

(Aus der Universitätsklinik für Hals-, Nasen- und Ohrenkrankte zu Königsberg i. Pr.  
[Direktor: Geh. Rat Prof. Dr. *Stenger*.])

## Über die vom Vestibularapparat ausgelösten Reflexe der Bewegung und der Lage.

Von  
Privatdozent Dr. Artur Blohmke,  
Assistent der Klinik.

(Eingegangen am 10. April 1922.)

Um sich über das Wesen der Körpergleichgewichtsregulierung beim Menschen wie beim Tiere eine Vorstellung bilden zu können, muß man davon ausgehen, daß die Erhaltung des Körpergleichgewichtes ein höchst komplizierter Vorgang ist, bei dem verschiedene Sinnesapparate mitwirken; und zwar geschieht dieses durch den Tastsinn der Haut, den Muskel- und Gelenksinn, bzw. kinästhetischen Sinn, den Gesichtssinn, schließlich durch Übermittlung ganz bestimmter Empfindungen über unsere Körperlage mittels des Bogengangsapparates. Alle diese Sinnesapparate wirken so, daß von ihren peripheren Endorganen einem Zentralorgan, dem Gehirn und Rückenmark, bestimmte Empfindungen mitgeteilt werden, welche in ihrer Gesamtheit für die Gleichgewichtsregulierung Sorge tragen. Da der Bogengangsapparat gegenüber den anderen gleichgewichtsregulierenden Sinnesapparaten eine besondere Eigenart der von ihm ausgehenden Erscheinungen aufweist, vermuteten die Untersucher, welche sich zuerst mit seinem Problem beschäftigten, eine spezifische Sinnesqualität in ihm und gaben ihm die Bezeichnung „Sechster Sinn“. Geprägt wurde dieser Begriff im Jahre 1870 von dem damaligen Anatom und späteren Physiologen *Goltz*, welcher sich mit der Erforschung der Funktion der Bogengänge eingehend befaßte und in ihnen ein besonderes Sinnesorgan zu erkennen glaubte. Sein Schüler *Ewald*, welcher im darauffolgenden Jahrzehnt dem Studium des Ohr-labyrinthes seine Hauptarbeit widmete, verteidigte diese von *Goltz* gewählte Bezeichnung in seinen „Physiologischen Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus“ auf das Entschiedenste.

Fast zu gleicher Zeit erfolgte eine ähnliche Feststellung eines sog. „sechsten Sinnesorgans“ von dem Zoologen *Leidig* bei den Fischen, und zwar auf Grund der überraschenden Entdeckung, daß die bis dahin

allgemein für schleimabsondernde Organe gehaltenen sog. Schleimkanäle der Fische, deren Nervenreichtum schon früheren Forschern bekannt war, eine Menge knopfförmiger, spezifischer Hautsinnesorgane enthalten, in welchen die zu den Kanälen ziehenden Nerven ihr Ende finden. Aus diesem Grunde und weil auch in den nervösen Endgebilden schleimabsondernde, drüsige Elemente nachzuweisen waren, deutete Leidig die Schleimkanäle der Fische nicht mehr als Drüsen, sondern vielmehr als besondere, den Fischen eigentümliche und für ihren Aufenthalt im Wasser berechnete Sinnesorgane, welche er mit dem Namen „Organ eines sechsten Sinnes“ bezeichnete, ohne über ihre Funktion eine genauere Vorstellung gewinnen zu können, als die einer nicht näher bestimmbarer allgemeiner Tastempfindung; doch machte er schon auf die auffallende Ähnlichkeit eines Schleimkanals und des darin enthaltenden Nervenendorgans mit einem Bogengang des Gehörorganes und der Endigung des Bogengangsnerven in seiner Ampulle aufmerksam. Tatsächlich handelt es sich bei diesen Nervengebilden der Fische, welche infolge ihrer seitlichen Anordnung zusammenfassend als Nervus lateralis bezeichnet werden, um kein Tastorgan, sondern, wie morphologisch und auch physiologisch nachgewiesen werden konnte, um ein ähnliches Nervenorgan oder wenigstens um einen Teil desselben, wie es bei höheren Tieren der Gleichgewichtsnerv darstellt. Denn man wird zugeben müssen, daß eine prinzipielle Verwandtschaft in der Funktion dieser beiden Sinnesapparate vorhanden sein muß, wenn die Nerven für das Labyrinth und die eben erwähnten Seitenorgane dem gleichen Kerngebiet im Gehirn entstammen.

Nach den Vestibularisforschungen der letzten Jahrzehnte unterliegt es keinem Zweifel, daß man mit Hilfe des Labyrinthes, speziell des Bogengangslabyrinthes, bestimmte Bewegungs- und Lageveränderungen wahrnehmen kann. Das Problem, ob diese Bewegungseindrücke als reine, dem Vestibularapparat eigentümliche Empfindungen oder als Empfindungskomplexe, d. h. Wahrnehmungen, aufzufassen sind, oder — anders ausgedrückt — ob das Labyrinth ein wahres Sinnesorgan mit spezifisch eigentümlichen Empfindungen oder ein bloßes Reflexorgan ist, hat viele Forscher lebhaft beschäftigt, ist aber bisher restlos noch nicht gelöst worden. Die Frage, welche von diesen beiden Auffassungen die größere Berechtigung verdient, soll daher im folgenden nicht weiter erörtert werden. Es sollen vielmehr nur die vom Vestibularapparat direkt und indirekt ausgelösten Vorgänge bei der Gleichgewichtsregulierung geschildert und, in ihre Einzelheiten zergliedert, dargestellt werden.

Zu diesem Zwecke müssen zunächst gewisse allgemein-neurologische Grundbegriffe ganz kurz rekapituliert werden. Bekanntlich wird die Sensibilität wie die Motilität unseres Körpers geregelt von einem Zentralorgan, dem Gehirn und Rückenmark. Die Nachrichten, welche

diesem Zentralorgan, als unserem Bewußtsein und unserem Unterbewußtsein von den Vorgängen im Bereich unseres Rumpfes und unserer Gliedmaßen von außen her zugehen, werden durch vier Hauptqualitäten unseres körperlichen Empfindungsvermögens vermittelt. Durch:

1. die Tast- und Berührungsempfindung,
2. die Temperaturrempfindung,
3. die Schmerzempfindung,
4. die Tiefensensibilität.

Die drei ersten Begriffe ergeben sich von selbst; unter dem vierten versteht man die Summe der hirnwärtsziehenden Erregungen, welche dem Zentralorgan von den Muskeln und Sehnen, Knochen und Gelenken zuströmen. Dieselben gelangen zum größten Teil nicht in das Bewußtsein, sondern regulieren unbewußt die motorischen Mechanismen, die bei allen komplizierten Bewegungen, namentlich beim Gehen und Stehen, in Aktion treten. Umgekehrt werden auch vom Zentralorgan, ebenfalls bewußt und unbewußt, Erregungen nach den verschiedensten Teilen unseres Körpers ausgesandt.

Unter Motilität im weitesten Sinne versteht man die willkürlichen Bewegungsscheinungen, weiter aber auch die Phänomene der Reflexe und des Tonus. Die willkürliche Bewegung wird von bestimmten Bewegungszentren der Großhirnrinde aus intendiert, auf dem Wege bestimmter Bahnen weitergeleitet und zur Ausführung gebracht. Anders dagegen verläuft der Vorgang der Reflexe und des Tonus. Ein sensibler Reiz, welcher von außen her über den Weg der vorher geschilderten Empfindungsqualitäten auf bestimmte Teile unseres Körpers (gewisse Sehnen, Hautpartien usw.) einwirkt, löst unter normalen Verhältnissen ebenso bestimmte motorische Phänomene (Kontraktionen einzelner Muskeln) aus: man spricht von Reflexen. Es gibt eine Reihe von Reflexen, welche man als koordinierte Reflexe bezeichnet. Es sind das Reflexbewegungen, bei denen auf einen sensiblen Reiz hin durch das Zusammenarbeiten einer ganzen Anzahl von Muskeln, eine bestimmte zweckmäßige Bewegung erzielt wird. Beim Menschen sind als hauptsächlichste Repräsentanten dieser Reflexe der Schluck-, Würg- und Brechreflex zu nennen. Diese Vorgänge sind unwillkürlich und verlaufen nicht über das Bewußtsein. Ihre Umschaltung erfolgt im Rückenmark, resp. dem verlängerten Marke. Außerdem strömen aber (wahrscheinlich von der ganzen Körperoberfläche und dem ganzen Skelett aus) dem Zentralorgan beständig unterbewußte, hirnwärtsziehende Erregungen geringer Intensität zu, die ebenfalls reflektorisch eine mäßige kontinuierliche Kontraktion unserer gesamten Muskulatur bedingen. Das ist der Tonus. Man kann diesen nach *Bing* folgendermaßen definieren: „Der Tonus ist der bestimmte Grad von Anspannung, der unseren Muskeln die Anschlagsfähigkeit gibt, auf anlangende willkürliche Impulse prompt mit einer

Kontraktion zu antworten.“ Zum Mechanismus aller Reflexe braucht man also einen hirnwärtsstrebenden und einen hirnabwärtsfliehenden Schenkel in der Reizleitung, welche beide im Zentralorgan enden.

Für das Problem der Gleichgewichtsregulierung muß festgestellt werden, daß alle Vorgänge, die zur Erhaltung des Gleichgewichts dienen, reflektorisch, d. h. unbewußt verlaufen. Zu der fortwährend nötigen Regulierung des Körpergleichgewichtes wären Empfindungen mit den daraus folgenden Überlegungen wenig geeignet. Damit die Regulierung sicher und schnell erfolgt, sind daher unbewußte Sinneseindrücke notwendig, welche auf reflektorischem Wege einen zweckmäßig abgestimmten Einfluß auf die Körpermuskulatur unterhalten. Die Summe dieser Reflexe bewirkt eine ständige Äquilibrierung des Körpers, ohne daß die notwendigen Innervationsimpulse bei regulärer Abwicklung dieser Vorgänge in das Bewußtsein gelangen. Die ungestörte Erhaltung des Körpergleichgewichtes hängt ab von einer absoluten Harmonie aller dem Zentralorgan von der Peripherie her zufließenden Impulse. Auf ihr beruht das Zustandekommen einer richtigen und klaren Vorstellung über die gegenwärtige Körperlage und auch die automatische zweckmäßige Aussendung von bestimmten Bewegungsimpulsen nach den verschiedenen Körperteilen zur Erhaltung der Körperlage. Es ist durch die Erfahrung bewiesen, daß die von einem Sinnesapparat ausgehenden Impulse die eines anderen zu ergänzen und dementsprechend auch allmählich mehr oder weniger völlig zu ersetzen imstande sind. Während beim Tier ein solcher Ausgleich nicht immer restlos zu verzeichnen ist, lernt der Mensch infolge seiner höher entwickelten Beobachtungsgabe und seiner größeren Intelligenz leichter und schneller den Funktionsausfall eines Organes mit Hilfe der übrigen Sinnesorgane zu kompensieren. So ist es bekannt, daß Taubstumme mit beiderseitiger Zerstörung des ganzen Labyrinthes oft keine sehr auffallende Störung in dieser Hinsicht mehr bieten, weil es sich hier um in früher Jugend erworbene Schädigungen handelt, die im Laufe der Jahre durch vikariierendes Eintreten der sonstigen bei der Erhaltung des Körpergleichgewichtes eine Rolle spielenden Sinnesapparate ausgeglichen sind. Jede Störung im harmonischen Zusammenwirken aller für die Gleichgewichtserhaltung in Betracht kommenden Sinnesapparate muß sich dementsprechend durch Störungen in der Äquilibrierung des Körpers zu erkennen geben. Die Störungen werden je nach den speziellen Eigentümlichkeiten des Sinnesapparates, von dem sie ausgehen, auch gewisse charakteristische Zeichen aufweisen. Dieses gilt besonders von den vom Vestibularapparat ausgelösten Erscheinungen.

Solange die Abwicklung der Funktion des Vestibularapparates in ungestörter Weise vor sich gehen kann, pflegt dieses — ebenso wie bei den übrigen bei der Körpergleichgewichtsregulierung mitwirkenden Sinnesapparaten allermeist der Fall ist — nicht in das Bewußtsein zu

kommen. Sobald aber die Tätigkeit des Vestibularapparates in das Bewußtsein tritt, geschieht es immer auf Grund einer Störung in der regulären Abwicklung der Funktion dieses Apparates. Damit tritt sowohl eine Disharmonie ein in den von der Peripherie ausgelösten, hirnwärtsstrebenden, gleichgewichtsregulierenden Impulsen, wie auch in den zur Erhaltung der Gleichgewichtslage erforderlichen reflektorisch ausgelösten Bewegungsvorgängen. Diese Erscheinungen faßt man als *Dekompensationsvorgänge* zusammen. Sie können ausgelöst werden dadurch, daß entweder abnorme Erregungen der Vestibularapparate hervorgerufen werden oder daß die unter normalen Umständen stattfindenden Erregungen ausbleiben. *Die Auslösung der Dekompen-sation kann also sowohl durch eine Reiz- wie durch eine Ausfallwirkung erfolgen.* Durch diese Vorgänge wird die sonst gleichwertige Tätigkeit beider Vestibularapparate, die sich untereinander vertreten können, gestört, und es erhält der eine von ihnen die Oberhand. Auf der Zuführung solcher abnormer Erregungen auf artifiziellem Wege beruhen die gebräuchlichen Funktionsprüfungsmethoden des Vestibularapparates. Die dadurch ausgelösten Erscheinungen gleichen daher den durch eine Erkrankung des Vestibularapparates bedingten Symptomen, welch letztere auf einem einseitigen Ausbleiben der sonst normalerweise auftretenden Erregungen beruhen.

Zum Verständnis dieser Funktionsprüfungsmethoden und der dadurch ausgelösten klinischen Erscheinungen ist eine kurze Schilderung des höchst komplizierten anatomischen Baues und des physiologischen Erregungsvorganges in den Nervenendstellen der vestibulären Sinnesendorgane notwendig.

Das vestibuläre Sinnesendorgan ist bekanntlich im Gehörorgan gelegen, und zwar in einem Teil desselben, im Labyrinth. Das Gehörorgan dient also: 1. zum Hören, vermittels der Schnecke, und 2. zur Regulierung des Gleichgewichtes, vermittels der Bogengänge und ihrer Adnexe. In vollkommenster und gleichmäßigster Weise ist dieser Doppel-funktion bei den Säugetieren Rechnung getragen. Je höher man in dem Wirbeltiergeiche heraufsteigt, desto vollkommener zeigt sich das Gehörorgan entwickelt; je tiefer man in dem Tierische heruntergeht, desto primitiver findet man die Ohranlage ausgebildet. Und je primitiver sie angelegt ist, desto weniger oder gar nicht dient sie zum eigentlichen Hören, sondern mehr oder weniger fast gänzlich zur Gleichgewichts-erhaltung. Die Gehörorgane der Wirbeltiere und der meisten übrigen Tierstämme lassen sich auf eine einfache Grundform, das Hörbläschen, Otocyste, zurückführen. Dasselbe besitzt eine epitheliale Wandung, einen flüssigen Inhalt, die Endolymphe, und einen einzigen oder zahlreiche zu einem Haufen zusammengeballte Hörsteine, Otolithen oder besser Statolithen genannt, da, wie ja eben erwähnt, in den primitivsten

Anfängen die Ohranlage lediglich Gleichgewichtsanlage ist. In einem bestimmten Bereich der epithelialen Wandung des Bläschens sind die Zellen zu einer Sinneszellenleiste entwickelt, mit denen der Otolith in dauernder, aber wechselnder Berührung steht. Die Otolithen selbst sind Konkretionen von kohlensaurem oder phosphorsaurem Kalk. Sie beschweren als Körper von relativ ansehnlichem spezifischem Gewicht, je nach der Gleichgewichtslage des Körpers, die Sinnesnervenleiste in verschiedener Weise und bewirken dadurch gewisse Erregungen. Durch die Sinneszellenleiste wird jeder Bewegungsreiz der Otolithen auf einen an das Bläschen herantrtenden Nerven übertragen und dem Zentralorgan zugeleitet. Auf diese einfache Weise regelt sich bei den Tieren die Gleichgewichtslage. Die Anlage des primitivsten Endorganes des Hörnerven besteht also in der Ausbildung eines belasteten statischen Apparates. Derselbe ist demnach phylogenetisch älter als der eigentliche Hörapparat. Mit der allmählich fortschreitenden Entwicklung des statischen Organes aus einer Oto- resp. Statozyste zu einem Säckchen mit einem Bogengang bei den Schleimfischen, zwei Bogengängen bei den Neunaugen und zwei Säckchen mit drei Bogengängen bei den Knochenfischen beginnt auch die Entwicklung einer eigentlichen Höranlage, also erst zu einer Zeit, in welcher der statische Apparat bereits völlig ausgebildet ist. Die Schneckenanlage wird erst bei Reptilien und Vögeln zu einer Vorstufe der späteren ausgebildeten Schnecke, zur sog. *Lagena*, einem Blindsack von flaschenförmigem Aussehen. Erst bei den Säugetieren beginnt sie sich spiralförmig einzurollen und rechtfertigt damit ihren Namen als Schnecke. Sie stellt den eigentlichen schallempfindenden Apparat mit dem sog. „*Cortischen Organ*“ dar. Das äußere und mittlere Ohr entwickelt sich erst bei den Landwirbeltieren, welche durch die Luft hören müssen, zu seiner endlichen Vollkommenheit. Eine Dreiteilung des Gehörorgans in ein äußeres, mittleres und inneres Ohr findet sich zuerst bei den Krokodilen. Beim Menschen ist der anatomische Aufbau des äußeren, mittleren und inneren Ohres zur höchsten Vollkommenheit gelangt.

Die Vereinigung zweier anscheinend so verschiedener Funktionen in demselben Organ erscheint zunächst befremdend. Nach *L. Herrmann* lassen sich aber beide vielleicht auf ein gemeinsames Prinzip zurückführen, „nämlich auf die Wahrnehmung relativer Bewegungen kleiner Teile im Innern gegen ihre Umgebung, mögen nun die Bewegungen transmissorisch, rotatorisch oder oszillatorisch sein.“.

Das innere Ohr oder das Labyrinth ist besonders fein gegliedert; alle seine einzelnen teilweise minutiösen Bestandteile haben ihre ganz bestimmten Aufgaben zu erfüllen. Man unterscheidet das in die Seitenwand des Schädels, in das Felsenbein, eingelassene knöcherne Labyrinth von dem darin eingeschlossenen häutigen Labyrinth. Das knöcherne Labyrinth wird von dem häutigen nicht vollständig ausgefüllt, sondern

es bleibt zwischen den beiden Wandungen ein System von Lymphspalten erhalten, in welchen sich eine Flüssigkeit, die sog. Perilymphe, befindet. Das häutige Labyrinth setzt sich zunächst aus zwei Hohlräumen in Gestalt länglicher Säckchen zusammen, von denen der größere hintere, der sog. Utriculus, mit den Bogengängen, und der vordere kleinere, der sog. Sacculus, mit der Schnecke in Verbindung stehen. Das Innere des häutigen Labryinthes ist ebenfalls von einer Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt. Es sind also im knöchernen Labyrinth zwei Flüssigkeiten enthalten, die Peri- und die Endolymphe.

Die Bogengänge, welche bekanntlich halbkreisförmige Kanäle darstellen, und die beiden Vorhofsäckchen, der Utriculus und der Sacculus, stellen zusammen das eigentliche Sinnesendorgan des Gleichgewichtsapparates dar; sie sind die peripheren Auslösungsstätten für die verschiedenen äußeren Reizungen und Erregungen des Gleichgewichtsapparates. Die Bogengänge sind bei Geschöpfen, welche sich in dreidimensionalen Medien bewegen, also am meisten auf eine vom Tastsinn der Füße unabhängige Orientierung angewiesen sind, wie z. B. bei den Tauben, am ausgiebigsten entwickelt; umgekehrt haben Geschöpfe, die mehr auf der Erde kriechen und auf eine durch den Tastsinn vermittelte Orientierung angewiesen sind, kleine Bogengänge und einen großen Utriculus, wie z. B. die Eidechsen. Die Bogengänge sind in drei zueinander senkrechten Ebenen angebracht, einer horizontalen und zwei vertikalen Ebenen, von welch letzteren der eine der frontalen, der andere der vertikalen Ebene ungefähr entspricht. Sie stehen untereinander in direkter Verbindung und haben jeder ein freies und ein ampullenartig aufgetriebenes Ende. In den letzteren liegen die Nervenendorgane des Gleichgewichtsnerven, die sog. Cristae ampullares. Zwei ähnliche, allerdings im Bau ganz verschiedene Nervenendstellen finden sich in den beiden Säckchen als Maculae Utriculi und Sacculi, so daß es also fünf periphera Endstellen des Gleichgewichtsnerven gibt. Die Cristae ampullares bestehen aus einer Bindegewebsleiste, auf welcher mit Haaren versehene Sinneszellen liegen; diese Haare sind ihrerseits durch eine homogene Masse, die Cupula, untereinander verklebt und ragen frei in das Lumen der Ampulle herein. In den flachen Maculae des Utriculus lagern den Sinneszellen weiße sechseckige Krystalle (Otolithen) auf, welche in eine zähe Masse eingebettet sind und mit ihr zusammen die Otolithenmembran bilden. Für das eine der beiden Sinneszentren bilden Strömungsänderungen der Endolymphe, wie sie auf verschiedenem Wege erzeugt werden können, einen Reiz, in dem die bewegende Endolymphe die Cupulae der Cristae ampullares verschiebt, für das andere dagegen die Zug- resp. Druckwirkung der Otolithenmembran auf die Sinneshaare der Maculae infolge Veränderung der Kopflage.

Die Nervenendstellen des Labyrinthes stehen durch den Nervus vestibularis in seinem zentralen Verlauf auf dem Wege seiner Endkerne (Nucleus triangularis, Nucleus Deiters, Nucleus Bechterew und Kern der absteigenden Acusticuswurzel) mit dem Kleinhirn, den Augenmuskelkernen und dem Rückenmark in engster Fühlung.

Topographisch-anatomisch wichtig und an dieser Stelle besonders zu betonen ist, daß von all diesen oben geschilderten Labyrinthbestandteilen nur der horizontale resp. laterale und in gewisser Weise auch der obere vertikale Bogengang dem äußeren Gehörgang und der Paukenhöhlenwand am nächsten liegen. Infolgedessen befähigt sie ihre exponierte Lage am meisten für exogene Reize. Bei knochenzerstörenden Mittelohreiterungen wie auch bei den verschiedenen exogenen Reizmethoden trifft die Erkrankung resp. die betreffende Reizanwendung diese beiden Bogengänge, vor allem den horizontalen, am ehesten und leichtesten.

Die spezifisch verschiedene Beschaffenheit der extremsten Sinneskomplexe in den Bogengängen wie in ihren Adnexen, d. h. also der nicht einheitliche Bau der Cristae in den Ampullen und der Maculae in den Vorhofsäckchen hat schon immer die Vermutung einer verschiedenen Funktion dieser beiden Gebilde nahegelegt. Während man aber über die Sinneszellen in den Bogengängen sehr bald übereinstimmende Ansichten äußerte, herrschte dagegen über die Bedeutung der Sinneszellen in den Adnexen, speziell der darin befindlichen Otolithen keine Einstimmigkeit der Meinungen. Eine endgültige befriedigende Erklärung wurde erst durch die Versuche von *Magnus* und *de Kleijn* gegeben. Man kann infolgedessen jetzt die Reaktionen, die auf Reizung der Bogengänge, und die Reaktionen, die auf Reizung der Vorhofsäckchen erfolgen, strengescheiden. Dementsprechend ist es zweckmäßig, die physiologischen Erregungsvorgänge dieser beiden verschiedenen Nervenendstellen gesondert zu behandeln, zumal es sich bei der letzteren Kategorie um ganz neu analysierte Vorgänge handelt.

Es ist gleich vorwegzunehmen, daß die Bogengänge mittels der Cupulae in den Cristae ampullares notwendig sind zur Auslösung von Reflexen der Bewegung, und zwar sowohl auf Winkelbeschleunigung (Drehreaktionen) als auch auf Beschleunigung in gradliniger Richtung (Progressivreaktionen), die Vorhofsäckchen mittels der Otolithenmembran in den Maculae zur Auslösung von Reflexen der Lage, welche Dauerreaktionen darstellen und solange unverändert bleiben als die Labyrinth ihre Lage zum Horizonte nicht ändern. (Hierdurch wird aber nicht ausgeschlossen, daß der Otolithenapparat auch durch Bewegungen (Zentrifugalkraft, gradlinige Verschiebungen) mit erregt werden kann; damit wird aber das Grundprinzip der Funktionseinteilung zwischen Bogengangs- und Otolithenapparat nicht beeinträchtigt (*de Kleijn*

und *Magnus*). Da die durch die kinetische bewegungsempfindende Komponente des Vestibularapparates bedingten Erscheinungen gegenüber den durch die statische lageempfindende Komponente hervorgerufenen Erscheinungen bedeutend überwiegen, sind die ersteren auch der experimentellen Forschung sehr viel schneller erschlossen und eingehender analysiert worden.

Über den Mechanismus des Bogengangsapparates gilt zur Zeit folgende Auffassung: Die physiologische Reizung der Sinneszellen in den Bogengängen geschieht dadurch, daß der flüssige Inhalt des Bogenganges, die Endolymphe, in Bewegung gerät, d. h. sich gegen die Bogengangswand und damit auch gegen die vorher beschriebene Cupula verschiebt. Diese letztere wird dadurch verbogen, und diese Biegung oder Zerrung bildet offenbar den adäquaten Reiz für die Sinneszellen der Cupulae. Die für die Verlagerung der Cupulae erforderlichen Bewegungen und Strömungen der Endolymphe in den Bogengängen werden am stärksten und kräftigsten erzeugt durch Bewegungsbeschleunigungen. Bogengangsreflexe stellen daher sog. Bewegungsreflexe dar, welche ihre Reaktionen entweder durch Winkelbeschleunigung (Drehreaktionen) oder durch Beschleunigung in gradliniger Richtung (Progressivreaktionen) hervorrufen.

Der Vorgang bei der Drehreaktion spielt sich so ab, daß man einen Menschen auf einem Drehstuhl um seine vertikale Achse dreht, wie es im Leben beim Karusselfahren vorkommt. Die danach auftretenden Erscheinungen sind teils objektiver, teils subjektiver Natur. Entsprechend den vorher erwähnten Verbindungen des Vestibularis mit den Augenmuskelkernen, dem Kleinhirn und Rückenmark beobachtet man bei Reizung des Vestibularapparates als objektive Symptome: rhythmisches Augenzittern (Nystagmus), Reaktionsbewegungen der Extremitäten und Reaktionsbewegungen des Körpers. Als wichtigstes subjektives Symptom, welches jede starke Vestibularreizung begleitet, kommt hinzu der vestibuläre Schwindel mit Scheindrehungen und evtl. Übelkeit und Erbrechen.

Was nun die Erscheinungen im einzelnen anbelangt, so steht unter ihnen der Nystagmus in klinischer Bedeutung an erster Stelle. An der Hand seiner näheren Analyse lassen sich auch die sonstigen Reaktionen besser beschreiben und verstehen. Man kann dann der Berücksichtigung der komplizierten Erregungsvorgänge in den Bogengängen, die teilweise noch sehr hypothetisch sind, entrinnen und dadurch die Darstellung einfacher und leichter verständlich gestalten.

Die reizauslösende Liquorströmung in den Bogengängen bei der Drehung kommt dadurch zustande, daß zu Beginn einer Drehung die Endolymphe infolge des Trägheitsgesetzes zurückbleibt, nach Beendigung sich weiter bewegt. Dadurch wird die Cupula während der Drehung nach

der einen, bei Aufhören der Drehung nach der anderen Seite abgebogen. Dementsprechend beobachtet man während der Drehung ein rhythmisches Augenzittern in der Fahrtrichtung (Fahrnystagmus) nach Aufhören der Drehung ein der Fahrtrichtung entgegengerichtetes Augenzittern (Nachnystagmus). Da dieser, wie auch die Drehreizerscheinungen aus praktischen Gründen sich viel leichter nach als während der Drehung beobachten lassen, sich im übrigen aber völlig gleichwertig sind, so werden fast ausschließlich die Beobachtungen nach der Drehung verwertet.

Der vestibuläre Augennystagmus ist charakterisiert durch rhythmische Bewegungen der Augäpfel entweder in horizontaler oder auch in vertikaler und schließlich auch in mehr oder weniger rotatorischer Form (horizontaler, vertikaler, rotatorischer Nystagmus). Die Schlagebene richtet sich danach, welcher von den drei Bogengängen durch die jeweilige Kopfstellung am meisten der Drehung ausgesetzt ist. Die beiden Bewegungen der Augen erfolgen aber nicht gleichmäßig, sondern ungleichmäßig, und zwar erfolgt die eine langsam und die andere schnell; man unterscheidet eine langsame und eine schnelle Komponente. Als Richtung des Nystagmus wird immer die Richtung der schnellen Komponente bezeichnet. Nach *Ewald* verläuft die Richtung des Nystagmus (nach der schnellen Komponente bestimmt) entgegengesetzt der Richtung der Endolymphbewegung, bzw. die langsame Komponente des Nystagmus bewegt sich stets im gleichen Sinne wie die Endolymphverschiebung. Diese Verschiedenheit in dem Ausmaß der Augenbewegungen ist das wichtigste Unterscheidungsmerkmal des vestibulären Nystagmus gegenüber anderen Nystagmusarten, z. B. dem undulierenden Nystagmus bei Amblyopie usw. gegenüber, bei welchem die Ausschläge der Augäpfel nach beiden Seiten gleichmäßig erfolgen. Um Störungen des Drehnystagmus durch gleichzeitigen optischen Nystagmus zu verhindern, ist es zweckmäßig dem zu Untersuchenden bei diesem Experiment eine undurchsichtige Brille aufzusetzen. Die Intensität des Nystagmus wechselt je nach der mehr oder minder starken Erregbarkeit des Individuums. Man beobachtet den Nystagmus am besten, indem man den Patienten bei stärkeren Graden eine in ziemlicher Entfernung befindliche Fläche (Wand, Fenster) anblicken läßt, bei schwachen Graden den Zeigefinger in nicht ganz 1 m Entfernung fixieren läßt und denselben so lange seitlich verschiebt, bis Nystagmus auftritt. Der vestibuläre Nystagmus ist als reiner Reflex in den stärksten Graden durch den Willen nicht beeinflußbar. Durchschnittlich beträgt die Dauer des Drehnystagmus, d. h. des Nachnystagmus, ca. 25 Sekunden. Bei der Prüfung des Drehnystagmus resp. des Nachnystagmus ist es nicht zu vermeiden, daß regelmäßig beide Labyrinthe, bzw. die korrespondierenden Bogengänge erregt werden; es ergibt sich aber, daß nach bestimmten physikalischen Gesetzen das eine Labyrinth jedesmal stärker erregt wird, und zwar regel-

mäßig das Labyrinth, welches der Richtung des Nystagmus gleichnamig ist; also bei Rechtsdrehung vorwiegend das linke und bei Linksdrehung vorwiegend das rechte Labyrinth.

Außer diesem Nystagmus treten noch eine Reihe weiterer Erscheinungen bei der Erregung des Bogengangssapparates auf; sie stehen in gewissen Beziehungen zum Nystagmus und geben daher für die Beurteilung einer Labyrinthherkrankung allermeist keine besseren Aufklärungen als dieser, so daß als Beobachtungssymptom bei der funktionellen Prüfung des Vestibularapparates der Nystagmus bei weitem den Vorzug vor den sonstigen Symptomen verdient. Die Begleiterscheinungen des Nystagmus sind, wie oben schon erwähnt, teilweise objektiver, teilweise subjektiver Art.

Zu den ersteren gehören zunächst die Reaktionsbewegungen der Extremitäten, deren Erforschung und deren Analyse wir *Bárány* danken, speziell den Versuch, durch den man sich die Störungen der Reaktionsbewegungen und Bewegungsanomalien der Extremitäten bei Vestibularisreizung deutlich machen kann. Diesem sog. *Bárány'schen Zeigerversuch* liegt folgende Überlegung zugrunde: Bekanntlich werden alle willkürlichen Bewegungen, also z. B. Arm- und Beinstrecken oder Beugen usw. von der Großhirnrinde ausgelöst. Daß die vom Großhirn angeregten willkürlichen Bewegungen sich in zweckmäßiger Weise abspielen, dafür sorgt das Kleinhirn, in dessen Rinde eine Vertretung der Muskulatur, geordnet nach Gelenken und nach Bewegungsrichtungen, vorhanden sein soll. Es wirkt also wie ein im Nebenanschluß angegliederter Apparat auf den Ablauf der Willkürbewegungen, ohne im normalen Zustand dem Bewußtsein bemerkbar zu werden. Nach *Bárány* existieren für den richtigen Ablauf der Willkürbewegungen im Kleinhirn verschiedene Tonzentren, zwei für den Auswärts-, zwei für den Einwärts-tonus, die normalerweise sich die Wage halten. Wird eines dieser Zentren unter- oder überwertig, so wird die Bewegungsrichtung der betreffenden Extremität gestört; die Bewegungen erfolgen nicht mehr in der Mittellinie, sondern sie weichen nach der einen oder nach der anderen Seite ab. Praktisch wird der Zeigerversuch folgendermaßen ausgeführt: Wenn man einen Normalen auffordert, mit ausgestrecktem Arm den fixierten Zeigefinger des Untersuchers zu berühren, indem er den Arm von unten nach oben bewegt, so kann er das beiderseits prompt bei offenen und geschlossenen Augen. Bei Störungen im Kleinhirn kommen konstante Abweichungen von dieser Norm vor; ein konstantes Vorbeizeigen nach innen oder außen oben oder unten. Eine solche Störung der Kleinhirnfunktion kann nun auch durch eine Irritierung des Vestibularapparates, z. B. mittels eines exogenen Reizes, hervorgerufen werden, und zwar in dem Sinne, daß jemand, dessen Vestibularapparat experimentell gereizt wurde, nicht imstande ist, mit geschlossenen Augen den fixierten Finger zu be-

röhren, sondern stets im entgegengesetzten Sinne wie der Nystagmus schlägt, deutlich vorbeizeigt.

Während *Bárány* die Zentren für die Auslösung der Reaktionsbewegungen der Extremitäten in die beiden seitlich gelegenen Kleinhirnhemisphären lokalisiert, nimmt er für die andere Gruppe von Reaktionsbewegungen die des Körpers, Beziehungen zum Mittelstück des Kleinhirns, dem Wurm, an. Diese ebenfalls objektiv wahrnehmbaren Gleichgewichtsstörungen bei Vestibularreizung geben sich zu erkennen durch die Neigung der Versuchsperson in einer bestimmten Richtung abzuweichen oder umzufallen. Der Patient verliert in mehr oder weniger hohem Maße sein Gleichgewicht, so daß er in leichteren Graden schwankt und nicht in einer geraden Linie gehen kann, in stärkeren Graden überhaupt nicht mehr imstande ist zu stehen, sondern ungestützt sofort umfällt.

Die Fallrichtung ergibt sich wieder aus der Schlagrichtung des Nystagmus. Im allgemeinen gilt das Gesetz, daß die Fallrichtung stets im Sinne der langsam Komponente des Nystagmus erfolgt. Also bei Nystagmus nach links Fallen nach rechts. Der Grad der Gleichgewichtsstörungen ist im allgemeinen proportional dem Grade des Nystagmus. Trotzdem soll damit nicht gesagt sein, daß die Gleichgewichtsstörungen vom Nystagmus abhängig sind. Man prüft die Gleichgewichtsstörung am besten mit Hilfe des *Romberg*schen Versuches (Fußaugenschluß), stärkere Grade bei geöffneten, schwächere bei geschlossenen Augen. Ganz leichte Grade zeigen sich nur dann, wenn man den Patienten auffordert, bei geschlossenen Augen auf einem Bein zu stehen oder zu hüpfen. Es ist möglich, durch Kopfdrehung die Fallrichtung willkürlich zu beeinflussen. In welcher Weise sich dann die Fallrichtung ändert, läßt sich sehr leicht aus der eben erwähnten Feststellung ableiten, daß die Fallrichtung stets im Sinne der langsam Komponente des Nystagmus erfolgt. Wenn also durch den Drehreiz ein Nystagmus nach rechts erzeugt worden ist und nunmehr der Kopf nach rechts gewendet worden ist, so schlägt jetzt die schnelle Komponente gewissermaßen nach hinten, die langsame nach vorne. Der Kranke fällt also nach vorn. Umgekehrt schlägt bei Linkswendung des Kopfes die schnelle Komponente nach vorne, die langsame nach hinten, der Kranke fällt nach hinten.

Das wichtigste subjektive Symptom, welches jede Vestibularinnervation höheren Grades begleitet, ist der vestibuläre Schwindel. Der Schwindel ist ein pathologischer Bewußtseinszustand, welcher sich aus Wahrnehmungen und Gefühlen zusammensetzt und von motorischen Reaktionserscheinungen (Fallen usw.) begleitet ist. Den Schwindel auf das Bewußtsein der gestörten Orientierung zurückzuführen, ist unrichtig, da derselbe nicht die Folge eines Urteils, sondern die Ursache desselben ist (*Leidler*). Die Wahrnehmungen des mit Schwindel Behafteten sind Scheindrehungen der äußeren Gegenstände (und zwar in der Richtung der raschen Komponente des Nystagmus), bei Augenschluß auch

Scheindrehungen des eigenen Körpers. Das Auftreten solcher Scheindrehungen ist die unerlässliche Forderung für das wirkliche Vorliegen einer vestibulären Erkrankung; Angaben über angeblichen Schwindel ohne dieselben sind immer mit Mißtrauen aufzunehmen; denn es wird gerade mit der Bezeichnung Schwindel unendlicher Schwindel getrieben; so werden z. B. einfache Ohnmachtsanfälle, die auf Blutleere im Gehirn zurückzuführen sind, bei denen es dem Betroffenen schwarz vor Augen wird, sehr häufig als Schwindelscheinungen angegeben, und leider auch als solche angesehen und bewertet. Die wirklichen Wahrnehmungen von Schwindel sind stets von mehr oder weniger heftigem Unlustgefühl begleitet, die sich häufig mit Übelkeiten und Schwächegefühlen kombinieren. Die Übelkeiten werden meist in die Magengegend lokalisiert und führen bei stärksten Graden zu Erbrechen. Nach *Bárány* sind sie durch die nahen Beziehungen des Vestibulkernes zum Vaguskern zu erklären. Sie sind individuell sehr verschieden. Bei den stärksten Graden von Vestibularirritation kommt es außer dem Erbrechen zu weiteren den Schwindel begleitenden Symptomen, wie Blässe der Haut und der Schleimhäute, kurz vorübergehende Bewußtseinsstörungen, ja selbst zu allgemeinen Krämpfen.

Ein ebenso äquivalenter und bei genügender Anwendung ebenso kräftiger Reiz wie der Drehreiz ist der sog. kalorische Reiz auf die Bogengänge, d. h. die Reizung des Vestibularapparates durch Ausspritzen des Gehörganges mit verschieden temperiertem Wasser, wodurch ähnlich wie bei der Drehung eine Endolymphströmung herbeigeführt wird. Seit der Einführung dieser Methode ist die Diagnostik der Erkrankungen des Labyrinthes und der damit in Zusammenhang stehenden zentralen Hirnbezirke einen wesentlichen Schritt vorwärts gekommen. Die kalorische Reizung hat vor der Prüfung auf Drehnystagmus den großen Vorzug, daß sie die Untersuchung des Ohres für sich allein ermöglicht. Man kann mit ihr den rechten und linken Vestibularapparat ganz unabhängig voneinander einer Prüfung seiner Funktionsfähigkeit unterziehen. Die Methode beruht darauf, daß man den Gehörgang des zu untersuchenden Ohres einige Zeit mit Wasser von niedrigerer oder auch höherer Temperatur, als die Körpertemperatur beträgt, ausspritzt. Das Wasser gelangt auf diesem Wege an den in der anatomischen Beschreibung vorhin erwähnten und am meisten lateralwärts und der knöchernen Gehörgangswand am benachbartesten gelegenen horizontalen Bogengang und bewirkt dadurch eine Abkühlung der Endolymph. Das knöcherne Labyrinth mit seinen beiden Flüssigkeitsansammlungen, der Endo- und der Perilymphe verhält sich — nach der bisher gelgenden Anschauung — bei diesem Vorgang wie ein allseitig geschlossenes Gefäß, das mit  $37^{\circ}$  warmem Wasser gefüllt ist und dessen eine Wand kalt angespritzt wird. Es muß dadurch die dieser Wand benachbarte

Flüssigkeitssäule zunächst abgekühlt werden und, spezifisch schwerer geworden, zu Boden sinken, während an der entgegengesetzten Wand umgekehrt alsbald die Flüssigkeit in die Höhe steigen muß. Nimmt man statt des kalten Wassers heißes, so muß die Bewegung genau umgekehrt erfolgen. Durch die dadurch bedingte Strömungsänderung der Endolymph wird in ähnlicher Weise wie bei der Drehung eine Veränderung der Cupulalage herbeigeführt und dadurch dieselben Reaktionserscheinungen, wie vorher beschrieben, ausgelöst. Bei aufrechter Kopfhaltung wird, falls man kälteres Wasser gewählt hat, ein zur entgegengesetzten Seite gerichteter, bei wärmerem Wasser dagegen ein zur selben Seite schlagender horizontal-rotatorischer Nystagmus hervorgerufen, welcher die gleichen Eigentümlichkeiten zeigt, wie der bei Drehreizung auftretende Nystagmus. Da eine wesentliche Differenz gegen die normale Körpertemperatur durch kaltes Wasser viel leichter zu erzielen ist als durch heißes, genügt es im allgemeinen die Untersuchung mit kaltem Wasser von ca. 15—20° vorzunehmen.

Wesentlich weniger exakt ist die galvanische Prüfung des Vestibularapparates. Die Prüfung mit Hilfe der galvanischen Erregung ist wie die des Drehschwindels schon länger bekannt; freilich gingen die älteren Autoren von wesentlich anderen Vorstellungen aus als sie zur Zeit die herrschenden sind. Während man früher die bei Galvanisation auftretenden Erscheinungen auf eine Erregung des Kleinhirns selbst oder der höher gelegenen Bahnen zurückführte, so sollen nach den Untersuchungen der letzten Jahre die Erscheinungen auf eine Erregung des peripheren Labryrinthes bzw. der Endigungen des Nerven selbst zurückzuführen sein. Wie weit diese Annahme gerechtfertigt ist, ist aber heute nicht mit Sicherheit zu sagen. Unter normalen Verhältnissen tritt jedenfalls beim Anlegen der Kathode ans Ohr ein zu der erregten Seite gleichgerichteter, beim Aufsetzen der Anode dagegen ein zur entgegengesetzten Seite gerichteter Nystagmus auf. Derselbe ist jedoch nur von geringer Intensität. Demonstrabler sind die gleichzeitig auftretenden Schwankungen des Kopfes. Sie erfolgen in der Regel bei Stromschluß nach der Seite der Anode und bei Stromöffnung nach der Seite der Kathode.

Es muß an dieser Stelle erwähnt werden, daß die ersten exakten, grundlegenden Drehversuche mit besonderer Berücksichtigung des Augennystagmus von dem leider zu früh verstorbenen und nicht gebührend gewürdigten Budapestser Pathologen *Höghes* systematisch vorgenommen worden sind, daß aber der Ausbau der Dreh-, die Einführung der kalorischen Vestibularreizmethode und die Nutzbarmachung beider für die klinische Diagnostik das Verdienst des Wiener Otologen *Bárány*, jetzt in Upsala, ist. Erst nachdem ihre Anwendung heute allgemein gebräuchlich geworden ist, sind die Beziehungen der Otologie zu anderen Disziplinen der Medizin gründlicher ausgestaltet worden. Es ist dadurch

gelungen, einerseits das Interesse der Gesamtmedizin auf das scheinbar so beschränkte Gebiet der Otologie zu lenken und andererseits dem Otologen den Zusammenhang mit der übrigen Medizin besser zu gewährleisten.

Während über die von den Bogengängen ausgelösten Reaktionen und Empfindungen auf Winkelbeschleunigung eine außerordentlich große Literatur vorhanden und ein kaum übersehbares Tatsachenmaterial beigebracht ist, waren die Kenntnisse über die von den Labyrinthen ausgehenden Reaktionen auf Progressivbewegungen sehr gering. Erst 1914 ist ihre Analyse von *Magnus* und *de Kleijn* durch Versuche an Tieren erfolgt. Alle Untersucher vor diesen beiden letzteren von *Mach*, *Breuer* an bis auf *Bárány* waren geneigt die Erscheinungen bei Progressivbewegung lediglich mit den Sinnesorganen in den beiden Vorhof-säckchen, den Otolithen, in Beziehung zu bringen, weil nach ihrer Ansicht die Bogengänge nur zur Wahrnehmung von Winkelbeschleunigungen dienen und weil wegen ihres Baues aus physikalischen Gründen bei Progressivbewegungen keine Flüssigkeitsströmungen oder Druckdifferenzen und damit also keine Erregungen in ihnen auftreten sollten. *Magnus* und *de Kleijn* konnten nachweisen, daß auch die Progressivbewegungen Bogengangsreaktionen darstellen. Es wurde von ihnen die Tätigkeit der Otelithen bei Meerschweinchen durch Zentrifugieren temporär oder dauernd ausgeschaltet. Durch das Zentrifugieren wird nämlich, wie man es nachher mikroskopisch kontrollieren kann, die Otolithenmembran in den Maculae abgeschleudert oder wenigstens die Otolithen abgerissen und ihre Tätigkeit durch Blutungen ausgeschaltet. Trotzdem blieben die Reaktionen auf Progressivbewegungen unverändert erhalten; andererseits fehlten sie nach doppelseitiger Labyrinth-exstirpation vollständig. Es ergibt sich also als sicherer Schluß, daß es sich bei den Progressivbewegungen im wesentlichen um Bogengangsreaktionen handeln muß. Wenigstens ist diese Behauptung bei den von ihnen untersuchten Meerschweinchen eingetroffen, ohne daß natürlich diese Forderung für menschliche Verhältnisse in derselben Weise mitgestellt werden kann. *Magnus* und *de Kleijn* konnten außerdem an einem Labyrinthmodell, welches die Verhältnisse der endo- und perilymphatischen Labyrinthflüssigkeit in viel genauerer Weise, als es bisher geschehen war, wiedergab, feststellen, daß eine Reaktion des Bogengangsapparates auch auf Progressivbewegungen tatsächlich möglich sei. Bis her galt bekanntlich die allgemein herrschende Ansicht, welche auf *Mach* und *Breuer* zurückging, daß es physikalisch unmöglich sei, den Bogengangapparat durch Progressivbewegungen zu erregen, daß dieser also nur auf Winkelbeschleunigung anspräche.

Als Reaktionen auf Progressivbewegungen werden beschrieben die Liftreaktion, das Muskelschwirren, das Zehenspreizen und die Sprung-

bereitschaft. Bei den vier untersuchten Tierarten ließen sich diese Erscheinungen nicht alle gleich, sondern in mehr oder weniger starkem Maße verschieden nachweisen. Bei der Liftreaktion wird ein horizontal gehaltenes Brett, auf dem das Tier in Normalstellung sitzt, vertikal nach oben und unten bewegt. Im Anfang der Bewegung nach oben gehen die Vorderbeine in stärkere Beugestellung über und der Kopf nähert sich der Unterlage. Nach Aufhören der Liftbewegung nach oben werden die Vorderbeine stark tonisch gestreckt, manchmal mit deutlichem Muskelzittern, der Vorderkörper wird gehoben, manchmal auch der Kopf dorsalwärts gebeugt. Ähnliche Abwehrbewegungen pflegt der Mensch beim Fahren auf der Berg und Talbahn zu machen. Wenn die Reaktion voll entwickelt ist, beteiligen sich auch die Hinterbeine daran; das Tier steht schließlich auf den vier tonisch gestreckten Extremitäten, um nach einiger Zeit wieder in die Ruhelage zurückzusinken. Die umgekehrte Reaktion erfolgt bei Liftbewegung nach unten. Die Liftreaktion lässt sich am besten einem Kreis von Zuschauern zeigen, während das Muskelzittern eine Methode darstellt, um rein subjektiv die Reflexe auf Progressivbewegungen zu fühlen. Zu diesem Zwecke liegen, während man mit der linken Hand den Bauch des Tieres stützt, der Daumen und der Zeigefinger der rechten Hand dem Nacken und den Schultern des Tieres von der Rückenseite auf. Bei Vertikalsbewegungen nach oben oder unten fühlt man deutliches Muskelschwirren mit der rechten Hand. Die Erscheinung des Zehenspreizens geht so vor sich, daß bei ganz leichten Bewegungen nach unten oder oben die durch vorhergegangenes sanftes Streichen aneinander gelegten Zehen der Hinterpfoten sofort auseinander fahren. Diese Reaktion ist nicht bei allen Tieren vorhanden. Schließlich noch kurz die Sprungbereitschaft! Hält man das Tier am Becken in Hängelage mit dem Kopf nach unten und bewegt es nunmehr vertikal nach unten, so treten bei den verschiedenen Tierarten verschiedene Sprungreflexe auf. Beim Meerschweinchen gehen die Vorderbeine im Schultergelenk nach vorne und die vorderen Extremitäten werden als Ganzes gestreckt. Beim Kaninchen werden die Hinterbeine im Anfang der Bewegung im Hüftgelenk nach hinten gestreckt, so daß ein Sprungreflex zustande kommt. Bei der Katze werden die vorderen Extremitäten im Schultergelenk nach vorne bewegt, beim Hund werden im Beginn der Bewegung die vorderen Extremitäten gestreckt, die hinteren abduziert. Durch diese letztere Reaktion sind die Tiere imstande beim Sprung nach unten das Gewicht des Körpers mit den Vorderbeinen resp. Hinterbeinen aufzufangen, daher die Bezeichnung Sprungbereitschaft. Diese Reflexe fehlen nach Exstirpation beider Labyrinthe. Wenn daher ein labyrinthloses Tier von einem Stuhl oder Schrank nach unten springt und dabei laut hörbar auf den Boden aufschlägt, gewissermaßen wie ein Sack aufplumpst, und nicht wie ein normales Tier den

Sprung elastisch mit den Vorderbeinen auffängt, so beruht das nicht auf einem allgemeinen Tonusverlust der Muskulatur, wie es früher angenommen wurde, sondern nach *Magnus* und *de Kleijn* nur auf dem Fehlen dieses Reflexes.

Es erübrigts sich jetzt noch die Besprechung der rein statischen Funktionskomponente des Vestibularapparates, welche in den Reflexen der Lage zum Ausdruck kommt. Diese haben auf den Tonus der Glieder und Rumpfmuskulatur und die Gliederstellung einen bestimmten Einfluß. Als ihre Sinnesendorgane werden, wie vorher erwähnt, die Maculae in den beiden Vorhofssäckchen, dem Utriculus und Sacculus mit ihren Otolithenmembranen angenommen. Die Quellen, von denen der Tonus der Skelettmuskulatur versorgt wird, sind vielfacher Art; man kann bei dem Einfluß der Labyrinth auf den Körpertonus von einer unmittelbaren und einer mittelbaren Einwirkung derselben sprechen. Dieser Vorgang geht vor sich durch die Labyrinthreflexe der Lage. Auch diese sind wiederum von *Magnus* und *de Kleijn* näher erforscht und von ihnen als primäre Folgen bestimmter Labyrinthregungen analysiert worden. Auch hier gelten die gefundenen Ergebnisse vorläufig nur für Tiere; man kann beim Menschen bis jetzt nur von gewissen Analogieschlüssen sprechen.

Um den Begriff der „Labyrinthreflexe der Lage“ etwas näher zu beleuchten, muß man ausgehen von der Lehre *Ewalds* über das sog. Tonuslabyrinth, das er bekanntlich vom Hörlabyrinth absonderte. Seine Lehre vom Tonuslabyrinth geht dahin, daß die Labyrinth in gesetzmäßiger Weise mit verschiedenen Muskelgruppen des Körpers verknüpft sind und deren Tonus beherrschen. Auch diese Erregungen gehen ebenso wie vorher die Reflexe der Bewegung von beiden Labyrinthen in gleicher Weise und in gleicher Stärke aus und halten sich, so lange sie gleich stark sind, die Wage, so daß sie in der Ruhe nicht zum Bewußtsein kommen. Erst wenn dieses gegenseitige Korrelationsverhältnis beider Labyrinth gestört ist, kommen sie zum Ausdruck. *Da man die adäquaten Reize für diese Reflexe nicht kennt, kann man die durch sie hervorgerufenen Erscheinungen nicht durch Reizung, sondern nur durch Ausschaltung der hierfür verantwortlichen Sinnesendorgane im Labyrinth beobachten. Dieses Verhalten der Reflexe der Lage ist von grundlegender Bedeutung und erklärt auch die Schwierigkeit ihrer Analyse.* Es überwiegt bei einer Labyrinthausschaltung der Einfluß des intakten erhaltenen Labyrinthes auf die verschiedenen Muskelgruppen, während die Erregungen von seitens des extirpierten Labyrinthes fortfallen. Nach *Ewald* hängt jedes Labyrinth vorzugsweise mit den Muskeln der gekreuzten Körperseite zusammen, welche die Wirbelsäule und den Kopf bewegen. Von den Muskeln der Gliedmaßen ist jedes Labyrinth mit den Streckern der gleichen und mit den Beugern der gekreuzten Seite enger verbunden. Alle Augenmuskeln sollen hauptsächlich von den benachbarten, d. h. gleichseitigen

Labyrinthen abhängen. Für diese Erscheinungen nahm *Ewald* einen direkten und alleinigen Einfluß des Labyrinthes an, ohne jedoch die Störungen genauer definieren zu können. Dieses gelang erst *Magnus* und *de Kleijn*, welche die *Ewaldschen* Beobachtungen an ihren Versuchstieren bestätigten, welche aber die sich dabei abspielenden Vorgänge in ihre einzelnen Komponenten zerlegen und so in diese verwickelten Verhältnisse einigermaßen Klarheit bringen konnten.

Diese beiden Autoren gehen bei dem Problem der Körperstellung aus von der Abhängigkeit der Körperstellung von der Lage des Kopfes. Die Gelenkverbindungen zwischen Kopf und Rumpf gestatten eine sehr ausgiebige Beweglichkeit des Kopfes. Die Körperstellung bei verschiedenen Tieren und, wenigstens unter bestimmten pathologischen Bedingungen, auch beim Menschen wird in gesetzmäßiger Weise beherrscht von der Kopfstellung. Jede Kopfstellungsänderung bewirkt nicht nur eine Änderung des Kopfes im Raume, sondern auch automatisch eine Änderung der Kopfstellung zum Rumpfe, mag man den Kopf nach der einen oder der anderen Seite drehen oder wenden, nach vorn beugen oder nach hinten strecken. Diese beiden Momente werden daher immer gleichzeitig und ohne besondere Vorbedingungen unvermeidbar zutage treten. Der Einfluß der Kopfstellung auf die Körperstellung kommt demnach zustande durch die Superposition von zwei Gruppen von tonischen Reflexen, den *Labyrinthreflexen*, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes im Raume, und den *Halsreflexen*, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe ausgelöst werden und welche beide so lange andauern, als der Kopf in einer bestimmten Lage gehalten wird. Jede Kopfstellungsänderung löst demnach nicht nur eine, sondern zwei Wirkungen aus, die beide als solche zwar verschiedenartig, aber völlig voneinander abhängig sind. Die erste Gruppe der Reflexe nimmt ihren Ursprung in den *Labyrinthen* und wird dem Zentralorgan durch den Vestibularnerven zugeleitet, die zweite nimmt ihren Ursprung in den *Muskeln, Sehnen und Gelenken des Halses* und wird dem Zentralorgan im wesentlichen durch die Hinterwurzeln der drei obersten Cervicalnerven zugeleitet. Will man die eine dieser beiden Reflexgruppen für sich allein untersuchen, so muß man die andere ausschalten. Das gelingt für die Labyrinthreflexe unschwer durch chirurgische Exstirpation oder durch Cocainisieren der Labyrinth; dann behält man nur die Halsreflexe übrig. Zur Ausschaltung der Halsreflexe kann man die Tiere so eingipsen, daß alle, Bewegungen des Kopfes gegen den Rumpf unmöglich werden, oder man schneidet zur Dauerausschaltung der Halsreflexe die Hinterwurzeln der drei obersten Cervicalnerven beiderseits durch. (Es wird dadurch der sensible Schenkel des Reflexbogens unterbrochen, die Motilität aber nicht gestört.) Dann bleiben nur die Labyrinthreflexe übrig.

Zur genauen Prüfung dieser Reflexe bei Tieren muß man am besten die Tätigkeit des Großhirns und aller Reflexe von den Augen und der Nase ausschalten. Denn wenn man den Einfluß irgendwelcher Reize auf den Gliedertonus bei ganz normalen ungefesselten Tieren untersuchen will, stößt man auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten, weil das Tier spontan oder infolge unkontrollierbarer optischer oder anderer Einflüsse seine Gliedmaßen bewegt und ihren Tonus ändert und man daher nie weiß, ob der beobachtete Effekt wirklich auf den vom Experimentator angebrachten Reiz zu beziehen ist. *Magnus* und *de Kleijn* haben zu ihren Versuchen daher entgroßhirnte Tiere benutzt. Einem notwendigen Einwand, daß es sich womöglich um Reflexe handeln könnte, die erst nach Ausschaltung der Großhirnrinde in die Erscheinung treten, kann man sofort begegnen, daß man auch bei normalen Tieren die Reflexe nachweisen kann, nur nicht in so klarer und präziser Form.

Es hat sich herausgestellt, daß bei den verschiedenen Tierarten die Intensität der Hals- und Labyrinthreflexe wechselt, derart, daß bei der einen Tierart die Labyrinth-, bei der anderen die Halsreflexe überwiegen. Die Labyrinthreflexe auf die Gliedmaßen zeigen folgendes Verhalten: Sie entstehen dadurch, daß der Kopf eine bestimmte Lage im Raume einnimmt. Der Muskeltonus in allen vier Extremitäten wird durch diese Reflexe stets in gleichem Sinne beeinflußt. Es gibt eine Stellung des Kopfes im Raume, bei welcher der Strecktonus auf die Glieder maximal, und eine, bei welcher er minimal ist. Beide Lagen sind um  $180^\circ$  voneinander verschieden. Die Wirkung der Labyrinthreflexe auf die Gliedmaßen veranschaulicht man sich am besten, wenn man ein durch Eingipsen des Halses seiner Halsreflexe beraubtes Tier im ganzen in der Luft aus der Bauchlauge in die Rückenlage bringt. Dann werden die Gliedmaßen maximal gestreckt, wenn bei Rückenlage die Schnauze etwas gehoben ist, während der Strecktonus minimal ist, wenn bei Bauchlage die Schnauze etwas gesenkt ist.

Das Labyrinth einer Körperseite beherrscht den Tonus der Extremitätenmuskeln *beider* Körperhälften. Ein Labyrinth genügt, um die Tonusänderungen an den Gliedmaßen *beider* Körperseiten hervorzurufen. Nach *einseitiger* Labyrinthentfernung ändern sich die tonischen Labyrinthreflexe auf die Gliedmaßen nicht.

Die Hals- und Labyrinthreflexe sind auch, allerdings viel weniger leicht, beim Menschen nachweisbar. Am besten eignen sich für solche Untersuchungen Kinder mit angeborener Idiotie, bei denen die Großhirnfunktionen nie entwickelt waren; auch Fälle von schwerer Hirnblutung mit Durchbruch in die Ventrikel, mit ausgedehnter Erweichung des Großhirns kommen in Betracht. Idiotische Kinder eignen sich für die Untersuchung besonders deswegen gut, weil sie passiv so leicht bewegbar sind im Gegensatz zu hirnkranken Erwachsenen.

Um die Halsreflexe auszuschalten, werden die Kinder auf einem gepolsterten Brett festgebunden, so daß der Kopf nicht gegen den Rumpf bewegt werden kann. Wird jetzt das Kind um eine frontale Achse so bewegt, daß das Kopfende tiefer zu liegen kommt als das Fußende, so sieht man eine deutliche Streckung der Glieder eintreten, hebt man das Kopfende wieder an, so läßt der Strecktonus allmählich wieder nach. Beim Erwachsenen sind diese Untersuchungen nur mangelhaft durchzuführen.

Bei der Prüfung der Halsreflexe beim Menschen ist es nicht möglich die Labyrinthreflexe auszuschalten. Es läßt sich trotzdem mit Sicherheit auf die Anwesenheit von Halsreflexen schließen, wenn bei Drehbewegungen des Halses an den Gliedern der beiden Körperhälften entgegengesetzte Bewegungen eintreten. Allerdings sind sie nur selten ausgebildet, meist muß man sich damit begnügen sie nur auf einer Seite oder gar nur an einem Gliede zu beobachten.

Wie auf die Gliedmaßen, so gibt es auch auf die Nackenmuskeln tonische Labyrintheinflüsse. Für diese Reflexe gelten dieselben Maximal- und Minimalstellungen wie für die tonischen Labyrinthreflexe auf die Gliedermuskeln. Beim Umlegen aus Bauch in Rückenlage eines in derselben Weise eingegipsten Tieres erfolgt eine Zunahme des Tonus der Nackenheber. Diese tonischen Labyrinthreflexe auf den Hals unterscheiden sich dadurch von denen auf die Glieder, daß der Einfluß eines Labyrinthes auf die Nackenmuskeln ein streng *einseitiger* ist. Während nach *einseitiger* Labyrinthexstirpation die tonischen Labyrinthreflexe auf die Gliedermuskeln unverändert weiter bestehen, ist dies bei den tonischen Labyrinthreflexen auf die Halsmuskeln nicht der Fall. Die Nackenmuskeln derjenigen Seite, welche den Hals nach der Seite des erhaltenen Labyrinthes drehen, sind dem Einfluß des noch erhaltenen übriggebliebenen Labyrinthes entzogen, während die Nackenmuskeln der anderen Seite die tonischen Labyrinthreflexe unverändert zeigen. Es besteht also eine *gekreuzte* Verbindung der Labyrinth zu den Nackenmuskeln. Daraus erklärt sich auch die nach *einseitiger* Labyrinthexstirpation sofort erfolgende Drehung und Wendung des Kopfes nach der Seite des fehlenden Labyrinthes, die sog. Grunddrehung. An einem Beispiel klargemacht: Nach Exstirpation des linken Labyrinthes hört der Tonus auf die Rechtswender des Kopfes auf, sie erschlaffen. Dementsprechend kommt ein Kontraktionszustand der Linkswender zustande, welcher den Kopf nach links unten dreht und wendet. Die jetzt durch die Tonusänderung der Nackenmuskulatur verursachte Stellung des Kopfes führt nun wieder durch die Veränderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe zur Auslösung einer anderen Gruppe von Reflexen, der weiterhin zu besprechenden Halsreflexe, und damit über diese wiederum zu einem Einfluß auf die Gliedermuskulatur. Die Labyrinth haben also auf den Tonus der Extremitäten eine doppelte Einwirkung.

Die *Halsreflexe* werden ausgelöst durch Veränderung der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf. Durch sie werden die Extremitätenmuskeln der rechten und linken Seite entweder *gleichsinnig* oder *gegensinnig* beeinflußt, je nachdem der Kopf bei Bewegungen gegen den Rumpf seine symmetrische Stellung gegen diesen letzteren beibehält oder nicht. *Seitliche* Bewegungen des Halses bewirken bei Drehen oder Wenden des Kopfes, daß die Beine auf der Körperhälfte, nach welcher das Kinn gedreht wird, sich strecken, auf der anderen Körperhälfte sich beugen. Durch die symmetrische Bewegung des *Beugens* des Kopfes *ventralwärts* wird der Strecktonus der Vorderbeine gehemmt, der der Hinterbeine verstärkt. *Heben* des Kopfes *dorsalwärts* bringt die gegensinnige Reaktion zustande, d. h. Strecken der Vorderbeine und Beugen der Hinterbeine. Zur Illustration der Halsreflexe eignet sich am besten die Reaktion der Vorderbeine auf Heben und Senken des Kopfes, wenn man das Tier in Seitenlage hält. In dieser Lage kommt dann keine Änderung des Kopfes im Raum zustande. Beim normalen Tiere werden beim *Heben* des Kopfes die Vorderbeine gestreckt, beim Senken gebeugt. Diese Reaktion wird allein durch die Halsreflexe vermittelt. Sie findet sich also auch noch bei gänzlich labyrinthlosen Tieren. Sie fehlt dagegen bei Tieren, bei denen die Halsreflexe infolge Durchschneidung der sensiblen Hinterwurzeln ausgeschaltet sind. Veranlaßt man ein solches Tier durch ein Stück vorgehaltenes Fleisch zum Heben oder Senken des Kopfes, dann reagieren die Vorderbeine nicht mit, sondern bleiben bei gehobenem Kopfe gebeugt, trotzdem die Tiere sehr gut ihre Extremitäten beugen und strecken können. Da nun bei jeder der verschiedenen Lagen des Tieres eine bestimmte Bewegung des Kopfes gegen den Rumpf auch eine andere Lageänderung des Kopfes im Raum bewirkt, so wird es klar, daß bei den verschiedenen Körperlagen sich die Labyrinth- und Halsreflexe stets in verschiedener Weise kombinieren.

Es gibt schließlich noch eine Gruppe von Muskeln, welche von der Stellung des Kopfes abhängig und damit ebenfalls der Wirkung der tonischen Labyrinth- und Halsreflexe unterworfen sind, das sind die Augenmuskeln. Jeder Stellung des Kopfes im Raum und auch des Kopfes zum Rumpfe entspricht eine bestimmte Stellung der Augen in der Augenhöhle; und zwar gilt dieses vor allem für Tiere mit seitlich gestellten Augen, Kaninchen, Meerschweinchen usw. Es ist im allgemeinen so, daß bei Änderung der Stellung des Kopfes im Raum eine entsprechende Stellungsänderung der Augen in der Augenhöhle erfolgt entweder mittels Raddrehung oder mittels vertikaler Bewegungen, oder durch eine Kombination von diesen beiden. Bei Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe, so z. B. bei Drehungen des Rumpfes um verschiedene Achsen, erreichen die Augen mittels verschiedenartiger Bewegungen ihre neue Stellung in den Augenhöhlen. In beiden Fällen dieser kompensatorischen

Augenstellungen sind die Augen bestrebt ihre Stellung im Raume beizubehalten. Dieses gelingt allein weder den tonischen Hals- noch den tonischen Labyrinthreflexen. Die Kombination dieser beiden Reflexgruppen ermöglicht es jedoch dem Tiere, daß es, ausgehend von seiner normalen Kopfhaltung (Kopf ungefähr  $35^{\circ}$  unter die Horizontalebene gesenkt), durch Heben und Senken des Kopfes innerhalb weiter Grenzen jede Stellung mit demselben einnehmen kann, ohne daß dadurch die Stellung seiner Augen im Raume und demzufolge das Gesichtsfeld sich ändert. Das Unverändertbleiben des Gesichtsfeldes bei verschiedenen Stellungen des Kopfes beruht also nicht auf der Wirkung einer, sondern auf der Wirkung beider Reflexgruppen.

Alle diese Reflexe sind beim Menschen bis jetzt nur vereinzelt und nicht so exakt nachweisbar. Hier muß die weitere Forschung erst noch brauchbare Methoden finden.

Durch die eben besprochenen Feststellungen ist aber wie *Magnus* und *de Kleijn* gezeigt haben, das Problem der Körperstellung des normalen Menschen und Tieres keineswegs vollständig gelöst. Während beim entgöhrirnten Tier mit gegebener Intensität der Hals- und Labyrinthreflexe durch eine bestimmte Kopfstellung bei bestimmter Körperlage die Haltung des Körpers eindeutig bestimmt ist, kann ein normales Tier willkürlich und auch reflektorisch noch andere Stellungen einnehmen. Zu diesem Zwecke liegen Apparate im Mittelhirn, welche aus jeder abnormen Lage den Körper in die Normalstellung bringen. Wie bei jeder wichtigen Körperfunktion wirken auch in diesem Falle mehrere Einrichtungen zu demselben Endziel zusammen. Die Gesamtheit aller Reflexe, welche dazu dienen dem Tier das Einnehmen und Bewahren der normalen Kopf- und Körperstellung zu ermöglichen, sind die *Stellreflexe*.

Zunächst sind es die Labyrinththe, von denen bei jeder abnormen Lage des Kopfes im Raume Erregungen ausgehen, welche reflektorisch den Kopf in die Normalstellung bringen, d. h. in die Stellung, in welcher der Kopf in einer Stellung: „Scheitel oben, Kiefer unten, Mundspalte etwas unter die Horizontale gesenkt“, im Raume steht. Sie sind am besten isoliert zu untersuchen, wenn man das Tier am Becken frei in der Luft hält, so daß es nicht in Berührung mit der Unterlage kommt. Infolge von Labyrinthherregungen wird der Kopf aus jeder beliebigen Lage nach der Normalstellung hin bewegt. Man kann dann den Körper um den im Raume feststehenden Kopf nach allen Seiten bewegen. Wird der Rumpf in die Seitenlage gebracht, so dreht sich der Kopf in die Normalstellung. Bei Hängelage mit Kopf oben wird der Kopf ventralwärts gebeugt, bis er in Normalstellung steht; bei Hängelage mit Kopf unten wird er dorsalwärts gebeugt. In Rückenlage wird der Kopf entweder seitlich gedreht oder das Tier klappt seinen Vorderkörper ventralwärts herüber, bis der Kopf in Normalstellung steht. Die Labyrinthstellreflexe fehlen nach Exstirpation der Labyrinththe. Auf ihrer Wirkung

beruht das Vermögen der Katzen sich beim freien Fall in der Luft so herumzudrehen, daß sie richtig mit den Pfoten auf dem Boden anlangen. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation entwickelt sich bei Katzen und Hunden eine Kopfdrehung (Grunddrehung), welche auf dem früher beschriebenen einseitigen tonischen Einfluß auf die Muskeln der zugehörigen Halsseite beruht. Zu dieser Grunddrehung addiert sich nach einseitiger Labyrinthexstirpation der Labyrinthstellreflex, welcher stets dahin strebt, den Kopf im Raum in diejenige Seitenlage zu bringen, in welcher das erhaltene Labyrinth sich oben befindet. In dieser Lage hat der Labyrinthstellreflex sein Minimum; wenn das erhaltene Labyrinth sich unten befindet, hat der Reflex ein Maximum. Die Ursache dafür wird später durch die Wirkungsweise der Otolithenmembran erklärt.

Zu den *Labyrinthstellreflexen auf den Kopf* gesellt sich, wenn das Tier in Berührung mit der Unterlage kommt, eine *zweite Gruppe von Stellreflexen auf den Kopf, welche durch den asymmetrischen Reiz der Unterlage auf den Körper des Tieres ausgelöst werden*. Liegt der Körper in asymmetrischer Lage auf dem Boden, so wird durch asymmetrische Erregung der sensiblen Körpervenen reflektorisch eine Drehung des Kopfes zur Normalstellung zustandegebracht. Diese Gruppe von Stellreflexen tritt also nur auf, wenn das Tier sich auf dem Boden befindet, sie fehlt bei der Untersuchung in der Luft; sie läßt sich unwirksam machen, wenn man den Druck der Unterlage durch Auflegen eines beschwerten Brettes auf die oben befindliche Körperseite kompensiert. (Brettversuch.) Dann erfolgt die Drehung des Kopfes in die Normalstellung ausschließlich durch die Wirkung der Labyrinthstellreflexe. Das labyrinthlose Tier kann darauf seinen Kopf nicht mehr in die Normalstellung bringen, während das Tier mit intakten Labyrinthen dieses noch durch den Labyrinthstellreflex vermag.

Diejenigen Labyrinthstellreflexe, durch welche der Kopf bei Erhaltensein beider Labyrinthe aus asymmetrischen Lagen im Raume in die Normalstellung zurückgeführt wird, erklären sich durch das Zusammenwirken der Erregungen aus beiden Labyrinthen. Der Kopf kommt in einer derartigen Lage dadurch zur Ruhe, daß die Erregungen aus beiden Labyrinthen gleich stark sind. Sobald sich der Kopf aus der symmetrischen Lage entfernt, gehen von dem mehr nach unten befindlichen Labyrinth stärkere Erregungen aus, welche die Drehung des Kopfes in die Normalstellung bewirken.

Durch diese beiden Gruppen von Stellreflexen wird bewirkt, daß zunächst einmal der Kopf in die Normalstellung gebracht wird. Ist das aber erreicht und liegt der Rumpf noch in der abnormen Ausgangsstellung, so kommt es zu einer Verbiegung des Halses. Durch diesen wird nun ein neuer Stellreflex, der *Halsstellreflex* ausgelöst, durch den, von vorne nach hinten schreitend, der Körper dem Kopfe folgend, in die Normalstellung bewegt wird.

Während bei den bisher geschilderten Reflexen stets der Kopf zuerst in die Normalstellung gebracht wird, worauf dann, hiervon abhängig, der Körper folgt, hat die Erfahrung gelehrt, daß ein Tier auch die normale Stellung des Körpers bewahren kann, wenn sein Kopf sich nicht in der Normalstellung befindet. Es geschieht dieses durch einen weiteren *Stellreflex auf den Körper*, der ebenfalls durch *asymmetrische Reizung der sensiblen Körpervenen* ausgelöst wird. Auch dieser *Körperstellreflex* kann durch Auflegen eines beschwerten Brettes aufgehoben werden. Jede asymmetrische Lage auf den Boden führt demnach zu Reflexen, durch welche der Kopf, der Rumpf und die Glieder in die Normalstellung gebracht werden. Diese Beobachtungen zeigen, welche wichtige Rolle der Körpersensibilität (Drucksinn, Propriozeptoren), für die Erhaltung des Körpergleichgewichtes zukommen. Ihr Einfluß äußert sich sowohl auf die Stellung des Kopfes wie auf die des Körpers selbst. An der Auslösung der Stellreflexe nehmen also die Labyrinthie wie auch die sensiblen Körpervenen einen besonderen Anteil.

Die Wirkung der letzten Reflexgruppe läßt sich am besten durch die Beobachtung illustrieren, daß labyrinthlose Hunde nicht schwimmen können. Der Grund liegt darin, daß der Hund beim Schwimmen zur Orientierung ausschließlich auf die Labyrinthstellreflexe angewiesen ist, während die Stellreflexe durch asymmetrische Reize der Körperoberfläche infolge des gleichbleibenden Mediums des Wassers nicht mehr zustande kommen können. Hieraus geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß nach Ausschaltung der Reize von den Labyrinthen und den asymmetrischen Erregungen, welche durch Berührung mit der Unterlage ausgelöst werden, tatsächlich keine anderen Mechanismen von erheblicher Wirksamkeit mehr vorhanden sind, welche die normale Körperstellung garantieren.

Die *Labyrinthstellreflexe auf den Kopf* lassen sich von den anderen vorher besprochenen *Labyrinthreflexen* scharf auseinander halten. Als Reflexe der Lage unterscheiden sie sich von den Kopfdrehreaktionen dadurch, daß letztere durch Winkelbeschleunigung ausgelöst werden. Von den *tonischen Labyrinthreflexen* auf die Hals- und Gliedermuskeln unterscheiden sie sich dadurch, daß erstere eine Folge von vorgenommener Änderung der Kopfstellung sind, während die Stellreflexe derartige Änderungen der Kopfstellung erst auslösen.

Nachdem die verschiedenen Reflexe für das Problem der Körperstellung nunmehr in ihre Einzelheiten zerlegt sind, ist es noch erforderlich die Stätten des Labyrinthes kennen zu lernen, welche für die Auslösung dieser tonischen Reflexe der Lage in Betracht kommen oder wenigstens als solche angesehen werden, ebenso die zentralen Bahnen, auf welchen der Ablauf der Reflexe erfolgt.

Auf beide Fragen haben wiederum *Magnus* und *de Kleijn* die Antwort erteilt. Was die erste Frage angeht, so haben die beiden Autoren von Anfang an daran gedacht, ob nicht für die Auslösung der tonischen Reflexe der Lage vor allem die Otolithen in Betracht kämen. Sie sind dann mit zwei verschiedenen sich gegenseitig ergänzenden Methoden an die Lösung dieses Problems herangegangen. Sie haben zunächst für sämtliche tonische Labyrinthreflexe diejenigen Lagen des Kopfes zum Raum festgestellt, bei welchen der betreffende Reflex sein Maximum und sein Minimum hat. Darauf haben sie unter Herstellung und Benutzung sinnreicher Modelle von der Lage der Otolithenmembran im Tierschädel festgestellt, daß bei diesen in ihren Versuchen empirisch gefundenen Maximum- und Minimumstellungen die Otolithen bzw. Otolithenmembranen bestimmte kennzeichnende Lagen im Raume einnehmen. Ihre Auffassung über die Otolithentätigkeit ist daraufhin folgende: Die Maculae in den beiden Vorhofsäckchen, dem Utriculus und dem Sacculus, sind Sinnesorgane, welche auf Zug und Druck reagieren; und zwar gehen von ihnen dauernde unermüdbare nervöse Erregungen aus, welche so lange von unveränderter Stärke sind, als der Otolith seine Lage zum Horizonte nicht ändert. Das Maximum der Erregung erfolgt, wenn der Otolith an der Macula hängt. Bei den anderen Lagen im Raume sind diese Erregungen um so geringer, je mehr sich der Otolith aus der „hängenden“ Lage entfernt und sich der „drückenden“ Lage nähert. Wenn der Otolith drückt, hat die Erregung ihr Minimum oder wird selbst gleich Null. Unter Berücksichtigung der besonderen Wirkungsweise der Otolithen können die tonischen Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur (Gliedmaßen, Hals und Rumpf) wahrscheinlich als Utriculusreflexe aufgefaßt werden. Von jedem Utriculus gehen Verbindungen durch den Ramus utricularis zu den Extremitätenmuskeln *beider* Körperseiten, ferner zu den Hals- und Rückenmuskeln *einer* Körperseite. Die Bahnen reichen nicht weiter nach vorne als eine dicht vor den Eintritt des N. octavus durch die Medulla oblongata gelangte Frontalebene. Die asymmetrischen Labyrinthstellreflexe werden ausgelöst von den Sacculi, wobei es noch unsicher bleibt, ob die symmetrischen Labyrinthstellreflexe von den Sacculi oder den Utriculi ausgehen. Von jedem Sacculus gehen Verbindungen durch den Ramus saccularis zu den Stellzentren im Mittelhirn. Ob auch von den Utriculi derartige Verbindungen ausgehen, ist unsicher. Die kompensatorischen Augenstellungen sind abhängig von Erregungen der Sacculusotolithen; ihre nähere Verlaufsbahn ist jedoch noch nicht genügend geklärt. Es ist natürlich noch nicht angängig diese von *Magnus* und *de Kleijn* gemachten Feststellungen als unwiderlegbare Gesetze hinzustellen, auch die Nutzanwendung auf menschliche Verhältnisse hat noch vorsichtig zu erfolgen. Sicher ist aber, daß die

Untersuchungen der beiden Autoren eine grundsätzliche Basis für diese Frage geschaffen haben, auf welcher alle weiteren Forschungen aufbauen können und werden.

Noch vielmehr kann man das behaupten von ihnen die bisherigen Feststellungen über den zentralen Ablauf aller von den Labyrinthen ausgelösten Reflexen. Sie konnten an Tieren, bei welchen sowohl die Großhirnhemisphären als auch das Kleinhirn fortgenommen war, auf Grund eingehender physiologischer Beobachtungen und sachkundiger anatomischer Kontrollen den Nachweis führen, daß sämtliche Labyrinthreflexe und Reaktionen — sowohl die der Bewegung wie die der Lage — nach völliger Abtrennung des Kleinhirns, einschließlich der Kleinhirnkerne erhalten sind, daß die dafür nötigen Zentren in bestimmter räumlicher Anordnung im Hirnstamm und zwar im verlängerten Mark und im Mittelhirn liegen und daß die bei den Labyrinthreflexen beanspruchten Leitungsbahnen nicht über das Kleinhirn verlaufen. Dadurch wird der noch ziemlich verbreiteten Vorstellung, daß das Kleinhirn das Zentralorgan der Labyrinth ist, die tatsächliche Grundlage entzogen (*Magnus* und *de Kleyn*), ohne daß damit natürlich gesagt sein soll, daß das Kleinhirn mit dem Labyrinth überhaupt in keiner Beziehung stände.

Die frühere Anschauung, nach welcher dem Labyrinth immer nur eine einheitliche Funktion zugebilligt wurde, kann nach dem vorher Ausgeführten nicht mehr aufrechterhalten werden. Es hat sich vielmehr gezeigt, daß die Labyrinth eine außerordentliche Mannigfaltigkeit an Reflexen aufweisen können. Schon im Jahre 1886 hat *Mach* in seiner Arbeit „Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen“ den heute bis ins Feinste zergliederten Mechanismus des Bogengangslabyrinthes in großen Zügen festgelegt. Er sagt in dieser Arbeit, daß gewisse Labyrinthnerven vermöge ihrer spezifischen Energie jeden Reiz mit einer Bewegungsempfindung beantworten. Diese Bewegungsempfindungen sind Komplexe, welche sich in zwei einfache Empfindungen auflösen lassen, in die Empfindung der Winkelbeschleunigung und in diejenige der Progressivbeschleunigung. Ob als dritte Komponente die Empfindung der Lage (Gleichgewichtsempfindung) dazu kommt, erscheint ihm fraglich, wenn auch wahrscheinlich. Weiter führt er folgendes aus: „Diese einfachen Empfindungselemente fühlen wir bei unseren Bewegungen nicht heraus. Wir fühlen eine Drehung um diese oder jene Achse, in diesem oder jenem Sinne mit verschiedener Beschleunigung, aber die einfachen Komponenten mit ihrer Richtung und ihrem Sinne kommen uns nicht zum Bewußtsein.“

Was *Mach* mit diesen Ausführungen gewissermaßen weit vorausschauend und richtig ahnte, ist späteren Untersuchern gelungen exakt zu beweisen. Die Summe der Funktionen des Ohrlabyrinthes abzüg-

lich der der Schnecke läßt sich nach *Magnus* und *de Kleiyn* in folgender Übersicht zusammenfassen:

A. Bewegungsreflexe:

- I. Reaktionen auf Winkelbeschleunigung (und äquivalente Reize).
  - a) Drehreaktion.
  - b) Kalorische Reaktion.
  - c) Galvanische Reaktion.
2. Reaktionen auf gradlinige Beschleunigung (Progressiv-Lift-Reaktion).

B. Reflexe der Lage.

- I. Tonische Reflexe auf die Körpermuskeln.
    - a) Auf die Extremitäten.
    - b) Auf Hals und Rumpf.
  2. Kompensatorische Augenstellungen.
  3. Labyrinthstellreflexe.
-