

Cerebrale Organisation somatomotorischer Leistungen

II. Experimentelle Untersuchungen über die zentrale Koordination der Motorik

W. R. HESS

Physiologisches Institut der Universität Zürich

Eingegangen am 14. Oktober 1965/4. Februar 1966

Nach Besprechung der für die Biomotorik maßgeblichen physikalischen Prinzipien in einem ersten Teil [17a] [ds. Archiv 207, 33 (1965)] werden im folgenden experimentelle Erfahrungen beschrieben. Sie behandeln die Beziehungen zwischen der Sicherung der normalen Körperhaltung einerseits und gezielten Bewegungabläufen andererseits zu umschriebenen Formationen des Gehirns. Daneben sollen Kriterien der Prinzipien dargestellt werden, die zielgerichtete Koordinationen der bei der Handlung eingesetzten Kräfte und somit den Erfolg motorischer Aktivität bestimmen. Ferner werden solche experimentellen Befunde kurz besprochen, die Richtlinien für eine Fortsetzung der experimentellen Arbeit liefern.

Die Unterlagen zur Realisierung des verfolgten Programmes wurden einem umfangreichen Erfahrungsmaterial entnommen, das bereits früher in einzelnen Mitteilungen [11—14] und einer Übersicht [15] publiziert worden ist, ohne daß damals die Daten in der eben genannten Weise ausgewertet wurden. Seither sind auch von anderen Autoren bemerkenswerte Beiträge zum Titelthema bekannt geworden, auf welche hingewiesen wird, soweit die angewandte Technik einen Vergleich mit eigenen Befunden gestattet.

Für unsere Reiz- und Ausschaltungsmethode genügen einige Angaben, um die Befundbeschreibungen dem Leser verständlich zu machen.

Im Prinzip handelt es sich um eine *Kombination circumscripter Reizungen und herdförmiger Ausschaltungen* durch diathermische Koagulation der nervösen Elemente, welche neben den Elektroden liegen und deren Reizwirkung vorher getestet wurde. In vielen Fällen ist die umschriebene Ausschaltung durch die Kontrolle von Degenerationserscheinungen erweitert worden, soweit solche durch die Marchitechnik deutlich gemacht werden können. Eine zusammenfassende Darstellung dieser anatomischen Ergebnisse ist von S. BÜRGI u. VERENA BUCHER als früheren Mitarbeitern publiziert worden [4], so daß diese hirnanatomischen Aspekte hier nicht besprochen werden.

Methodische Daten

Bevor wir auf konkrete Beobachtungen und die aus diesen abzuleitenden Folgerungen eingehen, bedarf es im Interesse der Verständigung einiger kurzer technischer Angaben. Als wesentliche Faktoren, welche den Bewegungsablauf bestimmen, sind in jedem Fall angegeben: Versuchsnr., dazu die aktive Elektrode¹, Reizspannung, Reizfrequenz, zum Teil auch Reizdauer, in einer Anzahl von Fällen auch die Dauer der vorangegangenen Reizpause und ein Hinweis, ob eine bestimmte Kombination wiederholt und die Reizwirkung bestätigt worden ist. — Hinsichtlich der Wirkung ist wichtig, daß wiederholte Reizung mit gleicher Elektrode und unveränderter Reizintensität identische Effekte ergibt, wenn zwischen die einzelnen Reizungen genügend Zeit für das Abklingen einer positiven und allfällig anschließenden negativen Nachwirkung gewährt wird. Durch die Reproduzierbarkeit ist die funktionelle Spezifität der von der Reizung angeregten Strukturen erwiesen. Eine Ergänzung der bis dahin gewonnenen Einblicke kann einen Vergleich der Wirkungen vermitteln, welche von zwei benachbarten Elektroden produziert werden. Dabei kann eine funktionelle Verwandtschaft der hier bzw. dort angeregten Substrate sichtbar werden. In anderen Fällen zeigen sich gegensätzliche Wirkungsweisen, wenn z. B. nach Vorschieben der Reizelektrode um 2 mm anstelle der vorangegangenen Aufwärtsbewegung abwärtsgerichtete motorische Impulse ausgelöst werden. Diese Umkehr bezeugt, daß funktionell verschiedenwertige Elemente nahe beisammen liegen. Eine solche Feststellung ist unter anderem deshalb zu beachten, weil sie eine zuverlässige Deutung der Folgen von etwas massiveren Ausschaltungen ermöglicht, sei es, daß entsprechende Eingriffe im Zusammenhang mit einer experimentellen Analyse gemacht werden oder Symptome von Krankheitsherden vorliegen. Wertvolle Indizien können durch Anwendung verschiedener Reizspannungen begebracht werden. Ein Beispiel hierzu liefert ein Fall (349), wo Reizung mit 2,0 Volt pulsierendem Gleichstrom eine Blickbewegung nach links oben bewirkt hat, während die um nur 0,5 Volt erhöhte Reizspannung den Wendeeffekt so unproportioniert betont, daß die Ablenkung von Kopf und Oberkörper in Manegebewegung überging. Dieses Übergreifen der Bewegung vom Kopf auf den Körper besagt, daß die Repräsentanten für Kopf-Vorderkörper und für die caudal anschließenden Teile im Bereich eines nur wenig erweiterten Aktionsradius der Reizelektrode liegen, wenn nicht Unterschiede in Reizschwellen gleichgearteter Elemente für die umfassendere Koordination maßgeblich sind.

Zur Präzisierung der Beziehungen zwischen gereiztem Substrat und Projektion der Erregung in den Skelettmuskelapparat wurden die histologisch kontrollierten Reizpunkte aus den Photogrammen der Hirnschnitte der sogenannten Leitserie in einen zweiten Photoatlas [11a] übertragen, in welchem durch optimale Optik und stärkere Vergrößerung die Feinstrukturen schärfer erfaßt sind. Der Abb. 4 liegen Ausschnitte aus dieser Photogrammserie zugrunde.

Ergebnisse

Stabilisierte motorische Bereitschaft

Wie im I. Teil bereits vermerkt, hat jede gezielte Bewegung eine automatisch gesicherte Bereitschaftsstellung zur Voraussetzung. Sie bezieht sich auf Augen, Kopf und Körper. Die beste Startposition zu zielsicherer Handlung ist in der sogenannten *Primärstellung* realisiert,

¹ Die Reizelektrode entspricht je einem von 12 Reizorten, nämlich in rostro-caudaler Ordnung A, B, C, entweder auf oberer (o) bzw. unterer Stufe (u), und zwar entweder links (l) oder rechts der Mediane (r).

d. h. Augen und Kopf geradeaus, Körper durch tonische Innervation im symmetrischen Gleichgewicht. Trotz scheinbarer Indifferenz ist die sensomotorische Aufmerksamkeit miteingeschlossen.

In Abhängigkeit von äußereren Verhältnissen und einer bestehenden Absicht, welche die Bewegung motiviert, kann ein gezieltes Vorgehen auch aus einer sogenannten *Sekundärstellung* unternommen werden, sofern diese nicht allzusehr von der Primärstellung abweicht. Schwieriger ist die Ausführung gezielter Bewegungen aus einer sogenannten *Tertiärstellung*, wenn z. B. Augen und Kopf, gegebenenfalls auch Körper und Glieder sich in asymmetrischer Haltung befinden und sonstwie in verschiedenen Ebenen aus der Primärstellung abgelenkt sind. Aus eigener Erfahrung, z. B. im sportlichen Training, weiß man, daß jedoch unter solchen Umständen die Treffsicherheit von einem gestrafften und langen *Lernprozeß* abhängt, dessen Erfolg offenkundig auch weitgehend von der angeborenen somatomotorischen „Begabung“ bestimmt wird. In jedem der genannten Fälle korreliert die zielgerichtete Bewegung mit der Formulierung zentralnervöser Erregungsmuster, deren Struktur bestimmte Muskeln bzw. Muskelgruppen quantitativ aktiviert. Dabei ändert sich, wie im I. Teil beschrieben, die Struktur des zentralen Erregungsbildes im Ablauf der Bewegung von Situation zu Situation, außerdem mit Änderungen der Lage des angezielten Objektes. Soweit wir auch hier aufgrund von Selbstbeobachtung wissen, wird unter den einen wie den andern Umständen die gezielte Handlung vorwiegend unter Kontrolle der Augen in Gang gebracht und durchgeführt, wobei taktile Reize, die Propriozeptivität und Afferenzen vestibulären Ursprunges eine adaptierende Funktion ausüben. Wie es dazu kommt, daß die zentralen Repräsentanten zur gezielten Bewegung der Muskeln zum erfolgreichen Zusammenspiel gefügt werden, kann soviel gesagt werden, daß die Kenntnisse der Lage des Ziels, zusammen mit der Orientierung über Ausgangs- und Zwischenstellungen von Kopf, Körper und Gliedern den innervatorischen Bewegungsentwurf disponieren, während sich die Mobilisierung der adaptierenden Kräfte beim geübten Akteur ohne bewußte Einsicht desselben, d. h. automatisch erfolgt.

Elektrisch ausgelöste Korrekturbewegung

In Sagittalebene vorn abwärts und Ausfallserscheinung

Beispiel: Fall 349, Alo, 2,0 Volt. Mit Einsetzen der elektrischen Reizung werden Kopf und Vorderkörper aus der spontan eingehaltenen Primärstellung ruckweise abwärts bewegt (Abb. 1 A, a—d). Die einzelnen Bewegungsschübe sind dem Reizrhythmus synchron und werden sehr rasch ausgeführt. In den Intervallen zwischen den einzelnen Reizimpulsen erfolgt eine kurze Aufwärtsbewegung. Sie ist der

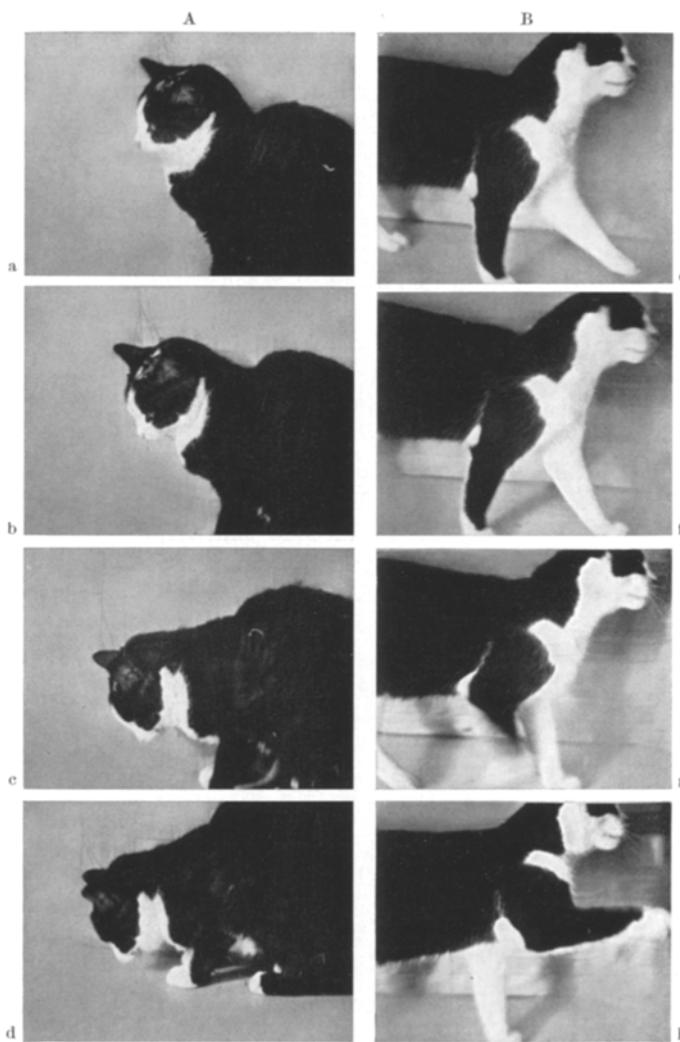


Abb. 1. A *Senken von Kopf und Vorderkörper als Reizeffekt*. Die Bewegung erfolgt in scharf abgesetzten Schüben synchron dem Rhythmus der Reizimpulse. B *Hochheben des Kopfes und Vorderkörpers*, versteifte Vorderextremitäten als Folge diathermischer *Ausschaltung* der für das Senken verantwortlichen Hirnstrukturen. Nachfolgender Testreiz bestätigt die Inaktivierung derselben. Lage der Elektrodenspitze: seitlich der hinteren Commissur links. 349, Alo, 1,0 Volt, Bildfolgen a—d und e—h sind Ausschnitte aus fortlaufendem Film

Ausdruck einer automatischen Reposition mit Richtung Ausgangsstellung. Bei der 8 Hz betragenden Reizfrequenz wird jene aber nicht erreicht bevor der nächste Impuls den Kopf in einem zweiten, dann

einem dritten und in weiteren Schüben tiefer und tiefer gesenkt wird bis die Nase die Tischplatte berührt und sie so lange rhythmisch betupft, als die Reizung andauert. Wiederholung der elektrischen Reizung mit der gleichen Elektrode und bei gleicher Reizspannung produziert genau denselben motorischen Effekt.

Bei Reizung durch Elektroden in benachbarter Lage reagieren auch andere Tiere in gleicher Weise [16]. — Eine Bestätigung der Beziehung zwischen Reizort und Wirkung vermittelt die Ausschaltung des Substrates, welches mit der blanken Spitze der eben benützten Reizelektrode Kontakt hat. Dazu wird ein nach Intensität und Zeit dosierter Diathermiestrom durch den Stromkreis geschickt. Nach dieser Maßnahme stellt man fest, daß nun der erneute Reizversuch ohne Wirkung bleibt, die für abwärts gerichtete Kräfte verantwortlichen Strukturen also inaktiviert sind. Beobachtet man das immer frei gehaltene Tier, so fällt auf, wie es nun den Kopf abnorm hoch hält, ebenso den Vorderkörper. Die Vorderextremitäten sind dabei steif gestreckt. Wie man sieht, macht sich die Aufwärtstendenz auch während der willkürlich ausgeführten Lokomotion geltend sowohl beim Kopf als auch dem Vorderkörper und den Vorderextremitäten (Abb. 1 B, e—h). Letztere werden in der Vorwärtsphase des Schrittes hochgehoben und ganz nach vorn gestreckt, ähnlich wie es die Lipizzanerpferde bei der bekannten Dressurvorführung tun. Nur ist in unserem Fall das besondere Verhalten nicht durch Dressur bedingt, sondern durch innervatorischen Defekt. Daß derselbe nicht nur in der Haltung, sondern auch im Ablauf einer Willkürbewegung zum Ausdruck gelangt, ist vom Standpunkt der neurodynamischen Koordination beachtenswert. In diesem Zusammenhang erinnern wir an SHERRINGTONS Enthirnungsstarre als Manifestation einer zentral bewirkten Tonusverschiebung. Es sind dabei die Muskelkräfte ausgeschaltet, welche der Schwerkraft entgegenwirken, im Prinzip wie auch in unseren Versuchen. Ein Unterschied besteht aber darin, daß infolge des massiven Eingriffes eine Durchschneidung im Experiment nach SHERRINGTON eine entsprechend umfassende Ausfallserscheinung zustande kommt, während der circumscripte Ausschaltungsherd ein differenziertes Übergewicht der Antigravitationskräfte zur Folge hat. Fragt man nach dieser Feststellung nach den cerebralen Strukturen, welche bei Reizung muskuläre Spannkräfte mit Richtung der Schwerkraft produzieren und nach funktioneller Elimination sich als differenzierte Tendenz nach aufwärts manifestieren, so vermittelt uns die histologische Kontrolle eine eindeutige Antwort. Es handelt sich um Elemente des Zell-Fasersystems, dessen Neuriten in der hinteren Commissur kreuzen und sich auf jeder Seite den Fasern beimischen, welche ungekreuzt die für das Funktionsbild maßgeblichen Muskelkombinationen aktivieren.

Aufwärtsbewegung in der Sagittalebene

Ebenso gesetzmäßig wie oben beschrieben, ist eine Reizwirkung, welche aufwärtsgerichtete Kräfte mobilisiert. In solchen Fällen wird der Kopf abnorm hoch getragen, ebenso durch versteifte Vorderextremitäten der Vorderkörper. Aus Raumgründen begnügen wir uns hier mit dem Hinweis auf Illustrationen im bereits genannten Atlas [16]. Dort sieht man eine Reihe typischer Varianten. In einzelnen Fällen ist der Effekt auf den Kopf beschränkt ([16] p. 33, Fig. 91, 94, 95 und p. 34, Fig. 97). Bei anderen hinsichtlich der Lokalisation der Reizelektrode wenig verschiedenen Versuchen ist auch der Vorderkörper an der Aufwärtsbewegung beteiligt, d. h. als Folge einer stemmenden Versteifung der Vorderextremitäten ([16] p. 32, Fig. 90 und p. 33, Fig. 93). Bei Steigerung der Reizspannung verstärkt sich auch die Wirkung und nimmt größeren Umfang an, indem der ganze Körper hochsteigt, so daß das Tier schließlich auf die Hinterextremitäten zu stehen kommt. In dieser Situation verliert es das Gleichgewicht und fällt rückwärts um. Sofort setzt dabei die vestibulär-proprioceptive Korrekturbewegung ein und sorgt für die Rückführung in Normalstellung. Ergänzt man diesen ersten Akt dieses Experimentes durch diathermische Ausschaltung der für die „hoch“ verantwortlichen Elemente, so fällt der Kopf vornüber, die Vorderextremitäten sinken ein, so daß Kopf und Körper flach auf die Tischplatte zu liegen kommen. Damit ist bezeugt, daß das innervatorische System, welches für die Aufrechterhaltung des Körpers samt Kopf besorgt ist, im Wachzustand andauernd unter Spannung steht, d. h. automatisch tonisiert ist. Derart wirken die abwärts und aufwärts gerichteten Zugkräfte zusammen, woraus die normale Haltung resultiert. Was an diesem regulatorischen Dispositiv noch besonders interessiert, betrifft die Orientierung der Koordination, dessen eine Hauptachse der Vertikalen eines in die Umwelt projizierten Koordinationsystems entspricht. Hinzu kommt die nicht weniger bemerkenswerte Feststellung, daß diese Ordnung nicht nur in der funktionellen Manifestation einer bestimmten Zellgruppe als „Ab-Auf-Organ“ zum Ausdruck kommt, sondern auch in dem von ihm ausgehenden Faserzug. Die Anordnung der caudalen Reizstellen belegt diese Aussagen (Abb. 5, Schnitt 449).

Raddrehung um die rostrocaudale Achse

Zur stabilisierten Körperhaltung gehören noch eine dritte und vierte Kräftegruppe. Sie machen sich sowohl an den Augen als auch an der Haltung des Kopfes und des Vorderkörpers geltend, unter gegebenen Umständen am ganzen Körper. Diese verschiedene Ausdehnung des Rotationseffektes hängt einerseits von der Reizstelle ab und andererseits von Intensität und Dauer der Reizung. Resultierende Reizwirkungen sind a.a.O. vorgelegt ([16] siehe p. 35, Fig. 101, p. 36, Fig. 103, dort

sieht man, wie sich die Raddrehung z. B. auf den Kopf beschränkt oder wie der Vorderkörper miterfaßt wird. Auch stellt man Reizwirkungen fest, wo sich der ganze Körper an der Raddrehung beteiligt, sich also eine Wälzbewegung entwickelt ([16] p. 36, Fig. 105, p. 37, Fig. 109, 111). Aus den Protokollen ergibt sich, daß man einen solch umfassenden Effekt speziell dann zu sehen bekommt, wenn die Reizspannung etwas gesteigert wird. Immer erfolgt aber die Rotation in der Richtung, daß sich die contralaterale Bulbus-, Kopf- bzw. Körpersseite aufwärts bewegt, auf der ipsilateralen Seite entsprechend abwärts. Indem das räumlich umschriebene symmetrisch gelegene Areal von vorn gesehen eine Rotation im einen Fall mit, im andern entgegen dem Uhrzeiger auslöst, stehen sich auch hier regulatorische „Apparate“ gegenüber, welche bei normaler Haltung durch adäquate Tonisierung das Gleichgewicht sichern. Die dynamisch eindeutig nachweisbaren Verhältnisse manifestieren sich auch hier eindrucksvoll, wenn im Anschluß des Reizexperimentes die der Elektrode anliegenden Elemente mittels diathermischer Koagulation ausgeschaltet werden. Hernach nimmt der Kopf eine Stellung ein, welche zum Reizeffekt spiegelbildlich ist ([16] p. 37, Fig. 112, 113; p. 38, Fig. 114, 115). — Ein zusätzlicher und auch klinisch wichtiger Befund ergab sich in jenem Fall (Nr. 258), wo das Tier zwischen diathermischer Ausschaltung und Entnahme des Gehirnes zur histologischen Verarbeitung noch $\frac{3}{4}$ Jahr am Leben gehalten worden war. In dieser Phase hatte sich die Katze insofern normal verhalten, als sie gut fraß und auch meist zum Spielen gut aufgelegt war. Folgen des beschriebenen Eingriffes zeigten sich einzig darin, daß die Katze den Kopf dauernd schief hielt, nämlich auf der Herdseite tiefer ([16] p. 37, Fig. 112, 113 und p. 38, Fig. 114, 115). War das Tier sich selbst überlassen und an der Umgebung nicht besonders interessiert, war die Ablenkung relativ gering. Dagegen trat diese sogleich akzentuiert in Erscheinung, wenn man die Aufmerksamkeit anregte, z. B. durch zischelndes Ansprechen. Dadurch erhielt der Beobachter die Auskunft, daß der geweckten Aufmerksamkeit eine Betonung der somatomotorischen Spannkräfte assoziiert ist. — Was die Lokalisation der verantwortlichen Elemente betrifft, geben die Schnitte 349, 387 und 412 in Abb. 5 die gewünschte Aufklärung. Wie man sieht, lautet sie dahin, daß die rotatorischen Elemente bei einer vertikalen Ausdehnung von 2,5—3 mm in der Umgebung des Tractus Meynert auf Schnittebene 412 dicht hinter dem Fasc. Vicq d’Azyr focussiert sind. — An diese Feststellung anschließend soll nun versucht werden, einen Überblick über das integrale System zu gewinnen, durch dessen Aktivität die Voraussetzungen gezielter Bewegungen nach allen Richtungen des Raumes erfüllt sind. Wie es sich gezeigt hat, resultieren sie aus der Kombination von Kräften, die von getrennten Foci aktiviert werden, welche nach dem Schwerefeld orientiert sind.

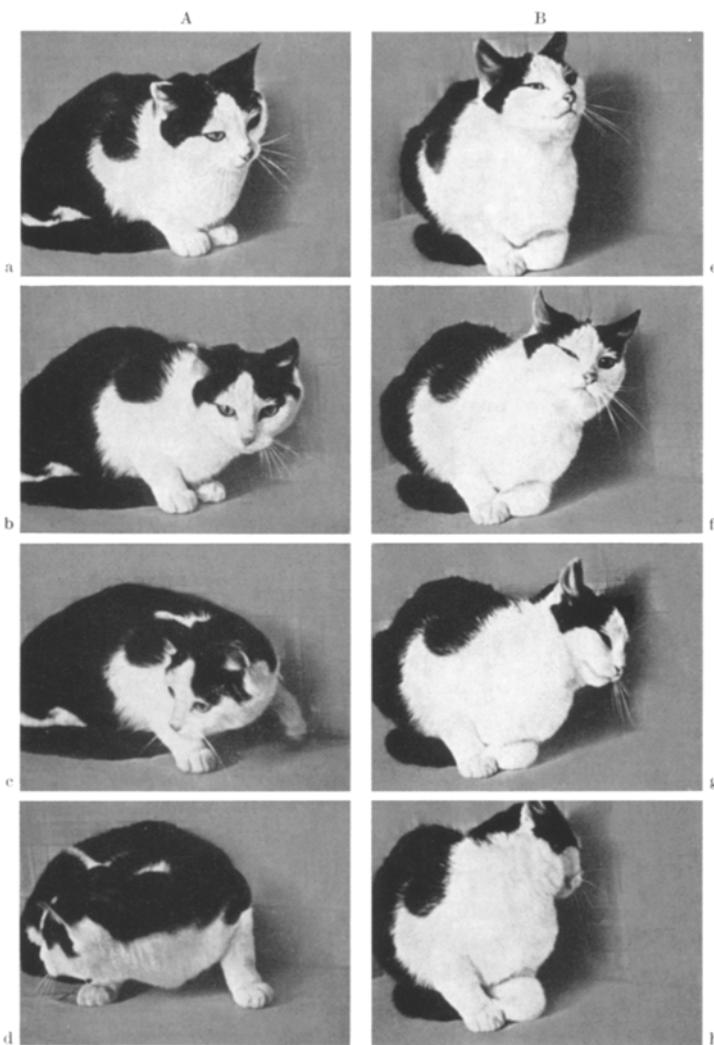


Abb. 2. A *Contraversives Wenden aus Tegmentum*. Bei weiteren Fällen geht das Wenden des Kopfes und des Körpers bei fortgesetzter Reizung in eine Manege-Bewegung über. B *Ipsiversives Wenden*. Reizstelle rostral von derjenigen mit contraversivem Wenden (vgl. auch Abb. 5). 318, Clo, 2,0 Volt bzw. Alo, 1,0 Volt

Ipsiversives Wenden

Es ließe sich begründen, den motorischen Effekten eine Sonderstellung zuzuweisen, die als seitliche Ablenkung der Augen, des Kopfes, des Vorder-, unter Umständen des ganzen Körpers in der Horizontalebene in Erscheinung treten. Soweit es sich von freiem Auge beurteilen läßt, scheint die durch den elektrischen Impuls ausgelöste Bewegung

nicht so rasch wie bei den Bewegungen in der Sagittal- bzw. Frontalebene ausgeführt zu werden. Aber auch die Wendebewegungen sind in zwei Varianten vertreten, nämlich in ipsiversiver und in contraversiver Richtung. Die beiden Typen sind durch Abb. 2A und B illustriert. Eine Beziehung der protokollarischen Vermerke ergibt für den ipsiversiven Typus (B) folgende Charakterisierung: Nach einer Latenzzeit von ungefähr $1/8$ sec setzt die Wendebewegung des Kopfes nach der Seite des Reizherdes ein. Stellt man die in Abb. 2A und 2B reproduzierten Reizeffekte und die dazu gehörenden Reizstellen Clo bzw. Alo einander gegenüber, so erfährt man, daß die kurze Distanz von 3 mm genügt, direkt entgegengerichtete Bewegungen auszulösen. Offenkundig liegen die maßgebenden Strukturen auffallend nahe beisammen.

Zum vollen Verständnis der in Kolonne B vorgelegten Bildfolge ist noch beizufügen, daß vor der Reizung der Kopf zufällig etwas links aufwärts gehalten war. Mit Reizbeginn wird er zunächst geradeaus und dann leicht nach rechts gerichtet. Dieses Verhalten ist als eine Zuwendung des Blickes in der Richtung des Filmapparates, zufolge des von ihm verursachten Geräusches zu verstehen. Kurz nach dieser exterozeptiv bedingten Wirkung gewinnt die im Bereich des Hirnstammes angreifende elektrische Reizung Oberhand.

Aus der vertikal gestaffelten Skizze (Abb. 5) kann man entnehmen, daß die Reizstellen mit ipsiversivem Wenden laterocephal vom Tract. Meynert eine relativ enggefügte Gruppe bilden, welche nach hinten unten etwas lateralwärts ausgreift (Schnitte 349—412). Belege dazu sind im bereits genannten Atlas reproduziert ([16] p. 39, Fig. 117 bis p. 41, Fig. 124). Dabei fällt auf, daß bei 3 Tieren das ipsiversive Wenden mit ausgesprochen tiefgehaltenem Kopf ausgeführt wird ([16] p. 39, Fig. 117, 118 und p. 41, Fig. 124), deren Abwärtswirkung uns bereits bekannt ist. Wieder zeigt sich hier die additive Kombination verschieden gerichteter motorischer Impulse, die sich als Resultante verschieden orientierter Komponenten manifestieren.

Contraversives Wenden

Das contraversive Wenden, wie es in Kolonne A reproduziert ist, wird durch die Reizelektrode (Clo) ausgelöst. Im weiteren Verlauf der Reizung wird der Vorderkörper nachgezogen. Dieses Übergreifen auf die Lokomotion ist voraussichtlich auf die reizbedingte Durchbiegung der Wirbelsäule zu beziehen, somit sekundärer Natur, d. h. durch die in den Wirbelgelenken entstehenden Spannungen bedingt.

Hinsichtlich der Reizstellen betreffend contraversives Wenden kann auf Abb. 4, Schnitt 446 und Abb. 5, Schnitt 349 verwiesen werden. Dabei ist noch beizufügen, daß ein entsprechender Effekt auch aus einem Bezirk erhalten wird, der relativ weit vorne liegt (Abb. 5, Schnitte 324,

349, 412). Die Lokalisation dieser Gruppe entspricht ungefähr der *Zona incerta*. An dieser Stelle ist der Hinweis am Platz, daß sich bei Zunahme des Wendeeffektes infolge fortgesetzter Reizung die Stellung der Vorderextremitäten dem verschobenen Schwerpunkt automatisch anpaßt (Abb. 2 A, d). Indem schließlich der ganze Körper sich an der Wendebewegung beteiligt, werden die Wirbelgelenke von einer zu starken Spannung entlastet.

Tectal ausgelöste Blickbewegungen

Wir greifen jetzt auf Beispiele des Teils I zurück, die sich auf die physikalischen Grundlagen der Biomotorik beziehen (dieses Arch. 207, 37, Abb. 4a bzw. 4b). Schon dort hat sich gezeigt, wie zu Beginn ein Objekt zunächst „ins Auge gefaßt“, d. h. angezielt wird und in der Folge die Bewegungen führt. Was dort am Menschen demonstriert ist, läßt sich auch bei der Katze feststellen, die ein potentielles Beutetier beobachtet und dessen Verhalten verfolgt. Werden Distanz und gewisse Nebenumstände für treffsicheren Zugriff als günstig eingeschätzt, tritt der Fangapparat nach Art einer in seinen Teilakten „automatisierten Willkürbewegung“ in Aktion und die Maus oder der Vogel wird gefaßt. Beim Fisch sind diese zwei Etappen, wie es scheint, zwangsläufig in einen Akt zusammengefügt [1]. Für die experimentelle Kontrolle des nervösen Dispositives gezielter Bewegung sind die den erwähnten Vorgang einleitenden Blickbewegungen besonders geeignet. Die Katze beteiligt ihren sehr beweglichen Kopf wesentlich mehr an den gerichteten Bewegungen als der Mensch. Entsprechend sind Kopf-Blickbewegungen deutlicher erkennbar.

Überprüfen wir nach diesen verhaltensphysiologischen Hinweisen unser Material für typische Kriterien der Blickbewegungen, so finden wir zahlreiche Fälle. Abb. 3 A zeigt eine Bildfolge aus einem fortlaufenden Filmstreifen. Zusammen mit den Protokollvermerken gestatten die Bilder eine eindeutige Rekonstruktion des Bewegungsablaufes. Es zeigt sich, daß nach einer Latenzzeit von schätzungsweise 0,2 sec der Kopf aufwärts und etwas nach der Gegenseite der Reizstelle bewegt wird. Bei direkter Beobachtung und im Film läßt sich feststellen, daß in der Anfangsphase die *Augen dem Kopf vorausseilen* (Abb. 3 A, b). Dieser holt aber rasch auf, so daß in der Endstellung Augen und Kopf gleichgerichtet sind (Abb. 3 A, d), eine Situation, welche dem Optimum des für den Beutefang wichtigen stereoskopischen Sehens entspricht. Wird in einer späteren Phase des Versuchs auf der anderen, d. h. rechten Seite gereizt, so bewegt sich der Kopf nach links, also wiederum contraversiv. Dabei weicht nun allerdings die genaue Richtung um einen gewissen Betrag von dem Spiegelbild des linksseitigen Reizeffektes ab. Dies erklärt sich aus der ebenfalls feststellbaren Abweichung der Reizstellen von

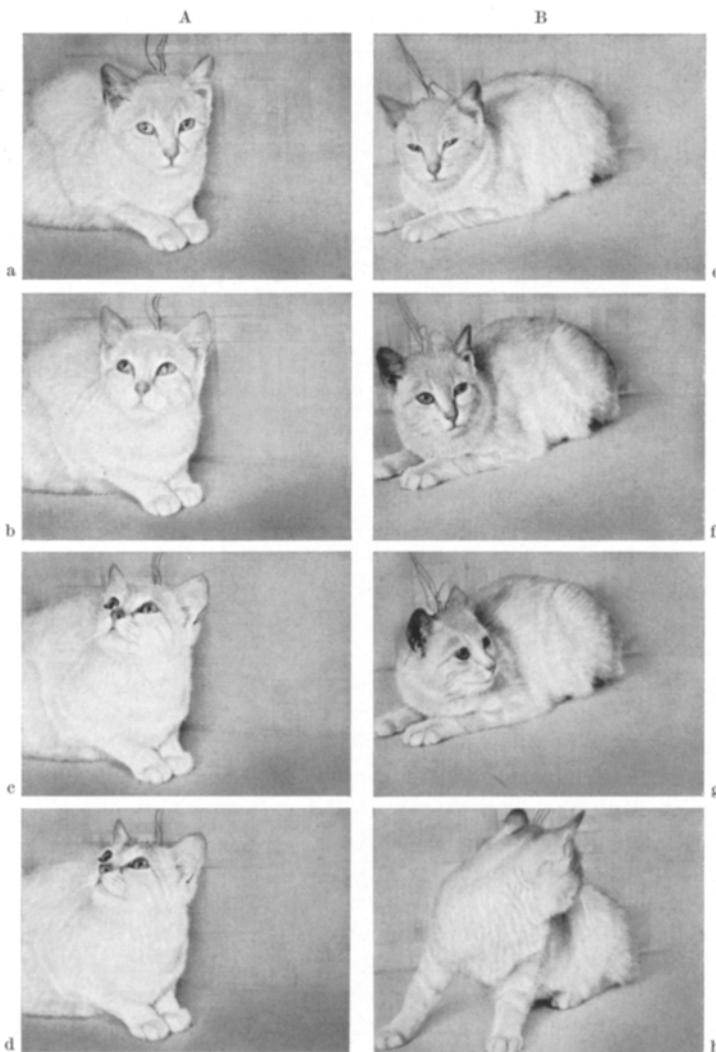


Abb. 3. A Reizeffekt aus *Tectum opticum* links. a Ausgangsstellung; b Blickbewegung nach links aufwärts; Koordination von Augen und Kopf, Augen eilen voraus; c Kopf hat aufgeholt; d stabilisierter Blick. B Tectaler Reizeffekt rechts; leicht gedämpfte Ausgangsstellung. f Tier ist infolge einsetzender Reizung vollwach geworden. Blick nach links bei Beginn; g Wirkung bei fortgesetzter Reizung; h Blick nach links hinten stabilisiert. 338, Blo, 2,0 Volt

einer genau symmetrischen Lage der Elektrodenspitzen. Dieser Asymmetrie ist auch zuzuschreiben, daß die seitwärts gerichtete Bewegung des Kopfes mehr und mehr ausgreift, so daß die Katze innert 50 sec ganz nach hinten schaut (Abb. 3 B, h). Auffällig sind die im Protokoll vermerkten einzelnen kurzen Stillstände, von welchen der sonst fließende Be-

wegungsablauf unterbrochen ist. Vielleicht setzt sich bei diesen Zwischenhalten die willkürliche Innervation durch, nämlich das Interesse an bewußter räumlicher Orientierung. Wenn die Blickbewegung trotz fortgesetzter Reizung schließlich zum vorläufigen Stillstand kommt, könnte man daran denken, daß das Auge dann eine Stellung erreicht hat, in welcher eine optische Erscheinung anvisiert wird, die durch den künstlich gesetzten Erregungsherd vorgetäuscht wird. Diese Interpretation ist jedoch sehr fraglich. Jedenfalls liegen die Verhältnisse bei zentral induziertem Erregungsherd anders als bei der Aktivierung der Blickbewegung durch ein exzentrisch, d. h. in der Umwelt befindliches Objekt. In diesem Fall ist tatsächlich das Motiv der Blickbewegung erloscht, indem das Bild auf der Netzhaut an die Stelle schärfsten Sehens fällt. Im Reizexperiment hat man sehr wahrscheinlich eine Hemmung vor sich, die durch proprioceptive Reize bedingt ist. Denn mit zunehmender Wendung erhöht sich die Spannung im Bereich der Halswirbelgelenke. So nimmt auch die Intensität der propriozeptiven Reizung zu und tritt mit der zentral gesetzten Erregung erfolgreich in Konkurrenz. Mit dieser Erklärung steht die Erfahrung im Einklang, daß die Blickbewegung von neuem in Gang kommt, wenn die elektrische Reizung gesteigert wird und damit an Stelle des Gleichgewichtes wieder das substratspezifisch gerichtete Übergewicht tritt.

Das sich als motorischer Ausdruck tectaler Reizung darbietende Bild ist noch in anderer Hinsicht von Interesse. Richtet man in Abb. 3 B, e—h das Augenmerk auf die ganze Körperhaltung und die ungewöhnliche Stellung der Beine, so zeigt sich auch hier die Wirkung einer automatischen Anpassung an veränderte Belastungsverhältnisse. Mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich dabei um eine Einflußnahme von Seiten des Vestibularapparates, prinzipiell analog dem Effekt, der im I. Teil besprochen und durch zwei Bilder erläutert ist (207, S. 37, Abb. 4a und b). Aus dem Zusammenwirken der erwähnten Mechanismen resultiert eine Komposition nervöser Impulse. Das durch Parallelschaltung und hierarchische Ordnung definierte Erregungsgefüge wird in organisch präjudizierte somatomotorische Effectoren projiziert und damit die angezielte Leistung vollzogen. — Hinsichtlich des Verhaltens nach Abschluß der Reizung gibt das Protokoll dahin Auskunft, daß der Kopf in der Regel ohne Verzug in die Ausgangslage zurückgenommen wird. Bei erhöhter Reizspannung tritt allerdings eine gewisse Verzögerung in der Reposition ein. Sie beträgt einen Bruchteil einer Sekunde und ist als positive Nachwirkung verständlich. Die Beschreibung der Wirkung von Reizungen im Tectum opticum könnte noch durch die Beobachtungen an 4 weiteren Fällen ergänzt werden. Immer hat die Reaktion den Charakter einer Blickbewegung. Aus Raumgründen muß es genügen, auf früher reproduzierte Einzelbilder hinzuweisen ([16]

p. 50), insbesondere auf Fig. 150, bei welcher die Koordination von Auge und Kopf besonders deutlich sichtbar ist. Ein weiterer Fall ist deshalb von speziellem Interesse, weil bei ihm die engen Beziehungen zwischen Blickbewegungen der Augen und des Kopfes zum Ausdruck kommen. Wenn nämlich die zentral angeregte Blickbewegung durch Festhalten des Kopfes verhindert wird, verschiebt sich die richtungsspezifische Innervation auf den oculomotorischen Apparat, d. h. im Sinne einer kompensatorischen Augenbewegung.

Blickbewegungen aus der Area cingularis

Schon aus älterer Literatur ist bekannt, daß Blickbewegungen aus dem Stirnhirn ausgelöst werden können. Diese Erfahrungen waren der Grund, unsere Untersuchungen zu Vergleichszwecken in dieser Richtung auszudehnen. Das genauer umschriebene Ziel war die *Area cingularis*.

Halten wir uns zunächst an die Erfahrungen mit zwei Elitefällen (311, 431), so ist zum Teil eine weitgehende Übereinstimmung der Symptomatik mit den tectal ausgelösten Blickbewegungen festzustellen. In anderer Beziehung zeigten sich Unterschiede. So ergaben sich bei Anwendung des pulsierenden Gleichstromes wesentlich höhere Reizschwellen (3—4 Volt), trotz längerer blanker Spitze von 2 mm. Die Differenz kann damit zusammenhängen, daß der elektrische Reiz in der *Area cingularis* direkt an cellulären Elementen bzw. den unmittelbar zu- oder wegführenden Fasern angreift, so daß bei sonst gleichen Bedingungen eine wesentlich kleinere Anzahl von motorisch aktiven Elementen erfaßt wird, als wenn im Hirnstamm gebündelte Faserzüge im Wirkungsbereich einer Reizelektrode liegen. Eine weiträumige Verteilung der aktiven Angriffspunkte ist um so wahrscheinlicher, als in den verschiedenen Fällen die drei Elektroden A, B und C trotz der Abstände von je 1,5 mm kaum merklich verschiedene Effekte produzieren. Immer wendet sich der Kopf *contraversiv*, also bei Reizung links nach rechts (Abb. 6 A, a—d), bei Reizung rechts nach links (Abb. 6 B, e—h). Wie man sieht, sind die Reizwirkungen mit minimalen Abweichungen symmetrisch, nämlich bei Abb. 6 B, h, mit Andeutung einer Aufwärtskomponente. Die Koordination von Kopf und Augen gibt sich dadurch zu erkennen, daß auch hier die letzteren dem ersteren nach Beginn der Reizung vorausseilen. In der Endstellung können sie zum Unterschied von der tectalausgelösten Blickbewegung in stärker abgelenkter Stellung verharren als der Kopf ([16] p. 53, Fig. 158). Ferner fällt auf, daß die Deviation des Kopfes in der Regel bis über 180° beträgt, ohne daß der Körper nachgezogen wird ([16] p. 52—53). In jedem Fall, auch nach Vorschieben der Elektroden um 2 mm, ist die Bewegung nahezu fließend. Ein reizsynchrone Intermittieren (8 Hz) ist wohl noch wahrzunehmen, aber geglättet. Im weiteren findet man, wie dies bei tectaler Reizung

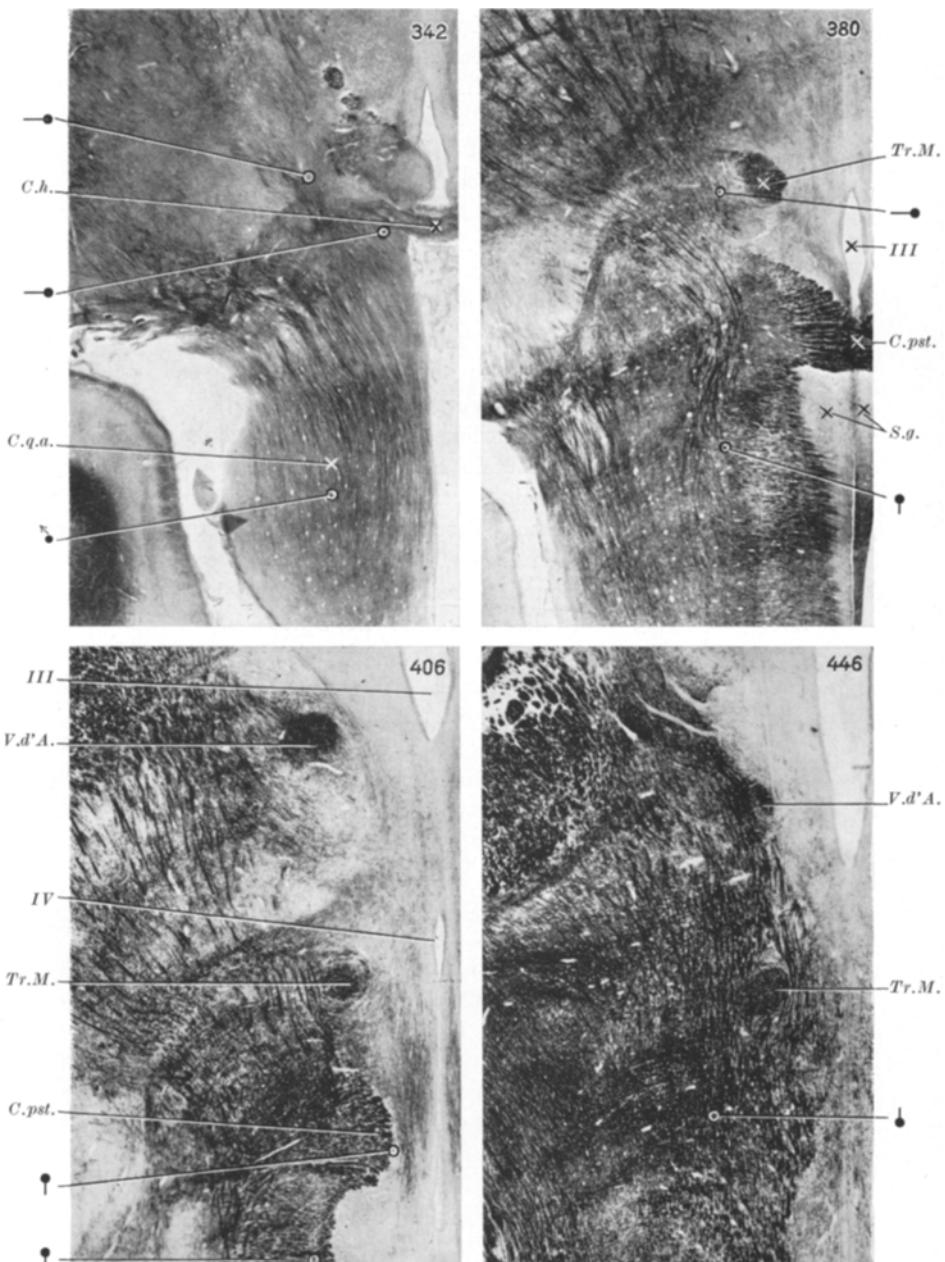


Abb. 4. ⚭ gezielte Blickbewegung; ⚪ Kompensationsbewegung abwärts; ⚪ aufwärts; ●— Wenden ipsiversiv; —● Wenden kontraversiv. *C.h.* Com. hab.; *C.q.a.* Corp. quadr. ant.; *Tr.M.* Tr. Meyn.; *III* = III. Ventr.; *C.pst.* Com. post.; *S.g.* Subst. gris. cent.; *V.d'A.* Fasc. Vicq. d'Azry; *IV* = IV. Ventr. Horizontalschritte zu Abb. 1—3. Katzengehirn: Rechts oben Schnittnummern. Vertikalabstände: 25 Schnitte = 1 mm

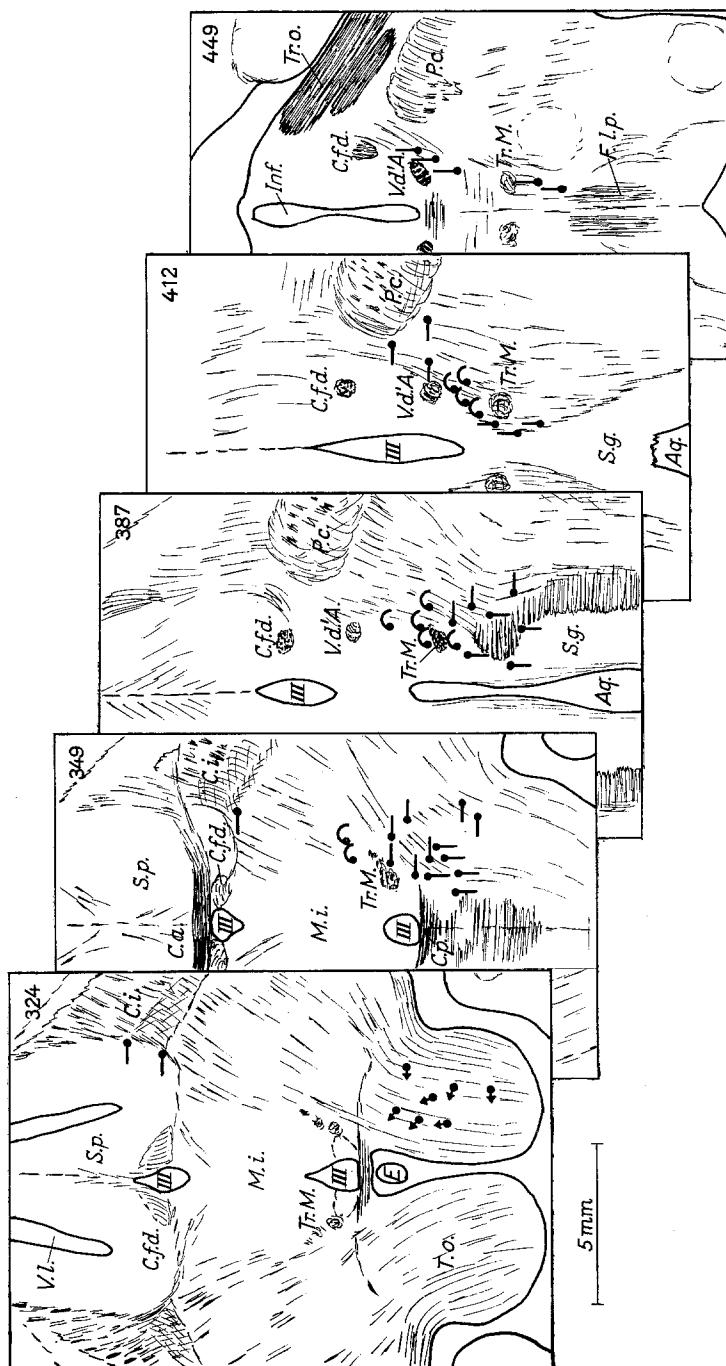


Abb. 5. Schematische Übersicht der fokalen Repräsentation richtungsspezifischer Somatomotorik. Schnitte 324—449 vertico-basale Schnittfolge. Die abgetragenen Symbole beziehen sich durchgehend auf Reizstellen rechts der Mediane. Die Reizeffekte von linkss seitigen Reizstellen sind aus technischen Gründen in die rechten Bildtafeln transponiert. 25 Schnitte = 1 mm. • Selektiv auf Reizstellen der Mediane abwärts; • aufwärts; \curvearrowleft Rotation in Frontalebene; — Wendensensibilität; \curvearrowright Wendensensibilität; — Alle Bewegungen korrespondieren mit exzentrischer Kontraversität, beides in Horizontalenebene; — In Schnitt 324 = gezielte, Blitzeichnung, Tectal aufgelöst. *Aq.* Aquaed. Syiv.; *C.a.* Com. ant.; *C.i.d.* Col. forn. denc.; *C.i.Caps.* int.; *C.p.* Com. subth. gris. cereb.; *F.p.* Pedunc. cereb.; *S.p.* Sept. pelluc.; *T.r.M.* Tract. *Inf.* Infundib.; *M.A.* Mass. interm.; *T.o.* Tect. opticae; *V.d.A.* V.d. Ventr. lat.; *V.d.V.* Ventr. III Meyn. 79-80. Tract. opticae; *F.l.p.* Fasc. cereb.; *E.* Epiph. cereb.; *H.* Hypothalamus; *S.* Septum; *H.V.* Ventri. lat.; *H.V.* Ventr. III Meyn. 79-80.

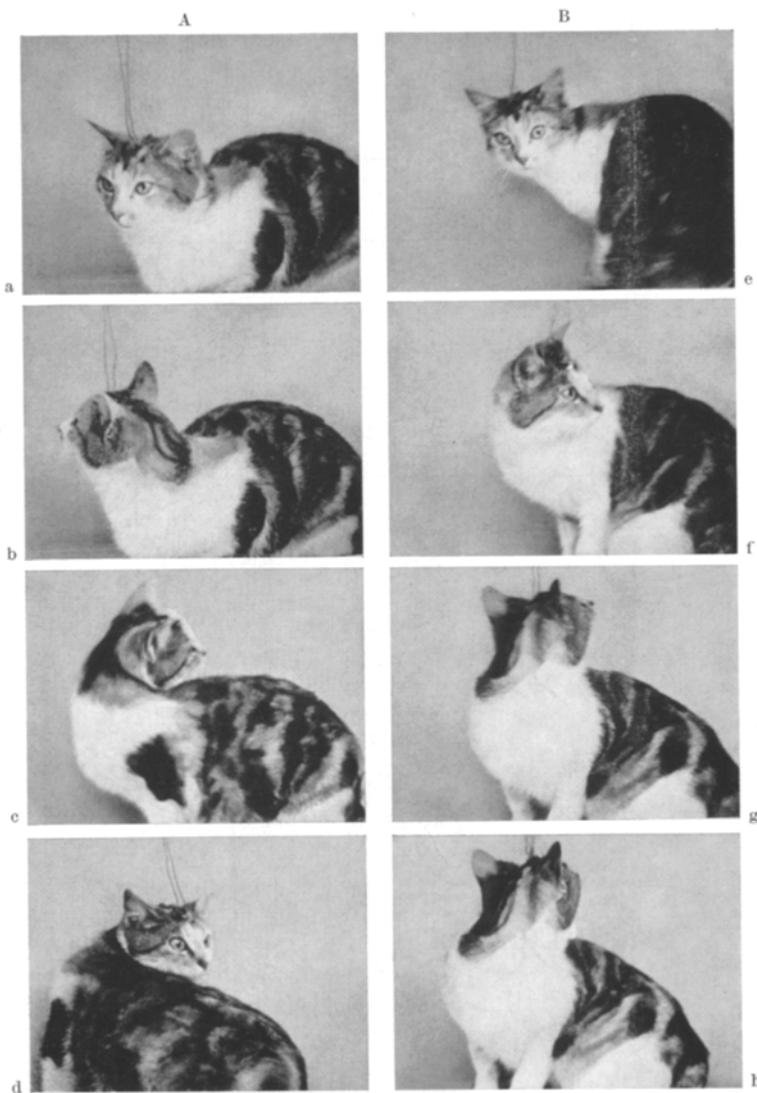


Abb. 6 A, a—d und B, e—h. 416, *Blickbewegung aus Area cingulär*. A a—d Reizstelle links; B e—g Reizstelle rechts, also contraversiv. Reizspannung A und B 4,0 Volt

beschrieben ist, die Koordination der Augen- und Kopfbewegung dadurch dokumentiert, daß bei Behinderung der Seitwärtswendung des Kopfes die Augen kompensatorisch um so stärker abgelenkt werden und sich trotz erzwungener Stillehaltung des Kopfes auf die zentral induzierte Blickrichtung einstellen.

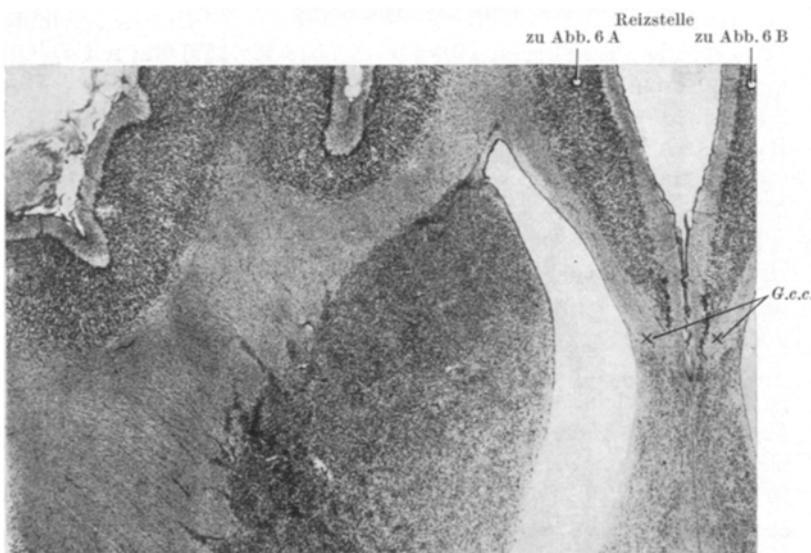


Abb. 7. Horizontalschnitt durch Area cingularis mit je einer konkreten Reizstelle rechts und links.
G.c.c. Genu corp. call.

Einen ausgesprochenen Unterschied zwischen tectal und cingulär ausgelösten Blickbewegungen macht sich ferner bei den Latenzzeiten geltend. Während im Tegmental- wie im Tectalbereich bei Reizung mit pulsierendem Gleichstrom die Latenz konsequent sehr kurz ist, werden bei den Reizeffekten aus der Area cingularis Zeiten von wenigen Sekunden bis zu 1 min gemessen.

Ergänzend wurde in der Area cingularis auch mit faradischer Reizung experimentiert. In solchen Fällen setzte der Reiz „sofort“ mit Reizbeginn ein und bei längerer Reizdauer griff die künstlich bewirkte Deviation im Sinne einer Manegebewegung auf den Körper über. Das raschere Ansprechen bei faradischer Reizung ist so zu verstehen, daß die motorische Wirkung mit einer Summation der Einzelimpulse zusammenhängt. Dabei macht sich die höhere Frequenz des Induktoriums geltend. Hinsichtlich der Wirkungsweise der Reizung sieht man somit die Annahme bestätigt, daß ganglionäre Elemente einbezogen sind.

Noch wäre die Frage zu beantworten, ob alle cingulären Reizeffekte wirklich als Blickbewegungen aufgefaßt werden dürfen oder ob sich darunter auch solche befinden, die als Einstellbewegungen auf motorische Bereitschaft aufzufassen sind. Eine solche Interpretation könnte z. B. bei Fall 439 ([16] p. 53, Fig. 161) in Betracht gezogen werden. Zum gesicherten Verständnis muß indessen das experimentelle Material noch ergänzt werden, speziell durch Befunde aus einem ausgedehnteren Areal des Frontalhirnes.

Hinsichtlich der Lokalisation der für die beschriebenen Symptome maßgebenden Elektroden gibt [16] (p. 53, Fig. 163) die nötige Orientierung. Für Fall 416 ist sie aus Abb. 6 zu entnehmen. Dieser Befund ist deshalb wichtig, weil die Reizstelle in erheblichem Abstand vom Balkenknie liegt, die Reizwirkung also nicht auf die Erregung von Commissurenfasern bezogen werden kann, welche ihm angehören.

Differenzierte und generalisierte Begleiterscheinungen

Bis dahin war unser Augenmerk solchen Reizwirkungen zugewendet, welchen der Charakter von Kompensationsbewegungen bzw. gezielt koordinierten Leistungen zukommt. Es wäre jetzt wohl sehr nahe liegend, weitere, insbesondere komplexere somatomotorische Leistungen zu behandeln. Der Weg dazu wäre gebahnt, indem entsprechende experimentelle Befunde zur Verfügung stehen. Aus Raumgründen verzichten wir darauf. Dies kann um so eher geschehen, als im I. Teil (207, S. 35ff.) allgemein gültige Prinzipien der cerebralen Organisation besprochen worden sind. Was hingegen noch gesagt werden soll, betrifft Befunde, die als Begleiterscheinungen aufzufassen sind. Dazu gehören in erster Linie *motorische Symptome im Gesicht*. Sie setzen unmittelbar mit Reizbeginn ein, oft nur contralateral, in manchen Fällen auch bilateral. Mit Reizschluß werden sie sofort abgebrochen. Im Verlauf der Reizung kommt der Rhythmus der intermittierenden elektrischen Reizung ausgesprochen akzentuiert zum Ausdruck. Immerhin ist auch hier eine gewisse mit der Reizdauer zunehmende Summation der rhythmischen Bewegungsstöße zu beobachten, z. B. so, daß reizsynchrone Lidzwinkern nach und nach in ein Lidklemmen übergeht. Entsprechende Reizwirkungen zeigten sich besonders oft an den Ohren, häufig an den Schnurrbarthaaren, gelegentlich auch an den Lippen. Auch wurden zuckend-summierende Bewegungen der contralateralen Vorderextremität beobachtet, außerdem isolierte Zuckungen der Nacken-, Brust- oder Bauchmuskulatur. Solche sich auf bestimmte Muskeln beschränkende Begleitsymptome kamen nur bei Reizung in den verschiedensten Gebieten des Hirnstamms und auch aus der Area cingularis zu Gesicht. Auf die den einzelnen isolierten Symptomen zugeordneten Reizstellen einzugehen, würde zu weit führen. Es muß der Hinweis genügen, daß alle diese Wirkungen wiederholbar waren, also auf Erregung bestimmter Elemente zu beziehen sind. — Eine Sache für sich mag das suchende Umherschauen, das visuelle Verfolgen von Vorgängen in der Umgebung bei Reizung in der Area cingularis sein. Daß auch der starr in bestimmter Richtung fixierende Blick zu diesem Symptomenkomplex zu rechnen ist, halten wir für wahrscheinlich.

Eine andere Kategorie von Begleitsymptomen ist durch ihren tragen Verlauf gekennzeichnet, z. B. eine langsam zunehmende Erweiterung der

Lidspalten und der *Pupillen*. Bei fortgesetzter Reizung kommt es regelmäßig zu einer zunehmenden Aktivierung der *Atmung*. Indem dabei die Nasenflügel auffällig stark beteiligt sind, kommt ein Bild zustande, wie man es bei starker Dyspnoe sieht. Es wäre möglich, daß diese Wirkung durch eine Bronchoconstriction bedingt ist. Eher handelt es sich aber um Parallelerscheinungen zu den vorher genannten sympathisch innervierten Symptomen, d. h. um eine generelle Erregung einer Komponente des vegetativen (autonomen) Systems. — Diese Folgerung findet man durch die Nachwirkung nach Abbruch der Reizung bestätigt. Denn dann entwickelt sich das Bild einer allgemeinen Dämpfung im Verhalten des Tieres. Sie kommt durch verengerte Lidspalten und Pupillen mit Nickhautvorfall zum Ausdruck. Gleichzeitig verfällt die Katze in einen dösischen Zustand, legt sich wie zum Schlafen nieder oder verharrt im Sitzen mit gesenktem Kopf. Nun manifestiert sich also das Übergewicht der trophotropen Komponente, nämlich als negative Nachwirkung der vorangegangenen ergotropen Phase. — Parasympathisch vermittelte Reizeffekte sind eher selten, z. B. Verengerung der Lidspalten und Pupillen, Abfluß von Nasensekret und/oder von Speichel. Bei Anwendung des stärker wirkenden faradischen Reizes werden die Grenzen zwischen ergotroper und trophotroper Einstellung durchbrochen, so daß sich einerseits die Lidspalten und Pupillen stark erweitern, aber gleichzeitig sich Abgang von Kot und Harn einstellt. Derart wird eine umfassende Erschütterung des Vegetativums demonstriert. — In Anbetracht der Lokalisation der verantwortlichen Reizstellen im Bereich des Frontalhirnes ist es nicht unwahrscheinlich, daß die beschriebene Symptomatik zum Thema „Psychomotorik“ experimentell in Beziehung steht. Eine besondere Version wäre, daß die vegetativen Reaktionen eine Antwort auf Reizung von Elementen des nociceptiven Systems darstellen. Wenn somatomotorische Effekte mit Erregung der ergotropen Komponente bei Reizung der Substantia grisea mesencephalica einhergehen, ist ein direkter Einfluß auf das Vegetativum offenkundig. Ob durch Reizung des Frontalhirnes oder indirekt in der Substantia grisea bewirkt, stehen die beschriebenen Wirkungen zur Somatomotorik insofern im Zusammenhang, als sie deren Wirkungsgrad durch Umstimmung in ergotrope Stimmungslage steigern.

Funktionelle Deutung der Ergebnisse

Überblicken wir die vorstehend beschriebenen Befunde, so ergibt sich ein Tatbestand, dessen Feststellung zunächst überraschend wirkt: *Die Regulierung der somatomotorischen Bereitschaft ist im Hirnstamm für die drei Ebenen des Raumes und in diesen für je zwei entgegengesetzte Richtungen mit lokalisatorisch getrennten Foci vertreten* (Abb. 5 und 7). Diesen Foci sind bestimmte *richtungsspezifische motorische Komponenten*

zugeordnet. Die entsprechenden Kräfte stehen *paarweise* senkrecht aufeinander. Dieses zusammengefaßte Ergebnis erinnert an die Raumordnung der vestibulären Bogengänge, deren receptorische Funktionen ebenfalls senkrecht aufeinander stehenden Komponenten entsprechen. Beschleunigungen in den dazwischenliegenden Ebenen erzeugen kombinierte Erregungen richtungsspezifischer Bogengänge und ihrer nervösen Apparate. Ähnliche Kombinationen verschiedener Raumebenen zeigen auch die somatomotorischen Manifestationen. Daß wir hier und dort dem analogen Funktionsprinzip begegnen, nämlich der Reduktion der vielfältigen Richtungen auf je drei Ebenen mit den zwei entgegengesetzten Komponenten, scheint uns physiologisch und neurologisch bemerkenswert. Betrachtet man weiter die Lage von Reizstellen, welche richtungsspezifische Effekte produzieren, z. B. die Bewegung aufwärts in der Sagittalen, so zeigt Abb. 5 (Schnitt 449), daß die Gruppierung descendierend dem Fasciculus longitudinalis posterior zustrebt. Die beschriebene Funktionsordnung kann also einer Bahnverbindung entsprechen, durch die offenbar die Koordination der aktivierten Muskeln nach Akzent und Umfang angeregt wird [12, 13, 23]. In dieser Weise kann die diencephal-mesencephale Organisation definierter Leistungen topologisch und später auch kausal begriffen werden.

Es ist nicht Aufgabe dieser Arbeit, weitere anatomische und neurologische Korrelationen zu besprechen, etwa die naheliegende Beziehung zu torsionsdystonischen Störungen. Hier interessiert nur der funktionelle Aspekt. Dieser erlaubt die Deutung der Reizeffekte als *Kräfte, die passive Deviationen kompensieren und dadurch die Körperhaltung stabilisieren können*. Durch diese Kompensation in verschiedenen Raumebenen wird im dauernden Wechsel des Bewegungsspiels eine *motorische Bereitschaftshaltung* des Organismus gewährleistet. Richtungsspezifische Bewegungskoordinationen mit ihrer Beziehung zum cerebralen Ort und zur motorischen Leistung sind dann als *exzentrisch projizierte Koordinationssysteme* zu deuten. Ihre zentrale Koordination ist durch Bahnverbindungen anatomisch begründet, entspricht aber physiologisch einem räumlich gegliederten Dispositiv. Dessen Vertikalachse fällt mit der Schwerelinie der Erdgravitation zusammen. Diese „Auslotung“ wird offenbar vestibulär durch Graviceptoren afferent gesteuert.

Die Ausschaltungsversuche mit ihren langdauernden Körperhaltungsveränderungen beweisen eine *physiologische Tonisierung dieser motorischen Systeme im Wachzustand*. Diese Tonisierungen befinden sich bei normaler Körperhaltung und Stabilisierung im Gleichgewicht der sich gegenseitig kompensierenden, entgegengesetzt gerichteten beiden Bewegungskomponenten. Daraus resultiert eine aktive stabilisierte Ruhestellung. Bei Zielbewegungen werden bestimmte richtungsspezifische Bewegungsdispositive mobilisiert, mit der Manifestation eines ge-

richteten Übergewichtes, dessen Wirkung die stabilisierenden Kräfte überlagert. Zielbewegungen werden durch äußere Reize und Willensintention gesteuert. Diese vorwiegend von Exterozeptoren stammenden Impulse können sich den stabilisierenden Kräften mit ihren vorwiegend propriozeptiven Regelungen additiv überlagern.

Schließlich ist im Interesse eindeutiger Verständigung noch eine klärende Bemerkung zum *Zentrenbegriff* notwendig: Kliniker, Anatomen und manche Physiologen sind gerne bereit, auf „motorische Zentren“ Bezug zu nehmen. Hier stellt sich nun die Frage, was sie darunter verstehen. Beim Anatomen ist es verständlich, daß er mit dem Begriff eine topographische Vorstellung verbindet. Auch der Kliniker ist wohl meist geneigt, sie zu übernehmen. Für den Physiologen ist die Sachlage anders. Indem er auf eine bestimmte *Leistung* Bezug nimmt, fragt er nach den cerebralen Strukturen, welche für deren Zustandekommen maßgebend sind. Grundsätzliches dazu wurde bereits im I. Teil besprochen (207, S. 33ff.). Die diesem zweiten Teil beigegebenen Abbildungen bringen eine experimentelle Ergänzung. Eindeutig ist die koordinierte, tonisierende Aktivität antagonistischer Repräsentanten. Die Gruppe von Elementen gleicher Wirkung sind als Komponenten der ins Auge gefaßten Leistung zu verstehen. Beim Zug aufwärts und abwärts arbeiten rechts und links der Mediane liegende Zell-Fasergruppen, abgesehen von einer gewissen, aber motivierten Asymmetrie, gleichsinnig zusammen. Bei der Raddrehung sind die auf Gleichgewicht orientierten Foci symmetrisch gelegen, ebenso beim Wenden. Alles in allem sind am *funktionell concipierte Zentrum* die verschieden gelagerten Foci jeweils in bestimmten Proportionen beteiligt. Wie bei der gezielten Blickbewegung noch ein tectaler bzw. cingulärer Focus mitspricht, ist oben durch Wort und Bild erläutert. Nicht eindeutig abgeklärt ist die Beziehung zwischen cingulär- und tectalgesteuerten Bewegungen. Indessen ist so viel festgestellt, daß zwischen den beiden Bezirken von verschiedenen dazwischenliegenden Stellen Bewegungen ausgelöst werden, welche auf direkte oder segmentierte Verbindungen hinweisen [14].

Vervollständigt wird dieses Ergebnis durch die Feststellung der zu den Foci konvergierenden Faserzüge, welche receptorischen Organen entstammen und die motorischen Elemente physiologischerweise anregen. Konkrete Erfahrungen darüber stehen bereits zur Verfügung². Weitere experimentell ebenfalls schon zum Teil bekanntgegebene Befunde betreffen die Rolle des Kleinhirns im Rahmen der behandelten somatomotorischen Leistungen [5, 25]. Unmittelbares Interesse bietet ferner die Behandlung der oben besprochenen Befunde im Rahmen der extra-pyramidalen Motorik [22], außerdem die Verkettung der ereismatischen

² [3, 4, 6–9, 11, 18–21, 24, 26–28].

und teleokinetischen Motorik (207, S. 33 ff.). Beide sind Grundlagen der Willkürmotorik [2], und deren Motivierung durch Triebe, Gefühle und Stimmungen kann auch endogen und exogen, ebenso durch elektrische Reizung im Hirnstamm angeregt werden [15, 17]. So wird man schließlich zum Programm der Verhaltensforschung geführt, die den Menschen mit einschließen sollte [5, 10]. In diesem Arbeitsgebiet ist eine Koordination arttypischer Verhaltensweisen zur cerebralen Organisation anzustreben. Die schrittweise Integration der erwähnten Problemkreise ist voraussichtlich an eine Entwicklung der Methodik gebunden, wie sie derzeit mit Erfolg im Gange ist [29]. Wenn für die erwähnten prospektiven Forschungsthemen geeignete Mittel und Wege benutzt werden, kann man hoffen, daß durch Reiz- und Ausschaltungsexperimente wie durch Ableitung von Aktionspotentialen, näherungsweise die physiologisch wie klinisch dringlich nötige Einsicht in sensomotorische und umfassendere Funktionsweisen des Gehirns erreicht werden wird.

Zusammenfassung

1. Im Anschluß an Teil I über die Somatomotorik und ihre physikalischen Prinzipien werden in diesem II. Teil experimentelle Erfahrungen über die *diencephal-mesencephale Regulierung der Körperhaltungen und gezielten Bewegungen* besprochen.
2. Voraussetzung treffsicherer Bewegungsabläufe ist eine definierte *Ausgangsstellung*. Sie entspricht der *Bereitschaft zum Handeln* und ist als *dynamisches Gleichgewicht in drei Raumebenen* automatisch gesichert. Lokalisierte Hirnreizversuche zeigen, daß Kopf- und Körperbewegungen in der Vertiko-sagittal-, der Frontal- und der Horizontalebene von distinkten Foci im Zwischen- und Mittelhirn gesteuert werden: Aufwärts- und Abwärtsbewegung, Raddrehung und Wendungen in der Horizontalebene.
3. Diese reizbedingten Effekte sind Bewegungen, welche normalerweise *passive Deviationen kompensieren* und so die motorische Bereitschaftsstellung gewährleisten.
4. Die kompensatorischen Bewegungen von Kopf- und Vorderkörper vertikal ab- und aufwärts, Raddrehen um die Längsachse, entgegen und im Sinne des Uhrzeigers werden jeweils von lokalisorisch getrennten Foci aktiviert. Analoges gilt für Wenden nach der Seite der Reizstelle (ipsiversiv) oder in entgegengesetzter Richtung (contraversiv). Diese richtungsspezifische *Beziehung zwischen cerebralem Ort und motorischer Manifestation entspricht einem exzentrisch projizierten Koordinaten-system*, dessen Vertikalachse mit der Schwerelinie koinzidiert.

5. Durch kombinierte Aktivität der richtungsspezifischen Foci werden die *Bewegungen im dreidimensionalen Raum motorisch beherrscht und receptorisch kontrolliert*, u. a. durch den Vestibularapparat. So wird

die Vielfalt möglicher Bewegungen motorisch wie receptorisch auf senkrecht zueinander stehende Komponenten der 3 Raumebenen reduziert. Experimentelle Befunde zeigen, daß dieses sensorische und motorische Ordnungsprinzip auch die nervösen Verbindungen einbezieht. Die Sicherung der Körperhaltung beruht somit auf dem *Zusammenspiel durchgehender, richtungsspezifischer Systeme*.

6. Ausschaltungsexperimente bestätigen die beschriebenen Verhältnisse. Sie beweisen zudem eine *Tonisierung der richtungsspezifischen Systeme im Wachzustand*. Gezielte Bewegung ist die Manifestation eines gerichteten Übergewichtes, das durch Intention oder exteroceptive Reize gesteuert sein kann, deren Wirkungen sich den stabilisierenden Kräften additiv überlagern.

7. Der hirnanatomisch orientierte Begriff eines „motorischen Zentrums“ sollte nach physiologischen Gesichtspunkten revidiert werden. Die cerebrale Organisation der Motorik entspricht einer funktionellen Manifestation neurophysiologischer Mechanismen, deren Substrat in verschiedenen Hirnregionen mit Bevorzugung bestimmter Bewegungsregulationen vertreten ist.

8. Die auf Leistung ausgerichteten Bewegungen können im Reizexperiment durch verschiedene Symptome kompliziert sein. Diese beruhen auf Miterregung systemfremder Elemente. Eine besondere Kategorie steht zum Vegetativum in Beziehung und bewirkt eine organische Umstimmung der Funktionsbereitschaft.

Mein Dank gilt Herrn Kollegen O. Wyss, der mir als Nachfolger im Amt den nötigen Arbeitsraum überließ, zeitweise auch die technische Hilfe, Herrn MAX JENNY. In finanzieller Hinsicht richtet sich mein Dank an den Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Literatur

- [1] AKERT, K.: Der visuelle Greifreflex. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **7**, 112 bis 134 (1949).
- [2] BERITOV, J. S. (BERITASHVILI): Neural mechanisms of higher vertebrate behavior (Engl. Übers.) Boston: Little, Brown & Co. 1965.
- [3] BÜRGI, S.: Das Tectum Opticum. Seine Verbindungen bei der Katze und seine Bedeutung beim Menschen. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **176**, 701—729 (1957).
- [4] —, u. V. M. BUCHER: Markhaltige Faserverbindungen im Hirnstamm der Katze. *Monogr. H.* 87. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1960.
- [5] DELGADO, J. M. R.: Free behavior and brain stimulation. *Internat. Rev. Neurobiol.* **6**, 349—449 (1964).
- [6] HASSLER, R.: Über die afferenten Bahnen und Thalamuskerne des motorischen Systems des Großhirns. I. Bindearm und Fasciculus thalamicus. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **182**, 759—785 (1949).
- [7] — Die zentralen Apparate der Wendebewegungen. II. Die neuronalen Apparate der vestibulären Korrekturwendungen und der Adversivbewegungen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **194**, 481—516 (1956).

- [8] HASSLER, R.: Thalamo-corticale Systeme der Körperhaltung und der Augenbewegungen. In: *Structure and function of the cerebral cortex*. TOWER and SCHADÉ, Proc. Second. Intern. Meeting of Neurobiol. Amsterdam 1959, p. 124—130. Amsterdam: Elsevier 1960.
- [9] — Motorische und sensible Effekte umschriebener Reizungen und Ausschaltungen im menschlichen Zwischenhirn. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **183**, 148—171 (1961).
- [10] — Spezifische und unspezifische Systeme des menschlichen Zwischenhirns. In: *Progr. in brain Research*, Vol. 5, p. 1—32. *Lectures on the Diencephalon*: BARGMANN and SCHADÉ. Amsterdam: Elsevier 1964.
- [11] —, u. W. R. HESS: Experimentelle und anatomische Befunde über die Drehbewegungen und ihre nervösen Apparate. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **192**, 488—526 (1954).
- [11a] HESS, W. R.: *Photogramm-Atlas von Stammganglien und Zwischenhirn der Katze. (Faser-Zellfärbung)*. Physiol. Inst. d. Univ. (u. Photogr. Inst. d. Eidg. Techn. Hochschule), Zürich 1937.
- [12] — Das Zwischenhirn als Koordinationsorgan. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **1**, 549—565 (1943).
- [13] — Zwischenhirn und Motorik. *Helv. physiol. pharmacol. Acta, Suppl. V*, 3—55 (1948).
- [14] — Korrespondierende Symptome aus Stirnhirn, innerer Kapsel und vorderem Thalamus. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **6**, 731—738 (1948).
- [15] — Das Zwischenhirn, Syndrome, Lokalisationen, Funktionen. (Monographie) Basel: Schwabe 1949.
- [16] — Hypothalamus und Thalamus. *Experimental-Dokumente*. Stuttgart: G. Thieme 1956 (Bilderatlas mit deutsch. und engl. Legenden).
- [17] — Psychologie in biologischer Sicht. Stuttgart: G. Thieme 1962.
- [17a] — Cerebrale Organisation somatomotorischer Leistungen: I. Physikalische Vorbemerkungen und Analyse konkreter Beispiele. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **207**, 33—44 (1965).
- [18] —, u. K. AKERT: Symposium über das Zwischenhirn. *Helv. physiol. pharmacol. Acta, Suppl. VI* (1950).
- [19] —, u. E. WEISSCHEDEL: Die höheren Reflexzentren der regulierten Körperhaltung. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **7**, 451—469 (1949).
- [20] — S. BÜRGI u. V. BUCHER: Motorische Funktion des Tektal- und Tegmentalgebietes. *Psychiat. et Neurol. (Basel)* **112**, 1—52 (1946).
- [21] HOLST, E. v. (posthum.), und ehemalige Mitarbeiter: 4. Biolog. Jahresheft 1964. Iserlohn/Westf.
- [22] JUNG, R., and R. HASSLER: The extrapyramidal motor system. In: *Handbook of physiology, neurophysiology II*, p. 863—927 (Ed.: J. FIELD, H. W. MAGOUN, V. E. HALL). Washington: Amer. Physiol. Soc. 1960.
- [23] —, u. E. WEISSCHEDEL: Das symptomatologische Studium motorischer Ausfallscheinungen nach lokalisierter subcorticaler Ausschaltung durch Elektrokoagulation. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **241**, 184—200 (1938).
- [24] KOELLA, W. P.: Motor effects from electrical stimulation of basal cerebellum in unrestrained cat. *J. Neurophysiol.* **18**, 559—573 (1955).
- [25] — Organizational aspects of some subcortical motor areas. *Int. Rev. Neurobiol.* **4**, 71—116 (1962).
- [26] MINKOWSKI, M.: Zur Kenntnis des Verlaufs, der Verbindungen und des Aufbaus der extrapyramidalen Bahnen, besonders in ihren Beziehungen zum Vestibularapparat, im Zusammenhang mit physiologischen Versuchen von W. R. HESS. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.* **51**, 99—138 (1943).

- [27] MONTANELLI, R. P., and R. HASSELER: Motor effects elicited by stimulation of the Pallido-thalamic System in the cat. In: Progr. in brain research, vol. 5, p. 56—66. Lectures on the Diencephalon: BARGMANN and SCHADÉ. Amsterdam: Elsevier 1964.
- [28] PLOOG, D.: Die Bedeutung der experimentellen Verhaltensforschung als Grundlagenwissenschaft für die klinische Psychiatrie. Jahrbuch 1963 der Max-Planck-Gesellschaften e. V. 130—148 (1963).
- [29] Wyss, O. A. M.: Beiträge zur elektrophysiologischen Methodik. VI. Ein Mittelfrequenz-Reizgerät. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **23**, 31—37 (1965).

Prof. Dr. W. R. HESS
CH 8006 Zürich (Schweiz)
Goldauer Straße 25