

VII.

Die Bedeutung der Sehhügel auf Grund von experimentellen und pathologischen Daten.

Von Prof. W. Bechterew aus Kasan.

Ende des Jahres 1882 überlegte ich den Plan einer experimentellen Bearbeitung des Mechanismus, vermittelst dessen die sogen. affectiven oder Ausdrucksbewegungen ausgeführt werden. Ich beabsichtigte dabei in möglichst genauer Weise die Localisation derjenigen Centralgebiete festzustellen, deren Betheiligung an dem Zustandekommen der Ausdrucksbewegungen als nothwendig erachtet werden muss.

Bei diesen Untersuchungen stellte es sich heraus, dass die hervorragendste Rolle in dieser Hinsicht den Sehhügeln zufällt. In Folge dessen waren alle meine späteren Forschungen fast ausschliesslich auf das Studium der Function dieser Gebilde gerichtet, welche bisher einen der dunkelsten Abschnitte in der Physiologie des Nervensystems ausmachte.

Als Ergebniss dieser Forschungen erscheint vorliegende Abhandlung, die also die Darstellung experimenteller Daten enthält, welche die Function und Bedeutung der Sehhügel aufklären. Ich habe auch vorhandene Thatsachen und Beobachtungen aus der Pathologie des Menschen nicht ausser Acht gelassen, soweit dieselben zu bezeichnetem Gegenstand in Beziehung stehen; sie sind am Schluss der Arbeit angeführt. Allein der Wunsch, die Darstellung nicht in die Länge zu ziehen, bewog mich, die Uebersicht klinischer Thatsachen möglichst gedrängt zu fassen, wobei selbstverständlich eine eingehendere Analyse aller in der Literatur verzeichneter Fälle mit Affection der Sehhügel vermieden werden musste.

Zur Bequemlichkeit der Darstellung schicke ich dem Hauptinhalt vorliegender Arbeit einige allgemeine Bemerkungen voraus, welche die Ausdrucksbewegungen im Allgemeinen und ihre Aeusserungsweise bei einigen Thiergattungen im Besonderen betreffen.

Ueber affective oder angeborne Ausdrucksbewegungen.

Mit der Benennung „Ausdrucksbewegungen“ bezeichnet die Psychologie diejenigen complicirten Aeusserungen der Bewegungsphäre, welche zur gegenseitigen Verständigung verwandter Geschöpfe dienen, indem sie die Aeusserung verschiedenartiger Seelenzustände vermitteln. Aber im physiologischen Sinne kann eine solche Benennung nicht als passend gelten, da dieselbe offenbar die verschiedenartigsten Bewegungen umfasst, — sowohl willkürliche und zweckmässige, die in Folge lang währender Uebung gewohnheitsmässig geworden sind, als auch unwillkürliche, auf welche der Wille gar keinen oder nur sehr geringen Einfluss besitzt. So kann man z. B. das Nicken des Kopfes, welches die bejahende oder verneinende Beziehung unseres Denkprozesses zu gegebenen Bedingungen ausdrückt, zweifelsohne als eine Bewegung betrachten, die anfänglich vollkommen willkürlich war und nur durch oftmalige Ausübung so angewöhnt ist, dass sie von uns bei jeder passenden Gelegenheit ausgeführt wird. Die articulirte Sprache, als eine zum Ausdruck der verschiedenartigsten psychischen Prozesse dienende Bewegung, beruht aller Wahrscheinlichkeit nach in ihrer Grundlage vorzüglich auch auf einem willkürlichen Act, der bei seiner ursprünglichen Entwicklung lang andauernder Uebung bedarf, in welcher die Imitation, wie bekannt, immer eine bedeutende Rolle spielt. Andere Ausdrucksbewegungen dagegen, wie verschiedene unter dem Einflusse von Gemüthsbewegungen hervorgebrachte Laute, das Aufrichten der Kopfhaare beim Erschrecken, das Erröthen des Gesichts als Zeichen der Scham, das Weinen, Lachen und andere mannichfaltige mimische Bewegungen des Gesichts als Ausdruck verschiedenartiger Gemüthszustände, hauptsächlich verschiedener Affecte (Freude, Zorn, Kummer, Gram u. s. w.), beruhen weder auf Imitation, noch auf Gewohnheit oder Uebung. Diese Bewegungen sind mit wenigen Ausnahmen von unserem Willen ganz unabhängig. Sie kommen jedesmal zu Stande, wenn in unsere Bewusstseinssphäre irgend welche einen gewissen Spannungsgrad besitzende Empfindungen und Gefühle eindringen.

In Berücksichtigung dieser Thatsachen ist schon a priori anzunehmen, dass diese letzteren Bewegungen, die auf Grund

einer angeborenen Organisation erfolgen, vermittelst eines besonderen Mechanismus zu Stande kommen, der mit dem der Uebertragung und Ausführung willkürlicher Impulse vorstehenden Nervenbahnsystem in keiner directen Verbindung stehe. Abgesehen davon können zu Gunsten einer solchen Anschauung noch folgende Angaben beigebracht werden:

1. Fast alle bezeichneten Bewegungen stehen in der innigsten Beziehung zu gewissen Arten von Empfindungen; viele der selben entstehen nicht selten unmittelbar unter dem Einfluss peripherischer Reize und zwar mit solcher Gewalt, dass wir dieselben durch Willensanstrengung weder zu unterdrücken, noch zu hemmen im Stande sind (Bewegungen des Lachens beim Kitzeln, Aneinanderstemmen der Kiefer und Schreien unter dem Einfluss von Schmerzempfindungen u. s. w.).

2. Es ist bekannt, dass der grösste Theil dieser Bewegungen von solchen Erscheinungen begleitet wird, auf welche der Wille gar keinen oder nur sehr geringen Einfluss besitzt (vasomotorische Erscheinungen, Beschleunigung oder Verlangsamung der Herzthätigkeit und Respiration, secretorische Absonderungen, Veränderungen in der Thätigkeit excretorischer Organe, wie der Harnblase und des Mastdarms).

3. Einige Ausdrucksbewegungen, wie die mimischen Bewegungen des Mundes und der Nase, haben eine solche Aehnlichkeit mit ächten Reflexen, dass sie so zu sagen als ihre Wiederholung gelten können. Hier ist auch die Beständigkeit zu erwähnen, mit welcher Ausdrucksbewegungen unter der Einwirkung bestimmter Empfindungen und Gefühle bei verschiedenen Individuen und sogar bei verschiedenen Völkerstämmen geäussert werden.

Endlich 4. wissen wir, dass viele dieser Bewegungen schon so zu sagen an der Schwelle des bewussten Lebens existiren, indem sie von den ersten Augenblicken des extrauterinen Lebens des Individuums an geäussert werden, wo von bewussten willkürlichen Impulsen gar keine Rede sein kann. Andere dieser Bewegungen erscheinen jedenfalls viel früher, als die mehr complicirten willkürlichen Acte.

Diese Thatsachen bewegen mich, aus der allgemeinen Kategorie der Ausdrucksbewegungen eine ganze Gruppe solcher auszusondern, deren Hauptcharakteristik in dem Fehlen jeglicher

Willkürlichkeit besteht. Zum Unterschied von den zweckmässigen oder willkürlichen Ausdrucksbewegungen nennen wir sie „affective oder angeborne Ausdrucksbewegungen“¹⁾.

Letztere werden fast bei allen Wirbelthieren angetroffen und dienen hauptsächlich zum Ausdruck von Gemüthsbewegungen oder Affecten, während die willkürlichen Ausdrucksbewegungen, die zu ihrer höchsten Entwickelungsstufe beim Menschen gelangen, vorzüglich zur Aeusserung ruhiger Gedanken- und Vorstellungsreihen bestimmt sind. Zweifelsohne besitzen auch einige höhere Thiere, besonders von den gezähmten, die Fähigkeit, ihre Vorstellungen vermittelst solcher Bewegungen einigermaassen zum Ausdruck zu bringen, die auf willkürlichen Impulsen beruhen. Aber jedenfalls sind die meisten Ausdrucksbewegungen gesammter Thiere ebenso unwillkürlich, wie beim Menschen das Lachen, Weinen, Schmerzgeschrei u. s. w., indem sie in der That nur zum Ausdruck von Gemüthsbewegungen dienen.

In nachstehender Darstellung werden wir ausschliesslich die angebornen Ausdrucksbewegungen berücksichtigen.

Die Ausdrucksweisen einiger Thiergattungen.

Es liegt uns jetzt ob, diejenigen Ausdrucksweisen zu besprechen, die in der Folge den Gegenstand unserer Beobachtungen an operirten Thieren ausmachen werden. Ohne auf besondere Vollständigkeit unserer Beschreibung Anspruch zu erheben, beschränken wir uns hier auf ganz allgemeine Bemerkungen, betreffend die Gefühlsäusserungen vorzüglich derjenigen Thiere, die uns als Versuchsobjecte dienten.

¹⁾ Viele Autoren gebrauchen für die meisten der von uns „angeborne“ genannten Ausdrucksbewegungen die Bezeichnung „Psychoreflexe“. In der That wird diese Benennung einigermaassen dadurch gerechtfertigt, dass die meisten der bezeichneten Bewegungen auf rein reflectorischem Wege angeregt werden können; doch halte ich trotzdem diesen Namen für nicht ganz glücklich gewählt. Zur hauptsächlichen Charakteristik dieser Bewegungen dient weniger der Umstand, dass sie auf reflectorischem Wege hervorgerufen werden können oder an und für sich mit reflectorischen Bewegungen Ähnlichkeit besitzen, als vielmehr die Eigenschaft, dass sie, wie erwähnt, ganz unwillkürlich unter dem Einfluss bestimmter Veränderungen in unserem Vorstellungsinhalt, besonders unter dem Einfluss von Gemüthsbewegungen, angeregt werden.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass das Ausstossen von Lauten bei den verschiedensten Thieren eines der hauptsächlichsten Mittel zur Gefühlsäusserung bildet. Bei einigen niederen Thieren, z. B. den Fröschen, kennen wir beinahe gar keine anderen Ausdrucksbewegungen ausser der Stimmäusserung, welche von diesen Thieren zur Kundgebung sowohl ihrer guten Laune, als der schmerhaftesten Empfindung benutzt wird.

In der That, wenn an einem warmen Sommerabend ein Chor von Fröschen sich hören lässt, wie Goltz bemerkt, nimmt man nicht ohne Grund an, dass die Bewohner des Sumpfes dadurch ihre angenehme Stimmung kundgeben. Es dient diesen Thieren die Stimme anscheinend zum gewohnten Ausdrucksmittel angenehmer Empfindungen. Ferner benutzen die Frösche unzweifelhaft ihre Stimme während der Brunstzeit, indem sich Mitglieder beider Geschlechter gegenseitig anrufen. Im Anfang des Frühlings hörte ich nicht selten ein solches gegenseitiges Zurufen zwischen Männchen und Weibchen, die in verschiedenen Gefässen eingeschlossen waren. Ausserdem ist es bekannt, dass es leicht gelingt, den Frosch zur Stimmäusserung zu bringen, indem man das Thier längs dem Rücken mit zwei benässtten Fingern streichelt. Andererseits werden starke schmerzhafte Empfindungen, wie Quetschung eines Fusses, beim Frosch auch nicht selten von einer Stimmäusserung begleitet, die in diesem Fall einen etwas verschiedenen Ton annimmt. Allerdings zeichnet sich die Stimme des Frosches durch grosse Eintönigkeit aus.

Bei höheren Wirbelthieren, wie bei Vögeln und Säugethieren, bietet die Stimme ein noch wichtigeres Mittel für das Ausdrücken ihrer Empfindungen, was schon aus dem Umstand ersichtlich wird, dass diese Thiere zur mannichfältigen Aeusserung ihrer Stimme befähigt sind.

Der Gesang der Vögel ist anscheinend stets mit angenehmen Empfindungen verbunden. Es ist auch bekannt, dass diese Thiere sich gegenseitig anrufen, hauptsächlich zur Brunstzeit; das Männchen sucht nicht selten das Weibchen durch seinen angenehmen Gesang zu gewinnen. Aber auch bei plötzlicher Schmerzempfindung schreien viele dieser Thiere auf; erschreckt, stossen sie nicht selten lautes Wehgeschrei aus, worin ihr aufgeregter Zustand sich äussert.

Von den gezähmten Vögeln benutzen die meisten auch oft ihre Stimme um ihre Gefühle auszudrücken. Unsere Haushühner begrüssen bei ihrem frühen Erwachen mit ihrer Stimme das Erscheinen der Helligkeit. Sie beantworten den Ruf des Hahnes, gackern ängstlich in Ansicht eines herniederstürzenden Habichts und stossen oft heftiges Geschrei aus, wenn ihnen Gefahr droht oder sie erschreckt sind.

Es ist leicht, wie ich mich überzeugt habe, diese Thiere durch verschiedenartige peripherische Reize zur Aeusserung ihrer Stimme anzuregen. Beim Streicheln des Rückens und besonders beim Ergreifen der Federn in dieser Gegend, auch beim Ergreifen der Schweiffedern stossen die meisten unserer Hühner eigenthümliche Laute aus; andererseits lassen sie bei heftigen Schmerzreizen, auch bei raschem Ergreifen der Haut am oberen Theil des Halses oder in der Nackengegend mit zwei Fingern, bei Kitzeln an den Seitentheilen des Rückens (im Besonderen der Axillargegend) nicht selten höchst scharfe Schreie hören.

An lebhaften Tauben gelingt es auch zuweilen eigenthümliche, einem kurzen Girren ähnliche Laute hervorzurufen, sowohl bei raschem Ergreifen der Federn in der Nackengegend, als auch unter dem Einfluss heftiger und plötzlicher schmerzhafter Reize. Tauben und Hühner lassen außerdem dauernd Geschrei ertönen, wenn man sie an einem Flügel in die Luft erhebt. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch für andere Vögelarten.

Bei den Säugethieren, von denen viele ihre Stimme zum Ausdruck sehr mannichfältiger Empfindungen und Gefühle gebrauchen, als Freude, Schmerz, Zorn, Wuth, Schreck u. s. w., ist es am leichtesten, vermittelst heftiger peripherischer Reize Schreie hervorzulocken. Uebrigens ruft bei einigen Gattungen dieser Thierklasse, z. B. bei den Meerschweinchen, schon leises Kratzen an den Seitentheilen des Rückens eigenthümliche Laute hervor, ähnlich gezogenem und leisem Knurren; wenn man diese Thiere am Nacken ergreift, stossen sie fast immer heftiges Geschrei aus. Ebenso bringt bei Katzen, besonders bei jungen Kätzchen, gelindes Kratzen an den Seitentheilen des Rückens nicht selten Miauen und dumpfe stöhrende Laute hervor, die sich deutlich von dem durchdringenden Geschrei unterscheiden, welches diese Thiere bei allen mehr oder wenigen heftigen Schmerzreizen er-

tönen lassen. Andererseits wird bei der Katze Streicheln des Rückens, wie bekannt, von Brummen begleitet. Auch junge Hündchen bellen und winseln zuweilen beim leisesten Kratzen an den Seitentheilen des Rückens.

Es ist schwer, mit Bestimmtheit zu sagen, welche Bedeutung der Umstand haben kann, dass anscheinend reine Tastreize an gewissen Stellen des Körpers bei vielen Thieren von deutlicher Stimmäusserung begleitet werden. Wir können hier nur darauf hinweisen, dass auch beim Menschen eine analoge Erscheinung in dem lauten Lachen hervortritt, welches durch Kitzeln, besonders an den Seitentheilen der Brust und in der Axillargegend, hervorgebracht wird.

Die meisten Wirbelthiere, vielleicht nur die niedrigsten Typen ausgenommen, besitzen die Fähigkeit, ausser der Aeusserung ihrer Stimme noch eine Menge anderer Ausdrucksbewegungen auszuführen. Einige dieser Bewegungen werden auch von Lauten begleitet, die jedoch nicht durch Vermittelung der Stimmorgane zu Stande kommen. Zum Beispiel von den zu Versuchen benutzten Thieren lassen Tauben im Falle starker Misshandlung ein besonderes Klopfen in der Brust hören. Kaninchen klopfen heftig mit ihren Pfoten an den Boden, wenn sie ärgerlich werden. Dasselbe Verfahren benutzen sie, wie bekannt, um ihre Gefährten anzulocken.

Ferner gehört zu den verbreiteten Ausdrucksbewegungen der Vögel sowohl, als der Säugethiere Erheben der Hautbedeckungen, was am öftesten in zornmüthigen Zuständen geschieht¹⁾. Erinnern wir uns an die Hahnenkämpfe, während welcher die sichelförmigen Halsfedern der Gegner sich fächerartig aufrichten. Eine brütende Henne, durch einen ihr sich nähernden Hund aufgebracht, wirft sich demselben mit Geschrei entgegen, indem alle Federn ihres Rumpfes und Halses sich erheben, der Schwanz ausgebreitet und nach oben gerichtet, die Flügel halb zurückge-

¹⁾ Viele Amphibien und Reptilien, die nicht über Hautbedeckung oder Muskeln für Aufrichtung derselben verfügen, besitzen anstatt dessen die Fähigkeit, sich durch Luft aufzublasen. Diese Erscheinung, die auch den Fröschen eigenthümlich ist, wird von Darwin in treffender Weise dem Aufrichten der Hautbedeckungen höherer Thiere an die Seite gestellt (Darwin, Ueber den Ausdruck der Empfindungen).

schlagen werden¹⁾). Ein ähnliches Aufrichten der sichelförmigen Halsfedern gelingt es auch während des geschlechtlichen Actes der Haushühner wahrzunehmen. Wenn der Hahn einem Weibchen auf den Rücken springt und mit seinem Schnabel dessen Haut in der Nackengegend fest erfasst, so neigt die Henne immer mit einem heftigen Aufschrei ihren Kopf zum Boden und breitet Schwanz und Flügel ein wenig aus, wobei zugleich auch ein Aufrichten der Halsfedern bemerkt wird. Schliesslich wird ein Aufrichten der Federn an Vögeln auch unter vielen anderen Bedingungen beobachtet. Es ist bekannt, dass wenn die Federn an einem Huhn stark aufgewühlt werden, dasselbe sie an der ganzen Körperoberfläche aufrichtet, bevor es sie schüttelt.

Aufrichten des Felles am Rücken stellt bei vielen Haustieren (Katzen, Hunden u. a.) anscheinend am öftesten unter dem Einfluss von Zorn oder Angst sich ein und lässt sich dasselbe am leichtesten durch heftige und oftmalige Schmerzreize hervorrufen.

Beim Menschen bietet bekannterweise eine ähnliche Erscheinung die sogen. Gänsehaut, die sowohl durch Angst als durch Kälte hervorgebracht wird. Bei starkem Erschrecken stehen zuweilen auch die Haare am Kopf zu Berge.

Eine nicht weniger verbreitete Ausdrucksbewegung sind bei den Säugetieren unzweifelhaft Bewegungen der Ohren; nur beim Menschen, den höheren Affen und einigen Wiederkäuern dienen die Ohren fast gar nicht zu Ausdrucksbewegungen. Bei den meisten anderen Säugetieren jedoch „dient“, nach Darwin's Bemerkung, „eine leichte Veränderung in der Stellung der Ohren als sicherstes Zeichen einer Veränderung der Stimmung, wie man täglich an Hunden sich überzeugen kann“. Aufrichten der Ohren (Ohrenspitzen) ist bekannterweise am öftesten ein Ausdruck von Aufmerksamkeit. Zurücklegen der Ohren dagegen und Anziehen derselben an den Kopf gilt bei allen Carnivoren mit Recht als Zeichen böser Laune. Aber auch heftiger Schreck wird bei vielen Haustieren (Hunden, Katzen und Meerschweinchen) von raschem Andrücken der Ohren begleitet. Letztere Bewegung lässt sich bei diesen Thieren ebenfalls reflectorisch durch plötzliches Anblasen der Gesichtsgegend hervorbringen.

¹⁾ Eine schöne Abbildung einer Henne in dieser Pose findet man bei Darwin a. a. O.

Viele Säugetiere sind bekannterweise auch befähigt, verschiedene Gemüthsbewegungen durch charakteristische Gebärden im Gesicht auszudrücken: Ratten, Katzen, Hunde und viele andere Thiere fletschen die Zähne, wenn sie zornig sind. Ein ähnliches Zähnefletschen lässt sich bei ihnen besonders leicht durch Reizung der Gesichtshaut (Schläge mit einem Stöckchen, Kneifen, Stechen u. s. w.) hervorrufen. Bei anderer Laune führen einige dieser Thiere, z. B. Hunde, andere mimische Gesichtsbewegungen aus, die fast immer von charakteristischen Bewegungen des Schweifes und Rumpfes begleitet werden.

Bei den höheren Affen und beim Menschen bilden bekannterweise Veränderungen des Gesichtsausdruckes eine der gewöhnlichsten Bewegungsarten, die jede mehr oder weniger ausgeprägte Schwankung der Stimmung begleiten.

Hier haben wir nur die am meisten verbreiteten Ausdrucksweisen einiger Thiere angedeutet. Doch unterliegt es keinem Zweifel, dass viele dieser Thiere noch eine Reihe anderer Bewegungen ausführen, die Dank ihrer stereotypen Beständigkeit ebenfalls in die Kategorie der Ausdrucksbewegungen gehören. So ist es bekannt, dass das Huhn im Moment der Gefahr mit heftigem Gackern seinen Kopf hoch erhebt und sich unruhig seitwärts umsieht. Das Aufrichten des Kopfes wird an Hühnern leicht auch dadurch bewirkt, dass man sie an den Schweißfedern ergreift. Die meisten Vögel stossen, wenn sie hungrig sind, mit dem Schnabel auf den Boden und umgebende Gegenstände, sogar dann, wenn sie nichts, was ihnen zur Nahrung dienen könnte, daran bemerken. Ferner beobachtete ich, dass Meerschweinchen im hungrigen Zustande oft Kaubewegungen mit ihren Kiefern ausführen.

Ueber die reflectorische Anregung complicirter Ausdrucksbewegungen an Thieren mit abgetragenen Grosshirnhemisphären.

In Obigem haben wir versucht zu zeigen, dass viele Ausdrucksbewegungen an Thieren unmittelbar nach einem bestimmten Reiz sich einstellen. In diesen Fällen handelt es sich anscheinend um ein rein reflectorisches Zustandekommen derselben. Indess die einfache Beobachtung an gesunden Thieren ergibt noch

nicht die Möglichkeit, die in dieser Weise hervorgerufenen Bewegungen als ächte Reflexe anzuerkennen, da hierbei doch keine absolute Beständigkeit in dem Verhältniss von Ursache und Wirkung stattfindet. An gesunden Thieren folgt eine gewisse Ausdrucksbewegung nicht obligatorisch jedesmal demjenigen Reize, durch welchen sie gewöhnlich ausgelöst wird. Im Gegentheil, bei mehr oder weniger häufiger Wiederholung derselben Reize pflegt das Thier an dieselben sich so zu gewöhnen, dass es bald aufhört, auf dieselben mit einer bestimmten Bewegung so beständig zu reagiren, wie anfangs. Ein Huhn z. B. schreit gewöhnlich, wie wir gesehen haben, wenn man rasch seine Haut in der Nackengegend ergreift, und dieser Versuch lässt sich einige Male mit beständigem Erfolg wiederholen. Doch bald verschwindet die Beständigkeit dieser Erscheinung, und das Schreien stellt sich nicht mehr jedesmal bei derselben Manipulation ein.

Ohne Zweifel lässt sich diese Thatsache leicht dadurch erklären, dass ein gesundes Thier im Stande ist, das Eintreten einer reflectorischen Bewegung einigermaassen aufzuhalten; einen unumstösslichen Beweis dafür, dass wir es hier mit einem ächten Reflex zu thun haben, kann nur das Experiment mit Abtragung der Grosshirnhemisphären an Thieren liefern.

In der That ist es von Interesse zu wissen, ob diese oder jene Ausdrucksbewegungen an Thieren mit abgetragenen Grosshirnhemisphären vermittelst derjenigen Reize ausgelöst werden können, welche sie mit solcher Leichtigkeit an gesunden Thieren hervorrufen. Die von mir in dieser Richtung an verschiedenen Thieren angestellten Versuche haben, wie wir unten sehen werden, zu positiven Resultaten geführt.

Versuche an Fröschen.

Vor nicht sehr langer Zeit hat Goltz¹⁾ durch seine glänzenden Versuche dargethan, dass Frösche mit abgetragenen Hemisphären jedesmal beim Streicheln des Rückens quaken. Diese Erscheinung ist um so mehr merkwürdig, als am Hervorbringen des Quakens in diesem Fall ausschliesslich Tastimpulse betheiligt sind. Der ganze Unterschied zwischen einem operirten

¹⁾ Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869.

und einem gesunden Frosch, bezüglich der Aeusserung der Stimme, besteht darin, dass ersterer niemals von selbst, aus eigener Initiative quakt, wie es gesunde Frösche thun; dafür aber quakt ein operirter Frosch zum Unterschied von letzteren obligatorisch, ohne Ausnahme, jedesmal beim Streicheln des Rückens. Hier haben wir es also mit einem ächten Reflex zu thun, der unausbleiblich, jedesmal, einem bestimmten Hautreiz folgt.

Goltz hat ausserdem gezeigt, dass das Quaken eines seiner Hemisphären beraubten Frosches vollkommen dem Gesetze der Reflexhemmungen unterworfen ist, indem ein heftiger Schmerzreiz, durch Zerquetschen einer Pfote hervorgerufen, die Aeusserung der Stimme aufhebt, jedoch nur für kurze Zeit; schon nach Verlauf einiger Minuten nach dem Reiz beginnt das Thier gewöhnlich von Neuem bei jedem Streicheln des Rückens zu quaken.

Alle diese Thatsachen habe ich durch eigene Versuche geprüft, und halte ich es für unnöthig, die Beschreibung der Erscheinungen selbst, die von Goltz so schön geschildert sind, in irgend einer Beziehung abzuändern. Es ist hier nur nothwendig zu erwähnen, dass es gelingt, eine Aeusserung der Stimme am Frosch mit abgetragenen Hemisphären auch vermittelst starker Schmerzreize (Elektrisirung sensibler Nervenstämmen, Zerquetschen einer Pfote u. s. w.) hervorzurufen; dabei lässt sich anscheinend ein Unterschied der Stimme von dem gewöhnlichen Quaken wahrnehmen, welches beim Streicheln des Rückens sich einstellt. Ausserdem bemerkte ich, dass ihrer Hemisphären beraubte Frösche noch die Fähigkeit bewahren, sich aufzublasen. Wenn man am operirten Frosch durch Zusammendrücken des Körpers den grössten Theil der in der Brust enthaltenen Luft austreibt, so sammelt er bei Application irgend welcher äusserer Reize (Streicheln des Rückens, Quetschen der Pfote) bald von Neuem einen beträchtlichen Luftvorrath in seiner Brust an; während des reflectorischen Quakens geht ein Theil desselben beständig in die Mundhöhle über, aber noch vor der nächstfolgenden Stimmäusserung kehrt er in den Brustkasten zurück¹⁾.

¹⁾ Anderer, die Zerstörung der Hemisphären am Frosch begleitender Erscheinungen thue ich hier nicht Erwähnung, da dieselben in dem citirten Werk von Goltz ausführlich geschildert sind.

Versuche an Vögeln.

An Tauben und Hühnern habe ich die Zerstörung der Grosshirnhemisphären wiederholt angestellt, indem ich letztere mit Hilfe eines Löffels abtrug. Die gewöhnlichen, dieser Operation folgenden Erscheinungen sind schon mehr oder weniger aus den von früheren Autoren gegebenen Beschreibungen bekannt, und ich halte es daher für überflüssig, auf dieselben hier ausführlich einzugehen. Es genügt zu bemerken, dass die auffallendsten Erscheinungen an solchen Thieren in dem vollständigen Fehlen jeglicher bewussten Perception sowohl von Empfindungen und Gefühlen, als von Intellectäusserungen bestehen. Diese Thiere erinnern an eine Maschine, die nur unter der Einwirkung äusserer Impulse in Thätigkeit versetzt wird. Sie äussern kein Verlangen, weder nach einer Ortsveränderung, noch nach Stillung von Hunger oder Durst; aber sie können stehen und sogar Schritte machen, wenn man sie zur Locomotion anregt, und sie besitzen die Fähigkeit, auf einer dünnen Stange zu sitzen. In die Luft geworfen, fliegen sie ganz regelmässig, allein bald lassen sie sich wieder auf ihren Platz nieder und nehmen eine unbewegliche Stellung mit geschlossenen Augen an. Bei langsamer passiver Ortsveränderung des Rumpfes und der Extremitäten gelingt es leicht, dem Thier die sonderbarsten Positionen zu geben (z. B. es auf die Brust mit gestrecktem oder unter den Rumpf geschobenem Kopf, auf die Seite oder den Rücken zu legen, in die Luft zu erheben, indem man es am Schnabelende festhält u. s. w.), die unbestimmt lange Zeit beibehalten werden. Aber es genügt, ein Geräusch oder eine Erschütterung der Unterlage hervorzubringen, auf welcher das Thier ruht, rasch irgend einen Theil seines Körpers zu berühren oder seiner Pfote einen Stich zu versetzen, um es sogleich sich erheben und seine unbewegliche Lage einnehmen zu lassen. Also es ist offenbar, dass die reflectorische Berichtigung der Gliederstellung sowohl, als die Function des Körpergleichgewichts von solchen Thieren regelrecht ausgeübt wird; jedoch alle diese Leistungen können nur bei Einwirkung äusserer Impulse zu Stande kommen. Zugleich erleiden die vegetativen Functionen des Organismus der operirten Thiere, auch die reflectorischen Verrichtungen der Medulla oblongata und spinalis, offenbar keine Veränderungen, so

dass diese Thiere sehr lange Zeit am Leben erhalten werden können, wenn man sie durch künstliche Fütterung ernährt.

Was die Ausdrucksbewegungen anbelangt, die an solchen Vögeln angeregt werden können, so will ich dieselben hier mit der Vollständigkeit schildern, welche der Wichtigkeit des Gegenstandes entspricht.

Eine Taube mit abgetragenen Grosshirnhemisphären lässt von selbst niemals ihre Stimme hören. Ich beobachtete solche Tauben im Verlaufe langer Zeit, zuweilen während mehrerer Monate, aber niemals bekam ich einen einzigen Laut von ihnen zu hören; jedesmal jedoch, wenn ich eine operirte Taube an einem Flügel in die Luft erhebe, beginnt sie heftig zu flattern und stösst dabei einen gezogenen Schrei aus, der dem Girren ähnlich ist. Ein eben solcher Schrei wird nicht selten gehört, wenn man die Taube rasch an der Haut der Nackengegend ergreift. Bei mehr oder weniger lang andauernder schmerzhafter Reizung an verschiedenen Körpertheilen werden die operirten Tauben immer sehr unruhig und schreien auch nicht selten auf.

In allen bezeichneten Fällen lassen die Tauben fast immer nur einen Schrei hören; zur Wiederholung desselben ist jedesmal ein neuer Reiz nothwendig. Uebrigens, wenn man zur Operation kräftige und lebhafte Tauben benutzt, ist der Schrei beim Erheben in die Luft oder beim Ergreifen der Nackengegend nicht selten ziemlich anhaltend und nur von kurzen Pausen unterbrochen. Ausserdem gelang es mir zuweilen an solchen Tauben, wenn sie durch irgend welche Reize in heftige Unruhe versetzt waren, das Brustklopfen hervorzurufen, welcher, wie oben erwähnt, auch von gesunden Tauben ausgestossen wird, wenn man sie stark beunruhigt.

Operirte Hühner sind mehr zur Untersuchung geeignet, als Tauben, da sie anscheinend zu mannichfältigerer Aeusserung von Ausdrucksbewegungen befähigt sind.

Nach Abtragung beider Grosshirnhemisphären lassen Hühner ebensowenig, wie Tauben, jemals von selbst einen Laut hören; aber schon bei leichtem Kitzeln oder Kratzen der Seitentheile des Rückens, vorzüglich aber in der Axillargegend, stösst das operirte Huhn unter Erscheinungen allgemeiner Unruhe einen scharfen und anhaltenden Schrei aus, welcher vollkommen dem-

jenigen ähnelt, den gesunde Hühner hören lassen, wenn sie nach lang andauerndem Kampf und Flucht sich gefangen sehen. Hingegen wird Kratzen an anderen Körpertheilen nicht von Stimmäusserung begleitet; aber letzteres findet gewöhnlich statt, wenn man das operirte Huhn rasch an den Federn des Rückens oder der Haut der Nackengegend anfasst. Rasches Ergreifen der Schwanzfedern an operirten Hühnern hat ebenfalls nebst Aufrichten des Kopfes Aeusserung der Stimme zur Folge. Endlich werden allerlei heftige Schmerzreize von operirten Hühnern mit äusserst scharfem Schreien begleitet. Bei sanftem Streicheln des Rückens, besonders beim Ergreifen der Schwanzfedern, stossen sie hingegen kurze abgebrochene Laute aus, welche an das ruhige Gackern gesunder Hühner erinnern, indem sie dabei etwas den Kopf erheben.

Unter allen bezeichneten Verhältnissen stellen sich die eigenthümlichen Stimmäusserungen an Hühnern mit derselben maschinennässigen Beständigkeit ein, wie das Quacken an Fröschen mit abgetragenen Hemisphären. Es lässt sich dabei leicht wahrnehmen, dass an operirten Hühnern, ebenso wie an Fröschen, zur Anregung der Stimmäusserung anscheinend reine Tastreize an bestimmten Körpertheilen (Kratzen oder Kitzeln der Seitentheile des Rückens, Ergreifen der Schwanzfedern, Streicheln des Rückens u. s. w.) genügen. Sogar die Eindrücke, die an die höheren Sinnesorgane gelangen, sind im Stande, wenigstens bei Hühnern mit abgetragenen Grosshirnhemisphären, reflectorische Stimmäusserung hervorzubringen. So gelang es mir, die Beobachtung zu machen, dass einige der von mir operirten Hennen zuweilen unmittelbar nach dem Krähen eines Hahnes ihre Stimme hören liessen, indem sie leise gackerten.

Von anderen der an Tauben und Hühnern mit abgetragenen Hemisphären sich darbietenden Erscheinungen kamen folgende zur Beobachtung: Durch irgend etwas beunruhigt, verlassen diese Thiere ihren unbeweglichen Zustand und sehen sich unruhig seitwärts um, wie es gesunde Thiere im Moment einer Gefahr thun. Unter dem Einfluss von Kälte richten die operirten Thiere immer ihre Federn auf und verbergen den Kopf darin. An operirten Tauben stellte ich nicht selten folgenden Versuch an: Während die Taube, durch nichts beunruhigt, in ihrem unbe-

weglichen Zustand beharrt, beginne ich langsam einen ihrer Füsse mit Schwefeläther zu bestäuben. Nach einiger Zeit beginnen die Federn an der ganzen Körperoberfläche sich aufzurichten, die Taube neigt ihren Kopf ein wenig zum Körper, wie es schlafende Vögel thun, und erhebt endlich den erkaltenden Fuss, indem sie denselben in den Brustfedern verbirgt. Wenn ich aufhöre zu bestäuben, so werden die Federn wieder nach Verlauf einiger Zeit gesenkt und das Thier nimmt allmählich sein gewöhnliches Aussehen an. Wenn ich jetzt die Taube leicht berühre, so sieht sie sich rasch seitwärts um, indem sie ihren Kopf erhebt, sich wiederholt schüttelt und zuweilen den einen oder anderen Flügel mit ihrem Schnabel putzt. Ein eben solches Schütteln der Federn wird nicht selten an operirten Tauben und Hühnern beobachtet, wenn man die Federn stark zerknittert.

Schliesslich habe ich vielmals beobachtet, dass Hühner und Tauben, wenn sie ungewöhnlich lange ohne Nahrung gelassen werden, herumgehen und zwecklos mit dem Schnabel an den Boden und umgebende Gegenstände zu klopfen anfangen.

Versuche an Säugethieren.

An allen Säugethieren, denen ich den grössten Theil der Grosshirnhemisphären abtrug, waren die Erscheinungen denjenigen ähnlich, welche an operirten Vögeln beobachtet wurden. Meerschweinchen, Ratten und Kaninchen mit abgetragenen Hemisphären konnten stehen und sogar sitzen, indem sie sich auf den Hintertheil ihres Körpers stützten. Sie machten auch einige Schritte, wenn man sie zur Bewegung anregte. Doch bei ihrer Locomotion kam immer einige Unbeholfenheit in der Beherrschung der Gliedmaassen zum Vorschein, indem nicht selten die Extremitäten ungeschickt unter den Körper glitten und überhaupt unrichtig gestellt wurden. Sich selbst überlassen blieben diese Thiere auch in ganz unbeweglicher Lage und reagirten überhaupt gar nicht auf solche Einwirkungen, die in gesundem Zustande Angst oder leidenschaftliche Erregungen hervorbrachten. Von selbst berührten sie niemals vorgesetztes Futter, wohl aber konnten operirte Meerschweinchen und Ratten noch kauen und sogar noch schlucken, wenn ihnen das Futter tief in die Mundhöhle hineingeschoben wurde.

Bei langsamer passiver Fortbewegung der Glieder und des Rumpfes der operirten Thiere gelang es, denselben die sonderbarsten und unbequemsten Stellungen beizubringen, in denen sie so lange beharrten, bis irgend ein äusserer Reiz (rasches Berühren der Körperoberfläche, ein Stich oder heftiges Geräusch) sie veranlasste, sich auf die Füsse zu erheben. Unter Einwirkung hellen Lichtes blinzelten diese Thiere nicht selten mit ihren Augenlidern, einige drehten sogar den Kopf zur Seite. Bei Einwirkung heftiger Hautreize (durch Electrisation oder Quetschen des Schwanzes und der Pfoten) erhoben sie sich gewöhnlich so gleich mit Geschrei von ihrem Platz und machten einige Sprünge oder liefen, doch blieben sie bald wieder stehen, um von Neuem ihre gewohnheitsmässige unbewegliche Lage einzunehmen.

Katzen und junge Hunde, denen die Grosshirnhemisphären entfernt waren, unterschieden sich von anderen Thieren dadurch, dass sie nicht stehen konnten; unter dem Einfluss heftiger Schmerzreize sprangen sie aber mit Geschrei auf und machten einige Schritte, indem beständig eine bedeutende Unbeholfenheit in dem Gebrauch der Glieder zum Vorschein kam.

Von den Erscheinungen, die an Säugethieren unsere Aufmerksamkeit verdienen, können folgende notirt werden:

- Ein operirtes Meerschweinchen, welches unbestimmt lange Zeit in unbeweglicher Lage verweilt, fährt bei jedem Geräusch zusammen, indem es kräftig seine Ohren schüttelt, wie dies gesunde Thiere thun, wenn sie erschreckt werden. Plötzliches Anblasen der Gesichtsgegend ruft beim Meerschweinchen ganz deutliche Bewegungen im Gesicht sowohl, als an beiden Ohren hervor. Jedesmal, wenn man die Nackenhaut leicht mit zwei Fingern ergreift, stösst es einen durchdringenden Schrei aus und läuft einige Schritte weit fort. Ein mehr oder weniger heftiger Schmerzreiz ruft zugleich mit Laufbewegungen lautes Winseln hervor. Beim Kratzen der Seitentheile des Rückens lässt das Thier gewöhnlich die eigenthümlichen, leisem Grunzen ähnlichen Laute hören, die nicht selten von gesunden Thieren hervorgebracht werden, besonders wenn sie dem anderen Geschlecht nachgehen. In einigen Fällen bemerkte ich bei länger fortgesetztem Kratzen in derselben Gegend Erheben des Felles an der Wirbelsäule, vorzüglich in der Halsgegend. Wenn ich

ein gesundes Meerschweinchen in Gegenwart eines operirten schreien liess, so warf letzteres nicht selten seine Ohren weit zurück und drehte zuweilen sogar den Kopf nach der Richtung des schreienden Gefährten. Endlich, wenn ich ein operirtes Meerschweinchen eine gewisse Zeit hungrern liess, begann es nicht selten mit seinen Kiefern Kaubewegungen auszuführen, die auch vermittelst mechanischer Reizung in der Gegend der Lippen ausgelöst werden konnten. Trotzdem berührte das Thier niemals das Futter, welches ihm vorgesetzt wurde. Sogar Einschieben desselben zwischen die Zähne war nicht genügend, um diese Thiere zum Fressen zu bewegen. Obgleich sie noch im Stande sind, Kohlblätter abzubeissen, wenn man solche in die Mundhöhle hineinschiebt, so schlucken sie doch niemals von selbst. Um diesen reflectorischen Act auszulösen, muss man das Futter immer bis zur hinteren Gaumenwand vorschieben. Trotz alledem ist die künstliche Ernährung operirter Meerschweinchen im höchsten Grade beschwerlich; meistens gehen sie nach Verlauf einiger Tage oder nach 1—2 Wochen an Inanition zu Grunde.

Ratten mit abgetragenen Grosshirnhemisphären stossen bei jedem mehr oder weniger heftigen Schmerzreiz ein Quietschen aus und machen einen oder mehrere Sprünge oder beginnen zu laufen; nach einiger Zeit bleiben sie stehen und nehmen wieder ihre unbewegliche Lage ein. Wenn ich dem Thiere stark den Schwanz quetsche, so zeigt es im ersten Moment die Absicht wegzuspringen; da es aber der Möglichkeit, seinen Schwanz zu befreien, beraubt ist, lässt es ein gezogenes klagendes Quietschen hören; darauf entblösst es momentan die Zähne und mit wütendem Ausdruck sich umdrehend ergreift es sowohl den Schwanz selbst, als das ihn quetschende Instrument. Beim leisesten Anblasen des Gesichtes treten Bewegungen der Schnauze und beider Ohren auf. Bei Reizung der Oberlippe oder der Nase durch leichtes Anschlagen eines hölzernen Stöckchens fletscht das Thier die Zähne und ergreift mit dem Ausdruck von Bosheit im Gesicht das Stöckchen mit den Zähnen mit solcher Gewalt, dass nur ein äusserst schmerzhafter Reiz an irgend einer anderen Stelle des Körpers es veranlasst, seine Zähne zu einem anderen Zweck freizumachen.

Kaninchen, denen beide Grosshirnhemisphären abgetragen

waren, liessen bei jeder mehr oder weniger heftigen schmerzhaften Reizung gezogenes „klägliches“ Winseln hören. Geräusch oder plötzliche Reizung der Haut mit elektrischen Strömen, zuweilen auch einfache Berührung, hatten bei ihnen heftiges Zusammenfahren des Körpers zur Folge, wobei auch Bewegungen der Ohren sich einstellten. Bei schwachen Hautreizen in der Gesichtsgegend und besonders beim Ergreifen der Oberlippe mit einer Pincette erfolgte an den operirten Kaninchen stets ganz deutliches Zurückziehen derselben nach hinten und oben. Dasselbe wurde auch bei stärkeren Reizen beobachtet, wobei die Thiere allgemeine Unruhe äusserten und einige sogar mit der Pfote an den Boden klopften, indem sie dasselbe charakteristische Geräusch hervorbrachten, welches man nicht selten von gesunden Kaninchen hören kann, wenn sie ärgerlich sind.

Kätzchen und erwachsene Katzen miauteten nach Abtragung der Grosshirnhemisphären schon bei leichtem Streicheln der Seitentheile des Rückens; schmerzhafte Reize dagegen, durch Quetschen des Schwanzes oder einer Pfote hervorgebracht, wurden immer von dem charakteristischen Schreien begleitet, welches die übliche Melodie in den sogenannten Katzenconcerten ausmacht. Wenn ich unmittelbar danach die operirte Katze am Rücken zu streicheln anfing, so stellte sich zuweilen sogleich Brummen ein, zuweilen in Begleitung der geschmeidigen Schwanzbewegungen, die bei gesunden Thieren als Ausdruck guter Laune gelten. Wenn ich die Schnauze des Thieres mit den Elektroden eines faradischen Stromes reizte, so nahm sein Gesicht einen bösen Ausdruck an, das Thier entblösste seine Zähne und die Ohren wurden zurückgelegt. Bei unmittelbarer Reizung der Ohrmuscheln kamen die Ohren auch in Bewegung und legten sich an den Kopf. Bei Annäherung eines Fläschchens mit Ammoniak an die Nase des Thieres begann es zu schnauben. Dasselbe trat zuweilen ein, wenn die Zunge mit bitteren Substanzen bestrichen wurde. Heftiges Einstechen in die Wangengegend und Reizung der Nasenschleimhaut hatten Erhebung der Oberlippe an derselben Seite zur Folge. Plötzliches und starkes Anblasen der Gesichtsgegend wurde von Schliessung der Augenlider, unbedeutendem Zurückziehen der Mundwinkel und Anlegen beider Ohren an den Kopf begleitet.

Endlich entfernte ich zuweilen jungen Hunden den grössten Theil der Grosshirnhemisphären. Nach dieser Operation hatte ein starker Schmerzreiz stets heftiges langgezogenes Winseln zur Folge. Schmerzhafte Reizung des Gesichts rief Entblössung der Zähne, Zurückziehen der Mundwinkel nach hinten, Rümpfen der Nase und andauerndes Winseln hervor. Bei weiterer Reizung stellte sich zuweilen Bellen ein. Wenn ich den Hund an einem Nasenflügel kniff, rümpfte er heftig die Nase und entblößte seinen Eckzahn an dieser Seite; Kneifen an dem anderen Nasenflügel hatte dasselbe an der anderen Seite zur Folge. Wenn ich danach anfing, dem Thier den Rücken zu streicheln, so nahm sein Gesicht sogleich den üblichen ruhigen Ausdruck an, und an einigen Hunden gelang es sogar, schwaches Wedeln des Schwanzes wahrzunehmen.

Ich muss hier erwähnen, dass es am leichtesten gelingt, alle beschriebenen Erscheinungen in den ersten Stunden nach der Operation zu beobachten. In der darauffolgenden Periode der entzündlichen Reaction werden einige der Reize, die bestimmte Bewegungen hervorriefen (besonders schwache, wie z. B. Tastimpulse), schon unwirksam; wenn aber die Thiere, wie die meisten Vögel, die Periode der entzündlichen Reaction überleben und nach einigen Tagen von der Operation sich erholen, so beginnen dieselben Reize wieder alle diejenigen Bewegungen hervorzurufen, welche sie unmittelbar nach der Operation zur Folge hatten¹⁾.

Unsere Experimente enthalten also den evidenten Beweis, dass es an den verschiedensten Thieren nach Abtragung der Grosshirnhemisphären noch gelingt, vermittelst entsprechender Reize diejenigen complicirten Bewegungsacte hervorzurufen, die von diesen Thieren im normalen Zustande zum Ausdruck ihrer Gemüthsbewegungen und Gefühle ausgeführt werden. Mit Rücksicht hierauf und zum Unterschied von einfachen Reflexbewegungen

¹⁾ Uebrigens gelang es an einigen der operirten Vögeln, sogar unmittelbar nach der Operation, nicht, eine reflectorische Stimmäußerung zu bewirken. In solchen Fällen liess ich gewöhnlich das Thier einige Tage in Ruhe, worauf es bei den üblichen Reizungen seine Stimme sowohl, als auch andere reflectorische Ausdrucksbewegungen zu äussern pflegte.

halten wir uns eben berechtigt, diese complicirten Bewegungsacte als reflectorische Ausdrucksbewegungen zu bezeichnen.

Aber es besteht bezüglich der letzteren Aeusserung zwischen gesunden und operirten Thieren ein wesentlicher Unterschied: erstere bringen Laute, wie auch andere Ausdrucksbewegungen nicht selten unabhängig von äusseren Impulsen (nur unter dem Einfluss psychischer Prozesse) hervor, während an operirten Thieren, denen das Organ der psychischen Thätigkeit zerstört ist, dieselben Erscheinungen nur nach Einwirkung irgend welcher peripherischer Reize zu Stande kommen. In einigen Fällen übrigens, z. B. beim Hungern, beginnen die operirten Thiere zuweilen auch Bewegungen (das Stossen der Vögel mit dem Schnabel an den Boden und an umgebende Gegenstände, Kaubewegungen bei Meerschweinchen) anscheinend ohne äussere Impulse auszuführen; doch auch hier muss die Aeusserung dieser Bewegungen zweifelsohne zu denjenigen inneren Reizungen in Beziehung gebracht werden, die unausbleiblich unter dem Einfluss des Hungers sich einstellen.

Ein anderer scharfer Unterschied der operirten Thiere von gesunden besteht darin, dass erstere auf jeden äusseren Reiz mit frappirender Beständigkeit durch eine bestimmte Bewegung antworten, was, wie wir wissen, an gesunden Thieren gar nicht beobachtet wird.

Diese Thatsache dient ohne Zweifel als Beweis dafür, dass die hier behandelten Erscheinungen ächte Reflexe sind. Hieraus ergiebt sich die natürliche Schlussfolgerung, dass im gesunden Zustande der Thiere (wie auch der Menschen) viele der Ausdrucksbewegungen, wenn sie unmittelbar einem bestimmten äusseren Reiz nachfolgen, reflectorischer Natur sind und nur Dank dem Einfluss des Willens einigermaassen gehemmt oder sogar angehalten werden können.

Ferner lehren unsere Versuche, dass die Reize, vermittelst derer es gelingt, an Thieren mit abgetragenen Grosshirnhemisphären Aeusserung der Stimme und andere Ausdrucksbewegungen hervorzurufen, sehr verschiedenartig sein können und je nach der Gattung des Thieres variiren. An einigen Thieren werden diese Bewegungen anscheinend nur durch Tast- und Schmerzreize ausgelöst, während bei anderen auch intensive Geschmacks-, Gehörs- und vielleicht sogar Gesichtseindrücke dieselbe Kraft be-

sitzen. Uebrigens unterliegt es keinem Zweifel, dass Haut- (sowohl Tast- als Schmerz-)reize fast bei allen Thieren eines der wirksamsten Mittel zur Auslösung reflectorischer Ausdrucksbewegungen sind.

Schliesslich lenkt in den geschilderten Versuchen die That-sache die Aufmerksamkeit auf sich, dass an Thieren mit abge-tragenen Grosshirnhemisphären ebenso, wie an gesunden, verschie-dene Reize von verschiedenen, aber immer von bestimmten Aus-drucksbewegungen begleitet werden. Bei einigen Säugethieren rufen, wie wir gesehen haben, schmerzhafte Reize gleichzeitig mit heftigem Geschrei boshaften Gesichtsausdruck hervor, wäh-rend einfaches Streicheln des Rückens nicht selten von Wedeln des Schwanzes und solchen Lauten (Knurren der Katze) be-gleitet werden, welche bei gesunden Thieren als Ausdruck zu-friedener Stimmung gelten.

Es ist merkwürdig, dass Tastreize nur von gewissen Stellen der Körperoberfläche aus im Stande sind, bestimmte Laute und Ausdrucksbewegungen hervorzubringen. Beim Frosch z. B. stellt sich das Quacken schon bei gelindem Streicheln des Rückens ein, während Streicheln anderer Körpergegenden, z. B. der Füsse, nichts der Art zur Folge hat. Bei Vögeln wird die Stimme ebenfalls bei einfachem Ergreifen der Federn des Rückens und der Nackengegend und bei sanftem Kratzen oder Kitzeln der Axillargegenden laut, während ähnliche Reize, an anderen Kör-perstellen applicirt, ein solches Schreien nicht hervorrufen. Das-selbe wiederholt sich einigermaassen bei mehreren Säugethieren.

Heftige Hautreize dagegen, die bei gesunden Thieren noth-wendigerweise schmerzhafte Empfindungen zur Folge haben müssen, sind anscheinend im Stande, von den verschiedensten Körperstellen aus an operirten Thieren lautes Geschrei hervor-zurufen.

Wir halten es für überflüssig, hier die (nicht selten von Physiologen sowohl, als von Psychologen aufgeworfene) Frage zu er-örtern, ob ein seiner Grosshirnhemisphären beraubtes Thier fähig ist, irgend welche bewusste Empfindungen zu percipiren, denen die Stimmäusserung und andere Bewegungen zum Ausdruck dienen. Es genügt zu bemerken, dass zu Gunsten einer bewussten Perception äusserer Reize seitens solcher Thiere kein einziges

positives Argument vorhanden ist, während die Möglichkeit einer Empfindungsäusserung bei Abwesenheit von Bewusstsein nicht nur dadurch bewiesen wird, dass wir viele der von uns alltäglich ausgeführten Ausdrucksbewegungen nicht wahrnehmen, dass also dieselben ohne Bewusstsein zu Stande kommen, sondern auch durch den Umstand, dass in einer gewissen Periode der Chloroformnarkose das Bewusstsein beim Menschen so getrübt sein kann, dass heftige Schmerzreize noch Schreien und Stöhnen hervorrufen, obwohl die Person, welcher diese Reize applicirt wurden, nicht die geringste Erinnerung daran bewahrt. In diesem Fall haben wir unzweifelhaft ein Beispiel unmittelbarer (ohne Beteiligung der Bewusstseinszentren erfolgter) Uebertragung von Gefühlsimpulsen auf die motorischen Leitungsbahnen, welche die an den Ausdrucksbewegungen beteiligten Muskeln versorgen. Dasselbe geschieht augenscheinlich bei Thieren, die ihrer Hemisphären beraubt sind¹⁾.

Wenn wir, wie aus Obigem ersichtlich, alle Ausdrucksbewegungen an Thieren mit abgetragenen Grosshirnhemisphären als reflectorische ansehen müssen, so wird es unzweifelhaft nothwendig, die Existenz von zur Anregung derselben dienenden centripetalen Leitungsbahnen, sowie eines Centrum und centrifugaler Bahnen anzunehmen, die einerseits zu den Muskeln des Kehlkopfs und der Mundhöhle, andererseits zu allen Muskeln des Körpers, welche an den Ausdrucksbewegungen betheiligt sind, gehen.

Unterbrechung dieses Reflexbogens an irgend einem Punkt muss nothwendigerweise die Möglichkeit des Reflexes selbst aufheben. So haben wir gesehen, dass es genügt, einem Huhn die Haut in der Axillargegend abzulösen, um die reflectorischen Laute, die sonst durch an diese Gegend applicirte Tastreize ausgelöst werden, cessiren zu lassen. Man kann sich auch leicht vorstellen, dass Unterbrechung der zu den Muskeln des Kehlkopfs und der Mundhöhle gehenden centrifugalen Bahnen die reflectorische Stimmäusserung des Thieres für immer zum Verschwinden bringen muss. Endlich werden wir bald sehen, dass

1) Es ist übrigens nothwendig zu berücksichtigen, dass die Annahme von Elementarempfindungen bei solchen Thieren durchaus nichts an der Anschauung von der reflectorischen Natur ihrer Schreie und Bewegungen ändern dürfte.

auf künstlichem Wege das den Reflex selbst übertragende Centrum zerstört werden kann; als Resultat einer solchen Operation stellt sich stets vollständiges Verschwinden der reflectorischen Laute und anderer Ausdrucksbewegungen ein.

Doch auch ohne den zur Reflexübertragung dienenden Mechanismus selbst zu verletzen, gelingt es zeitweise, den reflectorischen Act aufzuheben, indem man dem Thier im Verlaufe einer gewissen Zeit schmerzhafte Reize applicirt. Wir sahen, dass schon Goltz in dieser Weise die Stimmäusserung am Frosch zeitweise hemmte. Eine analoge Erscheinung konnte ich an ihrer Hemisphären beraubten Hühnern und Tauben beobachten. Wenn ich zu gewissen Zwecken die verheilte Kopfwunde an diesen Thieren wieder öffnete, stiessen sie zuweilen einen ziemlich scharfen Schrei aus, doch bald darauf gelang es gewöhnlich im Verlauf einiger Zeit nicht, ihre Stimme zur Aeusserung anzuregen, weder durch Kratzen an den Seitentheilen des Rückens oder der Axillargegend, noch durch irgend welche andere Einwirkungen. Es vergeht eine gewisse Zeit, bis wieder durch dieselben Reize Schreien ausgelöst werden kann. Nach starker Faradisation der Extremitäten war die reflectorische Stimmäusserung bei Vögeln ebenfalls nicht selten für einige Zeit aufgehoben.

Es ist also klar, dass heftige Schmerzreize vermittelst centripetaler Verbreitung den zur Reflexübertragung dienenden Mechanismus selbst in einen Erschöpfungszustand versetzen, indem sie dessen Leistungsfähigkeit hemmen oder ganz aufheben; schon nach kurzer Zeit kann jedoch derselbe Mechanismus von Neuem durch übliche Reize in Thätigkeit gesetzt werden.

Ueber die Localisation der Centren für die reflectorischen Ausdrucksbewegungen.

Da, wie oben erörtert ist, viele Ausdrucksbewegungen auf rein reflectorischem Wege, vermittelst äusserer, auf die sensible Körperoberfläche einwirkender Reize, ausgelöst werden können, so entsteht natürlicherweise die Frage, ob nicht diese Bewegungen das Resultat einer Erregung derjenigen Centren des verlängerten Markes und des Rückenmarkes ausmachen, welche in der Auslösung gewöhnlicher Reflexerscheinungen eine Rolle spielen? Es wird schon a priori schwer, einer solchen Muthmaassung beizustimmen.

Wir wissen, dass die meisten Ausdrucksbewegungen complicirte Bewegungsacte darstellen, zu deren Zustandekommen die einzelnen Bewegungsimpulse offenbar in intimer Uebereinstimmung unter einander stehen müssen. Indessen wird bei den Ausdrucksbewegungen des Menschen eine Association so mannichfaltiger Erscheinungen beobachtet, — Veränderungen der Herzthätigkeit und des Respirationsrhythmus, vasomotorische Erscheinungen, Drüsensecretion und Grimassen des Gesichts, — dass schon diese Mannichfaltigkeit allein den Gedanken ausschliesst, dass diese Bewegungen vermittelst derjenigen Centren des verlängerten Markes und des Rückenmarkes zu Stande kommen sollten, durch welche die einfachsten Reflexacte ausgelöst werden. Aus dieser Erwähnung entspringt die Voraussetzung eines besonderen Centrums für die Ausdrucksbewegungen, welches offenbar über der Medulla oblongata gelegen sein muss. Sehen wir, was in dieser Hinsicht experimentelle Daten ergeben.

Zunächst ist es nöthig, einige der auf die uns beschäftigende Frage sich beziehenden Literaturangaben anzuführen.

Soviel mir bekannt, hat Longet zuerst auf die Thatsache aufmerksam gemacht, dass ihrer Grosshirnhemisphären beraubte Thiere noch befähigt sind, auf schmerzhafte Reize durch verschiedenartige Bewegungen und Schreien zu reagiren. Indem er Kaninchen und jungen Hunden nach einander die Grosshirnhemisphären mit den Basalganglien, den Vierhügeln und dem Kleinhirn abtrug, beobachtete er, dass Kneifen des Schwanzes an solchen Thieren noch Schreien und Zeichen heftiger Unruhe hervorrufen konnte; Reizung der Nasenschleimhaut durch Ammoniak oder concentrirte Essigsäure veranlasste sie, die Ursache der Reizung mit ihren Pfoten abzuwehren. Zerstörung der Brücke hatte vollständiges Verschwinden aller erwähnten Erscheinungen zur Folge, während Respiration und Blutcirculation an solchen Thieren noch einige Stunden lang fort dauerten¹⁾.

Auf Grund dieser Experimente sah Longet im Pons Varolii sowohl ein Centrum für die Perception von Hautreizen (*un centre de perception*), als ein Bewegungscentrum.

Vulpian wiederholte Longet's Versuche und gelangte zu

¹⁾ Longet, *Anatomie et physiologie du système nerveux*. Paris 1842.
T.I. p. 427, 428.

ganz analogen Resultaten. Er notirte bei seinen Versuchen ausserdem die Thatsache, dass das an Thieren mit abgetragenen Hemisphären vermittelst peripherischer Reize hervorgerufene Schreien durch langes Andauern sich auszeichnet und vollkommen dem kläglichen Geschrei ähnelt, welches bei denselben Reizen an Thieren mit erhaltenen Grosshirnhemisphären beobachtet wird. Nach Zerstörung der Brücke hingegen lässt kein wahres Geschrei mehr sich hören, obgleich nicht selten noch kurze und leise reflectorische Laute ausgestossen werden können¹⁾.

Goltz verlegt in Berücksichtigung der oben citirten Versuche an Fröschen das, das reflectorische Quaken vermittelnde Centrum in die Gegend der Zwei-, bzw. Vierhügel, weil Durchschneidung des Gehirns an quakenden Fröschen in dieser Höhe die reflectorische Aeusserung der Stimme vollständig aufhebt²⁾.

Schliesslich hat in letzterer Zeit Ferrier³⁾ eine Hypothese ausgesprochen, zufolge welcher das Centrum für den reflectorischen Ausdruck von Gemüthsempfindungen in den hinteren Abschnitten der Vierhügel zu localisiren sei. Diese Anschauung beruht anscheinend hauptsächlich auf den vom Autor angestellten Experimenten mit Reizung der Vierhügel durch faradische Ströme. Die Resultate derselben bestanden in Folgendem:

Bei Reizung der hinteren Vierhügel an einem Affen stellten sich ausser den Erscheinungen, die durch Reizung der vorderen Vierhügel hervorgerufen werden (Erweiterung der contralateralen Pupille, Erhebung der Augenbrauen, Ablenkung der Augen und des Kopfes nach oben und zur entgegengesetzten Seite, Zurückziehen der Ohren, ferner verbreitete Krämpfe und schliesslich — bei stärkerer Reizung — allgemeiner Opisthotonus), noch verschiedenartige Laute ein, von kurzem leisem Stöhnen — bei schwacher Stromwirkung — angefangen, bis zu den mannigfaltigsten, diesen Thieren eigenthümlichen Schreien — bei fortgesetzter und intensiver Reizung. Aehnliche Erscheinungen wurden auch bei Reizung der hinteren Vierhügel an Hunden, Katzen und Kaninchen beobachtet.

¹⁾ Vulpian, *Leçons sur la physiol. norm. et compar. du syst. nerv.*
Paris 1866. p. 541 sq.

²⁾ Goltz a. a. O.

³⁾ Ferrier, *Die Functionen des Gehirns.* Braunschweig 1879. S. 87 u. 88.

Versuche mit Abtragung der Vierhügel hingegen haben dem Autor anscheinend nicht ganz befriedigende Resultate ergeben.

Nach Zerstörung der vorderen Vierhügel schreien die operirten Thiere, nach Ferrier's Beobachtungen, ebenso wie vor der Operation, stets unter dem Einfluss von Hautreizen. „Wurden aber die Vierhügel durch einen Transversalschnitt gänzlich entfernt (?), so konnte ein Hautreiz, welcher genügte, reflectorische Bewegungen der Glieder hervorzurufen, während 2—3 Stunden nach der Operation keinen Schrei erregen, was jedoch später bei stärkeren Reizen gelang.“ Hierbei bemerkt der Autor, dass zwischen dem Schreien operirter und gesunder Kaninchen kein wesentlicher Unterschied bemerkbar war¹⁾.

Die angeführten Mittheilungen erschöpfen fast alle in der physiologischen Literatur vorhandenen Angaben über die Localisation eines Centrums für die reflectorische Anregung der Stimme bei Thieren. Abgesehen von der Mangelhaftigkeit und Dürftigkeit der experimentellen Bearbeitung dieses im höchsten Grade interessanten Gegenstandes fesseln unsere Aufmerksamkeit einige Widersprüche zwischen den citirten Autoren, die zu neuen Untersuchungen in dieser Richtung Anstoss geben. In Berücksichtigung dieses Umstandes habe ich an verschiedenen Thieren eine Reihe von Prüfungsversuchen unternommen, deren Ergebnisse ich hier in möglichst gedrängter Fassung mittheile.

In den citirten Versuchen Goltz's an Fröschen wurden — nach der vom Autor in dessen vortrefflicher Arbeit gegebenen Beschreibung der Erscheinungen zu urtheilen — die Sehhügel anscheinend nicht von den Vierhügeln getrennt. Deshalb entstehen schon bei oberflächlicher Betrachtung einige Zweifel über die Genauigkeit der auf Grund dieser Versuche behaupteten Localisation des Centrums für reflectorisches Quaken beim Frosch.

In der That, indem ich den merkwürdigen Versuch von Goltz wiederholt an Fröschen anstellte, kam ich zuerst zu der Ueberzeugung, dass zum Gelingen des Experimentes der Schnitt unmittelbar hinter den Grosshirnhemisphären oder durch den hintersten Abschnitt derselben geführt werden muss, wobei in jedem Fall die Sehhügel unverletzt bleiben.

Ferner vergewisserte ich mich, dass die Zweihügel des

¹⁾ Ferrier, a. a. O. S. 86.

Frosches selbst thatsächlich in dem Zustandekommen des reflectorischen Quakens gar keine Rolle spielen. Zu diesem Zweck eröffne ich an einem seiner Hemisphären beraubten Frosche die Schädelkapsel in der Gegend der Zwei Hügel, und indem ich jeden derselben mit einer Pincette erfasse, zerdrücke ich sie nach einander bis zur vollkommenen Zerstörung. Dessenungeachtet lässt der Frosch nach einiger Zeit unter dem Einfluss mechanischer Reizung der Rückenhaut wieder sein Quaken hören; dabei pflegen am Thier gar keine Motilitätsstörungen wahrnehmbar zu sein. Einzelne Versuche lehrten, dass auch an gesunden Fröschen Zerstörung der Zwei Hügel in der bezeichneten Weise die Fähigkeit des Thieres, seine Stimme laut werden zu lassen, durchaus nicht beeinträchtigt.

Nicht weniger überzeugend in bezeichneter Hinsicht waren Versuche, die ich an Vögeln anstellte. Ich zerstörte nicht selten beide Zwei Hügel an zuvor ihrer Hemisphären beraubten Tauben und Hühnern und konnte trotzdem an ihnen noch reflectorisches Schreien hervorrufen. Ebenso wenig verloren gesunde Vögel nach Zerstörung der Zwei Hügel (wodurch an beiden Augen vollkommene Blindheit entsteht) die Fähigkeit, ihre Stimme zu äussern oder andere Ausdrucksbewegungen auszuführen.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass das Centrum, welches die verschiedenartige Aeusserung der Stimme und das Zustandekommen anderer complicirter Ausdrucksbewegungen vermittelt, bei den niederen Wirbelthieren und Vögeln nicht in den Zwei Hügeln liegt.

Zu analogen Ergebnissen führen Versuche an den Vier Hügeln höherer Thiere.

An Kaninchen trug ich die Vier Hügel zusammen mit den Grosshirnhemisphären ab und trotzdem stiessen diese Thiere unter dem Einfluss schmerzhafter Reize noch langgezogenes klägliches Winseln aus.

Auch bei Zerstörung der vorderen sowohl, als der hinteren Vier Hügel an Hunden konnte ich nicht ein einziges Mal Verlust der Fähigkeit, bei Einwirkung schmerzhafter Reize die Stimme laut werden zu lassen, bemerken. In einigen Versuchen führte ich gründliche Zerstörung der gesammten Vier Hügel aus, wobei eine Läsion der Faserzüge der vorderen Kleinhirnschenkel nicht

zu vermeiden war. Solche Thiere konnten weder stehen noch gehen und waren vollständig blind; trotzdem winselten sie bei Einwirkung schmerzhafter Reize, und wenn dieselbe fortdauerte, bellten und knurrten sie sogar; im Gesicht war dabei zuweilen ein böser Ausdruck bemerkbar.

Ausser den angeführten Versuchen unternahm ich Reizversuche vermittelst elektrischer Ströme an der Oberfläche der Zweihügel bei Vögeln (Tauben) und der Vierhügel bei Kaninchen. Hierbei entstanden beständig verschiedenartige Bewegungen der Glieder, ohne dass ich jedoch jemals das Schreien, von welchem Ferrier spricht, beobachtet hätte. Nur wenn ich mit den, bis an ihre Enden isolirten Elektroden unmittelbar nach hinten oder seitlich von den hinteren Vierhügeln an Kaninchen eindrang, bekam ich zuweilen langanhaltendes Winseln zu hören. Doch glaube ich nicht, dass diese Thatsache der Ansicht Ferrier's zur Bestätigung dienen könne, da das Winseln unter solchen Bedingungen leicht von schmerzhaften Empfindungen abhängen kann, die vielleicht durch Reizung des unterliegenden Trigeminuskerns oder anderer sensibler Bahnen entstehen, jedenfalls aber zur Reizung der Vierhügel selbst keine Beziehung haben.

Dadurch ist die Schlussfolgerung begründet, dass auch die Vierhügel höherer Thiere (speciell die hinteren Erhebungen derselben), im Widerspruch zu Ferrier's Behauptung, zur Aeusserung der Stimme und zu dem Zustandekommen anderer Ausdrucksbewegungen in keiner Beziehung stehen.

Hier ist der Ort zu bemerken, dass in den meisten der von uns angestellten Versuche gleichzeitig mit Abtragung der Grosshirnhemisphären auch die Streifenhügel (*Nucl. caudatus u. lenticularis*) zerstört wurden, die Sehhügel jedoch in allen Fällen unversehrt blieben. Also schon auf Grund dieser Versuche sind wir berechtigt, einen Einfluss der Streifenhügel auf die Entstehung der verschiedenen Ausdrucksbewegungen auszuschliessen¹⁾.

¹⁾ Um mich zu vergewissern, dass bei der Operation alle Hirntheile vor den Sehhügeln abgetragen waren, verfuhr ich in vielen Versuchen folgendermaassen: Nach möglichst vollständiger Auslöschung aller zugänglicher Abschnitte der Grosshirnhemisphären (mit Ausnahme der Sehhügel) führte ich um die letzteren ein kleines zweischneidiges Messer in der Weise herum, dass die Spitze des Messers bei der Verschiebung desselben beständig die Schädelbasis berührte.

Ist es einmal festgestellt, dass weder die Streifenhügel, noch die Zwei-, bzw. Vierhügel in der Manifestation der Stimme und anderer Ausdrucksbewegungen eine Rolle spielen, so entsteht unabweisbar der Schluss, dass das gesuchte Centrum entweder in den Sehhügeln oder in den unterliegenden Theilen der Varolsbrücke und des verlängerten Marks liegen muss¹⁾. Zugleich wird hierdurch die Aufgabe unserer Untersuchung wesentlich vereinfacht, da es zur Feststellung der genauen Localisation des der reflectorischen Auslösung der Ausdrucksbewegungen vorstehenden Centrums genügen wird, an Thieren mit abgetragenen Hemisphären unmittelbar hinter den Sehhügeln einen Schnitt zu führen oder diese Gebilde in irgend einer anderen Weise zu entfernen, und dann nöthigenfalls in der Höhe der Varolsbrücke einzuschneiden.

Die von mir in dieser Richtung angestellten Versuche zeigten, dass an Thieren, die zuvor ihrer Hemisphären beraubt sind, schon nach tiefer Durchtrennung unmittelbar hinter den Sehhügeln oder in deren hinterem Abschnitt sowohl vermittelst schwacher Hautreize, als vermittelst Reizung der Sinnesorgane weder die reflectorische Manifestation der Stimme, noch andere complicirte Ausdrucksbewegungen hervorgerufen werden konnten; dass dagegen bei heftigen (Schmerz-) Reizen Thiere derselben Art ihre Stimme hören lassen und in einen Zustand allgemeiner Unruhe gerathen, indem sie verschiedenartige Bewegungen mit ihren Gliedern hervorbringen.

Ein Frosch, dem zugleich mit Abtragung der Grosshirnhemisphären in oben beschriebener Weise die Zwei Hügel zerstört sind, quakt noch, wie schon erwähnt, beim Streicheln des Rückens; wenn aber darauf in der Höhe der zerstörten Zwei Hügel, also hinter den Sehhügeln, ein Schnitt gelegt wird, so lässt sich das reflectorische Quaken nicht mehr durch Streicheln des Rückens hervorrufen. Nur bei heftigeren Reizen kann ein solcher Frosch seine Stimme äussern. Ich habe ausserdem die Wahrnehmung gemacht, dass in dieser Weise operirte Frösche auch nicht fähig

¹⁾ Das Kleinhirn steht, wie aus Experimenten und klinischen Beobachtungen bekannt ist, in gar keiner Beziehung zur Manifestation der Stimme und der Ausdrucksbewegungen.

sind, in ihrer Brust einen bedeutenden Vorrath von Luft anzusammeln, während solche Frösche, denen die Hemisphären abgetragen, die Sehhügel aber unverletzt gelassen sind, dieses noch thun können. Gleichzeitig stellt sich an Fröschen nach Durchschneidung in der Höhe der zerstörten Zweihügel beständig Erweiterung einer oder beider Pupillen und deutlich ausgeprägte Gleichgewichtsstörung des Körpers ein. Uebrigens können sie unter dem Einfluss schmerzhafter Reize noch kriechen und sogar Sprünge machen, jedoch stets in höchst ungeschickter Weise.

Tauben und Hühner, denen ich die Hemisphären zugleich mit den Sehhügeln mittelst allmählicher Auslöffelung der Hirnsubstanz oder vermittelst Durchschneidung hinter den Sehhügeln entfernte, waren ebenfalls bei entsprechendem Reize nicht im Stande, ihre Stimme zu äussern oder andere complicirte Ausdrucksbewegungen auszuführen. Kitzeln in der Axillargegend und Ergreifen des Schweifes oder der Rückenfedern blieben bei ihnen ganz wirkungslos. Auch Ergreifen der Haut in der Nackengegend wurde bei solchen Thieren nicht von Schreien begleitet. Aber heftige Schmerzreize versetzen sie noch immer in starke allgemeine Unruhe, die durch reflectorische Bewegungen aller Glieder und Flügelschlagen mit Aeusserung der Stimme sich ausdrückt.

In Folge des Fehlens jeglicher Ausdrucksbewegungen erscheinen die operirten Vögel überhaupt viel stumpfsinniger, als solche, denen nur die Hemisphären — ohne Verletzung der Sehhügel — abgetragen sind. Bei starkem Geräusch oder bei Einwirkung irgend welcher anderer äusserer Reize fahren sie nur zusammen oder öffnen ihre Augen, doch erheben sie dabei niemals den Kopf und sehen sich nicht seitwärts um. Ich habe auch nie bemerkt, dass diese Thiere jemals sich schütteln, ihre Federn aufrichten und den Kopf darin verbergen, wie es Thiere ohne Hemisphären, aber mit unverletzten Sehhügeln thun. Der oben erwähnte Versuch mit Erkältung eines Fusses (vermittelst Schwefeläthers) an einer Taube, der die Hemisphären allein abgetragen sind, bleibt vollkommen wirkungslos an solchen Tauben, denen zugleich mit den Hemisphären auch die Sehhügel zerstört wurden.

Es ist nöthig zu bemerken, dass ausser den beschriebenen Erscheinungen an den operirten Vögeln stets noch Erweiterung

beider Pupillen nebst vollkommenem Reactionsverlust derselben gegen Lichtreize, sowie ausgeprägte Störungen des Körpergleichgewichts beobachtet werden, die den Thieren das Stehen sowohl, als das Gehen unmöglich machen.

In beiden Fällen bleiben die operirten Thiere niemals lange am Leben. Trotz der sorgfältigsten Pflege und Erhaltung der Ernährung durch künstliche Fütterung bemerkt man gewöhnlich schon bald nach der Operation, dass die tägliche Portion Futter zuweilen mehrere Tage lang im Kropf unverdaut verweilt, und schliesslich gehen die operirten Thiere ziemlich rasch zu Grunde. Dabei lenkte besonders der Umstand die Aufmerksamkeit auf sich, dass bald nach Durchschneidung der Sehhügel an den Thieren bedeutendes Erkalten des Körpers sich einstellte, das gewöhnlich bis zum Tode anhielt. Nur Aufenthalt in warmer Umgebung trägt einigermaassen zur Verbesserung der Verdauung dieser Thiere bei, indem sie dann zuweilen eine, zwei Wochen oder etwas länger am Leben bleiben¹⁾.

Bei Säugethieren, — Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen, Katzen und Hunden, — denen ich zugleich mit Abtragung der Grosshirnhemisphären den grössten Theil der Sehhügel zerstörte oder durch tiefe Durchschneidung entfernte, zeigten sich ähnliche

¹⁾ Alle geschilderten Erscheinungen beziehen sich nur auf Thiere, an denen die Sehhügel vollständig zerstört oder abgetragen waren. Wenn also die Operation vermittelst Durchschneidung ausgeführt wird, so ist es zum Erfolg des Experiments erforderlich, dass das Messer ungefähr in der Höhe der mittleren Portion der Vierfügel in die Hirnsubstanz eingesenkt werde; an der Gehirnbasis muss der Schnitt in der Höhe der vorderen Brücke oder unmittelbar vor demselben liegen. Wenn jedoch die Zerstörung der Sehhügel nicht vollständig ist, so lässt sich zwar in der ersten Zeit nach der Operation an den Thieren Verlust der reflectorischen Stimmäusserung und anderer Ausdrucksbewegungen wahrnehmen; an manchen wird nach Verlauf einiger Tage zuweilen sogar eine besondere Erregung der Stimmorgane beobachtet. Vögel solcher Art lassen nicht nur ihre Stimme als Reaction auf äussere Reize hören (wenn auch nicht mit Beständigkeit), sondern ihre Schreie können in diesem Falle sogar kräftiger und länger sein, als an Thieren mit abgetragenen Hemisphären, aber unversehrten Sehhügeln. Zeitweise stellt sich an solchen Vögeln sogar lang andauernde Stimmäusserung ein ohne jegliche äussere Reizung. Wir werden weiter unten sehen, dass diese Erscheinungen vollkommen einem Sehhügelreizungseffect entsprechen.

Erscheinungen, wie bei Fröschen und Vögeln. Nur durch Stromreize ausserordentlicher Intensität gelang es an solchen Thieren, bei Erscheinungen allgemeiner Unruhe eine deutliche Aeusserung der Stimme hervorzurufen. Dagegen blieben schwächere Reizungen bei ihnen ganz wirkungslos. Das Meerschweinchen z. B. lässt nach Abtragung aller Hirntheile vor den Sehhügeln, wie wir gesehen haben, seine Stimme noch bei einfachem Ergreifen der Haut in der Halsgegend und bei leisem Kratzen an den Seitentheilen des Rückens hören. Nachdem man jedoch an diesem Meerschweinchen einen Schnitt hinter den Sehhügeln ausgeführt hat, sind zur Anregung seiner Stimme schon heftigere Reize erforderlich; z. B. Kneifen, Quetschen einer Pfote, ein Stich u. s. w. Auch andere Thiere, wie Kaninchen und Hunde, lassen ihre Stimme nach der Abtragung der Hemisphären und der Sehhügel nur bei Elektrisirung mit den stärksten Strömen hören.

Ich bemerkte außerdem, dass das reflectorische Schreien der Thiere mit abgetragenen Hemisphären und Sehhügeln durch seine Unzulänglichkeit und Einförmigkeit von dem Schreien derjenigen Thiere, bei welchen nach der Abtragung der Hemisphären die Sehhügel unverletzt blieben, ganz deutlich sich unterscheidet.

Zur besseren Charakteristik der Differenz in der Stimmäusserung seitens derjenigen der erwähnten Thiere, denen nur die Grosshirnhemisphären (mit Erhaltung der Sehhügel) abgetragen, und solchen, denen nebst den Hemisphären auch die Sehhügel zerstört sind, ist hier Folgendes zu bemerken:

Ein Thier, welchem alle Hirntheile vor den Sehhügeln abgetragen sind, stösst bei Einwirkung schmerzhafter Reize stets ein heftiges, fast ununterbrochenes Geschrei aus, das gewöhnlich nicht nur so lange anhält, als der Reiz applicirt wird, sondern auch einige (zuweilen ziemlich lange) Zeit nach Entfernung desselben fortdauert. Dabei kann das Thier seine Stimme verschieden intoniren und sie überhaupt ebenso variiren, wie es ein gesundes Thier unter denselben Versuchsbedingungen thut. So lässt ein operirter Hund unter dem Einfluss schmerzhafter Reizung heftiges und lang andauerndes Winseln in verschiedenen Tönen hören; bei fortgesetzter Reizung kann das Gewinsel sogar in Gebell übergehen. Ein operiertes Kaninchen stösst bei starken Schmerzreizen das „klägliche“, lang anhaltende Winseln aus,

welches diese Thiere unter denselben Bedingungen stets in gesundem Zustande hören lassen. Ebenso stößt ein Meerschweinchen mit abgetragenen Hemisphären bei verschiedenen Hautreizen heftiges und lang andauerndes Winseln aus; dabei kann, wie wir sahen, leichtes Kratzen der Seitentheile des Rückens an diesen Thieren eine ganz eigenthümliche Aeusserung der Stimme in Gestalt leisen Grunzens hervorbringen. Mit einem Wort, alle erwähnten Thiere liessen nach Abtragung der Grosshirnhemisphären (bei Erhaltung der Sehhügel) eine Stimme hören, die an Kraft, Dauer und Mannichfältigkeit der Stimme gesunder Thiere ganz ähnlich war. Indessen waren solche Thiere, denen ich sammt den Grosshirnhemisphären auch die Sehhügel abgetragen hatte, nur im Stande, bei heftigen äusseren Reizen eine mehr einförmige und schwache Stimme hören zu lassen, als diejenige, die von normalen Thieren oder von Thieren mit abgetragenen Hemisphären, jedoch ohne Sehhügelzerstörung, geäussert wird. Sogar an den sensibelsten Thiergattungen (Meerschweinchen und Kaninchen) ist es mir nicht ein einziges Mal gelungen, nach Durchschneidung hinter den Sehhügeln das scharfe lang anhaltende Geschrei zu hören, welches sie noch nach Abtragung aller Hirntheile vor diesen Gebilden ausstossen. Gewöhnlich lassen die in Rede stehenden Thiere nach Durchschneidung hinter den Sehhügeln ein ziemlich monotones, nicht selten unterbrochenes Winseln hören, das entweder unmittelbar nach Entfernung des Schmerzreizes (zuweilen sogar bedeutend früher) aufhört, oder noch einige Zeit fortdauert, jedoch immer nur in Gestalt kurzer, unterbrochener Laute. Ausserdem wird an derartig operirten Thieren eine auffallende Erschöpfbarkeit der Stimmäußerung beobachtet. Nicht selten hört die am Anfang der peripherischen Reizung verlautbare Stimme bald ganz auf, obgleich die Reizung mit der gleichen Kraft fortdauert. Ausserdem bemerkte ich nicht selten, dass nach Application häufiger und starker Schmerzreize die Stimmäußerung an solchen Thieren für ziemlich lange Zeit aufgehoben wird, während es später zuweilen von Neuem gelingt, sie durch peripherische Reize in früherer Kraft hervorzurufen.

Was andere Ausdrucksbewegungen an Thieren mit abgetragenen Hemisphären und Sehhügeln betrifft, so können sie ebenfalls, wie die Stimmäußerung, durch schwache Hautreize nicht ange-

regt werden. So gelang es bei einem Meerschweinchen, an dem ich nach Abtragung der Hemisphären einen tiefen Schnitt unmittelbar hinter beiden Sehhügeln anlegte, weder durch unerwartetes Geräusch, noch durch rasches Anblasen in die Gegend des Gesichts, Bewegungen desselben und der Ohren hervorzurufen. Auch schwaches Streicheln der Seitentheile des Rückens wurde nicht nur nicht von Lautwerden der Stimme gefolgt, sondern auch nicht von Aufrichten des Felles am Rückgrat. Trotzdem äusserte das operirte Thier bei Einwirkung heftiger Schmerzreize noch immer Erscheinungen allgemeiner Unruhe, indem es mit seinen Extremitäten uncoordinirte Bewegungen ausführte. Eine Ratte reagirt nach einer solchen Operation nicht mit Bewegungen ihrer Ohren auf starkes Geräusch und Anblasen des Gesichts und fletscht nicht die Zähne bei Reizung ihrer Schnauze durch Beklopfen mit einem Stöckchen, wie es solche Thiere nach Abtragung der Grosshirnhemisphären allein noch thun. An Kaninchen, denen ich die Grosshirnhemisphären nebst den Sehhügeln abgetragen hatte, liessen sich Bewegungen der Ohren weder durch Lärm, noch durch plötzliches Ergreifen des Körpers hervorrufen. Nur bei Einwirkung heftiger Schmerzreize kamen zugleich mit Erscheinungen allgemeiner Unruhe noch Bewegungen der Ohren zum Vorschein. Auch beim Ergreifen einer Oberlippe mit einer Pincette stellten sich nur geringfügige Bewegungen der entsprechenden Backe ein, niemals jedoch das ausgeprägte Zurückziehen der Oberlippe nach oben und hinten, welches, wie wir gesehen haben, noch mit Deutlichkeit an Kaninchen mit abgetragenen Hemisphären, aber ohne Sehhügelzerstörung, sich hervorbringen lässt. An jungen Katzen, denen zuvor die Hemisphären abgetragen waren, gelang es, nach Durchschneidung hinter den Sehhügeln Bewegungen im Gesicht oder an den Ohren nicht mehr anders, als durch heftige Schmerzreize hervorzurufen. Das Brummen, welches nach Abtragung der Hemisphären noch durch Streicheln des Rückens hervorgebracht werden konnte, verschwand ebenfalls sogleich nach Durchschneidung der Sehhügel. An Hunden endlich, deren Hemisphären mitsamt den Sehhügeln entfernt waren, konnten durch keine äusseren Reize mehr wahre mimische Bewegungen im Gesicht angeregt werden, während bei starkem Einstechen in die Wangengegend noch einfache

reflectorische Bewegungen in Gestalt eines unbedeutenden Zurückziehens der Mundwinkel eintraten. Ebensowenig hatte Streicheln des Rückens an solchen Thieren Bewegungen des Rumpfes oder Schwanzes zur Folge.

Von anderen Erscheinungen liess sich an den meisten Thieren eine mehr oder weniger scharf ausgeprägte Pupillenerweiterung (übrigens nicht immer gleichmässig), mit Verlust oder nur Abnahme der Lichtreaction, und fast vollständige Unfähigkeit zur Locomotion wahrnehmen. Bei Einwirkung heftiger Schmerzreize waren diese Thiere nur im Stande, uncoordinirte Bewegungen mit ihren Extremitäten auszuführen, ohne jedoch eine Ortsveränderung zu bewerkstelligen.

Wenn ich an Thieren mit abgetragenen Grosshirnhemisphären hinter dem einen Sehhügel durchschnitt, so wurde das reflectorische Schreien ungemein schwächer, aber es liess sich noch durch mässige Schmerzreize hervorrufen.

Betreffs der anderen Ausdrucksbewegungen konnte ich bemerken, dass es bei einigen Säugethieren, wie bei Meerschweinchen, Kaninchen und Katzen, nach Durchschneidung eines Sehhügels noch gelingt, durch entsprechende Reize Bewegungen des Gesichts und der Ohren hervorzurufen; aber deutliche mimische Bewegungen kommen bei solchen Thieren nur an der, dem durchschnittenen Sehhügel entsprechenden Gesichtsseite zu Stande, während die contralaterale Gesichtshälfte bei den verschiedensten Reizen sehr wenig beweglich blieb. An operirten Hunden trat diese Differenz in der Contraction der Muskeln beider Gesichtshälften bei peripherischer Reizung noch deutlicher zu Tage, Dank dem Umstande, dass die mimischen Bewegungen derselben überhaupt viel prägnanter sind, als bei anderen Thieren.

Ausser allen geschilderten Erscheinungen wurde bei vollständiger Durchschneidung hinter einem Sehhügel an Thieren mit abgetragenen Grosshirnhemisphären nicht selten Erweiterung der gleichseitigen Pupille, seitliche Ablenkung der Augen und eine Zwangslage mit Einbiegung des Halses und Rumpfes in der Richtung der durchschnittenen Seite beobachtet.

Die angeführten Thatsachen beweisen, dass in den Sehhügeln die Centren gegeben sind, vermittelst derer die Tastreize und auch die Reize von anderen Gefühls-

organen reflectorisch die complicirten motorischen Acten anregen. Da die letzteren grössttentheils nichts anderes als diejenigen Bewegungen sind, welche den normalen Thieren zum Ausdruck ihrer Gefühle und Affecte dienen, so haben wir Recht zu schliessen, dass die Sehhügel, ausser ihrer Bedeutung als reflectorische Centren, auch eine hervorragende Rolle im Ausdruck der Gefühle spielen. Da nach der Ausschaltung eines Sehhügels die reflectorischen mimischen Bewegungen in der entgegengesetzten Gesichtshälfte ganz aufhören, so ist es evident, dass jeder Sehhügel wenigstens in Hinsicht zu den bestimmten Bewegungen vorzugsweise Einfluss auf die Muskeln der entgegengesetzten Seite äussert.

In der vorstehenden Schilderung meiner Versuche mit Zerstörung der Sehhügel sammt den Grosshirnhemisphären wurden ausser den besprochenen Erscheinungen noch das Auftreten prägnanter Motilitätsstörungen in Gestalt einer Coordinationsstörung, sowie Zwangslagen mit Einbiegung des Körpers nach der Seite des durchschnittenen Sehhügels erwähnt; in vielen Fällen wurde auch Erweiterung der Pupillen mit Verlust ihrer Lichtreaction notirt. Diese Erscheinungen, auf die wir noch weiter unten stossen werden, stehen meiner Meinung nach nicht in Beziehung zur Zerstörung der Sehhügel selbst, sondern hängen von einer bei der Operation unvermeidlichen Verletzung der anliegenden centralen grauen Substanz ab, deren Function, wie bewiesen ist, in direkter Beziehung zum Körpergleichgewicht steht, und in der auch die centripetalen, der Pupillenverengerung dienenden Fasern verlaufen¹⁾.

Versuche mit Reizung der Sehhügel.

Die Erscheinungen, welche bei Reizung der Sehhügel sich äussern, blieben bisher noch ganz unbekannt. Von vielen Physiologen wurde sogar behauptet, dass die Sehhügel durch

¹⁾ Bechterew, Zur Physiologie des Körpergleichgewichts. Die Function der centralen grauen Substanz des dritten Hirnventrikels. Pflüger's Archiv Bd. XXXI. Derselbe, Ueber den Verlauf der die Pupille verengenden Fasern im Gehirn und über die Localisation eines Centrums für die Iris und die Contraction der Augenmuskeln. Pflüger's Archiv Bd. XXXI.

elektrische Ströme sowohl, als durch andere Reize nicht erregbar seien. Indessen fand ich in der physiologischen Literatur keine genaueren Angaben in dieser Hinsicht und auch keine Begründung dieser Behauptung. Dagegen wurden meine Versuche mit Reizung der Sehhügel stets von so beständigen Erscheinungen begleitet, dass es mir sogar sonderbar erschien, wie die Ansicht über die Nickerregbarkeit dieser Gebilde bisher sich halten konnte. Der Versuch lehrt sogar, dass die Sehhügel nicht nur durch elektrische Ströme, sondern anscheinend sogar durch mechanische Reize erregt werden können.

Schon bei Zerstörung der centralen grauen Substanz an Hunden vermittelst Operation durch den Rachen bemerkte ich nicht selten, dass im Moment des Eindringens des Messers in das Innere des Schädels der Hund stark zu bellen oder andauernd zu knurren beginnt. Diese Erscheinungen pflegten bei geringfügigen Bewegungen des Messers zuzunehmen. Nach der Operation fuhren solche Thiere meistens noch einige Stunden fort zu knurren und zu bellen, zuweilen anfallsweise ohne jegliche äussere erregende Ursache¹⁾). Bei der Section solcher Thiere konnte ich mich überzeugen, dass in allen solchen Fällen zugleich mit der centralen grauen Substanz auch einer der Sehhügel lädirt war. Da in anderen Versuchen ganz isolirte Verletzung der centralen grauen Substanz nicht von Aeusserung der Stimme begleitet wurde, konnten schon diese Thatsachen als Beweis dafür dienen, dass das Knurren und Bellen der Thiere in den erwähnten Fällen das unmittelbare Resultat einer Sehhügelverletzung war.

Auch bei meinen Versuchen mit beschränkter Verletzung der Sehhügel vermittelst eines Verfahrens, das weiter unten beschrieben werden wird, machte ich nicht selten die Wahrnehmung, dass das Thier im Moment der Berührung eines Sehhügels mit dem Instrument ein lang gezogenes Gewinsel ausstiess oder zu

¹⁾ Die Art der Stimmäusserung in diesen Fällen (Bellen, Heulen, Knurren) liess schon an und für sich nicht der Vermuthung Raum, dass die Thiere unter irgend welchen subjectiven schmerhaften Empfindungen leiden. Um dieses nachzuweisen, applicirte ich solchen Thieren nicht selten heftige Schmerzreize; dabei wechselte das Bellen oder Knurren jedesmal mit kläglichem Gewinsel ab, nach dessen Aufhören das Thier von Neuem zu bellen anfing.

knurren und zu bellen, zuweilen auch zu heulen anfing. Dabei frappirte der Umstand, dass das Thier in solchen Fällen auch nach Beendigung der Operation mehr oder weniger anhaltend seine Stimme zu äussern fortfuhr. Einige der von mir im Laufe des Nachmittags operirten Thiere setzten ihr mit wahrem Heulen abwechselndes Bellen nicht selten die ganze Nacht hindurch und sogar am Morgen des folgenden Tages fort.

Bei vielen anderen Thieren, wie bei Meerschweinchen, Kaninchen und sogar Vögeln, treten fast beständig im Moment der Läsion der Sehhügel eigenthümliche Schreie auf. Dasselbe wurde nicht selten in dem Fall beobachtet, dass zuvor die Grosshirnhemisphären vollständig abgetragen waren. Sogar Frösche mit abgetragenen Hemisphären, denen ich nach Zerstörung der Zweihügel ein kleines feines Messer in der Höhe der Sehhügel einstach, liessen in gelungenen Versuchen lautes Quaken hören, während später dasselbe nicht mehr durch Streicheln des Rückens hervorgerufen werden konnte.

Die angeführten Thatsachen lassen sich anscheinend nicht anders erklären, als durch die Annahme einer Erregbarkeit der Sehhügel durch mechanische Reize. Zu Gunsten eines solchen Schlusses spricht besonders der Umstand, dass an Thieren mit abgetragenen Hemisphären, bei welchen natürlich von subjectiven Empfindungen keine Rede sein kann, Verletzung der Sehhügel, wie wir gesehen haben, nicht selten von eben solcher Aeusserung der Stimme begleitet wird, wie an Thieren mit unversehrten Hemisphären.

Dieses Verhalten war es hauptsächlich, was mich dazu bewog, Versuche mit unmittelbarer Reizung der Sehhügel durch elektrische Ströme anzustellen. Dieselben wurden auf zweierlei Art ausgeführt. In einer Versuchsreihe trug ich den Thieren die Grosshirnhemisphären ab bis zur Eröffnung der Höhle der Seitenventrikel, worauf die Elektroden an die Oberfläche der blossgelegten Sehhügel applicirt wurden¹⁾; in anderen Versuchen dagegen vermied ich die vorausgehende Abtragung der Hemisphären, indem ich zur Reizung der Sehhügel Elektroden be-

¹⁾ Es ist zu bemerken, dass bei derartigen Versuchen, zur Vermeidung von Blutergüssen in die Höhle des 3. Ventrikels, der ganze mittlere dieselbe bedeckende Theil des Fornix unversehrt gelassen werden muss.

nutzte, die aus zwei feinen, bis an ihr Ende durch eine besondere schlechtleitende Masse (Mischung von Schellack und Wachs) isolirten Stahldrähten bestanden. Diese Drahtelektroden wurden durch die Hemisphären hindurch bis zu den Sehhügeln eingesenkt, und nach Erreichung dieser Gebilde (was durch die Länge der in die Hirnmasse eingesenkten Elektroden bestimmt wurde) der Strom hindurchgeleitet. In beiden Fällen erwies sich zur Erregung der Sehhügel ein Strom genügend, der an der Zunge nur eine schwache, wenngleich wohl bemerkbare Empfindung hervorruft.

Die Ergebnisse der Versuche bestanden in Folgendem:

An Tauben und Hühnern mit abgetragenen Grosshirnhemisphären versenkte ich in den an der Schädelbasis übrig gebliebenen Hirntheil zwei Drahtelektroden derartig, dass die Sehhügel zwischen den Endpunkten der Elektroden zu liegen kamen. Im Moment der Stromdurchleitung liessen die Thiere stets einen scharfen und gezogenen Schrei hören, begleitet von mannichfältigen Bewegungen des Rumpfes und der Extremitäten. Wenn dieses Experiment vorsichtig, ohne Verletzung des Sehhügelgewebes selbst, angestellt wird, so gelingt es in den meisten Fällen vielmals an einem und demselben Thier. Vorgängige Zerstörung der Zweihügel hat auf den Erfolg des Versuches durchaus keinen Einfluss. Aber sobald hinter den Sehhügeln ein Schnitt gelegt ist, bringt Reizung der letzteren kein Schreien seitens des Thieres mehr hervor.

An Meerschweinchen trug ich behutsam beide Hemisphären bis zur Blosslegung der Sehhügel ab. Application der Elektroden an die Oberfläche eines jeden Sehhügels oder beider gleichzeitig hat langgezogenes Winseln zur Folge, begleitet von verstärkter Expiration, Bewegungen im Gesicht und den Ohren und heftigen Unruhezeichen. Danach führte ich einen Schnitt unmittelbar hinter dem einen Sehhügel; Reizung desselben hatte kein Schreien seitens des Thieres und überhaupt gar keine Erscheinungen zur Folge, während Reizung des anderen Sehhügels noch immer zwar schwaches, aber langandauerndes Winseln, Bewegungen in der contralateralen Gesichtshälfte und Aeusserung allgemeiner Unruhe hervorbrachte. Aber nach Durchschneidung hinter dem anderen Sehhügel wurde sogar intensivere elektrische

Reizung der Sehhügelsubstanz weder von Aeusserung der Stimme noch von anderen Erscheinungen begleitet.

Dieselbe Methode wendete ich auch in meinen Versuchen an Kaninchen an. Nach Entfernung beider Hemisphären bis zur Eröffnung der Ventrikel werden die Elektroden unmittelbar an die Sehhügeloberfläche applicirt. Reizung eines Sehhügels an dessen vorderem Abschnitt wurde jedes Mal von allgemeiner Unruhe, beschleunigtem und lärmendem Athmen, Zuckungen im Gesicht (vorzüglich an der gegenüberliegenden Seite), Bewegungen beider Ohren nebst Drehung des contralateralen Ohres mit der Oeffnung nach vorn und reissenden Bewegungen der Extremitäten an beiden Seiten begleitet. Bei Reizung der hinteren Portionen des Sehhügels stellte sich ausser den erwähnten Erscheinungen noch lang andauerndes klägliches Winseln ein, welches erst einige Zeit nach Entfernung der Elektroden aufhörte. Reizung der weissen Substanz der inneren Kapsel in derselben Höhe und anderer benachbarter Hirntheile brachte niemals frequentes Athmen oder Winseln hervor. Gleichzeitige Reizung beider Sehhügel hatte ebenfalls ausgeprägte Athmungsbeschleunigung, lang andauerndes Schreien und Bewegungen im Gesicht, an den Ohren und an den Extremitäten zur Folge. Bei lange fortgesetzter Reizung fand zuweilen Urinsecretion statt. Durchschneidung hinter den Thalamo optici hob den Reizeffekt dieser Gebilde vollständig auf¹⁾.

In einem analogen Versuch an einer jungen Katze wurde unmittelbare Reizung der Sehhügel auch von allgemeiner Unruhe des Thieres, Bewegungen im Gesicht, den Ohren, den Extremitäten und dem Schwanz, Beschleunigung der Respiration und charakteristischem Miauen begleitet. Reizung eines Sehhügels hatte dieselbe Wirkung, mit dem Unterschiede, dass die Stimme leiser geäussert wurde. Nach Durchschneidung hinter den Sehhügeln brachte Reizung ihres Gewebes keine Erscheinungen mehr hervor.

In vielen Versuchen an benannten Thieren versenkte ich auch die isolirten Drahtelektroden bis zu den Sehhügeln direct durch

¹⁾ In vielen Versuchen mit Reizung der Sehhügel an Kaninchen stellte sich auch ausgeprägter Nystagmus an beiden Augen ein, dessen Auftreten meines Erachtens in Abhängigkeit von einer Reizung der centralen grauen Substanz des 3. Ventrikels steht.

die Hemisphären hindurch, ohne vorgängige Zerstörung derselben. Die Ergebnisse dieser Experimente waren im Allgemeinen den vorstehenden ähnlich.

In meinen Versuchen an Hunden konnte ich nur das letztere Operationsverfahren anwenden¹⁾). Die an diesen Thieren zur Beobachtung gelangenden Erscheinungen bestanden in Folgendem:

Bei Reizung der vordersten Abschnitte der Sehhügel stellte sich am Thier anfänglich beschleunigte Respiration ein und dann erschienen Bewegungen im Gesicht; bei fortgesetzter Reizung begann der Rumpf gleichmässige Bewegungen von einer Seite zur anderen auszuführen, woran nicht selten auch Schwanz und Extremitäten sich betheiligten, und endlich liess sich Bellen, zuweilen mit leisem Winseln abwechselnd, hören. Die geringste Verschiebung der Elektroden zu den hinteren Abschnitten der Sehhügel hatte Veränderung der Erscheinungen zur Folge: am Gesicht prägten sich die Nasalfalten deutlich aus, die Zähne wurden entblösst, und das Thier begann laut zu winseln oder zu bellen. Bei Verstärkung des Stromes kam nicht selten unwillkürliche Harn- und Stuhlentleerung zur Beobachtung. Nach Aufhören der Reizung liess das Thier seine Stimme zuweilen noch im Laufe einiger Minuten, zuweilen sogar einer halben Stunde und länger hören.

Bei Reizung eines einzelnen Sehhügels gelang es mir nicht, den Thieren Schreie zu entlocken, aber Beschleunigung der Respiration, Bewegungen des Gesichts und der Extremitäten, sowie Schwanzwedeln stellten sich ebenso, wie bei Reizung beider Thalamus optici, ein.

Die angeführten Versuche zeigen also, dass Reizung der Sehhügel durch elektrische Ströme an den verschiedensten Thieren lang andauerndes Lautwerden der Stimme hervorbringt, in Begleitung von starken exspiratorischen Bewegungen und Bewegungen des Gesichts, des Rumpfes und der Extremitäten, die (besonders an höheren Thie-

¹⁾ Abtragung der Grosshirnhemisphären bis zur Blosselegung der Sehhügel an Hunden wird, wie ich mich überzeugen konnte, von so bedeutender Blutung begleitet, dass es schwerlich möglich ist, durch dieses Operationsverfahren zu richtigen Ergebnissen bezüglich der Erregbarkeit der Sehhügel zu gelangen.

ren) an verschiedene Ausdrucksbewegungen erinnern. Diese Erscheinungen gelangen anscheinend an Thieren mit erhaltenen Grosshirnhemisphären in demselben Maasse zur Beobachtung, wie an solchen, denen zuvor die Hemisphären abgetragen waren.

Hier muss ich bemerken, dass die verschiedenartigen, bei Reizung der Sehhügel an den Thieren zu beobachtenden Bewegungen nicht durch Reizung der Leitungsbahnen erklärt werden können, welche durch die Capsula interna von der motorischen Zone der Rinde aus zum verlängerten und Rückenmarken gehen. Darauf kann ich unter anderem aus dem Umstand schliessen, dass die erwähnten Bewegungen an Säugethieren (Kaninchen und Hunden) bei Reizung der Sehhügel sogar in denjenigen Fällen sich äussern, in welchen durch vorläufige Zerstörung der motorischen Zone secundäre Degeneration der Pyramidenfasern hervorgerufen war.

Ich werde noch eine Beobachtung anführen, welche in innigster Beziehung zu den Ergebnissen obiger Versuche steht: Indem ich den verschiedensten Thieren — Vögeln und Säugethieren — die Grosshirnhemisphären abtrug, konnte ich nicht selten wahrnehmen, dass diese Thiere zuweilen einige Zeit vor ihrem Tode ohne jegliche äussere Ursache ihre Stimme laut werden liessen, manchmal Stunden lang schrieen und stöhnten. Es frappirte mich anfänglich, dass Thiere, die ihrer Hemisphären beraubt waren und gewöhnlich ihre Stimme von selbst nicht äusserten, zu einer gewissen Zeit dieselbe laut werden liessen und in einer solchen Weise schrieen, als ob sie die schwersten Empfindungen hätten. Allein die Section derartiger Thiere erwies, dass in der Nachbarschaft der abgetragenen Hirntheile ein pathologischer Erweichungsprozess sich entwickelt hatte, von welchem auch ein Theil der Sehhügel ergriffen war. Auf Grund dieser Thatsachen erscheint es ganz natürlich, die so lang andauernde spontane Stimmäusserung solcher Thiere durch eine unter Einfluss des im Gewebe der Sehhügel entstehenden pathologischen Prozesses stattfindende Erregung derselben zu erklären.

Schlusslich verdient folgender Umstand Erwähnung: In Versuchen mit Verletzung der Sehhügel an Hunden wird nicht selten einen oder zwei Tage, zuweilen auch schon unmittelbar nach der Operation das Auftreten unwillkürlicher Bewegungen in dem

Gesicht, dem Rumpf und den Extremitäten wahrgenommen. Diese Bewegungen erinnerten vollständig an choreaartige Convulsionen und breiteten sich entweder nur auf eine Körperhälfte (die dem verletzten Sehhügel contralaterale) oder auf beide aus. Letzteres fand nur bei beiderseitiger Läsion der Sehhügel statt. Aeussere Reize (unerwartetes Geräusch oder ein Stoss, ein Schmerzreiz) hatten immer Steigerung dieser Gliederbewegungen zur Folge; bei ruhiger Lage des Thieres dagegen nahmen dieselben etwas ab, während der Chloroformnarkose verschwanden sie vollständig. Da diese Erscheinungen bei streng localisirten Läsionen der Sehhügel beobachtet wurden, kann ich nicht daran zweifeln, dass sie der Effect einer Sehhügelreizung sind, welche wahrscheinlich durch den an der Läsionsstelle sich entwickelnden pathologischen Prozess oder vielleicht durch Compression des Thalamusgewebes (durch Blutgerinnsel) bedingt wird.

Nach alledem könnten wir zur Darstellung der Erscheinungen schreiten, welche nach Zerstörung der Sehhügel an Thieren mit erhaltenen Hemisphären auftreten. Indess zuvor wollen wir möglichst gedrängt diejenigen Ansichten anführen, welche zu verschiedenen Zeiten von den Autoren über Function und Bedeutung der fraglichen Gebilde ausgesprochen wurden.

Literaturangaben über die Bedeutung der Sehhügel.

Es existirt wohl in der Physiologie des Centralnervensystems kein anderes Gebiet, bezüglich dessen so widersprechende Ansichten aufgestellt wurden, als über die Function der Sehhügel. Mit Rücksicht hierauf wird es genügen, in Folgendem auf Erörterung der wesentlichsten Andeutungen und Angaben sich zu beschränken, welche von verschiedenen Beobachtern über Bedeutung und Rolle der Sehhügel in den Verrichtungen des Centralnervensystems gemacht worden sind.

Zunächst bestehen in der Literatur der Sehhügel sehr manchfaltige Andeutungen über den Einfluss derselben auf die Bewegungssphäre. Schon einige der älteren Autoren, wie Saucerotte¹⁾ und Serres²⁾ verlegten in die Sehhügel besondere Cen-

¹⁾ Saucerotte, Mémoire sur les Contrecoups. Prix de l'academie de chir. Neue Ausgabe. IV. 1819. p. 310.

²⁾ Serres, Anatomie comparée du cerveau. II. p. 690.

tren für die willkürliche Bewegung der vorderen Extremitäten. Gegenwärtig kann jedoch diese Meinung als für immer verlassen gelten. Andererseits stellten viele Autoren, sogar die neuesten, verschiedenartige Zwangsbewegungen in Abhängigkeit von Sehhügelzerstörung. So beobachtete Magendie¹⁾) bei Zerstörung eines Sehhügels an Thieren Manège- oder Kreisbewegungen in der Richtung der verletzten Seite. Analoge Beobachtungen machten Longet²⁾), Schiff³⁾), Renzi⁴⁾ u. A. Nur über die Richtung der Kreisbewegungen herrschten Widersprüche. In Magendie's Versuchen fand die Drehung, wie schon erwähnt, stets in der Richtung der verletzten Seite statt, nach Longet in der entgegengesetzten. Nach Schiff's Meinung geschieht die Drehung in der Richtung der verletzten Seite nur in dem Fall, dass die Verletzung den vorderen Sehhügelabschnitt betrifft; bei Verletzung der hinteren Portion desselben soll das Thier hingegen nach der gesunden Seite hin sich drehen. Nothnagel⁵⁾) beobachtete in seinen meisten Versuchen den von Magendie beschriebenen ähnlichen Erscheinungen, aber nur bei partiellen Zerstörungen eines Sehhügels, vorzüglich der inneren Portion. Renzi's Angaben hingegen stimmen mehr mit Longet's Meinung überein.

Schiff wurde bei seinen Versuchen unter Anderem auf den Umstand aufmerksam, dass an Thieren, bei welchen nach Verletzung eines Sehhügels Kreisbewegungen sich einstellen, stets eine Ablenkung der Vorderextremitäten in entgegengesetzter Richtung bemerkt wird. Auf dieser Erfahrung erbaute er eine Hypothese über Localisation besonderer Bewegungscentren in den Sehhügeln für diejenigen Muskeln der Vorderextremitäten, die an der Drehung des Körpers in dieser oder jener Richtung betheiligt sind. Durch Lähmung dieser Muskeln an beiden Extremitäten der verletzten Seite suchte Schiff sowohl die von ihm bemerkte Ablenkung der Vorderpfoten, als auch die Drehung der Thiere zu erklären. In neuerer Zeit haben Lusanna und Lemoigne in demselben Sinn sich ausgesprochen. Nach

¹⁾ Magendie, *Leçons sur les fonctions etc.* Paris 1839. T. I.

²⁾ Longet, *Anatomie et physiologie etc.* 1.

³⁾ Schiff, *Lehrb. der Muskel- u. Nervenphysiol.* 1858/59. Bd. I. S. 342 f.

⁴⁾ Renzi, *Saggio di fisiol. Annal. univ. di medic.* Vol. 189.

⁵⁾ Nothnagel, *Dieses Archiv* Bd. 62. S. 207.

Meynert's¹⁾) Ansicht lassen sich dagegen die angeführten Erscheinungen durch beschränkte Muskelanästhesie erklären, die an der Seite des zerstörten Sehhügels die Adductoren, an der entgegengesetzten die Abductoren der Extremitäten befällt.

Die Unzulänglichkeit beider Erklärungsweisen ist leicht ersichtlich. Gegen dieselben spricht schon der Umstand, dass die Drehung des Thieres bei Zerstörung eines Sehhügels eine Zwangsbewegung im wahren Sinne dieses Wortes vorstellt und sowohl in der einen, als in der anderen Richtung stattfinden kann²⁾.

Man muss berücksichtigen, dass die citirten Untersuchungen einer Zeit angehören, als es noch nicht bekannt war, welche Rolle bezüglich der Bewegungssphäre der Thiere der den Sehhügeln anliegenden centralen grauen Substanz zukommt. Indessen haben Untersuchungen aus der neuesten Zeit dargethan, dass die bezeichnete Gegend ein Gleichgewichtsorgan in der Art der semicirculären Kanäle und der Olivenkörper des verlängerten Markes bildet, und dass schon die geringste Verletzung dieser Gegend von deutlich ausgeprägten Störungen des Körpergleichgewichts und verschiedenartigen Zwangsbewegungen begleitet wird. Hieraus ergiebt sich die natürliche Schlussfolgerung, dass die von den Autoren bei Zerstörung der Sehhügel beschriebenen Zwangsbewegungen und Gleichgewichtsstörungen eigentlich nicht auf Zerstörung der Sehhügel selbst, sondern auf Verletzung der anliegenden Abschnitte der centralen grauen Substanz bezogen werden müssen.

In der That konnte ich in meinen Versuchen mich überzeugen, dass Zwangsbewegungen sowohl, als Störungen des Körpergleichgewichts gar keine nothwendige Folge von Sehhügelzerstörung bilden. In Fällen ganz isolirter Verletzung eines Sehhügels, wenn die centrale Substanz des Ventrikels unversehrt bleibt, können die bezeichneten Erscheinungen vollständig fehlen oder nur in sehr schwachem Grade auftreten.

Es ist hier noch hinzuzufügen, dass bei den Drehungen, die

¹⁾ Meynert, Wiener medic. Jahrb. 1872 u. Psychiatr. Centralbl. 1873.

²⁾ Die von Renzi herrührende Angabe, laut welcher an Vögeln mit abgetragenen Grosshirnhemisphären nach Zerstörung der Sehhügel deutlich ausgeprägte Störungen des Körpergleichgewichts auftreten (Renzi l. c. vol. 186), spricht offenbar auch nicht zu Gunsten der Anschauungen Schiff's und Meynert's.

nach Verletzung sowohl der centralen grauen Substanz, als jeglicher anderen Theile des centralen Aequilibrationsmechanismus — der semicirculären Kanäle, der Olivenkörper und des Kleinhirns — sich einstellen, in meinen Versuchen fast stets die von Schiff angegebene Ablenkung der Extremitäten wahrgenommen wurde, welche übrigens niemals bedeutend ist und nach meiner Meinung nicht als Ursache der Drehung angesehen werden darf¹⁾.

Im Gegensatz zu allen citirten Autoren schrieben andere, hauptsächlich in Berücksichtigung einer beschränkten Anzahl klinischer Beobachtungen, den Sehhügeln eine sensible Function zu, indem sie denselben Einfluss nicht nur auf die Hautsensibilität, sondern auch auf die höheren Sinnesorgane — Geschmack, Geruch, Gehör und Gesicht — zugestanden.

Renzi bringt zu Gunsten dieser Ansicht unter Anderem die Angabe, dass an Vögeln und niederen Säugethieren nach Zerstörung der Sehhügel Abnahme oder vollständiger Verlust der Hautsensibilität und Abstumpfung der Sinnesorgane sich einstellt. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, dass Versuche an niederen Thieren zur Entscheidung der Frage nicht genügen können, hauptsächlich deshalb, weil es beinahe unmöglich ist, an diesen Thieren eine isolirte Zerstörung der Sehhügel auszuführen.

Auch Ferrier hat sich für eine sensible Function der Thalamo optici ausgesprochen. Dieser Autor bringt jedoch in seinem Werke nur einen von ihm ausgeführten Versuch an einem Affen,

¹⁾ In den bezeichneten Fällen wird, wie ich beobachteten konnte, die Ablenkung fast immer in beiden vorderen und in beiden hinteren Extremitäten bemerkt, jedoch nach verschiedenen Richtungen: die hinteren Extremitäten sind meistentheils nach der Seite der Drehung, die vorderen in entgegengesetzter Richtung abgelenkt. Diese Ablenkung der Extremitäten bildet meiner Meinung nach ebenso eine Folge von Verletzung bestimmter Hirntheile, — des Kleinhirns, der semicirculären Kanäle, der Olivenkörper und der centralen grauen Substanz, — wie die bei denselben Operationen an den Thieren zur Beobachtung gelangende Deviation der Augen, Drehung des Kopfes und der vorderen Rumpfabschnittes u. s. w. Die Kreisbewegung der Thiere kann nicht durch die an ihnen bestehende Ablenkung der Extremitäten erklärt werden, schon deshalb nicht, weil diese Kreisbewegung, wie oben erwähnt, nichts Anderes als eine Zwangsbewegung vorstellt, die fast immer paroxysmenweise auftritt.

der indessen schon wegen der benutzten Operationsmethode bei Weitem nicht genau genannt werden kann. Ferrier führte durch das vordere Ende des Gyrus angularis hindurch in horizontaler Richtung zu den Sehhügeln einen Troicart in einer feinen Canüle; nach Herausnahme des Troicarts steckte er in die Canüle ein Stilet mit divergirenden Flügeln und bezweckte durch Drehung desselben das Gewebe des Sehhügels zu zerstören. Es erwies sich, dass das Stilet nur die dem Thalamus von aussen anliegende weisse Markmasse erreicht und dieselbe in ziemlicher Ausdehnung zerstört hatte (!). Mit Rücksicht hierauf führte Ferrier auf demselben Wege einen glühenden Draht ein, mit dessen Hülfe der Sehhügel zerstört wurde¹⁾. Die Beschreibung dieser Operation genügt allein, um die Beweiskraft dieses Versuches zweifelhaft erscheinen zu lassen, da in demselben ganz gewiss auch sensible Fasern der inneren Kapseln verletzt waren.

Ebenso wenig überzeugend sind die Experimente Fournié's²⁾, der die Zerstörung der Sehhügel vermittelst Injection einer gefärbten Lösung von Chlorzink bewerkstelligte. Zugleich leidet der Schluss dieses Autors, nach dessen Behauptung Zerstörung der Sehhügel an Thieren von vollständigem Verlust des Gefühls und Bewusstseins (*du sentiment et de la connaissance*) und lang andauernden galoppirenden Bewegungen an einer Stelle gefolgt wird, an einiger Undeutlichkeit³⁾.

Viele englische Autoren, wie Todd, Carpenter, Broadbent u. A., haben sich ebenfalls für die sensible Function der

¹⁾ Ferrier, *Die Functionen des Gehirns. Uebersetzt von Obersteiner.* Braunschweig 1879. S. 268 ff.

²⁾ Fournié, *Recherches expérím. sur le fonctionnement du cerveau.* Paris 1873.

³⁾ Im Gegensatz zu Fournié gelangte Nothnagel, der seine Versuche nach analoger Methode (Einspritzung geringer Mengen von Chromsäure in die Substanz der Sehhügel) anstellte, zu folgenden Schlussssätzen:
1) „Die Bahnen für die Innervation willkürlicher Bewegungen passiren die Sehhügel nicht. Die Entfernung dieser Gebilde zieht keine — im gebräuchlichen Sinne des Wortes genommen — motorische Lähmung nach sich.“ 2) „Die Bahnen, welche die zum Bewusstsein gelangenden Gefühlseindrücke leiten, passiren die Sehhügel nicht, oder zum mindesten nicht ausschliesslich.“ (Nothnagel, *Exper. Untersuchungen über die Functionen des Gehirns.* Dieses Archiv Bd. 62. S. 209—210.)

Sehhügel ausgesprochen. Auch Luys vertritt die Beeinflussung der Sensibilitätssphäre durch die Sehhügel. Dieser Autor unterscheidet in den Sehhügeln einige besondere Kerne, von denen jeder einer besonderen Sensibilitätsart vorstehe: einen vorderen, der in directer Beziehung zum Geruchsorgan stehe, einen mittleren für das Sehvermögen, ferner einen medianen (centre median), welcher der Perception von Hautempfindungen direct vorsteht, und einen hinteren, mit dem Gehörorgan verbundenen¹⁾. Zu Gunsten seiner Anschauung führt Luys ausser rein anatomischen Angaben einige klinische Beobachtungen mit Affection der Sehhügel an. Indess ein Theil dieser Beobachtungen entstammt der alten Literatur, die schwerlich zur Entscheidung der uns hier beschäftigenden Frage verwertet werden dürfte; ein anderer Theil besteht entweder aus solchen Fällen, die keine streng localisirte Affection bieten, oder er leidet an solcher Unvollständigkeit der Beschreibung, dass sie durchaus nicht auf Beweiskraft Anspruch erheben können.

Mit Rücksicht hierauf theilen die meisten der gegenwärtigen Pathologen bei Weitem nicht Luys' Anschauung über die Bedeutung der Sehhügel. Den von diesem Autor zu Gunsten seiner Ansicht vorgeführten Beobachtungen wird eine ganze Reihe anderer, umständlich beobachteter Fälle mit Affection der Sehhügel gegenübergestellt, in denen gar keine Sensibilitätsstörungen wahrgenommen wurden.

Noch unlängst ist Laffargue²⁾ auf Grund einer Analyse der meisten hierhergehörigen Fälle zu dem Ergebniss gelangt, dass Affection der Sehhügel mit halbseitiger Anästhesie des Körpers nichts gemein habe. Fast in demselben Sinne hat sich auch Nothnagel ausgesprochen³⁾. Andererseits ist bekannterweise, Dank den Untersuchungen Türk's⁴⁾ und besonders Charcot's und dessen Nachfolger (Veyssiére, Pierret, Pitres, Grasset u. A.), der Einfluss des dem Sehhügel anliegenden hinteren Abschnittes der inneren Kapsel auf die gesammte

¹⁾ Luys, *Le cerveau et ses fonctions*. Paris 1876. p. 27 sq.

²⁾ Laffargue, *Étude sur les rapports des lésions de la couche optique avec l'hémianesthésie d'origine cérébrale*. Paris 1877.

³⁾ Nothnagel, *Topische Diagnostik*. S. 247.

⁴⁾ Türk, *Sitzber. d. Wiener Akad.* 1859. Bd. XXXVI.

Sensibilitätssphäre der contralateralen Körperhälfte auf der Basis zahlreicher pathologischer Beobachtungen sichergestellt.

Uebrigens kann es gegenwärtig anscheinend nicht bezweifelt werden, dass der hintere Abschnitt der Sehhügel in direkter Beziehung zum Sehvermögen steht. Nur bleibt es auch hier noch fraglich, ob die nach Zerstörung der Sehhügel auftretenden Sehstörungen von der Verletzung der Sehhügel selbst oder der ihnen anliegenden Kniehöcker abhängen.

Schon Relando und nach ihm viele andere Autoren erwähnen Blindheit des contralateralen Auges als Folgeerscheinung der Zerstörung eines Sehhügels an Thieren. Einige Physiologen, wie Renzi, behaupteten sogar, dass Blindheit auch in Fällen von Zerstörung eines vorderen Sehhügelabschnittes allein sich einstelle, also unter solchen Bedingungen, wo der Effect nicht von Unterbrechung des makroskopisch sichtbaren Faserbündels des Tractus opticus abhängen könnte¹⁾.

Diese Ergebnisse wurden jedoch von verschiedenen Seiten bestritten.

Bezüglich der Versuche an höheren Thieren ist zu bemerken, dass Ferrier Blindheit des contralateralen Auges nach Zerstörung eines Sehhügels an einem Affen beobachtete; doch betraf in seinem Versuch (der schon oben citirt ist) die Zerstörung auch den Gyrus angularis, in welchem bekannterweise Ferrier selbst das corticale Sehzentrum localisirt.

Andere Angaben über Einfluss der Sehhügel auf das Gesicht bei höheren Thieren habe ich in der physiologischen Literatur nicht vorgefunden, obgleich solche Versuche unzweifelhaft von Interesse wären, besonders bezüglich der Frage über die Kreuzung der Sehnervenfasern.

Es erübrigt uns noch, hier Einiges über die neueren Untersuchungen Nothnagel's zu bemerken, der auf Grund seiner

¹⁾ Renzi, l. c. Vol. 186. p. 530 u. Vol. 189. p. 429. Dieser Autor stellte seine Versuche an Vögeln und Meerschweinchen an, indem er die oberen Schichten der vorderen Thalamushälfte abtrug oder dieses Ganglion in anderer Weise zerstörte. Die Ergebnisse bestanden darin, dass die Thiere Hindernissen, die an der Seite des contralateralen Auges lagen, nicht auswichen und dieselben nur vermittelst des an der Seite des operirten Sehhügels liegenden Auges erkennen konnten,

Versuche mit Injection geringer Quantitäten von Chromsäure in die Sehhügelsubstanz zu ganz anderen, von den Ansichten der früheren Autoren verschiedenen Schlüssen über die Function dieser Gebilde gelangt ist. Er beobachtete bei seinen Versuchen mit Zerstörung der Sehhügel weder Sensibilitäts- noch deutliche Motilitätsstörungen. Kaninchen konnten nach Zerstörung beider Sehhügel mit derselben Geschicklichkeit, wie gesunde Thiere, stehen, laufen und springen. Der einzige Unterschied zwischen operirten und gesunden Kaninchen bestand darin, dass erstere bei allmählicher Extension und Ortsveränderung ihrer Vorderextremitäten die neue Gliederstellung mehr oder weniger lange Zeit beibehielten, was an gesunden Kaninchen nicht beobachtet wird. Nach Zerstörung eines Sehhügels wurde dieselbe Erscheinung an der contralateralen Extremität allein wahrgenommen.

Diese Erscheinungen bringt Nothnagel mit Meynert's Hypothese in Beziehung, nach welcher die Sehhügel als Centren angesehen werden müssen, welche die von der Peripherie des Körpers eintreffenden sensiblen Eindrücke in reflectorischer Weise auf Bewegungsbahnen übertragen. Er geht hierbei von dem Satz aus, dass Berichtigung der Gliederlage meistens unbewusst, in reflectorischer Weise ausgeführt wird, wozu einerseits centripetale und centrifugale Bahnen, andererseits zur Vermittelung derselben dienende gangliöse Elemente erforderlich seien. Indess kann daneben die normale Haltung der Glieder auch auf dem Wege willkürlicher Innervation erreicht werden, wenn — wie der Autor sich ausdrückt — „erst einmal die genügende Menge Erinnerungsbilder in der Hirnrinde angesammelt ist“¹⁾). Die Hypothese Meynert's beruht, wie bekannt, auf rein anatomischen Daten; darum sehen wir keine Nothwendigkeit, sie hier mit Ausführlichkeit darzulegen. Hier wollen wir nur kurz erörtern, ob Nothnagel's Versuche tatsächlich zu Gunsten der bezeichneten Hypothese nach des Autors eigenen Worten „wenn auch nicht den strengen Nachweis, so doch eine experimentelle Wahrscheinlichkeit“ liefern²⁾.

¹⁾ Weiter unten werden wir sehen, dass Nothnagel auf Grund klinischer Thatsachen andere Hypothesen von der Function der Sehhügel aufgestellt hat.

²⁾ Nothnagel, Dieses Archiv Bd. 62. S. 213.

Zunächst ist hierüber zu bemerken, dass das Schlussergebniss Nothnagel's, in den Worten ausgedrückt: „in den Sehhügeln kommen diejenigen Bewegungsacte zu Stande, die durch peripherische sensible Erregungen angeregt werden“, anscheinend bei Weitem nicht einen unabweisbaren Schluss aus den von ihm selbst beobachteten Thatsachen darstellt. Der Autor macht in seinem Artikel wiederholt die Bemerkung, dass das Beibehalten verschiedener künstlicher Stellungen der Glieder seitens der Thiere den Eindruck hervorbringe, als ob sie ihres Muskelgefühls beraubt seien. Bekannterweise erklärt der Autor durch Abnahme des letzteren dieselben Erscheinungen, die an Thieren nach Abtragung begrenzter Abschnitte der motorischen Hirnrindenzone zur Beobachtung kommen, und es erscheint mir nicht ganz klar, weshalb er diese Erklärungsweise denselben Erscheinungen gegenüber nach Zerstörung der Sehhügel für unzureichend hält.

Ferner ist aus Nothnagel's Versuchen bekannt, dass den obenbeschriebenen ähnlichen Erscheinungen an Thieren nicht nur nach Zerstörung der Sehhügel und Abtragung gewisser Rindencentren sich darbieten, sondern auch bei Zerstörung des Corpus striatum (im Besonderen des Nucleus lenticularis). Also müsste nach Nothnagel's Auffassung die Function der reflectorischen Verbesserung der Gliederstellung zwischen dem Sehhügel und anderen Basalganglien getheilt sein. Kann jedoch eine solche Voraussetzung zugelassen werden? Ich denke, dass eine solche Annahme schon vom embryologischen Standpunkt aus unhaltbar erscheint; ausserdem findet dieselbe weder in der normalen, noch in der pathologischen Physiologie eine Stütze. Abgesehen davon, falls man die Behauptung des Autors annimmt, dass die regelrechte Stellung der Glieder wesentlich einen reflectorischen, unter Controle von der Peripherie des Körpers ausgehender Empfindungen zu Stande kommenden Act bilde, entsteht die Frage, wie mit dieser Behauptung die vollkommene Regelmässigkeit der complicirtesten Bewegungen an den vom Autor operirten Thieren in Einklang zu bringen ist, wenn das Centrum, in welchem die reflectorische Uebermittlung sensibler Eindrücke auf die motorischen Bahnen stattfinden soll, vollständig zerstört ist.

Alle diese Bedenken entstehen beim Lesen der Nothnagel'schen Versuche von selbst, und ich glaube nicht, dass man sie als unwichtig bezeichnen könnte.

Wenn man schliesslich berücksichtigt, dass einerseits das von Nothnagel zum Zweck der Sehhügelzerstörung angewandte Operationsverfahren nicht genügende Präcision besitzt und keine Garantie für streng begrenzte Wirkung der zerstörenden Flüssigkeit bietet, und dass andererseits die vom Autor beschriebenen Erscheinungen nur bei möglichst vollständiger Zerstörung der Sehhügel beobachtet wurden, — also in solchen Fällen, in denen es besonders schwer war, Verletzungen der anliegenden Marksubstanz zu vermeiden, so erwacht unwillkürlich die Muthmaassung, dass die von Nothnagel in seinen Versuchen beobachteten Erscheinungen durch Verletzung der den Sehhügeln benachbarten Faserrüze der weissen Substanz bedingt waren¹⁾.

Aus vorstehender Uebersicht gewinnt man ohne Schwierigkeit die Ueberzeugung, dass man bisher über die nach Zerstörung der Sehhügel sich einstellenden Erscheinungen eigentlich gar keine Vorstellung besass, da alle in dieser Hinsicht vorhandenen Angaben, die untereinander in den schärfsten Widersprüchen stehen, entweder an Ungenauigkeit leiden, oder durch gleichzeitige Verletzung der den Sehhügeln benachbarten Hirntheile erklärt werden können.

Einige Physiologen waren mit Rücksicht auf so widersprechende Angaben geneigt, den Sehhügeln eine sehr vielseitige Rolle in der Hirnthätigkeit zuzuerkennen²⁾. Aber auch diese Anschauung wird hinfällig angesichts derjenigen pathologischen Beobachtungen, in denen langjährige Affectionen der Sehhügel während des Lebens fast von gar keinen ausgeprägten Erscheinungen begleitet waren. Andere Autoren verfuhrn vorsichtiger und vermieden es, Schlussfolgerungen über die thatsächliche Bedeutung dieser Gebilde aus den verschiedenen Erscheinungen zu ziehen, die sie in ihren Versuchen nach Zerstörung der Sehhügel beobachteten. Vulpian z. B. spricht sich in dieser Hinsicht

¹⁾ Eine kritische Beurtheilung der Nothnagel'schen Versuche in diesem Sinne wurde schon von Eckhard unternommen. S. Hermann's Handb. d. Physiol. Tb. II. Bd. II.

²⁾ Eckhard, a. a. O. S. 122.

gerade und offen aus: „Wir wissen gar nichts über die specielle Function der Sehhügel“¹⁾). Man könnte sogar noch mehr sagen. Seitdem die ersten Versuche mit Zerstörung der Sehhügel ange stellt worden sind, hat die Physiologie nicht nur keinen Schritt auf dem Wege zur Erkenntniss der Verrichtung dieser Gebilde ge macht, sondern die Frage wurde vielmehr durch viele, nicht zur Sache gehörige Angaben allmählich verdunkelt. In Folge dessen waren die Autoren gezwungen, die Fehler ihrer Vorgänger zu berichtigten, und verfielen ihrerseits wieder in Irrthümer, die von späteren Forschern bestritten wurden. Die Entscheidung der Frage selbst konnte dabei natürlich nicht gewinnen.

Allerdings werden diese Misserfolge der Physiologie durch die Schwierigkeit der Untersuchung vollkommen gerechtfertigt. Die eigenthümlichen, für Zerstörung der Sehhügel charakteristischen Erscheinungen wurden vielleicht aus demselben Grunde nicht wahrgenommen, aus welchem zuweilen erfahrene, in der Beobachtung der Sphäre pathologischer Symptome des Organismus erfahrene Kliniker Erscheinungen unbeachtet lassen, die später, bei Erweiterung der Wissensphäre, als Cardinalsymptome einer gegebenen Erkrankung sich erweisen. Mir selbst gelang es erst dann die der Zerstörung der Sehhügel an Thieren mit erhaltenen Hemisphären eigenthümlichen Erscheinungen wahr zu nehmen, nachdem ich die meisten im ersten Theil dieser Ab handlung geschilderten Thatsachen festgestellt und eingehend erforscht hatte.

¹⁾ Vulpian, *Leçons sur la physiol. du système nerveux*. Paris 1866. p. 659.

(Schluss folgt.)