

Elektro-physiologische Untersuchungen an der Hörbahn der Schleie (*Tinca tinca* [L.]) * **

BERTA GRÖZINGER

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 5. Juni 1967

Electrophysiological Examination of the Auditory Pathway of the Tench (Tinca tinca [L.])

Summary. An electrophysiological method for investigating a dorsally exposed fish brain was worked out and described.

Electrical response to acoustic stimuli were picked up from 13 points in the vicinity of the midbrain and medulla. The points were brought into histological relationship with nervous structures (Figs. 3, 4). No acoustic responses were found in the diencephalon or telencephalon.

The various acoustic areas differ in their latencies. At optimal stimulus intensity the shortest latency observed was 0.9—1.2 msec (acoustic nerve) and the longest, 3.5—4.3 msec (midbrain).

Common to all areas with auditory activity is the dependence of the excitation pattern upon stimulus frequency. The pattern shows synchronization, constant phase relationship, and doubled frequency. Switching off a loudspeaker at frequencies between 900 and 1700 cps is answered with an off-effect in all areas except "n" of the midbrain. A decrease in excitation is found in the acoustic nerve from 900 cps upwards, whereas the decrease in the midbrain and medulla appears at frequencies as low as 500 cps (Figs. 5, 7, 8).

Excitation is triggered at the same phase angle for all frequencies. Nothing can be said concerning the size of the phase angle (Fig. 10).

All acoustically active areas except for "d" in the medulla show the same or very similar sensitivity to the frequencies within the range (Figs. 11, 12). There was no indication of a topographical separation of frequencies in the brain of the tench.

The latency and amplitude of the potentials is a function of the stimulus intensity. The latency shows the same dependence on intensity in all areas, whereas the dependence of amplitude on intensity is less pronounced in the midbrain than in the medulla or acoustic nerve (Figs. 13, 14).

The synchronization, constant phase relationship and correlation of amplitude of excitation potentials to differences in intensity diminish with progress upwards along the auditory pathway. These results suggest that processing of auditory input is not so advanced in the fish brain as in the brains of higher vertebrates.

Zusammenfassung. 1. Zur elektrophysiologischen Untersuchung des von dorsal eröffneten Fischgehirns wurde eine Methode erarbeitet und beschrieben.

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

** Herrn Prof. SCHWARTZKOPFF sage ich verbindlichen Dank für die ständige Unterstützung dieser Arbeit. Die Versuche wurden zum Teil mit Geräten durchgeführt, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung stellte.

2. Im Bereich der Medulla und des Mittelhirns wurden an 13 Orten elektrische Antworten auf akustische Reize abgeleitet und histologisch auf nervöse Strukturen bezogen. Im Zwischen- und Vorderhirn konnten keine akustischen Antworten festgestellt werden.

3. Die verschiedenen Bereiche unterscheiden sich durch die Latenzzeiten. Bei optimaler Reizstärke beträgt die kürzeste beobachtete Latenzzeit 0,9—1,2 msec (Hörnerv), die längste 3,5—4,3 msec (Mittelhirn).

4. Allen akustisch aktivierbaren Bereichen ist gemeinsam, daß das abgeleitete Erregungsmuster reizsynchron, phasengebunden und mit der doppelten Reizfrequenz verläuft. Das Ausschalten des Lautsprechers wird für die Frequenzen 900—1700 Hz mit einem Schlußeffekt beantwortet (mit Ausnahme von Bereich „n“ des Mittelhirns). Während im Hörnerv erst ab 900 Hz ein Erregungsabfall gefunden wird, tritt er in Medulla und Mittelhirn schon ab 500 Hz auf.

5. Es wird gezeigt, daß die Erregung für alle Frequenzen beim selben Phasenwinkel des Reizes ausgelöst wird. Über die Größe dieses Phasenwinkels kann keine Aussage gemacht werden.

6. Mit Ausnahme von Bereich „d“ der Medulla, zeigen alle gefundenen akustisch aktivierbaren Bereiche die gleiche oder sehr ähnliche Frequenzempfindlichkeit. Hinweise auf eine topographische Trennung der Frequenzen im Gehirn der Schleie wurden nicht gefunden.

7. Latenzzeit und Potentialhöhe sind Funktionen der Intensität. Die Intensitätsfunktion der Latenzzeit zeigt in allen Bereichen gleichartiges Verhalten; die Intensitätsfunktion der Erregungshöhe hingegen läßt erkennen, daß die Abhängigkeit der Amplitudenhöhe von der Reizstärke im Mittelhirn nicht so ausgeprägt ist wie in Medulla und Hörnerv.

8. Synchronisation, Phasenbindung und das Ansprechen der Potentialhöhe auf Intensitätsunterschiede werden mit aufsteigender Hörbahn schlechter. Die Diskussion dieser Erscheinungen führt zu der Annahme, daß die Erregungsverarbeitung im Fischgehirn hinter derjenigen bei höheren Wirbeltieren zurücksteht.

Einleitung

Bei den Säugetieren ist im Gegensatz zu den niederen Wirbeltieren die Physiologie des Hörens vielfältig untersucht worden. Insbesondere die Frage, wie die Analyse der Schallreize im Gehirn vor sich geht, hat viele Bearbeiter gefunden. Obwohl die Mechanismen der Verarbeitung oft unübersichtlich und schwer verständlich sind, konnte bei den Säugetieren doch teilweise aufgeklärt werden, auf welche Weise und auf welchen Stationen der Hörbahn die im Erregungsmuster des Hörnerven enthaltene Information über Tonhöhe, Intensität, Tondauer etc. ausgewertet wird.

Das Innenohr der Wirbeltiere hat sich phylogenetisch aus dem Seitenlinienorgan entwickelt und zeigt auch physiologische Beziehungen zu diesem. Daher haben eingehende Untersuchungen der letzten Jahre über die Morphologie des Seitenlinienorgans und der Maculae bei Knochenfischen und Elasmobranchiern, sowie über die Funktion der Haarzellen, auch zu einem besseren Verständnis der Hörfunktion bei höheren Wirbeltieren beigetragen.

Bei den Fischen steht das Gehör in morphologischer Hinsicht auf einer sehr primitiven Stufe. Im Innenohr fehlt die Basilarmembran und damit die Möglichkeit, einen akustischen Reiz räumlich in seine Frequenzen aufzuteilen. Auch das Gehirn der Fische ist anatomisch weit weniger differenziert als das der Säugetiere. Es liegt folglich die Annahme nahe, daß die Verarbeitung von akustischen Reizen bei den Fischen sehr viel einfacher ist als bei den höheren Wirbeltieren.

In der vorliegenden Arbeit soll mit elektrophysiologischen Methoden versucht werden, die Stationen, in denen eine Verarbeitung von akustischen Reizen erfolgt, im Gehirn der Schleie aufzufinden und die Leistung des akustischen Systems im Gehirn zu untersuchen.

1. Material und Methode

a) Versuchstiere und Operationstechnik

Die Schleie *Tinca tinca* (L), die als Vertreter der Ostariophysen zu den gut hörenden Fischen gehört, diente als Versuchstier. Sie ist widerstandsfähig und zeigt bei einem geringen Frischwasserbedarf nach zehn Stunden und länger andauerndem Experiment noch gute zentralakustische Reaktionen. Die Versuche wurden an 76 Tieren von einer Länge zwischen 15 und 25 cm durchgeführt.

Narkose: Der Fisch wurde durch G 29505 (Geigy, Basel), das in dem Atemwasser gelöst war (1:6000), in leichter Narkose gehalten. Um Bewegungen des Fisches völlig auszuschalten, wurde ihm zusätzlich Flaxedil (0,16 mg/kg Körpergewicht) in die Rückenmuskulatur injiziert.

Beatmung: Die Narkose machte eine künstliche Beatmung notwendig. Dazu diente ein Wasserkreislauf, der ständig Wasser von Zimmertemperatur (Abweichung $\pm 1^\circ\text{C}$) über ein Mundstück zum Umspülen der Kiemen heranbrachte. Das Wasser wurde stündlich etwa zur Hälfte erneuert. Obwohl die Konzentration von G 29505 dadurch ständig geringer wurde, war eine Nachnarkose nicht nötig. Das Mundstück gewährleistete gleichzeitig die Ruhigstellung des Kopfes.

Als *Halterung* diente die in Abb. 1 gezeigte Versuchsanordnung. Der Fisch wurde hinter den Kiemendeckeln und in der Schwanzregion von je einem Paar angepaßter Klemmbacken (Kb) gehalten, die mittels zweier Plexiglasplatten (P) an einem Gabeltisch (Gt) angebracht waren. Der Fisch war somit frei aufgehängt und wurde durch Verstellung des Gabeltisches und der Schraubenverstellung (Gst) der Plexiglasplatten soweit ins Wasser eingetaucht, daß nur der dorsale Teil des Schädels und des Rumpfes und die Rückenflosse herausragten.

Versuchsaquarium: Ein konisches Plastikaquarium (oberer Durchmesser 36 cm, unterer Durchmesser 28 cm, Höhe 22 cm) war im Innern mit schalldämpfendem Material von 2 cm Dicke ausgekleidet. Der Wasserspiegel wurde auf einer Höhe von 9,5 cm gehalten, weil Probeversuche gezeigt hatten, daß mit zunehmender Wassertiefe die Nachschwingungen nach dem Ausschalten des Lautsprechers immer störender wurden.

Operation: Das Gehirn wurde mit einer Knochenzange und einem Augenmesser vom Vorderhirn bis einschließlich des Cerebellums freipräpariert. Starke Blutungen, die beim Entfernen des dem Gehirn aufgelagerten Fettgewebes häufig auftraten, hatten keinen Einfluß auf die Reaktionsfähigkeit der neuronalen Strukturen im nachfolgenden Experiment. In der Regel kamen solche Blutungen nach einigen Minuten von selbst zum Stillstand; nur fünf Fische verbluteten bei der Operation.

Da die Schleie während des ganzen Versuches reichlich Liquor cerebrosinalis in die Schädelöffnung abgab, brauchte das Gehirn nicht zusätzlich feuchtgehalten zu werden.

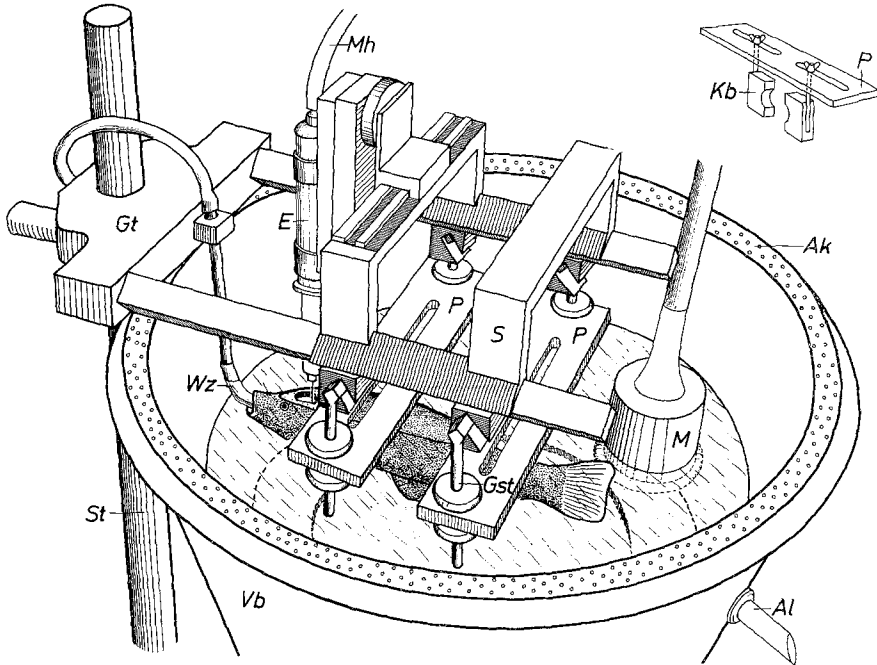


Abb. 1. Versuchsbecken mit Fisch- und Elektrodenhalterung. *Ak* — schalldämpfende Auskleidung; *Al* — Ablauf für das Wasser; *E* — mikrohydraulischer Elektrodenantrieb und Elektrodenhalterung; *Gst* — Gestänge mit Schraubengewinde um die Höhe des Fisches zu justieren; *Gt* — Gabeltisch, an dem Fisch- und Elektrodenhalterung sowie die Wasserzufuhr angebracht sind; *Kb* — dem Fischkörper angepaßte Klemmbacken, mit denen er hinter den Kiemendeckeln und in der Schwanzregion gehalten wird; (Klemmbacken in der Hauptabbildung weggelassen, s. verkleinerter Ausschnitt); *M* — Wassermikrophon; *Mh* — Druckleitung der Mikrohydraulik; *P* — Plexiglasplatten, an denen die Klemmbacken befestigt sind; *S* — Schlitten, um die Elektrodenhalterung in der Längs- und Querachse des Fisches beliebig zu verschieben; *St* — Stativ für den Gabeltisch; *Vb* — Versuchsbecken mit Membranboden und darunter befestigtem Lautsprecher; *Wz* — Wasserzufuhr für die Beatmung

b) Reiz- und Registriertechnik

Lautsprecher: Ein permanentdynamischer Tieftonlautsprecher (8 Watt) war in eine zentrale Öffnung am Boden des Versuchsaquariums eingebaut und durch eine Plastikfolie vom Wasserraum getrennt. Die Rückseite des Lautsprechers wurde in einen mit Glaswatte gepolsterten Holzkasten versenkt, um eine Schallabstrahlung auf dem Luftwege zu vermeiden. Der Holzkasten war durch mehrere Lagen von Gummi und Kork vom Stativ (*St*) isoliert, wodurch eine Übertragung von Vibrationen auf die Fisch- und Elektrodenhalterung verhindert wurde. Eine Übertragung

vom Aquarium auf den Gabeltisch war ebenfalls ausgeschlossen, da es mit demselben nicht in Berührung stand.

Reizgebung: Es wurde mit Tonpipsen von 200—3500 Hz gereizt. Sie hatten eine Wiederholungsfrequenz von 4 und 5 pro sec und eine Dauer von 10—17 msec. Mit Frequenzen unter 200 Hz konnte wegen der starken Verzerrungen im Versuchsbekken nicht gearbeitet werden. Reaktionen auf Töne über 3500 Hz wurden nicht ausgewertet, weil bei diesen Frequenzen störende harmonische Schwingungen auftraten. Die Tonpipse einer Reizserie waren phasengleich und wurden von einem Leistungsverstärker (Telefunken) verstärkt.

Reizregistrierung: Die Schallschwingungen im Wasser wurden von einem Unterwassermikrophon (Kristallempfänger, Atlaswerke, Bremen) aufgenommen und über einen Vorverstärker (Tektronix 122) am Oszillographen (Tektronix 502 A) mitregistriert (Abb. 2). Das Meßmikrophon arbeitete in dem untersuchten Frequenzbereich linear. Die akustische Ausmessung des Aquariums zeigte beachtliche, vom

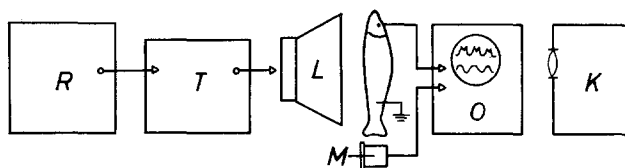


Abb. 2. Schema der Versuchsanordnung. *K* — Kamera; *L* — Lautsprecher; *M* — Mikrophon; *O* — Oszillograph; *R* — Rechteckgenerator; *T* — Tongenerator

Standort des Mikrophons abhängige Unterschiede der Lautstärke. Obwohl der akustisch günstigste Punkt die Mitte des Aquariums war, befand sich das Mikrophon aus Platzgründen in der Schwanzgegend des Fisches und wurde stets von oben her 2 cm tief eingetaucht.

Im folgenden wird die Reizintensität in db angegeben; $0 \text{ db} = 2 \cdot 10^{-4} \text{ dyn/cm}^2$.

Der Schalldruck am Mikrophon in Abhängigkeit von der Frequenz wurde bei einer Eichung der Versuchsanordnung (mit Fisch im Aquarium) für eine konstante Ausgangsspannung (1 V) am Tongenerator ermittelt und ist in Tabelle 1 für die Frequenzen 200—3500 Hz wiedergegeben. Wie die Tabelle zeigt, treten im Frequenzgang Schwankungen von $\pm 7,5 \text{ db}$ auf, die besonders bei der Ermittlung der Schwellenkurven berücksichtigt werden mußten.

Tabelle 1. *Schalldruck am Mikrophon in Abhängigkeit von der Frequenz für eine konstante Ausgangsspannung (1 V) am Tongenerator*

Frequenz (Hz)	Schalldruck (db)	Frequenz (Hz)	Schalldruck (db)
200	106,4	1000	98,3
300	101,9	1200	94,3
400	102,9	1500	91,8
500	101,8	1700	91,7
600	102,3	2000	92,6
700	103,1	2500	95,3
800	103,1	3000	93,9
900	99,6	3500	95,0

$0 \text{ db} = 2 \cdot 10^{-4} \text{ dyn/cm}^2$

Weit mehr als der nichtlineare Frequenzgang erschwerten die im Versuchsbecken stark verzerrten Ein- und Ausschwingvorgänge der Schallschwingungen die Auswertung der Ergebnisse. Eine sofortige Beendigung des Reiztones nach dem Abschalten des Tongenerators konnte im Versuchsbecken nicht erreicht werden, vielmehr klang der Ton kontinuierlich schwächer werdend aus. Außerdem erschienen 2,5—5,5 msec nach dem Ausschalten Nachschwingungen bei den verschiedensten Reizfrequenzen, obwohl das Aquarium mit schalldämpfendem Material ausgekleidet war.

Elektrodenführung: Lackierte, nadelförmige Wolframdrahtelektroden von 0,1 mm \varnothing (HUBEL, 1957) mit unlackierter Spitze von 20—30 μ Länge wurden über eine Ölhydraulik mit einem Mikromanipulator, senkrecht von oben her, in das freigelegte Gehirn eingeführt. Das Eindringen der Elektrode, gemessen von der Gehirnoberfläche, konnte auf $\pm 1 \mu$ genau kontrolliert werden.

Die abgeleiteten Potentiale wurden über einen Vorverstärker (Tektronix 122) auf dem Oszillographenschirm abgebildet und mit einer Kamera (Recordine, Tönnies, Freiburg) fotografiert. Dabei wurden jeweils zehn Reizantworten fotografisch superponiert.

Die indifferente Elektrode, ein Silberdraht, steckte etwas seitlich von der Schädelöffnung im Knochen.

c) Histologie

Zum histologischen Nachweis der untersuchten Bereiche wurde auf die Elektrode ein kurzer Stromstoß von 1 V Spannung gegeben, so daß das Gewebe um ihre Spitze koagulierte. Im Anschluß an den Gesamtversuch wurde der Fisch, nach Durchtrennung der Venae cardinales anteriores, vom Herzen her mit Fischringelösung (TAKBUCHI, 1959) durchströmt, um das Blut aus dem Gehirn zu entfernen. Der Kopf wurde in 10% Formol fixiert, das Gehirn nach Entkalken mit Decal herauspräpariert, in Paraffin eingebettet und in 20 μ starke Querschnitte zerlegt. Die Querschnitte wurden mit Kresylecht-Violett angefärbt, auf das auch das koagulierte Gewebe in besonderer Weise anspricht. Bei der histologischen Auswertung zeigten sich oft Unregelmäßigkeiten in der Größe der koagulierten Felder, die auf die unterschiedlichen Widerstandsverhältnisse bei der Koagulation zurückzuführen sind.

Als zusätzliche Hilfe zur Lokalisation der Elektroden Spitze wurde die Eindringtiefe der Elektrode am Mikromanipulator gemessen.

Die topographische Ungenauigkeit des histologischen Resultates wird auf 100 μ geschätzt.

Im Hörnerven konnte nur in zwei Fällen die Elektrodenlage histologisch eindeutig nachgewiesen werden. Diese geringe Zahl von klaren Nachweisen ist darauf zurückzuführen, daß der Hörnerv beim Herauspräparieren des Gehirns aus dem Schädel von den Perzeptionsorganen abgetrennt wurde, so daß es meist nicht möglich war, ihn in seiner anatomisch richtigen Lage in Paraffin überzuführen. Außerdem hat es den Anschein, als ob die angewandte Markierungsmethode für den Hörnerven weniger gut geeignet ist als für das Gehirn.

2. Lokalisation der akustischen Tätigkeit

a) Literaturübersicht

Das Akustiko-Lateralissystem der Fische und seine zentralen Verbindungen sind schon verschiedentlich untersucht worden (MAYSER, an Cypriniden, 1882; WALLENBERG, an *Cyprinus auratus* und *Tinca vulgaris*, 1907), aber nur in der Medulla konnte der Verlauf der Fasern des

N. VIII aufgeklärt werden (PEARSON, beim Goldfisch, 1936; KAPPERS, 1960; SUZUKI, bei *Mugil cephalus*, 1962). Die akustischen Perzeptionsstellen, Utriculus, Sacculus und Lagena werden von Fasern mit verschieden großem Durchmesser innerviert. Der Nerv tritt mit zwei Wurzeln, dem N. VIII dorsalis (von Sacculus und Lagena) und dem N. VIII ventralis (vom Utriculus) in die Medulla ein. Die mittelkalibrigen Fasern des Utriculus enden im Deiterskern, diejenigen des Sacculus enden im Nucleus medialis und in der Crista cerebellaris oder ziehen zwischen dem Ramus descendens V (Abb. 4) und der Facialiswurzel caudalwärts. Auch die starken Fasern des Sacculus zeigen einen absteigenden Verlauf und enden häufig an den lateralen Dendriten der Mauthner'schen Zellen. Die feinen Fasern von Sacculus und Lagena enden im inneren Grau der Area statica und der Crista cerebellaris. Von hier gehen die Fasern ab, die im Fasciculus longitudinalis lateralis zum Torus semicircularis des Mittelhirns ziehen (MAYSER, 1882; WALLENBERG, 1907; KAPPERS, 1960). Ihre direkten Endstellen sind noch nicht nachgewiesen worden, aber möglicherweise mündet ein Teil der Fasern im Nucleus isthmi (KAPPERS, 1960). Dagegen spricht allerdings, daß POTTER (1965) beim Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*) in diesem Kerngebiet keine akustische Erregung ableiten konnte.

b) Ergebnisse

Zur Orientierung zeigt Abb. 3 in einer Dorsalansicht des Gehirns (Cerebellum abgetragen) die Schnittebenen, die in Abb. 4 in 12 Bildern wiedergegeben sind. Auf diesen Schnittbildern sind die 13 Bereiche, die im physiologischen Experiment akustisch aktivierbar waren, eingetragen. An Hand der histologischen Resultate wurden Ansammlungen von Ableitpunkten, die sich anatomisch deutlich unterschieden, als Bereiche bezeichnet. Eine zusätzliche Unterscheidung war durch die physiologischen Ergebnisse möglich, wozu vor allem die Latenzzeiten, die sich stets auf 600 Hz bei 102 db beziehen, herangezogen wurden. (Die Latenzzeiten wurden gemessen als Zeitdifferenz vom Beginn des Reizes bis zur ersten Erregungsspitze der Antwort.) Wie die histologische Auswertung zeigte, wurde mit regelmäßigem Erfolg nur von Faserzügen abgeleitet.

Da für die 13 Bereiche keine Nomenklatur besteht, habe ich sie mit den Buchstaben a—n bezeichnet, angefangen beim Hörnerven bis zum Mittelhirn in der Reihenfolge, wie sie auf den Schnittbildern A—M erscheinen. Bereich „a“ ist die dorsale Wurzel des N. VIII, die die Fasern von Sacculus und Lagena führt (Abb. 4A). Bei ihrem Eintritt in die Medulla, läßt sich ein weiterer Bereich „b“ (Abb. 4 B+C) unterscheiden, und zwar auf Grund einer verlängerten Latenzzeit und einer Potentialform, wie sie für die Medulla charakteristisch ist (s. S. 60 und Abb. 7A—D); das histologische Bild läßt keinen Unterschied zwischen den beiden

Bereichen erkennen. Die Bereiche „c, f und h“ liegen alle dorsal von der absteigenden Trigemiuswurzel. Bereich „c“ und „f“ unterscheiden sich anatomisch dadurch, daß die Fasern von Bereich „c“ (Abb. 4A+B) sehr dicht am Ramus descendens V entlangziehen, während die Fasern von Bereich „f“ (Abb. 4C) in einigem Abstand von der absteigenden Trigemiuswurzel verlaufen. Bereich „c“ befindet sich in der Schnittebene der Eintrittsstelle des N. VIII dorsalis in die Medulla und caudal davon,

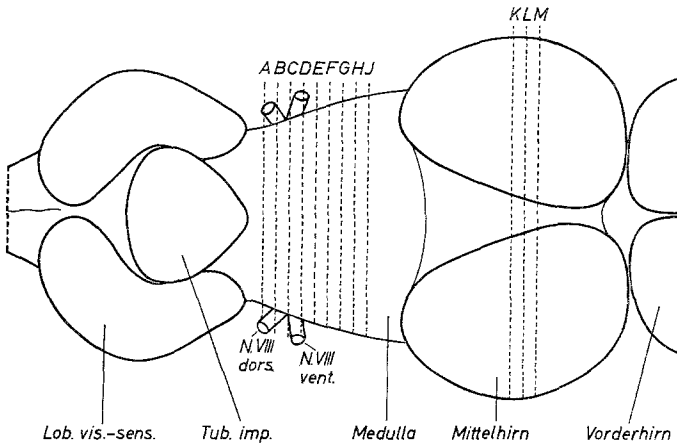


Abb. 3. Dorsalansicht vom Gehirn der Schleie. (Vorderhirn nur zum Teil gezeichnet, Cerebellum abgetragen.) Die Buchstaben A—J in der Medulla und K—M des Mittelhirns geben die Ebenen wieder, die mit den Schnittebenen in Abb. 4 übereinstimmen. *Lob. vis.-sens.* Lobus viscerosensibilis N. X, N. XI, N. VIII dors. dorsale Akustikuswurzel, N. VIII vent. ventrale Akustikuswurzel, *Tub. imp.* Tuberculum impar.

während Bereich „f“ ca. 300 μ nach rostral von der Eintrittsstelle entfernt liegt. Noch weiter vorne in der Medulla befindet sich Bereich „h“ (Abb. 4F+G); er unterscheidet sich von Bereich „f“ nicht nur topographisch, sondern auch durch eine wesentlich kürzere Latenzzeit. Dicht am ventro-lateralen Rand des sensorischen Facialiskerns treten die Bereiche „e“ und „g“ hervor (Abb. 4B+D). Es dürfte sich bei ihnen um zwei verschiedene Faserzüge handeln, da Bereich „g“ ca. 500 μ weiter nach rostral liegt als Bereich „e“, der sich in der Ebene der Eintrittsstelle des N. VIII befindet.

Schließlich müssen noch der Bereich „d“, ein kleiner Zug mit transversal verlaufenden Fasern, der lateral vom sensorischen Facialiskern liegt, und der Bereich „i“, ein Transversalzug, der sich dorso-lateral vom Tractus gustatorius secundus befindet, erwähnt werden. Von den untersuchten Gebieten im Mittelhirn erkennt man den Bereich „k“ um den Fasciculus longitudinalis lateralis (Abb. 4K) und etwas weiter rostral

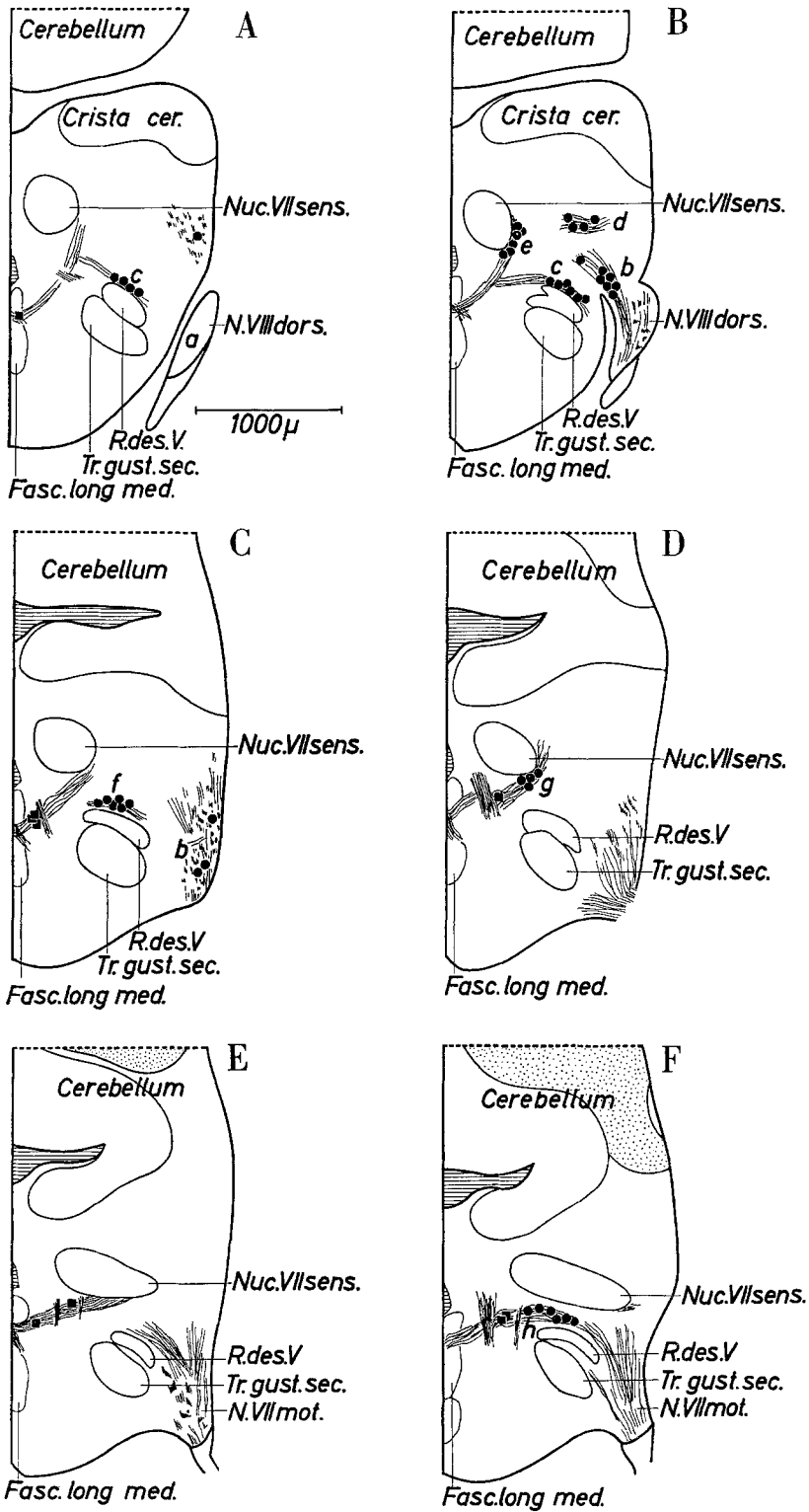


Abb. 4 A—F (Legende s. S. 54)

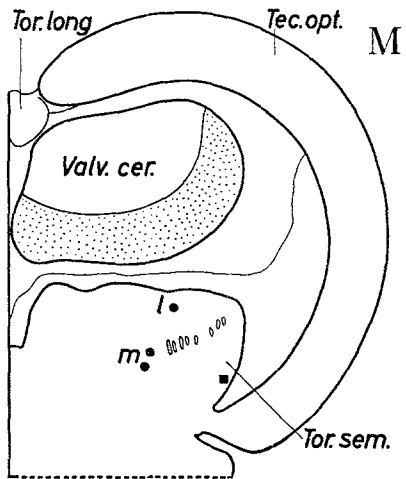
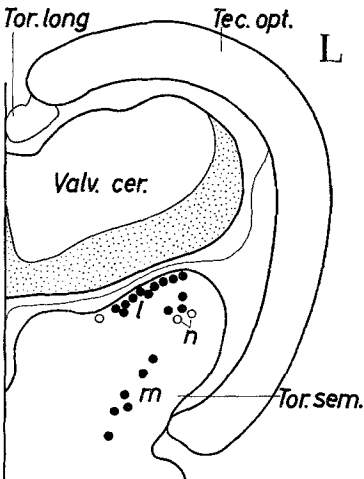
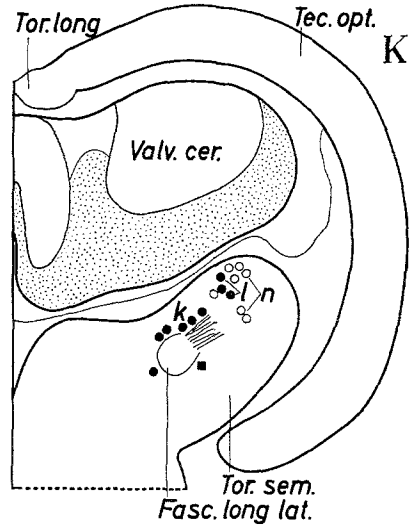
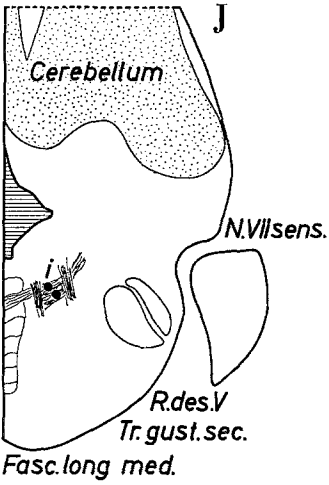
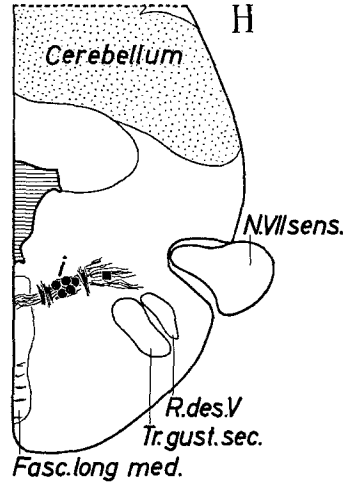
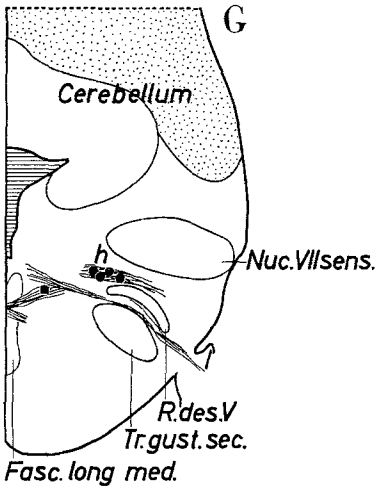


Abb. 4 G—M (Legende s. S. 54)

den Bereich „m“ (Abb. 4L+M) im ventro-lateralen Teil des Torus semicircularis. Die Ableitpunkte der Bereiche „l“ und „n“ (Abb. 4 K, L, M) liegen im dorsalen und dorso-lateralen Teil des Torus semicircularis. Da sich die Bereiche anatomisch an Hand von Serienschritten nicht mit Sicherheit unterscheiden lassen, habe ich sie nur nach physiologischen Gesichtspunkten wie Latenzzeit und Form der Erregung differenzieren können. So ist eine mittlere Latenzzeit (2,7—3,3 msec) und eine Antwort mit einem Ein- und Schlußeffekt (s. u.) für Bereich „l“ (ausgefüllte Kreise) kennzeichnend, während Bereich „n“ (unausgefüllte Kreise) eine sehr lange Latenzzeit (3,5—4,3 msec) und nur eine Ein-Antwort zeigt.

Im Gebiet des Thalamus und Hypothalamus wurden häufig (mindestens 40mal) Ableitversuche unternommen. Es konnten aber in keinem Fall akustische Reaktionen abgeleitet werden, obwohl WALLEMBERG (1907) an Hand von Degenerationsbildern akustische Fasern dorthin verfolgt hat.

Auch im Cerebellum, zu dem MAYSER (1882) und PEARSON (1936) Fasern aus dem Nucleus medialis hinziehen sahen, wurden nirgends Antworten auf akustische Reize beobachtet, obschon bei jedem der zahlreichen Versuche die ableitende Elektrode sehr langsam durch diesen Gehirnbereich bis in die Medulla vorgeschoben worden war. Die Suche nach akustisch aktivierbaren Gebieten im Vorderhirn wurde nach 17 erfolglosen Punkturen aufgegeben.

In einer Anzahl von Versuchen (23) konnten noch aus anderen Faserzügen, vor allem in der Medulla, akustische Erregungen abgeleitet werden. Weil die Ableitpunkte nur unregelmäßig gefunden wurden, habe ich sie in Abb. 4C—M zwar als schwarze Vierecke mit angegeben, aber bei der Auswertung nicht mit berücksichtigt.

Auch zwischen der Schnittebene J der Medulla und der Schnittebene K des Mittelhirns (Abb. 3) wurden in zehn Fällen akustische Antworten erhalten. Die einzelnen Ableitpunkte lagen aber so zerstreut, daß ich davon abgesehen habe, sie abzubilden.

Abb. 4. Querschnitte durch das Gehirn der Schleie, A—J der Medulla, K—M des Mittelhirns. Die Schnitt-Ebenen sind in Abb. 3 mit den entsprechenden Buchstaben angezeigt. Antworten auf akustische Reize wurden nur in Faserzügen gefunden. Regelmäßig gefundene Reaktionen (●, ○) wurden als Bereiche zusammengestellt, und die Bereiche mit kleinen Buchstaben a—n vom Hörnerven bis zum Mittelhirn bezeichnet. ■ = vereinzelt gefundene Reaktionen. *Crista cer.* Crista cerebellaris, *Fasc. long. lat.* Fasciculus longitudinalis lateralis, *Fasc. long. med.* Fasciculus longitudinalis medialis, *N. VII mot.* motorische Facialiswurzel, *N. VIII dors.* dorsale Akustikuswurzel, *Nuc. VII sens.* sensorischer Facialis Kern, *R. des. V* absteigende Trigeminuswurzel, *Tec. opt.* Tectum opticum, *Tor. long.* Torus longitudinalis, *Tor. sem.* Torus semi-circularis, *Tr. gust. sec.* Tractus gustatorius secundus, *Valv. cer.* Valvula cerebelli

Einige der Bereiche sind ihrer topographischen Lage nach identisch mit Faserzügen, die in der Literatur als zum Akustiko-Lateralissystem gehörend beschrieben werden. Mit Sicherheit sind es die Bereiche „c“ und „f“, die MAYSER N. VIII α dorsalis nennt und wahrscheinlich auch der Bereich „i“, den derselbe Autor als N. VIII β bezeichnet. WALLENBERG konnte den Faserzug, der hier als Bereich „e“ bezeichnet ist, als ein absteigendes akustisches Bündel verfolgen. Die übrigen in dieser Untersuchung gefundenen Bereiche scheinen in der Literatur noch nicht als akustische Faserzüge erkannt worden zu sein.

3. Physiologische Eigenschaften der akustischen Bereiche

a) Literaturübersicht

Die meisten Autoren, die sich mit dem Gehör der Knochenfische beschäftigten, haben im Verhaltensversuch Eigenschaften wie Schwellen, obere und untere Tongrenzen usw. untersucht. Eine ausführliche Bibliographie ist bei TAVOLGA und WODINSKY (1963), ENGER (1963) und KATSUKI (1965) zu finden.

Der erste Forscher, der mit elektrophysiologischer Methode auf akustischem Gebiet an Fischen arbeitete, war ZOTTERMAN (1943), der vom Sacculusnerv bei *Lota vulgaris* und *Esox lucius* ableitete. Ihm folgte ENGER (1963), der am Hörnerv des Seeskorpions, *Cottus scorpius*, einem Nichtostariophysen, auf reine Tonreize Antworten von fast allen Sacculus-, $\frac{2}{3}$ der Lagena- und $\frac{1}{3}$ der Ultraculusfasern erhielt. Die obere Tongrenze lag zwischen 300 und 500 Hz. FURUKAWA (1964) fand beim Goldfisch einen dicken und einen dünnen Typ von Fasern im N. VIII. Die Impulse der dicken Fasern zeigten zu Reizbeginn bei hoher Intensität manchmal die doppelte Frequenz des Sinusreizes.

b) Ergebnisse

α) *Eigenschaften der abgeleiteten Potentiale.* In allen akustisch aktivierbaren Bereichen des Gehirns wurden neben Potentialen von Einzelfasern vor allem reizsynchrone Summenpotentiale abgeleitet. In der Mehrzahl der Fälle ist der Anstieg zur Erregungsspitze steil und die Spitzen sind scharf (Abb. 7, Abb. 8A—D). Daneben finden sich auch einige Ableitungen von weniger ausgeprägt reizsynchrone Potentialen mit stumpfer Spitze (Abb. 8A'—D'). Diese stumpfen Spitzen sprechen dafür, daß Fasern von etwas verschiedenem Durchmesser an der Antwort beteiligt sind, wodurch sich eine gewisse Zeitverschiebung zwischen den feuernden Elementen bemerkbar macht. Sind die Spitzen so scharf ausgeprägt, wie sie Abb. 9 für Antworten aus Medulla und Mittelhirn zeigt, so handelt es sich mit Sicherheit um Einzelableitungen, zumal wenn alle eine gleiche oder nur geringfügig abnehmende Höhe aufweisen. Auch die Art des Erregungsmusters bekräftigt diese Aussage.

Auf allen Etappen der Hörbahn ist eine enge Phasenbindung zwischen dem Reiz und dem Erregungsablauf zu beobachten. Besonders auffällig ist, daß bei Summenableitungen diese synchronisierten Entladungen bei jeder Tonschwingung zweimal auftreten. Die kontrollierenden Aufnahmen des Mikrophons bestätigen, daß es sich bei der „doppelten Frequenz“ nicht etwa um Oberschwingungen, nämlich der ersten Harmonischen, oder um andere akustische Störungen im Versuchsbecken handelt.

β) *Potentiale aus dem Bereich des Hörnerven.* Bei Ableitversuchen unter dem caudalen Abschnitt des Cerebellums nimmt bei tiefer Elektrodenlage die Größe des Rauschpegels plötzlich beträchtlich zu. Bei weiterem Vorschub der Elektrode um nur wenige μ geht er ebenso plötzlich auf die vorige Größe zurück, und es treten gleichzeitig Potentiale auf, deren Spitzen in auffallend hohem Maße synchronisiert, „sauber“, erscheinen (Abb. 5).

Die histologische Kontrolle hat zweimal eindeutig gezeigt, daß die Elektrode von der dorsalen Wurzel des N. VIII abgeleitet hatte. Aus der Anatomie ist bekannt, daß der Hörnerv der Schleie vom Tubulus impar bis zu seinem Eintritt in die Medulla unter dem Gehirn verläuft. Das plötzliche Anwachsen des Rauschpegels läßt sich folglich damit erklären, daß die ableitende Elektrode in den Liquor cerebrospinalis vorgestoßen war, nachdem sie Cerebellum und Medulla passiert hatte. Dringt sie nun in den Hörnerv ein, so sinkt der Rauschpegel wieder auf die im Gehirn gefundene Höhe ab.

Auch die vielen anderen Ableitungen von „sauberen Potentialen“ in diesem Bereich, bei denen eine histologische Lokalisation nicht möglich war, wurden auf die oben beschriebene Weise und bei ähnlich tiefer Elektrodenlage gemacht. Es ist demnach sehr wohl anzunehmen, daß auch diese Antworten aus der dorsalen Wurzel des N. VIII stammen.

Man findet bei Ableitungen vom Hörnerven Antworten auf alle Töne zwischen 200 und 3500 Hz. Töne von 700 und 800 Hz haben die größte Reizwirkung (vergl. Schwellenkurven, Abb. 11). Die Latenzzeit beträgt 0,9—1,2 msec. Die Antworten lassen erkennen, daß die Nervenfasern auf verschiedene Frequenzen mit einem charakteristischen Erregungsmuster reagieren (Abb. 5). Bei Tönen von 200 Hz wird gelegentlich nur die erste Reizschwingung beantwortet, und zwar mit einer kurzen, nicht synchronen Potentialfolge (Eineffekt). In der Regel aber sind die Antworten auf Töne zwischen 200—1200 Hz reizsynchron, jedoch verschlechtert sich die Synchronisation bei Tönen oberhalb 900 Hz mit steigender Frequenz. Ab 900 Hz wird nach einem ausgeprägten Eineffekt die abgeleitete Erregung während der weiteren Dauer des Reizes deutlich kleiner. Ihre Höhe nimmt aber noch einmal zu (Abb. 5D'), kurz nach dem Ausschalten des Lautsprechers, wenn die Amplitude des Tonreizes niedriger geworden

ist (Schlußeffekt). Die Potentialhöhe, die sich nach dem Eineffekt einstellt, wird mit steigender Frequenz kleiner. Gegenüber diesem Plateau hebt sich demzufolge der Schlußeffekt um so deutlicher ab, je höher die erregenden Sinustöne sind (Abb. 6).

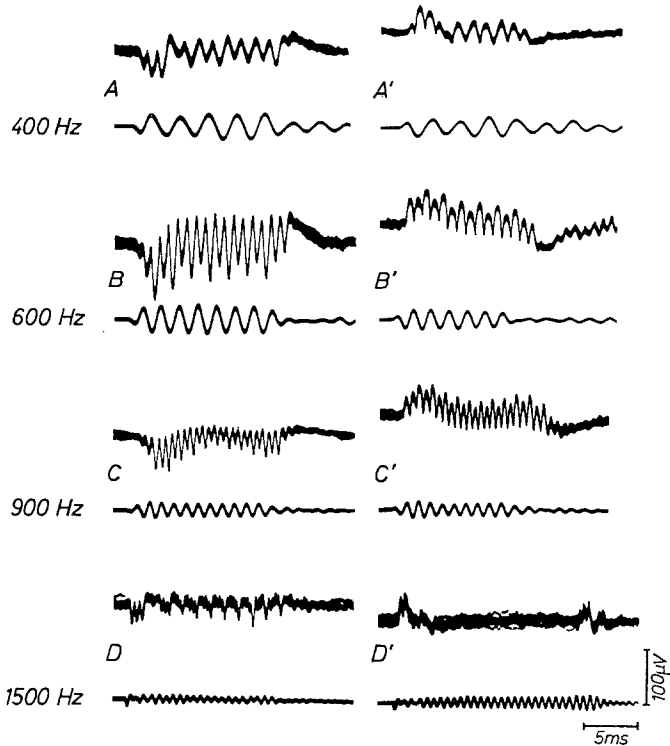


Abb. 5. Summenableitungen der Erregung aus dem Hörnerven auf verschiedene Töne. A—D und A'—D' sind Beispiele für zwei verschiedene Ableitungen. Das Erregungsmuster zeigt die doppelte Reizfrequenz. Alle Frequenzen weisen eine strenge Phasenbindung auf. 600 und 900 Hz werden während der ganzen Dauer des Reizes synchron beantwortet; 900 Hz aber beginnt mit einem Eineffekt, dann wird die Erregungsamplitude kleiner und endet mit einem Schlußeffekt. 1500 Hz zeigt nur noch Antworten auf jede zweite Reizschwingung oder Ein- und Schlußeffekt. Obere Schreibzeile Potentiale, untere Schreibzeile Mikrophonregistrierung des Reizes. Jeder Reizablauf wurde 10mal superponiert

Aber nur gelegentlich, und nur bei hohen Intensitäten, zeigen Töne bis 1600 Hz eine reizsynchrone Antwort; besonders auffällig ist dann, daß ab 1300 Hz nur noch jede zweite Reizschwingung mit der vollen Amplitude beantwortet wird. Diese Erscheinung ist um so ausgeprägter, je höher die Frequenz ist. Den allmählichen Übergang sieht man in Abb. 6. So zeigen 1200 Hz das später ausführlich beschriebene Bild der Erregungsform, daß nämlich die Amplitude der einen Gruppe von Erregungsspitzen

(A-Spitzen) größer ist als die der anderen Gruppen (B-Spitzen). Auch 1300 Hz rufen zu Anfang des Reizes dieses Erregungsmuster hervor, aber nach etwa 10 msec Reizdauer weisen die A-Spitzen nur bei jeder zweiten Reizschwingung die anfängliche Höhe der Amplitude auf. Dieser Effekt ist bei 1500 Hz (vgl. Abb. 5D und 6D) besonders stark ausgebildet und man erkennt, daß bei jeder zweiten Sinusschwingung die Amplituden der A-Spitzen kleiner sind als jene der vorangegangenen bzw. nachfolgenden Reizschwingung. Dasselbe gilt auch für die entsprechenden B-Spitzen.

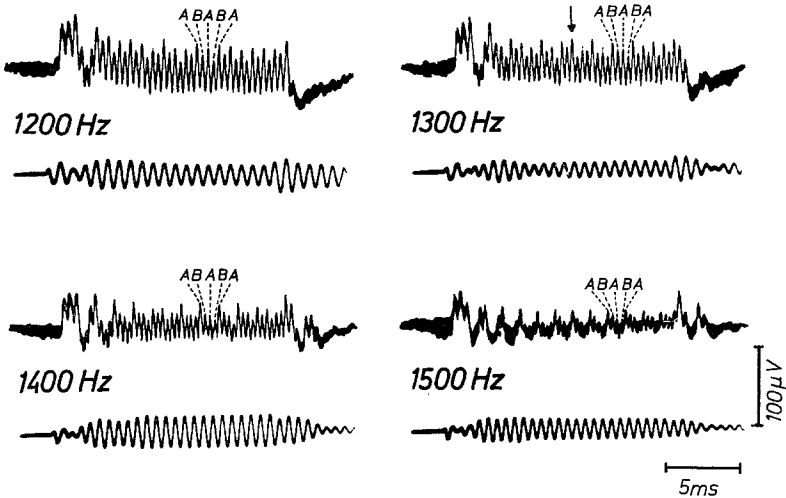


Abb. 6. Summenableitungen aus dem Hörnerven. Erregungsmuster bei Reizung mit hohen Tönen großer Intensität. Bei 1300 Hz wird nach einer Reizdauer von 10 msec nur noch jede zweite Sinusschwingung (Pfeil) mit der vollen Amplitude beantwortet. Diese Erscheinung wird mit steigender Frequenz immer ausgeprägter

In der Mehrzahl der Fälle erfolgt die Abnahme der Amplitude so schnell, daß Frequenzen zwischen 1300 und 1700 Hz nur mit einem Ein- und einem Schlußeffekt beantwortet werden. In der hier wiedergegebenen Abb. 5D ist bei 1500 Hz kein Schlußeffekt vorhanden (Ausnahme). Die vergrößerte Erregungszacke, die nach 12,7 msec Reizdauer deutlich hervorsticht, hat nichts mit einem Schlußeffekt zu tun, da der Sinusreiz noch etwa 3 msec darüber hinaus andauert. In Abb. 5D' nimmt die Amplitude der Reizmarke am Ende des Reizes zu. Diese Zunahme ist auf den Standort des Mikrophons am Rande des Aquariums (vgl. S. 48) zurückzuführen; denn bringt man dasselbe in die Mitte des Versuchbeckens und somit in die unmittelbare Nähe des Fisches, so wird die Amplitude des Reizes nach dem Abschalten des Lautsprechers eindeutig kleiner. Nur noch mit einem Eineffekt werden Frequenzen oberhalb 1700 Hz beantwortet.

Wie bei der Apparaturbeschreibung schon erwähnt wurde, treten nach dem Abschalten des Lautsprechers bei allen Frequenzen im Versuchsbecken Nachschwingungen auf, die aber zwischen 2,0 und 5,5 msec später erscheinen, als das auf Seite 56 beschriebene Ausklingen des Tones nach dem Abschalten des Reizgenerators. Im Bereich höchster Empfindlichkeit (vergl. Schwellenkurven Abb. 11) liegen die Amplituden dieser Nachschwingungen über der Empfindlichkeitsschwelle des Fisches, was häufig zu einer neuen Erregung führt (Abb. 5B'). Diese neue Erregung zeigt die gleiche Frequenz, aber eine wesentlich geringere Amplitude als die Entladung während des Reizes und wurde nur bei Ableitungen im Hörnerven gefunden. Sie entspricht nicht dem Schlußeffekt, der regelmäßig bei Tönen zwischen 900 und 1700 Hz auftritt, weil der Schlußeffekt schon während der Amplitudenänderung des Sinustones erscheint.

Die „sauberen“ Potentiale aus dem Hörnerven (Abb. 5) gleichen in ihrer Form stark den von FLOCK (1965) beschriebenen Microphonics aus dem Seitenlinienorgan von *Lota vulgaris*. In unserem Fall dürfte es sich jedoch kaum um Microphonics handeln, da der Ort der Ableitung zu weit entfernt von den Rezeptorstellen liegt, und unsere „sauberen“ Potentiale außerdem eine Eigenschaft zeigen, die für Mikrophonics nicht typisch ist, nämlich eine deutliche Abhängigkeit der Latenzzeit von der Reizintensität (vergl. Abb. 14).

γ) Potentiale aus den Bereichen der Medulla. Das abgeleitete Potentialmuster ist für alle Faserzüge der Medulla annähernd dasselbe. Die Spitzen der Potentiale sind nicht mehr derartig streng synchronisiert wie bei den Ableitungen aus dem Hörnerven (Abb. 7). Schon bei Tönen ab 500 Hz tritt eine kontinuierliche Abnahme der Amplitude auf, wie sie im Hörnerven erst ab 900 Hz erscheint. Weiterhin werden in der Medulla bereits Töne über 800 Hz nicht mehr reizsynchon beantwortet, vielmehr zeigt das Erregungsmuster schon ab 900 Hz den Ein- und Schlußeffekt, wie sie im Hörnerven erst oberhalb 1200 Hz beobachtet werden. Sehr hohe Töne über 1700 Hz werden dagegen in der Medulla wie im Hörnerven mit einem einfachen Eineffekt beantwortet. Auch in der Latenzzeit unterscheiden sich die verschiedenen akustisch aktivierbaren Bereiche der Medulla nur in geringem Maße voneinander: Sie beträgt mit Ausnahme von Bereich „h“ (1,5—2,0 msec) und Bereich „d“ (2,4—3,0 msec) im Durchschnitt 1,9—2,5 msec. Diese Latenzzeiten sind alle beträchtlich länger als die des Hörnerven. Dies ist ein Zeichen für aufsteigende sekundäre und tertiäre Fasern einerseits und spricht andererseits auch dafür, daß Fasern nach ihrer Einmündung in die Medulla direkt zu den motorischen Zentren absteigen (vergl. Bereich „c“, in welchem schon in der Schnittebene A in Abb. 4 vor dem Eintritt des N. VIII in die Medulla akustische Reaktionen aufgefunden werden bei einer Latenzzeit von 1,9—2,4 msec). Der reizwirksamste Ton ist für alle Bereiche 600 Hz, mit Ausnahme von

Bereich „d“, wo Frequenzen um 300 Hz die größte Wirksamkeit aufweisen. Für diesen, wie für alle übrigen Bereiche schwanken die Schwellenwerte für 300 bzw. 600 Hz um ± 5 db.

Wo der Hörnerv in die Medulla eintritt, liegt Bereich „b“. Nur noch selten werden dort die „sauberen“ Potentiale, wie wir sie vom Hörnerven

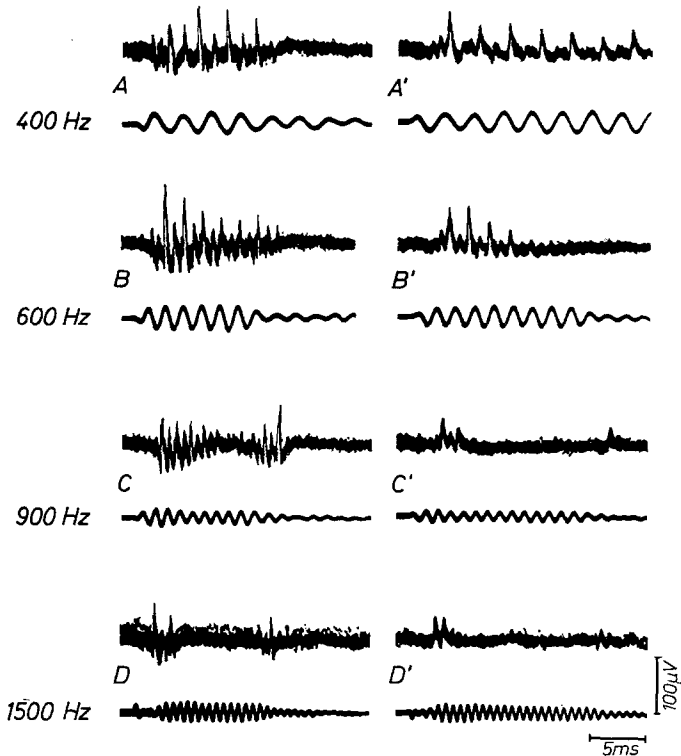


Abb. 7. Summenableitungen der Erregung aus der Medulla auf verschiedene Töne. A—D Bereich „b“, die Eintrittsstelle des Hörnerven in die Medulla und A'—D' Bereich „c“, dorsal der absteigenden Trigeminuswurzel gelegen. In beiden Bereichen zeigt sich bei 600 Hz während der Dauer des Reizes ein allmählicher Erregungsabfall. 900 und 1500 Hz werden mit Ein- und Schlußeffekt beantwortet. Obere Schreibzeile Potentiale, untere Schreibzeile Mikrophonregistrierung des Reizes. Jeder Erregungsablauf wurde 10mal superponiert

kennen, abgeleitet: Das Erregungsmuster gleicht vielmehr demjenigen aus den Faserzügen der Medulla (Abb. 7 A—D). In diesem Bereich läßt das histologische Bild stets Nervenzellen erkennen; es konnte aber nicht geklärt werden, ob sie zu einem der sekundären akustischen Kerngebiete gehören. Die gegenüber dem Hörnerven deutlich verlängerte Latenzzeit von 1,2—1,8 msec und das Erregungsmuster der Medulla lassen folgern,

daß zwischen Bereich „a“ und „b“ eine Synapse eingeschaltet ist, d. h. daß die Ableitungen von Bereich „b“ von sekundären akustischen Fasern stammen.

δ) *Potentiale aus den Bereichen des Mittelhirns.* Die Erregungsmuster in den verschiedenen Bereichen des Mittelhirns unterscheiden sich von

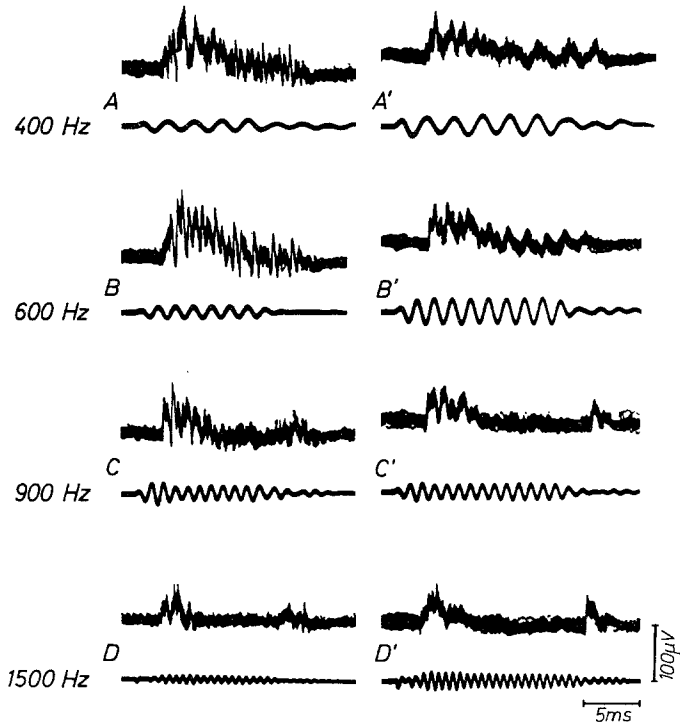


Abb. 8. Summenableitungen der Erregung aus dem Mittelhirn auf verschiedene Töne. A—D zeigt die Ableitungen von einer gut synchronisierten, A'—D' von einer schlechter synchronisierten Population von Nervenelementen. Bei 600 Hz nimmt während der Dauer des Reizes in beiden Bereichen die Höhe der Amplitude allmählich ab. 900 Hz und 1500 Hz werden mit einem Ein- und Schlußeffekt beantwortet. Obere Schreibzeile Potentiale, untere Schreibzeile Mikrophonregistrierung des Reizes; jeder Erregungsablauf wurde 10mal superponiert

jenen der Medulla durch schlechtere Reizsynchronisation, d. h. es wurden vorwiegend Summenpotentiale, wie sie die Abb. 8 A'—D' zeigt, gefunden.

Zusätzliche Besonderheiten zeigt Bereich „n“, wo die Abnahme der Amplitude für Töne zwischen 200—800 Hz so rasch erfolgt, daß nur die ersten Reizschwingungen beantwortet werden; außerdem fehlt für den Frequenzbereich von 900—1700 Hz der Schlußeffekt.

Jeder der 4 gefundenen Bereiche hat eine andere Latenzzeit. Die Latenzzeiten der Bereiche „m“ (2,1—2,6 msec) und „k“ (2,2—2,5 msec)

sind gegenüber denen der Medulla nicht verlängert, während die Latenzzeiten von den Bereichen „l“ (2,7—3,3 msec) und „n“ (3,5—4,3 msec) eindeutig auf eine synaptische Verzögerung hinweisen. Der mehr caudal gelegene Bereich „n“ ist auf Grund seiner großen Latenzzeit als ein absteigendes Bündel zu deuten.

Der reizwirksamste Ton ist für alle Bereiche 600 Hz. Der zur Erregungsauslösung nötige Schwellenschalldruck ist für die Bereiche „k“ und „n“ derselbe wie in der Medulla, für die Bereiche „l“ und „m“ hingegen ist er größer geworden.

Die gewonnenen Meßdaten des Hörnerven, sowie der verschiedenen Bereiche von Medulla und Mittelhirn sind zur vergleichenden Übersicht in Tabelle 2 zusammengestellt worden.

Tabelle 2. Die gewonnenen Meßdaten der akustisch aktivierbaren Bereiche im Gehirn der Schleie

	Bereich	reizwirksamster Ton (Hz)	Latenzzeit bezogen auf 600 Hz bei 102 db (msec)	Schluß- effekt
Hörnerv	a	700+ 800	0,9—1,2	+
Medulla	b	600	1,2—1,8	+
	c	600	1,9—2,4	+
	d	300	2,4—3,0	+
	e	600	2,0—2,5	+
	f	600	2,1—2,5	+
	g	600	2,0—2,5	+
	h	600	1,5—2,0	+
	i	600	1,9—2,3	+
	Mittelhirn	k	600	2,2—2,5
l		600	2,7—3,3	+
m		600	2,1—2,6	+
n		600	3,5—4,3	—

4. Phasenbindung

Im Gegensatz zu den Befunden, die GALAMBOS (1952) von der Katze und POTTER (1965) vom Ochsenfrosch mitteilen, finden sich bei der hier untersuchten Schleie auch noch im Mittelhirn akustisch aktivierbare Elemente, die auf Sinustöne bis 900 Hz phasengebunden (synchron zum gleichen Phasenabschnitt des Reizes) antworten.

Auch die auffallende Erscheinung der doppelten Antwort auf die Reizfrequenz, die unter den Wirbeltieren nur den Fischen eigen zu sein scheint, wird in allen untersuchten Bereichen der Hörbahn beobachtet. Da das Phänomen im Hörnerven beginnt, kann es nicht auf die gemeinsame Tätigkeit der Sinnesorgane der linken und der rechten Körperseite

zurückgeführt werden, vielmehr muß die Verdoppelung der Frequenz in demjenigen Gehörorgan entstehen, von dem gerade abgeleitet wird. Stets sind die Erregungsspitzen — auf die Reizphase bezogen — um 180° getrennt, was auf zwei verschiedene Zellgruppen hinweist, die auf entgegengesetzte Phasenabschnitte der Sinusschwingung ansprechen. Dies stimmt gut überein mit Befunden von LOWENSTEIN et al. (1964), die beim Rochen in Sacculus, Lagena und Utriculus zwei Typen von „polarisierten“ Sinneszellen demonstrieren konnten, die sich dadurch voneinander unterscheiden, daß ihre Kinozilien in zwei jeweils entgegengesetzte Richtungen zeigen. Beim Knochenfisch werden solche Anordnungen von polarisierten Sinneszellen vom Utriculus (FLOCK, 1965) und vom Seitenlinienorgan (FLOCK und WERSÄLL, 1962) beschrieben; aber nur von den Rezeptoren des Seitenlinienorgans ist seit den Arbeiten von JIELOF et al. (1952) und KUIPER (1965) bekannt, daß die Microphonics die doppelte Frequenz des Sinusreizes zeigen.

Gewöhnlich ist die Amplitude des einen Zelltyps größer als die des in entgegengesetzter Richtung weisenden Zelltyps, wie die Abb. 5, 7 und 8 zeigen. Dies kann einerseits durch die Unterschiede in der Populationsgröße der Nervenlemente, von denen abgeleitet wurde, bedingt sein. Andererseits hat FLOCK (1965) für die unterschiedliche Höhe der Microphonics des Seitenlinienorgans eine andere Erklärung diskutiert, die unter Umständen auch für Sacculus, Lagena und Utriculus zutreffen dürfte. Bei Auslenkung in einer Richtung werde der eine Zelltyp — A-Zellen — depolarisiert und der andere Zelltyp — B-Zellen — hyperpolarisiert. Bei entgegengesetzter Auslenkung würden die A-Zellen hyperpolarisiert und die B-Zellen depolarisiert. Die Depolarisation ist größer als die Hyperpolarisation. Die doppelte Frequenz käme dadurch zustande, daß sich in der Ableitung von den Nervenfasern Depolarisation und Hyperpolarisation der Sinneszellen überlagern (erste Erregungsspitze: Depolarisation der A-Zellen + Hyperpolarisation der B-Zellen. Zweite Erregungsspitze: Hyperpolarisation der A-Zellen + Depolarisation der B-Zellen). Wird der Auslenkung eine statisch-mechanische Vorspannung aufgesetzt, dann ist die Depolarisation für diese eine Auslenkungsrichtung größer als für die entgegengesetzte, was in der Ableitung durch verschieden hohe Amplituden zum Ausdruck kommt.

Eine derartige mechanische Vorspannung wäre bei unseren Versuchen gegeben, wenn der Fisch nicht ganz senkrecht in der Halterung eingespannt, sondern etwas zur Seite geneigt ist, so daß die Otolithen die Sinneshaare leicht scheren. Da der Fisch in der Versuchsanordnung nicht zur Seite gekippt werden konnte, kann nicht entschieden werden, ob eine schwache Seitenlage des Fisches oder aber die verschiedene Populationsgröße der beiden Gruppen von Haarzellen die unterschiedlichen Amplitudenhöhen verursachen.

Eine weitere Bestätigung, daß es tatsächlich zwei verschiedene Gruppen von Sinneszellen sind, wodurch die Frequenzverdoppelung entsteht,

ergibt sich aus den Einzelableitungen, wie sie Abb. 9 für Medulla (Bereich „h“) und Mittelhirn (Bereich „l“) zeigt: Bei den Einzelableitungen entsteht nur *ein* Nervenimpuls pro Tonschwingung. Betrachtet man die hierfür gewählten Beispiele genauer, so erkennt man, daß 200 Hz in der

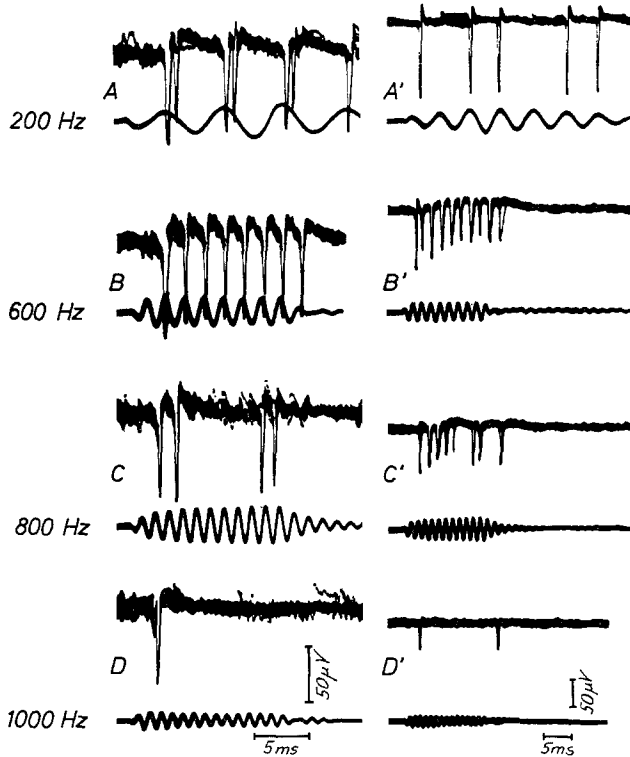


Abb. 9. Entladungsmuster von Einzelfasern bei Reizung mit verschiedenen Tönen. A—D aus der Medulla (Bereich „h“) und A'—D' aus dem Mittelhirn (Bereich „l“). Bei 200 Hz wird im Bereich „h“ jede Reizschwingung mit zwei Nervenimpulsen beantwortet, während in Bereich „l“ nicht jede Reizschwingung zu einer Erregung führt. In beiden Bereichen ist die Antwort auf 600 Hz reizsynchon. Bei 800 Hz wird nicht mehr jede Reizschwingung beantwortet, bei 1000 Hz findet man Antworten mit Eineffekt oder Ein- und Schlußeffekt. Obere Schreibzeile Potentiale, untere Schreibzeile Mikrofonregistrierung des Reizes. Jeder Erregungsablauf wurde 10mal superponiert

Medulla mit zwei eng nebeneinanderliegenden Nervenimpulsen pro Tonschwingung beantwortet wird, während in Bereich „l“ des Mittelhirns nicht jede Reizschwingung zu einer Erregung führt. Bis 700 Hz erscheint in beiden untersuchten Elementen ein Spike pro Tonschwingung. Auch bei höheren Frequenzen wird *zunächst jede* Sinusschwingung mit einem Impuls beantwortet. So sind es zum Beispiel in Abb. 9C' bei 800 Hz zu

Anfang des Reizes fünf Spikes, dann fehlen einige, dann erscheinen wieder zwei Impulse mit der Frequenz usw. Der Nerv kann also — zumindest für kurze Zeit — mit der hohen Frequenz antworten. Daß er es nicht auf die Dauer tut, kann, so läßt sich vermuten, an den Verschaltungen und Interaktionen im Sinnesorgan liegen. Der Schlußeffekt für Frequenzen von 900—1700 Hz, wie wir ihn von den Summenpotentialen her regelmäßig kennen, fehlt bei den hier untersuchten Fasern aus Bereich „h“ der Medulla.

Bei den Einzelableitungen fällt die bereits bei den Summenpotentialen beschriebene strenge Bindung an eine bestimmte Phase des Reizes besonders auf. Das Problem, an welcher Stelle der Sinusschwingung die Erregung ausgelöst wird, läßt sich in Anlehnung an die Überlegungen von WHITFIELD und EVANS (1965) erörtern. Die Autoren gehen von folgendem aus: 1. Die Erregung entstehe für alle Frequenzen beim selben Phasenwinkel (Punkt A) im Sinnesorgan. 2. Bis das Potential (z. B. im Mittelhirn) erscheint, vergeht eine bestimmte Zeit durch synaptische Verzögerung. Diese Zeit (t), gemessen vom Entstehungsort in der Phase (Punkt A) bis zum Auftreten der Antwort (Punkt B) sei für alle Frequenzen konstant. 3. Der Entstehungsort aber sowie die konstante zeitliche Verzögerung sind nicht bekannt. 4. Man wähle einen beliebigen, aber für alle Frequenzen gleichen Fixpunkt (Punkt C) auf der Tonschwingung und messe die Zeit (t') bis zum Auftreten der Antwort in Punkt B („Phasenverzug“). Trägt man den „Phasenverzug“ gegen die Schwingungszeit auf, so erhält man eine Gerade. Dies ergibt sich aus folgender Überlegung: da t konstant ist und die Zeit (in msec) zwischen Punkt A und Punkt C in einem linearen Verhältnis zur Schwingungszeit steht, muß auch t' linear von der Schwingungszeit abhängig sein. Der Wert, bei dem die Gerade die Ordinate schneidet, gibt die „transmission time“ an.

Das Ergebnis einer solchen Darstellung für Ableitungen aus dem Hörnerven im Frequenzbereich von 300—1000 Hz zeigt Abb. 10. Es wurden nur die Meßwerte der einfachen Frequenz aufgetragen (z. B. für die Erregungsspitzen mit der größeren Amplitude). Als Fixpunkt wurde das Minimum einer Tonschwingung gewählt und als „Phasenverzug“ die Zeit gemessen zwischen dem Minimum der Tonschwingung und Entladungen, die höchstens -180° oder $+180^\circ$ zum Fixpunkt verschoben sind. Die links vom Fixpunkt gemessenen Zeiten der „Phasenverzögerung“ sind als negative Phasenwinkel auf der Ordinate nach unten aufgetragen. Die Schwingungsdauer wurde als halbe Periode angegeben. Man sieht, daß die verschiedenen untersuchten Elemente annähernd parallelverschobene Kurven liefern, denen eine gemeinsame Gerade zu Grunde liegt. Die Parallelverschiebung dürfte darauf beruhen, daß die verschiedenen Elemente unterschiedliche absolute Latenzen besitzen, d. h. daß die mehr links in der Kurvenschar verlaufenden Kurven von

Ableitungen in der Nähe des Sinnesorganes, die ganz rechts verlaufenden Kurven aus der Nähe der Eintrittsstelle des Nerven in die Medulla stammen. Der Abstand der Kurven voneinander stimmt gut überein mit den Abständen, die bei der Ausmessung der Latenzzeit (s. S. 56) ermittelt wurden. Aus der Tatsache, daß die Steigung der Kurven weitgehend

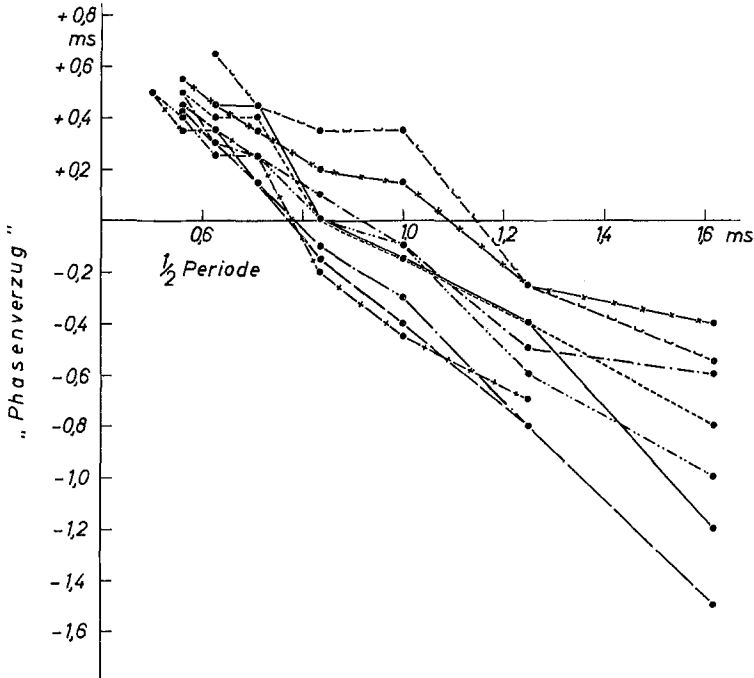


Abb. 10. „Phasenverzug gegen Schwingungsdauer“. Der Phasenverzug, d. i. die Zeit (in msec) zwischen einem Fixpunkt der Tonschwingung (Minimum) und dem Auftreten der Erregung, wurde gegen die halbe Periode der Tonschwingung aufgetragen. Es ergibt sich dann eine Gerade, wenn die Erregung für alle Frequenzen beim gleichen Phasenwinkel entsteht, und wenn die Antwort für alle Frequenzen nach einer konstanten zeitlichen Verzögerung erscheint. Die hier abgebildeten Kurven wurden aus dem Hörnerven für Töne von 300—1000 Hz ermittelt und gruppieren sich um eine gemeinsame Gerade

konstant bleibt, läßt sich schließen, daß unabhängig von der Frequenz, die Erregung bei demselben Phasenwinkel ausgelöst wird; über die Größe des Phasenwinkels kann jedoch nichts gesagt werden.

Die andere Erregungsspitze, die pro Reizschwingung auftritt und die in Abb. 10 nicht berücksichtigt wurde, ist, wie die Filmregistrierungen zeigen, um 180° verschoben, aber an gleiche Phasenwinkel gebunden, wie die erste Erregungsspitze.

5. Erregungsabfall und Schlußeffekt

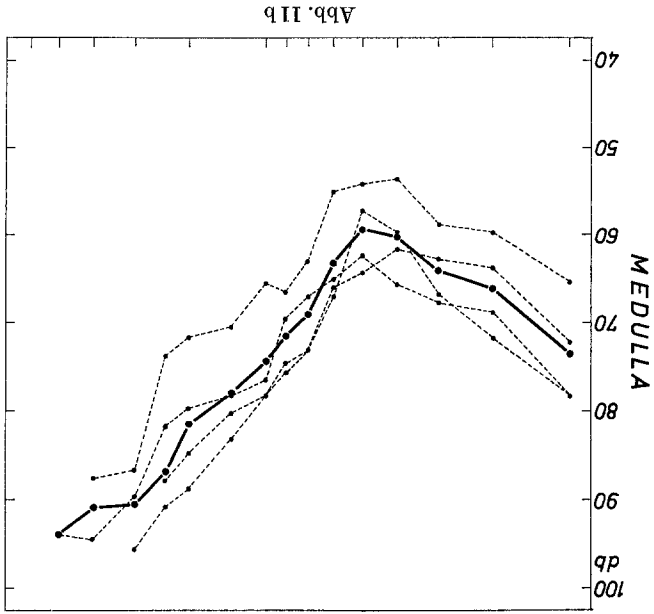
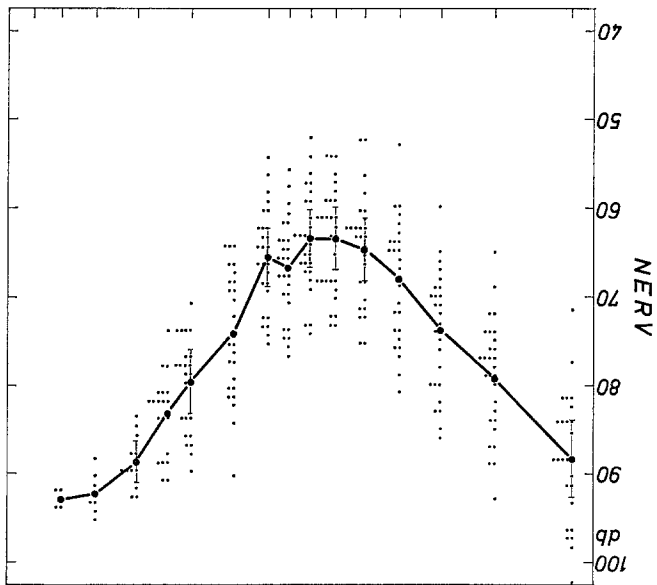
Es war früher schon darauf hingewiesen worden (s. S. 56 f), daß sich die Amplitude der Potentiale bei andauerndem Reiz ändert, und daß bei Tönen oberhalb 800 Hz Ein- und Schlußeffekte auftreten. Alle diese Erscheinungen sind in der Medulla wesentlich stärker ausgeprägt als im Hörnerven, während sich die Erregungsmuster von Medulla und Mittelhirn nur geringfügig unterscheiden. Eine Ausnahme bildet Bereich „n“ des Mittelhirns, wo im Frequenzbereich von 900—1700 Hz der Schlußeffekt fehlt.

In allen akustisch aktivierbaren Bereichen der Medulla und des Mittelhirns werden Sinustöne zwischen 500—800 Hz zu Anfang mit Amplituden von 80—300 mV beantwortet. Während der weiteren Dauer des Reizes nimmt die Amplitude rasch um die Hälfte ab und bleibt in einigen Fällen bis zum Reizende konstant (vergl. Abb. 7B). Bei der Mehrzahl der Ableitungen stellt sich dieses konstante Niveau nicht ein, vielmehr wird die Erregung ständig kleiner, so daß unter Umständen, wie in Abb. 7B' zu sehen ist, schon wenige msec nach Reizbeginn keine Potentiale mehr abgeleitet werden können. Der Abfall der Amplitude ist um so deutlicher ausgeprägt, je höher die Reizfrequenz ist. Er könnte damit erklärt werden, daß während des Tonpipses die Zahl der reagierenden Fasern abnimmt, so daß es zu einem Erregungsabfall kommt. Ob dieser Erregungsabfall auf eine Verminderung der Empfindlichkeit zurückzuführen ist und nach BURKHARDT (1960, 1961) als Ausdruck einer Adaptation anzusehen ist, wurde nicht untersucht.

Der Eineffekt unterscheidet sich nicht von den Bildern, die von den akustischen Zentren bei höheren Wirbeltieren bekannt sind, wohl aber der Schlußeffekt.

Nach dem Abschalten des Reizgenerators hört der Ton im Versuchsbecken nicht sofort auf. Er klingt bei kontinuierlich kleiner werdender Amplitude allmählich aus. Nur gelegentlich war eine geringfügige Frequenzänderung feststellbar, wie die Reizregistrierung zeigt. Das Abschalten des Tongenerators wird vom Hörnerven bis zum Mittelhirn mit einem Schlußeffekt von beträchtlicher Amplitude beantwortet. Die Ursache des Schlußeffektes bedarf einer weiteren Untersuchung. Eine Erklärung hierfür ist, daß die abnehmende Amplitude des Reizes nach dem Abschalten des Tongenerators zu einer neuen Erregung führt. Daran läßt sich die Vermutung anknüpfen, daß die im vorigen Abschnitt erwähnte Abnahme der Höhe der Antworten auf einer während des Reizes auftretenden Hemmung, die vielleicht durch Interaktion von peripheren (s.u.) Elementen hervorgerufen wird, beruht. Sobald diese Hemmung nach dem Abschalten des Reizes wegfällt, kommt es zum Schlußeffekt. Ähnliche Erscheinungen werden bei höheren Wirbeltieren, allerdings nur auf den oberen Etappen der Hörbahn, regelmäßig gefunden.

Flock (1965) berichtet von On- und Off-Antworten, die er bei Microphonics vom Seitenlinienorgan von *Lota vulgaris* beobachtet hat. Da der Schalleffekt bei der Schleie schon im Hörnerven gefunden wird,



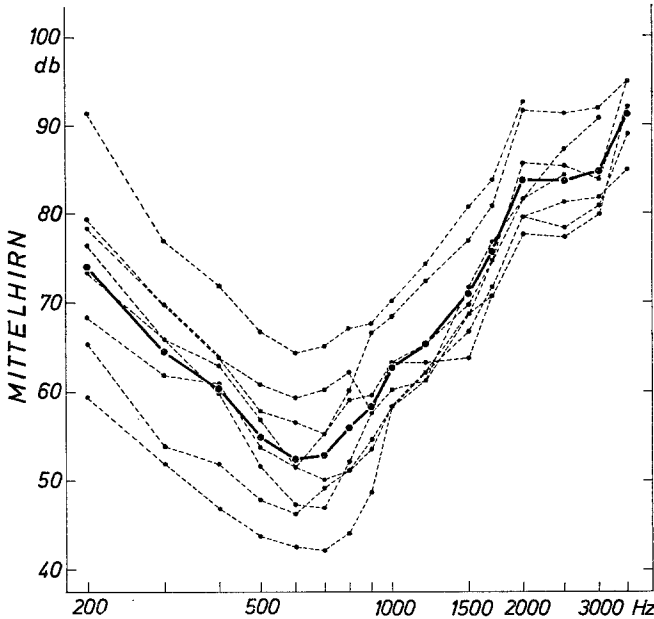


Abb. 11 c

Abb. 11 a—c. Schwellenkurven für Hörnerv (dorsale Wurzel), Medulla (Bereich „e“ ventro-lateral vom sensorischen Facialiskern) und Mittelhirn („Bereich „m“ in der Mitte des Torus semi-circularis). Die Kurven sind Mittelwerte aus Einzelbestimmungen (Hörnerv, $n=26$; Bereich „e“, $n=4$; Bereich „m“, $n=8$). Die Schwellen wurden als Grenze der Beobachtbarkeit von akustischer Erregung auf Tonpipse bestimmt. Der reizwirksamste Ton ist im Hörnerv 700 und 800 Hz, in der Medulla und im Mittelhirn 600 Hz. $0 \text{ db} = 2 \cdot 10^{-4} \text{ dyn/cm}^2$

ist es durchaus denkbar, daß auch im Erregungsmuster der Microphonics von Lagena, Sacculus und Utriculus der Schlußeffekt auftritt, und somit die Perzeptionsorgane selbst als Entstehungsort für dieses Phänomen angesehen werden dürfen.

6. Reizverarbeitung

Hörschwellen, Höhe und Latenzzeit der Potentiale zeigen eine Abhängigkeit von der Reizintensität.

a) Hörschwellen. Im Verlauf der systematischen Untersuchung der 13 akustisch aktivierbaren Bereiche wurden regelmäßig die Schwellen (Grenzen der Beobachtbarkeit) für Tonpipse bestimmt; im ganzen konnten 108 Schwellenkurven (4—27 pro Bereich) ermittelt werden. Trotz einer erheblichen Streuung ergibt sich im allgemeinen eine gute Reproduzierbarkeit. Es wurden keine grundsätzlichen Unterschiede im Verlauf der Schwellenkurven zwischen den einzelnen Bereichen gefunden; eine Ausnahme macht Bereich „d“ (Abb. 12).

Abb. 11 zeigt in drei Teilbildern die Meßergebnisse von Schwellenkurven aus dem Hörnerven (dorsale Wurzel), einem Bereich der Medulla (Bereich „e“, ventro-lateral vom sensorischen Facialiskern) und einem Bereich des Mittelhirns (Bereich „m“, in der Mitte des Torus semicircularis). Man sieht, daß das Gebiet größter Empfindlichkeit im Hörnerven zwischen 700 und 800 Hz liegt, während in Medulla und Mittelhirn der empfindlichste Bereich zwischen 500 und 700 Hz anzusetzen ist.

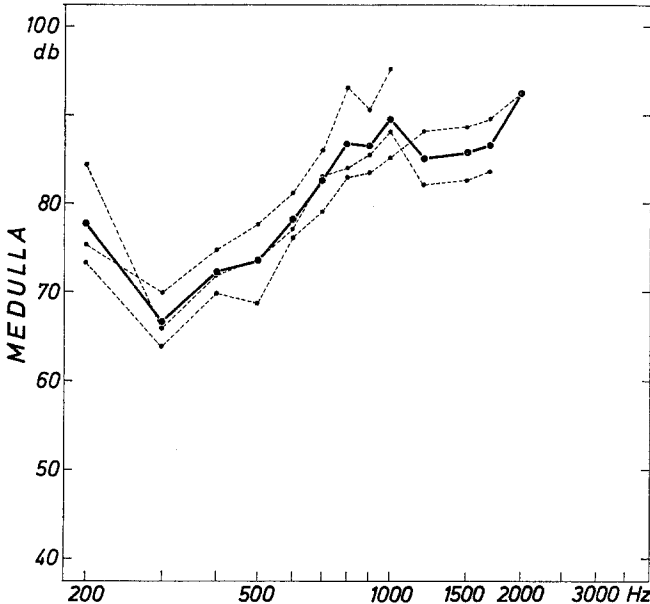


Abb. 12. Schwellenkurve für Bereich „d“ der Medulla. Der reizwirksamste Ton ist 300 Hz. $0 \text{ db} = 2 \cdot 10^{-4} \text{ dyn/cm}^2$

Häufig ist zwischen 2000 und 3000 Hz ein Plateau ausgebildet, das nicht vom Frequenzgang der Apparatur abhängig ist, wie die Eichmessung zeigt.

Hörschwellen bei Fischen hat zuerst und einwandfrei POGGENDORF (1952) bei Zwergwelsen nach Verhaltensversuchen gemessen. Ebenfalls nach Verhaltensversuchen teilen TAVOLGA und WODINSKY (1963) und WODINSKY und TAVOLGA (1964) Hörschwellen für eine Anzahl von marinen Fischen mit. Diese Schwellenkurven zeigen zum Teil einen ähnlichen Verlauf wie die der Schleie. Sie stellen aber im Gegensatz zu den von uns ermittelten Kurven die absoluten Hörschwellen dar und weisen eine größere Empfindlichkeit auf. Dieser Unterschied ist jedoch nicht wesentlich, da bei der Betrachtung der Schwellenkurven nicht die absolute Empfindlichkeit, sondern die Ähnlichkeit des Frequenzverlaufes von Interesse ist.

Es fällt auf (Abb. 11), daß die Schwellen im Hörnerven um 10 db höher liegen als im Mittelhirn. Da es nicht möglich sein kann, daß die Empfindlichkeit im Mittelhirn größer ist als im Hörnerv, müssen die wirklichen Schwellenwerte für den Hörnerven tiefer liegen, als die bei unserer Untersuchung gemessenen Werte. Die für den Hörnerven zu hohen Schwellenwerte führe ich darauf zurück, daß die Potentiale im schwelennahen Bereich von einem nervösen Störpegel nicht zu unterscheiden waren. Wie schon erwähnt, liegt im Hörnerven die höchste Empfindlichkeit bei 700 und 800 Hz, also bei höheren Frequenzen als

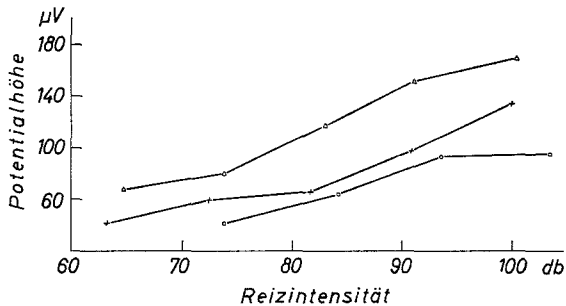


Abb. 13. Abhängigkeit der Potentialhöhe von der Reizintensität für 700 Hz bei drei verschiedenen Ableitungen aus Bereich „e“ der Medulla. Die Potentialhöhe wird mit zunehmender Reizintensität größer

in Medulla und Mittelhirn. Man kann vermuten, daß im Hörnerven eine Population von Nervelementen enthalten ist, die in anderen Stationen nicht wiedergefunden wird.

In Bereich „d“ der Medulla (Abb. 12) wurden Schwellenkurven festgestellt, deren höchste Empfindlichkeit bei 300 Hz liegt. Sie lassen die Möglichkeit einer getrennten Verarbeitung von verschiedenen Frequenzen offen, weil nicht entschieden werden kann, ob die Fasern von Bereich „d“ aus der dorsalen oder ventralen Wurzel des N. VIII stammen, oder ob sie dem Lateralis zuzuordnen sind. Es muß hervorgehoben werden, daß nur die Schwellenkurven im Hörnerven und in Bereich „d“ der Medulla Besonderheiten aufweisen, die übrigen 11 Bereiche aber hinsichtlich des Frequenzganges übereinstimmen. Das bedeutet, daß wenigstens die überwiegende Mehrzahl der aktivierten Regionen des Fischgehirns keine topographische Gliederung in Bereiche erkennen läßt, die für verschiedene Tonhöhen besonders empfindlich sind.

b) *Potentialhöhe.* Die akustisch aktivierbaren Bereiche wurden mit Tönen verschieden hoher Intensität erregt und die Amplitude der Summenpotentiale gemessen. Wie in Abb. 13 zu sehen ist, hängt die Potentialhöhe von der Reizintensität ab: Die Amplitude steigt mit zunehmender Lautstärke an. Bei hoher Intensität tritt des öfteren ein konstantes

Niveau auf, auch ein Absinken der Amplitude wurde gelegentlich beobachtet. Abb. 13 zeigt für Bereich „e“ die bei drei verschiedenen Ableitungen gewonnenen Kurven, jeweils für 700 Hz. Sie sind typisch für den Hörnerv und die meisten Bereiche der Medulla. Im Mittelhirn wurden hingegen z.T. wesentlich flacher verlaufende Kurven ermittelt. Der

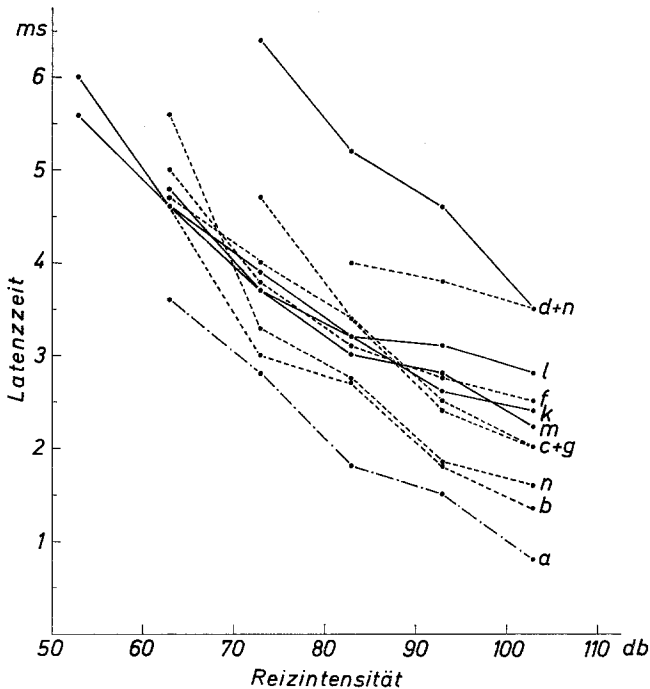


Abb. 14. Abhängigkeit der Latenzzeit von der Reizintensität bei den verschiedenen akustisch aktivierbaren Bereichen vom Hörnerv bis zum Mittelhirn. Aus neun Bereichen zeigt je eine Kurve die Abhängigkeit für 700 Hz. Im Mittelhirn sind die Latenzzeiten z.T. nicht länger als in der Medulla. Es wurde kein Unterschied in der Abhängigkeit zwischen Medulla und Mittelhirn gefunden. — · — · — Hörnerv; - - - - - Bereiche der Medulla; — Bereiche des Mittelhirns

kontinuierliche Anstieg der Kurven zwischen 60 und 100 db besagt, daß bei zunehmender Reizintensität immer mehr Fasern feuern (Summenpotential!) d.h. also, daß der Fisch bei einer geeigneten zentralen Verarbeitung ein breites Informationsspektrum über die Reizintensität erhält. Im Mittelhirn ist eine Erhöhung der Reizintensität nicht mehr so wirksam wie in der Medulla, wie man aus den flacher verlaufenden Kurven entnehmen kann.

c) *Latenzzeit*. Die Latenzzeiten sind oben bereits als Hilfsmittel zur Identifizierung von verschiedenen Stationen der Hörbahn benutzt

worden. Im Zusammenhang mit der Arbeitsweise der verschiedenen Bereiche interessiert jetzt die Abhängigkeit der Latenzzeit von der Reizintensität.

In allen 13 hier untersuchten Bereichen wurde je eine Kurve (für 700 Hz) nach dem Muster der Abb. 14 ermittelt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden aber nur die Werte von einem Teil der Bereiche in die Abbildung aufgenommen. Nervöse Störgeräusche machten im schwelennahen Bereich eine Bestimmung der Latenzzeit unmöglich. Aus Abb. 14 ist zu entnehmen, daß erstens die Latenzzeit für alle 13 Bereiche in gleicher Weise von der Reizintensität abhängig ist, und zweitens, daß die Latenzzeiten vom Hörnerven bis zum Mittelhirn fortschreitend größer werden. Der Unterschied zwischen den Latenzzeiten von Bereich „a“ und „n“ beträgt 2,7 msec. Der räumliche Abstand im Gehirn zwischen diesen beiden Bereichen liegt bei 4 mm. Folglich kann man vermuten, daß die Verzögerung durch synaptische Vorgänge bedingt wird. Zwischen den Bereichen „a“ (Hörnerv) und „b“ (Bereich seiner Einmündung in die Medulla) besteht eine bemerkenswerte Differenz in der Latenzzeit von durchschnittlich mehr als 0,7 msec (räumlicher Abstand 1—2 mm). Hier liegt die Vermutung nahe, daß die Ableitungen vom Bereich „b“ postsynaptisch erfolgten (s. S. 60).

Ferner läßt die Abbildung erkennen, daß in der Medulla die gleichen oder sogar noch größere Latenzzeiten auftreten als in einigen Bereichen des Mittelhirns. Die Ursache hierfür dürften zwischengeschaltete Synapsen sein, über deren Anzahl nichts ausgesagt werden kann.

7. Diskussion

Die naheliegende Annahme, daß die Verarbeitung akustischer Reize bei der Schleie einfacher ist als bei den höheren Wirbeltieren, wird durch unsere Ergebnisse in verschiedener Hinsicht gestützt.

Im End- und Zwischenhirn konnte im Gegensatz zu höheren Wirbeltieren keine Antwort auf akustische Reize abgeleitet werden. Allerdings hat WALLENBERG (1907) „aufsteigende Fasern des Akustikus“ bis zum Thalamus verfolgt. Da jedoch in der anatomischen Literatur der Begriff „Akustikus“ häufig auf den gesamten N. VIII angewandt wird, könnte es sich dabei auch um Fasern aus dem Vestibularis-Teil des Akustikus handeln (N. VIII ventralis). Bei der großen Bedeutung der Schwerkraftorientierung für die Fische wäre es durchaus möglich, daß vestibulare Fasern zu höheren Zentren aufsteigen als die der Hörbahn. Auf Grund unserer Befunde ist also das Mittelhirn bei der Schleie die oberste Station der Hörbahn. Jedenfalls ist es eher ein Verarbeitungszentrum als eine Durchgangsstation, da in vier verschiedenen Bereichen akustische Aktivität nachgewiesen werden konnte.

Aus Verhaltensversuchen ist bekannt, daß einige Fische, obwohl sie keinen peripheren Klanganalysator besitzen, ein sehr gutes Tonunterscheidungsvermögen haben (WOHLFAHRT, 1939; DIJKGRAAF und VERHELJEN, 1950). Die mit der Schleie nahe verwandte Elritze kann Töne im Bereich zwischen 400 und 800 Hz am besten unterscheiden; oberhalb 1000 Hz erlischt diese Fähigkeit völlig, obwohl die obere Hörgrenze wesentlich höher liegt.

Hieran läßt sich unser Befund anschließen, daß Frequenzen ab 900 Hz nur Ein- und Schlußeffekte hervorrufen, so daß die Vermutung nahe liegt, daß die Tonunterscheidung auf einer Auswertung der Impulsmuster beruht. Entsprechende Erscheinungen finden sich bei höheren Wirbeltieren nur auf den unteren Stationen der Hörbahn, während sie bei der Schleie noch regelmäßig im Mittelhirn gefunden werden. Auf welche Weise die im Entladungsmuster enthaltene Frequenzinformation im Fischgehirn ausgewertet wird, konnte nicht aufgeklärt werden. Für die Wirbeltiere sind hierfür in Zusammenhang mit der Erörterung des Salvenprinzips (WEVER, 1949) bereits verschiedene Hypothesen vorgeschlagen worden (LIKLIKER, 1959; SCHWARTZKOPFF, 1961).

Für die Annahme, daß die Tonunterscheidung nicht nach dem „Ortsprinzip“, sondern nur nach dem „Zeitprinzip“ erfolgt, spricht auch, daß eine räumliche Aufteilung der Antworten auf verschiedene Frequenzen im Fischgehirn nicht nachweisbar ist. Demzufolge sind die Frequenzgänge der Schwellenkurven in den verschiedenen akustisch aktivierbaren Bereichen sehr ähnlich (mit Ausnahme von Bereich „d“).

Obwohl sich Lagena und Sacculus in ihrem Bau unterscheiden, ergeben auch die Ableitungen von der dorsalen Wurzel des N. VIII, die Fasern von beiden Perzeptionsorganen führt, Schwellenkurven mit übereinstimmendem Frequenzgang. Ihr Optimum bei 700 und 800 Hz weicht allerdings vom Optimum (600 Hz) der für Medulla und Mittelhirn gefundenen Schwellenkurven etwas ab.

Weil eine genaue Bestimmung der Schwellenkurven oft nicht möglich war, stellen die hier mitgeteilten „elektrophysiologischen Schwellen“ noch nicht die „wahren Schwellen“ der Schleie dar. Der Frequenzgang wurde sicherlich richtig ermittelt, zumal Schwellenkurven von ähnlichem Verlauf aus Verhaltensversuchen bei anderen Fischen bekannt sind (TAVOLGA und WODINSKY, 1963). Die phasengebundene und reizsynchrone Beantwortung der Schallschwingungen ist den verschiedenen akustisch aktivierbaren Bereichen gemeinsam, wobei die Strenge der Bindung im Verlauf der aufsteigenden Erregung im allgemeinen nachläßt, obwohl auch im Mittelhirn streng phasengebundene (s. Abb. 8 A—D) Erregungen beobachtet wurden; andererseits wurden niemals Entladungen gefunden, die keine Beziehung zur Reizphase hatten.

Beim Ochsenfrosch (POTTER, 1965) und den untersuchten Säugetieren geht im Mittelhirn die Reizsynchronisation verloren und es wird dort ein anderes Entladungsmuster abgeleitet als im Hörnerven. Dagegen zeigen Ableitungen aus dem Gehirn der Schleie nur geringe Unterschiede zwischen dem Erregungsmuster von Hörnerv und Mittelhirn (z. B. einen stärkeren Erregungsabfall im Mittelhirn). Die Unterscheidung von Lautstärken wird bei höheren Wirbeltieren schon auf der unteren Etappe der Hörbahn vollzogen; bei der Schleie hingegen wurde in allen akustisch aktivierbaren Bereichen eine Abhängigkeit der Potentialhöhe von der Reizstärke gefunden, die allerdings im Mittelhirn geringer ist als in der Medulla.

Die Entladungsweisen von Innenohr und Seitenlinienorgan sind sehr ähnlich. Auch diese Tatsache weist auf die primitive Stufe des akustischen Systems der Fische hin.

Während also bei analogen Untersuchungen höherer Wirbeltiere die Vielfalt der Differenzierungsprozesse im Verlauf der Verarbeitung von akustischer Information hervortritt, sind die Reaktionen auf Sinusreize in allen akustisch aktivierbaren Bereichen des Schleiegehirns weitgehend uniform. So findet man auf der obersten Station der Hörbahn noch ein ähnliches Verhalten auf Tonreize, wie es schon am Hörnerven beobachtet wird, wenn auch Synchronisation, Phasenbindung und Intensitätsunterscheidung etwas schlechter geworden sind. Es wird weiteren Untersuchungen vorbehalten sein zu klären, auf welchen Etappen der Hörbahn eine Verarbeitung von akustischer Information stattfindet.

Literatur

- BURKHARDT, D.: Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane. *Ergebn. Biol.* **22**, 226—267 (1960).
 — Allgemeine Sinnesphysiologie und Elektrophysiologie der Rezeptoren. *Fortschr. Zool.* **13**, 146—189 (1961).
 DIJKGRAAF, S., u. F. J. VERHEIJEN: Neue Versuche über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze. *Z. vergl. Physiol.* **32**, 248—256 (1950).
 ENGER, P. S.: Single unit activity in the peripheral system of a teleost fish. *Acta physiol. scand.* **58**, Suppl. 210 1—48 (1963).
 FLOCK, A.: Electron microscopic and electrophysiological studies on the lateral line canal organ. *Acta oto-laryng. (Stockh.) Suppl.* **199**, 1—90 (1965).
 —, and J. WERSÄLL: A study of the orientation of the sensory hairs of the receptor cells in the lateral line organ of fish, with special reference to the function of the receptors. *J. Cell Biol.* **15**, 19—27 (1962).
 FURUKAWA, T.: Excitation and inhibition in the Mauthner cell. The US-Japan Scientific Cooperation Program, *Neurophysiol. Symp.* (1964).
 GALAMBOS, R.: Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. III. Response to pure tones. *J. Neurophysiol.* **15**, 381—400 (1952).
 HUBEL, D. H.: Tungsten microelectrode for recording from single units. *Sci.* **125**, 549—550 (1957).

- JIELOF, R., A. SPOOR, and H. L. DE VRIES: The microphonic activity of the lateral line. *J. Physiol. (Lond.)* **116**, 137—157 (1952).
- KAPPERS, A.: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man (1936); Nachdruck. New York: Hafner 1960.
- KATSUKI, Y.: Comparative neurophysiology of hearing. *Physiol. Rev.* **45**, 380—424 (1965).
- KUIPER, J. W.: The microphonic effect of the lateral line organ, 159 p. Groningen: Publ. Natuurk. Lab. 1956.
- LIKLIKER, J. C. R.: Three auditory theories; in: *Psychology: a study of science* (ed. KOCH), p. 41—144. New York: McGraw-Hill Book Co. 1959.
- LOWENSTEIN, O., M. P. OSBORNE, and J. WERSÄLL: Structure and innervation of the sensory epithelia of the labyrinth in the Thornback ray (*Raja clavata*). *Proc. roy. Soc. B* **160**, 1—12 (1964).
- MAYSER, P.: Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. *Z. wiss. Zool.* **36**, 259—364 (1882).
- PEARSON, A.: The acustico-lateral nervous system in fishes. *J. comp. Neurol.* **64**, 235—273 (1936).
- POGGENDORF, D.: Die absoluten Hörschwellen des Zwergwelses (*Amiurus nebulosus*) und Beiträge zur Physik des Weberschen Apparates der Ostariophysen. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 222—257 (1952).
- POTTEB, H. D.: Mesencephalic auditory region of the bullfrog. *J. Neurophysiol.* **28**, 1132—1154 (1965).
- Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. *J. Neurophysiol.* **28**, 1155—1184 (1965).
- SCHWARTZKOPFF, J.: Die Übertragung akustischer Information durch Nerventätigkeit nach dem Salvenprinzip; in: *Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen* (Hrsg. Nachrichtentechn. Ges. im VDE), S. 87—99. Stuttgart: S. Hirzel 1961.
- SUZUKI, N.: A contribution to the neurobiological study on the acustico-lateral area in the teleostean brain (*Mugil cephalus*). *J. med. Sci.* **11**, 1—9 (1962).
- TAKEUCHI, A.: Neuromuscular transmission of fish skeletal muscles investigated with intracellular microelectrode. *J. cell. comp. Physiol.* **54**, 211—220 (1959).
- TAVOLGA, W. N., and J. WODINSKY: Auditory capacities in fishes. Pure tone thresholds in nine species of marine teleosts. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York* **126**, Art. 2 (1963).
- WALLENBERG, A.: Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. *Anat. Anz.* **31**, 369—399 (1907).
- WEVER, E. G.: *Theory of hearing*; 484 p. New York and London: Wiley, Chapman & Hall 1949.
- WHITFIELD, I. C., and E. F. EVANS: Responses of auditory cortical neurons to stimuli of changing frequency. *J. Neurophysiol.* **28**, 655—672 (1965).
- WODINSKY, J., and W. N. TAVOLGA: Sound detection in teleost fishes. *Marine Bio-Acoust. Proc. Symp. Bimini, Bahamas* p. 269—280 (1964).
- WOHLFAHRT, TH. A.: Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze. *Z. vergl. Physiol.* **26**, 570—604 (1939).
- ZOTTERMAN, Y.: The microphonic effect of teleost labyrinths and its biological significance. *J. Physiol. (Lond.)* **102**, 313—318 (1943).

BERTA GRÖZINGER
7901 Ehrenstein b. Ulm
Lindenstraße 28