

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

## Die Raddrehung vermittelnden Neurone in der zentralen Funktionsstruktur der Labyrinthstellreflexe auf Kopf und Augen\*

Von

FRIEDRICH DUENSING, KURT-PETER SCHAEFER und CLAUDIO TREVISAN

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 20. November 1962)

In den zentralnervösen Schaltplänen der Labyrinthreflexe auf Kopf und Augen (Magnus)<sup>3a,b</sup> findet man 4 Neurontypen (A bis D) eingezeichnet, auf welche Labyrinthrezeptoren konvergieren. Die Muster der beiden mit dem horizontalen Bogengang und jeweils einem vertikalen Bogengang verknüpften Neurone A und B bei passiven Verlagerungen des Kopfes in verschiedenen Richtungen des Raumes sind bereits vorgewiesen worden<sup>3a,4d</sup>. Hingegen fehlen noch Belege über die „Raddrehungsschaltneurone“ C und D. Auf Grund einer neuerlichen Durchsicht der am Kaninchen gewonnenen Registrierungen einzelner Neurone der Vestibulariskerne und der Retikulärformation<sup>4a-d</sup> und ergänzender Experimente ist es nunmehr gelungen, diese für die Raddrehung zuständigen, bereits postulierten<sup>3a</sup> Neurontypen aufzufinden. Sie sollen hier eingehend beschrieben werden. Darüber hinaus wird es durch den Nachweis der Efferenz dieser Neurone möglich sein, die Widersprüche zwischen den Resultaten der Reizexperimente an „Raddrehungssubstraten“ von HESS<sup>7</sup> und HASSSLER<sup>6</sup> einerseits und SZENTÁGOTTHAI<sup>14</sup> andererseits aufzulösen. Unsere Überlegungen werden schließlich zu einer Definition der *Funktionen des Nucleus interstitialis* hinführen.

### Methodik und Material

Die Methode ist in früheren Mitteilungen<sup>4a-d</sup> beschrieben. Es wurden extracelluläre Registrierungen von einzelnen Neuronen im Hirnstamm des Kaninchens unter dem Einfluß von Labyrinthreizen mit 25  $\mu$  dicken, glasüberzogenen Mikroelektroden durchgeführt. Für die Labyrinthreize wurde ein elektronisch gesteuerter Drehstuhl von TÖNNIES benutzt, auf dem ein Kippbrett mit doppeltem Kippgelenk angebracht war. Im Anschluß an die Registrierungen wurden durch die in situ belassene Mikroelektrode elektrische Reizungen vorgenommen und dabei 0,2—1 sec lange Impulsserien von 80 bis 100 Hz bei einer Dauer des Einzelimpulses von 0,2—1 msec appliziert.

\* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

*Material.* Wir stützen uns auf 19 in verschiedenen Strukturen des Mesencephalons und Myelencephalons durch einen Elektrolysepunkt im Markscheiden- und Nissl-Bild lokalisierte Neurone vom Typ C und D. Die Abbildungen sind so ausgewählt worden, daß nahezu jede der Strukturen, in denen sich diese Typen gefunden haben, durch eine Registrierung vertreten ist.

Vorausgeschickte *Charakterisierung der beiden Schaltneurone C und D.* Diese beiden Neurontypen werden im Gegensatz zu den früher beschriebenen Typen A und B nicht vom horizontalen Bogengang aktiviert. In manchen Fällen treten gleichwohl bei der Horizontalbeschleunigung leichte Frequenzänderungen ein, die weiter unten näher besprochen werden. Das *Schaltneuron C* erhält seine Afferenz vom *hinteren vertikalen Bogengang*. Da dieser schräg von medial vorn nach lateral hinten verläuft, führt sowohl das Anheben des Kopfes als auch die Kippung nach homolateral infolge ampullofugaler Strömung der Endolymphe zu Erregung der Sinnesendstellen und folglich zu Aktivierung des Neurons C. Die Kippung in den Gegenrichtungen ist von Hemmung gefolgt. Diese phasischen, vom Bogengang abhängigen Reaktionen gehen in der Regel in tonische Lagereaktionen gleicher Richtung über, woraus zu schließen ist, daß C auch mit einem *Lagereceptor* verknüpft ist, der bei Verlagerung des Kopfes im Raum um 2 horizontale Achsen anspricht. *Schaltneuron D* steht zum *vorderen vertikalen Bogengang* in Beziehung. Da dieser ebenfalls schräg steht, wird D durch Senken des Kopfes sowie durch Kippung nach homolateral aktiviert und durch die passive Bewegung des Kopfes in den Gegenrichtungen gehemmt. Auch hier schließen sich gleichläufige tonische Lagereaktionen an. Diese komplexe Afferenz sollen die nachfolgenden Kurvenbeispiele unter Beweis stellen. Zum Verständnis unserer Registrierungen muß noch darauf hingewiesen werden, daß die Eigenschaften der zur Diskussion stehenden Neurone durch passive *Kopfwendungen* und Verlagerungen des ganzen Tieres im Raum getestet worden sind, während wir in unseren weiteren Ausführungen diese Neurone mit dem Schaltplan der labyrinthär-reflektorischen *Augenmotorik* in Verbindung bringen. Dies ist zulässig, da bei Labyrinthreizen sich Kopf- und Augenmotorik in der Regel gleichsinnig verhalten und sich nach Reizexperimenten von HESS und HASSSLER<sup>6,7</sup> gleichsam gegenseitig vertreten können.

#### *Beschreibung einiger typischer Registrierungen der Neurone C und D*

Wir stellen an den Anfang die Kurvenausschnitte eines Neurons des linken Nucleus Deiters (siehe Abb. 1). In Zeile a ist die Horizontalbeschleunigung nach links, also zur Seite des Neurons, wiedergegeben, die eine leichte Frequenzsteigerung mit sich bringt. Die Andrehung nach rechts (Zeile b) ist ebenfalls insgesamt gesehen mit einer gewissen Frequenzsteigerung verbunden, andererseits nimmt gegen Ende der langsamten Phase — wenn auch nicht mit Regelmäßigkeit — die Zahl

der Entladungen ab. Ein Vergleich von Zeile a und b lehrt, daß das für den Haupttyp der Triangulariskerne charakteristische Muster — Aktivierung bei der Andrehung zur Seite des Neurons und Blockierung oder

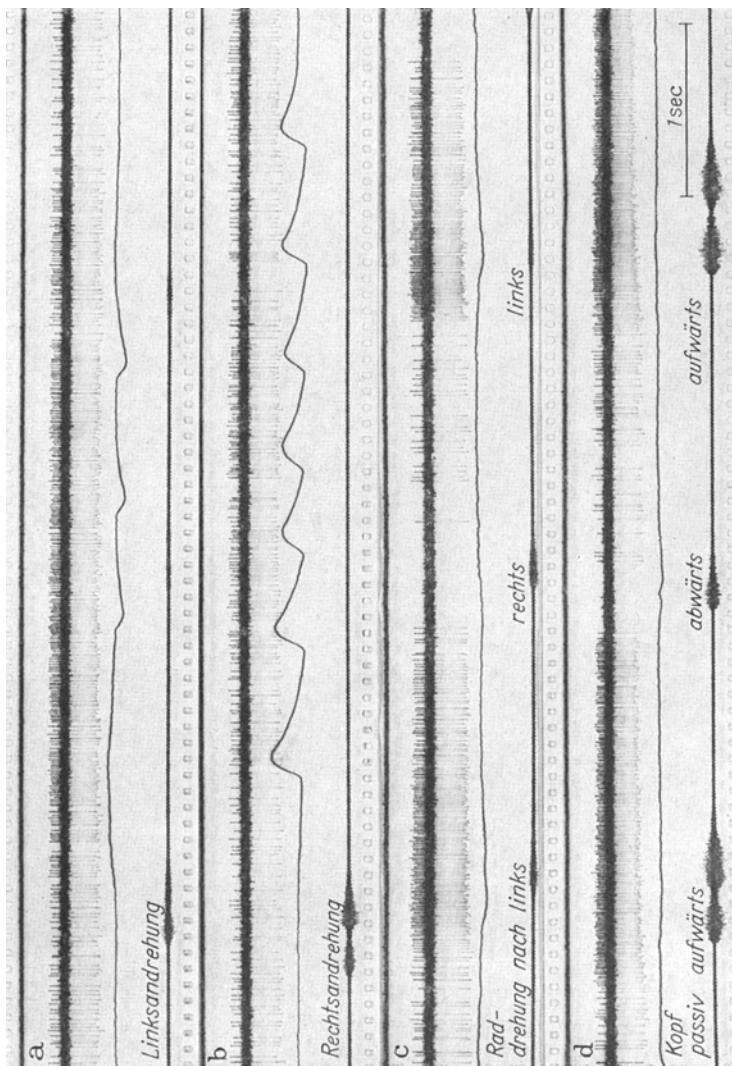


Abb. 1a—d. Neuron des linken Nucleus Deiters. Typ C. a Linksandrehung mit Aktivitätszunahme; b Rechtsandrehung mit geringer unregelmäßiger Frequenzsteigerung; c passive Raddrehung des Kopfes nach links, also nach homolateral, hat starke Aktivierung, nach rechts Blockierung zur Folge. Geringe Adaptation; d Die passive Aufwärtswendung des Kopfes bewirkt starke Frequenzzunahme, die Abwärtswendung Blockierung mit nachfolgender Adaptation. Von oben nach unten: EMG der Nackenmuskulatur, Mikrofon. Mirrored strip recording, Electromyogramm, Mikrofon

starke Frequenzminderung bei der Andrehung zur Gegenseite — hier vermißt wird. Die erzielten Aktivierungen sind wahrscheinlich unspezifisch und von Rezeptoren abhängig, die mit dem Wecksystem korrelieren. Typische reziproke Reaktionen sind dagegen bei Kippungen um die Quer-

und Längsachse hervorzurufen: Lt. Zeile c ist die passive Raddrehung des Kopfes um nur 5—10° nach links, also zur Seite des Neurons, mit starker Frequenzsteigerung und nach rechts, zur Gegenseite, mit Blockierung verbunden. Das gleiche Resultat hatte die Kippung des ganzen Tieres

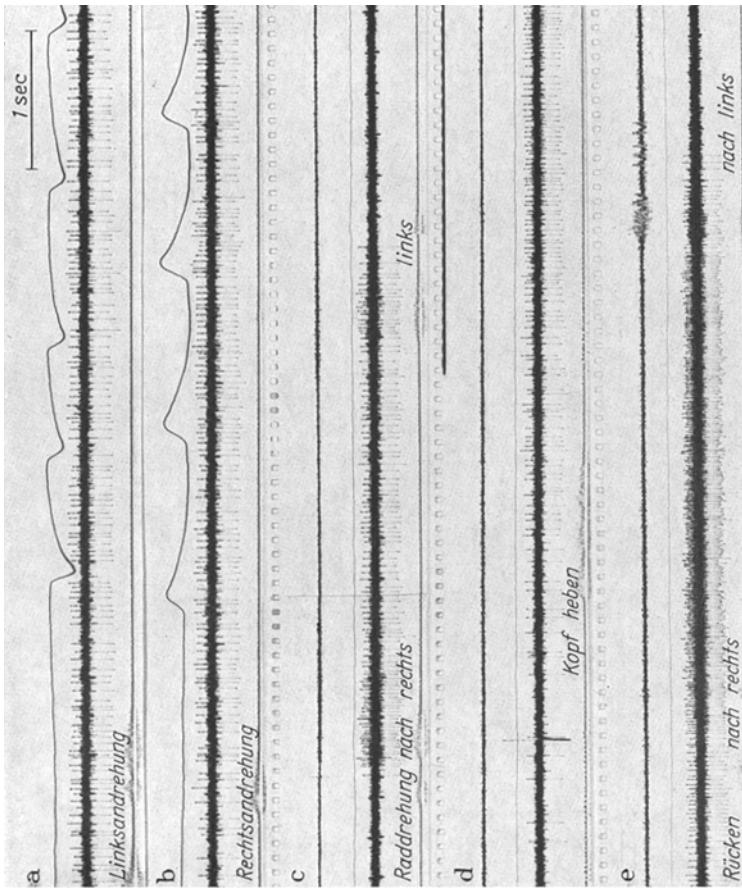


Abb. 2a—e. Neuron der linken *Formatio reticularis* (am Übergang von der Brille zum Mittelhirn) Typ C.  
 a Bei Linkssandrehung und Rechtsandrehung (b) treten keine wesentlichen Aktivitätsänderungen ein;  
 c Die Raddrehung nach rechts, also nach kontralateral, bewirkt Frequenzzunahme, nach links Blockierung;  
 d Beim Kopfheben Aktivitätszunahme, weshalb das Neuron als TYP C anzusprechen ist; e Hinüberdrängen  
 des Rückens nach rechts, also nach kontralateral, bringt starke Frequenzzunahme, nach links, also  
 homolateral, Blockierung mit sich

nach links (Aktivierung) und nach rechts (Frequenzabnahme). Das Neuron reagiert aber nicht minder empfindlich auf passive Kopfwendungen in der Vertikalen (Zeile d): bei der Aufwärtsbewegung des Kopfes tritt starke Frequenzsteigerung, bei der Abwärtswendung Aktivitätsabnahme ein. Danach handelt es sich um ein mit dem hinteren Bogengang — und einem analog bei der Kippung um beide horizontale Achsen ansprechenden, wenn auch langsam adaptierenden Lagerezeptor — verknüpftes Neuron vom Typ C.

Abb. 2 zeigt Kurvenausschnitte eines Neurons der linken *Retikulärformation*, an der Grenze von ihrem medialen und lateralen Teil und am Übergang von der Brücke zum Mittelhirn gelegen. Bei der Horizon-

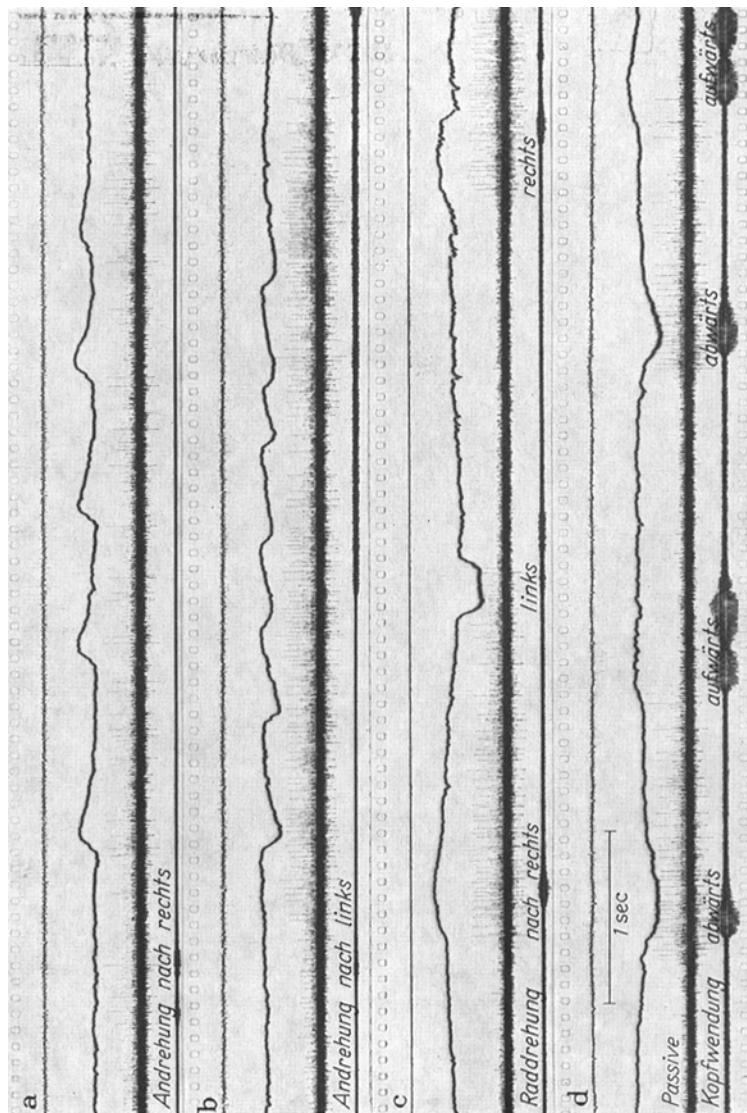


Abb. 3a—d. *Neuron des linken Nucleus interstitialis*. a. Andrehung nach rechts ohne wesentliche Frequenzänderung; b Andrehung nach links mit Frequenzzunahme; c Raddrehung nach rechts, also nach kontralateral, mit Aktivierung nach links mit Blockierung; d Bei der passiven Kopfwendung nach aufwärts tritt Blockierung, nach abwärts tritt Aktivierung ein, womit das Neuron als Typ D einzustufen wäre

talbeschleunigung ändert sich die Grundfrequenz kaum (a und b). Mit den Linksrucken in Zeile a sind — wenn auch nicht in fester Koordination — Hemmungen verbunden. In Zeile c ist die passive Raddrehung

des Kopfes dargestellt. Sofern sie entgegen dem Uhrzeigersinn — also zur Seite des Neurons — erfolgt, tritt Blockierung (Anfang und Ende von c), bei der Raddrehung im Uhrzeigersinn — also nach kontralateral — hingegen Aktivierung ein. Diese Reaktion ist also umgekehrt wie im Vestibulariskerngebiet, und zwar auf Grund der Kreuzung der Projektion. Bei der Kippung um die Querachse (d) wird das Neuron durch Anheben der Kopfseite aktiviert, womit es als Typ C anzusprechen ist.

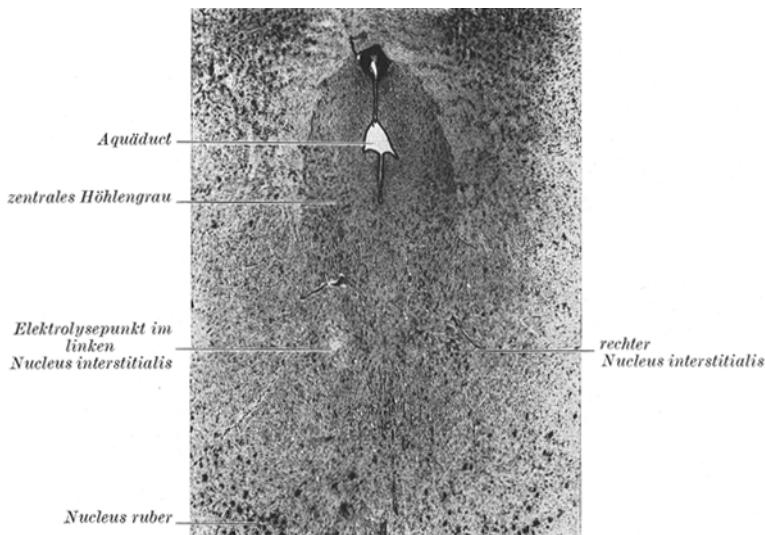


Abb.4. Lokalisation des Neurons der Abb.3 im linken Nucleus interstitialis. Nissl-Färbung

Schließlich zeigt Zeile e, daß das Herüberdrängen des Rückens nach kontralateral von starker Aktivierung, nach homolateral von Blockierung begleitet ist. Das Neuron besitzt demnach auch eine propriozeptive Afferenz, deren nähere Herkunft allerdings offen bleiben muß.

Die „Raddrehungsneurone“, wie wir sie — wenn auch unpräzise — nennen wollen, finden sich in der Formatio reticularis an verschiedenen Orten des Hirnstamm-Querschnittes und in verschiedenem Niveau, dagegen — soweit dies auf Grund der Registrierung von nur 5 Vertretern gesagt werden kann — gleichsam isoliert ohne Beimengung von Neuronen der Typen A und B im Nucleus interstitialis und Tractus interstitialio-spinalis.

Abb.3 dokumentiert die Registrierungen eines Neurons aus dem linken Nucleus interstitialis. (Den zugehörigen Elektrolyse-Punkt im Nissl-Bild zeigt Abb.4.) Während der Rechtsandrehung feuert das Neuron mit nur relativ geringer Frequenz (a); die Linksandrehung (b) bringt eine gewisse Frequenzsteigerung mit sich, die möglicherweise

darauf beruht, daß der vordere Bogengang der Gegenseite, mit dem unser Neuron verknüpft ist, ein wenig nach hintenüber gekippt ist, so daß bei der Linksandrehung eine leichte ampullofugale Strömung in diesem Bogengang mit entsprechender Aktivierung eintreten kann. Laut Zeile c ist die passive Raddrehung des Kopfes nach homolateral, also nach links, mit Blockierung, nach kontralateral mit Aktivierung des Neurons verbunden. Und schließlich ist nach Zeile d das Neuron als Typ D zu kennzeichnen, da bei der passiven Abwärtsbewegung des Kopfes Aktivierung, bei der Aufwärtsbewegung hingegen Blockierung eintritt. Ein mittelgroßes, fein gezeichnetes Neuron, das durchweg mit höherer Frequenz als das beschriebene feuert, verhält sich gleichmäßig; ein sehr kleines, den Störpegel nur gerade überragendes Neuron ist schwer zu beurteilen, es scheint die gleichen Aktivitätsänderungen zu erfahren.

Die Afferenz zum Nucleus interstitialis und seine Efferenz benutzen den Tractus interstitio-spinalis (HASSELER), der dorsal und medial im hinteren Längsbündel gelegen ist.

Abb. 5 zeigt ein Neuron des linken Tractus interstitio-spinalis im Niveau des Hypoglossuskerns vom Typ C. Die Andrehung nach rechts (Zeile a) bringt angedeutete Frequenzminderungen zum Zeitpunkt der langsamten Phase des perrotatorischen Rechtsnystagmus mit sich. Die Andrehung nach links (Zeile b) führt zu einer Frequenzsteigerung geringen Grades. Die Kippung um die Längsachse nach rechts, also nach kontralateral, erzeugt Frequenzsteigerung, und bei der Kippung um die quere Achse reagiert das Neuron so, daß beim Kopfsenken Frequenzabnahme, bei der Kippung zurück zur Normallage und beim Kopfheben (nicht gezeigt) Frequenzsteigerung eintritt.

Abb. 6 stellt ein unmittelbar vor dem linken Nucleus ruber im Nucleus praestitialis gelegenes Neuron dar. Wir beschränken uns hier auf die Wiedergabe der bei passiven Kopfwendungen gewonnenen Registrierungen. Zeile a beweist, daß passive Kopfwendungen nach rechts und links lediglich eine geringe Frequenzsteigerung, aber keine reziproken Reaktionen mit sich bringen. Die Raddrehung zur Gegenseite (im Uhrzeigersinn) ist mit beträchtlicher Frequenzzunahme (siehe Anfang und Ende von Zeile b), die Raddrehung zur Seite des Neurons (entgegen dem Uhrzeigersinn) mit Blockierung verbunden. Bei der passiven Bewegung des Kopfes aufwärts findet Blockierung und in der Position: Kopf passiv gesenkt Frequenzzunahme statt (Zeile c). Damit ist dieses Neuron als Typ D identifiziert.

*Elektrische Reizungen.* Bei der elektrischen Reizung des Vestibulariskerngebietes ist neben Kopfwendung zur Gegenseite meistens auch Raddrehung zur Gegenseite zu beobachten. Die elektrische Reizung der Retikulärformation bringt neben Kopfwendung nach homolateral bzw,

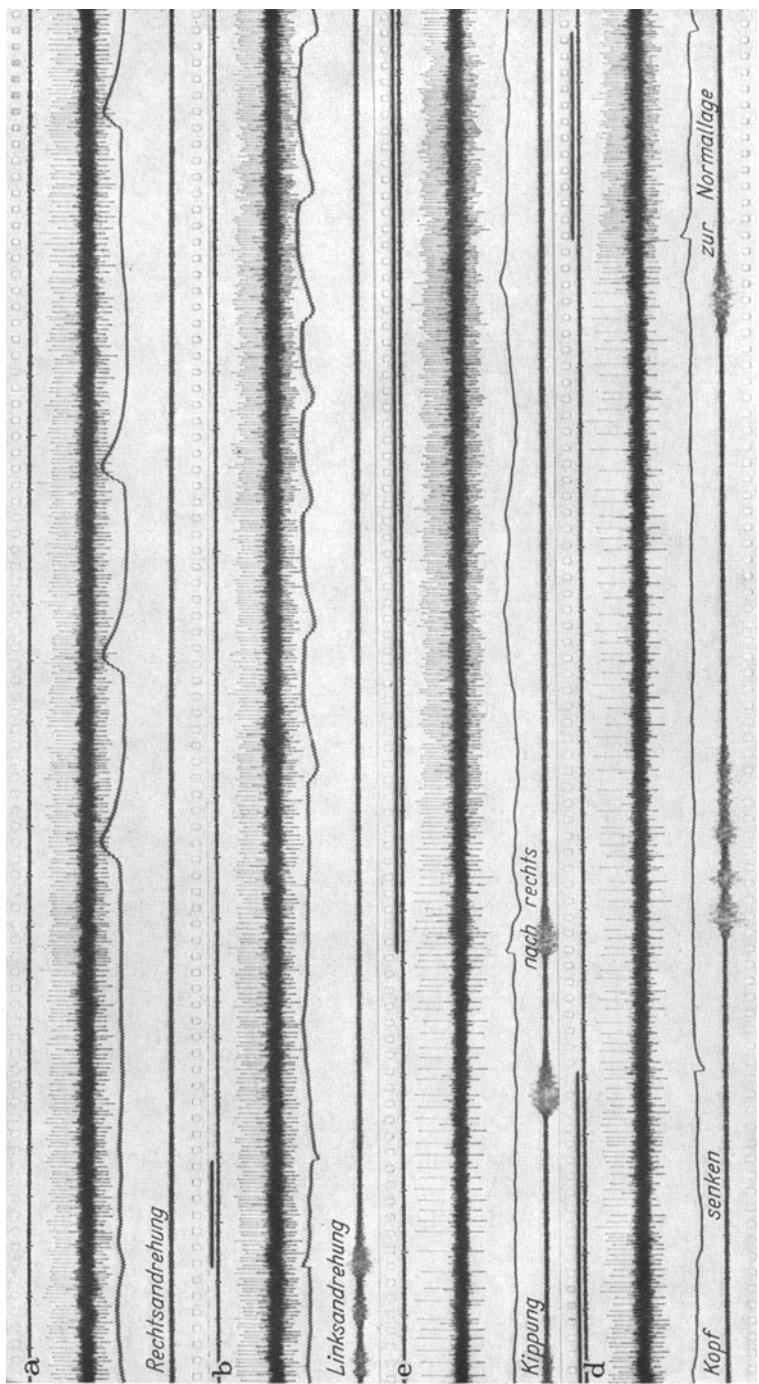


Abb. 5 a—d. Neuron des linken *Tractus interstitio-spinalis*. a Andrehung nach rechts mit geringer Frequenzminderung; b Andrehung nach links führt zu geringer Frequenzsteigerung; c Kippung um die Längssachse nach rechts, also nach kontralateral, mit Aktivitätszunahme; d Körperfunktion erzeugt Frequenzminderung, die Kippung zur Normallage Frequenzsteigerung. Danach handelt es sich um den Typ C

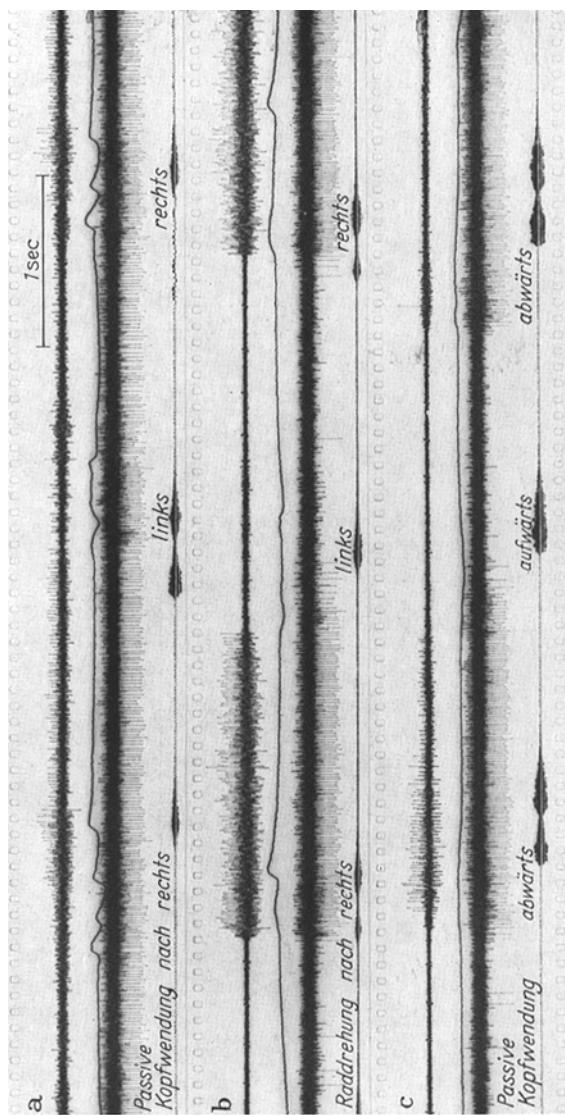


Abb. 6a—c. Neuron des linken Nucleus prepositus. a Bei der passiven Kopfwendung nach rechts und links keine reziproke Reaktion, sondern Frequenzniedrigung während der Bewegung; b Die Raddrehung nach rechts, also nach kontralateral, führt zu Aktivitätssteigerung, nach links zu Blockierung; c Die passive Kopfwendung nach abwärts bewirkt Aktivierung, nach aufwärts Blockierung, wonit das Neuron die Typenzeichnung D erhält. Laut EMG der Nackenmuskulatur (siehe oberste Zeile in a—c) hat das Tier zum Teil gegengespannt

schräg aufwärts oder schräg abwärts Raddrehung des Kopfes nach homolateral mit sich. Auch durch diese Beobachtung wird die Annahme einer Kreuzung der Projektion vom Vestibulariskerngebiet zur Formatio reticularis unterbaut. Die Reizung des Nucleus interstitialis und des Tractus interstitio-spinalis hat reine Raddrehung des Kopfes zur gleichen Seite hin zur Folge (5 durch Elektrolysepunkt gesicherte Beobachtungen).

Die Schwelle liegt erheblich niedriger als die zur Auslösung von Kopfwendungen durch Reticularisreiz erforderliche. Raddrehung nach homolateral kann aber auch als „Nachbarschaftssymptom“ beobachtet werden. So haben wir durch Reizung im Bereich des Oculomotoriuskerns bei niedrig liegender Schwelle zunächst Effekte seitens einzelner vom Nucleus oculomotorius versorger Augenmuskeln und bei etwas höherer Schwelle Raddrehung des Kopfes nach homolateral gesehen, die zweifellos durch Übergreifen von „Stromschleifen“ auf den Tractus interstitio-spinalis bedingt war (5 Fälle). Auch bei Reizung der lateral neben dem Tractus interstitio-spinalis noch im fpg gelegenen Faserbündel konnte neben Kopfsenken Raddrehung nach homolateral als Nebensymptom beobachtet werden. Die durch den Elektrolysepunkt gesetzten Leitungsunterbrechungen waren im allgemeinen zu klein, als daß eine abnorme Kopfstellung entstanden wäre. In einem Falle aber, in dem durch die elektrolytische Läsion der ganze dorsale Abschnitt des fpg zerstört war, fiel nach dem Einbrennen eine abnorme Raddrehung des Kopfes zur Gegenseite auf, die im Sinne des Ausfallssymptoms zu werten ist und auf eine physiologische Daueraktivität im Tractus interstitio-spinalis hinweist. Bei der elektrischen Reizung der Region vor dem Nucleus ruber, also des Nucleus praestitialis traten komplexe Effekte, nämlich Bewegung des Kopfes nach homolateral-schräg-aufwärts kombiniert mit Raddrehung ebenfalls nach homolateral auf. Noch weiter nach rostral befindet man sich vor der Kreuzung der Bahnen vom Cortex und Diencephalon zur Formatio reticularis des Mittelhirns und kann dann Raddrehung nach kontralateral erhalten.

### Besprechung

#### *Die Kennzeichen der Neurontypen C und D*

Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß reflektorische Kopf- und Augenwendungen bei Labyrinthreizen gleichgerichtet sind und sich gleichsam gegenseitig vertreten können derart, daß beim nicht fixierten Tier als Folge des Labyrinthreizes Kopfwendungen, beim fixierten Tier hingegen Augenwendungen auftreten. Deshalb dürfen wir die Muster unserer teils beim gefesselten, teils beim ungefesselten Kaninchen durch Verlagerungen des ganzen Tieres oder des Kopfes getesteten Neurone — mag auch für den Einzelfall ungeklärt bleiben, ob die Efferenz zu den Hals- oder Augenmuskeln oder einer übergeordneten Schaltstelle hinführt — zugleich für die reflektorische Kopf- und Augenmotorik in Anspruch nehmen.

Nachdem die mit dem horizontalen Bogengang und einem der beiden vertikalen Bogengänge verknüpfsten Schaltneurone A und B bereits beschrieben worden sind<sup>3a,4d</sup> ist es das Thema der vorliegenden Studie, die allein mit einem der beiden vertikalen Bogengänge und einem analog

reagierenden Lagereceptor verbundenen Neurone C und D unserer zentralen Funktionsstruktur der Labyrinthreflexe zu behandeln. Wir haben durch Kurvenbeispiele belegt, daß C mit dem hinteren Bogengang und einem ebenso reagierenden Lagereceptor verknüpft ist und dementsprechend beim Anheben des Kopfes mit Aktivierung, beim Senken des Kopfes mit Hemmung reagiert (siehe Abb. 1, 2 und 5). Es konnte weiterhin gezeigt werden, daß Neuron D mit dem vorderen Bogengang und einem korrespondierenden Lagereceptor in Beziehung steht und deshalb beim Senken der Kopfpartie des Tieres Aktivierung, beim Anheben des Kopfes Hemmung erkennen läßt (siehe Abb. 3 und 6). Wegen der Schrägstellung der vertikalen Bogengänge werden C und D im Vestibulariskerngebiet bei der Kippung nach homolateral (s. Abb. 1c), in der Formatio reticularis bei der Kippung nach kontralateral aktiviert und bei der Kippung in die Gegenrichtung gehemmt (Abb. 2c). Aus Abb. 7a ergibt sich die Efferenz von C und D. In Aktion treten diese beiden Neurone auf Grund ihrer Beziehungen zu den vertikalen Bogengängen einerseits und den Mm. recti sup., inf. und obliqui andererseits bei der kompensatorischen Raddrehung sowie aber auch bei reflektorischen Bewegungen der Augen in der Vertikalen und in schräg vertikalen Richtungen (siehe<sup>3b</sup>).

Eine Erklärung erfordert die Aktivität der Neurone C und D bei der Horizontalbeschleunigung. Die Frequenz des *Neurons D* ändert sich bei der Horizontalbeschleunigung in manchen Fällen nicht nachweislich, in anderen aber sind am Frequenzgang des Neurons D in den Vestibulariskernen umgekehrte Frequenzänderungen wie im allgemeinen, also Aktivierung bei der Andrehung zur Gegenseite und Hemmung bei der Andrehung nach homolateral, und in der Formatio reticularis sowie im Nucleus interstitialis bei der Andrehung nach homolateral Aktivierung (nicht Hemmung wie bei den Neuronen der Formatio reticularis im allgemeinen) und bei der Drehung zur Gegenseite Frequenzabnahme zu verzeichnen (siehe Abb. 3). — Diese umgekehrten Reaktionen der Neurone vom Typ D könnten darauf beruhen, daß der vordere Bogengang, wie manche Labyrinthmodelle lehren, nicht genau vertikal, sondern etwas nach hinten gekippt steht. In diesem Falle muß beispielsweise im rechten vorderen Bogengang bei der Andrehung nach rechts durch ampullopetale Strömung Hemmung und folglich im zugehörigen Neuron des rechten Vestibulariskerngebietes sowie in dem korrespondierenden Neuron D der linken Formatio reticularis Hemmung eintreten. — Bei den Neuronen vom *Typ C* können ebenfalls bei der Horizontalbeschleunigung wesentliche Frequenzänderungen ausbleiben (siehe Abb. 2). Gelegentlich sieht man aber im Vestibulariskerngebiet bei der Andrehung nach homolateral eine gewisse Zunahme der Frequenz, bei der Drehung zur Gegenseite Frequenzabnahme und dementsprechend in der Formatio reticularis bei der Drehung zur gleichen Seite Hemmung, zur Gegenseite Aktivierung. Die Intensität dieser Aktivitätsänderungen bleibt aber gering und überdies kann bei wiederholter Horizontalbeschleunigung ein gewisser Wechsel der Reaktionen auffallen. Folgende Erklärung bietet sich an: Bisweilen steht der hintere Bogengang nicht ganz vertikal, sondern so, daß der Bogen nach lateral abweicht. In diesem Fall muß bei der Andrehung nach homolateral eine geringe ampullofugale Strömung und bei der Andrehung zur Gegenseite ampullopetale Strömung der Endolymphe eintreten,

was zur Folge hat, daß im homolateralen Vestibulariskerngebiet und in der kontralateralen Formatio reticularis in C in abgeschwächter Form in die gleiche Richtung gehende Frequenzänderungen zu verzeichnen sind wie bei den mit dem horizontalen Bogengang verknüpften Neuronen A und B. Daß im Verlauf einer Serie von Horizontalandrehungen die Frequenzgänge variieren können, hängt offenbar damit zusammen, daß der Experimentator den Kopf des Tieres nicht immer genau vertikal gehalten hat, sondern ein wenig in der Position Raddrehung bald nach der einen, bald nach der anderen Seite. Für die mit dem horizontalen Bogengang verbundenen Neurone bringt dies im Prinzip keine Änderung der Reaktion mit sich. In den vertikalen Bogengängen dagegen kann schon eine geringe Verlagerung des Kopfes im Raum die Richtung der Endolymphströmung bei der Horizontalbeschleunigung umkehren! Nachdem diese Verhältnisse erkannt worden sind, werden nun auch die — bisher in unsere Vorstellungen von der Labyrinthphysiologie nicht einzuordnenden am Froschlabyrinth gemachten — Beobachtungen von LÖWENSTEIN und SAND<sup>11b</sup> verständlich, daß bei der Horizontalbeschleunigung auch in den vertikalen Bogengängen Endolymphströmungen bzw. Aktivitätsänderungen stattfinden können, und zwar im rechten vorderen Bogengang bei der Andrehung nach homolateral Hemmung (wie in der Tat der Frequenzgang mancher D-Neurone ausweist) und im rechten hinteren Bogengang Aktivierung, wie sie manche C-Neurone bei der Horizontalbeschleunigung zeigen. Der Grad dieser geringen Aktivitätsänderungen dürfte davon abhängen, wie stark bei den einzelnen Individuen die Position der vertikalen Bogengänge von der Vertikalen abweicht.

#### *Die Lokalisation der Neurone C und D und die Resultate der elektrischen Reizung*

Nach unseren Befunden kommen in den *Vestibulariskernen* alle 4 Neurontypen A—D vor. Bei der elektrischen Reizung ist neben *kontraversiven* Kopfwendungen häufig Raddrehung *zur Gegenseite* zu beobachten, die offensichtlich durch die kontralaterale Retikulärformation vermittelt wird. Da bei manchen elektrischen Reizungen der Vestibulariskerne die Raddrehung nach kontralateral gegenüber den anderen Effekten ganz im Vordergrund steht, wird man mit der Möglichkeit rechnen, daß es dortselbst Areale gibt, in denen vornehmlich C und D liegen. Auch in der *Retikulärformation* finden sich die „Raddrehungsneurone“ C und D mit A und B zusammen. Dies hat zur Folge, daß bei der elektrischen Reizung der Formatio reticularis des frei beweglichen Tieres neben Kopfwendungen um vertikale und schräge Achsen nicht selten *begleitende Raddrehungen*, und zwar *zur Seite des Neurons*, sichtbar werden. Ebenso liegen die Verhältnisse im *Nucleus praestitialis*, wo wir unter 4 Neuronen 2 vom Typ B und 2 vom Typ D fanden und bei der elektrischen Reizung neben Kopfwendung nach homolateral-schrägaufwärts Raddrehung nach homolateral erzielten. Nur ausnahmsweise tritt beim Retikularreiz in Verbindung mit ipsiversiver Kopfwendung Raddrehung nach kontralateral auf. Im *Nucleus interstitialis*<sup>1</sup> und in dem von ihm caudalwärts leitenden Tractus interstitio-spinalis haben wir 3mal den Typ C und 2 mal Typ D gefunden (siehe Abb. 3 und 5). Da bei der elektrischen Reizung des Nucleus interstitialis und seiner

Efferenz nach 5 eigenen Beobachtungen und den Experimenten von HESS und HÄSSLER<sup>6,7</sup> eine reine Raddrehung nach homolateral eintritt, müßte man nach unserem Schema fordern, daß in diesen Strukturen C und D vertreten sind\*. Die Reizung einer Population von C allein müßte neben Raddrehung nach homolateral Kopf senken und von D allein neben Raddrehung nach homolateral Kopf heben mit sich bringen, was nach den erwähnten Reizeffekten nicht der Fall ist. Hingegen ist die Anwesenheit der Neurontypen A und B im Nucleus interstitialis und seiner Efferenz unwahrscheinlich, da begleitende Seitwendungen des Kopfes beim elektrischen Reiz vermißt werden.

Die Beziehung der C- und D-Neurone zu den Motoneuronen der Mm. recti und obliqui (siehe Abb. 7a und b) haben wir aus den Resultaten der experimentellen Reizung einzelner Bogengänge (FLUUR<sup>5</sup>) erschlossen<sup>3b</sup>. Sie läßt sich auch aus morphologischen Befunden entnehmen: SZENTÁGOTHAI<sup>14</sup> gelang der Nachweis, daß sich nach der Koagulation des Nucleus interstitialis degenerierende Achsenzylinder im rostralen und caudalen Abschnitt des Oculomotoriuskerns (wo die Mm. rectus inf., sup. u. obliquus inf. vertreten sind), nicht aber in dessen mittlerem Abschnitt finden, wo der Subnucleus des M. rectus internus liegt und auch nicht im Abducenskern. C und D haben somit — insgesamt gesehen — keine Beziehungen zu den Motoneuronen der Seitwender der Bulbi, welche

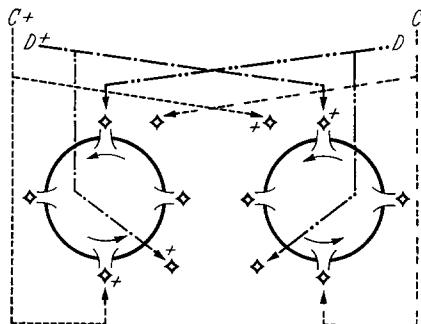


Abb. 7a. Die Schaltneurone C und D der Formatio reticularis bzw. des Nucleus interstitialis mit ihrer Efferenz sind aus dem früher mitgeteilten<sup>3b</sup> labyrinthären Schaltplan herausgegriffen worden. Einge tragen sind die Aktivitätsverhältnisse bei der elektrischen Reizung der Neurone C und D der rechten Seite, z.B. des rechten Nucleus interstitialis

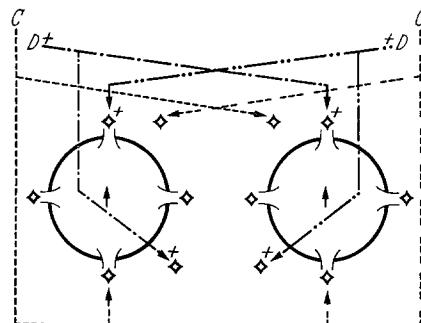


Abb. 7b. Gleiches Schema wie Abb. 7a. Resultat der elektrischen Reizung des D-Neurons beiderseits mit Innervation sämtlicher 4 Heber der Bulbi

\* Bei der Ausschaltung eines Nucleus interstitialis bzw. Tractus interstitialis entsteht begreiflicherweise Raddrehung zur Gegenseite bzw. zur Seite der erhalten gebliebenen intakten kontralateralen Strukturen, wie HESS u. HÄSSLER festgestellt und neuerdings HYDE u. TOCZEK bestätigt haben.

von den Schaltneuronen A und B ihre Afferenz erhalten. Die reine Raddrehung der Augen bei der elektrischen Reizung des Nucleus interstitialis und seiner Efferenz — muß also — wie sich aus unserem Schema ablesen läßt — auf der simultanen Reizung der beiden Neuronen bzw. Fasertypen C und D *eines* Nucleus interstitialis beruhen. (siehe Abb. 7a).

Eine Erschlaffung der Antagonisten tritt allerdings nur unter der Voraussetzung ein, daß die korrespondierenden Neurone der Gegenseite reziprok gehemmt werden.

Wie erklärt sich nun aber die Tatsache, daß SZENTÁGOTHAI bei seinen Reizungen des Nucleus interstitialis bei fixiertem Kopf des Tieres Augenbewegungen auch in anderen Richtungen — Seitwendungen ausgenommen — hervorrufen konnte? Neben Raddrehungen der Augen hat SZENTÁGOTHAI relativ häufig eine Bewegung beider Bulbi nach oben ausgelöst. Nach unserem Schema ist es nicht anders denkbar, als daß in diesem Falle vornehmlich D-Neurone beiderseits im Nucleus interstitialis gereizt worden sind, was ja bei Lage dieser Kerne dicht neben der Mittellinie leicht geschehen kann (siehe Abb. 8). Hierdurch werden zwangsläufig alle 4 Heber der Bulbi innerviert. — Und wenn SZENTÁGOTHAI durch die Reizung des Nucleus interstitialis seltener auch Augenbewegungen nach unten hervorrief, so ist dieser Effekt unschwer mit einer Aktivierung der C-Neurone (die durch das Anheben des Kopfes aktiviert werden und Senkung des Kopfes bzw. der Augen vermitteln) durch den elektrischen Reiz erklärt. Auch bei der stereotaktischen Horsley-Clarke-Methode ist es möglich, daß in einem so kleinen Kerngebiet die Spitze der Elektrode nicht immer genau in einen Kern, sondern auch median zwischen beide Nuclei interstitiales geraten konnte.

Bei einer simultanen Reizung von D beiderseits ist die resultierende Erregungskonstellation (siehe Abb. 7b) also derart, daß durch die gleichzeitige Innervation des M. obliquus inferior und des M. rectus superior nur die Hebereffekte sich manifestieren, die Raddrehungseffekte dagegen ausbleiben; denn M. obliquus inferior und M. rectus superior wirken bekanntlich hinsichtlich der Raddrehung antagonistisch. Sinngemäß das gleiche gilt für die Reizung oder natürliche Aktivierung von C auf beiden Seiten. Bei der simultanen Erregung von C und D einer Seite hingegen manifestiert sich nur die Raddrehungskomponente der hierbei innervierten Mm. obliqui und recti (siehe Abb. 7a).

Im Nucleus interstitialis sind demnach Neurone lokalisiert, die *je nach der Kombination, in der sie gereizt werden, je nach der Erregungskonstellation, in die sie eingeordnet sind, Raddrehung oder auch Wendung der Augen bzw. des Kopfes in der Vertikalen vermitteln können.*

*Reziprozität zwischen Afferenz und Efferenz im Nucleus interstitialis  
und Tractus interstitio-spinalis*

Wie wir früher<sup>3a</sup> ausgeführt haben, kann der zentral-nervöse Schaltplan des Labyrinthsystems vom Standpunkt des Physikers aus als eine vermaschte Mehrfachregelanlage angesehen werden. Nun muß sich bekanntlich in jedem Regelkreis der Wirkungssinn des Impulsflusses umkehren. Dies dokumentiert sich am Ganztier darin, daß die passive Verlagerung des Kopfes mit Regelmäßigkeit — sofern übergeordnete Instanzen nicht eingreifen — zu einer Gegenbewegung (*Magnus-Reflex*) führt. Die Umkehr des Impulsflusses konnten wir sehr eindrucksvoll mit der Tatsache nachweisen, daß jene passive Kopfbewegung, durch welche das retikuläre Neuron aktiviert wird, und die bei der elektrischen Reizung der Retikularformation resultierende Kopfwendung einander entgegengerichtet zu sein pflegen. So führt bei den meisten retikulären Neuronen (Typ A und B) die passive Verlagerung des Kopfes zur Gegenseite zur Aktivierung, der Reticularisreiz dagegen mit Regelmäßigkeit zur Kopfwendung nach homolateral, sei es in reiner Form, sei es in Kombination mit Aufwärts- oder Abwärtswendungen. (Natürlich kann durch den elektrischen Reiz immer nur die Efferenz einer Neuronenpopulation, nicht die des jeweils registrierten Neurons ermittelt werden.) Dieses Prinzip läßt sich nun auch bezüglich der reflektorischen labyrinthären Raddrehung nachweisen: Bei den 5 Neuronen des Nucl. interstitialis bzw. Fasern des Tractus interstitio-spinalis war Aktivierung zu erzielen durch passive Raddrehung des Kopfes zur Gegenseite bzw. Kippung des ganzen Tieres um die Längsachse nach kontralateral, bei der elektrischen Reizung dagegen trat immer — wie gesagt — Raddrehung des Kopfes nach homolateral auf.

*Verlauf der Leitungsbahnen des Nucleus interstitialis*

Der Nucl. interstitialis erhält, wie sich aus den vorstehenden Ausführungen ergibt, offenbar vom kontralateralen Vestibulariskerngebiet her seine Afferenz. In der Tat ist bekannt, daß Fasern des Nucleus triangularis vornehmlich im kontralateralen dorsalen Längsbündel ascendieren (siehe Abb. 8). Der homolateral aufsteigende Tractus vestibulo-mesencephalicus (= Deiters ascendens) dürfte danach nicht mit dem Nucl. interstitialis Konnex gewinnen. Der Faserverlauf der im fpl descendierenden Efferenz des N. interstitialis läßt sich aus dem erwähnten Reizeffekt erschließen. Nach den in unseren Schaltplan eingezeichneten Verbindungen von C und D (siehe Abb. 7) ist anzunehmen, daß die dorsomedial im fpl gelegenen Fasern des Tractus interstitio-spinalis für die Augenmotoneurone vornehmlich *homolateral* descendieren (siehe Abb. 8). C gewinnt Konnex mit dem Motoneuron des Musculus rectus inferior im gleichseitigen Oculomotoriuskern und des kontralateralen

*Musculus obliquus superior* und somit wegen der Kreuzung der Trochlearisfasern dorsal auf der Vierhügelplatte ebenfalls mit dem homolateralen Trochleariskern. (Im Falle des Nervus trochlearis ist also eine

notwendige Kreuzung gleichsam aus dem Nervensystem heraus nach außen verlegt worden, und zwar schon bei den primitivsten Vertebraten!) Neuron D ist verknüpft mit dem Subnucleus des *Musculus obliquus inferior* im homolateralen Oculomotoriuskern und dem Motoneuron des kontralateralen *Musculus rectus superior*. Die entsprechenden Fasern des *Nucleus interstitialis* dürften homolateral descendieren und erst im Niveau des III. Kerns die andere Seite erreichen, und zwar in jenen zahlreichen Kommissuren, die zwischen den beiden Oculomotoriuskernen nachgewiesen worden sind.

Es muß deshalb unabhängig davon, ob bei elektrischen Reizungen des Tractus interstitio-spinalis vornehmlich afferente aufsteigende oder descendierende Fasern erregt werden, der Reizeffekt derselbe sein, d.h. die gleichzeitige Reizung ascendierender und descendierender Fasern bringt keine

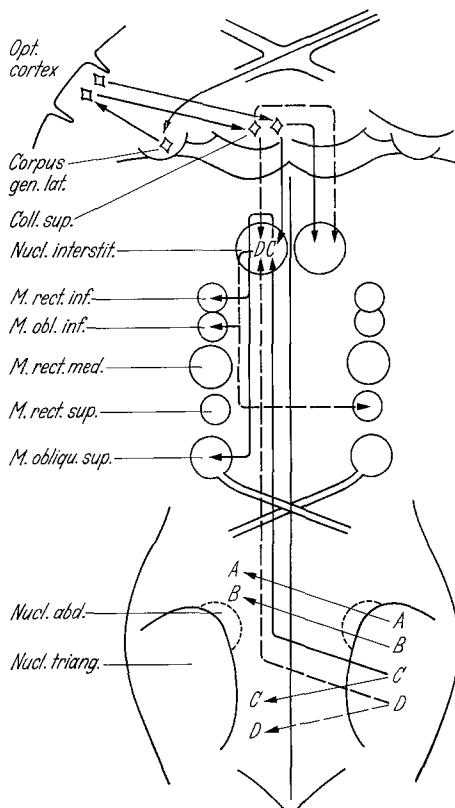


Abb. 8. Schema der Afferenz und Efferenz des *Nucleus interstitialis*. Man blickt von oben auf den Hirnstamm von der Rautengrube bis zur Vierhügelregion. Die Subnukleie des *Nucleus oculomotorius* sind nach den Angaben von SZENTÁGOTAI eingezzeichnet worden. Die Verbindungen des *Nucleus interstitialis* sind unserem Schaltschema der Labyrinthreflexe auf die Augen entnommen. Weitere Erklärungen im Text

störenden antagonistischen Effekte mit sich (siehe Abb. 8). So erklärt sich der völlig physiologisch anmutende Effekt der elektrischen Reizung des *Nucleus interstitialis* bzw. Tractus interstitio-spinalis.

#### Die Funktion des *Nucleus interstitialis*

SZENTÁGOTAI<sup>14</sup> hat auf Grund seiner Degenerationsversuche den *Nucleus interstitialis* richtig als einen Kern für Raddrehungen und

Bewegungen der Augen in der Vertikalen bezeichnet. Wir müssen hinzufügen, daß diese Aussage genauso für die Kopf- und Rumpfmotorik gilt: Bei starken Intensitäten des elektrischen Reizes kommt beim unfixierten Tier zur Raddrehung des Kopfes eine Raddrehung des Rumpfes hinzu. Es ist aber ausdrücklich zu betonen, daß der Nucleus interstitialis keineswegs das einzige Raddrehung vermittelnde Substrat ist. Nach unseren Reizexperimenten können vielmehr von verschiedenen Stellen der Formatio reticularis des Rautenhirns, der Brücke und des Mittelhirns her neben Kopfwendungen in anderen Richtungen Raddrehungen hervorgerufen werden. Diese retikulären Schaltneurone vermitteln offenbar die labyrinthärreflektorische Raddrehung der Augen, des Kopfes sowie auch des Rumpfes ohne den Weg über den Nucleus interstitialis, indem ihre Efferenz vom Niveau der Vestibulariskerne unmittelbar zu den Motoneuronen der Halsmuskeln und der Rumpfmuskulatur (SZENTÁGOTHAI<sup>14)</sup> hinführt. Von den retikulären Neuronen müßten dann allerdings zu den Motoneuronen der Augenmuskeln Fasern — etwa im flp — aufsteigen. — Warum aber bedarf es eines supravestibulären, weit rostral im Mittelhirn gelegenen Nucleus, der zur reflektorischen Augenmotorik in Beziehung steht? Die Antwort auf diese Frage gibt uns eine Betrachtung der rostralen Zuflüsse des Nucleus interstitialis: Der Nucleus interstitialis erhält seine Afferenz vom homolateralen und kontralateralen Colliculus superior her\*. Damit wird seine Bedeutung und zugleich die Lokalisation begreiflich: An diesem Kern findet offenbar die *Koordination zwischen vestibulären und optischen Impulsen* zum Zwecke reflektorischer Raddrehungen oder Vertikalbewegungen der Augen, des Kopfes und Rumpfes statt, wobei die *Richtung* der reflektorischen Bewegung von dem von der speziellen Reizkonstellation bestimmten Muster der Afferenz abhängt! Daß die vom Nucleus triangularis im Längsbündel ascendierenden Fasern die Richtung der stattgehabten passiven Kopfverlagerung signalisieren, kann nicht zweifelhaft sein. Aber auch dafür, daß die vom Colliculus superior herkommenden Fasern nicht einfach eine unspezifische aktivierende optische Afferenz herantragen, sondern die Richtung optischer Reize melden, haben wir den experimentellen Beweis: Nach den Untersuchungen von K. P. SCHAEFER<sup>13a,b</sup> reagieren die Neurone der tieferen Schichten des Colliculus superior vornehmlich auf optische Bewegungsreize, nicht oder kaum auf den Lichtreiz. Und SCHAEFER

\* Wenn bei unseren Kurven-Beispielen Reaktionen auf optische Reize nicht gebracht worden sind, so hängt dies damit zusammen, daß die Registrierungen vielfach bei bereits ermüdeten Tieren gewonnen sind. In diesen Fällen aber erlischt nach unseren Erfahrungen zuerst die optische Reagibilität des Neurons auch dann, wenn strukturell eine entsprechende Afferenz vorhanden ist. Im Grundsatz konnte aber die optische Afferenz zu den Neuronen der Formatio reticularis von uns erwiesen werden. Doch ist hierüber bisher lediglich in einem Referat<sup>15e</sup> berichtet worden.

konnte zeigen, daß für manche Neurone die Bewegung des gesehenen Objektes von vorn nach hinten (= von der Schnauze zum Schwanz hin) und für andere von hinten nach vorn, für wieder andere von unten nach oben der reizwirksamste Reiz ist. Es werden also im Nucleus interstitialis optische und vestibuläre Meldungen zueinander in Beziehung gesetzt, derart daß die eintretende Reaktion gleichsam aus der Resultante beider Afferenzen hervorgeht. Dabei ist das neurophysiologische Mittel offenbar die von uns nachgewiesene *Verrechnung* der Impulse verschiedener Afferenzen am Einzelneuron<sup>3a</sup>. Eine Inbeziehungsetzung von optischen und vestibulären gerichteten Reizen nach einfachen mathematischen Prinzipien ist bekanntlich durch E. v. HOLST<sup>8</sup> am intakten Fisch experimentell einwandfrei erwiesen worden. Man darf somit vermuten, daß die Einstellung der Vertikalachse des Fisches, die gemäß einer Resultantenbildung zwischen dem Winkel des einfallenden Dauerlichts und dem Grad der Erregung der Schwererezeptoren (den v. HOLST durch Zentrifugieren variiert hat) erfolgt, durch den Nucleus interstitialis vermittelt wird, zumal seine Efferenz bei den niederen Vertebraten bis in das unterste Rückenmark absteigt. Wir haben damit die neurophysiologischen Vorgänge, die den von v. HOLST erkannnten Mechanismen der optisch-vestibulären Koordination zugrunde liegen, jetzt aufzeigen können. (Daß bei dem Fisch die Kopfwendungen entfallen, bedeutet eine Vereinfachung der entsprechenden zentralnervösen Regulationsvorgänge.)

Der Nucleus interstitialis ist nach diesen Ausführungen als ein Spezialzentrum innerhalb der „Raddrehungsstrukturen“ zu betrachten, welches der *Koordination optischer Impulse mit den labyrinthären und propriozeptiven dient.*

#### Zusammenfassung

1. Die komplexe Afferenz der „Raddrehungsschaltneurone“ C und D im Plan der Labyrinthstellreflexe auf die Augen<sup>3b</sup> wird mit Kurvenbeispielen beschrieben. Diese C- und D-Neurone sind anzutreffen in den Vestibulariskernen, in der Formatio reticularis des Rautenhirns, der Brücke und des Mittelhirns; sie finden sich wahrscheinlich isoliert ohne Beimengung anderer Typen im Nucleus interstitialis und Tractus interstitio-spinalis.

2. An unserem Schaltplan der Labyrinthreflexe läßt sich ablesen, daß die Reizung *eines* Nucleus interstitialis oder Tractus interstitio-spinalis infolge Aktivierung der C- und D-Neurone Raddrehung des Kopfes oder — bei fixiertem Kopf — der Augen zur gleichen Seite mit sich bringen muß. Dies ist nach den Effekten der elektrischen Reizung mit der HESS'schen Technik (HESS und HASSSLER) und mittels der Mikroelektrode (eigene Untersuchungen) auch der Fall. Wenn SZENTÁGOTHAI bei seinen Reizungen des Nucleus interstitialis auch Heben und Senken der Augen erzeugte,

so muß dies auf einer Erregung der D-Neurone (Hebung der Augen) oder der C-Neurone beider Seiten (Senkung der Augen) beruht haben. In dieser Reizkombination manifestieren sich die Raddrehungseffekte von C und D nicht. Durch die Erkennung der Beziehungen der „Raddrehungsschaltneurone“ zu den Motoneuronen der Mm. recti und obliqui der Augenmuskeln sind somit die Widersprüche zwischen den Resultaten der elektrischen Reizungen des Nucleus interstitialis und seiner efferenten Bahn von HESS und HASSSLER einerseits und SZENTÁGOTTHAI andererseits erklärt.

3. Durch die beigebrachten Einzelneuronregistrierungen und ihre Zusammenschau mit den über die Afferenz und Efferenz des Nucleus interstitialis und die Effekte der elektrischen Reizung bekannten Tatsachen kann seine Funktion nunmehr klar bestimmt werden: *Der N. interstitialis ist ein Spezialkern* in den weit ausgebreiteten Funktionsstrukturen für reflektorische Kopf- und Augenwendungen, die der Koordination optischer und vestibulärer Signale dienen. Die Efferenz veranlaßt gemäß dem Integral der verschiedenen Zuflüsse *reflektorische Rotationen von Augen, Kopf und Rumpf um die Längsachse oder Vertikalsbewegungen*, die zugleich die Umweltkohärenz bei der optischen Wahrnehmung und die richtige Einordnung des Individuums in das Schwerefeld der Erde gewährleisten.

### Literatur

- <sup>1</sup> CAJAL, R. Y.: Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris 1909 und 1911.
- <sup>2</sup> CLARA, M.: Das Nervensystem des Menschen. Leipzig: Barth 1953.
- <sup>3a</sup> DUENSING, F.: Die Erregungskonstellationen im Rautenhirn des Kaninchens bei den Labyrinthstellreflexen (MAGNUS). Naturwissenschaften **48**, 681 (1961).
- <sup>3b</sup> — Der zentralnervöse Schaltplan für die Regelung der Augenmotorik. Arch. Psychiat. Nervenkr. **203**, 690 (1962).
- <sup>3c</sup> — Neuronentätigkeit der Vestibulariskerne und der Formatio reticularis. Proceedings of the internat. Union Physiol. Sciences, Vol. I, Part. II, p. 492, Leiden (1962).
- <sup>3d</sup> — Über reziproke Hemmungen im zentralen Schaltplan der Labyrinthreflexe auf die Augen. Manuskript.
- <sup>4a</sup> —, u. K. P. SCHAEFER: Die Neuronenaktivität in der Formatio reticularis des Rhombencephalons beim vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **196**, 26 (1957).
- <sup>4b</sup> — Die Aktivität einzelner Neurone im Bereich der Vestibulariskerne bei Horizontalbeschleunigungen unter besonderer Berücksichtigung des vestibulären Nystagmus. Arch. Psychiat. Nervenkr. **198**, 225 (1958).
- <sup>4c</sup> — Über die Konvergenz verschiedener labyrinthärer Afferenzen auf einzelne Neurone des Vestibulariskerngebietes. Arch. Psychiat. Nervenkr. **199**, 345 (1959).
- <sup>4d</sup> — Die Aktivität einzelner Neurone der Formatio reticularis des nicht gefesselten Kaninchens bei Kopfwendungen und vestibulären Reizen. Arch. Psychiat. Nervenkr. **201**, 97 (1960).

- <sup>5</sup> FLUUR, E.: Influences of semicircular ducts on extraocular muscles. *Acta oto-laryng.* (Stockh.) Suppl. **149**.
- <sup>6</sup> HÄSSLER, R., u. W. R. HESS: Experimentelle und anatomische Befunde über die Drehbewegungen und ihre nervösen Apparate. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **192**, 488 (1954).
- <sup>7</sup> HESS, W. R.: Das Zwischenhirn (Syndrome, Lokalisationen und Funktionen). Basel: Schwabe 1949/1954.
- <sup>8</sup> HOLST, E. v.: Die Tätigkeit des Statolithenapparates im Wirbeltierlabyrinth. *Naturwissenschaften* **37**, 265 (1950).
- <sup>9</sup> HYDE, J. E., and ST. TOCZEK: Functional relation of interstitial nucleus to rotatory movements evoked from zona incerta stimulation. *J. Neurophysiol.* **4**, 455 (1962).
- <sup>10</sup> KRIEG, W. J. S.: Functional neuroanatomy. New York: The Blakiston Company 1953.
- <sup>11a</sup> LÖWENSTEIN, O., and T. D. M. ROBERTS: The equilibrium function of the otolith organs of the thornback ray. *J. Physiol. (Lond.)* **110**, 392 (1950).
- <sup>11b</sup> —, and A. SAND: The individual and integrated activity of the semicircular canals of the elasmobranch labyrinth. *J. Physiol. (Lond.)* **99**, 89 (1941).
- <sup>12</sup> MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin: Springer 1924.
- <sup>13a</sup> SCHAEFER, K. P.: Einzelneuronregistrierung vom Tectum opticum. Jahrestagung dtsch. EEG. Ges. Bad Nauheim, April 1962.
- <sup>13b</sup> — Proceedings of the Internat. Union of Physiolog. Sciences, Vol. I, Part. II, p. 496. Leiden 1962.
- <sup>14</sup> SZENTÁGOTTHAI, J.: Die zentrale Innervation der Augenbewegungen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **116**, 721 (1943).

Professor Dr. F. DUENSING,  
Universitäts-Nervenklinik, 34 Göttingen, v. Siebold-Straße 5