

Die Informationsverarbeitung tympanaler Rezeptorelemente von *Locusta migratoria* (Acrididae, Orthoptera)*

Heiner Römer

Institut für Allgemeine und Systematische Zoologie der Universität Hohenheim,
Postfach 106, D-7000 Stuttgart 70, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 11. März 1976

Processing of Information by Tympanal Receptors of *Locusta migratoria* (Acrididae, Orthoptera)

Summary. 1. The reactions of tympanic nerve fibers of *Locusta migratoria* were recorded by glass microelectrodes in the metathoracic ganglion.

2. The units were classified by frequency-, intensity-, and directional characteristics as well as by their response pattern. The response to species-specific song is compared with the response to song of *Ephippiger ephippiger*.

3. The physiological properties lead to a classification into three types of low-frequency neurons (characteristic frequency 3.5–4 kHz; 4 kHz; 5.5–6 kHz) and one type of high-frequency neuron (12–20 kHz). This is similar to other species (Gray, 1960, Michelsen, 1971).

4. Intensity-coding is done by sharp rising intensity characteristics and by different absolute thresholds of the units.

5. There is a marked directional sensitivity with some differences between LF and HF units. In the low frequency range the tympanal organ seems to react as a pressure gradient receiver; for high frequencies another mechanism is discussed.

6. No filtering of species-specific song takes place at the level of the receptor cells.

I. Einleitung

Innerhalb der Gruppe der Insekten haben besonders die Orthopteren Gesänge (Stridulationssignale) entwickelt, die der akustischen Kommunikation dienen. Diese und andere Lautäußerungen ermöglichen in dem oft unübersichtlichen Biotop eine Verständigung, die über den Sichtkontakt hinausgeht. Da in den meisten Fällen mehrere bis viele lautproduzierende Arten dicht nebeneinander im gleichen Biotop vorkommen, werden die Signale bzw. einzelne darin enthaltene Schallparameter in artspezifischer Weise variiert.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und im Rahmen des Programms des SFB 114 und zusätzlichen Leihgaben an Prof. Schwartzkopf

Voraussetzung dieser Arterkennung ist ein Gehörorgan, das in der Lage ist, die kritischen Schallparameter zu erfassen und an die angeschlossenen nervösen Strukturen (Hörbahn) weiterzuleiten. Dabei lassen physiologische Untersuchungen an Neuronen höherer Ordnung im Bauchmark von Heuschrecken (Horridge, 1960; Popov, 1967; Kalmring et al., 1972; Rheinländer und Kalmring, 1973; Rheinländer, 1975) erkennen, daß eine Vorverarbeitung der akustischen Information schon auf den ersten Umschaltstationen der Hörbahn stattfindet. Es scheint, daß diese Information nicht nur an die höchsten Zentren des Ober- schlundganglions, sondern auch an nichtakustische, wahrscheinlich motorische Zentren des Bauchmarks vermittelt wird (Rehbein et al., 1974).

Die Interpretation der auf den verschiedenen Zwischenstationen der Hörbahn gefundenen Verarbeitungsmechanismen stößt allerdings auf die Schwierigkeit, daß die Eingangsinformation, die von den Rezeptoren des Tympanalorgans gebildet wird, nur unvollständig bekannt ist. Die bioakustischen Angaben über die Schallproduktion reichen hierzu nicht aus, da sowohl die mechanischen Eigenschaften des Gehörorgans als auch die Physiologie der Rezeptorzellen selbst als Filter für die Schallinformation anzusehen sind. Die vorliegende Untersuchung soll vor allem diese Filterleistung der Rezeptorzellen aufklären.

Aus den älteren Bearbeitungen dieser Thematik wird bereits deutlich, daß die Rezeptoren nicht eine Gruppe von einheitlich reagierenden Zellen darstellen (Popov, 1965; Michelsen, 1966, 1971); daher sind die aus Summenpotentialen abgeleiteten Ergebnisse über die Schallcodierung durch das Tympanalorgan nur begrenzt verwertbar. Aus diesem Grund wurden in der vorliegenden Arbeit im wesentlichen nur Antworten einzelner nervöser Elemente zur Aufklärung der Arbeitsweise des Tympanalorgans verwandt und zudem die Ableitbedingungen so gewählt, daß eine Beeinträchtigung der Rezeptorfunktionen weitgehend vermieden wurde.

Auf die Untersuchung der primären Elemente der Insektenhörbahn wirkt sich die überschaubare Anzahl der Neuronen günstig aus, welche an der Übertragung und Verarbeitung der akustischen Information beteiligt sind. Dadurch wurde es bereits möglich, auf dem Niveau des Bauchmarks die akustischen Neuronen annähernd vollständig zu beschreiben und eine Klassifizierung in Typen vorzunehmen (Kalmring, 1971; Rehbein et al., 1974). Damit sind wesentliche Voraussetzungen zum Verständnis der Arbeitsweise der Hörbahn und von nachrichtenverarbeitenden Systemen im Allgemeinen erarbeitet worden. Mit der vorliegenden Untersuchung sollen diese auch auf der primären Station ergänzt werden. Dabei können die morphologischen Untersuchungen am Tympanalorgan von Acridiern von Gray (1960) zugrunde gelegt werden. Die physiologischen Ergebnisse von Michelsen (1966, 1971) werden am Tympanalorgan in situ vertieft und insbesondere wird der experimentelle und begriffliche Anschluß an Untersuchungen der zentralen Neurone hergestellt.

II. Material und Methode

Als Versuchstiere dienten männliche und weibliche Imagines der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Die Tiere stammten aus einer Institutzucht, die ca. alle 6 Monate durch Einkreuzung aus anderen Zuchten „aufgefrischt“ wurde. An insgesamt 324 Heuschrecken wurden elektrophysiologische Untersuchungen durchgeführt.

Der Tympanalnerv von *Locusta* tritt in das Metathorakalganglion (Th_{III}) dorso-lateral an der Grenze der Neuromeren des dritten Thorakal- und des ersten Abdominalsegmentes ein. Von hier aus verlaufen die primären Nervenfasern nach ventro-medial bis zu einem das Ganglion auf der Ventralseite längs durchlaufenden Konnektivbündel (Rehbein, 1973; Rehbein et al., 1974). Hier bildet ein Teil der Rezeptoraxone mit seinen Kollateralen einen abgegrenzten Neuropilbereich, das sog. kaudale akustische Neuropil (Rehbein et al., 1974). Die neuronalen Antworten wurden zwischen diesem Neuropilbereich und der Eintrittsstelle des Tympanalnerven in das Th_{III} abgeleitet. Auf diese Weise wurden operative Eingriffe vermieden, die die Rezeptorfunktion des Tympanalorgans hätten beeinträchtigen können.

Das Metathorakalganglion wurde von ventral freipräpariert und die Operationsöffnung mit in Insektenringer getränkten Wattestückchen ausgelegt, um ein frühzeitiges Austrocknen des Präparates zu verhindern. Um das Eindringen der Glasmikroelektrode zu ermöglichen, wurde das Perineurium über der jeweiligen Ableitstelle vorsichtig abgezogen. Für Ableitungen vom Tympanalnerven mittels Hakenelektroden wurde dieser kurz vor dem Eintritt in das Metathorakalganglion freigelegt.

Obwohl neuronale Rückwirkungen aus den Kopfganglien auf die Antwortmuster der tympanalen Rezeptorneurone direkt (oder indirekt über den musculus tensor tympani, Michelsen, 1971) unwahrscheinlich sind, wurden vor jedem Versuch die Konnektive zwischen Prothorakal- und Unterschlundganglion durchtrennt. In vielen Fällen konnte auf diese Weise von einem Versuchstier die Reaktion mehrerer tympanaler Axone der gleichen Körperseite oder sogar beider Seiten abgeleitet werden.

Die Versuche wurden in einem Faradaykäfig durchgeführt, der zusätzlich zwecks Schallabsorption mit Steinwolle ausgekleidet war. Die Versuchsanordnung war vibrationsfrei gelagert. Zur Kontrolle wurden Versuche in einem schalltoten Raum (Fa. Grünzweig und Hartmann) durchgeführt, dessen Schallabsorption von 100 Hz bis 20 kHz größer als 99% ist. Die Ergebnisse aus beiden Versuchsräumen waren nicht signifikant voneinander verschieden.

Die apparative Ausrüstung zur Reizgebung, Ableitung und Registrierung entsprach im wesentlichen der früherer Arbeiten (Kalmring et al., 1972).

Bei der Zusammenstellung des Reizprogramms wurden a) die arteigenen Lautäußerungen, b) die Befunde früherer Autoren an Rezeptorzellen und Neuronen höherer Ordnung berücksichtigt. Entsprechend dem Frequenzspektrum des Stridulationsgesangs (5–16 kHz), der Mandibelgeräusche (10–20 kHz, Adam, 1969) und der Fluggeräusche mit einem Maximum bei 4 kHz (Haskell, 1956) wurden Schallreize zwischen 1–50 kHz gewählt bei einer Wiederholungsrate von 2/s. Diese Wiederholungsrate ist im Vergleich zu der im Naturlaut niedrig, hatte aber bestimmte methodische Vorteile, z.B. bei der Untersuchung mit längeren Reizen. Im Regelfall wurde mit Reizen von 20 ms bzw. 100 ms gearbeitet; eine Silbe im Naturlaut dauert ca. 20–30 ms. Der Schalldruck wurde zwischen 15 und 95 dB (re. 0,0002 dyn/cm²) in 10 dB-Schritten verändert; zur Aufstellung von Schwellenkurven wurden kleinere Schritte bis zu 1 dB gewählt.

Als Naturlaut wurde eine Bandregistrierung des arteigenen Gesanges von *Locusta* (δ , einbeinig) benutzt. Zusätzlich wurde ein artfremder Stridulationsgesang der Laubheuschrecke *Ephippiger ephippiger* in das Reizprogramm aufgenommen, der eine stark abweichende zeitliche Gliederung der Silben und ein etwas anderes Frequenzspektrum aufweist. Die zur Reizung benutzten Stridulationslaute wurden mit herkömmlichen Methoden (Analyse durch den Sonographen) und mit neu entwickelten Rechenverfahren (Dörrscheidt, 1973) an dem Rechner PDP-12 analysiert. Die Aufnahmen der Naturlaute wurden in einem schalltoten Raum mit einem 1/2 Zoll Kondensatormikrophon (4133, Brüel u. Kjaer), obere Grenzfrequenz 40 kHz, durchgeführt und mittels Ultraschall-Magnetband (Nagra IV L, obere Grenzfrequenz 40 kHz) gespeichert und wiedergegeben.

Es wurden nur extrazelluläre Potentiale ausgewertet, deren Potentialhöhe um mindestens das 10fache über der des Grundrauschens lag. Jeweils 2–3 Antworten eines Neurons auf den gleichen Reiz wurden auf Film registriert. Als Maß für die Stärke der Reaktion wurde die mittlere Impulszahl/Reiz angegeben. Diese Mittelung aus 2–3 Einzelantworten ist ausreichend, weil die untersuchten Rezeptorelemente (30 dB oberhalb der Schwelle) eine Schwankung in der Impulszahl/Reiz von weniger als 1% zeigen. Nur im schwellennahen Bereich ist diese Variabilität wesentlich größer, so daß dort fünf Einzelantworten zur Mittelung herangezogen wurden.

Neben der Filmregistrierung wurden die Antworten auf Band gespeichert und in den Laborrechner überspielt (PDP-12, digital equipment), der den Zeitverlauf von jeweils 14 bzw. 28 Einzelantworten zu einer Antwortübersicht zusammenfaßte und ausdrückte. Die Antwortübersicht entsprach in ihrer Gesamtlänge 102,4 ms bis 1638,4 ms. Diese Zeit wurde darüber hinaus in 128 Klassen unterteilt und jedem in diese Klasse fallenden Nervenimpuls ein Einheitswert zugeordnet, der in

der Klasse aufaddiert wurde. Die Summe dieser Einheitswerte innerhalb der Klassen wurde als Peri-Stimulus-Time (PST)-Histogramm ausgedruckt. Von den mittels Hakenelektroden gewonnenen Summenpotentialen des Tympanalnerven wurde eine Serie von 32 Reizantworten auf den Laborrechner überspielt und der Mittelwert gebildet (Programm SIGAV, digital equipment). Die so gemittelten Potentiale wurden durch einen Incrementalplotter graphisch dargestellt.

Die Reaktionen einzelner Neurone wurden jeweils nach folgenden Größen miteinander verglichen: Schwellenkurven, Intensitätskennlinien, Latenz, Zeitverhalten und Richtungsabhängigkeit.

Als Reizschwelle von Einzelzellen wurde (bei einer best. Frequenz) die Reizintensität in dB angegeben, bei der das Element bei 5 aufeinanderfolgenden Reizen gerade noch eine reizgebundene Antwort zeigt (mindestens 1 Impuls/Reiz). Die Schwelle der Summenpotentiale des Tympanalnerven wurde akustisch über Kopfhörer bestimmt als die Reizintensität, bei der gerade noch eine reizabhängige Entladung über dem Rauschen der Spontanaktivität zu hören war. Mehrfachbestimmungen bei dem gleichen Präparat in einem zeitlichen Abstand von 8 min ergaben dabei eine Abweichung von ± 2 dB. Diese Schwellen wurden bei Sinusreizen von 20 ms Dauer ermittelt.

Zur Klärung einiger Fragen über die Arbeitsweise des Tympanalorgans vom Locustidentyp wurde sowohl die Richtungsempfindlichkeit von Einzelzellen wie auch die des gesamten Tympanalnerven bei verschiedenen Frequenzen getestet. Als Maß für die Stärke der Reaktion wird entweder die Anzahl der Impulse/Reiz oder die Reizschwelle in dB für jede Beschallungsrichtung zugrunde gelegt und als Richtungsdiagramm dargestellt.

III. Ergebnisse

1. Frequenzempfindlichkeit und Reaktionstypen

Für die Tympanalorgane von *Locusta* und *Schistocerca* (Acrididae) konnten Popov (1965) und Michelsen (1966, 1971) zeigen, daß die Rezeptorzellen nicht einheitlich den Reizparameter Frequenz beantworten. Ähnliches wurde für Bauchmark- und Hirnneuronen nachgewiesen (Horridge, 1961; Adam und Schwartzkopff, 1967; Adam, 1969; Kalmring, 1971; Kalmring et al., 1972).

Da sich aus den vorliegenden Befunden eine allgemeine Unterscheidung in Tiefton- und Hochtonelemente anbietet, wird im Folgenden zunächst von Tiefton-(Bestfrequenz unter 10 kHz) und Hochtonelementen (Bestfrequenz über 10 kHz) gesprochen. Eine genauere Klassifizierung erfolgt auf Grund einer statistischen Analyse.

Schwellenkurven konnten von insgesamt 126 Einzelementen gewonnen werden. Unter diesen lassen sich zwei deutlich verschiedene Gruppen erkennen (Abb. 1, 4 Einzelfasern). Die als Typ 4 bezeichnete Hochtongruppe verhält sich einheitlich, da alle hierzu gehörenden Zellen ein breitbandiges Maximum größter Empfindlichkeit zwischen 12 und 20 kHz zeigen, von wo die Schwelle zum Ultraschallbereich nur langsam ansteigt. Vermutlich reicht die Empfindlichkeit noch weit über 40 kHz; diese Grenze ist apparativ bedingt. Unterhalb von 10 kHz steigt die Schwelle wesentlich steiler an, um bei 6 kHz schon ca. 70 dB zu erreichen. Während der geschilderte Verlauf der Schwelle allen Hochtonelementen gemeinsam ist, unterscheiden sie sich hinsichtlich des absoluten Wertes.

Die Gruppe der Tieftonelemente (Abb. 1, Typ 1–3) verhält sich demgegenüber deutlich uneinheitlich. Neben Elementen mit einer Bestfrequenz zwischen 3,5–4 kHz und einer rel. hohen Schwelle von 50–60 dB (Typ 1, Zahl der Schwellenkurven $n=65$) treten Fasern mit fast identischer Bestfrequenz (4 kHz), aber um 20–30 dB niedrigerer Schwelle auf (Typ 2, $n=23$). Als dritter Typ

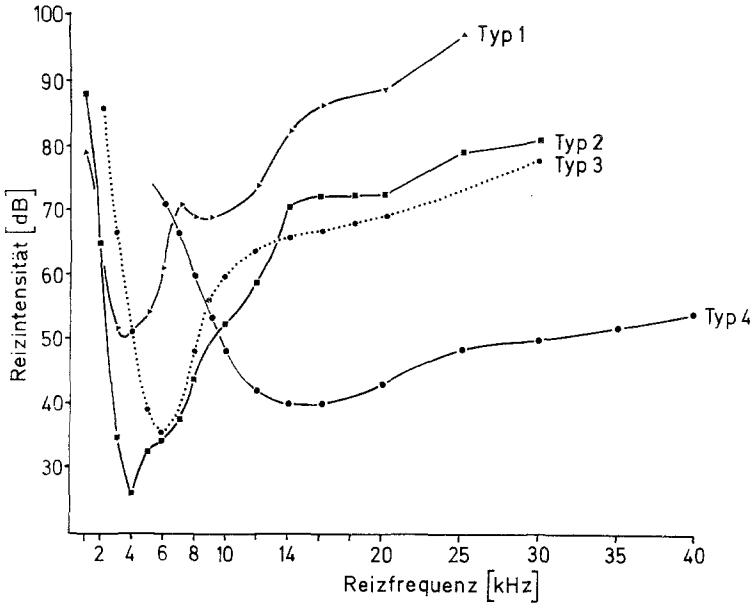


Abb. 1. Schwellenkurven von 4 Typen unterscheidbarer Rezeptor-Neuronen. Reizdauer 20 ms; Reizrate 2/s

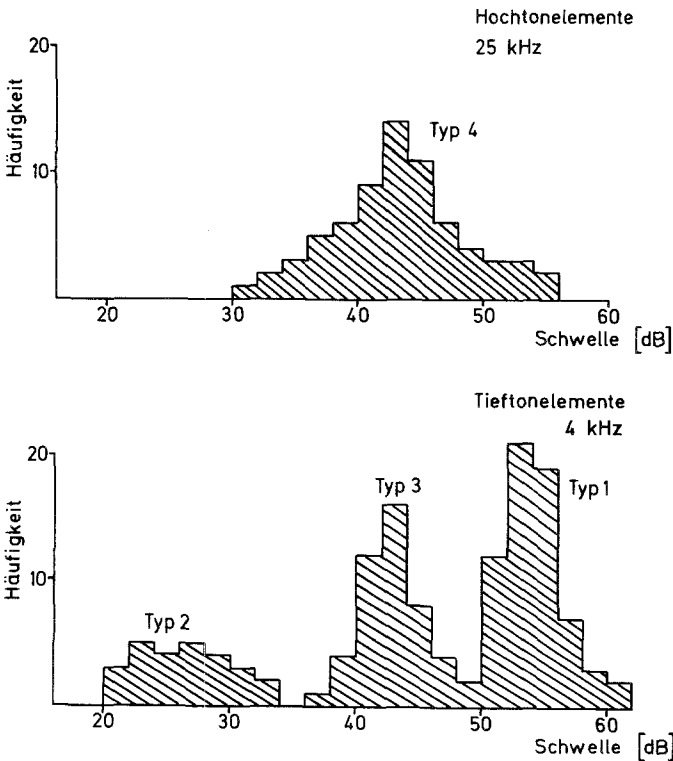


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der Schwellenwerte aller Hochtonelemente bei 25 kHz (oben) und aller Tieftonelemente bei 4 kHz (unten). Weitere Erläuterungen siehe Text

Tabelle 1

Neuro- nen- typ	Best- frequenz (kHz)	\bar{x} Reaktions- schwelle bei 4 kHz (dB)	Maximale Schwellen- differenz im gleichen Tier (dB)	Maximale Schwellen- differenz zwi- schen ver- schiedenen Tieren (dB)	\bar{x} Kennlinien- anstiegssteil- heit Impuls zunahme/10 dB	\bar{x} maximale Impuls- frequenz (Imp./s)
Tieftonelemente						
1	3,5–4	53,5	5	15	19,3	365
2	4	26,2	4	16	11,7	287
3	5,5–6	43,0	4	15	17,3	325
Hochtonelemente						
4	12–20	bei 25 kHz 43,5	18	26	21,3	380

tieffrequenter Zellen finden sich solche mit einer Bestfrequenz von 5,5–6 kHz ($n=38$) und einer absoluten Schwelle von 30–40 dB.

Bei allen Tieftonelementen beobachtet man neben der Bestfrequenz häufig kleinere Nebenmaxima, die vor allem bei Tieftonrezeptoren der Typen 1 und 2 zwischen 6–7 kHz und/oder 8–10 kHz auftreten.

Daß diesen Schwellenkurven tatsächlich verschiedene Zelltypen im Rezeptororgan entsprechen (und nicht auf interindividueller Variation beruhen) wird einerseits dadurch belegt, daß alle Kurven nebeneinander im selben Tier gefunden wurden. Zum anderen zeigt die Häufigkeitsverteilung der Schwellenwerte bei 4 kHz für Tieftonzellen (Abb. 2) drei getrennte Maxima, die den Typen 1–3 von Schwellenkurven der Abbildung 1 zuzuordnen sind. Ihre Mittelwerte sind hochsignifikant verschieden ($P < 0,0002$). Im Gegensatz dazu zeigt die Häufigkeitsverteilung der Schwellenwerte von Hochtonzellen (bei 25 kHz) eine breite Normalverteilung mit nur einem Maximum.

Die Schwellenkurven der Tieftonelemente können also als Ausdruck der Aktivität von drei verschiedenen Typen von Fasern angesehen werden; um eine nomenklatorische Verwechslung mit den a-, b-, und c-Zellen nach Gray (1960) und Michelsen (1971) zu vermeiden, werden sie mit Typ 1, 2 und 3, die Hochtonelemente als Typ 4 bezeichnet (Tabelle 1).

2. Intensitätscodierung

Die Kenntnis der Intensitätsfunktion der Rezeptoren ist Voraussetzung für Aussagen über Verarbeitungsmechanismen der ersten Umschaltstationen der Hörbahn, von der bekannt ist, daß schon hier eine ausgeprägte und sehr differenzierte Intensitätscodierung durchgeführt wird (Rheinländer und Kalmring, 1973).

Die hier untersuchten Rezeptorelemente zeigen alle eine deutliche Abhängigkeit von der Schallintensität. Die Kennlinien der vier Typen haben einen prinzi-

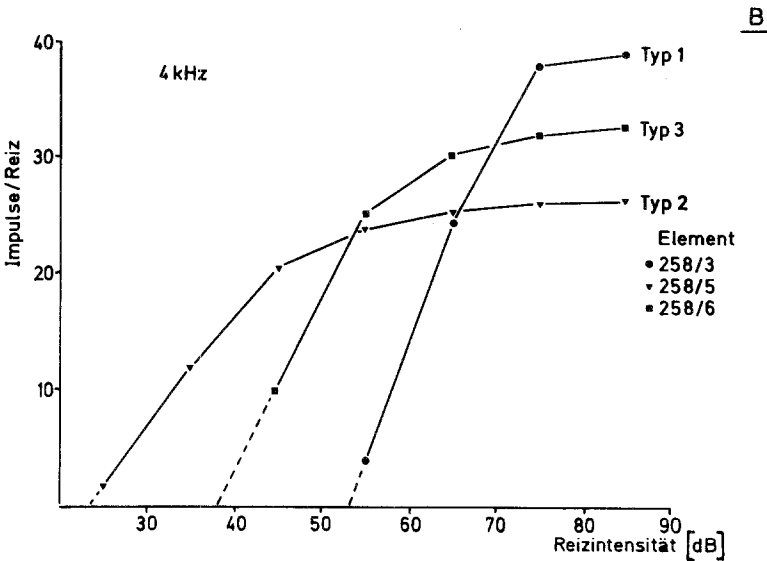
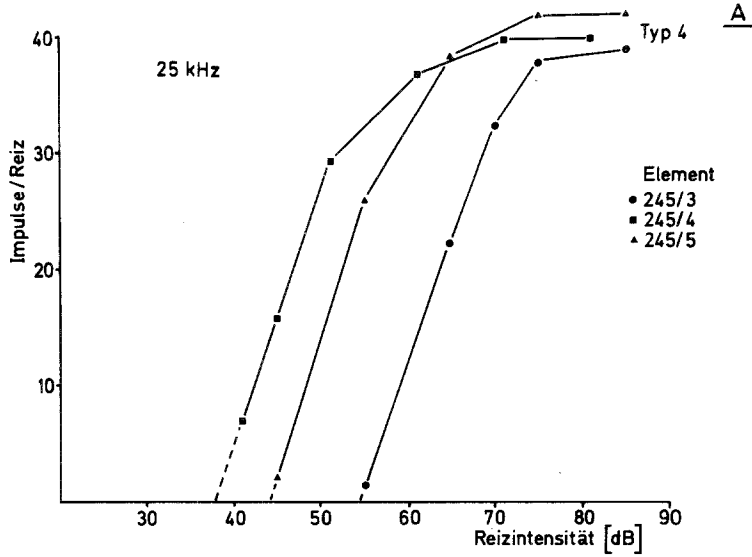


Abb. 3A and B. Intensitätskennlinien von Rezeptor-Neuronen (**A** drei Hochtonelemente des Typ 4 aus dem Tympanalorgan eines Tieres; **B** Tieftonelemente der Typen 1, 2 und 3 aus dem Tympanalorgan eines Tieres). Reizdauer 100 ms; Reizrate 2/s

piell ähnlichen Verlauf (Abb. 3). Im schwelennahen Bereich steigen diese zunächst proportional zum Logarithmus des Schalldrucks steil an und erreichen schon ca. 20–30 dB oberhalb der Schwelle einen Sättigungswert. Bis zu den höchsten getesteten Intensitäten steigt die Erregungsgröße nur noch geringfügig an bzw. bleibt gleich. Die Höhe des Plateaus, ebenso wie die Anstiegssteilheit der Kennlinie ist allerdings für die einzelnen Reaktionstypen teilweise unter-

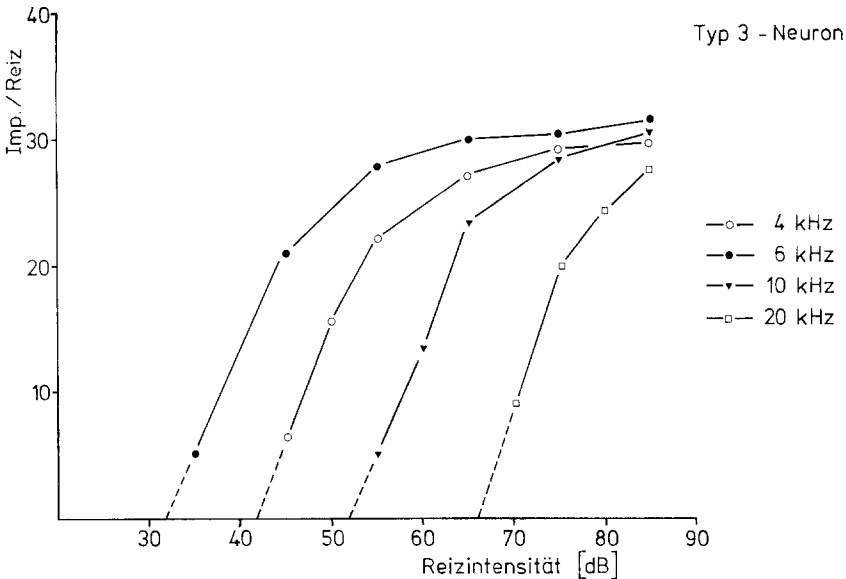


Abb. 4. Intensitätskennlinien eines Neurons vom Typ 3 bei verschiedenen Reizfrequenzen. Reizdauer 100 ms; Reizrate 2/s

schiedlich (Abb. 3). Innerhalb der Hochtonelemente findet sich wiederum eine einheitliche Form der Kennlinien mit sehr steilem Anstieg. In ihrem dynamischen Teil erhöht sich die Zahl der Impulse/Reiz (100 ms) bei Intensitätszunahme um 10 dB im Mittel um 21,3 Impulse. Der Sättigungswert wird im Mittel bei 38 Impulsen, unabhängig von der Reizfrequenz, erreicht (s. auch Tabelle 1).

Die Tieftontypen unterscheiden sich untereinander durch ihre Anstiegssteilheiten und die Höhe der Sättigungswerte (Abb. 3, B). Neuronen des Typ 1 mit dem steilsten Anstieg erreichen den Sättigungswert schon nach ca. 20 dB. Wesentlich flacher dagegen verläuft die Kurve bei Neuronen des Typ 2 (Schwelle bei 20–35 dB); diese erreichen erst nach ca. 30 dB ein Plateau von 29 Impulsen/Reiz, das bis zu höchsten Intensitäten praktisch gleich bleibt. Zwischen diesen Extremen der Neurone des Typ 1 und 2 liegen die Werte für den Typ 3. Obwohl die Kennlinien für letztere nicht bei deren Bestfrequenz (5,5–6 kHz) aufgestellt wurden, sondern wie die der anderen Tieftonelemente bei 4 kHz, sind die Daten trotzdem vergleichbar, da bei allen Neuronen die Frequenz den Anstieg und den Sättigungswert der Intensitätskennlinie nicht beeinflusst. Einzig der Fußpunkt der Kennlinie wird entsprechend der Schwellenkurve verschoben (Abb. 4).

Aus den Werten der Tabelle 1 für den maximalen Schwellenunterschied eines Neuronentyps im gleichen Tier läßt sich ein weiterer wichtiger Umstand ablesen: Alle Repräsentanten eines Neuronentyps der Tieftongruppe haben etwa übereinstimmende Schwellenwerte (max. 4–5 dB Differenz im gleichen Tier). Anders verhalten sich dagegen die Hochtonzellen (s. auch Abb. 3 und 5). Hier treten innerhalb eines Tieres Schwellenunterschiede von max. 18 dB (bei sonst vergleichbaren Eigenschaften) auf. Da zudem angenommen werden kann, daß innerhalb eines Versuchs nicht die beiden Schwellenextremwerte gefunden werden,

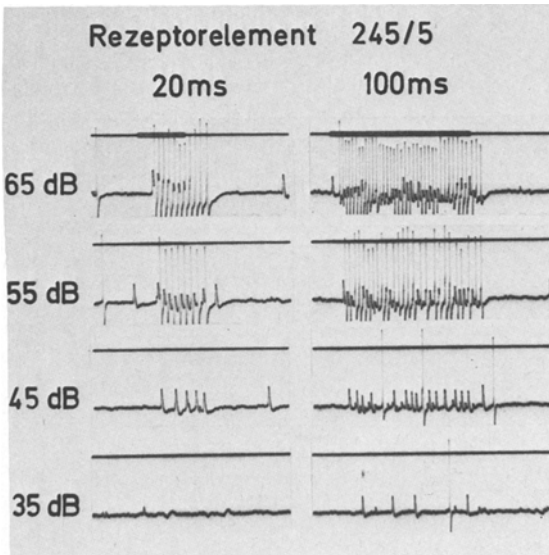


Abb. 5. Gleichzeitige Registrierung der Reaktionen zweier Hochtonelemente mit unterschiedlichen Schwellen (große und kleine Spikeamplitude 5 mV bzw. 1,5 mV). Reizrate 2/s

wird eine intraindividuelle Schwellendifferenz von mindestens 20 dB im gleichen Tier unterstellt werden können. Damit ist eine Intensitätscodierung über einen vergrößerten Bereich, wie er bei tiefen Frequenzen durch unterschiedliche Schwellen verschiedener Neuronentypen gegeben ist, im hochfrequenten Bereich durch Staffelung der Schwellen eines Neuronentyps gewährleistet.

3. Zeitverhalten der Entladungen

Das zeitliche Muster der Orthopterenlaute wird in den Antworten des gesamten Hörnerven und von einzelnen tympanalen Sinneszellen abgebildet (Haskell, 1956, 1957; Autrum, 1960; Suga, 1960; Katsuki, 1960). Im Hinblick auf die Verhaltensuntersuchungen von v. Helversen (1972) muß gefragt werden, ob sich bereits auf der Rezeptorebene selektive Filter für ein bestimmtes Lautmuster finden lassen und ob das zeitliche Auflösungsvermögen der Rezeptorelemente unterschiedlich ausgebildet ist.

Von keinem der untersuchten primären Elemente konnten phasische Antworten registriert werden, vielmehr zeigten alle eine lineare Abhängigkeit der Reaktionsdauer von der Reizdauer mit einer idealen 1:1 Korrelation in einem Bereich von 20–40 ms und nur geringfügigen Abweichungen bei sehr kurzen Reizzeiten (< 5 ms, Abb. 6 A). Dabei verteilen sich die Entladungen annähernd gleichmäßig über die gesamte Dauer der Reaktion, so daß die Antworten als tonisch zu bezeichnen sind. Bei längeren Reizen (> 20 ms) machen sich leichte Adaptationseinflüsse bemerkbar (Abb. 6 B), so daß die PST-Histogramme eine schwa-

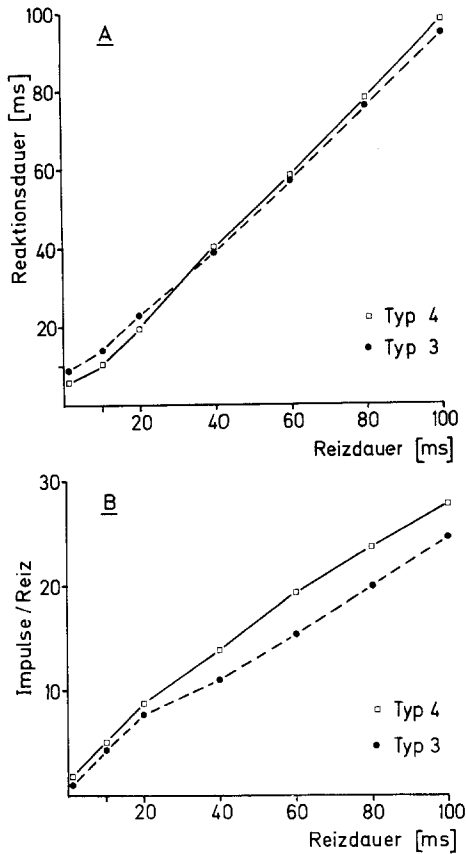


Abb. 6. Korrelation zwischen Reizdauer und Reaktionsdauer (oben, 30 dB über der Schwelle) und zwischen Reizdauer und Reaktionsstärke (unten, 15 dB über der Schwelle) zweier Rezeptorelemente vom Typ 3 und 4. Reizrate 2/s

che Tendenz zur verstärkten Anfangsaktivierung vor einem anschließenden tonischen Antwortverhalten zeigen. Besonders deutlich wird dies bei sehr langen Reizen (1000 ms, Abb. 7): einer etwas erhöhten Anfangsaktivierung von ca. 200 ms Dauer folgt ein gleichbleibendes Plateau tonischer Entladungen bis zum Reizende. Die vier verschiedenen Rezeptortypen unterscheiden sich nur in dem Grad der Adaptation (Typ 1 am stärksten, Typ 4 geringste Adaptation); ein prinzipiell anderer Zeitverlauf wie der von Michelsen für die c-Zellen beschriebene wurde nicht gefunden.

Die Spontanentladung des Typ 1 liegt mit 0–1 Imp/s deutlich unter der der Typen 2–4 (im Mittel 3–8 Imp/s); maximale Spontanfrequenzen von 15–20/s wurden beim Typ 2 gefunden. Gelegentlich tritt nach der Reizantwort eine „silent period“ ohne Spontanentladungen auf. Bei dem Tieftonelement in Abbildung 8 ist diese offensichtlich von der Reizintensität bzw. der Summe der vorangegangenen Entladungen abhängig und erreicht bei der höchsten getesteten Lautstärke ca. 100 ms. Auch bei längeren Reizen (Abb. 7) wird eine Dauer dieser Phase von 100 ms nicht wesentlich überschritten.

Die bei der Intensitätsfunktion beschriebene Sättigung der Kennlinie wird nicht nur in den absoluten Impulszahlen deutlich, sondern auch in der Variabili-

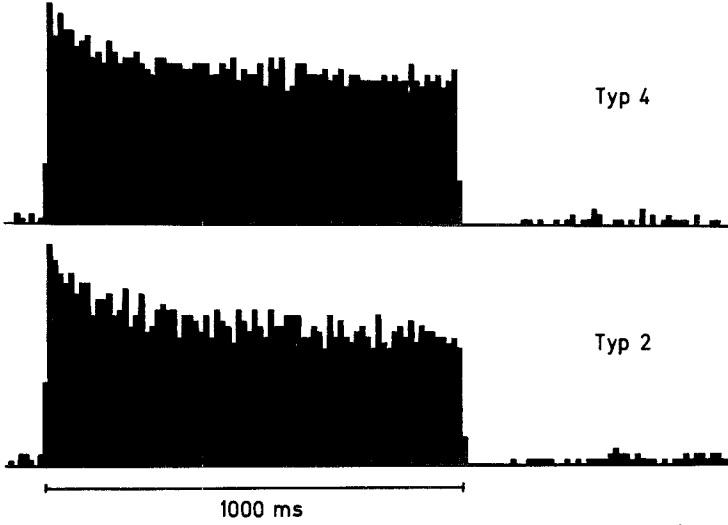


Abb. 7. Adaptationsverhalten zweier Rezeptor-Neuronen auf einen Reiz von 1 s Dauer. Oben: Typ 4; Reizfrequenz 20 kHz, 65 dB. Unten: Typ 2; Reizfrequenz 4 kHz, 75 dB. Reizrate 2/10 s

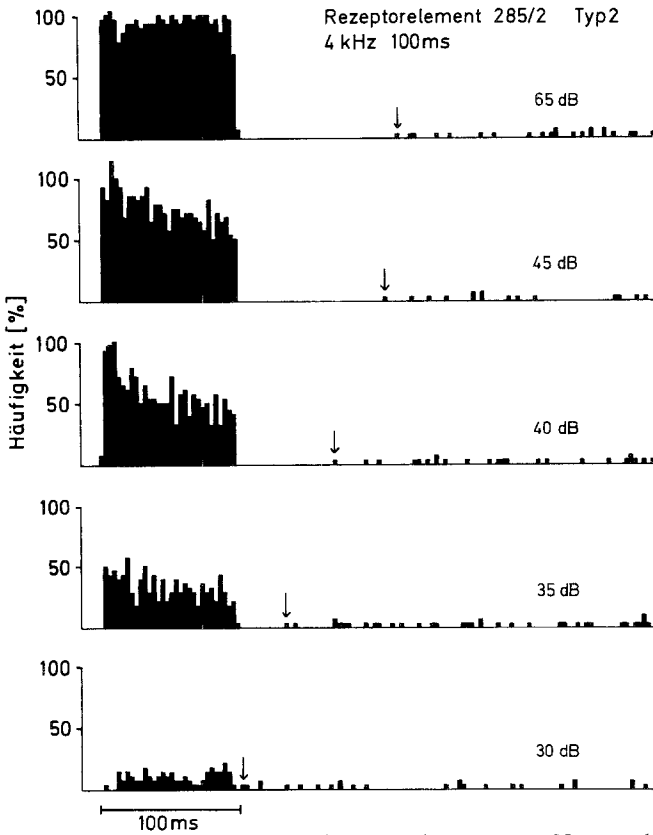


Abb. 8. PST-Histogramme von Entladungen eines Rezeptor-Neurons des Typ 2 bei unterschiedlichen Intensitäten. Die Pfeile zeigen das Einsetzen der Spontanaktivität nach Reaktionsende an. Reizrate 2/s

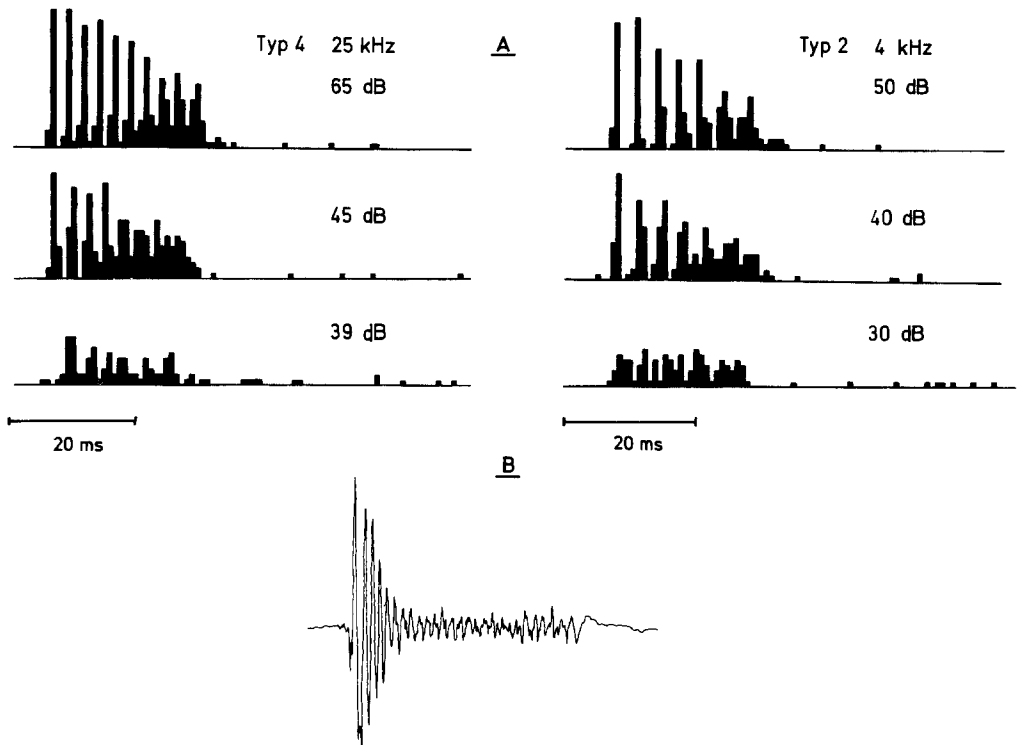


Abb. 9. **A** PST-Histogramme von Entladungen zweier Rezeptorelemente vom Typ 2 und 4; Reizdauer 20 ms; Reizrate 2/s. **B** Computersummiertes Gesamtpotential des Tympanalnerven. Reizfrequenz 4 kHz; Reizdauer 100 ms; Reizrate 2/s

tät des zeitlichen Auftretens der Impulse. Dies zeigt sich besonders klar in einem PST-Histogramm mit genügend kleiner Klassenbreite (0,8 ms, Abb. 9 A). Bei Reizung im schwelennahen Bereich treten nicht nur weniger Impulse auf, sondern der Zeitpunkt ihres Erscheinens variiert stärker. Mit Erhöhung der Reizintensität nimmt die Streuung vor allem für die ersten 3–4 Impulse stark ab (im Histogramm durch die Säulenhöhe zu erkennen). Der hohe Synchronisierungsgrad vieler Zellen mit solch invarianten Entladungen ist für den „phasischen“ Effekt in dem computersummierten Gesamtpotential des Tympanalnerven verantwortlich (Abb. 9 B). Bei Intensitäten, die im Sättigungsbereich der Kennlinie liegen, hat die Synchronisierung der Entladungen von aufeinanderfolgenden Reizantworten einen Maximalwert erreicht. Dies gilt für alle Elemente in gleicher Weise; unterschiedlich ist nur die maximale Impulsfrequenz (s. Tabelle 1).

4. Latenz

Die Messung der Latenzzeiten von Neuronen höherer Ordnung bei Acridiern und Tettigoniiden (Kalmring et al., 1972; Rheinländer, 1975) ergaben Werte

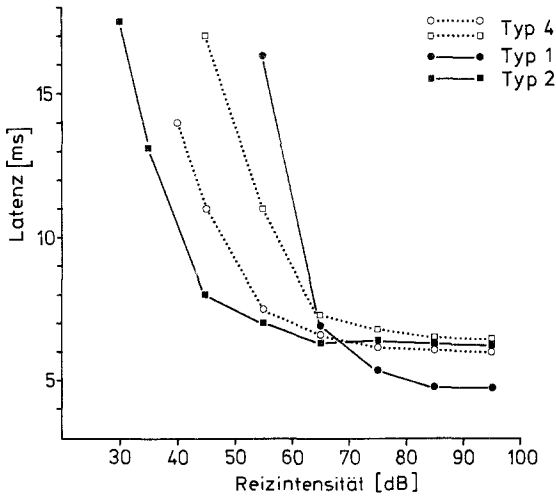


Abb. 10. Intensitätsabhängigkeit der Latenzzeiten von zwei Hochtonelementen (Typ 4) und zwei Tieftonelementen des Typ 1 und 2 aus dem gleichen Versuchstier

von 9–50 ms, für Rezeptoraxone von Tettigoniiden 5–8 ms. Hier erhebt sich die Frage, ob hinsichtlich der Latenz Unterschiede zwischen den 4 Rezeptortypen vorhanden sind und inwieweit diese für die weitere Nachrichtenverarbeitung von Bedeutung sein können.

Die Latenzzeit der Antworten aller Rezeptoraxone (gemessen im Th_{III} , Laufzeit vom Lautsprecher zum Tympanum abgezogen) zeigt eine deutliche Abhängigkeit von der Schallintensität (Abb. 10). Die Unterschiede zwischen schwellen-nahem Bereich und höchster Schallintensität betragen z.T. mehr als 8 ms. Um die große Variabilität in Schwellennähe zu vermeiden, wurden nur Latenzen berücksichtigt, die 30 dB oberhalb der Reaktionsschwelle gemessen wurden.

Die kürzesten Latenzen von Einzelementen lassen einen signifikanten Unterschied ($P < 0,0002$) zwischen Tiefton- und Hochtonfasern erkennen; die Mittelwerte liegen bei 5,4 ms für alle Tieftonelemente gegenüber 6,8 ms für Hochtonelemente. Die letzteren verhalten sich einheitlich. Innerhalb der Tieftongruppe lassen sich zwei Fraktionen differenzieren: Neuronen des Typ 1 haben eine mittlere Latenz von 4,8 ms ($n=76$), die von der der beiden anderen Tieftontypen 2 und 3 mit 6,08 ms ($n=18$) und 6,29 ($n=35$) signifikant ($P < 0,0001$) verschieden ist.

Diese Differenzierung innerhalb der Tieftongruppe wird auch aus Registrierungen von Summenpotentialen deutlich, die unmittelbar vor dem Metathorakalganglion mit Hakenelektroden abgeleitet wurden (vgl. auch Abb. 11 A): Die Zweigipfligkeit eines Teils der Potentialausschläge beweist die Beteiligung von mindestens zwei Elementfraktionen mit verschiedenen Latenzen innerhalb der bei 4 kHz allein aktivierten Tieftonzellen. Der Abstand innerhalb des Doppelgipfels von 1,23 ms entspricht etwa der statistisch berechneten Latenzdifferenz von Typ 1 zu den Typen 2 und 3 von 1,38 ms. Die gleichzeitige Ableitung zweier Einzelemente mit einer Latenzdifferenz von 1,45 ms (Abb. 11 B) demonstriert

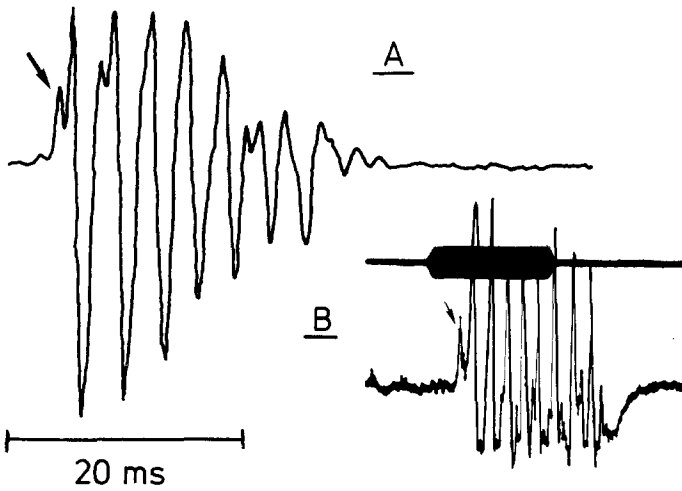


Abb. 11. **A** Summenableitung vom Tympanalnerven unmittelbar vor dem Eintritt in das Metathorakalganglion. Reizfrequenz 4 kHz, 70 dB; Reizdauer 20 ms. **B** Gleichzeitige Registrierung zweier Einzelzellen vom Typ 1 (kleinere Spikeamplitude, kürzere Latenz) und Typ 2 aus dem Metathorakalganglion. Reizfrequenz 4 kHz, 70 dB; Reizdauer 20 ms; Reizrate 2/s

einerseits die Zusammensetzung der Summenpotentiale und belegt zugleich die Aussagen zu den Latenzunterschieden.

Bei Ableitungen nahe dem Rezeptororgan (ca. 500 μm entfernt) werden keine Doppelgipfel wie in Abbildung 11 A sichtbar. Dies zeigt, daß rezeptornah auch die Tieftongruppe noch keine signifikanten Latenzunterschiede aufweist.

Der Abstand zwischen dem rezeptornahen Ableitort und dem Metathorakalganglion beträgt ca. 7 mm; aus einer Subtraktion der gemessenen Latenzen ergeben sich für die einzelnen Rezeptortypen die folgenden Leitungsgeschwindigkeiten: Typ 1 = 3,35 m/s; Typ 2 = 2,07 m/s; Typ 3 = 1,95 m/s und Typ 4 = 1,94 m/s. Diese Werte stimmen mit Ergebnissen von Murray (1968) überein, der für zwei ihm unbekannte Faserpopulationen im Tympanalnerv von *Locusta* Leitungsgeschwindigkeiten von 3,5 bzw. 2,0 m/s berechnete. Da im Tympanalnerven Fasern mit unterschiedlichem Durchmesser enthalten sind (Rehbein, pers. Mitteilung), dürften die Latenzunterschiede hierauf zurückzuführen sein.

5. Richtungscodierung

Untersuchung der Richtungsabhängigkeit von Summenpotentialen des Tympanalnerven (Autrum et al., 1961) haben gezeigt, daß im Tympanalorgan richtungsabhängige Erregungsunterschiede auftreten. Es fragt sich, in welcher Weise die verschiedenen Rezeptortypen zur Richtcharakteristik des Gesamtorgans beitragen und durch welche Mechanismen diese richtungsabhängige Erregung zustandekommt.

Analog den Parametern Frequenz und Intensität beeinflußt auch die Schallrichtung die Entladungen der tympanalen Rezeptoren. Unter mehr als 250 unter-

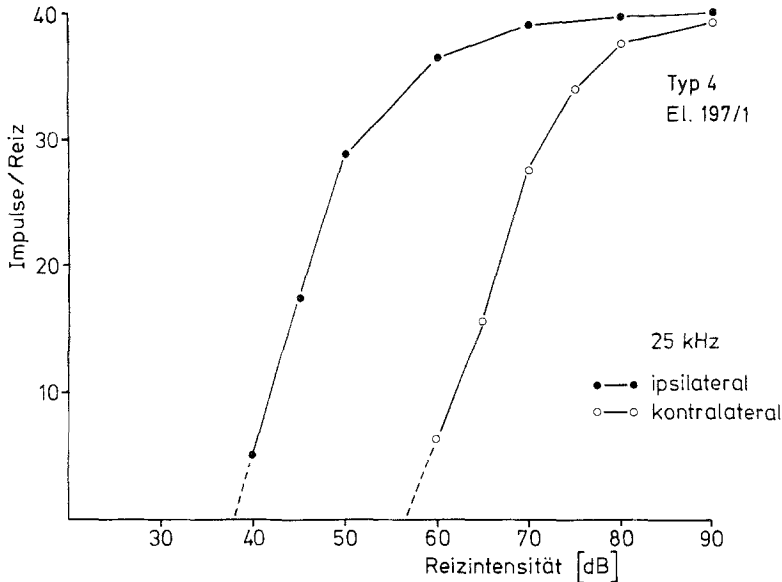


Abb. 12. Intensitätskennlinien eines Rezeptor-Neurons (Typ 4) bei ipsi- und kontralateraler Beschallung. Reizdauer 100 ms; Reizrate 2/s

suchten Primärfasern ist keine richtungsunempfindliche gefunden worden. Soweit vollständige Richtungsdiagramme aufgestellt wurden, lassen sie sich im Prinzip mit dem Richtungsdiagramm des Gesamtnerven vergleichen (s. Abb. 16). Die Richtungsabhängigkeit der Einzelelemente wird sichtbar als intensitätsabhängige Veränderung der Erregungsgröße. Dies zeigt ein Vergleich der Intensitätskennlinien bei ipsi- und kontralateraler Beschallung (Abb. 12): Die Form der Kennlinie wird hierbei nicht verändert, sondern die Kennlinie erscheint um einen gewissen Intensitätsbetrag (hier 20 dB) weniger empfindlich (parallelverschoben). Dem entspricht, daß die ipsi- und kontralateralen Kennlinien sich nur im dynamischen Bereich unterscheiden, während sie im Sättigungsplateau zusammenlaufen.

Aus diesem Verhalten der Kennlinien ergibt sich ein wesentlich verbessertes Verständnis der Richtungsdiagramme, insbesondere ihrer Beeinflussung durch verschiedene Intensitätsniveaus (Abb. 13 und 14). Bei sehr lautem Schall (Sättigung) lassen die Diagramme keine richtungsspezifische Information erkennen. Diese wird mit geringerer Intensität zunehmend deutlicher und ist im schwellennahen Bereich am stärksten ausgeprägt.

Die Richtcharakteristik der Abbildung 13 zeigt ferner, daß eine Einfallsrichtung des Schalls von 120–150° in Körperlängsachse bevorzugt wird, während sich bei etwa 300° ein Minimum der Erregbarkeit findet. Beides ist charakteristisch für alle Neuronen des Typ 4. Diese Vorzugsrichtung entspricht einer senkrechten Beschallung des Tympanums, das bei *Locusta* in den Pleuren des ersten Abdominalsegmentes in einem entsprechenden Winkel eingespannt ist.

Es überrascht, daß bei allen Typen von Tieftonelementen das Maximum der Reaktion bei einem Schalleinfall von 90° bzw. 270° gefunden wird (Abb. 14,

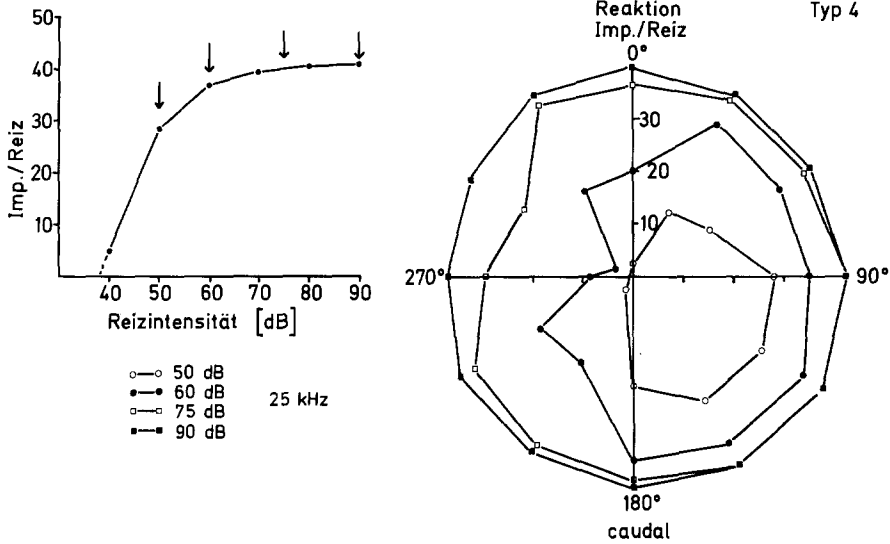


Abb. 13. Intensitätskennlinie und Richtungsdiagramme eines Rezeptor-Neurons vom Typ 4. Die Drehung der Schallquelle wurde bei verschiedenen Intensitätswerten (50, 60, 75 und 90 dB, siehe Pfeil) vorgenommen. 90°=ipsilateral; Reizdauer 100 ms; Reizrate 2/s

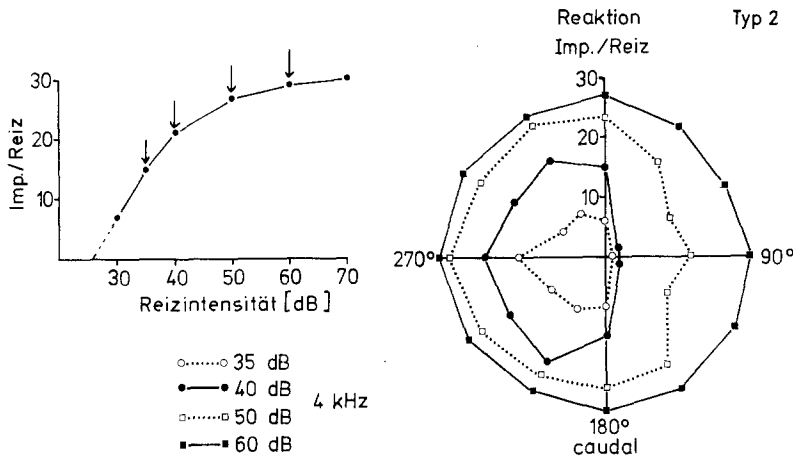


Abb. 14. Intensitätskennlinie und Richtungsdiagramme eines Rezeptor-Neurons vom Typ 2. Die Drehung wurde bei verschiedenen Intensitätswerten (35, 40, 50 und 60 dB) vorgenommen. 270°=ipsilateral; Reizdauer 100 ms; Reizrate 2/s

Typ 2). Die Bevorzugung der 90°-Richtung kann aus den morphologischen Verhältnissen nicht erklärt werden. Möglicherweise ist sie in Beziehung zu setzen mit der unterschiedlichen Lage der beiden Zellgruppen auf dem Tympanum. Jedenfalls wird bereits in der Peripherie eine gewisse Analyse der Schallrichtung vorgenommen, gebunden an Tiefton- und Hochtonneurone.

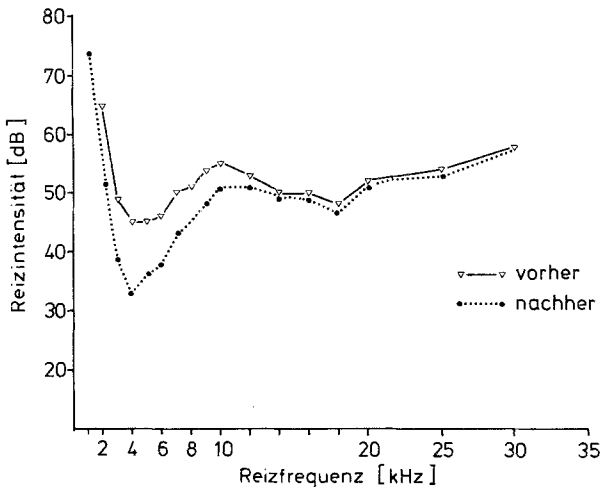


Abb. 15. Schwellenkurve des Tympanalnerven bei völlig intaktem System (∇ — ∇) und nach Entfernung von Darm und Fettgewebe zwischen den beiden Tympanalorganen (\bullet — \bullet). Messungen vorher und nachher am gleichen Versuchstier. Weitere Erläuterungen s. Text

In der Literatur ist die Frage wiederholt diskutiert worden, inwieweit das Tympanalorgan von *Locusta* als Druck- bzw. als Druckgradientenempfänger arbeitet. Ein indirekter Beitrag hierzu läßt sich aus der Abhängigkeit der Schwelle des Tympanalnerven bei tiefen Frequenzen vom Fettgehalt der Tiere ableiten (Autrum et al., 1961; Michelsen, 1971). Diese Abhängigkeit zeigt sich noch deutlicher, wenn am gleichen Tier eine Schwellenbestimmung vor und nach Entfernung von Fettgewebe zwischen den Tympana durchgeführt wird (Abb. 15). Die Empfindlichkeit für Töne unter 10 kHz steigt, wenn das Fettgewebe zwischen den beiden Organen vermindert wird. Michelsen (1971) wies durch direkte Messungen nach, daß tiefe Frequenzen den Körper der Tiere durchdringen, während für hohe Frequenzen schon die Kutikula „schallhart“ ist. Der geringe Schallwellenwiderstand für tiefe Frequenzen bedeutet zugleich, daß in diesem Bereich das Tympanalorgan als Druckgradientenempfänger arbeiten kann.

Der Einfluß des Fettgewebes auf die Schallempfindlichkeit wirkt sich auch auf die Richtcharakteristik aus. Bei Hochtonelementen wird zwischen den ipsi- und kontralateralen Kennlinien eine Differenz von 18–28 dB (interindividuelle Streuung) gemessen, während die entsprechenden Werte für Tieftonzellen zwischen 8–24 dB liegen. Die größere Streuung läßt sich für letztere mit der unterschiedlichen Ausbildung des Fettkörpers der Tiere in Zusammenhang bringen.

Um die Auffassung weiter zu erhärten, daß die Tympanalorgane der Feldheuschrecken bei tiefen Frequenzen teilweise nach dem Prinzip des Druckgradientenempfängers arbeiten, wurde ein Versuch unternommen, bei dem der Schalldurchtritt durch Verschluss des kontralateralen Tympanums behindert wurde (Abb. 16). Es zeigt sich, daß das Richtungsdiagramm des Tympanalnerven für Schall von 4 kHz durch die Manipulation verändert wird, bei 20 kHz dagegen

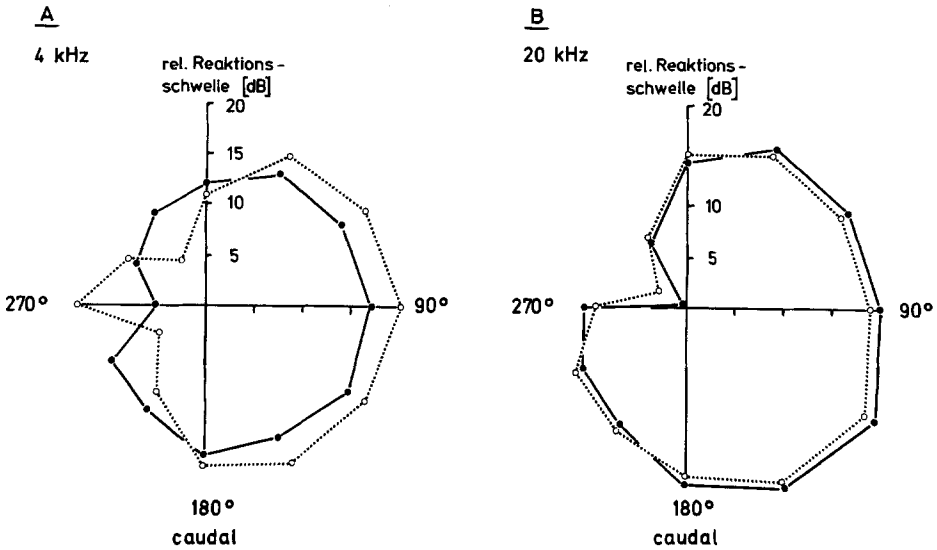


Abb. 16 A and B. Schwellenbestimmung des Tympanalnerven in Abhängigkeit von der Beschallungsrichtung: **A** bei 4 kHz; **B** bei 20 kHz. $\circ \cdots \circ$ intaktes Gehörssystem, $\bullet \text{---} \bullet$ nach Verklebung des kontralateralen Tympanalorgans. 90° = ipsilateral; weitere Erläuterungen siehe Text

nicht. Vergleichbare Richtungsdiagramme haben Autrum et al. (1961) bei Untersuchungen von jungen und alten Tieren (Reiz: 7 kHz) erhalten und auf die schallabsorbierende Wirkung des Fettkörpers zurückgeführt.

6. Beantwortung von Naturlauten

Die Naturlaute stellen eine komplexe Mischung der Parameter Frequenz, Intensität, Reizdauer und Wiederholungsrate dar. Zu klären ist, ob bereits auf der Ebene der Rezeptoren eine gewisse artspezifische Vorfilterung der kommunikativen Signale stattfindet, die über die abgehandelten Frequenzempfindlichkeiten und Zeitcharakteristika hinausgeht. Um dies zu testen, wurde neben dem arteigenen Gesang ein Stridulationsgesang der Laubheuschrecke *Ephippiger* zur Reizung benutzt.

Die beiden Laute unterscheiden sich hinsichtlich ihres Frequenzspektrums (*Locusta* 5–16 kHz; *Ephippiger* 10–20 kHz mit einem zweiten kleineren Maximum bei 2–3 kHz) und ihres Zeitmusters (Abb. 17, unten schematisch).

Die zeitliche Gliederung sowohl des arteigenen als auch des artfremden Stridulationsgesanges wird in den Antworten aller Rezeptorelemente abgebildet (Abb. 17, Typ 4). Die Beantwortung verschiedener Intensitätsstufen von Naturlauten entspricht prinzipiell dem Kennlinienverlauf, wie er bei Reizung mit Kunstlauten gefunden wurde. Allerdings ist der Bereich dynamischer Intensitätsbeantwortung bei Naturlauten gegenüber Kunstlauten eingeschränkt, d.h. das Plateau der neuronalen Reaktion wird schon nach 10–15 dB statt nach 20–25 dB erreicht.

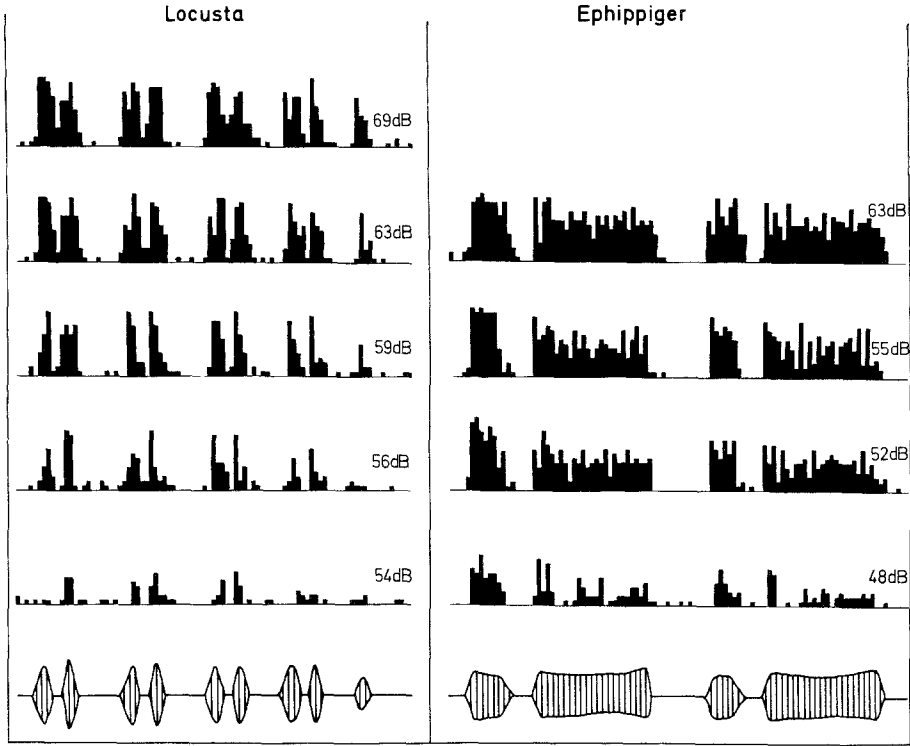


Abb. 17. PST-Histogramme von Reaktionen eines Hochtonelements (Typ 4) auf den Stridulationsgesang von *Locusta* (links) und *Ephippiger* (rechts)

Entsprechend der Ausbildung der Schwellenkurven (Abb. 1) und des Frequenzspektrums der Stridulationssignale wird entweder der arteigene oder der artfremde Gesang bevorzugt beantwortet. So liegt die Reaktionsschwelle der Hochtonzellen für den *Ephippiger*-Gesang um ca. 6–8 dB niedriger als für den arteigenen Gesang, da der Frequenzschwerpunkt zwischen 10–20 kHz deutlicher dem bevorzugten Reaktionsbereich der Hochtonzellen (12–25 kHz) entspricht als der des *Locusta*-Gesangs (5–16 kHz). Gleiches gilt in umgekehrter Weise für die Tieftonelemente.

IV. Diskussion

Seit den Arbeiten von Michelsen ist bekannt, daß das Tympanum des Rezeptororgans von Acridiern nicht einheitlich schwingt. Die an definierten Stellen des Tympanums auftretenden Resonanzmaxima bestimmen die Bestfrequenzen von 4 Rezeptorzellpopulationen, die Gray (1960) untersucht hatte. Dies wird hier bestätigt durch die Klassifizierung von 4 Rezeptortypen, die sich prinzipiell ähnlich unterscheiden wie die von Michelsen beschriebenen Zellen.

Der allgemeinen Einteilung in Hoch- und Tieftonelemente entspricht zugleich eine unterschiedliche Richtungsempfindlichkeit. Dies wirft die Frage nach dem Mechanismus der Richtwirkung des Tympanalorgans auf. Die Tatsache, daß fette Tiere bei tiefen Frequenzen weniger empfindlich reagieren als magere, ebenso wie die Veränderung der Schwellenkurve und der Richtcharakteristik des Tympanalnerven nach bestimmten Manipulationen (Abb. 16) unterstützen die Vermutung, daß das Tympanalorgan bei tiefen Frequenzen als Druckgradientenempfänger arbeitet.

Die akustischen Filtereigenschaften von Kutikula und Gewebe zwischen den beiden Tympana bewirken mit steigender Frequenz eine zunehmende Entkopplung der beiden Systeme, so daß bei 20 kHz nur noch ein geringfügiger Schallanteil die Rückseite des Tympanums erreicht. Da eine „Schallschattenwirkung“ wegen des ungünstigen Verhältnisses von Wellenlänge zu den Proportionen des Insektenkörpers nur sehr wenig zur Richtungsempfindlichkeit beitragen kann, müssen noch andere Mechanismen daran beteiligt sein. Als Erklärungsmöglichkeit wird eine winkelabhängige Schallstreuung und -beugung am Tympanalorgan vorgeschlagen, die offensichtlich durch die Ausbildung einer Kutikulafalte über dem Tympanum wesentlich verstärkt wird. Denn bei vergleichenden Untersuchungen an einer anderen Feldheuschreckenart (*Anacridium aegypticum*), der diese Struktur fehlt, wurden nur 13 dB Schwellendifferenz zwischen ipsi- und kontralateraler Beschallung bei 20 kHz gemessen (zum Vergleich bei *Locusta*: 22 dB). Eine teilweise Entfernung der Kutikulafalte bei *Locusta* hat eine Verringerung der Schwellendifferenz um 5 dB (Mittelwert aus 5 Versuchen) zur Folge.

Da die Schallintensität auch die Latenzen der Impulse kontrolliert (Abb. 10), treten zwischen den Rezeptoren des rechten und linken Tympanalorgans richtungsabhängige „physiologische“ Zeitdifferenzen von rd. 10 ms auf; ob diese für das Richtungshören ausgewertet werden, müssen zusätzliche Versuche klären.

Zum anderen bleibt das Zustandekommen der Schwellenstaffelung verschiedener Rezeptorelemente offen. Es kann sich dabei sowohl um periphere Mechanismen der Reizverarbeitung (z.B. die Mechanik der Anheftungsstrukturen) als auch um anschließende rein nervöse Prozesse handeln. Es wird auf jeden Fall durch die Kooperation von Elementen mit unterschiedlicher Schwelle der Codierungsbereich mehr als verdoppelt.

Da bei allen Elementen außer ihrem spezifischen Frequenz- und Schwellenverhalten keine unterschiedlichen Zeitcharakteristika ausgebildet sind, werden die Zeitmuster von arteigenen wie von deutlich verschiedenen artfremden Gesängen gleich gut übermittelt. Die starke Einschränkung der dynamischen Intensitätsbeantwortung der Naturlaute auf 10–15 dB macht die Notwendigkeit der Schwellenstaffelung im Hoch- und Tieftonbereich besonders deutlich.

Was die Weiterverarbeitung der Frequenzrepräsentation aus den Primärelementen anlangt, so ist auffallend, daß die Differenzierung der Bestfrequenzen im Tieftonbereich, an welcher ca. 85% aller Elemente beteiligt sind, auf den höheren Stationen des Bauchmarks verwischt wird oder verloren geht. Im Vergleich dazu ist der Frequenzbereich der primären Hochtonelemente stark überrepräsentiert.

Die Verarbeitung der von den Rezeptorneuronen übermittelten Richtungsinformation läßt sich auf der Bauchmarkebene vielfältig erkennen (Kalmring et al.,

1972), wobei die in Abb. 13 und 16 B beschriebene Vorzugsrichtung der Typ 4-Elemente wiederkehrt.

Herrn Prof. Dr. J. Schwartzkopff danke ich für die Unterstützung der Arbeit und die intensive Diskussion der Ergebnisse. Den Herren Dr. J. Rheinländer, Dr. K. Kalmring und H.G. Rehbein bin ich für die eingehende Diskussion im Verlauf der Arbeit dankbar, ebenso wie den Herren Dr. Leppelsack und Dr. Dörrscheidt für die Überlassung der Computerprogramme.

Literatur

- Adam, L.J.: Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (*Locusta migratoria*). Z. vergl. Physiol. **63**, 227–289 (1969)
- Adam, L.J., Schwartzkopff, J.: Getrennte nervöse Repräsentation für verschiedene Tonbereiche im Protocerebrum von *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **54**, 246–255 (1967)
- Autrum, H.: Über Gehör- und Erschütterungssinn bei Locustiden. Z. vergl. Physiol. **28**, 580–637 (1941)
- Autrum, H., Schwartzkopff, J., Swoboda, H.: Der Einfluß der Schallrichtung auf die Tympanalpotentiale von *Locusta migratoria*. Biol. Zbl. **80**, 385–402 (1961)
- Dörrscheidt, G.J.: Statistical modulation analysis of animal sounds as a basis for computer synthesised quasi – natural stimuli in bioacoustical research. Proc. 2nd. Seminar on Experimental Simulating and Solving of Probability Problems. Prag 1973 (in press)
- Gray, E.G.: The fine structure of the insect ear. Phil. Trans. B **243**, 75–94 (1960)
- Haskell, P.T.: Hearing in certain Orthoptera. I. Physiology of sound receptors. II. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation. J. exp. Biol. **33**, 756–776 (1956)
- Haskell, P.T.: Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. I. Analysis of the stridulation of, and the behaviour between males. Brit. J. Anim. Behav. **5**, 139–148 (1957)
- Helversen, D. von: Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chortippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). J. comp. Physiol. **81**, 381–422 (1972)
- HorrIDGE, G.A.: Pitch discrimination in Orthoptera (Insecta) demonstrated by responses of central auditory neurons. Nature (Lond.) **185**, 623–624 (1960)
- HorrIDGE, G.A.: Pitch discrimination in locusts. Proc. roy. Soc. B **155**, 218–231 (1961)
- Kalmring, K.: Akustische Neuronen im Unterschlundganglion der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **72**, 95–110 (1971)
- Kalmring, K., Rheinländer, J., Römer, H.: Akustische Neuronen im Bauchmark von *Locusta migratoria*. Der Einfluß der Schallrichtung auf die Antwortmuster. J. comp. Physiol. **80**, 325–352 (1972)
- Katsuki, Y.: Neural mechanisms of hearing in cats and insects. In: Electrical activity of single cells (ed. Y. Katsuki) pp. 53–75. Tokyo: Iga Kusuin 1960
- Michelsen, A.: Pitch discrimination in the locust ear: Observations on single cells. J. Insect Physiol. **12**, 1119–1131 (1966)
- Michelsen, A.: The physiology of the locust ear. I. Frequency sensitivity of single cells in the isolated ear. II. Frequency discrimination based upon resonances in the tympanum. III. Acoustical properties of the intact ear. Z. vergl. Physiol. **71**, 49–128 (1971)
- Murray, M.J.: Fibre groups in the auditory nerve of the locust. Nature (Lond.) **218**, 95–96 (1968)
- Popov, A.V.: Electrophysiological studies on the peripheral auditory neurons in the locust (in Russian). J. evol. biochem. Physiol. **1**, 239–250 (1965)
- Popov, A.V.: Synaptic transmission at the level of the first synapses of the auditory system in *Locusta migratoria* [in Russian]. In: Evolutionary neurophysiology and neurochemistry (ed. E.M. Krebs). Leningrad: Nauka 1967
- Rehbein, H.G.: Experimentell-anatomische Untersuchungen über den Verlauf der Tympanalnervenfasern im Bauchmark von Feldheuschrecken, Laubheuschrecken und Grillen. Verh. dtsh. Zool. Ges. **66**, 184–189 (1973)

- Rehbein, H.G., Kalmring, K., Römer, H.: Structure and function of acoustic neurons in the thoracic ventral nerve cord of *Locusta migratoria* (Acrididae). *J. comp. Physiol.* **95**, 263–280 (1974)
- Rheinländer, J.: Transmission of acoustic information at three neuronal levels in the auditory system of *Decticus verrucivorus* (Tettigoniidae, Orthoptera). *J. comp. Physiol.* **97**, 1–53 (1975)
- Rheinländer, J., Kalmring, K.: Die afferente Hörbahn im Bereich des Zentralnervensystems von *Decticus verrucivorus* (Tettigoniidae). *J. comp. Physiol.* **85**, 361–410 (1973)
- Suga, N.: Peripheral mechanism of hearing in locust. *Jap. J. Physiol.* **10**, 533–546 (1960)