

(Aus der Physiologischen und Anatomischen Anstalt zu Rostock.)

Funktion und Funktionsentwicklung der Bogengänge.

Von

KARL L. SCHAEFER
in Rostock.

Die durch die Fundamentalversuche von FLOURENS angeregte, von GOLTZ 1870 zuerst formulierte Frage, ob wir das Ohrlabrynth als ein statisches Sinnesorgan anzusehen haben, hat man lange Zeit nur durch Experimente an Wirbeltieren zu entscheiden versucht. Erst in den letzten Jahren sind eine Reihe von Untersuchungen auf dem Gebiete der vergleichenden Physiologie der Wirbellosen und der experimentellen Pathologie hinzugekommen und zu gunsten der Existenz eines statischen Sinnes und Sinnesorganes ausgefallen.

Unter diesen ist wohl diejenige von YYES DELAGE zuerst zu nennen. In seiner Experimentalstudie „Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice“¹ lieferte er durch Exstirpationsversuche an Cephalopoden und Crustaceen den Beweis, daß durch beiderseitigen Verlust der Otocysten die Orientierung im Raum mehr oder weniger gestört wird und vollständig aufhört, wenn den Tieren auch noch die Möglichkeit genommen wird, sich korrigierender Hülfsmittel, wie solche die Augen und Antennenfäden darbieten, zu bedienen.

Die Arbeit von DELAGE wurde Veranlassung, daß ENGELMANN² einige Betrachtungen über die wahrscheinlich statische

¹ *Arch. de zool. expériment. et générale.* II. Ser. Tome V, 1887.

² Über d. Funktion d. Otolithen. *Zoolog. Anzeiger* 1887, No. 258.

Funktion der Otolithen der Ctenophoren veröffentlichte, zu denen später MAX VERWORN in seiner Untersuchung „Gleichgewicht und Otolithenorgan“¹ den experimentellen Beweis erbrachte.

Chronologisch folgt auf die Arbeit von VERWORN die experimental-pathologische Untersuchung von A. KREIDL², die sich auf Taubstumme bezieht. Wenn die statische Labyrinththeorie in ihrer gegenwärtigen Formulierung richtig ist, wenn also die halbzirkelförmigen Kanäle wirklich ein sensibles Organ für die Wahrnehmung von Drehbewegungen und die reflektorische Auslösung der dabei typisch auftretenden kompensatorischen Augenbewegungen sind, während der Otolithenapparat ein Sinnesorgan für die Wahrnehmung unserer Lage im Raume darstellt, so müssen die meisten Taubstummen einem veränderten Einfluß der Schwerkraft gegenüber gewisse Anomalien zeigen und sind mithin für die Labyrinththeorie wertvolle Versuchsobjekte, da nach den statistischen Erhebungen von H. MYGIND³ etwa zwei Dritteile von ihnen mehr oder weniger pathologische Veränderungen des inneren Ohres aufzuweisen haben. Schon W. JAMES⁴ hat eine große Anzahl von Taubstummen auf ihr Verhalten unter Wasser, wo die sonst ebenfalls orientierenden Gravitationsempfindungen des Körpers wegfallen, geprüft und häufig die vollkommenste Unfähigkeit, sich über die Lage des Körpers zur Wasseroberfläche zu orientieren, gefunden. War somit bereits ein Gegensatz zwischen Gesunden und Taubstummen gegenüber einer Verringerung der Schwere konstatiert, so ergaben die Rotationsversuche von KREIDL einen solchen gegenüber der Veränderung der Schwerkraftsrichtung; und endlich hat ganz neuerdings eine Arbeit von J. POLLAK: „Über den galvanischen Schwindel bei Taubstummen und seine Beziehung zur Funktion des Ohren-

¹ *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 50, S. 423. [Referat darüber Bd. IV, S. 120 *dieser Zeitschrift*.]

² Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes auf Grund von Versuchen an Taubstummen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 51, S. 119. [Referat darüber Bd. IV, S. 120 *dieser Zeitschrift*.]

³ Übersicht über die pathologisch-anatomischen Veränderungen der Gehörorgane Taubstummer. *Arch. f. Ohrenheilk.* Bd. XXX, S. 76.

⁴ Sense of dizziness in deafmutes. *Harvard Univ. Amer. Journ. of Otology*, Oktober 1887.

labyrinthes“¹ erwiesen, daß Taubstumme auch auf die galvanische Durchströmung des Kopfes anders reagieren, als normale Menschen.

Die Versuche von KREIDL und POLLAK bedeuten die dankenswerte Ausfüllung einer wesentlichen Lücke in dem experimentellen Fundament der Labyrinththeorie, wenn man auch den beiden Autoren die als eine besondere Stütze der Labyrinththeorie betonte Übereinstimmung ihrer Befunde mit denen von MYGIND nicht wird zugeben können. Denn während KREIDL die Zahl der Taubstummen, deren Horizontalkanäle beiderseits funktionsunfähig sind, mit 50 bis 58% berechnet; für das Fehlen der physiologischen Täuschung über die Richtung der Vertikalen während einer Drehung im Kreise 21% angiebt, und POLLAK endlich auf 30% Taubstummer mit völlig unbrauchbaren Vestibularapparaten schließt, entnehme ich aus der MYGINDschen Tabelle ganz bedeutend niedrigere Prozentsätze, selbst mit Hinzunahme einiger zweifelhafter Fälle. Die MYGINDschen Protokolle sind übrigens für eine exakte physiologische Verwertung recht unzureichend.

Die physiologischen Schlussfolgerungen aus seiner Taubstummenuntersuchung bestätigte KREIDL später durch Versuche an Fischen² und Krebsen.² Die letzteren sind die wichtigsten. Denn es wird hier nicht nur zum ersten Male ohne vivisektorische Eingriffe mit den Otolithen experimentiert, sondern die Untersuchung erweist auch die Richtigkeit der besprochenen Experimente von DELAGE und erstreckt sich endlich noch auf Rotationsversuche an Krebsen.

Diese Drehversuche führen uns nun auf ein neues Gebiet der vergleichenden Erforschung unseres Gegenstandes. Es ist dies das Verhalten wirbelloser Tiere auf der Drehscheibe. Ich glaube, daß MACH in seinen „Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen“³ zuerst den naheliegenden Gedanken

¹ *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 54, S. 188. [Referat darüber Bd. VI, S. 397 dieser Zeitschrift.]

² Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. I. und II. Mitteilg. *Wiener Sitzungsber. Math.-Nat. Cl.* Bd. CI, Abtlg. III, Nov. 1892, resp. Bd. CII, Abtlg. III, Jan. 1893. [Referat darüber Bd. V, S. 356 und Bd. VI, S. 66 dieser Zeitschrift.]

³ Leipzig 1875.

ausgesprochen hat, es sei für die Labyrinthfrage wichtig, die labyrinthlosen Evertibraten daraufhin zu prüfen, ob sie ebenso oder anders als die Wirbeltiere auf Drehungen reagieren. Jedenfalls arbeite ich schon seit vielen Jahren, allerdings mit großen Unterbrechungen, an einer möglichst umfangreichen Ausführung dieser Forderung, wenn auch meine Versuche erst zum kleinsten Teile veröffentlicht sind.¹ Aus diesen Studien geht nun soviel schon mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß die Wirbellosen Schwindelerscheinungen unmittelbar nach der Drehung, wie sie für die Wirbeltiere so charakteristisch sind, durchaus nicht darbieten; daß sich hierin vielmehr ein scharfer Gegensatz zwischen Vertebraten und Evertibraten, also zwischen Tieren mit und ohne Labyrinth kundthut.

In der weiteren Verfolgung dieses Unterschiedes war es für mich von begreiflichem Interesse, wenn möglich ein Tier zu untersuchen, das nur während eines Teiles seines Lebens Bogengänge besitzt. Da ich keine entwicklungsgeschichtlichen Angaben darüber finden konnte, wann die Entwicklung des Labyrinthes bei Froschlarven abgeschlossen ist, so lag die nunmehr durch meine gleich zu besprechende embryologische Untersuchung zur Thatsache erhobene Möglichkeit vor, daß die Kaulquappen, wenn sie die Gallerthülle verlieren und damit ihre volle Freibeweglichkeit im Wasser erhalten, noch unfertige Bogengänge besitzen, physiologisch also den labyrinthlosen Tieren gleichstehen. Der Theorie nach müßten sie dann in diesem Stadium auch dreheschwindelfrei sein.

Daß ältere Larven von *Rana temporaria* dem Drehschwindel unterliegen, habe ich schon im Frühling des Jahres 1892 festgestellt. Es ist nötig, zunächst diese Versuche zu besprechen. Die Centrifuge, die dazu benutzt wurde und die auch zu meinen Versuchen an Wirbellosen diente, ist sehr einfach. Auf beiden Enden der oberen Fläche eines daumendicken, 30 cm langen, 5 cm breiten Brettchens befindet sich eine Drehscheibe; beide sind durch einen Schnurlauf verbunden, und die kleinere trägt eine knopfförmige Handhabe zum Drehen, während auf der anderen eine Pappscheibe, ein Glaskasten oder

¹ S. diese Zeitschrift Bd. III, S. 185 ff. und *Naturwiss. Wochenschr.* 1891, No. 25.

eine Schachtel, je nach der Art des Tieres und des Versuches befestigt ist. Was nun die Kaulquappen anlangt, so werden sie am besten in einem Pappkasten rotiert. Ist das Tier in die gewünschte Lage gebracht, nach den anfänglichen Fluchtversuchen zur Ruhe gekommen und an die rauhe Unterlage ganz leicht angetrocknet, gerade soviel, daß die geringe Schwungkraft es nicht abschleudert, so beginnt der Versuch. Die kleine Centrifuge wird mit der linken Hand unmittelbar über ein größeres, am besten ziemlich flaches Gefäß mit Wasser gehalten; mit der rechten Hand wird gedreht. Nach einer genügenden Anzahl Rotationen von passender und möglichst gleichmäßiger Geschwindigkeit — letzteres ist besonders wichtig und jedenfalls darf die Geschwindigkeit gegen Ende des Versuches nicht abnehmen — wird plötzlich angehalten und die Maschine durch eine rasche Pronation der linken Hand umgedreht, worauf das Tier von selbst in das unter ihm befindliche Wasser fällt oder, wenn nötig, durch einen kurzen Ruck nach unten geschleudert wird. Auf diese Weise wird der sonst so störende Zeitverlust zwischen der passiven und der folgenden aktiven Bewegung des Versuchstieres auf ein Minimum reduciert, und so gelang es denn, nachdem ich durch Vorversuche die notwendige Übung erlangt, in ca. 75% der Versuche, zu deren jedem natürlich ein frisches Exemplar genommen wurde, sehr deutlichen Drehschwindel zu beobachten. Die Kaulquappen wurden zum Teil um eine ihrer dorsiventralen, zum Teil um eine ihrer Längsachse Parallele gedreht. In den schwierigeren Versuchen letzterer Art, deren Erfolg namentlich von der Übung des Experimentators abhängt, waren die Tiere auf dem Wege des Antrocknens an den Seitenwänden des Kastens befestigt. Die Art des Drehschwindels ist nun genau dieselbe, welche die übrigen Vertebraten darbieten: die passive Drehung wird um dieselbe Achse und in demselben Sinne aktiv stürmisch fortgesetzt.¹ Dabei verleiht das energische, krampfartige Schlagen des Ruderschwanzes der Bewegung unzweideutig den Charakter einer Zwangsbewegung. Alles in allem lassen

¹ Zuweilen kommt es vor, daß ein im Sinne des Uhrzeigers gedrehtes Tier mit einer Manègebewegung gegen den Uhrzeiger reagiert. Dies sind jedoch, wie wiederholt konstatiert werden konnte, dann solche Fälle, in denen das Tier auf dem Rücken, statt auf dem Bauche schwimmt.

die gewonnenen Resultate sich einfach in den Satz zusammenfassen: Ältere Larvenstadien von *Rana temporaria* zeigen unmittelbar nach passiven Rotationen genau dieselben Erscheinungen, welche für alle Vertebraten charakteristisch und unter dem Namen der Manège- resp. Rollbewegung bekannt sind.

Für die höher organisierten Tiere und den Menschen pflegen auch die Anhänger der statischen Labyrinththeorie den sensiblen Vorgängen im Lokomotionsapparat einen gewissen Einfluß auf die Entstehung der Bewegungsempfindungen und der Zwangsbewegungen zuzuschreiben. Mit Rücksicht hierauf stellte ich noch Nebenversuche darüber an, ob die Größe und Richtung, mit der die Centrifugalkraft auf das einzige Lokomotionsorgan der Froschlarven, den Ruderschwanz, einwirkt, etwa von Einfluß auf den Drehschwindel sei. Es erwies sich indessen als ganz gleichgültig, ob das Tier mit langgestrecktem Schwanz rotiert, oder ob letzterer während der Drehung unter dem Bauche oder an der Seite liegt: immer ist die Reaktion *ceteris paribus* die gleiche. Will man also nicht geradezu auf jene älteren und unbeliebten Theorien zurückgreifen, nach denen die spezifische Verteilung des Blutes im Gehirn oder direkt die Zerrung und Pressung der Gehirnmoleküle infolge der Schwingkraft die Folgen der passiven Drehungen hervorrufen sollen, so bleibt wohl kaum eine andere Erklärung übrig, als daß die Manège- und Rollbewegungen der Froschlarven vom Labyrinth ausgelöst werden.

Um nun des weiteren festzustellen, ob der Drehschwindel der Froschlarven schon vor der vollendeten Entwicklung der Bogengänge, oder zugleich mit ihr, oder erst nachher auftritt, war es zunächst der notwendigen Kontrolle ihres Alters wegen geboten, die Versuchstiere auf dem Wege der künstlichen Befruchtung zu züchten. Alsdann waren dieselben nach Erlangung ihrer Freibeweglichkeit im Wasser Tag für Tag auf Drehschwindel zu prüfen, und eine genügende Anzahl der Geprüften für die spätere anatomische Untersuchung zu konservieren. Dank dem bereitwilligen Entgegenkommen und der vielfachen persönlichen Unterstützung seitens der Herren Professor LANGENDORFF, Professor VON BRUNN und Prosektor Dr. REINKE konnte ich in den Räumen und mit dem Material der hiesigen

Physiologischen und Anatomischen Anstalt eine Untersuchung dieser Art ausführen.

Die künstliche Befruchtung wurde am 8. April mittags in der bekannten Weise vorgenommen und die Brut in täglich gewechseltem, reinem Leitungswasser aufgezogen. Eine besondere Fütterung der Larven fand während der ganzen Zeit nicht statt. Am 17. April, also am 9. Tage — die Versuche fanden stets morgens statt —, bewegten sich zuerst Larven spontan im Wasser. Am nächsten Tage waren schon die meisten ohne Gallerthülle und schwammen, wenn auch noch nicht lebhaft, im Behälter umher. Mit diesem Tage, dem 10. also, begannen nun auch die Drehversuche. Da die Versuchstiere noch sehr zart, wurden sie in einem leeren Becherglase gedreht und nach dem plötzlichen Anhalten rasch Wasser zugegossen, oder es wurde nach dem Anhalten der Scheibe das Gefäß abgenommen und in eine große Wanne mit Wasser so eingetaucht, daß das Versuchsobjekt sanft herausgespült wurde. Vom 13. Tage an kam folgende Methode zur Anwendung. Auf den Boden des früher benutzten Pappkastens wurde ein schmaler, teilweise feuchter und daher etwas anklebender Streifen Fliespapier gebracht, dessen äußeres trockenes Ende den Kastenrand überragte. Auf diesen Papierstreifen kam das Tier, dem eine der zu erzielenden Manègebewegung — auf die Beobachtung von Rollbewegungen wurde überhaupt verzichtet, und also eigentlich nur der horizontale Bogengang in Betracht gezogen — entsprechende Lage gegeben wurde. Nach der Rotation wurde der Papierstreifen am überstehenden Ende gefaßt und das Tier rasch und sanft in das Wasser gelassen. Trotzdem somit möglichst auf eine vollkommene Technik Bedacht genommen wurde, beobachtete ich erst am 14. Tage ganz vereinzelt, und etwas deutlicher am 15. Tage Bewegungen, die vielleicht schon als Zwangsbewegungen aufgefaßt werden konnten. Unzweifelhaft echte Manègebewegungen, die auch durch das charakteristische krampfartige Schlagen des Schwanzes ausgezeichnet waren, wurden zuerst am 16. Tage gesehen und von da an täglich in steigender Frequenz beobachtet. Allerdings blieb der Prozentsatz stark hinter demjenigen älterer Larven zurück, was aber wohl in der relativen Zartheit der Objekte und den darum größeren technischen Schwierigkeiten der Versuche seine Ursache haben dürfte.

Die an den Versuchsobjekten später vorgenommene anatomische Untersuchung ergab nun folgendes:

Am 10. Tage ist die Gehörblase noch von unregelmäßig kugeligter Gestalt. Die Gegend, in welcher sich später der horizontale Bogengang entwickeln wird, ist aber bereits durch eine leicht angedeutete Ausstülpung gekennzeichnet.

Am 11. Tage ist die Wand der Gehörblase an der Stelle des späteren horizontalen Kanales bereits deutlich taschenförmig ausgestülpt. Zugleich zeigt sich bei den besser entwickelten Larven schon jetzt die Labyrinthblase in der Längsrichtung gestreckt und das vordere wie das hintere Ende etwas nach außen gebogen, so daß die ganze Blase eine gewissermaßen nierenförmige Gestalt mit der Konkavität nach außen annimmt, als erste Andeutung des künftigen Winkels, den die Ebenen des vorderen und hinteren Bogenganges miteinander im fertigen Zustande bilden werden.

Am 12. Tage ist namentlich bei den besser entwickelten Tieren die horizontale Tasche sehr groß und deutlich. Die Mitte ihrer oberen Wand senkt sich trichter- oder zapfenförmig der unteren Wand entgegen, die gleichzeitig einen ebensolchen Zapfen aufwärts sendet. Diese Zapfen sind sehr deutlich. Analoge Bildungen an der medialen resp. lateralen Wand des vorderen vertikalen Kanales sind in der ersten Entwicklung begriffen.

Am 13. Tage sind die Zapfen des horizontalen Bogenganges mit einander zu einer soliden Brücke verschmolzen und der Kanal damit als solcher vom Innenraum abgegrenzt. Die Zapfen des vorderen Vertikalganges sind entweder ebenfalls schon verwachsen, oder stoßen doch wenigstens unmittelbar zusammen. Die Zapfenbildung des hinteren Kanales beginnt.

Am 14. Tage ist auch der vordere Kanal fertig abgeschnürt. Die Zapfen des hinteren stehen bis zur Berührung nahe einander gegenüber.

Am 15. Tage ist endlich auch der hintere vertikale Bogengang definitiv geschlossen.

Hinsichtlich der Ampullenbildung finde ich mit KRAUSE,¹ daß dieselbe gleichzeitig mit der Entwicklung der Bogengänge

¹ Entwicklungsgeschichte der häutigen Bogengänge. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 35, S. 287.

stattfindet, und daß die Cristae acusticae schon sehr früh an der Epithelverdickung kenntlich sind.

Was ergiebt nun schließlic die Vergleichung der physiologischen und anatomischen Untersuchung? Sie zeigt, daß das erste Auftreten von Drehschwindel mit der Vollendung der Bogengangbildung zeitlich zusammenfällt, eine Thatsache, die den Forderungen der statischen Labyrinththeorie vorzüglich entspricht.
