BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

SITZUNGSBERICHTE

JAHRGANG

1991

MÜNCHEN 1992

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Akustische Verständigung im Tierreich [Studien aus der Welt der Vögel und der Insekten]

Franz Huber

Max-Planck-Institut, Seewiesen

Die Grenzen meiner Sprache sind die Grenzen meiner Welt.

Ludwig Wittgenstein

Durch Botschaften ohne Worte verständigen sich Tiere.

Martin Lindauer

[Vorgetragen in der Sitzung des Plenums am 26. Oktober 1990]

Nur der **Mensch** besitzt eine verbale Sprache und er hebt sich darin auch deutlich ab von den nächst verwandten Säugetieren, den Primaten. Er hat eine angeborene Disposition für Sprechen und zum Verstehen des Gesprochenen. Der Mensch muß seine Muttersprache lernen, ebenso wie andere Sprachen. Sie dienen ihm zur zwischenmenschlichen Verständigung und sind wesentlicher Bestandteil für den Aufbau kultureller Traditionen. Für Sprechen und Wahrnehmen des Gesprochenen hat der Mensch in seinem Hirn bestimmte Zonen spezialisiert, die wir mit Einschränkungen auch bei den naheverwandten Säugetieren finden.

Tiere besitzen keine Sprache im menschlichen Sinne. Aber es gibt bei ihnen Verständigungsweisen, die unserer Verständigung, wenn gleich auf weit primitiverer Ebene, analog sind. Hierzu zählen **Zeichensprachen**, ähnlich denen, die z. B. der Taubstumme einsetzt, um sich verständlich zu machen, oder das Kind, ehe es zu sprechen gelernt hat. Von solchen Zeichensprachen soll nicht die Rede sein.

Unter den Insekten und Wirbeltieren finden wir darüberhinaus zahlreiche Arten, die sich mit **Schall**, also akustisch aber nicht verbal, verständigen. Sie haben wie der Mensch Netzwerke von Nervenzellen für die Produktion der Laute, Ohren und andere Netzwerke von Nervenzellen für die Wahrnehmung und Bewertung des akustisch Mitgeteilten.

Wo immer Schallsignale im Tierreich auftreten, ob es sich um den

Zirpton einer Grille in der Mainacht handelt, Geräusche der Heuschrecken oder Zikaden auf Sommerwiesen oder in Pinienwäldern, den Paarungsruf des Frosches im oder nahe am Teich, das melodische Lied der Nachtigall oder das Geschnatter eines Papageis, das Röhren des Hirsches oder den Echoortungslaut einer nachts jagenden Fledermaus, stets sind diese Schallsignale physikalisch durch zwei Parameterklassen gekennzeichnet: durch die **Tonfrequenzzusammensetzung** und durch die **zeitliche Gliederung der Laute**.

Um eine akustische Verständigung etablieren zu können, müssen zwischen dem Sender des Signals und dem Empfänger während der Stammes- und Individualgeschichte Beziehungen entstanden sein mit Einrichtungen im Nervensystem, die sicherstellen, welche Nachrichten des Signals genutzt werden und wie diese Nachrichten zu interpretieren sind, gleichgültig ob es sich, wie z. B. bei den Insekten oder Fröschen, um ein angeborenes Können handelt, oder, wie bei vielen Singvögeln bzw. der menschlichen Sprache, um einen Lernprozeß, der auf angeborenem Können aufbaut.

Bei allen akustischen Verständigungsweisen fragt man in gleicher Weise:

1. Wie erzeugt der Sender seine Laute und in welchem Verhaltenskontext setzt er sie ein.
2. Dem Empfänger mit seinem Gehör und seinem Nervensystem kommen zwei gleich wichtige Aufgaben zu: Er muß aus der Fülle der gehörten Laute, sei es im Biotop oder auf einer Party, jene selektiv ausfiltern, die zu seiner Art oder sogar zu einem bestimmten Individuum gehören, einen Vorgang den wir mit **Sprach-** oder allgemeiner mit **Lauterkennen** bezeichnen, und er muß den Sender im Raum orten, um mit diesem gerichtet interagieren zu können. Diesen Vorgang nennen wir allgemeiner gefaßt **Schallorten**.

Verständigung mit Lauten im Tierreich

Ich will einen vergleichenden, d. h. stammesgeschichtlichen Ansatz machen, dabei an Vögeln und Insekten zeigen, wie diese sich durch Schall verständigen, die biologische Bedeutung darstellen, aber auch die Mechanismen beschreiben, die diese Verständigung möglich machen, sofern wir sie kennen.

Mit Beispielen aus der Welt der **Singvögel** will ich beginnen, ehe ich mich dann den **Insekten [Grillen]** zuwende. Die Vögel habe ich deshalb gewählt, weil viele Vogelarten uns darin gleichen, den Gesang von den Eltern oder Verwandten ganz oder in Teilen lernen zu müssen, oft sehr früh in der Entwicklung, und die Grillen deshalb, weil sie gute Beispiele dafür sind, wie durch ein vererbtes Programm akustische Verständigung erzielt werden kann.

1. Akustische Verständigung bei Vögeln

Die Bedeutung der verschiedenen Vogelgesänge läßt sich aus dem Studium des Verhaltens im Freiland oder unter günstigen Bedingungen im Labor erschließen.

Unter der großen Zahl schallerzeugender Vögel kennen wir Arten, wie z. B. Dorngrasmücken, die als Jungvögel alle 25 arttypischen Rufe und die drei arteigenen Gesänge voll entwickeln, obgleich sie einzeln in schallisolierenden Kammern gehalten, sich zwar selbst aber nicht den Gesang der Eltern hören können. Sie haben diese Fertigkeiten offenbar von Geburt an mitbekommen und müssen sie nicht erlernen.

Andere Vögel, z. B. der Weißkronensperling, singen nur dann arttypisch, wenn sie während der Entwicklung den Elterngesang hören konnten. Sie benötigen demnach die Wahrnehmung des arttypischen Gesanges, um den eigenen voll entwickeln zu können. Nachdem sie den Gesang gehört und ihn etabliert haben, behalten sie die Melodie auch ohne Gehör bei.

Interessanter sind jene Vogelarten geworden, die nur Elemente ihres Gesanges „angeboren mitbekommen“, den größeren Teil ihrer Melodie aber erlernen müssen. Manche Vogelarten können ihr ganzes Leben lang neue Elemente in ihr Repertoire einbauen und dieses damit erstaunlich erweitern. Hier sind insbesondere die Nachahmer zu nennen, denn Nachahmen ist ohne Hören und Einspeichern des Gehörten nicht möglich.

Besonders intensiv wurden die Bedingungen für das Gesangslernen beim Weißkronensperling untersucht und dabei folgende Einsichten gewonnen:

1. Der Vogel lernt und speichert bei gleichzeitigem Angebot von Gesängen verschiedener Arten den Artgleichen, für den er offenbar angeborenermaßen eine Präferenz besitzt.

2. Er singt auch bei falschem Vorbild, aber nicht nach diesem Vorbild.
3. Sogar ohne einen Gesang gehört zu haben, bildet der Vogel ein Lautmuster aus angeborener Veranlagung, das verschieden ist vom dem der eigenen oder einer fremden Art.
4. Er braucht zu einer bestimmten Zeit seiner Entwicklung sein Gehör um das Gehörte lernen und einspeichern zu können.

Manche Männchen von Singvogelarten haben die Fertigkeit entwickelt, die geringfügig verschiedenen Gesänge ihrer art- und populationsgleichen Reviernachbarn zu imitieren, womit sie einem Fremden fälschlich anzeigen, daß hier mehrere Reviere besetzt sind. Sie bauen sozusagen akustisch ein potemkinsches Dorf auf. Man könnte dies als akustische Mimikry bezeichnen.

Bei vielen Vogelarten ist diese Lernphase auf die frühe Jugend beschränkt. Sie haben, wie die Wissenschaftler dies nennen, „**eine sensible Periode für Gesangslernen**“. In dieser werden akustische Eindrücke in kurzer Zeit und unauslöschlich festgelegt. Eine derart prompte Festlegung wird in der Verhaltensforschung als „**Prägung**“ bezeichnet.

Besonders instruktive Beispiele für Gesangsprägung kennen wir vom Zebrafink, einem in Australien beheimateten Webervogel: Wird ein Zebrafink von einem japanischen Mövchen aufgezogen, ehe er den arteigenen Gesang gehört hat, so übernimmt er Motive und Zeitablauf des Tutorgesanges und behält ihn lebenslang bei. Das heißt: Was in der kritischen Periode gehört und eingespeichert worden ist, bleibt zeitlebens in der Ausführung bestehen, auch wenn der Vogel später den arteigenen Gesang hören konnte. Junge Zebrafinkmännchen, welche die Gesänge verschiedener Väter hören konnten, zeigen durch die Anordnung der Lautelemente, daß sie ihren Gesang von mehreren Vätern übernommen hatten.

Diese Gesangsprägung, so hat man kürzlich an anderen Vogelarten gefunden, ist offenbar in einem bestimmten Hirngebiet lokalisiert. Sie geht dort einher mit der Reifung spezifischer Verschaltungen.

Uns allen ist vertraut, daß viele Vogelarten nicht das ganze Jahr über singen sondern ihre Gesangsproduktion auf die Paarungszeit und hier auf eine bestimmte Tageszeit beschränken. Ferner hat bei vielen Vogelarten das Männchen ein größeres Repertoire, obgleich beide Geschlechter ein ausgezeichnetes Hörvermögen besitzen. Es

gibt also offenbar physiologische Komponenten und Zustände, außerdem geschlechterspezifische Unterschiede, die es dem Sender erlauben, nur in einer beschränkten Zeit, seinen Gesang zu Gehör zu bringen. Dafür sind männliche **Sexualhormone** zuständig, denn man kann durch Hormongaben zur unrichtigen Zeit den Gesang auslösen, selbst Weibchen, die sonst nicht singen, durch männliche Hormone zum Singen bringen: Dies deutet an, daß bei beiden Geschlechtern im Hirn Apparate für die Gesangsproduktion vorhanden sind und der Einsatz dieser Apparate offenbar unter der Kontrolle von Hormonen steht.

Bei einigen Singvogelarten kennen wir die Hirnorte und z. T. auch die Verschaltungen des Gesangskontrollsystems und die zentralnervösen Verarbeitungsorte des Gehörten genauer. Es handelt sich hier nicht um ein einziges Hirnareal, sondern es sind deren mehrere, die unter einander in Beziehung stehen. Der Stimmapparat, bei Vögeln **Syrinx** genannt, erhält seine Information von einem Kerngebiet aus dem Hirnstamm. Diese Nervenzellen erhalten Befehle von verschiedenen anderen Kerngebieten, die in der Regel im Vorderhirn des Vogel lokalisiert sind.

Vögel, das weiß man schon länger, führen in ihrem Ohr eine Tonfrequenzanalyse durch. Auch im Hirn sind verschiedene Frequenzen in sogenannten Frequenzkarten in den Nervenzellen niedergelegt. Andere Nervenzellen des Hirns sprechen besonders empfindlich auf die Lautmuster an, wieder andere kodieren die Richtung, aus der der Laut kommt. Wiederum war der Weißkronensperling auch hier Vorreiter: Bei ihm wurde die elektrische Aktivität von Nervenzellen in verschiedenen Hirnarealen abgeleitet und gefunden, daß einige dieser Nervenzellen bevorzugt nur auf den eigenen Gesang antworten, andere auf die Dialekte der gleichen Population. Wieder andere Nervenzellen reagierten besonders deutlich, wenn das Tier selbst sang.

Untersuchungen von F. Nottebohm und M. Konishi zeigten, daß die Größe der Gesangskerne im Gehirn mit der Entwicklung und mit dem Geschlecht korreliert ist. Diese Kerne enthalten mehr und größere Nervenzellen beim Männchen. Der Geschlechtsdimorphismus im Gehirn kommt dadurch zustande, daß beim Weibchen Nervenzellen dieser Regionen atrophieren bzw. sterben, beim Männchen die Zellen an Zahl und Größe zunehmen. Bei ihnen werden die Kerne

zur Brutzeit größer und wieder kleiner, wenn diese Periode zu Ende geht.

Beim Zebrafinken haben Kathy und Ernest Nordeen die Entstehung von neuen Nervenzellen mittels radiaktiver Tritium-Markierung verfolgt. Sie fanden, daß während der sensiblen Phase junger Männchen rund 18000 neue Nervenzellen geboren werden. Dieser Zuwachs und Wechsel wird offenbar von Sexualhormonen gesteuert.

2. Akustische Verständigung bei Grillen

Viele der z. Zt. etwa 2000 beschriebenen Grillenarten sind lautbegabt. In aller Regel ist das Männchen der Sender der Schallsignale; beide Geschlechter verfügen über einen ausgezeichneten Hörsinn, der es erwachsenen Weibchen und Männchen gestattet, Schall wahrzunehmen und durch ein meßbares Verhalten zu beantworten.

Nur die Männchen singen. Sie heben dazu ihre Vorderflügel an und streichen eine Zahnleiste des einen Flügels über eine Kante des Gegenflügels. Dadurch werden bestimmte Flügelflächen zum Schwingen gebracht und strahlen Schall ab. Wir unterscheiden bei vielen Grillenarten drei Gesangsformen: den **Lockgesang**, der paarungsbereite Weibchen aus größerer Entfernung anlockt, den **Werbe gesang**, den das Männchen in Nachbarschaft zum Weibchen erzeugt und der sie zur Paarung führt, und den **Kampfgesang**, der oft nur eine akustische Drohgebärde darstellt, aber auch den Kampf einleiten kann. Diese verschiedenen Gesänge unterscheiden sich in der Tonfrequenz und vor allem in der zeitlichen Gliederung.

In der Fortpflanzungszeit treten zwischen Männchen und Weibchen Sequenzen von Verhaltensweisen auf, darunter auch die eben genannten Lautäußerungen der Männchen für Anlocken, Balz und Kampf. Jede dieser Verhaltensweisen kann als Auslöser (Schlüsselreiz) für die nächstfolgende in der Sequenz gesehen werden. Die Gesänge der einzelnen Grillenarten unterscheiden sich weniger in den Frequenzspektren, vor allem aber in den Lautmustern.

Am Boden lebende Grillen, z. B. unsere heimischen Feldgrillen, haben die niedrigen Tonhöhen ihrer Gesänge von 4–5 Kilohertz an die Bedingungen ihres Lebensraumes „Wiese“ angepaßt. Um die Reichweite des Gesanges bei einer solchen Vegetation zu erhöhen, ist es vorteilhaft mit tiefen Frequenzen zu singen, da höherfrequente

Schallkomponenten durch das Gras stärker ausgefiltert werden als tieferfrequente. Das Kommunikationsareal wird damit abhängig von der Vegetation und der Hörschwelle (= der Empfindlichkeit) der Ohren. Dies wiederum bedingt, daß die Tiere für eine effektive Verständigung Mindestabstände einhalten müssen.

Viele Grillenarten sind überwiegend abends und nachts aktiv. Fliegende Männchen und Weibchen, z. B. von Maulwurfsg Grillen oder Feldgrillen, steuern auch nachts arteigene Schallquellen aus größerer Entfernung an, um Partner zu treffen oder günstige Eiablageplätze zu finden. Solche Tiere können um diese Zeit Beute der mit Ultraschall peilenden und jagenden Fledermäuse werden. Diese Grillen hören Ultraschall und sie haben eine Meidestrategie im Flug entwickelt: sie wenden sich von der Ultraschallquelle ab.

Von den vielen Verhaltensstrategien der Grillen sollen hier nur jene dargestellt werden, die für die **Partnerfindung** entwickelt worden ist, d. h. der **Lockgesang** des Männchens und beim Weibchen die Verhaltensreaktion auf diesen Gesang, die in dem gerichteten Anmarsch zum Männchen, der sogenannten **Phonotaxis** besteht. Dazu sollen zunächst Verhaltensexperimente besprochen werden, ehe wir uns dann dem Nervensystem der Grillen zuwenden und einige Aspekte zum Lauterkennen und Schallorten behandeln.

Verhaltensphysiologische Experimente

Um prüfen zu können, nach welchen Schallparametern sich das Weibchen richtet, wurden Lockgesänge elektronisch synthetisiert, in einem oder in mehreren Parametern abgewandelt, über Lautsprecher angeboten und die Reaktion des Weibchens auf einem Laufkompensator (in einem geschlossenen Regelkreis) studiert.

Man kann auf dem Laufkompensator, einer Kugel, ein Grillenweibchen auf dem Nordpol postieren und es dort am Ort halten; es ist frei beweglich und kann Laufrichtung und Laufgeschwindigkeit wählen. Richtung, Geschwindigkeit und Laufstil (z. B. Wechsel von Laufstrecken und Laufpausen) werden kontinuierlich aufgezeichnet und ausgewertet.

Mit dieser Versuchsanordnung haben wir Einblick in folgende Gesetzmäßigkeiten der Phonotaxis erhalten:

1. die Phonotaxis hat eine Schwelle bei etwa 50 Dezibel (Schalldruckpegel)
2. Während des phonotaktischen Laufes weicht das Weibchen nach links und rechts um ca. 40° – 60° ab, pendelt also im zick zack um die Sollrichtung zur Schallquelle.
3. Häufig ist der Laufstil durch einen periodischen Wechsel von Laufstrecken mit wenigen Schritten und kurzen Laufpausen ausgezeichnet.
4. Beim Wechsel der Schallrichtung folgt das Weibchen oft in wenigen Sekunden der neuen Richtung.

Zur Bedeutung der Trägerfrequenz des Lockgesangs, die im Bereich von 4–5 Kilohertz liegt, soll nur gesagt sein, daß diese für das Erkennen keine Rolle spielt, wohl aber für das Orten.

Ändert man zeitliche Parameter des Lockgesanges ab, z. B. die Dauer der Schallsilben, den Abstand zwischen ihnen, oder den Versrhythmus, so zeigt sich, daß die **Silbenrate** (= Zahl der Silben/ Zeiteinheit) der wichtigste Zeitparameter für das „Erkennen“ des arteigenen Gesanges ist. Alle anderen Parameter kann man in weiten Grenzen variieren, ohne Verlust der Phonotaxis.

Hinsichtlich der Silbenraten haben die Grillenweibchen eine Selektivität entwickelt, die technisch einem **Bandpaß** vergleichbar ist, denn sie reagieren nur auf Raten zwischen 18 und 40 Hertz, mit einem Optimum bei ca 30 Hertz. Genau diese Silbenraten erzeugt das singende Männchen bei der entsprechenden Temperatur.

Bei einigen Grillenarten ist Phonotaxis auch beim Männchen nachgewiesen. Sie fliegen, wie die Weibchen arteigene Schallquellen an. Erfolglos lockende Männchen verlassen ihre Wohnhöhle und begeben sich auf Wanderschaft hin zu anderen singenden Artgenossen und erhöhen auf diese Weise die Chancen noch ein Weibchen zu treffen.

Männchen unserer einheimischen Feldgrille kämpfen sehr gerne. Der Kampf ist ritualisiert. Normalerweise bleibt in einem solchen Kampf der Wohnhöhlenbesitzer der Sieger. Neu ist, daß anschließend nur der Gewinner eines Kampfes Phonotaxis auf den Lockgesang eines anderen artgleichen Männchens zeigt, während der Verlierer diese Reaktion für mehrere Tage unterläßt. Durch den Verlust eines Kampfes müssen sich also physiologische Bedingungen im Verlierer geändert haben, die nicht nur weiteres Kämpfen unterbin-

den sondern auch die Fähigkeit der Anlockung unterdrücken. Aggressivität und Partnersuche scheinen also keine voneinander vollständig unabhängige Verhaltensweisen zu sein, doch die genauen Mechanismen sind uns noch unbekannt.

Hör- und Neurophysiologische Aspekte zum Gesangserkennen und Orten

Grillen tragen ihre Ohren in den Tibien der Vorderbeine. Äußerlich ist ihr Ort an den Trommelfellen erkennbar. Sie hören nur, wenn die Trommelfelle durch Schall zum Schwingen angeregt werden. Die eigentlichen sensorischen Elemente, die Hörsinneszellen, liegen im Inneren des Beines. Sie sind einer luftgefüllten Röhre (Trachee) aufgelagert und in Reihen angeordnet. Es ist noch weitgehend unbekannt, wie der Schallreiz in die Erregung der Hörsinneszellen umgewandelt wird.

Die Reihenanzordnung der Hörsinneszellen ist Ausdruck einer Tonotopie. Das heißt: Je nach der Lage einer Hörsinneszelle im Organ ist sie auf eine jeweils andere Schallfrequenz bestabgestimmt. Proximale Zellen kodieren tiefere, distale Zellen höhere Frequenzen. Das Ohr macht also eine Frequenzanalyse, die die Grille benötigt, zum z. B. an Hand der Frequenz den Lockgesang (4–5 Kilohertz) von dem Werbegesang (14–16 Kilohertz) oder von Ultraschalllauten der Fledermause (> 30 Kilohertz) zu unterscheiden.

In ihrem Bestfrequenzbereich (= Tonfrequenz mit größter Empfindlichkeit der Zelle) bilden die Hörsinneszellen das Lautmuster ab, d. h. sie reagieren mit je einer Gruppe von Nervenimpulsen pro Schallsilbe, wobei die Lautstärke durch die Zahl der Nervenimpulse/ Zeiteinheit verschlüsselt wird. Hier gibt es aber eine bedeutsame Einschränkung: Die Ohren sind nicht für die ausschließliche Kodierung des arteigenen Gesanges spezialisiert, denn die Hörsinneszellen bilden in ihrer Entladung auch artfremde Gesänge und Silbenraten ab, auf die das Weibchen nicht mehr mit Phonotaxis antwortet. Schließlich hat das Ohr auch eine Richtungsempfindlichkeit, die für das Schallorten bedeutsam ist, wie ich später noch ausführen werde.

Die von den Hörsinneszellen ausgehenden Fasern enden und verzweigen sich im 1. Brustganglion und sind dort mit zentralen Nervenzellen der sogenannten Hörbahn verschaltet. Hier wird die Infor-

mation über Schallfrequenz und Zeittakt weiter verarbeitet. Wir haben durch intrazelluläre Ableitung (= Einstich einer Glaskapillare in die Zelle) und durch Injektion eines fluoreszierenden Farbstoffes (Lucifer-Gelb) eine Familie akustisch aktivierbarer und spiegelsymmetrisch angeordneter Nervenzellen in ihrer Gestalt dargestellt und in ihrer Funktion weitgehend geklärt. Auch diese Zellen im 1. Brustganglion sind auf bestimmte Schallfrequenzen abgestimmt. Einige von ihnen bilden das Silben- und Versmuster des arteigenen Lockgesanges ab, ohne allerdings auf dieses spezifisch zu reagieren. Das heißt mit anderen Worten: Die aus der Phonotaxis ablesbare Reaktion auf bestimmte Silbenraten wird noch nicht hier geleistet.

Einen bedeutenden Fortschritt in der Analyse der nervösen Grundlagen für das Lautmustererkennen der Grillen verdanken wir K. Schildberger, der im Grillengehirn fündig geworden ist. Er lokalisierte dort lokale Hirnnervenzellen (= Nervenzellen, deren Fortsätze das Hirn nicht verlassen) in ihrer Gestalt und Funktion. Einige der sogenannten BNC 2 Klasse werden nur in dem auch für die Phonotaxis wirksamen Silbenratenbereich aktiviert. Vergleicht man ihre Antworten z. B. mit jener der Hörnervenzellen oder zentraler Bauchmark-Zellen, die die Information zum Hirn leiten, so fallen zwei Dinge besonders auf: Diese Zellen bilden nicht mehr das Muster des Gesanges ab, sondern reagieren nur mit einigen Nervenimpulsen auf Verse mit der *korrekten Silbenrate*. Diese Zellen hat K. Schildberger **BANDPASS-Zellen** genannt, weil sie – ähnlich einem technischen Bandpaß – nur in einem bestimmten Zeit- oder Ratenbereich erregt sind.

Es gibt auch bereits Vorstellungen über einen möglichen Mechanismus, wie dieses Bandpaßverhalten zustandekommen könnte. Im Gehirn wurden nämlich noch zwei funktionell andere Typen entdeckt, solche, die als Hochpaßfilter auf schnelle Silbenraten und andere, die als Tiefpaßfilter auf langsame Silbenraten reagieren, die das Weibchen auf der Laufkugel nicht mehr beantwortet. In ihren Antwortkurven sparen sie den Bandpaß aus. Beide Hoch- und Tiefpaßzellen, so ist unsere Vorstellung, schalten auf die Bandpaßzelle auf und aktivieren diese nach dem **UND-Prinzip** (= Tief- und Hochpaßzelle konvergieren auf der BP-zelle).

Nach dem Erkennen des arteigenen Gesanges folgt die Ortung der Schallquelle im Raum. Sie manifestiert sich in dem zick-zack Kurs

zum Sender. Um diesen Kurs deuten zu können muß man den genauen Aufbau der Ohren und die Schalleitung kennen.

Bei den Grillen erreicht der Schall die Trommelfelle auf zwei Wegen: direkt von außen und über eine schalleitende Trachee von innen. Diese Anordnung macht das Ohr zu einem **Druckgradientenempfänger**, weil hier nicht – wie bei unserem Ohr – der Druck, sondern Druck- und Phasendifferenzen der Schallwellen, die auf verschiedenen langen Leitungswegen von außen und innen das Trommelfell erreichen seine Schwingungen bestimmen. Druckgradientenempfänger sind als Anpassungen von Tieren geringer Körpergröße an die benutzten Wellenlängen des Schalles zu sehen, wie H. Autrum schon gegen Ende der dreißiger Jahre formulierte.

Solche Ohren haben charakteristische „herzförmige“ Richtkurven. Das heißt: Die Hörsinneszellen eines Ohres werden in Abhängigkeit von der Einfallrichtung des Schalls und damit von der räumlichen Stellung des Senders zum Empfänger verschieden stark erregt. Die größten Unterschiede treten auf bei Beschallung eines Ohres von seiner Seite und von der Gegenseite auf. Die Richtkurven für jedes Ohr sind etwa spiegelsymmetrisch und schneiden einander vorne und hinten. Der vordere Schnittpunkt weist zur Schallquelle.

Schon früh wurde die **binaurale Hörtheorie** formuliert, der folgende Regel zugrundeliegt: „**Drehe stets zur Seite des stärker gereizten Ohres**“. Auf die Grillen übertragen heißt dies, sie bauen durch ihren zick-zack Kurs eine genügend große Intensitätsdifferenz zwischen den beiden Ohren auf und korrigieren sie durch eine Gegenwendung, die sie zum frontalen Schnittpunkt der Richtkurven zurückdreht. Im Zentralnervensystem, so postuliert diese Theorie, wird ein Erregungsabgleich zwischen links und rechts durchgeführt, d. h. die Erregungsdifferenz, die aus der Schallrichtung zwischen beiden Ohren resultiert und sich im Zentralnervensystem wiederfindet, wird durch Drehen zum Schnittpunkt minimiert.

Gibt es für diese Theorie eine Entsprechung im Nervensystem? Um dies zu prüfen, benötigt man eine besondere Versuchsanordnung (einen aufgeschnittenen oder offenen Regelkreis) und ein kooperatives Grillenweibchen, das erlaubt, sein phonotaktisches Verhalten zu messen und gleichzeitig einzelnen Nervenzellen zu befragen.

K. Schildberger und H.-U. Kleindienst haben solche Versuche er-

folgreich durchgeführt. Das Weibchen ist über einem luftgelagerten Ball gehalten und kann nur geradeaus laufen. Mit seinen Beinen kann es den Ball drehen und somit „gewollte“ Richtungsänderungen oder Drehtendenzen anzeigen. Diese Änderungen werden aufgezeichnet. Vor dem Weibchen steht in halblinker bzw. halbrechter Position ein Lautsprecher, der attraktiven Lockgesang abstrahlt. Ist der linke Lautsprecher aktiv, dreht das Tier gemäß der früher formulierten Regel nach links, bei rechtem aktiven Lautsprecher nach rechts. Das Weibchen zeigt auch dann noch Phonotaxis, wenn man gleichzeitig von einer Nervenzelle des 1. Brustganglions intrazellulär elektrische Signale ableitet. Da es sich um spiegelsymmetrische Zellen handelt, hat man die Wahl von der linken oder der rechten Zelle die Aktivität zu registrieren. Bei Schall von links ist die linke Zelle, bei Schall von rechts die rechte Zelle stärker erregt. Beide bilden den Silbentakt ab. Links stärker erregt bedeutet nach der obigen Regel „drehe nach links“, rechts stärker erregt bedeutet „drehe nach rechts“.

Nun kommt der eigentliche experimentelle Beweis für die Bedeutung einzelner Nervenzellen bei der Schallortung. Man kann nämlich durch Strominjektion (Hyperpolarisation) z. B. in die linke Zelle, die bei Schall von links stärker erregt ist, ihre Aktivität deutlich vermindern und zwar so stark, daß diese Aktivität unter der der rechten Zelle liegt. Wenn das Tier der Regel folgt „drehe stets zur stärker erregten Zelle“, so müßte es jetzt trotz Beschallung von links nach rechts drehen. **Genau dieses ist beobachtet worden.**

Durch Manipulation der Aktivität einer einzelnen zentralen Nervenzelle läßt sich also die Schallortung voraussagbar ändern. Die binaurale Regel findet auf der Ebene dieser Zellen ihre Entsprechung. Wir wissen aber noch nicht, wo und wie dieser Erregungsabgleich zwischen den spiegelsymmetrischen Zellen im Zentralnervensystem stattfindet. Das Gehirn wäre ein Ort, doch der genaue Mechanismus ist noch nicht bekannt.

Schlußfolgerungen

Mit Schallsignalen kommunizierende Vögel und Grillen haben uns gelehrt, daß akustische Verständigung bei Tieren auf angeborenem Können beruhen kann oder erlernt werden muß, oft durch eine Prä-

gung in einer kurzen Periode während der Entwicklung. Beim Vogel kommt dem Gehör beim Festlegen des Gesanges eine große Bedeutung zu, bei der Grille spielt das Gehör für die Ausprägung des Gesanges offenbar keine oder nur eine sehr geringe Rolle.

Ferner ist gezeigt worden, wie weit man in der Analyse der Leistungen des Nervensystems bei der akustischen Verständigung gelangen kann, wenn die Verhaltensleistungen des Tieres unsere Fragen an die Nervenzellen bestimmen.

Im Gehirn des Vogels gibt es Areale für die Gesangsproduktion und für die Wahrnehmung der Schallfrequenzen und Lautmuster. In solchen Arealen wurden Nervenzellen gefunden, die auf den gehörten Gesang antworten, oft selektiv sogar nur auf den gehörten eigenen Gesang, und andere, die während der Vokalisation des Vogels erregt sind. Die genaue Verschaltung ist hingegen noch weitgehend unbekannt, ebenso sind es die Ursachen für die spezifische Reaktionen der Nervenzellen.

Im Grillengehirn ist auf Zellebene ein Mechanismus in Sicht, der artspezifisches Lautmustererkennen leisten könnte. Dieser wäre dann in der Sprache der Verhaltensforscher ein Glied des **auslösenden Mechanismus (AM)**.

Bei der Schallortung der Grillen konnte die binaurale Hörtheorie auf Einzelzell-Ebene bestätigt werden. Freilich die Umsetzung des Rechts-Linksvergleiches in die Richtung des phonotaktischen Laufes bleibt noch Gegenstand weiterer Untersuchungen.

Literatur

1. Vögel

Bischof, H.-J.: Neuroethologie. Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens. Eugen Ulmer, Stuttgart (1989).

Eibl-Eibesfeldt, I.: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. R. Piper & Co, München, Zürich. 5. Aufl. (1967).

Immelmann, K.: Zur ontogenetischen Gesangsentwicklung bei Prachtfinken. *Verh. Deut. Zool. Ges. Göttingen*, 320–332 (1966).

Immelmann, K.: Song development in the zebra finch and other estrildid finches. In: *Bird Vocalizations* (R. Hinde, ed.), chapter 4: 61–74, Cambridge Univ. Press (1969).

Konishi, M.: The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. *Z. Tierpsychol.* 22: 770–783 (1965).

- Konishi, M., Nottebohm, F.:* Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: Bird Vocalizations (R. Hinde, ed.), chapter 2: 29–48, Cambridge Univ. Press (1969).
- Konishi, M., Akutagawa, E.:* Neuronal growth, atrophy and death in a sexually dimorphic song nucleus in the zebra finch brain. *Nature* 315: 145–147 (1985).
- Margoliash, D.:* Neural mechanism and behavioral plasticity in birdsong learning. In: Neural Mechanisms of Behavior (J. Erber, R. Menzel, H.-J. Pflüger, D. Todt, eds) pp. 149–150, G. Thieme Verlag, Stuttgart New York (1989).
- Margoliash, D., Konishi, M.:* Auditory representation of autogenous song in the song system of the white-crowned sparrows. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82: 5997–8000 (1985).
- Marler, P.:* Some ethological implications for neuroethology. The Ontogeny of birdsong. In: Advances in Vertebrate Neuroethology (J. P. Ewert, R. R. Capranica, D. J. Ingle, eds.) pp. 21–82, Nato ASI series, life sciences 56 (1983), Plenum Press, New York.
- Nordeen, K. W., Nordeen, E. J.:* Projection neurons within a vocal motor pathway are born during song learning in zebra finches. *Nature* 334: 149–151 (1988).
- Nottebohm, F., Arnold, A. P.:* Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science* 194: 211–213 (1976).
- Nottebohm, F.:* Vom Vogelgesang zur Bildung neuer Nervenzellen. In: *Gehirn und Kognition*, pp. 66–71 (1990) Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg.
- Scheich, H.:* Neural correlates of auditory filial imprinting. *J. Comp. Physiol. A* 161: 605–619 (1987).

2. Grillen

- Huber, F.:* Cricket Neuroethology: Neuronal basis of intraspecific acoustic communication. *Adv. Stud. Behav.* 19: 299–356 (1990).
- Huber, F., Moore, T. E., Loher, W. (eds):* Cricket behavior and neurobiology. 565 pages, Cornell Univ. Press, Ithaca, London (1989).