Über die Funktion der Otolithen.

III. Mitteilung ¹⁾).

Kritische Bemerkungen zur Otolithentheorie von Herrn F. H. Quix.

Von

A. de Kleijn und R. Magnus.

(Aus dem Pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. Januar 1922.)

F. H. Quix hat in einer Reihe von Mitteilungen ²⁾ eine Theorie über die Funktion der Otolithen aufgestellt, welche kurz zusammengefaßt folgendes besagt:

Die Otolithen wirken nur solange, als sie auf ihre Unterlage *drücken*; wenn sie nicht drücken, sind sie außer Funktion. Die *Utriculusotolithen* rufen Reflexe hervor bei der Drehung des Kopfes um die Bitemporalachse; sie wirken auf die Beuge- und Streckmuskeln der Glieder, des Halses, Rumpfes und Schwanzes und (beim Kaninchen) auf die schrägen Augenmuskeln, und zwar auf die Muskeln der gleichen Körperseite stärker. Zunahme des Otolithendruckes macht Tonuszunahme in den Beugemuskeln von Stamm und Extremitäten und im Obliquus inferior. Die *Sacculusotolithen* rufen Reflexe hervor bei Drehung des Kopfes um die occipito-orale Achse. Zunahme des Druckes von einem Sacculusotolithen bewirkt Drehung von Hals und Rumpf durch Tonuszunahme in den Muskeln der gekreuzten und -abnahme in den Muskeln der gleichen Seite, sowie gleichseitige Abduction und gekreuzte Adduction der

¹⁾ Vgl. I. u. II. Mitt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 6 u. 61. 1921.

²⁾ F. H. Quix, Metingen en beschouwingen over de otolithenfunctie. Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1919, I. S. 902. — De functie der otolithen. Ibid. 1921, II. S. 2670. — De compensatorische verandering van den oogstand by standsveranderingen van het hoofd, als functie der otolithen. Ibid. 1921, II. S. 269. — De elementen van den labyrinth-tonus van Ewald en hun verband met de functie der verschillende otolithen. Ibid. 1921, II. S. 278. — De invloed van elken otolith op de verschijnselen, welke by het konijn optreden na eenzijdige verwijdering van een labyrinth. Ibid. 1921, II. S. 285. — Le rôle des otolithes dans les mouvements spontanés des animaux pendant le saut et la chute. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **173**, 864. 1921.

Extremitäten. Außerdem wirken sie (beim Kaninchen) auf den Rectus sup. und inf. in der Weise, daß Zunahme des Sacculusdruckes die Augen in der Frontalebene nach der Seite des betreffenden Labyrinthes hinbewegt.

Der Autor hat diese Theorie aufgestellt, *ohne selbst einen eigenen Versuch angestellt zu haben*, und ist daher genötigt, aus der Literatur diejenigen Tatsachen beisammen zu suchen, welche seine Meinung stützen können, und diejenigen als falsch hinzustellen, welche mit seiner Theorie nicht stimmen. Aus diesem Grunde hat er kürzlich¹⁾ auch die von uns und anderen Untersuchern im Utrechter pharmakologischen Institut in den letzten 13 Jahren gefundenen Tatsachen und die daraus gezogenen Schlußfolgerungen einer sehr scharfen Kritik unterzogen und beide großenteils als unrichtig hingestellt. Wir sind daher genötigt, die *Quixsche* Lehre an der Hand der Tatsachen einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, um so mehr als ein Leser, welcher nicht das gesamte experimentelle Material gegenwärtig hat, beim Studium des letztgenannten, in seinem Tone von den gebräuchlichen Formen stark abweichenden Aufsatzes wohl nicht immer ein ganz richtiges Bild von dem gegenwärtigen Stande der Frage bekommt. Wir hoffen, daß diese Polemik nicht ganz unfruchtbar sein wird, weil bei der Prüfung der gegenteiligen Ansicht sich unsere eigenen Anschauungen bewährt und weiter gefestigt haben.

1. *Der „blinde Fleck“*. Wenn man den Kopf eines Kaninchens in Rückenlage bringt, so hängen die Utriculusotolithen an der Macula, und ebenso infolge ihres Schrägstandes die Sacculusotolithen (vgl. z. B. Abb. 3 auf Tafel II in Band 186 dieses Archivs). Die Gesamtheit der Kopfstellungen, bei welchen alle 4 Otolithen hängen *und demnach zufolge seiner Theorie außer Funktion sind*, bezeichnet *Quix* als den blinden Fleck des Otolithenorganes. Er macht etwa ein Siebentel der Summe aller möglichen Stellungen aus.

Wenn diese Lehre richtig ist, dann muß bei Kopfstellungen, welche dem „blinden Fleck“ entsprechen, einseitige Labyrinthextirpation keine von den Otolithen ausgehenden Erscheinungen machen, da dann nach *Quix* von den übrigbleibenden Otolithen keine Erregungen ausgehen. In Wirklichkeit ist es aber gerade umgekehrt. Der Tonusunterschied der Halsmuskeln ist maximal (Pflügers Archiv 147, 402; 1912); es besteht eine Raddrehung der Augen (ibid. 169, 241; 1917), welche von der Ruhestellung verschieden ist (ibid. 186, 31; 1921), und schließlich wird bei Tieren mit intaktem Mittelhirn nach einseitiger Labyrinthextirpation die Rückenlage des Kopfes nicht ertragen und es erfolgt eine eigentümliche Drehung des Kopfes und Vorderkörpers, wodurch der Kopf in Seitenlage auf dem Bauche gebracht wird (ibid. 174, 134;

¹⁾ F. H. *Quix*, La fonction des otolithes. Arch. néerland. de physiol. 6, 1. 1921.

1919; vgl. Abb. 2 auf Tafel I). Alle diese Erscheinungen sind Reflexe der Lage, welche auch nach der Theorie von *Quix* von den Otolithen ausgelöst werden.

Schon diese einfache Feststellung genügt zur Widerlegung der *Quix*-schen Lehre und zeigt unwiderleglich, daß von den *Maculae Erregungen* ausgehen müssen, wenn die Otolithen an ihnen hängen.

Eine weitere Konsequenz von *Quix'* Theorie müßte sein, daß, wenn man in Rückenlage unter Wasser schwimmt, so daß der Kopf sich in der Lage des „blinden Fleckes“ befindet, man geradeso desorientiert sein müßte wie ein labyrinthloser Taubstummer unter Wasser, was bekanntlich nicht der Fall ist.

2. *Maxima bzw. Minima der Utriculusreflexe.* *Quix* stimmt mit uns insofern überein, als er die von uns beschriebenen tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten von den Utriculusmaculae anhängig sein läßt. Im Gegensatz zu unserer Auffassung leitet er aber außerdem auch die Raddrehungen der Augen beim Kaninchen von den Utriculis ab. Welche Stellung man nun auch den Utriculusotolithen im Schädel zuschreibt, so ist eines sicher, daß nämlich alle von den Utriculis ausgehenden Reflexe bei derselben Lage des Kopfes im Raume ihr Maximum bzw. Minimum haben müssen; um so mehr als *Quix* es ausdrücklich ablehnt, den verschiedenen Teilen eines und desselben Otolithen verschiedene Funktionen zuzuschreiben. Tatsächlich haben nun aber die tonischen Reflexe auf die Gliedermuskeln und die Raddrehungen beim Kaninchen bei verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume ihr Maximum bzw. Minimum.

Nehmen wir z. B. mit *Quix* an, daß das Maximum der Erregung von den Otolithen ausgeht, wenn sie auf die Macula drücken, und daß die tonischen Reflexe auf die Extremitäten ihr Maximum haben, wenn die Streckmuskeln der Glieder das Minimum ihres Tonus besitzen, so liegt nach den sorgfältigen Bestimmungen von *Weiland*¹⁾ dieses Maximum (welches mit unserer Minimumstellung übereinstimmt) bei den Kopfstellungen 180° bis — 135°, d. h. ungefähr bei Normalstellung des Kopfes mit horizontaler oder bis 45° unter die Horizontale gesenkter Mundspalte. — Die Raddrehungen des Auges aber haben ihr eines Maximum nicht bei dieser Kopfstellung, sondern etwa 90° davon verschieden (— 90° bis — 45°), d. h. bei vertikal nach unten gerichteter Mundspalte und bei Kopflagen, bei welchen von da aus der Kopf bis 45° gegen die Rückenlage zu gedreht wird²⁾.

Die Messungen von *Weiland* besitzen eine Genauigkeit von etwa 5—10°; über die Genauigkeit bei der Bestimmung der Raddrehungen der Augen, welche viel größer ist, werden wir unten noch das Nötige mitteilen.

¹⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **147**, 1. 1912.

²⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **169**, 241. 1917.

Dasselbe ergibt sich, wenn man unsere Betrachtungsweise zugrunde legt, nach welcher die Otolithen das Maximum der Erregung haben, wenn sie an der Macula hängen. Dann liegt das Maximum für die tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten bei 0° bis $+45^\circ$, das für die Raddrehungen bei $+60^\circ$ bis $+105^\circ$.

Hieraus folgt, daß beide Reflexgruppen unmöglich von denselben Otolithen ausgelöst werden können. Sind die Utriculusotolithen die Ursprungsstelle der tonischen Extremitätenreflexe, so müssen die Raddrehungen von anderen Teilen des Otolithenapparates ausgehen.

In der Darstellung seiner Theorie hat *Quix* sich dieser selbstverständlichen Folgerung dadurch entzogen, daß er die Raddrehungen beim Kaninchen, die tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten bei der Katze erörtert, bei welcher letzterer nach seiner Angabe die Form des Utriculusotolithen von der beim Kaninchen abweicht. Es ist aber selbstverständlich, daß die Theorie auch beim selben Tier stimmen muß, wenn sie Anspruch auf Allgemeingültigkeit erheben will.

3. *Ruhestellungen.* Wenn ein normales Kaninchen frei dasitzt und seinen Kopf in Normalstellung hält, so stehen seine Utriculusotolithen ungefähr horizontal und *drücken* auf die Macula; die Sacculusotolithen stehen in einem symmetrischen Schrägstand und besitzen ebenfalls beide noch *Druck* (vgl. Abb. 1 auf Tafel II in Pflügers Arch. 186; 1921). In dieser Ruhestellung drücken also alle 4 Otolithen. *Quix* macht nun die überraschende Annahme, daß in dieser *Ruhestellung* von den Maculae das *Maximum* der Erregung ausgeht, während man doch eigentlich erwarten müßte, daß dann auch die Otolithenerregungen ihr Minimum haben müßten.

Zur Begründung dieser Ansicht geht *Quix* aus von dem Kopfstande, welchen ein Kaninchen nach einseitiger Labyrinthextirpation annimmt. Dann wird der Kopf in Seitenlage gedreht, und zwar so, daß das intakte Labyrinth nach oben kommt und der erhaltene Sacculusotolith das Maximum seines Druckes ausübt. „Dieser Gedankengang hat mir den Schlüssel für eine tiefere Einsicht in die Otolithenfunktion gegeben¹⁾.“ Wird z. B. der linke Sacculus fortgenommen, dann besteht bei Normalstand des Kopfes im rechten Sacculus ein Druck, der nicht durch den ebenso großen, aber reflektorisch entgegengesetzt wirkenden Druck des linken Sacculusotolithen kompensiert wird. Infolgedessen muß sich nun nach *Quix* der Kopf so lange drehen, bis der Maximumdruck des erhaltenen Sacculusotolithen erreicht ist. In dieser Stellung soll nun der Kopf deshalb zur Ruhe kommen, weil bei kleinen Drehungen aus dieser Lage sich dieser maximale Druck sehr wenig *ändert*²⁾ und *deshalb*²⁾ die

¹⁾ Diese und die folgenden Zitate sind möglichst wortgetreu aus dem Holländischen übersetzt.

²⁾ Durch uns kursiv gedruckt.

Erregbarkeit bei sehr kleinen Drehungen sehr gering ist. „*Hierdurch*¹⁾ ist die Zwangsstellung nach einseitiger Labyrinthexstirpation vollständig erklärt.“

Quix muß es uns verzeihen, daß wir diesem kühnen Gedankengange nicht folgen können. Wenn der maximale Otolithendruck wirklich das Wesentliche für die Erregung ist, und wenn bei kleinen Änderungen der Kopfstellung dieser maximale Druck sich nur sehr wenig ändert, dann bleibt er eben nahezu maximal, der von der anderen Seite nicht kompensierte reflektorische Einfluß wirkt also kräftig weiter, und der Kopf könnte unmöglich in dieser Lage stehenbleiben.

Quix hält nach seinen jüngsten Veröffentlichungen an dieser Meinung noch immer fest, welche offenbar ihren Ursprung in einer früheren Phase seiner Gedankengänge hat, in welcher er versuchte, die Funktion der Otolithen nicht nur von ihrem Druck, sondern noch von den bei Drehungen auftretenden *Druckänderungen* abzuleiten, welche ein Maßstab für die Erregbarkeit der Otolithen sein sollten. Diese Ansicht ist natürlich für alle reinen *Lage*-Reflexe, welche von Drehungen unabhängig sind, undurchführbar und wurde auch von ihrem Autor bisher nicht weiter verfolgt (vgl. die Kurven für die Differentialquotienten des Otolithendruckes in Ned. Tijdschr. 1919, I. S. 909).

Nach unserer Ansicht verhält sich die Sache gerade umgekehrt. Soweit der Sacculusotolith des nach einseitiger Labyrinthexstirpation übrigbleibenden Vestibularapparates die Kopfstellung beeinflusst [Labyrinthstellreflexe²⁾], dreht er den Kopf solange, bis das Minimum der Erregungen von ihm ausgeht, und erreicht dadurch die Ruhelage. Da in allen anderen Lagen des Kopfes im Raume die von dem betreffenden Sacculusotolithen ausgehende Erregung stärker ist, werden hierdurch Reflexe ausgelöst, welche erst aufhören bzw. einen Minimalwert erreichen, wenn der Kopf wieder in die Minimumstellung zurückgekehrt ist.

Kombiniert man die hier referierte Ansicht von *Quix* über die Funktion des Sacculusotolithen nach einseitiger Labyrinthexstirpation mit seiner Lehre, daß der Otolith keine Funktion ausübt, wenn er hängt, so kommt man zu vollständig unmöglichen Konsequenzen. *Quix* leitet, wie gesagt, die Kopfdrehung ab von der Funktion des übriggebliebenen Sacculusotolithen. Hält man nun ein Kaninchen nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation frei in der Luft in linker Seitenlage, so hängt der linke Sacculusotolith und dürfte demnach nach *Quix* nicht funktionieren und also auch keine Kopfdrehung veranlassen. *Tatsächlich tritt aber unter diesen Umständen eine maximale Kopfdrehung bis 180° auf*, durch welche der Kopf in rechte Seitenlage gebracht wird (vgl. Abb. 4 auf Tafel I in Pflügers Arch. 174). Nach unserer Auffassung ist dieses

¹⁾ Durch uns kursiv gedruckt.

²⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 174, 134. 1919.

ohne weiteres verständlich, denn der Otolith veranlaßt bei linker Seitenlage eine maximale Erregung, welche erst aufhört bzw. minimal wird, wenn der Kopf in rechte Seitenlage gelangt. Alles dieses ist für jeden leicht festzustellen, der eigene Versuche anstellt, und es rächt sich hier, daß *Quix* es unterlassen hat, seine Thesen selbst durch Experimente zu prüfen.

4. *Raddrehungen der Augen.* *Quix* legt großen Wert darauf, daß es ihm gelungen sei, die beim Kaninchen auftretenden Raddrehungen (kompensatorische Augenstellungen bei verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume) aus dem Verlaufe der Druckkurven für die Utriculusotolithen vollständig zu erklären. Es ist deshalb nötig, die betreffenden Ausführungen einer näheren Kritik zu unterwerfen.

Es gibt nur eine einzige Arbeit, in welcher die kompensatorischen Augenstellungen vollständig gemessen worden sind. *V. d. Hoeve* und *de Kleijn* haben dieses für das Kaninchen ausgeführt¹⁾. Da *Quix* nicht über eigene Messungen verfügt, muß er die Kurven der genannten Autoren seinen Betrachtungen zugrunde legen. Die *Quix'sche* Druckkurve weicht an einer entscheidenden Stelle von dem Ergebnis der tatsächlichen Messungen von *v. d. Hoeve* und *de Kleijn* nicht unbeträchtlich ab. Er ist daher genötigt, an der Genauigkeit der Messungen zu zweifeln:

„*v. d. Hoeve* und *de Kleijn* haben nämlich für jede Drehung nur eine Wahrnehmung veröffentlicht, und nur von einem Kaninchen. Das ist in der Tat bei dieser Arbeit ein sehr schwacher Punkt. Physiologische Beobachtungen haben um so mehr Wert, als sie in größerer Zahl beim gleichen Tier, und ferner bei mehreren Tieren erhalten worden sind.“ „Diese Diskongruenz könnte eine individuelle Abweichung bei dem untersuchten Kaninchen sein und wegfallen, wenn *v. d. Hoeve* und *de Kleijn* eine Mittelkurve aus vielen Untersuchungsreihen gegeben hätten.“

Hierzu ist folgendes zu bemerken: In der Arbeit von *v. d. Hoeve* und *de Kleijn* ist ausdrücklich angegeben, daß 6 gelungene Versuche ausgeführt worden sind. Die Kurve des einen Versuches ist in extenso publiziert. Die bei den übrigen Versuchen erhaltenen Abweichungen sind auf S. 249/250 der Arbeit angegeben. Dort ist auch berichtet, daß bei einem Tiere beide Augen am gleichen Tage, und ein und dasselbe Auge an verschiedenen Tagen untersucht worden ist. „Die Form der Kurve bleibt aber immer dieselbe, und das Maximum und Minimum wird auch immer an derselben Stelle gefunden.“

Außerdem trägt jede vollständige Bestimmung der kompensatorischen Augenstellungen nach der angegebenen Methode ihre Kontrolle in sich selbst. Dadurch, daß bei den verschiedenen Drehungen ein und dieselbe Stellung von verschiedenen Seiten her erreicht wird, kommt der gleiche Augenstand auf den Kurven mehrmals vor. Im ganzen sind für Raddrehungen und Vertikalabweichungen 28 derartige Kontrollpunkte

¹⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **169**, 241. 1917. — S. auch *de Kleijn* und *Magnus*, *ibid.* **178**, 179. 1920.

auf den Kurven vorhanden. Inwieweit dieselben stimmen, kann in der genannten Arbeit nachgesehen werden.

Um dem Wunsche von *Quix* zu entsprechen, haben wir aber die Mittelkurve aus den damaligen Messungen konstruiert (Abb. 1). Dieselbe entspricht in geradezu überraschender Weise der früher veröffentlichten Einzelkurve (Pflügers Arch. 169, 246; 1917; Abb. 5). Insbesondere liegt auch hier das Maximum für Drehung I zwischen 90° und $135-150^\circ$ und die Kurve für Drehung I zeigt die gleiche Asymmetrie, indem bei Drehung durch Rückenlage (180°) die Kurve viel steiler verläuft als bei Drehung durch die Normalstellung (0° und 360°). Den Grund hierfür haben wir (Pflügers Arch. 186, 30; 1921) aufzuklären versucht¹⁾.

Abb. 1. Kurve der Raddrehungen der Augen beim Kaninchen.

Solange also *Quix* nicht durch *eigene* Versuche zeigen kann, daß die kompensatorischen Raddrehungen anders verlaufen, als in der früheren und der hier gegebenen Kurve wiedergegeben ist, müssen wir an der Realität unserer Messungen festhalten.

Man kann übrigens auch ohne alle verwickelten Methoden die Asymmetrie der Kurve durch den bloßen Augenschein feststellen, wenn man bei einem Kaninchen eine Marke auf der Cornea anbringt. Dreht man nun das Tier um die Bitemporalachse, so sieht man beim Passieren der Rückenlage innerhalb eines kleinen Drehbezirkes eine sehr starke, beim Passieren der Normalstellung dagegen nur eine allmähliche Raddrehung auftreten.

Abb. 2 gibt nun nach *Quix* (Ned. Tijdschr. Geneesk. 1921, II. S. 272) den Vergleich des Druckverlaufes an den Utriculusmaculae mit den Raddrehungen des Kaninchenauges bei Drehung I (Drehung um die Bitemporalachse, Ausgangsstellung: Normalstand, Drehrichtung: Schnauze nach unten). Die Kurve für die Raddrehungen hat *Quix* der Arbeit von *v. d. Hoeve* und *de Kleijn* entnommen.

¹⁾ Auf Abb. 3 (S. 416) sind für Drehung I die Kurve nach *v. d. Hoeve* und *de Kleijn* (—) und die Mittelkurve (· · · ·) übereinander gezeichnet.

Wie man sieht, verläuft die Druckkurve (*fba*) vollständig symmetrisch, kann also die Asymmetrie der Raddrehungen nicht erklären. Sieht man aber hiervon ab, so scheint die Übereinstimmung auf den ersten Blick ziemlich gut. In Wirklichkeit ist dieses aber nur scheinbar. Denn man kann 2 Kurven, welche ungefähr wie Sinuskurven verlaufen, dadurch leicht zur annähernden Deckung bringen, daß man sie sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung verschiebt.

Nach den Messungen von *de Burlet* und *Koster*¹⁾ steht die „gestreckte“ Utriculusmembran horizontal, wenn die Mundspalte $0-35^\circ$ unter die Horizontale gesenkt ist. Nimmt man nach *Quix* als Grundlage den Winkel zwischen Clivus und Mundspalte (im Mittel zu 75°) an, so erhält man Kopfstellungen, bei denen die Mundspalte $10-45^\circ$ unter die

Abb. 2 (nach *Quix*). Vergleich des Druckverlaufs der Utriculusotolithen ($f-b-a$) mit den Raddrehungen ($f'-b'-a'-l'-l'$) bei Drehung I.

Horizontale gesenkt ist. In diesen Lagen, welche nach *de Burlet* und *Koster* individuell wechseln, ist also der Utriculusdruck maximal. Genau dieselben Kopfstellungen hat *Weiland*²⁾ für das Minimum der tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten gefunden, und zwar ebenfalls mit individuellen Variationen von 45° . Es stimmt also für diese Reflexe die experimentelle Bestimmung des Minimums genau mit den anatomischen Messungen der Lage des Utriculusotolithen überein. Sowohl *Quix* wie wir führen daher die tonischen Labyrinthreflexe auf die Glieder auf Utriculuseinflüsse zurück. Zu allem übrigen hat *Quix* selber im Jahre 1912 angegeben³⁾, daß bei Normalstellung des Kopfes die Utriculusotolithen vollkommen horizontal stehen, und hat diese Ansicht unseres Wissens nicht zurückgenommen.

¹⁾ Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1916, S. 59. — S. auch Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 11. 1921.

²⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 147, 1. 1912.

³⁾ Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1913, II. s. 60.

Auf Abb. 2 sieht man aber, daß *Quix* das Maximum für den Utriculusdruck nicht bei etwa 30° zeichnet (wir könnten ihm höchstens als Grenzwert 45° zustehen), sondern bei 90° , d. h. bei senkrecht nach unten stehender Mundspalte. *Wir müssen durchaus bestreiten, daß bei dieser Kopfstellung der Utriculusdruck beim Kaninchen maximal ist*; es wird auch von *Quix* kein Versuch gemacht, diese auffällige Angabe zu erklären, welche, wenn sie richtig wäre, *Quix' eigene Ableitung der tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten von den Utriculis unmöglich machen würde. Hieraus folgt, daß Quix die Druckkurve für die Utriculi etwa 60° zu weit nach rechts gezeichnet hat, und daß, wenn man sie in die richtige Stellung bringt, von Übereinstimmung mit dem Verlauf der Raddrehungen keine Rede ist.* Die Sache wird noch viel widersprechender dadurch, daß das absolute Maximum für die Raddrehungen nach der von *Quix* geforderten Mittelkurve (Abb. 1) noch weiter nach rechts, nämlich bei 105° liegt, und daß die Raddrehung sich bis 135° ungefähr auf der gleichen Höhe hält wie bei 90° . Bei 135° ist aber selbst auf der Zeichnung von *Quix* die Druckkurve bereits erheblich abgesunken.

Es fragt sich nunmehr, welche *Höhenlage* man den Kurven für die Raddrehungen geben muß, oder mit anderen Worten, welches der Nullstand der Augen für diese Reflexe ist. Hierfür gehen *Quix* und wir auf verschiedene Weise vor. *Quix* gibt erst der Kurve eine willkürliche Lage (Kurve *l*) und verschiebt darauf die Kurve so, daß der Teil (210 bis 345°), in welchem die Utriculusotolithen nicht drücken, ungefähr mit der dick gedruckten Nulllinie zusammenfällt: Kurve *l'*. *Quix* setzt also die Richtigkeit seiner These, daß die Otolithen außer Funktion sind, wenn sie hängen, voraus, konstruiert daraufhin seine Kurven, und beweist dann aus diesen Kurven, daß seine These aus ihnen folgt. Wir glauben nicht, daß diese Art der Beweisführung für andere Forscher sehr viel Überzeugungskraft besitzt.

Unserer Meinung nach eignet sich dieses Gebiet überhaupt nicht zu derartigen Spekulationen, sondern kann nur experimentell bearbeitet werden. *Als Nullstand für die Raddrehungen darf man nur die Stellung annehmen, welche die Augen nach Fortfall des Labyrinthinflusses haben, also nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation.* Diese Lage haben wir bestimmt (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 31. 1921) mit dem Ergebnis, daß keine von den Labyrinthen ausgehende Raddrehung vorhanden ist, wenn der Kopf in Normalstellung mit 15° unter die Horizontale gesenkter Mundspalte steht. *Auf der Quixschen Zeichnung muß also die Kurve für die Raddrehungen so weit nach unten verschoben werden, daß sie bei der Kopfstellung 15° die Nulllinie schneidet¹⁾.* Tut

¹⁾ Entsprechende Verschiebungen sind an den übrigen Kurven von *Quix* anzubringen.

man dieses, und bringt dabei die Druckkurve in die oben angegebene richtige Lage, so erhält man Abb. 3, aus welcher sich ergibt, daß von einem Zusammenfallen zwischen der Druckkurve der Utriculi und der Kurve für die Raddrehungen keine Rede ist, wie ja nach dem oben S. 409 Auseinandergesetzten schon von vornherein zu erwarten war, und daß das Auge während des *ganzen* Verlaufes der Drehung um 360° Raddrehungen ausführt, wobei zweimal die Nulllinie passiert wird. Leitet man also, wie wir das tun, und wie auch *Quix* annimmt, die Raddrehungen von nur *einem* Teil des Otolithenapparates ab, so müssen

von ihm Erregungen ausgehen, sowohl wenn er drückt, als wenn er hängt, und zwar Erregungen im entgegengesetzten Sinne. Die in unserer Arbeit (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 32. 1921) ausgeführten Schwierigkeiten für die Erklärung der Raddrehungen bleiben also leider auch nach den Erklärungsversuchen von *Quix* unbehoben. Durch obige Darlegungen fällt auch die notwendige und widersinnige Konsequenz aus *Quix'* Theorie fort, daß nämlich die Ruhestellung des Auges in extremer Raddrehung nach vorne besteht.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, sämtliche 6 von *Quix* a. a. O. abgebildeten Kurven hier auf dieselbe Weise durchzukorrigieren. Das Gesagte genügt, um zu zeigen, daß die Behauptung von *Quix*: „die-vollkommene Übereinstimmung zwischen dem Druckverlauf der Otolithen, wie er einerseits von mir durch die Bestimmung des Otolithenstandes, andererseits von anderen Untersuchern durch die Kurven der Augenbewegungen erhalten wurde, beseitigt jeden Zweifel an der Richtigkeit des gefundenen gegenseitigen Zusammenhanges“ wohl nicht auf allgemeine Zustimmung rechnen dürfte. *Tatsächlich hat Quix,*

wenn man seine Kurven richtig zeichnet, den Beweis geliefert, daß die Raddrehungen beim Kaninchen nicht von den Utriculis abhängen können.

Nur 2 Punkte müssen noch kurz erwähnt werden:

a) Bei Drehung II (Ausgangsstellung: Normalstand, Drehung um die occipito-nasale Achse) führt das Auge beim Kaninchen nur sehr geringe Raddrehungen aus, wofür wir (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 30) die Erklärung gegeben haben; die direkten Reflexe auf die Obliqui hierbei sieht man (a. a. O.) auf Abb. 2 und 3. *Quix* bildet nun in Abb. 2 seiner Arbeit [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (II.), 272] den Druckverlauf in den Utriculis bei dieser Drehung ab. *Derselbe kann unmöglich richtig sein.* Bei der Ausgangsstellung sind die Otolithen etwa 30° nach hinten geneigt, sie müssen also nach *Quix'* Kurve 1a einen Druck von 85% des Maximums ausüben. Bei Rückenlage hängen die Utriculusotolithen und sind daher nach *Quix* außer Funktion¹⁾. Die Druckunterschiede in den Utriculis sind also bei Drehung II nur wenig geringer als bei Drehung I. Trotzdem treten nur sehr geringe Raddrehungen auf. Auch hier also ist von einer Übereinstimmung des Utriculusdruckes mit den Raddrehungen beim Kaninchen keine Rede.

b) Aus der oben in Abb. 2 wiedergegebenen Kurve schließt *Quix*, daß Zunahme des Utriculusdruckes Drehung des Auges mit dem oberen Pol nach hinten bewirkt, und daß daher der Utriculus den M. obliquus inf. zur Kontraktion bringt; der Obl. sup. wird nicht zur Kontraktion gebracht, weil in der zweiten Hälfte der Kurve die Linie nicht unter die (falsch gelegte) Nulllinie sinkt. Daß es sich hierbei um einen Zirkelschluß handelt, wurde schon oben betont. Gerade bei den Raddrehungen kommt man, nachdem einmal die Ruhestellung festgelegt worden ist, nicht ohne Reflexe auf Obl. sup. und inf. aus. Daß diese nicht von den Utriculis ausgehen können, ergibt sich aus dem Gesagten zur Genüge.

5. *Augenabweichung nach einseitiger Labyrinthexstirpation.* Beim Kaninchen ist nach linksseitiger Labyrinthexstirpation das linke Auge ventralwärts, das rechte Auge dorsalwärts deviiert. Diese Augenabweichung ist am stärksten, wenn sich der Kopf in rechter Seitenlage befindet, sie ist Null oder sehr gering, wenn sich der Kopf in linker Seitenlage befindet, also bei derjenigen Kopfstellung, welche das freisitzende Tier annimmt. Das ist, wie wir (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 23. 1921) mitgeteilt haben, auch der Fall, wenn die Halsdrehung aufgehoben ist. Die Vertikalabweichung der Augen ist abhängig von den Sacculusotolithen, was auch von *Quix* nicht bezweifelt wird. Da bei rechter Seitenlage des Kopfes der Otolith des intakten Sacculus hängt und bei linker Seitenlage drückt, so folgt, daß das Maximum der Erregung vom hängenden Otolithen bewirkt wird, während bei drückendem Otolithen die Erregung Null oder sehr gering ist. Diese einfache Um-

¹⁾ Trotzdem läßt *Quix* die Druckkurve auch hier über seiner Nulllinie verlaufen.

schreibung der tatsächlichen Beobachtungen war für uns der Grund, den Zug des Otolithen an der Macula als Bedingung für die Erregung anzunehmen und diese Theorie für die Sacculushauptstücke als bewiesen anzusehen.

Quix ist genötigt, diese Tatsachen, welche in direktem Widerspruch zu seiner Theorie stehen, ihrer Beweiskraft zu entkleiden, und es ist notwendig, seiner Argumentation [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (II.), 286; Arch. néerland. de physiol. 6. 1. 1921] näher zu folgen, weil sie kennzeichnend ist für dieses Verfahren, ohne eigene Versuche und Erfahrung die in der Literatur beschriebenen Beobachtungen zu verwerten.

Quix schreibt (Arch. néerland. de physiol. S. 14):

„Chez le lapin opéré du côté droit la tête est tournée vers la droite, de façon à reposer sur le sol avec la joue droite. Dans cette position la sagitta de gauche, encore présente, est au maximum de pression. Si donc la pression ne donnait pas d'excitation, les yeux devraient être normalement orientés. Mais tel n'est pas le cas. D'après tous les auteurs, qui s'en sont occupés, l'œil droit est tourné dans ce cas vers le bas et l'œil gauche vers le haut. Si *Magnus* et de *Kleijn* contestent l'existence de cet écart ou le considèrent très faible, cela est en désaccord avec l'observation de plusieurs auteurs¹⁾, et aussi avec leur propre assertion dans une publication précédente²⁾, ou ils disent: „Cette description s'applique aux lapins, lorsqu'ils se couchent sur le côté après l'opération ou lorsqu'ils se sont redressés après le réveil de la narcose. Ils tiennent alors la tête tournée du côté de l'opération, c. à. d. que le museau est dirigé du côté opéré et l'oreille du côté opéré est déplacée ventralement par rotation de la tête. Chez l'animal assis l'œil du côté opéré se trouve alors tourné vers le bas et l'œil normal est tourné vers le haut.“

Da es sich hier gewissermaßen um den Prüfstein für die Richtigkeit seiner eigenen Theorie handelt, sollte man erwarten, daß *Quix* wenigstens in diesem Falle einen eigenen Versuch angestellt und die so einfache Labyrinthexstirpation beim Kaninchen ausgeführt hätte. Das ist aber nicht der Fall. Statt dessen hätte *Quix* unsere genauen Analysen der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 154, 178. 1913; 169, 253. 1917; 178, 191. 1920) benutzen können, weil bei diesen die direkten Labyrinthausfallsfolgen scharf getrennt wurden von den sekundären Reflexen, wie sie vor allem durch die Halsdrehung hervorgerufen werden. Aber *Quix* hält unsere einschlägigen Untersuchungen für nicht beweisend, ohne jedoch irgendwelche eigenen Befunde dagegen anführen zu können. Der einzige Satz, den *Quix* unserer Arbeit entnimmt, um ihn gegen uns selbst anzuführen (s. o. den kursiv gedruckten Schlußsatz), ist falsch übersetzt. Er lautet im Original: „Beim sitzenden Tier befindet sich dann das Auge der operierten Seite unten, das Auge der normalen Seite oben.“ Es ist also gar nicht von *Augendeviation*, sondern von der *Kopfdrehung* die Rede.

¹⁾ Voir e. a. la description de Winkler dans Verhandl. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 2. sect. XIV, Nr. 1.

²⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 154, 188. 1913.

Nun beruft sich *Quix* auf die bekannten, sorgfältigen, in unserer genannten Arbeit eingehend gewürdigten Untersuchungen von *Winkler*. Wir haben mit Herrn *Winkler* anlässlich des *Quix*schen Angriffes nochmals eingehend die Frage durchgesprochen und dabei nochmals konstatiert, was keinem von uns unerwartet war, daß kein Gegensatz in unseren Auffassungen vorhanden ist. Zur Zeit der *Winkler*schen Untersuchung kam die Scheidung zwischen direkten Labyrinthausfallsfolgen und sekundär durch die Halsdrehung hervorgerufenen Reflexen, sowie der Einfluß verschiedener Lagen des Kopfes im Raume auf die Labyrinthausfallsfolgen noch gar nicht in Betracht und wurde daher, wie uns Herr *Winkler* mitteilte, damals nicht berücksichtigt. Die Schilderung der Augenabweichung bezieht sich daher im wesentlichen auf Normalstellung des Kopfes (s. *Winkler*, Abb. 6, 7 und 16). Vom freisitzenden Kaninchen mit spontan gedrehtem Kopfe gibt *Winkler* 3 Abbildungen (14 A und B, 15 A), welche nach Mitteilung von Prof. *Winkler* von einem nichtsachverständigen Zeichner nach Photographien angefertigt wurden zur Verdeutlichung der *Körper*-Stellung, nicht der Augenabweichungen, weshalb auf letztere nicht besonders geachtet wurde. Von den 3 genannten Abbildungen zeigen zwei, nämlich 14 A und 15 A die Augen genau in der von uns beschriebenen Stellung. Dieses wird von *Quix* nicht erwähnt. Auf der von *Quix* [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (II.), 283] wiedergegebenen Abb. 14 B sieht man im vorderen unteren Teil der Lidspalte einen weißen Fleck, den man bei oberflächlicher Betrachtung für die Sclera halten könnte, so daß es aussieht, als ob dieses Auge tatsächlich, wie *Quix* annimmt, nach oben abgelenkt ist. Herr *Winkler* war nun so freundlich, uns seine Originalphotographien aus der Zeit seiner Untersuchung, soweit sie noch vorhanden waren, zu projizieren, wobei sich mit vollständiger Deutlichkeit ergab, daß der genannte weiße Fleck nicht die Sclera, sondern die vorgezogene Nickhaut des Kaninchens ist. Das ist nun die tatsächliche Grundlage von *Quix*' abweichender Meinung. Ein einfacher Versuch oder eine Anfrage bei Herrn *Winkler* hätte genügt, den Irrtum zu verhindern, statt dessen bedurfte es nun mühevoller Nachforschungen unsererseits, um den Irrwegen von Herrn *Quix* zu folgen. Jedenfalls ergibt sich hieraus, daß von keinem Beobachter, der über eigene Erfahrung verfügt, die Augenstellung so beschrieben wird, wie sie *Quix* beschreibt. Zu allem übrigen haben wir noch bei einem Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation die Stellung des bei spontaner Kopfhaltung oben befindlichen Auges photographiert. Das Auge war nicht abgelenkt.

Die Sachlage ist also folgende: Nach linksseitiger Labyrinthexstirpation drückt bei spontaner Kopfhaltung (linke Seitenlage des Kopfes) der Sacculusotolith und die Augen zeigen keine oder nur geringe Deviation; bei rechter Seitenlage des Kopfes hängt der Sacculusotolith

und die Augenabweichung ist maximal. Hieraus kann man unseres Erachtens nur den Schluß ziehen, daß *Quix'* Theorie falsch ist, und daß der *Sacculus-Druck* unmöglich die Ursache der Augendeviation sein kann. Der Autor hat aber diese Konsequenz nicht gezogen, sondern statt dessen eine *Hilfshypothese* gemacht: die durch die Labyrinth-exstirpation bewirkte Kopfdrehung soll tonische Halsreflexe auf die Augen hervorrufen, welche dem Einfluß des *Sacculusotolithen* entgegenwirken und ihn bei linker Seitenlage des Kopfes aufheben. Da nun nach *Quix* der rechte *Sacculusotolith*, wenn er drückt, das rechte Auge ventralwärts zieht, so müßte der tonische Halsreflex bei Linksdrehung des Kopfes das rechte Auge dorsalwärts ziehen. Das ist nun leider nicht der Fall. Zum Unglück für *Quix* hat der genannte Halsreflex genau die umgekehrte Wirkung, er zieht das Auge ventralwärts und müßte also die Augenabweichung verstärken, statt sie aufzuheben. Aber auch dieses genügt nicht, den Autor an seiner Theorie zweifeln zu lassen, und er macht infolgedessen eine weitere *Hilfshypothese ad hoc*: daß nämlich *aktive* Kopfdrehungen die umgekehrten Reflexe hervorrufen sollen wie *passive*. Man sollte nun erwarten, daß wenigstens hierfür experimentelle Beweise beigebracht werden, aber davon ist keine Rede.

Nun liegen derartige experimentelle Untersuchungen vor, welche beweisen, daß die vermutete *Hilfshypothese* falsch ist. Man sollte von einem holländischen Autor erwarten, daß er wenigstens die einschlägige holländische Literatur kennt. Das ist anscheinend nicht der Fall. *Dusser de Barenne*¹⁾ hat in einer Arbeit: „Nachweis, daß die *Magnus-de Kleijn*-schen Reflexe bei der erwachsenen Katze mit intaktem Zentralnervensystem bei *passiven* und *aktiven* Kopf- resp. Halsbewegungen auftreten und somit im normalen Leben der Tiere eine Rolle spielen“ im Jahre 1914 gezeigt, daß die nach *aktiven* und *passiven* Kopfbewegungen auftretenden tonischen Halsreflexe gleich und nicht, wie *Quix* voraussetzt, entgegengesetzt wirken. Ferner hat *Simons*²⁾ bei Hemiplegikern gezeigt, daß die bei ihnen unter bestimmten Bedingungen nachweisbaren tonischen Halsreflexe bei willkürlichen *aktiven* Kopfdrehungen genau ebenso gerichtet sind, wie wir das früher für *passive* Kopfdrehungen beschrieben haben. Und ferner hat kürzlich *Stenvers*³⁾ bei einem Patienten der hiesigen Kinderklinik die auf *aktive* Kopfdrehungen auftretenden tonischen Halsreflexe auf die Extremitäten kinematographisch festgelegt, die Richtung der Reflexe war genau die gleiche wie bei *passiven* Kopfdrehungen.

Hieraus ergibt sich die völlige Haltlosigkeit des *Quix*-schen Hypothesengebäudes. Es war aber doch vielleicht nicht ganz nutzlos, diesen

¹⁾ J. G. *Dusser de Barenne*, Fol. neuro-biol. 8, 413. 1914.

²⁾ A. *Simons*, Verhandl. d. Berl. Ges. f. Psych. u. Nervenkrankh. 8. XII. 1919 u. 12. I. 1920.

³⁾ Wird später veröffentlicht.

Gedankengängen zu folgen, weil sich nun umgekehrt zeigen ließ, daß nichts übrigbleibt, als für die Augenabweichungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim Kaninchen die von uns gegebene Erklärungsweise über die Sacculusfunktion anzunehmen.

Im Anschluß an diese Diskussion haben wir es für wünschenswert gehalten festzustellen, wie nun *tatsächlich* der Einfluß der tonischen Halsreflexe auf die Augen nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim Kaninchen ist. Die beiden nachfolgenden Protokolle zeigen das Ergebnis:

1. *Graues Kaninchen.* 19. XI. 1921 rechtsseitige Labyrinthexstirpation. — 22. XI. Bei Hängelage mit dem Kopf nach unten Grunddrehung von über 90°. — Beim Sitzen ist der Kopf nur wenig (0—20°) nach rechts gedreht.

Steht der Kopf in Normalstellung im Raume, so ist das linke Auge etwas nach oben vorne, das rechte Auge etwas nach unten abgelenkt. Das linke Auge hat Nystagmus horizontal nach hinten (ohrwärts), das rechte Auge nach vorne.

a) *Kopf genau in rechter Seitenlage, Körper in Normalstellung:* Linkes Auge etwas nach vorne, aber keine Spur nach oben oder unten abgelenkt.

b) *Kopf in rechter Seitenlage, Körper gleichfalls in rechter Seitenlage:* Auge steht wie bei a).

c) *Kopf in rechter Seitenlage, Körper von rechter Seitenlage aus in Rückenlage gedreht:* Linkes Auge etwas nach oben abgelenkt, der Unterrand der Cornea ist aber noch nicht frei.

d) *Kopf in rechter Seitenlage, Körper von Normalstand aus in linke Seitenlage gedreht:* Linkes Auge geht etwas nach unten, Sclera nicht frei. Dieses erfolgt erst, wenn der Körper 270° gegen den Kopf in Rückenlage gedreht wird.

Ergebnis: Geht man von der Spontanhaltung des Tieres nach einseitiger Labyrinthexstirpation aus, so ist der Einfluß der Halsdrehung auf die Augenstellung bis 90° Null oder sehr gering. Erst Halsdrehungen bis 180—270° haben stärkeren Einfluß.

2. *Schwarzes Kaninchen.* 19. XI. 1921 rechtsseitige Labyrinthexstirpation. — 22. XI. Sitzt von Zeit zu Zeit auf oder liegt in rechter Seitenlage; manchmal Rollbewegungen nach rechts. Kein Nystagmus.

a) *Kopf in rechter Seitenlage* (Mundspalte vertikal, naso-occipit. Achse horizontal), *Körper in Normalstellung:* In der Lidspalte ist auch bei voller Öffnung nichts von Sclera zu sehen. Bei Öffnung der Augenlider sieht man das linke Auge eine Spur nach oben abgelenkt.

b) *Kopf in rechter Seitenlage, Körper ebenfalls in rechter Seitenlage:* Augenstellung kaum verändert.

c) *Kopf in rechter Seitenlage, Körper weiter gedreht, so daß er in Rückenlage kommt:* Jetzt erst wird der Halsreflex auf die Augen deutlich und das Auge geht nach oben.

d) *Kopf in rechter Seitenlage, Körper nunmehr in umgekehrter Richtung gedreht bis in linke Seitenlage:* Augenstellung im Vergleich mit a) kaum geändert. Erst wenn der Körper in Rückenlage kommt (also gegen den Kopf um 270° gedreht ist), geht das Auge nach unten, aber auch dann noch nicht stark.

e) *Photo:* Tier sitzt frei, Körper in Normalstellung am Becken gehalten, spontane Kopfhaltung (Kopf in rechter Seitenlage), Lidspalte spontan geöffnet. Aufnahme vertikal nach oben: *Auge nicht abgelenkt.*

Ergebnis: Halsdrehungen nach beiden Richtungen von der Spontanhaltung aus sind bis 90° ohne deutlichen Einfluß; erst Drehungen von 180—270° bewirken merkliche Augenablenkung.

Beide Versuche zeigen übereinstimmend, daß die tonischen Halsreflexe auf die Augen erst bei Verdrehungen von 180° und darüber einen starken Einfluß auf die Augenstellungen bekommen, und daß sie daher entgegen der Annahme von *Quix* bei der spontanen Kopfdrehung nach einseitiger Labyrinthexstirpation nur eine untergeordnete Rolle spielen können (ganz abgesehen davon, daß ihr Einfluß im umgekehrten Sinne wirkt, als von *Quix* angenommen werden muß).

Wie oben gezeigt wurde, folgt aus den Versuchen mit einseitiger Labyrinthexstirpation, daß maximaler Sacculus-Druck keine wesentliche vertikale Augenabweichung bewirkt, und daß letztere erst bei *hängendem* Sacculusotolithen maximal wird. Damit fallen zugleich die Kurvenkonstruktionen, welche *Quix* [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (II.), 275f.] für die Abhängigkeit der Vertikalabweichungen vom Sacculusdruck gibt, und es ist nicht nötig, sie im einzelnen kritisch zu besprechen. Es mag genügen, darauf hinzuweisen, daß auf *Quix'* Abb. 5 der Sacculusdruck in der Ausgangsstellung *positiv* genommen werden muß. Trotz der irrigen Kurve für den Sacculusdruck wird aber doch von *Quix* die gewünschte Übereinstimmung gefunden. Ferner müßte auf *Quix'* Abb. 6b zwischen den Kopfstellungen 17 und 21 sich die Vertikalabweichung nicht ändern. Die Änderungen sind aber sehr viel größer als auf seiner Kurve 4b, worauf er so großen Wert legt. Natürlich wird dieses von *Quix* wieder auf Messungsfehler bei der Bestimmung der Vertikalabweichungen bezogen (ohne experimentelle Nachprüfung!).

Zum Schluß dieses Abschnittes sei einem Versuche von *Quix* zur Mythenbildung¹⁾ entgegengetreten. Wie man sich leicht durch das Studium der Originalarbeiten überzeugen kann, sind die tonischen Halsreflexe auf die Augen weder durch *Breuer*²⁾ (1874) noch durch *Delage*³⁾ (1888) gefunden worden. Die Möglichkeit eines derartigen Zusammenhanges wurde noch 1892 so wenig ins Auge gefaßt, daß *Ewald*⁴⁾ bei der Beschreibung der Versuche von *Stephenson* schreibt: „Wie dieses Bestreben, die Augen nach der entgegengesetzten Seite zu bewegen, zustande kommt, wenn man den Kopf nach einer Seite dreht... ist schwer zu sagen.“ Unseres Wissens ist *Bárány*⁵⁾ der erste, der auf Grund von Versuchen es für wahrscheinlich erklärte, daß bei Säugern von den Halsgelenken Augenbewegungen ausgelöst werden. Er konnte aber den strikten Beweis wegen der Schwierigkeit der Versuche nicht liefern. Dieses ist erst *de Kleijn*⁶⁾ gelungen. In der Diskussion

¹⁾ *Quix*, Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921. II. 286. — Arch. néerland. de physiol. **6**, 15. 1921.

²⁾ *J. Breuer*, Wien. med. Jahrb. 1874, S. 72. — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 195. 1891.

³⁾ *Y. Delage-Aubert*, Physiolog. Studien über die Orientierung. Tübingen 1888.

⁴⁾ *I. R. Ewald*, Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892, S. 160.

⁵⁾ *R. Bárány*, Zentralbl. f. Physiol. **20**, 298. 1906.

⁶⁾ *A. de Kleijn*, Arch. néerland. de physiol. **2**, 644. 1918. — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 82. 1921. — Wir hatten kürzlich Gelegenheit festzustellen, daß entgegen *Quix'* Behauptung zwischen Herrn *Bárány* und uns kein Unterschied in der Auffassung der tonischen Halsreflexe auf die Augen vorhanden ist.

zu dem Vortrag, den *de Kleijn* 1918 über dieses Thema hielt¹⁾, bemerkte *Quix*: „daß es ihm auch bei der Untersuchung des Bogengangssystems beim Menschen deutlich geworden ist, daß auf den bei Drehungen des Kopfes auftretenden Augennystagmus von Einfluß sind nicht nur die dabei eintretenden Veränderungen des Otolithenstandes, sondern außerdem noch ein anderer Faktor, der kein anderer sein konnte als Kontraktionen der Halsmuskeln; er habe darum die Halsdrehung verhindert, indem er Kopf und Rumpf unbeweglich gegeneinander auf dem Operationstisch drehte.“ *Quix* hat bisher nicht mitgeteilt, um welche tatsächliche Beobachtungen es sich hierbei gehandelt hat.

6. *Abduction und Adduction der Gliedmaßen.* *Quix* schreibt den Sacculusotolithen einen tonischen Einfluß auf die Adductoren und Abductoren der Gliedmaßen zu und begründet dieses mit dem Hinweis auf die bekannte Zwangsstellung der Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation. „Diese Abduction und Adduction muß ein Labyrinthreflex sein“ [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (II.), 283]. Bei unserer Analyse der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 154, 214. 1913. Vgl. Abb. 6 u. 7) ergab sich, daß diese Ab- und Adduction eine *sekundäre* Folge der Thoraxdrehung ist und nach Geradesetzen des Kopfes schwindet. Sie hat direkt nichts mit den Labyrinthen zu tun. Damit sind die betreffenden Folgerungen von *Quix* gegenstandslos, solange er kein beweisendes eigenes experimentelles Material beibringen kann. Wir haben auf einen möglichen direkten Labyrintheinfluß damals und bei unseren späteren Untersuchungen an Tieren stets geachtet, aber bisher niemals einen direkten tonischen Einfluß der Labyrinth feststellen können. Daß dagegen beim Affen Ab- und Adductionen der Extremitäten als *Bogengangsreaktionen* eintreten können, hat der eine von uns kürzlich beschrieben²⁾.

7. *Trennung der Otolithen- und Bogengangsfunktion durch Zentrifugieren.* *Wittmaack* hat bekanntlich im Jahre 1909 die wichtige Feststellung gemacht, daß man bei Meerschweinchen durch Zentrifugieren die Otolithen abschleudern kann, ohne die Bogengangscristae zu verletzen. Wir haben diese schöne Methode benutzt, um bei zentrifugierten Tieren zu untersuchen, welche von den Labyrinthen ausgehenden Reflexe bei ihnen fehlen, und welche erhalten sind. Es ergab sich, daß alle von uns beschriebenen Reflexe der Lage verschwunden sind, während die Reaktionen auf Bewegungen *unverändert* erhalten bleiben. Zu diesen letzteren Reaktionen gehören auch die von uns eingehend beschriebenen Reflexe auf Progressivbewegungen, welche auf (positive und negative) geradlinige Beschleunigungen eintreten. Die histologische Kontrolle ergab, daß die Otolithen tatsächlich abgeschleudert waren.

Da Herr *Quix* die Progressivreaktionen von den Otolithen ableitet, finden natürlich diese Versuche vor seinen kritischen Augen keine

¹⁾ Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1919, I. 963 u. 964.

²⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 193, 396. 1922.

Gnade, und er sucht zunächst einen Gegensatz zwischen unseren und *Wittmaacks* Versuchen herzustellen¹⁾:

„Or, il est remarquable que les conclusions auxquelles sont arrivés d'un côté *Wittmaack*, qui imagine la méthode, et d'autre part *Magnus* et de *Kleijn*, sont exactement opposées. *Wittmaack* aussi trouva qu'après centrifugation les otolithes avaient été lancés hors de leurs maculae, mais pendant leur vie les animaux n'avaient pas présenté de troubles indiquant ce changement . . . *Wittmaack* dut conclure de ces résultats, que les canaux semicirculaires servent pour observation des orientations et les otolithes pour l'observation du mouvement, ce qui est précisément l'inverse de ce qu'on admet généralement, d'après la théorie de *Mach* et *Breuer*. Par les mêmes expériences *Magnus* et de *Kleijn* en arrivent à conclure que les canaux servent à observer²⁾ les accélérations angulaires et les mouvements de progression, mais que les otolithes doivent être rendus responsables des réflexes du labyrinthe sur l'orientation, ce qu'on considérait jadis comme l'observation de la position“ . . . „La contradiction avec les conclusions de *Wittmaack* ainsi que le petit nombre d'épreuves faites par *Magnus* et de *Kleijn*³⁾ ne justifient pas ces conclusions.“

Als *Wittmaack* seine Versuche anstellte (1909), gab es noch keine zuverlässigen Prüfungsverfahren für die verschiedenen von den Labyrinth- ausgelösten Reflexe; es war deshalb damals eine funktionelle Scheidung der Otolithen- und Bogengangsfunktionen bei den zentri-fugierten Tieren noch nicht möglich. Um aber hier Klarheit zu schaffen, haben wir Herrn Prof. *Wittmaack* gebeten, uns selbst seinen Standpunkt in dieser Frage mitzuteilen. Derselbe schreibt dem einen von uns folgendes:

„In meiner kurzen Mitteilung in der Gesellschaft deutscher Ohrenärzte habe ich das Schwergewicht durchaus auf die Methode, nicht auf die Eindrücke über ihre Wirkung legen wollen. Ich bin der Meinung, daß dies auch jedem einsichtigen Menschen ohne weiteres klar sein mußte. Wenn ich eine ausführliche Mitteilung über die Wirkungen der Abrotierung unterließ, so erklärt sich dies daraus, daß ich mich bald davon überzeugen mußte, daß unsere gewöhnliche Beobachtungstechnik nicht dazu ausreichte, ein klares Urteil zu gewinnen. So zeigte sich besonders auch, daß das Ergebnis der kalorischen Prüfung deswegen nicht aufrechterhalten war, weil leider ein Teil der hierzu verwandten Tiere Mittelohreiterungen akquiriert hatte, die es unmöglich machten, bindende Schlüsse zu ziehen. Zur Ausarbeitung einer besonderen Untersuchungstechnik auf Ausfallserscheinungen fehlte mir aber Zeit und Muße. Ich betrachte es als ein . . . Verdienst von Ihnen, daß Sie und Ihre Schüler sich dieser Aufgabe mit so großem Geschick unterzogen haben! Ich bin der Meinung, daß meine Eindrücke, denn als mehr habe ich sie nicht ausgeben wollen, soweit sie sich mit den von Ihnen festgestellten Tatsachen nicht recht vertragen sollten, unbedingt hinter Ihren Feststellungen zurücktreten müssen. Wenn gewisse theoretische Vorstellungen, die wir uns über die Funktion der einzelnen Gebilde der Sinnesendstelle machen, mit den von Ihnen festgestellten Tatsachen nicht übereinstimmen, so spricht dies zunächst doch zweifellos mehr gegen die Richtigkeit dieser Vorstellungen als gegen die der von Ihnen festgestellten

¹⁾ Arch. néerland. de physiol. 6, 17. 1921.

²⁾ Wir haben uns stets streng an die beobachteten objektiven Reflexe gehalten und über etwaige Empfindungen der Tiere keine Spekulationen angestellt.

³⁾ Wir haben bisher etwa 40 Zentrifugierungsversuche ausgeführt.

Tatsachen. Solange nicht durch exakte Nachprüfung erwiesen ist, daß Ihre Feststellungen auf Beobachtungsfehlern oder unbeachtet gebliebenen Zufälligkeiten oder dergleichen beruhen und infolgedessen die von Ihnen gezogenen Schlüsse nicht berechtigt erscheinen, widerspricht es meiner Ansicht nach den unter ernsthaft wissenschaftlich veranlagten Forschern üblichen guten Sitten, den Wert derartiger Untersuchungen in Frage zu stellen. Aber freilich Herr *Quix* neigt ja sehr stark zu diesen Gepflogenheiten, ohne Nachprüfung vorzunehmen durch Anzweiflung und Verdächtigung den Wert wissenschaftlicher Arbeiten anderer, wenn sie in seine Gedankengänge nicht hereinpasse, zu diskreditieren. Mein Urteil über dieses Verhalten finden Sie im Arch. f. Ohrenheilk. 99, 111/112.“

Ein weiterer Zusatz hierzu ist unnötig.

Herr *Quix* geht nun weiter dazu über, die Zuverlässigkeit der histologischen Untersuchung in Zweifel zu ziehen:

„L'expérience, que j'ai acquise par l'examen de milliers de coupes microscopiques de l'oreille interne m'a appris qu'on doit être très prudent dans les conclusions relatives aux membranes otolithiques détachées. Il est excessivement difficile d'obtenir des préparations dans lesquelles cette membrane ne s'est pas détachée. Dans la plupart des préparations d'animaux qui n'ont pas été centrifugés et dont le labyrinthe a été fixé et coupé d'une façon irréprochable, conformément à toutes les exigences de la technique, on trouve néanmoins que les otolithes se sont détachées de leur substratum. Il s'ensuit qu'un otolithe détaché chez un animal centrifugé ne prouve pas encore que ce détachement est une conséquence de la centrifugation, surtout si l'observation n'a été faite que chez quelques cobayes. Le dernier mot n'est donc pas encore dit en cette matière.“

Im hiesigen anatomischen Institut sind bisher dank der aufopfernden Tätigkeit von Dr. *de Burlet* mehr als 30 vollständige Serien normaler und zentrifugierter Meerschweinchen für uns geschnitten worden, und wir können den Pessimismus von Herrn *Quix* nicht teilen. Die Technik ist so weit ausgebildet, daß Dr. *de Burlet* imstande ist, nach den Präparaten nicht nur die Tatsache des Zentrifugierens, sondern auch Unterschiede in der Zentrifugierrichtung der Tiere zu diagnostizieren, von denen er vorher nichts wußte. An gut fixierten *normalen* Präparaten sitzen die Otolithen an Ort und Stelle. In Ausnahmefällen sind die äußersten Ränder abgehoben. Vollständige Abreibungen kamen bei nicht-zentrifugierten Meerschweinchen nicht zur Beobachtung. Das Entscheidende ist aber folgendes: Unsere Schlußfolgerungen gründen sich überhaupt nicht ausschließlich auf das Fehlen der Otolithenmembranen auf den Maculae, sondern auf ihrem *Nachweis an anderen Stellen im Inneren des häutigen Labyrinthes*. Wir fordern hiermit Herrn *Quix* auf, uns Präparate von nichtzentrifugierten Meerschweinchen vorzulegen, bei welchen z. B. die Utriculismembranen, um welche es sich nach der Theorie von *Quix* bei Progressivbewegungen handelt, durch Fehler beim Schneiden ins Innere der hinteren vertikalen Bogengänge verlagert worden sind (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 78/79. 1921. Abb. 5e und g). Erst dann ist der Einwand des Herrn *Quix* diskutabel.

Durch das Studium der Labyrinth zentrifugierter Meerschweinchen hat sich überhaupt ergeben, daß die Otolithenmembranen im allgemeinen an ganz konstanten und typischen Stellen gefunden werden, welche nicht von der Schnittrichtung, sondern von der *Zentrifugierrichtung* (der Kopfstellung während des Zentrifugierens) abhängen¹⁾.

Auch für die Beurteilung dieser Frage wäre es besser gewesen, wenn Herr *Quix* sich auf eigene Versuche statt auf unbegründete Vermutungen stützen könnte. Wir müssen seine Einwände als unberechtigt zurückweisen.

Aus unseren Versuchen ergibt sich unserer Meinung nach mit Sicherheit, daß die Bogengangscristae die Auslösungsstätten der von uns untersuchten Reaktionen auf Progressivbewegungen sind. Wir haben ausdrücklich darauf hingewiesen (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 81. 1921), daß hierdurch nicht ausgeschlossen wird, daß auch der Otolithenapparat durch bestimmte Bewegungsformen erregt werden kann. Solange wir aber keine geeignete Methode besitzen, um die Cristae auszuschalten und die Otolithen intakt zu lassen, läßt sich diese Frage nicht experimentell untersuchen, und wir halten es für besser, uns von Spekulationen fernzuhalten, deren Richtigkeit wir nicht durch Versuche kontrollieren können¹⁾.

8. *Umdrehen während des freien Falles.* Wenn man Katzen, Kaninchen, Affen in Rückenlage frei in der Luft hält und nach unten fallen läßt, so drehen sie sich bekanntlich in der Luft und kommen mit den Beinen richtig auf den Boden. Diese Reaktion ist an die Intaktheit der Labyrinth gebunden, sie fehlt dem decerebrierten Tiere, ist aber beim Thalamustier vorhanden. Der Reflex wird eingeleitet durch die Drehung des Kopfes in der Richtung nach der Normalstellung (*Labyrinthstellreflex* durch Vermittlung des Mittelhirnes), woran sich dann die zugehörigen Halsstellreflexe anschließen. Reaktionen auf Progressivbewegungen beteiligen sich ebenfalls daran.

Quix gibt neuerdings (Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 173, 864. 1921) eine sehr eigenartige Erklärung:

„Pendant la chute libre le poids des otolithes disparaît, et cela indépendamment de la situation de la tête de l'animal dans l'espace. Cette disparition entraîne une très forte extension des muscles des pattes, du cou et du tronc, et fait courber le corps de l'animal, de sorte que le centre de gravité est déplacé vers le ventre. A cause de ce déplacement la bête chavire dans l'air, toujours dans une direction telle que le ventre et les pattes soient dirigés en bas et que l'animal arrive au sol sur les pattes en forte extension.“

So etwas kann nur jemand schreiben, der gar keine eigenen experimentellen Erfahrungen auf diesem Gebiete besitzt. Denn die nach *Quix* für das Umdrehen nötige Körperstellung tritt bei jedem decerebrierten

¹⁾ Hierüber wird Dr. *de Burlet* in Kürze berichten.

¹⁾ Vgl. hierzu *de Kleijn*, Ronas Berichte 1922.

Tiere mit gut entwickelter Enthirnungsstarre ein, und ein derartiges Tier müßte sich daher in der Luft umdrehen, *was aber nicht der Fall ist*. Dasselbe müßte bei einem labyrinthlosen decerebrierten Tiere der Fall sein.

Ferner überlege man sich folgendes: Wenn man eine intakte Katze in Rückenlage in der Luft hält, so hängen sämtliche Otolithen und sind daher nach *Quix* außer Funktion. Eine *intakte* Katze hat in einer derartigen Lage nicht den beschriebenen Streckstand der Glieder und die Extension von Hals und Rumpf. Nun läßt man das Tier fallen. Hierdurch soll nach *Quix* (unabhängig von jeder Lage des Kopfes) alle Otolithenwirkung wegfallen, d. h. die vorher als unwirksam angenommenen Otolithen bleiben ohne Wirkung. *Wodurch wird dann die Reaktion ausgelöst?*

Die hier widerlegte *Quix'sche* Erklärung steht in Zusammenhang mit seiner Auffassung von den tonischen Labyrinthreflexen auf die Extremitäten: diese werden hervorgerufen dadurch, daß Zunahme des Utriculusdruckes Vermehrung des Beugertonus (mit reziproker Abnahme des Streckertonus) an den Gliedern hervorruft; wenn in den Utriculis kein Druck herrscht, fehlen diese Reflexe und es tritt daher Streckung der Beine ein.

Diese Theorie ist in der von *Quix* vertretenen einseitigen Form unmöglich, denn

a) müßte dann nach Exstirpation der Labyrinthe *Zunahme* des Strecktonus der Glieder eintreten, was noch niemals festgestellt worden ist;

b) dürften dann im Bereiche der Kopfstellungen, bei welchen die Utriculusotolithen *hängen*, sich durch Änderungen der Kopfstellung keine tonischen Labyrinthreflexe auf die Beine auslösen lassen. Nun kann man aber, wenn man z. B. bei der Katze von Rückenlage des Kopfes mit um 45° gehobener Mundspalte ausgeht (Stellung $+45^\circ$), wobei die Utriculusotolithen hängen, schon durch Änderungen der Kopfstellung von 10° sehr deutliche Tonusänderungen der Glieder hervorrufen, welche auch bei eingegipsten Katzen eintreten (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 145, 470. 1912) und nach Ausschaltung der Labyrinthe fehlen, also sichere Labyrinthreflexe sind. Bei Übergang zu den Stellungen 0° und $+90^\circ$ sind die Änderungen sehr hochgradig. Dasselbe läßt sich beim Kaninchen feststellen.

Hieraus ergibt sich zwingend, daß auch in den Utriculusmaculae bei hängenden Otolithen Reflexe ausgelöst werden, und daß die Theorie von *Quix* die beobachteten Tatsachen daher nicht erklären kann.

9. *Stellreflexe*. Ein Kaninchen mit intaktem Mittelhirn unterscheidet sich dadurch von einem decerebrierten Tiere, daß es aktiv die Normalstellung einnehmen kann. Bei der Analyse der Stellfunktion¹⁾

¹⁾ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 163, 405. 1916.

hat sich ergeben, daß hierbei verschiedene Reflexgruppen zusammenwirken, welche man als Labyrinthstellreflexe, Körperstellreflexe auf Kopf und Körper und Halsstellreflexe unterscheiden kann. Die Zentren für diese Reflexe liegen sämtlich im Mittelhirn. Dazu kommen bei Katze, Hund und Affe noch optische Stellreflexe¹⁾, welche durch das Großhirn vermittelt werden. Erst durch diese Untersuchung ist es möglich geworden, den *Anteil*, welchen die Labyrinth an der Stellfunktion nehmen, herauszuschälen und *isoliert* zu untersuchen.

Es werden daher die Tatsachen vollständig auf den Kopf gestellt, wenn *Quix* schreibt (Arch. néerland. de physiol. 6, 14. 1921):

„A mon avis le stellréflexe du labyrinthe n'est autre chose que la collaboration de divers réflexes. Les éléments des réflexes des otolithes, que j'ai décrits, y jouent un rôle capital, mais à coté de ceux-là agissent les réflexes provoqués par les canaux semicirculaires, ceux de la peau et de l'organe tactile, les réflexes partant des muscles et des vertebres du cou etc.“

Die Labyrinthstellreflexe sind ausschließliche Otolithenreflexe, sie wirken aber in der in der obengenannten Arbeit des einen von uns geschilderten Weise mit den anderen (isoliert untersuchten) Reflexen bei der Einnahme und der Erhaltung der Körperstellung zusammen.

Die reinen Labyrinthstellreflexe passen offenbar nicht in das *Quix*-sche Schema. Sie müssen deshalb von ihm umgedeutet werden:

„Bei diesen koordinierten Reflexen wird der von dem peripheren Sinnesorgan kommende Reiz zentral durch Umschaltung geleitet nach einer anderen Muskelgruppe. Der Erfolg dieser Reflexe ist stets so, daß der Kopf in Normalstellung gebracht wird. Die Otolithen beider Labyrinth wirken dabei wie die beiden Hälften einer Wage. Die Annahme, daß dieses eine besondere Labyrinthfunktion ist, ist überflüssig“ (Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921, I. 2673).

„Par transmission d'un réflexe, ce qui se produit par l'intermédiaire du système nerveux central ou d'un centre nerveux plus élevé (cerveau moyen), le réflexe peut être reporté sur d'autres muscles que ceux qui sont excités d'ordinaire. C'est ainsi que, lorsqu'on tient l'animal par l'arrière-train et qu'on soulève celui-ci, la même excitation des otolithes est transmise à d'autres muscles (extenseurs du cou) que lorsqu'on abaisse l'arrière-train (fléchisseurs du cou); la conséquence est toujours que la tête conserve la même position par rapport à la verticale.“ (Arch. néerland. de physiol. 6, 14. 1921.)

Quix benutzt hier den von dem einen von uns ausgebildeten Begriff der Schaltung (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 130, 219. 1909 und 134, 545. 1910), ohne jedoch den Nachweis zu versuchen, daß es sich hier wirklich um Schaltung handelt, und ohne die Reize, welche die Schaltung bewirken, aufzudecken. Es handelt sich hier um eine Verlegenheitshypothese, durch welche die tatsächliche Erkenntnis nicht gefördert wird.

Das erkennt man, wenn man sieht, wie *Quix* die Kopfstellung des einseitig labyrinthlosen Kaninchens mit intaktem Mittelhirn in der Luft erklärt:

¹⁾ Ibid. 180, 291. 1920.

„D'après mes idées l'animal est agité lorsque les otolithes n'exercent pas de pression, parce qu'il est alors privé d'un de ces moyens d'orientation les plus importantes. Dans une publication précédente j'ai déjà mentionné que l'animal résiste à une pareille position de la tête (tache aveugle de l'organe statique) et met la tête vers une position dans laquelle tous les otolithes sont en pression.“

Zunächst kann man schwerlich davon reden, daß ein *großhirnloses* Tier „agitiert“ ist, wenn es eines seiner Orientierungsmittel beraubt ist. Ferner tritt diese „Agitation“ nach einseitigem Labyrinthverlust gerade bei derjenigen Kopfstellung am stärksten ein, bei welcher der übriggebliebene Sacculusotolith hängt und daher nach *Quix* nicht wirken kann, und das Tier sich also dann gerade so verhalten müßte wie ein Kaninchen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation, welches nachgewiesenermaßen (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 163, 440. 1916) keine Labyrinthstellreflexe mehr besitzt und auch nicht „agitiert ist, weil es seines wichtigsten Orientierungsmittels beraubt ist“.

Auch dieser Versuch von *Quix*, die Labyrinthstellreflexe wegzudeuten, muß daher als gescheitert angesehen werden. Sobald man versucht, wirklich die Konsequenzen seiner eigenen Lehre zu ziehen, stößt man auf innere Widersprüche und Unmöglichkeiten, welche genügen, um seine Theorie aus sich selbst heraus zu widerlegen.

10. *Einnahme der Seitenlage* [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (I.), 2673]. *Quix* schreibt:

„Die Sacculusreflexe ermöglichen u. a. die bequeme Einnahme der Seitenlage. Dazu wird erst der Kopf so gedreht, daß die Backe der Seite, auf welche sich das Tier legen will, auf dem Boden ruht; die weitere Drehung, durch welche das Tier in Seitenlage kommt, geschieht dann reflektorisch durch den Sacculusotolithen der gegenüberliegenden Seite. Bei einer Katze, die sich auf die Seite legt, ist diese Bewegungsfolge häufig sehr deutlich zu sehen. Mitwirkung von Reflexen älteren Ursprungs ist meistens vorhanden.“

Diese Auffassung läßt sich leicht dadurch widerlegen, daß eine Katze nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sich gerade so hinlegt, wie *Quix* es hier beschreibt. Sacculusreflexe spielen hierbei keine entscheidende Rolle.

11. *Tonische Labyrinthreflexe auf die Halsmuskeln*. Diese beim decerebrierten Tiere deutlich auslösbaren Reflexe sind Utriculusreflexe, denn sie haben ihr Maximum und Minimum in genau den gleichen Lagen des Kopfes im Raume wie die übrigen Utriculusreflexe, und die Utriculusotolithen stehen in diesen Lagen horizontal. Sie haben die Besonderheit, daß ein Utriculus nur mit den Halsmuskeln einer Körperseite in funktionellem Zusammenhange steht. Daraus folgt aber nicht, wie *Quix* (Arch. néerland. de physiol. 6, 1221) annimmt, daß die Otolithen deshalb als *Antagonisten* funktionieren. Die ganze Argumentation von *Quix* über diese Reflexe wird dadurch gegenstandslos. Man kann zwei Pferde vor einem Wagen auch dadurch *gleichsinnig*

lenken, daß man jedes für sich an einem Paar Zügel hat. Der Irrtum wäre vermieden worden, wenn *Quix* unsere Schilderung dieser Reflexe (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **147**, 403. 1912) sorgfältig gelesen hätte. Dort findet er auch die von ihm vermißten Beweise für unsere Auffassung (s. a. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **186**, 16. 1921).

12. *Fernere kurze Einwände.* a) *Quix* sagt allerdings selbst [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (I.), 2671], daß Otolithenreflexe bei allen Standsveränderungen, welche mit Druckänderungen der Otolithen einhergehen, auftreten müssen, formuliert aber trotzdem (Arch. néerland. de physiol. **6**, 2. 1921) seine Theorie dahin, daß die Utriculi bei Drehung des Kopfes um die Bitemporalachse, die Sacculi bei Drehung um die occipito-nasale Achse Reflexe hervorrufen. Da die Otolithen *Lage-reflexe* auslösen, trifft diese Fassung nicht das Wesen der Sache. Jede Lage kann durch Drehungen in den verschiedensten Ebenen erreicht werden. Man kann also nicht einem bestimmten Otolithen die Reflexe bei Drehungen in einer bestimmten Achse zuschreiben.

b) Die Behauptung von *Quix*, daß ein Sacculusotolith auf Rectus sup. und inf. des gleichseitigen Auges stärker wirkt als auf die entsprechenden Muskeln des anderen Auges, und daß die Utriculusotolithen gleichfalls auf die gleichseitigen Muskeln stärker wirken, läßt sich in dieser Allgemeinheit nicht aufrechterhalten. Für die kompensatorischen Augenstellungen und die tonischen Labyrinthreflexe auf die Gliedermuskeln ist ein derartiger konstanter Unterschied nicht festzustellen. Für den vorübergehenden Tonusunterschied der Extremitäten nach einseitiger Labyrinthexstirpation ist bisher eine befriedigende Erklärung nicht gegeben worden.

c) Die Sacculusecke wird nicht, wie *Quix*¹⁾ angibt, durch den Ramus saccularis, sondern den Ramus utricularis innerviert²⁾.

13. *Otolithenmodelle und Druckkurven.* *Quix* macht (Arch. néerland. de physiol. **6**, 7. 1921) darauf aufmerksam, daß man Irrtümer begehen kann, wenn man zur Bestimmung der Lage der Otolithen sich auf Wachsplattenrekonstruktionen verläßt. Wir stimmen hiermit vollkommen überein. Unseren Schlüssen über die Otolithenfunktion liegen die genauen *Messungen* zugrunde, welche *de Burlet* und *Koster*³⁾ an 3 Schnittserien vom Kaninchen ausgeführt haben. Die Messungen sind nach 2 verschiedenen Methoden angestellt, welche sich gegenseitig kontrollieren. Für die Beschreibung der Technik und der Messungen sei auf die Arbeit der beiden Autoren verwiesen. Die zahlenmäßigen Ergebnisse sind in diesem Archiv **186**, 11. 1921 nochmals abgedruckt. Irgendwelche sachlichen Einwände gegen das benutzte Verfahren sind

¹⁾ Arch. néerland. de physiol. **6**, 16. 1921.

²⁾ *Voit*, Anat. Anz. **31**, 635.

³⁾ Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1916, S. 59.

von Herrn *Quix* nicht beigebracht worden. Dagegen hat er selber seine eigenen Meßmethoden und die Kontrollen für die richtige Orientierung der Schnitte nicht mitgeteilt. Wir halten die Messungen von *de Burlet* und *Koster* für die besten bisher vorliegenden und werden sie so lange zur Grundlage unserer Schlüsse machen, bis noch genauere unter Mitteilung des verwendeten Verfahrens veröffentlicht werden¹⁾).

Es geht z. B. nicht an, daß Herr *Quix* die von *de Burlet* und *Koster* gefundenen individuellen Abweichungen einfach in das Gebiet der Fabel verweist (Arch. néerland. de physiol. 6, 7. 1921). Derartige Angaben lassen sich nur durch eine größere Reihe sorgfältiger Untersuchungen widerlegen, nicht aber durch einfache Behauptungen. Daß für die Bogengänge ähnliche individuelle Lageunterschiede bereits von anderen angegeben worden sind, haben wir Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 11 mitgeteilt. Zu allem übrigen haben die physiologischen Beobachtungen über tonische Labyrinthreflexe auf die Gliedermuskeln ebenfalls individuelle Unterschiede in der Lage der Maxima und Minima ergeben, welche aus der Grenze der Versuchsfehler weit herausfallen und von derselben Größenordnung sind wie die von *de Burlet* und *Koster* anatomisch gefundenen Unterschiede. Wir müssen daher die Ausstellungen des Herrn *Quix* für unbegründet erklären.

Eine andere Frage ist es, wie man die Ergebnisse der Messungen für die physiologischen Schlußfolgerungen nutzbar machen soll. Wir haben das in der 1. Mitteilung (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, Tafel II bis IV) abgebildete vereinfachte Modell benutzt, um die Lage der Otolithenmembranen bei den verschiedenen Kopfstellungen dem Leser deutlich zu machen. Es hat dieses den Vorzug der Anschaulichkeit. *Quix* dagegen berechnet die Druckänderungen in den Otolithen bei verschiedenen Kopfstellungen mathematisch (Verfahren bisher nicht mitgeteilt) und konstruiert dann Kurven, von denen wir oben in Abb. 2 ein Beispiel gegeben haben. Wir können uns des Eindrucks nicht erwehren, daß hier eine trügerische Scheinexaktheit erreicht worden ist. Solange wir über die Natur des Erregungsvorgangs in den Maculae nichts wissen und vor allem gar keine Kenntnis darüber besitzen, wie sich die Stärke der Dauererregung in den Maculae mit wechselndem Zug und Druck der Otolithen ändert, und ob hier eine völlige Parallelität besteht, dürfen wir diese Kurven nicht als den sicheren Ausdruck des physiologischen Geschehens ansehen und sie noch weniger zur Grundlage so gewagter Schlußfolgerungen machen, wie das *Quix* tut. Die verschiedenen Otolithenreflexe lassen sich außerdem bei den verschiedenen Kopf-

¹⁾ Die Einwände, welche Herr *Quix* gegen unsere Angaben über den Otolithenstand macht, hätte er sich sparen können, wenn er unsere ausführliche Arbeit (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 186, 6) gelesen hätte, statt sich nur auf den kurzen Demonstrationsvortrag (Versl. Ak. Wet. Amsterdam 29, 375. 1920) zu beziehen.

stellungen bisher in ihrem Verlaufe meistens nicht *genau* quantitativ messen; nur die kompensatorischen Augenstellungen machen hiervon eine Ausnahme. Eine Abbildung, wie sie *Quix* [Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921 (II.), 281. Abb. 2] für den Verlauf der tonischen Labyrinthreflexe auf die Glieder gibt, ist *reine* Phantasie; man kann sie keinesfalls zum Vergleich mit Änderungen des Utriculusdruckes benutzen.

Wir haben es vorgezogen, für die Mehrzahl der Otolithenreflexe diejenigen Kopflagen zu bestimmen, in welchen diese Reflexe das Maximum und Minimum haben, was sich mit hinreichender Sicherheit feststellen läßt, und haben dann nachgesehen, welche Lage die Otolithen dabei einnehmen. Jedenfalls sind wir bei unseren Schlüssen nicht weitergegangen, als die Genauigkeit der physiologischen Beobachtungen zuließ. Wir glauben auf diese Weise, auch wenn wir keine eleganten Kurven für die einzelnen Reflexe gezeichnet haben, uns dafür nicht aus dem Rahmen des Tatsächlichen entfernt zu haben. Welche Fehlschlüsse Herrn *Quix* bei der Benutzung seiner Druckkurven untergelaufen sind, haben wir oben zur Genüge gezeigt.

Wir müssen demnach die Einwände des Herrn *Quix* gegen die von uns benutzten Bestimmungen des Otolithenstandes als unbegründet zurückweisen.

14. *Schluß*. Wir haben im vorstehenden einige Hauptpunkte aus dem *Quix*schen Theoriengebäude herausgegriffen, um zu zeigen, daß diese Anschauungsweise erstens jeder tatsächlichen Begründung entbehrt, zweitens mit den beobachteten Erscheinungen in unlösbarem Widerspruch steht, und drittens selbst zahlreiche innere Widersprüche enthält. Daß es zu seiner Aufstellung kommen konnte, läßt sich wohl nur dadurch erklären, daß der Autor keine eigenen Versuche angestellt hat. Das muß aber auf einem so verwickelten Gebiete wie der Lehre von der Labyrinthfunktion verhängnisvoll werden. Man kann nicht als ausschließliches Kriterium für die Richtigkeit irgendeiner in der Literatur niedergelegten Beobachtung nehmen, ob sie mit einer a priori aufgestellten Theorie stimmt. Fortschritte lassen sich nur dadurch erzielen, daß man Schritt für Schritt seine Folgerungen selbst durch Experimente kontrolliert.

Wir sind für jede sachliche Kritik unserer Experimente und der aus ihnen gezogenen Folgerungen dankbar. *Aber wir müssen es ablehnen, weiter mit Herrn Quix auf diesem Gebiete zu diskutieren, solange er keine eigenen Versuche beibringen kann.*

Durch die obigen Ausführungen sind auch die Einwände des Herrn *Quix* gegen unsere und unserer Mitarbeiter Untersuchungen in den Hauptpunkten widerlegt. Wollten wir Satz für Satz alle Irrtümer von

*Quix*¹⁾ richtigstellen, so würde der verfügbare Raum weit überschritten werden. Aber wir glauben, daß der aufmerksame Leser auf Grund des Gesagten sich selbst sein Urteil bilden kann.

Zusammenfassung.

A. Die *Quix*sche Theorie der Otolithenfunktion wird unter anderem durch folgendes widerlegt:

1. Im „blinden Fleck“ (*Quix*) sind die Otolithen nicht ausgeschaltet, denn einseitige Labyrinthexstirpation macht bei dieser Lage von den erhaltenen Otolithen ausgehende Erscheinungen.

2. Wenn die Utriculi die tonischen Labyrinthreflexe auf die Glieder verursachen, können sie nicht auch die Raddrehungen der Augen (Kaninchen) hervorrufen, weil beide Reflexgruppen ihre Maxima bei verschiedenen Kopfstellungen haben.

3. Aus den Versuchen mit einseitiger Labyrinthexstirpation ergibt sich, daß die *Ruhelage* nicht dann vorhanden sein kann, wenn die Otolithenorgane das Maximum der Erregung besitzen.

4. Die von *Quix* gegebenen Druckkurven der Utriculusotolithen stimmen weder was Form noch Lage betrifft mit den experimentell gefundenen Raddrehungen überein.

5. *Quix*' Theorie kann die Augenstellung nach einseitiger Labyrinthexstirpation nicht erklären. Auch durch Zuhilfenahme der tonischen Halsreflexe läßt sich dieses nicht erreichen. Dieselben wirken nicht stark genug und überdies im umgekehrten Sinne, als die *Quix*sche Theorie erfordert.

6. Die nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim Kaninchen auftretende Ab- und Adduction der Glieder ist keine direkte Labyrinthausfallsfolge, sondern ist sekundär von der Thoraxdrehung abhängig und schwindet mit deren Korrektur.

7. Die von *Quix* gegebene Erklärung des Umdrehens beim freien Falle ist unrichtig, da sich sonst decerebrierte Tiere umdrehen müßten, und da in der Ausgangsstellung nach *Quix* die Otolithen außer Funktion sind.

8. Fortfall des Utriculusdruckes kann nicht Zunahme des Strecktonus der Glieder bewirken, weil sonst Labyrinthexstirpation Tonuszunahme machen müßte.

9. *Quix*' Deutung der Labyrinthstellreflexe ist unmöglich, da z. B. nach einseitiger Labyrinthexstirpation gerade dann Erregungen von den Labyrinthen ausgehen, wenn der intakte Sacculusotolith hängt.

10. Die Sacculusreflexe spielen beim Einnehmen der Seitenlage keine Rolle, da auch labyrinthlose Tiere sich auf dieselbe Weise hinlegen.

¹⁾ Z. B. die Erklärung der Körperstellung beim Sprung (Nederlandsch Tijdschr. v. Geneesk. 1921, I. 2673, u. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 173, 864. 1921).

B. Die *Quix*schen Einwände gegen unsere Anschauungen über die Otolithenfunktion ließen sich sämtlich widerlegen. Zur Stütze unserer Folgerungen ergab sich dabei u. a. folgendes:

1. Daß von den *hängenden* Otolithen Erregungen ausgelöst werden, folgt unter anderem a) aus den Symptomen nach einseitiger Labyrinthexstirpation, wenn das erhaltene Labyrinth sich im *Quix*schen blinden Fleck befindet; b) aus den Änderungen des Gliedertonus bei Änderung der Kopfstellung im blinden Fleck; c) aus den kompensatorischen Augenstellungen, wenn man die Ruhelage berücksichtigt; d) aus dem Studium der Labyrinthstellreflexe nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Am Sacculus läßt sich zeigen, daß die Erregung bei hängendem Otolithen maximal ist.

2. Die Raddrehungen der Augen beim Kaninchen können nicht von den Utriculis ausgelöst werden, weil die Lage der Maxima hiermit nicht stimmt.

3. Die durch *v. d. Hoeve* und *de Kleijn* gegebene Kurve für die Raddrehungen der Augen wird durch die Mittelkurve aus einer größeren Anzahl Messungen bestätigt. Vor allem ist auch die Asymmetrie der Kurve bei Drehung 1 reell.

4. Von den Otolithenorganen aus kann sowohl der Obliquus sup. wie der inf. des Kaninchens zur Kontraktion gebracht werden.

5. Die Augenabweichung nach einseitiger Labyrinthexstirpation ist bei den verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume so, wie wir es in einer früheren Arbeit geschildert haben. Hiermit stimmen auch die älteren Beobachtungen von *Winkler* überein.

6. Es besteht keine Meinungsverschiedenheit zwischen *Wittmaack* und uns über die Folgezustände des Zentrifugierens beim Meerschweinchen.

7. Die Augenabweichung nach einseitiger Labyrinthexstirpation wird, solange nicht übertriebene Kopfdrehungen ($180-270^\circ$) auftreten, durch tonische Halsreflexe nur wenig beeinflusst.

8. Die tonischen Halsreflexe erfolgen bei aktiven und passiven Kopfbewegungen in derselben Richtung.

9. Die histologischen Bilder nach Zentrifugieren sind keine Kunstprodukte. Dieses folgt u. a. aus der Lage der abgeschleuderten Otolithen im Inneren der häutigen Bogengänge.

10. Die Einwände gegen die Messungen des Otolithenstandes durch *de Burlet* und *Koster* werden zurückgewiesen.