

Gleichgewichtssinn

H.P. Zenner

Unser aufrechter Gang ist ein aktiver Prozess des Gleichgewichtssinns. Der Gleichgewichtssinn befindet sich im Innenohr. Informationen, die zu Bewegungs- und Lageempfindungen führen, stammen vor allem aus den Vestibularorganen [Gleichgewichtsorganen] des Innenohrs, die durch Informationen aus dem visuellen und dem propriozeptiven System ergänzt werden.

Makula- und Bogengangsorgane

Der Vestibularapparat ist Teil des Innenohrs und befindet sich dort im Labyrinth*. Er besteht aus 5 Organen [Abb. 1]:

- 2 Makulaorganen [Macula utriculi und Macula sacculi] sowie
- 3 Bogengangsorganen [horizontaler, hinterer und vorderer Bogengang].

Alle 5 Sinnesorgane besitzen Sinnesepithelien, deren Sinneszellen als **Haarzellen** bezeichnet werden. Die Sinneshäärchen ragen in eine gallertige, mucopolysaccharidhaltige Masse. In den Bogengängen heißt sie **Cupula**. In den beiden Makulaorganen enthält das gallertige Kissen, das auf den Sinneszellen aufliegt, zusätzliche winzige Kalziumkarbonatkristalle, die unter dem Elektronenmikroskop wie Steine [Lithen] aussehen. Das Kissen wird daher **Otolithenmembran** [Otolith = Ohrstein] genannt.

Die Sinneszellen der Vestibularorgane haben einen charakteristischen Aufbau [Abb. 1]. Sie sind mit den Sinneszellen der Cochlea* verwandt. Sie besitzen an ihrem oberen Ende zahlreiche feine Härchen [Stereozilien], die ihnen den Namen Haarzelle verliehen haben.

Gleichgewichtssinn durch Beschleunigungsmessung

Die Reizung der Haarzellen

Wie in der Cochlea* ist der adäquate Reiz der Haarzellen eine Deflektion der Stereozilien. Die Haarzellen sind befähigt, den mechanischen Reiz, d.h. die Abscherung der Stereozilien, in elektrische und chemische Signale umzusetzen. Letztere erregen die afferenten Fasern der Gleichgewichtsnerven mit dem afferenten Transmitter* Glutamat* [Abb. 2].

Anders als bei den inneren Haarzellen der Cochlea ist an den vestibulären Haarzellen schon in Ruhe ein ständiger Transmitterausstoß zu finden, der im afferenten Nerv zu einer überraschend hohen Spontanaktivität [**Ruheaktivität**, Abb. 3 A] führt. Beschleunigungsreize ändern den Transmitterfluss und erhöhen oder erniedrigen so die Entladungsraten im Nerv. Eine Abscherung in Reizrichtung steigert die Aktivität der afferenten Nervenfasern, eine Abscherung in Gegenrichtung reduziert die Zahl der neuronalen Entladungen. Bewegungen quer zu dieser Achse sind ohne Effekt.

Beschleunigungssinn in den Translationsrichtungen

Die beiden Makulaorgane eines Ohrs können Translationsbeschleunigungen messen, insbesondere die Schwerkraft, aber auch Beschleunigung oder Bremsen von Auto oder Flugzeug, im Lift oder bei Sturz und Sprung. Durch die Einlagerung der Kalziumkarbonatkristalle [Statokonien] ist die spezifische Dichte der Otolithenmembran nämlich höher als die der sie umgebenden Endolymphe*. Bei einer Translationsbe-

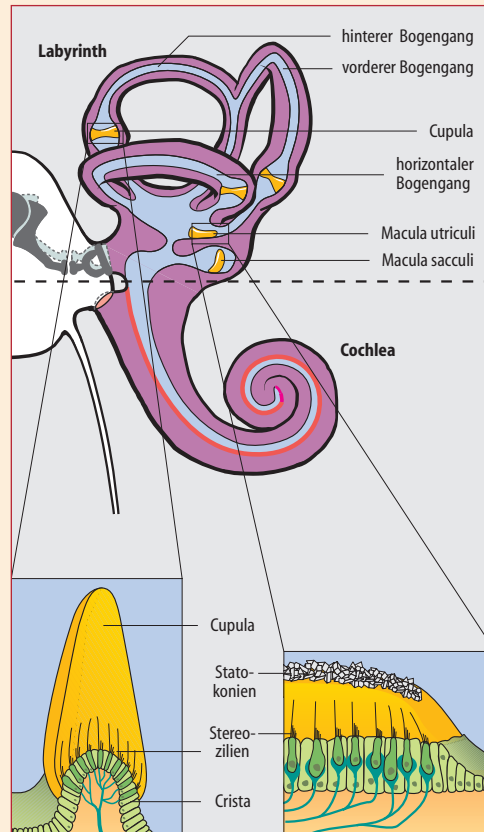


Abb. 1. Das Labyrinth des Innenohrs im Schema. Endolymphe (hell) und Perilymphe (dunkel) des Labyrinths und der Cochlea stehen miteinander in Verbindung.

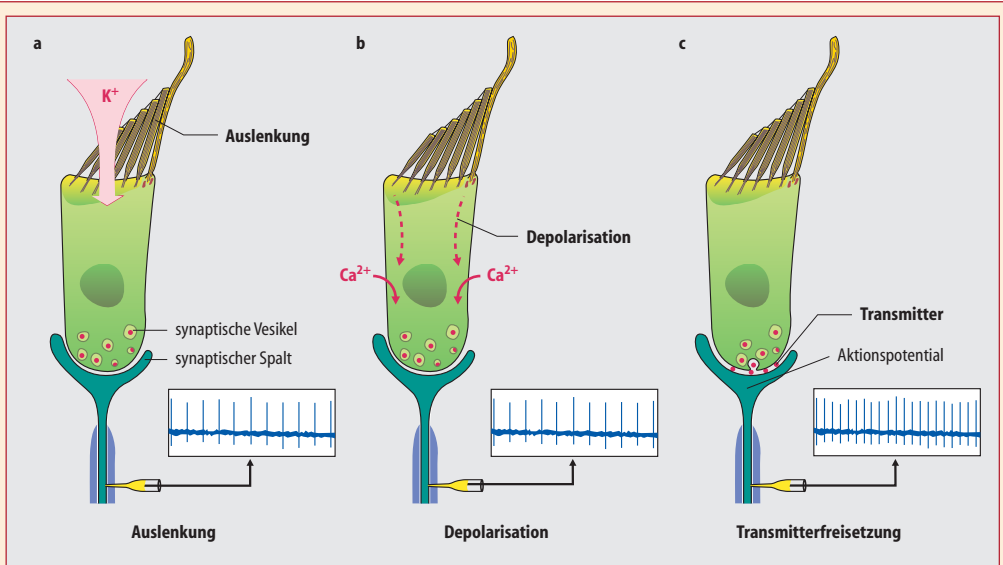


Abb. 2. Transduktionsvorgänge in vestibulären Haarzellen. Eine Auslenkung der Stereozilien [A] führt zum Einstrom endolymphatischen Kaliums in die Haarzelle. Der Kaliumstrom depolarisiert die Zelle und ermöglicht den Eintritt von Kalzium [B]. Der intrazelluläre Kalziumanstieg trägt zur Transmitterfreisetzung in den synaptischen Spalt [C] mit anschließender Stimulation der afferenten Nervenfasern bei.

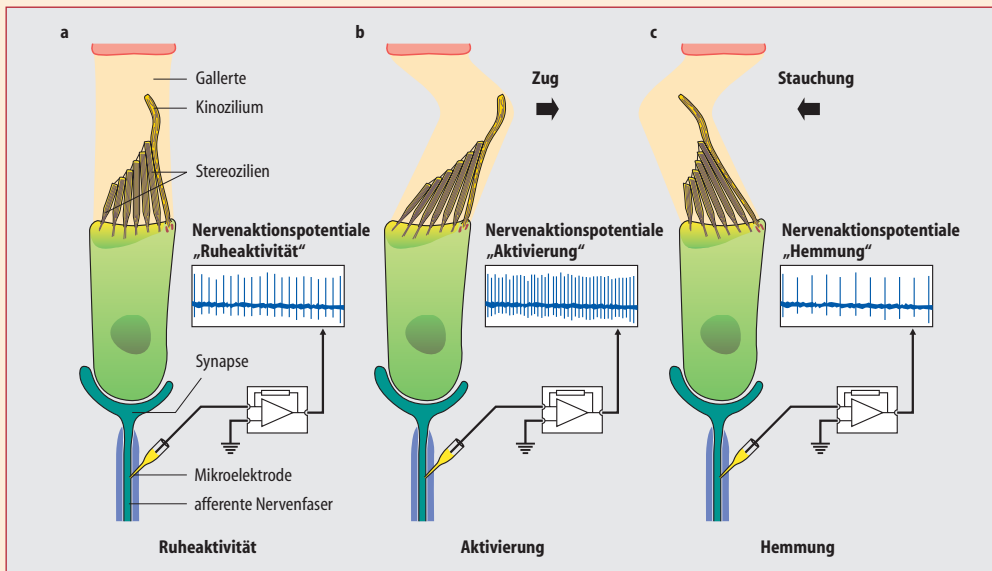


Abb. 3. Auslenkung der Stereozilien am Beispiel einer Cupula. In Ruhe nimmt die Gallerte der Cupula eine mittlere Stellung ein und die Sinneshärchen stehen aufrecht [A]. Mit einer Mikroelektrode misst man eine mittlere Zahl von Nervenaktionspotenzialen in der afferenten Nervenfasern. Wird die Gallerte der Cupula in Richtung zum Kinozilium ausgelenkt, so nimmt sie die Sinneshärchen der Haarzelle mit und biegt sie um [B]. In der afferenten Nervenfasern ist eine Zunahme der Nervenaktionspotenziale messbar. In Gegenrichtung ist eine Hemmung mit Abnahme der Aktivität zu erkennen [C].

schleunigung des Körpers bleibt die verschiebbare Otolithenmembran daher um einen winzigen Betrag zurück, ebenso wie ein beweglicher Gegenstand im beschleunigenden Fahrzeug nach hinten rutscht. Dadurch werden die Stereozilien abgeschert und die Haarzellen der Makulaorgane adäquat gereizt.

Für jede denkbare Stellung des Kopfes im Raum gibt es eine bestimmte Konstellation der Abscherung der jeweils 2 Makulaorgane des rechten und des linken Innenohrs. Dies führt zu einer jeweils bestimmten Erregungskonstellation der dazugehörigen afferenten Nervenfasern, die vom zentralen Nervensystem zur Beur-

teilung der Stellung des Kopfes im Raum ausgewertet wird.

Beschleunigungssinn beim Drehen

Die Bogengangorgane erlauben es dem Menschen, **Drehbeschleunigungen** [Winkelbeschleunigungen] wahrzunehmen. Jeder Bogengang bildet nämlich einen nahezu kreisförmigen geschlossenen Kanal, der mit Endolymphe* gefüllt ist [Abb. 1]. Jeder dieser Kanäle ist jedoch im Bereich der Ampulle durch eine dicke Trennwand, die **Cupula**, unterbrochen. Sie ist auf der Innenseite des Bogengangs mit der Wandung verwachsen. An der Außenseite des Ringes [Abb. 3] umscheidet sie die Haarzellen, sodass die Stereozilien in die Cupula hineinragen. Die Cupula enthält keine Kalziumkarbonatkristalle, daher haben Endolymphe* und Cupula die gleiche spezifische Dichte. Eine Translationsbeschleunigung führt deshalb nicht zur Relativbewegung zwischen Bogengang, Cupula und Zilien; die Haarzellen werden nicht gereizt.

Anders ist dies bei Drehbeschleunigungen. Wird der Kopf gedreht, bleibt die kreisförmig angeordnete Endolymphe wegen ihrer Trägheit im Bogengang gegenüber den knöchernen Bogengangswänden zurück [Abb. 3 B]. Da die Cupula mit der knöchernen Kanalwand verwachsen ist, wird sie mit dem Schädel bewegt. Sie „stößt“ dadurch gegen die zurückbleibende Endolymphe und wird als elastische Membran durch die Endolymphe ausgelenkt [Abb. 4]. Diese Auslenkung schert die Stereozilien der Haarzellen ab, wodurch diese adäquat gereizt werden.

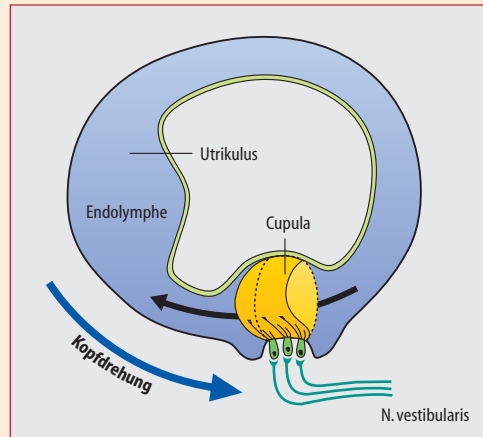


Abb. 4. Ein Bogengang mit Cupula und Haarzellen im Schema. Bei Kopfdrehung [roter Pfeil] wird auch der Bogengang gedreht. Die Endolymphe mit der Cupula bleibt jedoch zurück. Dadurch werden die Stereozilien ausgelenkt.

Geschwindigkeitsmessung

Die drei Bogengänge eines jeden Innenohrs sind dreidimensional angeordnet, sodass für jede Dimension des Raumes ein Bogengang zuständig ist. Zusammen mit den 3 Bogengangorganen des anderen Ohres ergibt sich dadurch für jede Winkelbeschleunigung ein spezifisches Muster an Aktivitätssteigerungen und Aktivitätshemmungen der jeweils zuständigen afferenten Nervenfasern. Diese Muster werden zentral ausgewertet und ergeben die Information, welche Drehbeschleunigung auf den Kopf einwirkt.

Im täglichen Leben werden die Bogengangorgane fast immer durch reine Kopfdrehungen gereizt. Da die physiologische Drehbewegung des Kopfes aus anatomischen Gründen begrenzt ist, ist sie je nach Geschwindigkeit der Bewegung bereits nach Bruchteilen einer Sekunde beendet. Dabei wird der Kopf zunächst beschleunigt, dann wieder abgebremst und angehalten. Beim Beschleunigen wird die Cupula kurz ausgelenkt, beim Bremsen wieder in die Ruhelage zurückgebracht. Bei kurzen Kopfbewegungen entspricht daher die Cupulaauslenkung ungefähr auch der Drehgeschwindigkeit, obwohl die Drehbeschleunigung den Reiz darstellt.

Zentrales vestibuläres System

Muskelreflexe und Körpergleichgewicht

Im zentralen vestibulären System einlaufende Informationen erlauben die notwendigen Muskelreflexe, die zum Körpergleichgewicht beitragen. Die afferenten Nervenfasern des Nervus* vestibularis leiten ihre Signale über **Kopfhaltung und Bewegung** an 4 verschiedene Kerne [Nucleus superior Bechterew, Nucleus inferior Roller, Nucleus medialis Schwalbe und Nucleus lateralis Deiters] weiter. In diesen Kernen wird die vestibuläre Information über die Kopforientierung durch weitere Signale über die Stellung des Körpers im Raum ergänzt. Sie stammen auf neuronalem Wege v.a. von Somatosensoren der Halsmuskeln und -gelenke [Halssensoren]. Die Halssensoren übermitteln daher zusätzlich noch die Haltung des Kopfes gegenüber dem Rumpf. Auf diese Weise kann das ZNS aus den Gesamtinformationen die **Gesamtkörperhaltung** berechnen. Dazu tragen noch zusätzliche somatosensorische Informationen von Sensoren weiterer Gelenke, wie etwa von Armen und Beinen, bei.

Die in den Vestibulariskernen gesammelte Information aus Labyrinthensoren, Halssensoren und weiteren somatosensorischen Eingängen werden auf Hirnbahnen weitergegeben:

- zum einen um ständig Muskelreflexe auszulösen, die v.a. das Gleichgewicht erhalten. Auf diese Weise ist der aufrechte Gang des Menschen möglich.

- ▶ zum anderen werden Signale über neuronale Bahnen zur Großhirnrinde gesandt, die eine bewusste Wahrnehmung der Körperhaltung ermöglichen.

Statische und statokineticische Muskelreflexe

Die Muskelreflexe werden in 3 Gruppen unterteilt:

- ▶ **Stehreflexe:** Erlauben Mensch [und Tier] den Tonus jedes einzelnen Muskels so zu steuern, dass die jeweils gewünschte ruhige Körperhaltung [z. B. aufrechtes Stehen, gebeugte Haltung] zuverlässig eingehalten werden kann. Da der Muskeltonus reflektorisch gesteuert wird, spricht man von **tonischen Reflexen**. Die Anteile der Labyrinth an diesen Reflexen werden als **tonische Labyrinthreflexe** bezeichnet.
- ▶ **Stellreflexe:** Ereignen sie sich in der richtigen Reihenfolge, dann erlauben sie es dem Körper, sich etwa aus einer ungewöhnlichen Lage in die normale Körperstellung zu begeben. Dabei sind zahlreiche Stellreflexe wie eine Kette hintereinander geschaltet.
Beispielsweise wird zunächst über **Labyrinthstellreflexe** die Kopfhaltung verändert, was über Halsensoren empfunden wird [weil sich die Haltung des Kopfes gegenüber dem Körper verändert hat]; dieses wiederum bewirkt über **Halsstellreflexe** eine Normalstellung des Rumpfes. Stehreflexe und Stellreflexe werden auch als **statische Reflexe** zusammengefasst. Sie werden durch eine Haltung ausgelöst.
- ▶ **Statokineticische Reflexe:** Sie werden nicht durch eine Haltung, sondern durch eine Bewegung ausgelöst. Sie erlauben z. B. beim Laufen und Springen, aber auch im Lift oder beim Autofahren, das Gleichgewicht zu halten und reflektorisch eine jeweils adäquate Körperstellung zu finden. So wird in einem Lift bei Beschleunigung nach unten ein erhöhter Extensorentonus, bei Beschleunigung nach oben ein erhöhter Flexorentonus ausgelöst.

Augenmuskeln

Bahnen zu den Augenmuskeln sind an statischen kompensatorischen Augenbewegungen und am statokineticischen Nystagmus beteiligt.

Bei klinischen Gleichgewichtsfunktionsuntersuchungen spielen **vestibulookuläre Reflexe** [VOR] eine besonders wichtige Rolle. Physiologisch lassen sich diese in statische und statokineticische Reflexe einteilen. Statische Reflexe lösen kompensatorische Augenbewegungen aus, damit sich bei Änderungen der Kopfhaltung das Gesichtsfeld nicht ändert. Die Netzhautbilder bleiben dadurch gewissermaßen stehen.

Ein statokineticischer Muskelreflex ist der sog. **vestibuläre Nystagmus**. Er ist klinisch außerordentlich wichtig. Dabei handelt es sich um eine durch einen Bewegungsreiz vestibulär ausgelöste Augenbewegung. Dreht man beispielsweise den Kopf um 90° nach rechts, dann wird der Augapfel zunächst kompensatorisch nach links geführt, um möglichst das ursprüngliche Gesichtsfeld zu erhalten. Naturgemäß hat die kompensatorische Augenbewegung einen maximal möglichen Ausschlag. Bevor dieser erreicht wird, erfolgt eine ruckartige Rückbewegung; in unserem Beispiel zur rechten Seite, die die Drehbewegung des Kopfes überholt. Darauf folgt wieder eine langsame Bewegung nach links. Die Abfolge von langsamer und schneller Bewegung geschieht so lange, bis die Drehbewegung des Kopfes beendet ist. *Die schnelle Komponente dieser Augenbewegung* kann man viel besser beobachten. Sie heißt **Nystagmus**. In unserem Beispiel handelt es sich um einen **Horizontalnystagmus**, der v.a. durch die beiden horizontalen Bogengänge als vestibulärer Nystagmus ausgelöst wird. Sind die Augen geöffnet, dann löst die Verschiebung des Gesichtsfeldes einen zusätzlichen Reflex über das Auge aus, der als **optokineticischer Nystagmus** bezeichnet wird. Vestibulärer Nystagmus und optokineticischer Nystagmus wirken in unserem Beispiel synergistisch. Aber auch ohne visuellen Reiz [geschlossene Augen, im Dunkeln] wird ein Nystagmus bereits rein vestibulär ausgelöst.

Weiterführende Literatur

- Baloh RW, Honrubia V (1990) Clinical Neurophysiology of the Vestibular System, 2nd edn. Davis, Philadelphia
- Gummer AW, Plinkert P, Zenner HP (1996) Auditory-Visual Interaction in the Superior Colliculus. In: Greger R., Windhorst U. Comprehensive Human Physiology, Vol. 1, Springer-Verlag, Heidelberg, S. 839–845
- Zenner HP, Gummer AW (1996) The Vestibular System. In: Greger R., Windhorst U. Comprehensive Human Physiology, Vol. 1, Springer-Verlag, Heidelberg, S. 697–709
- Zenner HP, Zrenner E (1996) Physiologie der Sinne. Spektrum-Verlag, Heidelberg