

Aus der Zoologischen Station Neapel und dem Institut
für vergleichende Physiologie Utrecht.

ÜBER DIE SCHALLWAHRNEHMUNG BEI MEERESFISCHEN.

Von

SVEN DIJKGRAAF.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. November 1951.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	104
Methodisches	105
Ergebnisse	109
1. Bestimmung der oberen Hörgrenze	199
2. Bestimmung der Hörschärfe	110
3. Die Fähigkeit der Frequenzunterscheidung	112
4. Der Sitz des Hörvermögens bei <i>Gobius niger</i>	113
5. Die Wahrnehmung von Klopfreizen	115
Besprechung der Ergebnisse	116
Zusammenfassung	120
Literatur	121

Einleitung.

Die Frage nach den Funktionen der einzelnen Labyrinthabschnitte bei Fischen schien durch die Untersuchungen von v. FRISCH und seiner Mitarbeiter in klarer Weise dahin gelöst, daß die *Pars superior* (Utriculus und Bogengänge) ausschließlich statisch-dynamischen Aufgaben dient, die *Pars inferior* (Sacculus und Lagena) dagegen der Schallwahrnehmung (v. FRISCH 1936). Dieses Ergebnis beruhte auf Versuchen an Ostariophysen, die im Zusammenhang mit dem Besitz der WEBERSchen Knöchel eine stark spezialisierte *Pars inferior* aufweisen. Ihr Hörvermögen ist ausgezeichnet entwickelt. In einer früheren Arbeit wurde die Frage geprüft, ob auch für die *nichtostariophysen* Fische (zu denen fast alle Meeresfische gehören) gilt, daß die *Pars inferior* und insbesondere der mächtige Sacculus ein Gehörorgan darstellt (DIJKGRAAF 1950). Ausschaltung der *Pars inferior* rief bei der Meergrundel (*Gobius*) eine merkbare Verschlechterung der Hörfähigkeit, jedoch keine eindeutigen Gleichgewichtsstörungen hervor. Das Ergebnis der Versuche wurde durch zwei Umstände eingeschränkt: 1. traten infolge der herrschenden hohen Außentemperatur sehr häufig Wundinfektionen auf; 2. standen als Tonquellen nur Stimmgabeln zur Verfügung. Da die Intensität der von den Stimmgabeln *im Wasser* erzeugten Töne schwer dosier-

bar ist (sie hängt z. B. weitgehend vom Druck beim Aufsetzen ab), konnte die Abnahme der Hörschärfe nach Labyrinthoperationen nicht genau bestimmt werden.

Bei einem neuerlichen Aufenthalt an der Zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1950 standen für die Tonerzeugung 2 Überlagerungstonsender zur Verfügung, welche eine genaue Dosierung der Schallstärke ermöglichten. Es konnte damit auch die Fähigkeit der Frequenzunterscheidung geprüft werden¹.

Methodisches.

Versuchsmaterial. Insgesamt wurden folgende Fische auf Schall dressiert: 22 Meergrundeln, nämlich 20 *Gobius niger* (9—12 cm lang) und 2 *Gobius cobitis*² (6—7 cm), 5 *Corvina nigra* (18—25 cm) und ein junger *Sargus annularis*³ (7 cm). Sämtliche Fische waren zuvor in Urethannarkose durch Entfernung der Augen geblendet. *Gobius* und *Corvina* vertragen die Operation auf einem Sitz; bei *Sargus* hingegen ist die Blendung in Etappen, im Laufe einiger Tage, vorzunehmen. Sofern nicht anders angegeben, handelte es sich immer um Futterdressuren (Sardinenfleisch) an einzeln gehaltenen Fischen.

An den Gobiiden wurden, ebenfalls in Urethannarkose, verschiedene Labyrinthoperationen durchgeführt und die Ausfallserscheinungen studiert. Die Tiere erwiesen sich gegen operative Eingriffe wiederum wenig empfindlich. Ein *Gobius* z. B. ging bereits 1 Std nach Totalexstirpation eines Labyrinthes wieder glatt ans Futter. Wundinfektion machte sich in störendem Ausmaß erst nach Anstieg der Zimmertemperatur auf 20° C bemerkbar.

Das Wasser der Versuchsbecken zirkulierte, oder es wurde täglich erneuert. Für die Gobiiden und *Sargus* dienten teils Metallrahmen-, teils Vollglasaquarien (Größe durchschnittlich 22 × 30 cm, Wassertiefe 18 cm). Für *Corvina* wurden die großen Becken in den Arbeitsräumen der Zoologischen Station benützt (Größe durchschnittlich 50 × 100 cm, Wassertiefe 45 cm). Als aus Mangel an kleinen Aquarien auch flache Becken herangezogen wurden, stellte sich heraus, daß Gobiiden bei einer Wassertiefe von weniger als etwa 10 cm unruhig werden und zu entspringen suchen. Zur Gewährleistung guter Dressurfähigkeit ist eine größere Tiefe erforderlich. Sie variierte in den vorliegenden Versuchen von 12—24 cm, je nach Größe der Becken.

Schalldressur. Zur Tonerzeugung dienten 2 Philips-Tongeneratoren (Überlagerungstonsender, Type GM 2307). Die GM 2307 gestattet eine kontinuierliche Regulierung der Intensität und der Frequenz innerhalb des Tonbereiches von etwa 30 bis zu 16000 Hz. Als Schallsender diente ein ins Wasser gehängtes, wasserdicht

¹ Der Aufenthalt in Neapel wurde mir in dankenswerter Weise ermöglicht durch Gewährung eines Reisestipendiums seitens der „Niederländischen Organisation für reinwissenschaftliche Forschung (Z.W.O.)“. Auch der Leitung der Zoologischen Station sei für ihr Entgegenkommen bestens gedankt.

² Dr. F. P. KOUMANS vom Naturhistorischen Museum in Leiden war so freundlich, die schwierige Bestimmung der Gobiiden für mich durchzuführen. Die beiden Arten verhielten sich gleich. Es stellte sich heraus, daß auch die in meiner früheren Arbeit verwendeten Meergrundeln wahrscheinlich der Art *Gobius niger* angehörten. Die Bezeichnung *G. paganelus* (entsprechend der Angabe des zuständigen Assistenten der Zoologischen Station) wäre dann nicht zutreffend gewesen.

³ Nach Angabe von Dr. G. BACCI (Neapel).

verkleidetes Vierpol-Telephon („Autophon“)¹. Es hatte 5 cm Durchmesser und wurde so tief ins Wasser gehängt, daß sich der Mittelpunkt etwa 7 cm unterhalb der Oberfläche befand (Abb. 1). Das Telephon gab auch niederfrequente Töne noch in erheblicher Stärke wieder. Die Töne waren bei den verwendeten Intensitäten praktisch obertonfrei².

Die zur Dressur dargebotenen Tonsignale wurden mit einem parallel geschalteten Kopfhörer regelmäßig mitgehört. Sie wurden außerdem zwischendurch mit Hilfe eines ins Versuchsaquarium gehängten empfindlichen Hydrophons (um-

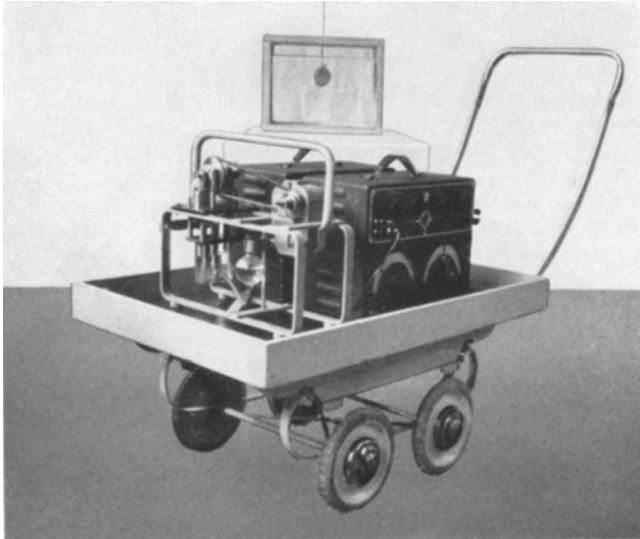


Abb. 1. Transportwagen mit den beiden Tongeneratoren und dem automatisch tätigen Schaltapparat (links unten Kohlestifte). Im Hintergrund Aquarium mit eingehängtem Unterwassertelephon.

gebauter Hörapparat) kontrolliert, sowie durch direktes Abhören der Beckenwände mit dem freien Ohr. Auf diese Weise wurden für die Vollglasbecken auch die Frequenzen bestimmt, bei denen starke Resonanz auftrat (die Metallrahmenaquarien waren in dieser Beziehung günstiger). Derartige Frequenzen wurden bei der Dressur nach Möglichkeit vermieden. Eine andere Schwierigkeit bei Hörschwellenprüfungen bleibt, daß die Lautstärke durch Reflexion an den Beckenwänden im Innern des Aquariums örtlich stark verschieden sein kann, so daß man nie genau weiß, auf welche Intensität zuerst angesprochen wurde³. Es zeigte sich aber, daß dennoch brauchbare Ergebnisse erzielt werden können.

Um für die Hörschwellenbestimmungen einen Vergleichsmaßstab zu bekommen, wurde mit derselben Tonapparatur die menschliche Hörschwelle bestimmt, bei

¹ Das Telephon wurde mir von Prof. Dr. W. FURRER (Laboratorium der P.T.T. in Bern) freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

² Dies wurde im Physiologischen Institut der Universität Groningen festgestellt, unter Benützung des „wave analyser“ und der zugehörigen Apparatur von Drs. J.W. VAN DEN BERG, dem auch für seine Hilfe bestens gedankt sei.

³ Fixierung an einem Ort innerhalb des Aquariums durch Einsperren in einem engen Käfig hätte sich *Gobius* nicht gefallen lassen.

direktem Abhören der Beckenwand. Nach Abschluß der Versuche wurden mit einem Philips-Wechselspannungs-Voltmeter (GM 4132) die Ausgangsspannungen des Tongenerators für sämtliche eruierten Schwellenwerte genau bestimmt. Aus dem Spannungsunterschied wurde dann der Schwellenunterschied in db¹ berechnet. Es wurde ferner für die verschiedenen verwendeten Frequenzen und Intensitäten die maximale Entfernung bestimmt, in der die Schwingungen des Telephons im Wasser mit dem Fingerballen gespürt werden konnten (Fühlschwelle des Vibrations-sinnes).

Die beiden Tongeneratoren und der automatisch tätige Schaltapparat (s. unten) waren auf einem fahrbaren Gestell mit Gummireifen (umgebauter Kinderwagen) untergebracht, um die teils weit auseinanderliegenden Aquarien ohne merkliche Erschütterung des Bodens mit der schweren Apparatur erreichen zu können (Abb. 1). Nach dem vorsichtigen Einhängen des Telephons in ein Versuchsbecken wurde 5—10 min gewartet, um Dressur auf das Einhängen als solches zu vermeiden. Mit jedem Tier wurde dann eine Reihe von Dressurfütterungen durchgeführt, mit Pausen von 3—10 (oder mehr) min, und zwar so lange, bis der Appetit nachließ. Jede Schwellenbestimmung erforderte 20—70 Einzelversuche. Insgesamt wurden mehr als 5000 Versuche vorgenommen.

Tondarbietung. Für die einfache Tondressur genügte ein Tongenerator (Abb. 2: T.G. I). Der Dressurton wurde in Form einer Serie gleichartiger Tonstöße, also rhythmisch unterbrochen, dargeboten. Dauer des Einzeltonstoßes: etwa $\frac{1}{2}$ sec; Frequenz der Tonstöße: 38/min. Die Unterbrechung erfolgte während der ersten Versuchszeit mechanisch. Ein Exzenter, angetrieben von einem Grammophonmotor (Abb. 2: G.M.), drückte einen Kohlestift periodisch senkrecht abwärts, so daß dessen Spitze in konzentrierte Kochsalzlösung tauchte. Eine Spiralfeder hob den Stift wieder in die Höhe (Abb. 2, rechts oben). Solange der Kohlestift sich in Kontakt mit der Salzlösung befand war der Stromkreis zum Telephon geschlossen und erklang der Dressurton. Gegenüber Metallkontakten hat diese Verbindung den Vorteil, daß die bei Tondressuren so störenden Klickgeräusche zu Anfang (und Ende) der Tonstöße nahezu vermieden werden können.

Die Einschaltung des rhythmisch unterbrochenen Dressurtones erfolgte bei andauernd laufendem Motor mit der Hand durch Betätigung eines Schalters (Abb. 2: S.S.) in der Zeit, während der Kohlestift sich außerhalb der Salzlösung befand (nur der rechte Kohlestift der Abb. 2 lieferte bei diesen Versuchen Töne; die Leitung zum linken war unterbrochen, ebenso wie die zum 2. Tongenerator).

Bei der Andressur wurde beim 4.—5. Tonstoß gefüttert. Nach erfolgter Dressur reagierten die meisten Fische beim 1.—3. Tonstoß; wenn bis zum 10. Tonstoß keine Reaktion eingetreten war, wurde die Darbietung des Dressurtones beendet und die Antwort als negativ bewertet.

Im Laufe der Versuche entstand der Verdacht, daß bei Verwendung großer Lautstärken doch Klickgeräusche oder andere Nebenreize das Verhalten beeinflussten. Deshalb wurden alle Ergebnisse nochmals in der Weise überprüft, daß die Tonstöße unter Ausschaltung des automatisch betriebenen Kohlestiftschalters mit der Hand erzeugt wurden, nämlich durch schnelles Hochdrehen der Ausgangsspannung am Tongenerator von 0 auf den gewünschten Wert². Der Beginn der Tonstöße war bei dieser manuellen Erzeugung weniger abrupt; Klickgeräusche waren aber so mit Sicherheit vermieden. Die Rhythmik der Tonstöße entsprach etwa derjenigen bei automatischer Tonstoßerzeugung.

¹ Das Dezibel (db, Maßeinheit für Lautstärkenunterschiede) entspricht etwa dem deutschen Phon.

² Hierbei leistete mir meine Frau willkommene Hilfe.

Frequenzunterscheidung. Zur Prüfung dieser Fähigkeit waren beide Tongeneratoren erforderlich. Die Schaltung ergibt sich aus Abb. 2. Das der Dressur zugrunde liegende Prinzip wurde bereits an anderer Stelle geschildert (DIJKGRAAF und VERHELJEN 1950): Es wird zunächst während längerer Zeit (z. B. 5—10 min) unausgesetzt ein intermittierender Ton geboten, ohne Fütterung oder Bestrafung, an den sich der Fisch gewöhnt („Neutralton“). Im gewünschten Augenblick — und immer in der Pause zwischen 2 Tonstößen — wird dann dieses Signal insofern geändert, daß jeder 2. Tonstoß durch einen gleich langen und gleich lauten, jedoch

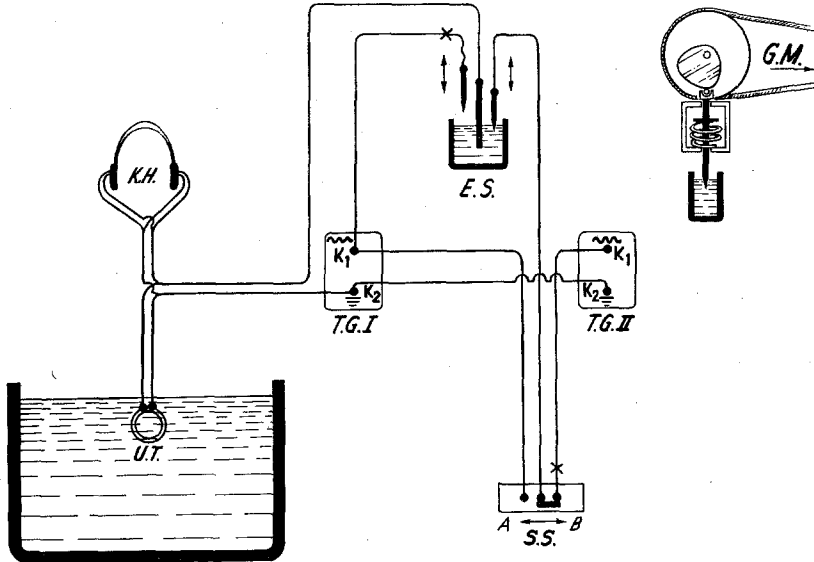


Abb. 2. Automatische Tonstoßerzeugung. Schaltungsschema für Frequenzunterscheidungsversuche. Für die einfache Tondressur waren die Leitungen bei \times unterbrochen. U.T. Unterwassertelephon im Versuchsaquarium; K.H. Kopfhörer; T.G. I, T.G. II Tongeneratoren; K₁, K₂ Anschlußklemmen; S.S. Handschalter; E.S. automatisch betriebener Kohlestiftschalter (Salzlösung). Rechts oben: Antrieb eines Kohlestiftes mittels Exzenters durch Grammophonmotor (G.M.).

etwas höheren Tonstoß ersetzt wird, ohne jede Änderung in der Rhythmik der Tonstöße. Der höhere Ton fungiert nun als Dressurton und wird mit Fütterung kombiniert, wie oben beschrieben.

Zur Erzeugung des Neutraltones müßte der Handschalter S.S. der Abb. 2 nach links (in Stellung A) verschoben sein. Es geben dann beide abwechselnd eintauchenden Kohlestifte (in E.S.) den Ton des Generators T.G. I. Die Frequenz der Tonstöße ist daher beim Neutralton doppelt so groß wie bei der oben geschilderten einfachen Tondressur und beträgt 76/min. Zur Einschaltung des Dressurtones braucht bloß Schalter S.S. im geeigneten Augenblick nach rechts (in Stellung B) verschoben zu werden: der linke Kohlestift gibt dann unverändert den Ton des Generators T.G. I, der rechte jedoch den Ton des Generators T.G. II.

Daß tatsächlich auf den Tonhöhenunterschied und nicht auf Intensitätsdifferenzen oder andere Nebenreize reagiert wurde, ließ sich in folgender Weise feststellen¹. Vor Versuchsbeginn wurde erst die Tonhöhe, dann die Lautstärke des

¹ Die oben erwähnten Klickgeräusche konnten bei diesen Versuchen nicht stören. Erstens wurde bloß mit mäßiger Lautstärke gearbeitet; zweitens wären die gleichen Klickgeräusche ja auch im Neutralton enthalten gewesen.

T.G. II-Tones nach dem Gehör (Kopfhörer) dem *T.G. I*-Ton so genau als möglich angeglichen. Danach wurde die Frequenz des *T.G. II*-Tones um den gewünschten Betrag erhöht, das Unterwassertelephon eingeschaltet und der Versuch angesetzt. Wenn nun der Fisch hierauf positiv reagiert hatte, wurde zur Kontrolle die Frequenz des *T.G. II*-Tones wiederum der des *T.G. I*-Tones genau angeglichen (unter zeitweiliger Abschaltung des Unterwassertelephons) und dann der Versuch wiederholt: es erfolgte jetzt *keine* Reaktion. Damit war sichergestellt, daß die Manipulation des Umschaltens (Einschalten des Dressurtones) an sich nicht bemerkt wurde, und wahrscheinlich gemacht, daß die Reaktion nicht auf Intensitätsdifferenz beruhte (es handelte sich bei den Schwellenbestimmungen ja um relativ geringe Frequenzunterschiede). Um auch letzteres sicherzustellen, wurden weitere Kontrollversuche vorgenommen, bei denen der *T.G. II*-Ton zwar dieselbe Frequenz wie der *T.G. I*-Ton besaß, jedoch eine merklich abweichende Intensität. Auch in diesen Fällen durfte nicht reagiert werden.

Ergebnisse.

1. Bestimmung der oberen Hörgrenze.

Gobius-Arten. In einer früheren Arbeit wurde die obere Hörgrenze für Stimmgabeltöne bei 600—800 Hz gefunden. Die Versuche mit dem Unterwassertelephon führten zum gleichen Ergebnis: Frequenzen bis zu 600 Hz wurden regelmäßig beantwortet; ein Ton von 800 Hz jedoch nur mehr schwach und bei sehr erheblicher Lautstärke.

In den ersten Versuchen wurden auch höhere Frequenzen noch dressurgemäß beantwortet, wenn die Intensität der Töne (Ausgangsspannung des Tongenerators) auf das Maximum gesteigert wurde. Töne von 1600, 2000 und sogar 3000 Hz erwiesen sich als wirksam. Es regte sich der Verdacht, daß hier Dressur auf irgendwelche Nebenreize im Spiele war, besonders, als auch ein völlig labyrinthloses Tier noch auf Töne von 600 Hz ansprach. Vielleicht waren Klickgeräusche beim Einsetzen der Tonstöße (Eintauchen des Kohlestiftes) im Spiel; vielleicht war auch der relativ abrupte Beginn der Tonstöße als solcher für das Ergebnis verantwortlich. Kontrollversuche mit manueller Tonstoßerzeugung (s. oben) ergaben jedenfalls eine viel tiefere Hörgrenze, trotz Anwendung der gleichen maximalen Lautstärke. Die eingangs erwähnten Ergebnisse beziehen sich daher ausschließlich auf diese zuletzt genannten Methode.

Corvina nigra. Die obere Hörgrenze wurde, wie bei *Gobius*, mit der manuellen Tonerzeugung bestimmt. Sie liegt etwas höher, nämlich bei etwa 1000 Hz. Die Bestimmung wurde durch die unerwartet schlechte Dressurfähigkeit der zur Verfügung stehenden Corvinen erschwert.

Im Gegensatz zu dem früher mit Stimmgabeln geprüften Exemplar (DLJKGRAAF 1950) zeigten sich die Tiere launisch und schreckhaft. Sie gingen durchweg schlecht ans Futter und reagierten unregelmäßig. Eine probeweise versuchte Schreckdressur brachte kein besseres Ergebnis. Schon die Darbietung der Töne an sich schien die Tiere in Angst zu versetzen. So wurde mehrmals beobachtet, daß eine *Corvina* das Futter verweigerte, solange das Dressursignal erklang (z. B. Tonstöße von 500 Hz), während sie es nach Beendigung der Tondarbietung prompt annahm. Es sei in diesem Zusammenhang an die fluchtauslösende Wirkung der von den Corvinen selbst erzeugten Klopflaute erinnert (DLJKGRAAF 1947).

Bei automatischer Tonstoßerzeugung und großer Schallstärke waren wiederum auch höhere Frequenzen wirksam (bis zu 4000 Hz). Diese hochfrequenten Tonstöße wurden aber erst beantwortet, wenn sich der Fisch beim Herumschwimmen

dem Telephon bis auf kurze Entfernung (15—20 cm) genähert hatte, und die Reaktion bestand meist aus einer *zum Telephon gerichteten* Wendung. Es handelte sich also hier wahrscheinlich um Reizung des Tastsinnes bzw. der sehr empfindlichen Seitenorgane (vgl. DIJKGRAAF 1934).

Sargus annularis. Die Hörgrenze der Ringelbrasse, in derselben Weise bestimmt wie bei *Gobius*, liegt wieder etwas höher als bei *Corvina*, nämlich bei etwa 1250 Hz.

Höhere Frequenzen konnten zunächst nicht geprüft werden, da das Lampengeräusch des Tongenerators bei der erforderlichen großen Lautstärke vom feinhörigen Versuchstier schon an sich mit der Dressurreaktion beantwortet wurde. Die starke Zunahme der Intensitätsschwelle ließ aber vermuten, daß die Hörgrenze nicht weit oberhalb 1200 Hz liegen würde. Und das bestätigte sich auch später, als das Tier im Laufe weiterer Dressurversuche gelernt hatte, das Lampengeräusch nicht zu beachten. Trotz maximaler Lautstärke wurde auf 1200 Hz noch gut, auf 1300 Hz aber nicht mehr reagiert.

2. Bestimmung der Hörschärfe.

Gobius-Arten. Es wurde an je 4—5 Meergrundeln die Intensitätsschwelle für Töne von 100, 200, 400, 600 und 800 Hz bestimmt, bei manueller Tonstoßerzeugung. Gemessen an der Ausgangsspannung des Tongenerators liegt die Schwelle für Töne von 100, 200 und 400 Hz ungefähr in gleicher Höhe, um von da ab mit zunehmender Frequenz steil anzusteigen (Abb. 3). Verglichen mit der menschlichen Hörschwelle ergibt sich, daß die Hörschärfe von *Gobius* bei 100 Hz etwa der menschlichen entspricht. Bei 200 Hz liegt die Schwelle für *Gobius* rund 10 db oberhalb der des Menschen, bei 400 Hz rund 20 db, bei 600—800 Hz rund 40—50 db (Abb. 4). Beim ansteigenden Verlauf der Schwellenkurve für *Gobius* ist jedoch zu bedenken, daß die menschliche Hörschwelle im Bereich von 100—800 Hz ziemlich stark absinkt, besonders bei den niederen Frequenzen (insgesamt über etwa 30 db). Würde man dieses Absinken in der graphischen Darstellung ausgleichen, dann verlief die Schwellenkurve für *Gobius* von 100—400 Hz wiederum angenähert waagrecht, um von da bis an die obere Hörgrenze bei 800 Hz anzusteigen.

Die bei automatischer Tonstoßerzeugung erhaltene Schwellenkurve zeigt bis zur Frequenz 600 Hz den gleichen Verlauf, darüber jedoch bis zu 3000 Hz eher ein leichtes *Absinken* der Schwelle (um 10—15 db). Diese Tatsache spricht dafür, daß es sich bei den Reaktionen im höheren Frequenzbereich tatsächlich um die Wirkung mehr oder weniger frequenzunabhängiger Nebenreize, also z. B. von Klickgeräuschen, handelte.

Corvina nigra. Aus dem bereits erwähnten Grund (schlechte Dressierbarkeit) konnte die Hörschwelle nur angenähert bestimmt werden. Sie liegt im Frequenzbereich 400—800 Hz um weniger als 20—30 db oberhalb der des Menschen, bei 1000 Hz etwa 35—40 db.

Die erwähnten Werte gelten sowohl für manuelle wie für automatische Tonstoßerzeugung. Oberhalb 1000 Hz wurde nur bei letzterem Vorgehen reagiert, bei Lautstärken von 35—40 db oberhalb der menschlichen Schwelle.

Sargus annularis. Die Hörschwelle wurde in diesem Falle ausschließlich bei manueller Tonstoßerzeugung bestimmt. Es setzt bei 800 Hz ein deutlicher Schwellenanstieg ein (Abb. 5). Im Bereich von 400 bis

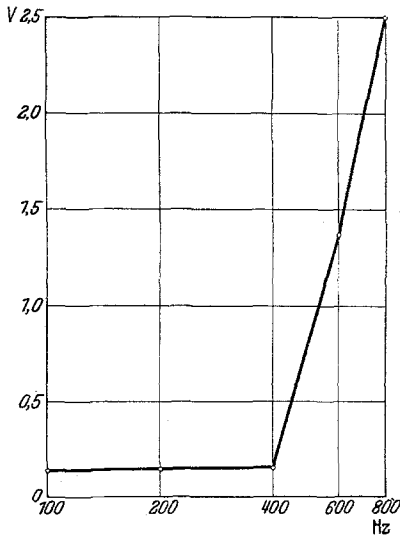


Abb. 3. Hörschwelle von *Gobius niger*, gemessen an der Ausgangsspannung des Tongenerators. Waagrecht: Tonfrequenz (logarithmisch).

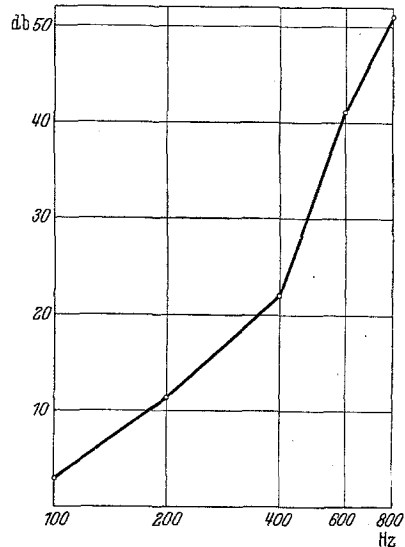


Abb. 4. Hörschwelle von *Gobius niger* in db oberhalb der menschlichen Schwelle. Waagrecht: Tonfrequenz (logarithmisch).

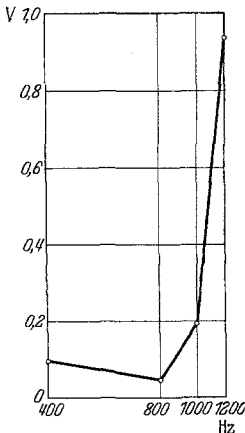


Abb. 5. Hörschwelle von *Sargus annularis*, gemessen an der Ausgangsspannung des Tongenerators. Waagrecht: Tonfrequenz (logarithmisch).

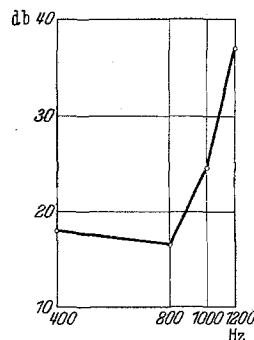


Abb. 6. Hörschwelle von *Sargus annularis* in db oberhalb der menschlichen Schwelle. Waagrecht: Tonfrequenz (logarithmisch).

800 Hz lag die Hörschwelle 15—20 db oberhalb der menschlichen, bei 1000 Hz 25 db, bei 1200 Hz fast 40 db (Abb. 6). Im Vergleich mit *Gobius* fällt besonders die große Hörschärfe im Bereich um 800 Hz auf.

3. Die Fähigkeit der Frequenzunterscheidung.

Gobius niger. An 2 Exemplaren wurde nach der eingangs geschilderten Dressurmethode (S. 108) die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhe geprüft. Der „Neutralton“ hatte eine Frequenz von 150 Hz, der Dressurton wurde zunächst eine Quarte ($2^{1/2}$ Töne) höher gewählt. Nach gelungener Dressur (5—10 Fütterungen) wurde die Höhe des Dressurtones allmählich verringert. Durch geeignete Kontrollversuche wurde in allen Fällen sichergestellt, daß tatsächlich Tonhöhenunterschiede und nicht etwa Intensitätsdifferenzen die Reaktionen bedingten. Die Stärke des Neutraltones lag etwa 10 db oberhalb der Hörschwelle.

Das erste Tier hatte auf ein Intervall von $1\frac{1}{4}$ Ton (15% Frequenzunterschied) noch deutlich positiv reagiert, als es durch Entspringen aus seinem Becken verlorenging.

Das zweite Exemplar reagierte bis herab zum Intervall eines Ganztones noch deutlich und regelmäßig positiv. Auch $\frac{3}{4}$ Ton wurde manchmal noch unverkennbar beantwortet, ein nur wenig kleineres Intervall dagegen löste gar keine Reaktionen mehr aus. Die Schwelle scheint also in diesem Tonbereich bei etwa $\frac{3}{4}$ Ton (9% Frequenzunterschied) zu liegen.

Mit dem gleichen Tier wurde eine weitere, entsprechende Dressurreihe vorgenommen, wobei von einem Neutralton der Frequenz 300 Hz ausgegangen wurde. Die Schwelle schien diesmal schon bei einem Ganzton (12%) erreicht zu sein.

Corvina nigra. Auch von dieser Art wurden 2 Exemplare dressiert. Der Neutralton von 385 Hz war deutlich überschwellig, wie aus den lebhaften Reaktionen beim Ansetzen des Tones hervorging.

Daß die Tiere — auch *Gobius* — hierauf jedesmal reagierten, ist nicht verwunderlich. Denn der Beginn des Neutraltones muß ja für den Fisch viel Ähnlichkeit mit dem Beginn des Dressurtones haben. Aus dem gleichen Grund ist es verständlich, daß auch bloße Halbierung des Neutraltonrhythmus in der Regel mit der Futterreaktion beantwortet wurde. Auch beim Dressurton ist ja die Zahl der (wirksamen) Tonstöße je Sekunde nur halb so groß wie beim Neutralton.

Das eine Exemplar beantwortete einwandfrei Intervalle bis zu einem Ganzton (12%), mußte aber dann wegen anhaltender Futterverweigerung ausgeschieden werden. Beim 2. Tier lag die Schwelle bei $\frac{3}{4}$ Ton (9%). Ein Halbton (6%) wurde nicht mehr erkannt. — Aus Mangel an Zeit konnte die Schwelle in anderen Tonbereichen nicht mehr bestimmt werden.

Sargus annularis. Das lernfreudige Fischchen reagierte bereits ab der 4. Fütterung auf ein Intervall von $1-1\frac{1}{2}$ Ton. Die Intensität des Neutraltones lag 10—15 db oberhalb der Hörschwelle. Infolge der klaren Reaktionsweise konnte die Unterschiedsschwelle in verschiedenen Frequenzbereichen genau bestimmt werden. Sie betrug bei 150 Hz als

Neutralton weniger als $\frac{3}{4}$ Ton ($< 9\%$); bei 300 Hz etwa $1\frac{1}{4}$ Ton (15%), bei 450 Hz ebenfalls $1\frac{1}{4}$ Ton. Bei 600 Hz hingegen ließ sich bis zu einer Quarte ($2\frac{1}{2}$ Ton) keine Reaktion erzielen, obwohl die entsprechenden Töne für das Tier durchaus noch gut hörbar waren¹. Wenn der Dressurton dagegen eine Quarte tiefer als 600 Hz gewählt wurde, reagierte der Fisch sofort. Sofern also oberhalb 600 Hz noch Frequenzunterscheidung möglich wäre, müßte die Schwelle mehr als eine Quarte ($> 33\%$) betragen haben. Versuche an weiteren Exemplaren müssen lehren, ob es sich bei diesem negativen Ergebnis um einen allgemein gültigen Befund gehandelt hat oder um eine individuelle Besonderheit.

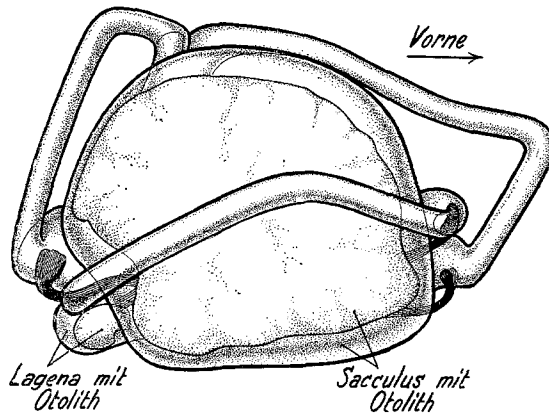


Abb. 7. Rechtes Labyrinth von *Gobius niger*. Nach RETZIUS.

4. Der Sitz des Hörvermögens bei *Gobius niger*.

Wie bei den früheren Stimmgabelversuchen wurde bei einer Anzahl schalldressierter Meergrundeln die Pars inferior des Labyrinthes (Abb. 7) zuerst an der einen, dann auch an der zweiten Seite operativ entfernt. Um jede Regenerationsmöglichkeit auszuschalten, wurde diesmal das Sinnesepithel des Sacculus nicht nur vom Nerven abgetrennt, sondern ebenfalls restlos entfernt — ein Eingriff, der einige Übung und viel Vorsicht verlangt, um nicht Teile der Pars superior in Mitleidenschaft zu ziehen. Die Prüfung der Hörfähigkeit wurde an 5 beiderseits mit Erfolg operierten Tieren durchgeführt. Außerdem wurde bei 3 weiteren Exemplaren das gesamte Labyrinth erst an der einen, dann auch an der anderen Seite restlos entfernt.

Ausgeprägte Gleichgewichtsstörungen traten nach der Pars inferior-Operation wiederum nicht auf. Dem früher Beobachteten wären nur folgende Einzelheiten hinzuzufügen. Ein Tier vollführte bei ruhigem, freiem Schwimmen einmal einen

¹ Eben deshalb — nämlich um gute Hörbarkeit zu gewährleisten und nicht in den Bereich abnehmender Hörschärfe zu geraten — wurde kein größeres Intervall geprüft.

Purzelbaum *hinten*über; erst nach Erreichung der Rückenlage drehte sich der Fisch durch eine schnelle Wendung um die Längsachse wieder in die Normallage zurück.

Es erscheint ferner zweifelhaft, ob der vorübergehende Auftrieb, welcher sich 1—2 Tage nach Operation der 2. Seite einzustellen pflegt, wirklich auf einer Störung der Schwimm- und Orientierungsfähigkeit zurückzuführen ist. Letztere Fähigkeit war in der Regel nicht nennenswert gestört; die Fische bemerkten vielmehr ihren Auftrieb deutlich und waren dauernd bemüht, sich mit den saugnapfförmigen Bauchflossen am Boden zu halten, was allerdings an der glatten Glasfläche nur mangelhaft gelang. Umgekehrt zeigte keine von den ein- oder beiderseits *total* labyrinthlosen Meergrundeln Auftrieb, obwohl diese Tiere zum Teil sichtlich in ihrer Schwimm- und Orientierungsfähigkeit gestört waren. Eine plausible Erklärung der Erscheinung steht also noch aus.

Tabelle 1. *Abnahme der Hörschärfe bei Gobius niger nach beidseitiger Entfernung der Pars inferior bzw. des gesamten Labyrinthes.*

Tonhöhe (Hz)	Schwellenzunahme (db)	
	nach Entfernung der Pars inferior	nach Entfernung des gesamten Labyrinthes
100	< 9	9
200	6	10
400	18	—
600	—	—

Schließlich ließen Beobachtungen an einseitig *total*labyrinthlosen Meergrundeln Zweifel aufkommen an der Verlässlichkeit der früher zur Prüfung von Gleichgewichtsstörungen angewandten Methode (Beobachtung des frei zu Boden Schwimmens von nahe der Wasseroberfläche losgelassenen geblendeten Fischen). Denn von den einseitig labyrinthlosen blinden Meergrundeln waren einzelne schon kurz nach der Operation (z. B. nach 20 Std) überraschend gut imstande, streckenweise frei herumzuschwimmen, und zwar ohne die bekannten spiralförmigen Rollungen oder starke Asymmetrie des Bewegungen.

Der Gegensatz mit dem Verhalten anderer Fische (etwa der Elritze) war auffallend, obwohl natürlich auch manche Meergrundeln spiralförmig rollten. Der Funktionsausgleich für das ausgeschaltete Labyrinth kann jedenfalls bei *Gobius* sehr rasch erfolgen, und um so eher könnten also leichte Ausfallserscheinungen nach *partieller* Labyrinthausschaltung kompensiert werden und der Beobachtung entgehen. Auch beiderseits labyrinthlose Meergrundeln schwimmen in der Regel ziemlich sicher, wenigstens in Kontakt mit dem Boden. Die große Bedeutung taktile Reize für die Orientierung bei diesen Bodenfischen tritt hier klar zutage; sie bedingt schon ihrerseits ein Zurücktreten des Labyrinthinflusses bei der Lenkung der Fortbewegung.

Auf die Hörfähigkeit (obere Hörgrenze, Hörschärfe) hat die *einseitige* Entfernung der Pars inferior oder des gesamten Labyrinthes *keinen* merklichen Einfluß. Nach Operation der 2. Seite hingegen ist die Hörschärfe verringert und (infolgedessen?) die obere Hörgrenze herabgesetzt. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1 zusammengefaßt.

Wie man sieht, ist nach Entfernung der Pars inferior die Schwelle für 100 und 200 Hz nur wenig erhöht, für 400 Hz um etwa 18 db. Auf Töne von 600 Hz wurde überhaupt nicht mehr angesprochen (geprüft bis zur maximalen Lautstärke = etwa 12 db oberhalb der Schwelle des intakten Tieres für 600 Hz, oder 53 db oberhalb der menschlichen Schwelle). Nach Entfernung des gesamten Labyrinthes war die Er-

hörung bei 100 und 200 Hz etwas ausgeprägter (9—10 db), während schon auf 400 Hz nicht mehr reagiert wurde (geprüft bis zur maximalen Lautstärke = etwa 32 db oberhalb der Schwelle des intakten Tieres für 400 Hz oder 50 db oberhalb der menschlichen Schwelle). Man kann darin einen Hinweis auf Mitbeteiligung der Pars *superior* an der Schallwahrnehmung erblicken. Die Unterschiede sind aber zu gering und das Material ist zu wenig zahlreich, um zu entscheiden, ob eine solche Beteiligung tatsächlich vorliegt.

Ähnliche Ergebnisse lieferten Schwellenbestimmungen mit automatischer Tonstoßerzeugung. Nur wurden unter diesen Umständen von den operierten Tieren auch noch die Frequenzen 600 und (nur von Pars *inferior*-operierten) 800 Hz beantwortet. Die Schwellensteigerung gegenüber nichtoperierten Tieren bei gleichartiger Reizung war gering (< 10 db).

5. Die Wahrnehmung von Klopfreizen.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß Fische auf eine stoßweise Erschütterung ihres Behälters häufig durch einen schreckhaften Satz anzusprechen. Ein Stoß mit dem gestreckten Mittelfinger ans Glas löst in nahezu jedem Becken mit Fischen bei einigen Exemplaren diese Reaktion aus. Wir konnten das bei Angehörigen der verschiedensten Fischgruppen beobachten (Ostariophysen sowie andere Physostomen, zahlreiche Physoclisten, aber auch Haie und Rochen). Es handelt sich physikalisch um eine stark gedämpfte Schwingung. Aus der Reaktionsweise der Fische bekommt man den Eindruck, als würde schon die erste, kräftigste Druckwelle die Reaktion auslösen.

Man kann die Schwelle für diesen Reflex durch Strychnin stark herabsetzen. Bringt man einen *Gobius* in Seewasser, welches je Liter etwa 0,25 g Strychninsulfat enthält, so beginnt das Tier schon nach wenigen Minuten auf leichte Stoßreize anzusprechen. Klopft man z. B. mit dem Finger auf den Tisch, worauf das Aquarium steht, dann zuckt der Fisch prompt zusammen. Nach 15—20 min wird er in reines Seewasser übertragen und zeigt sich nun stundenlang überempfindlich für leichte Klopfreize. An den Zuckungen können sich die Kiefer, die Kiemendeckel, sämtliche Flossen sowie die Rumpfmuskeln beteiligen. Manche Tiere zeigen auch ohne äußere Reizung gelegentlich Zuckungen. Die meisten Fische erholen sich im Laufe von 1—2 Tagen wieder von dieser Behandlung.

Im Stadium erhöhter Erregbarkeit läßt sich feststellen, daß die Reaktionsstärke von der Intensität des Klopfreizes abhängig ist. Ferner, daß die Erregbarkeit unmittelbar nach einer Reizung vorübergehend ansteigt, so daß ein zweiter Reiz eine stärkere Zuckung auslöst als der erste. In einem Fall reagierte das betreffende Tier bei schwachen (unterschwelligem), im Tempo von 5 sec rhythmisch wiederholten Klopfreizen regelmäßig erst beim 3.—4. Klopfreiz. Umgekehrt ergab sich bei zu häufig wiederholter kräftiger Reizung Ausbleiben von Reaktionen.

Es drängte sich die Frage auf nach dem perzipierenden Sinnesorgan. Schon früher wurde geschlossen, daß das Labyrinth zur Auslösung dieser Reflexe nicht erforderlich ist (DIJKGRAAF 1950). Das konnte an einem beiderseits labyrinthlosen Strychnintier bestätigt werden; nur die Empfindlichkeit schien etwas herabgesetzt.

Bei Tieren mit vorher durchtrenntem Rückenmark zucken ausschließlich die noch mit dem Gehirn in Verbindung stehenden Teile, während die isolierten Rumpfabschnitte und Flossen auf leichte *Berührungsreize* noch deutlich reflektorisch ansprechen. Auch nach Durchtrennung des Gehirns unmittelbar hinter dem Vagusaustritt zucken Kiefer und Kiemendeckel noch in alter Stärke, während der gesamte Rest des Fisches unbeweglich bleibt. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß die Reaktionen auf Klopfreize wahrscheinlich durch Reizung des Tastsinnes der Kopfhaut oder der Seitenorgane ausgelöst werden.

Zur restlosen Ausschaltung des Tastsinnes der Kopfhaut ist keine brauchbare Methode bekannt. Die Wirkung von Kokainbepinselung bleibt nicht auf den Tastsinn beschränkt (vgl. DIJKGRAAF 1934). Nervendurchschneidung impliziert die Lähmung wichtiger Muskeln.

Ausschaltung der Seitenorgane — zusätzlich zum Labyrinth — ist technisch leicht durchzuführen: es brauchen nur die bereits freiliegenden Seitenlinien-Nervenzwurzeln des Facialis und Vagus nahe dem Gehirn durchtrennt zu werden. Es ergab sich aber, daß die Meergrundeln diese Operation nicht oder nur kurze Zeit überstanden. Das lag nicht an dem (relativ leichten) Eingriff als solchen, denn *einseitige* Nervendurchtrennung wurde ausnahmslos überstanden. Fatal war immer erst die Durchschneidung an der 2. Seite, also die *vollständige* Ausschaltung des acustico-lateralen Systems. Vielleicht ist es der zu abrupte Ausfall der gesamten „spontanen Aktivität“ dieses Sinnessystems, welcher den Tod herbeiführt¹. Ob die Seitenorgane an der Wahrnehmung der Klopfreize beteiligt waren, blieb also unentschieden. Es sei aber erwähnt, daß Ausschaltung der Seitenorgane nach HOFER (1908) die Reaktionen nicht zum Schwinden bringt.

Besprechung der Ergebnisse.

Die 3 in der vorliegenden Arbeit untersuchten nichtostariophysen Meeresfische *Gobius*, *Corvina* und *Sargus* zeigen in dieser Reihenfolge zunehmende Hörschärfe, sowie eine ansteigende obere Hörgrenze. Jedoch wird auch *Sargus* in seinen Hörleistungen von Ostariophysen wie der Ellritze (*Phoxinus laevis*) noch erheblich übertroffen (vgl. v. FRISCH 1936). Die Leistungen sind zur besseren Übersicht in runden Zahlen in Tabelle 2 zusammengestellt².

Es ergibt sich aus der Übersicht, daß die überragende Hörfähigkeit der Ellritze zwar zum Teil, aber nicht ausschließlich (obere Hörgrenze!) auf dem Besitz des schallverstärkenden WEBERSchen Apparates beruht. Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß es unter den

¹ Vgl. DIJKGRAAF (1952). — Im Hinblick auf die beschränkte Zeit waren zwischen den einzelnen Operationen Pausen von nur wenigen Tagen eingeschaltet. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß längere Pausen ein Überleben der Tiere ermöglichen würden.

² Die Hörschärfe der Ellritze wurde mit der gleichen Apparatur in meinem Institut von Herrn F. J. VERHELJEN bestimmt. Es handelt sich um Mittelwerte aus Bestimmungen an 4 Ellritzen, zuerst vor, dann nach Ausschaltung des WEBERSchen Apparates (Entfernung beider Mallei). — *Anmerkung bei der Korrektur*: Über die Hörschwelle beim Zwergwels berichten neuerdings AUTRUM und POGENDORF [Naturwiss. 33, 434 (1951)].

Tabelle 2. Obere Hörgrenze und Hörschärfe für Töne von 400 und 800 Hz bei einigen Fischarten.

Fischart		Obere Hörgrenze		Hörschwelle (db oberhalb der menschlichen)	
		Hz	Oktaven oberhalb 100 Hz	bei 400 Hz	bei 800 Hz
<i>Phoxinus</i>	intakt	5000—6000	5,6—5,9	5	10
	ohne WEB. Apparat	3000	4,9	25	30
<i>Sargus</i>	intakt	1250	3,6	18	17
<i>Corvina</i>	intakt	1000	3,3	25	25
<i>Gobius</i>	intakt	600—800	2,6—3,0	22	50
	ohne Pars inferior	400—500	2,0—2,3	40	—
	ohne Labyrinth	200 (?)	1	—	—

Nichtostariophysen 2 Familien mit ähnlichen guten Hörleistungen gibt: Mormyriden und Labyrinthfische (DIESELHORST 1938, STIPETIC 1939, SCHNEIDER 1941). Ihre Vertreter sind durch den Besitz gasgefüllter Räume ausgezeichnet, welche dem Sacculus unmittelbar anliegen. Sie haben eine die Hörfähigkeit steigernde Wirkung, wie die Schwimmblase bei den Ostariophysen. Nach Füllung der entsprechenden Räume bei Labyrinthfischen mit Wasser war die Hörschärfe stark vermindert und die obere Hörgrenze von 3000—4500 Hz auf 500—600 Hz herabgesetzt (SCHNEIDER 1941). Nach v. FRISCH (1938) hört die Ellritze nach Entfernung der Schwimmblase praktisch nur noch mit der Lagena. Im Hinblick darauf ist die obere Hörgrenze (3000 Hz) erstaunlich hoch im Vergleich zu nichtostariophysen Fischen (Tabelle 2).

Die für Nicht-Ostariophysen relativ guten Hörleistungen von *Sargus* sind wohl zunächst mit den Schwimmblasenhörnern in Verbindung zu bringen, welche sich bei diesen Fischen nach vorne bis dicht an die Sinnesendstellen der Pars inferior erstrecken (Abb. 8).

Wenn auch der direkte Nachweis ihrer vermuteten Bedeutung für die Hörfähigkeit noch aussteht, läßt doch die unmittelbare Nachbarschaft der Luft Räume und der Pars inferior, wovon ich mich durch Präparation frischer Objekte überzeugen konnte, kaum Zweifel nach dieser Richtung bestehen. DENKER (1938) konnte zwar keine direkte Verbindung der Schwimmblase mit dem Labyrinth nachweisen; wie gering aber die Entfernung zwischen beiden ist, geht aus seinen Abbildungen wohl zur Genüge hervor (Abb. 8). Daß DENKERS Tondressurversuche mit Meerbrassen (darunter auch *Sargus annularis*) erfolglos blieben, ist verständlich. Der tiefste der beiden von ihm dargebotenen Töne (c^3 und a^3) fiel mit 1047 Hz zwar gerade noch innerhalb des von uns festgestellten Hörbereiches der Ringelbrasse; es handelte sich aber um Pfeifentöne, deren Intensität offenbar nicht ausreichte, zumal ja die Schwelle bei *Sargus* in diesem Hörbereich schon deutlich ansteigt (vgl. S. 111).

Bei *Corvina* wäre auf die beträchtliche relative Größe des Sacculus hinzuweisen, in welcher Beziehung *Corvina* sogar *Gobius* (Abb. 7) noch übertrifft.

Was den Sitz der Schallwahrnehmung bei *Gobius* anbelangt konnten die früheren Ergebnisse bestätigt und erweitert werden. Nach Entfernung der Pars inferior des Labyrinthes ist die Hörschärfe für tiefe Töne (100, 200 Hz) nur wenig, für höhere (400 Hz) erheblich verringert, während die höchsten Töne (600—800 Hz) überhaupt nicht mehr beantwortet werden¹. Merkwürdigerweise scheint auch die Pars superior für die Schallwahrnehmung von Bedeutung zu sein. Denn nach Entfernung des gesamten Labyrinthes war die Hörschärfe für die Töne von 100 und 200 Hz noch etwas weiter verringert, während schon 400 Hz nicht mehr beantwortet wurden (vgl. Tabelle 2). Zu einer Entscheidung

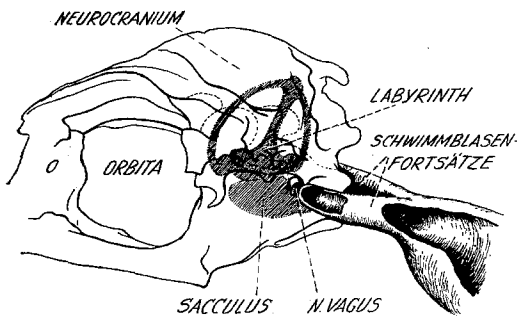


Abb. 8. Lage von Labyrinth und Schwimmblase bei *Sargus annularis*. Nach DENKER.

dieser Frage reicht das vorliegende Material noch nicht aus. Es sei aber in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß der Schluß auf eine akustische Bedeutung der Pars superior (Utriculus) bei Fischen kein Novum wäre. Es äußern sich in diesem Sinne: DIESELHORST (1938) auf Grund von Dressurversuchen am Aal (*Anguilla*

vulgaris), WOHLFAHRT (1936) nach anatomischen Untersuchungen an Heringsfischen und neuerdings LOWENSTEIN und ROBERTS (1951) auf Grund elektrophysiologischer Versuche am Rochenlabyrinth (*Raja clavata*²).

Bei „automatischer Tonstoßerzeugung“ (S. 107) reagierten sowohl *Gobius* als *Corvina* auch noch auf höhere Frequenzen (bis zu 3000 bis 4000 Hz). Es wird vermutet, daß es sich hierbei um die Wirkung frequenzunabhängiger Nebenreize handelte. Wenn ich meinen Mittelfinger ins Wasser steckte und den Ballen vor die Mitte des Telephons hielt, empfand ich die Tonstöße bis zu 600 Hz als reine Vibrationen. Sie waren bei erheblicher Lautstärke (35—40 db oberhalb der menschlichen Schwelle, gemessen mit dem Ohr an der Aquarienwand) bis auf 7 (200 Hz) bis $\frac{1}{2}$ cm (600 Hz) Entfernung im freien Wasser zu spüren. Tonstöße von 800 und 1000 Hz hingegen wirkten nur mehr bei maximaler Lautstärke und auf kurze Entfernung ($\frac{1}{2}$ —1 cm). Ich empfand den Beginn jedes Tonstoßes dieser Frequenzen als ein leichtes Klopfen, gefolgt von

¹ Ausschaltung des Sacculus allein (Entfernung von Otolith und Macula), unter Schonung der Lagna, ist durchführbar; die Zeit reichte aber nicht aus, um auch noch die Hörfähigkeit derart operierter Tiere zu prüfen.

² Siehe auch die zusammenfassende Darstellung bei DIJKGRAAF (1952).

einem Druckgefühl (mit undeutlicher Vibrationsempfindung), solange der Tonstoß währte. Mit dem Ohr an der Wand eines kleinen Aquariums waren bei maximaler Lautstärke ebenfalls Tickgeräusche wahrnehmbar zu Anfang (und Ende) der Tonstöße, am deutlichsten bei den Frequenzen 1000 und 2000 Hz, weniger deutlich bei 3000, noch weniger bei 4000 Hz. Diese Beobachtungen stützen die obenerwähnte Vermutung, wonach die höheren Frequenzen außerhalb des Hörbereiches fallen.

Über die Schwelle der relativen Tonunterscheidung war bisher nur von der Ellritze Genaueres bekannt (WOHLFAHRT 1939). Sie liegt im Bereich von 400—800 Hz bei etwa $\frac{1}{4}$ Ton (3% Frequenzunterschied). Bei Frequenzen über 800 Hz nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit ab und sie erreicht schon bei 1260 Hz überhaupt ihre Grenze. Von da bis zur oberen Hörgrenze bei 5000—6000 Hz findet keine Frequenzunterscheidung mehr statt (DIJKGRAAF und VERHEIJEN 1950). Dieselbe Grenze um 1260 Hz wurde auch beim Zwergwels (*Amiurus nebulosus*) aufgefunden¹, dessen obere Hörgrenze nach STETTER (1929) bei 13000 Hz noch nicht erreicht sein soll.

Bei den in der vorliegenden Arbeit geprüften Nicht-Ostariophysen lag die Schwelle im niederen Hörbereich bei $\frac{3}{4}$ Ton (9%), im höheren bei 1 bzw. $1\frac{1}{4}$ Ton (12 bzw. 15%). Bei *Sargus* müßte die Unterschiedsschwelle oberhalb 600 Hz größer sein als eine Quarte, falls in diesem Hörbereich überhaupt noch Tonunterscheidung möglich ist (obere Hörgrenze 1250 Hz).

Zur Eruiierung feinsten Grenzleistungen waren die Umstände nicht gerade günstig (Neapler Straßenlärm, Motorengeräusche im Gebäude usw.). Auch konnten die Prüfungen nicht allzu lange fortgesetzt werden. Eingehende Untersuchungen unter besseren Bedingungen werden also möglicherweise noch etwas kleinere Schwellenwerte ergeben², womit dann das Leistungsniveau der Ellritze vollends erreicht wäre. Beim Menschen liegt die Unterschiedsschwelle für Töne mittlerer Lautstärke bekanntlich zwischen 0,3% (mittlerer Hörbereich) und 1% Frequenzunterschied (tiefe und hohe Töne). Daß die Schwelle bei den Fischen rund das 10fache dieses Wertes beträgt, ist im Hinblick auf das Fehlen einer Basilarmembran nicht verwunderlich. Erstaunlich ist eher der relativ geringe Wert (3—15%); liegt doch die Schwelle beim Vibrationsinn der menschlichen Haut immerhin bei 10—35% Frequenzunterschied (v. FRISCH 1936).

¹ Diese (unveröffentlichten) Versuche wurden im Winter 1949/50 von Herrn H. J. VAN DER LEE in meinem Institut durchgeführt. Er konnte auch feststellen, daß Zwergwelse im Tonbereich um 400 Hz einen Halbton (6% Frequenzunterschied) noch perzipieren.

² Dasselbe gilt naturgemäß für die Hörschärfenbestimmungen.

Die physiologische Grundlage der Tonunterscheidung bei Fischen bildet ein Problem für sich, auf das an anderer Stelle näher eingegangen werden soll.

Das plötzliche Zusammenzucken der Fische bei „Klopfreizen“ tritt auch nach Entfernung beider Labyrinth noch auf. Für den Karpfen wurde dies schon vor langer Zeit von HOFER (1908) festgestellt. Auch die Ausschaltung der Seitenorgane bringt nach ihm den Reflex nicht zum Schwinden. Er hält die allgemeine Hautsensibilität für den perzipierenden Sinn. Unsere Versuche an Meergrundeln führten zu einem ähnlichen Schluß. Nur scheint der Wirkungsbereich der hier gesetzten Reize auf die *Kopfregion* beschränkt zu sein. Bei allen erwähnten Versuchen waren die Fische durch ein vorhergehendes Strychninbad überempfindlich gemacht.

Bei Dressurversuchen an der Elritze hatte sich früher gezeigt, daß Druckschwankungen größtenteils durch Vermittlung des WEBERSchen Apparates, also im Labyrinth perzipiert werden (DIJKGRAAF 1941). Auch das schreckhafte Zusammenfahren auf Klopfreize wird bei malleuslosen Ellritzen normalerweise nicht mehr beobachtet, woraus die Beteiligung des Labyrinthes an der Perzeption dieser Reize klar hervorgeht (DIJKGRAAF 1942). Ein prinzipieller Unterschied zu anderen Fischen besteht aber nicht, denn nach Strychninbehandlung zucken auch malleuslose Elritzen bei Klopfreizen noch zusammen.

Schließlich sei auf die gute Übereinstimmung der Hörschwellenkurve mit der Frequenzcharakteristik bei den Lautäußerungen der Meeressische hingewiesen. Rezente amerikanische Bestimmungen an tönenden Fischen (darunter Sciäniden) haben übereinstimmend Maxima der Tonproduktion bei *niederen* Frequenzen ergeben, nämlich bei 200—500 Hz (LOYE und PROUDFOOT 1946, DOBRIN 1947). Gerade in diesem Bereich findet man aber auch die optimale Hörschärfe.

Zusammenfassung.

1. An den Meeressischen *Gobius niger*, *Corvina nigra* und *Sargus annularis* wurden die obere Hörgrenze, die Hörschärfe und das Tonunterscheidungsvermögen bestimmt. Als Schwingungsquellen dienten Überlagerungstonsender, als Schallquelle ein Unterwassertelephon.

2. Die obere Hörgrenze liegt für *Gobius* bei rund 800, für *Corvina* bei 1000 und für *Sargus* bei 1250 Hz.

3. Die Hörschärfe ist für *Gobius* bis zu 400, für *Corvina* bis zu 800, für *Sargus* bis zu 800—1000 Hz gut (Schwelle 0—20 db oberhalb der menschlichen Hörschwelle bei Abhören der Aquarienwand). Darüber nimmt sie deutlich ab.

4. Die relativ guten Hörleistungen von *Sargus* erklären sich zwanglos durch die Anwesenheit von Schwimmblasenfortsätzen, welche sich bis in unmittelbare Nähe des Labyrinthes erstrecken.

5. Die Grenze des relativen Tonunterscheidungsvermögens variiert von $\frac{3}{4}$ — $1\frac{1}{4}$ Ton (9—15% Frequenzunterschied), je nach Fischart und Tonbereich. Bei *Sargus* konnte oberhalb 600 Hz keine Tonunterscheidung nachgewiesen werden.

6. Nach einseitiger Ausschaltung der Pars inferior oder des gesamten Labyrinthes ist die Hörfähigkeit von *Gobius* nicht beeinträchtigt.

7. Nach beidseitiger Ausschaltung der Pars inferior ist die Hörschärfe für Töne von 100 und 200 Hz nur wenig, für solche von 400 Hz merklich geschwächt (Schwellensteigerung etwa 6 bzw. 18 db). Auf höhere Frequenzen wurde nicht mehr angesprochen.

8. Nach beidseitiger Ausschaltung des gesamten Labyrinthes war die Hörschärfe für 100 und 200 Hz stärker geschwächt (Schwellensteigerung etwa 10 db); auf höhere Töne wurde nicht reagiert. Es scheint demnach, als sei die Pars superior an der Schallwahrnehmung beteiligt. Mit Sicherheit läßt sich das auf Grund des vorliegenden Materials noch nicht entscheiden.

9. Gewisse Klopfreize lösen bei allen Fischen reflektorisch Zusammenzucken aus. An der Perzeption dieser Druckschwankungen kann das Labyrinth beteiligt sein. Der Reflex wird nach Entfernung der Labyrinth vermuthlich durch Reizung des Tastsinnes der Kopfhaut ausgelöst.

Literatur.

- DENKER, A.: Zur Anatomie und Funktion des Labyrinths der Meerbrassen (*Sparidae*). Arch. Ohr- usw. Heilk. 144, 417 (1938). — DIESSELHORST, G.: Hörversuche an Fischen ohne WEBERSchen Apparat. Z. vergl. Physiol. 25, 748 (1938). — DIJKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. 20, 162 (1934). — Über die Bedeutung der WEBERSchen Knöchel für die Wahrnehmung von Schwankungen des hydrostatischen Druckes. Z. vergl. Physiol. 28, 398 (1941). — Über Druckwahrnehmung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. 30, 39 (1942). — Ein Töne erzeugender Fisch im Neapler Aquarium. Experientia 3, 493 (1947). — Untersuchungen über die Funktionen des Ohrlabyrinths bei Meeresfischen. Physiol. Comp. Oecol. 2, 81 (1950). — Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Labyrinths bei Fischen. Experientia 8 (1952). — DIJKGRAAF, S., u. F. J. VERHELJEN: Neue Versuche über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze. Z. vergl. Physiol. 32, 248 (1950). — DOBBIN, M. B.: Measurements of underwater noise produced by marine life. Science (Lancaster, Pa.) 105, 19—23 (1947). — FRISCH, K. v.: Über den Gehörsinn der Fische. Biol. Rev. 11, 210 (1936). — HOFER, B.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. kgl. bayer. biol. Versuchsstat. München 1, 115 (1908). — LOWENSTEIN, O., and T. D. M. ROBERTS: The localisation and analysis of the responses to vibration from the isolated elasmobranch labyrinth. A contribution to the problem of the evolution of hearing in Verte-

brates. J. of Physiol. **114**, 471 (1951). — LOYE, D. P., and D. A. PROUDFOOT: Underwater noise due to marine life. J. Acoust. Soc. Amer. **18**, 446 (1946). — STETTER, H.: Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinus laevis* L. und *Amiurus nebulosus* RAF. Z. vergl. Physiol. **9**, 339 (1929). — WOHLFAHRT, T. A.: Das Ohrlabyrinth der Sardine (*Clupea pilchardus* WALB.) und seine Beziehungen zur Schwimmblase und Seitenlinie. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **31**, 371 (1936). — Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Ellritze (*Phoxinus laevis* AGASS.). Z. vergl. Physiol. **26**, 570 (1939). — FRISCH, K. v.: Über die Bedeutung des Sacculus und der Lagena für den Gehörsinn der Fische. Z. vergl. Physiol. **25**, 703 (1938). — SCHNEIDER, H.: Die Bedeutung der Atemhöhle der Labyrinthfische für ihr Hörvermögen. Z. vergl. Physiol. **29**, 172 (1941). — STIPETIC, E.: Über das Gehörorgan der Mormyriden. Z. vergl. Physiol. **26**, 740 (1939).

Prof. Dr. S. DIJKGRAAF, Utrecht (Holland).
Laboratorium voor vergelijkende Physiologie.
