

Aus der Abteilung für Klinische Neurophysiologie der Universitäts-Nervenklinik
Göttingen (Leiter: Prof. Dr. F. DUENSING)

Der zentralnervöse Schaltplan für die Regelung der Augenmotorik*

Von

FRIEDRICH DUENSING

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 4. Oktober 1962)

Eine Reihe namhafter Autoren hat sich mit dem Problem befaßt, in welcher Form und durch welche zentralnervösen Mechanismen Labyrinth und Augenmuskeln miteinander verknüpft sind. Die Beobachtung, daß bei Drehbeschleunigungen die Augen eine kontraversive Deviation immer in der Ebene des gereizten Bogenganges ausführen, hat zu der Annahme Anlaß gegeben, daß ein Bogengang mit zwei antagonistisch wirkenden Augenmuskeln verknüpft sei. Diese These ist seit HÖGYES (1878) und EWALD (1892) bis in die jüngste Zeit hinein immer wieder vertreten worden. Demgegenüber hat LORENTE DE NÓ in zahlreichen am Kaninchen durchgeführten Experimenten nachgewiesen, daß von jedem Bogengang her je nach Bedingungsgesamt nahezu jeder Augenmuskel zur Kontraktion gebracht werden kann, daß also der Zusammenhang zwischen Receptor im Labyrinth und Effektor ein sehr verwickelter ist und in der Retikulärformation offenbar komplizierte Schaltvorgänge stattfinden. Einen vermittelnden Standpunkt nimmt SZENTÁGOTHAÏ ein, auf dessen Untersuchungen wir zu sprechen kommen werden.

Nachdem es gelungen war, fußend auf gemeinsam mit SCHAEFER durchgeführten Registrierungen einzelner Neurone der Vestibulariskerne und der Retikulärformation, den Schaltplan zu rekonstruieren, welcher den Labyrinthstell- und -lagereflexen auf den Kopf (MAGNUS) zugrunde liegt^{2a}, bot sich der Versuch an, auch den Schaltplan für die Regelung der Augenmotorik vom Labyrinth her zu entwerfen.

Kurzer Hinweis auf die Funktion der Augenmuskeln

Bei den Labyrinthreflexen auf die Augen läßt sich das motorische Erfolgsorgan sogar wesentlich besser übersehen: drei Paare von Muskeln ermöglichen die Bewegung jedes Auges in jeder Richtung des Raumes (siehe Abb. 1). Die Funktion des einzelnen Muskels allerdings läßt sich nur in Umrissen festlegen. Sie ist verschieden je nach der Ausgangsposition des Bulbus, je nach der motorischen Innervationskonstellation. Erst durch das Zusammenwirken der verschiedenen Augenmuskeln

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

geht die Bewegung des Bulbus in einer bestimmten Richtung vor sich. Nur die Wirkung des Rectus lateralis und medialis ist eine nahezu einsinnige, die Wirkung der anderen Augenmuskeln dagegen komplex (siehe Abb.1). Die Recti superiores bewirken nicht nur Hebung der Bulbi, sondern zugleich Einwärtsrollung, die Recti

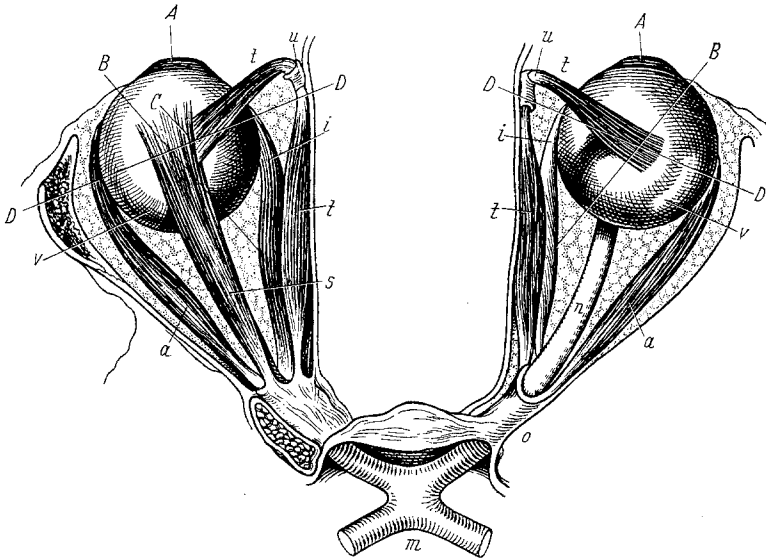


Abb.1. Augenmuskeln und ihre Drehachse von oben gesehen nach HELMHOLTZ. *A* Augenachse; *B* Drehachse des *M. obliquus superior* und *inferior*; *C* (Buchstabe mitten auf dem Augapfel) senkrecht zur Papierebene stehende Drehachse des *M. rectus ext. und int.*; *D* Drehachse des *M. rect. sup. und inf.*; *a* *M. rect. ext.*; *i* *M. rect. int.*; *m* Chiasma; *n* Sehnerv; *o* Foramen opticum; *s* *M. rectus sup.* (rechts entfernt); *t* *M. obliqu. sup.*; *u* Trochlea; *v* Ansatz des *M. obliqu. inf.* (Entnommen aus: TRENDLENBURG: Der Gesichtssinn, Springer-Verlag)

inferiores nicht nur Senken der Bulbi, sondern zugleich Auswärtsrotation (Rad-drehung). Der *M. obliquus superior* senkt und ist zugleich Einwärtsrotator, der *M. obliquus inferior* hebt den Bulbus und rotiert ihn nach auswärts. Dazu kommen noch gewisse Wirkungen der Recti superiores und inferiores im Sinne der Ad- duktion, der *Mm. obliqui* in Richtung der Abduktion.

Die für unseren Schaltplan relevanten Neurontypen im Vestibulariskerngebiet

Da die reflektorischen Kopf- und Augenwendungen offenbar von den gleichen Receptoren im Labyrinth abhängen, können wir von unserem Schaltplan der Labyrinthstellreflexe auf den Kopf^{2a} ausgehen. Dadurch daß wir zusammen mit K. P. SCHAEFER beim gefesselten Kaninchen unter Registrierung eines Neurons des Vestibulariskerngebietes nach- einander Horizontalbeschleunigungen und Kippungen um die sagittale und transversale Achse vorgenommen hatten, war die überraschende Tatsache ans Licht gebracht worden, daß auf die einzelne Nervenzelle

im Vestibulariskerngebiet mehrere Receptoren des Labyrinthes einwirken können^{3b}. Laut Abb.2 ist das mit A bezeichnete Neuron mit dem horizontalen Bogengang der gleichen Seite verknüpft und reagiert deshalb bei der Andrehung nach homolateral mit Aktivierung und bei der Andrehung zur Gegenseite mit Frequenzabnahme oder Blockierung. Das gleiche Neuron steht mit dem hinteren Bogengang in Verbindung. Dementsprechend tritt beim Heben des Kopfes infolge ampullofugaler Strömung Aktivierung ein. Da der hintere Bogengang

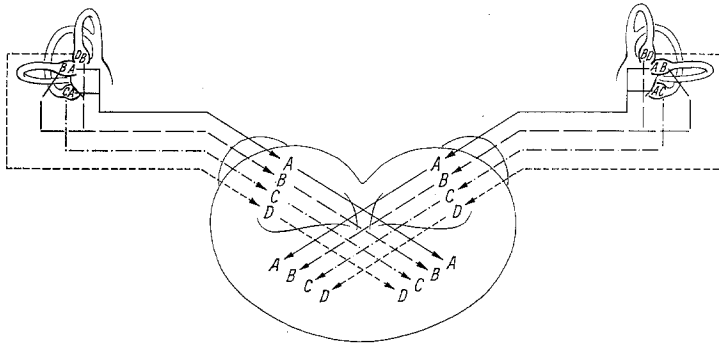


Abb.2. Schematischer Rautenhirnquerschnitt des Kaninchens mit beiden Labyrinthen von vorn gesehen. Eingezeichnet sind die im Text näher erläuterten vier Schaltneurone der Vestibulariskerne und ihre Affärenzen von den Bogengängen sowie die vier korrespondierenden Neurone der kontralateralen Formatio reticularis. Lagereceptoren nicht dargestellt

nicht sagittal, sondern schräg steht (er verläuft von vorn medial nach hinten lateral), bringt aber auch die Kippung zur gleichen Seite eine ampullofugale Strömung und damit Aktivierung und die Kippung nach kontralateral Hemmung mit sich. Meistens schließen sich an diese Bogengangsreaktionen in gleicher Richtung gehende — tonische — Lagereaktionen an. Man muß deshalb auf eine Verknüpfung des Neurons A mit einem Lagereceptor schließen, der a) bei Kippung nach homolateral und b) beim Anheben der Schnauze mit Aktivierung und bei Kippung in den Gegenrichtungen mit Hemmung reagiert. (Auch an eine Verknüpfung mit zwei Lagereceptoren, von denen jeder nur bei Kippung um eine Achse anspricht, ist zu denken). — Neuron B ist ebenfalls mit der Ampulle des homolateralen horizontalen Bogenganges verbunden. Es hat außerdem mit dem vorderen vertikalen Bogengang Konnex; da dieser ebenfalls schräg steht, tritt Aktivierung beim Senken des Kopfes und bei der Kippung nach homolateral ein. Auch hier schließen sich bei den Kippungen gleichläufige Lagereaktionen an. Verfasser hatte in seiner letzten Arbeit^{2a} ein drittes für die reflektorischen Raddrehungen maßgebendes Neuron C postuliert. Inzwischen konnte in dieser Hinsicht die empirische Basis erweitert werden: Es gibt in den Vestibulariskernen

neben A und B noch zwei weitere Neurontypen C und D, die darin übereinstimmen, daß eine Beziehung zum horizontalen Bogengang fehlt. Bei der Andrehung nach homolateral und kontralateral sieht man deshalb keine Aktivitätsänderungen.

In manchen Fällen tritt bei der Horizontalbeschleunigung nach homolateral — vermutlich infolge einer reziproken Hemmung seitens der aktivierten Neurone A und B — eine Frequenzabnahme und bei der Andrehung zur Gegenseite Frequenzzunahme ein. Daß solche Funktionstypen mit umgekehrten Reaktionen vorkommen, war bereits früher mitgeteilt worden ^{2a}.

C und D stimmen auch darin überein, daß bei der Kippung zur gleichen Seite eine sehr intensive tonische Frequenzzunahme und bei der Kippung nach kontralateral Frequenzabnahme oder Blockierung eintritt. Differenziert sind diese beiden Typen in folgender Hinsicht: C reagiert überdies beim Anheben, D hingegen beim Senken des Kopfes mit tonischer Aktivierung. Beide Neurone sind also mit Lagerezeptoren verbunden, die auf Kippung um zwei Achsen ansprechen. Der phasische Beginn der beschriebenen Reaktionen von C und D bei der Kippung um die sagittale und bitemporale Achse deutet auf eine Verknüpfung auch mit einem der beiden vertikalen Bogengänge hin. C muß mit dem hinteren, D mit dem vorderen Bogengang in Beziehung stehen*.

Die Neurone der Formatio reticularis und ihre Efferenz zu den Motoneuronen

Der Schaltplan

Die beschriebenen vier Neurontypen der Vestibulariskerne, die zum Teil für die reflektorische Kopf-, zum Teil für die Augenmotorik maßgebend sind, projizieren größtenteils zur *kontralateralen* Reticularis (siehe Abb.2). Wir müssen dies aus der Tatsache schließen, daß die meisten Neurone der Retikulärformation bei allen Labyrinthreizen *umgekehrt* reagieren wie die Zellen der Vestibulariskerne. Elektrophysiologische Belege wurden in zwei früheren Arbeiten beigebracht ^{2,3c}. Somit können wir uns sogleich dem Problem der *Verknüpfung der vier retikulären Schaltneurone* — dieser Terminus bedeute hinfort, daß diese Zellen nicht Erregungen weiterleiten, sondern *Schaltvorgänge vermitteln* — mit den *Motoneuronen der Augenmuskeln* zuwenden. Die Efferenz unserer retikulären Neurone muß ohne Zweifel so gestaltet sein, daß bei passiven Verlagerungen des Kopfes im Raum die Bulbi immer eine Gegenbewegung ausführen und in der kompensatorischen Lage verharren, sofern der Kopf in der abnormen Lage fixiert wird ¹⁷. Wir gehen nun von der Annahme aus, daß der komplexen Afferenz des einzelnen Neurons, die sowohl im Bereich der Vestibulariskerne als auch im Bereich der Retikulärformation in zahlreichen Registrierungen immer wieder nach-

* Einzelheiten über diese Raddrehungsneurone werden in Kürze mitgeteilt. Der phasische Beginn fehlt bei langsam durchgeführten Kippungen.

gewiesen werden konnte, *eine ebenso komplexe Efferenz mit umgekehrtem Vorzeichen entspricht*. Unter dieser Voraussetzung müssen folgende Beziehungen zu den Motoneuronen, die wir in unseren schematischen Darstellungen der besseren Übersicht wegen aus dem Hirnstamm herausgerückt und in Nähe der zugehörigen Augenmuskeln eingezeichnet

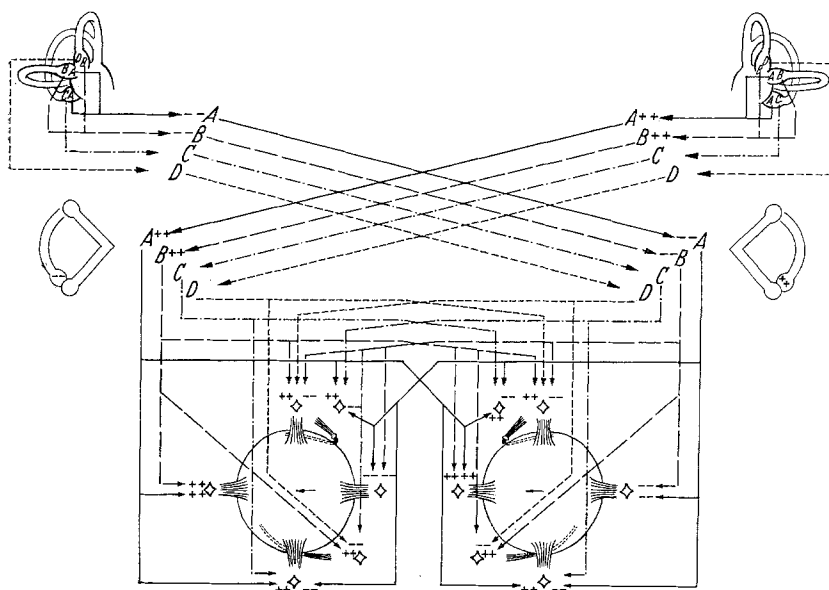


Abb. 3. Darstellung der ganzen die Labyrinthreflexe auf die Augen vermittelnden Funktionsstruktur von vorn gesehen. Lagerezeptoren nicht eingezeichnet. Die oberen vier Neurone A—D liegen — wie in Abb. 2 — im Vestibulariskerngebiet, die tiefer eingezeichneten korrespondierenden Neurone A—D in der Formatio reticularis. Darunter findet man beide Augäpfel von vorn betrachtet mit den Ansätzen der Augenmuskeln. Die Motoneurone der Augenmuskeln sind der besseren Übersicht halber aus dem Hirnstamm herausgerückt und in unmittelbarer Nähe der zugehörigen Augenmuskelsehnen eingezeichnet worden. Weitere Einzelheiten im Text. Eingetragen sind in Abb. 3 die Aktivitätsverhältnisse bei einer Horizontalbeschleunigung nach links mit reflektorischer Augenwendung nach rechts. Die Dauerentladungen aller beteiligten Neurone sind dabei unberücksichtigt geblieben. Unter den von vorn gesehenen Labyrinth sind in der Aufsicht die drei Bogengänge schematisch gezeichnet; Ampulle des horizontalen und vertikalen Bogenganges nach unten (= vorn) liegend.

In diese Skizze sind in Abb. 3, 4, 5a und 6 die Aktivitätsänderungen bei der jeweiligen Drehbeschleunigung eingefügt

haben, hergestellt werden (siehe Abb. 3, bei deren Betrachtung von den eingetragenen + und — Zeichen zunächst abgesehen werden muß). Wir gehen in den folgenden Ausführungen von der rechten Formatio reticularis bzw. dem linken Vestibulariskerngebiet aus. Neuron A der rechten Retikulärformation wird erregt durch Linksandrehung, es muß also mit den Motoneuronen der Rechtswender, d.h. des rechten Rectus externus (VI Kern) und des linken Rectus internus (im III Kern) verbunden werden. Das gleiche Neuron wird — wie wir gesehen haben —

durch Anheben des Kopfes aktiviert. Es muß also zu den Senkern der Bulbi, den Recti inferiores und den Obliqui superiores, in Beziehung treten.

Wenn auch nach SZENTÁGOTHAI^{21b} die Reizung des hinteren Bogenganges (mit dem Neuron A verbunden ist) nur am gleichseitigen Auge zu einer Kontraktion des Obliquus superior und am gegenseitigen Auge des Rectus inferior führt, so wollen wir uns doch auf die Beobachtung von FLUUR⁸ stützen, daß bei der elektrischen Reizung des Ampullennerven des hinteren Bogengangs sich laut Myogramm alle 4 Senker kontrahieren*.

Neuron B der rechten Formatio reticularis wird ebenfalls durch Linksandrehung erregt und muß dementsprechend wie A mit den Motoneuronen des rechten M. rectus lateralis und des linken M. rectus internus Konnex gewinnen. Da B außerdem durch Senken des Kopfes aktiviert wird, ist eine Verknüpfung mit den Hebern der Bulbi, und zwar nach FLUUR mit beiden Mm. recti superiores und beiden obliqui inferiores vorzunehmen. Neuron C der rechten Formatio reticularis wird aktiviert durch Kippung um die Längsachse nach links sowie durch Anheben des Kopfes und bewirkt bei einseitiger Reizung Raddrehung nach rechts. Wir verbinden es, da es nicht nur mit entsprechenden Lagereceptoren, sondern nach seinen Eigenschaften auch mit dem hinteren Bogengang in Beziehung steht^{2d}, mit dem rechten M. rectus inferior und dem linken M. obliquus superior; und D der rechten Formatio reticularis schließlich — das ebenfalls durch passive Raddrehung nach links aktiviert wird und dementsprechend reflektorische Raddrehung nach rechts bewirken muß, aber überdies durch Senken des Kopfes aktiviert wird — ist angesichts seiner Beziehung zum vorderen Bogengang mit den Motoneuronen des rechten M. obliquus inferior und des linken M. rectus superior zu verknüpfen. — Die Neurone A—D der linken Formatio reticularis erhalten eine analoge Efferenz zu den Augenmuskelmotoneuronen.

Nachdrücklich ist zu betonen, daß Receptoren und sämtliche eingezeichneten Neurone eine *Daueraktivität* besitzen, die jedoch aus Gründen der Übersichtlichkeit in unseren Schaltplan in die nachfolgenden Schemen (siehe Abb.3—6) nicht eingetragen worden ist. Diese Daueraktivität ist gleichsam die Resultante ständig auf jedes Neuron an den Synapsen treffender aktivierender und hemmender Impulse⁴. Es muß weiterhin darauf hingewiesen werden, daß nur die kürzesten Verbindungen zwischen den Neuronen unserer Funktionsstruktur eingetragen worden sind, wie sie in der Wirklichkeit existieren (siehe LORENTE DE NÓ¹⁵, Abb.99). Daneben sind die Leitungswege zwischen

* *Anmerkung.* Die Versuchstiere von SZENTÁGOTHAI, der offenbar den klassischen intercolliculären Decerebrierungsschnitt vorgenommen hat, dürften stärker geschädigt gewesen sein als die Tiere von FLUUR, der durch einen Schnitt im Bereich des Thalamus die Einflüsse des Großhirns ausgeschaltet hat.

den Schaltneuronen der Vestibulariskerne und der Retikulärformation und zwischen den retikulären Neuronen und Motoneuronen auch *poly-synaptisch*, und es spielen sicher überdies Rückwirkungen mit hinein. Natürlich ist jeder Neurontyp durch zahlreiche Exemplare vertreten, die eine hinreichende *Intensität* der Erregungs- und Hemmungsvorgänge gewährleisten.

Die *ganze Anlage* ist, vom Standpunkt des Physikers aus gesehen, eine *vermaschte Mehrfachregelanlage*. Der Reflex des Physiologen ist nichts anderes als der Regelvorgang der Technik, die Konvergenz der Impulse mehrerer Rezeptoren (Signalgeber) auf ein Neuron (Schalt-element) dem Physiker als „Vermaschung“ durchaus geläufig, ebenso die stufenweise Fortleitung der Erregungsvorgänge in einem elektronischen Schaltapparat.

Im einzelnen ergibt sich hier nun folgendes: Die *Neurone in den Vestibulariskernen* stellen eine erste „additive Mischstufe“ dar, welche die Impulse mehrerer Labyrinthrezeptoren miteinander *verrechnet*. Auf diese Neurone treffen wahrscheinlich auch noch andere Afferenzen, z. B. seitens des Cerebellums und des propriozeptive Afferenzen leitenden Tractus spinocerebellaris-dorsalis (FLECHSIG), die in unserem Schema aber nicht berücksichtigt werden konnten. Die *Neurone der Formatio reticularis* sind eine zweite additive Mischstufe. Sie verrechnen die bereits zusammengefaßten Labyrinthimpulse mit den vom Diencephalon und Cortex her absteigenden in Abb. 3—6 nicht eingezeichneten Kommandos* (Steuerungen). Der Mensch kann seine Augen (vom frontalen Adversivfeld her?) willkürlich wenden, insbesondere aber erfolgt beim Fixationsakt vom Occipitallappen her eine, sei es willkürliche, sei es mehr triebhaft-reflektorische Zuwendung der Augen zu dem im peripheren Gesichtsfeld auftauchenden Objekt, ein Geschehen, das nach neueren Vorstellungen wiederum als Regelvorgang zu interpretieren ist^{6,25}. Auch in Degenerationsexperimenten konnte übrigens nachgewiesen werden, daß die Innervation der Motoneurone der Augenmuskeln vom Cortex her nicht oder nur in ganz geringem Maße durch direkte Verbindungen, sondern im wesentlichen durch Vermittlung der Retikulärformation vor sich geht²².

Wir müssen zu den Neuronen der *Formatio reticularis* auch hinzufügen eine Reafferenz¹¹ seitens der Augenmuskeln, vielleicht in Form einer negativen Rückkoppelung, die eine Berücksichtigung der Ausgangsposition der Bulbi „im zentralen Innervationsbild“ ermöglicht. Vermutlich bilden die von WHITTERIDGE²⁷ bei der Ziege nachgewiesenen, von den Muskelspindeln der Augenmuskeln zentripetal leitenden Nervenfasern die entsprechende morphologische Grundlage.

* Einzelheiten über die optisch-vestibuläre Koordination findet man bei JUNG^{13a,b}.

Die *Motoneurone* der Augenmuskeln sind als eine *dritte additive Mischstufe* zu betrachten, auf welche, wie wir sogleich ausführen werden, fördernde und hemmende Impulse treffen und miteinander verrechnet werden.

Unser Schaltplan gilt für Säuger mit nach vorn stehenden Augen. Wahrscheinlich ist er auch für das Kaninchen mit seinen seitlich stehenden Augen gültig, das sich nach SZENTÁGOTHAÏ nicht in der zentralen Innervation, sondern nur in der peripheren Augenmotorik von Säugern mit nach vorn stehenden Augen unterscheidet.

Die Erregungskonstellationen in unserem Schaltplan bei passiven Verlagerungen des Kopfes in verschiedenen Richtungen des Raumes

Wir werden nun untersuchen müssen, ob in unserem Schaltplan bei Verlagerung des Labyrinths in verschiedenen Richtungen des Raumes solche Aktivitätsänderungen aufkommen, daß die empirisch gefundenen von MAGNUS genau analysierten phasisch-tonischen Bewegungen der Bulbi tatsächlich in der Gegenrichtung stattfinden, so mühsam es auch sein mag, die Aktivitätsverhältnisse bis ins kleinste zu verfolgen.

a) Die Drehbeschleunigung in der Horizontalen. In Abb.3 haben wir die Aktivitätsverhältnisse bei einer Horizontalbeschleunigung nach links eingetragen, die bekanntlich zu reflektorischer Augenwendung nach rechts führt (Drehreaktion). (Der Nystagmus wird erst in einer nachfolgenden Arbeit behandelt.) Hierbei werden A und B im linken Vestibulariskerngebiet aktiviert und im kontralateralen rechten Vestibulariskerngebiet gehemmt. Da die Andrehung genau in der Ebene des horizontalen Bogengangs stattfindet, sei die resultierende maximale Aktivierung mit ++, die Hemmung mit -- gekennzeichnet. Die „Raddrehungsneurone“ C und D stehen — wie erwähnt — mit dem horizontalen Bogengang nicht in Verbindung, ihre Ruheentladungsfrequenz dürfte somit unbeeinflusst bleiben. Wir übertragen nun die Aktivitätsänderungen der Schaltneurone beider Vestibulariskerne auf die korrespondierenden Neurone der Retikulärformation und nehmen an, daß im Falle der üblichen Drehprüfung auf die retikulären Neurone weitere Afferenzen nicht einwirken. Anschließend leiten wir die Aktivitätsänderungen der retikulären Zellen ohne jede Änderung an alle mit ihnen verknüpfte Motoneurone weiter. Es zeigt sich dann, daß rechter Rectus externus und linker Rectus internus sich kontrahieren und rechter Rectus internus und linker Rectus externus erschlaffen müssen, es findet eine Augenwendung nach rechts statt. Auf die Motoneurone der vertikalen Recti und Obliqui treffen je zwei aktivierende und je zwei hemmende Impulse. Wenn wir annehmen, daß diese Impulse nach dem Prinzip der Addition (welches die Subtraktion einschließt) miteinander verrechnet werden, so geht das Endergebnis dahin, daß Mm. recti

superiores und inferiores und Mm. obliqui bei der Horizontalbeschleunigung keine Innervation erfahren.

Dafür, daß eine derartige *Impulsverrechnung* an Neuronen tatsächlich stattfindet, haben wir in der letzten Arbeit^{2a} ein Beispiel beigebracht.

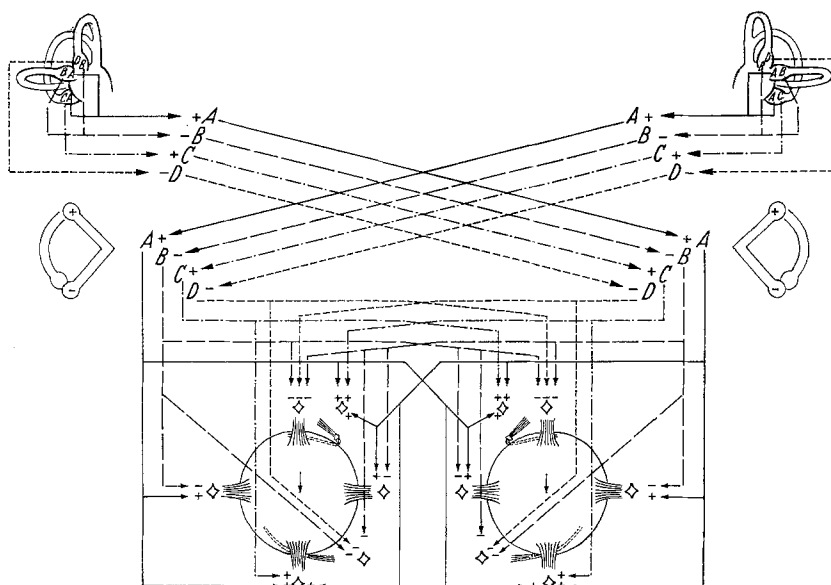


Abb. 4. Schaltplan mit den Aktivitätsverhältnissen beim passiven Anheben des vorderen Körperpols mit reflektorischer phasisch-tonischer Augenwendung nach abwärts

Und KÜPFMÜLLER¹⁴ konnte die Impulsverrechnung an seinem physikalischen Modell der Nervenzelle mathematisch begründen. Elektrophysiologisch muß man sich die Verrechnung so vorstellen, daß auf jede Zelle an zahlreichen Synapsen ein dauernder Strom von fördernden und hemmenden Impulsen trifft, die zunächst nur zu *präsynaptischen Potentialen*, lokalen Erregungen der Zelloberfläche, Anlaß geben^{4, 23}. Erst dann, wenn eine große Zahl erregender Impulse auf das gleiche Motoneuron eindringt (hier auf die Motoneurone des rechten M. rectus lateralis und linken Rectus medialis), nimmt die Depolarisation der Zellmembran solche Grade an, daß mehr spikes abgefeuert werden als in Ruhe (++) . Eine Abnahme der erregenden depolarisierenden Impulse unter den Ruhewert dagegen bringt eine Abnahme der Spontantladungsfrequenz mit sich (ingezeichnet als --) . Den gleichen Effekt haben hyperpolarisierende Potentiale an hemmenden Synapsen. Treffen aber auf eine Zelle an zahlreichen Synapsen in gleicher Zahl hemmende und aktivierende Impulse, so bleibt im Endresultat die Ladung der Zell-

membran ungeändert (Mm. recti superiores und inferiores und obliqui in unserem Beispiel).

b) In Abb. 4 ist die Erregungskonstellation bei *passivem Anheben des Kopfes* eingetragen. Hierbei müssen die mit dem hinteren Bogengang und gleichläufig reagierenden Lagereceptoren verbundenen Neurone A und C Aktivierung und B und D, die vom vorderen Bogengang und einem Lagereceptor mit entsprechenden Eigenschaften ihre Afferenz erhalten, eine Hemmung erfahren. Die gleichen Aktivitätsänderungen finden wir dann an den retikulären Neuronen vor. Wiederum leiten wir deren Aktivierungen und Hemmungen an die Motoneurone weiter. Nach stattgehabter Impulsverrechnung zeigt sich, daß an beiden Augen M. rectus lateralis und internus nicht innerviert werden. Hingegen müssen sich beiderseits M. rectus inferior und obliquus superior, also die Senker, kontrahieren, während M. rectus superior und obliquus inferior, die Heber, erschlaffen. Dabei ist zu beachten, daß die auswärts rotierende Komponente der beiden Mm. recti inferiores und die einwärts rotierende Komponente der beiden Mm. obliqui superiores einander entgegenwirken, offenbar sich aufheben, so daß die Abwärtsbewegung der beiden Bulbi in der Vertikalen ohne begleitende Raddrehung erfolgen kann.

c) Auch Verlagerungen des Kopfes in schrägen Richtungen dürfen wir unserem Schaltplan zumuten. Abb. 5a zeigt die *Erregungskonstellation bei einer passiven Bewegung des Kopfes nach schräg links abwärts*. Durch die Betrachtung der schematisch gezeichneten Bogengänge von oben lassen sich die in ihnen auftretenden Aktivitätsänderungen am leichtesten ermitteln: nämlich im linken vorderen Bogengang infolge ampullofugaler Strömung Aktivierung und in dem in gleicher Ebene stehenden rechten hinteren Bogengang infolge ampulopetaler Strömung der Endolympe Hemmung.

Da die passive Bewegung genau in der Ebene der genannten Bogengänge stattfindet und deshalb die Strömung der Endolympe und die zugehörige Erregung bzw. Hemmung maximal ist, tragen wir in der Ampulle des linken vorderen Bogenganges ++ und in der des rechten hinteren Bogenganges — ein.

Die beiden anderen vertikalen Bogengänge liegen im Winkel von 90° quer zur Bewegungsrichtung, in ihnen findet deshalb in unserem Versuch keine Strömung der Endolympe statt, und auch die horizontalen Bogengänge dürften praktisch nicht beteiligt sein.

Nachdem wir die Aktivitätsänderungen der beiden vertikalen Bogengänge an die Neurone der Vestibulariskerne und die korrespondierenden Reticulariszellen weitergeleitet und schließlich den mit letzteren verbundenen Motoneuronen zugeführt haben, zeigt sich folgendes:

1. Beide Bulbi führen eine Rechtswendung aus.

2. Der rechte Bulbus wird durch mittlere Innervation des M. rectus superior und starke Innervation des obliquus inferior (+++), der linke Bulbus durch starke Innervation des rectus superior (++++) und mäßige Innervation des M. obliquus inferior gehoben.

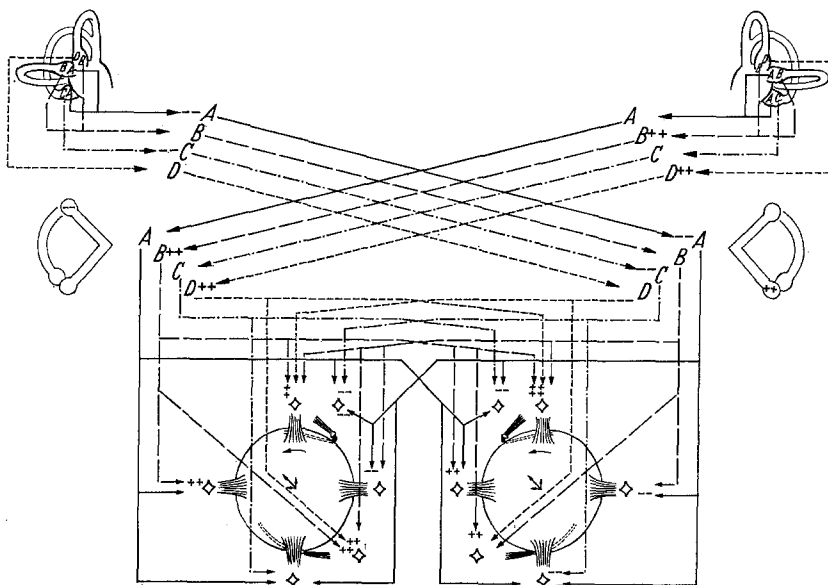


Abb.5a. Aktivitätsverhältnisse bei einer Kippung des Kopfes nach schräg links abwärts mit reflektorischer Augenwendung nach schräg rechts aufwärts und leichter Raddrehung nach rechts

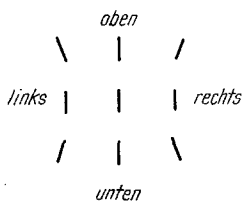


Abb.5b. Nachweis der Raddrehung des Auges mit Hilfe von Nachbildern. Ein vor einer hellen Wand ausgespanntes schwarzes Band ist bei „Primärstellung“ der Augen längere Zeit fixiert worden. Nach Wendung des Blickes erscheint ein Nachbild dieses Bandes. Nur bei Augenwendung in der Horizontalen und Vertikalen steht das Nachbild senkrecht. Bei Augenwendung in einer schrägen Richtung dagegen (in unserem Beispiel nach schräg rechts aufwärts) steht das Nachbild infolge begleitender Raddrehung der Augen schräg

3. Am rechten Bulbus erfolgt durch starke Innervation des M. obliquus inferior eine Raddrehung* nach rechts, die allerdings durch die links drehende Wirkung des M. rectus superior gehemmt wird, so daß für die Raddrehung nach rechts ++ übrig bleiben. Auch der linke Bulbus führt — durch starke Kontraktion des M. rectus superior — eine Raddrehung nach rechts aus, die jedoch durch die nach links rotierende Wirkung des M. obliquus inferior geschwächt wird. — Die Resultante von 1 und 2 ist dann Bewegung beider Bulbi nach schräg rechts aufwärts, hinzu kommt

* Die Richtung der Raddrehung wird immer vom Individuum aus gesehen angegeben.

eine Raddrehung nach rechts. Die Gegenbewegung entspricht wiederum genau der passiven Kopfbewegung! Man beachte, daß die begleitende Raddrehung nach dem Donderschen Gesetz der konstanten Orientierung bei Augenwendungen in schrägen Richtungen in der Tat stattfinden muß (siehe Abb. 5 b).

d) Wir betrachten zuletzt die Aktivitätsverhältnisse bei einer *Kippung des Kopfes nach links* mit reflektorischer Raddrehung der Augen

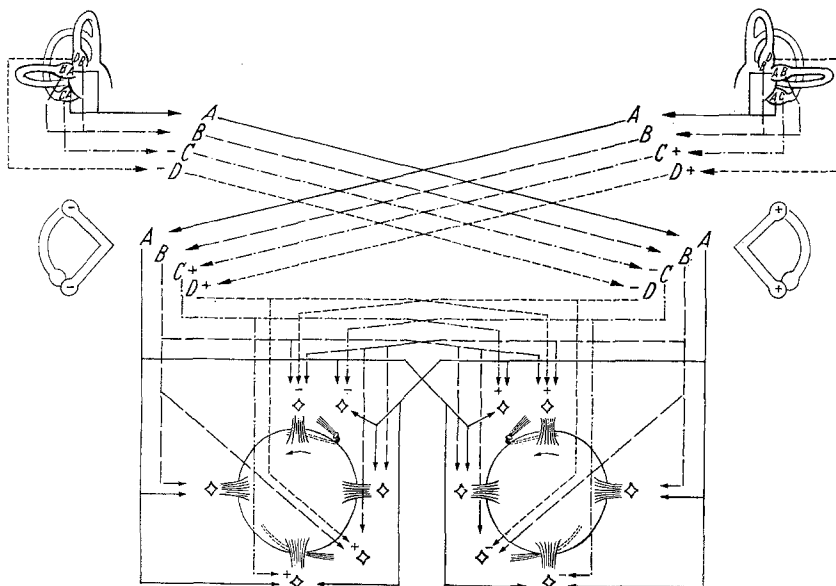


Abb. 6. Aktivitätsverhältnisse bei der Kippung des Kopfes nach links mit reflektorischer Raddrehung der Augen nach rechts

nach rechts (also im Uhrzeigersinn) bei Säugern mit nach vorn stehenden Augen (siehe Abb. 6). Hierbei muß es zu einer Erregung von C und D im linken und einer Hemmung von C und D im rechten Vestibulariskerngebiet kommen. Weiterhin ist anzunehmen, daß bei der Kippung nach links durch reziproke Hemmung von A und B im linken und reziproke Aktivierung von A und B im rechten Vestibulariskerngebiet A und B auf beiden Seiten auf dem normalen Aktivitätsniveau gehalten werden*. Unter diesen Umständen führt die Kippung nach links am rechten Auge durch synergistische Kontraktion des M. obliquus inferior und M. rectus inferior bei Erschlaffung der Antagonisten M. obliquus superior und rectus superior zu einer reflektorischen Raddrehung des Bulbus nach

* Die reziproken Beeinflussungen der Vestibulariskernneurone werden an anderem Ort behandelt.

rechts. Dabei hebt die senkende Wirkung des rechten M. rectus inferior den hebenden Effekt des M. rectus obliquus inferior auf. Auch das linke Auge führt eine Raddrehung nach rechts aus, und zwar durch synergistische Kontraktion des M. obliquus superior und rectus superior unter Relaxation der Antagonisten M. obliquus inferior und rectus inferior. — Für den Fall, daß die angenommene reziproke Beeinflussung der Neurone A und B durch C und D nicht existieren sollte, müßte die Kippung nach links nicht nur zu einer Raddrehung der Augen nach rechts, sondern überdies zu einer Deviation der Bulbi nach rechts führen. Dies scheint nach Untersuchungen von FERMIN u. JONGKEES⁷ beim Kaninchen der Fall zu sein.

Zur Frage des Dreineuronenreflexbogens vom Labyrinth auf die Augen. SZENTÁGOTHAI hat auf Grund histologischer Untersuchungen^{21a} und seiner Erfahrungen bei der Reizung einzelner Bogengänge der Katze^{21b} die These vertreten, daß zwischen den Rezeptoren des Labyrinthes und den Augenmuskeln eine aus nur drei Neuronen zusammengesetzte Leitungsbahn besteht, die nicht die Retikulärformation, sondern das dorsale Längsbündel benutzt. Das erste Neuron führt vom Labyrinthreceptor zum Vestibulariskern, das zweite von dort über das dorsale Längsbündel zum Motoneuron des Augenmuskels, und das dritte ist mit dem Motoneuron identisch. Dieser direkte Weg über das Längsbündel konnte von SZENTÁGOTHAI durch die Beobachtung bewiesen werden, daß die von ihm als typisch bezeichneten Reflexe vom Bogengang zu den Augenmuskeln nach Durchtrennung der Retikulärformation der Katze erhalten blieben^{21b}. — Würde man in unserem Schema die Verknüpfung zu den Mm. recti und obliqui nach den Beobachtungen von SZENTÁGOTHAI bei der Reizung einzelner vertikaler Bogengänge der Katze vornehmen, so müßte A im Vestibulariskerngebiet über die kontralaterale Formatio reticularis nicht mit allen vier Senkern, sondern nur am gleichseitigen Auge mit dem M. obliquus superior und am gegenseitigen Auge mit dem M. rectus inferior und B des Vestibulariskerngebietes mit dem homolateralen M. rectus superior und dem kontralateralen M. obliquus inferior verbunden werden. Auch dieses Schema kann, wie wir geprüft haben, sämtliche Labyrinthreflexe auf die Augen vermitteln. Es unterscheidet sich allerdings grundlegend von den Vorstellungen SZENTÁGOTHAI'S darin, daß strukturell nicht ein bestimmter Bogengang mit einem Augenmuskelpaar verknüpft ist, sondern auch in dem direkten Weg das Vermaschungsprinzip realisiert ist. Dies ist auch dadurch bewiesen, daß nach unseren Erfahrungen auch die Fasern des dorsalen Längsbündels die Eigenschaften der Konvergenzneurone besitzen, also bei Lageänderungen des Kopfes in verschiedenen Ebenen des Raumes reagieren! SZENTÁGOTHAI hat überzeugend ausgeführt, daß dieser nur aus drei Neuronen zusammengesetzte Leitungsweg mit wesentlich kürzerer Latenz

Labyrinthreflexe auf die Augen ermöglicht als der polysynaptische Weg über die Retikulärformation. Und es ist uns sehr wahrscheinlich, daß dieser abgekürzte Weg wesentlich dazu beiträgt, daß bei der Selbstbewegung der Vertebraten die Umweltkohärenz bei der optischen Wahrnehmung (v. WEIZSÄCKER) erhalten bleibt. Denn es müssen ja die mit der Selbstbewegung des Individuums zwangsläufig verbundenen Verlagerungen des Kopfes und damit auch der Augen durch Verschiebung des Bildes auf der Retina zu irreführenden Bewegungswahrnehmungen der fixierten Umwelt führen, sofern nicht durch rasche kompensatorische Gegenbewegungen der Augen die Blicklinie konstant gehalten wird. Der Nachteil des kurzen Dreineuronenweges, die relativ beschränkte Beeinflussungsmöglichkeit durch andere Instanzen, insbesondere das Fehlen des Eingreifens des Cortex wird durch diesen Vorzug voll aufgewogen.

Der Weg über die Retikulärformation kann, da er polysynaptisch ist, zwar nicht so prompt Labyrinthreflexe auf die Augen vermitteln wie der Weg über das Längsbündel, er ist andererseits unabdingbar, weil er, wie oben ausgeführt wurde, die Koordination der Labyrinthreflexe mit anderen Einflüssen ermöglicht. *Beide Leitungswege zusammen gewährleisten die optimale Funktion der reflektorischen Optomotorik.*

*Bemerkungen über die Resultate der experimentellen isolierten
Bogengangsreizung*

Es sei kurz darauf hingewiesen, daß verschiedene Beobachtungen der Experimentatoren, die bisher rätselhaft erscheinen mußten, durch unser Schema verständlich werden. So hat SZENTÁGOTHAÏ bei seinen Reizungen des horizontalen Bogenganges auch „kleinere atypische Nebenreaktionen in den verschiedensten Muskeln“ beobachtet. Diese sind nach unserem Schema leicht erklärt, wenn man unterstellt, daß infolge Schädigung der retikulären Zellen oder der Motoneurone durch Narkose oder Durchblutungsstörungen (Dezerebrierung!) die *Verrechnungsprozesse an den Hebern und Senkern nicht ganz prompt oder nicht vollständig erfolgten*. Da *strukturell* die Mm. obliqui und recti mit den retikulären Schaltneuronen verbunden sind, *müssen* in diesem Falle flüchtige Kontraktionen oder Erschlaffungen eintreten! Auch bei der Reizung des hinteren und — seltener — des vorderen vertikalen Bogengangs hat SZENTÁGOTHAÏ kleinere, meist langsamer verlaufende, nicht erwartete Kontraktionen gesehen, die nach unserem Schema durchaus verständlich sind.

Schließlich sei auf die Untersuchungen von FERMIN u. JONGKEES⁷ hingewiesen, die Kaninchen in verschiedenen Körperlagen der Rotation in verschiedenen Ebenen des Raumes unter Registrierung der Myogramme der isolierten Augenmuskeln unterzogen haben und zu der Feststellung gekommen sind, daß M. rectus internus und externus nicht allein vom

horizontalen Bogengang abhängig sind, sondern unter bestimmten Bedingungen auch von seiten der vertikalen Bogengänge aktiviert werden können, und daß durch Stimulierung der horizontalen Bogengänge nicht nur die Seitenwender, sondern auch die Heber und Senker zu beeinflussen sind. Auch diese Beobachtungen, die vollauf mit denen von LORENTE DE NÓ im Einklang stehen, sind nur mit unserem Schema zu erklären.

Bedeutung unseres Schaltplans für die allgemeine Neurophysiologie

Die Erregungskonstellation

Mit dem vorgelegten zentralnervösen Schaltplan der Labyrinthreflexe auf die Augen wird ein wissenschaftliches Problem, das seit Jahrzehnten Gegenstand der Diskussion gewesen ist, einer Lösung nahegebracht. Es sei noch einmal daran erinnert, daß HÖGYES, EWALD u. a. feste Beziehungen zwischen einem Bogengang und einem korrespondierenden Augenmuskelpaar angenommen hatten. Auch neuere Entwürfe über die Korrespondenzen zwischen Bogengängen und Augenmuskeln, die von otologischer Seite entwickelt worden sind^{9,18} stützen sich letztlich auf diese klassische Konzeption. LORENTE DE NÓ¹⁵ hat dagegen diese Theorie auf Grund umfangreicher tierexperimenteller Erfahrungen lebhaft bekämpft und auf die Wandelbarkeit der Labyrinthreflexe hingewiesen. Es handelt sich hier zugleich um ein Problem, das unsere allgemeinen Vorstellungen über die im Zentralnervensystem waltenden Funktionsprinzipien betrifft: In dem seit der Jahrhundertwende währenden, zeitweilig geradezu mit Erbitterung geführten Streit zwischen den Vertretern der klassischen Physiologie und den Anhängern der Gestaltpsychologie haben die letzteren sich in ihrem Bestreben, die herkömmlichen Vorstellungen der Physiologie zu widerlegen, nicht zuletzt auf die Lehrmeinungen von LORENTE DE NÓ berufen. Nach unserem Schaltplan haben *beide* Gegner recht: Die Beobachtungen der Physiologen über die Effekte der Bogengangsreizung waren richtig, ihre Schlußfolgerungen hinsichtlich der morphologischen Beziehungen zwischen Bogengangsreceptor und Augenmuskel hingegen unvollkommen. Nach unseren Untersuchungen, die LORENTE DE NÓ bestätigen, *ist die Struktur weit verzweigter als die Resultate jener Experimente ahnen lassen, die aus der Fülle der Wirklichkeit herausgegriffen worden sind* und herausgegriffen werden mußten, damit überhaupt Gesetzmäßigkeiten erkannt werden konnten. Beschränkt man sich aber nicht auf relativ eingeeengte Untersuchungsbedingungen, so zeigt sich, daß zwischen Labyrinth und den Augenmuskeln nicht das Leitungsprinzip verwirlicht ist, sondern eine *Netzstruktur* Rezeptoren und Effektoren verbindet. Diese ist *Träger einer Vielzahl von Erregungskonstellationen*, von denen

bei Änderung der Reizkonstellation eine in die andere übergehen kann. Damit haben wir die Grundlage des *Gestaltwandels* in physiologischer Ebene in die Hand bekommen.

Zusammenfassung

In Anlehnung an den früher mitgeteilten Schaltplan der *Magnus*-Reflexe vom Labyrinth auf den Kopf^{2a,b} wird jene Funktionsstruktur entworfen, welche die dynamischen und tonischen Reflexe vom Labyrinth auf die Augen vermittelt. Bei der Rekonstruktion dieses Schaltschemas stützen wir uns auf gemeinsam mit K. P. SCHAEFER an einzelnen Neuronen der Vestibulariskerne und der Retikulärformation des gefesselten und ungefesselten Kaninchens bei Horizontalbeschleunigungen und Kippungen um die Längs- und Querachse registrierte Aktivitätsänderungen^{3b,c} sowie auf Beobachtungen von FLUUR und SZENTÁGOTHAI über die Innervationen der Augenmuskeln bei der isolierten Reizung einzelner Bogengänge. An Hand entsprechender Beispiele konnte gezeigt werden, daß unser Schema in der Lage ist, die von MAGNUS genau analysierten Labyrinthreflexe auf die Augen zu erklären. *Nicht die Erregungsfortleitung in einzelnen Bahnen ist für diese Reflexe maßgebend, sondern jeweils eine bestimmte Erregungskonstellation*, deren Träger ein Rezeptoren und Effektoren verbindendes über die Vestibulariskerne und die *Formatio reticularis* sich erstreckendes Nervennetz ist. Durch die mit der jeweiligen labyrinthären Reizkonstellation variierende Afferenz und durch Verrechnungsprozesse an den verschiedenen Stufen dieser Funktionsstruktur wird die *jeweilige Erregungskonstellation* bestimmt. — Das erkannte Schaltschema erklärt nicht nur die komplexen Innervationsverhältnisse der Augenmuskulatur bei den Labyrinthreflexen, sondern gewährt darüber hinaus neue Einsichten in die Funktionsweise der nervalen Struktur in einer niederen Ebene des ZNS, die vom Standpunkt des Physikers aus betrachtet eine überraschende Ähnlichkeit mit einer *vermaschten Mehrfachregelanlage* besitzt.

Literatur

- ¹ ADRIAN, E. D.: Discharges from the vestibular receptors in the cat. *Amer. J. Physiol.* **101**, 389 (1943).
- ^{2a} DUENSING, F.: Die Erregungskonstellationen im Rautenhirn des Kaninchens bei den Labyrinthstellreflexen (MAGNUS). *Naturwissenschaften* **48**, 681 (1961).
- ^{2b} — Neuronentätigkeit der Vestibulariskerne und der *Formatio reticularis*. In: Symposium XI. Optic and Vestibular Factors in Motor Coordination. *Proceed. Intern. Un. Physiol. Sciences* **22**. Intern. Congress Leiden, Vol. II, 492—495 (1962).
- ^{2c} — Über reziproke Hemmungen im Vestibulariskerngebiet. (Manuskript.)
- ^{2d} — Die Raddrehungsschaltneurone im Hirnstamm. Erscheint in *Arch. Psychiat. Nervenkr.*

- ³ DUENSING, F., u. K. P. SCHAEFER: Die Neuronenaktivität in der Formatio reticularis des Rhombencephalons beim vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **196**, 26 (1957).
- ^{3a} — — Die Aktivität einzelner Neurone im Bereich der Vestibulariskerne bei Horizontalbeschleunigungen unter besonderer Berücksichtigung des vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **198**, 225 (1958).
- ^{3b} — — Über die Konvergenz verschiedener labyrinthärer Afferenzen auf einzelne Neurone des Vestibulariskerngebietes. Arch. Psychiat. Nervenkr. **199**, 345 (1959).
- ^{3c} — — Die Aktivität einzelner Neurone der Formatio reticularis des nicht gefesselten Kaninchens bei Kopfwendungen und vestibulären Reizen. Arch. Psychiat. Nervenkr. **201**, 97 (1960).
- ⁴ ECCLES, J. C.: The physiology of nerve cells. London und Baltimore 1957.
- ⁵ EWALD, J. R.: Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1892.
- ⁶ FENDER, D. H., und P. W. NYE: An investigation of the mechanisms of eye movement control. Kybernetik **2**, 81 (1961).
- ⁷ FERMIN, H., u. L. B. W. JONGKES: The action of the various eye-muscles during rotation. Pract. oto-rhino-laryng. (Basel) **16**, 125 (1954).
- ⁸ FLUOR, E.: Influences of semicircular ducts on extraocular muscles. Acta oto-laryng. (Stockh.) Suppl. **149**.
- ⁹ FRENZEL, H.: Zum Bauplan des nystagmogenen Vestibulariskomplexes. Arch. Ohr., Nas., u. Kehlk.-Heilk. **168**, 269 (1955).
- ¹⁰ GERNANDT, B. E.: Response of Mammillian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation. J. Neurophysiol. **12**, 173 (1949).
- ¹¹ HOLST, E. v., u. H. MITTELSTAEDT: Das Reafferenzprinzip. Naturwissenschaften **37**, 464 (1950).
- ¹² HÖGYES, A.: zit. nach SZENTÁGOTHAJ.
- ^{13a} JUNG, R.: Nystagmographie: Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen. Handbuch d. inn. Medizin V, 1, Neurologie, S. 1325. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1953.
- ^{13b} — Symposium XI. Optic and Vestibular Factors in Motor Coordination. Zusammenfassung. Proc. Intern. Un. Physiolog. Sciences. 22. Intern. Congr. Leiden Vol. **II**, 518—525 (1962).
- ¹⁴ KÜPFMÜLLER, K., u. J. JENIK: Über die Nachrichtenverarbeitung in der Nervenzelle. Kybernetik **1**, 1 (1960).
- ¹⁵ LORENTE DE NÓ, R.: Ausgewählte Kapitel aus der vergleichenden Physiologie des Labyrinths. Ergebn. Physiol. **32**, 79 (1931).
- ¹⁶ LOWENSTEIN, O., and T. D. M. ROBERTS: The equilibrium function of the otolith organs of the thornback ray. J. Physiol. (Lond.) **110**, 392 (1950).
- ¹⁷ MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin: Springer 1924.
- ¹⁸ MEYER ZUM GOTTESBERGE, A., u. W. MAURER: Über den Funktionsmechanismus des vertikalen Bogengangssystems bei der Entstehung des rotatorischen und vertikalen Nystagmus. Arch. Ohr., Nas., u. Kehlk.-Heilk. **155**, 705 (1949).
- ¹⁹ OPPELT, W.: Kleines Handbuch technischer Regelvorgänge, 3. Aufl. Weinheim: Chemie GmbH. 1960.
- ²⁰ SÜDERHAUF, A.: Untersuchungen über die Regelung der Augenbewegungen. Klin. Mbl. Augenheilk. **136**, 837 (1960).
- ^{21a} SZENTÁGOTHAJ, J.: Die zentrale Innervation der Augenbewegungen. Arch. Psychiat. Nervenkr. **116**, 721 (1943).
- ^{21b} — Die Rolle der einzelnen Labyrinthrezeptoren bei der Orientation von Augen und Kopf im Raume. Budapest: Akademiai Kiadó 1952.

- ²² —, u. K. RAJKOVITS: Der Hirnnervenanteil der Pyramidenbahn und der prämotorische Apparat motorischer Hirnnervenkerne. Arch. Psychiat. Nervenkr. **197**, 335 (1958).
- ²³ TÖNNIES, J. F.: Die Erregungssteuerung im Zentralnervensystem. Erregungsfokus der Synapse und Rückmeldung als Funktionsprinzipien. Arch. Psychiat. Nervenkr. **182**, 478 (1949).
- ²⁴ TRENDLENBURG, W.: Lehrbuch der Physiologie. Der Gesichtssinn, Grundzüge der Physiologischen Optik. Berlin: Springer 1943.
- ²⁵ VOSSIUS, G.: Das System der Augenbewegung. Biol. Z. **112**, 27 (1960).
- ²⁶ v. WEIZSÄCKER, V.: Der Gestaltkreis. Theorie der Einheit von Wahrnehmen und Bewegen. Leipzig: Thieme 1940.
- ²⁷ WHITTERIDGE, D.: Central control of eye movements. In: Handbook of Physiology, Neurophysiology II, Chap. XLII, p. 1089, Washington, D. C. American Physiological Society, 1960.

Prof. Dr. F. DUENSING,
Abteilung für Klinische Neurophysiologie der Universitäts-Nervenklinik,
34 Göttingen