

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

* Physiologie der höheren Sinne bei Säugern und Vögeln

Von J. Schwartzkopff

In der Einstufung von Gesicht und Gehör als „höhere“ Sinne liegt, wie bei jeder Definition, eine gewisse Willkür. Die besonders hohe Empfindlichkeit für physikalische Reizformen zeichnet beide Sinne vor anderen aus. Sie können Informationen aus der belebten und unbelebten Umwelt über beträchtliche Entfernungen hin verarbeiten. Wir wollen durch den Vergleich der Funktionen sowohl die beteiligten physiologischen Mechanismen wie die besonderen Sinnesleistungen von Säuger und Vogel wechselweise beleuchten.

I. Energiebedarf

Die Aktivierung jedes Sinnesorgans hat energetische Veränderungen zur Voraussetzung. Beim Menschen bedürfen Auge und Ohr nach AUTRUM (1948) annähernd der gleichen Reizenergie zur Schwellenerregung, größenordnungsmäßig 10^{-17} Wattsec. Ähnliche Werte gelten für die Sinnesschwellen von Tieren; das Katzenauge ist nach mehreren unabhängigen Untersuchungen (BRIDGEMAN u. SMITH 1942, MEAD 1942, GUNTER 1951, Diskussion bei PIRENNE 1956) um das 2–7fache empfindlicher als das menschliche. Diese Differenz dürfte sich weitgehend durch die größere Lichtstärke (Pupillendurchmesser/Brennweite) des Katzenauges erklären lassen sowie durch die verbesserte Ausnutzung des in das Auge eingetretenen Lichtes wegen der Reflexion durch das Tapetum (um das 1,4fache, s. GUNTER, HARDING und STILES 1951, WEALE 1953). Die Waldohreule (*Asio otus*) reagiert noch auf $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{10}$ der für unser Auge erforderlichen Helligkeit (HECHT u. PIRENNE 1940), ähnlich der Waldkauz (*Strix aluco*) nach DAVID (1938). Auch mehrere nächtlich jagende amerikanische Eulen (*Strix varia*, *Asio wilsonianus*, *Tyto alba pratincola*) sind dem Menschen etwas überlegen, während nicht so streng an die Nacht gebundene Arten wie *Speotyto cunicularia hypugaea* (DICE 1945) und der einheimische Steinkauz (*Athene noctua*, DAVID 1938, MEYKNECHT 1941) etwa die gleiche Schwellenempfindlichkeit gezeigt haben. Typische tagaktive Säuger und Vögel hat man anscheinend nicht auf vergleichbare Weise untersucht; zweifellos sehen aber mindest zahlreiche Vögel nachts recht schlecht (vgl. DONNER 1951).

Die absolute Bestimmung von Hörschwellen ist methodisch schwierig; Verhaltensversuche an frei beweglichen Tieren sind wegen des Auftretens von stehenden Wellen mit beträchtlichen Fehlerquellen behaftet. Aus diesem Grunde ziehen die meisten Forscher es vor, relative Schwellenkurven zu ermitteln, die für den hier vorzunehmenden Vergleich nicht geeignet sind. Die Messungen der absoluten Hörschwellen bei Affen (ELDER 1934, HARRIS 1943), Hunden (DWORKIN, KATZMANN, HUTCHINSON und McCABE 1941, LIPMAN u. GRASSI 1942 ECCHER 1942) und

Nagern (GOULD u. MORGAN 1941, ELDER 1942, ECCHER 1942, BLACKWELL u. SCHLOSSBERG 1943, SCHLEIDT pers. Mitt.) haben teils etwas schlechtere, teils die gleichen Werte wie beim Menschen ergeben. Wesentlich besser (um fast eine Zehnerpotenz) soll nach NEFF und HIND (1955) die Katze hören. Die Aktionspotentiale des Meerschweinchen-Ohres sind um 10db, also etwa das dreifache, weniger empfindlich als der Mensch (DAVIS, GERNANDT u. RIESCO-MACCLURE 1950). Im Gehirn der Katze finden sich dagegen akustische Nervenzellen, die die menschliche Schwelle um 10–20 db übertreffen (GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF u. RUPERT 1959).

Unter den Vögeln hört nach Dressurversuchen (TRAINER 1946) der amerikanische Uhu (*Bubo virginianus*) um knapp 10 db schärfer als der Mensch, Enten und Tauben sind weniger empfindlich (HEISE 1953), Raubvögel (TRAINER 1946) und Singvögel gleichen ihm (SCHWARTZKOPFF 1949).

Der Umstand, daß beide Sinnesorgane bei den höchststehenden Wirbeltieren die gleiche Absolut-Empfindlichkeit erreichen, kann wohl nur dadurch erklärt werden, daß außer den die Energie schließlich verarbeitenden Rezeptoren auch die den Reiz sammelnden und leitenden Hilfsapparate ihrer Aufgabe bis an die Grenzen des bauplanmäßig und physikalisch Möglichen angepaßt sind. Die Übereinstimmung erscheint beim Auge weniger erstaunlich, weil dessen dioptrischer Apparat bei Säugern und Vögeln aus morphologisch gleichwertigen Teilen aufgebaut ist. Das Mittelohr hingegen wird von verschiedenen Elementen des primitiven Kiefergelenks gebildet; sein Bau dient mit zur morphologischen Charakterisierung der beiden Klassen.

Die funktionelle Aufgabe des Mittelohres liegt in der Anpassung und Übertragung des Luftschalles auf die Innenohr-Flüssigkeit (s. RANKE 1953). Hierfür ist die Kraft-Übersetzung zwischen Trommelfell und ovalem Fenster entscheidend. Sie entspricht annähernd deren Flächenverhältnis, das bei Vögeln und Säugern im Mittel gleich ist (Tab. 1). Die Unterschiede der Werte im einzelnen lassen die allgemeine Leistungsfähigkeit des betreffenden Tieres erkennen. Die Übereinstimmung der Fähigkeit der Mittelohren, Töne verzerrungsfrei zu übertragen, ist auch elektrophysiologisch an Säugern und Vögeln bestätigt worden (BRAY u. THURLOW 1942, WEVER und LAWRENCE 1950 a u. b).

T a b. 1: Akustische Anpassung (Trommelfellfläche/ovales Fenster) von Säugern und Vögeln nach verschiedenen Autoren aus SCHWARTZKOPFF (1957 a).

<i>Mus musculus</i>	24	<i>Dryobates major</i>	19
<i>Homo sapiens</i>	27	<i>Parus major</i>	25
<i>Cavia cobaya</i>	29	<i>Melopsittacus undulatus</i>	31
<i>Felis ocreata dom.</i>	34	<i>Asio otus</i>	40

II. Primärvorgänge, Generatorpotential

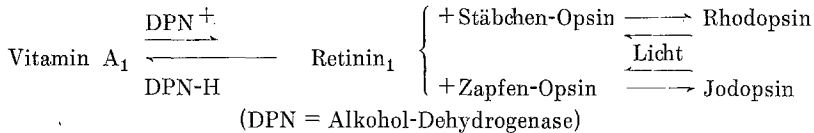
Die vom Hilfsapparat gesammelte „ädaquate“ Reizenergie wird an die eigentlichen Sinneszellen weitergegeben. Die Art der primären Einwirkung von Licht bzw. Schall auf die Rezeptoren unterscheidet die beiden Sinne fundamental.

Lichtsinne

In den Photorezeptoren aller Wirbeltiere zerfallen bei Absorption von Licht-Quanten sensible Pigmente; wahrscheinlich dürfen die Befunde am Menschen verallgemeinert werden, wonach zur Aktivierung eines Stäbchens nur ein Quant von einer seiner „chromophoren Gruppen“ aufgenommen zu werden braucht. Eine fortgeleitete nervöse Erregung entsteht aber erst, wenn einige (ca. 5) Stäbchen einer Rezeptor-Gruppe gleichzeitig (innerhalb 0,1 sec) aktiviert werden (ausführl. b. BAUMGARDT 1952, PIRENNE 1956).

Hinsichtlich der Photopigmente stimmen Säuger und Vögel insofern überein, als bei ihnen wahrscheinlich nur Derivate von Vitamin A₁-Aldehyd als Photopigmente auftreten (MORTON u. GOODWIN 1944, BALL, COLLINS, MORTON u. STUBBS 1948, WALD 1949, 1958 a u. b, AUTRUM 1952 a. CRESCITELLI 1958). Die zersetzten Pigmente werden unter Energiezufuhr aus Stoffwechselfvorgängen wieder aufgebaut (WALD 1951).

In den Stäbchen der Retina findet sich einheitlich als photochemische Substanz das Rhodopsin oder der Sehpurpur von KÜHNE (1878). Nicht so einfach liegen die Verhältnisse bei den Zapfen; WALD (1937) hat aus der Hühner-Retina (die überwiegend Zapfen enthält) das Jodopsin als photosensible Substanz gewonnen und in den folgenden Jahren eingehend untersucht (Lit. WALD 1949, 1958 a u. b, AUTRUM 1958, 1959). Die von diesem und anderen Forschern entwickelten Vorstellungen werden durch das Reaktionsschema veranschaulicht:



Schwierigkeiten scheinen vor allem bei der Anwendung dieses Schemas auf das von Zapfen vermittelte Farbsehen zu entstehen. Es lassen sich zwar Derivate von Vitamin A₁ mit verschiedener spektraler Absorption herstellen (MORTON u. PITT 1957), doch ist der Nachweis, daß solche Stoffe in den Netzhäuten der höheren Wirbeltiere physiologisch aktiv sind, schwierig. Auch die Rolle der im aufgebauten Sehfärbstoff mit dem Karotinoid verbundenen Eiweiß-Komponente, des Opsins, bedarf noch weiterer Klärung (Lit. b. WALD 1958 b, Diskussion durch AUTRUM 1959).

Die Beteiligung des Rhodopsins und möglicherweise einer dem Jodopsin entsprechenden Mischung von Photopigmenten am Sehvorgang wird dadurch bewiesen, daß nervöse Folgeprozesse, z. B. die Schwellen-Erregung des Sehnerven, die gleiche spektrale Empfindlichkeit zeigen wie die Absorptionskurven der Pigmente in wässriger Lösung (DARTNALL 1953, GRANT 1947, 1957). Die Wirkungen der beiden Stoffe lassen sich einmal in reinen Stäbchen- oder Zapfen-Netz-

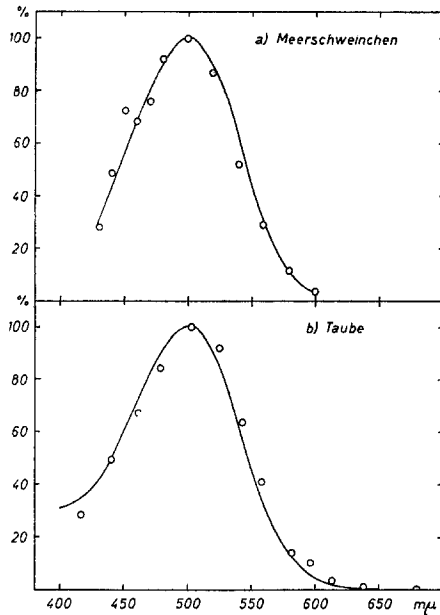


Abb. 1. Spektrale Empfindlichkeit des Sehnerven vom Meerschweinchen (a, nach GRANIT 1942 a) und von der Taube (b, nach DONNER 1953) unter skotopischen Bedingungen; ausgezogen die Absorptionskurve des Rhodopsins. Spektrum gleicher Quanten-Intensität; Ordinate: $1/\text{rel. Energie}$.

häuten gegenüberstellen. Sie lassen sich aber auch in gemischten Netzhäuten isolieren, da Rhodopsin und seine Folgeprozesse nur im dunkeladaptierten Auge, unter skotopischen Bedingungen erscheinen, während Jodopsin an das photopische Tageslicht-Sehen gebunden ist.

In Abb. 1 ist die Absorptionskurve des Rhodopsins ausgezogen. Außerdem ist die Schwellenempfindlichkeit des Sehnerven Abb. 1 a) nach Versuchen an 16 dunkeladaptierten Meerschweinchen (GRANIT 1942 a) eingetragen. Die Meßpunkte folgen dem Kurvenverlauf; beide Prozesse haben ihre höchste Empfindlichkeit bei Licht von 507 μ Wellenlänge. Die Meerschweinchen-Retina enthält ganze überwiegend Stäbchen. Doch haben GRANIT (1942 b) und später DONNER (1953) praktisch gleiche Ergebnisse an der Retina von skotopischen Tauben erhalten (Abb. 1 b), in der die Zapfen die Majorität bilden.

Die Übereinstimmung hinsichtlich der durch Stäbchen vermittelten Helligkeitsempfindung bei Säugern und Vögeln ist ohne Ausnahme. In Abb. 2 sind die Empfindlichkeiten des Pupillenreflexes von Mensch und Waldkauz unter skotopischen Bedingungen verglichen; sie sind identisch mit einem Gipfel bei 507 μ .

Das Absorptionsmaximum des Jodopsins liegt bei 565 μ und in diesem Bereich sind auch die Augen der meisten Säuger im helladaptierten Zustand am empfindlichsten (Mensch: Abb. 2; vgl. GRANIT 1947, HARTRIDGE 1950, AUTRUM 1952 a, v. STUDNITZ 1952). Die photopische Helligkeitsempfindung aller bisher untersuchten Vögel weicht etwas von der des Menschen ab; für Singdrossel (*Turdus ericetorum* nach VAN ECK 1939), Star (*Sturnus vulgaris*, DIJKGRAAF 1953), Zebrafink (*Taeniopygia castanotis*, CROZIER u. WOLF 1942) und Steinkauz (*Athene noctua*, ERHARD 1924, MEYKNECHT 1941) erscheint das langwellige, rote Licht weniger hell als für den Menschen. Bei Hühnern (HONIGMANN 1921, ARMINGTON u. THIEDE 1956) und Tauben (GRANIT 1942 b, DONNER 1953, dagegen BLOUGH 1957) ist der Gipfel der spektralen Empfindlichkeitskurve jedoch in der entgegengesetzten Richtung, auf 580 μ Lichtwellenlänge verschoben. Die dem Menschen gesetzte Grenze des sichtbaren Lichtes wird aber nicht überschritten (MATTHEWS u. MATTHEWS 1939). Für die Variationen bei Vögeln gibt schon HONIGMANN (1921)

eine Erklärung. Bei Kücken ist nämlich die Rotverschiebung noch nicht feststellbar; sie besitzen in den Zapfen nur *unfarbige* Ölkugeln. Die Veränderung der spektralen Empfindlichkeit bei den erwachsenen Hühnern fällt zusammen mit der Ausfärbung der als Farbfiler fungierenden Ölkugeln (ERHARD 1924). Neuere elektrophysiologische Untersuchungen an Tauben (vgl. DONNER 1953), bei denen die Filterwirkung der Ölkugeln quantitativ berücksichtigt wurde, kommen

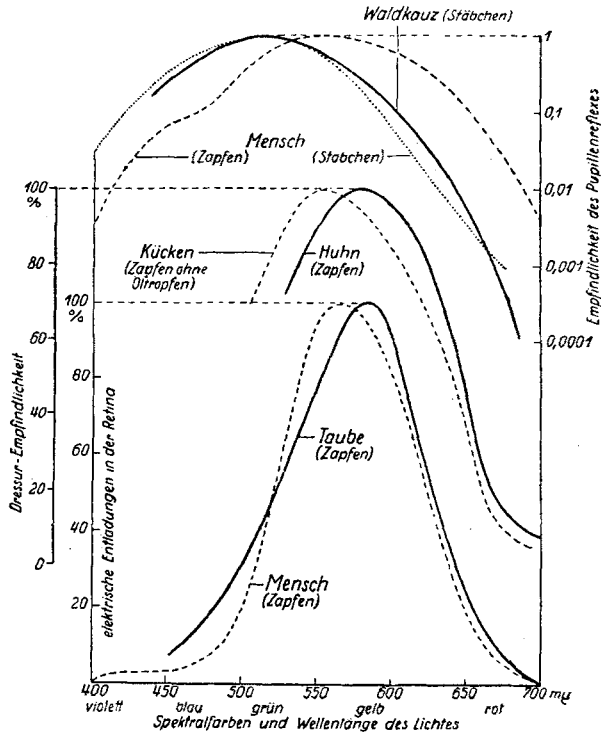


Abb. 2. Spektrale Empfindlichkeit von Seh-Vorgängen bei verschiedenen Warmblütern unter skotopischen und photopischen Bedingungen (kombiniert nach COBLENTZ u. EMERSON 1921, HONIGMANN 1921, HECHT u. PIRENNE 1940, GRANIT 1947).

zu dem gleichen Ergebnis. Eine Verallgemeinerung auf die mit wechselnd gefärbten Filtern in der Netzhaut ausgerüsteten übrigen Vögel (FRANZ 1934, ROCHON-DUVIGNEAUD 1943) scheint berechtigt zu sein, allerdings mit Ausnahme des Steinkauzes. Dieser besitzt wie alle bisher untersuchten Eulen nur gelb-grüne (und farblose) Ölkugeln in den Zapfen. Da im Eulenaugel aber Stäbchen dominieren, ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß die Untersucher nicht die *photopische* sondern die *skotopische* Helligkeits-Empfindlichkeit ermittelt haben, Sehpurpur ist für langwelliges Licht relativ unempfindlich.

Unter den Säugetieren fügt sich das mit einer reinen Zapfennetzhaut ausgerüstete amerikanische Hörnchen *Sciurus carolinensis* nicht dem allgemeinen Schema

(Abb. 3). Wie von einer Zapfennetzhaut zu erwarten, ist das Adaptationsvermögen sehr gering, und es fehlt eine Purkinje-Verschiebung. Aber die einheitliche spektrale Empfindlichkeitskurve (ARDEN u. TANSLEY 1955 a) hat einen Gipfel bei $530\text{ m}\mu$, was weder dem Rhodopsin noch dem Jodopsin entspricht. Es wird vermutet, daß bei diesen Arten nur eine Teilkomponente des Farbensehens, entsprechend dem Grün-Modulator von GRANIT (1945), ausgebildet ist (vgl. Abb. 10).

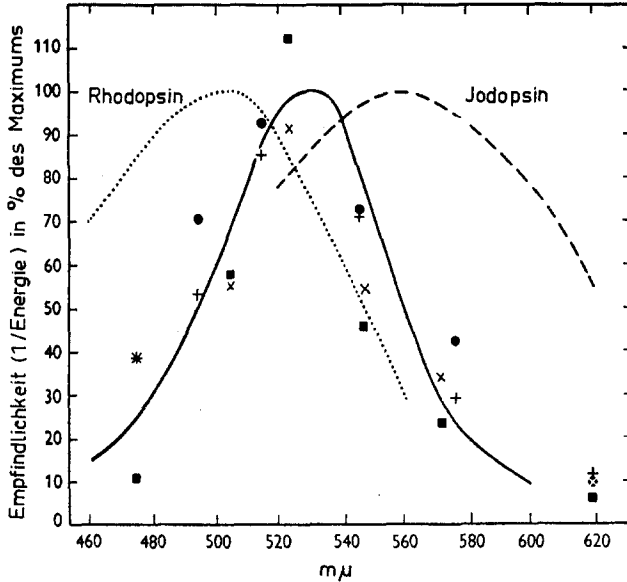


Abb. 3. Spektrale Empfindlichkeit des Elektroretinogramms vom amerikanischen Hörnchen, *Sciurus carolinensis leucotis*;
 ● dunkel- bzw. ×, + hell-adaptiert. Die ausgezogene Kurve entspricht dem Grün-Modulator von GRANIT (1945). Spektrum gleicher Quanten-Intensität (nach ARDEN u. TANSLEY 1955 a).

Trotz der noch hinsichtlich des Jodopsins offenen Fragen (s. AUTRUM 1959) besteht wenig Zweifel, daß im wesentlichen alle Primärreaktionen an den Photopigmenten übereinstimmen. Auf diese folgen elektrische Veränderungen in den Sehzellen selbst (s. WALD 1958 a, FERNÁNDEZ-MORÁN 1959), die in dem vom ganzen Auge abgeleiteten ERG als eine besondere Komponente (P_{II}) sichtbar werden (vgl. GRANIT 1947, ANDRÉE u. MÜLLER-LIMMROTH 1954). Die intrazelluläre Messung dieser Rezeptor-Potentiale ist methodisch schwierig und hat uneinheitliche Ergebnisse gebracht, besonders was die Polarität angeht (TOMITA 1950, TOMITA, FUNAISHI u. SHINO 1951, TOMITA, MIZUNO u. IDA 1952, TOMITA u. TORIHAMA 1956, TOMITA, MURAKAMI, SATO u. HASHIMOTO 1959, SVAETICHIN 1956 a u. b, MOTOKAWA, OIKAWA u. TASAKI 1957, GRÜSSER 1958, GRÜSSER u. RABELO 1958). Es wird aber nicht bezweifelt, daß durch den photochemischen Prozeß ein Generator-Potential ausgelöst wird, welches die Alles- oder Nichts-Entladungen in den anschließenden Nervenzellen steuert.

G e h ö r

In den Gehörorganen und anderen Endstellen des Labyrinthes aller Wirbeltiere verarbeiten Haarzellen die mechanische Energie. Nach Berechnungen und Messungen von DE VRIES (1948, 1952) ist die bei Schwellenerregung des Ohres verfügbare Energie geringer als die der Brownschen Molekularbewegung. Wenn trotzdem ein akustisches Signal von minimaler Stärke eine physiologische Wirkung auslöst, die von der Molekularbewegung unterschieden werden kann, so dürfte hierbei die Summierung von phasengleichen Bewegungsvorgängen entscheidend sein, während die ungeordneten thermischen Bewegungen sich wechselseitig auslöschen. Als adäquater Reiz wirkt die Scherung der Haare, tangential zur Zelloberfläche (v. HOLST 1950, v. BÉKÉSY 1951 a, 1953 a u. b). Abb. 4 a u. b zeigen die Bewegung der Basilarmembran und des Corti'schen Organs relativ zur gallertigen Deckmembran. Die submikroskopischen Strukturänderungen an den Haaren und damit der Primärvorgang der akustischen Sinneserregung im strengen Sinne sind noch nicht untersucht worden.

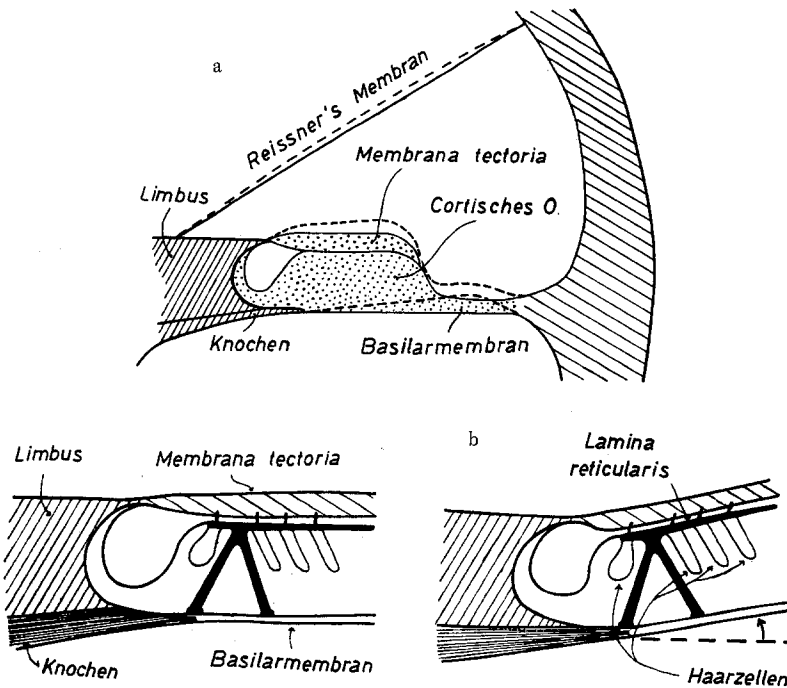


Abb. 4. Verlagerungen im Innenohr von Säugetieren; halbschematischer Querschnitt a) des Ductus cochlearis, b) des Corti'schen Organs (nach Davis 1958).

Dafür ist der anschließende elektrische Vorgang genauer bekannt als beim Auge. Der mechanische Reiz ändert den Membranwiderstand der Haarzellen, und zwar hängt es von der Richtung der deformierenden Kraft ab, ob mehr oder weniger Strom die Membran passieren kann. Der Stromverlauf reproduziert den

Ablauf des mechanischen Reizes mit der Genauigkeit eines Mikrophons. Die Energie zum Aufbau der sog. Mikrophonpotentiale der Haarzellen wird vom körpereigenen Stoffwechsel bereitgestellt, sehr zum Unterschied von anorganischen Mikrophon-Effekten. V. BÉKESY (1951 b, 1952 b) hat direkt gemessen, daß die in den biologischen Mikrophonpotentialen freigesetzte Energie höher ist als die durch den mechanischen Reiz den Sinneszellen angebotene.

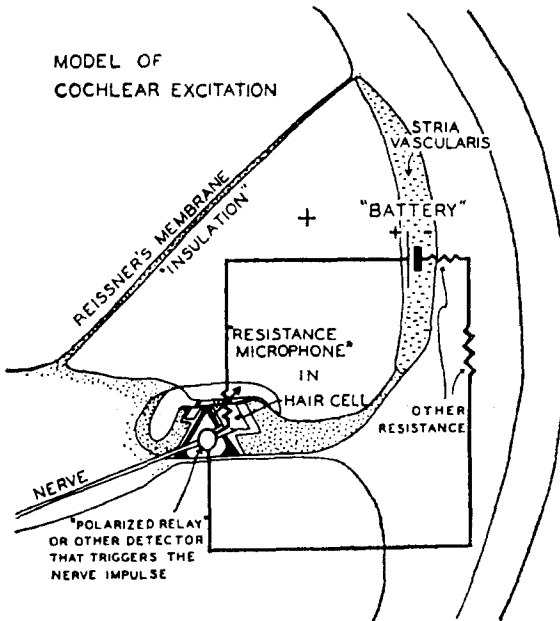


Abb. 5. Schema des „Abgriffs“ vom endolymphatischen Potential durch das Widerstands-Relais der Haarzellen und Erregung der Hörnervendendriten; Potential-Quelle („Battery“) in der Stria vascularis (nach DAVIS 1958).

Die Energie-Verstärkung wird nicht aus dem Reservoir der einzelnen Sinneszellen gespeist, wie das sonst bei Erregungsprozessen im Organismus üblich ist, sondern zusätzlich aus einem höchst merkwürdigen extrazellulären Energiespeicher, der Endolymphe (v. BÉKESY 1952 a, DAVIS 1954, 1957, 1958). Diese ist nämlich um 50–80 mV positiv gegenüber der Perilymphe und den sonstigen Körperflüssigkeiten geladen. Die Haarzellen führen in ihrem Innern das normale Zellpotential von rund 70 mV negativ gegenüber der Perilymphe. An ihrer der Endolymphe zugewandten, die sensiblen Fortsätze tragenden Oberfläche fällt daher ein Gesamt-Potential von 120–150 mV ab. Durch weitere Untersuchungen ist erhärtet worden, daß das Mikrophonpotential von der Höhe des endolymphatischen Energiespeichers abhängt (TASAKI, DAVIS u. ELDRIDGE 1954). Die Haarzellen kontrollieren durch ihren Membranwiderstand den Abfluß der in der Endolymphe gespeicherten Energie (Abb. 5). Die dabei auftretenden Spannungsänderungen werden als Mikrophonpotential gemessen (DAVIS 1958).

Die Endolymphe wird aufgeladen durch O₂-abhängige Stoffwechselprozesse, die in der *Stria vascularis* der Säuger-Cochlea ablaufen, wie erst unlängst durch

TASAKI und SPYROPOULOS (1959) nachgewiesen wurde. Da die Mikrofonpotentiale von Säugern und Vögeln prinzipiell übereinstimmen, vermuten wir auch bei diesen eine zusätzliche Energiequelle. Sie wird mit großer Wahrscheinlichkeit aus dem *Tegmentum vasculosum* gespeist, das der *Stria vascularis* homolog aber sehr viel umfangreicher ist (Abb. 6). Als drüsig-wabiges Gewebe mit reichlicher Durchblutung trennt das Tegmentum bei den Vögeln den endolymphatischen *Ductus*

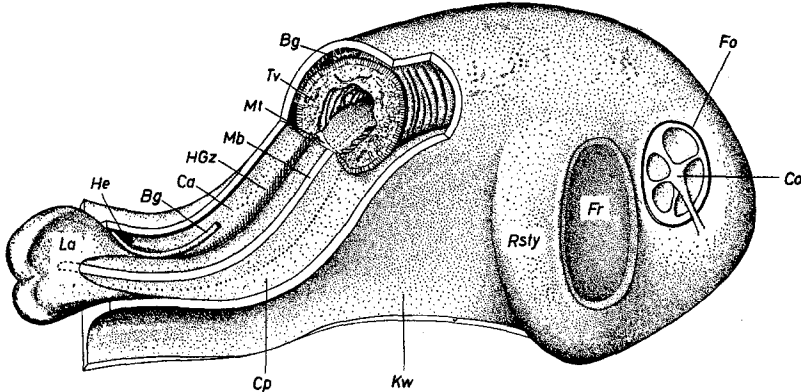


Abb. 6. Raumbild des linken Innenohres der Schleiereule (*Tyto alba*); knöchernerne Wand der Cochlea und Ductus cochlearis etwa in der Mitte eröffnet. Bg Blutgefäß, Ca, Cp vorderer, hinterer Knorpelschenkel, Co Columella-Fußplatte im ovalen Fenster (Fo), Fr rundes Fenster, He Helicotrema, HGz „Gehörzähne“ von HUSCHKE (verknorpelte Blutgefäße, in das Tegmentum vasculosum eintretend), Kw Knochenwand des Gehirns, La Lagena, Mb Basilarmembran (Breitenänderung nicht berücksichtigt), Mi Membrana tectoria, Rsty Recessus scalae tympani, Tv Tegmentum vasculosum. Beachte das Fehlen einer selbständigen Scala vestibuli; nur Spaltraum zwischen Tegmentum vasculosum und Knochen vorhanden; ca. 10 \times .

cochlearis von der perilymphatischen *Scala vestibuli*; diese ist durch die Ausdehnung des Tegmentums auf einen Spaltraum reduziert worden. Die Schwingungsvorgänge im Ductus cochlearis und in dem Rest der Scala vestibuli der Vögel sind noch keineswegs geklärt. Insbesondere ist unverständlich, aus welchem Grunde das Tegmentum vasculosum im Wege der Schallausbreitung liegt (SCHWARTZKOPFF 1954). Für seine mächtige Entwicklung dürfte sich nunmehr aber eine funktionelle Deutung anbahnen.

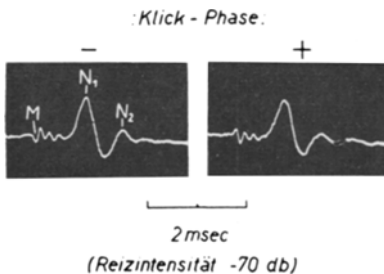


Abb. 7. Cochlea-Potential der Katze nach Klicksignal; -, + Phase zeigt an, daß die Trommelfellbewegung mit Auswärts- bzw. Einwärts-Schwingung beginnt. Beachte entsprechende Änderung des Mikrophon-Potentials (M), während die Entladungen des Hörnerven (N_1) und der anschließenden Schaltstation im Gehirn (Nucleus cochlearis, N_2) nahezu unbeeinflusst bleiben (nach GALAMBOS SCHWARTZKOPFF u. RUPERT 1959, verändert).

Die Mikrofonpotentiale sind die notwendige Voraussetzung für die Auslösung der Hörnerven-Erregung (DAVIS 1954, 1958). Der durch die Haarzellen fließende Strom depolarisiert zugleich die an ihre Basis herantretenden Nervenfortsätze. Abb. 7 zeigt das vom runden Fenster einer Katze abgegriffene Cochlea-Potential, während das Innenohr ein kurzes akustisches Signal verarbeitet. Man erkennt die frühe Mikrofon-Komponente, die die Bewegungsweise der Basilarmembran wiedergibt, und die spätere nervöse Komponente, die aus zahlreichen Einzel-Entladungen von Hörnervenfaseren zusammengesetzt wird. Beim Vogel (Abb. 8, Eule) finden wir prinzipiell das gleiche Bild.

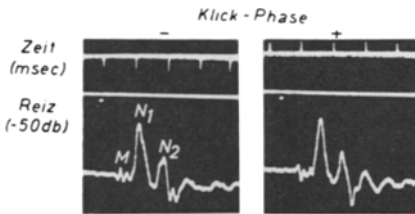


Abb. 8. Cochlea-Potential einer Eule (*Strix varia*); im übrigen wie Abb. 7 (nach SCHWARTZKOPFF 1958 b).

III. Folgeprozesse

In den Primärprozessen des Auges und des Ohres wird zunächst auf verschiedenen Wegen Licht- bzw. mechanische Energie aufgenommen und hierdurch ein Generator-Potential freigesetzt. Da dieses Potential in gleicher Weise Fasern des Seh- und des Hörnerven zur Erregung bringt, wird scheinbar ein altes, auf DU BOIS-REYMOND (1872) zurückgehendes Gedankenexperiment bekräftigt, daß nämlich nach wechselweiser Vertauschung der beiden Nerven der Blitz durch die Augen gehört und der Donner durch die Ohren gesehen werden könne. Dem steht entgegen, daß schon die Primärprozesse in jedem Sinnesorgan ein spezifisches räumliches und zeitliches Muster ausbilden. Umgewandelt in entsprechende Muster der Nervenerregung wird die in dem Körper aufgenommene Sinnes-Information auf den anschließenden optischen und akustischen Bahnen weiter verarbeitet und aufgeschlüsselt. Diese nervöse Aufschlüsselung verläuft für beide Sinne völlig verschieden.

Erregungsmuster der optischen Nervenzellen

Beim Gesichtssinn wird ein wesentlicher Teil der nervösen Verarbeitung bereits in der Retina vollzogen. Die Rezeptoren sind über die bipolaren Nervenzellen mit den Ganglienzellen des Sehnerven verbunden (Abb. 9, GRANIT u. TANSLEY 1948, POLYAK 1957). Horizontalzellen schaffen nervöse Querverbindungen auf der Höhe der ersten Synapse, während die Amakrinen auf der nächsten Etappe zwischengeschaltet sind. Vor allem GRANIT und Mitarbeiter, in den letzten Jahren aber auch zahlreiche andere Arbeitsgruppen, haben durch Mikroelektroden die Tätigkeit der Retina-Elemente untersucht (GRANIT 1947, 1957, KUFFLER 1952, 1953, BARLOW, FITZHUGH u. KUFFLER 1957 a u. b, GRÜSSER u. RABELO 1958).

Ganglienzellen, die auf den Einsatz eines Lichtreizes nur mit einer allmählichen abklingenden Entladungsalve antworten, werden als On-Elemente bezeichnet; sie werden nur durch Stäbchen aktiviert (GERNANDT u. GRANIT 1947, GRANIT u. TANSLEY 1948, GRANIT 1948 a). In On-Off- und reinen Off-Elementen wird das Ende des Lichtreizes besonders signalisiert. Dies beruht auf einer vorübergehenden Hemmwirkung der Zapfen, die, wahrscheinlich auf dem Wege über die Amakrinen, die von den Rezeptoren einer Gruppe ausgelöste Erregung blockieren. Das Verhältnis von Erregungs- zu Hemmprozessen innerhalb einer durch eine Sehnervenzelle zusammengeschlossenen Rezeptorgruppe hängt von den Reizbedingungen ab und kann innerhalb von 5 Zehnerpotenzen variieren. Die Hemmprozesse bilden die physiologische Grundlage für Kontrasterscheinungen.

Rezeptorgruppen mit einer breiten spektralen Empfindlichkeit entsprechend dem Rhodopsin oder Jodopsin werden von GRANIT (Zusammenfassung durch DONNER 1957) als Dominatoren bezeichnet. Sie lösen das Netzhautbild nur nach Helligkeitsunterschieden auf, je nach dem Adaptionzustand entsprechend entweder der skotopischen oder der photopischen Empfindlichkeit.

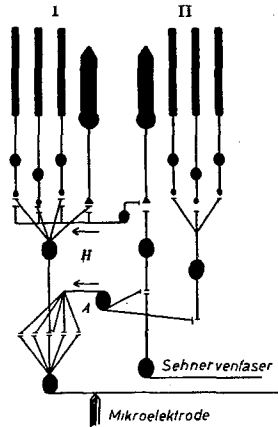


Abb. 9. Schematisch vereinfachte nervöse Verbindung von gemischten (I) und reinen Zapfen- bzw. Stäbchen-Elementen (II) der Retina; A Amakrinen, H Horizontalzellen, → Richtung der hemmenden Nerventätigkeit (nach GRANIT u. TANSLEY 1948).

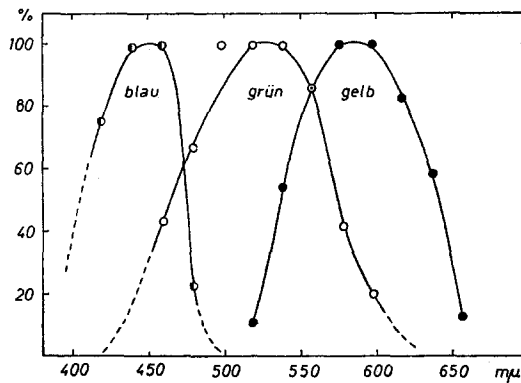


Abb. 10. Spektrale Empfindlichkeit von „Modulatoren“ (farbempfindlichen Sehnerven-Elementen) der Katze. Ordinate: Kehrwert der Schwellen-Empfindlichkeit (1 : E) in % des Maximum (nach GRANIT 1945).

Die Information über farbige Reize wird durch Modulatoren (GRANIT 1945, 1948 b, 1949, GERANDT 1947) aufgenommen (Abb. 10). Diese relativ unempfindlichen Elemente sind oft mit Dominatoren gekoppelt, lassen sich aber z. B. durch farbige Adaptation physiologisch isolieren. Vor allem bei Vögeln treten sie als

selbständige Elemente auf. Doch besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen den Modulatoren bei beiden Klassen (Abb. 11). Die Rechtsverschiebung bei den einzelnen Modulatoren der Taube gegenüber den Standard-Modulatoren des Frosches ist eine Folge der Filterwirkung der vorgeschalteten Ölkugel (GRANIT 1942 b, DONNER 1953).

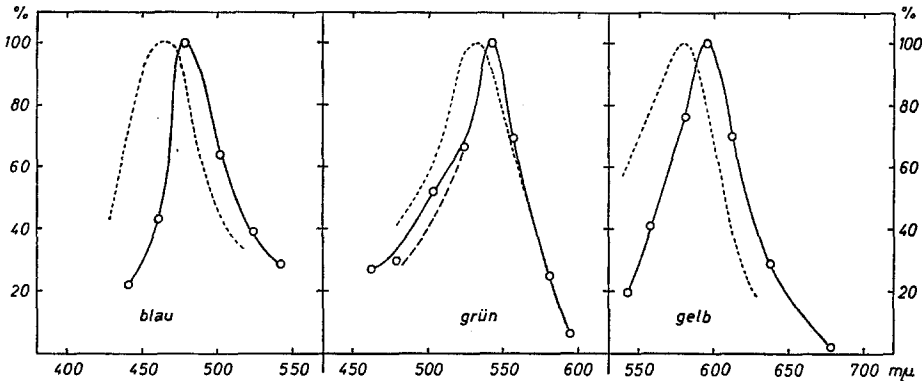


Abb. 11. Spektrale Empfindlichkeit von „Modulatoren“ der Tauben-Netzhaut; (gestrichelte Kurven ohne Meßpunkte: Modulatoren des Frosches). Sonst wie Abb. 10 (nach DONNER 1953).

Informationstheoretisch wird das Zustandekommen des Farbensehens hinreichend verständlich gemacht durch die spezifische Farbenempfindlichkeit von verschiedenen Fasern des Sehnerven. Offenbar genügt der Natur aber die Realisierung nur der einfachsten Denkmöglichkeit nicht. DONNER (1949, 1950, s. auch SEIDL 1956, LENNOX 1958) hat zeigen können, daß ein und dieselbe Faser nacheinander die Wirkung von verschiedenen Farben an das Gehirn melden kann. Ähnliche Beobachtungen liegen auch für den Menschen und den Frosch vor (BILLS 1920, MOTOKAWA 1949 a, b u. c). Wenn farbige Lichter gleicher physiologischer Intensität ein On-Off-Element reizen (Abb. 12 a), dann entstehen jedesmal charakteristisch verschiedene zeitliche Muster der Erregung. Nach langwelligem, rotem Reiz erreicht die Spikefrequenz des Off-Effektes schon innerhalb der ersten Zehntelsekunde nach Reizende ein steiles Maximum. Nach grünem Reiz erst in der zweiten Zehntelsekunde und nach blauem noch um eine Zehntelsekunde später, wie aus Abb. 12 b hervorgeht. Die physiologische Ursache für farb-abhängige Frequenzmodulation der Spikes liegt in der verschiedenen Hemmwirkung von entsprechenden Modulatoren.

Die sehr detaillierten elektrophysiologischen Befunde an den Sehnervenzellen stimmen allerdings nicht in jeder Hinsicht mit den Ergebnissen von Verhaltensversuchen überein. So ist die Zahl der bisher bei Säugern isolierten Modulatoren höher als die trichromatische Theorie des Farbsehens gestattet (GRANIT 1945). Es scheint auch, daß nicht nur die Zapfen, sondern in geringem Umfange Stäbchen als blau-Modulatoren farbempfindlich sind (GRANIT 1941, DONNER u. GRANIT 1949,

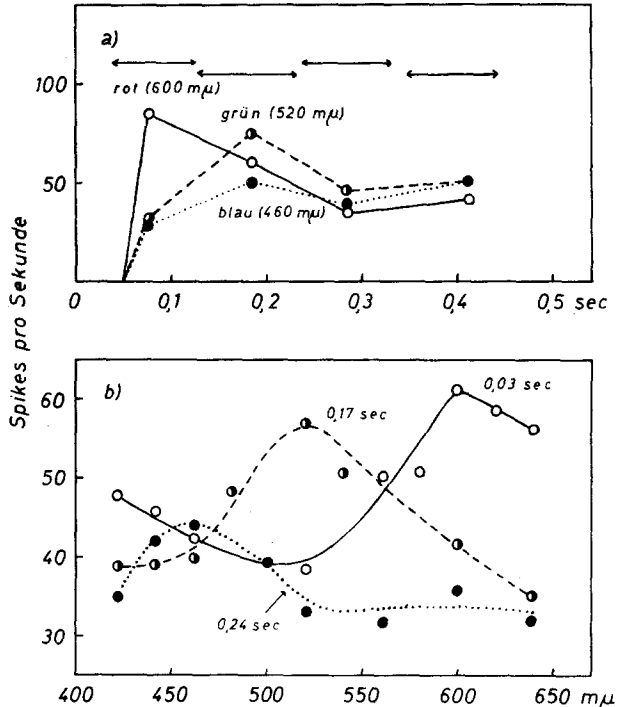
DONNER 1957). Möglicherweise wird die polychromatische Farbtheorie von HARTRIDGE (1949, 1950) den elektrophysiologischen Ergebnissen besser gerecht.

Eine andere Diskrepanz liegt darin, daß bei manchen Säugern, wie der Katze, der Sehnerv Nachrichten über Farben dem Gehirn vermittelt (GRANIT 1947, LENNOX 1956, DODT u. WALTHER 1958), eine Dressur auf die reine Unterscheidung farbiger Lichter aber nicht gelingt (MEYER, MILES u. RATOOSH 1954, GUNTER 1954, DÜCKER 1957). Erst BUCHHOLTZ (1952) konnte die Auswertung farbiger Reize

Abb. 12. Einfluß der Wellenlänge kurzer Lichtsignale auf den zeitlichen Verlauf der Spikefrequenz von Sehnervenelementen der Katze (nach DONNER 1949).

a) Spikefrequenz/Zeit - Kurven für verschiedenfarbige Lichter von 130facher Schwellenintensität. \leftrightarrow Intervalle, über welche die Spikezahlen summiert wurden; Versuche an einem Off-Element.

b) Spikefrequenz/Wellenlänge - Kurven zu verschiedenen Zeiten (0,03, 0,17 und 0,24 sec) nach On- oder Off-Effekt; Spikezahlen jeweils über 0,1 sec summiert, Mittelwerte aus 9 Versuchen.



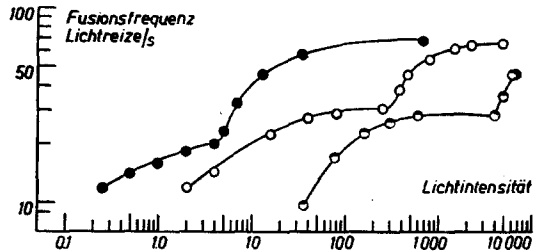
dadurch nachweisen, daß sie Katzen verschieden gefärbte Maus-Attrappen zum Spielen vorlegte. Ähnliche Schwierigkeiten wurden beim Meerschweinchen durch die Untersuchung der optomotorischen Reaktion im Drehtrommel-Versuch überwunden (TRINCKER u. BERNDT 1957), nachdem ältere Verhaltensuntersuchungen zu Widersprüchen geführt hatten (SGONINA 1936, MILES, RATOOSH u. MEYER 1956). Nur bei Primaten wird ganz überwiegend von positiv verlaufenden Versuchen berichtet, die mit dem weniger „farbfreudigen“ Verhalten anderer Gruppen kontrastieren (TRENDELENBURG u. SCHMIDT 1930, GREYER 1940 a u. b, Literatur b. WILLMER 1948/49, GRZIMEK 1952, HOFFMANN 1952, VERRIEST 1957, FRANCOIS u. VERRIEST 1957, MEYER-OEHME 1957). Vielleicht lassen sich die Schwierigkeiten bei den Farbdressuren der meisten Säuger dadurch erklären, daß nur die Primaten ähnliche zentralnervöse Verwertungsmöglichkeiten für reine Farben besitzen

wie der Mensch. Die übrigen Gruppen werten möglicherweise die Farb-Information nur als Teil von Form und Struktur aus.

Demgegenüber lassen sich alle Vögel (ERHARD 1924, BLÄSSER 1926, HAMILTON u. COLEMAN 1933, PLATH 1935), auch die Eulen, auf Farbenunterschiede dressieren; der Waldkauz nach FERENS (1947) unterscheidet mindestens 8 Farbtöne. Die Grundfarben scheinen bei den Eulen aber etwas anders verteilt zu sein als bei Tagvögeln (Vergleich mit Wellensittich).

Eine besondere Leistung des Auges, bei dem die von Zapfen ausgelösten Hemmprozesse die entscheidende Rolle spielen, betrifft sein zeitliches Auflösungsvermögen. Das Erkennen von Bewegungsabläufen hängt von dem minimalen Zeitabstand zwischen optischen Reizen ab, die der Sehnerv noch getrennt an das Gehirn melden kann. Methodisch einfacher zugänglich als die Sehnerven-Potentiale (ENROTH 1952, DODT u. ENROTH 1954) ist das vom intakten Auge abgeleitete

Abb. 13. Fusionsfrequenz des Elektretinogramms in Abhängigkeit von der Lichtintensität (Lux) für die Netzhaut des Menschen (●), der Katze (○) und des Meerschweinchens (◐) (nach DODT 1954).



Flimmer-ERG. DODT u. WIRTH (1953) sowie DODT (1954) haben bei verschiedenen Tieren die Abhängigkeit der Verschmelzungsfrequenz des ERG von der Reizintensität untersucht (s. auch PIPER 1910, 1911). Unter skotopischen Bedingungen liegt die Grenze für Meerschweinchen, Katze und Mensch bei 20–30 Lichtblitzen/sec (Abb. 13). Wird eine gewisse Reizintensität überschritten, dann zeigt ein Knick im Kurvenverlauf den Übergang zum photopischen Zapfensehen an (Purkinje-Effekt). Säuger mit gemischten Netzhäuten erreichen maximal eine Verschmelzungsfrequenz von 70/sec.

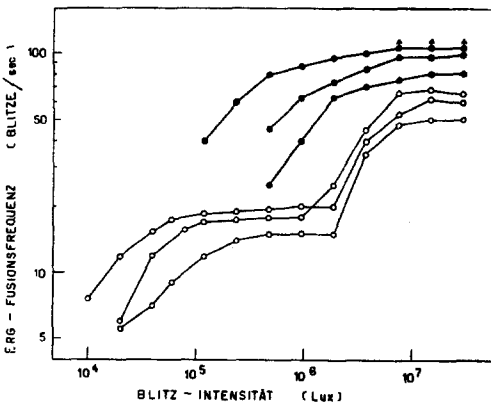


Abb. 14. Fusionsfrequenz des ERG von Ziesel (●) und Meerschweinchen (○) abhängig von der Intensität von Lichtblitzen (nach BORNSCHEIN u. SZEGVÁRI 1958).

Interessanterweise ist die für eine bestimmte Auflösungsfrequenz benötigte Lichtintensität um so geringer, je mehr Zapfen die Retina im Verhältnis zu Stäbchen enthält. Das Meerschweinchen besitzt so wenig Zapfen, daß der histologische Nachweis schwierig ist. Die Katze hat nur etwa $\frac{2}{3}$ der beim Menschen gefundenen Zapfen. Die Reihe wird durch das Ziesel (*Citellus citellus*) fortgesetzt (Abb. 14), das eine reine Zapfen-Netzhaut aufweist (ARDEN u. TANSLEY 1955 b). Sein Auge kann noch rund 100 Lichtblitze in der Sekunde auflösen (BORNSCHNEIN u. SZEGVARY 1958). — Unterschiede in der Intensitätsabhängigkeit zwischen den Abb. 13 und 14 dürften methodisch bedingt sein. —

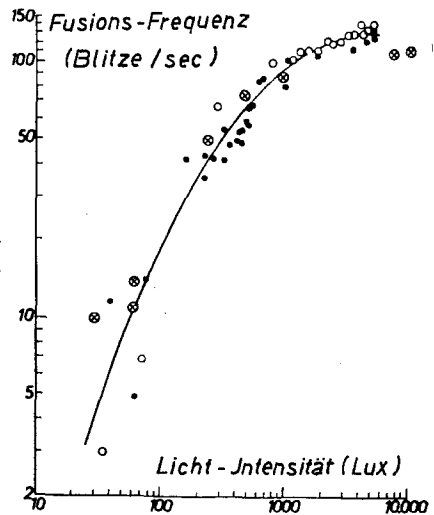


Abb. 15. Fusionsfrequenz des ERG der Taube abhängig von der Lichtintensität (Lux); (nach DODT u. WIRTH 1953).

Diese Leistung wird von Tagvögeln überboten, obwohl deren Retina neben zahlreichen Zapfen auch Stäbchen enthält. Bei der Taube konnten DODT u. WIRTH (1953) die bisher höchste Flimmerfrequenz eines Wirbeltieres ermitteln; erst oberhalb 145 Lichtblitzen/sec verschmelzen die Signale (Abb. 15). Offenbar hat die Notwendigkeit zur Steuerung schneller Flugbewegungen bei den Vögeln besondere funktionelle Anpassungen hervorgebracht. Sie finden eine interessante Konvergenz bei den Insekten, wo nur die fluggewandten Arten nach AUTRUM (1950, 1952 b) zwischen 200 und 300 Lichtblitze in der Sekunde erkennen können. Auch die Leistung des Facettenauges wird durch die Beteiligung von Hemm-Vorgängen ermöglicht.

Nicht nur das zeitliche, auch das räumliche Auflösungsvermögen des Wirbeltierauges wird entscheidend durch die Zapfen beeinflusst. KUFFLER und Mitarbeiter (KUFFLER 1952, 1953, KUFFLER, FITZHUGH u. BARLOW 1957, BARLOW, FITZHUGH u. KUFFLER 1957 a u. b) konnten zeigen, daß, abhängig von der Lichtintensität, die Rezeptoren zu Gruppen wechselnder Größe zusammengeschlossen werden. Diese dynamische Veränderung des Rezeptoren-Rasters entspricht der psychologischen Erfahrung über den Einfluß der Helligkeit auf die Sehschärfe. DONNER (1951)

hat auch bei Vögeln nachgewiesen, daß die Lichtintensität das Minimum separabile beeinflusst.

Nach einer weit verbreiteten Meinung, die sich vor allem auf die Berechnung der morphologischen Sehschärfe nach der optischen Geometrie des Auges stützt, sind die größeren Augen der Säuger im Vorteil gegenüber den kleineren der meisten Vögel (Literatur b. FRANZ 1934, ROCHON-DUVIGNEAUD 1943, PROSSER 1950, v. BUDDENBROCK 1952, POLYAK 1957). Tab. 2 zeigt jedoch, daß nur die nächsten Verwandten des Menschen ein besseres (physiologisch bestimmtes) Minimum separabile aufweisen als die Vögel.

Tab. 2: Sehschärfe (Minimum separabile) von Säugern und Vögeln nach verschiedenen Autoren aus DONNER (1951) und ALTEVOGT (1955). Die Mehrzahl der Werte experimentell bestimmt; morphologisch ermittelte in ().

<i>Homo sapiens</i>	0'20"	<i>Buteo buteo</i>	(0'17")
<i>Pan satyrus</i>	0'28"	<i>Falco subbuteo</i>	(0'21")
<i>Cebus capucinus</i>	0'57"	<i>Columba livia</i>	0'23"
<i>Felis ocreata dom.</i>	5'30"	<i>Turdus merula</i>	1'20"
<i>Equus caballus</i>	3'15" (gelb)	<i>Fringilla coelebs</i>	1'20"
	20'41" (blau)	<i>Erithacus rubecula</i>	2'38"
<i>Elephas indicus</i>	10'20"	<i>Emberiza schoeniclus</i>	3'50"
<i>Didelphys virginiana</i>	11'20"	<i>Gallus domesticus</i>	4'14"
<i>Mus rattus</i>	26'00"		

Bei der Diskussion über die Unterschiede in der Sehschärfe von Säugern und Vögeln ist ein Faktor noch kaum (vgl. jedoch DODT 1954 und GRANIT 1957) berücksichtigt worden: In der Retina der Tagvögel überwiegen auch peripher die Zapfen. Das gestattet die Verwertung von Farbunterschieden im ganzen Sehfeld, wozu z. B. der Mensch nicht in der Lage ist. Außerdem aber sind diese peripheren Sehelemente der Vögel im Gegensatz zu denen der Säuger großenteils durch isolierte Nervenfasern mit dem Gehirn verbunden. In der Fovea stimmt beispielsweise bei Taube und Mensch das Verhältnis von Sinneszellen zu ableitenden Nervenfasern praktisch überein, es beträgt 1 bzw. 1,09. 6 mm außerhalb der Fovea entfallen beim Menschen auf eine Nervenfaser 80 Sinneszellen, bei der Taube 2,4 (CHIEWITZ 1889). Infolgedessen enthält der Sehnerv des kleinen Tauben-Auges (BRUESCH u. AREY 1942) mit 998 000 fast genausoviel Fasern wie der des Menschen (1 040 000). Berücksichtigt man die Körpergröße und die allometrischen Veränderungen in den Dimensionen der Sinnesorgane, so scheint die Taube um das 8–10fache „zuviel“ Sehnerven-Elemente zu haben. — Wir können also mit gutem Grund vermuten, daß die bisher nicht messend erfaßbare extrafoveale Sehschärfe den Vögeln ein wesentlich besser aufgelöstes Umweltbild als den Säugern verschafft.

Erregungsmuster der akustischen Nervenzellen

Durch das Auge werden Informationen von dreifacher Mannigfaltigkeit aufgenommen; über die Wellenlänge des Lichtes (Farbe), über die räumliche und über die zeitliche Gliederung der optischen Reize. Die Intensität ist dabei nicht besonders berücksichtigt worden. Durch das Ohr der Wirbeltiere wird nur ein, zeitlich gegliedertes, Reizmuster, nämlich Töne verschiedener Art, ausgewertet. Die „eindimensionalen“ Gehörsreize können offenbar mit einem geringeren Aufwand an nervöser Schaltung verarbeitet werden. Auf den unteren Stationen der Hörbahn fehlen nervöse Querverbindungen nach Art der Horizontalzellen und Amakrinen vollständig (LORENTE DE NÓ 1933 a und b, 1937; Abb. 16. Im Bereich des Hörnerven ist noch keine gegenseitige Beeinflussung der Nervenzellen aufzufinden (TASAKI 1954). Am Ende der Hörbahn, in der Großhirnrinde werden Off-Effekte beobachtet (ERULKAR, ROSE u. DAVIES 1956, KATSUKI, UCHIYAMA, WATANABE u. MARYUAMA 1956).

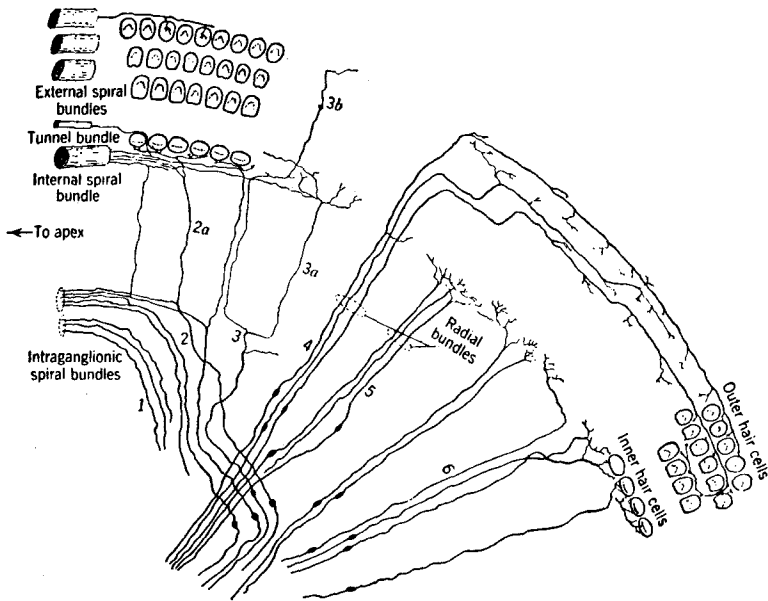


Abb. 16. Innervation der Basalmembran beim Säuger; das Diagramm zeigt einen Sektor der Säuger-Cochlea (links apikal), Haarzellen (outer, inner hair cells) nur zum Teil angegeben. 1, 2 intraganglionäre Spiralfasern, 2 a, 3 a innere Spiralfasern, 4 äußere Spiralfasern, 5, 6 Radialfasern (aus WEVER 1949 nach RETZIUS 1892, 1893, SOLOVCOV 1925 und LORENTE DE NÓ 1937).

Die einfachere Gliederung der akustischen Reize hat ferner zur Folge, daß ihre zeitliche Auflösung weiter vorangetrieben werden kann als im Auge. Außerdem wird zumindest bei den Säugetieren ein Teil des Reizes aus einem zeitlich in ein räumlich gegliedertes Muster übersetzt. Diese sogenannte periphere Klanganalyse ermöglicht die Verarbeitung auch sehr hoher Töne.

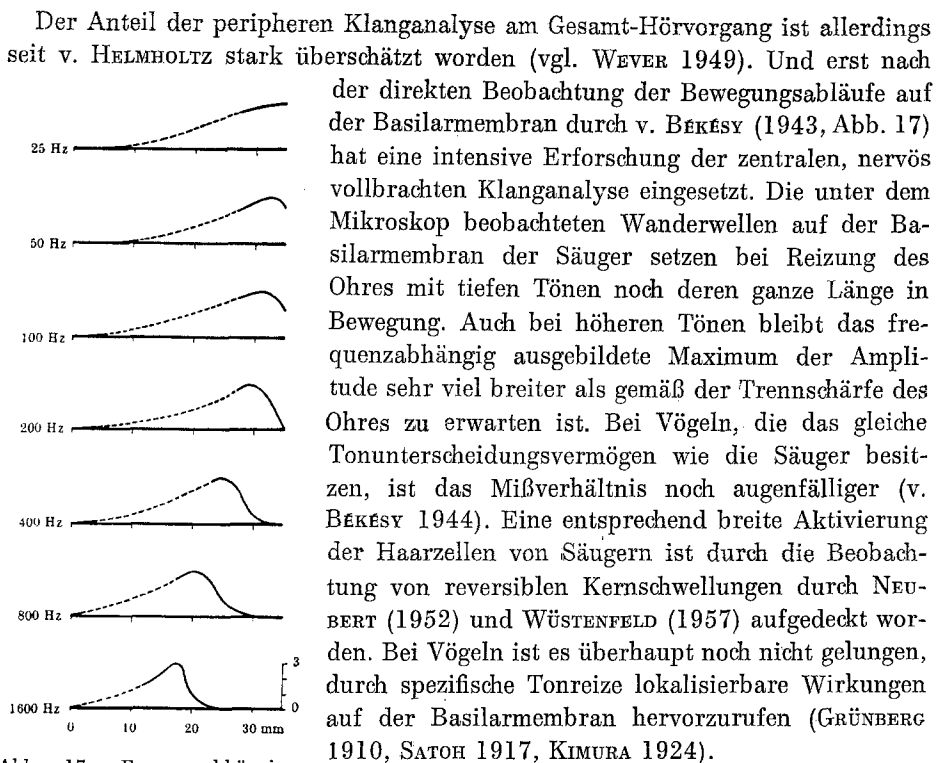


Abb. 17. Frequenzabhängige Verteilung der Schwingungs-Maxima auf der Länge der Basilarmembran (nach v. BÉKÉSY 1943).

Der Anteil der peripheren Klanganalyse am Gesamt-Hörvorgang ist allerdings seit v. HELMHOLTZ stark überschätzt worden (vgl. WEVER 1949). Und erst nach der direkten Beobachtung der Bewegungsabläufe auf der Basilarmembran durch v. BÉKÉSY (1943, Abb. 17) hat eine intensive Erforschung der zentralen, nervös vollbrachten Klanganalyse eingesetzt. Die unter dem Mikroskop beobachteten Wanderwellen auf der Basilarmembran der Säuger setzen bei Reizung des Ohres mit tiefen Tönen noch deren ganze Länge in Bewegung. Auch bei höheren Tönen bleibt das frequenzabhängig ausgebildete Maximum der Amplitude sehr viel breiter als gemäß der Trennschärfe des Ohres zu erwarten ist. Bei Vögeln, die das gleiche Tonunterscheidungsvermögen wie die Säuger besitzen, ist das Mißverhältnis noch augenfälliger (v. BÉKÉSY 1944). Eine entsprechend breite Aktivierung der Haarzellen von Säugern ist durch die Beobachtung von reversiblen Kernschwellungen durch NEUBERT (1952) und WÜSTENFELD (1957) aufgedeckt worden. Bei Vögeln ist es überhaupt noch nicht gelungen, durch spezifische Tonreize lokalisierbare Wirkungen auf der Basilarmembran hervorzurufen (GRÜNBERG 1910, SATOH 1917, KIMURA 1924).

Es muß angenommen werden, daß die zentrale Analyse, d. h. die direkte Verarbeitung des zeitlich gegliederten Reizes durch nervöse Mechanismen die phylogenetisch ältere Methode ist (SCHWARTZKOPFF

1959 a). Bei Fischen ist sie allein realisierbar und auch bei Vögeln spielt sie noch die entscheidende Rolle (SCHWARTZKOPFF 1957 b, 1958 a). Der Unterschied zwischen Säugern und Vögeln ist aber nur graduell, da auch im Säuger-Gehör ein wesentlicher Teil der Klanganalyse zentral erfolgt.

Die Elemente des Hörnerven vom Meerschweinchen sind nach TASAKI (1954) nur sehr unscharf abgestimmt (Abb. 18). Von Etappe zu Etappe der Hörbahn verbessert sich die Trennschärfe, vor allem für Zellen, die höhere Töne repräsentieren (Abb. 19, ausführl. Literatur b. SCHWARTZKOPFF 1959 b).

Im Bereich des Hörnerven und der nächsten nervösen Schaltstationen folgt bei den Säugern das Entladungsmuster zahlreicher Nervenzellen den Schwingungen des Reizes (z. B. GALAMBOS u. DAVIS 1943); bei den Vögeln sind bisher sogar ausschließlich solche Elemente gefunden worden (SCHWARTZKOPFF 1957 b). Abb. 20 veranschaulicht die Entladungstätigkeit eines tertiären akustischen Neurons aus der Medulla der Katze, welches bis zu 900 Hz jede Schwingung des Reiztones durch einen oder auch mehrere Spikes beantwortet. Dauertönen können diese

Zellen allerdings nur mit höchstens 100–200 Entladungen pro sec folgen. Trotzdem wird entsprechend dem Salvenprinzip von WEVER (1949) die Tonfrequenz durch alternierenden Einsatz zahlreicher Fasern im Nervensystem „abgebildet“.

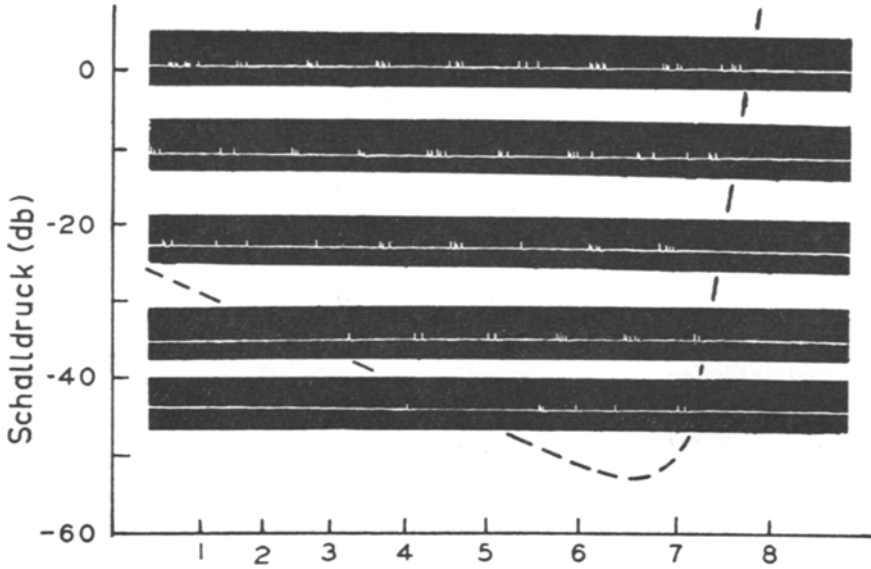


Abb. 18. Entladungen eines Elementes des Hörnerven der Katze bei Reizung des Ohres durch Kurztöne („Pips“) wechselnder Frequenz und Intensität; strichliert die Grenzen des „Antwort-Feldes“; Abszisse: Frequenz in kHz (nach TASAKI (1954).

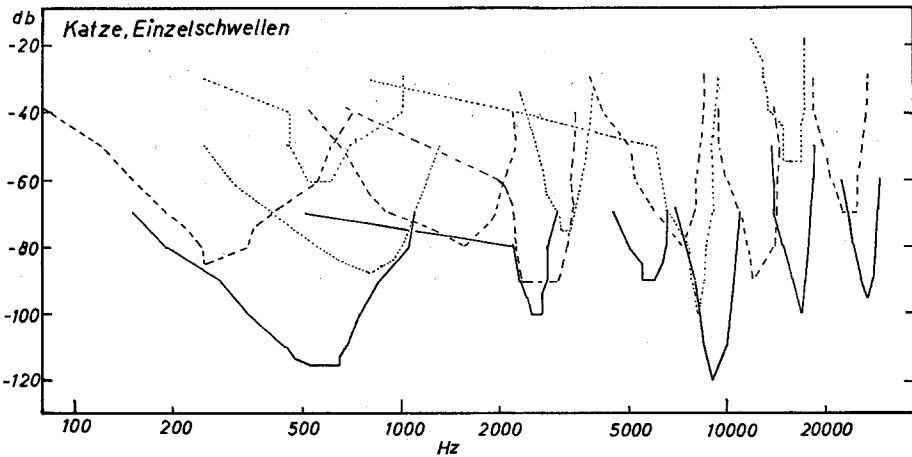


Abb. 19 „Antwort-Felder“ von Einzelzellen, die für verschiedene Töne empfindlich sind, aus dem Gebiet der oberen Olive der Katze (-110 db entsprechen etwa der menschlichen Hörschwelle); (nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF u. RUPERT 1959, verändert).

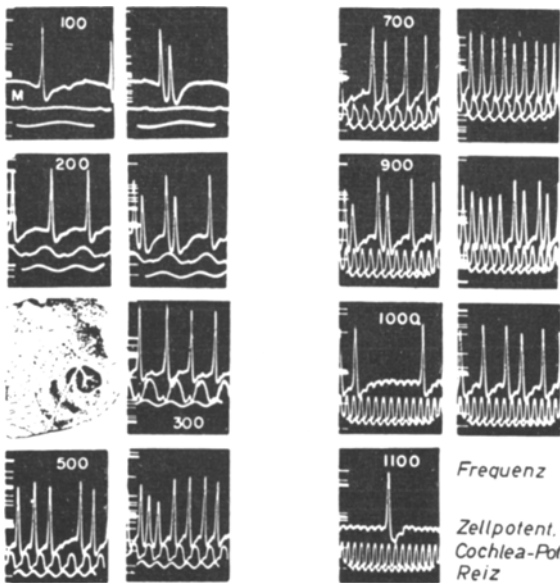


Abb. 20. Entladungsmuster einer akustischen Nervenzelle aus dem (tertiären) Nucleus oliv. sup. access. der Katze nach Reizung des Ohres mit Tönen verschiedener Frequenz. Im Einsatzbild Elektrodenbahn und Marke des Ableitpunktes (nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF u. RUPERT 1959).

Abb. 21 zeigt die Entladungen einer Hörnervenfaser des Meerschweinchens (für Vögel entsprechend beobachtet von SCHWARTZKOPFF 1957 b), welche nur etwa 20 Spikes/sec bei Reizung des Ohres mit einem Ton von 1000 Hz bildet. Erst nach ca. 150facher Superposition werden 2–4 Spikes pro 150 Tonschwingungen „gesammelt“. Die vereinzelt Spikes treten aber nicht zu beliebigen Zeitpunkten auf, sondern sie sind an eine bestimmte Phase des Tones gebunden. Dies kommt dadurch zustande, daß nur die zum ovalen Fenster hin gerichtete Bewegung der Basilarmembran erregend auf die Nervenfasern wirkt. Bei Vögeln läßt sich darüber hinaus zeigen, daß die entgegengesetzte Bewegung die Nervenirregung hemmt und dadurch die Entladungen noch strenger in den Takt der Tonschwingungen zwingt (SCHWARTZKOPFF 1958 b).

Da eine größere Anzahl von benachbarten Nervelementen bei Vögeln wie bei Säugern durch den gleichen Ton zu synchroner Tätigkeit veranlaßt wird, erscheint im integrierten Entladungsmuster (Abb. 22) die Tonfrequenz wieder, wie sie den höheren Zentren weitergegeben wird; hier nach einem Versuch am Wellensittich, wobei etwa 10 Elemente zugleich erfaßt worden sind.

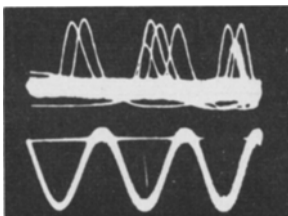


Abb. 21. Entladungen eines Hörnerven-Elementes vom Meerschweinchen (obere Zeile) bei Reizung des Ohres durch einen Ton von 1000 Hz (unten), Reizintensität ca. 55 db über der menschlichen Schwelle; ca. 150fache Superposition. Beachte die Gruppierung der Spikes innerhalb eines Phasenbereiches des Reizes (nach TASAKI 1954).

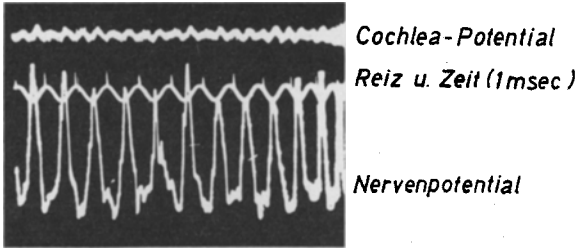


Abb. 22. Reizsynchrone Entladungen von ca. 10 nervösen Elementen aus dem Einstrahlungsgebiet des Hörnerven in ein sekundäres Zentrum (Nucleus magno-cellularis) der Medulla des Wellensittichs; Reizung des Ohres durch 1015 Hz (nach SCHWARTZKOPFF 1958 a).

Durch die Übertragung der Tonfrequenz in nervöse Entladungsmuster ist noch nicht die Unterscheidung von verschiedenen Tonhöhen gewährleistet. Hierzu ist erforderlich, daß getrennte Zellen oder Zellpopulationen aktiviert werden. Bei den Säugetieren ist gezeigt worden, daß von Stufe zu Stufe der Hörbahn die Direkt-Übertragung von Tonfrequenzen abnimmt (Lit. b. SCHWARTZKOPFF 1959 b). Gleichzeitig wird die Abstimm-schärfe von einzelnen Zellen für bestimmte Tonhöhen verbessert (KATSUKI, SUMI, UCHIYAMA u. WATANABE 1958. KATSUKI, WATANABE u. MARUYAMA 1959). Offenbar wird der „Zeit-Code“ in einen „Orts-Code“ übergeführt.

Ein „Orts-Code“ ist auch innerhalb der akustischen Bahnen der Vögel nachweisbar; die bisherigen Untersuchungen erlauben noch keinen Vergleich der Abstimm-schärfe auf verschiedenen Stationen. In Abb. 23 ist dargestellt, wie eine einzelne akustische Nervenzelle des Wellensittichs nur durch einen Ausschnitt des gesamten hörbaren Tonbereichs in Erregung versetzt wird. Die schon „in Ruhe“ spontan etwa 20mal in der Sekunde aktivierte Zelle bildet bei Reizung durch Töne verschiedener Intensität jeweils im Bereich von 1200 Hz ein Maximum der Erregbarkeit (angezeigt durch die Spike-Frequenz) aus.

Die Tatsache der nervösen Klanganalyse wird heute nicht mehr bezweifelt (GALAMBOS 1954, WHITFIELD 1957 b, DAVIS 1958). Die physiologischen Mittel der Verarbeitung von Tonreizen im Gehirn sind noch Gegenstand der Forschung

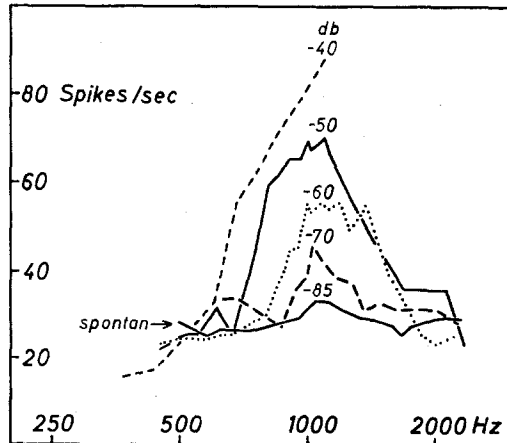


Abb. 23. Spikefrequenz/Ton-Kurven für eine akustische Nervenzelle des Wellensittichs bei Reizung des Ohres mit Tönen verschiedener Höhe und Intensität (-110 db entsprechen etwa der menschlichen Schwelle); (nach SCHWARTZKOPFF 1959 a).

HILALI u. WHITFIELD (1953) sowie WHITFIELD (1955, 1957 a u. b) hatten auf die besondere Bedeutung von Hemm- und Kontrast-Erscheinungen auf Grund von Untersuchungen an sekundären und höheren Neuronen der Säuger-Hörbahn hingewiesen. Zu ähnlichen Schlüssen kommt v. BÉKÉSY (1955 a u. b, 1957, 1959). In dieser Hinsicht bestehen offenbar Parallelen zwischen der optischen und der akustischen Reizverarbeitung.

Bei den Vögeln, die bei gleicher Leistung (KNECHT 1940) der Klanganalyse (allerdings nicht im Ultraschall-Bereich) ein primitiver gebautes Gehörorgan und

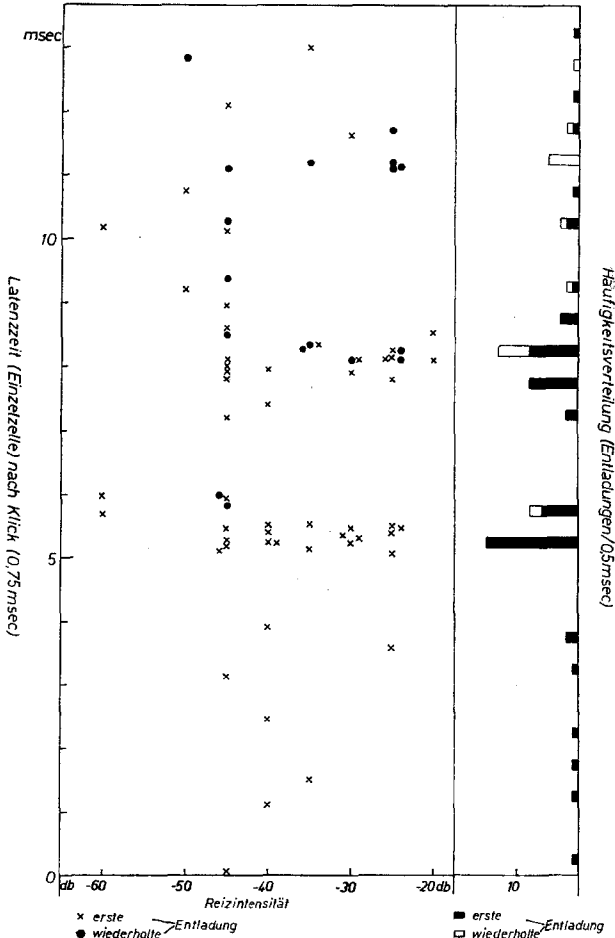


Abb. 24. „Nervenphysiologische Resonanz“ eines akustischen Elementes aus der Hörbahn des Wellensittichs; die untersuchte (tertiäre) Zelle bildet nach Anstoß durch ein kurzes Signal eine Periode von 3 msec aus, nach der die Entladungswahrscheinlichkeit wieder steigt. Für die gleiche Zelle ist ein Ton von 320–350 Hz am reizwirksamsten, was die gleiche Periode von 3 msec ergibt (nach SCHWARTZKOPFF 1958 a).

weniger mannigfache Eigenschaften der Nervenzellen als die Säuger besitzen (SCHWARTZKOPFF 1957 b), haben wir einen nervösen Resonanzmechanismus entdeckt (1958 a). Dieser zentrale Analysator kann, im Gegensatz zu den Hemmprozessen bei Säugern, völlig unabhängig von peripheren Mitteln zur Tonhöhenunterscheidung arbeiten. Ein solcher Mechanismus könnte deswegen auch beim Hören von Fischen eine Rolle spielen. Er beruht darauf, daß akustische Nervenzellen auf Grund individueller Unterschiede der Erregbarkeit unabhängig von der Reizintensität bestimmte Zeitintervalle zwischen ihren Entladungen einhalten oder jedenfalls bevorzugen. Die in Abb. 24 untersuchte Zelle entlädt sich nach einem kurzen Reiz (ca. 0,5 msec) unter Bildung einer Periode von 3 msec. — Wird die gleiche Zelle statt durch einen Klick durch ein Tonsignal gereizt, dann ist in diesem Fall der Frequenzbereich von 320–350 Hz am reizwirksamsten. Einen Ton dieser Höhe kann die Zelle aus einem ihr zugeleiteten Erregungsmuster zum Weiterleiten an höhere Zentren „herausgreifen“. Die weitere Forschung muß zeigen, bis zu welchen Tonhöhen derartige Mechanismen funktionsfähig sind und wie weit sie im Tierreich Verbreitung finden.

IV. Schluß

Ein lückenloses Verständnis aller Sinnesfunktionen in ihrem peripheren und zentralen Ablauf liegt noch durchaus in der Ferne; streng genommen wird es niemals erreicht werden. Auf der anderen Seite hat aber die Verbesserung der technischen Untersuchungsmittel und ein beachtlicher Einsatz von Wissenschaftlern in allen Ländern ein zusammenhängendes Bild von dem Zustandekommen der Gesichts- und Gehörempfindungen entstehen lassen, das zwar ursprünglich um den Menschen herum aufgebaut wurde, aber die verschiedenen Wirbeltiergruppen in steigendem Umfang ebenfalls erfaßt. Die Möglichkeit, unversehrte Zellen des Zentralnervensystems bei der Verarbeitung von Sinnesorganen und der Verarbeitung von Empfindungen zu beobachten, rückt ein erkenntnistheoretisches Problem näher, das seit DU BOIS-REYMOND (1872) mit dem Stempel des „Ignorabimus“ versehen ist, die Frage nach der Vergleichbarkeit von physiologischen Abläufen und subjektiven Empfindungen.

Die eigenen Untersuchungen zum Gehör von Säugern und Vögeln, von denen oben berichtet wird, sind mit vielfältiger Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt worden.

Literatur

- ALTEVOGT, R. (1955): Das visuelle Minimum separabile eines indischen Elefanten; Z. vgl. Physiol. **57**, 325–337.
- ANDRÉE, G. und H. W. MÜLLER-LIMMROTH (1954): Die Erregbarkeit der Retina unter Belichtung; Z. Biol. **106**, 395–414.
- ARDEN, G. B. and TANSLEY (1955 a): The spectral sensitivity of the pure-cone retina of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis leucotis*); J. Physiol. **127**, 592–602.
- (1955 b): The spectral sensitivity of the pure-cone retina of the souslik (*Citellus citellus*); J. Physiol. **130**, 225–232.
- ARMINGTON, J. C. and F. C. THIEDE (1956): Electroretinal demonstration of a Purkinje shift in the chicken eye; Amer. J. Physiol. **186**, 258–262.

- AUTRUM, H. (1948): Über Energie- und Zeitgrenzen der Sinnesempfindungen; *Naturw.* **35**, 361—369.
- (1950): Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten (Untersuchungen an *Calliphora* und *Dixippus*); *Z. vgl. Physiol.* **32**, 176—227.
 - (1952 a): Nerven- und Sinnesphysiologie; *Fortschr. Zool. N. F.* **9**, 537—604.
 - (1952 b): Über zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge; *Naturw.* **39**, 290—297.
 - (1958): Das Farbensehen der Wirbeltiere; *Tabulae Biologicae* **22**, 33—42.
 - (1959): Vergleichende Physiologie des Farbensehens; *Fortschr. Zool.* im Druck.
- BALL, S., F. D. COLLINS, R. A. MORTON and A. L. STUBBS (1948): Chemistry of visual processes; *Nature* **161**, 424—426.
- BARLOW, H. B., R. FITZHUGH and S. W. KUFFLER (1957 a): Dark adaptation, absolute threshold and Purkinje shift in single units of the cat's retina; *J. Physiol.* **137**, 327—337.
- (1957 b): Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation; *J. Physiol.* **137**, 338—354.
- BAUMGARDT, E. (1952): Schmechismus und Quantenstruktur des Lichtes; *Naturwiss.* **39**, 388—393.
- v. BÉKÉSY, G. (1943): Über die Resonanzkurve und die Abklingzeit der verschiedenen Stellen der Schneckenrennwand; *Akust. Z.* **8**, 66—76.
- (1944): Über die mechanische Frequenzanalyse in der Schnecke verschiedener Tiere; *Akust. Z.* **9**, 3—11.
 - (1951 a): Microphonics produced by touching the cochlear partition with a vibrating electrode; *J. Acoust. Soc. Amer.* **23**, 29—35.
 - (1951 b): DC potentials and energy balance of the cochlear partition; *J. Acoust. Soc. Amer.* **23**, 576—582.
 - (1952 a): DC resting potentials inside the cochlear partition; *J. Acoust. Soc. Amer.* **72**—76.
 - (1952 b): Gross localization of the place of origin of the cochlear microphonics; *J. Acoust. Soc. Amer.* **24**, 399—409.
 - (1953 a): Description of some mechanical properties of the organ of corti; *J. Acoust. Soc. Amer.* **25**, 770—785.
 - (1953 b): Shearing microphones produced by vibrations near the inner and outer hair cells; *J. Acoust. Soc. Amer.* **25**, 786—790.
 - (1955 a): Paradoxical direction of wave travel along the cochlear partition; *J. Acoust. Soc. Amer.* **27**, 137—145.
 - (1955 b): Human skin perception of traveling waves similar to those on the cochlea; *J. Acoust. Soc. Amer.* **27**, 830—841.
 - (1957): Neural volleys and the similarity between some sensations produced by tones and skin vibrations; *J. Acoust. Soc. Amer.* **29**, 1059—1069.
 - (1959): Über die nervösen Prozesse beim Hören und der Vibrationsempfindung; 3. internat. Kongr. Akust., Stuttgart.
- BILLS, M. A. (1920): The lag of visual sensation in its relation to wave-lengths and intensity of light; *Psychol. Monogr.* **28**.
- BLACKWELL, H. R. and H. SCHLOSSBERG (1943): Octave generalization, pitch discrimination, and loudness thresholds in the white rat; *J. exp. Psychol.* **33**, 407—419.

- BLÄSSER, A. (1926): Die partielle relative Farbenblindheit der Hühner; Zool. Jahrb. **43**, (allg. Zool. Physiol.) 69—120.
- BLOUGH, D. S. (1957): Spectral sensitivity in the pigeon; J. Opt. Soc. Amer. **47**, 827—833.
- BORNSCHEIN, H. und Gy. SZEGVÁRI (1958): Flimmerelektroretinographische Studie bei einem Säuger mit reiner Zapfennetzhaut (*Citellus citellus* L.); Z. Biol. **110**, 287—290.
- BRAY, CH. W. and W. R. THURLOW (1942): Interference and distortion in the cochlear responses of the pigeon; J. Comp. Psychol. **33**, 279-289.
- BRIDGEMAN, C. S. and K. U. SMITH (1942): The absolute threshold of vision in cat and man with observations on its relation to the optic cortex; Amer. J. Physiol. **136**, 463—466.
- BRUESCH, S. R. and L. B. AREY (1942): The number of myelinated and unmyelinated fibers in the optic nerve of vertebrates; J. comp. Neurol. **77**, 631.
- BUCHHOLTZ, CH. (1952): Untersuchungen über das Farbensehen der Hauskatze (*Felis domestica* L.); Z. Tierpsychol. **9**, 462—470.
- v. BUDDENBROCK, W. (1952): Vergleichende Physiologie **1**, Sinnesphysiologie; Basel.
- CHIEWITZ, J. H. (1889): Untersuchungen über die Area centralis retinae; Arch. Anat. Entw. gesch. Suppl. 139—197.
- COBLENTZ, W. W. and W. B. EMERSON (1917): Relative sensitivity of the average eye to light of different colours and some practical applications to radiation problems; Sci. Papers Bureau Stand., Wash. No **101**.
- CRESCITELLI, F. (1958): The natural history of visual pigments; Photobiology, Proc. 19. Ann. Biol. Coll. Oregon State College 30—51.
- CROZIER, W. J. and E. WOLF (1942): The simplex flicker threshold contour for the zebra finch; J. gen. Physiol. **24**, 625.
- DARTNALL, H. J. A. (1953): The interpretation of spectral sensitivity curves; Brit. med. Bull. **9**, 24—30.
- DAVID, K. (1938): Über das Helligkeitssehen des Waldkauzes; Aus der Natur **15**, 284.
- DAVIS, H. (1954): The excitation of nerve impulses in the cochlea; Ann. Otol. Rhinol. a. Laryng. **63**, 469—481.
- (1957): Biophysics and physiology of the inner ear; Physiol. Rev. **37**, 1—49.
- (1958): Transmission and transduction in the cochlea; Laryngoscope **68**, 359—382.
- B. E. GERNANDT and J. S. RIESCO-MACCLURE (1950): Threshold of action potentials in ear of guinea pig; J. Neurophysiol. **13**, 73—87.
- DICE, L. R. (1945): Minimum intensities of illumination under which owls can find dead prey by sight; Amer. Naturalist **79**, 385—416.
- DIJKGRAAF, S. (1953): Unempfindlichkeit für langwelliges Licht beim Staren (*Sturnus vulgaris* L.); Experientia **9**, 222—223.
- DOTT, E. (1954): Ergebnisse der Flimmer-Elektroretinographie; Experientia **10**, 330—333.
- and CH. ENROTH (1954): Retinal flicker response in cat; Acta Physiol. Scand. **30**, 375—390.
- and J. B. WALTHER, (1958): Der photopische Dominator im Flimmer-ERG der Katze; Pflügers Arch. **266**, 175—186.
- and A. WIRTH (1953): Differentiation between rods and cones by flicker electroretinography in pigeon and guinea pig; Acta Physiol. Scand. **30**, 80—89.

- DONNER, K. O. (1949): Variations, due to colour, in the spike frequency-time curves of single retinal elements; *Experientia* **5**, 413—414.
- (1950): The spike frequencies of mammalian retinal elements as a function of wave-length of light; *Acta Physiol. Scand.* **21**, 7—59.
- (1951): The visual acuity of some passerine birds; *Acta Zool. Fenn.* **66**, 3—40.
- (1953): The spectral sensitivity of the pigeon's retinal elements; *J. Physiol.* **122**, 524—537.
- (1957): The spectral sensitivity of vertebrate retinal elements; Proc. symposium on visual problems of colour, National Physical. Laboratory, Teddington, Nr. 20, 25 pp.
- and R. G. GRANIT (1949): Scotopic dominator and state of visual purple in the retina; *Acta Physiol. Scand.* **17**, 161—169.
- DU BOIS-REYMOND, E. (1872): Über die Grenzen des Naturerkennens; 45. Vers. Dtsch. Naturf. u. Ärzte, Leipzig (12. Abdr. Leipzig, Veit u. Co. 1916).
- DÜCKER, G. (1957): Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden; *Zool. Beitr.* **3**, 25—99.
- ECCHER, W. (1942): Comparative thresholds of pitch and intensity in rat, dog and man; (zit. nach Munn 1950).
- ECK, P. J. VAN (1939): Farbensehen und Zapfenfunktion bei der Singdrossel; *Arch. néerl. Zool.* **3**, 450—499.
- ELDER, J. H. (1934): Auditory acuity of the chimpanzee; *J. comp. Psychol.* **17**, 157—183.
- ENBOTH, CH. (1952): The mechanism of flicker and fusion studied on single retinal elements in the dark-adapted eye of the cat; *Acta Physiol. Scand.* **27**, 7—67.
- ERHARD, H. (1924): Messende Untersuchungen über den Farbensinn der Vögel; *Zool. Jahrb. (allg. Zool. Physiol.)* **41**, 490—552.
- ERULKAR, S. D., J. E. ROSE and P. W. DAVIES (1956): Single units in the auditory cortex of the cat; *Bull. Johns Hopkins Hosp.* **99**, 55—86.
- FEBENS, B. (1947): On the ability of colour-discrimination of the tawny owl (*Strix aluco aluco* L.); *Bull. Polon. Sci. Sér. B. II*, 309—336.
- FERNÁNDEZ-MORÁN, H. (1959): Fine structure of biological lamellar systems; *Rev. modern Physics* **31**, 319—330.
- FRANCOIS, J. et G. VERRIEST (1957): Etat actuel de nos connaissances sur la vision colorée dans le règne animal; *Ann. Oculist.* **190**, 633—683.
- FRANZ, V. (1934): Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges in Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch) **2/2**, 989—1292, Berlin.
- GALAMBOS, R. (1954): Neural mechanisms of audition; *Physiol. Rev.* **34**, 497—528.
- and H. DAVIS (1943): The response of single auditory-nerve fibers to acoustic stimulation; *J. Neurophysiol.* **6**, 39—58.
- J. SCHWARTZKOPFF und A. RUPERT (1959): Microelectrode study of superior olivary nuclei; *Amer. J. Physiol.* **197**, 527—536.
- GERNANDT, B. (1947): Colour sensitivity, contrast and polarity of the retinal elements; *J. Neurophysiol.* **10**, 303—308.
- and R. GRANIT (1947): Single fibre analysis of inhibition and the polarity of the retinal elements; *J. Neurophysiol.* **10**, 295—301.

- GOULD, J. and C. MORGAN (1941): Hearing in the rat at high frequencies; *Science* **94** 168.
- and C. T. MORGAN (1942): Auditory sensitivity in the rat. *J. comp. Psychol.* **34**, 321—329.
- GRANT, R. (1941): Isolation of colour-sensitive elements in a mammalian retina; *Acta Physiol. Scand.* **2**, 93—109.
- (1942a): Spectral properties of the visual receptor elements of the guinea pig; *Acta Physiol. Scand.* **3**, 318—328.
- (1942b): The photopic spectrum of the pigeon; *Acta Physiol. Scand.* **4**, 118—124.
- (1945): The colour receptors of the mammalian retina; *J. Neurophysiol.* **8**, 195—210.
- (1947): *Sensory mechanisms of the retina*; Oxford University Press; London, New York, Toronto.
- (1948a): Neural organization of the retinal elements, as revealed by polarization; *J. Neurophysiol.* **11**, 239—252.
- (1948b): The mammalian colour modulators; *J. Neurophysiol.* **11**, 253—260.
- (1949): The analysis of retinal elements by the micro-electrode technique; *Docum. Ophthalm.* **3**, 65—93.
- (1957): Einige Ergebnisse und Prinzipien der Netzhautforschung; *Studium Générale* **10**, 244—251.
- and K. TANSLEY (1948): Rods, cones and the localization of pre-excitatory inhibition in the mammalian retina; *J. Physiol.* **107**, 54—66.
- GRETHER, W. F. (1940a): A comparison of human and chimpanzee spectral hue discrimination curves; *J. exp. Psychol.* **26**, 394—403.
- (1940b): Chimpanzee color vision; *J. comp. Psychol.* **29**, 167—192.
- GRÜNBERG, K. (1910): Untersuchungen über experimentelle Schädigungen des Gehörorgans durch Schalleinwirkungen bei Vögeln; *Z. Ohrenheilkunde usw.* **62**, 19—29.
- GRÜSSER, O. J. (1958): Receptorpotentiale einzelner retinaler Zapfen der Katze; *Pflügers Arch.* **268**, 47.
- und C. RABELO (1958): Reaktionen retinaler Neurone nach Lichtblitzen; *Pflügers Arch.* **265**, 501—525.
- GRZIMEK, B. (1952): Versuche über das Farbensehen von Pflanzenessern I. Das farbige Sehen (und die Sehschärfe) von Pferden; *Z. Tierpsychol.* **9**, 23—39.
- GUNTER, R. (1951): The absolute threshold for vision in the cat; *J. Physiol.* **114**, 8—15.
- (1954): The discrimination between lights of different wave lengths in the cat; *J. comp. Physiol. Psychol.* **47**, 169—172.
- H. G. W. HARDING and W. S. STILES (1951): Spectral reflection factor of the cat's tapetum; *Nature (Lond.)* **168**, 293—294.
- HAMILTON, W. F. and T. B. COLEMAN (1953): Trichromatic vision in the pigeon as illustrated by the spectral hue discrimination curve; *J. comp. Psychol.* **15**, 183—192.
- HARRIS, J. D. (1943): The auditory acuity of preadolescent monkeys; *J. comp. Psychol.* **35**, 255—265.
- HARTTRIDGE, H. (1949): *The polychromatic theory*; *Docum. Ophthalm.* **3**, 166—193.
- (1950): *Recent advances in the physiology of vision*; London.

- HECHT, S. and M. H. PIRENNE (1940): The sensibility of the nocturnal long-eared owl in the spectrum; *J. gen. Physiol.* **23**, 709—717.
- HEISE, G. A. (1953): Auditory thresholds in the pigeon; *Amer. J. Psychol.* **116**, 1—19.
- HILALI, S. and I. C. WHITFIELD (1953): Responses of the trapezoid body to acoustic stimulation with pure tones; *J. Physiol.* **122**, 158—171.
- HOFFMANN, G. (1952): Untersuchungen über das Farbsehvermögen des Zebu; *Z. Tierpsychol.* **9**, 470—479.
- v. HOLST, E. (1950): Die Tätigkeit des Statolithenapparates im Wirbeltierlabyrinth; *Naturw.* **37**, 265—272.
- HONIGMANN, H. (1921): Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit und Adaptierung des Vogelauges; *Pflügers Arch.* **189**, 1—72.
- KATSUKI, Y., T. SUMI, H. UCHIYAMA and T. WATANABE (1958): Electric responses of auditory neurons in cat to sound stimulation; *J. Neurophysiol.* **21**, 569—588.
- H. UCHIYAMA, T. WATANABE and N. MARYUAMA (1956): Electric responses of auditory neurons in cat to sound stimulation II.; *Proc. Jap. Acad.* **32**, 504—506.
- T. WATANABE and N. MARUYAMA (1959): Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat; *J. Neurophysiol.* **22**, 343—359.
- KIMURA, M. (1924): Beiträge zur experimentellen Schallschädigung; *Z. Hals- usw. Hlkde.* **8**, 13—45.
- KNECHT, S. (1940): Über den Gehörsinn und die Musikalität der Vögel; *Z. vergl. Physiol.* **27**, 169—232.
- KÜHNE, W. (1877/1878): Über den Sehpurpur; *Unters. physiol. Inst. Heidelb.* **1**, 15—103.
- KUFFLER, S. W. (1952): Neurons in the retina: Organization, inhibition and excitation problems; *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **17**, 281—292.
- (1953): Discharge patterns and functional organization of mammalian retina; *J. Neurophysiol.* **16**, 37—68.
- R. FITZHUGH and H. B. BARLOW (1957): Maintained activity in the cat's retina in light and darkness; *J. gen. Physiol.* **40**, 683—702.
- LENNOX, M. A. (1956): Geniculate and cortical responses to colored light flash in cat; *J. Neurophysiol.* **19**, 271—279.
- (1958): The on responses to colored flash in single optic tract fibers of cat: Correlation with conduction velocity; *J. Neurophysiol.* **21**, 70—84.
- LIPMAN, E. A. and J. R. GRASSI (1942): Comparative auditory sensitivity of man and dog; *Amer. J. Psychol.* **55**, 84—89.
- LOCHER, C. J. S. (1933): Untersuchungen über den Farbensinn von Eichhörnchen; *Diss. Leiden*, 56 pp.
- LORENTE DE NÓ, R. (1933a): Anatomy of the eighth nerve; The central projection of the nerve endings of the internal ear; *Laryngoscope* **43**, 1—38.
- (1933b): Anatomy of the eighth nerve; III, General plan of structure of the primary cochlear nuclei; *Laryngoscope* **43**, 327—350.
- (1937): The sensory endings in the cochlea; *Laryngoscope* **47**, 373—377.
- MATTHEWS, L. H. und B. H. C. MATTHEWS (1939): Owls and infra-red radiation; *Nature* **143**, 983.

- MEAD, L. C. (1942): (zit. nach Gunter 1951); J. genet. Psychol. **60**, 223.
- MEYER, D. R., R. C. MILES and P. RATOOSH (1954): Absence of color vision in cat; J. Neurophysiol. **17**, 289—294.
- MEYER-OEHME, D. (1957): Dressurversuche an Eichhörnchen zur Frage ihres Helligkeits- und Farbensehens; Z. Tierpsychol. **14**, 473—509.
- MEYRNECHT, J. (1941): Farbensehen und Helligkeitsunterscheidung bei Steinkauz (*Athene noctua vidalii* A. E. BREHM); Ardea **30**, 129—169.
- MILES, R. C. (1958a): Color vision in the marmoset; J. comp. Physiol. Psychol. **15**, 152—154.
- (1958 b): Color vision in the squirrel monkey; J. comp. Physiol. Psychol. **51**, 328—331.
- P. RATOOSH and D. R. MEYER (1956): Absence of color vision in guinea pig; J. Neurophysiol. **19**, 254—258.
- MORTON, R. A. and T. W. GOODWIN (1944): Preparation of retinene in vitro; Nature **153**, 405—406.
- and G. A. J. PITT (1957): Visual pigments; Progr. chem. org. nat. products **14**, 244—316.
- MOTOKAWA, K. (1949a): Retinal processes and their role in color vision; J. Neurophysiol. **12**, 291—303.
- (1949b): Physiological studies on mechanism of color reception in normal and color-blind subjects; J. Neurophysiol. **12**, 465—474.
- (1949c): Physiological induction in human retina as basis of color and brightness contrast; J. Neurophysiol. **12**, 475—488.
- T. OIKAWA and K. TASAKI (1957): Receptor potential of vertebrate retina. J. Neurophysiol. **20**, 186—199.
- MUNN, NORMAN L. (1950): Handbook of psychological research on the rat. An introduction to animal psychology. Cambridge, Mass.
- NEFF, W. D. and J. E. HIND (1955): Auditory thresholds of the cat; J. Acoust. Soc. Amer. **27**, 480—483.
- NEUBERT, K. (1952): Zur morphologischen Erfassung der Ansprechgebiete im Innenohr; Verh. Anat. Ges. Marburg, 204—209.
- PIPER, H. (1910): Die Aktionsströme der Vogel- und Säugernetzhaut bei Reizung durch kurzdauernde Belichtung und Verdunklung; Arch. Anat. Physiol. (Abt. Physiol.) Suppl., 461—466.
- (1911): Über die Netzhautströme; Arch. Anat. Physiol. (Abt. Physiol.) Suppl., 85—132.
- PIRENNE, M. H. (1956): Physiological mechanisms of vision and the quantum nature of light; Biol. Rev. **31**, 194—241.
- PLATH, M. (1935): Über das Farbenunterscheidungsvermögen des Wellensittichs; Z. vergl. Physiol. **22**, 691—708.
- POLYAK, A. (1957): The vertebrate visual system; Chicago.
- PROSSER, C. L. (1950): Comparative animal physiology; Philadelphia and London.
- RANKE, O. F. (1953): Physiologie des Gehörs; in Lehrbuch der Physiologie, Gehör, Stimme, Sprache (TRENDELENBURG und SCHÜTZ), 1—162, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

- RETZIUS, G. (1892): Die Endigungsweise des Gehörnerven; Biol. Unters. **3**, 29—36.
- (1893): Weiteres über die Endigungsweise des Gehörnerven; Biol. Unters. **5**, 35—38.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1943): Les yeux et la vision des vertébrés; Paris.
- SATO, N. (1917): Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonationen; Basel, 48 pp.
- SCHWARTZKOPFF, J. (1949): Über Sitz und Leistung von Gehör und Vibrationssinn bei Vögeln; Z. vergl. Physiol. **31**, 527—608.
- (1954): Schallsinnesorgane, ihre Funktion und biologische Bedeutung bei Vögeln; Proc. XI. Kongr. intern. Ornithol. Basel 189—208.
- (1957a): Die Größenverhältnisse von Trommelfell, Columella-Fußplatte und Schnecke bei Vögeln verschiedenen Gewichts; Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 365—378.
- (1957b): Untersuchung der akustischen Kerne in der Medulla von Wellensittichen mittels Mikroelektroden; Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz, 374—379.
- (1958a): Über nervenphysiologische Resonanz im Acusticus-System des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus* SHAW); Z. Naturf. **13b**, 205—208.
- (1958b): Über den Einfluß der Bewegungsrichtung der Basilmembran auf die Ausbildung der Cochlea-Potentiale von *Strix varia* (Barton) und *Melopsittacus undulatus* (SHAW); Z. vergl. Physiol. **41**, 35—48.
- (1959a): Der akustische Reiz und die Hörerregung; Verh. Dtsch. Zool. Ges. Münster, im Druck.
- (1959b): Vergleichende Physiologie des Gehörs; Fortschr. Zool. im Druck.
- SEIDL, H. (1956): Die Ableitung der Eichreizkurven des Farbensehens aus Erregungsmustern des Sehnerven; Z. Biol. **108**, 439—458.
- SGONINA, K. (1936): Über das Farben- und Helligkeitssehen des Meerschweinchens; Z. wiss. Zool. **148**, 350—363.
- SOLOVCOV, N. (1925): O ukončení sluchového nervu v orgánu Cortiho; Časopis Lékařů Českých **64**, 241—244.
- v. STUDNITZ, G. (1952): Physiologie des Sehens; Leipzig.
- SVAETICHIN, G. (1956a): Spectral response curves from single cones; Acta Physiol. Scand. **39**, Suppl. 134, 17—46.
- (1956b): Receptor mechanisms for flicker and fusion; Acta Physiol. Scand. **39**, Suppl. 134, 17—54.
- TASAKI, I. (1954): Nerve impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig; J. Neurophysiol. **17**, 97—122.
- H. DAVIS and D. H. ELDRIDGE (1954): Exploration of cochlear potentials in guinea pig with a microelectrode; J. Acoust. Soc. Amer. **26**, 765—773.
- and C. S. SPYROPOULOS (1959): Stria vascularis as source of endocochlear potential; J. Neurophysiol. **22**, 149—155.
- TOMITA, T. (1950): Studies on the intraretinal action potential. Part I. Relation between the localization of micro-pipette in the retina and the shape of the intraretinal action potential; Jap. J. Physiol. **1** 110—117.
- A. FUNAISHI and H. SHINO (1951): Studies on the intraretinal action potential; Part II. Effects of some chemical agents upon it; Jap. J. Physiol. **2**, 147—153.

- TOMITA, T., H. MIZUNO and T. IDA (1952): Studies on the intraretinal action potential. Part III. Intraretinal negative potential as compared with b-wave in the ERG; *Jap. J. Physiol.* **2**, 171—176.
- M. MURAKAMI, Y. SATO and Y. HASHIMOTO (1959): Further study on the origin of the so-called cone action potential (s-potential). Its histological determination; *Jap. J. Physiol.* **9**, 63—68.
- and Y. TORIHAMA (1956): Further study on the intraretinal action potentials and on the site of ERG generation; *Jap. J. Physiol.* **6**, 118—136.
- TRAINER, J. E. (1946): The auditory acuity of certain birds; Thesis Cornell; Abstract of Theses, 246—251.
- TRENDELENBURG, W. und I. SCHMIDT (1930): Untersuchungen über das Farbensystem des Affen (Spektrale Unterschiedsempfindlichkeit und spektrale Farbenmischung bei Helladaptation); *Z. vergl. Physiol.* **12**, 249—278.
- TRINCKER, D. und P. BERNDT (1957): Optomotorische Reaktionen und Farbensinn beim Meerschweinchen; *Z. vergl. Physiol.* **39**, 607—623.
- VERRIEST, G. (1957): État actuel de la connaissance de la vision colorée dans le règne animal; *Biol. Jaarb.* **24**, 234—270.
- DE VRIES, H. L. (1948): Die Reizschwelle der Sinnesorgane als physikalisches Problem; *Experientia* **4**, 205—213.
- (1952): Brownian motion and the transmission of energy in the cochlea; *J. Acoust. Soc. Amer.* **24**, 527—533.
- WALD, G. (1937): Photo-labile pigments of the chicken retina; *Nature* **140**, 545.
- (1949): The photochemistry of vision; *Docum. Ophtalm.* **3**, 94—134.
- (1951): The chemistry of rod vision; *Science* **113**, 287—291.
- (1953): The biochemistry of vision; *Ann. Rev. Biochem.* **22**, 497—526.
- (1958a): Photochemical aspects of visual excitation; *Exp. Cell. Res. Suppl.* **5**, 389—410.
- (1958b): The photoreceptor process in vision; in *Handbook of Physiology, Neurophysiology I*, 671—692.
- WEALE, R. A. (1953): The spectral reflectivity of the cat's tapetum measured in situ; *J. Physiol.* **119**, 30—42.
- WEVER, E. G. (1949): *Theory of hearing*; New York, London.
- and M. LAWRENCE (1950a): The transmission properties of the middle ear; *Ann. otol. rhinol. laryng.* **59**, 5—18.
- and M. LAWRENCE (1950b): The transmission properties of the stapes; *Ann. otol. rhinol. laryng.* **59**, 322—330.
- WHITFIELD, J. C. (1955): Two-tone inhibition at the trapezoid body level; *J. Physiol.* **128**, 15—16.
- WHITFIELD, I. C. (1957 a): The electrical responses of the unanaesthetised auditory cortex in the intact cat; *EEG Clin. Neurophysiol.* **9**, 35—42.
- (1957 b): Physiology of hearing; *Progr. Biophysics Biophysical Chemistry* **8**, 1—47.
- WILLMER, E. N. (1948—1949): Some evolutionary aspects of mammalian colour vision; *Proc. Linnæan Soc. London* **161**, 97—111.
- WÜSTENFELD, E. (1957): Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Schallanalyse im Innenohr; *Z. Mikrosk. Anat. Forschg.* **63**, 327—387.