

Beiträge zur Physiologie des Raumsinns.

I. Theil.

Neue Beobachtungen an den japanischen Tanzmäusen.

Von

E. v. Cyon.

Inhalt.

	Seite
1. Einleitung.	427
2. Beobachtungen und Versuche an Tanzmäusen.	429
3. Zusammenhang der physiologischen Beobachtungen mit den anatomischen Befunden	433
4. Analogien und Gegensätze zwischen den Bewegungen der Tanzmäuse und denen der Neunaugen	443
5. Die Bedeutung der Beobachtungen an den Tanzmäusen für die Physiologie des Raumsinns	445
Anhang	450

1. Einleitung.

In der Sitzung der „Section de Physiologie“ des XIII. internationalen medicinischen Congresses vom 7. August 1900, habe ich die Bewegungen von sieben japanischen Tanzmäusen demonstriert, die in den beiden vorangegangenen Monaten Gegenstand meiner Beobachtungen waren (1).

Diese Tanzmäuse zeigten, nach mehreren Richtungen hin, nicht unwesentliche Abweichungen von dem Verhalten, das Rawitz im Jahre 1899 zuerst beobachtet und beschrieben hat (2), und das später von mir an einigen Mäusen genauer experimental geprüft wurde. Die wichtigste dieser Abweichungen bestand darin, dass einige dieser Tanzmäuse es vermochten, nicht ungeschickt in verticaler Richtung an der Gitterwand ihres Käfigs zu klettern¹⁾. Ich machte in meiner

1) Der Bericht über meine Mittheilung lautet: „Parmi les souris présentées, plusieurs peuvent grimper, mais difficilement, sur le grillage de la cage. M. de Cyon attribue cette particularité à ce qu'elles possèdent probablement encore

kurzen Mittheilung die Collegen auf die principielle Bedeutung dieses Vermögens aufmerksam, in der Voraussetzung, dass dieselbe wahrscheinlich auf einem abweichenden anatomischen Zustand ihrer verticalen Bogengänge beruhen müsse. Letztere seien vielleicht weniger verkrüppelt als bei den Mäusen, welche sowohl Rawitz als ich zuerst beobachtet haben.

In Anbetracht des theoretischen Interesses, das die Bestätigung meiner ausgesprochenen Vermuthung bieten könnte, hat es Rawitz gütigst übernommen, das Gehörorgan meiner Tanzmäuse anatomisch zu untersuchen.

Die Resultate seiner Untersuchung sind soeben veröffentlicht worden (4), und werde ich im Abschnitt 3 auf den Zusammenhang, der von Rawitz constatirten und beschriebenen Verbindungen der Bogengänge mit den von mir an diesen Thieren gemachten Beobachtungen, näher zurückkommen.

Hier soll nur constatirt werden, dass bei dem einen Paare der Tanzmäuse, welche ziemlich geschickt und von selbst in verticaler Richtung zu klettern vermochten, der kleine verticale Bogengang (der hintere) viel besser erhalten war, als bei den früheren von Rawitz untersuchten Mäusen, und auch, als bei derjenigen Gruppe meiner letzten Tanzmäuse, die diese Fähigkeit nicht besaßen.

„In der zweiten Untergruppe, deren Bogengangapparat in Taf. I Fig. 2 abgebildet ist, zeigen oberer (Taf. I Fig. 2 C. s.) und hinterer (Taf. I Fig. 2 C. p.) ziemlich normale Verhältnisse“, schreibt Rawitz (S. 173). In der That, der blosse Anblick der Fig. 2 zeigt schon, dass der hintere (Verticale) Bogengang bei den betreffenden Tanzmäusen viel weniger verkrüppelt war, im Vergleich mit den entsprechenden Bogengängen der anderen Thiere. Die verticalen Canäle dieser Gruppe waren sicherlich auch functions-

une second paire de canaux (les verticaux inférieurs) assez bien développés (1). In meinem Aufsatz „Le sens de l'Espace“ (3), der zur selben Zeit im Drucke war, habe ich in einer Anmerkung (S. 71) mich folgendermaassen ausgedrückt: „Toutes les souris dansantes qu'on trouve dans le commerce ne présentent pas ces phénomènes avec la même précision. J'en ai rencontré qui peuvent grimper sur un grillage et qui se distinguent par d'autres particularités apparentes. Elles possèdent probablement encore une autre paire de canaux, sinon complètement développés, mais dont les défauts n'empêchent pas entièrement le fonctionnement“.

fähiger, als bei allen anderen bis jetzt von Rawitz untersuchten Tanzmäusen.

2. Neue Beobachtungen an den Tanzmäusen.

Die Tanzmäuse, die ich im Mai 1900 erworben habe, zeigten schon in ihrem Aeusseren gewisse Unterschiede, sowohl unter sich, als auch besonders im Vergleich mit den Thieren, an denen ich im Sommer 1899 experimentirt habe.

Da sämtliche erworbenen Exemplare Männchen waren, so vertheilte ich sie in den verschiedenen Käfigen, bloss ihrer äusseren Erscheinung nach; die Vertheilung hat sich als gelungen erwiesen, da die Thiere ganz friedlich zusammen lebten.

Dem Aussehen nach konnte man zwei Hauptgruppen unterscheiden. Die eine Gruppe bestand aus drei Exemplaren. Ihrer Körperform nach näherten sie sich am meisten den Tanzmäusen vom Jahre 1899. Nur waren ihre Schnauzen weniger abgerundet. Auch besaßen sie am Kopfe drei grosse Flecke aus struppigem, schwarzem Haar, die ihnen ein ganz eigenthümliches, fast komisches Aussehen verliehen.

Die anderen vier Tanzmäuse ähnelten in ihrem Körperhabitus fast vollkommen den albinotischen Mäusen. Sie besaßen dieselbe spitze Schnauze und einen langen Körper. Nur die kleinen Flecke an Kopf und Hüfte bildeten einen sichtbaren Unterschied. Das eine Paar war viel weisser und besaß vier hellbraune Flecke, das andere deren fünf, die fast ganz schwarz waren. Auch ihrem Verhalten nach zeigten sie manche Unterschiede; ich bewahrte sie daher in gesonderten Käfigen. Nach dem Tode wurden ihre Köpfe auch in gesonderte Fläschchen gelegt. Leider entstand im letzten Augenblick eine Verwechslung der Flaschen und so zog ich es vor, sie zusammen an Rawitz zu senden.

Diese vier Tanzmäuse bildeten die erste Gruppe der von Rawitz untersuchten Tanzmäuse. Entsprechend den verschiedenen Befunden in den Verbildungen des Ohr-labyrinths sah sich dieser Forscher gezwungen, dieselben ebenfalls in zwei Untergruppen einzutheilen (Fig. 1 und 2 seiner Tafel).

Dies weist schon darauf hin, dass zwischen dem äusseren Aussehen der Thiere und den physiologischen Eigenthümlichkeiten ihrer Bewegungen¹⁾ einerseits, und den pathologischen Defecten ihrer

1) Siehe unten.

Bogengänge andererseits, ein bestimmter Zusammenhang bestand. Gleichzeitig legt diese anatomische Gruppierung auch Zeugnis ab, für die Vorzüglichkeit der Born'schen Platten-Modellirmethode und für die Sorgfalt, mit welcher Rawitz dieselbe angewendet hat.

Diese vier Tanzmäuse wichen am meisten von den früher von mir beobachteten ab: sie führten nur Solotänze aus, pflegten dabei die Schwänze nicht in die Höhe zu heben und nahmen auch sonst nicht die, den gemeinsamen Tänzen der japanischen Mäuse so eigenthümlichen Kopf- und Körperstellungen ein¹⁾. Sie tanzten auch viel mässiger, was Häufigkeit und Schnelligkeit anbetrifft. Diese Abweichungen mögen davon herrühren, dass alle vier Männchen waren; der geschlechtliche Reiz fehlte also beim Tanzen.

Dagegen weisen die folgenden Abweichungen sicherlich auf eine Verschiedenheit ihrer Abart oder Abstammung hin. Diese Tanzmäuse zeigten nicht das fortwährende Schnüffeln in der Luft, das von Rawitz sogenannte „Winden“ des Kopfes. Auch waren ihre Zickzackbewegungen viel weniger ausgedrückt. Dagegen bewegten sie sich nach vorwärts, ganz wie die anderen Tanzmäuse, nur in Halbkreisen und in diagonalen Richtungen. Die auffallendste Abweichung bestand aber darin, dass sie mehr oder weniger geschickt an dem dichtnetzigen Gitter der Käfigwände in verticaler Richtung zu klettern vermochten, wobei sie aber, ebenfalls, immer in Diagonalen oder in Halbkreisen sich aufwärts bewegten, so dass ihr Körper immer schief zu liegen kam.

Auf einem schief gestellten Holzbrett mit rauher Oberfläche suchten sie nicht hinaufzuklettern, und verblieben auch auf demselben ungerne, wenn sie zwangsweise hinaufgebracht wurden. Auf einem ähnlichen Holzbrett mit kleinen Querleisten bewegten sie sich, dagegen, ganz von selbst nach aufwärts; sie vermochten auch längere Zeit auf einer Leiste zu verharren. Auf einer 4 cm breiten Holzterrasse mit etwa 2 cm Steigung und mit Seitenwänden versehen, kletterten sie noch gerner herauf, wobei sie auf jeder Stufe zuerst die vier Pfoten heraufbrachten, ehe sie weiter hinaufstiegen. Sie kletterten auch bis nach oben hinauf (etwa 80 cm) und verweilten auf den Stufen mehrere Minuten lang. Das Hinabsteigen geschah mit derselben Vorsicht wie das Hinaufsteigen.

1) Siehe 5, S. 215 u. ff.

Im Gegensatz zu den früher beschriebenen Tanzmäusen, und auch zu den Mäusen der zweiten Gruppe, kehrten sie beim Absteigen vollständig um, so dass sie dabei den Kopf nach vorne hielten, und zwar gleichgültig, ob sie schnell herunterglitten oder langsam die Treppe hinabgingen. Die früheren Tanzmäuse glitten mehrmals mit dem Steiss nach vorn herab, also ohne sich umzudrehen.

Zwischen den beiden Paaren bestand in erster Linie der grosse Unterschied, dass das eine Paar (das hellere) nicht nur auf die Galtonpfeife reagierte, sondern dem Pfeifen sehr gern zuhörte. Sobald dasselbe erschallte, liefen die beiden Mäuse bis zur Ecke des Käfigs und verblieben mit ihren Schnäuzchen an die Wand gepresst, um dem Pfeifen besser zuzuhören. Das zweite Paar war vollständig taub und reagierte in keiner Weise auf die Pfeife.

Was die Bewegungsanomalien anbetrifft, so bestand zwischen beiden Untergruppen eher ein quantitativer als ein qualitativer Unterschied. Das dunklere Paar kletterte weniger geschickt und viel ungerner als das hellere Paar, führte dagegen die Tänze anhaltender und lebhafter aus.

Die beiden Paare vertrugen sich sehr gut miteinander, wie auch mit den drei Tanzmäusen der zweiten Gruppe. Ihre Käfige communicirten, sie besuchten sich gegenseitig, kehrten aber immer in ihre respectiven Käfige und kleine Holzkisten zurück, die ihnen als Schlafstellen dienten. Wie wir unten sehen werden, war das Verhalten der beiden Paare auch bei der Blendung ziemlich verschieden.

Weder diese Gruppe von Tanzmäusen, noch die andere, stiess je Schmerzensschreie aus, wie ich sie bei den früheren Mäusen hörte (5, S. 218). Sollten nur die Weibchen Stimme besitzen, oder sind die Männchen gegen Schmerz weniger empfindlich? Dies vermag ich nicht zu entscheiden.

Die zweite Gruppe von den drei Tanzmäusen zeigte in ihren Bewegungen fast sämtliche Eigenthümlichkeiten, welche ich bei den Mäusen vom Jahre 1899 beobachtet habe. Das „Winden“, die Zickzackbewegungen, die Vorwärtsbewegung in diagonaler Richtung oder in Halbkreisen, das Tanzen um die verticale Achse und das Manege-laufen u. s. w. Auch diese Mäuse führten nur Solotänze aus; nur waren die letzteren viel weniger anhaltend¹⁾. Alle diese Eigen-

1) Die Schnauzen bei den Tanzmäusen vom Jahre 1899 waren sichtlich breiter als bei diesen. Deren Köpfe schienen auch im Verhältniss zum kleinen

thümlichkeiten waren nur weniger scharf ausgeprägt, und zeigten diese Thiere nicht die grosse Unruhe, welche die früheren so sehr charakterisirte. Weder kletterten sie von selbst auf dem Gitter des Käfigs, noch vermochten sie sich auf schiefer Ebene festzuhalten. Sie glitten oft rücklings herunter. Auf der Holzterrasse mit Seitenwänden vermochten sie auch hinaufzukommen, und, da sie fortwährend Fluchtversuche machten, so kamen sie mehrmals ziemlich hoch hinauf.

Auf die Galtonpfeife zeigten sie keine Reaction.

An sämmtlichen Tanzmäusen habe ich am Tage, wo sie getödtet werden sollten, Blendungsversuche durch Verschluss der Augen mit Wattetampons und Collodium gemacht. Das Verhalten der Tiere war dabei sehr verschieden. Nur zwei Tanzmäuse der zweiten Gruppe zeigten das gleiche Verhalten wie die Tanzmäuse vom Jahre 1899. Sie führten dieselben heftigen Zwangsbewegungen um alle möglichen Achsen aus, schlugen dabei Purzelbäume nach vorne und nach hinten, schnellten mehrmals in die Höhe, überschlugen sich in der Luft und fielen dabei häufig auf den Rücken, führten Rollbewegungen aus u. s. w. (s. 5, S. 222). Sie gelangten nur zufällig zur Ruhe, wenn sie an eine Wand stiessen, stemmten sich dann mit dem Rücken an dieselbe und blieben einige Zeit unbeweglich.

Die dritte Maus dieser Gruppe (die vor mehreren Wochen bei einem Fluchtversuch ein Bein in das Gitter eingeklemmt hatte, und dabei eine Hinterpfote einbüsste, was sie übrigens, nach spontaner Heilung, nicht an der Ausführung des Solotanzes hinderte) zeigte ein abweichendes Verhalten bei der Blendung. Sie überkugelte auch mehrmals sofort nach der Blendung und führte einige Rollungen um die Längsachse aus, blieb aber dann unbeweglich liegen, meistens auf dem Rücken oder auf der einen Seite. Nur wenn sie von einer anderen Maus beim Laufen einen Stoss erhielt, verfiel sie wieder in Zwangsbewegungen.

Von der ersten Gruppe zeigten die beiden Mäuse, welche auf die Pfeife reagirten, ein ganz abweichendes Verhalten: sie liefen gleich nach der Blendung fort, als wäre nichts geschehen¹⁾, höchstens

Rumpf grösser zu sein und gleichen kleinen Hämmerchen, die fortwährend in Bewegung sind.

1) Ein ähnliches Verhalten beobachtete ich im Jahre 1899 an zwei geblendeten albinotischen Mäusen.

zeigten sie ein gewisses Zögern beim Umkehren und Unsicherheit beim Anstossen an irgend einen Widerstand. Sie beruhigten sich meistens in letzterem Falle und blieben stehen.

Die beiden anderen (dunkleren) Tanzmäuse blieben zuerst unbeweglich, stemmten sich auf ihren Hintertheil und suchten mit den Vorderpfoten die Wattetampons loszureissen. Wenn sie dabei umfielen, führten sie einige Zwangsbewegungen aus. Nur beim schnellen Laufen traten die letzteren manchmal von Neuem auf, erreichten aber nie, weder die Heftigkeit, noch die Mannigfaltigkeit der Bewegungen der zweiten Gruppe.

Sämmtliche Thiere wurden etwa zehn Stunden nach der Blendung getödtet. In der Zwischenzeit trat keinerlei auffallende Veränderung in ihrem Verhalten ein.

3. Zusammenhang der physiologischen Beobachtungen mit den anatomischen Befunden.

In meiner ersten Mittheilung über die japanischen Tanzmäuse musste ich davon Abstand nehmen, meine physiologischen Beobachtungen mit den anatomischen Befunden von Rawitz in näheren Einklang zu bringen. Zwischen den Bewegungseigenthümlichkeiten seiner Mäuse und denen, die ich bei den meinigen wahrgenommen habe, zeigte sich zwar eine grosse Uebereinstimmung in den Hauptzügen. Dies berechtigte dennoch nicht, Sectionsbefunde der einen Thiere auf die Lebensphänomene der anderen, ohne Weiteres, zu übertragen.

Zeigte ja schon die erste Untersuchung von Rawitz, dass die Verbildungen des Ohrlabyrinths nicht bei allen seinen Thieren genau die nämlichen waren. Bei Gelegenheit eines Besuchs in Berlin, wobei Rawitz die Freundlichkeit hatte, mir seine Präparate zu demonstrieren, konnte ich mich durch Augenschein von dieser Thatsache überzeugen. (Ich vermochte bei dieser Gelegenheit mich von der Vollkommenheit der plastischen Reconstruction nach der Modellirplattenmethode von Born zu überzeugen.) Daher begnügte ich mich, die wichtige von Rawitz festgestellte Thatsache, dass Tanzmäuse, die nur ein functionsfähiges Bogengangpaar besitzen, sich nur in einer Richtung des Raumes zu bewegen vermögen, in ihrer allgemeinen Bedeutung zu verwerthen. Jetzt liegen aber anatomische Untersuchungen von zwölf japanischen Tanzmäusen vor, von denen ich selbst sieben zu be-

obachten und auf ihre Bewegungseigenthümlichkeiten zu prüfen Gelegenheit hatte.

Der Versuch ist also jetzt berechtigt, diese Eigenthümlichkeiten mit den Verbildungen der Bogengänge in näheren Zusammenhang zu bringen.

Bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse über die Verrichtungen des Ohrlabyrinths muss dabei in erster Linie geprüft werden, inwiefern sich, zwischen den Ergebnissen der experimentellen Eingriffe an den einzelnen Bogengängen und den, an Tanzmäusen gemachten Beobachtungen, eine Uebereinstimmung feststellen liesse.

Rawitz hat seine Ergebnisse in der letzten Arbeit folgendermaassen resumirt:

„. . . . Dass sich hochgradige Abweichungen von der Norm bei den Bogengängen finden und dass der obere noch am wenigsten von ihnen betroffen ist, ist ebenfalls überall zu constatiren. Aber die Grade der Veränderungen, die Art, wie die Verwachsungen zwischen den einzelnen Bogengängen aussehen und zwischen welchen Bogengängen sie vorkommen: darin zeigt sich eine beträchtliche Varietät Es ergibt sich daraus, dass die Hauptveränderungen am äusseren Bogengange stattgefunden haben; sie können von der einfachen Reduction in der Grösse bis zum völligen Verluste der Selbstständigkeit gehen. Man kann geradezu sagen, dass die Thiere, deren Bogengangapparat in Taf. I Fig. 2 abgebildet ist, in Wahrheit nur zwei Bogengänge besessen haben.“

Ich erinnere daran, dass diese Fig. 2 des Ohrlabyrinths von der einen Unterabtheilung der ersten Gruppe meiner Tanzmäuse herrührt (s. oben S. 428). „Der hintere Bogengang zeigt etwas weniger beträchtliche Veränderungen, doch sind diese immerhin auffällig genug, namentlich desswegen, weil er vielfach keine Ampulle hat“ (4, S. 175—176).

Die allen diesen Tanzmäusen gemeinschaftliche Bewegungsanomalie bestand in den kreis- oder halbkreisförmigen Drehungen in einer horizontalen Ebene um ihre eigene, oder um eine andere beliebige, verticale Achse. Ebenso allgemein, wenn auch in verschiedenen Graden, war die Unfähigkeit aller dieser Tanzmäuse, sich in gerader Linie vorwärts zu bewegen; sie liefen in Halbkreisen oder in diagonalen Richtungen, oder führten die bekannten zickzackförmigen Bewegungen aus.

Endlich, konnten einige dieser Tanzmäuse, und darunter die zwei, von denen die Fig. 2 der Taf. 1 herrührt, sich auch in verticaler

Richtung bewegen, thaten dies auch gerne, aber immer, ohne die gerade Linie einzuhalten.

Erinnern wir nun zum Vergleiche an die hauptsächlichsten Bewegungsstörungen, welche Verletzungen oder Durchschneidungen der einzelnen Bogengangpaare in meinen Versuchen zu erzeugen pflegten.

Um Missverständnissen vorzubeugen, soll hier erinnert werden, dass, in meinen Schriften ich mich bisher derselben Bezeichnungen der Canäle bedient habe, wie Flourens: horizontale, untere Verticale und obere oder vordere Verticale; Rawitz bedient sich der neueren Nomenclatur: äussere, hintere und obere Canäle. Die beiden Nomenclaturen sind rein anatomische und hatten auch ihre Berechtigung, so lange man die physiologische Bedeutung der eigenthümlichen Lagerung dieser Canäle nicht kannte. Jetzt müssen die Canäle, entsprechend ihrer gegenseitigen Lagerung in drei senkrecht zu einander stehenden Ebenen, als horizontale, verticale und sagittale bezeichnet werden. Das Entscheidende für die Verrichtungen der Bogengänge ist, nämlich, nicht ihre Lagerung in Bezug auf die Schädellachsen, — die übrigens nicht bei allen Wirbelthieren genau dieselbe ist, — sondern die Thatsache, dass sie ein rechtwinkliges Coordinatensystem mit einander bilden¹⁾.

Bei den bevorstehenden Citaten, sowie auch bei der folgenden Discussion werde ich daher nur die neuen, schon in der letzten Arbeit erläuterten Bezeichnungen (8, S. 577) gebrauchen.

Die Durchschneidung der beiden horizontalen Canäle ruft bei allen Thieren, an denen von mir experimentirt wurde, Tauben, Fröschen und Kaninchen, Bewegungen in der Ebene der durchtrennten Canäle, also um eine verticale Achse, hervor. Die Bewegungen erstrecken sich auf die Augäpfel, den Kopf und den Rumpf der Thiere. Sie sind aber bei den genannten Thierarten nicht mit derselben Intensität in den drei Körpertheilen ausgesprochen. Da die Tauben die am häufigsten für solche Versuche gebrauchten Thiere und auch am leichtesten dem Operiren an den einzelnen Bogengängen zugänglich sind, so wollen wir uns hauptsächlich an die an ihnen beobachteten Bewegungsstörungen halten.

1) Was deren Stellung zu den benachbarten Organen betrifft, so ist die zum äusseren Gehörorgan, sowie zu den beiden Augäpfeln schon viel wichtiger als zu den Achsen des knöchernen Schädels. Ich werde im nächsten Theil dieser Untersuchungen noch auf diese Verhältnisse näher zurückkommen.

Die Kopfbewegungen spielen bei den Tauben die Hauptrolle. Diese Bewegungen sind pendelartig und werden mit zunehmender Heftigkeit fortgesetzt, bis sich zu ihnen Körperbewegungen hinzugesellen, die in heftigen Manöverbewegungen bestehen. Die Thiere laufen in Kreisen um eine imaginäre verticale Achse herum.

Bei Durchschneidungen der beiden vertikalen Canäle geschehen die Kopfbewegungen um eine transversale, statt um eine verticale Achse. Der Kopf wird von oben nach vorne und unten, und dann von vorne und unten nach oben und hinten geschleudert.

Die Bewegungen des Gesamtkörpers bestehen darin, daß die Tauben Purzelbäume von vorne nach hinten um den Schwanz schlagen.

„Analysirt man diese Purzelbäume genauer, so überzeugt man sich leicht, daß sie in folgender Weise hervorgerufen werden. Der Körper der Taube wird von unten nach oben geschnellt, wobei er in eine fast verticale Stellung geräth, und gewissermaßen auf den Schwanz zu sitzen kommt; da aber zu gleicher Zeit die von unten nach oben erfolgenden Kopfbewegungen fort dauern, wird der ganze Körper nach hinten mitgerissen; die Taube vollendet meistens den Purzelbaum und fällt auf den Rücken. Wie man sieht, vollzieht sich die Hauptbewegung des Körpers in einer verticalen, dem hinteren Bogengang parallelen Ebene.“ (6, S. 302.)

Etwas complicirter erscheinen die Verhältnisse bei Durchschneidungen der beiden sagittalen Canäle.

„Sobald man diesen sagittalen Canal auf der einen (linken)¹⁾ Seite durchschneidet, führt die Taube eine oder zwei Kopfbewegungen aus, die von hinten und rechts nach vorne und links gerichtet sind oder vice versa; diese Bewegungen erinnern an die pendelnden Kopfbewegungen einherschreitender Tauben, nur erfolgen dieselben nicht in der geraden Richtung von hinten nach vorn, sondern in einer diagonalen Ebene. Die Durchschneidung des correspondirenden Canals der anderen Seite ruft die gleichen Kopfbewegungen hervor, jedoch in viel heftigerer und anhaltender Weise“ (6, S. 301.)

Bekanntlich entspricht die Ebene des sagittalen (oberen) Bogengangs nicht der sagittalen Achse des Schädels; sie verläuft diagonal zu der Medianlinie von hinten nach vorne und nach aussen, — etwa in der Richtung des entsprechenden Augapfels.

1) Ich operirte die Tauben, die nur mit der linken Hand fixirt waren, frei mit der rechten Hand; daher kam es, daß in allen meinen Versuchen die linken Bogengänge zuerst durchschnitten wurden.

Dementsprechend sind auch die in der Ebene dieses Canals stattfindenden Kopfbewegungen ebenfalls diagonal gerichtet. Wenn nun auch der entsprechende Canal der anderen Seite durchgeschnitten wird, so finden die heftigen Kopfbewegungen abwechselnd in der Ebene des einen oder des anderen Canals statt, wobei die ∞ -Bewegungen entstehen, von denen ich mehrmals gesprochen habe. „Der Körper hat die Neigung, nach vorne umzufallen; aber durch die heftigen Pendelbewegungen des Kopfes mit fortgerissen, schießt er über das Ziel hinaus und schlägt häufig einen Purzelbaum um den Kopf“ (6, S. 302).

Mit einem Worte, die nach Durchschneidung oder Zerstörung je zweier symmetrischer Bogengänge bei den Tauben auftretenden Kopf- und Körperbewegungen vollziehen sich in der Ebene der operirten Canäle. „Dieses Gesetz, schrieb ich, ist ein absolutes und gestattet keinerlei Ausnahme.“

Schon Flourens hat in der classischen Beschreibung seines Versuchs hervorgehoben, dass die Richtung, in welcher die Bewegungen des durchgeschnittenen Canals stattfinden, identisch mit der dieses Bogengangs ist.

Die wenigen Experimentatoren, welche es nicht scheuten, an den einzelnen Bogengängen der Tauben zu operiren, haben die nämliche Gesetzmässigkeit der Kopf- und Körperbewegungen beobachtet (Curschmann, Spamer, Bornhardt u. A.).

Die Versuche an Fröschen und an Kaninchen haben im Allgemeinen die Vollgültigkeit dieses Gesetzes auch für diese Thiere gezeigt. Beim Frosche sind die durch Verletzungen der einzelnen Bogengänge erzeugten Störungen besonders scharf in den Bewegungen des Rumpfes ausgeprägt. Die bekannte Kopfverdrehung kommt bei Verletzungen beliebiger Bogengänge vor (7, Kap. VII)¹⁾.

Beim Kaninchen ist die Gesetzmässigkeit, mit welcher die Bogengänge die Bewegungen beherrschen, darum von besonderer Wichtigkeit, dass bei befestigtem Kopf und Rumpf, sie sich in ganz evidenter Weise in den nystagmischen Bewegungen der Augäpfel ausdrückt. Diese Bewegungen werden ebenfalls in Ebenen ausgeführt, die genau durch die Wahl der gereizten Bogengänge bestimmt werden.

Bei der Uebertragung dieser experimentellen Erfahrungen auf

1) Die in aufrechter Stellung im Wasser waltzirenden Frösche, welche Solucha und ich zu erzeugen pfl egten, erinnern am meisten an die Drehungen der japanischen Tanzmäuse (siehe 6, S. 264 u. 283).

die Beobachtungen an den Tanzmäusen fällt sofort die eine volle Uebereinstimmung auf: Drehungen um verticale Achsen, Manegebewegungen in der horizontalen Ebene, pendelartige Schwingungen des Kopfes nach rechts und links werden künstlich durch Zerstörungen der horizontalen Bogengänge erzeugt. Die Tanzmäuse, bei denen die gleichen Bewegungen vorherrschend sind, zeigen nach den Befunden von Rawitz ihre Hauptverkrüppelungen eben an den Horizontalcanälen, — Verkrüppelungen, die „bis zum völligen Verluste ihrer Selbstständigkeit gehen“.

Die angeborenen pathologischen Verbildungen des Ohrlabyrinths, unbekanntem Ursprungs, welche die constanteste und wichtigste Reihe der eigenthümlichen Bewegungen der Tanzmäuse erzeugen, wirken also genau nach dem physiologischen Gesetz, das ich, auf Grundlage zahlreicher experimenteller Untersuchungen, im Jahre 1878 abgeleitet habe.

Abgesehen von der Bedeutung dieser thatsächlichen Bestätigung einer der Grundlagen meiner Lehre von den Verrichtungen der Bogengänge, sind diese anatomischen Befunde noch von grossem Interesse für das Verständniss des inneren Mechanismus dieser Verrichtungen. Sie zeigen, dass die hauptsächlichsten Bewegungen der Tanzmäuse — sowohl die willkürlichen als die gezwungenen — in der Ebene des am meisten verkrüppelten, des fast völlig abwesenden Bogengangpaares geschehen. Mit anderen Worten, dass deren Richtungen durch die Functionsunfähigkeit derjenigen Bogengänge erzeugt werden, deren normale Function darin besteht, die Bewegungen in diesen Richtungen zu bestimmen und zu reguliren.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man versucht sein, einen Widerspruch darin zu finden, dass die Thiere gezwungen sind, sich in der Richtung des abwesenden Bogengangs zu bewegen. Thatsächlich besteht aber keiner; haben ja sämtliche experimentelle Ergebnisse an den Bogengängen zur Evidenz gezeigt, dass es die Zerstörung oder die Durchschneidung der Bogengänge ist, welche die heftigen und anhaltenden Zwangsbewegungen in der Richtung ihrer Ebene veranlassen, dass es also der Ausfall ihrer Functionen ist, das, wie Curschmann zuerst sich ausdrückte,

dieses Phänomen erzeugt. Die künstliche Erregung der Bogengänge ruft nur einzelne Bewegungen¹⁾ und zwar in derselben Ebene hervor, aber in entgegengesetztem Sinne der Richtung²⁾. Nur weil die Durchschneidung eines Bogenganges im Beginne eine solche Erregung zu erzeugen pflegt, machte es so lange Schwierigkeiten, die wahre Natur der Flourens'schen Versuche richtig zu erkennen.

Schon bei Gelegenheit meiner ersten Untersuchungen über das Ohrlabyrinth wurde ich auf die hemmenden Einflüsse, die die Bogengangerregungen auf die Auslösung von Bewegungen ausüben, aufmerksam gemacht. Dadurch vermochte ich allmählich zu einer richtigen Auffassung des Mechanismus der Labyrinthfunctionen zu gelangen. In meinen letzteren Arbeiten (7, 5 und 8) habe ich auch mehrmals darauf hingewiesen, dass schon Flourens die richtige Art und Weise geahnt hat, wie die Bogengänge die Bewegungsrichtungen beherrschen, und dass insbesondere Chevreul klar diese Auffassung vertreten hat: „. . . il faut les considerer (les canaux) non comme des organes qui produisent les phénomènes en question, mais comme des organes qui les empêchent, au contraire, de se manifester“.

Der Mechanismus dieser hemmenden Einflüsse wurde in meiner Arbeit „Ohrlabyrinth, Raumsinn und Orientierung“ (5) auf den S. 225—228 und 286 u. f. ausführlicher auseinandergesetzt. Es wäre überflüssig, hier darauf nochmals zurückzukommen. . . . „Die Wirkungen solcher Reize, welche die Hemmungen beseitigen, könnte man sich vorstellen etwa wie eine plötzliche Ausschaltung von Widerständen in einem Rheochord durch Bildung einer Nebenschliessung. Die Richtung, in welcher die ausgelöste Bewegung stattfindet, wird durch die Natur des Bogenganges bestimmt, dessen hemmende Wirkungen beseitigt werden“ (5, S. 288).

Die künstlich erzeugte Abwesenheit der hemmenden Wirkungen des einen Bogengangpaares bei Thieren, deren zwei übrigen Bogengangpaare intact geblieben seien, genügt, um Tage, ja Wochen lang, die Thiere zu zwingen, sich nur in der

1) Hält diese Erregung längere Zeit an, wie in meinen Versuchen über den Einfluss der Bogengangreizung auf die Augenbewegungen (6, S. 265), so erhalten die Bewegungen einen tetanischen oder klonischen Charakter, hören aber immer mit der Reizung auf.

2) Siehe 8, S. 583.

Ebene dieses zerstörten Bogengangpaares zu bewegen, etwa wie die Bildung einer Nebenschliessung von geringem Widerstande, oder wie die plötzliche Ausschaltung stärkerer Widerstände, die elektrischen Ströme von den übrigen Leitern ablenken, und sie zwingen, die Wege des geringsten Widerstands einzuschlagen.

Bei den Tanzmäusen sind nun die Verhältnisse nicht ganz so einfach. Ihre zwei anderen Bogengangpaare sind meistens nicht normal. Dem Anscheine nach ist nur das sagittale Bogengangpaar annähernd gut erhalten. Das Verticale ist häufig stark verbildet, und nur ausnahmsweise, wie in der Fig. 2, noch sichtlich functionsfähig. In der einen Untergruppe meiner Tanzmäuse fand Rawitz sogar eine vollständige Abwesenheit der Ampulle und der Crista der verticalen Canäle (4, S. 113, Taf. I Fig. 1).

Die anomalen Verwachsungen der knöchernen und häutigen Canäle untereinander, sowie die Abweichungen von ihrer normalen Lagerung¹⁾ könnten schon genügen, um ein normales Functioniren der übrigen vier Bogengänge zu vereiteln.

Die völlige Verkrüppelung der horizontalen Bogengangpaare bei den Tanzmäusen vermag dennoch die vom Willen ausgelösten, oder von anderen Quellen herstammenden Reize zu zwingen, die Nervenbahnen, die von den erhaltenen Bogengängen beherrscht werden, zu vermeiden, wo die hemmenden Widerstände noch zu stark zu sein scheinen.

Die anderen Eigenthümlichkeiten der Bewegungen bei den Tanzmäusen äussern sich durch die Vorwärtsbewegung in Halbkreisen oder in Diagonalen, und in der Unmöglichkeit, die gerade Richtung einzuhalten. Rührten diese Eigenthümlichkeiten ebenfalls von der Abwesenheit der horizontalen Bogengänge her, also von der Verirrung der Willensimpulse auf die Nervenbahnen, die die Bewegungen nach rechts oder nach links beherrschen, — wie dies etwa bei den Kopfnystagmus der operirten Thiere der Fall ist, — oder hängt das Laufen in Halbkreisen von anderen Gründen ab?

Berücksichtigt man die Thatsache, dass es sich dabei nur um willkürliche Bewegungen handelt, und erwägt man die Erklärung, die ich von dem Ursprung der Vorstellung von der geraden Linie gegeben habe (siehe 8), so muss man der letzteren Alternative

1) Es ist von Rawitz die interessante Thatsache constatirt worden, dass diese Abweichungen in Winkeln von 45° oder 90° geschehen.

den Vorzug geben. Das harmonische Zusammenwirken des Ohr-labyrinths mit dem Gesichtsorgan, welches die Kenntniss der geraden Linie bedingt, — muss ja bei diesen Thieren gestört sein, und zwar nicht nur allein in Folge der Verkrüppelung der Bogengänge, — sondern auch, wegen der höchst wahrscheinlichen Veränderungen in den Fasern der Vestibularnerven und in den centralen Gebilden, welche sie mit Fasern des oculomotorischen Nerven verbinden.

Das „Winden“ der Thiere dient ihnen eben dazu, um sich besser zu orientiren, wenigstens, um den geradesten oder den kürzesten Weg leichter finden zu können.

Die Ebenen der sagittalen Bogengänge sind bekanntlich nicht zu einander parallel. Sie bilden in ihrer Verlängerung nach hinten einen Winkel, den die sagittale Achse des Schädels schneidet.

Damit die Vorwärtsbewegung in gerader Richtung möglich sei, ist auch eine gewisse Congruenz der in den beiden entsprechenden Ampullen dieser Bogengänge stattfindenden Erregungen erforderlich.

Wird nun eine derartige Verschmelzung irgendwie gestört, so muss das Thier bei der willkürlichen Vorwärtsbewegung abwechselnd in der Richtung des einen oder des anderen Bogengangs laufen. In dieser Weise könnten die Zickzackbewegungen und das Vorwärtslaufen der Tanzmäuse in diagonaler Richtung also ganz befriedigend erklärt werden.

Zu Gunsten eines solchen Ursprungs des Vorwärtslaufens in diagonaler Richtung scheint auch die Thatsache zu sprechen, dass die Tanzmäuse der ersten Gruppe, bei denen die Zickzackbewegungen des Kopfes nur sehr schwach ausgedrückt waren, meistens sich nur in diagonaler Richtung bewegten. Auch beim Klettern an dem Käfiggitter folgten sie nie der geraden verticalen Richtung; ihre Körperstellung war immer etwas schief zur Verticale.

1) Alexander und Kreidl (8) vermutheten ganz mit Unrecht ihre Versuche, die Tanzmäuse in einem Gang laufen zu lassen, widersprechen meiner Auffassung des Zickzacklaufens. Nun habe ich schon ja dasselbe beobachtet (5, S. 219). Die Tanzmäuse können auch an einer Wand entlang geradeaus laufen; natürlich wird dies ihnen noch viel leichter sein, wenn sie zwischen zwei Wänden laufen, die in ihrem Gesichtskreis liegen, besonders wenn sie einer Gefahr zu entlaufen suchen. Den Thieren fehlt eben nicht die Fähigkeit, die nöthigen Muskeln zum Geradelaufen zu coordiniren, sondern die Möglichkeit, die gerade Richtung zu erkennen.

Viel schwieriger ist es, die Befunde von Rawitz bei der zweiten Untergruppe der ersten Reihe (Fig. 1) mit der Fähigkeit der betreffenden Tanzmäuse, sich ziemlich gut in der verticalen Richtung zu bewegen, in Zusammenhang zu bringen.

Die Schwierigkeit wird noch verstärkt dadurch, dass durch die Vermischung der vier Köpfe bei deren Versendung nach Berlin, es unmöglich war, festzustellen, ob die Fig. 2, — d. h. die anscheinend functionsfähig erhaltenen verticalen Bogengänge, — sich auf das viel hellere Paar der Tanzmäuse bezieht, welches der Galtonpfeife so gerne zuhörte. Wahrscheinlich ist es schon, dass diese Mäuse, welche sich ihrem Habitus nach den albinotischen am meisten näherten, auch, dank dem ziemlich gut erhaltenen verticalen Bogengang, die Möglichkeit hatten, bei Willensimpulsen die verticale Richtung einzuschlagen.

Insofern hätte sich also an diesem Paar meine am 7. August 1900 gemachte Voraussetzung jedenfalls bestätigt (siehe oben S. 428).

Wie aber ist es mit der Untergruppe, wo die Ampullen der verticalen Bogengänge ganz zu fehlen schienen, und die Mäuse sich dennoch aufwärts zu bewegen vermochten? Zwischen den Befunden der Fig. 1 und 2 besteht ein Gegensatz, der sich sehr schwer erklären lässt. Möglich, dass mir einige Eigenthümlichkeiten ihrer Verticalbewegungen entgangen sind.

Man darf übrigens auch keine zu vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Folgen genau begrenzter Zerstörungen der Bogengänge und den Erscheinungen erwarten, die bei angeborenen pathologischen Verbildungen derselben beobachtet werden. Schon darum nicht, weil ja bei den Tanzmäusen sicherlich auch die Stämme und die Centralorgane des Raumnerven sich nicht in normalem Zustand befinden können.

Es darf schon als ein im hohen Grade befriedigendes Ergebniss erscheinen, dass in den Hauptzügen so viele Uebereinstimmungen zwischen den Bewegungsanomalien der so verschiedenen Thiere, mit solcher Evidenz, nachgewiesen werden konnten.

Noch auf eine Uebereinstimmung will ich aufmerksam machen, die bei meiner ersten Mittheilung über die japanischen Tanzmäuse mir entgangen war. Es handelt sich um die so gewaltigen Bewegungsstörungen, die bei der plötzlichen Blendung der Thiere beobachtet werden, und die ich bei zwei Mäusen der zweiten

Gruppe ebenfalls in derselben Form auftreten sah. „Das Thier lieferte“, schrieb ich, „das bekannte Bild der Tauben oder Frösche, denen man auf beiden Seiten plötzlich sämtliche Bogengänge zerstört“ (5, S. 224). Um sich davon zu überzeugen, genügt es, das Bild, das ich in der Arbeit vom Jahre 1878 (6, S. 302) von den Thieren entworfen habe, denen sämtliche Bogengänge gleichzeitig zerstört wurden, zu analysiren.

Es ist mir bei den Blendungsversuchen an den Tanzmäusen ganz aus dem Gedächtniss entfallen, dass ich schon früher Blendungsversuche an Tauben mit zerstörten sechs Bogengängen ausgeführt habe, die absolut das gleiche Resultat ergeben haben, wie die Blendung der Tanzmäuse.

Nachdem ich in der citirten Arbeit die Erscheinungen beschrieben habe, die 5—10 Tage nach der Operation auftreten, als die Taube sich zu erholen anfängt und das Gehen von Neuem zu erlernen sucht, sagte ich: „Während dieses Erlernens bedarf die Taube der Mitwirkung ihrer übrigen Sinnesorgane, besonders des Sehorgans.“

„Die Bedeckung der Augen mittelst einer kleinen, der Taube über den Kopf gezogenen Capuze genügte, um sie augenblicklich alle noch so unreifen Erziehungsfrüchte einbüssen zu lassen: sie verfällt wieder in den Zustand, in welchem sie sich die ersten Tage nach der Operation befand“ (S. 303), d. h. also, die heftigen und so charakteristischen Zwangsbewegungen treten von Neuem auf.

4. Analogien und Gegensätze zwischen den Bewegungen der Tanzmäuse und denen der Neunaugen.

Die grossen Analogien, welche sich zwischen den beobachteten Bewegungserscheinungen bei Tanzmäusen und denen bei frisch an dem Labyrinth operirten Thieren herausgestellt haben, sprechen in ganz zwingender Weise zu Gunsten des pathologisch-traumatischen Ursprungs der Verbildungen, die Rawitz bei den Tanzmäusen beschrieben hat. Wie dieser Forscher mit Recht hervorgehoben hat, spricht auch die grosse Variabilität in dem Grade der Verbildungen dafür, dass man es hier mit Krankheitsbildern zu thun hat.

Die japanischen Tanzmäuse können daher jetzt nicht mehr als eine natürliche Mäusevarietät betrachtet werden, wie man dies vor

den letzten anatomischen Untersuchungen von Rawitz anzunehmen geneigt war. Die Analogie mit den Neunaugen, die von Natur aus nur zwei Bogengangpaare besitzen, auf welche ich in meiner ersten Untersuchung über die japanischen Tanzmäuse hingewiesen habe, ist also in der Wirklichkeit eine ziemlich beschränkte. Es ist schon ganz richtig, dass die Neunaugen mit nur zwei Bogengangpaaren sich nur in zwei Richtungen des Raumes zu bewegen vermögen, sowie dass Tanzmäuse, die nur ein Bogengangpaar in annähernd functionsfähigem Zustande besitzen, sich in einer Richtung bewegen. Es ist ferner richtig, dass die einen wie die anderen Thiere nicht im Stande sind, die gerade Richtung einzuhalten.

Die Analogie hört aber auf, sobald man den Mechanismus zu zergliedern sucht, durch welchen die geringe Zahl der Bogengänge die Richtungen einschränkt, in denen die Thiere sich bewegen können. Die Neunaugen vermögen sich nur in zwei Richtungen des Raumes zu bewegen, weil sie normaler Weise nur im Besitze von zwei Bogengangpaaren sind, also nur zwei Richtungen kennen¹⁾. Die Tanzmaus dagegen ist gezwungen, bei voller Verkrüppelung ihrer horizontalen

1) Bei meinen Versuchen an Neunaugen im Jahre 1877 besass ich nur eine beschränkte Zahl dieser Thiere und war gezwungen, als Aquarium, meine Badewanne zu benutzen. Die Bestimmung der beiden Bewegungsrichtungen, deren die Neunaugen fähig sind, konnte nur in engen Grenzen geschehen. So entging mir das plötzliche Sinken der Thiere zum Boden, wenn sie keinen Halt haben, d. h. ihre Unfähigkeit sich in der Höhe zu erhalten. Diese Erscheinung wurde zuerst von J. Steiner (11) beobachtet. Er schreibt diese Unfähigkeit dem Mangel der beiden Flösse zu, was, wie ich schon anderweitig hervorgehoben habe, nicht im Geringsten die Möglichkeit ausschliesst, dass die beschränkte Zahl ihrer Bogengänge dabei dennoch bestimmend ist (7, S. 95). Sind die Neunaugen im Stande, von selbst sich vom Boden nach aufwärts zu bewegen? Von der Entscheidung dieser Frage wird die Möglichkeit abhängen, die physiologische Bestimmung ihrer vorhandenen Bogengänge genauer festzustellen, als dies bis jetzt geschah. Retzius hat aus anatomischen Gründen die Gänge als *Canalis semicircularis anterior s. sagittalis* und als *C. semic. posterior s. frontalis* aufgefasst. Auf Grund der Bewegungsstörungen nach der Durchschneidung dieser beiden Canäle habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dieselben entsprächen eher den sagittalen und horizontalen Bogengängen. Sollte sich bestätigen, dass die Neunaugen die Fähigkeit nach oben sich zu bewegen nicht besitzen, so würde dies zu Gunsten meiner Anschauung entscheiden, nämlich, dass die fehlenden Canäle die verticalen (hinteren) sind. Erneuerte physiologische Beobachtungen werden allein über die anatomische Natur dieser Bogengänge entscheiden können.

Bogengänge sich vorzugsweise in der Ebene dieses functions-unfähigen Bogengangpaares zu bewegen, weil durch den Ausfall der Hemmungen, die normal von diesem Canalpaar ausgingen, die Willensimpulse sich vorzugsweise in den Nervenbahnen, die von ihm beherrscht wurden, verbreiten müssen.

Der Unterschied ist also im Grunde viel wesentlicher, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Bei den Neunaugen functioniren also jedenfalls die beiden Bogengangpaare ganz in derselben Weise, wie dies bei den Wirbelthieren mit drei Bogengängen der Fall ist. Nur sind die centralen Organe sowohl als die Leitungsbahnen und Verbindungen zwischen den vestibular- und den oculomotorischen Nerven beim Petromyzon auf ein Zweibogensystem eingerichtet. Als Thiere mit einem Bogengangpaare, deren Bewegungsanomalien ihrem inneren Mechanismus nach, mit denen der Neunaugen als analog betrachtet werden könnten, dürfen nur die *Myxine* gelten. Leider besitzen wir, meines Wissens, bis jetzt keinerlei Angaben über die Bewegungen dieser Thiere.

5. Die Bedeutung der Beobachtungen an den Tanzmäusen für die Physiologie des Raumsinns.

In seiner letzten Schrift (4, S. 172) sagt Rawitz: „Durch die in dieser Arbeit mitgetheilten anatomischen Thatsachen erledigen sich von selbst die Experimente, Kritiken und Zweifel in den Artikeln der Herren Alexander und Kreidl und des Herrn Panse. Auf die Publicationen dieser Autoren näher einzugehen ist daher unnöthig.“

Die hier mitgetheilten physiologischen Beobachtungen und Experimente, ausgeführt im Sommer 1900, zeigen, dass die, später von mehreren Seiten veröffentlichten Abweichungen, in dem Verhalten der japanischen Tanzmäuse von dem früher beschriebenen, keineswegs für mich überraschend waren. Auch haben Alexander und Kreidl keine neuen Thatsachen bekannt gemacht, die irgendwie gegen die Deutung gesprochen hätten, die ich in meiner betreffenden Arbeit für die Bewegungsanomalien der Tanzmäuse gegeben habe.

Der in den vorangehenden Abschnitten dargelegte Zusammenhang zwischen den physiologischen Thatsachen und den bei denselben Thieren constatirten anatomischen Befunden kann darüber keinerlei Zweifel lassen. Es sollen aber hier einige Worte über die wahre

Bedeutung der an den Tanzmäusen gemachten Beobachtungen für meine Lehre von dem Raumsinn gesagt werden.

Nur ein volles Missverständniß der thatsächlichen Verhältnisse konnte bei den soeben citirten Autoren die Hoffnung aufkommen lassen, meine Raumtheorie würde umgestürzt werden, wenn es ihnen gelingen sollte, bei den japanischen Tanzmäusen ein normales Ohr-labyrinth nachzuweisen.

Meine Lehre von den Verrichtungen des Ohrlabrynth als Sinnesorgans für die Orientirung und für die Vorstellungen des dreidimensionalen Raumes ist nach unzähligen Versuchsreihen, die mehrere Jahre dauerten, schon im Jahre 1878 auf unerschütterlichen Grundlagen errichtet und entwickelt worden. Die seitdem von mir und von anderen Forschern ausgeführten Untersuchungen haben zahlreiche und werthvolle Bestätigungen für die Richtigkeit meiner Lehre geliefert. Sogar die jahrelangen Auseinandersetzungen mit den Gegnern meiner Lehre, und Vertretern der Goltz-Mach-Breuer'schen Hypothesen, sind für die Physiologie des Raumsinns nicht unfruchtbar geblieben. Sie haben mehrere meiner früheren Ansichten durch die erforderlichen Kontrolversuche präcisirt und erweitert. Auch haben sie mir erlaubt, einige nebensächliche Details meiner Lehre zu corrigiren.

Die schöne Entdeckung von Rawitz, dass Verbildungen des Gehörorgans, sowohl der Schnecke als des Ohrlabrynth, bei den japanischen Tanzmäusen bestehen, sowie seine Beobachtungen ihrer Bewegungsanomalien lieferten einen neuen Beweis der Richtigkeit meiner Raumsinntheorie, der um so werthvoller war, als dieser Forscher auch die richtige Bedeutung seiner Entdeckung begriffen hat. Er erklärte die eigenthümlichen Bewegungen der Tanzmäuse, als entstanden durch den Verlust ihrer Orientirungsfähigkeit, und die ganz ungewöhnliche Geschwindigkeit und Sicherheit, mit der sie die sehr complicirten Tänze ausführen, als eine Widerlegung der, übrigens von ernstern Forschern längst aufgegebenen Ansicht, das Ohrlabrynth diene zur Unterhaltung des Gleichgewichts.

Es wäre aber ein ganz sonderbarer Irrthum, zu glauben, dass, wenn Rawitz bei den Tanzmäusen einen normalen Bogengangapparat gefunden hätte, dies irgend etwas gegen die Richtigkeit meiner Lehre ausgesagt hätte. Führen ja auch Shakers, tanzende Derwische und Mitglieder anderer religiöser Secten ebenfalls mit rasender

Heftigkeit verschiedene Tänze aus, bei denen Drehungen um ihre verticale Achse die Hauptrolle spielten. Man sieht ja auch sonst normale Personen Nächte hindurch tanzen und ganz wie die japanischen Mäuse walziren, ohne ihrem Ohrlabyrinth etwas nachsagen zu können.

Ein negatives Ergebniss der Rawitz'schen anatomischen Untersuchungen des Ohrlabyrinths der Tanzmäuse würde nur darauf hingewiesen haben, dass bei diesen Thieren irgend welche pathologische Veränderungen im Kleinhirn oder in anderen Hirntheilen vorhanden sind, die sie zwingen, sich nur in Kreisen oder in diagonalen Richtung zu bewegen.

Meine Lehre vom Raumsinn wäre dabei um einen schönen und besonders einen leicht demonstrirbaren Beweis ärmer gewesen. Sie besitzt aber deren eine so reichliche und so überzeugende Menge, dass ihre Grundlagen darum nicht um ein Haar weniger fest geblieben wären.

Der Werth der Tanzmäuse zur Demonstration der Verrichtungen des Ohrlabyrinths ist aber, wie die Sachen jetzt stehen, nicht hoch genug anzuschlagen. Wenn es jahrelanger, mühseliger Kämpfe bedurfte, um die so klare und augenscheinliche Bedeutung des Bogenapparates als Organs für die Orientirung im Raume in der Physiologie durchdringen zu lassen, so lag dies zum grossen Theil daran, dass viele meiner Gegner sich nicht die Mühe geben wollten, an den einzelnen Bogengängen gesondert zu operiren. Die einen zogen es vor, die Verrichtungen des Ohrlabyrinths rein metaphysisch aus der Missdeutung der bekannten Täuschung, bei dem Durchfahren der Eisenbahncurven, abzuleiten. Die anderen, die auf ihre angeblich verbesserte Methode besonders stolz waren, begnügten sich mit der rohen Zerstörung der ganzen Occipitalgegend sammt Ohrlabyrinth durch glühendes Eisen oder durch ähnliche rohe Eingriffe.

„Wem es nicht gelingen will, bei Tauben, Fröschen und Kaninchen durch sorgfältiges Operiren an den einzelnen Bogengängen genau die für jeden derselben charakteristischen Bewegungen hervorzurufen, der wird besser thun, von dem Experimentiren an den Bogengängen ganz Abstand zu nehmen,“ schrieb ich im Jahre 1887 (6, Einleitung).

In den japanischen Tanzmäusen besitzen jetzt die Physiologen Versuchsthiere, an denen sie ohne jeden operativen Eingriff die Hauptzüge der Bogengangfunctionen demonstrieren und mit Hilfe

der Tafeln von Rawitz auch erläutern können. Denn für jeden Beobachter, der überhaupt im Stande ist, beobachtete Erscheinungen zu verstehen, kann bei einer solchen Demonstration kein Zweifel mehr bestehen, dass das Ohrlabyrinth keinesfalls ein Organ für die Erhaltung des Gleichgewichts sein könne. In den peinlichsten Stellungen vermögen Tanzmäuse das Gleichgewicht vollkommen zu erhalten und auch gewisse, sehr complicirte Bewegungen führen sie mit Geschick und Grazie aus¹⁾.

Zu einem analogen Schluss ist auch Zoth bei seiner längeren Untersuchung gelangt²⁾. Auch hat er in sehr einfacher Weise gezeigt, dass Alexander und Kreidl mit Unrecht aus dem Versuch mit dem Laufen der Mäuse auf einem schmalen „Steg“ aus Blech, der hoch in der Luft stand, den entgegengesetzten Schluss gezogen haben, d. h. zu Ungunsten ihres Gleichgewichtsvermögens. Diese Autoren verwechselten Seiltanzen mit dem Gleichgewichtsvermögen, die eben verschiedene Dinge sind. Es genügte Zoth, den Steg mit rauhem Tuch zu überziehen, damit die Tanzmäuse auf demselben sogar balanciren konnten. Die Momentanaufnahmen Zoth's lassen darüber keinen Zweifel übrig.

Gegen zwei Punkte der sorgfältigen Untersuchungen von O. Zoth muss ich Einspruch erheben. In meinen Versuchen vom Jahre 1899 habe ich beobachtet, dass die Tanzmäuse, die es nicht vermochten, sich auf der schiefen Ebene eines rauhen Holzbretts³⁾ zu halten, wenn das Zimmer beleuchtet war, in der Dunkelheit sogar im Stande waren, von selbst auf das Brett hinaufzuklettern. Nur beim Eindringen von Licht glitten sie sofort herunter. Dies kann doch unmöglich daher rühren, dass die Oberfläche des Brettes ihnen keinen genügenden Halt geboten

1) Siehe 5, S. 217.

2) Meine Mittheilung vom 7. August 1900 (1) ist Zoth entgangen; er glaubte daher, dass seine Beobachtungen im Widerspruche mit den meinigen standen. Er erklärte es für unwahrscheinlich, „dass es Tanzmäuse verschiedener Art gibt, und dass meine und Cyon's Thiere solche Abarten sind“ (S. 175). Wie ich aus seiner freundlichen Zuschrift erfahre, hat dieser Passus vor der letzten Correctur ganz richtig gelautet: „Möglicher Weise gibt es auch Tanzmäuse verschiedener Art, und sind Cyon's und meine Thiere solche verschiedener Arten gewesen“.

3) Es wurde zu diesen Versuchen der Deckel einer gewöhnlichen Packkiste verwendet.

hat. Der Einfluss des Lichts war hier also unzweifelhaft. Ueber die nähere Natur dieses Einflusses bin ich auch jetzt nicht im Stande, eine befriedigende Erklärung zu finden.

Auch vermag ich O. Zoth nicht beizustimmen, wenn er behauptet, dass die Muskelkraft der Tanzmäuse abnorm gering sei. Thiere, die 10 bis 12 Stunden täglich sich mit so rasender Heftigkeit dem Walzer ergeben können, wobei sie manchmal bis zu 150 Touren in der Minute um ihre verticale Achse ausführen, müssen im Gegentheil über eine grosse Muskelkraft verfügen. Dass sie auf „plötzliches Anblasen“ keinen Widerstand leisten oder dem Zuge am Schwanz leicht nachgeben, kann wohl an anderen Ursachen liegen. Messende Vergleiche dieses Zuges mit dem bei anderen Thieren sind auch wenig überzeugend; schon wegen der bedeutenden Ermüdung der Tanzmäuse nach ihrem wüsten Tanzen.

Die ganz ausserordentlichen Mengen von Futter, welche diese Thiere täglich verzehren, deuten schon darauf hin, welchen Verbrauch von Muskelkräften ihr Tanzen erheischt.

Ich habe schon anderswo gezeigt, dass Ewald ganz mit Unrecht die Abnahme der Muskelkraft nach der Zerstörung des Ohrlabyrinths als Beweis ansehen wollte, das Ohrlabyrinth unterhalte die gesammte Muskulatur des Körpers in tonischer Erregung: diese Abnahme rührt theils von der Erschöpfung des Muskelsystems, durch die wochenlang anhaltenden Zwangsbewegungen her, theils von dem Verlust der Fähigkeit, die Innervationsstärken bei gewollten Bewegungen ihrem Zwecke gemäss zu reguliren und zu vertheilen.

Es stimmen wohl jetzt alle überhaupt in Betracht kommenden Forscher darin überein, dass das Ohrlabyrinth mit den Bogengängen bei den Wirbelthieren, oder mit den Otocysten allein bei den wirbellosen Thieren (Yves Delage), zur Orientirung im äusseren Raume oder, präziser ausgedrückt, in den drei uns allein bekannten Richtungen des Raumes dienen. Diese Orientirung geschieht nachweislich mit Hülfe von drei specifischen Richtungsempfindungen, die durch äussere Reize in den Nervenendigungen eines im Schädel gelegenen Organs entstehen, und durch centripetale Nervenbahnen direct bestimmten Hirncentren zugeleitet werden. Es kann also darüber kein Zweifel mehr aufkommen, dass das Ohrlabyrinth ein Sinnesorgan für Richtungs- und Raumeempfindungen ist.

In dem folgenden Theil dieser Beiträge, der den Täuschungen dieses Sinnesorgans gewidmet wird, werden zahlreiche experimentelle

Aufklärungen sowohl über den intimen Mechanismus seiner Verrichtungen, als über die Natur der Erregungen des N. spatialis gegeben werden.

Anhang.

Nach dem Abschluss dieser Mittheilung erhielt ich die beiden Publicationen von Alexander und Kreidl: „Anatomisch-physiologische Studien über das Ohrlabyrinth der Tanzmaus“ (dieses Arch. Bd. 88).

Nur der anatomische Theil, dessen Verfasser Dr. Alexander ist, bietet für uns einiges Interesse. Das allgemeine Resultat seiner anatomischen Untersuchungen drückt Alexander mit folgenden Worten aus: „Atrophien der Aeste, Ganglien, Wurzeln der gesammten achten (sic) Hörnerven; Atrophie und Degeneration der Pars inferior Labyrinthi, insbesondere ihrer Nervenendstellen“ (S. 535).

Nachdem von Rawitz die Verkrüppelung des Gehörorgans dieser Thiere nachgewiesen wurde, war im Allgemeinen ein ähnliches Verhalten des Nervensystems vorauszusehen (siehe S. 442). Man hätte daher auch die Detailangaben von Alexander mit Zutrauen aufnehmen können, wenn er nicht am Schluss die folgende ganz aus der Luft gegriffene Behauptung aufgestellt hätte, „dass die Gestalt der häutigen Theile nicht bloss in der auch im Uebrigen normalen Pars superior, sondern auch in der Pars inferior, die ja schwere Gewebsveränderungen aufweist, vollständig normal erhalten ist“ (S. 533).

Ueber die Gestalt der Bogengänge so kleiner Thiere wie die Tanzmäuse kann man nur mit Hülfe der plastischen Reconstruction Auskunft erhalten, wie sie Rawitz mittelst der Born'schen Plattenmodellmethode ausgeführt hat. Alexander erklärt aber (S. 573), von der Anwendung eines Reconstructionsverfahrens Abstand genommen zu haben. Er hat seinen Schluss über die Gestalt der Bogengänge nur auf Grund eines Vergleiches einiger „Schnittebenen“, die er von den Tanzmäusen erhalten hat, mit denen „einer normalen Mausserie“ abgeleitet (s. Anmerk. auf S. 573).

Dass Alexander und Kreidl von der Anwendung der, zwar allein zuverlässigen, aber auch schwierigen und viel Sorgfalt erfordernden Reconstructions-methode Abstand genommen haben, darf nicht Wunder nehmen. Unverzeihlich ist es aber, dem Leser zuzu-

muthen, dass er in einer so wichtigen Frage, besonders gegenüber den unzweifelhaften positiven Ergebnissen der vorzüglichen Untersuchungen von Rawitz, einer Behauptung dieser Verfasser irgend welchen Glauben schenken wird, die sie, ihrem eigenen Geständnisse nach, nur auf's Gerathewohl hingestellt haben! Sie konnten damit nur erzielen, dass auch ihren übrigen anatomischen Angaben mit berechtigtem Misstrauen begegnet wird.

Der Zweck einer so sonderbaren Schlussfolgerung ist nicht schwer zu erkennen. Schon aus der ersten Mittheilung dieser Autoren war ersichtlich, dass sie ihre Beobachtungen in dem falschen Wahn unternommen haben, dass, wenn es ihnen gelingen sollte, ein normales Ohrlabyrinth bei den Tanzmäusen zu finden, sie dadurch meine Lehre in ihrer Rolle als Sinnesorgan für unsere Orientirung im Raume umstürzen würden. Es wurde schon oben (S. 446 u. ff.) gezeigt, dass eine solche Hoffnung nur auf dem vollen Verkennen meiner Lehre und ihrer zeitlichen Entwicklung beruhen konnte. Alexander mag den Abschnitt 5 nachlesen; er wird dann erkennen, dass es wahrlich nicht der Mühe werth war, seine anatomische Untersuchung durch eine derartige, um mich milde auszudrücken, gewagte Behauptung blosszustellen. Vielleicht wird es ihm dabei auch klar, dass die Veränderungen der „Aeste, Ganglien, Wurzeln der gesammten achten Hörnerven“, die er selbst als vorhanden zugestehen musste, schon genügen, um den Schluss von Rawitz und mir zu berechtigen, dass den Tanzmäusen eben in Folge dieser Veränderungen das Orientirungsvermögen fehle. Die Bedeutung des Ohrlabyrinths als Organ für die Orientirung ergibt sich daraus für jeden denkfähigen Beobachter von selbst.

Es genügt, den „physiologischen“ Theil ihrer neuen Mittheilungen zu lesen, um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass das blosses Ableugnen der Angaben von Rawitz über die Verbildungen der Bogengänge in der That keinen anderen Zweck hatte. Die ganze Discussion dieses Theils ihrer Publikationen dreht sich nämlich darum, dass ich mit Unrecht „die Rawitz'sche Arbeit als eine der wichtigsten, welche in den letzten Jahrzehnten über die Physiologie des Ohrlabyrinths erschienen“, erklärt habe (S. 548).

Ein weiteres Eingehen auf diesen physiologischen Theil der Untersuchung von Alexander und Kreidl ist also jetzt, nachdem sie ihre „anatomischen Studien“ veröffentlicht haben, noch weniger erforderlich als früher.

Wenn Jemand, der die Gelegenheit hatte, die Bewegungen der Tanzmäuse zu beobachten, dabei zu dem Schlusse gelangen kann, diesen Thieren mangle das Gleichgewichtsvermögen, so verliert er das Anrecht, seine Anschauungen discutirt zu sehen. In diesem Falle wird jede wissenschaftliche Discussion auch desswegen überflüssig, dass die Autoren im Grunde selbst zu ahnen scheinen, dass ihre Rückkehr zur Goltz'schen Auffassung des Ohrlabyrinths als Gleichgewichtsorgan, die selbst Breuer längst aufgegeben hat, — dass diese Rückkehr nicht zu vertheidigen ist. Daher erwähnen sie nicht einmal der Versuche von Zoth, die, in so eviderter Weise, die Vollkommenheit des Gleichgewichtsvermögens bei Tanzmäusen durch Momentanaufnahmen demonstrirt haben.

Kreidl hat übrigens schon bei seinen früheren Untersuchungen über das Ohrlabyrinth ein unverkennbares Talent gezeigt, aus den Ergebnissen seiner Versuche verkehrte Schlussfolgerungen ziehen zu können. Es genügt, an seine Beobachtungen an Taubstummen zu erinnern, wo seine Schlüsse seinen Ergebnissen direct entgegengesetzt waren¹⁾ (Strehl, Cyon), oder an die Untersuchungen mit den Eisenolithen, wo er evidente Schmerzáusserungen (Hensen, Cyon), als Beweise mangelhafter geometrischer Orientirung der Krebse aufgefasst hat (7, S. 110 und 5, S. 271). Es ist also zu entschuldigen, wenn er, weder meine Untersuchungen noch meine Lehre des Raumsinns hat verstehen können.

Es ist auch nicht der Mühe werth, die falschen, sinnenstellenden Citate meiner Arbeiten oder die mir ganz willkürlich zugeschobenen Widersprüche und Angaben zu berichtigen, auf denen sich ausschliesslich die naive Discussion dieser Herren beschränkt. Deren Zahl in den Publicationen von Alexander und Kreidl ist auch zu gross: allein auf den Seiten 548—550 findet man ein halbes Dutzend!

Literatur.

- 1) E. v. Cyon, Compt. rend. du XIII. Congrès International de Paris. Section de Physiologie. Séance du 7 Aout 1900.
- 2) Bernhard Rawitz, Das Gehörorgan der Tanzmäuse. Archiv f. Anatomie und Physiol. 1899.

1) Siehe 7, S. 58 und die Anmerkung auf Seite 293 von 5.

- 3) E. v. Cyon, Le Sens de l'espace. Dictionnaire de Ch. Richet, vol. IV. 1900.
 - 4) Bernhard Rawitz: Neue Beobachtungen über das Gehörorgan der Tanzmäuse. Archiv f. Anatomie und Physiol. Supplementband 1901.
 - 5) E. v. Cyon, Ohrlabyrinth, Raumsinn und Orientirung. Dieses Archiv Bd. 79.
 - 6) Derselbe, Gesammelte physiol. Arbeiten. Berlin 1888. Hirschwald'sche Buchhandlung.
 - 7) Derselbe, Bogengänge und Raumsinn. Archiv f. Physiol. von Du Bois-Reymond 1897.
 - 8) Derselbe, Die physiol. Grundlagen der Geometrie von Euklid. Dieses Archiv Bd. 85.
 - 9) Alexander und Kreidl, Zur Physiologie des Labyrinths der Tanzmäuse. Dieses Archiv Bd. 82.
 - 10) O. Zoth, Ein Beitrag zu den Beobachtungen und Versuchen an japanischen Tanzmäusen. Dieses Archiv Bd. 86.
 - 11) J. Steiner, Die Functionen des Central-Nervensystems und ihre Phylogense. 1888.
-