

Die Uebertragung der Energie von der Grundmembran auf die Haarzellen.

Von

Emile ter Kuile.

(Mit 2 Textfiguren.)

I. Es besteht keine klare Vorstellung von der Art der Uebertragung der Energie von der Membrana basilaris auf die Haarzellen. Hören wir, was Hensen sagt: In „Zeitschr. f. wissensch. Zoologie“ Bd. 13. S. 507 gibt er in einer Note eine Theorie, nach welcher die Endplatten der Haarzellen mittelst der Härchen gegen den Zellinhalt gepresst werden sollten, wenn die Membrana basilaris unter der nicht mitschwingenden Membrana tectoria ihre Bewegungen ausführt. Damals betrachtete er noch das Tympanum secundarium als den Zuleitapparat. In „Physiologie des Gehörs“ S. 75 finden wir von demselben Autor:

„Alle diese Verhältnisse machen anatomischerseits die Annahme wahrscheinlich, dass die Erregung durch Anstossen der Härchen gegen die Membrana tectoria oder umgekehrt erfolge.“

Etwas Aehnliches sagt Helmholtz in „Tonempfindungen“ 5. Ausgabe S. 232:

„— — — — diese Härchenzellen, die man überall wiederfindet und deren Härchen so gestellt sind, dass sie an die Corti'sche Membran bei den Schwingungen der Membrana basilaris anstossen können.“

II. Dies sind also mehr unscharfe Anspielungen als scharf definierte Theorien. — Ausserdem gibt es einige Punkte, die gegen diese Theorie des Anstossens sprechen.

Erstens ist es unwahrscheinlich, dass die Membrana Corti nicht mitbewegen würde, wo wir eine Massenbewegung der Lymphe annehmen müssen, um die Energie von der Basis stapedis auf die Membrana basilaris zu übertragen¹⁾. Die ganze Papilla spiralis und die Corti'sche Membran, die doch als ungefähr von gleichem spec.

1) Man sehe hierüber jedoch meinen nächsten Beitrag.

Gew. wie die Lymphe betrachtet werden können, werden die Flüssigkeitsverschiebung nicht erheblich verändern, höchstens findet durch den spiraligen Bau der Schnecke und die bekannte Lagerung der Membrana basilaris die grösste Lymphe-Verschiebung statt in der Gegend der Zona pectinata.

Gegen die Theorie des Anstossens der Härchen spricht weiter, dass die Haarzellen gerade an einer Stelle liegen, wo nur eine sehr geringe Auf- und Niederbewegung stattfinden würde; besonders an den breiteren Theilen der Grundmembran fällt dies deutlich ins Auge.

Drittens spricht gegen die Anstoss-Theorie, dass sich bei den Vögeln und Reptilien Zellen mit deutlichem Haarzellencharakter finden, die die Bewegung gar nicht mitmachen würden und also auch nicht gegen die Membrana tectoria anstossen würden. Ich meine die innersten Haarzellen dieser Thiere oberhalb der Habenula perforata.

Viertens ist nicht deutlich, welchen Nutzen die Membrana reticularis und die Pfeiler haben würden; diesen Gebilden soll eine die Leistung erhöhende Wirkung zugeschrieben werden. Keine principielle, weil sie eben bei den Reptilien und Vögeln nicht vorhanden sind. —

Den letzten und wichtigsten Grund, die Theorie des Anstossens fallen zu lassen, finde ich darin, dass es mir möglich scheint, eine ganz einfache und rationelle Theorie zu geben, die der genannten Fehler frei ist.

III. Als sicher stellen wir voraus, dass die Haarzellen die percipirenden Elemente sind, dass also von der Grundmembran auf diese Haarzellen die Energie übertragen werden muss. Welchen Theilen soll nun aber hierbei eine Rolle zugetheilt werden?

Dass der Membrana tectoria eine wichtige Rolle zukommt, geht daraus hervor, dass schon bei dem allerersten Auftreten der Grundmembran bei den Anuren die Deckmembran sich findet und sie überhaupt immer und überall die treue Begleiterin der Grundmembran ist. Immer ist sie festgeheftet an dem sogenannten Nervenknorpel des Knorpelrahmens, resp. an der nervenführenden Lamina spiralis ossea. Zweitens wissen wir jetzt, dass die Härchen der Haarzellen in die Deckmembran eingelassen werden, und dass sie an den betreffenden Stellen einen härteren Ueberzug besitzt.

Drittens ist von grossem Gewicht, dass die Membrana Corti immer gerade so weit reicht, als die Haarzellen vorhanden sind.

Bei den Reptilien und Vögeln, wo die Haarzellen in dem ganzen erhöhten Epithel zerstreut liegen, liegt die Deckmembran diesem erhöhten Epithel überall auf. Beim Säugethier, wo die Haarzellen nur in einem Theil der Papilla ac. spiralis zu finden sind, geht auch die Membrana Corti nicht weiter nach Aussen, als die äusserste Haarzelle liegt. Auch wo ein Sulcus spiralis internus vorhanden ist, liegt die Membran diesem haarzellenlosen Theil nicht unmittelbar auf. Wo wir nun die Haarzellen als die specifischen Zellen zu betrachten haben, da ist es sicher, dass die Membrana Corti für den Mechanismus des Hörens unentbehrlich ist.

IV. Es fällt nun ferner auf, dass die Härchen der Haarzellen gelegen sind in einer dünnen Lymphe-Platte, begrenzt nach oben

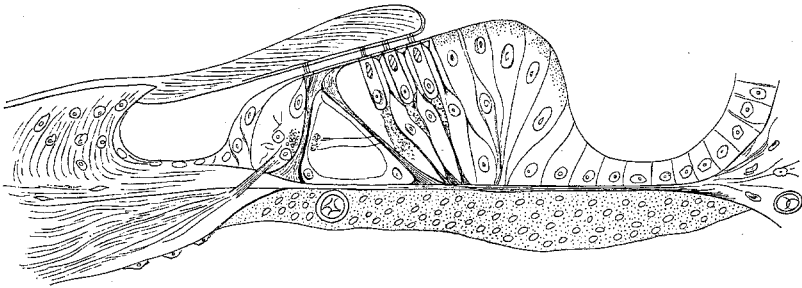


Fig. 1.

und nach unten von glatten, planen Flächen, die sich von ihrer Umgebung als solche differenzirt haben. Einerseits findet man den glatten, härteren Ueberzug der Membrana Corti, in den die Härchen eingelassen sind; andererseits sehen wir die Membrana reticularis, zwischen deren verschiedene Abschnitte die Endplatten der Haarzellen, woraus die Härchen herausstecken, eingefasst sind. Oder vielmehr bilden diese Endplatten mit der Membrana reticularis ein Ganzes, das mit dem härteren Ueberzug der Membrana Corti correspondirt. Dieses Verhältniss der Endplatten findet schon Erwähnung von Hensen in der oben citirten Note, wo er z. B. auch sagt:

„In dieser Beziehung ist an das auffallende Verhalten der Corti'schen Zellen zu erinnern, die so leicht aus der Lamina reticularis sich scheinbar intact loslösen, und doch dabei ihre Endplatte mit den Stäbchen darauf in der Lamina zurücklassen.“

Es drängt sich mir, wenn ich die zwei planen Flächen sehe mit den Härchen dazwischen und in beiden befestigt, unwiderstehlich der

Gedanke auf, dass dieselben längs einander gleiten müssen, um in dieser einfachen Weise den Härchen eine hin- und hergehende Bewegung mitzutheilen — (man sehe hierzu die Fig. 1).

V. Wir haben schon betont, dass wir den Pfeilern keine principielle Hauptfunction zuschreiben dürfen; wohl aber eine die Leistung erhöhende Wirkung. Wenn sie nun die Leistung erhöhen sollen, so ist es rationell, zu erforschen, was für eine Wirkung sie entfalten könnten, denn das wird uns nothwendig auch dem principiellen Mechanismus näher bringen. Wir wissen nun, dass die äusseren Pfeiler weniger starr und mehr biegsam als die inneren Pfeiler sind. Sie sind im Allgemeinen den Deiters'schen Stützzellen ähnlicher. Die Kopfplatte des äusseren Pfeilers können wir ruhig als einen Theil der Membrana reticularis betrachten. Wir können dann weiter sagen, dass diese starre Membran mit dem inneren Pfeiler so zusammenhängt, dass gleichsam ein einheitlicher Apparat entsteht. Diesen Apparat nennen wir den Pfeilerphalangenapparat. Dieser Pfeilerphalangenapparat stellt sich auf dem Schneckenquerdurchschnitt dar als ein Winkel, dessen eines Bein die Membrana reticularis, dessen anderes der innere Pfeiler ist, und der an der Stelle, wo die mehr oder weniger beweglich mit einander verbundenen Beine zusammenkommen, eine Brücke (den äusseren Pfeiler) ausendet, die ihn mit einem gewissen Punkt der Membrana basilaris in Verbindung setzt. In wie weit diese Verbindungsfuction auch den Deiters'schen Zellen zukommt, inwiefern m. a. W. diese Function in dem äusseren Pfeiler concentrirt worden ist, das lässt sich schwer sagen. Sicher ist nur, dass den Stützzellen, die bei den Reptilien und Vögeln mit den Deiters'schen Zellen correspondiren, bei diesen Thieren, denen die Pfeiler gänzlich fehlen, eine ähnliche Function zugeschrieben werden muss. —

VI. Welche Function ist von den verschiedenen Autoren den Pfeilern zugetheilt worden? Wir wissen, dass Helmholtz (in der ersten Auflage der „Tonempfindungen“) zuerst in der verschiedenen Festigkeit und Spannung der Corti'schen Stäbchen den Grund der verschiedenen Abstimmung gesucht hat. Durch Hensen's Messungen der Breite der Membrana basilaris und Hasse's Nachweis, dass die Corti'schen Bögen bei den Vögeln und Amphibien fehlen, ist er davon zurückgekommen, um der verschiedenen Breite der Membrana basilaris nunmehr die verschiedene Abstimmung zuzuschreiben. Inzwischen ist den Pfeilern auch noch, ich weiss nicht

mehr von wem, die Function beigelegt worden, die Membrana tectoria zu tragen. Hierzu genügt es, zu bemerken, dass

1. die Schnecke in natura nicht so liegt, wie wir sie gewöhnlich abbilden,
2. dass die Membrana tectoria, als schwebend in der Endolympe, nicht getragen zu werden braucht,
3. dass dieselbe durch einen von Endolympe ausgefüllten und nur von den Härchen der Haarzellen durchschrittenen Spalt von dem Pfeilerphalangenapparat getrennt ist.

Dann ist ferner dem Corti'schen Canal ein mehr speciell anatomischer Nutzen von Gegenbaur beigelegt worden, wo er sagt:

„Bei der Beschaffenheit seiner aus den Pfeilerzellen gebildeten Wandung scheint es sich hier um einen Stützapparat zu handeln für die Nervenfibrillen, welche den Corti'schen Canal frei durchsetzen.“ (Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen, Bd. 2 S. 578, 5. Auflage.)

Wenn dem Canal beim Menschen und den Säugethieren vielleicht eine solche Function auch zukommt, so können wir doch an dieser Stelle aufs Neue der anderen Wirbelthiere eingedenk sein, denen der vielbesprochene Canal fehlt.

VII. Zum Schluss ist noch von Helmholtz (was ist es, das in diesen Sachen nicht mit ihm anfängt und mit ihm abgeschlossen wird?) mit einigen Worten auf eine andere mögliche Function für die Corti'schen Bogen hingewiesen worden auf S. 241 seiner „Tonempfindungen“ (5. Ausgabe):

„Man könnte den Nutzen der Corti'schen Bögen vielleicht darin suchen, dass sie als relativ feste Gebilde die Schwingungen der Grundmembran auf abgegrenzte enge Bezirke des oberen Theiles des relativ dicken Nervenwulstes besser übertragen, als dies durch unmittelbare Mittheilung der Schwingungen von der Grundmembran durch die weiche Masse dieses Wulstes hindurch geschehen würde. Ganz dicht von dem oberen Ende des Bogens nach Aussen und mit ihm noch durch die steiferen Faserzüge der Membrana reticularis verbunden, stehen die härchentragenden Zellen des Nervenwulstes. Bei den Vögeln dagegen bilden die härchentragenden Zellen eine dünne Schicht auf der Grundmembran, welche abgegrenzte Schwingungen derselben leicht aufnehmen wird, ohne sie allzu weit nach den Seiten hin mitzutheilen.“

Wir sehen also, dass Helmholtz den Corti'schen Bögen, sobald er wusste, dass nur Säugethiere sich des Besitzthums derselben erfreuen, eine Hauptwirkung bei der Energieübertragung abgesprochen und ihnen vielmehr nur einen die Leistung erhöhenden, einen weniger principiellen Werth zuzuschreiben sich bemüht hat. Ueberhaupt sollten die oben citirten Aussagen Helmholtz's als eine Warnung für die Zukunft betrachtet worden sein, um n. l. nie wieder den Corti'schen Bögen oder im Allgemeinen Gebilden, die nur den Säugethiern zukommen, eine principielle Hauptleistung beim Hören zuzumuthen.

VIII. Es ist nun aber schwer begreiflich, wie, wenn die Theorie des Anstossens gilt, der Pfeilerapparat die Leistung erhöhen könnte. Es würde der schräge Verlauf der Pfeiler keinen Sinn haben und überhaupt würden die Deiters'schen Zellen noch besser als der äussere Pfeiler das Anstossen bewirken; die Differenzirung zum Pfeilerapparat würde nicht begreiflich sein. Da aber der äussere Pfeiler von Helmholtz selbst für einen biegsamen, cylindrischen Faden erklärt wird, würde ein unmittelbares Anstossen durch ihn gar nicht stattfinden können; dies könnte nur erfolgen passiv, nach einem activen Herabziehen mittelst des äusseren Pfeilers und der Deiters'schen Zellen bei der Nachunten-Bewegung der Grundmembran. Die Erregung der Haarzellen würde dann speciell stattfinden bei der Bewegung der Membran nach oben, was mit dem ganzen phylogenetischen Wesen des Gehörorgans im Streit ist. Denn wir müssten doch eher annehmen, dass die Erregung stattfände bei der Nachunten-Bewegung der Grundmembran, weil diese mit dem Nach-Innen-Gepresstwerden des Steigbügels und Trommelfells correspondirt; es ist doch nur die Nach-Innen-Bewegung des letzteren, die dem Process der einfachen tactischen Erregung analog zu setzen ist. Es sei hier sogleich bemerkt, dass, wenn uns die nachstehenden Betrachtungen zu der Ansicht hinführen würden, dass die Haarzellen wahrscheinlich nur bei der Nach-Unten-Bewegung der Grundmembran erregt werden dürften, wir dieselbe als ein nicht unwillkommenes Resultat begrüßen würden¹⁾.

IX. Sehen wir jetzt, ob aus den bekannten anatomischen Verhältnissen neue Ansichten zu gewinnen sind.

Betrachten wir das Querschnittsschema (s. Fig. 1), so sehen wir, dass der innere Pfeiler gerade auf der Grenze zwischen Lamina

1) Siehe meinen nächsten Beitrag.

spiralis ossea und membranacea mit seinem Fusse ruht. Er kann daher einer eventuellen Bewegung der Grundmembran nicht folgen; gerade da ist er derselben angeheftet, wo ihr Ausschlag ein ganz minimaler sein muss. Ausserdem würde die Bewegung des Fusses des inneren Pfeilers auf dessen Kopf stark vergrössert und sehr ungenau übertragen werden, auch wäre wegen dieser Amplitudenvergrösserung eine grössere Kraftspendung erforderlich. Es ist nun aber das obere Ende des inneren Pfeilers mit der Grundmembran in Verbindung mittelst des äusseren Pfeilers, und zwar derart, dass es deren Bewegung sehr bequem folgen kann, oder vielmehr nothwendig folgen muss; ausserdem findet die Verbindung statt mit einem solchen Punkt der Grundmembran, wo die Bewegung eine viel ausgiebigere ist als am Fuss des inneren Pfeilers. Weicht nun

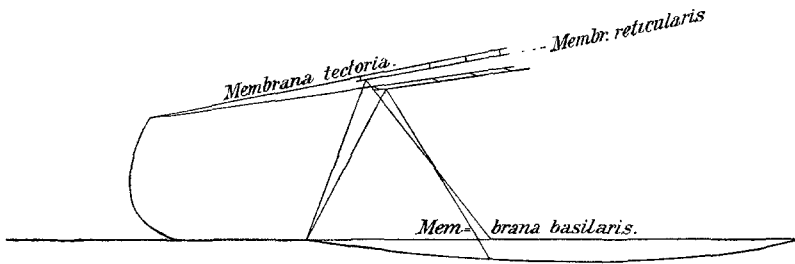


Fig. 2.

die Membran nach unten aus, so wird der äussere Pfeiler und mit ihm der ganze Pfeilerphalangenapparat in Bewegung versetzt werden; der starre innere Pfeiler wird um seinen unteren Befestigungspunkt, also um das äussere Ende der Lamina spiralis ossea, gedreht werden. Bei dieser Drehung wird der Abstand seines oberen Endes von dem Labium vestibulare, also von dem Befestigungspunkt der Deckmembran, ein grösserer, und es findet eine Verschiebung des Pfeilerkopfes (und mit ihm des betreffenden Theiles der Membrana reticularis mit den zwischen ihren Phalangen befestigten Endplatten der Haarzellen) längs des „festeren Ueberzuges“ der Membrana tectoria statt. (Man sehe auch Fig. 2.) Dass eine solche Verschiebung der Membrana reticularis local stattfinden kann, macht ihr Aufbau aus einzelnen Phalangen begreiflich. Hierbei muss, wie bei allen weiteren Ueberwägungen, immer daran gedacht werden, dass schon die Amplituden der Grundmembran ausserordentlich klein und in den Zeichnungen ungeheuer übertrieben dargestellt worden sind.

X. Ich fordere von einem Hauptprincip wie dem oben dargelegten, dass es bei den sämmtlichen Thierformen, bei denen eine Schnecke besteht, zur Anwendung kommen könne. Wäre dem nicht so, ich würde dasselbe sofort preisgeben, um womöglich ein besseres ausfindig zu machen. Das Verschiebungsprincip jedoch lässt sich überall da anwenden, wo sich einerseits eine Grundmembran findet, auf welcher die Haarzellen eingepflanzt sind, und andererseits eine Deckmembran, die nach einer Richtung eine sichere Befestigung findet, übrigens aber frei in der Endolympe schwebt und in der die Härchen der Haarzellen mit ihren Spitzen festsitzen. Wir wissen nun, dass zwar bei dem ersten deutlichen Auftreten der Membrana basilaris dieselbe nur eine einfache ovale Membran vorstellt, dass sie aber schon hier wie überall, wo sie vorhanden ist (sie möge vielleicht in mehreren sonstigen Verhältnissen von der Säugethier-Grundmembran differiren) 1. beiderseits von Lymphe unmittelbar bespült wird (gleichsam zwei Lymphe-Abtheilungen trennt) und 2. theilweise von einer Deckmembran überlagert wird, die an der Nervenseite des Rahmens, worin die Grundmembran ausgespannt ist, ihre sichere Befestigung findet, die also ihre Stelle nicht ändert, wenn durch die Bewegung der Grundmembran die Haarzellen unter ihr eine Verschiebung erleiden. Die Leistung der äusseren Pfeiler, denen bei den Säugethieren ausschliesslich oder hauptsächlich die Wirkung der Uebertragung der Bewegung von der Grundmembran auf die Haarzellen zukommt, wird bei den Wirbelthieren, bei denen keine Corti'schen Bögen bestehen, von den Stützzellen übernommen, die, mit den Haarzellen regelmässig abwechselnd, die Grundmembran mit dem Niveau der Haarzellenendplättchen verbinden. Besonders sprechend sind die Zeichnungen von Retzius z. B. Taf. XIV Fig. 5 und 8 (Gehörorg. d. Wirbelth. Bd. 2), woraus Einem sogleich deutlich wird, wie das Verschiebungsprincip auch bei den Reptilien sich anwenden lässt, und Taf. XVIII Fig. 5 und 13, wo die Verhältnisse bei den Vögeln gezeichnet sind, bei denen wegen der geringen Höhe der Papille von einer Uebertragung der Bewegung von der Grundmembran auf das Haarzellen-Niveau fast nicht die Rede zu sein braucht. Der schiefe Verlauf der Stützfasern bei dem Alligator (Taf. XIV Fig. 5 und 8) weist auf die zerrende Wirkung, welche die Grundmembran auf das Haarzellen-Niveau ausübt; ferner macht dieser Verlauf es möglich, dass auch noch die Haarzellen, die schon oberhalb des Nervenknorpels liegen, an der Verschiebung theilnehmen.

Bis jetzt konnte man diesen Zellen schwerlich eine Function zumuthen. Eine allgemeine Bedeutung werde ich dem schiefen Verlauf all dieser Stützzellen (so auch der Deiters'schen Zellen und der äusseren Pfeiler beim Säugethier) beilegen, wenn ich in einem zweiten Beitrag die Frage bespreche, ob wirklich die Bewegung der Grundmembran so stattfindet, wie in der Fig. 2 angegeben ist, und ob vielleicht der Zona pectinata eine grössere Rolle zukommt als dem subarcualen Theile der Membran.

XI. Der spiralige Körper, der in den Haarzellen gefunden worden ist, bekommt durch das Verschiebungsprincip eine grössere Bedeutung. Schon Hensen hat nach einer bestimmteren Leistung für ihn geforscht. Er sagt (Physiologie des Gehörs S. 75):

„Ihre (der Corti'schen Zellen) Stäbchen sitzen auf einem etwas verdickten Membrantheil, darunter folgt eine Kapsel die von einem Faden (Nerv?) spiral umwunden ist und die vielleicht als Tastapparat zu deuten wäre.“

Ich selbst vermuthe, dass der spiralige Faden weniger als Nerv wie als Ausläufer der Härchen der Haarzellen angesehen werden muss. Bei der durch die Verschiebung der Membrana reticularis erfolgenden Hin- und Herzerrung der Härchen würde der Faden angezogen und wieder relaxirt werden; hierdurch würde der Theil innerhalb des Spiralfadens rhythmisch zusammengedrückt werden; dieser Theil möchte mit dem Nerv in Verbindung stehen. In der That würde dann wieder die Gehörserregung eine der Tasterregung analoge sein, was jedenfalls ein nicht unwillkommenes Ergebniss wäre. — Die hin- und hergehende Bewegung der Härchen stimmt zweifelsohne schöner mit dem spiraligen Faden als das bis jetzt vermuthete Anstossen gegen die Deckmembran.

XII. Ich habe stets gesprochen von einer Bewegung der Membrana basilaris. Nun hat aber Herr Ewald für seine Schallbildtheorie die Zona arcuata in Schwingung versetzt. (Eine neue Hörtheorie. Pflüger's Arch. 1899.) Ich bin also verpflichtet, die „Beziehungen zur Anatomie“ aus dem genannten Ewald'schen Beitrag zu widerlegen. (Sonderabdruck S. 37.) Dies ist leicht, weil die Ewald'sche Würdigung der Apparate, besonders des Bodens des Corti'schen Tunnels nur wie ein Rückschritt betrachtet werden kann. Es ist nicht nothwendig, jetzt die ganze Theorie zu besprechen. Wäre es, dass die stehenden Wellen Ewald's auf der ganzen Grundmembran hervorgebracht werden könnten, das

Verschiebungsprincip würde sich auch bei seiner Theorie anwenden lassen. In dem Bauche jeder Welle würde ja die Membran die gewünschte hin- und hergehende Bewegung zeigen.

Herrn Ewald scheint nun der Boden des Corti'schen Tunnels ganz besonders zur Hervorbringung der stehenden Wellen geeignet zu sein. Die Theorie fordert nämlich, dass die schwingende Membran möglichst dünn und gleich belastet sei. Gegen die Wahl Ewald's lassen sich mehrere Momente anführen, die als sehr wichtig zu betrachten sind:

1. Das Fehlen des Corti'schen Tunnels bei den Reptilien und Vögeln ist für mich persönlich eine gründliche Verurtheilung der Wahl des Bodens desselben für die Hervorbringung der stehenden Wellen.

2. Es ist von vornherein irrationell, gerade dem Theile der Membrana basilaris die Hauptfunction zuzuschreiben, der das Vas spirale direct unter sich liegen hat. Diese Lage spricht für die geringe functionelle Leistung des betreffenden Theiles.

3. Es ist eben der Boden des Corti'schen Tunnels die einzige Gegend der Grundmembran, wo die Querdifferenzirung des Gewebes nicht oder fast nicht ausgebildet ist.

4. Es ist nicht begreiflich, wie die Wellen durch die Membrana tectoria und den festesten Theil der Netzhaut hindurch den Boden des Corti'schen Tunnels erreichen sollten. Dieser Boden könnte zur Bildung der stehenden Wellen nur bestimmt werden, wenn man annähme, dass die laufenden Wellen die ganze Schnecke hindurchwanderten, durch das Helicotrema die Scala tympani erreichten und, nachdem sie auch diese durchstreift hätten, von der Membran des runden Fensters zurückgeworfen, sich in stehende Wellen umwandelten. Dies anzunehmen ist unmöglich, weil

a) die laufenden Wellen, ohne irgend etwas zu erregen, die ganze Scala vestibuli durchstreifen müssten, was sehr unlogisch wäre,

b) für die genannte Wanderung keine Zeit ist,

c) das Vas spirale, gerade unter der Membran des Tunnels gelegen, die Wellen ihr Ziel nicht erreichen lassen würde. Eben eine gefüllte Arterie muss am mindesten geeignet erscheinen, passiv von der umgebenden Lymphe mit bewegt zu werden.

5. Sagt Herr Ewald:

„Der Bogen, den sie bilden, lässt die Membran frei nach oben schwingen, wie sie ja auch ganz frei nach unten sich bewegen

„kann“. Man beurtheile die Freiheit dieses zarten, schmalen Membrantheilchens, allseits von unnachgiebiger, in einem knöchernen mit zwei minimalen, Fenstern versehenen Gefängniss verschlossener Lymphe umgeben und geschützt einerseits durch den Bogenapparat und eine mit einem stärkeren Ueberzug gepanzerte Deckmembran, andererseits durch das in das subbasilare Gewebe eingefasste Spiralgefäss.

6. Durchaus unverständlich ist, in welcher Weise die Energie von dem Tunnelboden auf die Haarzellen übertragen werden sollte. Weder das Verschiebungsprincip, noch dasjenige des Anstossens kann bei der Ewald'schen Annahme zur Geltung kommen.

7. Ein Tunnelraum besteht eigentlich gar nicht, n. l. nicht als geschlossener Canal. Denn (wie z. B. G. Retzius sagt in „Gehörorgane der Wirbelthiere“ Bd. 2 S. 353) der Nuel'sche Raum „hängt zwischen den Pfeilerzellen mit dem Tunnelraum überall zusammen und geht nach Aussen hin in die äussere Abtheilung über, welche zwischen den äusseren Haarzellen und den Phalangenfortsätzen der Deiters'schen Zellen bis zu den äussersten Deiters'schen Zellen und den Hensen'schen Stützzellen reicht“.

Nun sagt Herr Ewald, dass, wenn der Tunnelraum kleiner wird, der Tunnelboden etwas nach unten ausweichen muss, da dieser Intercellularraum weder mit dem endolymphatischen Raum des Ductus cochlearis, noch mit dem perilymphatischen Raum der Scala tympani communicirt. Dies Letztere ist wahr, sagt aber nicht viel. Es ist nicht anzunehmen, dass die gespannte Membran, die den Boden des Tunnelraums darstellt, eher ausweichen würde als das weiche Polster der Hensen'schen Zellen, die durchaus ungeeignet sind, irgend eine erhebliche Resistenz zu bieten, besonders wo es, wie hier der Fall ist, nicht den schnellen Klangrhythmus, sondern länger bestehen bleibende Spannungserhöhung und -Erniedrigung betrifft. Man muss für diese von Ewald den Pfeilern zugemuthete Leistung an erster Stelle fordern, dass der Tunnelraum in der That ein wirklicher, geschlossener Tunnelraum sei. Ausserdem beruht das Kleinerwerden des Tunnelraumes auf der mir höchst unwahrscheinlich dünkenden Vermuthung, dass die Pfeiler contractil sein möchten. Endlich würde in dem Zustande der vermehrten Spannung der Tunnelboden keine flache Membran mehr sein, sondern eine in der Quere gekrümmte. Wird dadurch die Bildung der stehenden Wellen nicht beeinträchtigt?

8. Zum Schluss sei bemerkt, dass bei der Ewald'schen Annahme der grösste Theil der Grundmembran und der Papille überflüssig oder wenigstens ohne irgend einen bekannten Nutzen sein würde.

Es wäre also jedenfalls nothwendig, dass Herr Ewald die ihm selbst offenbar unmöglich scheinende Annahme machte, dass doch die ganze Basilarmembran für die stehenden Wellen bestimmt sei. Auch liesse sich dann das Verschiebungsprincip auf sie anwenden.

In einem zweiten Beitrag wird besprochen werden, ob die Grundmembran wirklich die in Fig. 2 vorgestellte Bewegung genau so ausführt, welchen Einfluss die beschriebene Art der Energie-Uebertragung auf die Amplitude der Bewegung hat und welche Schlüsse zu ziehen sind aus der Anwendung des Verschiebungsprincips auf die verschiedenen (Längs-)Theile des Corti'schen Organs.
