

die Temperatur, um so mehr entsprechen die Linienprofile dieser Linien der Holtzmarkschen Theorie. Hohe Dichte der Ladungsträger und relativ niedrige Temperatur dagegen führen zu Abweichungen von dieser Theorie im Sinne einer zusätzlichen Verbreiterung durch die Elektronen. Über die Konturen der Linien nicht wasserstoffähnlicher Elemente in Abhängigkeit von Elektronendruck und Temperatur des emittierenden Plasmas liegen erst wenige Messungen vor, doch führt die theoretische Sichtung auch hier allmählich zu einem Verständnis der experimentellen Resultate [25].

Schwieriger werden die Messungen, wenn man sich hinsichtlich der Lichtquelle im Zwischengebiet zwischen Strahlung aus optisch dünner und aus optisch dicker Schicht befindet. Entweder muß man dann versuchen, auf optisch dünne Schicht zu extrapolieren, oder aber man folgt einem Weg, der sich bei der Untersuchung der Fraunhofer-Linien der Sonne als gangbar erwiesen hat: Ebenso wie man sich dort durch Untersuchung der Mitte-Rand-Variation der Sonnenstrahlung einen zusätzlichen Parameter veränderter Geometrie zu Nutze macht, kann man dies auch bei der Anvisierung von Entladungen bekannter geometrischer Abmessungen unter verschiedenen Blickwinkeln erreichen und damit ein Stück weit in eine gewisse optische Tiefe vordringen [2].

Zum Schluß ist vielleicht eine triviale Bemerkung nicht ganz überflüssig: Bei Strahlung aus optisch dünner Schicht führt eine hohe Temperatur nicht notwendigerweise zu hohen Leuchtdichten in der Lichtquelle. Selbst bei selektiver Strahlung wird in den meisten Fällen die Intensität der leuchtenden Schicht weit unter derjenigen eines schwarzen Körpers der gleichen Temperatur bleiben. Deshalb werden die Erwartungen der Beleuchtungstechniker bei den bisher entwickelten Hochtemperaturlichtquellen trotz der hohen Temperatur häufig enttäuscht.

## Literatur

- [1] BARTELS, H.: Probleme des Plasmas in Physik und Astronomie, S. 170. Berlin: Akademie-Verlag 1958. — [2] BARTELS, H., u. R. BEUCHELT: Z. Physik 149, 594 (1957). — [3] BURHORN, F., u. H. MAECKER: Z. Physik 129, 369 (1951). — [4] CHAPMAN, S., u. E. TANDBERG-HANSEN: Conf. on extr. high temp. Boston/Mass. 1958. — [5] COMPTON, K.T.: Physic. Rev. 21, 266 (1923). — [6] FÜNFER, E., M. KEILHACKER u. G. LEHNER: Z. angew. Phys. 10, 157 (1958). — [7] GERDIEN, H., u. A. LOTZ: Wiss. Veröff. Siemens-Konzern, 2, 489 (1922). — [8] KOLB, A.C.: Lockheed Magneto-hydrodynamics Symposium 1956. — [9] KRUTHOF, A.M.: Physica 10, 493 (1943). — [10] KRUTHOF, A.M., u. J.A. SMIT: Physica 11, 129 (1944). — [11] KURCHATOV, J.V.: Vortrag Harwell 1956. — [12] LOCHTE-HOLTGREVEN, W.: St. Louis Memoire Nr. 14m/51, 1951. — [13] LOCHTE-HOLTGREVEN, W.: Reports on Progress in Physics. The Phys. Soc. London, Vol. 21, S. 312, 1958. Dort auch ausgedehnte Literaturhinweise. — [14] LOCHTE-HOLTGREVEN, W.: Appl. Sci. Res. B 5, 182 (1955). — [15] LUMMER, O.: Verflüssigung der Kohle und Herstellung der Sonnentemperatur. Sammlung Vieweg 1914, S. 131. — [16] MAECKER, H.: Z. Physik 129, 108 (1951). — [17] MANDELSTAM, J.: Exp. Techn. Phys. 3, 50 (1956). Proc. Coll. Spectr. Int. VI., S. 245. London: Pergamon Press 1957. — [18] MANNKOPFF, R.: Z. Physik 76, 266 (1923). — [19] MASTRUP, F., u. W. WIESE: Z. Astrophysik 44, 259 (1958). — [20] MOSER, H., J. OTTO u. W. THOMAS: Z. Physik 147, 76 (1957). — [21] Nature [London] 181, 217–233 (1958). — [22] ORNSTEIN, L.S., u. W.B. VAN WIJK: Proc. Amst. 33, 44 (1930). — [23] ORNSTEIN, L.S., u. H. BRINKMAN: Physica 1, 797 (1934). — [24] Terzo Congr. Int. Sui Fenomeni d'Ionizzazione nei Gas; Rendiconti, Milano Ottobre 1957. — [25] TRAVING, G.: Erscheint demnächst. — [26] WIENECKE, R.: Z. Physik 146, 39 (1956). — [27] WIENECKE, R.: Z. Physik 150, 231 (1958); 151, 114 (1958).

Institut für Experimentalphysik der Universität Kiel  
Eingegangen am 4. August 1958

## Neuere Untersuchungen zur Elektrophysiologie des Vestibular-Apparates\*), \*\*)

Von D. TRINCKER, Erlangen

Von allen Organen des menschlichen und Säugetier-Körpers ist der im inneren Ohr in enger Nachbarschaft zum Gehörorgan gelegene Vestibular-Apparat eines der für messende Untersuchungen am schwersten zugänglichen. Seine Teile, *Sacculus*, *Utriculus* und das System der *Bogengänge*, sind allseitig von härtestem Knochen umgeben, dabei selbst aber äußerst zarte und verletzbare Gebilde. Die für den Untersucher wichtigen Teile sind zudem sehr klein, die ganze Bogengangsampeulle hat nur einen Durchmesser von ungefähr 1,5 mm! Es ist daher nicht überraschend, daß die Forschung auf diesem Gebiet erst in den letzten Jahrzehnten zu einem grundsätzlichen Verständnis der Funktion geführt hat:

Jeder häutige Bogengang stellt zusammen mit seiner Ampulle und dem seine beiden Enden verbindenden Teil des Utriculus einen von Endolymph erfüllten Ring dar. Bei Drehungen in der Ebene des Bogengangsringes muß es nach der Mach-Breuerschen Theorie zu einem Zurückbleiben der Flüssigkeit gegenüber der Wand kommen. Diese sog. *Trägheitsströmung* der Endolymph führt zu einer *Ablenkung der Cupula*. Die Cupula ist eine dem Sinnesepithel der Crista ampullaris aufsitzende Gallertmasse, welche die haarförmigen Fortsätze der Sinneszellen umhüllt und sich mit ihrem freien Spitzenteil dem Ampulldach so anlegt, daß sie das Lumen praktisch endolymphdicht abschließt (vgl. Fig. 1, rechte untere Schema-Zeichnung). Die Cupula stellt zusammen mit der Endolymph, mit der sie wegen des endolymphdichten Verschlusses mechanisch fest gekoppelt ist, ein schwingungsfähiges System dar mit sehr hoher Dämpfung. Die Wirkungsweise dieses Systems läßt sich am besten mit der eines ballistischen Galvanometers vergleichen. Da in jedem Labyrinth drei Bogengänge in aufeinander senkrecht stehenden Ebenen angeordnet

sind, können Drehungen um jede beliebige Achse perzipiert werden.

Ebenso wie für die Sinneszellen des Bogengangsystems ist auch für die der übrigen Labyrinthorgane (auch die der Schnecke, vgl. [3c]) die *Verbiegung ihrer haarförmigen Fortsätze der adäquaten Reiz*. Um eine Ablenkung gallertiger Cupulae handelt es sich auch bei den Seitenlinien-Organen, die nur bei niederen Wirbeltieren vorkommen; im Statolithen-Apparat jedoch sind nicht Flüssigkeitsströmungen, sondern andere physikalische Kräfte wirksam. *Sacculus* und *Utriculus* sind (wie die Statocysten der Wirbellosen) flüssigkeitsgefüllte Hohlräume. Sie enthalten Kalk-Konkremente, die sog. Statolithen, die spezifisch schwerer sind als die Endolymph und die Gallertschicht, die sie über dem Sinnesepithel schwebend erhält. Ein solcher Statolith muß sich unter der Einwirkung der Schwerkraft stets in Richtung auf den tiefsten Punkt bewegen; ändert der Organismus seine Stellung im Raum, so muß der Statolith eine *tangentiale* Verschiebung gegenüber dem Sinnesepithel ausführen. Adäquater Reiz ist also eine *Scherkraft*, die auf die Sinneszellen wirkt und zu einer Verbiegung ihrer haarförmigen Fortsätze führt.

Die Mechanik dieser Vorgänge im Vestibular-Apparat ist durch STEINHAUSEN [70] für die Bogengänge und (nach Vorarbeiten von STEINHAUSEN und ULRICH) durch v. HOLST [35]<sup>1)</sup> für den Statolithen-Apparat aufgeklärt worden.

Eine Beantwortung der noch offenen Fragen ist jetzt im wesentlichen von der Untersuchung der Biopotentiale am Bogengangs- und Statolithen-Apparat zu erwarten. Auf diesem Gebiet verdanken wir die bedeutendsten Fortschritte den Arbeiten von O. LOWENSTEIN [50], der als erster von Einzelfasern der Äste des Vestibularnerven Aktionspotentiale registriert hat. Innerhalb der Kette der zur Informationsübermittlung an das Zentralnerven-

\*) Herrn Professor Dr. H. LULLIES, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Kiel, in Verehrung und Dankbarkeit zum 60. Geburtstag gewidmet.

\*\*) Die dargestellten eigenen Arbeiten wurden mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

<sup>1)</sup> Einen ausführlichen Überblick vermittelt der Aufsatz von E. v. HOLST: Die Tätigkeit des Statolithenapparats im Wirbeltierlabyrinth [35b].

system notwendigen Vorgänge gehen jedoch die Prozesse in der Sinneszelle, die zu der Transformation von Reiz in Erregung führen, denen der Erregungsleitung im Nerven voraus.

Bis vor wenigen Jahren waren weder vom Vestibular-Apparat noch vom akustischen Labyrinth Kenntnisse über *Rezeptor-Ruhepotentiale* vorhanden. G. v. BÉKÉSY [3a, b] hat dann 1951/52 über „dc potentials“ berichtet (dc = direct current = Gleichstrom), die vom Cortischen Organ der Schnecke erzeugt werden und sich innerhalb des ganzen Labyrinthschlauches, aber auch außerhalb desselben in den Perilymphräumen der Scala vestibuli und Scala tympani nachweisen lassen (Fig. 1). Bei Ableitung am runden Fenster fand v. BÉKÉSY [3a], daß eine *adäquate akustische Reizung* außer zu dem Auftreten der als *microphonics*<sup>1)</sup> (= Cochlea-Effekt, Reizfolgestrom) bekannten reizesynchronen Potentiale auch zu einem *Abfall des Bestandpotentials* führte. Da die mechanischen Vorgänge, die im Falle der Bogengänge eine Verbiegung der haarförmigen Fortsätze bewirken, viel übersichtlicher sind als die in der Schnecke (vgl. [3c]), schien es zur weiteren Aufklärung des Verhaltens der haartragenden Sinneszellen lohnend, diese Biopotentiale auch am Vestibular-Apparat zu untersuchen.

Unsere eigenen Untersuchungen [79b] wurden wie die von BÉKÉSY am Meerschweinchen durchgeführt, so daß ein unmittelbarer Vergleich möglich ist (Fig. 1). Nach Freilegung des Bogenganges bis auf eine dünne Knochenlamelle wurden in diese feine Löcher gebohrt, durch welche die Mikroelektroden<sup>2)</sup> in die Perilymphe eingeführt werden konnte. Wie Fig. 1 zeigt, ist das Potential über der Ampulle am höchsten und fällt zum Bogengang hin stetig ab. Die Spannungsquelle muß also in der *Ampulle* zu suchen sein.

Nach Entfernung des den Perilymphraum bedeckenden Knochens kann man Messungen an der Außenwand des häutigen Bogenganges und der Ampulle durchführen. Das höchste Potential findet man über der Ampullenmitte. Die Lage dieses Potentialmaximums ist unter Ruhebedingungen konstant, bei Cupula-Ablenkungen extremen Grades tritt eine dem Cupula-Ausschlag entsprechende Verlagerung des Maximums ein (physiologische Bedeutung hat dieses Phänomen wahrscheinlich nicht).

Die Cupula ist bei allen Wirbeltieren während des Lebens eine *glasklare Gallerte*. Um sie von der Endolymphe optisch unterscheiden zu können, muß man sie (nach STEINHAUSEN [70]) mit einem Vitalfarbstoff anfärben; ein Zusammenbrechen der zwischen Endo- und Perilymphe bestehenden Potentialdifferenz läßt sich durch Injektion mit einer Mikrokapillare vermeiden. Zur Erzeugung der experimentellen Cupula-Ablenkungen wurde der häutige Bogengang entweder von außen komprimiert oder eine feine Kapillare in sein Lumen eingeführt. Durch Druck und Sog können dann Cupula-Ablenkungen abstufbarer Größe in beiden Richtungen erzeugt werden.

<sup>1)</sup> Diese bei Schallreizung des Gehörorgans von der Schnecke ableitbaren frequenzgetreuen Potentiale, von FORBES u. Mitarb. (1927) bereits beobachtet, wurden durch WEVER und BRAY (1930) zuerst genauer untersucht, welche sie für Nervenaktionspotentiale hielten. Die Bezeichnung „microphonic action of the cochlea“ stammt von ADRIAN (1931); aber erst SAUL und DAVIS (1932) und STEVENS und DAVIS (1938) gelang es, klare Unterschiede zwischen den vom Cortischen Organ erzeugten „cochlear microphonics“ und den Nervenaktionspotentialen aufzuzeigen: Während die maximale Frequenz einzelner Acousticus-Nervenfasern bei etwa 800 Aktionspotentialen pro sec liegt, begrenzt durch das Refraktärverhalten des Nerven, kann die „microphonic“-Frequenz durchaus die Größenordnung von 10 kHz, ungefähr das 100fache jener Zahl, erreichen. Die Latenz der Nervenaktionspotentiale beträgt 0,7 msec und mehr, die der „microphonics“ ist praktisch unmeßbar gering (jedenfalls kleiner als 0,1 msec). Für alle den Zellstoffwechsel verändernden physikalischen und chemischen Einflüsse sind die Nervenaktionspotentiale sehr viel empfindlicher. Trotzdem kann aber der biologische Ursprung des größten Teiles der microphonics nicht bezweifelt werden. Nur ein geringer Rest („second order microphonics“ im Unterschied zu den biologischen „first order microphonics“) persistiert auch im Tode und verschwindet erst einige Zeit später.

<sup>2)</sup> Silberlot-gefüllte Glaskapillaren nach SVÄRTICHN (1951); vergleichsweise verwendete KCl-Elektroden gaben übereinstimmende Resultate. Von der Meß- und der Bezugselektrode (jeweils gegen eine indifferente) wurden die Potentiale zwei in Brückenschaltung angeordneten Elektrometer-Röhren zugeführt.

Fig. 1. Die Ruhe-Potentiale im Labyrinth des Meerschweinchens *In der Schnecke* (v. BÉKÉSY) *Im Bogengangsapparat* (TRINCKER) Bestandpotentiale des Perilymphraumes:

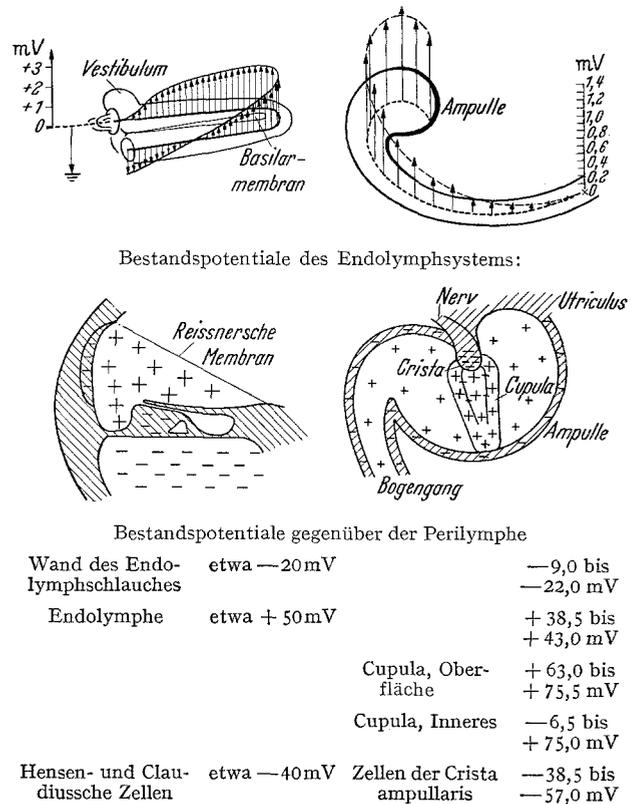


Fig. 1 gibt weiterhin eine Übersicht über die *Ruhepotentiale* im Inneren von Bogengang und Ampulle. Das Ruhepotential der Endolymphe ist in der Ampulle recht konstant, es nimmt im Bogengang mit fortschreitendem Abstand von der Ampulle etwas ab. Positiv gegenüber der Perilymphe ist auch das Potential der Cupula. Es ist sehr empfindlich mechanischen Schädigungen und Sauerstoffmangel gegenüber, es fällt dann bis zu negativen Werten ab. Das positive Potential nimmt von der Basis der Cupula zur Spitze hin allmählich ab (von etwa 70 auf 50 mV). In den basalen Abschnitten treten außerdem plötzlich beim Vorschieben der Mikroelektrode steile Potentialenkungen (bis zu schwach negativen Werten) auf. Eine Schätzung des durchschnittlichen Abstandes der Orte niederen Potentials ergibt 10 bis 30  $\mu$ . Die Auszählung der haartragenden Sinneszellen auf der Oberfläche des Crista-Sattels zeigt, daß dies dem durchschnittlichen Abstand der haarförmigen Fortsätze der Sinneszellen in Crista-Nähe entspricht.

Dringt die Mikroelektrode in die Zellen der Crista ampullaris ein, wird ein gegenüber der Perilymphe negatives Potential von etwa 50 mV gemessen. Die Aufrechterhaltung einer so hohen Potentialdifferenz (115 bis 125 mV) muß als aktive Stoffwechsellistung der Sinneszelle aufgefaßt werden ([3a], [62], [60], [45]). BÉKÉSY hat einen ganz ähnlichen Maximalwert (120 mV) gefunden, und KUIPER erhielt bei den Seitenlinien-Rezeptoren schätzungsweise 100 mV.

Bei *experimentellen Cupula-Ablenkungen* verschiedenen Grades (zwischen 25° und 85° in Stufen von 5°) wurden an der horizontalen und der vorderen vertikalen Ampulle die auftretenden *Potentialänderungen* in der Endolymphe, an der Cupula-Oberfläche und in den seitlichen Abschnitten der Crista ampullaris gemessen. Stets ergibt Ablenkung in der einen Richtung *Depolarisation*, in der anderen *Hyperpolarisation*.

Fig. 2 stellt die Potentialänderungen in den Crista-Sinneszellen der horizontalen Ampulle dar. Hier bewirken utriculopetale Cupula-Ablenkungen eine *Depolarisation*, utriculofugale eine *Hyperpolarisation*. In den beiden vertikalen Ampullen ergeben umgekehrt utriculofugale Ablenkungen *Depolarisation*, utriculopetale

Hyperpolarisation. Die mit einer bestimmten Ablenkung der Cupula verbundene Potentialänderung ist auf der Seite, zu der hin die Cupula abgelenkt wird, stets schwächer ausgeprägt als auf der gegenüberliegenden Seite (Fig. 2), was zweifellos darauf zurückzuführen ist, daß

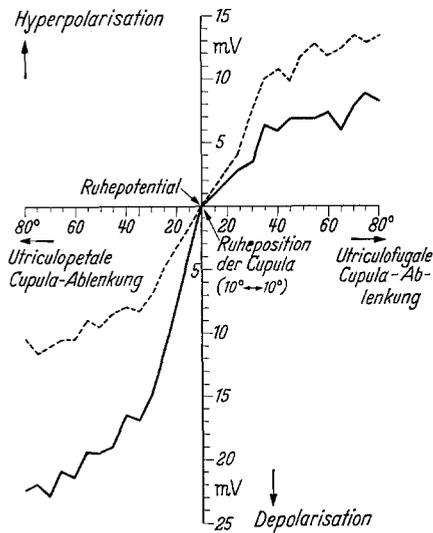


Fig. 2. Die Potentialänderungen in den Sinneszellen der Crista ampullaris des horizontalen Bogenganges während experimenteller Cupula-Ablenkungen: Utriculopetale Ablenkungen führen zu einer Depolarisation, utriculofugale zu einer Hyperpolarisation. Dabei treten Potentialdifferenzen zwischen den beiden Seiten der Crista auf: Ausgezogene Kurve = Bogengangs-Seite der Crista; gestrichelte Kurve = Utriculus-Seite der Crista. Abszisse: Grad der Cupula-Ablenkung (d.h. der Winkel zwischen einer Linie, welche die Mitte des Spitzenteils der Cupula in Ruheposition mit der Mitte der Crista verbindet, und einer zweiten Linie, welche die in der Ablenkungsrichtung vorangehende Kante der Cupula-Spitze mit der Crista-Mitte verbindet). Die Ruheposition der Cupula entspricht einem Winkel von  $10^\circ$  in beiden Richtungen; dieser Wert ist daher in den Nullpunkt gelegt. Ordinate: Potentialänderungen in mV, ausgehend von dem gleich Null gesetzten Ruhepotential. (TRINCKER)

auf dieser gegenüberliegenden Seite eine stärkere Verbiegung der haarförmigen Sinneszellfortsätze eintreten muß.

Ganz ähnliche De- und Hyperpolarisationen haben v. BÉKÉSY [3a] und TASAKI, DAVIS und ELDRIDGE [76] auch bei statischer Auslenkung der Basilarmembran erhalten. Die letzteren fanden bei Auslenkung der Schneckenkammwand zur Scala vestibuli hin Depolarisation bis fast auf die Hälfte des Ruhepotentials, bei Auslenkung zur Scala tympani hin Hyperpolarisation um etwa 10 mV.

Über den Einfluß einer Depolarisation und Hyperpolarisation auf die Aktionsstromfrequenz des Ampullarnerven liegt die Arbeit von O. LOWENSTEIN [50d] vor, der die Wirkung eines vom Nerven zum Sinnesepithel der Crista „aufsteigenden“ und eines zum Nerven „absteigenden“ Polarisationsstromes an Einzelfasern untersuchte. Der auf die Sinneszellen depolarisierend wirkende Strom führt zu einer Steigerung der Frequenz, der hyperpolarisierende Strom bewirkt bei den dauerentladenden Einheiten Frequenzabnahme oder sogar völliges Schweigen. Für die Sinneszellen mit Ruhe-Entladungen bedeutet also Depolarisation Erregung, Hyperpolarisation Hemmung<sup>1)</sup>.

LOWENSTEIN hat darauf hingewiesen, welche Bedeutung diesen Befunden sehr wahrscheinlich im Sinne der Generatorpotential-Hypothese zukommt. Unsere Untersuchungen [79b] erbringen den Beweis, daß bei adäquater Reizung der Crista-Sinneszellen durch experimentelle Cupula-Ablenkungen tatsächlich die zu erwartenden De- und Hyperpolarisationen auftreten.

In dem Bereich der Cupula-Ablenkungen, der unter physiologischen Bedingungen fast ausschließlich in Betracht kommt, dem von der Ruhestellung bis jeweils höchstens  $35^\circ$ , erscheint die Beziehung zwischen dem

Grad der Cupula-Auslenkung und der Größe der hervorgerufenen Potentialänderung linear. Bei den höheren Ablenkungsgraden wird der Kurvenverlauf dann immer flacher. Die gesamte experimentell erfaßte Kurve ist also S-förmig mit guter Annäherung an Linearität im Arbeitsbereich (Fig. 2).

Auch GROEN, LOWENSTEIN und VENDRIK [33] erhielten bei adäquater Reizung durch Drehung in beiden Richtungen eine S-förmige Kurve für die Frequenzänderungen der Aktionspotentiale des Ampullarnerven (vgl. auch [50e]).

Potentialmessungen am Utriculus und Sacculus sind beim Meerschweinchen aus topographischen Gründen noch schwieriger als die am Bogengangsapparat. Innerhalb der Utriculus-Endolymphe wurde ein positives Potential von 21 bis 28 mV gemessen, in dem die Statolithenmembran tragenden Gallertlager über der Macula utriculi 35 bis 45 mV.

Vielleicht sind diese Werte zu niedrig, die sehr langwierige Präparation könnte hier doch zu einer gewissen Schädigung geführt haben<sup>2)</sup>. Das Potential innerhalb der Macula-Zellen hat ungefähr dieselbe Größe wie in der Crista ampullaris. Es gelang nicht, eine quantitative Methode für Verschiebungen der Statolithenmembran auszuarbeiten; daher konnte nur qualitativ festgestellt werden, daß entgegengesetzt gerichtete Bewegungen der Statolithenmembran in den Macula-Zellen gleichfalls Depolarisation für die eine, Hyperpolarisation für die andere Richtung ergaben. Während in den Crista-Zellen der Wert maximaler Depolarisation den maximaler Hyperpolarisation um das Doppelte bis Dreifache übertraf, waren sie hier nur wenig oder gar nicht verschieden.

Auch LOWENSTEIN und ROBERTS [51] fanden bei adäquater Reizung durch Kippen in entgegengesetzter Richtung Zunahme bzw. Abnahme der Ruheentladungsfrequenz in Nervenfasern der Macula utriculi. Es gab allerdings auch Einheiten, die auf beide Richtungen mit Erregung bzw. Hemmung antworteten.

O. LOWENSTEIN und A. SAND [52] haben 1940 als erste über Einzelfaserableitungen vom Ampullarnerven berichtet. Sie fanden, daß ein erheblicher Teil der Einheiten auch in Ruhe Entladungen von weitgehend konstanter Frequenz aufweist, während andere erst auf Drehreize hin zu feuern beginnen. Bei der horizontalen Ampulle bewirkt eine Drehung, die zu einer utriculopetalen Ablenkung der Cupula führt, stets eine Frequenzsteigerung. Entgegengesetzte Drehungen, die utriculofugale Cupula-Ablenkung hervorrufen, haben Frequenzabnahme bis zum gänzlichen Schweigen der Einheit zur Folge. Die im Ruhezustand stummen Einheiten antworten nur auf Drehungen mit utriculopetaler Cupula-Ablenkung. Bei den beiden vertikalen Ampullen sind die Verhältnisse umgekehrt, erregend wirken hier die utriculofugalen Ablenkungen, hemmend die utriculopetalen. Dieses gegensätzliche Verhalten entspricht den klassischen Befunden von EWALD [24] hinsichtlich der Bogengangsreflexe, andererseits aber auch dem Verhalten der Rezeptor-Potentiale [79b]. Die Lowensteinschen Befunde am Rochen wurden von LEDOUX [47] für den Frosch bestätigt. ZOTTERMAN [91] fand bei Knochenfischen (Hecht und Quappe) nur die erregende, nicht die hemmende Wirkung. Diese Beobachtung deckt sich mit den Ergebnissen STEINHAUSENS am Hecht, nicht aber mit denen von LOWENSTEIN [50a]. Wie die von LOWENSTEIN hauptsächlich untersuchten Rochen verhalten sich offenbar auch die Säugetiere und der Mensch. Erregungs- und Hemmungswirkungen fanden ADRIAN [1b] und GERNANDT [28a] bei zentralen bzw. sekundären Vestibularis-Neuronen der Katze. Der größte Teil der von GERNANDT untersuchten Einheiten verhielt sich analog den von LOWENSTEIN beschriebenen, einige beantworteten

<sup>1)</sup> Ganz ähnliche Resultate erhielten KATSUKI und YOSHINO [42] am Seitenlinien-Organ des Aals und MURRAY [55] an dem des Frosches *Xenopus laevis*.

<sup>2)</sup> Sicher zu niedrig sind die inzwischen vergleichsweise mit der Cochlea von SMITH, DAVIS, DEATHERAGE und GESSERT [Amer. J. Physiol. 193, 203 (1958)] am Sacculus und Utriculus gemessenen Potential-Werte. Von anderen Unterschieden der Präparation abgesehen, muß das völlige Absaugen der Perilymphe schädigend gewirkt haben; außerdem sind durch die dickeren Elektroden spitzen (30 bis 40  $\mu$ , bei uns: 1  $\mu$  und darunter) zweifellos größere Einrisse der Wand des häutigen Labyrinths, die zu einem Zusammenbrechen der zwischen innen und außen bestehenden Potentialdifferenz führen müssen (s. oben und [79b]), aufgetreten. (Inzwischen war Miss C. SMITH bei mir und hat sich meine Methodik angesehen. — Anmerkung bei der Korrektur.)

beide Drehrichtungen mit Frequenzsteigerung, vereinzelte auch mit Frequenzabnahme. Ein entsprechendes Verhalten und ganz ähnliche Typen-Verteilung stellte ECKEL [21] bei zentralen Neuronen des Kaninchens fest. Bei Statolithenreizen fand L. SCHOEN [67], daß auch bei Knochenfischen manche zentralen Vestibularis-Neurone in beiden, manche nur in einer Richtung Antworten geben. Das Verhalten der Sinneszellen dürfte bei allen Wirbeltieren recht ähnlich sein, wie auch LOWENSTEIN annimmt, während die zentrale Verarbeitung teils zu Reflexen in nur einer, teils in beiden Richtungen führt<sup>1)</sup>.

Die vestibulären Rezeptoren zeichnen sich vor anderen besonders durch zwei sehr bemerkenswerte Eigenschaften aus: Sie sind so empfindlich, daß mit einigen methodischen Verfahren überhaupt kein wirklicher Schwellenwert festzustellen ist. Für den Bogengangapparat haben DE VRIES [85a] und DE VRIES und SCHIERBEEK [88] bei subjektiven Reizprüfungen (20000) am Menschen (Unterbrechungen von Drehungen mit verschiedener Winkelgeschwindigkeit) gefunden, daß die „Empfindungskurven“ durch den Nullpunkt laufende Geraden sind.

Die Untersuchung der Rezeptor-Potentiale [79b] hat uns gezeigt, auf welche Weise die hohe Präzision der vestibulären Rezeptoren erreicht ist: Der „Ruhe-Arbeitspunkt“ der Sinneszelle liegt im geraden, lineare Beziehung zum Reiz ausdrückenden Mittelabschnitt der S-förmigen Kennlinie (vgl. oben, Fig. 2, und [33]), nicht im flachen Anfangsteil der Kurve. Hierdurch wird zugleich optimale Empfindlichkeit und die Möglichkeit einer Richtungsanzeige erreicht. Zu dem gleichen Resultat gelangte v. HOLST [35] durch die Analyse des Verhaltens von Knochenfischen, deren Lageorientierung zugleich statisch und optisch bedingt ist. Auch er fand lineare Proportionalität zwischen der Scherungskomponente der Schwerkraft und der physiologischen Reaktion. Weil die Scherung (nicht etwa Zug und Druck) der adäquate Reiz ist, steigt die Reizgröße schon bei kleinsten Abweichungen von der Soll-Lage steil an. Da die Mehrzahl der Sinneszellen Daueraktivität aufweist, braucht kein endlicher Schwellenwert überschritten zu werden.

Wenn es bei Tierversuchen definierte Schwellenwerte gibt, so liegt das vielleicht an der bei verschiedenen Arten unterschiedlichen statistischen Streuung der Ruheentladungsfrequenz (nach [33] beim Ampullarnerven des Rochens über Stunden hin bis auf 4% Abweichung konstant). Die praktisch unbegrenzte Genauigkeit der Rezeptoren würde also durch den neuralen Störpegel mehr oder weniger eingeschränkt.

Die andere die vestibulären Rezeptoren besonders kennzeichnende Eigenschaft ist die einer außerordentlich geringen Adaptation. Durch zahlreiche ältere und neuere Untersuchungen der vestibulären Reaktionen ([24], [70], [35]) ist das Fehlen einer merklichen Ermüdbarkeit bekannt. Während man die lange Dauer der „Nachreaktionen“ (postrotatorischer Nystagmus, „Tonus“-Reaktionen) früher auf langsam abklingende zentralnervöse Prozesse zurückführte, ist durch die Arbeiten von STEINHAUSEN klar gezeigt worden, daß der auf die Sinneszelle wirkende Reiz, die Cupula-Ablenkung, selbst ein so träger Vorgang ist: Die Rückkehr der ausgelenkten Cupula in ihre Ruhelage kann ungefähr 20 sec erfordern (dies ist die von STEINHAUSEN gefundene Schwungsdauer des Cupula-Endolymph-Systems, das als stark gedämpftes Torsionspendel wirkt, vgl. die Einleitung und [33]). Wenn also z.B. ADRIAN [1b] für fast genau die gleiche Zeitdauer ein exponentielles Abklingen

der Frequenz der Aktionspotentiale in zentralen vestibulären Neuronen fand, so bedeutet das nicht Adaptation an den Reiz, sondern ein sehr getreues Abbild des Reizvorganges, des Rückschwingers der Cupula. Dasselbe gilt in guter Annäherung (vgl. [19]) für die erste Phase des postrotatorischen Nystagmus beim Menschen [39] sowie für die von v. HOLST und GRISEBACH [36] untersuchte Schwankung der „subjektiven Lotrechten“ nach Drehreizung.

Auch die akustischen Rezeptoren zeichnen sich durch außerordentlich hohe Empfindlichkeit aus, wie vor allem DE VRIES [85a] und v. BÉKÉSY und ROSENBLITH [72] besonders betont haben. Zwar können wir hier endliche Schwellenwerte angeben, aber diese sind nicht physiologischer, sondern physikalischer Natur: Die absolute Hörschwelle wird durch die (Brownsche) Wärmebewegung der Molekeln bedingt.

Subjektiv-sinnesphysiologisch untersucht, läuft die Adaptation am Ohr viel rascher ab als am Auge, erreicht aber bei weitem kein so großes Ausmaß. Solange nicht Überlastung durch allzu große Schalldrücke eintritt, zeigen die cochlearen wie auch die vestibulären microphonics (= Reizfolgestrom, Cochlea-Effekt) keine merkliche Adaptation, während die Aktionspotentiale rasch adaptieren (Cochlea: [17], [71], [64]; Vestibular-Apparat: [25c], [81]). Dies würde den Schluß nahelegen, daß die Sinneszellen auch in der Schnecke nur sehr wenig adaptieren, wohl aber — bei allen Tonfrequenzen — die von ihnen ableitenden nervösen Strukturen, vielleicht schon die Endaufzweigungen, welche die Haarzellen umspinnen.

Die Haarzellen aller Labyrinth-Organen sind sekundäre Sinneszellen, d. h., sie besitzen selbst keine nervösen Fortsätze. Die Kontaktstellen zwischen der Zelle und den Endaufzweigungen des ersten Neurons haben den Charakter einer Synapse. Nach den Untersuchungen von MARTINI [53], GISSELSOON [30a] und CHURCHILL, SCHUKNECHT und DORAN [10] ist es wahrscheinlich, daß das Acetylcholin hier den Überträgerstoff darstellt. (Merkwürdig ist die Angabe von GISSELSOON, daß das Physostigmin — bekannt als Cholinesterase-Hemmstoff — eine Phasenverschiebung der microphonics bewirkt.)

Es lag nahe, den Vergleich zwischen Schnecke und Vestibular-Apparat von der Untersuchung der Ruhepotentiale und Gleichspannungsänderungen auch auf die Potentialänderungen bei Reizung mit Wechseldrücken von Schall- und Ultraschallfrequenz auszudehnen. Gibt es überhaupt grundsätzliche Unterschiede im elektrophysiologischen Verhalten zwischen den akustischen und nicht-akustischen Haarzellen, dann müssen sie dieser Reizform gegenüber, die für die nicht-akustischen Sinneszellen eigentlich inadäquat ist, am ehesten in Erscheinung treten.

Es sind schon vor Jahren Arbeiten erschienen, die zeigen, daß die vestibulären Rezeptoren unter bestimmten Bedingungen auf Schallreize anzusprechen vermögen. TULLIO [82] untersuchte die Reaktionen von Tauben auf Schallreize, nachdem er zuvor die knöcherne Wand bei einem der Bogengänge eröffnet hatte. Es traten starke reflektorische Kopfbewegungen auf, vorwiegend in der Ebene des operierten Bogenganges, die durch Exstirpation der Cochlea nicht aufgehoben wurden. Ganz entsprechende Kopfbewegungen hat v. BÉKÉSY [3f] auch bei menschlichen Versuchspersonen mit intaktem Labyrinth registriert, wenn der Schalldruck entsprechend hoch gewählt wurde.

Auf der Suche nach Aktionsströmen haben TULLIO und STORTI [83] wohl als erste, wenn auch mit unzulänglicher Methodik, Reizfolge-Wechselspannungen (microphonics) von den Bogengängen der Taube bei Schallreizung abgeleitet. Im gleichen Jahre untersuchten ADRIAN, CRAIK und STURDY [2] eine Reihe niederer Wirbeltiere und erhielten dem Cochlea-Effekt der Säugetiere analoge Potentiale, die sich durch Zerstörung des Sacculus auslöschen ließen.

Bei Knochenfischen haben ZOTTERMAN [91] und DE VRIES u. Mitarb. (1952) microphonics vom Sacculus abgeleitet; LOWENSTEIN und ROBERTS [51] erhielten sie beim Rochen vom Sacculus, von der Macula neglecta und der Lacinia, einem Teil der Macula utriculi. PUMPHREY [59] konnte bei Knochenfischen auch nach Zerstörung des Sacculus und der Lagena noch Reizfolgestrome vom Utriculus nachweisen. Von den Bogengängen der Taube

<sup>1)</sup> Sehr interessante neue Aufschlüsse über die neurophysiologischen Grundlagen des Nystagmus (die vestibulären Augenmuskelflexe sind auch für klinische Funktionsprüfungen besonders wichtig) haben die kürzlich veröffentlichten Arbeiten von DUENSING und SCHAEFER [20] erbracht. Die Autoren fanden in der Formatio reticularis und im hinteren Längsbündel des Kaninchens rhythmisch aktive Neurone, die entweder in fester oder in lockerer Koppelung mit dem gleichzeitig registrierten Nystagmus standen. Unmittelbar nebeneinander lagen oft Neurone, die mit der langsamen, und solche, die mit der schnellen Phase des Nystagmus korreliert waren. (Die langsame vestibuläre Abweich-Bewegung der Augen wird periodisch von raschen, entgegengesetzt gerichteten Bewegungsrucken unterbrochen.) — Ein Referat des Verfassers über die zentralen Anteile des Vestibulären Systems wird demnächst erscheinen. — Über „Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen“ ist inzwischen ein sehr lesenswerter Artikel von H. SCHÖNE [Ergebn. Biol. 21, 161, (1959)] erschienen.

haben DE VRIES u. Mitarb. [36], [37], [39] und VAN EYCK [25] microphonics registriert, erstere auch vom Utriculus. Von dem Seitenlinien-Organ der Knochenfische leiteten DE VRIES u. Mitarb. [38] und KUIPER [45] Reizfolgeströme ab<sup>1)</sup>.

Merkwürdigerweise stand die einzige bisher an einem Säugetier durchgeführte Untersuchung im Gegensatz zu den an Sauropsiden und niederen Wirbeltieren gewonnenen Ergebnissen: KATSUKI und DAVIS [41] erhielten nach Zerstörung der Schnecke keine microphonics mehr von den Bogengängen der von ihnen verwendeten Wüstenspringmaus *Dipodomys*. Bei diesem Stand der Frage schien es lohnend, ihre Lösung bei einer anderen Säugetierart zu versuchen.

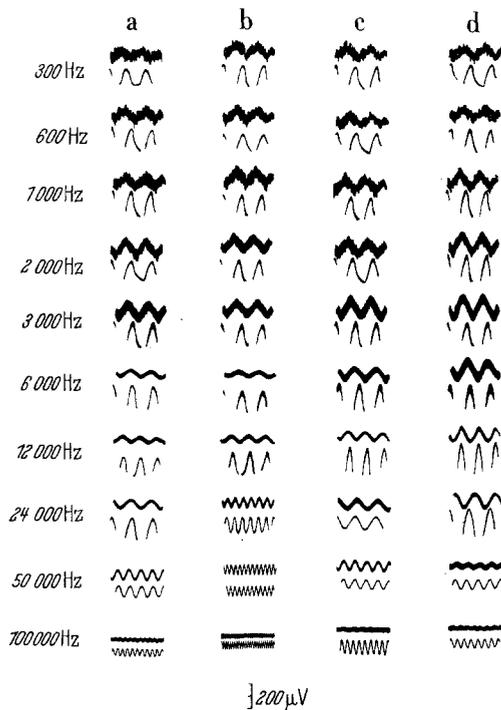


Fig. 3. Die bei Übertragung durch Knochenleitung für die Frequenzen von 300 bis 100000 Hz erhaltenen Reizfolgepotentiale (microphonics); a von der Scala tympani der basalen Schneckenwindung; b vom horizontalen Bogengang (bei intakter Schnecke); c vom horizontalen Bogengang nach Zerstörung der Schnecke; d von der Ampulle des horizontalen Bogenganges nach Zerstörung der Schnecke. Oben: die microphonics, jeweils darunter: die Reizfrequenz. (TRINCKER und PARTSCH)

Im Gegensatz zu KATSUKI und DAVIS erhielten wir [81] beim Meerschweinchen auch nach vollständiger Zerstörung der Schnecke auf Schallreize von 50 bis 100000 Hz eindeutige Reizfolgeströme (microphonics) bei uni- und bipolarer Ableitung von allen drei Bogengängen, vom Sacculus und Utriculus. Die Zuleitung der Schallreize erfolgte durch Luftleitung oder (bei den Ultraschallfrequenzen stets) durch Knochenleitung (Fig. 3). Registriert wurde hier bei allen Frequenzen bei einem Schalldruck von 10 db über der Schwelle, wobei die microphonics 80 bis 150  $\mu$ V, maximal 230 bis 290  $\mu$ V, betragen (abgesehen vom Ultraschallbereich). Die für die Schnecke und für den Vestibular-Apparat nach Zerstörung der Schnecke gefundenen Schwellenwerte unterschieden sich

<sup>1)</sup> KUIPER, der schon an den 1952 veröffentlichten Untersuchungen beteiligt war, hat die Ergebnisse dieser Arbeitsgruppe in sehr gründlicher Weise 1956 monographisch dargestellt. Besonders merkwürdig ist die Beobachtung von DE VRIES und ihm, daß die microphonics dieser Rezeptoren die doppelte Frequenz wie der Reiz aufweisen. Dies wird so aufgefaßt, daß bei Vibration der Sinneszellfortsätze in der einen und anderen Richtung die Potentialänderung hier gleiches Vorzeichen haben soll. Bei allen Labyrinthorganen ist bisher immer Gleichheit der Frequenzen gefunden worden, nur DE VRIES selbst hat vom Sacculus eines Barsches Frequenz-Verdoppelung berichtet. (Diese Angabe kollidiert mit den Befunden von ZOTTERMAN — starke Oberton-Zumischung kann leicht eine Frequenz-Verdoppelung vortäuschen!).

nicht erheblich. (Wird mit Luftleitungsübertragung untersucht, liegen die Schwellenwerte immer höher als bei der Schnecke, was sich mit der Angabe von DE VRIES und BLEEKER für die Taube deckt. VAN EYCK fand sogar für Luftleitung zum Teil gleiche Schwellenintensitäten.) Die niedrigsten Schwellenwerte lagen beim Vestibular-Apparat bei etwas höheren Frequenzen als bei der Schnecke, bei 2000 bis 4000 Hz. (Bei Luftleitung wurden sie bei etwas tieferen Frequenzen gefunden, bei 1500 bis 3000 Hz; VAN EYCK bei der Taube: 1200 Hz.) Die obere Grenzfrequenz im Ultraschallgebiet war bei der Schnecke 130 kHz, beim Bogengangsapparat 120 kHz (was gut zu der sehr hohen oberen Hörgrenze vieler Säugetiere paßt, vgl. für Nagetiere: SCHLEIDT [66], für den Menschen: KUNZE und KIETZ [46]). TIMM [78] hat auf der Physiologentagung in Frankfurt a. M. 1948 demonstriert, daß die Grenze der Hörbarkeit für den Menschen etwa 175 kHz ist. KEIDEL und SICK [44] konnten beim Meerschweinchen bis zu 57,5 kHz, PESTALOZZA und DAVIS [58] bis zu 46–50 kHz microphonics von der Schnecke ableiten.

Wie schon VAN EYCK [25b, c] für die microphonics von den Bogengängen der Taube gezeigt hat, lassen sich bei den vestibulären genau wie bei den cochleären microphonics aufgesetzte Summenaktionspotentiale der zugehörigen Neurone nachweisen. Aber nur bei niederen Frequenzen und höheren Schalldrücken feuern die Einheiten in genügend großer Anzahl synchron<sup>2)</sup>. Wir fanden die Intensitätsschwelle für das reizesynchrone Auftreten von Aktionspotentialen bei allen Frequenzen mindestens 10 bis 20 db höher als bei der Schnecke, während die obere Grenzfrequenz sich fast gar nicht unterschied, sie betrug von Tier zu Tier 1600 bis 3300 Hz.

Bei Ableitung der Reizfolgeströme auf der Utriculus- und Bogengangs-Seite der Ampulle fanden wir zunächst nur eine geringe Phasenverschiebung; erst bei einer Ableitung bogengangwärts am Ampullendach gegen einen Punkt unterhalb der Crista am Utriculus erhielten wir nahezu entgegengesetzte Phase, womit das Resultat von VAN EYCK [25e] an den Bogengängen der Taube bestätigt wurde<sup>3)</sup>. Auch in der Schnecke haben die microphonics in der Scala tympani und Scala vestibuli entgegengesetzte Phase.

Nach Zerstörung der Schnecke und des Sacculus und Utriculus waren die Bogengangs-Reizfolgeströme stark reduziert, aber noch nachweisbar. In entsprechender Weise gelang auch eine isolierte Registrierung vom Sacculus und ebenso vom Utriculus. — Lokale Abkühlung der Ampulle bewirkt, daß die microphonics reversibel verschwinden (bis auf einen geringen Rest, die sog. „second order microphonics“ nach v. BÉKÉSY, die kalte-resistenter sind). Sauerstoffmangel beeinflusst die microphonics aller Haarzellen in gleicher Weise.

Mit Hilfe einer in die Scala vestibuli eingeführten und auf der Reissnerschen Membran liegenden kleinen Eisenkugel, die durch einen Elektromagneten plötzlich angehoben wurde, versetzte v. BÉKÉSY [3a] den Endolymphschlauch der obersten Schneckenwindung in eine gedämpfte Schwingung (Eigenfrequenz: 150 Hz), deren Verlauf durch Registrierung der microphonics erhalten wurde. Durch Sauerstoffmangel wurde dann die Amplitude der microphonics auf ein Viertel reduziert, die Verstärkung entsprechend nachgestellt und der Versuch wiederholt; dabei wurde unverändert die gleiche Kurve erhalten. Wenn also eine Änderung im Verbrauch elektrischer Energie ohne Einfluß auf den mechanischen Schwingungsvorgang (bzw. seine Dämpfung) ist, kann die Energie für die Reizfolgeströme nicht aus dem als Reiz zugeführten Betrag mechanischer Energie stammen. Auch quantitativ konnte v. BÉKÉSY den Beweis führen, daß die mechanische Energie nicht zur Erzeugung der

<sup>2)</sup> Das heißt, nur dann, wenn in mehreren Neuronen gleichzeitig Aktionspotentiale auftreten, wird ein Summenaktionspotential nachweisbar.

<sup>3)</sup> Unsere Beobachtungen decken sich aber auch bis zu einem gewissen Grade mit der gegenteiligen Angabe von DE VRIES und VROLIJK, die meist gleiche und nur einmal entgegengesetzte Phase fanden; es ist schwierig, die geeignete Elektrodenposition zu ermitteln. — Bei den Seitenlinien-Rezeptoren stellte DE VRIES umgekehrte Phase bei Messungen unterhalb und oberhalb der Sinneszellen fest.

Reizfolgeströme ausreicht<sup>1)</sup>. Ein weiteres wichtiges Argument liefert der Befund von BORNSCHEIN und KREJCI [6c], daß die Temperaturabhängigkeit des Abklingens der cochlearen first order microphonics (s. unten!) einen  $Q_{10}$  von 2,3 (einem biochemischen, nicht physikalischen Vorgang entsprechend) aufweist. Die Energie für diese Biopotentiale (Wechsel- und Gleichstrom-Potentiale) wird also durch den Stoffwechsel der Sinneszellen geliefert — der Reiz hat nur eine Auslöserfunktion (vergleichbar einer Initialzündung).

Die physikalisch-chemische Ursache der Biopotentiale sind die Konzentrationsdifferenzen der Ionen, die durch aktive Stoffwechsel-Mechanismen aufrechterhalten werden. SMITH, LOWRY und WU [69] und CITRON, EXLEY und HALLPIKE [11] haben die interessante Tatsache festgestellt, daß die Endolymphe beim Meeresschweinchen 30mal (SMITH usw.) bzw. fast 30mal (CITRON usw.) so viel Kalium enthält<sup>2)</sup> wie die Perilymphe, die sich hierin vom Liquor cerebrospinalis nicht unterscheidet. Der Natrium-Gehalt der Endolymphe beträgt etwa  $\frac{1}{10}$  (SMITH usw.) bzw.  $\frac{1}{5}$  (CITRON usw.) des in der Perilymphe und im Liquor gefundenen.

BÉKÉSY [3a] konnte zeigen, daß der Abfall und das völlige Verschwinden der Biopotentiale bei Sauerstoffmangel bei den einzelnen Potential-Arten mit verschiedenen Zeitkonstanten erfolgt: Zuerst verschwinden die Aktionspotentiale, dann die „first order microphonics“ und zuletzt die „dc potentials“ („dc fall“ auf Tonreiz am runden Fenster). Übrig bleiben dann nur die schon erwähnten „second order microphonics“, der nach stoffwechselhemmenden Einwirkungen oder im Tode persistierende Rest von weniger als 10% der „first order microphonics“, der nach v. BÉKÉSY als nicht-biologischer Herkunft aufzufassen ist. Interessanterweise sind aber auch diese „second order microphonics“, wie BORNSCHEIN und KREJCI [6b] nachwies, noch durch ein „akustisches Trauma“ beeinflussbar.

Die gleiche Reihenfolge des Abklingens fanden wir auch bei den vestibulären Potentialen; der Unterschied zwischen den neuralen Aktionspotentialen einerseits und den Rezeptor-Potentialen andererseits war jedoch viel größer als der zwischen den Gleich- und Wechselspannungskomponenten der Rezeptor-Potentiale. Phasisches Verhalten, wie v. BÉKÉSY es für das Abklingen der dc potentials beschreibt, trat nur bei Narkose-Überdosierung auf. Bei lokaler Abkühlung war der Befund komplizierter, da first order microphonics und Gleichstrom-Rezeptorpotentiale einen sich zum Teil überschneidenden Verlauf des Abfallens zeigten. Der naheliegenden Annahme, die microphonics entstünden einfach durch mechanisch bedingte Modulation der Bestandpotentiale, müssen wir also noch mit Vorsicht begegnen<sup>3)</sup>. Um einen gewöhnlichen piezo-elektrischen Effekt kann es sich bei den microphonics nicht handeln.

Wenn es bei dem gegenwärtigen Stande der Forschung so aussieht, als wäre der Entstehungsmechanismus von Gleich- und Wechselspannungskomponenten der Rezeptor-Potentiale nicht einfach derselbe, so dürfen wir jedenfalls feststellen, daß die Gleichspannungskomponenten die engere Beziehung zu dem Prozeß der Transformation von Reiz in Erregung aufweisen.

<sup>1)</sup> DE VRIES u. Mitarb. [38] haben bei den Seitenlinien-Rezeptoren zwar einen merklich kleineren Wert für die elektrische als für die mechanische Energie erhalten, DE VRIES [85b] glaubt aber selbst, daß hieran nur die unvollständige Erfassung der elektrischen Energie schuld sei und daß das richtige Verhältnis umgekehrt sein müsse.

<sup>2)</sup> SMITH, DAVIS, DEATHERAGE und GESSERT [Amer. J. Physiol. 193, 203 (1958)] haben neuerdings den Kaliumgehalt der Utriculus (139 mÄqu./l) und der Schnecken-Endolymphe (138 mÄqu./l) verglichen. Bei einer so weitgehenden Übereinstimmung der Kaliumkonzentrationen sind auch zumindest sehr ähnliche Potentialwerte zu erwarten. — Über die speziellen Verhältnisse der Sinneszellpotentiale der Schnecke sind inzwischen weitere Arbeiten von DAVIS und seinen Mitarbeitern erschienen: Laryngoscope [St. Louis] 67, 1113 (1957), 68, 596 (1958), Ann. Otol. [St. Louis] 67, 789 (1958) und Amer. J. Physiol. 195, 251 (1958), sowie von MISRAHY u. Mitarb.: Amer. J. Physiol. 194, 393, 396 (1958).

<sup>3)</sup> Das Analog-Modell für die Haarzelle ist die Elektronenröhre mit mechanisch gesteuertem Gitter. Man darf aber nicht übersehen, daß beim biologischen Rezeptor der Zellstoffwechsel mit seiner uns heute noch nicht annähernd überschaubaren Komplexität ein Glied der Kausalkette der Transformationsprozesse ist.

Zwei Arten von Potentialänderungen finden sich übereinstimmend bei allen Haarzellen: 1. Gleichspannungsänderungen (nach der heute meist üblichen Terminologie Generator-Potentiale), vom Niveau des Rezeptor-Ruhepotentials (v. BÉKÉSY; — TRINCKER) ausgehende De- bzw. Hyperpolarisation (v. BÉKÉSY; TASAKI, DAVIS und ELDRIDGE; — TRINCKER); 2. Wechselspannungsänderungen (microphonics, Reizfolgeströme) in der Frequenz des Reizes (WEVER und BRAY; ADRIAN; STEVENS und DAVIS; v. BÉKÉSY; — PUMPHREY; ZOTTERMAN; DE VRIES u. Mitarb.; VAN EYCK; LOWENSTEIN und ROBERTS; KUIPER; TRINCKER und PARTSCH); zu diesen treten als Gruppe 3 die Aktionspotentiale der zugehörigen (1.) Neurone (STEVENS und DAVIS; GALAMBOS und DAVIS; TASAKI; — LOWENSTEIN und SAND; ZOTTERMAN; LEDOUX; VAN EYCK; LOWENSTEIN und ROBERTS; LOWENSTEIN; MURRAY; TRINCKER und PARTSCH).

Zusammenfassend dürfen wir aus diesen Untersuchungen den Schluß ziehen, daß sich die haartragenden Sinneszellen aller Labyrinth-Organen elektrophysiologisch erstaunlich ähnlich verhalten. Sie alle lassen sich sowohl durch statische Auslenkung als auch durch das gesamte in Betracht kommende Frequenzspektrum mechanischer Schwingungen in Erregung versetzen. Eine genauere Analyse der Wechseldrucke wird allerdings erst durch die Dispersion der Frequenzen in der Schnecke (RANKE, v. BÉKÉSY) ermöglicht. Die Empfindlichkeit dieser Rezeptoren ist physiologisch fast unbegrenzt (es gibt nur physikalisch bedingte Grenzen), sie zeigen wenig oder praktisch keine merkliche Adaptation. Die nach ihrer biologischen Funktion weitgehende Spezialisierung der in den Labyrinth-Organen vereinigten Mechanorezeptoren beruht im wesentlichen auf ihren verschiedenen Hilfsorganen (bzw. den zugehörigen nervösen Apparaten). Die Haarzelle selbst ist ein recht vielseitig verwendbares Meßinstrument, das erst durch vor- oder nachgeschaltete „Filter“ auf einen bestimmten Anzeigebereich eingestellt wird.

#### Literatur

- [1] ADRIAN, E.D.: J. Physiology a) 71, 28 (1931); b) 101, 389 (1943). — [2] ADRIAN, E.D., K. J. W. CRAIK u. R. S. STURDY: Proc. Roy. Soc. [London], Ser. B 125, 435 (1938). — [3] BÉKÉSY, G. v.: J. Acoust. Soc. Amer. a) 23, 29, 576 (1951); b) 24, 72, 399 (1952); c) 25, 786 (1953). — d) Ann. Otol. [St. Louis] 63, 448 (1954). e) Arch. Otolaryng. [Chicago] 61, 16 (1955). — f) Pflügers Arch. ges. Physiol. 236, 59 (1935). — [4] BLEEKER, J. D. J. W., u. H. L. DE VRIES: Acta oto-laryng. [Stockh.] 37, 289 (1949). — [5] BOENNINGHAUS, H. G., H. D. HENATSCH u. K. P. VILMAR: Arch. Ohr., Nas.- u. Kehlk.-Heilk. 160, 576 (1952). — [6] BORNSCHEIN, H., u. F. KREJCI: Experientia [Basel] a) 6, 271, 354 (1950); b) 9, 69 (1953). — c) Acta oto-laryng. [Stockh.] 45, 467 (1955). — [7] BREUER, J.: Pflügers Arch. ges. Physiol. 44, 135 (1889). — [8] CAJAL, S. R.: Histologie du Système Nerveux, Bd. 1, S. 759. Paris 1909. — [9] CHOCHOLLE, R., u. J. P. LEGOUX: J. de Physiol. 48, 448 (1956). — [10] CHURCHILL, J. A., H. F. SCHUKNECHT u. R. DORAN: Laryngoscope [St. Louis] 66, 1 (1956). — [11] CITRON, L., D. EXLEY u. C. S. HALLPIKE: Brit. Med. Bull. 12 (2), 101 (1956). — [12] DAVIS, H.: Ann. Otol. [St. Louis] 63, 469 (1954). — Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 8, 185 (1956). — Physiologic. Rev. 37, 1 (1957). — [13] DAVIS, H., A. J. DERBYSHIRE, M. H. LURIE u. L. J. SAUL: Amer. J. Physiol. 107, 311 (1934). — [14] DAVIS, H., C. FERNANDEZ u. D. R. McAULIFFE: Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 36, 580 (1950). — [15] DAVIS, H., B. E. GERNANDT u. J. S. RIESCO-MACCLURE: a) J. Neurophysiol. 13, 73 (1950); b) mit W. P. COVELL: J. Acoust. Soc. Amer. 21, 502 (1949). — [16] DAVIS, H., I. TASAKI u. R. GOLDSTEIN: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 17, 143 (1952). — [17] DERBYSHIRE, A. J., u. H. DAVIS: Amer. J. Physiol. 113, 35, 476 (1935). — [18] DOHLMAN, G.: Proc. Roy. Soc. Med. 28, 1371 (1935). — [19] DRISCHEL, H.: Wiss. Z. Univ. Greifswald, Math.-nat. R. 6, 65 (1956/57). — [20] DUENSING, F., u. K. P. SCHAEFER: Arch. Psychiat. Z. Neurol. 196, 265, 402 (1957). — [21] ECKEL, W.: Arch. Ohr., Nas.- u. Kehlk.-Heilk. 164, 487 (1954). — [22] EGMOND, A. A. J. VAN, J. J. GROEN u. L. B. W. JONGKEES: J. Physiology 110, 1 (1949). — [23] EGMOND, A. A. J. VAN, J. J. GROEN, L. B. W. JONGKEES, G. DE WIT u. G. A. HOOGLAND: International Course in Vestibular Examination, Utrecht 1953. — [24] EWALD, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus. Wiesbaden 1892. — [25] EYCK, M. VAN: Arch. int. Physiol. a) 87, 102, 231 (1949); b) 87, 434 (1950); c) 58, 313 (1950); d) 59, 236 (1951). — Acta oto-rhinolaryng. belg. e) 3, 459 (1949); f) 4, 233 (1950). — [26] FISCHER, M. H.: Ergebn. Physiol. 27, 209

(1928). — [27] GALAMBOS, R., u. H. DAVIS: J. Neurophysiol. 6, 39 (1943). — [28] GERNANDT, B.: a) J. Neurophysiol. 12, 173 (1949). — b) Acta physiol. scand. 21, 61 (1950). — [29] GERNANDT, B.E., u. C.A. THULIN: Amer. J. Physiol. 171, 121 (1952). — [30] GISELSSON, L.: Acta oto-laryng. [Stockh.], a) Suppl. 82, (1950); b) 44, 101 (1954). — c) Arch. Ohr., Nas.- u. Kehlk.-Heilk. 167, 274 (1955/56). — [31] GRAY, J.A.B., u. M. SATO: J. Physiology 122, 610 (1953). — [32] GROEN, J.J.: a) Phys. in Med. Biol. 1, 103 (1956). — b) Pract. oto-rhino-laryng. [Basel] 19, 524 (1957). — [33] GROEN, J.J., O. LOWENSTEIN u. A. J. H. VENDRIK: J. Physiology 117, 329 (1952). — [34] HALLPIKE, C.S., u. J.D. HOOD: Proc. Roy. Soc. [London], Ser. B 141, 542 (1953). — [35] HOLST, E. v.: a) Z. vergl. Physiol. 32, 60 (1950). — b) Naturwiss. 37, 265 (1950). — [36] HOLST, E. v., u. E. GRISEBACH: Naturwiss. 38, 67 (1951). — [37] HUIZINGA, E., HL. DE VRIES u. J.M. VROLIJK: Acta oto-laryng. [Stockh.] 39, 372 (1951). — [38] JIELOF, R., A. SPOOR u. HL. DE VRIES: J. Physiology 116, 137 (1952). — [39] JUNG, R., u. J.F. TÖNNIES: Klin. Wschr. 1948, 513. — [40] KAHANA, L., W.A. ROSENBLITH u. R. GALAMBOS: Amer. J. Physiol. 163, 213 (1950). — [41] KATSUKI, Y., u. H. DAVIS: J. Neurophysiol. 17, 308 (1954). — [42] KATSUKI, Y., u. SH. YOSHINO: Jap. J. Physiol. 2, 219 (1952). — [43] KEIDEL, W.D.: Pflügers Arch. ges. Physiol. 268, 34, 71 (1958). — [44] KEIDEL, W.D., u. L. SICK: Z. Biol. 105, 443 (1953). — [45] KUIPER, J.W.: The microphonic effect of the lateral line organ. Thesis, Groningen 1956. — [46] KUNZE, W., u. H. KIETZ: Arch. Ohr., Nas.- u. Kehlk.-Heilk. 155, 683 (1949). — [47] LEDOUX, A.: a) Acta oto-rhino-laryng. belg. 3, 335 (1949). — b) Proc. IVth Internat. Congr. Oto-laryng., 1949. — [48] LEGOUIX, J.P., R. CHOCHOLLE u. A. WISNER: J. de Physiol. 48, 605 (1956). — [49] LERCHE, E.: Arch. Ohr., Nas.- u. Kehlk.-Heilk. 167, 284 (1955/56). — [50] LOWENSTEIN, O.: a) Biol. Rev. 11, 113 (1936). — b) Symp. Soc. Exp. Biol. 4, 60 (1949/50). — c) Nature [London] 172, 549 (1953). — d) J. Physiology 127, 104 (1955). — e) Brit. Med. Bull. 12, 110, 114 (1956). — [51] LOWENSTEIN, O., u. T.D.M. ROBERTS: J. Physiology 114, 471 (1951). — [52] LOWENSTEIN, O., u. A. SAND: a) Proc. Roy. Soc. [London], Ser. B 129, 256 (1940). — b) J. Physiology 99, 89 (1940). — [53] MARTINI, V.: Boll. Soc. ital. biol. sper. 15, 1102 (1940); 16, 70 (1941); 17, 1 (1942). — [54] MOWRER, O.H.: Science 81, 180 (1935). — [55] MURRAY, R.W.: J. Physiology 134, 408 (1956). — [56] McNALLY, W.J., u. J. TAIT: Quart. J. Exp. Physiol. 23, 147 (1933). — [57] McNAUGHTON, I.P.J., u. W.J. McNALLY: J. Laryng. 61, 204 (1946). — [58] PESTALOZZA, G., u. H. DAVIS: Amer. J. Physiol. 185, 595 (1956). — [59] PUMPHREY, R.J.: Nature [London] 143, 898 (1939). — [60] RANKE, O.F.: Arch. Ohr., Nas.- u. Kehlk.-Heilk. 167, 1 (1955). — [61] RANKE, O.F., W.D. KEIDEL u. H.G. WESCHKE: Z. Biol. 105, 380 (1953). — [62] RANKE,

O.F., u. H. LULLIES: Gehör, Stimme, Sprache. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. — [63] RIESCO-MACCLURE, J.S., H. DAVIS, B.E. GERNANDT u. W.P. COVELL: Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 71, 158 (1949). — [64] ROSENBLITH, W.A., R. GALAMBOS u. I. J. HIRSH: Science 111, 569 (1950). — [65] ROSS, D.A.: J. Physiology 86, 117 (1936). — [66] SCHLEIDT, W.M.: Experientia [Basel] 7, 65 (1951). — Naturwiss. 39, 69 (1952); 43, 502 (1956). — [67] SCHOEN, L.: Ber. Physiol. 180, 117 (1956). — Z. vergl. Physiol. 39, 399 (1957). — [68] SCHWARTZKOPFF, J.: Z. vergl. Physiol. a) 34, 46 (1952); b) 41, 35 (1958). — [69] SMITH, C.A., O.H. LOWRY u. M.L. WU: Laryngoscope [St. Louis] 64, 141 (1954). — [70] STEINHAUSEN, W.: Pflügers Arch. ges. Physiol. 228, 322 (1931); 229, 439 (1932); 232, 500 (1933); 235, 538 (1935). — Das Bogengangssystem usw. Hochschulfilm C 323 (1939). — [71] STEVENS, S.S., u. H. DAVIS: Hearing. New York 1938. — [72] STEVENS, S.S., Ed.: Handbook of Experimental Psychology. New York 1951 (Beiträge: G. v. BÉKÉSY u. W.A. ROSENBLITH, H. DAVIS, G.R. WENDT). — [73] SUMI, T., Y. KATSUKI u. H. UCHIYAMA: Proc. Japan Acad. 32, 67 (1956). — [74] SVARTICHIN, G.: Acta physiol. scand. 24, Suppl. 86 (1951). — [75] TASAKI, I.: J. Neurophysiol. 17, 97 (1954). — [76] TASAKI, I., H. DAVIS u. D.H. ELDRIDGE: J. Acoust. Soc. Amer. 26, 765 (1954). — [77] TASAKI, I., H. DAVIS u. J.-P. LEGOUIX: J. Acoust. Soc. Amer. 24, 502 (1952). — [78] TIMM, C.: Ber. Physiol. 135, 465 (1949). — Z. Laryng. Rhinol. 30, 133 (1951). — [79] TRINCKER, D.: a) Z. Laryng. Rhinol. 31, 463 (1952). — b) Pflügers Arch. ges. Physiol. 264, 351 (1957). — Ann. Otol. [St. Louis] 68, 145, 148 (1959). — Rev. esp. Fisiol. 14, 201 (1958). — [80] TRINCKER, D., I. BERGMANN u. K. NEHLS: Z. Laryng. Rhinol. 33, 502 (1954). — [81] TRINCKER, D., u. C. J. PARTSCH: Pflügers Arch. ges. Physiol. 266, 77 (1957). — Ann. Otol. [St. Louis] 68, 153 (1959). — [82] TULLIO, P.: Das Ohr. Berlin-Leipzig-Wien 1929. — [83] TULLIO, P., u. P. STORTI: Boll. Soc. ital. biol. sper. 13, 407 (1938). — [84] ULRICH, H.: Pflügers Arch. ges. Physiol. 235, 545 (1935). — [85] VRIES, HL. DE: a) Experientia [Basel] 4, 205 (1948). — b) Progr. Biophys. 6, 207 (1956). — [86] VRIES, HL. DE, u. J.D.J.W. BLEEKER: Acta oto-laryng. [Stockh.] 37, 298 (1949). — [87] VRIES, HL. DE, J.W. KUIPER u. D.R. UBBENS: Nature [London] 175, 383 (1955). — [88] VRIES, HL. DE, u. P. SCHIERBEEK: Pract. oto-rhino-laryng. [Basel] 15, 65 (1953). — [89] VRIES, HL. DE, u. J.M. VROLIJK: Acta oto-laryng. [Stockh.] 43, 80 (1953). — [90] WEVER, E.G., u. C.W. BRAY: J. Exp. Psychol. 13, 373 (1930). — [91] ZOTTERMAN, Y.: J. Physiology 102, 313 (1943).

Physiologisches Institut der Universität, Erlangen, Universitätsstr. 17

Eingegangen am 18. Oktober 1958

## Kurze Originalmitteilungen

Für die Kurzen Originalmitteilungen sind ausschließlich die Verfasser verantwortlich

### Elektrische Leitfähigkeit von ZnO-SiO<sub>2</sub>-Mischungen

Die elektrische Leitfähigkeit nichtgesinterter polykristalliner ZnO-Präparate sowie auch ihre Temperaturabhängigkeit wird durch die Chemisorptionsprozesse bedingt, welche auf der Oberfläche der zwischenkristallinen Kontakte verlaufen und der Funktion  $\log \sigma = f(1/T)$  ihre eigentümliche Form verleihen<sup>1), 2)</sup>. Da der elektronische Zustand eines Halbleiters mit seinen katalytischen Eigenschaften eng zusammenhängt, beeinflussen die beschriebenen Erscheinungen auch die katalytischen Eigenschaften der polykristallinen ZnO-Präparate<sup>3)</sup>. Es schien interessant, festzustellen, inwiefern der elektronische Zustand des ZnO durch SiO<sub>2</sub>-Zusatz beeinflusst werden kann, weil SiO<sub>2</sub> oft zur Verdünnung der Katalysatoren verwendet wird.

Die Apparatur und die Untersuchungsmethode sind früher<sup>1)</sup> beschrieben worden. Die Temperaturabhängigkeit der Leitfähigkeit des SiO<sub>2</sub> kann in dem ganzen untersuchten Temperaturbereich durch die Formel  $\sigma = \sigma_0 \exp(-E/2kT)$  ausgedrückt werden, wobei die Aktivierungsenergie zwischen 100 und 450°C 1,7 eV und bei höheren Temperaturen 3,1 eV beträgt (Fig. 2, Kurve III). Die elektronischen Eigenschaften von ZnO sind in den Arbeiten<sup>1), 2)</sup> beschrieben worden. Die molare Zusammensetzung der bei den Untersuchungen verwendeten Probekörper war 4 ZnO + SiO<sub>2</sub>, 3 ZnO + SiO<sub>2</sub>, ZnO + SiO<sub>2</sub>, ZnO + 3 SiO<sub>2</sub> und ZnO + 4 SiO<sub>2</sub>.

Die Temperaturabhängigkeit der elektrischen Leitfähigkeit von ZnO + SiO<sub>2</sub> (Fig. 1; I Erwärmung, II Abkühlung) ist ähnlich wie im Falle des reinen, nicht gesinterten ZnO. Die Interpretation des Verlaufs ist in<sup>2)</sup> angegeben. Ähnliche

Kurven wurden auch im Falle aller anderen untersuchten Mischungen von ZnO und SiO<sub>2</sub> erhalten trotz verschiedener

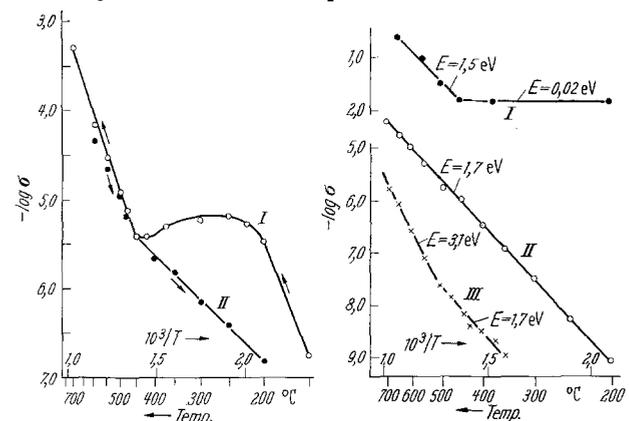


Fig. 1. Leitfähigkeit  $\sigma$  von ZnO + SiO<sub>2</sub> in Abhängigkeit von der Temperatur, I Erwärmung, II Abkühlung. Ordinate:  $-\log \sigma$

Fig. 2. Leitfähigkeit  $\sigma$  als Funktion der Temperatur. I reines, gesintertes ZnO; II ZnO + SiO<sub>2</sub>, gesintert; III reines SiO<sub>2</sub>

Zusammensetzung; es ändern sich nur die bei gleichen Temperaturen gemessenen absoluten Leitfähigkeitswerte. Die Ver-