

Circularvektion, optische Pseudocoriolis-Effekte und optokinetischer Nachnystagmus

Eine vergleichende Untersuchung
subjektiver und objektiver optokinetischer Nacheffekte

Thomas Brandt und Johannes Dichgans

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

Eingegangen am 11. Oktober 1971

Circular Vection, Visually Induced Pseudocoriolis Effects, Optokinetic Afternystagmus

A Comparative Study of Subjective and Objective Optokinetic Aftereffects

Summary. In 20 students the subjective and optomotor aftereffects of an optokinetic stimulation were investigated in a comparative study: circular vection (CV), excitability of pseudocoriolis effects, inhibition of vestibular coriolis effects after optical motion stimuli during selfrotation of the same speed, duration of optokinetic afternystagmus (OKN-A). Optical rotation stimuli and selfrotation were applied using a revolving chair inside a cylindrical rotatable drum, which could be moved independently (stimulus angular velocity: 60 and 110°/sec; stimulus duration: 5 and 30 sec). Eye movements were recorded by electronystagmography; intensities of coriolis effects were measured by means of the magnitude estimation technique.

Results. 1. Among the optokinetic after effects the duration of OKN-A was maximal (up to 180 sec). Its duration was prolonged after an exposition time of 30 sec instead of 5 sec and shortened after increasing the stimulus velocity from 60°/sec to 110°/sec.

2. Visually induced pseudocoriolis effects can not be differentiated subjectively from vestibular coriolis effects. The pseudocoriolis effects as well as the visually induced inhibition of vestibular coriolis effects outlasted the optokinetic stimulus by up to 30 sec, even after an exposition time of 5 sec.

3. The perceived duration of outlasting CV is only slightly shorter and tends to be prolonged by short exposition time of 5 sec instead of 30 sec. Subjects were able to distinguish between intensity and velocity of the outlasting apparent self-rotation and drew the time course themselves into coordinates.

The psychophysical results are discussed in relation to neurophysiological and ablation experiments in animals. The different optokinetic aftereffects are believed to be generated by a common excitation in the multisynaptic network of reticular formation and the vestibular nuclei. The duration of the subjective phenomena and nystagmus may depend on the different thresholds.

Zusammenfassung. Bei 20 Vpn wurde eine vergleichende Untersuchung der subjektiven und optomotorischen Nachwirkungen optokinetischer Reizung durchgeführt: Circularvektion, Auslösbarkeit optischer Pseudocoriolis-Effekte, Hemmung vestibulärer Coriolis-Effekte nach optischen Bewegungsreizen bei gleichförmiger

Eigendrehung und optokinetischer Nachnystagmus. Als Reizapparatur diente eine geschlossene Drehtrommel, in deren Innerem sich ein Drehstuhl befindet. Optische Drehreize und Eigendrehung wurden unabhängig voneinander dargeboten (Reizmustergeschwindigkeiten: 60 und 110°/sec; Reizexpositionszeiten: 5 und 30 sec). Die Augenbewegungen wurden elektronystagmographisch registriert, die Intensität der Coriolis-Effekte durch Größenskalierung (magnitude estimation) bestimmt.

Ergebnisse: 1. Der optokinetische Nachnystagmus dauert länger als die anderen Nacheffekte (bis zu 180 sec) und ist bei einer Reizzeit von 30 sec länger als nach einer Reizzeit von 5 sec. Bei Erhöhung der Reizmustergeschwindigkeit von 60°/sec auf 110°/sec ist der optokinetische Nachnystagmus im Mittel von kürzerer Dauer.

2. Optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte sind subjektiv von vestibulären Coriolis-Effekten nicht unterscheidbar. Diese Pseudocoriolis-Effekte und die Hemmung vestibulärer Coriolis-Effekte durch visuelle Bewegungskontrolle können den optokinetischen Reiz (auch nach einer Reizzeit von 5 sec) bis zu 30 sec überdauern.

3. Die subjektive Nachdauer der Circularvektion (CV) ist nur wenig kürzer. Nach einer Reizzeit von 5 sec hält die CV tendenziell länger an als nach einer Reizzeit von 30 sec. Während des Abklingens der CV konnten die Vpn einen unterschiedlichen Verlauf von Geschwindigkeit und der Intensität der Scheinbewegungsempfindung zeichnerisch darstellen.

Die psychophysischen Ergebnisse werden unter Berücksichtigung neuronophysiologicaler Experimente und von Ausschaltungsversuchen bei Tieren diskutiert. Die verschiedenen optokinetischen Nacheffekte werden als Ausdruck einer gemeinsamen Erregungskonstellation in der *Formatio reticularis* und den Vestibulariskernen gedeutet. Die Nachdauer der Effekte wird durch unterschiedliche Schwellen der subjektiven Phänomene und des Nystagmus erklärt.

Visuelle Bewegungsreize lösen nicht nur optokinetischen Nystagmus aus, sondern können auch zu *optisch induzierten Eigenbewegungsempfindungen* der unbewegten Versuchsperson führen. Diese Sinnestäuschungen werden bei progressiv gerichteter Bewegung als Linearvektion, bei Drehempfindung als Circularvektion bezeichnet (Mach, 1885; Warren, 1895; Fischer und Kornmüller, 1930; Gurnee, 1931; Arnoult, 1952, Brandt, Wist u. Dichgans, 1971; Dichgans u. Brandt, 1972). In diesem Fall findet keine egozentrische, sondern eine exozentrische Bewegungswahrnehmung statt, indem die reale Umweltbewegung als relative Eigenbewegung interpretiert wird. Bei der *Circularvektion* hat die unbewegte Versuchsperson den zwingenden Eindruck, sich selbst zu drehen, obwohl nur eine Umweltdrehung der optisch wahrgenommenen Umgebung stattfindet.

Während einer durch optokinetischen Reiz induzierten Circularvektion lassen sich bei Kopfneigungen optische Pseudocoriolis-Effekte auslösen, welche empfindungsanalytisch und phänomenologisch nicht von den sog. vestibulären Coriolis-Effekten unterschieden werden können (Brandt, Wist u. Dichgans, 1971; Dichgans u. Brandt, 1972). Außerdem kann eine deutliche Hemmung der Intensität vestibulär induzierter Coriolis-Effekte durch optisch-optomotorische Bewegungskontrolle nachgewiesen werden.

Unter *Corioliskräften* (Coriolis, 1846) versteht man Trägheitskräfte, die bei Kopfbewegungen während Körperrotation wegen der Distanzverschiebung der Massepunkte von der Drehachse zu differenten Endolymphbeschleunigungen in den Bogengängen führen (Frenzel, 1961; Bornschein, 1962; Grohmann, 1967). Es resultieren Scheinkipp- und Drehempfindungen, Fehlintegrationen der Bewegungswahrnehmung und räumlichen Orientierung sowie Kinetosen. Deshalb sind die Coriolis-Phänomene auch von großer praktischer Bedeutung für die Raum- und Luftfahrtmedizin (Schubert, 1931; Tyler u. Bard, 1949; De Wit, 1953; Johnson u. Mayne, 1953; Graybiel, Clark u. Zariello, 1960; Kraus, 1960; Dowd, 1964; Gillingham, 1966). Optische Pseudocoriolis-Effekte entstehen durch Fehlintegration der optokinetisch induzierten und nachdauernden zentralen Erregungskonstellation mit den durch die Kopfbewegungen ausgelösten vestibulären und Halspropriozeptiven Afferenzen. Wahrscheinlich werden auch die mit der Willkürmotorik korrelierten efferenten Impulse integriert.

Die oben genannten optokinetischen Effekte können den optischen Bewegungsreiz überdauern. Erste Beschreibungen eines *optokinetischen Nachnystagmus* stammen von Ohm (1921, 1922, 1927), und Ter Braak (1936) sowie später von Grüttner (1939) und McLay et al. (1957). Mackensen u. Mitarb. (1959, 1961, 1962) haben die physiologischen Gesetzmäßigkeiten dieses Phänomens genauer untersucht.

Subjektive Bewegungseindrücke nach Reizende sind die *metakinetischen Scheinbewegungen* oder *negativen Bewegungsnachbilder*, das heißt scheinbare Bewegungen ruhender optischer Kontraste in Gegenrichtung der vorherigen optokinetischen Reizung (Hofmann, 1920, 1925), und nachhaltende *Circularvektion (CV)*, wenn bei optokinetisch erzeugter Eigendrehempfindung plötzlich der optische Bewegungsreiz durch Augenschluß oder „Licht aus“ gelöscht wird (Fischer u. Kornmüller, 1930; Dichgans u. Brandt, 1972).

Auch *optische Pseudocoriolis-Effekte* lassen sich noch nach Reizende auslösen.

In der vorliegenden Arbeit werden die *optokinetischen Nacheffekte* (nachdauernde CV, Auslösbarkeit optischer Pseudocoriolis-Effekte, optische Hemmung vestibulärer Coriolis-Effekte, optokinetischer Nachnystagmus) vergleichend untersucht und mögliche Korrelationen sowie Abhängigkeit von Reizmustergeschwindigkeit und Expositionszeit besprochen. Die psychophysisch und elektronystagmographisch gewonnenen Daten werden unter Berücksichtigung neuronophysiologicaler Befunde am Tier diskutiert.

Methodik

1. *Versuchspersonen.* 20 gesunde Studenten (14 männlich; 6 weiblich), Durchschnittsalter 23 Jahre, die für die Teilnahme an den Experimenten bezahlt wurden.

2. *Versuchs- und Reizapparatur.* Es wurde ein Drehstuhl-Drehtrommelsystem benutzt (Dr. Tönnies, Freiburg i. Br.), welches aus einer Drehplattform mit aufmontiertem Stuhl und einer konzentrisch dazu angeordneten Drehtrommel (Höhe: 190 cm; Durchmesser: 150 cm) besteht. Die Innenfläche der Trommel ist mit einem

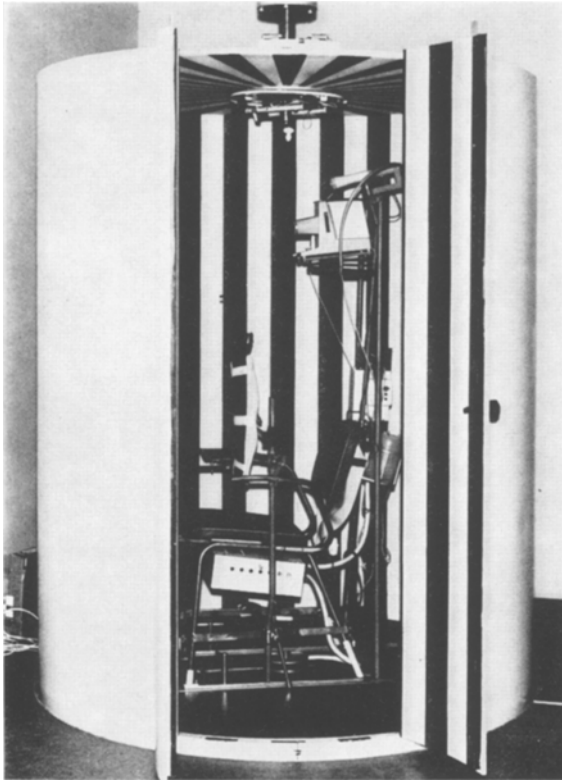


Abb. 1. Reizapparatur: Drehtrommel mit Drehstuhl

vertikalen schwarz-weißen Streifenmuster ausgekleidet. Die Streifen des optokinetischen Reizmusters erscheinen der V_p unter einem Sehinkel von 7° und werden von einer Gleichstromlampe nahezu homogen ausgeleuchtet.

Stuhl und Trommel können unabhängig voneinander gleichläufig und gegenläufig beschleunigt werden. Die Winkelgeschwindigkeit der Trommel kann zwischen 5 und $180^\circ/\text{sec}$ stufenlos variiert werden. Beschleunigung und die aktuelle Geschwindigkeit werden fortlaufend über Photozellen und Potentiometer registriert (Abb. 1).

3. *Elektronystagmographie.* Die Aufzeichnung der Augenbewegungen erfolgte nach der von Jung (1953) angegebenen Methode mit getrennter Ableitung der vertikalen und horizontalen Komponente (Silber-Silberchlorid-Elektroden, Wechselstromverstärkung, Zeitkonstante: 1 sec). Die Potentiale wurden über Vorverstärker und Schleifringkontakte aus dem Drehstuhl-Drehtrommelsystem auf Endverstärker mit mechanischem 6-Kanalschreiber übertragen.

4. *Bestimmung der nachdauernden Circularvektion.* a) Es wurde die subjektive Nachdauer der optokinetisch induzierten Eigendrehempfindung von $10 V_{pn}$ bei Raumdunkelheit gemessen. Während der Drehphase der Trommel (Stuhl unbewegt) waren die Augen geschlossen und die Kabinenbeleuchtung ausgeschaltet. Nachdem der optokinetische Rundhorizont seine Endgeschwindigkeit von 60 bzw.

110°/sec erreicht hatte, wurde die Beleuchtung eingeschaltet und auf ein akustisches Signal die Augen geöffnet. Dabei trat mit kurzer Latenz von wenigen Sekunden Eigendrehempfindung auf. Der gleichzeitig ausgelöste optokinetische Nystagmus wurde abgeleitet. Nach Reizexpositionszeiten von 5 bzw. 30 sec wurde das Licht ausgeschaltet, und die Versuchspersonen bestimmten mit Hilfe einer Stoppuhr die Dauer der nachklingenden Circularvektion bei Dunkelheit mit geöffneten Augen.

b) Nach Abschluß jedes Experimentes sollten die Vpn den Ablauf und das Erlöschen der nachdauernden Scheinbewegungsempfindung in bezug auf ihre Geschwindigkeit und die Intensität (Deutlichkeit des Bewegungseindrucks) in ein vorgegebenes Koordinatensystem getrennt einzeichnen (Abb. 3). Alle 10 Vpn waren auf Grund ihrer Ausbildung mit der graphischen Darstellung von Kurven in einem Koordinatensystem vertraut.

5. *Skalierung optisch induzierter Pseudocoriolis-Effekte.* Der Intensitätsvergleich der durch Kopfeigung nach rechts ausgelösten Scheinkipp- und Drehempfindungen erfolgte durch Größenskalierung in Relation zu einem Standardreiz (magnitude estimation, Stevens, 1957; Warren, 1958). Nach Vorlesen der schriftlich fixierten Instruktionen übten die Vpn einige Male Kopfeignungen von 40—50°, die in 1—2 sec ausgeführt werden sollten. Danach wurden der optokinetische Standardreiz (Trommelrotation mit einer Winkelgeschwindigkeit von 60°/sec) dargeboten und OKN ausgelöst. Die Stärke der bei diesem Stimulus durch Kopfeigung induzierten Kippempfindung wurde mit der willkürlichen Maßzahl „6“ belegt. Die subjektive Stärke der Kippempfindungen in den darauffolgenden Reizsituationen, die in randomisierter Reihenfolge angeboten wurden, sollte als Vielfaches oder Bruchteil des Standards (Modulus) angegeben werden.

Um die Nachdauer der Auslösbarkeit von Pseudocoriolis-Effekten nach Reizende zu bestimmen, wurde jede der 10 Vpn insgesamt 24 unterschiedlichen Reizsituationen ausgesetzt; Kopfeignungen wurden jeweils 1, 5, 10, 15, 20 und 30 sec nach einer optokinetischen Reizung von 60°/sec bzw. 110°/sec und 5 bzw. 30 sec Expositionszeit durchgeführt.

6. *Psychophysische Messung der visuellen Hemmung vestibulärer Coriolis-Effekte.* 10 Vpn (aus methodischen Gründen ein anderes Kollektiv als in 4, 5 und 7) skalierten Coriolis-Effekte bei gleichförmiger Eigendrehung während und nach optisch-optokinetischer Bewegungskontrolle. Die Andrehung des Stuhles erfolgte in Dunkelheit mit einer Winkelbeschleunigung von 0,8°/sec². Der Rundhorizont blieb unbewegt. Nach Erreichen der Endgeschwindigkeit des Stuhles von 60°/sec wurden für 30 sec das Licht eingeschaltet und OKN registriert. Es sollten die durch Kopfeigung nach rechts ausgelösten Empfindungen während OKN sowie 1, 10, 20, 30 und 120 sec nach Ende des optischen Bewegungsreizes skaliert werden (Schätzverfahren und Standardreiz wie bei 5).

7. *Optokinetischer Nachnystagmus (OKN-N).* Der OKN-N wurde nach Ende des optokinetischen Reizes in Dunkelheit bei geöffneten Augen abgeleitet (Reizexpositionszeiten 5 bzw. 30 sec; Reizmustergeschwindigkeiten 60 bzw. 110°/sec).

Ergebnisse

1. *Nachdauernde Circularvektion.* Während reiner Umweltdrehung (Trommelrotation) tritt bei Fehlen ruhender optischer Kontraste im Gesichtsfeld grundsätzlich eine optisch induzierte Eigendrehempfindung auf. Werden die Vpn plötzlich einem optokinetischen Reiz von 60°/sec ausgesetzt, so wird zunächst Umweltdrehung wahrgenommen; Circularvektion beginnt im Mittel nach einer Latenz von 2—3 sec. Es folgt in der

Mehrzahl der Fälle eine kurze Phase scheinbarer Beschleunigung der Körperdrehung bei gleichzeitiger Abnahme der scheinbaren Winkelgeschwindigkeit der rotierenden Umwelt. Volle Circularvektion, bei der dann das vertikale Streifenmuster ruhend gesehen wird, ist im Mittel nach 5—6 sec erreicht. Bei einer Erhöhung der Reizmustergeschwindigkeit auf $110^\circ/\text{sec}$ ergeben sich keine signifikanten Unterschiede.

Wird der optokinetische Reiz durch Ausschalten des Lichtes unterbrochen, so dauert die CV nach. Die Eigendrehung scheint sich in der ursprünglichen Richtung fortzusetzen.

Tabelle 1. Subjektive Nachdauer der Circularvektion (sec), Mittelwerte (\bar{x}), Extremwerte (min, max), Standardabweichungen (s)

	Reizmustergeschwindigkeit			
	$60^\circ/\text{sec}$		$110^\circ/\text{sec}$	
Reizzeit 30 sec	\bar{x}	8,3	\bar{x}	9,1
	min	2,2	min	2,1
	max	20,0	max	30,0
	s	6,1	s	8,5
Reizzeit 5 sec	\bar{x}	9,7	\bar{x}	9,4
	min	3,7	min	2,1
	max	30,0	max	40,0
	s	8,6	s	10,9

Es besteht keine Abhängigkeit der Nachdauer von den in den Versuchen angewandten zwei Reizmustergeschwindigkeiten 60 und $110^\circ/\text{sec}$ (Abb. 2). Die Circularvektion dauert nach kurzer Reizexpositionszeit tendenziell länger. Bei großer interindividueller Streuung und relativ kleinem Stichprobenumfang ist der Unterschied statistisch jedoch nicht signifikant. Die großen interindividuellen Streuungen (die intraindividuelle Varianz ist geringer) für die Zeitangaben können teilweise durch die Schwierigkeit erklärt werden, das Ende der langsam ausschleichenden Scheinbewegung exakt zu bestimmen.

Während eine reale Bewegung unter optischer Kontrolle durch die relative Verschiebung zu Umweltkontrasten nach Beginn und Ende, sowie in ihrer Geschwindigkeit subjektiv eindeutig ist und einen ganzheitlichen Bewegungseindruck vermittelt, hat die nachdauernde CV als Scheinbewegung ohne aktuellen Sinnesreiz einen mehr diffusen Charakter. Es gibt nicht nur ein „Entweder-Oder“, sondern auch ein „Mehr oder Weniger“ an Intensität der Bewegungsempfindung. Die Vpn konnten

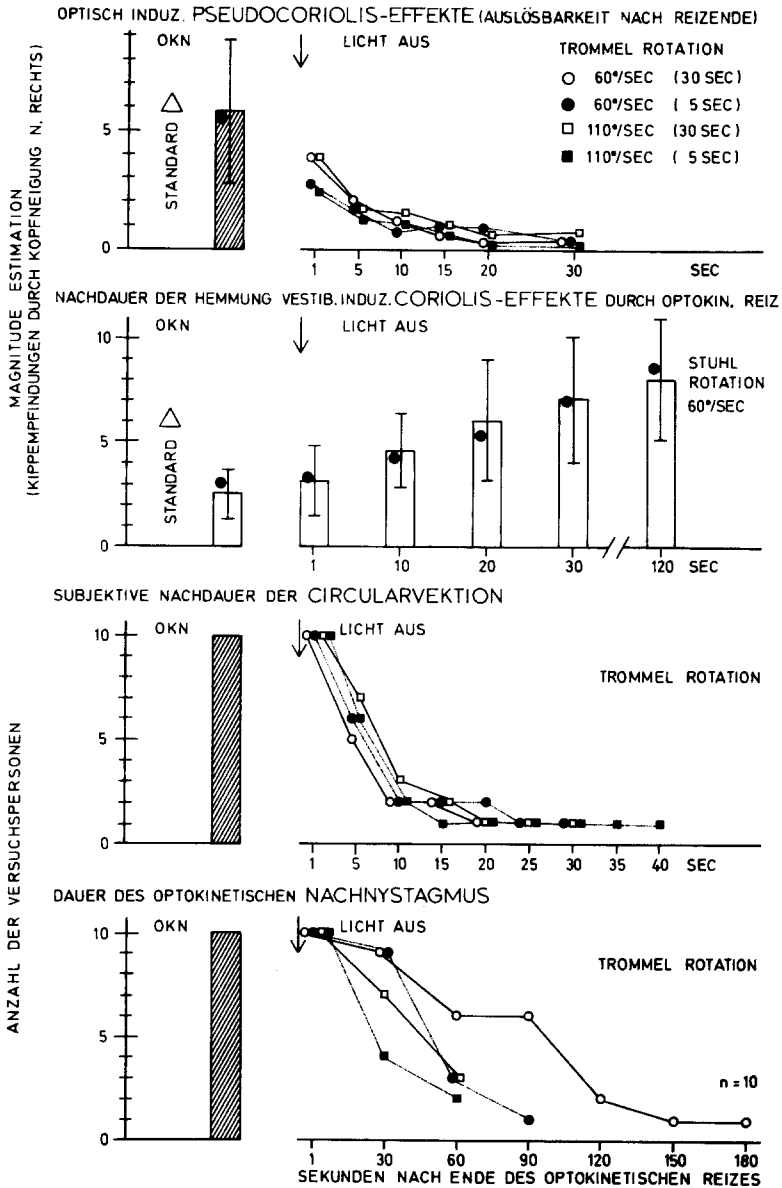


Abb. 2. Vergleichende Darstellung der Zeitverläufe optokinetischer Nacheffekte in Abhängigkeit von der Reizmustergerwindigkeit und Reizexpositionszeit. Obere Bildhälfte: Mittelwerte (z. T. mit Standardabweichungen) der Größenskalierungen von Kippempfindungen für die optisch induzierten Pseudocoriolis-Effekte und die nachdauernde Hemmung vestibulärer Coriolis-Effekte durch optisch-optomotorische Bewegungskontrolle. In die Säulen sind auch die Mediane als schwarze Punkte eingezeichnet. Untere Bildhälfte: Anteilige Häufigkeit der Wahrnehmung von Circularvektion und des optokinetischen Nachnystagmus nach Reizen in Abhängigkeit von der Zeit (sec). Es wurden die Reizmustergerwindigkeiten 60°/sec (Kreise) und 110°/sec (Quadrate) verwendet. Die Reizdarbietungszeit betrug 30 sec (weiße Symbole) und 5 sec (schwarze Symbole)

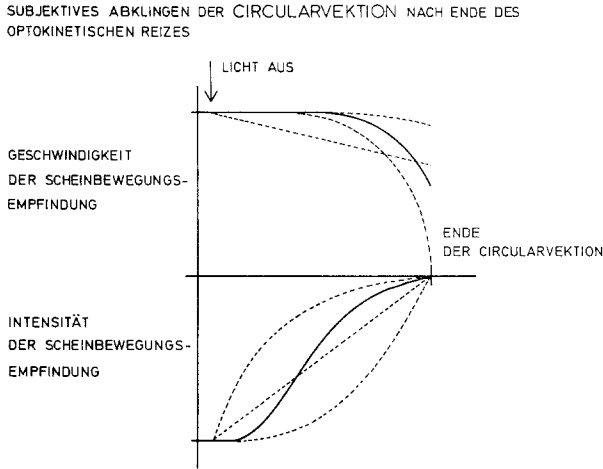


Abb. 3. Subjektiver Verlauf der scheinbaren Geschwindigkeit und Intensität der abklingenden Circularvektion nach Reizende bei 8 Vpn. Nachdem die Vpn spontan geäußert hatten, daß Intensität und Geschwindigkeit der Scheinbewegungsempfindung nach Reizende einen unterschiedlichen Verlauf nehmen, haben 8 Vpn den Zeitverlauf beider Phänomene getrennt bei normierter Zeitskala (Abszisse) und Intensitätsskala (Ordinate) in ein Koordinatensystem gezeichnet. Die Abbildung zeigt die häufigste Art der Darstellung (durchgezogene Kurve) und die extremen davon abweichenden Varianten (gepunktete Kurve). Es wird deutlich, daß das Ende der nachdauernden Scheinbewegungsempfindung durch die abnehmende Intensität (untere Bildhälfte) bestimmt wird, während die Geschwindigkeit (obere Bildhälfte) lange unverändert bleibt, bis sie nach geringer Abnahme meist unvermittelt abbricht

während des Abklingens zwischen der Deutlichkeit des Bewegungseindruckes (Intensität) und der scheinbaren Geschwindigkeit der Nachdrehung unterscheiden. Übereinstimmend wurde berichtet, daß die Geschwindigkeit der CV zunächst unverändert bleibt und zum Schluß nur wenig abfällt. Das Ende der Scheinbewegung wird nicht durch eine Geschwindigkeitsreduktion auf 0, sondern durch das Abklingen der Deutlichkeit des Bewegungseindruckes an sich bestimmt. Der Versuch, die Vpn den Ablauf der nachklingenden CV selbst in ein Koordinatensystem zeichnen zu lassen, deckt die paradoxe Empfindung auf: es kommt zu einem Erlöschen des Bewegungseindruckes bei noch erhaltener Geschwindigkeit (Abb. 3).

2. *Nachdauernde Auslösbarkeit von optisch induzierten Pseudocoriolis-Effekten.* Pseudocoriolis-Effekte waren durch Kopfneigung bei den Vpn im Dunkeln bis zu 30 sec (im Mittel 16 sec) nach Ende des optokinetischen Reizes auslösbar (Abb. 2, 4). Sie waren in ihrer Intensität deutlich schwächer als während der visuell induzierten Circularvektion mit optokinetischem Nystagmus. Die Stärke der Kippempfindungen nimmt nach Reiz-

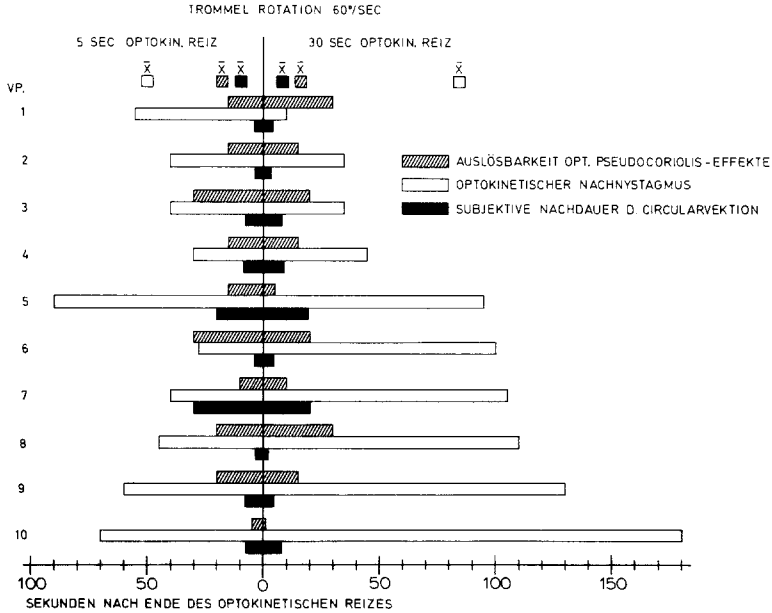


Abb. 4. Vergleichende Darstellung der Dauer der optokinetischen Nacheffekte bei den einzelnen Vpn (Reizmuster-geschwindigkeit: 60°/sec; Reizdauer: 5 sec und 30 sec; Abszisse: Zeitebene). Es sind die Einzelwerte (Säulen) sowie die Mittelwerte (\bar{x}) abgebildet. Nachnystagmus dauert am längsten, er wird durch Verkürzung der Expositionszeit im Mittel deutlich vermindert. Dagegen zeigen die Circularvektion und die Auslösbarkeit optischer Pseudocoriolis-Effekte tendenziell eine umgekehrte Abhängigkeit von der Reizzeit. Eine Korrelation der Dauer der unterschiedlichen Nacheffekte ist bei der einzelnen Versuchsperson nicht nachweisbar

ende etwa exponentiell ab. Nach kurzen Reizzeiten (5 sec) waren die Kippempfindungen in den ersten 5—10 sec nach Reizende durchschnittlich geringer als nach längerer Expositionszeit (30 sec), blieben dann jedoch ebenso lange auslösbar (Abb. 2).

3. *Nachdauer der visuellen Hemmung vestibulärer Coriolis-Effekte.* Die nachdauernde optokinetische Erregung kann indirekt auch durch die optisch-optomotorisch induzierte Abschwächung vestibulärer Coriolis-Effekte nach Ende des visuellen Reizes nachgewiesen werden. Kippempfindungen, Schwindel und Übelkeit sind bei Stuhldrehung mit offenen Augen und optokinetischem Nystagmus etwa 60% schwächer als bei Kopfneigung während Stuhldrehung mit durchgehend geschlossenen Augen. Wird die Kopfneigung im Dunkeln während gleichförmiger Stuhldrehung 1, 10, 20, 30 und 120 sec nach einer 30 sec dauernden optischen Bewegungskontrolle ausgeführt, so ergibt sich entsprechend der nachlassenden Hemmung eine Steigerung der vestibulär induzierten Kipp-

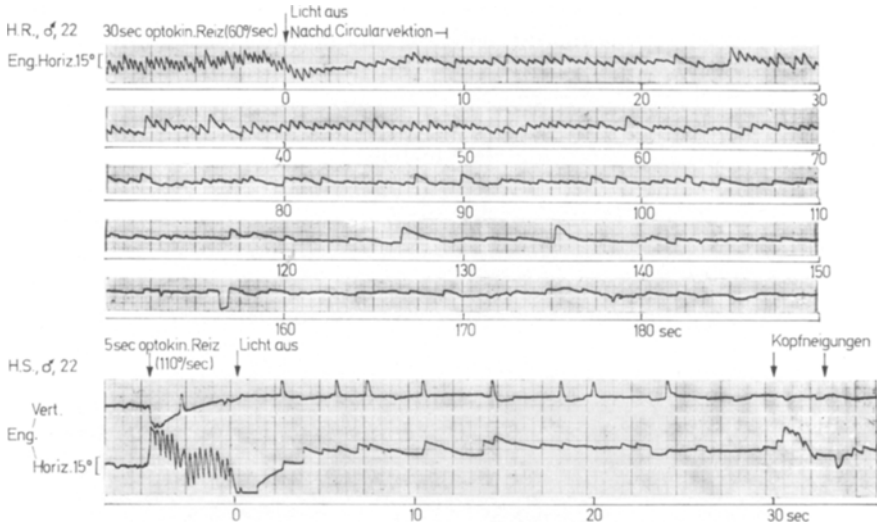


Abb. 5. Oberer Bildanteil: Originalregistrierung eines besonders lang anhaltenden optokinetischen Nachnystagmus (Reizbewegung mit $60^\circ/\text{sec}$; Reizdauer: 30 sec). Unterer Bildanteil: Beispiel eines kurzdauernden Nachnystagmus (Reizmuster-geschwindigkeit $110^\circ/\text{sec}$; Reizdauer: 5 sec), der nach Übergang in Gegenrucke durch Kopfneigungen (Coriolis-Experiment) reaktiviert wird

empfindungen (Abb. 2). Das Ausmaß der Hemmung der vestibulären Coriolis-Effekte entspricht etwa der Stärke der nach Reizende ausgelösten Pseudocoriolis-Effekte.

4. *Optokinetischer Nachnystagmus.* Die Dauer des optokinetischen Nachnystagmus zeigt außerordentliche interindividuelle Schwankungen (zwischen 10 und 180 sec) und ist, wie wiederholte Ableitungen an einzelnen Vpn zeigen, stark von der Vigilanz abhängig. Von den untersuchten Parametern ließ sich der optokinetische Nachnystagmus im Mittel am längsten nachweisen (\bar{x} : 84,5 sec; s : 49,6). Das Ende ist oft wegen des Überganges in ungerichtete Blickrucke und Gegenrucke, die von eingestreuten Nystagmusschlägen unterbrochen werden, nur unsicher zu bestimmen. Bei einer Reizmuster-geschwindigkeit von $110^\circ/\text{sec}$ war der Nachnystagmus eher kürzer als nach $60^\circ/\text{sec}$. Nach einer Expositionszeit von 30 sec dauerte er im Mittel deutlich länger als nach der kurzen Reizzeit von 5 sec (Abb. 4). In 40 Experimenten trat bei 10 Vpn nach durchschnittlich 40 sec eine Richtungsumkehr des Nachnystagmus sowohl nach kurzen als auch nach langen Reizen 8 mal auf.

Bei verminderter Wachheit wurde der OKN-N in einigen Fällen durch Kopfneigung reaktiviert. Dies zeigt, daß die Dauer des OKN-N nicht allein

durch die den optokinetischen Reiz überdauernde Erregung optomotorischer Zentren bestimmt wird, sondern daß die Erregung erst durch unspezifische Aktivierung überschwellig wird (Abb. 5).

Diskussion

Optische und vestibuläre Bewegungsreize induzieren zahlreiche subjektive, motorische und vegetative Nacheffekte. Vor allem die vestibulär ausgelösten Phänomene (postrotatorischer Nystagmus, subjektive Nachdreheempfindung, oculogyral illusion) sind vielfach untersucht worden (Literaturzusammenfassung bei Howard u. Templeton, 1966; Kornhuber, 1966).

Optokinetischer Nachnystagmus (OKN-N)

Unter den, durch visuelle Bewegungsreize induzierten Nacheffekten ist der OKN-N bisher am besten untersucht. *OKN-N ist physiologisch, zeigt aber in seinem Ablauf eine erhebliche inter- und intraindividuelle Varianz.* Er wird wie der OKN durch Fixation stehender Kontraste im Gesichtsfeld unterdrückt und durch Augenschluß gehemmt (Mackensen u. Wiegmann, 1959), kann aber auch bei Fixation eines stationären Blickzieles durch peripher retinalen Bewegungsreiz ausgelöst werden (Mackensen u. Rudolf, 1962). Er schlägt zunächst in Richtung des initialen OKN, wobei die Schlagfeldverlagerung in Richtung der raschen Phase aufgehoben wird; im weiteren Verlauf kann wie beim vestibulären postrotatorischen Nystagmus (gelegentlich mit mehrfachen Perioden) Schlagrichtungsumkehr auftreten (Mackensen, Kommerell u. Silbereisen, 1961). Die Schlagrichtungsumkehr wurde von Kornhuber (1962) als zentrale Gegenregulation gedeutet.

Die Dauer des OKN-N kann bei kurzen Reizen länger als die Reizzeit sein. Überwiegend nimmt sie nach längeren Reizzeiten zu (7 von 10 Vpn). Durchschnittlich war die Dauer des OKN-N bei Reizexpositionszeiten von 30 sec um 35 sec länger als bei kurzen Expositionen von 5 sec. In unseren Untersuchungen war im Gegensatz zu den Befunden von Yamaji u. Mackensen (1962) der OKN-N nach einer Reizmustergeschwindigkeit von $110^\circ/\text{sec}$ durchschnittlich um 40 sec kürzer als nach einer Reizung mit $60^\circ/\text{sec}$ gleicher Dauer.

Auslösung und Steuerung des optokinetischen Nystagmus in den subcorticalen optomotorischen Zentren der Brücken- und Mittelhirnhaube erfolgt wahrscheinlich bei Primaten und beim Menschen über die optische und temporoparietale Hirnrinde. Ein subcorticaler OKN bei absoluter Rindenblindheit konnte beim Menschen bisher nicht sicher bewiesen werden. Wie die Untersuchungen von Kommerell u. Thiele (1970) zeigen, tritt auch der sog. Kurzreiznystagmus (Reizdauer kürzer als Latenzzeit des OKN) nur dann auf, wenn Bewegung wahrgenommen wurde. Dagegen kann bei schwelennahen vestibulären Beschleunigungsreizen Nystagmus auch ohne subjektives Drehgefühl ausgelöst werden.

Der optokinetische Nachnystagmus kann als extrapyramidalmotorische „Bewegungsschablone“ aufgefaßt werden, welche durch einen optokinetischen Reiz im polysynaptischen retikulären supranucleären Regulationssystem der Brückenhaube aktiviert wird und diesen Reiz überdauert. Das System der supranucleären Schaltneurone ist beim Menschen für die horizontale Optokinetik höher entwickelt und kann auch unspezifisch durch bewegte akustische Reize (Hennebert, 1960) oder vorgestellte Bewegung (Zirkmund, 1966) erregt werden. Auch nach vertikalem OKN-Reiz wurde horizontaler Nachnystagmus beobachtet (Adams, 1959). Erhöhte Vigilanz bahnt vestibulären Nystagmus und OKN-N, während der OKN durch selektive visuelle Aufmerksamkeit aktiviert wird (Dichgans u. Jung, 1969). Hierdurch können die starken intraindividuellen Schwankungen der Dauer des OKN-N erklärt werden.

Zentralnervöse Grundlagen optokinetischer Nacherregungen

Über das neurophysiologische und anatomische Substrat der andauernden Erregung des optokinetischen Apparates nach Reizende ist wenig bekannt. OKN-N, der bei Affen zuerst von Krieger und Bender (1956) beschrieben wurde, ist nach bilateralen Hirnstammläsionen vermindert (Shanzer, Teng, Krieger u. Bender, 1958). Neue Ergebnisse von Cohen (1971), der bei Affen auch Monate nach vollständiger Zerstörung der Vestibulariskerne bds., möglicherweise aber auch unmittelbar anschließender Schaltneurone, keinen OKN-N auslösen konnte, sprechen für eine *optokinetisch aktivierte nachklingende Tonusdifferenz in den Vestibulariskernen, die den OKN-N unterhält*. Optokinetischer Nystagmus während Bewegungsstimulation war bei diesen Tieren erhalten. Der OKN-N hat mehr Beziehungen zum vestibulären, als zum optokinetischen Nystagmus.

Entsprechende Befunde einer Konvergenz optischer und vestibulärer Afferenzen konnte neuronophysologisch nachgewiesen werden. Einzelneurone in den Vestibulariskernen von Kaninchen, möglicherweise auch der unmittelbar angrenzenden *Formatio reticularis*, zeigten reziproke Richtungsantworten bei vestibulären und optokinetischen Reizen (Dichgans u. Brandt, 1972). Dieses entspricht der realen Richtungsbeziehung von Eigen- und relativer Umweltbewegung. Das Zeitverhalten der Neurone (langsame Summation und verzögertes Abklingen über Sekunden nach Reizende) stimmt mit den psychophysisch am Menschen gewonnenen Daten über das Zeitverhalten der Circularvektion in etwa überein (langsame Aufsättigung der CV nach Reizbeginn und allmähliches Ausklingen nach Reizende). Eine kausale Beziehung zwischen beiden Befunden scheint möglich. Insbesondere beim Menschen ist Konvergenz auch auf höherem Integrationsniveau wahrscheinlich, aber nicht bewiesen.

Subjektive optokinetische Nacheffekte

Im Gegensatz zum OKN-N sind die Nachdauer der Circularvektion, der Auslösbarkeit optischer Pseudocoriolis-Effekte und der hemmenden optisch-vestibulären Interaktion subjektive Phänomene nach optokinetischer Reizung. Die Nachdauer der Circularvektion von durchschnittlich 9 sec war deutlich kürzer als der Nachnystagmus. Sie läßt sich nicht mit den postrotatorischen Drehempfindungen der vestibulären Übergangsfunktion (Cupulometrie) vergleichen, welcher ein sensorischer Reiz bei Cupulaauslenkung durch Remanenzströmung in den Bogen gängen zugrunde liegt (Groen u. Jongkees, 1948). Anders als beim Nachnystagmus dauert die Eigendrehempfindung bei kurzen Reizen (5 sec) eher länger als bei langen Reizen (30 sec). Es ist wahrscheinlich, daß hier mit zunehmender Reizdauer zentrale Gegenregulationen in Gang gesetzt werden. Ähnliche Gegenregulationen werden beim sog. Wasserfall-Phänomen und dem verwandten spiral aftereffect deutlicher: nach Ende des Reizes wird vorübergehend eine Bewegung in Gegenrichtung beobachtet. Vergleichbare Phänomene, die die Plastizität und Subjektivität der Bewegungswahrnehmung zeigen, sind auch für vestibuläre Reize (mehrtägiges Leben in einem rotierenden Raum) beschrieben worden (Graybiel, Clark u. Zariello, 1960).

Optische Pseudocoriolis-Effekte ließen sich bis zu 30 sec nach einem optokinetischen Reiz durch Kopfeigung im Dunkeln auslösen (im Mittel 17 sec). Wie bei der nachdauernden CV blieb die Auslösbarkeit nach kurzen Reizen tendenziell länger bestehen. Der Zeitverlauf der Intensität der nach Reizende ausgelösten optokinetischen Pseudocoriolis-Effekte und die Hemmung vestibulär induzierter Coriolis-Effekte (Stuhlrotation) durch optisch-optomotorische Bewegungskontrolle entsprachen sich weitgehend.

Optokinetische Nacheffekte als Ausdruck einer gemeinsamen Erregungskonstellation mit unterschiedlichen Schwellenwerten

Die psychophysischen Ergebnisse sowie die diskutierten neuronophysiologicalen Experimente und Ausschaltungsversuche an Tieren können dafür sprechen, daß *den optokinetischen Nacheffekten eine gemeinsame Nacherregung in dem multisynaptischen Maschenwerk der Formatio reticularis und den Vestibulariskernen zugrunde liegt*. Die betrachteten Phänomene können als optomotorischer Ausdruck (OKN-N) und subjektive Aspekte der zentralen Reizverarbeitung auf verschiedenen Ebenen aufgefaßt werden. Die Schwellenempfindlichkeiten sind unterschiedlich. *Die höchsten Schwellen bestehen für die subjektiven Nacheffekte (Circularvektion und Auslösbarkeit optischer Pseudocoriolis-Effekte), während sie für den OKN-N niedriger liegen*. Die Schwellen können durch Aufmerk-

samkeitsverlagerung und auch unspezifisch durch Änderung der Vigilanz verstellt werden. Ähnliche Befunde, die eine Abhängigkeit der Dauer der Reizphänomene von den Schwellenwerten nahelegen, sind für vestibuläre Stimulation (subjektives Drehempfinden, oculogyral illusion und vestibulärer Nystagmus) von zahlreichen Autoren beschrieben und bei Howard u. Templeton (1966) ausführlich zitiert.

Die Arbeit wurde aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Sonderforschungsbereich 70 („Hirnforschung und Sinnesphysiologie“), und der Fraunhofer-Gesellschaft unterstützt.

Bis zur Fertigstellung unserer eigenen Drehstuhl-Drehtrommel-Einrichtung konnten die Versuche in Zusammenarbeit mit der Universitäts-Augenklinik Freiburg am dortigen Drehstuhl durchgeführt werden. Wir danken Herrn Prof. G. Mackensen für Überlassung des Labors und der medizinisch-technischen Assistentin Fr. R. Löhr für technische Hilfe.

Literatur

- Adams, A.: Zur Frage der optokinetischen Erregungsnachdauer. Albrecht v. Graefes Arch. Ophthal. **160**, 497—509 (1959).
- Arnoult, M. D.: Lokalisation of sound during rotation of the visual environment. Amer. J. Psychol. **65**, 48—58 (1952).
- Bornschein, H.: Theorie und praktische Bedeutung des vestibulären Coriolis-Effektes. Mschr. Ohrenheilk. **96**, 45—49 (1962).
- Brandt, Th., Wist, E., Dichgans, J.: Optisch induzierte Pseudocoriolis-Effekte und Circularvektion: Ein Beitrag zur optisch-vestibulären Interaktion. Arch. Psychiat. Nervenkr. **214**, 365—389 (1971).
- Brandt, Th., Dichgans, J.: Pseudocoriolis-effects induced by pure visual motion perception. XIXth International Congress of Aviation and Space Medicine. Tel-Aviv: 1971.
- Cohen, B.: Persönl. Mitteilung.
- Coriolis, G.: Traité de mécanique des corps solides et du calcul de l'effect des machines. Paris: 1846.
- De Wit, G.: Seasickness (motion sickness). Acta oto-laryng. (Stockh.), Suppl. **108**, 1—56 (1953).
- Dichgans, J., Brandt, Th.: Visual-vestibular integration and motion perception. In: Dichgans, J., Bizzi, E., eds.: Cerebral control of eye movements and motion perception. Basel-New York: Karger (im Druck) 1972.
- Jung, R.: Attention, eye movements and motion detection: Facilitation and selection in optokinetic nystagmus and railway nystagmus. In: C. R. Evans, Mulholland, T. B., eds., Attention in neurophysiology, p. 348—375. London: Butterworth & Co. 1969.
- Dowd, P. J.: Induction of resistance to motion sickness through repeated exposure to coriolis stimulation. USAF School of Aerospace Med. SAM-TR-64-87 (1964).
- Fischer, M. H., Kornmüller, A. E.: Optokinetisch ausgelöste Bewegungswahrnehmungen und optokinetischer Nystagmus. J. Psychol. Neurol. (Lpz.) **41**, 273—308 (1930).
- Frenzel, H.: Ein einfacher Drehstuhl-Modellversuch zur Frage der Corioliserregung der Bogengänge bei Kopfbewegungen während der Drehung. Arch. Ohr-, Nas.- u. Kehlk.-Heilk. **177**, 563—568 (1961).
- Gillingham, K. K.: Training the vestibule for aerospace operations: central control of vestibular function. Milit. Med. **8**, 696—704 (1966).

- Graybiel, A., Clark, B., Zariello, J. J.: Observations on human subjects living in a "slow rotation room" for periods of two days. *Arch. Neurol. (Chic.)* **3**, 55—73 (1960).
- Groen, J. J. L., Jongkees, B. W.: The turning test with small regulable stimuli. III The advantages of cupulometrie over the classic technique of Bárány. *J. Laryng.* **62**, 231—235 (1948).
- Grohmann, R.: Die Trägheitskräfte in einem bewegten Bogengangmodell als Funktion der Toruskoordinaten und der Zeit. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **64**, 226—234 (1967).
- Grüttner, R.: Experimentelle Untersuchungen über den optokinetischen Nystagmus. *Z. Sinnesphysiol.* **68**, 1—48 (1939).
- Gurnee, H.: The effect of a visual stimulus upon the perception of bodily motion. *Amer. J. Psychol.* **43**, 26—48 (1931).
- Hennebert, P. E.: Nystagmus audiocinétiq. *Acta oto-laryng. (Stockh.)* **51**, 412—415 (1960).
- Hofmann, F. B.: Die Lehre vom Raumsinn des Auges. Springer 1920/25. Berlin-Heidelberg-New York: Springer (Reprint) 1970.
- Howard, I. P.: Templeton, W. B., Human spatial orientation. London-New York-Sydney: John Wiley & Sons 1966.
- Johnson, W. H., Mayne, W. J.: Stimulus required to produce motion sickness. *J. Aviat. Med.* **24**, 400—411 (452) (1953).
- Jung, R.: Nystagmographie: Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen. In: G. v. Bergmann, Frey, W., Schwiegl, H., Eds., *Handbuch der Inneren Medizin*, 4. Aufl. Bd. V/1, S. 1325—1379. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.
- Kommerell, G., Thiele, H.: Der optokinetische Kurzreiznystagmus. *Albrecht v. Graefes Arch. klin. exp. Ophthalm.* **179**, 220—234 (1970).
- Kornhuber, H. H.: Optokinetischer Nachnystagmus, vestibuläre Übererregbarkeit und periodischer Nystagmus alternans. *Klin. Wschr.* **40**, 549 (1962).
- Physiologie und Klinik des zentralvestibulären Systems (Blick- und Stützmotorik). In: J. Berendes, Link, R., Zöllner, F., Eds., *Hals-Nasen-Ohrenheilkunde. Ein kurzgefaßtes Handbuch in drei Bänden*. Bd. III/3, S. 2150—2351. Stuttgart: Thieme 1966.
- Kraus, R. N.: Evaluation of a simple Coriolis-Test for vestibular sensitivity. *Aerospace Med.* **31**, 852—855 (1960).
- Krieger, H. P., Bender, M. B.: Optokinetic alternystagmus in the monkey. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **8**, 97—106 (1956).
- Mach, E.: Die Analyse der Empfindungen. Jena: Fischer 1885.
- Mackensen, G., Kommerell, G., Silbereisen, D.: Untersuchungen zur Physiologie des optokinetischen Nachnystagmus. II. Mitteilung. Individuelle Unterschiede des Nachnystagmus, die Abhängigkeit des optokinetischen Nachnystagmus von der Reizdauer. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm.* **163**, 170—187 (1961).
- Rudolf, U.: Untersuchungen zur Physiologie des optokinetischen Nachnystagmus. III. Mitteilung. Ein Beitrag zur Entstehung des optokinetischen Nachnystagmus. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm.* **165**, 60—70 (1962).
- Wiegmann, O.: Untersuchungen zur Physiologie des optokinetischen Nachnystagmus. I. Mitteilung. Die Abhängigkeit des optokinetischen Nachnystagmus von der Winkelgeschwindigkeit des Reizmusters. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm.* **160**, 497—509 (1959).
- McLay, K., Madigan, M. F., Ormerod, F. C.: Anomalies in the recorded movements of the eye during optokinetic, rotatory and caloric stimulation in normal subjects. *Ann. Otol. (St. Louis)* **66**, 473—486 (1957).

- Ohm, J.: Über optischen Drehnystagmus. *Klin. Mbl. Augenheilk.* **68**, 234—235 (1921).
- Die klinische Bedeutung des optischen Drehnystagmus. *Klin. Mbl. Augenheilk.* **68**, 323—355 (1922).
- Zur Augenzitterkunde. VII. Mitteilung. Der optische Drehnachnystagmus. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthal.* **118**, 103—117 (1927).
- Schubert, G.: Über die physiologischen Auswirkungen der Corioliskräfte bei Trudelmotionen des Flugzeuges. *Acta oto-laryng.* (Stockh.) **16**, 39—47 (1931).
- Shanzer, S., Teng, P., Krieger, H. P., Bender, M. B.: Defects in optokinetic after-nystagmus in lesions of the brain stem. *Amer. J. Physiol.* **194**, 419—422 (1958).
- Stevens, S. S.: On the psychophysical law. *Psychol. Rev.* **64**, 153—181 (1957).
- Ter Braak, J. W. G.: Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus. *Arch. néerl. Physiol.* **21**, 309—376 (1936).
- Tyler, D. B., Bard, P.: Motion sickness. *Physiol. Rev.* **29**, 311—369 (1949).
- Warren, H. C.: Sensations of rotation. *Psychol. Rev.* **2**, 273—276 (1895).
- Warren, R. M.: A basis for judgements of sensory intensity. *Amer. J. Psychol.* **71**, 675—687 (1958).
- Yamaji, R., Mackensen, G.: Ein Beitrag zur Physiologie des optokinetischen Nachnystagmus. *Bulletin Osaka med. Sch.* **8**, 7—17 (1962).
- Zikmund, V.: Oculomotor activity during visual imagery of a moving stimulus pattern. *Stud. Psychol.* **8**, 254—272 (1966).

Dr. T. Brandt
Doz. Dr. J. Dichgans
Neurologische Universitätsklinik
mit Abteilung für Neurophysiologie
D-7800 Freiburg i. Br., Hansastr. 9
Deutschland