

Über kompensatorische Raddrehungen der Augen.

Von

Dr. WILIBALD A. NAGEL,
Privatdozent der Physiologie in Freiburg i. Br.

Mit 2 Figuren im Text.

I. Historischer Überblick.

Die Lehre von den Rollungen oder Raddrehungen des Auges um die Blicklinie hat ein merkwürdig wechselndes Geschick gehabt. Bald wurde behauptet, bei Seitwärtsneigung des Kopfes treten kompensierende Augenrollungen ein, und es wurde sogar der Winkel gemessen, um welchen sich das Auge in solchem Falle drehte; dann wieder wurde die Existenz der kompensierenden Raddrehungen überhaupt bestritten. Diese Schwankung für und wider wiederholte sich mehrmals, und jetzt, 110 Jahre nach der Entdeckung der kompensierenden Augenbewegungen, stehen dieselben noch immer nicht unbestritten da.

Im Jahre 1786 behauptete JOHN HUNTER¹ als der erste, daß bei Seitwärtsneigung des Kopfes die Augen eine Raddrehung in entgegengesetzter Richtung ausführen, wodurch die Drehung ausgeglichen, der vorher vertikale Meridian des Auges also in seiner vertikalen Stellung im Raume erhalten werde. Diese kompensierende Raddrehung, eine Wirkung der schiefen Augenmuskeln, sollte indessen nur bis zu einem gewissen Grade von Kopfneigung eintreten, dann sollten die Drehmuskeln plötzlich erschlaffen und das Auge in seine Anfangsstellung

¹ J. HUNTER, *Observations on certain parts of the animal oeconomy*. London 1786. *Second edition*. 1792. S. 253: The use of the oblique Muscles. Deutsche Übersetzung von SCHELLER. Neue Auflage. Braunschweig 1813. S. 344.

im Kopfe zurückkehren lassen, um dann bei weiter fortgesetzter Drehung des Kopfes wieder von neuem das Auge in entgegengesetzter Richtung zu drehen.

JOH. MÜLLER sprach sich in seiner vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes (1826) gegen die Existenz von Raddrehungen überhaupt aus. Er hatte sich einzelne Punkte auf der Conjunctiva bulbi mit Tinte bezeichnet und fand an diesen keine Verschiebung, wenn er den Kopf seitwärts neigte. Er schloß also, daß das Auge seine Lage im Kopfe beibehalte.

ALEXANDER HUECK¹ (1838) zog dagegen aus Beobachtungen an den Konjunktivalgefäßen wieder den Schluß, daß bei Seitwärtsneigung des Kopfes vom Auge eine kompensierende „Achsendrehung“ ausgeführt werde, welche den vertikalen Meridian des Auges vertikal erhalte, so lange die Kopfneigung 25—28° nicht übersteige. Von diesem Punkte an sollte das Auge den Kopfbewegungen folgen.

BUROW² sprach sich bald danach (1841) und unabhängig von HUNTER und HUECK in ähnlichem Sinne aus. Er erkannte die Raddrehung bei Beobachtung seiner Iris im Spiegel.

Als bald aber erhob sich Widerspruch gegen die Resultate der genannten Autoren, und zwar von Seiten von RITTERICH,³ RUETE⁴ (1846) und DONDERS⁵ (1846).

RITTERICH hielt die Konjunktivalgefäße wegen ihrer Verschieblichkeit auf dem Bulbus für ein ungenügendes Merkmal zur Feststellung der Lage des Auges im Kopfe.⁶ Für einwandfrei galt ihm die Beobachtung der Iris, welche er bei auf-

¹ A. HUECK, *Die Achsendrehung des Auges*. Dorpat 1838.

² BUROW, *Beiträge zur Physiologie und Physik des menschlichen Auges*. Königsberg 1841. S. 8.

³ RITTERICH, *Das Schielen und seine Heilung*. Leipzig 1843.

⁴ RUETES *Lehrb. d. Ophthalm.* 1846. S. 14.

⁵ DONDERS, *Nederlandsch Lancet*. August 1846. — *Holländ. Beitr. zu d. anat. u. physiol. Wiss.* 1841. I. S. 105—145, 384—386.

⁶ Daß dieser Einwand RITTERICHS in gewissem Sinne begründet ist, die Lage der Konjunktivalgefäße somit nicht ohne weiteres zur Messung der Raddrehungen verwendbar ist, davon kann man sich bei Betrachtung des Auges in einem Hohlspiegel leicht überzeugen. Die oberflächlichen Konjunktivalgefäße machen die Raddrehungen lange nicht in dem Maße mit, wie die tiefen, welche die Sklerotika durchbohren. Man sieht daher erhebliche Verschiebungen der in verschiedener Tiefe gelegenen Gefäße gegeneinander, sowie man den Kopf seitwärts neigt und damit eine Raddrehung auslöst.

rechter Kopfhaltung genau abzeichnete, um sie dann nach Ausführung einer Kopfneigung von 90° wieder mit der Zeichnung zu vergleichen; die Lage der Iris in der Orbita erschien ihm dabei unverändert. RITTERICH betonte auch, daß die schiefen Augenmuskeln vermöge ihrer Anordnung und Länge gar nicht im stande seien, den Bulbus um einen so erheblichen Winkel zu drehen, wie es HUECK behauptet hatte, sondern der Obliquus inferior höchstens um 12° , der Obliquus superior um 5° . (Die betreffenden Zahlenangaben RITTERICHS haben sich indessen als irrtümlich erwiesen).

RUETE, der sich zuerst der Nachbilder zum Zwecke dieser Versuche bediente, bemerkte in seinem *Lehrb. d. Ophthalm.* gelegentlich, daß er sich auf diese Weise von der Abwesenheit kompensierender Drehungen überzeugt habe.

DONDERS verwertete die gleiche Methode weiter und mit dem nämlichen Erfolge wie RUETE. Er wies auf eine wichtige Fehlerquelle bei derartigen Versuchen hin, nämlich auf die bei Kopfneigungen leicht eintretenden Abweichungen des Auges von der primären Lage, womit sich scheinbare Raddrehungen verbinden können. War nicht für strenge Festhaltung konstanter Blickrichtung gesorgt, so konnte leicht eine etwaige Hebung und Seitenwendung der Blicklinie übersehen, die daraus resultierende Neigung des vertikalen Meridians aber bemerkt werden und als Raddrehung imponieren.

Dieses plausible Argument von DONDERS brachte die kompensierenden Raddrehungen für längere Zeit stark in Mißkredit, trotzdem daß ungefähr zur gleichen Zeit mit den negativen Resultaten der letztgenannten drei Autoren positive Ergebnisse, d. h. Bestätigungen der kompensatorischen Raddrehungen, von TOURTUAL,¹ VOLKMANN,² VALENTIN³ und KRAUSE⁴ mitgeteilt wurden.

ALBRECHT VON GRAEFE,⁵ der, wie auch schon HUECK,

¹ TOURTUAL JUN., Bericht über die Leistungen im Gebiete der Physiologie der Sinne, insbesondere des Gesichtssinnes. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* von J. MÜLLER. 1840. S. LIV f.

² VOLKMANN, Artikel „Sehen“ in *Wagners Handwörterb. d. Physiol.* S. 273.

³ VALENTIN, *Lehrb. d. Physiol.* II. S. 332.

⁴ KRAUSE, *Handb. d. Anat.* 1843. S. 550.

⁵ A. v. GRAEFE, Beiträge zur Physiologie und Pathologie der schiefen Augenmuskeln. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. I. 1854. S. 28 ff.

kompensatorische Raddrehungen bei Tieren beobachtete und beschrieb, leugnete die Raddrehungen des menschlichen Auges um die konstant gehaltene Blicklinie auf Grund der DONDERSchen wie auch eigener Untersuchungen (Beobachtungen am eigenen Auge, ferner an Augen mit Kolobom).

Eine neue Wendung nahm die Sache, als JAVAL¹ fand, daß Zylindergläser, welche bei gewöhnlicher aufrechter Kopfhaltung den regelmäßigen Astigmatismus genau korrigierten, dies nicht mehr thaten, wenn der Kopf seitwärts geneigt wurde. Das Zylinderglas mußte dann etwas nach der entgegengesetzten Seite gedreht werden.

ALBRECHT NAGEL, welcher zuerst gezeigt hatte, daß wahre Rollungen um die feststehende Blicklinie im Interesse des binokularen Einfachsehens vorkommen,² bestätigte auch JAVALS Versuch³ und bewies damit, daß die beiden Augen sowohl parallele, gleichgerichtete, wie symmetrische Rollungen um die Blicklinie ausführen können. A. NAGEL verwendete bei diesen Versuchen die zur Feststellung des Kornealastigmatismus dienenden Strahlenfiguren, und sein Astigmatismus gestattete ihm, den Winkel zu messen, um welchen das Auge hinter dem um die Blicklinie des Auges rotierenden Kopfe zurückblieb oder mit anderen Worten, welcher Bruchteil der Kopfdrehung durch Rollung des Auges kompensiert wird. NAGEL bestimmte diesen Wert zu $\frac{1}{6}$, SKREBITZKY,⁴ der mit Nachbildern experimentierte, fand bei sich $\frac{1}{10}$ der Kopfdrehung kompensiert. A. NAGEL

¹ In L. WECKER, *Traité théorique et pratique des maladies des yeux*. Paris 1866. II. S. 815, und in der französischen Ausgabe von HELMHOLTZ' *Physiol. Optik* (übersetzt von JAVAL und KLEIN. 1867. S. 671). Auch HELMHOLTZ, der in der ersten (deutschen) Ausgabe seiner *Physiol. Optik*, gestützt auf DONDERS Arbeiten, die Existenz kompensatorischer Raddrehungen um die Blicklinie geleugnet hatte, bestätigt dieselbe in der französischen Auflage seines Handbuches. In der zweiten deutschen Auflage (1894) ist es vergessen worden, hiervon Notiz zu nehmen und es ist dort diejenige Anschauung zum Ausdruck gebracht, die der Autor schon im Jahre 1867 aufgegeben hatte.

² A. NAGEL, Über das Vorkommen von wahren Rollungen des Auges um die Gesichtslinie. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XIV. 2. S. 288. 1868.

³ Zweiter Artikel mit demselben Titel. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XVII. 1. S. 247. 1871

⁴ SKREBITZKY, Ein Beitrag zur Lehre von den Augenbewegungen. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XVII. 1. S. 107. (Auch holländisch in *Nederl. Arch. voor Genees- en Natuurk.* 1870. S. 476.)

sowohl wie SKREBITZKY vermieden die von DONDERS erwähnte Fehlerquelle.

Kurz vor Veröffentlichung der Arbeiten von NAGEL und SKREBITZKY hatte AUB¹ auf Grund von, gemeinsam mit KNAPP ausgeführten, Versuchen wieder einmal die Raddrehungen geleugnet. Nun aber kam wieder eine Reihe von Bestätigungen, so von seiten WOINOWS,² der mittelst Nachbildern und direkter Ophthalmometerbeobachtung der Cornea den Raddrehungswinkel maß und für sich zu $\frac{1}{9}$, für einen Studenten zu $\frac{1}{6}$ die Kopfdrehung kompensierend fand (auch bei konvergenter Augenstellung), sodann von DONDERS,³ der mit parallelen Augenachsen und Nachbildern experimentierte und jetzt, entgegen seinen früheren Angaben, eine Kompensation von $\frac{1}{8}$ erhielt.

BREUER⁴ konnte einige Jahre später ebenfalls kompensatorische Raddrehungen nachweisen, doch ist seine Stellungnahme, nach den vorliegenden Auszügen zu urteilen (die Originalarbeit ist mir nicht zugänglich), keine ganz klare. Während NAGEL, SKREBITZKY, WOINOW und DONDERS gezeigt hatten, daß HUECK irrte, wenn er glaubte, die Kopfdrehung werde vom Auge völlig kompensiert, glaubte BREUER wiederum HUECK recht geben zu sollen, ohne daß indessen in seinen Versuchsergebnissen ein Grund dafür zu finden ist.

Nunmehr folgte wiederum eine ausführliche Bearbeitung der Frage aus dem DONDERSschen Laboratorium, von MULDER,⁵

¹ J. AUB, Finden Raddrehungen der Augen bei Seitwärtsneigungen des Kopfes statt? *Knapps Arch. f. Augen- und Ohrenhklde.* Bd. I. 2. S. 232. 1870.

² M. WOINOW, Beiträge zur Lehre von den Augenbewegungen. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XVII. 2. S. 233. 1871.

Eine in russischer Sprache geschriebene, mir nicht zugängliche Mitteilung W.s erschien schon 1870: Über die Raddrehungen des menschlichen Auges. *Sitzgs.-Ber. d. phys. med. Ges. in Moskau.*

³ DONDERS, Die Bewegungen des Auges, veranschaulicht durch das Phänophthalmotrop. *Arch. f. Ophtpalm.* Bd. XVI. 1. S. 154.

Der selbe, Diskussion in der Heidelberger Ophthalm. Versammlung, Mitteilung in den *Klin. Monatsbl. f. Augenhklde.* S. 389. 1871.

⁴ J. BREUER, Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinths. *Med. Jahrb. d. Wiener Ärzte.* Red. v. Stricker. S. 72—124. 1874.

⁵ M. E. MULDER, Over parallele Rollbewegingen der Oogen. *Acad. Proefschrift. Onderzoek. physiol. Laborat. te Utrecht.* 1874. III. 1. S. 168.

Der selbe. Über parallele Rollbewegungen der Augen. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XXI. S. 68. 1875.

der in Gemeinschaft mit KÜSTER seine kompensierenden Raddrehungen maß.

Wichtig und neu sind in dieser Mitteilung vor allem zwei Punkte: 1. Neben den von den bisherigen Autoren ausschließlich untersuchten Rollungen von dauerndem Bestande kommen solche von größerem Betrage vorübergehend vor, im Anschlusse an rasch sich vollziehende Kopfdrehungen. Dieselben werden alsbald teilweise rückgängig, und es bleibt dann als Rest jene geringere dauernde Raddrehung bestehen. 2. Es besteht keine Proportionalität zwischen Kopf- und Augendrehung in dem Sinne, wie die früheren Autoren annahmen, es läßt sich daher auch kein bestimmter Bruchteil der Kopfdrehung angeben, welcher durch Augendrehung kompensiert wird. Für jeden Grad von Kopfneigung ist dieser Bruchteil vielmehr verschieden.

Im Anschlusse an die MULDERsche Arbeit bestätigte auch DONDERS¹ nochmals die parallelen Rollungen, sowohl die vorübergehenden wie die bleibenden.

Nach den MULDERschen Resultaten konnte man die Abweichungen in den früheren Zahlenangaben über den Betrag der Raddrehungen wohl verstehen. Die einzelnen Autoren hatten mit verschiedenen Kopfneigungswinkeln experimentiert und den Betrag der Raddrehung wahrscheinlich als Mittel aus sämtlichen Messungen berechnet. Es wäre, wie man jetzt weiß, Zufall gewesen, wenn sie genau übereinstimmende Zahlen erhalten hätten, weil die Beziehungen zwischen Kopf- und Augendrehungen nicht so einfache sind, wie angenommen worden war. Außerdem bestehen zweifellos individuelle Verschiedenheiten, worauf schon A. NAGEL hingewiesen hat.

So schien denn nun die beste Übereinstimmung hergestellt zu sein und die kompensatorische Raddrehung eine außer Zweifel stehende Thatsache,² bis im Jahre 1894 zwei französische Autoren, CONTEJEAN und DELMAS,³ wiederum ihre

¹ DONDERS, Über das Gesetz der Lage der Netzhaut in Beziehung zu der der Blickebene. *Arch. f. Ophthalm.* Bd. XXI. 1. S. 125.

² Als solche wird sie u. a. von HERING in seiner Bearbeitung des Abschnittes über Augenbewegungen in *Hermanns Handb. d. Physiol.* abgehandelt.

³ CH. CONTEJEAN et A. DELMAS, Sur le „mouvement de roue“ du globe oculaire se produisant pendant l'inclination latérale de la tête. *Arch. de physiol.* 5me. sér. 6. S. 687. 1894.

Existenz völlig in Abrede stellten und die früheren positiven Resultate als Folge eines Versuchsfehlers, nämlich ungenügender Erhaltung der konstanten Lage der Blicklinie zum Kopfe, auffaßten.

Diese Autoren beschreiben ihr Versuchsverfahren sehr ausführlich und geben damit in der That die Sicherheit, daß der von ihnen gerügte Fehler von ihnen vermieden wurde. Sie sind jedoch offenbar im Irrtum, wenn sie glauben, die namhaft gemachten früheren Forscher hätten jene Vorsichtsmaßregeln außer Acht gelassen. Nachdem DONDERS schon in den vierziger Jahren auf die in Blickabweichungen liegende Fehlerquelle hingewiesen hatte, mußten die späteren Beobachter diese natürlich vermeiden, und aus den Versuchsbeschreibungen von A. NAGEL, SKREBITZKY und MULDER geht es zur Genüge hervor, daß dies auch geschehen ist.

Noch eine andere Berichtigung wird an dieser Stelle notwendig. CONTEJEAN und DELMAS schreiben nach Erwähnung der messenden Versuche von A. NAGEL und SKREBITZKY Folgendes (a. ob. Orte, S. 689):

„DONDERS et WOINOW reprennent alors les expériences de SKREBITZKY et, opérant comme lui par la méthode des images accidentelles, arrivent à un résultat diamétralement opposé: non-existence du mouvement de roue dans le cas en question.“

Wie aus dem oben mitgeteilten hervorgeht, ist das Gegenteil richtig, sowohl WOINOW wie DONDERS haben sich für Existenz der Raddrehungen ausgesprochen und Zahlenwerte für dieselbe angegeben. Gerade in der von den französischen Autoren zitierten Arbeit zieht DONDERS seinen früheren Widerspruch zurück. Auch das ist unrichtig, daß DONDERS, der den Versuchen von MULDER und KÜSTER beigewohnt hatte, deren Gültigkeit bezweifelte. Im Gegenteil, er bestätigte die Richtigkeit der Versuche ganz ausdrücklich.

Diese etwas sorglose Behandlung der litterarischen Angaben seitens der Herren CONTEJEAN und DELMAS, zusammengehalten mit dem entschiedenen Widerspruch ihrer Resultate mit denjenigen einer Reihe von angesehenen Forschern, wird es erklärlich erscheinen lassen, wenn ich die Sache mit der Wendung, die sie nunmehr genommen hatte, nicht als definitiv entschieden ansehen wollte, sondern die Frage einer erneuten Untersuchung mit allen nötigen Kautelen unterwarf. Ich fand

die kompensatorischen Raddrehungen zweifellos existierend und konnte sie durch verschiedene Methoden nachweisen, u. a. auch durch diejenige, welche die Herren CONTEJEAN und DELMAS zu entgegengesetzten Resultaten geführt hatte. Ja diese Methode erlaubte mir sogar die genaueste Messung der Raddrehungen.

2. Der Nachweis kompensatorischer Raddrehungen und ihre Messung.

Die einfachste und zugleich weitaus anschaulichste Art, sich von der Existenz kompensatorischer Raddrehungen zu überzeugen, ist die, daß man an einem fest am Kopfe sitzenden Brillengestell oder auf einem zwischen den Zähnen gehaltenen Brettchen ein Stück Spiegelglas so befestigt, daß man sein eines Auge darin sehen kann. Wer nicht stark kurzsichtig ist, thut gut, vor das Auge ein Konvexglas zu bringen, so dass er den Spiegel in 5—6 cm Abstand vor dem Auge anbringen kann. Zweckmäßig kann man auch einen Hohlspiegel verwenden, der das Auge vergrößert zeigt. Fixiert man im Spiegelbilde die Pupille (um die Fixierlinie möglichst festzustellen, macht man die Pupille klein, indem man in recht hellem Lichte experimentiert), so ist man sicher, daß das Auge sich, wenn überhaupt, nur um die Blicklinie drehen kann. Bei jeder Neigung des Kopfes nach der Seite sieht man nun in der That den Bulbus eine ausgiebige Raddrehung in umgekehrter Richtung ausführen. Sowohl die radiären Streifen der Iris wie die Konjunktivalgefäße machen diese Drehung an jedem Auge sehr bequem sichtbar.

Bei dieser Versuchsmethode läßt sich noch allerlei Weiteres beobachten. Man sieht, daß die Raddrehungen auch eintreten, wenn die Augen, statt geradeaus gerichtet zu sein, stark konvergent stehen. Man beobachtet ferner leicht die MULDERschen vorübergehenden Raddrehungen, welche ebenfalls im Sinne der Kompensation der Kopfneigung erfolgen und sich so stark bemerklich machen, daß die Meinung früherer Autoren, die Kopfneigung werde völlig kompensiert, wohl erklärlich ist und erst durch genaue Messungen widerlegt werden konnte. Diese vorübergehenden Raddrehungen treten nur bei raschen Kopfbewegungen ein, das Auge geht dann bei seiner Rotation ein

Stück weit über die Gleichgewichtslage hinaus, in der es sich definitiv einstellt. Der Rückgang dieser Drehung erfolgt langsam genug, um sich genau beobachten zu lassen.

Eine andere Erscheinung, die man bei Beobachtung der Raddrehung am Auge anderer Personen deutlich wahrnimmt, entzieht sich dagegen der Wahrnehmung völlig, wenn man in der beschriebenen Weise sein eigenes Auge im Spiegel betrachtet. Die Rotation erfolgt nämlich, wie schon die ersten Beobachter der Raddrehungen wußten, nicht kontinuierlich, sondern in Absätzen, unter nystagmusartigen Bewegungen um die Drehungsachse, in diesem Falle also die Blicklinie. Dieser Rollnystagmus, welcher das Auge erst mit mehreren Oszillationen in die der betreffenden Kopfneigung entsprechende Stellung in der Orbita gelangen läßt, ist bei verschiedenen Menschen sehr verschieden stark ausgebildet, fehlt aber schwerlich jemals ganz. Am stärksten sah ich ihn auftreten bei einem Manne, bei welchem ein Auge amaurotisch, das andere stark amblyopisch war.

Es ist ein bemerkenswerter Unterschied, daß man einerseits im Spiegel ganz deutlich die relativ langsame Drehung des Auges sehen kann, durch welche es nach der stärkeren vorübergehenden Rollung in die dauernd bestehen bleibende zurückkehrt, daß man auch den Eintritt der vorübergehenden Rollung deutlich wahrnimmt, während die dabei auftretenden nystagmischen Zuckungen sich der direkten Wahrnehmung entziehen. In beiden Fällen ist beobachtetes und beobachtendes Auge identisch. In gewisser Weise machen sich übrigens die Zuckungen doch bemerklich: wenn ich nämlich den Kopf seitwärts neige und dabei den Blick fest auf das Spiegelbild meiner Pupille oder auf einen fernen Gegenstand richte, bemerke ich eine gewisse Diskontinuität in der Wahrnehmung, ein Aussetzen des Sinneseindrucks. Dies hängt höchst wahrscheinlich mit den nystagmischen Zuckungen zusammen.

Die Methode der Beobachtung des Auges in dem auf einem Zahnbrettchen befestigten Spiegel ist endlich noch die geeignetste, um die von A. NAGEL entdeckte Raddrehung des Auges bei Drehung des horizontal liegenden Körpers um seine Längsachse zu konstatieren. Legt man sich auf einen Tisch in Rücken- oder Bauchlage, so stehen die Augenmeridiane wie bei gewöhnlicher aufrechter Kopf- und Körperhaltung. Jede

Drehung um die Körperlängsachse, also Übergang in die Seitenlage, hat sofort eine energische Raddrehung der Augen zur Folge.

Eine zweite einfache Methode, um die kompensatorische Raddrehung rein qualitativ nachzuweisen, ist die folgende, meines Wissens zu diesem Zwecke bisher noch nicht verwendete. Man beobachtet im Dunkeln die durch den unregelmäßigen Linsenastigmatismus erzeugte Strahlenfigur eines fernen leuchtenden Punktes. An einem gut sitzenden Brillengestell befestigt man in deutlicher Sehweite vor dem einen Auge ein Fadenkreuz in drehbarer Fassung.¹ Man visiert dann bei aufrechter Kopfhaltung so, daß der Mittelpunkt des Fadenkreuzes mit dem Mittelpunkte der Strahlenfigur zusammenfällt, und stellt das Kreuz so ein, daß die eine Linie desselben in die Richtung irgend eines besonders kenntlichen Strahles der Linsenfigur zu stehen kommt, so daß beide zusammenfallen.

Bei seitlicher Kopfneigung sieht man dann sofort ein Zurückbleiben des Strahles der Linsenfigur und bei dauernder Seitwärtsneigung eine dauernde Divergenz zwischen diesem Strahl und der Linie des Fadenkreuzes. Die Blicklinie ist bei dieser Versuchsanordnung vollkommen festgestellt, da das fixierte Fadenkreuz seine Lage zum Kopfe unveränderlich beibehält.

Bei dem eben beschriebenen Versuche schloß ich durch Homotropinisierung des Auges etwaige Einflüsse von Akkommodationsbewegungen aus, vergrößerte dadurch zugleich die Pupille und damit die Strahlenfigur (was den Versuch sehr erleichtert) und verhinderte das störende automatische Spiel der Iris. Um das Fadenkreuz auf einen bequemen Abstand (etwa 20 cm) an das akkommodationslose Auge heranrücken zu können, (wozu meine Myopie zu schwach ist), brachte ich ein schwaches Konvexglas (+ 1) vor das Auge. Der Emmetrop wird ein Konvexglas schon deshalb brauchen, damit für ihn das Zerstreuungsbild genügend groß wird.

¹ Ich habe bei diesen und den weiter unten zu erwähnenden Versuchen statt eines wirklichen Fadenkreuzes ein Glimmerblättchen mit eingeritztem Kreuze verwendet.

Ich habe versucht, ob monochromatisches Licht (durch Bogenlampe und Prisma erzeugt) den Versuch erleichtert und die Strahlenfigur zur Beobachtung geeigneter macht, fand aber das Gegenteil. Während die Zerstreuungsfigur bei gemischtem Lichte für mich ein Kreis mit gezacktem Rande ist, aus welchem einzelne, zu der erwähnten Beobachtung besonders geeignete, Strahlen weit hervorragen, fehlen die letzteren bei monochromatischem Lichte, die Zerstreuungsfigur nähert sich hier mehr einem glattrandigen Kreise.

Zur Messung der Raddrehung eignet sich diese Methode nicht, weil erstens die Ablesungen bei dem Experimentieren im Dunkeln unbequem würden und weil zweitens die Strahlenfigur keinen deutlich markierten Mittelpunkt besitzt, mit welchem man das Fadenkreuz zu genauer Deckung bringen könnte.

Zur Messung der Raddrehungen eignen sich drei Methoden, von denen die erste Nachbilder, die zweite den regelmässigen Kornealastigmatismus, die dritte den blinden Fleck im Gesichtsfelde dazu verwendet, die Lage des Auges im Kopfe festzustellen.

Der dunkle Streifen, welchen ein astigmatisches Auge an einer aus konzentrischen Ringen gebildeten Figur bemerkt und welcher die Lage des Kornealellipsoids anzeigt, ist schon bei einem regulären Astigmatismus von weniger als einer Zylindermeterlinse (wie ich ihn auf einem Auge habe) deutlich genug, um das Zurückbleiben des Auges bei Kopfneigung sehr schön zu zeigen. Man verwendet dabei wieder ein in der oben beschriebenen Weise angebrachtes Fadenkreuz, um die Raddrehung zu konstatieren. Um den Betrag derselben hinreichend genau messen zu können, bedarf es schon eines stärkeren Astigmatismus (etwa zwei Zylindermeterlinsen).

Ich konnte daher diese sonst sehr bequeme Methode nicht verwenden.

Die Nachbildmethode, deren sich besonders DONDERS und seine Schüler bedient haben, liefs ich deshalb bei Seite, weil ich sie noch ermüdender finde, als die dritte genannte Methode, der sie auch an Genauigkeit kaum gleichkommt. Diese dritte Methode, bei welcher die Stellung des Auges aus der Lage des blinden Fleckes zum Fixierpunkte bestimmt wird, war

auch darum für mich die gegebene, weil die Herren CONTEJEAN und DELMAS durch sie ihre negativen Resultate gewannen und es mir daran liegen mußte, zu zeigen, daß auch diese Methode bei richtiger Ausführung positive Resultate geben kann. TOURTUAL war der erste, welcher sich derselben zu diesem Zwecke bediente, FICK¹ hat sie dann zur Untersuchung der sogen. projizierten Raddrehungen mit Erfolg verwendet.

Es wird ein Punkt an der Wand in Kopfhöhe fixiert und für die betreffende Kopf- und Augenstellung die Lage des blinden Fleckes bestimmt. Dann wird der Kopf seitwärts geneigt und nun der blinde Fleck abermals aufgesucht, die Kopfeigung gemessen und festgestellt, ob der Winkel, um welchen sich die Projektion des blinden Fleckes auf die Wand um den fixierten Punkt gedreht, dem Kopfeigungswinkel gleich ist oder nicht. CONTEJEAN und DELMAS fanden ihn demselben stets gleich, leugneten also dementsprechend das Vorkommen jeder Raddrehung bei Kopfeigung.

Ich habe, bis auf einige Abänderungen in unwesentlichen Punkten, nach der gleichen Methode experimentiert und mit Sicherheit Raddrehungen feststellen und messen können.

Die Vorsichtsmafsregeln, welche sich für diese Versuche als notwendig erweisen, wenn dieselben einwandfrei sein sollen, sind folgende: Das Auge muß stets gleich weit vom Fixierpunkte entfernt sein; die Blicklinie muß stets den gleichen Winkel mit der Wand bilden, und zwar möglichst genau senkrecht auf derselben stehen; die Blicklinie muß ferner in Beziehung zum Kopfe stets dieselbe Lage haben, andere Bewegungen des Auges als die Drehung um die Blicklinie als Achse müssen also ausgeschlossen sein. Ich erreichte dies in folgender Weise.

An der Wand war ein Stück Karton um einen Stift drehbar befestigt; letzterer trug einen Zeiger, welcher an einer Gradeinteilung auf dem Kartonblatte die Gröfse der mit diesem vorgenommenen Drehungen abzulesen gestattete. Derselbe Stift trug an seinem Ende einen kleinen Spiegel, dessen Ebene senkrecht auf der Richtung des Stiftes stand.

Auf dem Kartonblatt war ferner ein kleiner, etwa $\frac{1}{2}$ cm

¹ A. FICK, *Moleschotts Untersuchungen*. V. S. 193. Vergl. auch MEISSNER, *Zeitschr. f. rat. Med.* 3. Bd. VIII. S. 1. 1860.

im Durchmesser haltender dunkler Fleck in einem solchen Abstände vom Drehpunkte angebracht, wie er dem Abstände zwischen Mitte des blinden Fleckes und dem Fixierpunkte meines Auges entspricht, projiziert auf eine 1 m entfernte Wand.

In diesem Abstände, 1 m von der Wand entfernt, befand sich ein kleiner Tisch, auf welchen ich bei den Versuchen den Kopf in geeigneter Weise aufstützen konnte.

Der Sicherung der konstanten Lage der Blicklinie diene das schon mehrfach erwähnte Brillengestell mit Fadenkreuz. Visierte ich jetzt so, daß das Zentrum des Kreuzes und das Spiegelbild meiner Pupille in dem Spiegelchen an der Wand sich deckten, so war die Lage meiner Blicklinie, relativ zum Kopfe sowohl, wie zur Wand und der drehbaren Scheibe vollkommen gesichert. Jede Drehung des Kopfes, welche unter Einhaltung jener Visierung geschah, mußte eine Drehung um die Blicklinie des einen, dabei in der Orbita feststehenden Auges sein. Nur Drehungen um die Blicklinie waren dem Auge möglich.

Zur Messung der Kopfdrehung erschien mir folgende Methode als die geeignetste. An dem Brillengestell, dessen fester Sitz am Kopfe genügend gesichert und erprobt war, wurde an dem vorspringenden Teile, der das Fadenkreuz trug, ein Gradbogen angebracht, auf welchem ein frei herabhängender Draht sich wie ein Zeiger verschieben konnte. Dieser Draht hatte seinen Aufhängungs- und Drehpunkt unmittelbar hinter dem Zentrum des Fadenkreuzes. Hielt ich den Kopf gerade aufrecht, so stand der Zeiger auf 0° ein; jede Seitwärtsneigung um die Blicklinie als Achse zeigte der herabhängende Draht am Gradbogen an.

Ich verfuhr nun in der Weise, daß ich mein Auge in 1 m Entfernung von der Wand brachte und bei aufrechter Kopfhaltung (Nullstellung des Zeigers) die Lage meines blinden Fleckes bestimmte. Zu diesem Zwecke drehte ich das Kartonsstück an der Wand so lange, bis der dunkle Fleck für mich verschwand, dann wieder führte ich denselben um so viel nach aufwärts, bis er eben aus meinem blinden Flecke auftauchte. Jetzt wurde die Einstellung der Kartonscheibe mittelst des an dem Drehpunkte befestigten Zeigers abgelesen und notiert.

Wenn ich jetzt den Kopf um einen bestimmten Winkel seitwärts neigte, von neuem in der beschriebenen Weise visierte

und nun die ganze Prozedur wiederholte, konnte ich den Winkel der Raddrehung durch Subtraktion der Winkel finden, um welche ich einerseits den Kopf geneigt hatte und um welche andererseits die drehbare Scheibe hatte rotiert werden müssen, um wieder den dunklen Fleck eben auftauchen zu lassen.

Diese Versuche sind nicht leicht auszuführen, erfordern vielmehr einige Übung, sie sind auch ziemlich anstrengend, besonders bei Kopfnigungen von mehr als 70° , indem sich ein starker Blutandrang zum Kopfe einstellt. Nach einer langen Reihe von Einübungsversuchen führte ich die nachstehend in einer Tabelle wiedergegebene Versuchsreihe aus, welche eine

Kopfdrehung	10°	20°	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°	100°	110°
Drehung des blinden Fleckes um den Fixierpunkt	9	17	24	33	42	54	64	71	81	91	102?
	8	17	25	33	42	53	65	72	82	92	103?
	10	16	25	35	44	55	63	72	82	92	—
	9	13	24	34	44	56	64	72	81	90	—
	10	12	25	34	46	56	63	70	82	92	—
	8	16	24	35	45	54	64	72	82	92	—
	7	16	24	34	43	53	64	73	82	90	—
	10	15	24	33	45	53	64	72	81	92	—
	9	16	25	34	43	56	63	72	81	91	—
	8	18	26	35	43	55	62	72	81	91	—
	9	17	26	36	43	54	62	72	84	92	—
	7	17	24	37	43	53	63	72	82	—	—
	8	16	24	37	45	52	62	72	83	—	—
	10	17	24	34	45	53	62	72	82	—	—
	9	18	24	35	45	52	63	72	81	—	—
	9	17	25	35	45	52	64	73	82	—	—
	8	17	26	33	42	52	63	72	82	—	—
	9	17	26	36	43	51	63	72	84	—	—
	10	16	26	35	43	52	63	72	81	—	—
	7	16	25	35	44	52	63	72	82	—	—
Mittel.....	$8,7^\circ$	$16,2^\circ$	$24,8^\circ$	$34,6^\circ$	$43,7^\circ$	$53,3^\circ$	$63,2^\circ$	$72,0^\circ$	$81,9^\circ$	$91,4^\circ$	—
Raddrehungswinkel.	$1,3^\circ$	$3,8^\circ$	$5,2^\circ$	$5,4^\circ$	$6,3^\circ$	$6,7^\circ$	$6,8^\circ$	$8,0^\circ$	$8,1^\circ$	$8,6^\circ$	—
Von der Kopfdrehung wurde somit kompensiert.....	$1/7,7$	$1/5,2$	$1/5,8$	$1/7,4$	$1/7,9$	$1/9$	$1/10,3$	$1/10$	$1/11,1$	$1/11,8$	—

befriedigende Konstanz der Zahlen ergibt. Die Messungen gelten für mein rechtes Auge bei Kopfneigungen nach rechts. Die oberste Horizontalreihe giebt die Kopfneigungen, die darunter stehenden Vertikalreihen die den einzelnen Kopfneigungen entsprechenden Winkel, welche an der drehbaren

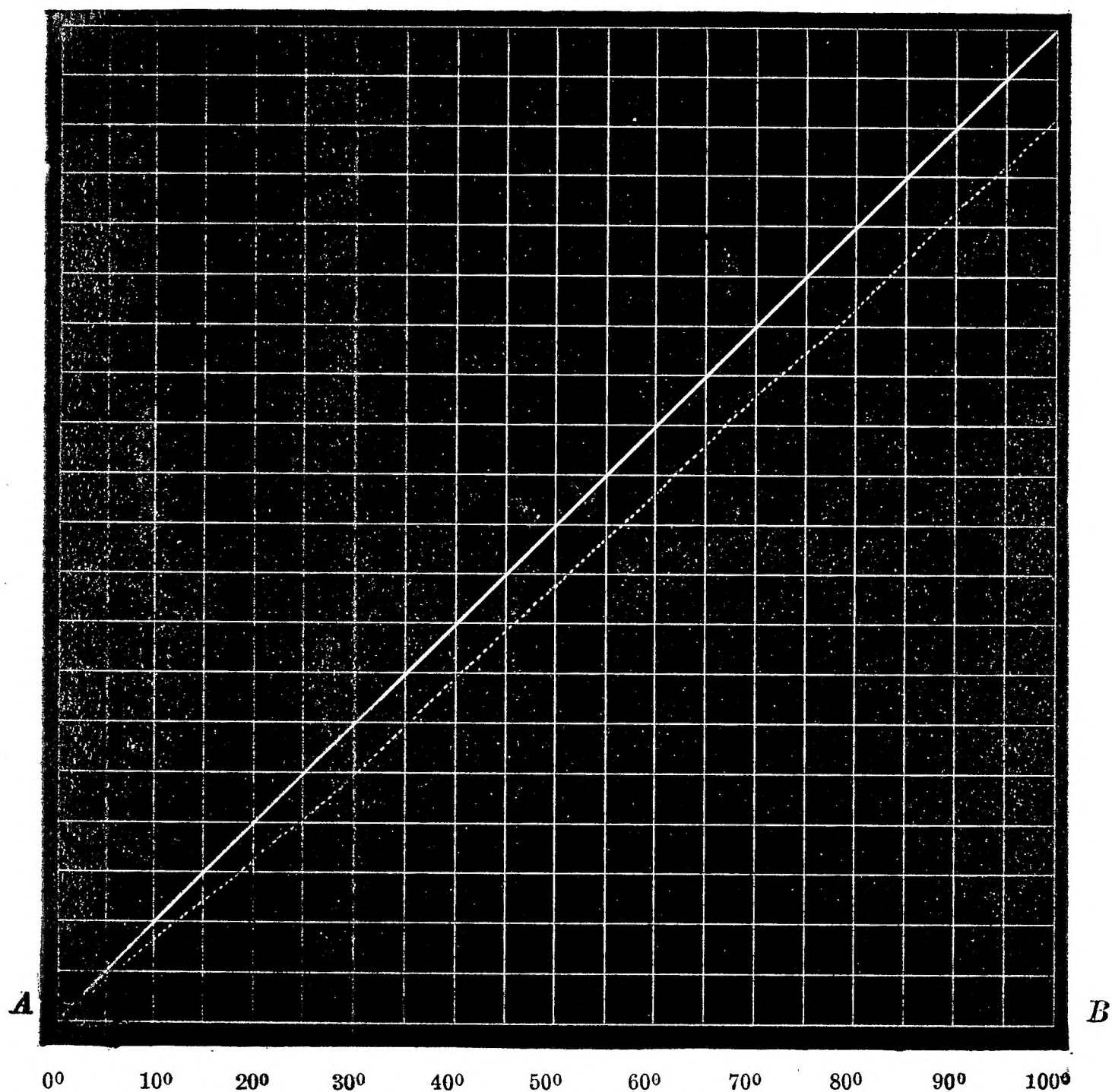


Fig. 1.

Scheibe abgelesen wurden. Die Differenz zwischen beiden Werten ist der Raddrehungswinkel.

Wie man aus der zweitletzten Horizontalreihe sieht, steigen die Beträge der Raddrehungswinkel fortwährend bis zu einer Kopfneigung von 100° , der äußersten Neigung, bei welcher ich noch zuverlässige Messungen ausführen konnte. Es scheint mir nach einigen Versuchen, die indessen auf Genauigkeit keinen Anspruch machen können, als ob bei Neigungen über

100° hinaus die Raddrehung allmählich wieder rückgängig würde, wenigstens zu einem gewissen Teile.

Die letzte horizontale Reihe zeigt, daß der Bruchteil der Kopfdrehung, welcher durch Augendrehung ausgeglichen wird, mit zunehmender Kopfneigung immer kleiner wird, so daß, während von einer Kopfdrehung um 20° etwa $\frac{1}{5}$ kompensiert wird, bei 80° Kopfdrehung die Kompensation nur noch zu $\frac{1}{10}$ erfolgt.

Die Zahlen 1,3° und $\frac{1}{7,7}$ in der ersten Vertikalreihe sind wegen der (im Verhältnis zur absoluten Größe der vorkommenden Winkel) zu erheblichen Schwankungen der Einzelablesungen als ziemlich ungenau zu betrachten.

Die nebenstehende graphische Darstellung veranschaulicht das Resultat vorstehender Messungen. Die unter einem Winkel von 45° ansteigende ausgezogene Linie mit ihrem gleichmäßig wachsenden Abstände von der horizontalen AB zeigt die Kopfneigungen an; die über der Zahl 10 stehende Ordinate bedeutet die Winkelgröße von 10°, um welche der Kopf geneigt wurde u. s. f. bis zu dem von mir erreichten Maximum von 100° Seitwärtsneigung. Die punktierte Linie giebt die den einzelnen Kopfstellungen entsprechenden Augenstellungen an, dasjenige Stück des von einem beliebigen Punkte der ausgezogenen Linie auf AB gefällten Lotes, welches zwischen der ausgezogenen und der punktierten Linie liegt, giebt den Betrag der Raddrehung an, welche der betreffenden Kopfneigung entspricht. Das Verhältnis, in welchem ein Lot von der ausgezogenen Linie auf AB durch die punktierte Linie geteilt wird, bezeichnet den Bruchteil der Kopfneigung, welcher durch Augendrehung kompensiert wird. Man sieht sofort, daß dieser Bruchteil mit zunehmender Kopfneigung kleiner wird.

3. Versuche an Tieren.

Auch bei Tieren kommen kompensatorische Raddrehungen vor, wie schon HUECK und v. GRAEFE bemerkt hatten. Sie erreichen hier zuweilen einen weit bedeutenderen Umfang, als beim menschlichen Auge, weisen aber in den einzelnen Ordnungen sehr erhebliche Verschiedenheiten auf. Ich habe ebenfalls eine Reihe von Versuchen über die Raddrehung bei Tieraugen, sowie über die damit in nahem Zusammenhange stehen-

den kompensatorischen Kopfbewegungen gemacht. Der Bericht über diese Versuche wird später erfolgen, hier seien nur einige kurze Bemerkungen in dieser Hinsicht gemacht.

Das Maximum des Betrages der vorkommenden Raddrehungen finden wir bei einer Tierart, welche in Beziehung auf die Stellung der Augenachsen zum Kopfe dem Menschen gewissermaßen entgegengesetzt ist, nämlich beim Kaninchen mit seinen seitlich stehenden Augen ohne gemeinschaftliches Gesichtsfeld. Hier kann sich das Auge um mehr als 90° um seine Blicklinie drehen. Die Raddrehung ist demnach die ausgiebigste aller Augenbewegungen beim Kaninchen überhaupt. Durch diese große Beweglichkeit um die Sehachse ist es dem Kaninchen ermöglicht, bei denjenigen Kopfbewegungen, Hebungen und Senkungen der Schnauze, welche normalerweise häufig vorkommen, die Kopfbewegungen durch Raddrehung der Augen vollständig auszugleichen, den Netzhauthorizont somit in seiner horizontalen Lage zu erhalten. Dieser wesentliche Unterschied gegenüber den menschlichen Raddrehungen ist indessen nicht der einzige; im Gegensatze zum Menschen sind es Neigungen des Kopfes in sagittaler Ebene, welche die Raddrehungen auslösen. Ferner sind die Raddrehungen des Kaninchens symmetrische, die des Menschen parallele, d. h. bei einer bestimmten Kopfdrehung treten beim Kaninchen an beiden Augen die gleichen Muskeln in Funktion, während beim Menschen z. B. bei einer Neigung des Kopfes gegen die rechte Schulter sich der rechte Obliquus superior zugleich mit dem linken Obliquus inferior kontrahiert.

Nun verhalten sich indessen keineswegs alle Tiere mit seitlich stehenden Augen so, wie ich es eben vom Kaninchen andeutete.¹ Die Fische z. B. besitzen zwar die Fähigkeit zu kompensatorischen Augenbewegungen und auch speziell zu kompensatorischen Raddrehungen, jedoch in weit geringerem Maße, als das Kaninchen. Die größten dauernd bestehenden bleibenden Raddrehungen, die ich bei Barben sah, betragen etwa 20° , womit ein Teil der mit dem Kopfe nach abwärts erfolgenden Körperneigung kompensiert wurde. Bei umgekehrter Drehung (Kopf nach oben) erreichte die Raddrehung nicht mehr als 10° . Bei einem anderen Fische (der Goldorfe, *Cyprinus*

¹ Das Meerschweinchen verhält sich wie das Kaninchen.

orpus L.) waren die Raddrehungen noch unbedeutender, am größten beim Hecht.

Ansehnlich sind dieselben auch bei Eidechsen (*Lacerta viridis*), deren Augen ebenfalls stark nach der Seite sehen. Bei passiven Kopfdrehungen in einer sagittalen Ebene sah ich bis zu 40° Raddrehung. Passive Drehungen des ganzen Tieres werden hier übrigens in sehr deutlich sichtbarer Weise durch entsprechende Kopfbewegungen teilweise ausgeglichen (ebenso bei der Blindschleiche). Kompensatorische Kopf- und Augenbewegungen wirken hier gemeinsam den passiven Lageveränderungen des Netzhauthorizontes entgegen, ohne diesen in dessen bei erheblicheren Bewegungen wirklich horizontal halten zu können.

Bei einer weiteren Tierreihe mit ebenfalls seitlich stehenden Augen, nämlich den Vögeln, treten die kompensatorischen Kopfbewegungen ganz und gar in den Vordergrund. Bei der Taube und dem Sperling wenigstens habe ich keine dauernd bestehende deutliche Raddrehung bei passiven Kopfbewegungen wahrnehmen können. Dagegen sucht das Tier den Kopf vermittelst der großen Beweglichkeit des Halses stets annähernd in der normalen Lage, mit dem Scheitel nach oben zu halten, in welche Lage auch der Rumpf gebracht wird. Kompensatorische Augenbewegungen, speziell Raddrehungen bei Neigung des Kopfes in der Sagittalebene, treten dabei wohl in deutlicher Weise ein, allein sie werden alsbald wieder durch eine ruckweise, in mehreren Absätzen erfolgende Rollung rückgängig. Höchstens ein ganz kleiner Rest von dauernd bestehender kompensatorischer Raddrehung scheint vorzukommen.

Bei dem Waldkauz (*Syrnium aluco*) fehlen kompensatorische Augenbewegungen gänzlich, hier tritt jedoch infolge der hochgradigen Beweglichkeit der Halswirbelsäule bei allen häufiger vorkommenden Stellungen des Tieres eine vollkommene Kompensation passiver Rumpfbewegungen durch entsprechende Kopfbewegungen ein. Man kann die Eule seitwärts oder vorwärts um mehr als 90° neigen, stets wird der Kopf in solche Lage gebracht, daß der Scheitel nach oben sieht, die Verbindungslinie der Augen horizontal steht.

Daß bei der Eule keine kompensatorischen Augenbewegungen eintreten, kann nicht Wunder nehmen, wenn man sieht, wie außerordentlich gering die Beweglichkeit der Augen

überhaupt ist. Kaum 5° beträgt der Winkel, um den sich das Auge heben, seitwärts bewegen oder rollen läßt.

Amphibien endlich besitzen ebenfalls kompensierende Bewegungen sowohl des Auges, wie des ganzen Kopfes. Triton cristatus z. B. vermag durch Verwendung dieser beiden Bewegungsarten Drehungen des Körpers um die Querachse völlig zu kompensieren, wenn sie 20° nicht überschreiten (in der Richtung mit dem Kopfe nach abwärts). Der Netzhaut-horizont bleibt bei diesen Drehungen somit horizontal. Bei größeren Drehungen bleibt er merklich zurück. Diese Kompensation ist eine dauernde, sie erfolgt in der Luft in gleicher Weise wie im Wasser.

Die Raddrehungen der Anuren (Frosch, Laubfrosch, Kröte, Unken) sind etwas geringer, als die der Urodelen, jedoch mit starken kompensatorischen Kopfbewegungen verknüpft (besonders bei der Kröte). Die Raddrehungen sind dauernde.

Die kompensatorischen Augenbewegungen und Augenstellungen, ebenso wie die kompensatorischen Bewegungen und Stellungen des Kopfes, sind vom Labyrinth beherrscht, sie fehlen bei Tieren, deren Labyrinth zerstört oder entfernt ist. Es ist zu diesem Zwecke das Labyrinth beiderseitig zu entfernen, einseitige Operation schädigt die kompensatorischen Bewegungen nicht oder in ganz unbedeutendem Maße. Ich habe die Operation bis jetzt bei Fröschen, Fischen und Kaninchen ausgeführt und in allen Fällen mit dem gleichen Erfolge. Mit dem Augenblicke der Zerstörung des zweiten Labyrinthes hören die kompensatorischen Bewegungen auf.¹

¹ J. LOEB, Über Geotropismus bei Tieren (*Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 49. 1891. S. 175) hat bei Haifischen (*Scyllium*) konstatiert, daß nach doppelseitiger Labyrinthzerstörung oder Acusticusdurchschneidung die kompensatorischen Hebungen und Senkungen der Augenachsen (er nennt das „Rollungen“ des Auges) ausbleiben; Raddrehungen finde ich nicht erwähnt. Das Verhalten seiner Haie nach der Operation zeigte eine weitgehende Ähnlichkeit mit dem, was ich bei Süßwasserfischen beobachten konnte. Nur in einem Punkte weichen meine Ergebnisse von denjenigen LOEBs ab: Nach einseitiger Labyrinthzerstörung habe ich abnorme, während längerer Zeit eingenommene Zwangslagen der Bulbi zwar wiederholt, aber nicht in allen Fällen gesehen.

Welcher Teil des gesamten Labyrinthes der hierbei wesentliche ist, läßt sich bis jetzt noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Vorübergehende kompensatorische Bewegungen des Kopfes und der Augen könnten von den Ampullen der Bogengänge ausgelöst sein, bei den dauernd eingenommenen kompensatorischen Stellungen wird man eher an die Otolithenapparate denken. Übrigens würden auch die letzteren allein schon ausreichen, um eine befriedigende Erklärung aller hier besprochenen Phänomene zu geben, soweit es sich um die Frage des Modus der Auslösung handelt.

Neigt man stehend den Kopf auf die Brust, bis die Blicklinie vertikal, die Gesichtsebene horizontal steht, so erhält man Raddrehungen der Augen, sowie man sich um die vertikale Körperachse dreht. Hierbei wird die Orientierung gegen die Schwerlinie für keinen Teil des Labyrinthes verändert. Es muß die Trägheit einer im Labyrinthe befindlichen Masse sein, welche hier den Reiz für den Vestibularnerven liefert. Sowie die Bewegung des Körpers sistiert wird, geht auch die Raddrehung zurück.

Bei der oben ausführlich behandelten Seitwärtsneigung des Kopfes in frontaler Ebene vereinigt sich die Wirkung eines veränderten Gravitationszuges mit derjenigen der Trägheit und erzeugt wiederum die bekannten Raddrehungen. Hier aber bleiben sie dauernd bestehen. Man wird sie mit BREUER als durch den auf die Otolithen wirkenden Schwerezug erzeugt auffassen. Warum nun aber bei einzelnen Tieren (Säugetern, Amphibien, Fischen) die durch diesen Reiz ausgelöste reflektorische Bewegung zu einer anhaltenden Lageveränderung des Bulbus in der Orbita führt, bei anderen Tieren (Vögeln, Reptilien) dagegen nur zu vorübergehenden Lageveränderungen, läßt sich bis jetzt weder aus dem Baue der excitomotorischen Endapparate im Labyrinth erklären, noch auch vom biologisch-teleologischen Standpunkte aus verständlich machen. Es ist möglich, daß vergleichende Untersuchungen auf breiter Grundlage in diese Frage, wie auch in diejenige nach dem Endzwecke der kompensierenden Bewegungen überhaupt einiges Licht bringen werden. Das Auffallendste bleiben immer die unvollkommen kompensierenden Bewegungen und das bei den einzelnen Tiergruppen so sehr verschiedene Maß von Kompensation.

Zur Illustration des letzteren Punktes gebe ich im Folgenden noch eine tabellarische Nebeneinanderstellung der Raddrehungswinkel beim Menschen, Kaninchen und Frosch, veranschaulicht durch die Kurven auf S. 353. Für den Menschen ist aus begreiflichen Gründen die Messung nur in einem Quadranten möglich. Die Rotation erfolgte hier in der oben beschriebenen Weise, genau um die Blicklinie, was bei Tieren natürlich lange nicht so genau zu erreichen ist. Frosch und Kaninchen wurden daher um die mit der Blicklinie am nächsten zusammenfallende Körperachse, die Querachse des Kopfes, rotiert. Die wahren Raddrehungen des Auges (um die Drehungsachse der wirkamen Drehmuskeln) sind also hier auf die sagittale Ebene projiziert wiedergegeben, was beim Kaninchen infolge der geringen Abweichung der Raddrehungsebene von der Sagittalebene einen sehr geringen, beim Frosche einen etwas größeren, jedoch immer noch relativ unbedeutenden Fehler in der Gestalt der Kurven bedingt.

Bei den Tieren wurde die Lage des Auges dadurch markiert, daß auf den Scheitel der kokainisierten Kornea ein schmaler Streifen Löschkarton gelegt wurde, der sich sofort fest ansaugte. Mittelt eines in einem graduierten Kreisbogen drehbaren Fadenkreuzes, das in geeigneter Entfernung vom Tiere aufgestellt war, ließ sich dann die Lage des Löschkartonstreifens relativ zu einer bestimmten festen Linie am Kopfe des Tieres und damit die jeweilige Lage des Auges in der Orbita ablesen. Als Ausgangsstellung diente beim Menschen die gewöhnliche aufrechte Stellung, beim Kaninchen und Frosche die horizontale Körperstellung, bei welcher die Mundspalte annähernd horizontal von vorne nach hinten verlaufend eingestellt wurde. Die Richtung der Rotation war so gewählt, daß von der Anfangsstellung ausgehend die Schnauzenspitze gehoben wurde (die Rotation also gegen die Uhrzeigerrichtung erfolgte, wenn der Untersucher das Kopfende des Tieres zu seiner Rechten hatte).

In der Tabelle giebt die erste Vertikalreihe den Winkel der mit dem Kopfe vorgenommenen Drehung an, die folgenden drei Vertikalreihen geben für Mensch, Kaninchen und Frosch die Winkel an, um welche sich das Auge gegen seine Anfangslage gedreht hat; negatives Vorzeichen vor diesen Zahlen be-

Kopfdrehung	Raddrehung in Graden			Kopfdrehung	Raddrehung in Graden		
	Mensch	Kaninchen	Frosch		Mensch	Kaninchen	Frosch
0°	0	0	0	180°	— 44	— 3	
10°	— 1,3	— 10	— 5	190°	— 21	+ 1	
20°	— 3,8	— 20	— 11	200°	0	0	
30°	— 5,2	— 29	— 15	210°	+ 7	+ 4	
40°	— 5,4	— 35	— 21	220°	+ 17	+ 4	
50°	— 6,3	— 41	— 22	230°	+ 17	+ 3	
60°	— 6,7	— 44	— 15	240°	+ 23	+ 4	
70°	— 6,8	— 50	— 15	250°	+ 23	+ 3	
80°	— 8,0	— 51	— 15	260°	+ 26	+ 5	
90°	— 8,1	— 50	— 16	270°	+ 24	+ 5	
100°	— 8,6	— 50	— 16	280°	+ 23	+ 9	
110°	—	— 51	— 17	290°	+ 20	+ 10	
120°	—	— 49	— 17	300°	+ 18	+ 10	
130°	—	— 47	— 18	310°	+ 22	+ 7	
140°	—	— 48	— 18	320°	+ 17	+ 5	
150°	—	— 48	— 18	330°	+ 20	0	
160°	—	— 51	— 14	340°	+ 16	0	
170°	—	— 45	— 7	350°	+ 12	+ 1	
180°	—	— 44	— 3	360°	0	0	

deutet ein (kompensierendes) Zurückbleiben des Auges hinter dem Kopfe, positives Vorzeichen ein Vorseilen des Auges.

Die graphische Darstellung dieser Zahlenreihen ist nach demselben Prinzip ausgeführt, wie oben auf S. 345. Die unter 45° schräge ansteigende ausgezogene Linie giebt die Kopf-

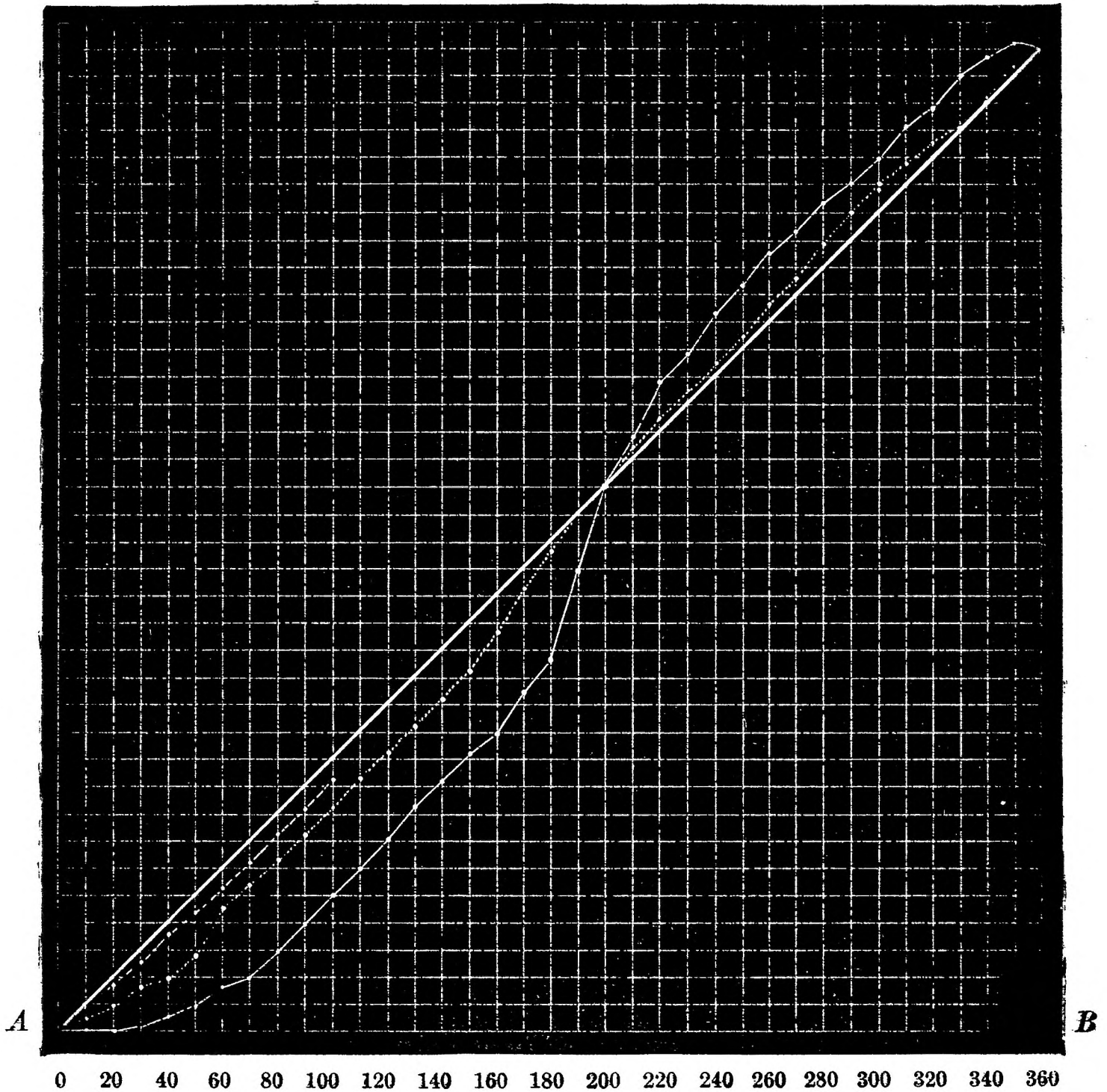


Fig. 2.

stellungen während der Drehung um 360° an, die drei Kurven die entsprechenden Augenstellungen, der Abstand zwischen jener Geraden und einer der Kurven, gemessen auf dem Lote auf AB , giebt die GröÙe der Raddrehung.

Wenn der Kopf um 200° gedreht ist, befindet sich beim Frosch und Kaninchen das Auge meist wieder in seiner Anfangsstellung, um bei fortgesetzter Drehung dem Kopfe voran-

zueilen. Die ausgezogene Kurve gehört dem Kaninchen zu, die punktierte dem Frosche, die gestrichelte dem Menschen (letztere ist die oben schon in größerem Maßstabe vorgeführte).

Die vorliegende Tabelle sowie die Kurven können naturgemäß nur ein ungefähres Bild von dem Verlaufe der Raddrehungen bei jenen Tieren geben, weil erstens häufig interkurrierende willkürliche Bewegungen die Genauigkeit der Messung vermindern (auf solche Bewegungen sind zum Teil die Unebenheiten in den abgebildeten Kurven zurückzuführen), und weil zweitens die individuellen Unterschiede recht erheblich sind. So war das Kaninchen, von welchem die vorliegende Tabelle herrührt, ein Individuum mit relativ geringem Betrage der Raddrehungen (das Maximum der Lageveränderung des Bulbus erreicht nicht ganz 80° , während in anderen Fällen 100° Raddrehung und mehr vorkommt).

Weitere Mitteilungen über die hier nur anhangsweise erwähnten Tierversuche werden später folgen.
