

Statische Funktionen des Ohrlabyrinths.

Von Prof. Dr. WILHELM TRENDELENBURG.

(Physiologisches Institut der Universität Berlin).

1. Vorbemerkungen.

Das häutige Labyrinth, das Sinnesorgan des achten Hirnnerven (N. stato-acusticus) kann nach RETZIUS in die pars inferior (Schnecke, bei niederen Wirbeltieren bis zu den Vögeln Lagena) und die pars superior (Sacculus, Utriculus, drei Ampullen mit den Bogengängen) eingeteilt werden. Die häutigen Teile der pars superior werden vom knöchernen Vestibulum umschlossen, ihr Nerv ist der N. vestibularis, mit seinen vom Sacculus, Utriculus und den Ampullen kommenden Ästen.

In unserem Film werden die Folgen von reinen Ausschaltungen und reinen Reizungen des Vestibularapparates (wie die Gesamtheit der pars superior genannt werden kann) gezeigt. Die Darstellung ist vergleichend-physiologisch aufgebaut. Sie geht vom Frosch über den Vogel zum Säugetier. Die Erscheinungen am Menschen wurden nicht mit aufgenommen, schon wegen der gebotenen Begrenzung der Länge des Films. Trotzdem wird der Film auch dem Unterricht über die Verrichtungen des menschlichen Vestibularapparates sehr dienlich sein. Kann man doch im Tierversuch manche Funktion deutlich hervorheben, die am Menschen mehr verdeckt ist. Es gibt kein Gleichgewichtsorgan an sich. Es gibt nur eine Gleichgewichtsfunktion. An ihr sind viele Einrichtungen beteiligt, so auch die nicht labyrinthär ausgelösten Muskel-Eigenreflexe.

Bei der Durchführung der Ausschaltungen des Vestibularapparates wurden die besten Verfahren und technischen Hilfsmittel verwendet. Die Labyrinthentfernungen am Frosch nahm ich nach der von KUFFLER¹) beschriebenen SCHRADER'schen Methode

von der Mundhöhle aus vor, unter Verwendung des von mir¹⁾ angegebenen Froschhalters. Bei richtigem Vorgehen schließt dieses Verfahren Nebenverletzungen aus. Hiervon überzeugten wir uns in früheren Untersuchungen an der Eidechse durch Hirnschnitte mit Marchifärbung²⁾. Durch Betrachtung der Nervenlöcher stellt man die Vollständigkeit der Entfernung des ganzen Sinnesorganes fest. Bei der Herausnahme des Ohrlabyrinths der Taube verwendete ich die von mir verbesserte EWALDSche³⁾ Labyrinthexstirpation. Auch hier wies ich das Fehlen jeder Nebenverletzung durch Serienschnitte der Medulla obl. und des Kleinhirns nach⁴⁾, die nach Marchi behandelt waren. Die Labyrinthexstirpation bei der Katze nahm der damalige Assistent am Institut, Herr Dr. BERTHA, von der bulla ossea aus in sehr sorgfältiger Weise vor.⁴⁾ Ich möchte ihm besonders für diese wertvolle Hilfe danken.

Bei den Reizungen von Teilen des Vestibularapparates, insbesondere den mechanischen Reizungen der Ampullarorgane vom Bogengang aus, wurde so vorsichtig verfahren, daß keine schädigenden Nebenwirkungen auftraten. Nach jeder Druckreizung mit einer feinen Borste war das Verhalten wieder völlig normal, die Reizungen konnten beliebig oft wiederholt werden. Nachwirkungen blieben aus.

Somit ist also alles was unter der Überschrift „Ausschaltung“ gezeigt wird, nicht durch unbeabsichtigte Reizwirkungen, und alles was als Reizfolge bezeichnet ist, nicht durch unbeabsichtigte Ausschaltungen getrübt.

2. Ausschaltung und Reizung des Labyrinths beim Frosch.

Das Ohrlabyrinth beeinflußt den Tonus der Muskulatur. Dieser Einfluß erfolgt teils unmittelbar, teils mittelbar. Einseitige

1) SCHRADER, M. E. G.: Pflügers Arch. 41. 1887. 88. — KUFFLER, O.: Pflügers Arch. 83. 1901. 212. — TRENDELENBURG, W.: Z. f. biol. Techn. u. Method. 1. 1909. 363. —

2) TRENDELENBURG, W. und KÜHN, A.: Arch. Anat. u. Physiol. 1908. 160.

3) EWALD, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892. — TRENDELENBURG, W.: Zbl. f. Physiol. 21. Nr. 20. — 22. Nr. 8. —

4) J. R. EWALD a. a. O. — A. de KLEIJN: Pflügers Arch. 145. 1912. 549.

Ausschaltung bewirkt Neigung des Körpers zur Operationsseite.⁵⁾ Nach doppelseitiger Ausschaltung liegt das Tier vorn flach am Boden. Während normaler Weise das Umdrehen aus Rückenlage schnell und sicher erfolgt, ist nach einseitigem Labyrinthverlust eine geringe Verzögerung des Umdrehens bemerkbar und besonders ein eigentümliches Hochschlagen der normalen Seite und ihres Vorderbeines nach vollzogener Umdrehung. Nach doppelseitigem Labyrinthverlust fehlt der Umdrehreflex ganz, oder es kommt nur zu meist erfolglosen Bemühungen durch ausfahrende Gliedmaßenbewegungen. Sie werden durch die sensiblen Nerven der Rückenhaut ausgelöst und können auch durch Pfotenreizung ausgelöst werden. Springt ein einseitig labyrinthloser Frosch, so macht er oft eine Spiraldrehung zur operierten Seite hin und fällt auf den Rücken. Besonders anschaulich sind die Bewegungsstörungen beim Schwimmen. Der einseitig-labyrinthlose Frosch führt schraubende Drehungen nach der Operationsseite hin aus. Der völlig labyrinthlose Frosch schwimmt oft auf dem Rücken, oft überschlägt er sich in Drehbewegungen, die um eine etwa durch das Becken laufende quere Achse erfolgen. In Ruhe kann auch der labyrinthlose Frosch eine normale Lage im Wasser einnehmen. Dies ist nach BETHE⁶⁾ rein physikalisch durch die Lage der luftgefüllten Lungen bedingt. Ein narkotisierter oder toter Frosch nimmt die gleiche Lage ein. Der normale Frosch kann unter erschwerten Umständen, so beim spontanen Schwimmen, nur dadurch die Normallage mit dem Rücken nach oben einnehmen, daß vom Labyrinth aus steuernde Reflexe auf die Gliedmaßenmuskulatur ausgehen. Noch deutlicher ist das beim Fisch, der nicht so wie der Frosch in Ruhe rein physikalisch stabilisiert ist, sondern infolge seitlicher Lage der Schwimmblase auf der Seite schwimmt, wenn die steuernden Labyrinthreflexe fortfallen.

Die Reizung des Ohrlabyrinths kann durch passive Drehung hervorgerufen werden. Beim normalen Frosch wendet sich auf der Drehscheibe der Kopf entgegen der Drehrichtung,

⁵⁾ J. R. EWALD a a. O. — A. de KLEIJN: Pflügers Arch. 159. 1914. 218.

⁶⁾ BETHE, A.: Biol. Zbl. 14. 1894. 95. 563.

also nach dem rechten Vorderbein hin, wenn nach links gedreht wird. Beim labyrinthlosen Frosch fehlt diese Gegenbewegung. Um optisch ausgelöste Reflexe auszuschließen, wurde das Tier in einen weißen Papierzylinder gesetzt, der sich mitdreht, und von oben aufgenommen.

3. Ausschaltung und Reizung des Labyrinth bei der Taube.

Nach einseitigem Labyrinthverlust wird in der ersten Zeit nach dem Eingriff der Kopf etwas zur Operationsseite geneigt. Das entspricht dem Senken des Froschkörpers nach der Operationsseite. Im Verlauf von etwa 14 Tagen bilden sich eigentümliche Halsverdrehungen aus, die als Folge einer Steigerung des zur Kopfneigung führenden Unterschiedes des Tonus der Halsmuskeln aufzufassen ist.⁷⁾ Die Verdrehung tritt anfallsweise ein, wenn das Tier beunruhigt wird, oder wenn es Spontanbewegungen ausführt. Das Umdrehen aus Rückenlage tritt nach einseitigem Labyrinthverlust fast in normaler Weise auf. Nach d o p p e l s e i t i g e m V e r l u s t ist die Umdrehung erschwert und nach erfolgtem Umdrehen ist das Tier sehr unsicher auf den Beinen und der Kopf pendelt locker hin und her. Dies liegt daran, daß die normalen durch Kopfbewegungen ausgelösten Reflexe fehlen, welche den Hals und Kopf gegen den Rumpf feststellen. Auch beim Herumblicken des ruhig stehenden Tieres zeigt sich das Ausfahren der Bewegungen. Es fehlt die reflektorische vom Ohrlabyrinth ausgehende Dämpfung des Bewegungsausmaßes. Das zeigt sich auch beim Versuch der Tonusprüfung: wird das in der Hand gehaltene Tier geschlenkert, so ist das Ausmaß der Schleuderbewegungen des Kopfes beim normalen Tier wesentlich geringer, als beim labyrinthlosen. Die genannten Reflexe bewirken einen, wenn auch nicht vollständigen Ausgleich der Passivbewegungen (kompensatorische Reflexe).

Besonders deutlich sind die vom Labyrinth ausgehenden k o m p e n s a t o r i s c h e n R e f l e x e, wenn man langsame Passiv-

7) Die Halsverdrehung wurde näher untersucht und gedeutet von F. GROEBELS: Pflügers Arch. 221. 1929. 41.

bewegungen mit der normalen Taube ausführt. Dreht man sie um die Längsachse des Körpers, so geht der Kopf nicht mit, die Schnabelachse bleibt senkrecht stehen, so wie sie in der Normallage des Körpers steht. Die Halsmuskeln drehen also durch Labyrinthreflex den Kopf um den Betrag der Körperdrehung zurück. Dadurch wird ein Wandern der Bilder der äußeren Gegenstände auf der Netzhaut vermieden. Dreht man das Tier um eine Körperquerachse, so macht der Kopf wiederum die Drehung nicht mit, die Schnabelachse bleibt in gleicher Richtung zum äußeren Raum, also etwa im Winkel von 45 Grad zur senkrechten Richtung stehen. Diese Reflexe werden biologisch eine große Bedeutung haben, wenn der Vogel bei böigem Wetter fliegt. Macht man nun die gleichen Versuche mit einer beiderseits labyrinthlosen Taube, so geht der Kopf mit dem Körper mit, die ausgleichenden Reflexe sind verschwunden. Auch hierbei sitzen Kopf und Hals „nur locker auf den Schultern“, der Kopf kann durch seine Schwere hintüber sinken, wenn die Taube senkrecht gehalten wird.

Die Reizungen der Ampullen werden derart vorgenommen, daß man die von MACH und BREUER⁸⁾ angenommenen Endolymphstöße dadurch nachahmt, daß man durch ein in den knöchernen Bogengang gebohrtes Loch eine feine Borste schiebt, welche den unverletzten häutigen Bogengang leicht zusammendrückt. Macht man diesen Versuch am äußeren, horizontalen Bogengang, so treten Nystagmusbewegungen des Kopfes in der horizontalen Ebene auf. Bei Reizung an einem anderen Bogengang ist die Bewegungsebene entsprechend verschieden. Der Versuch wird an einem leicht narkotisierten Tier, am besten mit Lupenanwendung gemacht. Nach EWALD kann man an der Taube das knöcherne Bogengangssystem leicht herauspräparieren. Ich stellte ein solches Präparat her und nahm es in den Film auf. Durch Drehung des Präparats bei der Aufnahme erscheint es unmittelbar plastisch. Die drei ungefähr senkrecht zu einander stehenden Bogengänge sind im oberen Teil des Bildes gut erkennbar.

⁸⁾ MACH, E.: Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 68. (3) 1873. 124. — BREUER, J.: Anz. d. K. K. Ges. d. Ärzte, 1873, Nr. 7. — Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. M.-N. Cl. 112 (3). 1903. 315.

4. Reizung des Ohrlabyrinths am Kaninchen, Drehscheibenversuch.

Am Frosch wurden die Reflexe während der Drehung auf der Drehscheibe gezeigt. Wenn man einige Zeit sehr schnell dreht, so zeigen sich unmittelbar nach Aufhören der Drehung Reflexe, die auf einer Nacherregung des Ampullenorgans beruhen. Das Filmstück zeigt, wie ein Kaninchen in einem auf der Drehscheibe befestigten Kasten schnell gedreht wird. Nach Anhalten wird es schnell herausgenommen und auf den Boden gesetzt. Es finden dem Uhrzeigerlauf ähnliche Bewegungen des Tieres mit Kopfnystagmus statt. Die Uhrzeigerbewegungen klingen schneller ab, als der Nystagmus. Die subjektive Begleiterscheinung dieser durch die Nacherregung im Labyrinth bewirkten Bewegungen ist beim Menschen das Schwindelgefühl. Ähnliche nystagmische Bewegungen werden vom Auge ausgeführt, sowohl während der Drehung, als auch nach stärkerer Drehung. Den Augennystagmus kann man an sich selber sehr leicht nachweisen, wenn man sich auf einem Drehschemel mit Hilfe der an den Schemelbeinen angestützten Füße hin und her dreht, oder den Schemel zu langsamer Drehung anstößt und sich dabei Zeige- und Mittelfinger auf die geschlossenen Lider neben die Gegend der Hornhaut legt. Man fühlt dann, wie die vordere Augenkuppe gegen die Finger rhythmisch anschlägt.

5. Ausschaltung des Labyrinths bei der Katze.

Nach einseitiger Labyrinthentfernung ist der Kopf der Katze zur Operationsseite geneigt. Das entspricht ganz der Körperneigung des Frosches und der Kopfneigung der Taube nach dem gleichen Eingriff. Zur Halsverdrehung kommt es bei der Katze nicht, wohl deshalb, weil der Hals kürzer ist, als bei der Taube. Beim Laufen sinkt die Katze auf der Operationsseite ein, der Tonus der Vorderbeinmuskulatur ist hier vermindert. Nach doppelseitiger Labyrinthentfernung zeigt die Katze ganz die gleiche Unruhe der Kopfhaltung, wie die Taube. Es treten besonders in der Horizontalrichtung schlenkernde Bewegungen auf, wenn das Tier umherblickt. Es fehlen wieder die dämpfenden vom Ohrlabyrinth ausgelösten

Gegenbewegungen. Die Verminderung des Tonus und der tonischen Reflexe der Beine führt dazu, daß die Katze beim Herabspringen von einem Tisch sich nicht genügend mit den Beinen auffängt. Das Gehen ist sehr unsicher, der Kopf schleudert derart unruhig hin und her, daß die mit gewöhnlicher Bildhäufigkeit gemachte Aufnahme nicht mehr ganz scharf sein kann. (Eine Zeitlupenaufnahme würde einen falschen Eindruck von dem tatsächlichen Verhalten geben.) Längere Zeit nach der Operation mildern sich die Störungen, wie das allerletzte Bild der herabspringenden Katze zeigt. Das beruht nicht auf Abklingen von Reizerscheinungen, sondern auf Ersatz der ausfallenden Labyrinthfunktion durch andere Leistungen. Gerade beim Menschen ist diese Ersatzmöglichkeit sehr groß, besonders wenn das Labyrinth in frühem Alter verloren geht, und wenn sich der Verlust nicht so plötzlich vollzieht, wie es bei den experimentellen Labyrinthausschaltungen der Fall ist.

Zum Schluß sei erwähnt, daß es weder möglich noch beabsichtigt war, ein auch nur einigermaßen vollständiges Bild der Labyrinthfunktion bei Kaltblütern, Vögeln und Säugetieren zu geben. Bei Reptilien, Fischen, an Zephalopoden, an Krebsen — um nur Tierformen bis zu den Vögeln zu nennen — ist so viel Wichtiges über die Funktion der Organe ermittelt worden, welche durch Lageänderungen des Kopfes oder Körpers erregt werden, daß man auch bei knapper Fassung mehrere Filme von der Länge des vorliegenden Filmes damit füllen könnte. Das gleiche gilt in vermehrtem Maße von den Ergebnissen der Labyrinthforschung an Säugetieren⁹⁾. Besonders wertvoll wäre es, die statischen Funktionen des häutigen Labyrinths am Menschen in einem Film aufzunehmen.

Aber es darf wohl hervorgehoben werden, daß die filmische Veranschaulichung von nur einem Teil der von den Ohrlabyrinthen ausgehenden statischen Reflexe eine wesentliche Erleichterung für das Verständnis darstellt. Man kann sich danach viele Einzelheiten nach bloßer Beschreibung in der Vorlesung lebendiger vorstellen, als es ganz ohne die Filmdarstellung einiger wesentlicher Erscheinungen möglich wäre.

⁹⁾ Vgl. Die Arbeiten von R. MAGNUS und Mitarbeitern („Körperstellung“, Berlin, J. Springer, 1924). — Ferner: Hdb. d. norm. u. path. Physiol. 15 (1). 1930. 55.

