7. Über ein
*von Max Wien geäußertes Bedenken gegen
 die Helmholtzsche Resonanztheorie des Hörens;
 von Otto Fischer.*

In seinem Beitrag zur Festschrift für Adolph Wüllner¹⁾, der mir leider erst in diesem Jahre zu Gesicht gekommen ist, beschäftigt sich Max Wien mit einem Einwand gegen die Helmholtzsche Resonanztheorie des Hörens, welcher zunächst durchaus nicht von der Hand zu weisen ist und geeignet zu sein scheint, der Helmholtzschen Theorie den physikalischen Boden zu entziehen. Da nun nach M. Wien diese Theorie als eine der fruchtbarsten und glänzendsten Anwendungen der Physik angesehen werden muß, so darf in der Tat ein berechtigtes Bedenken gegen dieselbe nicht ohne Widerlegung bleiben, wenn man nicht überhaupt darauf verzichten will, den Vorgang des Hörens und insbesondere der Klanganalyse physikalisch zu erklären. Ich werde daher im folgenden versuchen, das Wiensche Bedenken zu zerstreuen und damit das scheinbar verloren gegangene Gebiet der Physik zu erhalten.

Um den Wienschen Einwand und seine Widerlegung verstehen zu können, muß man darüber genau orientiert sein, durch welche Vorgänge im inneren Ohr nach Helmholtz eine Analyse des Klanges ermöglicht werden soll. Ich werde daher unter Berücksichtigung der histologischen Befunde über den Bau des akustischen Endapparates innerhalb des knöchernen Labyrinthes zunächst noch einmal die Helmholtzsche Theorie mit einigen mir notwendig erscheinenden, für den Fachmann leicht erkennbaren kleinen Ergänzungen in ihren wesentlichsten Punkten skizzieren, soweit ihre Kenntnis zum Verständnis der späteren Auseinandersetzungen erforderlich ist. Die gröberen anatomischen Verhältnisse innerhalb des Gehörorgans dürfen dabei wohl als bekannt vorausgesetzt werden.

1) M. Wien, Wüllner-Festschrift. Leipzig, B. G. Teubner, 1905.

Es sprechen sowohl physikalische als physiologische und schließlich auch rein anatomische Gründe dafür, daß das Organ für die Analyse des Klanges und für die Umsetzung der mechanischen Schwingungen in Nervenerrregung nur in dem innerhalb der knöchernen Schnecke gelagerten häutigen Schneckengang (Ductus cochlearis) gefunden werden kann.

Die in den äußeren Gehörgang eingedrungenen Schallwellen versetzen das Trommelfell in stehende Schwingungen, welche durch Vermittelung von Hammer und Amboß auf den Steigbügel übertragen werden. Der Steigbügel verschließt nun mit seiner Basis die als ovales Fenster (Fenestra vestibuli) bezeichnete Eingangspforte zu den innerhalb des Felsenbeines befindlichen Höhlungen des sogenannten knöchernen Labyrinthes. Die Steigbügelbasis füllt aber das ovale Fenster nicht vollkommen aus; es bleibt noch ein schmaler ringförmiger Spalt übrig, der von den Fasern eines vom Außenrande der Steigbügelbasis nach dem Innenrande des ovalen Fensters sich erstreckenden Bandes (Ligamentum annulare baseos stapedis) überbrückt wird. Durch diese Einrichtung ist es dem Steigbügel ermöglicht, innerhalb enger Grenzen kleine Bewegungen auszuführen, durch welche seine Basis entweder etwas gegen das Labyrinth oder gegen die Paukenhöhle verschoben wird. Wenn auch, wie die genauere Struktur des genannten Bandes lehrt, diese Verschiebungen der Steigbügelbasis zum Teil aus Drehungen um einen an ihrem hinteren unteren Rande gelegenen Punkt bestehen müssen, so lassen sich dieselben in ihrer Wirkung auf die Labyrinthflüssigkeit doch mit den Bewegungen eines eine Flüssigkeitsmenge in einem Zylinder abschließenden Kolbens vergleichen. Eine Einwärts- oder Auswärtsbewegung des Steigbügels wird die Flüssigkeit, welche die Höhlungen des knöchernen Labyrinthes erfüllt, im einen oder anderen Sinne verschieben müssen. Dies ist natürlich nur möglich, wenn der inkompressiblen Flüssigkeit Gelegenheit gegeben ist, an einer anderen Stelle der Labyrinthwandung gegen die Paukenhöhle in ausreichender Weise vorzudringen, oder sich von ihr zurückzuziehen. Diese Möglichkeit liegt vor an der zweiten Öffnung zwischen der Labyrinthhöhlung und der Paukenhöhle, welche infolge ihrer mehr kreisförmigen Gestalt das runde Fenster (Fenestra cochleae) genannt wird.

Dieses zweite Fenster ist durch eine dünne, als Nebentrommelfell (*Membrana tympani secundaria*) bezeichnete, bindegewebige Haut verschlossen. Versuche von Mach haben nun in der Tat gezeigt, daß die Membran des runden Fensters jedesmal beim Eindringen der Steigbügelbasis in das Labyrinth genügend weit gegen die Paukenhöhle vorgewölbt wird, um der Labyrinthflüssigkeit das nötige Ausweichen zu gestatten, und daß sie mit dem Zurückgehen des Steigbügels auch wieder ihre Wölbung verliert bzw. sich gegen das Labyrinth einwärts wölbt. Daraus geht aber hervor, daß die Labyrinthflüssigkeit, sobald Schallwellen in das Ohr eindringen, durch den Steigbügel in periodische Verschiebungen versetzt werden muß, welche den Schwingungen des Steigbügels, und infolgedessen auch den Schallschwingungen selbst, entsprechen.

Es fragt sich nun, ob die ganze im knöchernen Labyrinth eingeschlossene Flüssigkeit an diesen Schwingungen teilnimmt.

Hätte das Labyrinth die Form einer einzigen zylindrischen Röhre, an deren beiden Enden sich das ovale und das runde Fenster befänden, so würde natürlich bei jedem Eindringen des Steigbügels in das ovale Fenster die ganze Flüssigkeitssäule nach dem runden Fenster hin verschoben werden und dadurch die Hervorwölbung des Nebentrommelfelles verursachen. In Wirklichkeit sind aber die Höhlungen des knöchernen Labyrinths sehr verzweigt. Hinter dem ovalen Fenster befindet sich zunächst ein etwa ellipsoidartig gestalteter Raum, der Vorhof (*Vestibulum*). Von diesem gehen verschiedene Kanäle ab, die drei Bogengänge und der Schneckenkanal.

Jeder der drei Bogengänge stellt einen annähernd kreisförmig gebogenen Seitenkanal des Vorhofes dar, so daß Anfang und Ende desselben an zwei räumlich nicht weit voneinander abliegenden Stellen in den Vorhof einmünden. Wenn nun die Steigbügelbasis gegen das Labyrinth vordringt, so soll dadurch die in einem Bogengang befindliche Flüssigkeit an beiden Einmündungsstellen vom Vorhof aus in den Bogengang mit gleicher Stärke eingedrückt werden; dieselbe kann daher weder in der einen noch in der anderen Richtung innerhalb des Bogenganges dem Drucke nachgeben und wird infolgedessen in Ruhe verharren. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß das eine Ende eines jeden Bogenganges gleich hinter der Einmündungs-

stelle auf einer kurzen Strecke erweitert erscheint. Es ist demnach ausgeschlossen, daß die in den drei Bogengängen eingeschlossenen Flüssigkeitssäulen sich an Schwingungen der übrigen Labyrinthflüssigkeit in ihrer ganzen Ausdehnung beteiligen. Die Form des als „Ampulle“ bezeichneten erweiterten Endes eines Bogenganges, nämlich eine weite Höhlung mit zwei engeren Öffnungen, scheint vielmehr nach Helmholtz zur Hervorbringung eines abgetrennten mittleren Flüssigkeitsstrahles geeignet zu sein, der sich teilweise seitlich in Wirbel auflöst.

Da das ovale und das runde Fenster sich im Vorhof nicht gegenüber stehen, sondern sehr nahe nebeneinander liegen, so ist vorauszusehen, daß auch die nur im Vorhof gelagerte Flüssigkeit nicht in ihrer ganzen Ausdehnung die hin- und hergehenden Bewegungen des Steigbügels und des Nebentrommelfelles mitmachen wird, sondern daß die letzteren im wesentlichen auf ein kleines Gebiet in der Nähe der beiden Fenster beschränkt bleiben.

Für die im Schneckenkanal eingeschlossene Flüssigkeitssäule würde das gleiche gelten, wenn der spiralig verlaufende Kanal nicht in seiner ganzen Längsausdehnung durch eine quer durch ihn hindurchziehende Scheidewand in zwei nebeneinander laufende Kanäle, die beiden Skalen, getrennt erschiene. Fig. 1, welche einen Querschnitt des Schneckenkanals in seiner unteren Windung darstellt, läßt diese Trennung deutlich erkennen. Die Scheidewand ist zum Teil knöchern, zum Teil membranös. Der knöcherne Teil wird durch eine in das Lumen des Kanals weit hineinragende feine Knochenplatte, die *Lamina spiralis ossea* gebildet; an den freien Rand derselben heftet sich als Fortsetzung eine faserige Bindegewebsplatte, die *Membrana basilaris*, an, welche bis zu der gegenüberliegenden Seite der Innenwand des Schneckenkanals hinüberzieht und daselbst an einem leistenartigen Vorsprung des Periosts, dem *Ligamentum spirale*, befestigt ist. Die Scheidewand zieht sich von der Basis bis zur Spitze der Schnecke quer durch das Lumen des Kanals hindurch und läßt nur an der äußersten Spitze ein kleines Loch, das sogenannte *Helicotrema*, frei, so daß allein an dieser Stelle die beiden Skalen miteinander kommunizieren. An der Basis der

Schnecke mündet die eine Skala in den Vorhof ein; sie führt daher den Namen Vorhofstreppe oder *Scala vestibuli* (vgl. Fig. 1). Die andere Skala, Paukentreppe oder *Scala tympani* genannt, würde durch das runde Fenster mit der Paukenhöhle in Ver-

Fig. 1. Durchschnitt der unteren Schneckenwindung (nach Henle).

bindung stehen, wenn dieses Fenster nicht durch das Nebentrommelfell verschlossen wäre; mit dem Vorhof steht sie dagegen in keiner direkten Verbindung.

Man kann sich leicht mit Hilfe eines Gummischlauches in allerdings ganz roh schematischer Weise eine anschauliche Vorstellung von der Teilung des Schneckenkanals in die beiden Skalen und der Beziehung der letzteren zu den beiden Fenstern verschaffen. Man braucht zu dem Zwecke nur einen langen Schlauch in der Mitte umzubiegen und die beiden Hälften derart nebeneinander zu legen, daß sie sich in ihrer ganzen Ausdehnung berühren, so wie es Fig. 2 andeutet. Denkt man sich dann die beiden Hälften an ihren Berührungsflächen zusammengeleimt, und dabei die letzteren durch stärkeres Aneinanderdrücken möglichst verbreitert, so kann man die eine Hälfte des Schlauches als Vorhofstreppe, die andere als Paukentreppe auffassen, sofern man das eine Ende des Schlauches durch die Basis des Steigbügels und das andere durch das Nebentrommelfell verschlossen denkt. Um auch der Schnecken-

form des Kanals Rechnung zu tragen, brauchte man schließlich nur noch den ganzen Doppelschlauch spiralig um irgend eine kegelförmige Achse aufzuwinden. Allerdings würde bei diesem Schema noch nicht dem Umstande Rechnung getragen sein, daß sich die Vorhofstreppe direkt in den Vorhof fortsetzt. Um auch dies noch anzudeuten, hätte man nur am Ende der-

Fig. 2.

selben neben dem ovalen Fenster seitlich einen Hohlraum anzubringen, wie es in Fig. 2 durch die punktierte Linie schematisch angedeutet ist.

Während die Flüssigkeitssäulen in den Bogengängen überhaupt nicht, und die Flüssigkeit im Vorhof nur zum Teil durch die Schwingungen des Steigbügels in entsprechende Verschiebungen versetzt werden konnten, ist aus der Gliederung der Schnecke ersichtlich, daß die in den beiden Skalen eingeschlossene Flüssigkeitssäule sehr wohl die Schwingungen des Steigbügels aufnehmen kann. Es folgt daher schon aus diesen rein physikalischen Gründen, daß der Apparat für die Analyse des Klanges und für die Umwandlung der mechanischen Schwingungen in Nervenenergie nur in der Schnecke gesucht werden kann. Die in den Ampullen der Bogengänge anzutreffenden und auch die im Vorhof auf zwei Flecke (*Maculae acusticae*) verteilten Nervenzellen können daher nicht der Wahrnehmung musikalischer Töne, sondern nach Helmholtz höchstens der Wahrnehmung von Geräuschen dienen, sofern man überhaupt besondere Endorgane für die Geräuschempfindung annehmen will. Für die Klangempfindung kann dagegen nur das im häutigen Schneckengang (*Ductus cochlearis*) eingeschlossene Cortische Organ (*Organon spirale*) mit seinen Nervenzellen in Frage kommen.

Es ist nun aber weiter auch aus rein physiologischen Gründen

höchst unwahrscheinlich, daß die Nervenausbreitungen in den Ampullen der Bogengänge und in den zwei häutigen Säckchen (Utriculus und Sacculus) innerhalb des Vorhofs der Analyse regelmäßiger Schallwellen dienen; denn es hat sich für dieselben bekanntlich noch eine ganz andere physiologische Funktion experimentell nachweisen lassen. Man ist nach Versuchen von Flourens, Goltz, Mach, Breuer, Delage, Ewald u. a. heute fast allgemein der Ansicht, daß sie ein Organ für die Wahrnehmung der Kopfstellung im Raume sowie der Kopfbewegung, und damit mittelbar auch für die Orientierung des ganzen Körpers im Raume darstellen.

Für die Ansicht, daß ihre Funktion auf einem ganz anderen Gebiete als dem des Hörens liegt, sprechen schließlich auch rein anatomische Gründe, die sich auf den weiteren Verlauf der Nerven beziehen, welche die verschiedenen Teile des Labyrinths versorgen. Der in der Anatomie als Nervus acusticus bezeichnete achte Gehirnnerv besteht aus zwei Teilen, dem Vorhofsnerv (Nervus vestibularis) und dem Schneckenerv (Nervus cochlearis). Der Vorhofsnerv versorgt die Ampullen der Bogengänge, die Macula acustica utriculi und die Macula acustica sacculi, welche beide in je einem häutigen Säckchen (Utriculus und Sacculus) innerhalb des Vorhofs liegen. Der Schneckenerv allein endigt dagegen in der Schnecke. Die Verfolgung des zentralen Verlaufs des Vorhofsnerven hat nun das Resultat ergeben, daß derselbe sich schließlich über eine ausgedehnte Zellsäule im Hirnstamm verzweigt, von welcher zahlreiche Nervenfasern nach dem Vorderstrang derselben Seite und dem Seitenstrang der Gegenseite im Rückenmark hinuntergehen und den gesamten Querschnitt grauer Substanz des Rückenmarks beeinflussen; dagegen hat eine Verbindung mit dem Großhirn für den Vorhofsnerv nicht nachgewiesen werden können. Andererseits ziehen die Fasern des Schneckenerven schließlich nach dem Großhirn und zwar nach einem im Gebiet der oberen Schläfenwindung und vor allen Dingen der Querwindungen am Boden der Fissura Sylvii liegenden Rindenbezirk, den man infolgedessen als die Hörsphäre aufzufassen hat. —

Betrachtet man nun die Schwingungsvorgänge im Schneckenkanal genauer, so wird man zu folgendem Resultat geführt.

Wäre die Trennung zwischen den beiden Skalen durchweg knöchern, indem die *Lamina spiralis ossea* sich durch das ganze Lumen des Schneckenkanals bis zur gegenüberliegenden Wand erstreckte, so müßte die ganze in den beiden Skalen gelagerte Flüssigkeitssäule hin- und herschwingen wie in jeder aus starrem Material gebildeten Röhre, die etwa durch zwei Membranen an ihren Enden verschlossen ist; insbesondere würde die Schwingung durch das *Helicotrema* (vgl. Fig. 2) hindurchgehen. Wäre dagegen die Trennung des Schneckenkanals in die beiden Skalen überhaupt nicht vorhanden, so würden sich ähnliche Verhältnisse wie im Vorhof bzw. in den Bogengängen herausstellen. Es würde infolge der großen Nähe der beiden Fenster nur die um dieselben herumgelagerte Flüssigkeitsmenge regelmäßige Schwingungen ausführen können; dagegen würde die tiefer im Schneckenkanal eingelagerte Flüssigkeitssäule sich überhaupt nicht an den Schwingungen beteiligen und höchstens in unregelmäßige Wirbelbewegungen versetzt werden. Bei einer nachgiebigen und elastischen häufigen Trennungsfläche der beiden Skalen, wie sie im menschlichen Ohre in der *Membrana basilaris*¹⁾ vorhanden ist, wird dagegen weder das eine noch das andere eintreten. Es wird vielmehr die Schwingung längs der ganzen Scheidewand von der *Scala vestibuli* aus auf die *Scala tympani* übertragen werden, indem beim Einwärtsdringen des Steigbügels in das ovale Fenster infolge des Überdruckes in der *Scala vestibuli* die membranöse Scheidewand gegen die *Scala tympani*, bei der Rückwärtsbewegung des Steigbügels dagegen gegen die *Scala vestibuli* hingedrängt wird. Dabei wird das dem Vorhof am nächsten liegende Ende der *Membrana basilaris* in der Schneckenbasis immer unter stärkerem Druck stehen müssen als das andere Ende derselben in der Schneckenkuppel.

1) Die *Membrana vestibuli*, welche den *Ductus cochlearis* in Fig. 1 nach oben abschließt, kann infolge ihrer geringen Dicke und vollständigen Spannungslosigkeit keinen bestimmenden Einfluß auf die Art der Schwingung ausüben. Es wird die Art der Schwingung der Labyrinthflüssigkeit daher auch nicht durch den Umstand beeinträchtigt, daß innerhalb des *Ductus cochlearis* die Flüssigkeit (*Endolymphe*) etwas andere chemische Zusammensetzung besitzt und etwas dickflüssiger ist als die in den Skalen gelagerte Flüssigkeit (*Perilymphe*).

Wie groß dieser Druckunterschied ist, das hängt natürlich ganz von der Spannung der membranösen Scheidewand ab. Bei sehr starker Spannung der letzteren würde der Unterschied gering sein, indem dann die membranöse Scheidewand annähernd wie eine durchweg knöcherne Trennungsfläche wirkte und gar kein merkliches Ausweichen gestattete. Bei sehr geringer Spannung würde dagegen der Druckunterschied sehr groß sein; es würde dann überhaupt nur ein kleiner Teil der Membran in der Schneckenbasis gedrückt und hin- und herbewegt werden.

Da die *Membrana basilaris*, wie sich nachweisen läßt, in radiärer Richtung verhältnismäßig stark gespannt ist, aber doch immerhin ein Ausweichen nach der einen oder anderen Seite ausführen kann, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß das alleräußerste Ende der Membran an der Schneckenkuppel und die im *Helicotrema* und in der Nähe desselben befindliche Flüssigkeit bei normalen Schwingungen überhaupt nicht mitbewegt wird. Dafür scheint auch der Umstand zu sprechen, daß an dem Kuppelende des *Ductus cochlearis* kein Cortisches Organ mehr anzutreffen ist.

Es wäre demnach eine Verbindung der beiden Skalen durch das Schneckenloch unter normalen Verhältnissen gar nicht nötig. Wenn dagegen die Steigbügelbasis unverhältnismäßig tief in das ovale Fenster eindringt, und damit momentan die Flüssigkeit in der *Scala vestibuli* unter abnorm hohen Druck gebracht wird, so findet die letztere einen Ausweg durch das Schneckenloch, nachdem die membranöse Scheidewand soweit wie möglich gegen die *Scala tympani* hingedrängt worden ist.

Demnach wäre das Schneckenloch als eine Schutzvorrichtung für die *Membrana basilaris* und das Cortische Organ aufzufassen, welche diese Teile bei abnorm hohem Drucke vor dem Zerreißen bewahrt. Derartige Schutzvorrichtungen für das überaus zarte Cortische Organ sind noch mehrere im Gehörorgan anzutreffen, so z. B. in dem trichterförmigen Bau des Trommelfelles, den Bändern, welche die Drehungen des Hammers begrenzen, der Gelenkverbindung zwischen Hammer und Amboß mit ihren Sperrzähnen, dem am Köpfchen des Steigbügels angreifenden *Musculus stapedius* usw.

Da die Membrana basilaris sich nach der Schneckenkuppel zu immer mehr verbreitert, so nimmt man an, daß die in der Nähe der Kuppel befindlichen Nervenzellen der Wahrnehmung der tiefsten Töne dienen, und daß die Nervenzellen durch immer höhere Töne gereizt werden, je weiter sie von der Kuppel innerhalb der Schnecke entfernt liegen. Da nun nach dem obigen die Schwingungen des Steigbügels mit um so geringerer Amplitude auf die Basilarmembran übertragen werden können, je näher dieselbe der Schneckenkuppel liegt, so findet die Tatsache ihre physikalische Erklärung, daß nach Stumpf „höhere Töne und Geräusche (soweit diese eine bestimmte Höhe besitzen) bei gleicher Reizstärke als stärker gegenüber tieferen beurteilt werden“. Es verliert hierdurch auch ein anderes schon früher von M. Wien geäußertes Bedenken¹⁾ an Berechtigung, „daß das starke Anwachsen der Empfindlichkeit des Ohres mit der Tonhöhe schwer mit der Resonanztheorie in Einklang zu bringen sei“.

Aus dem Bau und der Anordnung der Labyrinthhöhlungen wird man also zunächst schon bei rein physikalischer Betrachtungsweise zu dem Resultat geführt, daß die von außen in den äußeren Gehörgang eindringenden fortschreitenden Longitudinalwellen der Luft durch Vermittelung des Trommelfelles, der drei Gehörknöchelchen und der Labyrinthflüssigkeit schließlich in stehende Schwingungen der Basilarmembran umgesetzt werden.

Würde sich diese Membran stets in ihrer ganzen Ausdehnung in gleicher Weise an den Schwingungen beteiligen, so wäre eine Zerlegung des Klanges in seine einzelnen Bestandteile, zu welcher unser Gehörorgan tatsächlich befähigt ist, schwer zu verstehen. Man ist daher genötigt, zum Zwecke einer physikalischen Erklärung der Klanganalyse die Annahme zu machen, daß, abgesehen von der nach der Spitze der Schnecke zu sich so wie so allmählich vermindernenden Amplitude, die Basilarmembran in ihren verschiedenen Teilen nicht in gleicher Weise auf die einzelnen Schwingungen reagiert. Da es sich hier nur um die Widerlegung eines Bedenkens gegen die Helmholtzsche Resonanztheorie handelt, so über-

1) M. Wien, Pflügers Archiv für die gesamte Physiol. 97. p. 1. 1903.

gehe ich eine in neuerer Zeit von R. Ewald¹⁾ aufgestellte Ansicht, nach welcher die langausgedehnte, aber gleichzeitig verhältnismäßig schmale Basalarmembran sich wie eine in aliquoten Teilen schwingende Saite in Schwingungsbäuche und Schwingungsknoten zerlegen soll, und berücksichtige ausschließlich die Anschauung, zu welcher Helmholtz schließlich gelangte, nachdem er sich von der Unhaltbarkeit der Annahme einer Resonanzfunktion der Cortischen Bogenpfeiler überzeugt hatte.²⁾

Helmholtz hatte festgestellt, daß die Basalarmembran am Präparat sehr leicht in radialer Richtung zerreißt, während ihre radialen Fasern selbst einen ziemlich hohen Grad von Festigkeit besitzen. Er schloß daraus, daß diese Membran in ihrer natürlichen Befestigung innerhalb des Schneckenkanals in radialer Richtung starke, dagegen in Richtung ihrer Länge nur äußerst schwache Spannung aufweisen wird. „Nun verhält sich,“ wie Helmholtz auf mathematischem Wege zeigte³⁾, „eine Membran, welche nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gespannt ist, bei ihren Schwingungen sehr viel anders, als es eine nach allen Richtungen hin gleich gespannte Membran tun würde. Auf letzterer verbreiten sich Schwingungen, die auf einem Teile eingeleitet sind, gleichmäßig nach allen Richtungen hin, und es würde bei gleichmäßiger Spannung unmöglich sein, einen Teil der Membrana basilaris in Schwingungen zu versetzen, ohne nahehin ebenso starke Schwingungen, abgesehen von etwa sich bildenden einzelnen Knotenlinien, in allen anderen Teilen der Membran hervorzurufen. Wenn aber die Spannung in Richtung der Länge verschwindend klein ist gegen die Spannung in Richtung der Breite, dann verhält sich die Membrana basilaris annähernd so, als wären ihre Radialfasern ein System von gespannten Saiten, deren quere membranöse Verbindung nur dazu dient, dem Drucke der Flüssigkeit gegen diese Saiten eine Handhabe zu geben. Dann werden

1) Man vgl. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie 76. p. 147. 1899 und ebenda 93. p. 485. 1903.

2) Vgl. hierzu die nachstehende Anmerkung auf p. 129 u. 130.

3) Vgl. H. v. Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen, III. Ausgabe. Braunschweig 1870. p. 228 und Beilage XI.

die Gesetze ihrer Bewegung dieselben sein, als wäre jede einzelne dieser Saiten in ihrer Bewegung unabhängig von den anderen und folgte, jede für sich, der Einwirkung des periodisch wechselnden Druckes des Labyrinthwassers in der Vorhofstreppe. Es würde demnach ein erregender Ton namentlich diejenige Stelle der Membran in Mitschwingen versetzen, wo der Eigenton der gespannten und mit den verschiedenen Anfangsgebilden belasteten Radialfasern der Membran dem erregenden Tone am nächsten entspricht; von da würden sich die Schwingungen in schnell abnehmender Stärke auf die benachbarten Teile der Membran ausbreiten. Fig. 3 (welche nach Helmholtz die dem voraussichtlich im Ohre geltenden Dämpfungsgrade zukommende Abhängigkeit der Intensität des Mitschwingens von dem Intervall zwischen erregenden Ton und dem Resonanzton in der Weise graphisch darstellt, daß die Strecken OA und OB je dem Intervall eines ganzen Tones entsprechen) würde geradezu mit übertriebener Höhe den Längsschnitt derjenigen Gegend der schwingenden Membrana basilaris darstellen können, wo der Eigenton der Radialfasern der Membran dem erregenden Tone am nächsten entspricht.“

Fig. 3.

Sobald nun ein bestimmter Querstreifen der Basilarmembran in Schwingung versetzt wird, muß sich auch der auf diesem Streifen aufsitzende Teil des Cortischen Organs an der Bewegung beteiligen. Um zu verstehen, wie hierdurch die Nervenzellen, welche diesem Teile angehören, in Erregung versetzt werden können, muß man sich den feineren Bau des Cortischen Organes vergegenwärtigen.

Fig. 4 veranschaulicht einen in radialer Richtung senkrecht zur Basilarmembran geführten Querschnitt durch das Organ. Man erkennt in der Figur zunächst die beiden Cortischen Bogenpfeiler¹⁾, von denen der eine (innere) mit seinem

1) Helmholtz hielt ursprünglich die Cortischen Bogenpfeiler, denen er an verschiedenen Stellen der Membran verschiedene Festig-

Fuß zum Teil noch auf der Lamina spiralis ossea befestigt ist, während der andere (äußere) nur auf der Basilmembran aufsteht. Diese beiden Pfeiler, welche sich oben mit ihren Köpfen berühren, tragen eine (in der Figur nur als schmaler Streifen sichtbare) durchlöchernte Platte, die Membrana reticularis, welche außerdem noch durch besondere auf der Basilmembran aufsitzende Stützzellen gehalten wird. In den Löchern dieser Platte stecken mit ihren oberen Enden vier äußere und

Fig. 4. Akustischer Endapparat (nach Retzius).

eine innere Nervenzelle (in der Figur durch dunklere Zeichnung hervorgehoben). Diese als Hörzellen bezeichneten Nerven-

keit und Spannung zuschrieb, für Gebilde, welche auf verschiedene Töne abgestimmt sind. Da aber von Hasse gefunden worden war, daß die Cortischen Bögen bei Vögeln und Amphibien fehlen, so schloß er sich der zuerst von Hensen auf Grund seiner Messungen über die verschiedene Breite der Basilmembran gemachten Annahme an, daß es Teile dieser Membran sind, welche selbständig schwingen und die Rolle von Resonatoren bei der Analyse des Klanges übernehmen können. Den Cortischen Bögen fällt nach dieser Ansicht nur die Aufgabe zu, als relativ feste Gebilde die Teilschwingungen der Basilmembran auf eng abgegrenzte Gruppen von Nervenzellen zu übertragen. Wegen dieser vermittelnden Rolle der Cortischen Bogenpfeiler behält Helmholtz in den späteren Auflagen seiner Lehre von den Tonempfindungen die frühere kurze Ausdrucksweise bei, daß die Cortischen Bögen auf verschiedene Töne abgestimmt sind, während er in Wirklichkeit damit die Abstimmung der unter den Bögen liegenden Teile der Basilmembran meint.

zellen tragen alle an ihrem oberen Ende feine Härchen. Oberhalb dieser Härchen der Hörzellen lagert nun im Ductus cochlearis eine breite Membran, welche nicht mit der Basilarmembran in direkter Verbindung steht, sondern sich an den bindegewebigen Überzug der Lamina spiralis ossea ansetzt und von da an frei in das Lumen des Ductus cochlearis hineinragt (vgl. hierzu auch Fig. 1). Dieses als Membrana tectoria oder auch Cortische Membran bezeichnete Gebilde braucht deshalb die Schwingungen des darunter befindlichen Streifens der Basilarmembran nicht mitzumachen; es werden daher bei diesen Schwingungen die Hörzellen abwechselnd ihr näher kommen und sich wieder von ihr entfernen. Man kann sich nun leicht vorstellen, daß dabei die Härchen der Hörzellen intermittierend gegen die Cortische Membran anstoßen und dadurch eine Erregung der Nervenzellen und der an die letzteren von unten herantretenden Nervenfasern (siehe die Figur) hervorrufen.¹⁾ Schreibt man den einzelnen Nervenfasern spezifische Energie zu, so wird nach der Helmholtzschen Annahme über das partielle Schwingen der Basilarmembran verständlich, daß jeder einfache Ton von bestimmter Höhe nur durch gewisse Nervenfasern empfunden wird, und verschieden hohe Töne verschiedene Nervenfasern erregen werden; denn es wird ja durch einen einfachen Ton immer nur ein schmaler Streifen der Basilarmembran in Schwingung versetzt, welcher mit dem Ton ganz oder nahezu im Einklang ist, während alle anderen Teile der Basilarmembran dabei „schwach oder gar nicht“ mitschwingen.

Das neuerdings von M. Wien gegen die Helmholtzsche Resonanztheorie erhobene Bedenken richtet sich nun gegen dieses „schwach oder gar nicht“. Er sagt: „Gar nicht“ ist nicht

1) Für die Rolle, welche hierdurch der Cortischen Membran bei der Analyse des Klanges und der Umsetzung der Schwingungen in Nervenirregung zugeschrieben wird, sprechen auch die Resultate einer in neuerer Zeit von A. Kreidl und Y. Yanase an neugeborenen Ratten angestellten Untersuchung (Zur Physiologie der Cortischen Membran. Zentralblatt für Physiologie Bd. XXI. 1907. Nr. 16. p. 507). Sie fanden, daß kurz nach der Geburt, solange die Tiere noch nicht zur Perzeption von Gehörsempfindungen befähigt sind, die Cortische Membran zunächst noch mit dem Cortischen Organ zusammenhängt, daß aber beim Eintreten des Hörens dieser Zusammenhang gelöst erscheint.

möglich, weil jeder elastische Körper durch jede periodische Kraft in erzwungene Schwingung versetzt wird. „Schwach“ wird das Mitschwingen bei einem „falschen“ Ton gegenüber dem „richtigen“ sein, wenn *ausgesprochene Resonanz* vorliegt. Nimmt man mit Helmholtz betreffs der Dämpfung des Cortischen Organs an, daß bei den als Resonatoren wirkenden Streifen der Basilarmembran schon nach 10 Schwingungen eine Abnahme der Intensität der Schwingung auf $\frac{1}{10}$ und damit der Amplitude der Schwingung auf $\frac{1}{\sqrt{10}}$ stattgefunden hat, so folgt nach M. Wien aus der bekannten Resonanzgleichung, daß bei tieferen Tönen die Cortischen Resonatoren mit höheren Eigentönen nicht „schwach oder gar nicht“, sondern mit ca. 27,3 mal kleinerer Amplitude mitschwingen. „Wenn nun die das Ohr treffenden tiefen Töne sehr stark sind, wenn die Amplitude der durch sie verursachten Kraft z. B. 27300 mal so groß ist als die, welche bei richtiger Schwingungszahl noch eine Gehörempfindung bewirkt, so müssen die durch die falschen tieferen Töne hervorgerufenen Amplituden der Cortischen Bögen (d. h. also der Membranstreifen, vgl. die Anmerkung auf p. 129 und 130) $\frac{27300}{27,3} = 1000$ mal größer sein wie die, welche bei richtiger Schwingungszahl noch vernommen werden.“

Nun haben aber Versuche von Helmholtz mit großen Stimmgabeln und mit der Doppelsirene unzweifelhaft ergeben, daß man diese falschen tieferen Töne selbst bei den stärksten Amplituden, welche sich dabei hervorbringen ließen, nicht empfindet. Unter Berücksichtigung der von Rayleigh und ihm selbst angestellten Reizschwellenmessungen kommt M. Wien schließlich zu dem Resultat, daß bei den Helmholtzschen Versuchen die erzwungene Amplitude an der 256 Eigenschwingungen entsprechenden Stelle der Basilarmembran 6000, und an der auf 2000 Schwingungen abgestimmten Stelle über 1000000 mal so groß war, als sie nötig ist, um für den richtigen Ton eine eben merkliche Empfindung zu bewirken. Hierin liegt ein so starker Widerspruch, daß man nach M. Wien die Resonanztheorie überhaupt fallen lassen müßte, wenn es nicht gelänge, denselben zu lösen.

Die Lösung des Widerspruches ergibt sich nun aber, wie ich glaube, ohne Mühe, wenn man sich die oben ausführlich

geschilderten Vorgänge bei der Übertragung der Schwingungen auf die Basilarmembran und bei der Reizung der diese Schwingungen mitmachenden Hörzellen vergegenwärtigt.

Die auf der Seite der Vorhofstreppe annähernd parallel mit der Basilarmembran in die Flüssigkeit hereinragende Cortische Membran (*Membrana tectoria*, vgl. Fig. 1 und Fig. 4) kann bei den senkrecht zur Basilarmembran gerichteten Bewegungen der Labyrinthflüssigkeit nicht in Ruhe verharren; sie wird sich wie eine Schicht dieser Flüssigkeit an den regelmäßigen Schwingungen derselben beteiligen. Würde nun die Basilarmembran stets in ihrer ganzen Längsausdehnung die gleichen Schwingungen ausführen, so könnte eine Reizung der Nerven nicht stattfinden; denn dann würden ja die Härchen der Nervenzellen und die Cortische Membran ihre gegenseitige Entfernung auch bei der Schwingung beibehalten. Erst dadurch, daß ein oder mehrere beschränkte radiale Streifen der Basilarmembran mit größerer Amplitude schwingen und sich gegen die übrige Membran hervorwölben, sind an diesen Stellen die Bedingungen zum Antreffen der Härchen an die Cortische Membran und damit zur mechanischen Reizung der Nerven gegeben; denn bei intermittierendem Druck auf einen Nerven, so wie er sich etwa mit Hilfe des Heidenhain'schen Tetanomotors ausführen läßt, wird derselbe tatsächlich in Erregung versetzt.

Dringt also ein einfacher Ton in die Vorhofstreppe ein, so wird ein schmaler Streifen der Basilarmembran in Schwingungen von relativ großer Amplitude versetzt. Die ganze übrige Membran bleibt aber dabei nicht vollkommen in Ruhe, sondern schwingt mit einer Amplitude mit, welche nach dem obigen etwa nur den 27. bis 28. Teil der maximalen Amplitude des Resonanzstreifens bildet (abgesehen von der Verringerung der Amplitude nach der Schneckenkuppel zu). Mit der gleichen kleinen Amplitude muß aber dann auch die Flüssigkeit in der Vorhofstreppe und im Ductus cochlearis schwingen, da ja der Resonanzstreifen nur einen sehr kleinen Bruchteil der Basilarmembran ausmacht. Mit der gleichen Amplitude wie die ganze Basilarmembran auf beiden Seiten des Resonanzstreifens muß demnach auch die Cortische Membran hin- und herschwingen, so daß selbst bei sehr großer

Intensität des erregenden Tones keine Reizung der Nerven mit Ausnahme der zum Resonanzstreifen gehörenden eintreten kann.

Damit klärt sich aber wohl in ungezwungener Weise die Erscheinung auf, daß selbst bei den stärksten Tönen, welche in das Ohr eindringen, niemals andere Töne mit empfunden werden, trotzdem dabei die Basilarmembran in ihrem ganzen Umfange in Schwingungen versetzt wird, deren Amplitude zur Reizung der Nerven an jeder Stelle vollkommen ausreicht, um für den richtigen, dieser Stelle entsprechenden Ton eine Empfindung hervorzurufen.

Da sich diese Folgerung nahezu von selbst aufdrängt, nachdem man sich einen klaren Einblick in die Vorgänge innerhalb des Schneckenkanals bei der Klanganalyse verschafft hat, so bin ich oben auf den anatomischen Bau des Labyrinths und die Schwingungen im Innern desselben ausführlicher eingegangen, als es vielleicht für manchen Leser nötig gewesen wäre.

Leipzig, Dezember 1907.

(Eingegangen 13. Dezember 1907.)