

# Das Bogengangssystem des inneren Ohres als Wahrnehmungsorgan für Drehungen

Von Prof. Dr. phil. et med. WILHELM STEINHAUSEN  
(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Greifswald)

Das Bogengangssystem des inneren Ohres besteht aus einem System von drei zueinander senkrecht stehenden, annähernd halbzirkelförmigen Kanälen, Bogengänge genannt, die in einen größeren gemeinsamen Hohlraum, den Utriculus, einmünden

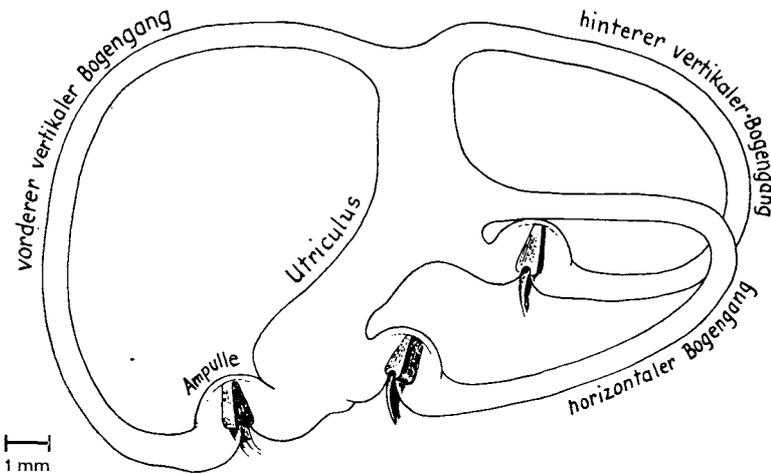


Abb. 1. Linkes Bogengangssystem vom Hecht (von außen, etwas schräg von vorne oben gesehen).

(Abb. 1). In dem Utriculus ist der Utriculusotolith und die Macula neglecta untergebracht<sup>1)</sup>, deren Bedeutung hier nicht erörtert werden soll. Jeder Bogengang (halbzirkelförmiger Kanal) besitzt an seinem einen Ende eine Erweiterung, die Ampulle; in jeder Ampulle befindet sich eine Cupula<sup>2)</sup>, eine nur nach künstlicher Tuscheanfärbung sichtbar werdende, die Ampulle praktisch endolymphdicht verschließende Gallertmasse. Die Cupula

sitzt auf der Crista, einer mit Sinnesepithel bekleideten Leiste, die beim Hecht als kompliziert gebauter Rotationskörper, beim Mensch als einfacher Sattel ausgebildet ist. Das Sinnesepithel der Crista wird von einem gesonderten Nerv, dem Nervus ampullaris, einem Teil des Vestibularnerven, versorgt.

### **MACH-BREUER'sche Theorie über die Funktion des Bogengangssystems als Trägheitskompass.**

Nach der MACH-BREUER'schen Theorie (1873)<sup>3)</sup> bildet jeder Bogengangskanal (halbzirkelförmiger Kanal) zusammen mit seiner Ampulle und dem seine beiden Enden verbindenden Teil des Utriculus eine physiologische Einheit, d. h. einen unregelmäßigen, mit Flüssigkeit (Endolymphe) gefüllten Ring (Abb. 2).

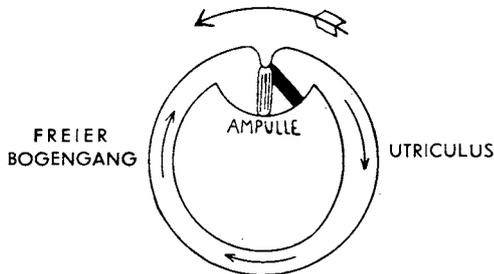


Abb. 2. Vestibularring (schematisch).

In der Literatur versteht man unter Bogengang bei theoretischen Erwägungen über die Physiologie des Bogengangssystems meistens diesen geschlossenen Vestibularring, während bei anatomischen Betrachtungen man mit dem Namen Bogengang den freien halbzirkelförmigen Kanal bezeichnet. Bis jetzt sind in der Literatur aus diesem synonymen Gebrauch des Wortes Bogengang keine Verwechslungen vorgekommen, erst in neuester Zeit<sup>4)</sup> ist der wechselnde Gebrauch des Wortes Bogengang Anlaß zu einer scharfen Polemik geworden.

Bei Drehungen in der Ebene des Vestibularrings (größerer Pfeil, Abb. 2) muß die Flüssigkeit in dem Ring infolge ihrer Trägheit zurückbleiben. Es muß also zu einer relativen Verschiebung der Endolymphe gegen die Wand kommen. Da es sich um eine Flüssigkeit handelt, kann man diese relative Verschiebung auch eine Strömung nennen, obwohl die Flüssigkeit in Ruhe bleibt. Man spricht deshalb von der MACH-BREUER-

sehen Theorie als von einer Endolymphströmungstheorie. In dem in der Figur angenommenen Fall hätte man eine Ringströmung der Endolymph des genannten Vestibüllringes in der Richtung vom freien Bogengang zur Ampulle. Eine solche Strömungsrichtung wird in der Literatur „ampullopetal“ genannt. Die umgekehrte Strömungsrichtung heißt „ampullofugal“. Die Endolymphströmungen ihrerseits sollen nach der MACH-BREUER'schen Theorie in der BREUER'schen Fassung die in die Endolymph hineinragende Cupula ablenken, und diese Ablenkung der Cupula soll dann den physiologischen Reiz für das Cristaeäpithel darstellen. In dem in der Figur vorgesehenen Fall hätten wir also eine Ablenkung der Cupula zum Utriculus zu („utriculopetal“), im entgegengesetzten Falle eine Ablenkung der Cupula zum Bogengang hin („utriculofugal“). Da drei Bogengänge in senkrecht zueinander stehender Lage angeordnet sind, so kann eine Drehung in jeder beliebigen Achse percipiert werden.

Das Bogengangssystem stellt also nach der MACH-BREUER'schen Theorie einen komplizierten Trägheitskompaß dar, für dessen richtiges Funktionieren eine Reihe von physikalisch-mathematischen Forderungen erfüllt sein müssen. Das Problem, auf welche Weise ein so kompliziert gebautes System entstanden sein kann, ist sicherlich von großem allgemeinen Interesse, kann aber hier nicht erörtert werden.

Man liest sehr oft in der Literatur, daß das Bogengangssystem ein Organ zur Perception von Drehbeschleunigungen sei; wenn darunter gemeint ist, daß es nur auf Drehbeschleunigungen reagiert, so ist das nicht richtig.

Das Bogengangssystem percipiert nicht nur Drehbeschleunigungen, sondern auch Drehgeschwindigkeiten und Drehwege (bzw. Drehwinkel), kurz es percipiert den ganzen Ablauf einer Drehung und leitet die ~~entstandene~~ <sup>entstandene</sup> Gegenbewegung z. B. der <sup>Augen</sup> ~~Augen~~ auf jeden noch so komplizierten Drehvorgang ein, wenigstens solange die Drehbewegung sich in physiologischen Grenzen hält. Wenn das Bogengangssystem diese Fähigkeit der Perception der gesamten Drehart nicht hätte, dann wäre es ziemlich wertlos.

Die Meinung, daß das Bogengangssystem nur Drehbeschleunigungen percipiere, ist fälschlich aus folgendem Umstand abgeleitet: Bei sehr langen Drehungen mit gleichförmiger Drehgeschwindigkeit, z. B. bei der klinischen Drehung im Drehstuhl (10 ganze Drehungen in 20 Sekunden), hört die Möglichkeit, die Drehung vollständig zu erfassen, auf. Bei langen Drehungen nämlich wird die Endolymphe durch die innere Reibung in Bewegung gesetzt, so daß sie schließlich mit gleicher Geschwindigkeit wie die Bogengangswand rotiert. Wird dann die Drehung immer weiter fortgesetzt, z. B. in dem vorgedachten Fall, dann hat die Cupula Zeit, infolge ihrer eigenen Elastizität in ihre Ruhelage zurückzukehren. Dadurch hört die Cupulaerregung auf und damit auch die Drehempfindung, obwohl weiter mit gleichförmiger Geschwindigkeit gedreht wird. Die gleichförmige Drehbewegung mit konstanter Geschwindigkeit wird also in diesem Fall nicht empfunden; es tritt bei langer Drehung eine Mißweisung auf. Das Bogengangssystem meldet scheinbar Ruhe, während in Wirklichkeit gedreht wird und beim Anhalten nach längerer Drehung ist es gerade umgekehrt. Das Entstehen dieser Sinnestäuschung ist in der physikalischen Konstruktion des Vestibularapparates begründet. Daraus aber schließen zu wollen, daß auch bei kleinen physiologischen Drehungen die Geschwindigkeit der Drehung und ihre Dauer, d. h. also der Drehweg nicht percipiert würde, ist, wie gesagt, unrichtig.

Das Bogengangssystem ist ein Organ für die Perception von Drehungen ganz allgemein und nicht nur für Drehbeschleunigungen. Näheres darüber und über die mathematischen Theorien des Bogengangssystems siehe bei STEINHAUSEN, Pflügers Archiv Bd. 232, 500—512 (1933).

Die Bestätigung der Richtigkeit der MACH-BREUER'schen Theorie hängt im wesentlichen ab von der Erkenntnis der wahren Eigenschaften der Cupula. Nur wenn man beweisen kann, daß die Cupula wirklich leicht beweglich ist, durch die Endolymphströmungen abgelenkt wird, und ihre Ablenkungen den physiologischen Reiz darstellen, kann man von einer endgültigen Bestätigung der MACH-BREUER'schen Theorie in der BREUER'schen Fassung sprechen.

Bisher war über die Eigenschaften der Cupula wenig bekannt. Die Cupula war bis vor kurzem am lebenden Tier überhaupt nicht gesehen worden. sie ist vielmehr in der Hauptsache nur an histologischen Präparaten studiert worden. Die gewöhnlichen histologischen Methoden mit ihrer Härtung, Färbung und mikrotomischen Verarbeitung der Gewebe verändern aber die Cupula in einschneidender Weise, so daß über ihre Eigenschaften im lebenden Zustande aus histologischen Untersuchungen sehr wenig Sicheres abgeleitet werden kann. So ist in der Literatur über die Eigenschaften der lebenden Cupula sehr viel gestritten worden. Manche Forscher glaubten annehmen zu sollen, daß die Gallertmasse der Cupula überhaupt erst bei der Fixation entsteht, und daß die Cupulamasse im Lebenden vollkommen flüssig ist. Erst in allerneuester Zeit ist wieder von einem amerikanischen Forscher (BOWEN) diese Meinung vertreten worden. Wenn das der Fall wäre, dann blieben als Rezeptionsorgan für die MACH-BREUER'schen Strömungen nur die außerordentlich dünnen Haare der Cupula übrig, was für die MACH-BREUER'sche Theorie große Schwierigkeiten bereiten würde.

Nun ist aber, wie gezeigt werden konnte<sup>5)</sup>, die Cupula als wohlgeformte Gallertmasse auch im Leben vorhanden. Sie zeigt die Ablenkung bei Rotation, wie sie die MACH-BREUER'sche Theorie vorausgesagt hat, und ihre Ablenkung stellt in der Tat den physiologischen Reiz für das Cristaepithel dar, so daß die MACH-BREUER'sche Theorie als endgültig bestätigt gelten kann. Der Film liefert den experimentellen Beweis für diese Behauptungen; er bringt die ersten kinematographischen Aufnahmen der Bewegungen einer frischen Cupula überhaupt. Er zeigt am Modellversuch sowohl, wie an der frischen Cupula selbst die Ablenkung der Cupula bei der normalen rotatorischen und kalorischen Reizung, und schließlich wird in den Experimenten am lebenden Tier gezeigt, daß durch künstliche Cupula-Ablenkung die nach der Theorie geforderten Augenreflexe gesetzmäßig hervorgerufen werden können; daß also die Cupula-Ablenkung in der Tat den physiologischen Reiz für das Christaepithel darstellt. Der Film beginnt mit der Darstellung der MACH-BREUER'schen Theorie am Modell.

## Beschreibung des Filmes.

### Der Trägheitskompaß.

Ein Hohlring aus Glas wird mit Wasser gefüllt, als Cupula wird in das Wasser ein Gummistreifen von entsprechender Form, der an einem Stopfen befestigt ist, eingetaucht. Bei Drehungen treten Ablenkungen des Gummistreifens (der Cupula) ein. Um auch die Bewegung des Wassers, bzw. sein Stehenbleiben sichtbar zu machen, sind im Wasser kleine schwarze Kügelchen suspendiert; benutzt wurden Kügelchen aus schwarzem Picein; damit die Piceinkügelchen im Wasser gerade schweben, ist dem Wasser eine geeignete Menge Kochsalz (5,3%) zugesetzt. Bei kleinen Drehungen sieht man, daß das Wasser stehen bleibt, was man, verglichen mit einer bei der Drehung feststehenden Marke, leicht beobachten kann. Da der Glasring gedreht wird und das Wasser stehen bleibt, so kommt es zu einer relativen Verschiebung des Wassers gegenüber der Wand, die eine Ablenkung der Cupula herbeiführt (Endolymphströmungstheorie). Die Cupula zeigt also die Drehung an. Auch die Vorgänge bei längerem Drehen (Mißweisung infolge des Einflusses der inneren Reibung, vgl. oben) werden gezeigt.

### Labyrinthmodell:

Die Endolymphströmung (MACH-BREUER'sche Strömung) mit Cupula-Ablenkung wird weiter an einem wirklichkeitsgetreuen Modell zur Anschauung gebracht. Das Modell ist aus Zelluloid angefertigt. Die Maße seiner Hohlräume entsprechen den Innenmaßen des wirklichen Labyrinthes mit dem einzigen Unterschied, daß in dem Modell alle Linearmaße 20mal vergrößert sind. Die Maße sind erhalten durch genaue Vermessung von lebendfrischen bzw. lebenden Präparaten des Labyrinthes von 2-pfündigen Hechten. Ueber die Ausführungen der Messungen vergleiche besonders OETTINGER<sup>6)</sup>.

Um in dem Modell die rücktreibende Kraft der Cupula und die innere Reibung der Endolymph nachahmen zu können, ist es nötig, die Kräfte der linearen Vergrößerung dem Modell entsprechend im richtigen Verhältnis zu vergrößern. Aus den Formeln<sup>7)</sup> über die mechanischen Vorgänge im Vestibularring

geht hervor, daß bei Vergrößerung der linearen Dimensionen die rücktreibenden Kräfte der Cupula mit der dritten Potenz der Längsdimension wachsen, während die Kräfte der inneren Reibung der Endolymphe mit der zweiten Potenz der linearen Vergrößerung zunehmen. Die rücktreibende Kraft der Cupula wurde mit Hilfe feinster geeichter Tasthaare gemessen und danach die elastische Kraft des die Cupula darstellenden Gummiblattes eingestellt. Die innere Reibung der Endolymphe ist nicht sehr verschieden von der des Wassers, kann also zu  $\mu = 0,01$  angesetzt werden. Eine Flüssigkeit, die 20<sup>2</sup>mal größere innere Reibung hat wie Wasser, ist 94% wässrige Glycerinlösung ( $\mu = 4,7$ ). Diese Lösung wurde zur Füllung des Modells angewandt. Wird das Modell mit dieser Glycerinlösung gefüllt, dann entsprechen die Ausschläge, die der Gummistreifen bei Drehungen zeigt, quantitativ den Ablenkungen, die die Cupula des lebendfrischen Labyrinthes bei derselben Drehung gibt. Diese Ausschläge sind sehr klein. Um sie für die Demonstrationszwecke des Filmes zu vergrößern, ist bei den Filmaufnahmen das Modell mit Wasser statt mit Glycerin gefüllt.

### **Drehversuche am Labyrinthmodell:**

Dreht man das Modell, so wird die Cupula desjenigen Bogenganges abgelenkt, in dessen Ebene die Drehung stattfindet. Es werden nacheinander Drehungen in der Ebene des horizontalen, des hinteren vertikalen und des vorderen vertikalen Bogenganges vollführt, und jedesmal schlägt nur diejenige Cupula aus, die zu dem betreffenden Bogengang gehört. Aus den Aufnahmen läßt sich schließen, daß die drei Vestibularringe bei den physiologischen Drehreizen als physiologisch voneinander unabhängig angesehen werden können, obwohl sie im Utriculus anatomisch miteinander verschmolzen sind.

### **Nacherscheinungen nach längerer Drehung:**

Nach der kurzen Drehung, wie sie bei den Pendelbewegungen vorgenommen wird, kommt die Cupula beim Anhalten sofort in die Ruhelage zurück. Bei längeren Drehungen ändern sich die Verhältnisse. Beim Anhalten nach längeren Drehungen

kommt es zu einem großen Ausschlag der Cupula in der Richtung der Drehung — also in entgegengesetzter Richtung wie beim Anfang der Drehung. Ganz langsam kehrt dann die Cupula in ihre Ruhelage zurück. Diese Rückbewegung kann viele Sekunden lang dauern und ist an der lebenden Cupula die Ursache für die Nacherscheinungen nach langen Drehungen (Nachschwindel und Nachnystagmus; vergl. S. 13).

### **Translationsbewegungen:**

Reine Translationsbewegungen des Modells geben, wie die Aufnahmen zeigen, keine Ablenkung der Cupulae. Es ist diese Tatsache von Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage, welchen Einfluß die Exzentrizität der Drehung auf die MACH-BREUER'sche Strömung hat. (Vgl. STEINHAUSEN: Acta otolaryngologica 1939.)

### **Ergebnis der Modellversuche:**

Die Versuche am Bogengangmodell sollen die physikalische Grundlage der MACH-BREUER'schen Theorie klarstellen. Zugleich soll das Ergebnis der Versuche für die Richtigkeit der MACH-BREUER'schen Theorie selbst sprechen.

Für gewisse polemische Betrachtungen, die in der neuesten otologischen Literatur<sup>8)</sup> veröffentlicht wurden, können die Modellversuche einen wichtigen Hinweis geben. Nach diesen nämlich soll, wegen des komplizierten Baues des Bogengangsystems, eine MACH-BREUER'sche Strömung im Bogengangssystem überhaupt unmöglich sein. Nur eine „Strömungstendenz“ soll bestehen. Die Modellversuche dürften für diese Ansichten eine eindeutige Widerlegung bedeuten. Auf jeden Fall kann kein Zweifel darüber sein, daß die Theorie der MACH-BREUER'schen Strömung im Bogengangssystem physikalisch wohlbegründete Grundlagen hat. Daß die MACH-BREUER'sche Strömung auch wirklich am frischen bzw. lebenden Bogengangssystem vorhanden ist, und daß die Ablenkung der Cupula den physiologischen Reiz für das Cristaepithel darstellt, kann allerdings nur durch experimentelle Untersuchungen an der lebendfrischen bzw. lebenden Cupula erwiesen werden. Die folgenden kinematographischen Aufnahmen sollen diesen experimentellen Beweis liefern.

### **Methodik der Präparation und Sichtbarmachung der Cupula:**

Die Präparation der Cupula am frischen Präparat, also an einem frisch getöteten Tier, ist nicht prinzipiell verschieden von der am lebenden Tier. Es soll daher die schwierigere der Operationsmethoden, nämlich die am lebenden Tier, besprochen werden. Man kann dann die einfachere daraus durch Reduktion leicht ableiten.

Für die Präparation ist ein besonderer Präpariertisch gebaut, an dem man eventuell mit Assistent mikrochirurgische Operationen durchführen kann. In der Abb. 3 ist der Operations-

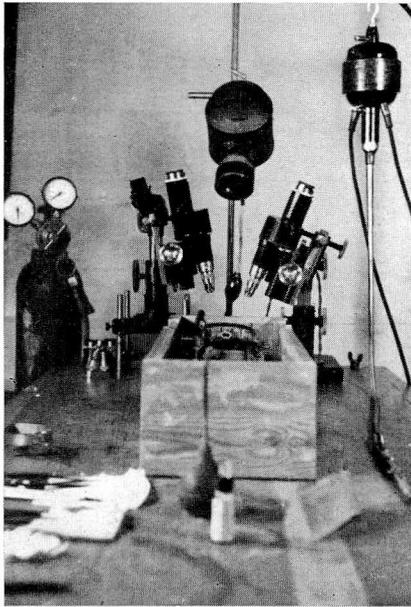


Abb. 3. Operationstisch.

tisch mit den beiden binokularen Präpariermikroskopen, dem Behälter, in dem der Hecht in einem besonderen Hechthalter sich befindet, die Bohrmaschine, die Atmungs- und Beleuchtungseinrichtung zu sehen (eine Beleuchtungslampe ist der Uebersicht wegen weggenommen). Bei länger dauernden Operationen, wie sie für die kinematographische Aufnahme nötig sind, werden die Kiemen des Hechtes mit frischer Ringerlösung

durchströmt. Die Durchströmungsanlage ist nicht zur Darstellung gebracht. Die Operation erfolgt in Lokalanästhesie. In der Abb. 4 ist der Hechthalter noch einmal gesondert photographiert.

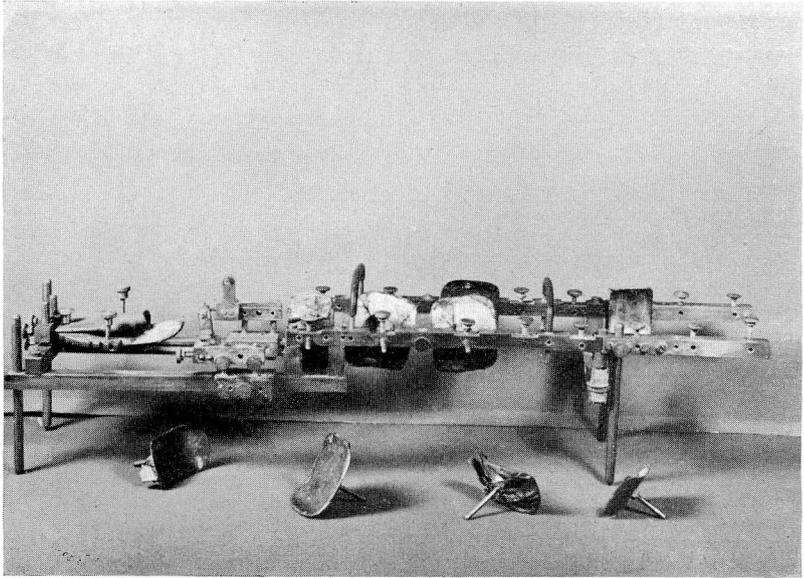


Abb. 4. Hechthalter.

Das Haupterfordernis für den Hechthalter besteht darin, daß der Kopf des Tieres sicher eingespannt ist; die kleinste Bewegung des Kopfes kann das Gelingen der Operation in Frage stellen.

Es wird zuerst die Ampulle, deren Cupula man sichtbar machen will, und ein Teil des dazugehörigen häutigen Bogenganges frei präpariert. Betrachtet man jetzt die Ampulle unter dem Mikroskop, so ist auch bei bester Beleuchtung und unter Anwendung aller möglichen Kunstgriffe nichts von der Cupula im Inneren der Ampulle zu sehen. Wenn man die Cupula sichtbar machen will, dann muß man sie künstlich anfärben. Das wird auf folgende Weise erreicht: Man eröffnet zuerst den Bogengang oder auch die Ampulle (vgl. später). Wenn man bei dieser Maßnahme das häutige Labyrinth an der Luft halten würde, so würde die Endolympe ausfließen und dabei der feine Mechanismus des

Cupulaapparates zerstört werden. Es muß daher die Eröffnung des häutigen Bogengangssystems, wie überhaupt die ganze weitere Präparation unter Wasser (Ringerlösung) vorgenommen werden. Diese Forderung ist eine der wesentlichen Vorbedingungen für das Gelingen der Sichtbarmachung der Cupula. Daß man sie bisher nicht erfüllt hat, ist einer der Gründe, warum man die lebendfrische bzw. lebende Cupula bisher nicht gesehen hat. Bei der Operation am Hecht ist die Bedingung der Unterwasserpräparation verhältnismäßig einfach zu erfüllen, da das Tier während der ganzen Operation sehr leicht dauernd unter Wasser bzw. unter Ringerlösung gehalten werden kann. Die Eröffnung des Bogenganges kann man entweder durch Ein-



Abb. 5. Anfärbung der Cupula (erste Phase).

(Aus Zeitschr. Hals-, Nasen-, Ohrenheilk., Bd. 39, S. 39 [1935]).

brennen eines Loches, durch Schneiden mittels Messerchen (aus Gillette-Klingensplitter hergestellt) oder mit feinsten unter dem Mikroskop geschliffenen Scherenpinzetten vornehmen. Läßt man durch eine Kanüle isotonische Ringerlösung mit Tusche durch die Oeffnung einfließen, dann kann man die Cupula anfärben. Bei einigen Aufnahmen sieht man auf der Ampulle selber zwei kleine Löcher, die mit Hilfe eines Mikrothermokauter in die Ampulle eingebrannt sind und die nach der Anfärbung der Cupula, die so von beiden Seiten geschehen konnte, mit

Silberamalgam wieder verschlossen werden. Die Abb. 5 zeigt eine Phase des Einfließens der Tusche.

Bei der Aufnahme der menschlichen Cupula (am Schluß des Filmes) wird diese Phase des Einfließens der Tusche im Laufbild gezeigt. Man sieht, wie die Tusche vor der Cupula haltmacht, d. h. die Cupula schließt die Ampulle praktisch endolymphdicht ab, und zwar nicht nur in der Ruhe, sondern auch in der Bewegung. Es hängt dies offenbar damit zusammen, daß die Cupula die gesamte Strömungsenergie der Endolymph aufnehmen soll. Das könnte sie nicht, wenn die Endolymph an ihr vorbeiströmen könnte. In der Abb. 6 ist die daraus folgende,

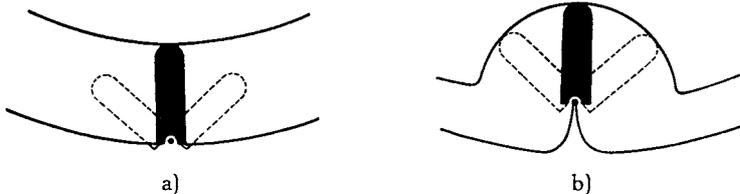


Abb. 6. Schematische Zeichnung zur Frage des endolymphdichten Abschlusses des Bogengangrohrs durch die Cupula beim Hecht.

a) Abschluß nur in der Ruhe.

b) Abschluß auch während der Bewegung (Erklärung für die Form der Ampulle).

(Aus Zeitschr. Hals-, Nasen-, Ohrheilk. Bd. 39, S. 26 (1935).

konstruktive Form der Ampulle aufgezeichnet. Wenn die Cupula in dem Bogengangrohr so quergestellt wäre, wie es in der Abb. 4a schematisch angenommen ist, dann könnte die Cupula die Strömungsenergie nur in ihrer eigenen Ruhelage voll aufnehmen. Sobald sie sich aus dieser Ruhelage herausdreht, würde die Endolymph vorbeiströmen und Strömungsenergie verloren gehen. Die in der Abb. 6 b gezeichnete Form der Ampulle, wie sie in der Natur verwirklicht ist, gestattet die Aufnahme der Strömungsenergie in jeder Lage der Cupula. Im Film werden zuerst 2 Cupulae vom Hecht gezeigt, die durch künstliche Strömungserzeugung mittels in den Bogengang eingebundener Kanüle in Bewegung gesetzt werden. Die 2. Cupula ist nicht ganz so frisch wie die erste. Ihr Bewegungstyp nähert sich dem einer menschlichen Cupula (vergl. S. 21).

### **Ablenkungen der Cupula des Hechtes bei rotatorischer Reizung:**

An einer nach der vorhin beschriebenen Methode angefärbten lebendfrischen Cupula lassen sich die im Modellversuch zur MACH-BREUER'schen Theorie gezeigten Ablenkungen der Cupula wirklich nachweisen.

### **Rotatorische Pendelbewegungen:**

Zuerst werden die Bewegungen der Cupula bei rotatorischen Pendelbewegungen gezeigt. Das Präparat steht auf einem auf Kugellager drehbaren Tisch und wird hin- und hergedreht. Die Kinoaufnahme-Apparatur steht fest und zwar so, daß die optische Achse durch die Drehachse der Bewegung geht. Die Aufnahmen sind mit normaler Frequenz (Kinamo mit Federwerk), also 16 Bilder in der Sekunde, aufgenommen.

### **Nachbewegung nach längerer Drehung:**

Die für die Theorie des vestibulären Schwindels und Nystagmus wichtige Nachbewegung der Cupula beim Anhalten nach längerem Drehen zeigen die folgenden Aufnahmen, die wohl ohne weitere Erklärung verständlich sind.

### **Verhalten der Hechtcupula bei reinen Translationsbewegungen:**

Wie bei den Modellversuchen gibt eine reine Translationsbewegung keine MACH-BREUER'sche Strömung. Die Cupula bleibt in Ruhe. Der Bogengangapparat reagiert also nur auf Drehungen, nicht auf reine Translationsbewegungen.

### **Kalorische Reizung:**

Bei diesen Aufnahmen war der Bogengang, dessen Cupula zu sehen ist, vertikal gestellt. Eine Stelle des Bogengangs wird mit einer feinen Platinthermode erwärmt. Es gibt eine kalorische Strömung und eine entsprechende Ablenkung der Cupula.

### **Kompensatorische Augenbewegungen des Hechtes:**

Ein lebender Hecht ist mitsamt der kinematographischen Aufnahmeapparatur und der Beleuchtungseinrichtung auf eine Drehscheibe gesetzt. Auf der Drehscheibe befindet sich dazu eine Uhr, die in die Kinokamera hineingespiegelt wird. Von der Decke herab hängt über dem Zentrum der Drehscheibe ein Rad mit einer Kreisteilung von  $0^{\circ}$  bis  $360^{\circ}$ ; die Kreisteilung wird

mitphotographiert und gestattet, den jeweiligen Drehwinkel abzulesen. Ihre Bewegung im Film ist nur scheinbar.

### **Pendelbewegungen:**

Die Drehscheibe wird in Drehpendelbewegung versetzt. Man sieht, wie das Hechtauge die Richtung seiner Fixierlinie beibehält. Es handelt sich dabei nicht um eine optische Fixation, denn alles, was der Hecht etwa fixieren könnte, wird ja mitgedreht. Vielmehr geht die Steuerung der Augenbewegung vom Bogengangssystem aus.

### **Nystagmus beim Andrehen und Anhalten:**

Das erkennt man am besten bei längeren Drehungen; es entsteht dann ein Nystagmus beim Andrehen in der Richtung der Drehung. Beim Anhalten nach der Drehung erscheint ein vestibulärer Nystagmus in der Gegenrichtung. Es ist offensichtlich die Cupulaablenkung, die die Augenbewegung steuert.

### **Beziehungen zwischen Cupulaablenkung und Augenreflexen:**

In der Abb. 7 ist die Beziehung zwischen Drehung, Cupulaablenkung und Augenbewegung kargestellt. Es ist ein Hechkopf von oben gesehen gezeichnet, eingezeichnet ist weiter der linke horizontale Bogengang mit seiner Ampulle und dem dazugehörigen Teil des Utriculus. Es ist eine Drehung des Kopfes nach links angenommen. Wie die Kinaufnahmen am lebenden Hecht zeigen, wird bei der Drehung die Fixierlinie nach Möglichkeit beibehalten; das kann nur so erreicht werden, daß die Augen bei der Linksdrehung des Kopfes eine kompensatorische Drehung nach rechts machen. Diese kompensatorische Augenbewegung wird vom Bogengangssystem aus erzeugt, und zwar folgendermaßen: Bei der angenommenen Linksdrehung wird die Endolymphe des in der Ebene der Drehung liegenden horizontalen Bogengangs infolge ihrer Trägheit im ersten Moment der Drehung stehen bleiben. Es muß im Vestibularring eine sogen. ampullopetale Endolymphströmung entstehen, und eine utriculopetale Ablenkung der Cupula damit verbunden sein. Utriculopetale Ablenkung der linken horizontalen Cupula muß also die Ursache sein für die kompensatorische horizontale Augendeviation nach rechts. Diese Beziehung zwischen Cupula-

ablenkung und Augenbewegung wird an einem Trickfilm deutlich gemacht. Bei längerer Drehung wird sich zu der Augen-deviation nach rechts ein Nystagmus nach links — bekanntlich

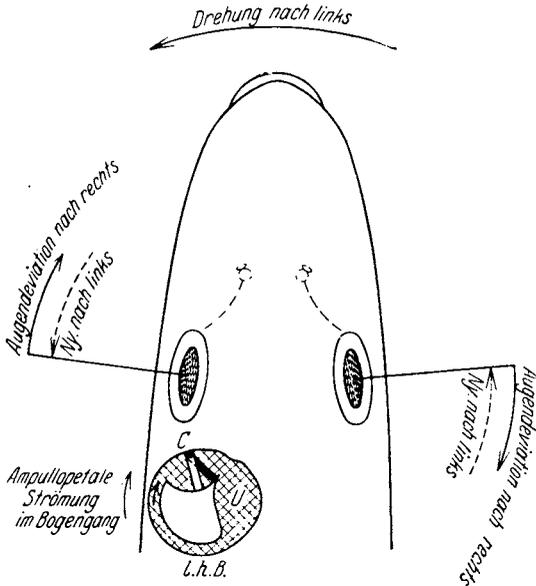


Abb. 7. Hechkopf von oben gesehen mit eingezeichnetem linken horizontalen Bogengang und Utriculus (schematisch).

wird die Richtung des Nystagmus nach der Richtung der schnellen Komponente benannt — ausbilden, dabei wird die Cupula längere Zeit abgelenkt bleiben.

Wenn diese theoretischen Erwägungen richtig sind, dann muß man bei künstlicher Ablenkung der Cupula des linken horizontalen Bogenganges zum Utriculus hin eine Augenablenkung beider Augen nach rechts, bzw. Nystagmus nach links bekommen. Daß dies wirklich der Fall ist, wird im folgenden Abschnitt des Filmes gezeigt. Dabei ergibt sich der weitere Befund, daß die Ablenkung der Cupula zum Bogengang hin, also utriculofugal, überhaupt keine Erregung gibt. Wirksam ist allein die utriculopetale Ablenkung. Die linke horizontale Cupula steuert also das Auge nur horizontal nach rechts. Ebenso kann man ableiten, daß die rechte horizontale Cupula bei utriculopetaler Ablenkung das Auge nach links bewegt, d. h. sie bewirkt Augen-

deviation nach links, bzw. Nystagmus nach rechts. Für die Cupulae der vertikalen Bogengänge kann man ganz ähnliche Ueberlegungen anstellen; zusammen mit der experimentellen Feststellung, daß bei den vertikalen Bogengängen gerade umgekehrt wie bei den horizontalen Bogengängen nur die utriculo-fugale Cupulaablenkung wirksam ist, läßt sich ableiten, daß die linken vertikalen Cupulae das linke Auge nach oben, und die rechten vertikalen Cupulae das linke Auge nach unten steuern müssen. Für das rechte Auge gilt das Umgekehrte. Und zwar muß sich das Auge um eine Achse drehen, die auf der Ebene des betreffenden Bogengangs senkrecht steht. Es ergibt sich schließlich für die Bogengangssteuerung der Bewegungen des linken Auges vom Hecht folgendes Schema:

Cupula	Ablenkung: utriculo-	Deviation des linken Auges nach	des rechten Auges nach	Nystag- mus nach
linke horizontale	petal*)	rechts	rechts	links
rechte horizontale	petal*)	links	links	rechts
linke vordere vertikale	fugal*)	oben hinten	unten vorne	rotat.
rechte vordere vertikale	fugal*)	unten vorne	oben hinten	rotat.
linke hintere vertikale	fugal*)	oben vorne	unten hinten	rotat.
rechte hintere vertikale	fugal*)	unten hinten	oben vorne	rotat.

\*) Die Ablenkung in der umgekehrten Richtung ist unwirksam.

In der Abb. 8 ist dieser Sachverhalt nochmals graphisch fixiert.

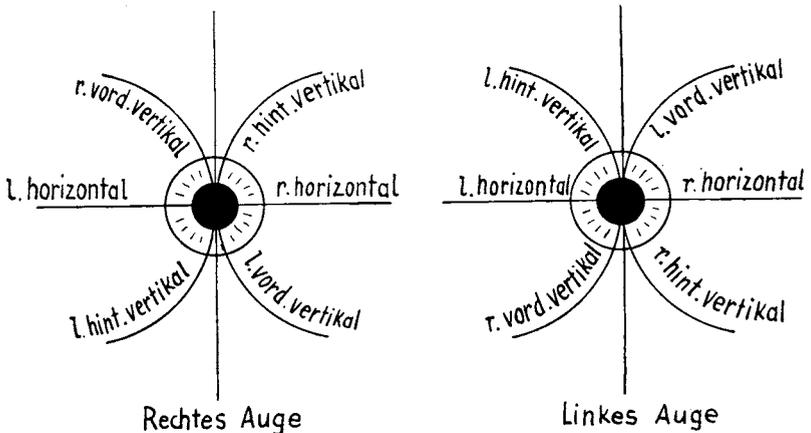


Abb. 8. Augenbewegungen bei isolierter Reizung der einzelnen Cupulae (schematisch).

### Experimente über die Augenbewegungen des Hechtes, hervorgerufen durch künstliche Cupulaablenkung:

Sämtliche 6 Cupulae werden in bezug auf ihre Wirkung auf die Augenbewegungen am lebenden Tier untersucht. Nach vielen vergeblichen Versuchen hat sich dafür folgende Methode als brauchbar erwiesen (vgl. Abb. 9): Es werden Kanülen in die zu

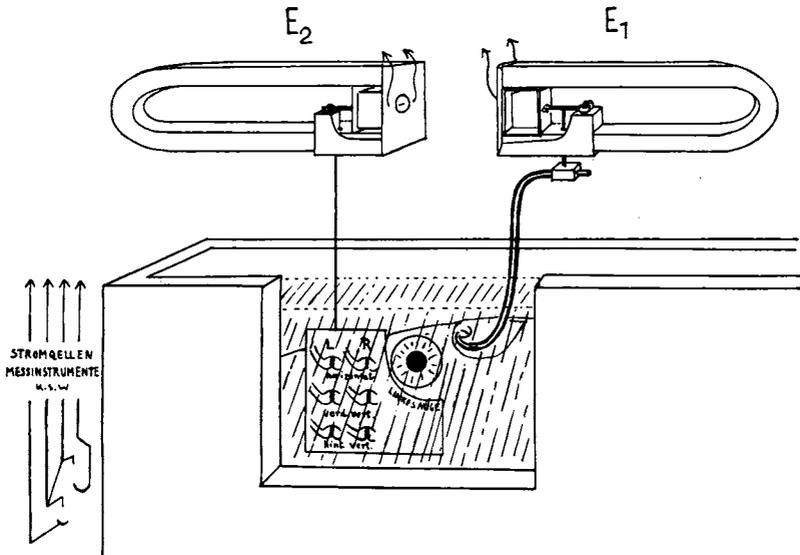


Abb. 9. Versuchsanordnung für die isolierte Reizung der einzelnen Cupulae.

untersuchenden Bogengänge eingebunden. Die Kanülen sind mit einem Schlauchsystem (vgl. Abb. 9) verbunden, in dem durch Volumverkleinerung bzw. Vergrößerung eine Strömung in den dazugehörigen Bogengängen mit Ablenkung der entsprechenden Cupulae erzeugt werden kann. Die Volumverkleinerung bzw. Vergrößerung wird durch das Elektromagnetsystem (E<sub>1</sub>) ausgelöst. Die Richtung und Dauer der Ablenkung der 6 Cupulae wird durch 6 Zeiger angezeigt, die gleichfalls elektromagnetisch (E<sub>2</sub>) bewegt werden. Die einfachen Elektromagnete, die ich früher benutzt hatte, habe ich auf Rat von Herrn Dr. von Békésy durch elektromagnetische Systeme (Creed'sche Systeme) des Volksempfängers ersetzt. Herrn Dr. v. Békésy danke ich sehr für diese Anregung, die die Versuche sehr vereinfacht und vervollkommen haben.

Links neben dem linken Auge des lebenden Hechtes sieht man auf dem Schaltbrett die Bilder der 6 Ampullen mit jeweils dem Anfangsteil ihres Bogengangs. Die offene Stelle am anderen Ende jeder Ampulle soll die Einmündungsstelle in den Utrikulus darstellen. L bedeutet links, R rechts. D. h. alle linken Ampullen sind untereinander gezeichnet, ebenso die rechten, und zwar zu oberst die horizontalen, dann kommen in der Mitte die vorderen vertikalen und ganz unten die hinteren vertikalen Ampullen. Der bewegende Mechanismus für die Zeiger befindet sich hinter der Wand; von dort gehen Stangen nach oben zu dem elektromagnetischen System (E<sub>2</sub>).

Das Auge und das Schaltbrett wird durch das Fenster im Fischkasten kinematographisch aufgenommen. Ein Stehbild dieser Aufnahmen zeigt die Abb. 10.



Abb. 10. Stehbild der Versuchsanordnung für die isolierte Cupulareizung. Dasselbe erscheint im Film als Laufbild.

In die freie untere Ecke (Abb. 10) kann eine  $\frac{1}{100}$  Sekunden-Uhr hineingespiegelt werden, wenn man quantitativ ausmeßbare Versuche machen will. Da es sich im Vorliegenden nur um Demonstrationsversuche handelt, ist die Uhr der Einfachheit halber weggelassen. Auch die Cupulazeiger geben nur den ungefähren Stand der Cupulae an. Ueber wirklich exakte quantitative Versuche wird an anderer Stelle demnächst berichtet werden.

## Resultat der Versuche:

Wie die kinematographischen Aufnahmen beweisen, sind die im Vorhergehenden abgeleiteten Beziehungen zwischen Cupulaablenkung und Augenbewegung in der Tat vorhanden. Utriculopetale Ablenkung der Cupula der linken horizontalen Ampulle gibt Deviation des linken Auges nach rechts, bzw. bei länger-dauernder Ablenkung der Cupula damit kombinierten Nystagmus nach links. Das rechte Auge macht dieselbe Bewegung. Utriculopetale Ablenkung der Cupula der rechten horizontalen Ampulle gibt horizontale Augendeviation nach links, bzw. horizontalen Nystagmus nach rechts. Utriculofugale Ablenkung der horizontalen Cupulae ist ohne jede Wirkung auf die Augen. Utriculofugale Ablenkung der linken vorderen vertikalen Cupula erzeugt eine Deviation des linken Auges schräg nach oben hinten; des rechten Auges nach unten vorne. Utriculopetale Ablenkung dieser Cupula ist unwirksam usw. usw.

Alle Reaktionen sollen nicht nochmals aufgeführt werden. Es sei auf das Schema auf Seite 14 verwiesen. Dieses theoretische Schema entspricht, wie die Aufnahmen zeigen, dem wirklichen Befund. Durch Kombination von 2 oder 3 wirksamen Cupulaablenkungen lassen sich offenbar alle nur möglichen Augenbewegungen in systematischer Weise erzeugen. Aus dem früher geführten experimentellen Nachweis der Cupulaablenkung bei der rotatorischen Reizung folgt im Zusammenhang mit der Tatsache des symmetrischen Aufbaues des Bogengangsystems in drei zueinander senkrecht stehenden Ebenen, daß eine Rotation in einer beliebigen Ebene eine ganz bestimmte Kombination der Ablenkung der 6 Cupulae hervorruft. Diese Ablenkungen ergeben, wie sich aus den experimentellen Befunden folgern läßt, eine ganz bestimmte Augenbewegung, und zwar eine derartige, daß sie eine mögliche Erhaltung der ursprünglichen Fixation gewährleistet. Oder anders ausgedrückt: Eine Rotation um eine beliebige Achse veranlaßt durch Vermittlung des Cupulaapparates eine Kompensationsbewegung der Augen um diese Achse. So kompliziert der Mechanismus des Bogengangsystems auch zu sein scheint, so ist das Resultat doch von äußerster Einfachheit und Zweckmäßigkeit.

### **Versuche über die Cupula des Menschen:**

Die bisher besprochenen Experimente beziehen sich ausschließlich auf den Hecht als Versuchstier. Von großem Interesse wäre es, wenn man über das Bogengangssystem des Menschen, besonders über die Funktion der Cupula beim Menschen etwas aussagen könnte. Freilich lassen sich dieselben Experimente, die man beim Hecht anstellen kann (Anfärbung und experimentelle Reizung der lebenden Cupula) beim Menschen nicht durchführen. Wohl aber kann die Cupula auch am überlebenden Labyrinth des Menschen durch Anfärbung sichtbar gemacht werden. Die folgenden Aufnahmen sind die ersten Aufnahmen einer frischen Cupula vom Menschen. Die Präparationsmethode ist dieselbe wie beim Hecht. Der das Labyrinth des Menschen umgebende Knochen ist unvergleichlich viel härter und dicker als beim Hecht, und so verlangt die Präparation mehr Vorsicht und Ausdauer. Eine einzige ungeschickte Bewegung kann stundenlange Bemühungen zunichte machen. Mit der zahnärztlichen Bohrmaschine wird eine häutige Ampulle und der angrenzende Teil des Bogenganges freigelegt, und zwar so weit, daß im durchfallenden Licht photographiert werden kann. Sodann wird der häutige Bogengang eröffnet und Tusche in den Bogengang injiziert. In dem ersten Filmbild sieht man eine Phase aus dem Vorgang der Anfärbung. Die Tusche ist vom eröffneten Bogengang bis in die Ampulle vorgedrungen. Hier wird ihr von der Cupula der Weg versperrt. Die Cupula selbst erkennt man nicht, wohl aber ihre rechte Fläche, mit dem sie an den Endolymphraum angrenzt. Rechts von dieser Trennungsfläche erkennt man den durch die Tusche schwarz gefärbten Endolymphraum der Ampulle. Erzeugt man Strömungen der Endolympe in entgegengesetzter Richtung und damit Verlagerungen der Cupula zum Bogengang hin, so wird die Tusche wieder aus der Ampulle herausbefördert. Die Cupula des Menschen ist also viel größer als man bisher angenommen hat. Sie schließt ebenso wie die Hechtcupula die Ampulle praktisch endolymphdicht ab. Allerdings ist die Grenzlinie der Ampulle beim Menschen kein Kreis wie beim Hecht (Abb. 11a), sondern fällt an der Seite stärker ab (Abb. 11b). Das kann man sehr gut an den folgenden Aufnahmen erkennen, die die Schlußphase der An-

färbung zeigt. Es ist von beiden Seiten Tusche injiziert, die Cupula hat die Tusche aufgenommen und sich dadurch angefärbt. Die überschüssige Tusche ist wieder entfernt und jetzt erkennt man die wahre Form der Cupula und den Mechanismus ihrer Bewegung. Die Cupula des Hechtes kann sich, so-

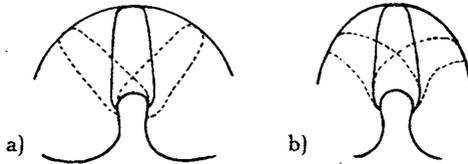


Abb. 11. Form der Ampulle beim Hecht (a) und beim Menschen (b) (schemat.).

weit die Cristahaare es ihr erlauben, um die Crista, die als Rotationskörper gestaltet ist, drehen, wodurch dann notwendigerweise die Umgrenzungslinie der Ampulle ein Kreis sein muß, um auch bei der Bewegung endolymphdichten Abschluß zu gewährleisten. Die Cupula des Menschen kann sich um die Crista nicht drehen, da die Crista als einfacher Sattel ausgebildet ist. Sie kann sich daher nur in sich selbst verbiegen, wodurch dann die oben erwähnte, nach den Seiten abfallende Form der Umgrenzungslinie der Ampulle zustande kommt. Den Bewegungsmechanismus der menschlichen Cupula kann man gut an der kinematographischen Aufnahme studieren. Den Beschluß bildet die Aufnahme von der Luxation einer menschlichen Cupula. In die Ampulle ist ein Loch eingeschnitten. Durch dieses Loch wird die Cupula aus der Ampulle ausgespült. Dabei sieht man die Cupula von allen Seiten, und kann somit über die Form sich orientieren.

### Zusammenfassung.

An Modellen des Bogengangssystems wird die MACH-BREUERsche Trägheitsströmung demonstriert. Es folgen mikrokinematographische Aufnahmen der Bewegungen der Cupula vom Hecht bei künstlicher Ablenkung, bei rotatorischer und kalorischer Reizung. Nach Vorführung der Augenbewegungen des Hechtes bei Drehungen (Pendelbewegungen und Nystagmus bzw. Nachnystagmus), werden die Augenbewegungen gezeigt, die durch successive Ablenkung der 6 Cupulae am lebenden Tier hervorgerufen werden können. Den Beschluß bilden Aufnahmen der menschlichen Cupula.

### Titel-Verzeichnis.

1. Aus dem Physiologischen Institut der Universität Greifswald
2. *Das Bogengangssystem des inneren Ohres als Wahrnehmungsorgan für Drehungen*
3. Wissenschaftliche Leitung und Aufnahme: Professor Dr. phil. et med. Wilhelm Steinhausen
4. Das Prinzip des Trägheitskompasses
5. Mißweisung des Kompasses bei längerer Drehung infolge der inneren Reibung
6. Modell des Utriculus und der drei Bogengänge mit ihren Ampullen und Cupulae (linkes Labyrinth)
7. Ablenkung der Cupula desjenigen Bogengangsrings, in dessen Ebene gedreht wird:
8. Drehung in der Ebene des horizontalen Bogenganges
9. Drehung in der Ebene des hinteren vertikalen Bogenganges
10. Drehung in der Ebene des vorderen vertikalen Bogenganges
11. Nachbewegung der Cupula nach längerer Drehung (Ursache für Nachschwindel, Nachnystagmus)
12. Reine Translationsbewegung (ohne Drehung), keine Cupulaablenkung
13. Bewegung einer lebendfrischen Cupula vom Hecht bei künstlicher Strömungserzeugung mittels Bogengangskanüle
14. Hechtecupula etwas geschrumpft
15. Ablenkung der Cupula des Hechtes bei rotatorischer Reizung
16. Nachbewegung der Cupula nach längerer Drehung (Ursache für Nachschwindel, Nachnystagmus)
17. Reine Translationsbewegung (ohne Drehung), keine Cupulaablenkung
18. Kalorische Reizung (mit Zeitraffung)
19. Kompensatorische Augenbewegung des Hechtes bei Drehung auf der Drehscheibe
20. Pendelbewegung
21. Nystagmus bei Andrehen und Anhalten
22. Cupula und Augenbewegungen
23. Drehung nach **links** gibt utriculopetale Ablenkung der **linken** horizontalen Cupula, die beide Augen nach **rechts** steuert
24. Bewegungen des linken Hechtauges, hervorgerufen durch künstliche Cupulaablenkung mittels Bogengangskanüle am lebenden Tier
25. Utriculopetale **Ablenkung** der **linken** horizontalen Cupula gibt Augenbewegung nach **rechts** (bzw. Nystagmus nach links)
26. Utriculopetale Ablenkung der **rechten** horizontalen Cupula gibt Augenbewegung nach **links** (bzw. Nystagmus nach rechts)
27. Utriculofugale Ablenkung der horizontalen Cupulae unwirksam
28. Utriculofugale Ablenkung der **linken** vorderen vertikalen Cupula gibt Augenbewegung nach **oben** hinten
29. Utriculofugale Ablenkung der **linken** hinteren vertikalen Cupula gibt Augenbewegung nach **oben** vorne
30. Utriculofugale Ablenkung der **rechten** vorderen vertikalen Cupula gibt Augenbewegung nach **unten** vorn
31. Utriculofugale Ablenkung der **rechten** hinteren vertikalen Cupula gibt Augenbewegung nach **unten** hinten
32. Utriculopetale Ablenkung der vertikalen Cupulae unwirksam
33. Cupula des Menschen, Sichtbarmachung durch Tuschefärbung
34. Ausspülung einer menschlichen Cupula aus einer eröffneten Ampulle

**Anmerkungen:**

- 1) Ueber die den Utriculusotolithen umgebende Gallertmasse und über die isolierte Reizung des Otolithen vgl. STEINHAUSEN und ULRICH: Pflüg. Arch. **235**, 538—553 (1935).
- 2) STEINHAUSEN, W.: I. Pflüg. Arch. **217**, 747—755 (1927). II. Z. Zellforschg. **7**, 513—518. III. Z. Laryng. usw. **17**, 410—415 (1928). IV. Pflüg. Arch. **228**, 322—328 (1931). V. Arch. Ohrhkl. **132**, 134—166 (1932). VI. Pflüg. Arch. **232**, 500—512 (1933). VII. Z. Hals. usw. Heilk. **34**, 201—211 (1933). VIII. Z. Hals. usw. Heilk. **29**, 211—214 (1931). IX. Z. Hals. usw. Heilk. **39**, 19—62 (1935). X. Forschg. u. Fortschr. **10**, Nr. 6 (1934, Febr.). XI. Verh. dtsh. zool. Ges. **1934**, 85—93. WÜNN, F. K.: Zeitschr. f. Laryng. usw. **22**, 481—497 (1932). WILL, G.: Zeitschr. f. Laryng. **25**, 293—304 (1934).
- 3) MACH, BREUER, BROWN, GAEDE, ROHRER, SCHMALTZ, LORENTE de Nó, ROSSI, MAIER u. LION, STOLTE, WITTMACK, WERNER usw. vgl. STEINHAUSEN, W.: Z. f. Hals- usw. Heilk. **39**, 19—62 (1935).
- 4) WITTMACK, vgl. WERNER: Z. f. Hals-, Nasen- usw. Heilk. **39**, 194—202 (1936).
- 5) STEINHAUSEN a. a. O.
- 6) OETTINGER, H.: Zoolog. Jahrb. **58**, H. 2 (1937).
- 7) STEINHAUSEN, W.: Pflügers Arch. **232**, S. 506 (1933).
- 8) WITTMACK, K.: Acta otolaryngologica **XXIV**, 424—427 (1937).

(Eingegangen: 29. 9. 1938.)

---