

Die Reizschwelle der Sinnesorgane als physikalisches Problem

Von H. L. DE VRIES¹, Groningen

I. Einleitung

Im allgemeinen sind Physik und Biologie ziemlich scharf geschieden. Von alters her hat es aber doch engere Beziehungen gegeben, wo Lebewesen mit der unbelebten Natur in Wechselwirkung traten, nämlich auf dem Gebiet der Sinnesorgane. Besonders in der letzten Zeit ist ein erhöhtes Interesse der Physiker für dieses Grenzgebiet der Sinnesphysiologie zu bemerken, wohl unter dem Einfluß der Entwicklung, welche die Physik während der letzten Jahrzehnte durchgemacht hat. Die Kernphysik, welche heute die Physiker beschäftigt, ist ein Gebiet, welches für die normalen Lebensprozesse kaum bedeutsam sein kann. Die für das Leben wichtigen Vorgänge — wie die chemischen Prozesse, Lichtabsorption usw. — spielen sich in der Elektronenhülle der Atome ab. Diese wird von Kernvorgängen nicht beeinflußt. Mit der Wellenmechanik sind die Prozesse der Elektronenhülle wenigstens im Prinzip zu verstehen: man darf sagen, daß es entweder heute oder überhaupt nie möglich sein wird, auf dem Gebiet der Sinnesorgane weiterzukommen. Das mag — bewußt oder unbewußt — die Physiker auf dem Gebiet der Sinnesphysiologie angeregt haben.

Wenn der Physiker die Einrichtung der Sinnesorgane und das dazugehörige Nervensystem betrachtet, wird ein scharfer Unterschied gegenüber physikalischen Instrumenten deutlich. In Apparaten für das Fernhören, Fernsehen usw. gibt es bestimmte Schaltelemente, wie photoelektrische Zellen, Kondensatoren, Transformatoren und Kupferdrahtverbindungen. Auch in den Sinnesorganen sind «Schaltelemente» zu finden; so entsprechen zum Beispiel die Nerven den elektrischen Leitungen. Im übrigen sind aber die Unterschiede erheblich. Während sich beispielsweise in den gewöhnlichen elektrischen Leitern Spannungen von willkürlicher Wellenform und Größe mit sehr großer Geschwindigkeit (Lichtgeschwindigkeit) fortpflanzen, sind die entsprechenden Möglichkeiten in Nerven viel beschränkter. Ein charakteristisches Merkmal der Nervenleitung ist leicht anhand des bekannten Bildes einer Lunte zu erörtern. Erhitzt man diese an einem Ende, so wird sie sich beim Erreichen einer bestimmten Temperatur ent-

zünden und abbrennen. Die Intensität der fortlaufenden Feuererscheinung ist dabei von der Hitze der Zündflamme *unabhängig*; sie hängt nur von der Menge des jeweils vorhandenen Brennstoffs ab. Dieser wird vollständig verbraucht, wenn die Lunte überhaupt abbrennt. Ähnlich verhält es sich bei der Nervenleitung. Es lassen sich also nicht Zustände abgestufter Stärke übertragen, sondern immer nur gleich starke Einzelimpulse. Man spricht von einem «Alles-oder-nichts-Gesetz» der Nervenleitung. Abgestufte Erregungszustände können nur dadurch übermittelt werden, daß sie entweder in *Impulsserien* wechselnder Frequenz transportiert werden (maximal 400–600/Sek.; die Nervenfasern muß sich nach jedem Impuls neu aufladen) oder indem die Zahl der aktivierten Nervenfasern wechselt. Es ist recht bemerkenswert, daß mit diesem anscheinend mangelhaften Apparat die schönen Leistungen möglich sind, von denen in den nächsten Abschnitten die Rede sein wird.

Der quantenhafte Charakter der Nervenleitung wird am deutlichsten, wenn man sich die Aufgabe stellt, die Verbindung zwischen verschiedenen Stufen eines Übertragungssystems mittels derartiger Leitungen herzustellen. Es entfaltet sich dann eine Welt neuer Probleme, die der Untersuchung wert sind¹. Man würde gewiß zu Einsichten geführt werden, die auch für den Nervenphysiologen bedeutsam wären. Für die vorliegende Übersicht der Sinnesleistungen wird es häufig notwendig sein, die quantenhafte Natur der Nervenleitung heranzuziehen. Das gilt z. B. für die spontane Erregung von Sinneszellen durch die Wärmebewegung der Moleküle (s. unter VII). Wäre diese Reizung stark genug, so würde dies dazu führen, daß die Nerven — und auch die Zellen — fortwährend, wie bei einer besetzten Telephonverbindung, «im Gespräche» wären und sonst nicht zur Verfügung ständen. Ganz unabhängig von jeder anderen Überlegung darf also schon darum die *spontane Erregung* nur unbedeutend sein.

Die Sinneszellen haben die doppelte Aufgabe, spezifisch auf einen bestimmten Reiz (z. B. Licht) zu reagieren und den Reiz auf die Nervenfasern zu übertragen.

¹ N. RASKEVSKY, *Mathematical Biophysics* (University of Chicago Press, Chicago, Ill., 1938) und Arbeiten verschiedener Autoren in: *Bull. Mathematical Biophysics*.

¹ Physikalisches Institut der Universität Groningen, Niederlande.

II. Die absolute Reizschwelle eines Stäbchens des Auges

Bevor wir auf die für die Berechnung nötigen Zahlen eingehen, wird es erforderlich sein, ganz kurz die gewöhnlich benützten Versuchsanordnungen zu beschreiben: Man erzeugt meist *Lichtblitze* gemessener Dauer an bestimmter Stelle im dunkeln Sehfeld. Zur Orientierung wird an anderer Stelle des Gesichtsfeldes ein schwaches Fixierungslicht benützt, das eventuell nur vom nichtuntersuchten Auge gesehen wird. Der Versuchsleiter variiert die Intensität der Blitze.

Es ist wichtig, festzulegen, was bei diesen Messungen mit «Schwelle» gemeint ist. Wenn das Licht allmählich schwächer gemacht wird, gibt es nicht etwa plötzlich eine Intensität, bei der das Signal überhaupt nicht mehr gesehen wird. Vielmehr sieht man noch einen immer kleiner werdenden Prozentsatz der Lichtblitze (Abb. 1). Bei einer Lichtenergie von $3 \cdot 10^{-11}$ erg pro Lichtblitz, gemessen an der Eintrittspupille des Auges, wurden (nach VAN DER VELDEN¹) nur etwa 70% der dargebotenen Lichtsignale von der empfindlicheren Versuchsperson wahrgenommen. Dabei waren noch die folgenden günstigen Bedingungen erfüllt: 1. kurze Dauer der Beleuchtung ($< 0,05$ Sek.), 2. kleines beleuchtetes Gebiet der Netzhaut (Sehwinkel $< 12''$), 3. Versuchsperson gut dunkeladaptiert; Beobachtung der Lichtblitze *nicht* mit dem zentralen Teil der Netzhaut, weil dieser eine höhere Schwelle hat, 4. Wellenlänge ungefähr 500 m μ . Für dieses Licht hat das Dunkelauge die höchste Empfindlichkeit. In früheren Arbeiten sind nur selten alle diese angeführten Bedingungen erfüllt worden. Wir haben deshalb die angegebene Schwelle von $3 \cdot 11^{-11}$ erg nur der Arbeit VAN DER VELDEN'S (l.c.) entnommen.

Die Zahl von $3 \cdot 10^{-11}$ erg wird erst dann bedeutsam, wenn man sie im Zusammenhang mit der quantenhaften Natur des Lichtes betrachtet. $3 \cdot 10^{-11}$ erg entsprechen 8 Quanten für die Wellenlänge von 500 m μ . Aus den Daten läßt sich leicht folgern, daß ein Stäbchen durch ein einziges Quant gereizt wird. Nach VAN DER VELDEN (l.c.) können die 8 Quanten auf einen Sehwinkel von $12''$ oder auf ein Netzhautgebiet von 100 Stäbchen ohne erhebliche Erhöhung der Schwelle verteilt werden. Die mittlere Zahl der Quanten pro Stäbchen \bar{n} ist also 0,08. Nehmen wir einmal an, daß 1 Quant zur Reizung eines Stäbchens nicht genügt, sondern daß dazu deren 2 nötig seien. Eine einfache Rechnung lehrt, daß die Wahrscheinlichkeit, daß 2 (oder mehr) Quanten gerade auf ein Stäbchen treffen, wenn die kurzen Lichtblitze durchschnittlich 8 Quanten enthalten, nur 30% ist, während doch 70% wahrgenommen wurden. Die Diskrepanz wird noch erheblicher, wenn wir berücksichtigen, daß nur ein Teil f der Quanten wirklich absorbiert wird. Ein gewisser Teil des auffallenden Lichts geht bereits vor der Netzhaut verloren. Nach LUDVIGH

und MCCARTHY¹ erreicht bei einer Wellenlänge von 500 m μ nur 50% die Netzhaut. Weiterhin wird nur ein Teil von der photochemischen Substanz der Stäbchen — dem Sehpurpur — absorbiert. Eine Methode zur Messung der optischen Dichte des Sehpurpurs im lebenden Auge wurde vom Verfasser² beschrieben. Die Absorption beträgt weniger als 10%; der totale Nutzeffekt f würde also nur 0,05 sein. Natürlich kann f für die erwähnte empfindliche Versuchsperson etwas höher sein. Wenn f mit 0,5 angenommen wird, dann findet man für die Wahrscheinlichkeit, daß 2 oder mehr Quanten auf ein Stäbchen treffen, nur 8%; für $f = 0,05$ nur 0,08%. Also muß wohl 1 Quant genügen. Natürlich könnte man einwenden, daß vielleicht die Reaktion eines Stäbchens davon abhängt, ob ungefähr zur gleichen Zeit ein zweites oder sogar mehrere Stäbchen getroffen werden. Das ist aber sehr unwahrscheinlich, weil nichts im Bau der Netzhaut auf eine derartige Wechselwirkung zwischen den Stäbchen hindeutet. Die einzige Verbindung zwischen den Elementen der Netzhaut wird von Nervenfasern gebildet. Hier gilt aber das Alles-oder-nichts-Gesetz (s. unter I). Es gibt keine «halben» Erregungen der Nerven, und demzufolge hat es keinen Sinn, von halben Erregungen der Stäbchen zu reden. Offenbar findet in dem Stäbchen eine Verstärkerwirkung statt, die von 1 Lichtquant von $4 \cdot 10^{-12}$ erg ausgelöst wird. Die dazu nötige Energie wird vom Organismus geliefert. Sie führt zu einer Nervenregung; die dabei auftretenden Energien sind um einige Zehnerpotenzen größer als $4 \cdot 10^{-12}$ erg.

III. Die Reizschwelle des ganzen Auges

Während ein Quant zur Reizung eines Stäbchens genügt, stellte es sich heraus, daß eine Lichtempfindung erst entsteht, wenn *mehrere* Quanten (offenbar in verschiedenen Stäbchen) absorbiert werden. Es wurde dies zuerst von HECHT c.s. in Amerika³, und, unabhängig von diesen, von VAN DER VELDEN⁴ in Holland während des Krieges gefunden. Die Methode war folgende: Wenn ein Lichtblitz im Durchschnitt \bar{N} Quanten enthält, wird eine Zahl $f \bar{N}$ derselben nutzbringend absorbiert werden (über die Bedeutung von f siehe oben unter II). k sei die Zahl der Quanten, die wenigstens wirksam sein müssen, damit eine Lichtempfindung stattfindet. Es ist nicht schwer, die Wahrscheinlichkeit zu berechnen, daß ein Blitz, der durchschnittlich $f \bar{N}$ absorbierte Quanten enthält, k Quanten oder mehr liefert und demzufolge gesehen wird.

In Abb. 1 sind Kurven für $f = 1$ und $k = 1, 2, 3$ usw. gegeben. Die gemessenen Wahrscheinlichkeiten für gegebene N sind mit Kreuzen bezeichnet. Eine Änderung von f bedingt eine Parallelverschiebung der Kurve,

¹ E. LUDVIGH und E. F. MCCARTHY, Arch. Ophthalm. (Chicago) 20, 36 (1938).

² H. DE VRIES, Nature 158, 303 (1946).

³ S. HECHT, J. Gen. Physiol. 25, 819 (1942).

⁴ H. A. VAN DER VELDEN, l.c.

¹ H. A. VAN DER VELDEN, Physica 11, 179 (1944); Ophthalmologica 111, 21 (1946) (englische Übersetzung der vorigen Arbeit); J. Opt. Soc. Am. 37, 908 (1947).

weil der Maßstab logarithmisch ist. Man sieht, daß sich nur die Kurve für $k = 3$ oder 2 mit den experimentell erhaltenen Werten deckt. Die Größe der Verschiebung gibt uns f . f war 0,28 für die empfindliche Versuchsperson, 0,07 und 0,09 für zwei weitere Personen. Diese Zahlen entsprechen ungefähr der Erwartung (s. unter II). Die Messungen von HECHT und Mitarbeitern führten zu dem Ergebnis, daß ungefähr 5 Quanten zur Lichtempfindung nötig sind. Es muß aber bemerkt werden, daß die Methode scharf aussagt, daß $k > 1$ ist, hingegen weniger gut unterscheidet zwischen $k = 3$ oder 5.

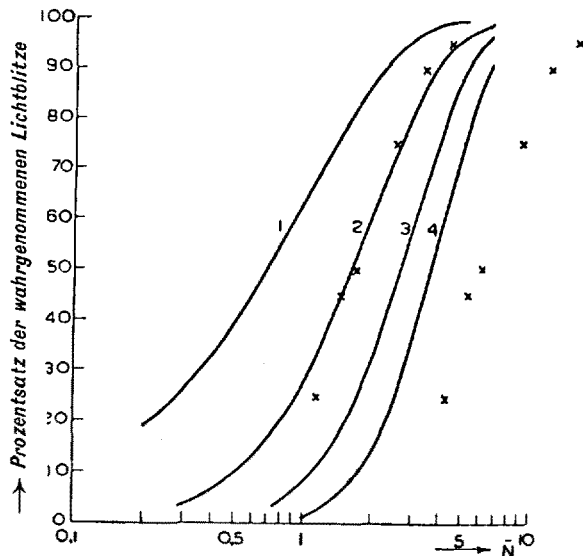


Abb. 1. Gezeichnete Kurven: Berechnete Wahrscheinlichkeit, daß k oder mehr Quanten in einem Lichtblitz vorkommen, wenn im Mittel N anwesend sind ($k = 1, 2, 3$ und 4) (logarithmischer Maßstab für N). Die Kreuze geben den Prozentsatz der wirklich wahrgenommenen Blitze für zwei verschiedene Versuchspersonen an. (Für die Kreuze war $0,28 N$ der horizontale Maßstab.) (Nach VAN DER VELDEN.)

Das Resultat dieser Messungen widerspricht anscheinend der Aussage, daß 1 Quant zur Reizung eines Stäbchens genügt. Möglicherweise ist die stillschweigende Voraussetzung, daß das Auge ein ideales physikalisches Instrument ist, nicht erfüllt. «Biologische Variationen» könnten die Kurven in Abb. 1 beeinträchtigt haben. Es ist aber auch denkbar, daß wirklich 2 oder mehr Quanten absorbiert werden müssen, und zwar nach dem unter II Gesagten in verschiedenen Stäbchen. Es erfolgen dann zwei – oder mehr – Nervenentladungen, die nicht sofort zum Zentralnervensystem geleitet werden, sondern mehrere Synapsen passieren müssen. Synapsen können die Eigenschaft haben, daß sie nicht auf eine *einzige* Nervenentladung, wohl dagegen auf *mehrere* ansprechen. Es ist also möglich, daß *ein* gereiztes Stäbchen keine Lichtempfindung gibt. Nach einer Annahme von VAN DER VELDEN müssen die zwei Nervenentladungen innerhalb von ungefähr 0,02 Sek. zu *derselben* Synapse kommen, um eine Weiterleitung der Nervenverlegung und schließlich die Lichtempfindung zu bewirken,

Im Anschluß hieran wurde geprüft, welchen Einfluß die Vergrößerung des Sehwinkels oder die Dauer des Lichtblitzes ausübt. Im ersten Fall wird es vorkommen, daß zwar 2 Quanten absorbiert werden, aber in zwei Stäbchen, die mit *verschiedenen* Synapsen verbunden sind. Im zweiten Fall kann die nachfolgende Nervenentladung die Synapse erst erreichen, wenn die Wirkung der ersten schon verklungen ist. Die Experimente ließen sich unter folgenden Voraussetzungen interpretieren: 1. alle Stäbchen sind gleich empfindlich, und 2. es müssen *zwei* Stäbchen gereizt werden. Hier konnte scharf zwischen zwei oder mehr entschieden werden.

IV. Die Unterschiedsschwelle des Auges

Nicht nur dicht an der absoluten Schwelle, sondern sehr wahrscheinlich auch bei höheren Helligkeiten spielen die quantenhafte Natur des Lichts und statistische Schwankungen eine Rolle. Sie begrenzen die Sehschärfe und die Unterschiedsempfindlichkeit (DE VRIES¹). Hier soll nur von der Unterschiedsschwelle die Rede sein. Gemessen wurde zum Beispiel in folgender Weise: Der Beobachter sieht auf ein großes Feld von der Helligkeit B . An bestimmter Stelle wird ein schwacher Fleck (Sehwinkel α) projiziert. Seine Helligkeit sei ΔB . ΔB wird so gewählt, daß die Versuchsperson den Fleck entweder gerade nicht oder nur in einem bestimmten Prozentsatz der Fälle sieht. Die Resultate sind in Abb. 2 wiedergegeben.

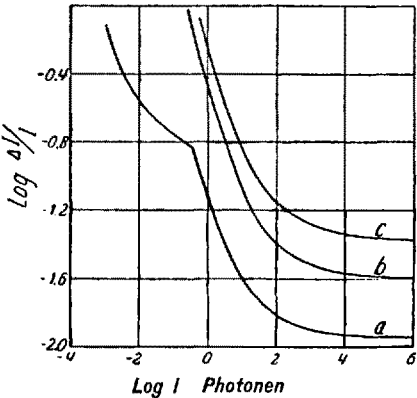


Abb. 2. Unterschiedsempfindlichkeit des Auges, in Abhängigkeit von der Leuchtdichte (in Photonen) und dem Sehwinkel. (Nach J. STEINHARDT.)
a Sehwinkel 24° ; *b* $56'$; *c* $23,5'$. Der Bruch in Kurve *a* rührt vom Übergang von Stäbchensehen zu Zapfensehen her. Bei den kleinen Sehwinkeln spielten nur Zapfen eine Rolle.

Berechnet man die Zahl der im Gebiet des Flecks durchschnittlich wirksam absorbierten Quanten \bar{n} , so gilt (nach einer bekannten Regel), daß für ein *nicht zu kleines* \bar{n} (also bei nicht zu schwachen Intensitäten) statistische Schwankungen von der Größe $\sqrt{\bar{n}}$ auftreten. Der Beobachter kann den projizierten helleren Fleck nur dann mit Sicherheit sehen, wenn er eine Zunahme von \bar{n} um *wenigstens* $\sqrt{\bar{n}}$ herbeiführt. Wie in

¹ HL. DE VRIES, *Physica* 10, 553 (1943). Siehe auch A. ROSE, *J. Opt. Soc. Am.* 35, 196 (1948).

einer früheren Untersuchung¹ gezeigt wurde, erreicht das menschliche Auge wirklich diese physikalisch festgelegte Grenze. Der Einfluß von B kommt ebenso wie der des Schwinkels α richtig heraus. n ist proportional $\alpha^2 B$. Die relativen Schwankungen $\frac{\Delta B}{B} = \frac{\sqrt{n}}{n}$ sind demnach proportional $\frac{1}{\alpha \sqrt{B}}$. In Abb. 2 ist $\frac{\Delta B}{B}$ in ein doppelt logarithmisches Koordinatensystem mit B als Variable für verschiedene Werte von α eingezeichnet. Die Abhängigkeit von \sqrt{B} muß eine gerade Linie mit der Neigung $1/2$ geben. Für nicht zu große Helligkeiten ist das wirklich der Fall. Wo Abweichungen vom geraden Verlauf eintreten, erreicht die Zahl der Entladungen eines jeden Netzhautelements mehrere 100 pro Sek. (DE VRIES, l.c.). Im Hinblick auf die Höchstzahl von 400–600 Nervenentladungen pro Sek. (s. unter I) ist es klar, daß hier die einfache Relation nicht mehr gelten kann. In diesem Gebiet wird das WEBER-FECHNERSche Gesetz ($\frac{\Delta B}{B} = \text{Konstante}$) gültig.

Abschließend ist zu bemerken, daß die gefundene Unterschiedsschwelle nicht «biologischen Variationen» oder «biologischen Beschränkungen» zugeschrieben wird. Vielmehr wird sie rein physikalisch interpretiert. Natürlich läßt sich nicht unbedingt ausschließen, daß irgendwie auch biologische Eigenschaften eine Rolle spielen. Es ist aber wohl sehr unwahrscheinlich, daß dann die Unterschiedsschwelle mit zunehmender Helligkeit, mit dem Schinkel usw., einen übereinstimmenden Verlauf zeigen würde (DE VRIES¹).

V. Das Ohr

Beim Ohr liegen die anatomischen Verhältnisse weniger klar als beim Auge. Der ganze Apparat ist mechanisch kompliziert und größtenteils in hartem Knochen eingeschlossen. Es mögen darum die heutigen Ansichten über den Bau und die Funktion der Schnecke kurz

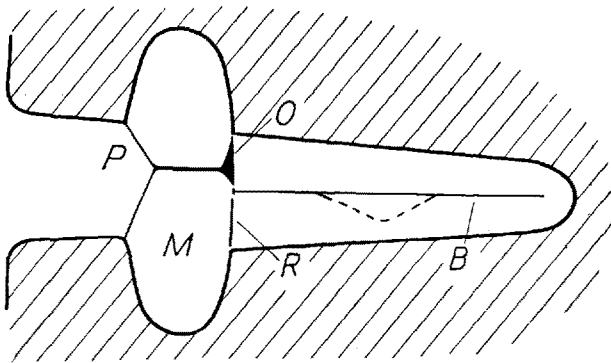


Abb. 3. Die Teile des Ohres, schematisch. P Trommelfell; O ovales Fenster; R rundes Fenster; M Paukenhöhle.

Längsschnitt durch die abgewinkelte Schnecke, die mit Flüssigkeit gefüllt ist. B die Basilarmembran. Unterbrochene Linie: Bewegungsform für einen reinen Ton von ungefähr 2000/Sek.

geschildert werden (ausführliche Darstellung siehe BE-STEVENS und DAVIS¹). Der Schall wird vom Trommelfell aufgenommen und mittels der drei Gehörknöchelchen auf das ovale Fenster übertragen.

In Abb. 3 ist die Schnecke «abgewinkelt» gezeichnet. Im dann gerade gestreckten Kanal gibt es eine Zwischenwand, die — teilweise — elastisch ist (Basilarmembran). Wenn ein reiner Ton zugeführt wird, beginnt die Membran in einer mit unterbrochenen Linien angedeuteten Art zu schwingen. Es bewegt sich also ein ziemlich großer Teil der Membran und nicht etwa nur eine scharf bestimmte Faser — eine Auffassung,

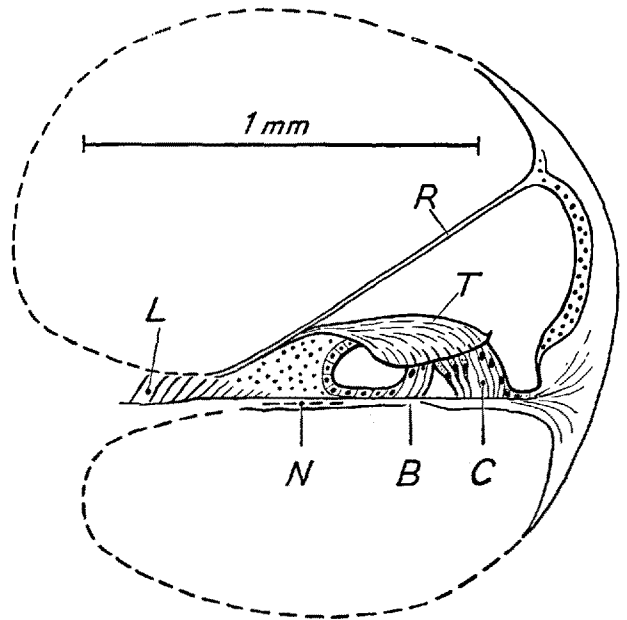


Abb. 4. Querschnitt durch eine Windung der Schnecke (mittlerer Teil der Schnecke vom Rind). R Reißnersche Membran; N Nerven; B Basilarmembran; C Cortisches Organ (Haarzellen, schematisch); T Tektorialmembran; L Knöcherner Teil der Zwischenwand.

Es muß betont werden, daß Form und Lage der Tektorialmembran nicht schematisiert sind. Die ganze Abbildung wurde vom Verfasser nach eigenen Gefrierschnitten genau gezeichnet. Nur der unterbrochen gezeichnete Teil der Umrisse ist später hinzugefügt (die knöchernen Schnecke wurde nach dem Gefrieren in flüssiger Luft zerbrochen und konnte auf diese Weise leicht entfernt werden). Die Streifung der Tektorialmembran wurde im Polarisationsmikroskop beobachtet.

die man bisweilen zu Unrecht HELMHOLTZ zuschreibt. Diese Bewegungsform ergibt sich aus Experimenten von BÉKÉSY² an toten Präparaten. Sie entspricht auch subjektiven Messungen, z.B. der Frequenzunterscheidung. Die Stelle des Maximums der Bewegung hängt von der Frequenz ab. Wenn diese ansteigt, verschiebt sich das Maximum nach den Fenstern hin. In Abb. 4 ist ein Querschnitt durch eine Windung der Schnecke gezeichnet.

¹ S. S. STEVENS und H. DAVIS, *Hearing* (John Wiley and Sons, New York, 1938).

² G. von BÉKÉSY, *Akust.* 8, 67 (1943); 6, 1 (1941).

¹ HL. DE VRIES, *Physica* 10, 553 (1943).

VI. Physikalische Grenze für die Leistungen eines «idealen» Ohrs

Denken wir uns zuerst hinter dem Trommelfell irgendein «ideales»¹ Mikrophon, das mit einem Verstärker usw. verbunden ist. Wie steht es nun um die Schärfe der Frequenzanalyse, der Unterschiedsschwelle für verschiedene Schallstärken sowie der absoluten Schwelle dieses Instruments?

1. Frequenzanalyse. In den Experimenten werden für gewöhnlich abwechselnd zwei gleich laute Töne der Frequenzen f_1 und f_2 dargeboten. Ist die Dauer dieser Töne $= \tau$, so besagt eine bekannte Regel, daß diese *endlichen* Wellenzüge nicht nur *eine* scharf definierte Frequenz, z. B. f_1 enthalten, sondern daß diese Züge aus einem ganzen Spektrum von Frequenzen um f_1 aufgebaut sind. Die Halbwertsbreite dieses Spektrums sei Δf . Dann ist $\Delta f / \tau \approx 1$. Selbst ein ideales Instrument kann also nur dann einen Unterschied zwischen f_1 und f_2 feststellen, wenn $f_1 - f_2 \approx \frac{1}{\tau}$ ist.

Das Ohr erreicht nahezu diese Grenze für verschiedene Werte von τ , die kleiner sind als 0,3 Sek. Für größere Werte von τ nimmt die Frequenzunterscheidung des Ohrs nicht mehr zu².

2. Absolute Schwelle und Unterschiedsschwelle. Hier liegen die Verhältnisse nicht so einfach wie beim Auge, wo die quantenhafte Natur des Lichts evidente Grenzen setzt. Hier wirkt u. a. die Brownsche Bewegung der Luftmoleküle am Trommelfell begrenzend. SIVIAN und WHITE³ gaben für diese Brownsche Bewegung die Gleichung

$$p_B^2 = \frac{8 \pi \rho k T}{c} f^2 \Delta f.$$

p_B^2 bedeutet das mittlere Quadrat der von der Brownschen Bewegung herrührenden Druckschwankungen, ρ die Dichte der Luft, c die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalls, $kT = 2/3 \cdot$ die mittlere kinetische Energie der Wärmebewegung der Moleküle ($= 4 \cdot 10^{-14}$ erg bei 37°C), f die untersuchte Frequenz und Δf die Breite des betrachteten Frequenzgebiets. Diese Formel gilt nur, wenn die Wellenlänge größer ist als der Durchmesser des Trommelfells, d. h. also für nicht zu hohe Frequenzen. Es ist nun zu fragen, ob diese Schalldrücke hörbar oder vielleicht beinahe hörbar sind. Dazu ist es nötig, zu überlegen, welche Werte für f und Δf eingesetzt werden müssen. Für f nehmen wir 1500/Sek., weil dies einer hohen Empfindlichkeit des Ohrs entspricht. Für Δf ist die Wahl weniger einfach. SIVIAN und WHITE nahmen ein sehr breites Frequenzgebiet an. Es ist aber wahrscheinlicher, daß für Δf ein Frequenzgebiet ge-

wählt werden muß, in welchem sich die entsprechenden Erregungen der Basilarmembran (Abb. 3) wenigstens teilweise überdecken. Die einschlägigen Daten sind genügend bekannt (DE VRIES¹). Wir finden $\Delta f \approx 300$ für $f = 1500/\text{Sek.}$ Berechnen wir nun statt p_B^2 gleich die auftreffende Brownsche Schallenergie, so finden wir $2 \cdot 10^{-13}$ erg/Sek. (Die Oberfläche des Trommelfells wird wie gewöhnlich mit $0,3 \text{ cm}^2$ angenommen.) Da die absolute Schwelle des Ohrs ungefähr $200 \cdot 10^{-13}$ beträgt (wegen der Wahl der Daten siehe bei DE VRIES¹), können wir also diese Brownsche Bewegung nicht hören.

Wir berechneten aber, daß die Brownsche Bewegung der Luft viel stärker wird, wenn das Ohr mit einem guten Schalltrichter (Exponentialhorn) versehen wird¹.

In diesem Fall fanden wir die Energie der Brownschen Schallwellen $= kT \Delta f \cdot \text{erg/Sek.}$ Diese Formel gibt für denselben Wert von $\Delta f = 300$ eine Schallintensität von $120 \cdot 10^{-13}$ erg/Sek. Das ist also nur wenig unterhalb der wirklich wahrgenommenen Schwelle ($200 \cdot 10^{-13}$ erg/Sek.). Bevor wir Experimente anführen, wäre noch zu bemerken, daß es nicht nötig ist, mit einem Schalltrichter zu arbeiten. Bis jetzt war hinter dem Trommelfell ein ideales Registrierinstrument vorausgesetzt worden. In Wirklichkeit muß aber auch im inneren Ohr die Brownsche Bewegung auftreten, genau wie in jedem schwingungsfähigen System. Wir konnten zeigen, daß die Brownsche Bewegung hier mit der Energie der Brownschen Schallwellen für ein mit Schalltrichter versehenes Ohr gleichwertig ist. Wenn die Brownsche Bewegung überhaupt hörbar ist, so ist es deshalb nicht notwendig, einen Schalltrichter anzuwenden. In einigen Versuchen mit einem derartigen Trichter in der schalldichten Kammer wurden tatsächlich keine Geräusche oder etwas Derartiges wahrgenommen. Nur wenn sehr schwache Geräusche vorhanden waren, hörte man sie bedeutend verstärkt.

Unterschiedsschwelle. Bei höheren Intensitäten bleibt die Energie der Brownschen Schallwellen dieselbe. Die relativen Schwankungen werden also proportional mit der Intensität I kleiner und spielen wahrscheinlich gegenüber anderen Ungenauigkeiten bald keine Rolle mehr. Dies müßte indessen noch eingehender untersucht werden. Wichtig ist aber, daß die Brownschen Schwankungen eine konstante Änderung des Energiestroms herbeiführen, während beim Licht der absolute Wert der statistischen Schwankungen proportional mit \sqrt{I} zunimmt.

VII. Die Brownsche Bewegung einzelner Sinneszellen

In einer kürzlich erschienenen kurzen Mitteilung² wurde vom Verfasser gezeigt, daß sich ganz allgemein und ziemlich genau eine untere Grenze für die Empfindlichkeit der einzelnen Sinneszellen angeben läßt: die Schwellenenergie darf beispielsweise nicht $1 kT$ sein, weil

¹ Gemeint ist eine Apparatur, deren Leistungen nicht durch zufällige oder fundamentale Konstruktionsschwierigkeiten beschränkt sind.

² G. W. STEWARD, J. acoust. Soc. Am. 2, 325 (1931). – W. E. KOCK, ebenda 7, 56 (1935); 8, 23 (1936); 9, 129 (1937). – D. GABOR, Nature 159, 591 (1947).

³ L. J. SIVIAN und S. D. WHITE, J. Acoust. Soc. Am. 4, 288 (1933).

¹ HL. DE VRIES, Physica 14, 48 (1948).

² HL. DE VRIES, Nature 161, 63 (1948).

sonst die Sinneszellen ohne Ruhepause durch Wärmebewegung gereizt würden. Diese Feststellung ist an sich nicht neu, doch wurde klargestellt, daß sich die Grenze noch etwas schärfer ermitteln läßt. Dies soll zuerst für die Stäbchen der Netzhaut dargelegt werden. Ein Stäbchen kann von einem einzelnen Lichtquant gereizt werden. Das primäre Resultat der Absorption ist die Anregung eines Moleküls Sehpurpur. Es ist aber auch möglich, denselben Zustand des Moleküls durch Wärmebewegung zu erreichen; auch dadurch wird der gleiche unbekannte Verstärkerprozeß im Stäbchen ausgelöst. *Die Wahrscheinlichkeit für eine spontane Erregung wird in erster Näherung durch E , die benötigte Energie, bestimmt.* Die Wahrscheinlichkeit für thermische Erregung ist $q = \frac{N}{\tau} \exp. -E/kT$ pro Sekunde, $\exp. -E/kT$ ist die Wahrscheinlichkeit, daß das Molekül (oder besser der in Betracht kommende Teil, wenn es sich um ein großes Eiweißmolekül handelt) eine Energie E hat. τ ist die mittlere Lebensdauer eines bestimmten Energiezustandes; jede Sekunde haben wir also $\frac{1}{\tau}$ «neue Zustände». τ ist ungefähr $10^{-13} - 10^{-14}$ Sek. E ist die Zahl der Moleküle des Sehpurpurs im Stäbchen. Die erwähnte Formel gilt bekanntlich für die Geschwindigkeit von monomolekularen Reaktionen (s. z. B. FOWLER und GUGGENHEIM¹). Für unsere Zwecke schreiben wir die Formel wie folgt:

$$E = 2,30 kT \log \left(\frac{1}{q} \frac{N}{\tau} \right) \quad (1)$$

Für die Stäbchen ist N ungefähr $4 \cdot 10^9$ (s. BRODA, c.s.²). Eine akzeptable Grenze für q ist 0,003/Sek. Es läßt sich ziemlich leicht berechnen, daß es für diesen Wert von q ungefähr 200 Lichtempfindungen pro Sekunde, verteilt über die ganze Retina, geben wird. Für $q = 0,0003$ wird es zwei Empfindungen geben (die notwendigen Daten sind folgende: 10^7 Stäbchen pro Retina. Eine Lichtempfindung gibt es unter den unter III erwähnten Umständen). So finden wir für E die untere Grenze von $60 kT$. Weil die nicht sicher bekannten Konstanten N , q und τ im Logarithmus erscheinen, hat eine ziemlich große Ungenauigkeit noch recht wenig Einfluß auf E . Die Grenze von $60 kT$ für die Stäbchen bringt indessen nicht viel Neues für das menschliche Auge. Aus den Absorptionsspektren der chemischen Substanzen läßt sich folgern, daß E wahrscheinlich mehr als $67 kT$ beträgt. ($67 kT$ entspricht der Energie eines Quants der Wellenlänge $600 m\mu$.)

Wir können indessen vorhersagen, daß es auch keine Augen geben kann, die im infraroten Gebiet merklich empfindlich sind. Etwas Derartiges ist bisweilen für Briefftauben vermutet worden. Wenn nämlich infrarote Quanten, die also eine kleine Energie haben, eine Reaktion hervorrufen könnten, müßte E kleiner sein als

$60 kT$. Für $700 m\mu$ (= dunkelrot) ist die Energie $h\nu$ nur noch $57 kT$.

Unsere Augen können zwar dieses Licht sehen (die Grenze liegt sogar bei $1050 m\mu$, wie u. a. aus Messungen von GRIFFIN¹ hervorgeht), aber die Empfindlichkeit in diesem Spektralbereich ist klein. In einer demnächst erscheinenden Mitteilung² wird erörtert werden, daß die Erregung durch das rote Licht wahrscheinlich von der im Molekül schon vorhandenen Energie abhängt. Vom Verfasser wurden einige Versuche bei erhöhter Körpertemperatur angestellt (39° statt $37^\circ C$). Dabei ist die mittlere Energie der Moleküle höher. Die Wahrscheinlichkeit wird damit größer, daß die Wärmebewegung die fehlende Energie $E - h\nu$ liefert. Es stellte sich heraus, daß die Empfindlichkeit im roten Teil des Spektrums gegenüber Gelb tatsächlich merkbar gesteigert war, solange die Temperaturerhöhung anhält. Auch die Form der Empfindlichkeitskurve im roten Teil des Spektrums läßt sich auf diese Weise erklären.

Schließlich sei noch erwähnt, daß bei infrarotempfindlichen Augen die berechnete Grenze E keinen kleineren Wert haben kann. Man könnte sich zwar denken, daß N kleiner wäre. In diesem Fall wird aber nur ein kleinerer Teil des Lichts absorbiert. Es ist nicht möglich, gleichzeitig den Absorptionsquerschnitt eines einzelnen Moleküls größer als ein bestimmtes Maximum zu machen. Der Sehpurpur und die verwandten Carotinoide nähern sich diesem Maximum im sichtbaren Spektrum recht weitgehend ($8 \cdot 10^{-17}$ pro cm^2 pro Farbengruppe). (Für eine genauere Formulierung und entsprechende Daten s. BOWEN³.)

Dieselbe Formel (1) läßt sich auch sonst anwenden, wenn die Größen N , τ , q usw. passend gewählt sind. Das wurde in der schon zitierten Arbeit⁴ für die Nerven-erregung gezeigt. Hier wurde eine Grenze von wenigstens $25 kT$ gefunden. Obwohl für jeden speziellen Fall die Grenze berechnet werden muß, ist es doch wahrscheinlich, daß $25 kT$ selten unterschritten wird — nicht zuletzt deshalb, weil E wenig empfindlich für die Werte von N usw. ist. Eine genaue Berechnung ist aber immer nur an einem bestimmten Modell möglich.

VIII. Die Brownsche Bewegung der Sinneszellen im inneren Ohr und der Übertragungsmechanismus der Schallenergie auf diese Zellen

Wenn wir die gegebene Hörschwelle von $2 \cdot 10^{-11}$ erg/Sek. oder $500 kT$ /Sek. auf die Sinneszellen beziehen, kommen wir zu einer merkwürdigen Diskrepanz. Aus dieser lassen sich wichtige Schlüsse auf den Übertragungsmechanismus im inneren Ohr ziehen.

¹ DONALD R. GRIFFIN, RUTH HUBBARD und G. WALD, J. Opt. Soc. Am. 37, 546 (1947).

² HL. DE VRIES, Physica erscheint demnächst.

³ E. J. BOWEN, Chemical Aspects of Light (Clarendon Press, 1946).

⁴ HL. DE VRIES, Nature 161, 63 (1948).

¹ R. H. FOWLER und S. A. GUGGENHEIM, Statistical Thermodynamics (Cambridge University Press, 1939), p. 529.

² H. BRODA, C. F. GOODEVE und R. J. LYTHGOE, J. Physiol. 98, 397 (1940).

Nach einigen Messungen des Verfassers¹ erhält man die Schwelle für die hörbare Energie (die in *kurzen* Signalen auftreten muß) durch Multiplikation der Intensitätsschwelle mit 0,4 (für die meist benützten längeren Signale wird diese Schwelle in erg/Sek. angegeben). So kommt man zu 200 kT , gemessen am Trommelfell.

Nach objektiven und subjektiven Bestimmungen wird sogar durch reine Töne nicht weniger als ungefähr 1,5 mm der Basilarmembran bewegt (s. a. oben unter V). Wenn nur mechanische Faktoren in der Übertragung eine Rolle spielen, dann wird die Energie auf die entsprechenden 1000 Sinneszellen verteilt. Eine Zelle bekommt demnach nur $0,2 \text{ kT}$. Das scheint viel zu wenig. Zwar wissen wir nicht, wie die Reizung der Sinneszelle zustande kommt. Die unter VII gegebene Formel können wir also nicht ohne weiteres anwenden. Wenn durch die Bewegung vielleicht zunächst Moleküle zerlegt werden, dann wird nach VII die Schwelle sicher sehr hoch sein, weil τ für Moleküle sehr klein und N im allgemeinen groß ist. (Es kann zum Beispiel eine monomolekulare Schicht vorliegen.) Jedenfalls beträgt die Schwelle mehrere kT . Es wurde gezeigt², daß diese Diskrepanz mit einfachen Annahmen nicht zu lösen ist. Diese — im Grunde einfachen — physikalischen Überlegungen zwingen uns, eine andere Hypothese zur Erklärung der Vorgänge im inneren Ohr aufzustellen. Ob das nachstehend geschilderte Modell der Wirklichkeit nahekommt, läßt sich nicht leicht beweisen. Sicher muß es weiter ausgearbeitet werden; es dürfte auch zu verschiedenen Experimenten Anlaß geben.

Wir nehmen folgendes an: 1. Die mechanische Energie wird zuerst in elektrische Energie umgewandelt. 2. Dies geschieht in der Membrana tectoria (s. Abb. 4). 3. Der elektrische Strom fließt, vielleicht durch die Haare der Sinneszellen, zum eigentlichen Zellkörper. 4. Der elektrische Widerstand wird durch den Stromdurchgang kleiner. Wenn also — durch irgendeinen Zufall — eine Zelle einen kleineren Widerstand hat, würde der Strom größtenteils durch diese fließen. Ihr Widerstand würde noch kleiner und sie würde noch mehr bevorzugt. Damit wäre zu verstehen, daß sich die Energie auf eine Zelle konzentriert.

Zu 1. wäre zu bemerken, daß sich während der Schallaufnahme elektrische Spannungen am Ohr ableiten lassen (dieser Effekt wurde ursprünglich nach WEAVER-BRAY benannt). Die Stelle der Ableitelektrode ist ziemlich gleichgültig; gewöhnlich benützt man das runde Fenster. Diese Spannungen geben die Wellenform des Schalls bis zu hohen Frequenzen genau wieder. Sie sind also deutlich von den fortgeleiteten Nervenentladungen zu unterscheiden. Bis jetzt wurden diese Spannungen nur von der Schnecke (oder von dem analogen Sacculus der Fische) abgeleitet. Wenn aber — wie hier vermutet wird — diese Spannungen für die Erregung der Sinnes-

zellen bedeutsam sind, so müßte man sie auch in den genetisch verwandten Bogengängen mit ihren Ampullen und an Seitenlinienorganen der Fische erwarten. Wir suchten sie darum bei den großen Seitenlinienorganen am Kopf des Kaulbarschs¹ (*Acerina cernua*²). Tatsächlich wurden große Spannungen von mehr als $300 \mu\text{V}$ bei geeigneter Reizung durch Wasserbewegung gefunden. Über diese Versuche wird an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden.

Zu 2. ist festzustellen, daß in erster Linie die Membrana tectoria und die Sinneszellen als Quellen dieser Spannung in Betracht kommen, weil ähnliche Bildungen nicht nur im Ohrlabyrinth der Säuger, sondern auch in jenen der Fische vorkommen. Von ZOTTER-MANN³ wurde vermutet, daß die Spannungen von den Sinneszellen herrühren. Das ist aber wenig wahrscheinlich, weil dann die Energie erst in kleine Stückchen — nämlich auf die Sinneszellen zerteilt werden müßte. Es ist auch schwer einzusehen, wie eine — hier notwendige — effektive Übertragung der mechanischen Energie auf die kleinen Zellen möglich wäre. Die eigenartige Struktur der Tektorialmembran, die sich in der Cupola der Bogengangsampullen und der Seitenkanäle der Fische wiederfindet, scheint uns demgegenüber als mögliche Quelle des elektrischen Effekts besonders beachtenswert zu sein.

Bis jetzt ist es nicht gelungen, diese Hypothesen zu beweisen, obwohl die erwähnten Versuche mit den so leicht zugänglichen Seitenlinienorganen wichtige Hinweise brachten (Einfluß von Beschädigungen usw.). Diese Experimente werden fortgesetzt.

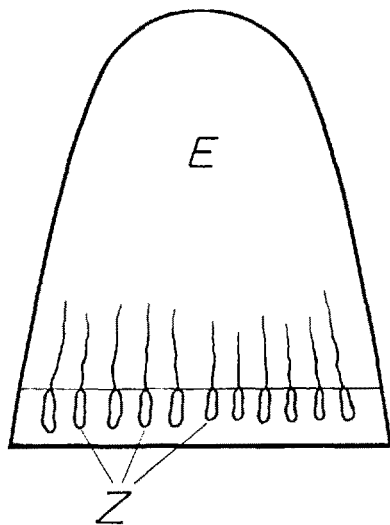


Abb. 5. Schematische Zeichnung einer Cupola (schraffiert), Z Sinneszellen mit Haaren; E Eiweiß (Viskosität ungefähr wie Hühnereiweiß). Größenordnung: 0,1–1 mm.

¹ Inzwischen hat Herr J. BLEEKER sie auch von den Bogengangsampullen von Tauben abgeleitet (Klinik für Ohrenheilk., Groningen [Direktor Prof. Dr. E. HUIZINGA]).

² Ich verdanke Herrn Prof. Dr. S. DIJKGRAAF den Hinweis auf die für diese Versuche besonders geeigneten Tiere.

³ Y. ZOTTERMAN, J. Physiol. 102, 313 (1943).

¹ HL. DE VRIES, erscheint demnächst in Acta oto-laryngologica.

² HL. DE VRIES, Physica 14, 48 (1948).

Zu 4. sei schließlich daran erinnert, daß eine Verringerung des Widerstands durch Stromdurchgang bei der fortgeleiteten Nervenregung gefunden wird (COLE und CURTIS¹).

IX. Yeagleys Theorie des Heimfindens von Brieftauben²

In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit (in der auch ältere und ähnliche Theorien referiert sind) hat YEAGLEY die Vermutung ausgesprochen, daß Brieftauben zu ihrem Wohnort durch «Bestimmung» der geographischen und magnetischen Breite zurückfinden. Ausführliche Versuche können diese Ansicht bis zu einem gewissen Grad stützen. Die Art, in der die magnetische und geographische Breite wahrgenommen werden soll, scheint aber der Auffassung zu widersprechen, daß eine Sinneszelle nicht auf weniger als ungefähr 20 kT (oder wenigstens einige kT) reagieren dürfte.

1. *Die geographische Breite.* Sie sollte durch Wahrnehmung der Coriolis-Kraft bestimmt werden. Diese Kraft wirkt auf Gegenstände, die sich auf der Erde bewegen; sie verursacht die Ablenkung von Winden und Wasserströmungen, und zwar auf der nördlichen Halbkugel nach rechts. Ihre Größe beträgt $2\omega v \sin \varphi$. ω ist die Umdrehungsgeschwindigkeit der Erde (Rad/Sek.), v die Fluggeschwindigkeit und φ die geographische Breite. Es wirkt auf 45° n.B. auf 1 g eine Kraft von 0,16 dyn bei einer Fluggeschwindigkeit von 60 km/Stde. Pro Grad Breite = 100 km ändert sich die Kraft um 1,6%, oder um 0,0025 dyn. Wie schon YEAGLEY bemerkt, sind diese Kräfte klein. Das ist natürlich an sich kein Beweis gegen ihre Bedeutung. Wichtiger aber ist: a) die Kräfte ändern sich auch mit der Fluggeschwindigkeit relativ zur Erde und nicht nur mit der geographischen Breite, d.h. wenn der Vogel 59 km statt 60 km pro Stunde fliegt, hat dies denselben Effekt wie eine Breitenänderung um 100 km; b) wenn der Vogel nicht genau geradeausfliegt, sondern in einem Kreis von 160 km Radius, so treten horizontale Zentrifugalkräfte auf, die genau dieselbe Größe von 0,16 dyn/g haben; c) wenn der Vogel den Kopf unbewußt ganz wenig, nämlich nur um 0,008° schiefhält, so ist die laterale Komponente der Schwere auch schon 0,016 dyn/g. Sie müßte mit der Coriolis-Kraft verwechselt werden, weil diese ebenfalls lateral wirkt.

Es scheint unmöglich, daß der Vogel diese drei störenden Effekte vermeiden kann. Von G. ISING³ wurde eine etwas andere Wahrnehmung des Coriolis-Effekts erörtert. Er rechnet mit dem Auftreten einer Flüssigkeitsströmung in einem kreisförmigen Kanal, wenn dieser um eine in seiner Ebene liegende Achse gedreht wird. Er darf sich nicht um eine andere Achse drehen, sonst treten 1000mal stärkere Bewegungen auf, die nichts mit der Erddrehung zu tun haben. Wenn der zu-

erst parallel der Erdachse stehende Ring plötzlich senkrecht dazu gestellt wird, dann wird sich, nach dem Satz von der Erhaltung der Drehung, die Flüssigkeit nur einmal in 24 Stunden herumdrehen (ISING gab dafür eine ziemlich komplizierte Berechnung).

Schon THORPE und WILKINSON¹ haben eingewendet, daß die Energie nur ungefähr 5 kT wäre, wenn es sich um die bekannten halbkreisförmigen Kanäle handelte. Diese Überlegung wird aber viel zwingender, wenn man die Reibung der Flüssigkeit — die vernachlässigt wurde — und die wirklichen Dimensionen der Kanäle berücksichtigt². Dann kommt man zu ungefähr 10^{-15} erg, also ungefähr 0,02 kT . Nach THORPE und WILKINSON (l.c.) sollen vielleicht Änderungen der Energie um Teile von kT wahrnehmbar sein. Demgegenüber muß betont werden, daß dies nicht der Fall ist. Die Brownsche Energie hat nicht eine konstante Größe kT , sondern sie schwankt unregelmäßig zwischen 0 und mehreren kT . Also kann 0,02 kT nicht wahrnehmbar sein.

2. *Der magnetische Effekt.* Nach YEAGLEY ist die Spannungsdifferenz zwischen beiden Seiten der fliegenden Taube, induziert durch die Durchquerung des magnetischen Feldes, der eigentliche Reiz. Nun ist für die Reizung eine Energie nötig — ein bloßer Spannungszustand liefert keine Energie. Wir sahen unter VII, daß sogar die Energie einige kT und wahrscheinlich mehr als 20 kT betragen muß, damit keine spontane Reizung durch Wärmebewegung entsteht. Die induzierte Spannung ist im Mittel 10 μV (10^{-5} V) bei einer Fluggeschwindigkeit von 60 km/Std. Solange diese Geschwindigkeit bestehenbleibt, ist auch die Spannung konstant. Ändert sich aber die Geschwindigkeit, so ändern sich Spannung und Ladung — es fließt also ein Strom. Es ist zu fragen, ob dieser Strom die Erregung eines geeigneten Sinnesorgans herbeiführen kann. Berechnen wir die frei werdende Energie, wenn die Geschwindigkeit in einer Sekunde gleichmäßig auf 0 herabsinkt. Die Spannung liegt zwischen linker und rechter Körperseite, die elektrostatische Kapazität zwischen beiden Hälften ist ungefähr 1 cm ($= 10^{-12}$ F). Die Ladung ist dann $10^{-5} \cdot 10^{-12} = 10^{-17}$ C und die Stromstärke damit 10^{-17} A. Der elektrische Widerstand zwischen beiden Körperhälften übersteigt nicht einige 100 Ω . Die entwickelte Energie $i^2 r$ ist also höchstens 10^{-31} J $= 10^{-24}$ erg. Das ist aber sehr viel weniger als ein kT ($4,2 \cdot 10^{-14}$ erg). Es kann kein Organ geben, das auf diese Energie anspricht. Es ist kaum nötig zu bemerken, daß sich die frei werdende Energie auch noch auf den ganzen Körper des Tieres verteilt. Man könnte weiterhin daran denken, daß sich die Änderungen des magnetischen Feldes der Erde im Fluge bemerkbar machen. Dadurch werden *Kreisströme* im Körper induziert. Es stellt sich aber heraus, daß diese ebenso wenig wahrnehmbare Energiemengen liefern.

¹ K. S. COLE und H. J. CURTIS, J. Gen. Physiol. 22, 649 (1937)

² H. L. YEAGLEY, J. Applied Physics 18, 1035 (1947).

³ G. ISING, Ark. Math. Astrophys. 32 A, no. 4 (1946).

¹ W. H. THORPE und D. H. WILKINSON, Nature 158, 903 (1946).

² Diese Rechnung, auch angewendet auf die normalen Bewegungen der Kanäle, wird an anderer Stelle ausführlich publiziert werden.

Selbstverständlich beziehen sich die angeführten Einwände nur auf die Deutung der Experimente von YEAGLEY, die ohne Zweifel die Grundlage für eine abgeänderte Theorie bilden können.

Summary

A survey is given of recent work on physical aspects of sensory processes. The reasoning which leads to the generally recognized view that one rod of the retina is excited by only one quantum of light is given in par. II. In par. IIIa summary is given of the papers by HECHT and VAN DER VELDEN on the number of rods which must be struck in order to obtain a *sensation* of light. Par. III describes the role of the quantum character of light at higher intensities (DE VRIES), where it sets a limit to

intensity discrimination and visual acuity. The influence of Brownian movement on the process of hearing is discussed in par. VI. It is found that the Brownian movement of the inner ear is close to the threshold actually observed (DE VRIES), whereas the Brownian motion of the air at the eardrum (see SIVIAN and WHITE) is below the audible threshold. The role of the Brownian movement in the sense cells is described in par. VII; the results are used for an analysis of the mechanism of hearing (see also DE VRIES); evidence is obtained that electric voltages are generated in the tectorial membrane (the well-known cochlear microphonics) and that they play an important part in the mechanism of energy transfer to the sense cells (similar voltages were also derived from the cupolæ in the lateral lines of fishes by the present author). Finally some physical arguments are summarized against YEAGLEY's theory of bird navigation.

Conduction, Automaticity, and Tonus of Visceral Muscles

By EMIL BOZLER¹, Columbus, Ohio

To those who are interested in the precise measurements of physiological changes, a piece of intestine may appear as a poor object of study. However, a study of this type of muscle is indispensable for our understanding of the function of numerous organs, and promises an insight into some general problems, such as the mechanism of initiation of spontaneous contractions (automaticity), and the nature of the action of many drugs. These are some of the problems which we shall discuss in the following pages on the basis of recent investigations.

It is unlikely that the study of a single organ provides all the clues necessary for the successful study of the complex muscular activity of the viscera. It is essential for such a task to study as many different types of muscles as possible in order to determine their fundamental properties.

Indeed, there is a great diversity in the physiological characteristics of muscles. Generally, they are classified according to histological criteria into striated and smooth muscles. Physiologically, however, it is more significant to distinguish between "multi-unit" muscles and visceral muscles². The former, which include skeletal muscles and the muscles of blood vessels, are normally activated by the central nervous system and consist of numerous independent units. The latter, which include the heart and the smooth muscle of many visceral organs, possess automaticity, behave like single units, and have also other properties in common. While the muscles of blood vessels generally belong

to the first of these two groups, MISLIN's^{1,2} observations suggest that the spontaneously beating, non-innervated veins of the bat's wings belong to the second category. It is evident, therefore, that smooth muscles fall into two widely different categories.

I. The unitary character of visceral smooth muscle

We shall be concerned here chiefly with the smooth muscle of the viscera. Their activity generally consists of waves of contraction. The first problem which arises, therefore, is the mechanism of conduction in this type of muscle. It can be studied most conveniently in the ureter, but similar studies have been made with the intestine and the uterus³.

If the ureter is stimulated by a single weak electric shock of sufficient duration, a wave of excitation travels with equal velocity in both directions. The response originates at the cathode, it strictly obeys the all-or-none law, and is followed by a long refractory phase. Thus, except for the time factor, the responses of the organ agree exactly with those of cardiac muscle. This expresses itself also in the action potentials. In their simplest form, diphasic potentials show *R* and *T* waves like those of cardiac muscle, and monophasic potentials have a long plateau (Fig. 1, *A* and *B*).

In view of these similarities, it seems reasonable to assume that the mechanism of conduction is fundamentally the same in the ureter and the heart. The ureter, therefore, may be considered as a muscular unit, a view originally proposed by ENGELMANN⁴.

¹ Department of Physiology, The Ohio State University, Columbus.

² E. BOZLER, Biol. Symp. 3, 95 (1941).

¹ H. MISLIN and M. KAUFFMANN, Rev. suisse Zool. 54, 240 (1947).

² H. MISLIN, Exper. 4, fasc. 1, 28 (1948).

³ E. BOZLER, Am. J. Physiol. 122, 614 (1938).

⁴ T. W. ENGELMANN, Pflüger's Arch. 3, 248 (1870).