

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

Plate, Ludwig

Jena, 1924

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1988 -2-

VI. Physiologische Tatsachen.

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373)

verlängert, steht aber durch ein Ligament mit den Hammer in Verbindung.

Ich füge noch folgende Einzelheiten bezüglich **anderer Säuger** hinzu. Der äußere Gehörgang verengt sich meist nach innen zu, so daß die engste Stelle dicht vor dem Trommelfell liegt, wodurch offenbar eine Konzentrierung der Schallwellen stattfindet. Nur beim Schwein ist er in der Mitte am engsten. Das Trommelfell ist meist elliptisch geformt. Beim Rind, Schwein, Seehund steht es ungefähr senkrecht, während es beim Igel, *Capybara* und besonders den Monotremen sich sehr der Horizontalebene zuneigt. Wieder bei andern nimmt es eine Mittelstellung ein. Dorsal grenzt an den oberen Rand des Trommelfells eine meist derbe bindegewebige Platte, welche innen von dem Epithel der Paukenhöhle, außen von demjenigen des Gehörgangs bekleidet wird. Man hat sie früher als *Pars flaccida* (186) (schlaffer Teil) oder SHRAPNELLSche Membran dem Trommelfell zugerechnet. Sie stellt aber eine selbständige Bildung dar, welche beim Schwein noch größer ist als das Trommelfell, beim Rind dieselbe Größe hat, bei manchen Nagern fast vollkommen fehlt. Für die Uebertragung der Schallwellen ist sie bedeutungslos. Bei *Talpa* wird sie von der Chorda durchbohrt. Der *M. tensor tympani* fehlt bei *Manis javanica*. Das Vorhoffenster ist immer oval, das meist größere Schneckenfenster kann rund (Mensch), bohnenförmig, elliptisch oder fast schlitzartig (*Pteropus*) sein. *Myrmecophaga jubata* soll merkwürdigerweise keine Ohrtrumpete besitzen. Bei einigen Säugern (Pferd, Esel, Tapir, Klippschiefer, Walen, Fledermäusen) bildet jede Tube einen Luftsack, welcher sich an der Schädelbasis ausbreitet. Seine Bedeutung ist noch unklar. Beim Pferd sind diese Luftsäcke der Ohrtrumpete so groß, daß sie median zusammenstoßen. Sie liegen unter dem Hinterhauptsbein und dem Keilbein und über der Rachenhöhle. Jeder Sack bildet einige Divertikel, und die dünne Schleimhaut trägt stellenweise alveoläre Drüsen. Sie dienen wahrscheinlich zum Ausgleich des Ueberdruckes, welcher entsteht, wenn der Kopf dicht an den Hals gepreßt wird bzw. des Unterdruckes bei starker Streckung des Kopfes. Die nächsten Verwandten der Equiden, die Tapire und Rhinocerosse, besitzen sie ebenfalls; ferner auch *Hyrax*. Der Hirscheber, der bei der Benutzung der Hauer starke Kopfbewegungen macht, besitzt konvergente Bildungen in einer Ausstülpung der hinteren Nasenhöhle. Bei den Walen dienen die Säcke wohl als Polster für den schweren Schädel.

VI. Physiologische Tatsachen.

1. Der Vestibularapparat (Utriculus, Sacculus, Bogengänge) und die Gleichgewichtserhaltung. Von der durch FLOURENS entdeckten Tatsache ausgehend, daß die Schnecke zum Hören dient, nahm man bis zum Jahre 1870 an, daß auch die übrigen Teile des Labyrinths dieselbe Aufgabe hätten. Utriculus und Sacculus sollten Geräusche und die Bogengänge die Richtung des Schalles wahrnehmen. Diese Lehre wurde umgestoßen durch den damals in Königsberg tätigen Physiologen GOLTZ, welcher in jenem Jahr am Frosch und an der Taube die statische Bedeutung der Bogengänge erkannte, im Anschluß an frühere Untersuchungen von FLOURENS (1828). Seitdem hat sich diese Auffassung weiterentwickelt zu der jetzt fast allgemein angenommenen MACH-BREUERSchen Theorie, welche in ihrer gegenwärtigen

Form besagt, daß der Vestibularapparat verschiedene statische Sinnesorgane enthält, nämlich die Ampullen der Bogengänge für die Empfindung der Drehbewegungen und der passiven geradlinigen Bewegung und die Statolithenbläschen für die Empfindung der Lage und der Stellung des Körpers (sog. sechster Sinn). Das Gesetz der spezifischen Sinnesenergie (s. S. 7) gilt auch für das Labyrinth des Menschen: mag es durch Drehungen, Temperaturreize, Druck oder galvanisch erregt werden, stets erfolgen Aenderungen der Raumempfindung oder sogar Schwindelanfälle. Dazu kommt ein großer indirekter Einfluß des Labyrinths auf die Muskulatur, indem die Erregungen vom Vestibulariskern zum Kleinhirn geleitet werden (vgl. I, S. 519 u. 572; 549, 30), von wo aus sie den Muskeln zufließen und nun einerseits die Spannkraft (Tonus) und dadurch das geordnete Zusammenspiel der Muskeln regulieren, andererseits bestimmte Reflexe der Augenmuskeln und anderer Muskeln hervorrufen. Alle diese Verhältnisse sind für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts von großer Bedeutung, so daß man das Labyrinth in diesem Sinne wie die Statocyste der Wirbellosen als statisches oder Balanceorgan bezeichnen kann. In der Beeinflussung der Muskelspannung und in der Lageempfindung gleicht das Labyrinth den Schwerkraftorganen der Evertibraten (vgl. S. 96). Für die Wirbeltiere charakteristisch ist, daß als neue Funktion hinzugekommen ist die Empfindung für die Drehbewegungen des Kopfes durch die halbzirkelförmigen Kanäle und bei den Landwirbeltieren das Hörvermögen.

Ueber die Art, wie die Nervenerrregung zustande kommt, herrscht noch keine Uebereinstimmung. GOLTZ nahm an, daß sie in den Bogengängen durch je nach der Lage wechselnden hydrostatischen Druck hervorgerufen werde, während MACH und BREUER in den Maculae den Druck oder Zug der Statolithen, in den Cristae den Druck der sich bewegenden Flüssigkeit auf die Sinneszellen verantwortlich machten. WITTMAACK vertritt neuerdings die Auffassung, daß das Faserwerk der Statolithenmembran (164) und der Cupula (163) in sehr wechselndem Maße mit Flüssigkeit imprägniert ist, und daß dieser verschiedene Turgor von dem Druck der Endolympe abhängt und die verschiedenen Empfindungen auslöst unter Mitwirkung des Drucks der Kristalle. Wenn auch ein Gleiten derselben in aufeinander senkrechten Richtungen ausgeschlossen erscheint, so möchte ich doch glauben, daß sie, wie bei so vielen Evertibraten, nach verschiedenen Richtungen sich etwas verschieben können, und zwar liegen sie, was sicherlich bedeutungsvoll ist, bei Säugern in zwei zueinander senkrechten Ebenen. Die Strömungen in den Bogengängen sind unter dem Mikroskop beobachtet worden, müssen also auf die Cupula einwirken, wobei die plötzliche Ampullenerweiterung Druckschwankungen veranlaßt. So entsteht die Lageempfindung und das Gefühl für gerade oder drehende Bewegung, weiter unter Mitwirkung des Kleinhirns auf den Muskeltonus die Gleichgewichtserhaltung. Dabei verlaufen fast alle diese Vorgänge unbewußt, reflektorisch, denn die Labyrintherrregungen des Menschen werden nicht, wie bei anderen Sinnesorganen, bis zum Großhirn geleitet. Das Spielen der Kinder und vieler jugendlicher Tiere hat den Zweck, diese komplizierten Korrelationen zwischen Labyrinth, Kleinhirn und Muskeln einzuüben. Blitzschnell und ohne zu überlegen machen wir, wenn der Fuß ausgleitet oder der Körper sich überneigt, die entsprechende Gegenbewegung, und jeder Seiltänzer und jeder Affe zeigt uns, bis zu welcher

Vollkommenheit dieses Zusammenspiel ganz verschiedener Organe gesteigert werden kann. Wenn behauptet wird, daß unsere dreidimensionale Raumvorstellung darauf beruht, daß die Bogengänge in drei Ebenen rechtwinklig zueinander stehen, so halte ich dies nicht für richtig, denn dann müßte ja auch ein Fisch diese Vorstellung haben. Sie ist erst ein Ergebnis des analysierenden Verstandes. Bei den wirbellosen Tieren hängt die Aufrechterhaltung der Normalstellung nicht bloß von der Statocyste, sondern vielfach auch von anderen Sinnesorganen, namentlich vom Auge und den Hautempfindungen ab (vgl. S. 94). Auch bei den Wirbeltieren spielen die Augen und andere Sinnesempfindungen (Haut- und Gelenknerven) bei der Beurteilung der Lage im Raum und der eigenen Bewegungen eine große Rolle, woraus es sich erklärt, daß viele Arten, sogar Tauben und Hunde, sich einige Zeit nach einseitiger Exstirpation des Labyrinths normal bewegen können, und daß bei einigen Tieren (Hai) kürzere Strecken sogar nach beiderseitiger Operation zurückgelegt werden können. Die Bedeutung der Augen für die Gleichgewichtserhaltung des Menschen geht daraus hervor, daß Tabiker, welche infolge einer Degeneration der Hinterwurzeln der Rückenmarksnerven ataktisch gehen, dies häufig nur bei offenen Augen können. Schwindelanfälle sind besonders unangenehm im Dunkeln, weil die Kontrolle der Augen fortfällt. Der gesunde Mensch hat auch bei geschlossenen Augen ein sehr genaues Gefühl dafür, in welcher Stellung sich seine Gliedmaßen befinden, ob die Muskeln schlaff oder angespannt sind, und ob er ein leichtes oder schweres Gewicht in der Hand hat. Diese Empfindungen, welche man wohl als „Muskel-sinn“ zusammengefaßt hat, werden in erster Linie durch die Nerven und Tastkörperchen (s. S. 45) der Haut, in zweiter Linie durch diejenigen der Muskeln und Gelenkkapseln übermittelt; beugt man z. B. den Finger, so hat man in den Gelenken und in der sie umgebenden Haut eine Empfindung. Die letztere ist die wichtigere, denn sie orientiert noch über die Stellung der Glieder nach Entfernung der Gelenke. Nur bei wenigen willkürlichen Muskeln bemerken wir ihre Bewegungen nicht, so z. B. bei denjenigen der Stimmbänder und der Zunge, weil kein Bedürfnis nach einer solchen Empfindung vorliegt. Man hat neuerdings einen „Neigungsstuhl“ konstruiert, der dem darauf Sitzenden gestattet, sich wieder in die horizontale Lage zu bringen, wenn der Stuhl geneigt wurde. Dabei stellte sich heraus, daß Taubstumme ohne Funktion der Statolithenorgane oder ohne eine solche der Bogengänge ebenso wie ein normaler Mensch in die Horizontale zurückkehrten, nur durch den Druck und Zug, den die Schwerkraft auf die Haut und die Muskeln ausübte. Die letzteren Organe spielen also bei der Raumorientierung eine hervorragende Rolle. So ist bei Evertibraten wie bei Wirbeltieren die Gleichgewichtserhaltung nicht eine einfache Funktion der Statocyste, bzw. des Labyrinths, sondern mehrere Organe wirken hierbei in der Regel zusammen. Selten wird bei Wirbeltieren die Körperstellung rein mechanisch bedingt, so beim Seepferdchen die vertikale Haltung durch die Lage der Schwimmblase dicht hinter dem Kopf, und die Rückenlage des aufgeblasenen *Diodon* durch den mit Luft gefüllten Darm. Bei den Wirbellosen lernten wir hingegen (s. S. 93) viele Fälle passiver Einstellung kennen.

Die Funktion der Statolithenbläschen (*Utriculus* und *Sacculus*) ist durch zahlreiche Versuche festgestellt worden, deren Ergebnisse etwa in folgender Weise zusammengefaßt werden können.

Die Entfernung der Statolithen oder der Bläschen der einen Seite bewirkt eine Schwächung der Muskulatur dieser Seite, so daß der Kopf gegen die operierte Seite geneigt wird (Haie, Süßwasserfische, Ringelnatter, Eidechse, Schildkröte). Aale biegen oft den Kopf in die Höhe, so daß die Schnauze beim Schwimmen an der Oberfläche aus dem

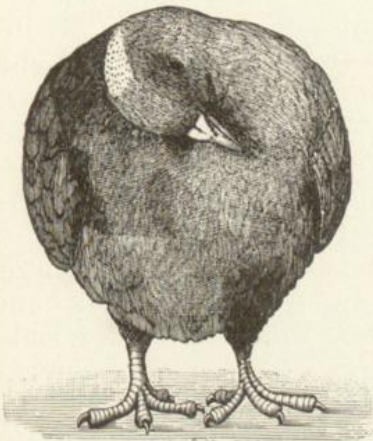


Fig. 223.



Fig. 224.

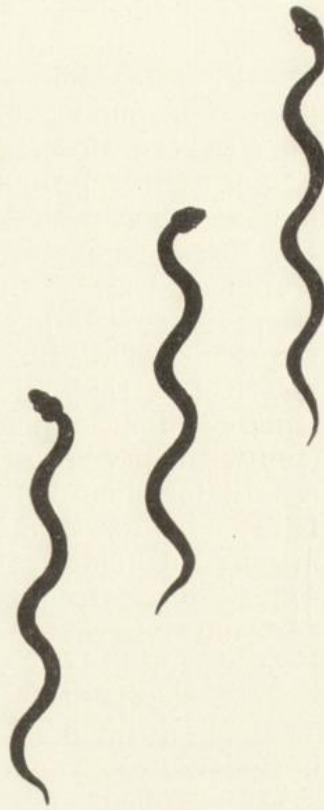


Fig. 225.

Fig. 223. Taube, 5 Tage nach Entfernung des rechten Labyrinths. Nach EWALD.

Fig. 224. Bewegung der schwimmenden Ringelnatter nach rechtsseitiger Labyrinthextirpation. Nach TRENDELENBURG und KÜHN.

Fig. 225. Schwimmbewegung der Ringelnatter nach doppelseitiger Labyrinthentfernung. Nach TRENDELENBURG und KÜHN.

Wasser herausragt. Bei *Perca* wird der Kiemendeckel dieser Seite weniger gehoben als auf der anderen. Tauben drehen und neigen dabei den Kopf in eigentümlicher Weise (223). Da die Muskeln auf der unverletzten Seite einen stärkeren Tonus aufweisen als die der operierten, so werden die Extremitäten auf jener kräftiger gebraucht und führen zu kreisförmigen Bewegungen nach der operierten Seite oder zu Rollen um die Längsachse (Fische). Die schwimmende Ringelnatter krümmt sich zuweilen bogenförmig nach dieser Seite zusammen und führt Spiraldrehungen aus (224). Schildkröten schwimmen unsicher, Frösche überschlagen sich zuweilen, und Tauben zeigen einen schwankenden Gang in der

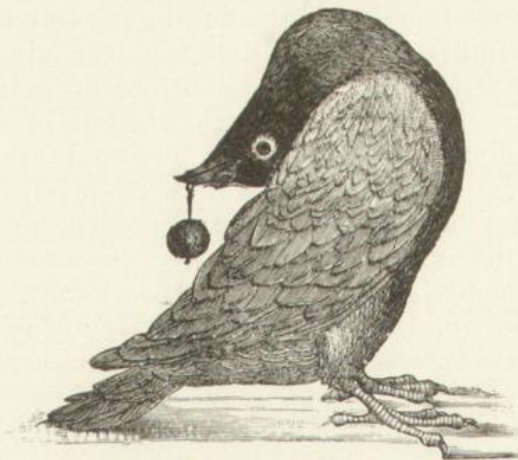


Fig. 226. Taube nach beidseitiger Labyrinthextirpation, an deren Schnabel eine Bleikugel von 20 g gehängt wurde. Nach EWALD.

ersten Zeit nach einseitiger Labyrinthentfernung. In allen diesen Fällen nehmen die Augen häufig eine abnorme Stellung an. Werden die Statolithen oder die Bläschen auf beiden Seiten exstirpiert, so zeigen sich alle die genannten Symptome in verstärktem Maße. Haie und Frösche bleiben dann lange auf dem Rücken liegen. Süßwasserfische schwimmen mit dem Bauch nach oben, werden also passiv durch die Schwerkraft eingestellt, oder können sich nicht mehr normal bewegen. Die schwimmende Ringelnatter pendelt mit dem Kopf beständig hin und her, während sie normalerweise den Kopf gerade hält (225). Die Schwächung der Körpermuskulatur ist sehr auffallend bei Tauben. Durch eine kleine Bleikugel von 20 g läßt sich der Kopf dauernd hintenüber ziehen (226). Sie können nicht mehr fliegen, sondern nur noch ungeschickt flattern. Hunde zeigen einen unsicheren Gang und wackelnden Kopf. Daß alle diese Symptome im Laufe der Zeit mit Hilfe anderer Sinnesorgane und der motorischen Zone des Großhirns mehr oder weniger verschwinden können, wurde schon hervorgehoben. Werden die Statoconien von Meerschweinchen durch Zentrifugieren der Tiere (900 m in der Minute 2 Minuten lang) aus ihrer natürlichen Lage gerissen, so fehlen die Lagereflexe, nämlich die tonischen Labyrinthreflexe der Extremitätenmuskeln, die Labyrinthstellungsreflexe und die kompensatorischen Augenstellungen. Dagegen sind Drehreaktionen und Progressivreflexe unverändert, weil die Cristae der Ampullen unter dem Zentrifugieren nicht leiden. Bei Menschen haben Blutungen oder Entzündungen im Labyrinth oder Acusticusgeschwülste, außer Schwerhörigkeit bzw. Taubheit, Schwindelgefühl, Zwangsbewegungen und unsicheres Gehen zur Folge. Taubstumme zeigen bis ca. 60 % der Fälle Affektionen des Labyrinths, während der Rest (40 %) ganz normale Lageempfindungen hat. Einige verlieren unter Wasser jedes Gefühl über ihre Körperstellung, vermutlich weil durch das Tauchen die Wirkung der Schwerkraft auf den Körper sehr herabgesetzt wird und der erkrankte Statolithenapparat versagt. Manche Taubstumme können nur schwer auf einem Bein stehen und garnicht bei geschlossenen Augen. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß die Statolithenorgane erstens die Tonusreflexe bedingen, also einen sehr großen positiven Einfluß auf die Kraft und das geordnete Zusammenspiel der Muskeln haben, zweitens die Lagereflexe und durch sie die Erhaltung des Gleichgewichts bedingen und drittens über die Stellung des Kopfes orientieren. Bei den Säugern sind die von den Statolithen ausgehenden Reflexe außerordentlich kompliziert und äußern sich in der Haltung von Kopf, Hals, Extremitäten, in Augenstellungen und in Stellreflexen. Jeder Kopflage entspricht bei einer bestimmten Körperlage eine bestimmte Stellung der Extremitäten. Diese Reflexe sind tonisch und bleiben so lange bestehen, als der Kopf seine Lage zum Raum und zum Körper beibehält (MAGNUS). Sie dauern unter Umständen tage- und wochenlang, sind also unermüdbar. Mit ihnen zusammen wirken Reflexe, die vom Halsmark ausgehen. Werden alle Statolithen durch Zentrifugieren entfernt, so gehen trotzdem Dauererregungen von den Labyrinthen aus, denn wenn eins derselben ausgeschaltet wird, so lassen sich trotzdem Kopfdrehungen und Augenabweichungen hervorrufen, aber ihre Größe bleibt dieselbe, wenn die Lage im Raum etwas geändert wird. Daraus folgt, daß die Erregungen von den Maculae ausgehen und die Statolithen die Stärke derselben beeinflussen. Es scheint, daß das Maximum der Erregung eintritt, wenn der Statolith hängt, das Minimum, wenn er drückt.

Für die Beurteilung der **Funktion der Bogengänge** ist es wichtig, daß diese nicht nur auf jeder Seite den drei Dimensionen des Raumes entsprechen, sondern daß der vordere der einen Seite ungefähr in derselben Ebene liegt wie der hintere der anderen Seite (227). Wird der Kopf in einer Ebene gedreht, so bleibt die Endolymphe infolge ihrer Trägheit zunächst etwas zurück und bewegt sich im entgegengesetzten Sinne, wodurch die Cupula der in dieser Ebene liegenden Ampulle umgebogen wird und die zugehörigen Sinneszellen gereizt werden. Die Reizung erfolgt gleichzeitig auf jeder Seite. Eine Drehung in der Ebene des rechten vorderen Ganges muß auch auf die Ampulle des linken hinteren einwirken. Die umgebogenen Cupulahaare richten sich nach einiger Zeit durch ihre eigene Elastizität wieder auf, daher das Gefühl der Drehung aufhört, auch wenn diese andauert. Bei jeder Aenderung der Drehbewegung muß aber die Reizung von neuem erfolgen. Meistens werden die Bewegungen nicht genau in der Ebene eines Kanals liegen; es werden dann mehrere Bogengänge gleichzeitig gereizt werden und zusammen die Vorstellung hervorrufen. Die Ampullenerweiterung gewährt der Cupula mehr Raum und hat daneben vielleicht den Zweck, Druckschwankungen hervorzurufen, welche von den Sinneszellen wahrgenommen werden. Wird ein Bogengang der Taube durchschnitten, so bewegt sich der Kopf pendelartig in der Ebene des Ganges, und das Tier dreht sich andauernd nach rechts oder links. Wird durch einen Druckapparat die Endolymphe eines Kanals in Bewegung versetzt, so macht die Taube eine Drehung des Kopfes und der Augen in der Ebene des Kanals und in der Richtung der Strömung.

Wird auch der in derselben Ebene liegende Bogengang der anderen Seite durchschnitten, so verstärkt sich das Pendeln. Es zeigt sich anfallsweise noch nach Jahren. Das Tier kann nicht mehr fliegen und nur schwierig Futter einnehmen. Es verliert also die Fähigkeit, die Lage seines Kopfes und damit indirekt seines Körpers zu beherrschen. So erklärt es sich, daß Zerstörung der Bogengänge bei Fischen ebenso wirkt wie diejenige der Statolithenbläschen, nämlich Rollen um die Längsachse und Kreisbewegungen auslöst. Bei Drehungen des Kopfes nach einer Seite bewegen sich die Augen der meisten Wirbeltiere zunächst reflektorisch in der entgegengesetzten Richtung, später in derselben Richtung; dies gilt auch für den Menschen, wovon man sich

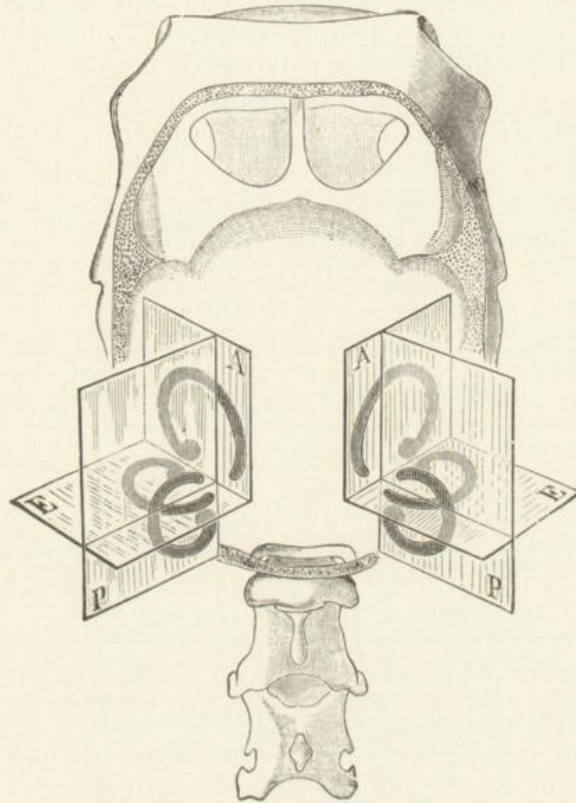


Fig. 227. Schema der Bogengänge der Taube, in deren von hinten geöffneten Schädel man hineinsieht. A, P, E die Ebenen des Canalis anterior, posterior und externus. Nach EWALD.

leicht durch Auflegen der Finger auf die geschlossenen Lider überzeugen kann. Diese Reaktion fehlt aber bei vielen Taubstummten mit veränderten Bogengängen. Ganz ähnlich verhalten sich Haie und andere Fische: bei der Reizung des horizontalen Ganges bewegt sich der Bulbus ruckweise horizontal nach dem Maul zu, bei Reizung des vorderen Bogenganges rotatorisch nach hinten und oben, bei Reizung des hinteren in derselben Weise nach vorn und unten. Werden alle Bogengänge zerstört bei einem Tier, so hören diese Bewegungen der Augen auf, und partielle Zerstörungen verändern sie. Derartige kompensatorische Bewegungen finden bei Reizung der Bogengänge und bei passiven Drehungen des Körpers nicht nur an den Augen, sondern auch an den Flossen bzw. Gliedmaßen statt und suchen den Körper vielfach wieder in die normale Lage zurückzubringen. Diese Bewegungen sind aber besonders auffällig an den Augen, da von den Fischen an bis zum Menschen jeder Körperlage eine bestimmte Stellung des Bulbus entspricht. Wir dürfen demnach in den Bogengängen die Sinnesorgane sehen, welche die Drehung des Kopfes zum Bewußtsein bringen und damit eine wichtige Rolle in der allgemeinen Körperorientierung spielen. Ferner vermitteln die Bogengänge die Empfindung der geradlinigen Bewegung nach vorn, nach hinten oder nach der Seite, wie die oben erwähnten Versuche an Meerschweinchen beweisen. Vielleicht aber werden diese Empfindungen bei schneller Bewegung verstärkt durch das Gleiten der Statoconien. Da die Bewegungen nur wahrgenommen werden, wenn ihre Geschwindigkeit sich ändert, bezeichnet man die Bogengänge besser als Empfindungsorgane für beschleunigte oder verlangsamte Bewegungen in gerader oder drehender Richtung. Bei der japanischen Tanzmaus, welche durch eigentümliche Kreisbewegungen, Taubheit, große Unruhe und Unfähigkeit zu Schwimmen ausgezeichnet ist, sollte man starke Veränderungen des Labyrinths erwarten. Solche kommen in der Tat zuweilen vor, indem nur der obere Bogengang erhalten ist oder die Sinneszellen und Nerven des Cortischen Organs, die Macula sacculi und die Stria vascularis degeneriert sind. Bei anderen Individuen sind die Organe ganz oder fast ganz normal. Die primäre Ursache muß in gewissen, stets vorhandenen hirnanatomischen Veränderungen liegen. Die Taubheit erklärt sich aus der Degeneration der peripheren Neuronen des Nucleus cochlearis (KUIPER). Dazu kommen Degenerationen im Octavussystem des Gehirns, namentlich im DEITERSSchen Kern, die sich zuweilen bis zur Rinde verfolgen lassen. Eine sichere Zurückführung der einzelnen physiologischen Befunde auf die anatomischen Verhältnisse ist noch nicht möglich gewesen. Das Ganze ist eine erbliche rezessive Eigenschaft; vermutlich hängt sie aber von mehreren Erbfaktoren ab, die verschieden kombiniert sein können, woraus sich die Variabilität des Krankheitsbildes erklären würde.

2. Das Hören durch Lagena bzw. Cochlea und Hörtheorien.

Ueber die angebliche Hörfähigkeit der Fische vgl. S. 133.

Während bis jetzt keine Beobachtungen für die Hörfähigkeit der Urodelen sprechen, ist es von vornherein wahrscheinlich, daß die zur Brunstzeit lustig quakenden männlichen Frösche und Kröten sowohl sich selbst hören als auch damit auf die Weibchen Eindruck machen. In der Tat sah COURTIS gewisse Krötenweibchen des Michigansees

direkt auf die Männchen zuschwimmen, wenn diese ihren Hochzeitsruf erschallen ließen. Auch das Laubfroschweibchen soll sich durch Töne, die dem Quaken der Männchen ähnlich sind, anlocken lassen. Weitere Beobachtungen zur Ergänzung dieser etwas dürftigen Angaben sind erwünscht. Daß sie so sparsam sind, liegt darin begründet, daß Frösche, wie die meisten Tiere, nicht auf künstliche Töne durch irgendwelche Bewegungen antworten, selbst dann nicht, wenn die Erregbarkeit durch Strychninvergiftung sehr gesteigert ist, sondern bloß auf biologische Reize, welche für das Leben des Tieres von Bedeutung sind (vgl. S. 8). Nur Laubfroschmännchen lassen sich durch lautes Sprechen oder Nachahmen des Quakens zu Lautäußerungen anregen. Zur Flucht werden sie im allgemeinen durch optische Eindrücke veranlaßt. Durch akustische Reize läßt sich nur eine Aenderung der Atembewegungen und eine bald verstärkte, bald abgeschwächte Reaktion auf Tastreize erzielen (YERKES), und zwar auch nach Entfernung des Trommelfells und der Columella. Die Verstärkung zeigt sich besonders bei den Männchen, die Abschwächung bei den Weibchen; jene werden also durch Schallreize in ihrer Aktivität angespornt, diese gehemmt. Ob die Macula neglecta oder die Papilla basilaris oder beide zusammen zum Hören dienen, ist noch unbekannt; beide besitzen eine Membrana tectoria.

Es ist bis jetzt noch nicht erwiesen, daß Schlangen hören können, und bei der straffen Verbindung der Columella (179) mit dem Quadratum und dem Fehlen der Paukenhöhle ist es auch nicht wahrscheinlich; andererseits zischt die aufgerichtete erregte *Naja tripudians* und *Crotalus* klappert, was auf ein Hörvermögen hinweist. Manche tropische Giftschlangen sind häufig, werden aber nur selten gesehen, weil sie sich bei Annäherung des Menschen verkriechen; sie gelten als feinhörig, aber es ist nicht erwiesen, ob sie hören oder die Bodenerschütterungen wahrnehmen. Auch für Eidechsen und Schildkröten ist der Nachweis des Hörens noch nicht sicher erbracht, obwohl die Ausbildung des Trommelfells und der Paukenhöhle kaum einen Zweifel aufkommen läßt. Wenn z. B. *Testudo graeca* sich weder bei der Paarung noch beim Fressen durch starke Geräusche stören läßt, so beweist dies noch keine Taubheit; sie reagiert vielleicht nur auf Töne, welche in Beziehung zu ihrer Lebensführung stehen. Die Geckoniden, welche Töne erzeugen, werden wohl hören können, und dasselbe dürfte für die Chamäleonen mit aufblähbaren Kopf- und Kehllappen (*Ch. gracilis*, *dilepis*, *monachus*) gelten, welche in der Erregung fauchen und knurren. Die Krokodile werden allgemein als sehr feinhörig geschildert, wofür die Tatsache spricht, daß uns bei ihnen zum erstenmal eine Schnecke entgegentritt und daß sie Töne ausstoßen. Die Weibchen der Nilkrokodile, welche auf den in den Sand $\frac{1}{2}$ m tief eingegrabenen Eiern Wacht halten, merken an solchen Tönen, wenn die Jungen auskriechen wollen, und scharren dann die Eier hervor. Das Hörvermögen der Vögel und Säuger ergibt sich sowohl aus der Verwendung der eigenen Stimmittel wie aus dem Verhalten gegenüber akustischen Reizen. Papageien lernen bekanntlich Worte und kurze Melodien zu wiederholen und beweisen dadurch, daß sie dieselben Klangbilder wie wir empfinden. Ich kenne einen Graupapagei, welcher, wenn er menschlichen Gesang hört, zuweilen mit richtiger Harmonie und Rhythmik einfällt.

Bezüglich der Entstehung der Gehörempfindung bei Vögeln und Säugern gilt trotz mancher Einwände zurzeit noch die HELMHOLTZsche Resonanztheorie fast unbestritten, nach welcher für die einzelnen hör-

baren Töne Resonatoren vorhanden sind, welche durch sie in Mitschwingung versetzt werden und dadurch bestimmte Hörzellen reizen. HELMHOLTZ nahm zuerst an, daß die Pfeilerzellen (167 *i.pf*, *äu.pf*) des CORTISCHEN Organs infolge ihrer verschiedenen Länge auf verschiedene Töne abgestimmt seien und als Resonatoren derselben dienten. Da diese aber in dem Gehörepithel der Krokodile (165) und Vögel fehlen, so deutete er später die in der Basilarmembran unter dem CORTISCHEN Organ quer verlaufenden bindegewebigen Fasern als Resonatoren. Diese beim Menschen ca. 33 mm lange Membran ist in der Basalwindung der Schnecke am schmalsten und wird gegen die Spitze zu allmählich breiter. Die ihr eingelagerten Fasern werden beim Menschen auf ca. 24000 und mehr (s. S. 180) geschätzt, und je 5—6 verlaufen unter dem Fuß einer äußeren Pfeilerzelle (171 A). Jene Zahl würde vollständig ausreichen um zu erklären, daß das menschliche Ohr etwa 4500 Tonstufen unterscheiden kann. Die Breite der Membrana basilaris schwankt nach HENSEN beim Neugeborenen zwischen 0,041 mm an der Basis und 0,49 mm an der Kuppe der Schnecke, nimmt also etwa um das 12fache zu. Man nimmt an, daß die längeren Fasern durch die tiefen Töne, die kürzeren durch die hohen Töne in Schwingungen versetzt werden. Die Weiterleitung geschieht in der Weise (158), daß die Schwingungen der Luft vom Trommelfell durch die Gehörknöchelchen auf die Perilymphe des Vestibulums, dann auf die der Scala vestibuli und der Scala tympani, weiter auf die Endolympe der Schnecke und schließlich auf die Fasern der Grundmembran übertragen werden, deren Schwingungen dann in irgendeiner Weise den adäquaten Reiz für die Hörzellen abgeben. Von den Hörzellen geht die Erregung zentripetal zum Ganglion spirale (166) der Schnecke, dann zum Zentrum im Boden der Medulla oblongata (Cochleariskern) und von hier zum Zentrum in der Rinde des Großhirnschlafenlappens (I, 549 bei 12, 13, 14, S. 570, 571), wo die Schallempfindung zum Bewußtsein kommt. Wahrscheinlich besitzen die Säuger aber noch ein zweites Resonatorensystem in der Membrana tectoria, worauf ich gleich zurückkomme. Die Natur arbeitet also hier, wie so oft, nach dem Prinzip der doppelten Sicherung. Es ist sogar behauptet worden, daß auch der Vestibularapparat am Hören beteiligt ist, denn KALISCHER entfernte bei Hunden auf der einen Seite das ganze Labyrinth, auf der anderen die Schnecke und konnte trotzdem angeblich noch ein Hörvermögen feststellen. Ich vermute freilich hier irgendeine Fehlerquelle, denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß das hochspezialisierte Labyrinth ein Wechselsinnesorgan sein sollte.

Bei Papageien enthält die Basilarmembran nur ca. 1200 Fasern, also viel weniger als beim Menschen, während die Länge der kürzesten (0,28 mm) und der längsten (0,50 mm) Fasern ungefähr den längeren menschlichen Fasern entspricht. Sehr zugunsten der Resonanztheorie spricht die Beobachtung (WITTMACK, YOSHI), daß durch sehr laute einmalige Pfliffe oder Knalle derselben Tonhöhe bei Meerschweinchen und Vögeln ganz bestimmte Teile des CORTISCHEN Organs geschädigt werden (228). Es findet zunächst ein Zerfall der Sinneszellen, später ein solcher der zugehörigen Nervenfasern und Ganglienzellen im Ganglion cochleare statt, worauf sich an der geschädigten Stelle ein glattes niedriges Epithel bildet. Dieselbe Wirkung haben wiederholte oder langandauernde starke Töne. Ähnliche Degenerationen treten zuweilen ein, wenn während mehrerer Monate nicht sehr laute Schallschwingungen auf die Unterlage und dann durch den Körper zum CORTISCHEN Organ geleitet werden,

woraus sich die Taubheit der Eisenbahner erklärt. Solche Schädigungen sitzen hauptsächlich in den oberen Windungen der Schnecke, die durch Luft übertragenen in den unteren. Wie die Uebertragung der Faserschwingungen auf die Hörzellen stattfindet, ist noch recht dunkel, denn die Sinneszellen sitzen den Fasern nicht direkt auf (167, 169). Ich vermute, daß zunächst die Endolympe resoniert und ihre Schwingungen zu den Hörzellen weiterleitet. Auch die Pfeiler- und die DEITERSchen Zellen könnten hierbei mitwirken. Weiter ist fraglich, ob nur die dickeren Fasern der *Zona pectinata* (171 A) unter den äußeren Hörzellen als Resonatoren dienen, wie HELMHOLTZ meinte, oder auch die dünneren und weniger scharf gesonderten der *Zona arcuata* unter den inneren Hör- und den Pfeilerzellen (WAETZMANN). Da der Mensch 8–10 Oktaven hört, so müßten die kurzen Fasern an der unteren Schnecke 8mal so stark gespannt sein als die langen, und es ist unwahrscheinlich, daß sie andauernd in solcher Spannung verharren können. Auch kennen wir keine Fasern von noch nicht $\frac{1}{2}$ mm Länge, die bei den tiefsten für den Menschen wahrnehmbaren Tönen mitschwingen.

Um diesen und noch manchen anderen Schwierigkeiten der Resonanztheorie zu begegnen, sind eine ganze Reihe anderer Hörtheorien aufgestellt worden, von denen hier nur zwei erwähnt seien.

EWALD imitierte die natürlichen Verhältnisse, indem er eine feine Membran von 8,5 mm Länge und 0,55 mm Breite in ein Aluminiumplättchen spannte, sie in die Wand einer mit Wasser gefüllten *Camera acustica* einsetzte und das Wasser durch Bewegung einer Membran in Schwingungen versetzte. Dann konnten auf der künstlichen Grundmembran mit dem Mikroskop Systeme von stehenden Wellen erkannt werden, die je nach der Tonhöhe und Klangfarbe ein charakteristisches Schallbild der ganzen Membran erzeugten. Die Knoten und Bäuche der Schwingungen stehen um so dichter zusammen, je höher der Ton ist. EWALD nimmt daher an, daß auch beim

Menschen die ganze Basilarmembran schwingt, wodurch eine Anzahl Hörzellen in bestimmten Abständen gereizt werden. Dann aber sind die oben erwähnten lokalisierten Schallschädigungen schwer verständlich. Betrachtet man die

Figuren 158 und 166, so gewinnt man den Eindruck, daß die Schwingungen der Perilymphe zunächst auf die Membrana Reissneri und weiter durch die Endolympe auf die Membrana tectoria und damit auf die in ihr verankerten Sinneshäärchen der Hörzellen einwirken müssen. Die Breite dieser Membran nimmt wie diejenige der Basilarfaser von unten nach oben zu und beträgt z. B. beim Schwein an der Basis der Schnecke 0,038 mm, an der Spitze 0,432 mm. Sie könnte also in ihren verschiedenen Abschnitten auf die einzelnen Töne abgestimmt sein und hier bei jedem Ton ein kurzes Schallbild liefern, eine Auffassung, welche von SHAMBAUGH schon 1907 vertreten wurde, weil am unten Schneckenende des neugeborenen Schweines die Membrana basilaris oft so dick

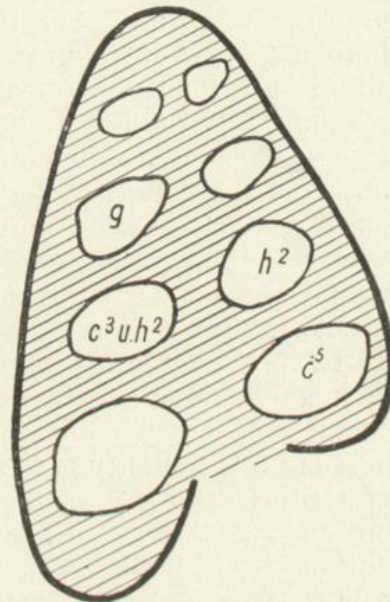


Fig. 228. Lokalisation der Schädigung des CORTISCHEN Organs des Meerschweinchens durch verschiedene Töne (hohe, c^6 , unten; tiefe, g , oben). Nach YOSHI.

ist, daß sie gar nicht als Resonator dienen kann. Bei allen Sinneszellen ist immer das distale Stiftchen oder Härchen der reizempfindliche Teil, und da eine Membrana tectoria zuerst mit dem Hörvermögen bei Anuren auftritt und als eine modifizierte Statolithenmembran angesehen werden kann, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß ihr die Hauptrolle bei der Reizung der Hörzellen zukommt. Dann wären die Fasern der Basalmembran als ein später hinzuerworbener Reizüberträger anzusehen.

Klinische Beobachtungen (WITTMACK) haben gezeigt, daß das CORTISCHE Organ hochgradig degeneriert sein kann, ohne daß das Hörvermögen erlischt. Das letztere kann dabei noch so sehr entwickelt sein, daß der Person keine Schädigung zum Bewußtsein kommt. Das CORTISCHE Organ ist in solchen Fällen zu einem gleichförmigen Epithelhügel ohne Sinneshaare und ohne Membrana tectoria rückgebildet, wobei sich aber die Nervenendigungen an den Hörzellen erhalten haben müssen. Diese Endigungen werden dann gereizt, indem die Schwingungen der Grundmembran sich auf die degenerierten Hörzellen übertragen, wobei es gleichgültig ist, ob diese noch Härchen haben oder nicht. Die Frage, warum sich bei Vögeln und Säugern ein zweites System bindegewebiger Resonatoren entwickelt hat für die eine Sorte von Sinneszellen, läßt sich folgendermaßen beantworten. Amphibien und Reptilien erzeugen fast immer nur gleiche oder wenig verschiedene Töne, nicht rasch wechselnde, sehr verschieden hohe; bei Vögeln und Säugern sind hingegen die Stimmäußerungen sehr vielseitig, wenigstens bei ihren höchsten Vertretern. In der Membrana tectoria sind die Fasern wenig isoliert, häufig sogar geflechtartig angeordnet, und benachbarte Tongebiete werden sich gegenseitig beeinflussen und die Empfindung von Mischtönen erzeugen. Hier tritt uns wieder das Ausnutzungsprinzip entgegen. Um zu einer höheren Leistung zu gelangen, werden die benachbarten Bindegewebsfasern parallel angeordnet, und es entwickelt sich ein System von Resonatoren, die gegeneinander gut isoliert sind und rasch abklingen, sobald die Erregung aufhört, wie es scheint auf Grund ihrer Eigenstruktur, ohne besondere Dämpfungsmittel. Der Mensch vermag noch Triller von $8 \times 2 = 16$ Tönen in der Sekunde deutlich zu unterscheiden, namentlich in hohen Lagen. Das verdankt er den Basilarfasern, die also das übergeordnete Resonatorensystem darstellen. Die Entstehung dieser parallelen zweckmäßigen Anordnung kann man sich rein mechanisch durch den Kampf der Teile (ROUX) vorstellen, wie in der Delfinflosse oder im Knochen. Die zufällig in der Quere liegenden Fasern wurden durch die Schwingungen am stärksten gereizt und gekräftigt und verdrängten die weniger günstig situierten. Nach dieser Auffassung ist die alte Theorie, welche in der CORTISCHEN Membran ein Dämpfungsmittel sieht, aufzugeben. Es ist aber zu erwarten, daß bei Vögeln wie bei Säugern noch mehrere Stufen in der Vervollkommnung der Basilmembran durch Untersuchung verschiedener Arten gefunden werden.

VII. Phylogenetischer Rückblick auf die stato-akustischen Organe der Wirbeltiere.

Es gibt wenige Organe, bei denen sich die allmähliche Vervollkommnung so schön verfolgen läßt, wie bei den stato-akustischen Apparaten der Wirbeltiere. Freilich läßt sich das Labyrinth nicht an-