

Über die tonischen Labyrinthreflexe auf die Augen beim Kaninchen und über ihre Veränderungen im Laufe der Entwicklung.

Von

R. LORENTE DE NÓ.¹

Assistent des Instituto Cajal. (Madrid) derzeit Uppsala.

Die Augen können ihre Funktion uns eine Vorstellung von den Gegenständen der Aussenwelt zu vermitteln nicht ohne Hilfe anderer Organe ausführen, zu denen in erster Linie die Augenmuskeln gehören, deren Aufgabe es ist, das Auge in geeigneter Lage in der Orbita einzustellen.

Bei den Tieren, die gut entwickelte optische Reflexe besitzen, und hauptsächlich bei denjenigen, wo die Sehwahrnehmungen eine wichtige Rolle spielen, sind es die auf der Retina entstandenen Eindrücke, die grösstenteils die Augenstellungen regulieren. Beim Kaninchen dagegen und im allgemeinen bei den niederen Säugetieren und sonstigen Vertebraten mit Ausnahme der Vögel hat das Labyrinth diese Funktion fast zur Gänze übernommen.

Vom Labyrinth gehen fortdauernd Erregungen aus, die, den Tonus der Augenmuskel bestimmend, das Auge in geeignete Stellungen bringen, damit das Sehfeld während der Kopfbewegungen unverändert bleibe.

Diese tonischen Reflexe sind seit langem bekannt, die erste gründliche Untersuchung aber rührt von v. Graefe her, der sogar sehr genaue Messungen beim Kaninchen ausgeführt hat. Auch beim Menschen sind sie mehrmals untersucht worden, von Hunter, Nagel, Delage, Bárány und vielen anderen, die mit den ver-

¹ Vortrag, gehalten in der Schwedischen Ärztgesellschaft in Stockholm am 5. V. 1925.

schiedensten Methoden die sog. Gegenrollung der menschlichen Augen gemessen haben. Diese spielt jedoch für das Sehen keine weitere Rolle.

Beim Kaninchen ist es ganz anders; hier kann man keine ausgesprochenen optischen Reflexe finden; dafür aber haben die labyrinthären eine enorme Entwicklung erlangt.

Wenn wir ein Kaninchen nehmen und seinen Kopf in irgendeine Richtung bewegen, so verändert sich sein Sehfeld fast gar nicht. Die Augen haben sich in die entgegengesetzte Richtung bewegt, und solange wir die Grenze der gewöhnlichen physiologischen Kopfstellungen nicht überschritten haben, wird die Kompensation der Kopfbewegungen beinahe vollständig sein. *Die tonische Natur dieser Reflexe geht daraus hervor, dass die Augen in ihrer Stellung beharren, solange der Kopf seine neue Lage beibehält.*

Diese Reflexe zu untersuchen, hat ein zweifaches Interesse; erstens in Hinsicht auf die Durchforschung der Physiologie des Ohrlabirynths, zweitens für die Bestimmung der Funktionsart des motorischen Apparates des Auges, d. h. der Rolle des einzelnen Muskels während der Augenbewegungen.

Ich bin mit dieser zweifachen Absicht an meine Untersuchungen gegangen, hier will ich den otologischen Teil der Frage jedoch beiseite lassen. Meine Studien wurden im Instituto Cajal in Madrid begonnen, grösstenteils aber sind sie in der otologischen Klinik und im physiologischen Institute zu Uppsala ausgeführt worden.

In der Literatur finden wir keine experimentelle Untersuchung über die Funktion der Augenmuskeln sondern nur theoretische Betrachtungen; sicherlich beruht dies nur darauf, dass es grosse technische Schwierigkeiten macht dieses Problem zu studieren. Glücklicherweise gestatten uns die tonischen Labyrinthreflexe auf die experimentelle Lösung der Frage beim Kaninchen einzugehen.

Wir wissen ganz genau, was für Bewegungen das Auge unter der tonischen Labyrinthwirkung ausführt; wir können den Kaninchenkopf so bewegen, dass dadurch eine bestimmte Augenbewegung erfolgt; wenn wir jetzt die Augenmuskeln freipräparieren und ihre Kontraktionen messen, so werden wir einen exakten Bescheid über die Physiologie des motorischen Augenapparates bekommen.

Dies kann auf folgende Weise geschehen. Das Kaninchen wird auf einen drehbaren Tisch aufgebunden, und sein Kopf wird in

einer Czermakschen Klemme festgehalten. Wenn wir jetzt den Tisch so drehen, dass seine Querachse die beiden Kaninchenohren trifft, so werden wir die Augen rollen sehen, und zwar beide in einer der Bewegung des Kopfes entgegengesetzten Richtung. Nichts leichter als in einem bestimmten Momente der Drehung die Augenstellungen zu photographieren und nachher ihre Rollung abzumessen. Auf diese Weise haben v. d. Hoeve und de Kleijn ihre Kurven erhalten (Fig. 2, untere Kurve).

Um die Augenmuskelnkontraktionen während dieses Prozesses zu messen, wende ich folgende Technik an: Die Augenmuskeln werden von der Sklera losgeschnitten und mit einem Faden versehen. Dieser ist an den kleinen Schenkel des Hebels eines für

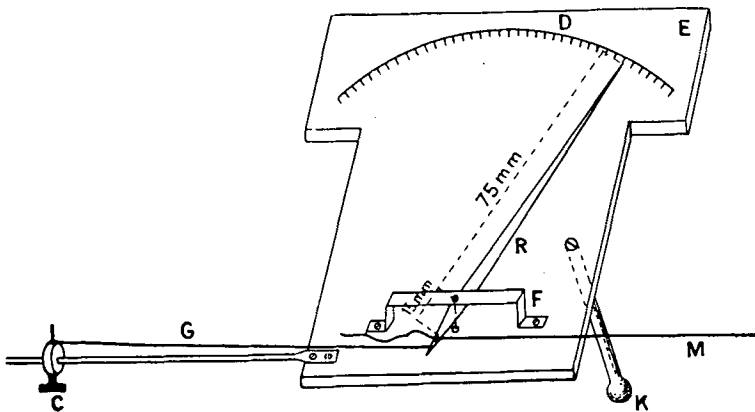


Fig. 1.

diese Untersuchung konstruierten Apparates (Fig. 1) angebunden; der grosse Schenkel zeigt die Kontraktionen auf einer im voraus so berechneten Skala, dass ein Millimeter der Länge des Muskels zwei Teilstrichen entspricht. Der ganze Apparat wird neben dem Kopf an der Czermakschen Klemme befestigt.

Drehen wir nun das Tier, so werden wir sehen, wie der Muskel, den Widerstand des Gummifadens überwindend, den Hebel bewegt: für je 15° können wir eine Messung ausführen, nachher die abgelesenen Zahlen auf Millimeterpapier übertragen und Kurven bekommen, wie sie auf Fig. 2 dargestellt sind.

Wie leicht ersichtlich ist (Fig. 2), liegt keine Ähnlichkeit zwischen den Kurven der Augenbewegungen und denen der Muskeln vor, und das auffallendste ist: während das Auge eine Rollung von zirka

100° ausgeführt hat, und sich dabei nur kleine horizontale und vertikale Bewegungen bemerkbar gemacht haben, zeigen die Augenmuskeln alle starke Reaktion, und die vertikalen Recti

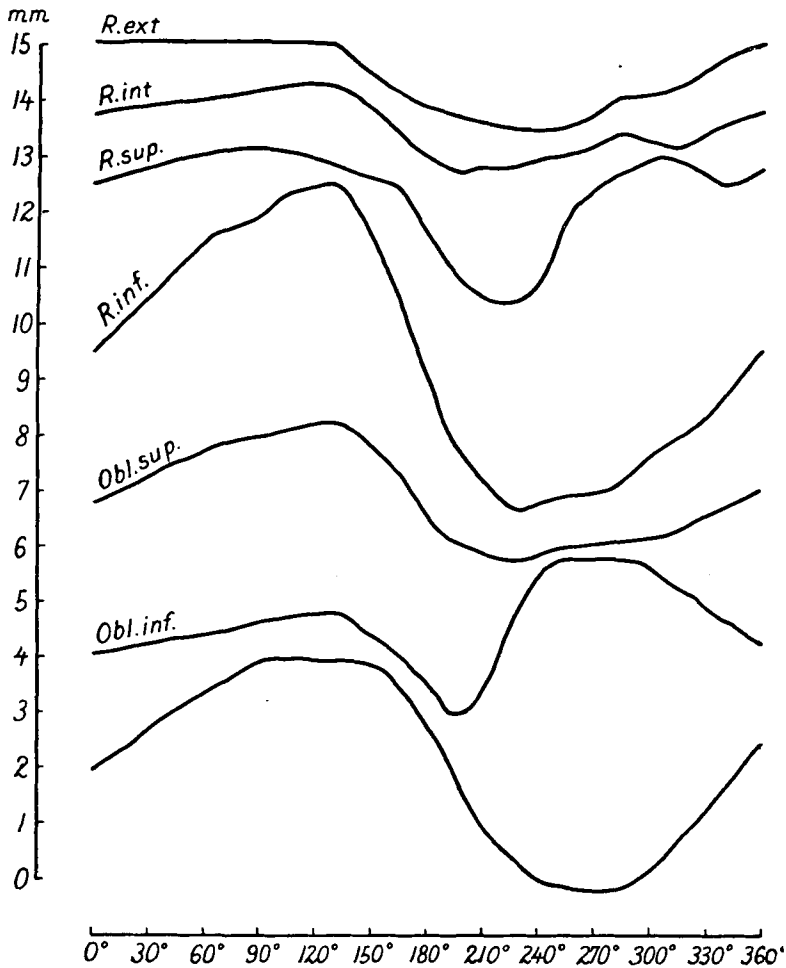


Fig. 2.

sogar noch stärkere wie die Obliqui, die wirklichen rollenden Augenmuskeln.

Das Gesetz der reziproken Innervation der Agonisten und Antagonisten ist für das Auge in diesem Falle ganz und gar un-

gültig. Gerade das entgegengesetzte sehen wir hier; die antagonistischen Muskeln kontrahieren sich gleichzeitig und erschlaffen auch gleichzeitig.

Anderseits kontrahiert sich der *Obliquus inferior* nicht nur, wenn das Auge so rollt, dass er seine Länge vermindern kann; *er kontrahiert sich auch im Falle einer Rollung nach vorne*, wobei seine Länge wie man *a priori* meinen würde, stark zunehmen sollte.

Da meine Experimente sich nur auf das Kaninchen beziehen, weiss ich nicht, wie sich die Sachen beim Menschen verhalten. Sind meine Vermutungen richtig, so muss auch hier etwas Ähnliches vorkommen. Leider hat man, wie gesagt, bis jetzt keine Versuche an den isolierten menschlichen Augenmuskeln ausgeführt.

Die Erklärung dieses so merkwürdigen Verhaltens der Augenmuskelnkontraktionen muss darin liegen, dass die Muskeln zwei Funktionen zu besorgen haben. *Erstens das Auge zu fixieren, um ihm einen Drehpunkt zu verschaffen, zweitens das Auge zu bewegen.* In der Orbita existiert kein anderer Apparat als die Augenmuskeln, um dem Augapfel einen genügend festen Drehpunkt zu verschaffen. Exstirpiert man einige Muskeln, beispielsweise in dem zitierten Versuch die vier *Recti*, so kann das Auge doch einige rollende Bewegungen ausführen. Bei jeder Bewegung kommt es aber zu einer Verschiebung des Mittelpunktes, die eine abnorme Verschiebung der Gegenstände auf der Retina hervorbringen muss. Um dies zu vermeiden und physiologische Bewegungen zu bekommen, müssen die sechs Muskeln dabei mitarbeiten, und die Muskeln, die den Drehpunkt festhalten, sind die *Recti*, die sich sogar noch stärker kontrahieren als die rollenden, die *Obliqui*. Damit aber will ich nicht sagen, dass die *Recti* nicht eine bestimmte rollende Wirkung und die *Obliqui* eine gewisse Fixationskraft besitzen, was in Wirklichkeit der Fall ist.

Ich habe diese Verhältnisse in einer ausführlichen Arbeit untersucht, die in Cajals *Trabajos* im Erscheinen ist.¹

Wenn wir dasselbe Experiment bei verschiedenen Kaninchen wiederholen, so werden wir sehen, dass die Augenmuskelnkontraktionen in jedem Falle verschieden, manchmal sogar unvergleichbar sind, während die Augenbewegungen bei allen ungefähr die gleichen sind. Nach meinen Experimenten hängt dies nur

¹ Travaux du Laboratoire de Recherches Biologiques Tome XXIII. Madrid. 1925. (S. dort die Literatur.)

davon ab, welche anatomische Anordnung die Augenmuskeln besitzen. Es gibt drei Umstände, welche die Wirkung eines Muskels bestimmen: a) der Ansatz an der Sklera; b) der Ansatz in der Orbita; c) die Grösse des Muskels. Verändert sich eines von diesen drei Momenten; so wird die Kraft des Muskels verschieden sein. Es geschieht sehr oft, dass der Ansatz am Auge starke Abweichungen vom normalen Typus zeigt. So z. B. setzt sich der Rectus inferior an dem vorderen oder hinteren Cornealquadranten an, anstatt unten. Auch die Ansätze in der Orbita verändern sich in grossem Masse. Es ist also leicht zu begreifen, dass die Richtung der Muskelfasern in jedem Falle eine besondere ist. Eine oberflächliche Prüfung wird meistens nichts zu zeigen vermögen, eine genaue Untersuchung wird jedoch beweisen, dass wir in jedem Auge mit anatomischen Variationen der Muskelbedingungen zu tun haben. Näher in dieses so interessante Problem einzugehen, würde mich zu weit führen, ich muss mich damit begnügen, darauf hinzuweisen, dass bei verschiedenen Individuen verschiedene Muskelkontraktionen notwendig sind, damit die gleichen Augenbewegungen zustandekommen. Andererseits ist auch das Labyrinth, wie bekannt, in jedem Falle etwas verschieden; die von ihm nach den Nervenzentren hin ausgehenden Erregungen sind folglich bei jedem Tiere anders.

Das Problem ist also folgendes: das Reflexbestimmende, das Labyrinth, und die reflexausführenden Apparate sind in jedem Falle verschieden, die Reflexe aber immer gleich. Wo und wie kann die funktionelle Anpassung stattfinden?

Dass die Anpassung keine anatomische, angeborene ist, versteht sich von selbst. Wie kann man annehmen, dass eine Anomalie in der Entwicklung der Augenmuskeln eine entsprechende Veränderung in der Anatomie des Labyrinths hervorrufen kann?

Die jungen Kaninchen in den ersten Monaten der Entwicklung besitzen ganz abnorme tonische Labyrinthreflexe, allmählich aber werden diese zweckmässiger und drei vier Monate nach der Geburt bekommen die Augenbewegungen ihre endgültige Form. Die Anpassung ist also eine erworbene, die Reflexe sind erlernt.

Damit der ungeeignete Reflex modifiziert werde, müssen mehrere Bedingungen erfüllt sein: Erstens müssen die Kopflageveränderungen wahrgenommen werden; zweitens müssen die Verschiebungen der Gegenstände auf der Retina registriert werden; drittens muss das Nervensystem genaue Nachrichten über den Zustand der Innervation der Augenmuskeln erhalten.

Die Erregungen vom Labyrinth und von den Halsmuskeln, von der Retina und den sensibeln Apparaten der Augenmuskeln dürften genügend sein diese Bedingungen zu erfüllen.

Vermutlich wird die Hirnrinde diese Verbesserung der Reflexe besorgen; es ist ja bekannt, dass man von da aus mittels elektrischer Reizung Augenbewegung beim Kaninchen hervorrufen kann.

Ich muss aber gestehen, dass ich mir bis jetzt keine klare Vorstellung von diesem Vorgange habe bilden können. Es muss hier eine grosse Anzahl von Reflexen im Spiel sein, deren Feststellung noch viel Mühe kosten wird.

In der Literatur findet sich fast nichts darüber. Nur Fleisch hat einen optischen Fixationsreflex vom Kaninchen mitgeteilt, aber wie ich in meiner ausführlichen Arbeit auseinandergesetzt habe, kann ich die Beweisführung leider nicht anerkennen.

Optische Reflexe sind jedoch beim Kaninchen vorhanden; *es genügt mittels einer feinen Nadel durch Cornea und Glaskörper hindurch den Nervus opticus an seinem Eintritt zu zerstören, damit dieselben Phänomene wie nach Labyrinthexstirpation zustandekommen, wenn auch in viel kleinerem Mass.*

Andererseits können wir ähnliche Phänomene beobachten, wenn wir, anstatt den Opticus zu lädieren, *nur einige Augenmuskeln unterbinden und von der Sklera loslösen.* Beim normalen Tiere scheint also dieser Reflex sowohl vom Opticus wie von den sensibeln Apparaten der Augenmuskeln, vielleicht auch von den sonstigen Geweben der Orbita herzurühren.

Zu dieser Klasse von Reflexen dürften auch die Augenbewegungen, die Sherrington während der mechanischen Reizung einiger Muskeln gesehen hat, gehören.

Wenn man am isolierten Augenmuskel arbeitet, so kann man noch andere propriozeptive Reflexe sehen, deren Rolle viel wichtiger zu sein scheint.

Die obere Kurve (Fig. 3) zeigt die Kurve der tonischen Kontraktionen des Obliquus superior, während des Drehens um eine horizontale Achse; das Tier lag zu Beginn in Seitenlage. Wiederholt man dieses Experiment ein, zwei, zehn Male, so verändert sich die Kurve nicht. Aber, wenn man einen Muskel z. B. den Obl. inf. exstirpiert hat, ist die Kurve des O. sup. anders, die Reaktion hat stark zugenommen. Exstirpiert man noch andere Muskeln, z. B. den R. inf., so verändert sich die Reaktion aufs neue. Solche Experimente zeigen uns, dass *die tonische Labyrinth-*

wirkung auf einen gewissen Muskel verschieden sein wird, je nach dem Zustand der anderen Muskeln.. Es kann beim jungen Tiere, z. B. vorkommen, dass die Hirnrinde den Tonus einiger Muskeln in gewissem Mass verändert hat, die hinzukommende Labyrinthwirkung wird jetzt modifiziert, und es ist wohl denkbar, das sie nun die richtige sein kann.

Die ersten Korrekturen werden vielleicht ohne Einfluss auf das Nervensystem vorübergehen; aber wiederholte ähnliche Reizungen, die in gewissen Bahnen ablaufen, werden eine stärkere Entwicklung derselben verursachen; andere Bahnen, die nicht

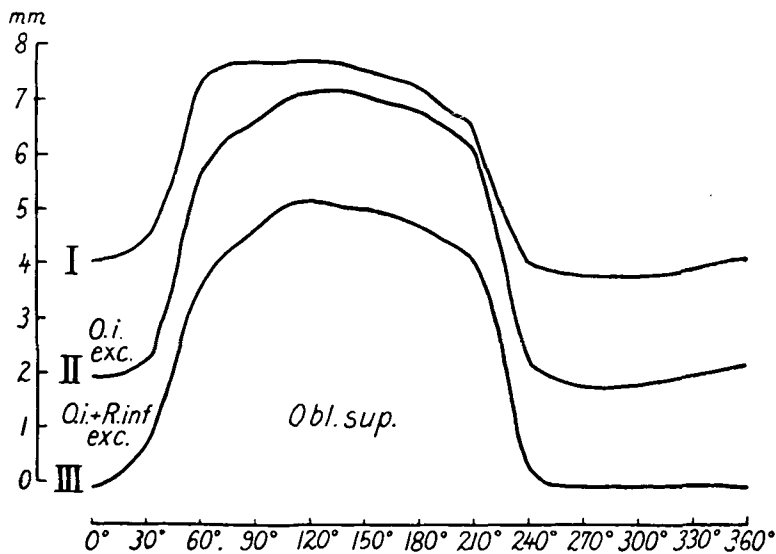


Fig. 3.

angewendet werden, werden atrophieren und verschwinden; und endlich wird die Korrektur, die im Anfang eine rein physiologische war, vielleicht später grösstenteils eine anatomische, d. h. die Erregungen, die anfangs jedesmal ihren Weg neubahnen müssen, finden später bereits ihre bestimmten Bahnen vor.

Die Veränderungen der Bahnen werden höchst wahrscheinlich nicht die langen Axone im hinteren Längsbündel z. B. treffen; sicherlich werden die Veränderungen sich auf die Kollateralen desselben Faszikels in den Augenmuskelnkernen beschränken. Es genügt ja, dass bestimmte Kollateralen verschwinden und neue um andere Zellen herum sich verästeln.

Diese Annahme ist eigentlich nichts Neues. Cajal hat sie vor etwa dreissig Jahren vorgeschlagen, um die Verbesserung der psychischen Funktionen zu erklären. Meiner Meinung nach steht nichts im Wege dieselbe Annahme auf die automatischen Reflexe zu übertragen, besonders wo wir jetzt wissen, dass die hier in Rede stehenden Reflexe teilweise angeboren und teilweise erlernt sind.

Das Nervensystem bekommt seine endgültige Morphologie sehr spät, das ist eine altbekannte Tatsache; ein gutes Beispiel davon können wir in den Untersuchungen von Castro über die Entwicklung der sympathischen Ganglien beim Menschen finden. Die projizierten Abbildungen¹ zeigen mit voller Deutlichkeit, dass in den ersten 30 Lebensjahren fortwährend Veränderungen der sympathischen Ganglien konstatiert werden können, womit natürlich nicht gesagt sein soll, dass nicht auch später noch Veränderungen zu erwarten sind, wenn sie sich auch nicht nachweisen lassen.

Diese Tatsachen sprechen für die postembryonale Veränderung des Nervensystems unter dem Einfluss der Funktion. Es scheint aber, dass man noch eine weitere Möglichkeit für die Veränderung und Verbesserung der anatomischen Vorrichtungen unter dem Einfluss der Funktion in Betracht zu ziehen hat.

Jeder einzelne Muskel kann sich nur in seiner Grösse verändern, wo aber mehrere Muskeln zusammenarbeiten, kann durch solche Grössenänderungen einzelner Muskeln eine vollständige Funktionsveränderung auftreten. Wir wissen, dass die sechs Augenmuskeln immer zusammenarbeiten, das Auge ist folglich unter der Wirkung eines sehr verwickelten Kraftsystems. Verändert sich die Grösse einer Kraft, so hat sich das ganze System verändert, mit anderen Worten, es genügt, dass einige Muskeln sich wenig entwickeln und andere hypertrophieren, damit das Auge einen neuen Muskelapparat besitze.

Vielen Forschern, die die Augenmuskeln beim Kaninchen untersucht haben, ist es aufgefallen, wie verschieden die Grösse des oberen schiefen Muskels sein kann. Manchmal ist er so fein wie ein Faden, manchmal so stark wie der Rectus internus. Die Veränderungen der Grösse eines Muskels aber verlangen eine Zunahme der Nervenfasern, die seine Innervation besorgen.

Das könnte der Ausdruck der postembryonalen Nervenent-

¹ Castro: Desarrollo de los ganglios simpáticos. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas. Tomo XX. Madrid 1922.

wicklung nach Agduhr sein. Agduhr hat nämlich gefunden, dass nach der Geburt die Zahl der Nervenzellen in den sensibeln Ganglien stark zunimmt.

Er hat seine Untersuchungen bei Frosch, Maus, Hund, Rind u. s. w. ausgeführt; hat die Zahl der Axonen in den vorderen und hinteren Wurzeln in verschiedenen Lebensstadien nachgezählt und dabei gefunden, dass sich nach der Geburt, während des ersten Lebensjahres bei der Maus, und in der Entwicklung von 1 cm bis 9 cm Körperlänge beim Frosche, die Anzahl der Axonen verdoppelt.

Es ist sehr auffallend, dass sich die Nerven der hinteren Rückenmarkssegmente am stärksten postembryonal entwickeln; die Kopfnerven zeigen dagegen eine sehr geringe Axonenvermehrung. Nur der Trochlearis macht eine Ausnahme; da ist die postembryonale Entwicklung manchmal eine sehr grosse; manchmal aber findet keine Axonenvermehrung statt. Eine andere sehr wichtige Tatsache ist, dass Tiere, die Gegenstand der Trainierung gewesen sind, eine grössere postembryonale Neuritenvermehrung zeigen.

Agduhr hat auch diese Frage histologisch untersucht, um zu entscheiden, ob die Vermehrung der Neuriten nicht auf eine Teilung der schon vorhandenen zurückzuführen ist. Eine Teilung der Nervenfasern existiert jedoch nicht; dagegen sprechen gewisse histologische Bilder¹ sehr dafür, dass die Anzahl der Neuronen sich vermehrt.

Prof. Agduhr hat die Güte gehabt mir eine grosse Anzahl seiner Präparate zu zeigen, und dabei habe ich die Richtigkeit seiner Beschreibungen bestätigen können. Nachher habe ich selbst einige solche Bilder unter meinen Präparaten gefunden, von denen ich auf die in Fig. 4 sichtbare Mitose aus einem Spinalganglion eines 2-tägigen Hundes als Beispiel hinweisen will.

Ich möchte aber besonders hervorheben, dass diese histologischen Bilder teilweise schon lange bekannt sind und man ihnen sehr wenig Beweiskraft beigemessen hat. Eine Zelle in Mitose verändert ihren Kern in so grossen Mass, dass wir uns zwar mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit, niemals aber mit völliger Sicherheit über ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Klasse von Zellen äussern können. So würde man aus dem Vorhandensein solcher Mitosen auch heute keine weittragenden Schlüs-

¹ Agduhr: Die postembryonale Entwicklung der Neuronen. Journ. f. Physiologie u. Neurologie. p. 515, 527, 592 — Taf. 4, Fig. 28; Taf. 5, Fig. 34.

se ziehen können, wenn man sich nicht auf die sorgfältigen Untersuchungen Agduhrs stützen dürfte.

Nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern auch bei den Insekten finden sich, wie Domingo Sanchez¹ gefunden hat, starke Veränderungen des Nervensystems im Laufe der Entwicklung. Wenn die Raupe sich zu verpuppen beginnt, um sich in den Schmetterling zu verwandeln, verschwindet ihr Nervensystem vollständig; es ist ein sehr verwickelter Vorgang, der teils auf Histolyse und teils auf Phagozytose zurückzuführen ist. Eine zweite Neurogenese folgt darauf, und einige Tage nachher sitzen am selben Platz ganz andere Nervenzellen, deren einzige Ähnlichkeit

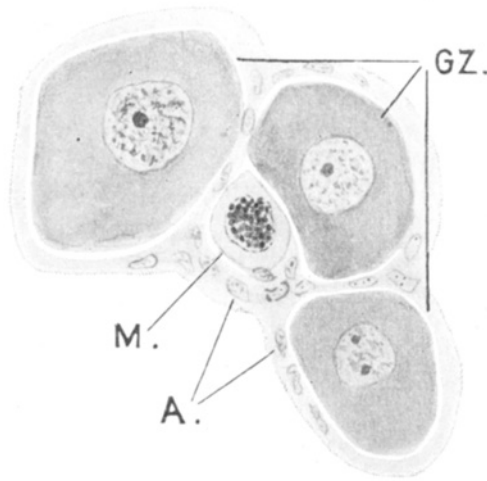


Fig. 4.

mit den älteren höchstens eine chemische sein kann, da das Tier keine neuen Stoffe zu sich genommen hat.

Ein schönes Beispiel einer solchen Veränderung des Nervensystems konnte ich vor mehreren Jahren finden. Wie bekannt, haben die Froschlarven während der Metamorphose zunächst keine, dann die zwei hinteren und endlich vier Extremitäten. Wenn man das Rückenmark zur Zeit des Erscheinens derselben untersucht, so kann man sehen, dass gleichzeitig eine starke Nervenentwicklung sowohl in den vorderen wie in den hinteren Wurzeln eintritt. Beginnen die hinteren Extremitäten sich zu

¹ Sanchez (Domingo). Travaux du Laboratoire de Recherches biologiques. Tome XXI, XXII, Madrid 1923, 1924.

entwickeln, so werden die in Entwicklung begriffenen Nerven im 8., 9. und 10. Wurzelpaare sichtbar; einige Tage nachher findet man neugebildete Fasern in den vorderen Extremitäten und in den entsprechenden Nervenwurzeln.¹ Die Froschlarven zeigen also in jeder Epoche ihrer Entwicklung gewisse Unterschiede in ihrem Nervensystem.

Als ich diese merkwürdigen Phänomene beobachtete, konnte ich nicht entscheiden, ob in den Ganglien noch Keimzellen vorhanden waren. Nachher habe ich nicht Gelegenheit gehabt wieder darauf zurückzukommen.

Mit einer letzten Bemerkung will ich meinen Vortrag schliessen; die angedeutete Theorie könnte eine experimentelle Bestätigung erfahren; da mehrere Umstände für die Verbesserung der abnormen tonischen Reflexe notwendig sind, wird es genügen einige zu beseitigen, damit die Augenbewegungen auf immer abnorm bleiben. Ist einer der Faktoren: der Opticus, oder die sensibeln Nerven der Augenmuskeln, oder auch die Sehrinde ausgeschaltet, so kann die Verbesserung nicht zustandekommen. Kommt es aber nach dem operativen Eingriffe dennoch zu einer Reflexmodifikation, so muss man eine andere Erklärung suchen.

¹ R. Lorente de Nó: La regeneración de la médula espinal en las larvas de batracio. Trab. Lab. Inv. Biol. Tomo XIX 1921. Fig. 11.

Erklärung der Abbildungen.

Abb. 1. Apparat zur Messung der Kontraktionen der Augenmuskeln: *M.* = Faden zum Muskel; *G.* = Gummifaden, der die Spannung des Muskels bewirkt. *R.* = Aluminiumhebel, der die Kontraktionen des Muskels auf der Skala *D* anzeigt. *K.* = Kugelartikulation, um den Apparat an der Czermakschen Klemme zu befestigen.

Abb. 2. Kurven der tonischen Kontraktionen der 6 Augenmuskeln während der Rotation des Kopfes um die bitemporale Achse. Auf der Abszissenachse die Grade der Kopfdrehung; auf der Ordinatenachse die Längenveränderungen des Muskels. Jeder Abteilung entspricht einem Millimeter der Länge des Muskels. Das Ansteigen der Kurve zeigt die Kontraktion, die Senkung die Erschlaffung an. *R. ext.* = Rectus externus; *R. int.* = Rectus internus; *R. sup.* = Rectus superior; *Obl. sup.* = Obliquus superior; *Obl. inf.* = Obliquus inferior.

Die untere Kurve zeigt die Rollbewegungen des Auges nach v. d. Hoeve u. de Kleijn; zwanzig Grade der Raddrehung entsprechen ungefähr einer Abteilung der Ordinatenachse. Das Ansteigen entspricht der Rollung nach vorne (oberer Cornealpol nach vorne); die Senkung Rollung nach hinten.

Der Ausgangspunkt aller Kurven ist die normale Kopfstellung im Raume (Schnauze 35° unter den Horizont gesenkt); das Kaninchen wurde so gedreht, dass im Anfang der Bewegung die Schnauze gehoben wird.

Abb. 3. Kurven der tonischen Kontraktionen des rechten Obliquus superior, während des Drehens des Kopfes um seine Vertikalachse: im Anfang lag das Tier in linker Seitenlage. Die obere Kurve zeigt die normale Reaktion; die zweite die Reaktion nach Exstirpation des Obliquus inferior; die dritte nach Exstirpation des Rectus inferior; das Kaninchen wurde so gedreht, dass im Anfang der Bewegung die Schnauze gehoben wird.

Abb. 4. Spinalganglion eines 3 Tage alten Hundes; *G. Z.* = Ganglienzellen; *M.* = Mitose, *A.* = Amphizyten.