
**Über die Beeinflussung der Lagewahrnehmung und des visuellen
Systems mittels Über- und Unterdruck auf den Unterkörper**

Inauguraldissertation

Zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften

Fachbereich Psychologie der Justus-Liebig-Universität Gießen

Vorgelegt von
Ralf Saborowski

2001

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|------------|--|-----------|
| 1 | DANKSAGUNG | 7 |
| 2 | EINLEITUNG | 8 |
| 3 | LAGEWahrNEHMUNG | 10 |
| 3.1 | Lagewahrnehmung: Eine Begriffsklärung | 10 |
| 3.2 | Tierexperimentelle Befunde zur Lagewahrnehmung | 12 |
| 3.2.1 | Lagewahrnehmung bei Wirbeltieren | 12 |
| 3.2.2 | Stellreflexe ohne Statolithen | 13 |
| 3.2.3 | Stellreflexe nach Durchtrennung des Nervus Splanchnicus | 14 |
| 3.2.4 | Gravizeptives System bei Tauben | 15 |
| 3.3 | Lagewahrnehmung im Humanbereich | 18 |
| 3.3.1 | Beteiligte Rezeptorsysteme | 18 |
| 3.3.1.1 | Visuelles System | 18 |
| 3.3.1.2 | Statolithen | 21 |
| 3.3.1.3 | Propriozeption | 24 |
| 3.3.1.4 | Kutane Rezeptoren | 26 |
| 3.3.2 | Versuche zur Lagewahrnehmung im Humanbereich | 27 |
| 3.3.2.1 | Die Befunde von Do, Brenière und Bouisset | 27 |
| 3.3.2.2 | Die Befunde von Bles und de Graaf | 28 |
| 3.3.2.3 | Die Befunde von Mittelstaedt | 30 |
| 3.3.2.3.1 | Die Zentrifugenexperimente | 30 |
| 3.3.2.3.2 | Die Kippbettexperimente | 33 |
| 3.3.2.3.3 | Gewichtung von Otolithen- und Gravizeptionsinformationen | 34 |
| 3.3.2.3.4 | Schlussfolgerungen aus den Untersuchungen Mittelstaedts | 35 |
| 3.3.2.4 | Das Experiment von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch | 36 |
| 3.3.2.5 | Das Unterwasserexperiment von Jarchow und Mast | 38 |
| 3.3.2.6 | Lagewahrnehmung unter Mikro-Gravitation | 39 |
| 4 | PHYSIOLOGISCHE EFFEKTE BEI UNTERDRUCK | 43 |
| 4.1 | Kreislaufregulation durch Barorezeptoren | 49 |

| | | |
|------------|---|-----------|
| 4.2 | Effekte unter Lower Body Negative Pressure | 51 |
| 5 | FRAGESTELLUNGEN UND OPERATIONALISIERUNG | 55 |
| 5.1 | Fragestellungen | 55 |
| 5.2 | Unabhängige Variablen: Kippbett und Druckkammer | 56 |
| 5.3 | Abhängige Variablen | 57 |
| 5.3.1 | Subjektive Horizontale Position | 57 |
| 5.3.2 | Volumenveränderungen des thorakalen Bereichs | 58 |
| 5.3.2.1 | Impedanzplethysmographie | 58 |
| 5.3.2.1.1 | Physikalische Grundlagen der Impedanzplethysmographie | 59 |
| 5.3.2.1.2 | Berechnung der Volumenveränderungen nach Montgomery | 61 |
| 5.3.2.1.3 | Anthropometrie des thorakalen Bereichs | 62 |
| 5.3.2.2 | Volumenveränderungen zwischen zwei Messzeitpunkten | 64 |
| 5.4 | Zusammenfassung und Zielsetzung | 65 |
| 6 | METHODEN | 66 |
| 6.1 | Versuchspersonen | 66 |
| 6.2 | Versuchsdurchführung | 66 |
| 6.3 | Datenaufzeichnung und Versuchsgeräte | 67 |
| 6.4 | Auswertung | 68 |
| 6.5 | Statistische Analyse | 69 |
| 7 | STUDIEN | 70 |
| 7.1 | Studie 1: Stabilität der Effekte von LBPP und LBNP | 70 |
| 7.1.1 | Stichprobe | 70 |
| 7.1.2 | Versuchsplan | 70 |
| 7.1.3 | Ergebnisse | 71 |
| 7.1.3.1 | Thorakales Volumen | 71 |
| 7.1.3.2 | SHP | 73 |
| 7.1.4 | Zusammenfassung | 75 |

| | | |
|------------|---|------------|
| 7.2 | Studie 2: Winkelvorgabe | 76 |
| 7.2.1 | Stichprobe | 78 |
| 7.2.2 | Versuchsplan | 78 |
| 7.2.3 | Ergebnisse | 78 |
| 7.2.3.1 | Thorakales Volumen | 78 |
| 7.2.3.2 | SHP: Kleine vs. große Auslenkungen | 80 |
| 7.2.3.3 | SHP: Kopf-oben vs. Kopf-unten | 81 |
| 7.2.3.4 | Sicherheitsurteil | 83 |
| 7.2.4 | Zusammenfassung | 85 |
| 7.3 | Studie 3: Absolutschwellen der Lagewahrnehmung | 86 |
| 7.3.1 | Einleitung: Schwellenbestimmung bei rezeptiven Systemen | 86 |
| 7.3.1.1 | Psychophysik | 86 |
| 7.3.1.2 | Schwellenbestimmung | 88 |
| 7.3.1.3 | Fehlerquellen | 90 |
| 7.3.2 | Stichprobe | 90 |
| 7.3.3 | Versuchsplan | 91 |
| 7.3.4 | Ergebnisse | 92 |
| 7.3.4.1 | Empfindungsänderung bei Überdruck (LBPP) | 92 |
| 7.3.4.2 | Empfindungsänderung bei Unterdruck (LBNP) | 96 |
| 7.3.5 | Zusammenfassung | 101 |
| 7.4 | Studie 4: Adaptation des gravizeptiven Systems | 102 |
| 7.4.1 | Stichprobe | 103 |
| 7.4.2 | Versuchsplan | 103 |
| 7.4.3 | Ergebnisse | 103 |
| 7.4.3.1 | Thorakales Volumen | 103 |
| 7.4.3.2 | SHP | 106 |
| 7.4.4 | Zusammenfassung | 109 |
| 7.5 | Studie 5: Cerebrale Durchblutung | 110 |
| 7.5.1 | Steuerungsmechanismen des cerebralen Blutflusses | 111 |
| 7.5.2 | Ausgewählte Befunde zur cerebralen Durchblutung | 111 |
| 7.5.3 | Cerebrale Durchblutung | 113 |
| 7.5.3.1 | Technik | 113 |
| 7.5.3.2 | Dopplereffekt | 113 |
| 7.5.3.3 | Gefäßidentifikation der Arteria cerebri media | 116 |
| 7.5.3.4 | Entwicklung einer Sondenhalterung | 117 |

| | | |
|------------|---|------------|
| 7.5.3.5 | Parametrisierung des cerebralen Blutflusses | 117 |
| 7.5.3.6 | Maximale Flussgeschwindigkeit und cerebrales Blutvolumen | 119 |
| 7.5.4 | Stichprobe | 119 |
| 7.5.5 | Versuchsplan | 120 |
| 7.5.6 | Ergebnisse | 120 |
| 7.5.6.1 | Thorakales Volumen | 120 |
| 7.5.6.2 | Cerebraler Blutfluss | 122 |
| 7.5.6.3 | SHP | 124 |
| 7.5.6.4 | Zusammenhänge: Thorakales Volumen, cerebraler Blutfluss und SHP | 126 |
| 7.5.7 | Zusammenfassung | 128 |
| 7.6 | Studie 6: Subjektive Visuelle Vertikale | 128 |
| 7.6.1 | Ausgewählte Befunde zur Subjektiven Visuellen Vertikalen | 128 |
| 7.6.2 | Stichprobe | 132 |
| 7.6.3 | Stimulusdarbietung und Versuchsplan | 132 |
| 7.6.4 | Ergebnisse | 133 |
| 7.6.4.1 | Thorakales Volumen | 133 |
| 7.6.4.2 | SVV | 135 |
| 7.6.5 | Zusammenfassung | 137 |
| 7.7 | Studie 7: Zusammenfassung von vier Stichproben | 138 |
| 7.7.1 | Stichprobe | 138 |
| 7.7.2 | Versuchsplan | 138 |
| 7.7.3 | Ergebnisse | 138 |
| 7.7.3.1 | Thorakales Volumen | 138 |
| 7.7.3.2 | SHP | 140 |
| 7.7.4 | Zusammenfassung | 142 |
| 8 | DISKUSSION UND AUSBLICK | 142 |
| 8.1 | Diskussion der Studien | 142 |
| 8.2 | Ausblick | 153 |
| 9 | ZUSAMMENFASSUNG | 157 |
| 10 | ABBILDUNGSVERZEICHNIS | 159 |
| 11 | LITERATUR | 166 |

| | | |
|-------------|---|------------|
| 12 | ANHANG | 178 |
| 12.1 | Protokollbogen zur Kurzanamnese | 179 |
| 12.2 | Instruktionen | 180 |
| 12.2.1 | Instruktion Studie 2 | 180 |
| 12.2.2 | Instruktion Studie 3 | 181 |
| 12.2.3 | Instruktion Studie 5 | 182 |
| 12.2.4 | Instruktion Studie 6 | 183 |
| 12.3 | Kippbettvoreinstellungen Studie 2 | 184 |
| 12.4 | Druckvorgaben Studie 3 | 184 |
| 12.5 | Kippbettvoreinstellungen Studie 5 | 186 |
| 12.6 | Leuchtlinie Studie 6 | 187 |
| 12.7 | Winkelvorgaben Studie 6 | 188 |
| 12.8 | Rechnerische Herleitung der Formel zur Bestimmung des geometrischen Volumens des oberen Thorax | 189 |
| 12.9 | Berechnung der thorakalen Volumenverschiebungen | 191 |
| 13 | ERKLÄRUNG | 192 |
| 14 | GLOSSAR | 193 |

1 Danksagung

An dieser Stelle möchte ich denjenigen Dank aussprechen, die mich bei den Studien zu dieser Arbeit unterstützt haben. Zuerst möchte ich Herrn Prof. Dr. Dieter Vaitl danken, der mir diese Arbeit erst ermöglicht und durch das Bereitstellen benötigter Ressourcen zur zügigen Fertigstellung dieser Arbeit beigetragen hat.

Für die Programmierarbeiten, die zur Versuchssteuerung, Datenaufzeichnung und Auswertung notwendig waren, danke ich Herrn Dr. Rudolf Stark.

Bei den Mitarbeitern der Werkstatt des Fachbereichs Psychologie - insbesondere bei Herrn Hartmut Studenroth und Herrn Björn Zecher - möchte ich mich für die Unterstützung bei der Entwicklung und Realisierung zahlreicher Hilfen für die Experimente bedanken.

Die intensive Einarbeitung in die Handhabung der transkraniellen Dopplersonographie habe ich Frau Ute Reitz und Herrn Dr. Erwin Stolz (neurologische Klinik der Justus-Liebig-Universität, Gießen, Direktor: Prof. Dr. Manfred Kaps) zu verdanken. Für die anregenden Gespräche möchte ich mich bei Herrn em. Prof. Dr. Horst Mittelstaedt bedanken. Beim Korrekturlesen dieser Arbeit haben mich Marc Zimmermann und Christina Witz unterstützt, denen ich an dieser Stelle ebenfalls herzlich danken möchte.

2 Einleitung

Die allgemeinspsychologische Erforschung der Lagewahrnehmung blickt auf eine lange Tradition zurück, die Ende des vergangenen Jahrhunderts begann. Es handelt sich hierbei um ein multidisziplinäres Forschungsfeld, das sowohl aus physiologischer, anatomischer als auch psychologischer Perspektive betrachtet wurde und wird. Insbesondere drei Rezeptorsysteme gelten als relevant für die Lagewahrnehmung: Das visuelle System, das Vestibularorgan und das propriozeptive System. Das visuelle System empfängt über die Retina, die mit Ihren Stäbchen und Zapfen elektromagnetische Strahlen in einem relativ engen Frequenzbereich wahrnimmt, ein Abbild unserer nahen Umwelt. Aus ausgewählten Informationen dieses Abbildes, wie zum Beispiel horizontalen und vertikalen Linien, entnehmen wir einen Teil der benötigten Lageinformation. Im Vestibularorgan sind es insbesondere die Maculaorgane, die durch eine Zilienabscherung bei gravitationalen Beschleunigungen (Schwerkraftbeschleunigung) Informationen über die Lage des Menschen im Raum vermitteln. Ebenso tragen mechanorezeptive Informationen zur Lagewahrnehmung bei. Kutane Rezeptoren registrieren beispielsweise den Druck unter den Fußsohlen. Das propriozeptive System (als Subsystem der Mechanorezeption) besteht aus Rezeptoren an Sehnen, Muskeln und Gelenken, die Informationen über die Beugung der Gelenke und der Spannung von Muskeln und Sehnen detektieren. Die Informationen aus diesen drei Rezeptorsystemen werden kortikal integriert und zur subjektiven Lagewahrnehmung weiterverarbeitet.

Insbesondere die Arbeiten Mittelstaedts (1992, 1996) zeigen, dass diese drei Rezeptorsysteme (Vestibularorgan, visuelles System und Propriozeption) nicht ausreichen, um die bislang vorliegenden Befunde zur Lagewahrnehmung erschöpfend zu erklären. Er konnte die Existenz eines gravizeptiven Systems aufzeigen, das über die Verteilung des Blutes innerhalb des Körpers Einfluss auf die Lagewahrnehmung nimmt. Eine hierzu von Vaitl, Baisch und Mittelstaedt (1997) durchgeführte Arbeit zeigt, dass insbesondere im thorakalen Bereich Blutvolumenverschiebungen stattfinden, die mit Hilfe einer Druckkammer, die Über- und Unterdruck auf den Unterkörper ausüben kann, induziert wurden. Der Einfluss auf die Lagewahrnehmung zeigte sich durch die vorgenommene Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position (SHP) auf dem Kippbett. Es fanden sich deutliche Unterschiede zwischen den Einstellungen unter Überdruck und denen unter Unterdruck im Vergleich zu den Phasen ohne Druck. Somit könnte ein neues rezeptives System gefunden worden sein, im Sinne Sherringtons (1948) könnte sogar von einem Sinnesorgan gesprochen werden. Er forderte, dass sowohl unmittelbare (d.h. intern übertragene, etwa durch Axonpotentiale) als auch psychophysische Wirkungen vorhanden sein müssen (d.h. sie müssen zu einem subjektiven Geschehen führen), um von einem Sinnesorgan sprechen zu kön-

nen. Unterschieden werden hiervon Rezeptoren, deren Reizung keinen Einfluss auf das subjektive Geschehen hat (Bischof, 1966).

Der Beitrag der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen besteht darin, den Einfluss des Über- und Unterdrucks auf die menschliche Lagewahrnehmung genauer zu untersuchen. Bislang ist aus der Forschung zur Gravizeption nur bekannt, dass es wahrscheinlich einen Einfluss des kardiovaskulären und des renalen Systems auf die Lagewahrnehmung gibt und die Blutvolumenverschiebung im thorakalen Bereich an diesen Effekten beteiligt sein könnte (Mittelstaedt, 1996; Vaitl, Mittelstaedt & Baisch, 1997; Saborowski, 1998; Kögel, 1998). Zur Erforschung weiterer grundlegender Aspekte der Gravizeption wurden im Rahmen dieser Arbeit Experimente durchgeführt, die den Einfluss von Über- und Unterdruck auf den Unterkörper untersuchen. Das Ziel dieser Experimente liegt in der Untersuchung physiologischer und psychologischer Veränderungen unter Überdruck (Lower Body Positive Pressure, LBPP) und Unterdruck (Lower Body Negative Pressure, LBNP). Die erste Studie zeigt die Stabilität der Effekte von LBPP und LBNP auf die thorakale Volumenverschiebung und die SHP auf. Mit Hilfe der Studie 2 wird der Frage nachgegangen, inwiefern sich die Vorgabe kleiner und großer Auslenkungen auf dem Kippbett unterscheiden. In Studie 3 wird mittels des aus der Psychophysik stammenden Grenzverfahrens der Frage nachgegangen, ob für das auf Blutvolumenveränderungen reagierende gravizeptive System die Bestimmung einer Absolutschwelle möglich ist. In Studie 4 wird an einem größeren Datensatz überprüft, inwiefern die unter den Versuchsbedingungen stattfindenden Effekte einer Adaptation unterliegen. Die Erfassung der Flussgeschwindigkeit der mittleren Hirnarterie (*Arteria cerebri media*) in Studie 5 klärt die Frage, ob sich die in dem Experiment von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) gefundene Umverteilung des Blutvolumens durch Über- und Unterdruck auf den Unterkörper auch auf die transkraniale Durchblutung auswirkt. Die Studie 6 überprüft den Einfluss des Über- und Unterdrucks auf das visuelle System. Insbesondere die Inversionsillusionen, die bei Piloten auf parabolischen Flügen in Erscheinung treten können, legen den Verdacht nahe, dass die Druckverhältnisse auch auf das visuelle System wirken. Bislang fehlt es aber an einer experimentellen Überprüfung dieses Verdachts. Als visueller Stimulus wurde unter verschiedenen Druckbedingungen auf einem Monitor eine Leuchtlinie dargeboten, die die Versuchspersonen vertikal einzustellen hatten (Subjektive Visuelle Vertikale). In Studie 7 werden die durchgeführten Kipptisch-untersuchungen zusammengefasst. In der vorliegenden Arbeit werden zuerst experimentelle Befunde aus dem Tier- und Humanbereich vorgestellt, die auf die Existenz eines gravizeptiven Systems hinweisen. Anschließend wird auf die Physiologie des Herz- und Kreislaufsystems eingegangen, da in dem folgenden experimentellen Teil die Stimulation des Herz-Kreislaufsystems im Vordergrund steht. Im experimentellen Teil werden die Studien vorgestellt, die die physiologischen Veränderungen unter LBPP und LBNP und deren Auswirkungen auf die Lagewahrnehmung und das visuelle System untersuchen.

3 Lagewahrnehmung

3.1 Lagewahrnehmung: Eine Begriffsklärung

Für das menschliche Leben in aufrechter Haltung ist die Wahrnehmung der eigenen Lage in den drei physikalischen Raumdimensionen unabdingbar. Erst die Lagewahrnehmung ermöglicht es dem Menschen, seine eigene physikalische Lage in Relation zu der ihn umgebenden Umwelt zu ermitteln und sein motorisches Verhalten entsprechend den objektiven Umweltgegebenheiten zu gestalten. In diesem Sinne stellt die Lagewahrnehmung eine grundlegende Orientierungsleistung dar. Mit Hilfe der Lagewahrnehmung ist ein Leben in aufrechter Haltung erst möglich. Wenn der Mensch durch entsprechende motorische Koordination sein Skelett aufrecht halten will, benötigt er Informationen über die Stellung seines Körpers, insbesondere seines Kopfes, relativ zur Erdoberfläche. Da wir in einer labilen Gleichgewichtslage und in einem dreidimensionalen Raum leben, muss immerfort eine Korrektur der Lage über die Muskeln vorgenommen werden, um den Körper aufrecht zu halten (vgl. Abbildung 1). Mittelstaedt (1983b) beschreibt die Relevanz der Lageinformationen für den Menschen am Beispiel der Vertikalität:

"For many reasons, verticality of the visual world is important for a living being who carries mobile eyes in a mobile head above a body balanced in a labile equilibrium on a mobile base."

Die zur aufrechten Haltung notwendigen Informationen werden von der Lagewahrnehmung zur Verfügung gestellt. In regelungstechnischen Termini stellt die aufrechte Haltung die Sollgröße, die Lagewahrnehmung die Ist-Größe (die über das visuelle System, Maculaorgane, Propriozeptoren und die vermuteten Gravizeptoren gemessen wird) und die Regler die Skelettmuskeln dar (vgl. Abbildung 1).

Bischof (1966) sieht die Lagewahrnehmung als außergewöhnlichen Sinn an, da sie in den klassischen fünf Sinnen (Hören, Sehen, Schmecken, Riechen, Tasten) nicht enthalten ist. Es handelt sich um eine Leistung, in der vornehmlich Informationen über den eigenen Körper gesammelt werden. Dies unterscheidet sie von den anderen Sinnen, die vornehmlich Informationen aus der Umwelt aufnehmen. Ein Sinnesorgan wandelt nicht-nervöse in nervöse Signale um und besteht aus einem anatomisch-histologisch strukturierten Zellverband. Ist diese Struktur nicht gegeben, handelt es sich um einen Rezeptor. Einschränkend muss hinzugefügt werden, dass neben der Struktur auch die Funktion ausschlaggebend ist: Wenn ein Organ ohne Wirkung auf die subjektive Wahrnehmung bleibt, muss es als Rezeptor bezeichnet werden (Bischof, 1966).

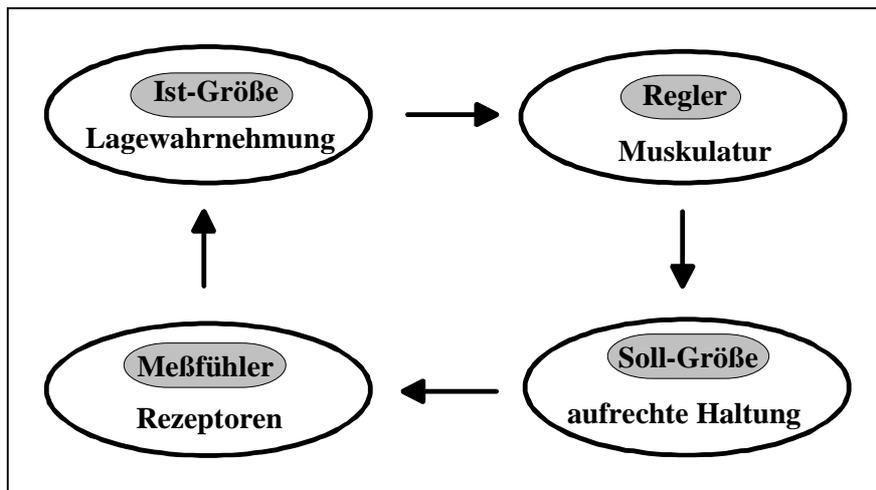


Abbildung 1: Lagewahrnehmung im Regelkreis. Die Rezeptoren erfassen den Ist-Zustand, deren Informationen werden zur Lagewahrnehmung verarbeitet. Über die Muskulatur wird die Haltung (gegebenenfalls) korrigiert.

Diese Arbeit beschäftigt sich mit der Analyse der Funktion eines bislang kaum erforschten Rezeptorentyps, der Gravizeptoren. Es liegt eine Vielzahl von Anhaltspunkten vor, die erkennen lassen, dass der menschliche Körper mit einer bislang nicht näher bekannten anatomischen Struktur ausgestattet ist, die, wie schon die Otolithen des Vestibularorgans in der Lage ist, Schwerkraft (Gravitation) wahrzunehmen. Das Forschungsgebiet der Gravizeption befasst sich in Anlehnung an Mittelstaedts „somatic graviception“ (1996) mit der Erforschung der Funktion und Lokalisation dieser Schwerkraftrezeptoren. In dieser Arbeit werden insbesondere hämodynamische Veränderungen untersucht, da die Arbeiten von Mittelstaedt (1992, 1996), Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) sowie Kögel (1998) und Saborowski (1998) gezeigt haben, dass insbesondere das kardiovaskuläre System als Informationslieferant für die Gravizeptoren in Frage kommt.

3.2 Tierexperimentelle Befunde zur Lagewahrnehmung

Im folgenden werden tierexperimentelle Studien dargestellt, deren Befunde darauf hinweisen, dass es neben den Rezeptoren des visuellen Systems, des Maculaorgans und der Propriozeption noch eine weitere Rezeptorenart geben kann, die Einfluss auf die Lagewahrnehmung ausübt.

3.2.1 Lagewahrnehmung bei Wirbeltieren

In seinem Überblicksartikel zur Lageorientierung erläutert Schöne (1959) insbesondere die Funktionsweise der Statolithen und der Augen bei Wirbeltieren und Krebsen. Er beschränkt hierbei die Lagewahrnehmung auf die statische Orientierung (unbewegtes Umfeld) in bezug auf horizontal verlaufende Achsen, die senkrecht zur Schwerkraft stehen. An den Statolithen greift der resultierende Vektor verschiedener Kräfte an. In der Regel ist dies die Erdbeschleunigung (Gravitation, Beschleunigung von 9.81 cm/s^2), es können aber noch andere Linearbeschleunigungen hinzukommen. Das Statolithenorgan besteht aus einer Masse, die die eigentlichen Rezeptoren (Statocysten) reizt. Unter den Wirbeltieren finden sich zwei Arten von Statolithenorganen: Sacculus und Utriculus, wobei dem Utriculus ein wesentlich größerer Einfluss auf die Lagewahrnehmung zugesprochen wird (Schöne, 1962). Die Statolithen der Wirbeltiere sind für zwei Einflussgrößen sensitiv: Die Richtung und die Stärke der einwirkenden Kraft. Durch die einwirkende Kraft bewegt sich die Statolithenmasse auf dem Epithel. Eine Bewegung des Statolithen senkrecht zum Epithel wird durch eine Gallertschicht vermieden (de Vries, 1950). Die Scherung des Statolithen aufgrund der einwirkenden Kräfte ist der spezifische Reiz für die Rezeptoren (von Holst, 1950). Über die Empfindlichkeit des Statolithenorgans ist bekannt, dass das Scherungsprinzip im Bereich der Normallage eine hohe Empfindlichkeit hat. Eine Änderung der Normallage führt zu einer größeren Statocystenerregung als eine gleichgroße Lageänderung in einer beliebigen Seitenlage (Schöne, 1959). Zur experimentellen Untersuchung der Funktion des Statolithenorgans in dem Verbund der Lagewahrnehmungssinne können beidseitig die Statolithen abgeschleudert (Zentrifugation) bzw. abgesaugt (Schöne, 1959) oder das ganze Labyrinth entfernt werden. Durch derartige Eingriffe lassen sich systematisch Erkenntnisse über die Funktionsweise der Statolithen gewinnen.

Bei einseitiger Zerstörung des Statolithen zeigt etwa ein Fisch eine Dauerdrehung um die Längsachse zu einer Seite, gleiches gilt für andere Wirbeltiere. In einem mehrwöchigen zentralnervösen Kompensationsprozess wird die Daueraktivität eliminiert, die drehende Wirkung lässt

nach und hört schließlich auf. Weiterhin ließ sich durch derartige Experimente zeigen, dass die beiden Statolithenorgane additiv zusammenarbeiten (von Holst, 1950). Demnach resultiert die Lagemeldung bei Wirbeltieren aus dem Unterschied zwischen den Erregungen der beiden Statolithenorgane.

In den folgenden Kapiteln werden tierexperimentelle Arbeiten vorgestellt, die auf das mögliche Vorhandensein eines weiteren rezeptiven Systems zur Schwerkraftdetektion hinweisen.

3.2.2 Stellreflexe ohne Statolithen

Hasegawa (1931) sowie DeKleyn und Versteegh (1933) fanden, dass Reflexe beim Meerschweinchen auf Beschleunigung entlang aller drei Körperachsen (vgl. Abbildung 2) auch ohne Statolithenmembran zustande kommen. Sie zentrifugierten die Meerschweinchen bei 900 bis 2000 Umdrehungen pro Minute, um deren Statolithenmembran von den Maculae abzutrennen. Weitere Schädigungen des zentralen Nervensystems und der Organe wurden durch eingehende Untersuchungen ausgeschlossen. Die Autoren beobachteten, dass statische Reflexe auch noch ohne Statolithenmembran ausgelöst wurden, insbesondere tonische Labyrinthreflexe. Tonische Reflexe sind Reflexe des Innenohres, die durch Abweichung des Kopfes von der Horizontalebene zu tonischen Veränderungen der Körper-, Hals- und Augenmuskulatur führen, und zwar so lange, wie die Kopfneigung anhält (Magnus, 1923). Die Autoren vermuteten, dass die Sinneszellen der Macula (Stereo- und Kinozilien) durch die Zentrifugation nicht zerstört werden und somit „das Sinnesepithel wieder anfängt, auf Stellenveränderungen des Kopfes im Raume in verschiedener Weise zu reagieren“ (DeKleyn & Versteegh, 1933). Ebenso beobachteten sie Bewegungsreflexe nach Abschleudern der Statolithenmembran; dies steht allerdings im Gegensatz zu den Beobachtungen von Hasegawa (1931), der einen Ausfall der Bewegungsreflexe beschrieb. DeKleyn und Versteegh (1933) machen hierfür allerdings methodische Unterschiede der Untersuchungen verantwortlich. Mittelstaedt (1995a) führte diese Ergebnisse einer Neuinterpretation zu. Er vertritt die Ansicht, dass die beobachteten Reflexe nach Ablösung der Statolithenmembranen auf Rezeptoren im Oberkörper zurückzuführen sind. Die Wissenschaftler kamen zu einer funktionell unlogischen Interpretation ihrer Ergebnisse, so Mittelstaedt (1995a), da sie bei Labyrinthektomie (Entfernung der Labyrinth) keinen der Reflexe mehr auslösen konnten und daraus den Schluss zogen, dass das Labyrinth nicht nur notwendig, sondern auch hinreichend ist, um die beschriebenen Reflexe auslösen zu können. Diese Argumentation schließt aber nicht die Wirkung von extralabyrinthären Gravizeptoren aus. Geht man, wie Mittelstaedt in seiner Neuinterpretation, von zwei Informationsquellen aus, die das Labyrinth erreichen (nämlich Gravizeptoren- und Statolitheninformationen), so würden die Gravizeptoren des Oberkörpers

ohne das Labyrinth auch keine Reflexe mehr auslösen; in den Versuchen mit labyrinthektomierten Tieren konnte genau dieser Sachverhalt beobachtet werden (Mittelstaedt, 1995b). Diese Neuinterpretation setzt aber voraus, dass Fasern der Gravizeptoren das Labyrinth erreichen.

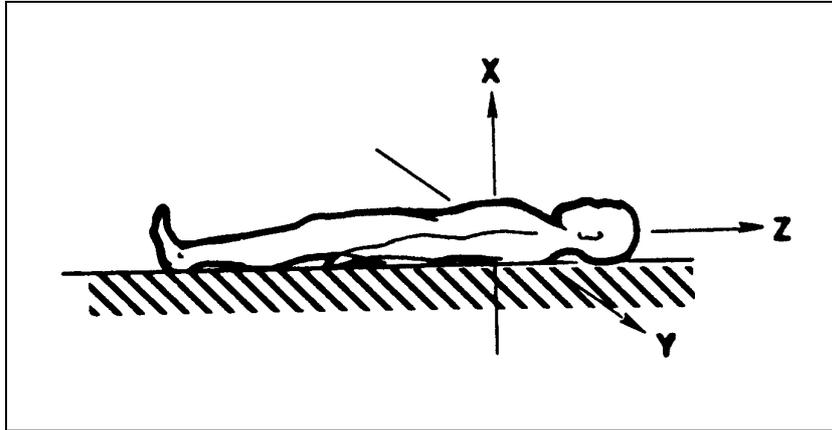


Abbildung 2: Körperachsen: Die z-Achse läuft von oben nach unten durch den Körper, die y-Achse parallel zur Binauralachse (von Ohr zu Ohr) und die x-Achse von hinten nach vorne durch den Körper (aus: DeHart, 1996).

3.2.3 Stellreflexe nach Durchtrennung des Nervus Splanchnicus

Ito und Sanada (1965) entfernten in ihrer Untersuchung 20 Affen (*Macacca Cynomologa*) den präzentralen motorischen Kortex in beiden Hemisphären. Hierdurch wurde die Willkürmotorik unterbunden. Die Labyrinth- und Stellreflexe waren hingegen noch in vollem Maße auszulösen. Das Ziel dieser Untersuchung war es, den Ort der Rezeptoren, die die Stellreflexe hervorrufen, durch nervale Stimulation ausfindig zu machen. Als abhängige Variablen wurden die Bewegungen der Extremitäten sowie deren elektromyographische Aktivität untersucht. In seitlicher Lage führt eine elektrische Stimulation des oberen *Nervus splanchnicus* zu stereotypen Veränderungen der Lage der Extremitäten. Dieselben Muskelantworten sind sowohl durch eine elektrische Stimulation des Mesenteriums (Dünndarmgekröse, heftet Dünndarmabschnitte an die hintere Bauchwand und hat eine Bindegewebsschicht, in der Lymphknoten, Gefäße und Nerven enthalten sind (Pschyrembel, 1990)) als auch des thorakalen und zervikalen Sympathicus Stranges hervorzurufen. Nach Durchtrennung des *Nervus splanchnicus* konnten die beschriebenen Reaktionen durch Reizung des proximalen Schnittendes noch ausgelöst werden, bei einer Reizung des distalen Schnittendes hingegen nicht mehr. Aus diesen Ergebnissen schlossen Ito und Sanada (1965), dass die Rezeptoren für die Stellreflexe, die auf den Körper wirken, im Mesenterium

liegen. Mittelstaedt (1995b) sieht dieses Ergebnis als weiteres Indiz für das vermutete gravizeptive System.

3.2.4 Gravizeptives System bei Tauben

Die von Mittelstaedt (1964), Biederman-Thorson und Thorson (1973) sowie Delius und Vollrath (1973) vorgestellten Untersuchungen lassen die Schlussfolgerung zu, dass es bei Tauben ein System im Oberkörper gibt, das Gravitation wahrnehmen kann. Mittelstaedt (1964) greift auf die Ergebnisse der Taubenexperimente von Trendelenburg (1906) zurück, mit denen die sensorischen Informationsquellen der Lagewahrnehmung erforscht wurden. Die Tauben wurden mit abgedeckten Augen (Ausschluss visueller Informationen) in drei verschiedene Körperstellungen gebracht, die tonische Reflexe hervorrufen sollten. Als abhängige Variable wurden die motorische Flügelreaktionen herangezogen (vgl. Abbildung 3).

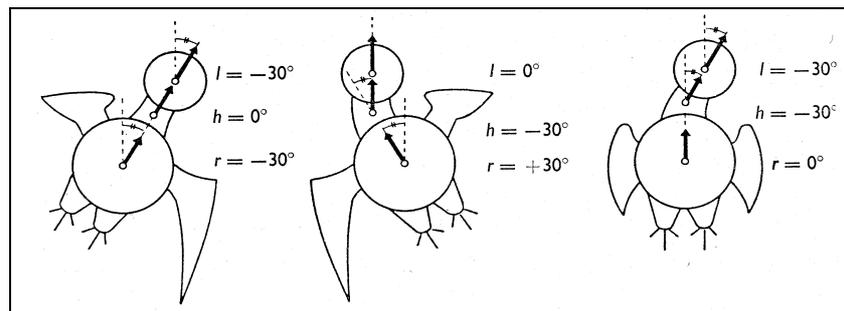


Abbildung 3: Experimentelle Positionen der Tauben in den Experimenten von Trendelenburg (1906). r: Rumpfneigung, h: Halsneigung (in Relation zum Rumpf), l: Kopfneigung (aus Mittelstaedt, 1964).

Insgesamt wurden die Tauben in drei Körperhaltungen gebracht:

1. **Haltung:** Taube nach rechts gekippt, wobei Rumpf, Hals und Kopf auf einer Achse liegen (linkes Bild in Abbildung 3)
Ergebnis: Streckung des rechten Flügels
2. **Haltung:** Kopf und Hals in vertikaler Stellung, der Rumpf aber in Relation dazu nach rechts abgeneigt (mittleres Bild in Abbildung 3)
Ergebnis: Streckung des linken Flügels

3. **Haltung:** Rumpf in vertikaler Stellung, der Hals und der Kopf nach rechts abgeneigt (rechtes Bild in Abbildung 3)

Ergebnis: keine Seitenunterschiede, keine Flügelstreckung

Trendelenburg (1906) schloss aus diesen Beobachtungen auf die Existenz eines Sinnesorgans, das die Schwerkraft misst und sich im Rumpf befinden muss. Das vermutete Sinnesorgan kann nicht im Kopf lokalisiert sein, da die Flügelreaktionen nur von der Körper-, nicht aber von der Kopfposition abhängen. Dies ist ein sehr auffälliger Befund, wie Mittelstaedt (1964) anmerkt, da das einzige genauer erforschte System, das Erdbeschleunigung registrieren kann, zu dieser Zeit mit dem Statolithensystem im Kopf lokalisiert wurde. Ein weiteres Taubenexperiment von Mittelstaedt (1964), bei der die Versuchstiere normaler (1G) und doppelter Schwerkraft (2G) ausgesetzt wurden, zeigte, dass sich die Reflexe nur dann vergrößern, wenn der Rumpf geneigt ist (vgl. Abbildung 4 (a)). Wurde ausschließlich der Kopf geneigt, so wurden unveränderte Flügelreaktionen unter beiden Beschleunigungsbedingungen beobachtet (vgl. Abbildung 4 (b)). Dieser Befund ist ein weiteres Indiz für die Existenz eines Schwerkraftsystems im Oberkörper, wie es bei Tauben auch schon die Studien von Trendelenburg (1906) vermuten lassen. Biederman-Thorson und Thorson (1973) setzten in ihren Versuchen Tauben oszillierendem sinusförmigem Auf- und Abkippen entlang der z-Achse (Längsachse, vgl. Kapitel 3) aus. Als abhängige Variablen wurden die auftretenden Aktionspotentiale in verschiedenen Muskeln der Flügel (Trizeps, Beuger und Strecker) aufgezeichnet. Die Ergebnisse zeigen zwischen normalen und labyrinthotomierten Tauben nur einen geringfügigen Unterschied. Dieser bestand in einem langsameren Anstieg und einem etwas flacherem Verlauf der Reaktionen des Trizeps und des Streckers. Somit üben labyrinthäre Rezeptoren auf die untersuchten motorischen Reaktionen nur einen geringen Einfluss aus. Auch diese Versuche zeigen, dass es extralabyrinthäre Rezeptoren zur Wahrnehmung der Schwerkraft geben muss.

Die Arbeit von Delius und Vollrath (1973) geht auf die Vorarbeiten von Trendelenburg (1906) und den Bericht von Singer (1884) zurück. Singer (1884) hatte festgestellt, dass Tauben mit Unterbrechung des Rückenmarks auch ohne vestibuläre Afferenzen Reflexe zeigen, die zu Bewegungen der Flügel, Beine und des Schweifes führen. Diese Reflexe wurden durch Drehbewegungen ausgelöst. Wie Singer (1884) beschreibt, sind dies Reaktionen, wie sie beim unversehrten Tier zur Erhaltung des Gleichgewichts beobachtet werden. In einem besonders aufschlussreichen Versuch stellt er dar, wie großhirnlose Tauben auf einem Drahtseil über einen langen Zeitraum Balance halten können. Der Autor vermutete, dass die Verlagerung der Eingeweide der adäquate Reiz zur Auslösung der beobachteten Reflexe sein könnte (Singer, 1884).

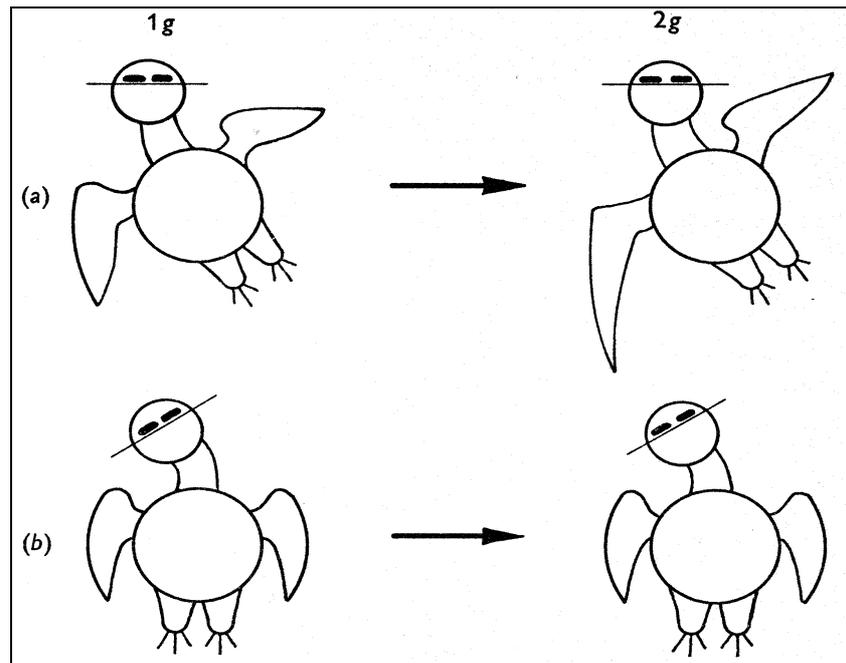


Abbildung 4: Körperhaltungen von Tauben im Vergleich von einfacher (1G) zu doppelter Schwerkraft (2G, aus Mittelstaedt, 1964).

Delius und Vollrath (1973) zeigten in ihren Experimenten, die ebenfalls mit Tauben durchgeführt wurden, dass kompensatorische Reflexe auf passive Körperrotation nach Labyrinthektomie und Durchtrennung des Rückenmarks erhalten bleiben. Ziel der Versuche war es, ähnlich derer von Ito und Sanada (1965), den Ursprung der für die kompensatorischen Reflexe verantwortlichen Afferenzen zu finden. Die Fasern der dorsalen spinalen Wurzeln im lumbosacralen Bereich antworten deutlich auf Körperdrehungen um die Längs- und Querachse, weniger auf Drehungen um die Hochachse (vgl. Kapitel 3). Die Bewegungen der Eingeweide erwiesen sich hier erneut als adäquater Reiz für die Reflexe. Dieser Input wurde bereits von Singer (1884) in dem oben beschriebenen Balanceakt der Taube angenommen. Die Autoren gelangten zu der Annahme, dass die Afferenzen der Streckrezeptoren des Mesenteriums die Basis für Wahrnehmung von Kippbewegungen sind. Solche Rezeptoren wurden in Säugetieren bereits von Leek (1971) beschrieben. Diese Annahme würde auch mit den geschilderten Beobachtungen von Biederman-Thorson und Thorson (1973) in Einklang stehen. Den Widerspruch zu einem Experiment, bei dem Biederman-Thorson und Thorson (1973) einen Ballon in den Eingeweiden aufpumpten und dabei keinerlei Reflexe fanden, erklären Delius und Vollrath (1973) mit einer Unterschiedlichkeit der Reize bei Rotation und Ballondehnung. Auch diese Versuche zeigen, dass ohne Labyrinth Lageveränderungen wahrgenommen werden können. Die verantwortlichen Rezeptoren werden wiederum im Rumpf vermutet.

3.3 Lagewahrnehmung im Humanbereich

3.3.1 Beteiligte Rezeptorsysteme

Wie bereits in Kapitel 1 beschrieben, sind an der Lagewahrnehmung mit Sicherheit mindestens drei Rezeptorsysteme beteiligt: Das visuelle System, die Propriozeption (Rezeptoren an Muskulatur, Sehnen und Gelenken) und die Statolithen. Weiterhin wird die Rolle der Tast-, Schmerz- und Temperaturrezeptoren der Haut in der Lagewahrnehmung diskutiert. In den folgenden Kapiteln 3.3.1.1 bis 3.3.1.4 werden diese Rezeptorsysteme dargestellt.

3.3.1.1 Visuelles System

Die Rezeptoren des visuellen Systems befinden sich im Augenhintergrund auf der Netzhaut. Diese als Retina bezeichnete Struktur ist ein peripherer Hirnabschnitt (Zilles und Rehkämper, 1994). Sie ist bei der Informationsaufnahme dem einstrahlenden Licht, dem adäquaten Reiz dieses Rezeptors, zugewandt. Durch das vorgeschaltete optische System, bestehend aus Hornhäuten, vorderer Augenkammer, Linse und Glaskörper, werden die einfallenden Lichtstrahlen gebündelt und treffen auf die Rezeptoren in der Retina (vgl. Abbildung 5).

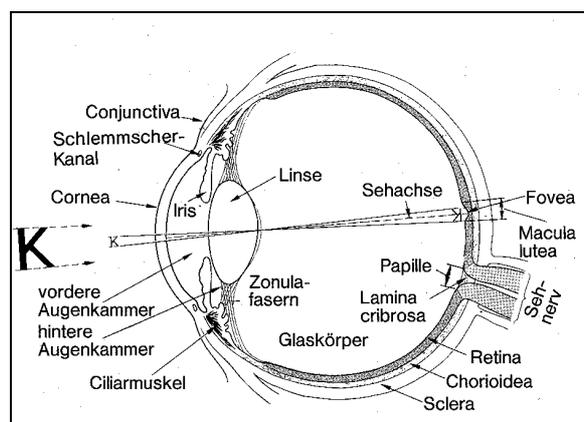


Abbildung 5: Horizontalschnitt durch das menschliche Auge (aus Schmidt & Thews, 1993).

Durch die Optik des Glaskörpers werden auf der Retina seitenverkehrte Umweltabbilder erzeugt. Zur Gewinnung der Raumlage eines Körpers, also der Relation von sehendem Subjekt zum stehenden Objekt, sind Informationen über die Richtung und Entfernung des Objektes sowie über die Abstandsverhältnisse verschiedener Objekte in der Umgebung notwendig. Die Entfernung eines Gegenstandes in der Umgebung kann aus dem Konvergenzwinkel beider Augen gewonnen werden. Bei der Fixation auf einen Gegenstand werden die Augenachsen in der Augenhöhle so eingestellt, dass sie sich auf dem Fixationspunkt treffen. Ein weiterer Vorgang bei der Fixation ist die Steuerung der Augenlinsen. Beim Blick in die Nähe kontrahieren die entsprechenden Muskelfasern und die Linse nähert sich einer Kugelform an, so dass das nahe Objekt betrachtet werden kann. Die Umkehrung dieses Vorgangs, nämlich das Abflachen der Linse beim Blick in die Ferne geschieht durch das Nachlassen der entsprechenden Muskelkontraktion. Diese Verstellung der Linsenwölbung wird auch als Akkomodation bezeichnet. Tiefeninformation wird ebenso aus den Netzhautabbildern beider Augen gewonnen. Gegenstände, die den gleichen Abstand vom Beobachter haben, erzeugen Bildpunkte auf korrespondierenden Netzhautstellen (vgl. Abbildung 7). Aus diesen symmetrischen Lokalisationen auf den Retinas beider Augen wird die Information gewonnen, dass die Gegenstände die gleiche Entfernung haben. Beide Augen haben hierbei den selben Konvergenzwinkel.

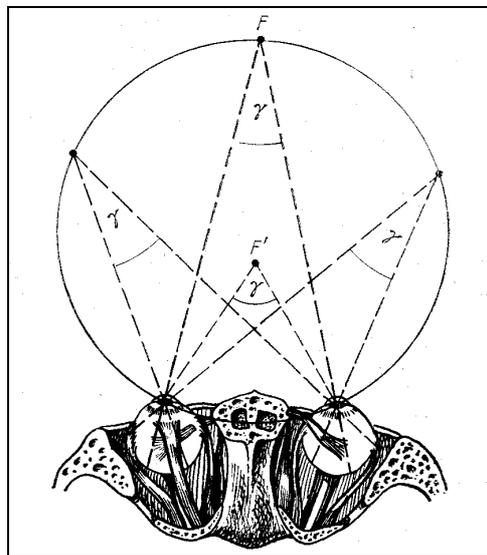


Abbildung 6: Fixationslinien des visuellen Systems. γ : Konvergenzwinkel der Blicklinien, F und F': Fixationspunkte (aus Klix, 1976).

Gegenstände mit Tiefe (die also nicht den gleichen Abstand zum Betrachter haben) erzeugen keine Netzhautabbilder mit Symmetrien. Derartige Gegenstände erzeugen eine Querdissipation. Als Querdissipation wird die Differenz beider Objektprojektionen auf der Retina bezeichnet. Sie wird umso größer, je größer die Abstände innerhalb eines Betrachtungsobjektes werden.

Beide Augen haben bei querdisperser Abbildung unterschiedliche Konvergenzwinkel, die querdispersen Abbilder werden jedoch in einem weiten Bereich miteinander verschmolzen und aus der Querdispersion Tiefeninformation gewonnen. Mit Hilfe dieser drei beschriebenen Mechanismen (Konvergenzwinkel, Akkomodationsgrad und Querdispersion) ist es möglich, Informationen über Richtung und Abstände von Objekten sowie über Relationen zwischen den einzelnen Objekten und der eigenen Raumlage zu gewinnen. Die Weiterleitung der retinalen Informationen erfolgt über den *Nervus opticus*, das *Chiasma opticum* sowie den *Tractus opticus*. Die räumliche Abbildung der Umwelt, die auf der Retina erfolgt, wird auch in den weiterverarbeitenden Stufen beibehalten.

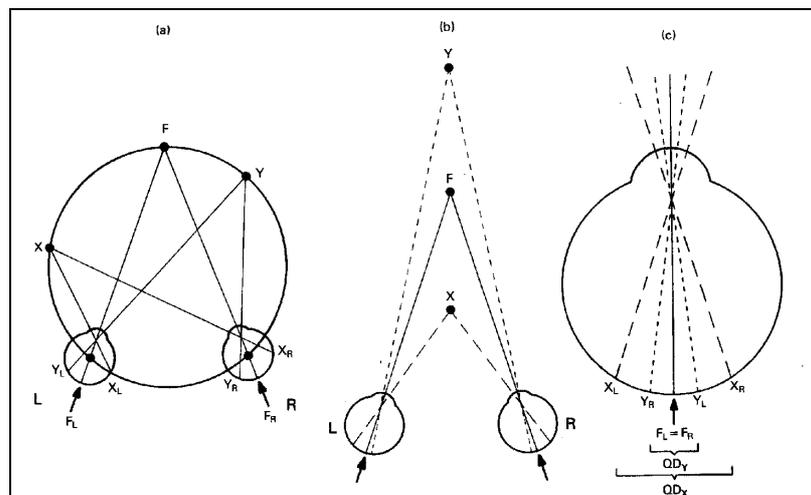


Abbildung 7: (a) theoretischer Horopter. Der Horopter ist der Ort aller Punkte, die bei einer gegebenen Konvergenzstellung der Augen (Fixation auf F) auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet werden (neben F_L und F_R sind auch X_L und X_R sowie Y_L und Y_R korrespondierende Stellen im linken und rechten Auge)
 (b) Abbildung von Punkten, die nicht auf dem Horopter liegen. X und Y werden auf nicht korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet, während F in beiden Augen in der Fovea (Pfeil) abgebildet sind
 (c) Überlagerungen der beiden Netzhautbilder aus (b), sogenanntes 'Zyklopenauge'. Die Querdispersion für den nahen Punkt X ist wesentlich größer (und umgekehrt gepolt) als für den fernen Punkt Y (QD_Y vs. QD_X ; aus Spada, 1992).

Die Projektion endet im visuellen Cortex in den Arealen 17 (*Area striata*), 18 (*Area parastriata*) und 19 (*Area peristriata*). Insbesondere Area 17 und 18 analysieren Richtungs- und Orientierungsreize und sind somit die für die visuelle Lagewahrnehmung relevanten Areale. Aus Area 18 und 19 erfolgen Projektionen in den temporalen, parietalen und frontalen Cortex. In diesen Arealen findet die Integration visueller Information mit Signalen aus anderen Sinnessystemen statt. Neuere Untersuchungen zeigen, dass der erste Schritt visueller Informationsverarbeitung bereits in der Retina und nicht erst im Gehirn erfolgt. Dies ist mit der Ontogenese der Retina zu

erklären: Die Retina ist ausgestülptes Zwischenhirn und kann somit eine erste Verarbeitung ermöglichen.

3.3.1.2 Statolithen

Einen wesentlichen sensorischen Input zur Lagewahrnehmung liefern die Statolithen des Innenohres. Die Statolithen (synonym: Otolithen) sind in der Lage, unterschiedliche Beschleunigungsreize zu diskriminieren. Winkelbeschleunigungen sind hierbei von Linearbeschleunigungen zu unterscheiden (DeHart, 1996). Unter Linearbeschleunigungen (Translationsbewegungen) versteht man die Bewegung entlang einer Geraden (longitudinal, lateral, vertikal), Winkelbeschleunigungen (Rotationsbewegungen) hingegen sind Bewegungen in Form einer Kurve (rollen (roll), neigen (pitch), kippen (yaw)). Die beiden Beschleunigungsarten werden in Abbildung 8 dargestellt.

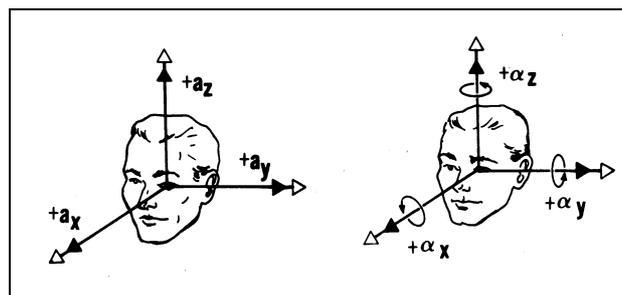


Abbildung 8: Linearbeschleunigung (linkes Bild, a_x : longitudinal, a_y : lateral, a_z : vertikal) und Winkelbeschleunigung (rechtes Bild, α_x : rollen (roll), α_y : neigen (pitch) α_z : kippen (yaw); aus: DeHart, 1996).

Das Vestibularorgan erfasst über drei zueinander senkrecht stehende endolymphgefüllte Bogengänge Winkelbeschleunigungen. Über ein zweites Sinnesepithel des Vestibularorgans, der Maculaorgane, wird die Schwerkraft (Linearbeschleunigung von 9.81 m/s^2) registriert. Es gibt zwei Maculaorgane, *Macula sacculi* und *Macula utriculi* (Silbernagl & Despopoulos, 1991). Sacculus und Utriculus liegen in Vertiefungen des Vorhofs, der sich zwischen Cochlea und Bogengängen befindet. Über den Duktus utriculosaccularis sind Sacculus und Utriculus miteinander verbunden (vgl. Abbildung 9). Mikroskopisch betrachtet sind *Macula sacculi* und *Macula utriculi* gebogene und beckenförmige Scheiben, die annähernd senkrecht aufeinander stehen (Stoll, Matz & Most, 1992; vgl. Abbildung 10). Die Maculaorgane enthalten Haarzellen mit Stereo- und Kinozilien, die in eine gallertartige Masse eintauchen, die mit Kalzitkristallen angereichert sind. Diese sogenannten Statolithen können die Statolithenmembran bei Kopfbewegungen wegen

ihrer Trägheit (da sie eine größere Dichte als ihre Umgebung aufweisen) verschieben, ebenso bei wechselnden Ruhestellungen des Kopfes im Raum infolge der veränderten Richtung der Erdanziehung.

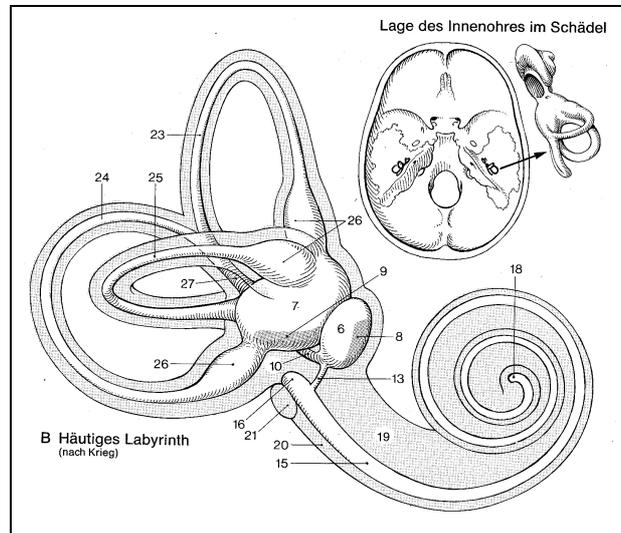


Abbildung 9: Anatomie des Innenohres und dessen Lage im Schädel, 6: Sacculus, 7: Utriculus, 8: Macula sacculi, 9: Macula utriculi, 10: Duktus utriculosaccularis, 15,16, 18, 19, 20, 21: Bestandteile der Schnecke, 23, 24, 25, 26, 27: Bogengänge (aus Kahle, Leonhardt & Platzer, 1991).

Die Verschiebung der Statolithenmembran führt zu einer Abscherung der Kinozilien und somit zur adäquaten Reizung der Maculaorgane (vgl. Abbildung 10 und Abbildung 11).

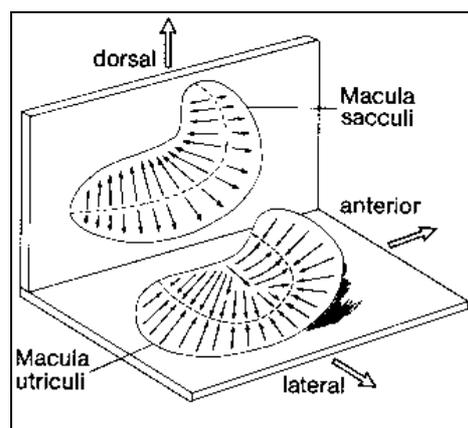


Abbildung 10: Lage der Maculaorgane im Innenohr. Die Richtung der Pfeile zeigt die Richtung an, die die Haarzellen auf der entsprechenden Region der Rezeptoroberfläche erregt (aus Stoll et al., 1992).

Da die Kinozilien uneinheitlich ausgerichtet sind, können verschiedene Richtungen der Kraftwirkung erkannt werden. Somit können geradlinige (Translations-)Bewegungen und Abweichungen des Kopfes von der Senkrechten von den Statolithen wahrgenommen werden (Silbernagl & Despopoulos, 1991).

Die Neurone der Maculaorgane laufen über das *Ganglion vestibulare* und die *Radix vestibularis* zu den Vestibulariskernen in der Medulla oblongata. Die Fasern der *Radix vestibularis* laufen über den *Nucleus lateralis* (Deiter), wo sie sich gabeln und zum *Nucleus superior* (Bechterew), *Nucleus medialis* (Schwalbe) und *Nucleus inferior* laufen. Die afferenten Faserbündel für die Macula sacculi enden im lateralen Teil des *Nucleus inferior*, die Fasern der Macula utriculi im medialen Teil des *Nucleus inferior* und im lateralen Abschnitt des *Nucleus medialis*. In diesen Kernen enden auch cerebelläre (vom Wurm und den *Nuclei fastigii*) und spinale Fasern, die Impulse der Gelenkrezeptoren übermitteln. Die Vestibulariskerne haben somit eine integrierende Funktion, kontrollieren aber ebenso über efferente Fasern die Sinnesepithelien (vgl. Abbildung 12). Die sekundären Vestibularisbahnen stellen, ausgehend von den Vestibulariskernen, Verbindungen zum Rückenmark, zur *Formatio Reticularis*, zum Kleinhirn und zu den Augenmuskelkernen her. Über den *Tractus vestibulospinalis*, der vom Deiterschen Kern bis in das Sakralmark zieht, kann die Streckermuskulatur über motorische α - und γ -Neurone aktiviert werden. Diese Verbindung ist besonders für die Stützreflexe wichtig.

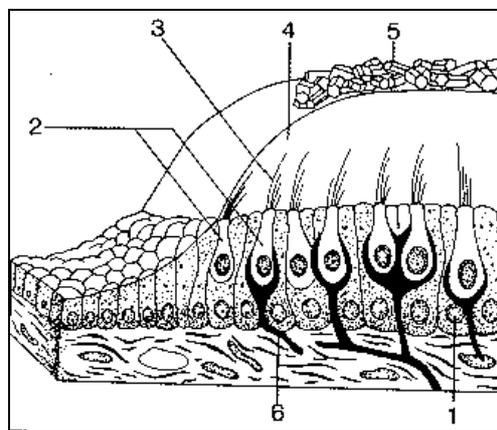


Abbildung 11: Schema eines Maculaorgans. 1: Stützzellen, 2: Sinneszellen, 3: Zilien, 4: Statolithenmembran, 5: Statolithen, 6: afferente Nervenfasern (aus Stoll et al., 1992).

Von dem *Nucleus medialis* und *Nucleus superior* ziehen Fasern zu den Augenmuskelkernen (*Nucleus nervus abducentis*, *Nucleus nervus trochlearis*, *Nucleus nervus oculomotorius*). Weiterhin bestehen Verbindungen zum Thalamus (*Nucleus ventralis intermedius*).

Der Vestibularapparat steuert über γ -Neurone das äußerst feine Zusammenspiel von Hals- und Augenmuskeln (Kahle, Leonhardt & Platzer, 1991). Der Sacculus dient primär der Wahrneh-

mung **vertikaler** und der Utriculus primär der Wahrnehmung **horizontaler** Beschleunigungsreize. Durch die gekrümmte Beschaffenheit der Sacculi ist aber ebenso eine Reizaufnahme gewährleistet, die nicht exakt eine vertikale bzw. horizontale Richtung aufweist.

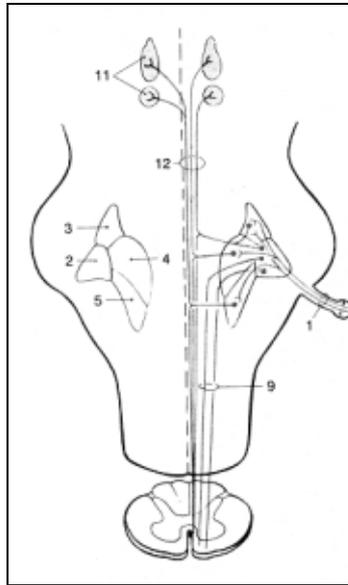


Abbildung 12: Faserverbindungen der Vestibulariskerne im Hirnstamm.
 1: radix vestibularis, 2: Nucleus lateralis (Deiter), 3: Nucleus superior (Bechterew), 4: Nucleus medialis (Schwalbe), 5: Nucleus inferior, sekundäre Vestibularisbahnen; 9: Tractus vestibulospinalis, 11: Augenmuskelkerne, 12: Teil des medialen Längsbündels (aus Kahle et al., 1991).

3.3.1.3 Propriozeption

Die Mechanorezeptoren des Menschen haben die Aufgabe, Umwelteinflüsse und Veränderungen in der Stellung der einzelnen Körperteile zueinander wahrzunehmen. Sie werden auch als extravestibuläre Rezeptoren bezeichnet, die räumliche Orientierung ermöglichen (vgl. Abbildung 13) und dem somatosensorischen System zugeordnet werden.

Mechanorezeptoren werden nach ihrer Lage in Relation zur Hautoberfläche unterschieden. Exterozeptoren liegen nahe der Körperoberfläche (vgl. Kapitel 3.3.1.4), Enterozeptoren in der Tiefe. Die Gruppe der Enterozeptoren umfasst vor allem die Propriozeptoren. Propriozeptoren befinden sich an Muskeln, Sehnen und Gelenken. Die Propriozeptoren der Muskulatur sind die Muskelspindeln. Muskelspindeln sind nervös versorgte Dehnungsrezeptoren, die die Dehnung der intrafusalen Muskelfasern registrieren. Die Muskelspindeln enthalten γ -Motoneurone des Vorderhorns, die durch Kontraktion der intrafusalen Fasern die Dehnungsempfindlichkeit auf Dehnungsreize modulieren können (vgl. Abbildung 14).

An den Sehnen finden sich, wie eingangs erwähnt, Sehnenorgane als Propriozeptoren. Sie arbeiten ebenso wie die Muskelspindeln als Dehnungsrezeptoren. Die Sehnenorgane enthalten kollagene Fasern, die sich sowohl in die Muskulatur als auch die Sehne erstrecken. Bei Spannung einer Sehne werden die Nervenfasern einer Zugbelastung ausgesetzt und registrieren die Spannung der Sehne. Afferente Informationen der Sehnenorgane und der Muskelspindeln werden mit anderen Informationen der Lagewahrnehmung integriert und an vestibuläre Kerne und den Cortex weitergegeben (DeHart, 1996).

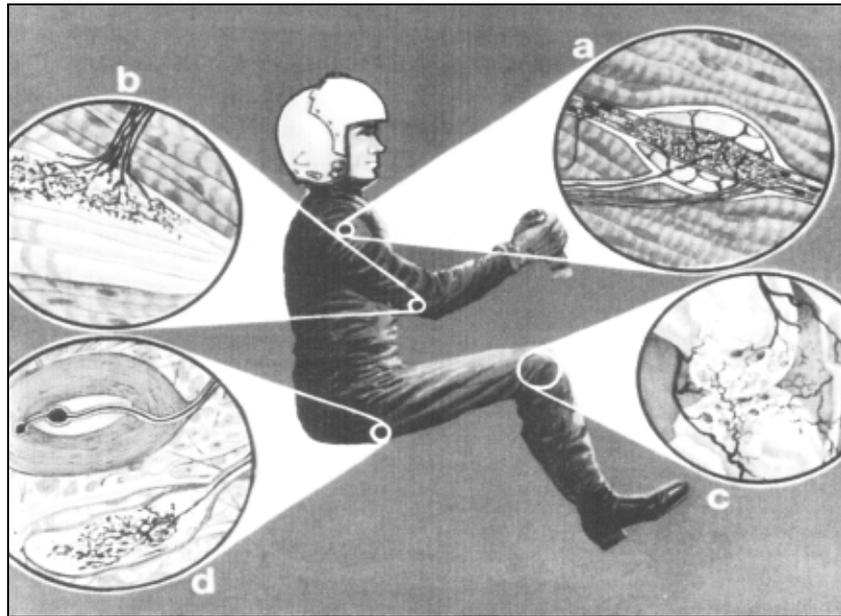


Abbildung 13: Propriozeptoren und kutane Exterozeptoren, die räumliche Orientierung ermöglichen. a: Muskelspindel, b: Sehnenorgan, c: Gelenkrezeptor, d: Vater-Pacini und Ruffini-Körperchen (aus: DeHart, 1996).

In den Gelenken finden sich ebenfalls Propriozeptoren. Innerhalb der Gelenkkapseln registrieren Ruffini- und Vater-Pacini-Körperchen die Gelenkstellung. Ihr Einfluss auf die Lagewahrnehmung scheint jedoch nicht ausgeprägt zu sein, da sowohl bei künstlichen Gelenken in Zeigeversuchen keine Schwierigkeiten auftreten als auch bei einer Lokalanästhesie im Gelenkbereich keine wesentliche Einschränkung des Stellungssinns auftritt (von Campenhausen, 1993). Die Studie von Goodwin, McCloskey und Matthews (1972) ist insofern aufschlussreich, als durch Vibrationsstimulation des Oberarmbeugemuskels (führt zu einer Erregung der Muskelspindeln und täuscht eine stärkere Dehnung der Muskeln vor) eine Überschätzung der Streckung des Armes eintritt. Die Versuchspersonen sollten den anderen Arm in die gleiche Stellung bringen wie den gereizten Arm, hierbei traten Fehler bis zu 30° auf.

Neben den Propriozeptoren an Gelenken, Sehnen und Muskeln können auch freie Nervenendigungen, Nervengeflechte von Gefäßen, des Herzens und des Magen-Darm-Trakts (vgl. insbesondere Kapitel 3.2.4) zur Propriozeption gezählt werden (Zilles & Rehkämper, 1994). Insbe-

sondere die Nervenendigungen der Gefäße und des Herzens könnten für die Gravizeption relevant sein. Informationen über die Füllung der Gefäße und des Herzens könnten über diese Nerven Einfluss auf die Lagewahrnehmung nehmen.

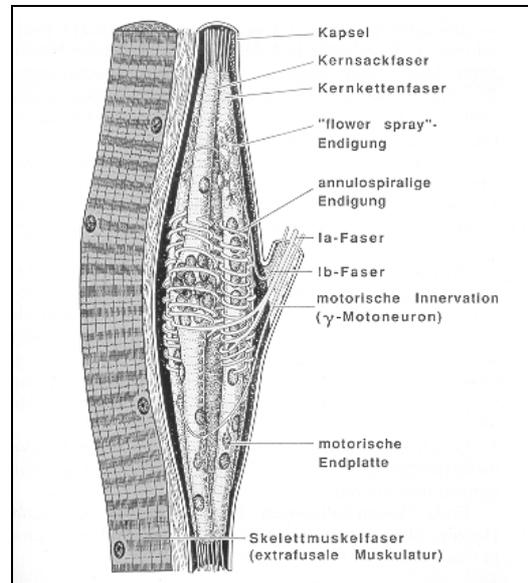


Abbildung 14: Muskelspindel in einer Skelettmuskelfaser (aus Zilles & Rehkämper, 1994).

3.3.1.4 Kutane Rezeptoren

In der Haut findet man langsam adaptierende und schnell adaptierende Rezeptoren, die zu der Gruppe der Exterozeptoren zählen. Durch ihre Eigenschaften, Druck, Berührung und Vibration wahrzunehmen, tragen sie zu der menschlichen Lagewahrnehmung bei. Sie ermöglichen die Detektion der Flächen, an denen der Körper Kontakt zu seiner Umwelt hat: Im Stehen ist es der Druck auf der Fußunterseite, im Liegen der Druck auf der entsprechenden Körperseite. Auf Rezeptorenmenseite wird eine Vielzahl verschiedener kutaner Rezeptoren unterschieden. Die **langsam** adaptierenden Rezeptoren registrieren **Druck**. Zu ihnen zählen die *Merkel-Zellen*, *Pinkus-Iggo-Tastscheiben* und *Ruffini-Körperchen*. Bei anhaltendem äußeren Druckreiz bleiben sie über längere Zeit elektrisch aktiv. Die Merkel-Zellen liegen in der unbehaarten Epidermis und haben eine starke anatomische Ähnlichkeit mit Nervenzellen. Ihr rezeptives Feld ist eng umgrenzt und klein, somit ermöglichen sie eine genaue Drucklokalisierung. Die Pinkus-Iggo-Tastscheiben sind Merkel-Zellen in der behaarten Epidermis und liegen direkt unter der Hautoberfläche. Die Ruffini-Körperchen sind ebenfalls langsam adaptierende Mechanorezeptoren und finden sich in der Lederhaut und im subkutanen Gewebe. Sie liegen sowohl in unbehaarter als auch behaarter Haut. Anatomisch bilden sie ein langgestrecktes Geflecht von Nervenfasereindigungen. Diese

sind von einer Kapsel umgeben. Ihr rezeptives Feld ist im Vergleich zu dem der Merkel-Zellen groß.

Im Gegensatz zu den langsam adaptierenden Druck-Rezeptoren nehmen die **schnell** adaptierenden Mechanorezeptoren in der Haut **Berührungen** und **Vibration** wahr (von Campenhausen, 1993). Diese Empfindungen werden über die *Meissner-Körperchen* und die *Krause-Endkolben* vermittelt. Der Unterschied zwischen Druck und Berührung besteht darin, dass die Druckrezeptoren Druck und die Berührungsrezeptoren Bewegung (etwa durch die Bewegung von Haaren) wahrnehmen.

In der Gruppe der **extrem schnell** adaptierenden Rezeptoren sind die *Vater-Pacini-Körperchen* und die *Golgi-Mazzoni-Körperchen* zu finden (Zilles & Rehkämper, 1994).

Die Nervenfasern, die die Impulse der besprochenen Rezeptoren weiterleiten, stammen von den Spinalganglien an der Wirbelsäule. Sie gehen in die Hinterstränge über, die neu eintretenden Fasern lagern sich dabei immer lateral an. Die sakralen, lumbalen und thorakalen Bündel bilden den *Tractus gracilis*, die zervikalen den *Tractus cuneatus*. Diese enden an den Hinterstrangkernen des *Nucleus gracilis* und des *Nucleus cuneatus*. Die Hinterstrangkernkerne können über kortikofugale Fasern gehemmt werden, um so die einströmenden afferenten Impulse zu dämpfen. Über den *Lemniscus medialis* steigen die Fasern von den Hinterstrangkernen weiter auf. Der *Lemniscus medialis* zieht zum lateralen Abschnitt des *Nucleus ventralis posterior thalami*. Die thalamokortikalen Fasern projizieren weiter zur Rinde des *Gyrus postcentralis*. In allen Umschaltstellen und der Endstätte der *epikritischen Sensibilität* ist eine somatotopische Gliederung erkennbar, d.h. die Struktur der Oberfläche bleibt auf den Stufen der nervösen Weiterverarbeitung erhalten (Kahle, Leonhardt & Platzer, 1991).

3.3.2 Versuche zur Lagewahrnehmung im Humanbereich

Im folgenden werden, wie bereits in Kapitel 3.2 für den tierexperimentellen Bereich, Versuche aus dem Humanbereich dargestellt, die Hinweise auf das Vorhandensein eines gravizeptiven Systems geben.

3.3.2.1 Die Befunde von Do, Brenière und Bouisset

Die experimentelle Untersuchung von Haltereaktionen bietet die Möglichkeit, die motorischen Antworten auf Veränderungen der Körperlage genau zu analysieren. Die Haltereaktionen auf

Balancestörungen sind durch eine Vielzahl von Untersuchungsansätzen experimentell überprüft worden. Als Stimulation wird etwa der freie Fall nach vorne oder ein plötzlicher Stoß von hinten eingesetzt. Die bisherigen Untersuchungen dieser Art zeigten deutliche Unterschiede hinsichtlich der Latenz der ausgelösten Reaktionen, sie lagen zwischen 56 und 120 Millisekunden. Diese unterschiedlichen Latenzen lassen die Schlussfolgerung zu, dass durch unerwartete Gleichgewichtsstörungen, die experimentell induziert wurden, unterschiedlichste Rezeptoren stimuliert werden, die zu den motorischen Antworten führen.

Der Versuch von Do, Brenière und Bouisset (1988) zeigte eine lange Latenz der Reaktionen auf plötzliches, vorwärtsgerichtetes Fallen. Dieser Effekt ist weder durch die Funktionsweise des Vestibularorgans noch der Propriozeptoren der unteren Extremitäten zu erklären. In einem Experiment wurden die elektromyographischen Aktivitäten des *M. soleus* und des *M. tibialis anterior* (Muskel am Unterschenkel) auf eine induzierte Balancestörung analysiert. Es sollte gezeigt werden, dass die frühen Antworten auf den Vorwärtsfall ihren Ursprung nicht in den Dehnungsrezeptoren (Muskelspindeln) des *M. soleus* haben. Die Versuchspersonen wurden hierzu mit einem Band um das Becken in Schräglage gebracht. Der Fall nach vorne wurde ausgelöst, indem der Beckengurt gelöst wurde. Die Versuchspersonen wurden instruiert, das plötzliche Ungleichgewicht durch aktives Gehen auszugleichen. Als Stichprobe wurden sowohl gesunde als auch vestibulär defizitäre Probanden untersucht. Die Solei beider Beine zeigten etwa 60 ms nach dem plötzlichen Lösen des Gurtes eine sehr starke Aktivität. Die Latenzen von gesunden und vestibulär defizitären Probanden unterschieden sich nicht.

Do, Brenière und Bouisset (1988) erklärten ihren Befund über Rezeptoren im abdominellen Bereich, führten ihren Ansatz aber nicht genauer aus. Im abdominellen Bereich könnten insbesondere die mesenterale Stimulation relevant sein, wie etwa die Untersuchung von Ito und Sanada (1965) gezeigt hat. Mittelstaedt (1996) sieht in der Arbeit von Do, Brenière und Bouisset (1988) einen weiteren Anhaltspunkt für mögliche Gravizeptoren im Oberkörper, da die Befunde nicht mit dem Vestibularorgan und den Mechanorezeptoren zu erklären sind.

3.3.2.2 Die Befunde von Bles und de Graaf

In seiner Dissertation zeigte de Graaf (1990), dass Augengegenrollungen (ocular counterrotations, OCR) bei gesunden Probanden primär durch Otolithenstimulation hervorgerufen werden. Eine Nackenstimulation durch Rumpfneigung hat dagegen keinen Einfluss. De Graaf (1990) setzte bei seinen Versuchen einen Raum ein, der seitlich um 10° durch einen Motor in beide Richtungen geneigt und gänzlich geschlossen werden konnte. In dem Raum befand sich ein

kippbarer Stuhl. Auf diesem konnten die Probanden maximal um 25° zu jeder Seite gekippt werden (vgl. Abbildung 15).

Die Kippung wurde auf drei verschiedene Arten vorgenommen:

1. **Bedingung *whole body***: Kopf und Rumpf befinden sich auf einer Linie.
2. **Bedingung *head***: Kopf wird gekippt, Rumpf befindet sich in aufrechter Haltung.
3. **Bedingung *trunk***: Rumpf wird gekippt, Kopf befindet sich in aufrechter Haltung.

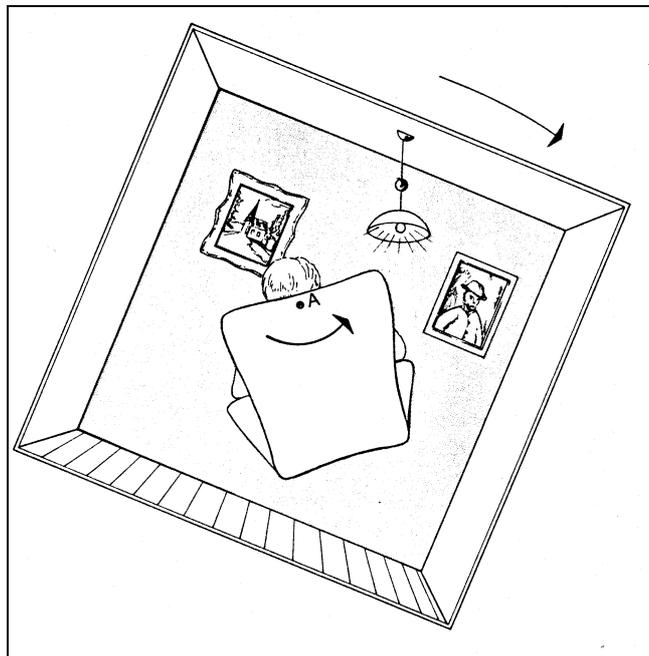


Abbildung 15: Versuchsanordnung von de Graaf. Sowohl der Raum als auch der Stuhl sind unabhängig voneinander neigbar (aus de Graaf, 1990).

Diese experimentellen Haltungen sind vergleichbar mit denen aus Trendelenburgs (1906) Taubenversuchen (vgl. Kapitel 3.2.4). Neben den drei oben aufgeführten Bedingungen gab es eine weitere: *visual* (Versuchspersonen hatten visuelle Anhaltspunkte). Als abhängige Variable wurde der Betrag der Augendrehbewegungen (OCR) erfasst. Versuchspersonen waren neben gesunden Probanden vier Personen ohne Labyrinth. In der Bedingung *whole body* fanden sich bei der OCR keine Unterschiede zwischen labyrinthlosen und gesunden Probanden, die OCR kann also nur durch somatosensorische Stimulation ausgelöst worden sein. Gleiches gilt für die Bedingung *head*.

In der zusätzlichen Bedingung *trunk*, in der nur der Rumpf gekippt wurde, fand sich bei den labyrinthlosen im Gegensatz zu gesunden Probanden eine, wenn auch nur relativ schwach ausgeprägte, OCR. Dies könnte ebenso auf somatosensorische Einflüsse zurückzuführen sein, die

durch die Plastizität des Nervensystems bei Labyrinthlosen stärker gewichtet werden (Mittelstaedt, 1996). In der Bedingung *visual* fand sich eine signifikant größere OCR bei den Probanden ohne Labyrinthfunktion, was für eine größere visuelle Orientierung der labyrinthlosen Versuchspersonen spricht (Bles & de Graaf, 1991).

Die für die OCR bei labyrinthfunktionslosen Probanden herangezogene Erklärung einer oder mehrerer somatosensorischer Informationsquellen (Reize durch den Körperkontakt mit dem Stuhl) könnte ebenso aus Gravizeptoren im Körper resultieren (Mittelstaedt, 1996).

3.3.2.3 Die Befunde von Mittelstaedt

Mittelstaedt (1996) führte aufgrund der in den vorherigen Kapiteln dargestellten Beobachtungen, die für die Existenz extravestibulärer Schwerkraftrezeptoren sprechen, Untersuchungen auf einer Zentrifuge und einem Kippbett durch, an denen neben normalen Probanden auch Probanden mit Querschnittslähmungen und Probanden ohne Nieren teilnahmen. Ziel dieser Experimente war es, die Existenz von Gravizeptoren bei Menschen aufzeigen und deren Lokalisation zu bestimmen.

3.3.2.3.1 Die Zentrifugenexperimente

Die Versuchspersonen wurden in seitlicher Lage (die rechte Körperseite lag auf) auf ein horizontales Brett gelegt. In dieser Körperhaltung war es möglich, die Probanden mit den Füßen nach außen zeigend um eine Achse nahe der Binauralachse zu rotieren. Das Brett ließ nur eine Verschiebung entlang einer horizontalen Achse zu (vgl. Abbildung 16 und Abbildung 18). Durch ein Beißbrett wurde gewährleistet, dass sich der Kopf während der Rotation nicht bewegte und sich somit die Statolithen auf einer Achse befanden. Die Versuchspersonen wurden instruiert, sich während der Zentrifugen-Rotation so auf der horizontalen Schiene zu justieren, bis sie sich waagrecht fühlten. Hierzu konnten sie mit Hilfe einer Fernbedienung das Brett bewegen, auf dem sie lagen. Damit konnten sie den Abstand ihrer Binauralachse zu der Rotationsachse verändern. Die Versuche fanden, um visuelle Informationen auszuschließen, im vollkommenen Dunkel statt. Würden ausschließlich Statolithen Schwerkraft registrieren, so müssten sich Versuchspersonen mit der Binauralachse über die Zentrifugationsachse einstellen, um sich waagrecht zu fühlen, da in dieser Position die Statolithen keine Scherung erfahren. Normale Versuchspersonen stellten sich mit einem Abstand von 22 bis 28 cm zwischen Binaural- und

Rotationsachse ein (mit dem Oberkörper über der Zentrifugalachse). Versuchspersonen ohne Otolithen stellten den Abstand zwischen 45 und 55 cm ein, sie nahmen also eine deutlich andere Einstellung vor als die normalen Versuchspersonen. Dieser Effekt lässt sich nicht allein mit der Funktion der Statolithenorgane erklären, somit müssen weitere Rezeptoren vorhanden sein, die in der Lage sind, Schwerkraft wahrzunehmen. Dieser Befund veranlasste Mittelstaedt, die Existenz somatischer Gravizeptoren anzunehmen (Mittelstaedt, 1996).

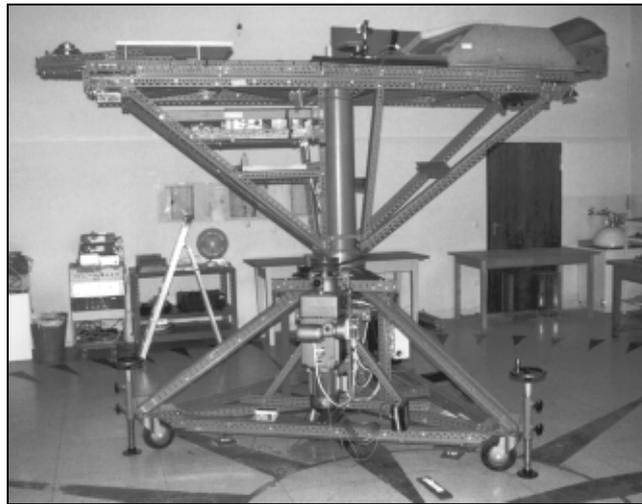


Abbildung 16: Foto der von Mittelstaedt in Seewiesen verwendeten Zentrifuge.

In den Zentrifugenversuchen wurde weiterhin der Einfluss einer Beinbeugung untersucht. Hierzu wurden die Oberschenkel und Knie jeweils um 90° angewinkelt, um so den Zentrifugalkräften entgegenzuwirken. Verglichen wurden hierbei die Gruppe mit normalen Probanden und die Gruppe der thorakal-cervikal gelähmten Probanden (Paraplegiker mit Läsionen zwischen den Rückenmarkssegmenten C6 und Th11, vgl. Abbildung 17). Die Untersuchung von querschnittsgelähmten Probanden auf der Zentrifuge ist in diesem Kontext eine sehr gute Vorgehensweise, da hierdurch segmentweise nach dem Eintrittsort der Gravizeptorenafferenzen in das Rückenmark gesucht werden kann. Durch eine neurologische Untersuchung war exakt bestimmt worden, ab welchem Rückenmarksegment keine Informationen mehr verarbeitet wurden. Mit angewinkelten Beinen wurde der eingestellte Abstand zwischen Binaural- und Zentrifugalachse kleiner (d in Abbildung 18) im Vergleich zu der Versuchsbedingung mit ausgestreckten Beinen (ein Grund hierfür könnte die durch die Beinanklung geringere Blutvolumenverschiebung während der Zentrifugation sein). Da dieser Effekt der Beinbeugung in beiden Gruppen (normale und querschnittsgelähmten Probanden) auftrat, muss es oberhalb von C6 einen Input für die Informationen der vermuteten Gravizeptoren geben. Zur stärkeren Beeinflussung des kardiovaskulären Systems wurde in einer weiteren Versuchsserie eine Überdruckhose eingesetzt. Mittels dieser Überdruckhose wurde auf die Beine ein positiver Druck von 45 mmHg ausgeübt

(PPL, Positive Pressure to the legs). Damit sollte Blut von den Beinen in den Oberkörper gedrückt und eine veränderte Lagewahrnehmung erzeugt werden. In dem Zentrifugationsexperiment führte PPL dazu, dass d (also der Abstand zwischen der Binaural- und der Zentrifugalachse) kleiner als ohne PPL eingestellt wurde, da die durch die Rotation bedingte Umverteilung des Blutes in Richtung der Beine durch die Überdruckhose vermieden wurde.

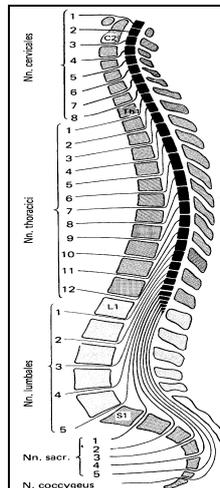


Abbildung 17: Seitenansicht der Wirbelsäule mit Spinalnerven (aus Kahle, Leonhardt und Platzer, 1991)

Ebenso wie die Beinbeugung bei den thorakal-cervikal Querschnittsgelähmten führt das PPL-Treatment bei gesunden Probanden somit zu geringeren d -Werten auf der Zentrifuge. Der Unterschied zwischen der Beinbeugung und der PPL-Bedingung besteht in der Menge der verschobenen Flüssigkeit, insbesondere des Blutes. Dieser Befund ist ein weiterer Hinweis für den Einfluss der Flüssigkeitsverteilung im Körper auf die Lagewahrnehmung.

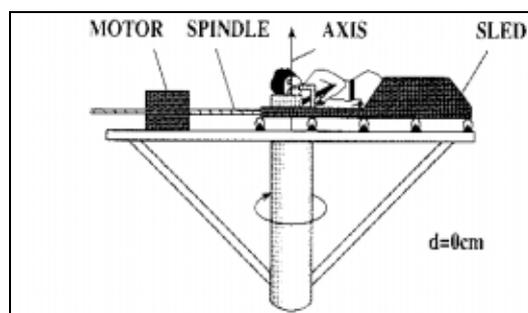


Abbildung 18: Versuchsaufbau des Zentrifugenexperiments. Motor und Spindel dienen zur Einstellung der Schlittenposition. d ist der Abstand der Binauralachse zur Rotationsachse, in der Abbildung ist die Einstellung $d=0$ dargestellt (aus Mittelstaedt, 1996).

3.3.2.3.2 Die Kippbettexperimente

Mittelstaedt (1996) führte ebenso Versuche auf einem Kippbett durch. Ziel dieser Untersuchungen war es, die Effekte der Beinbeugung und der Querschnittslähmung neben den Zentrifugationsversuchen mit einer anderen Methode zu untersuchen.

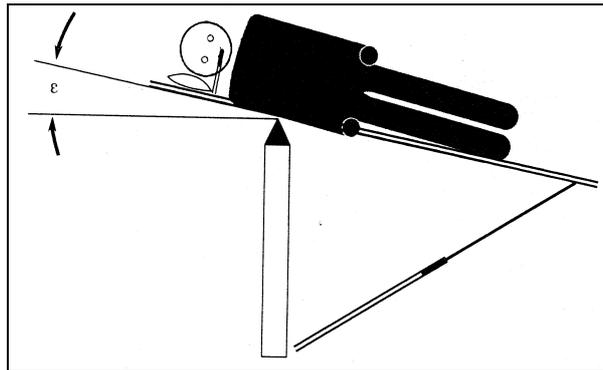


Abbildung 19: Versuchsaufbau des Kippbettexperiments, ϵ : Neigung des Kippbetts (aus Mittelstaedt, 1996).

Die Versuchspersonen lagen, wie schon auf der Zentrifuge, auf ihrer rechten Seite. Ihr Kopf war mittels eines Beißbretts fixiert. Die Versuche fanden in einem vollständig abgedunkelten Raum statt. Hierdurch wurden visuelle Informationen ausgeschlossen. Aufgabe der Versuchspersonen war es, sich aus vorgegebenen Winkeln in die Position einzustellen, die sie als waagrecht empfanden (Subjektive Horizontale Position, SHP). Als abhängige Variable wurde der Winkel des Kippbetts (ϵ) als Abweichung von der objektiven Horizontalen (vgl. Abbildung 19) erfasst. Wie schon bei den Zentrifugenexperimenten (vgl. Kapitel 3.3.2.3.1) wurde auch in den Kippbettexperimenten der Einfluss der Beinbeugung und verschiedener relevanter Schädigungen untersucht (Paraplegiker: Läsion im thorakal-cervikalen bzw. im lumbalen Segment und Patienten ohne Nieren). Zwischen ausgestreckten und angewinkelten Beinen zeigten sich bei den querschnittsgelähmten Probanden keine Unterschiede bei der Einstellung der SHP. Gesunde Probanden stellten hingegen mit angewinkelten Beinen ihren Kopf auf dem Kippbett höher ein. Zusammengefasst ergaben sich die in Tabelle 1 aufgezeigten Effekte der Beinbeugung bei den Kippbettversuchen. Weiterhin wird mit Hilfe dieser Ergebnisse ein weiterer Erkenntnisgewinn möglich. Da nämlich die Beinflexion keinerlei Einfluss sowohl bei den Nephrektomierten als auch bei den Querschnittsgelähmten (mit einer Läsion im thorakal-cervikalen Bereich zwischen C6 und Th11) hat, müssen in diesen Läsionsregionen die afferenten Fasern der angenommenen

Gravizeptoren verlaufen. Da lumbal querschnittsgelähmte Probanden einen Effekt der Beinbeugung zeigen (vgl. Tabelle 1), müssen die Afferenzen oberhalb von Th12 verlaufen.

Tabelle 1: Einfluss der Beinbeugung in den Kippbettversuchen

| Versuchspersonen (mit/ohne Läsionen) | Einfluss der Beinbeugung im Ver- gleich zu ausgestreckten Beinen |
|--|---|
| thorakal-cervikal gelähmt (Läsion zwischen C6 und Th11) | Kein Effekt |
| lumbal gelähmt (ab Th12 gelähmt) | Größere Auslenkung |
| Nephrektomiert | Kein Effekt |
| körperlich gesund | Größere Auslenkung |

Das Segment Th11 kommt als Eintrittsort der Gravizeptorenafferenzen in Frage, da nephrektomierte Patienten sich genauso wie Querschnittsgelähmte mit thorakal-cervikaler Läsion verhalten und die Funktion der Gravizeptoren mit der Läsion bei Th11 bei den thorakal-cervikal querschnittsgelähmten Probanden ausfällt.

Die Segmente C6 oder ein darüberliegender Abschnitt kommen in Betracht, da die thorakal-cervikal Querschnittsgelähmten auf die Beinbeugung bei dem Kippbett-Experiment reagieren. In diesem Bereich muss es nach Mittelstaedt (1996) ebenfalls Fasern geben, die die angenommenen Gravizeptorenafferenzen zum Rückenmark leiten (vgl. Kapitel 3.3.2.3.1).

3.3.2.3.3 Gewichtung von Otolithen- und Gravizeptionsinformationen

Da die Zentrifugen-Experimente gezeigt haben, dass sowohl die Otolithen als auch die Gravizeptoren Einfluss auf die Lagewahrnehmung haben, stellt sich die Frage nach der Gewichtung ihres Einflusses. Mit Hilfe der Größe W beschreibt Mittelstaedt (1996) den Einfluss der Gravizeptoren und der Otolithen bei der Wahrnehmung der horizontalen Lage. W ist eine dimensionslose Zahl mit einem Range von 0 bis 1. Die Zahl 0 steht hierbei für die ausschließliche Wahrnehmung der Lage über die Otolithen und 1 für die ausschließliche Lagewahrnehmung über die somatischen Gravizeptoren. Zur Berechnung von W wurden sowohl Daten der Zentrifugen- als auch der Kippbettversuche herangezogen. W wird berechnet über die Formel $W = (d - e)/dc$, wobei d für die Einstellung auf der Zentrifuge (Abstand der Binaural- von der Zentrifugenachse), e das Äquivalent der Einstellung des Kippbetts auf der Zentrifuge ist (Berechnet unter der

Annahme, dass bei einem bestimmten Winkel auf dem Kippbett die Gravitation auf die Otolithen genau einer bestimmten Zentrifugalkraft entspricht, die unter Rotation bei einem definierten Abstand der Binaural- zur Zentrifugalachse entsteht) und dc die Entfernung zwischen Körperschwerpunkt und Gehörgang.

Es zeigte sich, dass W in der Gruppe der thorakal-cervikal gelähmten Probanden kleiner als bei den gesunden Probanden in der Bedingung „Beinbeugung“ ausfiel. Die thorakal-cervikal gelähmten Versuchspersonen gewichten somit die Otolitheninformationen stärker als die Informationen aus den „Gravizeptoren“.

3.3.2.3.4 Schlussfolgerungen aus den Untersuchungen Mittelstaedts

Die Experimente von Mittelstaedt (1996) lassen auf die Existenz somatischer Gravizeptoren im Oberkörper des Menschen schließen. Mittels der Zentrifugen-Experimente ist deutlich geworden, dass neben den Otolithen weitere Rezeptoren vorhanden sein müssen, die auf die Lagewahrnehmung Einfluss nehmen. Weiterhin zeigen die Experimente, dass die Beinbeugung bei den Zentrifugen-Experimenten mit den thorakal-cervikal Querschnittsgelähmten Effekte provoziert, ebenso die Beinbeugung auf dem Kippbett bei normalen und lumbal gelähmten Probanden. Diese Effekte könnten mit einer Verschiebung des Blutes und anderer Körperflüssigkeiten innerhalb des Körpers zu erklären sein. Für diese Annahme sprechen ebenfalls die Beobachtungen unter PPL (vgl. Kapitel 3.3.2.3.1). Die hierdurch erzielten Blutvolumenverschiebungen führten dazu, dass die Versuchspersonen andere Abstände zur Zentrifugenachse wählten als ohne PPL, wenn sie sich in einer horizontalen Position fühlen wollten.

Der Einfluss kutaner Mechanorezeptoren auf die Wahrnehmung der Körperlage hingegen konnte durch die Versuche Mittelstaedts (1996, 1999) ausgeschlossen werden, da die Größe des relativen Gewichts W nicht in Zusammenhang mit der Läsionshöhe der thorakal-cervikal und der lumbal gelähmten Probanden steht. Dies wäre aber die Voraussetzung für eine Einflussnahme der Mechanorezeptoren auf die Lagewahrnehmung (Mittelstaedt, 1996). Allerdings können auch oberhalb dieser Läsionsorte Afferenzen in das Rückenmark eintreten.

Mittelstaedt (1996) geht aufgrund seiner Experimente davon aus, dass sowohl das kardiovaskuläre System als auch die Nieren für die Lagewahrnehmung zusätzliche Informationen zur Verfügung stellen. Hierbei erscheint ihm der Einfluss des kardiovaskulären Systems als gesichert, der Einfluss der Nieren hingegen als noch weiter zu untermauern. Mittelstaedt (1996) räumt aber auch ein, dass neben den Einflüssen des kardiovaskulären und renalen Systems noch weitere Informationsquellen unbekanntem Ursprungs existieren könnten.

3.3.2.4 Das Experiment von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch

Die in diesem Kapitel dargestellten Untersuchungen legen nahe, dass es neben den Maculaorganen weitere Rezeptoren für die Wahrnehmung der Schwerkraft gibt. Mittelstaedt (1996) konnte mit seinen Versuchen zwar die neben den Otolithen beteiligten Systeme eingrenzen (kardiovaskuläres und renales System), allerdings nicht den adäquaten Reiz für die Gravizeptoren und deren genaue Lage im Oberkörper festlegen. An dieser Stelle setzt der Gravizeptionsversuch von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) an, der ebenfalls in Seewiesen durchgeführt wurde. In diesem Versuch wird die Hypothese untersucht, ob eine Veränderung der Blutvolumenverteilung innerhalb des Körpers der adäquate Reiz der Gravizeptoren ist.

Um diese Hypothese zu überprüfen, setzten Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) eine Druckkammer ein, die sowohl Über- als auch Unterdruck auf den Unterkörper ausüben konnte (Lower Body Positive Pressure, LBPP; Lower Body Negative Pressure, LBNP). Durch diese Technik ist es möglich, gerichtete Volumenverschiebungen des Blutes zu induzieren. Bei Überdruck wird Blut aus dem Unterkörper in den Oberkörper gedrückt; bei Unterdruck kommt es zu einer entgegengesetzten Volumenverschiebung. Die Auswirkungen der Blutvolumenumverteilung auf die Lagewahrnehmung wurde mittels eines Kippbetts untersucht, auf dem die Versuchspersonen lagen. Hierzu wurden sie in verschiedene Ausgangspositionen eingestellt, aus denen heraus sie sich mittels einer Fernbedienung in die Position einstellen sollten, die sie als waagrecht empfanden (Subjektive Horizontale Position, SHP). Die Versuchspersonen lagen auf ihrer rechten Körperseite und hatten keinerlei visuelle Anhaltspunkte (der Versuch fand in einem verdunkelten Raum statt, zusätzlich trugen die Versuchspersonen eine schwarze Brille). Es wurde ein within-subject-design durchgeführt: Auf die Baseline-Phase ohne Druck folgte eine Experimentalphase mit Über- bzw. Unterdruck (Reihenfolge: Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP). In der LBPP-Phase wurde ein Druck von +30 mmHg, in der LBNP-Phase ein Druck von -30 mmHg verabreicht. In jeder der vier Untersuchungsphasen wurden in streng alternierender Folge (Kopf nach oben/Kopf nach unten) 16 Winkel vorgegeben.

Um die erzielten Volumenverschiebungen zu erfassen, wurde auf das Verfahren der Impedanzplethysmographie zurückgegriffen, die in Verbindung mit anthropometrischen Messungen (vgl. Kapitel 5.3.2.1.3) eine ungefähre Angabe der Menge des verschobenen Volumens ermöglicht. Die Impedanzplethysmographie wurde an insgesamt vier Körpersegmenten durchgeführt, nämlich dem thorakalen Bereich, der Region um Abdomen und Becken, Oberschenkel und Unterschenkel. Ziel der Ableitung über vier Segmente war es, das Segment mit den größten Volumenverschiebungen aufgrund des Über- und Unterdrucks zu bestimmen. Die Auswertung der Impedanzplethysmogramme zeigte, dass die während der Experimental-Phasen stattgefundenen Volumenverschiebungen mit Abstand im Bereich des oberen Thorax am größten waren.

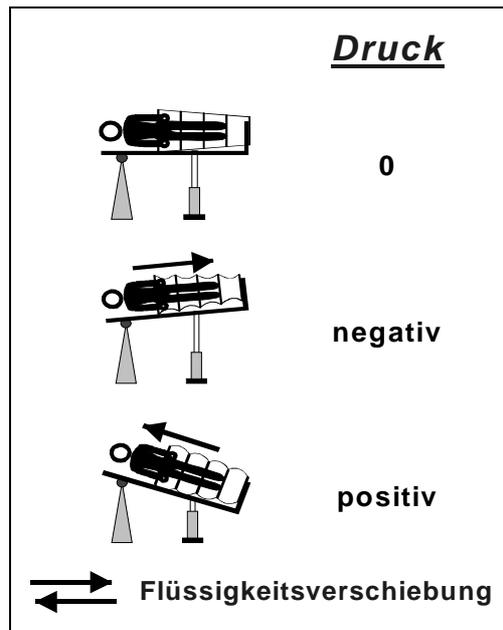


Abbildung 20: Effekte des Gravizeptionsversuchs von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) (Grafik mit freundlicher Genehmigung von Dr. B. Walter, JLU Gießen).

Unter LBPP wurde Blut aus dem Unterkörper in den Oberkörper gedrückt, unter LBNP wurde Blut in der entgegengesetzten Richtung verschoben. Die Auswertung der SHP ergab, dass sich die auf dem Kippbett von den Versuchspersonen eingestellten Winkel jeweils in Abhängigkeit von dem Druck in der Druckkammer deutlich verändern. So fand sich in bezug auf die den Experimental-Phasen vorangestellten Baseline-Phasen unter LBPP eine um 7° höhere Einstellung (mit dem Kopf nach oben). Unter LBNP stellten sich die Versuchspersonen im Mittel um 6.7° weiter mit dem Kopf nach unten als in der vorausgegangenen Baseline-Phase ein. Diese Ergebnisse zeigen deutlich, dass das kardiovaskuläre System über die Hämodynamik Einfluss auf die Lagewahrnehmung hat und bestätigen somit die Ergebnisse Mittelstaedts (1992, 1996). Zu erklären sind die Befunde mit einem Kompensationsmodell: Während der Unterdrucksituation wird Blut in die Beine verschoben; dies entspricht annähernd den physiologischen Verhältnissen während des Stehens. Damit sich die Versuchspersonen nun waagrecht fühlen, müssen sie sich mit dem Kopf nach unten einstellen (und kompensieren damit die durch die Blutvolumenverschiebung induzierte Empfindung einer mit dem Kopf nach oben gerichteten Lage). Für die Einstellung unter Überdruck gilt genau das entgegengesetzte: Durch die Blutvolumenverschiebung wird eine mit dem Kopf nach unten gerichtete Lagewahrnehmung vermittelt. Damit sich die Versuchspersonen waagrecht fühlen, müssen sie sich - wiederum kompensatorisch - mit dem Kopf nach oben einstellen.

3.3.2.5 Das Unterwasserexperiment von Jarchow und Mast

In einem Schwimmbecken installierten Mast und Jarchow (1999) einen Unterwasserapparat (vgl. Abbildung 21). Die Wasserimmersion ist ein bewährtes Verfahren, das zur Untersuchung der Lagewahrnehmung häufig eingesetzt wird, um den Einfluss der Mechanorezeptoren auszuschließen. Durch das umgebende Wasser wird die Einwirkung der Gravitation auf die Mechanorezeptoren vermieden, da der Körper als ganzes nahezu neutral in Wasser schwimmt (Nelson, 1968). Der Unterwasserapparat ermöglicht es trainierten Versuchspersonen (Tauchern), sich unter Ausschluss visueller Informationen in ihre Subjektive Horizontale Position einzustellen. Ziel des Experiments war es, den Einfluss der Wasserimmersion sowohl auf die Lagewahrnehmung als auch die visuelle Orientierung zu untersuchen. Hierbei gingen sie von der Dissoziation von Subjektiver Horizontaler Position (SHP) und Subjektiver Visueller Vertikale (SVV) aus, wie sie bereits Mittelstaedt (1983a, 1983b, 1988) postuliert hat. Die Einstellung der beiden Größen basiert demnach auf verschiedenen Referenzen. Während die Lagewahrnehmung durch somatische Gravizeptoren beeinflusst wird, hängt die Einstellung der SVV nur von der Richtung der Gravitation (wird von der Körperneigung beeinflusst) und der Richtung des idiotropen Vektors (unabhängig von der Körperneigung) ab (Mittelstaedt, 1999). Dieses Modell erklärt empirische Befunde, nach denen Versuchspersonen zwar relativ gut ihre SHP bestimmen können, nicht aber die SVV.

Insgesamt wurden in der Studie von Jarchow und Mast (1999) vier Personen untersucht. Zur Ermittlung von Vergleichswerten wurden genau dieselben Versuchspersonen auch im Trockenen untersucht. Hierbei wurde ein Kippstuhl eingesetzt (vgl. Abbildung 21). Die Einstellung der SHP zeigte bei drei von vier Versuchspersonen statistisch signifikante Unterschiede. In dem Unterwasserapparat stellen sich diese Versuchspersonen deutlich weiter mit dem Kopf nach oben ein als auf dem Kippstuhl. Dieser Effekt entspricht dem Vergleich von der Überdrucksituation (LBPP: +30 mmHg) mit der Baseline 1 (0 mmHg) im Experiment von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997). Unter LBPP stellten sich die Versuchspersonen mit dem Kopf weiter nach oben ein. Bei der Einstellung der SVV hatte hingegen nur bei einem Taucher die Wasserimmersion einen Einfluss. Unter Wasser reduzierte sich im Vergleich zum Kippstuhl der Aubert-Effekt deutlich. Die Autoren interpretieren diese Befunde als weiteren Hinweis für die Dissoziation von SVV und SHP.

Die von Jarchow und Mast (1999) beobachteten Unterschiede in der Einstellung der SHP im Vergleich der beiden Untersuchungsbedingungen (unter Wasser und im Kippstuhl) können als weiterer Beleg für eine extravestibuläre Schwerkraftrezeption herangezogen werden. Durch die Wasserimmersion kommt eine Einstellung der SHP zustande, die durch die kraniale Blutvolumenverschiebung unter LBPP in dem Experiment von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997)

erklärt werden kann und dort zu einer gleichgerichteten veränderten Einstellung der SHP geführt hat.

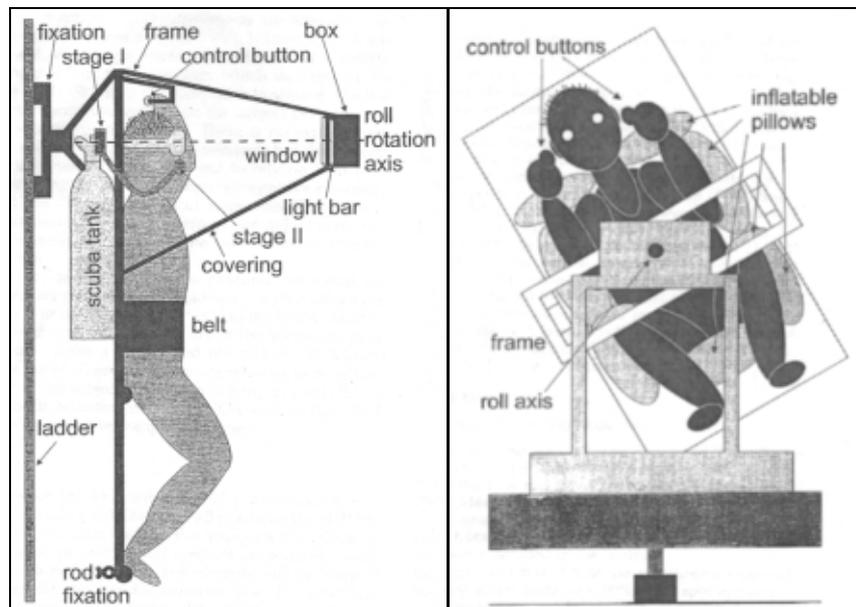


Abbildung 21: Versuchsaufbauten von Jarchow und Mast (1999). Linke Abbildung: Unterwasserapparat, rechte Abbildung: Kippstuhlanordnung.

3.3.2.6 Lagewahrnehmung unter Mikro-Gravitation

Die Betrachtung der Lagewahrnehmung in der Schwerelosigkeit (Mikro-Gravitation) ist aufgrund der Abwesenheit der Schwerkraft von besonderem Interesse. Unter den Bedingungen der Schwerelosigkeit fehlen Afferenzen bei Lageveränderungen (Schöne, 1959), wie sie unter normalen Bedingungen auf der Erde durch die Statolithen entstehen. Der Aufenthalt im Weltraum provoziert zahlreiche physiologische Folgen. Es kommt zu einer kranial gerichteten Umverteilung des Blutes und der Lympheflüssigkeiten. Ein äußerlich sehr gut erkennbares Zeichen dieser Umverteilung ist das ödemartige Anschwellen des Kopfes.

In Parabolflügen kann für einen kurzen Zeitraum (20 bis 30 Sekunden) ebenfalls ein schwereloser Zustand hergestellt werden. Wegen dieses Effekts werden mit Astronauten zur Vorbereitung auf einen Weltraumflug Parabolflüge durchgeführt. Gerathewohl (1952) berichtet über amerikanische Parabolflüge, die bei etwa der Hälfte von 47 Probanden Wahrnehmungsphänomene auslösten, unter anderem das Gefühl des Schwebens mit dem Kopf nach unten. Insbesondere bei aktiven Körperbewegungen treten Gleichgewichtsstörungen auf, wie sie etwa der russische Satellitenpilot Titov berichtet hat (Schöne, 1959).

In der Schwerelosigkeit fühlen sich die meisten Personen entweder in einer aufrechten oder in einer um 180° gedrehten Körperlage, obwohl die zu einer solchen Orientierung notwendige Kraft der Erdbeschleunigung in der Schwerelosigkeit fehlt (Mittelstaedt & Glasauer, 1993). Ebenso nehmen Personen auch ihr Umfeld als aufrecht oder als auf dem Kopf stehend wahr. Diese beiden Phänomene müssen sich innerhalb einer Person allerdings nicht gleichgerichtet verhalten. Eine Person kann sich in der Schwerelosigkeit zwar selbst aufrecht fühlen, ihre Umwelt jedoch als invertiert wahrnehmen, obwohl objektiv beide gleich ausgerichtet sind. Mittelstaedt und Glasauer (1993) erklären die Illusionen einer Vertikalen durch einen von der Erdbeschleunigung unabhängigen ‚Bias‘, der durch vestibuläre und somatische Gravizeptoren erzeugt wird.

Ein weiteres Phänomen unter Mikrogravitation ist die sogenannte ‚space-sickness‘ (Weltraumübelkeit). Sie schränkt die Leistungsfähigkeit signifikant ein (durch Ausbleiben jeglicher gastrointestinaler Aktivität) und tritt bei etwa jedem zweiten Kosmonauten auf, wobei der Anteil größer wurde, nachdem größere Fahrzeuge wie das Skylab und das Spaceshuttle eingesetzt wurden. Deren größerer Innenraum provoziert mehr Symptome als noch die relativ kleinen Kapseln (etwa vom Apollo-Typ).

Hierbei wird die größere Bewegungsfreiheit (Kopf- und Körperbewegungen können ungehinderter stattfinden) als mögliche Ursache diskutiert. Eine These, die lange Zeit zur Erklärung der Weltraumübelkeit herangezogen wurde, ist die der Volumenverschiebung in cephaler Richtung, der durch die Schwerelosigkeit ausgelöst wird. Auch wenn diese These mittlerweile relativ unpopulär geworden ist, weist sie auf einen möglichen Einfluss der Blutvolumenverteilung innerhalb des Körpers auf die Lagewahrnehmung hin. Die Weltraumübelkeit hat die gleichen Symptome wie die auf der Erde anzutreffende ‚Seekrankheit‘ (Kinetose, tritt etwa beim Auto oder Schiff fahren auf). Die Kinetose wird durch Reizung der Rezeptorgruppen hervorgerufen, die eine Lageinformation vermitteln. So kann sie durch abnorme labyrinthäre Reizung hervorgerufen werden. Das visuelle System kann auf zwei Arten stimuliert werden, so dass eine Kinetose entsteht: Erstens kann bei alleiniger Rezeption von Bewegung durch das visuelle System eine Kinetose hervorgerufen werden. Dies ist etwa bei einem Flug, der auf einer Breitbildleinwand dargestellt wird oder in einem Flugsimulator ohne entsprechende taktile Reize der Fall. Im zweiten Fall fehlt dem visuellen System eine Referenz. Dies ist etwa unter dem Deck eines Schiffes der Fall: hier werden taktile Informationen rezipiert, ohne dass das visuelle System kongruente Reize zur Verfügung hätte. Der hierdurch entstehenden Übelkeit kann durch einen Gang an Deck begegnet werden (Bereitstellung visueller Informationen). Auch die Stimulation anderer Rezeptoren wie die des auditiven Systems und die des propriozeptiven Systems können bei uneinheitlicher Stimulation (Linear- und Winkelbeschleunigungen) zu Kinetose führen. Aufgrund des Verlaufs der Kinetose (die meisten Symptome sind nach etwa drei Tagen Aufent-

halt im Weltraum nicht mehr vorhanden) werden Aufenthalte außerhalb des Raumschiffs erst ab diesem Zeitpunkt eingeplant.

Ein anderer Typ der Kinetose wird bei größeren Raumstationen beobachtet. Diese werden rotiert, um während der langen Aufenthaltsdauer Volumenverschiebungen, kardiovaskuläre Dekonditionierung und die Demineralisation zu verhindern. Durch die Drehung wird allerdings ein vestibulärer Corioliseffekt provoziert, der zur Kinetose führt. An die Drehung adaptieren die Besatzungsmitglieder aber nach einigen Tagen. Allerdings bekommen sie bei der Rückkehr auf die Erde erneut eine Kinetose (Drehung bleibt aus) und müssen sich readaptieren. Da Personen ohne vestibuläre bzw. labyrinthäre Funktion keine Weltraumübelkeit zeigen (Oman et al., 1986; DeHart, 1996), erscheint ein Einfluss der Gravizeptoren nur in Verbindung mit dem Vestibularorgan möglich.

Die Inversionsillusion, wie sie unter anderem von DeHart (1996) beschrieben wird, kann bei Jetpiloten bei Parabolflügen auftreten. Bei der Inversionsillusion dreht sich die Resultierende immer mehr nach hinten, so dass sich die Jetpiloten auf den Kopf gedreht fühlen (vgl. Abbildung 22). Diese invertierte Wahrnehmung der Außenwelt eines Jetpiloten kann einen Absturz zur Folge haben, wenn der Pilot das Flugzeug nach oben ziehen will und es aufgrund der invertierten Wahrnehmung gen Boden lenkt. Die Kosten von Missorientierungen sind nicht unerheblich. Sie werden in dem Zeitraum von 1980 bis 1989 bei der amerikanischen Airforce auf eine halbe Millionen Dollar beziffert (DeHart, 1996). Hierbei handelt es sich ausschließlich um Sachschäden, hinzu kommen noch die Personenschäden. Die Unfälle aufgrund von Desorientierung sind nicht allein auf die militärische Fliegerei beschränkt, auch in der zivilen Luftfahrt stellen sie ein Problem dar. So sind über 15 Prozent der in den Jahren 1970 bis 1975 registrierten Unglücksfälle auf räumliche Missorientierung zurückzuführen. Über 90 Prozent von ihnen hatten ein fatales Ausmaß.

Ein Erklärungsmodell zu der Invertierung der Außenwelt wird von Mittelstaedt und Glasauer (1993) beschrieben. Sie gehen davon aus, dass die Subjektive Vertikale (gleichbedeutend mit der Subjektiven Visuellen Vertikalen) der resultierende Vektor aus der physikalischen Vertikalen und dem idiotropen Vektor (der entlang der z-Achse verläuft) ist. Ob es zu einer Inversionsillusion kommt oder nicht, hängt von dem Verhältnis der Längen des idiotropen Vektors und dem Vektor der physikalischen Vertikalen ab. Diese Längenverhältnisse sind nach dem Modell von Mittelstaedt und Glasauer (1993) interindividuell verschieden. Wie in Abbildung 23 dargestellt, kann es zu der Situation kommen, dass der idiotrope Vektor kürzer als die physikalische Vertikale ist (rechtes Bild in Abbildung 23) und somit die Resultierende zu den Füßen zeigt. Ein solcher Vektor zeigt in dem Modell die Invertierung der Außenwelt an.

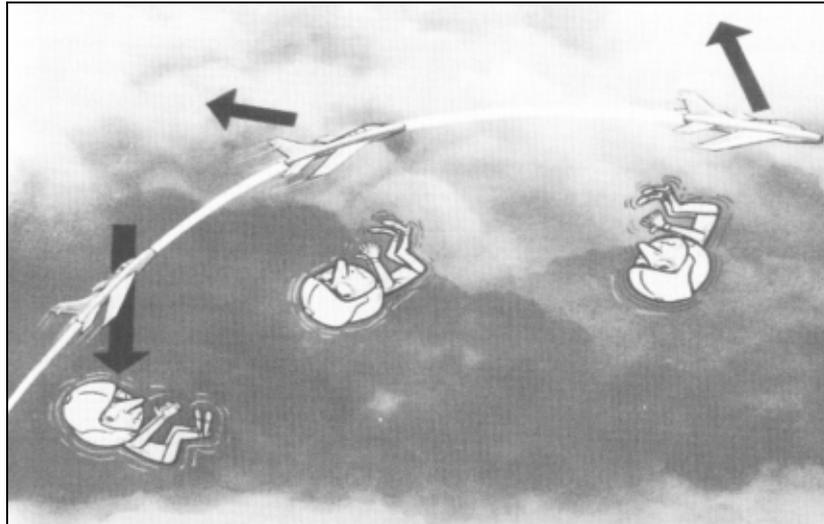


Abbildung 22: Inversionsillusion während eines parabolischen Fluges. Zentrifugale, tangentielle und gravitationale Kräfte führen zu einer resultierenden Kraft, die den Piloten sich um 180° geneigt fühlen lassen (Rechte Seite der Abbildung, aus DeHart, 1996).

Ein alternativer Erklärungsansatz wird von DeHart angeführt. Er sieht in der visuellen Dominanz die Hauptursache von Fehlorientierungen. Bei schlechten Sichtverhältnissen und Nichtbeachtung der Instrumente kann die Interpretation der visuellen Informationen zur Mißorientierung führen. Hierbei können vestibuläre Informationen unterdrückt werden (vestibuläre Suppression). Durch intensive Trainingsprogramme werden Piloten mittlerweile geschult. Inhalte der Programme sind sowohl didaktisches Material, das mögliche Fehler aufzeigt und erklärt, als auch Demonstrationen. Insbesondere das ständige Beachten der Instrumente des Flugzeugs wird trainiert, so dass sich die Piloten nicht auf ihre eigenen Sinne verlassen.

Mittelstaedt und Glasauer (1993) erklären die Illusionen einer Vertikalen durch einen von der Erdbeschleunigung unabhängigen Bias, der durch vestibuläre und somatische Gravizeptoren erzeugt wird. Dieser Erklärungsansatz könnte ebenso für die Weltraumübelkeit von Bedeutung sein, die auf die gleichen Mechanismen zurückzuführen sein könnte.

Gierke und Parker (1994) geben zu bedenken, dass auch die Resonanzfrequenz des thorakalen und abdominellen Bereichs, die zwischen 4 und 6 Hertz liegt, eine Bedeutung bei der Entstehung der Kinetose haben könnte. Bestimmte Frequenzbereiche könnten über Vibration einen Konflikt der beteiligten Rezeptoren verursachen und zu den beschriebenen Phänomenen führen. Mit der Inversionsillusion liegt nach Mittelstaedt und Glasauer (1993) eine weitere Beobachtung vor, die für die Existenz von Gravizeptoren im menschlichen Körper sprechen könnte.

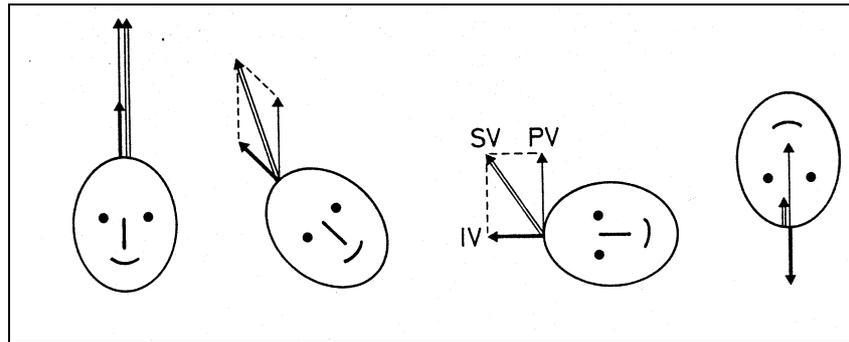


Abbildung 23: Modell zur Erklärung der Inversionsillusion; IV: Idiotroper Vektor, SV: Subjektive Vertikale, PV: Physikalische Vertikale (aus Campenhausen, 1993).

Ein mögliches Modell besteht darin, dass bei einer Verschiebung des Blutes vom Unterkörper Richtung Oberkörper (wie es beim Eintritt in die Mikro-Gravitation der Fall ist) eine Verkürzung des idiotropen Vektors eintritt. Nach dem Modell von Mittelstaedt (vgl. Abbildung 23) würde bei einer Länge des iV, die unter der des PV liegt, eine Inversionsillusion (in dem Fall, dass iV und PV auf einer Achse liegen) bzw. eine der Vektorsumme entsprechende Seitenneigung zur Folge haben.

4 Physiologische Effekte bei Unterdruck

Der Einfluss des kardiovaskulären Systems auf die Lagewahrnehmung gilt aufgrund der Untersuchungen von Mittelstaedt (1996) und Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) als wahrscheinlich. Insbesondere die Verschiebung des Blutvolumens in das thorakale Kompartiment ist hierbei von Bedeutung. Aufgrund dieser Befundlage werden im folgenden Kapitel kreislaufphysiologische Aspekte der Blutvolumenverteilung erläutert, um die durch die Druckkammer induzierbaren physiologischen Veränderungen darzustellen. Im folgenden werden die zuerst die Flüssigkeitsräume des Körpers, der Aufbau des Gefäßsystems, die Dehnbarkeit von Gefäßen und physiologische Flüssigkeitsverschiebungen beschrieben. In den darauffolgenden Kapiteln werden dann die kurzfristige Kreislaufregulation durch Barorezeptoren und die Effekte unter LBNP genauer betrachtet.

Der menschliche Körper besteht aus drei großen Flüssigkeitssystemen, dem Blutgefäßsystem, dem interstitiellen Raum (Zwischenzellraum) und dem intrazellulären Raum. Das Interstitium bildet die Umgebung der Körperzellen und dient dem Stoffaustausch mit dem Plasma (vgl. Abbildung 24).

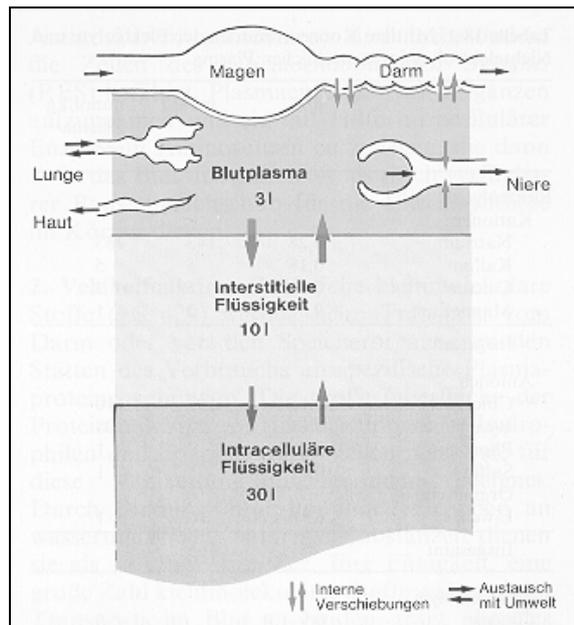


Abbildung 24: Flüssigkeitsräume des menschlichen Körpers (aus Schmidt & Thews, 1993).

Das Blutkreislaufsystem des Menschen besteht aus parallel und seriell geschalteten Leitungsröhren, die zusammen das wichtigste Transportsystem des Menschen darstellen. Mittels zweier Pumpen, dem rechten und dem linken Ventrikel des Herzens, wird in diesem Röhrensystem eine gerichtete Strömung erzeugt und aufrecht erhalten. Funktionell dient der Blutkreislauf u.a. der Bereitstellung von Sauerstoff (O_2) und dem Abtransport von Kohlendioxid (CO_2) der einzelnen Organe (vgl. Abbildung 25). Durch diese beiden Größen wird die Umlaufgeschwindigkeit im wesentlichen bestimmt. Weiterhin dient der Blutkreislauf dem Transport von Nährstoffen und Metaboliten, Hormonen und Stoffen der Immunabwehr sowie der Ableitung der Organwärme an die Körperoberfläche. Das Leitungssystem verzweigt sich, ausgehend von Arterien und Venen, zu immer feineren Gefäßen. Die so entstehende Gliederungsstruktur wird auch als Gefäßbaum bezeichnet. Die Volumenregulation, die der sich ändernden Kapazität des Kreislaufs dient (Gauer, 1972), geschieht über die Einstellung folgender Größen: Plasmavolumen, extrazelluläres Volumen, Erythrozytenvolumen und Plasmaeiweiße. Über die beiden letztgenannten Größen liegen bislang kaum Befunde vor. Im Normalfall müssen zur Kreislaufregulation folgende physiologische Voraussetzungen erfüllt sein:

1. Der Füllungsdruck des Herzens ist eine Funktion des Blutvolumens
2. In dem intrathorakalen Kompartiment müssen Dehnungsrezeptoren lokalisiert sein, die den Dehnungszustand der Gefäßwände registrieren (Diese Rezeptoren sind in großer Zahl im linken und rechten Vorhof nachgewiesen worden: Fasern des *Nervus vagus* lei-

ten die Impulse zum hypothalamisch-hypophysären System und regulieren somit die Ausschüttung des antidiuretischen Hormons)

3. Es muss eine vaskuläre und interstitielle Compliance („Dehnbarkeit“) vorliegen
4. Atriales natriuretisches Peptid (ANP) in den Muskelzellen des Herzvorhofs (wird bei Dehnung der Vorhöfe freigesetzt und löst in der Niere eine starke Wasser- und Natriumdiurese aus)

Erst diese Voraussetzungen gewährleisten eine Anpassung des Kreislaufsystems an aktuelle Anforderungen. So registrieren intrathorakale Dehnungsrezeptoren den Füllungszustand des Kreislaufsystems und melden diese Informationen direkt an die Effektoren. Zu den Effektoren gehören die Niere, der Durstmechanismus und das kapilläre Filtrationsgleichgewicht, über das eine Verschiebung zwischen interstitiellem und intravasalem Raum ausgelöst werden kann (Gauer, Henry & Behn, 1970). Die Adventitia elastischer Arterien besteht hauptsächlich aus kollagenen Faserbündeln, bei muskulösen Arterien liegen starke topographische Unterschiede vor. Insbesondere das Verhältnis der Dicke von Adventitia zu Media ist hierbei starken Schwankungen unterworfen. Das Dehnungsverhalten eines Gefäßes ist sowohl von der strukturellen Anordnung in der Wand als auch dem Dehnungsverhalten der einzelnen Elemente des Gefäßes abhängig. Im Alter kommt es zu einer generellen Abnahme der Dehnbarkeit der Blutgefäße.

Die starke Aufzweigung des Gefäßsystems stellt eine große Kontaktfläche für den Stoffaustausch zur Verfügung und schafft somit die zentrale Voraussetzung für den Stoffaustausch. Die Verteilung des Blutvolumens zwischen arteriellem und venösem System ist ungleich, da ein Großteil des Blutes im venösen System gehalten wird. Über 80 Prozent des Blutvolumens eines Menschen befinden sich in venösen Anteilen des Blutkreislaufs (Wiedemann, 1963). Bei der Betrachtung der Blutvolumenverteilung ist es wichtig hervorzuheben, dass unter bestimmten physiologischen Bedingungen Blut aus den peripheren Gefäßsegmenten zu den herznahen (zentralen) Gefäßabschnitten verlagert werden kann. Das zentrale Blutvolumen umfasst das Blutvolumen des Lungengefäßbettes sowie des linken Ventrikels in der Diastole. Insgesamt umfasst das zentrale Blutvolumen ungefähr 900 ml Blut (maximal). Dem intrathorakalen Blutvolumen werden das zentrale Blutvolumen, das Volumen des rechten Herzens und der großen intrathorakalen Venen zugerechnet. Die Verteilung des Blutvolumens ist von der Körperposition abhängig. Im Liegen befinden sich etwa 25-30% des im Niederdrucksystem (venös) vorhandenen Blutvolumens im intrathorakalen Kompartiment, dies sind etwa 1500 ml. Die Gefäße in diesem Kompartiment sind sehr dehnbar und kaum vegetativ innerviert, so dass sich Wandtonusveränderungen kaum auf die Volumenkapazität des Kompartiments auswirken.

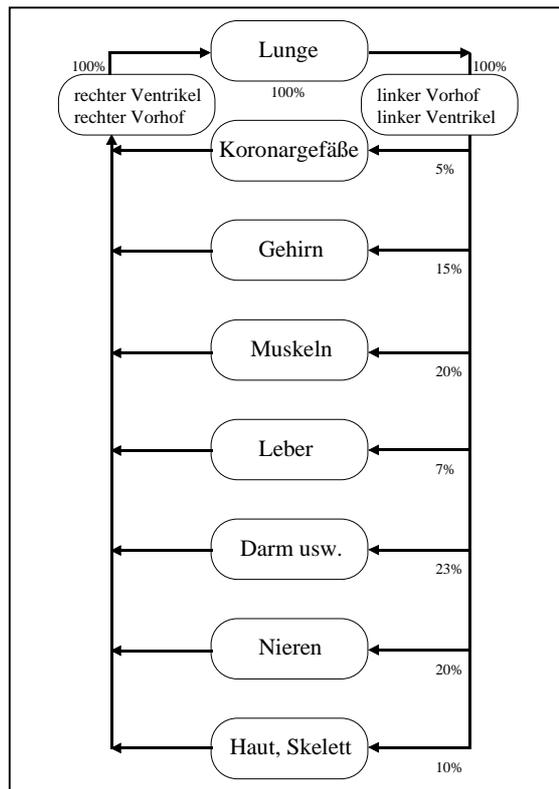


Abbildung 25: Schema des Blutkreislaufs. Die Prozentzahlen geben die durch die Organgebiete fließenden Anteile des Herzminutenvolumens während Körperruhe an (aus Busse, 1982).

Aufgrund dieser Eigenschaften übernimmt der intrathorakale Bereich die Rolle eines Ausgleichsbeckens, in das große Blutmengen entweichen und auch bei Bedarf entnommen werden können. Im Vergleich zum intrathorakalen Blutvolumen umfasst das extrathorakale Blutvolumen das verbleibende Blutvolumen des venösen Systems. Bei Annahme eines Blutvolumens von ca. 5000 ml (des Niederdrucksystems) enthält das extrathorakale Kompartiment 3500 ml Blut bei liegender Körperposition (vgl. Abbildung 26). Die Bestimmung des Blutvolumens in den Kompartimenten ist durch verschiedene Methoden möglich, von denen allerdings keine die genaue Größe der einzelnen Abschnitte genau bestimmen kann:

- Radiographie
- Spirometrie
- Plethysmographie (Volumenerfassung durch Längen- oder Impedanzerfassung)
- Indikatorverdünnung (Isotop- oder Farbinjektion, Verdünnung dieser Substanz wird beobachtet)
- Szintigraphie (nuklearmedizinisches bildgebendes Verfahren)

- Bestimmung des Körperschwerpunktes (zur Beurteilung der Blutvolumenverschiebung innerhalb des gesamten Körpers)

Bei Verabreichung von positivem Druck auf die untere Körperhälfte (LBPP: Lower Body Positive Pressure) werden die extrathorakalen Blutgefäße komprimiert (Echt, Düweling, Gauer & Lange, 1974). Die Verlagerung von Blutvolumen geht im Niederdrucksystem sehr schnell vonstatten. Unter Wasserimmersion (Eintauchen in ein Wasserbad) werden innerhalb von etwa drei Sekunden ungefähr 700 ml Blut von dem extrathorakalen Bereich in den intrathorakalen Bereich verschoben. In die entgegengesetzte Richtung ist ebenfalls eine schnelle Blutvolumenverschiebung zu erreichen. Bei multiplizierter Schwerkraft (Zentrifuge, Fahrstuhl) kann innerhalb von wenigen Sekunden Blut innerhalb des Niederdrucksystems vom intrathorakalen in den extrathorakalen Bereich verschoben werden (Gauer, 1972). Aber auch schon die Variation der Schwerkraft von $g=-0.17$ bis $g=0.94$ reicht aus, um Blutvolumenverschiebungen zu induzieren; wie in Abbildung 27 dargestellt, sinkt bei Kippung in die Kopf-oben Position nicht nur das thorakale Blutvolumen (die Impedanz Z_0 steigt, somit ist weniger leitfähige Flüssigkeit im Thorax), sondern das Schlagvolumen des Herzens nimmt ebenso ab. Dieses Verhalten des Herzens ist konsistent mit dem Frank-Starling Mechanismus, der die autonome Eigenschaft der Herzmuskelfasern beschreibt, bei stärkerer diastolischer Füllung der Ventrikel das Blut mit größerer systolischer Kraft auszutreiben. Neben den intravasalen Blutvolumenumverteilungen finden auch transkapilläre Austauschvorgänge zwischen intravasalem und interstitiellem Raum statt. Diese sollen ein angemessenes Füllungsvolumen des Gefäßsystems aufrechterhalten und gehen wesentlich langsamer vonstatten als die eben beschriebenen intravasalen Volumenverlagerungen.

Der interstitielle Raum ist ein Gebiet zwischen dem Kreislaufsystem und den zellulären Elementen und fungiert als Puffer. In ihm befindet sich mindestens ein Viertel der gesamten Körperflüssigkeit. Der interstitielle Raum besteht aus einem Gel, in dem sich die gelösten Teilchen nur minimal bewegen können. Hierdurch ist kein Behälter erforderlich, der die Teilchen zusammenhält. Ein Stoffaustausch mit den Kapillaren kann über den im Interstitium herrschenden hydrostatischen Druck erfolgen. Volumenverlagerungen innerhalb des Gefäßsystems können aufgrund verschiedener Mechanismen einsetzen. Die Abnahme des präkapillären Widerstandes führt beispielsweise zu einer Verlagerung von intra- nach extrathorakal, die im klinischen Kontext als ‚venöses Pooling‘ bezeichnet wird und auch durch die Verabreichung eines vasodilatierenden Medikamentes erzielt werden kann. Durch Verabreichung einer vasokonstringierenden Substanz (z.B. Dihydroergotamin) können bei einer liegenden Person etwa 300 ml und mehr in das intrathorakale Kompartiment verschoben werden, die Verabreichung von Natrium-Nitroprussid hingegen führt zu einer entgegengesetzten Volumenverschiebung um etwa den gleichen Betrag.

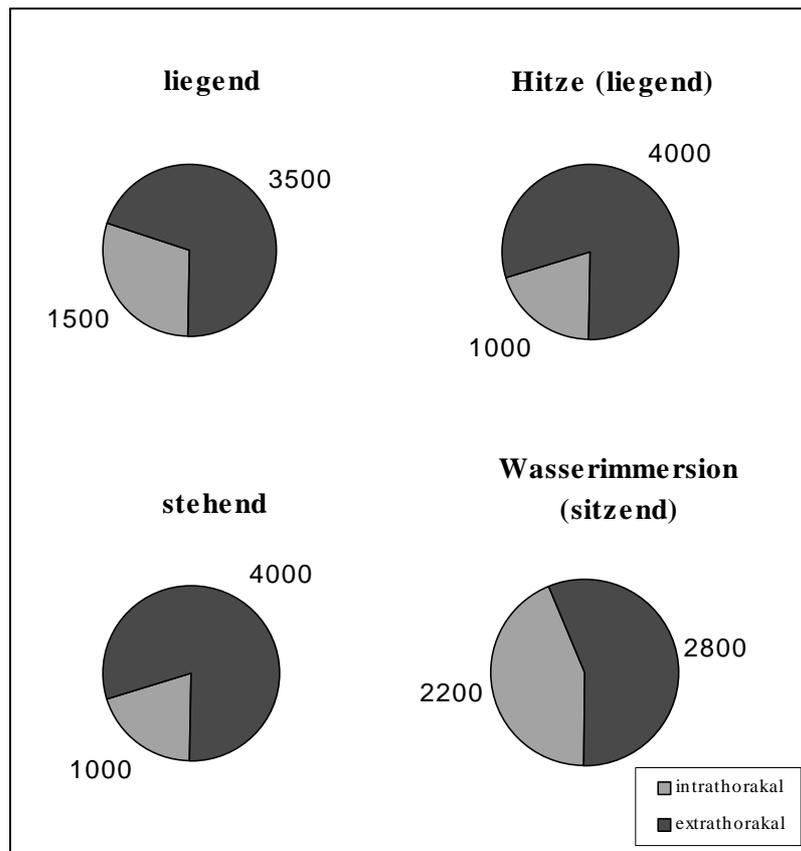


Abbildung 26: Blutverteilung in ml zwischen dem intra- (hellgrau) und extrathorakalen (dunkelgrau) Kompartiment des Niederdrucksystems (arterielles System unberücksichtigt). Als Füllungsvolumen wurden 5000 ml zugrunde gelegt (nach Busse, 1982).

Die venösen Kapazitätsgefäße sind leicht verformbar. Ihre Füllung und Entleerung hängt von dem Verhältnis des intravasalen Drucks und des Drucks im umliegenden Gewebe ab. Eine Zunahme des Gewebedrucks in den peripheren Gefäßsystemen führt somit zu einer Volumenverschiebung zentralwärts. Eine Abnahme des Gewebedrucks hat hingegen eine Volumenverschiebung in die Gegenrichtung zur Folge. Durch diese Mechanismen sind die physiologischen Effekte bei Wasserrimmersionen und Über- und Unterdruck auf die untere Körperhälfte zu erklären. Aus gravitationsphysiologischen Untersuchungen liegen ebenfalls Hinweise auf Blutvolumenverlagerungen von mehr als einem Liter Blut vor. Berechnungen haben ergeben, dass etwa zwei Liter Blut und interstitielle Flüssigkeit aus den unteren Extremitäten mobilisiert werden können. Dieses Volumen wird zu einem Großteil vom intrathorakalen Kompartiment aufgenommen. Aufgrund dieser starken Umverteilungen bemerken Astronauten beim Eintritt in die Schwerelosigkeit das Hervortreten der Jugularvenen und Augenlidödeme und berichten über einen deutlich verringerten Beinumfang (Busse, 1982).

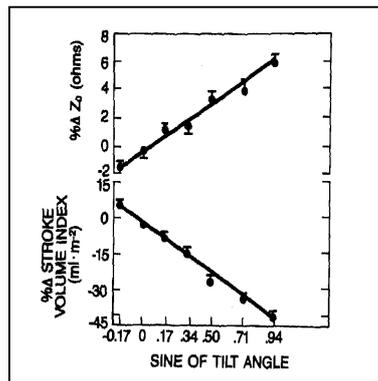


Abbildung 27: Mittlere Prozentuale Abnahme des thorakalen Blutvolumens (prozentualer Anstieg des transthorakalen Z_0 , obere Linie) und mittlere prozentuale Abnahme des Schlagvolumen-Index (untere Linie) bei gesunden jungen Männern während einer Kippung von -10° ($g=-0.17$) bis 70° ($g=0.94$, aus Smith und Porth, 1991)

4.1 Kreislaufregulation durch Barorezeptoren

Der Kreislauf wird durch kurz-, mittel- und langfristig wirkende Mechanismen reguliert. Die langfristige Regulation erfolgt über die renale Flüssigkeitsausscheidung. Ein gesteigerter Blutdruck führt über die Regulation des antidiuretischen Hormons (ADH) zu einer vermehrten Flüssigkeitsausscheidung in der Niere (und vice versa) und damit zu einer Blutdruckabnahme.

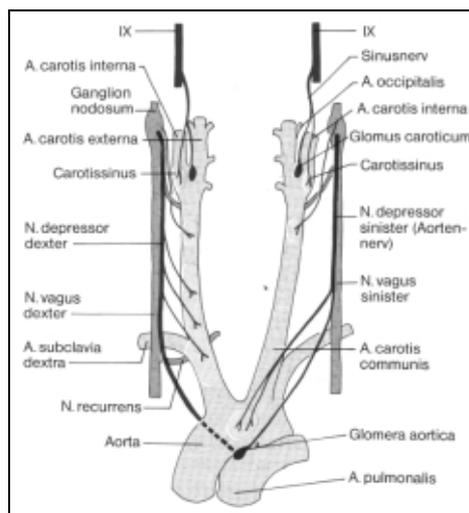


Abbildung 28: Lokalisation und afferente Fasern der Baro- und Chemorezeptoren im Bereich der Aorta und A. carotis (aus Schmidt & Thews, 1993)

Die mittelfristige Blutvolumenregulation erfolgt primär über das Renin-Angiotensin-Aldosteron-System. Bei renaler Minderdurchblutung wird Renin freigesetzt. Dies bewirkt letztendlich über die Zwischenstufen des Angiotensinogen und Angiotensin I eine erhöhte Konzentration von Angiotensin II, das stark vasokonstriktorisch wirkt. Die kurzfristige Kreislaufregulation bezeichnet diejenigen Mechanismen, die innerhalb weniger Sekunden eintreten. Zu ihnen gehören die Dehnungsrezeptoren-Reflexe. Sowohl im Hoch- als auch im Niederdrucksystem befinden sich Dehnungsrezeptoren, die den arteriellen Blutdruck, die Pulsfrequenz und im Niederdrucksystem den Füllungsdruck (und somit indirekt das Blutvolumen) erfassen. Im Hochdrucksystem sind diese Barorezeptoren in der Aorta und in der *A. carotis* (vgl. Abbildung 28), im Niederdrucksystem in der *V. cava* und in den Vorhöfen lokalisiert. Ebenso finden sich im linken Ventrikel Barorezeptoren. Insbesondere der Carotissinusreflex zeigt einen starken Einfluss auf die Kreislaufregulation (Birbaumer und Schmidt, 1996). Die Veränderungen der Messgrößen (Gewebedehnung) werden den kreislaufregulierenden Arealen zurückgemeldet, die sich im verlängerten Mark und im Mittelhirn befinden. Deren efferente Antworten werden an das Herz und die Gefäße weitergeleitet. Ein akut erhöhter Blutdruck steigert die Impulsrate der afferenten Barorezeptoren und aktiviert die depressorischen Funktionen des Kreislaufzentrums. Über den *N. vagus* wird dann die Herzaktion und der periphere Widerstand über die Hemmung der sympathischen Gefäßinnervation gesenkt (vgl. Abbildung 29).

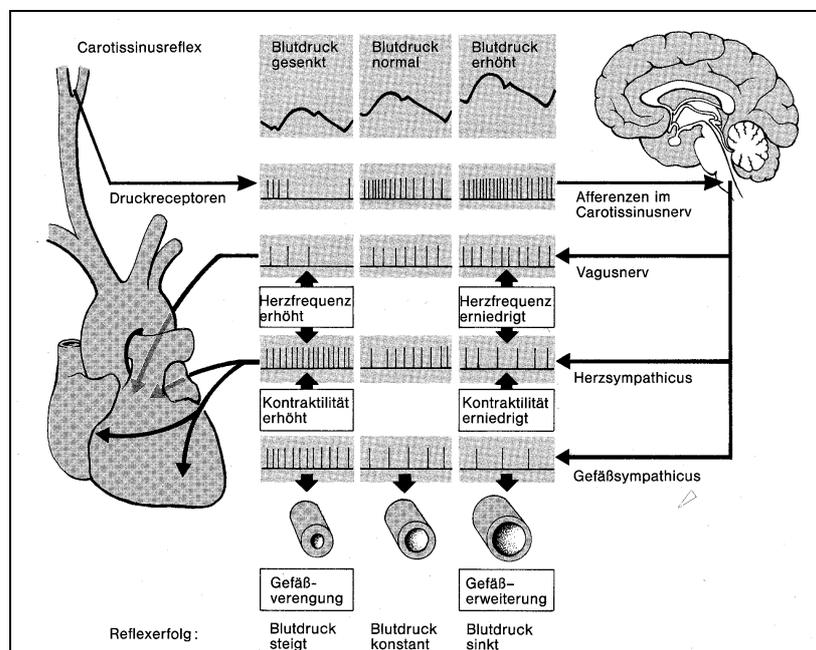


Abbildung 29: Kurzfristige Kreislaufregulation über Barorezeptoren im Carotissinusbogen. Die Efferenzen (*N. sympathicus* und *N. vagus*) erhöhen bei niedrigem Blutdruck den peripheren Widerstand, die Herzfrequenz und die Kontraktilität (aus Birbaumer & Schmidt, 1996).

In der psychophysiologischen Forschung wird der Einfluss der Barorezeptoren seit einiger Zeit experimentell untersucht (Vaitl & Schandry, 1995). So fanden Vaitl und Gruppe (1990, 1992) bei um 45° geneigten (Kopf nach oben) Probanden eine Abnahme der Power des EEGs im Theta-Band im Vergleich zu horizontal liegenden Probanden. Eine Reanalyse der Untersuchung von Rau, Elbert, Lutzenberger, Eves, Rockstroh und Birbaumer (1988) durch Elbert und Rau (in Vaitl und Schandry, 1995) bestätigt diese Ergebnisse. Sie zeigten, dass unter negativem Druck im Vergleich zu positivem Druck der Halsmanschette die Power des Theta-Bandes geringer war. Durch hämodynamische Veränderungen wurden somit zentrale Effekte provoziert. In der Gravizeptionsforschung wird genau dieser Ansatz weiterverfolgt, in dem während gezielter Kreislaufmanipulation durch Über- und Unterdruck verschiedene Wahrnehmungsleistungen des Menschen überprüft werden.

4.2 Effekte unter Lower Body Negative Pressure

Der Einsatz von Unterdruck auf den menschlichen Unterkörper hat eine lange Tradition. So berichtet Bier (1905) von den Untersuchungen Junods, die bereits im Jahre 1841 durchgeführt wurden. Er untersuchte die Reaktion von relativ eng umgrenzten verschiedenen anatomischen Regionen auf den Unterdruck. Schon Junod konnte beobachten, dass der Unterdruck auf den Kreislauf wirkt. Insgesamt betrachtet lassen sich die Experimente, die den menschlichen Körper Unterdruck aussetzten, grob in zwei Kategorien unterteilen. Eine Kategorie beinhaltet Experimente, die auf kleine Flächen Unterdruck ausüben. In der zweiten Klasse finden sich Experimente, bei denen auf den Unterkörper (LBNP, Lower Body Negative Pressure) oder ausschließlich die Beine (LNP, Leg Negative Pressure) Unterdruck ausgeübt wird. Die Experimente der zweiten Klasse (in denen die Beine oder der Unterkörper Unterdruck ausgesetzt werden) begannen in den frühen 60er Jahren. Es waren insbesondere Weltraumforscher, die sich für die LBNP-Technik interessierten, da sie ein Instrument darstellt, im Erdmagnetfeld eine Simulation der Weltraumverhältnisse (Mikrogravitation) zu ermöglichen. Andere Forscher fanden mit der LBNP-Technik ein Mittel, um das zentrale Blutvolumen in Abhängigkeit vom eingestellten Druck genau, rasch, umkehrbar und ohne Pharmaka zu manipulieren. LBNP kann als Stressor des kardiovaskulären Systems betrachtet werden, da aufgrund der Abnahme des zentralen Blutvolumens neurozirkulatorische und humorale Reflexe einsetzen, um dem Blutvolumenverlust entgegenzuwirken und die Durchblutung von Gehirn und Herz sicherzustellen. Die hierbei zu beobachtenden Regulationsmechanismen ähneln denen eines bevorstehenden Schocks oder einer generellen Vasodilatation. Wird der Unterdruck weiter gesteigert, so hat dies eine Minderdurchblutung des Gehirns mit anschließender Bewusstlosigkeit zur Folge (Wolthius, Bergman & Nicogossian, 1974). Der Einsatz von LBNP zeigt gleichartige Effekte wie die der Orthostase.

Beim Orthostase-Test wird der Proband auf einem Untersuchungstisch aus liegender in eine halbaufrechte Position gekippt. Hordinsky, Gebhardt, Borger und Birk (1980) zeigten bei einem Vergleich von LBNP und Kipptischuntersuchungen, dass sich beide Methoden eignen, um eine Orthostase-Intoleranz zu diagnostizieren. Die auftretenden physiologischen Reaktionen sind bei längerer Verabreichung (mehr als 10 Minuten LBNP) bei -40 mmHg und einer Kippung auf 65 Grad sehr ähnlich. Musgrave, Zechman und Mains (1969) zeigten, dass bei einem Orthostasetest 500 bis 600 ml, bei LBNP von -40 mmHg 500 bis 700 ml Blut in die Beine verschoben werden. Hierbei zeigen sich wiederum sehr ähnliche Effekte von der Kipptischuntersuchung und LBNP. Ebenso lässt sich durch Überdruck (Lower Body Positive Pressure) auf den Unterkörper die durch die Kipptischuntersuchung induzierte Umverteilung des Blutes in Richtung der Beine verhindert werden. Der hierbei aufzubringende Druck kann für jede Orthostasebelastung (Neigung des Kipptischs) berechnet werden (vgl. Abbildung 30).

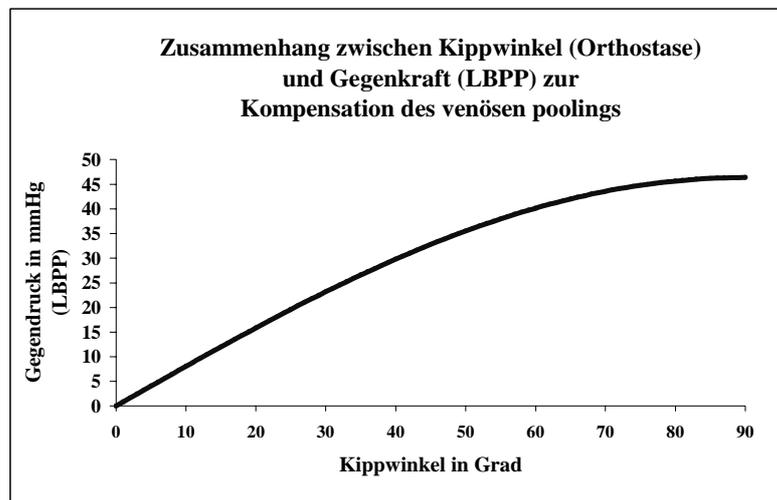


Abbildung 30: Funktionaler Zusammenhang zwischen Kippwinkel und der erforderlichen Gegenkraft zur Kompensation des dabei auftretenden venösen poolings. Berechnet nach der Formel $P = 77.26 \times l \times \sin(\text{Kipp-Winkel})$ [mmHg] (mit $l=60$ cm, Abstand des hydrostatischen Indifferenzpunktes von der Schädeloberfläche; der hydrostatische Indifferenzpunkt ist jener Ort im Venensystem, dessen Druck sich beim Wechsel vom Liegen zum Stehen nicht ändert und liegt $5-10$ cm unterhalb des Zwerchfells). Notation: 0° : horizontal, 90° : vertikal.

Studien, die ausschließlich das Ausmaß des unter LBNP stattfindenden ‚Blood-Poolings‘ untersuchten, zeigten deutliche Effekte. Die beobachteten Blutvolumenverschiebungen lagen im Mittel zwischen 0.5 Liter bis zu 1.5 Litern Blut, wobei mit zunehmendem Unterdruck (die eingesetzten Drücke lagen zwischen -40 mmHg und -80 mmHg) das verschobene Blutvolumen größer wurde. Weiterhin wird berichtet, dass die Anzahl der Synkopen bei einem Unterdruck von -40 mmHg sehr gering ist, aber mit steigendem Unterdruck stetig zunimmt (Wolthius et al.,

1974). Die zentralen Antworten auf LBNP sind folgende: Der zentrale venöse Blutdruck fällt um 3 bis 7 mmHg, wenn der eingesetzte Unterdruck zwischen -10 und -60 mmHg liegt, der arterielle Blutdruck fällt ebenfalls. Die Ventrikelfunktion und die ventrikuläre Auswurfzeit werden durch LBNP ebenfalls beeinflusst. Der Puls verlangsamt sich. Im Hinblick auf die in dieser Arbeit untersuchten Fragestellungen zur Auswirkung von Unter- und Überdruck auf die Wahrnehmung der eigenen Lage im Raum erscheint besonders interessant, dass manche Versuchspersonen über vestibuläre Illusionen berichteten, als LBNP einsetzte oder abrupt aufhörte. Sie nahmen sich beim Einsetzen von LBNP als mit dem Kopf nach oben geneigt, bei dem Aussetzen von LBNP als mit dem Kopf nach unten geneigt wahr. Wolthius et al. (1974) führen zur Erklärung dieses Verbalreports die Hypothese an, dass diese Beobachtung mit der Beeinflussung des Liquordrucks zusammenhängt, der über die Endolymphe das Vestibularorgan reizt. Die in Kapitel 3.3.2.3 vorgestellten Untersuchungen lassen jedoch erkennen, dass auch ohne Vestibularorgan Auswirkungen von Flüssigkeitsverschiebungen auf die Lagewahrnehmung beobachtet werden. White, Gotshall und Tucker (1996) berichten über Geschlechtsunterschiede unter LBNP hinsichtlich kardiovaskulärer Parameter. Sie fanden, dass Frauen eine geringere Toleranz gegenüber LBNP aufweisen. Die Versuche wurden so lange fortgeführt, bis der steigende Unterdruck fast zur Ohnmacht führte.

Unter LBNP finden über die Geschlechter hinweg dieselben kardiovaskulären Anpassungen statt, mit dem Unterschied allerdings, dass sie bei Frauen zu einem früheren Zeitpunkt auftreten. Die Untersuchung von Montgomery, Kirk, Payne, Gerber, Newton und Williams (1977) zeigt ebenso eine geringere Toleranz von Frauen gegenüber LBNP auf. Die Mechanismen dieser geringeren Toleranz sind unklar; als potentielle Erklärung führen die Autoren das geringere Blutvolumen oder das stärkere venöse Pooling bei Frauen an. Bei White und Montgomery (1996) findet sich eine Untersuchung des Poolings in der Beckenregion. Frauen zeigten ein größeres Pooling in der Beckenregion; in diesem Kompartiment zeigte sich bei den Frauen eine um 83% größere Blutvolumenzunahme unter LBNP als bei den Männern. In den Beinen zeigten sich keine Geschlechtsunterschiede in der Blutvolumenzunahme unter LBNP. Dieser Befund steht allerdings zum Teil im Widerspruch zu der Untersuchung von Montgomery et al. (1977), bei der sich bei Frauen geringere Volumenverschiebungen in der Becken- und in der Beinregion zeigten. In einem Vergleich von LBNP und LBPP untersuchten Schmedtje et al. (1995) die Reziprozität kardiodynamischer Parameter an sechs jungen Männern. Im Blutfluss des Unterarms fand sich eine Umkehrbarkeit, unter LBNP sinkt der Blutdurchfluss, während er unter LBPP ansteigt. Keine reziproken Verhältnisse fanden sich beim Herzzeitvolumen und den Plasmakatecholaminen, die neben den kardiodynamischen Parametern erfasst wurden (Schmedtje et al., 1995).

Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) fanden unter Lower Body Positive Pressure (LBPP) Blutvolumenverschiebungen in den thorakalen Bereich von etwa 600 ml, während es unter LBNP zu

einer deutlichen Reduktion des thorakalen Blutvolumens kam. Somit kommt es unter LBPP und LBNP zu entgegengesetzten Blutvolumenverschiebungen.

Insgesamt zeigt sich somit, dass mit Hilfe der LBNP-Technik eine Vielzahl physiologischer Parameter manipuliert werden können. In Verbindung mit der relativ einfachen Einsatzmöglichkeit erklärt sich die weite Verbreitung dieser Technik.

5 Fragestellungen und Operationalisierung

5.1 Fragestellungen

1. Welche intraindividuelle Stabilität weisen die Effekte von Lower Body Positive und Negative Pressure hinsichtlich des thorakalen Volumens und der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position (SHP) auf? ¹
2. In den bisherigen Kipptisch-Experimenten zur Gravizeption zeigten sich Differenzen in der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Positionen zwischen den Studien von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) und Saborowski (1998). Eine mögliche Ursache hierfür kann die Vorgabe größerer Winkel in einer Studie sein. Welchen Einfluss hat die Richtung der Winkelvorgaben auf die SHP? Hat die Größe der Winkelvorgaben Einfluss auf die auf dem Kippbett eingestellte Subjektive Horizontale Position? Sind in den verschiedenen experimentellen Bedingungen (mit Druck/ohne Druck) Unterschiede in der Sicherheit der vorgenommenen Einstellung der SHP festzustellen?
3. Betrachtet man das gravizeptive System als Sinnesorgan, so müsste es Schwellen aufweisen. Sind für das gravizeptive System Absolutschwellen bestimmbar?
4. Jedes Sinnessystem unterliegt einer Adaptation. Sind auch beim gravizeptiven System Adaptationseffekte zu beobachten?
5. Die thorakale Blutvolumenverschiebung klärt fast 20 Prozent der Varianz der SHP auf. Welchen Anteil klärt der cerebrale Blutfluss auf?
6. Bisher wurde ausschließlich die Lageempfindung des eigenen Körpers untersucht. Hat das gravizeptive System auch einen Einfluss auf die visuelle Wahrnehmung?
7. Welche thorakalen Volumenverschiebungen zeigen sich bei der Zusammenfassung mehrerer Stichproben in den vier Versuchsphasen?

¹ Bei dieser Fragestellung wird auf die Daten der Diplomarbeit von Kögel (1998) zurückgegriffen

5.2 Unabhängige Variablen: Kippbett und Druckkammer

Das Kippbett, das in den Versuchen zu dieser Arbeit eingesetzt wurde, bestand aus einer kippbaren Liegefläche, auf der eine zylindrische Druckkammer aufgesetzt war (vgl. Abbildung 32). Über einen Hubmotor konnte die Versuchsperson mit einer Geschwindigkeit von 1.1° pro Sekunde um die z-Achse (vgl. Kapitel 3) bis zu einer Abweichung von 25° von der physikalischen Horizontalen gekippt werden. Der Neigungswinkel des Kippbetts war sowohl vom Versuchsleiter als auch von der Versuchsperson regulierbar. Eine Kabelfernbedienung ermöglichte der Versuchsperson die Einstellung des Kippbetts, so dass sie bequem die SHP suchen konnte.

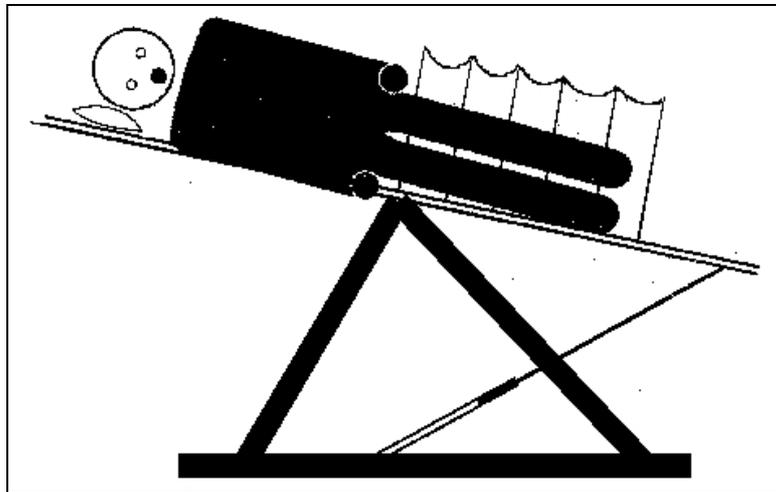


Abbildung 31: Konstruktionszeichnung des Kippbetts mit der Druckkammer

Auf dem Kippbett wurde mit Hilfe zweier Wände und einer Folie die 1.16 m lange Druckkammer aufgespannt. Die Folie (Polyurethan, PUR) wurde zwischen den äußeren Wänden durch fünf Titanringe gehalten. Diese hatten einen Außendurchmesser von 63 cm. Durch die flexible Konstruktionsweise war es möglich, die ganze Druckkammer in den Fußbereich des Kippbetts zu schieben, um den Probanden so einen leichten Einstieg zu ermöglichen. Zur Sicherheit der Versuchsperson wurden in der Fußwand ein Überdruck- und ein Unterdruckventil als mechanischer Schutz vor zu großen Drücken eingesetzt. Im Fußraum diente ein höhenverstellbares Brett zur Anpassung der Liegefläche an die verschiedenen Körpergrößen. Das Becken wurde von einer nierenförmigen Öffnung umschlossen, an deren Außenseite sich ein Steg befand, der es ermöglichte, den Latexrock der Versuchsperson mit der Druckkammer zu verbinden. Um eine luftdichte Verbindung zu ermöglichen, wurde der um den Steg gezogene Latexrock mit Spanngurten fixiert. Über einen Druckschlauch wurde die Druckkammer mit dem druckerzeugenden Motor (Staubsaugermotor) verbunden. Die Versuchsperson lag in der Druckkammer auf einem

parallel zu der Trägerplatte angebrachten und gepolsterten Holzbrett, wobei die rechte Körperseite zum Fußboden zeigte. Mit einem entlang der z-Achse verstellbaren Styroporblock wurde der Oberkörper des Probanden bequem gestützt (vgl. Abbildung 32).



Abbildung 32: Seitenansicht des Kippbetts mit der Druckkammer

5.3 Abhängige Variablen

5.3.1 Subjektive Horizontale Position

Die Subjektive Horizontale Position (SHP) bezeichnet die Stellung, die eine liegende Person auf einem Kippbett, das entlang ihrer z-Achse geneigt werden kann, als subjektiv waagrecht empfindet. Die Einstellung der SHP ist eine bewährte Methode im Bereich der Lagewahrnehmungsforschung (Mittelstaedt, 1992, 1996; Mast & Jarchow, 1996).

Die SHP wurde bestimmt, indem die Versuchsperson auf dem Kippbett in eine bestimmte Ausgangslage geneigt wurde und dann einen Ton über Ohrhörer erhielt, auf den hin sie sich in die Position einstellen sollte, die sie als waagrecht empfand. Sämtliche visuellen Informationen wurden hierbei ausgeschlossen, indem der Raum vollkommen abgedunkelt wurde und die Versuchspersonen zusätzlich eine schwarze Brille trugen. Zur Einstellung der SHP hatten sie eine Kabelfernbedienung zur Verfügung. Nachdem eine Versuchsperson 12 Sekunden lang keine Veränderung ihrer Position mehr vorgenommen hatte, wurde sie in die nächste Position gekippt. Diese Steuerung erfolgte über ein Computerprogramm (entwickelt von Dr. Rudolf Stark, Abteilung für Klinische und Physiologische Psychologie, Gießen). Hierbei wurde nach einem streng alternierenden Prinzip vorgegangen: Auf eine Kippung mit dem Kopf nach oben folgte eine

Kippung mit dem Kopf nach unten. Die Erfassung der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen erfolgte über ein an der Achse des Kippbetts angebrachtes Potentiometer.

5.3.2 Volumenveränderungen des thorakalen Bereichs

5.3.2.1 Impedanzplethysmographie

Um die Volumenveränderungen, die im thorakalen Bereich durch die Druckveränderungen im Unterkörper erzielt wurden, erfassen zu können, wurde das Verfahren der Impedanzplethysmographie eingesetzt. Das ursprünglich von Kubicek, Witsoe, Patterson und From (1969) vorgestellte Verfahren der Impedanzkardiographie dient der nichtinvasiven Bestimmung kardiodynamischer Parameter. Durch die Tätigkeit des Herzmuskels kommt es zu Blutvolumenverschiebungen im Thorax, insbesondere im Brustraum. Diese Schwankungen des Blutvolumens können über die Impedanzkardiographie erfasst werden, physikalische Grundlage hierfür ist das Anlegen einer schwachen hochfrequenten Wechselspannung (in der Regel 100 kHz bei 4 mA) über zwei Elektroden. Eine Elektrode wird hierzu auf dem Schlüsselbein, die andere knapp unterhalb des unteren Rippenbogens angebracht. Mit zwei weiteren Elektroden, die neben den spannungsführenden Elektroden geklebt werden, werden die sich aus den Blutvolumenverschiebungen resultierenden Veränderungen der Impedanz registriert. In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben für den Einsatz dieses Verfahrens zur Bestimmung des Schlagvolumens und des hieraus berechenbaren Herzminutenvolumens (Schandry, 1988).

Die Impedanzaufzeichnung kann nicht nur zur Bestimmung kardiodynamischer Parameter eingesetzt werden, sondern auch zur Erfassung von Volumenveränderungen in einem umschriebenen Körperabschnitt (Sherwood, Allen, Fahrenberg, Kelsey, Lorallo & van Doornen, 1990). Diese Methode setzten auch Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) ein; sie erfassten die Impedanz von vier Segmenten (thorakaler Bereich, abdominelle Region, Oberschenkel und Unterschenkel), um hieraus in Kombination mit anthropometrischen Messungen Rückschlüsse auf die Volumenveränderungen zu treffen. In den folgenden Kapiteln wird dargestellt, wie Mithilfe des Verfahrens der Impedanzplethysmographie die Volumenveränderungen des oberen Thorax bestimmt werden können.

5.3.2.1.1 Physikalische Grundlagen der Impedanzplethysmographie

Legt man an einen flüssigkeitsgefüllten Körper einen Strom an und erfasst die Spannungsveränderungen, so wird bei steigendem Flüssigkeitsvolumen die Impedanz geringer, da Flüssigkeit die größere Leitfähigkeit im Vergleich zum Körpergewebe aufweist. Bei sinkendem Flüssigkeitsvolumen steigt die Impedanz, da sich das Verhältnis von gut leitender Flüssigkeit zu den festen Bestandteilen verändert (vgl. Montgomery, 1993a). Die Impedanzplethysmographie als nichtinvasives Verfahren zur Bestimmung von Volumenveränderungen basiert auf der Beziehung von Spannung und Impedanz in einem Stromkreis mit Wechselstrom. Zur Verdeutlichung dieser Beziehung kann das Ohmsche Gesetz herangezogen werden, das das Verhältnis von Spannung und Widerstand für Gleichstrom beschreibt (Stöcker, 1994). Es besagt, dass bei konstantem Strom die Spannung proportional zum elektrischen Widerstand steigt. Da Blut und andere Körperflüssigkeiten leitfähig sind, führt jede Verschiebung von Flüssigkeiten im Körper zu einer Veränderung des Widerstandes. Diese Gesetzmäßigkeit gilt auch für Stromkreise mit Wechselstrom. Der Widerstand unter Wechselstrombedingungen wird als Impedanz bezeichnet. In der psychophysiologischen Forschung muss mit Wechselstrom gearbeitet werden, da Gleichstrom biologisch nicht verträglich ist und Lebensgefahr bedeuten kann. Ein hochfrequenter Wechselstrom mit einer Frequenz zwischen 20 und 100 kHz bei einer Stromstärke von etwa 4 mA kann dagegen bedenkenlos verwendet werden (Sherwood et al., 1990). Kushner (1992) zeigt in seinem Übersichtsartikel auf, dass die Frequenz des applizierten Wechselstroms einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf die gemessene Impedanz hat. Innerhalb einer Studie sollte deswegen unbedingt nur ein und dasselbe Impedanzmessgerät eingesetzt werden.

Ein Impedanzplethysmograph ermöglicht die Erfassung verschiedener Größen, in der Regel können neben der Basisimpedanz (Z_0 oder R_0) und der Differenz (ΔZ) auch noch das EKG abgeleitet werden. Zur Berechnung der Volumenveränderungen muss die Basisimpedanz Z_0 erfasst werden (Fahrenberg, 1979; Sherwood et al., 1990).

Die Elektrodenpositionen sind in der Impedanzplethysmographie noch immer nicht standardisiert, obwohl das Verfahren bereits seit Ende der sechziger Jahre eingesetzt wird (Kubicek et al., 1969). Es liegen zahlreiche Untersuchungen über unterschiedliche Anbringungsarten vor (vgl. Sherwood et al., 1990; Sherwood, Royal, Hutcheson & Turner, 1992). Grundsätzlich wird zwischen zwei Elektrodentypen, den Band- und den Punktelektroden unterschieden. Die Position der Bandelektroden, die in den meisten Untersuchungen verwendet wurde, wird in Abbildung 33 dargestellt.

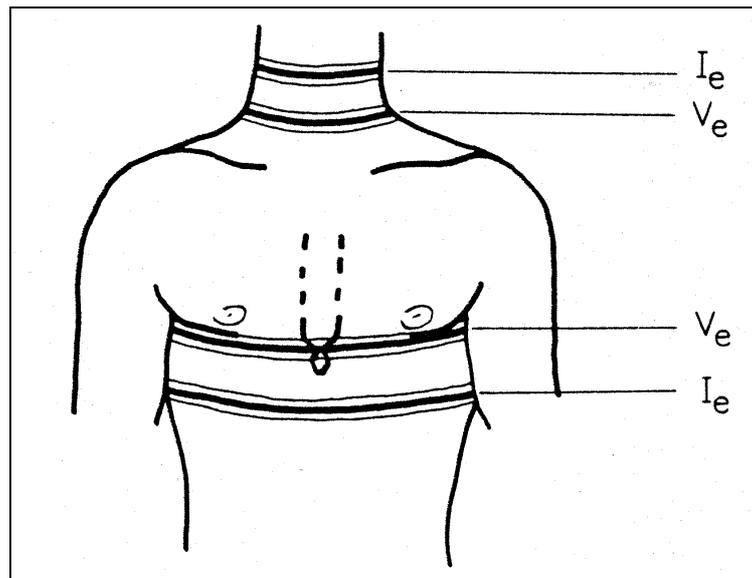


Abbildung 33: Klassische Elektrodenapplikation bei Bandelektroden.
 I_e =Stromführende Elektroden V_e =Spannungsableitende Elektroden (Potentialelektroden; aus Sherwood, Royal, Hutcheson & Turner, 1992).

Über die mit I bezeichneten Elektroden wird der hochfrequente Wechselstrom angelegt, während über die mit V bezeichneten Elektroden die resultierende Spannung abgeleitet werden kann. Da der Strom I konstant gehalten wird, kann über die Spannungselektroden V die Veränderung der Impedanz erfasst werden. Hierbei wird angenommen, dass die Strom-Spannungskennlinie linear ist, der menschliche Körper also ein Ohmscher Widerstand ist.

In der Pionierzeit der Impedanzkardiographie wurden vor allem Bandelektroden eingesetzt, später wurden sie in zunehmendem Maße durch Punkt- bzw. Spotelektroden abgelöst. Punktelektroden bieten erhebliche Vorteile im Vergleich zu den Bandelektroden: Sie sind wesentlich angenehmer zu tragen und Bewegungsartefakte werden reduziert (Sherwood et al., 1990). Des Weiteren bieten sie durch ihre kleineren Auflageflächen beim Entfernen der Elektroden bei männlichen Probanden den Vorteil, weniger Haare auszureißen (Sherwood et al., 1992). Die Elektroden wurden in den Gravizeptionsversuchen so angelegt, dass sowohl die stromführenden als auch die spannungserfassenden Spotelektroden auf den beiden Grenzlinien des thorakalen Bereichs lagen. Jeweils eine stromführende und eine spannungserfassende Elektrode wurden in gleicher Höhe über das Schlüsselbein, ein weiteres Elektrodenpaar auf einer Linie des unteren Rippenbogens angelegt. Hierbei wurde ein empfohlener Abstand von 6 Zentimetern eingehalten (Penney et al., 1985). Die Elektroden wurden auf der linken Körperhälfte der Probanden appliziert, da die Versuchspersonen während des Versuches auf ihrer rechten Seite lagen und sie so nicht auf die Elektroden drückten. Die eingesetzten Elektrodenpositionen werden in Abbildung 34 dargestellt. Über diese Elektrodenpositionen kann der ganze obere Thorax gemessen werden. Die Elektrodenkonfigurationen, die bei den impedanzkardiographischen Verfahren vor-

geschlagen werden, hätten dazu geführt, dass man zwangsläufig einen zu kleinen Bereich des Thorax erfasst.

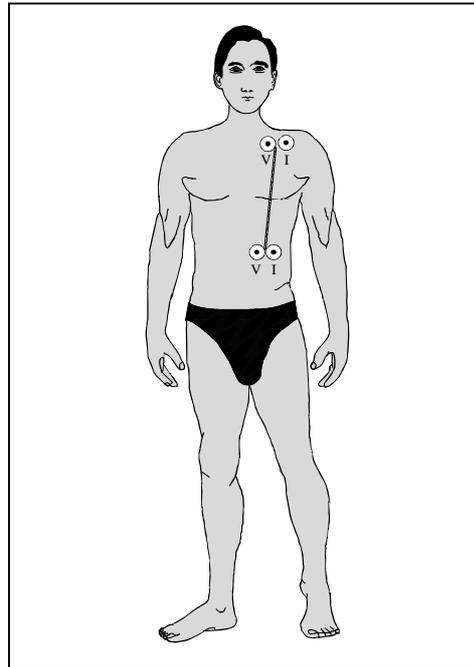


Abbildung 34: Elektrodenpositionen zur Impedanzplethysmographie in den Giessener Gravizeptionsversuchen; V=Spannungsableitende Elektroden, I=Stromführende Elektroden.

Um die Reproduzierbarkeit der Impedanzplethysmographie zu gewährleisten, wurde die Haut unter den Elektroden sorgfältig mit Alkohol gereinigt und die Raumtemperatur konstant gehalten (23 Grad Celsius), wie es Thomas, Cornich und Ward (1992) empfehlen. Da unterschiedliche Gerätetypen abweichende Ergebnisse liefern (ebd.), wurde in allen Versuchen durchgehend derselbe Impedanzplethysmograph verwendet.

5.3.2.1.2 Berechnung der Volumenveränderungen nach Montgomery

Ausgehend von der Annahme, dass viele der adaptiven Prozesse, die beim Menschen in der Schwerelosigkeit beobachtet werden können, ihre Ursache in der raschen Verschiebung der Körperflüssigkeiten haben könnten, führte Montgomery (1987, 1993) verschiedene Versuche durch, während der er bei liegenden Probanden die Impedanz verschiedener Körpersegmente ableitete. Aus den Impedanzmessungen wollte er Rückschlüsse auf die während des Liegens stattgefundenen Volumenverschiebungen ziehen. Durch das Liegen der Probanden simulierte Montgomery (1987) die Schwerelosigkeit. Die Stichprobe bestand aus 53 Probanden beiderlei

Geschlechts, die zwischen 4 Stunden und 7 Tagen im Bett verbrachten. Während dieser Zeit wurde die Impedanz kontinuierlich über EKG-Elektroden abgeleitet, und zwar die der Wade, des Oberschenkels, des Knies, des gesamten Beins, des Beckens, des Torsos und des Armes. Vor jeder Impedanzmessung wurden die geometrischen Maße der entsprechenden Körperregionen gemessen, um das hieraus berechnete Volumen später in Beziehung zu den entsprechenden Veränderungen der Impedanz setzen zu können. Das Volumen der Segmente wurde anhand eines vereinfachten zylindrischen Modells berechnet, d.h. die Größe der einzelnen Segmente wurde über eine Methode bestimmt, die mit wenigen Größenangaben auskommt.

Die Versuchsreihe zeigte, dass die betragsmäßig größten Veränderungen in der Bein- und der Thoraxregion stattfanden. Anhand der erhobenen Daten entwickelte Montgomery einen Algorithmus zur Berechnung des effektiven Widerstandes des Segments einer Versuchsperson. Dieser stellt die Basis für die Berechnung der Volumenveränderungen aufgrund der Impedanzmessungen dar.

$$\rho_{\text{eff}} = V_{\text{geo}} R_0 / L^2$$

Gleichung 1: Berechnung des effektiven Widerstandes ρ_{eff} : effektiver Widerstand, spezifisch für jeden Menschen, V_{geo} : Segmentvolumen während der Referenzphase, R_0 : Widerstand während der Referenzphase, L : Segmenthöhe (aus Montgomery, 1987).

Insgesamt zeigen die Ergebnisse von Montgomery (1987), dass die Impedanzplethysmographie in Verbindung mit anthropometrischen Messungen ein geeignetes Verfahren zur Bestimmung von segmentalen Volumenveränderungen darstellt. Somit ist auch bei einem inhomogenen elektrischen Leiter, wie ihn der menschliche Körper darstellt, die Volumenberechnung aufgrund der Impedanzveränderung möglich, obwohl deren physikalische Herleitung auf der Annahme eines homogenen Leiters aufbaut (vgl. Kushner, 1992).

5.3.2.1.3 Anthropometrie des thorakalen Bereichs

Die Anthropometrie ist die Beschreibung des menschlichen Körpers durch Längenmaße. Um mit der Impedanzplethysmographie quantitative Aussagen über die Veränderung des Volumens des thorakalen Bereichs treffen zu können, ist die Bestimmung einer geometrischen Referenzgröße notwendig, anhand derer die experimentell stattfindenden Volumenveränderungen quantifiziert werden können (Montgomery, 1987). Eine solche Referenzgröße liefert die Anthropometrie des thorakalen Bereichs. Bei der geometrischen Volumenbestimmung des menschlichen

Organismus wird davon ausgegangen, dass dieser durch geometrische Körper zu beschreiben ist. Im Falle des menschlichen Körpers bieten zylinderförmige Körper, die durch Ellipsen begrenzt werden, die beste geometrische Form, die es anhand einfacher Messungen erlaubt, die geometrischen Volumina der unterschiedlichen Segmente zu bestimmen. In Abbildung 35 wird ein solcher Körper dargestellt, der zur Volumenbestimmung von Kopf, oberem Thorax, Abdomen, Oberschenkel und Unterschenkel herangezogen werden kann. Zur Berechnung des Volumens eines Segments werden fünf Längen benötigt, jeweils die Radien beider Ellipsen (a_1 , a_2 , b_1 , b_2) und deren Abstand (h) zueinander. Mittels dieser Maße kann das geometrische Volumen eines Segments berechnet werden.

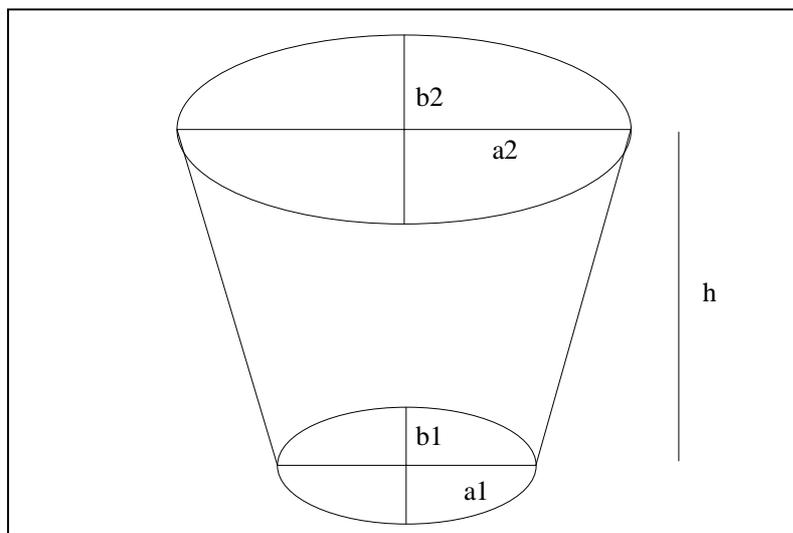


Abbildung 35: Lage der Ellipsen zur geometrischen Beschreibung des Körpervolumens.

Zur Volumenberechnung eines solchen Körpers wird die folgende Gleichung herangezogen (Gleichung 2):

$$V_{\text{geo}} = \pi h \left(\frac{1}{3}(a_2 - a_1)(b_2 - b_1) + \frac{1}{2}(b_1(a_2 - a_1) + a_1(b_2 - b_1)) + a_1 b_1 \right)$$

Gleichung 2: Formel zur Berechnung des geometrischen thorakalen Volumens (V_{geo}). a_1 , a_2 , b_1 , b_2 und h werden in Abbildung 35 dargestellt.

Die Herleitung der in Gleichung 2 dargestellten Formel befindet sich im Anhang. Anhand Gleichung 2 erfolgt die Berechnung des geometrischen Volumens des thorakalen Bereichs auf Basis gemessener Längen. Die anthropometrische Vermessung des thorakalen Bereichs ist allerdings mit einer gewissen Ungenauigkeit behaftet, da durch die Elastizität des Fett- und Muskelgewebes der zur Längenmessung eingesetzte Messschieber nicht exakt eingestellt werden

kann. Aufgrund dieser Ungenauigkeit erfolgte die Angabe der anthropometrischen Längenmaße mit einer Genauigkeit von 0.5 cm.

5.3.2.2 Volumenveränderungen zwischen zwei Messzeitpunkten

Mit Hilfe der von Montgomery (1987, 1993a, 1993b) entwickelten Methode ist es möglich, durch anthropometrische Vermessung des thorakalen Bereichs und der Ableitung von Z_0 Volumenveränderungen im thorakalen Bereich quantitativ zu bestimmen. Vor dem Beginn des Experiments wird der liegende Proband vermessen, mit diesen Maßen wird postexperimentell sein geometrisches Volumen berechnet. Direkt im Anschluss an die Vermessung des Probanden wird die Impedanz aufgezeichnet (Referenzphase). Somit liegt zu dem geometrischen Volumen die entsprechende Impedanz vor, mit Hilfe derer wiederum der spezifische Widerstand berechnet werden kann (vgl. Gleichung 1). Aufgrund der unter den experimentellen Bedingungen erzielten Impedanzveränderungen kann die Größe der Volumenveränderung quantifiziert werden. Die zur Bestimmung der Volumenverschiebung herangezogene Formel lautet:

$$\Delta V = \rho \times (h \times h) \times (R_1 - R_2) / (R_1 + R_2)$$

Gleichung 3: Formel zur Bestimmung der Volumendifferenzen (ΔV : Volumendifferenz, ρ : Spezifischer Widerstand in der Referenzphase, h : Höhe des oberen Thorax, R_1 : Impedanz der Referenzphase, R_2 : Impedanz einer Experimentalphase).

Die genaue Herleitung dieser Formel findet sich im Anhang (Kapitel 12.9). In allen im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Studien wurde die Impedanz des oberen Thorax aufgezeichnet und die anthropometrische Vermessung durchgeführt, so dass die Messung der Veränderungen des Blutvolumens für den oberen Thorax möglich war.

5.4 Zusammenfassung und Zielsetzung

Ziel des experimentellen Teils dieser Arbeit ist es, die von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) beschriebene Einflüsse von thorakalen Volumenverschiebungen auf die Lagewahrnehmung einer genaueren Untersuchung zuzuführen. Das gravizeptive System, dessen Existenz aufgrund dieser und der Untersuchungen Mittelstaedts (insbesondere 1996) angenommen wird, ist ein rezeptives System zur Schwerkraftdetektion. Mittels der eingesetzten Methoden und Verfahren werden folgende Aussagen zum gravizeptiven System gemacht werden können:

- Stabilität der Effekte von Über- und Unterdruck auf den Unterkörper
- Einfluss der Voreinstellungen auf dem Kippbett auf die Einstellung der SHP
- Möglichkeit einer Schwellenbestimmung
- Adaptives Verhalten des gravizeptiven Systems
- Lage des gravizeptiven Systems
- Einfluss des gravizeptiven Systems auf die visuelle Orientierung

Hierbei handelt es sich um eine explorative Vorgehensweise zur Erkundung eines bislang nur wenig erforschten Systems. Somit trägt diese Arbeit zur Grundlagenforschung bei. Der experimentelle Teil dieser Arbeit dient ausschließlich der eingehenderen Erforschung des gravizeptiven Systems. Die hierbei eingesetzten apparativen Methoden aus der Psychophysiologie und die aus der Psychophysik stammenden Verfahren zur Erforschung von Sinnessystemen unterstreichen die Ausrichtung dieser Arbeit auf Grundlagenforschung.

6 Methoden

Im folgenden werden die Methoden beschrieben, die in allen durchgeführten Versuchen eingesetzt wurden. Auf Besonderheiten der einzelnen Versuche wird in den entsprechenden Kapiteln zu den Studien eingegangen. Im Rahmen dieser Arbeit wurden vier Experimente durchgeführt. Daneben ist es notwendig, auf die Daten von Kögel (1998), Saborowski (1998) sowie die Daten von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) zurückzugreifen. Die Fragestellungen (vgl. Kapitel 5.1) erfordern zum Teil eine Zusammenfassung oder den Vergleich mehrerer der oben angeführten Experimente. Um dem Leser eine bessere Übersicht auf Basis der **inhaltlichen** Aspekte zu verschaffen, wird jeder Fragestellung eine Studie zugeordnet (Studie 1 beantwortet die erste Fragestellung usw.). Die zur Beantwortung einer Fragestellung herangezogene(n) Stichprobe(n) wird bzw. werden jeweils innerhalb des Kapitels einer Studie unter der Überschrift „Stichprobe“ dargestellt.

6.1 Versuchspersonen

In den durchgeführten Experimenten wurden ausschließlich freiwillige Versuchspersonen untersucht, die durch Aushang am schwarzen Brett des Fachbereichs Psychologie der Justus-Liebig-Universität in Gießen oder persönliche Ansprache gewonnen wurden. Die Versuchspersonen waren Studierende der Psychologie, die für Ihre Teilnahme Versuchspersonenstunden erhielten oder Absolventen der Psychologie. Die Stichprobenkennwerte der durchgeführten Experimente sind in den entsprechenden Kapiteln dargestellt.

6.2 Versuchsdurchführung

Nach der Begrüßung der Versuchsperson wurde diese in die Versuchsvorbereitung und den Versuchsablauf eingewiesen. Nach der Kurzanamnese, über die Versuchspersonen mit vestibulären Störungen, Nierenschäden und Herz-Kreislauf-Problemen ausgeschlossen wurden (vgl. Anhang 12.1), wurde den Versuchspersonen der Blutdruck gemessen. In allen durchgeführten Studien wurden ausschließlich normotone Probanden untersucht. Die Versuchspersonen wurden mittels eines Formblatts um ihr Einverständnis zu der Untersuchung gebeten.

Nach einer viertelstündigen Ruhepause, in der die Probanden waagrecht lagen (vergleichbare Ausgangssituation für alle Versuchspersonen hinsichtlich der Blutvolumenverteilung), mussten die Versuchspersonen Ihre Blase entleeren. Anschließend wurden die EKG-Elektroden zur Impedanzplethysmographie aufgeklebt (vgl. Kapitel 5.3.2.1) und die Versuchsperson gemessen (Körpergröße) und gewogen. Nachdem die Versuchsperson in dem Kippbett lag, wurden die Elektroden zur Impedanzplethysmographie angeschlossen. Um eine gute Verbindung zu der Druckkammer herstellen zu können, wurde ein Latexrock eingesetzt, der mit Klebeband in Beckenhöhe aufgeklebt wurde. Dieser Latexrock wurde mit einem Gurt an der Druckkammer fixiert und so eine luftdichte Verbindung zwischen der Druckkammer und der Versuchsperson geschaffen. In dem Versuch zur Untersuchung der cerebralen Blutflussgeschwindigkeit (Studie 5) wurde zusätzlich die Sondenhalterung zur Beschallung der *Arteria cerebri media* angebracht und die Ultraschallsonde justiert.

Nach der Instruktion (vgl. Kapitel 12.2) und der anthropometrischen Vermessung (vgl. Kapitel 5.3.2.1.3) wurde der Versuch gestartet. Während aller Studien wurde der Versuchsraum vollkommen verdunkelt; zusätzlich trugen die Probanden noch eine geschwärzte Taucherbrille (einzige Ausnahme ist hier Studie 6). Die Versuchssteuerung erfolgte durch einen PC. Während des Versuches waren die Versuchsperson und der Experimentator über eine Gegensprechanlage miteinander verbunden. Weiterhin wurde zu Kontrollzwecken eine Infrarotkamera in dem Versuchsraum aufgestellt, um während des Versuches den Probanden überwachen zu können.

6.3 Datenaufzeichnung und Versuchsgeräte

In den Studien 1, 2 und 5 wurden die Parameter Druck, Winkel des Kippbetts, Impedanz des thorakalen Bereichs und die Zeiten zwischen den Winkelvorgaben über das Turbo-Pascal-Programm LADAS (Entwickelt von Dr. Rudolf Stark, Abteilung für Klinische und Physiologische Psychologie, Gießen) auf IBM-kompatiblen Personal-Computern aufgezeichnet. In Studie 5 wurde neben diesen Parametern zusätzlich die maximale cerebrale Blutflussgeschwindigkeit (v_{\max}) erfasst. In den Studien 3 und 6 wurden nur die Parameter Z_0 und Druck erfasst sowie in Studie 6 die Größe der eingestellten Winkel über einen weiteren Personal Computer.

Die Impedanz und das EKG wurde über den Impedanzplethysmographen erfasst (Impedanz Analyser, BMT Stuttgart, Modell: A-90 001, Leihgabe der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) No. 342 001891). Die Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses (CBFV) in Studie 5 wurde mit Hilfe des Dopplersonographen der Firma DWL (MultiFlow System, DWL Sipplingen, Deutschland) aufgezeichnet. Die physiologischen Parameter wurden über entsprechende Messaufnehmer erfasst (vgl. Kapitel 7.5.5), über eine Burr-Brown-Analog-Digital-Karte (Burr-Brown/Intelligent Instrumentation, Typ PCI-20041C-A) mit einer Auflösung von 12 Bit digita-

lisiert und auf dem Datenaquisitionsrechner gespeichert. Tabelle 2 stellt die Samplingfrequenzen der in den verschiedenen Versuchen erfassten Parameter dar.

Tabelle 2: Samplingfrequenzen aller erfassten Parameter (nur Druck und Z0 wurden in allen Studien aufgezeichnet).

| | Parameter | Samplingfrequenz in Hz |
|---------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| Physiologische Parameter | Impedanz (Z0) | 10 |
| | EKG | 0.5 |
| | Cerebraler Blutfluss (CBFV) | 100 |
| Kippbettparameter | Druck | 10 |
| | Winkel | 10 |

Die Stimulusdarbietung (Winkel- und Drucksteuerung, Präsentation der Leuchtlinie) wurde über einen bzw. zwei weitere Personal-Computer realisiert. Über einen PC erfolgte die Druck- und Winkelvorgabe, ein weiterer Rechner wurde in dem Versuch zur Bestimmung der SVV eingesetzt, um die einzustellende Leuchtlinie auf dem Monitor zu präsentieren und die Steuerung der Linienposition über den Joystick zu ermöglichen.

6.4 Auswertung

Die umfangreichen Rohdaten der einzelnen Versuche wurden jeweils auf übersichtliche Kennwerte reduziert. Hierzu wurden die im Binärformat aufgezeichneten Rohdaten mehreren Transformationen unterzogen, die zuletzt eine Ausgabe im ASCII-Format ermöglichten. Die ASCII-Dateien wurden in SPSS für Windows[®] eingelesen und der statistischen Auswertung unterzogen. Grundsätzlich wird bei der Auswertung der physiologischen Daten auf die Mittelwerte der einzelnen Versuchsdurchgänge zurückgegriffen. Der Mittelwert einer Phase in den Studien 1, 2 und 4 wird aus den 16 Versuchsdurchgängen (in denen jeweils eine Winkelvorgabe erfolgte) dieser Phase gebildet. Innerhalb eines Versuchsdurchgangs wurde über die Trialdauer von 12 Sekunden gemittelt. Insgesamt liegen pro Versuchsperson 64 Versuchsdurchgänge aus den vier Phasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP) vor. In der Studie 5 reduziert sich die Gesamtzahl der Versuchsdurchgänge auf 40, da hier in jeder Experimentalphase nur 10 Leuchtlinien dargeboten wurden, die es einzustellen galt.

6.5 Statistische Analyse

Die Ergebnisse werden in der Folge der Fragestellungen (vgl. Kapitel 5.1) vorgestellt. Bei der Ergebnisdarstellung wird zuerst die psychologische Dimension dargestellt, also die Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position (SHP) bzw. der Subjektiven Visuellen Vertikalen (SVV). Danach werden die psychophysiologischen Daten analysiert. Bei der Darstellung eines Parameters wird zuerst auf die Veränderung über alle 4 Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), dann auf die Differenzen zu den vorhergehenden Baselines (LBPP-Baseline 1, LBNP-Baseline 2) zurückgegriffen. An die deskriptive Darstellung eines Parameters schließen sich die Darstellung der Varianzanalysen (ANOVA) mit den Faktoren "Experimentelle Bedingung" (Stufen: kein Druck und Druck) und "Druck" (Stufen: LBPP und LBNP, vgl. Abbildung 36) sowie die Mittelwertvergleiche (t-Tests) zu den interessierenden Differenzen an. Hierbei wird jeweils auf einem Signifikanzniveau von 5% getestet.

| Faktor | Druck | |
|-----------------------------|-------------------|-------------------------------------|
| | Stufen | <i>Positiv</i> <i>Negativ</i> |
| Experimentelle Bedingung | <i>Druck</i> | LBPP LBNP |
| | <i>Kein Druck</i> | Baseline 1 Baseline 2 |

Abbildung 36: Schema der durchgeführten Varianzanalysen mit den Faktoren „Experimentelle Bedingung“ (Stufen: Druck/Kein Druck) und „Druck“ (Stufen: Positiv/Negativ)

7 Studien

7.1 Studie 1: Stabilität der Effekte von LBPP und LBNP

Vor der eingehenden Untersuchung eines neuen Phänomens sollte gewährleistet sein, dass dieses wiederholt zuverlässig reproduzierbar ist. In der Gravizeptionsforschung wurde dies einerseits über die Replikation ein und desselben Designs an zwei verschiedenen Untersuchungsorten gewährleistet (Seewiesen und Gießen). In Gießen fanden sich im wesentlichen dieselben Effekte wie zuvor in Seewiesen (Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997), wenn auch die Stärke der Effekte in der Giessener Studie geringer waren (Saborowski, 1998). Andererseits sollte ein weiteres Experiment in Gießen untersuchen, inwieweit auch intraindividuell die Effekte reproduzierbar sind. Hierzu wurde von Kögel (1998) eine Diplomarbeit durchgeführt, die die Retestrelabilität der thorakalen Volumenverschiebungen und der SHP untersucht.

7.1.1 Stichprobe

Die Daten der Studie 1 entstammen der Arbeit von Kögel (1998). Die Stichprobencharakteristik ist in Tabelle 3 dargestellt.

Tabelle 3: Stichprobenkennwerte

| Gesamt | Frauen | Männer | Mittleres Alter (Jahre) | Altersspanne (Jahre) |
|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|
| 19 | 9 | 10 | 25.5 | 20-31 |

7.1.2 Versuchsplan

Bei der zweimaligen Untersuchung von insgesamt 19 Versuchspersonen wurde das gleiche Versuchsdesign wie bei Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) eingesetzt. In vier Versuchsphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP, vgl. Tabelle 4) wurden jeweils 16 Winkel in alternierender Reihenfolge auf dem Kippbett vorgegeben, aus denen heraus sich die Versuchspersonen im

verdunkelten Raum mit Hilfe einer Fernbedienung in die SHP einstellen sollten. Die Veränderungen des thorakalen Volumens wurden impedanzplethysmographisch erfasst.

Tabelle 4: Versuchsplan

| Phase | Druck in der Druckkammer | Dauer in Minuten | Ziel |
|---------------|--------------------------|------------------|---------------------------------------|
| Referenzphase | 0 mmHg | 2 | Erfassung der Impedanz im Ruhezustand |
| Baseline 1 | 0 mmHg | ~10 | Einstellung der SHP |
| Ruhephase | 0 mmHg | 3 | Ruhe |
| LBPP | +30 mmHg | ~10 | Einstellung der SHP |
| Ruhephase | 0 mmHg | 3 | Ruhe |
| Baseline 2 | 0 mmHg | ~10 | Einstellung der SHP |
| Ruhephase | 0 mmHg | 3 | Ruhe |
| LBNP | -30 mmHg | ~10 | Einstellung der SHP |

7.1.3 Ergebnisse

7.1.3.1 Thorakales Volumen

Wie in Abbildung 37 dargestellt, konnte zum Messzeitpunkt 1 im Vergleich zu der Referenzphase in der Baseline 1 eine thorakale Volumenverschiebung von -48 ml, unter LBPP von 285 ml, in der Baseline 2 von -183 ml und in der LBPP-Phase von -1105 ml gemessen werden. Zum Messzeitpunkt 2 konnte in der Baseline 1 eine thorakale Volumenverschiebung von -86 ml, unter LBPP von 187 ml, in der Baseline 2 von 16 ml und in der LBPP-Phase von -992 ml festgestellt werden. Die ANOVA zeigt eine signifikante Interaktion der Faktoren „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ ($F_{1,18}=161.28$; $p<.001$). Die Volumendifferenzen über alle vier Versuchsphasen hinweg korrelieren zu $r_{tt}=.36$ ($p=.002$, $n=76$) miteinander. Die Volumendifferenzen in Baseline 1 korrelieren zu $r_{tt}=.32$ ($p=.18$, $n=19$), in der Überdruck-Phase zu $r_{tt}=.19$ ($p=.433$, $n=19$), in der Baseline 2 zu $r_{tt}=-.18$ ($p=.474$, $n=19$) und unter Unterdruck zu $r_{tt}=-.39$ ($p=.095$, $n=19$) miteinander.

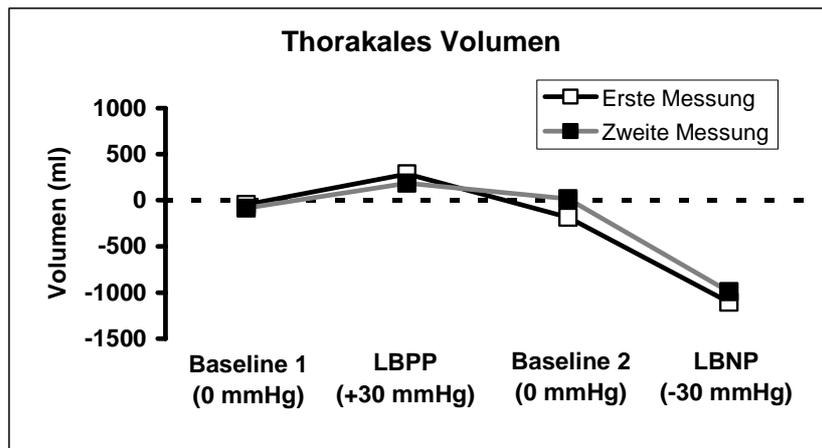


Abbildung 37: Mittelwerte der thorakalen Volumenveränderungen im Vergleich zur Referenzphase in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP); Vergleich der beiden Messungen, n=19.

Die Veränderungen der Druckphasen zur Baseline (vgl. Abbildung 38) fallen zu beiden Messzeitpunkten relativ gleich aus. Die Differenz zwischen LBPP und Baseline 1 beträgt zum ersten Messzeitpunkt 334 ml, zum zweiten Messzeitpunkt 275 ml. Der Unterschied zwischen LBNP und Baseline 2 beträgt zum ersten Messzeitpunkt -933 ml, zum zweiten Messzeitpunkt -996 ml.

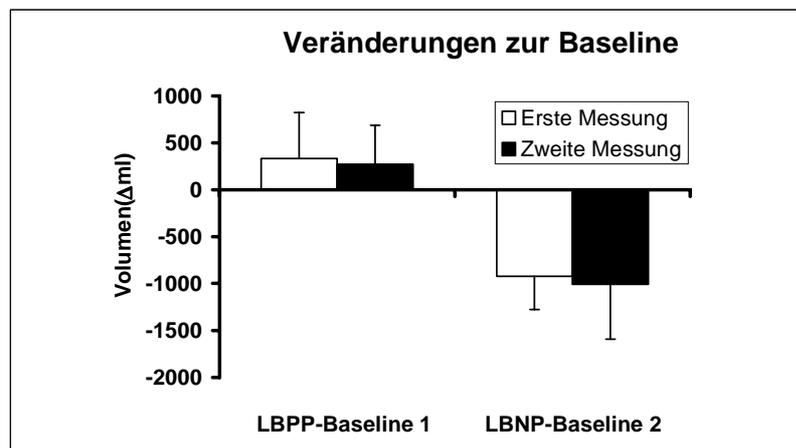


Abbildung 38: Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, Vergleich der beiden Messungen, n=19).

Tabelle 5: Varianzanalyse und t-Tests für das thorakale Volumen in Studie 1, n=19 (zwei Messungen), in ml.

| Messzeitpunkt 1 | Mittelwert | SD | | | |
|-----------------------------------|------------|--------|-------|-------|------|
| Baseline 1 | -47.56 | 236.61 | | | |
| LBPP | 285.31 | 555.89 | | | |
| Baseline 2 | -183.22 | 685.85 | | | |
| LBNP | -1105.27 | 784.94 | | | |
| Messzeitpunkt 2 | Mittelwert | SD | | | |
| Baseline 1 | -85.96 | 187.21 | | | |
| LBPP | 186.63 | 411.20 | | | |
| Baseline 2 | 16.28 | 731.91 | | | |
| LBNP | -991.89 | 511.09 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 57.68 | <.001 | | |
| Druck (2) | 1 | 95.53 | <.001 | | |
| Termin (2) | 1 | .08 | .783 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 161.28 | <.001 | | |
| Termin x Experimentelle Bedingung | 1 | .41 | .531 | | |
| Termin x Druck | 1 | 1.10 | .309 | | |
| Exp. Bedingung x Druck x Termin | 1 | .00 | .980 | | |
| Messzeitpunkt 1 | Δ | SD | df | t | p |
| LBPP-Baseline 1 | 333.83 | 490.64 | 18 | -2.91 | .009 |
| LBNP-Baseline 2 | -932.61 | 355.03 | 18 | 6.99 | .000 |
| Messzeitpunkt 2 | Δ | SD | df | t | p |
| LBPP-Baseline 1 | 275.50 | 414.32 | 18 | -2.97 | .008 |
| LBNP-Baseline 2 | -995.75 | 584.04 | 18 | 11.36 | .000 |

7.1.3.2 SHP

Wie in Abbildung 39 dargestellt, wurde zum Messzeitpunkt 1 in der Baseline 1 die SHP auf 88.51° , unter LBPP auf 83.82° , in der Baseline 2 auf 88.65° und in der LBPP-Phase auf 91.8° eingestellt. Zum Messzeitpunkt 2 wurde die SHP in der Baseline 1 auf 87.89° , unter LBPP auf 83.49° , in der Baseline 2 auf 91.43° und in der LBPP-Phase auf 91.43° eingestellt. Die ANOVA zeigt einen signifikanten Interaktionseffekt „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ ($F_{1,18}=99.65$; $p<.001$). Dies zeigt, dass sich die Versuchspersonen unter LBPP mit dem Kopf nach unten geneigt fühlen und dieses Gefühl mit einer Einstellung des Kippbetts mit dem Kopf nach oben kompensieren. Das Entgegengesetzte passiert unter LBNP. Die Einstellungen der SHP über alle Versuchsphasen korrelieren zu $r_{tt}=.82$ ($p<.001$, $n=76$) miteinander. Die SHPs in Baseline 1 korrelieren zu $r_{tt}=.51$ ($p=.025$, $n=19$), in der Überdruck-Phase zu $r_{tt}=.62$ ($p=.005$,

n=19), in der Baseline 2 zu $r_{tt}=.66$ ($p=.002$, $n=19$) und unter Unterdruck zu $r_{tt}=.43$ ($p=.064$, $n=19$) miteinander.

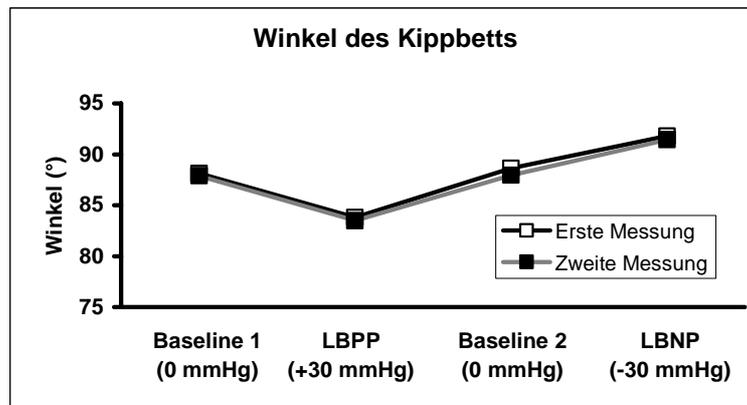


Abbildung 39: Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP); Vergleich der beiden Messungen, $n=19$.

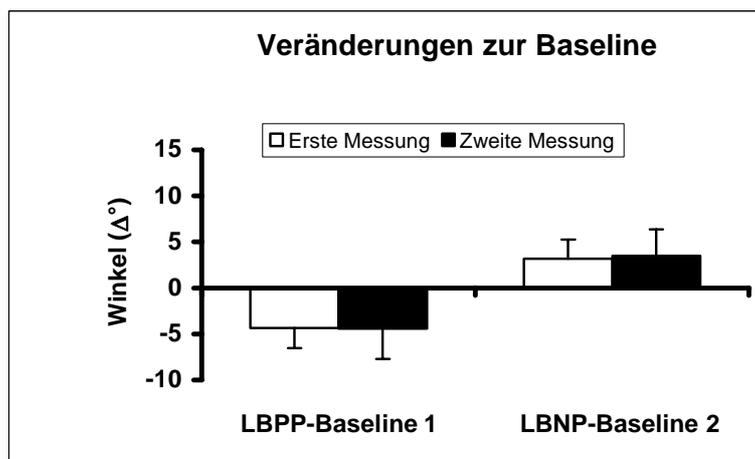


Abbildung 40: Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, Vergleich der beiden Messungen, $n=15$).

Die Differenz der SHP zwischen LBPP und Baseline 1 beträgt zum ersten Messzeitpunkt 4.33° ($t_{18}=-8.57$; $p<.001$), zum zweiten Messzeitpunkt 4.4° ($t_{18}=-5.85$; $p<.001$). Der Unterschied zwischen LBNP und Baseline 2 beträgt zum ersten Messzeitpunkt 3.15° ($t_{18}=-6.45$; $p<.001$), zum zweiten Messzeitpunkt 3.48° ($t_{18}=5.28$; $p<.001$; vgl. Abbildung 40). Somit unterscheiden sich die SHP-Differenzen zwischen den beiden Messzeitpunkten nur minimal voneinander.

Tabelle 6: Varianzanalyse und t-Tests für die Subjektive Horizontale Position in Studie 1, zwei Messzeitpunkte (n=19), in Grad.

| Messzeitpunkt 1 | Mittelwert | SD | | | |
|-----------------------------------|------------|--------|-----------------|-------|-----------------|
| Baseline 1 | 88.15 | 1.81 | | | |
| LBPP | 83.82 | 2.92 | | | |
| Baseline 2 | 88.65 | 1.89 | | | |
| LBNP | 91.80 | 1.93 | | | |
| Messzeitpunkt 2 | Mittelwert | SD | | | |
| Baseline 1 | 87.89 | 2.02 | | | |
| LBPP | 83.49 | 3.34 | | | |
| Baseline 2 | 87.95 | 2.52 | | | |
| LBNP | 91.43 | 2.65 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 4.29 | .054 | | |
| Druck (2) | 1 | 110.79 | <.001 | | |
| Termin (2) | 1 | 1.29 | .272 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 99.65 | <.001 | | |
| Termin x Experimentelle Bedingung | 1 | .16 | .697 | | |
| Termin x Druck | 1 | .58 | .458 | | |
| Exp. Bedingung x Druck x Termin | 1 | .06 | .817 | | |
| Messzeitpunkt 1 | Δ | SD | df | t | p |
| LBPP-Baseline 1 | 4.33 | 2.20 | 18 | -8.57 | <.001 |
| LBNP-Baseline 2 | 3.15 | 2.13 | 18 | 6.45 | <.001 |
| Messzeitpunkt 2 | Δ | SD | df | t | p |
| LBPP-Baseline 1 | 4.40 | 3.28 | 18 | -5.85 | <.001 |
| LBNP-Baseline 2 | 3.48 | 2.87 | 18 | 5.28 | <.001 |

7.1.4 Zusammenfassung

Wie die Arbeit von Kögel (1998) zeigt, ist die Einstellung der SHP ein intraindividuell sehr stabiler Effekt, die Korrelation zwischen beiden Messzeitpunkten liegt bei $r=.82$. Die impedanzplethysmographisch erfasste thorakale Blutvolumenverschiebung hingegen weist einen weitaus geringeren Zusammenhang zwischen den beiden Untersuchungszeitpunkten auf, er liegt bei $r=.32$. Somit weisen die in dem verwendeten Design gefundenen psychologischen Effekte eine größere Retestreliabilität auf als die physiologischen Effekte. Dies bedeutet, dass mit der verwendeten Methode von LBPP und LBNP zuverlässig und reproduzierbar die Lagewahrnehmung beeinflusst werden kann, die Menge des intrathorakal verschobenen Volumens aber in weitaus geringerem Umfang replizierbar ist. Kausal betrachtet spricht dieser Befund dafür, dass

die Menge des verschobenen thorakalen Volumens nicht der einzige Reiz für die unter LBPP und LBNP erzeugte Veränderung der Lagewahrnehmung sein kann.

7.2 Studie 2: Winkelvorgabe

Die Kippbettversuche zur Gravizeption zeigten bei Saborowski (1998) und Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) insbesondere in den Druckphasen (LBPP und LBNP) unterschiedliche Subjektive Horizontale Positionen. Die Versuchspersonen in der Stichprobe von Vaitl et al. (1997) lenkten sich in den Druckphasen weitaus stärker aus als in den Gravizeptionsversuchen von Saborowski (1998, vgl. Abbildung 41). Wie Abbildung 41 zeigt, lenkten sich die Versuchspersonen bei Vaitl et al. (1997) in Baseline 1 auf 86.56° , bei Saborowski (1998) auf 88.23° aus. In der LBPP-Phase wurde eine SHP von 79.49° bei Vaitl et al. (1997) und 83.91° bei Saborowski (1998) gefunden.

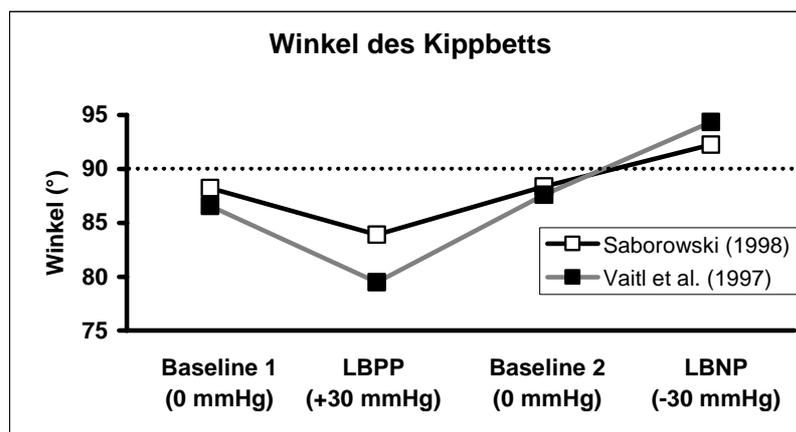


Abbildung 41: Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP); Saborowski, 1998 (n=27) bzw. Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997 (n=17).

In der Baseline 2 sank die Differenz wieder, bei Vaitl et al. (1997) wurde das Kippbett auf 87.40° und in der Studie von Saborowski (1998) auf 88.37° ausgelenkt. Unter LBNP hingegen wurde die Differenz wieder größer, hier stehen 94.35° bei Vaitl et al. (1997) 92.26° bei Saborowski (1998) gegenüber. Dementsprechend unterscheiden sich auch die in Abbildung 42 dargestellten Differenzen der Druckphasen zu den vorhergehenden Baseline-Phasen. Die Differenz LBPP-Baseline 1 beträgt bei Vaitl et al. (1997) -7.07° , bei Saborowski (1998) hingegen nur -4.32° . Ebenso ist die Differenz von LBNP-Baseline 2 bei Vaitl et al. (1997) größer, sie beträgt 6.75° im Vergleich zu 3.89° der Untersuchung von Saborowski (1998, vgl. Abbildung 42). Da

sowohl die Liegeposition als auch der verabreichte Druck (LBPP: +30 mmHg; LBNP: -30 mmHg) in beiden Studien identisch waren, könnte die Differenz zwischen beiden Studien durch einen psychologischen Bias bedingt sein, der durch die unterschiedlich großen Winkelvorgaben zustande gekommen ist. Bei Saborowski (1998) wurde in allen vier Experimental-Phasen die gleiche Abfolge von 16 streng alternierenden Winkeln vorgegeben (vgl. Anhang 12.2.3). Aus der Studie von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) ist bekannt, dass die Winkel zwar ebenso streng alternierend vorgegeben wurden, über deren Größe ist allerdings nichts bekannt. Sie wurden manuell vorgegeben und nicht dokumentiert. Die Stichprobenunterschiede in der SHP lassen sich nicht durch größere Blutvolumenverschiebungen im thorakalen Bereich erklären (Saborowski, 1998).

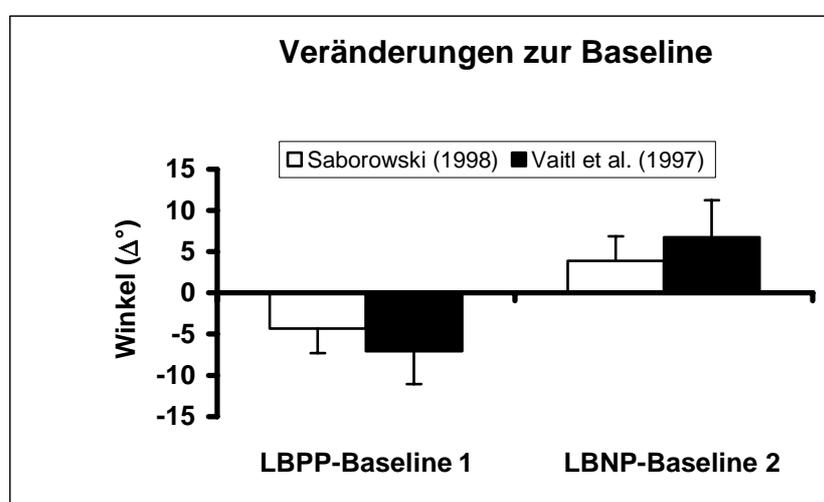


Abbildung 42: Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, (Saborowski (1998), n=27, Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997), n=17)).

Da sich die Größen der Winkelvorgaben in beiden Studien unterschieden haben, muss der Effekt der Winkelvorgabe untersucht werden. Dies wurde in Studie 2 gemacht: Die Versuchspersonen wurden in stärkere Neigungen auf dem Kippbett voreingestellt als in den vorhergehenden Versuchen (Winkelvorgaben: vgl. Anhang 12.2.1). Ihre Aufgabe, sich von dieser Voreinstellung in die SHP einzustellen, blieb dieselbe. Die Effekte der Vorgabe stärkerer Neigungen auf dem Kippbett auf das thorakale Volumen und die SHP wird im folgenden beschrieben.

7.2.1 Stichprobe

Die Stichprobe für Studie 2 wurde im Wintersemester 1999/2000 erhoben und weist die in Tabelle 7 dargestellten Charakteristika auf.

Tabelle 7: Stichprobenkennwerte

| Gesamt | Frauen | Männer | Mittleres Alter (Jahre) | Altersspanne (Jahre) |
|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|
| 27 | 15 | 12 | 24.3 | 19-34 |

7.2.2 Versuchsplan

In diesem Versuch (Studie 2) wurde das bereits bewährte Versuchsdesign (Vaitl, Mittelstaedt & Baisch, 1997) eingesetzt: In vier Versuchsphasen wurden jeweils 16 Winkel in alternierender Reihenfolge auf dem Kippbett vorgegeben, aus denen heraus sich die Versuchspersonen im verdunkelten Raum in die SHP einstellen sollten (vgl. auch Kapitel 7.1.2). In dieser Studie wurden Winkel mit einer Abweichung von bis zu 20° von der physikalischen Horizontalen auf dem Kippbett vorgegeben. Die exakten Winkelvorgaben des Versuches finden sich im Anhang (12.3).

7.2.3 Ergebnisse

7.2.3.1 Thorakales Volumen

Zur Untersuchung des Effekts der größeren Auslenkung auf das thorakale Volumen werden wieder die beiden Gruppen (kleine vs. große Winkelvorgabe) miteinander verglichen. Wie in Abbildung 44 dargestellt, konnte in der Stichprobe mit den großen Auslenkungen im Vergleich zu der Referenzphase in der Baseline 1 eine thorakale Volumenverschiebung von

-97 ml, unter LBPP von -77 ml, in der Baseline 2 von -136 ml und in der LBNP-Phase von -1020 ml gemessen werden.

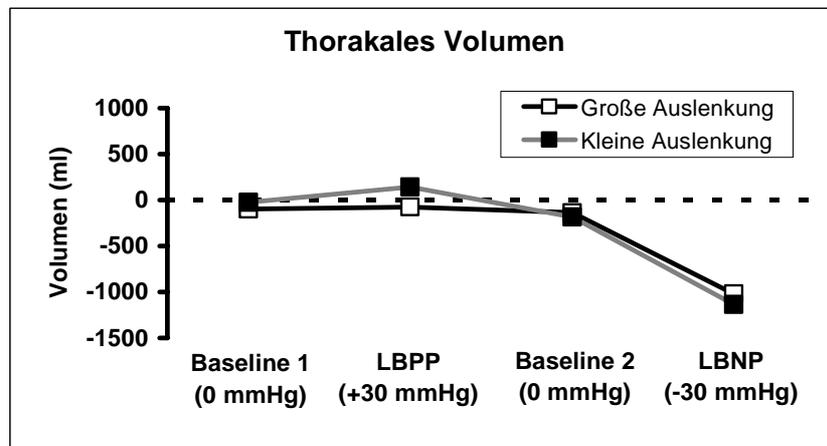


Abbildung 43: Mittelwerte der thorakalen Volumenveränderungen in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind Standardabweichungen; n=40 (kleine Winkelvorgabe) bzw. n=24 (große Winkelvorgabe).

Tabelle 8: Varianzanalyse für das thorakale Volumen im Versuch Winkelvorgabe, n=24/40 (große/kleine Winkelvorgabe), in ml.

| Phase | Mittelwert (ml) | SD |
|---|-----------------|----------|
| Versuch mit großer Winkelvorgabe (Stichprobe Studie 2) | | |
| Baseline 1 | -97.42 | 276.28 |
| LBPP | -76.93 | 496.45 |
| Baseline 2 | -135.59 | 436.18 |
| LBNP | -1020.44 | 558.70 |
| Versuche mit kleiner Winkelvorgabe * | | |
| Baseline 1 | -23.96 | 370.51 |
| LBPP | 143.15 | 655.16 |
| Baseline 2 | -183.29 | 743.49 |
| LBNP | -1135.98 | 1012.84 |
| ANOVA | df | F |
| Gruppe (kleine vs. große Winkelvorgabe) | 62 | .06 |
| | | p |
| | | .807 |

*(Stichproben: Saborowski, 1998 und Studie 5 aus dieser Arbeit)

In der Vergleichsstichprobe mit den kleinen Auslenkungen des Kippbetts ergab sich in der Baseline 1 eine thorakale Volumenverschiebung von -23.96 ml, unter LBPP von 143.15 ml, in der Baseline 2 von -183.29 ml und in der LBNP-Phase von -1135.98 ml. Die ANOVA zeigt, dass es keinen signifikanten Unterschied zwischen der Stichprobe mit großer und kleiner Winkelvorgabe gibt ($F_{1,62}=.06$; $p=.807$).

Auffällig hierbei ist die geringe Veränderung des thorakalen Blutvolumens unter LBPP im Vergleich zur Baseline 1 bei der Vorgabe großer Auslenkungen. Hier wurde, wie es auch in der Stichprobe mit der kleinen Auslenkung zu beobachten ist, ein deutlicher Anstieg des thorakalen Blutvolumens erwartet. Im Vergleich der beiden Stichproben ist dies aber der einzige Unterschied, die thorakalen Blutvolumenverschiebungen sind ansonsten gleichgerichtet und entsprechen auch in der Größenordnung einander.

7.2.3.2 SHP: Kleine vs. große Auslenkungen

Die Subjektiven Horizontalen Positionen wurden in diesem Versuch wie in Abbildung 44 gezeigt eingestellt. Zum Vergleich wurden die Subjektiven Horizontalen Positionen aus Sabrowski (1998) und Studie 5 (kleine Auslenkungen) herangezogen. Dieses Vorgehen wurde gewählt, da in beiden Stichproben, die jetzt zu der Bedingung „kleine Auslenkungen“ zusammengefasst wurden, genau dieselben Winkel vorgegeben wurden. Es zeigt sich, dass die Vorgabe größerer Winkel insgesamt fast keinen Effekt auf die Einstellung der SHP hat (vgl. Abbildung 44). Die Einstellungen der SHP sind in beiden Stichproben nahezu identisch.

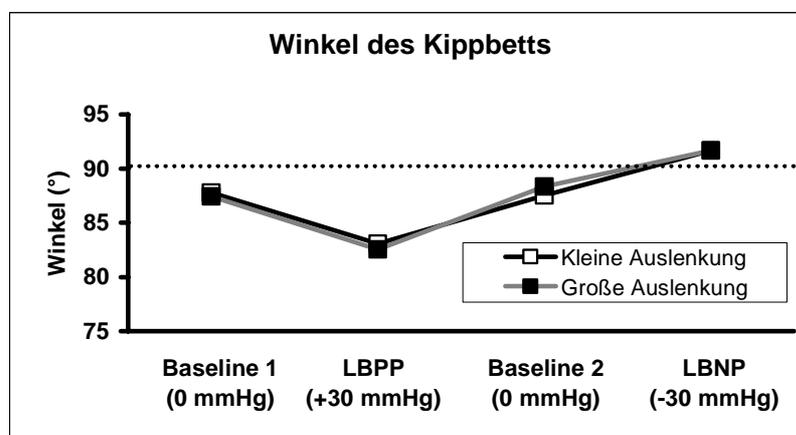


Abbildung 44: Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind Standardabweichungen; n=25 (große Auslenkungen) bzw. n=40 (kleine Auslenkungen).

Bei der Vorgabe großer Auslenkungen auf dem Kippbett wird die SHP in der Baseline 1 auf 87.42°, in der LBPP-Phase auf 82.52°, in der Baseline 2 auf 88.33° und in der LBNP-Phase auf 91.65° eingestellt. Bei der Vorgabe der kleinen Auslenkungen wird die SHP in der Baseline 1 auf 87.77°, unter LBPP auf 83.08°, in der Baseline 2 auf 87.51° und in der LBNP-Phase auf 91.65° justiert (vgl. Abbildung 44). Die ANOVA zeigt, dass der Faktor Gruppe (kleine vs. gro-

ße Auslenkungen) bei diesen geringen Unterschieden zwischen kleinen und großen Auslenkungen keinen signifikanten Effekt hat ($F_{1,63}=.00$; $p=.964$, vgl. Tabelle 9).

Tabelle 9: Varianzanalyse für die Subjektive Horizontale Position im Versuch Winkelvorgabe, n=25/40 (große/kleine Auslenkungen), in Grad.

| Phase | Mittelwert (°) | SD | |
|--|----------------|----------|----------|
| Versuch mit großen Auslenkungen (Stichprobe Studie 2) | | | |
| Baseline 1 | 87.42 | 3.16 | |
| LBPP | 82.52 | 3.97 | |
| Baseline 2 | 88.33 | 2.50 | |
| LBNP | 91.65 | 2.89 | |
| Versuche mit kleinen Auslenkungen * | | | |
| Baseline 1 | 87.77 | 2.36 | |
| LBPP | 83.08 | 3.95 | |
| Baseline 2 | 87.51 | 3.04 | |
| LBNP | 91.65 | 2.48 | |
| ANOVA | df | F | p |
| Gruppe | 63 | .00 | .964 |

*Stichproben: Saborowski, 1998 und Studie 5 aus dieser Arbeit

7.2.3.3 SHP: Kopf-oben vs. Kopf-unten

Wie in Saborowski (1998) bereits gezeigt, gibt es einen Effekt der Richtung, aus der sich die Versuchspersonen in die SHP einstellen. Vor der Einstellung der SHP wird die Versuchsperson auf dem Kippbett in verschiedene Neigungen gebracht, diese alternieren streng zwischen Kopf-oben und Kopf-unten-Stellungen. Teilt man die SHP dieses Versuches entsprechend der Vorauslenkung auf, so zeigt sich wiederum ein Effekt: Wenn die Versuchspersonen sich aus einer Kopf-unten-Position in die SHP bringen, lenken sie das Kippbett weiter nach oben aus als bei den Einstellungen, die aus einer Kopf-oben-Position vorgenommen werden.

Aus den Vorgaben mit dem Kopf nach oben stellen sich die Versuchspersonen in der Baseline 1 auf 86.34° , in der LBPP-Phase auf 82.00° , in der Baseline 2 auf 87.53° und in der LBNP-Phase auf 91.04° ein. Aus den Kopf-Unten-Positionen stellen sich die Versuchspersonen in der Baseline 1 auf 88.51° , in der LBPP-Phase auf 83.03° , in der Baseline 2 auf 89.11° und in der LBNP-Phase auf 92.26° ein (vgl. Abbildung 45).

Wie die ANOVA zeigt, ist der Effekt des Faktors „Richtung der Winkelvorgabe“ (Stufen: Kopf-oben, Kopf unten) signifikant ($F_{1,24}=8.96$; $p=.006$). Die Differenz zwischen den SHP (Kopf-

unten minus Kopf-oben-Position) beträgt in der Baseline 1 2.17° ($t_{24}=3.90$, $p=.001$), in der LBPP-Phase 1.02° ($t_{24}=2.13$, $p=.043$), in der Baseline 2 1.58° ($t_{24}=2.61$, $p=.015$) und in der LBNP-Phase 1.22° ($t_{24}=1.95$, $p=.063$) (vgl. Tabelle 10).

Tabelle 10: Varianzanalyse für die Subjektive Horizontale Position im Versuch Winkelvorgabe, n=25 (Kopf oben/Kopf unten), in Grad.

| Phase | Mittelwert (°) | | SD | |
|---|----------------|-----------|----------|----------|
| Kopf oben | | | | |
| Baseline 1 | 86.34 | | 3.19 | |
| LBPP | 82.00 | | 3.79 | |
| Baseline 2 | 87.53 | | 3.19 | |
| LBNP | 91.04 | | 3.24 | |
| Kopf unten | | | | |
| Baseline 1 | 88.51 | | 3.71 | |
| LBPP | 83.03 | | 4.47 | |
| Baseline 2 | 89.11 | | 2.63 | |
| LBNP | 92.26 | | 3.34 | |
| ANOVA | df | | F | p |
| Druck (2) | 1 | | 108.30 | <.001 |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | | 4.02 | .056 |
| Richtung der Winkelvorgabe (2) | 1 | | 8.96 | .006 |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | | 92.84 | <.001 |
| Druck x Richtung der Winkelvorgabe | 1 | | .35 | .561 |
| Experimentelle Bedingung x Richtung der Winkelvorgabe | 1 | | 6.87 | .015 |
| Druck x Experimentelle Bedingung x Richtung der Winkelvorgabe | 1 | | 1.57 | .223 |
| t-Tests | Δ (°) | df | t | p |
| Baseline 1: Kopf unten – Kopf oben | 2.17 | 24 | 3.90 | .001 |
| LBPP: Kopf unten – Kopf oben | 1.02 | 24 | 2.13 | .043 |
| Baseline 2: Kopf unten – Kopf oben | 1.58 | 24 | 2.61 | .015 |
| LBNP: Kopf unten – Kopf oben | 1.22 | 24 | 1.95 | .063 |

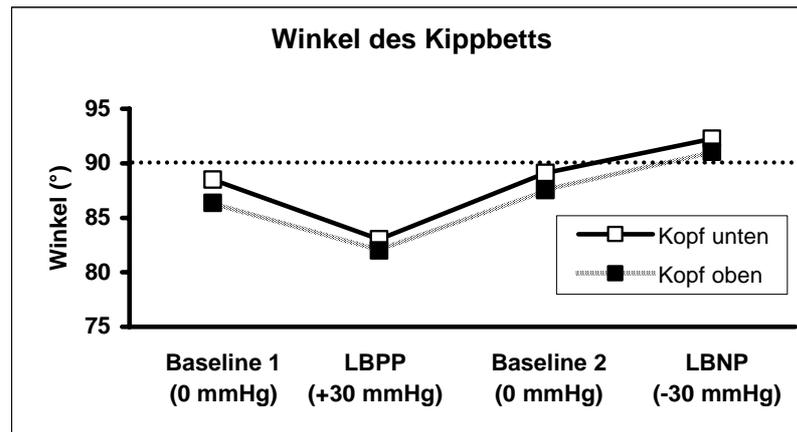


Abbildung 45: Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), getrennt nach der Richtung, aus denen heraus die Versuchspersonen sich in die SHP eingestellt haben (n=25).

7.2.3.4 Sicherheitsurteil

Aufgrund der Berichte einer Vielzahl von bislang mit dem LBPP/LBNP-Paradigma untersuchten Versuchspersonen, die eine große Unsicherheit bei der Einstellung der SHP zeigten, erschien es sinnvoll, die bei der Einstellung der SHP geäußerten Schwierigkeiten systematisch zu erfassen. Die subjektive Unsicherheit bei der Einstellung der SHP wird auch von Mittelstaedt (1995 c) berichtet, steht aber im Gegensatz zu der objektiven Einstellung der SHP unter normalen Bedingungen (d.h. ohne Druck), die stets sehr zuverlässig erfolgt. Hierzu wurden die Versuchspersonen in dem Versuch „Winkelvorgabe“ aufgefordert, nach jeder Einstellung durch ein Sicherheitsurteil einzuschätzen, wie sicher sie ihre Einstellung der SHP vornehmen konnten. Nachdem die Versuchsperson eine Einstellung des Kippbetts vorgenommen hatte, gab sie über Mikrofon ein Kategorialurteil zwischen 1 (sehr unsichere Einstellung) und 11 (sehr sichere Einstellung) ab. Somit lagen, entsprechend der Vorgabe von insgesamt 64 Winkeln, pro Versuchsperson 64 Kategorialurteile für die 4 Experimental-Phasen vor.

Wie in Abbildung 46 dargestellt, nehmen die Versuchspersonen die Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position in den Phasen ohne Druck (Baseline 1, Baseline 2) mit größerer Sicherheit vor als in den Experimental-Phasen mit Druck (LBPP, LBNP). Dies unterstreicht auch die ANOVA, die einen signifikanten Effekt des Faktors „Druck“ zeigt ($F_{1,26}=17.88$; $p<.001$). In Baseline-Phase 1 liegt das Sicherheitsurteil bei durchschnittlich 7.1, in der LBPP-Phase bei 5.92, in der Baseline-Phase 2 steigt es wieder auf 6.71, um in der LBNP-Phase auf 5.69 zurückzugehen.

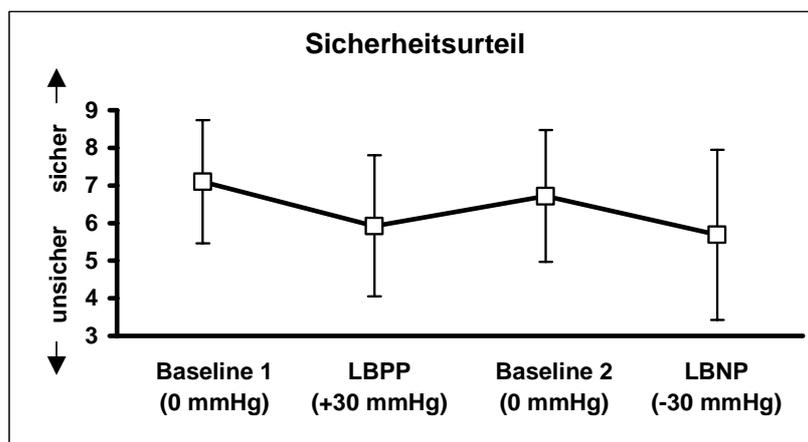


Abbildung 46: Mittelwerte der Sicherheitsurteile nach der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=27).

Die Differenzen der Druckphasen zur jeweils vorhergehenden Baseline zeigen deutlich, dass in den Baseline-Phasen sicherere Einstellungen vorgenommen werden. Die Differenz LBPP-Baseline 1 beträgt -1.18, die zwischen LBNP und Baseline 2 -1.02 (vgl. Abbildung 47).

Zur Klärung der Frage, ob bei stärkeren Empfindungen der Lageänderung (während der Druckphasen) eine größeres oder kleineres Sicherheitsurteil abgegeben wird, wurden die Korrelationen zwischen Sicherheitsurteil und SHP berechnet. Die Zusammenhänge zwischen Sicherheitsurteil und SHP unterscheiden sich in den vier Phasen des Experiments relativ stark. In Baseline 1 beträgt der Zusammenhang $r=-.211$, unter LBPP $r=.084$, in Baseline 2 $r=.179$ und unter LBNP $r=-.337$ (für alle Korrelationen $n=25$, listenweiser Ausschluss). Die mittlere Korrelation über die vier Phasen beträgt $r=-.071$. Ein positiver Zusammenhang bedeutet, dass ein sicheres Urteil mit einem größeren Winkel auf dem Kippbett (Kopf nach unten) und ein unsicheres Urteil mit einem kleinen Winkel (Kopf nach oben) einhergeht, ein solcher Zusammenhang wurde in den Phasen LBPP und Baseline 2 festgestellt. Ein negativer Zusammenhang bedeutet, dass ein unsicheres Urteil mit einem größeren eingestellten Winkel bzw. ein sicheres mit einem kleinen Winkel einhergeht, dies ist in den Phasen Baseline 1 und LBNP der Fall. Somit kann sowohl über alle Experimental-Phasen hinweg als auch im Vergleich der einzelnen Phasen kein regelhafter Zusammenhang zwischen den Sicherheitsurteilen und der SHP festgestellt werden.

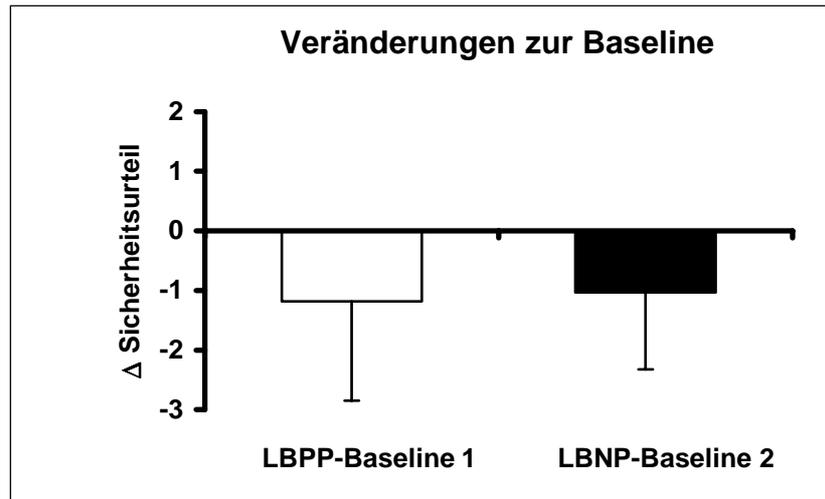


Abbildung 47: Veränderungen der Sicherheitsurteile nach dem Einstellen der SHP (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind Standardabweichungen, n=27).

Tabelle 11: Varianzanalyse und t-Tests für die bei jeder Einstellung der SHP abgegebenen Sicherheitsurteile im Versuch Winkelvorgabe, n=27.

| Phase | Mittelwert | SD | | | |
|----------------------------------|------------|-------|-------|-------|-------|
| Baseline 1 | 7.10 | 1.64 | | | |
| LBPP | 5.92 | 1.87 | | | |
| Baseline 2 | 6.71 | 1.75 | | | |
| LBNP | 5.69 | 2.26 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Druck (2) | 1 | 17.88 | <.001 | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 2.25 | .146 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 0.38 | .542 | | |
| t-Test | Δ | SD | df | t | p |
| LBPP/Baseline 1 | -1.18 | 1.67 | 26 | -3.66 | .001 |
| LBNP/Baseline 2 | -1.10 | 1.29 | 26 | -4.12 | <.001 |

7.2.4 Zusammenfassung

Dieser Versuch zeigt, dass die Veränderungen des thorakalen Volumens bei der Vorgabe größerer Auslenkungen in der LBPP-Bedingung sehr gering sind (21 ml Volumenzunahme im Vergleich zur Baseline 1), die Veränderungen während der anderen drei Bedingungen hingegen normal ausfallen.

Die Untersuchung des Einflusses der Winkelvorgabe auf die SHP zeigt, dass die Vorgabe von größeren Auslenkungen auf dem Kippbett (die Ausgangsposition vor der Einstellung der SHP

ist weiter entfernt von der physikalischen Waagerechten als bei kleinen Auslenkungen) im Vergleich zu kleineren Auslenkungen keinen Effekt auf die Einstellung der SHP hat. Der Einfluss der Richtung, aus der sich die Versuchspersonen in die SHP einstellten, konnte bestätigt werden. In den Versuchsdurchgängen, in denen sich die Versuchspersonen aus einer Kopf-unten Position in die SHP einstellen, stellen sie sich mit dem Kopf weiter nach oben ein als in den Durchgängen, in denen sie aus einer Kopf-oben Position die SHP einstellen. Die Erhebung eines Sicherheitsurteils zeigte, dass die Einstellung der SHP in den Druckbedingungen (LBPP und LBNP) mit geringerer Sicherheit vorgenommen wird als in den beiden Baseline-Phasen.

7.3 Studie 3: Absolutschwellen der Lagewahrnehmung

7.3.1 Einleitung: Schwellenbestimmung bei rezeptiven Systemen

Die Untersuchung rezeptiver Systeme hat in der Psychologie eine vergleichsweise lange Tradition. Innerhalb der Psychophysik wurde eine Vielzahl von Methoden entwickelt, die es ermöglichen, quantitative Beziehungen zwischen der physikalischen und der psychologischen Seite eines oder mehrerer Reize zu bestimmen. Insbesondere die Methoden zur Schwellenbestimmung wurden in der Psychophysik entwickelt. Sie dienen der Bestimmung derjenigen physikalischen Reizgröße, unterhalb derer auf psychologischer Seite keine Empfindung zustande kommt und oberhalb derer eine Empfindung ausgelöst wird.

Eine Schwellenbestimmung im Rahmen der Gravizeptionsforschung erscheint deswegen interessant, weil mit ihrer Hilfe das Verhalten eines rezeptiven Systems, wie es das gravizeptive System vermutlich darstellt, genauer beschrieben werden kann. Mit dem Vorliegen einer Schwelle könnte weiterhin die Annahme untermauert werden, dass es sich beim gravizeptiven System um ein rezeptives System handelt, da ein Schwellenwert charakteristisch für ein solches System ist.

7.3.1.1 Psychophysik

Seit den Zeiten Fechners untersucht die Psychophysik die quantitativen Beziehungen zwischen physikalischen und korrespondierenden psychologischen Ereignissen. Erste Ansätze einer psychophysischen Skalierung gehen auf Ptolemäus um 150 n. Chr. zurück. Er hat vorgeschlagen, ein Maß für die Helligkeit von Sternen einzuführen, um daraus die Größe der Sterne ableiten zu

können. Der hellste Stern bekam den Wert 1, der undeutlichste den Wert 6 zugewiesen. Der Abstand zwischen den einzelnen Werten wurde so unterteilt, dass die Unterschiede von einer Sterngröße zur nächsten in etwa gleich erschienen (Arnold, Eysenck & Meili, 1980).

Die klassische Psychophysik geht auf Gustav Theodor Fechner (1801-1887), der als Vater der Psychophysik gilt, sowie Georg Elias Müller (1850-1934) und Wilhelm Wundt (1832-1920) zurück. Sie beschäftigten sich in erster Linie mit der Bestimmung von Schwellen (Absolutschwelle und Unterschiedsschwellen). In seinem logarithmischen Gesetz beschreibt Fechner die Beziehung zwischen Stimulus und Empfindung, hierbei baut er auf den Experimenten Ernst Heinrich Webers (1795-1878) auf. Fechner kam schließlich zu dem Schluss, dass die Empfindungsstärke proportional mit dem Logarithmus der zugehörigen Reizstärke anwächst ($R=K + c \times \log S$ (R: Empfindung, S: Stimulus, c und K sind Konstanten)). Die Psychophysik baut somit auf der Annahme zweier Kontinua, einem physikalischen und einem psychologischen Kontinuum, auf. Diese beiden Kontinua sind in Abbildung 48 veranschaulicht.

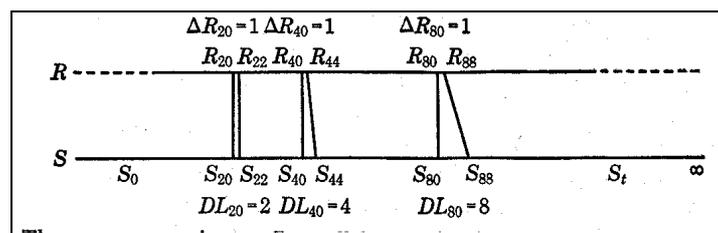


Abbildung 48: Physikalisches und psychologisches Kontinuum (aus Guilford, 1954)

Jedes physikalische Kontinuum ist messbar in physikalischen Einheiten, etwa Frequenz, Amplitude, Gewicht in Gramm, Länge in cm, Energie eines Lichtes und so weiter. Zu diesen physikalischen Größen korrespondieren sensorische Empfindungen: Tonhöhe, Lautstärke, Druck, wahrgenommene Länge und Helligkeit des Lichtes. Die ersten Größen erstrecken sich entlang des physikalischen Kontinuums, die zweiten Größen entlang des psychologischen Kontinuums. Das Empfindungskontinuum ist kürzer als das Stimuluskontinuum, da physikalische Stimuli zu schwach sein können, um eine Empfindung hervorzurufen, genauso wie es Stimuli gibt, deren Intensität die Rezeptoren nicht mehr verarbeiten können. Die Stimulusintensitäten, bei denen die Grenzen der Sensibilität auf der Empfindungsseite erreicht werden, sind nicht starr. Es gibt nicht den einen Stimulus, unterhalb dessen ständig keine Empfindung erfolgt und oberhalb dessen immer eine Empfindung erfolgt, sondern eine Übergangszone (Woodworth, 1954), wie sie in Abbildung 48 durch die gestrichelten Linien dargestellt wird. Ein solcher Schwellenstimulus wird formal als S_0 bezeichnet und als Absolutschwelle oder als Grenzstimulus bezeichnet. Die obere Grenze der Empfindungsskala wird mit S_t (terminaler Stimulus) bezeichnet (vgl.

Abbildung 48). Ein Schwellenwert, der für eine Schwelle auf der Empfindungsskala steht, wird immer in Einheiten der Stimuluskala notiert. Der Schwellenwert S_0 kann statistisch definiert werden: Es ist derjenige Stimulus, bei dem in 50 Prozent der Fälle eine Empfindung hervorgerufen wird. Die hier beschriebene klassische Psychophysik ist unvollständig, da alle Messungen auf dem Stimuluskontinuum vorgenommen werden. Es fehlt die Basis, um Messungen auf der Stimulusseite mit Messungen auf der Empfindungsseite in Verbindung zu bringen. Um diesen Aspekt bemüht sich die Psychophysik in den späteren Jahren. Der interessierte Leser sei an dieser Stelle auf Guilford (1954) hingewiesen.

7.3.1.2 Schwellenbestimmung

Mit Hilfe des Experiments zur Bestimmung der Absolutschwelle wird überprüft, ob es sich bei der Gravizeption um ein eigenes sensorisches System handelt. Ist dies der Fall, so muss eine Absolutschwelle bestimmbar sein. Als Schwelle wird derjenige Wert auf dem physikalischen Reizkontinuum bezeichnet, der eine Empfindung (Absolutschwelle) oder eine ebenmerkliche Empfindungsänderung auslöst (Unterschiedsschwelle). Jedes Sinnessystem verfügt über eine Absolutschwelle für seine adäquate Stimulusdimension. In den Anfängen der psychophysischen Forschung hat man die Schwellen des Gehörs, des Tastsinns und des Sehens erforscht. Zur Bestimmung einer Schwelle liegen im wesentlichen drei Methoden vor: Das Grenzverfahren, das Herstellungsverfahren und das Häufigkeitsverfahren (Woodworth & Schlosberg, 1954). Beim **Grenzverfahren** werden verschieden starke Reize in kleinen Abstufungen präsentiert. Als Kriterium für eine Schwelle wird der Empfindungswechsel einer Versuchsperson herangezogen. Dieser Empfindungswechsel ist etwa durch den Report einer Versuchsperson feststellbar (Bsp.: Bei einer aufsteigenden Serie von Tönen antwortet die Versuchsperson mit „Ja“ auf die Frage, ob sie einen Ton wahrgenommen hat).

Beim **Herstellungsverfahren** hingegen wird die Versuchsperson aufgefordert, eine dargebotene Reizgröße selbst wieder herzustellen. Hierbei wird zuerst ein Reiz dargeboten und dann die Versuchsperson aufgefordert, den Reiz in der eben dargebotenen Intensität selbst herzustellen. Hierzu benötigt sie entsprechende Hilfsmittel, etwa einen Regler zur Einstellung der Helligkeit eines Reizes. Dieses Vorgehen wird mehrmals hintereinander wiederholt. Das Mittel und die Variabilität der eingestellten Reizgröße geben dann Auskunft über die Diskriminationsfähigkeit des Individuums. Beim dritten psychophysischen Verfahren, der **Häufigkeitsmethode**, werden zwei Reize miteinander verglichen, Aufgabe der Versuchsperson hierbei ist die Bestimmung des stärkeren Reizes. Hierzu werden mehrere Standardreize dargeboten, die mit anderen Reizen

verglichen werden sollen. Über Interpolation oder statistische Berechnung werden dann die Schwellen bestimmt (Woodworth & Schlosberg, 1954).

Tabelle 12: Hörschwellenbestimmung mittels Grenzverfahren (aus Titchener, 1905)

| Frequenz (Hz) | | | | | | | | | | |
|------------------|------|------|------|------|----|------|----|------|----|------|
| | ↓ | ↑ | ↓ | ↑ | ↓ | ↑ | ↓ | ↑ | ↓ | ↑ |
| 24 | Ja | | | | | | | | | |
| 23 | Ja | | | | | | | | | |
| 22 | Ja | | Ja | | | | | | | |
| 21 | Ja | | Ja | | | | | | | |
| 20 | Ja | | Ja | | | | | | Ja | |
| 19 | Ja | | Ja | | | | Ja | | Ja | |
| 18 | Ja | | Ja | | Ja | | Ja | | Ja | |
| 17 | Ja | | Ja | | Ja | | Ja | | Ja | |
| 16 | Ja | | Ja | | Ja | | Ja | | Ja | |
| 15 | Ja | Ja | Ja | Ja | Ja | Ja | Ja | | Ja | |
| 14 | Nein | Nein | Nein | Nein | ? | Nein | ? | Ja | ? | Ja |
| 13 | | Nein | | Nein | | Nein | | Nein | | Nein |
| 12 | | Nein | | Nein | | Nein | | Nein | | Nein |
| 11 | | Nein | | Nein | | Nein | | Nein | | Nein |
| 10 | | Nein | | Nein | | | | Nein | | |
| 9 | | | | Nein | | | | Nein | | |
| 8 | | | | Nein | | | | Nein | | |
| 7 | | | | Nein | | | | Nein | | |

↓: absteigende Folge, ↑: aufsteigende Folge, ? zweifelhaft, wird als Wechsel der Empfindung gewertet

Über die drei bisher vorgestellten Verfahren hinaus gibt es eine weitere Methode, die zur Bestimmung einer Absolutschwelle geeignet ist. Bei der **Konstanzmethode** werden in loser Folge sehr viele Reize dargeboten, die Versuchsperson urteilt wie beim Grenzverfahren, ob sie eine Empfindung verspürte oder nicht. Beim Grenzverfahren werden üblicherweise auf- und absteigende Reizfolgen dargeboten, die um die erwartete Schwelle streuen. Zur Veranschaulichung des Grenzverfahrens wird im folgenden das Verfahren zur Bestimmung der Hörschwelle mittels des Grenzverfahrens dargestellt. Titchener (1905) bestimmte die Hörschwelle über das Grenzverfahren, in dem er seine Probanden aufforderte, nach dem Stimulus „Ja“ zu sagen, wenn sie einen Ton hörten, und „Nein“, wenn sie keinen hörten. Die dargebotenen Reizfolgen sind in Tabelle 12 dargestellt. Eine Reizfolge wird abgebrochen, nachdem ein Empfindungswechsel stattgefunden hat, also im Report nach „Ja“ „Nein“ oder nach „Nein“ „Ja“ geäußert wird. Für jede Spalte dieser Tabelle wird der Mittelwert der beiden Reize gebildet, bei denen der Empfindungswechsel stattgefunden hat. In der ersten Spalte wäre dies bei 14.5 Hz der Fall. Die Abso-

lutschwelle einer Versuchsperson wird aus dem Mittel der Spaltenmittel gebildet, für die oben dargestellte Serie konnte somit eine Schwelle (S_0) von 14.5 Hz ermittelt werden.

7.3.1.3 Fehlerquellen

Bei der Bestimmung einer Schwelle sollten Lern- und Ermüdungseffekte berücksichtigt werden. Lerneffekte führen bei fortschreitender Zeit zu sinkenden Schwellen, Ermüdungseffekte zu höheren Schwellen. Unproblematisch ist der Fall, wenn die Ermüdungs- und Lerneffekte gleich groß sind, sie heben sich dann gegenseitig auf. Der Proband weiß bei dem beschriebenen Vorgehen des Grenzverfahrens um den auf- bzw. absteigenden Reizcharakter ebenso wie um den Start der Serie. Bei der Methode der Minimaländerungen (Grenzverfahren) werden zwei Fehler beobachtet, der Fehler der Habituation und der Erwartungsfehler. Der **Habituationsfehler** entsteht, wenn eine Versuchsperson innerhalb einer Serie zu lange bei einem Urteil bleibt. Er kann ausgeschaltet werden, in dem auf- und absteigende Serien dargeboten werden. Dem liegt die Annahme zu Grunde, dass der Habituationsfehler in beiden Richtungen gleich groß ist. Der **Erwartungsfehler** wird durch die Instruktion des Probanden verursacht, auf eine Veränderung der Empfindung innerhalb einer Serie zu achten. Diese Suggestion kann zu einer erhöhten Aufmerksamkeit und starker Erwartungshaltung führen, die wiederum entweder einen frühen Empfindungswechsel oder gar ein Urteil ohne einen tatsächlichen Empfindungswechsel bei dem Probanden herbeiführen. Ebenso wie der Habituationsfehler kann der Erwartungsfehler durch auf- und absteigende Serien vermieden werden (Guilford, 1954). Vergleicht man bei einem Probanden die ab- und aufsteigenden Serien miteinander, so ergibt sich eine Differenz. Wäre diese Differenz signifikant, so würde sie anzeigen, dass entweder Habituationsfehler oder Erwartungsfehler überwiegen. Um die Homogenität der Urteilstabelle zu überprüfen, empfiehlt Guilford (1954) eine zweifaktorielle Varianzanalyse mit den Faktoren Reihenfolge (absteigend/aufsteigend) und Zeitblock (erste Hälfte/zweite Hälfte). Ergibt diese Analyse keine signifikanten Effekte, so kann von Homogenität ausgegangen werden.

7.3.2 Stichprobe

Die Stichprobe für Studie 3 wurde im Sommersemester 2000 erhoben und weist die in Tabelle 13 dargestellten Charakteristika auf.

Tabelle 13: Stichprobenkennwerte

| Gesamt | Frauen | Männer | Mittleres Alter (Jahre) | Altersspanne (Jahre) |
|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|
| 19 | 13 | 6 | 24.7 | 20-31 |

7.3.3 Versuchsplan

Ausgehend von der Annahme, dass es sich bei dem gravizeptiven System um ein Sinnessystem handelt und demnach Reizschwellen vorliegen müssen, wird mit dem im folgenden dargestellten Versuch untersucht, ob für das gravizeptive System Absolutschwellen nachzuweisen sind. Zur Bestimmung der Absolutschwelle wird die Grenzmethode der Konstanzmethode vorgezogen. Bei der Konstanzmethode wird dem Probanden eine begrenzte Auswahl an Stimuli, üblicherweise vier bis sieben, sehr oft (jeder 50 bis 200 mal) in ungeordneter Folge dargeboten. Jeder Stimulus wird alleine dargeboten. Aufgabe des Probanden ist zu sagen, ob eine Empfindung vorliegt oder nicht. Obwohl diese Methode zur Schwellenbestimmung generell gut geeignet ist, ist sie sehr aufwendig durchzuführen (minimal 200, maximal 1400 Stimuluspräsentationen).

Da in dem eingesetzten LBPP/LBNP-Paradigma die Zeit beachtet werden muss, in der der Druck in der Druckkammer aufgebaut wird und nach einem Urteil der Versuchsperson wieder zurückgefahren wird, würden bei diesem Vorgehen ein Versuchsdurchgang zwischen 20 und 50 Sekunden dauern (je nach aufzubauendem Druck). Somit würde für die Bestimmung einer Schwelle mindestens (35 Sekunden bei 200 Stimuli) bereits über eine Stunde, zur Bestimmung von zwei Absolutschwellen (für LBPP und LBNP) über zwei Stunden benötigt. Diese Liegezeit ist aufgrund der Zwangshaltung in der Druckkammer für Versuchspersonen nicht mehr akzeptabel. Somit wird das Verfahren der Konstanzmethode verworfen und die Bestimmung der Absolutschwelle mit Hilfe des Grenzverfahrens vorgenommen. Bei der Bestimmung einer Absolutschwelle nach dem Grenzverfahren (vgl. Kapitel 7.3.1.2) kann kein festgelegtes Versuchsprotokoll wie bei den vorherigen Versuchen eingesetzt werden. Es wurden deswegen sowohl unter LBPP als auch bei LBNP jeweils 10 Druckwerte als Ausgangsgrößen zur Schwellenbestimmung vorgegeben. Von diesen Vorgaben ausgehend steigerte oder senkte die Versuchsperson (je nachdem, ob es sich um eine aufsteigende oder absteigende Druckfolge handelte) dann den Druck über einen Schalter um einen Wert von 2 mmHg solange, bis sie eine Änderung ihrer Lage verspürte. Aufgabe der Versuchspersonen war es, bei einem Wechsel ihrer Lageempfindung innerhalb einer Druckfolge (auf- und absteigende Serien) ein Signal zu geben. An diesem Punkt wurde die Folge abgebrochen und die nächste Folge begonnen. Jede Versuchsperson durchlief jeweils 10 Folgen sowohl für den Über- als auch für den Unterdruck. Die 10 Aus-

gangswerte einer Druckfolge sind im Anhang (vgl. Kapitel 12.4) und beispielhaft in Tabelle 14 dargestellt.

Tabelle 14: 10 Ausgangswerte des Kammerdrucks für die Schwellenbestimmung bei Überdruck (LBPP). X=Ausgangswert, ↓: absteigende Folge (Druck verringert sich um 2 mmHg bei Tastendruck der Versuchsperson), ↑: aufsteigende Folge (Druck erhöht sich um 2 mmHg bei Tastendruck der Versuchsperson).

| LBPP | |
|-------------|---------------------------------------|
| (mmHg) | ↓ ↑ ↓ ↑ ↓ ↑ ↓ ↑ ↓ ↑ |
| | x |
| 28 | |
| 27 | |
| 26 | x |
| 25 | |
| 24 | x |
| 23 | |
| · · · | |
| 7 | |
| 6 | x |
| 5 | |
| 4 | x |
| 3 | |
| 2 | x |

Es wurden zwei verschiedenen Druckfolgen vorgegeben: eine Druckfolge hatte höhere Anfangsdrücke als die andere Druckfolge. Beispielhaft für die Schwellenbestimmung bei Überdruck sind in der folgenden Tabelle die Ausgangswerte einer Druckfolge sowie die Richtung, in der der Druck sich auf das Signal der Versuchsperson änderte, dargestellt.

7.3.4 Ergebnisse

7.3.4.1 Empfindungsänderung bei Überdruck (LBPP)

Zur Ermittlung der Absolutschwellen werden zuerst die Druckwerte dargestellt, bei denen die Versuchspersonen einen Wechsel ihrer Lagewahrnehmung empfunden haben. Um einen ersten Überblick zu erhalten, werden im folgenden für jede Versuchsperson die Druckwerte, bei denen ein Empfindungswechsel vorlag, dargestellt. Dies erfolgt zunächst für die Schwellenbestimmung bei Überdruck (LBPP), dann für die Schwellenbestimmung bei Unterdruck (LBNP).

In der Instruktion wurden die Versuchspersonen angewiesen, eine Druckfolge abubrechen, sobald sie durch eine Änderung des Drucks eine Veränderung ihrer Lage im Raum wahrnahmen. Die folgenden Abbildungen (Abbildung 49 bis Abbildung 51) zeigen die Druckwerte, bei denen die Versuchspersonen eine Druckfolge (aufsteigend vs. absteigend) abbrachen. Die Versuchsperson 2 musste wegen eines Versuchsabbruchs aus der Analyse ausgeschlossen werden.

Tabelle 15: Varianzanalyse der Schwellenwerte zur Überprüfung von Habituations- und Erwartungsfehlern unter LBPP, n=8.

| ANOVA | df | F | p |
|---------------------|----|------|------|
| Reihenfolge (2) | 1 | 0.14 | .722 |
| Block (2) | 1 | 0.79 | .405 |
| Reihenfolge x Block | 1 | 0.37 | .561 |

Der Vergleich aller Versuchspersonen zeigt ein heterogenes Bild. Einerseits gibt es Probanden, die eng um einen Druckwert streuen (Versuchspersonen 3, 4, 10, 12, 17; wenn man wenige Ausreißerwerte zulässt, auch noch die Versuchspersonen 1, 5 und 14). Weiterhin gibt es eine Klasse von Versuchspersonen mit Druckwerten bei Empfindungswechseln, die zwar um einen möglichen Schwellenwert streuen, diese aber größere Abstände von dem Schwellenwert aufweisen als die der eben beschriebenen Gruppe (Versuchspersonen 6, 9, 11, 19 und 20). Andere Versuchspersonen bilden hingegen nur Punktwolken ohne erkennbares Muster (Versuchspersonen 15 und 18) oder sehr weit auseinander liegende Druckwerte bei Empfindungswechsel (Versuchspersonen 7, 8, 13 und 16). Für eine Schwellenbestimmung erscheinen aufgrund der vorliegenden Daten somit nicht alle Versuchspersonen geeignet. Geht man von der typischen Schwellenbestimmung aus, wie sie in Kapitel 7.3.1.2 vorgestellt wurde, so können nur die Versuchspersonen, die nahe um einen Wert streuen, zur Schwellenbestimmung herangezogen werden. Dies trifft auf die Versuchspersonen 1, 3, 4, 5, 10, 12, 14 und 17 zu. Zuerst wird, wie von Guilford (1954) vorgeschlagen, die Homogenität der Urteile überprüft. Dies geschieht mittels einer zweifaktoriellen Varianzanalyse mit den Faktoren Reihenfolge (Stufen: aufsteigend/absteigend) und Block (Stufen: erste Hälfte/zweite Hälfte).

Wie in Tabelle 15 dargestellt, ist weder der Faktor „Reihenfolge“ ($F_{1,7}=0.14$; $p=.722$) noch der Faktor „Block“ ($F_{1,7}=0.79$; $p=.405$) noch deren Interaktion ($F_{1,7}=0.37$; $p=.561$) signifikant. Somit sind auch keine Erwartungs- und Habitationsfehler aufgetreten. Die Berechnung der Absolutschwelle nach Titchener (1905) ergibt für den Überdruck einen Wert von 13.9 mmHg.

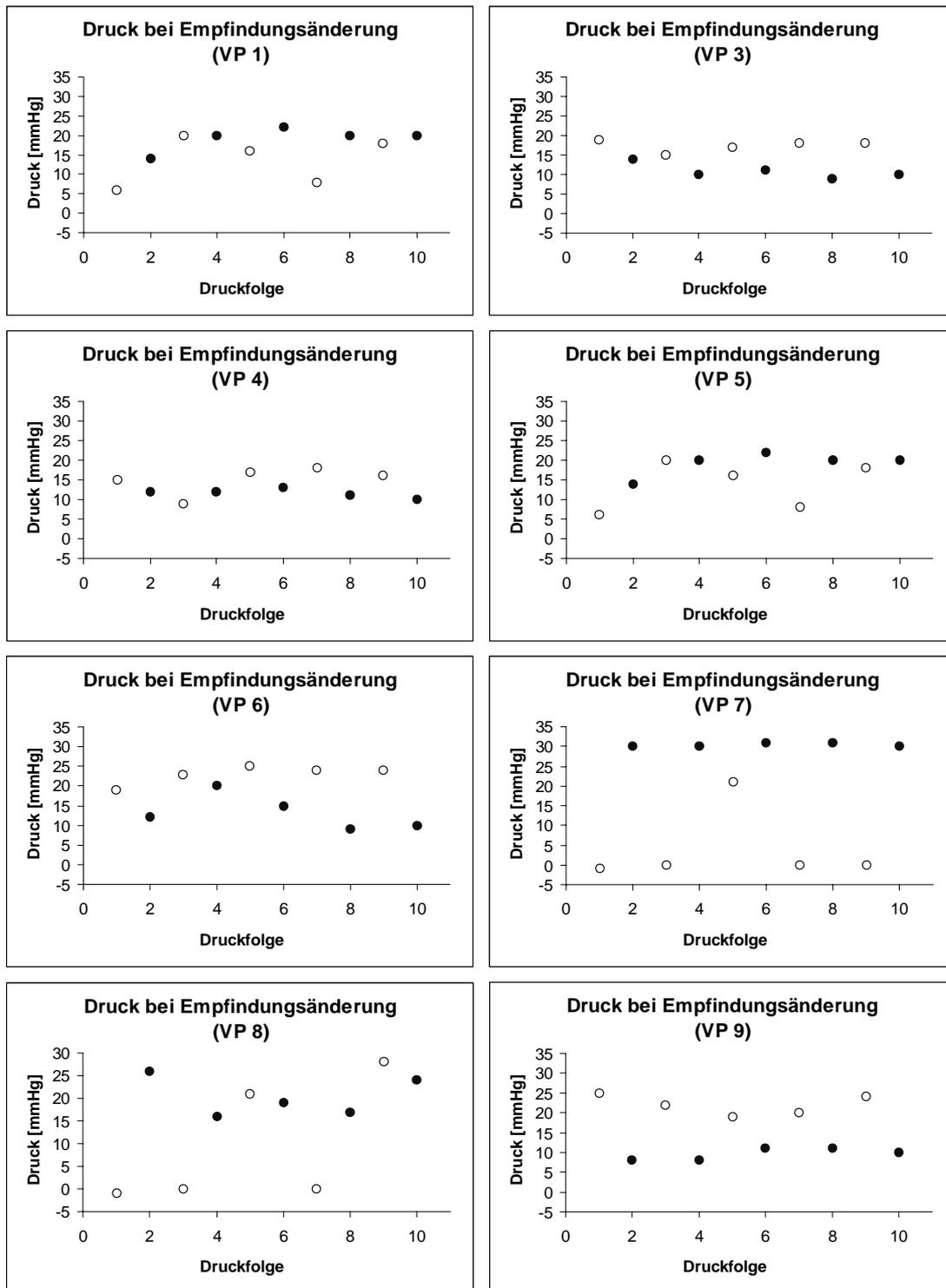


Abbildung 49: Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBPP); gefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 1 bis 9 (VP 2 wurde ausgeschlossen, vgl. Text).

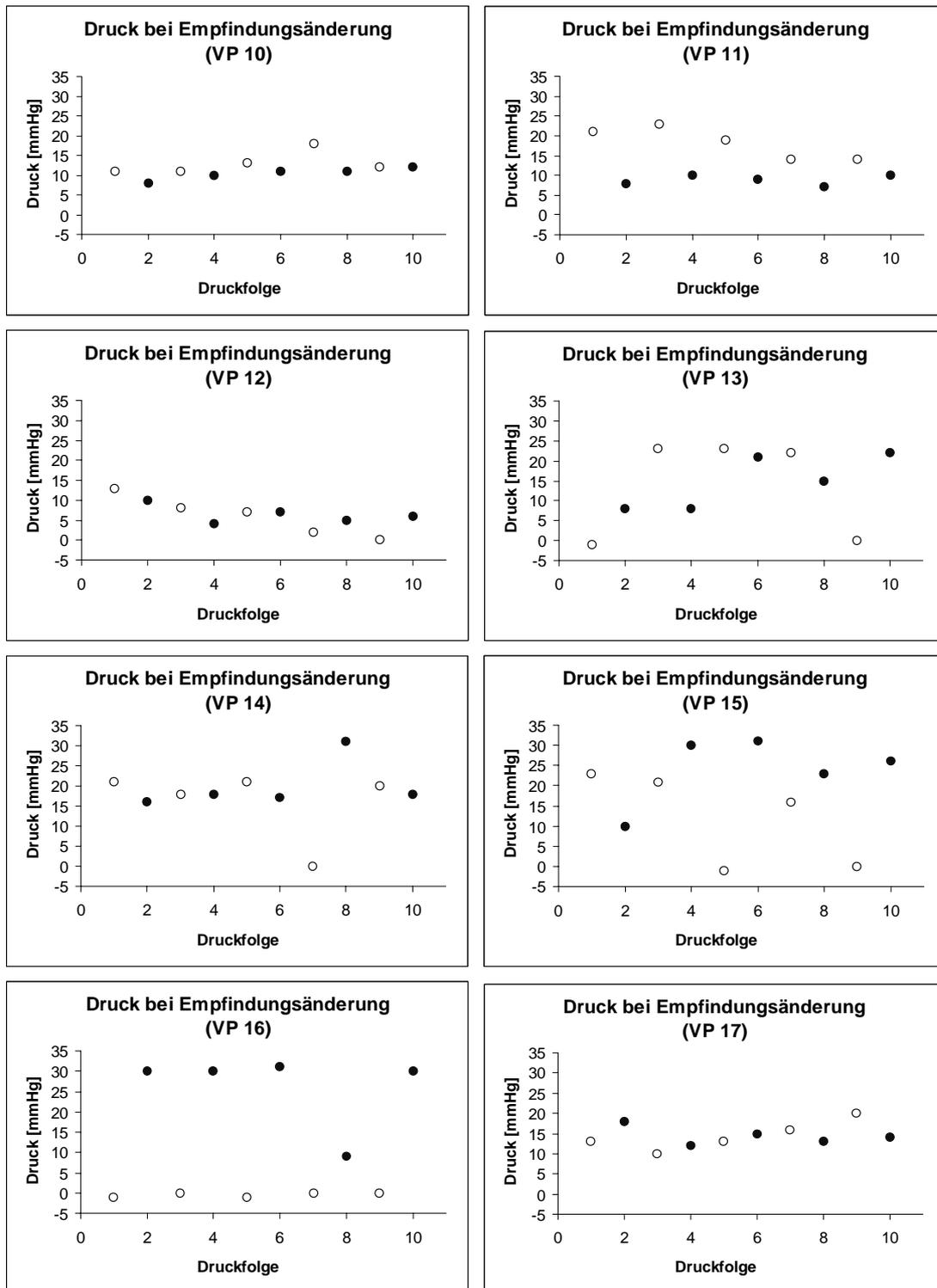


Abbildung 50: Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBPP); gefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 10 bis 17.

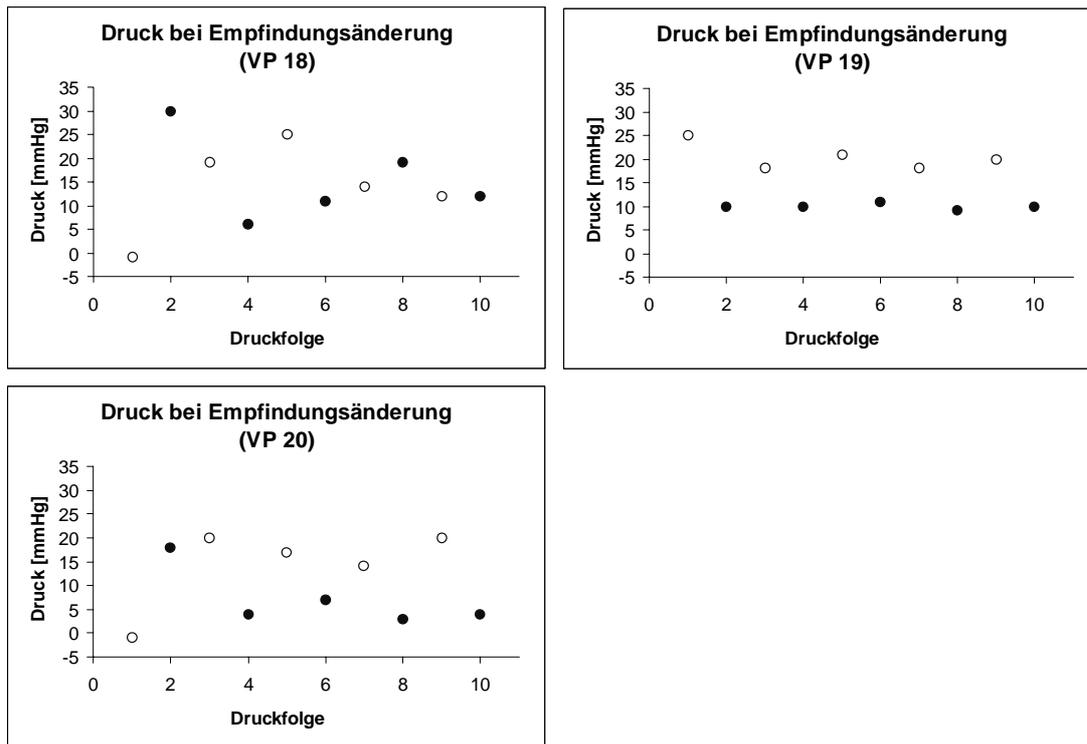


Abbildung 51: Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBPP); gefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 18 bis 20.

7.3.4.2 Empfindungsänderung bei Unterdruck (LBNP)

Der Vergleich aller Versuchspersonen zeigt auch bei der Schwellenbestimmung bei Unterdruck ein heterogenes Bild. Wiederum gibt es Probanden, die bei auf- und absteigenden Folgen nahe um einen Druckwert streuen (Versuchspersonen 4, 10, 12, 14, 16 und 17; wenn man wenige Ausreißerwerte zulässt auch noch die Versuchspersonen 1 und 5). Weiterhin gibt es wieder eine Klasse von Probanden mit Druckwerten bei Empfindungswechseln, die zwar um einen möglichen Schwellenwert streuen, diese aber größere Abstände von dem Schwellenwert aufweisen als die der eben beschriebenen Gruppe (Versuchspersonen 3, 6, 7, 9, 11, 18, 19 und 20). Eine Versuchsperson zeigt hingegen nur Punktwolken ohne erkennbares Muster (Versuchsperson 13).

Zur Schwellenbestimmung können, wie schon in der Überdrucksituation, nur bestimmte Versuchspersonen herangezogen werden. Für die Absolutschwellenbestimmung unter Unterdruck sind dies die Versuchspersonen 1, 4, 5, 10, 12, 14, 16 und 17. Die Varianzanalyse zeigt weder einen signifikanten Effekt des Faktors „Reihenfolge“ ($F_{1,7}=1.43$; $p=.271$) noch des Faktors „Block“ ($F_{1,7}=3.00$; $p=.127$), somit können Erwartungs- und Habitationsfehler ausgeschlossen werden (vgl. Tabelle 16).

Die Bestimmung der Absolutschwelle bei LBNP für die ausgewählten Versuchspersonen nach Titchener (1905) ergibt einen Druckwert von -13.9 mmHg, entspricht also dem Betrag der Schwelle, die bei LBPP gefunden wurde.

Tabelle 16: Varianzanalyse der Schwellenwerte zur Überprüfung von Habituations- und Erwartungsfehlern unter LBNP, n=8.

| ANOVA | df | F | p |
|---------------------|----|------|------|
| Reihenfolge (2) | 1 | 1.43 | .271 |
| Block (2) | 1 | 3.00 | .127 |
| Reihenfolge x Block | 1 | 0.00 | 1.00 |

Berechnet man anhand der Stichprobe über 40 Probanden (aus zwei Stichproben zusammengesetzt, vgl. Kapitel 7.2.3.1) eine polynomische Funktion 2ter Ordnung über die beiden Variablen Druck (in der Druckkammer) und die korrespondierenden thorakalen Volumenveränderungen (unter LBNP (+30 mmHg), LBNP (-30 mmHg) und einer aus Baseline 1 und Baseline 2 gemittelten Baseline (0 mmHg)), so ergibt sich zur Berechnung der thorakalen Volumenveränderung folgende Funktion (vgl. Abbildung 55):

$$\Delta V = -0.4364 \times \text{Druck}^2 + 21.319 \times \text{Druck} - 103.62$$

Gleichung 4: Funktion zur Bestimmung der thorakalen Volumenverschiebung aus dem den Unterkörper umgebenden Druck; ΔV : thorakale Volumenverschiebung [ml], Druck: Druck in der Druckkammer [mmHg].

Anhand dieser Formel kann die thorakale Volumenverschiebung, die bei dem als Schwellenwert bestimmten Druck von 13.9 bzw. -13.9 mmHg eintreten müsste, berechnet werden. Für den Druckwert von 13.9 mmHg ergibt sich eine berechnete Volumenverschiebung von 160 ml in den oberen Thorax hinein und für den Druck von -13.9 mmHg eine Volumenverschiebung von 484 ml aus dem Thorax heraus.

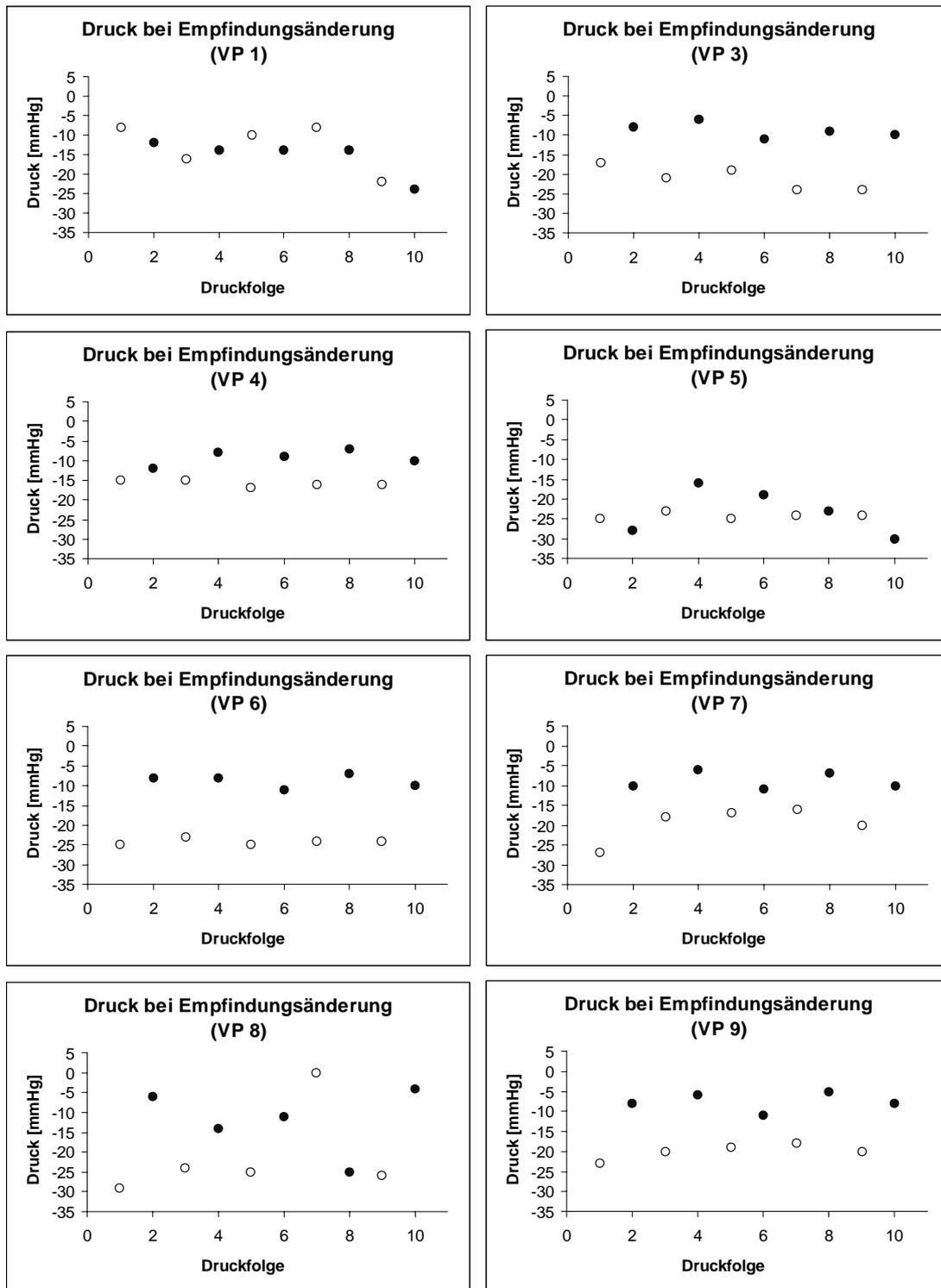


Abbildung 52: Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBNP); gefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 1 bis 9 (VP 2 wurde ausgeschlossen, vgl. Text).

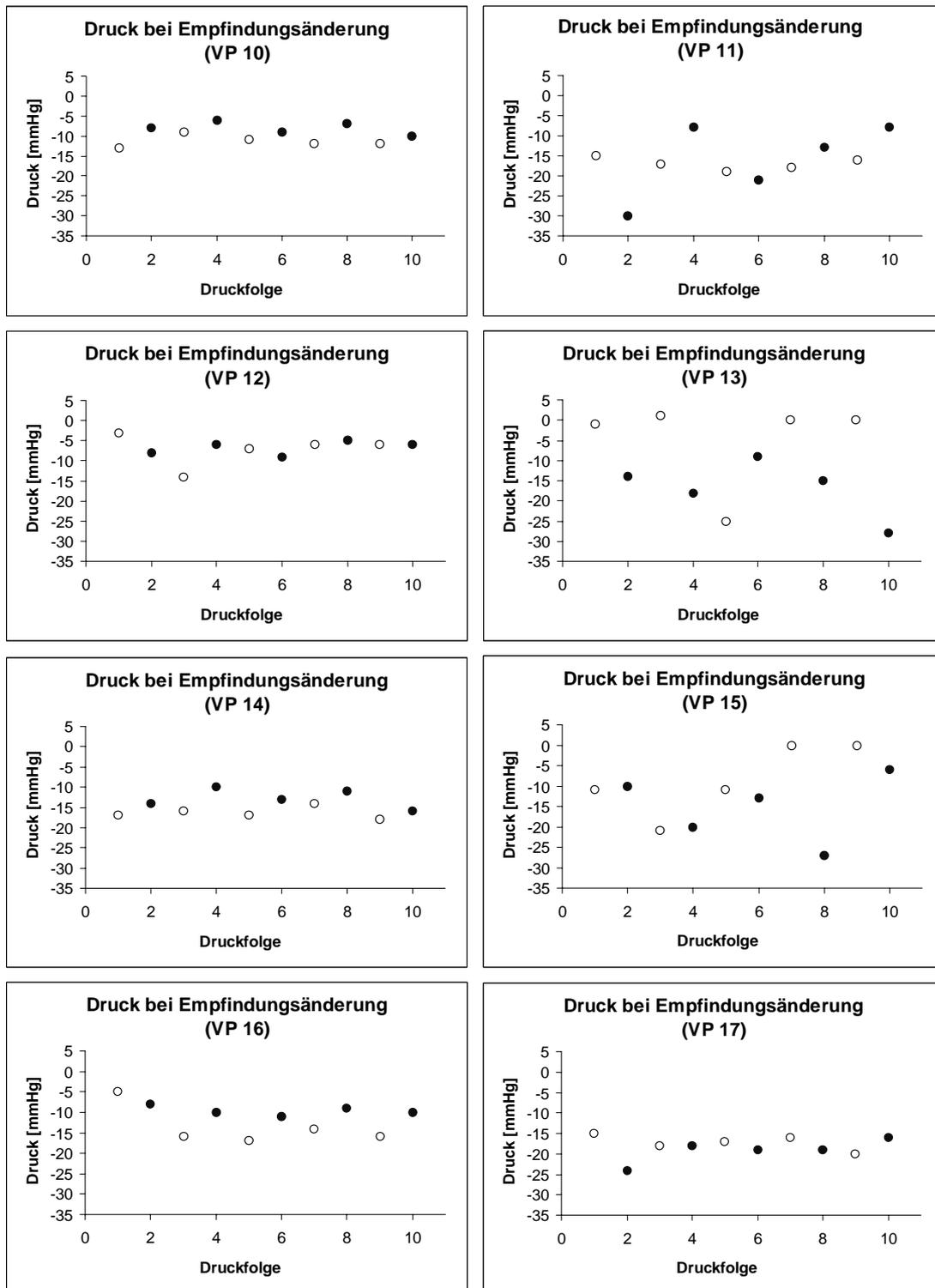


Abbildung 53: Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBNP); gefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 10 bis 17.

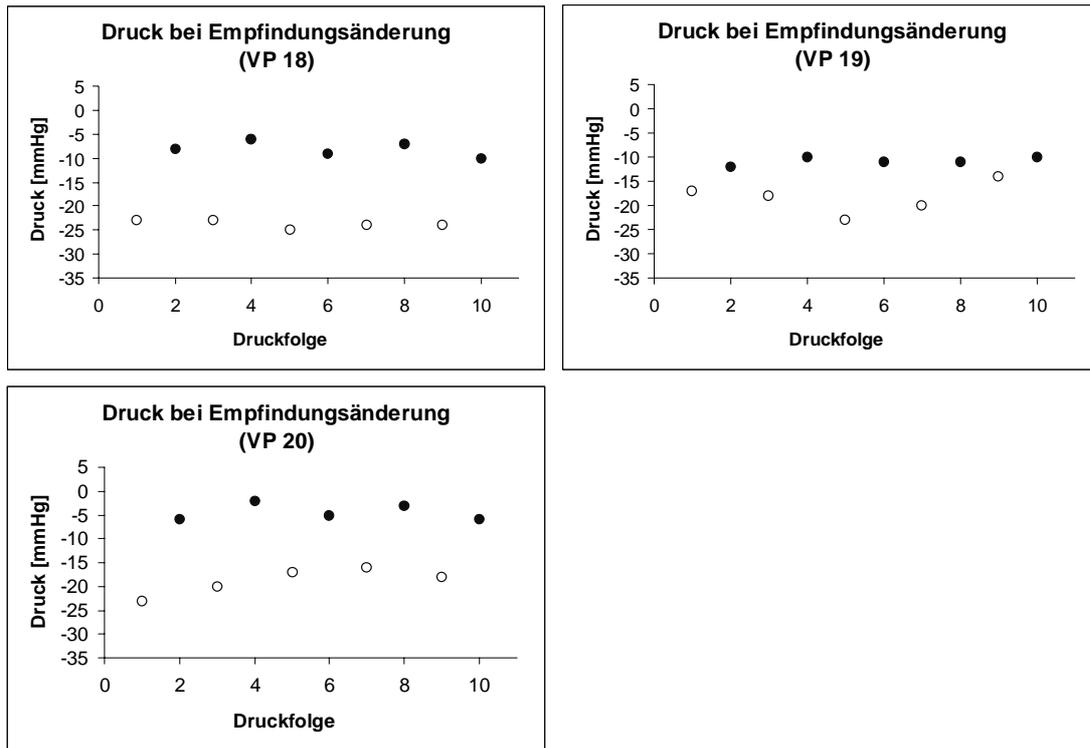


Abbildung 54: Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBNP); gefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 18 bis 20.

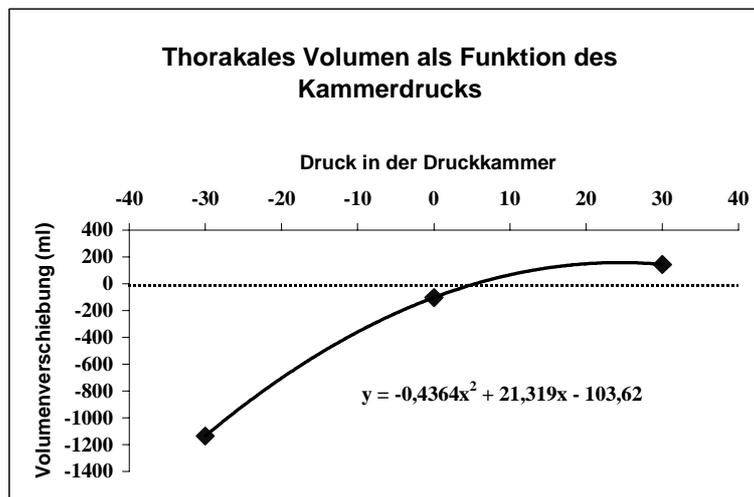


Abbildung 55: Aus drei Druckstufen (LBNP (-30 mmHg), Baseline (0 mmHg) und LBPP (+30 mmHg)) extrapolierte Funktion (Polynom zweiten Grades) zur Bestimmung des thorakalen Volumens aus dem Kammerdruck (n=40).

Weiterhin wird untersucht, inwieweit intraindividuell ein Zusammenhang zwischen den Einstellungen unter Über- und Unterdruck besteht. Hierzu wurden die Korrelationen (Pearson) zwi-

schen den Abbruchwerten bei LBPP und LBNP, bei denen es zu einer Empfindungsänderung kam, berechnet. Wie in Abbildung 56 dargestellt, korrelieren die Druckwerte zum überwiegenden Teil negativ miteinander. Die Höhe dieser negativen Korrelationen ist relativ groß, bei neun Versuchspersonen besteht ein Zusammenhang von größer als $r = -.51$. Eine negative Korrelation bedeutet, dass niedrige bzw. hohe Druckwerte unter LBPP mit niedrigen bzw. hohen Druckwerten unter LBNP einhergehen. Insgesamt ist somit der Trend zu beobachten, dass Versuchspersonen, die eine Lageänderung in Bereichen mit geringem Überdruck (bzw. hohem Überdruck) wahrnehmen auch in Bereichen mit geringem Unterdruck (bzw. hohem Unterdruck) eine Lageänderung empfinden.

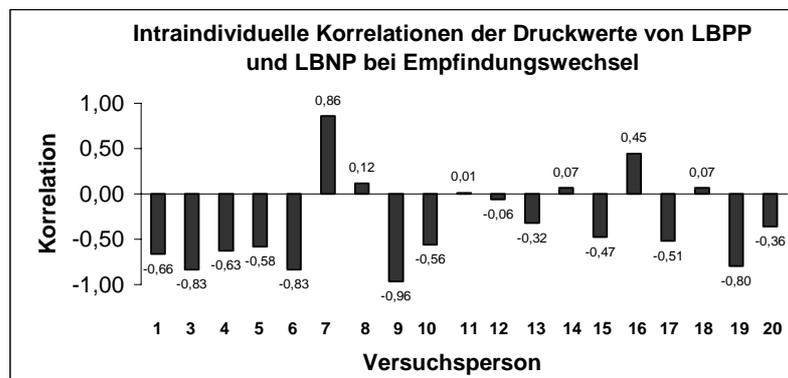


Abbildung 56: Korrelationen zwischen den Druckwerten bei LBPP und LBNP, bei denen ein Empfindungswechsel aufgetreten ist.

7.3.5 Zusammenfassung

Die Bestimmung der beiden Absolutschwellen der Lagewahrnehmung unter LBPP und LBNP zeigte große interindividuelle Unterschiede. Ein Großteil der Probanden zeigt bei der Schwellenbestimmung nach dem aus der Psychophysik stammenden Grenzverfahren kein Muster, die eine Schwellenbestimmung möglich machen würden, insbesondere weil die zu den Empfindungsänderungen korrespondierenden Druckänderungen weit streuen und somit eine Schwellenbestimmung rechnerisch zwar möglich wäre, inhaltlich aber nicht mehr sinnvoll erscheint. Die Schwellenbestimmung bei denjenigen Probanden, deren Empfindungsänderungen nahe um einen Druckwert streuten, ergab im Falle des Überdrucks einen Schwellenwert von 13,9 mmHg, im Falle von LBNP einen Schwellenwert von -13,9 mmHg. Die errechneten korrespondierenden Blutvolumenverschiebungen im oberen Thorax liegen bei 160 ml unter LBPP und -484 ml bei LBNP.

7.4 Studie 4: Adaptation des gravizeptiven Systems

Jedes rezeptive System unterliegt einer mehr oder weniger großen Adaptation, d.h. einer Abnahme der Erregung über die Zeit bei gleichbleibendem Reiz (Schmidt und Thews, 1993). Die Adaptation beruht auf der Fähigkeit sensorischer Systeme, ihre Empfindlichkeit in Abhängigkeit von der Intensität externer, i.d.R. adäquater Reize zu regulieren. Der Adaptation zugrunde liegen zwei Mechanismen, die Reiz- und die Erregungskontrolle. Die Reizkontrolle steuert die Intensität des auf den Rezeptor fallenden Reizes, die Erregungskontrolle hingegen geschieht erst auf zellulärer Ebene. Bei einem konstanten Reiz geschieht die Erregungskontrolle etwa durch ein abnehmendes Sensorpotential.

Die Adaptationskinetik unterscheidet sich stark zwischen den einzelnen Sinnessystemen. So befinden sich die Sinne des Hörens, Schmeckens und Riechens unterhalb einer Minute nach einem starken Reiz wieder auf demselben Ausgangsniveau, hingegen dauert es bei der Dunkeladaptation fast eine Stunde, bis die ursprüngliche Empfindlichkeit wieder hergestellt ist (Campenhausen, 1993).

Die Gravizeptionsforschung untersucht die Auswirkungen von Blutvolumenverschiebungen auf die Lagewahrnehmung. Das Adaptationsverhalten des gravizeptiven Systems ist bislang nicht untersucht worden. Da in den Experimental-Phasen des Gravizeptionsexperiments zur Untersuchung der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position ein jeweils konstanter Reiz dargeboten wird (nämlich kein Druck in den Baseline-Phasen und gleichbleibender Über- bzw. Unterdruck in den Druckphasen), ist eine Untersuchung der Adaptation möglich. Wie in Kapitel 3.3.1.4 bereits für die Exterozeptoren dargestellt, sind langsam adaptierende von den schnell und den sehr schnell adaptierenden Rezeptoren zu unterscheiden. Bei einer Adaptation des gravizeptiven Systems müsste eine Veränderung der Einstellung der SHP zu beobachten sein, da die Rezeptoren bei Adaptation die „Feuerrate“ der Aktionspotentiale verändern. In Folge dieses Vorgangs müsste sich die Empfindung der waagerechten Lage und demnach die Einstellung der SHP ändern. Da das gravizeptive System zwar mit konstantem Druck gereizt wird, die Auswirkung des Drucks auf die empfundene Subjektive Horizontale System aber wahrscheinlich über das kardiovaskuläre System vermittelt werden, muss vor einer Untersuchung der Auswirkung der verschiedenen Druckbedingungen auf die SHP die Veränderung des thorakalen Volumens betrachtet werden. Nur wenn innerhalb der einzelnen Experimentalphasen das thorakale Volumen relativ konstant bleibt und somit ein konstanter Stimulus des gravizeptiven Systems vorhanden ist, kann eine Veränderung der SHP innerhalb der Experimentalphasen Adaptationseffekten zugeschrieben werden. Ändert sich innerhalb der Experimental-

phasen das thorakale Volumen zu stark, können Veränderungen in der Einstellung der SHP ebenso den thorakalen Volumenänderungen zugeschrieben werden.

7.4.1 Stichprobe

Zur Analyse der Adaptationseigenschaften wird auf einen Datensatz zurückgegriffen, der aus der Stichprobe von Saborowski (1998) und der Stichprobe zu Studie 5 zusammengesetzt wurde. Insgesamt können somit an 40 Probanden Adaptationseffekte untersucht werden. Die Kennwerte dieser Stichprobe sind in Tabelle 17 dargestellt.

Tabelle 17: Stichprobenkennwerte

| Gesamt | Frauen | Männer | Mittleres Alter (Jahre) | Altersspanne (Jahre) |
|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|
| 40 | 17 | 23 | 24.15 | 19-34 |

7.4.2 Versuchsplan

Da die Stichprobe von Saborowski (1998) und von Studie 5 herangezogen wurden, um Adaptationseffekte zu untersuchen, entspricht der Versuchsplan dem bewährten Design, wie es in Kapitel 7.1.2 vorgestellt wurde. In vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2 und LBNP) wurden jeweils 16 Winkel vorgegeben, aus denen heraus sich die Versuchspersonen mit Hilfe einer Fernbedienung auf dem Kippbett unter Ausschluss visueller Informationen in die SHP einstellen mussten.

7.4.3 Ergebnisse

7.4.3.1 Thorakales Volumen

In Tabelle 18 wird dargestellt, ob es **zwischen** den drei Blöcken einer Experimentalphase zu einer Abnahme (-) oder Zunahme (+) des thorakalen Volumens kam. Insgesamt wurden 3 Blö-

cke mit jeweils 5 Versuchsdurchgängen gebildet, der erste Versuchsdurchgang wurde hierbei verworfen. Die Blöcke einer Phase des Experiments beinhalten also die Versuchsdurchgänge 2 bis 6 (Block 1), 7 bis 11 (Block 2) und 12 bis 16 (Block 3). Betrachtet man die Häufigkeit der Veränderungen, so zeigt sich im Blockvergleich innerhalb der LBPP-Phase ein häufigeres Auftreten einer Volumenabnahme als das einer Volumenzunahme (16 vs. 9). In der LBNP-Phase kommt es hingegen häufiger zu einer Zunahme des thorakalen Volumens als zu einer Abnahme (20 vs. 8). In Baseline 1 zeigen sich ebenso viele Zu- wie Abnahmen des thorakalen Volumens (15 vs. 15), in Baseline 2 zeigten sich deutlich mehr Zunahmen als Abnahmen des thorakalen Volumens (15 vs. 3).

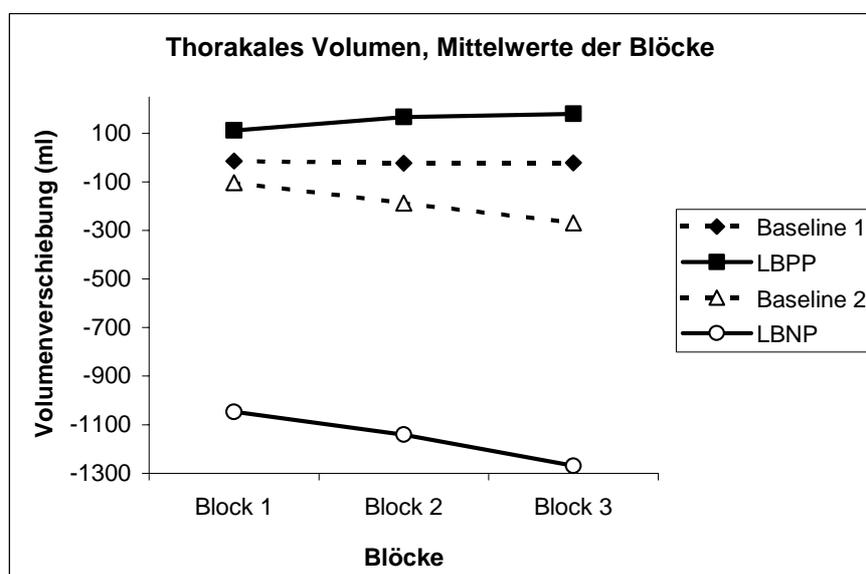


Abbildung 57: Blockweiser Vergleich des thorakalen Volumens in den vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), n= 40.

Über alle Versuchspersonen gemittelt finden sich die in Abbildung 57 dargestellten Unterschiede zwischen den drei Blöcken. Wie die Varianzanalysen zeigen, unterscheiden sich die thorakalen Volumenverschiebungen in den Phasen Baseline 2 und LBNP signifikant voneinander. Die T-Tests zeigen, dass in der Baseline 2 sich Block 1 und Block 2 ($\Delta=82.9$ ml, $t_{39}=2.22$, $p=.032$) und Block 1 und Block 3 ($\Delta=164.60$ ml, $t_{39}=3.094$, $p=.004$) signifikant voneinander unterscheiden. In der LBNP-Phase unterscheiden sich Block 2 und 3 ($\Delta=128.17$ ml, $t_{39}=2.51$, $p=.016$) und Block 1 und 3 ($\Delta=222.17$ ml, $t_{39}=3.79$, $p=.001$) signifikant voneinander.

Dieser Vergleich zeigt somit eine deutliche Abnahme des thorakalen Volumens innerhalb der Phasen Baseline 2 und LBNP.

Tabelle 18: Veränderung des thorakalen Volumens innerhalb der Experimental-Phasen. Bildung von 12 Blöcken (3 pro Experimentalphase) aus jeweils 5 Versuchsdurchgängen. - steht für eine Abnahme (Block 1 > Block 2 > Block 3) und + für Zunahme des thorakalen Volumens zwischen den drei Blöcken einer Experimentalphase (Block 1 < Block 2 < Block 3). In den leeren Zellen fanden keine systematischen Veränderungen statt.

| Nr. | Baseline 1 | LBPP | Baseline 2 | LBNP |
|----------|----------------|---------------|---------------|---------------|
| 1 | | - | | + |
| 2 | - | - | | - |
| 3 | | | + | |
| 4 | | - | | |
| 5 | | | | |
| 6 | - | - | | + |
| 7 | + | + | + | - |
| 8 | | | + | + |
| 9 | + | + | + | + |
| 10 | | | | + |
| 11 | - | - | | |
| 12 | - | - | | - |
| 13 | | + | | + |
| 14 | - | + | - | - |
| 15 | + | | + | |
| 16 | + | - | + | + |
| 17 | - | - | - | + |
| 18 | - | + | | |
| 19 | + | - | + | |
| 20 | + | | | - |
| 21 | - | | | - |
| 22 | - | - | + | |
| 23 | + | - | | + |
| 24 | + | | | + |
| 25 | - | | | + |
| 26 | + | - | | - |
| 27 | + | + | - | + |
| 28 | | | + | + |
| 29 | - | - | | + |
| 30 | + | + | + | - |
| 31 | - | | | + |
| 32 | | + | + | + |
| 33 | - | | | + |
| 34 | + | - | + | |
| 35 | | - | | |
| 36 | - | + | | + |
| 37 | + | - | + | |
| 38 | + | | | |
| 39 | - | | + | + |
| 40 | + | | + | + |
| Σ | +15 -15 | +9 -16 | +15 -3 | +20 -8 |

Tabelle 19: Varianzanalysen der 3 Blöcke (Thorakales Volumen von je 5 Versuchsdurchgängen) innerhalb jeder der vier Experimental-Phasen, n=40, in ml.

| Phase | Block 1 | Block 2 | Block 3 |
|-----------------------------|----------------|----------|-----------------|
| Baseline 1 | -14.49 | -22.81 | -21.65 |
| LBPP | 111.71 | 166.37 | 179.29 |
| Baseline 2 | -104.43 | -187.34 | -269.03 |
| LBNP | -1047.06 | -1141.06 | -1269.23 |
| ANOVA | df | F | P |
| Block (3), Baseline 1 | 2 | .022 | .978 |
| Block (3), LBPP | 2 | .881 | .418 |
| Block (3), Baseline 2 | 2 | 6.779 | .002 |
| Block (3), LBNP | 2 | 8.824 | <.001 |
| t-Tests | Differenz (ml) | T | P |
| Baseline 2: Block 1-Block 2 | 82.90 | 2.217 | .032 |
| Baseline 2: Block 2-Block 3 | 81.69 | 1.944 | .059 |
| Baseline 2: Block 1-Block 3 | 164.60 | 3.094 | .004 |
| LBNP: Block 1-Block 2 | 94.00 | 1.916 | .063 |
| LBNP: Block 2-Block 3 | 128.17 | 2.511 | .016 |
| LBNP: Block 1-Block 3 | 222.17 | 3.787 | .001 |

7.4.3.2 SHP

Insbesondere in den Druckphasen (LBPP und LBNP) ist im Falle der Adaptation bei der Einstellung der SHP ein Unterschied **zwischen** den Blöcken zu erwarten. Auf der Reaktionsseite ist im Falle der Adaptation an die thorakale Volumenverschiebung eine Abnahme der Körperneigung innerhalb einer Versuchsphase zu erwarten, d.h. die Versuchspersonen würden sich im Laufe einer Druckphase immer mehr an die objektive horizontale Position annähern. Für die LBPP-Phase würde dies bedeuten, dass die Einstellung der SHP in Block 1 weiter mit dem Kopf nach oben als in Block 2 und dieser wiederum weiter als in Block 3 erfolgt (in Tabelle 20). Dies entspricht aufgrund der Winkelnotation einem über die Blöcke größer werdenden Winkel (bei 80° liegt der Kopf weiter oben als bei 95°) und entspricht in Tabelle 20 der Notation „+“. Unter LBNP wird genau der entgegengesetzte Effekt erwartet, nämlich kleiner werdende Winkel der Kippbett-Einstellungen. Dies entspricht der Notation „-“ in Tabelle 20.

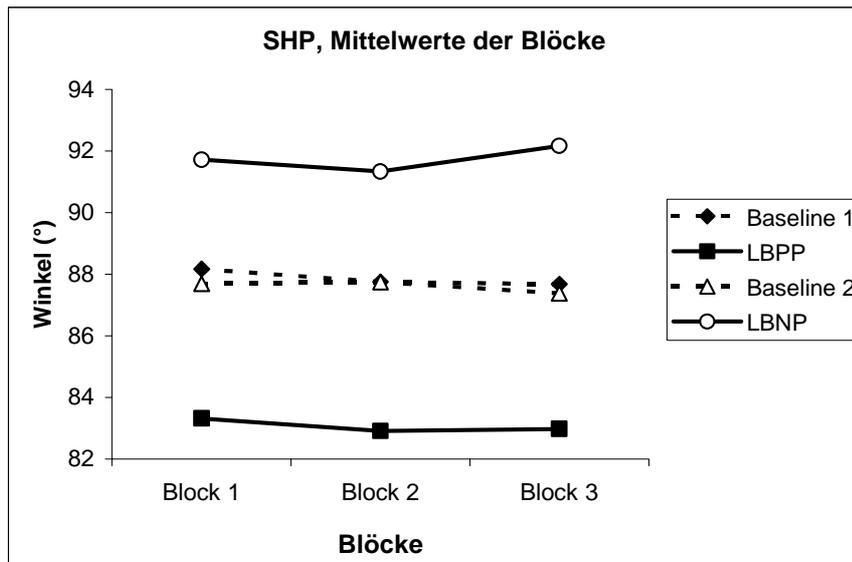


Abbildung 58: Blockweiser Vergleich der SHP in den vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), n= 40.

Es zeigt sich, dass nur wenige Versuchspersonen in den drei Blöcken die erwarteten Effekte aufweisen. Unter LBPP sind es acht Versuchspersonen, unter LBNP nur fünf Versuchspersonen, die die erwarteten Ab- bzw. Zunahmen über die Blöcke hinweg zeigen. Weiterhin zeigen nur zwei Versuchspersonen sowohl unter LBPP als auch LBNP Veränderungen in der erwarteten Richtung (vgl. Tabelle 20).

Der Vergleich der Mittelwerte über alle Versuchspersonen wird in Abbildung 58 dargestellt. Hierbei zeigt sich, dass sich die Einstellung der SHP zwischen den Blöcken nur wenig unterscheidet. Zur statistischen Prüfung wurde innerhalb jeder Experimentalphase varianzanalytisch der Faktor Block (drei Stufen: erster Block: Versuchsdurchgänge 2-6, zweiter Block: Versuchsdurchgänge 7-11, dritter Block: Versuchsdurchgänge 12-16) auf Signifikanz getestet.

Wie Tabelle 21 zeigt, unterscheiden sich die SHPs der drei Blöcke in allen drei Experimentalphasen nicht signifikant voneinander (Baseline 1: $F_{1,7}=1.98$; $p=.155$; LBPP: $F_{1,7}=0.83$; $p=.418$; Baseline 2: $F_{1,7}=0.99$; $p=.367$; LBNP: $F_{1,7}=1.57$; $p=.215$).

Aufgrund der sehr heterogenen intraindividuellen Veränderungen der SHP (vgl. Tabelle 20) und der minimalen Veränderungen zwischen den drei Blöcken bei allen Versuchspersonen (vgl. Abbildung 58) kann davon ausgegangen werden, dass die Einstellung der SHP keiner Adaptation unterliegt.

Tabelle 20: Veränderung der SHP innerhalb der Experimental-Phasen. Bildung von 12 Blöcken (3 pro Experimentalphase) aus jeweils 5 Versuchsdurchgängen. - steht für Abnahme (also Block 1 > Block 2 > Block 3) und + für Zunahme der SHP zwischen den drei Blöcken einer Experimentalphase (Block 1 < Block 2 < Block 3). Grau unterlegt sind die erwarteten Richtungen der Veränderungen (vgl. Text). In den leeren Zellen fanden keine systematischen Veränderungen statt.

| Nr. | Baseline 1 | LBPP | Baseline 2 | LBNP |
|----------|----------------|---------------|--------------|---------------|
| 1 | + | | | |
| 2 | + | + | | + |
| 3 | + | | + | |
| 4 | - | - | | |
| 5 | - | | | |
| 6 | | + | - | + |
| 7 | | | | - |
| 8 | | | + | |
| 9 | - | | + | |
| 10 | | - | | + |
| 11 | - | - | | |
| 12 | | - | - | |
| 13 | - | | + | |
| 14 | | | | + |
| 15 | - | | - | |
| 16 | | + | + | + |
| 17 | + | - | | |
| 18 | - | + | | - |
| 19 | - | | | - |
| 20 | + | - | | |
| 21 | | - | | |
| 22 | | | - | |
| 23 | + | | | |
| 24 | | | + | |
| 25 | + | + | | |
| 26 | + | | - | - |
| 27 | - | | | - |
| 28 | | | + | - |
| 29 | - | - | | |
| 30 | + | + | | - |
| 31 | - | | | + |
| 32 | - | | - | |
| 33 | + | + | | |
| 34 | | - | | + |
| 35 | - | | - | |
| 36 | + | | + | - |
| 37 | - | | | + |
| 38 | | | - | |
| 39 | | - | - | + |
| 40 | | + | + | |
| Σ | +10 -15 | +8 -10 | +9 -9 | +12 -5 |

Tabelle 21: Varianzanalysen der 3 Blöcke (SHP von je 5 Versuchsdurchgängen) innerhalb jeder der vier Experimental-Phasen, n=40, in Grad.

| Phase | Block 1 | Block 2 | Block 3 |
|-----------------------|----------------|----------------|----------------|
| Baseline 1 | 88.16 | 87.74 | 87.67 |
| LBPP | 83.31 | 82.90 | 82.97 |
| Baseline 2 | 87.69 | 87.73 | 87.38 |
| LBNP | 91.71 | 91.33 | 92.17 |
| ANOVA | df | F | p |
| Block (3), Baseline 1 | 2 | 1.98 | .155 |
| Block (3), LBPP | 2 | 0.83 | .418 |
| Block (3), Baseline 2 | 2 | 0.99 | .367 |
| Block (3), LBNP | 2 | 1.57 | .215 |

7.4.4 Zusammenfassung

Die Untersuchung der Adaptation des gravizeptiven Systems erfolgte anhand der Daten aus Saborowski (1998) und der Stichprobe dieser Arbeit, die dopplersonographisch untersucht wurde (Studie 5). Die Daten der 40 analysierten Probanden wurden hierzu in Blöcke aufgeteilt. In jeder der vier Versuchsphasen wurden 3 Blöcke aus 16 Versuchsdurchgängen gebildet (erster Durchgang wurde nicht analysiert, jeweils 5 aufeinanderfolgende Durchgänge wurden zu einem Block zusammengefasst). Die Analyse des thorakalen Volumens auf Blockniveau zeigt, dass sich insbesondere innerhalb der Phasen Baseline 2 und LBNP das thorakale Volumen noch verändert und somit die Konstanz des Stimulus nicht gewährleistet ist. Würde ein Adaptationseffekt auftreten, so müssten sich die SHP der drei Blöcke innerhalb einer Druckphase (also entweder LBPP oder LBNP) immer mehr der physikalischen Waagerechten angleichen. Dies ist jedoch nur bei acht (bei LBPP) bzw. fünf Versuchspersonen (bei LBNP) der Fall. Die vorliegenden Daten sprechen somit dafür, dass die Einstellung der SHP keiner Adaptation unterliegt.

7.5 Studie 5: Cerebrale Durchblutung

Bislang wurde der Schwerpunkt auf die periphere Kreislaufphysiologie gelegt. In den folgenden Kapiteln wird er auf die Veränderungen der cerebralen Durchblutung verlagert. Die bisher durchgeführten Studien zur Gravizeption (Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997, Saborowski, 1998, Vaitl, Mittelstaedt, Saborowski und Stark, 2001) zeigen einen deutlichen Effekt des Über- und Unterdrucks auf den Unterkörper sowohl auf die Wahrnehmung der eigenen horizontalen Lage im Raum als auch eine der Druckrichtung entsprechende Blutvolumenverschiebung. Durch Überdruck (LBPP: +30 mmHg) wird Blut in den Oberkörper transportiert und das Kippbett wird mit dem Kopf nach oben eingestellt. In der Unterdrucksituation (LBNP: -30 mmHg) geschieht genau das entgegengesetzte. Blut wird aus dem Oberkörper in die Beine verschoben und die Versuchspersonen fühlen sich horizontal, wenn das Kippbett mit dem Kopf nach unten ausgelenkt ist. Diese Effekte finden sich in allen oben angeführten Studien und konnten auch im Retest von Kögel (1998) bestätigt werden. Die Retestreliabilität für die Blutvolumenverschiebung lag hier bei $r=.32$, bei der Einstellung der SHP sogar bei $r=.82$.

Die thorakale Blutvolumenverschiebung zeigt somit einen Effekt auf die Lagewahrnehmung. Da die Einstellung der SHP und die thorakale Blutvolumenverschiebung nur relativ gering miteinander korrelieren (in Saborowski (1998) liegt die Korrelation bei $r=.41$, bei Saborowski, Vaitl und Stark (2001) bei $r=-.36$ (negative Polung wegen invertierter Winkeldarstellung)), stellt sich die Frage nach weiteren Informationsquellen des gravizeptiven Systems. Die Studien von Ballin, Krock, Hopper und Squires (1996) und Ueno, Yoshimoto, Mayanagi, Sekiguchi und Yajima (1993) haben gezeigt, dass LBNP mit sehr starken Drücken (bis hin zu -130 mmHg) zu einer Beeinflussung des cerebralen Blutflusses führt. Diese Befunde sind sehr bemerkenswert, da der cerebrale Blutfluss einer Autoregulation unterliegt und die cerebrale Durchblutung somit nicht an das periphere Kreislaufgeschehen gekoppelt ist. Dennoch führt der Unterdruck um den Unterkörper zu einer Reduktion des cerebralen Blutflusses in der *Arteria cerebri media*, einer großen hirnersorgenden Arterie. Diese Befunde legen die Vermutung nahe, dass die cerebrale Durchblutung neben der Blutvolumenverschiebung einen weiteren Input des gravizeptiven Systems darstellt. Eine mögliche Modell wäre, dass über das cerebrale Blutvolumen der Druck auf die Endolymphe des Innenohres reguliert wird und somit der Füllungsdruck des cerebralen Kreislaufs unmittelbar auf die Lagewahrnehmung wirkt. Um diese These zu prüfen, wird das Verfahren der transkraniellen Dopplersonographie (TCD) eingesetzt. Im folgenden werden einige ausgewählte Befunde zur cerebralen Durchblutung dargestellt, die Hinweise auf einen möglichen Einfluss der cerebralen Durchblutung auf die Lagewahrnehmung geben.

7.5.1 Steuerungsmechanismen des cerebralen Blutflusses

Der cerebrale Blutfluss (CBF) wird durch zwei homöostatische wirkende Prinzipien reguliert, durch die Autoregulation und die metabolische Kopplung. Die Autoregulation sorgt dafür, dass der cerebrale Blutfluss unabhängig von den Schwankungen des systemischen arteriellen Blutdrucks weitgehend konstant gehalten wird. Bei Veränderungen des arteriellen Blutdrucks wird der cerebrovaskuläre Widerstand angepasst, so dass der cerebrale Blutfluss konstant bleibt. Dieser Mechanismus wirkt insbesondere bei arteriellen Drücken zwischen 80 und 180 mmHg, außerhalb dieser Grenzen erfolgt eine passive Regulation. Die metabolische Kopplung passt den CBF den metabolischen Erfordernissen der Hirnaktivierung an und sorgt auf diese Weise für die Versorgung der aktuell aktivierten Areale. Insbesondere die Stoffwechselprodukte Kalium, Wasserstoffionen und Adenosin vermitteln eine Vasodilatation. Durch diesen Mechanismus werden Areale, die ihren Stoffwechsel wegen höherer Aktivierung steigern, mit mehr Blut versorgt. Neuere Überlegungen gehen dazu über, beide Erklärungsmodelle zur Steuerung des CBF als Eigenschaften ein und derselben Regelschleife zuzuschreiben (Diehl & Berlitz, 1996). Dass trotz dieser Steuerungsmechanismen eine Beeinflussung des cerebralen Blutflusses möglich ist, zeigt das folgende Kapitel.

7.5.2 Ausgewählte Befunde zur cerebralen Durchblutung

Die Kipptischuntersuchung als Orthostase-Test zählt zum Standardrepertoire neurologischer Kreislaufdiagnostik. Hierbei wird in der Regel ein Proband bzw. Patient mittels einer Kippliege aus der Waagerechten in eine stehende Position (Orthostase) gekippt, um so die Kreislaufreflexe auszulösen und zu untersuchen. Die Orthostasebelastung erfolgt hierbei auf passive Weise, alternativ ist ein Orthostase-Test als aktive Variante (Shellong-Test) durchführbar, diese führt aber zu einer stärkeren Muskelpumpenaktivität, die dem erwünschten venösen Pooling stärker entgegenwirkt als das passive Kippen. Darüber hinaus bietet die passive Variante mehr Sicherheit für den Patienten, da er bei präsynkopalen Symptomen schnell wieder in die waagerechte Position gebracht werden kann (Diehl und Berlitz, 1996). Üblicherweise werden während einer Standphase das EKG, der arterielle Blutdruck und die Herzrate aufgezeichnet. In einigen Studien wird zusätzlich zu diesen Messungen auch ein TCD-Monitoring durchgeführt. Dies ermöglicht gegebenenfalls die Diagnose cerebrovaskulärer Ursachen von Orthostasesstörungen, die durch peripherphysiologische Messgrößen nicht erfasst werden können.

Der Einsatz transkranieller Dopplersonographie im Rahmen einer Orthostaseuntersuchung ist vor allem deswegen sinnvoll, da es nur dann zu subjektiven Beschwerden bei orthostatischer Hypotension kommt, wenn sich die periphere Kreislaufdepression auch auf die cerebrale Durchblutung auswirkt (vgl. Diehl & Berlit, 1996). Somit liegt eine Indikation zur gleichzeitigen Erfassung peripherer und cerebraler Kreislaufparameter vor. Normale Probanden zeigen beim Kippen von der Horizontalen in die Vertikale einen leichten Abfall der cerebralen Flussgeschwindigkeiten (Daffertshofer, Diel, Ziems & Hennerici, 1991). Brunhölzl und Müller (1986) fanden in einer Untersuchung von 20 Probanden, die weder eine Erkrankung des Herzkreislaufsystems noch eine cerebrovaskuläre Erkrankung durchgemacht hatten, einen signifikanten Abfall der Flussgeschwindigkeit der *Arteria cerebri media* (ACM) während des Orthostase. Ebenso zeigt diese Studie, dass die maximale Verminderung der Flussgeschwindigkeit in einer Reihe von Fällen nur für einen relativ kurzen Zeitraum (im Minutenbereich) anhält. Bei Patienten mit orthostatischer Hypotonie (n=30) fanden Briebach und Fischer (1988) ein weitaus deutlicheres Absinken der Flussgeschwindigkeit der ACM als bei den gesunden Kontrollen. Diejenigen Patienten, die eine asympathikotone Reaktion zeigten, wiesen dabei eine Flussgeschwindigkeitsreduktion von durchschnittlich 24% (=13 cm/s), diejenigen mit sympathikotoner Reaktion eine Minderung der Flussgeschwindigkeit von 17% (=7 cm/s) auf. Dieser Befund weist auf eine beeinträchtigte cerebrale Autoregulation bei erhöhter sympathikotoner Aktivität hin. Da die Orthostasereaktion auch mittels der LBNP-Technik untersucht werden kann, liegen Experimente unter LBNP nahe, bei denen der cerebrale Blutfluss erfasst wird.

Hinsichtlich des Verhaltens der Flussgeschwindigkeit der ACM unter LBNP liegen erste Befunde vor. So senkt LBNP die Flussgeschwindigkeit der ACM (Ueno, Yoshimoto, Mayanagi, Sekiguchi & Yajima, 1993; Balldin, Krock, Hopper & Squires, 1996). Balldin und Mitarbeiter (1996) führten an 14 aufrecht sitzenden männlichen Collegestudenten LBNP-Untersuchungen durch. Der Unterdruck wurde mit einer Geschwindigkeit von $0.33 \text{ mmHg} \times \text{s}^{-1}$ gesteigert, bis erste Anzeichen einer Synkope auftraten. Dieser Punkt ist dann erreicht, wenn die Probanden blass werden, sich schwindelig fühlen oder ihnen übel wird. In der präexperimentellen Baseline-Phase fanden sie eine mittlere Flussgeschwindigkeit von 43 cm/s, die unter der experimentellen Bedingung bis auf 26 cm/s abfiel, dies entspricht einer Verlangsamung von etwa 40%. Die Flussgeschwindigkeit stieg 30 Sekunden nach der Beendigung des Unterdrucks auf den Unterkörper wieder auf 86% des Ausgangsniveaus an, nämlich auf 36 cm/s. Die Autoren führen die Ergebnisse in erster Linie auf das venöse Pooling unter LBNP zurück.

Zu den Effekten von LBPP auf den cerebralen Blutfluss ist in den Literaturdatenbanken derzeit keine Untersuchung zu finden.

7.5.3 Cerebrale Durchblutung

Die *Arteria cerebri media* (ACM) gewährleistet als Endarterie einen Großteil der Blutversorgung einer Hemisphäre (70% nach Schregel, 1993; 80% nach Toole, 1984). Aufgrund dieser Eigenschaft wird in einem Großteil der Studien, in denen die Hirndurchblutung erfasst wird, diese Arterie beschallt. In den folgenden Abschnitten soll sowohl ein Überblick über das Verfahren der Dopplersonographie sowie über die in Bezug auf die Gravizeption relevanten Studien gegeben werden.

7.5.3.1 Technik

In der Neurologie hat sich die bildgebende Diagnostik intracerebraler Gefäße etabliert. Hierzu zählen die Methoden der Angiographie, Magnetresonanztomographie, transkranielle Dopplersonographie (TCD), Duplexsonographie sowie die Computertomographie. Unter diesen Verfahren nimmt die TCD eine Sonderstellung ein, da sie ein kostengünstiges und schnell einsetzbares Verfahren ist, das zudem durch den relativ geringen technischen Aufwand stets transportabel bleibt. Weiterhin bietet die TCD eine sehr hohe zeitliche Auflösung.

Im Gegensatz zur Angiographie und der Computertomographie müssen keine Kontrastmittel verabreicht werden. Somit stellt die TCD ein bildgebendes Verfahren dar, das sehr gut zur nichtinvasiven physiologischen Untersuchung herangezogen werden kann. Nichtsdestoweniger hat die Dopplersonographie innerhalb der psychophysiologischen Forschung bislang wenig Einsatz gefunden. Beispielhaft sind Stimulationstests im kognitiven und visuellen Bereich sowie Untersuchungen bei Depressiven und Migräne-Patienten zu nennen (Hartje, Ringelstein, Kisting, Fabianek, Willmes, 1994; Haring und Aichner, 1992).

7.5.3.2 Dopplereffekt

Das Verfahren der transkraniellen Dopplersonographie beruht auf dem Dopplereffekt. Hierunter wird die Frequenzverschiebung von bewegten Objekten verstanden. Stellt man sich ein bewegtes Objekt vor, das einen Ton von sich gibt, so erfährt es durch eine positive Dopplerverschiebung eine Frequenzzunahme, bei Entfernung und somit negativer Dopplerverschiebung hingegen kommt es zu einer Frequenzabnahme. Ursache der Dopplerverschiebung ist die Art der Ausbreitung von Schallwellen. Zur transkraniellen Dopplersonographie wird Ultraschall einge-

setzt. Ultraschall hat eine Frequenz von über 20 kHz und gehört somit zu den hochfrequenten Wellen. Diese haben die Eigenschaften, dass sie sowohl gebündelt als auch gerichtet werden können und biologische Gewebe durchdringen. In geringer Intensität kann Ultraschall als unschädlich angesehen werden. Ultraschall wird erzeugt, indem an piezoelektrische Kristalle eine Wechselspannung angelegt wird. Somit wird der Kristall zum Sender. Dieser Effekt ist auch invertierbar, d.h., dass der Kristall auch als Empfänger arbeiten kann. Durch die reflektierten Ultraschallwellen angeregt gibt der Kristall eine Wechselspannung ab. Allerdings kann ein piezoelektrischer Kristall immer nur senden oder empfangen, so dass in der Regel die Schallsonde in regelmäßigen Abständen kurze Pulse emittiert und in den Zwischenintervallen die reflektierte Echowelle gemessen wird. Dieses Prinzip wird als *pulsed-wave* bezeichnet (im Gegensatz hierzu werden bei dem *continuous-wave*-Verfahren zwei Kristalle eingesetzt, einer fungiert dann als Sender, der andere als Empfänger). Wird der Ultraschall auf ein Blutgefäß gerichtet, so wird er an den Erythrozyten (rote Blutkörperchen) reflektiert und erfährt eine geschwindigkeitsabhängige Frequenzverschiebung (vgl. Abbildung 59).

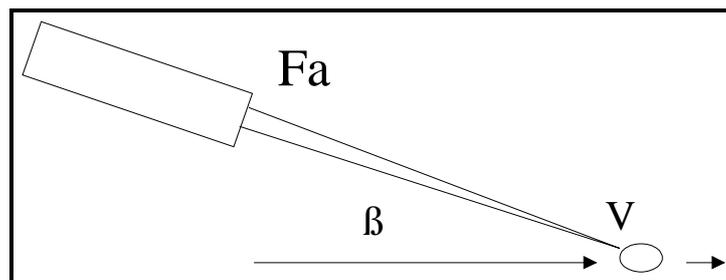


Abbildung 59: Schematische Darstellung des Ultraschallverfahrens: Von dem Ultraschallkopf aus wird Ultraschall auf den Erythrozyten gelenkt, von wo aus er wieder reflektiert wird. (v : Geschwindigkeit des strömenden Bluts, β : Einfallswinkel des ausgesandten Schallstrahls, F_a : Frequenz des Ultraschalls)

Das unverarbeitete Dopplersignal besteht aus einem Frequenzspektrum, das in der Hardware des Dopplersonographen in Echtzeit analysiert wird und von den handelsüblichen Geräten akustisch und visuell veranschaulicht wird. In Abbildung 60 wird beispielhaft die Anzeige eines Gerätes der Firma DWL (Sipplingen) bei Beschallung einer *Arteria cerebri media* dargestellt. Die Berechnung der Strömungsgeschwindigkeit erfordert bei konstantem Einfallswinkel des ausgesandten Schallstrahls und konstanter Schallgeschwindigkeit im Gewebe nur die Differenz zwischen empfangener und ausgesandter Frequenz und erfolgt nach der folgenden Formel:

$$V = \Delta F / ((2F_a \times \cos\beta)/c)$$

Gleichung 5: Formel zur Berechnung der Flussgeschwindigkeit aufgrund des Dopplereffekts, V: Geschwindigkeit des strömenden Bluts; Delta F: Differenz zwischen ausgesandter Frequenz (F_a) und empfangener Frequenz [kHz], β: Einfallswinkel des ausgesandten Schallstrahls, c: Geschwindigkeit des Schalls im Gewebe (ca. 1560 m/s).

Die Frequenzverschiebung wird einerseits in hörbare Töne transformiert, bei der grafischen Darstellungsweise werden die Flussgeschwindigkeiten und Intensitäten der vorhandenen Frequenzen dargestellt, in neueren Geräten erfolgt sie farbkodiert. Die grafische Darstellung liefert Richtungs- und Geschwindigkeitsinformationen.

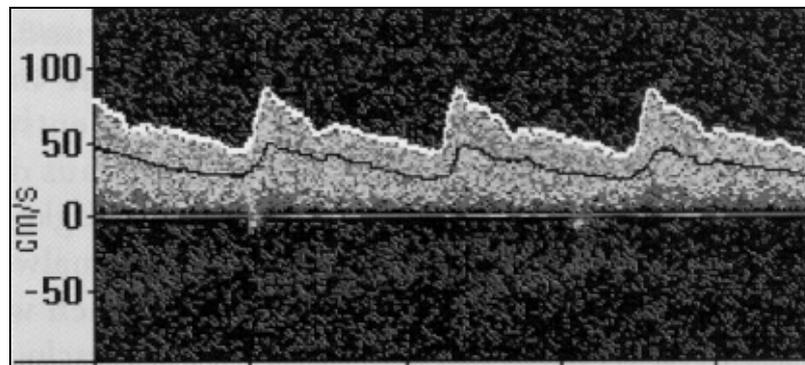


Abbildung 60: Pulsatile Strömungsgeschwindigkeiten der *Arteria cerebri media*. Auf der x-Achse ist die Zeit, auf der y-Achse die Geschwindigkeit des Blutflusses dargestellt. Die helle Linie über dem Spektrum ist die maximale Flussgeschwindigkeit (v_{\max}), die schwarze Linie inmitten des Spektrums die mittlere Flussgeschwindigkeit (v_{mean} , aus Diehl & Berlit, 1996).

Die Geschwindigkeit ist an der y-Achse abgetragen: Je höher die Amplitude des Signals, desto größer ist die Geschwindigkeit des Blutes in dem beschallten Gefäß. Die Richtung ist an der Orientierung der dargestellten Kurve abzulesen: Verläuft die Geschwindigkeitskurve über der x-Achse, so strömt das Blut auf die Sonde zu, im anderen Fall von der Sonde weg. Die praktische Umsetzung des Dopplereffekts zur Dopplersonographie erfolgte durch Satomura und Kaneko (1960), die die extrakranielle Beschallung entwickelten. Durch die Pionierarbeit Aaslids (1982) wurde die transkraniale Dopplersonographie möglich; er entwickelte niederfrequenterer Ultraschallsonden, die es ermöglichen, die Kalotte an geeigneten Stellen (sogenannte Knochenfenster) zu durchschallen und intrakranielle Gefäße zu insonieren.

7.5.3.3 Gefäßidentifikation der Arteria cerebri media

Zur Beschallung der linksseitigen *Arteria cerebri media* (ACM) muss ein temporales Schallfenster vorhanden sein. Ein Schallfenster bezeichnet einen abgegrenzten Bereich in der Kalotte, der dünner als der ihn umgebende Knochen ist und aufgrund dieser Eigenschaft die Beschallung der Blutgefäße von dieser Stelle aus ermöglicht. In einer Tiefe von etwa 50 mm ist die ACM zu finden. Weitere Identifikationskriterien in Anlehnung an Diehl und Berlit (1996) finden sich in Tabelle 22.

Tabelle 22: Identifikationskriterien der *Arteria cerebri media*.

| | |
|--------------------------|---|
| Schallfenster | <ul style="list-style-type: none"> • transtemporal, hinteres oder mittleres Knochenfenster |
| Schalltiefe | <ul style="list-style-type: none"> • 45-60 mm (M1 Abschnitt, zwischen 25 und 50 mm keine andere Arterie) • Fluss konstant über 10 mm Eindringtiefe zu verfolgen |
| Flussrichtung | <ul style="list-style-type: none"> • Strömung auf die Sonde zu (M1-Abschnitt) |
| Strömungsgeschwindigkeit | <ul style="list-style-type: none"> • hohe Frequenz und Strömungsgeschwindigkeit (mean 58 cm/s, systol. 95 cm/s) |
| Körperposition | <ul style="list-style-type: none"> • abhängig von der Körperposition (Liegen > Stehen) |

Die ACM gehört zu den Gefäßen, die mit der höchsten Wahrscheinlichkeit insoniert werden können. Die Ausfallraten liegen bei nur etwa 6%, wobei insbesondere ältere Frauen schlechtere Knochenfenster aufweisen. Die Möglichkeit der bilateralen ACM-Beschallung liegt bei etwa 70% und sinkt auf 17% bei Frauen über 70 Jahre (Itoh, Matsumoto, Handa, Maeda, Hougaku, Hashimoto & Etani, 1993). Yagita, Etani, Handa, Itoh, Imuta, Okamoto, Matsumoto, Kinoshita und Nukada (1996) berichten über die unilaterale Ableitung, dass nur bei 54% der Frauen zwischen 50 und 89 Jahren auf der höchsten Intensitätsstufe (532 mW/cm^2) die ACMs insonierbar waren. Ebenso konnten sie zeigen, dass die Rate erfolgreicher TCD-Untersuchungen bei stärkerer Ultraschallintensität zunimmt. Hierbei ist allerdings zu beachten, dass bei Langzeitmonitoring nicht unnötig hohe Energien benutzt werden sollten, da eine Gefährdung des Probanden noch nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden kann.

7.5.3.4 Entwicklung einer Sondenhalterung

Die qualitative Dopplersonographie ist mittels handgehaltener Sonden problemlos möglich, sobald das zu erfassende Gefäß beschallt werden kann. Problematisch hingegen erweisen sich funktionsdopplersonographische Untersuchungen, die quantitative Aussagen über einen längeren Monitoring-Zeitraum treffen wollen. Die Fixierung der Sonde am Schallfenster erfordert dann geeignete Hilfsmittel. Von der Firma DWL (Sipplingen) ist hierzu ein Gestell entwickelt worden, das auf dem Nasenrücken aufliegt und in den Gehörgängen fixiert wird. Für die Versuchsperson bietet diese Lösung allerdings zu wenig Komfort, da starker Druck sowohl auf die Gehörgänge als auch die Nasenwurzel ausgeübt wird und deswegen ein Monitoring über mehr als 10 Minuten als nicht zumutbar eingestuft werden muss. Gegen eine Verwendung dieser Halterung sprach außerdem, dass die Versuchspersonen auf der rechten Seite liegen müssen und somit der Proband mit der rechten Gesichtshälfte auf der Metallschiene der Sondenhalterung liegen müsste. Eine Fixierung über ein elastisches Band erwies sich ebenso als unzuverlässig. Auf Basis der Müller-Moll-Sondenhalterungen (1992) wurde eine eigene Halterung für das Langzeit-Monitoring entwickelt, die die Vorteile des bequemen Tragens und einer stabilen Positionierung der Ultraschallsonde vereint. Die von DWL lieferbaren Sonden können an dieser Halterung bequem festgeschraubt werden und über den in den Sonden Hals integrierten Schwenkmechanismus exakt justiert werden. Die Sondenhalterung wird über Klettgurte, die beliebig verstellbar und für jede Kopfgröße geeignet sind, am linken temporalen Fenster fixiert. An der Sondenhalterung wird dann die Sonde angebracht und justiert. Zur genauen Positionierung empfiehlt es sich, zuvor mit einer handgehaltenen Sonde das temporale Fenster ausfindig zu machen.

7.5.3.5 Parametrisierung des cerebralen Blutflusses

Die transkranielle Dopplersonographie bildet die cerebrale Flussgeschwindigkeit des Blutes in dem mittels Ultraschall insonierten Gefäß ab. Über die laminare Strömungsverteilung, die der Dopplersonograph farbkodiert ausgibt, können verschiedene Fluss- bzw. Geschwindigkeitsparameter bestimmt werden. Um funktionsdopplersonographische Fragestellungen zu beantworten, empfiehlt sich die Reduktion der Geschwindigkeitsinformation auf eine einzige Größe (Diehl & Berlit, 1996). Zur Reduktion der Geschwindigkeitsinformation stehen insgesamt drei Parameter zur Verfügung, die maximale (v_{\max}) und die mittlere (v_{avg}) Flussgeschwindigkeit sowie der Flow Index (FI). Die Kurve der maximalen Flussgeschwindigkeit ergibt sich durch die

Verbindung der jeweils höchsten Werte im Farbspektrum und repräsentiert die im Gefäßzentrum liegende Geschwindigkeit. Die handelsüblichen Dopplersonographiegeräte können die V_{\max} Kurve in Echtzeit ausgeben. Die Aufzeichnung von V_{\max} ist allerdings nicht unproblematisch, da ein sehr guter Signal-Rausch-Abstand vorliegen muss, ansonsten zeigen sich in der V_{\max} -Kurve zahlreiche Artefakte (vgl. Abbildung 61).

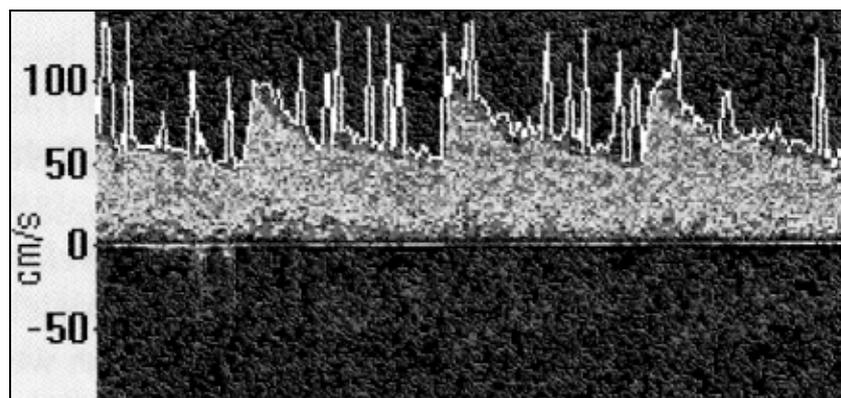


Abbildung 61: Artefaktbehaftete Ableitung der *Arteria cerebri media* (aus Diehl & Berlit, 1996).

Die mittlere Flussgeschwindigkeit (V_{avg} oder auch V_{mean}) wird bestimmt, in dem alle gleichzeitig im Gefäß präsentierten Geschwindigkeiten gemittelt werden. Hierzu werden die einzelnen Geschwindigkeitskomponenten mit der Intensität der zugehörigen Dopplerfrequenz gewichtet und die Summe dieser gewichteten Einzelgeschwindigkeiten durch die Summe aller Intensitätswerte dividiert. Der von Aaslid 1987 entwickelte Flow Index verzichtet im Gegensatz zur maximalen und mittleren Flussgeschwindigkeit auf die Annahme einer Kaliberkonstanz des beschallten Gefäßes. Er berechnet sich aus dem Produkt der mittleren Flussgeschwindigkeit und der Summe der Einzelintensitäten.

Ein korrelativer Vergleich der drei Parameter zeigt darüber hinaus sehr gut vergleichbare Ergebnisse für V_{\max} , V_{avg} und FI (Aaslid, 1987; Aaslid, Newell, Stooss, Sorteberg & Lindegaard, 1991; Diehl & Berlit, 1996). Insbesondere bei Kipptischuntersuchungen kann sich durch mechanisch bedingte minimale Sondenverschiebungen die Signalqualität des Spektrums so stark verschlechtern, dass eine artefaktfreie Berechnung von V_{avg} und FI kaum möglich ist, während ein noch ausreichendes Signal-Rausch-Verhältnis die Aufzeichnung der maximalen Flussgeschwindigkeit zulässt.

7.5.3.6 Maximale Flussgeschwindigkeit und cerebrales Blutvolumen

Ausgehend von einer Proportionalität zwischen der maximalen Flussgeschwindigkeit und dem cerebralen Blutvolumen kann aus Veränderungen der maximalen Flussgeschwindigkeit auf Veränderungen des cerebralen Blutvolumens geschlossen werden. Voraussetzung hierfür ist die Annahme eines konstanten Gefäßdurchmessers, der in verschiedenen Studien für die ACM nachgewiesen werden konnte. So fanden Huber und Handa (1967) keine Kaliberänderungen unter CO₂ Stimulation in der proximalen ACM. Ebenso fanden Aaslid et al. (1991) eine Äquivalenz der Parameter FI und V_{max} bei Hypotension, was ebenso für die Annahme einer Kaliberkonstanz spricht. Einschränkend muss allerdings angeführt werden, dass sich die Annahme einer Kaliberkonstanz der ACM nicht für alle experimentellen Paradigmen aufrecht erhalten lässt. So lassen sich die Ergebnisse dopplersonographischer Untersuchungen während eines Migräneanfalls darauf zurückführen, dass Lumenveränderungen durch vasoaktive Substanzen ausgelöst werden. Ebenso sind die TCD-Veränderungen während der neurokardiogenen Synkope wahrscheinlich auf eine Konstriktion der ACM zurückzuführen (Diehl & Berlit, 1996).

Der sehr hohe Reliabilitätskoeffizient von Folgeuntersuchungen (jeweils nach einer und nach 24 Stunden der Erstuntersuchung), der für V_{mean} der ACM bei r=.95 liegt, spricht ebenso für die Kaliberkonstanz dieser Arterie (Totaro, Marini, Cannarsa & Prencipe, 1992). Schregel (1993) führt zur Annahme einer Kaliberkonstanz der ACM einschränkend an, dass „(...) Veränderungen des Blutdrucks, des Hirndrucks, des Sympathikotonus, die Applikation von Medikamenten (insbesondere Vasodilatoren wie Nitroglyzerin, Halothan und Isofluran) zu Kaliberschwankungen großer Hirnarterien führen“. Somit kann von einer Kaliberkonstanz der ACM ausgegangen werden, da in dem eingesetzten LBPP/LBNP-Paradigma kein diese Annahme limitierender Faktor vorliegt.

Zusammenfassend ermöglicht die Erfassung der maximalen Flussgeschwindigkeit (v_{max}) eine artefaktfreie Aufzeichnung der Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses (CBFV). Zudem kann von Veränderungen der maximalen Blutflussgeschwindigkeit auf Veränderungen des cerebralen Volumens geschlossen werden.

7.5.4 Stichprobe

Die Stichprobe für Studie 5 wurde im Wintersemester 1999/2000 erhoben und weist die in Tabelle 23 dargestellten Charakteristika auf.

Tabelle 23: Stichprobenkennwerte

| Gesamt | Frauen | Männer | Mittleres Alter (Jahre) | Altersspanne (Jahre) |
|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|
| 15 | 10 | 5 | 23.1 | 19-27 |

7.5.5 Versuchsplan

In diesem Versuch wurde das gleiche Design eingesetzt, wie es bereits in den Kapiteln 7.1.2 und 7.2.2 beschrieben wurde: In vier Versuchsphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP) wurden jeweils 16 Winkel in alternierender Reihenfolge auf dem Kippbett vorgegeben, aus denen heraus sich die Versuchspersonen im verdunkelten Raum in die Subjektive Horizontale Position (SHP) mit Hilfe einer Kabelfernbedienung einstellen sollten. Jegliche visuellen Informationen wurden erneut unterbunden, indem die Versuchspersonen eine schwarze Brille trugen und der Versuchsraum vollkommen abgedunkelt wurde.

Die Versuchspläne beider Experimente sind bis auf die Winkelvorgaben identisch. Die Winkelvorgaben in diesem Versuch bewegen sich zwischen 9° und 12° Abweichung von der objektiven waagerechten Position des Kippbetts. Die exakten Winkelvorgaben des Versuches sind im Anhang dargestellt (12.3).

7.5.6 Ergebnisse

7.5.6.1 Thorakales Volumen

Es zeigt sich, dass in der Baseline 1 aufgrund des Liegens nur eine geringe Umverteilung des Blutvolumens stattgefunden hat. Im Vergleich zur präexperimentellen Referenzphase wurden in der Baseline 1 54 ml Blut in den oberen Thorax verschoben. Durch den Überdruck von 30 mmHg (LBPP) wurde die Menge des verschobenen Blutes auf 247 ml erhöht. In der Baseline 2 zeigt sich ein Rückgang des thorakalen Volumens auf -72 ml. Durch den Unterdruck von -30 mmHg (LBNP) konnte ein Volumen von 658 ml aus dem oberen Thorax in die tieferliegenden Segmente gebracht werden (vgl. Abbildung 62).

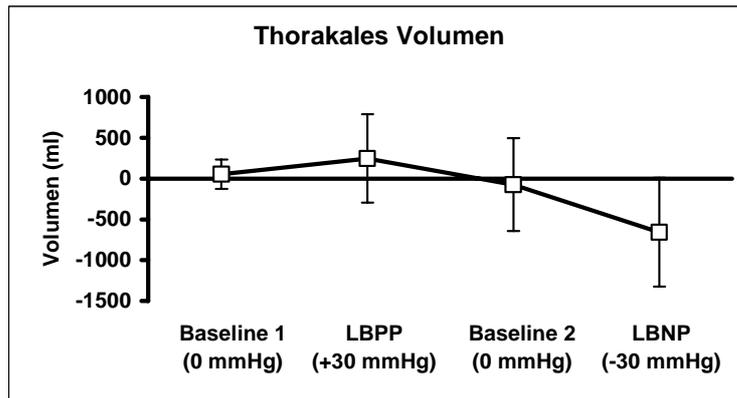


Abbildung 62: Mittelwerte der Volumenveränderungen des oberen Thorax in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=15).

Die in Abbildung 63 dargestellten Differenzwerte der Druckphasen (LBPP und LBNP) zur jeweils vorhergehenden Baseline zeigen, dass durch LBPP 193 ml in den oberen Thorax transportiert werden, während es unter LBNP zu einer Volumenverschiebung von 586 ml aus dem Thorax in den Unterkörper kommt. Die beiden Differenzwerte unterscheiden sich signifikant, wie die Interaktion „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ zeigt ($F_{1,14}=12.61$; $p=.003$; vgl. Tabelle 24).

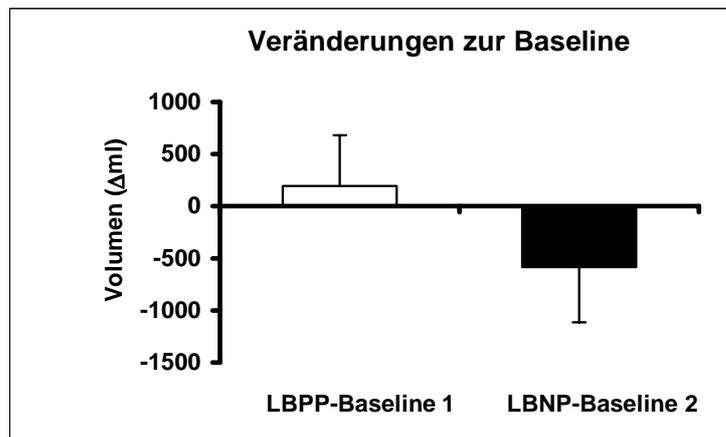


Abbildung 63: Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, n=15).

Tabelle 24: Varianzanalyse und t-Tests für das Volumen des oberen Thorax im Versuch Dopplersonographie, n=15, in ml.

| Phase | Mittelwert (ml) | SD | | | |
|----------------------------------|-----------------|--------|-----------------|-------|-------------|
| Baseline 1 | 54.07 | 179.23 | | | |
| LBPP | 247.92 | 540.55 | | | |
| Baseline 2 | -72.47 | 569.15 | | | |
| LBNP | -658.53 | 667.62 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 7.39 | .017 | | |
| Druck (2) | 1 | 20.59 | <.001 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 12.61 | .003 | | |
| t-Test | Δ (ml) | SD | df | t | p |
| LBPP/Baseline 1 | 193.85 | 487.04 | 14 | 1.54 | .145 |
| LBNP/Baseline 2 | -586.07 | 529.65 | 14 | -4.28 | .001 |

7.5.6.2 Cerebraler Blutfluss

Während des Versuches „Dopplersonographie“ wurde die linksseitige *Arteria cerebri media* (ACM) beschallt. Im folgenden ist das Verhalten der cerebralen Blutflussgeschwindigkeit dargestellt. Basis für diese Analysen sind die Aufzeichnungen der maximalen Flussgeschwindigkeit in der ACM (v_{\max}).

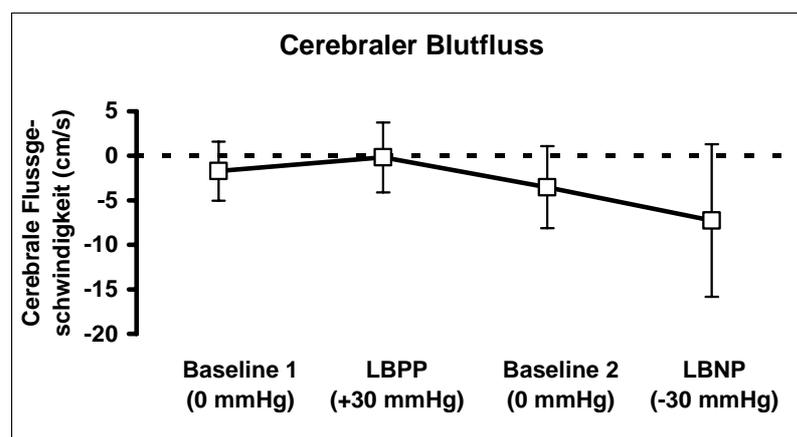


Abbildung 64: Mittelwerte der Veränderungen der cerebralen Blutflussgeschwindigkeit in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=15).

Bei der Auswertung der cerebralen Flussgeschwindigkeit wurden, wie bei der Analyse der Veränderungen des thorakalen Volumens, die Veränderungen in bezug auf die präexperimentelle Referenzphase ausgewertet. Es zeigt sich, dass in allen Phasen des Experiments die cerebrale Blutflussgeschwindigkeit im Mittel unter der Flussgeschwindigkeit der Referenzphase liegt. In der Baseline 1 liegt die Geschwindigkeit bei 1.73 cm/s, in der LBPP-Phase mit 0.19 cm/s nur knapp unter der Flussgeschwindigkeit der Referenzphase. In der Baseline 2 kam es zu einer Absenkung der cerebralen Flussgeschwindigkeit um 3.53 cm/s, in der LBNP-Phase um 7.27 cm/s (vgl. Abbildung 64).

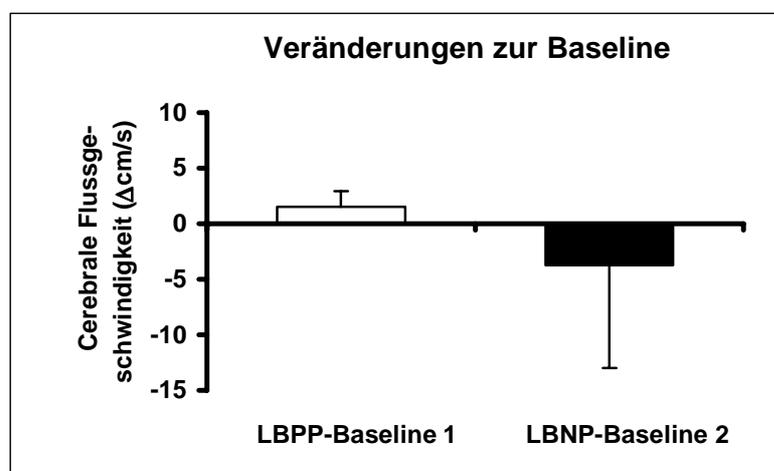


Abbildung 65: Veränderungen der Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, n=15).

Die Differenzen des cerebralen Blutflusses der beiden Druckphasen zu der vorhergehenden Baseline unterscheiden sich um 1.54 cm/s (Differenz LBPP-Baseline 1) bzw. um -3.74 cm/s. Die ANOVA zeigt einen signifikanten Effekt des Faktors Druck (vgl. Tabelle 25). Der Unterschied von 5.28 cm/s zwischen diesen beiden Differenzen ist statistisch nicht signifikant, wie die Interaktion „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ zeigt ($F_{1,14}=3.38$; $p=.087$; vgl. Abbildung 65).

Tabelle 25: Varianzanalyse und t-Tests für die Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses im Versuch Dopplersonographie, n=15, in cm/s.

| Phase | Mittelwert (cm/s) | SD | | | |
|----------------------------------|-------------------|-------|-------------|-------|------|
| Baseline 1 | -1.73 | 3.30 | | | |
| LBPP | -0.19 | 3.93 | | | |
| Baseline 2 | -3.53 | 4.60 | | | |
| LBNP | -7.27 | 8.58 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | .67 | .425 | | |
| Druck (2) | 1 | 13.57 | .002 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 3.38 | .087 | | |
| t-Test | Δ (cm/s) | SD | df | t | p |
| LBPP/Baseline 1 | 1.54 | 5.49 | 14 | 1.08 | .297 |
| LBNP/Baseline 2 | -3.74 | 9.26 | 14 | -1.56 | .140 |

7.5.6.3 SHP

Mittels der Lower Body Positive- und Lower Body Negative Pressure-Methode wurden in den bisherigen Kippbettversuchen zur Gravizeption (Vaitl, Mittelstaedt & Baisch, 1997; Kögel, 1998; Saborowski, 1998) erfolgreich Veränderungen in der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position (SHP) bewirkt. Die Subjektiven Horizontalen Positionen werden in Abbildung 66 und Tabelle 26 dargestellt.

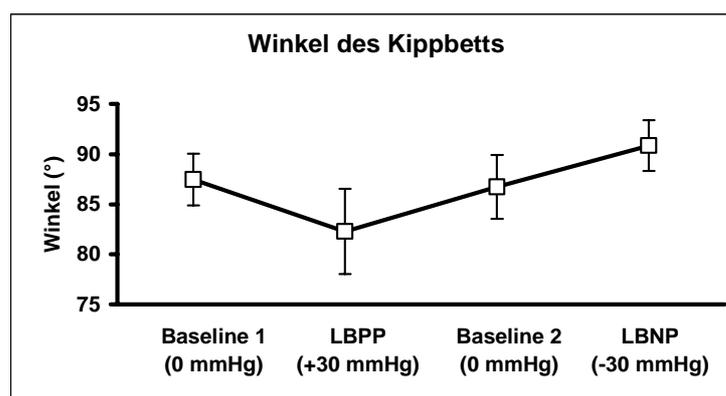


Abbildung 66: Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=15).

Die Versuchspersonen stellen sich in diesem Versuch in der Baseline 1 im Mittel auf 87.5° ein, unter Überdruck (LBPP) auf 82.3° . In der Baseline 2 findet sich ein der Baseline 1 vergleichbarer Mittelwert von 86.7° . In der Unterdrucksituation hingegen stellen die Versuchspersonen sich mit einer Neigung von 90.9° leicht mit dem Kopf nach unten ein.

Die ANOVA zeigt eine signifikante Interaktion der Faktoren „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ ($F_{1,14}=40.61$; $p<.001$), unter LBPP fühlen sich die Versuchspersonen mit dem Kopf nach unten geneigt und kompensieren dies durch eine Einstellung des Kippbetts mit dem Kopf nach unten. Genau das Entgegengesetzte ist unter LBNP zu beobachten: Die Versuchspersonen fühlen sich mit dem Kopf nach oben und stellen sich – wiederum kompensatorisch – auf dem Kippbett mit dem Kopf nach unten ein. Somit bestätigt dieses Experiment wiederum den Einfluss von Über- und Unterdruck auf den Unterkörper auf die Subjektive Horizontale Position.

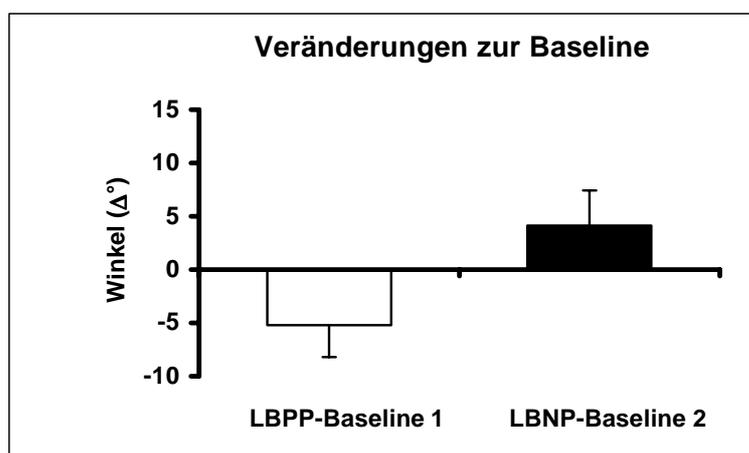


Abbildung 67: Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, $n=15$).

Ein deutliches Bild zeigen auch die Differenzen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline (vgl. Abbildung 67). Unter LBPP stellen sich die Versuchspersonen mit dem Kopf nach oben ein (Differenz: -5.2°), während sie sich unter LBNP im Vergleich zur Baseline 2 deutlich weiter mit dem Kopf nach unten auslenken (Differenz: 4.1°). Die paarweisen Vergleiche zeigen, dass sich sowohl die Differenz der SHP zwischen LBPP und Baseline 1 (LBPP – Baseline 1 = -5.18° , $t_{14}=-6.62$, $p<.001$) als auch die Differenz zwischen LBNP und Baseline 2 (LBNP – Baseline 2 = 4.12° , $t_{14}=4.84$, $p<.001$, vgl. Tabelle 26) signifikant unterscheiden.

Tabelle 26: Varianzanalyse und t-Tests für die Subjektive Horizontale Position im Versuch Dopplersonographie (n=15), in Grad.

| Phase | Mittelwert (°) | | SD | | |
|----------------------------------|--------------------|------|-------|-------|-------|
| Baseline 1 | 87.46 | | 2.59 | | |
| LBPP | 82.28 | | 4.26 | | |
| Baseline 2 | 86.73 | | 3.19 | | |
| LBNP | 90.85 | | 2.54 | | |
| ANOVA | df | | F | p | |
| Druck (2) | 1 | | 65.53 | <.001 | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | | 2.07 | .172 | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | | 40.61 | <.001 | |
| t-Test | $\Delta(^{\circ})$ | SD | df | t | p |
| LBPP/Baseline 1 | -5.18 | 3.03 | 14 | -6.62 | <.001 |
| LBNP/Baseline 2 | 4.12 | 3.30 | 14 | 4.84 | <.001 |

7.5.6.4 Zusammenhänge: Thorakales Volumen, cerebraler Blutfluss und SHP

Das thorakale Volumen und der cerebrale Blutfluss verhalten sich gleichgerichtet (Anstieg des thorakalen Volumens und des cerebralen Blutflusses unter LBPP, Absinken unter LBNP). An dieser Stelle ist zu klären, ob die thorakale Volumenverschiebung oder der cerebrale Blutfluss mehr Varianz der Subjektiven Horizontalen Position aufklären. Zur Klärung dieser Frage wird ein korrelativer Ansatz gewählt: Das thorakale Volumen, der cerebrale Blutfluss und die SHP werden bei jedem Probanden miteinander korreliert. Die einzelnen Korrelationen der 15 Probanden werden anschließend metaanalysiert, um eine mittlere Korrelation zu erhalten. Bei dieser Analyse wird ein Proband als eine Stichprobe mit einem maximalen n von 64 (entspricht der Anzahl von Versuchsdurchgängen mit gültigen Werten) in die Metaanalyse aufgenommen. In der folgenden Tabelle 27 werden die Korrelationen der 15 Probanden über die 64 Versuchsdurchgänge dargestellt. Die Versuchspersonen 5 und 16 wurden aus der Analyse ausgeschlossen, da sie den Versuch nicht in der vollen Länge absolviert haben. Wie Tabelle 27 zeigt, bestehen innerhalb der Probanden z.T. recht hohe Korrelationen zwischen der SHP, dem thorakalen Volumen und dem cerebralen Blutfluss. Bei den meisten Probanden weist die Korrelation von thorakalem Volumen und CBFV eine signifikante Höhe auf. Die Korrelationen der SHP mit den beiden physiologischen Parametern zeigt, dass bei der Korrelation von thorakalem Volumen und SHP mehr signifikante Zusammenhänge auftreten als bei der Korrelation CBFV und SHP (Die Korrelationen zwischen SHP und CBFV bzw. thorakalem Volumen sind negativ, da sich die Versuchspersonen zwar bei erhöhtem thorakalem Volumen und cerebralem Blutfluss weiter

mit dem Kopf nach oben einstellen, dies jedoch mit einer Abnahme des Winkels verbunden ist. Dieser Umstand ist auf die Konvention der Darstellung der Winkel zurückzuführen: 90° bedeutet waagrecht, eine Absenkung auf unter 90° eine Neigung des Kippbetts mit dem Kopf nach oben, eine Erhöhung des Winkel auf über 90° bedeutet eine Kippung nach unten).

Tabelle 27: Korrelation (Pearsons Korrelationskoeffizient) von thorakaler Volumenverschiebung, Veränderung der cerebralen Flussgeschwindigkeit und eingestellter Subjektiver Horizontaler Position für jede Versuchsperson. Basis sind die 64 Versuchsdurchgangs des Versuches (16 in jeder Phase des Experiments: Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP).

| Proband Nr. | Thorakales Volumen/CBFV | | CBFV/SHP | | Thorakales Volumen/SHP | |
|-------------|-------------------------|--------------|----------|--------------|------------------------|--------------|
| | n | r | n | r | n | r |
| 1 | 64 | -.031 | 64 | .100 | 64 | -.518 |
| 2 | 64 | -.073 | 61 | .205 | 61 | -.402 |
| 3 | 64 | .124 | 64 | -.335 | 64 | -.573 |
| 4 | 64 | .452 | 64 | -.556 | 64 | -.561 |
| 6 | 64 | .450 | 61 | -.080 | 61 | -.239 |
| 7 | 64 | .404 | 64 | -.250 | 64 | -.368 |
| 8 | 64 | .473 | 64 | -.340 | 64 | -.141 |
| 9 | 64 | .405 | 64 | -.070 | 64 | -.396 |
| 10 | 64 | .026 | 64 | -.183 | 64 | -.044 |
| 11 | 64 | .118 | 64 | -.052 | 64 | -.425 |
| 12 | 64 | -.474 | 64 | -.164 | 64 | -.217 |
| 13 | 64 | .623 | 64 | -.564 | 64 | -.297 |
| 14 | 64 | -.137 | 48 | -.187 | 48 | -.146 |
| 15 | 64 | .618 | 64 | -.328 | 64 | -.648 |
| 17 | 64 | .397 | 64 | -.190 | 64 | -.473 |
| Metaanalyse | 940 | .228 | 940 | -.170 | 960 | -.363 |

Schwarz unterlegte Zellen: signifikant auf dem 1%-Niveau, **grau** unterlegt: signifikant auf dem 5%-Niveau.

Die Metaanalyse in Tabelle 27 zeigt ein gewichtetes Mittel der Korrelationen von $r = -.36$ zwischen thorakalem Volumen und SHP ($p < .001$). Die gewichtete Korrelation zwischen der Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses der linksseitigen *Arteria cerebri media* und der SHP hingegen beträgt nur $r = -.17$ ($p < .001$). Somit finden sich zwar in beiden Fällen hochsignifikante Beziehungen, das thorakale Volumen klärt aber einen größeren Varianzanteil der SHP auf als die Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses.

7.5.7 Zusammenfassung

Die Untersuchung des cerebralen Blutflusses als Äquivalent des cerebralen Blutvolumens zeigt, ebenso wie das thorakale Volumen, systematische Veränderungen unter LBPP und LBNP. Die Korrelationen zwischen der SHP und dem thorakalen Volumen bzw. dem cerebralen Blutfluss zeigen allerdings, dass das thorakale Volumen weitaus enger mit der SHP in Verbindung steht als der cerebrale Blutfluss in der *A. cerebri media*.

7.6 Studie 6: Subjektive Visuelle Vertikale

7.6.1 Ausgewählte Befunde zur Subjektiven Visuellen Vertikalen

Die Subjektive Visuelle Vertikale (SVV) beschreibt die Einstellung einer Leuchtlinie in vollkommen dunkler Umgebung in ihre lotrechte Position. Die Bestimmung der SVV geht auf Aubert zurück. Er entdeckte in Selbstversuchen, dass in einem ansonsten verdunkelten Raum ein schmaler Streifen Licht nicht vertikal erschien. Diese Beobachtung führte er auf die Kopfneigung zurück (Aubert, 1861). Von verschiedenen Autoren wird diese Beobachtung als Aubert'sches Phänomen bezeichnet (u.a. Nagel, 1898; Feilchenfeld, 1903); diese Bezeichnung ist mittlerweile gängig. In weiteren Versuchen bestätigte sich seine Beobachtung: Je nach Neigungswinkel des Kopfes (Winkel zwischen Hals-Körperachse (Z-Achse) und Kopfachse) wird die SVV unterschiedlich eingestellt. Dies geschieht mit intra- und interindividuell großer Varianz bei großen Neigungswinkeln (Nagel, 1898, Feilchenfeld, 1903, Böhmer, 1997). Dieses Phänomen wird auch als A-Phänomen bezeichnet. Das A-Phänomen bezeichnet die bei starker Kippung eintretende Wahrnehmung einer Leuchtlinie in die zur Körperneigung entgegengesetzten Richtung. Wenn der Kopf oder Körper zur Seite geneigt ist, erscheint eine senkrecht stehende Linie um bis zu 30° oder mehr zur Gegenseite gekippt (Campenhausen, 1993). Eine einzustellende Leuchtlinie wird deswegen nicht auf die physikalische Vertikale, sondern in die Richtung der aktuellen Körperneigung eingestellt.

Bei schwächerer Kippung des Kopfes oder des Körpers tritt das E-Phänomen auf, bei dem es zu einer der Körperneigung entgegengesetzten Einstellung der SVV kommt. Die maximale Abweichung von der physikalischen Vertikalen beim A-Phänomen liegt bei 50° und tritt im Bereich einer Körperneigung von 130-160° auf, die maximale E-Abweichung liegt hingegen nur bei 10° und ist bei einer Körperneigung von 30-60° zu beobachten (vgl. Abbildung 68).

Bei der Bestimmung der SVV werden unterschiedliche Farben der Leuchtlinie, Größen und Abstände zwischen Leuchtlinie und Proband sowie verschiedene Justierungsmöglichkeiten eingesetzt. Eine Standardisierung des Verfahrens steht somit noch aus. Dennoch etabliert sich das Verfahren mittlerweile vor allem im neurologischen Bereich zur Prüfung des visuellen Systems. Hier wird es in der Regel ohne das Herbeiführen einer Körperschräglage eingesetzt und eignet sich auch zur Diagnose einseitiger Störungen des Otolithenapparates (Böhmer, Mast & Jarchow, 1996; Miller, Fregly & Graybiel, 1968) und peripherer vestibulärer Störungen (Böhmer & Rickenmann, 1995; Vibert, Hausler & Safran, 1999).

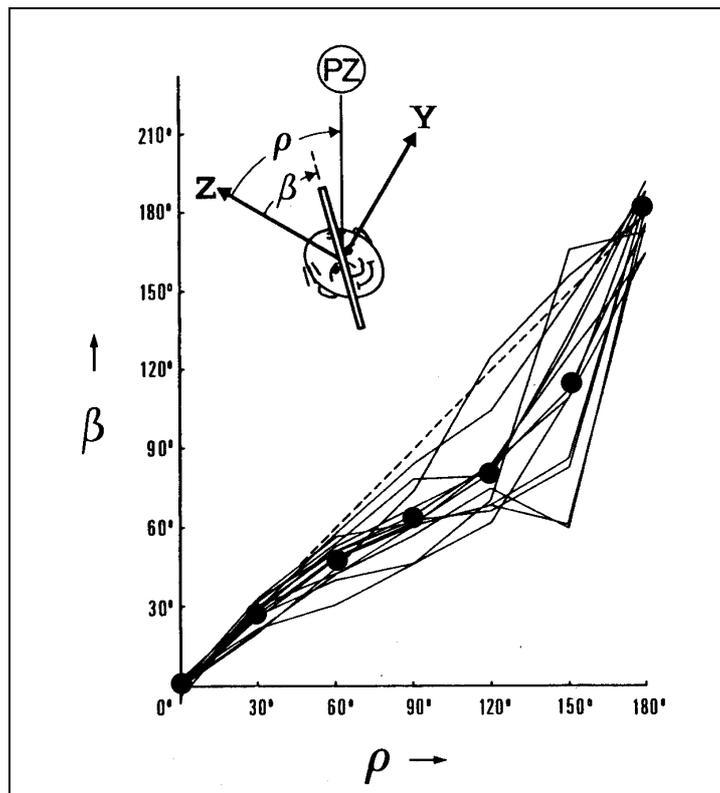


Abbildung 68: Abhängigkeit der SVV von der Körperneigung um die Z-Achse in der Studie von Udo de Haes (1970). Abszisse: Abweichung der Z-Achse von der Physikalischen Vertikalen (in Grad). Ordinate: Abweichung der Leuchtlinie von der Z-Achse. PZ: Physikalische Vertikale (Jede Linie steht für einen Probanden, die punktierte Linie sind die Mittelwerte der Probanden; aus Mittelstaedt, 1988 (modifiziert)).

An der visuellen Wahrnehmung der Lotrechten sind neben dem visuellen System auch die Bogengänge, die Maculaorgane und die Stellungsrezeptoren vor allem im Halsbereich beteiligt. Gesunde, stehende Versuchspersonen stellen die SVV (in der Literatur auch als subjektive Vertikale (SV) bezeichnet) mit maximal 0.6° intraindividuelle Standardabweichung von der Physikalischen Vertikalen (PV) ein. Bei einer Kippung des Körpers auf eine Schräglage von 90° werden hingegen intraindividuelle Standardabweichungen bis zu 4° festgestellt (Böhmer, 1997). In Seitenlage tritt ein systematischer Fehler auf. Stellt man Versuchspersonen in einem schrägste-

henden Raum die Aufgabe, eine helle Linie lotrecht einzustellen, so wird sie in eine Richtung gedreht, die zwischen der Schwerkraftrichtung und den Raumkoordinaten liegt. Manche Menschen richten sich bei der Einstellung der Lotrechten mehr nach der Schwerkraft, andere mehr nach der visuellen Umgebung (wenn diese verfügbar ist; Campenhausen, 1993).

Die Ursachen sowohl für das A- als auch für das E-Phänomen sind bislang ungeklärt. Aubert (1861) erklärt seine Beobachtungen mit der Adaptation der Halsmuskeln. Durch die Adaptation wird die Körperschräglage unterschätzt. Die Komponententheorie erklärt das A-Phänomen durch den Wettstreit zweier Lokalisationstendenzen: Hierbei konkurrieren wahrgenommene Schwerkraftrichtung und das Wissen um die Lage der Vertikalen miteinander (Campenhausen, 1993). Klix (1976) hingegen erklärt das E-Phänomen mit einer nicht vollständigen Kompensation der Körperdrehung durch die Augengegenroll-Bewegung. Durch die zu geringe Augengegenroll-Bewegung entsteht die Abweichung von der Physikalischen Vertikalen. Mittelstaedt (1983a) führte zur Erklärung der Abweichungen der SVV von der physikalischen Vertikalen (PV) den idiotropen Vektor (iV) ein. Der iV ist eine Verrechnungsgröße, die vom Nervensystem bei der Wahrnehmung mitverarbeitet werden soll. Er hat die Richtung der Körperlängsachse und die Länge des Betrags von etwa zwei Fünfteln der Länge des Vektors der physikalischen Vertikale. Die Vektorsumme aus PV und iV ergibt die resultierende Subjektive Vertikale (vgl. Abbildung 69). Die interindividuelle Varianz lässt sich in diesem Modell über individuelle Längenunterschiede des iV erklären. Dieses Modell erlaubt eine sehr gute Vorhersage des Aubert-Phänomens und der Einstellung der Subjektiven Visuellen Vertikalen.

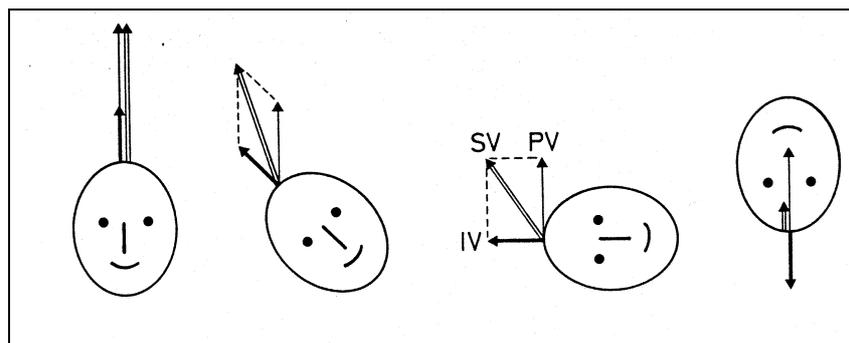


Abbildung 69: iV: Idiotroper Vektor, SV: Subjektive Vertikale (SVV), PV: Physikalische Vertikale (aus von Campenhausen, 1993).

Bischof (1966) sieht die Einstellung der SVV als von drei Größen abhängig. Diese sind der Kopfneigungswinkel, eine Kompensationsgröße (aus peripherem und zentralen Nervensystem) und die Kopflagemeldung. Im Idealfall sind diese drei Größen gleich groß. Sowohl das A- als auch das E-Phänomen fasst Bischof (1966) als Systemmängel auf. Bei im Vergleich zur Kom-

pensationsgröße großer Kopfneigung tritt das A-Phänomen, bei im Vergleich zur Kopfneigung großer Kompensationsgröße hingegen tritt das E-Phänomen auf.

In den bisherigen Versuchen zur Gravizeption (Vaitl et al., 1997; Mittelstaedt, 1996) wurde der Einfluss des visuellen Systems gezielt ausgeschlossen, in dem die Versuche in einem verdunkelten Raum durchgeführt wurden. Zusätzlich trugen die Versuchspersonen eine schwarz ausgekleidete Schwimmbrille. Die Einstellung der SHP erfolgte somit ausschließlich aufgrund propriozeptiver, vestibulärer und gravizeptiver Informationen. Aufgrund der Berichte von Inversionsillusionen, wie sie etwa bei parabolischen Flügen auftreten können (DeHart, 1996, vgl. Kapitel 3.3.2.6), wird bei thorakalen Blutvolumenverschiebungen vermutlich auch das visuelle System beeinflusst.

Die Einstellung der SVV und der SHP basieren nicht auf derselben Referenz (Mittelstaedt, 1983a, 1983b, 1988, 1990, 1995; Mittelstaedt & Glasauer, 1993). Versuchspersonen können sich zwar gut in die SHP einstellen (mittlere Abweichung von $\pm 4.7^\circ$ zur physikalischen Horizontalen), allerdings wird eine leuchtende Linie mit großen Abweichungen von mehr als 20° von der physikalischen Horizontalen eingestellt. Mittelstaedt (1995c) erklärt dies durch eine Unabhängigkeit der SHP vom idiotropen Vektor. Einzig die Otolithen beeinflussen demnach sowohl die Einstellung der SHP als auch der SVV. Zusätzlich ist die Einstellung der SVV noch von Richtung und Länge des idiotropen Vektors, die Einstellung der SHP zusätzlich von dem gravizeptiven System abhängig (ebd.). Schöne und de Haes (1968) zeigten, dass mit zunehmender Seitwärtsneigung der Einfluss der Otolithen auf die Subjektive Visuelle Vertikale geringer und gleichzeitig der Einfluss der Somatorezeptoren stärker wird. Wade (1970) konnte außerdem zeigen, dass die Art der Instruktion keinen Einfluss auf die Einstellung der SVV hatte. Die Neigungen eingestellten Leuchtlinien unterschieden sich weder in der 30° Körperschräglage (rechts und links) noch in der aufrechten Haltung voneinander. Verglichen wurden in diesem Experiment zwei Gruppen; die eine erhielt die Instruktion, die gravitationale Vertikale einzustellen (also die physikalische Vertikale so gut wie möglich zu treffen), während die andere Gruppe die scheinbare Vertikale einstellen sollte (und sich dabei nur auf ihre subjektive Wahrnehmung verlassen sollte).

Insgesamt stellt sich die Einstellung der SVV als etabliertes Verfahren zur Erfassung basaler visueller Verarbeitungsprozesse dar. Die bisherigen Experimente auf dem Kippbett untersuchten ausschließlich die Wahrnehmung der eigenen Körperlage unter Ausschluss visueller Anhaltspunkte. Mit Hilfe eines geeigneten Verfahrens soll nun untersucht werden, ob visuelle Wahrnehmungsleistungen durch das gravizeptive System ebenso beeinflusst werden wie die Lagewahrnehmung. Insbesondere die Eigenschaft der Methode der SVV, einen visuell dargebotenen Stimulus auszurichten, lässt einen Einsatz des Verfahrens im Rahmen der Gravizeptionsforschung als angebracht erscheinen. Im Falle eines Effekts des Über- und Unterdrucks auf die

Einstellung der SVV muss eine weitergehende Beeinflussung der Orientierung durch das gravizeptive System diskutiert werden.

7.6.2 Stichprobe

Die Stichprobe für Studie 6 wurde im Sommersemester 2000 erhoben und weist die in Tabelle 28 dargestellten Charakteristika auf.

Tabelle 28: Stichprobenkennwerte

| Gesamt | Frauen | Männer | Mittleres Alter (Jahre) | Altersspanne (Jahre) |
|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|
| 28 | 18 | 10 | 25.8 | 20-34 |

7.6.3 Stimulusdarbietung und Versuchsplan

In der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchung zur Bestimmung der SVV unter verschiedenen Druckbedingungen wurden die Versuchspersonen instruiert, die Leuchtlinie so lange einzustellen, bis sie meinten, dass die Linie senkrecht steht (vgl. Anhang 12.2.2). Die rote Leuchtlinie mit einer Länge von 14 cm wurde in einem Abstand von 3.20 Metern zur Versuchsperson auf einem schrägstehenden Monitor dargeboten (um kein Raster zur senkrechten Ausrichtung der Leuchtlinie zur Verfügung zu stellen). Weiterhin wurde die Bestimmung der SVV in einem Zeitraum von etwa 20 Minuten vorgenommen, um eine Verzerrung der Ergebnisse, wie sie bei der dreißigminütigen Untersuchung von Dubs (1997) beobachtet wurden, zu vermeiden. Auf Adaptationseffekte dieser Art hat bereits Nagel (1898) hingewiesen. Eine Fixierung des Kopfes durch ein Beißgestell, wie sie in vielen Untersuchungen vorgenommen wird (etwa Mittelstaedt, 1988), wurde nicht durchgeführt, da Messungen mit frei beweglichem Kopf sowohl eine bessere Reproduzierbarkeit als auch geringere Abweichungen vom individuellen Mittel zeigten (Dubs, 1997). In dem Versuch zur Bestimmung der Subjektiven Visuellen Vertikalen wurde ein der

Tabelle 4 entsprechender Versuchsablauf realisiert. Statt der Einstellung der SHP hatten die Versuchspersonen insgesamt 40 Leuchtlinien (10 in jeder Experimentalphase) einzustellen. Die Länge einer Experimentalphase richtete sich nach der Zeit, die die Versuchsperson zur Einstellung benötigte. Während der ganzen Versuchszeit befand sich das Kippbett in waagerechter

Stellung. Zwischen den einzelnen Experimental-Phasen wurde in dem Versuchsraum das Licht eingeschaltet, um der Dunkeladaptation der Versuchspersonen entgegenzuwirken und somit eventuell vorhandene minimale Lichteinstreuungen nicht zu einer möglichen Störquelle werden zu lassen. Die Versuchspersonen gaben nach dem Versuch übereinstimmend an, während der Einstellung der SVV keinerlei Orientierung durch visuelle Umgebungsmerkmale zur Verfügung gehabt zu haben.

7.6.4 Ergebnisse

7.6.4.1 Thorakales Volumen

Die in dem Versuch SVV durch die LBPP/LBNP-Methode erzielten thorakalen Blutvolumenverschiebungen sind in Abbildung 70 dargestellt. Es zeigt sich, dass im Vergleich zur präexperimentellen Referenzphase in der Baseline-Phase 1 203 ml weniger Blut im Thorax waren, unter Überdruck (LBPP) reduzierte sich dieser Betrag auf 172 ml. In der Baseline-Phase 2 befanden sich 161 ml weniger Blut im Thorax, unter Unterdruck (LBNP) vergrößerte sich die Volumenverschiebung aus dem Thorax hinaus auf 1100 ml (vgl. Abbildung 70).

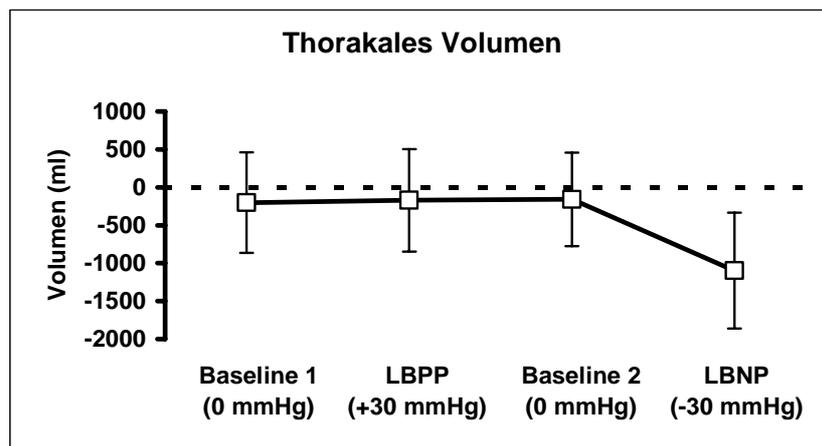


Abbildung 70: Mittelwerte der Volumenveränderungen des oberen Thorax in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=23).

Die ANOVA zeigt eine signifikante Interaktion der Faktoren „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ ($F_{1,21}=16.72$, $p<.001$, vgl. Tabelle 29). Dementsprechend gestalten sich auch die Differenzen der Druckphasen zu den vorhergehenden Baseline-Phasen. Unter LBPP wird nur die

geringe Menge von knapp über 30 ml Blut in den oberen Thorax verschoben ($t_{22}=.173$, $p=.864$). Unter LBNP hingegen werden 939 ml aus dem oberen Thorax in die unteren Körperregionen umverteilt ($t_{22}=-5.72$, $p<.001$, vgl. Abbildung 71 und Tabelle 29).

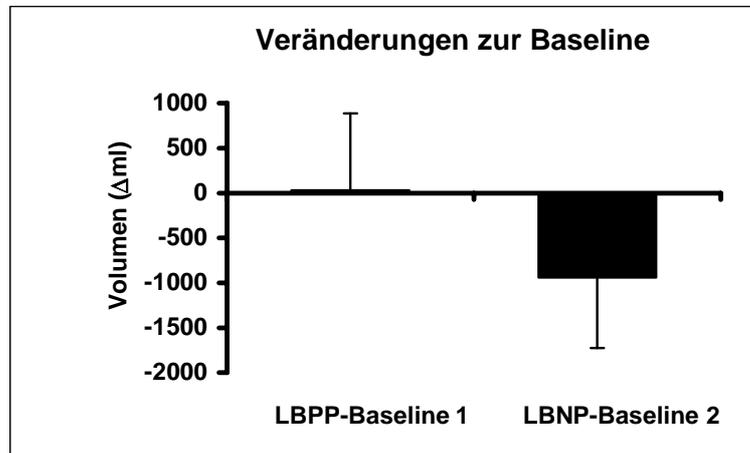


Abbildung 71: Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind die Standardabweichungen, $n=23$).

Tabelle 29: Varianzanalyse und t-Tests für das Volumen des oberen Thorax im Versuch zur Bestimmung der subjektiven visuellen Vertikalen, $n=23$, in ml.

| Phase | Mittelwert (ml) | | SD | | |
|----------------------------------|-----------------|--------|--------|-----------------|-----------------|
| Baseline 1 | -203.39 | | 663.86 | | |
| LBPP | -172.54 | | 674.76 | | |
| Baseline 2 | -161.15 | | 617.62 | | |
| LBNP | -1100.16 | | 763.68 | | |
| ANOVA | df | | F | p | |
| Druck (2) | 1 | | 14.46 | .001 | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | | 13.49 | .001 | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | | 16.72 | <.001 | |
| t-Test | Δ(ml) | SD | df | T | P |
| LBPP/Baseline 1 | 30.85 | 854.88 | 22 | .173 | .864 |
| LBNP/Baseline 2 | -939.00 | 787.13 | 22 | -5.72 | <.001 |

7.6.4.2 SVV

Zur Untersuchung des Einflusses der thorakalen Blutvolumenverschiebung auf das visuelle System war in dem Versuch SVV eine rote Leuchtlinie aus alternierenden Voreinstellungen von den Versuchspersonen senkrecht einzustellen. Hierbei hatte der kleine weiße Abschnitt der Leuchtlinie nach oben zu zeigen (vgl. Anhang 12.6). Die hierbei vorgenommenen Einstellungen sind in Abbildung 72 dargestellt. In Baseline 1 wird die Leuchtlinie auf 76.25° eingestellt, während sie unter LBPP von der Perspektive der Versuchsperson weiter nach rechts ausgelenkt wird (90° entspricht einer Einstellung in der physikalischen Vertikalen, d.h. in der objektiven lotrechten Position). In der Baseline 2 hingegen wird die Leuchtlinie vergleichbar mit der Baseline 1 auf 75.75° und in der LBNP-Phase auf eine Neigung von 77.51° justiert.

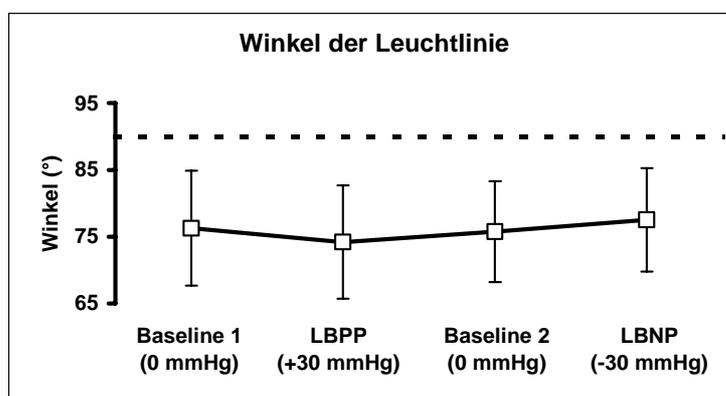


Abbildung 72: Eingestellte Subjektive Visuelle Vertikale in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=28).

Die ANOVA zeigt eine signifikante Interaktion der Faktoren „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ ($F_{1,27} = 7.96$, $p = .009$), dies zeigt an, dass unter LBPP die Leuchtlinie leicht nach links geneigt wahrgenommen wird und deswegen kompensatorisch nach rechts eingestellt wird, um einen vertikalen Eindruck zu haben. Das Entgegengesetzte gilt für LBNP.

Die Differenzen der Druckphasen zur vorhergehenden Baseline-Phase sind in Abbildung 73 dargestellt. Unter LBPP wird die SVV im Vergleich zur Baseline 1 um 2.06° ($t_{27} = -2.16$, $p = .040$) weiter nach rechts ausgelenkt, während sie unter LBNP im Vergleich zur Baseline 2 um 1.75° weiter nach links eingestellt wird ($t_{27} = 1.91$, $p = .067$, vgl. Abbildung 73 und Tabelle 30).

Die Grafik (Abbildung 74) fasst die gefundenen Effekte zusammen. In den beiden Baseline-Phasen wird die Leuchtlinie, wie es sich aufgrund des Aubert-Phänomens vorhersagen lässt, in die Richtung der Körperschräglage eingestellt. Der Überdruck (LBPP) führt im Vergleich zur

Baseline zu einer deutlicheren Einstellung der SVV in Richtung der Körperschräglage. Unter Unterdruck hingegen wird die SVV mehr in Richtung der physikalischen Vertikalen eingestellt.

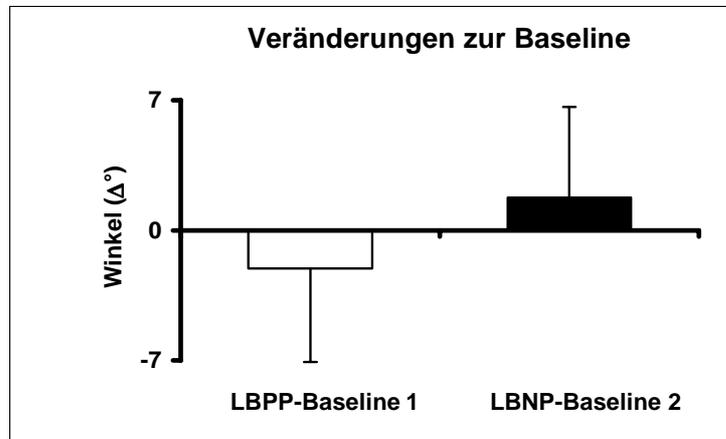


Abbildung 73: Veränderungen der Subjektiven Visuellen Vertikalen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind Standardabweichungen, n=28).

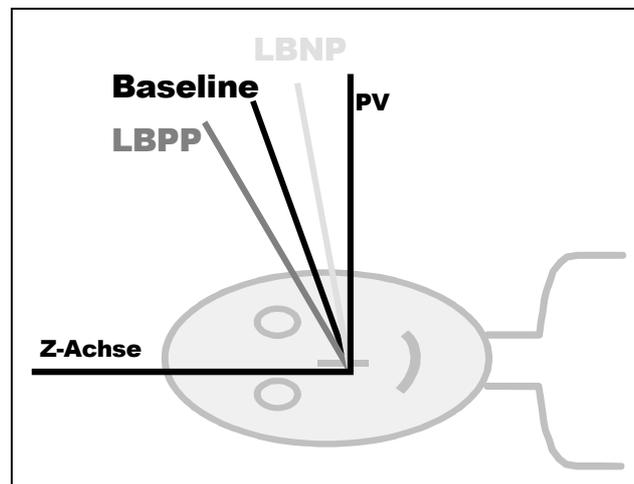


Abbildung 74: Effekte von LBPP und LBNP im Vergleich zu den Baseline-Bedingungen (Baseline 1 und Baseline 2) auf die Subjektive Visuelle Vertikale (PV: Physikalische Vertikale).

Tabelle 30: Varianzanalyse und t-Tests für die Einstellung der SVV, n=28, in Grad.

| Phase | Mittelwert | SD | | | |
|----------------------------------|------------|------|-------------|-------|-------------|
| Baseline 1 | 76.25 | 8.60 | | | |
| LBPP | 74.20 | 8.48 | | | |
| Baseline 2 | 75.75 | 7.54 | | | |
| LBNP | 77.51 | 7.74 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Druck (2) | 1 | 1.34 | .258 | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 0.05 | .821 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 7.96 | .009 | | |
| t-Test | Δ | SD | df | t | p |
| LBPP/Baseline 1 | -2.05 | 5.03 | 27 | -2.16 | .040 |
| LBNP/Baseline 2 | 1.76 | 4.87 | 27 | 1.91 | .067 |

7.6.5 Zusammenfassung

Dieser Versuch zeigt bei den Veränderungen des thorakalen Volumens sehr geringe Veränderungen während der LBPP-Phase (31 ml Volumenverschiebung im Vergleich zur Baseline 1), die Volumenveränderungen der drei verbleibenden Phasen sind erwartungsgemäß, insbesondere unter LBNP wurde eine Volumenverschiebung aus dem thorakalen Bereich hinaus von 1100 ml berechnet. Die Einstellung der SVV zeigt einen deutlichen Effekt von LBPP und LBNP. Im Vergleich zu den Baselines wird unter LBPP die SVV weiter nach rechts, unter LBNP weiter nach links eingestellt.

7.7 Studie 7: Zusammenfassung von vier Stichproben

7.7.1 Stichprobe

Bei der folgenden Analyse wird auf die Daten aus den Studien 2, 5 und 6 sowie der Arbeit von Saborowski (1998) zurückgegriffen. In diesen vier Versuchen wurden jeweils 4 Versuchsphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP) in der gleichen Reihenfolge und mit gleichen Drücken absolviert. Somit können die Daten zusammengefasst werden. Insgesamt liegen somit von 88 Versuchspersonen Daten über die thorakale Volumenverschiebung und von 65 Versuchspersonen über die Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position vor (die Verringerung der Stichprobengröße bei der SHP ergibt sich daraus, dass in Studie 6 eine Leuchtlinie und nicht die SHP eingestellt wurde).

7.7.2 Versuchsplan

Der Versuchsplan entspricht dem Versuchsplan, wie er in Kapitel 7.1.2 vorgestellt wurde. In vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2 und LBNP) wurden jeweils 16 Winkel vorgegeben, aus denen heraus sich die Versuchspersonen mit Hilfe einer Fernbedienung auf dem Kippbett unter Ausschluss visueller Informationen in die SHP einstellen mussten.

7.7.3 Ergebnisse

7.7.3.1 Thorakales Volumen

Die thorakale Volumenverschiebung in dem 88 Personen umfassenden Datensatz stellt sich folgendermaßen dar: In der Baseline 1 befinden sich 92 ml weniger Flüssigkeit im oberen Thorax als in der präexperimentellen Referenzphase, unter LBPP sind es nur noch 11 ml. In der Baseline 2 kommt es zu einer Abnahme von 164 ml und bei LBPP von 1118 ml (vgl. Abbildung 75). Die ANOVA zeigt einen Interaktionseffekt „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“

($F_{1,87}=111.80$, $p<.001$). Der Vergleich der Druckphasen mit den Baseline-Phasen zeigt, dass unter LBPP im Vergleich zur Baseline 1 fast 87 ml Volumen in den oberen Thorax verschoben wurden ($t_{87}=1.44$, $p=.155$). Die Differenz zwischen LBNP und Baseline 2 beträgt -954 ml ($t_{87}=-13.49$, $p<.001$; vgl. Abbildung 76 und Tabelle 31).

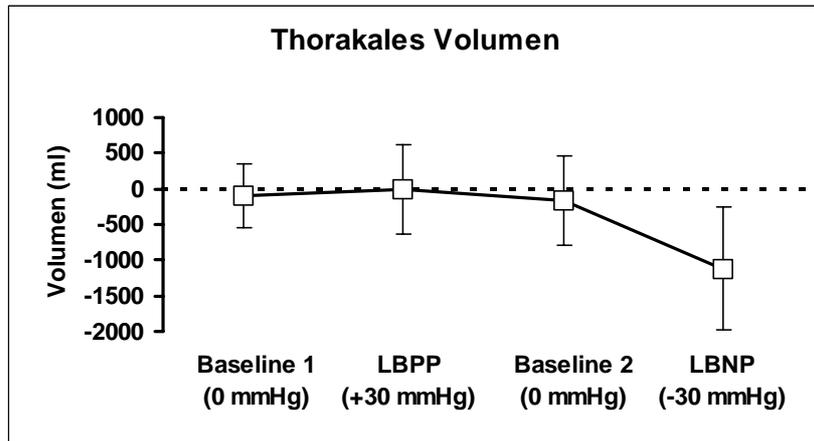


Abbildung 75: Mittelwerte der Volumenveränderungen des oberen Thorax in den vier Phasen der Experimente (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=88).

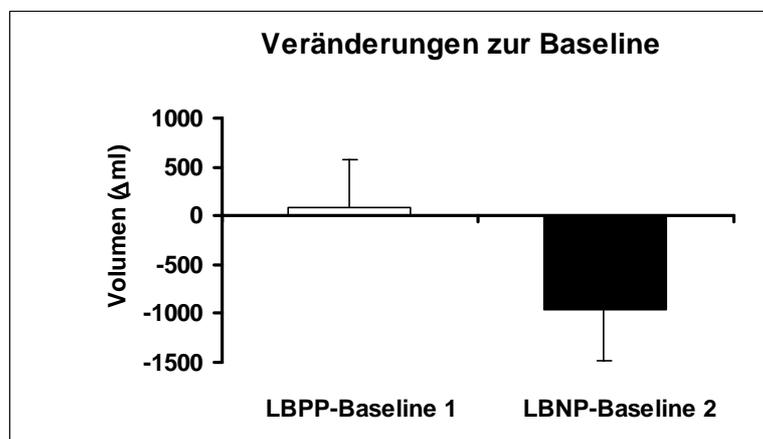


Abbildung 76: Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind die Standardabweichungen, n=88).

Tabelle 31: Varianzanalyse und t-Tests für das Volumen des oberen Thorax, n=88, in ml.

| Phase | Mittelwert | SD | | | |
|----------------------------------|---------------|--------|-------|--------|-------|
| Baseline 1 | -91.66 | 445.62 | | | |
| LBPP | -10.89 | 629.01 | | | |
| Baseline 2 | -164.41 | 624.87 | | | |
| LBNP | -1117.99 | 855.43 | | | |
| ANOVA | df | F | p | | |
| Druck (2) | 1 | 91.413 | <.001 | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 86.362 | <.001 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 111.80 | <.001 | | |
| t-Test | Δ (ml) | SD | df | t | p |
| LBPP/Baseline 1 | 90.65 | 589.08 | 86 | 1.44 | .155 |
| LBNP/Baseline 2 | -930.36 | 643.22 | 86 | -13.49 | <.001 |

7.7.3.2 SHP

Die Auswertung der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett zeigt, dass in der Baseline 1 ein Winkel von 87.64°, in der LBPP-Phase von 82.84°, in der Baseline 2 von 87.86° und in der LBNP-Phase von 91.61° eingestellt wurde (vgl. Abbildung 77).

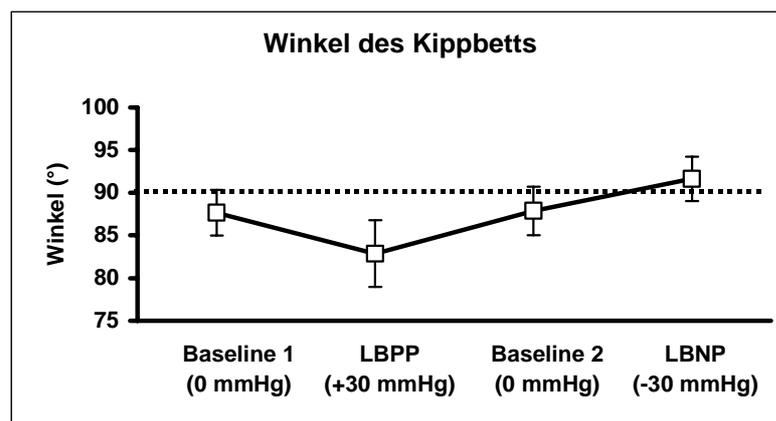


Abbildung 77: Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=65).

Durch den Interaktionseffekt „Druck“ x „Experimentelle Bedingung“ ($F_{1,64}=224.43$, $p<.001$) bestätigt die ANOVA wiederum das Kompensationsmodell: Unter LBPP fühlten sich die Probanden mit dem Kopf nach unten geneigt und stellten sich mit dem Kopf nach oben ein, um sich waagrecht zu fühlen. Unter LBNP hingegen fühlten sie sich mit dem Kopf nach oben geneigt und kompensierten dies durch eine Einstellung des Kippbetts mit dem Kopf nach unten, um sich waagrecht zu fühlen. Die Differenz von LBPP zur Baseline 1 beträgt -4.77° ($t_{64}=-13.25$, $p<.001$), die Differenz zwischen LBNP und Baseline 1 beträgt 3.82° ($t_{64}=10.84$, $p<.001$, vgl. Abbildung 78 und Tabelle 32).

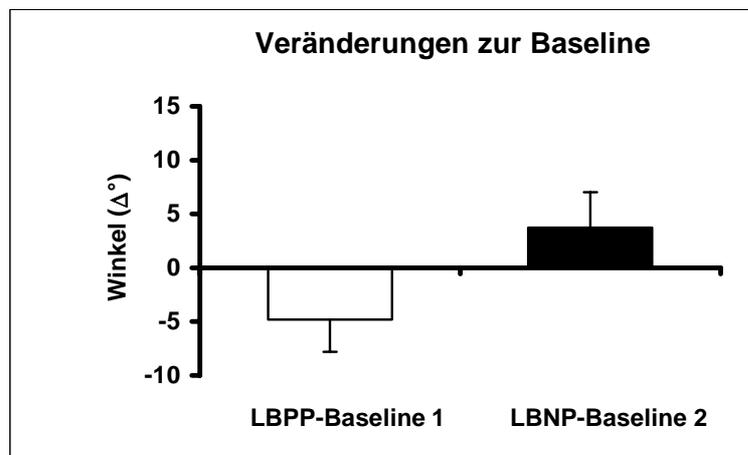


Abbildung 78: Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind die Standardabweichungen, $n=65$).

Tabelle 32: Varianzanalyse und t-Tests für die Einstellung der SHP, $n=65$, in Grad.

| Phase | Mittelwert (°) | SD | | | |
|----------------------------------|----------------|--------|-------|--------|-------|
| Baseline 1 | 87.64 | 2.68 | | | |
| LBPP | 82.84 | 3.91 | | | |
| Baseline 2 | 87.87 | 2.85 | | | |
| LBNP | 91.61 | 2.62 | | | |
| ANOVA | Df | F | p | | |
| Druck (2) | 1 | 288.30 | <.001 | | |
| Experimentelle Bedingung (2) | 1 | 5.08 | .028 | | |
| Druck x Experimentelle Bedingung | 1 | 224.43 | <.001 | | |
| t-Test | Δ(°) | SD | Df | T | p |
| LBPP/Baseline 1 | -4.77 | 2.91 | 64 | -13.25 | <.001 |
| LBNP/Baseline 2 | 3.82 | 2.84 | 64 | 10.84 | <.001 |

7.7.4 Zusammenfassung

Die in Studie 7 zusammengefassten Ergebnisse zeigen einen sehr stabilen Effekt der LBPP/LBNP-Bedingungen auf die Einstellungen der SHP. Hinsichtlich der thorakalen Volumenverschiebungen zeigen sich unter LBPP nur geringe Veränderungen, die Veränderungen unter LBNP hingegen stellen sich erwartungsgemäß ein.

8 Diskussion und Ausblick

8.1 Diskussion der Studien

Die Lagewahrnehmung ist eine der zentralen Voraussetzungen für das aufrechte Leben des Menschen. Um ein stabiles Gleichgewicht zu erhalten, muss ständig gezielte Muskelarbeit verrichtet werden, um das Skelett in einer senkrechten Position zu halten. Die zur motorischen Steuerung notwendigen Informationen werden aus der Lagewahrnehmung gewonnen. Diese wiederum beruht auf dem Input verschiedener sensorischer Systeme, deren Informationen an entsprechender Stelle integriert werden. Die sensorischen Systeme, deren Informationen zur Lagewahrnehmung verarbeitet werden, sind das Vestibularorgan, das visuelle System und die Propriozeption (Schmidt & Thews, 1993; Silbernagl & Despopoulos, 1991; DeHart, 1996; Goldstein, 1997). Das Vestibularorgan ist insbesondere über die Otolithen in der Lage, die auf den Körper einwirkende Schwerkraftichtung festzustellen. Die Zilien der Otolithen werden bei entsprechender Beschleunigung abgeschert und erfahren so ihre adäquate Reizung. Das visuelle System generiert über Konvergenzwinkel, Akkomodationsgrad und Querdisparation Informationen über die Richtung und die Abstände von Objekten im Raum und liefert auf diesem Wege ebenfalls Lageinformationen. Weiterhin trägt die Mechanorezeption zur Lagewahrnehmung bei. So registrieren kutane Druckrezeptoren etwa den Druck unter den Fußsohlen. Die Propriozeption registriert über Rezeptoren in Sehnen, Gelenken und Muskeln die Stellung der Glieder zueinander und liefert weitere Lageinformationen, die zur Lagewahrnehmung verarbeitet werden. Dass diese drei Rezeptorsysteme nicht ausreichen, um die Lagewahrnehmung hinreichend erklären zu können, zeigen eine Reihe experimenteller Untersuchungen, die zum Teil schon Ende des 18. Jahrhunderts durchgeführt wurden. Insbesondere bei der Untersuchung labyrinthloser Tiere (u.a. Magnus, 1924; Trendelenburg, 1906) zeigte sich, dass Stellreflexe auch ohne Labyrinth ausgelöst werden können. Im Humanbereich finden sich ebenfalls Beobachtungen und Untersu-

chungen, die mit der Funktionsweise der bekannten rezeptiven Systeme der Lagewahrnehmung (Visuelles System, Vestibularorgan und Propriozeption) nicht zu erklären sind. Insbesondere die Zentrifugenexperimente von Mittelstaedt (1992, 1996) zeigen, dass neben den Otolithen noch ein weiteres Sinnessystem existieren muss, das in der Lage ist, Änderungen der Schwerkraft wahrzunehmen. Er legte Versuchspersonen in seitlicher Lage auf einen Schlitten einer Zentrifuge und bat sie, sich auf einem Schlitten in ansonsten vollkommen dunkler Umgebung mit Hilfe einer Fernbedienung so einzustellen, dass sie sich waagrecht fühlten. Würden nur die Otolithen Schwerkraft wahrnehmen, so müssten sich die Versuchspersonen mit ihrer Binauralachse (auf der die Otolithen liegen) genau über der Zentrifugalachse einstellen, um sich waagrecht zu fühlen. Nur in dieser Position werden die Sinneszellen der Otolithen, die Kinozilien, nicht abgeschert. Da die Versuchspersonen sich allerdings auf eine Position einstellten, in der sie mit dem Oberkörper über der Zentrifugalachse standen, wird ein weiteres System zur Schwerkraftdetektion postuliert. Da durch die Zentrifugen-Rotation das kardiovaskuläre System beeinflusst wird (Verschiebung der Masse des Blutvolumens vom Oberkörper in den Unterkörper) und sich im Vorfeld bereits Hinweise auf den möglichen Einfluss des kardiovaskulären Systems ergaben (vgl. Mittelstaedt, 1996) wurde von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) ein Experiment zur gezielten Untersuchung von Blutvolumenverschiebung und Lagewahrnehmung durchgeführt. Auf einem Kippbett wurden die Versuchspersonen entlang ihrer z-Achse in streng alternierende Winkel voreingestellt (d.h. Kopf-oben Position wechselte mit Kopf-unten Position ab). Unter Ausschaltung visueller Hinweisreize war es Aufgabe der Versuchspersonen, sich in die Position einzustellen, die sie als waagrecht empfanden (Subjektive Horizontale Position, SHP). Mit Hilfe einer den Unterkörper umschließenden Druckkammer war es möglich, Über- und Unterdruck auf den Unterkörper auszuüben (Lower Body Positive Pressure, LBPP und Lower Body Negative Pressure, LBNP) und hiermit gezielt Blutvolumenverschiebungen zu induzieren (LBPP sollte zu einer Zunahme des thorakalen Volumens, LBNP zu einer Abnahme führen). In vier Experimental-Phasen (Baseline 1 (kein Druck), LBPP (+30mmHg), Baseline 2 (kein Druck) und LBNP (-30mmHg)) wurden jeweils 16 Winkel vorgegeben, so dass von jeder Versuchsperson insgesamt 64 SHP vorlagen. Zur Untersuchung der tatsächlich erzielten Umverteilung des Blutvolumens wurde auf das Verfahren der Impedanzplethysmographie in Verbindung mit anthropometrischen Messungen zurückgegriffen. Dieses Verfahren geht auf Montgomery (1987) zurück. Mit Hilfe eines hochfrequenten Wechselstroms, der an das interessierende Körpersegment angelegt wird, und der Ableitung der Impedanz dieses Segments lassen sich Rückschlüsse auf die Richtung der Volumenverschiebung ziehen, da bei steigender Impedanz weniger Blut im untersuchten Segment vorhanden sein muss (da Blut in Relation zu den anderen, primär festen Bestandteilen sehr gut leitet). Umgekehrt gilt, dass bei fallender Impedanz mehr Blut im Segment vorhanden sein muss. Das Experiment von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) zeigt, dass hämodynamische Veränderungen mit einer veränderten Lagewahrnehmung

einhergehen. Im Vergleich zu den vorhergehenden Baselines, in denen kein Über- bzw. Unterdruck in der Druckkammer herrschte, stellen sich die Versuchspersonen unter Überdruck mit dem Kopf nach oben ein, während sie sich in der Unterdrucksituation mit dem Kopf nach unten einstellen. Die applizierten Drücke provozieren folgende Effekte: Bei Überdruck wird Blut in den oberen Thorax und bei Unterdruck wird Blut aus dem Thorax in den Unterkörper verschoben. Somit liegt ein Erklärungsmodell nahe, dass von der Physiologie der normalen, aufrechten Position ausgeht. Hierbei befindet sich relativ viel Blut in den Beinen. Experimentell entspricht dies der Unterdrucksituation, bei der die Blutvolumen aus dem Thorax in die untere Körperhälfte verschoben wird. Da sie sich bei dieser Umverteilung des Blutvolumens eher aufrecht fühlen, stellen sie das Kippbett kompensatorisch mit dem Kopf nach unten ein, um sich in einer waagerechten Position zu fühlen. Genau das entgegengesetzte gilt für die Überdrucksituation: Durch erhöhtes Blutvolumen im oberen Thorax fühlen sich die Versuchspersonen eher mit dem Kopf nach unten geneigt (ein dem aufrechten Stehen entgegengesetzter physiologischer Zustand hinsichtlich der Blutvolumenverteilung im Körper) und stellen sich auf dem Kippbett mit dem Kopf - wiederum kompensatorisch - nach oben ein, um sich waagrecht zu fühlen. Mit dem von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) in Seewiesen durchgeführten Versuch lagen nun erste Hinweise darauf vor, dass das hämodynamische System über die Verteilung des Blutvolumens innerhalb des menschlichen Körpers tatsächlich an der Lagewahrnehmung beteiligt sein könnte. In der Replikationsstudie von Saborowski (1998) fanden sich vergleichbare Befunde wie in dem Kippbettversuch von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997). In beiden Studien zeigte sich eine deutlich positive Korrelation zwischen verschobenem thorakalen Volumen und Subjektiver Horizontaler Position (bei $r=.35$), so dass ein Einfluss der Blutvolumenverschiebung im thorakalen Bereich auf die Lagewahrnehmung zu bestehen scheint, die über das postulierte gravizeptive System vermittelt wird.

Die vorliegende Arbeit widmet sich weitergehenden Aspekten des Einflusses von Über- und Unterdruck und der damit einhergehenden Blutvolumenverschiebungen auf die Lagewahrnehmung und das visuelle System. Hierzu wurden sowohl verschiedene Versuche durchgeführt als auch auf Daten bereits abgeschlossener Arbeiten zurückgegriffen (Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997; Kögel, 1998; Saborowski, 1998). In Studie 1 (Kögel, 1998) sollte untersucht werden, wie stabil die Effekte von LBPP und LBNP sind. Die Stabilität der Effekte von LBPP und LBNP sind eine Voraussetzung für die weitergehende Untersuchung des gravizeptiven Systems. Es zeigte sich, dass insbesondere die Einstellungen der SHP zwischen den beiden Messzeitpunkten hoch miteinander korrelieren. Die thorakalen Volumenveränderungen hingegen zeigen einen geringeren Zusammenhang zwischen den beiden Messzeitpunkten. Somit sind insbesondere die Einstellungen der SHP, in geringerem Umfang auch die thorakalen Volumenverschiebungen, stabile Effekte der LBPP/LBNP-Untersuchung.

Die Studie 2 untersuchte den Effekt der Größe der Auslenkungen von dem Kippbett auf die SHP und versucht, die zwischen den Gravizeptionsexperimenten von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) und Saborowski (1998) gefundenen Differenzen aufzuklären. Zusätzlich wurde in diesem Versuch nach der Einstellung der SHP ein kategoriales Sicherheitsurteil abgefragt, um die Sicherheit der vorgenommenen Einstellungen systematisch erfassen zu können. Die Versuchspersonen erfuhren in Studie 2 größere Auslenkungen als in den vorherigen Gießener Gravizeptionsstudien, die maximale Auslenkung betrug $\pm 20^\circ$ von der objektiven waagerechten Position des Kippbetts. Insgesamt 25 Probanden wurden in diesem Versuchsdesign untersucht und mit den Daten von 40 Probanden verglichen, die kleine Auslenkungen des Kippbetts erfahren hatten. Es zeigt sich, dass sich die eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen zwischen den großen und den kleinen Auslenkungen des Kippbetts nur minimal unterscheiden. Die eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen unterschieden sich zwischen großer und kleiner Auslenkung um maximal 1.2° in der Baseline 2, unter LBPP betrug die Differenz etwa 0.5° und die Einstellungen unter LBNP waren identisch. Somit sind die Unterschiede zwischen beiden Stichproben (Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997 und Saborowski, 1998), wie sie in den bisherigen Untersuchungen gefunden wurden, nicht auf die unterschiedlich großen Auslenkungen zurückzuführen, da diese keinen Einfluss auf die eingestellte SHP haben.

In den Versuchen zur Gravizeption äußerten die Versuchspersonen immer wieder, dass ihnen insbesondere während der Druckphasen (LBPP/LBNP) die Einstellung der SHP schwer gefallen sei. Es sollte daher die Frage beantwortet werden, inwieweit systematische Unsicherheiten bei der Einstellung der SHP während des Versuches auftreten. Während des Versuchs Winkelvorgabe wurden die Versuchspersonen gebeten, jeweils im unmittelbaren Anschluss an eine von ihnen vorgenommene Einstellung des Kippbetts in die SHP ein Sicherheitsurteil zwischen 1 und 11 abzugeben, wobei die 1 für eine sehr unsichere und die 11 für eine sehr sichere Einstellung steht. Die Analyse der Kategorialurteile zeigt deutliche Unterschiede zwischen den Baseline-Phasen und den Druckphasen. In den Baseline-Phasen können die Versuchspersonen subjektiv eine sicherere Einstellung vornehmen als in den Druckphasen. Die Sicherheitsurteile der Druckphasen unterschieden sich deutlich von denen der vorhergehenden Baseline-Phasen, die Differenz liegt jeweils über einer Einheit (Skala von 1 bis 11). Somit nehmen die Versuchspersonen die Einstellung der SHP in den beiden Druckphasen (LBPP und LBNP) mit geringerer Sicherheit vor als in den beiden Baseline-Phasen (Baseline 1 und Baseline 2). Dies könnte bedeuten, dass in den Druckphasen ein größerer Indifferenzbereich für die wahrgenommene waagerechte Lage besteht als in den Baseline-Phasen. Dies müsste sich in größeren Standardabweichungen der Subjektiven Horizontalen Positionen während der Druckphasen niederschlagen, was die Daten allerdings nicht zeigen. Somit nehmen die Versuchspersonen die Einstellung der SHP in den Druckphasen zwar mit subjektiver Unsicherheit (im Vergleich zu den Baseline-Phasen) vor, diese Unsicherheit wirkt sich aber nicht auf die tatsächliche Einstellung der SHP aus.

In Studie 3 wurde untersucht, ob die Bestimmung von Absolutschwellen des gravizeptiven Systems mit Hilfe klassischer psychophysischer Methoden (Guilford, 1954; Woodworth & Schlosberg, 1954) möglich ist. Mittels des hierbei eingesetzten Grenzverfahrens wird in auf- und absteigenden Druckfolgen eine Bestimmung der Absolutschwellen sowohl bei Über- als auch bei Unterdruck vorgenommen. Der Versuch zeigt, dass eine Schwellenbestimmung mit dem eingesetzten Verfahren sehr schwierig ist, da die meisten Versuchspersonen nicht das Muster zeigen, das zu einer Schwellenbestimmung nach Guilford (1954) notwendig wäre. Insbesondere eine große Streuung der Druckwerte, bei denen eine Empfindungsänderung erfolgte, läßt eine Schwellenbestimmung als nicht sinnvoll erscheinen. Bei den Versuchspersonen, deren Daten eine Schwellenbestimmung ermöglichten, ließ sich eine Absolutschwelle von 13.9 mmHg bei LBPP und von -13.9 mmHg unter LBNP ermitteln. Es fällt auf, dass die Schwellenwerte gleich groß sind und sich nur in der Richtung unterscheiden. Dennoch muss dieser Befund kritisch betrachtet werden, da er nur auf acht Versuchspersonen basiert und die verbleibenden 11 Versuchspersonen keine typischen Schwellenmatrix aufgewiesen haben. Dieser Befund kann verschiedene Ursachen haben: Die Bestimmung einer Schwelle in dem eingesetzten Paradigma ist eine äußerst schwierige Aufgabe, dies haben insbesondere die Berichte der Versuchspersonen gezeigt. Die Versuchsperson muss hierbei unterscheiden zwischen dem Druck auf den Unterkörper, dessen Veränderung sie wahrnimmt, und der möglichen Veränderung ihrer eigenen Lage im Raum. Hierbei sollte sie primär auf das Gefühl in ihrem Kopf achten, um somit die Aufmerksamkeit möglichst wenig auf die Drucksensationen am Unterkörper zu richten. Dennoch ist nicht auszuschließen, dass die Probanden nicht auf eine Veränderung ihrer Lagewahrnehmung, sondern auf eine deutliche Veränderung des Drucks auf ihren Unterkörper reagiert haben. Dieses Problem bei der Schwellenbestimmung des gravizeptiven Systems mit der verwendeten Apparatur könnte nur durch eine vollkommen andere Methode der Blutvolumenverschiebung aufgehoben werden. Durch diese Methode müsste sichergestellt werden, dass der Proband nichts von den Druckveränderungen am Unterkörper spürt. Als weitere Ursache der heterogenen Schwellenmatrizen kann diskutiert werden, dass nicht alle Versuchspersonen eine Veränderung ihrer Lagewahrnehmung erfahren haben und ein Urteil nur gefällt haben, weil sie in der Instruktion dazu angehalten wurden. Weil sie kein ‚inneres Kriterium‘, nämlich den Wechsel der Lage, wahrgenommen haben, geben sie ihre Urteile entweder zeitorientiert oder zufällig ab. In beiden Fällen entstehen Schwellenmatrizen, wie sie die nicht mit zur Schwellenbestimmung herangezogenen Versuchspersonen aufweisen. Insgesamt kann somit zur Bestimmung der Absolutschwellen des gravizeptiven Systems das Fazit gezogen werden, dass mit der eingesetzten Methode die Schwellenbestimmung aufgrund der Konfundierung von Druckänderung und Veränderung der Lagewahrnehmung wahrscheinlich unzuverlässig bleibt und die an acht Versuchspersonen berechneten Absolutschwellen für Unter- und Überdruck nur als vorläufiges Ergebnis

zu werten sind, solange keine bessere Methode der Blutvolumenverschiebung zur Verfügung steht.

Mit Studie 4 sollte geklärt werden, inwiefern das gravizeptive System einer Adaptation unterliegt. Die blockweise Analyse der auf dem Kippbett eingestellten SHP zeigt, dass die Einstellung der SHP keiner Adaptation unterliegt, da keine systematische Veränderung in der Einstellung der SHP innerhalb der vier Experimentalphasen, insbesondere in den beiden Druckphasen, ausgemacht werden konnte. Dennoch kann mit dieser Analyse nicht eine Adaptation ausgeschlossen werden, da ein langsamerer Adaptationsverlauf vorliegen könnte, der außerhalb des untersuchten Zeitraums liegt.

In Studie 5 wurde mit Hilfe der transkraniellen Dopplersonographie untersucht, ob sich die thorakale Blutvolumenverschiebung auf die transkranielle Durchblutung auswirkt und somit ein über Endolymphe wirkender Kompressions-/Dekompressionseffekt auf das Vestibularorgan als Ursache für die bislang gefundenen Beobachtungen diskutiert werden kann. Es sollte geklärt werden, ob das thorakale Blutvolumen oder die cerebrale Blutflussgeschwindigkeit mehr Varianz an der Subjektiven Horizontalen Position aufklären. Ausgangspunkt dieser Fragestellung ist die Möglichkeit, dass mit der LBPP/LBNP-Technik nicht nur der thorakale Bereich sondern auch die cerebralen Gefäße einer Blutvolumenverschiebung ausgesetzt werden. Ein Effekt der veränderten Füllung der cerebralen Gefäße auf die Lagewahrnehmung könnte über den Liquordruck entstehen, der wiederum das Innenohr beeinflusst. Die Metaanalyse der Einzelkorrelationen zeigt, dass der Zusammenhang zwischen cerebraler Blutflussgeschwindigkeit und der SHP geringer ist als der Zusammenhang zwischen dem thorakalen Blutvolumen und der SHP. Somit kann die Blutvolumenverschiebung im oberen Thorax mit weitaus größerer Wahrscheinlichkeit zur Erklärung der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen herangezogen werden als die cerebrale Flussgeschwindigkeit in der *Arteria cerebri media*. Die Vermutung, dass mit der thorakalen Volumenverschiebung eine Kompression bzw. Dekompression der cerebralen Volumina entsteht, die wiederum über die Endolymphe auf das Vestibularorgan wirken kann und somit die Lagewahrnehmung beeinflusst, muss somit zurückgewiesen werden.

Studie 6 dient der Untersuchung des Einflusses von Über- und Unterdruck auf das visuelle System. Insbesondere aufgrund der von DeHart (1996) geschilderten Inversionsillusionen erscheint es möglich, dass die bei parabolischen Flügen ebenfalls auftretenden Blutvolumenverschiebungen mitursächlich an der invertierten Wahrnehmung beteiligt sind. Anhand der Vorgabe einer Leuchtlinie, die mittels Joystick in die Subjektive Visuelle Vertikale (SVV) justiert werden sollte, wurde der Einfluss des gravizeptiven Systems auf das visuelle System untersucht. Während dieses Versuches wurde, wie auch in den anderen Studien, ein Kippbett mit darauf montierter Druckkammer eingesetzt. In dem Versuch zur Bestimmung der SVV wurde das Kippbett aber nicht geneigt, sondern verbleibt in waagerechter Stellung (ebenso wie in Studie 3). Diese Frage-

stellung unterscheidet sich somit grundlegend von den vorhergehenden, da der Untersuchungsgegenstand von der Innenwelt des Probanden in die Außenwelt verlagert wird.

Die Einstellung einer Leuchtlinie in ihre vertikale Position ist eine in der wahrnehmungspsychologischen Forschung gängige Methode und wird in der neuropsychologischen Diagnostik zur Testung basaler visueller Informationsverarbeitung eingesetzt (vgl. Böhmer & Rickenmann, 1995; Vibert, Hausler & Safran, 1999). Im Rahmen dieser Arbeit soll der Einsatz der Leuchtlinie klären, ob die Druckbedingungen (LBPP/LBNP) und die hierdurch induzierten Blutvolumenverschiebungen einen Einfluss auf die Wahrnehmung externer Stimuli haben. Die zur Schätzung der Körperschräglage und Einstellung der Subjektiven Visuellen Vertikalen (SVV) herangezogenen Informationen sind wahrscheinlich unterschiedlichen Ursprungs (Mast & Jarchow, 1996; Mittelstaedt, 1988). Diese These wird dadurch erhärtet, dass die Fehler beider Aufgaben nicht miteinander korrelieren. Während die Einstellung einer Körperschräglage in eine waagerechte Position relativ genau vorzunehmen ist, weicht die Einstellung der SVV in Körperschräglage deutlich von der physikalisch richtigen Position ab (Aubert-Phänomen). Die Leuchtlinie wird hierbei in Richtung der eigenen Körperschräglage eingestellt, also bei einer Körperschräglage mit dem rechten Ohr aufliegend im Uhrzeigersinn nach rechts justiert. Dieser Effekt findet sich auch in dem Versuch SVV, da sich alle Einstellungen der Leuchtlinie in die lotrechte Position im ersten Quadranten (aus Sicht der Versuchsperson) befinden. Wie sich weiterhin zeigt, haben auch Über- und Unterdruck einen Effekt auf die Einstellung der SVV. Unter Überdruck wird die Leuchtlinie weiter nach rechts geneigt als in der Bedingung ohne Druck. In der Unterdruckbedingung ist ein entgegengesetzter Effekt zu beobachten, die Leuchtlinie wird hier im Vergleich zur Baseline-Bedingung ohne Druck weiter nach links eingestellt.

Zur Erklärung des Aubert-Phänomens bzw. der Einstellung der SVV in Körperschräglage hat Mittelstaedt (1983a) den idiotropen Vektor (iV) eingeführt. Die Vektorsumme aus dem iV , der stets in Richtung der Körperlängsachse verläuft und dessen Länge interindividuell verschieden ist, und der physikalischen Vertikalen (PV) erlaubt eine sehr gute Vorhersage der SVV. Durch die interindividuelle Längenvariabilität des iV können die von Person zu Person verschiedenen Einstellungen der SVV in Körperschräglage erklärt werden. Die Länge und die Richtung der physikalischen Vertikalen hingegen bleibt immer konstant, zumindest unter den Schwerkraftbedingungen auf der Erdoberfläche. Bindet man die Ergebnisse der Studie zur Einstellung der SVV in das Modell von Mittelstaedt ein, so können die Abweichungen der SVV in den Druckphasen nur durch eine Längen-Modulation des idiotropen Vektors erklärt werden. Dies würde bedeuten, dass durch den Überdruck die Länge des idiotropen Vektors zunimmt, während sie unter Unterdruck abnimmt (vgl. Abbildung 79). Die Art der Längenmodulation des iV ist allerdings divergent mit dem von Mittelstaedt (vgl. Kapitel 3.3.2.3.4) zur Erklärung der Inversionsillusion herangezogenen Erklärungsansatz, der auf der Verkürzung der Länge des idiotropen Vektors unter Mikro-Gravitation beruht. Da die Bedingungen der Mikro-Gravitation (Blutvolumen-

verschiebung vom Unterkörper Richtung Kopf) durch LBPP abgebildet werden, müsste es zu einer Verkürzung des iV kommen. Die Daten zeigen jedoch genau das Gegenteil, nämlich eine Verlängerung des iV unter LBPP. Ob allerdings die auch von DeHart (1996) beschriebenen Inversionsillusionen durch die Verschiebung der Blutvolumina erklärt werden können, ist fraglich, da in dem Experiment keine einzige SVV invertiert eingestellt wurde und die Differenzen zwischen Baseline- und Druckbedingungen im unteren einstelligen Gradbereich liegen (LBPP-Baseline 1: -1.75° , LBNP-Baseline 2: 2.06°), also weit von einer Invertierung entfernt sind. Insgesamt zeigt dieses Experiment dennoch deutlich, dass das gravizeptive System nicht nur auf die Lagewahrnehmung, sondern auch auf die visuelle Wahrnehmung Einfluss nimmt. Wie schon bei der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position finden sich bei der Einstellung der Subjektiven Visuellen Vertikalen invertierte Effekte im Vergleich der beiden Druckbedingungen. Dieser Befund ist divergent zu der Annahme von Mittelstaedt (1983a, 1983b, 1996) und Jarchow und Mast (1999), wonach die Einstellung der SVV und der SHP auf verschiedenen Referenzen beruhen. Sie zeigten in ihren Experimenten, dass die Einstellung der SHP beeinflusst werden konnte, allerdings nicht die Einstellung der SVV. Die veränderte Einstellung der SVV in den Druckphasen der eigenen Versuche zeigt, dass sowohl die SHP als auch die SVV durch LBPP und LBNP beeinflusst werden. Aufgrund der Erhebung der SVV und der SHP in voneinander getrennten Versuchen ist ein intraindividueller Vergleich nicht möglich. Dieser sollte durch zukünftige Experimente ermöglicht werden, dies dient auch der unbedingt notwendigen Überprüfung des Effekts des Über- und Unterdrucks auf die Einstellung der SVV. Als kritisch hingegen muss die geringe Blutvolumenverschiebung, die in diesem Versuch unter LBPP beobachtet wurde, betrachtet werden. Sie zeigt, wie schon Studie 2, dass der Überdruck (LBPP) nicht immer zu einer stark ausgeprägten Volumenverschiebung in den Thorax hinein führen muss. Die berechneten Volumenverschiebungen waren in beiden Studien sehr gering und lagen, bezogen auf die vorhergehende Baseline 1, zwischen 22 ml (Studie 2) und 31 ml (Studie 6). Diese beiden Versuche zeigen somit relativ deutlich, dass der adäquate Reiz des gravizeptiven Systems nicht allein in der Blutvolumenverschiebung gesucht werden darf. Die Studie 7 diente dazu, die Effekte von LBPP und LBNP an einer größeren Stichprobe darzustellen, indem die Daten mehrerer Studien zusammengefasst werden. Hinsichtlich der thorakalen Volumenverschiebung zeigt sich, dass es unter LBPP im Gegensatz zu LBNP nur zu einer relativ geringen Veränderung des thorakalen Volumens kommt. Dennoch finden sich deutliche Effekte bei der Einstellung der SHP sowohl unter LBPP als auch unter LBNP, wie aufgrund der Einzelstudien nicht anders zu erwarten. Im Vergleich zu der Baseline 1 kommt es unter LBPP zu einer Einstellung von 4.77° weiter mit dem Kopf nach oben, während unter LBNP im Vergleich zu der Baseline 2 das Kippbett um 3.82° weiter mit dem Kopf nach unten ausgelenkt wird.

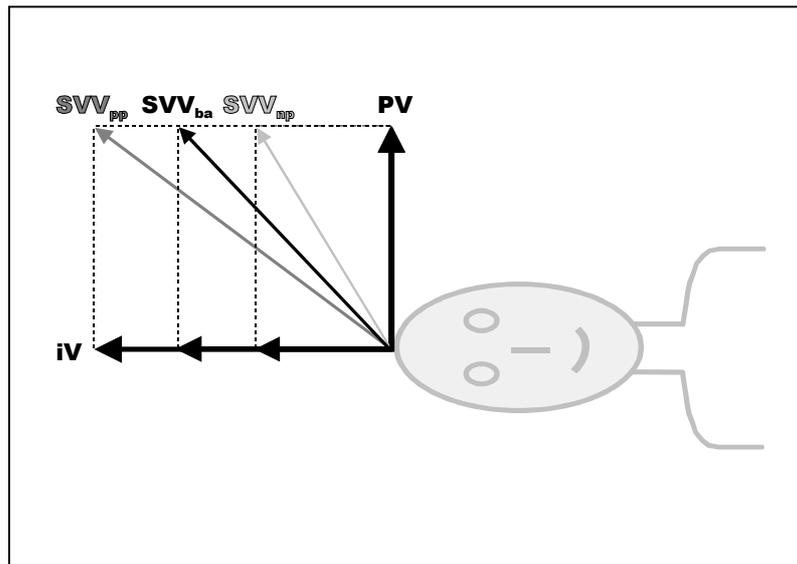


Abbildung 79: Modell zur Erklärung der Einstellung der subjektiven Visuellen Vertikalen unter Überdruck (SVV_{pp}) und Unterdruck (SVV_{np}) im Vergleich zur Baseline (SVV_{ba}). Die Einstellung der Leuchtlinie auf die Schräglage ohne Druck (SVV_{ba}) kann durch das Vektorprodukt aus der physikalischen Vertikale (PV) und dem idiotropen Vektor (iV) vorhergesagt werden. Die Abweichungen von der SVV_{ba} unter den Druckbedingungen ist über eine Modulation der Länge des idiotropen Vektors zu erklären: Der idiotrope Vektor wird unter Überdruck länger, unter Unterdruck kürzer.

Insgesamt bestätigen die Studien die psychologischen Effekte von Über- und Unterdruck auf den Unterkörper, wie sie schon hinsichtlich der Wahrnehmung der eigenen Lage von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) gefunden worden waren. Hinsichtlich der thorakalen Volumenveränderungen unter den Drücken muss festgestellt werden, dass zwar weiterhin in allen Versuchen unter LBNP eine deutliche Verschiebung aus dem Thorax (und damit in Richtung der Beine) beobachtet werden konnte, dass allerdings unter LBPP in den Studien 2 und 6 fast gar keine Veränderungen des thorakalen Volumens verzeichnet wurden, die Effekte des Überdrucks auf psychologischer Seite aber dennoch vorhanden waren, wie in Studie 2 an der Einstellung der SHP und in Studie 6 an der Einstellung der SVV abzulesen ist. Die in beiden Studien sehr geringen Effekte in der LBPP-Phase auf die thorakale Volumenverschiebung stehen also relativ starken Effekten auf psychologischer Seite gegenüber. Die uneinheitliche Befundlage hinsichtlich der Volumenverschiebungen unter LBPP (in den Studien 2 und 6 wurden fast keine Volumenverschiebungen induziert) zeigt, dass die thorakale Volumenverschiebung nicht alleiniger Verursacher der veränderten Wahrnehmung sein kann. Ein Erklärungsmodell, das die thorakale Blutvolumenverschiebung als starken Input des gravizeptiven Systems heranzieht, wird durch diese beiden Befunde falsifiziert. Dieses empirisch gewonnene Erkenntnis muss

in weiteren Studien beachtet werden, in dem weitere mögliche Einflussquellen systematisch untersucht werden. Zum einen sind dies die mechanorezeptiven Einflüsse durch das Herausdrücken aus der bzw. das Hineinziehen in die LBPP/LBNP-Apparatur in den beiden Drucksituationen. Durch diese Bewegungen verändern sich die Kräfte, die auf die Fußsohlen wirken, die auf dem Bodenbrett aufliegen; gleiches gilt für die aufliegende rechte Körperseite. Weiterhin ergibt sich durch die eingesetzten Latexröcke zur Verbindung der Versuchsperson mit der Apparatur ein Druck auf die Beckenregion, der insbesondere in den Druckphasen verändert wird. Ob dieser Effekt einen Einfluss hat, lässt sich durch eine Versuchsanordnung testen, in der ein breiter Gurt eingesetzt wird, der definiert unterschiedliche Drücke ausüben kann und der in gleicher Höhe wie der Latexrock angelegt wird. Unter verschiedenen Druckbedingungen (aber ohne Druck auf den Unterkörper) wäre hierbei die Auswirkung auf die Lagewahrnehmung zu untersuchen.

Aus methodischer Sicht gibt es zu den Studien einige Kritikpunkte: So ermöglicht das in den Studien primär eingesetzte Versuchsdesign mit der starren Abfolge der vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP) zwar einen Vergleich mit den in Seewiesen (Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997) durchgeführten Studien und den ersten Giessener Gravizeptionsstudien, allerdings sind hierdurch keine Reihenfolgeeffekte kontrolliert worden. Eine randomisierte Abfolge der Experimentalphasen könnte genauere Erkenntnisse über Reihenfolgeeffekte bringen, die bislang aufgrund des Versuchsdesigns nicht erschlossen werden konnten. Dies gilt insbesondere für die Abfolge der beiden Druckphasen.

Weiterhin wurde in allen Studien zur Absicherung der unter den experimentellen Bedingungen stattfindenden thorakalen Volumenverschiebungen das Verfahren der Impedanzplethysmographie eingesetzt. Die auf Basis der anthropometrischen Messungen und der Z_0 -Werte beruhenden Kalkulationen der Volumenverschiebungen werden in ml angegeben. Hierdurch bekommen die Angaben über die thorakalen Volumenverschiebungen eine Genauigkeit, die aufgrund der anthropometrischen Vermessung (der Messschieber kann unterschiedlich stark zusammengedrückt werden) und der Zusammensetzung des Thorax aus stark unterschiedlichen Geweben (und hierdurch bedingten Verletzung der Homogenitätsannahme eines Leiters) nicht gegeben ist. Dennoch bietet das Verfahren eine relative genaue Bestimmbarkeit der Volumenverschiebungen (Montgomery, 1987). Ein weiterer Kritikpunkt an der eingesetzten Methode ist die seitliche Lage der Versuchspersonen. Sie ist aus den Seewiesener Studien übernommen und wegen der Vergleichbarkeit der verschiedenen zur Gravizeption durchgeführten Studien beibehalten worden. Dort wurden die Versuchspersonen in einer Sitzung sowohl auf der Zentrifuge als auch auf dem Kipptisch untersucht. Bei den Zentrifugenexperimenten Mittelstaedts (1996) ist die seitliche Lage zwingend notwendig, da die Binauralachse parallel zu der Zentrifugalachse verlaufen muss. Um die Daten mit den ersten Kipptischuntersuchungen vergleichbar zu halten,

wurde die seitliche Lage beibehalten. Diese ist für die Versuchspersonen jedoch unangenehmer als ein Liegen auf dem Rücken, da hier der Druck auf mehr Auflagefläche verteilt wird.

In weiteren Gravizeptionsstudien ist zu untersuchen, wie sich die bislang bei +30 mmHg (LBPP) bzw. – 30 mmHg (LBNP) untersuchten Effekte auf die SHP bei höheren bzw. niedrigeren Druckwerten ausfallen. Mit der in der vorliegenden Arbeit eingesetzten Apparatur ist eine Untersuchung von kleineren Drücken ohne Probleme möglich (etwa ± 15 mmHg als halbierte Stimulusgröße). Die Untersuchung der Effekte von anderen Drücken auf die SHP und das thorakale Volumen würde insbesondere einen Erkenntnisgewinn hinsichtlich der Beziehung von tatsächlich verschobenem thorakalen Volumen und der SHP bringen. Ein weiteres, bislang noch nicht eingesetztes Verfahren bietet die Möglichkeit der Untersuchung des Effektes der thorakalen Volumenverschiebung auf die Lagewahrnehmung mit einer anderen Methode und dient somit zur Validierung der bisherigen Ergebnisse: Hierbei werden den Versuchspersonen Winkel auf dem Kippbett vorgegeben (wieder unter Ausschluss visueller Informationen). Aufgabe der Probanden ist es, den Druck in der Druckkammer selbst solange einzustellen, bis sie das Gefühl haben, waagrecht zu liegen. Nur wenn die Versuchspersonen bei Winkelvorgaben mit dem Kopf nach unten Unterdruck und bei einer mit dem Kopf nach oben gerichteten Winkelvorgabe Überdruck aufbauen, findet sich die bisherige Logik der Gravizeptionsexperimente bestätigt.

Wie die Untersuchung der Einstellung der SVV unter verschiedenen Druckbedingungen zeigt, wird durch Über- und Unterdruck nicht nur die Wahrnehmung der Lage des eigenen Körpers im Raum, sondern auch die Richtung der Wahrnehmung externer visueller Stimuli beeinflusst. Dieser Befund legt nahe, dass die gesamte interne Repräsentation des Raumes durch Über- und Unterdruck beeinflusst wird. Um diese These zu untermauern, sind Experimente notwendig, die den Einfluss des Drucks auf andere Sinnesmodalitäten untersuchen. So könnte mit Hilfe audiometrischer Verfahren das Richtungshören untersucht werden. Problematisch hierbei ist allerdings das durch den Druck in der Druckkammer erzeugte Geräusch, das die audiometrische Untersuchung stören würde. Hierbei müsste eine geeignete akustische Entkopplung entwickelt werden.

Weiterhin ist die Frage nach dem Einfluss der durch die Blutvolumenverlagerungen entstehende Barorezeptorenstimulation ungeklärt. Die Barorezeptoren könnten, insbesondere durch ihren Aufbau als Dehnungsrezeptoren, an der Vermittlung des durch die Blutvolumenumverteilung veränderten Lageindrucks beteiligt sein.

Insgesamt zeigt diese Arbeit, dass mittels Über- und Unterdruck auf den Unterkörper massive physiologische Veränderungen hervorgerufen werden können (im Falle des Überdrucks nicht in allen Studien), die mit Veränderungen in der Wahrnehmung einhergehen. Diese Veränderungen zeigen sich deutlich in der Wahrnehmung der eigenen Lage im Raum (ermittelt über die Einstellung der SHP), aber auch in der Wahrnehmung externer Stimuli (ermittelt über die Einstellung der SVV). Weiterhin konnte gezeigt werden, dass Stichprobenunterschiede nicht auf die Größe

der Auslenkung vor der Einstellung der SHP zurückzuführen ist und die Einstellung der SHP in den Druckphasen mit geringerer subjektiver Sicherheit erfolgt als in den Baseline-Phasen. Das cerebrale Blutvolumen konnte als weiterer möglicher Input des gravizeptiven Systems nahezu ausgeschlossen werden. Die Untersuchung der Absolutschwelle des gravizeptiven Systems zeigte sehr heterogenen Befunde, hier besteht der Bedarf nach weiteren Studien. Ebenso muss die Einstellung der SVV unter Über- und Unterdruck repliziert werden.

8.2 Ausblick

Der folgende Ausblick dient der Hypothesengenerierung und der Diskussion der Frage, inwieweit es für zukünftige Studien lohnt, Schwindelpatienten zu untersuchen. Versuchspersonen mit leichtem Schwindel wurden bereits in der Diplomarbeit von Kögel (1998) mit der LBPP/LBNP-Methode untersucht. Die weiterführende Untersuchung von Schwindelpatienten kann deswegen von Interesse sein, da symptomatisch periphere und cerebrale Kreislaufderegulationen auftreten können, die Einfluss auf die Lagewahrnehmung haben.

Als Schwindel wird eine gestörte Relation zwischen Körper und Raum bezeichnet. Er kann definiert werden als eine Illusion von Bewegung, die meist mit großem Unwohlsein und vegetativen Reaktionen einhergeht (Kapfhammer et al. 1997). Der Pschyrembel (1990) definiert Schwindel als „Oberbegriff für subjektive Störungen der Orientierung des Körpers im Raum (Scheinbewegung von Körper und Umwelt)“. Die Betrachtung des Schwindels ist sinnvoll, da sich bei kreislaufbedingtem Schwindel Einflüsse der Blutvolumenregulation auf die Lagewahrnehmung manifestieren. Unter diesem Blickwinkel wird Schwindel als Irritation der Lagewahrnehmung betrachtet. Schwindel zählt zu den relativ weit verbreiteten Krankheiten und ist in seiner Symptomatik durch Schwarzwerden vor den Augen und Benommenheit gekennzeichnet. Die Ursachen des Schwindels sind ebenso wie seine Erscheinungsformen zahlreich. Sie reichen von Traumen über psychogene Ursachen bis hin zu cerebrovaskulären Ausfällen. Einen Überblick über die verschiedenen Schwindelätiologien gibt Payk (1985, vgl. Abbildung 80). Er unterteilt die Schwindelursachen in zwei große Kategorien, die vestibulären und die nicht-vestibulären. Die vestibulären Ursachen untergliedert er in die zentralen und die labyrinthären. Die nicht-vestibulären Ursachen untergliedert er in drei Gruppen, die kardiovaskulären, neurologischen und die psychischen Ursachen des Schwindels. Insbesondere vier Ursachen des Schwindels stehen in Zusammenhang mit dem Kreislaufgeschehen (Stoll, 1992):

1. Schwindel bei vaskulärem hirnorganischen Syndrom
2. Orthostaseschwindel bei hypotoner Regulationsstörung
3. Belastungsschwindel bei Herzinsuffizienz und Herzrhythmusstörungen

4. Schwindel nach vasovagaler Reaktion

Ein vaskuläres hirnorganisches Syndrom kann etwa infolge eines Schlaganfalls auftreten. Die Durchblutung genau lokalisierbarer Hirnareale wird hierbei (kurzfristig) unterbrochen, es kommt zu entsprechenden Schädigungen.

Im Hinblick auf den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Einfluss der Blutvolumenverteilung innerhalb des Körpers auf die Lagewahrnehmung ist der Orthostaseschwindel genauer zu betrachten. Er kann bei hypotonen Regulationsstörungen auftreten, die entweder primärer oder sekundärer (d.h. als Folge einer Grunderkrankung auftreten) Natur sind und bei plötzlichem Lagewechsel auftreten. Bei dem Lagewechsel erfolgt aufgrund einer Blutverteilungsstörung keine Anpassung des peripheren Gefäßwiderstandes und des Herzminutenvolumens an die Bedürfnisse des Organismus. Im Gehirn kommt es hierdurch zu einer Mangelperfusion.

Die dritte der oben angeführten Ursachengruppe (Belastungsschwindel als Folge von Herzinsuffizienz und Herzrhythmusstörungen) bezieht sich ausschließlich auf die insuffiziente Herzarbeit. Bei Belastung kann das Herz nicht genügend Blut transportieren, infolgedessen entsteht Schwindel. Bei Herzrhythmusstörungen entsteht häufig ebenfalls eine cerebrale Mangelperfusion, diese ist für den oft kurzfristigen Schwindel verantwortlich. Die Blutvolumenverteilung kann demnach nicht an den aktuellen Bedarf angepasst werden. Im Unterschied zur zweiten Gruppe (Orthostaseschwindel bei hypotoner Regulationsstörung) liegt die Fehlanpassung hier nur im Bereich der Herzaktivität, während in der dritten Gruppe neben der Herzaktivität auch der Gefäßbaum involviert ist.

Die vasovagale Reaktion ist im Unterschied zu den ersten drei Gruppen von Schwindelursachen ein Reflex, der einen abrupten Blutdruckabfall bewirkt. In der Folge der vasovagalen Reaktion fällt der totale periphere Widerstand (TPR) ab und die cerebrale Durchblutung wird eingeschränkt. Insgesamt ergeben die angeführten kardiovaskulären Schwindelursachen ein Bild, das den möglichen Einfluss kreislaufregulierender Mechanismen auf die Lagewahrnehmung unterstreicht. Besonders interessant unter regulatorischer Hinsicht ist das bei Schwangeren zu beobachtende hypotone Syndrom, das durch die Kompression der *Vena cava inferior* zustande kommt. Hierdurch wird der Blutrückfluss in den Oberkörper und zum Herzen eingeschränkt, dies hat eine ausgeprägte Schwindelsymptomatik zur Folge.

Aus den aufgezeigten Beziehungen zwischen Schwindel und Lagewahrnehmung erscheint eine Untersuchung des Schwindels lohnenswert. In einer Giessener Pilotstudie untersuchte Kögel (1998) deswegen Probanden mit leichten Schwindelsymptomen (Vertigogruppe). Diese Untersuchung zeigte in der Vertigogruppe (Probanden mit Schwindelbeschwerden, ausgewählt durch Fragebogen nach Stoll et al., 1992) geringere Differenzen sowohl bei den Volumenverschiebungen als auch bei den eingestellten subjektiven horizontalen Positionen. Die Probanden der Ver-

Vertigogruppe stellten sich in den Druckphasen näher an der objektiven Horizontalen ein als die Vergleichsgruppe mit normalen Versuchspersonen.

Die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen in der SHP sind relativ deutlich. Die SHP-Differenzen liegen in der Vertigogruppe bei 3.3° , bei der Vergleichsgruppe hingegen bei 4.33° (LBPP-Baseline 1). Die Differenz von LBNP-Baseline 2 liegt in der Vertigogruppe bei -1° , bei der Vergleichsgruppe bei -3.15° . Somit lenken die Versuchspersonen in der Vertigogruppe sich vergleichsweise gering aus.

Als limitierende Faktoren in der Studie von Kögel (1998) müssen die Form der Schwindelanamnese (Erhebung nur über Fragebogen, keine fachärztliche Untersuchung) und die Stichprobenziehung (keine Extremgruppen, nur Probanden mit leicht ausgeprägter Schwindelsymptomatik) betrachtet werden. Eine Stichprobe mit einer stärker ausgeprägten Schwindelsymptomatik könnte noch deutlichere Ergebnisse zeigen.

Dieser Ausblick sollte einen Einblick in die physiologischen Veränderungen geben, die dem Schwindel zugrunde liegen. Schwindelpatienten müssen oft Einschränkungen in ihrer Wahrnehmung der Umwelt hinnehmen, die insbesondere auf hämodynamische Einflüsse zurückzuführen sind. Diese Einflüsse sind es, die die genauere Beschreibung dieser Störungsgruppen notwendig erscheinen lässt. In dem großen klinischen Bereich des Schwindels ist insbesondere der Schwindel aufgrund kardiovaskulärer Ursachen interessant. Die Gruppen des vestibulär, neurologisch oder psychisch bedingten Schwindels (nach Payk, 1985) hingegen sollten bei der Untersuchung hämodynamischer Einflüsse auf die Lagewahrnehmung außen vor gelassen werden. In der Gruppe der Schwindelpatienten, die auf kardiovaskuläre Ursachen zurückgehen, erscheint insbesondere die Untersuchung sklerosierter Patienten interessant. Bei Kenntnis des sklerosierten Gebietes kann gezielt untersucht werden, ob die in diesem Bereich stark eingeschränkte Dehnbarkeit einen Einfluss auf die Blutvolumenumverteilung (unter LBPP und LBNP) und auf die auf dem Kippbett eingestellte Subjektive Horizontale Position hat. Da insbesondere die Gefäße im thorakalen Bereich aufgrund ihrer kapazitiven Eigenschaften das Blutvolumen bei Umverteilungen aufnehmen, dürfte bei diesen Patienten davon auszugehen sein, dass hier Umverteilungen in weitaus geringerem Maße stattfinden. Der Empirie zufolge (positive Korrelationen zwischen SHP und der Menge des verschobenen Blutes) müssten sich auch die eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen in geringerem Ausmaß als bei gesunden Probanden verändern. Ebenso erscheint die Untersuchung von Patienten mit Orthostaseschwindel interessant, da hierbei sowohl der periphere als auch der cerebrale Kreislauf nicht normal funktionieren (Vorliegen einer Hypotonie).

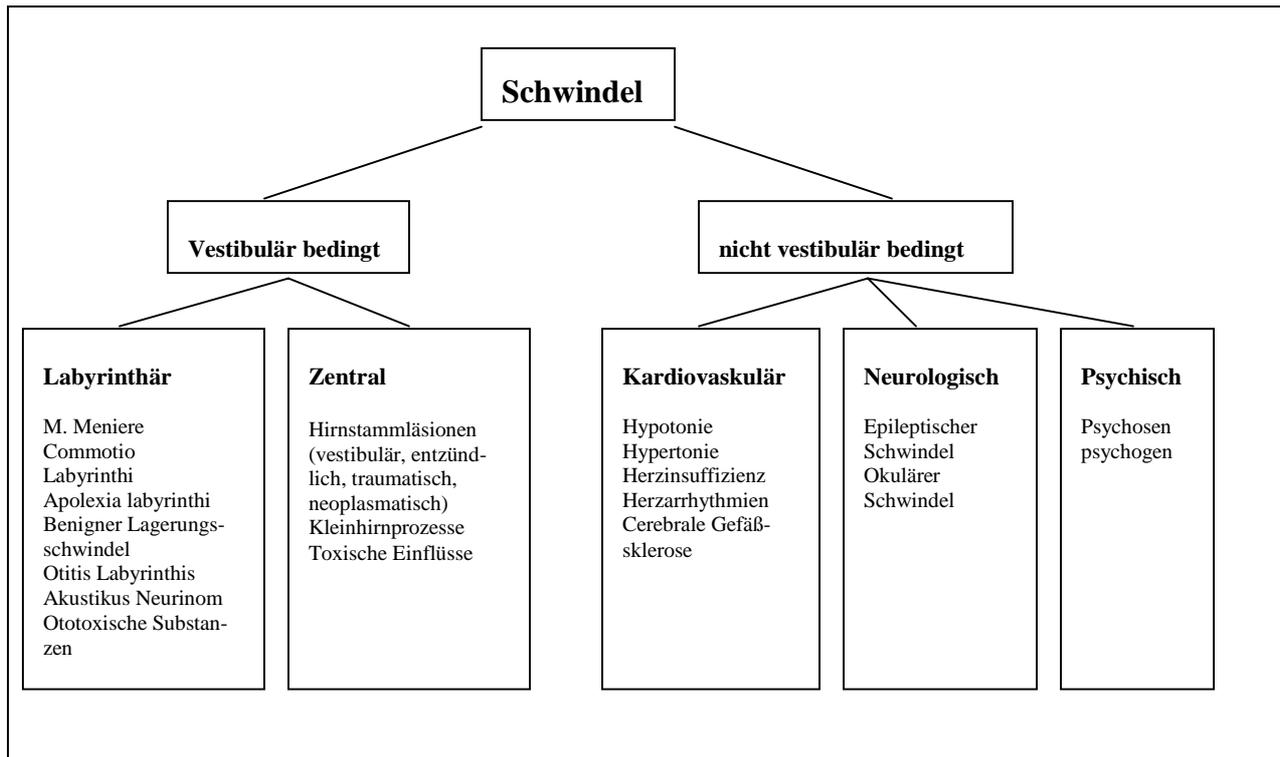


Abbildung 80: Schwindelursachen (nach Payk, 1985).

Diese Regulationsstörung lieferte den Impuls zur Beschallung der *A. cerebri media* in der vorliegenden Arbeit (vgl. Kapitel 7.5.5). Limitierend anzumerken ist hierbei allerdings, dass das LBPP/LBNP-Paradigma in der derzeitigen Form für den Probanden eine relativ anstrengende Prozedur darstellt. Für ältere Menschen ist sie daher keine geeignete Untersuchungsform.

9 Zusammenfassung

Die Lagewahrnehmung als Gegenstand wissenschaftlicher Forschung blickt auf eine lange Tradition zurück. Gegenwärtig rückt sie wieder vermehrt in den Fokus der Forschung, wobei insbesondere die Untersuchung der Subjektiven Horizontalen Position (SHP) und der Subjektiven Visuellen Vertikalen (SVV) im Vordergrund stehen. Die Entwicklung von Modellen und Theorien hat in dem tierexperimentellen Bereich begonnen und sich auf den Humanbereich ausgeweitet.

Es liegen zahlreiche Befunde sowohl im Tier- als auch im Humanbereich vor, die sich mit den Funktionsweisen des visuellen Systems, der Propriozeption und des Vestibularorgans nicht erklären lassen. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit des Vorhandenseins eines weiteren Systems, dessen sich die Lagewahrnehmung bedient und das möglicherweise auf die Verteilung des Blutvolumens innerhalb des Körpers reagiert. Auf dieser Basis wurde eine Versuchsanordnung entwickelt, die den Nachweis eines gravizeptiven Systems ermöglichen sollte. In den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen sollten verschieden Aspekte des Einflusses von Über- und Unterdruck auf die Lagewahrnehmung und das visuelle System betrachtet werden.

In Studie 1, 2 und 5 wurde das bereits zuvor von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) erfolgreich eingesetzte Versuchsdesign erneut verwendet. Hierbei stellte sich die auf einem Kippbett liegende Versuchsperson in den 4 Experimental-Phasen mit Hilfe einer Fernbedienung in einem vollkommen abgedunkelten Raum aus 16 vorgegebenen Winkeln in die Position ein, die sie als waagrecht empfand (Subjektive Horizontale Position, SHP). Die vier Experimental-Phasen unterscheiden sich durch den Druck, der mit Hilfe einer Druckkammer auf den Unterkörper ausgeübt wurde (Baseline 1 (0 mmHg), Lower Body Positive Pressure (LBPP, +30 mmHg), Baseline 2 (0 mmHg), Lower Body Negative Pressure (LBNP, -30 mmHg)). In der Untersuchung zur Stabilität der Effekte von LBPP und LBNP (Kögel, 1998: Studie 1) wurden hohe Korrelationen in den Einstellungen der SHP zwischen den beiden Untersuchungszeitpunkten gefunden. LBPP und LBNP bewirken somit reliable Veränderungen der Einstellung des Kippbetts.

In Studie 2 wurden größere Winkelbeträge vorgegeben und zu jeder Einstellung der SHP ein Sicherheitsurteil abgefragt. Es zeigte sich, dass die Vorgabe größerer Winkelbeträge keinen Einfluss auf die Einstellung der SHP hat. Bei den Studien 3 und 6 wurde das Kippbett in horizontaler Position belassen. Mit dem Experiment 3 wurde der Versuch unternommen, eine Schwellenbestimmung des gravizeptiven Systems vorzunehmen, in dem im Grenzverfahren auf- und absteigende Druckfolgen sowohl bei Unter- als auch bei Überdruck vorgegeben wurden. Aufgabe der Versuchsperson war es hierbei, die Reizgröße zu bestimmen, bei der eine Empfindungsän-

derung bezüglich ihrer Lagewahrnehmung auftrat (von der Empfindung „geneigt“ zu „waagrecht“ bzw. von „waagrecht“ zu „geneigt“). Es zeigte sich, dass eine Schwellenbestimmung sehr schwierig ist: Die Versuchspersonen zeigten sehr heterogene Muster, die nur bei einem Teil der Versuchspersonen eine Schwellenbestimmung zuließ.

Studie 4 untersucht die Adaptationsvorgänge des gravizeptiven Systems durch die Analyse der SHP innerhalb der vier Experimentalphasen. Hierbei konnte nur bei wenigen Probanden ein Verlauf beobachtet werden, der für eine Adaptation charakteristisch ist. Somit muss aufgrund der vorliegenden Daten davon ausgegangen werden, dass keine Adaptation in untersuchten Zeitfenster zu beobachten ist. In Studie 5 wurde die Flussgeschwindigkeit der *Arteria cerebri media* (ACM) als abhängige Variable erhoben. Die Daten zeigen eine Zunahme der cerebralen Flussgeschwindigkeit in der linksseitigen MCA unter LBPP und eine Abnahme unter LBNP. Die bislang beobachteten Effekte bei der Einstellung der SHP (unter LBPP stellen sich die Versuchspersonen mit dem Kopf nach oben, unter LBNP mit dem Kopf nach unten ein) konnten auch in diesem Versuch repliziert werden. Durch thorakale Volumenverschiebung wird deutlich mehr Varianz der SHP aufgeklärt als durch die cerebrale Flussgeschwindigkeit. In Experiment 6 wurde der Einfluss von Über- und Unterdruck auf die Subjektive Visuelle Vertikale (SVV) untersucht und somit auf das visuelle System untersucht, das in den bisherigen Versuchen konsequent ausgeschlossen wurde. Es konnte gezeigt werden, dass der Über- und Unterdruck auf den Unterkörper nicht nur einen Effekt auf die SHP hat, sondern auch auf die Einstellung einer Leuchtlinie. Unter LBPP wurde die Leuchtlinie aus Sicht der Versuchspersonen weiter nach rechts eingestellt als in der Baseline-Bedingung ohne Druck, in der LBNP-Phase hingegen weiter nach links. Somit konnten erstmals Einflüsse des Über- und Unterdrucks auf das visuelle System nachgewiesen werden, die nach gegenwärtigem Erkenntnisstand über das gravizeptive System vermittelt werden. In der letzten Fragestellung (Studie 7) wurden mehrere Stichproben zusammengefasst, um einen Gesamtüberblick über die Effekte von LBPP und LBNP auf das thorakale Volumen und die SHP zu bekommen.

Insgesamt trägt diese Arbeit dazu bei, die physiologischen Grundlagen des angenommenen gravizeptiven Systems zu erschließen und dessen Auswirkungen auf grundlegende Wahrnehmungsleistungen des Menschen nachzuweisen.

10 Abbildungsverzeichnis

| | |
|---|----|
| Lagewahrnehmung im Regelkreis. Die Rezeptoren erfassen den Ist-Zustand, deren Informationen werden zur Lagewahrnehmung verarbeitet. Über die Muskulatur wird die Haltung (gegebenenfalls) korrigiert. | 11 |
| Körperachsen: Die z-Achse läuft von oben nach unten durch den Körper, die y-Achse parallel zur Binauralachse (von Ohr zu Ohr) und die x-Achse von hinten nach vorne durch den Körper (aus: DeHart, 1996). | 14 |
| Experimentelle Positionen der Tauben in den Experimenten von Trendelenburg (1906). r: Rumpfneigung, h: Halsneigung (in Relation zum Rumpf), l: Kopfneigung (aus Mittelstaedt, 1964). | 15 |
| Körperhaltungen von Tauben im Vergleich von einfacher zu doppelter Schwerkraft (aus Mittelstaedt, 1964). | 17 |
| Horizontalschnitt durch das menschliche Auge (aus Schmidt & Thews, 1993). | 18 |
| Fixationslinien des visuellen Systems. γ : Konvergenzwinkel der Blicklinien, F und F': Fixationspunkte (aus Klix, 1976). | 19 |
| (a) theoretischer Horopter. Der Horopter ist der Ort aller Punkte, die bei einer gegebenen Konvergenzstellung der Augen (Fixation auf F) auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet werden (neben F_L und F_R sind auch X_L und X_R sowie Y_L und Y_R korrespondierende Stellen im linken und rechten Auge) (b) Abbildung von Punkten, die nicht auf dem Horopter liegen. X und Y werden auf nicht korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet, während F in beiden Augen in der Fovea (Pfeil) abgebildet sind (c) Überlagerungen der beiden Netzhautbilder aus (b), sogenanntes 'Zyklopenauge'. Die Querdisparation für den nahen Punkt X ist wesentlich größer (und umgekehrt gepolt) als für den fernen Punkt Y (QD_y vs. QD_x ; aus Spada, 1992). | 20 |
| Linearbeschleunigung (linkes Bild, a_x : longitudinal, a_y : lateral, a_z : vertikal) und Winkelbeschleunigung (rechtes Bild, α_x : rollen (roll), α_y : neigen (pitch) α_z : kippen (yaw); aus: DeHart, 1996). | 21 |
| Anatomie des Innenohres und dessen Lage im Schädel, 6: Sacculus, 7: Utriculus, 8: Macula sacculi, 9: Macula utriculi, 10: Duktus utriculosaccularis, 15,16, 18, 19, 20, 21: Bestandteile der Schnecke, 23, 24, 25, 26, 27: Bogengänge (aus Kahle, Leonhardt & Platzer, 1991). | 22 |

| | |
|--|----|
| Lage der Maculaorgane im Innenohr. Die Richtung der Pfeile zeigt die Richtung an, die die Haarzellen auf der entsprechenden Region der Rezeptoroberfläche erregt (aus Stoll et al., 1992). | 22 |
| Schema eines Maculaorgans. 1: Stützzellen, 2: Sinneszellen, 3: Zilien, 4: Statolithenmembran, 5: Statolithen, 6: afferente Nervenfasern (aus Stoll et al., 1992). | 23 |
| Faserverbindungen der Vestibulariskerne im Hirnstamm. 1: radix vestibularis, 2: Nucleus lateralis (Deiter), 3: Nucleus superior (Bechterew), 4: Nucleus medialis (Schwalbe), 5: Nucleus inferior, sekundäre Vestibularisbahnen: 9: Tractus vestibulospinalis, 11: Augenmuskelkerne, 12: Teil des medialen Längsbündels (aus Kahle, Leonhardt & Platzer, 1991). | 24 |
| Propriozeptoren und kutane Exterozeptoren, die räumliche Orientierung ermöglichen. a: Muskelspindel, b: Sehnenorgan, c: Gelenkrezeptor, d: Vater-Pacini und Ruffini-Körperchen (aus: DeHart, 1996). | 25 |
| Muskelspindel in einer Skelettmuskelfaser (aus Zilles & Rehkämper, 1994). | 26 |
| Versuchsordnung von de Graaf. Sowohl der Raum als auch der Stuhl sind unabhängig voneinander neigbar (aus de Graaf, 1990). | 29 |
| Foto der von Mittelstaedt in Seewiesen verwendeten Zentrifuge | 31 |
| Seitenansicht der Wirbelsäule mit Spinalnerven (aus Kahle, Leonhardt und Platzer, 1991) | 32 |
| Versuchsaufbau des Zentrifugenexperiments. Motor und Spindel dienen zur Einstellung der Schlittenposition. d ist der Abstand der Binauralachse zur Rotationsachse, in der Abbildung ist die Einstellung $d=0$ dargestellt (aus Mittelstaedt, 1996). | 32 |
| Versuchsaufbau des Kippbettexperiments, e: Neigung des Kippbetts (aus Mittelstaedt, 1996). | 33 |
| Effekte des Gravizeptionsversuchs von Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997) (Grafik mit freundlicher Genehmigung von Dr. Bertram Walter, JLU Gießen). | 37 |
| Versuchsaufbauten von Jarchow und Mast (1999). Linke Hälfte: Unterwasserapparat, rechte Hälfte: Kippstuhlanordnung. | 39 |
| Inversionsillusion während eines parabolischen Fluges. Zentrifugale, tangentielle und gravitationale Kräfte führen zu einer resultierenden Kraft, die den Piloten sich um 180° geneigt fühlen lassen (Rechte Seite der Abbildung, aus DeHart, 1996). | 42 |
| Modell zur Erklärung der Inversionsillusion; IV: Idiotroper Vektor, SV: Subjektive Vertikale, PV: Physikalische Vertikale (aus Campenhausen, 1993). | 43 |
| Flüssigkeitsräume des menschlichen Körpers (aus Schmidt & Thews, 1993). | 44 |
| Schema des Blutkreislaufs. Die Prozentzahlen geben die durch die Organgebiete fließenden Anteile des Herzminutenvolumens während Körperruhe an (aus Busse, 1982). | 46 |
| Blutvolumenverteilung in ml zwischen dem intra- (hellgrau) und extrathorakalen (dunkelgrau) Kompartiment des Niederdrucksystems (arterielles System unberücksichtigt). Als Füllungsvolumen wurden 5000 ml zugrunde gelegt (nach Busse, 1982). | 48 |

| | |
|--|----|
| Mittlere Prozentuale Abnahme des thorakalen Blutvolumens (prozentualer Anstieg des transthorakalen Z_0 , obere Linie) und mittlere prozentuale Abnahme des Schalgvolumen-Index (untere Linie) bei gesunden jungen Männern während einer Kippung von -10° ($g=0.17$) bis 70° ($g=0.94$, aus Smith und Porth, 1991) | 49 |
| Lokalisation und afferente Fasern der Baro- und Chemorezeptoren im Bereich der Aorta und A. carotis (aus Schmidt & Thews, 1993) | 49 |
| Kurzfristige Kreislaufregulation über Barorezeptoren im Carotissinusbogen. Die Efferenzen (N. vagus und N. sympathikus) erhöhen bei niedrigem Blutdruck den peripheren Widerstand und senken ihn bei hohem Blutdruck (aus Birbaumer & Schmidt, 1996). | 50 |
| Funktionaler Zusammenhang zwischen Kippwinkel und der erforderlichen Gegenkraft zur Kompensation des dabei auftretenden venösen poolings. Berechnet nach der Formel $P = 77.26 \times l \times \sin(\text{Kipp-Winkel})[\text{mmHg}]$ (mit $l=60$ cm, Abstand des hydrostatischen Indifferenzpunktes von der Schädeloberfläche; der hydrostatische Indifferenzpunkt ist jener Ort im Venensystem, dessen Druck sich beim Wechsel vom Liegen zum Stehen nicht ändert und liegt 5-10 cm unterhalb des Zwerchfells) | 52 |
| Konstruktionszeichnung des Kippbetts mit der Druckkammer | 56 |
| Seitenansicht des Kippbetts mit der Druckkammer | 57 |
| Klassische Elektrodenapplikation bei Bandelektroden. I_e =Stromführende Elektroden V_e =Spannungsableitende Elektroden (Potentialelektroden; aus Sherwood, Royal, Hutcheson & Turner, 1992). | 60 |
| Elektrodenpositionen zur Impedanzplethysmographie in den Giessener Gravizeptionsversuchen; V =Spannungsableitende Elektroden, I =Stromführende Elektroden. | 61 |
| Lage der Ellipsen zur geometrischen Beschreibung des Körpervolumens. | 63 |
| Schema der durchgeführten Varianzanalysen mit den Faktoren „Experimentelle Bedingung“ (Stufen: Druck/Kein Druck) und „Druck“ (Stufen: Positiv/Negativ) | 69 |
| Mittelwerte der thorakalen Volumenveränderungen in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP); Vergleich der beiden Messungen, $n=19$. | 72 |
| Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, Vergleich der beiden Messungen, $n=19$). | 72 |
| Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP); Vergleich der beiden Messungen, $n=19$. | 74 |
| : Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, Vergleich der beiden Messungen, $n=15$). | 74 |

| | |
|--|----|
| Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP); Saborowski, 1998 (n=27) bzw. Vaitl, Mittelstaedt und Baisch, 1997 (n=17). | 76 |
| Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, (Saborowski (1998), n=27, Vaitl, Mittelstaedt und Baisch (1997), n=17)). | 77 |
| Mittelwerte der thorakalen Volumenveränderungen in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind Standardabweichungen; n=40 (kleine Winkelvorgabe) bzw. n=24 (große Winkelvorgabe). | 79 |
| Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind Standardabweichungen; n=25 (große Auslenkungen) bzw. n=40 (kleine Auslenkungen). | 80 |
| : Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), getrennt nach der Richtung, aus denen heraus die Versuchspersonen sich in die SHP eingestellt haben (n=25). | 83 |
| Mittelwerte der Sicherheitsurteile nach der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=27). | 84 |
| : Veränderungen der Sicherheitsurteile nach dem Einstellen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind Standardabweichungen, n=27). | 85 |
| Physikalisches und psychologisches Kontinuum (aus Guilford, 1954) | 87 |
| Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBPP); gefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 1 bis 9 (VP 2 wurde ausgeschlossen, vgl. Text). | 94 |
| Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBPP); gefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 10 bis 17. | 95 |
| Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBPP); gefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 18 bis 20. | 96 |
| Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBNP); gefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge | |

| | |
|---|-----|
| (abnehmender Druck). Versuchspersonen 1 bis 9 (VP 2 wurde ausgeschlossen, vgl. Text). | 98 |
| Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBNP); gefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 10 bis 17. | 99 |
| Druckwerte der Empfindungsänderungen innerhalb einer Druckfolge (LBNP); gefüllte Punkte: absteigende Druckfolge (zunehmender Druck), ungefüllte Punkte: aufsteigende Druckfolge (abnehmender Druck). Versuchspersonen 18 bis 20. | 100 |
| Aus drei Druckstufen (LBNP (-30 mmHg), Baseline (0 mmHg) und LBPP (+30 mmHg)) extrapolierte Funktion (Polynom zweiten Grades) zur Bestimmung des thorakalen Volumens aus dem Kammerdruck (n=40). | 100 |
| Korrelationen zwischen den Druckwerten bei LBPP und LBNP, bei denen ein Empfindungswechsel aufgetreten ist. | 101 |
| Blockweiser Vergleich des thorakalen Volumens in den vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), n= 40. | 104 |
| Blockweiser Vergleich der SHP in den vier Experimentalphasen (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), n= 40. | 107 |
| Schematische Darstellung des Ultraschallverfahrens: Von dem Ultraschallkopf aus wird Ultraschall auf den Erythrozyten gelenkt, von wo aus er wieder reflektiert wird. (Geschwindigkeit des strömenden Bluts, β : Einfallswinkel des ausgesandten Schallstrahls, f_a : Frequenz des Ultraschalls) | 114 |
| Pulsatile Strömungsgeschwindigkeiten der <i>Arteria cerebri media</i> . Auf der x-Achse ist die Zeit, auf der y-Achse die Geschwindigkeit des Blutflusses dargestellt. Die helle Linie über dem Spektrum ist die maximale Flussgeschwindigkeit (v_{max}), die schwarze Linie inmitten des Spektrums die mittlere Flussgeschwindigkeit (v_{mean} , aus Diehl & Berlit, 1996). | 115 |
| Artefaktbehaftete Ableitung der <i>Arteria cerebri media</i> (aus Diehl & Berlit, 1996). | 118 |
| Mittelwerte der Volumenveränderungen des oberen Thorax in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=15). | 121 |
| Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, n=15). | 121 |
| Mittelwerte der Veränderungen der cerebralen Blutflussgeschwindigkeit in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=15). | 122 |

| | |
|--|-----|
| Veränderungen der Geschwindigkeit des cerebralen Blutflusses der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, n=15). | 123 |
| Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=15). | 124 |
| Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind Standardabweichungen, n=15). | 125 |
| Abhängigkeit der SVV von der Körperneigung um die Z-Achse in der Studie von Udo de Haes (1970). Abszisse: Abweichung der Z-Achse von der Physikalischen Vertikalen (in Grad). Ordinate: Abweichung der Leuchtlinie von der Z-Achse. PZ: Physikalische Vertikale (Jede Linie steht für einen Probanden, die punktierte Linie sind die Mittelwerte der Probanden; aus Mittelstaedt, 1988). | 129 |
| IV: Idiotroper Vektor, SV: Subjektive Vertikale (SVV), PV: Physikalische Vertikale (aus von Campenhausen, 1993). | 130 |
| Mittelwerte der Volumenveränderungen des oberen Thorax in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=23). | 133 |
| Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind die Standardabweichungen, n=23). | 134 |
| Eingestellte Subjektive Visuelle Vertikale in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=28). | 135 |
| Veränderungen der Subjektiven Visuellen Vertikalen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind Standardabweichungen, n=28). | 136 |
| Effekte von LBPP und LBNP im Vergleich zu den Baseline-Bedingungen (Baseline 1 und Baseline 2) auf die Subjektive Visuelle Vertikale (PV: Physikalische Vertikale). | 136 |
| Mittelwerte der Volumenveränderungen des oberen Thorax in den vier Phasen der Experimente (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=88). | 139 |
| Veränderungen des thorakalen Volumens der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, die Balken sind die Standardabweichungen, n=88). | 139 |

| | |
|---|-----|
| Mittelwerte der eingestellten Subjektiven Horizontalen Positionen auf dem Kippbett in den vier Phasen des Experiments (Baseline 1, LBPP, Baseline 2, LBNP), die Balken sind die Standardabweichungen (n=65). | 140 |
| Veränderungen der Subjektiven Horizontalen Positionen der Druckphasen im Vergleich zu der jeweils vorhergehenden Baseline-Phase (Differenzen LBPP-Baseline 1 und LBNP-Baseline 2, Balken sind die Standardabweichungen, n=65). | 141 |
| Modell zur Erklärung der Einstellung der subjektiven Visuellen Vertikalen unter Überdruck (SVV_{pp}) und Unterdruck (SVV_{np}) im Vergleich zur Baseline (SVV_{ba}). Die Einstellung der Leuchtlinie auf die Schräglage ohne Druck (SVV_{ba}) kann durch das Vektorprodukt aus der physikalischen Vertikale (PV) und dem idiotropen Vektor (iV) vorhergesagt werden. Die Abweichungen von der SVV_{ba} unter den Druckbedingungen ist über eine Modulation der Länge des idiotropen Vektors zu erklären: Der idiotrope Vektor wird unter Überdruck länger, unter Unterdruck kürzer. | 150 |
| Schwindelursachen (nach Payk, 1985). | 156 |

11 Literatur

- Aaslid, R. (1987). Visually evoked dynamic blood flow response of the human cerebral circulation. *Stroke*, 18, 771-775.
- Aaslid, R., Markwalder, T.M. & Nornes, S. (1982). Non-invasive transcranial Doppler ultrasound recording of flow velocity in basal cerebral arteries. *Journal of Neurosurgery*, 57, 769-774.
- Aaslid, R., Newell, D.W., Stooss, R., Sorteberg, W. & Lindegaard, K.F. (1991). Assessment of cerebral autoregulation dynamics from simultaneous arterial and venous transcranial Doppler recordings in humans. *Stroke*, 22(9), 1148-54.
- Allum, J.H.J. & Pfaltz, C.R. (1985). Visual and vestibular contributions to pitch sway stabilization in the ankle muscles of normals and patients with bilateral peripheral vestibular deficits. *Experimental Brain Research*, 58, 82-94.
- Arnold, W., Eysenck, J. & Meili, R. (1980). *Lexikon der Psychologie*. Basel: Herder.
- Aronson, T.A. & Logue, C.M. (1988). Phenomenology of panic attacks: a descriptive study of panic disorder patients' self report. *Journal of clinical Psychiatry*, 49, 8-13.
- Asmundson, G.J.G., Larsen, D.K. & Stein, M.B. (1998). Panic disorder and vestibular disturbance: An overview of empirical findings and clinical implications. *Journal of Psychosomatic Research*, 44(1), 107-120.
- Aubert, A. (1861). Über eine scheinbar bedeutende Drehung von Objekten bei Neigung des Kopfes nach rechts oder links. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie*, 20, 381-393.
- Balldin, U.I., Krock, L.P., Hopper, N.L. & Squires, W.G. (1996). Cerebral artery blood flow velocity changes following rapid release of lower body negative pressure. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 67, 19-22.
- Biederman-Thorson, M. & Thorson, J. (1973). Rotation-Compensating reflexes independent of the labyrinth and the eye. Neuromuscular correlates in the pigeon. *Journal of comparative Physiology*, 83, 103-122.
- Bier, A. (1905). Hyperemia by suction apparatus. In: *Hyperemia as a therapeutic agent*, ed.: G.M. Blech. Chicago: Roberts.
- Birbaumer, N., & Schmidt, R.F. (1996). *Biologische Psychologie*. New York: Springer.

- Bischof, N. (1966). Stellungs-, Spannungs- und Lagewahrnehmung. In: *Handbuch der Psychologie*, 1. Bd.: Allgemeine Psychologie. Gottschaldt, K., Lersch, P., Sander, F., Thomae, H. (Hrsg.). Hogrefe: Göttingen.
- Bisdorff, A.R., Wolsley, C.J., Anastasopoulos, D., Bronstein, A.M. & Gresty, M.A. (1996). The perception of body verticality (subjective postural vertical) in peripheral and central vestibular disorders. *Brain*, 119, 1523-1534.
- Bles, W. & de Graaf, B. (1991). Ocular rotation and perception of the horizontal under static tilt conditions in patients without labyrinthine function. *Acta Otolaryngologica*, 111, 456-462.
- Böhmer, A. & Rickenmann, J. (1995). The subjective visual vertical as a clinical parameter of vestibular function in peripheral vestibular diseases. *Journal of Vestibular Research*, 5, 34-45.
- Böhmer, A. (1997). Zur Beurteilung der Otolithenfunktion mit der subjektiven visuellen Vertikalen. *HNO*, 45, 533-537.
- Böhmer, A., Mast, F. & Jarchow, T. (1996). Can a unilateral loss of otolithic function be clinically detected by assessment of the subjective visual vertical? *Brain Research Bulletin*, 40, 423-429.
- Brandt, T., Huppert, D. & Dieterich, M. (1994). Phobic postural vertigo: a first follow-up. *Journal of Neurology*, 241(4), 191-195.
- Briebach, T. & Fischer, P.A. (1988). Kreislaufphysiologische Untersuchungen und transkranielle Dopplersonographie bei orthostatischen Regulationsstörungen. *Ultraschall in der Medizin*, 9(5), 223-226.
- Brown, J.L. (1961). Orientation to the vertical during water immersion. *Aerospace Medicine*, 32, 209-217.
- Brunhölzl, C. & Müller, H. R. (1993). Transkranielle Dopplersonographie in Orthostase. *Ultraschall in der Medizin*, 7, 248-252.
- Bulla, H.M, Vollmer, J, Gotzen, A., Skreczek, W. & Hartje, W. (1996). Hemispheric asymmetry of arterial blood flow velocity changes during verbal and visuospatial tasks. *Neuropsychologia*, 34(10), 987-91.
- Busse, R. (1982). *Kreislaufphysiologie*. Stuttgart: Thieme.
- Campenhausen, von, C. (1993). *Die Sinne des Menschen*. Stuttgart: Thieme.
- Clark, D.M. & Ehlers, A. (1993). An overview of the cognitive theory and treatment of panic disorder. *Applied and Preventive Psychology*, 2(3), 131-139.

- Coryell, W., Noyes, R. & Clancy, J. (1982). Excess mortality in panic disorder: A comparison with primary unipolar depression. *Archive of Genetic Psychiatry*, 39, 701-703.
- Curtis, G.C. & Thyer, B.A. (1983). Fainting on exposure to phobic stimuli. *American Journal of Psychiatry*. 140(6), 771-774.
- Daffertshofer, M., Diehl, R.R., Ziems, G.U. & Hennerici, M. (1991). Orthostatic changes of cerebral blood flow velocity in patients with autonomic dysfunction. *Journal of Neurological Sciences*, 104(1), 32-38.
- de Graaf, B. (1990). *Influence of eye movements on visual perception*. Thesis, University of Utrecht.
- de Haes, U. & Schöne, H. (1970). Interaction between statolith organs and semicircular canals on apparent vertical and nystagmus. Investigations on the effectiveness of the statolith organs. *Acta Otolaryngologica*, 69(1), 25-31.
- DeHart, R. (1996). *Fundamentals of Aerospace Medicine*. Baltimore: Williams & Wilkins.
- DeKleyn, A. & Versteegh, C. (1933). Labyrinthreflexe nach Abschleudern der Otolithenmembranen bei Meerschweinchen. *Pflügers Archiv*, 232, 454-465.
- Delius, D.D. & Vollrath, F.W. (1973). Rotation compensating reflexes independent of the labyrinth. Neurosurgery Correlates in Pigeons. *Journal of comparative Physiology*, 83, 123-134.
- Diehl, J.M. & Arbinger, R. (1992). *Einführung in die Inferenzstatistik*. Eschborn bei Frankfurt am Main: Klotz.
- Diehl, J.M. & Staufenbiel, T. (1997). *Statistik mit SPSS für Windows, Version 6.1*. Eschborn bei Frankfurt am Main: Klotz.
- Diehl, R. & Berlitz, P. (1996). *Funktionelle Dopplersonographie in der Neurologie*. Berlin: Springer.
- Do, M.C., Brenière, Y. & Bouisset, S. (1988). Compensatory reactions in forward fall: are they initiated by stretch receptors? *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 69, 448-452.
- Dubs, B. (1997). Messung der Subjektiven Vertikalen in Körperschräglage – Optimierung der klinischen Anwendung. *Unveröffentlichte Dissertation der medizinischen Fakultät der Universität Zürich*.
- Echt, M., Düweling, J., Gauer, O.H. & Lange, L. (1974). Effective compliance of the total vascular bed and the intrathoracic compartment derived from changes in central venous pressure induced by volume changes in man. *Circulation Research*, 40, 61-68.

- Ehlers, A. & Margraf, J. (1992). *Perspectives and promises of clinical psychology*. In: Applied clinical psychology. Ehlers, A., Fiegenbaum, W. (Hrsg.) New York: Plenum Press.
- Fahrenberg, J. (1979). *Psychophysiologische Aktivierungsforschung: Ein Beitrag zu den Grundlagen der multivariaten Emotions- und Stresstheorie* (Bericht der Forschungsgruppe Psychophysiologie, Psychologisches Institut der Universität Freiburg). München: Minerva.
- Feilchenfeld, H. (1903). Zur Lageschätzung bei seitlichen Kopfneigungen. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie*, 31, 127-150.
- Fischer, M.H. (1927). Messende Untersuchungen über die Gegenrollung der Augen und die Lokalisation der scheinbaren Vertikalen bei seitlichen Neigungen (des Kopfes, des Stammes und des Gesamtkörpers). *Albrecht von Graefes Archiv der Ophthalmologie*, 118, 633-680.
- Foux, A., Seliktar, R. & Valero, A. (1976). Effects of lower body negative pressure (LBNP) on the distribution of body fluids. *Journal of Applied Physiology*, 41(5), 719-726.
- Freud, S. (1895). Über die Berechtigung von der Neurasthenie einen bestimmten Symptomencomplex als "Angstneurose" abzutrennen. *Neurologisches Zentralblatt*, 12, 50-66.
- Fröbes, J. (1923). *Lehrbuch der experimentellen Psychologie*. Erster Band. Freiburg im Breisgau: Herder.
- Gauer, O.H. (1972). Kreislauf des Blutes. In: Gauer, O.H., Henry, J.P. (Hrsg.) *Physiologie des Menschen*, Bd. 3. München: Urban & Schwarzenberg.
- Gauer, O.H., Henry, J.P. & Behn, C. (1970). The regulation of extracellular fluid volume. *Annual Review of Physiology*, 32(70), 547ff.
- Gerathewohl, S.J. (1952). Physics and Psychophysics of weightlessness; visual perception. *Journal of Aviation Medicine*, 23, 373-395.
- Gierke, von, H.E. & Parker, D.E. (1994). Differences in otolith and abdominal viscera graviceptor dynamics: Implications for motion sickness and perceived body position. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 65, 747-751.
- Goldstein, E.B. (1997). *Wahrnehmungspsychologie*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Goodwin, G.M., McCloskey, D.J. & Matthews P.B.C. (1972). The contribution of muscles afferents to kinesthesia shown by vibration induced illusion of movement and the effects of paralysing joint afferents. *Brain*, 92, 705-748.
- Graham, D.T., Kabler, J.D. & Lunsford, L. (1961). Vasovagal fainting: A biphasic response. *Psychosomatic Medicine*, 23, 493-507.

- Guilford, J.P. (1954). *Psychometric methods*. New York: McGraw-Hill.
- Hank, G., Hahlweg, K. & Klann, N. (1991). Fear Questionnaire (Marks, I.M. & Mathews, A.M., 1979), deutsche Version. *Diagnostische Verfahren fuer Berater. Materialien zur Diagnostik und Therapie in Ehe-, Familien- und Lebensberatung*. Weinheim: Beltz.
- Haring, H.P. & Aichner, F. (1992). Hemodynamic findings in migraine patients on transcranial Doppler sonography. *Wien. Klin. Wochenschr.*, 104 (20), 620-5.
- Hartje, W., Ringelstein, E.B., Kisting, B., Fabianek, D. & Willmes, K. (1994). Transcranial Doppler ultrasonic assessment of middle cerebral artery blood flow velocity changes during verbal and visuospatial cognitive tasks. *Neuropsychologia*, 32 (12), 1443-52.
- Hasegawa, T. (1931). Die Veränderung der labyrinthären Reflexe bei zentrifugierten Meer-schweinchen. *Pflügers Archiv*, 229, 205-225.
- Hautzinger, M., Bailer, M., Worall, H. & Keller, F. (1994). *Beck-Depressions-Inventar (BDI)*. Bern: Huber.
- Hirschfeld, H. & Forssberg, H. (1994). Postural adjustments in sitting humans following external perturbations: muscle activity and kinematics. *Experimental Brain Research*, 97, 515-527.
- Hoff, H. & Schilder, P. (1928). Zur Kenntnis der Symptomatologie vestibulärer Erkrankungen. *Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde*, 103, 145 f.
- Holst, E. v. (1950). Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 32, 60-120.
- Huber, P. & Handa, J. (1967). Effect of contrast material, hypercapnia, hyperventilation, hypertonic glucose and papaverine on the diameter of the cerebral arteries. *Investigations in Radiology*, 2, 17-32.
- Inamura, K., Mano, T., Satoshi, I., Yoshimitsu, A. & Sadkao, I. (1996). One-minute wave in body fluid volume change enhanced by postural sway during upright standing. *Journal of Applied Physiology*, 81(1), 459-469.
- Ito, T. & Sanada, Y. (1965). Location of receptors for righting reflexes acting upon the body in primates. *The Japanese Journal of Physiology*, 15, 235-242.
- Itoh, T., Matsumoto, M., Handa, N., Maeda, H., Hougaku, H., Hashimoto, H. & Etani, H. (1993). Rate of successful recording of blood flow signals in the middle cerebral artery using transcranial Doppler sonography. *Stroke*, 24(8), 1192-1195.

- Jacob, R.G., Moller, M.B., Turner, S.M. & Wall, C. (1985). Otoneurological examination in panic disorder and agoraphobia with panic attacks: A pilot study. *American Journal of Psychiatry*, 142, 715-720.
- Jarchow, T. & Mast, W. (1999). The Effect of water immersion on postural and visual orientation. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 70 (9), 879-886.
- Kahle, W., Leonhardt, H. & Platzer, W. (1991). Taschenatlas der Anatomie: für Studium und Praxis. Bd.3. *Nervensystem und Sinnesorgane*. Stuttgart: Thieme.
- Kapfhammer, H.P., Mayer, C., Hock, U., Huppert, D., Dieterich, M. & Brandt, T. (1997). Course of illness in phobic postural vertigo. *Acta Neurologica Scandinavica* 95(1), 23-28.
- Katon, W. (1986). Panic Disorder: Epidemiology, diagnosis, and treatment in primary care, *Journal of Clinical Psychiatry*, 47(10) (Suppl.), 21-27.
- Kessler, R.C., McGonagle, K.A., Zhao, S., Nelson, C.B., Hughes, M., Eshleman, S., Wittchen, H. & Kendler, K.S. (1994). Lifetime and 12-month prevalence of DSM-III-R psychiatric disorders in the United States: results from National Comorbidity Survey. *Archiv of Genetic Psychiatry*, 51, 8-19.
- Klix, F. (1976). *Information und Verhalten. Kybernetische Aspekte der organischen Informationsverarbeitung*. Bern: Verlag Hans Huber.
- Klopp, H.W. (1951). Ueber Umgekehrt- und Verkehrtsehen. *Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde*; 165, 231-260.
- Knerr, R. (Hrsg.). (1986). *Lexikon der Physik*. Lexikographisches Institut: München.
- Kögel, A. (1998). *Gravizeption: Eine Replikationsstudie*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Fachbereich Psychologie, Justus-Liebig-Universität Gießen.
- Kohler, I. (1951). *Über Aufbau und Wandlungen der Wahrnehmungswelt*. Österreichische Akademie der Wissenschaften: Wien.
- Kozak, M.J. & Montgomery, G.K. (1981). Multimodal Behavioral Treatment of recurrent injury-scene-elicited fainting (vasodepressor syncope). *Behavioral Psychotherapy*, 9, 316-321.
- Kubicek, W.G., Witsoe, D.A., Patterson, R.P. & From, A.H.L. (Eds.) (1969). *Development and evaluation of an impedance cardiographic system to measure cardiac output and other cardiac parameters*. (NASA-CR-101965) Houston: National Aeronautics and Space Administration.
- Kushner, R.F. (1992). Bioelectrical impedance analysis: A review of principles and applications. *Journal of the American College of Nutrition*, 11 (2), 199-209.

- Leek, B.F. (1971). Abdominal visceral receptors. In: Autrum, H. et al. (Eds.). (1972). *Handbook of sensory physiology*, 113-160. Berlin: Springer.
- Magnus, R. (1924). *Körperstellung*. Berlin: Springer.
- Marks, I.M. (1975). Behavioral treatment of phobic and obsessive-compulsive disorder: a critical appraisal. In: *Progress in Behavior Modification*, Vol. 1 (edited by Hersen, M., Eisler, R.M., Miller, P.M.). New York: Academic Press.
- Mast, F. & Jarchow, T. (1996). Perceived body position and the visual horizontal. *Brain Research Bulletin*, 40, 393-398.
- McGuigan, F.J. (1979). *Einführung in die experimentelle Psychologie*. J.M. Diehl (dt. Bearb.). Frankfurt am Main: Fachbuchhandlung für Psychologie.
- Miller, E.F., Fregly, A.R. & Graybiel, A. (1968). Visual horizontal perception in relation to otolith-function. *American Journal of Psychology*, 81, 488-496.
- Mittelstaedt, H. (1964). Basic control patterns of the orientational homeostasis. *Symposia of the society of Experimental Biology*, 18, 365-385.
- Mittelstaedt, H. (1983a). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, 70, 272-281.
- Mittelstaedt, H. (1983b). *Towards understanding the flow of information between objective and subjective space*. In: Huber, Markl (eds.). *Neuroethology and behavior physiology*. Berlin: Springer.
- Mittelstaedt, H. (1988). The information processing structure of the subjective vertical. A cybernetic bridge between its psychophysics and its neurobiology. In: H. Marko, G. Hauske, A. Struppler (Hrsg.). *Processing structures for perception and action*. Weinheim: Beltz.
- Mittelstaedt, H. (1990). The role of saccule-type receptors in gravity orientation. In: Brandt, T., Paulus, W., Bels, W. Dieterics, M., Krafczyk, S., Straube, A. (Hrsg.). *Disorders of posture and gait*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Mittelstaedt, H. (1992). Somatic versus vestibular gravity perception in man. *Annals of the New York Academy Sciences* 656, 124-139.
- Mittelstaedt, H. (1995a). Evidence of somatic graviception from new and classical investigations. *Acta Otolaryngologica, Supplement*, 520, 186-187.
- Mittelstaedt, H. (1995b). New diagnostic tests for the function of utricles, saccules and somatic graviceptors. *Acta Otolaryngologica, Supplement*, 520, 188-193.
- Mittelstaedt, H. (1995c). *Die visuelle und die leibliche Vertikale*. In : Großheim (Hrsg.). *Beiträge zur Anthropologie*. Berlin: Akademie-Verlag.

- Mittelstaedt, H. (1996). Somatic graviception. *Biological Psychology*, 42, 53-74.
- Mittelstaedt, H. (1999). The role of the otoliths in perception of the vertical and in path integration, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 871, 334-344.
- Mittelstaedt, H., Glasauer, S. (1993). Illusions of verticality in weightlessness. *Clinical Investigator*, 71, 732-739.
- Montgomery, L.D. (1987). Body volume changes during simulated weightlessness: An overview. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 58(9)(Suppl.), 80-85.
- Montgomery, L.D. (1993a). Body volume changes during simulated microgravity I: technique and comparison of men and women during horizontal bed rest. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 64, 893-898.
- Montgomery, L.D. (1993b). Body volume changes during simulated microgravity II: comparison of horizontal and head-down bed rest. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 64, 899-904.
- Montgomery, L.D., Kirk, P.J., Payne, P.A., Gerber, R.L., Newton, S.D. & Williams, B.A. (1977). Cardiovascular responses of men and woman to lower body negative pressure. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 48, 138-145.
- Müller, H.R. & Moll, R. (1992). A probe-holder for bilateral transcranial Doppler sonography *Ultrasound in Medicine and Biology*, 18(1), 105-8.
- Nelson, J. (1968). Effect of water immersion and body position upon perception of the gravitational vertical. *Aerospace Medicine*, 32, 806-811.
- Nagel, W.A. (1898). Über das Aubert'sche Phänomen und verwandte Täuschungen über die vertikale Richtung. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie*, 16, 373-398.
- Norton, G. R., Harrison, B.; Hauch, J. & Rhodes, L. (1985). Characteristics of people with infrequent panic attacks. *Journal of Abnormal Psychology*, 94(2), 216-221.
- Ogle, K.N. (1950). *Researches in binocular vision*. Philadelphia: Saunders.
- Ogle, K.N. (1959). *Theory of Stereoscopic Vision*. In: S. Koch (Hrsg.) *Psychology: a study of a science*, Vol. 1, New York: McGraw-Hill.
- Oman, C.M., Lichtenberg, B.K., Money, K.E. & McCoy, R.K. (1986). M.I.T./Canadian vestibular experiments on the Spacelab-1 mission. 4. Space motion sickness: symptoms, stimuli, and predictability. *Experimental Brain Research*, 64, 316-334.
- Öst, L.G. (1991). Acquisition of blood and injection phobia and anxiety response patterns in clinical patients. *Behavior Research and Therapy*, 29(4), 323-332.

- Öst, L.G. (1992). Blood and injection phobia: Background and cognitive, physiological, and behavioral variables. *Journal of Abnormal Psychology, 101* (1), 68-74.
- Öst, L.G., Sterner, U. & Lindahl, I.L. (1984) Physiological responses in blood phobics. *Behaviour Research and Therapy, 22*(2), 109-117.
- Page, A.C. (1994). Blood-Injury Phobia. *Clinical Psychology Review, 14*(5), 443-461.
- Payk, T.R. (1985). Über nichtorganisch bedingten Schwindel. *Zeitschrift für psychosomatische Medizin, 31*, 25-31.
- Penney, B.C., Patwardhan, N.A. & Wheeler, H.B. (1985). Simplified electrode array for impedance cardiography. *Medical and Biological Engineering and Computing, 23*, 1-7.
- Pieper, W. (1992). *Experimentelles Praktikum I*. Unveröffentlichte Seminarunterlagen des Fachbereichs Psychologie der Justus-Liebig Universität Gießen.
- Pschyrembel, W., Dornblüth, O. & Zink, C. (Hrsg.). (1990). *Pschyrembel Klinisches Wörterbuch*. Berlin: de Gruyter.
- Rau, H., Elbert, T., Lutzenberger, W., Eves, F., Rockstroh, B. & Birbaumer, N. (1988). Pavlovian conditioning of peripheral and central components of the baroreceptor reflex. *Journal of Psychophysiology, 2*, 119-127.
- Rohracher, H. (1988). *Einführung in die Psychologie*. Weinheim: Psychologie Verlags Union.
- Saborowski, R. (1998). *Gravizeption*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Fachbereich Psychologie, Justus-Liebig-Universität Gießen.
- Satomura, S. & Kaneko, Z. (1960). *Ultrasonic blood reograph*, 3rd international conference of medicine electronic, London.
- Schandry, R. (1988). *Lehrbuch der Psychophysiologie: Körperliche Indikatoren psychischen Geschehens*. München, Weinheim: Beltz.
- Schmedtje, J.F., Gutkowska, J. & Taylor, A.A. (1995). Reciprocity of hemodynamic changes during lower body negative and positive pressure. *Aviation, Space, and Environmental Medicine, 66*, 346-352.
- Schmidt, R.F. & Thews, G. (1993). *Physiologie des Menschen*. Berlin: Springer.
- Schöne, H. & de Haes, H.U. (1968). Perception of gravity-vertical as a function of head and trunk Position. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 60*, 440-444.
- Schöne, H. (1959). Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. *Ergebnisse der Biologie, 20*, 161-.

- Schöne, H. (1962). Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Augengegenrollung und auf die Wahrnehmung der Lage im Raum. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 46, 57-.
- Schregel, W. (1993). Stellenwert der transkraniellen Doppler-Sonographie. *Infusionstherapie und Transfusionsmedizin*, 20(5), 267-71.
- Sheehan, D.V. & Sheehan, K.H. (1982). The classification of anxiety and hysterical states. I. Historical review and empirical delineation. *Journal of Clinical Psychopharmacology*, 1, 235-244.
- Sherrington, C.S. (1948). *The integrative action of the nervous system*. New Haven.
- Sherwood, A., Allen, M.T., Fahrenberg, J., Kelsey, R.M., Lovallo, W.R. & van Doornen, L.J.P. (1990). Committee Report: Methodological guidelines for impedance cardiography. *Psychophysiology*, 27(1), 1-23.
- Sherwood, A., Royal, S.A., Hutcheson, J.S. & Turner, J.R. (1992). Comparison of impedance cardiographic measurements using band and spot Electrodes. *International Journal of Psychophysiology*, 29, 734-741.
- Silbernagl, S. & Despopoulos, A. (1991). *Taschenatlas der Physiologie*. Stuttgart: Thieme.
- Singer, J. (1884). Zur Kenntnis der motorischen Funktionen des Lendenmarks der Taube. *Akademie der Wissenschaften, Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse: Sitzungsberichte* 3, 89, 167-185.
- Spada, H. (1992). *Lehrbuch allgemeine Psychologie*. Bern: Huber.
- Spielberger, C.D., Gorsuch, R.L. & Lushene, R.E. (1970). *Manual of the state-trait anxiety inventory*. Palo Alto: Consulting Psychologists Press.
- Stein, M.B., Asmundson, G.J.G., Ireland, D. & Walker, J.R. (1994). Panic disorder in patients attending a clinic for vestibular disorders. *American Journal of Psychiatry*, 151(11), 1697-1700.
- Stöcker, H. (Hrsg.) (1994). *Taschenbuch der Physik: Formeln, Tabellen, Übersichten*. Frankfurt am Main: Deutsch.
- Stoll, W., Matz, R. & Most, E. (1992). *Schwindel und Gleichgewichtsstörungen: Diagnostik, Klinik, Therapie, Begutachtung*. Stuttgart: Thieme.
- Thomas, B.J., Cornish, B.H. & Ward, L.C. (1992). Bioelectrical impedance analysis for measurement of body fluid volumes: A review. *Journal of Clinical Engineering*, 17(6), 505-510.
- Thornton, W.E., Moore, T.P. & Pool, S.L. (1987). Fluid shifts in weightlessness. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 58, 86-90.

- Titchener, E.B. (1905). *Experimental Psychology. Quantitative*. New York: Macmillan.
- Toole, J.F. (1984). *Cerebrovascular disorders*. Raven Press: New York.
- Totaro, R., Marini, C., Cannarsa, C. & Prencipe, M. (1992) Reproducibility of transcranial Dopplersonography: a validation study. *Ultrasound in Medicine and Biology*, 18(2), 173-177.
- Trendelenburg, W. (1906). Über die Bewegung der Vögel nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln. Ein Beitrag zur Physiologie des Zentralnervensystems der Vögel (nach Untersuchungen an der *Columba domestica*). *Archiv der Anatomie und Physiologie, Leipzig (Physiologie)*, 1-126.
- Ueno, T., Yoshimoto, S., Mayanagi, Y., Sekiguchi, C. & Yajima, K. (1993). Effect of lower body negative pressure on cerebral circulation. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 64 (11), 1006-1010.
- Vaitl, D. & Gruppe, H. (1990). Changes in hemodynamic modulate electrical brain activity. *Journal of Psychophysiology*, 4, 41-49.
- Vaitl, D. & Gruppe, H. (1992). Body position and changes in EEG. *Journal of Psychophysiology*, 6, 111-118.
- Vaitl, D. & Schandry, R. (1995). *From the heart to the brain: the psychophysiology of circulation – brain interaction*. New York: Lang.
- Vaitl, D., Mittelstaedt, H. & Baisch, F. (1997). Shifts in blood volume alter the perception of posture. *International Journal of Psychophysiology*, 27, 99-105.
- Vaitl, D., Mittelstaedt, H., Saborowski, R. & Stark, R. (2001). Shifts in blood volume alter the perception of posture: further evidence for somatic graviception. *International Journal of Psychophysiology*. Im Druck.
- Vibert, D., Hausler, R. & Safran, A. (1999). Subjective visual vertical in peripheral unilateral vestibular diseases. *Journal of Vestibular Research*, 9, 145-152.
- von Campenhausen, C. (1993). *Die Sinne des Menschen*. Stuttgart, New York: Thieme.
- Vries, H. de. (1950). The mechanism of the labyrinth otoliths. *Acta Oto Laryngologica*, 38, 262-273.
- Wade, N.J. (1970). Effect on Instructions on Visual Orientation. *Journal of Experimental Psychology*, 83(2), 331-332.
- Wardle, J. & Jarvis, M. (1981). The paradoxical fear response to blood, injury and illness - a treatment report. *Behavior and Psychotherapy*, 9, 13-24.

- Weltgesundheitsorganisation (1993). *Internationale Klassifikation psychischer Störungen: ICD-10, Kapitel V(F); klinisch-diagnostische Leitlinien*. Übersetzt und herausgegeben von H. Dilling. Bern: Huber.
- White, D.D. & Montgomery, L.D. (1996). Pelvic blood pooling of men and woman during lower body negative pressure. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 67(6), 555-559.
- White, D.D., Gotshall, R.W. & Tucker, A. (1996). Woman have lower tolerance to lower body negative pressure than men. *Journal of Applied Physiology*, 80(4), 1138-1143.
- Wiedeman, M.P. (1963). Dimensions of blood vessels from distributing artery to collecting vein. *Circulation Research*, 12, 375-378.
- Wientjes, C.J.E. & Grossmann, P. (1994). Over-reactivity of the psyche or the some? Interindividual associations between psychosomatic symptoms, anxiety, heart-rate and end-tidal pCO₂. *Psychosomatic Medicine*, 56, 533-540.
- Wolthius, R.A., Bergman, S.A. & Nicogossian, A.E. (1974). Physiological effects of locally applied reduced pressure in man. *Physiological Reviews*, 54(3), 566-595.
- Woodworth, R.S. & Schlosberg, H. (1954). *Experimental Psychology*. New York: Holt, Rinehart, Winston.
- Wundt, W. (1890). *Grundzüge der physiologischen Psychologie*. 4. Auflage. Leipzig: Engelmann.
- Yagita, Y., Etani, H., Handa, N., Itoh, T., Imuta, N., Okamoto, M., Matsumoto, M., Kinoshita, N. & Nukada, T. (1996). Effect of transcranial Doppler intensity on successful recording in japanese patients. *Ultrasound in Medicine and Biology*, 22(6), 701-705.
- Yardley, L., Gresty, M., Bronstein, A. & Beyts, J. (1998). Changes in heart rate and respiration rate in patients with vestibular dysfunction following head movements which provoke dizziness. *Biological Psychology*, 49, 95-108.
- Zilles, K. & Rehkämper, G. (1994). *Funktionelle Neuroanatomie*. Berlin: Springer.

12 Anhang

Protokollbogen zur Kurzanamnese

Instruktionen:

Instruktion für den Versuch Dopplersonographie

Instruktion für den Versuch Winkelvorgabe

Instruktion für den Versuch zur Bestimmung der Subjektiven Visuellen Vertikalen

Instruktion für den Versuch zur Bestimmung der Absolutschwellen

Kippbettvoreinstellungen im Versuch Dopplersonographie

Kippbettvoreinstellungen im Versuch Winkelvorgabe

Winkelvorgaben im Versuch zur Einstellung der Subjektiven Visuellen Vertikalen

Druckvorgaben im Versuch zur Bestimmung der Absolutschwellen

Rechnerische Herleitung der Formel zur Bestimmung des geometrischen Volumens des oberen Thorax

Berechnung der thorakalen Volumenverschiebungen

12.1 Protokollbogen zur Kurzanamnese

Kurzanamnese

Datum: _____

Ergebnisdatei: _____

VPNR: _____

Alter: _____ Jahre

Name: _____ Vorname: _____

Wie viele Zigaretten rauchen Sie?

Mehr als 20 pro Tag Weniger als 20 pro Tag Keine

Wie oft trinken Sie Alkohol?

Regelmäßig Gelegentlich Nie

Haben Sie Herz-Kreislauf-Beschwerden?

Ja Nein

Haben Sie Gleichgewichtsbeschwerden?

Ja Nein Sind Ihnen aus der engeren Verwandtschaft Innen-
ohrerkrankungen bekannt?Ja Nein

Wenn ja, welche: _____

Haben Sie Nierenkrankheiten?

Ja Nein

Wenn ja, welche: _____

Haben Sie noch beide Nieren?

Ja Nein

12.2 Instruktionen

12.2.1 Instruktion Studie 2

Sehr geehrte Versuchsperson,

während des Versuches werden Sie auf dem Kippbett auf- und abbewegt. Die Versuchsanordnung ist so ausgelegt, dass Sie zu jedem Zeitpunkt stabilen Halt finden. Sie sollten während des Versuches die Beine relativ ausgestreckt halten und darauf achten, dass Ihnen das Schaumstoffpolster unter den Füßen nicht verrutscht. Ihre Aufgabe während des Versuches wird es sein, sich nach dem Signalton in die Position zu bringen, die Sie als **waagrecht** empfinden. Dies ist die Subjektive Horizontale Position. Benutzen Sie zur Einstellung die Kabelfernbedienung, mit deren Hilfe Sie das Kippbett auf und Abbewegen können.

Dieser Versuch ist kein Leistungstest. Nehmen sie die Einstellung dennoch spontan nach Ihrem Gefühl vor. Es besteht keinerlei Zeitdruck bei der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position.

Nachdem Sie Ihre Einstellung vorgenommen haben, werden Sie automatisch wieder in eine neue Position ausgelenkt und erhalten erneut einen Signalton, auf den Sie sich wieder in die Position einstellen, die Sie als waagrecht empfinden. Insgesamt werden 64 Winkel vorgegeben. Nachdem Sie Ihre Einstellung vorgenommen haben, geben Sie bitte ein **Sicherheitsurteil** ab, das sagt, wie sicher Sie Ihre Einstellung vorgenommen haben. Nennen Sie hierzu eine Zahl zwischen **1 und 11**, wobei **1 sehr unsicher** und **11 sehr sicher** bedeuten (also: je höher die Zahl, um so sicherer Ihre vorgenommene Einstellung).

Während es Experiments durchlaufen Sie verschiedene Druckzustände in der Druckkammer, die Ihren Unterkörper umschließt. Insgesamt besteht das Experiment aus vier Druckphasen: Der ersten Phase ohne Druck folgt eine Phase mit Überdruck, auf die wiederum eine Phase ohne Druck folgt. Als letztes folgt eine Phase mit Unterdruck. Zwischen diesen einzelnen Phasen gibt es kurze Ruhezeiten, in denen kein Druck anliegt und in denen auch keine Winkel vorgegeben werden.

Während des Experiments verhalten Sie sich bitte so, wie sie es normalerweise tun würden, wenn Sie im dunkeln sitzen oder stehen.

Sollte Ihnen während des Versuches unwohl werden, wovon nicht auszugehen ist, so sagen Sie bitte dem Versuchsleiter Bescheid. Sie können über den kleinen Schalter zu Ihrer rechten Seite auch selbst den Versuch unterbrechen. Bitte achten Sie darauf, dass Sie keinesfalls aus Versehen auf diesen Schalter drücken, er ist sehr leichtgängig.

Während des Versuches besteht Kontakt zu dem Versuchsleiter, er kann Sie sehen und Hören und mit Ihnen sprechen.

Sollte Ihnen noch etwas unklar sein, so fragen Sie bitte jetzt.

12.2.2 Instruktion Studie 3

Sehr geehrte Versuchsperson,

im folgenden werden Sie stufenweise auf- und absteigenden Druckfolgen (mehr Druck bzw. weniger Druck) ausgesetzt.

Ihre Aufgabe besteht darin, sich auf das Gefühl in ihrem Kopf zu konzentrieren und darauf zu achten, ob sie sich waagrecht oder geneigt fühlen.

Es geht darum, denjenigen Punkt zu bestimmen, an dem sie innerhalb der Druckfolge eine **Empfindungsänderung** verspüren (entweder von der Empfindung "Ich fühle mich waagrecht" zu "Ich fühle mich geneigt" oder von "Ich fühle mich geneigt" zu "Ich fühle mich waagrecht").

Während des Versuches bekommen sie nach jeder Druckveränderung einen Signalton zu hören, auf den hin Sie **jedes mal** mit einem Tastendruck antworten müssen:

Drücken Sie die unter Joysticktaste , wenn Sie sich in einer Druckfolge noch in genau derselben Position wie vorher fühlen (also vor und nach der Druckänderung waagrecht oder geneigt). Daraufhin wird der nächste Druckwert vorgegeben.

Bei einer **Empfindungsänderung** innerhalb einer Druckfolge drücken sie bitte den **rechten oberen** Knopf an dem Joystick. Daraufhin geht der Druck auf die Nullposition zurück, und nach einer kurzen Pause beginnt wieder eine neue Folge.

Ihre Antwort sollte **unmittelbar** auf den Signalton hin erfolgen. Ziel ist es, innerhalb einer Druckfolge (also zunehmender oder abnehmender Druck) den Punkt zu bestimmen, an dem sich Ihre Lageempfindung verändert (und dementsprechend Ihre Antwort mit den Tasten).

Insgesamt werden wir ihnen 20 Druckfolgen vorgeben, wobei 10 Druckfolgen bei Überdruck und 10 Druckfolgen bei Unterdruck durchlaufen werden. Innerhalb dieser Druckfolgen alterniert die Reihenfolge der Druckvorgabe: auf eine zunehmende Druckfolge (mehr Überdruck bzw. mehr Unterdruck) folgt eine absteigende Druckfolge (weniger Überdruck bzw. weniger Unterdruck).

Haben Sie noch Fragen?

Wenn ja, fragen Sie bitte, ansonsten beginnen wir jetzt.

12.2.3 Instruktion Studie 5

Sehr geehrte Versuchsperson,

während des Versuches werden Sie auf dem Kippbett auf- und abbewegt. Die Versuchsanordnung ist so ausgelegt, dass Sie zu jedem Zeitpunkt stabilen Halt finden. Sie sollten während des Versuches die Beine relativ ausgestreckt halten und darauf achten, dass Ihnen das Schaumstoffpolster unter den Füßen nicht verrutscht.

Ihre Aufgabe während des Versuches wird es sein, sich nach dem Signalton in die Position zu bringen, die Sie als **waagerecht** empfinden. Dies ist die Subjektive Horizontale Position. Benutzen Sie zur Einstellung die Kabelfernbedienung, mit deren Hilfe Sie das Kippbett auf und Abbewegen können.

Dieser Versuch ist kein Leistungstest. Nehmen sie die Einstellung dennoch spontan nach Ihrem Gefühl vor. Es besteht keinerlei Zeitdruck bei der Einstellung der Subjektiven Horizontalen Position.

Nachdem Sie Ihre Einstellung vorgenommen haben, werden Sie automatisch wieder in eine neue Position ausgelenkt und erhalten erneut einen Signalton, auf den Sie sich wieder in die Position einstellen, die Sie als waagerecht empfinden. Insgesamt werden 64 Winkel vorgegeben. Während es Experiments durchlaufen Sie verschiedene Druckzustände in der Druckkammer, die Ihren Unterkörper umschließt. Insgesamt besteht das Experiment aus vier Druckphasen: Der ersten Phase ohne Druck folgt eine Phase mit Überdruck, auf die wiederum eine Phase ohne Druck folgt. Als letztes folgt eine Phase mit Unterdruck. Zwischen diesen einzelnen Phasen gibt es kurze Ruhezeiten, in denen kein Druck anliegt und in denen auch keine Winkel vorgegeben werden.

Während des Experiments verhalten Sie sich bitte so, wie sie es normalerweise tun würden, wenn Sie im dunkeln sitzen oder stehen.

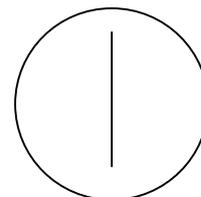
Während des Versuches ist es sehr wichtig, das Sie sich so **wenig** wie möglich bewegen. Bitte halten Sie vor allem Ihren Kopf so, wie er zu Beginn des Experiments liegt. Ihre Arme halten Sie bitte bei sich (nicht in den Raum vor Ihnen hängen lassen!).

Sollte Ihnen während des Versuches unwohl werden, wovon nicht auszugehen ist, so sagen Sie bitte dem Versuchsleiter Bescheid. Sie können über den kleinen Schalter zu Ihrer rechten Seite auch selbst den Versuch unterbrechen. Bitte achten Sie darauf, dass Sie keinesfalls aus Versehen auf diesen Schalter drücken, er ist sehr leichtgängig.

Während des Versuches besteht Kontakt zu dem Versuchsleiter, er kann Sie sehen und Hören und mit Ihnen sprechen.

Sollte Ihnen noch etwas unklar sein, so fragen Sie bitte jetzt.

12.2.4 Instruktion Studie 6



Sehr geehrte Versuchsperson,

ihre Aufgabe besteht darin, den roten Leuchtstrich, den Sie auf dem Monitor dargeboten bekommen, **senkrecht** einzustellen. Nach Ihrer Einstellung soll das weiße Ende des Leuchtstabes **oben** stehen.

Zur Einstellung des Leuchtstabes benutzen Sie den vor Ihnen stehenden Joystick. Mit den beiden Feuerknöpfen (großer Schalter oben und unterer Schalter) bewegen Sie die Leuchtlinie. Wenn Sie ihn vertikal eingestellt haben, drücken Sie die rechte Taste (oben auf dem Joystick). 5 Sekunden, nachdem Sie Ihre Einstellung vorgenommen haben, erscheint eine neue Leuchtlinie, die Sie dann wieder senkrecht einstellen.

Insgesamt wird Ihnen in den vier Bedingungen (kein Druck, Überdruck, kein Druck, Unterdruck) jeweils 10 mal eine Leuchtlinie dargeboten. Stellen Sie bitte jede Leuchtlinie, die Sie dargeboten bekommen, senkrecht ein.

Sie haben zu der Einstellung der Leuchtlinie genügend Zeit, dennoch bitte ich Sie, Ihre Einstellung relativ spontan vorzunehmen und nicht zu lange zu justieren.

Haben Sie noch Fragen?

Wenn ja, fragen Sie bitte, ansonsten beginnen wir jetzt.

12.3 Kippbettvoreinstellungen Studie 2

Die dargestellten Winkel wurden in jeder der vier Experimental-Phasen in dieser Reihenfolge vorgegeben.

| Fortlaufende Nummer | Winkel in Grad (90°: physikalische Horizontale) * |
|---------------------|--|
| 1 | 75 |
| 2 | 103 |
| 3 | 78 |
| 4 | 110 |
| 5 | 70 |
| 6 | 108 |
| 7 | 76 |
| 8 | 109 |
| 9 | 71 |
| 10 | 107 |
| 11 | 77 |
| 12 | 104 |
| 13 | 72 |
| 14 | 106 |
| 15 | 74 |
| 16 | 102 |

12.4 Druckvorgaben Studie 3

Tabelle für die zwei Druckfolgen im Versuch zur Bestimmung der Absolutschwelle des gravizeptiven Systems. Dargestellt sind die anfänglichen Druckwerte, von denen ausgehend bis zu einer Empfindungsänderung der Druck in der angegebenen Richtung verändert wurde. ↓ bezeichnet abnehmenden Druck, ↑ zunehmenden Druck. Die Ab- bzw. Zunahme erfolgte jeweils in Einheiten von 2 mmHg. Positive Zahlen geben Drücke unter LBPP, negative unter LBNP an.

| Druckfolge 1 | Druckfolge 2 | Druckfolge 3 | Richtung |
|---------------------|---------------------|---------------------|-----------------|
| 25 | 29 | 22 | ↓ |
| 6 | 6 | 8 | ↑ |
| 23 | 26 | 28 | ↓ |
| 2 | 2 | 2 | ↑ |
| 25 | 25 | 24 | ↓ |
| 5 | 5 | 6 | ↑ |
| 24 | 24 | 20 | ↓ |
| 3 | 3 | 4 | ↑ |
| 24 | 28 | 26 | ↓ |
| 4 | 4 | 10 | ↑ |
| -25 | -29 | -22 | ↓ |
| -6 | -6 | -8 | ↑ |
| -25 | -26 | -28 | ↓ |
| -6 | -2 | -2 | ↑ |
| -23 | -25 | -24 | ↓ |
| -2 | -5 | -6 | ↑ |
| -25 | -24 | -20 | ↓ |
| -5 | -3 | -4 | ↑ |
| -24 | -28 | -26 | ↓ |
| -4 | -4 | -10 | ↑ |

Die Druckfolge 1 wurde bei den Versuchspersonen 3, 4, 5, 6, 10, 11, 13, 15 und 18, die Druckfolge 2 bei den Versuchspersonen 7, 8, 9, 12, 14, 16, 17, 19 und 20 und die Druckfolge 3 bei der Versuchsperson 1 eingesetzt.

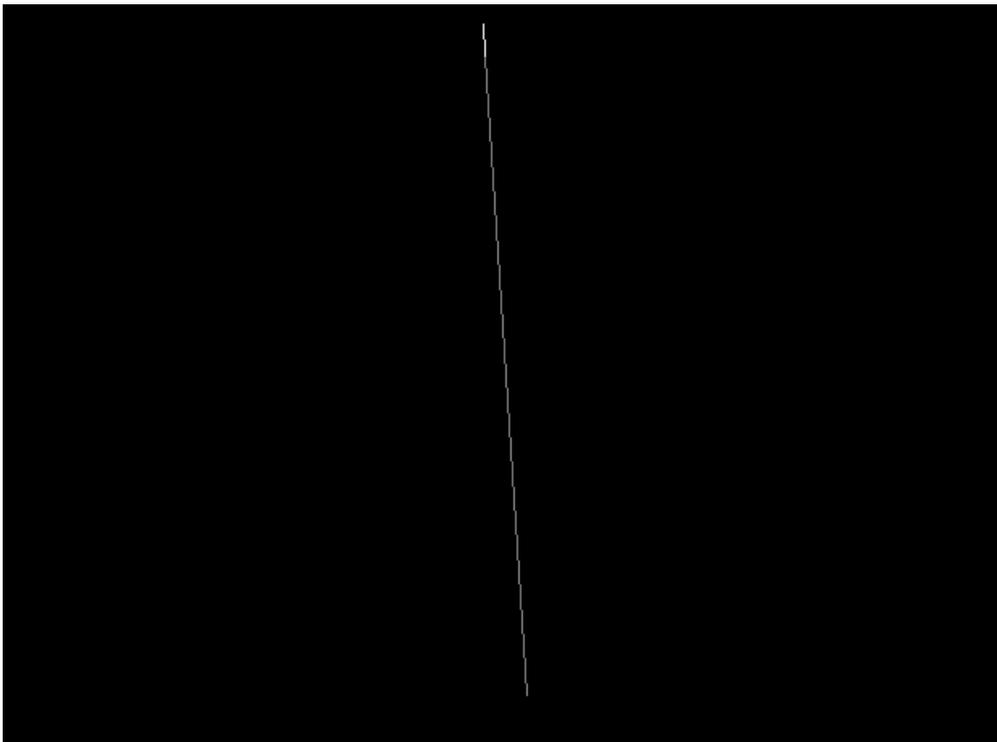
12.5 Kippbettvoreinstellungen Studie 5

Die dargestellten Winkel wurden in jeder der vier Experimental-Phasen in dieser Reihenfolge vorgegeben.

| Fortlaufende Nummer | Winkel in Grad (90°: physikalische Horizontale) * |
|----------------------------|--|
| 1 | 80 |
| 2 | 100 |
| 3 | 81 |
| 4 | 99 |
| 5 | 79 |
| 6 | 100 |
| 7 | 81 |
| 8 | 100 |
| 9 | 80 |
| 10 | 101 |
| 11 | 81 |
| 12 | 100 |
| 13 | 79 |
| 14 | 99 |
| 15 | 80 |
| 16 | 101 |

12.6 Leuchtlinie Studie 6

Als Stimulus zur Einstellung der (sichtbare Länge 14 cm) Subjektiven Visuellen Vertikalen wurde eine rote Leuchtlinie dargeboten. Zur exakten Ausrichtung sollte das obere weiße Ende nach der Einstellung oben stehen.



12.7 Winkelvorgaben Studie 6

Die dargestellten Winkel wurden in jeder der vier Experimental-Phasen in dieser Reihenfolge vorgegeben.

| Fortlaufende Nummer | Winkel in Grad (0°: physikalische Vertikale) * |
|----------------------------|---|
| 1 | 41 |
| 2 | 221 |
| 3 | 149 |
| 4 | 329 |
| 5 | 77 |
| 6 | 257 |
| 7 | 5 |
| 8 | 293 |
| 9 | 113 |
| 10 | 185 |

12.8 Rechnerische Herleitung der Formel zur Bestimmung des geometrischen Volumens des oberen Thorax

Durch die Durchmesser zweier Ellipsen und deren Abstand zueinander lässt sich das Volumen des oberen Thorax bestimmen. a_1 , a_2 , b_1 und b_2 sind die Durchmesser beider Ellipsen und h deren Abstand zueinander.

Die Formel zur Berechnung eines solchen Körpers geht von der Fläche einer Ellipse aus.

Über die Bestimmung des Volumens einer ellipsenförmigen Scheibe und der Verbindung zweier unterschiedlich geformter Ellipsen kann schließlich über Integration und Bildung der Stammfunktion die Formel zur Berechnung des geometrischen Volumens bestimmt werden.

Die Fläche einer Ellipse ist

$$F = \pi \times a \times b$$

Das Volumen einer ellipsenförmigen Scheibe der Höhe z ist

$$V(z) = \pi \times a(z) \times b(z) \times \Delta z$$

Weiterhin gilt:

$$a(z) = ((a_2 - a_1) \div h) \times z + a_1$$

$$b(z) = ((b_2 - b_1) \div h) \times z + b_1$$

Durch einsetzen erhält man folgende Gleichung:

$$V = \pi \times \left(\frac{b_2 - b_1}{h} \times z + b_1 \right) \times \left(\frac{a_2 - a_1}{h} \times z + a_1 \right) \times \Delta z$$

$$V = \pi \times \Delta z \times \left(\frac{b_2 - b_1}{h} \times \frac{a_2 - a_1}{h} \times z^2 + a_1 \times \frac{b_2 - b_1}{h} \times z + b_1 \frac{a_2 - a_1}{h} \times z + a_1 \times b_1 \right)$$

$$V = \pi \times \frac{(a_2 - a_1)(b_2 - b_1)}{h^2} \times z^2 \times \Delta z + \frac{\pi}{h} \times (b_1(a_2 - a_1) + a_1(b_2 - b_1)) \times z \times \Delta z + \pi \times a_1 \times b_1 \times \Delta z$$

Integration über z von 0 bis h :

$$V = \pi \times \frac{(a_2 - a_1)(b_2 - b_1)}{h^2} \int_0^h z^2 \times \Delta z + \frac{\pi}{h} \times (b_1(a_2 - a_1) + a_1(b_2 - b_1)) \int_0^h z \times \Delta z + \pi \times a_1 \times b_1 \int_0^h \Delta z$$

Bildung der Stammfunktion aus dem Integral:

$$V = \pi \times \frac{(a_2 - a_1)(b_2 - b_1)}{h^2} \times \frac{1}{3} \times h^3 + \frac{\pi}{h} \times (b_1(a_2 - a_1) + a_1(b_2 - b_1)) \times \frac{1}{2} \times h^2 + \pi \times a_1 \times b_1 \times h$$

$$V = \pi \times h \left(\frac{1}{3} (a_2 - a_1)(b_2 - b_1) + \frac{1}{2} (b_1(a_2 - a_1) + a_1(b_2 - b_1)) + a_1 \times b_1 \right)$$

Die letzte Gleichung wird zur Berechnung des geometrischen Volumens des oberen Thorax herangezogen.

12.9 Berechnung der thorakalen Volumenverschiebungen

Zuerst wird für das Segment des oberen Thorax der spezifische Widerstand (ρ_{eff}) bestimmt. Hierzu wird das geometrische Volumen V , die Impedanz der zweiminütigen Referenzphase vor Versuchsbeginn (R_0) und die Höhe des Segments (h) herangezogen.

$$\rho_{\text{eff}} = V \times R_0 / h^2$$

Anschließend wird über folgende Formel die quantitative Volumenveränderung bestimmt. Hierbei steht h für die Höhe des oberen Thorax und R_i für die Impedanz zweier zu vergleichender Versuchsabschnitte.

$$\Delta V = \rho_{\text{eff}} \times (h \times h) \times (R_1 - R_2) / (R_1 + R_2)$$

Die mit Hilfe dieser Formel berechneten Volumendifferenzen (ΔV) ergeben Differenzen in Millilitern [ml].

13 Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und nur unter Verwendung der angegebenen Quellen und Hilfsmittel angefertigt habe. Die benutzten Quellen und wörtlich übernommene Stellen habe ich als solche kenntlich gemacht.

Gießen, den 21.03.2001

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Saboud', is centered on the page. The signature is written in a cursive style with a large initial 'S'.

14 Glossar

A

Abdomen 36
 Absolutschwelle 9, 87, 91
 adäquater Stimulus 88
 ADH 49
 Akkomodation 19
 anthropometrische
 Messung 62
 A-Phänomen 128
arteria cerebri media 113
 Astronauten 48
 Aubert'sches Phänomen
 128
 Aubert-Phänomen 131
 Augengegenrollung 28,
 130
 Augenlinsen 19
 Autoregulation 112

B

Bandelektroden 59
 Barorezeptoren 50, 51
 Becken 36
 Beinbeugung 33
 Beißbrett 30, 33
 Belastungsschwindel 154
 Berührung 27
 Beschleunigungsreize 24
 Binauralachse 30
 Blood-Pooling 52
 Blutdruck 66
 Blutkreislaufsystem 44

Blutvolumen,
 intrathorakales 45
 Blutvolumen, zentrales 45
 Blutvolumenverschiebung
 9

C

C6 31
 cerebrale Mangelperfusion
 154
 Chiasma opticum 20
 CO₂ 119
 Compliance 45
 Corioliseffekt 41

D

Dehnungsrezeptoren 45
 Demineralisation 41
 Druckkammer 56

E

Elektrode 58
 Elektrodenpositionen 60
 Empfindungsskala 87
 Enterozeptoren 24
 E-Phänomen 128
 epikritische Sensibilität
 27
 Erwartungsfehler 90

F

Flow Index 118
 Flugsimulator 40

Flussgeschwindigkeit 117
 Flussgeschwindigkeit,
 maximale 117
 Flussgeschwindigkeit,
 mittlere 118
 Flüssigkeitsausscheidung
 49
 Füllungsdruck 44

G

Gefäßbaum 44
 Gegensprechanlage 67
 Gelenk 8
 Gelenkkapseln 25
 Gewebedehnung 50
 Gleichgewichtsstörung 28
 Gleichstrom 59
 Golgi-Mazzoni-
 Körperchen 27
 gravitationale Vertikale
 131
 Gravizeptoren 10, 28, 30
 Grenzverfahren 9, 88, 89
 Gyrus postcentralis 27

H

Habituationsfehler 90
 Haltereaktionen 27
 Häufigkeitsverfahren 88
 Haut 26
 Hautoberfläche 24
 Hemisphäre 113
 Herstellungsverfahren 88

- Herzminutenvolumen 58
Hinterstrangkerne 27
Hörschwellenbestimmung
89
Hypotension 119
hypotone
Regulationsstörungen
154
hypotones Syndrom 154
- I**
- Impedanz 59
Impedanzplethysmographi
e 36, 58, 59
Indikatorverdünnung 46
Interstitium 43, 47
intravasal 47
Inversionsillusion 41
iV (idiotroper Vektor) 130
- J**
- Jetpiloten 41
Jugularvene 48
- K**
- Kabelfernbedienung 56
Kaliberkonstanz 119
kardiovaskuläre
Dekonditionierung 41
kardiovaskuläres System
9
Kinetose 40
Kinozilien 22
Kippbett 8, 36, 37, 56
Kippung 29
Knochenfenster 116
Kompensationsgröße 130
- Komponententheorie 130
kongruente Reize 40
Konstanzmethode 89
Konvergenzwinkel 19, 20
Kopflagemeldung 130
Kopfneigungswinkel 130
Körperneigung 128
Körperrotation 17
korrespondierende
Netzhautstellen 19
Krause-Endkolben 27
Kreislaufdepression 112
Kreislaufregulation,
kurzfristig 50
Kreislaufregulation,
langfristig 49
Kurzanamnese 66
kutane Mechanorezeptoren
35
- L**
- labile Gleichgewichtslage
10
Lagewahrnehmung 10
Läsion 31
Läsionshöhe 35
Latenz 28
Latexrock 67
LBNP 36
LBPP 36
Leg negative pressure 51
Leitungsröhren 44
Lemniscus medialis 27
Leuchtlinie 128
Linearbeschleunigung 21
LNP (Leg Negative
Pressure) 51
- Lower Body Negative
Pressure 36
Lower Body Positive
Pressure 36
Lymphflüssigkeiten 39
- M**
- Macula sacculi 21
Macula utriculi 21
Maculaorgan 8
MCA 113
Mechanorezeptoren 24
Meissner-Körperchen 27
Merkel-Zellen 26
mesenteriale Stimulation
28
Mesenterium 14
Methode der
Minimaländerungen 90
Mikro-Gravitation 39
mittlere
Flussgeschwindigkeit
118
Muskel 8
Muskelpumpenaktivität
111
Muskelspindel 26
- N**
- Nervenendigungen 26
Nervus opticus 20
Nervus Splanchnicus 14
Niere 49
Nieren 35
Nierenschäden 66
Nucleus cuneatus 27
Nucleus gracilis 27

Nucleus ventralis posterior
thalami 27

O

OCR 28
ocular counterrotations 28
Ohmsches Gesetz 59
Orientierungsleistung 10
Orthostaseschwindel 154
Orthostasesstörungen 111
Otolithen 31

P

physikalische Vertikale
41
piezoelektrischer Kristall
114
Pinkus-Iggo-Tastscheiben
26
Plethsmographie 46
Pooling 53
Positive Pressure to the
legs 32
Potentiometer 58
PPL 32, 35
Proportionalität 119
Propriozeption 24
Propriozeptoren 10, 24,
25
Psychophysik 9, 86
psychophysische
Verfahren 88

Q

Querdisparation 19
Querschnittslähmung 30,
33

R

Radiographie 46
renales System 9
Renin 50
Rippenbogen 60
Rotationsbewegung 21
Ruffini-Körperchen 26

S

Sacculus 12, 21
Sauerstoff 44
Schallfenster 116
Scheinbewegung 153
Schwelle 90
Schwellenwert 88
Schwereelosigkeit 39, 61
Schwerkraft 16, 21, 47
Schwindel 153
Schwindeläthiologien 153
Sehnen 8
SHP 36
Sinnesorgan 8, 10
Skalierung 86
Soleus 28
somatotopische
Gliederung 27
Sondenthalterung 117
space-sickness 40
Spektrum 118
Statolithen 12, 23
Statolithenmembran 13
Statolithenorgan 12
Stellreflexe 14
Stimuluskontinuum 88
Strömungsverteilung 117
Subjektive Horizontale
Position 33, 36, 57, 143

Subjektive Vertikale 41
Subjektiven Visuellen
Vertikalen 41
SVV (Subjektive Visuelle
Vertikale) 128
Szintigraphie 48

T

Tauben 15
TCD 113
Th11 31
Theta-Band 51
thorakaler Bereich 9
Tibialis anterior 28
tonische Reflexe 15
totaler peripher
Widerstand 154
Tractus cuneatus 27
Tractus gracilis 27
Tractus opticus 20
transkranielle
Dopplersonographie
113
Translationsbewegung 21

Ü

Überdruckhose 31

U

Ultraschall 114
Umwelt 10
Unterschiedsschwelle 87
Utriculus 12, 21

V

Vasodilatation 51

Vater-Pacini-Körperchen
27
venöses Pooling 47, 111
vestibuläre Störungen 66
vestibuläre Suppression
42
Vestibularorgan 8, 21
Vibration 27
visuelle Orientierung 30
visuelles Systems 18
Volumenberechnung 63

W

W (Gewichtung von
Otolithen und
Gravizeptoren) 34
Wechselspannung 58
Wechselstrom 59
Weltraumübelkeit 40
Widerstand 59
Winkelbeschleunigung
21, 40

Wirbeltiere 12

Z

z-Achse 41, 56
Zentrifugation 12, 13
Zentrifugenversuche 31
Zilien 8
Zwischenhirn 21