Das Labyrinth als beschleunigungsempfindendes Organ.

Von

Dr. Alfred Fleisch, Privatdozent.

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich.)

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. April 1922.)

Es ist heute wohl eine gesicherte Erkenntnis, daß die Bogengänge die Drehbewegungen des Kopfes perzipieren. Dabei kann aber eine Drehung, die mit konstanter Geschwindigkeit erfolgt, nicht wahrgenommen werden, indem nach der *Mach-Breuerschen* Theorie, die durch *Ewald* aufs glänzendste bestätigt wurde, nur die positive bzw. negative Beschleunigung der adäquate Reiz für die Bogengänge bildet.

In Bezug auf die Otolithenapparate Utriculus und Sacculus wurde entsprechend der *Mach-Breuerschen* Theorie in den letzten Jahren durch *Magnus*, *de Kleijn* und Mitarbeiter in zahlreichen Untersuchungen der experimentelle Nachweis dafür erbracht, daß durch dieselben die Richtung der Vertikalen perzipiert wird. Die ganze Entwicklung dieses Problems anzugeben, darf hier füglich unterbleiben, da erst vor Jahresfrist von *A. de Kleijn* und *R. Magnus*¹⁾ eine ausführliche Zusammenfassung mit Literaturangabe veröffentlicht worden ist.

Während wir heute sehr genaue Kenntnisse darüber besitzen, daß Utriculus und Sacculus bei der Perzeption der Vertikalrichtung mitbeteiligt sind, sind wir über die Rolle dieser Organe bei der Perzeption von linearen Beschleunigungen nur sehr schlecht unterrichtet. *Delage* konnte allerdings feststellen, daß translatorische Beschleunigungen vom Menschen empfunden werden können, doch bezieht er diese Empfindungen nicht auf einen spezifischen statischen Sinn.

Es war das Verdienst von *Mach*²⁾ und *Breuer*³⁾, eine vom physikalischen Standpunkt aus klar umschriebene Theorie der Otolithen-

¹⁾ *A. de Kleijn* und *R. Magnus*, Über die Funktion der Otolithen I. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 6. 1921.

²⁾ *E. Mach*, Physikalische Versuche über den Gleichgewichtssinn des Menschen. Wien. akad. Sitzungsber. III, S. 68, 124. 1873. — Grundlinien der Lehre von der Bewegungsempfindung 1875. — Beitrag zur Analyse der Empfindung. Jena 1886.

³⁾ *J. Breuer*, Beitrag zur Lehre von dem statischen Sinn. Wien. med. Jahrb. 1874, S. 72 und 1875, S. 87. — Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 195. 1891.

funktion aufgestellt zu haben. *Breuer* folgert, daß, wenn die Otolithen auf die Richtung der Vertikalen ansprechen, sie auch lineare Beschleunigungen perzipieren müssen. Hingegen fehlt, wie *Breuer* selbst sagt, der Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme. Trotz eifrigen Suchens gelang es nicht, den experimentellen Nachweis dafür zu erbringen, daß die linearen Beschleunigungen durch die Otolithenapparate perzipiert werden. So fand die Theorie *Breuers* immer mehr Ablehnung, und *Nagel*¹⁾ präzisiert das Endresultat dieser eifrigen Diskussion, wenn er sagt: „Das Otolithenorgan, das uns durch die Empfindung der Lage wertvoll ist, würde unnütz und unzweckmäßig, wenn es auch bei der Progressivbewegung in Tätigkeit träte. Ich glaube also, daß die Otolithenapparate uns überhaupt nur Lageempfindung vermitteln, daß aber die Erregung durch Progressivbewegung ganz oder doch fast ganz verhindert ist.“

In neuester Zeit wurde durch *de Kleijn* und *Magnus*²⁾ das Problem wieder aufgenommen, indem sie Reflexe aufsuchten, die durch Progressivbewegungen ausgelöst werden. *A. de Kleijn* und *R. Magnus* konnten folgende Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen feststellen:

a) *Liftreaktion*. Wird ein in Normalstellung sitzendes Tier vertikal nach oben bewegt, so gehen im Anfang der Bewegung die Vorderbeine in stärkere Beugstellung über und der Kopf nähert sich der Unterlage. Beim Aufhören der Liftbewegung nach oben werden die Vorderbeine stark tonisch gestreckt, der Vorderkörper gehoben, manchmal auch der Kopf dorsalwärts gebeugt. Umgekehrt ist die Reaktion bei Liftbewegung nach unten.

b) *Muskelschwirren*. Bei Progressivbewegungen tritt an Nacken und Schultern des Tieres ein Muskelschwirren auf; es handelt sich hierbei grundsätzlich um dieselbe Reaktion wie bei der Liftreaktion.

c) *Zehenspreizen*. Befindet sich ein Tier in Hängelage mit Kopf oben und wird es dabei nach abwärts bewegt, so werden die Zehen gespreizt.

d) *Sprungbereitschaft*. Hält man ein Tier am Becken in Hängelage mit dem Kopf nach unten und wird das Tier vertikal nach unten bewegt, so gehen die Vorderbeine im Schultergelenk nach vorn, und die vorderen Extremitäten werden als Ganzes gestreckt, manchmal tritt auch Spreizen der Zehen auf. Da diese Reaktion geeignet ist, beim Sprung nach unten das Gewicht des Tieres mit den Vorderbeinen aufzufangen, wird sie als Sprungbereitschaft bezeichnet.

¹⁾ *W. Nagel*, Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindung. In *Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen* Bd. 3, S. 798. 1904.

²⁾ *A. de Kleijn* und *R. Magnus*, Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **186**, 39. 1921.

Alle diese Reflexe auf Progressivbewegungen sind nach *de Kleijn* und *Magnus* Labyrinthreflexe, da sie nach beidseitiger Labyrinthexstirpation verschwunden sind. Fast alle diese Reflexe lassen sich sowohl am Meerschweinchen als auch am Kaninchen und am Hunde nachweisen. Nach Ausschaltung der Muskelsensibilität durch Novocaineinspritzung oder Hinterwurzeldurchschneidung treten diese Reaktionen in dem desensibilisierten Muskel doch auf. Exstirpation des Großhirns am Hunde, oder Entfernung des größten Teiles des Kleinhirns brachten diese Labyrinthreflexe nicht zum Verschwinden.

Durch die Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen wurden sichere objektive Anhaltspunkte dafür gefunden, daß das Labyrinth auf Beschleunigungen reagiert und zur Auslösung von Reflexen veranlaßt wird. *A. de Kleijn* und *Magnus* untersuchten nun weiter, durch welchen Teil des Labyrinthes die Perzeption der Progressivbewegung ausgelöst werde. Es kamen dafür entweder der Bogengangapparat oder die Otolithenorgane von Utriculus und Sacculus in Frage. Zur Entscheidung wurden Meerschweinchen nach der Methode von *Wittmaack* zentrifugiert. Es gelang in vielen Fällen, einen Zustand hervorzurufen, in welchem die tonischen Labyrinthreflexe der Lage, die sicher von Utriculus und Sacculus ausgehen, fehlten. Hingegen waren die Labyrinthreflexe auf Bewegung, wie Drehreaktionen und Drehnachreaktionen auf den Kopf und die Augen und die Reaktionen auf Progressivbewegungen, noch voll vorhanden. In diesen Fällen ergab nun die histologische Untersuchung des Labyrinthes, daß durch das Zentrifugieren alle vier Otolithenmembranen abgeschleudert oder durch Blutungen zerstört waren, während die Cristae der Bogengänge sich als intakt erwiesen. *De Kleijn* und *Magnus* ziehen deshalb den Schluß, daß die geschilderten Reflexe auf Progressivbewegungen vom Bogengangapparat ausgelöst werden. Der Otolithenapparat hingegen ist verantwortlich für die Reflexe der Lage, nämlich tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln, Stellreflexe und kompensatorische Augenstellungen.

Dieser Auslegung von *de Kleijn* und *Magnus* wurde durch *Quix*¹⁾ widersprochen, der sich vollkommen ablehnend dazu verhält, daß die genannten Reflexe auf Progressivbewegungen von den Bogengängen ausgelöst werden. *Quix* betrachtet diese Liftreaktionen als von den Otolithen ausgehend und führt für seine Ansicht gute Gründe an. So wird die Beweiskraft der histologischen Bilder der Meerschweinchenlabyrinth, bei welchen nach Zentrifugieren die Otolithenmembranen abgelöst waren, bestritten. Denn in fast allen Präparaten von nicht zen-

¹⁾ *F. H. Quix*, La fonction des otolithes. Arch. Néerland. de Physiol. de l'homme et des anim. 6, Liefg. 1, S. 1. 1921.

trifugierten Tieren, deren Labyrinth mit einwandfreier Technik präpariert und geschnitten worden war, findet man losgelöste Otolithenmembranen, die nur Kunstprodukte sind.

Theoretischer Teil.

Wenn auch die Interpretation von *Quix*, wonach die Liftreaktionen Otolithenreflexe sind, mehr Wahrscheinlichkeit besitzt als die Annahme von *de Kleijn* und *Magnus*, daß es sich um Bogengangreflexe handelt, so ist es heute doch noch unbewiesen, daß durch den Otolithenapparat lineare Beschleunigungen perzipiert werden. Und doch wäre die Entscheidung dieser Frage von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der Labyrinthfunktion.

Wenn die Frage nach der Perzeption der linearen Beschleunigungen durch die Otolithenapparate einer theoretischen Betrachtung unterworfen wird, so folgt daraus die bestimmte Forderung, daß Utriculus und Sacculus, wenn sie auf die Richtung der Vertikalen ansprechen, ebenfalls die linearen Beschleunigungen perzipieren müssen.

Es wird fast allgemein angenommen, daß der Otolith von Utriculus und Sacculus, wie dies für niedere Tiere z. B. Krebse sicher zutrifft, spezifisch schwerer ist als die ihn umgebende Endolymph. Infolgedessen wird der Otolith durch die Erdanziehung stärker nach unten gezogen als die ihn umgebende Endolymph. Diese Differenz in der Größe der Erdanziehung sei als die auf den Otolithen wirkende Schwerkraft *S* bezeichnet. Sie ist bei allen Lagen des Labyrinthes konstant. Außer von der Fallbeschleunigung ist sie nur von der Differenz im spezifischen Gewicht von Otolith einerseits und Endolymph andererseits abhängig. Diese Schwerkraft *S* wird fast ausschließlich herangezogen, um die Funktionswirkung der Otolithen zu erklären. Nur in der speziellen Auswertung bestehen Differenzen. Während *Breuer* das Gleitbestreben des Otolithen auf den Sinneshaaren der Macula, also die Verbiegung der Sinneshaare, als den adäquaten Reiz betrachtet, haben *de Kleijn* und *Magnus*¹⁾ die Theorie aufgestellt, daß der Zug des Otolithen an den Sinneshaaren der Macula der wirksame Reiz sei, indem das Maximum der Erregung dann existiere, wenn der Otolith an den Sinneshaaren der Macula hänge.

Dieser Anschauung wird aber von *Quix*²⁾ energisch widersprochen, indem *Quix* den Druck des Otolithen auf die Sinneshaare der Macula als den adäquaten Reiz ansieht. Es bleibe hier dahingestellt, ob der Zug, der Druck oder das Gleitbestreben der Otolithen der adäquate Reiz sei, indem die folgenden Ableitungen für sämtliche Fälle Gültig-

¹⁾ *A. de Kleijn* und *R. Magnus*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 6. 1921.

²⁾ *F. H. Quix*, De beteekenissen van het evenwichtszinting voor de Geneeskunde. Publication de l'imprimerie Universitas, à Utrecht. 1920. — Arch. Néerland. de Physiol. **6**, Liefg. 1, S. 1. 1921.

keit besitzen. Soweit die Haut- und die Tiefensensibilität bei der Perception von linearen Beschleunigungen mit im Spiele sind, fallen sie ebenfalls in den Rahmen dieser Betrachtung.

In Abb. 1 ist das Otolithenorgan um Zwecke der Erklärung ganz schematisch wiedergegeben. Der Otolith O ist durch die Sinneshaare SH an die Macula M befestigt. Er wird, da er spezifisch schwerer ist als die ihn umgebende Endolymphe, um die Schwerkraft S stärker senkrecht nach unten gezogen als die Endolymphe. Entsprechend der allgemeinen Auffassung wird die Richtung dieser Schwerkraft S auf irgendeine Art und Weise empfunden. Wenn nun dem betreffenden Organismus eine lineare Beschleunigung, z. B. nach links im Sinne des gestrichelten Pfeiles, gegeben wird, so wird die Macula M , da sie mit dem Labyrinth in fester Verbindung ist, diese Beschleunigung ohne weiteres mitmachen. Hingegen hat der Otolith O und die Endolymphe infolge des Beharrungsvermögens die Tendenz in Ruhe zu verharren. Das Beharrungsvermögen des Otolithen ist aber wegen seines größeren spezifischen Gewichtes größer. Er wird infolgedessen in der Richtung Z an den Sinneshaaren der Macula ziehen. Am Otolith O greifen jetzt zwei Kräfte an, einmal die Schwerkraft S senkrecht nach unten und das Beharrungsvermögen Z in horizontaler Richtung nach rechts. Diese beiden Kräfte sind physikalisch äquivalent der Resultanten R .

Abb. 1.

Abb. 2.

Während dieser Beschleunigung nach links wirkt also auf den Otolithen O eine einzige Kraft von der Größe und der Richtung der Resultanten R . Die Richtung der auf den Otolithen wirkenden Kraft ist also von S nach R , d. h. um den Winkel β verändert worden.

In Bezug auf die Perception und deren Auswertung sind die Verhältnisse folgendermaßen:

Ein Kaninchen und überhaupt ein sich im Raum orientierender Organismus wird mittels der Otolithenapparate die Richtung der Vertikalen nie als „schief“ empfinden können. Sondern diejenige Richtung, welche die Otolithenapparate perzipieren, wird als die Vertikalrichtung empfunden. Wenn diese empfundene Vertikalrichtung *nicht* mit der dorso-ventralen Achse des Kaninchens zusammenfällt, so wird das Kaninchen empfinden, daß sich der Körper in einer Schiefelage zur Vertikalrichtung befindet. Dies entspricht auch vollständig unseren täglichen Erfahrungen, wonach wir die Vertikalrichtung immer als die wirkliche Vertikale empfinden und unseren Körper eventuell

als sich in einer Schiefelage befindlich annehmen. Das Kaninchen wird somit die Richtung der Resultanten R in Abb. 1 als die „Vertikalrichtung“ empfinden. Es findet also eine Fälschung in der Empfindung der Vertikalrichtung um den Winkel β statt. Da die dorso-ventrale Achse des Kaninchens mit der Richtung der Resultanten nicht zusammenfällt, so wird es seinen Körper als in einer Schiefelage befindlich beurteilen. Das Kaninchen muß somit seine Stellung im Raume empfinden, wie in Abb. 2 angedeutet ist: Die Resultante R ist die Vertikalrichtung, der Körper ist um den Winkel β im Sinne des gestrichelten Pfeiles gedreht. Das Kaninchen ist somit nicht mehr in Normalstellung in bezug auf die Resultante R . Wenn das Kaninchen in Abb. 1 und 2 sich in Normalstellung (Bauchlage) befindet und die Beschleunigung nach seiner linken Körperseite ausgeführt wird, so bekommt das Kaninchen die Empfindung, daß der Körper um den Winkel β gedreht sei, und zwar in der Richtung: rechte Körperseite ventralwärts. Bei dieser Drehung wird aber ein tonischer Labyrinthreflex ausgelöst, der eine Vertikalabweichung des rechten Auges nach oben bewirkt.¹⁾

Wenn also das Kaninchen eine Beschleunigung nach links erfährt, so muß das rechte Auge eine Vertikalabweichung nach oben ausführen. Wenn umgekehrt eine Beschleunigung nach rechts vorhanden ist, so wird das rechte Auge vertikal nach unten abweichen.

Der Winkel β , d. h. die Größe der Fälschung der Vertikalempfindung ist leicht zu berechnen, wenn wir die Größe der Beschleunigung kennen. Für die Berechnung ist das relative Verhältnis der beiden auf den Otolithen wirkenden Kräfte Z und S notwendig. Wenn wir S gleich der Fallbeschleunigung $= 981 \text{ cm/s}^2$ setzen, so ist die Größe von Z gleich der linearen Beschleunigung in cm pro Sekunde gemessen. Es ist dann:

$$\operatorname{tg} \beta = \frac{\text{Beschleunigung cm/s}^2}{981 \text{ cm/s}^2}.$$

Bei solchen linearen Beschleunigungen nach der Seite wird die Resultante R von Abb. 1 etwas größer sein als die Schwerkraftswirkung S , da R die Hypotenuse eines rechtwinkligen Dreieckes ist, in welchem S und Z die beiden Katheten darstellen. Aus diesem rechtwinkligen Dreieck ergibt sich:

$$S = \frac{Z}{\operatorname{tg} \beta} \quad \text{und} \quad R = \frac{Z}{\sin \beta}.$$

¹⁾ Dieser tonische Labyrinthreflex ist durch de Kleijn und van der Hoeve (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **169**, 241. 1917) und de Kleijn und Magnus (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 6. 1921) genau untersucht worden. Diese Autoren betrachten diesen Reflex als einen reinen Sacculusreflex. Ich habe diesen Reflex (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **194**, 554.) in seiner Abhängigkeit vom Drehungsgrad des Kaninchens quantitativ genau verfolgt.

Da bei sehr kleinen Winkeln der Sinus gleich dem Tangens ist, so ist bei kleinem Winkel β die Resultante R gleich der Schwerkraftswirkung S . In den folgenden Experimenten wurden Beschleunigungen verwendet, die eine Größe des Winkels β von $3-5^\circ$ bewirkten. Die Rechnung ergibt, daß dabei die Resultante R um $0,14-0,38\%$ größer ist als die Schwerkraftswirkung S . Wir haben somit eine doppelte Veränderung; erstens eine Richtungsänderung der Resultanten R um 3 bis 5° , die zu dem genannten Augenreflex führen muß, und zweitens eine Vergrößerung der ursprünglichen Schwerkraftswirkung S um $0,14$ bis $0,38\%$. Diese Vergrößerung von R gegenüber S ist äquivalent einer Liftbewegung nach oben mit einer Beschleunigung von $1,4$ bis $3,7$ cm pro Sekunde (gleich $0,14-0,38\%$ von 981 cm pro Sekunde). Wie weit dies von nachweisbarem Einfluß ist, wurde nicht untersucht.

Experimenteller Teil.

Wenn die Richtung der Vertikalen durch die Otolithenapparate Utriculus und Sacculus empfunden wird, und wenn die obige theoretische Ableitung richtig ist, woran m. E. nicht gezweifelt werden kann, so muß eine lineare Beschleunigung in horizontaler Richtung zu einer Fälschung der Vertikalempfindung führen. Es ist somit der experimentelle Nachweis dafür zu erbringen, daß eine solche Fälschung der Vertikalempfindung tatsächlich eintritt.

Als objektiver Indikator für die Fälschung der Vertikalempfindung schien mir die Vertikalabweichung der Augen des Kaninchens besonders geeignet. Denn in einer früheren Arbeit¹⁾ wurde gezeigt, daß die Vertikalabweichung des Kaninchenauges ein sehr empfindliches Reagens auf die Richtung der Vertikalen ist, ein Reagens, das uns um so willkommener ist, als die kleinsten Ausschläge stark vergrößert optisch registriert werden können. Wie groß die zu erwartenden Ausschläge sein werden, wird später noch zu erörtern sein, nachdem die wesentlichen Gesichtspunkte der Methodik erläutert sind.

Methodik.

Um bei Kaninchen Beschleunigungen von bekannter Größe zu erzeugen und dabei die Augenstellung fortlaufend registrieren zu können, wird das Kaninchen und die ganze Apparatur auf einen fahrbaren Tisch montiert (Abb. 3). Der Tisch T läuft mittels Rädern R auf Eisenschienen S , damit Erschütterungen nach Möglichkeit vermieden werden. Das Kaninchen K ist in Bauchlage mit Schnüren und Bändern an das Haltebrett H befestigt, das Haltebrett selbst wird durch Zwingen unverschieblich an den Tisch gepreßt. Die Längsachse des

¹⁾ *A. Fleisch*, Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenstellung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **194**, 554. 1922.

Kaninchens verläuft senkrecht zur Ebene der Abb. 3, so daß das Kaninchen auf dieser Zeichnung im Querschnitt getroffen ist. Die rechte Körperseite des sich in Bauchlage befindlichen Kaninchens schaut gegen das Kymographion *PK* hin. Von der Lampe *L* fällt das Licht

Abb. 3.

durch eine Sammellinse, die nicht gezeichnet ist, auf den kleinen 2 mm großen Spiegel *Sp*, welcher auf der rechten Cornea des Versuchstiers sitzt. Vom Spiegelchen *Sp* wird der Lichtstrahl reflektiert und fällt in den Spalt des Photokymographions *PK*.

Eine besondere Einrichtung mußte verwendet werden für die *quantitative Feststellung der Beschleunigungen*. Das Licht von der Bogenlampe *L'* wird durch die Linse 1 gesammelt; im Brennpunkt wird durch den Mikropalt *MS* eine sehr feine Linie ausgeschnitten und diese Lichtstrahlen durch die Linse 2 parallel gemacht. Dieses Parallelmachen der Lichtstrahlen bezweckt in jeder Entfernung von der Linse ein scharfes Bild zu bekommen. Dieser gestrichelte Lichtstrahl fällt ebenfalls in den Spalt des Photokymographions *PK*. Im Verlauf dieses gestrichelten Lichtstrahles ist noch ein Metronom *M* angebracht, das durch die Pendelbewegungen den Lichtstrahl rhythmisch unterbricht und dadurch auf der photographischen Kurve durch helle Unterbrechungen der Kurve die Zeit markiert.

Dieses System, bestehend aus Bogenlampe *L'*, Linse 1 und 2, Mikropalt *MS* und Metronom *M*, ist im Gegensatz zum fahrbaren Tisch festmontiert. Dadurch wird der vom fahrbaren Tisch zurückgelegte Weg registriert. Der gestrichelte Lichtstrahl von *L'*, ist nämlich, wie aus der Abb. 3 zu ersehen ist, schräg nach rechts unten gerichtet. Wenn nun der fahrbare Tisch *T* in der Richtung des Pfeiles *B* nach links bewegt wird, so wandert der gestrichelte Lichtstrahl am Kymographion *PK* in die Höhe. Aus dieser Verschiebung kann nachher auf der registrierten Kurve der pro Sekunde zurückgelegte Weg des Tisches bestimmt werden.

In Bezug auf den kleinen Spiegel *Sp* der Cornea sind noch einige Details bemerkenswert. In den ersten Versuchen war der Spiegel direkt

auf die Cornea oder auf ein Zelluloidplättchen geklebt, das auf die Cornea genäht war. Da diese Methode, wie später noch auseinander-gesetzt wird, schlechte Resultate lieferte, wurde am blinden Kaninchen experimentiert. Über die rechte Cornea des Kaninchens war ein Blechkappe von gleichem Krümmungsradius wie die Cornea selbst gestülpt und an drei Stellen an die Cornea-Scleragrenze festgenäht. Auf diese Blechkappe wurde der Spiegel mit Gummilösung aufge kittet. Nicht einfach ist es, den Spiegel immer so zu richten, daß der von ihm reflektierte Lichtstrahl bei Normalstellung des Auges in den Spalt des Photokymographions fällt. Die Lider des untersuchten rechten Auges waren zum Teil durch einen Lidhalter geöffnet, zum Teil waren sie weggeschnitten. Dabei war die Wundfläche wie auch immer das ganze Auge cocainisiert. Das linke Auge des Kaninchens war in allen Fällen mit Leukoplast verschlossen, so daß das Kaninchen gar nicht sehen konnte. Narkose wurde nie verwendet.

Die Beschleunigung des fahrbaren Tisches T und somit des Kaninchens K wurden von Hand erzeugt, indem der Tisch in der Richtung des Pfeiles B (Abb. 3) rasch nach links geschoben und dann wieder angehalten wurde. Der zurückgelegte Weg betrug 1–1,5 m. Dabei erfährt das Kaninchen beim Anfahren eine positive Beschleunigung nach seiner linken Körperseite, beim Anhalten hingegen eine negative Beschleunigung nach links, d. h. eine positive Beschleunigung nach rechts. Wenn der Tisch nach rechts bewegt wird, so resultiert beim Anfahren eine negative Beschleunigung nach links (gleich positive Beschleunigung nach rechts) und beim Anhalten eine positive Beschleunigung nach links. Es wurden nur die Beschleunigungen nach der linken und rechten Körperseite des Kaninchens untersucht.

Umrechnung der erhaltenen Kurven.

Mittels dieser Methode werden zwei optisch registrierte Kurven erhalten, die in Abb. 4 wiedergegeben sind. Die eine Kurve (α von Abb. 4) gibt die Stellung des rechten Auges, bzw. den Winkel dessen Vertikalabweichung an. Die andere Kurve, mit W bezeichnet, stellt den zurückgelegten Weg dar. Aus dieser Wegkurve W muß die Beschleunigung ausgerechnet werden, indem nach unserer theoretischen Ableitung die Beschleunigung, die das Kaninchen erfährt, den wirksamen Reiz für die Otolithenapparate darstellt.

Die Beschleunigung wird erhalten durch Bildung des zweiten Differentialquotienten des Weges nach der Zeit. Wird die Beschleunigung mit γ bezeichnet, so ist:

$$\gamma = \frac{\Delta^2 s}{\Delta t^2},$$

wenn t das Zeitelement und s der während der Zeit t zurückgelegte Weg bedeutet.

Auf der Wegkurve werden genau im Abstände von 5 mm die Ordinaten exakt gemessen, diese Ordinatenwerte zweimal differenziert und das Resultat durch das Quadrat des Zeitelementes dividiert, wobei der Wert γ' erhalten wird. Dieses Zeitelement, das 5 mm der Abszisse entspricht, wird berechnet aus den Zeitmarken, die das Metro-

Abb. 4: Registrierte Kurven der Augenabweichung α und des zurückgelegten Weges W . Die Kurven sind von links nach rechts zu lesen. Der fahrbare Tisch wird nach links geschoben (Abb. 3). Während des Anfahrens bei l ist eine positive Beschleunigung nach links, während des Anhaltens bei r eine negative Beschleunigung nach links vorhanden. Ein Sinken der Augenkurve bedeutet, daß das Auge sich abwärts (= ventralwärts) bewegt. Zwei Zeitsignale zusammen (= T in Abb. 4) umfassen eine Zeitspanne von 0,667 Sekunden. Die Kurve ist auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

nom als helle Linien in die Wegkurve einzeichnet. Die Frequenz des Metronomes und damit der Zeitmarken wird mit der Stoppuhr genau bestimmt. Das Resultat γ' entspricht aber noch nicht der effektiven Beschleunigung, da die Wegkurve den zurückgelegten Weg verkleinert registriert. Wenn z. B., wie dies in einigen Versuchen der Fall war, 1 cm Ordinate der Wegkurve einem durch den Tisch zurückgelegten Weg von 11,43 cm entspricht, so muß γ' noch mit 11,43 multipliziert werden. Dann wird die tatsächliche Beschleunigung γ in Zentimeter pro Sekunde erhalten.

Da die Beschleunigung der adäquate Reiz für die Otolithenapparate ist, so könnte die Beschleunigung γ , die das Kaninchen in jedem Moment erfährt, direkt graphisch aufgetragen und verglichen werden mit der Vertikalabweichung des Auges. Doch werden die Verhältnisse übersichtlicher, wenn anstatt der Beschleunigung γ der Winkel β aufgetragen wird, um welchen die Resultante R (Abb. 1) von der Vertikalrichtung abweicht. Dieser Winkel β gibt uns direkt die Größe der Fälschung der Vertikalempfindung infolge der Beschleunigung an. Der Winkel β wird erhalten aus der Formel:

$$\operatorname{tg} \beta = \frac{\gamma}{S},$$

wobei γ die berechnete Beschleunigung in cm/s^2 und s die Fallbeschleunigung von 981 cm/s^2 bedeutet.

In bezug auf die registrierte Kurve der Augenstellung des Kaninchens ist folgendes hervorzuheben: Wenn das untersuchte Auge seine Stellung ändert und um den Winkel α nach oben oder unten abweicht, so verändert der vom Corneaspiegel reflektierte Lichtstrahl seine Richtung um den Winkel 2α . Der Abstand zwischen Corneaspiegel und lichempfindlichem Papier betrug in meinen Versuchen 57 cm. Wenn der Winkel, um den sich der vom Corneaspiegel reflektierte Lichtstrahl dreht, mit 2α und die Ausschlaggröße auf der Kurve mit a bezeichnet wird, so haben wir die Beziehung:

$$\text{tg } 2\alpha = \frac{\alpha}{57},$$

Für eine Ausschlaggröße von $a = 1 \text{ cm}$ ist der Winkel $2\alpha = 1^\circ$, und der Winkel α , um den sich das Auge in vertikaler Richtung bewegt hat, beträgt somit $30'$. Ein Ausschlag der Kurve der Augenstellung um 1 cm entspricht also einer Drehung des Auges um einen Winkel von $30'$.

Experimentelle Resultate.

Durch den beschriebenen Umrechnungsmodus werden zwei Kurven erhalten. Die eine gibt die Vertikalabweichung α des rechten Auges in Winkelminuten an. *Ein Anstieg dieser α -Kurve entspricht einer Vertikalabweichung des rechten Auges nach oben.* Die zweite Kurve, die β -Kurve, gibt die Größe des Winkels β an, um welchen die Richtung der Resultanten R von der Vertikalrichtung S abweicht (Abb. 1). *Bei Beschleunigungen nach der linken Körperseite des Kaninchens ist der Winkel β von der Nulllinie aus nach oben aufgetragen.* Da die Beschleunigung nach rechts als eine negative Beschleunigung nach links definiert werden kann, so sind die Winkel, die bei der Beschleunigung nach rechts resultieren, als negative Winkel von der Nulllinie aus nach abwärts aufgetragen.

Entsprechend der geschilderten Theorie ist als experimentelles Resultat zu erwarten, daß bei Beschleunigungen nach links (Anstieg der β -Kurve) eine Vertikalabweichung des rechten Auges nach oben (Anstieg der α -Kurve) eintreten sollte. Umgekehrt muß bei negativen Beschleunigungen nach links die α -Kurve gemeinsam mit der β -Kurve abfallen.

In den ersten Versuchen wurde am sehenden Kaninchen experimentiert, indem das Spiegelchen auf ein Zelluloidstreifchen geklebt wurde, welches an der Cornea-Scleragrenze festgenäht war. Das Resultat war aber ein sehr unbefriedigendes. In den meisten Versuchen trat überhaupt keine deutliche Reaktion des Auges auf lineare Be-

schleunigungen ein. Kaum in einem Zehntel der Versuche kam eine Vertikalabweichung zustande, wie sie entsprechend der Theorie gefordert werden mußte. Aber diese Vertikalabweichung α des Auges war fast durchwegs sehr gering verglichen mit dem Winkel β , um welchen die Vertikalempfindung gefälscht wurde. Der Winkel α betrug gewöhnlich nur 0 bis 10% des Winkels β . Nur in seltenen Fällen wurde ein größerer Nutzeffekt erhalten.

Die Ursache dieser ungenügenden Reaktion wurde im *Fixationsbestreben des Kaninchens* gefunden. An anderer Stelle¹⁾ habe ich dargestellt, daß das sehende Kaninchen ein intensives Bestreben aufweist, einen leuchtenden Punkt im Gesichtsfelde dauernd zu fixieren. Dieses

Abb. 5. Bewegungen des fahrbaren Tisches (Abb. 3) nach der linken Seite des in Bauchlage sich befindenden Kaninchens. Die gestrichelte Kurve β gibt die Größe des Winkels β an, um welchen die Resultante R von der Vertikalrichtung S (Abb. 1) abweicht. Werte der β -Kurve über der Nulllinie bedeuten positive Beschleunigungen nach links, Werte unter der Nulllinie negative Beschleunigung nach links (gleich positive Beschleunigung nach rechts). 1 cm Ordinate der β -Kurve entspricht einem Winkel β von 1° . Die α -Kurve gibt die Vertikalabweichung des rechten Auges an. Anstieg der α -Kurve um 1 cm bedeutet Heben des rechten Auges um den Winkel $\alpha = 20'$. Die Kurven sind von links nach rechts zu lesen. Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

Fixierbestreben ist, wie dort gezeigt wurde, genügend stark, um Labyrinthreflexe auf die Augenstellung zu unterdrücken, sofern Fixierbestreben und Labyrinthreflex in ihrer motorischen Auswirkung zueinander antagonistisch sind. Bei diesen linearen Beschleunigungen sucht der dadurch ausgelöste Labyrinthreflex eine Vertikalabweichung des Auges auszulösen. Infolge des Fixierbestrebens aber will das Auge seine Stellung beibehalten, und der Labyrinthreflex wird unterdrückt.

Nachdem die große Bedeutung des Fixierbestrebens erkannt war, wurde am blinden Kaninchen (Metallkappe über Cornea) experimentiert, und sofort traten die gesuchten Labyrinthreflexe auf. Die jetzt resultierenden Vertikalabweichungen α waren angenähert in der zu erwartenden Größenordnung, und namentlich gingen sie immer nach derjenigen Richtung, die nach der geäußerten Theorie gefordert werden mußte. Im folgenden seien einige Kurvenbilder wiedergegeben.

¹⁾ A. Fleisch, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **194**, 554. 1922.

Aus dieser Abb. 5 geht einmal deutlich hervor, daß auf lineare Beschleunigungen nach der Seite des Kaninchens eine Vertikalabweichung des rechten Auges resultiert. Dieses Resultat steht im Gegensatz zu den Angaben von *de Kleijn* und *Magnus*¹⁾. Diese Autoren konnten bei linearen Beschleunigungen an Kaninchen keine Reflexe auf die Augen nachweisen. Das negative Resultat von *de Kleijn* und *Magnus* erklärt sich wahrscheinlich dadurch, daß sie wohl nicht mit spezieller Apparatur darnach gefahndet haben. Diese reflektorischen Augenbewegungen bei linearen Beschleunigungen sind aber, wie im theoretischen Teil ausgeführt wurde, klein und nicht von bloßem Auge, sondern nur mit spezieller hochempfindlicher Apparatur nachweisbar.

In bezug auf die Raschheit, mit der das Auge auf die Beschleunigung antwortet, ist hervorzuheben, daß eine Latenzzeit von etwa 0,5 Sekunden vorhanden ist. Das Auge setzt mit der Vertikalabweichung erst 0,5 Sekunden nach Beginn der Beschleunigung ein. In diesem Moment hat die Beschleunigung bereits ihr Maximum erreicht. Die Vertikalabweichungen werden somit stark verspätet ausgeführt. Die Richtung der Augenabweichung ist jedoch so, wie nach der Theorie zu erwarten steht. Infolge der Beschleunigung nach links (β -Kurve über der Nullinie) muß das rechte Auge, wie dies in Abb. 5 tatsächlich zutrifft, eine Vertikalabweichung nach oben ausführen. Bei der negativen Beschleunigung nach links (β -Kurve unter der Nullinie) sollte das rechte Auge stärker nach unten gehen. Tatsächlich geht aber in Abb. 5 das Auge nur angenähert in die Normalstellung zurück. Dieses Ausbleiben der Vertikalabweichung nach unten ist wohl damit zu erklären, daß wegen der großen Latenzzeit das Auge dem raschen Wechsel der Beschleunigungen nicht zu folgen vermag. So erreicht infolge der Beschleunigung nach links das Auge die maximale Abweichung nach oben erst in einem Zeitmoment, in welchem die Beschleunigung nach links schon in eine negative Beschleunigung nach links übergegangen ist.

Der in Abb. 5 realisierte Nutzeffekt beträgt angenähert 30%, in dem der Winkel, um welchen sich das Auge nach oben bewegt, etwa $\frac{1}{3}$ des Winkels β (gemessen von der Nullinie nach oben) beträgt.

Wenn in Abb. 5 die Augenabweichung nach unten durch den allzu raschen Ablauf der Beschleunigungen verwischt wurde, so kommt diese Augenabweichung immer dadurch zustande, daß zuerst die negative Beschleunigung nach links wirksam ist, wie in Abb. 6.

Im Gegensatz zu Abb. 5 wird bei Abb. 6 der fahrbare Tisch nach rechts geschoben, so daß zuerst eine negative Beschleunigung nach

¹⁾ *A. de Kleijn* und *R. Magnus*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 46. 1921.

links resultiert. Entsprechend der Theorie soll dadurch eine Vertikalabweichung des rechten Auges nach unten erzeugt werden. Dies trifft tatsächlich zu, indem die α -Kurve abfällt. Aber auch hier macht

Abb. 6. Bewegen des fahrbaren Tisches (Abb. 3) nach der rechten Seite des in Bauchlage sich befindenden Kaninchens. Der Versuch beginnt mit einer negativen Beschleunigung nach links, die eine Vertikalabweichung des rechten Auges nach unten zur Folge hat. Im übrigen gleiche Legende wie bei Abb. 5.

sich wiederum eine starke Latenzzeit und infolgedessen eine Verschleppung der α -Kurve geltend. So tritt die maximale Abweichung der α -Kurve fast eine Sekunde später ein als die maximale Abweichung der β -Kurve. Auch in Abb. 6 ist der Nutzeffekt angenähert 30%.

Abb. 7. Gleiche Legende wie bei Abb. 5, nur mit dem Unterschied, daß 1 cm Ordinate der β -Kurve einem Winkel β von $100'$ entspricht. Diesem Kaninchen war vor 8 Tagen das linke Labyrinth extirpiert worden.

Wie die beiden Abb. 5 und 6 zeigen, geht die Augenabweichung sehr häufig nur nach einer Seite, aber immer in derjenigen Richtung, welche die zuerst wirkende Beschleunigung verlangt. In etwa $\frac{1}{3}$ der Versuche ist aber doch eine Augenabweichung nach beiden Seiten vorhanden, wie Abb. 7 demonstriert.

Während der Beschleunigung nach links (β -Kurve oberhalb der Nullinie) findet eine Vertikalabweichung des rechten Auges nach oben statt. Nachdem die Beschleunigung nach links negativ geworden ist, geht das rechte Auge ziemlich stark nach unten, um nach dem Aufhören der Beschleunigung, wenn die β -Kurve die Nullinie erreicht hat, zur Normalstellung zurückzukehren. *Die Exkursionen der α -Kurve sind hier überall gleichsinnig denjenigen der β -Kurve. Das Resultat, das die Theorie fordert, ist hier erfüllt. Eine Abweichung könnte darin erblickt werden, daß die α -Kurve der Augenstellung ihre Exkursionen später beginnt und später vollendet als die β -Kurve. Auf den Abbildungen erscheinen die α -Kurven nach rechts verschoben. Diese Verschiebung rührt aber von der langen Latenzzeit dieses Reflexes von etwa 0,5 Sekunden her.*

Spezielle Beachtung verlangen noch die quantitativen Verhältnisse. Es wurde früher gezeigt¹⁾, daß bei der Drehung eines Kaninchens um die occipito-nasale Achse von der Normalstellung aus das Auge entgegengesetzte Vertikalabweichungen ausführt. Die Größe dieser kompensatorischen Augenabweichung betrug 30–100%, d. h. wenn das Kaninchen z. B. um 3° gedreht wird, so führt das Auge eine gegensinnige Vertikalabweichung von etwa 1–3° aus. Es ist nun zu fordern, daß bei linearen Beschleunigungen, in welchen es zu Fälschungen der Vertikalempfindung kommt, eine quantitativ ähnliche Ausnutzung resultiert. Wenn also die Fälschung der Vertikalempfindung durch die Beschleunigung gleich dem Winkel β ist, so soll die Vertikalabweichung α des Auges gleich $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{1}$ des Winkels β sein. Aber eine solche vollständige Ausnutzung von 30–100% ist allerdings nur zu erwarten, wenn bei der linearen Beschleunigung sich keine störenden Faktoren geltend machen.

In den wiedergegebenen Abbildungen beträgt der Nutzeffekt, d. h. die Größe des Winkels α verglichen mit dem Winkel β , 30% (Abb. 5 und 6) und 15% (Abb. 7). Im ganzen wurden über 100 Einzelversuche ausgeführt, wobei der resultierende Nutzeffekt variierte zwischen 10 bis 100%. Ein Nutzeffekt von 100% wurde allerdings nur sehr selten erhalten. In den meisten Versuchen war die Reaktion auf die zuerst wirkende Beschleunigungsart ziemlich ausgeprägt, entsprechend den Abbildungen 5 und 6; auf die folgende umgekehrte Beschleunigungsart war die Reaktion hingegen gewöhnlich schwach oder gar nicht vorhanden. Wenn nur die Reaktion auf die zuerst wirkende Beschleunigung in Betracht gezogen wird, so ergibt sich dabei ein durchschnittlicher Nutzeffekt von 30–40%. Der erhaltene Nutzeffekt ist im Durchschnitt etwas geringer als der entsprechend der Theorie geforderte von

¹⁾ A. Fleisch, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **194**, 554. 1922.

durchschnittlich 50—60%. Doch dürfte dies sicher z. T. damit zusammenhängen, daß die Beschleunigungen wegen ihrer kurzen Dauer sich nicht voll auswirken können. Tatsächlich zeigen die registrierten Kurven, daß eine Beschleunigung schon verschwunden bzw. schon ins Gegenteil umgeschlagen hat, bevor das Auge infolge der zuerst wirkenden Beschleunigung die maximale Abweichung erreicht hat. *Die lange Latenzzeit dieses Reflexes, verbunden mit der kurzen Dauer der Beschleunigungen, vermag den Nutzeffekt zweifellos zu vermindern.* Vielleicht wirken auch noch andere Momente, wie z. B. die Erschütterung, hemmend auf den Reflex ein. *Immerhin darf gesagt werden, daß die entsprechend der Theorie gestellten Forderungen durch das Experiment in qualitativer Hinsicht vollständig und in quantitativer Hinsicht sehr angenähert erfüllt sind.*

Damit ist der experimentelle Beweis erbracht, daß die Otolithenapparate auf lineare Beschleunigungen ebenso ansprechen wie auf Änderung der Körperlage zur Vertikalrichtung. Auf den ersten Blick scheint die Funktion der Otolithen dadurch kompliziert, doch ist gerade das Gegenteil der Fall. *Denn die Schwerkraft, die auf einen Körper wirkt, können wir uns ersetzt denken durch eine dauernde Beschleunigung des betreffenden Körpers nach oben von 981 cm pro Sekunde. Ein Gravitationsfeld ist äquivalent einer dauernden Beschleunigung.*

Diese Äquivalenz zwischen Gravitation und Beschleunigung wurde schon wiederholt klar ausgesprochen, ich erinnere nur an *Breuer* (l. c.) und *Einstein*, in dessen Relativitätstheorie dieser Äquivalenzsatz eine bedeutende Rolle spielt.

Da wir das Gravitationsfeld also als eine dauernde Beschleunigung nach oben definieren können, so vereinfacht sich die Funktion der Otolithen. *Die Otolithen von Utriculus und Sacculus perzipieren die lineare Beschleunigung, und zwar nur die lineare Beschleunigung, da für sie, wie meine Experimente ergeben haben, Gravitation und lineare Beschleunigung äquivalent sind.*

Für die Bogengänge ist schon seit den Untersuchungen von *Ewald* sichergestellt, daß ihr adäquater Reiz die Winkelbeschleunigung ist. Damit wird die Funktion des ganzen Labyrinthes auf folgende einheitliche Formel gebracht¹⁾:

Die Bogengänge und die Otolithenorgane Utriculus und Sacculus sind beschleunigungsempfindende, accelero-sensible Organe. Die Bogengänge perzipieren die Winkelbeschleunigung, Utriculus und Sacculus die lineare Beschleunigung.

¹⁾ Unter dem Vorbehalt, daß die Bogengänge, wie *Quiz* im Gegensatz zu *Magnus* annimmt, keine linearen Beschleunigungen perzipieren.

Zusammenfassung.

Es wird die Frage, ob die Otolithen von Utriculus und Sacculus auf lineare Beschleunigungen ansprechen, einer theoretischen und experimentellen Prüfung unterzogen.

Aus der theoretischen Erörterung folgt die bestimmte Forderung, daß Utriculus und Sacculus, wenn sie auf die Richtung der Vertikalen ansprechen, ebenfalls lineare Beschleunigungen perzipieren müssen. Wenn z. B. ein sich in Bauchlage befindliches Kaninchen eine Beschleunigung nach der linken Körperseite erfährt, so muß das Kaninchen die Empfindung haben, daß der Körper gedreht sei in der Richtung: rechte Körperseite ventralwärts. Bei dieser Drehung muß aber ein tonischer Labyrinthreflex ausgelöst werden, der eine Vertikalabweichung des rechten Auges nach oben bewirkt. Diese Vertikalabweichung der Augen wird in den Experimenten als Kriterium für die Richtigkeit der theoretischen Forderungen benützt.

Die quantitativen Verhältnisse zwischen Größe der Beschleunigung und Größe der Vertikalabweichung der Augen finden eingehende Berücksichtigung.

Es wird die verwendete Apparatur beschrieben, mit deren Hilfe Beschleunigungen inszeniert werden können. Dabei kann die Augenstellung des Versuchstieres stark vergrößert fortlaufend optisch registriert werden; aus der gleichzeitig geschriebenen Kurve des zurückgelegten Weges wird die Größe und die Zeitdauer der Beschleunigung berechnet.

Die Experimente ergeben, daß bei linearen Beschleunigungen nach der Seite des Versuchstieres tatsächlich Vertikalabweichungen der Augen auftreten, die in der Richtung vollständig und in der Größe sehr angenähert den aus der Theorie resultierenden Forderungen entsprechen. Diese reflektorischen Augenabweichungen haben eine ziemlich große Latenzdauer von etwa 0,5 Sekunden. Damit ist der experimentelle Beweis erbracht, daß die Otolithenapparate auf lineare Beschleunigungen ebenso ansprechen wie auf Änderung der Körperlage zur Vertikalrichtung.

Da ein Gravitationsfeld, wie die Erdanziehung eines darstellt, äquivalent ist einer dauernden Beschleunigung, so reduziert sich die Funktion des Labyrinthes auf folgende Formel:

Die Otolithen von Utriculus und Sacculus perzipieren die und nur die linearen Beschleunigungen, die Bogengänge hingegen die Winkelbeschleunigungen (und lineare Beschleunigungen?). Utriculus, Sacculus und die Bogengänge sind *accelero-sensible* Organe.