

50 Jahre Forschung über akustische Kommunikation bei Grillen: Verhalten und Neurobiologie

Huber, Franz

"Könnte das Mondlicht gehört werden,
klänge es wie der Gesang der Grillen"
(alter chinesischer Spruch)

Menschen und Tiere verständigen sich durch den Austausch von Nachrichten zwischen einem Sender und einem Empfänger. Gehören Sender und Empfänger der gleichen Art an, spricht man von *intraspezifischer*, gehören sie verschiedenen Arten an, von *interspezifischer* Kommunikation.

Tiere setzen zur Verständigung zwischen Artgenossen und Artfremden Signale verschiedener Modalität ein, z.B. bestimmte Substanzen, Licht, Schall, Vibration, elektrische Entladungen, und dafür stehen verschiedene Sinnesorgane zur Wahrnehmung zur Verfügung. Am Beispiel der akustischen Kommunikation, wie sie bei Grillen ausgeprägt ist, will ich meine und meiner Wegbegleiter Forschung aufzeigen, kurz erzählen wie ich dazu kam und einige Lösungsansätze vorstellen.

Die Erforschung der verschiedenen Kommunikationstaktiken im Tierreich, verlangt einen *interdisziplinären* Ansatz, da verhaltensökologische, verhaltensphysiologische, biophysikalische, sinnes- und neurobiologische Aspekte berührt werden, mit dem Ziel, den Anpassungen nachzuspüren, die die Tiere während der Evolution entwickelten, um die Selektionsfaktoren kennenzulernen, die zur Fitness-Steigerung der Individuen beigetragen haben.

Ferner konzentriert sich Kommunikationsforschung auf das Zusammenwirken und Interagieren von Systemen und ist damit zentraler Bestandteil einer *organismischen* Biologie. Dabei sollte der Forscher alle Integriationsebenen anvisieren und alle methodischen Ansätze inkorporieren, von der molekularen über die zelluläre bis zur Verhaltens- und Ökoebene. Die Wahl des Versuchsobjektes oder Modellsystems ist oft Zufall oder sie wird auch durch die Ansätze und Vorgaben der Lehrer mitbestimmt.

Durch natürliche und sexuelle Selektionsmechanismen ist im Laufe der Evolution eine Mannigfaltigkeit von Organismen entstanden, die sich in ihren Strukturen und Funktionen unterscheiden. Diese Mannigfaltigkeit sollte der vergleichend arbeitende Zoologe und Neurobiologe nutzen und aus dem großen Spektrum solche Organismen auszuwählen, die ihm Zugang zu allgemeiner gültigen Prinzipien und zu artspezifischen Lösungen verschaffen. Für einen Zoologen gibt es daher keinen Primat für eine bestimmte Tiergruppe, d.h. Insekten können für allgemeine Einsichten in das System genau so wichtig werden wie Säugetiere, die uns Menschen sehr viel näherstehen.

Grillenforschung im alten China.

Die Chinesen hatten bereits in der Shang- und Zhou-Dynastie (ca. 1500 - 960 v. Chr.) Grillen als Haustiere gehalten und ihren Gesängen gelauscht. Grillen waren damals in allen Kreisen der Bevölkerung sehr populär und es war Mode zirpende Männchen unter der Kleidung zu tragen. Man hat schon damals gewußt, wie man Grillen vom Ei bis zur Imago aufziehen kann, hat diese getrocknet, und die chinesische Medizin hat sie als Aphrodisiaka den Frischvermählten als Symbol für Fertilität angeboten. Grillen wurden als Gefangene in kunstvoll gefertigten Käfigen aus Ton, Elfenbein oder Keramik gehalten und es begann ein regulärer Kult mit ihnen. Man lauschte nicht nur ihren Gesängen sondern es begann der für China charakteristische Wettkampf mit kämpfenden Grillenmännchen, der bis heute, wenn auch eingeschränkt, fort dauert.

Beim Studium des Grillenkampfes haben die Chinesen große Erfahrung und Praxis entwickelt und in den Kämpfen die besten Streiter selektiert. Die Gewinner wurden als Inkarnationen großer Heroen der Vergangenheit gesehen und die Besten erhielten eine spezielle Nahrung. Vor den Kämpfen, die als soziale Veranstaltung öffentlich auf bestimmten Plätzen bei Musik und Flaggenschmuck stattfanden, wurden Wetten abgeschlossen und große Summen investiert. Bei solchen Wetten haben die Wettenden oft ihr gesamtes Hab und Gut verloren und ganze Familien wurden in Armut gestürzt. Die Namen der Champions wurden auf Elfenbeintafeln festgehalten und ihre Besitzer bekamen Diplome überreicht. Nach dem Tode des Champions wurde dieser fürstlich bestattet (HAMMOND 1983).

Von den Chinesen wird ferner eine Technik überliefert, wie man einen Verlierer wieder zum Gewinner umwandeln kann. Man schüttelt den Verlierer oder wirft ihn mehrmals in die Luft, dann gewinnt er die Motivation zurück einen neuen Kampf einzugehen und diesen sogar zu gewinnen (HOFMANN 1996).

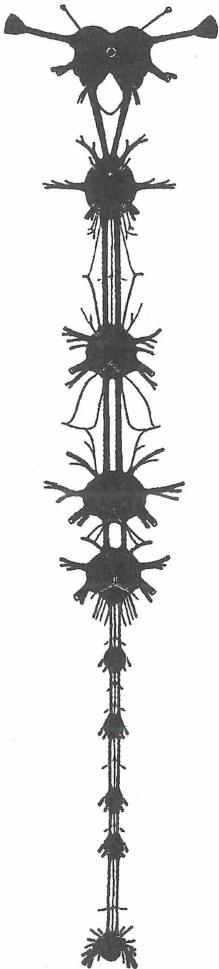
Vorteile der lautbegabten Insekten

Insekten waren mit die ersten in der Stammesgeschichte der Tiere, die Schallsignale zur innerartlichen Verständigung einsetzten. Ihre Gesänge sind ein wesentlicher Bestandteil des Fortpflanzungsverhaltens, sie und die Reaktionen auf diese Signale dienen als Artenbarrieren.

Die mit Lauten kommunizierenden Insekten bieten im Vergleich zu anderen Tiergruppen Vorteile für die Verhaltensanalyse und für die Suche nach den neuralen Grundlagen. Die Signale des Senders sind in der Regel einfacher strukturiert als jene höherer Tiere und zeigen keine großen individuellen Variationen; die Reaktionen des Empfängers sind überschaubar und beide, Signale und Reaktionen, können mit hoher Präzision studiert werden. Ferner gibt es bislang kaum Hinweise, daß in der akustischen Kommunikation der Insekten Lernen involviert ist, wie etwa bei Singvögeln oder in unserer eigenen Sprache. Das heißt: Die Sender-Empfänger-

Beziehungen sind *phylogenetisch programmiert*.

Grille



Gehirn

Kommando-Systeme für Gesangsproduktion
Netzwerke für Gesangserkennen und für
die Ortung der Schallquelle

Unterschlundganglion

Thorakalganglien

1 Höreingang

2 Ausgang für das Lautmuster

3 Sitz des Mustergenerators

Abdominalganglien

Terminalganglion

Abb. 1: Strickleiternnervensystem der Grille *Gryllus campestris* mit Abschnitten, die bei der akustischen Kommunikation beteiligt sind (nach HUBER 1952, verändert).

Für die Analyse der sinnes- und neurobiologischen Grundlagen der Kommunikation ist von Vorteil, daß die Sinnesorgane leicht zugänglich sind, und das Nervensystem als Strickleiternnervensystem vergleichsweise einfach gebaut, in Ganglien gegliedert und bilateral organisiert ist (Abb. 1).

Diese Gliederung erlaubt gezielte Eingriffe, denn man kann Leitungsstrecken oder Konnektive zwischen den einzelnen durchtrennen, oder Ganglien in die beiden Halbganglien spalten und den Beitrag der einzelnen Abschnitte für das Verhalten bestimmen. Ferner enthält das Nervensystem der Insekten weit weniger Nervenzellen, im Vergleich zu dem der Wirbeltiere. Der wohl wichtigste Vorteil ist, daß man beim Sender und beim Empfänger einzelne Sinnes- und Nervenzellen, die in der akustischen Kommunikation zum Einsatz kommen, morphologisch und physiologisch charakterisieren und ihre Funktion am sich verhaltenden Tier ermitteln kann (HUBER 1990).

Mein eigener Weg

Entscheidend für meine Wahl Zoologie zu werden, waren meine Lehrer an der Universität München, mein Doktorvater WERNER JACOBS, ein breit gebildeter Insektenbiologe, der sich in dieser Zeit mit dem akustischen Verhalten der Heuschrecken befaßte, und der spätere Nobelpreisträger KARL VON FRISCH, der durch die Entdeckung der Bienensprache berühmt geworden ist.

Innerhalb der breitgefächerten Fragestellungen in der Zoologie der damaligen Zeit interessierte ich mich für das aufblühende Gebiet der vergleichenden und experimentellen Verhaltensforschung, für das meine Lehrer sowie KONRAD LORENZ, NICOLAS TINBERGEN, ERICH VON HOLST und KENNETH ROEDER die konzeptionellen Grundlagen gelegt hatten.

Der Tradition am Münchner Institut verpflichtet, wählte ich Insekten als Versuchstiere und zwar zunächst Grillen, deren akustisches Verhalten insbesondere Johann August Rösel von Rosenhof (1705 - 1759) in seinen Insektenbelustigungen ausführlicher beschrieben hat. Aber erst zu Beginn dieses Jahrhunderts wies REGEN (1913) in seinem Telefonversuch nach, daß die Tiere diesen auch hören können und er begründete die Hörforschung bei Insekten.

In meiner 1949 begonnenen Doktorarbeit verfolgte ich einen eigenständigen Ansatz, nämlich den Leistungen des Nervensystems und insbesondere denen des Gehirns bei der Organisation des komplexen Kommunikationsverhaltens nachzuspüren mit dem Ziel einen Einblick zu gewinnen, wie das Nervensystem Verhalten organisiert, noch ehe diese Forschungsrichtung als **NEUROETHOLOGIE** bezeichnet worden ist.

Zunächst standen Freiland und Laborbeobachtungen im Vordergrund um das Kommunikations- und Fortpflanzungsverhalten bei unserer heimischen Feldgrille ken-

nenzulernen (Abb. 2).

Lockgesang

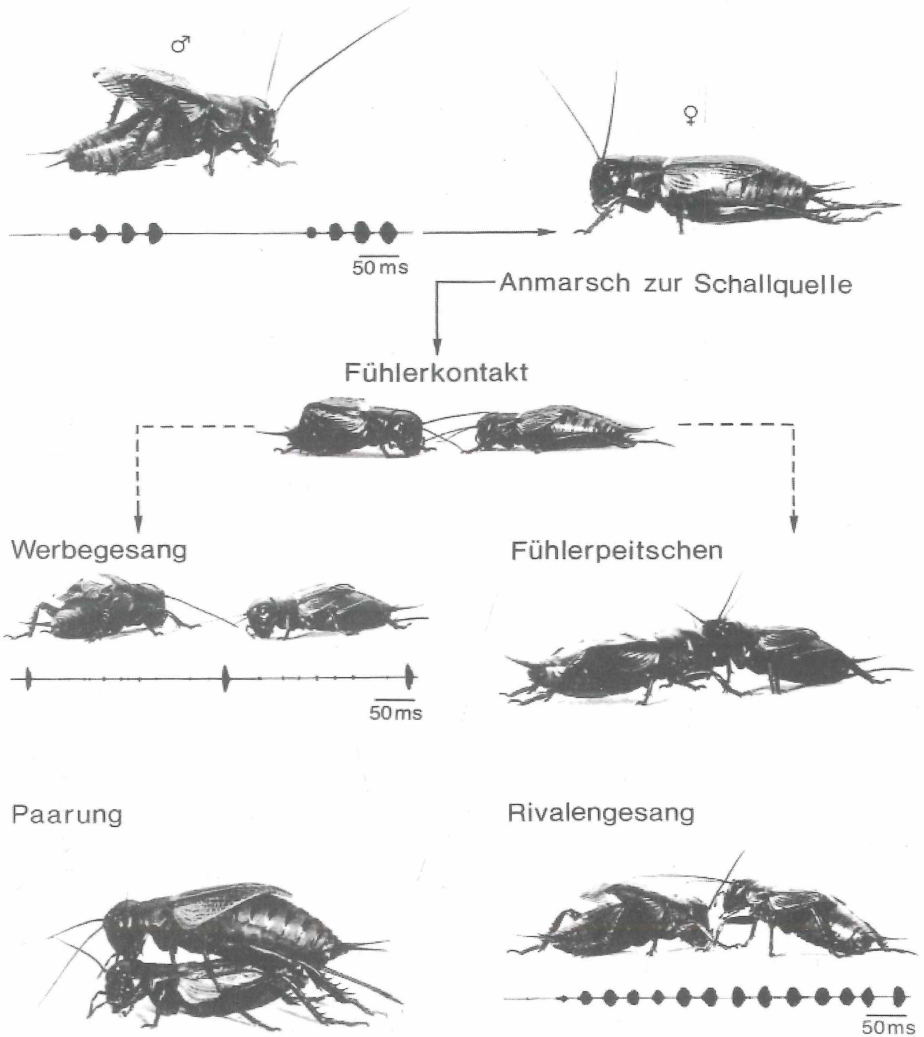
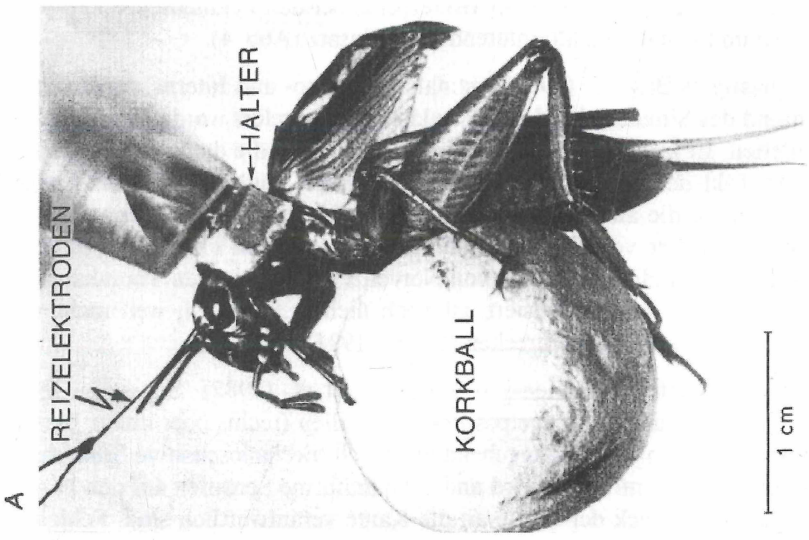
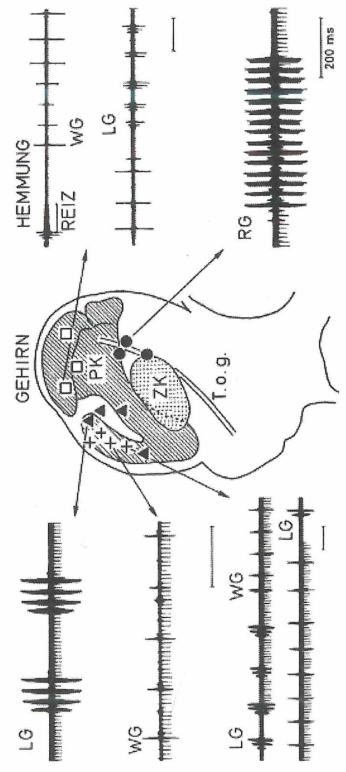


Abb. 2: Verhaltenssequenz von Männchen und Weibchen der Grille *Gryllus campestris* während der Fortpflanzungsperiode, in der die Gesänge der Männchen eine wichtige Rolle spielen. Durch den Lockgesang des paarungsbereiten Männchens werden paarungswillige Weibchen angelockt und marschieren auf die Schallquelle zu. Durch den Werbegesang werden diese aufgefordert die Paarungsstellung einzunehmen und der Rivalengesang der Männchen ist ein Element ihres Kampfverhaltens (nach HUBER 1952).



B



system der Grillen zu übertragen. Schon in Tübingen und dann nach meiner Berufung auf den Lehrstuhl für Tierphysiologie nach Köln im Jahre 1963 - dort unterstützt durch zahlreiche Schüler und Gäste - folgten weitere Entdeckungen, z.B. daß eine besondere Struktur auf den Flügeln der Grillenmännchen, die *Harfe*, als Resonator auf das Frequenzband des Lockgesanges abgestimmt ist (NOCKE 1971), wofür bereits KREIDL und REGEN (1905) eine Basis gelegt hatten, und später, daß die Zahnanschlagsfrequenz der Leiste an die Kante die Tonfrequenz bestimmt (ELLIOTT und KOCH 1985).

Neben diesen Einsichten in die Biophysik der Lauterzeugung bietet der Gesang der Insekten noch weitere Vorteile. Bei ihm kann man durch das Studium der Muskeln, die die Vorderflügel der Grillen und Laubheuschrecken, die Hinterbeine der Feldheuschrecken, oder die Schalldeckel bei den Singzikaden bewegen, einen Einblick in die Tätigkeit des Nervensystems bei der Gesangsproduktion gewinnen und zwar deshalb, weil jeder Impuls einer motorischen Nervenzelle den von ihr innervierten Muskel zu einer Kontraktion anregt. Entscheidend ist es, den Versuch so anzulegen, daß die Tiere mit Elektroden, die in die Muskeln implantiert sind, singen. Dazu wurden die Männchen abgekühlt um ihre Beweglichkeit einzuschränken, denn Insekten sind wechselwarme Tiere; dann wurden ihnen feinste bis auf die blanke Spitze isolierte Stahldrähte in die Singmuskeln eingepflanzt. Mit diesen Elektroden kann man die elektrischen Erscheinungen der Muskeln, die sog. Muskelpotentiale, die der Kontraktion vorausgehen, aufzeichnen (ELSNER 1968, 1975; HUBER 1965; KUTSCH 1969). Gleichzeitig ist es möglich die Bewegungen der Vorderflügel oder jene der Hinterbeine zu messen (INNENMOSER 1974; HELVERSEN & ELSNER 1977). Wie gezeigt, kommen die Muskeln für Öffnen und Schließen der Flügel bei den Grillen bzw. für den Ab und Aufschlag der Hinterbeine bei den Feldheuschrecken phasenverschoben und annähernd alternierend zum Einsatz (Abb. 4).

In Köln gelang es BENTLEY (1969) erstmals von Moto- und Interneuronen der Grillen während des Singens, das durch Hirnläsionen ausgelöst worden war, intrazellulär abzuleiten. Er konnte zeigen, daß die Motoneurone, die die Singmuskeln innervieren, im Takt der Singbewegung aktiviert werden und gewann erste Einblicke, wie Interneurone die alternierende Tätigkeit der Motoneurone steuern. Seine Versuche wurden später von HENNIG (1989) bei australischen Feldgrillen fortgesetzt. Freilich das vollständige Netzwerk von Nervenzellen, das in den Thorakalganglien der Grillen den Gesang organisiert, ist noch nicht bekannt ist, weit mehr wissen wir darüber bei den Feldheuschrecken (ELSNER 1994).

Später wurde durch Experimente von ELLIOTT et al. (1982), SCHÄFFNER & KOCH (1987a, b) gezeigt, daß die Flügelposition der Grillen (rechts über links), die für einen effektiven Gesang ausschlaggebend ist, durch mechanosensitive Sinneshaarfelder auf den Flügel kontrolliert wird und campaniforme Sensillen auf den Flügel für den adäquaten Andruck der Leiste an die Kante verantwortlich sind. Fehlen diese

Informationen kommt es zur Störungen der Flügelpositionen und zu erheblich leiseren Gesängen, die für den Empfänger kaum wirksam sind.

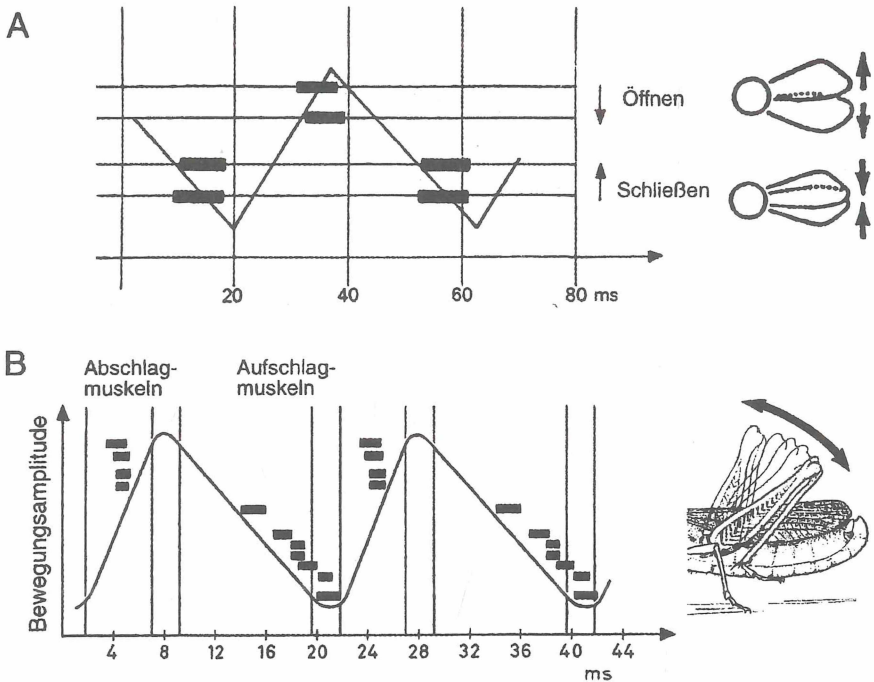


Abb. 4: Zeitlicher Einsatz zweier Öffner- und zweier Schließermuskeln bei der Grille (A) und von 4 Abschlag- und 7 Aufschlagmuskeln beim Gesang der Feldheuschrecke (B). Die schwarzen Balken geben den Zeitraum der Aktivität des betreffenden Muskels an. Jeweils rechts sind die Bewegungen der Grillen beim Öffnen (lautlos) und Schließen (lauthaft) der Vorderflügel bzw. die Bewegungen der Hinterbeine der Feldheuschrecken während eines lauthaften Ab- und eines lauthaften Aufschlags dargestellt (A: modifiziert nach HUBER 1975 nach Daten von KUTSCH 1969) (B: nach ELSNER 1968 und HELVERSEN & HELVERSEN 1981).

Die bereits in meiner Doktorarbeit gezogene Schlußfolgerung, daß es im Gehirn der Grille Nervenzellen geben muß, die den Gesang aktivieren, wurde in den letzten Jahren auf neuronaler Ebene bestätigt (HEDWIG 1994, 1995, 1996). Bei Feldheuschrecken und Grillen wurden im Gehirn absteigende Interneuronen gefunden, die bei Depolarisation (Erregung) den Gesang in Gang bringen und ihn aufrechterhalten und bei Hemmung (Hyperpolarisation) ihn unterbinden. Diese Neurone werden als Kommandoneurone bezeichnet (Abb. 5).

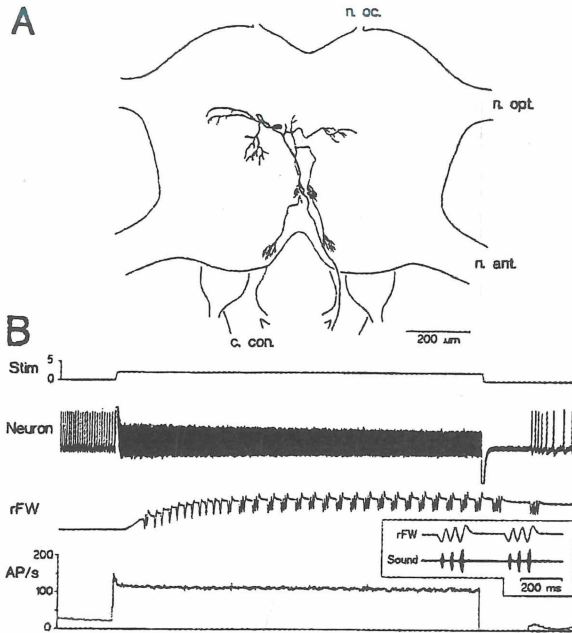


Abb. 5: Erster Hinweis, daß Kommandozellen für Gesang im Hirn der Grille vorhanden sind.

A Umriß des Gehirns mit einem Neuron und seinen Verzweigungen. **c.con.** = Schlundkonnektiv; **n.ant.** Antennennerv; **n.oc.** seitlicher Ozellenerv; **n.opt.** = optischer Nerv.

B obere Zeile: **Stim** = Depolarisation (Erregung) des Neurons; darunter deutlich geringere Aktivität des Neurons bei der ruhenden Grille, gezeigt durch die Folge der Aktionspotentiale (APs) vor Beginn der Reizung, drastischer Anstieg der APs während der Reizung, gefolgt von einem Aussetzen der Aktivität nach Reizende und dem Wiederbeginn der Ruheaktivität. **rFW** zeigt den bei Reizung ausgelösten Lockgesang, gemessen als Bewegung des rechten Vorderflügels (rFW) mit den zugeordneten Schallsilben (siehe Einschaltbild). Zunächst begann die Grille mit einzelnen Silben (Anfangsteil der Registrierung) ehe sich dann der natürliche Gesang mit Versen von je 3 Silben einstellte. Die Stridulation überdauerte die Reizung. **AP/s** zeigt unten die Entladungsrate des Hirnneurons, die während der Depolarisation von ca. 30 APs in der Ruhe auf ca. 140 APs während der Reizung anstieg (geändert nach HEDWIG 1996).

Nicht nur elektrische Impulse ins Gehirn appliziert sondern auch neuroaktive Substanzen, die über Mikrokapillaren ins Gehirn injiziert werden, lösen Gesang und akustisches Verhalten aus. Dazu zwei Beispiele (Abb. 6).

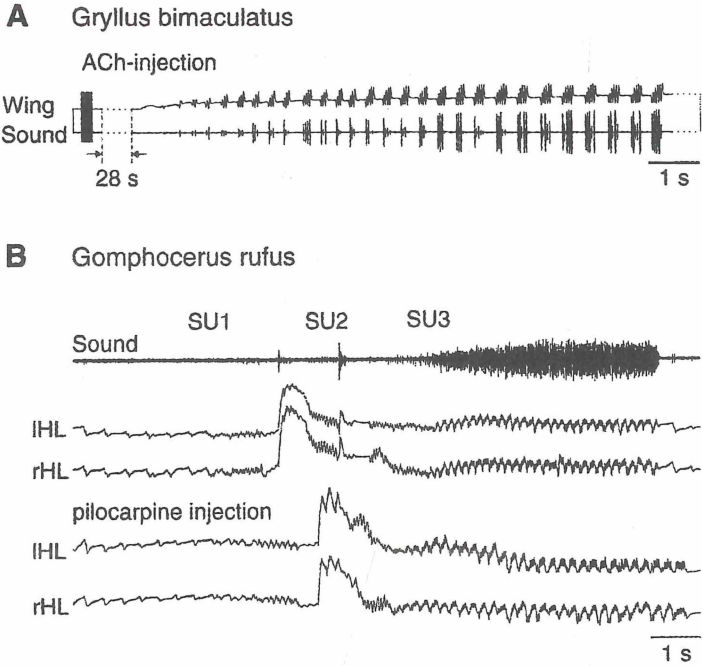


Abb. 6: A. Beim Männchen der Grille (*Gryllus bimaculatus*) löst eine Mikroinjektion von Acetylcholin in das Gehirn (**ACh-injection**) den Lockgesang aus. Gezeigt sind die Flügelbewegung (**wing**) und der Laut (**sound**). Die Grille beginnt nach einer Latenzzeit von Sekunden zunächst mit weniger Silben/Vers ehe sich dann später der natürliche Gesang einstellt (geändert nach WENZEL et al. 1998).

B Beim Männchen der Feldheuschrecke (*Gomphocerus rufus*) konnte das gesamte Repertoire des Werbesangs durch Injektion von ACh bzw. des Agonisten Pilocarpin in das Gehirn gestartet und über Minuten aufrechterhalten werden. Gezeigt ist der Vergleich der Bewegungen beider Hinterbeine (**IHL** = linkes Hinterbein; **rHL** = rechtes Hinterbein) während einer Werbeeinheit des natürlichen Werbesangs, die jeweils aus 3 Untereinheiten besteht (**SU1**, **SU2**, **SU3**) und einer Werbeeinheit, die durch Mikroinjektion von Pilocarpin ausgelöst worden ist. Oberste Spur zeigt die Lautfolge (nach HEINRICH 1995).

Der Vergleich der Reizorte im Gehirn von elektrisch ausgelösten oder durch neuroaktive Substanzen ausgelösten Gesängen bei Grillen zeigt eine überraschend gute Übereinstimmung.

Durch die lokale Injektion von neuroaktiven Substanzen wird ein Weg gebahnt, der einen Brückenschlag zwischen Neuropharmakologie und Verhalten herstellt, und der uns auch Aufschluß geben wird, welche Signalstoffe an den Netzwerken, die für den Gesang entscheidend sind, zur Wirkung kommen. Neuroaktive Substanzen bilden vermutlich ein Zwischenglied zwischen den Instanzen im Gehirn, die entscheiden ob gesungen wird oder nicht, und den neuralen Kontrollsystemen, die Gesang aktivieren bzw. hemmen, dessen zeitliches Muster in den Thorakalganglien organisiert wird (KUTSCH & OTTO 1972).

Zum Empfänger der Signale

Bereits in Köln und dann konzentrierter nach meiner Berufung an des Max-Planck-Institut nach Seewiesen, als einer der Nachfolger von Konrad Lorenz, interessierte mich, wie Lautsignale vom Partner wahrgenommen, im Nervensystem verarbeitet und extrahiert werden und verfolgte diese Fragestellung wiederum mit einer Reihe von Schülern und Gästen.

In Seewiesen übernahmen wir eine zunächst für andere Zielsetzungen entwickelte Versuchsanordnung, mit der man die Verhaltensantwort des Grillenweibchens, seinen gerichteten Anmarsch zur Schallquelle, quantitativ studieren kann (WEBER et al. 1981). Dieses Verhalten wird *Phonotaxis* genannt. Bei ihr hat das Nervensystem zwei gleich wichtige Aufgaben zu lösen, es muß erstens die Information, die im art-eigenen Gesang steckt von jener, die in den Gesängen anderer Arten angeboten wird, unterscheiden können um mit dem richtigen Partner zur Fortpflanzung zu kommen, und zweitens muß es Informationen auswerten, die es dem Tier gestatten den Sänger zu lokalisieren, um ihn ansteuern zu können.

Freilandversuche auf der schwäbischen Alb hatten bereits zu Kölner Zeiten gezeigt, daß Grillenweibchen dazu in der Lage sind (KLOPPFLEISCH 1973). Da es im natürlichen Habitat nur schwer möglich ist, diejenigen Signalparameter ausfindig zu machen, die bei der Phonotaxis der Grillenweibchen eine Rolle spielen, prüften wir die Tiere im Labor unter kontrollierten Bedingungen in einem dunklen und schallarmen Raum, der es erlaubt, nur die Bedeutung der akustischen Signale zu testen (Abb. 7).

Nachdem die Weibchen in der geschilderten Versuchsanordnung Phonotaxis zeigten, war unsere nächste Frage, welche Signalparameter für das artspezifische Erkennen und Orten in Frage kommen. Dazu konzentrierten wir uns auf die Lautmuster, denn die Lockgesänge verschiedener Grillenarten unterscheiden sich nur geringfügig in den Frequenzspektren (POPOV et al. 1974). Viele Grillenarten benötigen für die Phonotaxis zwar die artspezifische Tonhöhe im Gesang, in der Regel

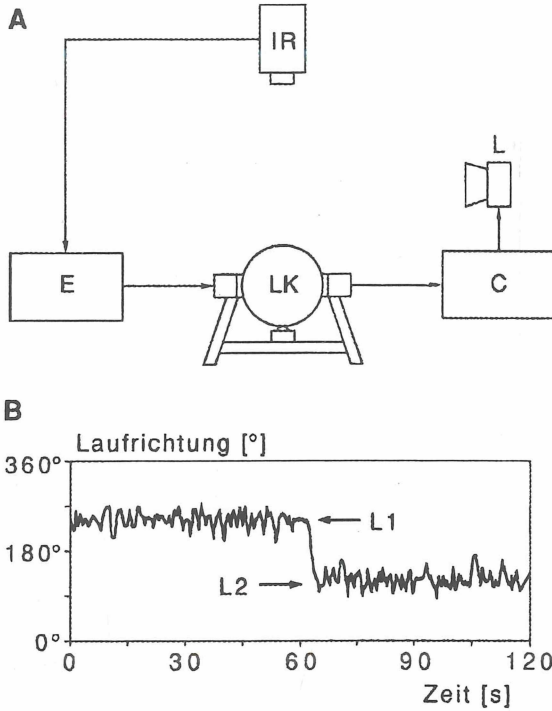


Abb. 7: Versuchsanordnung schematisch. Über der Laufkugel (LK) befindet sich der Sender für die Infrarotpulse (IR), die das Grillenauge nicht wahrnehmen kann. Diese treffen auf eine Folie, die das Weibchen, das sich auf dem Nordpol der Kugel frei bewegen kann, auf seinem Rücken trägt und werden auf einen Detektor reflektiert, der sich ebenfalls im Gehäuse des IR-Senders befindet. Dieser Detektor steuert über eine Elektronik (E) zwei Motoren an, die, sobald das Weibchen aus dem Zentrum läuft, die Kugel gegendrehen und das laufende Weibchen im Zentrum festhalten. Die Befehle für die Gegendrehungen der Kugel werden nach Vorzeichenumkehr ausgewertet und geben Auskunft über den phonotaktischen Lauf. Rechts der Lautsprecher (L), der von einem Rechner (C) erzeugte Gesänge abstrahlt. Darunter eine Aufzeichnung der Laufrichtung des Tieres bei der Lautsprecherstellung bei ca. 120° (L2) und einer bei ca. 250° (L1). Das Tier läuft "auf der Stelle" in Richtung zum Lautsprecher und ändert sofort die Richtung, wenn von einem auf den anderen Lautsprecher umgeschaltet wird. Es läuft aber nicht schnurgerade sondern im Zickzack-Kurs zur Schallquelle. (Nach HUBER 1991, modifiziert nach KLEINDIENST 1987).

ein Frequenzband von 3-6 Kilohertz, dieses ist aber nicht entscheidend für das Erkennen wohl aber wichtig für das Orten der Schallquelle. Ändert man nämlich die Frequenz ab, hält aber das Muster artspezifisch, laufen die Tiere einen Fehlwinkel (THORSON et al. 1982). Wichtig für das Erkennen ist dagegen die zeitliche Struktur im Gesang der Männchen, insbesondere die Silbenperiode, d.h. der Abstand vom Beginn einer Silbe bis zum Beginn der nächsten, oder ihren Kehrwert die Silbenrate, während andere Parameter, z.B. Silben und Pausendauer, Zahl der Silben im Vers und Aufbau des Gesanges in Verse, zwar nicht unbedeutend sind aber nicht so hoch gewichtet werden wie die Silbenperiode. Man nennt eine Reaktion, die auf einen enger begrenzten Bereich von Signalparametern abgestimmt ist, *Bandpaßverhalten* (Abb. 8).

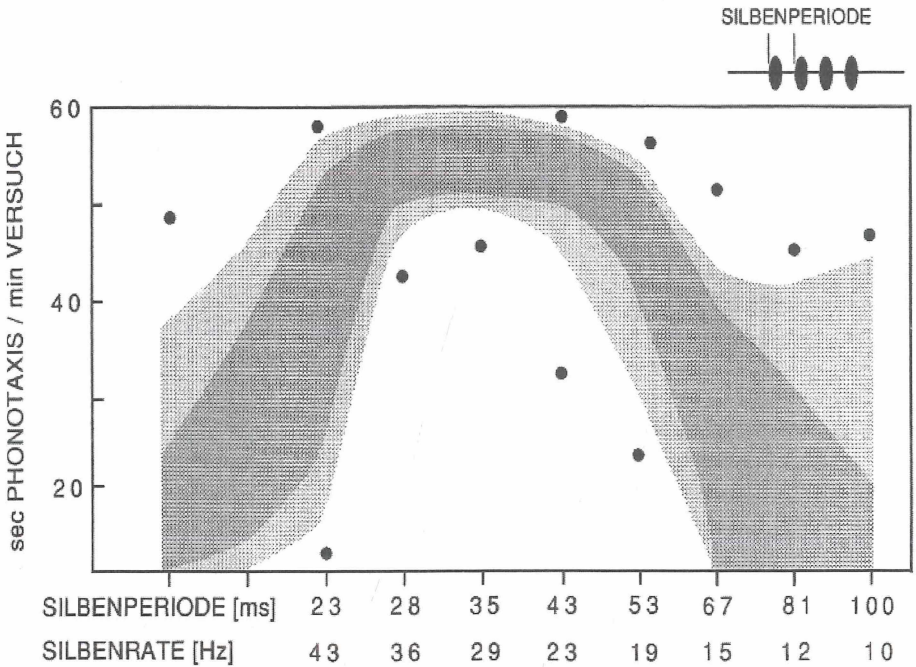


Abb. 8: zeigt das "Bandpaßverhalten" in der Phonotaxis von Grillenweibchen. Hier ist auf der Ordinate der Anteil des gerichteten Laufes/Min aufgetragen und zwar beim Abspielen von Modellgesängen gleicher Energie aber mit verschiedenen Silbenperioden. Die schraffierten Flächen geben den Bereich aller getesteten Weibchen an, die schwarzen Punkte zeigen Extremwerte. Man sieht, daß während des einminütigen Versuches gerichteter Anmarch nur in einem bestimmten Silbenperioden-Bereich erreicht wird und zwar in einem Zeitfenster von ca. 23 - 53 msec (Nach HUBER 1992 und Daten von THORSON et al. 1982).

Der phonotaktisch wirksame Silbenperiodenbereich deckt jenen ab, den das Männchen bei gleicher Umgebungstemperatur in seinem Gesang einhält (DOHERTY 1985).

Leistungen des Gehörs und des Nervensystem bei der Schallwahrnehmung

Die aus den Verhaltensversuchen gewonnenen Daten forderten nach den Leistungen von Gehör und Nervensystem bei der Lautwahrnehmung und der Verarbeitung akustischer Signale zu suchen. Dazu:

Grillen tragen die Ohren in den Vorderbeinen. Erkennbar ist der Ort der Ohren durch die außen sichtbaren Trommelfelle. Unter dem Trommelfell, im Innern des Beines, befindet sich das Hörorgan, das bei den Grillen ca. 50-60 Hörsinneszellen umfaßt, die in Reihen angeordnet sind (EIBL 1978). Jede Hörsinneszelle sendet eine Faser in das erste Brustganglion, die dort im sogenannten akustischen Neuropil endet (EIBL & HUBER 1979; ESCH et al. 1980).

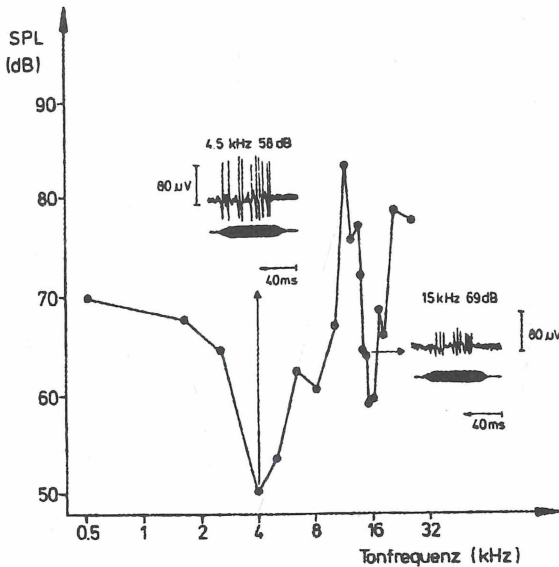


Abb. 9: Hörschwelenkurve, gemessen durch Ableitung vom Hörnerven bei *Gryllus campestris* bei Beschallung des Ohres mit reinen Tonpulsen verschiedener Frequenzen. Das Hörorgan zeigt optimale Empfindlichkeit (geringste Schwelle) bei 4-5 kHz (Bereich des Lockgesanges) und eine um etwa 10 dB geringere Empfindlichkeit bei 15-16 kHz (Bereich des Werbegesanges). Die Einschaltbilder zeigen Originalregistrierungen der Nervenimpulse zweier Hörsinneszellen (jeweils oberer Strahl) auf Töne von 4,5 kHz bzw. 15 kHz (jeweils unterer Strahl). SPL (dB) = Schalldruck rel. 2×10^{-5} N/m²; µV = Mikrovolt (Nach NOCKE 1972, verändert).

Das Ohr der Grillen ist recht gut auf das Frequenzband der Gesänge abgestimmt, das heißt, es besitzt in diesem Frequenzband die größte Empfindlichkeit. Außerdem bilden die Hörsinneszellen den Takt der Silben und Verse und ihre Dauer ab und kodieren die Intensität durch die Impulsfrequenz. Um dies nachzuweisen, muß man für verschiedene Frequenzen die Schwellen des Hörnerven bestimmen und die Entladungsraten einzelner Hörsinneszellen kennen (NOCKE 1972)(Abb. 9).

Die ca 50-60 Hörsinneszellen sind in Reihen angeordnet und erstrecken sich auf der *Crista acustica* des Hörorgans von proximal nach distal. Dem Ort auf der Crista entsprechend, ist jede der Hörsinneszellen auf einen schmalen und anderen Sektor innerhalb des gesamten Frequenzband bestabgestimmt. Im Ohr wird also eine Frequenzanalyse durchgeführt. Dies kann man zeigen in dem man von einzelnen Hörsinneszellen im Ohr ableitet, ihre Lage durch Färbung im Hörorgan bestimmt und dann ihre spezifische Frequenzabstimmung durch die Schwellenkurve ermittelt. Auf diese Weise wurde eine *tonotope Gliederung* gefunden (OLDFIELD et al. 1986). Den Mechanismus, der diese Abstimmung verursacht, kennen wir noch nicht. Es ist aber wahrscheinlich, daß für diese Rezeptorspezifische Abstimmung lokale elektromechanische Eigenschaften der Hörsinneszellen eine Rolle spielen, denn Eingriffe in die Integrität des Hörorgans ändern die Abstimmung der einzelnen Hörsinneszellen nicht.

Die Fasern der Hörsinneszellen enden mit Verzweigungen im 1. Brustganglion (Prothorakalganglion) und sind hier mit wenigen nachfolgenden Neuronen verschaltet. Die Information wird von den Hörsinneszellen auf einige dieser Neurone monosynaptisch übertragen (HENNIG 1988). Ferner finden bereits im 1. Brustganglion Hemmungsvorgänge zwischen lokalen und zum Gehirn aufsteigenden Neuronen statt, die vor allem wichtig sind für die Ortung der Schallquelle (HORSEMANN & HUBER 1994; KLEINDIENST et al. 1981; SELVERSTON et al. 1986; WOHLERS & HUBER 1982).

Die zeitliche Information, die in der Silben und Versfolge steckt, wird von den Hörsinneszellen in der Form von gesangskorrelierten Impulsmustern dem Gehirn zugeleitet und dort nach Verarbeitung in eine Verhaltensantwort übersetzt (Abb. 10)

Gehirn: Ort für das Extrahieren der phonotaktisch wirksamen Silbenperioden

Weder die Hörsinneszellen im Ohr, noch aufsteigende Nervenzellen der Hörbahn sind direkte Anzeiger für den Erkennungsprozeß, denn ihre Aktivität ist nicht spezifisch auf jene Silbenperioden (Raten) abgestimmt, die beim Weibchen den gerichteten Anmarsch auslösen. Sie sind nur Vorstufen in der Kaskade, die zum Erkennungsprozeß führt, denn sie sind auf die Frequenz des Lockgesanges abgestimmt sind, bilden aber auch Lautmuster mit kürzeren und längeren Silbenperioden ab, auf die die Grille nicht mit Phonotaxis reagiert.

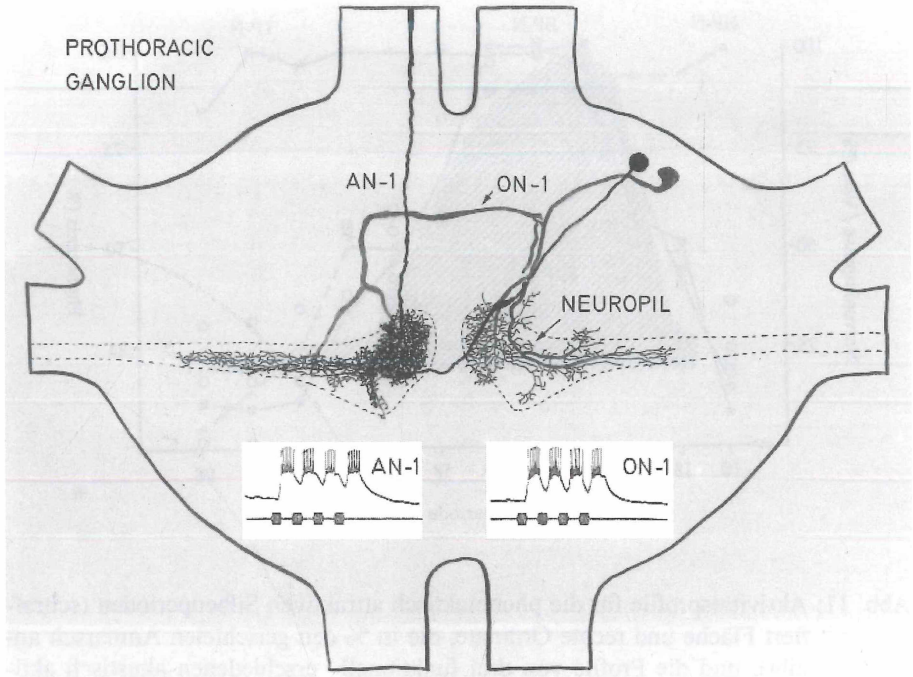


Abb. 10: Umriss des Prothorakalganglions mit den Rekonstruktionen zweier Nervenzellen der Grille, der sogenannten Omegazelle (ON-1), einem lokalen Interneuron, und einer Zelle (AN-1), deren Faser zum Gehirn zieht. Beide erhalten ihre Information von den Hörsinneszellen desjenigen Ohres, das ipsilateral zu ihrem Verzweigungsfeld projiziert, und beide bilden das Silbenmuster des Lockgesanges als Impulsmuster ab. Beide Neurone haben einen spiegelsymmetrischen Partner, der hier nicht gezeigt ist (nach WOHLERS & HUBER 1982, verändert).

Ein entscheidender Fortschritt in der neurobiologischen Analyse zum Gesangserkennen wurde erzielt, als die Untersuchungen auf das Gehirn der Grillen ausgedehnt wurden (SCHILDBERGER 1984; 1994).

In jeder Hirnhälfte wurden 2 Klassen auditorisch aktivierbarer lokaler Neurone gefunden, die Eingang von aufsteigenden Neuronen erhalten. Die Vertreter der beiden Klasse bilden das Lautmuster unterschiedlich ab, z.B. nur den ganzen Vers, oder antworten nur mit wenigen Impulsen auf Verse, die jene Silbenperiode aufweisen, auf die das Weibchen mit Phonotaxis antwortet. Die Neurone mit dieser Ant-

wortcharakteristik wurden als *Bandpaßneurone* (BNN) bezeichnet (Abb. 11).

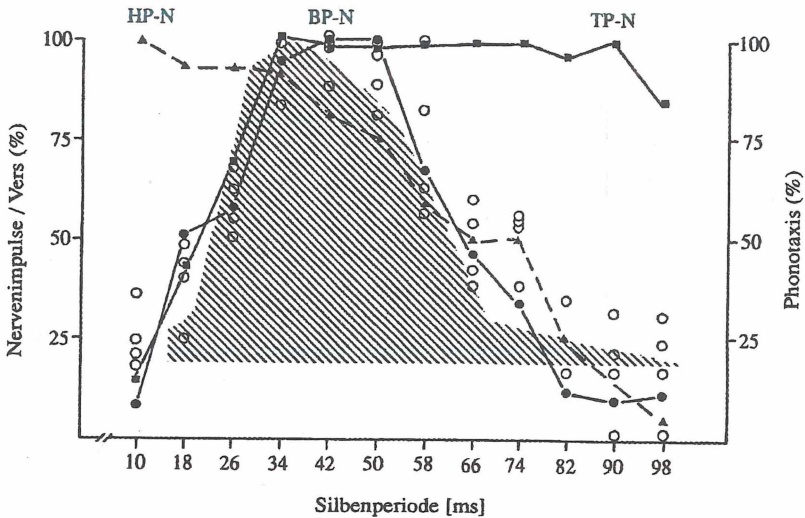


Abb. 11: Aktivitätsprofile für die phonotaktisch attraktiven Silbenperioden (schraffiert Fläche und rechte Ordinate, die in % den gerichteten Anmarsch anzeigt), und die Profile von drei funktionell verschiedenen akustisch aktivierbaren Hirnneuronen: von Hochpaßneuronen (HP-N: schwarze Dreiecke und gestrichelte Linie), die nur auf kurze Silbenperioden und Tiefpaßneuronen (TP-N: schwarze Quadrate und ausgezogene Linie), die nur auf längere Silbenperioden optimal ansprechen, auf die das Weibchen, wenn solche Perioden allein geboten werden, nicht mit Phonotaxis reagiert, und von Bandpaßneuronen (BP-N: offene Kreise), die in ihrem Aktivitätsprofil mit dem phonotaktisch wirksamen Silbenperiodenbereich korrelieren. Als Aktivität dieser Neuronen wurde die Zahl der Nervenimpulse/Vers ausgewertet (linke Ordinate in %) (Nach HUBER & THORSON 1985 basierend auf Daten von SCHILDBERGER 1984).

Wie in Abb. 11 veranschaulicht, grenzen die HP- und TP- Neuronen durch ihr Aktivitätsprofil den Bereich der BP-Neurone ein. Aus diesen Befunden wurde ein Modell für das Zustandekommen des Bandpasses formuliert, das aber experimentell noch bewiesen werden muß. Es beinhaltet, daß HP- und TP-Neurone die Bandpaßneurone aktivieren (*Und-Schaltung*: HUBER und THORSON 1985).

Schallortung bei den Grillen

Für die Schallortung benötigen die Grillen beide Ohren. Wegen der geringen Kör-

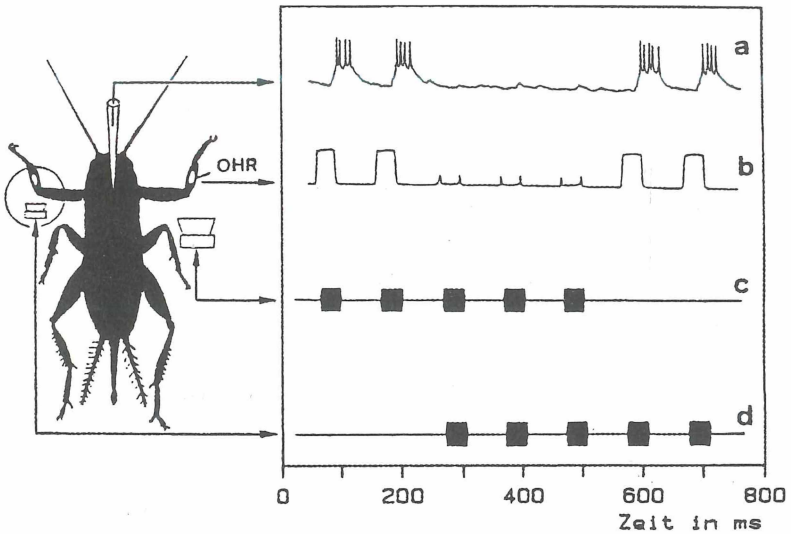


Abb. 12: Das linke Ohr der Grille ist in die Miniaturschallkammer (Beinhörer) eingeschlossen und wird über diese beschallt, das rechte Ohr ist für Schall von außen frei zugänglich. Die Schwingungen des Trommelfells des freien Ohres werden mit einem Laservibrometer gemessen, das nach dem Doppler-Prinzip arbeitet. Wird Schall nur von außen geboten, verdeutlicht durch die beiden ersten Schallpulse (c), schwingt das Trommelfell (b) und die Nervenzelle (a), die die Erregungen des Hörorgans sammelt, wird erregt. Wird Schall über die Miniaturschallkammer geboten (die beiden letzten Schallpulse bei (d) und somit das linke Ohr gereizt, deuten die Schwingung des Trommelfells der Gegenseite (b) und die Erregung der NZ (a) an, daß Schall von links nach rechts über den inneren Schalleitungsweg nach dort gelangt ist. Werden die Schallpulse gleichzeitig links und rechts geboten (mittlere drei Schallpulse in c und d) und stimmt man Phase und Intensität der Schallwellen zwischen außen und innen passend ab, fehlen sowohl die Schwingungen des Trommelfells (b) als auch die Erregung der NZ (a). (nach KLEINDIENST et al. 1983, aus LARSEN et al. 1989)

pergröße stehen diese nahe beieinander. Der geringe Abstand von ca 1,3-1,5 cm bedingt, daß Intensitätsunterschiede zwischen den beiden Ohren bei den Wellenlängen des Lockgesanges von ca. 7 cm durch den Körperschatten sehr klein sind und die Zeitunterschiede zwischen dem Eintreffen der Schallwellen am linken und rechten Trommelfell im Bereich von <math><30-40 \mu\text{sec}</math> liegen. Da die Grillen aber die Schallquelle orten können, wie ihr gerichteter Anmarsch zeigt, müssen sie über Mechanismen verfügen, die ihnen dies gestatten.

Für die binaurale Schalllokalisierung haben Insekten eine Lösung gefunden, nämlich *Druckdifferenzempfänger* entwickelt (AUTRUM 1940; LARSEN et al. 1989; MICHELSEN et al. 1994). Diese zeichnen sich dadurch aus, daß Schallwellen, die das Trommelfell von außen erreichen und zum Schwingen bringen mit Schallwellen, die durch einen inneren Weg zum Trommelfell gelangen in Wechselwirkung treten. Die dabei am Trommelfell auftretenden Druck- und Phasendifferenzen werden bestimmt durch die unterschiedlich langen Leitungswege, die der Schall auf beiden Wegen zurückzulegen hat, durch Abschwächungen des Schalls in den inneren Röhren, z.B. verursacht durch das *mediane Septum*, das als Phasenschieber fungiert (MICHELSEN & LÖHE 1995). Solche Druck und Phasendifferenzen wurden experimentell gefunden. Um sie und die Übertragung des Schalls durch den inneren Weg nachweisen zu können, wurden für die Grillen Beinhörer entwickelt, d.h. Miniaturschallkammern, die nur das jeweilige Ohr einschließen und nur dieses reizen (KLEINDIENST et al. 1981, 1983) (Abb. 12).

Ohren, die als Druckdifferenz-Empfänger arbeiten, besitzen eine annähernd cardioide oder herzförmige Richtcharakteristik (Abb. 13).

Da die Phasenbeziehungen der Schallwellen, die auf beiden Wegen das Trommelfell erreichen, sich mit der Frequenz ändern, ergeben sich bei Beschallung mit verschiedenen Frequenzen andere Richtcharakteristiken. Dies zeigt sich im Verhalten der Grillen durch deren *anomale Phonotaxis* bei Lockgesang, dessen Silben Trägerfrequenzen (TF) > 8 kHz enthalten. Sie laufen einen zunehmend höheren Fehlwinkel (THORSON et al. 1982).

Zu den Zeitunterschieden der Signale zwischen den beiden Ohren und ihrer Bedeutung beim Richtungshören will ich hier nur erwähnen, daß die an den Trommelfellen auftretenden physikalischen Zeitdifferenzen von < 30-40 µsec zu gering sind um vom Nervensystem aufgelöst zu werden. Allerdings können die physiologischen Zeitdifferenzen, die im Bereich von msec liegen und dadurch entstehen, daß die Hörsinneszellen die Intensität des Signals auch durch die Latenzzeit codieren (ESCH et al. 1980) vom Nervensystem für die Schallortung ausgewertet werden, wie an Heuschrecken gezeigt worden ist (RONACHER & RÖMER 1985)

Zentralnervöse Grundlagen der Schallortung

Der Phonotaxis der Grillen liegt die Regel zugrunde "*drehe stets zur Seite desjenigen Ohres, welches das Muster des Signals mit einem größeren Signal-Rauschabstand abbildet*" (STABEL et al. 1989). Mit anderen Worten: Es ist nicht die Differenz der Erregungsstärken beider Ohren entscheidend sondern die Differenz in der Güte ihrer Musterabbildung. Auf die Grille übertragen bedeutet dies, daß sie beim Laufen dann, wenn das Signal von der Seite kommt, zunächst zu dieser Seite dreht, wobei die ortsfeste Schallquelle, z.B. ein am Ort singendes Männchen durch dieses Drehen zum anderen Ohr wandert und dessen Information dann die Gegendrehung

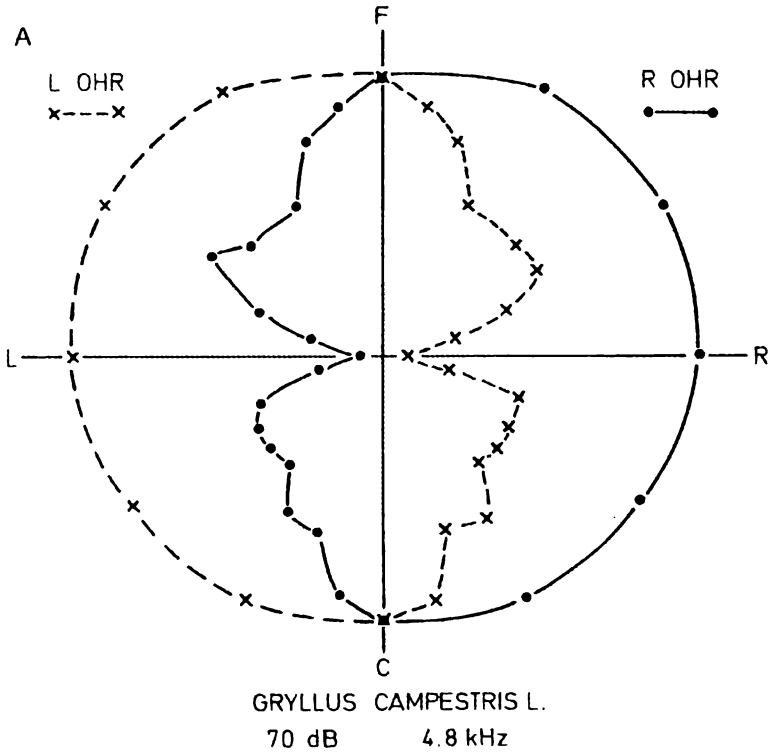


Abb. 13: Cardioide Richtcharakteristik von Grillenohren. Wird Schall im Frequenzband des Lockgesanges (4-5kHz) mit gleicher Intensität geboten, erregt er die Hörsinneszellen je nach Einfallsrichtung des Schalls unterschiedlich stark am stärksten von der Seite des Ohres, das der Schallquelle zugewandt ist (**R** für des rechte Ohr: ausgezogene Kurve), und (**L** für das linke Ohr: gestrichelte Kurve). Dazu wird um die ruhende Grille eine Schallquelle in Abständen bewegt und bei jeder Raumlage die Erregung des Hörnerven gemessen. Die Abstände, gemessen vom Schnittpunkt der Geraden LR und FC bis zu den Meßpunkten sind ein Maß für die Erregungsstärke. Die Erregung ist am größten bei Beschallung des Ohres von seiner Seite und am geringsten bei Beschallung von der Gegenseite. Verbindet man die Meßpunkte, so kann man Richtkurven konstruieren. Sie überschneiden sich frontal (**F**) und caudal (**C**). Nur der frontale Schnittpunkt ist stabil und zeigt beim phonotaktisch sich orientierenden Tier in Richtung zur Schallquelle (nach HUBER 1991, modifiziert nach Daten von BOYD & LEWIS 1983).

veranlaßt. Drehen und Gegendrehen äußern sich in dem Zickzackkurs des phonotaktischen Laufes und bringen das Tier zurück zum vorderen Schnittpunkt der beiden Richtkurven, der in die Richtung der Schallquelle weist. Dieser Unterschied im Signal-Rauschabstand verlangt ferner, daß er sich in der Aktivität in jenen Nervenzellen niederschlagen muß, die auf jeder Seite die Information zum Hirn leiten (Abb. 14).

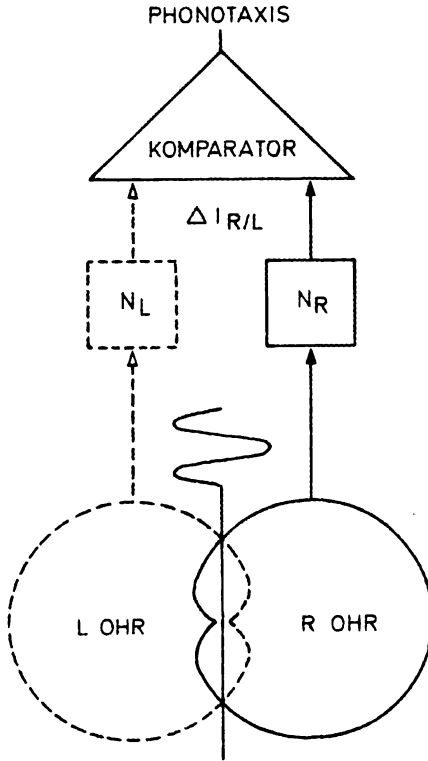


Abb. 14: Gezeigt sind unten schematisch die Richtkurven für beide Ohren, die zentral durch Nervenzellen im Prothorakalganglion, die sich gegenseitig hemmen, noch verschärft werden. Die Richtkurven überschneiden sich vorne und hinten. Der Zickzacklauf der Phonotaxis ist durch die Schlangenlinie verdeutlicht. Aufsteigende Nervenzellen auf jeder Hörbahnseite (N_L und N_R) übertragen die Information des jeweiligen Ohres zum Gehirn, wo eine Vergleichsinstanz (Komparator) vermutet wird, deren Algorithmus wir noch nicht kennen, welche die Informationsdifferenz ($\Delta I_{R/L}$) auswertet und in die Phonotaxis übersetzt (nach HUBER 1990).

Die Frage war nun: Gibt es Nervenzellen, die diese Aufgabe übernehmen? Dazu benötigt man eine Versuchsanordnung, die in der Abb. 15 dargestellt ist (SCHILDBERGER & HÖRNER 1988).

Die intrazelluläre Ableitung von diesen Zellen erlaubt es, sie durch Strominjektion zu manipulieren. Wie in Abb. 15D bei c und c' gezeigt, wird die linke AN1-Zelle, die bei Schall von links eine höhere Entladungsrate zeigt (siehe a) durch Strominjektion (Hyperpolarisation) in ihrer Erregung so stark abgeschwächt (c), daß sie nun unter das Erregungsniveau der Partnerzelle auf der anderen Seite fällt (c'). Folgt das Tier der früher formulierten Regel, so sollte es jetzt zur Gegenseite, also weg vom aktiven Lautsprecher drehen. Genau dieses ist beobachtet worden (siehe ausgezogene Linie c in Abb. 15B).

Der Mechanismus, der den Vergleich von der in der linken und rechten Hörbahn zum Gehirn geleiteten Information durchführt und die Umsetzung dieses Vergleichs in die Laufmotorik sind noch unbekannt, es gibt aber neuere Ansätze, über die ich noch kurz berichten will.

Steuerung der Phonotaxis durch absteigende Neuronen

Bei den Grillen existieren ca 200 Paare von Neuronen im Gehirn, deren Axone ipsilateral bzw. kontralateral zur Lage ihres Zellkörpers in die ventrale Nervenketten ziehen (STAUDACHER 1998). Keineswegs alle diese Neuronen werden bei der Phonotaxis eingesetzt.

Ein erster wichtiger und wohl über die Insekten hinausreichender Befund besagt, daß viele der vom Gehirn zur Motorik absteigenden Nervenzellen nur dann aktiviert werden und auf Reize antworten, wenn das Tier läuft und schweigen, wenn das Tier ruht, d.h. man kann von solchen Nervenzellen nur dann die wichtigen Informationen erhalten, wenn das Tier motorische Aktivität zeigt.

Bei den bisher analysierten absteigenden Nervenzellen wurde eine Arbeitsteilung gefunden: Es gibt Zellen, die bei Erregung das Tier zum Laufen bringen, ohne die Geschwindigkeit und Richtung zu kontrollieren und es gibt Zellen, die mit steigender Erregung auch zu einer steigenden Geschwindigkeit des Laufes führen (SCHILDBERGER 1994). Dies korreliert mit der Beobachtung, daß Grillen und Laubheuschreckenweibchen beim Anmarsch zum Männchen, wenn sie näher kommen und die Lautstärke ansteigt, in der Regel auch schneller laufen (HUBER 1990).

Ferner gibt es auch erste Befunde, die andeuten, daß einige der vom Gehirn zu den Thorakalganglien und damit zur Motorik absteigende Nervenzellen, Richtungsinformation übertragen. Sie schweigen beim ruhenden Tier und veranlassen das gehaltene und laufende Tier bei seitlicher Beschallung mit Lockgesang zur Schallquelle zu drehen (SCHILDBERGER 1994; STAUDACHER & SCHILDBERGER 1998) (Abb. 16).

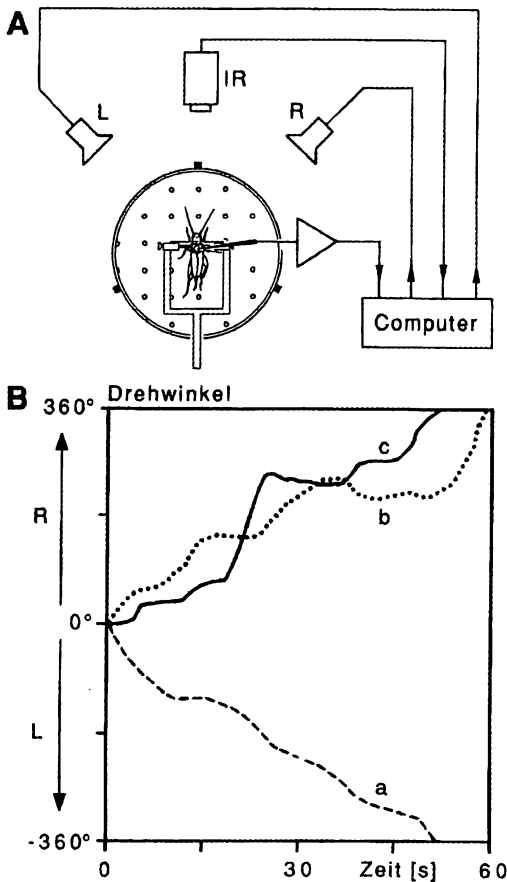
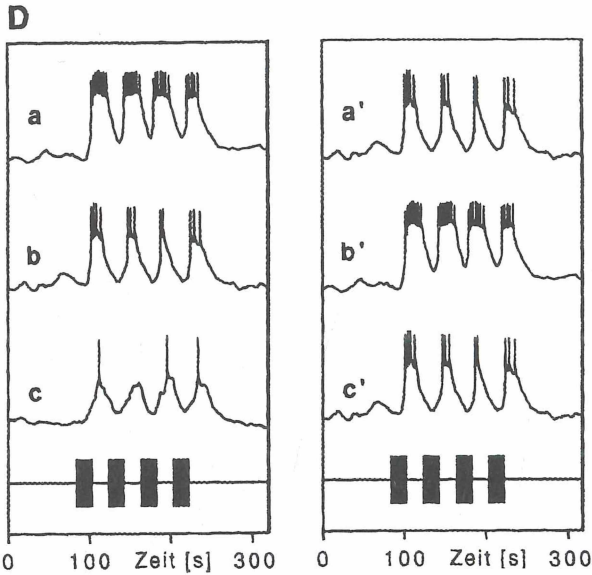
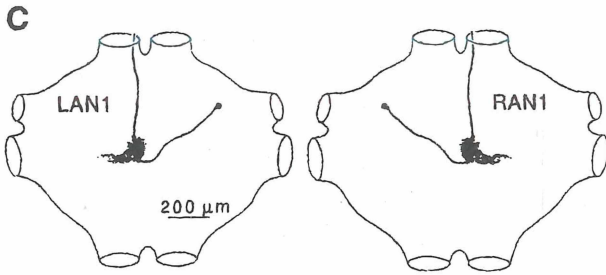


Abb. 15: Anordnung zur simultanen Messung der Drehtendenz beim gehaltenen Tier und daran beteiligter Neurone der aufsteigenden Hörbahn. Weitere Erklärung im Text (aus HUBER 1990, nach SCHILDBERGER & HÖRNER 1988, geändert).

A Das Grillenweibchen ist über einem Ball gehalten und kann nur vorwärtslaufen, aber mit seinen Beinen den Ball drehen. Diese Drehungen des Balles werden mit einer Kamera registriert (IR). Wird es von vorne links (L) oder vorne rechts (R) mit Lockgesang beschallt, dreht es den Ball so, als würde es in diese Richtung laufen.

B Gezeigt sind die Drehwinkel des von links (a) bzw. rechts (b) beschallten Tieres.



C Beim gehaltenen und laufenden Tier kann man gleichzeitig von aufsteigenden Nervenzellen (LAN1 bzw. RAN1) intrazellulär ableiten, die durch den Laut aktiviert werden. Man registriert mit eine Mikrokapillare, die durch die Membran in die Zelle eingestochen wird, die elektrische Antwort der Zellen auf Lockgesang, während das Tier läuft und findet, wie in

D gezeigt, daß auch hier die Regel gilt "drehe stets zur Seite der Zelle, die das Muster durch eine höhere Entladungsfrequenz abbildet" (vergleiche dazu a und a' bzw. b und b' in D), sichtbar an der größeren Zahl der Nervenimpulse/Silbe auf einen viersilbigen Lockgesangsvers (Lautspur unten).

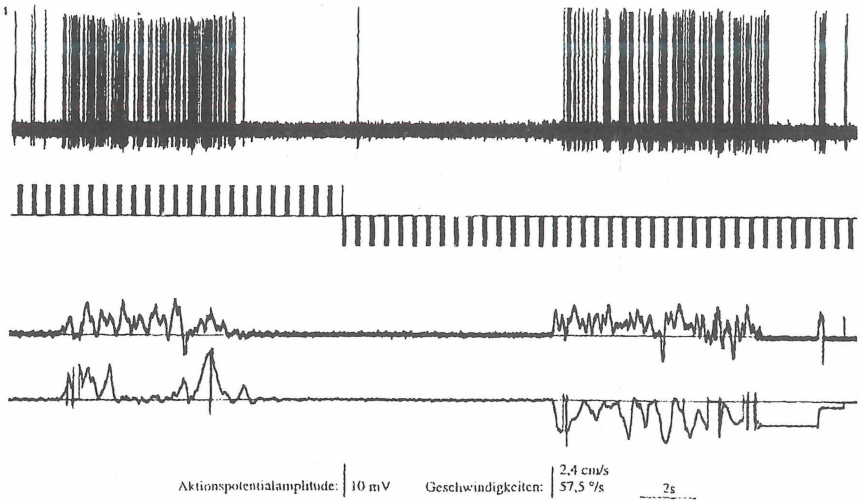


Abb. 16: Bei der gehaltenen laufenden Grille wird die Aktivität eines absteigenden Hirnneurons (1. Spur mit Aktionspotentialen) bei Beschallen mit Lockgesangsversen (die Silben sind durch die geraffte Zeitachse nicht zu erkennen) von links (erster Teil der Spur 2) bzw. rechts (zweiter Teil der Spur 2) simultan mit der Vorwärtsbewegung (3. Spur) und der Drehbewegung (4. Spur) aufgezeichnet (v. oben nach unten). Man beachte, daß diese Nervenzelle nur aktiviert wird, wenn das Tier läuft. Die Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung betrug 2,4 cm/s, die Drehgeschwindigkeit 57,5°/s (nach STAUDACHER 1994).

Schlußbetrachtungen

Mein Bericht sollte in Ausschnitten zeigen, wie weit wir in den 50 Jahren der Erforschung der akustischen Kommunikation und ihrer neuralen Grundlagen bei den Grillen gekommen sind und wie man aus der Analyse des Verhaltens zu sinnvollen Fragen an das Nervensystem gelangen kann. Für viele der gestellten Fragen gibt es noch keine Antwort und damit ist ein weites Feld für die Forschung im nächsten Jahrhundert eröffnet, ein Ansporn für künftige Generationen.

Als Emeritus verfolge ich nun die Forschung meiner Schüler und deren Schüler, gebe Rat, wo dieser gewünscht wird, und versuche mir einen Überblick zu verschaffen, wie die lautbegabten Insekten in ihrem Lebensraum kommunizieren. Diese Thematik würde einen weiteren Bericht erfordern, um Sie auch nur annähernd mit der Vielfalt der Taktiken vertraut zu machen, deren Werden und die ihnen zugrundeliegenden Mechanismen wir noch kaum verstehen.

Wenn man mich fragt, wie es weitergehen soll, so ist die Antwort wie jede Vision in die Zukunft schwierig: Doch soviel kann man sagen: Der weitere Fortschritt hängt davon ab, ob die gestellten Fragen experimentell gelöst werden können und damit auch von den Methoden, die neu entwickelt oder wenn vorhanden neu an die Bedingungen angepaßt werden müssen.

Persönlich sehe ich in der messenden Freilandforschung einen wesentlichen Zugang, wenn sich die Befunde unter Habitatbedingungen auf die Verhältnisse im Labor übertragen lassen. Ferner ist es meine Auffassung, daß erst die Erforschung der neuralen Grundlagen am sich *verhaltenden Tier* den Brückenschlag vom Verhalten zum Nervensystem schafft, um den Anforderungen gerecht zu werden, welche Umwelt und Innenwelt im Laufe der Evolution an die Tiere gestellt haben.

Literatur

- AUTRUM, H. (1940): Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden: II. Das Richtungshören von *Locusta* und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustiden-Typ. Z. vergl. Physiol. 28: 326 - 352.
- BENTLEY, D. R. (1969): Intracellular activity in cricket neurons during generation of song patterns. J. Insect. Physiol. 62: 267 - 283.
- BOYD, P.J. & LEWIS, D.B. (1983): Peripheral auditory directionality in the cricket (*Gryllus campestris* L., *Teleogryllus oceanicus* Le Guillon). J. Comp. Physiol. 153: 523 - 532.
- DOHERTY, J.A. (1985): Temperature coupling and "trade off" phenomena in the acoustic communication system of the cricket *Gryllus bimaculatus* De Geer (Gryllidae). J. exp. Biol. 114: 17 - 35.
- EIBL, E. (1978): Morphology of sense organs in the proximal parts of the tibiae of *Gryllus campestris* L and *G. bimaculatus* De Geer (Insecta, Ensifera). Zoomorphologie 89: 185 - 205.
- EIBL, E. & HUBER, F. (1979): Central projections of tibial sensory fibers within the three thoracic ganglia of crickets (*Gryllus campestris* L., *Gryllus bimaculatus* De Geer). Zoomorphologie 92: 1 - 17.
- ELLIOTT, C.J.H. & KOCH, U.T. (1985): The clockwork cricket. Naturwissenschaften 72: 150 - 153.
- ELLIOTT, C.J.H., KOCH, U.T., SCHÄFFNER, K.-H. & HUBER, F. (1982): Wing movements during cricket stridulation are affected by mechanosensory input from the wing hair plates. Naturwissenschaften 69: 288 - 289.
- ELSNER, N. (1968): Die neuromuskulären Grundlagen des Werbebesangs der roten Keulenheuschrecke *Gomphocerippus rufus* L. Z. vergl. Physiol. 60: 308 - 350.
- ELSNER, N. (1974): Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). I. Song patterns and stridulatory movements. J. Comp. Physiol. 88: 67 - 102.
- ELSNER, N. (1975): Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshop-

- pers (Orthoptera: Acrididae). II. Neuromuscular activity underlying stridulation. *J. Comp. Physiol.* 97: 291- 322.
- ELSNER, N. (1994): The search for the neural centers of cricket and grasshopper song. In: *Neural basis of behavioral adaptations* (Ed. SCHILDBERGER, K. & ELSNER, N.) *Fortschr. Zool.* 39: 167 - 193.
- ESCH, H., HUBER, F. & WOHLERS, D.W. (1980) Primary auditory neurons in crickets: physiology and central projections. *J. Comp. Physiol.* 137: 27 - 38.
- HAMMOND, C. (1983): The courtly crickets. In: *Arts of Asia* (March - April): 81- 87.
- HEDWIG, B. (1994): A cephalothoracic command system controls stridulation in the acridid grasshopper *Omocestus viridulus* L. *J. Neurophysiol.* 72: 2015 - 2025.
- HEDWIG, B. (1995): Kontrolle des Stridulationsverhaltens von Feldheuschrecken durch descendierende Hirnneurone. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 88/2: 181 - 190.
- HEDWIG, B. (1996): A descending brain neuron elicits stridulation in the cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Naturwissenschaften* 83: 428 - 429.
- HEINRICH, R. (1995): Mikrochirurgische und pharmakologische Untersuchungen über die neuralen Grundlagen des Heuschreckengesanges. Dissertation, Univ. Göttingen.
- HELVERSEN, O. v. & ELSNER, N. (1977): The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device. *J. Comp. Physiol* 122: 53 - 64.
- HELVERSEN, O. v. & HELVERSEN, D. v. (1981): Korrespondenz zwischen Gesang und auslösenden Schema bei Feldheuschrecken. *Nova Acta. Leopoldina* 54: 449 - 462.
- HENNIG, R. M. (1989): Neuromuscular activity during stridulation in the cricket *Teleogryllus commodus*. *J. Comp. Physiol. A* 165: 837 - 846.
- HOFMANN, H.(1996): Die Kulturgeschichte der chinesischen Kampfgrillen: Ein Beitrag nicht nur zur Geschichte der Biologie. *Biol. Zentralbl.* 115: 206 - 213.
- HORSEMAN, G. & HUBER, F.(1994): Sound localization in crickets. 1. Contralateral inhibition of an ascending interneuron (AN1) in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Comp. Physiol. A* 175: 389 - 398.
- HUBER, F. (1952): Verhaltensstudien am Männchen der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.) nach Eingriffen in das Zentralnervensystem. *Zool. Anz.* 46: 138 - 149.
- HUBER, F. (1955): Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L. *Z. Tierpsychol.* 12: 12 - 48.
- HUBER, F. (1960): Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. *Z. vergl. Physiol.* 44: 60 - 132.
- HUBER, F. (1965): Aktuelle Probleme in der Physiologie des Nervensystems der Insekten. *Naturwiss. Rdsch.* 18: 143 - 156.
- HUBER, F. (1975): Principles of motor co-ordination in cyclically recurring behavior in insects. In: *Simple Nervous Systems* (Usherwood, P.N.R., Newth, D.R. eds), Ch.10: 381- 413, Edward Arnold.

- HUBER, F. (1990): Cricket Neuroethology: Neural basis of intraspecific acoustic communication. *Advances in the Study of Behavior* 19: 299 - 356.
- HUBER, F. (1991): Aus der Welt der Grillen: Verhalten und Nervenzellen. In: *Information processing in animals*. 7: 7- 31, Akad. Wiss. & Lit. Mainz.
- HUBER, F. (1992): Verhalten und Neurobiologie von stimmbegabten Insekten. *Naturwissenschaften* 79: 393 - 406.
- HUBER, F. & THORSON, J.(1985): Cricket auditory communication. *Sci. Am.* 253: 60 - 68.
- INNENMOSER, J.(1974): Stabilität des motorischen Musters der Gesänge von *Gryllus bimaculatus* De Geer, vor und nach sublethaler Applikation des insektiziden Phosphorsäureesters Parathion. Dissertation, Univ. Köln.
- KLEINDIENST, H.-U. (1987): Akustische Ortung bei Grillen: Dtsch. Arbeitsgem. Akustik (DADA) 1987: 25 - 46.
- KLEINDIENST, H.-U., KOCH, U. T. & WOHLERS, D. W. (1981): Analysis of the cricket auditory system by acoustic stimulation using a closed sound field. *J. Comp. Physiol.* 141: 283 - 296.
- KLEINDIENST, H.-U., WOHLERS, D. W. & LARSEN, O. N. (1983): Tympanal membrane motion is necessary for hearing in crickets. *J. Comp. Physiol.* 151: 397- 400.
- KLOPFLEISCH, K. D. (1973): Ethologische Untersuchungen an der Feldgrille *Gryllus campestris* L. an natürlichen Standorten. Staatsexamensarbeit Univ. Köln.
- KUTSCH, W.(1969): Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltensweisen von drei Grillenarten. *Z. vergl. Physiol.* 63: 335 - 378.
- KUTSCH, W. & OTTO, D.(1972): Evidence for spontaneous song production independent of the head ganglia in *Gryllus campestris* L. *J. Comp. Physiol.* 81: 115 - 119.
- KREIDL, A. & REGEN, J. (1905): Physiologische Untersuchungen über Tierstimmen. Stridulation von *Gryllus campestris*. *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien* 64: 1- 25.
- LARSEN, O. N., KLEINDIENST, H.-U. & MICHELSEN, A. (1989): Biophysical aspects of sound reception. In: *Cricket behavior and Neurobiology* (HUBER, F., MOORE, T. E., LOHER, W. eds.), pp. 364 - 390, Cornell University Press, Ithaca.
- MICHELSSEN, A. (1998): The tuned cricket. *News Physiol. Sci.* 13: 31 - 38
- MICHELSSEN, A. & LÖHE, G. (1995): Tuned directionality in cricket ears. *Nature* 375: 369.
- MICHELSSEN, A., POPOV, A.V. & Lewis, B. (1994): Physics of directional hearing in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Comp. Physiol.* A175: 153 - 64.
- NOCKE, H. (1971): Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen. *Z. vergl. Physiol.* 74: 272 - 314.
- NOCKE, H. (1972): Physiological aspects of sound communication in crickets (*Gryllus campestris* L.). *J. Comp. Physiol.* 80: 141 - 162.
- OLDFIELD, B. P., KLEINDIENST, H.-U. & HUBER, F. (1986): Physiology and tonotopic organization of auditory receptors in the cricket *Gryllus bimaculatus* De Geer. *J. Comp. Physiol.* A 159: 457- 464.

- OTTO, D. (1971): Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen. *Z. vergl. Physiol.* 74: 227 - 271. University Press, Ithaca.
- POPOV, A. V., SHUVALOV, V. F., SVETLOGORSKAYA, I. D. & MARKOVICH, A. M. (1974): Acoustic behavior and auditory system in insects. In: *Mechanoreception* (Ed. J. Schwartzkopff), pp. 281-306, *Wiss. Abh. Rhein-Westf. Akad. Wiss.*
- REGEN, J. (1913): Über die Orientierung des Weibchens von *Liogryllus campestris* L. nach dem Stridulationschall des Männchens. *Akad. Wiss. Math. Nat. Kl. Abt. I (Wien)* 132: 81-88.
- RONACHER, B. & RÖMER, H. (1985): Spike synchronization of tympanic receptor fibres in a grasshopper (*Chorthippus biguttulus* L., Acrididae). *J. Comp. Physiol. A* 157: 631 - 642.
- SCHÄFFNER, K.-H. & KOCH, U. T. (1987a). A new field of wing campaniform sensilla essential for the production of the attractive calling song in crickets. *J. Exp. Biol.* 129: 1-23.
- SCHÄFFNER, K.-H. & KOCH, U. T. (1987b). Effects of wing campaniform sensilla lesions on stridulation in crickets. *J. Exp. Biol.* 129: 25 - 40.
- SCHILDBERGER, K. (1984): Temporal selectivity of identified auditory neurons in the cricket brain. *J. Comp. Physiol.* A155:171- 185.
- SCHILDBERGER, K. (1994): The auditory pathway of crickets: Adaptations for intraspecific acoustic communication. In: *Neural Basis of Behavioural Adaptations* (SCHILDBERGER K, & Elsner, N. eds.) *Fortschr. Zool.* 39: 209 - 225.
- SCHILDBERGER, K. & HÖRNER, M. (1988): The function of auditory neurons in cricket phonotaxis. 1. Influence of hyperpolarization of identified neurons on sound localization. *J. Comp. Physiol.* A163: 621- 631.
- SILVERSTON, A. I., KLEINDIENST H.-U. & HUBER, F. (1985) Synaptic connectivity between cricket auditory interneurons as studied by selective photoinactivation. *J. Neurosci.* 5: 1283 - 1292.
- STABEL, J., WENDLER, G. & SCHARSTEIN, H. (1989) Cricket phonotaxis: localization depends on recognition of the calling song pattern. *J. Comp. Physiol.* A165: 165 -177.
- STAUDACHER, E. (1994) Aktivität absteigender Gehirnneurone bei der laufenden Grille, *Gryllus bimaculatus* De Geer. Ph.D. Thesis, LMU München.
- STAUDACHER, E. (1998) Distribution and morphology of descending brain neurons in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Cell Tissue Res.* 294: 187- 202.
- STAUDACHER, E. & SCHILDBERGER, K. (1998) Gating of sensory responses of descending brain neurons during walking in Crickets. *J.exp. Biol.*201: 559 - 572.
- THORSON, J., WEBER, T. & HUBER, F. (1982): Auditory behaviour of the cricket. 11. Simplicity of calling-song recognition in *Gryllus* and anomalous phonotaxis at abnormal carrier frequencies. *J. Comp. Physiol.* 146: 361- 378.
- WEBER, T., THORSON, J. & HUBER, F. (1981). Auditory behavior of the cricket. 1. Dynamics of compensated walking and discrimination paradigms on the Kramer Treadmill. *J. Comp. Physiol.* 141: 215 - 232.

- WOHLERS, D. W. & HUBER, F. (1982): Processing of sound signals by six types of neurons in the prothoracic ganglion of the cricket, *Gryllus campestris* L. J. Comp. Physiol. 146, 161 - 173.
- WENZEL, B., ELSNER, N. & HEDWIG, B. (1998) Microinjection of neuroactive substances into brain neuropil controls stridulation in the cricket *Gryllus bimaculatus* (De Geer). Naturwissenschaften 85:452 - 454.

Prof. em. Dr. rer. nat. Dr. h.c. mult. Franz Huber
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
D 82319 Seewiesen

Privat: Watzmannstr. 16,
D 82319 Starnberg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1998](#)

Autor(en)/Author(s): Huber Franz

Artikel/Article: [50 Jahre Forschung über akustische Kommunikation bei Grillen: Verhalten und Neurobiologie 1-31](#)