

Optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte und Circularvektion * **

Ein Beitrag zur optisch-vestibulären Interaktion

TH. BRANDT, E. WIST *** und J. DICHGANS

Neurologische Universitätsklinik mit Abteilung für Neurophysiologie,
Freiburg i. Br. (Prof. Dr. R. Jung)

Eingegangen am 15. Juli 1971

Visually Induced Pseudocoriolis-Effects and Circularvection

A Contribution to Opto-vestibular Interaction

Summary. Circularvection and Coriolis effects were investigated with combined as well as with separate optokinetic and vestibular rotational stimuli using a rotary chair located inside a cylindrical rotatable drum.

Coriolis effects which were elicited by tilting of the head were measured by means of the magnitude estimation technique. Eye movements, ECG, and respiration rate were simultaneously recorded.

Results. 1. Chair and drum rotation could not be distinguished subjectively. In both cases the experience of self-rotation (circularvection) predominated. Furthermore additional stationary acoustical stimuli were integrated into this experience. 2. Tilting of the head during pure optokinetic stimulation (rotation of the drum) produced a Pseudocoriolis effect which could not be qualitatively distinguished from the Coriolis effect produced by pure vestibular stimulation (rotation of the chair). 3. Optical-optomotor movement control (with the eyes open) inhibited the Coriolis effect produced by vestibular stimuli. This inhibition was directionally specific. 4. The visual Pseudocoriolis effect as well as the visually induced inhibition of vestibular afference outlasted the visual stimulus by up to 30 sec. 5. The strongest Coriolis-effects occurred when visual and vestibular movement information did not match.

The results are discussed in terms of their significance for visual-vestibular integration in movement perception.

Key-Words: Optokinetic Stimulation — Semicircular Canal Stimulation — Circularvection — Magnitude Estimation — Coriolis-Effect — Visual Pseudocoriolis-Effect — Dizziness — Man.

Zusammenfassung. Circularvection und Coriolis-Phänomene wurden mit kombinierten und isolierten optokinetischen und vestibulären Drehreizen untersucht. Diese wurden durch einen Drehstuhl und eine konzentrisch dazu angeordnete zylindrische Drehtrommel dargeboten.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Sonderforschungsbereich 70 („Hirnforschung und Sinnesphysiologie“).

** Professor R. Jung zum 60. Geburtstag.

*** National Institutes of Health, U.S.A., Special Post-doctoral Research Fellow, 1969—1970.

Die durch Kopfneigung ausgelösten Coriolis-Effekte wurden durch Größen-skalierung (magnitude estimation) bestimmt und Augenbewegungen, EKG sowie Atmung simultan registriert.

Ergebnisse. 1. Stuhl- und Trommelrotation können subjektiv nicht unterschieden werden. In beiden Fällen tritt dominant eine *Eigendrehempfindung* (Circularvektion) auf. Zusätzliche ortsstabile akustische Reize werden in die Eigendrehempfindung integriert. 2. Durch Kopfneigungen bei rein optokinetischem Reiz (Trommelrotation) werden *Pseudocoriolis-Effekte* ausgelöst, die qualitativ nicht von den vestibulären Coriolis-Effekten unterschieden werden können. 3. Die *optisch-optomotorische Bewegungskontrolle* (bei offenen Augen) hemmt die vestibulär ausgelösten *Coriolis-Effekte* richtungsspezifisch. 4. *Optische Pseudocoriolis-Effekte* und die Hemmung der visuellen auf die vestibuläre Afferenz sind bis zu 30 sec nach Ende des optischen Reizes nachweisbar. 5. Die stärksten Coriolis-Effekte treten bei *Richtungsinkongruenz* optischer und vestibulärer Bewegungsinformationen auf.

Die Ergebnisse werden für die optisch-vestibuläre Integration bei Bewegungs-wahrnehmung und Schwindel diskutiert.

Schlüsselwörter: Optokinetik — Bogengangsreizung — Circularvektion — Größenschätzung — Coriolis-Effekt — optischer Pseudocoriolis-Effekt — Schwindel — Mensch.

Die *Circularvektion* [17, 18] entsteht als subjektive Eigendrehempfindung bei optischen Drehreizen trotz objektiver Körperruhe. Sie ist ein gutes Beispiel intermodaler Wechselbeziehungen zweier Sinnes-systeme mit Überspringen der optischen Afferenz in eine Eigendrehempfindung. In einem kombinierten Drehstuhl-Drehtrommelsystem können *Eigendrehungen* (Stuhlrotationen) nicht von Umweltdrehungen (Trommelrotationen) unterschieden werden. Es zeigt sich eine Dominanz der Eigendrehempfindung, die auf Lernvorgängen beruhen könnte, da in der Natur Eigenrotationen bei stabiler Umwelt überwiegen. Bei dem Versuch, Stuhl- und Trommeldrehungen subjektiv durch Kopfneigung mit dem sog. vestibulären *Coriolis-Effekt* zu unterscheiden, macht man die zunächst überraschende Erfahrung, daß auch bei rein optokinetischem Reiz entsprechende Coriolis-Phänomene auftreten. In dieser Arbeit werden die durch Kopfbewegungen nach optisch ausgelöster Circularvektion entstehenden *Pseudocoriolis-Phänomene* untersucht und mit vestibulären Coriolis-Effekten durch psychophysische Skalierung verglichen. Eine genauere Untersuchung ist für die Vielfalt der klinischen Schwindelsyndrome und Kinetosen auch von praktischem Interesse.

Corioliskräfte [8] wurden von Schubert 1931 [46] beim Menschen als Ursache von Scheinbewegungsempfindungen und Schwindel bei Trudel-bewegungen des Flugzeugs beschrieben. Gemeint sind diejenigen Trägheitskräfte, die einem rotierenden Körper positive oder negative Be-schleunigungen erteilen, wenn eine zusätzliche Bewegung um eine zweite Achse erfolgt.

Eine gleichförmige Drehung um eine vertikale Achse wird, da die Cupulaorgane Beschleunigungsdetektoren sind, vestibulär nicht registriert. Kopfbewegungen in

einer frontalen oder sagittalen Ebene führen jedoch während der Rotation über eine Distanzverschiebung der Massepunkte von der Drehachse zu unterschiedlichen Endolymphbeschleunigungen in den Bogengängen. Es resultieren Scheinkipp- und Drehempfindungen, Nystagmus und eventuell vegetative Dysregulationen.

Da der Coriolis-Effekt als Ursache von Orientierungsstörungen und Kinetosen vor allem beim Fliegen und in der Raumfahrt praktische Bedeutung gewinnt [2, 11, 15, 22, 24, 30, 31, 32, 40, 43, 46, 47, 48, 54], war er häufig Gegenstand experimenteller Untersuchungen.

Mit Hilfe von Bogengangsmustern [5, 21, 27] und physikalischen Überlegungen erfolgte eine mathematische Formulierung der resultierenden Kräfte unter reduzierten Versuchsbedingungen [3, 5, 26, 27, 46, 47].

Kopfbewegungen während einer Translationsbewegung lösen weder Coriolis-Nystagmus noch Kinetosen aus [3, 31]. Deshalb wird heute allgemein angenommen, daß der eigentliche Reiz für die Entstehung der Coriolis-Phänomene durch differente Beschleunigungen vorwiegend in den homologen Bogengängen gegeben wird, während Otolithenreize nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte wurden bisher nicht beschrieben. Die oben genannten Arbeiten beschäftigen sich fast ausschließlich mit den auf den Vestibularapparat einwirkenden Kräften, wobei lediglich beim Entstehen der Kinetosen auch anderen Sinnesmodalitäten eine Bedeutung zugeschrieben wird [11, 22, 42, 50, 56]. Es fehlen bisher systematische Untersuchungen über die Interferenz optischer und vestibulärer Bewegungsreize, die auch eine praktische Bedeutung haben, da beide Afferenzen in Fahrzeugen jeglicher Art gleichzeitig aktiviert werden.

Methodik

1. Versuchspersonen. 25 bezahlte gesunde Studenten (18 ♂, 7 ♀), Durchschnittsalter 23 Jahre.

2. Reizapparatur. Die Drehstuhl-Drehtrommeleinheit (Dr. Tönnies, Freiburg i. Br.) besteht aus einer Drehplattform mit aufmontiertem Stuhl und einer konzentrisch dazu angeordneten geschlossenen Drehtrommel (Abb. 1). Zwei Motoren und zwei Bremsorgane können Trommel und Stuhl gleichzeitig unabhängig voneinander beschleunigen. Potentiometer und Lichtschranken zeigen die Geschwindigkeit an. Außerdem enthält der Aufbau einen Koppelmechanismus zur mechanisch starren Verbindung von Plattform und Trommel. Stuhl und Trommel können stufenlos isoliert oder kombiniert gleichläufig oder gegenläufig gedreht werden. Beschleunigungen und Endgeschwindigkeiten bei gleichförmiger Drehung können unabhängig variiert werden. Der Durchmesser der Trommel beträgt 150 cm; die Innenfläche besteht aus einem vertikalen Muster 7° breiter schwarz-weißer Streifen. Am Stuhl befestigten wir eine Kopfstütze mit einem Scharniergelenk, so daß Kopfbewegungen nur in einer Ebene möglich waren (Kopfnieigung rechts und links). Außerdem konnte ein 1° großer optischer Fixierpunkt in 60 cm Abstand mit dem Stuhl gedreht werden.

3. Psychophysische Messungen. Die Probanden wurden nach jedem Einzelversuch folgenderweise befragt:

a) subjektive Drehempfindung während der Beschleunigungsphase und gleichförmiger Drehbewegung vor Kopfbewegung: reine Umweltdrehung (Trommel), reine Eigendrehempfindung (Stuhl), Mischempfindung (Stuhl und Trommel),

b) Richtung der Kipp-, Fall- oder Drehempfindung bei der Kopfnieigung nach rechts oder nach links,



Abb. 1. Drehstuhl-Drehtrommeleinheit mit Versuchsperson

c) Stärke von Kippempfindungen, Schwindel und Übelkeit bei den jeweiligen Kopfnieigungen.

Die Empfindungsintensitäten wurden nach der von Stevens 1961 [52] angegebenen Methode der vergleichenden Größenskalierung (magnitude estimation) ermittelt. Vor den Experimenten wurde den Probanden ein Standardreiz angeboten (Stuhl und Trommel simultan 60°/sec n. re.). Die Stärke der unter dieser Bedingung erlebten Kippempfindungen einerseits und Schwindel bzw. Übelkeit andererseits wurde mit der willkürlichen Maßzahl „6“ belegt. Die Intensität der subjektiven Empfindungen bei den darauffolgenden Versuchen sollte im Vergleich zum Modulus (Standardreiz) angegeben werden. Der Standardreiz wurde nur zu Anfang der Versuchsreihe gegeben.

4. Registrierte Parameter. Elektronystagmogramm (ENG) [33], Elektrokardiogramm (EKG) und Atmung (Thermoelement) wurden simultan fortlaufend über Vorverstärker und Schleifringkontakte aus dem Drehstuhl-Drehtrommelsystem auf einen Endverstärker mit mechanischem 6-Kanalpapierorschreiber (Fa. Tönnies, Freiburg i. Br.) übertragen.

5. Durchführung der Versuche. Zu Beginn wurden die vorher schriftlich fixierten Instruktionen vorgelesen. Die Vpn. wurden vor Versuchsbeginn über die möglichen Reizsituationen, nicht aber über den aktuellen Reiz unterrichtet. Zunächst übten die Vpn. seitliche Kopfnieigungen von 40–50°, die in etwa 2 sec ausgeführt werden sollten. Die Geschwindigkeit der Kopfnieigung ist nach dem Mulderschen Produkt-Gesetz (Produkt von Beschleunigung und Wirkzeit) innerhalb gewisser Grenzen (6 sec) unkritisch [2]. — 14 unterschiedliche Reizsituationen (s.u.) wurden nach

dem Standardreiz in randomisierter Reihenfolge angeboten. Nach jedem Experiment wurde die Trommel während einer Pause von mindestens 1 min geöffnet. Die Drehbeschleunigung während der Andrehung betrug einheitlich $0,8^\circ/\text{sec}^2$; die zu erreichende Winkelgeschwindigkeit 30 bzw. $60^\circ/\text{sec}$. 15 sec nach Erreichen der Endgeschwindigkeit wurden bei konstanter Drehgeschwindigkeit auf Kommando die Kopfbewegungen zunächst nach rechts und dann nach links ausgeführt.

Übersicht der Versuchsbedingungen. A. Fixation eines mit dem Drehstuhlgestänge verbundenen Punktreizes während der Andrehphase und der Kopfbewegungen.

A ₁	Trommelrot.	links	$60^\circ/\text{sec}$
A ₂	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
A ₃	Trommelrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
A ₄	Trommelrot.	links	$30^\circ/\text{sec}$
	Stuhlrot.	rechts	$30^\circ/\text{sec}$

B. Augenbewegungen bzw. optokinetischer Nystagmus während der Andrehung und der Kopfbewegungen.

B ₁	Trommelrot.	links	$60^\circ/\text{sec}$
B ₂	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
B ₃	Trommelrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
B ₄	Trommelrot.	links	$30^\circ/\text{sec}$
	Stuhlrot.	rechts	$30^\circ/\text{sec}$

C. Augenbewegungen bzw. optokinetischer Nystagmus während der Andrehung, dann aber Kopfbewegungen bei geschlossenen Augen.

C ₁	Trommelrot.	links	$60^\circ/\text{sec}$
C ₂	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
C ₃	Trommelrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
C ₄	Trommelrot.	links	$30^\circ/\text{sec}$
	Stuhlrot.	rechts	$30^\circ/\text{sec}$

D. Andrehung und Kopfbewegungen bei geschlossenen Augen.

D ₁	Stuhlrot.	rechts	$60^\circ/\text{sec}$
----------------	-----------	--------	-----------------------

E. Optokinetischer Nystagmus während der Andrehung, dann Augen schließen und 15 sec später Kopfbewegungen.

E ₁	Trommelrot.	links	$60^\circ/\text{sec}$.
----------------	-------------	-------	-------------------------

Ergebnisse

Circularvektion

Die Circularvektion ist bei der im klinischen Bereich üblichen Anwendung der Projektion bewegter Streifenmuster auf einen halbzylindrischen Rundhorizont ein durch die stehenden Randkontraste leicht störbare Phänomen. Unsere Versuche mit der geschlossenen Drehtrommel zeigen, daß eine Unterscheidung zwischen *Umweltdrehung und Eigendrehung beim Fehlen ruhender optischer Kontraste in der Außenwelt nicht möglich ist*.

Tabelle 1. *Drehempfindung während Trommel- und Stuhlrotation bei offenen Augen (gleichförmige Drehung)*

Drehempfindung	Eigendrehung (Circularvekt.)	Misch- empfindung	Umweltdrehung	
	%	%	%	
Reiz:				
Trommelrotation	75	20	5	44 Experimente
Reiz:				
Stuhlrotation	81	17	2	43 Experimente
	Mittelwert	Mittelwert	Mittelwert	Insgesamt
	78%	18,5%	3,5%	87 Experimente

Obwohl die Versuchspersonen vorher über die Möglichkeiten der Reizapparatur mit Trommel- und Stuhlrotationen unterrichtet waren, wurde als Empfindungskorrelat der unterschiedlichen Reizbedingungen dominant Eigendrehung genannt. Für die subjektive Drehempfindung bei Trommel- und Stuhldrehung ergaben sich statistisch keine Unterschiede. Selbst ortsstabile akustische Reize außerhalb der Trommel konnten bei rein optokinetischem Reiz voll in die Eigendrehempfindung integriert werden. Es wurde also aus der konstanten Ortsbeziehung zwischen Versuchsperson und akustischem Reiz nicht auf eine Drehung des Rundhorizontes geschlossen.

Die Versuchspersonen, welche eine Mischempfindung aus subjektiver Stuhl- und gegenläufiger Trommeldrehung angaben, berichteten über ein Überwiegen der Circularvektion. Reine Umweltdrehung wurde selten und dann auch bei Stuhlrotation wahrgenommen. Jedoch waren diese Empfindungen bei Wiederholung häufig nicht reproduzierbar.

Skalierungsergebnisse der Coriolis-Phänomene

Die Abb. 2, 3 und 4 zeigen die Ergebnisse der Größenskalierungen von Kippempfindung und Schwindel, welche durch die Kopfbewegungen nach rechts und links ausgelöst wurden.

Die Stärke beider Empfindungsqualitäten korreliert gut. Trotzdem scheint uns die Kippempfindung bei dieser Versuchsanordnung der verlässlichere Parameter zu sein, weil sie eine trägeheitslose, schärfere Empfindung darstellt, während Schwindel und Übelkeit mehr diffusen Charakter haben, oft verzögert beginnen, länger andauern und sich summieren können. Einige Versuchspersonen empfanden keinen Schwindel, andere waren nicht in der Lage, diesen zu skalieren. Hieraus erklären sich die deutlich inhomogenere Verteilung und die größeren Standardabweichungen der Schätzergebnisse.

Beide Empfindungsqualitäten wurden bei der Kopfbewegung nach links, wo ja wegen der Aufrichtung des Kopfes aus der Rechtsneigung eine doppelt lange Kreis-

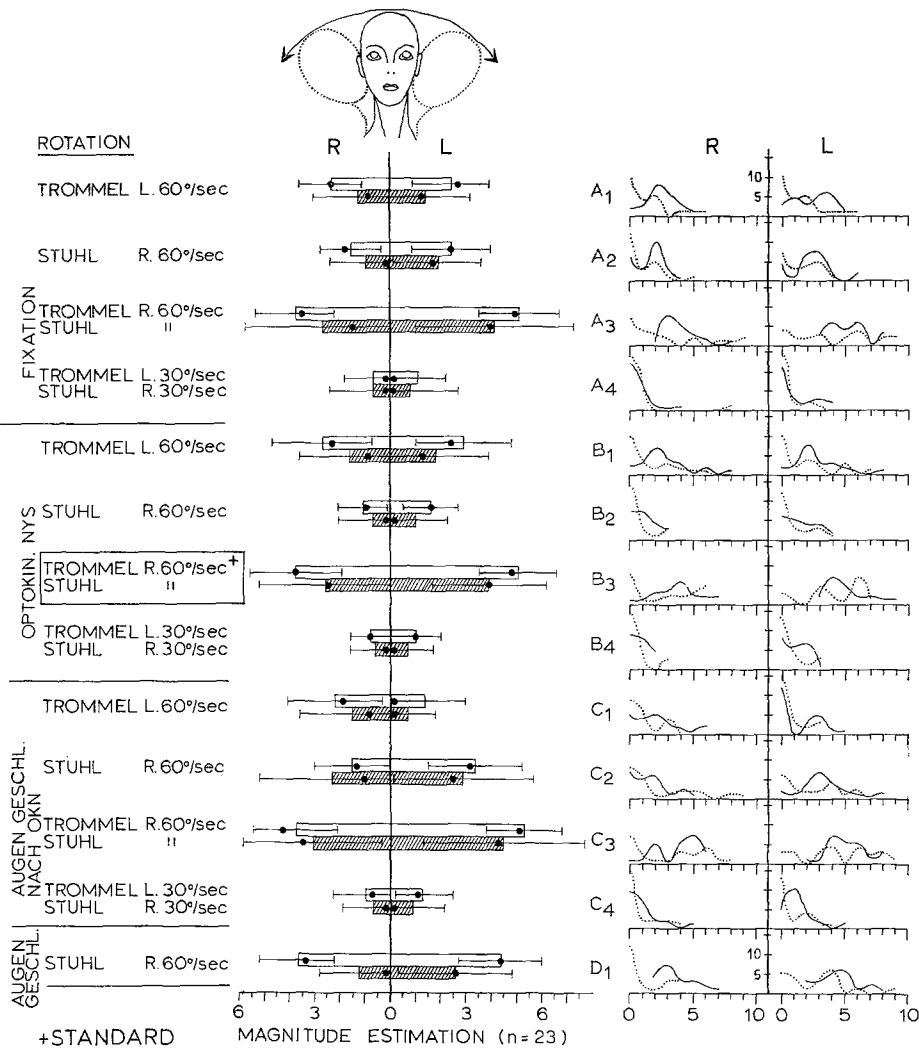


Abb. 2. Skalierungsergebnisse von *Kippempfindungen* (weiße Säulen) und *Schwindel* (schraffierte Säulen) während der Kopfbewegungen unter verschiedenen Reizbedingungen. Links: Versuchsbedingungen. Mitte: Mittelwerte und Standardabweichungen für *Kippempfindungen* und *Schwindel* bei Kopfnieigung nach rechts und links. Die Mediane sind als schwarze Punkte eingezeichnet. Rechts: Verteilungskurven der Größenskalierungen von 23 Vpn für *Kippempfindungen* —, *Schwindel* ····. Abszisse = Schätzwerte; Ordinate = Häufigkeit

MITTELWERTE	A	B	C	D
	FIXATION	OPTOKIN. NYS.	AUGEN GESCHL. NACH OKN	AUGEN GESCHL.
1 TROMMEL L.60°/S	2,4 2,4 1,3 1,4 7	2,7 2,9 1,6 1,8 6	2,2 1,4 1,5 0,7 9	
2 STUHL R.60°/S	1,6 2,4 1,0 1,9 8	1,1 1,6 0,7 1,0 10	1,5 3,4 2,3 2,9 5	3,7 4,4 1,2 2,6 4
3 TROMMEL R.60°/S STUHL "	3,8 5,1 2,7 4,1 2	3,8 5,1 2,6 3,9 3	3,8 5,3 3,1 4,5 1	
4 TROMMEL L.30°/S STUHL R.30°/S	0,7 1,1 0,7 0,8 12	0,8 1,0 0,6 0,7 13	1,0 1,3 0,7 0,9 11	KIPPEMPF R. L. SCHWINDEL R. L.
MEDIANE	A	B	C	D
1	23 27 0,8 0,8 6	23 24 0,9 1,3 7	19 0 0,8 0 9	
2	1,8 2,4 0 1,7 8	1,0 1,6 0 0 10	1,3 3,2 1,0 2,5 5	34 4,4 0 2,6 4
3	3,5 5,0 1,5 4,0 2	3,8 4,8 2,5 4,0 3	4,3 5,1 3,5 4,3 1	
4	0 0 0 0 13	0,8 1,0 0 0 12	0,7 1,1 0 0 11	

Abb. 3. Mittelwerte (oben) und Mediane (unten) für die Größenskalierungen von Kippempfindungen und Schwindel unter den verschiedenen Reizbedingungen (senkrecht) und Beobachtungsbedingungen (waagerecht). In den Kreisen sind die Rangplätze geordnet nach der jeweils stärksten Kippempfindung angegeben

bahn beschrieben werden mußte, signifikant stärker empfunden und höher eingeschätzt. Bei reinen Trommelfeldrehungen ist dies nicht so deutlich.

Die Tatsache, daß sich durch isolierte Umweltdrehung bei stehendem Stuhl (A_1, B_1) *Pseudocoriolis-Phänomene* auslösen lassen, ist das wichtigste qualitative Ergebnis der Untersuchungen. Überraschend war, daß die optokinetische Aktivierung des bisher nur für vestibuläre Reize beschriebenen Phänomens die Darbietung des Bewegungsreizes (nach Augenschluß) erheblich überdauern kann. Wenn nach Trommelfeldrehung mit optokinetischem Nystagmus die Augen unmittelbar vor den Kopfbewegungen geschlossen wurden, gaben die Probanden noch relativ deutliche Kippempfindungen mit Schwindel an (C_1). Selbst 15 sec später wurden diese Sensationen, wenn auch schwächer, z.T. registriert (E_1 , Abb. 3). Dem Abklingen des durch den visuellen Bewegungsreiz induzierten Nach-

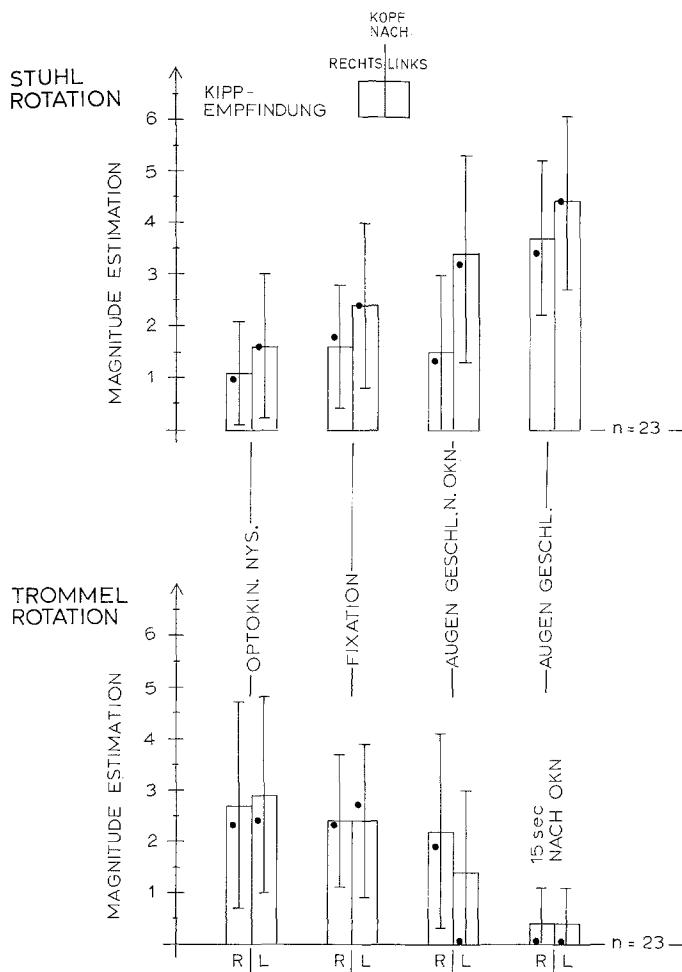


Abb. 4. Vergleich der mittleren Skalierungswerte mit Standardabweichungen für die Kippempfindungen (weiße Säulen) sowie der Mediane (schwarze Punkte) unter den verschiedenen Beobachtungsbedingungen (OKN, Fixation und bei geschlossenen Augen). Bei *reiner Stuhldrehung* (oberer Bildanteil) wird der hemmende Einfluß des OKN auf die vestibuläre Afferenz deutlich, der durch Fixation abgeschwächt wird, aber unmittelbar nach Augenschluß (drittes Säulenpaar) im Vergleich zur Stärke der Kippempfindung bei Stuhldrehung und durchgehend geschlossenen Augen noch nachweisbar ist. Die *reine Trommelrotation* (unterer Bildanteil) ruft wesentlich stärkere Empfindungen hervor als die Stuhldrehung mit OKN. Noch 15 sec nach einem optokinetischen Reiz lassen sich Kippempfindungen auslösen (viertes Säulenpaar, E₁)

effektes nach Augenschluß entspricht die deutlich geringere Kippempfindung bei der nach der Rechtsneigung durchgeführten Kopfnieigung nach links (C_1).

Vergleicht man die *Ergebnisse quantitativ* (Abb. 3), so sieht man, daß die stärksten Effekte dann hervorgerufen werden, wenn Stuhl und Trommel gleichsinnig in einer Richtung rotieren, also für die Versuchspersonen subjektiv stillstehen.

Diese Versuche (A_3 , B_3 , C_3) bieten auch die Möglichkeit, die Zuverlässigkeit der psychophysischen Skalierungsmethode und die Habituation während des Versuches zu kontrollieren. Denn hier dürften die verschiedenen Bedingungen wie Fixation (A), freie Augenbewegungen (B) und Augenschluß (C) nur einen unwesentlichen Einfluß auf die Stärke der Empfindungen haben. Es zeigt sich eine erstaunliche Übereinstimmung der Ergebnisse, obwohl die Versuche in permutierter Reihenfolge angeboten wurden (Abb. 2, 3 und 5).

Sehr stark waren auch die Effekte bei der Stuhldrehung mit durchgehend geschlossenen Augen (D_1). Hier fehlte vor den Kopfbewegungen ebenso wie bei A_3 , B_3 , C_3 eine optische oder vestibuläre Bewegungsinformation.

Die geringsten Effekte wurden bei gegenläufiger Stuhl- und Trommellrehung von jeweils $30^\circ/\text{sec}$ geschildert (A_4 , B_4 , C_4). Unter dieser Bedingung wirkte während der Kopfbewegungen ein optokinetischer Reiz mit einer Winkelgeschwindigkeit von $60^\circ/\text{sec}$, während der Stuhldrehung von $30^\circ/\text{sec}$ ein.

Nur wenig stärker wurden die Coriolis-Phänomene bei Stuhldrehung von $60^\circ/\text{sec}$ unter optokinetischer Kontrolle der Bewegung bei offenen Augen empfunden (B_2).

In Abb. 4 sind die Schätzwerte für Kippempfindungen und Schwindel bei OKN, Fixation und Augenschluß während Stuhlrotationen und Trommelrotationen vergleichend dargestellt. Die Stuhldrehung ruft die schwächste Coriolisempfindung unter optisch-optomotorischer Bewegungskontrolle hervor (B_2). Bei rein afferent visueller Kontrolle (Fixation eines stationären Reizes) sind die Effekte deutlicher (A_2). Die stärkste Kippempfindung entsteht bei geschlossenen Augen (D_1), also ohne optische Afferenz. Es wird hier ein hemmender Einfluß der optisch-optomotorischen Kontrolle auf die vestibuläre Afferenz deutlich, die den optokinetischen Reiz überdauert. Denn Kippempfindungen werden bei geschlossenen Augen nach OKN in der Expositionsphase (C_2) signifikant niedriger skaliert als bei Augenschluß während des ganzen Versuches (D_1).

Ein etwa umgekehrter Trend zeigt sich bei der Trommelrotation. Ein rein optokinetischer Reiz wird doppelt so stark empfunden wie ein vestibulärer Reiz bei OKN. Fixation schwächt die Kippempfindungen etwas ab. Nach Augenschluß klingen sie allmählich ab.

Tabelle 2. Signifikanzmatrix für Kippemittindungen bei den verschiedenen Beobachtungsbedingungen (A–D) und Versuchsbedingungen (1–4) nach dem Wilcoxon-T-Test in zweiseitiger Fragestellung

A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	D ₁	
—	0,005 —	0,005 0,001	0,001 0,08	— —	0,01 —	0,01 0,001	0,001 0,01	— 0,08	0,02 0,05	0,005 0,001	0,02 0,05	0,02 0,005	A ₁
—	—	0,001 0,001	0,05 0,005	0,01 —	— —	0,005 0,001	0,01 0,001	— 0,02	— 0,01	0,001 0,001	— —	0,001 0,001	A ₂
—	—	— 0,001	0,001 0,001	0,05 0,001	0,001 0,001	— —	— 0,001	0,001 0,001	0,005 0,005	0,001 0,001	— —	0,001 —	A ₃
—	—	— —	0,005 0,005	— —	0,001 0,001	— —	— 0,001	0,005 —	— 0,005	0,001 0,001	— —	0,001 0,001	A ₄
—	—	— —	0,001 0,001	— 0,005	— —	0,001 0,001	— —	— —	0,005 0,005	0,001 0,001	— —	0,005 0,001	B ₁
—	—	— —	0,001 0,01	— 0,005	— 0,001	0,001 0,001	— 0,005	— —	0,005 0,005	0,08 0,001	0,005 0,001	— 0,02	B ₂
—	—	— —	0,001 0,001	— 0,05	— 0,05	0,02 0,01	— 0,005	— —	0,005 0,005	0,001 0,001	— —	0,001 0,001	B ₃
—	—	— —	— 0,001	— 0,001	0,001 0,001	0,01 0,001	0,005 0,005	— —	0,005 0,005	0,001 0,001	— —	0,001 —	B ₄
—	—	— —	C ₁										
—	—	— —	C ₂										
—	—	— —	C ₃										
—	—	— —	C ₄										

rechts
links > Kopfneigungen

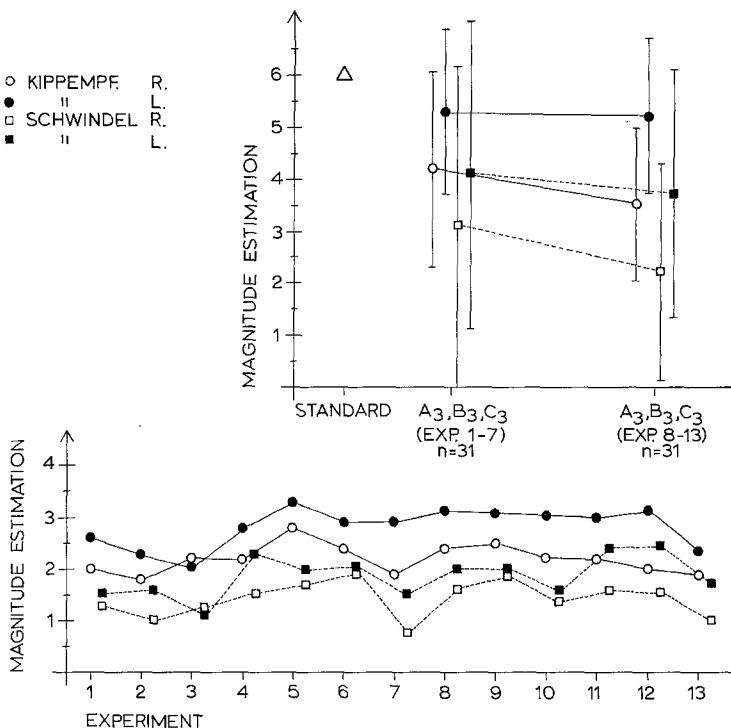


Abb. 5. Graphische Trendanalyse der Skalierungswerte in zeitlicher Reihenfolge über den gesamten Versuchsablauf. Oberer Bildanteil: Vergleich der Mittelwerte und Standardabweichungen für die Größenskalierungen von Kippempfindungen und Schwindel in der ersten und zweiten Hälfte des Versuchsablaufs (es wurden jeweils die Ergebnisse der Versuche A₃, B₃ und C₃ zusammengefaßt). Unterer Bildanteil: Mittelwerte aller Skalierungsgrößen in der Reihenfolge des Versuchsablaufes (als Experiment 1–13 die unterschiedlichen Beobachtungs- und Versuchsbedingungen in randomisierter Reihenfolge). Es läßt sich während des 1½ stündigen Versuchsablaufes eine nur geringe Habituation nachweisen (oberer Bildanteil)

Die Gesamtdauer der Versuche betrug etwa 1½ Std. Während dieser Zeit ließ sich nur eine unwesentliche Habituation erkennen (Abb. 5).

Richtung der Kipp-, Fall- oder Drehempfindungen

Während die Intensitätsskalierung (magnitude estimation) den Versuchspersonen wenig Schwierigkeiten bereitete und die Urteile im allgemeinen sicher und spontan abgegeben wurden, ergab die Bestimmung der Kipprichtung z.T. abweichende, bei einigen Probanden sogar kraß widersprechende Ergebnisse. Insbesondere bei den schwachen Reizen (A₄, B₂, B₄, C₄) wurde häufig nicht mehr Eigen-, sondern Umweltkippung

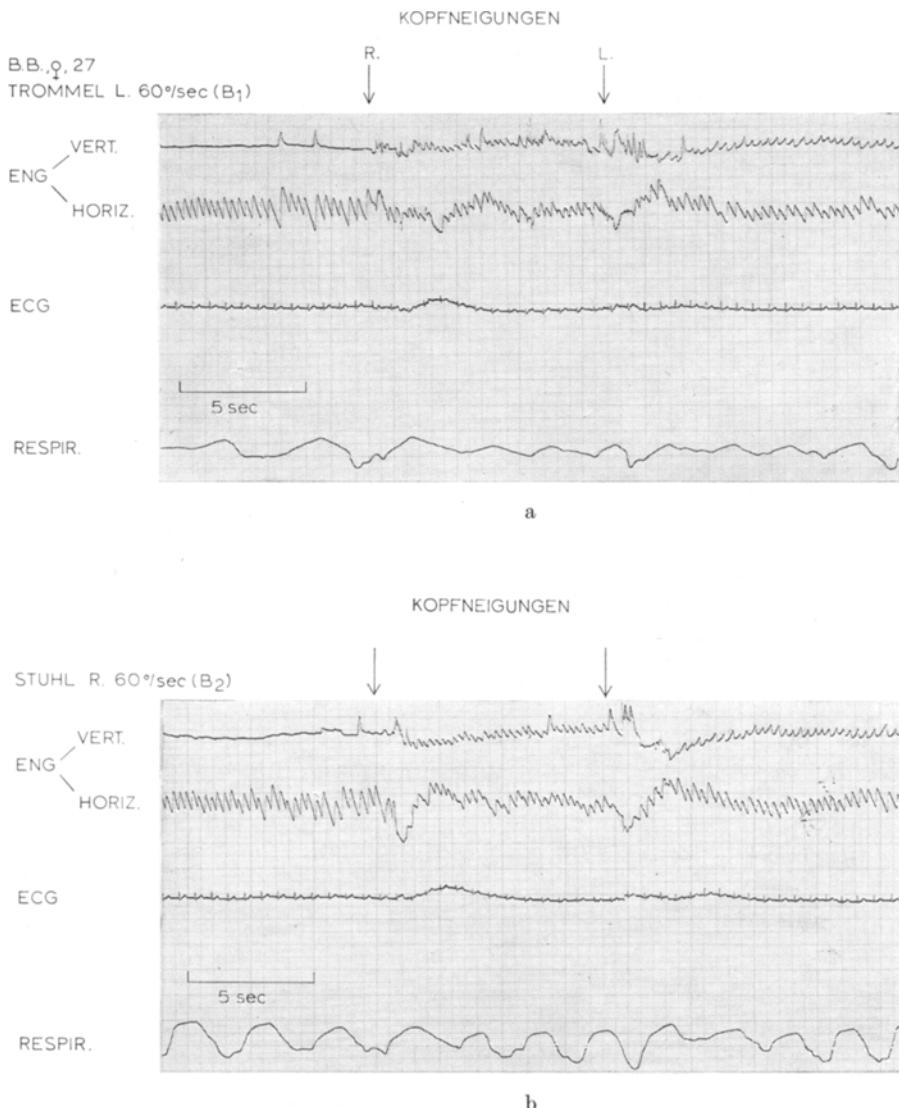


Abb. 6a und b. *Originalregistrierungen von ENG, EKG und Atmung bei Trommelrotation (oberer Bildanteil) und Stuhlrotation (unterer Bildanteil). Die Pfeile zeigen den Beginn der Kopfneigungen an. Insbesondere der Nystagmus zeigt keine Unterschiede für beide Experimente. Je nach Kopfneigung findet eine vektorielle Aktivierung der vertikalen Bewegungskomponente nach oben oder unten statt*

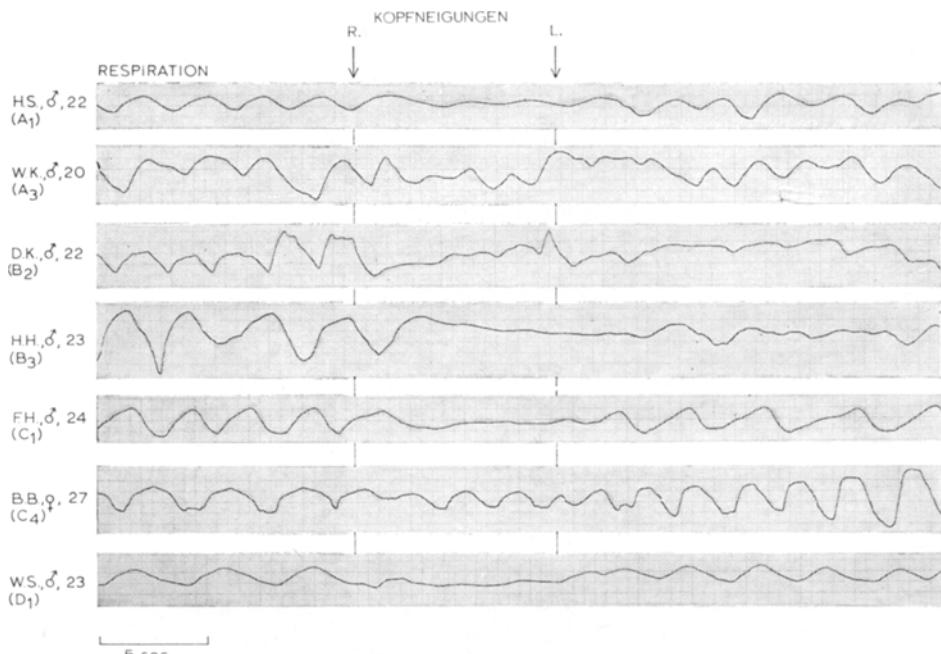


Abb. 7. *Originalregistrierungen* der Atmung von 7 Versuchspersonen unter verschiedenen Versuchsbedingungen. Es zeigt sich eine kurzfristige deutliche Abflachung und Frequenzunregelmäßigkeit, die durch Kopfnieigungen (Pfeile) ausgelöst wird. Qualitativ findet sich kein Unterschied in Abhängigkeit von den Reizbedingungen (linker Bildrand)

empfunden. Je stärker die Effekte waren, um so differenzierter erfolgten die Richtungsangaben.

Die bevorzugte Scheinkipp- oder Fallrichtung bei der Kopfnieigung nach rechts war nach rechts-hinten-unten. Außerdem wurden genannt: nach rechts-unten, nach hinten oder nach rechts-hinten und dann nach vorn-unten gegen den Uhrzeigersinn ausdrehend.

Die Kopfnieigung nach links setzte sich aus der Rückbewegung des Kopfes zur Vertikalen (zur Drehachse hin) und der Seitneigung nach links (von der Drehachse weg) zusammen. Hieraus wird eine komplexere Kipp-Drehempfindung verständlich. Sie wurde häufig als bogen- oder spiralenförmig beschrieben: zunächst nach hinten-oben, dann in einer Drehung im Uhrzeigersinn nach vorn-links-unten auslaufend. Die Sensationen waren oft so stark, daß die Versuchspersonen das Gefühl hatten, ihnen würden die Beine hochgeschleudert. Je nachdem welche Komponente der Bewegung am stärksten empfunden wurde, gaben die Versuchs-

personen auch einfachere Richtungen wie links-hinten, links-unten oder vorn-unten mit Rechtsdrehung an. In Vorversuchen war festgestellt worden, daß sich vor allem bei der Kopfbewegung von rechts nach links unwillkürliche Abweichungen der intendierten Kopfbewegungen ergaben. Daher wurde eine Scharniergegenkopfstütze verwandt. Auch die *statische Analyse der subjektiven Kipprichtungen bei Kopfbewegung während Stuhl- und Trommeldrehung ergab für beide Reizsituationen keine Unterschiede.*

Objektive Parameter

Mit Hilfe des ENG konnten vestibulärer Nystagmus bei überschwelliger Andrehungsbeschleunigung, OKN und Augenschluß kontrolliert werden. Abb. 6 zeigt das qualitativ gleiche Verhalten des OKN bei Trommel- und Stuhlroration mit Aktivierung der vertikalen Komponente nach oben und nach unten durch die Kopfbewegungen nach rechts und nach links. Je nach Empfindlichkeit konnte in den Versuchen A₃, B₃, C₃ und D₁ ein kurzdauernder Coriolis-Nystagmus registriert werden.

Die Pulsauszählung ergab unabhängig von der Art und Stärke des Reizes einen regelmäßigen Frequenzanstieg von 4 bis maximal 10 Schlägen/min durch Auslösen des Coriolis-Effektes.

Bei Auszählung der Atemfrequenz ließ sich eine systematische Beeinflussung nicht nachweisen. Eine Zusammenstellung von Originalkurven zeigt die typischen Veränderungen besser. Diese bestanden in einer kurzen Atempause, einer flacheren Atmung oder Frequenzunregelmäßigkeiten (Abb. 7). 7 Probanden mußten die Versuche wegen zunehmender Bewegungskrankheit vorzeitig abbrechen. Bei diesen war eine Neigung zu Kinetosen bekannt.

Diskussion

Optisch induzierte Circularvektion (CV)

Optisch induzierte Circularvektion (Eigendrehempfindung) und Linearvektion (gradlinige Bewegungsempfindung) können außerhalb experimenteller Reizbedingungen spontan erlebt werden, wenn man von einer Brücke auf fließendes Wasser sieht, oder wenn sich im Bahnhof ein auf den Nebengleisen stehender Zug in Bewegung setzt. Beide Phänomene treten um so leichter auf, desto größere Anteile des Gesichtsfeldes vom Bewegungsreiz ausgefüllt sind.

Fischer u. Kornmüller untersuchten 1930 mit Hilfe des optokinetischen Drehrades den Einfluß von Reizmustergeschwindigkeit, -beschleunigung und zusätzlichen vestibulären Drehreizen auf die CV. Um auszudrücken, daß die Bewegungswahrnehmung immer relativ zu einem Bezugssystem vollzogen wird, nannten sie das reine Bewegungssehen (bewegte Umweltreize) egozentrisch, die optisch induzierte Eigendrehempfindung oder Vektions exozentrisch. Sie konnten CV sowohl im zentralen als auch im peripheren Gesichtsfeld auslösen.

Da die vestibulären Cupulaorgane reine Beschleunigungsdetektoren sind und auf gleichförmige Geschwindigkeit nicht reagieren, ist (bei offenen Augen) die physikalische Reizsituation bei unterschwellig beschleunigter oder gleichförmiger Drehung dieselbe wie bei rein optokinetischem Reiz. Deshalb ist es verständlich, daß in der von uns gewählten Versuchsanordnung mit der geschlossenen Drehtrommel eine subjektive Unterscheidung zwischen gleichförmiger Umwelt- und Eigendrehung nicht möglich ist. Die Bewegung wird sowohl bei Stuhldrehung als auch bei Trommelrotation nur visuell kontrolliert. Es ist erstaunlich, daß diese Reizsituation nicht zu einer Unsicherheit der Interpretation der Bewegung (Umweltdrehung- oder Eigendrehung) führt. Es wird zwar vereinzelt über Mischempfindungen von Stuhl- und Trommeldrehungen berichtet, aber *sowohl Drehung des Stuhles als auch der Trommel führen dominant zu Eigendrehempfindung.* Eigendrehempfindung drängt sich auch dann auf, wenn die Versuchsperson weiß, daß es sich um reine Trommelrotation handelt. Eigendrehung wird auch bei Beschleunigungen der Trommel von $10^\circ/\text{sec}^2$ wahrgenommen, die bei Stuhldrehungen vestibülär deutlich überschwellig sind. Danach findet offenbar keine vergleichende Abfrage des vestibulären und optischen Sinneseingangs statt.

Es wäre möglich, daß die Dominanz der Circularvektion über das reine Bewegtsehen beim Fehlen stehender optischer Randkontraste, auf Lernvorgängen beruht. Der Mensch wächst in einer aus seiner Sicht stabilen und ruhenden Umwelt heran, in der sich als bewegtes Subjekt begreifen lernt. Bewegungswahrnehmung und Orientierung werden deshalb auf eine ortsstabile Umwelt bezogen. Während der Trommeldrehung stellt der bewegte Rundhorizont die optisch wahrnehmbare Umwelt dar. Die Tendenz, diese als ortsstabil zu interpretieren, führt zwangsläufig zu einer Eigendrehempfindung.

Setzt man Versuchspersonen, die vorher die Augen geschlossen hatten, plötzlich durch Augenöffnen einem optokinetischen Reiz aus (Trommeldrehung $60^\circ/\text{sec}$), so tritt die Circularvektion mit einer interindividuell unterschiedlichen zeitlichen Latenz ein [12]. Es können dabei erstens die Zeit bis zum Einsetzen der Eigendrehempfindung sowie zweitens die Zeit bis zur vollen Sättigung der CV subjektiv bestimmt werden, bei welcher dann das vertikale Streifenmuster als stehend wahrgenommen wird. Mit Zunahme der scheinbaren Geschwindigkeit der CV scheint sich die Bewegung des optischen Rundhorizontes zu verlangsamen.

Bei etwa einem Drittel der Probanden tritt die Circularvektion unmittelbar bei Reizdarbietung auf. Die übrigen Versuchspersonen geben die Zeit bis zum Einsetzen der CV mit etwa $2-3 \text{ sec}$ (max.: 14 sec) an. Durch Fixation eines stehenden optischen Kontrastes wird sie um etwa 1 sec verkürzt. Reine CV wurde im Mittel nach etwa $5-6 \text{ sec}$ erreicht.

Die Integration optischer und akustischer Reize für die Circularvektion

Eigendrehempfindung kann sowohl rein visuell als auch rein akustisch induziert werden. Bei gleichzeitigem Eintreffen sich widersprechender bewegter optischer und stehender akustischer Reize wird die Bewegungswahrnehmung durch die optische Sinnesaffenz bestimmt.

Versetzt man die Versuchspersonen in einen Wahrnehmungskonflikt, z.B. Umweltdrehung bei stehendem akustischem Reiz, so wird die exozentrische akustische Kontrolle unterdrückt und die akustische Wahrnehmung in die visuell induzierte Eigendrehempfindung integriert. Bei reiner Trommelrotation mit Circularvektion und einem ortsstabilen akustischen Reiz scheint dieser mitgedreht, oder die Versuchsperson glaubt, sich in bezug zu einer außenliegenden Schallquelle zu drehen. Nach Augenschluß stellt sich eine konstante Ortsbeziehung zwischen der Schallquelle und der Versuchsperson her; die Circularvektion erlischt rasch.

Werden Stuhl und Trommel starr gekoppelt in einer Richtung gleichförmig gedreht, so ist Bewegungswahrnehmung optisch und vestibulär nicht möglich. Die Versuchsperson befindet sich subjektiv in Ruhe. Ein zusätzlicher, wiederum ortstabiler akustischer Reiz außerhalb der Trommel kann dann, obwohl eine Drehung in bezug zur Schallquelle erfolgt, als stehend wahrgenommen werden, solange visuell Bewegungsruhe gemeldet wird. Erst nach Augenschluß tritt dann ein akustisch induziertes Drehgefühl auf.

Vestibulärer Coriolis-Effekt und Bewegungskrankheit (Kinetose)

Vestibuläre Coriolis-Effekte resultieren aus einer Störung der Koordination von vestibulären und halspropriozeptiven Afferenzen mit zentralen willkürmotorischen Impulsen [37]. Bei passiven Kippungen des ganzen Körpers sind die Effekte deutlich geringer als nach aktiven Kopfbewegungen [24]. Bewegungskrankheit wird als Folge einer unspezifischen Aktivierung der formatio reticularis, der Vaguskerne und des Brechzentrum über die Vestibulariskerne gedeutet. Nach Zerstörung beider Labyrinthtritte tritt bei Tieren keine Bewegungskrankheit auf [51]. Labyrinthlose Taubstumme und Patienten mit einer schweren labyrinthären Untererregbarkeit werden nicht seekrank [36, 54]. Bekannt, aber funktionell unerklärt ist der Einfluß der vestibulären Kleinhirnanteile. Nach Abtragen von Nodulus, Uvula und Pyramis läßt sich bei Hunden Bewegungskrankheit nicht mehr auslösen [54, 55].

Coriolis-Effekte können nicht nur kurzfristige Orientierungsstörungen auslösen, sondern stellen auch den stärksten Reiz für Kinetosen dar. Schwindel und Übelkeit können bei massiven Reizen akut auftreten wie in unserer Versuchsreihe bei 3 von 7 weiblichen und 4 von 18 männlichen Probanden. Oder die Symptome der Bewegungskrankheit entwickeln sich langsam über ein zunehmendes Unwohlsein und

eine räumliche Orientierungsstörung wie z. B. beim Autofahren oder auf dem Schiff, wo leichte, aber ständig die Richtung wechselnde optische und vestibuläre Beschleunigungsreize einwirken. Die Ursachen der Bewegungskrankheit und ihre Symptome wurden durch zahlreiche Autoren untersucht [11, 24, 40, 50].

Es wurde mehrfach versucht, die interindividuell unterschiedliche Bereitschaft zu Kinetosen durch vestibuläre Erregbarkeitstests zu bestimmen. Dabei wurden unter anderem benutzt: Cupulogramm und Parallelschwinge [11], Calorische Stimulation [41] und vor allem der zuverlässiger „Coriolis-Test“ [40, 43].

Meßbarkeit von Coriolis-Effekten

Coriolis-Effekte nehmen mit der Winkelgeschwindigkeit des rotierenden Systems zu [3]. Schwellenwertuntersuchungen der zum Auftreten von Coriolis-Beschleunigungen notwendigen Relativgeschwindigkeit der Kopfbewegung bei offenen Augen [48] erscheinen nach unseren Versuchsergebnissen problematisch. Die optische Afferenz hat großen Einfluß auf die Intensität der Coriolis-Effekte, so daß es sich nicht um eine Bestimmung rein vestibulärer Reizschwellen handelt.

Bei experimentellen Coriolis-Untersuchungen ist es schwierig, einen verlässlichen Indicator für die Stärke der ausgelösten Phänomene zu finden. Bisher wurden verwandt: die sog. „oculogyral illusion“ [23, 25], eine optische Scheinbewegungsempfindung, die früher von Christian u. Spamer [9, 10] bei kombinierten Drehstuhl-, Drehtrommelversuchen untersucht wurde, die Dauer der induzierten Scheinbewegungen [40], die Kippempfindung [48], der Coriolis-Nystagmus [3, 4, 16, 43, 49] oder eine Bewertungsskala vegetativer Symptome [19].

Die *psychophysische Größenskalierung* (magnitude estimation) von Kippempfindungen, Schwindel und Übelkeit bietet nach unserer Meinung die beste Voraussetzung, die subjektiven Intensitäten der Coriolis-Phänomene unter verschiedenen Bedingungen zu vergleichen.

Die *Richtungsbestimmung der Scheinkipp- oder Drehempfindungen* bereitet größere Schwierigkeiten. Die ermittelten Hauptrichtungen der Kippempfindungen stimmen mit den von Bornschein u. Schubert [5] beschriebenen überein. Diese haben die Richtung der Scheinbewegungen auf Grund mathematischer Berechnung der auftretenden Bogengangbeschleunigungen bestimmt. Nach ihren Untersuchungen hängt die Lage der Scheindrehachse nur von der Richtung und vom Ausmaß der Kopfbewegung, nicht aber von der Ausgangslage ab. Eine subjektive Analyse der Empfindungen führten sie nicht durch.

In unserer Versuchsreihe beschrieben einige Probanden *optisch-räumliche und somato-sensible Sinnestäuschungen* während der Kippempfindungen, die wir als Folge einer *multisensorischen Fehlintegration* auffassen, wie wir sie für widersprüchliche optische und akustische Reize (s. Circularvektion) beschrieben haben. Der Bewegungsablauf einer Kippempfindung kann vestibulär, optisch und somato-sensibel kontrolliert werden. Wird in Coriolis-Experimenten während der Kopfbewegung eine Scheinkippempfindung ausgelöst, so werden die dazu im Widerspruch stehenden optischen und somato-sensiblen Afferenzen dieser Empfindung angepaßt. So erklären sich eindrucksvolle Sinnestäuschungen wie ein

Hochschleudern der Beine oder auch die von mehreren Versuchspersonen beobachtete faßförmige Deformierung des Rundhorizonts. Der größte Durchmesser der scheinbar deformierten Trommel entspricht jeweils der Hauptrichtung der Scheinkippbewegungen.

Vegetative Effekte bei Coriolis-Experimenten

Durch die Coriolis-Reize wurden regelmäßig und mit kurzer Latenz eine kurzdauernde geringe Steigerung der Herzfrequenz, eine Irritation der Atmung sowie Veränderungen des galvanischen Hautwiderstandes ausgelöst. Vegetative Symptome wie Blutdruckabfall, Pulsfrequenzsteigerung und Abnahme des Hautwiderstandes wurden auch von anderen Untersuchern bei Drehprüfungen [20] und bei Coriolis-Experimenten beschrieben [3].

Habituation bei Coriolis-Experimenten

Die Habituation war während der etwa $1\frac{1}{2}$ stündigen Versuche gering. Habituation auf einfache Bogengangsreize (klinische Tests: Calorische Prüfung, Drehprüfung) tritt schneller ein. Gewöhnung in bezug auf Coriolis-Beschleunigungen und Kinetosen wird z.B. von Seeleuten [11, 41] und Fliegern [40, 43] erworben. Sie ist bei häufig wiederholter Reizexposition in den ersten 16 Std am deutlichsten [24]. Für Flieger und Raumfahrer wird entsprechend ein „Vestibularis-Training“ empfohlen [15, 22].

Optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte und der Einfluß der visuellen Wahrnehmung auf vestibuläre Coriolis-Effekte

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen zeigen, daß sich die aus den auf das Labyrinth einwirkenden Coriolis-Kräften resultierenden sog. Coriolis-Effekte auch bei Kopfbewegung während reiner Umweltdrehung auslösen lassen. (Versuch: A₁, B₁). Obwohl also Coriolis-Empfindungen durch unterschiedliche afferente Sinnesmeldungen ausgelöst werden, können die Phänomene weder empfindungsanalytisch noch nach objektiven Kriterien getrennt werden.

Bei quantitativen Betrachtungen der Skalierungsergebnisse können die unterschiedlichen Empfindungsintensitäten durch die Interaktion optischer und vestibulärer Afferenzen erklärt werden. Die durch Kopfbewegungen bei rein optokinetischem Drehreiz ohne vestibuläre Coriolis-Beschleunigungen induzierten Kippempfindungen (A₁, B₁) sind nur wenig schwächer als bei rein vestibulärem Reiz (D₁). Die stärksten Kippempfindungen treten auf, wenn bei Stuhldrehung optisch Ruhe gemeldet oder Eigendrehempfindung in Gegenrichtung der realen Eigendrehung induziert wird. Wenn z.B. Rundhorizont und Stuhl starr gekoppelt in einer Richtung rotieren, wird während der gleichförmigen Drehung weder vestibulär noch visuell Bewegung wahrgenommen. Durch die Kopf-

neigung treten dann starke vestibuläre Beschleunigungen auf, die im Widerspruch zu der scheinbaren Bewegungsruhe stehen. Die Effekte während der Stuhldrehung mit geschlossenen Augen (D_1) sind etwas schwächer.

Gleichzeitige visuelle und labyrinthäre Bewegungskontrolle während des Experiments zeigt den *hemmenden Einfluß der visuellen Bewegungskontrolle auf die vestibuläre Reizverarbeitung*. Während Stuhldrehung und optischer Bewegungswahrnehmung mit optokinetischem Nystagmus (B_2) sind die ausgelösten Kippempfindungen erstaunlich gering. Sie werden deutlicher, wenn man den OKN durch Fixation eines ruhenden Kontrastes verhindert. Dies zeigt darüber hinaus, daß das efferente, optomotorisch kontrollierte Bewegungssehen offensichtlich einen stärker hemmenden Einfluß hat als das rein afferente, welches durch retinale Bildverschiebung entsteht [13]. Die absolut schwächsten Coriolis-Effekte wurden bei gleichzeitiger gegenläufiger Trommel- und Stuhldrehung beobachtet (A_4 , B_4 , C_4). Sie wurden von den meisten Versuchspersonen kaum noch wahrgenommen. Unter diesen Bedingungen wirken während der Kopfneigung vestibuläre Coriolis-Kräfte auf der Basis einer Stuhldrehung von $30^\circ/\text{sec}$ und ein optokinetischer Bewegungsreiz mit einer Winkelgeschwindigkeit von $60^\circ/\text{sec}$ ein. Die „optokinetische Hemmung“ trifft also auf einen vergleichsweise schwächeren vestibulären Coriolisreiz.

Die optokinetische Hemmung vestibulärer Coriolis-Phänomene ist richtungsspezifisch. Läßt man den rotierenden Stuhl durch den doppelt so schnell rotierenden Rundhorizont „überholen“, so wird eine Circularvektion von $60^\circ/\text{sec}$ wahrgenommen, die in ihrer Richtung der realen Stuhldrehung entgegengesetzt ist. Bei den Kopfbewegungen treten dann überraschend starke Sensationen auf. Die Versuchsperson hat das Gefühl, von dem Stuhl gerissen zu werden. Unter diesen Reizbedingungen summieren sich die in ihrer Richtung widersprechenden optisch induzierten und vestibulären Effekte.

Die optisch-oculomotorisch ausgelöste kontrollierende Hemmung von vestibulären Coriolis-Phänomenen überdauert den visuellen Reiz deutlich und klingt innerhalb von 30 sec ab. Werden die Augen unmittelbar vor den Kopfbewegungen geschlossen, so sind die Kippempfindungen zwar stärker als bei offenen Augen (B_2), jedoch schwächer als bei rein vestibulärer Erregung (D_1) ohne vorherige optische Bewegungskontrolle. Auch Kippempfindungen können bis zu 30 sec nach Ende des optokinetischen Reizes ausgelöst werden. Die Dauer der genannten optokinetischen Nacheffekte und die Dauer der Nachdrehempfindung sowie des optokinetischen Nachnystagmus [6] stimmen nicht überein.

Die Untersuchungsergebnisse erklären praktische Erfahrungen über Schwindel und Kinetosen (Seekrankheit u.a.). Die Hemmung vestibulärer Coriolis-Phänomene unter optischer Bewegungskontrolle kann von

Personen, die zu *Kinetosen* neigen, genutzt werden. *Sie sollten in Fahrzeugen*, in denen komplexe Beschleunigungen auftreten, *die Bewegungen*, aus dem Fenster blickend, *optisch kontrollieren*. Beim Fixieren ruhender Kontraste, z. B. Lesen im fahrenden Auto, werden Kinetosen provoziert. In diesem Fall (entsprechend unseren Versuchen mit gleichsinnig gedrehtem Horizont und Stuhl) fehlt nicht nur eine adäquate optische Bewegungskontrolle, sondern die optisch afferente Meldung widerspricht der vestibulären.

Optisch-vestibuläre Integration

Koordinierte Blick-, Stütz- und Zielmotorik, sowie eine bewußte Raumorientierung sind nur durch Integration optischer, vestibularer und somato-sensibler Afferenzen möglich [1, 29, 34, 37]. Bei aktiven Bewegungen müssen die multimodalen afferenten Sinnesmeldungen zusätzlich mit den Willkürimpulsen verrechnet werden [28]. Das integrierende System erstreckt sich von der *formatio reticularis* des Hirnstammes über die *Stammganglien* bis zum Kleinhirn und zum Großhirn. Es erreicht absteigend als Teil des extrapyramidal-motorischen Systems die Augenmuskelkerne und das Rückenmark [35].

Grundlage einer multisensorischen Bewegungswahrnehmung sind neuronale Konvergenzen. Über entsprechende Konvergenzen in der *formatio reticularis* [44, 53] und in der Hirnrinde [38, 39] sowie im Cerebellum [7] ist nur wenig bekannt. Eine Übersicht über die bekannten Befunde zur optisch-vestibulären, optisch-gravizeptorischen und optisch-oculomotorischen Integration bei Tieren und Menschen hat Jung 1968 [34] gegeben.

Die optisch induzierte Circularvektion ist ein echtes Integrationsphänomen multisensorischer Konvergenz. Neuronenphysiologische Experimente am Kaninchen zeigen, daß bei diesen Tieren eine optisch-vestibuläre Konvergenz von Bewegungsreizen in den Vestibulariskernen stattfindet [12]. Durch bewegte optische Reize kann in den Vestibulariskernen eine richtungsspezifische Modulation der neuronalen Spontanaktivität induziert werden. Entsprechend den realen Verhältnissen ist diese in ihrer Richtungscharakteristik der vestibulären reziprok. Neurone, die vestibulär durch Beschleunigung nach links aktiviert werden, reagieren entsprechend auf optische Bewegungsreize nach rechts und umgekehrt. Das Zeitverhalten dieser Neurone (Summation und verzögertes Abklingen) stimmt mit den psychophysischen Ergebnissen am Menschen (Circularvektion) weitgehend überein [12].

Ähnliche Konvergenzen optischer und vestibulärer Bewegungsreize auf einem höheren Integrationsniveau (Thalamus, sensomotorischer und parieto-temporaler Cortex) sind wahrscheinlich, aber noch wenig untersucht. Daß die vestibuläre Afferenz auch unter Kontrolle der optomotori-

schen Efferenz steht, wurde von Dichgans et al. [14] und Schmidt et al. [45] gezeigt. Diese fanden efferente Entladungsmodulationen im peripheren Vestibularisnerven während rascher Augenbewegungen und Nystagmusphasen.

Scheinbewegungsempfindungen durch Coriolis-Experimente zeigen die Dekompensation des Orientierungssystems mit Verlust der bewußten Kontrolle über die realen Bewegungsverhältnisse an. Sie sind am stärksten, wenn eine Richtungskongruenz der visuell induzierten Eigendrehempfindung und der realen gleichförmigen Körperdrehung besteht. Coriolis-Empfindungen können labyrinthär, d. h. ohne zusätzliche optische Afferenzen ausgelöst werden, wie es die Drehversuche mit geschlossenen Augen zeigen. Den optisch induzierten Coriolis-Effekten müssen nach den Ergebnissen grundsätzlich ähnliche Mechanismen zugrunde liegen. Da optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte auch nach Augenschluß und damit nach Ende des optischen Bewegungsreizes auftreten, ist die Änderung der Bewegungsrichtung auf der Retina während der Kopfbewegung nicht notwendige Bedingung. Eine ausreichende Voraussetzung für das Entstehen von optisch induzierten Pseudocoriolis-Effekten ist die nachklingende Circularvektion, die während der Kopfbewegung mit vestibulären und halspropriozeptiven Afferenzen und efferenten, mit der Willkürmotorik korrelierten Impulsen, interferiert. Die multimodalen konvergierenden Informationen können wie beim primär „vestibulären Coriolis-Effekt“ nicht für eine Konstanzwahrnehmung integriert werden. Die Coriolis-Effekte sind Ausdruck dieser Fehlintegration, die zu einer Dekompensation der Orientierung führt.

Es ergeben sich zwar quantitative Unterschiede für primär optisch und vestibulär ausgelöste Coriolis-Effekte, qualitativ empfindungsanalytisch sind sie jedoch nicht zu unterscheiden. Nach den psychophysischen und neuronenphysiologischen Befunden kann angenommen werden, daß optische und vestibuläre Bewegungsmeldungen in einem *integrierenden System zusammenlaufen*. Die Coriolis-Empfindungen sind das Wahrnehmungskorrelat ähnlicher Erregungskonstellationen in einem Integrationssystem, die durch vestibuläre und optische Reize ausgelöst werden können.

Wir danken Herrn Prof. G. Mackensen für Überlassung des Labors und der med.-techn. Ass. Fr. R. Löhr für technische Hilfe sowie Herrn Prof. G. Grünwald für Beratung bei der statistischen Auswertung.

Literatur

1. Bischoff, N., Scheerer, E.: Systemanalyse der optisch-vestibulären Interaktion bei der Wahrnehmung der Vertikalen. *Psychol. Forsch.* **34**, 99–181 (1970).
2. Bornschein, H.: Theorie und praktische Bedeutung des vestibulären Coriolis-Effektes. *Mscr. Ohrenheilk.* **96**, 45–49 (1962).

3. Bornschein, H., Schubert, G.: Objektivierung und Analyse des vestibulären Coriolis-Effektes. *Z. Biol.* **107**, 95—107 (1954).
4. — — Die Reizparameter des vestibulären Coriolis-Effektes. *Z. Biol.* **110**, 269—275 (1958).
5. — — Die Richtung des vestibulären Coriolis-Effektes. *Z. Biol.* **113**, 145—160 (1962).
6. Brandt, Th., Dichgans, J.: Circularvektion, optische Pseudocoriolis-Effekte und optokinetischer Nachnystagmus: Eine vergleichende Untersuchung subjektiver und objektiver optokinetischer Nacheffekte. Albrecht v. Graefes Arch. klin. exp. Ophthalm. (im Druck).
7. Chang, S. T., Kostyuk, P. G.: Discharges of single neurons of the toad's cerebellum evoked by stimulating the vestibular nerve. *Fiziol. Zh. (Mosk.)* **46**, 926—932 (1960).
8. Coriolis, G.: *Traité de méchanique des corps solides et du calcul de l'effect des machines*. Paris 1846.
9. Christian, P.: Experimentelle Beiträge zur intermodalen vestibulo-optischen Wechselbeziehung der Sinnesorgane. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **243**, 370—387 (1940).
10. — W. Spamer: Experimentelle Beiträge zur Psychophysik der Drehreflexe. *Z. Sinnesphysiol.* **69**, 97—116 (1940).
11. De Wit, G.: Seasickness (motion sickness). *Acta oto-laryng. (Stockh.) Suppl.* **108**, 1—56 (1953).
12. Dichgans, J., Brandt, Th.: Visual-vestibular integration and motion perception. In: E. Bizzi and J. Dichgans: *Cerebral control of eye movements and motion perception*. Basel-New York: S. Karger (in Vorbereitung).
13. — Körner, F., Voigt, K.: Vergleichende Skalierung des afferenten und efferenten Bewegungssehens beim Menschen: Lineare Funktionen mit verschiedener Anstiegssteilheit. *Psychol. Forsch.* **32**, 277—295 (1969).
14. — Wist, E. R., Schmidt, C. L.: Modulation neuronaler Spontanaktivität im N. vestibularis durch optomotorische Impulse beim Kaninchen. *Pflügers Arch.* **319**, R 154 (1970).
15. Dowd, P. J.: Induction of resistance to motion sickness through repeated exposure to Coriolis stimulation. *USAF School of Aerospace Med. SAM-TR-64-87* (1964).
16. — Factors affecting vestibular nystagmus in Coriolis stimulation. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **61**, 228—236 (1966).
17. Fischer, M. H., Kornmüller, A. E.: Optokinetisch ausgelöste Bewegungswahrnehmungen und optokinetischer Nystagmus. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **41**, 273—308 (1930).
18. — — Egozentrische Lokalisation, 2. Mitteilung (optische Richtungslokalisation beim vestibulären Nystagmus). *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **41**, 383—420 (1931).
19. Fletcher, J. G.: Further physiologic research on human tumbling. *USAF School of Aerospace Med. SAM-TR-68-109* (1968).
20. Frenckner, P., Preber, L.: Relationship between vestibular reactions and vegetative reflexes, studied in man by means of a revolving chair of new design. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **46**, 207—218 (1956).
21. Frenzel, H.: Ein einfacher Drehstuhl-Modellversuch zur Frage der Corioliserregung der Bogengänge bei Kopfbewegungen während der Drehung. *Arch. Ohr-, Nas.- u. Kehlk.-Heilk.* **177**, 563—568 (1961).
22. Gillingham, K. K.: Training the vestibule for aerospace operations: central control of vestibular function. *Milit. Med.* **8**, 696—704 (1966).

23. Graybiel, A., Clark, B., Zarriello, J. J.: Observations on human subjects living in a "slow rotation room" for periods of two days. *Arch. Neurol. (Chic.)* **3**, 55—73 (1960).
24. Graybiel, A., Guedry, E. F., Johnson, W., Kennedy, E. R.: Adaptation to bizarre stimulation of the semicircular canals as indicated by the oculogyral illusion. *Aerospace Med.* **32**, 321—327 (1961).
25. — Hupp, D.: The oculogyral illusion: a form of apparent motion which may be observed following stimulation of the semicircular canals. *J. Aviat. Med.* **17**, 3—27 (1946).
26. Groen, J. J.: The problems of the spinning top applied to the semicircular canals. *Confin. neurol. (Basel)* **21**, 454—455 (1961).
27. Grohmann, R.: Die Trägheitskräfte in einem bewegten Bogengangsmodell als Funktion der Toruskoordinaten und der Zeit. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **64**, 226—234 (1967).
28. Holst, E. v., Mittelstaedt, H.: Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). *Naturwissenschaften* **37**, 464—476 (1950).
29. Howard, I. P., Templeton, W. B.: Human spatial orientation. London-New York-Sydney: John Wiley & Sons 1966.
30. Johnson, W. H., Mayne, W. J.: Stimulus required to produce motion sickness. *J. Aviat. Med.* **24**, 400—411 (452) (1953).
31. — Taylor, N. B. G.: The importance of head movements in studies involving stimulation of the organ of balance. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **58**, 211—218 (1961).
32. Jones, G. M.: Vestibulo-ocular disorganization in the aerodynamic spin. *Aerospace Med.* **36**, 976—983 (1965).
33. Jung, R.: Nystagmographie: Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen. In: G. v. Bergmann, W. Frey u. H. Schwiegk: *Handbuch der Inneren Medizin*, 4. Aufl., Bd V/1, S. 1325—1379, Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.
34. — Optisch-vestibuläre Regulation der Augenbewegungen, des Bewegungssehens und der vertikal-horizontal-Wahrnehmung: Ein Beitrag zur optisch-vestibulären, optisch-oculomotorischen und optisch-graviceptorischen Integration. In: G. Alema et al.: *Brain and mind problems*, pp. 185—226. Rome: Il Pensiero Scientifico 1968.
35. — Hassler, R.: The extrapyramidal motor system. *Handbook of Physiology Sect. I: Neurophysiology*, II, p. 863. Washington: Amer. Physiol. Soc. 1960.
36. Kennedy, R. S., Graybiel, A., Mc Donough, R. C., Beckwith, Fr. D.: Symptomatology under storm conditions in the North Atlantic in control subjects and in persons with bilateral labyrinth defects. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **66**, 533—540 (1968).
37. Kornhuber, H. H.: Physiologie und Klinik des zentralvestibulären Systems (Blick- und Stützmotorik). In: J. Berendes, R. Link u. F. Zöllner: *Hals-Nasen-Ohrenheilkunde. Ein kurzgefaßtes Handbuch in drei Bänden*, Bd. III/Teil 3, S. 2150—2351. Stuttgart: Thieme 1966.
38. — Da Fonseca, J. S.: Optovestibular integration in the cat's cortex: A study of sensory convergence on cortical neurons. In: M. B. Bender: *The oculomotor system*. New York: Hoeber 1964.
39. — Fredrickson, J. M., Figge, U.: Die corticale Projektion der vestibulären Afferenz beim Rhesusaffen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **283**, R 20 (1965).
40. Kraus, R. N.: Evaluation of a simple Coriolis-Test for vestibular sensitivity. *Aerospace Med.* **31**, 852—855 (1960).

41. Lidvall, H. F.: Mechanisms of motion sickness as reflected in the vertigo and Nystagmus responses to repeated caloric stimuli. *Acta oto-laryng.* (Stockh.) **55**, 527—536 (1962).
42. Miller, J. W., Goodson, J. E.: A note concerning "motion sickness" in the 2-FH-2 hover trainer. Research proped NM 1701 11 subtask 3, Report No. 1. US Naval School of Aviation Medicine Pensacola, Fla, 1958.
43. Moore, E. W., Cramer, R. L., Dowd, P. J.: Effects of motion sickness on the dynamic characteristics of responses to Coriolis stimulation. USAF School of Aerospace Med. SAM-TR-65-67 (1965).
44. Potthoff, P. C., Richter, H. P., Burandt, H. R.: Multisensorische Konvergenzen an Hirnstammneuronen der Katze. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **210**, 36—60 (1967).
45. Schmidt, C. L., Dichgans, J., Wist, E. R.: Alternierender Spontannystagmus, optokinetischer und vestibulärer Nystagmus und ihre Beziehungen zu rhythmischen Modulationen der Spontanaktivität im N. vestibularis beim Goldfisch. *Pflügers Arch.* **319**, R 155 (1970).
46. Schubert, G.: Über die physiologischen Auswirkungen der Corioliskräfte bei Trudelbewegungen des Flugzeuges. *Acta oto-laryng.* (Stockh.) **16**, 39—47 (1931).
47. — Die physiologischen Auswirkungen der Coriolisbeschleunigungen bei Flugzeugsteuerung. *Z. Hals-, Nas.-, u. Ohrenheilk.* **30**, 595—604 (1932).
48. — Vestibuläre Reizschwellen für Coriolis-Beschleunigungen. *Naturwissenschaften* **40**, 492 (1953).
49. — Coriolis-Nystagmus. *J. Aviat. Med.* **25**, 257 (1954).
50. Schwab, R. S.: The nonlabyrinthine causes of motion sickness. *Int. Rec. Med.* **167**, 631—637 (1954).
51. Sjöberg, A. A.: Experimentelle Studien über den Auslösungsmechanismus der Seekrankheit. *Acta oto-laryng.* (Stockh.), Suppl. **14**, 136 (1931).
52. Stevens, S. S.: The psychophysics of sensory function. In: W. A. Rosenblith: *Sensory communication*, pp. 1—33. New York-London: MIT Press and John Wiley & Sons 1961.
53. Szentagothai, H.: Anatomical basis of visuo-vestibular coordination of motility. In: *Optic and vestibular factors in motor coordination*. Int. Physiol. Congr., Leiden 1962. Congress series **47**, 485—489 (1962). Amsterdam: Excerpta Medica.
54. Tyler, D. B., Bard, P.: Motion sickness. *Physiol. Rev.* **29**, 311—369 (1949).
55. Wang, S. C., Chinn, H. I.: Experimental motion sickness in dogs. Importance of labyrinth and vestibular cerebellum. *Amer. J. Physiol.* **185**, 617—623 (1956).
56. Zwerling, I.: Psychological factors in susceptibility to motion sickness. *J. Psychol.* **23**, 219—239 (1947).

Dr. Th. Brandt
Doz. Dr. J. Dichgans
Neurol. Klinik m. Abtlg. f.
Neurophysiol. d. Universität
D-7800 Freiburg i. Br., Hansastr. 9
Deutschland

Professor E. R. Wist
Whitely Psychology Laboratories,
Franklin and Marshall College
Lancaster, Pa. 17603, U.S.A.