

ORNIS FENNICA

XVIII, N:o 2

SUOMEN LINTUTIETEELLISEN YHDISTYKSEN JULKAISEMA
UTGIVEN AV ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND

1941, 12. IX.

Toimitus P. Palmgren, O. Kalela
Redaktion

Beiträge zur Kenntnis des Gehörsinns der Vögel.

Von OLOF GRANIT †.

INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort des Herausgebers	S. 49
Ältere Untersuchungen über den Gehörsinn der Vögel	„ 51
Untersuchungen über die obere Grenze der Tonperzeption	„ 52
Untersuchungen über das Richtungshören	„ 63
Zusammenfassung	„ 70

Vorwort des Herausgebers.

Der Verfasser dieser Untersuchung ist am 4. März 1940 auf der Karelischen Landenge im Kampfe für sein Vaterland gefallen.

Olof Granit war am 12. April 1916 geboren. Nachdem er das schwedische Normallyzeum absolviert hatte, bezog er 1934 die Universität Helsingfors und wählte Zoologie als Hauptfach. Schon als Schüler hatte er sich lebhaft für die Vogelwelt interessiert. Die Vogelfauna seiner engeren Heimat, des Kirchspiels Korpo, bildete den ersten Gegenstand seiner wissenschaftlichen Betätigung; seine Sommerferien widmete er grösstenteils Vorarbeiten für eine geplante Lokalfauna dieser Gegend. Später zog ihn die gewaltige Natur Lapplands in ihren Bann; die interessante Vogelwelt des hohen Nordens und ihre biologischen Probleme studierte er in den Som-

mern 1937 und 1938.¹⁾ Aber sein tiefdringendes biologisches Interesse richtete sich auch auf physiologische Probleme und Fragen der allgemeinen Biologie. Das Frühjahrs- und das Herbstsemester 1937 und das Frühjahrssemester 1938 widmete er auf meinen Vorschlag Untersuchungen über den stark vernachlässigten Gehörsinn der Vögel. Er führte diese Arbeiten mit grossem Ernst und Interesse durch. Die Resultate wurden in einer (unveröffentlichten) „Gradualabhandlung“ in schwedischer Sprache vorgelegt. Seine Universitätsexamina legte er im Dezember 1939, kurz nach Ausbruch des finnisch-russischen Krieges ab; bald darauf trat er in den Heeresdienst. Granit hatte beabsichtigt, die Resultate seiner Arbeit in Form einer gedrängten Übersicht in deutscher Sprache zu veröffentlichen. Bei Kriegsausbruch hatte er nur einen unvollendeten Entwurf in schwedischer Sprache geschrieben. Es hat mir eine tiefe Befriedigung gewährt, die Arbeitsresultate meines gefallenen Schülers und Freundes veröffentlichen zu können.

Die vorliegende Abfassung ist in der Hauptsache eine Übersetzung der wesentlichen Teile der ursprünglichen „Gradualabhandlung“. Die Abschnitte über Gehörtheorien und die theoretischen Erklärungen des Richtungshörens sowie eine geschichtliche Übersicht über die Methodik der bedingten Reflexe, die rein referierend waren, habe ich ausgeschlossen. Auch die Übersicht über ältere Untersuchungen habe ich stark gekürzt, namentlich für andere Tiergruppen als die Vögel. Diese Kürzungen und Ausschlüssungen entsprechen den von uns zusammen diskutierten Grundlinien, nach denen Granit die Bearbeitung für den Druck ausführen wollte. Sonst habe ich soweit möglich versucht, seine eigenen Worte unverändert beizubehalten, auch wo mir eine knappere Darstellungsweise möglich schien, und die Kürzung lediglich durch Ausschlüssung weniger wesentlicher Abschnitte durchzuführen. Dabei mussten natürlich einzelne verbindende Sätze eingefügt und gewisse Abschnitte in etwas veränderter Reihenfolge wiedergegeben werden. Das Originalmanuskript und die Versuchsprotokolle werden im Archiv des Zool. Institutes der Universität Helsingfors aufbewahrt.

Olof Granit wird in der Erinnerung seiner Freunde leben als ein vielversprechender, begeisterter junger Naturforscher, ein ungewöhnlich sympathischer, anspruchsloser Mensch und ein heldenhafter Soldat, der sein Leben für die Freiheit seines Landes geopfert hat.

P. Palmgren.

¹⁾ O. Granit, Versuch zur quantitativen Untersuchung der Vogelfauna einer Fjeldgegend von Nordfinnland. *Ornis Fennica* 15 (1938), S. 53—64.

Ältere Untersuchungen über den Gehörsinn der Vögel.

Das Gehör der Vögel ist von der Forschung bisher verhältnismässig stark vernachlässigt worden. Einerseits musste angesichts der Bedeutung der Lautäusserungen im Leben der Vögel die Leistungsfähigkeit des Gehörsinns der Vögel im Gegensatz zu dem der niederen Vertebraten a priori sehr hoch geschätzt werden; andererseits waren Untersuchungen zur Beleuchtung gehörtheoretischer Probleme leichter an Säugetieren auszuführen und sie mussten auch dem medizinisch orientierten Physiologen näher liegen. Es gibt jedoch einige ältere Untersuchungen, die noch heute Interesse beanspruchen können, obwohl sich schliesslich erwiesen hat, dass sie unsere Kenntnisse über den eigentlichen Gehörsinn der Vögel nicht gefördert haben. EWALD legte 1894 das überraschende, mit allen Gehörtheorien gleich unvereinbare Resultat vor, dass labyrinthlose Tauben ebenso gut wie normale hören. Bei seinen Versuchen hatte er die Einwirkung sowohl von Geräuschen wie von Klängen einerseits auf labyrinthlose, andererseits auf normale Tauben beobachtet; beide Gruppen reagierten vollkommen gleich.

Die paradox anmutenden Befunde EWALDS forderten natürlich zu Kontrollversuchen auf. Dabei gelang es WUNDT (1893), der mit einer von Ewalds Tauben arbeitete, sowie STREHL (1895) und KUTTNER (1896), die von Ewald beobachteten Tatbestände zu bestätigen, MATTE (1894) und BERNSTEIN (1895) konnten es dagegen nicht. Sowohl Strehl und Kuttner wie Matte und Bernstein deuteten indessen die Reaktionen der labyrinthlosen Tauben als Ausdruck einer Vibrationsempfindlichkeit der Haut bei akustischer Reizung. MATTE wies darauf hin, dass sogar die Nervenfibern des Nervus octavus der operierten Tauben degeneriert waren, so dass eine Schallperzeption im eigentlichen Sinne nicht in Frage kommen konnte. Als Argument für seine Annahme, dass ein „Vibrationssinn“ der Haut auf die akustische Reizung ansprach, führte KUTTNER an, dass es ihm gelungen war, eine Reaktion bei einseitig operierten Tauben zu erhalten, wenn der Schall durch einen Schlauch dem unbeschädigten Ohr zugeleitet wurde, dagegen nicht, wenn es der labyrinthexstirpierten Seite des Kopfes zugeleitet wurde. Er fand auch, dass eine Reaktion nur auf tiefe Töne stattfand.

Die Tonhöhe des Gurrens der Tauben ist ohne Zweifel sehr tief (wahrscheinlich hauptsächlich unter 100 Hertz, exakte Messungen

sind mir nicht bekannt), und diese Lautäusserungen werden aller Wahrscheinlichkeit nach zum wesentlichen Teil durch die vibrationsempfindlichen Hautsinneszellen perzipiert. v. FRISCH und STETTER (1932) haben nachgewiesen, dass Fische, denen sowohl der Sacculus wie die Lagena extirpiert sind, Töne unter 100 Herz perzipieren, und zwar durch die Sinneszellen der Haut.

Neuere Untersuchungen über den Gehörsinn der Vögel sind von WADA (1924), JELLINEK (1926) und WASSILJEW (1933) ausgeführt worden. Ihre Ergebnisse sollen später (S. 61—62) erörtert werden. Bei ihren Versuchen kamen hauptsächlich Tauben als Versuchstiere zur Verwendung; nur Wada und Jellinek stellten in geringem Umfange auch Versuche mit Kleinvögeln an, ohne einen Vergleich zwischen dem Gehörvermögen der verschiedenen Gruppen anzustreben.¹⁾

Es ist indessen a priori wahrscheinlich, dass bedeutende Unterschiede besonders bezüglich der oberen Tonperzeptionsgrenze zwischen den verschiedenen Vogelgruppen vorhanden sind. Ich habe versucht, die obere Gehörgrenze besonders bei einigen *Passeres* estzustellen, die anatomisch höher entwickelte Gehörorgane als die Tauben haben, und deren Stimmen höher liegen. Anschliessend habe ich mit einer Art Versuche über das Richtungshören angestellt.

Untersuchungen über die obere Grenze der Tonperzeption.

Methodik der Gehörgrenzenbestimmung.

Bei Untersuchungen über den Gehörsinn der Tiere wurden zwei Hauptmethoden verwendet: die elektrophysiologische und die Methode der bedingten Reflexe (Dressurmethode). Die erstere ist ohne Zweifel schneller und exakter, fordert aber eine verwickeltere und teurere Apparatur als die letztere.

Ein „bedingter Reflex“ kommt bekanntlich zu Stande, wenn ein Reiz gleichzeitig mit oder kurz vor einem anderen Reiz, der einen „unbedingten Reflex“ hervorruft, genügend oft dem Tiere dargebo-

¹⁾ Nach dem Abschluss der Untersuchungen GRANITS haben BRAND & KELLOGG (1939) sowie KNECHT (1939) Untersuchungen über die obere Gehörgrenze von einigen Vögeln veröffentlicht; beide Untersuchungen fassen auf der Dressurmethode. Die Resultate sind in der Übersicht S. 61—62 berücksichtigt. Der Herausgeber.

ten wird; der erstgenannte Reiz wird dann vom Tier mit dem unbedingten Reflex verknüpft, so dass dieser schliesslich als „bedingter Reflex“ von dem Dressurreiz auch beim Ausbleiben des ursprünglich wirksamen Reizes hervorgerufen wird. Als unbedingte Reflexe kommen Körperbewegungen wie Schmerzreflexe oder Nahrungsreflexe, oder wie bei PAWLOWS klassischen Versuchen Sekretionsreflexe auf Nahrungsreizung in Frage. Als „bedingte Reize“ können die verschiedensten Reize, optische, akustische, olfaktorische usw. nach dieser Methode geprüft werden.

Bei Untersuchungen über die obere Gehörgrenze (höchste vom Tier wahrnehmbare Töne) geht man von der Annahme aus, dass das Tier, bei dem ein bedingter Reflex auf einen akustischen Reiz eingearbeitet ist, bei allmählicher Steigerung der Tonhöhe mit dem Reflex antwortet, bis die Gehörgrenze überschritten ist, namentlich wenn der ursprüngliche Reiz ab und zu dargeboten wird um die Dressur aufzufrischen. Es wäre natürlich denkbar, dass der qualitative Unterschied der höheren Töne ein Ausbleiben des Reflexes verursachte, auch wenn sie vom Tier perzipiert werden. HORTON (1933) hat indessen bei Untersuchungen mit der Dressurmethode für die obere Gehörgrenze des Meerschweinchens Werte gefunden, die ganz mit den später elektrophysiologisch festgestellten übereinstimmen, was für die Zuverlässigkeit der Dressurmethode bei Gehörgrenzenuntersuchungen spricht. Meine Untersuchungen fussen ausschliesslich auf dieser Methode. Praktisch habe ich sie in der Hauptsache in Übereinstimmung mit WASSILJEW ausgeformt.

Die *Versuchsvögel* wurden in Säckchen aus dünnem, netzartigem Stoff unbeweglich festgehalten; nur die Beine ragten durch Löcher frei beweglich in die Luft. An beiden Tarsen wurden Elektroden aus Aluminium fixiert und mittels dünner Kupferleitungen mit einem Induktor verbunden. Der eine Fuss war ausserdem mit einer Wippe verbunden, die um eine horizontale Welle im Versuchskäfig beweglich und so ausbalanciert war, dass das Bein des Vogels in Ruhe etwas gestreckt (ungefähr wie in der natürlichen Lage beim Sitzen) gehalten wurde. Durch einen Tintenschreiber an dem freien Ende der Wippe wurden alle Zuckungen des Beines auf einem Kymographion registriert. Die *Dressur* wurde so durchgeführt, dass der Dressurton (a^4 oder h^4) kurz angeblasen und unmittelbar darauf der Induktionsstrom geschlossen wurde. Der schmerzhaft Stromstoss verursachte ein Zusammenzucken der Beine. Nach vollendeter Dressur reagierte der Versuchsvogel mit einer Zuckung schon auf den Schallreiz (bedingter Reflex). Bei den Versuchen war der Versuchskäfig verdunkelt. Nachdem die Dressur eingearbeitet war, wurde allmählich zu höheren Tönen fortgeschritten.

Als *Tonquelle* wurde eine Grenzpfife nach Edelmann (= Galtonpfife) verwendet. Die Verwendung dieser Pfife zur Erzeugung reiner Töne ist früher angefochten worden. Es konnte nachgewiesen werden (z. B. SCHULZE 1907 u. HEGENER 1908), dass die Kalibrierung der bis zu dieser Zeit gelieferten Pfifen unrichtig war, und dass die Pfife tatsächlich einen viel tieferen Ton als den angegebenen erzeugte. Die um die Jahrhundertwende erhaltenen ausserordentlich hohen Werte der oberen Gehörgrenze des Menschen (über 40,000 Hz) erwiesen sich so als unrichtig; dasselbe trifft wahrscheinlich auch für die Angaben BORMAKINS (nach PAWLOW zitiert) über die Gehörgrenze des Hundes (80000—100000 Hz) zu, die immer noch in der Literatur angeführt werden; PAWLOW (1909) vergleicht nämlich vorbehaltlos die letztgenannten Werte mit den obengenannten, später als unrichtig nachgewiesenen Werten für den Menschen. — Nachdem Edelmann die Kalibrierungsmethode geändert hatte, hat sich die Pfife indessen bei konstantem Druck als zuverlässig erwiesen und sie ist allgemein für Gehörgrenzenuntersuchungen verwendet worden. BERGER hat seine mit der Edelmann-Pfife gewonnenen Resultate über die Gehörgrenze bei Reptilien mit Appunischen Stimmgabeln kontrolliert und völlige Übereinstimmung gefunden, ebenso ist SCHULZE bei der Bestimmung der Gehörgrenze des Menschen teils mit dem Monokord, teils mit Edelmann-Pfifen zu den gleichen Ergebnissen gekommen.

Fehlerquellen. Um einer möglichen Tastdressur auf den Luftstrom der Pfife vorzubeugen, wurde die Pfife gewöhnlich ausserhalb des Käfigs angeblasen, nur bei den Versuchen mit Tönen in unmittelbarer Nähe der Gehörgrenze wurde die Pfife ganz nahe beim Vogel gehalten, um die Schallstärke am Ohr zu erhöhen, weil bei hohen Tönen der Schwellwert der empfindbaren Schallstärke grösser ist als bei tieferen.

Eine viel erörterte Fehlerquelle bei Gehörgrenzenuntersuchungen ist die ermüdende oder schädigende Einwirkung eines oft wiederholten, intensiven Tones auf die Cochlea, die gegebenenfalls besonders in der Nähe der Gehörgrenze partielle Taubheit für die höchsten perzipierbaren Töne herbeiführen könnte. Untersuchungen u. a. von WITTMACK mit Säugern, von GRÜNBERG mit Tauben als Versuchstieren ergaben Resultate, die für eine solche Beschädigung sprachen. SATOH, der mit Tauben, Papageien und Staren arbeitete, und WADA, der Tauben untersuchte, haben indessen nachgewiesen, dass eine Beschädigung des Cortischen Organs auch bei langdauernder Tonreizung von der bei Gehörgrenzenuntersuchungen in Frage kommenden Lautstärke nicht zu befürchten ist. DAVIS, DERBYSHIRE, KEMP, LURIE u. UPTON haben (mit Meerschweinchen elektrophysiologisch arbeitend) festgestellt, dass eine Herabsetzung der Tonempfindlichkeit sowie Beschädigung des Gehörgorgans zwar möglich ist, aber erst bei sehr grosser langdauernder Schallreizung in Frage kommt, und dass sie auch dann zuerst im mittleren, empfindlichsten Gehörbereich, nicht an der Gehörgrenze auftritt. Die angedeutete Fehlerquelle kann also nicht von praktischer Bedeutung sein.

Insgesamt habe ich 4 Ind. (2 ♂, 2 ♀) von *Pyrrhula pyrrhula* (L.), 1 ♂ u. 1 ♀ von *Chloris chloris* (L.), 1 ♂ von *Passer domesticus* (L.), 1 *Erithacus*

rubecula (L.), 2 *Columba livia domestica* L. und 1 *Strix aluco* L. untersucht. Die Versuche mit der einen Taube und mit der Eule blieben indessen erfolglos.

Versuche mit Sperlingsvögeln.

Bei meinen Untersuchungen mit den Kleinvögeln stellte sich die Dressur im allgemeinen nach 4—7 Versuchstagen ein, beim Rotkehlchen erst nach 17 Tagen, bei einem Gimpelweibchen und dem Hausspatz schon am dritten Tage. Die Anzahl der „Einzelversuche“ (Reize) je Tag variierte stark, gewöhnlich ca. 100, in einer Reihe von etwas mehr als einer Stunde Dauer ausgeführt. An einigen wenigen Tagen wurden die Vögel zwei Versuchsreihen, jede mit einer kleineren Anzahl Einzelversuche, unterworfen. Wahrscheinlich ist es nicht nötig, mit den Versuchstieren so viele Versuche an einem Tage anzustellen; die Tauben, mit denen WASSILJEW arbeitete, brachten nämlich die Dressur in etwa gleich vielen Tagen heraus, obwohl er sie einer bedeutend kleineren Anzahl von Dressurreizen je Tag aussetzte. Bei einer Taube bildete sich der bedingte Reflex am sechsten Versuchstag nach insgesamt nur 51 Einzelversuchen aus; 5 Tage später hatte die Dressur ihre grösste Festigkeit erreicht. Am schnellsten gelang mir die Dressur bei einem Gimpelweibchen (Nr. 4): nach 180 Versuchen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen trat der bedingte Reflex am dritten Versuchstage schon beim dritten Versuch deutlich hervor. Dabei waren zwischen dem zweiten und dritten Versuchstag 2 Monate ohne Versuche vergangen! Der Vogel hatte also ein „Dressurengramm“ bewahrt, denn es erscheint mir ganz ausgeschlossen, dass sich der Reflex zufälligerweise so schnell ganz von neuem gebildet hätte.

Dieses Gimpelweibchen war auch insofern eines der besten Versuchstiere, als der bedingte Reflex sehr fest war und eine ungewöhnlich schnelle Steigerung der Tonhöhe des Dressurtons zuliess. Ein aufschlussreiches Versuchsprotokoll aus der fünften Versuchsreihe (also 2 Reihen nach derjenigen, in der der bedingte Reflex zuerst auftrat) sei im folgenden wiedergegeben:

Erklärung der Abkürzungen: e = Dressurversuch mit Induktionsstoss; Tonzeichen, z. B. h⁴ = bedingter Reflex als Reaktion auf diesen Ton; O = bedingter Reflex auf den vorher angegebenen Ton ausgeblieben; + = spontane Beinbewegungen; oe = bedingter Reflex auf den Ton ausgeblieben, um die Dressur beizubehalten wurde nachher dem Vogel ein Induktionsstoss zugeteilt (die Zuckung folgte gewöhnlich, wenn der bedingte Reflex in Erscheinung trat, fast augenblicklich auf den Ton); ? nach einem der oben

Beginn, abgeschlossen. In den letzten Reihen sank die Zahl der Einzelversuche sehr stark; die Vögel waren unruhig und auf jeden bedingten Reflex folgten mehrere spontane Beinbewegungen. Ein typisches Kymogramm aus dieser Untersuchungsphase ist in Fig. 2 wiedergegeben.

Da die Pausen zwischen den verschiedenen Einzelversuchen immer verschieden lang waren (vgl. Fig. 1—2), konnte eine Rhythmusdressur, die nach WOHLFART leichter zu Stande kommt als eine Tondressur, nicht als Fehlerquelle in Frage kommen. Im Gegensatz zu WASSILJEW konnte ich kein allmähliches Abnehmen der Stärke der Reflexbewegung in der Nähe der Gehörgrenze finden, sondern die Zuckung des Beines war fast immer gleich stark, trat immer seltener auf und blieb schliesslich an der Gehörgrenze ganz aus. Die folgenden Versuchsserien beweisen, dass das Unterbleiben der Reaktion nicht durch Ermüdung oder Unlust verursacht wurde:

Versuchsvogel Nr. 1. Reihe 23: $h^6 + e \ h^6 \ h^6 \ h^6 / c^7 \ c^7 / d^7 \ O \ e \ d^7 / O \ e^7 ? /$
 19 19 19 19 / 20 20 20 0 e 20 20 / 0 e⁷? + ? + e + ? + e O oe ee Oe? (unru-
 hig) + + + O e ? + + ? + + + / e O 21? e e e e O e e e O / f⁶ / d⁷ e d⁷ / O e⁷?
 e ? e + O e + + + e ? ? O + + e e + + + + + + O + + ? + + O + unru-
 hig O e O O e O.

Bis zu 20,000 Herz reagierte der Vogel fast tadellos, auf $e^7 = 20\ 854$ Hz und auf 21 000 Hz wurde keine einzige sichere Reaktion erhalten; sobald die Tonhöhe herabgesetzt wurde, trat der bedingte Reflex wieder in Erscheinung, um bei Erhöhung wieder zu verschwinden. Die Grenze war oft recht scharf, jedoch nicht immer gleich scharf wie im obigen Beispiel.

Auch die *Schallstärke* muss noch beachtet werden, ehe man behaupten kann, dass die gefundene Grenze der absoluten oberen Grenze der Tonperzeption entspricht. BERGER hat nachgewiesen, dass bei Eidechsen die Grenze von 8000 Hz auf 8500 Hz steigt, wenn die Schallintensität der Galtonpfeife von dem gewöhnlichen Druck von 0.4 Atmosphären auf 1 Atmosphäre erhöht wird, und für den Menschen hat SCHULTZE eine Steigerung von nicht weniger als 3000 Hz bei sehr grosser Intensitätserhöhung gefunden. Ich habe nicht wie BERGER den Luftdruck in der Pfeife erhöht, um eine grössere Schallstärke zu erzielen, weil damit eine schwer zu kontrollierende Veränderung der Tonhöhe verbunden ist, sondern einfach die Pfeife näher an das Ohr des Vogels gebracht, in diesem Fall den Abstand von 20 cm auf 10 cm verringert. Die Schallstärke am Ohr des Versuchsvogels müsste dabei 4 mal grösser werden. Diese Ver-

stärkung rief indessen nicht einmal eine Erhöhung der Tongrenze um 1000 Hz hervor.

Als ich dann, um die Schallstärke noch mehr zu steigern, auch den Anblasdruck steigerte, erhielt ich mit dem Versuchsvogel Nr. 2 Resultate, die ich zuerst als Reaktion auf den höheren Ton deutete. Es stellte sich indessen heraus, dass nur eine Dressur auf den zischenden Anblaslaut („Schneidegeräusch“), der beim Strömen der Luft durch die Pfeife entsteht, stattgefunden hatte. Es konnte leicht nachgewiesen werden, dass eine Dressur auf dieses Geräusch nicht in den übrigen Fällen eine Dressur auf die höchsten Töne, mit denen positive Resultate erhalten wurden, vorgetäuscht hatte: wenn die Pfeife so weit geöffnet wurde, dass kein Ton, sondern nur ein schwaches Zischen entstand, trat kein bedingter Reflex in Erscheinung. YERKES und BERGER haben ähnliche Erfahrungen gemacht.

Wenn meine Pfeife, die für diese Versuche von der Werkstätte Engelmans bezogen wurde, nur richtig kalibriert war, was wohl nicht zu bezweifeln ist, dürfte man die von mir gefundenen Werte der oberen Gehörgrenze als zuverlässig betrachten können.

Versuche mit Tauben.

Meine Versuche, die obere Gehörgrenze bei zwei Tauben nach derselben Methode zu bestimmen, blieben erfolglos; nach 21 bzw. 24 Versuchsreihen war noch keine Dressur zu Stande gekommen, was sehr merkwürdig ist, wenn man an WASSILJEWS gute Resultate mit Tauben (vgl. S. 55) denkt. Meine Tauben (gekäfigte Strassentauben aus Helsingfors) verhielten sich regungslos und bewegten die Beine nur bei der elektrischen Reizung; auch in ihrem Wohnkäfig waren sie sehr apathisch. Es war indessen deutlich, dass die Vögel durch die Einsperrung in die Versuchstüte (vgl. S. 53) stark aufgeregt worden waren; die Augen waren sehr unruhig usw. Die Misserfolge sind wohl wenigstens zum Teil darauf zurückzuführen. Eine direkte Reaktion auf verschiedene Töne der Pfeife war auch nicht zu beobachten, während bei den Kleinvögeln häufig deutlich zu sehen war, besonders dass sie die tieferen Töne gehört hatten. Auf Geräusche (Klopfen mit den Händen usw.) reagierten die Tauben dagegen oft deutlich.

Die eine Taube wurde schliesslich freigelassen, mit der anderen versuchte ich eine andere Methode und zwar mit besserem Erfolg. Wenn ein in der Luft in horizontaler Lage gehaltener Vogel schnell mit dem Kopf nach unten und dem Schwanz nach oben gedreht

wird, reagiert er bekanntlich reflexmässig durch Hebung des Schwanzes. Dieser für die Erhaltung der Normallage im Flug bedeutungsvolle Reflex ist sehr fest, und liess sich als bedingter Reflex auf das Tönen der Pfeife einarbeiten. Die ersten schwachen Schwanzdrehungen traten in der zweiten Versuchsreihe zwischen dem 30. und dem 70. Einzelversuche auf. In der dritten Reihe (zwischen dem 70. und 100. Versuch) waren sie schon deutlich und später recht stabil. Schon in der 6. Versuchsreihe wurde der Ton a^6 (6960 Hz) erreicht; auf höhere Töne konnte ich keine Reaktion mehr erhalten.

Die 8. Versuchsreihe ist bezeichnend für die Grenzleistungen:

Taube II. 8. Versuchsreihe: oe ? ee ? e a^5 oee ? eee⁵ eeeeeee ? e a^5 ?
oe ? e / + ? a^4 a^4 / d^5 d^5 d^5 / f^5 f^5 / g^5 g^5 / a^5 O O ee ? oe e / h^5 oe oe e oe.

Auf a^5 also nur unsichere, auf tiefere Töne eine deutliche, auf höhere (h^5) keine Reaktion.

Bei meinen Versuchen war deutlich zu beobachten, dass der Ausschlagwinkel des Schwanzes bei steigender Tonhöhe allmählich abnahm. Bei a^4 konnte er 45° übersteigen, bei f^5 kaum mehr 5° . Die Versuche wurden mit der 15. Versuchsreihe abgeschlossen; nach der 6. Reihe war keine Erhöhung der beobachteten Gehörgrenze mehr festzustellen.

Bei meinen Versuchen mit dem Waldkauz verwendete ich auch die Methode der Schmerz-Ton-Verknüpfung. Nach über 700 Versuchen in 15 Versuchsreihen war noch keine Spur einer Dressur festzustellen und die Versuche wurden darum aufgegeben.

Zusammenfassung der Resultate über die obere Gehörgrenze.

In der folgenden Tabelle Nr. 1 habe ich die Resultate meiner Versuche zusammengestellt. + bedeutet positive Reaktion auf den links angegebenen Ton, 0 ausgebliebenen Reflex, also Überschreiten der Gehörgrenze.

Es liegt also ohne Zweifel ein *bedeutender Unterschied in der oberen Grenze der Tonperzeption zwischen den untersuchten Kleinvögeln und den Tauben* vor, auch wenn man die von WASSILJEV für seine Tauben gefundene Grenze 11000—12000 Hertz als Norm betrachtet. Es ist unmöglich zu entscheiden, ob die bei meiner einzigen Taube gefundene viel tiefere Gehörgrenze 7000 Hz durch den Unterschied in der Methode veranlasst ist; es erscheint mir jedoch weniger glaubhaft. Eher dürfte es sich um einen individuellen oder Altersunterschied (vgl. beim Menschen das Sinken der Grenze von 20000 Hz bei 14 Jahren auf 13000 bei 45 Jahren) oder

Tabelle 1. Übersicht der Resultate.

Ton	Schwingungs- zahl	Pyrrhula pyrrhula				Chloris chloris		Passer domesticus	Erithacus rubecula	Columba domestica	
		Nr.	1	2	4	8	6	7	10	3	II
	22000					0					
	21000		0		+					0	
e ⁷	20854		?	0	+	0	0	0		+	
	20000		+	+	+	+	+	+		+	
	19000		+	+	+	+	+	+		+	
d ⁷	18580		+	+	+	+	+	+	0	+	
	18000								+		
	17000								+		
c ⁷	16553		+	+	+	+	+	+	+	+	
h ⁶	15624		+	+	+	+	+	+	+	+	
a ⁶	13920		+	+	+	+	+	+	+	+	
g ⁶	12401		+	+	+	+	+	+	+	+	
f ⁶	11048		+	+	+	+	+	+	+	+	
e ⁶	10427		+	+	+	+	+	+	+	+	
d ⁶	9290		+	+	+	+	+	+	+	+	
c ⁶	8276		+	+	+	+	+	+	+	+	
h ⁵	7812		+	+	+	+	+	+	+	+	0
a ⁵	6960		+	+		+	+	+	+	+	+
g ⁵	6200		+	+	+	+	+	+	+	+	+
f ⁵	5524		+	+	+		+	+	+	+	+
e ⁴	5213		+	+	+	+	+	+	+	+	+
d ⁵	4645		+	+	+	+	+	+	+	+	+
c ⁵	4138		+	+	+		+	+	+	+	+
h ⁴	3906		+	+	+		+	+	+	+	+
a ⁴	3480						+		+		

um einen Rassenunterschied handeln; die Strassentauben sind vielleicht stark degeneriert. (BRAND & KELLBERG (1939) stellten 7,500 Hz als obere Gehörgrenze der Taube fest. Der Herausg.)

Die Resultate zeigen für die verschiedenen Sperlingsvögel eine gute Übereinstimmung. Ob die *tieferer Grenze bei dem untersuchten Haussperling* individuell bedingt oder artspezifisch ist, muss dahingestellt bleiben; das letztere ist nicht unwahrscheinlich, da der Stimmbereich des Hausspatzes durchschnittlich wohl tiefer liegt als bei den anderen untersuchten Kleinvögeln.

Vergleich mit der Tonerzeugung der Vögel.

BRAND (1935) hat mit Hilfe von Tonfilmaufnahmen den Gesang einiger nordamerikanischer Vögel untersucht. Er äussert die Ver-

mutung: „From the study of the film it seems highly probable that some few birds sing beyond the range of human hearing“, und weiter: „What seems more probable is that there are overtones but they are too high as to be both inaudible to the human ear and unrecordable with our present equipment“. BRAND gibt u. a. folgende Werte für die höchsten und tiefsten Grundtöne des Gesanges einiger Arten an:

	höchster	tiefster Grundton
Melospiza georgiana	9141	7678
Ammodramus savannarum	8226	1096
Sturnus vulgaris	7495	3437

Es scheint nun merkwürdig, dass BRAND nicht den ersten Oberton (also doppelte Schwingungszahl des Grundtons) festgestellt hat, denn dieser, nach den akustischen Gesetzen kräftigste der Obertöne, müsste ja im Bereiche des sowohl hörbaren wie registrierbaren liegen. Da die Gehörgrenze der Passeres mit derjenigen jüngerer Menschen offenbar fast genau zusammenfällt, ist es unwahrscheinlich, dass vom Menschen nicht hörbare Töne wesentliche Elemente des Gesanges bildeten.

Obere Gehörgrenze bei verschiedenen Tieren.

Im folgenden sei schliesslich die obere Gehörgrenze bei den wenigen in dieser Hinsicht untersuchten Vertebraten in Tabellenform vergleichend dargestellt: ¹⁾

	Obere Gehörgrenze (in Hertz)	Autor
<i>Mammalia</i>		
Mensch	20000—13000	
Schimpanse	26000—30000	ELDER 1935
Braune Ratte	19000	WEVER 1931
<i>Vögel</i>		
Loxia curvirostra	19000—20000	KNECHT
Pyrrhula pyrrhula	21000—20000	GRANIT
Chloris chloris	20000	„
Passer domesticus	18000	„

¹⁾ Diese tabellarische Übersicht ersetzt eine eingehendere Darstellung in der Originalabhandlung GRANITS. Sie ist für andere Gruppen als die Vögel nicht vollständig. Der Herausgeber.

Passer domesticus	11500	BRAND & KELLOGG
Erithacus rubecula	21000	GRANIT
Sturnus vulgaris	15000	BRAND & KELLOGG
Columba domestica	12000—11000	WASSILJEW
" "	7000	GRANIT
" "	7500	BRAND & KELLOGG
Melopsittacus undulatus	14000	KNECHT

Reptilia

Eidechsen

Lacerta agilis & vivipara	8000— 7400	BERGER
Tachydromus tachydromoides	12500— 9000	KURODA

Schildkröten

Emys orbicularis	1200	POLIAKOV
Chrysemmis picta	1000	WEVER & BRAY

Amphibia

Rana esculenta	4000	WADA
----------------	------	------

Fische

Characinidae	10000— 7090	v. BOUTTEVILLE
Amiurus	13160	STETTER

Tonunterscheidungsvermögen der Vögel.

Über das Tonunterscheidungsvermögen der Vögel, das ebenfalls mit der Methodik der bedingten Reflexe zu bestimmen ist, habe ich keine Untersuchungen angestellt. WASSILJEW und JELLINEK haben festgestellt, dass die Tauben im Gebiet zwischen a^3 und d^4 Halbtöne unterscheiden können, bei höheren Tönen nimmt das Differenzierungsvermögen stark ab. In dieser Hinsicht stehen die Tauben auf etwa derselben Höhe wie der Hund nach ANREP. Es wäre interessant zu untersuchen, wie sich die Kleinvögel verhalten; BRAND hat durch mikroskopische Analyse von Lautfilmaufnahmen des Vogelgesangs festgestellt, dass die Tonfolge des Gesangs viel verwickelter ist als der Mensch auffassen kann; das würde für ein sehr feines und schnelles Tondifferenzierungsvermögen der Singvögel sprechen, denn bekanntlich ist bei vielen Singvögeln der Gesang nicht angeboren, sondern er wird erst beim Zusammensein mit anderen Individuen derselben Art in der artspezifischen Form erlernt.¹⁾

¹⁾ Neulich hat SIGRID KNECHT (1939) sehr schöne Untersuchungen über diese Fragen veröffentlicht, auf die hingewiesen sei. Der Herausgeber.

Untersuchungen über das Richtungshören.

Ältere Untersuchungen; Versuchsanordnung.

Untersuchungen über das Vermögen der Vögel, die Richtung einer Schallquelle rein akustisch zu bestimmen, sind soviel ich weiss, nur von ENGELMANN mit Hühnern ausgeführt worden. Da das Richtungshören von grosser biologischer Bedeutung sein kann (wenn auch nicht in besonders hohem Masse für die Kleinvögel), habe ich mit zwei Hakengimpeln, *Pinicola enucleator* (L.), darüber Versuche angestellt. Die Art eignet sich für die Versuche sehr gut infolge ihrer ruhigen Natur und grossen Zähmheit. Nach Untersuchungen an Säugern und Menschen ist die Richtung der Schallquelle exakter zu lokalisieren, wenn sie ein Geräusch, als wenn sie einen reinen Ton erzeugt (WILSKA). Da die Stimmen der Kleinvögel oft annähernd den Charakter reiner Töne haben, habe ich auch bei diesen Versuchen die Engelmänn-Pfeife verwendet.

Die Versuchsanordnung war die folgende (Fig. 2): Der Vogel wird durch eine Öffnung im Dach in den kleinen Vorkäfig I gebracht. Dieser ist zunächst durch eine Falltür von der Abteilung II abgeschlossen; die Falltür kann von dem Beobachtungspunkt aus gehoben werden. Die Abteilung II, in der während der Versuche Halbdämmerung herrscht, ist ca. 60 cm lang; sie wird von der Abteilung III durch einen 10 cm hohen Kartonstreifen (ABA) abgegrenzt. In der Mitte dieser Barriere ist ein 5 cm breites Stück bis zu 2 cm über dem Boden ausgeschnitten und als Brücke nach vorn umgeklappt (B). Um den Vogel zu zwingen, sich bei B für irgendeine der beiden mit einem Dach versehenen Futterabschnitten FI u. Fr zu entscheiden, wird Teil III des Käfigs durch einen gegen B vorspringenden Kartonwinkel FISFr geteilt. Die Futternapfe Nr u. Nl stehen ganz hinten in den Futterabschnitten. Der lose Fussboden jeder derselben ist mit zwei Kupferdrähten unwickelt, welche an Kontakten (Kl, Kr) beim Beobachtungsstand enden, wo die Drähte der einen oder der anderen Abteilung (der nicht zu wählenden) mit einem Induktor verbunden werden können. Beim Eintreten in die „unrichtige“ Ab-

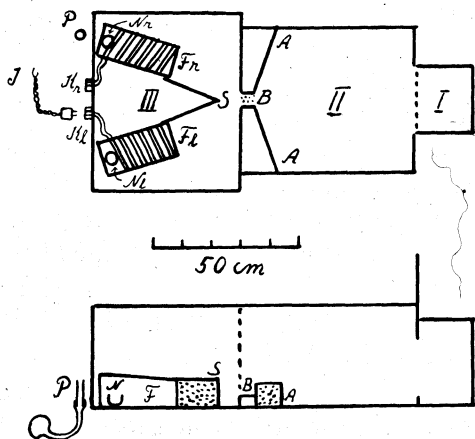


Fig. 2.

teilung schloss der Vogel dabei, wenn er auf die Kupferdrähte trat, den Stromkreis, erhielt einen Strafschock und verliess schleunigst die Abteilung. Die Tonquelle (Edelmann-Pfeife) *P* wurde hinter dem Futternapf der zu wählenden Abteilung auf der Aussenseite des Käfigs hinter einem Kartonschirm verborgen gehalten. Auch der Versuchsleiter war hinter dem Schirm verborgen, was sehr wesentlich ist, um jede, sei es auch nur unbewusste, Zeichengebung auszuschliessen. Die Bewegungen der Vögel konnten durch ein Loch im Schirm von weniger als 1 mm Durchmesser beobachtet werden.

Die Dimensionen der Käfigabteilung III waren 45×60 cm. Wenn der Vogel auf der Brücke B sitzt, befindet sich sein Kopf 50 cm von der Linie, an der entlang die Pfeife verschoben wurde.

Um die Vögel mit dem Versuchskäfig vertraut zu machen durften sie vor Beginn der Versuche 2 Tage, 2 Stunden täglich, sich dort frei bewegen, und lernten dabei schnell die Futternäpfe aufzusuchen, obwohl sie anfangs vor den engen Fütterungsabschränkungen zurückstutzten. Wenn der Vogel später aus der Abteilung I gelassen wurde, hüpfte er in der Regel sofort zu der Brücke B, zögerte dort einige Sekunden und suchte darauf irgendeinen von den Futternäpfen auf. Die Versuchsvögel erhielten zwischen den Versuchen sehr spärlich Futter, so dass sie immer grosse Fresslust zeigten.

Versuchsgang.

Der *Hakengimpel* Nr. 1 wurde zuerst 2 Tage lang daran gewöhnt, sich geradeswegs von der Abteilung I zu den Futternäpfen zu bewegen. Er durfte dabei frei zwischen den beiden Näpfen wählen. Es erwies sich, dass der Vogel gewöhnlich mehrere Male nacheinander dieselbe Seite wählte (Gewohnheitsbildung). Um diesen Störungen der Versuchsbedingungen entgegenzuwirken, musste ab und zu der fragliche Futternapf für einige Versuche entfernt werden.

Am folgenden Tage fing die Dressur auf den Richtungston an. Wenn der Vogel aus der Abteilung I losgelassen worden war, wurde mit der Pfeife der Ton h^4 angeblasen, die Pfeife hinter der einen Fütterungsabteilung. Die Kupferdrähte der anderen Abteilung waren gleichzeitig zum Induktor gekoppelt. Die Mittelpunkte der Hinterwände der Fütterungsabteilungen waren 40 cm voneinander entfernt. Sobald der Vogel in die „richtige“ Fütterungsabteilung gehüpft war, hörte die Tongebung auf. Wenn er zuerst falsch wählte (wobei er von dem Induktionsstoss sofort zum Zurückweichen gebracht wurde), durfte er an den ersten Tagen ruhig weiter versuchen, bis er den richtigen Futternapf aufgesucht hatte, um keine Abneigung gegen die Fütterungsabteilungen schlechtweg zu bekommen. Später wurde

er bei falscher Wahl sofort zur Abteilung I zurückgetrieben. Die Induktorspannung musste so abgestuft werden, dass der Vogel nur einen schwachen Stoss erhielt, der ihn zum Zurückweichen veranlasste, aber keine Furcht hervorrief. Die Pfeife wurde bald auf der einen, bald auf der anderen Seite angeblasen, aber selten mehr als 2 mal hintereinander auf derselben Seite. Diese Massregel erwies sich als wohlbedacht, denn es zeigte sich später nach vollendeter Dressur, dass Gewohnheitsbildung für die eine Seite sicher auftrat, wenn der Vogel 3 mal hintereinander zur selben Seite „eingeladen“ wurde, und dass er dann das 4. Mal wieder diese Seite aufsuchte, auch wenn die Pfeife zur anderen Seite verschoben worden war.

Von 82 Versuchen an den 5 ersten Tagen waren 44 verwertbar, d. h. der Vogel wählte schnell die eine Fütterungsabteilung, während 38 Versuche nicht zu verwerten waren, weil der Vogel mehr als 2 Minuten zögerte, so dass der Versuch abgebrochen werden musste. Von den 44 verwertbaren Versuchen waren 26 positiv und 18 negativ (richtig bzw. unrichtig gewählt). Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über den Dressurgang:

Versuchstage	Richtig gewählt	Unrichtig	Unverwertbare Versuche
1—5	26	18	38
6—10	39	13	37
11—15	27	9	18
16—20	67	9	5

Die Dressur war also jetzt praktisch vollendet. 100 % richtige Wahlen konnte ich überhaupt nur ganz wenige Versuche hintereinander registrieren. Es dürfte kaum möglich sein, bei Differenzierungsdressuren mit Vögeln zu unbedingter Sicherheit, wie bei einfachen Positivdressuren, zu kommen.

Die folgende Aufgabe war dann, den Vogel zu lehren, schon aus einer bestimmten Entfernung nach der Richtung des Schalls die Fütterungsabteilung der fraglichen Seite zu wählen. Die Pfeife wurde also angeblasen von dem Augenblick an, wo der Vogel Abteilung I verliess, und bis zu dem er die Brücke B verliess, um in die Abteilung III einzuschlüpfen. Eine gewisse Schwierigkeit bereitete der Umstand, dass der Vogel sich nicht immer geradeswegs von der Brücke zu dem richtigen Futternapf begab, und nach kurzem Herumhüpfen in der Abteilung III hatte er anscheinend

schon vergessen, von welcher Seite die Pfeife ertönt war. Anfangs musste deshalb die Pfeife auch, nachdem der Vogel in die Abteilung III eingeschlüpft war, angeblasen werden, um die Dressur beizubehalten. Während des 21.—25. Versuchstages fanden so von 108 richtigen Wahlen nur 32 direkt von der Brücke statt. Unrichtig wurde 8 mal gewählt; unverwertbar waren 19 Versuche. Während der 3 darauf folgenden Versuchstage begab sich der Vogel bei 34 von 42 richtigen Wahlen direkt von der Brücke zum richtigen Futternapf.

Der Vogel hatte also jetzt gelernt, die Richtung zur Tonquelle bei einem Winkel von 24° von dem Medianplan des Käfigs nach links oder rechts zu bestimmen. (Fig. 3.)

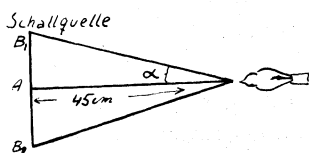


Fig. 3.

Es konnte jetzt angefangen werden, den Vogel bei kleineren Winkeln die Entscheidung treffen zu lassen. Dies geschah in der Weise, dass die Fütterungsabteilungen näher aneinander geschoben wurden, immer jedoch so, dass ihre Längsachsen auf der Brücke sich schnitten.

Die Pfeife wurde genau hinter der Mitte der Hinterwand der zu wählenden Fütterungsabteilung angeblasen. Es wurden Versuche angestellt mit der Tonquelle 20, 15, 13, 12, 11, 10 und 5 cm von dem Medianplan des Käfigs entfernt. (Fig. 3, AB_1 bzw. AB_2 .) Um die Dressur nicht erschaffen zu lassen, wurde nicht stetig von grösseren zu kleineren Winkeln fortgeschritten, sondern die verschiedenen Winkel in beliebiger Ordnung geprüft. Es erwies sich dabei durchgehends, dass die Resultate mit einem bestimmten Winkel bei verschiedenen Versuchen recht konstant waren.

Der *Hakengimpel* Nr. 2 wurde ganz entsprechend dressiert; der Erlernungsvorgang sei mit folgenden Zahlen beleuchtet:

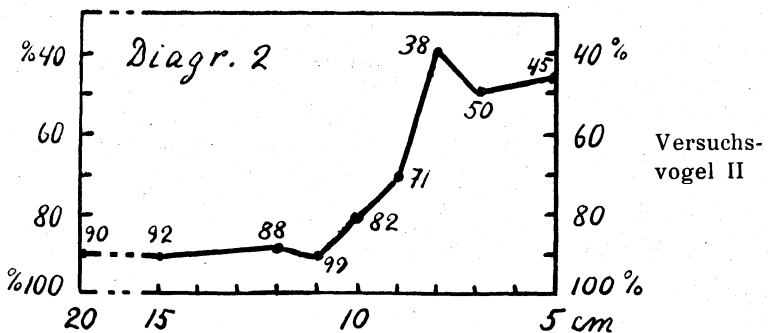
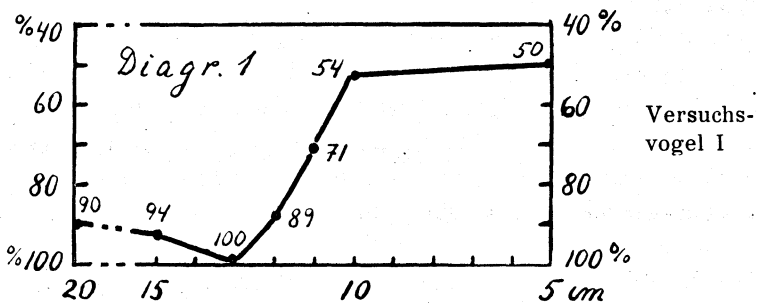
Tage	+ Versuche	— Versuche	unverwertbare Versuche
1—7	110	92	19
8—12	96	15	2

Die Dressur setzte etwas später als beim ersten Vogel ein, erreichte aber schneller die endgültige Sicherheit (am 12. statt am

15. Tage), jedoch nach einer grösseren Zahl von Versuchen (332 bzw 140). An noch weiteren 6 Tagen (13—18) wurde versucht, eine 100%ige Sicherheit zu erzielen, aber vergebens; die Prozentzahl richtiger Wahlen, 88%, ist jedoch befriedigend. — Dieser Vogel brauchte eine etwas längere Zeit um zu erlernen, schon von der „Brücke“ nach der Schallrichtung die richtige Fütterungsabteilung zu wählen. Erst nach 11 Tagen konnte ich zu den eigentlichen Versuchen mit der Tonquelle in verschiedenen Entfernungen von dem Medianplan schreiten. Versuche wurden angestellt mit den Entfernungen 15, 12, 11, 10, 9, 8, 7 und 5 cm.

Besprechung der Ergebnisse.

Die Resultate erhellen aus den Diagrammen 1—2. Die Versuche gaben also bei beiden Vögeln sehr gut übereinstimmende Resultate. Bei beiden geht die sichere Schätzung der Richtung zur Tonquelle innerhalb eines sehr kleinen Winkelbereiches (ca. 2°) in absolute



Diagr. 1—2. Ordinate: % richtige Wahlen. Abszisse: Entfernung des Iffes vom Medianplan des Käfigs.

Unsicherheit über. *Beim Versuchsvogel I ist die kritische Grenze etwa 11° 30', beim Vogel II etwa 10°.*

Kontrollversuche. Um sicher festzustellen, dass die Dressur tatsächlich auf die Schallrichtung erfolgt war, wurden die beiden Vögel noch mit einseitig verschlossenen Ohren geprüft. Die eine Ohröffnung wurde mit einer Mischung von Plastilin und Vaseline dicht verschlossen. Die Kontrollversuche wurden mit der Pfeife 15 cm vom Medianplan angestellt. Die Resultate waren:

	Richtige Richtige	Unrichtige Unrichtige Wahlen
Ind. I	18	19
Ind. II	3	2

Die Vögel konnten also nicht mehr die Richtung zur Tonquelle bestimmen. Meistens wendeten sie sich jetzt nach der Seite des funktionierenden Ohres, aber nicht ausschliesslich. MONJE (1935) fasst seine Ergebnisse betreffend das Richtungshören bei einseitig herabgesetztem Gehör folgendermassen zusammen: „Intensitätsunterschiede beider Ohren bedingen nur eine sehr unregelmässige scheinbare Verschiebung der Schallquelle nach der Seite des freien Ohres.“ Wenn das eine Ohr ganz funktionsunfähig war, traten bei seinen Versuchen Wahlfehler nach beiden Seiten auf. Man dürfte vielleicht den Schluss ziehen können, dass das Hörvermögen meiner Vögel mit dem geschlossenen Ohr sehr stark herabgesetzt war. — Nach diesen Versuchen wurden die Vögel wieder mit geöffneten Ohren geprüft; die richtigen Wahlen betrugen jetzt ca. 75 %, also eine geringe Verschlechterung, vielleicht darauf beruhend, dass Reste des Verschlusspropfens noch im Ohrgang steckten. Jedenfalls bestand die Dressur noch.

Vergleich mit älteren Versuchen.

Früher sind Versuche über das Richtungshören bei Vögeln nur von ENGELMANN (1928) mit dem Haushuhn ausgeführt worden. Er fand für Hühner einen Mindestwinkel (vgl. Fig. 3) von 1° 55', für Küken 2° 9'. Vergleichsweise sei erwähnt, dass er für drei Hunde 3° 35', 2° 9' bzw. 1° 26', für eine Katze 48', für drei Menschen 5° 43', 5° 43' bzw. 4° 18' fand¹⁾. KELLER und BRUCKNER fanden für

¹⁾ Die Angaben ENGELMANN's über die Versuchsergebnisse mit Menschen sind mit gewissen Inkonsistenzen behaftet, die die Möglichkeit nahelegen, dass die kritischen Winkel tatsächlich nur die Hälfte der angegebenen waren.

ihren besten Hund 0° 48'. v. FRISCH u. DIJKGRAAF konnten bei Elritzen kein Richtungshören finden.

Die von ENGELMANN für das Haushuhn gefundenen Werte sind also auffallend besser als die von mir konstatierten. Es fragt sich zunächst, ob Verschiedenheiten in der Methodik diese Unterschiede veranlasst haben können.

ENGELMANN versuchte zunächst, die Versuchsvögel zu dressieren, hinter dem einen von zwei gleichen, in einer bestimmten Entfernung nebeneinander stehenden Schirmen Futter zu erwarten. Der zu wählende Schirm wurde durch das Schallsignal (Picken eines fressenden Huhns) gekennzeichnet, und die Versuchstiere wurden von einem Punkt auf der Medianlinie der beiden Schirme in bestimmter Entfernung von ihnen losgelassen. Die Dressur, die mit Säugern gelungen war, erwies sich bei den Hühnern als sehr unsicher, und Edelmann ging zu einem direkten Lockmittel über: Die Henne wurde durch das Piepen von Küken, die hinter dem zu wählenden Schirm gehalten wurden, herangelockt, oder umgekehrt die Küken durch das Glucken der Henne.

Die Methode Engelmanns enthält unzweifelhaft gewisse Unsicherheitsmomente. Erstens waren der Versuchsleiter und seine Gehilfen nicht verborgen; unbewusste Zeichengebung zu den Versuchstieren ist also nicht ausgeschlossen. Dieser Einwand trifft natürlich nur die Dressurmethode, nicht die Methode mit dem direkten Lockmittel, aber die letztere leidet doch auch an der Schwäche, dass die Stimme der Lockvögel das Versuchstier die ganze Zeit leiten konnte und nicht aufhörte, wenn dieses den Startpunkt (Entscheidungsentfernung) verlassen hatte. Es muss indessen dem Versuchsleiter ziemlich schwer fallen, sicher zu entscheiden, ob die Versuchstiere sofort beim Startpunkt oder erst etwas später auf das gewählte Ziel losrennen; wenn bei Edelmanns Versuchen der Startpunkt 15 m von der Linie, auf der sich die Schirme befanden, entfernt war, und die beiden Schirme 1 m voneinander standen, hat sich die Bahn des Vogels beim Laufen gerade auf den einen Schirm zu 1 m vom Startpunkt nur 3,3 cm von der Medianlinie entfernt, also im Vergleich zur Körpergröße sehr wenig.

Ich möchte jedoch nicht vermuten, dass die Werte Engelmanns aus den oben genannten Gründen zu gut ausgefallen seien. Im Gegenteil scheint es, als ob er den kritischen Winkel noch gar nicht erreicht hatte, denn für den kleinsten Winkel gibt er Resultate wie

29 + und 7 — an, also 80 % richtig, was darauf hindeutet, dass die wirkliche Grenze bei noch kleineren Winkeln liegt.

Andererseits möchte ich annehmen, dass auch meine Resultate ein richtiges Bild geben. Darauf deutet die gute Übereinstimmung der beiden Kurven und der sehr enge Winkelbereich, in dem der Übergang von sicherer Entscheidung zu Desorientierung stattfindet.¹⁾ Der Unterschied zwischen den von ENGELMANN und von mir gefundenen Richtungsschwellen scheint also artspezifisch zu sein. Dieses Resultat dürfte auch biologisch gut verständlich sein. Bei den Hühnervögeln laufen die Jungen schon, wenn sie eben ausgeschlüpft sind, umher und verbergen sich bei Gefahr zerstreut in der Untervegetation. Für die Zusammenhaltung der Bruten und der Scharen ist die „Stimmföhlung“ wesentlich, und diese setzt gutes Richtungshören voraus. Bei den Kleinvögeln können die „Lockrufe“ keine solche Bedeutung als Orientierungsmittel haben; sie können selbstverständlich die Aufmerksamkeit anderer Individuen wecken, aber die genaue Lokalisierung des Genossen dürfte wohl hauptsächlich optisch erfolgen. Ausnahmen können natürlich auch bei Kleinvögeln, z. B. bei Bewohnern sehr dichter Pflanzenbestände, vorkommen.²⁾

Zusammenfassung.

1. Mit der Methode der bedingten Reflexe (Schmerz-Ton-Verknüpfung) gelang es dem Verfasser, bei verschiedenen Passeres, die früher in dieser Hinsicht noch kaum untersucht worden sind, die obere Gehörgrenze zu bestimmen: *Pyrrhula pyrrhula* (4 Ind.)

¹⁾ Vielleicht könnte man zu kleineren Winkeln kommen, wenn es möglich wäre, die Vögel darauf zu dressieren, den einen von zwei nebeneinanderliegenden, alternierend oder gleichzeitig tönenden Schallquellen als positiven Reiz zu bewerten; WILSKA (S. 83) hebt hervor: „Es wäre unzweckmässig, als Anhaltspunkt für die Richtungsschwellenbestimmung die Abweichung von der Mediane anzuwenden, da die subjektive Mediane, wie auch aus den Versuchen hervorgeht, schwankend ist.“ Es ist aber mehr als fraglich, ob eine solche komplizierte Dressur bei Vögeln gelingen würde. Der Herausgeber.

²⁾ Es ist unzweideutig nachgewiesen (vgl. WILSKA), dass Geräusche ein schärferes Richtungshören ermöglichen als Dauertöne, wegen der in ihnen enthaltenen, nach der „Zeitunterschiedtheorie“ des Richtungshörens bedeutungsvollen, schärferen akustischen „Zeitmarken“. Dieser Unterschied dürfte für die Beurteilung der Differenz zwischen GRANITS und ENGELMANNs Resultaten sehr wesentlich sein. Der Herausgeber.

21000—20000 Hertz, *Chloris chloris* (2 Ind.) 20000 Hz, *Passer domesticus* (1 Ind.) 18000 Hz, *Erithacus rubecula* (1 Ind.) 21000 Hz. Durch Verknüpfung eines Drehreflexes des Schwanzes mit der Tonempfindung konnte bei einer Taube (*Columba livia domestica*) eine Grenze von 7000 Hertz gefunden werden. (Vgl. die Übersichtstabellen S. 59 und S. 61.)

2. Bei zwei Hakengimpeln (*Pinicola enucleator*) wurde die Richtungshörschärfe mittels einer Dressurmethode mit der Engelmann-Pfeife als Tonquelle bestimmt. Als Schwelle ergab sich ein Winkel mit dem Medianplan des Vogels von 10—11°. Früher ist nur bei Hühnern das Richtungshören geprüft worden: ENGELMANN erhielt für den Schwellwinkel den Wert ca. 2°, allerdings mit einer anderen Methode und der Stimme des Huhnes als Richtungszeichen.

Literaturverzeichnis.

- ANREP, G. K., 1920, Journ. of Physiol. 53. — BERGER, K., 1924, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 1. — BERNSTEIN, 1895, Pflügers Archiv 61. — v. BOUTTEVILLE, K. F., 1935, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 22. — BRAND, A., 1935, The Auk 52. — BRAND, A., & KELLOGG, P. P., 1939, The Wilson Bulletin 51. — DAVIS, H., DERBYSHIRE, A. J., KEMP, E. H., LURIE, M. H., UPTON, M., 1935, Science 81. — ELDER, J. H., 1934, Journ. comp. Psychol. 17. — ENGELMANN, W., 1928, Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane 105. — EWALD, J. R., 1894, Pflügers Archiv 59. — v. FRISCH, K., & DIJKGRAAF, S., 1935, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 22. — v. FRISCH, K., & STETTER, H., 1932, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 17. — GRUNBERG, K., 1912, Zeitschr. f. Ohrenheilk. 62. — HEGENER, 1908, Deutsche med. Wochenschr. 34. — HORTON, G. P., 1933, Journ. comp. Psychol. 15. — JELLINEK, A., 1926, Pflügers Archiv 211. — KELLER, H., & BRÜCKNER, G. H., 1932, Zeitschr. f. Psychol. 126. — KURODA, R., 1923, Journ. comp. Psychol. 3. — KNECHT, S., 1939, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 27. — KUTTNER, A., 1896, Pflügers Archiv 64. — MATTE, F., 1894, Pflügers Archiv 57. — MONJE, M., 1935, Zeitschr. f. Sinnesphysiol. 66. — PAWLOW, J. P., 1926, Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren. München. — POLIAKOV, 1930, Russk. fiziol. 13. — SATOH, N., 1917, Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonation. Basel. Diss. — SCHULTZE, F. A., 1907, Annalen d. Physik 24. — STETTER, H., 1929, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 9. — WASSILJEW, M. P., 1933, Zeitschr. f. vgl. Physiol. 19. — WADA, Y., 1924, Pflügers Archiv 202. — WEVER, E. G., 1931, Amer. Journ. of Physiol. 43. — WILSKA, A., 1938, Acta Soc. Med. Fennicae „Duodecim“, Ser. A., 21. — WITTMACK, 1907, Pflügers Archiv 120. — WOHLFART, Th. A., 1936, Sitz. Ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München 45. — YERKES, R. M., 1905, Pflügers Archiv 107.
-