisher gefundenen Konvergenzneurone und damit über den Neuronenverband. Natürlich verbieten die kleinen Zahlen allzu weitgehende Schlußfolgerungen. Das Feld *A* gibt Aufschluß über jene 37 Neurone, bei denen Horizontalbeschleunigung und Kippung um beide Achsen durchgeführt worden sind. Bei jedem Neuron findet man zueinander in Beziehung gesetzt die Reaktion bei Kippung um die naso-occipitale Achse (gleichsam auf der Ordinate eingetragen) und die Reaktion bei Kippung um die bitemporale Achse (als Abszisse eingetragen). Die Symbole sind am Anfang der entsprechenden Kapitel definiert worden (siehe S. 346 und S. 353). In der Rubrik *B* sind 14 Neurone notiert, bei denen nur in der Frontalebene eine Kippung vorgenommen worden ist sowie in Zeile *C* 3 Neurone mit Kippung lediglich in der Sagittalen. Die Zahl der Subtypen beträgt bei Typ I ± 7 , bei Typ II ± 8 , bei Typ III ± 3 . Demnach könnten 18 verschiedene Konvergenztypen auf Grund der Horizontalbeschleunigungen und der Kippungen um die naso-occipitale und bitemporale Achse unterschieden werden. Nicht berücksichtigt sind in dieser Tabelle die bei Kippung um die beiden horizontalen Achsen aufgetretenen Beschleunigungsreaktionen. — Auf die Genese der verschiedenen Konvergenztypen gehen wir im Besprechungsteil (s. S. 364) ein.

Besprechung

Wir haben festgestellt, daß beim Kaninchen zahlreiche vestibuläre Neurone, die auf Horizontalbeschleunigung mit Frequenzänderungen reagieren, auch bei Kippung des Versuchstieres, sei es um die naso-occipitale, sei es um die bitemporale Achse, bestimmte regelhafte Aktivitätsänderungen erfahren. Daß dieser Befund bisher nicht erhoben worden ist, hängt offenbar damit zusammen, daß in den vorangehenden Untersuchungen aus methodischen Gründen das Neuron gleichsam nur einseitig befragt wurde. GERNANDT⁸ sowie ECKEL⁶ haben bei ihren Registrierungen vestibulärer Neurone lediglich Horizontalbeschleunigungen vorgenommen. L. SCHOEN²², die Knochenfische als Versuchstiere wählte und bestrebt war, das mikroeletrophysiologische Korrelat zu den von v. HOLST¹¹ entdeckten Gesetzmäßigkeiten über die Arbeitsweise des Statolithenapparates zu finden, mußte sich aus methodischen Gründen auf Kippungen um die Längsachse des Tieres beschränken. Indem wir das gleiche Neuron gleichsam vielseitiger getestet haben, ist die Antwort auch vielgestaltiger ausgefallen. Allein ADRIAN¹, der als erster 1942 mit noch sehr einfacher Technik vestibuläre Neurone bei der Katze registrierte, hatte zwar methodisch die Möglichkeit, Bewegungen in verschiedenen Richtungen auszuführen, er hat aber im Gegensatz zu uns festgestellt, daß die auf Horizontalbeschleunigung ansprechenden Neurone auf Kippungen kaum antworteten und umgekehrt. Dieser Widerspruch bedarf der Klärung.

Bevor wir nun Ursache und Bedeutung der vielseitigen Reaktionsweise des einzelnen Neurons diskutieren, wollen wir — das Gesamtergebnis außer acht lassend — zunächst die einzelne Reaktion, also die Kippung in einer Ebene, besprechen.

A. Betrachtung der Lagereaktionen allein

1. Was den Effekt der *Kippung um die naso-occipitale Achse* anbelangt, so haben wir, gestützt auf histologische Kontrollen der Ableitpunkte, gefunden, daß vestibuläre Neurone in der Regel bei *Kippung des Tieres zur Seite der Einheit* einen *Frequenzzuwachs*, bei Kippung zur Gegenseite dagegen eine Frequenzabnahme bzw. völlige Blockierung erfahren (Reaktion α ; siehe Abb. 1d und e sowie Tab. 1 u. 2). ADRIAN hat hinsichtlich der Kippung die gleiche Beobachtung gemacht. Hingegen fand L. SCHOEN bei ihren Einzelneuronregistrierungen bei Kippungen nach homolateral 33mal Frequenzzunahme, 24mal aber Frequenzminderung. Es ist möglich, daß sich die Vestibulariskernneurone bei Knochenfischen anders verhalten als beim Kaninchen, doch könnte die Häufigkeit der gegensätzlichen Reaktionen auch dadurch bedingt sein, daß die Autorin teilweise Reticulariszellen erfaßt hat, die nach unseren später mitzuteilenden Versuchsergebnissen beim Kaninchen sich anders verhalten als die vestibulären Neurone. Immerhin ist uns im Vestibulariskerngebiet 3mal die Reaktion: Hemmung bei Kippung nach homolateral, Aktivierung bei Kippung zur Gegenseite begegnet (Reaktion β ; siehe Tab. 3). Weiterhin ließ sich 5mal bei der Kippung nach *beiden* Seiten eine *Aktivierung* nachweisen (Reaktion γ ; siehe Abb. 3). 3 analog reagierende Neurone erwähnt auch L. SCHOEN. Besonders interessant ist die Tatsache, daß wir auch auf 2 Neurone gestoßen sind, bei denen im Gefolge der Kippung nach rechts und links eine *Aktivitätsabnahme* eintrat (Reaktion δ ; siehe Tab. 4). Beide Reaktionsformen, also γ und δ , haben wir vornehmlich bei Neuronen angetroffen, die zugleich im Rahmen der Weckreaktion Aktivitätsänderungen erkennen ließen.

Hinsichtlich der Beziehungen zwischen Neigungswinkel und Entladungsfrequenz kann auf unsere Ausführungen auf S. 348 verwiesen werden.

2. *Kippung um die bitemporale Achse*. Am häufigsten führt bei den vestibulären Neuronen *Anheben der Schnauze* zu einer *Frequenzsteigerung*, *Senken der Schnauze* zu Frequenzabnahme (Reaktion 1; siehe Tab. 5). Wir haben aber auch einzelne Neurone gefunden, welche umgekehrt bei *Senken der Schnauze* *Frequenzsteigerung*, bei *Anheben der Schnauze* Frequenzabnahme zeigten (Reaktion 2; siehe Tab. 6). Untersuchungen am Säuger, auf die wir Bezug nehmen könnten, fehlen. Nur ADRIAN hat bei der Katze nach langem Suchen 4 Neurone gefunden, die wahrscheinlich mittels Lagereceptoren bei Anheben und Senken der Schnauze ansprechen, doch fehlt eine Angabe über die Art der Frequenzänderung.

Gelegentlich haben wir bei den Kippungen in der Sagittalen auch eine *Aktivierung* sowohl beim *Kopfanheben* als auch beim *Senken der Schnauze* gesehen (Reaktion 3; siehe Tab. 7). Man findet sie bei Einheiten, die mit

dem arousal-System im Zusammenhang stehen. — Die Reaktion Frequenzabnahme beim Anheben und Senken der Schnauze haben wir dagegen bei vestibulären Neuronen bisher noch nicht angetroffen.

Die Frage liegt nahe, *ob sich zwischen unseren Befunden und dem Verhalten der labyrinthären Rezeptoren sowie den Ergebnissen anderer Autoren Parallelen aufzeigen lassen*. Bekanntlich werden bei Kippungen um die naso-occipitale und um die bitemporale Achse die Haarzellen in den Maculae des Utriculus und Sacculus durch die Scherkraft der Statolithenmembran erregt (v. HOLST). LÖWENSTEIN u. ROBERTS¹⁶ haben nun am isolierten Labyrinth des Rochen von einzelnen Nervenfasern abgeleitet und dabei einerseits die von v. HOLST geforderten Ruheentladungen und andererseits bestimmte Frequenzänderungen bei den Kippungen gefunden. Das Resultat bei der Kippung um die naso-occipitale Achse ist allerdings wesentlich anders als nach unseren Beobachtungen beim Kaninchen. Bei der Neigung zur Seite des untersuchten Labyrinths tritt beim Rochen überwiegend Frequenzabnahme, beim Anheben dieser Seite Frequenzzunahme (entsprechend unserer seltenen Reaktion β) ein. Nur wenige Elemente erfuhren bei der Kippung zur Seite des Labyrinthes eine Frequenzzunahme (gemäß unserer Reaktion α). Die von L. SCHOEN untersuchten Fische zeigen bei der Kippung um die *naso-occipitale Achse* Reaktionen, die etwa in der Mitte stehen zwischen denen des Rochen und denen des Kaninchens. Wir erwähnten bereits, daß bei den Knochenfischen bei Kippung nach homolateral teilweise eine Aktivierung, aber auch recht häufig eine Frequenzabnahme zu verzeichnen ist*. Beim Kaninchen überwiegt nach unseren Untersuchungen bei weitem die Reaktion α ; die für den Rochen typische Reaktion β ist nur in Ausnahmefällen im Vestibulariskerngebiet nachweisbar. Es decken sich aber die von ROSS²⁰ am Nervus vestibularis des isolierten Froschlabyrinths bei Kippung um die naso-occipitale Achse festgestellten Frequenzänderungen mit den von uns Maculae ermittelten.

Von der abweichenden Reaktion bei der Kippung um die naso-occipitale Achse abgesehen zeigen aber die *von den Maculae des Sacculus und Utriculus beim Rochen ableitenden Nervenfasern weitgehend mit unseren Beobachtungen an den Vestibulariskernneuronen des Kaninchens übereinstimmende Reaktionen*; es ist dies insofern auch nicht überraschend als die pars superior des Labyrinths, welche den Utriculus und die 3 Bogengänge umfaßt, in der Phylogenese vom Fisch bis zum Säuger im Gegensatz zur Pars inferior kaum eine Entwicklung durchgemacht hat. — Unsere Reaktion γ bei der Kippung um die naso-occipitale Achse hat ihre Entsprechung in Rezeptoren des Rochenlabyrinthes, die bei der Kippung nach *beiden* Seiten mit einer Aktivitätszunahme antworten und

* Vorausgesetzt, daß L. SCHOEN vornehmlich vestibuläre Neurone registriert hat.

von LÖWENSTEIN u. ROBERTS „out-of-position-receptors“ genannt worden sind. Mit unserer Reaktion δ korrespondierende Rezeptoren, deren Frequenz in der Normallage maximal ist und bei Kippung nach beiden Seiten abfällt, sind von den genannten Autoren in der Lagna gefunden und als „into-level-receptors“ bezeichnet worden.

Was die Kippung um die *bitemporale Achse* anbelangt, so sind die Beobachtungen von LÖWENSTEIN u. ROBERTS am Labyrinth des Rochen völlig gleichläufig mit unseren Untersuchungsergebnissen. Beim Anheben der zur Nase weisenden Seite des Labyrinthes war — wenn man von der Normalstellung ausging — ein rapider Frequenzanstieg zu registrieren; das Frequenzmaximum lag bei der Position naseaufwärts, das Frequenzminimum bei abwärts weisender Nase.

Die Frequenzsenkung zwischen der normalen Position und der Stellung naseabwärts war aber relativ geringer als der Anstieg zwischen den Positionen normal und naseaufwärts, was wir bei unseren vestibulären Neuronen ebenfalls beobachtet haben (siehe S. 353).

LÖWENSTEIN u. ROBERTS haben aber auch von Nervenfasern registriert, welche entsprechend unserer Reaktion 2 die umgekehrte Beeinflussung zeigten und sie erwähnen auch solche entsprechend unserer Reaktion 3.

3. *Kippung nacheinander um beide Achsen.* Wie soll man nun die Beobachtung erklären, daß 32 von 37 dahingehend geprüften Einheiten auf Kippung sowohl um die Längsachse als auch um die *bitemporale Achse* charakteristische in der abnormen Lage persistierende Frequenzänderungen erkennen ließen?

MAGNUS¹⁸ hatte angenommen, daß die Macula des Sacculus auf Kippungen um die *bitemporale Achse*, die des Utriculus dagegen mehr auf Kippungen um die naso-occipitale Achse anspreche. Von LÖWENSTEIN u. ROBERTS konnte jedoch gezeigt werden, daß ein und dasselbe neuronale Element — sowohl des Sacculus als auch des Utriculus — durchweg auf Kippungen *in beiden Ebenen* antwortet. Da bekanntlich — wie dies ganz allgemein in den Sinnesorganen der Fall ist — auch in den Maculae nach den vorliegenden histologischen Bildern (siehe LORENTE DE NÖ)¹⁵ eine Nervenfasern zu mehreren Rezeptoren in Beziehung tritt, ist die Annahme naheliegend, daß offenbar häufig 2 verschiedene Receptortypen der Macula auf die gleiche Nervenfasern konvergieren. Es wäre auch noch denkbar, daß ein Receptor auf Kippung in 2 Ebenen anspricht, doch ist diese Annahme uns nicht wahrscheinlich.

Nach unseren Befunden muß man 4 verschiedene Rezeptoren für die Kippung in der Frontalebene und 3 Rezeptoren für die Kippung in der Sagittalen* fordern, von denen aber jeweils einer bei weitem zahlenmäßig überwiegt. Von den theoretisch möglichen 12 Kombinationen

* Vermutlich gibt es auch hier den seltenen Receptor, der in beiden Richtungen gehemmt wird, doch fehlt noch eine entsprechende eindeutige Beobachtung.

haben wir immerhin 7 angetroffen (siehe Tab. 8). Daß diese empirische Zahl hinter der theoretischen zurückbleibt, ist kein Zufall und auch nicht durch die relativ kleine Zahl der Registrierungen zu erklären, sondern muß darauf beruhen, daß *der Organismus bestimmte offenbar biologisch bedeutungsvolle Kombinationen bevorzugt herstellt*. Besonders häufig ist z. B. die Verbindung von Aktivierung bei Kippung nach homolateral (α) und Aktivierung beim Anheben der Schnauze (1), also α 1.

Wenige Bemerkungen über die Frage, wie die Scherkraft in den Rezeptoren der Maculae Erregungsvorgänge erzeugen könnte, seien eingefügt. Geht man von den Vorstellungen aus, die GRANIT¹⁰ über die Generatorpotentiale in den Rezeptoren ganz allgemein entwickelt hat, so drängt sich die Vermutung auf, daß das Ruhepotential der Sinneszellen, das TRINCKER^{25a} neuerdings hat nachweisen können, die umgebenden Nervenfasern zur Daueraktivität veranlaßt und daß in denjenigen Fällen, in denen Erregung eintritt (Kippung nach homolateral bei der Reaktionsform α), *in der Sinneszelle der Macula eine Depolarisation stattfindet*, die ihrerseits eine erhöhte Impulszahl in den umgebenden Nervenfasern entfacht, während im Falle der Hemmung (Kippung zur anderen Seite) eine *Hyperpolarisation* der Sinneszelle sich ereignet, welche zu einer Reduktion der spikes in den umgebenden Nervenfasern führt. In der Tat hat TRINCKER durch mechanische Verlagerung der Statolithenmembran des Utriculus Veränderungen des Ruhepotentials der Macula in Richtung der De- und Hyperpolarisation nachweisen können^{25b}; allerdings gelang es auf Grund der schwierigen topographischen Verhältnisse vorerst noch nicht, die Beziehung zwischen Richtung der Verlagerung der Statolithenmembran und der Richtung der Spannungsänderung zu ermitteln. Nicht näher bekannte Besonderheiten des Baus der Sinneszelle (synaptische Verbindung mit den umgebenden Nervenfasern nur an einer Seite?) dürften dafür maßgebend sein, daß nur bei einer bestimmten Richtung der mechanischen Beeinflussung durch die Scherung der Maculamembran Depolarisation oder Hyperpolarisation eintritt.

B. Die Bogengangsreaktionen isoliert betrachtet

Wenn wir bei unseren Kippungen häufig adaptative Erscheinungen beobachtet haben, so wäre zunächst zu sagen, daß langsame Frequenzänderungen *nach* Einstellung einer abnormen Position nicht ohne weiteres als Bogengangsreaktionen zu werten sind, da nach den Untersuchungen von LÖWENSTEIN u. ROBERTS auch die Lagerezeptoren leichte adaptative Erscheinungen zeigen können. Wenn wir aber während der Kippungen rasch abklingende überschießende Reaktionen registriert haben, so dürfte es sich hier um die Antwort der vertikalen Bogengänge auf Winkelbeschleunigungen handeln.

Die Reaktionen des *horizontalen* Bogenganges sind in der vorangehenden Arbeit^{5c} diskutiert worden. Wir hatten 4 Reaktionsmöglichkeiten gefunden, doch ist der seltene 4. Typ in der vorliegenden Untersuchungsreihe nicht beobachtet worden. Die *Kippungen in der Frontal- und Sagittalebene bringen in der Regel ebenfalls eine Winkelbeschleunigung mit sich*. Wenn wir nun während der Kippung nicht selten überschießende Reaktionen beobachtet haben — wie sie L. SCHOEN schon

bei Fischen beschrieben hat — so müssen diese wahrscheinlich auf eine *Erregung der Bogengangsstatolithen bezogen werden*. In Abb. 5 ist der schematisierte Frequenzgang einiger Beschleunigungsreaktionen in Verbindung mit Lagereaktionen dargestellt worden. Bei der Kippung in der Frontalebene kombiniert sich häufig mit der Lagereaktion α eine überschießende Aktivierung (α' ; siehe Abb. 5a). Bei der sehr seltenen Lagereaktion β allerdings haben wir bei den 2 Neuronen, bei denen auch *während* des Kippaktes eine Registrierung vorgenommen wurde, eigentümlicherweise die Beschleunigungsreaktion α' gefunden: Bogengangsreaktion β' ist also noch nicht beobachtet worden. Weiterhin ist in mehreren Fällen überschießende Aktivierung bei Kippung nach *beiden* Seiten (γ' ; siehe Abb. 5c) nachgewiesen worden.

Bei Kippung um die *bitemporale* Achse haben wir 3 Beschleunigungsreaktionen kennengelernt (s. Abb. 5d—f).

Von diesen Bogengangsreaktionen hat ADRIAN bei der Katze bereits die Aktivierung des Neurons bei Kippung in der Frontalebene nach homolateral und bei den Kippungen in der Sagittalen die unseren Reaktionen 1' und 2' entsprechenden Frequenzänderungen gefunden. Offenbar hatte ADRIAN nur *eine* Reaktion seitens der Bogengänge erwartet; er diskutiert deshalb, ob nicht die reziproke Reaktion eine Lagereaktion sei. Beide Reaktionen sind aber als Bogengangseffekte anzuerkennen.

Während die Vorgänge in der Ampulle und die Erregungsverhältnisse bei der *Horizontalbeschleunigung* klar liegen, erhebt sich nun die Frage, welcher der *vertikalen* Bogengänge bei Kippung in der Transversalen und in der Sagittalen jeweils mit einem Neuron in Beziehung tritt.

Nach LÖWENSTEIN u. SAND¹⁷ sind bei Kippung in einer Ebene durchweg kombinierte Bogengangsreaktionen zu beobachten. Bei der Kippung nach rechts werden rechter vorderer und hinterer Bogengang erregt (Endolymphströmung ampullofugal) (siehe Abb. 6a), die beiden vertikalen Bogengänge der linken Seite gehemmt. Beim Anheben der Schnauze findet eine Aktivierung in den beiden hinteren und eine Hemmung in den beiden vorderen Bogengängen statt (siehe Abb. 6b), beim Senken der Schnauze eine Aktivierung in den beiden vorderen, eine Hemmung in den beiden hinteren Bogengängen. Die horizontalen Bogengänge bleiben bei den Kippungen um die Längs- und Querachse unbeteiligt. Aus diesen Untersuchungen ergibt sich also die wichtige Tatsache, daß bei den Kippungen jeweils 2 Bogengänge reagieren und vice versa, daß *der gleiche Bogengang bei Kippungen in 2 Ebenen ansprechen kann*. Diese bemerkenswerte Reaktionsweise wird dadurch erreicht, daß das Bogengangssystem nicht achsengerecht in die Raumkoordinaten eingeordnet ist, also der hintere Bogengang nicht genau in der Sagittalen, sondern zugleich in der Frontalen und der vordere Bogengang nicht nur in der Frontalebene, sondern auch in der Sagittalen steht.

Nach den Befunden von LÖWENSTEIN u. SAND könnte man erwarten, daß bei Kippung nach homolateral das Neuron synergistisch durch die beiden vertikalen Bogengänge der gleichen Seite aktiviert wird. Beim Anheben der Schnauze dagegen

müßten Erregung des hinteren und Hemmung des vorderen Bogenganges einander entgegenwirken, wodurch die Effekte sich aufheben würden (siehe Abb. 6b). Nimmt man dagegen an, daß z. B. bei einem Neuron mit adaptativer Reaktion bei Kippung in beiden Ebenen ($\alpha' 1'$) lediglich zum hinteren Bogengang eine Beziehung besteht, so wäre damit sowohl die adaptive Aktivierung bei der Kippung nach homolateral als auch die Aktivierung beim Anheben der Schnauze zwanglos erklärt. Die Konstel-

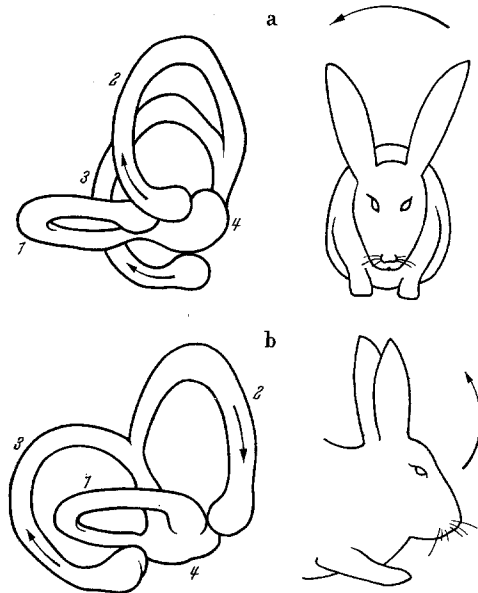


Abb. 6. a) Bogengänge des rechten Labyrinthes von vorn gesehen. Die Darstellung soll anschaulich machen, daß bei Rechtskipfung des Tieres sowohl im vorderen als auch im hinteren Bogengang ampullofugale Strömung der Endolymphe und damit Erregung eintreten muß. b) Ansicht des rechten Labyrinthes von der rechten Seite her. Wie man sieht, muß Anheben der Schnauze im hinteren Bogengang zu ampullofugaler Strömung und Erregung, im vorderen Bogengang hingegen zu ampullopetalear Strömung und Hemmung führen. 1 horizontaler Bogengang; 2 vorderer vertikaler Bogengang; 3 hinterer vertikaler Bogengang; 4 Utriculus

lation: überschießende Aktivierung bei Kippung nach homolateral und beim Kopfsenken (= Reaktion $\alpha' 2'$) könnte allein auf einer Beziehung des Neurons zum „Haupttyp“ des vorderen Bogenganges beruhen. Zur Erklärung der Reaktionsform $\gamma' 3'$ würde man fordern müssen die Beziehung des Neurons zu Rezeptoren in einem der 2 vertikalen Bogengängen, die bei Kippung in beiden Richtungen aktiviert werden. Auch andere komplexe Reaktionen deuten auf eine Verbindung des Neurons mit verschiedenen Typen von Rezeptoren in den Bogengängen hin.

Es ist bemerkenswert, daß die in 2 Richtungen erfolgenden Beschleunigungsreaktionen teilweise — wie z. B. $\alpha' 1'$ — bereits durch die besondere Anordnung der einzelnen Bogengänge ermöglicht werden. Darüber hinaus muß aber eine Konvergenz der Rezeptoren des horizontalen und eines vertikalen Bogenganges auf

das gleiche Neuron unterstellt werden. Ob diese im Vestibulariskerngebiet oder schon in der Peripherie — etwa im Ganglion Scarpae — stattfindet, ist vorerst nicht zu entscheiden.

C. Zusammenwirken von Bogengangs- und Lagereaktionen

Wenn die Neurone, über die wir berichteten, sämtlich bei der Horizontalandrehung reagierten und überdies bei den Kippungen — von wenigen Ausnahmen abgesehen (Reaktion ε und 5) — Lagereaktionen erkennen ließen, so ist ohne Zweifel eine Konvergenz von Rezeptoren des

horizontalen Bogenganges und der Maculae auf das gleiche Neuron anzunehmen. Und die überschießenden Reaktionen bei Kippungen zeigen — wie oben erwähnt wurde — an, daß auch *mindestens einer der beiden vertikalen Bogengänge* auf das Neuron sich projiziert. Während nach den Untersuchungen von ADRIAN der Eindruck entstanden war, daß im Vestibulariskerngebiet Neurone des horizontalen Bogenganges und solche für Kippung in der Transversalen *getrennt* vertreten sind — ADRIAN hatte angegeben, daß die auf Horizontalandrehung reagierenden Neurone rostral von den auf Kippungen ansprechenden gelegen seien — ergibt sich aus unseren Untersuchungen, daß auf die Vestibulariskernneurone — soweit wir sie mit unserer Methodik gefunden haben — durchweg eine *Konvergenz verschiedener labyrinthärer Sinnesendstätten* stattfindet.

Während nun jeweils 2 verschiedene Receptortypen einer Macula sehr wahrscheinlich *bereits im Sinnesorgan* selbst konvergieren, muß die Konvergenz zwischen den Sinneszellen der *Bogengangscristae* einerseits und der *Maculae* andererseits weiter zentralwärts vor sich gehen. Da ROSS im Nervus vestibularis des isolierten Froschlabyrinthes getrennte Fasern für Bogengangserregungen und Erregungen seitens der Schwerereceptoren gefunden hat, dürfen wir folgern, daß *diese Konvergenz in den Vestibulariskernen* vor sich geht; allerdings würde es wünschenswert sein, Untersuchungen an den Einzelfasern des Nervus vestibularis mit der von uns geübten Methodik zu wiederholen.

Wenn wir eine Horizontalbeschleunigung und anschließend eine Kippung durchführen, so kommt hier eine Konvergenz in einem *Nacheinander* der Reaktionen des Neurons auf 2 verschiedene Labyrinthreize zum Ausdruck. Kippen wir dagegen um die naso-occipitale oder bitemporale Achse, *so wirken während des Kippvorgangs selbst Lage- und Beschleunigungsreaktion zusammen*. In der abnormen Lage bleibt dann eine Frequenzänderung auf Grund der Lagereaktion bestehen (siehe Abb.2). In diesen Fällen gehen *Lage- und Bogengangsreaktion durchweg in der gleichen Richtung*, so daß man von einer *homonomen Koppelung* sprechen könnte. Wir haben vereinzelt aber auch eine *heteronome Koppelung* von Lage- und Bogengangsreaktionen nachweisen können (Abb.5b).

Die synergistische Koppelung von Bogengangs- und Lagereaktionen ist sinnvoll: Die tonischen Labyrinthstellreflexe auf die Augen, so z.B. die Raddrehung beim Anheben des Kopfes (oberer Cornealpol nach vorn) oder die Hebung des Auges auf jener Seite, nach welcher der Kopf geneigt worden ist, dürften — wie MAGNUS ausgeführt hat — durch *Bogengangsreaktionen* unterstützt werden, so daß die kompensatorische Lage rascher erreicht wird, als wenn die Lagereceptoren allein hier wirksam wären.

D. Die wichtigsten Typen vestibulärer Konvergenzneurone*

Im folgenden geben wir eine zusammenfassende Betrachtung und Erklärung einiger besonders markanter Typen vestibulärer Neurone mit mehrsinnigen Reaktionsmöglichkeiten (s. Tab. 8 u. Abb. 5).

Der in den Vestibulariskernen vorherrschende Typ I (33 Neurone, von denen bei 22 Kippungen um beide Achsen vorgenommen worden sind) zeigt häufig (13 Beobachtungen) die charakteristische Reaktion α 1. Hier steht das Neuron mit dem *horizontalen Bogengang* der gleichen Seite in Verbindung, es erhält eine Afferenz von *Maculareceptoren*, vermöge derer die bleibende Aktivierung bei Kippung nach homolateral, die Hemmung bei Kippung zur Gegenseite sowie die persistierende Aktivierung bei Anheben des Kopfes und die Hemmung beim Senken des Kopfes unterhalten werden. Bei den Neuronen mit erwiesener überschießender Reaktion $\alpha' 1'$ ist überdies eine Verbindung mit dem *homolateralen hinteren Bogengang* anzunehmen, der bei Kippung zur Seite des Neurons mit einer durch Winkelbeschleunigung bedingten Aktivierung, bei Kippung zur Gegenseite mit einer passageren Hemmung reagiert, beim raschen Anheben der Schnauze infolge zentrifugaler Lymphströmung erregt (Abb. 6b), beim Senken der Schnauze passager gehemmt wird.

Die selteneren Kombinationsformen des Haupttyps I, die sich aus Tab. 8 entnehmen lassen, sind entweder durch Receptoren mit anderen Eigenschaften oder aber durch andersartige synaptische Verbindungen eventuell auch die Einschaltung gleichsam umpolender Zwischenneurone zu erklären. Wir können darauf verzichten, alle Einzelheiten zu diskutieren.

Auch beim Typ II (13 Neurone) ergeben sich mannigfaltige Reaktionen durch die Anwendung verschiedener Labyrinthreize. Bei der Kippung um die naso-occipitale Achse erfolgt 5 mal — obgleich die Reaktionen bei der Horizontaldrehung sich reziprok zu denen vom Typ I verhalten — eine Aktivierung bei Kippung zur Seite des Neurons als Lagereaktion (Reaktion II α). Hier *konvergieren also ein reziprok ansprechender Receptor des horizontalen Bogenganges* (siehe S. 360) *mit dem typischen Receptor der Macula auf das gleiche Neuron*. Effekt der Horizontalbeschleunigung und der Seitkippung sind einander entgegengerichtet. — Die Registrierungen während der Kippungen lehren, daß die Bogengangseffekte meistens in der Richtung der durch Lageänderung bedingten Frequenzänderungen gelegen sind. Einmal ist jedoch die Konstellation II $\alpha' \beta$ beobachtet worden. Bei Kippung des Typs II in der Sagittalen fällt die Reaktion teilweise „typisch“ aus (Aktivierung beim Anheben der

* Von den ersten Arbeiten, welche die Konvergenz verschiedener Afferenzen auf das gleiche Neuron und zwar im Bereich der *Formatio reticularis* herausgestellt haben, sei die von v. BAUMGARTEN, MOLLIKA u. MORUZZI erwähnt.

Schnauze = 1), teilweise beobachteten wir aber die reziproke Frequenzänderung (2). Adaptative Reaktionen kommen auch hier vor. Beim Kopfanheben sieht man also — bei Reaktion 1 — eine über das Ziel hinausgehende Aktivierung infolge Koppelung mit dem hinteren Bogengang. Registriert man dagegen in Fällen mit der reziproken *Reaktion 2* während des Kippvorganges in der Sagittalen, so zeigt sich bemerkenswerterweise eine *überschießende Aktivierung beim Kopfsenken*, woraus zu schließen ist, daß bei dieser Reaktion das Neuron nicht vom hinteren, sondern vom vorderen Bogengang her beeinflusst wird, der hierbei infolge zentrifugaler Strömung erregt werden muß, so daß wiederum Lage- und Beschleunigungsreaktion gleichgerichtet sind (siehe Abb. 5 d u. e).

Wichtig sind die Ergänzungen, die unsere Kenntnisse von dem mit dem arousal-Apparat eng verknüpften 5mal beobachteten *Typ III* durch die Prüfung mit Kippungen erfahren. Dieser Typ, charakterisiert durch eine Aktivierung sowohl bei Rechts- als auch bei Linksandrehung in der Horizontalen, erfährt — man ist versucht zu sagen, vermöge einer durchaus logischen Verknüpfung — in 4 Fällen *auch bei der Kippung* nach *beiden* Seiten eine persistierende Aktivierung. Bei der Kippung in der Sagittalen kann ebenfalls — zu diesen Reaktionen passend — eine Aktivierung sowohl beim Anheben als auch beim Senken der Schnauze stattfinden. Wir haben damit den Typ III γ 3 vor uns (2 Neurone), der zum aktivierenden System in Beziehung steht, das nach unseren früheren Feststellungen auch im Vestibulariskerngebiet seine Vertreter hat. Aber auch die Kombination von Typ III mit Reaktion 2 bei Kippung in der Sagittalen kommt vor. Soweit wir auf Grund der wenigen gefundenen Exemplare sagen können, erfolgen beim Typ III Kippungen zur Seite und in der Sagittalen durchweg mit überschießender Aktivierung, ein Zeichen dafür, daß während der Kippung eine *Beschleunigungsreaktion* stattfindet, die veranlaßt wird durch Rezeptoren der vertikalen Bogengänge, die auf Winkelbeschleunigung nach *beiden* Seiten mit Aktivierung antworten, deren Vorkommen im *horizontalen* Bogengang wir — ebenso wie GERNANDT — bereits vermutet haben. Es gibt Vertreter des Typs III, bei denen vornehmlich die ungerichtete, ihrem Wesen nach wohl eine „arousal“ darstellende *Bogengangsreaktion* γ' 3' bei Kippung nach allen Seiten zutage tritt (siehe Abb. 5 c u. f). Mit diesen Beschleunigungsreaktionen können sich aber verschiedenartige Lagereaktionen kombinieren. Bei einem rechts gelegenen Neuron vom Typ III hatte z.B. die Bogengangsreaktion bei Kippung nach beiden Seiten eine Aktivierung im Gefolge, während dann in Rechtslage Aktivierung, in Linkslage Hemmung nachweisbar blieb (Bogengangsreaktion gemäß γ' , Lagereaktion gemäß α). In diesem Fall war das Neuron gekoppelt mit *richtungsunabhängig* aktivierten Rezeptoren in 2 oder 3 Bogengängen und *richtungsabhängig* reagierenden Rezeptoren der Maculae. Vertreter des Typs III,

wie er zuletzt beschrieben wurde, haben wahrscheinlich eine zweifache Aufgabe, nämlich a) während der Winkelbeschleunigung in allen Raumrichtungen unspezifische Weckeffekte hervorzurufen, die die spezifischen Stellreflexe verstärken könnten, b) auch zu gerichteten Lagereaktionen beizutragen, sofern sich in den verschiedenen abnormen Lagen Frequenzdifferenzen einstellen.

Ein Hinweis auf die Tatsache, daß vereinzelte Neurone gefunden worden sind, welche *nur bei der Kippung in einer Ebene eine Lagereaktion* zeigen, darf nicht fehlen. Ein Ansprechen des Neurons allein bei Kippung um die naso-occipitale Achse ist 3 mal beobachtet worden (α 5), während eine positive Reaktion allein bei Kippung in der Sagittalen (ε 2) bisher nur 1 mal vorgekommen ist. Fehlen jeder Reaktion bei Kippungen (ε 5) ist 2 mal notiert worden. Möglicherweise haben wir solche Neurone vernachlässigt. Für bestimmte Leistungen des Vestibulariskerngebietes ist ihre Existenz zu fordern, ihnen wäre deshalb hinfort besondere Beachtung zu schenken.

E. Betrachtung der vestibulären Neuronenpopulation im Hinblick auf die Information über die Reizsituationen der Lageorgane

Wenn bereits in der Macula sehr häufig 2 verschiedene auf Kippung in 2 Ebenen ansprechende Receptortypen miteinander konvergieren, so erhebt sich die Frage, wie unter diesen Umständen das Vestibulariskerngebiet noch präzise Meldungen über stattgehabte Lageänderungen erhalten kann. *Dies kann nicht begriffen werden, solange wir lediglich das einzelne Neuron betrachten*, das ja vielfach nicht unterscheiden kann, ob beispielsweise eine Frequenzzunahme von einer Kippung nach homolateral oder einem Anheben der Schnauze des Tieres herrührt. Zwei Möglichkeiten zur Erklärung der zu unterstellenden *spezifischen Informationen* über stattgehabte Labyrinthreize nach *Zeitgestalt, Richtung* und *Intensität* sind gegeben: 1. Es ist damit zu rechnen, daß wir durch die Benutzung einer Mikroelektrode mit relativ großem Durchmesser eine Auswahl von Neuronen getroffen haben, wodurch uns Elemente, die von *einzelnen* labyrinthären Teilapparaten ihre Afferenz erhalten, entgangen sein könnten. (Eine kleine Anzahl von Neuronen, deren Afferenzspektrum beschränkt war, haben wir immerhin laut Tab. 8 gefunden.) 2. Man kann aus unseren Befunden auch den Schluß ziehen, daß *im Vestibularapparat die Signalübermittlung von den Receptoren zum Zentralnervensystem mittels des bei anderen Sinnesorganen realisierten Prinzips der wiederholungsfreien Kombination erfolgt* (Einzelheiten siehe bei JUNG¹³).

Versuchen wir das Gemeinte an Hand der Übersicht über Typ I in Tab. 8 zu erläutern, wenngleich unsere Zusammenstellung für die prozentuale Verteilung der verschiedenen Neurontypen im Vestibulariskerngebiet natürlich nicht repräsentativ sein kann. Fragen wir also, wie

das Vestibulariskerngebiet zwischen Kippung nach homolateral und dem Anheben der Schnauze „unterscheiden“ kann, obgleich ein relativ hoher Prozentsatz der Neurone sowohl bei der Kippung nach homolateral als auch beim Anheben der Schnauze mit Aktivierung reagiert. Bei der Kippung zur gleichen Seite *kombinieren sich aber mit diesen 13 Neuronen andere Reaktionsformen als beim Anheben der Schnauze*. Bei Kippung nach homolateral zeigen z. B. 2 Neurone eine reziproke (β) und 2 Neurone keine Reaktion (ϵ). Beim Anheben der Schnauze dagegen reagieren neben den erwähnten 13 Neuronen ein anderes Neuron reziprok und 2 andere Neurone nicht. Man muß sich nun vorstellen, daß aus diesen verschiedenartigen *Kombinationen der Aktivität der Einzelelemente in diesem Neuronenverband* die Richtung der stattgehabten Lageänderung „erkannt“ wird. Es ist gleichsam so, daß neben unseren 13 anscheinend unspezifisch reagierenden Neuronen sich andere Typen finden, welche *die Bedeutung der Aktivitätsänderung dieser 13 Neurone bestimmen*. Mit anderen Worten: *Nicht aus dem Frequenzgang des einzelnen Neurons, sondern aus den verschiedenartigen Erregungsbildern des gesamten Neuronenverbandes wird die spezifische Reizsituation abgelesen*. So führen letztlich unsere Ergebnisse zu der Annahme, daß die Erregungskonstellation des Vestibulariskerngebietes als Ganzes gleichsam wahrgenommen und für die reflektorische Steuerung der Motorik verwertet wird. Welche *Instanz* diese Ablesung vollzieht, ist jedoch vorerst nicht bekannt.

Weitere Registrierungen der Muster vestibulärer Neurone werden notwendig sein, um diese Hypothesen zu überprüfen.

F. Das Erregungsbild in den Vestibulariskerngebieten im Hinblick auf die „Perception“ der Beschleunigungsreaktionen

Wenn häufig offenbar 2 Bogengänge (der horizontale und einer der beiden vertikalen) auf das gleiche Neuron konvergieren, so stellt sich das Problem, wie der Organismus dann noch Winkelbeschleunigungen in verschiedenen Ebenen differenziert wahrnehmen kann. Wir müssen darauf verzichten, unsere diesbezüglichen Vorstellungen näher auszuführen, da die Erfahrungsbasis noch zu schmal ist. Wir beschränken uns darauf, die allgemein gehaltene Hypothese aufzustellen, daß die Fähigkeit, die Reaktionen der verschiedenen Neuronentypen *miteinander zu kombinieren*, die „Wahrnehmung“ von Winkelbeschleunigungen in verschiedenen Ebenen ermöglichen dürfte.

G. Bedeutung der Konvergenz von Bogengangssystem und lageanzeigenden Organen auf vestibuläre Neurone

Zum Abschluß soll kurz die *Frage nach der Bedeutung der nachgewiesenen Konvergenz* des Bogengangssystems einerseits und der lageanzeigenden Apparate andererseits *auf einzelne vestibuläre Neurone* für die

Arbeitsweise des zentralen Schaltorgans, das die Vestibulariskerne darstellen, angeschnitten werden, doch wollen wir uns auf die Beziehungen zur Augenmotorik beschränken. Hinsichtlich der Korrelationen zwischen Labyrinthfunktion und *Innervation der Augenmuskeln* stehen sich zwei Auffassungen gegenüber. Verschiedene Autoren^{3, 7, 12, 19, 21, 23} haben auf Grund experimenteller Untersuchungen die Anschauung vertreten, daß eine feste Verbindung zwischen einem Bogengang und einem Augenmuskelpaar, so z. B. zwischen horizontalem Bogengang und Rectus medialis und lateralis bestehe und jeder Bogengang Nystagmus nur in seiner Ebene erzeuge. Demgegenüber ist LORENTE DE NÒ auf Grund zahlreicher am Kaninchen durchgeführter Experimente, in denen die Beziehung zwischen Bogengangerregung, Position des Kopfes und Richtung und Ausprägung des Nystagmus untersucht wurde, zu der Schlußfolgerung gekommen, daß — je nach Kopfstellung — jeder Bogengang in sämtlichen Augenmuskeln Nystagmus hervorrufen kann und offenbar die *Erregungen der Bogengänge und der Maculae in der Rautengrube zueinander in Beziehung gesetzt werden*. In die gleiche Richtung weisen Experimente von KOELLA¹⁴, der ebenfalls eine Beeinflussung der Schlagebene des Nystagmus durch die Kopfstellung herausgestellt hat. Die These von LORENTE DE NÒ und KOELLA, daß *die verschiedenen labyrinthären Sinnesapparate in der Rautengrube miteinander verknüpft werden, erfährt durch unseren Befund einer Konvergenz seitens der Bogengänge und Lageorgane auf das einzelne vestibuläre Neuron jetzt eine eindrucksvolle Bestätigung in mikroelektrophysiologischer Ebene*.

In der nachfolgenden Arbeit soll gezeigt werden, wie diese Konvergenz sich auswirkt, wenn in gekippter Position des Tieres Horizontalbeschleunigungen durchgeführt werden. Dabei wird sich die Gelegenheit ergeben, die theoretischen Vorstellungen über die Bedeutung unserer Konvergenzneurone zu ergänzen.

Zusammenfassung

Unter Registrierung mit der Mikroelektrode von 54 einzelnen Neuronen der Vestibulariskerne des Kaninchens wurden 1. Horizontalbeschleunigungen, 2. Kippungen um die naso-occipitale Achse und 3. Kippungen um die bitemporale Achse vorgenommen. Dabei reagierten die meisten Neurone auf mehrere Labyrinthreize.

1. Bei der *Kippung um die naso-occipitale Achse* waren 4 verschiedene Lagereaktionen (α — γ) zu beobachten. Die Mehrzahl der Neurone zeigt bei der Kippung zur Seite der Einheit Aktivierung und bei Kippung zur Gegenseite Frequenzminderung (Reaktion α ; 34mal gefunden). Frequenzabnahme bei Kippung nach homolateral und Frequenzsteigerung bei Kippung nach kontralateral (Reaktion β) haben wir nur bei 3 Neuronen angetroffen. Eine Aktivierung des Neurons bei Kippung nach

beiden Seiten (Reaktion γ) ist 5mal, Frequenzabnahme bei Kippung nach rechts und links (Reaktion δ) 2mal festgestellt worden. Unsere Befunde sprechen dafür, daß die Maculae 4 verschiedene auf Kippung in der Transversalebene ansprechende Rezeptoren besitzen, von denen aber der Receptor gemäß α beim Kaninchen bei weitem zahlenmäßig überwiegt.

2. Bei den *Kippungen um die bitemporale Achse* haben wir am häufigsten Aktivierung beim Anheben und Frequenzminderung beim Senken der Schnauze gefunden (Reaktion 1; 20 Neurone). Die reziproke Antwort ist aber auch nicht ganz selten (Reaktion 2; 8 Neurone). — 6mal trat eine Aktivierung bei Heben und Senken der Schnauze auf (Reaktion 3). Die beobachteten 3 Reaktionen bei Kippung in der Sagittalen dürften mit entsprechenden Receptortypen im Zusammenhang stehen.

3. *In der Regel reagiert das gleiche vestibuläre Neuron bei Kippung sowohl um die Längs- als auch um die bitemporale Achse.* Besonders häufig ist Aktivierung bei Neigung des Tieres zur Seite des Neurons und beim Anheben der Schnauze (α 1); aber auch andere Kombinationen kommen vor. Sie lassen darauf schließen, daß in den Maculae mindestens 2 verschiedene Receptorarten, welche die Reaktion bei Kippung um die beiden horizontalen Achsen bestimmen, mit einer Nervenfasern in Beziehung treten.

4. Häufig verbinden sich mit den Lagereaktionen bei den Kippungen um die naso-occipitale und bitemporale Achse Beschleunigungs- bzw. *Bogengangsreaktionen*. 4 verschiedene Bogengangsreaktionen bei Kippung um die naso-occipitale Achse konnten festgestellt werden, die offenbar den früher^{8c} von uns bei der Horizontalbeschleunigung nachgewiesenen 4 Reaktionsformen analog sind. Oft zeigt das gleiche Neuron Beschleunigungsreaktionen bei Rotation um die Vertikal-, die Längs- und die Bitemporalachse. Es ist möglich, die Beschleunigungsreaktionen des gleichen Neurons im Gefolge der Kippung in der Frontal- und Sagittalebene auf die Beziehung zu *einem* vertikalen Bogengang zurückzuführen. Die Kombination: Beschleunigungsreaktion bei Kippung nach homolateral und beim Anheben der Schnauze ($= \alpha' 1'$) läßt sich durch eine *Verbindung des Neurons allein mit dem hinteren Bogengang* erklären, während die Konstellation: Aktivierung bei Neigung zur Seite des Neurons sowie beim Senken der Schnauze ($\alpha' 2'$) aus der Beziehung zum *vorderen* Bogengang abgeleitet werden kann.

5. Bei den Kippungen *interferieren* also häufig *Bogengangs- und Lagereaktion* miteinander, wobei meist die *Beschleunigungsreaktion nach der gleichen Richtung hin erfolgt wie die Lagereaktion* (homonome Koppelung). In seltenen Fällen kommt aber auch eine heteronome Koppelung vor (z.B. $\alpha' \beta$). Da nahezu alle unsere Neurone auch auf die Horizontalbeschleunigung angesprochen haben, ist somit die Annahme einer

Konvergenz seitens des horizontalen Bogenganges, eines vertikalen Bogenganges und von maculären Schwererezeptoren wahrscheinlich.

6. Wenn trotz der festgestellten Konvergenz mehrerer labyrinthärer Rezeptoren auf das gleiche vestibuläre Neuron das Vestibulariskerngebiet offenbar spezifische Informationen über Lage- und Beschleunigungsreize erhält, so geschieht dies vermutlich nach dem bei anderen Sinnesorganen unterstellten *Prinzip der wiederholungsfreien Kombination*.

7. Die von uns nachgewiesene Konvergenz verschiedener labyrinthärer Afferenzen auf das gleiche vestibuläre Neuron kann als ein mikroelektrophysiologisches Korrelat zu der von LORENTE DE NÒ und KOELLA hervorgehobenen Tatsache angesehen werden, daß in den Vestibulariskernen Bogengangserregungen und Maculaerregungen miteinander koordiniert werden.

Die Autoren danken für wichtige Hilfe bei der Durchführung dieser Arbeit Herrn W. EHLERT und den Damen I. BESKOW, A. GULHOFF und E. ZANDER.

Literatur

- ¹ ADRIAN, E. D.: Discharges from vestibular receptors in the cat. J. Physiol. (Lond.) **101**, 389 (1943). — ² ASHCROFT, D. W., and C. S. HALPIPE: On the function of the saccule. J. Laryng. **49**, 450 (1934). — ³ BARANY, R.: s. LORENTE DE NÒ. — ⁴ v. BAUMGARTEN, R., A. MOLLIKA u. G. MORUZZI: Modulierung der Entladungsfrequenz einzelner Zellen der Substantia reticularis durch corticofugale und cerebelläre Impulse. Pflügers Arch. ges. Physiol. **259**, 56 (1954). — ^{5a} DUENSING, F., u. K.-P. SCHAEFER: Die Neuronenaktivität in der Formatio reticularis des Rhombencephalons beim vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **196**, 26 (1957). — ^{5b} Die „locker gekoppelten“ Neurone der Formatio reticularis des Rhombencephalons beim vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **196**, 402 (1957). — ^{5c} Die Aktivität einzelner Neurone im Bereich der Vestibulariskerne bei Horizontalbeschleunigungen unter besonderer Berücksichtigung des vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **198**, 225 (1958). — ^{5d} Extracelluläre Ableitung einzelner Neurone der Vestibulariskerne bei Lage- und Beschleunigungsreizen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **268**, 35 (1958). — ⁶ ECKEL, W.: Elektrophysiologische Untersuchungen im Vestibulariskerngebiet bei Drehreizen. Arch. Ohr., Nas., u. Kehl.-Heilk. **164**, 487 (1954). — ⁷ EWALD, J. R.: Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892. — ⁸ GERNANDT, B. E.: Response of mammalian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation. J. Neurophysiol. **12**, 173 (1949). — ⁹ GOTTSCHICK, J.: Die Leistungen des Nervensystems. Jena 1955. — ¹⁰ GRANIT, R.: Receptors and sensory perception. New Heaven 1955. — ^{11a} v. HOLST, E.: Die Tätigkeit des Statolithenapparates im Wirbeltierlabyrinth. Naturwissenschaften **37**, 215 (1950). — ^{11b} Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 60 (1950). — ¹² HÖGYES, A.: ref. nach LORENTE DE NÒ. — ¹³ JUNG, R.: Allgemeine Neurophysiologie in Handb. d. inn. Medizin, Bd. **5**, 1. S. 104. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1953. — ¹⁴ KOELLA, W.: Gleichgewichtsorgan und Augens Muskelsystem im Lichte der Koordinationslehre. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, Beiheft 1, Jg. 95 (1950). — ¹⁵ LORENTE DE NÒ, R.: Die Augenmuskelreflexe beim Kaninchen und ihre Grundlagen. Ergebn. Physiol. **32**, 73 (1931). — ¹⁶ LÖWENSTEIN, O., and T. D. M. ROBERTS: The equilibrium function of the otolith organs of the thornback ray. J. Physiol. (Lond.) **110**, 392 (1950). — ¹⁷ LÖWENSTEIN, O., and H. SAND: The individual and integrated activity of the semicircular canals of the

elasmobranch labyrinth. J. Physiol. (Lond.) **99**, 89 (1940). — ¹⁸ MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin 1924. — ¹⁹ v. MARIKOWSKY, G.: ref. nach LORENTE DE NÒ. — ²⁰ ROSS, D. A.: Electrical studies on the frog's labyrinth. J. Physiol. (Lond.) **86**, 117 (1936). — ²¹ ROTHFELD, J.: ref. nach LORENTE DE NÒ. — ²² SCHOEN, L.: Mikroableitungen einzelner zentraler Vestibularisneurone von Knochenfischen bei Statolithenreizen. Z. vergl. Physiol. **39**, 399 (1957). — ²³ SZENTAGOTHAÏ, J.: The elementary vestibulo-ocular reflex arc. J. Neurophysiol. **13**, 395 (1950). — ²⁴ TÖNNIES, J. F.: Beschreibung eines Drehstuhls mit unterschwelliger Anlaufbeschleunigung. J. Psychol. Neurol. (Lpz.) **44**, 468 (1932). — Drehstuhl mit unterschwelliger Anlaufbeschleunigung. Z. Hals-, Nas.- u. Ohrenheilk. **30**, 535 (1932). — ^{25a} TRINCKER, D.: Bestandpotentiale im Bogengangsystem des Meerschweinchens und ihre Änderungen bei experim. Cupula-Ablenkungen. Pflügers Arch. Ges. Physiol. **264**, 351 (1957). — ^{25b} Fisiologia del laberinto posterior. ersch. in Otologia funcional Valenc. 1959, u. Rev. esp. Fisiol. **14**, 201 (1958) (im Manusk. eingesehen).

Prof. Dr. F. DUENSING und Dr. K.-P. SCHAEFFER,
Göttingen, Neurophysiolog. Abt. d. Univ.-Nervenklinik