

N^o 10. **J. Schwartzkopff**, München. — Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren.¹ (Mit 17 Abbildungen.)

Unter Gehörsinn verstehen wir die Aufnahme und informationsmässige Auswertung von mechanischen Schwingungen der Luft oder des Wassers mittels besonderer Organe. Als geschlossener Kreis besitzen allein die Wirbeltiere einen Gehörsinn, hier gebunden an einen Teil des Labyrinthorgans. Unter den Wirbellosen hat sich das Hörvermögen nur bei Arthropoden entwickelt, und zwar hauptsächlich innerhalb bestimmter Insekten-Ordnungen. Die Rezeptoren zeigen dort eine morphologische Mannigfaltigkeit, durch die sich die polyphyletische Entstehung ausdrückt. Schallreize können durch leicht bewegliche Hörhaare, durch das Johnstonsche Organ im Pedicellus und durch die in verschiedenen Körperregionen entstehenden Tympanalorgane empfangen werden.

Der Vergleich der Arbeitsweisen der Gehörorgane von Insekten mit denen von Wirbeltieren hat es mit analogen Funktionen zu tun; das gleiche gilt weitgehend für die Beziehungen zwischen den verschiedenen Insektengruppen. Dagegen sind innerhalb der Wirbeltiere auch Aehnlichkeiten der Funktion zu erwarten, die in der Homologie der Organe ihren Grund haben.

Gehör und Lautäusserungen.

Bei Insekten wie bei Wirbeltieren scheint sich der Gehörsinn in Wechselwirkung mit den arteigenen Lautäusserungen entwickelt zu haben. In vielen Fällen sind Rezeptions- und Produktions-Organ an den gleichen Resonanzraum angeschlossen; so bei den Singzikaden Tymbal- und Tympanalorgan an die abdominalen Tracheensäcke (PRINGLE 1954 a, b; 1957; HAGIWARA 1956; HAGIWARA und OGURA 1960), bei manchen Knochenfischen Trommelapparat und Innenohr an die Schwimmblase (SCHNEIDER 1961). Auch, wo eine mechanische Koppelung dieser Art fehlt, wie bei den stridulierenden Insekten, sind Laute und Gehör einander angepasst.

¹ Mit vielfältiger Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Ausnahmen von dieser Regel finden sich bei Noctuiden und einigen anderen Familien der Nachtschmetterlinge, deren Tympanalorgan speziell auf die Peilsignale von Fledermäusen anspricht (SCHALLER und Timm, 1950; ROEDER und TREAT, 1957; 1961). Eine « getroffene » Motte reagiert durch Sturz- oder Zickzackflüge, die so wirksam das Entkommen gestatten, dass sich ein 40%iger Selektionsvorteil gegenüber Verwandten ohne Tympanalorgan ergibt.

Auch die enorme Vergrößerung des Gehörapparates bei den Nachtraubvögeln stellt eine Anpassung an akustische Reize dar, die von artfremden Lebewesen, in diesem Fall von der Beute, ausgesendet werden (SCHWARTZKOPFF, 1957 *a*; SCHWARTZKOPFF und WINTER, 1960; WINTER und SCHWARTZKOPFF, 1961).

Arbeitsbereich der Informationsaufnahme.

Hinsichtlich des Frequenzbereichs der für die Gehörorgane beider Gruppen wahrnehmbar ist, besteht allgemeine Übereinstimmung (Tab. 1), wobei einzelne Vertreter von Insekten und Wirbeltieren für bestimmte Tonlagen besonders empfindlich sind: Stechmücken und Fische ohne Weberschen Apparat für Töne unter 1000 Hz. Zikaden, Grillen, Feldheuschrecken, Vögel, zahlreiche Säuger und der Mensch hören zwischen 1 und 10 kHz am empfindlichsten. Das Gehör von Laubheuschrecken, Nachtschmetterlingen, Kleinnagern, Fledermäusen und Delphinen reicht bis weit in das Ultraschallgebiet, über 100 kHz.

Die absolute E m p f i n d l i c h k e i t der Gehörorgane ist — im jeweils günstigsten Bereich — sehr unterschiedlich. Allgemein stehen hierbei die Hörschwellen der Insekten um mehrere Zehnerpotenzen hinter denen der Wirbeltiere zurück. Dafür ist ihre Schallproduktion im Verhältnis zur Körpergröße und der geringen Ausdehnung des individuellen Lebensraumes sehr intensiv.

Die physikalischen Grenzen stecken den Bereich ab, in dem akustische Signale Nachrichten auf die Sinnesorgane übertragen können. Der I n f o r m a t i o n s g e h a l t beruht auf zwei Prinzipien: 1. Bildet das Schallereignis ein zeitlich gegliedertes Muster, wobei Intensität, Frequenz und Phase der Schwingungen variieren können. 2. Besitzt der Schall räumliche Eigenschaften, die auf den Ort seiner Entstehung bezogen sind. Wir besprechen im folgenden die Auswertungsmechanismen für diese beiden Seiten der akustischen Information getrennt.

TABELLE 1.

Hörumfang und -empfindlichkeit von Insekten und Wirbeltieren.
 Nach zahlreichen Autoren, Literatur s. SCHWARTZKOPFF (1960, 1962).

	Untere Grenze kHz	Bester Bereich kHz	Obere Grenze kHz	Schwelle rel. zum Menschen db
<i>Hörhaare</i>				
Feldheuschrecke . . .	0,03	0,2	2	+85
Grille	0,03	0,8	2	+65
<i>Johnston-Organ</i>				
Stechmücken	0,15	0,3-0,6	0,8	0
<i>Tympanalorgan</i>				
Feldheuschrecke . . .	0,6	3-12	40	+50
Grille	0,1	0,8-8	10	+65
Laubheuschrecke . . .	0,8	10-20	100	+40
Nachtschmetterling .	2	10-20	200	+30
<i>Innenohr</i>				
Haifisch	0,1	0,4-0,6	1,5	~+50
Knochenfisch ohne/ mit Weberschem	~ 0,05	0,3-0,6	1,2	+20
Apparat	~ 0,05	0,2-1,6	13	0
Schlange	0,03	0,1-0,5	3	+35
Vogel	0,05	1-4	20	0
Meerschweinchen . . .	0,05	1-15	80	+20
Katze	0,05	5-8	50	-20
Kleinfledermaus . . .	0,03	10-30	100	
Zahnwal	0,15		120	
Mensch	0,02	1,5-3	20	0

Auswertung zeitlich gegliederter Muster.

Die weiteste Verbreitung finden Schallsignale, in denen rhythmisch die Intensität gehoben und gesenkt wird. Ausser der Impulsfrequenz spielt die Dauer der Impulse wie der Unterbrechung eine Rolle als Nachrichtenträger. Die verschiedenen Gesänge der Insekten, die Laute von Fischen und Fröschen sind in dieser Weise aufgebaut, und auch für die Vogelstimmen und in der Sprache des Menschen ist der Rhythmus von grosser Bedeutung. Bei den höheren Wirbeltieren ist aber darüber hinaus ein wesentlicher Teil der akustischen Information in Aenderungen der Tonhöhe enthalten (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1962).

Intensitätsunterscheidung.

Bereits das mit nur zwei Sinnesnervenzellen ausgestattete Tympanalorgan der Noctuiden lässt erkennen, durch welche physiologischen Mittel akustische Rhythmen ausgewertet werden. Die beiden Elemente unterscheiden sich nach Untersuchungen von ROEDER und TREAT (1957) und neuerdings SUGA (1961) in ihrer Schwellenempfindlichkeit um 20 bis 30 db (Abb. 1). Dadurch kann grob

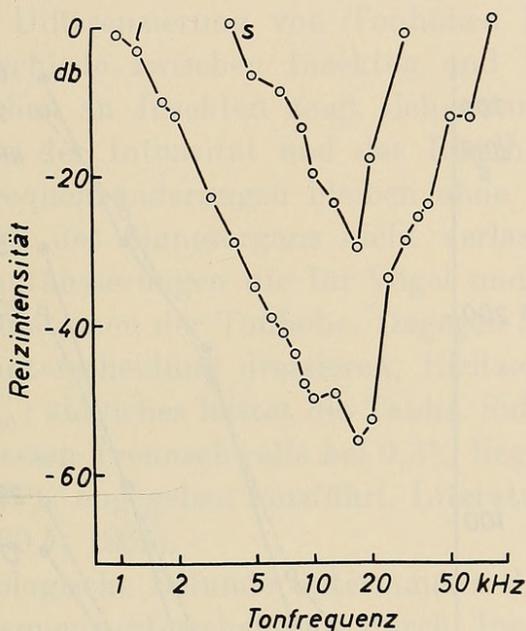


ABB. 1.

Antwortbereiche der beiden akustischen Sinnesnervenzellen (*l*, *s*) aus dem Tympanalorgan einer Noctuide (*Adris tyranus*). Beachte die Schwellendifferenz von 20 bis 30 db bei Uebereinstimmung des allgemeinen Kurvenverlaufs und der « besten Frequenz » (ca. 18 kHz). Ordinate: rel. Reizintensität bezogen auf 20 μ bar (0 db). Nach SUGA (1961).

zwischen dem ungereizten Zustand und zwei Intensitätsstufen differenziert werden. Aus der Entladungshäufigkeit der einzelnen Nervenzellen, die mit der Intensität zunimmt, ergibt sich zusätzlich eine Feinunterscheidung der Reizstärke; Abb. 2 zeigt die Entladungsrate einer Tympanalzelle (von einer Wanderheuschrecke) bei wechselnder Intensität und Frequenz (SUGA, 1960).

Ausserdem wird im Tympanalorgan der Motte auch der Zeitverlauf des Reizes analysiert. Das weniger empfindliche der beiden Scolopidien spricht bevorzugt auf den Beginn eines Reizes an und adaptiert verhältnismässig rasch. Die andere Zelle ändert ihre Entladungsrate während der Dauer des Reizes weniger; sie ist damit besonders geeignet, die Zeit bis zum Reizende anzuzeigen (SUGA, 1961). Auch im Tympanalnerven von Laubheuschrecken lassen sich phasische und tonische Komponenten nachweisen (AUTRUM, 1960).

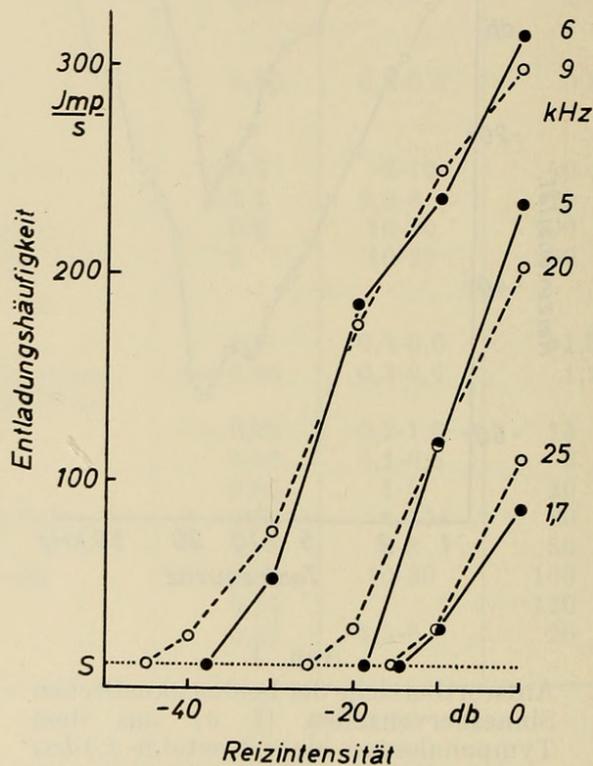


ABB. 2.

Abhängigkeit der Nervenimpulse einer Tympanalzelle von der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria*) von Intensität bzw. Frequenz des Reizes; S = spontane Impulshäufigkeit. Nach SUGA (1960).

In völlig analoger Weise arbeiten die akustischen Sinnes- und Nervenzellen bis zu den höchsten Wirbeltieren. Die Reihe der inneren Haarzellen des Cortischen Organs ist um rund 40 db weniger empfindlich als die drei äusseren Haarzellreihen (DAVIS, 1961). Die inneren Haarzellen reagieren in Schallschädigungs-Versuchen be-

sonders auf phasische Reizeinsätze (HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT, 1961). An sekundären und tertiären akustischen Neuronen aus der Medulla der Katze konnten GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959) Schwellenunterschiede von 60 db beobachten (Abb. 11). Ein Teil der Zellen spricht auch hier nur phasisch, auf Reizeinsatz an, während andere nur Dauerreize beantworten.

Frequenzunterscheidung.

Nur bei der Differenzierung von Tonhöhen bestehen grundsätzliche Unterschiede zwischen Insekten und Wirbeltieren. In Verhaltensversuchen an Insekten zeigt sich zwar die Bedeutung von Aenderungen der Intensität und des Rhythmus akustischer Signale; aber Frequenzänderungen bleiben ohne Einfluss, wofern der Arbeitsbereich des Sinnesorgans nicht verlassen wird. Auch fehlen in den Lautäusserungen die für Vögel und Säuger charakteristischen Modulationen der Tonhöhe. Dagegen lassen sich schon Fische auf Tonunterscheidung dressieren, Elritzen mit einer Genauigkeit von 3%; ähnliches leistet die Taube. Singvögel erreichen den Menschen, dessen Trennschwelle bei 0,3% liegt. Für die Katze werden 0,5 bis 0,7% angegeben (ausführl. Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1959; 1960 b; 1962).

Elektrophysiologische Befunde untermauern die negativen Ergebnisse zur Frequenzunterscheidung durch Insekten: Die verschiedenen Tympanalzellen einer Laubheuschrecke (Abb. 3) entladen sich bei Reizung mit variierenden Tönen prinzipiell gleichartig (KATSUKI und SUGA, 1960). Alle Zellen lassen die gleiche Lage der grössten Empfindlichkeit erkennen, die mit dem Schwerpunkt der Lautäusserungen zusammenfällt. Für Nachtschmetterlinge (Abb. 1) und Feldheuschrecken liegen entsprechende Ergebnisse vor. Ein ganz anderes Verhalten bieten die akustischen Nervenzellen aus der Medulla eines Vogels dar; sie reagieren mit spezifischer Empfindlichkeit auf getrennte Tonbereiche (Abb. 4; SCHWARTZKOPFF, 1957 b).

Der negative Ausfall der Versuche an Laubheuschrecken ist darum besonders beweiskräftig, weil die Anatomie ihres Tympanalorgans mit den wie Orgelpfeifen aufgereihten Rezeptoren das Vorhandensein eines peripheren Klanganalysators nahelegt. Doch haben obendrein die neuesten Untersuchungen von SUGA und

KATSUKI (1961) ergeben, dass die rund 100 Nervenfortsätze der Tympanalzellen auf nur zwei Ganglienzellen des Bauchmarks vereinigt werden. Die gemeinsam weitergeleitete Erregung der Rezeptoren kann danach nicht mehr zur nervösen Verarbeitung getrennt werden.

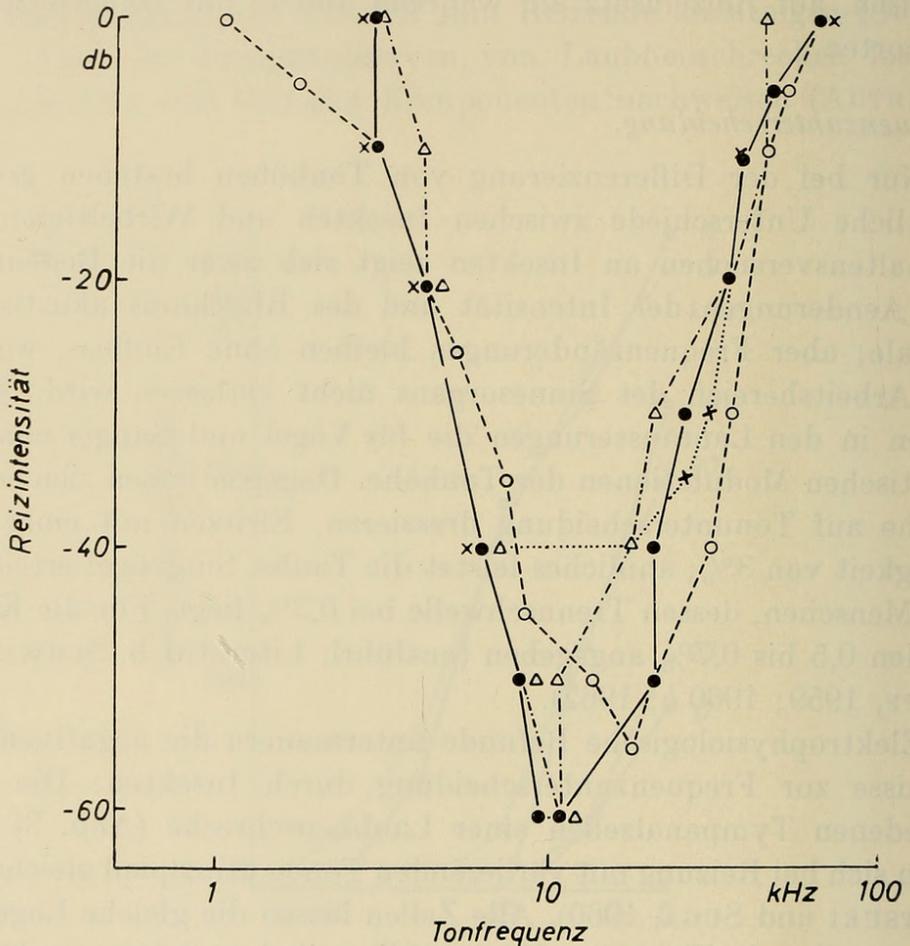


ABB. 3.

Antwortbereiche von vier Tympanalzellen einer Tettigoniide (*Gampsocleis buergeri*). Beachte die allgemeine Übereinstimmung, insbesondere des Frequenzschwerpunktes (ca. 10 kHz). Rel. Reizintensität bezogen auf 20 μ bar (0 db). Nach KATSUKI und SUGA (1960).

Bei den Wirbeltieren werden zwar auch die akustischen Ganglienzellen im Gehirn von den aufsteigenden Fortzätzen zahlreicher Hörnervenzellen aktiviert. Aber hier bleibt die Zahl der getrennt weiterleitenden Elemente nicht nur erhalten, sondern nimmt von Station zu Station der Hörbahn zu, so dass in der Grosshirnrinde 300 mal mehr akustische Nervenzellen vorhanden sind als im Hörnerven Fasern (Tab. 2; CHOW, 1951).

TABELLE 2.

Hörbahn von Säugern; Zellzahlen und Latenzzeiten (nach Reiz mittlerer Intensität bis zum Beginn der elektrischen Erscheinungen) für die verschiedenen Stationen.

Nach verschiedenen Autoren aus SCHWARTZKOPFF (1960).

	Gesamtzahl der Zellen	Zellen pro 0,002 mm ³	Latenzzeit (ms)
Nervus cochlearis	$\sim 3 \times 10^4$		
Nucleus cochlearis	$\sim 9 \times 10^4$	30	~ 2
Komplex d. N. oliv. sup.	$3,5 \times 10^4$	30	
Lemniscus lateralis	4×10^4		4
Colliculus inferior	4×10^5	85	4
Corp. genic. med. (parvocellularis)	$3,6 \times 10^5$	65	6
Corp. genic. med. (magnocellularis)	6×10^4	40	
Cortex, Area auditiva	1×10^7	185	8

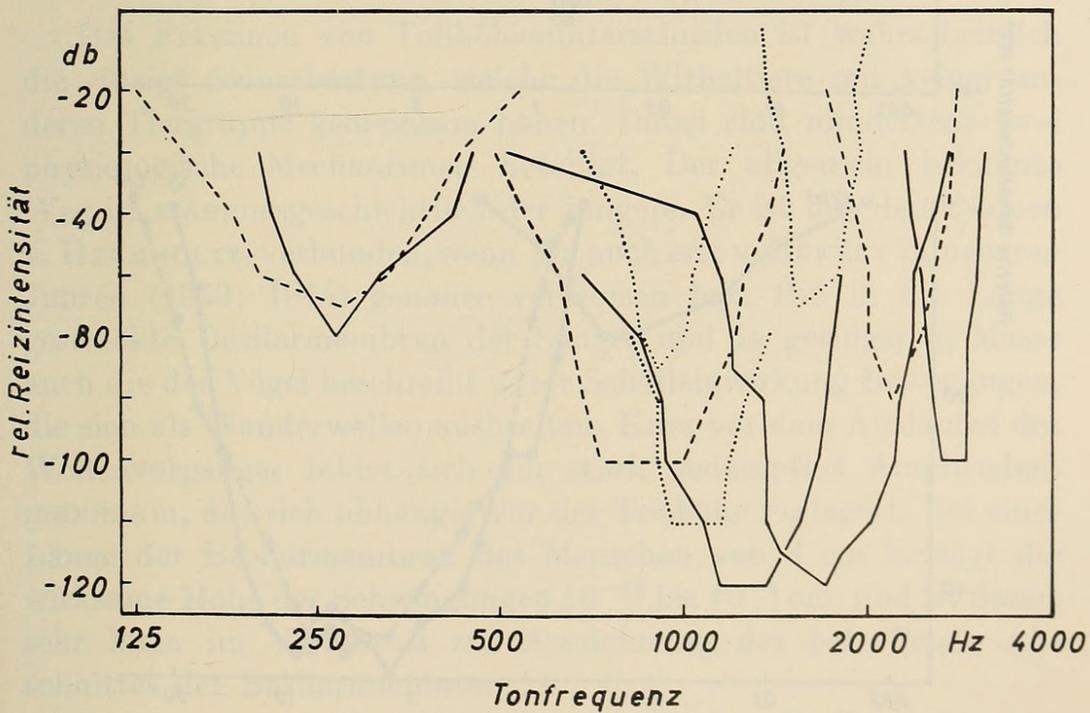


ABB. 4.

Antwortbereiche von 10 akustischen Nervenzellen aus der Medulla oblongata des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*). Die verschiedenen Bereiche überstreichen das Gebiet der Tonunterscheidung; 0 db = ca. 100 μ .bar Nach SCHWARTZKOPFF (1957 b).

Die nervenphysiologischen Argumente gegen die Möglichkeit der Tonunterscheidung bei Insekten schliessen nicht aus, dass die Erregung von getrennten Sinnesorganen mit verschiedener Frequenzempfindlichkeit ausgewertet wird. Hörhaare und Tympanalorgane sind oft gleichzeitig ausgebildet. Die Empfindlichkeitsschwellen des Cercalnerven, der die Hörhaare versorgt, und des Tympanalnerven lassen bei Grillen wie bei Feldheuschrecken erkennen, dass die Tympanalorgane jeweils durch höhere Tonlagen erregt werden (Abb. 5; KATSUKI und SUGA, 1960). Auch die in den Tibien gele-

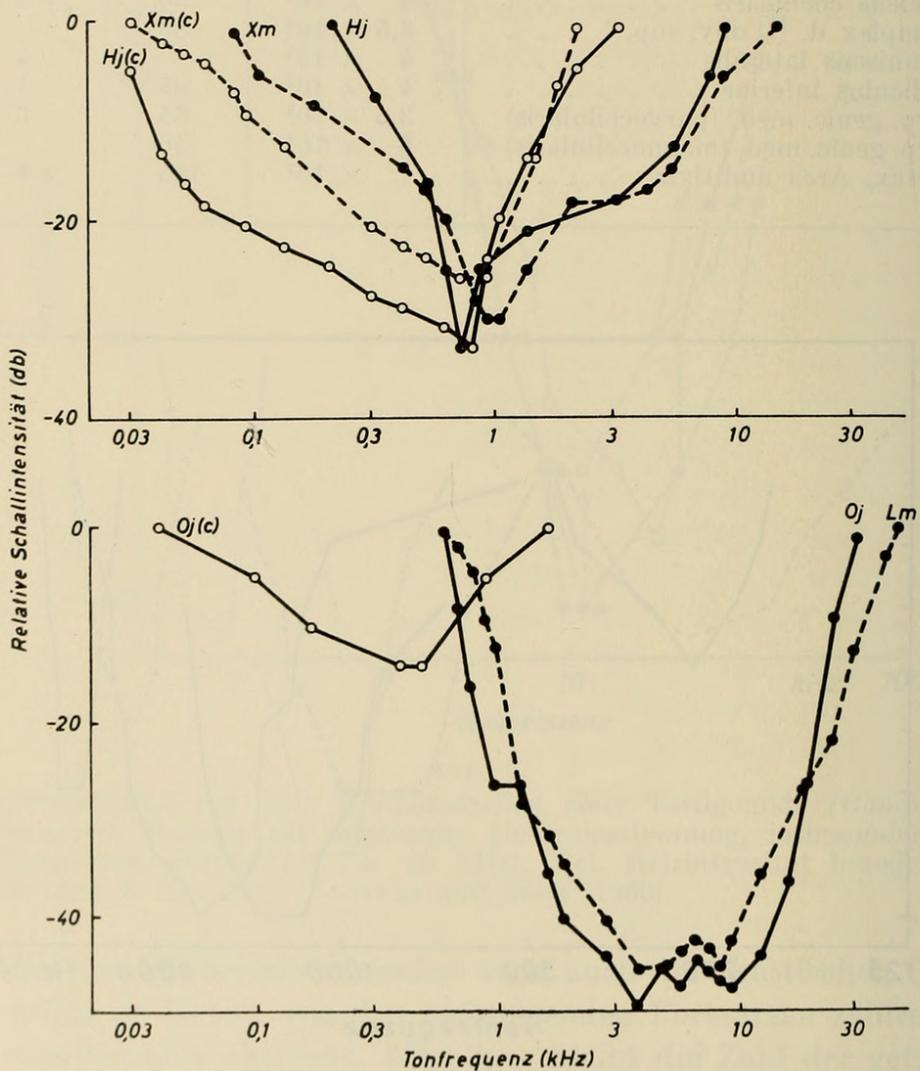


ABB. 5.

Schwellenkurven der Tympanal- und Cercal-Nerven (c) von Grylliden und Acridiiden (unten); Hj *Homoeogryllus japonicus*, Lm *Locusta migratoria*, Oj *Oxya japonica*, Xm *Xenogryllus marmoratus*. Rel. Schallintensität bezogen auf 20 μ bar. Nach KATSUKI und SUGA (1960), verändert.

genen Subgenualorgane können durch Schall erregt werden, und zwar durch tiefere Frequenzen als das Tympanalorgan (AUTRUM, 1941; WEVER und VERNON, 1959). Es ist noch nicht bekannt, ob die Insekten den Erregungszustand der verschiedenen Gehörorgane vergleichen und dadurch in grober Weise Tonhöhen unterscheiden können. Versuche, die HORRIDGE (1960) an Ganglienzellen des Bauchmarks angestellt hat, deuten allerdings daraufhin, dass die Information aus verschiedenen Mechanorezeptoren « in einen Topf geworfen » wird.

Schliesslich ist noch der Vorschlag von PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1939; PUMPHREY, 1940) zu erwähnen, die das besondere Reaktionsvermögen der Insekten auf die rhythmische Gliederung (Amplitudenmodulation) von Schallsignalen als Frequenzunterscheidung verstehen. Nach physikalischer Definition handelt es sich bei den Grundrhythmen der akustischen Signale zweifellos um Frequenzen. Im normalen Sprachgebrauch werden diese aber nicht als Töne bezeichnet, so dass man zwar von Rhythmus-, nicht aber von Tonunterscheidung sprechen kann.

Das Erkennen von Tonhöhenunterschieden ist wahrscheinlich die einzige Sinnesleistung, welche die Wirbeltiere mit keiner anderen Tiergruppe gemeinsam haben. Dabei sind mindestens zwei physiologische Mechanismen beteiligt. Der allgemein bekannte Weg ist stammesgeschichtlich der jüngere. Er ist mit dem Namen v. HELMHOLTZ' verbunden, wenn ihn auch erst v. BÉKÉSY in neueren Jahren (1943; 1944) genauer vermessen hat. Die in die Länge gestreckte Basilarmembran der Säuger und in geringerem Masse auch die der Vögel beschreibt unter Schalleinwirkung Bewegungen, die sich als Wanderwellen ausbreiten. Kurz vor dem Auslaufen des Wellenvorganges bildet sich ein stark gedämpftes Amplitudenmaximum, das sich abhängig von der Tonhöhe verlagert. Bei einer Länge der Basilarmembran des Menschen von 3 cm beträgt die wirksame Höhe der Schwingungen 10^{-10} bis 10^{-6} cm, und ist damit sehr klein im Verhältnis zur Ausdehnung des betroffenen Abschnittes der Basilarmembran.

Die Bewegungen der Basilarmembran haben die Erregung eines bestimmten Teiles der Hörnervenfaser zur Folge. Die einzelnen Fasern werden bevorzugt durch einen charakteristischen Frequenzbereich aktiviert, sie sind aber nicht sehr selektiv in ihrer Tonempfindlichkeit. Abb. 6 zeigt ein von TASAKI (1954) untersuchtes

Element des Hörnerven vom Meerschweinchen. Es ist besonders empfindlich für Töne zwischen 6 und 7 kHz, aber schon bei einer Erhöhung der Reizintensität um 20 db erregen mehr als 3 Oktaven die Faser.

Die geringe Spezialisierung der Hörnervenfasern steht in einem offenbaren Missverhältnis zur Leistung der Tonunterscheidung bei

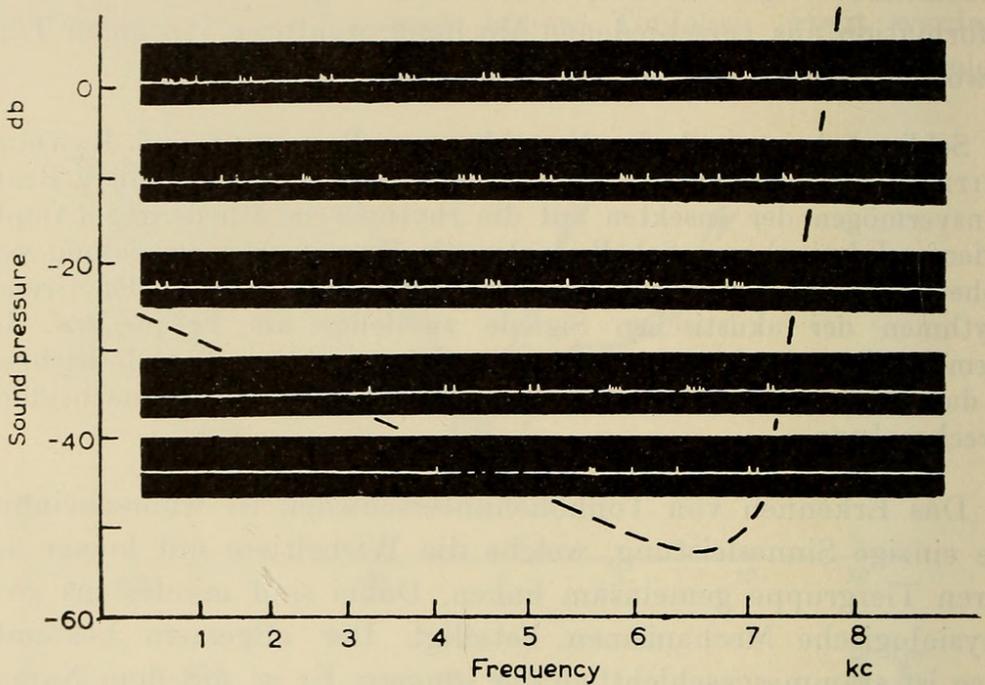


ABB. 6.

Antwortbereich (und Entladungen) einer Hörnervenfasern des Meerschweinchens (*Cavia cobaya*). Beachte die geringe Frequenz-Spezifität. Ordinate: relative Reizintensität. Nach TASAKI (1954).

Säugetern und Vögeln. In Untersuchungen an einzelnen Zellen auf den verschiedenen Stationen der Hörbahn hat sich aber gezeigt, dass deren Trennschärfe von Stufe zu Stufe besser wird (KATSUKI, 1961).

In Abb. 7 sind die Ansprechbereiche verschiedener Neurone aus dem Gebiet der oberen Olive der Katze dargestellt; die Trennschärfe ist hier deutlich besser als im Hörnerven. Im Corpus geniculatum mediale wird die höchste Selektivität erreicht; dieser Teil des Zwischenhirns vollzieht nach Ausschaltversuchen die Tonunterscheidung (KATSUKI, 1961; GOLDBERG und NEFF, 1961). Die Projektion des Hörnerven auf die Grosshirnrinde ist bei der Katze

erst für höhere Leistungen wie akustisches Gedächtnis und Vergleich mit anderen Sinnesreizen verantwortlich.

Der nervöse Mechanismus, durch den im Verlauf der Hörbahn die Einengung der Ansprechbereiche von Ganglienzellen bewirkt wird, ist schon 1944 durch GALAMBOS erkannt worden. Die in Abb. 8 untersuchte akustische Nervenzelle ist ungereizt lebhaft spontan tätig. Tonreize verstärken diese Aktivität in einem be-

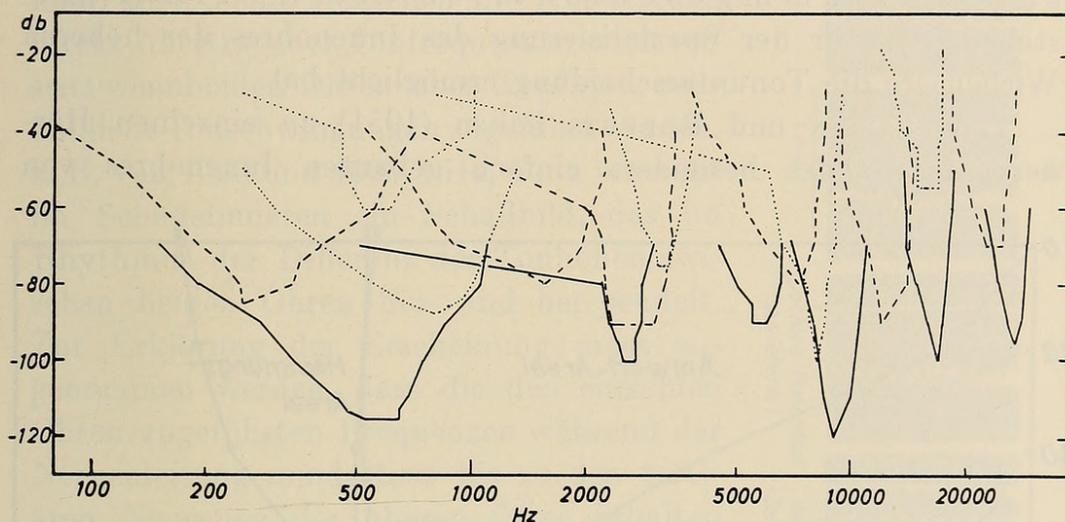


ABB. 7.

Antwortbereiche von 17 akustischen Nervenzellen aus der Medulla oblongata der Katze. Beachte die im Vergleich zu Abb. 6 verbesserte Trennschärfe von Zellen, die bevorzugt auf höhere Töne ansprechen. 0 db = ca. 100 μ bar. Nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959), verändert.

stimmten Bereich. Etwas höhere Frequenzen unterdrücken die Spontanaktivität aber; d. h., dass ein bestimmter Teil der Basilarmembran hemmend auf die Zelltätigkeit wirkt. Offensichtlich ist die scharf abgeschnittene Grenze des Ansprechbereiches nach höheren Tönen hierauf zurückzuführen. Von der zweiten Station der Hörbahn an wird Randhemmung auch gegenüber tiefen Tönen beobachtet (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1960 *b*; 1962).

Die Einengung der Frequenzempfindlichkeit bedeutet, dass ein auf der Basilarmembran unscharf angelegtes Tonmuster im Verlauf der nervösen Weiterverarbeitung durch nichtlineare Prozesse kontrastreicher gemacht wird. Hierdurch kann aber kein echter Gewinn an Information geschaffen werden.

Da auch das Muster der Tonverteilung auf der Basilarmembran für Frequenzen um und unter 1000 Hz immer verschwommener wird und tiefere Töne die ganze Basilarmembran erfassen, ist bereits von den Humanphysiologen nach weiteren Mitteln der Aufnahme von Ton-Information gesucht worden (WEVER, 1949). Der Zoologe sieht in dem Fehlen einer zur peripheren Klanganalyse geeigneten Basilarmembran bei niederen Wirbeltieren ein weiteres, zwingendes Argument. Es muss ein allen Wirbeltieren gemeinsames, stammesgeschichtlich altes Prinzip bestehen, das vor der Spezialisierung des Innenohres der höheren Wirbeltiere die Tonunterscheidung ermöglicht hat.

LOWENSTEIN und ROBERTS haben (1951) an einzelnen Hörnervenfasern des besonders einfach gebauten Innenohres von

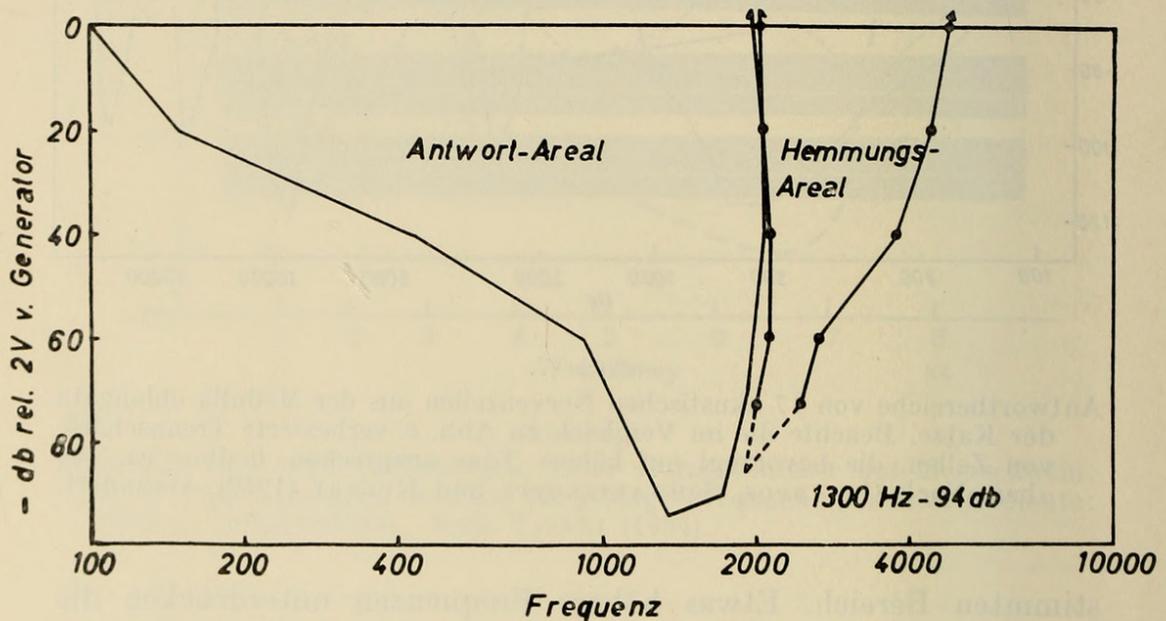


ABB. 8.

Einengung des Antwortbereiches einer akustischen Nervenzelle durch Rand-Hemmung, gemessen als Unterdrückung der Spontan-Aktivität; 1300 Hz = beste Reizfrequenz bei rel. Schwelle von -94 db. Nach GALAMBOS (1944).

Rochen gefunden, dass der Rhythmus der Tonschwingung durch reizsynchrone Nervenimpulse direkt an das Gehirn gemeldet wird. Aus Verhaltensversuchen an Knochenfischen, in denen sich durch Temperaturerhöhung die Tonunterscheidung zu höheren Lagen verschieben lässt, wird auf einen entsprechenden Mechanismus geschlossen (DUDOK VAN HEEL, 1956); Untersuchungen, die wir

jetzt im Gehirn von Fischen durchführen, bestätigen dies. Es scheint, dass alle Wirbeltiere bis zu den Säugern hinauf mittlere und tiefe Tonfrequenzen in Form synchroner Nervenentladungen aufnehmen. Abb. 9 zeigt die Aktivität einer Gruppe von akustischen Zellen aus der Medulla oblongata eines Vogels, während das Ohr durch einen Ton von rund 1000 Hz gereizt wird.

In psychophysischen Versuchen kann man auch beim Menschen die Auswertung direkt übertragener Tonfrequenzen nachweisen: wenn beiden Ohren über Kopfhörer sehr ähnliche Tonschwingungen zugeführt werden, z. B. von 1000 und 1000,3 Hz, dann entsteht im Schädelinneren ein Schallbild, das im Rhythmus der Differenz der Tonhöhen zwischen beiden Ohren hin- und her-pendelt. Zur Erklärung der Erscheinung muss angenommen werden, dass die den einzelnen Ohren zugeführten Frequenzen während der Nervenleitung mindestens bis zu den tertiären Neuronen der oberen Olive erhalten bleiben, wo die beidohrige Verrechnung einsetzt.

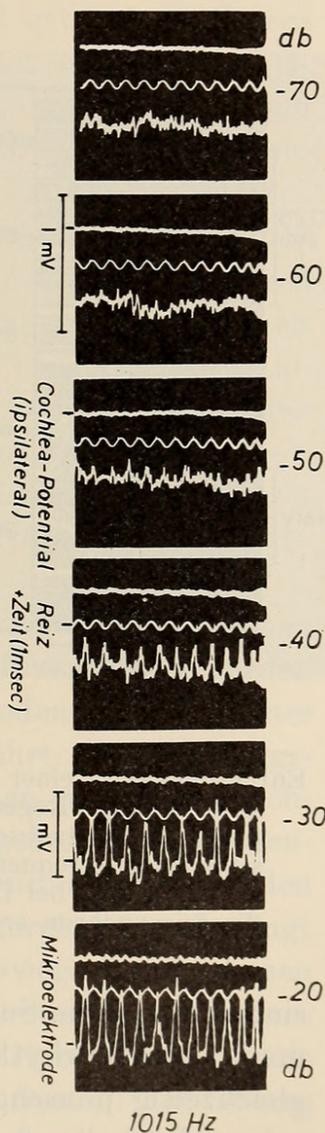


ABB. 9.

Reizsynchrone (Salven-) Entladungen von ca. 10 nervösen Elementen aus dem Einstrahlungsgebiet des Hörnerven in ein sekundäres Zentrum der Medulla vom Wellensittich; Reiz: 1015 Hz; Intensität von oben nach unten steigend, 0 db = ca. 100 μ bar. Nach SCHWARTZKOPFF (1958), verändert.

Die obere Grenze, bis zu der eine einzelne Nervenfasern Tonfrequenzen direkt übertragen kann, liegt bei 1000 Hz; dieser Wert gilt aber nur für extreme Reizbedingungen. Dauertöne rufen nur 100 bis 200 Nervenimpulse/s hervor, wie dies Abb. 10 für eine akustische Nervenzelle aus der Medulla des Wellensittichs zeigt. Die

Zelle ist besonders empfindlich für Töne um 600 Hz und beantwortet diese bei höchster Intensität mit etwa 100 Impulsen/s. Die Aktionspotentiale setzen jedoch nicht zu beliebigen Zeitpunkten ein: Das Einsatzbild, auf dem etwa 25 Reizschwingungen superponiert worden sind, zeigt, dass die ausgelösten 5 Nervenimpulse an einen bestimmten Phaseabschnitt der Tonschwingung gebunden

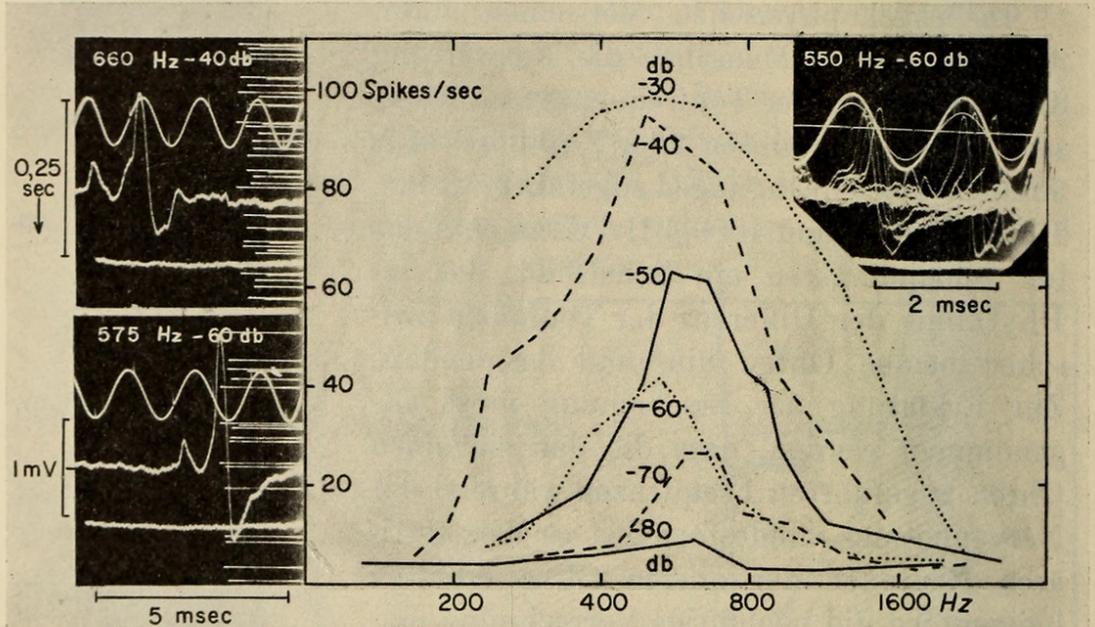


ABB. 10.

Entladungswiese einer akustischen Nervenzelle aus der Medulla des Wellensittichs; links Registrierbeispiele, diese in senkrechter Richtung mit komprimierter Zeitachse; Mitte Entladungshäufigkeit bei verschiedenen Intensitäten und Frequenzen; rechts Registrierung bei 25-facher Superposition. Beachte, dass bei Dauerreiz nur bis etwa 100 Impulse/s gebildet werden, die reizsynchon erscheinen (rechts). Nach SCHWARTZKOPFF (1957 b).

sind. So gibt die Summe der Potentiale, hier über die Zeit genommen, den Tonrhythmus wieder. Dadurch, dass zahlreiche Zellen gleichzeitig phasengebunden tätig werden, ergänzen sich die einzelnen Entladungsmuster. Durch alternierendes Zusammenwirken können Tonfrequenzen bis zu einigen 1000 Hz nervös übertragen werden. WEVER (1949) hat diesen Mechanismus als *Salvenprinzip* bezeichnet.

Das Salvenprinzip als Mittel der nervösen Frequenzübertragung ist auch bei Insekten realisiert, wo schon PUMPHREY und RAWDON-SMITH (1936) am Cercalnerven von *Periplaneta* und PUMPHREY (1940) bei

Grillen reizsynchrone Entladungen beobachtet haben. Auch die Aktivität des Johnstonschen Organs der Dipteren verläuft in dieser Weise. Die Insekten verwerten anscheinend die Phasen-Information der nervösen Nachricht; zweifellos nicht den Frequenzgehalt (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1959).

Damit die nervöse Uebertragung von Tonschwingungen zur Klanganalyse beitragen kann, müssen die auf getrennten Fasern geleiteten Rhythmen zentral vereinigt und unterschieden werden. Die anatomischen Voraussetzungen sind dadurch gegeben, dass die Ganglienzellen auf der zweiten und den folgenden Stationen der Hörbahn mit einer grossen Zahl von afferenten Nervenfasern synaptisch verbunden sind. Schwieriger ist es, einen physiologischen Mechanismus zu finden, der die nervösen Rhythmen unterscheidet. Einerseits kann das Gehirn nur solche Reize als verschieden beurteilen, die unterschiedliche Populationen von Ganglienzellen in Erregung versetzen. Andererseits werden zahlreiche Frequenzen durch Salvenentladungen der gleichen Faserpopulation übertragen. Es muss gefordert werden, dass dieses Gemisch nervöser Rhythmen durch eine Art von Filter in Fraktionen zerlegt wird.

Ein nervöses Modell hierfür hat LICKLIDER (1959) angegeben (Abb. 11, linke Hälfte). Ueber ein afferentes Nervenbündel werden Salvenentladungen mit der Mischung von Perioden P_0 bis P_n einer Batterie von Koinzidenz-Analysatoren zugeführt. Die Ausgangsneurone können nur dann einen Impuls abgeben, wenn sie gleichzeitig auf direktem Wege und über das zugeordnete Zwischenneuron erregt werden. Die einzelnen Zwischenneurone unterscheiden sich durch die Verzögerungszeit des Erregungsdurchganges, bedingt beispielsweise durch verschieden lange Leitungswege. Infolgedessen bestimmt jedes Zwischenneuron einen charakteristischen Periodenbereich der nervösen Rhythmen, der einen fortgeleiteten Impuls des Ausgangsneurons hervorrufen kann. Das System als Ganzes wirkt wie ein Filtersatz mit unterschiedlichen Zeitkonstanten.

Wir selbst glauben einen etwas einfacheren Mechanismus gefunden zu haben (SCHWARTZKOPFF, 1958), bei dem auf die Zwischenneurone verzichtet werden kann. Die Ausgangsneurone selbst unterscheiden sich durch die Zeitkonstanten der Erregbarkeit (Abb. 11, rechte Hälfte), wodurch eine Eigenfrequenz der Erregungsbildung entsteht. Das einzelne Neuron wird bevorzugt durch die

jenigen afferenten Rhythmen erregt, die der Eigenfrequenz entsprechen.

Das Vorhandensein der Eigenfrequenz bei bestimmten akustischen Gehirnzellen geht aus Versuchen hervor, in denen das Ohr eines Vogels oder Säugers mit ganz kurzen, aperiodischen Signalen (Klick von 0,1 ms Dauer) gereizt wird. Manche Neurone antworten

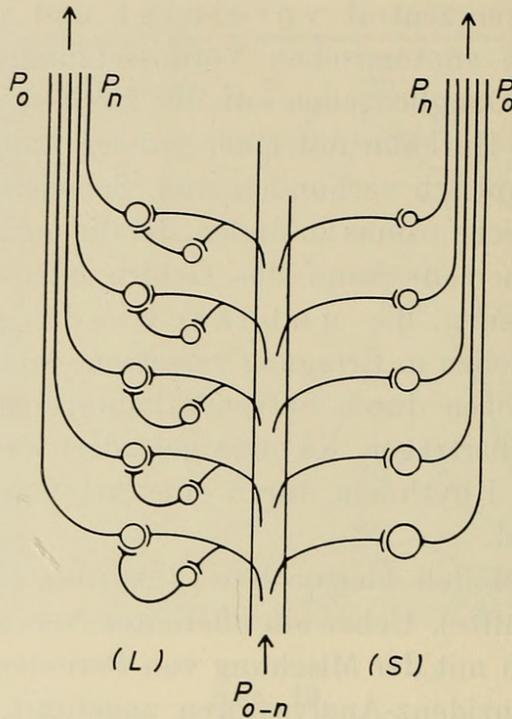


ABB. 11.

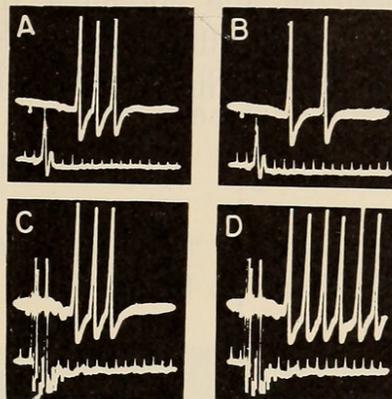
Schema eines nervösen Frequenz-Analysators; links in Anlehnung an LICKLIDER (1959) als Koinzidenz-Analysator, rechts als Resonanz-Analysator. Siehe Text.

hierauf durch wiederholte Entladungen. Die in Abb. 12 mit einigen Registrierbeispielen vorgestellte Zelle wurde von GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959) insgesamt in einem Intensitätsbereich von 80 db geprüft und dabei wurden mehrere hundert Aktionspotentiale registriert. Sämtliche Potentiale erscheinen mit einer Genauigkeit von $\pm 0,2$ ms zu einem der 6 Zeitpunkte der Registrierung D, die je durch fast 2 ms getrennt sind. Aus der rhythmischen Antwort auf einen aperiodischen Reiz wird auf eine Eigenfrequenz der Zelle geschlossen, die hier 540 Hz be-

trägt. Wird die gleiche Zelle durch Dauerton gereizt, dann findet sich ein Bereich höchster Empfindlichkeit zwischen 530 und 650 Hz; Eigenfrequenz und « beste Reizfrequenz » stimmen mit einem me-

ABB. 12.

Entladungsweise einer akustischen Ganglienzelle aus der Medulla der Katze; beachte die stereotypen Zeitpunkte der Entladungen. Obere Zeile jeweils Reizsignal und Aktionspotentiale, untere Zeile Cochlea-Potentiale und Zeitmarkierung (1 ms); Reizintensität für A und B 50 db schwächer als für C und D. Näheres s. Text. Nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF UND RUPERT (1959).



thodisch bedingten, geringen Fehler überein. Die Uebereinstimmung ist Ausdruck eines ursächlichen Zusammenhangs, der durch das Modell der Abb. 11 (rechts) schematisch dargestellt wird.

Auswertung räumlicher Eigenschaften des Schalles.

Die natürlichen Schallquellen sind annähernd punktförmig. Vom Entstehungsort breiten sich die Schallschwingungen in einem freien Feld mit endlicher Geschwindigkeit geradlinig aus und verlieren mit dem Quadrat des Abstandes an Intensität. Hindernisse beeinflussen die Ausbreitung durch Reflexion, Beugung und Absorption, wobei höhere Frequenzen in stärkerem Masse verloren gehen. Daher können Wirbeltiere aus der Klangfarbe eines Schallsignals auf die Entfernung der Schallquelle schliessen. Im allgemeinen wird diese aber aus der Lautstärke ermittelt, wozu Insekten ebenso befähigt sind wie Wirbeltiere.

BUSNEL und DUMORTIER (1956) liessen Weibchen einer Laubheuschrecke auf stridulierende Männchen zulaufen und bestimmten die Laufgeschwindigkeit bei verschiedenen Abständen vom werbenden Liebhaber (Abb. 13). Diese hängt reziprok von der Entfernung ab, bzw. ist dem Quadrat der Schallstärke proportional. Ein so einfacher Mechanismus reicht aus, um ein Weibchen an das nähere von zwei abwechselnd stridulierenden Männchen heranzuführen.

Richtungshören.

Für die akustische Orientierung ist zweifellos die Richtung zu einer Schallquelle von grösster Bedeutung. Wie die Wirbeltiere durch das Tonunterscheidungsvermögen charakterisiert werden, so besitzen alle hörenden Insekten leicht bewegliche Sinnesorgane, die unmittelbar auf die gerichtete Bewegung der im Schall schwingenden Moleküle ansprechen (AUTRUM, 1936; PUM-

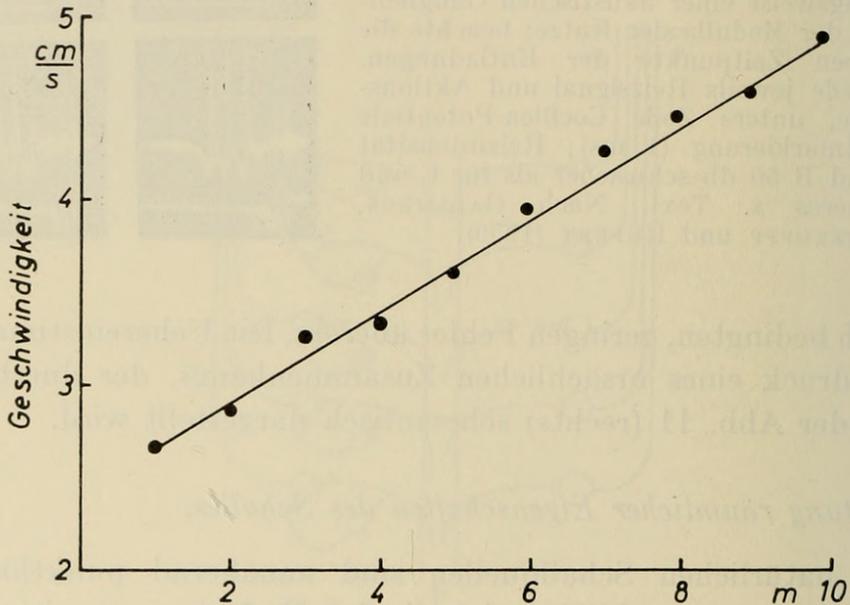


ABB. 13.

«Entfernungsbestimmung» durch die Laufgeschwindigkeit von Laubheuschrecken-Weibchen (*Ephippiger bitterensis*) bei Annäherung an singende Männchen. Abszisse: Laufstrecke, 0 m = Auflassort, 15 m = Standort der Männchen. Nach BUSNEL und DUMORTIER (1956).

PHREY, 1940). Infolgedessen können selbst zarte Organismen wie Mücken die Richtung zu einer Schallquelle bestimmen, die Töne einer Wellenlänge von rund 1 m aussendet; das ist etwa das 1000fache des Körperdurchmessers. Das Wirbeltierohr ist dagegen nur für den ungerichteten Schalldruck empfindlich. Es kann die Schallrichtung nur indirekt, durch Ausnutzung des vom Körper geworfenen Schallschattens oder der Laufzeitdifferenz zwischen dem Eintreffen des Signals an beiden Körperseiten ermitteln. Weil sich die physikalischen Voraussetzungen hierfür im Wasser besonders ungünstig verhalten, sind Fische anscheinend nicht zum Richtungshören befähigt. Der kleine Rücken-

schwimmer *Notonecta* schwimmt dagegen direkt gerichtet auf eine Schallquelle zu (RABE, 1953).

Trotz der im Grundsätzlichen verschiedenen Mechanik der Sinnesorgane von Insekten und Wirbeltieren liefern sie ihren Trägern die gleiche Richtungs-Information. Das Ohr jeder Körperseite zeigt an, dass sich die Lautheit eines Schallsignals mit der Einfallsrichtung ändert. Bei unsymmetrischem Einfall entsteht eine Lautheitsdifferenz (und eine Zeitdifferenz) zwischen beiden Ohren. Diese Uebereinstimmung ist ein Musterbeispiel für Konvergenzerscheinungen.

Abb. 14 veranschaulicht ein Experiment an der Wanderheuschrecke; Versuche mit entsprechendem Ausfall sind an Laubheu-

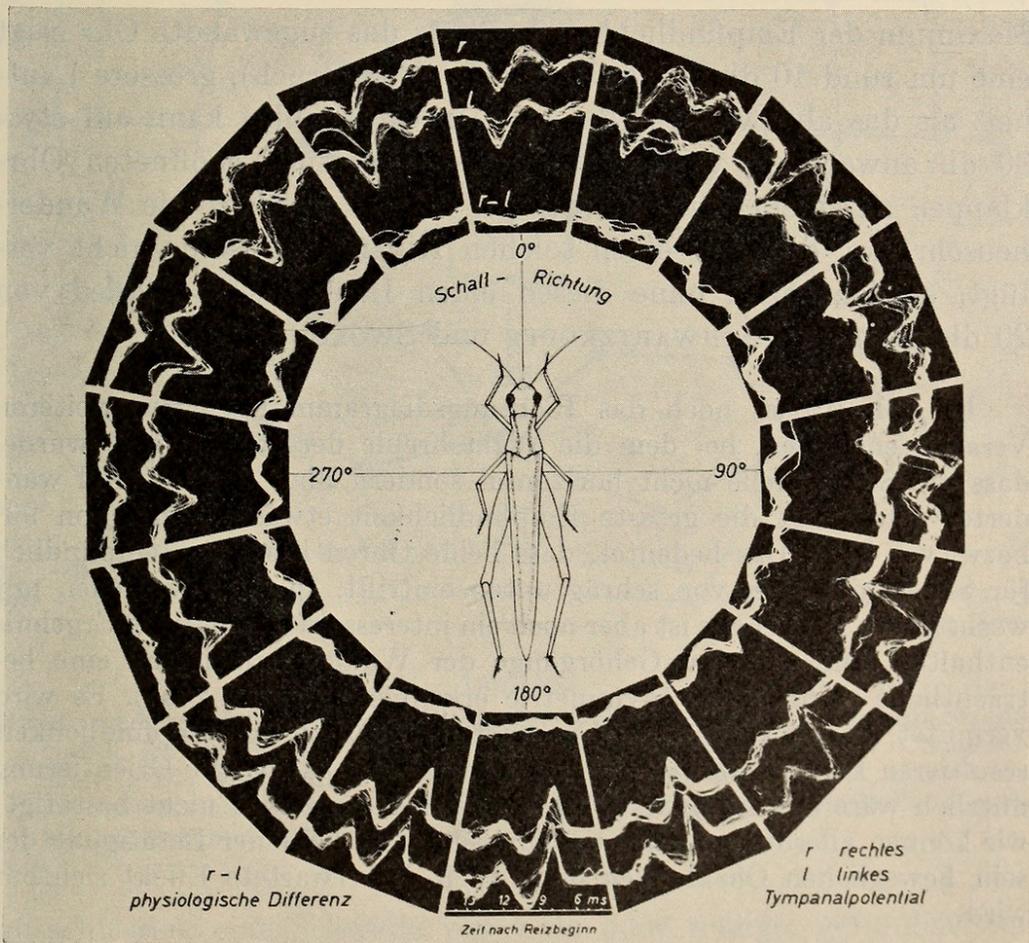


ABB. 14.

Abhängigkeit der Tympanal-Nerven-Potentiale der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria*) von der Einfallsrichtung des Schalles (7000 Hz, 20 db über der Schwelle); jeweils 10 Reizabläufe superponiert. Nach AUTRUM, SCHWARTZKOPFF und SWOBODA (1961).

schrecken, Nachtschmetterlingen, Singvögeln und Eulen vorgenommen worden (Literatur b. SCHWARTZKOPFF, 1960 a, b; 1962). In einem echofreien Raum wurden Tonsignale konstanter Stärke erzeugt und das Versuchstier im Schallfeld gedreht. Die elektrische Aktivität der beiden Tympanalnerven wurde gleichzeitig und unabhängig abgeleitet; sie steigt bei Zuwendung des Gehörorgans zur Schallquelle und sinkt bei Abwendung. Der Potentialhöhe entspricht eine bestimmte Lautheit, die aus besonderen Versuchen hervorgeht, in denen die Schallintensität bei konstanter Richtung verändert wird (Abb. 16). Diese Änderung der Lautheit, aus der Potentialhöhe umgerechnet, ist in Abb. 15 für die beiden Ohren der Waldohreule aufgetragen (—▲— rechtes, —●— linkes Ohr). Man erkennt, dass bei Schalleinfall zwischen 45 und 90° ein Maximum der Empfindlichkeit besteht; das zugewandte Ohr zeigt eine um rund 10 db (etwa dreifachen Schalldruck), grössere Lautheit als das abgewandte Ohr an. Der Unterschied kann auf etwa 30 db anwachsen, wenn die in diesem Versuch geöffneten Ohrklappen zu einem schmalen Schlitz verengt werden. Die Wanderheuschrecke, die über einen solchen Hilfsmechanismus nicht verfügt, erreicht auch ohne diesen einen Lautheitsunterschied von 20 db (AUTRUM, SCHWARTZKOPFF und SWOBODA, 1961).

In Abb. 15 ist noch das Richtungsdiagramm für einen weiteren Versuch enthalten, bei dem die Waldohreule derartig gedreht wurde, dass die Schallquelle nicht horizontal sondern über den Scheitel wanderte. Jetzt liegt die grösste Empfindlichkeit etwas jenseits von 90° bzw. vor 270°. Das bedeutet, dass beide Ohren besonders empfindlich für Schall sind, der von schräg unten eintrifft. In den Versuchen mit wechselnder Drehebene ist aber noch ein interessantes negatives Ergebnis enthalten. Die äusseren Gehörgänge der Waldohreule lassen eine beträchtliche rechts-links Asymmetrie erkennen (FREYE, 1953). Es wird vermutet, dass hieraus eine Asymmetrie der Richtungsempfindlichkeit resultieren könnte, die für die dreidimensionale akustische Orientierung nützlich wäre (PUMPHREY, 1948). Diese Annahme wird nicht bestätigt; wir können allerdings nicht ausschliessen, dass bei einer Betätigung der sehr beweglichen Ohrklappen doch noch der erwartete Effekt sichtbar wird.

Der zwischen beiden Gehörorganen bei unsymmetrischem Schalleinfall auftretende Intensitätsunterschied wird durch Suchbewegungen zum Verschwinden gebracht, als deren Folge das Tier sich in die Schallrichtung dreht. Die Genauigkeit des Richtungserken-

nens hängt bei gegebener Richtungsempfindlichkeit des einzelnen Ohres von der zentralen Unterschiedsschwelle ab. Wir haben früher bei Singvögeln in Versuchen, die eine Auswertung der Zeitdifferenz

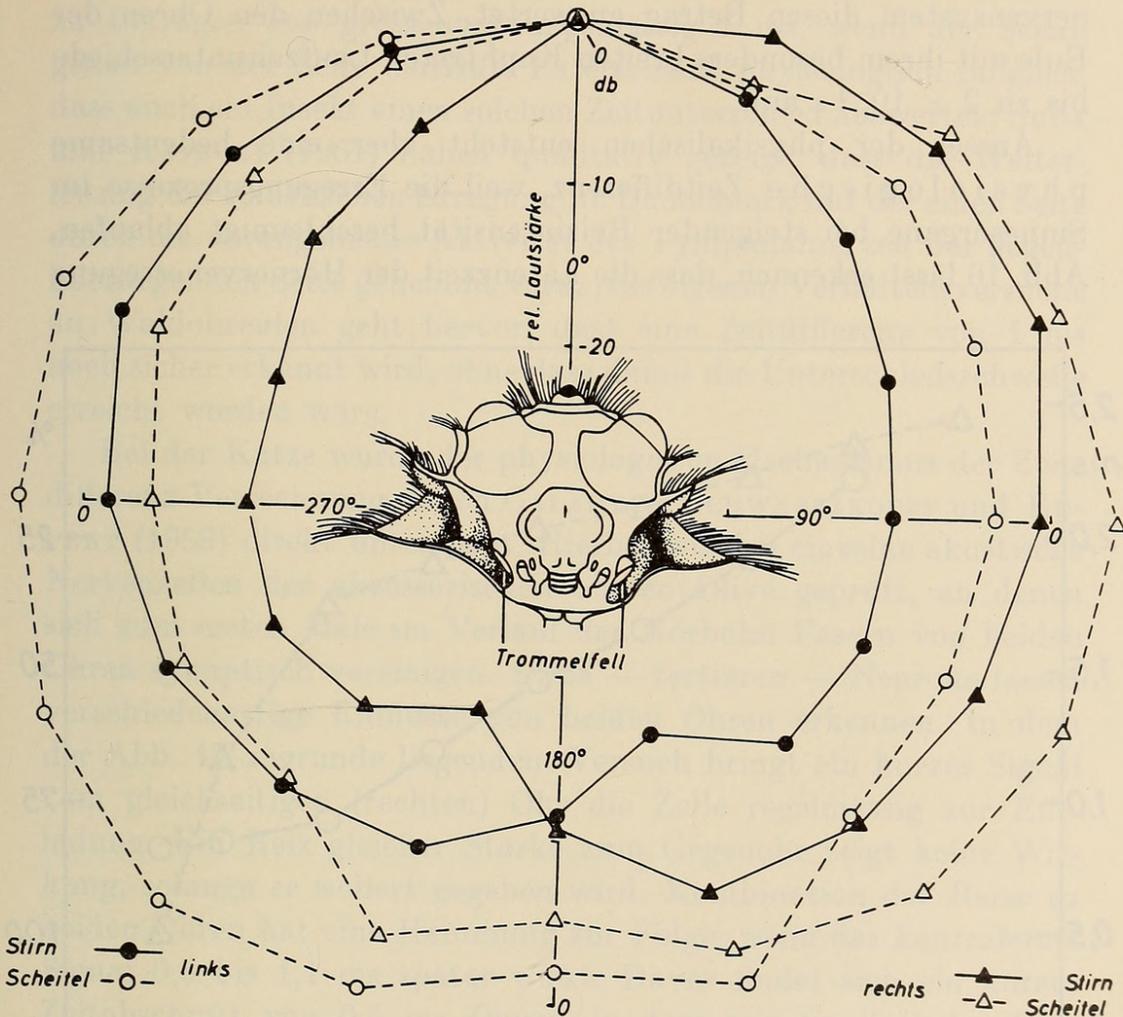


ABB. 15.

Richtungsdiagramm der beiden Ohren der Waldohreule (*Asio otus*) für Schalleinfall (3000 Hz) horizontal (= Stirnebene) bzw. vertikal (= Scheitel-ebene). Das Schnittbild entspricht der Stirnebene. Beachte, dass trotz asymmetrischer äusserer Ohröffnung die Diagramme rechts/links spiegelbildlich symmetrisch erscheinen.

ausschlossen, eine Schwelle von 1 db oder weniger gefunden; für den Menschen gibt MILLS (1960) 0,5 db an. Es ist anzunehmen, dass die Eule diesen Wert erreicht oder übertrifft.

Neben der Intensitätsdifferenz entsteht unter natürlichen Bedingungen auch eine Zeitdifferenz zwischen beiden Ohren.

Diese ist zum Teil physikalisch bedingt. Unter günstigsten Umständen kann die Laufzeitdifferenz des Schalles bei der Heuschrecke mit einem Abstand der Tympanalorgane von knapp 0,5 cm rund 10^{-5} s betragen. Es ist ausgeschlossen, dass ihr Zentralnervensystem diesen Betrag auswertet. Zwischen den Ohren der Eule mit ihrem besonders breiten Kopf treten Laufzeitunterschiede bis zu 2×10^{-4} s auf.

Ausser der physikalischen entsteht aber eine bedeutsame physiologische Zeitdifferenz, weil die Erregungsprozesse im Sinnesorgane bei steigender Reizintensität beschleunigt ablaufen. Abb. 16 lässt erkennen, dass die Latenzzeit der Hörnervenerregung

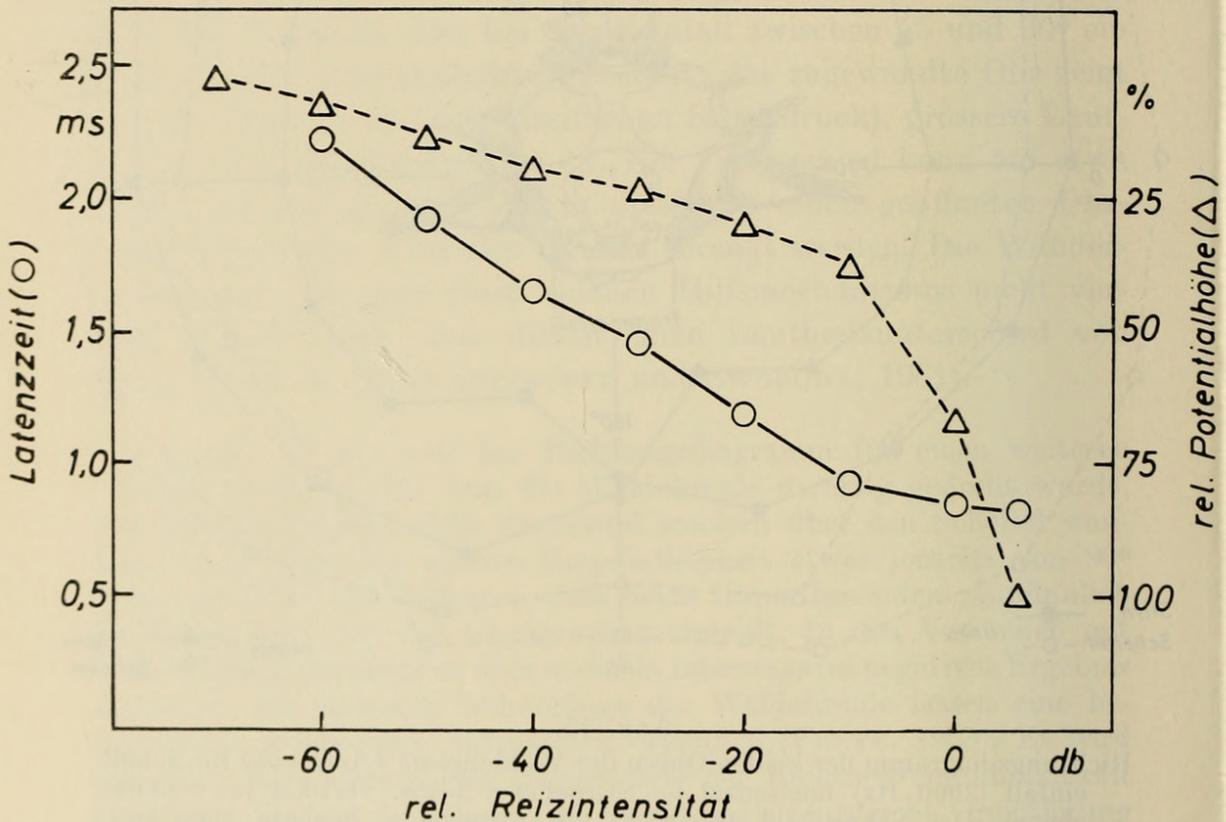


ABB. 16.

Latenzzeit und Höhe der Cochlea-Potentiale der Waldohreule in Abhängigkeit von der Reizstärke (0 db = ca. $1 \mu\text{bar}$). « Eichkurve » zur Rückberechnung der Reizintensität aus Potentialänderungen bei Wechsel der Schallrichtung.

der Waldohreule um mehr als 0,5 ms abnimmt, wenn der Reiz (im physiologischen Bereich) um 20 db verstärkt wird. Bei der Heuschrecke ergibt sich sogar eine Verkürzung der Latenz um

1 ms. Infolge der Schallrichtung verschieden stark gereizte Ohren geben also ihre Erregung auch mit unterschiedlicher Verzögerung weiter.

Physikalische und physiologische Zeitdifferenzen addieren sich zu Beträgen von grössenordnungsmässig 1 ms, wenn der Schall genau von der Seite eintrifft. Es erscheint physiologisch möglich, dass auch ein Insekt einen solchen Zeitunterschied auswertet; SUGA und KATSUKI (1961) haben qualitativ gezeigt, dass die Weiterleitung der akustischen Erregung im Bauchmark auf der einen Seite durch die vorangehende Aktivität des Tympanalnerven der gegenüberliegenden Seite gehemmt wird. Aus eigenen Verhaltensversuche an Waldohreulen geht hervor, dass eine Zeitdifferenz von 1 ms noch sicher erkannt wird, ohne dass damit die Unterschiedsschwelle erreicht worden wäre.

Bei der Katze wurde der physiologische Mechanismus der Zeitdifferenz-Verrechnung durch GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF und RUPERT (1959) direkt untersucht. Hierbei wurden einzelne akustische Nervenzellen der akzessorischen oberen Olive geprüft, an denen sich zum ersten Male im Verlauf der Hörbahn Fasern von beiden Ohren synaptisch vereinigen. Diese — tertiären — Neurone lassen verschiedenartige Einflüsse von beiden Ohren erkennen. In dem der Abb. 17 zugrunde liegendem Versuch bringt ein kurzes Signal zum gleichseitigen (rechten) Ohr die Zelle regelmässig zur Entladung. Ein Reiz gleicher Stärke zum Gegenohr zeigt keine Wirkung, solange er isoliert gegeben wird. Kombination der Reize zu beiden Ohren hat eine Hemmung zur Folge, wenn das kontralaterale Signal 0,5 bis 1,1 ms später wirkt. Davor findet sich ein kurzer Zeitabschnitt von 0,4 ms Dauer, in dem nur ein Teil der Entladungen ausfällt. Dieser Zeitraum *r e l a t i v e r H e m m u n g* zeigt eine Variabilität oder Messungenauigkeit der einzelnen Nervenzelle an.

Nun wird aber der Zeitunterschied im vielzelligen Gehirn der Wirbeltiere gleichzeitig durch eine grosse Anzahl von Nervenzellen aufgenommen; bei der Katze dürften es mehrere 1000 Elemente sein, die ähnlich wie die hier untersuchte Zelle erregt werden. Der Aktivitätszustand der gesamten Population wird in höheren Zentren integriert. Das bedeutet, dass auch der Bereich relativer Hemmung statistisch ausgewertet werden kann. Machen wir die konservative Annahme, dass das Zentralnervensystem Unterschiede

im Erregungsniveau von 10% erkennt, dann würde es im Bereich relativer Hemmung der Einzelzelle (Abb. 17) noch Zeitunterschiede von 4×10^{-5} s trennen. Das kommt der in psychophysischen Ver-

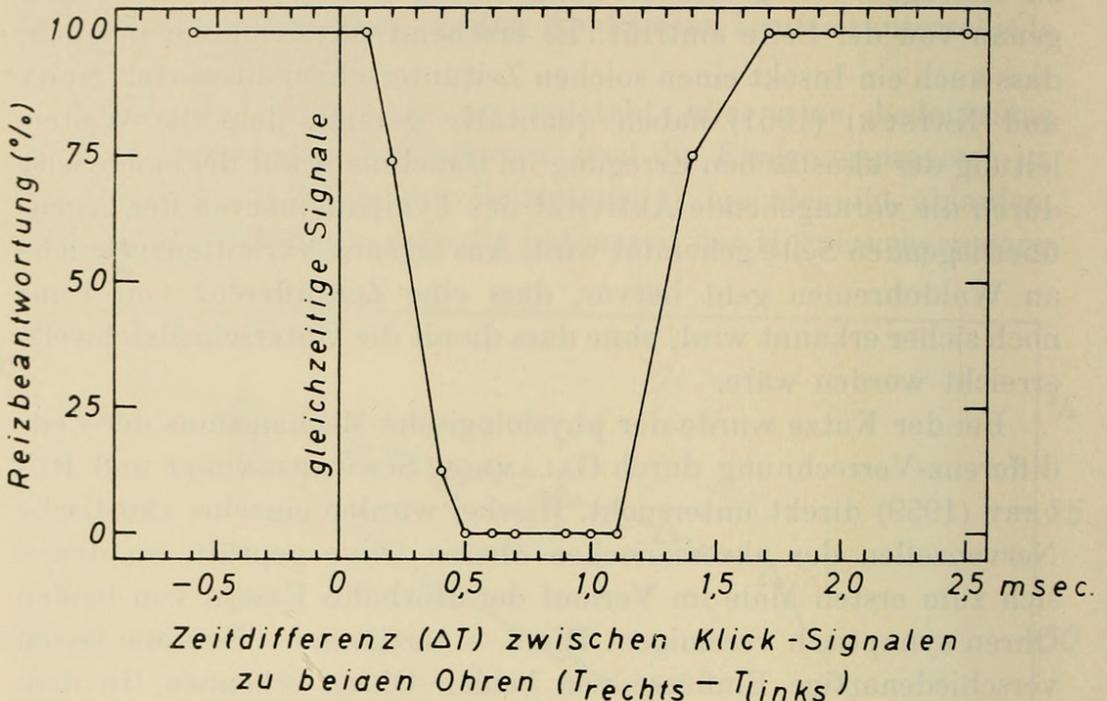


ABB. 17.

« Verrechnung » der binauralen Zeitdifferenz an einer akustischen Nervenzelle des Nucl. olivarius sup. access. der Katze. Das (rechts gelegene) Element wird durch Klick-Signale zum gleichen Ohr aktiviert; Reiz zur Gegenseite hat isoliert keine Wirkung. Kombination beider Reize führt zu relativer Hemmung, wenn das linke Ohr 0,1 bis 0,5 ms nach dem rechten aktiviert wird; absolute Hemmung 0,5 bis 1,1 ms. Nach GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF UND RUPERT (1959).

suchen ermittelten Zeitdifferenzschwelle (3×10^{-5} s) des Menschen so nahe, wie bei der Verschiedenheit der Methoden nur erwartet werden kann.

Bedeutung der Zahl von Nerven-elementen.

Die Ueberlegung, dass bei der akustischen Lokalisation — und anderen Leistungen der Verarbeitung von Sinnesinformation — die Anzahl der verfügbaren Nerven-elemente bedeutsam ist, wird durch

eine anatomisch-histologische Untersuchung meines Mitarbeiters P. WINTER bestätigt. Dieser hat bei zahlreichen Vögeln aus verschiedenen Ordnungen die Zahl der akustischen Nervenzellen in den gleichen Zentren der Medulla oblongata bestimmt. Bei doppelt logarithmischer Auftragung von Zellzahl gegen Körpergewicht lässt sich eine einfache allometrische Beziehung für das Gros der Vögel feststellen: von knapp 10 g schweren Singvögeln wie Fitis und Weidenmeise bis zum Uhu gilt, dass die Zellzahl proportional zum Gewicht^{0,15} zunimmt. Ausser den Singvögeln fallen auch andere gut hörende Arten wie Steinkauz oder der durch seine Echopeilung bekannte Fettschwalm (*Steatornis caripensis*) unter das Gesetz. Der domestizierte Truthahn verlässt die Reihe. Offenbar ist er « auf Fleisch » selektioniert worden und daher vergleichsweise « zu schwer ». Am auffälligsten ist aber die Sonderstellung von einigen Eulen mit der Schleiereule an der Spitze, die sich durch rein nächtliche Lebensweise auszeichnen. Die Schleiereule kann in absoluter Dunkelheit allein nach dem Gehör eine laufende Maus aus dem Fluge fangen (PAYNE und DRURY, 1958). Diese Art besitzt dreimal so viel akustische Nervenzellen in der Medulla wie der 10fach schwerere Uhu (WINTER und SCHWARTZKOPFF, 1961).

Schluss.

Die Beurteilung der Sinnesleistungen allein nach der Zahl der Nerven-elemente stellt ohne jeden Zweifel eine sehr grobe Vereinfachung dar. Wir werden hierdurch aber doch auf den entscheidenden Unterschied zwischen den Gehörsleistungen von Insekten und Wirbeltieren hingeführt: er ist *quantitativer* Natur. Ein Insekt muss aus Gründen, die im Bauplan liegen, schätzungsweise mit dem 100 000sten Teil an Nervenzellen auskommen, die einem höheren Wirbeltier zur Verfügung stehen. Als unausweichliche Folge ist eine geringere Leistung des Gehörs und anderer Sinne zu erwarten. Diese wird sichtbar in dem Fehlen der Tonunterscheidung und in der weniger guten absoluten Empfindlichkeit. Wie es sich mit den Unterschiedsschwellen für Intensität und Zeit bei Insekten verhält, ist noch nicht bekannt.

Die physiologischen Mechanismen, nach denen die einzelnen Elemente arbeiten, stimmen dagegen bei Insekten und Wirbeltieren in erstaunlichem Masse überein.

LITERATUR

- AUTRUM, H. 1936. *Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden*. Verh. Dtsch. zool. Ges. Freiburg, 38: 125-134.
- 1940. *Ueber Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von Locusta und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustidentyp*. Z. vergl. Physiol. 28: 326-352.
- 1941. *Ueber Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden*. Z. vergl. Physiol. 28: 580-637.
- 1960. *Phasische und tonische Antworten vom Tympanalorgan von Tettigonia viridissima*. Acustica 10: 339-348.
- J. SCHWARTZKOPFF und H. SWOBODA. 1961. *Der Einfluss der Schallrichtung auf die Tympanal-Potentiale von Locusta migratoria L.* Biol. Zbl. 90: 385-402.
- BÉKÉSY, G. v. 1943. *Ueber die Resonanzkurve und die Abklingzeit der verschiedenen Stellen der Schneckenrennwand*. Akust. Ztschr. 8: 66-76.
- 1944. *Ueber die mechanische Frequenzanalyse in der Schnecke verschiedener Tiere*. Akust. Ztschr. 9: 3-11.
- BUSNEL, R.-G. et B. DUMORTIER. 1956. *Rapport entre la vitesse de déplacement et l'intensité du stimulus dans le comportement acustico-sexuel de la femelle d'Ephippiger bitterensis (Tettigoniidae)*. C.r. Acad. Sci. (Paris) 242:174-177.
- CHOW, K. L. 1951. *Numerical estimates of the auditory central nervous system of the Rhesus monkey*. J. comp. Neurol. 95: 159-175.
- DAVIS, H. 1961. *Peripheral coding of auditory information*, in: *Sensory communication* (ed. Rosenblith). M.I.T. Press and John Wiley, New York and London. 119-141.
- DUDOK VAN HEEL, W. H. 1956. *Pitch discrimination in the minnow (Phoxinus laevis) at different temperature levels*. Experientia 12: 75-77.
- FREYE, H.-A. 1953. *Die Asymmetrie des Ohres der Waldohreule (Asio otus L.)*. Beitr. Vogelk. 3: 231-234.
- GALAMBOS, R. 1944. *Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation*. J. Neurophysiol. 7: 287-304.
- 1954. *Neural mechanisms of audition*. Physiol. Rev. 34: 497-528.
- J. SCHWARTZKOPFF and A. RUPERT. 1959. *Microelectrode study of the superior olivary nuclei*. Amer. J. Physiol. 197: 527-536.
- GOLDBERG, J. M. and W. D. NEFF. 1961. *Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas*. J. Neurophysiol. 24: 119-128.
- HAGIWARA, S. 1956. *Neuro-muscular mechanism of sound production in the cicada*. Physiol. comp. Oecol. 4: 142-153.

- and K. OGURA. 1960. *Analysis of songs of Japanese cicadas*. J. Ins. Physiol. 5: 259-263.
- HARTZENDORF, G., E. WUESTENFELD und K. NEUBERT. 1961. *Experimentelle Untersuchungen über die Ansprechbarkeit der Kerne innerer Haarzellen im Cortischen Organ von Meerschweinchen*. Z. mikrosk.-anat. Forschg. 67: 313-330.
- HORRIDGE, G. A. 1960. *Pitch discrimination in Orthoptera neurones*. Nature (London) 185: 623-624.
- KATSUKI, Y. 1961. *Neural mechanism of auditory sensation in cats*, in: *Sensory communication* (ed. Rosenblith). M.I.T. Press and John Wiley, New York and London. 561-583.
- and N. SUGA. 1958. *Electrophysiological studies on hearing in common insects in Japan*. Proc. Jap. Acad. 34: 633-638.
- and N. SUGA. 1960. *Neural mechanism of hearing in insects*. J. exp. Biol. 37: 279-290.
- LICKLIDER, J. C. R. 1959. *Three auditory theories*, in: *Psychology: a study of science* (ed. Koch), McGraw-Hill, New York. 41-144.
- LOWENSTEIN, O. and T. D. M. ROBERTS. 1951. *The localization and analysis of the responses to vibration from the isolated elasmobranch labyrinth. A contribution to the problem of the evolution of hearing in vertebrates*. J. Physiol. 114: 471-489.
- MILLS, A. W. 1960. *Lateralization of high-frequency tones*. J. acoust. Soc. Amer. 32: 132-134.
- PAYNE, R. S. and W. H. DRURY. 1958. *Marksman of the darkness*. Nat. Hist. 67, 316-323.
- PRINGLE, J. W. S. 1954 a. *The mechanism of the myogenic rhythm of certain insect striated muscles*. J. Physiol. 124: 269-291.
- 1954 b. *A physiological analysis of cicada song*. J. exp. Biol. 31: 525-560.
- 1957. *The structure and evolution of the organs of sound-production in cicadas*. Proc. Linn. Soc. Lond. 167: 144-159.
- PUMPHREY, R. J. 1940. *Hearing in insects*. Biol. Rev. 15: 107-132.
- 1948. *The sense organs of birds*. Smithson. Rep. 305-330.
- and A. F. RAWDON-SMITH. 1936 a. *Sensitivity of insects to sound*. Nature (London) 137: 99.
- and A. F. RAWDON-SMITH. 1936 b. *Hearing in insects: the nature of the response of certain receptors to auditory stimuli*. Proc. roy. Soc. (B) 121: 18-27.
- and A. F. RAWDON-SMITH. 1939. « *Frequency-discrimination* » in insects. *A new theory*. Nature (London) 143: 806.
- RABE, W. 1953. *Beiträge zum Orientierungsproblem der Wasserwanzen*. Z. vergl. Physiol. 35: 300-325.
- ROEDER, K. D. and A. E. TREAT. 1957. *Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths*. J. exp. Zool. 134: 127-158.
- and A. E. TREAT. 1961. *The detection and evasion of bats by moths*. Amer. Scientist 49: 135-148.

- SCHALLER, F. und C. TIMM. 1950. *Das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge*. Z. vergl. Physiol. 32: 468-481.
- SCHNEIDER, H. 1961. *Neuere Ergebnisse der Lautforschung bei Fischen*. Naturwiss. 48: 513-518.
- SCHWARTZKOPFF, J. 1957 a. *Die Grössenverhältnisse von Trommelfell, Columella-Fussplatte und Schnecke bei Vögeln verschiedenen Gewichts*. Z. Morph. Oekol. Tiere 45: 365-378.
- 1957 b. *Untersuchungen der akustischen Kerne in der Medulla von Wellensittichen mittels Mikroelektroden*. Verh. Dtsch. zool. Ges. Graz 374-379.
- 1958. *Ueber nervenphysiologische Resonanz im Acusticus-System des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus Shaw)*. Z. Naturf. 13 b: 205-208.
- 1959. *Der akustische Reiz und die Gehörserregung*. Verh. Dtsch. zool. Ges. Münster. 183-215.
- 1960 a. *Physiologie der höheren Sinne bei Säugern und Vögeln*. J. Ornithol. 101:61-91.
- 1960 b. *Vergleichende Physiologie des Gehörs*. Fortschr. Zool. 12: 206-264.
- 1961. *Die Uebertragung akustischer Information durch Nerventätigkeit nach dem Salvenprinzip*, in: *Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen* (ed. Marko), Hirzel, Stuttgart. 87-99.
- 1962. *Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäusserungen*. Fortschr. Zool. im Druck.
- und P. WINTER. 1960. *Zur Anatomie der Vogel-Cochlea unter natürlichen Bedingungen*. Biol. Zbl. 79: 607-625.
- SUGA, N. 1960. *Peripheral mechanism of hearing in locust*. Jap. J. Physiol. 10: 533-546.
- 1961. *Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths*. Jap. J. Physiol. 11: 566-677.
- and Y. KATSUKI. 1961. *Central mechanism of hearing in insects*. J. exp. Biol. 38: 545-558.
- TASAKI, I. 1954. *Nerve impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig*. J. Neurophysiol. 17: 97-122.
- WEVER, E. G. 1949. *Theory of hearing*. Wiley, New York and Chapman and Hall, London. 484 p.
- and J. A. VERNON. 1959. *The auditory sensitivity of Orthoptera*. Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington) 45: 413-419.
- WINTER, P. und J. SCHWARTZKOPFF. 1961. *Form und Zellzahl der akustischen Nervenzentren in der Medulla oblongata von Eulen (Striges)*. Experientia 17: 515-516.



Schwartzkopff, J. 1962. "Der Gehörsinn bei Insekten und Wirbeltieren." *Revue suisse de zoologie* 69, 256–284. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.75571>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/126694>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.75571>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/75571>

Holding Institution

Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by

Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.