

Echoortung bei *Rhinolophus ferrumequinum* mit frequenzmodulierten Lauten

Evoked Potentials im Colliculus inferior*

Gerd Schuller

Arbeitsgruppe Elektrophysiologie
Zoophysiolgisches Institut der Universität Tübingen

Eingegangen am 24. Dezember 1971

Echolocation of *Rhinolophus ferrumequinum* with Frequency Modulated Sounds

Evoked Potentials in the Colliculus inferior

Summary. 1. In 39 experiments with 21 Greater Horseshoe bats collicular evoked potentials to frequency modulated stimuli were recorded.

2. The response to the final frequency modulated part (16 kHz downwards) of a simulated natural echolocation sound is specifically elicited by the sweep or a part of it (Figs. 3, 4 and 14).

3. The threshold curves for frequency modulated stimuli sweeping up or down by 1000 Hz starting in the frequency rang between 78 kHz and 85 kHz coincide with the threshold curve for pure tone stimulation (Figs. 6 and 7).

4. Responses to frequency modulations with sweep height smaller than 400 Hz could only be recorded when the stimulus frequency was in the range between 80 kHz and 84 kHz. Evoked responses were obtained for sweeps in upward direction down to 10 Hz, whereas responses to sweeps in downward direction below 400 Hz rarely occurred (Fig. 5).

5. The threshold curves narrow with decreasing height of sweeps (sweep height between 400 Hz and 10 Hz) (Figs. 8 and 9). Minimum thresholds for sweeps (400—10 Hz) are obtained at frequencies coinciding with those of the steeply decreasing slope of the threshold curve for pure tones and lie at about 82.8 kHz. The results of threshold measurements for frequency modulation are consistent with the results of corresponding amplitude measurements of evoked potentials at constant sound pressure level (Fig. 11).

6. The minimum sweep rates (height of sweep/duration of sweep) eliciting an evoked potential in the colliculus inferior were at about 6 Hz/msec for sweeps in upward direction at 82.8 kHz (Table 1). Sweep rates of this magnitude can occur in the pursuit of flying insects. They are produced as Dopplershifts by the wing beat movement of insects or by rapid changes in the flight direction of the prey. The long component of constant frequency in the echolocation sound of the Greater Horseshoe bat combined with the extreme sensitivity of its hearing system to small sweep rates represent an ideal system for the detection of accelerated movements, as they occur in the pursuit of prey.

* Die Untersuchung wurde durch Personal- und Sachmittel der Stiftung Volkswagenwerk ermöglicht. Bewilligungsnummer: 110771, AZ 11 1025.
Dissertation 1972.

7. At 1 kHz-sweeps in downward direction, waves of different polarity appeared in the evoked potentials. The polarity depended on the starting frequency of the frequency modulation. The frequency of 83.3 kHz is clearly marked: below 83.3 kHz the negative wave in the evoked potential prevails. Above this frequency the positive wave dominates the negative wave (Figs. 12 and 13). Therefore the Greater Horseshoe bat should be able to decide whether the starting frequency of the frequency modulated final component of its sound in the echo falls above or below 83.3 kHz. The frequency of 83.3 kHz represents just the frequency to which the Greater Horseshoe bat regulates its echofrequency by compensating the Dopplershifts arising from steady movements of the bat or the sound reflector.

The final frequency modulated component of the echolocation sound may therefore play an important role in the system of compensation for Dopplershifts in order to receive the echo at about 83.3 kHz.

Zusammenfassung. 1. In 39 Experimenten an insgesamt 21 Großen Hufeisennasen wurden evoked potentials im Colliculus inferior als Antworten auf frequenzmodulierte Reize abgeleitet.

2. Die Antwort auf einen 16 kHz-Endsweep eines simulierten natürlichen Lautes erfolgt spezifisch auf den Sweep oder einen Teil des Sweeps (Abb. 3, 4, 14).

3. Für Frequenzmodulationen mit Sweephöhen $SH=1000$ Hz (s. S. 315) und Reizfrequenzen zwischen 78 und 85 kHz fallen die Schwellenkurven für Auf- und Abwärtssweeps mit der Schwellenkurve für reine Töne zusammen (Abb. 6, 7).

4. Antworten auf Frequenzmodulationen mit Sweephöhen kleiner als 400 Hz wurden nur für Reizfrequenzen zwischen 80 und 84 kHz gefunden. Während für Aufwärtssweeps bis herab zu 10 Hz evoked potential-Antworten erhalten wurden, traten für Sweephöhen unter 400 Hz nur selten Antworten auf Abwärtssweeps auf (Abb. 5).

5. Für Sweephöhen kleiner als 1000 Hz engen sich die Schwellenkurven in ihrer Frequenzbreite ein. Das Schwellenminimum für kleine Sweephöhen (400—10 Hz) liegt stets bei Frequenzen im Bereich der steil abfallenden Flanke der Schwellenkurve für Töne, nämlich bei ungefähr 82.8 kHz (Abb. 8, 9). Die Schwellenmessungen für Frequenzmodulationen sind mit entsprechenden Amplitudenmessungen der evoked potentials bei gleichbleibendem Schalldruck konsistent (Abb. 11).

6. Die kleinsten Sweepraten (Sweephöhe/Sweepdauer), die noch eine evoked potential-Antwort auslösten, lagen für Aufwärtssweeps bei ungefähr 6 Hz/msec (Tabelle 1). Sweepraten dieser Größenordnung entstehen in der Beutefangsituation durch Flügelschlag von Insekten oder durch plötzliche Richtungsänderungen des Beutetieres aufgrund des Dopplereffektes. Der Echoortungslaut der Großen Hufeisennase mit seinem langen konstantfrequenten Anteil und die hohe Empfindlichkeit ihres Hörsystems gegenüber kleinen Sweepraten bilden ein System, das es der Großen Hufeisennase erlaubt, solche beschleunigten Bewegungen besonders gut zu orten.

7. Für Abwärtssweeps der Sweephöhe $SH=1000$ Hz treten in Abhängigkeit von der Ausgangsfrequenz der Frequenzmodulation im evoked potential Wellen verschiedener Polarität auf. Die Frequenz 83.3 kHz ist dadurch ausgezeichnet, daß unterhalb dieser Frequenz die negative Welle stark überwiegt, oberhalb dieser Frequenz jedoch die positive Welle ausgeprägt vorhanden ist (Abb. 12, 13). Die Große Hufeisennase kann daher unterscheiden, ob die Ausgangsfrequenz des Endsweeps ihres Lautes im Echo ober- oder unterhalb von 83,3 kHz liegt. 83,3 kHz entspricht jedoch gerade der Frequenz, auf die die Große Hufeisennase durch die Dopplereffektkompensation die Echofrequenz einreguliert.

Die Auszeichnung von 83,3 kHz durch die verschiedenen evoked potential-Antworten zusammen mit dem frequenzmodulierten Endteil des Lautes können im Regelkreis für die Dopplereffektkompensation eine wichtige Rolle spielen.

Einleitung

Große Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrumequinum*) erzeugen einen komplexen Laut aus einem langen konstantfrequenten Anteil (CF-Teil) und einem kurzen frequenzmodulierten Endteil (FM-Teil) (s. Schnitzler, 1968; Konstantinov, 1969). Die Dauer des CF-Teils liegt je nach Orientierungssituation zwischen 65 msec und 10 msec, die des FM-Teils nimmt linear hierzu ab. Ein typischer Laut bei gezieltem Peilen hat eine Länge von ungefähr 30 msec und eine FM-Dauer von 3 msec. In dieser Zeit wird die Frequenz um 13—16 kHz abgesenkt.

Die Frequenz des CF-Teils des ausgesendeten Lautes wird bei der fliegenden Fledermaus so geregelt, daß eine durch die Relativgeschwindigkeit zwischen Fledermaus und Reflektor auftretende Dopplerverschiebung der Schallfrequenz in der Weise kompensiert wird, daß das gehörte Echo stets eine Frequenz von $(83,3 \pm 0,3 \text{ kHz})$ aufweist (Schnitzler, 1968). Bei einer Relativgeschwindigkeit von $4 \text{ m} \cdot \text{sec}^{-1}$ beträgt die Dopplerverschiebung der Schallfrequenz in Luft ungefähr 2 kHz, so daß bei der Annäherung an den Reflektor in diesem speziellen Fall die Aussendefrequenz bei 81,3 kHz und die Echofrequenz bei 83,3 kHz liegen.

Die anhand von evoked potential-Messungen am Colliculus inferior ermittelten Hörkurven zeigen im Bereich zwischen 78 kHz und 87 kHz einen ausgeprägt frequenzspezifischen Verlauf, das „akustische Filter“: bei 83,3 kHz liegt ein Schwellenminimum, während zu niedrigeren Frequenzen hin die Schwellen zwischen 83,3 kHz und 80 kHz um 30—35 db ansteigen (Neuweiler, 1970).

Welche Aufgabe dem CF-Teil des Ortungslautes in der Echoortung zukommen kann, wird im Zusammenhang mit dem „akustischen Filter“ und der Dopplereffektkompensation bei Neuweiler (1970) diskutiert.

Über die Funktion des FM-Endteils des Ortungslautes bei Hufeisennasen ist so gut wie nichts bekannt. Allerdings liegen Messungen bei *Chilonycteris rubiginosa* vor, die ebenfalls einen nahezu konstantfrequenten Laut mit abschließendem FM-Teil aussendet (s. Schnitzler, 1970). Die Fledermaus zeigt sowohl Dopplereffektkompensation (Schnitzler, 1970) als auch ein auf die Ruhfrequenz abgestimmtes „akustisches Filter“ (Grinnell, 1970). Evoked potential-Ableitungen aus dem Colliculus inferior zeigten deutliche Antworten auf das Ende des von einer anderen *Chilonycteris rubiginosa* ausgesendeten Ortungslautes (Henson, 1967; Grinnell, 1970). Darüber, ob diese Antwort mehr als Beantwortung des Endes des CF-Teiles (off-Antwort) oder als Beantwortung des FM-Teils

aufzufassen ist, gehen die Meinungen auseinander (Henson, 1967; Grinnell, 1970).

In der vorliegenden Arbeit werden die Frequenzmodulationen und Reizende zeitlich voneinander getrennt und die Reaktionen des Colliculus inferior auf Frequenzmodulation allein untersucht, um hieraus Aufschlüsse über die Aufgabe des FM-Endteils des natürlichen Lauts und die Verarbeitung von FM-Reizen bis zum Colliculus inferior zu erhalten.

Frequenzmodulationen entstehen durch den Doppeleffekt stets dann, wenn der Schall von beschleunigten Gegenständen reflektiert wird, also bei Linearbeschleunigungen, oszillierenden Bewegungen und Richtungsänderungen. Alle diese Bewegungsarten kommen in der Situation des Beutefangs bei Fledermäusen vor, so daß hier das Hören von Frequenzmodulationen eine bedeutende Rolle spielen kann.

Methode

Die Ableitungen wurden in 39 Experimenten an insgesamt 21 Tieren gewonnen. Die Fledermäuse wogen zwischen 16 und 27 g. Die evoked potentials wurden von der Oberfläche des Colliculus inferior abgeleitet. Vor der Präparation wurden die Tiere mit Nembutal (Pentobarbital Natrium) betäubt (4 mg/100 g Körpergewicht). In jedem weiteren Experiment mit demselben Tier wurde die Dosis um ungefähr $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$ verringert. Sie reichte aus, um das Tier jeweils 3—7 Std in Narkose zu halten. Präparation und Experiment wurden in einer klimatisierten (37°) und elektrisch abgeschirmten Kammer durchgeführt. Bei der Operation wurde die Kopfhaut längs des Schädelkammes aufgeschnitten und die darunterliegende Muskulatur zur Seite geschoben oder teilweise entfernt. Die Lage der Colliculi inferiores ist sehr leicht an der Form der Schädeloberfläche zu erkennen. Die dünne Schädeldecke wurde an dieser Stelle vorsichtig durchbohrt, um die Meßelektrode einführen zu können.

Die Vergleichselektrode zur Differenzverstärkung und die Erdelektrode wurden unter die Kopfhaut oder in die Nackenmuskulatur gesetzt. Als Elektroden dienten Ag-AgCl-Elektroden mit einem Durchmesser von 0,15—0,2 mm (Meßelektrode) bzw. einem Durchmesser von 0,5 mm (Vergleichs- und Erdelektrode) (s. Neuweiler, 1970). Tierhalterung und Elektrodenhalterung waren so placiert, daß möglichst wenige schallreflektierende Gegenstände in der Nähe des Fledermauskopfes waren. Die Ultraschallreizung erfolgte etwa 30° contralateral und 30° geneigt über der durch den Oberkiefer des Tieres definierten Ebene. Bei diesen Koordinaten des Lautsprechers bezüglich des Tierkopfes erfolgt optimale Reizung (Neuweiler, 1970). Der Abstand zwischen Lautsprecher und Tierkopf betrug gerade 1 msec Schallaufweg, d. h. 34 cm.

Das Blockschaltbild der Reisanlage ist in Abb. 1 enthalten. Ein elektronischer Schalter formt die kontinuierliche Sinusschwingung eines Sinusgenerators (Wavetek 112) zu einem Wellenzug um. Die Länge und die Wiederholfrequenz dieser Pulse wird durch einen Rechteckgenerator (Stimulator I, Hugo Sachs Elektronik) gesteuert, der den elektronischen Schalter triggert. Ein direkt an den Sinusgenerator angeschlossener Zähler registriert fortlaufend die Sinusfrequenz. Über den VCG-Eingang (voltage controlled generator) des Generators kann durch Anlegen einer Gleichspannung die Frequenz linear verändert werden. Schließt man hier einen Trapezpulsgenerator an (HP 8002A), erhält man an den Trapezflanken lineare Frequenzmodulationen in Auf- und Abwärtsrichtung, regulierbaren Umfang und

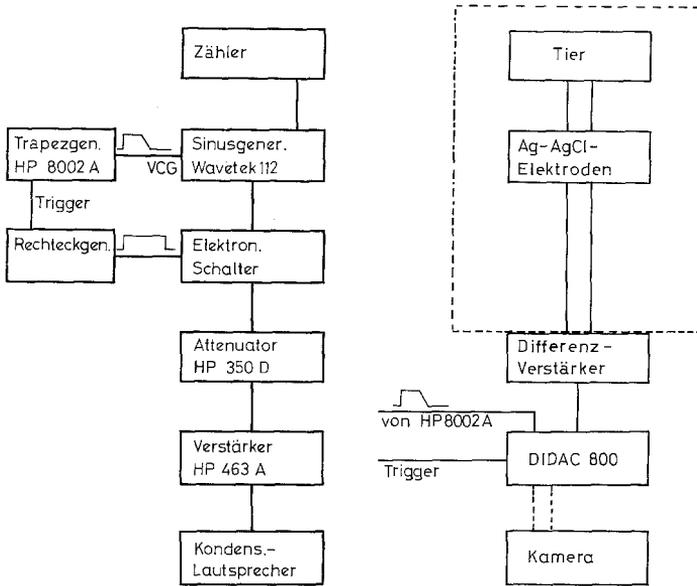


Abb. 1. Reiz- und Nachweiselektronik

einstellbarer Dauer. Die so erhaltenen Pulse gelangen über einen kalibrierten Abschwächer (HP 350 D) in einen Verstärker (HP 463 A), der sie bis maximal 20 Volt_{ss} verstärkt. Der elektrostatische Lautsprecher ist über einen 0,1 μ F Kondensator an den Verstärker angekoppelt und wird mit 150—300 Volt Vorspannung versorgt.

Der elektrostatische Lautsprecher verwendet eine mit Aluminium bedampfte Kunststoffolie als Membran, die über eine metallische Rückplatte gespannt ist. Die Rückplatte weist jedoch keine ringförmigen Vertiefungen wie in Kuhl et al. (1954) beschrieben auf, sondern trägt ein Rastermuster von runden Vertiefungen (Matsuzawa, 1958). Die Vertiefungen in der Rückplatte wurden mit einem Raster von 7 Löchern/cm photochemisch eingätzt (Klischeeverfahren). Mit einer solchen Rückplatte und einer geeigneten Membran (sehr von der Metallbelegungsichte und den Elastizitätseigenschaften der Kunststoffolie abhängig) ergibt sich bei optimaler mechanischer und elektrischer Vorspannung der in Abb. 2 gezeigte Frequenzgang. Der Klirrfaktor bei Schalldrücken unter 90 db re 0,0002 dyn·cm⁻² liegt sicher unterhalb von 0,1%. Zur Eichung der Reizanlage wird ein Brüel & Kjaer Mikrophon (Type 4135/36) verwendet und der Schalldruck in db relativ zu 0,0002 dyn·cm⁻² für die interessierenden Frequenzen gemessen. Das geschieht vor und nach jedem Experiment. Infolge des sehr glatten Frequenzganges, ist die mit einer Frequenzmodulation verbundene Amplitudenmodulation sehr gering. Sie beträgt im ungünstigsten Fall für einen Modulationsumfang von 16 kHz 2 db, von 1 kHz 0,5 db im gesamten interessierenden Frequenzbereich zwischen 55 kHz und 90 kHz.

Man kann elektronisch einen natürlichen Laut simulieren, der nur im Intensitätsverlauf abweicht. Im simulierten Laut bleibt der Schalldruck konstant, während im natürlichen Laut Schalldruckschwankungen vorkommen. Die Frequenz-

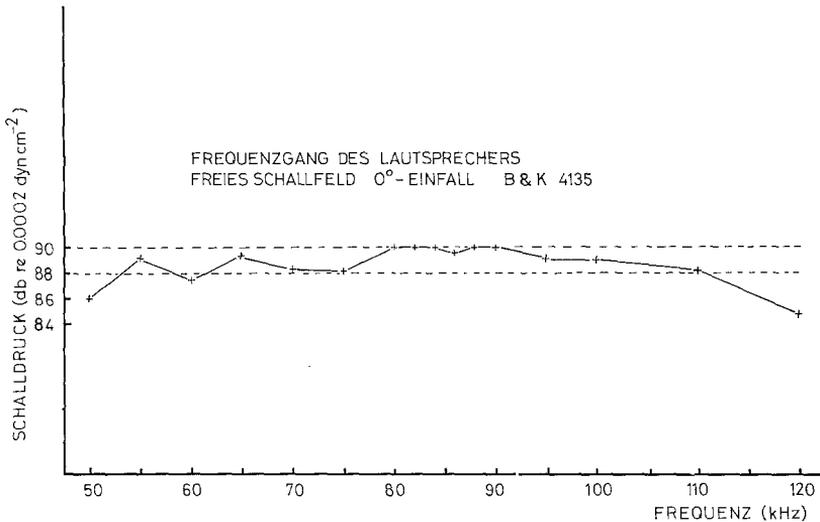


Abb. 2. Frequenzgang des Ultraschalllautsprechers (gemessen mit Mikrophon Brüel & Kjaer 4135)

modulationen im simulierten Laut sind nicht durch Amplitudenmodulationen verfälscht.

Die durch den Ultraschallreiz ausgelösten evoked potentials am Colliculus inferior werden einem Differenzverstärker (Tektronix 2A61) zugeführt. Die Bandbreite ist nach unten bei 6 Hz und nach oben bei 600 Hz beschnitten. Das verstärkte Signal gelangt in einen Signal-averager (Intertechnique Didac 800). Das Reizsignal wird auf den zweiten Kanal abgezweigt, um die zeitliche Korrelation zwischen Reiz und Antwort verfolgen zu können. Die Anzahl der aufsummierten Antworten betrug für jeden Satz von Parametern 50 Zyklen. Die Summe der 50 Signale erscheint auf der Kathodenstrahlröhre des Didac 800 und wird mit einer Recordine Kamera fotografiert (Abb. 1).

In der vorliegenden Arbeit werden drei Größen der evoked potentials ausgewertet.

a) *Schwellenmessungen.* Als Schwelle wird stets der Wert des betrachteten Reizparameters angegeben, bei dem gerade keine sichtbare Antwort mehr im aufsummierten Potential erkannt werden kann. Bei Messungen der Schwellen bezüglich des Schalldruckes können die Schwellen auf 2 db, im ungünstigsten Fall auf 5 db genau angegeben werden.

b) *Amplitudenmessungen.* Es werden die Amplituden der Gipfel im evoked potential ausgemessen, die spezifisch auf den frequenzmodulierten Teil des Reizes erfolgen. Als Nulllinie dient der Verlauf des evoked potentials, das durch einen außer in der Frequenzmodulation identischen Reiz ausgelöst wird.

c) Alle Latenzzeitmessungen geben die Zeit zwischen dem Beginn des Reizes bzw. der Frequenzmodulation und dem Maximalwert der hierauf erfolgten Antwort im evoked potential an. Die Genauigkeit ist besser als 1,2 msec.

Zur vollständigen Beschreibung der durchgeführten Experimente ist stets ein Satz von 9 Größen anzugeben. Dieser Satz von Parametern läßt sich in 3 Gruppen aufteilen.

1. Schalldruck SPL (db re 0,0002 dyn·cm⁻²).
 2. Zeitlicher Grobaufbau des Lautes:
 - a) Wiederholfrequenz w (Hz);
 - b) Gesamtdauer des Lautpulses t (msec);
 - c) An- und Abstiegszeiten der Amplituden an den Pulsflanken t_{aa} (msec).
- Der An- und Abstieg zwischen 0,1 und 0,9 der Maximalamplitude verläuft linear.
3. Zeitlicher Feinbau des Lautes:
 - a) Dauer des CF-Teils CD (msec);
 - b) Frequenz des CF-Teils f (kHz);
 - c) Sweepdauer: Dauer des FM-Teils SD (msec);
 - d) Sweephöhe: Umfang der Frequenzmodulation SH (Hz);
 - e) Sweeprichtung: Auf- und Abwärtsmodulation.

Die Parameter 2a—c wurden in allen Messungen, wenn nicht anders angegeben, konstant gehalten. Um eine Beeinflussung der evoked potentials des nachfolgenden Reizes durch den vorangegangenen Reiz zu vermeiden, muß der Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reizen ausreichend groß gewählt werden. Bei einer Folgefrequenz $w = 3$ Hz war mit Sicherheit keine Veränderung sowohl der schnellen als auch der langsamen Antwort im evoked potential aufgrund der Aufeinanderfolge der Reize vorhanden. Eine An- und Abstiegszeit von $t_{aa} = 1$ msec erzeugte am Lautsprecher keine störenden Einschwingvorgänge (clicks). Clicks machen sich erst für Zeiten $t_{aa} \leq 0.2$ msec störend bemerkbar. Der Schalldruck und die Parameter 3a—e sind die Größen, deren funktioneller Zusammenhang mit den evoked potentials in den durchgeführten Experimenten untersucht worden ist.

Ergebnisse

Schwellenmessungen

Als Reiz dient ein simulierter Laut mit einem frequenzmodulierten Endteil; dieser simulierte Laut hat eine Frequenz von 79—96 kHz mit 30 msec Dauer, an die sich eine Frequenzabnahme um 16 kHz in 3 msec anschließt. Amplitudenmodulationen, wie sie während des natürlichen Lautes vorkommen, sind ausgeschaltet. Die Abb. 3 zeigt typische evoked potentials auf Reizung mit dem simulierten Laut. In Abhängigkeit von der Frequenz des CF-Teils wurden die Schwellen bezüglich der Intensität für den simulierten Reiz gemessen. Die Abb. 4 zeigt den Schwellenverlauf für die Beantwortung des FM-Endteils im Vergleich zur Schwellenkurve für die on-Antwort bei der Reizung mit reinen Tönen. Die Kurven sind aus der Mittelung der Ergebnisse von Messungen an 3 Tieren gewonnen. Im Gegensatz zur Schwellenkurve für reine Töne bleibt die Schwelle für die Sweepantworten über einen weiten Frequenzbereich des CF-Teils des Reizes, besonders über den „akustischen Filterbereich“ (80—85 kHz) innerhalb 15 db konstant. Dieses Ergebnis ist zu erwarten, da der FM-Teil ein 16 kHz breites Frequenzband überstreicht. Läßt man den FM-Teil des Reizes weg, tritt zwar oft ebenfalls eine Antwort auf das Ende des Reizes auf (off-Antwort), diese verhält sich jedoch stark frequenzspezifisch und taucht nur im engen Frequenzbereich zwischen 80 und 83 kHz auf (Neuweiler et al., 1971).

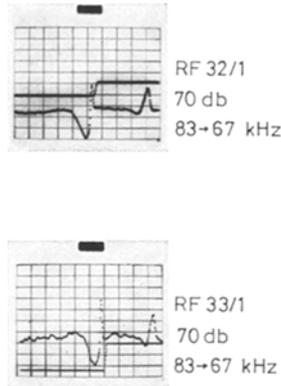


Abb. 3. Evoked potentials als Antworten auf den Reizbeginn (rechts) und einen 16 kHz-Endsweep (Mitte). Der zweite Strahl beschreibt den Frequenzverlauf des Reizes

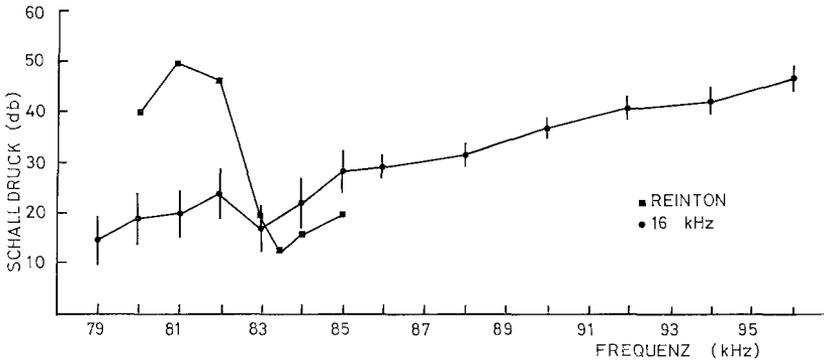


Abb. 4. Schwellenverlauf für die Antwort auf einen 16 kHz-Endsweep (Punkte). Die Schwellenwerte sind gegen die Ausgangsfrequenz der Frequenzmodulation aufgetragen. Die Vierecke stellen den Schwellenverlauf für die Reizung mit reinen Tönen dar

Diese off-Antworten werden nur für An- und Abstiegszeiten $t_{aa} \leq 1$ msec gefunden.

Im Frequenzbereich zwischen 80 und 85 kHz lassen sich die Antworten auf das Ende des konstantfrequenten Lautteils und den frequenzmodulierten Endteil also nicht trennen. In den folgenden Versuchen schließt sich an den 30 msec dauernden CF-Teil die Frequenzmodulation an, der wiederum ein CF-Teil bis zum Ende des insgesamt 60 msec langen Reizes folgt. Die Frequenzen der CF-Teile entsprechen jeweils der Aus-

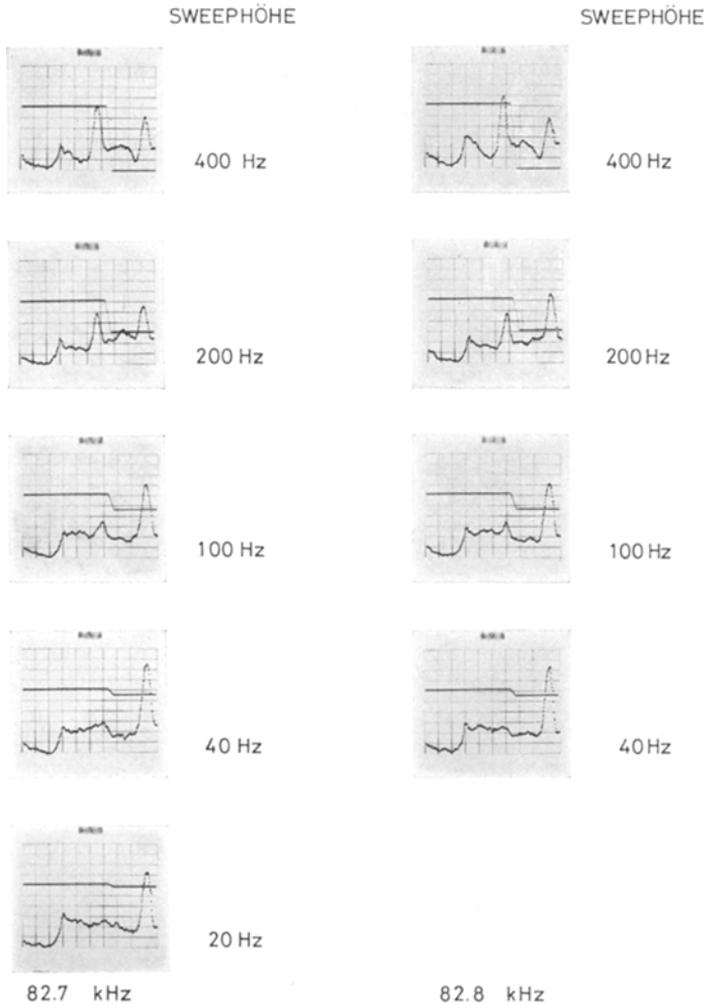


Abb. 5. Evoked potentials als Antworten auf Aufwärtssweeps verschiedener Sweephöhe

gangs- bzw. Endfrequenz der Frequenzmodulation. Die Frequenzmodulation wird also in die Mitte des Reizes verschoben und ergibt somit eine von der on- und off-Antwort unabhängige Antwort im evoked potential. Typische Formen von evoked potentials auf FM-Reizung sind in Abb. 5 zusammengestellt.

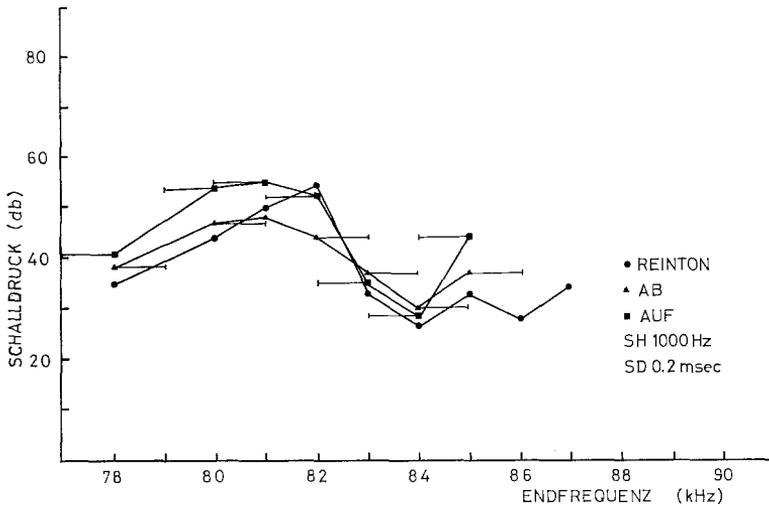


Abb. 6. Schwellenverlauf für die Antworten auf 1 kHz-Sweeps in Auf- und Abwärtsrichtung. Die waagrechten Balken entsprechen dem durchlaufenen Frequenzbereich

Bei 5 verschiedenen Tieren, in 10 voneinander unabhängigen Messungen wurden die Schwellen für die on-Antwort (reiner Sinuston) und die Schwellen für die Antwort auf den FM-Teil in Auf- und Abwärtsrichtung bestimmt. Dabei betrug die Sweephöhe $SH = 1000$ Hz und die Sweeppdauer $SD = 0,2$ msec. Das Verhältnis von SH zu SD ($SH/SD = 5000$ Hz/msec) war so gewählt, daß es ungefähr dem des im natürlichen Laut vorkommenden FM-Endteils entsprach ($SH/SD = 16000$ Hz/3 msec). Die Schwellen wurden im Frequenzbereich zwischen 78 und 87 kHz gemessen, der gerade den des „akustischen Filters“ überdeckt. Trägt man die Schwellen als Funktion der Endfrequenz der Frequenzmodulation auf, so ergeben sich die aus 10 Messungen gemittelten Kurven der Abb. 6.

Oberhalb von 85 kHz wurden nur in 4 von 10 Messungen Schwellen für Auf- und Abwärtssweep unter 90 db, dem höchsten zur Verfügung stehenden Schalldruck, gefunden. In der gemittelten Kurve wurden daher Werte für $f > 85$ kHz nicht mehr aufgenommen. Die Schwellen für Auf- und Abwärtssweep folgen dem Schwellenverlauf der on-Antwort im Frequenzbereich des „akustischen Filters“. Die minimalen Schwellen liegen in allen drei Kurven bei der gleichen Frequenz $f = 84$ kHz, und steigen zwischen 84 und 82 kHz um 19–27 db an (on-Antwort: 27 db; Abwärtssweep: 19 db; Aufwärtssweep: 24 db). Der Frequenzbereich wurde in 1 kHz-Schritten ausgemessen, so daß die minimalen Schwellen nicht

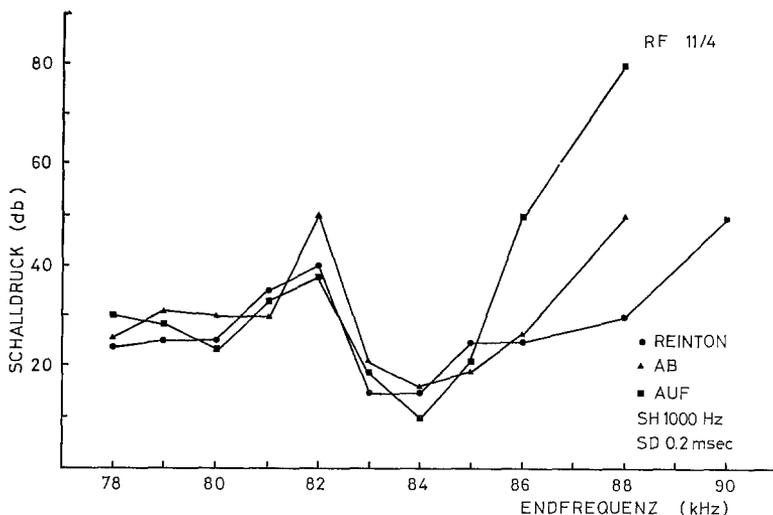


Abb. 7. Schwellenverlauf für die Antworten auf 1 kHz-Sweeps in Auf- und Abwärtsrichtung. Einzelmessung

bei 83,3 kHz, sondern bei 84 kHz gefunden werden mußten. Zwischen 82 und 80 kHz bleiben die Schwellen auf ungefähr dem angehobenen Wert bei 82 kHz und werden dann nach niedrigeren Frequenzen hin kleiner.

Abb. 7 zeigt eine Einzelmessung, bei der die Schwellendifferenz zwischen Minimum und Maximum der Schwelle 25—35 db beträgt. Bei dieser Ableitung wurden bis zu einer Frequenz von 88 kHz Schwellen kleiner als 90 db für die FM-Reizung gefunden.

Verringert man unter Beibehaltung der Sweepdauer $SD = 0,2$ msec den Umfang der Frequenzmodulation SH, so erhält man Schwellenkurven, die sich deutlich von denen für Sweeps $SH = 1000$ Hz unterscheiden. Während für $SH \leq 400$ Hz beim Abwärtssweep nur noch selten deutliche Antworten auf die Frequenzmodulation erhalten werden, sind die evoked potentials auf einen Aufwärtssweep bis herab zu $SH = 10$ Hz noch deutlich genug, um Schwellenkurven ausmessen zu können. Die Sweepantworten für kleine Sweeps sind sehr Narkose-empfindlich und die Messungen für die entsprechenden Schwellenkurven wurden alle bei nur geringer Narkosetiefe erhalten.

Die Abb. 8 und 9 zeigen die Ergebnisse zweier Messungen, die den Schwellenkurvenverlauf aller Messungen für kleine Sweephöhen charakterisieren. Als Frequenz ist stets die Endfrequenz der Frequenzmodulation aufgetragen, d.h. die Frequenz, die der Reiz am Ende der Modulation hat.

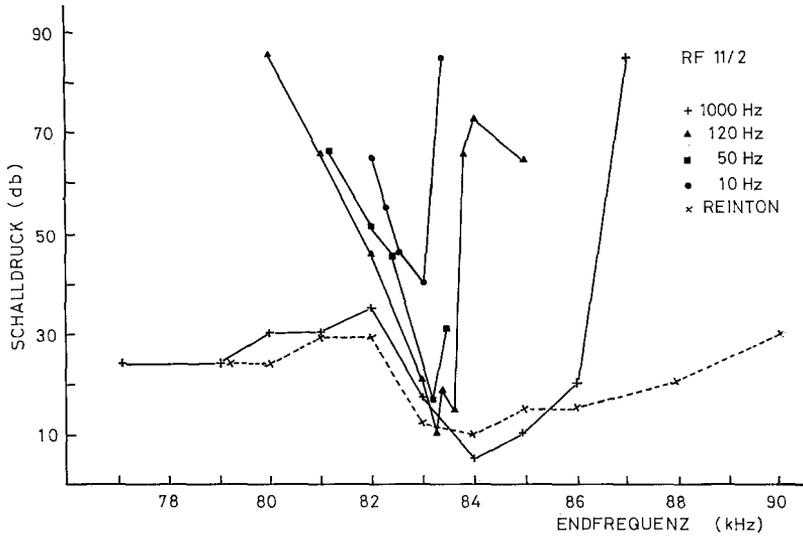


Abb. 8. Schwellenverlauf für die Antworten auf Sweeps kleiner Sweephöhe in Aufwärtsrichtung

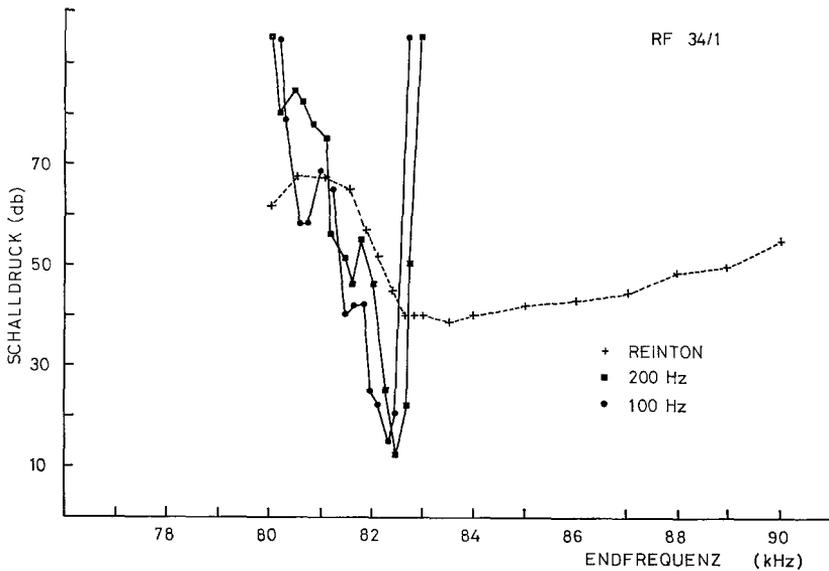


Abb. 9. Schwellenverlauf für die Antworten auf Sweeps kleiner Sweephöhen in Aufwärtsrichtung

Es sind 3 Ergebnisse, die für alle Messungen dieser Art zutreffen, festzuhalten:

a) Die Minima der Schwellenkurven fallen mit dem Ende der abfallenden Flanke des „akustischen Filters“ bei 82,5—83,3 kHz zusammen, liegen jedoch in der Frequenz nie oberhalb der Minimumsfrequenz des „akustischen Filters“.

b) Die Flanken für Schwellenkurven für Sweepantworten zu höheren Frequenzen hin steigen steiler an als die Flanken zu niedrigen Frequenzen hin. Der Anstieg der Schwellen zu höheren Frequenzen hin liegt zwischen 50 db/kHz und 110 db/kHz, während der Anstieg zu niedrigen Frequenzen hin 20—60 db/kHz beträgt.

c) Mit abnehmender Sweephöhe engt sich die Schwellenkurve in ihrer Frequenzbreite ein, d. h. das Frequenzband, in dem Antworten auf FM-Sweeps gefunden werden, wird schmaler.

Für Frequenzen unterhalb 80 kHz treten für Sweephöhen $SH \leq 200$ Hz und Schalldrucke $SPL \leq 90$ db keine Sweepantworten mehr auf.

Bisher wurden nur Schwellenverläufe bezüglich des Schalldruckes der Reize beschrieben. Welche Sweephöhen bei gegebenem Schalldruck und fester Sweeppdauer eine gerade noch feststellbare Sweepantwort auslösen, zeigt die Abb. 10. Ausgemessen wurden die Schwellen für Aufwärtssweeps im Frequenzbereich zwischen 80 und 85 kHz. Die Sweeppdauer betrug bei diesem Experiment $SD = 20$ msec; bei ihr wurden optimale Sweepantworten erzielt. Die Schwellenkurve (SPL) für die on-Antwort zeigt zum Vergleich die Lage des „akustischen Filters“ (Abb. 10 (oben)). Der kleinste Schwellenwert für die Sweephöhe wird bei 82,8 kHz gefunden und fällt damit in den Frequenzbereich der steil abfallenden Flanke der on-Antwort-Schwellenkurve. Das Schwellenminimum bezüglich der Sweephöhe liegt bei der gleichen Frequenz wie das Schwellenminimum bezüglich des Schalldruckes bei Reizung mit kleinen Sweep-

Tabelle 1

Frequenz f (kHz)	Sweephöhe SH (Hz)	Sweeppdauer SD (msec)	Schalldruck SPL (db)	Sweep-rate SH/SD (Hz/msec)	Sweep- richtung SR
83,0	10	0,2	70	50	auf
82,0	10	0,2	70	50	auf
82,2	10	1,0	70	10	auf
82,2	40	5,0	70	8	auf
82,3	40	6,0	70	6,6	auf
82,2	40	10,0	70	4	auf
82,3	100	15,0	70	6,7	auf
82,8	130	20,0	70	6,5	auf
82,5	320	50,0	60	6,4	auf

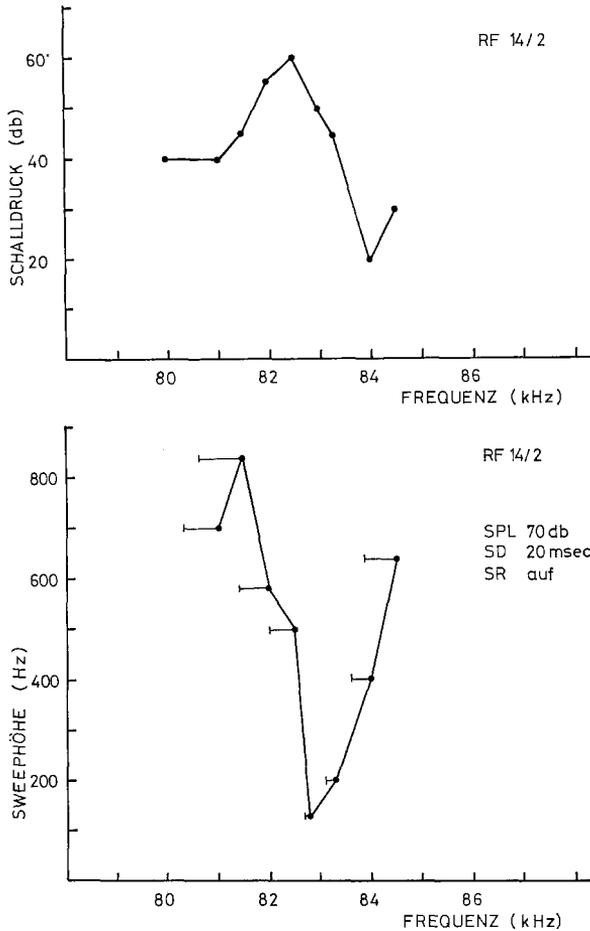


Abb. 10. Oben: Schwellenverlauf für einen reinen Ton; unten: Schwellenverlauf bezüglich der Sweephöhe in Aufwärtsrichtung. Die waagrechten Balken entsprechen dem durchlaufenen Sweepbereich

höhen. Die niedrigsten Sweephöhen, die gerade noch evoked potentials auslösen, zeigen eine starke Abhängigkeit von der Sweepdauer. Die Tabelle 1 zeigt eine Zusammenstellung niedrigster Sweephöhen und enthält außerdem den Quotienten aus Sweephöhe SH und Sweepdauer SD, die Sweeprate. Für Sweepdauern $SD \leq 1$ msec liegt das Sweephöhenminimum stets bei 10 Hz, was dem Sweepauflösungsvermögen der Apparatur nahekommt. Bei $SD \geq 5$ msec wächst die minimale Sweephöhe in gleichem Maße wie die Sweepdauer an, d.h. die minimale Sweeprate SH/SD stabilisiert sich bei ungefähr 6,5 Hz/msec.

Amplitudenmessungen

Aufwärtssweep

Experimente, bei denen Amplituden und Polarität der evoked potentials in Abhängigkeit von den Reizparametern untersucht werden, ergänzen und erweitern die Schwellenmessungen.

In den folgenden Meßreihen wurden 80 msec lange Reize verwendet, deren Frequenz in den ersten 40 msec konstant blieb, dann in der Zeit $SD = 5$ msec um SH moduliert und bis zum Ende des Lautes konstant gehalten wurde. An- und Abstiegszeiten, sowie die Wiederholffrequenz des Reizes entsprechen der Reizsituation bei den Schwellenmessungen.

In vier unabhängigen Meßreihen wurden die Antworten des Colliculus inferior für Schalldrucke $SPL = 80, 70, 60, 50$ db und die Sweephöhen $SH = 400, 200, 400, 40$ Hz zwischen 81,5 und 84 kHz registriert und die Amplituden der Antworten auf die Frequenzmodulation ausgewertet. Die Sweepantworten sind stark von der Richtung der Frequenzmodulation abhängig. Für Aufwärtsrichtung konnten für alle Sweephöhen auswertbare Potentiale erhalten werden, während bei Abwärtsrichtung nur für Sweephöhen $SH \geq 400$ Hz mit Sicherheit Sweepantworten auftraten. Die gemessenen Amplituden wurden innerhalb jeder Meßreihe auf den Maximalwert normiert und dann arithmetisch gemittelt. Die Amplituden sind in willkürlichen Einheiten angegeben.

Für den Schalldruck $SPL = 70$ db zeigt die Abb. 11 den Amplitudenverlauf für den Aufwärtssweep. Antworten auf die Frequenzmodulation treten zwischen 82,4 und 83,8 kHz auf, mit einem Maximum zwischen 82,8 und 83,2 kHz. In der Abbildung sind die Amplituden gegen die Endfrequenz der Modulation aufgetragen. Mit abnehmender Sweephöhe engt sich der Frequenzbereich, in dem Sweepantworten erhalten werden, ein und die absolute Amplitude nimmt ab. Das Kurvenmaximum rückt mit abnehmender Sweephöhe von ungefähr 83,2 kHz bei $SH = 400$ Hz nach ungefähr 82,8 kHz bei $SH = 40$ Hz. Trägt man die Kurvenmaxima gegen die Ausgangsfrequenz des Sweeps auf, so liegen sie bei 82,8 kHz (400 Hz), 82,8 kHz (200 Hz), 82,8—82,9 kHz (100 Hz) und 82,7—82,8 kHz (40 Hz), stimmen also in der Frequenzlage innerhalb 100 Hz gut überein.

Wird die Reizintensität erhöht, weitet sich der Frequenzbereich aus, in dem Sweepantworten erhalten werden. Niedrigere Schalldrucke führen zu engeren Amplituden-Frequenz-Kurven. Für $SH = 400$ Hz beispielsweise liegen die Frequenzbereiche der Amplitudenkurven bei:

$SPL = 80$ db, 82,0—84,0 kHz;

$SPL = 70$ db, 82,4—83,8 kHz;

$SPL = 60$ db, 82,6—83,6 kHz;

$SPL = 50$ db, 82,8—83,5 kHz.

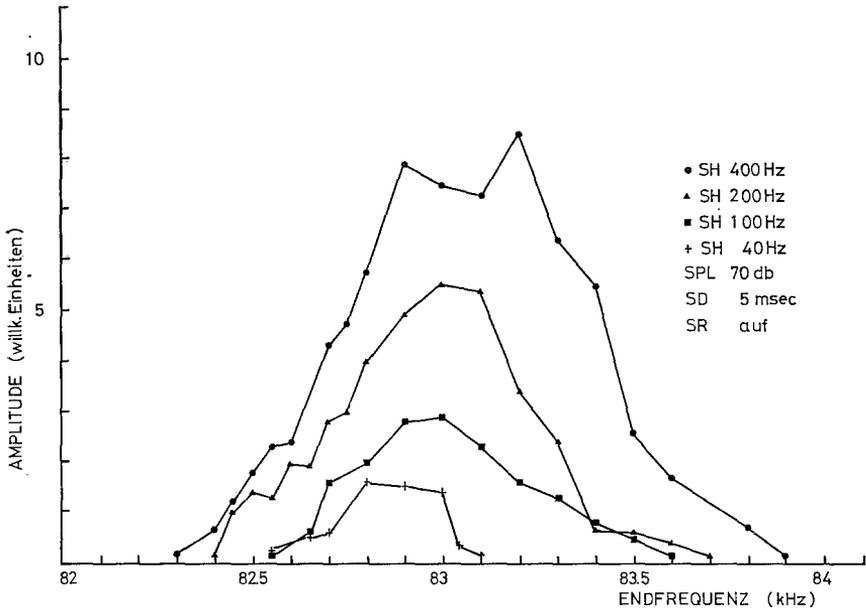


Abb. 11. Amplitudenverlauf der Antworten auf kleine Sweephöhen. Es wurden die Amplituden des Maximums der Antwort gegen die Endfrequenz der Frequenzmodulation aufgetragen

Diese Werte entsprechen Schnitten durch die Schwellenkurve für SH = 400 Hz bei vier verschiedenen Schalldrücken. Entsprechend verhalten sich die Kurven für niedrige Sweephöhen in Übereinstimmung mit ihrem Schwellenkurvenverlauf.

Abwärtssweep

Für Abwärtssweep konnten Antworten auf die Frequenzmodulation bis auf wenige Ausnahmen nur für Sweephöhen $SH \geq 400$ Hz gefunden werden. Alle in diesem Abschnitt beschriebenen Messungen wurden mit Sweephöhen von SH = 1000 Hz durchgeführt. Im Gegensatz zu den Messungen mit Aufwärtssweeps, sind die Antwortpotentiale auf Abwärtssweeps nicht auf einen engen Frequenzbereich bei und knapp unterhalb von 83,3 kHz beschränkt, sondern tauchen auch über 83,3 kHz auf. Die evoked potentials auf Abwärtssweeps setzen sich aus einer schnellen (pos.) Welle und einer langsamen (neg.) Welle zusammen. Die Latenzzeit der schnellen Welle beträgt 10—12,5 msec, die der langsamen Welle 20—26 msec. Die Zeiten sind auf den Beginn der Frequenzmodulation bezogen. In Abb. 12 ist der Amplitudenverlauf der schnellen und langsamen Welle getrennt, daneben die Summe der Amplituden dargestellt.

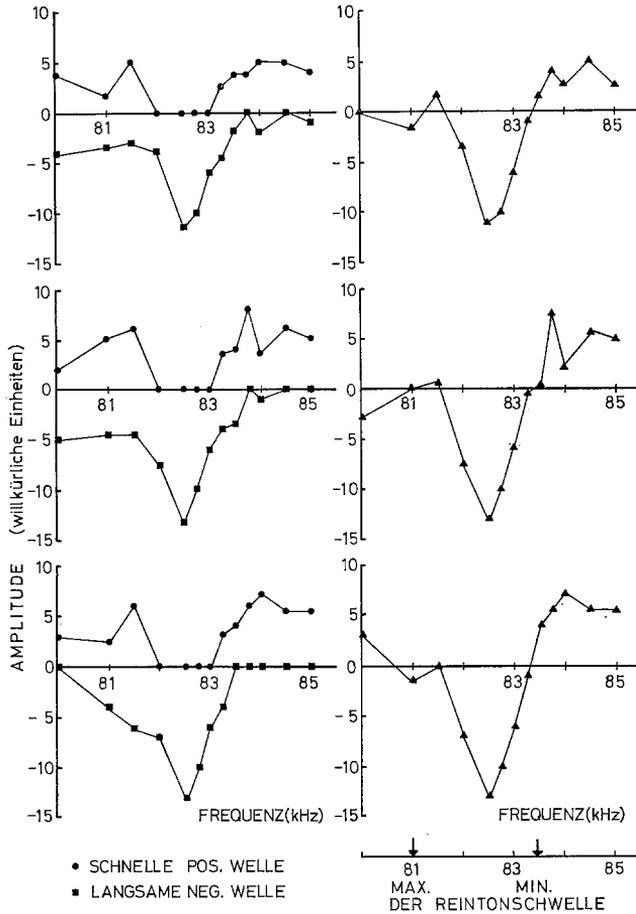


Abb. 12. Amplitudenverlauf der schnellen und langsamen Welle im Antwortpotential auf 1 kHz-Abwärtssweeps (links). Rechts s. Text. ▲ Summe der Amplitudenwerte der Kurven in der linken Spalte

Die Amplituden sind gegen die Ausgangsfrequenz des Sweeps aufgetragen. In allen Messungen zeigen sich zwischen 83,0 und 83,8 kHz ausgeprägte Form- und Polaritätswechsel im Antwortpotential auf den Sweep. Während bei Frequenzen unterhalb 83,0 kHz die langsame Welle allein auftritt, gewinnt oberhalb 83,8 kHz die schnelle Welle an Bedeutung und die langsame Welle fehlt völlig. Zwischen 83,0 und 83,8 kHz treten die schnelle und langsame Antwort mit verschiedenen Anteilen gleichzeitig auf. Die negative Welle erreicht ihre größte Amplitude, wenn die Frequenzmodulation von 82,5 kHz ausgeht. Die Fre-

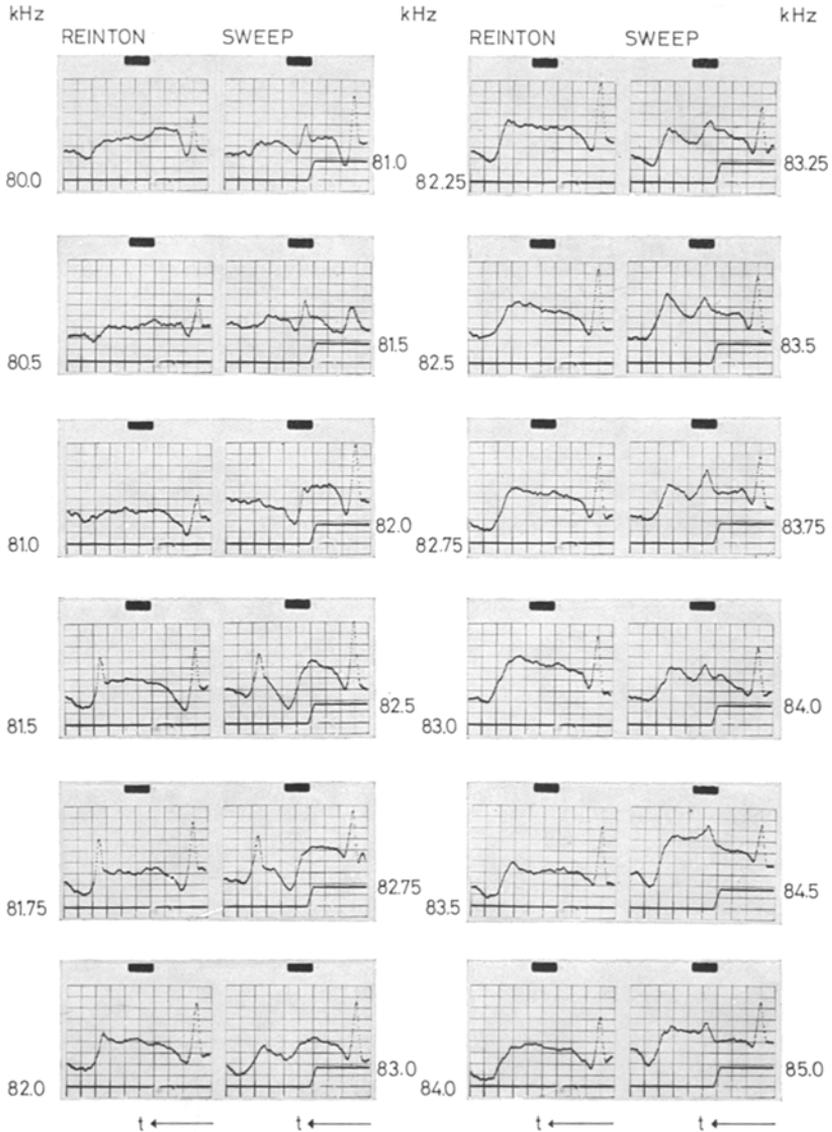


Abb. 13. Evoked potentials als Antworten auf 1 kHz-Abwärtssweeps. 1. und 3. Spalte: Antworten auf reine Töne; 2. und 4. Spalte: Antworten auf 1 kHz-Sweeps. Zu beachten ist der Polaritätswechsel der Sweepantwort zwischen 83,0 und 83,5 kHz

quenz, bei der ein Polaritätswechsel stattfindet, kann mit einer Genauigkeit bestimmt werden, die in der Größenordnung der verwendeten Sweephöhe liegt, also bei $SH = 1000$ Hz auf ein kHz genau.

Zur besseren Verdeutlichung ist in Abb. 13 eine Serie der erhaltenen evoked potentials angefügt, die den beschriebenen Polaritätswechsel sehr deutlich zeigt. Das beschriebene Verhalten der Sweepantwort auf einen Abwärtssweep wurde in 13 von 14 Untersuchungen gefunden. In 6 dieser 14 Untersuchungen traten neben der FM-Antwort auch off-Antworten auf das Ende des Reizes auf. Diese off-Antworten traten stets nur im Frequenzbereich auf, in dem die positive schnelle Welle fehlte und die negative langsame Welle im FM-Antwortpotential sehr stark ausgebildet war. Ein Zusammenhang zwischen negativer langsamer Welle und off-Antwort ist nicht ausgeschlossen.

Zeitverhalten

Die Latenzzeiten für die Antworten im Potential auf einen 16 kHz-Endsweep zeigen im Frequenzbereich des „akustischen Filters“ und darüber hinaus keinerlei Abhängigkeit von der Frequenz. Sie betragen für die schnelle Antwort, gemessen zwischen Beginn des Frequenzsweeps und dem Maximum, für einen Schalldruck von 10 db über der Schwelle 5,1—5,7 msec, die langsame positive Welle hat ihr Maximum 20,0 bis 24,0 msec nach Beginn der Frequenzmodulation. Im Gegensatz zu Messungen mit kleinen Sweephöhen ($SH \leq 1$ kHz) zeigen die Antworten auf den 16 kHz-Sweep nur geringe Änderungen in der Latenzzeit bezüglich Intensitätsänderungen des Reizes.

Die Vergrößerung der Latenzzeit von 40 db Schalldruck gegenüber 80 db beträgt für die schnelle Welle maximal 1 msec, für die langsame Welle maximal 2,5 msec. Für einen gleichen Intensitätsunterschied von 40 db findet man für einen 400 Hz Aufwärtssweep bei 83,2 kHz bei-

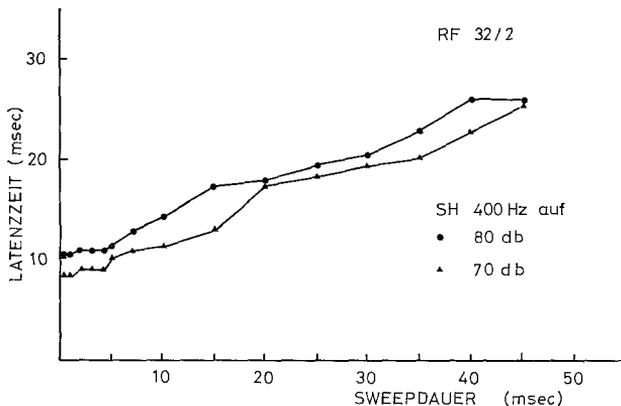


Abb. 14. Latenzzeit der Antwort auf einen 400 Hz-Aufwärtssweep als Funktion der Sweepdauer

spielsweise eine Latenzzeitänderung von 17 msec, für die on-Antwort von 7 msec.

Verlängert man in Experimenten mit kleinen Sweephöhen ($SH = 1 \text{ kHz}$, 400 Hz) die Sweepdauer bei gleichbleibendem Schalldruck, so verändert sich ebenfalls die Latenzzeit der Sweepantwort gegenüber dem Modulationsbeginn. Mit wachsender Sweepdauer wird die Antwort auf den Sweep zeitlich breiter und damit schwerer und ungenauer auswertbar. Die Messungen zu diesem Punkt geben daher nur einen groben Verlauf der Latenzzeit-Sweepdauer-Kurve an. Einen typischen Verlauf für die Latenzzeit der schnellen positiven Antwort mit wachsender Sweepdauer zeigt die Abb. 14. Da die langsame Antwort bereits bei kurzen Sweepdauern oft nur schwer nachweisbar war, konnte sie bei längeren Sweepdauern nicht mehr ausgewertet werden. Alle Latenzzeiten sind zwischen dem Beginn der Frequenzmodulation und dem Maximum der Sweepantwort mit einer Auswertgenauigkeit von 1,2 msec gemessen.

Diskussion

Die Messungen von Oberflächen-evoked-potentials erfassen die Superposition der Aktivität von Neuronengruppen, deren räumliche Organisation und elektrischen Multipoleigenschaften im vorliegenden Fall nicht bekannt sind. Sie lassen daher keine Aussagen über die Aktivität einzelner Neurone zu, noch sagen sie etwas über exzitatorische bzw. inhibitorische Verschaltungen aus. Die Amplituden der Wellen im evoked potential hängen von der Anzahl, dem Erregungsgrad, der Latenzzeit und der Synchronie der feuernenden Neurone ab. Große Latenzzeitunterschiede und verschiedene Polarität der Wellen im evoked potential lassen auf die Aktivität verschiedener Neuronengruppen schließen. Die Neuronengruppen können nur aufgrund ihrer Anteile im Antwortpotential charakterisiert werden.

Es ist bei allen hier beschriebenen Messungen wichtig, sich die Reizsituation genau vor Augen zu halten. Jedem Frequenzmodulationsreiz geht unmittelbar ein konstantfrequenter Reiz gleicher Intensität mit der Ausgangsfrequenz der Modulation voran. Zwei Gründe sind für die Wahl dieses Reizverlaufs anzuführen:

a) Um eine Reizung allein durch Frequenzmodulation zu erreichen, muß der frequenzmodulierte Anteil des Reizes sauber von jedem amplitudenmodulierenden Vorgang getrennt werden. Der Frequenzgang des Lautsprechers ist im benutzten Frequenzbereich genügend glatt, um diesen Anforderungen zu genügen (Abb. 2). Wollte man eine reine Frequenzmodulation erzeugen, erhielte man durch den Ein- und Ausschaltvorgang des Reizpulses eine unerwünschte Amplitudenmodulation während der Frequenzmodulation.

b) Den Frequenzmodulationen, die im Echo einer Hufeisennase in der natürlichen Situation vorkommen können, geht stets ein konstantfrequenter Lautteil voraus, gleichgültig, ob es sich um den FM-Teil des Lautes oder um eine Modulation durch den Reflektor handelt.

Nach Grinnell (1970) erfolgt bei *Chilonycteris rubiginosa*, einer Fledermaus, die ähnliche Ortungslaute wie *Rhinolophus* aussendet, auf den Orientierungslaut einer anderen *Chilonycteris* eine deutliche off-Antwort, die als Antwort auf das Ende des konstantfrequenten Teils, weniger jedoch auf den frequenzmodulierten Endteil des Lautes interpretiert wird. In Untersuchungen ebenfalls an *Chilonycteris* (Henson, 1967) wird die große Bedeutung der FM-evoked potentials hervorgehoben, die sowohl als Antworten auf den FM-Sweep des ausgesendeten Lautes als auch den des Echos auftreten, während der ausgesendete Laut nur selten eine on-Antwort erzeugt. Das FM-evoked potential könnte somit als zeitliche Markierung im ausgesendeten Laut dienen.

Die vorliegenden Untersuchungen bemühten sich in diesem Fragenkomplex weitere Aufschlüsse zu liefern. Wie bereits in einer vorangegangenen Veröffentlichung beschrieben (Schuller et al., 1971), kann das Ende des CF-Teils als auslösender Reiz für die Antwort auf das Ende des Gesamtlautes nicht allein verantwortlich gemacht werden, da für bestimmte Frequenzbereiche nur auf einen FM-Sweep, nicht jedoch auf das Ende eines reinen Tones eine Antwort im evoked potential auftritt. Es ist daher zu vermuten, daß off-Antworten und Sweepantworten verschiedene neuronale Prozesse zugrunde liegen.

Dehnt man die Sweepzeiten über 5 msec hinaus aus, so verlängert sich die Latenzzeit zwischen Beginn der Frequenzmodulation und dem Maximum der Sweepantwort ebenfalls, steigt jedoch nicht im gleichen Maße an wie die Sweepdauer (Abb. 14). Wäre die Sweepantwort durch das Ende des CF-Teils verursacht, müßte die Latenzzeit von der Sweepdauer unabhängig sein, wäre andererseits die Sweepdauer eine on-Antwort auf den anschließenden CF-Teil des Reizes, müßte die Sweepantwort nach Ende der Frequenzmodulation auftreten und in gleichem Maße wie die Sweepdauer anwachsen. Die Antwort auf die Frequenzmodulation wird also spezifisch durch den Sweep oder einen Teil des Sweeps ausgelöst.

Die Schwellenkurven für die Antworten auf einen 16 kHz-Sweep am Ende des Reizes zeigen einen Verlauf, der nur sehr wenig vom durchsweepten Frequenzbereich abhängt. Besonders im Bereich zwischen 79 und 83 kHz fehlt das ausgeprägte Ansteigen der Schwellen, wie es für die Reizung mit reinen Tönen gefunden wird. Dieser glatte Frequenzgang der Schwelle ist zu erwarten, da durch den 16 kHz-Umfang der Frequenzmodulation beim Durchgang durch den Bereich hoher Schwellen für reine Töne stets Frequenzen oberhalb bzw. unterhalb dieses Be-

reiches mit niedriger Schwelle durchlaufen werden. Die Latenzzeiten der Antworten auf einen 3 msec langen 16 kHz-Sweep zeigen nur geringe Änderungen, wenn die Intensität des Reizes variiert wird (schnelle Welle $\Delta t = 1$ msec, langsame Welle $\Delta t = 2,5$ msec), was eine von der Intensität weitgehend unabhängige zeitliche Markierung des Lautes durch den Frequenzsweep erlaubte. Diese mögliche Funktion des Frequenzsweeps am Ende des Lautes wurde ebenfalls bei Henson (1967) diskutiert. Eine Genauigkeit von 1 msec entspricht einem Schallaufweg von 34 cm und erfüllt damit jedoch nur ungenügend die Anforderungen an eine Entfernungsmessung bei der Ortung z. B. eines Beuteinsekts.

Durchläuft der Sweep das Gebiet hoher Schwelle für einen reinen Ton langsam, so daß eine bessere Zeitauflösung gegeben ist, kann man deutlich zwei Antwortpeaks im evoked potential nachweisen. Beim Abwärtssweep tritt ein Peak beim Eintritt des Sweeps in den unter-schwelligigen Bereich und ein Peak beim Verlassen des unter-schwelligigen Bereichs auf. Beide Peaks fallen bei schnellen Sweepzeiten zusammen.

Verringert man den Modulationsumfang so, daß er kleiner als die Breite des Frequenzgebietes hoher Schwellen für reine Töne ist (ungefähr 3 kHz), kann man einen frequenzspezifischen Verlauf auch für die Schwellenkurven bei FM-Reizung erwarten. Die Schwellenmessungen mit Sweephöhen $SH = 1000$ Hz bestätigen diese Erwartung. Die Schwellen für $SH = 1000$ Hz folgen genau den Verlauf der Schwellen für reine Töne und zwar unabhängig von Auf- und Abwärtssweep, wenn man die Schwellen gegen die Endfrequenz des Sweeps aufträgt (Abb. 6 und 7).

Die Übereinstimmung der Schwellenkurve für Aufwärtssweeps mit den Schwellen für reine Töne bei Auftragung gegen die Endfrequenz läßt sich leicht verstehen. Es erfolgt dann keine Sweepantwort mehr, wenn der Sweep nicht mehr in überschwellige Bereiche hineinreicht.

Diese Interpretation kann nicht für den Fall des Abwärtssweeps angewandt werden. Die Reizsituation für Abwärtsrichtung unterscheidet sich im Schwellenbereich von der für Aufwärtsrichtung. Bei Abwärtssweep ist der vorausgehende reine Ton überschwellig, während bei Aufwärtssweep in der Nähe der Schwelle der reine Ton unter-schwellig ist. Die Schwelle für den Abwärtssweep liegt immer bei der Intensität, bei der der auf den Sweep folgende reine Ton unter-schwellig wird. Es können also zwei Erklärungen in Frage kommen.

Entweder wird die Sweepantwort durch den folgenden Anteil des reinen Tones des Reizes beeinflußt (die Sweepdauer betrug in diesem Fall $SD = 0,2$ msec) oder der Sweep muß einen Mindestfrequenzumfang für die Auslösung einer Antwort im überschwelligigen Bereich besitzen. Für die letzte Annahme spricht, daß für Sweephöhen kleiner als 400 Hz nur ganz selten Sweepantworten in Abwärtsrichtung erhalten werden konnten. Frequenzmodulationen in Aufwärtsrichtung dagegen erzeugen

noch bis herab zu $SH = 10$ Hz deutliche Antworten, wie die Schwellenkurven für kleine Sweephöhen zeigen (Abb. 8 und 9). Die Schwellenkurven verlaufen vollständig im Frequenzbereich der abfallenden Flanke des „akustischen Filters“. Vom Minimum aus zu höheren Frequenzen steigen die Schwellen sehr stark an.

Wie auch in den Amplitudenmessungen gezeigt wird, erhält man für kleine Sweephöhen keine FM-Antworten mehr oberhalb einer Frequenz von ungefähr 83,4 kHz. Das Minimum der Schwelle für reine Töne liegt bei $83,3 \pm 0,3$ kHz. Die Antworten des Colliculus inferior auf Frequenzmodulationen zeigen also bezüglich der Sweeprichtung im Bereich kleiner Sweephöhen deutliche Unterschiede.

Trifft der konstantfrequente Teil des Ortungslautes von Hufeisennasen auf beschleunigte Reflektoren oder Reflektoren, die ihre Bewegungsrichtung ändern, so entstehen aufgrund des Dopplereffektes im Echo entsprechende Frequenzmodulationen. Aufwärtssweeps entstehen dann, wenn sich der Reflektor beschleunigt auf den Empfänger zu bewegt oder seine Richtung der Bewegung auf den Empfänger hin ändert. Abwärtssweeps entsprechen einer Beschleunigung oder einer Bewegungsrichtungänderung vom Empfänger weg. Beim Beutefang ist die Fledermaus besonders an Reflektoren, z. B. fliegenden Beutetieren, interessiert, die sich auf sie zubewegen, also an Aufwärtssweeps.

Die kleinsten Sweephöhen, die noch evoked potentials auslösten, lagen bei 10 Hz ($SD = 0,2$ msec). Die minimale Sweephöhe ist stark von der Dauer des Sweeps abhängig und steigt mit wachsender Sweepdauer an. Der minimale Wert für die Sweeprate SH/SD stabilisiert sich über einen weiten Bereich für die Sweepdauer auf $SH/SD = 4-8$ Hz/msec (Tabelle 1). Single unit-Antworten auf Sweepraten dieser Größenordnung wurden auch bei Ratten gemessen, der Bereich maximaler Reizbeantwortung lag jedoch um zwei Größenordnungen höher (Möller, 1971).

Wenn ein Reflektor der Geschwindigkeit 2 m/sec in 0,16 sec eine 90° -Wendung in seiner Flugbahn macht oder wenn ein sinusförmig sich hin- und herbewegender Reflektor mit einer Spitze-Spitze-Amplitude von 4 mm ungefähr 160mal pro sec schwingt, entstehen im Echo einer eingestrahlten konstantfrequenten Schallwelle Frequenzmodulationen mit Sweepraten der Größenordnung 10 Hz/msec. Bei Linearbeschleunigungen entspricht der Sweeprate $SH/SD = 10$ Hz/msec eine Beschleunigung von ungefähr 20 m/sec². Während Linearbeschleunigungen dieser Größe beim Beutefang nicht vorkommen, können Insekten als Reflektoren durch Flügelschlag oder Flugbewegungen Sweepraten dieser Größenordnung erzeugen. Die Flügelschlagfrequenzen von Insekten variieren im weiten Bereich zwischen 5 Hz bis zu 1000 Hz (Sotavalta, 1952). Die Flügelschlagfrequenz von 160 Hz kommt also bei Insekten vor, wobei noch zu beachten ist, daß mit größeren Amplituden der sinusförmigen

Bewegung höhere Sweepraten erzeugt werden, also nur geringere Frequenzen zur Erzeugung einer 10 Hz/msec-Sweeprate nötig sind. Die Große Hufeisennase ist also in der Lage, die durch den Flügelschlag von Insekten verursachten Frequenzmodulationen zu hören. Die höchste Empfindlichkeit für kleine Sweepraten wird immer in dem Frequenzbereich gefunden, in dem aufgrund der Dopplereffektkompensation der konstantfrequente und eventuell durch den Reflektor modulierte Teil des Echos liegt.

In den Amplitudenuntersuchungen bei Abwärtssweeps trat eine Besonderheit auf, die für Aufwärtssweeps nicht gefunden wurde. Die Sweepantwort im evoked potential zeigt deutlich zwei Anteile: eine schnelle positive Welle und eine spätere langsame negative Welle (Abb. 12).

Der Anteil dieser Komponenten in den evoked potential-Antworten auf einen 1 kHz-Abwärtssweep hängt stark von der Frequenz ab. Geht der Sweep von Frequenzen kleiner oder gleich 82 kHz aus nach entsprechenden Frequenzen ≤ 81 kHz, sind beide Komponenten vorhanden, wobei die positive Welle etwas stärker ausgebildet ist als die negative Welle. Bei Ausgangsfrequenzen zwischen 82 kHz und 83 kHz, also Sweeps nach 81–82 kHz, erhält man keine positive Welle mehr, jedoch eine sehr stark ausgeprägte negative Welle. Geht man im durchsweepten Bereich höher, so daß die Ausgangsfrequenz des Sweeps bei oder oberhalb von 83,7 kHz liegt, erhält man keine negative Welle mehr, sondern nur noch eine starke positive Welle. Hieraus läßt sich vermuten, daß je nach Frequenzbereich verschiedene Neuronenpopulationen an der Bildung des evoked potentials auf Frequenzmodulationen beteiligt sind.

Wir nennen die Neuronenpopulationen, die für die positive Welle bei den Sweepausgangsfrequenzen $\geq 83,3$ kHz verantwortlich sind NPP, die Neuronenpopulation, die die negative Sweepantwort ergeben NPN und die Neuronenpopulation, die auf Sweepausgangsfrequenzen unterhalb 81,5 kHz antworten, NPO.

In Tabelle 2 sind die Fälle zusammengestellt, die je nach der Frequenzlage des CF-Teils des Echos mit anschließendem 16 kHz-Sweep in Abwärtsrichtung auftreten. Wird eine Neuronenpopulation durch den Reiz aktiviert, so ist das durch ein + gekennzeichnet, antwortet sie nicht auf den Reiz, so steht ein —.

Liegt die Ausgangsfrequenz über 83,3 kHz, wird neben NPN und NPO auch die Neuronenpopulation NPP aktiviert, gibt also das Überschreiten der Frequenz 83,3 kHz nach oben hin an. In allen weiteren Fällen sind nur die Neurone von NPN und NPO beteiligt. Eine maximale negative Welle erhält man dann, wenn der Sweep von 82,5 kHz ausgeht, was entweder auf Rekrutierung oder der höheren Synchronie der

Tabelle 2

Frequenz des CF-Teils (kHz)	Neuronenpopulationen		
	NPP	NPN	NPO
$f \leq 81,5$	—	—	+
$81,5 \leq f \leq 83,3$	—	+	+
$83,3 \leq f$	+	+	+

Neurone beruhen kann. Beginnt der Frequenzsweep bei Frequenzen $f \leq 81,5$ kHz, antworten nur noch die Neurone von NPO, markieren also eine Grenze nach unten. Das beschriebene System ist somit geeignet zu diskriminieren, ob die zurückkommenden Echos mit ihrer Frequenz des CF-Teils über oder unter der Frequenz von ungefähr $83,3 \pm 0,3$ kHz liegen. Die Frequenz $83,3 \pm 0,3$ kHz fällt mit dem Minimum der Hörschwellenkurve bei 83,3 kHz und der Frequenz des Lautes einer ruhenden Fledermaus (Ruhefrequenz) zusammen.

Der beschriebene Mechanismus kann sehr wohl eine Funktion im Regelkreis zur Dopplereffektkompensation bei Hufeisennasen besitzen.

Literatur

- Grinnell, A. D.: Comparative auditory neurophysiology of neotropical bats employing different echolocation signals. *Z. vergl. Physiol.* **68**, 117—153 (1970).
- Henson, O. W., Jr.: The perception and analysis of biosonar signals by bats. In: *Animal sonar systems* (R. G. Busnel, ed., *Lab. Physiol. Acoust. Jouy-en-Josas*, tome II, p. 949—1003. Jouy-en-Josas: INRA 1967).
- Konstantinov, A. I., Sokolov, B. V.: New data of echolocation of horseshoe bats (*Rhinolophidae*). *J. Evol. physiol. and biochem. Leningrad* **5**, 90—97 (1969).
- Kuhl, W. G., Schodder, R., Schröder, F. K.: Condenser transmitters and microphones with solid dielectric for airborne ultrasonics. *Acustica* **4**, 519—532 (1954).
- Matsuzawa, K.: Condenser microphones with plastic diaphragms for airborne ultrasonics. *J. Physiol. Soc. Japan* **13**, 1533—1543 (1958).
- Möller, A. R.: Unit responses in the rat cochlear nucleus to tones of rapidly varying frequency and amplitude. *Acta physiol. scand.* **81**, 540—556 (1971).
- Neuweiler, G.: Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der Großen Hufeisennase *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774. *Z. vergl. Physiol.* **67**, 237—306 (1970).
- Neuweiler, G., Schuller, G., Schnitzler, H.-U.: On and off-responses in the inferior colliculus of the greater horseshoe bat to pure tones. *Z. vergl. Physiol.* **74**, 57—63 (1971).
- Schnitzler, H.-U.: Die Ultraschallortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (*Chiroptera-Rhinolophidae*) in verschiedenen Orientierungssituationen. *Z. vergl. Physiol.* **57**, 376—408 (1968).
- Schnitzler, H.-U.: Echoortung bei der Fledermaus *Chilonycteris rubiginosa*. *Z. vergl. Physiol.* **68**, 25—38 (1970).

- Schuller, G.: Neuweiler, G., Schnitzler, H.-U.: Collicular responses to the final frequency modulated part of echolocation sounds in *Rhinolophus ferrum-equinum*. *Z. vergl. Physiol.* **74**, 153—155 (1971).
- Sotavalta, O.: The essential factor regulating the wing-stroke frequency of insects in wing mutilation and loading experiments at subatmospheric pressure. *Ann. Zool. Soc. „Vanamo“* **15**, 1—67 (1952).

Dr. Gerd Schuller
Arbeitsgruppe Elektrophysiologie
Zoophysiologisches Institut
der Universität Tübingen
D-7400 Tübingen
Deutschland