

# Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Gehörorganes.

Von  
Dr. Yoshitsune Wada (Tokio, Japan).

(Aus der Abteilung für allgemeine und vergleichende Physiologie an der Universität in Wien.)

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Juni 1923.)

Die seit langem strittige Frage nach der funktionellen Bedeutung der Binnenmuskeln des Gehörorganes wurde von *Kato*<sup>1)</sup> für die Säugertiere dahin entschieden, daß diesen die Rolle eines Schutzapparates für das schallperzipierende Sinnesorgan zukommt. Außer beim Säugerohr findet sich nur noch beim Gehörorgan der Vögel ein Muskel, der, allerdings außerhalb der Trommelhöhle gelegen, am schalleitenden Apparat, und zwar am Trommelfell angreift. Hinsichtlich seiner funktionellen Bedeutung stellt sich *Breuer*<sup>2)</sup>, der sich eingehend mit dem Gehörorgan der Vögel beschäftigt hat, vor, daß er in seiner Funktion die Leistung beider Binnenmuskeln der Säuger in sich vereinigt, indem er die Spannung des Trommelfells und die Minderung des Labyrinthdruckes bewirkt. Abgesehen von der Feststellung der Tatsache, daß dieser Muskel beim Vogel (*Musculus tympani*) im Gegensatz zu den Binnenmuskeln der Säuger auf Schallreize nicht reagiert, liegen bislang keine weiteren experimentellen Ergebnisse vor, die gestatten würden, Rückschlüsse auf seine Funktion zu ziehen.

Bei dieser Sachlage schien es geboten, die Frage nach seiner funktionellen Bedeutung neuerlich in Angriff zu nehmen. Im folgenden berichte ich über das Resultat dieser Untersuchung, welche es mit sich brachte, eine Reihe anderer mit dieser Frage im Zusammenhang stehender Verhältnisse aufzuklären, so insbesondere die Schwingungsverhältnisse des Trommelfells einer genaueren Analyse zu unterziehen.

## I. Verhalten des *Musculus tympani* der Vögel auf Schallreize.

Die Untersuchungen wurden in der Weise angestellt, daß bei dem betreffenden Tier (Huhn, Ente, Gans, Taube, Kanarienvogel und Sperling) nach Abtragung des äußeren Gehörganges das Trommelfell freigelegt wurde. An der Außenfläche des-

<sup>1)</sup> *T. Kato*, Zur Physiologie der Binnenmuskeln des Ohres. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **150**, 569. 1913.

<sup>2)</sup> *J. Breuer*, Über das Gehörorgan der Vögel. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien; mathem.-naturw. Klasse* **116**, Abt. 3. 1907.

selben zwischen vorderem Rand und Columellakopf wurde ein feines Spiegelchen in später genauer zu bezeichnender Weise befestigt und das vom Spiegel reflektierte Flammenbild einer Bogenlampe auf einem Schirm beobachtet. Zur Kontrolle wurde ein zweites Spiegelchen am Kopf der Tiere befestigt, um das Vorhandensein eventuell gleichzeitig auftretender Kopfbewegungen feststellen zu können.

Obwohl die Empfindlichkeit der Methode, wie später gezeigt werden wird, die kleinsten Verschiebungen am Trommelfell festzustellen gestattet, war bei Anwendung der verschiedensten Schallreize (Pfeifentöne verschiedener Höhe und Intensität, Geräusche [Ratsche], Glockenschläge) niemals ein Ausschlag des Trommelfellspiegels zu beobachten, es sei denn gleichzeitig mit dem die Kopfbewegung registrierenden Spiegel. Alle diese Versuche wurden am nichtnarkotisierten Tier ausgeführt.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß eine reflektorische Zuckung des *M. tympani* beim Vogel auf Schallreize nach Art der reflektorischen Zuckung der Binnenmuskeln der Säuger nicht besteht. In Übereinstimmung damit steht auch das Fehlen eines Aktionsstromes dieses Muskels bei Schallreizen. Beim Ableiten von dem genannten Muskel der Taube zu einem empfindlichen Saitengalvanometer zeigte sich, daß bei Einwirkung von akustischen Reizen keine Ausschläge zu beobachten waren. Daß dem Muskel ein erhebliches Kontraktionsvermögen zukommt, beweist, wie schon *Breuer* hervorhebt, die auf elektrische Reizung zu beobachtende Gestalt- und Lageveränderung des Trommelfells, der auch ein deutlicher Ausschlag des Flammenbildes entspricht. Jedenfalls kann man also sagen, daß der Muskel nicht die Aufgabe haben kann, durch seine Verkürzung in den Vorgang beim Hören einzugreifen, wie dies bei den Binnenmuskeln der Säuger der Fall ist.

Nun erscheint es sehr bemerkenswert, daß ein Muskel, der in funktioneller Beziehung dem Binnenmuskel des Säugerohres zu entsprechen scheint, da er wie dieser am Knochen entspringt, am Schalleitungsapparat inseriert und bei elektrischer Reizung tatsächlich am Trommelfell erkennbare Bewegungsvorgänge auslöst, dennoch im Gegensatz zu dem genannten Binnenmuskel der Säuger auf akustische Reize gar nicht reagiert. Dieses Fehlen der reflektorischen Zuckung des *M. tympani* auf akustische Reize, ist um so beachtenswerter, als der Vogel im allgemeinen auf Schallreize vielfach deutliche Reaktionsbewegungen zeigt. Ganz abgesehen von den auf starke Geräusche gelegentlich erfolgenden inkonstanten Kopfbewegungen und Zuckungen des ganzen Körpers sind unter bestimmten Bedingungen ganz konstante Reaktionsbewegungen auf bestimmte Schallreize zu erzielen. So lassen sich, wie an anderen Orten des näheren ausgeführt wird, Tauben durch Töne bestimmter Höhe aus der sogenannten Hypnose prompt erwecken.

Da man sich nicht leicht entschließen kann, das Fehlen eines solchen akustischen Reflexes auf Rechnung einer noch immer nicht genug empfindlichen Methodik zu setzen, so ergibt sich die Notwendigkeit,

seine funktionelle Bedeutung nach einer anderen Richtung zu suchen<sup>1)</sup>. In dieser Hinsicht wäre mit zwei Möglichkeiten zu rechnen. Die eine wäre die, daß er doch durch seine Verkürzung Lageveränderungen des Trommelfells hervorbringt, daß diese Verkürzung jedoch nicht auf akustische Reize hin erfolgt, sondern etwa [wie schon aus anatomischen Gründen *Pohlmann*<sup>1)</sup> schließt], durch Schwankungen des äußeren Luftdruckes ausgelöst wird. Die zweite Möglichkeit wäre die, daß der Muskel zwar nicht, wie schon oben gesagt wurde, durch seine Verkürzung in den Gehörvorgang eingreift, sondern nach Art eines Tonusmuskels die Aufgabe hat, durch Entwicklung einer bestimmten Spannung das Trommelfell in einer gewissen Lage zu fixieren.

Zur Prüfung der erstgenannten Annahme wurde folgender Versuch ausgeführt: Bei einer Taube wurde in einen Gehörgang ein Glasrohr luftdicht eingeführt und durch Kompression eines Gummiballons der Druck auf das Trommelfell erhöht. Der Effekt wurde am Trommelfell der anderen Seite beobachtet. Tatsächlich erfolgt bei jeder Erhöhung des Druckes eine Auswärtsbewegung, beim Ansaugen eine Einwärtsbewegung des Trommelfells der anderen Seite. Dieser Effekt ist jedoch nicht die Folge einer reflektorischen Kontraktion des Muskels, sondern bedingt durch die Kommunikation beider Trommelhöhlen, von der später noch ausführlich die Rede sein wird. Wurde die direkte Wirkung dieser Kommunikation durch Durchlöcheren des Trommelfells ausgeschaltet, so konnte durch abwechselnde Erhöhung oder Erniedrigung des Druckes am unverletzten Ohr keinerlei Bewegung mehr erzielt werden.

Dieses Ergebnis beweist, daß auch Veränderungen des Luftdruckes eine reflektorische Verkürzung des *M. tympani* beim Vogel nicht zu bewirken imstande sind; allerdings ist bei der geschilderten Versuchsanordnung die Möglichkeit des Bestehens eines Reflexes, der sich auf die Reizseite beschränkt, nicht auszuschließen. Gegen die letztere Möglichkeit spricht wohl auch der Umstand, daß sich auch vom Muskel der gleichen Seite bei Druckänderungen ein Aktionsstrom nicht nachweisen läßt.

Es erübrigt somit die Prüfung der Frage, ob der Muskel lediglich durch seinen Tonus bei dem Hörakt beteiligt ist. Bei der Untersuchung des Verhaltens des Muskels auf Schallreize zeigte es sich, daß das Trommelfell auf Töne und Geräusche in weitem Ausmaße lebhaftere Schwingungserscheinungen zeigt. Es ergab sich daher die Notwendigkeit, diese Schwingungsphänomene unter verschiedenen Bedingungen zu untersuchen und in weiterer Folge ihrer Abhängigkeit vom Verhalten des Muskels nachzugehen.

---

<sup>1)</sup> *A. Pohlmann*, The Problem of middle ear mechanics. *Ann. of otol., rhinol. a. laryngol.* **31**, Nr. 1. 1922; *Ber. über d. ges. Physiol. u. exp. Pharmakol.* **15**, H. 7-8. 1922.

## II. Verhalten des Trommelfells gegen Schall.

Die Untersuchung über die Schwingungsverhältnisse des Trommelfells beschränkte sich nicht auf den Vogel, sondern wurde auch auf Amphibien, Reptilien und Säuger bzw. auf tote Membranen ausgedehnt. Als Versuchstiere dienten Tauben, Kanarienvögel und Sperlinge, der Frosch, Eidechsen und Schildkröten und für die Säuger weiße Mäuse, weiße Ratten, Kaninchen, Katzen und Hunde und schließlich auch das Trommelfell menschlicher Leichen.

Da die direkte Beobachtung des Trommelfells selbst bei Anwendung einer binokularen Lupe nur ein unvollkommenes Bild von den Bewegungs- bzw. Schwingungsvorgängen desselben gibt, so erwies es sich als zweckmäßig, die Bewegungen auf optischem Wege mit Hilfe eines Lichthebels graphisch zu registrieren, eine Methode, derer sich auch *Kato*<sup>1)</sup> mit Erfolg bediente. Es wurde dabei folgendermaßen verfahren:

Auf der Außenseite des Trommelfells wurde ein aus einem Deckglassplitter hergestelltes Spiegelchen angebracht (es bedarf hierzu keines besonderen Klebmittels, da dieses kaum  $\frac{1}{2}$  qmm große und 0,1 mmg schwere Spiegelchen an der befeuchteten Oberfläche des Trommelfelles von selbst haften bleibt). Die Bewegungen des Flammenbildes wurden entweder direkt auf einem Auffangeschirm beobachtet, in der Regel jedoch mittels des bekannten, bei der Elektrokardiographie verwendeten *Edelmannschen* photographischen Registrierapparates aufgenommen. Als Schallquelle dienten *Edelmannsche* Pfeifen, die entweder durch einen Gummiballon oder durch einen elektrisch betriebenen Kompressor angeblasen wurden, Glocken, und allerhand Geräusche (*Ratsche*). Der Zeitpunkt der Entstehung des Pfeifentones beziehungsweise die Dauer desselben wurde in der Weise registriert, daß der die Pfeife zum Tönen bringende Luftstrom die ein Spiegelchen tragende Membran einer *Mareyschen* Kapsel in Bewegung setzte, so zwar, daß das von diesem Spiegelchen reflektierte Flammenbild zugleich mit dem am Trommelfell registrierenden auf dem photographischen Papierstreifen aufgenommen werden konnte. Von einer Narkose wurde nur bei Hunden und Katzen Gebrauch gemacht. In allen anderen Fällen wurde davon abgesehen. Da aber Säuger und Vögel in nicht-narkotisiertem Zustand auf Schallreize mit Bewegungen des Kopfes reagieren, so wurde, um eine Täuschung hinsichtlich der Bewegung des Spiegels am Trommelfell zu vermeiden, zur Kontrolle auch auf dem Kopf ein Spiegelchen befestigt. Die Pfeifen wurden im allgemeinen direkt oberhalb des Kopfes des Versuchstieres in einer Entfernung von ungefähr 5 cm gehalten. Dabei wurde darauf geachtet, daß das Trommelfell nicht direkt von dem Luftstrom der Pfeifen getroffen wurde. Übrigens wurde auch eine direkte mechanische Wirkung des Luftstromes dadurch verhindert, daß zwischen Pfeife und Trommelfell eine Glasplatte eingeschoben wurde. Um verschiedenen hohe Töne in ihrer Wirkung auf das Trommelfell bei gleicher Intensität prüfen zu können, wurden dieselben hinsichtlich ihrer Intensität nach der bekannten *Rayleighschen* Methode ausgewertet. Dies geschah in der Weise, daß einerseits der zum Anblasen der Pfeife angewendete Druck, andererseits der Ausschlag des Lichtbildes konstant gehalten wurde. Der erstere betrug 36 mm Quecksilber, der letztere 30 cm. Unter diesen Umständen mußte die Entfernung der Schallquelle vom Aufnahmetrichter des Apparates, entsprechend variiert werden, wie dies die nachstehende Tabelle erkennen läßt.

<sup>1)</sup> *Kato*, l. c.

Tabelle I.

Tonhöhe	Abstand	Tonhöhe	Abstand
e <sup>2</sup>	2,5 cm	c <sup>3</sup>	4,0 cm
a <sup>2</sup>	3,5 cm	a <sup>3</sup>	4,5 cm
c <sup>3</sup>	5,5 cm	a <sup>3</sup>	3,5 cm
a <sup>3</sup>	6,3 cm	c <sup>4</sup>	4,5 cm
e <sup>2</sup>	2,0 cm	a <sup>4</sup>	39,5 cm
a <sup>2</sup>	2,5 cm		

Aus den angeführten Ziffern geht hervor, daß abgesehen von dem Ton a<sup>4</sup> keine sehr großen Unterschiede bezüglich der Intensität bestehen, so daß bei der im allgemeinen gewählten Distanz von 5 cm unterschiede nicht zu sehr ins Gewicht fallen dürften.

Bezüglich der Freilegung des Trommelfells wurde bei Säugern in der Weise vorgegangen, daß nach Entfernung der Ohrmuschel und des knorpeligen Gehörganges der Knochen bis hart an das Trommelfell mit Pinzette oder Knochenzange abgetragen wurde, wobei auf Vermeidung einer Verletzung des Trommelfelles stets sorgfältig geachtet wurde. Eine Verletzung des dicht am knöchernen Gehörgang verlaufenden Venenplexus wurde durch sorgfältige subperiostale Ablösung der Weichteile in der Umgebung des knöchernen Gehörganges vermieden. Beim Vogel wurde nach Entfernung der die äußere Ohröffnung bedeckenden Federn der ganze Gehörgang abgetragen, wobei man darauf zu achten hat, den unterhalb des Gehörganges gelegenen Musculus tympani nicht zu verletzen. Das Trommelfell der Amphibien und Reptilien liegt frei zutage und bedarf also keiner besonderen Freilegung. Bei der Präparation am Gehörgang der Vögel und der kleinen Säuger leistete die binokulare Lupe gute Dienste.

### III. Versuchsergebnisse.

Bevor ich nun über die Resultate meiner eigenen Untersuchungen berichte, möchte ich an dieser Stelle kurz auf die einschlägige Literatur zurückkommen.

Die meisten der früheren Autoren haben ihre Befunde zum großen Teil am Trommelfell der Leiche erhoben, und zwar hauptsächlich der menschlichen Leiche. Einer der ersten war *Politzer*<sup>1)</sup>, der direkte Schwingungen des Trommelfelles registriert hat. *Mach* und *Kessel*<sup>2)</sup> konnten sich mit Hilfe der stroboskopischen Methode und *Berthold*<sup>3)</sup> mit der manometrischen Flamme von dem Vorhandensein von Schwingungen auch am lebenden Trommelfelle überzeugen. *Nagel* und *Samojloff*<sup>4)</sup> konnten dieses Resultat bestätigen und ähnliche Versuche auch an einem Tierkopf anstellen. In letzterer Zeit hat *Mader*<sup>5)</sup> Schwingungen des Trommelfelles mit Hilfe seines sogenannten Otomikrophons akustisch nachgewiesen. *Heinrich*<sup>6)</sup> konnte ebenfalls Schwingungen des Trommelfelles nachweisen und schreibt darüber:

<sup>1)</sup> *Politzer*, Arch. f. Ohrenheilk. **1**. 1864.

<sup>2)</sup> *Mach* und *Kessel*, Ber. d. Kais. Akad. zu Wien, mathem.-physikal. Klasse **66**. 1872.

<sup>3)</sup> *Berthold*, Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1872.

<sup>4)</sup> *Nagel* und *Samojloff*, Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abteilung 1898.

<sup>5)</sup> *Mader*, Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien, mathem.-naturw. Klasse **109**. 1900.

<sup>6)</sup> *W. Heinrich*, Bulletin de l'academie des sciences de Cracovie, cl. des sciences math. et Natur. 1903.

„Man weiß, daß das Trommelfell bei Schalleitung schwingt, weiß aber nicht, nach welchen Gesetzen. Hat es die Fähigkeit bei jeder Anspannung auf alle Töne zu reagieren? Schwingt es nach den Gesetzen, welche für Saiten und Membranen aufgestellt sind? Darauf gibt es bis jetzt keine verlässliche Antwort. Erst die Beantwortung dieser Frage kann aber eine Grundlage schaffen, welche die weiteren Untersuchungen ermöglichen wird.“ Er selbst findet, daß der Eigenton des Trommelfelles sich verändert, wenn die Tensorsehne mit verschiedenen Gewichten belastet wird. Und *Mader* konnte feststellen, daß das Trommelfell wohl in toto schwingt, dessen einzelne Teile jedoch sich nicht in gleicher Weise an diesen Massenschwingungen beteiligen.

Im folgenden will ich nun über die Ergebnisse meiner mit oben-skizzierter Methode gemachten Versuche berichten.

#### a) Amphibien.

Am Trommelfell von *Rana esculenta* wurde in der oben beschriebenen Weise ein Spiegelchen angebracht und sein Verhalten gegenüber Pfeifen-

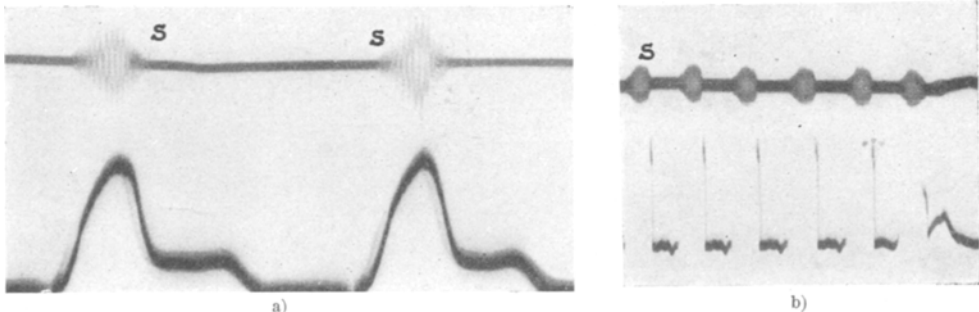


Abb. 1. a) Graphische Registrierung der Schwingungen (S) des Trommelfells eines Frosches. Unten Tonregistrierung kurzdauernder Töne. b) Graphische Registrierung der Schwingungen des Trommelfells eines Frosches (S) auf schnell aufeinanderfolgende Tonreize. Unten Tonregistrierung.

tönen verschiedener Höhe untersucht. Abb. 1 zeigt die Schwingungen des Trommelfells eines lebenden Frosches bei verschiedenen Tönen. Bei diesen Beobachtungen zeigte es sich, daß das Trommelfell im Tonbereich von  $e^2$ — $g^4$  der *Edelmanschen* Pfeife mitschwingt, wobei die größten Exkursionen in das Gebiet von  $a^3$ — $c^4$  fallen. Daß es sich nicht um Erschütterung des Trommelfells durch das vom Luftstoß bewegte Wasser handelte, ging daraus hervor, daß ein gleichzeitig an der Wasseroberfläche befindliches Spiegelchen während der Schwingungen des Trommelfells ruhig blieb. Nicht nur durch Pfeifentöne, sondern auch durch Anschlagen einer Glocke sind Schwingungen des Trommelfells zu erzielen. Wird ein Frosch derart unter Wasser gesetzt, daß das Trommelfell ungefähr  $\frac{1}{2}$  cm unter der Wasseroberfläche sich befindet, so sind noch deutliche Trommelfellschwingungen festzustellen; bei einer Tiefe von  $1\frac{1}{2}$  cm zeigt das Trommelfell keine Mitschwingungen mehr.

b) *Reptilien.*

Von Reptilien wurden untersucht Eidechsen und Schildkröten. Die Ergebnisse decken sich fast vollständig mit den beim Frosch erzielten. Die Abb. 2 zeigt das Verhalten des Trommelfells gegen verschieden hohe Töne; auch hier erzeugen hohe Töne die stärksten Exkursionen. Bezüglich der Schildkröten wäre zu bemerken, daß bei diesen im Gegensatz zu Eidechsen das Trommelfell mit einer ziemlich dicken Haut bedeckt ist, die sich leicht ablösen läßt. Erst das nach Ablösung der

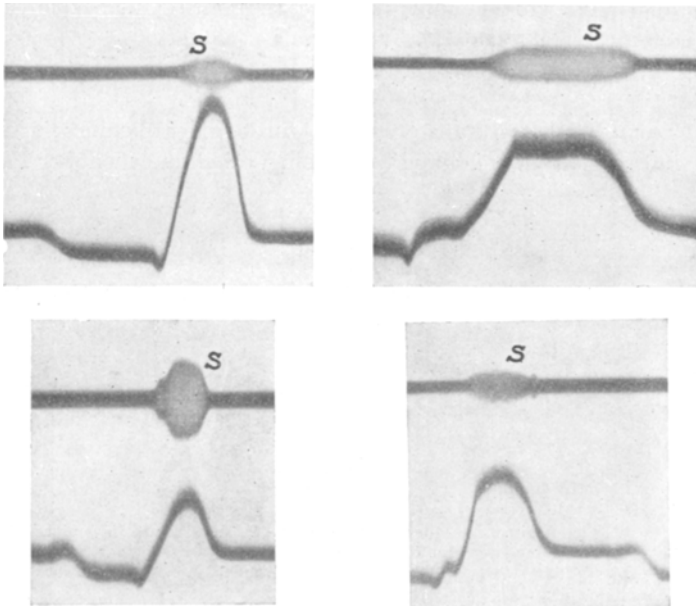


Abb. 2. Graphische Registrierung der Schwingungen des Trommelfells einer Eidechse mittels Lichthebels. Oben Schwingung (S), unten Tonregistrierung.

äußeren Haut zutagetretende Trommelfell zeigt die gleichen Schwingungserscheinungen wie jenes der Eidechse.

c) *Vögel.*

Während das Trommelfell der oben angeführten Tiere eine ebene Strecke darstellt, und einen Trommelfellmuskel vermissen läßt, erscheint das Trommelfell der Vögel nach außen vorgewölbt und besitzt einen Muskel, der an der Außenwand des Schädels neben dem Condylus entspringt und dessen Sehne von außen an das Trommelfell herantritt. Es läßt sich feststellen, daß das Trommelfell der Taube auf verschieden hohe Töne der *Edelmanschen* Pfeife, Anschlagen einer Metallplatte sowie auf verschiedene Geräusche deutliche Schwingungserscheinungen zeigt. In Abb. 3 sind die Schwingungen des Trommelfelles einer Taube

wiedergegeben. Direkte Wirkung des Luftstoßes kommt nicht in Frage, da auf gewisse Töne z. B. a<sup>3</sup> diese Schwingungen noch zu beobachten sind, wenn die Pfeife 120 cm vom Kopf des Tieres entfernt gehalten wird oder unter dem Versuchstisch sich befindet. Im allgemeinen sind die Exkursionen bei hohen Tönen größer als bei tiefen. Zur genaueren Feststellung der Schwingungsverhältnisse der einzelner Abschnitte des Trommelfells wurden an verschiedenen Stellen desselber Spiegelchen angebracht und die Bewegung des reflektierten Lichtbildes auf einen Schirm beobachtet. Es zeigte sich, daß je nach der Höhe des Tones die verschiedenen

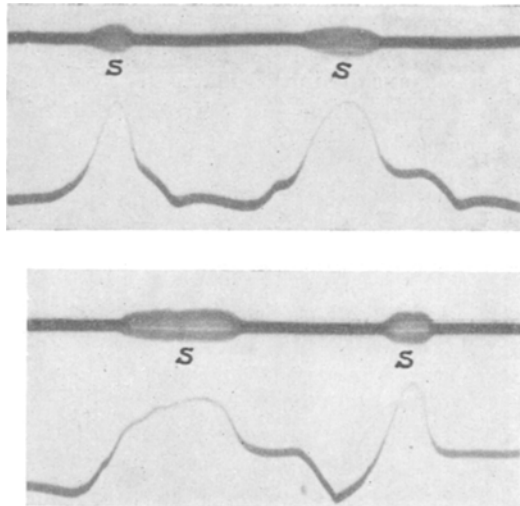


Abb. 3. Graphische Registrierung der Schwingungen des Trommelfells einer Taube mittels Lichthebel. Oben Schwingungen (S), unten Tonregistrierung.

Stellen sowohl in bezug auf die Schwingungsrichtung als auch Größe der Exkursionen ein differentes Verhalten aufwiesen.

In der Abb. 4 sind die Stellen des Trommelfells, an welchen sich die Spiegelchen befinden, mit Nr. 1, 2, 3 bezeichnet, wobei Nr. 1 der Mitte zwischen dem Ansatzpunkt des Columellakopfes und dem oberen Rande des Trommelfells, Nr. 2 einer Stelle unmittelbar neben dem Ansatzpunkt der Columella und Nr. 3 einem möglichst freien Teil des Trommelfells der Mitte zwischen Ansatzstelle der Columella und vorderen Rand des Trommelfells entspricht. In der Abb. 5 wird die Schwingungsrichtung durch den Verlauf der Pfeile, die Größe durch die Länge derselben ausgedrückt. Es zeigt sich, daß die Stelle 3 fast immer gut mitschwingt, während bei der Stelle 2 dies am wenigstens der Fall ist. Das weitere unterschiedliche Verhalten der 3 Stellen bei verschiedenen Tönen ist aus den genannten Abbildungen ersichtlich.

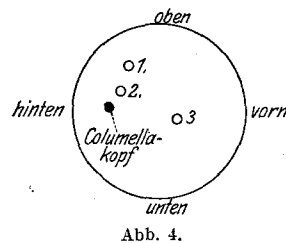


Abb. 4.

Die Dauer der Trommelfellschwingung entspricht genau der Dauer der Tongebung, mit intermittierenden Tönen schwingt das Trommel-



fell auch intermittierend mit. Im Gegensatz zum Trommelfell konnten keine Schwingungen an der Columella festgestellt werden, nicht nur, wenn das Trommelfell bis an den Columellaansatz entfernt wurde, sondern auch dann nicht, wenn unter Schonung der Gebilde des Mittelohres bei erhaltenem Trommelfell (am frisch getöteten Tier) von der Schnecke aus die innere Platte der Columella bloßgelegt und mit einem Spiegel versehen wurde. Trotz deutlicher Schwingungsvorgänge am Trommelfell waren solche an der Columellaplatte nicht zu sehen. Die

Angaben von *Politzer*, der bei der Ente Schwingungen registriert hat, finden bei meinen Versuchen keine Bestätigung.

Ein analoges Verhalten zeigen die Trommelfelle von Kanarienvögeln und Sperlingen. Auch hier erweisen sich die höheren Töne als diejenigen, welche die stärksten Schwingungen hervorrufen. Die größten Exkursionen sind beim Kanarienvogel bei  $f^3$ , bei Sperlingen bei  $a^3$ — $a^4$  zu beobachten.

Die vorstehenden Angaben beziehen sich auf das Trommelfell des lebenden Vogels. Die gleichen Resultate erzielt man jedoch auch am Trommelfell des toten Tieres. Auch dieses schwingt im allgemeinen in der beschriebenen Weise mit verschiedenen Tönen und Geräuschen mit. Es besteht jedoch

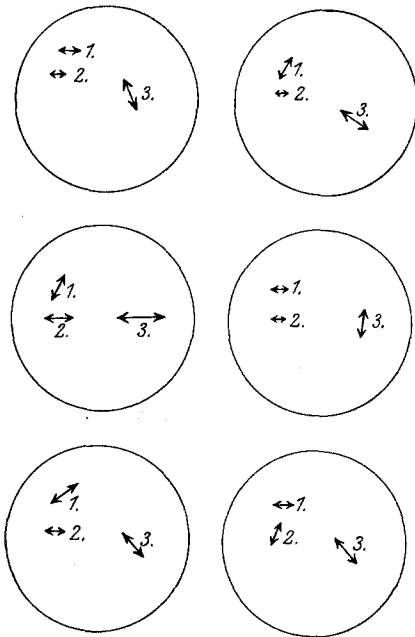


Abb. 5.

folgender beachtenswerter Unterschied gegenüber dem lebenden. Während hohe Töne in der gleichen Weise wirken, zeigt sich, daß das tote Trommelfell auf die tieferen Töne bedeutend schwächer, auf die tiefsten der geprüften Töne ( $e^2$ ) fast gar nicht mitschwingt. Diese Differenz im Verhalten ist nicht nur für das tote Tier charakteristisch, sondern läßt sich auch am Trommelfell des mit Äther narkotisierten Tieres oder nach Durchschneidung des *M. tympani* feststellen. Was die Schwingungsverhältnisse bei gleichzeitiger elektrischer Reizung des *M. tympani* betrifft, so läßt sich wegen der Schwierigkeit einer ruhigen Beobachtung in diesem Falle nur soviel sagen, daß das Trommelfell auch unter diesen Umständen mit verschieden hohen Tönen mitschwingt. Eine Beeinflussung in der Größe der Exkursionen ließ sich erzielen durch Veränderung des Druckes in der Paukenhöhle. Wie schon

erwähnt, kommunizieren die beiden Paukenhöhlen untereinander. Wurde nun durch Verdünnung der Luft in den Gehörgang der einen Seite das Trommelfell der anderen Seite nach innen gezogen, so zeigte letzteres wesentlich stärkere Exkursionen als vorher. Umgekehrt waren dieselben kleiner an diesem Trommelfell, wenn es durch Verdichtung der Luft im Gehörgang der anderen Seite nach außen gedrängt wurde.

Es lag der Gedanke nahe, die am Trommelfell beobachteten Erscheinungen an einem Membranmodell darzustellen. An einer in einem

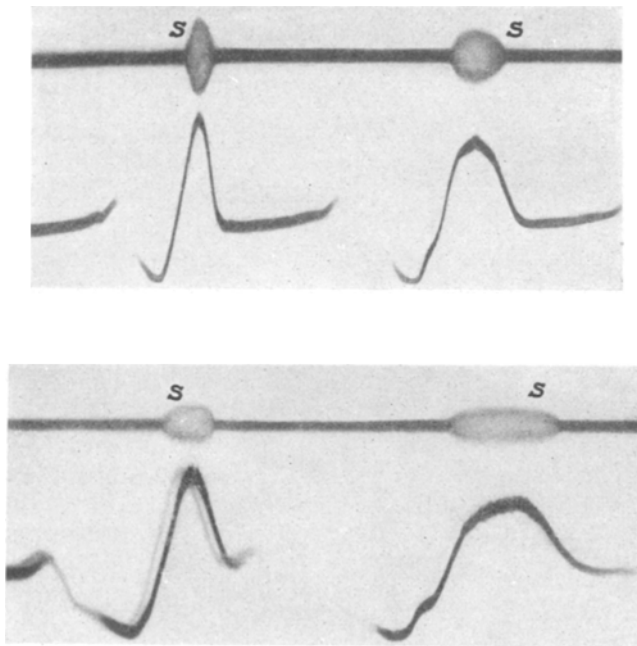


Abb. 6. Graphische Registrierung der Schwingungen einer Gummimembran mittels Lichthebels. Oben Schwingungen (S), unten Tonregistrierung.

kreisförmigen Rahmen eingespannten Kondommembran wurde in der oben beschriebenen Weise die Schwingungsfähigkeit derselben geprüft. Die Membran zeigte deutliche Mitschwingungen mit fast allen Tönen der zur Prüfung verwendeten Pfeifen sowie auch Geräuschen und Glockentönen (Abb. 6). Wurde die Spannung entsprechend erhöht, so zeigte sich, daß die Membran auf diese Töne nicht mehr ansprach, während die hohen Töne wirksam blieben. Wurden verschiedene Stellen der Membran gleichzeitig auf ihr Verhalten gegenüber Tönen geprüft, so konnte auch hier festgestellt werden, daß je nach der Tonhöhe Richtung und Exkursionsgröße wechselt in derselben Art wie dies das Trommelfell gezeigt hat.

Imitiert man die Verhältnisse am Trommelfell hinsichtlich der Columella durch Anbringung eines entsprechend geformten Strohhalms an der Membran, so zeigt sich auch hier, daß die Stelle, die dem Columellakopf entspricht, nicht mitschwingt.

Die Beobachtungen lehren also, daß der Wegfall der Tätigkeit des *M. tympani* durch Narkose, Durchschneidung bzw. Tod zur Folge hat, daß das Trommelfell mit tieferen Tönen schlechter bzw. gar nicht mitschwingt, also sich verhält wie ein künstliches Trommelfell bei der Zunahme seiner Spannung. Daraus würde hervorgehen, daß der *M. tympani* im Leben elastischen Kräften, die die Spannung des Trommelfells zu vermehren suchen, entgegenwirkt.

#### d) Säugetiere.

Die Mehrzahl der Versuche wurde an weißen Ratten und Mäusen ausgeführt, deren Gehör, wie die überaus große Empfindlichkeit des Ohrmuschelreflexes lehrt, sehr fein ist, daneben aber auch an Meer-schweinchen, Kaninchen, Katzen, Hunden vorgenommen. Das Trommelfell der Ratten läßt sich ziemlich leicht nach Entfernung der Ohrmuschel und des äußeren Gehörganges freilegen, wobei nur auf die Schonung des Venenplexus an der vorderen Seite Bedacht zu nehmen ist. Das Spiegelchen wurde an einer Stelle entsprechend der Spitze des Hammergriffes oder in der Nähe desselben an dem freien Teil (in der Mitte) angebracht.

Beginnt man bei der Prüfung des Verhaltens des Trommelfells mit den schwächsten Tönen der *Edelmanschen* Pfeife etwa in der Weise, daß man sich aus großer Entfernung allmählich nähert, so bemerkt man als ersten Effekt ausschließlich eine ruckartige Bewegung des Lichtbildes als Ausdruck einer das Trommelfell ruckartig in Bewegung setzenden Muskelaktion ohne Oszillationen des Lichtbildes, also Schwingungsvorganges des Trommelfells. Wird die Intensität des Pfeifentones größer bzw. nähert man sich mit der Schallquelle mehr, so verändert sich bei einer bestimmten Stärke des Tones die Richtung des Ausschlages. Während z. B. bei den schwächsten Tönen der Ausschlag mehr nach oben rechts erfolgt, so erfolgte er beim starken Ton nach unten links bzw. rein nach unten. Und wird die Intensität des Tones noch weiter erhöht, so sieht man außer der Zuckung deutliche Mitschwingungen des Trommelfells. Von diesen ruckartigen Bewegungen ist die auf schwächste Töne auftretende als lediglich durch Kontraktionen des *M. stapedius* bewirkt, denn nach Durchschneidung des *M. tensor tympani* bleibt sie allein fortbestehen, während die bei starken Tönen auftretende Bewegung nach dem letzteren Eingriff ausbleibt. Sie ist demnach der Ausdruck der Tensorkontraktion bzw. der kombinierten Wirkung beider Muskeln, bei welcher jedoch die Tensorwirkung stark überwiegt.

Diese Befunde bestätigen die Angaben *Katos*, der ebenfalls als ersten Effekt eines Schallreizes bei wachsender Intensität die Zuckung des Stapedius feststellen konnte, wohl nicht am Trommelfell selbst, sondern durch direkte Beobachtung bzw. Registrierung der Steigbügelbewegung. Während jedoch *Kato* Verschiebungen des Trommelfells nur bei Tensorwirkungen gesehen hat, konnte er eine solche als Ausdruck einer reinen Stapediuswirkung nicht feststellen. Diese Differenz ist offenbar auf Unterschiede in der Technik der Freilegung und der Beobachtung zurückzuführen. Auf den gleichen Umstand dürfte es zurückzuführen sein, daß ihm die Trommelfellbewegung auf Tensorzuckung beim Meerschweinchen entgangen ist. Die oben erwähnten Schwingungserscheinungen des Trommelfells, die bei einer gewissen Stärke auftreten, treten gleichzeitig mit der ruckartigen Bewegung des Trommelfells (natürlich hier mit der Tensorzuckung) in Erscheinung. Die Ansatzstelle des Hammergriffes zeigte bei stärksten Tönen keine Schwingungserscheinungen. Bei länger dauernden starken Schallreizen kommt es zu ebensolange dauernden tetanischen Kontraktionen des Muskels und entsprechender Verschiebung des Trommelfells, an dem sich die Schwingungserscheinungen deutlich nachweisen lassen. Das Trommelfell der Ratte schwingt mit allen Tönen von  $a^2$ — $a^4$  der *Edelmanns*chen Pfeife mit, die größten Exkursionen weist es bei Einwirkung der Töne  $a^3$ — $a^4$  auf. Die reflektorischen ruckartigen Bewegungen des Trommelfells bleiben in der Narkose fortbestehen und selbst noch unmittelbar nach dem Narkosetod sind sie, wenn auch in sehr abgeschwächten Maße, nachweisbar. Die Schwingungen des Trommelfells bestehen nicht nur auf alle obengenannten Töne auch nach dem Tode fort, sondern werden noch viel deutlicher, und auch die Ansatzstelle des Hammerfortsatzes, an welcher, wie oben gesagt wurde, im Leben keine Schwingungen auftreten, läßt nach dem Tode des Tieres sowie in tiefer Narkose deutliche Mitschwingungserscheinungen bei Einwirkung von Tönen im genannten Tonbereich erkennen (s. Abb. 7).

Die bei weißen Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen, Katzen und Hunden erzielten Ergebnisse stimmen im allgemeinen mit den bei Ratten erhobenen überein. Hervorzuheben wäre nur folgendes: Bei weißen Mäusen, deren Trommelfell sehr klein ist, konnte bisher der Stapediusreflex an demselben nicht beobachtet werden, die Exkursionen der Schwingungen sind auch bedeutend kleiner, am deutlichsten bei den Tönen  $a^3$ ,  $a^4$  und  $c^4$ . Bei Meerschweinchen gelang es im Gegensatz zu dem Ergebnis von *Kato*, einen deutlichen Tensoreffekt am Trommelfell festzustellen, besonders bei tieferen Tönen, eine Stapediuszuckung konnte nicht gesehen werden. Die Einzelheiten gehen aus den beigegebenen Abb. 8—10 hervor.

Im Anschluß an die vorstehend beschriebenen Beobachtungen sollen

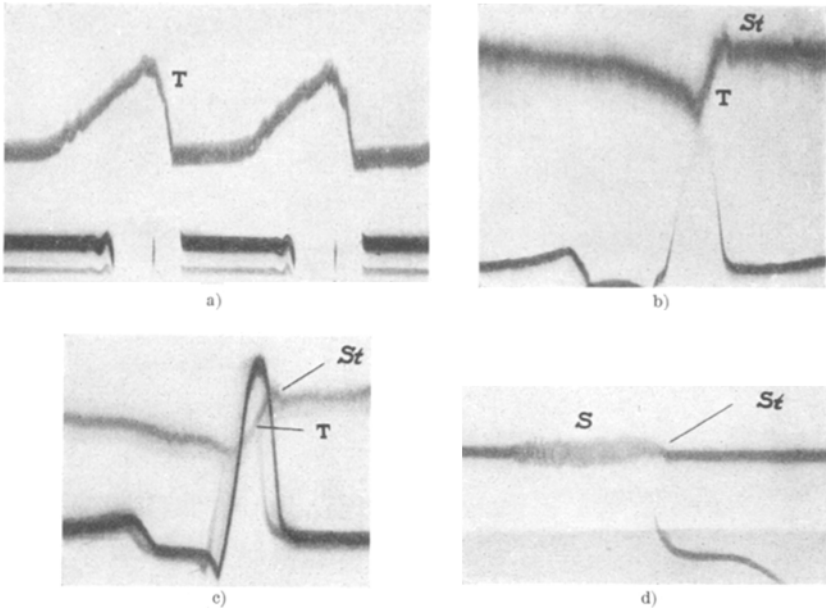


Abb. 7. Graphische Registrierung der Reaktionen des Trommelfells einer Ratte mittels Lichthebels. a) Oben Tensorzuckung (*T*), unten Tonregistrierung. b) Oben Stapediuszuckung (*St*), Tensorzuckung (*T*); unten Tonregistrierung. c) Oben Tensorzuckung (*T*), Stapediuszuckung (*St*); unten Tonregistrierung. d) Oben Schwingung (*S*), Stapediuszuckung (*St*); unten Tonregistrierung.

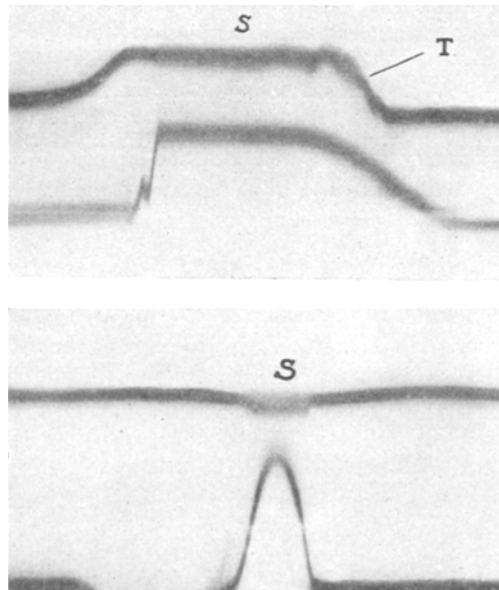


Abb. 8. Graphische Registrierung der Reaktionen des Trommelfells einer Katze mittels Lichthebels. Oben Tensorzuckung (*T*), Schwingungen (*S*); unten Tonregistrierung.

hier einige Kurven die Schwingungsverhältnisse am toten *menschlichen* Trommelfelle zur Anschauung bringen. In Abb. 11 sind die Schwingungen bei Einwirkung des Tones  $a^4$  wiedergegeben, das Trommelfell

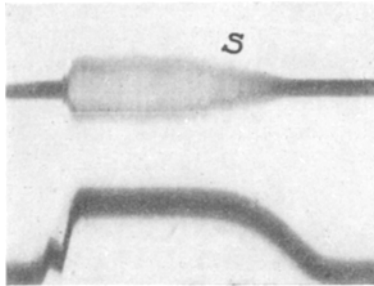


Abb. 9. Graphische Registrierung der Schwingungen des Trommelfells eines toten Hundes. Oben Schwingungen (S), unten Tonregistrierung.

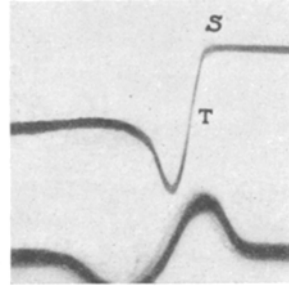


Abb. 10. Graphische Registrierung der Reaktionen des Trommelfells eines Meerschweinchens mittels Lichthebels. Oben Schwingungen (S), Tensorzuckung (T); unten Tonregistrierung.

schwingt auf höhere Töne ( $a^3$ — $a^4$ ) mit größeren Exkursionen mit als mit den tieferen ( $e^2$ — $a^2$ ). Auch hier ist die Richtung, in der das Spiegelchen, das am Trommelfell zwischen Hammergriff und äußerem Rand

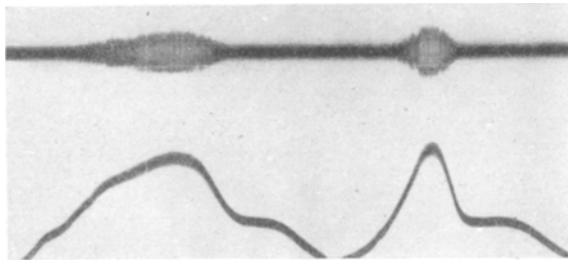


Abb. 11. Graphische Registrierung der Schwingungen eines toten menschlichen Trommelfells. Oben Schwingungen (S), unten Tonregistrierung.

sich befand, schwingt, verschieden je nach der Tonhöhe. In den nebenstehenden Abbildungen bezeichnen die Pfeile die bei den einzelnen Tönen beobachtete Richtung der Schwingung. Die Ansatzstelle des kurzen Fortsatzes des Hammers schwingt am wenigsten mit.

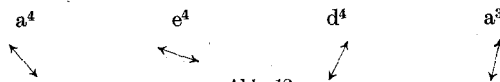


Abb. 12.

Ein in Formalin durch Jahre aufbewahrtes menschliches Trommelfell erwies sich den tieferen Tönen gegenüber empfindlicher als das frische, während es keine Mitschwingungen mit  $a^4$  zeigte. Wurde an dem Präparate die Wirkung des Tensor

in der Weise imitiert, daß ein Zug an der Tensorsehne mittels eines Fadens ausgeübt wurde, so war die Schwingung auf hohe Töne deutlicher, auf tiefe dagegen abgeschwächt.

Die mitgeteilte Methode wurde auch dazu benutzt, um einen Einblick in die Schwingungsverhältnisse der Columella bzw. der Gehörknöchelchen zu gewinnen. An dem Kopfe einer frisch getöteten *Taube* wurde die innere Fläche der Stapesplatte freigelegt, ohne irgendeine Verletzung des Mittelohrapparates und mit einem Spiegelchen armiert. In einem anderen Falle wurde ein Stück Strohhalme, an dessen freiem Ende sich das Spiegelchen befand, an dem Schaft der Columella angebracht. In beiden Fällen waren die Schwingungen nicht nachweisbar, während gleichzeitig das Trommelfell deutliche Mitschwingungen zeigte. Zu dem gleichen negativen Ergebnis führten die Versuche, die Schwingungen am Ambos einer Ratte darzustellen. Versucht man die Verhältnisse, wie sie beim Vogel oder Säugetier bestehen, in der Art zu imitieren, daß man in der Mitte einer in einem Rahmen ausgespannten Membran ein columellaartiges Gebilde befestigt, dessen freies Ende man mit einem Spiegelchen versieht, so sieht man bei Toneinwirkung keine Schwingungen wenn der Spiegel flächenhaft anliegt, wohl aber solche, wenn er mit seiner Kante allein am Stäbchen hängt.

#### Die Besprechung der Versuchsergebnisse.

Faßt man das Ergebnis der vorstehenden Versuche zusammen, so ergibt sich, was zunächst das Trommelfell anbelangt, daß dasselbe bei allen untersuchten Tieren (Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger) deutliche Mitschwingungserscheinungen auf verschiedene Töne (untersucht wurden solche von  $e^2$ — $c^5$ ) und Geräusche zeigt, wobei besonders bemerkenswert ist, daß fast bei allen die größten Exkursionen in den Tonbereich von  $a^3$ — $a^4$  fallen. *Am Trommelfell der Taube wurde festgestellt, daß nicht nur verschiedene Stellen desselben bei ein und demselben Ton, sondern daß auch ein und dieselbe Stelle bei verschieden hohen Tönen verschiedene Schwingungsverhältnisse zeigt.* Das gleiche Verhalten wurde am Trommelfell des Menschen gefunden und gilt wohl für alle Trommelfelle. Stellen des Trommelfells, die durch geringe Exkursionsgröße ihrer Schwingungen auffallen, sind beim Vogel die Ansatzstelle der Columella, beim Säuger jene des kurzen Fortsatzes des Hammers. Die genannten Erscheinungen ebenso wie die geringe Exkursionsfähigkeit der Befestigungsstelle einer nachgebildeten Columella ließen sich in der gleichen Weise an einer Gummimembran feststellen, sind somit keineswegs für das Trommelfell charakteristisch. Hingegen zeigt das Trommelfell beim Vogel das Verhalten, daß es nach dem Tode des Tieres ebenso wie in der tiefen Narkose und nach Abtragen des *M. tympani* mit Tönen einer bestimmten Tiefe nicht mehr mitschwingt, mit denen es früher deutliche Mitschwingungen gezeigt hat. Daraus läßt sich folgern, daß

dieser Unterschied auf das Fehlen der Muskelwirkung zurückzuführen ist, die hier als eine partielle Spannungsveränderung des Trommelfells zum Ausdruck käme<sup>1)</sup>. Beim Säuger ist zu konstatieren, daß am toten Tier jene oben bezeichnete Stelle des Trommelfells, die im Leben geringe oder gar keine Schwingungen erkennen ließ, deutlich mitschwingt. Andererseits ließ sich feststellen, daß die Exkursionen während der reflektorischen Kontraktion der Binnenmuskeln kleiner werden.

Was die Frage betrifft, ob die Schwingungen des Trommelfells in gleicher Weise auf die damit verbundenen Gehörknöchelchen übertragen werden, so konnte nur festgestellt werden, daß *trotz deutlicher Schwingung des Trommelfells weder Columella noch Stapesplatte Schwingungen zeigten*, ebenso wurden auch an der Gehörknöchelchenkette eines Säugetiers keinerlei Schwingungsvorgänge gesehen, auch wenn solche an dessen Trommelfell gleichzeitig festzustellen waren.

Es ergibt sich nun die Frage, ob die *oben besprochenen Schwingungen*, die die verschiedenen Trommelfelle in so ausgesprochener Weise auf Töne von bestimmter Intensität sowie auf Geräusche zeigen, *überhaupt ein Vorgang sind, der beim physiologischen Hörakt eine Rolle spielt*. Dazu ist zunächst zu bemerken, daß die mit dieser Methode nachgewiesenen Schwingungen erst bei einer bestimmten Schallintensität auftreten. Es läßt sich aber zeigen, daß Gehörreaktionen schon bei Intensitäten zu beobachten sind, bei welchen das Trommelfell keine derartigen Schwingungen erkennen läßt. So zeigt z. B. eine Ratte noch auf einen leise angegebenen Ton ( $e^2$  der *Edelmannschen* Pfeife) in einer Entfernung von 11 m noch deutlichen Ohrmuschelreflex, während Trommelfellschwingungen bei demselben Ton erst aus unmittelbarer Nähe und nur bei erheblich stärkerer Intensität sichtbar werden. Auch Zuckungen der Binnenmuskeln treten schon bei so geringen Schallintensitäten auf, durch welche Schwingungsvorgänge der genannten Art am Trommelfell wenigstens in der oben beschriebenen Weise nicht festzustellen sind. Wenn auch zuzugeben ist, daß die Schwingungen, von denen im vorstehenden die Rede war, keine absolute Vorbedingung für den physiologischen Hörakt darstellen, so ist doch nicht daran zu zweifeln, daß die normale Schallperzeption nicht ohne Trommelfellschwingung irgendwelcher Art vor sich geht. Das Fehlen einer Schwingung der Columella bzw. der Gehörknöchelchen in gleichem Ausmaße spricht nicht gegen diese Annahme. Wenn über die Art und Größenordnung der bei Schwellenreizen in Frage kommenden Schwingungen nichts Näheres ausgesagt

<sup>1)</sup> In der Tat hat *Breschet*, dem wir die ersten ausführlichen Angaben über den *Musculus tympani* der Vögel verdanken, diesen als *Musculus laxator tympani* bezeichnet, und auch *Breuer*, der den Muskel als Spanner des Trommelfells auffaßt, stellt fest, daß er bei seiner Kontraktion auf elektrischen Reiz neben einer Spannungszunahme im oberen und vorderen Quadranten des Trommelfells eine Entspannung des unteren Quadranten von oben nach unten hervorruft.



werden kann, so darf man sich doch vielleicht vorstellen, daß die hinsichtlich der sichtbaren Schwingungen und des Verhaltens der einzelnen Trommelfellabschnitte gefundenen Gesetzmäßigkeiten sich auch auf die Schwingungsverhältnisse beim normalen Hören übertragen lassen dürften.

## II. Über die Kommunikation der beiden Paukenhöhlen bei Vögeln.

Wie schon im vorstehenden mitgeteilt wurde, blieben alle Versuche, durch Schallreize reflektorische Zuckungen des Trommelfellmuskels beim Vogel auszulösen, ohne Erfolg. Es lag daher nahe, nach dem Vorgang von Kato<sup>1)</sup> Berührungsreize innerhalb des äußeren Gehörganges in Anwendung zu bringen, um evtl. auf diesem Wege reflektorische Zuckungen des Trommelfellmuskels zu erzielen. Hierbei ergab sich sofort eine Reihe sehr bemerkenswerter Phänomene, die in der Tat zunächst im Sinne eines solchen Vorganges zu sprechen schienen, bis eine genauere Analyse der Erscheinungen als einzige Ursache der in Rede stehenden Phänomene *das Bestehen einer direkten Kommunikation zwischen beiden Paukenhöhlen aufdeckte*. Im folgenden sollen die Versuchsergebnisse in Kürze mitgeteilt werden:

Bei einem Hahn wurde durch Wegschneiden des Gehörganges beiderseits das Trommelfell freigelegt und auf einem ein dünner Papierstreifen angebracht. Wurde nun das andere Trommelfell mit einem Wattebäuschchen oder einem dünnen Stäbchen leicht eingedrückt, so zeigte der Papierstreifen jedesmal eine deutliche Bewegung. Noch auffälliger war das Versuchsergebnis, wenn in der Weise vorgegangen wurde, daß durch einen mit einem Ballon armierten luftdicht in den Gehörgang eingeführten Gummischlauch der auf dem Trommelfell lastende Luftdruck vermehrt oder vermindert wurde. Je nachdem die Luft in den Gehörgang eingetrieben oder angesaugt wurde, bewegte sich der Papierstreifen in dem einen oder anderen Sinne. Um den Vorgang graphisch zu registrieren, wurde der intakte Gehörgang mit einem Wassermanometer verbunden und die Bewegungen des Trommelfells bei Druckänderungen im anderen Gehörgang an den Niveauänderungen der Wassersäule direkt beobachtet bzw. graphisch registriert.

Es zeigte sich, daß dem Einblasen von Luft in den Gehörgang der einen Seite eine Auswärtsbewegung des Trommelfells der anderen Seite und dem Ansaugen der Luft eine Einwärtsbewegung des anderen Trommelfells entsprach. Abb. 13 läßt das Verhalten bei Drucksteigerung erkennen. Dieselben Erscheinungen ließen sich auch bei Tauben, Enten und Gänsen feststellen, jedoch mit dem Unterschiede, daß hier die Ausgiebigkeit der Trommelfellbewegung weitaus geringer war, so zwar, daß letztere nur mittels der im vorstehenden beschriebenen Spiegelmethode deutlich nachgewiesen werden konnte. Bemerkenswert ist noch, daß das Trommelfell sehr rasch aufeinanderfolgenden Druckänderungen im Gehörgang der anderen Seite vollkommen zu folgen vermag (50 mal in der Sekunde).

Die geschilderten Erscheinungen erinnerten zunächst an die Ergebnisse *Katos*, der beim Säuger durch Berühren des Trommelfells bzw.

<sup>1)</sup> Kato, l. c. S. 592.

Anblasen reflektorische Zuckungen der Binnenmuskeln der anderen auslösen konnte. Eigene an Kaninchen ausgeführte Versuche ergaben tatsächlich, daß Drucksteigerung im Gehörgang eine Reflexzuckung an den Binnenmuskeln der anderen Seite auslöste. Daß es sich aber am

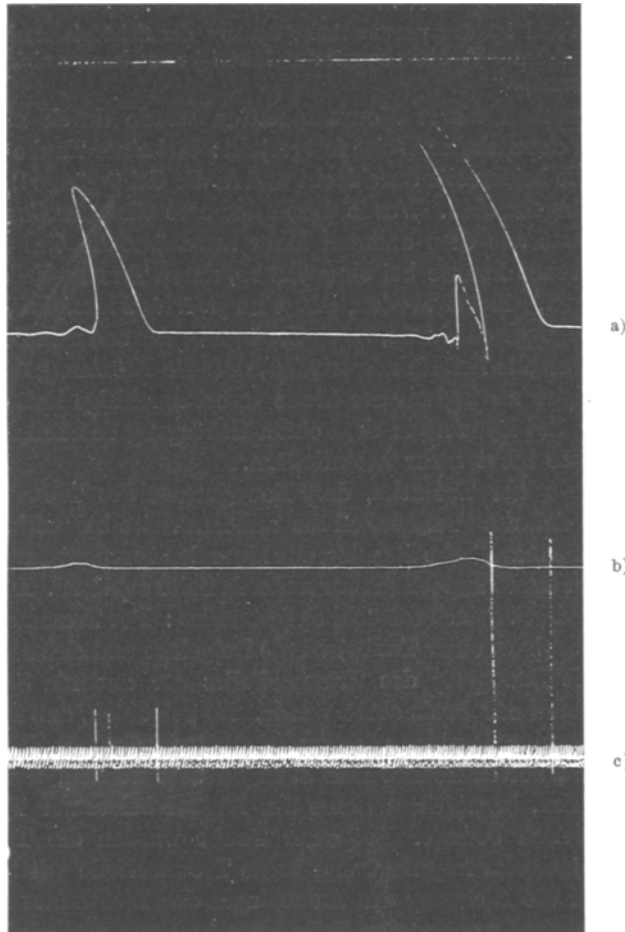


Abb. 18. I. Graphische Registrierung der Bewegungen eines Trommelfells bei Druckänderung im anderen Gehörgang bei einem Hahn. a) Direkte Druckwirkung. b) Reaktive Bewegungen des anderen Trommelfells. c) Zeitschreibung ( $\frac{1}{100}$  Sek.).

Vogelohr bei den beschriebenen Versuchen nicht um einen Reflex handelt, beweist die Tatsache, daß beim toten Tier bzw. am abgeschnittenen Vogelkopf die Versuche das gleiche Ergebnis zeigen. Die Erklärung für die Erscheinung, daß sich die Bewegungen des Trommelfells der einen Seite auf das der anderen übertragen, liegt vielmehr darin, daß beide

Paukenhöhlen miteinander kommunizieren bzw. ein einheitliches geschlossenes mit Luft gefülltes System darstellen, das den Trommelfellen entsprechend durch elastische Membranen abgeschlossen ist. In einer Arbeit aus jüngster Zeit<sup>1)</sup> findet sich folgende auf die Kommunikation hinweisende Angabe:

„Beim Vogel ist das pneumatische System des Schädels stark entwickelt, steht in ausgedehnter Verbindung mit dem Mittelohr und kommuniziert auf beiden Seiten miteinander.“

Das Bestehen dieser Kommunikation wurde durch nachfolgende Versuche in deutlichster Weise festgestellt: Bei einer Taube wurden die Trommelfelle beiderseits durchlocht und in die Gehörgänge 2 Glasröhren luftdicht eingebunden. Wurde durch das eine Glasrohr *Gas* zugeführt, so konnte das aus dem anderen Rohr ausströmende Gas angezündet werden. Ebenso konnte bei einer Taube, deren Trommelfelle perforiert worden waren, gezeigt werden, daß eine *gefärbte Flüssigkeit*, die in das eine Ohr eingegossen wurde, beim Gehörgang der anderen Seite herausfloß. Andererseits ließ sich feststellen, daß die Eröffnung der pneumatischen Räume an irgendeiner Stelle sofort zur Folge hatte, daß Veränderungen des Druckes in dem einen Gehörgang das Trommelfell der anderen Seite nicht mehr beeinflussten.

Angesichts der Tatsache, daß Bewegungen des Trommelfells der einen Seite sich am Trommelfell der anderen Seite bemerkbar machen, muß auch die elektrische Reizung des *Musculus tympani* der einen Seite Bewegungen des Trommelfells der anderen Seite auslösen. Dies ließ sich durch folgenden Versuch tatsächlich feststellen: Der Trommelfellmuskel eines Hahnes (bzw. einer Taube) wurde freigelegt und elektrisch gereizt, während die Bewegung des Trommelfelles der anderen Seite mittels der Spiegelmethode beobachtet wurde. Es zeigt sich, daß Reizung des Muskels stets eine Bewegung des Trommelfells der anderen Seite auslöste.

Dieses Verhalten konnte nun dazu benutzt werden, um die Frage zu entscheiden, in welchem Sinne der Muskel bei seiner Kontraktion das Trommelfell bewegt. Bei einer Taube wurden die Trommelfellmuskeln beiderseits freigelegt und beide Trommelfelle mit Spiegelchen armiert und die Richtung des Ausschlages des Lichtbildes sowohl auf der Reiz- wie auf der anderen Seite notiert. Dann wurde abwechselnd Luft in den Gehörgangrest eingeblasen bzw. aus demselben angesaugt und wieder der Gang des Lichtbildes beobachtet. Dabei zeigte es sich, daß das Ansaugen des Trommelfells in seiner Wirkung identisch ist mit der elektrischen Reizung des betreffenden Muskels, d. h. daß der Muskel bei einer Kontraktion das Trommelfell nach außen vordrängt.

<sup>1)</sup> *A. G. Pohlmann*, The problem of middle ear mechanics. *Ann. of otol., rhinol. a. laryngol.* **31**, Nr. 1, S. 1—45, Zit. nach Jahresbericht d. ges. Physiol. **15**, 527. 1922.

Schließlich konnte die Frage beantwortet werden, ob der Muskel auf die Spannungsverhältnisse des Trommelfells Einfluß nimmt. Es zeigte sich, daß nach Durchschneidung des *Musculus tympani* der einen Seite das betreffende Trommelfell bei Druckänderungen im Gehörgang der anderen Seite größere Exkursionen machte als bei intaktem Muskel.

**Gehörprüfungen beim Vogel.**

Während von den verschiedenen Vogelarten einige im allgemeinen auf Geräusche in leicht erkennbarer Weise (Körperzuckungen, Flügel-schlag, Fluchtversuch usw.), andere, z. B. Tauben, sehr schwer oder gar nicht reagieren, so lassen sich derartige Reaktionen bei Einwirkung von Tönen überhaupt nicht feststellen. Da es nun bei den später zu beschreibenden Versuchen gerade darauf ankam, eventuelle Änderungen in der Wirkung von Tönen auf das Gehörorgan festzustellen, so erschien es erwünscht, über eine Methode zu verfügen, durch welche sich die Ton-perzeption in untrüglicher Weise erkennen ließ. Als solche erwies sich das Verfahren, die Tiere durch Rückenlage in sogenannte Hypnose zu versetzen und die Wirkung von Tönen zu beobachten; dabei zeigte sich, daß derart unbeweglich liegende Tiere nicht nur, wie bekannt, durch Geräusche, sondern durch bestimmte Töne zu erwecken sind. Aus der Tab. II ist zu ersehen, daß alle untersuchten Vogelarten — Taube, Kanarienvogel, Sperling — auf Töne eines bestimmten Tonbereiches e<sup>2</sup> bis ungefähr a<sup>3</sup> der *Edelmanschen* Pfeife reagierten.

*Tabelle II.*

Ton- höhe	Tauben										Kanarien- vögel		Sperlinge			
	Nr. 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	1	2	3	4
a <sup>4</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
g <sup>4</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
f <sup>4</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
e <sup>4</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
d <sup>4</sup>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
c <sup>4</sup>	—	—	—	—	—	—	±	—	—	—	—	—	—	—	—	—
h <sup>3</sup>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
a <sup>3</sup>	+	+	+	—	+	+	+	—	+	±	+	+	+	+	+	+
g <sup>3</sup>	+	+	+	—	+	+	+	—	+	±	+	+	+	+	+	+
f <sup>3</sup>	+	+	+	—	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+
e <sup>3</sup>	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
d <sup>3</sup>	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
c <sup>3</sup>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
h <sup>2</sup>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
a <sup>2</sup>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
g <sup>2</sup>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
f <sup>2</sup>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
e <sup>2</sup>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Bei unter normalen Bedingungen gehaltenen Tieren waren Töne von  $a^3$ — $a^4$  und höher unwirksam. Innerhalb des wirksamen Tonerreiches erwiesen sich schon verhältnismäßig geringe Intensitäten wirksam. Bei Tieren, die unter abnormen Bedingungen gehalten wurden, z. B. durch mehrere Stunden täglich unter einer Glasglocke sich befanden, kann es geschehen, daß die oben als unwirksam bezeichneten Töne die Vögel aus ihrer Hypnose aufzuwecken imstande sind.

Auf diese Erscheinung wurde dadurch die Aufmerksamkeit gelenkt, daß gelegentlich von Versuchen, bei denen eine Taube täglich mehrere Stunden in einer Glasglocke von ca. 18 cm Durchmesser und 16 cm Höhe, in der sie eben Platz hatte, der Einwirkung eines bestimmten Tones ausgesetzt war, nach einer Reihe von Tagen (am 11. Tag) auch die höheren Töne sich als wirksam erwiesen. Als nun zur Kontrolle ein zweites Tier in der gleichen Weise ohne Toneinwirkung in der Glasglocke ebenso lange belassen wurde, zeigte sich auch bei dieser Taube nach der gleichen Zeit dasselbe Phänomen der Wirksamkeit der höheren Töne. (Siehe Tab. III.) Bemerkenswert ist, daß die Empfindlichkeit gegen die hohen Töne ( $h^3$ — $a^4$ ) auch nach Rückversetzung unter normale äußere Verhältnisse noch mehrere Wochen lang anhielt. Allerdings war nicht bei allen untersuchten Tieren dieses Verhalten gegenüber den höheren Tönen immer so ausgesprochen.

Tabelle III.

Tonhöhe	Versuchstage													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
$a^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
$g^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
$f^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
$e^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
$d^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
$c^4$	—	±	—	—	—	—	—	±	±	—	+	+	+	+
$h^3$	—	±	±	±	±	±	—	±	±	±	+	+	+	+
$a^3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$g^3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$f^3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$e^3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$d^3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$c^3$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$h^2$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$a^2$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$g^2$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$f^2$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$e^2$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Stunden in der Glasglocke	7	6	7	7	7	7	7	7	7	2 $\frac{1}{2}$	7	—	—	—

**Schädigungsversuchs der Taubenschnecke durch akustische Reize.**

Für das Gehörorgan der Säugetiere wurde durch zahlreiche Beobachter festgestellt, daß nach lange andauernder Einwirkung von intensiven Schallreizen Veränderungen im Cortischen Organ histologisch nachweisbar sind. Überdies zeigte *Kato*<sup>1)</sup>, daß derartig behandelte Tiere (Katze, Kaninchen) eine deutliche Funktionsstörung aufwiesen, indem sowohl der Tensor- wie der Stapediusreflex auf Schallreize ausblieb. Analoge Schädigungsversuche wurden auch bei den übrigen Wirbeltierklassen durchgeführt, zum Teil, wie bei den Fischen, um aus einer eventuell histologisch nachweisbaren Veränderung des nervösen Endapparates auf die Hörfähigkeit der betreffenden Tiere zu schließen<sup>2)</sup>. Über mikroskopische Untersuchung des Labyrinths von Vögeln, die intensiver Schalleinwirkung ausgesetzt waren, berichtet *Grünberg*<sup>3)</sup>. Unter 12 Tauben, welche durch 7—14 Tagen täglich mehrmals mit intensiven Tönen gereizt wurden, fanden sich bei 3 Tieren degenerative Atrophie der Zellen der Papilla acustica. Die Degeneration betrug ungefähr  $\frac{1}{4}$  und mehr der Gesamtlänge des Ductus cochlearis. Analoge Versuche am Gehörorgan von verschiedenen Vögeln (Tauben, Papageien und Staren) wurden von *Satoh*<sup>4)</sup> durchgeführt. Die Toneinwirkung dauerte 10—50 Tage. Das Ergebnis war in Hinsicht auf die histologischen Befunde durchaus negativ.

Nun hat *Kato*<sup>5)</sup> seine oben erwähnten Versuche an Säugetieren dahin ausgedehnt, daß er festzustellen suchte, welchen Effekt die Ausschaltung der beiden Binnenmuskeln auf die Schädigung des Gehörorgans durch Schallreizung zur Folge hat. Es zeigte sich, daß die Durchschneidung des einen Muskels schon, viel mehr jedoch noch die Durchschneidung der beiden Muskeln die Schädigungszeit abkürzt. Eine histologische Untersuchung der Schnecken der taubgemachten Tiere wurde seitens *Katos* nicht durchgeführt.

Angesichts dieser Tatsachen lag es nahe, die Untersuchung am Gehörorgan der Vögel (Taube) nach folgenden Richtungen durchzuführen: 1. ob eine Schädigung des Gehöres durch Töne bestimmter Höhe und Intensität bei längerer Einwirkung eintritt, 2. ob sich die Ausschaltung des *M. tympani* bei diesen Versuchen in irgendeiner Weise bemerkbar macht, woraus sich Schlüsse auf die eventuelle Funktion dieses Muskels ergeben würden.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß das betreffende Tier zunächst in der vorstehend beschriebenen Weise auf seine Fähigkeit, einen bestimm-

<sup>1)</sup> *Kato*, l. c.

<sup>2)</sup> *K. Grünberg*, Schallreizversuch am Labyrinth von Amphibien. Zeitschr. f. Ohrenheilk. **81**, H. 3. 1921.

<sup>3)</sup> *K. Grünberg*, Zeitschr. f. Ohrenheilk. **62**. 1912.

<sup>4)</sup> *Satoh*, Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonation. Basel 1917.

<sup>5)</sup> *Kato*, l. c.

ten Ton zu perzipieren, geprüft wurde. Dann wurde die Taube in eine Glasglocke gebracht, in der sie durch eine Reihe von Tagen täglich durch 6 Stunden, im ganzen ungefähr 60—70 Stunden, der Einwirkung des Tones  $a^4$  der *Edelmanschen* Pfeife, die durch ein elektrisch betriebenes Gebläse zum Tönen gebracht wurde, ausgesetzt war. Die Hörfunktion des Tieres wurde während der ganzen Dauer des Versuches täglich kontrolliert.

Eine Woche nach Abschluß der Toneinwirkung wurde das Tier getötet und das Gehörorgan der histologischen Untersuchung zugeführt.

Zu diesem Zwecke wurde das narkotisierte Tier von der Aorta aus zuerst mit physiologischer Kochsalzlösung und dann mit *Müllerscher* Flüssigkeit durchspült. Bei rascher Durchführung des Verfahrens konnte von der Verwendung des für den gleichen Zweck von *Sato* verwendeten Hirudins abgesehen werden. Nach dieser sogenannten vitalen Injektion wurde das ausgeschnittene Gehörorgan in Müller-Formol-Eisessiglösung gebracht, die anfangs täglich, später jeden 2. Tag gewechselt wurde. Nach 3 Wochen wurde das Präparat ausgewässert und nach Übertragung in steigenden Alkohol schließlich in Celloidin eingebettet und in Salpetersäure-Formollösung entkalkt. Das Präparat wurde in Serienschnitte zerlegt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. In der gleichen Weise wurden zur Kontrolle die Gehörorgane einer Reihe normaler Tauben behandelt und mikroskopisch untersucht.

Die nachstehende Tabelle enthält das Ergebnis der Hörprüfung vor und nach der Schalleinwirkung bei Tauben, sowohl bei erhaltenem als bei abgetragenem M. tympani.

Tabelle IV.

Tauben Nr.	Toneinwirkung		Hörprüfung		Operation
	pro Tag	im ganzen	vor d. Versuch	nach d. Versuch	
2	6,0 St.	60 St.	$e^2$ bis $a^3 +$	$e^2$ bis $a^4 +$	} nichts
3	6,5 St.	71 St.	$e^2$ bis $a^3 +$	$e^2$ bis $c^4 +$	
8	5,7 St.	63 St.	$e^2$ bis $a^3 +$	$e^2$ bis $c^4 +$	} M. tympani beiderseits weggeschnitten
9	6,7 St.	61 St.	$e^2$ bis $c^4 +$	$e^2$ bis $a^3 +$	

Wie man sieht, hat trotz einer mehr als 60 stündigen Einwirkung eines intensiven Tones das Hörvermögen keine Einbuße erlitten, im Gegenteil, die Tiere zeigten das oben bereits erwähnte Phänomen, daß sie auf Töne reagierten, die vor dem Beginn des Versuches unwirksam waren. Ein Verhalten, das wie bereits erwähnt, nicht mit der Toneinwirkung, sondern offenbar mit den besonderen Versuchsbedingungen zusammenhängt. An diesem Versuchsergebnisse änderte die Ausschaltung des M. tympani beiderseits nichts, da auch derartig operierte Tiere keine Abnahme der Hörfunktion erkennen ließen. Daraus geht also hervor, daß dem M. tympani des Vogels im Gegensatz zu den Binnenmuskeln der Säuger keine Schutzfunktion zukommen kann.

In voller Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Hörprüfung stehen die Resultate der mikroskopischen Untersuchung der Schnecken der zum Versuch verwendeten Tiere. *Im Vergleich mit Kontrollpräparaten von normalen Tauben waren an den Elementen des Cortischen Organs keine Veränderungen zu konstatieren*, die als Schädigungseffekte aufzufassen gewesen wären.

### Zusammenfassung.

1. Der *Musculus tympani* der Vögel reagiert im Gegensatz zu den Binnenmuskeln der Säuger bei Schalleinwirkung nicht mit einer Verkürzung, sondern hat die Aufgabe, nach Art eines Tonusmuskels einen bestimmten Spannungszustand des Trommelfells zu erhalten.

2. Das Trommelfell zeigt bei allen untersuchten Tieren (Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger) deutliche Mitschwingungserscheinungen auf verschiedene Töne (untersucht wurden solche von  $e^2$ — $c^5$ ), ebenso wie Geräusche, wobei besonders bemerkenswert ist, daß fast bei allen die größten Exkursionen in den Tonbereich von  $a^3$ — $a^4$  fallen.

3. Die für die Taube genauer durchgeführte Analyse der Schwingungsvorgänge des Trommelfelles ergibt, daß nicht nur verschiedene Stellen desselben bei ein und demselben Ton, sondern auch ein und dieselbe Stelle bei verschieden hohen Tönen verschieden schwingt.

4. Das Trommelfell der Taube schwingt nach dem Tode, sowie in tiefer Narkose und nach Durchschneidung des *Musculus tympani* mit Tönen einer bestimmten Tiefe nicht mehr mit, mit denen es früher Mitschwingungen gezeigt hat.

5. Stellen des Trommelfelles, die durch geringe Exkursionen ihrer Schwingungen auffallen, sind beim Vogel die Ansatzstelle der *Columella*, beim Säuger jene des kurzen Fortsatzes, welche letztere nach dem Tode wieder deutliche Schwingungserscheinungen zeigt.

6. Die beiden Paukenhöhlen stehen bei den Vögeln durch die pneumatischen Räume des Schädels miteinander in Kommunikation. Diese Kommunikation bewirkt, daß Bewegungen am Trommelfell der einen Seite auf jenes der andern Seite übertragen werden. Abtragen des *Musculus tympani* hat zur Folge, daß die Exkursionsfähigkeit des Trommelfells der betreffenden Seite zunimmt.

7. Durch gewisse Töne bestimmter Höhe lassen sich Tauben aus der sogenannten Hypnose erwecken.

8. Durch lang andauernde Einwirkung von Tönen läßt sich eine Schädigung des Gehörs bei Tauben nicht nachweisen. Die Wirksamkeit der betreffenden Töne hinsichtlich des Erweckens aus der Hypnose dieser Tiere bleibt unverändert. Die mikroskopische Untersuchung zeigt keine Veränderung der Elemente des Sinnesapparates, auch dann nicht, wenn beide *Musculi tympani* abgetragen werden.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Professor *Kreidl* für die Anregung und liebenswürdige Leitung meinen besten Dank auszusprechen.