

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Handbuch der Physiologie des Menschen

in vier Bänden (und einem Ergänzungsbande)

Physiologie der Sinne

Nagel, Wilibald A.

1905

Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Von W. Nagel

Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen¹⁾

von

W. Nagel.

Der Versuch einer lehrbuchmäßigen Darstellung der Lehre von den Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen begegnet zurzeit noch erheblichen und eigenartigen Schwierigkeiten. Zunächst gibt es natürlich auf diesem Gebiete wie in fast allen Teilen der Physiologie noch theoretische Fragen, über deren Beantwortung die Anschauungen bewährter Forscher weit auseinandergehen. Ferner klafft hier wie anderwärts noch so manche Lücke in unserer Kenntnis der Tatsachen. Eine ganz besondere Schwierigkeit aber bietet sich in der Behandlung dieses Kapitels der Sinnesphysiologie infolge der Notwendigkeit, recht heterogene Dinge zusammen behandeln zu müssen, ohne die Möglichkeit, dieser Heterogenität so recht Rechnung zu tragen. Die an und für sich sehr wenig glücklich gewählten Ausdrücke „statischer Sinn“ und „Muskelsinn“ kennzeichnen zwei Gebiete der Sinnesphysiologie, die sich begrifflich wohl scharf scheiden lassen, deren getrennte Behandlung aber wohl nur demjenigen gelingen dürfte, der sich über gewisse Unsicherheiten und Lücken unserer tatsächlichen Erfahrung leichter hinwegsetzt, als es mir zurzeit noch erlaubt und möglich erscheint. Wohl heben sich aus dem Gesamtgebiet die Widerstandsempfindungen als eigenste Domäne des sog.

¹⁾ Die namentlich hinsichtlich des sog. statischen Sinnes enorm angeschwollene Literatur zitiere ich hier nur insoweit, als es sich um Arbeiten handelt, deren Inhalt für die von mir vorgetragene Lehre von entscheidender Bedeutung ist, außerdem etliche der wichtigsten gegnerischen Arbeiten. Wer sich spezieller orientieren will, als dies mit Hilfe vorliegenden Werkes möglich ist, findet reichhaltige Literaturangaben an folgenden Stellen:

v. Stein, Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinths. Jena (G. Fischer) 1894. (Eine kritische, nicht immer sonderlich glückliche Revue der Literatur bis 1894.)

Stern, Die Literatur über die nichtakustische Funktion des inneren Ohres. Arch. f. Ohrenheilk. 39, 248 bis 284, 1895. (Die Literatur ist mit großer Vollständigkeit gesammelt, geschickt zusammengestellt und für jede der 248 Arbeiten der Inhalt angedeutet.)

Literatur über die Pathologie der „Orientierung“ ist neuerdings zusammengestellt von Fr. Hartmann, Die Orientierung. Leipzig (Vogel) 1902.

Reichhaltige Literaturangaben über Muskelsinn und Verwandtes finden sich bei Woodworth, Le mouvement. Paris 1903.

Muskelsinnes, die Empfindungen der Drehbeschleunigung als zweifellos dem Sinne des Labyrinths („statischer Sinn“ will hier gar nicht passen) zugehörig deutlich heraus; wohin gehören aber die Empfindungen der Lage (Orientierung) des Gesamtkörpers und der Augen, wohin die Empfindung der Progressivbewegung? Trotzdem uns die letzten Jahrzehnte vorzügliche Leistungen auf diesem Gebiete der Sinnesphysiologie gebracht haben (ich denke hier vor allem an die Arbeiten Breuers), werden sich doch nur wenige getrauen, diese Fragen in Kürze zu beantworten. Der Sachkundige wird vielmehr zugestehen, daß in diesen beiden Teilgebieten unseres Sinneslebens sich das, was man in weitester Bedeutung Muskelsinn und was man statischen Sinn nennt, zusammentut zu gemeinsamer Leistung; und trotz des von verschiedenen Seiten aufgewandten Scharfsinns hat sich die Analyse der Bewegungs- und Lageempfindungen noch nicht auf den Punkt bringen lassen, wo sie uns befriedigende Klarheit über das Ineinandergreifen des Muskelsinnes und des statischen Sinnes geben könnte.

Es ist das ja nicht etwas sonst Unerhörtes; auch auf anderen Gebieten der Sinnesphysiologie begegnen wir ähnlichen Schwierigkeiten, ich erinnere nur an die nicht ganz einfachen Beziehungen zwischen Geruch und Geschmack. Aber erstens ist in diesem Falle die Möglichkeit der experimentellen Feststellung doch gegeben, ob eine bestimmte Empfindung durch Reizung der Riechnerven oder der Schmecknerven eintritt; und zweitens betrachtet man ja — mit wieviel Recht, bleibe dahingestellt — Geruch und Geschmack als zwei in sehr ähnlicher Weise arbeitende Sinne, was niemand von den zwei Sinnesgebieten behaupten wird, die im Labyrinth einerseits und in den sensibeln Nerven der Muskeln, Sehnen und Gelenke anderseits repräsentiert sind.

Unter diesen Umständen erscheint es mir angebracht, der Behandlung des hier in Frage kommenden Materials eine Gliederung zugrunde zu legen, die zwar den Stempel des Provisorischen an sich trägt, dafür aber den Vorteil bietet, Tatsachen und Hypothesen nach Möglichkeit klar auseinander zu halten und den Anschein zu vermeiden, als ob wir über das Wesen der Lageempfindungen und gewisser Bewegungsempfindungen im klaren wären, wo wir es meines Erachtens noch nicht sind.

So bespreche ich denn zuerst das über Empfindungen der Lage und Bewegung empirisch Festgestellte, und nehme erst nachträglich in den weiteren Kapiteln Stellung zu den Hypothesen, die zur Deutung dieser Erscheinung aufgestellt worden sind.

Den Widerstandsempfindungen, die, wie erwähnt, sich reinlicher gegen das übrige abgrenzen lassen, bleibt ein besonderes Kapitel vorbehalten.

I. Die Lageempfindungen.

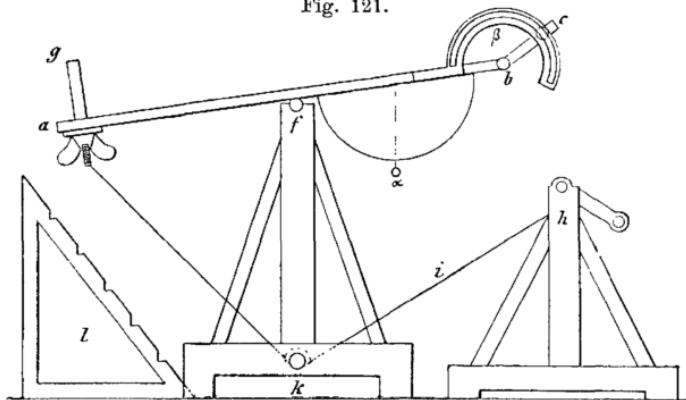
Im allgemeinen kann man sich ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes über die Lage des Körpers als eines Ganzen im Raum und über die Lage der einzelnen Körperteile zueinander Rechenschaft ablegen. Auch über die Richtung und den Umfang sowohl von aktiv durch Muskelkraft wie passiv durch äußere Einwirkung erzeugten Bewegungen des Körpers als eines Ganzen oder einzelner Teile desselben vermögen wir, wiederum ohne Beteiligung einer Gesichtswahrnehmung, im allgemeinen ziemlich richtig zu urteilen.

Bei den Wahrnehmungen, um die es sich hier handelt, werden wir allerdings für gewöhnlich durch den Gesichtssinn in wirksamer Weise unterstützt, und es ist nicht zu verkennen, daß die plötzliche Ausschaltung des Sehvermögens uns zunächst ganz bedeutend desorientiert. Es gibt indessen Sinnesempfindungen, die uns, sobald wir durch Verschluß der Augen dazu veranlaßt werden, die erwähnten Wahrnehmungen über die Lage unseres Körpers in nicht allzu unvollkommener Weise gestatten. Ihre Analyse und die Frage, wie sie mit den Gesichtsempfindungen zusammen arbeiten, soll im vorliegenden Abschnitte behandelt werden.

1. Die Empfindung der Orientierung des unbewegten Körpers gegen die Vertikale.

Die präziseste Empfindung über die Lage des Körpers ist diejenige der bestimmten Orientierung zur Vertikalen (Schwererichtung). Nehmen wir der Einfachheit halber zunächst an, der Körper sei gerade gestreckt, d. h. sowohl der Kopf wie die Beine in der Verlängerung des Rumpfes. Der so gestreckte Körper sei auf einem großen Brette bequem gelagert, das um eine horizontale Achse, also in vertikaler Ebene beliebig geneigt werden kann. Ein derartiges „Zapfenbrett“ (Fig. 121) hat Delage¹⁾ bei seinen Versuchen

Fig. 121.



Verstellbares Lagerungsbrett („Zapfenbrett“) nach Delage und Aubert, zu Versuchen über die Lageempfindungen.

über die Orientierung vielfach verwendet. Die folgende Darstellung stimmt in den meisten Punkten mit derjenigen Delages überein, beruht aber durchweg auch auf eigener Beobachtung.

Gibt man dem Brette irgend eine Neigung gegen die Vertikale, so ist die Versuchsperson, die (auf dem Rücken liegend, mit geschlossenen Augen) diese Neigung natürlich mitmacht, imstande anzugeben, ob das Brett und der Körper vertikal, horizontal oder irgendwie schief liegen. Wer in Selbstbeobachtung und in Winkelgrößenbeurteilung einigermaßen geübt ist, gibt sogar mit ziemlicher Bestimmtheit den Grad der Neigung des Zapfenbrettes

¹⁾ Etudes expérimentales sur les illusions statiques et dynamiques de direction etc. Deutsch unter dem Titel: Physiologische Studien über die Orientierung, von H. Aubert. Tübingen 1888.

an. Leicht konstatiert man, daß man das Urteil nicht auf Grund einer Beobachtung über die Winkelgröße der mit dem Brette vorgenommenen Bewegung abgibt, sondern auf Grund des Zustandes, in dem man sich nach vorgenommener Bewegung befindet. Das Urteil über das Maß der Bewegung hält man selbst für unsicherer als das Urteil über die Lage. Man bemerkt ferner, daß man auf Grund von unter sich verschiedenen Empfindungen urteilt. Bei senkrechter oder nahezu senkrechter Körperstellung empfindet man den Druck der Unterlage gegen den Rumpf als sehr gering, bei horizontaler Lage als stark. Dafür ist im ersten Falle der Druck der Fußsohlen gegen das Fußbrett stark, im letzteren schwach. Geht man von der Horizontallagerung aus und läßt sich bald mit dem Kopf, bald mit den Füßen abwärts neigen, so empfindet man die Tendenz zum Gleiten des Körpers in der einen oder anderen Richtung; man erkennt dies an Verschiebungen zwischen den Kleidern und dem Körper, auch zwischen der Haut und den tiefer gelegenen Körperteilen. Handelt es sich um erheblichere Neigungen, so fühlt man auch deutlich, daß in den Gelenken der auf dem Brette lose aufliegenden Arme irgend etwas vor sich geht. Ist der Kopf tiefer als der Rumpf oder auch nur gleich hoch gelagert, so fühlt man Blutandrang zum Kopf; bei Stellungen, in denen der Kopf höher wie der Rumpf liegt, fällt diese Sensation weg.

Zu allen diesen Empfindungen, die mehr oder weniger deutlich auf bestimmte Körperstellen zu lokalisieren sind, tritt noch eine Empfindung, die in keiner Weise zu lokalisieren ist — ebensowenig wie eine gewöhnliche Gesicht- oder Gehörsempfindung — und die ganz entschieden den Hauptanteil an dem Gesamteindruck ausmacht. Es ist die Lageempfindung im engeren Sinne. Sie äußert sich in der Weise, daß wir, auch wenn die erwähnten anderen Empfindungen, die ein gewisses Urteil über die Körperlage ermöglichen, wegfallen, doch ein Urteil darüber fällen können, wo „oben“ und wo „unten“ ist, mit anderen Worten, wie die Richtung der Schwerelinie im Verhältnis zu unseren Körperachsen verläuft.

Der Nachweis, daß wir tatsächlich eine unmittelbare Empfindung unserer Lage zur Vertikalen haben und diese durch den Schwerezug bedingt ist, muß bei weitem schwieriger und weniger überzeugend sein als der Nachweis von der Existenz der übrigen spezifischen Sinnesempfindungen und ihren Reizursachen, weil wir den Einfluß der Schwere auf irgend ein Organ unseres Körpers nicht wie den Einfluß von Licht, Wärme und Schall experimentell ausschalten können. Dennoch glaube ich (abweichend von früher von mir geäußerten Anschauungen¹⁾, daß die Annahme spezifischer, von Haut- und Gelenkempfindungen unabhängiger Lageempfindungen unvermeidlich ist, und zwar auf Grund folgender Überlegungen.

Liegt man auf einer weichen Unterlage regungslos mit geschlossenen Augen, so ist man stets imstande, ein Urteil darüber abzugeben, wie die Körperlängs- und -querachse zur Vertikalen orientiert ist. Bei genauer Selbstbeobachtung erkennt man, daß die Haut- und Gelenkempfindungen durch die ruhige Lage so schwach und unbestimmt geworden sind, daß man sie überhaupt nur bei gespannter Aufmerksamkeit sich zum Bewußtsein

¹⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 16, 398.

bringen kann. Wird die Stellung der Unterlage durch einen Anderen langsam verändert, so glaubt man in jedem Augenblicke die Lage ziemlich genau angeben zu können, man kann es sich vorstellen, wie für das Auge sich der Neigungswinkel darstellen würde. Diese Vorstellungen sind allerdings unter gewissen Bedingungen objektiv um erhebliche Beträge falsch, das tut aber hier nichts zur Sache. Wesentlich ist, daß man eine Empfindung hat, durch die man über die Lage zur Vertikalen bestimmt unterrichtet zu sein glaubt.

Die weitgehende Unabhängigkeit dieser Empfindung von den Haut- und Gelenkempfindungen kann man sich veranschaulichen, wenn man den Körper samt Extremitäten an das Zapfenbrett fest anbinden läßt, so daß der Druck der Unterlage viel stärker ist, als er durch das Körpergewicht bestimmt wird. Man kann auch durch Bänder einen Zug in bestimmter Richtung am ganzen Körper oder an einzelnen Teilen desselben anbringen, der entweder den Schwerezug unterstützt oder ihm entgegenwirkt. Durch alle diese Vorkehrungen wird die Vorstellung von der Körperlage nur sehr unwesentlich verändert. Bei beträchtlichen Neigungen wird allerdings das Gefühl des Gleitens auf der Unterlage und damit der Eindruck der geneigten Lage, wie mir scheint, durch festes Anbinden des Körpers etwas vermindert; doch ist dieser Einfluß nicht erheblich. Durch einen an irgend einem Punkte der Körperoberfläche angreifenden Zug Täuschungen über die Lage künstlich hervorzurufen, finde ich bis jetzt ganz unmöglich.

Aus all diesem folgt, daß die Lageempfindung sehr wahrscheinlich durch ein im Inneren des Körpers gelegenes Sinnesorgan vermittelt wird.

Wenn man im Bad völlig untertaucht, wirkt der Auftrieb dem Einfluß der Schwere auf den Körper als Ganzes und auf die einzelnen Extremitäten entgegen, ein Druck der Unterlage (des Bodens) auf den Körper ist nicht mehr vorhanden, auch nur ein äußerst geringer Schwerezug an den Extremitäten. Trotzdem bewahrt der Untergetauchte bei geschlossenen Augen und ohne aktives Tasten eine deutliche und bestimmte Vorstellung davon, was oben und was unten ist, mit anderen Worten eine bestimmte Empfindung seiner Orientierung zur Vertikalen.

Dies ist ein zweiter Hinweis auf ein durch die Schwere beeinflusstes Sinnesorgan im Inneren des Körpers.

Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß nach den Erfahrungen von James (s. u. S. 789) manche Taubstumme der Fähigkeit entbehren, beim Tauchen unter Wasser noch die Vertikalrichtung zu erkennen; die unangenehme Folge, die dieser Mangel für die Betroffenen hat, das beängstigende Gefühl der Unmöglichkeit, die Richtung nach oben und unten zu unterscheiden, zeigt erst, wie bedeutungsvoll für den Normalen jene Unterscheidungsfähigkeit ist.

Über die objektive Richtigkeit bzw. Unrichtigkeit des Urteils, das man über die Orientierung zur Vertikalen bei geschlossenen Augen fällt, macht Delage (l. c.) folgende auch von Aubert bestätigte Angaben, die mit meinen eigenen Erfahrungen in der Hauptsache übereinstimmen, mit dem Unterschiede, daß ich mich nicht entschließen könnte, so bestimmte zahlenmäßige Angaben zu machen.

Liegt man auf dem Zapfenbrett auf dem Rücken, so beurteilt man die Neigung des Brettes richtig nur dann, wenn sie 50 bis 60° (Beine unten, Kopf oben) beträgt. Bei geringeren Neigungen des Brettes und somit der

Körperlängsachse gegen die Vertikale unterschätzt man die Neigung etwas. Um zu glauben, daß man um 45° geneigt sei, muß man um 50° geneigt sein. Bei Lagerungen, in denen man um mehr als 60° gegen die Vertikale geneigt ist, überschätzt man die Neigung. Gegen 75 bis 78° hält man sich für horizontal, bei 90° , d. h. wenn man wirklich horizontal liegt, glaubt man um etwa 10° nach hintenüber geneigt zu sein. Von da an steigert sich die Täuschung rasch. Um 15° nach hinten geneigt, glaubt man sich über 45° geneigt; liegt man, Kopf abwärts, um 30° unter die Horizontale geneigt, so hat man den Eindruck, als ob man direkt auf dem Kopfe stände.

Tabelle (nach Delage).

Wirklicher Winkel	Scheinbarer Winkel
0° (vertikal)	$4 - 5^{\circ}$ (Neigung nach vorn)
5° (Neigung nach hinten)	0° (vertikal)
45° " " "	40° (Neigung nach hinten)
50° " " "	45° " " "
60° " " "	60° " " "
$75 - 78^{\circ}$ (Neigung nach hinten)	90° (horizontal)
90° (horizontal)	$90 + 10^{\circ} = 100^{\circ}$ (Kopf abwärts)
$90 + 15^{\circ} = 105^{\circ}$ (Kopf abwärts)	$90 + 45^{\circ} = 135^{\circ}$ " "
$90 + 30^{\circ} = 120^{\circ}$ " "	$90 + 90^{\circ} = 180^{\circ}$ (vertikal, Kopf nach unten)

Statt einfacher Angaben über die geschätzte Größe des Neigungswinkels verwandte Delage auch die Markierung der für vertikal gehaltenen Richtung durch einen in der Hand gehaltenen Stab.

Bei diesen Lagebeurteilungen ist die Stellung des Kopfes zum Rumpf von nennenswertem Einfluß. Beugung des Kopfes nach vorn vergrößert die Fehler, die bei Beurteilung der Neigung von 0 bis 60° begangen werden, verkleinert sie jenseits 60° . Rückwärtsbeugung wirkt gerade entgegengesetzt (Delage). Ich fand bei genau horizontaler Lage im ganzen, aber durch ein Kissen unterstütztem Kopfe, die Überschätzung der Neigung nur unbedeutend, doch immer noch nachweisbar, auch wenn ich das Brett mehrfach um die Horizontallage herum hatte oszillieren lassen, so daß eine Desorientierung über die wahre Lage eintrat.

Auf dem Zapfenbrette Delages kann man auch die Lageempfindungen in der reinen Seitenlage studieren, wobei eine Drehung des Körpers um die sagittale Achse zur Wirkung kommt. Delage und Aubert sagen hierüber, daß die Täuschungen hier dieselben wie in der Rückenlage zu sein scheinen. Ich habe die Beobachtungen in der Seitenlage besonders bevorzugt, weil sie sich zur Kombination mit Beobachtungen über die optische Orientierung zur Vertikalen besonders eignen. Die oben erwähnten Erfahrungen über die Unter- bzw. Überschätzung der Körperneigung fand ich auch in diesem Falle bestätigt.

Sachs und Meller¹⁾ haben die Beobachtungen über Wirkung sagittaler Drehungen erleichtert, indem sie den Körper der Versuchsperson an ein um

¹⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 31 (1903).

eine horizontale Achse drehbares Brett festschnallten. Das jeweilige Urteil über die Lage wurde dadurch markiert, daß mit den Händen ein kurzer Stab auf „scheinbar vertikal“ eingestellt wurde.

Weil hierbei die Stabstellung mittels der tastenden Hände kontrolliert und reguliert wird, sprechen Sachs und Meller von „haptischer“ Lokalisation im Gegensatz zur optischen. Der Ausdruck ist unzutreffend: Die Lageempfindung gibt uns ein (richtiges oder falsches) Urteil über die Orientierung unseres Körpers. Die tastenden Hände kontrollieren die Lage des Stabes zum Körper, nicht zur Vertikalen. Der Tastsinn hat mit der Orientierung zur Vertikalen nichts zu tun.

Sachs und Meller haben ihre sagittalen Drehungen, wie es scheint, nur bis zu 60° durchgeführt und zum Teil wohl infolge dieser Beschränkung nicht den Umschlag der Lagetäuschung bemerkt, der, wie oben bemerkt, etwa bei 60° Neigung in Rücken- wie Seitenlage stets eintritt. Sie geben an, daß bei Seitwärtsneigung des ganzen Körpers die scheinbare Vertikale (ihre „haptische“ Vertikale) nach der gleichen Seite geneigt geschätzt, die Neigung also unterschätzt wird. Dies gilt aber nur für mäßige Neigungen, bei stärkeren ist das Gegenteil der Fall.

Von größerem Interesse sind die Versuche von Sachs und Meller über getrennte Kopf- und Körperneigungen in sagittaler Ebene. Auch hier wurde wieder das Urteil über die scheinbare Vertikale durch entsprechende Stabhaltung markiert. Bleibt der Kopf, durch Gebißhalter fixiert, vertikal, und der auf dem Brett aufgeschnallte Körper wurde um die sagittale Achse schief gestellt, so wird die Neigung überschätzt, z. B. bei (tatsächlich) 40° um 10° , bei 60° um 15° . Wurde der Körper vertikal gelassen, dagegen der Kopf um die sagittale Achse seitwärts geneigt, so wird die Neigung unterschätzt, bei 40° um 3° , bei 60° um 6° .

Über die Beziehungen zur optischen Lokalisation s. unten.

Versuche, die den Einfluß schiefer Kopfhaltung auf die Lagebeurteilung mittels des in den Händen gehaltenen Stabes zum Ausdruck bringen, sind übrigens schon von Delage, dann auch von Breuer¹⁾ und mir²⁾ ausgeführt worden. Delage ließ die Versuchspersonen mit verbundenen Augen an einem in den Händen gehaltenen Stabe die senkrechte Richtung und die Medianrichtung („geradeaus“) anzeigen, bei gewöhnlicher Kopfhaltung und bei starker Drehung des Kopfes um eine der drei Achsen. Er fand, daß sich die Versuchspersonen dann in dem Sinne täuschten, daß die vorgenommene Kopfdrehung überschätzt wurde: bei Kopfneigung nach rechts wich der Stab, der die Vertikale angeben sollte, oben nach links von der wahren Vertikalen ab, bei Neigung nach hinten wich der Stab oben nach vorn ab usw. Breuer bestätigt diese Beobachtungen, soweit sie Neigungen des Kopfes um die sagittale und transversale Achse betreffen, nicht aber bei Drehungen um die longitudinale (vertikale) Achse. Ich habe bei solchen Versuchen sehr inkonstante Resultate erhalten, bald im Sinne Delages oder Breuers, bald auch ganz regellos. Bei frei stehendem Körper und freier Haltung des Stabes in den Händen erscheint mir die Methode zu unvollkommen, um die Gewinnung zuverlässiger Resultate zu gestatten.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 48 (1891). — ²⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 16 (1898).

v. Cyon¹⁾ hat ähnliche Versuche angestellt, bei denen die Versuchsperson mit verbundenen Augen an senkrechter Wand senkrechte und wagerechte Striche (mit Hilfe eines Lineals) zu zeichnen hatte, einmal bei aufrechter, dann bei seitlich geneigter Kopfhaltung. Abgesehen von gewissen konstanten persönlichen Fehlern ergab sich das mit den oben erwähnten Erfahrungen übereinstimmende Resultat, daß bei Linksneigung des Kopfes die Vertikale mit dem oberen Ende nach rechts abweichend gezeichnet wurde.

2. Die Beziehungen zwischen den Lageempfindungen und der optischen Orientierung.

Die Orientierung durch die Augen ist von der Orientierung durch die allgemeinen Lageempfindungen in hohem Grade unabhängig, wie sich am deutlichsten an den möglichen Täuschungen bei diesen Wahrnehmungen zeigt.

An einer geraden Linie, die wir als einziges unterscheidbares Objekt auf sonst ganz gleichförmigem Grunde einer senkrechten Wand sehen, erkennen wir deutlich eine bestimmte Richtung im Verhältnis zur Vertikalen. Schon sehr kleine Abweichungen von der Vertikalen werden erkannt, von mir z. B. solche von 1° , bei einer Lichtlinie von 40 cm Länge auf absolut dunklem Grunde aus 2 m Entfernung gesehen. Für manche Personen scheint die tatsächliche Vertikale namentlich bei monokularer Betrachtung nicht vertikal, sondern sie machen bei der Vertikaleinstellung einen konstanten Fehler.

Einen extremen Fall dieser Art haben Sachs und Meller²⁾ beschrieben. Die wirklich vertikale Lichtlinie erschien bei binokularer Betrachtung vertikal, bei monokularer Betrachtung dagegen um 14° seitwärts geneigt. Sachs und Meller nennen diese Erscheinung „Inkongruenz der Netzhäute“. Man könnte auch von einer Art Rotationsschielen sprechen.

Bei Seitwärtsneigung des Kopfes oder des ganzen Körpers (der auf dem Zapfenbrett Delages in Seitenlage liegen kann, oder wie bei den Versuchen von Sachs und Meller an ein Brett angeschnallt wird, das um eine horizontale Achse drehbar ist) sieht man die wahre Vertikale schief, in entgegengesetztem Sinne geneigt, als es der Körper ist (Aubert³⁾).

Mit steigender Neigung nimmt die scheinbare Schiefheit zu, doch nicht proportional und ohne Konstanz. Bei Kopfneigung zur Schulter um 0 bis 40° pflegt das „Aubertsche Phänomen“ noch nicht aufzutreten, die Vertikale erscheint vertikal. Bei stärkerer Neigung tritt das Phänomen plötzlich auf und bleibt auch bei beliebiger langer dauernder Seitenlage bestehen. In horizontaler Seitenlage erscheint für die meisten Beobachter die wirklich vertikale Lichtlinie um etwa 20 bis 40° geneigt, und zwar im umgekehrten Sinne wie der Beobachter. Man hält also eine Richtung für senkrecht, die in Wirklichkeit um 20 bis 40° nach derselben Seite geneigt ist wie der Beobachter, mit anderen Worten man unterschätzt optisch die Neigung um jenen Betrag. Gleichwohl hat man zur selben Zeit auf Grund der allgemeinen Lageempfindung die Vorstellung um mehr als 90° gegen die Vertikale geneigt zu sein (Delage, s. o. S. 739), überschätzt also in dieser Hinsicht die Neigung. Letzteres geschieht auch bei offenen Augen, während man die Lichtlinie betrachtet. Die Gesichtstäuschung wie die Lagetäuschung verschwinden indessen sofort (erstere vollständig, letztere teilweise, in wechselndem Maß), wenn im Gesichtsfeld Objekte sichtbar sind, deren Stellung zur Vertikalen wir durch Erfahrung gut kennen, z. B. Möbel, Fenster oder Türen.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 94 (1903). — ²⁾ Arch. f. Ophthalm. 57 (1904). —

³⁾ Arch. f. path. Anat. 20 (1860).

Da im allgemeinen die Fähigkeit, einen rechten Winkel richtig zu schätzen, ziemlich gut ist, vermag man auch über die Horizontale, als auf der Vertikalen senkrecht stehende Richtung, mit dem Auge recht sicher zu urteilen; die Genauigkeit, mit der man eine isoliert gesehene Linie wirklich horizontal zu stellen vermag, ist darum nur wenig geringer als die Genauigkeit der Vertikaleinstellung.

Wesentlich anders gestalten sich die Dinge beim Blick auf eine nicht vertikale Ebene. Blickt man z. B. auf dem Rücken liegend nach der Zimmerdecke, so erkennt man alsbald einen tiefgreifenden Unterschied gegen die vertikale Fläche: es gibt auf dieser horizontalen Ebene keine bevorzugte Richtung, in die man eine frei bewegliche Linie ohne Vergleichsobjekt mit ähnlicher Sicherheit einstellen könnte wie die Vertikale in der vertikalen Fläche. Bei aufrechter Körperstellung fällt die Vertikalrichtung mit der Körperlängsachse zusammen; in der Rückenlage ist die Richtung der Körperlängsachse im Gesichtsfeld aber keineswegs so ausgeprägt, daß man einen an der Decke angebrachten drehbaren Zeiger auch nur annähernd so genau in die Längsachse einstellen könnte wie bei aufrechter Stellung. In letzterer hat man eine tatsächliche optische Empfindung der vertikalen Richtung, für die auf der horizontalen Ebene jedes Analogon fehlt.

Diese Tatsache weist auf bestimmteste auf die Mitwirkung eines durch die Gravitation beeinflussten Organes hin (s. u. S. 790 ff).

Mach¹⁾ spricht von der Empfindung der bevorzugten „Symmetrielage“ einer Geraden, die von dem Körper in dessen Längsrichtung gesehen wird. Jede andere Stellung der Geraden soll als „Schieflage“, als Abweichung von der Symmetrielage empfunden werden. Ich finde, daß hiervon sehr wenig übrig bleibt, wenn 1. die Symmetrielage zufolge der Körperstellung nicht mit der Vertikalen zusammenfällt und wenn 2. im Gesichtsfelde die betreffende Gerade das einzige hervortretende Objekt ist, der eigene Körper aber und die nächste Umgebung der Gesichtswahrnehmung entzogen sind. Liegt man z. B. auf dem Bauch auf einem Tische, schließt das eine Auge und blickt mittels des anderen durch ein dicht ans Gesicht angedrücktes Rohr über den Tischrand nach dem Fußboden hinab, so hat man (abgesehen von den ersten Momenten), von Dielen, die nicht in der Symmetrierichtung des Körpers oder Kopfes verlaufen, keineswegs den Eindruck einer Schieflage. Alle Richtungen sind unter sich gleichwertig; ganz anders, wenn man in ähnlicher Weise durch ein Rohr gegen die senkrechte Wand blickt: da gibt es eine gut markierte senkrechte, eine wagerechte Richtung, alle anderen sind „schief“.

Die Symmetrielage nehmen wir also nur wahr, solange wir unseren Körper deutlich und bewußt wahrnehmen.

3. Die Orientierung des bewegten Körpers gegen die Vertikale.

Wenn der in objektiv unveränderter Orientierung gegen die Vertikale verharrende Körper passiv bewegt wird, wird der subjektive Eindruck der Lage (Orientierung) unter gewissen Umständen merklich verändert, es treten Täuschungen über die Lage zur Vertikalen ein. Da diese Lagetäuschungen weiter unten doch zur Besprechung kommen müssen, seien sie hier nur in aller Kürze erwähnt.

Während der Rotation auf einer karussellartigen Vorrichtung empfindet man (bei geschlossenen Augen) als vertikal eine Richtung, die von der wahren Vertikalen nach der Resultante aus Gravitations- und Zentrifugalbeschleuni-

¹⁾ Die Analyse der Empfindungen. IV. Aufl., 1902, S. 95.

gungsrichtung hin abweicht (Mach). Diese Täuschung besteht sowohl bei gleichförmiger wie bei ungleichförmiger Drehung.

Bei geradliniger Progressivbewegung fehlt eine analoge Lagetäuschung sicher, solange die Bewegung eine gleichförmige ist. Ob bei ungleichförmiger Bewegung Lagetäuschungen auftreten, steht nicht fest.

Bei Drehbewegungen unterliegen wir auch Täuschungen über die Stellung der gesehenen Objekte zur Vertikalrichtung (Purkinje). Es ist eine bekannte Erfahrung, daß beim schnellen Durchfahren von Kurven in der Eisenbahn die Häuser usw., die man vom Wagen aus sieht, schief zu stehen scheinen. Auch bei der Karussellbewegung trifft dies zu; die wahre Vertikale wird als schief gesehen, als annähernd vertikal erscheint ein Pendel, das auf dem Karussell mit rotiert und sich in die Resultante aus Gravitations- und Horizontal-(Centrifugal-) Beschleunigung einstellt (Mach).

Breuer und Kreidl¹⁾ haben gezeigt, daß diese Verdrehung der optischen Vertikale auf einer realen Raddrehung der Augen beruht, deren man sich nicht bewußt wird.

Viele Taubstumme unterliegen dieser Täuschung nicht, die wahre Vertikale bleibt für sie auch in der Karussellvorrichtung scheinbar vertikal (Kreidl²⁾).

4. Die Empfindung der Lage der einzelnen Körperteile.

Auf diesem Gebiete ist unser Wissen zurzeit noch lückenhafter wie auf den bisher besprochenen.

Im allgemeinen sind wir, ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes, imstande, uns über die Lage der einzelnen (äußeren) Teile unseres Körpers zueinander Rechenschaft zu geben. Wir wissen, ob der Arm oder das Bein in seinen verschiedenen Gelenken gebeugt oder gestreckt ist, wir vermögen uns auch den Grad der Beugung einigermaßen klar zu machen. Das gleiche gilt auch für die Stellung der Finger, des Kopfes und Rumpfes, der Lippen, weit weniger schon für die Zehen und die Zunge. Von einigen anderen, ebenfalls willkürlich bewegbaren Teilen, wie Gaumensegel und Kehlkopf, erhalten wir überhaupt keine direkten Stellungs- oder Lageempfindungen.

Bei näherer Überlegung ergibt sich, daß eine genauere Vorstellung von den Stellungen unserer willkürlich aktiv bewegbaren Körperteile nur in den Fällen überhaupt möglich ist, in denen unter normalen Verhältnissen die Kontrolle durch den Gesichtssinn möglich ist. Teile, deren Stellung wir nie oder nur selten durch den Gesichtssinn wahrnehmen, ergeben auch keine bestimmten Lage- oder Stellungsempfindungen. Zur Gesamtvorstellung einer bestimmten Gelenkstellung gehört also für den Normalsinnigen die Vorstellung vom Gesichtsbild des mehr oder weniger gebeugten Gelenkes. Interessant ist in dieser Hinsicht unser Verhalten gegenüber der Zehenstellung. Obwohl jedermann in der Lage sein wird, zu beurteilen, ob die ganze Zehenreihe im Metatarso-phalangealgelenk gestreckt oder gebeugt ist, werden wohl die wenigsten eine durch Lageempfindung begründete Vorstellung davon haben, in welcher Stellung die einzelnen Phalangengelenke stehen, falls es sich nicht um passiv erzeugte ungewöhnliche Stellungen handelt. Ich glaube,

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 70, 494. — ²⁾ Ebenda 51, 133.

daß hierbei neben der durch die Fußbekleidung erzeugten Verkümmern der Zehenbewegung die Tatsache entscheidend ist, daß wir den größten Teil unseres Lebens hindurch die Zehenstellung weder durch den Gesichtssinn, noch durch das Betasten mit den Händen genau kennen lernen. Von der Stellung der Zunge im Munde wissen wir nur das, was uns der Tastsinn der Zungenspitze und der sonstigen Mundschleimhaut zu erkennen gibt, von den Verschiebungen der hinteren Zungenteile weiß der Laie ebensowenig wie von den (doch willkürlich erzeugbaren) Bewegungen des Gaumensegels. Wer imstande ist, die Ohrmuschel willkürlich zu bewegen, erfährt nur durch den Spiegel, welche Bewegungen er durch den Willensimpuls erzeugt. Das gleiche gilt von den Bewegungen der Nasenflügel, ja in gewissem Maße selbst von anderen mimischen Bewegungen. Von der Augenstellung sei hier nur erwähnt, daß wir uns auch ihrer nur in recht unvollkommener Weise bewußt sind.

Sicherlich ist die Quelle unserer Erfahrung über die Gelenkstellungen nicht allein der Gesichtssinn (das beweisen die Blinden, die z. B. über ihre Arm- und Fingerstellungen nicht im unklaren sind). Auch mit Heranziehung der Hautsensibilität, des Betastens mit den Händen, haben wir offenbar noch nicht das Ursprungsgebiet für die Empfindungen der Gliederlagen erschöpft; wir werden vielmehr gezwungen, noch Empfindungen anzunehmen, die im Innern der Glieder oder, allgemeiner gesagt, der beweglichen Körperteile ihren Ursprung haben.

Absolute Unempfindlichkeit der Haut eines Gliedes, wie sie bei Hysterie und Syringomyelie vorkommt, nimmt nach allgemeiner Erfahrung nicht die Möglichkeit, bei geschlossenen Augen über die Stellung des betreffenden Gliedes ein Urteil abzugeben. Wohl aber tritt die Unmöglichkeit hierfür ein, wenn auch die „tiefe Sensibilität“, die Gesamtheit der Empfindungen von Muskeln, Sehnen und Gelenken wegfällt. Den Beweis hierfür hat hauptsächlich Goldscheider geliefert, auf dessen Untersuchungen weiter unten, S. 760, einzugehen sein wird.

Überaus lehrreich sind auf diesem Gebiete die seltenen Fälle von vollkommener Aufhebung der Sensibilität eines Gliedes bei erhaltener Motilität. Einen solchen Fall, der die betreffenden Erscheinungen in ungewöhnlicher Reinheit zeigte, hat kürzlich Strümpell¹⁾ sorgfältig untersucht und beschrieben.

Es handelte sich um eine Stichverletzung des Halsmarks (die in Heilung ausging). Am rechten Arm (mit Ausnahme der Schultergegend) war die Empfindlichkeit in allen Sinnesqualitäten aufgehoben, die Motilität aber erhalten. Die Diagnose lautete daraufhin auf Durchtrennung des rechten Hinterhorngraus und des äußeren Teiles des rechten Hinterstranges. Wir berücksichtigen hier nicht die erheblich umfangreicheren Störungen in den ersten Wochen und Monaten nach der Verletzung, sondern nur diejenigen des rechten Armes, die noch nach $\frac{3}{4}$ Jahren in deutlicher Weise zum Ausdruck kamen. Der Patient weiß bei geschlossenen Augen nicht, ob der Arm und die Finger gebeugt oder gestreckt sind. Er ist nicht imstande, die Hand bei geschlossenen Augen in einer bestimmten Stellung zu halten, sie geht vielmehr allmählich in eine gekrümmte Haltung über, ohne daß der Patient etwas davon empfindet. Auf die Störungen in den aktiven Bewegungen werde ich unten zurückkommen.

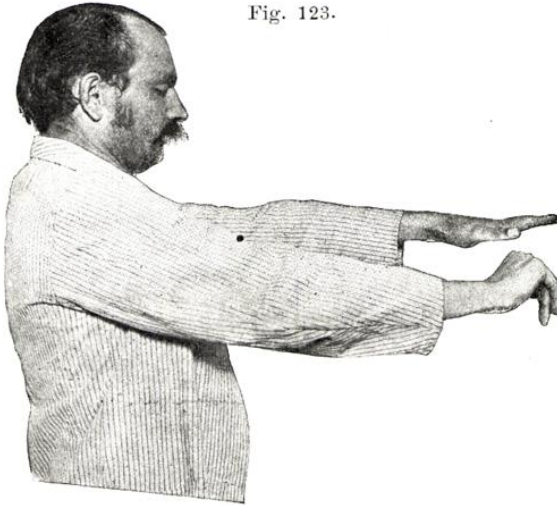
¹⁾ Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. 23 (1902).

Dieser seltene Fall ergibt das klare Resultat, daß bei Aufhebung der oberflächlichen und der tieferen Sensibilität von Hand und Unterarm die völlige Unmöglichkeit besteht, unter Ausschluß des Sehvermögens eine

Fig. 122.



Fig. 123.



Nach Strümpell. Der Patient mit vollständiger Sensibilitätslähmung am rechten Arm vermag bei offenen Augen beide Hände in die gleiche Stellung zu bringen und so zu erhalten. Bei geschlossenen Augen verändert die rechte Hand ohne Wissen und Willen des Patienten ihre Stellung in der durch die Figur dargestellten Weise.

direkte Wahrnehmung der Hand- und Fingerstellung zu gewinnen. Aus leicht begreiflichen Gründen muß es noch viel seltener gelingen, Fälle zur Beobachtung zu bekommen, bei denen rein nur die oberflächliche oder nur die

tiefe Sensibilität vernichtet ist, und geeignete, auf diese Fragen hin gut beobachtete Fälle sind mir hiervon nicht bekannt. Daß in manchen sorgfältig untersuchten Fällen von Hautanästhesie, z. B. bei Syringomyelie, weder der erwähnte Mangel des Stellungsbewußtseins, noch die (im Strümpellschen Falle sehr evidente), Ataxie oder Koordinationsstörung erwähnt wird, spricht dafür, daß diese Erscheinungen in jenen Fällen tatsächlich fehlten. Hysterische Anästhesien aber sind, wie Strümpell mit Recht betont, zur Beurteilung der hier interessierenden Fragen nur in beschränktem Maße verwertbar, weil es sich bei ihnen offenbar um Störungen in den höheren Zentren des Gehirns handelt, die weit kompliziertere Bedingungen setzen als die einfachen peripheren oder im Rückenmark bedingten Empfindlichkeitsstörungen.

Aus dem Schlaf oder Halbschlaf erwachend ist man zuweilen für einen Augenblick außerstande, sich zu vergegenwärtigen, wie die einzelnen Extremitäten gelagert sind. Bei der geringsten Bewegung, die man beim vollen Erwachen kaum vermeiden kann, tritt aber die richtige Vorstellung der Lage wieder ein. Es fragt sich nun: hat man während des Schlafens die zuvor eingenommene Stellung vergessen und ist es unmöglich, bei absolut ruhiger Lage eine Lageempfindung zu haben, oder ist im Moment des Erwachens noch eine wirkliche partielle Empfindungslähmung vorhanden, die Ungewißheit über die Lage also eine Folge des unvollkommenen Wachseins? Mir scheint ein sicherer Anhalt zur Beantwortung dieser Frage zu fehlen. Partielle Empfindungslähmungen im halbawachen Zustande existieren wohl zweifellos, so gut wie in der unvollkommenen Narkose. Andererseits erscheint es jedoch auch durchaus nicht unwahrscheinlich, daß wir bei völliger Regungslosigkeit auch im wachen Zustande keine Empfindung der Lage der Glieder (überhaupt keine Lageempfindung außer der Orientierung gegen die Vertikale) hätten. Dieser Zustand kommt für den normalen Menschen, der intakte Motilität besitzt, nicht zur Beobachtung, weil eine solche völlige Regungslosigkeit nie vorhanden ist und man namentlich bei Aufmerksamkeit auf den Zustand eines Gliedes kleinere unmerkliche Bewegungen mit demselben wohl nicht vermeiden kann. Vielleicht läßt sich bei einer motorischen Lähmung eines Gliedes über diese Frage etwas Sicheres ermitteln.

Die Empfindungen, die man beim aktiven Betasten eines Gegenstandes hat, gehören nur zum Teil dem eigentlichen Tastsinn an. Die Tastempfindungen oder, genauer ausgedrückt, die durch mechanische Reizung der Hautsinnesnerven ausgelösten Berührungsempfindungen reichen nicht aus, um uns die Gestalt und Größe eines Gegenstandes erkennen zu lassen, der auch nur einige Centimeter lang ist. Wir bedürfen vielmehr zur Orientierung über die Gestalt und Ausdehnung des Getasteten entweder der direkten Wahrnehmung der gegenseitigen Lage mehrerer gleichzeitig tätiger Tastflächen oder der Wahrnehmung und Abschätzung der beim Tasten ausgeführten Bewegungen. Entsprechend unserer Grundeinteilung soll hier nur die erstere Seite des Problems kurz berührt werden. Befinden sich die Finger einer Hand in irgendwelcher Stellung zueinander, unbewegt, wie wir hier voraussetzen, und werden mehrere Stellen der Finger durch einen Gegenstand berührt, z. B. durch eine Kugel, die eine andere Person an unsere Hand heranbringt, so sind wir, ohne mit den berührten Fingern aktiv zu tasten, imstande, ein ungefähres Urteil über die Größe und Gestalt des

berührten Gegenstandes abzugeben, infolge davon, daß wir über die gegenseitigen Abstände der einzelnen gleichzeitig gereizten Hautpartien orientiert sind. Da es sich, der Voraussetzung nach, hierbei nicht nur um verschiedene Punkte an ein und demselben Fingerglied handelt (also Punkte, deren Distanz im wesentlichen immer konstant bleibt), sondern auch um Punkte an verschiedenen Fingern, müssen wir, da wir bei der angedeuteten Berührung der Finger mit der Kugel tatsächlich die Empfindung eines körperlichen, räumlich ausgedehnten Gegenstandes haben und an diesem bestimmte Dimensionen erkennen, die Stellung der Finger zueinander bei jener Wahrnehmung in Anrechnung bringen, auch wenn wir sie uns nicht zuvor bewußtmaßen klar gemacht haben. Die gleichzeitige Berührung zweier Punkte des Handrückens erzielt den Eindruck einer einigermaßen bestimmten Distanz, die gleichzeitige Berührung der Spitze des Daumens und Zeigefingers zwar im einzelnen Falle ebenfalls, aber je nachdem letzterenfalls die beiden Fingerspitzen bei der Berührung sich nahe oder fern standen, erkennt man ohne weiteres die Distanz der berührenden Objekte als mehr oder weniger groß. Ob wir also wirkliche Empfindungen der Lage einzelner Glieder zueinander haben oder nicht — die Berührungsempfindungen ergeben jedenfalls ein verschiedenes Wahrnehmungsergebnis je nach der tatsächlichen Lage der berührten Glieder zueinander¹⁾.

Die Frage, ob derartige Lageempfindungen existieren, kann meines Erachtens mit dieser Konstatierung nicht als entschieden bezeichnet werden. Es könnten je nach der Gliederstellung verschiedene centripetale Innervationsströme auf die Tastwahrnehmungen Einfluß gewinnen, ohne daß man sich ihrer auf irgend eine Weise bewußt werden könnte, so wie gewisse centripetale Erregungen, die vom Labyrinth ausgehen, auf die Augenstellung und damit auf die Gesichtswahrnehmungen Einfluß haben. Andererseits erscheint mir aber auch die Hypothese nicht widersinnig, daß uns eine bestimmte Empfindungskategorie gegeben sei, ohne daß wir uns dessen klar bewußt sein müssen. Man kann für eine kombinierte Wirkung mehrerer Sinnesorgane halten, was eine Empfindung eigener Art ist; die Empfindung der Orientierung gegen die Vertikale ist, wie oben auseinandergesetzt wurde, eine besondere Empfindungsqualität. Ich bin der Überzeugung, daß reine psychologische Analyse und Selbstbeobachtung uns über diese Frage keine Klarheit wird schaffen können; ich sehe auch keine Möglichkeit, wie das psychologische Experiment Entscheidung liefern könnte. Die Pathologie allein, Beobachtung von Fällen mit entsprechend begrenzten Ausfallserscheinungen werden hier das letzte Wort zu sprechen haben. Fördert doch ein einziger gut beobachteter Fall, wie der erwähnte Strümpellsche, unendlich viel mehr als das viele, was an theoretischen Betrachtungen für und wider in der Literatur niedergelegt worden ist.

Auf die Beteiligung der Hautempfindungen bei der Wahrnehmung der Extremitätenstellung einzugehen unterlasse ich an dieser Stelle, da dieser Faktor in dem nachfolgenden Kapitel behandelt wird.

¹⁾ Es sei hier daran erinnert, daß die Größenschätzung mittels der Augen in beträchtlichem Grade von dem Spannungszustande oder der Stellung der Augenmuskeln (der inneren wie der äußeren) beeinflusst wird.

II. Die Bewegungsempfindungen.

1. Die Empfindung der Bewegung des ganzen Körpers.

Die Empfindung der Bewegung des ganzen Körpers kann rein nur zur Geltung kommen, wenn es sich um passive Bewegung handelt, da jede aktive Bewegung zugleich Verschiebung der einzelnen Teile gegeneinander und davon abhängige komplizierende Verhältnisse bedingen muß.

Wir unterscheiden die geradlinige Progressivbewegung und die Drehbewegung; jede Bewegung in krummer Bahn läßt sich aus diesen beiden Bewegungsarten zusammengesetzt denken.

Mach¹⁾ hat darauf aufmerksam gemacht, daß wir eine Progressivbewegung sowohl wie eine Drehbewegung (mit Ausnahme eines ganz speziellen Falles, der unten erwähnt wird) bei geschlossenen Augen nur wahrnehmen können, solange sie nicht gleichförmig ist, sondern eine positive oder negative Beschleunigung erfährt. Betreffs der Progressivbewegung ist dieses Machsche Gesetz aus der alltäglichen Erfahrung leicht als richtig zu erkennen. Im Eisenbahnzuge, besser noch auf einem Dampf- oder Segelschiffe, ist man bei geschlossenen Augen gänzlich außerstande, die Fahrtrichtung wahrzunehmen, solange nicht das Tempo merklich beschleunigt oder verlangsamt wird. Nachts auf freiem Felde im Eisenbahnzuge fahrend kann man sich selbst bei offenen Augen willkürlich in die Situation des Vorwärts- oder Rückwärtsfahrens hineinendenken, unmöglich jedoch während der Zug anfährt oder die Fahrt verlangsamt. Über die Täuschung bezüglich der Bewegungsrichtung, die im Falle der Fahrtverlangsamung auftreten kann, vgl. unten S. 749.

Um das Machsche Gesetz auch für Drehbewegungen als gültig zu erweisen, bedarf es besonderer Versuchsanordnungen, die dem Körper eine gleichförmige Drehbewegung zu geben gestatten. Mach, Delage und Aubert haben solche angegeben. Das Gesetz scheint in aller Strenge gültig zu sein. Die Bemerkung Delages, daß es erst längerer Bewegung bedürfe, um die Bewegungsempfindung verschwinden zu lassen, trifft nur insofern zu, als alle Apparate zur Erzeugung einer Progressivbewegung oder Drehung des Körpers infolge der Trägheit diesem erst allmählich eine wirklich gleichförmige Bewegung erteilen können. Wir werden nicht zweifeln, daß im selben Moment, in dem die Gesamtmasse des Körpers in gleichförmige Bewegung gesetzt und das durch den Bewegungsbeginn gestörte innere Gleichgewicht der Organe wiederhergestellt ist, die Bewegungsempfindung verschwindet. Darin hat nun allerdings Delage recht, daß bei den aktiven Bewegungen, die wir ausführen können, niemals die Bedingungen gegeben sind, unter denen die Bewegungsempfindung verschwindet; beim gleichmäßigsten Gange oder Lauf, bei der gleichmäßigsten Drehung im Tanz ist doch immer noch so viel Ungleichmäßigkeit vorhanden, ein so rascher Wechsel positiver und negativer Beschleunigung, daß diese stets empfunden werden wird.

Von großer theoretischer Bedeutung ist die Beobachtung Machs, daß man, in passiver gleichförmiger Bewegung befindlich, die Bewegung alsbald wieder wahrnimmt, sobald man den Körper oder auch nur den Kopf dreht.

¹⁾ Sitzungsber. K. Akad. Wien 1873, und Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

Man bestätigt dies leicht, wenn man, im Eisenbahnabteil liegend, von der Seitenlage in die Rückenlage übergeht oder umgekehrt. Man empfindet dann einen Augenblick die Bewegung und erkennt ihre Richtung.

Infolge einigermaßen längerer gleichförmiger Bewegung tritt bei und nach plötzlichem Anhalten oder auch nur merklicher Verlangsamung unter Umständen zwingend die Empfindung der gegensinnigen Bewegung auf (Mach). Aktiv ist solche Nachempfindung nur durch rasche Drehbewegung zu erzeugen.

Völlige Gleichförmigkeit der Bewegung ist übrigens kein Erfordernis für Erzeugung der Nachempfindung.

Passive Drehbewegung und passive Progressivbewegung in vertikaler Richtung ergeben die günstigsten Bedingungen für das Entstehen gegensinniger Bewegungsempfindung während der objektiven Verzögerung der Bewegung oder nach dem Aufhören einer objektiven Bewegung.

Für die geradlinige Progressivbewegung in horizontaler Ebene ist diese scheinbare Bewegungsumkehr nicht leicht zu beobachten, hauptsächlich deshalb, weil unter den relativ günstigsten Bedingungen (rasches Anhalten eines Eisenbahnzuges) zu starke konkurrierende Empfindungen neben der spezifischen Bewegungsempfindung auftreten. Das Vorwärtsgleiten des Gesäßes auf dem Sitze und die erfahrungsmäßige Bekanntschaft mit den Begleiterscheinungen des Anhaltens (Bremsgeräusch usw.) lassen die spezifische Bewegungsempfindung im umgekehrten Sinne der wahren Bewegung nicht leicht zum Bewußtsein kommen. Analoge Fälle von Hemmung der Sinneseindrücke ließen sich aus anderen Gebieten der Sinnesphysiologie in großer Zahl anführen und nehmen den beschriebenen Beobachtungen, die nur unter günstigen Bedingungen gemacht werden können, nichts von ihrer theoretischen Bedeutung.

v. Cyon und Delage bestreiten die Empfindung der Bewegungsumkehr in der Eisenbahn. Delage macht übrigens das wichtige Zugeständnis, daß bei starken negativen Beschleunigungen solche Empfindungen doch eintreten könnten, und gibt einen Fall an, wo er, mit Lesen beschäftigt, wirklich den Zug in umgekehrter Bewegung glaubte, während er nur die Fahrt sehr verlangsamte.

Eigentümlich und mit der Machschen gegensinnigen Nachempfindung nicht zusammen zu werfen ist die bekannte Nachempfindung nach anhaltenden rhythmischen Bewegungen. Nach bewegter Seefahrt kann man oft stundenlang die rhythmische Auf- und Niederbewegung empfinden ¹⁾.

Die für gewöhnlich willkürlich ausgeführten Bewegungen sind viel zu kurzdauernd, um zu einer Nachempfindung zu führen.

Ein annäherndes Maß der Empfindlichkeit für Drehbeschleunigungen gewann Mach, indem er sich auf einen horizontalen Stab setzte, der um eine vertikale Achse oszillierende Drehungen ausfuhrte, deren Dauer und Umfang variiert werden konnten; für Mach wurden diese Schwingungen unmerklich, wenn die Schwingungsdauer 14 Sekunden, das Exkursionsmaximum

¹⁾ Es wird hier dem Nervensystem ein nachdauernder rhythmischer Vorgang aufgezwungen, ähnlich wie manche nyktitropisch reagierenden Pflanzen ihre Nyktitropie, d. h. rhythmische Bewegungen, die mit dem Wechsel von Nacht und Tag zusammenhängen, auch bei konstanter Helligkeit oder Dunkelheit noch tagelang beibehalten.

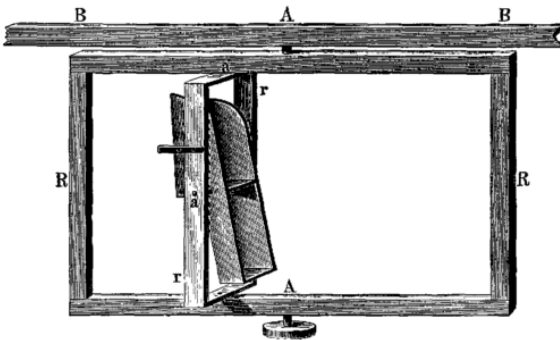
10⁰ betrug. Für einen anderen Beobachter betrugen die entsprechenden Zahlen 16 Sekunden und 13⁰. Der Schwellenwert der Winkelbeschleunigung liegt hiernach zwischen 2 und 3⁰.

Delage-Aubert geben an, daß bei passiver Rotation des horizontal liegenden Körpers um die vertikale Achse noch Drehungen im Betrage von 2⁰ Winkelgeschwindigkeit pro Sekunde empfunden werden können. Das steht mit Machs Erfahrungen in Widerspruch, da nach Mach nur die Winkelbeschleunigung, nicht aber die Winkelgeschwindigkeit maßgebend für die Drehungsempfindung ist. Die Angabe dürfte also mit größter Vorsicht aufzunehmen sein. Brauchbarer ist die Angabe Delages, daß er, in einer Seilschaukel sitzend, noch bei Ausschlägen der Schaukel von etwa $\frac{1}{2}^0$ eben eine Bewegungsempfindung hatte. Hier handelt es sich um wechselnd positive und negative Beschleunigungen.

Die Richtung der positiven Beschleunigung wird stets empfunden, wenn überhaupt Bewegungsempfindung eintritt. Ist die Beschleunigung eine negative, so wird, wie erwähnt, die wahre Bewegungsrichtung nicht empfunden, sondern es tritt die Täuschung gegensinniger Bewegung auf, diese aber zwingend, falls keine konkurrierenden Momente vorliegen.

Bei Bewegungen des Gesamtkörpers in kreisförmiger oder irgendwie gekrümmter Bahn, mag sie gleichförmig oder ungleichförmig sein, tritt eine Täuschung im Gebiete der Lageempfindungen ein: das Urteil über die Lage des Körpers zur Vertikalen wird gefälscht. Mach hat auch hierüber die ersten systematischen Beobachtungen gemacht, wozu er sich einen großen

Fig. 124.



Machs Rotationsapparat zum Studium der Bewegungs- und Lageempfindungen.

Apparat (Fig. 124) bauen ließ, der es ermöglichte, daß der Beobachter, in einem Kasten sitzend, gedreht wurde wie auf einem Karussell. Der Kasten mit dem Beobachter konnte längs eines Radius des (gedachten) Karussellbodens verschoben werden, bis die senkrechte Drehungsachse des ganzen Apparates durch ihn hindurchging. In diesem Falle wurde

der Beobachter nur um seine eigene Längsachse gedreht, blieb aber an seinem Platze. Wurde der Kasten weiter hinausgeschoben, so durchlief der Beobachter eine kreisförmige Bahn. Der Kasten ließ sich so stellen, daß der Beobachter nach der Achse hinblickte oder in radialer oder tangentialer Richtung nach außen. Beim Blicken nach der Drehungsachse hin hat man nun den Eindruck, nach hintenüber (den Kopf von der Achse weg) geneigt zu sein. Ist die Bewegung eine gleichförmige, so ist diese Lage Täuschung vorhanden, ohne daß gleichzeitig Bewegungsempfindung vorhanden ist.

Damit der Beobachter die Empfindung habe, vertikal zu stehen, muß er mit dem Kopfe der Achse zugeneigt sein, mit anderen Worten, der Körper

müßte statt in den wahren Vertikalen etwa in derjenigen Richtung orientiert sein, welche als Resultierende aus der Schwerkraft und der Centrifugalkraft aufzufassen ist. Je schneller die Drehung, desto mehr wird die Centrifugalkraft gegenüber der Schwerkraft überwiegen, desto mehr wird also die als vertikal empfundene Richtung von der wahren Vertikalen abweichen.

Delage hat beobachtet, daß man beim Schaukeln in einer gewöhnlichen Hangeschaukel die Schwingungsebene bei geschlossenen Augen nur dann richtig erkennt, wenn der Kopf vertikal steht. Bei Kopfneigung zur rechten Schulter erscheint die Schaukelebene stark nach links geneigt.

Man hat karussellartige Vorrichtungen gebaut, die aus einer großen, um eine vertikale Achse drehbaren Hohltrummel bestehen, in der sich zahlreiche Menschen aufhalten können. Der Boden ist nicht eben, sondern steigt zum Rande auf, wie bei den Radrennbahnen. Wie auf letzteren der Radfahrer bei seiner aktiven Fortbewegung sich in starker Neigung gegen die Vertikale, dagegen etwa senkrecht zu der schrägen Bodenfläche einstellt, so auch die Personen, die in jener Hohltrummel passiv rotiert werden. Man glaubt (bei geschlossenen Augen) in solchem Apparate vertikal zu stehen, wenn man in Wirklichkeit mit dem Kopfende stark gegen die Drehungsachse hin geneigt steht. Voraussetzung ist natürlich gleichförmige Bewegung und Wegfall von Gesichtsobjekten, die die wirkliche Vertikale erkennen lassen (letztere würden die Erscheinung bedeutend komplizieren).

Andeutungsweise kann man ähnliche Beobachtungen in jedem Eisenbahnzuge machen, der eine große Kurve durchfährt. Steht man mit geschlossenen Augen tatsächlich senkrecht, so glaubt man nach der konvexen Seite der Kurve geneigt zu sein.

2. Die Empfindung der Bewegung einzelner Körperteile.

Was oben über die Wahrnehmung der Lage (Stellung) beweglicher Körperteile im allgemeinen und der Extremitäten im speziellen gesagt wurde, läßt sich zum großen Teil auf die Wahrnehmung ihrer Bewegungen übertragen.

Aktive oder passive Bewegungen eines Körperteiles erzeugen im allgemeinen bestimmte Empfindungen, auf Grund deren man erkennt, 1. daß überhaupt Bewegung stattfindet, 2. welchen Betrag diese Bewegung erreicht, 3. in welcher Richtung sie erfolgt.

Die letzteren Wahrnehmungen haben natürlich eine von Fall zu Fall erheblich wechselnde Genauigkeit.

Auch die Deutlichkeit der Empfindung, die den Eintritt einer Bewegung ganz im allgemeinen anzeigt, wechselt übrigens je nach dem bewegten Körperteil, doch geht sie nicht parallel der Deutlichkeit der Lageempfindung, die wir von den einzelnen Teilen haben. Bewegungen der Zehen z. B. empfinden wir, wie mir scheint, nicht sehr viel weniger deutlich wie solche der Finger, wenngleich die Vorstellung von ihrer Gelenkstellung eine höchst unvollkommene ist (s. o. S. 743). Noch viel ausgeprägter ist der Unterschied bei der Zunge und den verschiedenen mimischen Bewegungsorganen. Es kommen hier eben zum Teil andere Gesichtspunkte in Betracht.

Vor allem spielen bei der Wahrnehmung derartiger Bewegungen die Hautempfindungen eine große Rolle, die bei der Lagewahrnehmung ganz zurück-

treten. Suchen wir uns klar zu machen, wonach wir bei geschlossenen Augen beurteilen, ob ein absolut ruhig gehaltenes Glied in Beugung oder Streckung liegt, so hilft uns die Hautempfindung dabei im allgemeinen nur, wenn es sich um extreme Lagen handelt, die zur Spannung der Haut auf der einen oder zur Faltenbildung auf der anderen Seite eines Gelenkes führen. Beides wird nur bei hohen Graden empfunden.

Anders bei Bewegung; bei manchen Bewegungen fühlt man deutlich, daß der Zustand der Haut irgendwie sich ändert. Ganz besonders merkbar werden die Hautempfindungen, wenn infolge der Bewegung eine Reibung der Haut etwa an Kleidungsstücken oder an anderen Körperteilen gefühlt wird. Auf diesem Umstande beruht es z. B., daß Bewegungen der Zunge so leicht erkannt werden, solange diese die übrigen schleimhautbekleideten Teile des Mundes berührt.

Wer „Innervationsempfindungen“ annimmt, wird jedenfalls voraussetzen müssen, daß diese bei den Bewegungen in ausgeprägter Weise auftreten als bei ruhiger Haltung eines Körperteiles. Ich komme hierauf weiter unten zurück.

Sicher ist, daß neben den Hautempfindungen noch andere Empfindungen als Quelle der Wahrnehmung aktiver wie passiver Bewegungen in Betracht kommen. Das Gesamtgebiet dieser Empfindungen pflegt als Muskelsinn bezeichnet zu werden. Da aber selbst diejenigen Autoren, die diesen Ausdruck gebrauchen, größtenteils zugeben, daß die damit gemeinten Empfindungen nur zum Teil in sensiblen Muskelnerven, im übrigen aber in Sehnen und Gelenken ausgelöst werden, scheint mir die Verwendung der Bezeichnung Muskelsinn nicht sonderlich zweckmäßig. Immerhin ist eine solche Benennung noch sachgemäßer als die Einbeziehung der Bewegungsempfindungen in den „Tastsinn“ oder in die „Gemeingefühle“.

Daß die aktiven Bewegungen außer durch den Gesichtssinn auch durch lokal in den bewegten Teilen entstehende Empfindungen gefühlt und mit ihrer Hilfe reguliert werden, ist eine alte Lehre, der Ch. Bell zuerst Anerkennung verschaffte. Jetzt ist sie allgemein angenommen. Daran zum mindesten zweifelt wohl niemand, daß die Bewegungen der einzelnen Körperteile durch centripetale Innervationen fortwährend geregelt werden. Exner¹⁾ hat die Abhängigkeit der motorischen Innervation von den sensiblen Nerven durch die meines Erachtens nicht besonders glücklich gewählte Bezeichnung „Sensomobilität“ festzulegen gesucht. Exner ging bei seinen Betrachtungen von der Erfahrung aus, daß namentlich in solchen Organen, in denen fein abgestufte Muskelkontraktionen eine wichtige Rolle spielen, wie z. B. im Kehlkopf, Ausschaltung der centripetalen Nervenbahn bei intakten centrifugalen Nerven schwere Funktionsstörung machen kann. Analoges beobachtet man ja nun auch an den Extremitäten, vor allem an den Händen, deren feiner abgestufte Bewegungen durch Ausfall der Sensibilität ebenfalls vernichtet werden. Der oben erwähnte, von Strümpell beobachtete Fall, in welchem die sensible Innervation des einen Armes durch eine Rückenmarksverletzung aufgehoben war, dient auch hierfür wieder als deutlichste Bestätigung. Während der Patient wohl imstande war, mit der betreffenden Hand einen kräftigen Druck auszuüben und unter Kontrolle der Augen den

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 48 (1891).

Fingern jede beliebige Stellung zu geben, fehlte ihm bei geschlossenen Augen durchaus die Fähigkeit, irgendwie feiner abgestufte Fingerbewegungen auszuführen, die Finger in bestimmter Reihenfolge zu heben usw. Die vom Willen beeinflussbare motorische Leitungsbahn war hier zweifellos intakt, auch konnten die einzelnen Muskelgruppen isoliert in Tätigkeit gesetzt werden, zum Zweck der Erzielung bestimmter Stellungen, jedoch nur unter der Regulierung durch den Gesichtssinn, dessen der Gesunde zu gleichem Zwecke nicht bedarf.

Sherrington und Mott¹⁾ fanden bei Affen beträchtliche Bewegungsstörungen nach Durchschneidung der sensiblen Rückenmarkswurzeln für die betreffenden Extremitäten. H. Munk²⁾ beschreibt die Störungen als wesentlich geringer und auch qualitativ abweichend von genannten Autoren. Näher auf diese Frage wie auch auf die einschlägigen Arbeiten H. E. Herings einzugehen ist hier nicht der Ort.

Messende Versuche über die Schwellenwerte der Bewegungsempfindungen an den Extremitäten hat Goldscheider³⁾ ausgeführt; er stellte erstens den Schwellenwert der Winkelbewegung fest, die in einem Gelenk (passiv) ausgeführt werden muß, damit ohne Kontrolle des Gesichtsinnes eben die Bewegung als solche erkannt wird. Zweitens mußte aber auch die Geschwindigkeit berücksichtigt werden, da der Schwellenwert verschieden gefunden wird je nach der Geschwindigkeit der Bewegung, und zwar niedriger mit steigender Geschwindigkeit.

In der folgenden Tabelle sind nach Goldscheider die für einige seiner Gelenke geltenden Schwellenwerte der Bewegung und der Geschwindigkeit angegeben. Die Schwellenwerte der merkbaren Gelenkbeugung sind nach dem oben Gesagten im allgemeinen nur für eine bestimmte Geschwindigkeit gültig, die ich in der Tabelle nicht angebe. Übrigens ändert sich die Schwelle mit mäßigen Geschwindigkeitsänderungen nicht erheblich.

Im dritten Stabe der Tabelle sind noch die für die Praxis der Sensibilitätsprüfung wichtigeren sicher merklichen Werte der Gelenkbewegung angegeben.

Gelenke	Schwelle der Exkursion Grad	Schwelle d. Geschwin- digkeit Grad pro Sek.	Sicher merk- liche Werte d. Exkursion Grad
Zweites Interphalangealgelenk } Zeige-	1,03 — 1,26	—	1,1 — 1,8
Erstes " } finger	0,72 — 1,05	—	0,7 — 1,5
Metacarpo-Phalangealgelenk }	0,34 — 0,43	—	0,4 — 0,5
Handgelenk	0,26 — 0,42	—	0,3 — 0,6
Ellenbogengelenk	0,40 — 0,61	0,47 — 0,6	0,5 — 0,8
Schultergelenk	0,22 — 0,42	0,3 — 0,35	0,3 — 0,6
Hüftgelenk	0,50 — 0,79	0,25 — 0,6	0,5 — 1,0
Kniegelenk	0,50 — 0,70	0,44 — 0,62	0,5 — 1,0
Fußgelenk	1,15 — 1,30	0,76 — 1,4	1,3 — 1,6

¹⁾ Proc. R. Soc. London 57, 1895. — ²⁾ Sitzungsber. Berliner Akad. d. Wiss. 48, 1903. — ³⁾ Zentralbl. f. Physiol. 1887 u. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1889. Auch in den „Gesammelten Abhandlungen“ 2 (1898).

Das Schultergelenk bedarf nicht nur der relativ geringsten Winkeldrehung, sondern auch der geringsten Geschwindigkeit, um Bewegungen erkennen zu lassen; die Sensibilität des Fußgelenkes dagegen zeigt sich in beiden Beziehungen am stumpfsten.

Für klinische Prüfung der Gelenksensibilität hat Goldscheider einen Bewegungsmesser¹⁾ angegeben, mit dem diese Prüfung an den meisten Gelenken ausführbar ist.

Bei aktiv ausgeführten Bewegungen liegt der Schwellenwert im allgemeinen noch etwas niedriger als bei den passiven.

Abstumpfung der Hautsensibilität durch kräftige Faradisierung setzt die Empfindlichkeit für Bewegung wenig, Querdurchstromung eines Gelenkes dagegen (ebenfalls mit faradischem Strome) merklich herab (Goldscheider).

Bei Blinden, welche die Blindenschrift geläufig lesen, scheint es nach den Untersuchungen von Hocheisen²⁾ besonders die Verfeinerung der Bewegungsempfindungen zu sein, infolge deren diese Personen imstande sind, den Zügen der Reliefschrift zu folgen. Der sog. Ortssinn der Haut kommt hierfür weit weniger in Betracht. Die Verfeinerung der Bewegungsempfindungen der Blinden konnte Hocheisen mittels des Goldscheiderschen Bewegungsmessers direkt nachweisen. Kinder zeigten sich den Erwachsenen in dieser Hinsicht überlegen, und zwar auch die sehenden.

Über den Ort der Auslösung der hier besprochenen Bewegungsempfindungen an den Extremitätengelenken, sowie über ihre Beziehungen zu den Empfindungen der Gliederlage vgl. Kapitel IV.

Versuche über die Größenschätzung bei aktiv oder passiv ausgeführten Bewegungen sind sehr vielfach ausgeführt worden. Dabei wurde häufig eine störende Komplikation dadurch in den Versuch gebracht, daß nicht der Umfang einfacher Beugung und Streckung in einem bestimmten Gelenk als zu beurteilende Größe gewählt wurde, sondern geradlinige Bewegungen, die stets eine mehr oder weniger komplizierte Benutzung mehrerer Gelenke voraussetzen³⁾. Derartige Versuchsanordnungen sind unter anderen von Delabarre⁴⁾, Cremer⁵⁾, Bloch⁶⁾, Falk⁷⁾, Fullerton und Cattell⁸⁾, Woodworth⁹⁾ beschrieben worden.

Einer Vorrichtung mit rein radiusförmiger Bewegung des gebeugten Unterarmes (Drehung im Schultergelenk) bediente sich ganz neuerdings Angier (noch nicht veröffentlichte Untersuchung).

Die Untersuchungen, die von den genannten Autoren ausgeführt wurden, bezweckten in der Hauptsache Messungen der Genauigkeit, mit der zwei Strecken bloß mit Hilfe der Bewegungsempfindungen ihrer Größe nach verglichen werden können. Jastrow¹⁰⁾ hat gezeigt (was von vornherein wahr-

¹⁾ Berliner klin. Wochenschr. 1900. — ²⁾ Der Muskelsinn Blinden. Inaug.-Diss. Berlin 1892. — ³⁾ Hierauf hat schon Külpe (Grundriß der Psychologie 1893, S. 354) aufmerksam gemacht. — ⁴⁾ Über Bewegungsempfindungen. Inaug.-Diss. Freiburg i. Br. 1891. — ⁵⁾ Über das Schätzen von Distanzen bei Bewegung von Arm und Hand. Inaug.-Diss. Würzburg 1887. — ⁶⁾ Rev. scientif. 45, 294—301, 1890. — ⁷⁾ Versuche über die Raumschätzung mit Hilfe von Armbewegungen. Inaug.-Diss. Dorpat 1890. — ⁸⁾ On the perception of small differences etc. Univ. of Pennsylvania, Philosoph. Series 2 (1892). — ⁹⁾ Psychol. Review. Monograph. Suppl. Nr. 13, 1899. — ¹⁰⁾ Mind 11, 539—554, 1886.

scheinlich war), daß eine solche Vergleichung wesentlich ungenauer ist wie eine mit Hilfe des Gesichtssinnes ausgeführte. Den entsprechenden Nachweis für die Empfindung der Gliederlage führten Bowditch und Southard¹⁾. Den erheblichen Einfluß der Übung bei solchen Versuchen demonstrierten besonders Kramer und Moskiewicz²⁾.

Mehrfach sind auch die Bewegungsempfindungen der beiden Körperseiten miteinander verglichen worden, wobei sich das Hauptinteresse auf gleichzeitig ausgeführte symmetrische Bewegungen mit beiden Händen konzentrierte. Die Bevorzugung des rechten Armes bei vielen Beschäftigungen konnte nicht wohl ohne Einfluß auf die relative Feinheit der Bewegungsempfindungen bleiben. Untersuchungen in dieser Richtung sind von Cremer³⁾, Delabarre⁴⁾, Hall und Hartwell⁵⁾, Loeb⁶⁾, Ostermann⁷⁾ und anderen ausgeführt worden. Als bemerkenswertes Ergebnis ist zu verzeichnen, daß Rechtshänder im allgemeinen, wenn sie mit beiden Händen gleich große Bewegungen machen wollen, die Bewegung mit dem linken Arm größer machen; nur solche Leute, die viel Handarbeiten verrichten, pflegen sich umgekehrt zu verhalten, sie unterschätzen also im Gegensatz zu den übrigen Personen die Bewegungen des rechten Armes.

III. Die Widerstandsempfindungen.

Widerstand, der sich den aktiven Bewegungen entgegensetzt, wird bekanntlich wahrgenommen und kann graduell taxiert werden. Drückt man mit einem Finger auf einen elastischen Gummiball, so hat man im ersten Moment die Berührungsempfindung, deren Intensität bei weiterem Drücken zunimmt. Führt man den Druck schnell aus, so tritt zugleich ausgeprägte Bewegungsempfindung auf, wie bei jeder ähnlichen Fingerbewegung. Dazu tritt aber als dritte Empfindungsqualität, trennbar von der Berührungs- und der Bewegungsempfindung, die Widerstandsempfindung.

Auch beim Drücken auf einen festen, nicht merklich elastischen Körper entsteht Widerstandsempfindung, in diesem Falle ohne Bewegungsempfindung. Die Stärke der Widerstandsempfindung beim Druck auf einen Körper bestimmt unser Urteil über dessen „Konsistenz“.

An und für sich könnte man annehmen, dieses Urteil wäre schon durch die Berührungs- und Bewegungsempfindung ermöglicht, da man beim Druck auf einen starren Körper steigende Druckempfindung, aber keine Bewegungsempfindung hat, während beim Druck auf einen nachgiebigen Körper die Bewegungsempfindung hinzukommt. Es gäbe, wenn diese Auffassung das Richtige träge, keine eigentliche einfache Empfindung, sondern nur eine zusammengesetzte Wahrnehmung des Widerstandes. Es ist indessen leicht festzustellen, daß die tatsächliche Sachlage anders ist.

Zunächst erkennt man beim Drücken auf einen Widerstand leistenden Körper deutlich, daß außer an der Berührungsstelle noch in anderen Teilen der drückenden Extremität lokalisierte Empfindungen den Gesamteindruck

¹⁾ Journ. of Physiol. 3, 232, 1881. — ²⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 25, 101, 1901. — ³⁾ l. c. — ⁴⁾ l. c. — ⁵⁾ Mind 9, 93, 1884. — ⁶⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 41, 114, 1887. — ⁷⁾ Die Symmetrie im Fühlraum der Hand. Inaug.-Diss. Würzburg 1888.

charakterisieren, um so deutlicher, je stärker man drückt und je größer der Widerstand ist. Ganz vorzugsweise sind es die Gelenkstellen, auf die diese Empfindungen lokalisiert werden; bei stärkerem Druck kommen noch unbestimmte Empfindungen in der Gegend der tätigen Muskeln und Sehnen hinzu, Empfindungen, die bis ins Schmerzhaftes gehen können. Daß die Gesamtheit dieser Eindrücke ohne notwendige Beteiligung von Hautempfindungen als Widerstandsempfindung zum Bewußtsein gelangen kann, geht noch besonders daraus hervor, daß auch, wenn die von der Berührung betroffene Haut anästhetisch gemacht worden ist, die Widerstandsempfindung nicht ausbleibt, wie es auch gleichgültig ist, ob der unvermeidliche Druck auf die Haut eng lokalisiert ist oder durch Übertragung der Druck- und Zugwirkung auf große Flächen (wassergefüllte Gummimanschetten) verteilt wird (Goldscheider). Näheres über diese Frage siehe im folgenden Kapitel, wo auch zweckmäßigerweise die Erfahrungen über Schwellenwerte der Widerstandsempfindung und ihre Differenzen in verschiedenen Gelenken zur Erörterung kommen.

Als „paradoxe Widerstandsempfindung“ bezeichnet Goldscheider folgende von ihm entdeckte, leicht zu bestätigende Erscheinung. Man hält in der Hand einen Faden, an den unten ein nicht zu leichtes Gewicht gebunden ist. Wenn bei Senkung der Hand mit dem Faden das Gewicht den Boden berührt, fühlt man einen deutlichen Widerstand, wie wenn man statt des Fadens mit einem festen Stab den Boden berührte. Die Empfindung wird wie bei dem bekannten Weberschen Stäbchenversuch nach außen projiziert, an die Stelle, wo das Gewicht den Boden berührt. Bei fortgesetzter Senkung des Armes, der hierbei völlig vom Zuge des Gewichtes entlastet wird, fühlt man einen federnden Widerstand, der plötzlich nachläßt, ganz ähnlich, wie wenn man eine verbogene Blechplatte von der konvexen Seite her durchdrückt, bis sie plötzlich nachgibt und sich durchbiegt.

Drückt man einen elastischen Stab, der mit seinem unteren Ende auf dem Fußboden aufsteht, vom anderen Ende her mit der Hand zusammen, so empfindet man natürlich Widerstand gegen die Durchbiegung; wechselt man nun durch Heben und Senken der Hand zwischen verschiedenen Graden der Durchbiegung des Stabes, so hat man nicht nur beim Niederdrücken, wobei man gegen den elastischen Widerstand des Stabes arbeitet, sondern auch beim Nachlaß im Druck das Gefühl eines deutlichen Widerstandes.

Der Goldscheidersche Versuch, dessen nahe Beziehungen zu dem letzt-erwähnten auf der Hand liegen, wird von dem Autor dadurch erklärt, daß die das Objekt haltenden Finger durch Muskelspannung äquilibriert sind, welche letztere bei der Entlastung noch fortdauert. Infolgedessen treffen die in Bewegung begriffenen Finger im Moment der Entlastung auf einen Widerstand von der Größe der Muskelspannung, d. h. des bis dahin wirkenden Gewichtes.

Bei dem Versuch mit dem elastischen Stabe sind die Bedingungen ganz ähnliche, nur tritt an die Stelle der Entlastung durch Aufstoßen des Gewichtes auf die Unterlage die Entspannung durch Hebung der Hand vermittelt der Oberarmmuskeln. Man fühlt also abwechselnd den Widerstand des elastischen Stabes und der elastischen Muskeln in ihrem Spannungszustande.

Die Erscheinung der paradoxen Widerstandsempfindung diente Goldscheider und Blecher¹⁾ dazu, den Schwellenwert der Widerstandsempfindung für verschiedene Gelenke vergleichend zu bestimmen. An den einzelnen Phalangen der Finger, an der Hand oder am Arme wurden mit Hilfe eines Bandes (und breiter, wassergefüllter Gummimanschette, die den Druck verteilt) verschiedene Gewichte angehängt und festgestellt, wie groß das Gewicht sein muß, damit bei seinem Aufsetzen auf feste Unterlage (also bei Entlastung der Extremität von dem Zug des Gewichts) eben noch die erwähnte stoßähnliche Widerstandsempfindung auftritt. Durchgehends sinkt der Schwellenwert, je weiter nach der Peripherie (Fingerspitze) hin der Aufhängungspunkt gelegt wird. Als Beispiel sei eine Versuchsreihe angeführt, bei der die Senkung des belasteten Armes im Schultergelenk erfolgte. Das kleinste Gewicht, bei welchem noch Widerstandsempfindung auftrat, betrug 8,1 g, wenn es an der Endphalanx, 11,0 g, wenn es an der zweiten Phalanx, 15,1 g, wenn es an der ersten Phalanx des Zeigefingers, 25,3 g, wenn es an der Hand, etwa 50 g, wenn es am Unterarm, 77,4 g, wenn es am Oberarm hing. Wurde der wirksame Druck auf eine kleine Hautpartie beschränkt, so konnten Goldscheider und Blecher neben der Widerstandsempfindung noch die lokale Empfindung einer Druckabnahme in der Haut konstatieren, eine Empfindung, deren Schwellenwert merklich in die Höhe ging, wenn die betreffende Hautpartie durch lokale Kokaininjektion anästhesiert war.

Die Empfindung der Schwere ist der Empfindung des Widerstandes nahe verwandt, ja sie ist in gewissem Sinne nur ein Spezialfall jener. Hebt man den horizontal ausgestreckten Arm, an dem ein Band mit angehängtem Gewicht befestigt ist, in die Höhe, so ist, wie kaum zu bezweifeln sein wird, unter geeigneten Umständen die Empfindung dieselbe, wie wenn an dem nicht durch Gewicht beschwerten Bande irgend eine Bremsvorrichtung angebracht ist. Ob es möglich ist, diesen Versuch so auszuführen, daß die Versuchsperson tatsächlich außerstande ist, den Widerstand des Gewichts und der Bremsvorrichtung zu unterscheiden, kann bezweifelt werden; indessen zeigt schon ein einfacher Orientierungsversuch, daß die resultierenden Empfindungen tatsächlich qualitativ gleichartig sind. Zu bedenken ist natürlich, daß die Geschwindigkeit, mit der die Armhebung ausgeführt wird, in den beiden Fällen in ganz verschiedenem Maße in Betracht kommt.

Hält man mit ausgestrecktem Arm ein Gewicht, so ist natürlich die Wirkung genau dieselbe, wie wenn eine andere äquivalente Kraft in gleicher Weise an der gleichen Stelle ziehend wirkt. Die Empfindung der Schwere als solche existiert nicht, die „Schwere“ ist eine Abstraktion auf Grund von Empfindungen des Druckes und des Widerstandes, und der Begriff der Schwere ist für unsere Vorstellung unlösbar von der Vorstellung eines lastenden Gegenstandes; bei der Widerstandsempfindung ist die Bezugnahme auf den widerstandleistenden Gegenstand eine weit weniger zwingende. Die ganze Beurteilung des Wesens der Schwere und der quantitativen Schwereschätzung fällt somit mehr in das Gebiet der Psychologie als der Physiologie. Ich beschränke mich daher auch hier auf wenige kurze Bemerkungen über diesen Gegenstand.

E. H. Weber²⁾ hat gefunden, daß Unterscheidung der Schwere zweier Gewichte mit merklich größerer Sicherheit und Genauigkeit erfolgt, wenn die Gewichte von der Versuchsperson gehoben werden, als wenn sie ihr von einer anderen Person auf eine bestimmte Hautstelle aufgelegt werden. Weber

¹⁾ Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893 u. Goldscheider, Ges. Abhandl. 2, 309. —

²⁾ Artikel: Tastsinn und Gemeingefühl in Wagners Handwörterbuch der Physiol. 3 (2). 547, 1846.

find im ersteren Falle noch Gewichte unterscheidbar, die sich wie 39:40 verhielten, im zweiten Falle, also bei bloßer Beurteilung des Druckes auf der Haut, war bei dem Verhältnis 29:30 die Unterscheidung nur noch eben möglich.

Bekanntlich ist die Schwereempfindung besonders geeignet, um an ihr das sog. Webersche Gesetz über die Unterschiedsschwellen bei verschiedenen absoluten Reizgrößen zu demonstrieren.

Nach G. E. Müller und Schumann¹⁾ wird bei der vergleichenden Hebung zweier unbekannter Gewichte im allgemeinen beide Male derselbe motorische Impuls erteilt, und das Urteil über das Schwereverhältnis der Gewichte auf Grund der Geschwindigkeiten der eintretenden Bewegung gefällt. Dieselben Autoren haben die Bedingungen der Schwereschätzung nach den verschiedensten Richtungen untersucht, in ähnlicher Weise, doch mit zum Teil abweichendem Resultat Fullerton und Cattell²⁾. Auf diese Untersuchungen kann hier nicht näher eingegangen werden. Einige wichtige Tatsachen, die hierher gehören, finden weiter unten bei der Diskussion über die Auslösungsstellen der Widerstandsempfindungen ihre Erwähnung.

IV. Theoretisches über die Bewegungs- und Lageempfindungen nicht-labyrinthären Ursprungs, sowie über die Widerstandsempfindungen.

In dem Gesamtgebiet der in den vorhergehenden Kapiteln besprochenen Bewegungs- und Lageempfindungen ergibt sich als eine naheliegende Teilung die folgende: Ein Teil dieser Empfindungen bezieht sich auf Lagen und Bewegungen unseres Körpers als eines Ganzen, wobei die gegenseitige Stellung der beweglichen Körperteile zueinander außer Betracht bleibt; die zweite Gruppe von Empfindungen unterrichtet uns anderseits gerade darüber, wie die einzelnen Körperteile zueinander stehen, und ob in den Gelenken Ruhe- oder Bewegungszustand herrscht. Nach der Auffassung mancher Autoren entspricht dieser Teilung nach dem Wahrnehmungsinhalt eine Sonderung nach den percipierenden Sinnesorganen, es werden die Wahrnehmungen der ersten Kategorie mittels des Labyrinths, die der zweiten mittels der Gelenknerven gemacht.

Wenn diese Annahme auch in der Hauptsache gewiß zutreffend ist, so bedarf sie doch meines Erachtens der Ergänzung, daß ein erheblicher Teil von den Empfindungen der Lage und Bewegung des Gesamtkörpers nicht-labyrinthären Ursprungs ist. Auf solche Empfindungen, die zu der eigentlichen Lageempfindung als sekundäre Begleiterscheinungen hinzutreten, wurde schon oben hingewiesen, und schon hier möge erwähnt werden, daß auch bei den Empfindungen der Bewegung des ganzen Körpers, namentlich den Progressivbewegungen, solche Begleiterscheinungen nicht fehlen. Delage halt sogar diffuse Empfindungen in den inneren Organen, Eingeweiden usw. für die eigentliche Quelle der Empfindung von Progressivbewegung.

Daß bei plötzlichen Ungleichförmigkeiten in der horizontalen oder vertikalen Progressivbewegung besondere Empfindungen im Unterleib auftreten,

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 45, 56, 1889. — ²⁾ On the Perception of small Differences etc. Univ. of Pennsylvania, Philosophical Ser. 2 (1892).

ist zweifellos. Da eine genauere Analyse dieser Sensationen einstweilen noch fehlt und auch schwer durchführbar sein dürfte, da ferner über ihren Anteil an der Bewegungswahrnehmung nichts Bestimmtes hat ermittelt werden können, begnüge ich mich mit diesem kurzen Hinweis auf sie.

Die Funktionen des nach dem Vorgang von Ch. Bell so genannten, vielmustritten Muskelsinnes zerfallen in drei Gruppen: die Empfindungen der Lage, die Empfindungen der Bewegung der beweglichen Körperteile und die Empfindungen des Widerstandes bei Ausführung von Bewegungen oder bei dem Bestreben, bestimmte Lagen einzuhalten.

Um die Erforschung und gegenseitige Abgrenzung dieser drei Teilfunktionen des Muskelsinnes hat sich in erfolgreichster Weise A. Goldscheider bemüht, dessen Auffassung ich mich auch in den wesentlichsten Punkten anschließe.

Wie schon oben gelegentlich bemerkt wurde, können die Empfindungen der Bewegung und der Lage von Extremitäten nicht aus Hautempfindungen, speziell also Empfindungen des Druckes oder der Spannung im Gebiete der Hautnerven abgeleitet werden, wie Schiff¹⁾ versucht hat. Diese Sensationen wirken dabei höchstens in ganz untergeordneter Rolle als Begleiterscheinungen mit und können nur in speziellen (oben erwähnten) Fällen einen erheblicheren Anteil wenigstens an der Bewegungs- und Widerstandsempfindung haben. Während hierüber nur einerlei Meinung herrschen dürfte, besteht oder bestand Meinungsverschiedenheit darüber, ob die Bewegungs- und Widerstandsempfindung auf centripetalen Erregungen anderer Herkunft (von Muskel-, Sehnen-, Gelenknerven) beruhen oder auf sog. Innervationsgefühlen, d. h. auf dem Bewußtwerden des centrifugalen Innervationsstromes in den motorischen Bahnen²⁾.

Es hat sich gezeigt, daß man der Annahme solcher Innervationsgefühle nicht bedarf, um die hier in Rede stehenden Tatsachen zu erklären, und es darf als sehr fraglich bezeichnet werden, ob ihre Existenz sich irgendwie wird nachweisen lassen. Am wichtigsten für die Frage nach der Existenz von Innervationsempfindungen sind Fälle von rein sensibler Lähmung einer Extremität, wie sie unter anderen von Strümpell beschrieben sind; vgl. hierzu den oben zitierten Fall³⁾ und besonders auch einen älteren Fall⁴⁾; dieser betraf einen Knaben, bei dem von den Sinnesorganen nur ein Auge und ein Ohr funktionsfähig waren. Trotz intakter motorischer Innervierung konnte der Patient ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes nicht einzelne Muskelgruppen bewegen, z. B. nicht einen einzelnen Finger beugen. Später, als die Sensibilität sich besserte, konnte er bei geschlossenen Augen einen Finger isoliert bewegen, vorausgesetzt, daß die Hand auf fester Unterlage lag und ihm so die Möglichkeit gegeben war, die Finger gleichzeitig oder nacheinander fest auf die Unterlage aufzudrücken und sich so durch die sensiblen Reize den betreffenden Finger, den er bewegen sollte, gewissermaßen herauszusuchen.

Auch die Empfindungen des Widerstandes und der Schwere leiden bei sensibler Lähmung und erhaltener motorischer Innervation beträchtlich. So

¹⁾ Lehrb. d. Physiol. 1, 156, Jahr 1858 bis 1859. — ²⁾ Für die Innervationsgefühle ist namentlich Wundt eingetreten (Grundz. d. physiol. Psychol.). —

³⁾ Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. 23 (1902). — ⁴⁾ Deutsches Arch. f. klin. Med. 22 (1878).

beschreiben Gley und Marillier¹⁾ einen derartigen Fall, in welchem infolge von Anästhesie der oberen Körperhälfte die Gewichtsschätzung für Gegenstände fehlte, die mit dem Arm hochgehalten wurden. Auch die plötzliche Entlastung wurde nicht gefühlt. Ein ähnlicher interessanter Fall ist von Landry²⁾ beschrieben.

Die klinische Literatur enthält noch zahlreiche ähnliche Fälle, die hier nicht erwähnt werden können.

Gegen die Zurückführung der Widerstandsempfindung beim Gewichtheben auf Innervationsgefühle spricht übrigens sehr entschieden der von Bernhardt³⁾ beschriebene und von Goldscheider bestätigte folgende Versuch: Man hat die Empfindung der Schwere beim Heben eines an der Extremität befestigten Gewichtes nicht nur dann, wenn die Hebung durch willkürliche Muskelkontraktion bewirkt wird, sondern auch, wenn die Kontraktion durch elektrischen Reiz ausgelöst wird. Sogar die Unterschiedsempfindlichkeit ist bei den auf elektrischen Reiz ausgeführten Gewichthebungen nicht nennenswert geringer als bei den willkürlichen.

Eine weitere Tatsache, die speziell gegen die Heranziehung von Innervationsempfindungen zur Erklärung der Wahrnehmung der Lage und Haltung eines Gliedes spricht, hat Goldscheider aufgedeckt: Kräftige Faradisation eines Fingergliedes hebt die Empfindung der Haltung dieses Fingers fast völlig auf, obgleich die bei Fingerbewegung beteiligten motorischen Nerven und Muskeln hierbei ganz unaffiziert bleiben. Auch die oben beschriebene Erscheinung der „paradoxen Widerstandsempfindung“ (Goldscheider) führt keineswegs auf die Annahme von Innervationsempfindungen, sondern auf peripherisch entstehende Widerstandsempfindungen.

Ein für die Existenz von Innervationsempfindungen zuweilen angeführtes Argument ist folgendes: Wenn die Ausführung einer intendierten Bewegung passiv gehindert wird⁴⁾ oder infolge Lähmung der Muskeln unmöglich ist, soll doch „Bewegung empfunden“ werden. Das ist, wie leicht ersichtlich, eine Verwechslung von Bewegungsempfindung und Bewegungsvorstellung.

Man hat, wie es ja schon der Name „Muskelsinn“ zum Ausdruck bringt, die tiefe, nicht in die Hautsinnesorgane zu lokalisierende Sensibilität zunächst vorwiegend oder gar ausschließlich auf die centripetalen Muskelnerven bezogen, ausgehend hauptsächlich von der Tatsache, daß die Muskeln schmerzen können und auch bei starker Ermüdung gewisse in die Muskeln lokalisierte Sensationen auftreten. Inwieweit solche Muskelempfindungen tatsächlich bestehen und welches ihre physiologische Bedeutung ist, soll hier nicht erörtert werden. Außer Zweifel dürfte es stehen, daß sie hinsichtlich der Vermittelung der Bewegungs- und Lageempfindungen, sowie der Wider-

¹⁾ Revue philosoph. 1887, p. 411. — ²⁾ Gaz. des hôpitaux. 1855, Obs. III (zitiert nach Goldscheider). — ³⁾ Arch. f. Psychiatrie 1872, S. 618. — ⁴⁾ Vgl. Sternberg, Arch. f. d. ges. Physiol. 37, 1, 1885. Betreffe näherer Diskussion dieser und ähnlicher Erfahrungen aus der Theorie der Innervationsempfindungen überhaupt vgl.: Müller und Schumann (l. c.), Woodworth (l. c.), Goldscheider (l. c.), W. Wundt, Grundz. d. physiol. Psychol., sowie L. Kerschner, Zur Theorie der Innervationsgefühle. Ber. d. naturw.-med. Vereins Innsbruck 23 (1896/97), wo auch die ältere Literatur gesammelt ist.

standsempfindungen hinter den Gelenkempfindungen¹⁾ weit zurückstehen.

Die Bewegungsempfindungen sind zwar nicht so scharf lokalisiert wie die Druckempfindungen in der Haut, aber immerhin bestimmt genug, um erkennen zu lassen, daß man sie in die Gegend der Gelenke verlegt, nicht in die Gegend, wo die Muskeln liegen. Deutlich markiert sich dieser Unterschied natürlich da, wo Muskeln und durch sie bewegte Teile weit auseinander liegen, wie bei den Fingern. In der Tat hat man Empfindung in der Gegend, wo z. B. die Fingerbeugemuskeln liegen, nur bei krampfhaft starker Zusammenziehung dieser Muskeln, während man bei schwachen Kontraktionen ausschließlich die Empfindung in den Fingern lokalisiert. Das Goldscheidersche Verfahren der Erzeugung von Hypästhesie in den Gelenken durch faradische Durchströmung bewirkt, wie schon oben erwähnt wurde, eine bedeutende Abstumpfung der Bewegungsempfindung, während sie die sensiblen Muskelnerven in keiner Weise beeinflussen kann.

Ob und inwieweit die Gelenksensibilität durch die Sensibilität der Muskeln, Sehnen und Fascien bei der Vermittelung der Bewegungsempfindungen unterstützt wird, scheint mir nach den vorliegenden Tatsachen schwer festzustellen. Die Argumentationen Goldscheiders, die bestimmt sind, die Muskelnerven als gänzlich irrelevant für die Bewegungsempfindung zu erweisen (vor allem die Kleinheit der wahrnehmbaren Gelenkexkursionen hebt Goldscheider als wichtig hervor), scheinen mir nicht ganz zwingend. Daß die Zunge, ein sehr mobiles Organ ohne Gelenke, auffallend undeutliche Bewegungs- und Lageempfindungen ergibt, ist zweifellos richtig und wurde auch schon oben bemerkt; noch unvollkommener scheinen mir die Widerstandsempfindungen der Zunge zu sein. Aber das beweist nicht allzu viel, denn erstens ist die Zunge ein Organ, von dem man sich kaum vorstellen kann, daß die Empfindungen der mit ihm ausgeführten Bewegungen sonderlichen biologischen Wert haben, und zweitens muß bedacht werden, daß die entsprechenden Empfindungen im Kehlkopf mit seinen komplizierten Gelenken noch weniger ausgebildet sind. Beide Organe, Zunge wie Kehlkopf, müssen für die Sprachfunktion in feinst abgestuften Bewegungen verwendet werden. Aber diese Bewegungen beherrschen wir nicht bewußtermaßen, und wir bedürfen ihrer Kenntnis nicht.

Ich schließe aus dem Gesagten, daß die Stumpfheit der in der Zunge auslösbaren Bewegungsempfindungen nichts für die ausschließliche Lokalisation der Bewegungsempfindungen in den Gelenken beweist. Darin jedoch wird Goldscheider gewiß recht haben, daß die Gelenksensationen bei weitem die wichtigsten sind. Das bedeutungsvollste Argument für die Auffassung liegt in den schon erwähnten Goldscheiderschen Faradisationsversuchen: Kräftige Faradisation eines Gelenkes erhöht den Schwellenwert der merkbaren passiven Gelenkbiegung deutlich und setzt die Deutlichkeit der Lageempfindung bis zum fast völligen Schwinden herab. Da die Erzeugung von Hypästhesie durch Faradisierung eine nichts weniger als ideale Methode ist, wäre der Versuch, mit anderen Mitteln die Gelenke zu anesthesieren und Schwellen-

¹⁾ Auf die Bedeutung der Gelenksensibilität haben besonders Lewinski, Virchows Arch. 77 (1879) und Goldscheider (l. c.) hingewiesen.

bestimmungen, ähnlich den Goldscheiderschen, auszuführen, wohl recht lohnend.

Über die Art, wie die Bewegungsempfindungen in den Gelenken ausgelöst werden, wissen wir ebensowenig wie über den genaueren Ort der dabei tätigen Endorgane. Mit großer Wahrscheinlichkeit kann nur behauptet werden, daß es die Nerven der Gelenkkapseln sind, die hierbei in Betracht kommen. Noch weniger Bestimmtes weiß man über die Organe der Widerstandsempfindungen; Goldscheider nimmt, wie ich glaube mit vollem Recht, an, sie müssen von den Organen der Bewegungsempfindung getrennt sein, da die Bedingungen ihrer Tätigkeit wesentlich andere sind. Vor allem kann die Empfindung des Widerstandes eintreten, ohne daß eine merkliche Winkeldrehung im Gelenk dabei nötig wäre.

• Goldscheider hat sich bemüht, in Tierversuchen festzustellen, ob die Gelenkenden empfindlich sind. Das Ergebnis war für die mit Knorpel überzogenen Partien negativ, positiv dagegen für das knocherne Gelenkende bis nahe an die Knorpelgrenze. Die Versuche erscheinen übrigens mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, weil als Reagens auf die stattfindende sensible Reizung (Druck, Hitze) die Atmung diente und aus einer Modifikation der regulären Atmungskurven auf erfolgreiche Reizung vom Gelenk geschlossen wurde.

Als Perceptionsstelle der Schwereempfindungen vermutet Goldscheider die Sehnen, deren Spannung empfunden wird, als Perceptionsstelle der Widerstandsempfindungen die Gelenke, die mehr oder weniger stark gedrückt werden. Dazu tritt noch die Hautsensibilität, die einen allerdings nicht bedeutenden Anteil an der Empfindung des Widerstandes zu haben scheint. Daß Schwere- und Widerstandsempfindung qualitativ verschieden seien, schließt Goldscheider aus dem oben erwähnten Versuch der „paradoxen Widerstandsempfindung“. Wenn die beiden Empfindungen sich qualitativ glichen, so müßte sich, meint Goldscheider, in dem Moment, wo man das am Faden gehaltene Gewicht auf den Boden aufsetzt, eine Steigerung der bis dahin vorhandenen Empfindung bemerkbar machen, während in Wirklichkeit die Schwereempfindung aufhöre und der Widerstandsempfindung Platz mache. Ich kann diese Überlegung nicht ausschlaggebend finden, um daraufhin die Schwereempfindung und Widerstandsempfindung für spezifisch verschiedene Empfindungsqualitäten zu erklären. Näheres Eingehen auf diese Frage ist hier ausgeschlossen.

V. Der Schwindel und die Drehungsreflexe.

1. Die Arten des Schwindels und die Bedingungen für seine Entstehung.

Unter der Bezeichnung Schwindel werden recht verschiedenartige subjektive Erscheinungen zusammengefaßt, die zum Teil als rein physiologisch, zum anderen Teil als pathologisch zu bezeichnen sind. Schwindel nennt man unter anderem das Unbehagen, das viele Menschen befällt, wenn sie aus großer Höhe hinabblicken oder an steiler Wand hinaufblicken. Dies Gefühl kann auch bei der bloßen Vorstellung einer derartigen Situation auftreten; es kann mit einer Art Angstgefühl verbunden sein, doch ist dies nicht unbedingt notwendig.

In der Physiologie und Pathologie wird das Wort Schwindel meistens in anderer Bedeutung gebraucht, nämlich als Ausdruck für eine Täuschung über den Bewegungszustand des Körpers. Im Zustande des Schwindels glaubt man irrtümlich, die umgebenden Objekte drehen sich um den Körper oder dieser drehe sich um irgend eine Achse. Die Täuschung tritt sowohl bei offenen wie bei geschlossenen Augen ein, es scheinen sich die gesehenen, wie unter Umständen auch die getasteten Gegenstände zu bewegen, und auch wenn man mit geschlossenen Augen frei steht oder sitzt, ohne mit den Händen etwas zu berühren, tritt die Illusion der Drehung des Körpers im Raume oder des Raumes um den Körper ein. Welche von diesen beiden Täuschungen auftritt, hängt offenbar von verschiedenen Umständen ab, die sich schwer übersehen und experimentell kaum beherrschen lassen. Unbehagen kann auch bei dieser Art Schwindel hinzukommen, gehört aber nicht so sehr zum Wesen der Sache wie bei dem Schwindel beim Blick aus der Höhe („Höhenschwindel“). Wir beschäftigen uns hier nur mit dem Schwindel der zweiten Art („Scheinbewegungsschwindel“).

Man könnte diese Art Schwindel etwa definieren als eine (häufig mit dem Gefühl des Unbehagens verknüpfte) Täuschung über die augenblickliche Stabilität des Körpers; die Täuschung besteht entweder darin, daß man den eigenen Körper bewegt glaubt oder daß man den Eindruck hat, die tatsächlich feststehenden Objekte der Umgebung bewegten sich, und der Körper stände ruhig. Hierin liegt freilich weder eine erschöpfende, noch eine für alle Fälle ausreichende Begriffsbestimmung des Schwindels. Zutreffender, aber den theoretischen Erörterungen der späteren Abschnitte etwas voreilend können wir den Schwindel definieren als den Ausdruck eines Mißverhältnisses zwischen den Empfindungen des Bewegungszustandes unseres Körpers, die uns durch das Ohrlabyrinth vermittelt werden, und denjenigen, die die übrigen Sinne zur Quelle haben. Wenn ein Teil der Sinnesorgane signalisiert: der Körper ist in Ruhe, und ein anderer Teil signalisiert: der Körper ist in Bewegung, so resultiert Schwindel, ebenso wenn die Sinnesorgane bezüglich der Umgebung des Körpers widersprechende Eindrücke vermitteln.

Die Bedingungen für das Zustandekommen des Scheinbewegungsschwindels sind sehr mannigfaltig. Ziemlich vollständig zusammengestellt wurden sie schon vor langer Zeit (1826) von Purkinje¹⁾, der freilich, wie auch viele neuere Forscher, unter den Schwindelerscheinungen die bei Tieren objektiv nachweisbaren motorischen Reaktionen mitrechnete, die auch beim Menschen mit den Schwindelgefühlen verknüpft sein können und sich in der Hauptsache als eine Gegenbewegung gegen eine wahre oder eine vorgetäuschte Bewegung darstellen.

Wir können, auf Purkinjes Einteilung weiter bauend, folgende Entstehungsursachen für den Schwindel aufzählen:

¹⁾ Diese Zusammenstellung findet sich im zweiten Bulletin der naturw. u. bot. Sektion der schles. Ges. f. vaterl. Kultur im Jahre 1826. Abgedruckt nebst den anderen Bulletins über den Schwindel in Auberts physiologischen Studien über die Orientierung, Tübingen 1888. Außerdem ist zu erwähnen Purkinjes Arbeit: Beiträge zur näheren Kenntnis des Schwindels. Medizin. Jahrb. d. österr. Staates (2) 6, 79, 1820.

1. Drehbewegungen des Körpers um eine beliebige im Körper gelegene Achse.

2. Gewisse Progressivbewegungen des Körpers in gekrümmter Bahn, die sich im allgemeinen nach dem Schema der Rotation um eine außerhalb des Körpers gelegene Achse auffassen lassen. Insbesondere kommen hierbei oszillierende Bewegungen in Betracht, wie sie die Schaukeln verschiedener Konstruktion und das schwankende Schiff ergeben. Doch wirken auch kontinuierliche Bewegungen (Karussellbewegung) in gleicher Weise schwindelerzeugend.

3. Durchleitung des galvanischen Stromes durch den Kopf in der Querrichtung, namentlich von Ohr zu Ohr.

4. Lokale Reize und Verletzungen in verschiedenen Teilen des Gehirns (Abscesse, Echinococcen oder Hydatiden, apoplektische Herde).

5. Anämie des Gehirns bei beginnender Ohnmacht und verwandten Zuständen.

6. Gewisse Giftwirkungen, namentlich die des Alkohols. Purkinje gibt (l. c.) an, daß besonders starker Schwindel schon bei den gewöhnlichen Körperbewegungen eintritt, wenn eine Mischung von Weingeist und „Terpentinspiritus“ eingenommen worden ist (schon 20 Tropfen sollen genügen).

7. Bei offenen Augen kann Schwindel unter allen den Bedingungen entstehen, bei denen das Binokularsehen plötzlich gestört oder aufgehoben ist, bei Augenmuskellähmungen, beim Tragen unüberwindbarer Prismen, aber auch, wenn dem einen Auge ein sehr unscharfes Bild, dem anderen ein scharfes geboten wird.

8. Wenn die übrigen Sinne mit Ausnahme des Gesichtssinnes die Wahrnehmung des Ruhezustandes unseres Körpers vermitteln, gleichzeitig aber Gesichtswahrnehmungen Bewegungen des Körpers vortäuschen, tritt ebenfalls Schwindel ein.

9. Bei offenen wie bei geschlossenen Augen kann starker Schwindel infolge von Erkrankungen des inneren Ohres (Labyrinthes) auftreten. Er ist z. B. eines der wichtigsten Symptome der sogenannten Ménièreschen Krankheit (s. u.).

Eine etwas eingehendere Besprechung kann hier nur einem Teil dieser Entstehungsursachen des Schwindels zuteil werden.

Am bekanntesten und wichtigsten ist der Drehschwindel, der bei Rotation des Körpers um seine Längsachse, aber auch bei passiver Rotation um eine zu dieser Längsachse parallele Achse (Karussellbewegung) auftritt. Während solcher Rotation ist subjektiv bemerkbar eine Desorientierung über die Lage des Körpers relativ zu den umgebenden Objekten, zugleich ein mehr oder weniger ausgesprochenes Unbehagen, das sich bis zu wirklicher Übelkeit (Ekel) steigern kann; sehr bald hat man nicht mehr den Eindruck, daß nur man selbst bewegt werde, die umgebenden Objekte fangen scheinbar an sich auch zu drehen, sie stehen nicht mehr fest. Solange man z. B. auf dem Karussell noch den Eindruck hat, daß die umgebenden Häuser und Bäume fest stehen, pflegt auch kein eigentlicher Schwindel aufzutreten.

Nach einer längeren und hinreichend schnellen Drehung in einem bestimmten Sinne tritt beim Anhalten die Empfindung der Drehung im umgekehrten Sinne auf, vorausgesetzt, daß während der Drehung die Augen

geschlossen waren oder daß im Gesichtsfelde sich nur Objekte befanden, die die Drehung vollständig mitmachten (Machscher Drehschwindel).

Hat man aber während der Drehung die feststehenden Objekte an sich vorbeipassieren sehen, so tritt als Nachempfindung eine Scheinbewegung der Gesichtsobjekte in der gleichen Richtung ein wie während der ursprünglichen Drehung (Purkinjescher Drehschwindel).

Drehschwindel der letzteren Art fehlt bei mir fast völlig, ich bemerke ihn höchstens in Andeutungen. Dagegen habe ich nach aktiven Rotationen um die aufrechte Körperlängsachse das deutliche Gefühl, daß die Rotation im gleichen Sinne noch fortbestehe, und zwar sowohl bei offenen wie bei geschlossenen Augen. Dabei besteht ein Zwang, diese Drehbewegung wirklich fortzusetzen; nach hinreichend langer Rotation wird dieser Zwang unwiderstehlich. Scheinbewegung der umgebenden Gegenstände fehlt dabei.

In dieser Hinsicht bestehen erhebliche individuelle Differenzen. Personen, bei denen eine Nachwirkung der Rotation in dem eben beschriebenen Sinne besteht, vertragen bekanntlich das Tanzen mit nur einigermaßen schneller Drehung nicht.

Der ältere Darwin¹⁾ und Purkinje²⁾ fanden, daß die Richtung des Drehschwindels ganz wesentlich von der Haltung des Kopfes während der (aktiven oder passiven) Drehung bestimmt wird. „So ist, wenn man das Gesicht während dem Sichdrehen nach oben wendet, die Richtung des Schwindels, sobald der Kopf wieder in seine gewöhnliche Lage gebracht wird, ein senkrechtes Rad, dessen Querdurchmesser von einer Seite zur anderen geht. Wird der Kopf bei dem Sichdrehen auf die eine oder andere Schulter gelegt, so ist der Schwindel in der Richtung eines senkrechten Rades, dessen Querdurchmesser von vorn nach hinten geht.“

Dasselbe gilt für die bei mir eintretenden (scheinbaren) Nachdrehungen. Wende ich bei aktiver Rotation um die Körperachse den Blick zur Decke hinauf, so besteht nach dem Anhalten die Bewegung in gleichem Sinne scheinbar fort, solange ich den Kopf in dieser Lage lasse. Bringe ich ihn aber wieder in die gewöhnliche Stellung, so besteht eine scheinbare Drehung um eine sagittale Achse, mit Neigung, nach der Seite zu fallen. War der Kopf während der Rotation zur Schulter geneigt, so ist die Nachwirkung bei wieder aufgerichtetem Kopf eine Scheindrehung um eine Körperquerachse mit Neigung, vorn- oder hintenüber zu fallen.

Bemerkenswert ist mit Rücksicht auf spätere theoretische Erörterungen, daß nach den Untersuchungen von James³⁾ bei zahlreichen Taubstummen durch Rotation kein Drehschwindel ausgelöst werden kann. Unter 519 Taubstummen hatten 186 keinen Drehschwindel, während unter 200 Gesunden nur einer nicht schwindlig wurde.

Auf die weniger genau untersuchten Schwindelerscheinungen bei Drehungen um außerhalb des Körpers liegende Achsen (Karussell, russische Schaukel u. dgl.) kann hier nicht eingegangen werden. Der Schwindel beim Schaukeln in der gewöhnlichen Hangeschaukel ist kompliziert. Da die Bewegung in einem bestimmten Sinne immer nur kurz dauert und gleich wieder durch die gegensinnige abgelöst wird, kommt es beim plötzlichen Anhalten

¹⁾ Zoonomia, übersetzt von Girtanner. — ²⁾ 10. Bull. d. naturw. Sektion d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1825. Abgedruckt in Auberts physiol. Studien über die Orientierung. — ³⁾ Amer. Journ. of Otology 4 (1882).

meist nicht zu deutlichen Nachempfindungen, wenigstens nicht zu Bewegungsempfindungen, sondern nur ev. zum Gefühl des unsicheren Stehens, nicht selten verbunden mit Übelkeit. Auch kann hier wie bei der Nachwirkung des Schlingerns und Stampfens eines Schiffes die eigentümliche Erscheinung einer rhythmischen Nachempfindung auftreten, d. h. man hat nach längerer Zeit die Empfindung, als ob die rhythmische Bewegung noch immer anhielte. Genauer sind diese Eindrücke, die oft erst nach einer beträchtlichen Latenzzeit auftreten, meines Wissens nicht erforscht.

Alle die besprochenen Erscheinungen des Drehschwindels treten, allerdings im verminderten Maße, auch auf, wenn die Gesichtswahrnehmungen während und nach der Rotation ausgeschlossen bleiben. Der auf dem Karussell schwindlig Gewordene fühlt bei geschlossenen Augen gleichsam den Boden unter den Tastflächen seiner Füße weggleiten, und dem bei Rotation um die Längsachse (Tanzbewegung) schwindlig Gewordenen scheint der Tisch oder Stuhl, an dem er sich bei geschlossenen Augen hält, seitwärts auszuweichen.

Ob ein Mensch, der weder durch den Gesichtssinn, noch durch den Tast- und Muskelsinn die umgebenden Gegenstände wahrnimmt, schwindlig werden (d. h. das Gefühl des Schwindels haben) kann, ist nicht bekannt. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß er die objektiven Schwindelercheinungen, das Taumeln nach einer Rotation, zeigen wird, richtigen Schwindel aber nicht oder nur in geringem Maße fühlen würde.

Der sogenannte „galvanische Schwindel“ ist schon von sehr vielen Autoren untersucht und beschrieben worden. Die ersten genaueren Beobachtungen rühren von Purkinje¹⁾, Remak²⁾ und Brenner³⁾ her. Hitzig⁴⁾ behandelte die Erscheinungen des galvanischen Schwindels in ausführlicher Abhandlung, ebenso später Kny⁵⁾.

Der galvanische Schwindel tritt am leichtesten auf bei Querdurchströmung des Kopfes, wobei die Elektroden beiderseits in der *Fossa mastoidea* aufgesetzt sind. Querdurchströmung weiter vorn oder hinten wirkt schwächer, ebenso Schrägdurchströmung. Durchströmung in der Richtung von vorn nach hinten wirkt bei mäßiger Stromstärke gar nicht schwindelerzeugend.

Die Empfindlichkeit verschiedener Personen erweist sich als sehr verschieden, bei manchen Personen bewirkt schon ein Strom von vier bis fünf Daniells Schwindel, andere brauchen (bei gleichen Zuleitungsverhältnissen) das Doppelte. Am reinsten ist die Erscheinung bei geschlossenen Augen oder im Dunkeln zu beobachten. Man hat bei Stromschluß das Gefühl des Umsinkens nach der Kathodenseite, bei Stromöffnung das Gefühl der umgekehrten Bewegung. Da die vom Rumpf und den Extremitäten ausgehenden Hautsensationen mit dieser Scheinbewegung in Widerspruch stehen, qualifiziert sich das durch den Strom bewirkte Gefühl deutlich als Schwindelgefühl.

Bei schwachen Reizen tritt eine objektiv nachweisbare Reaktion weder bei Stromschluß noch -Öffnung ein. Bei stärkeren Strömen wird eine solche bemerkbar, und zwar in Form einer Gegenbewegung gegen die Scheinbewegung,

¹⁾ Rusts Magazin f. d. ges. Heilk. 23, 297, 1827. — ²⁾ Galvanotherapie d. Nerven- und Muskelkrankheiten, Berlin 1858. — ³⁾ Unters. u. Beobacht. a. d. Gebiete d. Elektrotherapie, Leipzig 1868. — ⁴⁾ Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1871 und Gesamm. Abhandl. 1, 336. — ⁵⁾ Arch. f. Psychiatr. 18 (3).

d. h. man neigt Kopf und Rumpf beim Stromschluß nach der Anode, bei Öffnung nach der Kathode hin.

Eine im Dunkeln frei stehende Person kann schon durch mäßig starke Ströme zum Umstürzen nach der Anodenseite gebracht werden. Bei schwachen Strömen hört der Schwindel nach der Schließung wie nach der Öffnung aber bald auf. Bei starken Strömen ist während der Durchströmung dauerndes Schwindelgefühl vorhanden, und auch der Kathodenöffnungsschwindel hält minutenlang an.

Bei geöffneten Augen treten Scheinbewegungen der Gesichtsobjekte auf, und zwar namentlich bei starken Strömen in ziemlich komplizierter Weise. Abweichend von Hitzig und Kny finde ich unter geeigneten Umständen das Auftreten von Scheinbewegungen als erstes Symptom der Stromwirkung, d. h. bei Stromstärken, die noch keinen Schwindel machen. Die hier in Betracht kommenden Scheinbewegungen beschrieb schon Purkinje. Es ist im wesentlichen eine Kreisbewegung des gesamten Gesichtsfeldes. „Die Richtung der Kreisbewegung dieses Schwindels geht aufwärts von der rechten zur linken Seite, wenn der Kupferpol im rechten Ohre, der Zinkpol im linken ist.“ (Purkinje, l. c.)

Am leichtesten und schon bei ganz schwacher Galvanisierung beobachtet man diese Scheindrehung des Gesichtsfeldes, wenn man im dunklen Raume eine isolierte leuchtende Linie betrachtet. Diese Linie, die vertikal gestellt sein möge, macht bei Stromschluß mit ihrem oberen Ende einen Ausschlag nach der Kathodenseite und erscheint dann, solange der Strom geschlossen ist, in andauernder Drehbewegung in der gleichen Richtung. Dabei ist die paradoxe Erscheinung zu bemerken, daß trotz dieser anhaltenden Scheindrehung die Linie sich nicht weiter von der Vertikallage zu entfernen scheint als im Moment des Stromschlusses.

Um im hellen Zimmer, wenn das Gesichtsfeld mit den Bildern der umgebenden Gegenstände erfüllt ist, nennenswerte Scheinbewegungen zu erzielen, bedarf es wesentlich höherer Stromstärken.

Auch wenn man, auf dem Rücken liegend, eine an der Decke angebrachte Linie betrachtet, macht diese bei Durchleitung des Stromes von Ohr zu Ohr andauernde Drehbewegung, die aber (abweichend von dem soeben erwähnten Falle der vertikalen Linie) bald zu einer völligen Desorientierung über die Lage der gesehenen Linie relativ zu den Körperachsen führt. Es gibt für unseren Gesichtssinn auf horizontaler Fläche keine Richtung, die so ausgezeichnet wäre wie die vertikale Richtung einer auf vertikaler Ebene gezeichneten Geraden. Vgl. hierzu: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 16, 384 f.

Daß während des Eintrittes galvanischen Schwindels objektiv nachweisbare Augenbewegungen zwangsmäßig, d. h. ohne Wissen und Willen der Versuchsperson, auftreten, dürfte Hitzig zuerst festgestellt haben. Um sie nachzuweisen, bedarf es schon ziemlich starker Ströme. Man beobachtet horizontalen Nystagmus, d. h. eine schnell ruckende Bewegung in der Richtung des positiven Stromes, gefolgt von langsamerer Rückbewegung. Damit verknüpft sich, wie es scheint stets, eine Rollbewegung des Bulbus, bei der das obere Ende des Vertikalmeridians in die Richtung des positiven Stromes, also zur Kathode hin abgelenkt wird.

Diese Rollbewegung, welche das Auftreten der Purkinjeschen Radrehung des Gesichtsfeldes im Moment des Stromschlusses erklärt und somit

die Hauptursache des galvanischen Schwindels ist, erfolgt (wenigstens bei mir) schon bei Stromstärken, bei denen ein horizontaler Nystagmus noch völlig fehlt.

Der langsamen Scheindrehung des Gesichtsfeldes während der dauernden Durchströmung entspricht natürlich keine dauernde Rotation des Auges, und selbst das Bestehen eines minimalen, dem objektiven Nachweis entzogenen rotatorischen Nystagmus ist nicht recht wahrscheinlich. Es ist daran zu erinnern, daß auch bei Schiefhaltung des Kopfes ohne Galvanisierung eine im Dunkeln isoliert gesehene Lichtlinie anhaltend langsame Scheindrehung erfährt.

Über den Effekt isolierter elektrischer Reizung einzelner Bogengänge vgl. unten S. 788.

Oben wurde der Satz aufgestellt, daß Schwindel im allgemeinen dann auftritt, wenn die Angaben des Labyrinths einerseits und der übrigen Sinnesorgane andererseits über den Bewegungszustand des Körpers in Widerspruch miteinander stehen. Die bisher besprochenen Erscheinungen des Drehwindels sowohl wie die des galvanischen Schwindels werden nun heutzutage wohl fast von allen Autoren so aufgefaßt, daß das Labyrinth (das Bogengangsystem), durch mechanischen oder elektrischen Reiz erregt, Bewegungsempfindung, speziell Drehungsempfindung auslöst; sobald diese Empfindungen mit den vom Gesichts- und Tastsinn vermittelten in Widerspruch geraten, tritt Desorientierung über den Bewegungszustand, mit anderen Worten Schwindel ein.

Umgekehrt kann nun aber auch das Auge die eigentliche Auslösungsstelle für das Schwindelgefühl sein. Wenn die spezifischen Organe der Bewegungsempfindungen und der Tastempfindung die Erkenntnis vermitteln, daß der Körper unbewegt ist, und nun ein Gesichtseindruck eintritt, den wir gewohnheitsmäßig auf eine Körper- oder Kopfbewegung beziehen, tritt Schwindel auf. Begreiflicherweise kann dieser Fall nur unter ganz bestimmten Bedingungen verwirklicht sein: Keine Desorientierung, kein Schwindel tritt ein, wenn sich ein Gesichtsobjekt bewegt, das nur einen kleinen Teil des Gesichtsfeldes einnimmt (etwa eine vor uns stehende andere Person). Selbst eine plötzlich unerwartete Bewegung verwirrt unsere Orientierung nicht. Anders liegt die Sache, wenn ein großer Teil des Gesichtsfeldes plötzlich eine gleichsinnige, gleichförmige und zumal unerwartete Bewegung ausführt; das geschieht z. B., wenn man in einen großen Spiegel blickt und dieser, ohne daß man es sogleich bemerkt, durch Luftzug leicht bewegt wird: die in ihm gespiegelten Wände des Zimmers mit allem, was an ihnen steht oder hängt, führen dann eine Scheinbewegung aus, die bei als so stabil bekannten Objekten unerwartet ist und unserem Bewußtsein leicht als Bewegung unseres eigenen Körpers erscheint. Andere Empfindungen aber haben wir nicht, die auf diese Bewegung hindeuten, daher das Resultat, das Schwindelgefühl. Ganz Ähnliches beobachtet man, wenn man an einem stehenden Eisenbahnzuge entlang geht, dessen Bild etwa die Hälfte des Gesichtsfeldes ausfüllt; beginnt der Zug sich unerwarteterweise zu bewegen, so haben wir das Gefühl, der ganze Boden drehe sich mit uns, es wird uns schwindlig. Erwarten wir in einem solchen Falle den eintretenden Bewegungsvorgang oder beobachten wir ihn mit Aufmerksamkeit, so fehlt im allgemeinen jede Spur von Schwindel.

Ich betone diesen Schwindel visuellen Ursprunges besonders, weil seine Existenz in der Regel nicht so sehr beachtet wird wie die des labyrinthären Schwindels; und doch sind beide Formen auf ganz den gleichen Umstand zurückzuführen, auf die Discrepanz zwischen den labyrinthären und den optischen Bewegungsempfindungen. Ich zweifle nicht, daß von Blinden oder von Beobachtern, die die Augen geschlossen halten, unter Umständen auch die Discrepanz zwischen den labyrinthären Empfindungen und denjenigen, die von der Haut und den Muskeln ausgelöst werden, zu Schwindel führen kann.

Ein Hinweis auf die Möglichkeit, daß selbst ein Widerspruch zwischen Gesichtseindruck und Muskelsinnseindruck Schwindel oder schwindelähnliche Gefühle erzeugen kann, scheint mir in der oben angeführten Tatsache zu liegen, daß Personen, die an Brillentragen nicht gewöhnt sind oder ungeeignete Brillen tragen, häufig angeben, daß sich alles vor ihnen zu drehen scheine, mit anderen Worten, daß sie Schwindel empfinden. Jeder kann sich von etwas Ähnlichem überzeugen, wenn er für einige Zeit eine Brille trägt, die seine Augen zu einer ungewöhnlichen, ihren muskulösen Gleichgewichtsverhältnissen nicht entsprechenden Stellung zwingt. Schon beim Aufsetzen einer solchen Gläserkombination pflegt ein unbehagliches schwindelähnliches Gefühl aufzutreten, deutlicher noch, wenn die Brille wieder abgenommen wird und die Augen wieder in ihre gewohnte Stellung zurückkehren sollen. Besonders deutlich und auch etwas länger anhaltend ist die Desorientierung nach dem Tragen von Gläsern, die eine Höhendifferenz beider Gesichtslinien erzeugen. Viel länger noch besteht ein ähnlicher Gesichtsschwindel bei plötzlich eintretenden Augenmuskellähmungen, speziell Trochlearislähmung, bzw. den diesen in ihrer physiologischen Wirkung gleichzustellenden Schieloperationen. Wenngleich dieser Schwindel mit einem richtigen Drehschwindel nicht allzuviel Ähnlichkeit mehr aufweist, ist die von den Patienten allgemein gebrauchte Bezeichnung doch immerhin beachtenswert und gibt zu erkennen, daß es sich zum mindesten um verwandte Zustände handelt.

Nach ihrer Entstehung noch weiter vom Drehschwindel abweichend und doch nicht ohne eine gewisse subjektive Ähnlichkeit ist eine eigentümliche schwindelartige Empfindung, die bei ruhiger Betrachtung verwirrender Bilder auftritt; ist z. B. auf einem Blatt Papier ein und derselbe Druck zweimal mit geringer Seiten- oder Höhenverschiebung angebracht, so gibt das einen seltsam verwirrenden Eindruck, ähnlich demjenigen bei Betrachtung einer richtigen Druckschrift mit falschem Konvergenzgrad; nur ist bei dem Doppel- oder Mehrdruck die Verwirrung noch auffringlicher, weil hier nicht eines der beiden Bilder durch Exklusion eines Auges oder Wettstreit beseitigt werden kann. In der Tat haben denn auch viele Personen bei Betrachtung eines solchen verschobenen Druckes ein geradezu peinliches Gefühl, das sie mit Schwindel zu vergleichen pflegen. Es wäre dies ein Schwindel rein visuellen Ursprunges, das Endglied der Reihe von Schwindelarten, an deren anderem Ende der (rein labyrinthäre) Drehschwindel liegt, und deren Mittelglieder in den oben erwähnten Fällen zu finden sind, bei denen die Augenmuskeln eine wichtige Rolle spielen.

Vgl. übrigens bezüglich des Gesichtsschwindels und der Scheinbewegungen oben S. 368 ff.

Über die übrigen Arten der Entstehung von Schwindel, die oben aufgezählt wurden (und zu denen wohl noch weitere hinzugerechnet werden könnten), läßt sich zurzeit vom physiologischen Standpunkte noch nicht viel sagen. Auf Grund unserer allgemeinen Auffassung über die Entstehung des Schwindels versteht es sich von selbst, daß alle diejenigen Momente, welche die Funktion des Labyrinths oder des Augenmuskelapparates durch Angriff in der Peripherie oder an irgend einem Punkte des Zentralorganes stören, Schwindel oder die Disposition zu Schwindel herbeiführen müssen, um so mehr, je schneller die Störung eintritt; daher also der Schwindel bei Labyrinthkrankungen, bei Lähmungen oder Verletzungen der Augenmuskeln oder bei irgendwelchen Erkrankungen in den Gehirnteilen, die mit diesen Organen in nahem Zusammenhange stehen, vor allem auch im Kleinhirn, auf dessen Rolle noch weiter unten zurückzukommen sein wird.

Recht beachtenswert ist jedenfalls die Tatsache, daß der Augenmuskelapparat, zufolge seiner engen funktionellen Verknüpfung mit dem Labyrinth, für die Entstehung des Schwindels eine wesentlich andere Rolle spielt als die übrige Muskulatur des Körpers. Umfangreiche Innervationsstörungen am Bewegungsapparate des ganzen Körpers, vom Kopfe an abwärts, mögen sie die centripetalen oder die centrifugalen Nervenbahnen betreffen, können die Stabilität des Körpers schwer schädigen, können auch beispielsweise das Stehen und Gehen ohne die regulierende Hilfe des Auges unmöglich machen; zu Schwindel aber führen sie nicht. Der Tabiker, der bei geschlossenen Augen umfällt, kann dabei Schwindel empfinden. Aber er fällt nicht, weil er schwindlig wäre, sondern er empfindet Schwindel infolge der plötzlichen unvorhergesehenen Drehbewegung.

Man kann nun freilich sagen, auch der Gesunde, der, durch heftige Rotation schwindlig gemacht, taumelt, tut dies nicht infolge des Schwindelgefühles, sondern weil das durch die Rotation vorübergehend geschädigte Sinnesorgan (Labyrinth) an Präzision der reflektorischen Innervation eingebüßt hat und den Körper nicht mehr stabil zu halten vermag. Aber diese Schädigung ist eben stets mit dem Gefühl des Schwindels verbunden, die Störung der reflektorischen Muskelinnervation bei Tabes u. dgl. tritt dagegen, obgleich äußerlich häufig ähnlich erscheinend, ohne Schwindel als notwendige Begleiterscheinung auf.

2. Die Reflexe bei Schieflagen des Kopfes oder des ganzen Körpers.

Bei gewissen Progressivbewegungen in geradliniger oder krummer Bahn sowie bei Drehungen des Körpers um irgend eine Achse treten bestimmte Reflexe auf. Wir können hier in der Hauptsache absehen von gewissen Reflexbewegungen, die in den Extremitäten auftreten können, wenn der Körper mit erheblicher Geschwindigkeit nach unten, in der Richtung der Schwere sinkt oder stürzt; das Erheben der Hände, der Versuch, etwas Festes zu ergreifen, Reaktionen, die hierbei fast regelmäßig beobachtet werden, könnten allerdings als echte Reflexbewegungen bezeichnet werden, denn sie sind schon beim kleinen Kinde, das noch keinerlei Erfahrung über die eventuelle Zweckmäßigkeit dieser Bewegungen hat, deutlich ausgebildet. In

dieselbe Kategorie dürften die Bewegungen gehören, welche die Katze ausführt, um beim Falle aus der Höhe auf die Füße zu fallen.

Mehr Interesse bietet eine andere Gruppe von Reflexen, die aufs engste mit Bewegungen des Körpers verknüpft sind.

Am genauesten erforscht sind die von der Lageveränderung abhängigen Augenbewegungen¹⁾. Wird der Kopf um eine sagittale Achse seitwärts zur Schulter geneigt, so führen beide Augen sogenannte Rollungen oder Raddrehungen in entgegengesetzter Richtung aus. Die Richtung der Blicklinien kann dabei unverändert bleiben, es ist eine reine Rollung des Bulbus annähernd um die Blicklinie als Achse, falls der Blick geradeaus in die Ferne gerichtet ist.

Hunter, der diese Rollungen zum ersten Male beschrieb, glaubte, sie kompensierten die Kopfdrehung völlig, so daß der Vertikalmeridian der Netzhaut zunächst vertikal bliebe. Beim Anhalten der Bewegung aber sollte die Bewegung alsbald wieder völlig rückgängig werden, auch wenn der Kopf in der schiefen Lage verharrte. J. Müller bestritt dies. A. Hueck wiederum meinte, Kopfnigungen bis zu 25 bis 28° würden völlig kompensiert. Darüber hinaus sollte das Auge den Kopfbewegungen folgen. In der Folgezeit wurden dann die Raddrehungen wieder von verschiedenen Autoren bestritten, von anderer Seite wurde ihre Existenz wieder nachgewiesen (Zusammenstellung der Literatur s. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 3, 331).

A. Nagel²⁾ maß die kompensatorischen Raddrehungen mit Hilfe seines Hornhautastigmatismus und fand, daß etwa ein Sechstel der Kopfnigung durch Raddrehung kompensiert werde. Mulder³⁾ zeigte dann, daß eine Proportionalität zwischen Kopfdrehung und Bulbusdrehung nicht bestehe, was ich⁴⁾ bestätigen konnte, und zwar mittels der gleichen Versuchsmethode (Bestimmung des blinden Fleckes), durch die Contejean und Delmas⁵⁾ wieder einmal die Nichtexistenz von kompensatorischen Raddrehungen hatten nachweisen wollen.

Wenn ich den Kopf um die Blicklinie des geradeaus gerichteten rechten Auges nach rechts neige, bleibt das Auge durch kompensatorische Rollung um Beträge zurück, die aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich sind (Mittel aus 20 Versuchsreihen):

Kopfdrehung	10°	20°	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°	100°
Raddrehungswinkel	1,3°	3,8°	5,2°	5,4°	6,3°	6,7°	6,8°	8,0°	8,1°	8,6°
Kompensiert wurden somit)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
von der Kopfdrehung . . .)	7,7	5,2	5,8	7,4	7,9	9	10,3	10	11,1	11,8

Fig. 125 (a. f. S.) veranschaulicht dieses Resultat.

Delage⁶⁾ hat die Untersuchung auf alle vier Quadranten der Kreisdrehung ausgedehnt. Seine Ergebnisse scheinen indessen mit einer gewissen, wohl in der Methode begründeten Unsicherheit behaftet zu sein, da sie in einem bestimmten Punkte, der unten S. 773 erwähnt wird, von den Resultaten anderer Beobachter abweichen.

¹⁾ Vgl. auch oben S. 317 f. — ²⁾ Arch. f. Ophthalmol. 17, 247, 1871. —

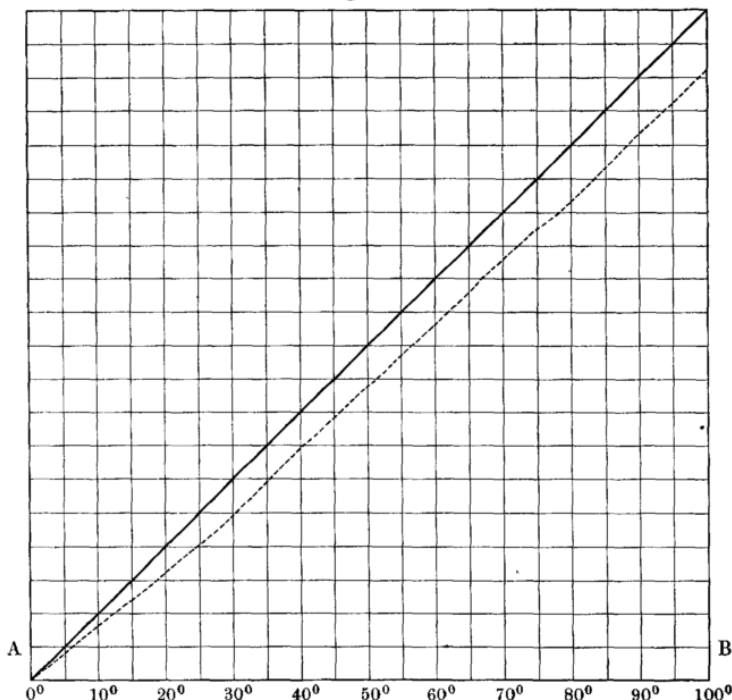
³⁾ Ebenda 21, 68, 1875. — ⁴⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 12, 331. —

⁵⁾ Arch. de physiol. (5), 6, 687, 1894. — ⁶⁾ Arch. zool. expér. (4), 1, 261—306, 1903.

Bei Tieren können die Rollungen leichter gemessen werden. Daß bei vielen Tieren solche vorkommen, hatte schon Hueck (l. c.) und v. Gräfe¹⁾ gesehen. Besonders ausgiebig sind die Drehungen bei Kaninchen und anderen Nagern, hier am ausgeprägtesten bei Drehung des Kopfes um die Querachse.

Zur Demonstration der kompensatorischen Augenbewegungen eignen sich Kaninchen sehr gut. Man schneidet die langen Haare in der Umgebung des Auges ab, kokainisiert dieses und legt auf den Corneascheitel einen etwa 5 cm langen, in der Mitte 3 mm breiten, an den Enden sich verschmälern den Streifen Löschkarton auf, der durch Capillarität von selbst anklebt. Erteilt man dann dem Kopfe passive Drehungen um die Querachse, so erkennt man leicht die starken kompen

Fig. 125.



Dauernde kompensatorische Rollungen bei Seitwärtsneigung des Kopfes. Die untenstehenden Zahlen geben die Kopfneigung an. Aus dem Verhältnis, in dem die über einer Zahl stehende und bis zu der ausgezogenen Diagonale reichende Ordinate durch die punktierte Linie geteilt wird, ergibt sich, wie groß der durch Bulbusrollung kompensierte Teil der Kopfneigung ist.

satorischen Rollungen. Fesselung des Tieres und Anlegen eines Lidhalters ist überflüssig. Auch bei Fröschen gelingt diese Demonstration leicht.

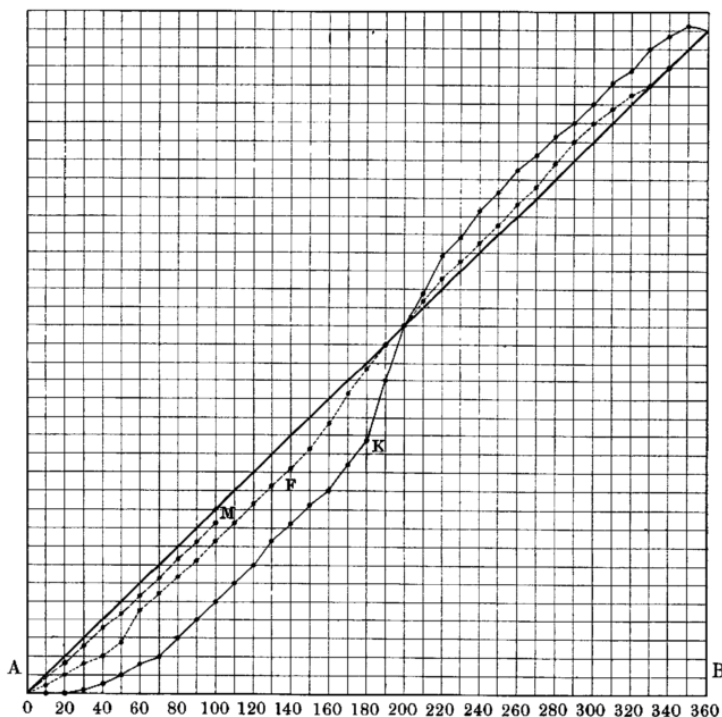
In Fig. 126 sind die Bulbusrollungen eines Frosches und eines Kaninchens nach demselben Prinzip wiedergegeben, wie oben in Fig. 125 die meines eigenen rechten Auges. Die letztere Kurve ist auch in die Fig. 126 mit aufgenommen. Die Diagonale des Quadrates repräsentiert aber hier die Kopfdrehung um 360° , für Kaninchen und Frosch um die Querachse, für den Menschen um die sagittale Achse des Kopfes. Man erkennt leicht, daß beim Kaninchen die Kopfdrehungen bis zu etwa 25° durch entgegengesetzte Augenrollung völlig kompensiert werden, und zwar geschieht dies dauernd, das Auge bleibt in dieser Stellung stehen. Sehr bemerkenswert ist, daß die bei diesen Untersuchungen gewonnenen Kurven verschieden aussehen je nach der Drehungsrichtung, die man dem Tiere erteilt. Das-

¹⁾ Arch. f. Ophthalmol. 1, 28, 1854.

selbe hat neuerdings Delage¹⁾ in interessanten Versuchsreihen für seine eigenen Augen festgestellt, indem er sich, auf einem Stuhle unbeweglich befestigt, um eine Achse drehen ließ, die in sagittaler Richtung durch die Nasenwurzel ging, und zwar um volle 360°. Die Messung der hierbei eintretenden Rollungen vermochte er nach der von Javal²⁾ und A. Nagel³⁾ angewandten Methode mit Hilfe seines Hornhautastigmatismus zu bewerkstelligen.

Delage fand, ebenso wie ich früher bei Tieren, daß nicht etwa einer bestimmten Seitenneigung des Kopfes ein bestimmter Rollungswinkel entspricht (hierbei ist konstante Einhaltung der Blickrichtung vorausgesetzt), sondern daß der

Fig. 126.



Graphische Darstellung der kompensatorischen Rollungen bei Drehung des Kopfes um die Augenachse, M vom Menschen, F vom Frosch, K vom Kaninchen. Das Ordinatenstück zwischen der ausgezogenen Diagonale und der Kurve gibt in Winkelgraden an, um wieviel der Augapfel hinter der Kopfdrehung zurückbleibt (unterer Teil der Figur) oder ihr vorausliegt (oberer Teil der Figur) — negative und positive Rollung.

Rollungswinkel im allgemeinen ein verschiedener ist, je nachdem die betreffende Seitenneigung durch Drehung rechtsherum oder linksherum erreicht wurde.

Die überraschende Angabe Delages, daß bei einer bestimmten Seitenneigung beide Augen zwar gleichsinnige, aber im allgemeinen verschieden große Rollungen (im Sinne der Kompensation der Kopfdrehung) ausführen, konnte von Angier⁴⁾ nicht bestätigt werden. Weder für ihn selbst, noch für mich und andere Versuchspersonen traf jene Angabe zu, die also wohl auf einer persönlichen Besonderheit des Augenmuskelapparates bei Delage beruhen muß. Angier untersuchte die Augenstellung mit Hilfe von Nachbildern.

¹⁾ Arch. de zool. expér. (4) 1 (1903). — ²⁾ In der französischen Ausgabe von Helmholtz' Physiologischer Optik, S. 671. — ³⁾ v. Gräfes Arch. f. Ophthalm. 17, 247, 1871. — ⁴⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. 37, 1905.

Wegen der zum Teil recht erheblichen Verschiedenheiten, welche die kompensatorischen Raddrehungen bei verschiedenen Tierklassen aufweisen, vgl. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 12, 346 f. Dort ist auch beschrieben, wie bei manchen Tieren mit leichtbeweglicher Halswirbelsäule die kompensatorischen Augenbewegungen durch entsprechende Drehungen des ganzen Kopfes ergänzt oder (bei Tieren mit unbeweglichen Augen, wie den Eulen) ersetzt werden.

Bei Tieren sieht man auch häufig andere Kopfbewegungen als solche um die Augenachse durch Augenbewegungen teilweise kompensiert. Sehr bekannt ist das von den Fischen, die im allgemeinen die Tendenz erkennen lassen, bei Schwankungen des Körpers um seine Längsachse die Äquatorialebenen der Augen vertikal zu erhalten. Auch beim Menschen kommt Ähnliches vor. Breuer¹⁾ hat gefunden, daß Blinde Drehungen des Kopfes um die Querachse (also mit Hebung und Senkung des Kinnes) mit Hebung und Senkung der Augenachsen kompensieren. Am Sehenden kann man dies weniger leicht demonstrieren, weil die Fixationstendenz hemmend wirkt. Kleine Kinder zeigen dagegen diese Kompensationsbewegungen, die entschieden reflektorischen Charakter tragen, zuweilen sehr deutlich. Im Dunkelmzimmer fehlen übrigens diese Reflexbewegungen auch beim sehenden Erwachsenen nicht ganz, wovon man sich unter anderem durch Momentbeleuchtung überzeugen kann (auch durch Nachbilder). Wechselt man bei geschlossenen Augen zwischen aufrechter und vornübergebeugter Haltung und betastet währenddessen mit leicht aufgelegten Fingern die Lider, so fühlt man deutlich, wie bei der Neigung nach vorn die Hornhaut nach oben, bei der Aufrichtung nach abwärts rollt.

Neben diesen Bewegungen der Augen, die zu einer von der normalen Ruhe- und Gleichgewichtsstellung abweichenden Lage der Augen führen, gibt es auch solche, die nur vorübergehend sind und mit dem Aufhören der Kopfbewegung rückgängig werden. Sie werden im folgenden Abschnitte besprochen.

3. Die sogenannten objektiven Schwindelerscheinungen.

Unter den gleichen Bedingungen, unter denen Schwindel entsteht, lassen sich gewisse objektive Reaktionen an den vom Schwindel befallenen Individuen erkennen. Da sie auch bei Tieren beobachtet werden können und hier die Möglichkeit vorliegt, sie zu weit höherer Intensität zu treiben als beim Menschen, hat man die Untersuchungen an Tieren begrifflicher Weise besonders häufig und gründlich angestellt. Viele Autoren bezeichnen auch die als Erfolg der raschen passiven Rotationen auftretenden Reaktionen direkt als Schwindel (Drehschwindel). Ich verstehe indessen unter Schwindel stets nur jene bestimmte Gruppe subjektiver Erscheinungen, wie wir sie im vorletzten Abschnitte behandelt haben, und vermeide die Anwendung des Ausdruckes auf die objektiven Reaktionen, weil wir uns erstens nicht davon überzeugen können, inwieweit bei Tieren mit den betreffenden Reaktionen Schwindelgefühl verknüpft ist, und weil es zweitens unter den objektiven Reaktionen solche gibt, deren Bezeichnung als Schwindel entschieden nicht paßt und auch nicht üblich ist. Die Abgrenzung solcher Reaktionen aber gegen die anderen, die man mit größerem Recht als Schwindelreaktionen bezeichnen könnte, ist

¹⁾ Med. Jahrb. d. Wien. Ärzte 1874.

eine unscharfe. Zur letzteren Gruppe gehören hauptsächlich nach Drehung auftretende Nachbewegungen des ganzen Körpers, zur ersteren Bewegungen des Kopfes, der Augen und des ganzen Körpers, die während der Rotation auftreten.

a) Augen- und Kopfnystagmus bei Rotation.

Die Erscheinungen des Nystagmus waren größtenteils schon Purkinje bekannt. Später wurden sie am Menschen besonders von Breuer, an Tieren von Ewald genauer studiert. Neuerdings hat v. Stein zahlreiche Beobachtungen über Nystagmus an Gesunden und an Ohrleidenden (Taubstummen) angestellt (Zentralbl. f. Physiol. 14, 222, 1900). Näheres Eingehen auf diese Versuche unterlasse ich, da das Neue, was sie bringen, doch wohl erst in ausführlicherer Darlegung begründet sein müßte.

Bei nicht zu langsamer Rotation um die Körperlängsachse tritt beim Menschen ein deutlicher horizontaler Augennystagmus (= Augenschwanken) auf; die Augen bleiben zunächst etwas hinter der Kopfdrehung zurück, sie führen eine gewissermaßen kompensatorische Drehung aus, durch die die Blickrichtung trotz der Kopfdrehung für eine kurze Zeit annähernd dieselbe bleibt. Alsdann geht bei anhaltender Drehung das Auge wieder in die Mittel-lage (Richtung geradeaus) zurück. Diese letztere Bewegung vollzieht sich bei weitem schneller als die erste; sie wird sogleich wieder von einer neuen kompensatorischen Drehung abgelöst usf. So kommt ein regelmäßiger Wechsel schneller und langsamer Augenbewegungen zustande, ganz ähnlich wie wenn man in der Eisenbahn zum Fenster hinausblickt und die vorüberziehenden Objekte betrachtet. Namentlich bei Kindern sieht man bekanntlich diesen Nystagmus in der Eisenbahn sehr deutlich; die Augen folgen verhältnismäßig langsam den Objekten, um bei deren Verschwinden hinter dem Fensterrahmen schnell wieder in der Fahrtrichtung vorzufliegen und ein neues Gesichtsbjekt zu erfassen. Von dem erstbeschriebenen Rotationsnystagmus unterscheidet sich aber dieser „Eisenbahnnystagmus“ ganz wesentlich dadurch, daß ersterer auch bei geschlossenen Augen, im Dunkeln und sogar bei Blinden auftritt, und daß er sich nicht willkürlich unterdrücken läßt. In der Eisenbahn kann man durchs Fenster „ins Leere“ starren, ohne ein Objekt zu fixieren, dann bleibt der Nystagmus aus, wie stets im Dunkeln.

Den Nystagmus bei Drehung mit geschlossenen Augen kann man, wie Breuer zeigte, leicht erkennen, indem man die Finger auf die geschlossenen Augenlider eines anderen legt, mit dem man sich zusammen auf einer Drehscheibe drehen läßt.

Derselbe Horizontalnystagmus tritt auch ein, wenn die Rotation um eine außerhalb des Körpers liegende senkrechte Achse erfolgt (Karussellbewegung) mit Blick nach der Achse oder von der Achse weg. Er erlischt jedoch, wenn die Rotation gleichmäßig geworden und die Bewegungsempfindung verschwunden ist.

Über den Nystagmus bzw. sein häufiges Fehlen bei Taubstummen vgl. S. 789.

Ein vollkommen analoger Nystagmus der Augen kommt auch bei Rotation des Körpers oder Kopfes um andere Achsen als die Körperlängsachse zustande. Gut bekannt ist ein solcher Nystagmus bei Drehungen um die

Sagittalachse oder um die festgestellte Blicklinie als Achse. Hierbei treten, wie schon oben (S. 771) erwähnt, kompensatorische Rollungen der Augen ein. Diese schießen anfangs erheblich über das Maß hinaus, das nachher beibehalten wird; bei einer schnellen Neigung des Kopfes auf die rechte Schulter machen beispielsweise beide Augen Drehungen mit dem oberen Ende des Vertikalmeridians nach links. Erfolgte die Kopfneigung hinreichend schnell, so ist der Impuls zur kompensatorischen Rollung so stark, daß sie die Kopfneigung fast völlig kompensiert, den vertikalen Netzhautmeridian also nahezu senkrecht hält. Sowie aber die Kopfbewegung zur Ruhe kommt, wird die Rollung durch eine entgegengesetzte Drehung wieder rückgängig, bis zu jenem relativ kleinen Betrage von Dauerkompensation der Seitenneigung, von dem oben des näheren die Rede war. Jene vorübergehende Rollung nun, die während der Kopfbewegung eintritt, ist keine kontinuierliche, sondern eine nystagmische; der Vertikalmeridian des Auges folgt zunächst immer nur einem gewissen Betrage der Kopfneigung, um dann mit einem schnellen Ruck wieder annähernd in die Vertikallage zurückzugehen. Bei einer schnellen Seitwärtsneigung des Kopfes um 90° erfolgen etwa 6 bis 10 solcher Stöße des „Nystagmus rotatorius“.

Rotiert der Körper in horizontaler Rücken- oder Bauchlage um die Blicklinie eines Auges, so erfolgen ebenfalls nystagmisch intermittierende vorübergehende Rollungen im Sinne der Drehungskompensation, sie werden jedoch, im Gegensatz zu dem Falle der vorhin beschriebenen, mit Verlagerung der Kopfachsen gegen die Vertikale verknüpften Drehungen alsbald wieder völlig rückgängig, sobald die Bewegung anhält.

Alle diese Bewegungen betreffen stets beide Augen annähernd in gleichem Maße.

Sehr wahrscheinlich, aber meines Wissens nicht bewiesen ist das Vorkommen analoger Nystagmuskuckungen bei Rotationen des Körpers um die Querachse des Kopfes.

Die hier besprochenen Nystagmen führen wie auch meistens der Nystagmus anderen Ursprungs nicht zu Scheinbewegungen der Gesichtsobjekte, sie werden subjektiv überhaupt nicht wahrgenommen (während sie objektiv am Auge eines anderen leicht zu sehen sind). Sie teilen diese Eigenschaft mit manchen willkürlichen Bewegungen von kleinem Betrage und großer Geschwindigkeit, wie sie z. B. beim Lesen stets ausgeführt werden. Vgl. über diesen Punkt unter anderen Holt¹⁾.

Sowohl horizontaler wie rotatorischer Nystagmus kommt auch bei Tieren vor. Außerdem gibt es bei Vögeln einen „Kopfnystagmus“. Eine Taube, die, auf einer Drehscheibe sitzend, rotiert wird (etwa eine Umdrehung in 1 bis 2 Sekunden), zeigt dieses Pendeln des Kopfes aufs deutlichste, ebenso wenn man die Taube vor sich in den Händen hält (Kopf nach vorn, vom Experimentator abgewandt) und nun mit dem Tiere in den Händen sich langsam auf dem Absatze umdreht. Der Kopf bleibt dauernd um ein gewisses Maß in dem der Rotation entgegengesetzten Sinne abgelenkt und pendelt nun während des Drehens nystagmisch um diese Lage. In einem speziellen, von

¹⁾ Eye-Movement and Central Anaesthesia. Psychol. Rev. 4, 1903; Harvard Psych. Studies 1, 1903.

Ewald angegebenen Falle z. B. pendelte der Kopf in horizontaler Ebene zwischen einer Ablenkung von 95 und 120°. Ewald¹⁾ nennt in solchem Falle 120° den Reaktionsendwinkel, 25° die Nystagmusphase.

b) Nachbewegungen des ganzen Körpers nach Rotation.

Bei Besprechung des Drehschwindels wurde oben schon erwähnt, daß nach anhaltenden raschen Drehungen des Körpers um die Längsachse unter Umständen der Zwang besteht, die Drehung wider Willen in gleichem Sinne noch fortzusetzen. Bei manchen Menschen bedarf es dazu nur einer einzigen vollständigen Achsendrehung des Körpers, bei anderen tritt diese Erscheinung erst nach längerer Rotation auf. Sie ist sehr wohl zu unterscheiden von der durch das Trägheitsgesetz bedingten Nachwirkung einer Drehung. Hält man eine Person, die durch mehrere rasche Umdrehungen Drehschwindel bekommen hat, plötzlich für einen Augenblick fest und läßt sie dann los, so wirkt die vorausgegangene Drehung immer noch in der Weise nach, daß Tendenz zur Weiterdrehung besteht. Da die Reaktion hauptsächlich auf Kopf und Rumpf wirkt und keine geordneten aktiven Drehbewegungen mit Hilfe der Beine auslöst, kommt nur ein Taumeln zustande. Die Person fällt um, wenn sie sich nicht festhalten kann.

Auch bei Tieren haben die auf solche Weise ausgelösten Nachbewegungen in der Regel etwas Ungeordnetes, Taumelndes an sich, doch kommt es hier leichter zu wirklichen aktiven Nachrotationen um die vorherige Achse der passiven Drehung, einmal weil bei diesen Tierversuchen meist schnellere und längere Drehungen möglich sind, als man sie beim Menschen riskieren darf, dann aber auch deshalb, weil bei den meisten Tieren das Gleichgewicht des Körpers ein viel stabileres ist als beim Menschen, der im Schwindel einfach umfällt; Vierfüßer rutschen im gleichen Falle etwas ungeschickt in sogenannter Uhrzeigerbewegung auf dem Boden herum. Auch schwimmende Wirbeltiere zeigen die Nachbewegung nach Rotation: Froschlärven, die auf der Drehscheibe rotiert worden sind, schwimmen nachher mit heftigen Schwanzschlägen in kleinen Kreisen in der Drehrichtung herum, jedoch erst von dem Entwicklungsstadium an, in welchem das Labyrinth ausgebildet ist (Schaefer²⁾). Bei wirbellosen Tieren ohne labyrinthähnliches Organ fehlen analoge Reaktionen gänzlich.

Auf manche Einzelheiten der hierher gehörigen Beobachtungen wird weiter unten bei den Erörterungen über den Auslösungsort des Drehschwindels zurückzukommen sein.

Anhaltende schnelle Rotationen des Körpers, sowohl aktive wie passive, versetzen den gesamten Nerven- und Muskelapparat des Körpers bei Mensch und Tier in einen Zustand der Unsicherheit und Schwäche, die Fähigkeit, Objekte zu fixieren, ist beeinträchtigt, das Binocularsehen ist gestört, es kann hochgradiges Übelbefinden und Erbrechen eintreten.

Die Achse der aktiven Nachdrehungen nach dem Aufhören passiver Rotation wird durch die Art der Anbringung des Tieres auf der Drehscheibe bestimmt. Das auf der Drehscheibe sitzende Kaninchen macht nachher, auf

¹⁾ Physiolog. Unters. ü. d. Endorgan d. Nerv. octavus. Wiesbaden 1892. —

²⁾ Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 7, 1 ff.

den Tisch gesetzt, Uhrzeigerbewegungen; das um die Körperlängsachse rotierte Tier rollt auch nachher um diese Achse (Mach). Die Analogie zu den oben S. 765 beschriebenen Erscheinungen des subjektiven Purkinjeschen Drehschwindels liegt auf der Hand; bestimmend ist in beiden Fällen die Lagerung des Kopfes zur Rotationsachse, nicht die des Rumpfes.

VI. Erfahrungen über die Funktionen des Labyrinths.

1. Historische und anatomische Vorbemerkungen.

Beobachtungen an Tieren waren es, die zuerst die Aufmerksamkeit auf die Beziehungen lenkten, die zwischen dem Ohrlabyrinth und der hier besprochenen Kategorie von Empfindungen heutzutage angenommen werden.

Flourens¹⁾ sah 1828, daß Verletzung und Reizung der halbkreisförmigen Kanäle (Bogengänge) der Taube Zwangsbewegungen und Verdrehungen des Kopfes im Gefolge haben. Nach Durchschneidung eines oder beider horizontaler Bogengänge fand Flourens Pendelbewegungen des Kopfes in der horizontalen Ebene, bei Durchschneidung eines der vertikalen Gänge Bewegungen in dessen Ebene. Nach ausgedehnten Zerstörungen am Labyrinth mit Erhaltung der Schnecke erschien der Gehörsinn nicht geschädigt, wohl aber die Stabilität des ganzen Körpers, die Lokomotion war schwer geschädigt, das Fliegen unmöglich.

Das Tatsächliche von Flourens' Untersuchungen wurde bald von vielen Seiten bestätigt, doch deuteten die meisten Autoren zunächst die bei Verletzung der Bogengänge entstehenden Reizerscheinungen und Zwangsbewegungen als Ausdruck subjektiver Schalleindrücke²⁾; andere³⁾ dachten an direkt oder indirekt durch die Operation bewirkte Schädigung des Kleinhirns, dessen Beziehung zu Zwangsbewegungen man schon kannte.

In ein neues bedeutungsvolles Stadium trat die Forschung nach der Funktion der Bogengänge 1870 durch die Untersuchungen von Goltz⁴⁾, der auf Grund seiner Versuche an Fröschen zu der Auffassung des Bogengangsystems als eines Sinnesorgans für das Gleichgewicht des Kopfes gelangte. Die Art, wie Goltz sich die Wirkungsweise der Bogengänge im einzelnen dachte, wurde bald durch Mach⁵⁾ und Breuer⁶⁾ als nicht zutreffend erkannt, und auch die Bezeichnung der Bogengänge als Organe des „Gleichgewichtsinns“ kann heutzutage nicht widerspruchsfrei hingenommen werden. In der Hauptsache aber hatte Goltz unzweifelhaft recht, und das Verdienst, der Forschung den richtigen und späterhin so erfolgreichen Weg gewiesen zu haben, bleibt ihm unbestritten.

¹⁾ Expériences sur les canaux semicirculaires etc. Mém. de l'Acad. 9 (1828) und Compt. rend. Acad. scienc. 52, 673. — ²⁾ Diese Auffassung wurde auch noch in neuerer Zeit vertreten, so von Vulpian, Leçons sur la physiologie du système nerveux, Paris 1866, p. 600; von A. Tomaszewicz, Diss., Zürich 1877; Laborde, Trav. Lab. physiol. Fac. méd., Paris 1885, p. 31; Preyer, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 40, 596. — ³⁾ Vgl. unter anderen: Böttcher, Arch. f. Ohrenheilk. 9, 1; Baginsky, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1881 u. 1885. — ⁴⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 3, 172. — ⁵⁾ Sitzungsber. d. Wiener Akad. 68 (1873) u. 69 (1874). — ⁶⁾ Anzeiger d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte, 1893, Nr. 7 u. Wiener med. Jahrb. 1874 u. 1875; Arch. f. d. ges. Physiol. 44, 135 und 68, 596.

Die Untersuchungen über die Funktion des Labyrinths, die sich an die Goltzsche Publikation anschlossen, zählen nach Hunderten und ihre Aufzählung an dieser Stelle erscheint daher ausgeschlossen. Abgesehen von etlichen Arbeiten, deren Ergebnis aus besonderen Gründen unten erwähnt werden muß, sei hier nur das Werk von Ewald¹⁾ über das Endorgan des *Nervus octavus* besonders genannt, in dem die sorgfältigen Untersuchungen dieses Forschers über die Funktion des Labyrinths hauptsächlich der Taube niedergelegt sind. Auch wer, wie ich, den Folgerungen Ewalds sich nicht in allen Punkten anschließen kann, wird doch die Bedeutung seiner mit großem Aufwand an Zeit und Mühe und mit glänzender Technik ausgeführten Versuche voll anerkennen. Die folgende Darstellung stützt sich denn auch in der Hauptsache auf die Angaben Ewalds.

Fig. 127.

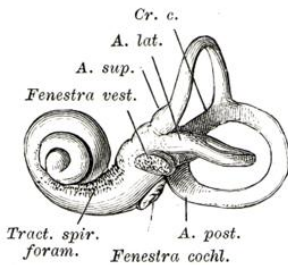


Fig. 127. Abguß des linken knöchernen Labyrinths von außen (aus Henle-Merkels Grundriß der Anatomie).

Fig. 128.

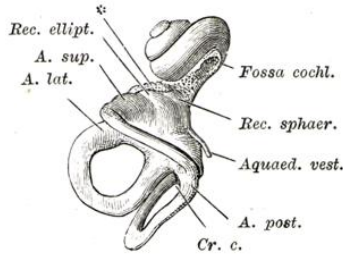
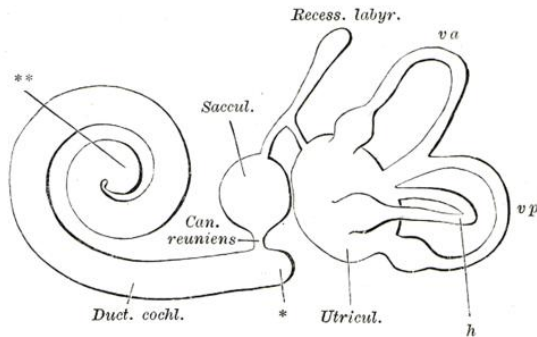


Fig. 128. Linkes knöchernes Labyrinth von oben. * Abgüsse der auf der *Pyramis vestibuli* mündenden Kanälchen. (Aus Henle-Merkels Grundriß der Anatomie.)

- A. sup. Ampulle des oberen Bogenganges.
 Cr. c. Gemeinsamer Schenkel des oberen und hinteren Bogenganges.
 A. post. Ampulle des hinteren Bogenganges.
 A. lat. Ampulle des äußeren Bogenganges.

Fig. 129.



Linkes häutiges Labyrinth von außen. *va*, *vp* vorderer, hinterer Bogengang. *h* horizontaler Bogengang. * Vorhofsblindsack, ** Kuppelblindsack des *Ductus cochlearis*. (Aus Merkel, Topographische Anatomie).

Das häutige Labyrinth, das die Endigungen des *Ramus vestibularis Nervi acustici* enthält, liegt in einem im Felsenbein ausgesparten Hohlraum, dem knöchernen Labyrinth.

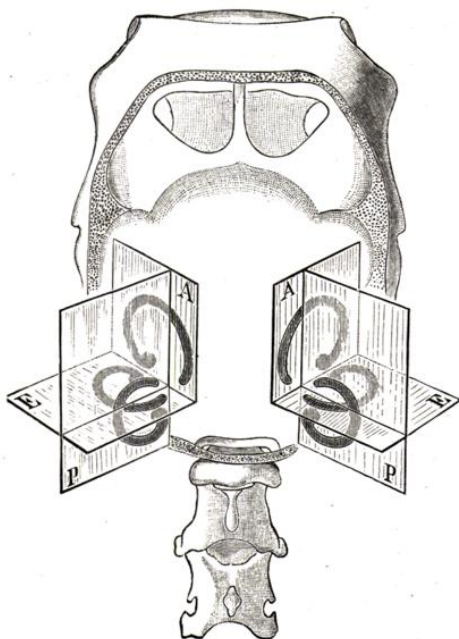
Fig. 127 zeigt einen Abguß des linken knöchernen La-

byrinths vom Menschen, vergrößert, von außen, Fig. 128 dasselbe von oben. Fig. 129 veranschaulicht die Gestalt des häutigen Labyrinths. Bei Tieren der höheren Wirbeltierklassen ist der Bau des Labyrinths demjenigen des Menschen sehr ähnlich.

¹⁾ R. Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des *Nervus octavus*. Wiesbaden (Bergmann) 1892.

Aus der schematischen Fig. 130 ist die Orientierung der Bogengänge zueinander ersichtlich. Sie sind paarweise zusammengeordnet; rechts und

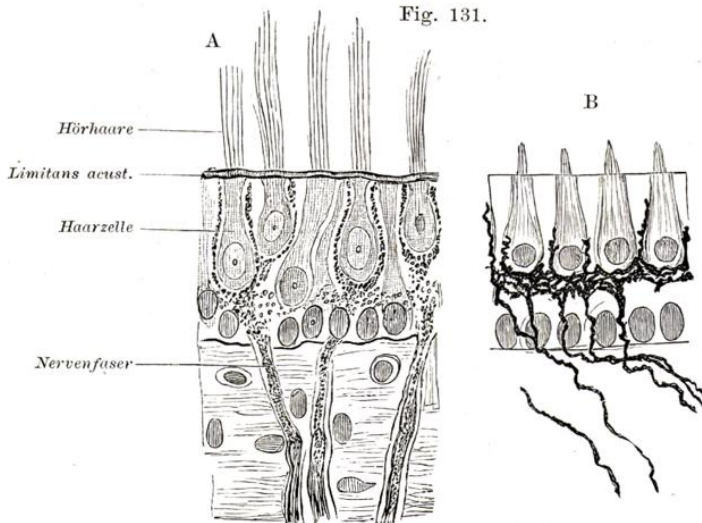
Fig. 130.



Schema der Bogengänge der Taube (nach Ewald). Man sieht von hinten in den geöffneten Schädel hinein. In der Ebene A liegt der *Canal. ant.*, in der Ebene E der *Canal. extern.*, in der Ebene P der *Canal. post.*

links entsprechen sich je die horizontalen Bogengänge, die ihren Bogen nach außen kehren. Die beiden anderen Paare verlaufen nicht in frontaler und sagittaler Ebene, sondern zwischen beiden Richtungen etwa die Mitte haltend, und zwar so, daß der rechte vordere und der linke hintere etwa parallel verlaufen, ebenso der rechte hintere parallel dem linken vorderen. Die beiden vertikalen Bogengänge jeder Seite laufen mit ihrem hinteren Schenkel zusammen, so daß im Utriculus nur fünf statt sechs Einmündungsstellen vorhanden sind. An dem einen Ende besitzt jeder Kanal eine kugelige Erweiterung, die Ampulle, in welche ein das Sinnesepithel tragender Wulst so weit vorspringt, daß dieses nahezu in die Achse des Kanals zu stehen kommt. Das Sinnesepithel (Fig. 131) trägt lange,

Fig. 131.



Sinnesepithel und Nervenendigungen in den Ampullen. A Osmiumsäurebehandlung, B Silberbehandlung. (Nach v. Lenhossék aus Henle-Merkels Grundriß der Anatomie.)

Fig. 1.

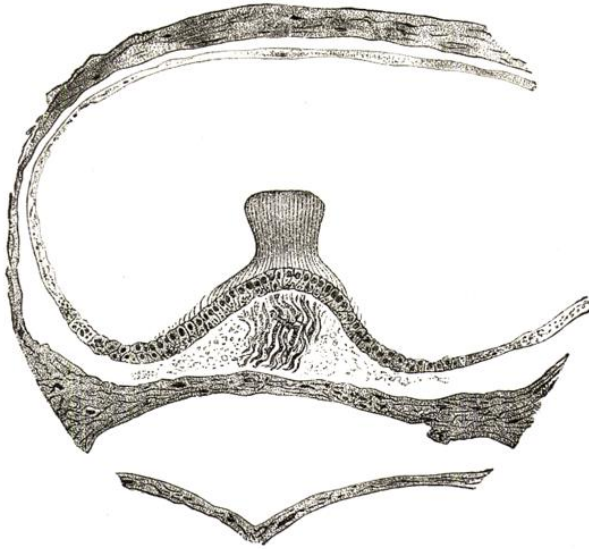


Fig. 2.

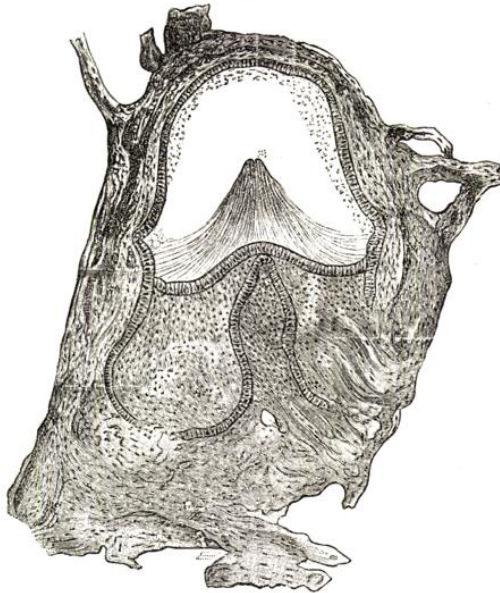


Fig. 1. Querschnitt der *Ampulla horizontalis (externa)* vom Zeisig. —
Fig. 2. Querschnitt der *Ampulla sagittalis (superior)* von der Taube
(nach Breuer).

größeren Dimensionen, als sie die gewöhnlichen Flimmerzellen aufweisen. Die Haare sind von einer schleimartigen oder gelatinösen Masse zusammengehalten, flottieren also nicht frei in der Endolymphe (vgl. Taf. II, Fig. 1 u. 2). Nicht selten findet man den ganzen Haarschopf stark auf die Seite gebogen, wie vom Winde umgelegte Halme. Bei jeder nicht ganz schonenden Präparation reißt das ganze aus Haaren und Schleimmasse bestehende Gebilde, die *Cupula terminalis*, vom Epithel ab. Näheres über den Bau der Cupula und des Epithels siehe bei G. Retzius, Biologische Untersuchungen 6 und bei J. Breuer, Sitzungsber. k. Akad. Wien, mathem.-naturw. Kl. 112 (3), 1903.

Geeignete Demonstrationspräparate der Cupula sind besonders leicht und schön vom Labyrinth des Hechtes zu gewinnen.

Die Nervenendorgane im Utriculus und Sacculus sind denjenigen der Ampullen ziemlich ähnlich gebaut. Jeder dieser beiden Labyrinthteile enthält eine sog. *Macula acustica*, zu der die Nerven treten. Die übrigen Wandteile sind nervenlos.

Das Epithel der Maculae trägt kürzere Haare als das der Cristae in den Ampullen. Ihre Spitzen sind wie bei diesen durch eine festere Masse zusammengebacken; diese Masse (Otoconium) besteht aber hier aus den sog. Otolithen, mikroskopischen Kristallen von kohlensaurem Kalk.

Da die Maculae und Cristae mit dem Hören sehr wahrscheinlich nichts zu tun haben, kann die Bezeichnung *M. u. C. „acustica“* nur noch historische Bedeutung haben. Verworn hat den Vorschlag gemacht, die „Otolithen“ der höheren wie niederen Tiere nunmehr „Statolithen“ zu nennen, eine Änderung, die ich indessen nicht eigentlich notwendig finde, da durch den Stamm „Oto“ noch keineswegs die Beziehung zum „Hören“ gegeben ist.

Fig. 132 gibt ein Bild von dem Otolithenorgan der *Macula utriculi* von der Taube. Auf der Otolithenmasse sieht man einen schleimartigen Tropfen, der nach Breuers neueren Untersuchungen durch Schleimfäden mit der Utriculuswand zusammenhängt und offenbar von dort aus erneuert und erhalten wird.

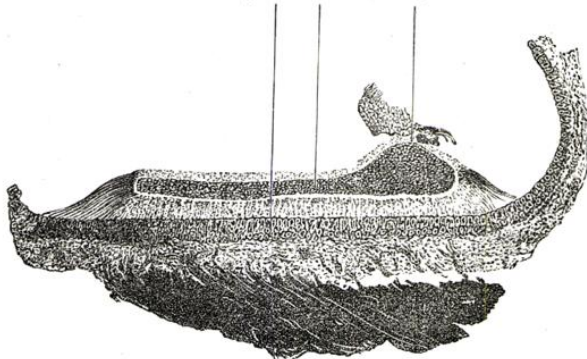
Über die Anordnung der Otoconien im Raume wird weiter unten noch zu sprechen sein.

Detaillierte Angaben über Bau und Anordnung der Sinnesepithelien sowohl

in den Ampullen wie im Utriculus und Sacculus finden sich bei Breuer in dessen Arbeit aus dem Jahre 1903 (Sitzungsber. k. Akad. d. Wissensch. Wien; mathem.-naturw. Kl. 112, III).

Fig. 132.

Epithel Otolith Tropfen



Querschnitt durch die *Macula utriculi* in der Ebene des Frontalkanals (nach J. Breuer).

2. Die Wirkung des Labyrinthverlustes bei Tieren.

Die Analyse der Funktion des Labyrinths geht am zweckmäßigsten von der Beobachtung der Erscheinungen aus, die man an Tieren nach Entfernung des Labyrinths beobachtet; wir folgen hierin der Beschreibung von R. Ewald, die ich, soweit ich sie nachgeprüft habe, durchaus bestätigen kann. Auch von anderer Seite liegen mehrfach Bestätigungen vor. Einzelne Abweichungen s. u.

Das Verhalten von Tauben nach beiderseitiger völliger Entfernung des häutigen Labyrinths. Hervorzuheben ist zunächst, daß die Wirkungen der Operation anfangs sehr auffallende und deutliche sind, daß sie aber im Laufe einiger Monate so weit zurückgehen, daß sie nur bei spezieller Prüfung bestimmter Funktionen deutlich zum Ausdruck kommen. Am interessantesten sind natürlich die dauernden Ausfallserscheinungen.

Die labyrinthlosen Tauben gehen in normaler Weise, ohne jede eigentliche ataktische Störung. Die Bewegungslust ist entschieden vermindert, doch tritt zeitweise eine gewisse Unruhe und Hast in den lokomotorischen und sonstigen Bewegungen hervor. Die Muskeln zeigen sämtlich eine abnorme Schlaffheit und die Gliedmaßen daher eine auffallende Beweglichkeit. Die „grobe Kraft“ der Muskulatur ist entschieden vermindert, wie man bei den verschiedensten Versuchen bemerkt. Ein 40 g schwerer Ring beispielsweise, der um den Hals der Taube gelegt ist, zieht bald den Kopf nach unten, während eine nicht operierte Taube dieses Gewicht leicht trägt. Eine 20 g schwere Bleikugel, die mit einem Faden am Schnabel des Tieres befestigt ist, zieht den Kopf stark nach unten. Fällt die Kugel bei den Bewegungen des Tieres nach hinten auf den Rücken, so wird der Kopf in stark rückwärts gebeugter Stellung durch das Gewicht fixiert; eine normale Taube überwindet das Gewicht mit Leichtigkeit. Der (unbeschwerte) Kopf wird, namentlich wenn die Augen verdeckt sind, etwas nach hinten übergebeugt gehalten. Die labyrinthlosen Tauben können nicht mehr fliegen, sie flattern nur kraftlos und ungeschickt auf kurze Strecken; dabei sind die Flugbewegungen wohl koordinierte. Dennoch ist der Flug entschieden schlechter als bei einer Taube ohne Großhirn¹⁾, die kraftvollere Bewegungen macht und beim Niederfliegen normal auf den Boden aufsteigt, während die labyrinthlose Taube mit dem Rumpfe heftig auf den Boden aufschlägt. Andererseits fliegt die großhirnlose Taube nur, wenn sie in die Luft geworfen wird, die labyrinthlose dagegen versucht den Flug auch zuweilen spontan. Die labyrinthlose Taube kann anfangs nicht selbständig fressen, lernt es aber bei geeigneter Behandlung mit der Zeit wieder.

Daß die Taube ohne Labyrinth noch hören sollte, ist eine Angabe Ewalds, die wohl von den meisten Autoren auf irrige Deutung seiner Versuche zurückgeführt wird. Erörterung dieser Frage erübrigt sich hier.

Die Störungen nach nur einseitiger Entfernung des Labyrinths sind von anderer Art. Sie verlieren sich übrigens nach einigen Wochen oder Monaten wieder völlig. Die Tiere können fliegen und selbständig fressen.

¹⁾ Diesen Unterschied speziell habe ich stets nachweisbar und besonders bemerkenswert gefunden.

Sind aber seit der einseitigen Operation erst wenige Tage vergangen, so sieht man der Taube die Störungen sogleich an. Sie schwankt beim Gang, fällt nicht selten um. Es entwickelt sich dann eine immer deutlicher werdende Kopfverdrehung, die bei sehenden Tieren in Anfällen von verschiedener Dauer auftritt, bei blinden Tauben dauernd wird. Stets wird der Kopf nach der operierten Seite hin geneigt. Die Drehung kann so weit gehen, daß der Scheitel nach unten kommt. Die verschiedenartigsten Reize lösen die Verdrehungsanfälle aus. Wird nun während dieses Stadiums auch das zweite Labyrinth entfernt, so bleiben die Verdrehungsanfälle sofort aus.

Prüft man, wie schwere Gewichte an das Bein einer Taube gehängt werden müssen, um das Bein passiv zu strecken, so findet man das Bein der labyrinthlosen Seite durch erheblich geringere Gewichte streckbar. An den Füßen aufgehängt, zeigt sich eine einseitig operierte Taube ebenfalls schwächer als eine normale, die sich aufzurichten und in die Höhe zu fliegen vermag, soweit es der Faden gestattet.

Eine gewisse Muskelschwäche scheint bei einseitiger Operation dauernd bestehen zu bleiben, die Kopfverdrehungen indessen verlieren sich mit der Zeit völlig.

Bei Säugetieren gelingt die Entfernung des ganzen Labyrinths lange nicht mit solcher Reinlichkeit und Eleganz wie bei Vögeln, und auch die an ihrer Stelle vielfach versuchte Durchschneidung des *Nervus acusticus* ist nicht ohne so tiefgreifende Schädigungen anderer Teile ausführbar, daß man vertrauen könnte, hier rein nur die Wirkung des Labyrinthausfalls vor sich zu haben. Ich verzichte daher auf die Beschreibung der nach solchen Operationen gemachten Beobachtungen und werde sie nur weiter unten bei einigen speziellen Fragen zu erwähnen haben.

Sehr leicht gelingt dagegen die Entfernung des ganzen Labyrinths ohne nennenswerte Nebenverletzungen bei Fröschen nach einer von Schrader¹⁾ angegebenen Methode, bei der man von der Mundhöhle aus das Felsenbein anbohrt, um das Labyrinth mit einem Häkchen herauszuholen. Die Ausführung der Operation am Frosch, die in wenigen Minuten gemacht werden kann, empfiehlt sich zu Demonstrationszwecken ganz besonders; wenn auch die Erscheinungen bei den niedriger organisierten Tieren weniger mannigfaltig sind als bei Vögeln, so stimmen sie doch im Prinzip mit den oben beschriebenen überein und führen zu den gleichen theoretischen Schlüssen wie jene.

Auch der beiderseitig labyrinthlose Frosch zeigt eine deutliche Muskelschwäche. Nimmt man ihn in die Hand, so fühlt man die Kraftlosigkeit seiner Befreiungsversuche. Er sitzt meist platter, zusammengesunken da, hebt den Kopf fast nie so in die Höhe, wie es ein gesunder Frosch oft lange Zeit hintereinander tut. Er springt viel seltener, wenn er nicht irgendwie gereizt wird. Der Sprung ist schwächer und sieht häufig ganz seltsam ungeschickt aus; zuweilen springt der Frosch fast senkrecht in die Höhe, wie es der normale nie tut. Dabei überschlägt er sich häufig und fällt nun mit dem Rücken nach unten auf den Boden, was beim gesunden Tier ebenfalls nie geschieht. Auch richtet sich der labyrinthlose Frosch lange nicht so schnell und sicher wieder auf, wenn er auf den Rücken gelegt wird. Ist er

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 41, 75.

durch einige Sprünge ermüdet, so bleibt er auch wohl lange Zeit auf dem Rücken liegen.

Sehr auffallend zeigt sich die Abnormität im Wasser. Auch hier fällt zunächst die Muskelschwäche auf; alle Bewegungen sind schlaffer und energieloser als in der Norm. Setzt man einen labyrinthlosen Frosch auf die Hand und taucht diese langsam ins Wasser, bis der Frosch untergetaucht ist, und zieht nun vorsichtig die Hand unter dem Tiere weg, so sinkt dieses nicht selten wie leblos zum Grunde, unter Beibehaltung seiner vorigen sitzenden Stellung. Wirft man das Tier dagegen ins Wasser, so macht es Schwimmbewegungen, bei denen aber ein mattes Strampeln mit beiden Beinen abwechselnd viel häufiger beobachtet wird als beim normalen Frosche. Zwischen durch sieht man dann auch wieder etliche kräftige koordinierte Schwimmschläge mit beiden Beinen gleichzeitig. Dabei ist die Haltung des Körpers im allgemeinen die normale. Doch sieht man zuweilen, was beim normalen Frosch nie vorkommt, eine Achsendrehung des Tieres, durch die für einen Augenblick die Bauchseite nach oben kommt. Daß ein Frosch eine etwas längere Strecke mit dem Bauch nach oben schwimmt, kommt spontan, soweit ich gesehen habe, nur bei ermüdeten Tieren vor, bei diesen aber sowohl gleich nach der Operation wie auch viele Wochen später. Überhaupt bleiben die hier erwähnten Erscheinungen lange, vielleicht dauernd bestehen.

Läßt man einen labyrinthlosen Frosch mit dem Bauch nach oben sacht ins Wasser fallen, so kann man meistens einige Schwimmbewegungen in dieser abnormen Lage beobachten.

Nach einseitiger Labyrinthentfernung sind die Erscheinungen der Muskelschwäche nur angedeutet. Ein solcher Frosch bleibt auch nicht auf dem Rücken liegen, schwimmt auch nicht auf dem Rücken. Dagegen überschlägt er sich ebenfalls häufig beim Sprung und springt fast stets in krummer Bahn. Das am meisten in die Augen fallende Symptom ist die Kopfverdrehung, die sofort nach der Operation einsetzt und nicht nur wie bei der Taube anfallsweise besteht, sondern anhaltend (der Kopf wird auf der labyrinthlosen Seite tiefer gehalten).

Im Wasser sinkt der Frosch mit der operierten Seite tiefer hinab, die Extremitäten der operierten Seite hängen schlaffer.

Weitere Einzelheiten bezüglich des Verhaltens einseitig oder doppelseitig operierter Tiere s. unter anderen bei Ewald (l. c.). Über die Wirkung der Zerstörung und der Reizung einzelner Bogengänge s. u. S. 786 ff.

3. Die Labyrinthreflexe.

Die oben erwähnten, bei Bewegungen des Rumpfes und Kopfes eintretenden Reflexbewegungen werden großenteils im Labyrinth ausgelöst.

Die kompensatorischen Augenbewegungen und Kopfbewegungen verschwinden, sobald das Labyrinth zerstört oder der Acusticus durchschnitten ist. Bei Kaninchen, denen der Acusticus von der Paukenhöhle aus zerstört ist, hören die Raddrehungen des Auges, durch welche aktive und passive Kopfbewegungen um die Querachse großenteils kompensiert werden, sofort auf, wenn die Operation beiderseitig ausgeführt ist. Bei Fröschen fallen die Augen- und Kopfbewegungen weg, durch die passive Körperbewegungen teil-

weise kompensiert werden. Der normale Frosch, auf dem Froschbrett aufgebunden, hebt den Kopf, wenn man das Brett um die Querachse des Tieres langsam so dreht, daß das Kopfende des Tieres sich senkt, d. h. er kompensiert die Drehung zu einem gewissen Bruchteil. Gleichzeitig rotieren die Augen so, daß auch hierdurch der Verlagerung des Netzhauthorizontes entgegengewirkt wird. Nichts von diesen Erscheinungen zeigt der labyrinthlose Frosch. Er bewegt Kopf und Augen mit der Unterlage, auf der er befestigt ist, ohne irgend eine Reaktionsbewegung. Auch bei Fischen hebt Labyrinthzerstörung die kompensatorischen Augenbewegungen auf. Loeb¹⁾ fand dies bezüglich der kompensatorischen Hebungen und Senkungen der Blicklinie bei Drehungen des Fisches (*Scyllium*) um seine Längsachse. Ich habe die kompensatorischen Rollungen bei Süßwasserfischen in gleicher Weise vom Labyrinth abhängig gefunden.

Schlangen, Blindschleichen und Eidechsen, die man in der Mitte des Körpers faßt, pflegen den Kopf horizontal zu halten, gleichviel, wie man den Körper hält und bewegt. Da sie dies auch bei verklebten Augen noch tun, ist es sehr wahrscheinlich, daß auch hier das Labyrinth als Auslösungsort für den Reflex funktioniert, wobei die Schwerkraft in der unten noch näher zu besprechenden Weise als Reiz wirkt.

Auch bei Vögeln dürfte das Labyrinth die gleiche Funktion haben, und auf Labyrinthreflexen wird es wohl zum größten Teil beruhen, wenn z. B. Eulen, die, am Rumpfe gehalten, in verschiedene Lagen gebracht werden, den Kopf fast stets in derselben Lage halten, in der er auch bei aufrechter Rumpfhaltung steht, d. h. den Scheitel oben. Bei Tauben allerdings scheint nach Ewalds Beobachtungen für die Auslösung der kompensatorischen Kopfbewegungen auch der Gesichtssinn eine nicht unwichtige Rolle zu spielen. Die kompensatorischen Raddrehungen des menschlichen Auges aber sind von den Gesichtseindrücken gänzlich unabhängig und unzweifelhaft vom Labyrinth beherrscht (Breuer). Sie fehlen auch bei Blinden nicht. Daß sie nicht etwa als assoziierte Mitbewegungen aufzufassen sind, geht schon daraus hervor, daß sie auch ohne jede aktive Tätigkeit der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur auftreten, wenn der Körper unbeweglich auf einem Brett befestigt ist und mit diesem um eine sagittale Achse gedreht wird,

Der Augen- und Kopfnystagmus (s. o. S. 775) fehlt bei Tieren ohne Labyrinth vollständig, wie besonders überzeugend Ewald an Tauben gezeigt hat. Um alle nystagmischen Bewegungen des Kopfes zu beseitigen, müssen allerdings die Augen exstirpiert oder verschlossen sein, oder es muß dafür gesorgt sein, daß die sämtlichen im Gesichtsfelde des Tieres befindlichen Objekte mit rotieren. Der Behauptung v. Cyons²⁾, der Nystagmus wie überhaupt die Reaktionen auf der Drehscheibe würden durch die Verschiebung der Gesichtsobjekte bewirkt, weil Frösche mit Dunkelkappe sie (häufig) nicht mehr zeigen, ist durch Breuer³⁾ und mich⁴⁾ widersprochen worden. Das Überziehen einer Dunkelkappe hemmt allerdings diese wie auch andere Reflexe, dasselbe tun aber auch beliebige andere sensible Reize, wie z. B. das feste Umschnüren eines Beines.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 49, 175, 1891. — ²⁾ Arch. f. Physiol. 1897, S. 29 bis 111. — ³⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 68, 596. — ⁴⁾ Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 16, 392.

4. Der Labyrinthtonus.

Es ist das Verdienst R. Ewalds, zuerst mit Nachdruck darauf hingewiesen zu haben, daß ein großer Teil der Störungen und Anomalien, die man an labyrinthlosen Tieren beobachtet, auf Schwäche und Atonie der Muskulatur beruht, die unmittelbar nach der beiderseitigen Entfernung des Labyrinths einsetzt. Es wurde oben schon auf einige dieser Erscheinungen hingewiesen; hier sei noch kurz erinnert an die Schläffheit der Glieder des Frosches und an die ähnlichen Schwächeerscheinungen bei Tauben, die sich namentlich beim Flug bemerkbar machen. Ewald gibt (l. c.) noch eine ganze Anzahl spezieller Versuche an, durch die die Schwäche der verschiedenen Muskelgruppen nachgewiesen werden kann. Auch beim Hunde fand er Ähnliches.

Außer der Schädigung der groben Kraft und der Herabsetzung des Tonus bemerkt man an den Muskelaktionen einen Mangel an Präzision, der nach Erfahrungen der allgemeinen Muskelphysiologie mit der Tonusverminderung unschwer in Verbindung zu setzen sein dürfte. Ewald nimmt an, daß jedes Labyrinth mit jedem Muskel des Körpers in Beziehung steht und den Tonus der Gesamtmuskulatur beherrscht, daß aber die Beziehungen zu den einzelnen Muskelgruppen sehr ungleich nahe sind; bei den einzelnen Tierarten dürften diese Verhältnisse erheblich wechseln. Ewald¹⁾ hat nachgewiesen, daß die Totenstarre bei Tieren später auf der Seite mit zerstörtem Labyrinth als auf der anderen eintritt.

Nach allen diesen Erfahrungen stellt sich also der Einfluß des Labyrinths auf die Muskulatur sehr ähnlich demjenigen dar, den die Gesamtheit der centripetalen Nerven überhaupt ausübt, und die Wirkung der Labyrinthentfernung ähnelt in den von Ewald besonders hervorgehobenen Punkten der Wirkung, die man bei der Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln beobachtet. Man kann gewiß von einem speziellen „Labyrinthtonus“ oder, wie Ewald sagt, „Ohrtonus“ sprechen, wird diesen aber nur als einen besonderen Fall des Reflextonus überhaupt auffassen müssen. Recht zweifelhaft erscheint es mir, ob es zweckmäßig ist, mit Ewald am Labyrinth die zwei von den beiden Hauptästen des Acusticus versorgten Teile als Hör-labyrinth (Schnecke) und Tonuslabyrinth (übrige Abschnitte des Labyrinths) zu unterscheiden. Es würde hiermit die Bedeutung der Bogengänge und der übrigen Endorgane des *Ramus vestibularis* für die Tonuserhaltung in einer einseitigen und den Tatsachen doch nicht hinreichend entsprechenden Weise in den Vordergrund gestellt werden.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Labyrinthtonus durch Vermittelung des Kleinhirns zustande kommt, dessen enger funktioneller Zusammenhang mit dem Labyrinth einerseits, dem gesamten Muskelsystem andererseits außer Zweifel steht; vgl. hierzu unten S. 804 ff.

5. Die Wirkung der Ausschaltung und Reizung einzelner Bogengänge.

Bei Vögeln gelingt es verhältnismäßig leicht, einen einzelnen Bogengang außer Funktion zu setzen oder zu reizen. Die Folgen der Verletzung eines

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 63, 521, 1896.

einzelnen Bogenganges gehören zu denjenigen Erscheinungen, die schon Flourens beobachtet hatte, als er zum erstenmal die Aufmerksamkeit auf die eigenartigen Funktionen des Labyrinths lenkte. Um rein zu experimentieren, muß man entweder zunächst den Blutsinus entfernen, der an jedem Bogengang entlang läuft, oder unter Schonung dieses Sinus den knöchernen Kanal eröffnen. Das eleganteste Verfahren hat Ewald angegeben, der in den angebohrten knöchernen Kanal Plombierungsmasse eintreibt, die den häutigen Kanal auf eine längere Strecke komprimiert und veröden läßt, so daß man späterhin den ganzen Kanal durchschneiden oder herausnehmen kann, ohne ein Tröpfchen der Endolymphe zu verlieren oder auch nur das häutige Labyrinth zu eröffnen.

Die auf die eine oder andere Weise bewirkte Zerstörung eines Bogenganges hat, abgesehen von den während der Operation auftretenden Reizerscheinungen (s. u.) so gut wie gar keine Wirkung auf das Verhalten eines Tieres, um so weniger, je reiner, d. h. mit je weniger Nebenverletzungen gearbeitet wird. Merklliche Störungen treten dagegen auf, wenn auch der in derselben Ebene orientierte Kanal der anderen Seite ausgeschaltet ist. Die auffallendste Wirkung dieser Operation ist ein häufig auftretendes und oft lange anhaltendes Hin- und Herpendeln des Kopfes in der Ebene der zerstörten Kanäle. Bei der Lokomotion der Tiere (Tauben) kommt es leicht zu Kreis- und Rundbahnbewegungen.

C. J. König ¹⁾ fand und Breuer ²⁾ bestätigte, daß dieselbe Wirkung wie durch Plombierung der Gänge auch durch Einbringung von Kokain in die Perilymphräume erzielt werden kann.

Erfolgreiche mechanische Reizung einzelner Bogengänge hat zuerst (1875) Breuer erzielt. Ewald hat die Methodik vervollkommenet und interessante neue Versuche ausgeführt. Zerrung oder Durchschneidung eines Bogenganges hat die unmittelbare Folge, daß der Kopf nach der anderen Seite gewendet wird; kurze Zeit danach kehrt sich dann die Bewegung um (Breuer). Ähnlich wirkt der chemische und osmotische Reiz, der beim Einbringen eines Kristalles von Salz u. dgl. in den Bogengang zustande kommt. Auch das Kokain wirkt zunächst in dieser Weise reizend durch Wasserentziehung. Alle diese Reize wirken nur dadurch, daß sich ihre Wirkung bis auf die Ampulle erstreckt, während der nervenlose Bogengang selbst nicht reizbar ist, wie besonders klar Ewald zeigte.

Wird der knöcherne Kanal an einer beliebigen Stelle eröffnet und nun durch eine in das Loch gesteckte Borste oder Nadel auf den häutigen Kanal ein Druck oder Stoß ausgeübt, so tritt alsbald eine einmalige Pendelbewegung des Kopfes in der Ebene des betreffenden Kanals auf.

Die gleiche Wirkung erzielte Ewald durch eine am Kopf der Taube angekittete winzige Hammervorrichtung, die pneumatisch betrieben wird, also auch auf größere Distanz in Tätigkeit gesetzt werden kann. Auch durch kleine an den eröffneten Kanal angesetzte Schläuche kann eine künstliche Strömung der Endolymphe erzeugt werden.

¹⁾ Contribution à l'étude expérimentale des canaux semicirculaires. Thèse, Paris 1897. — ²⁾ Sitzungsber. Wiener Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Kl., 112 (1903).

Alle diese Reizungen versagen, wenn die betreffende Ampulle durch Kokain anästhesiert ist.

Auch durch elektrischen Reiz können die einzelnen Ampullen erregt werden (Breuer¹⁾), und sie lösen dann Kopfbewegungen in der Ebene des betreffenden Kanals aus. Die isolierte Reizung gelingt nur bei Anwendung besonderer Vorsichtsmaßregeln, während man die diffuse Erregung eines Labyrinths leicht erhält, wenn man nur die eine Elektrode an das freigelegte Labyrinth anlegt. Die Folge dieser diffusen Erregung ist die von Breuer so genannte „galvanotropische Reaktion“, bestehend in einer Neigung des Kopfes zur Anode hin. Derartige Reaktionen sind bei sehr vielen Tieren, auch Säugetieren, leicht hervorzurufen, und sie entsprechen durchaus den auch beim Menschen erzielten. Für isolierte Reizung einzelner Ampullen eignen sich am besten Tauben. Die galvanotropische Reaktion tritt schon bei sehr geringen Stromstärken deutlich auf (0,05 Milliamp. nach Jensen, Arch. f. d. ges. Physiol. 64, 218), die durch isolierte Reizung der *Ampulla externa* erzeugte Kopfwendung erst bei wesentlich stärkeren Strömen. Weitere Einzelheiten über diese Versuche s. bei Breuer (1903).

6. Störungen der Bewegungs- und Lageempfindungen als Folge von Labyrinthkrankungen.

Die Erfahrungen aus der Pathologie des Labyrinths beim Menschen können an dieser Stelle nicht übergangen werden, wenigstens insoweit sie uns wichtige Ergänzungen zu den physiologischen Beobachtungen ergeben.

Als Menière'sche Krankheit²⁾ bezeichnet man einen Symptomenkomplex, der so ziemlich dem entspricht, was man nach den Erfahrungen an Tieren mit lädiertem Labyrinth bei einem Menschen erwarten müßte, dessen Labyrinth krank ist. Außer Schwerhörigkeit bzw. Taubheit und störenden subjektiven Geräuschen beobachtet man starken Schwindel, Zwangsbewegungen, unsicheres Gehen und Stehen, bei höheren Graden auch Erbrechen und Ohnmacht. Blutungen oder Entzündungen im Labyrinth stellen sich als Ursache dieses Symptomenkomplexes heraus, der übrigens in sehr ähnlicher Weise auch bei entzündlichen und geschwulstigen Prozessen auftritt, die den Acusticusstamm schädigen. Zu bedenken ist, daß in allen diesen Fällen das dem Labyrinth und dem Acusticusstamme so nahe liegende Kleinhirn von diesen Affektionen leicht mit betroffen wird und daß Kleinhirnerkrankungen sehr ähnliche Erscheinungen bewirken können wie Labyrinthkrankungen. Näheres hierüber s. in der klinischen Literatur.

Interessanter, weil vom physiologischen Standpunkte besser verwertbar, sind die chronischen Affektionen des Labyrinths, die zur Taubstummheit führen, wenn sie in früher Kindheit auftreten. Auch angeborene Defekte des Labyrinths mit gleicher Wirkung kommen vor. Allerdings findet man nicht bei allen Taubstummen Labyrinthaffektionen. Mygind³⁾ hat die Labyrinthe von 118 Taubstummen bei der Sektion untersucht und bei 80 derselben (67 Proz.) pathologische Veränderungen gefunden. Vestibulum und Schnecke

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 44, 145 (1888) u. Sitzungsber. Wien. Akad. 112, 49 (1903). — ²⁾ Gaz. méd. de Paris 1861. — ³⁾ Arch. f. Ohrenheilk. 30, 76.

waren etwa gleich häufig Sitz der Erkrankung (je 40 Proz.). Die Bogengänge waren in etwa 56 Proz. der Fälle ergriffen. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß auch durchaus nicht alle Taubstummen Anomalien im Gebiete der Bewegungs- und Lageempfindungen aufweisen und daß ebenfalls die Reflexe, die man neuerdings mit dem Labyrinth in Zusammenhang bringt, nur bei einem Teil der Taubstummen fehlen oder merklich geschwächt sind. So vermißte Kreidl¹⁾ den horizontalen Augennystagmus bei passiver Drehung um die Vertikalachse in etwa 50 Proz. seiner Fälle von Taubstummheit (109 Fälle wurden untersucht). Bei einer weiteren (kleinen) Zahl von Fällen (etwa 18 Proz.) war der Nystagmus subnormal oder ganz geringfügig.

Bei anderen Versuchen, in denen Kreidl annähernd die Bedingungen des oben erwähnten Machschen Versuches mit Karussellbewegung einhielt, verfielen 21 Proz. der Taubstummen nicht in die bei Normalen unvermeidliche Täuschung über die Orientierung zur Vertikalen. Es waren das sämtlich solche, die auch keinen Drehnystagmus hatten. Ein erheblicher Prozentsatz dieser Kranken zeigte auch gestörte Lokomotion, namentlich bei geschlossenen Augen, sie konnten meistens nicht mit geschlossenen Augen auf einem Beine stehen.

James²⁾, der zuerst die Aufmerksamkeit auf die Orientierungsstörungen der Taubstummen gelenkt hat, fand, wie schon oben erwähnt, unter 25 Taubstummen 15, die, unter Wasser tauchend, völlig die Orientierung verloren, den Boden des Bassins und dessen Wände nicht mehr unterscheiden konnten und nicht wußten, in welcher Richtung sie sich zu bewegen hatten, um die Oberfläche zu erreichen, während sie derartige Störungen nicht hatten, wenn sie den Kopf über Wasser behielten.

Ferner konstatierte James, daß von 519 Taubstummen 186 bei rascher Rotation um die Vertikalachse nicht schwindlig wurden, während von 200 Gesunden 199 Schwindel bekamen³⁾. Jene 15, die beim Tauchen desorientiert wurden, gehörten alle zu den schwindelfreien.

Daß diese verschiedenen Störungen der Empfindung wie der Reflexe nicht gleich häufig und nicht immer alle zusammen gefunden werden, erklärt sich nach der weiter unten auseinanderzusetzenden theoretischen Auffassung dieser Störungen sehr einfach daraus, daß ein Teil derselben auf Defekten der Otolithenapparate im Labyrinth, ein anderer auf Schädigung der Bogengänge beruhen dürfte. Diese beiden Affektionen aber treten nicht stets zusammen auf, sondern die Bogengänge sind, wie aus der oben erwähnten Statistik von Mygind hervorgeht, häufiger erkrankt als die Otolithenapparate.

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 51, 119. — ²⁾ Americ. Journ. of otology 1887. —

³⁾ Nach passiver Rotation verhält sich also der normale Mensch zum schwindelfreien Taubstummen gewissermaßen wie in Tyndalls hübschem Versuch das rohe Ei zum gekochten: das rohe Ei, auf der Tischplatte zur Rotation gebracht, dreht sich, wenn man es auf einen Augenblick angehalten hat, sofort wieder weiter, während das gekochte Ei stets ruhig liegen bleibt, wenn die Rotation einmal unterbrochen war. — So irreführend dieser Vergleich sein kann, so anschaulich und belehrend kann er in richtiger Beleuchtung sein. Er versinnbildlicht die Rotationsremanenz im flüssigen Labyrinthinhalt.

VII. Theoretisches über die Funktionen des Labyrinths.

1. Die Mach-Breuersche Theorie ¹⁾.

Bis zum Jahre 1870 betrachtete man das gesamte häutige Labyrinth als Sitz des Gehörssinns. Da man über die Funktion der Schnecke schon spezielle Theorien hatte und sie als das Gehörsorgan κατ' ἐξοχήν auffaßte, mußte man für die „Maculae acusticae“ des Utriculus und Sacculus mit ihren Otolithen sowie für die halbzirkelförmigen Kanäle Spezialfunktionen ersinnen; die auf beweglichen Haaren schwebenden Otolithen schienen ebenso wie die Gehörsteine in den Otocysten wirbelloser Tiere besonders geeignet, bei Schalleinwirkungen in Schwingung zu geraten und dabei die darunter liegenden Nervenendigungen mit Hilfe der Haare zu erregen. Da die Perception der Töne verschiedener Höhe schon an die Schnecke vergeben war, blieb für den Otolithenapparat die Wahrnehmung der Geräusche als Domäne vorbehalten.

Die Bogengänge, deren Anordnung in den drei Dimensionen des Raumes längst bekannt und aufgefallen war, sollten nach einer ziemlich verbreiteten Ansicht zur Perception der Schallrichtung dienen.

Es ist heutzutage nicht ganz leicht zu verstehen, wie so wenig plausible Hypothesen, namentlich diejenige bezüglich der Otolithen, so lange Zeit ruhig hingenommen werden konnten. Es zeigt sich hierin wieder zum Teil wenigstens eine der ungünstigen Wirkungen der J. Müllerschen Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Die Sinnesepithelien des Labyrinths hängen allesamt mit dem *Nervus acusticus* zusammen, also müssen sie allesamt spezifische Gehörsempfindung vermitteln; das war der verhängnisvolle Fehlschluß. Preyer ²⁾ versuchte die Gehörfunktionen der Bogengänge zu retten durch die Annahme, daß es die spezifische Energie der Ampullenerven sei, „ein mit Schall verbundenes Raumgefühl zu geben, und zwar ein Richtungsgefühl“.

Die Zahl derer, die noch jetzt an akustische Funktion der Otolithenapparate und der Bogengänge glauben, dürfte sehr klein sein. Erwähnt sei indessen, daß noch ganz neuerdings Hensen ³⁾ gegen die neue, auch von mir in diesem Werke vertretene Auffassung des Labyrinths aufgetreten ist; seine Gegengründe dürften indessen durch die neuesten Darlegungen Breuers ⁴⁾ entscheidend widerlegt sein.

Wie schon oben erwähnt wurde, hat zuerst Goltz ⁵⁾ das Labyrinth, speziell die Bogengänge als eine Vorrichtung bezeichnet, die zur Erhaltung des Gleichgewichtes dient. „Sie sind sozusagen Sinnesorgane für das Gleichgewicht des Kopfes und mittelbar des ganzen Körpers.“

¹⁾ Die hier als Mach-Breuersche Theorie bezeichnete Auffassung der Labyrinthfunktion wurde, wie ich ausdrücklich bemerken möchte, fast gleichzeitig mit den genannten Autoren auch von Crum Brown veröffentlicht. Da indessen die eingehende Begründung und namentlich die sich bald als notwendig erweisende Modifikation der Theorie nur von Mach und Breuer herrührt, scheint mir die Bezeichnung der Theorie als Mach-Breuersche, unbeschadet der Verdienste Crum Browns, doch gerechtfertigt. — ²⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 50, 596. —

³⁾ Ebenda 74, 37. — ⁴⁾ Sitzungsber. d. Wiener Akad., mathem.-naturw. Kl., 112 (1903). — ⁵⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 3, 172.

Über die Wirkungsweise der Bogengänge entwickelte dann Goltz seine Anschauung in folgender Form: „Wir wollen annehmen, daß die in den Ampullen vorhandenen Nervenendigungen in ähnlicher Weise geeignet sind, durch Druck oder Dehnung erregt zu werden, wie etwa die dem Drucksinne dienenden Nerven der äußeren Haut. Die in den Bogengängen befindliche Flüssigkeit (Endolymphe) wird nach bekannten physikalischen Gesetzen diejenigen Abschnitte der Wandung am stärksten anspannen, welche am meisten nach abwärts gelegen sind. Je nach der Stellung des Kopfes wird die Verteilung des Druckes der Flüssigkeit wechseln, und einer jeden Kopfhaltung wird demgemäß immer eine bestimmte Form der Nervenerrregung entsprechen.“

Breuer nahm den biologischen Grundgedanken der Theorie auf, bewies aber, daß die eben angeführte physikalische Auffassung über die Reizentfaltung im Bogengangssystem nicht aufrecht zu halten sei. Die Endolymphe könnte dehnend auf die einzelnen Ampullen je nach der Schwererichtung nur dann wirken, wenn das häutige Labyrinth in Luft oder einem anderen Medium aufgehängt wäre, das wesentlich geringere Dichte besitzt als die Endolymphe. Nun ist aber das Labyrinth in die Perilymphe gebettet, eine Flüssigkeit von gleicher oder doch sehr ähnlicher Dichte wie die Endolymphe. Die Schwere also kann es nicht sein, durch die der Inhalt der Kanäle vorwiegend auf die Ampullennerven wirkt.

Die im wesentlichen richtige Erklärung gaben Mach (l. c.), Breuer und Brown¹⁾ fast gleichzeitig und unabhängig voneinander; indem sie darauf hinwiesen, daß bei jeder Drehbewegung des Kopfes der endolymphatische Inhalt der Bogengänge zufolge der Trägheit zunächst etwas zurückbleiben, in demjenigen Bogengange also, in dessen Ebene die Drehung erfolgt, eine gegensinnige Strömung der Endolymphe eintreten muß. Da, wie oben beschrieben, die Ampullennerven mit ihrer Cupula in das Innere des Kanales weit hineinragen, müssen sie von der Strömung ergriffen und seitwärts abgebogen werden, was voraussichtlich zu einer Erregung der zwischen den Haarzellen endigenden Nerven führt. Je nach der Drehungsachse des Kopfes wird der beschriebene Vorgang in dem einen oder anderen der Bogengänge auftreten, und zwar stets in je einem Bogengang des rechten und einem des linken Labyrinths. Kopfdrehung um die Longitudinalachse wird in den beiden horizontalen (äußeren) Bogengängen Strömung erzeugen; Drehung in der Ebene des rechten vorderen Vertikalgangs muß zufolge der eigenartigen Anordnung der Gänge (vgl. Fig. 130) gleichzeitig auch auf den linken hinteren Bogengang wirken usw. Bei denjenigen Bewegungen, die nicht genau in der Ebene eines der Kanäle erfolgen, und das ist die überwiegende Mehrzahl aller, werden mehrere Kanäle gleichzeitig in Tätigkeit treten.

Es ist nun aber klar, daß die physikalischen Bedingungen für die durch Trägheit bewirkte gegensinnige Strömung der Endolymphe nur so lange gegeben sind, als der Bogengang als Ganzes eine Beschleunigung seiner Drehbewegung erfährt. Sehr bald nachdem die Bewegung eine gleichförmige geworden ist, muß im Innern der Kanäle Ruhe herrschen, Wand und Inhalt bewegen sich mit gleicher Geschwindigkeit und ohne gegenseitige Verschie-

¹⁾ Journ. of Anat. and Physiology 8, 327.

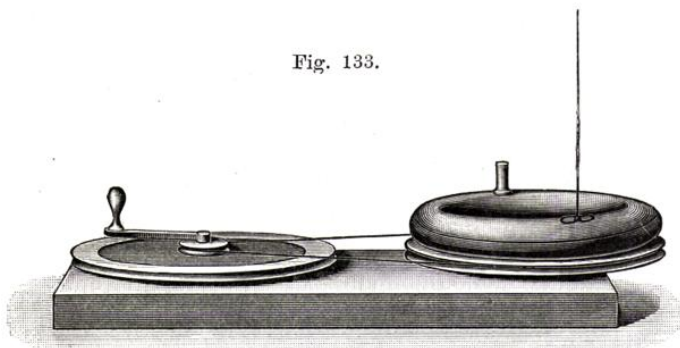
bung. Die verbogen gewesenen Sinneshaare der Ampullen samt Cupula werden wieder in ihre Ruhelage zurückkehren.

Sowie jedoch der Drehbewegung eine positive oder negative Beschleunigung zugefügt wird, spielt sich von neuem eine Verschiebung des endolymphatischen Inhalts ab. Insbesondere muß bei plötzlichem Anhalten der Drehung die Endolymph die ihr mitgeteilte Bewegung noch eine kurze Zeit fortsetzen, und diese Strömung wird die Cupula im Sinne der vorhergegangenen Drehungsrichtung verbiegen. Über die spezielleren Bedingungen der Flüssigkeitsbewegung in den Ampullen (sie scheinen in den verschiedenen Ampullen verschieden zu sein) vgl. Breuers ausführliche Erörterungen. Um erhebliche Verbiegungen der Cupula wird es sich wohl sicherlich nicht handeln. Die Wiederherstellung einer Normalruhestellung des Gebildes könnte man sich durch Elastizität oder durch aktive einseitige Kontraktion der Cilien erklären.

Das bisher Gesagte enthält wenigstens im Qualitativen keine Voraussetzung, an deren Berechtigung ernstlich zu zweifeln wäre, es handelt sich um einfache physikalische Prozesse, die sich an geeigneten Modellen leicht klar machen lassen (vgl. hierüber namentlich Mach, Bewegungsempfindungen, 1. Kap. Die mechanischen Grundsätze).

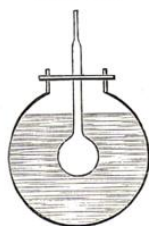
Ein recht zweckmäßiges Modell zur Veranschaulichung der Mach-Breuer'schen Theorie der Bewegungsfunktion ist in Freiburg i. B. im physiologischen Institut seit längerer Zeit im Gebrauch. Fig. 133 zeigt das sehr ähnliche Modell, das

Fig. 133.



Modell zur Erläuterung der Bogengangsfunktion.

Fig. 134.



Durchschnitt des Rohres mit dem in der Flüssigkeit hängenden Pendel.

ich zur Demonstration verwende. Auf einer Drehscheibe kann ein ringförmiges Kupferrohr von 6 cm Rohrweite in langsame Rotation versetzt werden. Es ist mit Wasser fast ganz gefüllt. An einer Stelle seiner Oberseite besitzt es eine Schlitzöffnung, durch die ein leichtes Pendel ins Wasser hinabhängt; das Pendel ist in einem einfachen Achsenlager aufgehängt und verlängert sich oberhalb der Achse in einen langen Strohalm, der die Stellung weithin sichtbar macht. Versetzt man die Scheibe (am besten durch einen gleichmäßig laufenden Motor) in Rotation, so zeigt das Pendel das Zurückbleiben der Flüssigkeit, der Halm neigt sich nach vorn. Je mehr die Drehung gleichförmig wird, desto mehr richtet sich der Halm auf, und verfügt man über eine recht gleichmäßige Rotationseinrichtung, so kann man selbst bei ziemlich raschem Gang den Zeiger vertikal stehen sehen. Jede positive oder negative Beschleunigung markiert sich aber sofort durch entsprechende Bewegung des Zeigers. Nach dem Anhalten legt sich der Halm stark zurück, der Ausdruck der Rotationsremanenz.

Der ernsteste Einwand¹⁾, der der Mach-Breuerschen Theorie und insbesondere auch ihrer Erläuterung durch ein Modell wie das oben beschriebene gemacht werden kann, gründet sich auf die Kleinheit der Dimensionen der Bogengänge, speziell ihre geringe Weite. Diese beträgt beim Menschen bis zu etwa $0,1 \text{ mm}^2$, bei der Taube $0,04 \text{ mm}^2$ ²⁾. In so engen Kanälen ist die Reibung des Inhaltes an der Wand so beträchtlich, daß sie das bei einer Beschleunigung erteilte Trägheitsmoment ganz oder fast ganz aufzehrt. Zu einer irgendwie erheblichen Strömung des Inhaltes kann es also nicht kommen.

Mach sowohl wie Breuer haben dieses Bedenken bald erkannt und ihm durch die ergänzende Annahme Rechnung getragen, daß es sich nur um außerordentlich kleine Massenverschiebungen im Labyrinth handle, also nicht um Strömungswirkung, sondern um Stoßwirkung der Endolymphe auf die Cupula. Am Prinzip der Lehre ändert das natürlich nichts. Ihre spezielle Ausgestaltung nach bestimmter Richtung siehe bei Breuer. Erwähnt sei hier nur, daß, wie Breuer treffend sagt, man sich auch jeden Bogengang durch eine membranöse Scheidewand durchtrennt denken könnte, in der sich die mechanisch erregbaren Nervenenden befinden. Der Stoß der Flüssigkeit würde die Scheidewand nach der einen oder anderen Richtung vorbuchen, die Nerven dabei zerren. So wäre also Erregung möglich, ohne daß ein tatsächlicher Flüssigkeitsstrom zustande kommt. Im Bogengang fehlt nun allerdings eine solche Membran, aber die in das Lumen hineinragende Cupula muß, da sie gerade im Wege des Flüssigkeitsstoßes steht, einigermaßen ähnlich wirken.

An dem beschriebenen Modell könnte man auch eine nach diesem Prinzip wirkende verschließende Membran anbringen, deren Verbiegung durch den Flüssigkeitsstoß wiederum durch einen Zeiger angezeigt werden könnte.

Den tatsächlichen Verhältnissen noch näher kommt man dadurch, daß man das Wasser im Modellrohr durch eine halbflüssige Substanz ersetzt, deren Zähigkeit durch innere und äußere Reibung das Zustandekommen einer Strömung bei mäßigen Umdrehungsgeschwindigkeiten selbst in dem weiteren Rohr verhindert. Hierzu kann z. B. heißer, noch nicht erstarrter Stärkekleister dienen. Das in diesen eintauchende Pendel zeigt die oben beschriebenen Ausschläge zwar nicht in so großem Umfang wie bei Wasserfüllung, aber immer noch überraschend deutlich; auch die Schiefstellung bei plötzlichem Anhalten der Drehung ist evident und keineswegs nur momentan, wie man bei dem völligen Fehlen einer Strömung vermuten könnte.

Machen wir nun mit Mach und Breuer die Annahme, daß jede Verbiegung der Sinneshaare in den Ampullen die Empfindung einer Kopfdrehung in dem dieser Verbiegung entgegengesetzten Sinne bewirke, so ist der größte Teil der bei Drehung auftretenden Empfindungen aufs einfachste erklärt. Wir erinnern uns der oben erwähnten Feststellung

¹⁾ Minder gewichtig ist der Einwand von Hensen (Arch. f. d. ges. Physiol. 74, 37), die bei vielen Tieren, speziell bei Fischen, recht ungleiche Länge der einzelnen Bogengänge spreche gegen die Mach-Breuersche Theorie. Breuer (Wiener Sitzungsber. 112, 1903) weist hingegen treffend darauf hin, daß von dem besonders langen Bogen, dem vorderen Vertikalkanal, dasjenige Stück, um das es länger ist als die übrigen Gänge, aus seiner eigentlichen Ebene stark abgebogen ist, bei Bewegungen in jener Ebene mechanisch also gar nicht in Betracht kommt.

— ²⁾ Biner Wulf, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1901.

Machs, daß im Beginn einer Drehbewegung, sowie während jeder positiven Beschleunigung einer Drehbewegung diese als solche empfunden wird, und zwar im richtigen Sinne, daß aber eine Drehbewegung, sobald sie gleichförmig geworden ist, überhaupt nicht mehr empfunden wird (solange die Stellung des Kopfes zur Drehungsachse unverändert bleibt, s. u.), daß endlich beim Eintritt negativer Beschleunigung die Empfindung der gegensinnigen Drehung erfolgt. Auch der Machsche Drehschwindel erklärt sich auf diese Weise: nach dem Anhalten der Drehung erzeugt die noch weiter im Sinne der Drehung vorstoßende Lymphe bzw. die Verbiegung der Cupula die Empfindung der Rotation in umgekehrter Richtung.

Die Mach-Breuersche Deutung des Bogensystems als eines Sinnesorgans zur Empfindung der Beschleunigung von Drehbewegungen wird also den fundamentalen Tatsachen der Drehungsempfindungen aufs beste gerecht. Sie rückt aber auch manche spezielle, auf den ersten Blick überraschende Beobachtungen dem Verständnis näher. So erklärt sich hiernach, warum ein Beobachter, der, passiv in gleichförmige Rotation versetzt, keine Drehempfindung mehr hat, bei plötzlicher aktiver Drehung des Kopfes um 90° die Rotation und ihre Richtung wieder richtig empfindet. Es wird dadurch dem bisher ruhenden Inhalt eines Bogengangpaares eine vorübergehende Beschleunigung erteilt.

Wohl mit allen anderen Sinnesorganen teilt, wie ich mit Breuer, Delage u. a. annehme, das Bogengangsystem die Eigenschaft, außer den Empfindungen auch Reflexe auszulösen. In seiner Eigenschaft als reflexauslösendes Organ scheint der Bewegungsapparat im wesentlichen den gleichen Erregungsgesetzen zu folgen wie der Sinnesapparat. Als reagierende Organe kommen in erster Linie die Augenmuskeln in Betracht, die bei Körperdrehungen den Augen Drehungen erteilen. Hier sei auf diese Reflexe nur kurz hingewiesen, wir werden auf sie sogleich zurückzukommen haben, wenn die übrigen Teile des Labyrinths besprochen sind.

Mach hatte schon, als er die Theorie der Labyrinthfunktion entwickelte, die Ansicht ausgesprochen, es dürften nicht nur für die Perception der Drehbeschleunigungen, sondern auch für die Perception der Beschleunigungen geradliniger Progressivbewegungen und für die Perception der Lage (Orientierung zur Vertikalen) besondere Organe im Labyrinth existieren. Breuer unternahm die Prüfung dieser Frage an der Hand scharfsinniger Überlegungen und geschickter Versuchsanordnungen. Es ist ihm gelungen, das zum mindesten sehr wahrscheinlich zu machen, daß die spezifische Empfindung der Lage vom Otolithenapparat vermittelt wird. Hinsichtlich der Perception der Progressivbeschleunigung im Labyrinth hat sich Breuer mit Recht sehr vorsichtig ausgesprochen. Ich halte es für die Progressivbewegung in horizontaler Ebene nicht für erwiesen, daß dem Labyrinth eine derartige Funktion zuzuschreiben ist, jedenfalls ist sie, wenn überhaupt vorhanden, äußerst schwach entwickelt, wie übrigens auch Breuer selbst zugibt.

Grundlage der Breuerschen Theorie der Lageempfindung ist die Annahme, daß der Otolithenklumpen auf der Macula so viel dichter ist als die Endolympe, daß er bei den verschiedenen Kopfstellungen die Sinneshaare der Macula in verschiedener Weise durch Zug oder Druck reizt. Bei horizontaler Lage einer Macula würde der Otolith senkrecht von oben nach

unten auf die Haare drücken, die ihn tragen. Bei der umgekehrten Lage, Otolithen unten, Epithel der Macula oben, muß die Otolithenmasse an den Haaren ziehen. In allen dazwischen liegenden Stellungen des ganzen Systems muß an den Haaren eine Verbiegung eintreten, die ein Maximum etwa dann erreichen würde, wenn die Ebene der Macula und der Otolithenplatte senkrecht im Raume steht.

Der sofort in die Augen fallende Unterschied dieser Wirkungsweise gegenüber der oben skizzierten Funktion der Cupula in den Ampullen liegt darin, daß die supponierten Zug-, Druck- und Verbiegungswirkungen im Otolithenapparat, soweit es die mechanischen Verhältnisse betrifft, so lange anhalten müssen, als die Stellung des ganzen Systems im Raume dieselbe bleibt, während die mechanischen Einflüsse auf die Cupula nur so lange bestehen, als die Bewegung des Labyrinthinhalts eine Beschleunigung erfährt.

Aus der von uns angenommenen Wirkungsweise des Bogengangsystems dauernde Empfindungen der Kopflage oder anhaltende tonische Beeinflussungen reflektorisch innervierter Muskelgruppen zu erklären, geht nicht wohl an, seitdem die Auffassung von Goltz verlassen ist, der zufolge die Gravitation des Ampulleninhaltes entscheidend für die dort ausgelösten Empfindungen sein sollte. Hier hat nun die Breuersche Theorie die Goltzsche abgelöst, indem sie das Gravitationsprinzip zwar beibehielt, es aber zutreffender auf die Otolithen statt auf die Endolympe anwandte. Bei der hiermit angenommenen Duplizität der Labyrinthfunktion hinsichtlich der Erregungsweise erklärt sich aufs beste die Trennung der Empfindungen und Reflexe, die nur während der Kopfbewegung auftreten, und derjenigen, die von der dauernden Lage des Kopfes im Raume abhängen. Wie oben auseinandergesetzt wurde, gibt es Empfindungen der Lage des Körpers, die neben den Haut- und Gelenkempfindungen bestehen und von einer künstlichen Verstärkung und Schwächung der letzteren unabhängig sind. Diese Lageempfindungen beziehen sich allerdings ganz überwiegend auf die Lage des Kopfes; über die Lage des Kopfes relativ zum Rumpfe geben uns andererseits die Haut- und Gelenkempfindungen hinreichend sichere Auskunft, um zu verhindern, daß (bei geschlossenen Augen) die Lage des Gesamtkörpers nur nach der Lage des Kopfes beurteilt werde und somit grobe Täuschungen eintreten. Solche sind denn auch für die normalen Verhältnisse des täglichen Lebens gänzlich vermieden, und es bedarf besonderer Versuchsanordnungen, wie der oben erwähnten Beobachtungen Delages auf dem „Zapfenbrett“, um überhaupt nachzuweisen, daß Täuschungen über die Körperlage durch ungewöhnliche Kopfstellungen bewirkt werden können.

Es gibt auch „Reflexe der Lage“, wie man sie abkürzend im Vergleich zu den Reflexen auf Körperdrehbewegungen bezeichnen kann. Es sind das beim Menschen hauptsächlich die kompensatorischen Augenbewegungen, die bei Einnahme einer Schiefelage des Kopfes eintreten und bei anhaltender Schiefelage auch bestehen bleiben. In die gleiche Kategorie gehören die Reflexe, durch die, wie oben erwähnt, die Vögel, die Schlangen und Echsen den Kopf in bestimmter Orientierung zur Vertikalen halten, gleichgültig, wie der Rumpf orientiert ist. Es ist nicht zu leugnen, daß derartige Reaktionen auch unter Heranziehung nur der Bogengänge als reflexauslösender Organe zur Not erklärt werden könnten, jedoch nur in etwas gezwungener Weise.

Es könnte daran gedacht werden, daß die durch die Erregung der Ampullarnerven bewirkten Augenmuskelreaktionen nach dem Aufhören des Beschleunigungsreizes wieder zum Teil rückgängig werden, ohne daß nun gerade sogleich der wirkliche Gleichgewichtszustand der Augenmuskulatur wiederhergestellt zu werden braucht. In diesem Falle wären die bei dauernder Schiefelage des Kopfes bestehenden Bulbusrollungen nicht als Ausdruck eines anhaltenden Erregungszustandes im Labyrinth zu betrachten. Gegen diese Auffassung spricht aber, wie schon Breuer hervorhob, die Beobachtung A. Nagels, daß die Rollung der Augen auch eintritt, wenn man sich aus der Rückenlage in die Seitenlage wälzt, wobei man kaum annehmen kann, daß in der auf die Drehungsebene senkrechten (frontalen) Ebene dem Bogenganginhalt ein Drehungsimpuls gegeben wird. Die Rollungen anderseits, die eintreten, wenn man mit auf die Brust gesenktem Kinn, also abwärts gerichtetem Blick, Drehungen um die Vertikale ausführt (Breuer), sind stets nur vorübergehende, sie werden völlig rückgängig, wenn die Bewegung sistiert wird. Hierbei wird eben das Labyrinth gegen die Vertikale nicht verstellt, die Gravitation wirkt unverändert, ganz anders, als wenn die Gesichtsebene vertikal steht und in dieser Ebene seitwärts geneigt wird.

Bei weitem wahrscheinlicher ist es, daß diese mit Schieflagen des Kopfes verknüpften Reflexe in einem Sinnesorgan ausgelöst werden, in welchem der Schwerezug die Rolle des Reizes spielt. Ein solches Organ aber ist das Otolithenorgan. Über die Lage der Otolithenplatten beim Menschen gibt Breuer an, daß die *Macula utriculi* mit der Ebene der sogenannten horizontalen Bogengänge in gleicher Richtung orientiert ist; bei normaler aufrechter Kopfhaltung sind beide um 45° nach rückwärts geneigt. Die Ebene der Otolithenplatten des Sacculus liegt beiderseits parallel in einer Sagittalebene, von hinten oben nach vorn unten in einem Winkel von 45° verlaufend. Aus Breuers anatomischen Untersuchungen geht ferner hervor, daß bei der Katze und dem Meerschweinchen die Macula des Utriculus und die des Sacculus in aufeinander senkrechten Ebenen stehen. Die niederen Wirbeltiere bis zu den Vögeln aufwärts besitzen noch eine dritte Macula mit Otolithen in der sog. Lagena. Die Orientierung der drei Maculae hat Breuer zusammengestellt, indem er jedesmal die „Gleitrichtung“ der Otolithenplatte angibt.

Bei den Fischen: Utriculus horizontal, Sacculus horizontal von vorn nach hinten. Lagena vertikal von oben nach unten.

Beim Frosch: Utriculus horizontal, Sacculus? Lagena vorn oben innen nach unten hinten außen.

Bei den Vögeln: Utriculus horizontal, vorn innen nach hinten außen. Sacculus: horizontal, vorn außen nach hinten innen. Lagena: oben (außen hinten) nach unten (innen vorn).

Breuer ist geneigt anzunehmen, daß die „Gleitrichtung“ mit der „Perceptionsrichtung“ zusammenfällt, d. h. daß eine horizontal verschiebbliche Otolithenplatte der Perception horizontaler Bewegungen und der horizontalen Lage diene. Man könnte sich mangels genauerer Feststellungen auch vorstellen, daß die horizontale Macula gerade für die Perception vertikalen Zuges oder Druckes bestimmt ist. Für die Breuersche Auffassung ist jedenfalls die Tatsache nicht sonderlich günstig, daß beim Menschen die Progressivbeschleunigungen in vertikaler Richtung entschieden am deutlichsten empfunden werden, während doch gerade das Organ der Lagena mit seiner vorwiegend vertikalen Gleitrichtung dem Menschen fehlt. Erhebliche Bedeutung wird indessen derartigen Überlegungen nicht zukommen, da noch allzu viel von den tatsächlichen Verhältnissen unbekannt ist.

Vom physikalischen Standpunkt aus erscheinen, wie Breuer hervorhebt und in der Tat zuzugeben ist, die Otolithenapparate auch geeignet, die Empfindung der Beschleunigung einer Progressivbewegung zu vermitteln. Wie die Schwerkraft, so könnte und müßte auch die Trägheit die Otolithen mit ihren biegsamen Trägern, den Haaren, verschieben, im Beginn einer geradlinigen Progressivbewegung müßten die Otolithen zunächst etwas zurückbleiben, solange die Bewegung noch eine positive Beschleunigung erfährt. Die relative Verschiebung zwischen Otolithenmasse und Maculaepithel wäre in diesem Falle etwa dieselbe, wie wenn der Kopf aus der vertikalen Normalstellung hintenüber geneigt würde. Umgekehrt, eine negative Beschleunigung geradliniger Progressivbewegung würde so wirken müssen wie eine Vornüberbeugung des Kopfes.

Demgemäß sollte man eigentlich in diesen Fällen den Eintritt von Lagetäuschungen erwarten; man müßte z. B., wie Breuer anführt, bei einem Sprung nach vorwärts den Eindruck haben, hintenüber geneigt zu sein. Derartige Erfahrungen hat man aber meines Wissens bis jetzt nicht gemacht. Wohl aber kommt die Empfindung der Schiefelage bei tatsächlicher gerader Normalstellung zustande, wenn der Körper in gekrümmter Bahn bewegt wird, z. B. bei der Karussellbewegung und besonders bei der Rotation in dem Machschen Apparat, in dem der Beobachter in einer Kreisbahn bewegt wird mit der Blickrichtung zur senkrechten Rotationsachse hin oder von dieser weg. In diesem Falle wirkt auf die Otolithen außer der in gewohnter Weise wirkenden Schwerkraft die Centrifugalkraft, und die wirksame Zugrichtung liegt in der Resultierenden aus diesen beiden Kräften.

Wie schon oben erwähnt wurde, tritt nun in diesem Falle in der Tat die Täuschung auf, daß die Achse des Körpers schief stehe, also gegen die Vertikale verlagert sei, und zwar im Sinne der Annäherung an jene Resultante aus Schwere- und Centrifugalbeschleunigung. Bemerkenswert ist bei dieser Lagetäuschung, daß sie, soweit bekannt, nicht nur während der beschleunigten und verlangsamten Rotation auftritt, sondern auch bestehen bleibt, wenn diese gleichförmig ist. Hierdurch erscheint die Zurückführung der Empfindung auf Strömung oder Stoß im Labyrinthinhalt unzulässig, es ist vielmehr in diesem Verhalten ein deutlicher Hinweis auf das Otolithenorgan als Auslösungsort zu erblicken.

Dabei bleibt freilich immer noch unerklärt, warum die Richtung der Massenbeschleunigung nur bei den Bewegungen in gekrümmter Bahn, nicht aber bei den geradlinigen empfunden wird. Breuer, der (ohne einen ganz überzeugenden Beweis) auch die Existenz der Empfindung von Progressivbewegung annimmt, stellt die Hypothese auf, die Erregung des Otolithenorgans erzeuge Lage- oder Bewegungsempfindung, je nachdem gleichzeitig die Ampullennerven mit erregt werden oder nicht, d. h. in den Fällen, in denen (durch Erregung in den Ampullen) eine Drehungsempfindung auftritt, werde die Veränderung der Angaben des Otolithenapparates als Lageveränderung interpretiert; wenn keine Drehungsempfindung sie begleitet, als Progressivbewegung. Um diese Annahme plausibel zu machen, verweist Breuer auf gewisse analoge Fälle, in denen die Erregung eines Sinnesorgans verschieden gedeutet werden kann, je nachdem bestimmte andere Empfindungen die erstere begleiten oder nicht. So wird das Hingleiten eines Bildes über die

Netzhaut auf Bewegung des gesehenen Objekts bezogen, wenn die Augenmuskeln in Ruhe bleiben, während das Objekt im allgemeinen ruhend erscheint, wenn man die Bewegung des Auges oder Kopfes empfindet.

Ich kann diese Auffassung darum nicht zutreffend finden, weil nach Machs Erfahrung die Empfindung der Schiefelage bei Karussellbewegung auch während der gleichförmigen Drehung stattfand, d. h. also unter Umständen, unter denen überhaupt keine Drehungsempfindung und keine Erregung der Ampullenerven vorhanden ist. Ich würde eher daran denken, daß die Otolithenorgane auf eine relativ langsame Reaktionsweise eingerichtet sind, in der Art, daß eine Verschiebung der Otolithenplatten wohl durch dauernde Einwirkung der Gravitation oder der Centrifugalkraft erzielt wird, daß dagegen unter den Beobachtungsbedingungen, die für uns gegeben sind, wenn wir eine geradlinige Progressivbewegung ausführen, die Periode positiver oder negativer Beschleunigung zu kurz oder die Beschleunigung selbst zu geringfügig ist, um das träge Organ zu erregen.

Dadurch würde sich erklären, warum wir beim Sprung nach vorn nicht die Empfindung der Rückwärtsneigung haben und ebensowenig beim Anfahren und Anhalten eines Eisenbahnzuges entsprechenden Lagetäuschungen unterliegen. 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 Lageempfindungen vermitteln, daß aber die Erregung durch Progressivbewegung ganz oder doch fast ganz verhindert ist, wenigstens für diejenigen Bewegungsarten, die uns häufig vorkommen.

Die Empfindung der Progressivbewegung ist ja, wie schon oben erwähnt wurde, eine recht unvollkommene. Bei gleichförmiger Bewegung fehlt sie (wie übrigens auch im Falle der Drehbewegung) völlig. Die Beschleunigung (positive oder negative) einer horizontalen geradlinigen Bewegung empfinden wir nur, wenn es sich um sehr erheblichen Geschwindigkeitswechsel handelt (Eisenbahn). Schon auf Dampf- oder Segelschiffen fällt für mich die Empfindung der translatorischen Bewegung fort. Auch die bei der Drehbewegung so deutliche Empfindung gegensinniger Drehung bei verzögerter Rotation hat, wie oben erwähnt, bei der Progressivbewegung nur ihr sehr unvollkommen entwickeltes Analogon: bei sehr schnellem Anhalten eines Eisenbahnzuges kann die Empfindung der Bewegungsumkehr auftreten, doch findet man dieses Phänomen erstens überhaupt nicht häufig und stets nur ziemlich undeutlich ausgeprägt. Im Ruderboot, dessen Bewegung verlangsamt wird, tritt diese Bewegungstäuschung überhaupt nicht auf, wie schon Delage bemerkt hat; die Verzögerung erfolgt hier in zu geringem Ausmaße. Andererseits wären gerade in dem glatt und geräuschlos gleitenden Boote die Beobachtungsbedingungen weit günstiger als im rollenden Eisenbahnzuge.

Sehr viel deutlicher ist die Beschleunigungsempfindung und Bewegungstäuschung bei der Progressivbewegung in vertikaler Richtung (im Aufzug, in der Förderschale eines Schachtes). Hier wird die Beschleunigung beim Bewegungsbeginn empfunden, und trotz der relativ geringen Maximalgeschwindigkeit tritt fast stets bei der Verlangsamung der Bewegung die Empfindung der Bewegungsumkehr ein. Ob diese einzige deutliche Emp-

findung der Progressivbewegung vom Labyrinth vermittelt wird und eventuell von welchem Teile desselben, das sind meines Erachtens nach durchaus offene Fragen. Es wäre doch immer noch zu erwägen, ob nicht kombinierte Funktion der Bogengänge hierbei im Spiele ist.

Nachempfindungen nach längerer Progressivbewegung in irgendwelcher Richtung scheinen nicht vorzukommen oder jedenfalls nur bei excessiv starkem Bewegungsreiz.

Die spezifische Disposition für den adäquaten Reiz ist vielleicht bei keinem Sinnesorgan so klar verständlich wie bei den Ampullen- und Otolithenapparaten auf Grund der Mach-Breuerschen Hypothese. Andere Reize sind mit großer Sicherheit ferngehalten — daß jene Organe zur Reaktion auf Schallwellen besonders geeignet seien, wird wohl heutzutage kaum mehr behauptet werden —; anderseits gibt uns die Theorie die Möglichkeit, die Massenbeschleunigung als wirksamen Reiz für die beiden Organarten zu denken, und zwar in den verschiedenen Formen der Gravitation, der Trägheit und der Centrifugalkraft. In den übrigen Sinnesorganen des Menschen dagegen ist, wie bekannt, die Anordnung der Nervenendigungen, soweit sie überhaupt für mechanischen Reiz erregbar sind, so getroffen, daß eine Umformung einer etwaigen Massenbeschleunigung in einen wirksamen mechanischen Nervenreiz ausgeschlossen erscheint.

Auch dem Prinzip der spezifischen Sinnesenergien fügen sich die (nicht akustischen) beiden Sinnesorgane im Labyrinth recht gut ein. Vor allem erweist sich die Bewegungsempfindung als ein Empfindungsgebiet durchaus eigener Art, ohne Verbindungsglieder zu anderen Sinnesgebieten hinüber, also als eine Modalität der Empfindung im Sinne von Helmholtz.

Unter den Bewegungsempfindungen sind es ja wiederum die Drehungsempfindungen, die am schärfsten markiert heraustreten. Ihre Analyse führt ohne weiteres zu einer Gliederung nach drei Komponenten, entsprechend den drei Dimensionen des Raumes. Minder zuversichtlich wird man sich über die Qualitäten der Empfindung von translatorischer (Progressiv-) Bewegung aussprechen können, bezüglich deren es doch manchem immer noch schwer fällt, sie als einfache Empfindung anzuerkennen. Wie aus den vorausgehenden Kapiteln erhellen dürfte, ist auch, wenigstens bei den jetzigen Arbeitsmethoden, wenig Material an die Hand gegeben, den Zweifelnden von der Existenz spezifischer Empfindungen der Progressivbewegung zu überzeugen. Am ehesten dürfte das noch hinsichtlich der Bewegung in vertikaler Richtung gelingen.

Drehungsempfindungen irgendwelcher Art in Progressivbewegungen aufzulösen, würde mir ebenso sehr widerstreben, wie die Bewegungsempfindung in eine kontinuierliche Reihe von Lageempfindungen aufzulösen; schon die Deutlichkeit der Drehempfindung gegenüber der Undeutlichkeit der Progressivbewegungsempfindung spricht hiergegen.

Was die Lageempfindung betrifft, so existiert sie ja zweifellos als eine besondere Empfindungsmodalität, aber, für mich wenigstens, nur als eine Empfindung der „Orientierung zur Vertikalen“. Was andere Autoren berichten, spricht mehr oder weniger deutlich im selben Sinne. Darum kann ich auch, wie gesagt, Mach nicht beipflichten, wenn er sagt, die Empfindung der Drehung oder der Progressivbewegung lasse sich psychologisch auflösen in

eine Folge von Lageempfindungen¹⁾. In aufrechter Stellung um die vertikale Achse gedreht haben wir unter geeigneten Umständen Drehungsempfindung. Die einzelnen Lagen aber, die wir dabei hintereinander durchlaufen, empfinden wir alle in genau der gleichen Qualität, d. h. einfach als Vertikallage, und nicht als Vertikallage mit Gesicht nach Nord, nach Ost, nach dieser oder nach jener Richtung. Eine solche psychologische Auflösung arbeitet also mit fingierten Empfindungselementen und ist unfruchtbar wie die ganze Lehre von den Empfindungselementen überhaupt.

Es möge übrigens nicht unerwähnt bleiben, daß Mach selbst die Möglichkeit zugesteht, daß der „Empfindung der Geschwindigkeit“ (wie er sich an dieser Stelle ausdrückt) ein Vorgang eigener Art zugrunde liegt.

Es liegt natürlich nahe, auch der Modalität der Lageempfindung eine Gliederung nach drei Qualitäten, wiederum entsprechend den Dimensionen des Raumes, zuzuschreiben. Breuer sucht ihr anatomisches Korrelat in den drei Otolithenapparaten mit ihrer verschiedenen „Gleitrichtung“, braucht dieselben Organe aber auch, wie aus obiger Darstellung erinnerlich, für die Empfindung der Progressivbewegung und mußte nun eine Hilfsannahme machen, um zu erklären, warum die Maculaepithelien in einem Falle spezifische Lageempfindung, im anderen Bewegungsempfindung vermitteln. Ich kann, wie gesagt, diese Hilfsannahme nicht glücklich finden und überhaupt die Vermittelung von Bewegungsempfindungen durch die Otolithenorgane nicht für hinreichend erwiesen halten.

Erkennt man den Bogengängen und den Otolithenapparaten beziehungsweise die spezifische Energie der Drehungsempfindung und der Lageempfindung zu, so erhebt sich sogleich die weitere Frage, ob im Epithel der einzelnen Ampulle bzw. Macula Nervenendigungen von zwei verschiedenen Energien enthalten sind, deren Erregung die Empfindung entgegengesetzter Bewegung bzw. Orientierung bewirkt, oder ob die Verbiegung der Sinneshaare in der einen oder der anderen Richtung gegensätzliche Empfindung vermittelt, trotzdem Nervenfasern von nur einer Art vorhanden sind. Die dritte Möglichkeit endlich wäre die, daß jedes einzelne Epithel nur in einerlei Weise anspricht, z. B. jede einzelne Ampulle nur bei Drehung in einem bestimmten Sinne. Um die Gesamtheit der Drehungsempfindung herauszubekommen, muß dann ein untrennbarer Zusammenhang zwischen den Angaben der beiderseitigen Labyrinth gefordert werden, in der Art, daß etwa der horizontale Bogengang der rechten Seite auf Rechtsdrehung des Kopfes um die Vertikalachse, der linke horizontale auf Linksdrehung reagiert oder umgekehrt.

Mach hatte sich in seiner ersten Mitteilung zur Bogengangsfrage im ersteren Sinne entschieden, d. h. zweierlei Nervenendigungen in einem Epithel postuliert. Späterhin, in seiner ausführlicheren Publikation schloß sich Mach der Anschauung Browns an, der das Zusammenarbeiten beider Labyrinth voraussetzte.

Auf Grund der Versuche Ewalds mit dem pneumatischen Hammer wird diese Auffassung nicht mehr aufrecht erhalten werden können. Entscheidend scheint mir folgender Versuch (Ewald, l. c., S. 264). Der pneu-

¹⁾ Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, S. 122.

matische Hammer (s. o., S. 787) ist so am Kopf einer Taube umgebracht, daß er beim Niedergehen den rechten horizontalen Bogengang komprimiert. An und für sich könnte nun die Flüssigkeit nach beiden Seiten ausweichen, zur Ampulle hin und zum ampullenlosen Ende. Der letztere Weg aber ist durch eine Plombe im knöchernen Kanal gesperrt. Wird nun durch Luftdruck der Hammer vorgetrieben, so reagiert das Tier regelmäßig mit einer starken Kopfwendung nach links in der Ebene des Kanals. Trotzdem der Hammer andauernd den häutigen Gang komprimiert, kehrt der Kopf alsbald in die Normalstellung zurück. Wird jetzt der Hammer vom Bogengang abgehoben, so daß die Endolympe wieder zurückströmen kann, so erfolgt eine Kopfwendung nach rechts. Entgegengesetzte Lymphbewegungen in einem und demselben Kanal erzeugen also entgegengesetzte Kopfwendungen und demgemäß aller Wahrscheinlichkeit nach auch entgegengesetzte Drehungsempfindungen.

Bemerkenswert ist, daß beim horizontalen (äußeren) Kanal der Flüssigkeitsstoß zur Ampulle hin die stärkere Reaktion auslöst, bei den beiden anderen Kanälen dagegen die umgekehrte Flüssigkeitsverschiebung die wirksamere ist.

2. Andere Auffassungen von der Funktion des Labyrinths.

Nur in aller Kürze sei erwähnt, daß dieselben Gründe, welche Mach zu seiner Theorie der Labyrinthfunktion führten, zunächst auch auf ein anderes im Kopf befindliches Organ, das Gehirn, als Auslösungsort der Bewegungsempfindung führen konnten; so nahm denn auch tatsächlich Purkinje das Gehirn hierfür in Anspruch. Mach erwog dieselbe Möglichkeit, um sie aber alsbald durch die bessere Theorie zu ersetzen.

Goltz. Die Mach-Breuer-Brownsche Theorie der Labyrinthfunktion in ihrer durch Breuer hinsichtlich der Otolithenapparate ergänzten Form steht meines Erachtens in ihren wesentlichen Grundlagen heutzutage unbestreitbar festgegründet. Wo noch einzelne Fragen der Erklärung harren, darf man die Zuversicht hegen, daß diese später zu gebende Erklärung sich der jetzigen Theorie zwanglos einfügen wird, und selbst wenn in irgend welchen Einzelheiten sich Modifikationen als notwendig erweisen sollten, bleibt die Aufstellung und Durcharbeitung dieser Theorie eine glänzende Geistestat. Ihre Bedeutung wird auch dadurch nicht gemindert, daß Goltz zuvor, nur durch unvollkommene physikalische Vorstellungen an der vollen Erkenntnis der Wahrheit gehindert, jenen Forschern mächtig vorgearbeitet hatte, indem er den Satz aufstellte, die Bogengänge seien neben eventueller Beteiligung am Hören Organe des Gleichgewichtssinnes.

Man hat auch späterhin noch vielfach von Bogengängen als Gleichgewichtsorganen gesprochen und durch die Aufstellung des Begriffs „statischer Sinn“ diese Auffassung gewissermaßen festgelegt. Mir erscheint diese Bezeichnung nicht zweckmäßig, weil sie die Bedeutung der im Labyrinth vertretenen Sinnestätigkeiten viel zu einseitig wiedergibt. In der oben gegebenen Darstellung der Labyrinthfunktion fand sich kaum ein Anlaß, überhaupt vom Gleichgewicht zu sprechen. Es soll damit nicht gesagt sein, daß das Labyrinth mit der Gleichgewichtsregulierung überhaupt nichts zu tun habe. Es gehört gewiß mit zu den Aufgaben des Labyrinths, den Körper

in den verschiedenen Ruhestellungen und während der Lokomotion äquilibriert zu erhalten. Seine Tätigkeit hierbei läßt sich auflösen in die Vermittelung der Lage- und Bewegungsempfindungen und die Auslösung der für die Gleichgewichtserhaltung nötigen Reflexe. Namentlich die letzteren aber kommen keineswegs dem Labyrinth als etwas Spezifisches zu, sondern es arbeitet in dieser Beziehung mit den Organen des sog. Muskelsinnes stets zusammen. Jede Störung des Körpergleichgewichtes beim Umsinken nach einer Seite hat abnorme Spannungsverhältnisse in den Muskeln, Sehnen, Fascien, Gelenken und der Haut zur Folge, wodurch die centripetalen Nerven dieser Gewebe erregt werden und reflektorisch auf Auslösung einer Gegenbewegung hinwirken, unterstützt allerdings vom Labyrinth. Daß jene nichtlabyrinthäre Gleichgewichtsregulierung indessen eine bedeutende Rolle spielt, beweisen die Taubstummen mit Labyrinthausfall, bei denen statische Störungen nur bei sorgfältiger Beobachtung festgestellt werden können.

Ewald. Charakteristisch für die Auffassung Ewalds ist, wie schon erwähnt, die Hervorhebung der tonuserhaltenden Wirkung des Labyrinths, des Tonusmangels nach Labyrinthausfall. Daneben sieht Ewald im Labyrinth zwei Sinnesorgane: das „Goltzsche Sinnesorgan“ (die Bogengänge) und den Otolithenapparat. Die Tätigkeit dieser Sinnesorgane denkt sich Ewald, soweit dies aus seinen Ausführungen zu entnehmen ist, wohl ungefähr in der auch von mir hier vertretenen Art. Hinfällig dürfte die Annahme Ewalds geworden sein, daß die Haare auf dem Epithel der Ampullen flimmern und hierdurch eine Strömung im Labyrinth erhalten werde. Wie Breuer besonders überzeugend gezeigt hat, kann man den in der Cupula zusammengebackenen Haaren Flimmerbewegung nicht zutrauen, und eine Strömung in dem engen Kanale würde selbst durch ganz bedeutend größere Kräfte nicht erzeugt werden, als sie ein solcher flimmernder Haarschopf bestenfalls liefern könnte.

Was den Labyrinthtonus betrifft, so darf seine Existenz als durch Ewald unzweifelhaft erwiesen gelten. Die Bedeutung des Labyrinths für die Gleichgewichtsregulierung dürfte vorzugsweise in dieser Tonusregulierung liegen. Mit zahlreichen anderen centripetalen Nerven zusammen erhält der *Nervus vestibularis* die Gesamtmuskulatur in der tonischen Spannung, die die Vorbedingung einer Stabilität des Körpers ist. Beginnt der Körper nach einer Seite hin zu fallen, so erregt die passive Bewegung die Ampullarorgane, es tritt eine Tonusverstärkung der dem Fall entgegenarbeitenden Muskeln ein. Neben diesen Reflexen labyrinthären Ursprungs haben die auf die Augenmuskeln begreiflicher Weise stets das meiste Interesse erregt; ich stimme aber Ewald darin zu, daß es sich bei den ocularen Reflexen nur um einen besonders auffälligen Spezialfall des Reflexes auf einen großen Teil der Körpermuskulatur handelt.

Delage. Nicht ohne Interesse, aber meines Erachtens doch nicht sonderlich glücklich nach der Versuch Delages, die Lage- und Bewegungstäuschungen, die nach der hier vorgetragenen Theorie im wesentlichen auf das Labyrinth als Entstehungsort zurückgeführt werden, aus Täuschungen über den Kontraktionszustand der Augenmuskeln zu erklären. Bei dem überaus engen Zusammenhang zwischen dem Augenmuskelapparat und dem Labyrinth ist es leicht verständlich, wenn die Delagesche Theorie nach

Inhalt und Beweisgang manchen Berührungspunkt mit der Mach-Breuer'schen Theorie hat. So hat, wie oben erwähnt, Delage ja auch die Lage- und Bewegungsempfindungen speziell in ihrer Abhängigkeit von der Kopfhaltung studiert und ist ebenfalls zu dem Ergebnis gekommen, daß das Organ jener Empfindungen im Kopfe liegen müsse; speziell erkannte Delage, daß ungewöhnliche Kopfhaltung zu typischen Täuschungen auf dem Gebiet der Bewegungs- und Lageempfindungen führt.

Das Besondere aber an der Lehre Delages nun geht von seiner Beobachtung aus, daß alle Kopfverdreungen, und nicht nur die mit Verlagerung der Kopfsachsen gegen die Vertikale verknüpften, zu jenen Täuschungen führen. Drehung des Kopfes um die horizontal-sagittale Achse führt zu den bekannten Hueckschen Rollungen, Drehung um die horizontal-frontale Achse zu kompensatorischen Blickhebungen bzw. Senkungen; Delage behauptet nun, auch Drehungen um die vertikal-longitudinale Kopfschse führe zu unbeabsichtigten Mitbewegungen der Augen in der Orbita. Er hat damit unzweifelhaft recht, nicht aber damit, daß, wie in jenen beiden ersten Fällen, so auch mit der Kopfdrehung um die Vertikalachse Orientierungstäuschungen eintreten müssen. Für Delage sind die kompensatorischen Augenbewegungen Quelle der Orientierungstäuschungen und zwar auch derjenigen, die bei geschlossenen Augen oder im Dunkeln eintreten; er läßt die Kopfstellung nach der Augenstellung beurteilen.

Die experimentelle Grundlage dieser Auffassung erscheint nicht hinlänglich gesichert, die entscheidenden Versuche, welche die Unabhängigkeit der Lagetäuschungen von den Verlagerungen des Kopfes gegen die Vertikale und damit von einem durch Gravitation erregbaren Sinnesorgan dartun sollten, konnten weder von Breuer, noch von v. Cyon ¹⁾, noch von mir bestätigt werden (s. o.).

Diese Abweichung der Anschauung Delages von der hier vertretenen erstreckt sich übrigens, wie schon nach diesen kurzen Bemerkungen ersichtlich, zunächst nur auf die Empfindungen der Lage, die ja in der Tat noch nicht mit der wünschenswerten Sicherheit evident nachzuweisen sind, und eine speziellere Analyse zurzeit noch nicht zulassen.

Was Delage als positive Anschauung über die Empfindungen der Progressivbewegung mitteilt, läßt sich im wesentlichen in folgendem Satze wiedergeben: „Die Empfindungen der Fortbewegung sind wahrscheinlich allgemein, hervorgebracht durch einen Druck der Flüssigkeiten des Organismus gegen die Gefäße und die Wandungen ihrer Behälter, durch einen Zug der verschiedenen Eingeweide an ihren Anheftungsstellen und an ihren eigenen Teilen, und vielleicht durch eine Wirkung auf die benachbarten nervösen Organe, wie z. B. die Plexus; mit einem Worte, durch eine Art von Ebbe- und Flutbewegung aller Teile unseres Organismus, welche eigene Beweglichkeit haben ²⁾.“

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 94 (1903). Erwähnt sei hier noch die Beobachtung Delages, daß beim Schaukeln in seiner „Schaukel ohne Drehung“ mit geschlossenen Augen die Schaukelebene eine scheinbare Verschiebung erleiden soll, wenn die (geschlossenen) Augen eine starke Seitenwendung ausführen, nicht aber, wenn der Kopf seitwärts gewendet wird. Diese und manche andere beachtenswerte Angabe Delages verdiente nachgeprüft zu werden. — ²⁾ Delage, l. c., S. 95.

Das sind Vermutungen, deren ernstere Erwägung mangels jeder experimentellen Grundlage hier nicht am Platze ist.

In der Beurteilung der Funktion der halbzirkelförmigen Kanäle steht Delage im wesentlichen auf dem Standpunkt, wie er in den obigen Ausführungen vertreten wurde; er sieht in ihnen Perceptionsorgane für die Drehbewegungen und zugleich „excitomotorische Organe“, die bei Kopfdrehung Reflexe vor allem auf die Augenmuskeln auslösen.

v. Cyon. Einer der Autoren, die sich viel mit der Physiologie des Labyrinths beschäftigt haben, ist v. Cyon; das Labyrinth ist für ihn der Sitz des Raumsinnes. Durch die Ebenen der Bogengänge ist für ihn ein physiologisches Koordinatensystem gegeben, auf welchem unsere Raumvorstellung beruht. Die Täuschungen über unsere Lage im Raume bei schiefen Kopfhaltungen kommen durch die Verlagerung der Bogengangsebenen und eine dadurch bedingte Umwertung jenes Koordinatensystems zustande. Diese Richtungstäuschungen findet v. Cyon durch mannigfache intercurrente Reize sehr beeinflussbar, durch den Lichtreiz, Schallreiz (vor allem Musik bei Musikalischen), auch durch den „Willensreiz“. Von der Richtung der Blicklinien sind die Richtungstäuschungen (Lagetäuschungen) nach v. Cyon nicht in dem Maße abhängig, wie Delage (s. o.) es annimmt, doch aber in der Intensität von ihnen beeinflussbar.

Der Mach-Breuerschen Theorie der Bogengangsfunktion und speziell des Erregungsmodus der Ampullarnerven steht v. Cyon durchaus ablehnend gegenüber, da er den normalen Erreger der Bogengänge in den Schallwellen sieht. Hierin liegt eine gewisse Ähnlichkeit mit der Anschauung Preyers (s. o., S. 790).

Die Art, wie v. Cyon sich das Bogengangssystem als Quelle der Raumvorstellung tätig denkt, ist mir, wie ich offen gestehen muß, nicht verständlich geworden, weshalb ich auf näheres Eingehen auf seine Theorie (wenn von einer solchen zu reden ist) verzichten muß.

VIII. Anhang. Die Zentralorgane der Bewegungs- und Lageempfindungen.

Entsprechend der Darstellung in den übrigen Kapiteln der Sinnesphysiologie in diesem Werk soll auch hier keine eingehende Behandlung der Zentralorgane gegeben werden, die beim Zustandekommen der Bewegungs- und Lageempfindungen von Bedeutung sind. Ein wenigstens ganz flüchtiges Eingehen auf sie wird sich indessen aus dem Grunde nicht vermeiden lassen, da es unerlässlich ist, einen Blick auf die Beziehungen des Kleinhirns zu diesem Sinnesgebiet zu werfen.

Erwähnt wurde schon oben, daß man vielfach versucht hat, die Erscheinungen, die man bei Tieren nach operativen Verletzungen am Labyrinth beobachtet, auf unbeabsichtigte und unvermeidliche Schädigungen oder Reizungen des räumlich so nahe benachbarten Kleinhirns zu beziehen.

Heutzutage kann man wohl sagen, daß manches von dem, was man für Erfolge der Labyrinthexstirpation oder namentlich der Durchschneidung des Acusticusstammes hielt, auf Nebenverletzungen am Kleinhirn beruhte. Mindestens ebenso bestimmt aber kann man sagen, daß das typische Bild

des totalen und des partiellen Ausfalls der Labyrinthfunktion jetzt, vor allem dank der Ewaldschen Untersuchungen, in solcher Reinheit und Schärfe vor uns liegt, daß man mit voller Sicherheit behaupten darf, daß als Erfolg des Eingriffes sich im Kleinhirn nur allenfalls solche degenerative Veränderungen einstellen können, die die notwendige Folge von Verletzungen der Nervenfasern sind, die etwa vom Labyrinth zum Kleinhirn gehen. Von einer völligen Klarheit über die Beziehungen zwischen Labyrinth und Kleinhirn sind wir freilich noch weit entfernt.

B. Lange¹⁾ hat die Frage von der anderen Seite angegriffen und gefragt, inwieweit die nach Kleinhirnverletzungen gefundenen Störungen (Zwangsbewegungen usw.) auf Verletzungen der zentralen Acusticusendigungen zurückzuführen sind. Lange kam zu dem Ergebnis, daß das Kleinhirn nicht als Zentralorgan der Labyrinthfunktion aufgefaßt werden könne. Als besonders wichtig betrachten Lange wie Ewald die Tatsache, daß bei einer beiderseitig labyrinthlosen Taube die Entfernung eines Kleinhirnteils ebenso heftige Störungen bewirkt, als bei einer vorher intakten Taube. Das beweist für die Hauptfrage nicht viel. Zu bemerken ist überdies, daß bei Tauben mit beschädigtem Kleinhirn nach einseitiger Labyrinthexstirpation sofort, und nicht erst nach längerer Zeit, wie sonst, die Kopfverdre-
hung auftritt (Stefani²⁾, Lange).

Stefani und Weiß³⁾ haben übrigens nach Labyrinthexstirpation degenerative Veränderungen der Kleinhirnzellen beobachtet, und zwar beiderseitig nach nur einseitiger Operation. Diese Angaben wurden dann von verschiedenen Seiten bestritten (u. a. von Spamer⁴⁾. Neuerdings hat indessen Stefani⁵⁾ seine Angaben von neuem bekräftigt, indem er nach den Methoden von Marchi und Nißl den Eintritt der Degenerationserscheinungen genau verfolgte. Er fand wiederum Degeneration im Kleinhirn (und auch in verlängertem Mark), und zwar beiderseitig. Die Purkinjeschen Zellen fanden sich nur in den Fällen ergriffen, in denen als Folge der Labyrinthoperation schon die Kopfverdre-
hung eingetreten war. Am meisten betroffen ist die weiße Substanz der hinteren Windungen. Die Entartungen im verlängerten Mark betreffen die vestibulare (mediale) Acusticuswurzel, auch im *Tuberculum acusticum*, der *Substantia reticulata*, der Abducenswurzel und in den *Fibrae arcuatae* zeigen sich Degenerationen.

Im Abducenskern zeigten sich nach Stefani die Degenerationen auch in solchen Fällen, in denen die Kopfverdre-
hung noch fehlte.

Beachtenswert ist übrigens auch die Bemerkung von Lui⁶⁾, daß das Kleinhirn sich bei den verschiedenen Tierklassen immer zu der Zeit fertig entwickelt, wo die Tiere laufen lernen.

Nach diesen Erfahrungen wird man der Formulierung Stefanis betreffs der Kleinhirnfunktion zustimmen dürfen, wonach dieses ein Zentralorgan ist, dessen Tätigkeit hauptsächlich durch die Impulse von seiten des Labyrinths angeregt und unterhalten wird und dessen Funktion im wesentlichen in der Erhaltung des muskulären Tonus

¹⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 50 (1891). — ²⁾ Fisiologia dell' encephalo, Milano 1886 u. Accad. di Ferrara, 1874 u. 1879. — ³⁾ Accad. di Ferrara, 1877. — ⁴⁾ Arch. f. d. ges. Physiol. 21 (1880). — ⁵⁾ Arch. ital. biol. 40 (1903). — ⁶⁾ Riforma Medica, No. 20, 1894.

besteht, der zur Erzielung stabiler Körperhaltung im normalen Gleichgewicht notwendig ist. Es wird nur hinzuzufügen sein, daß das Kleinhirn außer aus dem Labyrinth auch sehr wichtige Erregungen von anderen sensiblen Bahnen beziehen muß, nicht zum wenigsten wohl von den sensiblen Muskel- und Gelenknerven, durch Vermittelung der Hinterstränge. Diese Auffassung ist sonst mit der Lucianischen bezüglich der Kleinhirnfunktion wie mit der Ewaldschen von der Funktion des „Tonuslabyrinths“ wohl vereinbar ¹⁾.

Die Kleinhirnrinde als ein Zentralorgan für die Bewegungs- und Lageempfindungen in gleichem Sinne zu betrachten, wie es die Hinterhauptsrinde für die Gesichtsempfindungen ist, geht sicherlich nicht an. Die Bedeutung des Labyrinthes ist indessen mit seiner, reflektorisch zu denkenden, Wirkung als tonuserhaltendes Organ nicht erschöpft, sondern es vermittelt ja auch Empfindungen. Ob und wo etwa in der Hirnrinde ein wahres Rindenfeld für diese Funktion liegt, steht zurzeit nicht fest, wenngleich seine Existenz als höchst wahrscheinlich anzunehmen ist.

Für die Empfindungen der Lage und Bewegung der Glieder oder, allgemein gesagt, der einzelnen beweglichen Körperteile liegt das Rindenfeld, wie als sicher angenommen werden kann, in den zugehörigen Foci der Zentralwindungen, der Munkschen Fühlsphäre. Beweisender als die zahlreichen hierauf deutenden Tierversuche, die ich hier übergehe, sind die Erfahrungen am Menschen, wie sie F. Krause ²⁾ bei Exstirpation von Rindenfeldern wegen Rindenepilepsie gemacht hat. Unter den Wirkungen dieser Operation interessiert hier speziell der Verlust der „stereognostischen“ Funktion der Hand, deren Rindenfeld exstirpiert wurde (nachdem es durch faradische Reizung aufgesucht worden war). Die Patienten können, obgleich die Sensibilität und Motilität des Gliedes erhalten ist, die Form eines mit der Hand befühlten Körpers nicht mehr erkennen, wenn die Augen verschlossen sind; sie können beispielsweise einen Würfel nicht mehr als solchen erkennen. Auf analogen Störungen, die komplizierter sind als einfache Sensibilitätsabstumpfung, beruht zweifellos auch das abnorme Verhalten der Tiere, bei denen das Rindenfeld einer Extremität entfernt ist.

¹⁾ Näher kann hier auf die Bedeutung des Kleinhirns für den Muskelsinn nicht eingegangen werden; vgl. den Abschnitt über Kleinhirn (Bd. IV dieses Handbuchs), sowie aus der Literatur die Arbeiten von Lussana, *Fisiologia e patologia del cervelletto*, Padova 1885; Luciani, *Il cervelletto*, Firenze 1891; Stefani, *Fisiologia del encephalo*, Milano 1886; Lewandowsky, *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1903; Sergi, *Arch. ital. biol.* 1902; Duceschi e Sergi, *Archivio di fisiol.* 1, (1904). — ²⁾ „Hirnschirurgie“, Deutsche Klinik, 1904.

