

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

## ÜBER GEHÖR UND ERSCHÜTTERUNGSSINN BEI LOCUSTIDEN<sup>1</sup>.

Von

HANSJOCHEM AUTRUM.

Mit 22 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. März 1941.)

Hörvermögen und Erschütterungssinn sind bei den Insekten so eng miteinander verflochten, daß ihre Trennung die Untersucher vor begriffliche und experimentelle Schwierigkeiten stellt. Der Grund dafür liegt darin, daß Schall- und Erschütterungsreize physikalisch von gleicher Natur sind: Beide werden durch Schwingungen von Mediumteilchen hervorgerufen, die mit dem Tierkörper in Berührung stehen. Im folgenden soll die Fähigkeit zur Wahrnehmung von Luftschwingungen (vor allem mit dem Tympanalorgan und seinen Homologa) als Hörvermögen, zu der von Bodenschwingungen als Erschütterungssinn bezeichnet werden. Diese Ausdrucksweise wird hier lediglich zur Vereinfachung gewählt. Eine tiefere Erkenntnis, etwa die Sinnesqualität „Hören“ betreffend, soll damit nicht vorweggenommen werden.

Den Begriff des Hörens auf die Fälle zu beschränken, in denen Organe mit Trommelfellen nachgewiesen sind, erscheint nicht ratsam, und zwar aus mehreren Gründen: Die Schallwahrnehmung bei Fischen erfolgt ohne Trommelfelle; trotzdem ist man berechtigt, von Hören zu sprechen (v. FRISCH 1936); ferner wurde nachgewiesen (AUTRUM 1936 a, b), daß es bei den Insekten auch eine grundsätzlich andere Art der Schallwahrnehmung gibt als die mit Hilfe von Trommelfellen. Weiterhin ist es z. B. in der menschlichen Physiologie durchaus üblich, in den Fällen, in denen nach Zerstörung der Trommelfelle noch Reaktionen auf Luftschall beobachtet werden, von einem restlichen Hörvermögen zu sprechen; schließlich — und das erscheint mir als das wichtigste Argument — wird mit der Frage nach der Luftschallwahrnehmung ohne Trommelfelle ein Problem gestellt, das nicht von vornherein durch die Forderung bestimmter anatomischer Strukturen abgeschwächt werden sollte.

Bevor man jedoch in einem bestimmten Fall von einer Luftschallwahrnehmung sprechen kann, wird der Nachweis zu erbringen sein, daß der Luftschall vom Tier direkt und nicht etwa auf Umwegen, wie z. B. über Erschütterungen des Bodens aufgenommen worden ist.

Die Durchsicht der Literatur zeigt, daß bei vielen Höruntersuchungen an Insekten die Möglichkeit einer Reizung durch Erschütterung nicht aus-

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

geschlossen war. Von vornherein sind alle die Versuche abzulehnen, in denen die Tiere die Schallquelle unmittelbar berührten, wie es z. B. der Fall ist, wenn man durch Anstreichen der Unterlage mit einem Geigenbogen oder durch Reiben mit dem angefeuchteten Finger auf Glasplatten Töne erzeugt. Hier liegt eine Reizung durch Erschütterung besonders nahe. Aber auch diejenigen Versuche lassen noch keine einwandfreie Entscheidung zu, in denen die Unterlage der Tiere so von der Schallquelle isoliert ist, daß keine Übertragung der Schallschwingungen als Körperschall möglich ist: Es muß nämlich stets damit gerechnet werden, daß sich die Schwingungen des einen Mediums — hier also der Luft — der festen Unterlage der Tiere mitteilen, wobei unter gewissen Bedingungen (bei Anregung in einer Eigenfrequenz) erhebliche Bewegungen der Unterlage resultieren können. Dieser prinzipielle Einwand könnte sogar gegen den Versuch von REGEN (1914) erhoben werden, der seine Versuchstiere in der Gondel eines kleinen Ballons unterbrachte, um jede direkte Körperschallwirkung auszuschalten: Der Luftschall setzt auch den Ballon und seine Gondel in entsprechende Schwingungen, selbst wenn keine „Resonanz“ vorliegt. Wenn auch die dabei entstehenden Amplituden der festen Unterlage nur sehr klein sein werden, so besteht doch die Möglichkeit, daß sie bei der unerwartet hohen Empfindlichkeit der Insekten für Erschütterungen bereits wahrnehmbar sind. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß dieser mögliche Einwand gegen den Versuch von REGEN auch ein stichhaltiger sei. Verfasser ist überzeugt, daß in den Versuchen von REGEN echtes Hörvermögen nachgewiesen ist.

Selbstverständlich hat es nicht an Versuchen gefehlt, das Hörvermögen vom Erschütterungssinn zu trennen (zusammenfassende Darstellungen mit eingehender Literaturbesprechung: MANGOLD 1913; HERTER 1925, 1926; v. BUDDENBROCK 1936). Viele Untersucher sind jedoch an dieser Aufgabe von vornherein gescheitert, weil sie von einer Fragestellung ausgingen, die den tatsächlichen Verhältnissen nicht angepaßt war. Deshalb sollen zunächst einige allgemeine Bemerkungen dazu dienen, die Fragestellungen zu klären und zweckmäßige Arbeits-hypothesen zu gewinnen.

Soll entschieden werden, ob ein bestimmtes Tier Hörvermögen oder Erschütterungssinn oder beides besitzt, so sind folgende Fragen zu untersuchen:

1. *Grundfrage:* Gibt es überhaupt Reaktionen auf irgendwelche mechanischen Schwingungen?

2. *Lokalisationsproblem:* Welche Organe werden durch die Schwingungen gereizt?

3. *Problem der Reizaufnahme und der Reizleitung:*

a) Wo und wie werden die Schwingungen vom Tierkörper aufgenommen?

b) Auf welchen Wegen werden sie innerhalb des Körpers den Sinneszellen zugeleitet?

4. *Leistungsproblem*: Welche Wahrnehmungsgrenzen gelten für die einzelnen Organe?

Die Reihenfolge, in welcher die Fragen angegriffen werden, wird im Einzelfall verschieden sein müssen.

Eine eingehende Besprechung erfordern die unter 2 und 3 genannten Fragen. In vielen Fällen nämlich ist ihre Beantwortung an einen komplizierten Untersuchungsweg gebunden. Das wird deutlich, wenn man die verschiedenen möglichen und auch tatsächlich auftretenden Verhältnisse schematisch zusammenstellt. Es sind folgende Möglichkeiten zu untersuchen:

I. Im einfachsten Fall sind die Versuchstiere nur von *einem Medium* umgeben: z. B. Fische im freien Wasser, fliegende oder schwebende Tiere in der Luft. Dann können zur Wahrnehmung der Schwingungen des Mediums vorhanden sein:

A. nur *ein* Organ (bzw. Organsystem);

B. *zwei oder mehr* in Bau oder Leistung verschiedene Organe bzw. Organsysteme.

Der Fall IA könnte etwa bei den Mücken auftreten, bei denen die Weibchen den Schwarm der Männchen vielleicht mit Hilfe des JOHNSTONSCHEN Organs auffinden (EGGERS 1924). Der Fühler dient dabei als Schnelleempfänger (AUTRUM 1936 a, b) für den Flugton der Männchen.

Den Fall IB treffen wir bei den im Wasser lebenden Fischen an. Wasserschall kann vom Labyrinth und mit dem Hauttastsinn rezipiert werden, und zwar höhere Frequenzen nur vom Labyrinth, tiefere von beiden (v. FRISCH und STETTER 1932). Bezeichnet man (mit v. FRISCH, s. z. B. 1936) die Schallperzeption mit dem Labyrinth als „Hören“, die mit dem Hauttastsinn als „Tasten“ oder „Erschütterungssinn“, so gründet man diesen Unterschied auf Argumente vergleichend-anatomischer Art. Dieses Vorgehen ist einwandfrei und zweckmäßig. Man darf nur nicht glauben (worauf auch v. FRISCH 1936 hinweist), daß neben der Verschiedenheit der Rezeptionsorgane auch den Reizen ein Unterschied zukomme, daß also „Erschütterung“ von bestimmter Frequenz etwas anderes als Wasserschall der gleichen Frequenz sei. Lediglich die Lage und der Bau der Sinnesorgane, nicht die Beschaffenheit des Reizes, also ein anatomischer, nicht ein physikalischer Grund ist für die Bezeichnungsweise maßgebend. Zugleich folgt aber auch, daß es sinnlos ist, die Frage zu diskutieren, ob die Schallperzeption der Fische mit dem Labyrinth nun Hören oder ein „verfeinerter Erschütterungssinn“ sei. Die Einordnung in eines von beiden liefert nichts Neues, sie wird sich lediglich danach richten, ob man von anatomischen oder physikalischen Einteilungsprinzipien ausgehen will.

II. Die Versuchstiere leben *an der Grenze* zweier Medien: Lufttiere an der Erd- oder Wasseroberfläche, Wassertiere am Boden. In diesem Fall muß der Untersucher mit einer großen Zahl von Möglichkeiten rechnen; denn hier ist immer die Wahrscheinlichkeit groß, daß der ursprünglich von einem bestimmten Ort des einen Mediums ausgehende Schwingungsvorgang über beide Medien dem Tierkörper zugeleitet wird, woran sich dann eine zwifache (mechanische) Reizleitung innerhalb des Körpers anschließt. Die möglichen Kombinationen können in diesem Fall sehr verwickelt werden:

A. Das Tier besitzt nur *ein einziges* auf mechanische Schwingungen ansprechendes Organ oder Organsystem. Dann können folgende Fälle eintreten:

- a) Das Organ reagiert nur auf die Schwingungen des einen Mediums.
- b) Es reagiert auf die Schwingungen beider Medien.

B. Das Tier besitzt *mindestens 2 Organe* oder Organsysteme *P* und *Q*, die für mechanische Schwingungen empfänglich sind. Für eine übersichtliche Darstellung seien die mechanischen Schwingungen des einen Mediums mit *l*, die des anderen mit *m* bezeichnet. Dann ergeben sich folgende Möglichkeiten:

- a) *P* und *Q* reagieren beide nur auf *l* (oder *m*);
- b) *P* und *Q* reagieren sowohl auf *l* als auch auf *m*;
- c) *P* reagiert auf *l*, *Q* auf *m*;
- d) *P* reagiert auf *l* und *m*, *Q* auf *l* (oder *m*).

C. Kommt ein weiteres Organsystem *R* hinzu, so steigt die Zahl der möglichen Kombinationen weiter an. Zugleich wird experimentell die Trennung und Zuordnung der einzelnen Reaktionen schwieriger und die Deutung der Ergebnisse zunehmend unsicherer. Mit der Reizung verschiedener Organsysteme durch den gleichen Reiz muß man vor allem dann rechnen, wenn unter den Bedingungen des Experiments Schalle von Zusammensetzung und Intensitäten angewendet werden, die in der Natur für das betreffende Tier keine Rolle spielen.

Um die Unterscheidung zwischen den 4 Fällen, die unter B aufgeführt sind, handelt es sich in den vorliegenden Untersuchungen. Der Gegenstand sind die Sinnesorgane, die in den Extremitäten der Insekten gelegen sind, vor allem die tibialen Scolopalorgane der Locustiden. Die Hauptfragen, die den folgenden Untersuchungen zugrunde liegen, sind:

Können Insekten mit den tibialen Sinnesapparaten Luftschall unmittelbar wahrnehmen?

Können Insekten mit den tibialen Sinnesorganen Bodenerschütterungen unmittelbar wahrnehmen?

Welches sind die Grenzen und die Schwellenwerte für Luftschall im Bereich von 100—10000, für Erschütterungen im Bereich von 100 bis 8000 Hz?

Welche Sinnesorgane und weiter welche Sinneszellen zusammengesetzter Organe werden durch Luftschall und welche durch Erschütterungen in Erregung versetzt?

Auf welchem Wege werden den Sinnesorganen die Schwingungen zugeleitet?

*Stand der Forschung.* Schon die ersten Forscher, die sich mit den Tympanalorganen beschäftigten, faßten sie als Gehörorgane auf (JOHANNES MÜLLER 1826 bei Acridiern; v. SEBOLD 1844 bei Locustiden). Die Morphologen, die sich später mit dem Bau dieser Organe befaßten, haben sich alle dieser Ansicht angeschlossen. Die ersten Versuche machten RUDOW (1870) und GRABER (1876, 1882), die zu dem Resultat kamen, daß der Schall von der Antenne, nicht von den Tympanalorganen rezipiert wird, da nach Entfernung der Tibien der Vorderbeine die Weibchen die Antennen noch in Richtung des zirpenden Männchens ausstrecken und die Männchen ihren Gesang unterbrechen, wenn künstlich Geräusche hervorgerufen werden. Einwandfreie Versuche verdanken wir REGEN (1908, 1913, 1914, 1926; Zusammenfassungen z. B. bei EGGERS 1928, v. BUDDENBROCK 1936). REGEN (1913b) widerlegte die Behauptung von RUDOW, daß die Antennen die Gehörorgane seien, indem er RUDOWS Amputationsversuche wiederholte und zeigte, daß auch fühlere Männchen von *Thamnotrizon* zu alternieren vermögen. Die Versuche von REGEN ergaben den einwandfreien Nachweis, daß bei den Locustiden (und Grillen) das Tympanalorgan ein Hörorgan ist. Die Frage der Übertragung der Schallschwingungen durch den Boden untersuchte REGEN 1914, die Hörgrenzen versuchte er 1926 zu bestimmen. Schon 1914 bemerkt REGEN in einer Anmerkung, daß auch Männchen von *Thamnotrizon*, die vollständig der Tympanalorgane beraubt sind, noch eine gewisse Schallempfindlichkeit besitzen. Einwände von MANGOLD (1913), die nicht auf eigenen Beobachtungen beruhten, widerlegte REGEN (1914). Über die Funktionen der einzelnen Teile des Tympanalorgans äußerten verschiedene Autoren gelegentlich Ansichten, die aber höchstens den Wert tastender Hypothesen haben (Zusammenstellungen bei EGGERS 1928). Sie können hier übergangen werden, da außer GRABER keiner der betreffenden Autoren Versuche anstellte. Lediglich GRABER (1882) versuchte nachzuweisen, daß die Trommelfelle von Tympanalorganen geeignet sind, Schallschwingungen aufzunehmen, indem er sie auf den Hals von Fläschchen klebte und durch aufgestreuten Sand feststellte, daß sie durch Töne zum Mitschwingen angeregt werden können. Einen neuartigen Weg beschritten WEVER und BRAY (1933), indem sie elektrophysiologische Methoden auf die Tympanalorgane von Locustiden anwendeten. Sie beschreiben die zu beobachtenden elektrischen Effekte und machen Angaben über die Hörgrenzen. Der Versuch, quantitative Angaben zu machen, wurde zum erstenmal von PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936) unternommen (zur Kritik s. S. 627); diese Arbeiten wurden allerdings an einem abdominalen Tympanalorgan durchgeführt. Eingehende Versuche über die Funktionsweise wurden von AUTRUM (1940) angestellt, aus denen sich Ansätze zu einer Hörphysiologie der Tympanalorgane ergaben.

Von den Cristae acusticae der Mittel- und Hintertibien nimmt EGGERS (1928) vermutungsweise an, „daß sie der Schallperzeption oder zumindest der Rezeption von Erschütterungen dienen“.

Während das Lokalisationsproblem beim Gehör der mit Tympanalorganen ausgestatteten Locustiden durch REGEN gelöst wurde, gelang es für den Erschütterungssinn nicht, ein ihm dienendes Sinnesorgan zu finden. FIELDE und PARKER (1904), die an der Ameise *Stenamma* durch Amputationen den Sitz des Erschütterungssinnes zu bestimmen suchten, kommen zu dem Ergebnis, daß die Vibrationen der festen Unterlage auf den Körper der Ameise übertragen werden und daß

die Reizung dadurch schlechthin geschieht, "without reference to any special sense organ". HERTER (1925) ist der Meinung, daß Erschütterungsreize wohl durch Lageverschiebungen der einzelnen Körperteile gegeneinander rezipiert werden. SIHLER (1924) vermutet, daß die Analcerci (bei *Gryllus*) an der Erschütterungswahrnehmung beteiligt seien. Amputationsversuche führen ihn jedoch zu dem Ergebnis, daß die Sinnesorgane der Cerci zumindest nicht die einzigen Organe sein können, welche Erschütterungsempfindungen vermitteln. Die meisten Tiere verhalten sich nach Entfernung der Cerci ganz normal.

Genauere quantitative Bestimmungen der Reizschwelle für Erschütterungen sind bisher überhaupt nicht versucht worden. Die Untersucher beschränkten sich darauf, die Reizgröße zu ändern, um wenigstens gewisse Angaben — von allerdings sehr beschränktem Wert — machen zu können. Als Beispiel seien Versuche von FIELDE und PARKER (1904) genannt: Sie setzten ein künstliches Nest von *Stenamamma* auf das Ende eines astfreien Brettes und ließen in verschiedenem Abstand vom Nest Schrotkugeln von 0,5 g Gewicht aus verschiedener Höhe fallen; sie beobachteten die Schreckreaktionen. Bei einer Fallhöhe von 15 cm traten noch Reaktionen ein, wenn die Kugeln 4,30 m vom Nest entfernt auf das Brett fielen. Abgesehen von der Fehlerquelle, die in der schnellen Gewöhnung vieler Insekten an Reize liegt, lassen sich mit diesem Verfahren nicht einmal relative Angaben machen. Einzelheiten und Literatur findet man bei HERTER (1925).

Während die Physiologen also zu keinem Resultat kamen, wurde von Morphologen immer wieder die Vermutung geäußert, daß Chordotonalorgane an der Erschütterungswahrnehmung zumindest beteiligt seien.

Über die *Physiologie der Chordotonalorgane* wissen wir viel weniger Positives als über die der Tympanalorgane. EGGERS sagt (1928), „daß bisher keine Beobachtung und kein Versuch zugereicht hat, um irgendeine bestimmte Funktion irgendwelcher Chordotonalorgane einwandfrei festzustellen“ (S. 338). v. BUDDENBROCK faßt 1936 zusammen: „Unsere experimentelle Kenntnis der physiologischen Funktion (der Chordotonalorgane) ist allerdings noch sehr gering, aber einiges kann unmittelbar vom Bau und von der Lage der Organe abgelesen werden (S. 156).“ Schließlich bezeichnet DEBAISIEUX (1938) die Chordotonalorgane als „énigme physiologique“; er sagt: „en attendant quelque résultat positif, toute hypothèse est prématurée“ (S. 186). EGGERS (1928) und DEBAISIEUX (1935) fassen die aufgestellten Hypothesen zusammen: Die Chordotonalorgane können dem Lagesinn, dem Bewegungssinn, dem Vibrationsinn, der Wahrnehmung des Luftwiderstandes oder der Geschwindigkeit und Richtung des Windes, der Schallwahrnehmung dienen. Auch eine Beteiligung am Gleichgewichtssinn und der Beschleunigungswahrnehmung wird erwogen. Manche Autoren nehmen an, daß sie der Rezeption des Blutdruckes in den Lakunen oder des Luftdruckes in den Tracheen (HEITMANN 1934) dienen. v. BUDDENBROCK (1924, S. 102; 1936, S. 156) vermutet, daß die in den Halteren gelegenen Chordotonalorgane Stimulationsorgane sind.

Von den *Subgenualorganen* im besonderen gilt das gleiche. Viele Autoren vermuten in ihnen Organe des Erschütterungssinnes. EGGERS (1928) meint, „daß sie ursprünglich dazu dienten, Erschütterungen der Unterlage zu rezipieren . . ., vielleicht auch jetzt noch diese Funktion ausüben“. Versuche sind nicht angestellt worden.

Im folgenden wird zum erstenmal für ein Chordotonalorgan, das Subgenualorgan, eine bestimmte Funktion durch das Experiment wahrscheinlich gemacht und zugleich versucht, quantitative Angaben über die Leistungen zu machen.

### Methodik.

Untersuchungsobjekte waren die Vorder-, Mittel- und Hinterbeine von Locustiden. Sie wurden nach Abtrennung vom Körper durch Luftschall oder Erschütterungen verschiedener Frequenzen gereizt; die auftretenden Aktionspotentiale wurden vom Beinnerven abgenommen und verstärkt.

Die meisten Versuche wurden an *Locusta (Tettigonia) cantans* und *Decticus verrucivorus* vorgenommen. Einige Versuche wurden an *Conocephalus (Xiphidion) dorsalis* angestellt. Die Tiere stammten überwiegend aus der Umgebung Berlins. Die Haltung im Terrarium bietet keine Schwierigkeiten.

Die Fehlerquellen, die bei den im folgenden geschilderten akustischen Untersuchungen an Tieren auftreten können, sind außerordentlich zahlreich und oft schwer zu übersehen. Im wesentlichen sind es zwei Gruppen von Fehlerquellen, die zu beachten sind: 1. Die akustischen Verhältnisse im Laboratorium — ein schalltoter Raum stand nicht zur Verfügung —; sie lassen sich meist theoretisch und meßtechnisch nur unzulänglich oder gar nicht erfassen. Vor allem für quantitative Untersuchungen müssen sie aber leicht zu übersehen sein. 2. Die elektrischen Rückwirkungen der Apparaturen aufeinander; sie lassen sich durch strenge Kontrollen beseitigen. Da in zoologischen Untersuchungen, soweit sie akustische Probleme zumal bei Wirbellosen betreffen, in vielen Fällen nicht die erforderliche Sorgfalt in der Ausschaltung von Fehlerquellen angewandt worden ist, soll die Methodik der Versuche im folgenden so eingehend wie nötig geschildert werden.

*Hörschallapparatur.* Als Tonquelle diente ein Überlagerungssummer mit Leistungsverstärker (Siemens & Halske; Frequenzbereich 30—20000 Hz). Am Ausgang befand sich ein hochwertiger dynamischer Lautsprecher. Der Tongenerator wurde mittels eines Kathodenstrahloszillographen auf die S-nusform der erzeugten Schwingungen geprüft. Intensitäten, bei denen ein merkbarer Klirrfaktor auftrat, wurden nicht zu Messungen benutzt, sondern nur dann herangezogen, wenn es zu zeigen galt, daß auch bei hohen Intensitäten keine Reaktionen auftraten. Ist beim Versuchsobjekt eine Empfindlichkeit für tiefe Frequenzen vorhanden, so kann eine in der Apparatur vorhandene Brummspannung das Ergebnis bei höheren Frequenzen fälschen. Die Brummspannung ist durch gute Erdung der Apparate und genaue Symmetrierung der Röhren weitgehend herunterzudrücken. In den Fällen, in denen trotzdem der Verdacht bestand, daß die Brummspannung eine Rolle spielte, wurden entweder Kontrollmessungen bei der Frequenz 0 Hz oder bei kurzgeschlossenem Verstärkereingang (die Brummspannung stammte aus dem Verstärker) durchgeführt. Schließlich ließ sich durch einen Kondensator geeigneter Dimension (1  $\mu$ F), der in Serie mit dem Lautsprecher gelegt wurde, ein starker Abfall der Brummspannung erreichen. — Die Grobeinstellung der Schallstärke erfolgte durch ein eingebautes Potentiometer am Verstärkereingang, die eventuell nötige Feineinstellung durch ein angepaßtes Potentiometer am Verstärkerausgang.

Der Lautsprecher war im allgemeinen mit einer Schallwand umgeben, deren Größe so bemessen war, daß die tiefsten zur Untersuchung kommenden Frequenzen noch mit hinreichender Intensität abgestrahlt wurden. Neben dem Summer wurde in gelegentlichen Versuchen eine Galtonpfeife zur Tonerzeugung benutzt, vor allem

dann, wenn ein Tympanalorgan nur auf Schallempfindlichkeit schlechthin geprüft werden sollte (z. B. als Vorversuch nach der Montierung des Beines auf den Elektroden). Die Pfeife wurde dabei meist auf eine Frequenz von etwa 25000 Hz eingestellt; auf diese Frequenz sprechen die Tympanalorgane von *Locusta*, *Decticus*, *Conocephalus* und *Phlugiola* sehr empfindlich an (AUTRUM 1940). Ferner war die Galtonpfeife immer dann von Nutzen, wenn aus physikalischen Gründen (z. B. bei Verdacht des elektrischen Übersprechens) eine elektrische Tonerzeugung unzureichend erschien, also Kontrollmessungen nötig wurden. Zu quantitativen Messungen ist die Galtonpfeife nur brauchbar, wenn die Anblasbedingungen konstant gehalten werden und die genaue Tonhöhe sowie die Tonreinheit eine untergeordnete Rolle spielen.

Die *Schallintensität* wurde durch Messung des Schalldruckes am Ort des Präparates bestimmt. Hierzu diente ein Kondensatormikrophon mit zugehörigem Schalldruckmesser (Siemens & Halske), der in  $\mu\text{bar}$  geeicht war. Bei der Messung sind einige Vorsichtsmaßregeln zu beachten. In einem gewöhnlichen Raum bilden sich stets stehende Wellen aus, so daß die örtliche Verteilung der Schallintensität sehr kompliziert ist. Sie wechselt außerdem mit der Frequenz und mit der geringsten Ortsänderung der Körper im Raum (Kopfbewegungen des Beobachters). Da ein schalltoter Raum, in dem fortschreitende Wellen erhalten bleiben, nicht zur Verfügung stand, wurden die Messungen in einem Wattekasten durchgeführt. Der Kasten war aus Cellotexpplatten hergestellt und besaß eine Grundfläche von  $75 \times 65$  cm, eine Höhe von 75 cm. In seinem Innern waren auf ausgespannten Fäden Wattestreifen aufgehängt, so daß ein Versuchsraum von  $25 \times 25 \times 23$  cm freibleib. Die Vorderwand dieses Versuchsraumes wurde vom Lautsprecher eingenommen; das Kondensatormikrophon konnte von der Gegenseite durch den Wattebehang eingeführt werden.

In einem Wattekasten dieser Dimensionen treten bei tiefen Frequenzen sicher noch Reflexionen und damit stehende Wellen auf. Da das Mikrophon den Schalldruck nicht genau an der Stelle des Präparates mißt, können sich daraus Ungenauigkeiten in den Meßwerten ergeben. Diese Unsicherheit kann jedoch nicht beträchtlich sein. Denn gerade für die tiefen Frequenzen, bei denen sich stehende Wellen ausbilden, ist die Wellenlänge und damit der Abstand zwischen den Maxima und Minima des Schalldruckes groß gegenüber dem Abstand zwischen Mikrophonmembran und Präparat, so daß sich der gemessene Schalldruck kaum merklich von dem an der Stelle des Präparates herrschenden unterscheidet. Bei höheren Frequenzen läßt der Wattekasten keine Wandreflexionen mehr zu, wie durch Kontrollmessungen (Verschieben des Mikrophons im Versuchsraum) bestätigt werden konnte. Hier kann aber das Schallfeld durch die an der Mikrophonmembran selbst reflektierte Welle empfindlich gestört werden. Infolge der eintretenden Reflexionen steigt an der Membran der Schalldruck an, das Mikrophon zeigt einen (nach den Angaben der von der Firma beigefügten Eich-tabelle maximal bis 2,5fach) höheren Schalldruck an, als im ungestörten Feld herrschen würde. Die hierdurch bedingten Fehler bleiben aber ebenfalls klein, weil der Abstand zwischen Präparat und Membran noch gering genug (in unseren Versuchen wenige Millimeter) ist: Das Präparat liegt noch in der durch das Mikrophon hervorgerufenen Druckstauung. Um unnötige Reflexionen an der Lautsprechermembran zu vermeiden, wurde die Längsachse des Mikrophons um  $25^\circ$  gegen die Schallrichtung geneigt, so daß die am Mikrophon reflektierte Welle auf die Wattewand fiel und hier absorbiert wurde. Diese Maßnahmen erwiesen sich als notwendig, aber auch als ausreichend, um einwandfreie Werte zu erhalten.

Bei der Bestimmung der Schwelle des menschlichen Ohres spielt die Störung des Schallfeldes eine große Rolle, die dadurch hervorgerufen wird, daß man „das Ohr nicht gut ohne Kopf in ein freies Schallfeld“ bringen kann (WIEN 1903; WAETZMANN und KEIBS 1936). Reflexionen am Kopf und Resonanzen im Gehörgang



bewirken Druckänderungen, die im freien Schallfeld nicht vorhanden wären. Das liegt daran, daß bei höheren Frequenzen die Dimensionen des Kopfes von der Größenordnung der Wellenlängen sind. Diese Schwierigkeiten bestehen jedoch bei den vorliegenden Untersuchungen nicht, weil der Durchmesser der Beine stets klein gegen die untersuchten Wellenlängen ist, das Schallfeld also durch das Präparat selbst nicht gestört wird.

Die Pfeifpunkteichung des Schalldruckmessers wurde vor jeder Einzelmessung vorgenommen. Quantitative Messungen gestattet der Schalldruckmesser zwischen

30 und 10000 Hz, in einem Meßbereich von  $0,04-1000 \mu\text{bar}$ . Bei Sinustönen liegt die Meßunsicherheit bei  $\pm 1,5$  (oberhalb 8000 Hz bei  $\pm 2,5$ ) db.

*Die Erschütterungsapparatur.*

Die Untersuchung des Erschütterungssinnes hat zur Voraussetzung, daß die Vibrationen des Bodens der Form nach bekannt sind und ihre Größe meßbar ist. Außerdem muß der Luftschall, der von diesen Bodenvibrationen ausgeht, vernachlässigt werden können. Schon die ersten orientierenden Versuche zeigten, daß die Messung der Erschütterungsschwellen mit einfachen Mitteln nicht möglich war. Nach mehreren Fehlschlägen wurde zu ihrer Bestimmung folgender Weg eingeschlagen: Zur Erzeugung der Vibrationsschwingungen dient der Summer (je

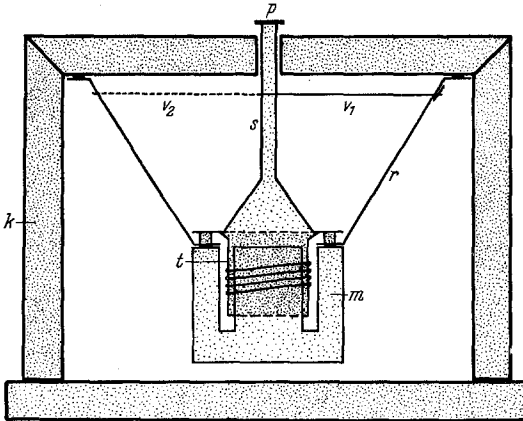


Abb. 1. Schwingungssystem zur Erzeugung von Schwingungen bekannter Amplitude und Frequenz. An der Decke des Kastens  $k$  ist ein Lautsprecher-system befestigt;  $r$  Metallrahmen des Lautsprechers;  $m$  Topfmagnet;  $t$  Tauchspule; auf ihr ist ein Trichter mit Stiel ( $s$ ) angekittet, auf dessen oberen Ende sich die geerdete Platte  $p$  befindet, auf der die Extremitäten aufliegen;  $v_1, v_2$  zwei der drei seitlichen Verspannungen, die Transversalbewegungen des Schwingungssystems verhindern sollen.

nach Bedarf mit oder ohne Anschluß des Verstärkers). Als Erschütterungssystem selbst wurde ein angeschlossener permanent-dynamischer Lautsprecher verwendet, der in folgender Weise umgebaut war (Abb. 1): Nach Entfernung des Konus wurde auf der Tauchspule ein kleiner Glastrichter aufgekittet, dessen Rand gerade den Durchmesser der Tauchspule hatte. Am Stiel des Trichters, der 6 cm lang war, wurden 3 Verspannungsdrähte befestigt, die miteinander je einen Winkel von  $120^\circ$  bildeten, senkrecht zum Stiel ausgespannt waren und zu dem Metallrahmen führten, an dem ursprünglich der weite Rand des Papierkonus befestigt gewesen war. Entsprechend eingebaute Stellschrauben ermöglichten es, die Spannung der Drähte zu verändern. Bei sorgfältiger Justierung wurden durch diese Verspannungsdrähte (vor allem bei den verwendeten geringen Amplituden) seitliche Schwingungen des Trichterstiels verhindert und zugleich die Tauchspule in ihrer zentrierten Lage festgehalten. Das ganze System — Tauchspule, Trichterkonus, Trichterstiel — konnte daher nur in der Längsachse des Trichterstiels schwingen. Bei Kontrollbeobachtungen unter dem Mikroskop ließen sich eventuelle seitliche Abweichungen sowie Obertöne gut erkennen. Der Trichterstiel wurde an seinem offenen Ende durch eine  $2,5 \times 2,5$  mm große, mit Siegelack angekittete Silberplatte abgeschlossen. Auf dieser Platte, die durch eine feine, biegsame, angelötete Litze geerdet war, ruhten beim Versuch die Tarsen der Beine in natürlicher Lage. Die ganze Apparatur wurde in einem starkwandigen Holzkasten untergebracht, der zur elektrischen Abschirmung innen mit geerdetem Blech ausgekleidet

war. Durch eine Durchbohrung der Kastenoberseite tritt der Trichterstiel mit dem Silberplättchen hindurch, dergestalt, daß die Silberplatte etwas über der Fläche der Kastenoberseite liegt und sich zwischen Stiel und Wand des Bohrloches gerade soviel Raum befindet, daß keine Berührung eintritt.

Die Eichung dieses Apparates geschah auf folgende Weise: Bei permanent-dynamischen Lautsprechern ist die Amplitude proportional der Stärke des Stromes, der durch die Tauchspule fließt. Abweichungen von dieser linearen Beziehung treten erst beim Überschreiten einer gewissen Amplitude auf. Daß diese Beziehung auch für das umkonstruierte System gültig blieb, konnte durch Messungen bestätigt werden. An dem Silberplättchen wurde ein Deckglassplitter so befestigt, daß seine Ebene parallel der Achse des Trichterstieles lag. Der Deckglassplitter war auf seiner Oberfläche so mit schwarzem Lack überzogen, daß unter dem Mikroskop (Wasserimmersion) auf schwarzem Grunde feinste leuchtende Punkte erschienen, wenn von unten her mit einer starken Lichtquelle beleuchtet wurde. Mit Hilfe eines Meßokulars konnte durch Beobachtung dieser leuchtenden Punkte die Abhängigkeit der Amplitude von der Stromstärke bestimmt werden. In der Regel wurden für jede Frequenz drei verschiedene Werte gemessen; sie lagen bei allen verwendeten Frequenzen auf einer Geraden, die mit großer Genauigkeit durch den Nullpunkt ging. Daraus folgt, daß eine Extrapolation nach kleineren Amplituden hin zulässig war. Sollten bei sehr kleinen Stromstärken Abweichungen von der Geradlinigkeit eintreten, so werden die tatsächlichen Amplituden jedenfalls unterhalb der Geraden liegen, längs deren extrapoliert wurde. Daraus folgt aber, daß die so gemessenen Amplituden höchstens größer, bestimmt aber nicht kleiner als die wirklichen Amplituden sein können. Bei Schwellenbestimmungen erhält man demnach bei diesem Verfahren allenfalls einen zu großen Wert für die Schwelle, d. h. eine obere Grenze, unterhalb deren die Schwelle liegen muß. Eine solche Grenzbestimmung ist für die vorliegenden Fragestellungen von Wert. Mit großer Sicherheit kann jedoch angenommen werden, daß die berechneten mit den tatsächlichen Amplituden übereinstimmen.

Da im Verhältnis zum schwingenden System die Masse der aufgesetzten Insektenbeine sehr klein ist, kann sie die Eichwerte nicht beeinflussen.

Da die direkte Messung der außerordentlich kleinen Wechselströme, die bei Schwellenbestimmungen durch die Tauchspule flossen (Größenordnung  $10^{-6}$  A), nicht möglich war, wurde folgender Kunstgriff verwendet: Der Summer- bzw. Verstärkerausgang wurde durch ein angepaßtes Potentiometer abgeschlossen, an dem in Serie mit einem Milliampereometer (Frequenzbereich: 30—10000 Hz) die Tauchspule des Vibrationssystems lag. Die Spannung am Summerausgang selbst konnte gemessen und meßbar verändert werden. Wenn bei der Bestimmung der Schwelle das Milliampereometer im Kreis der Tauchspule keinen Ausschlag anzeigte, wurde nach der Messung die Wechselspannung am Summerausgang solange erhöht, bis sich ein gut ablesbarer Ausschlag einstellte. Aus den bekannten Größen: Spannung am Summerausgang bei der Schwellenbestimmung, erhöhte Spannung am Summerausgang nach der Messung, erhöhter Strom im Tauchspulenkreis nach der Messung ließ sich die gesuchte Größe: Strom im Tauchspulenkreis bei der Schwellenbestimmung errechnen. Der zugehörige Wert der Amplitude konnte dann für die gewählte Frequenz aus der Eich-tabelle entnommen werden. Im folgenden wird stets die Schwingungsweite selbst angegeben, die gleich der doppelten Amplitude ist.

Um aus dem Gebäude und der Umgebung stammende Erschütterungen fern-zuhalten, wurde der ganze Apparat auf einen Aufbau gesetzt, der aus mehreren Cellotexpplatten bestand, die durch dazwischengesetzte Gummistopfen getrennt waren. Da eine ausreichende Erschütterungsfreiheit während des Tages meist nicht zu erreichen war, wurden die Messungen zum Teil nachts vorgenommen.

*Messung der Reizwirkung.* Die Reizwirkung wurde durch Messung der am Beinerven auftretenden Aktionspotentiale beobachtet. Die Beine wurden durch einen Schnitt am proximalen Teil des Femur vom Körper getrennt. In den Femurstumpf wurde ein Platindraht geeigneter Dicke so eingeführt, daß er die im Femur verlaufenden Beinerven traf. Als indifferente Elektrode diente entweder (bei den meisten Versuchen mit Luftschall, soweit in den folgenden Ausführungen nichts anderes angegeben ist) ein Wattepolster, das mit physiologischer Kochsalzlösung getränkt war (s. AUTRUM 1940) oder (bei den Versuchen auf dem Erschütterungsapparat) die Silberplatte; um auch in diesem Fall guten Kontakt zu gewährleisten, wurde auf die Platte ebenfalls ein Tropfen physiologische Kochsalzlösung getan und über die Tarsen ein kleiner angefeuchteter Wattebausch gelegt.

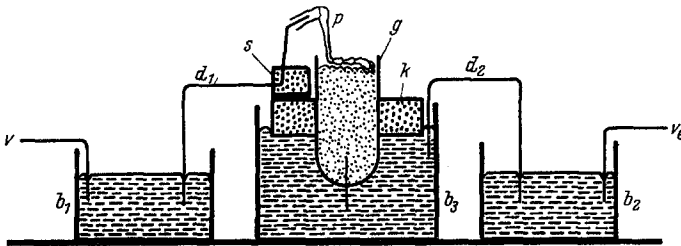


Abb. 2. Zuleitung der Elektroden zum Präparat (*p*) unter Zwischenschaltung von Quecksilberwannen (*b*<sub>1</sub>, *b*<sub>2</sub>, *b*<sub>3</sub>), die das Präparat gegen Erschütterungen aus der Umgebung isolieren. Auf dem Quecksilber der Wanne *b*<sub>3</sub> schwimmt ein Kork *k*, der in einer Durchbohrung das unten geschlossene Glasrohr *g* trägt, das mit NaCl-befeuchteter Watte gefüllt ist. Am unteren Ende des Glasrohres *g* ist ein Platindraht eingeschmolzen, der von der Watte über das Quecksilber der Wanne *b*<sub>3</sub>, den Draht *d*<sub>2</sub> und die Wanne *b*<sub>2</sub> zur geerdeten Zuleitung *v*<sub>e</sub> des Verstärkers führt. Die Elektrode *d*<sub>1</sub> zur Abnahme der Aktionspotentiale ist durch isolierende Masse (*s*) am Korken befestigt und ragt in das Femur. *v* Zuleitung zum Verstärker.

Die Halterung der indifferenten Elektrode wurde je nach den Erfordernissen des Versuches in verschiedener Weise vorgenommen. Bei den Erschütterungsmessungen z. B. war durch ein System von Hebeln und Schrauben dafür gesorgt, daß sich die indifferente Elektrode mit dem aufgesteckten Bein beliebig im Raum drehen und verschieben ließ. Bei den Hörversuchen im Wattekasten, ferner bei allen Versuchen, bei denen an den Präparaten Operationen ausgeführt werden sollten, erwies sich eine Anordnung als zweckmäßig, wie sie Abb. 2 wiedergibt. Die Korkplatte mitsamt Elektroden und Präparat konnte leicht aus der Apparatur entnommen und gegebenenfalls zur Operation unter das Binokular gebracht werden. Nach der Operation war das Ganze wieder mit einem Griff an den Verstärker anzuschließen. Außerdem verminderte dieser Aufbau die direkte Übertragung mechanischer Schwingungen auf das Präparat, wie sie sonst auf dem Weg über die Elektrodenzuleitungen möglich gewesen wäre.

Die Aktionspotentiale wurden in der üblichen Weise durch einen vierstufigen W-C-gekoppelten Verstärker verstärkt und ihr Effektivwert an einem an den Verstärkerausgang gelegten Spannungsprüfer abgelesen (s. AUTRUM 1940). Eine oszillographische Analyse der Aktionsströme konnte nicht durchgeführt werden. Handelte es sich um die Bestimmung von Schwellenwerten, so war das Abhören der Aktionsströme mit einem an den Verstärkerausgang angepaßten Kopfhörer die genaueste Methode. Da nämlich bei der erforderlichen Verstärkung das Röhrenrauschen im Verstärker nicht unterdrückt werden kann, kam als sicherer Nachweis für das erste Auftreten von Aktionsströmen von vornherein nur das subjektive Abhören in Frage; die Fähigkeit des menschlichen Ohres zur Klanganalyse übertrifft beim geübten Beobachter alle physikalischen Meßmethoden. Meßreihen, die meine Frau durchführte, ergaben die gleichen Werte wie meine eigenen Beobachtungen. Zu

diesen durch Abhören gefundenen „Schwellenwerten“ muß noch einiges bemerkt werden. Es können mit diesem Verfahren keine absoluten Schwellenwerte festgestellt werden, sondern nur diejenigen Reizgrößen, die einen im Kopfhörer gerade noch wahrnehmbaren Aktionsstrom erzeugen. Da sich aber — wie schon oben erwähnt — aus physikalischen Gründen ein ständiges Rauschen des Verstärkers nicht vermeiden läßt, geht bei fortschreitender Herabminderung der Reizgröße der Aktionsstrom schließlich im Verstärkerrauschen unter, d. h. die auf diese Weise erhaltenen Schwellen sind nicht nur vom Objekt, sondern in gewissem Umfang auch von der Apparatur abhängig. Auf diese unvermeidliche Tatsache weisen auch DERBYSHIRE und DAVIS (1935) sowie WEVER und BRAY (1936, 1938) bei elektro-physiologischen Untersuchungen über die Cochleaeffekte bei Säugetieren hin. Jedoch ist sicher, daß die so bestimmten Schwellenwerte nicht kleiner als die wahren Schwellenreize ausfallen, die für das Tier gerade noch wahrnehmbar sind. Man erhält also „Schwellenwerte“, die eine obere Grenze für die wahre Schwelle darstellen. Derartige Angaben sind aber sinnvoll. Wie im übrigen weiter unten (S. 604) gezeigt werden wird, liegen die gemessenen Schwellen in manchen Fällen so niedrig, daß sie nicht wesentlich größer als die wahren Schwellen sein können. Auch ein Vergleich der Schwellen bei verschiedenen Frequenzen, wie er ja gerade interessiert, erscheint statthaft. Das hat seinen Grund in der Gleichheit der elektrischen Effekte bei verschiedenen Frequenzen. Beim Abhören ist zwischen ihnen kein Unterschied zu bemerken, obwohl das menschliche Ohr, zumal bei geübten Beobachtern, für geringe Änderungen in der Zusammensetzung von Geräuschen überaus empfindlich ist.

Welche Beziehungen zwischen der Größe der Aktionspotentiale und der subjektiven Lautheit bestehen, entzieht sich zur Zeit jeder Beurteilung. Auch für die Säugetiere, bei denen die elektrischen Erscheinungen der Cochlea ja wesentlich besser untersucht sind, ist es noch nicht gelungen, den Zusammenhang einwandfrei zu klären (s. u. a. STEVENS und DAVIS 1936; DERBYSHIRE und DAVIS 1935; WEVER und BRAY 1936, 1938).

Störungen bei der Messung der Aktionspotentiale konnten durch akustische Erregung der Verstärkerröhren und durch elektrisches Übersprechen auftreten. Durch Einbau des Verstärkers in einen Holzkasten, der im Innern mehrere durch Wolle bzw. eine Luftschicht voneinander getrennte Lagen Cellotex enthielt, wurden akustische Rückkoppelungen vermieden. Das Übersprechen konnte durch sorgfältige Erdung und Aufstellung doppelwandiger FARADAY-Käfige ausgeschaltet werden. Eine unerwartete Quelle von Störungen waren Tische mit Eternitplatten, auf denen anfangs Teile der Apparatur aufgestellt waren. Diese Platten wirkten wie große Kapazitäten. Infolge der schlechten Leitereigenschaften des Eternits half auch Erden nichts, so daß die Tische ganz entfernt werden mußten.

Es seien noch einige Bemerkungen über die Zuverlässigkeit der Zahlenangaben gemacht, die mit den beschriebenen Methoden erhalten wurden. Die Fehler der Amplitudenbestimmung konnten unter 5—10% gehalten werden. (Dabei ist die Annahme gemacht, daß Tauchspulenstrom und Amplitude linear voneinander abhängig sind; s. S. 589). Es wäre vielleicht möglich gewesen, die Genauigkeit der physikalischen Amplitudenbestimmung zu vergrößern; in Anbetracht der Größe des Fehlers, der durch die Schwellenbestimmung der Aktionspotentiale gegeben war, wurde eine Erhöhung der Genauigkeit der Amplitudenbestimmung überflüssig. Die Schwelle selbst ließ sich (für eine bestimmte Frequenz und eine bestimmte Extremität) mit einem Fehler von  $\pm 10\%$  bestimmen. In der Regel weichen die Messungen weit weniger voneinander ab. Diese große Genauigkeit ergab sich auch, wenn zwei Beobachter unabhängig voneinander am selben Bein die Messungen mehrmals wiederholten. Bei sehr kleinen Amplituden konnten die Tauchspulenströme nicht mehr kontinuierlich verändert, sondern nur stufenweise vermehrt oder vermindert werden. Dadurch können die einzelnen Angaben mit größeren Fehlern

behaftet werden, die bis zu 50% betragen können. Da aber bei der Schwellenbestimmung stets diejenige Stufe der Messung zugrunde gelegt wurde, bei der ein Aktionspotential zum erstenmal deutlich wurde, können die wahren Werte höchstens kleiner, nicht aber größer sein, als im folgenden angegeben wird. Bei den Frequenzen über 5000 Hz ist der Fehler der Messungen größer als bei den tieferen Frequenzen; weil hier die Amplituden unter dem Mikroskop bereits sehr klein werden. Der Fehler kann in diesem Bereich  $\pm 50\%$  betragen. Die im vorangehenden angegebenen Fehler beruhen auf vorsichtigen Schätzungen, so daß also die Fehler in den meisten Fällen kleiner sein werden als die hier angegebenen Fehlergrenzen.

Die Erregbarkeit der Präparate hielt ohne besondere Maßnahmen 2—6 oder 8 Stunden an, in der feuchten Kammer währte sie bis zu 24 Stunden. Bei einigen wenigen Präparaten war von vornherein kein Aktionspotential zu beobachten; sie waren entweder geschädigt oder falsch auf den Elektroden befestigt worden. Von den meisten Präparaten wurden längere Meßreihen aufgenommen.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1936—1940 von meiner Frau und mir durchgeführt. Die fortschreitende Entwicklung der Apparaturen und Methoden brachte es mit sich, daß insgesamt über 300 Extremitäten zur Untersuchung gelangten.

### Allgemeine Eigenschaften des Objektes.

#### 1. Der elektrische Effekt und sein vitaler Ursprung.

Werden von dem Vorderbein eines Versuchstieres die Aktionspotentiale in der angegebenen Weise abgeleitet, so kann man bei Reizung mit Hör- oder Ultraschall im Kopfhörer ein zischendes Geräusch (shushing noise) wahrnehmen; das parallel liegende Meßinstrument zeigt einen Ausschlag. Diese Erscheinung beschrieben bereits WEVER und BRAY (1933). Ein subjektiv gleich erscheinender Effekt kann auch durch andere Reize hervorgerufen werden; z. B. verursachen Erschütterungen der Unterlage, der Haltevorrichtungen, Berühren des Beines mit einem Haar und Anblasen schon bei geringen Reizintensitäten sehr deutliche Reaktionen.

Die Gleichheit der Effekte bei verschiedenen Reizen besagt nichts über einen etwaigen Ursprung vom gleichen Sinnesorgan. Für eine genaue Analyse der Aktionspotentiale reicht ja das Ohr nicht aus. Außerdem ist es durchaus möglich, daß ähnlich gebaute Sinnesorgane gleiche elektrische Erscheinungen aufweisen.

Da die Möglichkeit, daß die beobachteten Effekte auf rein physikalischen Ursachen beruhten (z. B. Änderung des Übergangswiderstandes zwischen Gewebe und Elektroden infolge der Erschütterungen) von vornherein nicht auszuschließen war, wurden folgende Versuche zur Klärung dieser Frage angestellt:

a) *Betäubung mit Äther.* Das Präparat wurde am Boden eines oben offenen Glasrohres von 3 cm Durchmesser aufgestellt (Abb. 3). Durch ein eingeführtes Glasröhrchen ( $r$ ) konnte das Präparat angeblasen werden. Prüfreize waren: Galtonpfeife 3400—25000 Hz, Klopfen auf den Tisch mit dem Finger, Anblasen mit Luftstrom. Alle diese Reize gaben deutliche Effekte. Wurde ein mit Äther getränkter Docht in das Glasrohr gehängt, so trat nach 2 Min. eine Verminderung des Effektivwertes des

Aktionspotentials ein, nach 1 weiteren Min. war es gänzlich verschwunden. Bald nach Beginn der Ätherwirkung treten kurze prasselnde oder knarrende Geräusche im Kopfhörer auf, die wahrscheinlich auf Muskelbewegungen zurückgehen. Sobald die Narkose hinreichend tief ist, bewirkt selbst heftiges Anblasen keine Effekte, obgleich sich das Bein dabei über 1 mm hin- und herbewegte. Die bei lebenden Präparaten wirksamen Reize sind demgegenüber wesentlich schwächer und nur als leises Anhauchen zu kennzeichnen. Wurde schließlich zur Entfernung des Äthers Luft eingeblasen, so ist 19 Min. nach Versuchsbeginn der Effekt in voller Stärke wieder zurückgekehrt (Versuche an Vorderbeinen von *Locusta cantans* und *Conocephalus dorsalis*). Der Vorgang der Betäubung wurde auch quantitativ verfolgt. Bei diesen Versuchen zeigte sich zugleich eine weitere Eigenschaft der Präparate: Bei allen lebenden Präparaten bleibt auch bei möglicher Ausschaltung von akustischen und vibratorischen Reizen stets noch ein gewisses Potential bestehen, das im folgenden als Grundspannung bezeichnet werden soll. Da Gleichspannungen vom Verstärker nicht nachgewiesen werden, muß es sich um Aktionspotentiale (oder ihnen ähnliche Potentiale) handeln, die ständig vorhanden sind. Ihre Größe fällt während mehrerer Stunden langsam ab, während einer Versuchsreihe bleibt sie hinreichend konstant. Der langsame Abfall ist wohl auf eine zunehmende Schädigung des Präparates zurückzuführen. Es ist anzunehmen, daß diese Grundspannung darauf beruht, daß sich eine völlig „ruhige“ bzw. erschütterungsfreie Umgebung bei der hohen Empfindlichkeit der Präparate (s. S. 604) gar nicht herstellen läßt. Daneben liefern auch noch andere Erscheinungen Beiträge zur Grundspannung (s. S. 594).

In der Tabelle 1 ist die Grundspannung mit  $E_0$ , die bei Ertönen einer Galtonpfeife (25000 Hz) auftretende zusätzliche Spannung (Reiz) mit  $E_R$  bezeichnet; die Zeit ist in Minuten angegeben.

Während  $E_0$  zunächst stark ansteigt (der Abfall nach 1 Min. ist offenbar ohne Bedeutung), sinkt  $E_R$  beständig; wahrscheinlich ruft der Äther nach kurzem Einwirken mehrere Reaktionen hervor (chemische Sinnesorgane? Exzitationsstadien von Muskelementen?), die den anfänglichen Anstieg von  $E_0$  verursachen.

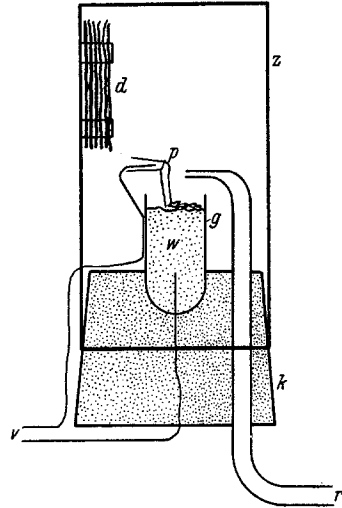


Abb. 3. Anordnung zur Untersuchung der Äthernarkose. Das Präparat  $p$  befindet sich auf der geerdeten Watte  $w$  ( $g$  das zu ihrer Aufnahme dienende Glasgefäß) in dem Zylinder  $z$ , der unten mit dem Korken  $k$  verschlossen ist.  $d$  Docht zur Befeuchtung mit Äther;  $r$  Glasrohr zum Anblasen des Präparates;  $v$  Zuleitungen zum Verstärker.

Entscheidend im vorliegenden Zusammenhang ist die völlige Reversibilität der Erscheinungen nach Äthernarkose, außerdem die Unwirksamkeit heftigster mechanischer Bewegungen des Präparates, wenn es betäubt oder abgestorben ist.

b) Um Einwände zu entkräften, die sich aus physikalischen Überlegungen ergaben, wurden noch weitere Kontrollversuche zum Nachweis

Tabelle 1.

Zeit	$E_o$ (mV)	$E_R$ (mV)
0	19	115
	Ätherdampf	
1,0	15	115
2,5	45	80
3,0	40	70
3,5	25	58
4,0	13	30
4,5	5	5
6	0	0
	Ätherdampf entfernt	
9	6	19
10	10	20
11	9	25
35	20	115

des vitalen Ursprungs der Erscheinungen angestellt. Das Präparat wurde durch einen Widerstand von 5000 Ohm bzw. durch andere lebende Gewebe der verschiedensten Art ersetzt. In keinem Fall traten irgend welche Potentiale bei Einwirkung von Luftschall oder Erschütterungen auf.

Wurde dagegen die indifferente geerdete Elektrode so umgestaltet, daß die Tarsen frei in eine Kochsalzlösung eintauchten, so traten bei groben Erschütterungen prasselnde oder knackende Geräusche im Kopfhörer auf, die mit echten Aktionsströmen nicht verwechselt werden konnten. Diese Erscheinung ist rein physikalisch bedingt und durch

Narkotika oder Abtöten nicht zu beseitigen. Eingehende Untersuchungen über derartige Potentiale hat EBBECKE (1926) an Modellen angestellt.

## 2. Die Temperaturabhängigkeit der Aktionspotentiale der *Crista acustica* bei Einwirkung von Luftschall.

Methode: Die Elektroden werden an Fäden frei in einem Becherglas aufgehängt, das von einem Wasserbad umgeben ist. Thermometer neben dem Präparat; Galtonpfeife 25000 Hz, bei konstantem Anblasdruck. Vorderbeine von *Locusta viridissima*.

Die Meßergebnisse sind in Abb. 4 zusammengestellt. Es zeigt sich ein ausgesprochenes Optimum zwischen 20 und 35° C. Bei höheren (und tieferen) Temperaturen nimmt die Größe des Effektivwertes des Aktionspotentials bei konstanter Reizgröße ab. Bei 2,5° C ist der Reizeffekt sehr gering; aus dem Verlauf der Kurven kann man schließen, daß erst unterhalb 2° C die Luftschallwahrnehmung (um eine solche handelt es sich bei den vorliegenden Versuchsbedingungen; s. weiter unten) erloschen ist. Auch dieser Versuch spricht einwandfrei für einen vitalen Ursprung der Potentiale.

Bemerkenswert ist das Verhalten der „Grundspannung“. Aus der Kurvengestalt kann zumindest auf das Vorhandensein von zwei Komponenten geschlossen werden. Unterhalb 40° ist der Verlauf recht ähnlich demjenigen der darüber stehenden Kurve, die die Temperatur-

abhängigkeit der Hörschallreizung beschreibt; vor allem hebt sich ein Optimum zwischen 20 und 40° ebenfalls deutlich ab. Die Vermutung, daß ein Teil der Grundspannung auf nicht zu beseitigende Reize aus der Umgebung zurückgeht, wird durch diese Ähnlichkeit gestützt. Bemerkenswert ist, daß auch bei 2,5° C die Grundspannung noch einen beträchtlichen Wert hat, der weit höher liegt als bei einem toten oder betäubten Präparat. Oberhalb 40° machen sich bei der Grundspannung zunehmend

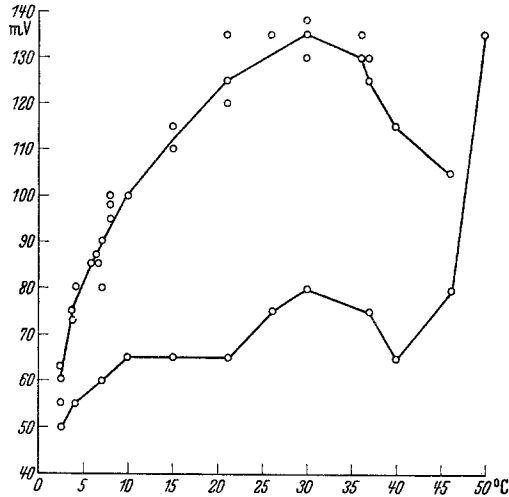


Abb. 4. *Locusta viridissima*; Abhängigkeit der Größe des Effektivwertes des Aktionspotentials der Crista acustica des Vorderbeins von der Temperatur bei konstanter Reizintensität (25000 Hz). Abszisse: Temperatur in Graden; Ordinate: Effektivwerte des Aktionspotentials in mV. Untere Kurve: Grundspannung; obere Kurve: Reizeffekt.

Effekte bemerkbar, über deren Ursprung z. Z. nichts Genaues ausgesagt werden kann. Alle diese Effekte verschwinden in der Narkose völlig. Hier zeigt sich keinerlei Aktionspotential im gesamten Temperaturbereich.

Wie weiter unten gezeigt werden wird, stammen die Aktionspotentiale auf Reizung mit Tönen von 25000 Hz allein von der Crista acustica.

### Die Reaktionen auf Luftschall.

Daß die Sinnesorgane der Vordertibien von Locustiden eine Luftschallwahrnehmung ermöglichen, unterlag von vornherein keinem Zweifel. Die Tympanalorgane sind wiederholt eingehend experimentell untersucht worden, mit dem Ergebnis, daß es sich bei ihnen einwandfrei um Gehörorgane handelt. Wie bereits S. 584 erwähnt, bewies REGEN (1908, 1914, 1926) in sorgfältigen Untersuchungen, daß bei *Thamnotrizon apterus* die Tympanalorgane der Vordertibien für die Wahrnehmung des Stridulationsschalles unentbehrlich sind. Er machte auch als erster bereits einige Angaben über den Umfang des Gehörs: Zirpende Männchen von



*Thamnotrizon* alternierten noch mit Tönen einer Galtonpfeife, die etwa  $a^7$  (= 27 840 Hz) entsprachen (REGEN 1926, S. 361); REGEN vermutete, daß die obere Grenze etwas höher liegt. Auch die untere Grenze versuchte er zu bestimmen und fand, daß sie oberhalb  $a^1$  (435 Hz) liegen müsse. Mit tiefen Tönen ist es ihm nicht gelungen, die Männchen zum Alternieren zu veranlassen, vielmehr hatten diese Töne, vor allem wenn sie obertonfrei waren, „eine geradezu abschreckende Wirkung“ auf die Tiere. Wie weiter unten gezeigt werden wird, werden tiefe Frequenzen auch in ganz anderer Weise wahrgenommen als die hohen (S. 622), so daß die Beobachtungen von REGEN durch die folgenden Untersuchungen eine Bestätigung und zugleich eine Erklärung finden.

Mit gänzlich anderer Methodik (Beobachtung der Aktionspotentiale) untersuchten WEVER und BRAY (1933) *Gryllus* und zwei Laubheuschrecken (*Amblycorypha* und *Pterophylla*). Sie wandten damit als erste elektrophysiologische Methoden in der Hörphysiologie der Wirbellosen an. Die untere Grenze des Gehörs wurde von ihnen etwa bei 800 Hz, die obere größer als 45 000 Hz gefunden. Die zugehörigen Intensitäten werden nicht angegeben. Untersuchungen von PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936a, b) beziehen sich auf abdominale Tympanalorgane bei Acridiern.

Die erste Aufgabe bestand also darin, genauer zu untersuchen, wie sich die an den Tibialorganen auftretenden Aktionspotentiale bei Vorhandensein von Luftschall verschiedener Art verhalten. Da alle drei Beinpaare eine Crista acustica besitzen, Trommelfelle aber nur an den Vorderbeinen ausgebildet sind, lag es nahe, auch die Mittel- und Hinterbeine in die Untersuchung einzubeziehen, um aus dem Vergleich Schlüsse auf die Bedeutung der verschiedenen Strukturen ziehen zu können.

### 1. Die Reaktionen auf natürliche Klänge und Geräusche.

Zu einer ersten qualitativen Orientierung wurden verschiedene natürliche Klänge und Geräusche verwendet. Von besonderem Interesse war:

a) *Das Verhalten gegenüber dem Stridulationsschall der eigenen Artgenossen.* Es ergab sich folgendes: Das Stridulieren der eigenen Artgenossen wird bei Locustiden (*Locusta cantans*, *L. viridissima*, *Decticus verrucivorus*, *Conocephalus dorsalis*) nur von den in den Vorderbeinen gelegenen Sinnesorganen wahrgenommen.

Weiterhin wurde bestimmt, bis zu welchen Entfernungen die Locustiden ihre eigenen Artgenossen unter natürlichen Bedingungen hören können. Die Versuche mußten im Freien und bei Windstille ausgeführt werden, weil Luftstrom an sich schon einen Reiz für tibiale Sinnesorgane darstellt (S. 592), und weil nur im Freien ein ungestörtes Schallfeld vorlag, das den natürlichen Bedingungen entsprach. Da *L. cantans* meist erst abends mit dem Gesang beginnt, wurden die Experimente in den frühen Nachtstunden im Institutsgarten angestellt. Ein zirpendes Männchen wurde in einen Käfig aus Drahtgaze gesetzt, der etwa 1 m über

dem Erdboden auf einem Tischchen aufgestellt war. Als Schallempfänger diente das Vorderbein eines Weibchens der gleichen Art; das Bein wurde in der üblichen Weise (s. AUTRUM 1940, S. 331) auf den Elektroden montiert. Die Entfernung zwischen dem Präparat und dem singenden Männchen konnte durch Verschieben des Männchens beliebig variiert werden. Nach einigen Versuchen unterbrach das Männchen nach dem Platzwechsel seinen Gesang nur für kurze Zeit. Ein Beobachter verfolgte das Auftreten der Aktionspotentiale, ein zweiter, der sich in der Nähe des zirpenden Männchens aufhielt, das Zirpen. Beide konnten durch Lichtsignale miteinander in Verbindung treten, so daß sich die Koinzidenz von Gesang und Aktionspotentialen prüfen ließ.

Das Weibchen von *Locusta cantans* nahm das Zirpen des Männchens noch aus einer Entfernung von 38 m wahr, d. h. bei dieser Entfernung waren im Kopfhörer noch Aktionspotentiale nachweisbar. Nach NIELSEN (1938) beginnt der einzelne Zirplaut von *Locusta cantans* zunächst leise und schwillt dann im Verlauf von etwa 1 Sek. zum Fortissimo an. Aus 38 m Entfernung ruft nur dieser laute Teil des Gesanges noch eine Reaktion hervor.

In der gleichen Entfernung von 38 m ist das Zirpen für den Menschen noch deutlich, wenn auch nicht mehr sehr laut zu hören.

Als Locustide mit gänzlich andersartigem Gesang wurde vergleichsweise *Conocephalus dorsalis* untersucht. Während FABER (1928) den Gesang von *cantans* als „scharf, durchdringend laut, grell“ bezeichnet, beschreibt er den von *Conocephalus dorsalis* als „äußerst leise, zart“. Dementsprechend wurden 3 m als äußerste Entfernung gemessen, aus der das Männchen vom Weibchen noch gehört werden kann. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß die gemessenen Entfernungen etwas, wenn auch sicher nicht bedeutend unter den wirklichen Grenzen liegen können (s. S. 591).

Im Gegensatz zu den Vorderbeinen zeigen die *Mittel- und Hinterbeine* niemals irgendwelche Reaktionen auf den Stridulationsschall, selbst wenn (bei *Locusta cantans*) das zirpende Männchen bis auf 20 cm an das Präparat herangerückt wurde. Aus diesen Versuchen ist zu schließen, daß zur Wahrnehmung des Stridulationsschalles die Tympanalorgane in ihrer typischen Ausbildung, wie sie sich nur in den Vordertibien findet, erforderlich sind.

b) Eine Reihe anderer Klänge und Geräusche wurde ebenfalls in ihrer Wirkung auf die verschiedenen Beinpaare untersucht. Dem Stridulieren am ähnlichsten ist ein scharfes zischendes — ss —. Es hat auch die gleichen Wirkungen wie der Gesang der Männchen: starke Aktionspotentiale an Vordertibien, keine Wirkung auf Mittel- und Hintertibien. Deutlich geringere Effekte als das stimmlose — ss — ruft ein stimmloses — sch — hervor (ebenfalls nur bei den Vordertibien). Bei *Conocephalus dorsalis* ist das — sch — überhaupt unwirksam.

Die hohen Töne von etwa 20000 Hz, die man mit einer Galtonpfeife erzeugen kann, rufen nur bei den Vordertibien Effekte hervor, auf Mittel- und Hintertibien sind sie gänzlich wirkungslos.

Anders steht es mit gesprochenen Vokalen oder ganzen Worten: Sie ergeben, nicht zu weit von den Präparaten gesprochen, Aktionspotentiale von den Sinnesorganen aller drei Beinpaare. Das gleiche gilt für musikalische Klänge mit einem Grundton, der unter 2000 Hz liegt, ebenso noch für tiefe Töne der Galtonpfeife.

Aus der Gesamtheit dieser Versuche geht bereits hervor, daß für die Wahrnehmung sehr hoher Frequenzen nur das Tympanalorgan der Vordertibien in Betracht kommt. Die weitere Analyse hatte die Wirkung der tiefen Frequenzen zu klären. Zu diesem Zweck wurden Messungen mit reinen Tönen vorgenommen, wie sie der Summer in abstuftbarer Intensität liefert.

## 2. Die Schwellenwerte für reine Töne.

Für den Frequenzbereich von 100—10000 Hz wurden diejenigen Schalldrucke bestimmt, die einen (im Kopfhörer) gerade noch merkbaren Aktionsstrom ergaben (Schwellenwerte). Versuche im Wattekasten. Elektroden nach Abb. 2.

a) *Vorderbeine* (Abb. 5). Die Abb. 5 zeigt typische Kurven für *Decticus verrucivorus* und *Locusta cantans*. Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen sind in keinem Fall beobachtet worden. Die Schallempfindlichkeit nimmt von der tiefsten gemessenen Frequenz (100 Hz) zunächst ständig zu, in der Gegend von 1000 Hz zeigt sich ein  $\pm$  deutlicher Abfall. Dann steigt die Empfindlichkeit bis zu den höchsten gemessenen Werten stetig an. Etwa bei 6000 Hz (*Decticus*) bzw. 3000 Hz (*Locusta*) haben die Kurven die untere Grenze des Schalldruckes erreicht (etwa 0,04  $\mu$ bar), die mit den zur Verfügung stehenden Apparaten noch exakt gemessen werden konnte. Bei allen höheren Frequenzen liegt der Schwellendruck unter 0,04  $\mu$ bar. Der subjektive Eindruck, wie er sich z. B. bei Versuchen mit der Galtonpfeife gewinnen läßt, macht es wahrscheinlich, daß die Kurve das Minimum unterhalb von 10000 Hz noch nicht erreicht hat; mit zunehmender Tonhöhe wird das Präparat also noch wesentlich empfindlicher (s. S. 629). Diese Beobachtung steht in Einklang mit den theoretischen Vorstellungen, die wir uns von der Funktionsweise des Tympanalorgans gemacht haben. AUTRUM (1940) hat nachgewiesen, daß das Tympanalorgan nach Art eines Druckgradientempfängers arbeitet. Der Betrag des Druckgradienten nimmt mit steigender Frequenz zu, solange die halbe Wellenlänge größer bleibt als der Wegunterschied des Schalles zwischen beiden Trommelfellen (1,3 mm). Das ist bis etwa 130000 Hz der Fall. Bis zu dieser Frequenz nimmt also bei gleichem Schalldruck die antreibende Kraft, die auf einen Druckgradientempfänger wirkt, bei konstantem Schalldruck zu. Es ist daher auch theoretisch

überaus wahrscheinlich, daß die Empfindlichkeit oberhalb von 10000 Hz noch beträchtlich steigt. Ob dieser Anstieg tatsächlich bis 130000 Hz geht, kann nicht gesagt werden, weil wir keine Kenntnisse darüber besitzen, in welcher Weise die antreibende Kraft des Schalldruckgradienten bei verschiedenen Frequenzen mit der Erregungsgröße in den Sinneszellen zusammenhängt. In früheren Untersuchungen haben wir nachgewiesen, daß mit dem Tympanalorgan noch Töne von 90000 Hz mit

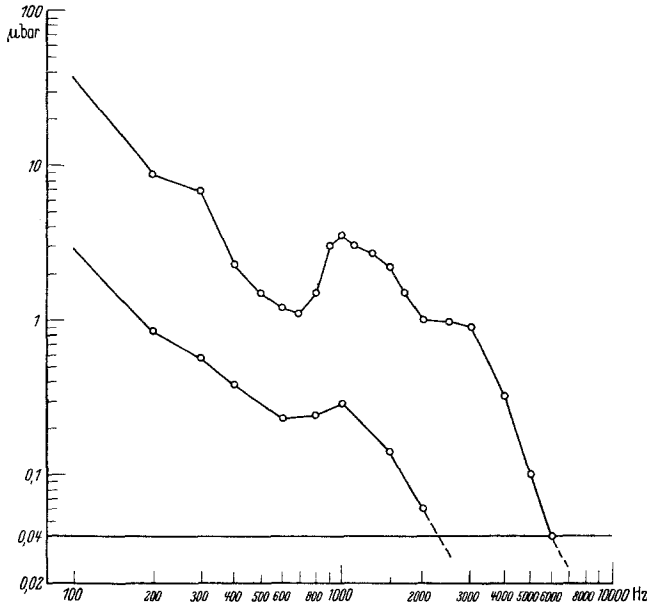


Abb. 5. Schwellendrucke für Luftschall als Reiz. Vordertibien von *Decticus* (obere Kurve) und *Locusta cantans* (untere Kurve). Abszisse: Frequenz des Schalles in Hz; Ordinate: Schalldruck in  $\mu\text{bar}$ . Die waagerechte Linie bei 0,04  $\mu\text{bar}$  gibt die untere Grenze der Meßmöglichkeit an.

großer Empfindlichkeit wahrgenommen werden. Leider stehen zur Zeit keine physikalischen Methoden zur Verfügung, die quantitative Messungen im Frequenzbereich über 10000 Hz gestatten.

Da die Schallabsorption in der Luft mit steigender Frequenz stark ansteigt (HIEDEMANN 1939), ist die Reichweite der tieferen Frequenzen des Stridulationsschalles größer als die der höheren. Andererseits ist aber die Empfindlichkeit für die höheren Frequenzen viel größer, so daß beide Erscheinungen sich wahrscheinlich teilweise gegenseitig ausgleichen.

Der Verlauf der Kurven ändert sich in seinen wesentlichen Merkmalen nicht, wenn statt des Schwellenwertes derjenige Schwellendruck bestimmt wird, der einen vorgeschriebenen Effektivwert des Aktionsstromes ergibt, wenn also z. B. die Lautstärke des Reiztones jedesmal so eingestellt wurde, daß sich z. B. 10 oder 15 mA Ausschlag am Meßinstrument ergaben (Abb. 6).

b) Werden Mittel- und Hinterbeine in der gleichen Weise untersucht, so ergeben sich Kurven, wie sie die Abb. 7 und 8 zeigen. Die Mittel- und Hinterbeine, die keine Trommelfelle besitzen, sind also durchaus durch Luftschall reizbar. Bemerkenswert ist, daß die Schwellen im Bereich tiefer Töne sogar erheblich niedriger liegen als beim Vorderbein.

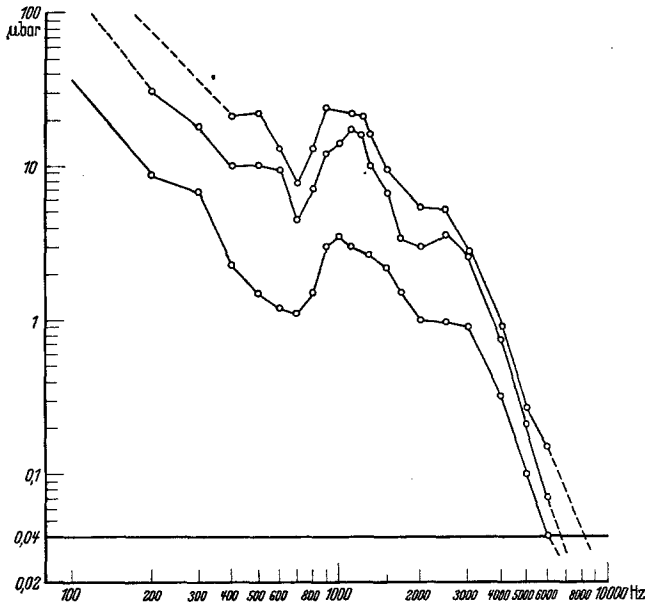


Abb. 6. Luftschallreizung; *Decticus*; Vorderbein; Schwellendrucke (unterste Kurve) und Kurven für Schalldrücke, die gleich große Aktionspotentiale (mittlere Kurve solche von 10 mV, oberste Kurve solche von 15 mV) bewirken. Koordinaten wie in Abb. 5.

Insbesondere verfügen die Mittelbeine zwischen 200 und 1500 Hz über eine große Schallempfindlichkeit. Oberhalb 1500—2000 Hz zeigen Mittel- und Hinterbeine ein gänzlich anderes Verhalten als die Vorderbeine: Während hier die Empfindlichkeit der Vorderbeine für Luftschall ständig und steil zunimmt, sinkt sie bei den Mittel- und Hinterbeinen außerordentlich schnell ab. Der zugehörige Schwellendruck erreicht oberhalb 7000—8000 Hz Werte, die über  $50 \mu\text{bar}$  liegen, während die Vorderbeine bei diesen Frequenzen bereits auf Schwellendrucke unterhalb  $0,04 \mu\text{bar}$  ansprechen. Die Schwellenreize stehen hier also im Verhältnis 1 : 1000 und mehr; die Schwelle für Mittel- und Hinterbeine liegt über 60 db über derjenigen der Vorderbeine. Um die Unterschiede zwischen den Kurven richtig abschätzen zu können, ist zu beachten, daß die Schalldrücke im logarithmischen Maßstab aufgetragen sind.

Im wesentlichen Verhalten bestehen zwischen *Locusta* und *Decticus* keine Unterschiede. Im einzelnen liegen die Schwellen bei *Locusta* niedriger, die Empfindlichkeitsschwelle liegt bei den Vorderbeinen schon

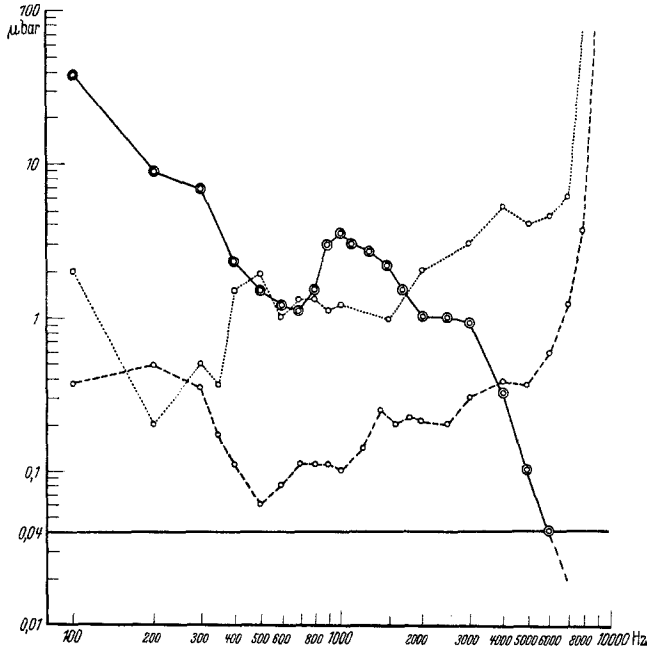


Abb. 7. Schwellendrucke für Luftschall als Reiz für die Sinnesorgane der drei Extremitätenpaare von *Decticus*. Vordertibia: ausgezogene Kurve (—○—○—); Mitteltibia: gestrichelte Kurve --○--○--); Hintertibia: punktierte Kurve (.....○.....). Koordinaten wie in Abb. 5.

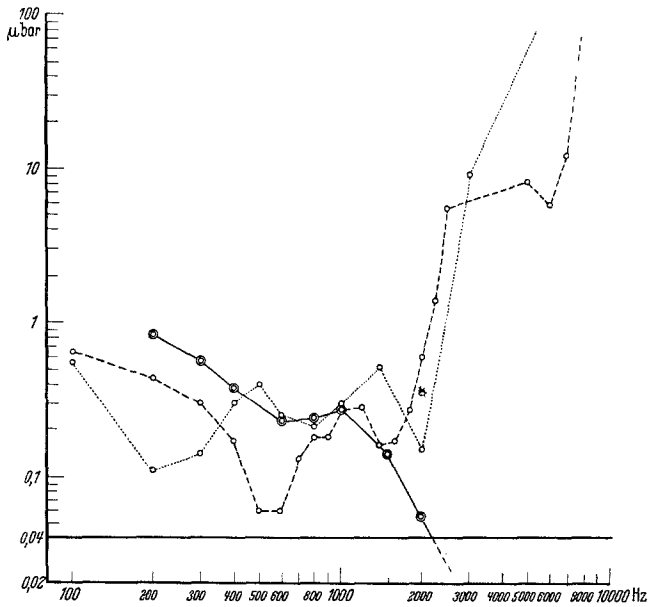


Abb. 8. Schwellendrucke für Luftschall als Reiz für die drei Extremitätenpaare von *Locusta cantans*. Vordertibia: ausgezogene Kurve (—○—○—); Mitteltibia: gestrichelte Kurve (--○--○--); Hintertibia: punktierte Kurve (.....○.....). Koordinaten wie in Abb. 5.

bei 3000 Hz unterhalb  $0,04 \mu\text{bar}$ ; bei den Vorderbeinen von *Decticus* wird dieser Wert erst oberhalb 6000 Hz erreicht. Andererseits werden die Mittel- und Hinterbeine von *Locusta* schon oberhalb 2000 Hz stark unempfindlich gegen Luftschall, bei *Decticus* findet dieser Anstieg erst oberhalb 6000 Hz statt. Diese Unterschiede beeinflussen jedoch das Gesamtbild des Kurvenverlaufes nicht. Bei beiden Arten sind die Vorderbeine im tiefsten Frequenzbereich gegen Luftschall relativ unempfindlich, im höchsten Frequenzbereich außerordentlich empfindlich; Mittel- und Hinterbeine verhalten sich umgekehrt.

Ein weiterer Unterschied zwischen Vorderbeinen einerseits, Mittel- und Hinterbeinen andererseits fällt zunächst nicht so sehr ins Auge: Die Vorderbeine ergeben eine Kurve von sehr stetigem Verlauf. Die Schwellenwerte für die Mittel und Hinterbeine schwanken dagegen für nahe benachbarte Frequenzen oft recht beträchtlich, zumal im unteren Frequenzbereich, wo eine große Empfindlichkeit vorhanden ist.

Zum Schluß sei noch auf eine Eigentümlichkeit hingewiesen, die besonders deutlich an der Kurve für das Mittelbein von *Locusta* (Abb. 8) und an der für das Hinterbein von *Decticus* erkennbar (Abb. 7), aber auch beim Mittelbein von *Decticus* vorhanden ist: Es zeigt sich ein erneuter geringer Anstieg der Empfindlichkeit in der Gegend von 5000 bzw. 6000 Hz. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung wird weiter unten (S. 623) eingegangen werden.

## Die Reaktionen auf Erschütterungsreize.

### 1. Qualitative Beobachtungen.

Sämtliche Beinpaare der Locustiden erwiesen sich als außerordentlich empfindlich gegen Erschütterungsreize jeder Art. Trotz sorgfältiger Aufstellung der Präparate auf mehreren Wattelagen oder auf Schichten von Cellotexpplatten, die voneinander durch hohe Gummistopfen getrennt waren, trotz Montierung auf Quecksilberbädern (Abb. 2) genügte schon ein *leises* Klopfen mit dem Finger auf dem Versuchstisch, um deutliche Reaktionen zu erzielen. In einem speziellen Versuch wurden 3 Etagen Cellotexpplatten, wieder getrennt durch Gummistopfen, übereinandergelagert, ein schwerer Amboß obenauf gesetzt und erst auf ihm die Elektroden, auf Quecksilberbädern schwimmend, aufgestellt. Der ganze Aufbau war im unteren Stockwerk des Institutes, dessen Fußboden durchgehend aus gestampftem Zement besteht, vorgenommen worden. Trotzdem erzeugte jeder Schritt, selbst aus etwa 20 m entfernten Räumen, deutliche Aktionspotentiale.

Diese geringen Reize veranlassen auch das normale Tier zu Reaktionen. Allerdings fiel ein entsprechender Versuch nur dann positiv aus, wenn lange Zeit absolute Ruhe in der Umgebung der Versuchstiere geherrscht hatte. Wenn man z. B. am frühen Morgen fressende Locustiden

beobachtete, die sich in einem kleinen Käfig befanden, so zeigte sich, daß sie bei den gleichen minimalen Reizen — Schritten in 20 m Entfernung — für kurze Zeit die Bewegungen der Mundwerkzeuge einstellten, um nach kurzer Pause mit dem Fressen fortzufahren. Auch im Freien kann man sich leicht von der hohen Erschütterungsempfindlichkeit überzeugen: Nähert man sich abends bei völliger Dunkelheit einem Baum oder Strauch, in dem ein Männchen von *Locusta* singt, so verstummt der Gesang selbst bei leisem Auftreten, wenn man noch etwa 15 m entfernt ist. NIELSEN (1938) gibt an, daß *Decticus* schweigt, wenn man sich ihm auf 10 m nähert. Die weiter unten wiedergegebenen Experimente werden diese Erfahrungen bestätigen.

Bei *unmittelbarer Berührung* der Beine, z. B. mit einem feinen, an einen Glasstab angekitteten Haar oder bei Anblasen mit einem leichten Luftstrom erhält man die gleichen Effekte wie auf Erschütterung. Dabei ist es gleichgültig, welche Teile des Beines vom Reiz getroffen werden. Lediglich *die großen Dornen* an den Tibien, soweit sie beweglich eingelenkt sind, nehmen eine Sonderstellung ein: Werden sie durch Berührung mit einem Haar bewegt, so treten sehr starke Potentiale auf, die von gänzlich anderem Charakter sind als die durch Erschütterungsreize verursachten. Sie äußern sich als scharfe, knackende oder knarrende Laute im Kopfhörer, die mit den zischenden Geräuschen bei Erschütterung nicht verwechselt werden können. Das Knacken oder Knarren währt nur solange, wie die Dornen bewegt werden; eine konstante Auslenkung aus der Ruhelage hat keine Aktionspotentiale zur Folge. Damit entsprechen die Eigenschaften der Dornen denen der Schnurrhaare der Katze, von denen ebenfalls nachgewiesen ist, daß die an ihrer Basis gelegenen Nervenendigungen nur dann erregt werden, wenn die Haare bewegt werden. Sehr langsame Bewegungen rufen keine Aktionsströme der Sinnesorgane hervor (ADRIAN, McKEEN und HOAGLAND 1931, S. 387). Die Empfindlichkeit dieser Dornen ist im Verhältnis zur Erschütterungsempfindlichkeit gering. Es sind unter dem Binokular (75fache Vergrößerung) sichtbare Bewegungen der Dornen erforderlich, um deutliche Effekte zu geben. Genaue Bestimmungen wurden nicht gemacht, da die Dornen mit dem Erschütterungssinn in keiner Beziehung stehen, wie bei der Behandlung des Lokalisationsproblems gezeigt werden wird. Die beweglichen Dornen sind also als Organe eines Berührungssinnes anzusehen. Nicht alle an den Beinen stehenden Dornen sind beweglich; so stehen z. B. an der Hintertibia von *Locusta cantans* in einer Doppelreihe, ferner auf dem Femur unbewegliche, dornenähnliche Chitinzapfen; werden diese mit einem Haar berührt, so erhält man die gleichen Erscheinungen, wie wenn das Chitin zwischen ihnen berührt wird, also typische Erschütterungseffekte. — Über die zahlreichen kleinen Härchen, die überall auf den Beinen verteilt sind, vgl. S. 611. Sie ergaben beim Berühren mit einem Haar oder bei Ablenkung aus der Ruhelage niemals Aktionspotentiale (nachdem zuvor



die Erschütterungsempfindlichkeit der Beine durch die weiter unten beschriebenen Operationen beseitigt war). Wahrscheinlich sind sie gar nicht innerviert.

2. Bestimmung der Schwellenwerte für Vibrationen der Unterlage.

Um die Versuche nach der quantitativen Seite zu erweitern, wurde ein Vibrationsapparat entwickelt, wie er auf S. 588 beschrieben ist. Die Beine lagen in ihrer natürlichen Haltung mit der Unterfläche der Tarsen auf der kleinen, geerdeten Silberplatte des Apparates. Diese Silberplatte ließ sich in sinusförmige Schwingungen meßbarer Amplitude versetzen. Es wurde diejenige Schwingungsweite (= doppelte Amplitude) bestimmt, die gerade noch einen Aktionsstromeffekt hervorrief. Die Tabelle 2 und die Abb. 9 und 10 enthalten die Meßergebnisse. Die Versuche wurden in großer Zahl wiederholt und hatten stets die gleichen Resultate (zumindest in Hinsicht der Größenordnungen).

Tabelle 2. Schwellen für die Vibrationsempfindlichkeit der tibialen Sinnesorgane von *Decticus* und *Locusta*. Schwingungsweiten in  $m\mu$  ( $= 10^{-7}$  cm  $= 10^{-3} \mu = 10 \text{ \AA}$ ) angegeben.  $\nu$  = Frequenz,  $V$  = Vorder-,  $M$  = Mittel-,  $H$  = Hinterbein.

$\nu$	<i>Decticus</i>			<i>Locusta</i>		
	$V$	$M$	$H$	$V$	$M$	$H$
100	256	6,1	60	695	3,8	3,28
200	33	0,77	13,2	34	1,3	0,21
400	4,8	0,21	3,8	5,9	0,16	0,54
800	3,3	0,19	1,0	3,0	0,09	0,30
1400	2,5	0,06	0,28	3,0	0,06	0,12
2000	3,04	0,036	0,23	0,5	0,12	0,2
3000		0,22	0,48			
4000	15,8	0,36	2,0	0,36	0,42	0,47
5000	6,4	0,66	2,6	7	0,54	1,4
6000	5,4	1,8	3,7	7	1,8	1,7
7000	4,9	1,8	4,6	7	5,0	3,0
8000	3,4	1,5	2,3	5	3,0	—

Bemerkenswert ist zunächst die absolute Größe dieser Schwellen. Schon S. 591 wurde darauf hingewiesen, daß nur obere Grenzen gemessen werden können, daß also die wahren Schwellenwerte noch etwas tiefer liegen dürften. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß im untersuchten Frequenzbereich die Reizschwellen für die Erschütterungsempfindlichkeit durchweg in den Größenordnungen von  $4 \cdot 10^{-9}$  bis  $10^{-4}$  cm liegen. Die absolut kleinste unter den gemessenen Schwingungsweiten, die noch einen Reiz auf die tibialen Sinnesapparate ausübt, beträgt  $3,6 \cdot 10^{-9}$  cm (Mittelbein von *Decticus* bei 2000 Hz Schwingungsfrequenz). Das sind  $0,36 \text{ \AA}$ . Um sich von der Größe dieser Reize eine anschauliche Vorstellung zu machen, seien einige Vergleichsgrößen angegeben: Der Abstand der

ersten Elektronenbahn vom Kern des Wasserstoffatoms beträgt  $0,5 \text{ \AA}$ . Das heißt: Die Schwingungsweite an der Reizschwelle ist etwa ein Drittel des Durchmessers des Wasserstoffatoms. Der Abstand zwischen zwei gleichwertigen Seitenketten einer Polypeptidkette beträgt etwa  $3,5 \text{ \AA}$ , ist also 10mal so groß. Die Vibrationsempfindlichkeit des Menschen ist

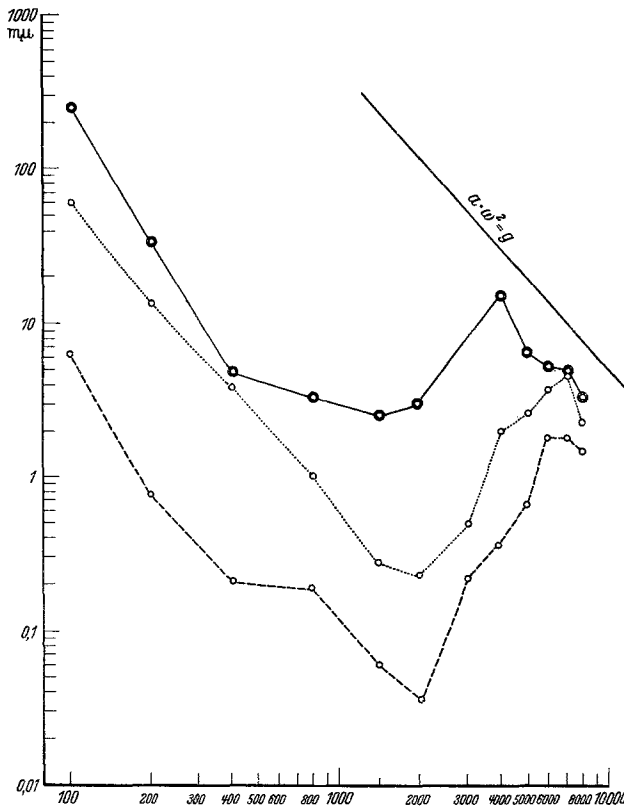


Abb. 9. Schwellen für die Vibrationsrezeptoren in den Extremitäten von *Decticus*. Vorder-tibia: ausgezogene Kurve (—○—○—); Mitteltibia: gestrichelte Kurve (- -○- -); Hinter-tibia: punktierte Kurve (···○···○···). Abszisse: Frequenz in Hz. Ordinate: Schwingungsweiten in  $m\mu$  ( $= 10^{-7} \text{ cm}$ ). Längs der Geraden rechts oben ist die Beschleunigung gleich der Erdbeschleunigung ( $g$ ).

dagegen um mehrere Größenordnungen geringer; der kleinste gemessene Wert ist etwa  $3 \cdot 10^{-6} \text{ cm}$  (SETZEPFAND 1935; HUGONY<sup>1</sup> 1935), also fast 1000fach größer als die Schwelle für *Decticus*! Um diese Unterschiede anschaulich zu machen, denke man sich die Schwellenamplituden auf das  $10^8$ -fache linear vergrößert: Der Schwellenwert von *Decticus* wird dann 3,6 mm, der des Menschen etwa 3 m, der Mensch selbst 170000 km groß.

<sup>1</sup> Mit dem gleichen Vibrationssystem, mit dem die Messungen an Insekten gemacht wurden, ließ sich auch die Vibrationsschwelle beim Menschen bestimmen. Dabei ergaben sich Werte, die mit den von SETZEPFAND angegebenen übereinstimmen, woraus zugleich auf die Zuverlässigkeit des Apparates geschlossen werden kann.

Aus den angegebenen Werten folgt eine weitere interessante Tatsache: Die Organe des Erschütterungssinnes sind bei den Insekten bis an die Grenze des physikalisch Wahrscheinlichen entwickelt. Das läßt zugleich einen Schluß auf die Brauchbarkeit der bei den geschilderten Untersuchungen angewendeten Methode zu: Die mit ihr gemessenen

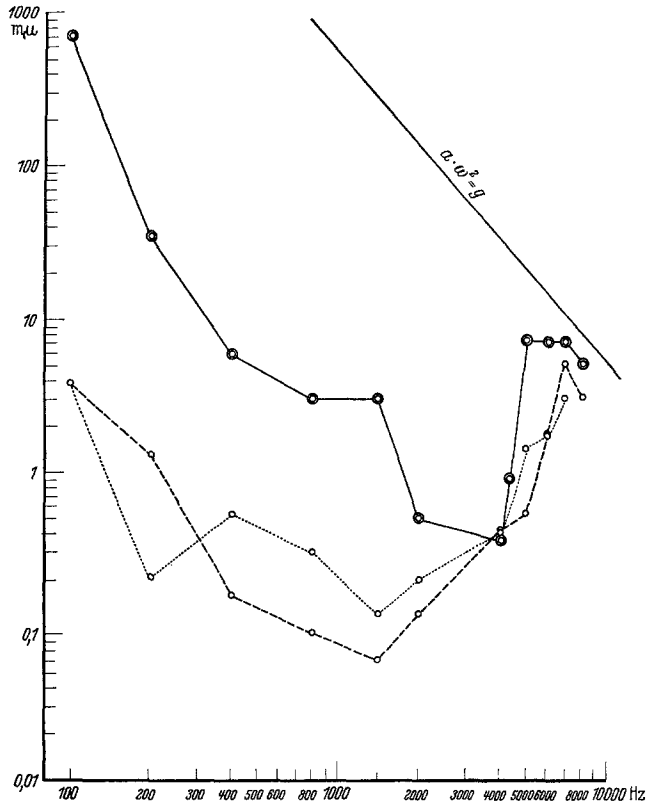


Abb. 10. Schwellen für die Vibrationsrezeptoren in den Extremitäten von *Locusta campestris*. Bezeichnungen wie in Abb. 9.

Schwellenwerte können nicht wesentlich von den wahren Werten, die ja kleiner sein müssen, abweichen. Die Bezeichnung der Meßergebnisse als „Schwellen“ dürfte damit gerechtfertigt sein.

Die vergleichenden Messungen an Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen ergaben, daß die Empfindlichkeit bei ihnen verschieden ist. Die geringste Empfindlichkeit besitzen die Vorderbeine, und zwar bei *Decticus* im ganzen Meßbereich, bei *Locusta* mit Ausnahme der Umgebung von 4000 Hz; hier erreicht die Empfindlichkeit des Vorderbeins, das für die Abbildung herangezogen wurde, diejenige der anderen Beinpaare. Das ist jedoch eine Ausnahme, die in anderen Fällen nicht beobachtet wurde.

Die Mittelbeine zeigen die höchste Empfindlichkeit, die Werte für die Hinterbeine liegen zwischen denen für die Vorder- und Mittelbeine.

Im ganzen gemessenen Frequenzbereich von 100—8000 Hz ist die Empfindlichkeit — besonders bei den Mittel- und Hinterbeinen — außerordentlich groß und liegt z. B. bei den Mittelbeinen durchweg unter  $6 \cdot 10^{-7}$  cm Schwingungsweite. Die Kurven zeigen jedoch ein ausgesprochenes breites Optimum zwischen 1000 und 3000 Hz; tiefere Frequenzen sind ebenso wie höhere weniger wirksam. Das Maximum der Empfindlichkeit liegt bei 1400—2000 Hz; diese Tatsache wurde in gleicher Weise bei *Decticus* und *Locusta* beobachtet, wie ja überhaupt der Verlauf der Kurven bei beiden Formen recht ähnlich ist.

Eine zunächst sehr sonderbare Erscheinung ist der erneute Abfall der Schwellenamplituden bei den sehr hohen Frequenzen. Je unempfindlicher die Sinnesorgane sind, um so früher, d. h. bei um so tieferen Frequenzen tritt dieser plötzliche Abfall ein: Für die Vorderbeine nimmt die Schwellenamplitude bis etwa 4000 (*Decticus*) bzw. 5000 (*Locusta*) Hz, für die Mittel und Hinterbeine bis etwa 7000 Hz zu, um dann plötzlich wieder kleiner zu werden. Der Abfall ist unvermittelt und scharf, so daß zu vermuten ist, daß bei diesen hohen Frequenzen eine gänzlich andersartige Erscheinung eine Rolle spielt als bei den tieferen Frequenzen.

Dieses Verhalten der Sinnesorgane der Beine gegenüber Vibrationen hoher Frequenz erschien zunächst so überraschend, daß wir selbst an prinzipielle Versuchsfehler dachten, zumal alle 3 Beinpaare die Erscheinung in ähnlicher, wenn auch nicht gleicher Weise (s. die Frequenzabhängigkeit) zeigten. Durch die auf S. 592 geschilderten Kontrollen konnte jedoch einwandfrei gezeigt werden, daß es sich nicht um ein Kunstprodukt, sondern um vitale Effekte handelte. Gerade diese erneute Zunahme der Empfindlichkeit gibt aber ein gewisses Kriterium für die Richtigkeit der Messungen überhaupt ab.

Berechnet man nämlich die Beschleunigung  $b$ , die von der schwingenden Unterlage dem Bein erteilt wird, so ergibt sich diese zu

$$b = -\omega^2 a \cdot \sin \omega t,$$

wo  $\omega$  die Kreisfrequenz ( $\omega = 2\pi\nu$ ,  $\nu$  = Frequenz),  $a$  die Amplitude (halbe Schwingungsweite),  $t$  die Zeit bezeichnen. Maximal wird also die Beschleunigung

$$b = \omega^2 a.$$

Die Rechnung ergibt, daß für die Frequenzwerte, die oberhalb des Knickes der Kurven liegen, die erteilte Beschleunigung  $b$  die Größenordnung der Erdbeschleunigung annimmt; die Zunahme der Empfindlichkeit tritt durchweg bei Werten der Beschleunigung ein, die zwischen rund  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  der Erdbeschleunigung liegen (Tabelle 3, kursiv gedruckte Zahlen).

In den Abb. 9 und 10 ist die Größe derjenigen Schwingungsweiten eingetragen, bei denen die den Beinen erteilten Beschleunigungen gerade

Tabelle 3. Schwingungsweiten ( $2a$  in  $m\mu = 10^{-7}$  cm) und zugehörige, den Beinen erteilte Beschleunigungen ( $b$  in  $\text{cm}\cdot\text{sec}^{-2}$ ) bei der Frequenz  $\nu$ .  
*V* Vorder-, *M* Mittel-, *H* Hinterbein.

$\nu$	<i>Decticus</i>						<i>Locusta</i>					
	<i>V</i>		<i>M</i>		<i>H</i>		<i>V</i>		<i>M</i>		<i>H</i>	
	$2a$	$b$	$2a$	$b$	$2a$	$b$	$2a$	$b$	$2a$	$b$	$2a$	$b$
4000	15,8	498,6	0,36	11,4	2,0	62,8	0,36	11,7	0,42	13,2	0,47	14,8
5000	6,8	316	0,66	32,6	2,6	129	7	346	0,54	26,7	1,4	69
6000	5,4	384	1,8	128	3,7	263	7	498	1,8	128	1,7	121
7000	4,9	474	1,8	174	4,8	445	7	677	5,0	484	3,0	290
8000	3,4	423	1,5	187	2,3	286	5	622	3,0	373	—	—

gleich der Erdbeschleunigung werden (die ausgezogene Gerade in den Abbildungen oben rechts). In doppeltlogarithmischem Koordinatensystem wird das eine Gerade; denn die fragliche Schwingungsweite  $2a$  ergibt sich zu

$$2a = \frac{2 \cdot 981}{4 \cdot \pi^2 \cdot \nu^2} [\text{cm}].$$

Man erkennt auf den Abbildungen, daß die Schwellenkurven durch diese (bzw. eine ihr parallele) Gerade gewissermaßen abgknickt werden und ihr dann parallel verlaufen. Für die weitere Diskussion dieser Erscheinungen wird auf S. 630 und 633 verwiesen.

Die Ergebnisse der Vibrationsmessungen stehen in gutem Einklang mit den Beobachtungen an Insekten in der freien Natur. Man versteht, daß Heuschrecken und Grillen selbst bei vorsichtigster Annäherung schon aus großen Entfernungen gestört werden, so daß sie mit dem Gesang aufhören oder sich verstecken.

#### *Die Abgrenzung von Luftschall gegen Bodenerschütterungen.*

Die Versuche mit Luftschall lassen keineswegs den Schluß zu, daß für die Reizung der Organe ausschließlich oder überhaupt Luftschwingungen wirksam waren. Im Gegenteil legt zumindest die Kurve für die Schwellenempfindlichkeit der Vorderbeine (Abb. 5) den Verdacht nahe, daß zweierlei Faktoren ihren Verlauf bedingen: Der scharfe Knick bei 1000 Hz nämlich läßt vermuten, daß Luftschall unter 1000 Hz in anderer Weise wahrgenommen wird als die Frequenzen über 1000 Hz; die Gesamtkurve setzt sich also aus zwei Ästen zusammen, die wahrscheinlich auf verschiedene Ursachen zurückgehen.

Der Vergleich der Hörschallkurve der Vorderbeine mit den entsprechenden Kurven für die Mittel- und Hinterbeine legt es nahe anzunehmen, daß die Frequenzen über 1000 Hz auf dem Wege über die Trommelfelle dem Tympanalorgan des Vorderbeines zugeführt werden. Weiterhin bleibt aber zunächst unklar, auf welchem Wege die Frequenzen unter 1000 Hz zu den Sinnesorganen des Vorderbeins gelangen, und ferner,

wie in den Mittel- und Hinterbeinen die Reizung durch Luftschall zustande kommt, d. h. ob es sich hier um direkte Wahrnehmung des Luftschalles oder um eine Erschütterungswahrnehmung handelt. Das letztere wäre durchaus möglich, weil durch den Luftschall die Unterlage und die Befestigung (Elektroden) der Präparate sicher in Schwingungen versetzt werden. Dabei ist es wegen der unvermutet hohen Erschütterungsempfindlichkeit nicht einmal nötig, daß die Frequenz des Luftschalles in der Nähe einer der (unbekannten und sicher sehr zahlreichen) Eigenfrequenzen der Unterlage liegt.

Zur Entscheidung der Frage, wieweit die Ergebnisse der Reizung mit Luftschall auf direkte Luftschallwahrnehmung, wieweit sie auf Erschütterungen indirekter Art zurückgehen, wurden zahlreiche Versuchsanordnungen entwickelt. Obgleich die mit ihnen gewonnenen Ergebnisse im weiteren Verlauf der Untersuchung sich als unbefriedigend herausstellten, gaben die Versuche doch einen Einblick in die Problemlage und erhellten zugleich mögliche Fehlerquellen früherer Versuche anderer Autoren. Deshalb sollen diese Versuche im folgenden ganz kurz dargestellt werden.

Allen diesen Versuchen lag der folgende Gedanke zugrunde: Wird von einer der beiden Reizgrößen — vom Luftschall oder von der durch ihn erzeugten Erschütterung der Unterlage — die Intensität festgehalten, die der anderen aber verändert, so wird der Vergleich der entsprechenden Meßreihen Aussagen über die Wirksamkeit beider Reize zulassen. Der ganzen Problemlage nach empfahl es sich zunächst, die Intensität des Luftschalles festzuhalten, da sie relativ leicht meßbar ist, während über die Bewegungsformen der Unterlage nichts bekannt war. Infolge der Kleinheit der noch wirksamen Amplituden der Unterlage war an eine direkte Messung ihrer Größe und Form von vornherein nicht zu denken.

Es wurde zunächst versucht, die Größe der Bodenerschütterungen zu verändern, indem die Präparate einmal auf dicken Watteschichten oder an Gummiseilen, ein andermal auf einem schweren Amboß montiert wurden. Da für diese Versuche kein schallgedämpfter Raum zur Verfügung stand — der Wattedkasten enthielt nicht genügend Raum für die erforderlichen Aufbauten —, ließ sich die Intensität des Luftschalles an der Stelle des Präparates nicht konstant erhalten. Es zeigte sich nämlich, daß das Schallfeld durch geringe Umbauten an der Apparatur bereits erheblich verändert wurde. Vor allem war auch die Frequenzabhängigkeit dieser Änderungen unkontrollierbar. Besonders erschwerend für diese Versuche war es außerdem, daß sich durch keine Anordnung entscheiden ließ, ob die Elektroden und die ihnen nächsten Zuleitungen durch den Luftschall nicht selbst in Schwingung versetzt wurden. Die Unterbrechung der Elektroden durch Quecksilberbäder konnte ja unmittelbar am Präparat vorgenommen werden.

Auch die umgekehrten Versuche, nämlich die Luftschallintensität zu schwächen, ohne die Schwingungen der Unterlage zu beeinflussen, schlugen fehl. So wurde z. B. über das Präparat ein mit Watte gepolstertes Gefäß gestülpt, um die Effekte einmal mit, einmal ohne Gefäß zu messen. Es zeigte sich jedoch, daß erstens dieser übergestülpte Raum selber Resonatoreigenschaften hatte, daß zweitens eine wesentliche Schwächung des Luftschalles nur eintrat, wenn das Gefäß einigermaßen dicht

der Unterlage anlag. Damit wurden aber die Schwingungseigenschaften der Unterlage durch die hinzukommende Dämpfung der berührenden Masse des gepolsterten Gefäßes geändert, was gerade vermieden werden mußte.

Im ganzen erwies es sich als unmöglich, die Intensität entweder des Luftschalles oder der Bodenerschütterungen zu verändern, ohne zugleich die Intensität der anderen Größe unkontrollierbar zu beeinflussen. Da die zahlreichen Messungen weiter kein Ergebnis brachten, als die Unzulänglichkeit der Versuchsanordnungen zu offenbaren, verzichte ich auf die Wiedergabe der Einzelheiten.

#### *Das Lokalisationsproblem.*

Wesentlich fruchtbarer als die eben geschilderten Versuche war ein anderer Weg, auf dem das Problem angegriffen wurde, welche Sinnesorgane für die Wahrnehmung von Luft- und Bodenschwingungen verantwortlich zu machen seien.

Im Innern und an der Oberfläche der Extremitäten der Insekten befinden sich Sinnesorgane in großer Zahl, von denen mehrere Arten für die Wahrnehmung der Erschütterungen in Betracht zu ziehen sind. Unter den an der Oberfläche gelegenen könnten die Haarsensillen dem Erschütterungssinn dienen, eine Ansicht, die z. B. WEBER (1933, S. 297) insbesondere für die Trichobothrien ausgesprochen hat. Ferner ist es denkbar, daß unter Umständen sogar die innervierten beweglichen Dornen (s. S. 603) durch Erschütterungen gereizt werden. Auch die Sensilla campaniformia könnten eine Vibrationswahrnehmung ermöglichen: Sie stehen oft an Stellen, an denen eine Dehnung des Chitins eintreten kann, z. B. an den Gelenken und an der Basis der Halteren. So hat DEMOLL (1917) bereits die Vermutung ausgesprochen, daß der adäquate Reiz für die Sensilla campaniformia die Dehnung des Chitins sei. PRINGLE (1938) erbrachte den Beweis dafür, daß diese Vermutung DEMOLLs zu Recht besteht. Es wäre demnach möglich, daß den Sensilla campaniformia ähnliche Sinnesorgane, wie sie z. B. an den Tarsalgelenken auftreten, durch die Vibrationen gereizt werden, weil die Vibrationen der Unterlage an den Gelenkhäuten sicher Verbiegungen hervorrufen. Ähnlich können auch an den Gelenken stehende Haarsensillen wirken (PRINGLE 1938). Außer den genannten Organen finden sich in den Extremitäten der Insekten mannigfache Scolopodialorgane, die besonders bei den Locustiden hoch entwickelt sind: Femoralorgan, Subgenualorgan, Zwischenorgan, Crista acustica, distales Tibialorgan, mehrere tibiale Scoloparien. Es war also zu untersuchen, welche dieser Sinnesorgane Vibrationen, welche den Luftschall wahrnehmen.

#### *Die Bedeutung der Haarsensillen und Dornen für die Wahrnehmung von Schwingungen.*

In früheren Arbeiten (AUTRUM 1936) wurde gezeigt, daß eine Wahrnehmung von Luftschall durch Haarsensillen sehr wohl möglich ist. Also

war auch bei den Versuchen an den Extremitäten der Locustiden damit zu rechnen, daß die über die ganze Oberfläche der Beine verstreuten feinen Härchen oder sogar die großen beweglichen Dornen, von denen ja oben gezeigt worden ist, daß sie bei Verschiebungen aus der Ruhelage Aktionspotentiale ergeben, an der Wahrnehmung von Luftschall beteiligt sind. Aber auch ihre Mitwirkung bei der Erschütterungswahrnehmung war von vornherein nicht auszuschließen; es könnte sein, daß bei den durch Erschütterungen der Unterlage hervorgerufenen Bewegungen der Beine die Haarsensillen durch die Reibung der Luft festgehalten werden und so Verbiegungen zustande kommen, die eine Erschütterungswahrnehmung vermitteln.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden die Extremitäten in geschmolzenes Paraffin getaucht (bei 40° C), so daß sich ein überall deckender Paraffinüberzug bildete. Die feinen, erst unter dem Binokular sichtbaren Härchen waren damit relativ zum Bein fixiert. Auch die großen beweglichen Dornen konnten durch einen Paraffinüberzug unbeweglich gemacht werden.

Die Versuche ergaben, daß die feinen Härchen an der Luftschall- und Erschütterungswahrnehmung nicht beteiligt sind, denn es zeigte sich in der Erschütterungsempfindlichkeit vor und nach Paraffinüberzug kein Unterschied. Auf die gleiche Weise ergab sich, daß auch die beweglichen Dornen an der Luftschall- und Erschütterungswahrnehmung nicht beteiligt sind.

Es war noch an eine weitere Gruppe von Haarsensillen zu denken, nämlich an die Sinneshaare an den Gelenken, von denen PRINGLE (1938) nachgewiesen hat, daß sie bei Bewegungen der Beinabschnitte gegeneinander gereizt werden und Aktionsströme geben. Jedoch war eine Untersuchung, ob bei den Locustiden derartige Haarsensillen vorkommen, nicht erforderlich, da die weiter unten geschilderten Amputationsversuche (S. 613) eine eventuelle Beteiligung solcher Sinnesorgane an der Erschütterungswahrnehmung ausschließen. Sollten sie vorhanden sein, so dienen sie propriorezeptiven Wahrnehmungen, wie schon PRINGLE auf Grund seiner Versuche annahm.

Aus den Versuchen folgt, daß bei den Locustiden die auf den Extremitäten vorhandenen Haarsensillen und Dornen für die Wahrnehmung von Luftschall und Erschütterungen keine Rolle spielen.

#### *Bestimmung der topographischen Lage der gesuchten Sinnesorgane.*

Es war also anzunehmen, daß die gesuchten Sinnesorgane im Innern der Extremitäten liegen. Für die Luftschallwahrnehmung ist dies seit langem bekannt; man weiß, daß als Hörorgan das Tympanalorgan fungiert. Dagegen lagen über die Organe des Erschütterungssinnes keine einwandfreien Untersuchungen vor (s. S. 585). Selbst wenn man die



Annahme macht, daß die Organe des Erschütterungssinnes Scolopalorgane sein werden, war doch erst festzustellen, welche der zahlreichen Scolopalorgane in den Extremitäten an der Erschütterungswahrnehmung beteiligt sind und ob bestimmte Organe auch eine bestimmte Aufgabe haben.

Durch die Untersuchungen von GRABER, ADELUNG, SCHWABE (1906), FRIEDRICH (1927, 1928) und DEBAISIEUX (1935, 1938) ist die Morphologie und Histologie der Scolopalorgane in den Extremitäten soweit geklärt worden, daß auf dieser Grundlage die weiteren physiologischen Untersuchungen durchgeführt werden konnten. Die Angaben von DEBAISIEUX (1938) beziehen sich zwar auf *Meconema varium*; nach den vergleichenden Untersuchungen von DEBAISIEUX dürfte aber die Annahme berechtigt sein, daß die Verhältnisse bei *Locusta* und *Decticus* ähnlich liegen. Im folgenden wird zudem klar werden, daß in dem hypothetischen Charakter dieser Annahme keine Gefahr für die weiteren Schlüsse liegt. Nach diesen Untersuchungen sind folgende Scolopalorgane in den Extremitäten von Locustiden vorhanden bzw. zu erwarten (s. auch S. 615 und Abb. 14):

1. Zwei Scoloparien am proximalen Ende des Femur. Diese Organe spielen für die vorliegenden Untersuchungen keine Rolle, da sie bei den Amputationen der Beine zerstört oder entfernt wurden.

2. Das Subgenualorgan.

3. Zwischenorgan und Crista acustica des Tympanalorgans.

Die Organe unter 2 und 3 sind nahe beieinander gelegen, und zwar am proximalen Ende der Tibia.

4. Das distale Tibialorgan, bei *Meconema* und allen anderen bisher untersuchten Insekten am distalen Ende der Tibia.

5. Tarsale Scoloparien, bei allen von DEBAISIEUX untersuchten Insekten vorhanden.

Durch die Arbeiten von FRIEDRICH (1927, 1928) und DEBAISIEUX (1938) ist bekanntgeworden, daß sich in den Mittel- und Hintertibien homologe Organe, wenn auch zum Teil in geringerer Ausbildung und mit weniger Sinneszellen finden. Zwischen den drei Beinpaaren bestehen also in bezug auf ihre Scoloparien gewisse Ähnlichkeiten; da aber die Unterschiede mehrere wichtige Merkmale betreffen (Vorhandensein der Trommelfelle, Ausbildung der Tracheenmembran; Sinneszellenzahl u. a.), war es nicht ohne weiteres möglich, die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Untersuchungen mit den physiologischen Befunden einwandfrei in Beziehung zu setzen.

Für die weiteren Untersuchungen mußte zunächst die Lage der Organe des Erschütterungssinnes bestimmt werden. Während die differente Elektrode in unveränderter Weise in den Femurstumpf eingeführt wurde, diente als geerdete indifferente Elektrode ein mit Kochsalzlösung getränkter Wollfaden, der um das Femur geschlungen wurde. Diese Anordnung erlaubte es, fortschreitende Amputationen von dem distalen

Tarsalglied beginnend bis zum Femur durchzuführen; sie wurden mit einer Irisschere unter dem Binokular vorgenommen. Um zu verhindern, daß der abgeschnittene Teil des Beines, der noch gemessen und histologisch untersucht werden sollte, davonflog, wurde er zuvor mit einem Haar umschlungen. Auf diese Weise konnte das ganze Bein in Stücken von etwa

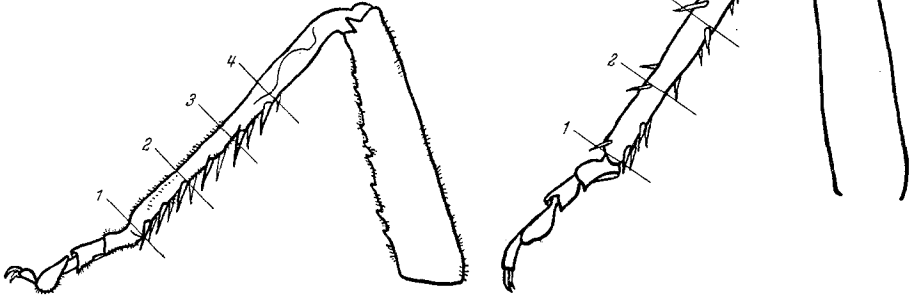


Abb. 11.

Abb. 12.

Abb. 11. *Locusta cantans*; rechtes Vorderbein von vorn. 1—4 aufeinanderfolgende Amputationen. Nach der 4. Amputation sind Hör- und Erschütterungssinn noch unverändert. 5:1.

Abb. 12. *Locusta cantans*; Mittelbein. Bezeichnungen wie in Abb. 11. 5:1.

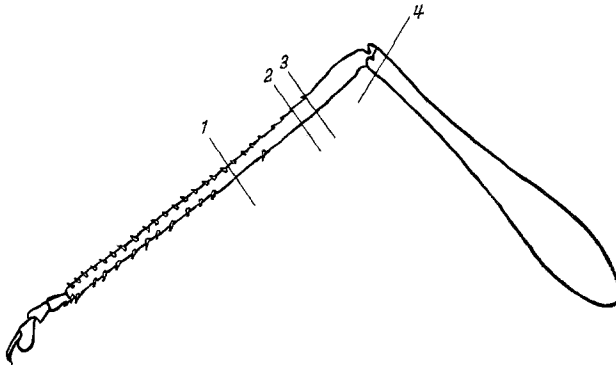


Abb. 13. *Locusta cantans*; Hinterbein. 1—4 aufeinanderfolgende Amputationen; nach der 3. ist die Erschütterungsempfindlichkeit unverändert, nach der 4. verschwunden. 2,2:1.

1—2 mm Länge nacheinander amputiert werden. Kleinere Stücke abzuschneiden war zwecklos, da durch die Schere stets das Chitin etwas zusammengedrückt und so die an der Wunde liegenden inneren Gewebe auf eine gewisse Strecke geschädigt wurden. Durch die nach jeder Amputation durchgeführten Kontrollmessungen ließ sich der Teil des Beines bestimmen, nach dessen Entfernung die Erschütterungswahrnehmung gestört oder erloschen war. Durch die Amputationen wurden die gesuchten Sinnesorgane zunächst nicht geschädigt. Allerdings nimmt ihre Erregbarkeit nach kurzer Zeit wohl infolge des einsetzenden Austrocknens ab.

In allen Fällen ergab sich, daß die Wahrnehmung von Erschütterungen sowohl wie von Luftschall solange unverändert blieb, wie von der Tibia der Vorder- und Mittelbeine noch 2—2,5 mm, von der Hintertibia noch 3—4,5 mm vorhanden waren (Abb. 11, 12, 13). Die Entfernung dieses proximalen Tibiastumpfes vernichtete schlagartig sowohl die Luftschall- wie die Erschütterungswahrnehmung. An Sinnesorganen liegen in diesem Abschnitt das Subgenualorgan und die Crista acustica mit dem Zwischenorgan (SCHWABE 1906; FRIEDRICH 1927, 1928; DEBAISIEUX 1938), die im folgenden unter dem Namen proximale Tibialorgane zusammengefaßt werden. Durch histologische Untersuchung des Stückes, nach dessen Amputation die Aktionspotentiale ausblieben, wurde ebenfalls bestätigt, daß es die genannten Organe enthielt.

Da die Möglichkeit berücksichtigt werden mußte, daß die übrigen in der Tibia (distales Tibialorgan) und den Tarsen gelegenen Scoloparien auf Schwingungen ebenfalls mit Aktionspotentialen antworten, die aber durch die gleichzeitige Erregung der proximalen Tibialorgane verdeckt werden, wurde die Elektrode in weiteren Versuchen unmittelbar in das proximale Ende der Tibia etwa 2 mm weit eingeführt. Dabei wurden die proximalen Tibialorgane natürlich zerstört; es blieben aber die weiter distal gelegenen Organe unversehrt. Durch Schallreize ließen sich bei dieser Anordnung keine Aktionspotentiale mehr hervorrufen. Auch Erschütterungsreize ergaben niemals mehr die typischen Aktionspotentiale, wie sie sich bei Vorhandensein der proximalen Tibialorgane zeigten. Desgleichen fielen die typischen Reaktionen auf Anblasen und Berühren fort.

Tabelle 4. Vibrationsschwellen für das Vorderbein von *Locusta*. A Subgenualorgan und Crista acustica vorhanden. B beide Organe zerstört. Amplituden in  $m\mu = 10^{-7}$  cm.

Frequenz Hz	A $m\mu$	B $m\mu$
100	65,8	—
200	43,5	12400
400	14,6	3430
800	8,9	2160
1500	15,7	484
3000	51,5	6880
4000	114,0	22400
5000	84,9	27000

War das Tympanalorgan in der eben geschilderten Weise zerstört worden, so ließen sich doch noch einige andere Effekte am Präparat beobachten: Bei starkem Anblasen gerieten die Dornen in Bewegung und gaben die ihre Bewegungen kennzeichnenden Aktionspotentiale (S. 603). Ebenso traten beim Berühren mit einem Haar dann Aktionsströme auf, wenn die Dornen abgelenkt wurden. Jedoch waren auch Erschütterungsreize an diesen Präparaten nicht ganz wirkungslos. Bei sehr großen Schwingungsweiten ließen sich Aktionspotentiale beobachten, die den von den Dornen erzeugten ähnlich waren und in knackenden oder prasselnden Entladungen bestanden. Eine Übersicht über die vor und nach Entfernung des Tympanalorgans erforderlichen Schwellenamplituden gibt die Tabelle 4.

Diese Aktionspotentiale stammen jedoch nicht von den Dornen, denn die Amputation sämtlicher Dornen sowie Paraffinüberzug der Tibia, bei dem die Dornen fixiert wurden, änderte an den Erschütterungspotentialen nichts.

Die restlichen Effekte unter *B* der Tabelle 4 müssen auf die tarsalen Sinnesorgane zurückgehen, denn nach Amputation der Tarsen sind sie verschwunden. Sie entstehen sehr wahrscheinlich durch Bewegungen der Tarsalglieder gegeneinander; wenn man nämlich derartige Bewegungen durch eine Borste hervorruft, so haben die auftretenden Aktionspotentiale den gleichen Charakter.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Wahrnehmung von Luftschall erfolgt ausschließlich, die von Bodenerschütterungen in einem großen unteren Intensitätsbereich durch die Sinneszellen der proximalen Tibialorgane (Subgenualorgan, Crista und Zwischenorgan).

#### *Die Bedeutung von Subgenualorgan und Crista acustica.*

Um das Verständnis der folgenden Ausführungen zu erleichtern, sei im Anschluß an SCHWABE (1906) und FRIEDRICH (1927, 1928; s. auch EGGERS 1928) kurz die Anatomie der in der Tibia unterhalb des Knies liegenden Scolopalorgane beschrieben (Abb. 14). Dabei wird der Terminologie von SCHWABE und EGGERS gefolgt.

Die Anwendung der von FRIEDRICH (1929) vorgeschlagenen Bezeichnungen — vom Subgenualorgan (vom Subgenualnerven innervierter Teil) wird ein Supratympanalorgan (vom Tympanalnerven innervierter Abschnitt) abgetrennt — ist praktisch unmöglich, wie auch DEBAISIEUX (1938, S. 82) betont. Vor allem scheint das Subgenualorgan trotz seiner Innervierung durch 2 Nervenäste auch physiologisch ein einheitliches Organ zu sein.

Zur Orientierung denke man sich das Bein (Vorder- bzw. Mittelbein) in folgender Lage: Das Femur etwa senkrecht vom Körper abgehend, horizontal; die Tibia senkrecht dazu und senkrecht auf der Unterlage; die Tarsen dem Boden aufliegend. Die Tibia hat dann ein oberes proximales, ein unteres distales Ende; ihre Vorder- (bzw. Hinter-) Seite ist dem das Tier von vorn sehenden Beobachter zu- (bzw. ab-) gewendet; ihre Innen- (bzw. Außen-) Seite ist dem Tierkörper zu- (bzw. ab-) gewendet. Auf der Außenseite des Vorderbeins öffnen sich die Tympanalspalten. In das Bein tritt eine Trachee ein, die unterhalb des Knies — im Vorderbein im Bereich der Trommelfelle — durch eine annähernd in der Symmetrieebene der Tibia liegende Membran („Steg“, Tracheenmembran) geteilt ist. Die Tracheenwand liegt der Vorder- und Hinterwand des tibialen Chitinpanzers an und teilt so das restliche Lumen in zwei Kanäle: den außen liegenden Blutkanal und den innen gelegenen Muskelkanal. Im Vorderbein ist die Tracheenwand an der Bildung der Trommelfelle beteiligt.

Der tympanale Sinnesapparat besteht aus drei Teilen:

1. Das *Subgenualorgan* ist ein flächig angeordnetes Organ, das wie ein Segel im Blutkanal proximal von der Trommelfellregion liegt. Seine Sinneszellen ergeben zusammen einen hufeisenförmigen Bogen, der fast unmittelbar am Integument verläuft. Der Scheitel des Bogens ist an der äußeren Beinwand in der Symmetrieebene der Tibia zu suchen, die Enden seiner etwas ungleich langen Schenkel an der vorderen und hinteren Beinseite, etwa in der Höhe der Spitzen der Trommelfell-

taschen. Die Fläche des Bogens besteht aus den Endschläuchen oder Kappenzellen, die an die Sinneszellen anschließen und zu einer eng umschriebenen Stelle an der

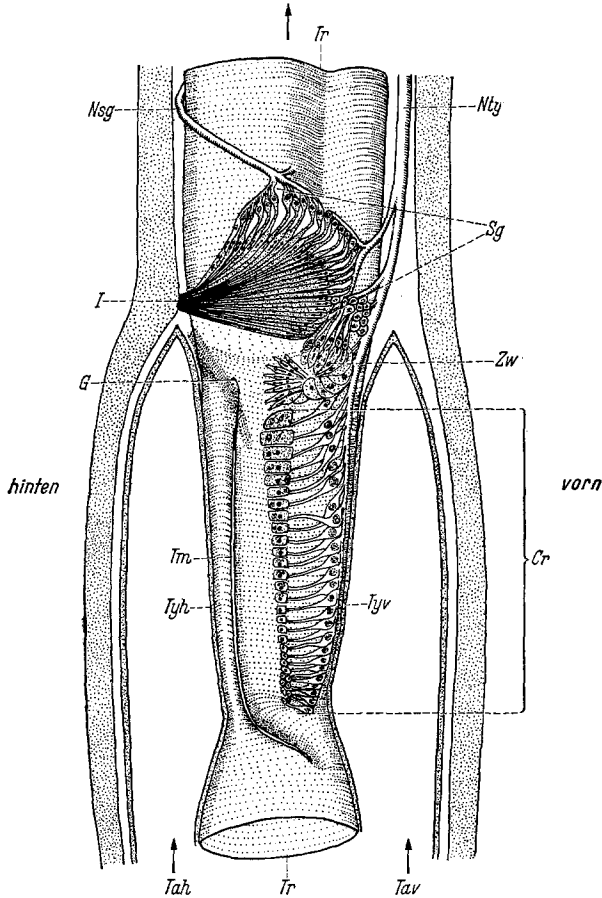


Abb. 14. Gesamtbild der tibialen Sinnesapparate von *Decticus verrucivorus* in natürlicher Anordnung, nach Fortnahme der äußeren Beinwand von außen gesehen. Vom Subgenualorgan (*Sg*) sieht man die distale Fläche; der in der Zeichnung obere Rand des Subgenualorgans liegt der äußeren Beinwand an, liegt also vor der Zeichenebene; von hier zieht die Fläche schräg nach innen und unten. Das Zwischenorgan (*Zw*) liegt zwischen Subgenualorgan und Crista acustica (*Cr*), die der äußeren Beinwand benachbart ist. Die Trachee (*Tr*) gabelt sich bei (*G*) in 2 Äste; beide Äste werden durch die Tracheenmembran (*Tm*) getrennt. *G* Beginn der Tracheenmembran; *I* Insertionsstelle des Subgenualorgans an der hinteren Beinwand; *Nsg* Subgenualnerve; *Nty* Tympanalnerve, von dem ein Teil des Subgenualorgans, das Zwischenorgan und die Crista acustica innerviert werden. *Sg* Subgenualorgan; *Tah* Hohlraum der hinteren, *Tav* Hohlraum der vorderen Trommelfeltasche; *Tm* Tracheenmembran; *Tr* Trachee der Tibia; *Tyh* hinteres, *Tyv* vorderes Trommelfell, entstanden durch Verschmelzung der hinteren bzw. vorderen Tracheenwand mit der Wand der Trommelfeltasche. Vergrößerung: 65 : 1. Nach SCHWABE 1906.

hinteren Tibienwand, der Insertionsstelle ziehen. Die von Kappen- und Sinneszellen gebildete Segelfläche ist von außen oben (hufeisenförmiger Rand mit den Sinneszellen am Integument) nach innen unten (Kappenzellen) ausgespannt und gegen die Horizontalebene um etwa 40° geneigt. Mit der Trachee steht das Sub-

genualorgan in keinem Zusammenhang. Auch von der *Crista acustica* liegt es völlig getrennt, etwa  $100\ \mu$  über dem oberen Rand der Tracheenmembran.

2. Das *Zwischenorgan* besteht aus einer kleineren Zahl von Scolopidien, die an der vorderen Beinseite, und zwar mit dem einen Ende noch außerhalb, mit dem anderen Ende innerhalb der Trommelfellregion liegen. Das Zwischenorgan tritt weder mit der Trachee noch mit dem Integument in Berührung. An das Zwischenorgan schließen sich die Scolopidien

3. der *Crista acustica* an. Sie liegt im Blutkanal in der Symmetrieebene der Tibia. Ihr proximales bzw. distales Ende fällt etwa mit den entsprechenden Enden der Tracheenmembran zusammen. Sie besteht aus einer einfachen oder alternierend angeordneten Reihe von Scolopidien, die der äußeren Kante der Trachee anliegen.

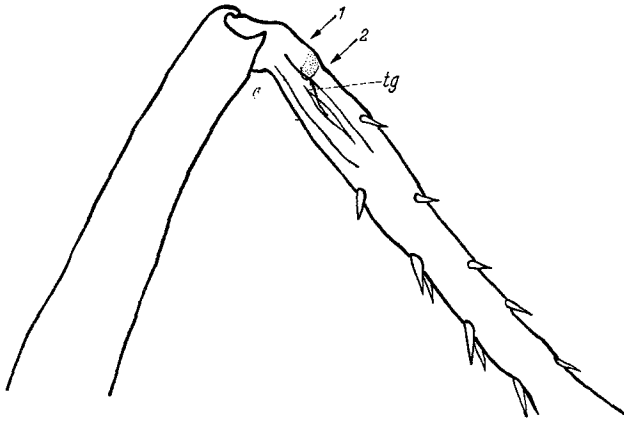


Abb. 15. *Decticus*; Mitteltibia mit Femurstumpf von hinten gesehen. Die Abbildung zeigt die Oberflächenmerkmale des Knies (1 und 2 flache Dellen an der Außenseite, dazwischen punktiert ein gelber Fleck, an ihn distalwärts anschließend eine längliche Grube) in Beziehung zur Tracheengablung (*tg*).

Die *Innervierung* dieser Organe erfolgt durch zwei getrennte Nerven des ersten Thorakalganglions: durch den Beinnerven (bzw. einen Ast von ihm) und den rein sensorischen Tympanalnerven. Der letztere versorgt außerdem einen Teil des Subgenualorgans und das Zwischenorgan. Ein anderer Teil des Subgenualorgans wird durch den Ast des Beinnerven, den Subgenualnerven, versorgt. Wichtig für das folgende ist zu wissen, daß der Subgenualnerv in der Tibia unterhalb des Knies auf ihrer Hinterseite um die Trachee herumzieht, während der Tympanalnerv an der Vorderseite dicht unter dem Integument verläuft.

In den Mittel- und Hintertibien finden sich homologe Organe in geringerer Ausbildung (GRABER 1888; FRIEDRICH 1927 und 1928; EGGERS 1928): Die Subgenualorgane scheinen denen der Vordertibia sehr ähnlich zu sein. Auch bei *Mecconema varium* gibt DEBAISIEUX (1938) an: «Ces organes se présentent, identiques, dans les tibia des trois paires.» Das Zwischenorgan ist ebenfalls in allen drei Beinpaaren ausgebildet, jedoch nimmt die Zahl seiner Scolopidien von vorn nach hinten ab. Außerdem sind die Sinneszellen des Zwischenorgans in den mittleren und hinteren Beinpaaren räumlich von den Zellen der *Crista* getrennt, so daß *Crista* und Zwischenorgan hier nicht wie im Vorderbein eine kontinuierliche Zellreihe bilden. — Die *Cristae acusticae* der Mittel- und Hintertibien sind schwächer entwickelt als die der Vordertibien, die Zahl ihrer Scolopidien ist geringer. Auch die Teilung der Tympanaltrachee findet sich in den mittleren und hinteren Beinpaaren. Die Wände des vorderen und hinteren Tracheenzweiges bleiben jedoch durch eine Schicht Bindegewebe voneinander getrennt, und die *Crista* liegt ausschließlich der vorderen

Trachee an. Trommelfelle kommen hier niemals zur Ausbildung (eine kasuistische, aberrante Trommelfellbildung an der Mitteltibia von *Thamnotrizon cinereus* beschreibt TERRY 1901).

Für Operationen an diesen Organen ist die genaue Kenntnis ihrer Lage in bezug auf die äußere Oberfläche des Chitinpanzers erforderlich. An den Vordertibien ist die Orientierung leicht, da hier die Tympanaldeckel die genaue Abgrenzung der Lage von Subgenualorgan und Crista ermöglichen. Auch sind die Angaben von SCHWABE (1906) so präzise, daß man sich leicht nach ihnen zurecht finden kann. An den Mitteltibien ließ sich zunächst nach Abtragung des Chitinpanzers unter dem Binokular die Lage der Tracheenverdopplung bestimmen und zu Formmerkmalen der Chitinoberfläche in Beziehung setzen (Abb. 15). Da das Subgenualorgan proximal von dieser Tracheenverdopplung, die Crista an der vorderen Tracheenwand liegt, konnte nun von außen die genaue Lage der Organe unter Benutzung der Angaben von FRIEDRICH (1927, 1928) erkannt werden, was übrigens durch die im wesentlichen gleiche Topographie der Organe in Vorder- und Mitteltibia noch erleichtert wurde.

#### *Die Ausschaltung von Subgenualorgan und Crista acustica.*

Die ersten Versuche, Teile des tibialen Sinnesapparates operativ auszuschalten, wurden mit spitzen Pinzetten und Glasnadeln vorgenommen. Bei den Vordertibien bestand die Möglichkeit, nach Entfernung der Tympanaldeckel das Subgenualorgan zu zerstören oder zumindest zu schädigen, indem seine Ablösung von der Insertionsstelle versucht wurde.

Zu diesem Zweck wurde an der Hinterseite des Beines eine sehr feine spitze Glasnadel durch das obere Ende der hinteren Tympanaltasche proximalwärts und parallel zur Ebene des Trommelfelles eingestochen. Jedoch bildeten bei dieser Operation die Chitinteile der Tympanaltasche ein Hindernis für eine einwandfreie Führung der Nadel, auch wenn dieselbe geeignet gebogen war. Außerdem brach die Nadel wegen der Stärke des zu durchbohrenden Chitins leicht ab. Die Zahl der geglückten Operationen war infolgedessen nur gering und reichte nur für erste orientierende Versuche aus. Viel schwieriger war mit dieser Methode die Ausschaltung der Crista ohne Schädigung des Subgenualorgans vorzunehmen, weil jede Eröffnung des Blutkanals, die sich bei dem tiefer reichenden Einstich zur Zerstörung der Crista nicht vermeiden ließ, zu einem schnellen Austrocknen der Blutflüssigkeit führen mußte. Nach beiden Operationen war die Lebensdauer der Präparate infolge des Blutverlustes zu gering, um sorgfältige Messungen durchzuführen.

Es wurde deshalb eine andere Methode entwickelt, die sich ausgezeichnet bewährt hat: die Zerstörung der Organe mit dem Thermokauter. Als solcher wurde nicht die sonst übliche elektrisch geheizte Schleife aus Platindraht gewählt, sondern ein Instrument, das aus einem elektrischen LötKolben hergestellt wurde; ich verdanke die Anregung dazu Herrn

Dr. E. Bock, der einen ähnlichen Apparat bei seinen entwicklungsphysiologischen Untersuchungen im hiesigen Institut verwendete: In das Ende des Kupferstabes des Lötkolbens wurde ein kleiner Platinstift eingelassen, der etwa 1,5 mm lang herausragt. Durch Vorschaltung eines Potentiometers und eines Meßinstrumentes konnte der Platindraht in sehr fein abstufbarer Weise geheizt werden. Der Apparat wird ausführlich in der demnächst erscheinenden Arbeit von Bock beschrieben werden.

Die Nadel wurde auf fast 100° C erwärmt und ohne jede weitere Vorbereitung auf der Oberfläche des Chitins über die Stellen geführt, unter denen die auszubrennenden Organe lagen. Dabei wird das Chitin unter der Nadel vorübergehend anscheinend etwas weicher und fällt eine Spur ein; seine Farbe verändert es jedoch nicht. Um eine hinreichend eng umgrenzte Schädigung zu erhalten, mußte die Temperatur des Thermokauters sehr genau eingehalten werden, die Nadel mußte kleinflächig und die Brennung von geringer Dauer (etwa 1 Sek.) sein. Die Lebensdauer der mit dem Thermokauter behandelten Präparate entsprach im allgemeinen völlig der normaler Präparate.

In vielen Fällen wurden die Messungen zunächst am normalen Bein durchgeführt, dann die Ausschaltungen vorgenommen und am selben Präparat die Messungen wiederholt. Da es sich als unpraktisch erwies, die Präparate bei den Operationen auf den Elektroden zu belassen, wurden sie meist abgenommen und nach der Operation wieder aufgesteckt. In einer Kontrollserie zeigte sich, daß die Meßergebnisse durch wiederholtes Umstecken (bis zu 6mal und mehr) nicht im geringsten geändert wurden.

#### *Die Ausschaltung des Subgenualorgans.*

Die Ausschaltung des Subgenualorgans gelang folgendermaßen: Zuerst wurde durch Brennung an der Hinterseite der Tibia, etwa 0,1 mm proximal der Tracheengabelung, die Insertionsstelle geschädigt. Dann wurde die Nadel des Thermokauters nach außen bis etwa zur Mittellinie der Außenseite geführt und dabei entsprechend der Lage des Sinneszellenbogens dem proximalen Ende der Tibia etwas genähert. Auf die Vorderseite der Tibia konnte die Brennung nicht weit ausgedehnt werden, weil hier der Tibialnerv dicht unterhalb des Integumentes verläuft. Seine Schädigung hätte zugleich die Crista ausgeschaltet. Infolge der engen Nachbarschaft der Organe und Nerven ist es möglich, daß kleine Reste des Subgenualorgans funktionsfähig geblieben sind. Auf jeden Fall war aber deren Aufhängung durch Zerstörung der Insertionsstelle verändert, ihre Funktionstüchtigkeit also herabgemindert.

Nach Möglichkeit wurde am gleichen Präparat vor den Brennungen das Verhalten 1. gegen Luftschall, 2. gegen Erschütterungen gemessen. Um die Versuchsdauer abzukürzen, wurden dabei stets nur wenige Frequenzen als Kontrollpunkte festgelegt. Nach der Operation gelangte



dann wiederum das Verhalten 3. gegen Luftschall und 4. gegen Vibrationen zur Untersuchung. Da nur solche Präparate zur Operation genommen wurden, bei denen die Kontrollpunkte mit den früheren ausführlichen Messungen an normalen Beinen übereinstimmten, können in den Abbildungen die Kurven dieser Normalpräparate als Vergleichskurven herangezogen werden.

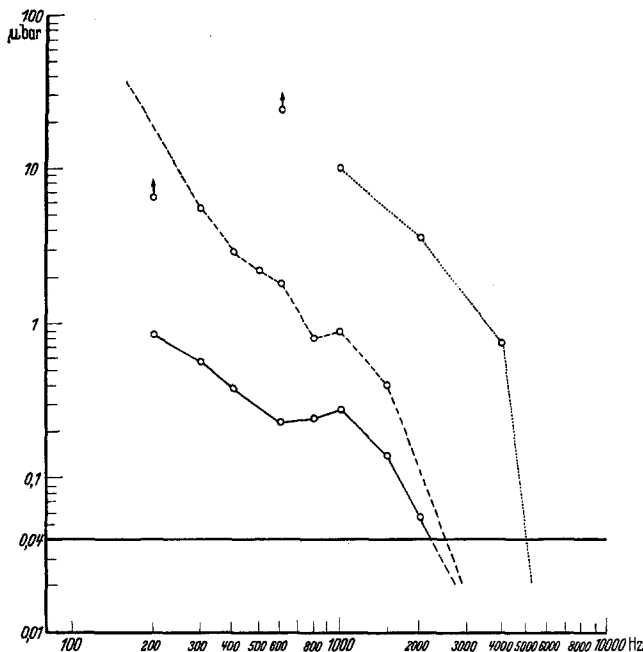


Abb. 16. *Locusta cantans*; Vorderbein; Luftschall; Ausschaltung des Subgenualorgans. Schwellenwerte des Schalldruckes (in  $\mu\text{bar}$  auf der Ordinate) beim normalen Tympanalorgan (ausgezogene Kurve), nach geringer (gestrichelte Kurve) und starker Brennung (punktierte Kurve) am Subgenualorgan. Die Pfeile bezeichnen Schalldrucke, bei denen nach der zweiten Brennung noch kein Effekt beobachtet wurde.

Nach der Ausschaltung des Subgenualorgans zeigen die Tibialorgane der Vorderbeine eine Luftschallempfindlichkeit, wie sie in den Abb. 16 und 17 für *Locusta* und *Decticus* dargestellt ist. Bei geringen Brennungen in der Gegend des Subgenualorgans (Abb. 16) ist die Empfindlichkeit im ganzen Bereich der gemessenen Frequenzen herabgesetzt, und zwar für Frequenzen unter 1000 Hz recht beträchtlich. Oberhalb 3000 Hz scheinen sich die Kurven zu nähern, doch war dort die Empfindlichkeit so groß, daß genauere Messungen nicht mehr möglich waren. Deshalb wurde versucht, auf andere Weise zu bestätigen, daß die Aufnahme der höheren Frequenzen durch die Ausschaltung des Subgenualorgans nicht beeinträchtigt wird: Die Empfindlichkeit gegenüber einem Ton der Galtonpfeife von 25000 Hz und konstantem, wenn auch unbekanntem Schalldruck änderte sich nicht; vor und nach der Operation ergaben sich

gleiche Werte des Aktionspotentials (Effektivwert, gemessen mit dem Tonfrequenz-Strom- und Spannungsprüfer; s. AUTRUM 1940).

Demgegenüber ist die Heraufsetzung der Schwelle nach geringer Brennung für die Frequenzen unter 1000 Hz bereits beträchtlich. Bei umfangreicheren Brennungen zeigen die Kurven einen interessanten Verlauf: Unter 1000 Hz fällt jede Schallempfindlichkeit fort. Oberhalb

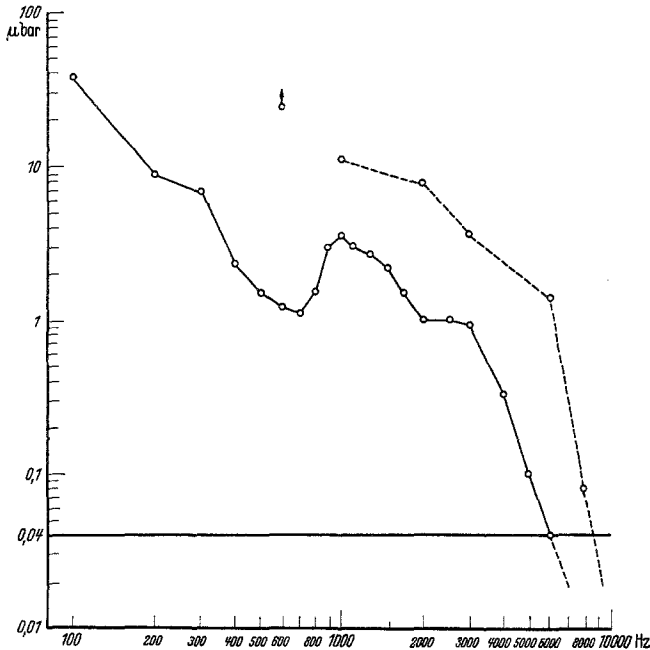


Abb. 17. *Decticus*; Vorderbein; Luftschall; Ausschaltung des Subgenualorgans. Schwellenwerte des Schalldrucks (in  $\mu\text{bar}$  auf der Ordinate) beim normalen Tympanalorgan (ausgezogene Kurve) und nach Zerstörung des Subgenualorgans (gestrichelte Kurve). Der Pfeil bezeichnet den Schalldruck, bei dem nach Zerstörung des Subgenualorgans noch kein Effekt beobachtet wurde.

1000 Hz ist sie zwar ebenfalls vermindert, nähert sich jedoch mit steigender Frequenz wieder normalen Werten und ist mindestens bei 25 000 Hz (s. oben), wahrscheinlich schon früher, mit der normalen Empfindlichkeit identisch.

Es wurde bereits S. 608 darauf hingewiesen, daß sich die normalen Hörschallkurven der Vordertibien aus zwei Teilen zusammensetzen, und zwar aus einem ersten Ast, der bei 600—700 Hz ein ausgesprochenes Minimum zeigt und bis 1000 Hz wieder ansteigt, und aus einem zweiten Ast, der bei 1000 Hz beginnt und mit steigenden Frequenzen abfällt. Nach Zerstörung des Subgenualorgans verschwindet der erste Ast ganz, der zweite, der oberhalb 1000 Hz beginnt, bleibt dagegen übrig. Er ist nur in seinem Anfangsteil etwas in Richtung geringerer Empfindlichkeit verschoben. Diese Tatsache ist auch noch durch folgendes gesichert:

Man könnte einwenden, daß durch die Operation eine Allgemeinschädigung des Präparates hervorgerufen worden sei, die zu einer Verminderung der Aktionspotentiale im ganzen Bereich von 100—10000 Hz geführt hätte. Bei tieferen Frequenzen wären dann zur Reizung größere Intensitäten erforderlich, die nicht mehr vom Lautsprecher abgestrahlt wurden, so daß also der Wegfall des unteren Kurvenastes nur durch die Grenzen der

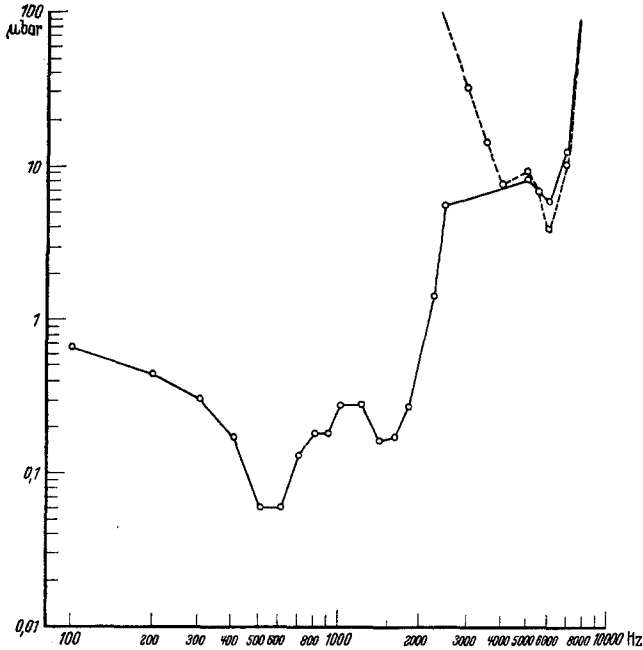


Abb. 18. *Locusta cantans*; Mittelbein; Luftschall; Ausschaltung des Subgenualorgans. Schwellenwerte des Schalldruckes (in  $\mu\text{bar}$  auf der Ordinate) beim normalen Tibialorgan (ausgezogene Kurve) und nach Zerstörung des Subgenualorgans (gestrichelte Kurve).

Apparatur bedingt wäre. Das kann aber nicht zutreffen, weil die normale Kurve unterhalb 1000 Hz wieder einen Anstieg der Empfindlichkeit zeigt, dieser Anstieg aber nach der Operation ausfällt. Die verwendeten Schallintensitäten waren so groß, daß ein solcher Empfindlichkeitsanstieg zwischen 400 und 1000 Hz mit Sicherheit ausgeschlossen werden konnte. Zur Bestätigung dessen sind in den Abb. 16 und 17 für die Frequenz 600 Hz, also das Maximum der normalen Empfindlichkeit im Bereich 100—1000 Hz der größte angewendete Schalldruck eingetragen. Er beträgt  $24 \mu\text{bar}$ , was beim Menschen einer subjektiven Lautstärke von 108 Phon entspricht. Es handelt sich also bereits um einen sehr lauten Ton. Höhere Lautstärken ließen sich obertonfrei nicht mehr herstellen. Mit dem Auftreten von Obertönen wurden aber die Messungen wertlos.

Aus den Versuchen folgt: *Die Wahrnehmung der Töne unter 1000 Hz geschieht durch das Subgenualorgan.*

Über das Zustandekommen der Empfindlichkeitsabnahme durch Brennung im Bereich von 1000—10000 Hz, also im untersten Bereich der Luftschallempfindlichkeit der Locustiden (der sich mindestens bis 90000 Hz erstreckt, AUTRUM 1940) können zur Zeit nur Vermutungen ausgesprochen werden. Das Wahrscheinlichste ist, daß bei den Brennungen das Zwischenorgan infolge der engen Nachbarschaft von Sub-

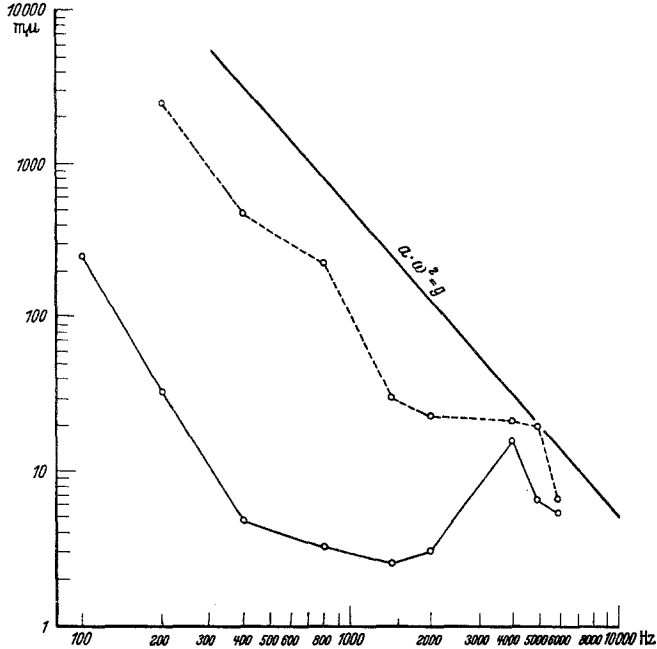


Abb. 19. *Decticus*; Vorderbein; Erschütterungsschwellen; Ausschaltung des Subgenualorgans. Schwingungsweiten an der Reizschwelle (in  $m\mu = 10^{-7}$  cm) für das normale Vorderbein (ausgezogene Kurve) und nach Zerstörung des Subgenualorgans (gestrichelte Kurve).

genualorgan und Zwischenorgan ebenfalls geschädigt wurde. Dann wäre weiter anzunehmen, daß das Zwischenorgan an der Wahrnehmung der tieferen Töne (1000 bis etwa 10000 Hz) des Luftschalles beteiligt ist.

Der Einfluß der *Ausschaltung des Subgenualorgans* auf die Luftschallwahrnehmung mit dem Tibialorgan der *Mittelbeine* ist in der Abb. 18 dargestellt. Es ergibt sich hier: Die tiefen Frequenzen unter 3000 Hz haben keine Wirkung mehr. Dagegen bleibt im Bereich von 3500 bis 6000 Hz eine gewisse Empfindlichkeit übrig, und zwar deckt sich diese Restkurve von 4000 Hz ab völlig mit der eigenartigen Kurve des normalen Tibialorgans in diesem Bereich. Demnach läßt sich schließen, daß in den *Mittelbeinen* die Wahrnehmung des Luftschalles zum größten Teil durch das Subgenualorgan vermittelt wird. Hohe Töne von nicht zu geringer Intensität können daneben die Sinneszellen der *Crista acustica* erregen.

Für die gänzlich abweichenden Leistungen der Crista der Mittelbeine von denen der Crista der Vorderbeine dürfte in erster Linie das Fehlen der Trommelfelle und der weniger differenzierte Bau der Trachee verantwortlich sein.

In welcher Weise wird die Vibrationswahrnehmung durch die Schädigung des Subgenualorgans verändert? Nach vorsichtigen Brennungen und dementsprechend vielleicht nur teilweiser Zerstörung des Subgenualorgans ist die Schwelle bei den Vorderbeinen (Abb. 19) im unteren Frequenzbereich außerordentlich erhöht: Die erforderlichen Schwingungswerten sind etwa 100 mal so groß wie beim normalen Bein. Bei Frequenzen über 1000 Hz ist die Schädigung geringer, oberhalb 4000 Hz nähert sich die Kurve eng der normalen. Für die *Schallempfindlichkeit* dieser Beine gilt das auf S. 620 Gesagte; insbesondere ist die Wirkung der Galtonpfeife bei konstantem Anblasdruck gänzlich unverändert nach der Operation.

Bemerkenswert ist, daß auch bei überschwelliger Vibrationsreizung die von solchen Präparaten ableitbaren Aktionspotentiale sehr undeutlich bleiben und niemals die Stärke der Potentiale erreichen, die man an normalen Beinen beobachten kann.

Sehr auffällig ist, daß die Kurve nach Brennung am Subgenualorgan sich in ihrem ganzen Verlauf der Linie nähert, welche die Schwingungswerten verbindet, die eine Beschleunigung von der Größe der Erdbeschleunigung am Präparat erzeugen. In Übereinstimmung damit ändert sich auch die Empfindlichkeit im Bereich über 4000 Hz nur unwesentlich, d. h. in dem Bereich, in dem der Verlauf der Erschütterungskurve auch schon vor der Operation durch die Größe der Erdbeschleunigung bedingt war.

Worauf diese Effekte bei hohen Beschleunigungen von der Größenordnung der Erdbeschleunigung zurückgehen, soll hier nicht diskutiert werden, weil die zur Klärung dieser Frage angestellten Versuche noch kein eindeutiges positives Resultat ergeben haben. Sicher ist jedoch, daß diese Effekte vitalen Ursprungs sind und nicht auf eine Reizung der Crista acustica zurückgehen. Sie treten nämlich in ganz entsprechender Weise auch bei solchen Tieren auf, denen die Cristae fehlen. Hierüber soll in späteren Veröffentlichungen berichtet werden.

#### *Die Ausschaltung der Crista acustica.*

Die Ausschaltung der Crista acustica wurde vorgenommen, indem die Nadel des Thermokauters an der Außenseite des Beines in der Symmetrielinie zwischen den Tympanalspalten (bzw. der entsprechenden Stelle der Mittelbeine) entlang geführt wurde.

Die Zerstörung der Crista der Vorderbeine hatte den Fortfall der Wahrnehmung der hohen Frequenzen des *Luftschalles* zur Folge (Abb. 20). Töne über 10000 Hz waren gänzlich unwirksam; die Galtonpfeife rief

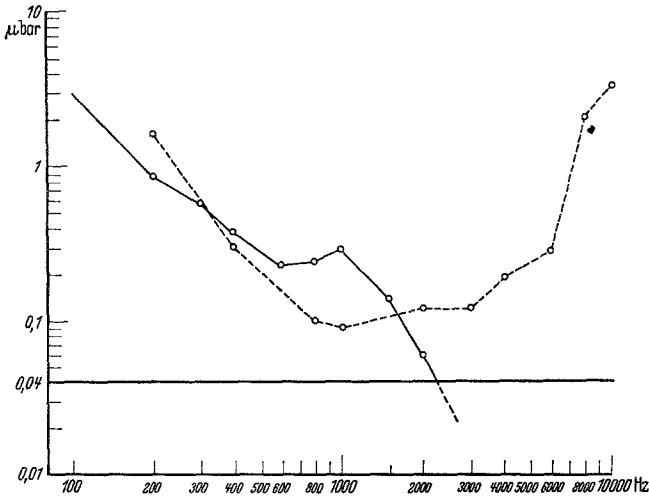


Abb. 20. *Locusta cantans*; Vorderbein; Luftschall; Ausschaltung der *Crista acustica*. Schwellenwerte des Schalldruckes (in  $\mu\text{bar}$  auf der Ordinate) beim normalen Tympanalorgan (ausgezogene Kurve) und nach Zerstörung der *Crista acustica* (gestrichelte Kurve).

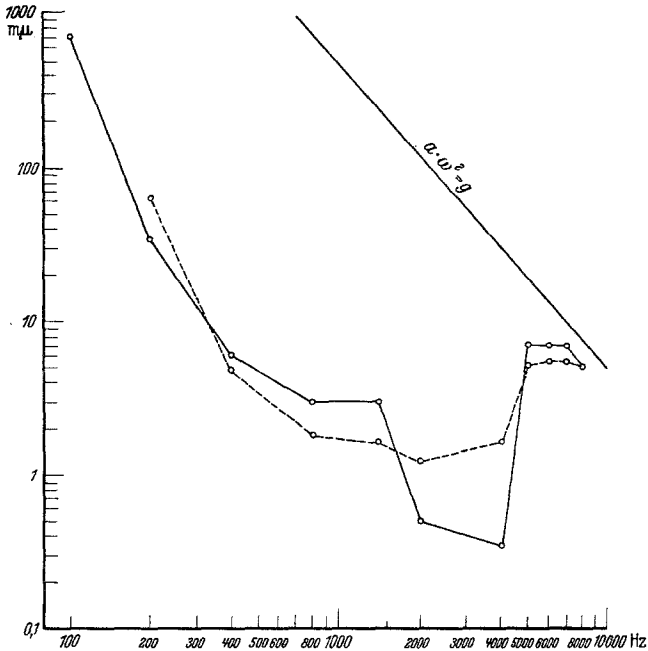


Abb. 21. *Locusta cantans*; Vorderbein; Erschütterungsempfindlichkeit; Ausschaltung der *Crista acustica*; Schwellenwerte der Schwingungsweite (in  $m\mu$ ) beim normalen Vorderbein (ausgezogene Kurve) und nach Zerstörung der *Crista acustica* (gestrichelte Kurve).

selbst bei Annäherung auf 10 cm keine Aktionspotentiale mehr hervor. Auch bei den Frequenzen über 1000 Hz macht sich ein grundlegender

Unterschied bemerkbar: Während die Kurve der normalen Beine von 1000 Hz an einen raschen Anstieg der Empfindlichkeit aufweist, nimmt die Empfindlichkeit nach Zerstörung der Crista oberhalb 1000 Hz stetig ab. Daß die Crista das Sinnesorgan ist, mit dem die Luftschallwahrnehmung, vor allem der höheren Frequenzen geschieht, wurde übrigens schon früher gezeigt (AUTRUM 1940).

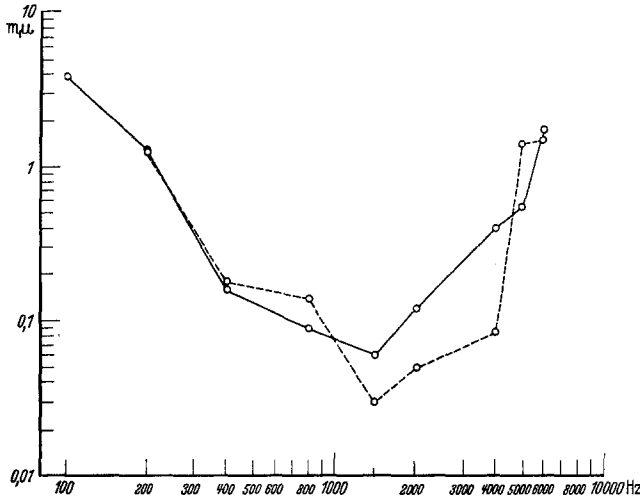


Abb. 22. *Locusta cantans*; Mittelbein; Erschütterungsempfindlichkeit; Ausschaltung der Crista acustica. Schwellenwerte der Schwingungsweite (in  $m\mu$ ) beim normalen Mittelbein (ausgezogene Kurve) und nach Zerstörung der Crista acustica (gestrichelte Kurve).

Die *Vibrationswahrnehmung* wird durch die Ausschaltung der Crista weder bei Vorder- noch bei Mittelbeinen im geringsten beeinflusst. Die Abb. 21 und 22 geben Messungen wieder, aus denen klar hervorgeht, daß die Zerstörung der Crista die Schwellen der Vibrationswahrnehmung überhaupt nicht verändert.

#### *Zusammenfassende Auswertung der Ergebnisse.*

Sowohl Subgenualorgan als auch Crista acustica sind anatomisch aus einer größeren Zahl von Scolopidien zusammengesetzt. Dem im Prinzip gleichen Bau beider Organe entspricht die Gleichheit der auf Reizung von ihnen ableitbaren elektrischen Effekte. Infolgedessen bedurfte es der operativen Ausschaltung des einen Organs, um die Leistungen des andern zutage treten zu lassen.

An dieser Stelle soll zunächst einem naheliegenden Einwand begegnet werden: Es könnte der Eindruck entstehen, als ob bei der Zuordnung bestimmter Leistungen zu bestimmten Organen ein Zirkelschluß vorliege, indem nämlich aus der Gestalt der Kurven auf den Erfolg der Operationen geschlossen worden sei, während umgekehrt die Operationen die Grundlage für die Beurteilung der Kurven abgaben. In der Tat ist

in der vorliegenden Arbeit stets das eine die Kontrolle für das andere. Es darf aber nicht übersehen werden, daß der Ort der Brennung sehr genau vorher bestimmt war, und zwar auf Grund anatomischer Daten, die in der Literatur festgelegt und durch eigene Beobachtungen ergänzt und bestätigt worden sind. Das Ideal wäre eine histologische Nachprüfung jeder einzelnen Brennung. Wer aber das Material einmal histologisch zu bearbeiten versucht hat, weiß, wie schwierig eine derartige Kontrolle durchzuführen ist, weil sie lückenlose Schnittserien der in sprödes Chitin eingebetteten Organe erfordert. Die Versuche, derartige Schnittserien zu gewinnen, haben erst nach Abschluß dieser Arbeit zu einem Erfolg geführt, so daß ich hoffe, in Zukunft durch histologische Kontrolle der Operationen tiefer in die angeschnittenen Fragen eindringen zu können.

Auf Grund der geschilderten Versuche soll nun ein zusammenfassendes Bild von den Leistungen der proximalen Tibialorgane gegeben werden. Ganz allgemein läßt sich feststellen:

*Die Crista acustica dient in erster Linie der unmittelbaren Luftschallwahrnehmung. Das Subgenualorgan ist ein Organ des Erschütterungssinnes.*

Hierzu einige genauere Daten: Die untere Grenze der unmittelbaren Luftschallwahrnehmung durch die Crista der Vorderbeine von *Decticus* (Abb. 17) wurde etwa bei 1000 Hz und einem Schalldruck von 4  $\mu$ bar gefunden.

Bei *Locusta* liegt die Schwelle für 1000 Hz schon bei 0,3  $\mu$ bar.

Tiefere Frequenzen werden, wenn überhaupt, dann nur bei erheblich höheren Schallintensitäten wahrgenommen, und zwar reicht für *Locusta* wie für *Decticus* bei 600 Hz ein Schalldruck von 24  $\mu$ bar noch nicht zur Reizung aus (S. 622).

Mit steigender Frequenz nimmt die Empfindlichkeit rasch zu: Bei *Locusta* liegt die Schwelle für alle Frequenzen über 3000 Hz, bei *Decticus* über 6000 Hz tiefer als 0,04  $\mu$ bar. Von 1000 Hz reicht die Luftschallwahrnehmung mindestens bis 90000 Hz; wo das Optimum liegt, ist zur Zeit noch nicht zu sagen.

Die erhaltenen Werte stimmen annähernd mit denen überein, die PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936a) für das gänzlich anders gebaute abdominale Tympanalorgan des Acridiers *Pachytylus (Locusta) migratorius* angeben. Lediglich bei 1000—2000 Hz scheint das Tympanalorgan von *Pachytylus* unempfindlicher als das tibiale von *Decticus* zu sein (Tabelle 5).

In einer etwas späteren Arbeit von PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936b) finden sich abweichende Angaben, die in bezug auf die hier

Tabelle 5. Reizschwellen für das abdominale Tympanalorgan von *Pachytylus* (nach PUMPHREY und RAWDON-SMITH 1936) und das tibiale von *Decticus*. Der 0-Punkt der Dezibelskala wurde bei 10 dyn/qcm Schalldruck gewählt.

Hz	<i>Pachytylus</i> db	<i>Decticus</i> db
1000	+ 12	— 9
2000	— 6	— 20
4000	— 38	— 30
6000	— 45	— 48



interessierenden Fragen leider weniger ausführlich sind als die oben genannte vorläufige Mitteilung. Das Abdominalorgan soll danach bei 3000 Hz ein Maximum der Empfindlichkeit aufweisen, während die vorläufige Mitteilung eine Empfindlichkeitszunahme bis 10000 Hz andeutet. Bei 3000 Hz ist die Schwelle "only about 20 db above the human threshold, corresponding to a power of about  $10^{-7}$  microwatts pro square cm" (1936b). Die vorläufige Mitteilung läßt dagegen auf eine Schwelle von etwa 45 Dezibel über der menschlichen schließen. Es scheint, als ob die Messungen von PUMPHREY und RAWDON-SMITH keine reproduzierbaren Werte ergeben haben. Der Grund ist wohl in erster Linie im Auftreten stehender Wellen zu suchen. Darauf deuten vor allem die stark springenden Werte der Kurve (1936a) für die Frequenzen über 3000 Hz. In diesem Fall verlieren die Angaben von PUMPHREY und RAWDON-SMITH aber ihren Wert.

Ein Vergleich der Leistungen des Tympanalorgans der Locustiden mit dem menschlichen Gehörorgan führt zu folgenden Ergebnissen: Während das Maximum der Empfindlichkeit des menschlichen Ohres bei 1000—2000 Hz liegt, ist es beim tibialen Tympanalorgan mit Sicherheit oberhalb von 10000 Hz, wahrscheinlich im Ultraschallgebiet zu suchen. Das Tympanalorgan ist hier also dem menschlichen Ohr überlegen. Dafür versagt das Tympanalorgan gerade in dem Bereich von Frequenzen, in dem das Ohr seine optimale Leistungsfähigkeit aufzuweisen hat. Im tiefen Frequenzbereich unter 1000 Hz kann eine Heuschrecke mit ihren Tympanalorganen überhaupt nicht mehr hören, während für den Menschen dieser Bereich von großer Wichtigkeit ist.

Von besonderem Interesse ist ferner ein Vergleich der minimalen Schalleistungen, die dem Ohr bzw. dem Tympanalorgan *angeboten* werden müssen, damit gerade Schwellenempfindungen zustande kommen. Ist  $p$  der Schalldruck im ungestörten Schallfeld, so berechnet sich die der Trommelfellfläche  $F$  angebotene Schalleistung  $L$  zu

$$L = F \frac{p^2}{\rho_0 \cdot c},$$

wo  $\rho_0$  die Dichte der Luft,  $c$  die Schallgeschwindigkeit ist ( $\rho_0 \cdot c = 41,5$  [g cm<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>]). Die Gesamtfläche des menschlichen Trommelfelles beträgt rund 1 qcm, die für die Schallaufnahme wirksame Fläche nur etwa 0,3 qcm (WIEN 1903; WAETZMANN und KEIBS 1936). Im empfindlichsten Bereich ist ein Schalldruck von  $p = 3 \cdot 10^{-4}$   $\mu$ bar für die Wahrnehmung an der Schwelle erforderlich. Daraus ergibt sich die angebotene Leistung zu

$$L = \frac{0,3 \cdot 9 \cdot 10^{-8}}{41,5} \approx 7 \cdot 10^{-10} \text{ erg/sec.}$$

Die vom Trommelfell wirklich aufgenommene Schalleistung ist etwas kleiner (bei 1000 Hz etwa  $1/4$ ; s. WAETZMANN und KEIBS 1936), weil ein Teil der auftreffenden Schallwelle reflektiert wird. Zur Berechnung der tatsächlich aufgenommenen Schallenergie ist die Kenntnis des Schall-

wellenwiderstandes (Impedanz) des Trommelfelles erforderlich. Da diese Größe für die Tympanalorgane nicht gemessen werden konnte, werden im folgenden nur die angebotenen, nicht die aufgenommenen Leistungen verglichen.

Für die Trommelfelle von *Locusta* erhält man folgende Daten: Bei etwa 2500 Hz beträgt der Schwellendruck  $0,04 \mu\text{bar}$  (Abb. 5). Die Fläche des Trommelfelles kann man angenähert ermitteln, indem man sie als Ellipse auffaßt, deren große Achse  $900 \mu$ , deren kleine  $440 \mu$  lang ist (Zahlen nach SCHWABE 1906). Daraus ergibt sich die Fläche  $F_{Ty}$  zu ungefähr  $3 \cdot 10^{-3} \text{ qcm}$ . Sieht man diese ganze Fläche als wirksam an, so berechnet sich die dem Trommelfell angebotene Leistung zu

$$L_{Ty} = 1,2 \cdot 10^{-7} \text{ erg/sec.}$$

Nun ist aber bei 2500 Hz noch keineswegs der Bereich maximaler Empfindlichkeit erreicht, also wird die Schwelle  $0,04 \mu\text{bar}$  bei höheren Frequenzen noch wesentlich unterschritten werden. Der steile Abfall der Schwellenkurven (Abb. 5) läßt folgende Extrapolation zu, die mit großer Wahrscheinlichkeit den tatsächlichen Verhältnissen entspricht: Oberhalb 10000 Hz wird der Schwellendruck auf einen Wert von etwa  $0,003 \mu\text{bar}$  abgefallen sein. Für höhere Frequenzen liegt er wahrscheinlich noch niedriger. Daß der Wert  $0,003 \mu\text{bar}$  sicher einmal erreicht wird, dafür sprechen alle Beobachtungen über die überraschend hohe Empfindlichkeit im Ultraschallgebiet (AUTRUM 1940). Legt man nun  $0,003 \mu\text{bar}$  der Berechnung der Schalleistung, die dem Tympanalorgan an der Schwelle im Ultraschallgebiet angeboten wird, zugrunde, so ergibt sich als minimale Schalleistung

$$L_{Ty} \approx 7 \cdot 10^{-10} \text{ erg/sec.}$$

Bei einem Schwellenwert von  $0,003 \mu\text{bar}$  ist also bei den Tympanalorganen bereits die gleiche Schwellenleistung erreicht wie beim menschlichen Ohr. Das hängt natürlich eng mit der Kleinheit der Tympanalorgane zusammen.

Die Leistungen der *Crista acustica* der Vorderbeine sind nur möglich durch die Differenzierung von Hilfsapparaten, nämlich durch die Entwicklung der Trachee zu Trommelfellen und Tracheenmembran. Auf die Bedeutung dieser Bildungen für das Hören ist in einer früheren Arbeit eingegangen worden (AUTRUM 1940). Dort sind auch bereits die Möglichkeiten von Trommelfellexstirpationen besprochen worden. Durch die Entfernung der Trommelfelle wird der Blutkanal eröffnet, so daß die *Crista acustica* schnell austrocknet und sich längere Meßreihen nicht gewinnen lassen.

Um die Bedeutung der Hilfsorgane in ihrer Gesamtheit zu beurteilen, bleibt jedoch der Vergleich mit den Mittelbeinen, bei denen neben den Trommelfellen auch die für den Gehörvorgang wichtige Tracheenmembran fehlt. Hier zeigt es sich, daß nach Entfernung des Subgenual-

organs nur eine recht geringe Luftschallwahrnehmung als Rest zurückbleibt (S. 623, Abb. 18). Die Töne zwischen 3000 und 7000 Hz sind überschwellig, wenn ihr Schalldruck über 6—8  $\mu$ bar steigt. Höhere Töne werden nicht mehr wahrgenommen. Beim Vorderbein werden die Frequenzen von 3000—7000 Hz schon gehört, wenn ihr Schalldruck über 0,04  $\mu$ bar steigt. Die Schwelle der Mittelbeine für diese Frequenzen liegt also mindestens 45 db über derjenigen der Vorderbeine; die erforderlichen Intensitätsunterschiede verhalten sich mindestens wie 10000 zu 1,5. Es kann jedoch nicht entschieden werden, wieweit das Vorhandensein oder Fehlen der Hilfsorgane allein oder ob auch die verschiedene Ausbildung der Crista selbst in Vorder- und Mittelbeinen für diese Unterschiede verantwortlich zu machen ist: Die Vordertibien enthalten über 30, die Mitteltibien bis 23 Scolopidien. Im histologischen und cytologischen Bild finden sich ebenfalls Differenzen (FRIEDRICH 1927). Es ist deshalb als wahrscheinlich anzusehen, daß die verschieden hohe Differenzierung der Crista an der Verschiedenheit der Leistungen beteiligt ist. Einen gewissen Hinweis in dieser Richtung könnte man in dem Fortfall der Luftschallwahrnehmung bei den Hintertibien sehen, der (allerdings nur mit Vorbehalt) aus der Kurve der Abb. 8 gefolgert werden kann: Während sich in der Schwellenkurve der Mittelbeine ab 2500 Hz ein Knick bemerkbar macht, der auf Luftschallwahrnehmung durch die Crista zurückgeführt wurde (S. 623, Abb. 18), fehlt dieser Abschnitt beim Hinterbein entweder oder er liegt bei tieferen Frequenzen, denn vielleicht kann man die Empfindlichkeitszunahme bei 2000 Hz als Anzeichen für Luftschallwahrnehmung deuten. Weitere Versuche werden diese Frage entscheiden. Auf jeden Fall darf man aber annehmen, daß die Schallwahrnehmung mit Hilfe der Crista der Mittelbeine, die durch den Versuch erwiesen wurde, beim normalen Tier unter biologischen Verhältnissen keine Rolle spielt.

Ist die Crista ausschließlich durch Luftschall oder auch durch Vibrationen reizbar? Die Versuche, die in den Abb. 21 und 22 dargestellt sind, zeigen, daß eine Entfernung der Crista die Vibrationsempfindlichkeit nicht beeinflußt. Vor allem gilt das auch für die hohen Frequenzen. Man könnte ja zunächst annehmen, daß gerade die eigentümliche Zunahme der Empfindlichkeit für Vibrationen oberhalb 4000 bzw. 5000 Hz (s. S. 607) auf eine Reizung der Crista durch Erschütterungen so hoher Frequenz zurückgeht. Diese Annahme kann aber aus mehreren Gründen nicht zutreffen. Erstens bleibt die Zunahme auch nach Entfernung der Crista an der gleichen Stelle und in gleicher Höhe erhalten (Abb. 21). Zweitens wurde bereits oben (S. 608) gezeigt, daß eine eigentümliche Beziehung zwischen der Größe der Erdbeschleunigung und der Größe der den Tibien von der schwingenden Unterlage erteilten Beschleunigung besteht. Drittens treten bei Insekten, denen die Crista fehlt, gleiche Erscheinungen auf. Hierüber soll jedoch erst später ausführlich berichtet werden.

Diese Tatsachen lassen den sicheren Schluß zu, daß die *Crista* an den Erschütterungseffekten nicht beteiligt ist. Die *Crista acustica* ist demnach ausschließlich ein Organ für Luftschallwahrnehmung.

Das *Subgenualorgan* scheint nach dem vorher Gesagten das einzige Sinnesorgan zu sein, mit dem Vibrationen (geringer Amplitude) unmittelbar wahrgenommen werden können. Die hohe Leistungsfähigkeit des Subgenualorgans ist bereits S. 604 besprochen worden.

Die hohe Empfindlichkeit der Subgenualorgane gegen Vibrationen bringt es mit sich, daß es praktisch unmöglich ist, die ständigen geringen Vibrationen auszuschalten, die aus der Umgebung des Laboratoriums stammen. Es besteht kein Zweifel, daß ein Teil der bei jedem lebenden Präparat beobachteten Grundspannung (S. 593) auf derartige ständig vorhandene Reize zurückgeht. Eine wirklich erschütterungsfreie Unterlage dürfte für die Insekten ebenso selten sein wie eine absolut stille Umgebung für den Menschen. Läßt sich eine solche auch künstlich herstellen, so werden die aus dem eigenen Körper stammenden Geräusche gehört („Hören in der Stille“, WAETZMANN 1937). Ähnlich wird es bei den Insekten stehen. Genau so wie der Blutstrom beim Menschen Gehöreindrücke hervorruft, werden auch Vorgänge im Insektenkörper zu einer ständigen geringen Erregung des Subgenualorgans führen. Es ist möglich, daß diese ständigen Reize für den Organismus stimulatorische Wirkung (v. BUDDENBROCK) haben. Für das Auge ist eine solche Wirkung — bei allerdings größeren Reizintensitäten — in der Tat nachgewiesen (WELSH 1932/33, an Milben; KROPP und ENZMAN 1933, bei *Astacus*; v. ESSEN 1935, beim Menschen), für die mechanischen Sinnesorgane sehr wahrscheinlich. Diese Frage bedarf weiterer Untersuchungen.

Zu untersuchen bleibt, ob das Subgenualorgan nur auf Vibrationsreize, die von der Unterlage ausgehen, oder auch auf unmittelbare Reizung durch Luftschall anspricht. Es ist gar nicht zu entscheiden, ob nicht jeder Luftschall, der einen Reizerfolg am Subgenualorgan ergeben hat, zunächst an Elektroden und Unterlage Schwingungen hervorgerufen hat, die zwar absolut sehr klein sein mögen, aber doch groß genug gegenüber der Vibrationsschwelle des Subgenualorgans. Wäre es möglich, dieses Mitschwingen der Unterlage durch spezielle Anordnungen auszuschalten (z. B. durch Verwendung von Netzen mit sehr tiefen Eigenfrequenzen, AUTRUM 1936), so bleibt doch noch ein letzter Einwand bestehen: Jeder Luftschall wird in gewissem Grade auch das Tier und seine Extremitäten „erschüttern“, also als Körperschall den Subgenualorganen zugeführt werden können. Es liegt gar kein Grund vor anzunehmen, daß der Körper eines Insekts hiervon eine Ausnahme macht. Demnach wird man vorläufig gut tun, die Bedeutung des Subgenualorgans vorsichtig in folgender Form zu beschreiben: Es ist seiner Hauptaufgabe nach ein überaus empfindliches Erschütterungssinnesorgan; ob es daneben Luftschall tiefer und mittlerer Frequenzen (bis etwa 10000 Hz, s. Abb. 19) unmittel-

Tabelle 6.  
Geschwindigkeit in  $\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}$  der Schwellenreize von Vibrationen in  
Abhängigkeit von der Frequenz. *V* Vorder-, *M* Mittel-, *H* Hinterbein.

$\nu$ Hz	<i>Decticus</i>			<i>Locusta</i>		
	<i>V</i>	<i>M</i>	<i>H</i>	<i>V</i>	<i>M</i>	<i>H</i>
100	8,04	0,192	1,88	21,82	0,119	0,103
200	2,07	0,048	0,82	2,14	0,082	0,013
400	0,60	0,026	0,47	0,74	0,020	0,068
800	0,83	0,048	0,25	0,75	0,023	0,075
1400	1,10	0,026	0,12	1,32	0,026	0,053
2000	1,91	0,023	0,14	0,31	0,075	0,126
4000	1,98	0,452	2,51	0,45	0,528	0,590

bar (als Körperschall) oder nur auf dem Umweg über Bodenvibrationen wahrzunehmen gestattet, muß zunächst offenbleiben.

Es ist weiterhin von Interesse, zu untersuchen, ob sich die Vibrationsempfindung des Subgenualorgans auf eine *frequenzunabhängige, konstante Reizgröße* zurückführen läßt.

Es kommen vier die Vibration kennzeichnende Größen in Betracht: Die *Schwingungsweite* selbst, die *Geschwindigkeit* der Schwingung, die *Beschleunigung* und schließlich der *Ruck*, d. h. die Steilheit des Beschleunigungsanstieges (MEISTER 1937). Daß die Schwingungsweite nicht die konstante Größe ist, geht aus den Messungen selbst hervor. Geschwindigkeit, Beschleunigung und Ruck ergeben sich aus dem Schwingungsweg als erster bzw. zweiter bzw. dritter Differentialquotient des Weges nach der Zeit. Bedeuten  $a$  die maximale Amplitude (halbe Schwingungsweite),  $\nu$  die Frequenz,  $t$  die Zeit und wird  $2\pi\nu = \omega$  gesetzt, so wird der Schwingungsweg  $x$  der Unterlage durch

$$x = a \cdot \sin \omega t$$

beschrieben. Hieraus ergibt sich die Geschwindigkeit zu

$$v = a \cdot \omega \cdot \cos \omega t, \text{ also maximal zu } \omega \cdot a,$$

die Beschleunigung  $b$  zu

$$b = -a \omega^2 \sin \omega t, \text{ maximal zu } \omega^2 \cdot a,$$

der Ruck zu

$$b' = -a \omega^3 \cos \omega t, \text{ maximal zu } \omega^3 \cdot a.$$

Man kann aus den Messungen der Schwellenamplitude  $a$  für jede Frequenz die zugehörigen Größen von Geschwindigkeit, Beschleunigung und Ruck berechnen und erhält dann die Zahlen der Tabellen 6 und 7. Die Werte für den Ruck sind fortgelassen, da sie im gesamten Frequenzbereich von den drei Größen die größte Inkonzanz aufweisen.

Die bei weitem *größte Konstanz zeigt die Beschleunigung*. Hervorzuheben sind die Werte für das Hinterbein von *Decticus*, bei dem sich im Bereich von 100—1400 Hz eine sogar absolut (nicht nur größenordnungsmäßig) konstante Beschleunigung ergibt. Oberhalb 1400 bzw.

Tabelle 7.

Beschleunigung in  $\text{cm} \cdot \text{sec}^{-2}$  der Schwellenreize von Vibrationen in Abhängigkeit von der Frequenz. *V* Vorder-, *M* Mittel-, *H* Hinterbein.

Hz	<i>Decticus</i>			<i>Locusta</i>		
	<i>V</i>	<i>M</i>	<i>H</i>	<i>V</i>	<i>M</i>	<i>H</i>
100	5,02	0,12	1,18	14,7	0,07	0,06
200	2,6	0,06	1,04	2,68	0,10	0,02
400	1,5	0,06	1,22	1,86	0,05	0,17
800	4,2	0,24	1,25	3,78	0,11	0,20
1400	9,7	0,23	1,04	11,4	0,23	0,46
2000	23,6	0,28	1,98	3,94	0,94	1,45
4000	498,6	11,4	62,8	11,7	13,2	14,8

2000 Hz steigt die erforderliche Beschleunigung rapide an. Bis 1400 Hz ist die Schwellenbeschleunigung also frequenzunabhängig.

Wenn diese Erscheinungen auch noch eine feinere Analyse erfordern, so kann man doch wohl die Vermutung aussprechen, daß im Frequenzbereich zwischen 100 und 1400 Hz die Subgenualorgane auf die Beschleunigung ansprechen. Oberhalb dieser Frequenzen setzen dann Vorgänge ein, die eine starke Zunahme der erforderlichen Beschleunigungen bewirken. Infolgedessen kommt es zu einer sehr schnellen Abnahme der Empfindlichkeit.

Bei hohen Frequenzen tritt dann abermals eine Abhängigkeit von der Beschleunigung ein (S. 608), indem Beschleunigungen von der Größenordnung der Erdbeschleunigung den Schwellenreiz darstellen. Jedoch liegen bei diesen Frequenzen die erforderlichen Beschleunigungen wesentlich höher als bei Frequenzen unter 2000 Hz: Während bei den tiefen Frequenzen Beschleunigungen von  $0,1-1,5 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-2}$  einen Schwellenreiz darstellen, sind bei den hohen Frequenzen rund  $300-600 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-2}$  für den gleichen Effekt erforderlich. Man kann daraus schließen, daß beide Bereiche in prinzipiell verschiedener Weise auf die Sinnesorgane wirken müssen.

Ob es bei den Insekten neben dem Subgenualorgan noch weitere Sinnesorgane gibt, die dem Vibrationssinn dienen, gelangte nicht zur Untersuchung; auf die viel unempfindlicheren tarsalen Organe wurde bereits hingewiesen (S. 614). Man wird indessen nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß das Subgenualorgan das empfindlichste Erschütterungssinnesorgan der Insekten sei. Entsprechend der großen Rolle, die der Erschütterungssinn im Leben der Insekten spielt, ist es wichtig, daß die dafür bestimmten Sinnesorgane für andere Reize unzugänglich sind. Das wird durch die Anordnung des Subgenualorgans erreicht: während zahlreiche andere Scoloparien mit ihren beiden Enden an gegeneinander beweglichen Stellen des Insektenkörpers aufgehängt sind, befindet sich das Subgenualorgan im Innern der gegen Verbiegungen relativ sehr widerstandsfähigen Chitinröhre der Tibia. Bewegungen der Auf-

hängestellten gegeneinander kommen also kaum in Betracht. Andererseits ist das Subgenualorgan den Körperstellen, die die Vibrationsreize aufnehmen, den Füßen, weitgehend genähert, wie es seiner Funktion entspricht. In diesem Zusammenhang mag auch die flächenhafte Ausbildung, senkrecht zur Richtung der wirksamen Reize, eine Bedeutung haben. Es ist jedoch verfrüht, Hypothesen über den Mechanismus der Reizaufnahme durch das Subgenualorgan aufzustellen.

Im Lauf der Untersuchung ergab sich, daß die beweglichen Dornen als Organe eines *Berührungssinnes* anzusehen sind. Im Zusammenhang damit sei noch auf folgendes hingewiesen: Sowohl Berührungs- als auch Vibrationssinn sind dem Getast einzuordnen. Auch bei den Wirbeltieren ist der Ausdruck „Tastsinn“ ein Sammelbegriff (v. SKRAMLIK 1937); die Tastwahrnehmung besteht aus dem Zusammenwirken verschiedener Sinneswahrnehmungen, wie Druck-, Temperatur-, Kraft-, Schmerzsinne usw., so daß man besser den Ausdruck Tastsinn vermeidet und nur vom Getast spricht. Das dürfte besonders gelten, seit nachgewiesen wurde, daß beim Menschen die Wahrnehmungen von Druck und Vibrationen an verschiedene Rezeptionsorgane gebunden sind (v. BÉKÉSY 1939). Das gleiche gilt nach den obigen Ausführungen auch für die Insekten: Dem Getast dienen offenbar ebenfalls mehrere Sinne, von denen der Vibrationssinn nur einer ist. Gegen Druckreize ist das Vibrationssinnesorgan durch anatomische Isolierung geschützt. Dagegen werden die Dornen durch unmittelbare Berührungen gereizt, auf Vibrationen sprechen sie nicht an. Man sollte daher auch bei den Insekten den Ausdruck „Tastsinn“ vermeiden.

#### Zusammenfassung.

Die Wirkungen von Luftschall und von Bodenerschütterungen auf die Sinnesorgane in den Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen von *Locusta* und *Decticus* werden durch Beobachtung der Aktionspotentiale untersucht.

Es werden quantitative Methoden ausgearbeitet, die es gestatten, die Größe von Luftschall- und Erschütterungsreizen für den Bereich von 100—10000 Hz meßbar zu verändern, so daß für den Luftschall die Schwellendrucke (in  $\mu\text{bar}$ ), für die Erschütterungen die Schwellenamplituden bestimmt werden können.

Die Temperaturabhängigkeit der Aktionspotentiale der Crista acustica wird untersucht. Zwischen 20° und 35° C ist die Größe der Aktionspotentiale optimal; das Maximum liegt bei 30° C.

Die Entfernung, bis zu der das Männchen im Freien den Gesang des Weibchens hören kann, beträgt für *Locusta cantans* 38 m, für *Conocephalus dorsalis* 3 m. Der Stridulationsschall des Männchens wird nur mit dem Tympanalorgan der Vorderbeine wahrgenommen, die tibialen Sinnesorgane der Mittel- und Hinterbeine sprechen auf den Gesang nicht an.

Sowohl bei Einwirkungen von Luftschall als auch von Erschütterungen zeigen Vorder-, Mittel- und Hinterbeine von *Locusta* und *Decticus* Reaktionen. Die zur Reizung erforderlichen Schwellenwerte werden für die

Frequenzen von 100—10 000 (bzw. 8000) Hz bestimmt und kurvenmäßig dargestellt.

Auf operativem Wege wird versucht, Luftschall- und Erschütterungswahrnehmung bestimmten Sinnesorganen zuzuordnen. Das Organ für die unmittelbare Luftschallwahrnehmung ist die *Crista acustica*.

Das Erschütterungssinnesorgan der Insekten ist das Subgenualorgan.

Die Leistungen der *Crista acustica* werden entscheidend durch die zu ihr in Beziehung tretenden Hilfsapparate (Trommelfelle, Tracheenmembran) bestimmt. Die untere Hörgrenze für das Tympanalorgan der Vorderbeine liegt bei 1000 Hz und einem Schwellendruck des Schalles von  $4 \mu\text{bar}$  bei *Decticus* und  $0,3 \mu\text{bar}$  bei *Locusta*. Mit steigender Frequenz nimmt die Empfindlichkeit rasch zu und liegt bei *Locusta* für alle Frequenzen über 3000 Hz, bei *Decticus* über 6000 Hz unter  $0,04 \mu\text{bar}$ . Das Optimum liegt im Ultraschallgebiet.

Die Mittelbeine haben demgegenüber nur eine geringe Schallempfindlichkeit im Bereich von 3000—7000 Hz; höhere Töne werden nicht wahrgenommen. Die Schwellenschalldrucke liegen in diesem Bereich bei 6 bis  $8 \mu\text{bar}$ . Die Schwellenintensitäten für die Mittelbeine verhalten sich zu denen der Vorderbeine in diesem Frequenzbereich wie 10000 : 1,5.

Im optimalen Bereich (oberhalb 10000 Hz) beträgt die Schwellenleistung, die dem Tympanalorgan angeboten werden muß, schätzungsweise höchstens  $7 \cdot 10^{-10}$  erg/sec. Sie hat die gleiche Größenordnung wie die Schwellenleistung beim menschlichen Ohr ( $7 \cdot 10^{-10}$  erg/sec) in dessen optimalem Hörbereich, von der bekannt ist, daß sie aus physikalischen Gründen nicht kleiner sein kann.

Für die Subgenualorgane aller drei Beinpaare werden die Schwellen für sinusförmige Erschütterungen der Unterlage im Bereich von 100 bis 8000 Hz bestimmt. Die Schwingungsweiten an der Schwelle liegen zwischen  $4 \cdot 10^{-9}$  und  $10^{-4}$  cm.

Die absolut kleinste Schwingungsweite, die noch einen Reiz auf das Subgenualorgan ausübt, beträgt  $0,36 \text{ \AA}$  ( $3,6 \cdot 10^{-9}$  cm; Reizfrequenz 2000 Hz; Mittelbein von *Decticus*). Demnach sprechen die Subgenualorgane auf Erschütterungen von atomarer Größenordnung an (Durchmesser der ersten Elektronenbahn des H-Atoms:  $1,1 \text{ \AA}$ ).

Es wird wahrscheinlich gemacht, daß im Bereich von 100—1400 Hz die Beschleunigung die eigentliche Reizgröße für das Subgenualorgan darstellt; ihr Betrag ist in diesem Bereich nahezu konstant. Oberhalb dieser Frequenzen treten andere Erscheinungen auf.

Luftschall unter 1000 Hz und von genügender Intensität wird mit den Subgenualorganen wahrgenommen. Jedoch wirken die Luftschwingungen hier nicht unmittelbar als Reiz, sondern durch die Erschütterungen der Unterlage (vielleicht auch des Tieres und der Extremitäten selbst), die sie hervorrufen.

Tarsale Sinnesorgane reagieren ebenfalls auf Vibrationen, jedoch sind die erforderlichen Schwellenreize unverhältnismäßig viel größer als beim Subgenualorgan.



Die Dornen und Härchen auf den Extremitäten von *Locusta* und *Decticus* sind am Hör- und Erschütterungssinn nicht beteiligt. Die beweglich eingelenkten Dornen ergeben bei Ablenkung aus der Ruhelage Aktionspotentiale, wobei nur Bewegung, aber nicht konstante Auslenkung einen Reiz darstellt. Die Härchen sind anscheinend gar nicht innerviert.

### Literaturverzeichnis.

- Adelung, N. v.:** Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Z. Zool. **54**, 316—349 (1892). — **Adrian, E. D., C. McKeen and H. Hoagland:** Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres. J. of Physiol. **72**, 377—391 (1931). — **Autrum, H.:** Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. I. Untersuchungen an Ameisen. Eine allgemeine Theorie der Schallwahrnehmung bei Arthropoden. Z. vergl. Physiol. **23**, 332—373 (1936). — Das Stridulieren und das Hören der Ameisen. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1936**. — Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden. Verh. dtsh. zool. Ges. **1936**, 125—134. — Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von *Locusta* und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustidentyp. Z. vergl. Physiol. **28**, 326—352 (1940). — **Békésy, G. v.:** Über die Vibrationsempfindung. Akust. Z. **4**, 326—334 (1939). — **Buddenbrock, W. v.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1928; 2. Aufl., Bd. 1. Berlin 1937. — **Debaisieux, P.:** Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. I. Lépidoptères et trichoptères. Cellule **44**, 271—314 (1935). — Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. II. Cellule **47**, 77—202 (1938). — **Demoll, R.:** Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig 1917. — **Derbyshire, A. J. and H. Davis:** The action potentials of the auditory nerve. Amer. J. Physiol. **113**, 476—504 (1935). — **Ebbecke, U.:** Über die Wirkungsweise nicht-elektrischer (mechanischer, chemischer, thermischer) Reize. Pflügers Arch. **211**, 511—522 (1926). — **Eggers, F.:** Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **2**, 259—349 (1924). — Die stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine **2**, H. 1 (1928). — **Essen, J. v.:** Bewegungsbereitschaft und Netzhautbeleuchtung. Z. Sinnesphysiol. **66**, 146—163 (1935). — **Faber, A.:** Die Bestimmung der deutschen Geradflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäußerungen. Z. Insektenbiol. **23**, 209—234 (1928). — **Fielde, A. and G. H. Parker:** The reactions of ants to material vibrations. Proc. Acad. natur. Sci. Philad. **56**, 643—650 (1904). — **Frey, M. v.:** Die Tangorezeptoren des Menschen. Handbuch der normalen pathologischen Physiologie, herausgeg. von Bethe-Bergmann, Bd. 11/1, S. 94—130. 1926. — **Friedrich, H.:** Untersuchungen über die tibialen Sinnesapparate in den mittleren und hinteren Extremitäten von Locustiden. I. Zool. Anz. **73**, 42—48 (1927). — II. Zool. Anz. **75**, 86—94 (1928). — Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane einiger Orthopteren. Z. Zool. **134**, 84—148 (1929). — Weitere vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane bei Orthopteren. Z. Zool. **137**, 30—54 (1930). — **Frisch, K. v.:** Über den Gehörsinn der Fische. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **11**, 210—246 (1936). — **Frisch, K. v. u. H. Stetter:** Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 686—801 (1932). — **Graber, V.:** Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. Akad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **36**, Abt. II, 1—140 (1876). — Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. I. Morphologischer Teil. Arch. mikrosk. Anat. **20**, 506—640 (1882). — II. Physiologischer Teil. Arch. mikrosk. Anat. **21**, 65—145 (1882). — **Heitmann, H.:** Die Tympanalorgane flugunfähiger Lepidopteren und die Korrelation in der Ausbildung der Flügel und der Tympanalorgane. Zool. Jb., Anat.

u. Ontog. **59**, 135—200 (1934). — **Herter, K.**: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Zool. Bausteine **1** (1925). — Vergleichende Physiologie der Tangorezeptoren bei Tieren. Stereotaxis, Stereotropismus, Rheotaxis und Anemotaxis bei Tieren. Handbuch der normalen pathologischen Physiologie, herausgeg. von Bethe-Bergmann, Bd. 11/1, S. 68—83. 1926. — **Hugony, A.**: Über die Empfindung von Schwingungen mittels des Tastsinnes. Z. Biol. **96**, 548—553 (1935). — **Kropp, B.** and **E. V. Enzmann**: Photie stimulation and legmovement in the crayfish. J. gen. Physiol. **16** (1933). — **Mangold, E.**: Gehörsinn und statischer Sinn. Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgeg. von Winterstein, Bd. 4, S. 841—976. 1913. — **Meister, F. I.**: Die physiologische Wertung von Erschütterungsmessungen. Akust. Z. **2**, 1—10 (1937). — **Müller, Johannes**: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Tiere. Leipzig 1826. — **Nielsen, E. T.**: Zur Ökologie der Laubheuschrecken. Ent. Medd. **20**, 121—164 (1938). — **Pringle, J. W. S.**: Proprioception in insects. III. The function of the hair sensillae at the joints. J. of exper. Biol. **15**, 467—473 (1938). — **Pumphrey, R. J.**: Hearing in insects. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **15**, 107—132 (1940). — **Pumphrey, R. J.** and **A. F. Rawdon-Smith**: Sensitivity of insects to sound. Nature (Lond.) **137**, 990, 991 (1936a). — Hearing in insects: The nature of the response of certain receptors to auditory stimuli. Proc. roy. Soc. Lond. (B) **121**, 18—27 (1936b). — **Rau, Ph.**: Auditory perception in insects, with special reference to the cockroach. Quart. Rev. Biol. **15**, 121—155 (1940). — **Regen, J.**: Das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ als Gehörapparat experimentell nachgewiesen. Sitzgsber. Akad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **117**, Abt. III, 487—490 (1908). — Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Arch. **155**, 193—200 (1913). — Haben die Antennen für die alternierende Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ eine Bedeutung? Pflügers Arch. **155** (1913). — Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂. Sitzgsber. Akad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **123**, Abt. I, 853—892 (1914). — Über die Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ durch künstlich erzeugte Töne und verschiedenartige Geräusche. Sitzgsber. Akad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **135**, Abt. I, 329 bis 368 (1926). — **Rudow, F.**: Einige Beobachtungen über die Lebensweise der Heuschrecken. Z. ges. Naturwiss. (Halle) **1870**, 323—326. — **Schwabe, J.**: Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica (Stuttgart) **1906**, H. 50. — **Setzpfand, W.**: Zur Frequenzabhängigkeit der Vibrationsempfindung des Menschen. Z. Biol. **96**, 236—240 (1935). — **Siebold, Th. v.**: Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Arch. Naturgesch. **10**, 52—81 (1844). — **Sihler, H.**: Die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. Zool. Jb., Anat. u. Ontog. **45**, 519—580 (1924). — **Skramlik, E. v.**: Verfahren zur Prüfung der haptischen Leistungen. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 7, H. 13, S. 1829—1929. 1937. — **Stevens, S. S.** and **H. Davis**: Psychophysiological acoustics: pitch and loudness. J. Acoust. Soc. Amer. **8**, 1—13 (1936). — **Terry, F. W.**: Duplication of the auditory organs in *Thamnotrizon cinereus* L. Entomol. Rec. **13**, 332 (1901). — **Waetzmann, E.**: Hören in der Stille. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. (N. F.), Nachr. Biol. **3**, 65—94 (1937). — **Waetzmann, E.** u. **L. Keibs**: Theoretischer und experimenteller Vergleich von Hörschwellenmessungen. Akust. Z. **1**, 3—12 (1936). — **Weber, H.**: Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — **Welsh, J. H.**: Photokinesis and tonic effects of light in *Unionicola*. J. gen. Physiol. **16** (1932). — **Wever, E. G.** and **C. W. Bray**: A new method for the study of hearing in insects. J. cellul. a comp. Physiol. **4**, 79—93 (1933). — Hearing in the pigeon as studied by the electrical response of the inner ear. J. comp. Psychol. **22**, 353—363 (1936).