

DISSERTATION

Kodierung verhaltensrelevanter Gesangsparameter bei *Chorthippus biguttulus*

zur Erlangung des akademischen Grades
d o c t o r r e r u m n a t u r a l i u m

eingereicht an der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
der
Humboldt-Universität zu Berlin

Von Dipl. Biologe Olaf Kutzki

Präsident der Humboldt Universität zu Berlin:

Prof. Dr. Jan-Hendrik Olbertz

Dekan der Mathematisch Naturwissenschaftlichen Fakultät I:

Prof. Dr. Andreas Hermann

Gutachter: 1. Prof. Dr. Bernhard Ronacher

2. Prof. Dr. Heinrich Römer

3. Prof. Dr. Andreas Stumpner

eingereicht: 20.12.2011

Datum der Promotion: 04.04.2012

Zusammenfassung

Heuschrecken nutzen die akustische Kommunikation zum Auffinden eines geeigneten Paarungspartners. Sie produzieren artspezifische Gesänge, die aus Silben und Pausen festgelegter Dauer bestehen. Den Weibchen dienen diese Gesänge nicht nur zur Erkennung der Artzugehörigkeit – und somit zur Vermeidung von Hybriden –, sondern darüber hinaus als Informationsquelle über die Qualität der Männchen. Den Männchen hilft der weibliche Antwortgesang beim Auffinden der Weibchen.

Die Attraktivität verschiedener artifizieller Gesangsattrappen für Männchen und Weibchen wurde in Verhaltensexperimenten untersucht. Es zeigte sich ein starker Zusammenhang zwischen der Attraktivität und den gewählten Parametern, insbesondere der Pausendauer. Die Reaktionen von auditorischen Neuronen des Metathorax und des Oberschlundganglions auf diese Stimuli wurden charakterisiert. Die durch diese Neurone transportierte Informationsmenge bezüglich der variierten Parameter sowie ihr zeitlicher Verlauf wurde bestimmt.

Durch die Kombination von Verhaltensversuchen und elektrophysiologischen Untersuchungen an denselben Tieren konnte ein Zusammenhang zwischen Verhalten und Spikeantworten bei einer aufsteigenden Zelle hergestellt werden. Für diese Zelle wird ein Modell zur Pausendauerdetektion vorgestellt. Hierbei werden mittlere Pausendauern – die für Weibchen attraktiv sind – mit höheren Spikezahlen beantwortet als kurze und lange Pausen. Dies kommt durch unterschiedliche Zeitverläufe von Adaptation und Rückkehr aus der Adaptation bei den exzitatorischen und inhibitorischen Eingängen der Zelle zustande.

Schlagworte:

Heuschrecke, Oberschlundganglion, Elektrophysiologie, Verhalten

Abstract

Grasshoppers use acoustic communication to find a sexual partner. They produce species-specific songs, which consist of syllables and pauses of a fixed duration. The male songs enable the females not only to recognize conspecifics – and thus to avoid hybridization – but also to obtain information about the quality of the males. Males take advantage of the females' response songs in localizing the female.

The attractiveness of various artificial stimuli for males and females was studied in behavioral experiments. A strong correlation between the attractiveness and the chosen parameters - especially the pause duration - could be found. The response properties of auditory neurons in the metathoracic ganglion and the supraoesophageal ganglion have been characterized. The transmitted information and its temporal course was determined.

By performing behavioral and electrophysiological experiments with the same animals, I found a correlation between behaviour and spike responses in an ascending neuron (AN3). The tuning of this cell for pause duration was modelled as the result of different time courses of adaptation of the cells excitatory and inhibitory inputs. In this model pauses of intermediate duration – which are most attractive to females – generate more action potentials than shorter or longer pauses.

Keywords:

Grasshopper, Supraoesophagealganglion, Electrophysiology, Behaviour

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|---------|---|----|
| 1 | Einleitung | 7 |
| 1.1 | Die Heuschrecke als Modellsystem..... | 7 |
| 1.2 | Akustische Kommunikation bei <i>Chorthippus biguttulus</i> | 8 |
| 1.3 | Das auditorische System von Feldheuschrecken..... | 10 |
| 2 | Material und Methoden | 13 |
| 2.1 | Versuchstiere..... | 13 |
| 2.1.1 | Chorthippus biguttulus | 13 |
| 2.1.2 | Locusta migratoria..... | 14 |
| 2.2 | Verhaltensversuche | 14 |
| 2.2.1 | Männchen | 15 |
| 2.2.1.1 | Versuchsaufbau..... | 15 |
| 2.2.1.2 | Versuchsdurchführung..... | 16 |
| 2.2.2 | Weibchen..... | 17 |
| 2.2.2.1 | Versuchsaufbau..... | 17 |
| 2.2.2.2 | Versuchsdurchführung..... | 18 |
| 2.2.3 | Stimulus-Ensembles der Verhaltensversuche..... | 19 |
| 2.2.3.1 | artifizielle Weibchengesänge..... | 19 |
| 2.2.3.2 | artifizielle Männchengesänge | 20 |
| 2.3 | Elektrophysiologie..... | 20 |
| 2.3.1 | Präparation..... | 21 |
| 2.3.1.1 | Metathorakalganglion | 21 |
| 2.3.1.2 | Oberschlund Ganglion | 21 |
| 2.3.2 | Elektrophysiologisches Setup..... | 22 |
| 2.3.2.1 | Ableitapparatur | 23 |
| 2.3.2.2 | Versuchsdurchführung..... | 24 |
| 2.3.3 | Stimulus-Ensembles | 25 |
| 2.3.3.1 | Intensitätskennlinien | 25 |
| 2.3.3.2 | Artifizielle Weibchengesänge..... | 25 |
| 2.3.3.3 | Artifizielle Männchengesänge | 25 |
| 2.3.4 | Datenanalyse..... | 26 |
| 2.3.4.1 | Berechnung des Lautstärkeunterschieds | 26 |
| 2.3.4.2 | Berechnung der Latenz | 26 |
| 2.3.4.3 | Berechnung der Latenz der Verhaltensantworten bei verschiedenen Stimulusattraktivitäten..... | 26 |
| 2.3.4.4 | Berechnung der Mutual Information..... | 27 |
| 3 | Ergebnisse | 29 |
| 3.1 | Verhaltensversuche | 29 |
| 3.1.1 | Männchenversuche | 31 |
| 3.1.1.1 | Einfluss der Pausendauer und Rampensteilheit auf die Attraktivität | 31 |
| 3.1.1.2 | Charakterisierung der Individuen..... | 32 |
| 3.1.1.3 | Vergleich der Ergebnisse mit Literaturdaten | 34 |
| 3.1.1.4 | Eignung der Parameter für die Modulierung der Attraktivität | 35 |
| 3.1.2 | Weibchenversuche..... | 36 |
| 3.1.2.1 | Einfluss der Pausendauer | 37 |
| 3.1.2.2 | Einfluss des Offset | 38 |
| 3.1.2.3 | Einfluss der Onset-Akzentuierung | 38 |
| 3.1.2.4 | Einfluss der Onset-Akzentuierung bei verschiedenen Offset-Leveln | 40 |
| 3.1.2.5 | Einteilung der Weibchen nach Herkunft..... | 42 |
| 3.1.2.6 | Einfluss der Stimulusattraktivität auf die Antwortlatenz | 44 |
| 3.1.2.7 | Einfluss der Stimulusattraktivität auf die Antwortdauer | 46 |
| 3.1.2.8 | Vergleich der Ergebnisse mit Literaturdaten | 47 |

| | | |
|----------|--|-----|
| 3.2 | Elektrophysiologie..... | 50 |
| 3.2.1 | Allgemeine Charakterisierung der Metathorakalen Neurone | 50 |
| 3.2.1.1 | Rezeptoren | 50 |
| 3.2.1.2 | UGN1..... | 53 |
| 3.2.1.3 | UGN2..... | 56 |
| 3.2.1.4 | UGN3..... | 58 |
| 3.2.1.5 | Unbekanntes UGN (UGN ubk)..... | 62 |
| 3.2.1.6 | BGN1 | 64 |
| 3.2.1.7 | TN1 | 69 |
| 3.2.1.8 | TN3..... | 72 |
| 3.2.1.9 | Unbekanntes TN (TN ubk) | 76 |
| 3.2.1.10 | AN1 | 79 |
| 3.2.1.11 | AN2..... | 87 |
| 3.2.1.12 | AN3..... | 97 |
| 3.2.1.13 | AN4..... | 106 |
| 3.2.1.14 | AN4 ähnlich | 109 |
| 3.2.1.15 | AN6*..... | 111 |
| 3.2.1.16 | AN12..... | 114 |
| 3.2.2 | OSG | 118 |
| 3.2.2.1 | <i>Unbekanntes aufsteigendes Neuron 1 (AN ubk1)</i> | 118 |
| 3.2.2.2 | Unbekanntes aufsteigendes Neuron 2 (AN ubk2)..... | 121 |
| 3.2.2.3 | Unbekanntes aufsteigendes Neuron 3 (AN ubk3)..... | 124 |
| 3.2.2.4 | Unbekanntes aufsteigendes Neuron 4 (AN ubk4)..... | 126 |
| 3.2.2.5 | Unbekanntes Neuron ohne Färbung (Ubk1) | 131 |
| 3.2.3 | Charakterisierung von Neuronen im Oberschlundganglion..... | 133 |
| 3.2.3.1 | Beidseitig inhibierte lokale Interneurone (LBN Inhib.) | 133 |
| 3.2.3.2 | Lokale Interneurone bei Weibchen | 138 |
| 3.2.3.3 | lokale Interneurone bei Männchen..... | 157 |
| 3.2.4 | Unbekanntes absteigendes Neuron (DN ubk)..... | 167 |
| 3.3 | Mutual Information | 171 |
| 3.3.1 | MI in männlichen Gesangsattrappen | 172 |
| 3.3.1.1 | Informationsgehalt beim Vergleich der Strophen | 172 |
| 3.3.1.2 | Informationsgehalt beim Vergleich der Silben | 178 |
| 3.3.1.3 | Korrelation zwischen MI und Verhalten beim AN3 | 191 |
| 3.3.2 | MI in weiblichen Gesangsattrappen | 194 |
| 3.3.2.1 | MI in Strophen | 195 |
| 3.3.2.2 | MI in Silben | 201 |
| 3.3.2.3 | Einfluss der Rampensteilheit | 204 |
| 3.3.3 | Vergleich der Informationsraten bei männlichen und weiblichen Gesangsattrappen | 208 |
| 4 | Diskussion | 211 |

1 Einleitung

1.1 Die Heuschrecke als Modellsystem

Ein gutes Modellsystem zeichnet sich durch spezifische Vorteile gegenüber anderen Systemen zur Erforschung eines bestimmten Sachverhalts aus (Suga und Katsuki 1961; Scharrer 1987; Huber 1988). Das akustische Kommunikationssystem der Orthopteren bietet zur Erforschung der ethologischen und physiologischen Aspekte zahlreiche dieser spezifischen Vorteile (Ronacher et al. 2008) und konnte sich so in den vergangenen Jahren etablieren. Heuschrecken lassen sich im Freiland leicht fangen und sind im Allgemeinen einfach nachzuzüchten. Sie eignen sich hervorragend für Playbackexperimente (von Helversen 1972) und bieten die Möglichkeit eine direkte Verbindung zwischen Verhalten und neuronaler Verarbeitung herzustellen. Die Zahl der am auditorischen System beteiligten Neurone ist relativ gering, sie sind vergleichsweise gut zugänglich und durch Färbung identifizierbar. Durch die Jahrzehnte lange Forschung an diesen Tieren ist vieles über Verhalten und Aufbau der Hörbahn bekannt.

Bereits 1913 wurden erste Versuche durchgeführt, die Lautäußerungen und Verhalten bei Orthopteren in Zusammenhang brachten. Durch Vorspielen von männlichen Gesängen über ein Telefon konnte nachgewiesen werden, dass es die transportierten Töne waren, die die Weibchen anlockten (Regen 1913). 1936 fanden erste Ableitungen am Hörnerv von Grillen und Locusten statt (Pumphrey 1936), in den 60er Jahren des vergangenen Jahrhunderts wurden erste Einzelzelleitungen an Rezeptorzellen vorgenommen (Katsuki und Suga 1960). Wenige Jahre später fanden erste Ableitungen im Oberschlundganglion von *Locusta* statt (Adam 1969). Zahlreiche Arbeiten beschäftigten sich seitdem mit dem Verhaltensrepertoire verschiedener Heuschreckenarten (z.B. Gerhard und Huber 2002; von Helversen 1986; Ragge und Reynolds 1998) sowie ihren auditorischen Neuronen (Boyan 1984, 1985, 1985(2), 1986; Boyan und Altman 1985; Boyan et al. 1993; Hedwig et al. 1997; Kalmring 1971, 1975, Kalmring et al. 1972, 1975; Marquart 1985; Rehbein et al. 1974; Römer 1976, 1981; Römer et al. 1984, 1988;

Ronacher et al. 1986; Stumpner et al. 1991, 1991(2) etc.) Es stellte sich heraus, dass die ersten Stufen der auditorischen Verarbeitung bei Locusten und Chorthippen weitestgehend übereinstimmt, was durch die größere Gestalt der Locusten einen Vorteil für neurophysiologische Untersuchungen bedeutet (Stumpner 1988; Neuhofer et al. 2008). Neben Themen, die sich in der Hauptsache mit der Heuschrecke an sich sowie ihrer akustischen Kommunikation beschäftigen, gewann sie in den vergangenen Jahren als Modellsystem für allgemeine neurophysiologische Prozesse zunehmend an Bedeutung (Temperaturabhängigkeit von Neuronen: Franz und Ronacher 2002; Adaptation: Hildebrandt 2010; Kodierungseigenschaften von Netzwerken: Clemens et al. 2011).

1.2 Akustische Kommunikation bei *Chorthippus biguttulus*

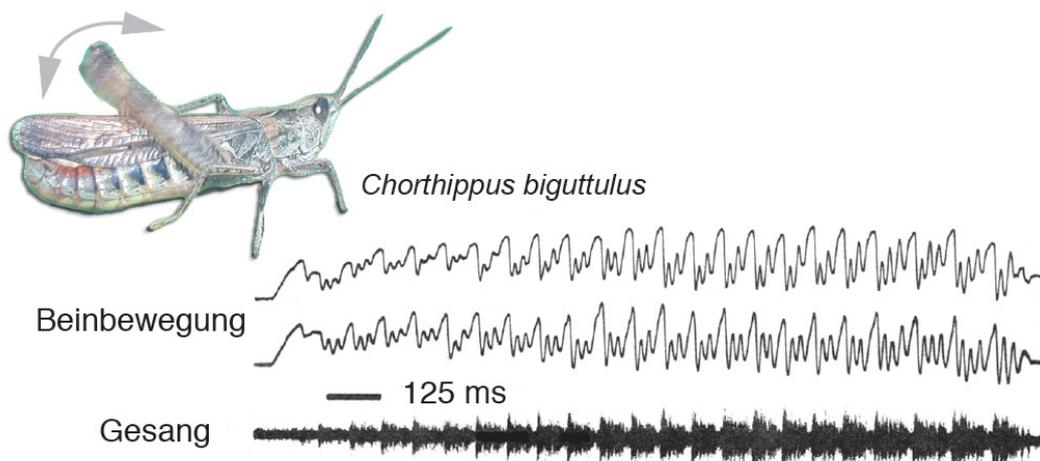


Abb. 1: Bewegungen des rechten und linken Hinterbeins von *Chorthippus biguttulus* und das sich ergebende Gesangsmuster (Gesang und Beinbewegungsspuren: Otto von Helversen).

Die akustische Kommunikation bei *Chorthippus biguttulus* ist für die Tiere von beträchtlicher Bedeutung. Der Gesang sichert die reproduktive Isolation gegen sympatrische Arten und ist das entscheidende Kriterium zur Vermeidung von Hybriden (Elsner 1974; von Helversen und von Helversen 1975; Stumpner und von Helversen 1994; von Helversen und von Helversen 1997, 1998; Gottsberger und Mayer 2007). Zudem hilft er beim Auffinden eines geeigneten Paarungspartners und steigert die Kopulationsbereit-

schaft der Weibchen (z.B. Kriegbaum 1989; von Helversen und von Helversen 1994, 1997). Der Wechselgesang beginnt üblicherweise damit, dass ein paarungsbereites Männchen den ihm eigenen Gesang produziert. Dies geschieht indem eine Struktur am Hinterbein – die so genannte Feile – über die Schrillader der Vorderflügel gezogen wird (z.B. Elsner 1973; 1974; 1983; von Helversen und Elsner 1977). Aus den koordinierten Bewegungen der beiden Beine entsteht ein spezie-spezifisches Lautmuster (Abb. 1). Durch das versetzte Auf und Ab der Hinterbeine verschmelzen die entstehenden Pulse zu Silben, ein Innehalten erzeugt Pausen zwischen diesen. Erreicht der Gesang ein Weibchen, bewertet es die Attraktivität des eingehenden Signals. Diese wird durch verschiedene Faktoren beeinflusst. Neben dem arteigenen Silben-Pausen-Muster zählt hierzu auch die korrekte Dauer der Verse eines Gesangs (von Helversen 1972; von Helversen und von Helversen 1975; Elsner 1974). Aber auch feine Unterschiede in den Amplitudenmodulationen geben den Weibchen Auskunft über die Qualität der Männchen. Die Koordination der Bewegungen der Hinterbeine – und somit die Intaktheit der Beine und der den Bewegungen zugrunde liegenden neuronalen Strukturen – spiegelt sich in der Höhe der Silbenanfänge (Onsets) sowie in der Tiefe der Pausen (Offset) wider. Gesänge von einbeinigen Männchen z.B. weisen Lücken von 1-3ms Dauer auf und werden von Weibchen fast immer abgelehnt (von Helversen 1972; Kriegbaum 1989; von Helversen und von Helversen 1997). Ist der vom Männchen ausgehende Gesang hinreichend attraktiv, wird das Signal im Kanal zwischen Sender und Empfänger nicht zu stark degradiert (Römer 1992; Neuhofer 2010) und ist das aufnehmende Weibchen paarungsbereit antwortet es seinerseits mit einem geschlechtsspezifischen Antwortgesang. Dieser unterscheidet sich stark von denen der Männchen. Weibchen produzieren Silben mit kurzen Lücken (gaps) in den Silben und flachen Anstiegen, die den Männchen die Lokalisation der Weibchen erleichtert (von Helversen und von Helversen 1997). Nach Eintreffen und Erkennen des weiblichen Gesangs – wozu dem Männchen bereits drei Silben genügen (Ronacher et al. 2000) – dreht es sich in Richtung der Gesangsquelle und bewegt sich auf diese zu. Im Anschluss daran beginnt es erneut zu stridulieren und der gesamte Ablauf wiederholt sich, bis beide aufeinander treffen. Neben der Erkennung des Musters ist für Männchen also auch die Richtungswahrnehmung von entscheidender

Bedeutung. Obwohl sie den Azimut des Stimulus nicht genau feststellen können (von Helversen und Rheinländer 1988; von Helversen und von Helversen 1998) erreichen sie dabei durch Lateralisierung eine bemerkenswerte Präzision. So wird schon bei einem interauralen Lautstärkeunterschied von 1,5dB in 95% der Fälle die richtige Richtungsentscheidung getroffen (von Helversen und Rheinländer 1988; von Helversen und von Helversen 1998; Ronacher et al. 2000). Für all diese Prozesse – der erfolgreichen Klassifizierung des Musters sowie der Richtungsentscheidung bis hin zur Auslösung der Beinbewegungen – stehen den Tieren nur einige Hundert Neurone zur Verfügung.

1.3 Das auditorische System von Feldheuschrecken

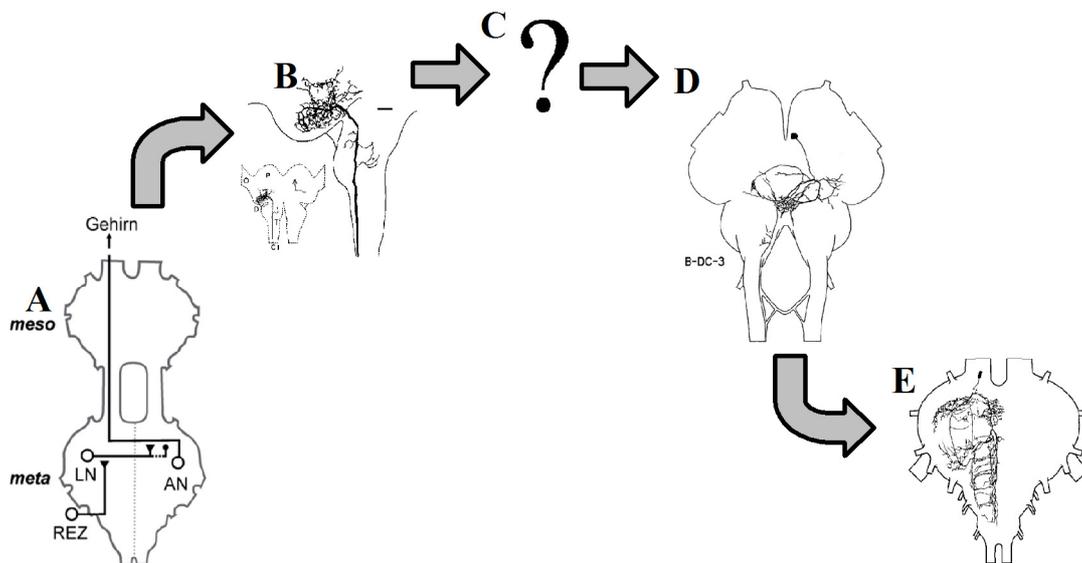


Abb. 2: Der Weg der Information: A) Die Information wird über die Rezeptoren an die lokalen Interneurone weitergegeben. Diese sind mit aufsteigenden Interneuronen verschaltet, die die Information in das Oberschlundganglion transportieren. B) Die aufsteigenden Neurone arborisieren im lateralen Protocerebrum (Boyan 1983; Verzweigungsmuster des AN1 von *Chorthippus biguttulus*) und sind dort mit lokalen Hirnneuronen verschaltet (C). Der weitere Verarbeitungsweg im Gehirn ist weitestgehend unbekannt. Einige lokale Hirnneurone werden in dieser Arbeit vorgestellt. D) Bei ausreichender Attraktivität des Stimulus werden absteigende Kommandoneurone aktiviert (D; Hedwig und Heinrich 1997; B-DC-3 Neuron von *Omocestus viridulus*). E) Diese aktivieren Neurone des Stridulationsapparats (Schütze und Elsner 2001; T3-LI3 Neuron von *Omocestus viridulus*).

Im ersten Abdominalsegment liegen beidseitig die Tympanalorgane. An der Innenseite des Tympanums befindet sich das Müllersche Organ, das ca. 70 Rezeptoren trägt. Die

Axone dieser Rezeptoren bilden den Hörnerv, der in das Metathorakalganglion zieht. Dort sind sie im frontalen und caudalen auditorischen Neuropil auf ca. 15-20 lokale Interneurone (pro Hemisphäre) verschaltet (Abb. 2). Durch exzitativen und inhibitorischen Input auf aufsteigende Interneurone (ca. 15-20) wird die Information vorverarbeitet, bevor sie an das Gehirn weitergeleitet wird. Dabei geht das Kodierungsschema von einem Populationscode zu einem Labeled-Line-Code über, d.h. während Rezeptoren in Abhängigkeit von ihrer Schwelle Amplitudenmodulationen eines Stimulus präzise mit ihrer Spikefrequenz abbilden und somit durch Summation eine Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses erfolgen kann, geben die aufsteigenden Neurone in ihrem Feuerverhalten Vorhandensein und Qualität spezifischer Stimuluseigenschaften wider. Damit einher geht eine Abnahme der Spikezahlen auf dem Einzelzellniveau, betrachtet man die Neurone der einzelnen Stufen als Population, werden die Antworten dekorrelierter.

Durch diese Umwandlung wird das System energieeffizienter, robuster gegen Rauschen und das Auslesen der Information wird erleichtert (Clemens et al. 2010). In jedem einzelnen aufsteigenden Interneuron erfolgt allerdings eine Verringerung der Information über den tatsächlichen Stimulusverlauf. Dies verdeutlicht, dass sensorische Systeme Filter darstellen, die nicht auf eine möglichst präzise Abbildung der Umwelt und ihrer Veränderungen ausgerichtet sind, sondern darauf, relevante Parameter zu erfassen und weiterzuleiten. Schon früh konnte durch Verhaltensexperimente festgestellt werden, dass bereits auf metathorakaler Ebene die Trennung in einen richtungskodierenden und einen musterkodierenden Verarbeitungsweg erfolgt und die Informationen in parallelen Bahnen an das Gehirn weitergeleitet werden (von Helversen 1984; von Helversen und von Helversen 1995; Hennig et al. 2004; Creutzig et al. 2010). Auch für einige Musterkodierende Zellen konnten die für sie bedeutsamen Stimuluseigenschaften bereits beschrieben werden. So stellt das AN4 beim Auftreten von Gaps wie sie einbeinige Männchen produzieren die Spikegenerierung ein (Ronacher und Stumpner 1988; Stumpner et al. 1991; Krahe et al. 2002); die Anzahl der Aktionspotentiale im Burst von AN12 korreliert mit der Onsetamplitude der Silbe sowie der Dauer der vorangegangenen Pause (Stumpner 1988; Creutzig et al. 2009; Creutzig et al. 2010). Die Entschei-

dung über Richtung und Qualität des Stimulus allerdings findet erst im Gehirn statt (Bauer und von Helversen 1987; Ronacher et al. 1986).

Das Gehirn bildet anatomisch und funktional das komplexeste Ganglion. Es ist pluri-segmental und besteht aus mindestens drei Neuromeren. Über die weiteren auditorischen Verarbeitungsschritte im Gehirn ist wenig bekannt. Boyan konnte im Unterschlundganglion einige Neurone mit auditorischem Input nachweisen, die aber vermutlich nicht an der Verarbeitung arteigener Gesänge beteiligt sind (Boyan 1983). Von Boyan wurde auch die Entwicklung der Verzweigungsmuster von TN3, AN1 und AN3 im Oberschlundganglion von *Locusta* beschrieben, sowie verschiedene commissurale Neurone mit auditorischem bzw. auditorischem und visuellem Input. Die für das Auslösen und Aufrechterhalten des Gesangs verantwortlichen Kommandoneurone konnten bei *Omocestus viridulus* morphologisch und physiologisch beschrieben werden. Ihre dorsomedialen Verzweigungen überlappen nicht mit den glomerulären Strukturen im Gehirn, die bei olfaktorischen, visuellen und multimodalen Prozessen als Assoziationszentren fungieren (z.B. Strausfeld et al. 2009; Papadopoulou et al. 2011; Heinze und Homberg 2009) – weder mit den Pilzkörpern, noch mit dem Zentralkomplex (Hedwig und Heinrich 1997). Eine dauerhafte Depolarisation dieser Zellen führt zur Aktivierung der im metathorakalen Ganglion befindlichen zentralen Mustergeneratoren (CPG) und zur Ausführung der für diese Art spezifischen Beinbewegungen. Eine rhythmische Aktivierung ist nicht von Nöten (Hedwig 1994; Hedwig und Heinrich 1997).

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere

Für die Verhaltensversuche, sowie die Ableitungen im Oberschlundganglion wurde *Chorthippus biguttulus* verwendet. Dieser ist eine Kurzfühlerschrecke (Caelifera) und gehört zur Familie der Feldheuschrecken (Acrididae). In der Gruppe der Grashüpfer (Gomphocerinae) werden aufgrund ihrer sehr starken äußerlichen Ähnlichkeit häufig *Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus mollis* und *Chorthippus brunneus* zur so genannten „Biguttulus-Gruppe“ zusammengefasst. Die Gesänge der drei Arten dagegen sind sehr gut unterscheidbar.

Für Ableitungen im Methathorakalen Ganglion wurde die Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* verwendet. Innerhalb der Feldheuschrecken gehört diese Art zu den Oedlandschrecken (Oedipodinae).

2.1.1 *Chorthippus biguttulus*

Die verwendeten Tiere wurden entweder im Freiland an vier verschiedenen Orten gesammelt oder stammten aus eigener Nachzucht von Tieren aus denselben Gebieten.

Gefangen wurden die Tiere:

1. im Hoppegarten – eine an eine Pferderennbahn angrenzende Wiese bei Berlin (GPS-Koordinaten: 52.54, 13.67)
2. in der Nähe Göttingens (GPS-Koordinaten: 51.43, 9.94)
3. bei Bielefeld (GPS-Koordinaten: 52.03, 8.53)
4. bei Freiburg (GPS-Koordinaten: 48.04, 7.96)

Die Nachzucht erfolgte aus Tieren der Freilandfänge. Zur Zucht wurden in Vermiculite – einem käuflich zu erwerbenden Schichtsilikat – gebettete Gelege verwendet, die nach der Ablage für mindestens zwei Monate tiefgekühlt wurden. Nach dieser für *Chorthip-*

2 Material und Methoden

pus biguttulus obligatorischen Diapause (Ingrisch und Köhler, 1998) wurden die Tiere „geweckt“, indem sie in sterilisierten Holzkäfigen einer Temperatur von 30°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) ausgesetzt wurden. Nach der Adulthäutung wurden Männchen und Weibchen separiert und bei 25°C bis 30°C und einem Tag-Nacht-Zyklus von 16 zu 8 Stunden gehalten. Gefüttert wurde mit verschiedenen im Habitat vorkommenden Gräsern (v. a. *Dactylus glomerata*, *Bromus erectus erectus*) sowie im Handel erworbenem „Katzengras“ bei dem es sich hauptsächlich um so genanntes Weizen gras handelte. Ergänzt wurde das Futterangebot durch speziell an die Bedürfnisse von Grillen angepasstes Futter der Firma Nekton sowie Fischfutter (Tetra GmbH).

2.1.2 *Locusta migratoria*

Die Wanderheuschrecken wurden als adulte Tiere von kommerziellen Züchtern bezogen. Die Haltung erfolgte in Holzkäfigen bei einem Tag-Nacht-Zyklus von ca. 14 zu 10 Stunden. Als Futter diente ein Gemisch aus Haferflocken und Fischfutter.

2.2 Verhaltensversuche

Um die Attraktivität verschiedener Stimuli bei Männchen und Weibchen zu testen müssen verschiedene Versuche durchgeführt werden. Die Weibchen beantworten attraktive Stimuli mit einem Gesang, so dass in vollautomatisierten Schallkammern Playbackexperimente durchgeführt werden können, bei denen der Prozentsatz der Antworten auf einen Stimulus die Qualität des zu testenden Reizes widerspiegelt. Männchen dagegen drehen sich in Richtung eines attraktiven Gesangs ohne zwangsläufig selbst in Antwort darauf zu singen. Bei unattraktiven Stimuli erfolgt diese Drehung nicht (von Helversen und von Helversen 1983). Alle Tiere, Männchen wie Weibchen, wurden nach einem Drei-Punkt-Code individuell markiert (Edding) um eine eindeutige Zuordnung zu gewährleisten.

2.2.1 Männchen

Um die Attraktivität von artifiziellen Weibchengesängen zu testen wurden Playbackexperimente durchgeführt, wie sie von von Helversen und Rheinländer (1988) beschrieben wurden. Wie von diesen gezeigt werden konnte erfolgt eine Drehung in Richtung einer Schallquelle bei ausreichender Stimulusattraktivität und eindeutiger Richtungsinformation mit großer Zuverlässigkeit. Ist der Stimulus nicht attraktiv genug um eine Verhaltensantwort auszulösen, verharrt das Männchen zumeist in seiner Position. Ist der Stimulus attraktiv, die Richtung der Schallquelle aber für das Tier nicht eindeutig zu bestimmen, erfolgt häufig ein Sprung nach vorn. Die Zahl der zu testenden Stimuli ist stark limitiert. So nimmt beispielsweise die Motivation der Männchen während der Versuche ab. Während einige Männchen nach wenigen Tests keine Verhaltensantwort mehr auf einen attraktiven natürlichen Gesang (Referenz-Stimulus) zeigten, konnten bei anderen über hundert Stimulationen durchgeführt werden. Erfolgte keine Antwort auf den Referenzreiz wurde der Versuch einige Minuten unterbrochen und gelegentlich mit einem Männchengesang gereizt.

Eine Schwierigkeit stellte die Gesamtmotivation der Tiere dar. So war an manchen Tagen die Motivation aller Tiere so gering, dass keine Versuche möglich waren. Gründe für die Trägheit wurden in dieser Arbeit nicht untersucht, auffällig war jedoch, dass bei „schlechtem Wetter“ weder Männchen noch Weibchen reagierten. Da die Temperatur und Beleuchtung bei den Versuchen konstant gehalten wurden, könnte es sich um eine Beeinflussung durch den Luftdruck handeln. Worauf und wie sich dieser auswirkt bleibt leider unklar.

2.2.1.1 Versuchsaufbau

Die Versuche wurden in einem mit Schaumstoffpyramiden ausgekleideten Raum durchgeführt um Reflektionen des Schalls zu minimieren. Die Tiere wurden auf einen Tisch (90x90cm) gesetzt, der mit Schaumstoff bespannt und mit einem weißen Laken überzogen war. Die Temperatur während der Versuche betrug 30°C ($\pm 2^\circ\text{C}$). Das zu testende Männchen wurde in die Mitte des Tisches gesetzt und nach spontanem Gesang

2 Material und Methoden

wurde der Stimulus gegeben. Die Ausgabe erfolgte über einen der Lautsprecher (Vifa Denmark, D26NC-55-06), die an den Seiten eines Bügels befestigt waren. In der Mitte des Bügels befand sich eine Nadel, die zur Körperachse des Tieres ausgerichtet wurde, um sicher zu gehen, dass sich die Lautsprecher senkrecht zur Körperachse befanden. Die Signalausgabe erfolgte mit einem in Lab-View 7.0 (National Instruments) erstellten Programm über eine D/A-Wandlerkarte (National Instruments, DAQ-M-Series PCI-625, 16bit) mit einer Ausgaberate von 100kHz. Ein an einen geschirmten BNC-Anschlussblock (NI BNC-2110) angeschlossener Verstärker (Raveland, XA600) amplifizierte den Reiz auf die Ausgabelautstärke. Diese wurde mittels eines Schallmessgerätes (Brüel & Kjær Typ 2235 mit ½“ Kondensatormikrofon 4133 und externem Filter Kemo, VBF 8; Frequenzbereich 5 – 40kHz) an der Position des Tieres auf 60dB (± 1 dB) kalibriert.

2.2.1.2 Versuchsdurchführung

In Playbackexperimenten wurden Männchen artifizielle Stimuli verschiedener Attraktivität vorgespielt. Dazu wurde die zu testende Heuschrecke in der Mitte des Tisches freigelassen. Nachdem sich das Männchen beruhigt hat, produzieren ausreichend motivierte Männchen spontan einen Lockgesang, der per Tastendruck mit dem zu testenden Stimulus vom Experimentator „beantwortet“ wurde. Hierzu wurde die am Bügel befindliche Nadel zur Körperachse des Testtieres ausgerichtet, so dass sich die Lautsprecher senkrecht zur Körperachse befanden. Aus einem der Lautsprecher ertönte das zu testende akustische Signal. Drehte sich das Tier eindeutig und unmittelbar nach Gabe des Stimulus zur Seite des aktiven Lautsprechers wurde diese Drehung als positive Reaktion auf den Stimulus vermerkt. Verwendet wurden dabei nur Männchen, die vor und während der Testreihe zuverlässig auf einen natürlichen „attraktiven“ Gesang eine Verhaltensantwort zeigten. Dieser wurde immer wieder während der Testreihen eingestreut, um die Motivation des Tieres zu überprüfen. Zur Auswertung kamen nur Testreihen, bei denen das Stimulus-Set in mindestens sieben Wiederholungen präsentiert werden konnte.

2.2.2 Weibchen

Da die Attraktivität eines artifiziellen männlichen Gesangs direkt mit der Antworthäufigkeit korreliert ist konnten die Verhaltenstests voll automatisiert in so genannten „Horch-Setups“ durchgeführt werden. Auch hier wurde vor den zu testenden Stimuli ein natürlicher attraktiver Referenz-Stimulus präsentiert. Bei ausreichender Motivation (d.h. Beantwortung dieses Stimulus) wurden die weiteren artifiziellen Reize präsentiert; wurde der Referenz Reiz nicht beantwortet pausierte das Programm für mindestens sieben Minuten und startete dann erneut. Durch den erheblich geringeren Betreuungsaufwand war es möglich sowohl einen – im Vergleich zu den Männchen Versuchen – größeren Stimulus-Satz zu testen, als auch eine wesentlich größere Anzahl an Weibchen zu untersuchen.

2.2.2.1 Versuchsaufbau

Das so genannte Horch-Setup bestand aus einer geschlossenen Box (35cm x 57cm x 40cm), die mit schalldämmendem Material ausgekleidet war um Schallreflexionen zu vermeiden. Auf einem Gitterrost konnte das Tier in einem würfelförmigen Draht-Gaze-Käfig zentral in der Box platziert werden. Durch das Frontfenster wurde das Innere der Apparatur beleuchtet. Die Temperatur wurde während des Versuchs bei konstanten 30°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) gehalten. Die Reizausgabe, sowie die Aufnahme und Erfassung reizspezifischer Parameter erfolgte PC gesteuert über ein mit Lab-View 7.0 erstelltes Programm (Horch, R. M. Hennig). Es steuerte dazu eine D/A-, A/D-Wandler Karte (National Instruments, DAQ-M-Series PCI-625, 16bit) an, von der der Stimulus an einen geschirmten BNC-Anschlussblock (NI BNC-2110) mit einer Rate von 100kHz ausgegeben wurde. Mittels eines digitalen Abschwächers (Tucker Davis Technologies, PA5) wurde die Amplitude des Signals so eingestellt, dass ein nachgeschalteter Endstufen-Verstärker (Raveland, XA 600) über einen im Innenraum der Testapparatur befindlichen Hochtonlautsprecher (D28/2, Dynaudio) den Reiz mit der vorgesehenen Lautstärke ausgab. Der Lautsprecher war 20cm vom Käfig entfernt. Die Eichung erfolgte wie bei den Männchen Versuchen beschrieben (Kapitel 2.2.1.1).

2 Material und Methoden

Die Aufnahme der Weibchenantwort erfolgte über ein handelsübliches Mikrofon (Frequenzbereich 0,03-18kHz; Conrad-Elektronik). Dieses Mikrofon wurde in unmittelbarer Nähe des Käfigs platziert (ca. 1,5cm Abstand zum Käfig). Nach einer Vorverstärkung (Vivanco, MA 222) wurde das Signal an den geschirmten BNC-Anschlussblock (NI BNC-2110) weitergeleitet und über die D/A-, A/D-Wandlerkarte (National Instruments, DAQ-M-Series PCI-625, 16bit) an den Versuchsrechner übergeben. Der eingehende Gesang wurde mit einer Abtastrate von 100kHz eingelesen und mit dem Programm „Horch“ (R. M. Hennig) aufgezeichnet. Neben der Aufzeichnung des Antwortgesangs wertet das Programm Parameter wie Antwortlatenz, Versdauer, Versanzahl etc. vollautomatisch aus und speichert diese in einem Protokoll-File.

2.2.2.2 Versuchsdurchführung

Um die Versuchsanordnung mit motivierten Weibchen zu bestücken, wurde zunächst ein Kasten mit virginellen Weibchen mit einem natürlichen attraktiven Männchengesang (Referenz) stimuliert und ein antwortendes Weibchen ausgewählt. Dieses wurde in den Draht-Gaze-Käfig gesetzt und im Horch-Setup platziert.

Den Beginn eines jeden Testzyklus bildete der Referenz-Stimulus. Antwortete das Weibchen nicht auf den Kontrollreiz folgte eine Pause von zwei Minuten nach der erneut der natürliche attraktive Männchengesang präsentiert wurde. Beantwortete das Weibchen diesen, folgten die zu testenden artifiziellen Männchengesänge in Computer generierter pseudo-randomisierter Reihenfolge in einem Abstand von 30s. Schon 5s vor der Präsentation wurden Geräusche in der Apparatur aufgenommen, um Antworten auf einen Test-Stimulus nicht durch gelegentlich auftretende Spontangesänge zu verfälschen. Anhand dem Weibchengesang eigener Parameter wie Amplitude ($>12\text{mV}$), Frequenz-Spektrum und Dauer des Geräuschs ($400\text{ms} > \text{Dauer} < 8000\text{ms}$) erfolgte die Detektion der Weibchenantwort. Antwortete ein Weibchen fünf Mal in Folge nicht auf den Referenz-Reiz wurde der Versuch abgebrochen. Maximal wurden 18 Testzyklen durchgeführt; alle in die Auswertung einbezogenen Weibchen vollführten mindestens 12 erfolgreiche Durchläufe.

2.2.3 Stimulus-Ensembles der Verhaltensversuche

Sämtliche Reize wurden mit eigens in Lab-View 7.0 geschriebenen Programmen erstellt (O. Kutzki) und in digitaler Form mit einer Auflösung von 100kHz gespeichert. Hierzu wurde zunächst die Umhüllende des Stimulus berechnet und diese anschließend mit weißem Rauschen der entsprechenden Frequenzbereiche gefüllt.

Das Rauschen wurde für jeden Stimulus neu generiert.

In den Verhaltensversuchen sollten artifizielle Stimuli unterschiedlicher Attraktivität getestet werden, um anhand klar definierter Parameter Gemeinsamkeiten und interindividuelle Unterschiede in der Akzeptanz der Reize herauszufinden.

2.2.3.1 artifizielle Weibchengesänge

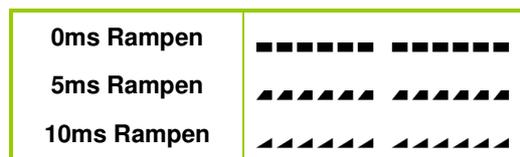


Abb. 3: Weibliche Modellgesänge: Je zwei Silben mit einer Dauer von 75ms, bestehend aus sechs 10ms Pulsen und dazwischen liegenden 3ms Gaps bei Rampendauern von 0ms, 5ms und 10ms. Zwischen den Silben befindet sich eine Pause mit 12ms Dauer.

Bei den Weibchen-Gesängen variierte Parameter waren die Pulsdauer (nur im Verhaltensversuch), Pausendauer, und die Anstiegssteilheit der Pulse. Die generierten Gesänge bestanden aus Silben und Pausen definierter Länge. Ein Gesang bestand aus zehn Silben. Jede Silbe bildeten sechs Pulse unterbrochen von 3ms langen Gaps (Abb. 3). Die Dauer bis ein Puls seine maximale Amplitude erreichte betrug 0ms (steiler Anstieg), 5ms oder 10ms (flacher Anstieg). Um Onseteffekte zu vermeiden wurden an beiden Flanken Rampen mit einer Dauer von 0,1ms hinzugefügt. Als Pulsdauern wurden 10ms und 20ms verwendet. Die Pausendauern zwischen den Silben waren 5ms, 12ms sowie 30ms. Als Träger wurde weißes Rauschen in einem Bereich von 2-12kHz verwendet. Die Ausgabelautstärke betrug 56dB.

2 Material und Methoden

2.2.3.2 artifizielle Männchengesänge

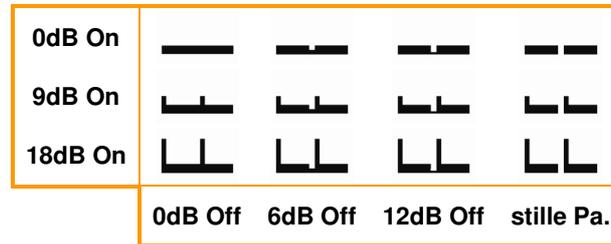


Abb. 4: Männliche Modellgesänge. Exemplarische Darstellung von jeweils 2 Silben mit 70ms Dauer, getrennt durch eine Pause von 12ms. In Zeilen: Pausen unterschiedlicher Tiefe (Offset); In Spalten: Onsets verschiedener Höhe; 1. Zeile, 1. Spalte: Stimulus ohne Onset und ohne Offset = Dauerrauschen.

Varierte Parameter der künstlich erzeugten Männchengesänge waren die Onsets, die Offsets (d.h. die Lautstärke der Pause) sowie die Pausendauer. Jeder Gesang bestand aus 14 Silben. Die Silbendauer betrug konstant 70ms und wurde nicht variiert. Als Pausendauern wurden 4ms, 12ms und 26ms gewählt. Die ersten 10 Millisekunden einer Silbe (Onset) waren entweder nicht überhöht (0dB; Abb. 4 Zeile1) oder um 9dB (Abb. 4 Zeile2) bzw. 18dB (Abb. 4 Zeile3) lauter als das Silbenplateau, das auf 64dB kalibriert wurde. Die Pausentiefe wurde ebenfalls variiert. Es handelte sich entweder um keine Absenkung der Lautstärke in der Pause (0dB Offset; Abb. 4 Spalte1), um eine Absenkung der Amplitude um 6dB (Abb. 4 Spalte2) oder 12dB (Abb. 4 Spalte3) bzw. um stille Pausen (sP; Abb. 4 Spalte4). Die verwendete Trägerfrequenz betrug 0,5 – 30kHz. Da der Stimulustyp mit 0dB Onset und 0dB Offset ein Dauerrauschen ergibt, wurde dieser Reiz nur bei einer „Pausendauer“ gegeben – so ergibt sich ein Stimulus-Set von 34 verschiedenen Stimuli.

2.3 Elektrophysiologie

Ableitungen im Metathorakalganglion fanden an *Locusta migratoria* statt, Ableitungen im Oberschlundganglion an *Chorthippus biguttulus*. Es konnten insgesamt 197 Neurone abgeleitet werden, davon 119 im Metathorakalganglion von *Locusta* und 78 im Oberschlundganglion von *Chorthippus*.

| Ableitort | Rez. | UGN1 | UGN2 | UGN3 | UGN ubk | BGN1 | TN1 | TN3 | TN ubk | AN1 | AN2 | AN3 |
|--|------|------|------|------|---------|------|-----|-----|--------|-----|-----|-----|
| Metathorakalganglion von <i>locusta</i> | 8 | 7 | 2 | 3 | 2 | 28 | 15 | 4 | 1 | 15 | 17 | 13 |
| Oberschlundganglion von <i>Chorthippus</i> | | | | | | | | 8 | | 10 | 4 | 19 |

| Ableitort | AN4 | AN4 ähnl. | AN6* | AN12 | AN ubk 1 | AN ubk 2 | AN ubk 3 | AN ubk 4 | ubk 1 | LBNs | DN ubk | Ges amt |
|--|-----|-----------|------|------|----------|----------|----------|----------|-------|------|--------|---------|
| Metathorakalganglion von <i>locusta</i> | 1 | 1 | | 2 | | | | | | | | 119 |
| Oberschlundganglion von <i>Chorthippus</i> | | | 5 | 7 | 1 | 4 | 1 | 2 | 2 | 14 | 1 | 78 |

2.3.1 Präparation

2.3.1.1 Metathorakalganglion

Den verwendeten Tieren wurden zunächst Flügel und Beine abgeschnitten. Anschließend wurden der Kopf sowie die letzten Abdominalsegmente abgetrennt und der Darm herausgezogen. Nach Festwachsen des Versuchstieres mit Wachs-Kollofonium-Gemisch (ca. 2:1) auf einem mit einem Peltierelement versehenen Halter wurde das Pro- und Mesonotum entfernt. Nach dem Herauspräparieren von Muskelspangen, Muskel- und Fettgewebe wurde die thorakale Ganglienkette sichtbar. Die Konnektive zwischen Pro- und Mesothorakalem Ganglion wurden durchtrennt. Meso- und Metathorakale Ganglien wurden vorsichtig auf einen Chrom-Nickel-Löffel gehoben, der für eine Stabilisierung während der Ableitungen sorgte. Nach freilegen der Ganglienkette und während der Ableitung wurde darauf geachtet, dass die Ganglien mit Locusten Ringer (Pearson und Robertson, 1981) bedeckt war.

2.3.1.2 Oberschlund Ganglion

Bei *Chorthippus biguttulus* wurden dorsale Präparation durchgeführt, die detailliert beschrieben werden soll.

Bei der dorsalen Präparation verblieben Beine und Flügel am Tier. Es wurde ventral auf dem Tierhalter mit Wachs-Kollofonium Gemisch (ca. 2:1) festgewachst. Die Flügel wurden mit einem Tropfen der Wachsmischung fixiert. Der Kopf wird soweit wie möglich nach vorn gebogen und mit den Mundwerkzeugen und der Strinregion ebenfalls festgewachst. Mit einem Skalpell wurde nun die Cuticula zwischen den Augen entfernt, so dass ein Fenster entstand. Durch dorsale und frontale Schnitte um die Augen ließen sich diese mit Pinzetten leicht auseinander biegen. Dies war notwendig, da der Zwi-

2 Material und Methoden

schenraum zwischen den Augen ansonsten für das Aufbringen des Oberschlundganglions auf den Löffel und eine anschließende Ableitung zu klein war. Mit feinen Nadeln wurden die Augen in dieser Position fixiert. Hierbei war darauf zu achten, dass die Verletzungen der Medulla möglichst klein waren. Bei größeren Schäden nahm die Spannung des Oberschlundganglions ab, was eine anschließende Penetration mit den verwendeten intrazellulären Glaselektroden schwierig macht. Darauf wurde der Darm abgebunden, um Bewegungen des Oberschlundganglions zu minimieren. Danach konnte der Chrom-Nickel-Löffel unter das Gehirn geschoben werden. Dabei konnten die ventralen Tracheensäcke intakt bleiben. Auch wenn diese bei einigen Präparationen zu vermehrter Instabilität führten waren die Erfolgsaussichten wesentlich höher als wenn man diese entfernte. Zur weiteren Stabilisierung diente ein dorsal aufgebracht Metallring.

Zur Verbesserung der Penetrierbarkeit wurden sowohl Kollagenase als auch Protease getestet. Nach Absaugen aller Hämolymphe (soweit wie möglich) und Trocknen der Oberfläche des OSG wurde eine Lage Zellstoff auf der Oberfläche des Gehirns aufgelegt. Ein kleiner Krümel der Substanz wurde auf der Stelle aufgebracht an der später die Penetration erfolgen sollte. In verschiedenen Testreihen wurden unterschiedliche Einwirkzeiten ausprobiert. Anschließend wurde reichlich mit Ringer gespült, abgesaugt, wieder gespült usw.. Dies wurde bis zu zwanzig Mal wiederholt. Eine erleichterte Penetration ließ sich nach einer Einwirkzeit von ca. 90s bei beiden Substanzen feststellen. Leider ging diese erleichterte Penetrationsfähigkeit einher mit einer scheinbar verminderten neuronalen Aktivität. Erfolgreiche Ableitungen gelangen nur noch von aufsteigenden Neuronen. Daher wurde zumeist auf eine Behandlung mit Kollagenase und Protease verzichtet.

2.3.2 Elektrophysiologisches Setup

Um die störenden Auswirkungen elektromagnetischer Strahlung zu minimieren wurden die Versuche in einem zur Vorderseite offenen Farraday-Käfig durchgeführt (B x H x T: 120 x 80 x 80cm). Dieser war auf einem vibrationsgedämpften Stahltisch befestigt. Der gesamte Käfig sowie die Tischplatte waren mit Schaumstoffprismen (Kantenlänge 7cm)

ausgekleidet. Der Tierhalter wurde so im Käfig positioniert, dass sich zu beiden Seiten senkrecht zur Körperachse des Versuchstiers in 30cm Abstand die Reiz gebenden Lautsprecher (D-28/2, Dynaudio) befanden. Hinter dem Tierhalter befand sich ein Mikromanipulator (Leitz) in dem die Ableitelektrode gehalten wurde. Für besseren Durchblick sorgte ein Binokular (Leica Wild MC3), das so am Tisch befestigt war, dass es nach Platzierung der Elektrode beiseite geschwenkt werden konnte. Zur Beleuchtung befand sich außerhalb des Käfigs eine Kaltlichtquelle (Volpi, Intralux 4000-1) verbunden mit einem Lichtleiter (Volpi), dessen Ende am Binokular befestigt war.

2.3.2.1 Ableitapparatur

Abgeleitet wurde mit scharfen Glaselektroden. Diese wurden an Elektrodenpullern (Brown-Flaming P-87 oder Sutter P-2000) aus Borosilikatglas-Kapillaren mit Filament (GC100F-10; Harvard Apparatus Ltd.) gezogen. Befüllt wurden sie mit 3-5% Lucifer Yellow (Sigma-Aldrich) Lösung in 0,5M LiCl. Die Widerstände der Elektroden lagen zwischen 25 und 140 M Ω . In die Glaskapillare wurde ein Silberdraht eingeführt. Als Referenz diente ebenfalls ein Silberdraht, der ins Abdomen eingeführt wurde. Beide waren an einen Vorverstärker (10-fach) angeschlossen. Der Vorverstärker (die so genannte Headstage) war mit dem Intrazellulärverstärker verbunden (SEC-05LX, NPI Electronic). Weitergeleitet an eine abgeschirmte BNC-Anschlußbox (NI BNC-2110) die an eine A/D-Wandlerkarte (PCI-MIO-16E-1, National Instruments) angeschlossen war konnte das Signal mit einer modifizierten Version des Programms Recordine (R. M. Hennig, modifiziert von O. Kutzki) bei einer Abtastrate von 20kHz aufgezeichnet werden. Zur optischen und akustischen Überprüfung des Signals war zum einen ein Oszilloskop (Gould), zum anderen ein Audioverstärker (Sanyo A10) mit Kopfhörer (ProLuxe XL-300V) angeschlossen. Die Reizgabe erfolgte ebenfalls mit der modifizierten Recordine. Auf der Festplatte des PCs waren die Stimuli gespeichert und wurden über die D/A-Wandlerkarte (PCI-MIO-16E-1, National Instruments) und die abgeschirmte BNC-Anschlußbox (NI BNC-2110) an einen digitalen Abschwächer (PA5, Tucker Davis) weitergegeben. So auf die richtige Amplitude eingestellt erfolgte eine Verstärkung durch einen Audioverstärker (Mercury 2000, Jensen) und schließlich die Ausgabe auf

2 Material und Methoden

den im Setup befindlichen Lautsprechern (D28/2, Dynaudio). Zur optischen Kontrolle wurde auch das ausgehende Signal am Oszilloskop sichtbar gemacht. Die Kalibrierung der Lautstärke an der Position des Versuchstiers erfolgte mit einem Schallmessgerät (Typ 2235, Brüel und Kjær) mit angeschlossenem Mikrofon (1/2“ Kondensatormikrofon 4133, Brüel und Kjær) und externem Filter (Kemo, VBF 8; Frequenzbereich 5 – 40kHz).

2.3.2.2 Versuchsdurchführung

Nach der Präparation des Tieres wurde der Tierhalter am dafür vorgesehenen Ort zwischen den Lautsprechern platziert. Eine fertig gezogene Glaskapillare wurde mit dem Farbstoff und Lithiumchlorid befüllt und in einen Halter aus Plastik eingeführt. Dieser konnte im Mikromanipulator befestigt werden. Das Versuchstier wurde auf die für die Versuche vorgesehene Temperatur von 30°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) gebracht. Dies erfolgte bei Metathorakalen Ableitungen an *Locusta* über ein sich unter dem Tier befindlichen, in den Tierhalter integriertes Peltier Element; bei den Ableitungen am Oberschlundganglion wurde die Temperatur des Labors entsprechend eingestellt. Die Temperatur im Ringer wurde mit einem Digitalthermometer mit Messfühler überprüft (Greisinger GTH 1150). Die Elektrode wurde mit dem Mikromanipulator über dem anvisierten Ableitort platziert. Mit Feintrieb unter stetigem sanftem Klopfen wurde die Elektrode zunächst durch die Ganglienhaut getrieben. Gelang dies ohne Abbrechen der Elektrodenspitze konnte per Tastendruck ein Suchreiz (100ms weißes Rauschen; Lautstärke variabel) gestartet werden. In dem Moment, in dem ein auditorisches Neuron getroffen wurde und sich die Ableitung als stabil erwies, wurden sukzessive die Reizprogramme gestartet. In der Regel waren dies zunächst Intensitätskennlinien. Nach Präsentation der Stimuli erfolgte das elektropheretische Einbringen des Farbstoffes in die Zelle durch Hyperpolarisation. Dauer (2-15min) und Stärke (0,5-5nA) hingen dabei von der Qualität der Ableitung ab. Nachdem die Ganglien aus dem Tier herauspräpariert waren folgte eine Fixierung des Farbstoffes mit 4% Formalin in Ringerlösung (Chorthippus 20-30 min; *Locusta* 30-45min). Eine aufsteigende Alkoholreihe (50%, 60%, 70%, 90%, 100% für jeweils 7-10min) sorgte für die notwendige Dehydrierung. Nur wenn diese ausreichend war klarte

das Ganglion anschließend in Methylsalicylat (7-10min) so weit auf, dass es am Fluoreszenzmikroskop mit Zeichentubus (Olympus) gezeichnet werden konnte.

2.3.3 Stimulus-Ensembles

2.3.3.1 Intensitätskennlinien

Das Stimulusset „Intensitätskennlinien“ bestand aus einem 100ms Rechteckpuls, dessen Flanken mit einer 0,1ms Rampe versehen wurden. Die Trägerfrequenz des Pulses bestand aus weißem Rauschen im Bereich von 0,5 bis 30kHz. Die verwendeten Intensitäten reichten von 30 bis 70dB in 5dB Schritten. Kennlinien wurden von der rechten und linken Seite, sowie bei beidseitiger Stimulation erstellt. Die Stimulationsrichtung in den Kennlinienbeschreibungen erfolgt bei metathorakalen Ableitungen und Ableitungen von identifizierten aufsteigenden Neuronen im Oberschlundganglion wie üblich als ipsilateral und contralateral in Bezug auf das Zellsoma. Bei Ableitungen im Oberschlundganglion von lokalen oder unbekanntem aufsteigenden Neuronen wurde als ipsilateral bezeichnet, wenn der aktive Lautsprecher und der Penetrationsort auf derselben Seite lagen. Waren Penetrationsort und aktiver Lautsprecher auf gegenüberliegenden Seiten wurde dies als contralateral bezeichnet.

2.3.3.2 Artificielle Weibchengesänge

Für die elektrophysiologischen Ableitungen wurden der Stimulussatz, wie er für die Verhaltensversuche beschrieben wurde verkleinert und die einzelnen Gesänge verkürzt. So kamen hierbei lediglich Stimuli mit Pulsen mit einer Dauer von 10ms zum Einsatz. Des Weiteren wurden lediglich sechs Silben verwendet.

2.3.3.3 Artificielle Männchengesänge

Auch bei den Männchengesängen wurden die Stimuli verwendet, wie sie in den Verhaltensversuchen verwendet wurden. Die Gesangsstrophen wurden auf neuen Silben verkürzt.

2.3.4 Datenanalyse

Die Analyse der Ableitspuren beginnt mit der Erfassung der Spikezeitpunkte. Hierzu wurde das Programm Triggerine (erstellt von R. M. Hennig und A. Franz mit Lab-View5) verwendet.

2.3.4.1 Berechnung des Lautstärkeunterschieds

Zur Bestimmung des mittleren Lautstärkeunterschieds wurde die Lautstärke bei 50% der maximalen Spikezahl der Seite bestimmt, bei deren Stimulation weniger APs generiert wurden. Dann wurde die Lautstärke ermittelt, die auf der gegenüberliegenden Seite genauso viele APs generierte. Der angegebene mittlere Lautstärkeunterschied ist der Betrag der Differenz beider Werte.

2.3.4.2 Berechnung der Latenz

Die Berechnung der Latenz erfolgte für verschiedene Antworttypen unterschiedlich. Bei Zellen ohne Spontanaktivität konnte im Allgemeinen die Dauer vom Stimulusbeginn bis zum ersten auftretenden Aktionspotential bestimmt werden. Bei spontanaktiven Zellen ist die Ermittlung komplizierter. Hier wurde das durchschnittliche Interspikeintervall vor Stimulusbeginn ermittelt. Nach Beginn des Stimulus wurde der Spike als erster durch den Stimulus ausgelöst betrachtet, bei dem das Interspikeintervall kürzer war als das mittlere Interspikeintervall vor Stimulusbeginn abzüglich der doppelten Standardabweichung.

2.3.4.3 Berechnung der Latenz der Verhaltensantworten bei verschiedenen Stimulusattraktivitäten

Die Stimulusattraktivität wurde für jedes Weibchen individuell ermittelt. Hierzu wurde die prozentuale Antworthäufigkeit auf jeden einzelnen Stimulustyp berechnet. Anschließend wurde der Mittelwert der Antwortlatenzen bei demselben Stimulustyp ermittelt. Für jedes Weibchen wurde aus diesen Werten die Regressionsgerade (Antwortlatenz bei verschiedenen Attraktivitätsniveaus) kalkuliert. Die Steigungen dieser Geraden

sind in Abb. 21 aufgetragen. Die Werte der mittleren Antwortlatenz und der mittleren Attraktivitätslevel sind in den Grafiken der Abb. 20 gegenübergestellt.

2.3.4.4 Berechnung der Mutual Information

Um den Einfluss eines Stimulus auf den Spiketrain einer Zelle zu quantifizieren wurde die Mutual Information berechnet. Hierbei werden die Spikezahlverteilungen mehrerer Wiederholungen desselben Stimulus mit den Spikezahlverteilungen eines anderen Stimulus verglichen. Der Unterschied in den Verteilungen ist bei ausreichender Anzahl an Präsentationen auf den präsentierten Reiz zurückzuführen. Sind beide Verteilungen vollständig voneinander getrennt, so kann jeder Spikezahl eindeutig ein Stimulus zugeordnet werden. In diesem Fall beträgt die Information 1bit. Bei vollständiger Überlappung der Verteilungen beträgt die Information 0bit (Abb. 5). Die Mutual Information ist also ein Maß für die Stärke der Verknüpfung zweier Variablen – in diesem Fall des Stimulus (S) und der neuronalen Antwort (R) (Nelken und Chechik 2007). Die MI zwischen Stimulus und neuronaler Antwort kann berechnet werden als

$$I(S; R) = \sum_{s \in S, r \in R} p(s, r) \log_2 \left(\frac{p(s, r)}{p(s)p(r)} \right),$$

wenn die Verteilungen vollständig bekannt sind. Hierbei sind

$$p(s) = \sum_{r \in R} p(s, r) \quad \text{und} \quad p(r) = \sum_{s \in S} p(s, r)$$

die Verteilungen des Stimulus und der neuronalen Antwort, $p(s, r)$ ist die zusammengefasste Verteilung. Ein Problem bei der Berechnung der MI stellt die geringe Anzahl an Wiederholungen pro Stimulustyp dar. Dies kann zu einer signifikanten Überschätzung der MI führen. Um dem Rechnung zu tragen muss eine Bias-Korrektur erfolgen. Für kontinuierliche Verteilungen kann dies mit der Formel $\frac{\#bins}{2N \log(2)}$ erfolgen, wobei #bins die Zahl der Bins ist, die nicht den Wert 0 annehmen (Nelken und Chechik 2006). N ist die Anzahl der Wiederholungen.

2 Material und Methoden

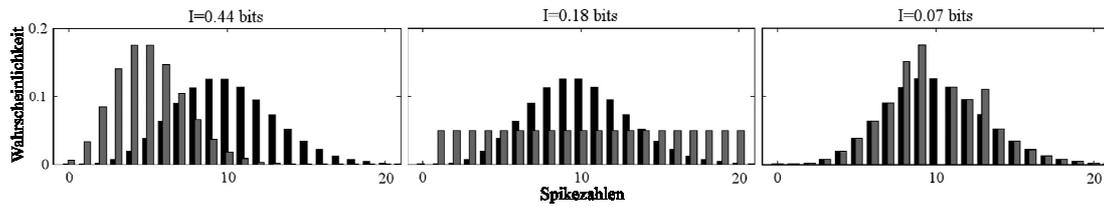


Abb. 5: A) MI für zwei Poissonverteilungen mit verschiedenen Mittelwerten und Varianzen. B) MI für eine Poissonverteilung und eine gleichmäßige Verteilung mit demselben Mittelwert. C) MI für zwei Verteilungen mit gleichem Mittelwert und gleicher Varianz (aus Nelken und Chechik 2006).

Berechnung der Strophen MI

Die Berechnung erfolgte in Zeitfenstern von 5-100ms. Die Zeitfenster wurden in 5ms Schritten über die Spikespuren geschoben und die Spikezahlverteilung ermittelt. Die maximale Verschiebung betrug bei artifiziiellen Weibchengesängen 350ms bei Männchengesängen 500ms.

Um die Anzahl der Wiederholungen zu erhöhen – und somit den BIAS zu verringern – wurden bei der Präsentation von männlichen Gesangsattrappen alle Stimuli mit gleicher Pausendauer aber unterschiedlichem Offset (also 6dB, 12dB und stille Pausen) einbezogen. Bei weiblichen Gesangsattrappen wurden alle Rampensteilheiten (0ms, 5ms und 10ms) gepoolt. Dies führt zweifellos zu einer Vergrößerung der Variabilität der Spikezahlen, so dass die angegebenen MI-Werte im Allgemeinen die untere Grenze darstellen.

Berechnung der Silben MI

Um den Einfluss der Pausendauern auf die Spikeantworten einer Silbe zu ermitteln wurde bei männlichen Gesangsattrappen die dritte bis neunte Silbe einer Wiederholung ausgeschnitten; bei weiblichen Gesangsattrappen wurden die Silben zwei bis sechs verwendet. Die Zeitfenster wurden in 1ms Schritten über die Spikeantworten geschoben und die Spikezahlverteilungen ermittelt. Mit der Verschiebung nahm die maximale Dauer der Zeitfenster um die Verschiebung ab. Bei 0ms Verschiebung betrug die Dauer der Zeitfenster 1ms bis 80ms, bei 1ms Verschiebung 1ms bis 79ms etc., so dass die Zeitfenster nicht über das Silbenende ragten.

3 Ergebnisse

3.1 Verhaltensversuche

Das Hören bei Heuschrecken ist von vielerlei Nutzen. Es dient der Fluchtreaktion bei angreifenden Räubern, der Beeinflussung von Flugbereitschaft, Geschwindigkeit und Flugrichtung bei fliegenden Arten (Boyan 1985) und der innerartlichen Kommunikation (z.B. von Helversen und von Helversen 1997).

Die Kommunikationsform der Heuschrecken, wie sie in Kapitel 1.2 dargestellt wurde, erfüllt verschiedene Aufgaben. Zunächst dient der Wechselgesang mit seinen artspezifischen Gesängen der prägamen Isolation (von Helversen 1972; Kriegbaum 1988). Obwohl beispielsweise die sympatrisch vorkommenden Arten *Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus mollis* und *Chorthippus brunneus* aufgrund ihrer hohen genetischen Verwandtschaft optisch nur schwer auseinander zuhalten sind, unterscheiden sich die Gesänge in den Parametern Pulsdauer und Pausendauer erheblich voneinander (Abb. 6).

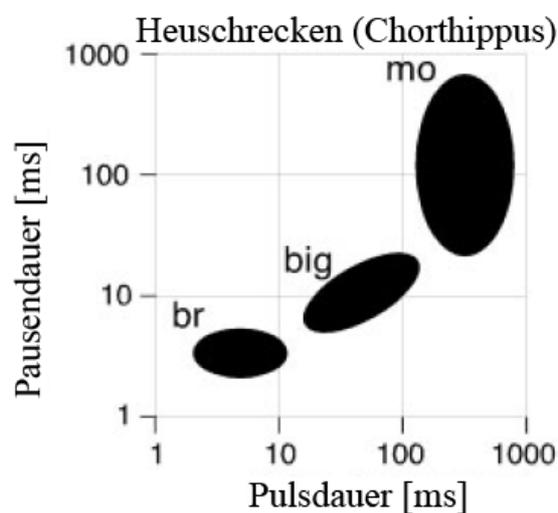


Abb. 6: Antwortbereiche von *Chorthippus brunneus* (br), *biguttulus* (big) und *mollis* (mo). (aus Hennig et al. 2004)

Darüber hinaus hilft der Wechselgesang beim Auffinden eines Paarungspartners. Bei *Chorthippus biguttulus* unterscheidet sich das Bewegungsmuster der Beine bei der Stri-

3 Ergebnisse

dulation zwischen den Geschlechtern kaum. Dennoch unterscheiden sich die Gesänge in einigen Parametern erheblich (von Helversen 1993). Während Männchen rechteckförmige Schallpulse produzieren, entstehen bei den Weibchen Pulse mit einem flacheren Anstieg. Eine Eigenschaft, die nicht nur die Attraktivität für die potentiellen Paarungspartner entscheidend bestimmt, sondern zudem den Männchen eine bessere Richtungsentscheidung bei der Annäherung ermöglicht (Krahe und Ronacher 1993). Außerdem bewegen die Männchen die Beine so phasenverschoben, dass die Lücken zwischen den Pulsen verdeckt werden, während bei den Weibchen kurze (2ms – 3ms) stille Pausen auftreten (Gaps). Obwohl es bei der Dichte der Tiere im natürlichen Habitat zu zufälligen Begegnungen von Männchen und Weibchen kommt, konnte gezeigt werden, dass aufgrund des Anlockens durch Gesang, ein häufigeres Aufeinandertreffen stattfindet und somit dem Weibchen eine größere Anzahl bzw. eine größere Auswahl von in Frage kommenden Männchen präsentiert wird (Kriegbaum 1988). Ferner gibt es Korrelationen zwischen von den Männchen produzierten Gesangsparametern und ihren morphologischen Eigenschaften, die den Weibchen möglicherweise Aufschluss über die Fitness der betreffenden Männchen liefern (Stange 2011). Ein extremes Beispiel bilden hierbei die Gesänge von Männchen mit nur einem Hinterbein. Diese sind aufgrund des fehlenden Beins nicht in der Lage durchgehende Pulse zu produzieren. Die von diesen Männchen produzierten Gesänge mit ihren kurzen Gaps werden von Weibchen abgelehnt (Kriegbaum 1989). Der richtige Gesang allerdings – vermutlich in Kombination mit optischen Merkmalen (Otte 1972; von Helversen 1986) – steigert die Kopulationsbereitschaft eines paarungsbereiten Weibchens.

Um herauszufinden, welche Parameter die Attraktivität von Gesängen beeinflussen, wurden in der Vergangenheit bereits zahlreiche Versuche durchgeführt. Dabei zeigte sich, dass es in der Attraktivität der unterschiedlichen Stimuli zu starken interindividuellen Unterschieden kommen kann. Diese können sowohl hormonell begründet sein – so ändert sich je nach Status des Eiablagezyklus und Lebensdauer die Akzeptanz von Gesängen – als auch in Unterschieden der zentralnervösen Verschaltungen liegen (von Helversen und von Helversen 1983; Wirmer et al. 2010).

Um diesen Unterschieden Rechnung zu tragen, wurden die Verhaltensversuche an den für die neurophysiologischen Versuche zur Verfügung stehenden Tieren durchgeführt. Die allgemeinen Ergebnisse für die variierten Parameter sollen im Folgenden vorgestellt werden.

3.1.1 Männchenversuche



Abb. 7: Modelle der Weibchengesänge: Je zwei Silben mit einer Dauer von 75ms, bestehend aus sechs 10ms Pulsen und dazwischen liegenden 3ms Gaps bei Rampendauern von 0ms, 5ms und 10ms. Zwischen den Silben befindet sich eine Pause mit 12ms Dauer.

Für die Verhaltensversuche mit Männchen wurden weibliche Modellgesänge hergestellt (siehe Kapitel 2.2.3.1). Die natürlichen Gesänge von *Chorthippus biguttulus* Weibchen bestehen aus Silben, die sich ihrerseits aus rampenförmigen Pulsen mit dazwischen liegenden Gaps bilden. Die sich aus den Silben und Pausen ergebenden Verse sind in der Regel kürzer (~1,2s) und leiser (6-10dB) als die der Männchen (von Helversen und von Helversen 1997). Unterschiede in der Pulsstruktur ergeben sich vermutlich aus Unterschieden in den lauterzeugenden Strukturen und den für die Bewegung verantwortlichen neuronalen Mustergeneratoren (von Helversen 1993). Die Modelgesänge bestehen aus jeweils acht Silben und den dazwischen liegenden Pausen. Jede Silbe besteht ihrerseits aus sechs Pulsen, die durch 3ms Gaps getrennt sind.

Parameter, die zur Veränderung der Attraktivität herangezogen wurden, sind die Dauer der Pulse (10ms und 20ms), sowie die Pausenlänge (5ms, 12ms und 30ms). Als dritter Parameter wurde die Steilheit der Pulsanstiege variiert (Abb. 7). Die Pulse hatten entweder einen sehr steilen Anstieg, d.h. die Lautstärke erreichte ihr Maximum innerhalb von 0,1ms, eine Rampe von 5ms Dauer oder eine Rampe von 10ms Dauer.

3.1.1.1 Einfluss der Pausendauer und Rampensteilheit auf die Attraktivität

3 Ergebnisse

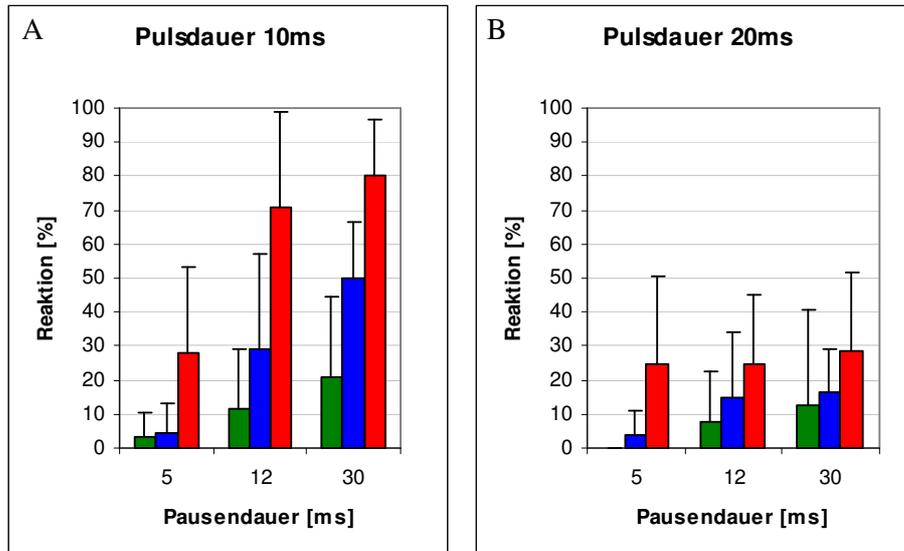


Abb. 8: A) 10ms Pulse; B) 20ms Pulse. Drehreaktion der Männchen in Prozent. 0ms Rampe – grün; 5ms Rampe – blau; 10ms Rampe – rot. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen. (n=9)

Es zeigte sich eine zunehmende Attraktivität mit abnehmender Rampensteilheit (d.h. zunehmende Rampendauer). Ebenso wiesen die Mittelwerte eine Steigerung der Attraktivität mit zunehmender Pausendauer auf (Abb.8 A und B). Im Vergleich zu 10ms Pulsen nahm die Attraktivität für die Tiere bei Stimuli mit 20ms Pulsdauer (Abb. 8 B) beträchtlich ab. Auch hier ließ sich allerdings der Trend beobachten, dass Stimuli mit flachen Rampen attraktiver sind als solche ohne Rampe, eine Änderung der Pausendauer beeinflusste die Attraktivität dagegen nicht. Die maximale Attraktivität erreichten daher die Stimulustypen mit 10ms Rampen.

3.1.1.2 Charakterisierung der Individuen

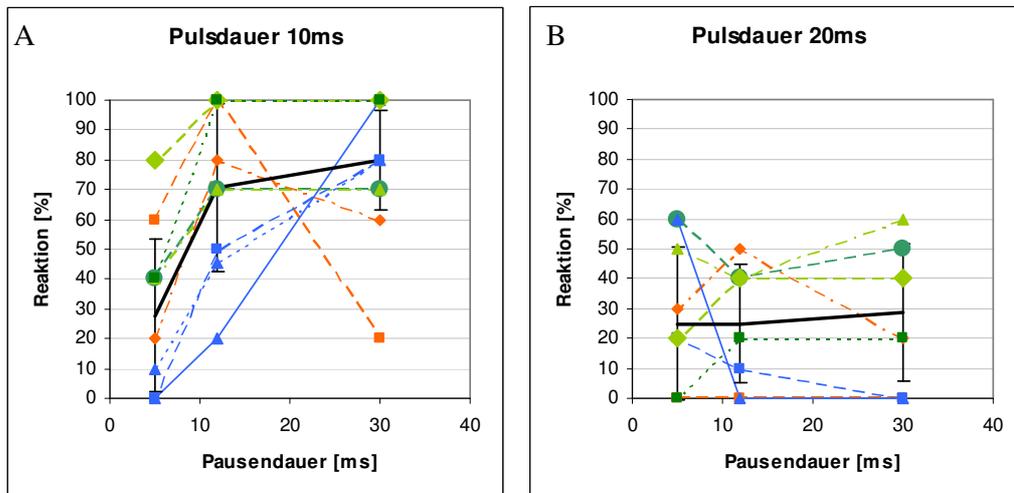


Abb. 9: A: 10ms Rampen, 10ms Pulse. Grün: Individuen mit Präferenz für lange Pausen, Maximum ab 12ms Pause (n=4); Blau: Präferenz für lange Pausen, Maximum ab 30ms Pause (n=3); Orange: Präferenz für mittlere Pausen (n=2). B: 10ms Rampen, 20ms Pulse; Farbcodierung erfolgte nach Charakteristik in A. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte und Standardabweichungen aller Individuen.

Bei der attraktivsten Rampen- und Pulsdauer (10ms) ließen sich drei Gruppen von Individuen nach ihren Kennlinientypen unterscheiden (Abb. 9 A). Die erste Gruppe (blau, 3 Individuen) antwortete auf die kürzeste Pause nicht, bzw. sehr schlecht ($\leq 10\%$), zeigte bei mittleren Pausen (12ms) eine gesteigerte Antwortbereitschaft (20-50%) und erreichte das Maximum bei der längsten getesteten Pausendauer von 30ms. Eine zweite Gruppe bildeten die Männchen, die bei 12ms das Optimum (80%-100%) der Verhaltensantworten zeigten (orange, 2 Individuen). Diese Tiere akzeptierten kurze Pausen (5ms) deutlich häufiger (20%-60%) als Gruppe 1. Bei längeren Pausen fiel die Akzeptanz der Stimuli wieder ab (20%-60%). Die dritte Gruppe (grün, 4 Individuen) war für Pausendauern unselektiver als Gruppe 1 und 2. sowohl kurze Pausendauern (5ms; 40%-80%) als auch lange Pausendauern (30ms; 70 %-100%) wurden gut beantwortet.

Bei Pulsdauern von 20ms ergab sich kein einheitliches Bild von Pausenattraktivitäten (Abb. 9 B). Bei einigen Individuen stieg die Attraktivität von Stimuli mit kurzen Pausen deutlich an, bei anderen fiel sie auf 0%. Im Mittel wurden alle Pausendauern gleich schlecht beantwortet ($< 30\%$).

3 Ergebnisse

3.1.1.3 Vergleich der Ergebnisse mit Literaturdaten

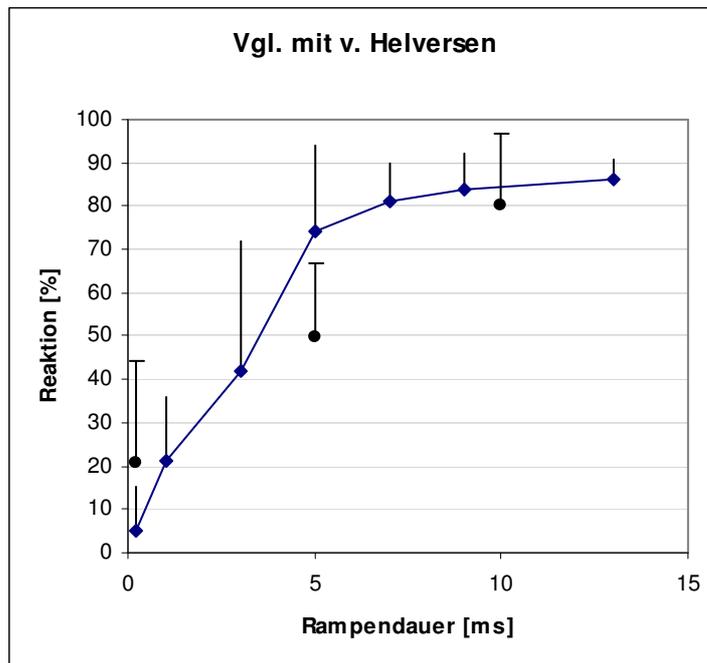


Abb. 10: Einfluss der Anstiegssteilheit auf die Attraktivität der Stimuli
Blau: nach von Helversen (1993): Pulsdauer: 14ms, Gapdauer: 2ms, Pausendauer 12ms – 15ms
Lautstärke: 55dB \pm 3dB; Rampendauer \leq 5ms: symmetrische Rampe zu Beginn und zum Ende des Pulses; Rampendauer >5ms: eine der Rampendauer entsprechende Rampe zu Beginn des Pulses, 1ms Rampe am Ende des Pulses. Schwarze Punkte: eigene Daten; Pulsdauer: 10ms, Gapdauer: 3ms, Pausendauer: 30ms, Lautstärke: 58dB \pm 2dB. Fehlerbalken geben die Standardabweichung an (n=9).

Ein Vergleich der Ergebnisse mit den von von Helversen 1993 gemessenen Drehwahrscheinlichkeiten in Abhängigkeit von der Rampensteilheit zeigte eine Übereinstimmung in der Tendenz, dass flachere Rampen zu einer erhöhten Verhaltensantwort führten (Abb. 10). Die Abweichungen bei Rampendauern von 0ms und 5ms ergaben sich vermutlich aus den Unterschieden im Stimulusdesign. Von Helversen verwendete für die Messung kurzer Rampendauern (\leq 7ms) rhombenförmige Stimuli mit symmetrischen Rampen zu Puls Beginn und Puls Ende. Durch die abfallende Rampe ergibt sich auf neuronaler Ebene eine längere Pause. Des Weiteren wurden bei von Helversen 14ms Pulse mit 2ms Gaps verwendet.

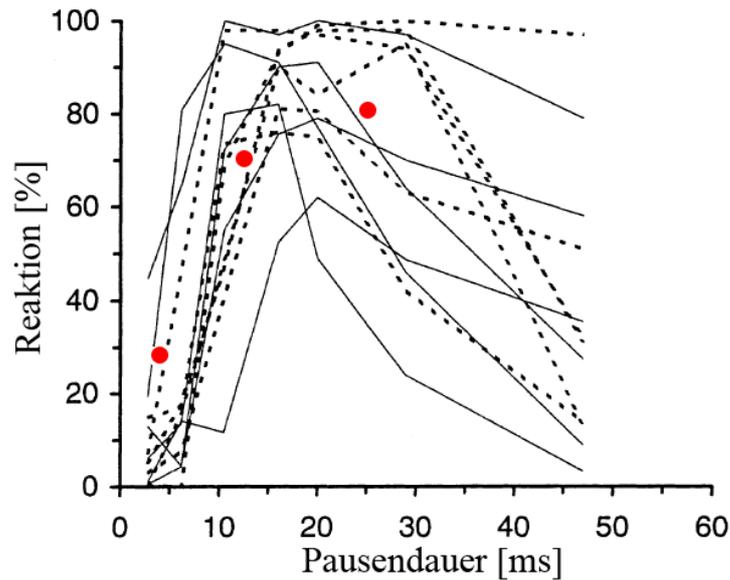


Abb. 11: Verhaltenskurven von zwölf Männchen (aus von Helversen 1997; Grafik 11a. Stimulus: Silbendauer 72ms aus sägezahnförmigen Pulsen mit 10ms Dauer getrennt durch 2ms Lücken. Lautstärke: 56dB bei durchgezogenen Linien und 64dB bei gestrichelten Linien.) Rote Kreise zeigen die ermittelten Reaktionswerte dieser Arbeit (Mittelwerte von neun Männchen; Stimulus: Silbendauer 75ms aus Pulsen mit einer Dauer von 10ms mit flachem Anstieg getrennt durch 3ms Gaps. Lautstärke: 64dB).

Die Beantwortung der Pausendauern zeigte im Vergleich mit den von von Helversen ermittelten Ergebnissen keine starken Abweichungen. Lediglich bei der Beantwortung langer Pausen (30ms) zeigen bei von Helversen mehr Tiere einen Abfall der Antwortwahrscheinlichkeit (Abb. 11). Es ist allerdings möglich, dass der Grund hierfür wiederum in den unterschiedlich gestalteten Pulsen liegt (von Helversen verwendete wiederum Rhombenförmige Pulse).

3.1.1.4 Eignung der Parameter für die Modulierung der Attraktivität

Die gewählten Parameter eigneten sich gut für die Modulierung der Attraktivität. Im Verhalten ergaben sich aus dem gewählten Stimulussatz nur drei attraktive Stimuli, die in mehr als der Hälfte der Stimuluspräsentationen beantwortet wurden. Alle anderen Reize führten in weniger als 30% der Präsentationen zu einer Drehreaktion.

Nur eine korrekte Kombination der drei Parameter führte zu einem attraktiven Stimulus.

3.1.2 Weibchenversuche

Auch die Gesänge der Männchen von *Chorthippus biguttulus* zeigen ein artspezifisches Silben-Pausen-Muster.

Die Silben in natürlichen Gesängen weisen durch die versetzte Bewegung der Hinterbeine nicht die pulsartige Struktur der weiblichen Gesänge auf. Es ergeben sich vielmehr Silben mit einer mehr oder weniger durchgehenden Struktur. Auch die Silbepausen sind je nach Individuum mehr oder weniger verrauscht. Des Weiteren können die Silben teilweise einen überhöhten Bereich zu Beginn aufweisen (Onset). Im Vergleich zu den Weibchen singen die Männchen meist länger und lauter. All diese Parameter können sich auf die Attraktivität der Gesänge für paarungswillige Weibchen auswirken (z.B. von Helversen 1993; von Helversen und von Helversen 1997; Balakrishnan et al. 2001).

Da die Silbendauern über einen sehr weiten Bereich von Weibchen akzeptiert werden (~40ms – ~120ms; siehe auch Abb. 6) wurde dieser Parameter in Hinblick auf die bessere Vergleichbarkeit der neuronalen Daten, nicht variiert. Die variierten Merkmale der männlichen Gesangsattrappen waren die Silbepausen (4ms, 12ms und 26ms), die Überhöhung des Silben-Onsets (0dB, 9dB und 18dB) sowie die Tiefe der Pausen (Offset: 0dB, 6dB, 12dB und stille Pausen; Abb. 12).

Insbesondere bei den Weibchen sollten mit den Verhaltensversuchen allgemeine Präferenzen von *Chorthippus biguttulus*, sowie Unterschiede bei der Bevorzugung bestimmter Stimuli zwischen Gruppen und Individuen untersucht werden. Zunächst werden die gepoolten Daten für alle untersuchten Tiere in Bezug auf die verschiedenen Stimulustypen vorgestellt, im Anschluss daran werden Unterschiede zwischen Gruppen von Weibchen präsentiert.

Zum Abschluss der Verhaltensbetrachtungen werden Ergebnisse dargestellt, die eine Korrelationen zwischen der Attraktivität des Stimulus und der Latenz bis zur ersten Antwort eines Weibchens sowie zwischen der Attraktivität und der Dauer dieser Antwort zeigen.

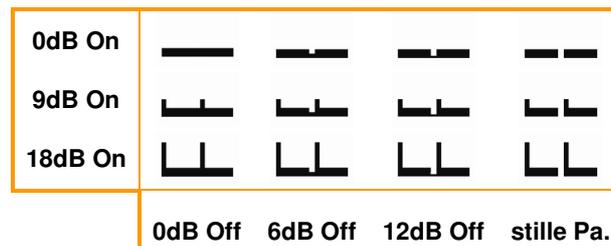


Abb. 12: Weibliche Modellgesänge. Exemplarische Darstellung von jeweils zwei Silben mit 70ms Dauer, getrennt durch eine Pause von 12ms. In Zeilen: Pausen unterschiedlicher Tiefe (Offset); In Spalten: Onsets verschiedener Höhe; 1. Zeile, 1. Spalte: Stimulus ohne Onset und ohne Offset = Dauerrauschen

3.1.2.1 Einfluss der Pausendauer

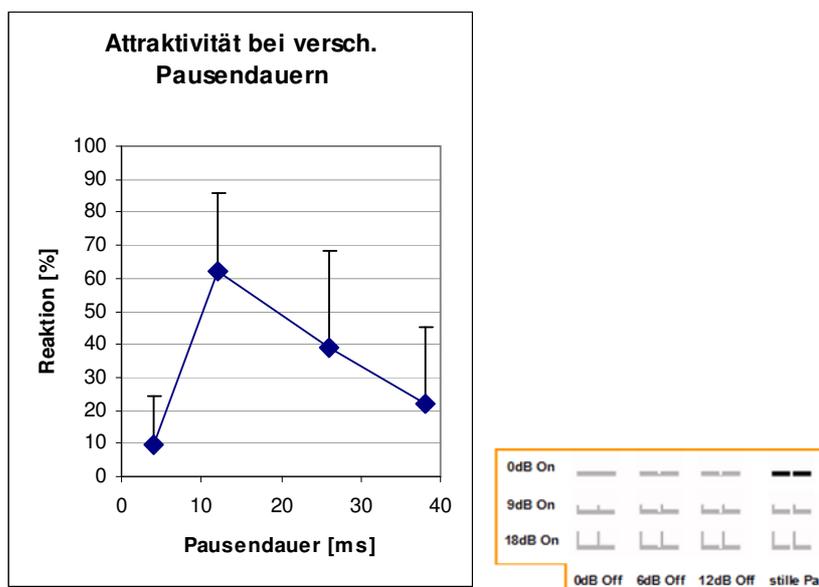


Abb. 13: Verhaltensreaktionen der Weibchen in Abhängigkeit der Pausendauern 4ms, 12ms, 26ms und 38ms. Ohne Onset (0dB) mit stillen Pausen. (n=65)

Bei der Variation der Pausendauer (bei Stimuli ohne Onset mit stillen Pausen) wurden kurze Pausen im Mittel sehr schlecht beantwortet (Abb. 13). Bei 12ms Pausen erreichte die Verhaltensantwort ihr Maximum. Längere Pausen führten zu einem Rückgang in der Antwortbereitschaft der Weibchen.

3 Ergebnisse

3.1.2.2 Einfluss des Offset

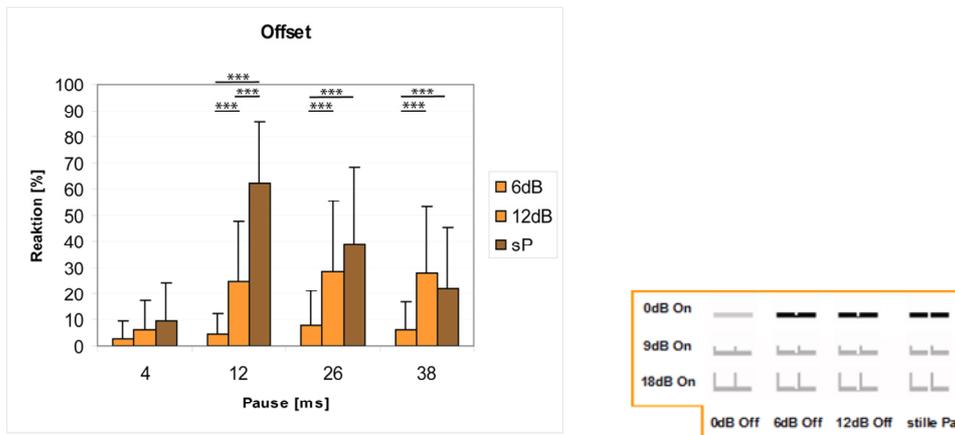


Abb. 14: Einfluss des Offset (sP = stille Pause) auf die Verhaltensreaktionen bei verschiedenen Pausenlängen. (n=65).

Bei einer Pausendauer von 4ms waren die gegebenen Stimuli unabhängig von der Tiefe des Offset für die Tiere unattraktiv (Abb. 14). Die Antwortrate auf die in diesem Stimulensensemble attraktivste Pausendauer von 12ms zeigte eine deutliche Abhängigkeit von der Tiefe der Pause. Stille Pausen wurden signifikant häufiger beantwortet als Pausen mit flacheren Offset; ein Offset von 12dB wurde signifikant häufiger beantwortet als ein Offset von 6dB. Bei längeren Pausen ergab sich lediglich ein signifikanter Unterschied zu Offsets von 6dB; die Beantwortung von stillen Pausen und 1dB Offsets zeigte keine signifikanten Unterschiede.

3.1.2.3 Einfluss der Onset-Akzentuierung

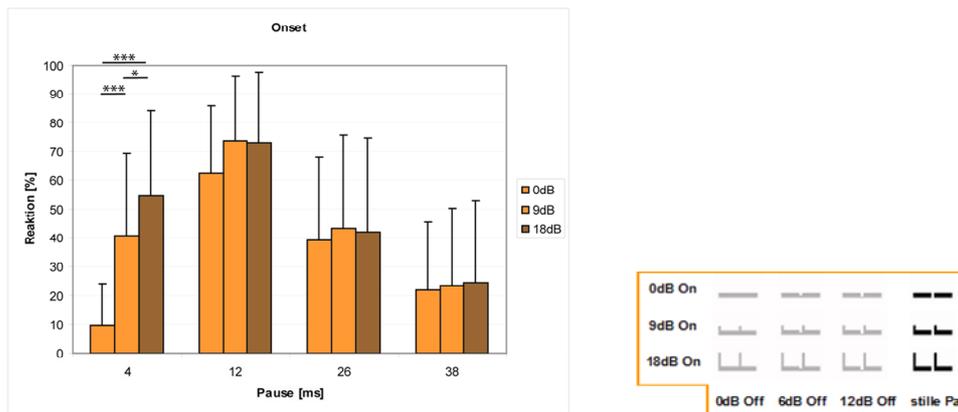


Abb. 15: Einfluss des Onset auf die Verhaltensreaktionen bei verschiedenen Pausenlängen. (n=65).

Das Einfügen einer Onset-Akzentuierung hatte – bei stillen Pausen – nur bei kurzen Pausendauern einen Einfluss (Abb. 15). So stieg der Wert erfolgter Antworten bei einer Pausendauer von 4ms von 9,5% ohne Onset-Akzentuierung durch eine Steigerung der Lautstärke am Silbenbeginn um 9dB auf 40,8%. Eine weitere Erhöhung des Onset auf 18dB steigerte die Antwortbereitschaft noch einmal auf 54,5%. Ab einer Pausendauer von 12ms ließ sich kein signifikanter Effekt der Onset-Erhöhung auf die Antwortbereitschaft feststellen.

3 Ergebnisse

3.1.2.4 Einfluss der Onset-Akzentuierung bei verschiedenen Offset-Levels

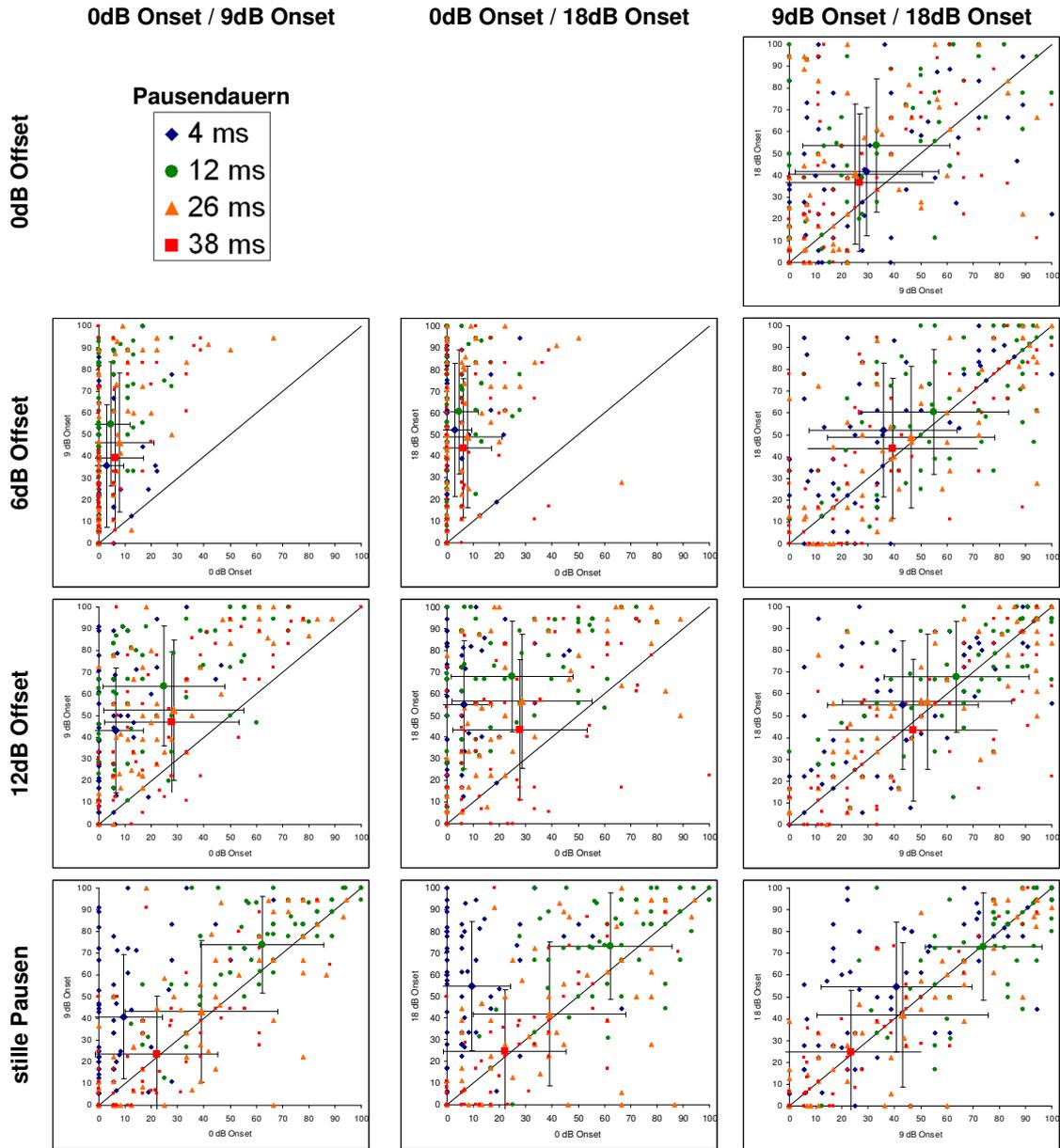


Abb. 16: Auswirkungen verschiedener Onset Akzentuierungen bei verschiedenen Offsets: In Spalte 1 sind Stimuli mit 0dB und 9dB Onset gegenübergestellt, in Spalte 2 solche mit 0 und 18dB. In Spalte 3 sind die Onsetlevel 9dB und 18dB dargestellt. In den Zeilen nimmt die Offsettiefe von oben nach unten zu. Kleine Symbole entsprechen Reaktionen einzelner Tiere, große Symbole zeigen Mittelwerte. Fehlerbalken stellen die Standardabweichungen dar.

Aus der obigen Grafik (Abb. 16) lässt sich der Einfluss der Onset-Akzentuierung bei verschiedenen Offset-Niveaus ablesen. Liegen die Punkte auf der Winkelhalbierenden so hatte die Lautstärkesteigerung zum Silbenbeginn keinen Einfluss auf die Reaktion der getesteten Tiere. Bei Punkten unter der Winkelhalbierenden verringerte sich die Zahl der Antworten, bei Punkten über der Winkelhalbierenden bevorzugten die Tiere die Reize mit stärkerem Onset. Bei 6dB Offset erfolgte eine deutliche Erhöhung der Verhaltensreaktionen durch das Hinzufügen einer Onset-Akzentuierung bei allen Pausenlängen. Auch bei 12dB Offset konnte die Reaktion durch lautere Onsets bei 4ms und 12ms Pausen stark gesteigert werden, bei Pausenlängen von 26ms und 38ms fiel diese deutlich geringer aus. Bei stillen Pausen zeigte sich lediglich bei Pausendauern von 4ms eine verstärkte Antwortbereitschaft (siehe auch Abb. 15). Eine Erhöhung des Onset-Levels von 9dB auf 18dB zeigte nur bei kurzen Pausen (4ms) einen Effekt. Wie ebenfalls den Grafiken zu entnehmen ist, war die Reaktion der Tiere auf unterschiedliche Onsets und Offsets keineswegs einheitlich. So reagierten einzelne Tiere z.B. bei einem Offset von 6dB und einem Onset von 18dB gegen den allgemeinen Trend mit einer Verringerung der Zahl der Verhaltensantworten. Dies galt insbesondere für lange Pausen (26ms und 38ms). Mit zunehmender Offset-Tiefe nahm dieser Effekt zu.

3 Ergebnisse

3.1.2.5 Einteilung der Weibchen nach Herkunft

Wie bereits erwähnt setzte sich der Pool an untersuchten Tieren aus an verschiedenen Orten gesammelten Tieren und Nachzuchten zusammen (Kapitel 2.1.1). In der allgemeinen Antwortbereitschaft dieser beiden Gruppen waren Unterschiede festzustellen. Als Kriterium für die allgemeine Antwortbereitschaft wurde das durchschnittliche prozentuale Antwortverhalten auf alle Stimuli (alle Pausendauern, Onsets und Offsets) berechnet. Der Mittelwert der Zuchttiere ergab eine Antwortbereitschaft von 43,5%, die Antwortbereitschaft für Freilandtiere lag bei 33,0% (Abb. 17).

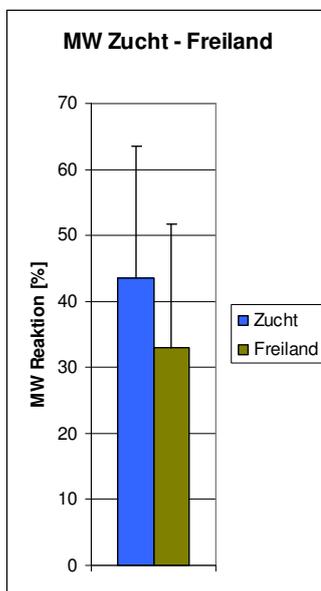


Abb. 17: Antwortbereitschaft Zucht gegen gesammelte Tiere. Mittelwerte der durchschnittlichen prozentualen Antwortbereitschaft auf alle Stimuli. Zucht n=35, Freiland n=27.

Zwischen beiden Gruppen ließen sich jedoch keine qualitativen Unterschiede feststellen. Beide bevorzugten 12ms Pausen, hohe Onsets und, in Abwesenheit von Onset-Akzentuierungen, tiefe Pausen (Abb. 18).

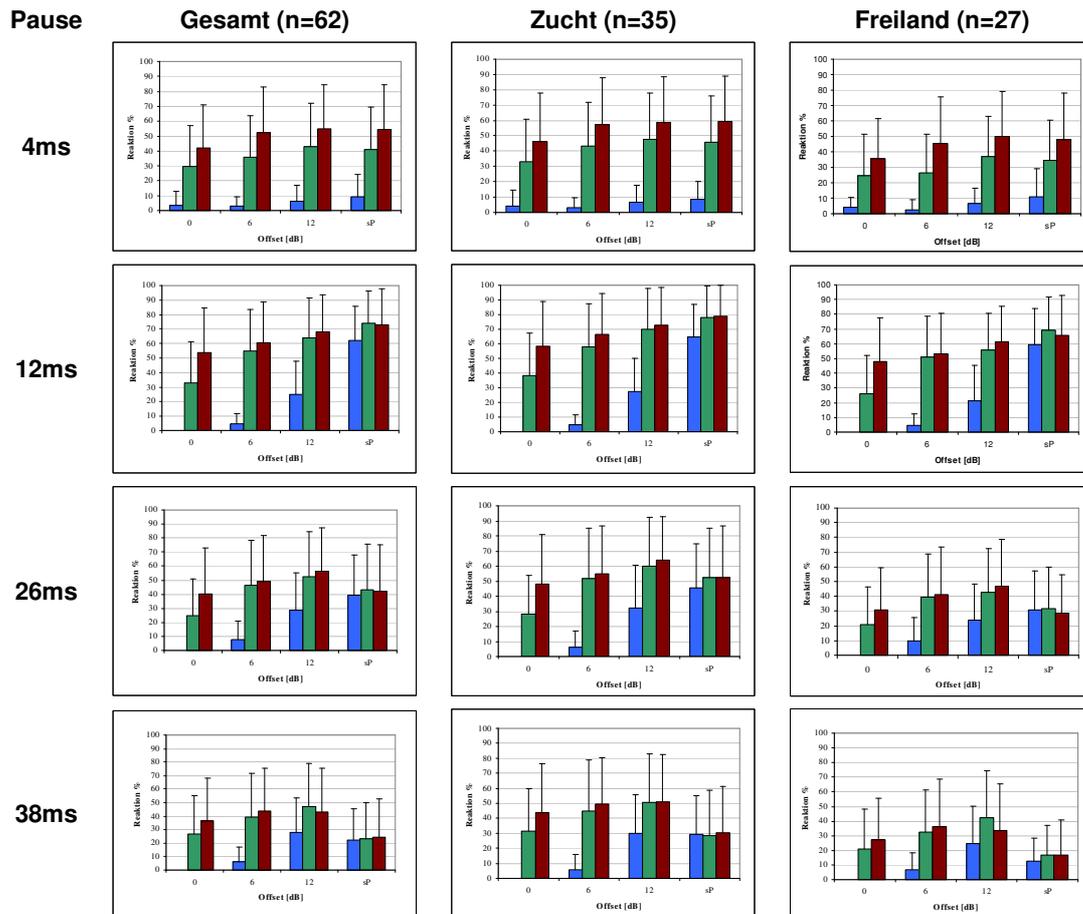


Abb. 18: Verhaltensreaktionen der Weibchen für Stimuli mit den Onset-Leveln 0dB, 9dB und 18dB sowie den Offset-Leveln 0dB, 6dB, 12dB und stillen Pausen (Sp). Bei 4ms Pausen, 0dB Onset und 0dB Offset ist die Verhaltensantwort für Dauerrauschen aufgetragen. Spalte 1: Mittelwerte aller Individuen (n=62); Spalte2: Mittelwerte der Zuchttiere (n=35); Spalte3: Mittelwerte der Freilandtiere (n=27). In Reihen wurde die Reaktion bei 4ms Pausen, 12ms Pausen, 26ms Pausen und 38ms Pausen aufgetragen.

3 Ergebnisse

3.1.2.6 Einfluss der Stimulusattraktivität auf die Antwortlatenz

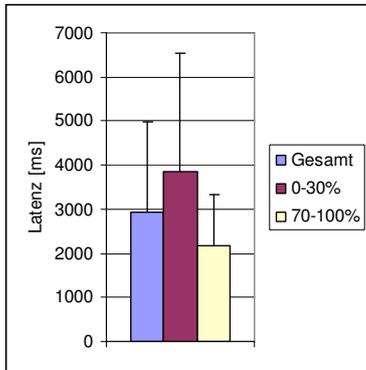


Abb. 19: Mittelwerte der Latenzen. Blau – alle Antwortwahrscheinlichkeiten, rot – Antwortwahrscheinlichkeit 0 – 30%, gelb – Antwortwahrscheinlichkeit 70-100%.

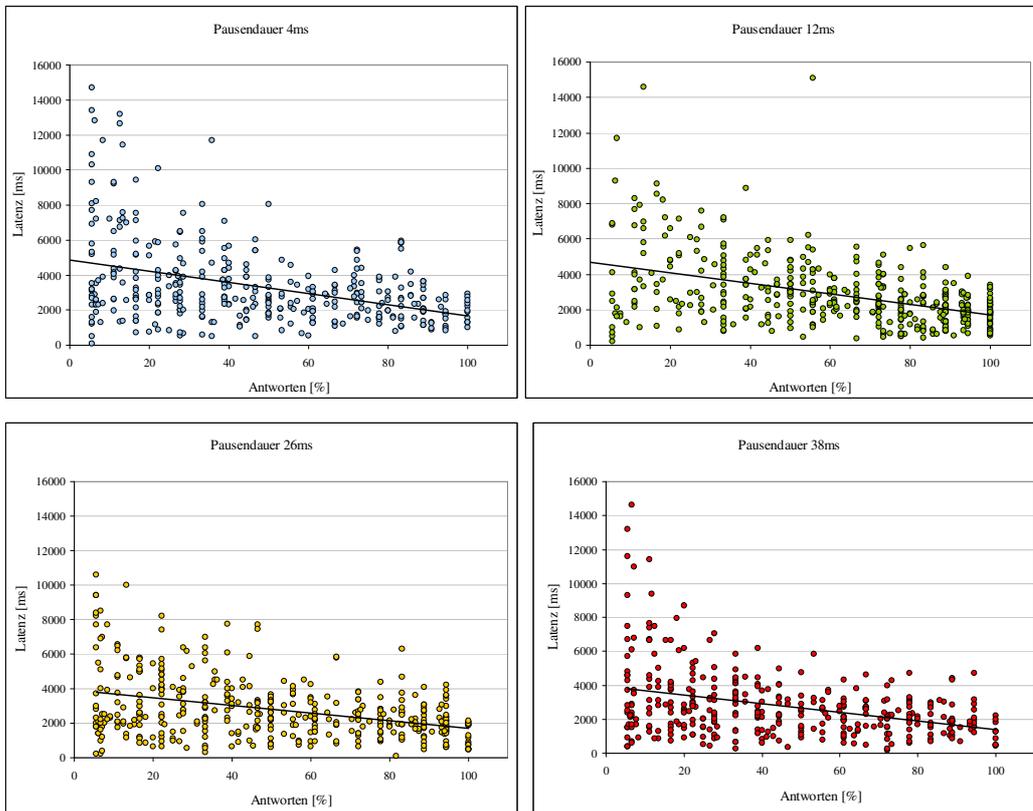


Abb. 20: Dargestellt ist die Dauer bis zur Antwort der Weibchen (ms) über der prozentualen Antworthäufigkeit für die 4 getesteten Pausendauern (blau = 4ms; grün = 12ms; gelb = 26ms; rot = 38ms).

Bei Betrachtung der Latenzen der Weibchenantwort, also der Zeit vom Ende der Reizgabe bis zum Einsetzen des weiblichen Antwortgesangs, war festzustellen, dass mit steigender Attraktivität des Stimulus die Weibchenantworten im Mittel früher erfolgten (Abb. 20). Fand das getestete Weibchen den Stimulus attraktiv und beantwortete diesen in 70% – 100% der Fälle betrug die mittlere Dauer bis zur Antwort 2,2s mit einer Standardabweichung von 1,2s (Abb.19). War ein Stimulus für das getestete Weibchen unattraktiv und wurde nur in unter 30% der Fälle beantwortet betrug die mittlere Latenz 3,8s mit einer Standardabweichung von 2,7s. Die Latenzen kamen also bei attraktiveren Stimuli im Mittel nicht nur früher, sondern die Streuung der Latenzen war bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei unattraktiven Stimuli. Reize mit geringen Antwortwahrscheinlichkeiten lösten teilweise erst mit mehr als 10s Verzögerung eine Reaktion aus. Eine Steigerung der Attraktivität um 10% führte, je nach Stimulustyp, zu einem Abfall in der Latenz um 220ms bis 320ms. Dieser Effekt trat bei allen Pausendauern auf.

Um sicher zu gehen, dass dieser Effekt nicht durch unterschiedliche Motivationslevel der Tiere (motivierte Tiere antworten häufiger und schneller) hervorgerufen wurde, wurde für alle Tiere die Steigung der Regressionsgerade berechnet. In 76% der Fälle hatten die Regressionsgeraden eine negative Steigung; zeigten also den beschriebenen Effekt einer schnelleren Antwort bei höherer Attraktivität (Abb. 21).

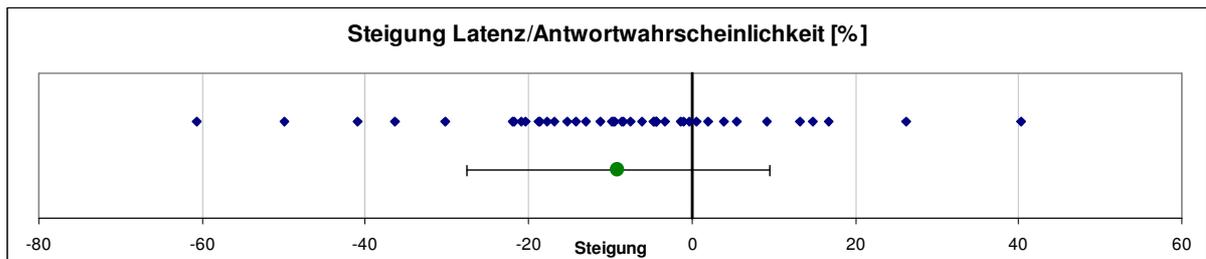


Abb. 21: Steigung der linearen Regression von Latenz gegen Antwortwahrscheinlichkeit für alle Individuen.

3 Ergebnisse

3.1.2.7 Einfluss der Stimulusattraktivität auf die Antwortdauer

Die Attraktivität der Stimuli hatte nicht nur eine Auswirkung auf die Latenz bis zum Einsetzen des Antwortgesanges, sondern auch auf dessen Dauer.

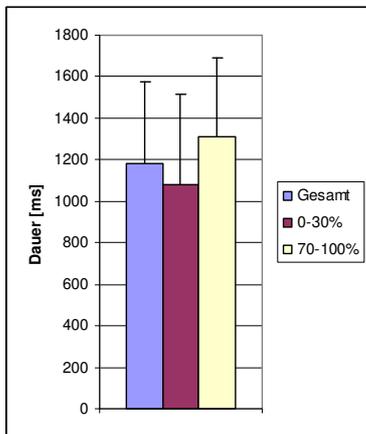


Abb. 22: Mittelwerte der Dauer der Antwortverse. Blau – alle Antwortwahrscheinlichkeiten, rot – Antwortwahrscheinlichkeit 0% – 30%, gelb – Antwortwahrscheinlichkeit 70-100%.

Bei attraktiven Stimuli, die mit einer Wahrscheinlichkeit von 70-100% beantwortet wurden, betrug die Dauer des ersten Antwortverses im Mittel 1,3s ($\pm 0,4$ s). Bei wenig attraktiven Stimuli (Antwortwahrscheinlichkeit $< 30\%$) antworteten die Weibchen dagegen nur mit 1,1s ($\pm 0,4$ s) langen Versen (Abb. 22).

Auch hier wurden die linearen Regressionen für jedes Tier bestimmt. Alle getesteten Tiere zeigten einen Anstieg in der Dauer des ersten Antwortgesanges mit zunehmender Antwortwahrscheinlichkeit. Die Steigerung der Dauer des Antwortgesangs betrug im Mittel 36ms (± 23 ms) pro 10% Attraktivitätszunahme (Abb. 23).

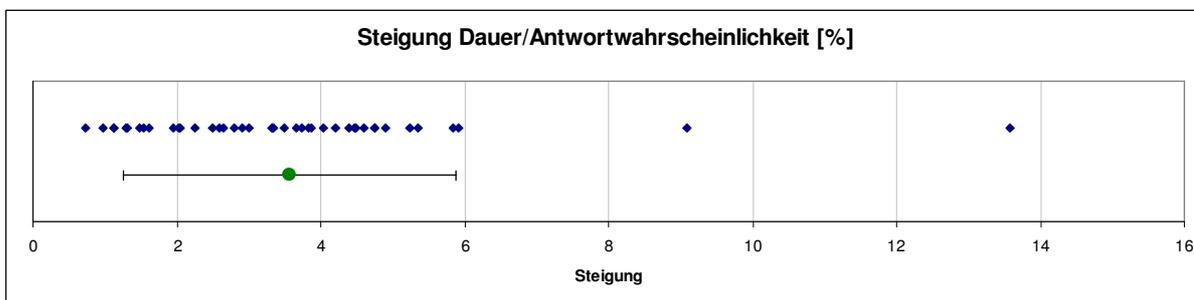


Abb. 23: Steigungen der linearen Regressionen von Gesangsdauer gegen Antwortwahrscheinlichkeit für alle Individuen.

3.1.2.8 Vergleich der Ergebnisse mit Literaturdaten

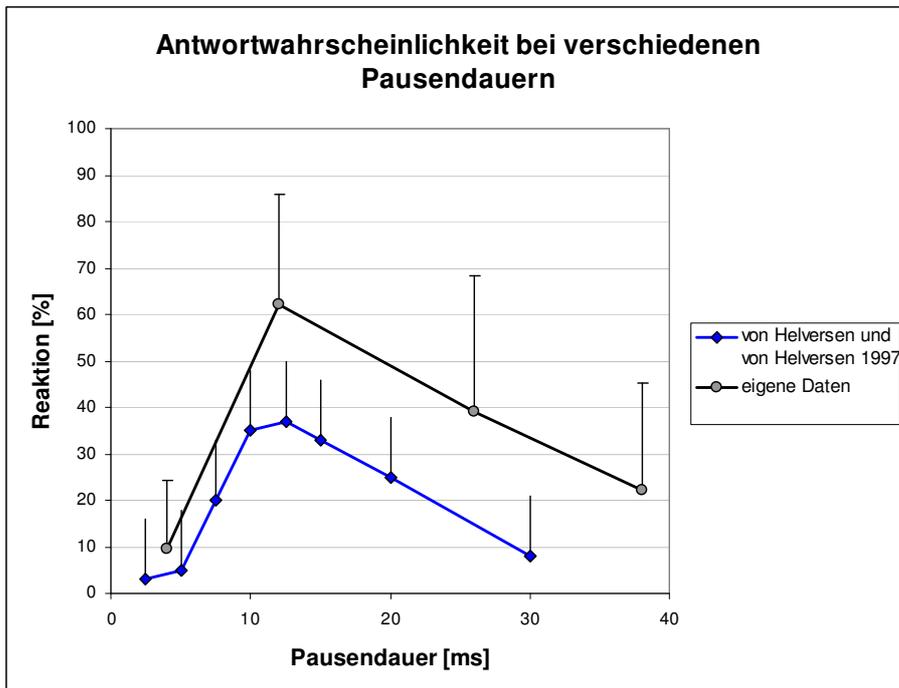


Abb. 24: Vergleich der eigenen Daten mit von Helversen und von Helversen 1997 (blaue Linie).

Ein Vergleich mit Daten von von Helversen und von Helversen 1997 zeigt einen grundsätzlich gleichen Trend – so lag die optimale Pausendauer im Bereich von 12ms – allerdings war die Antwortbereitschaft bei den hier durchgeführten Versuchen um 10%-25% höher (Abb. 24). Für diesen Unterschied kommen zwei Hauptursachen in Betracht. Wie bereits in 3.1.2.5 beschrieben, antworteten die Zuchtweibchen häufiger als im Freiland gesammelte Tiere. In der Studie von von Helversen fanden nur Freilandtiere Verwendung. Da in der obigen Grafik jedoch ein Mittelwert von Freilandtieren und Zuchttieren dargestellt ist und der Anteil der Zuchttiere in den Versuchen nur knapp über 50% lag, zudem die Steigerung der Antwortbereitschaft bei Nachzuchten nur ca. 10% betrug, reicht dies als Erklärung für eine über 20%ige Steigerung bei optimalen Pausendauern nicht aus. Eine weitere Ursache hierfür könnte in der Durchführung der Versuche begründet sein. Wie in Kapitel 2.2.2 beschrieben, wurde bei den durchgeführten Versuchen vor Präsentation der Testreize ein attraktiver Stimulus gegeben und nur bei einer Antwort auf diesen wurden die Testreize abgespielt. Da in der herangezogenen Publika-

3 Ergebnisse

tion ein solcher Test auf eine grundsätzliche Antwortbereitschaft der Tiere nicht erwähnt wird, könnte dies den Unterschied begründen.

Ein weiterer Unterschied liegt in der Präsentationslautstärke der Stimuli. So wurden die Reize in der von Helversen Arbeit bei 70dB präsentiert, die eigenen Versuche fanden bei einer Lautstärke von 64dB statt. Dieser Unterschied dürfte aber keinen oder nur einen sehr geringen Einfluss auf die allgemeine Antwortbereitschaft haben (Abb. 25).

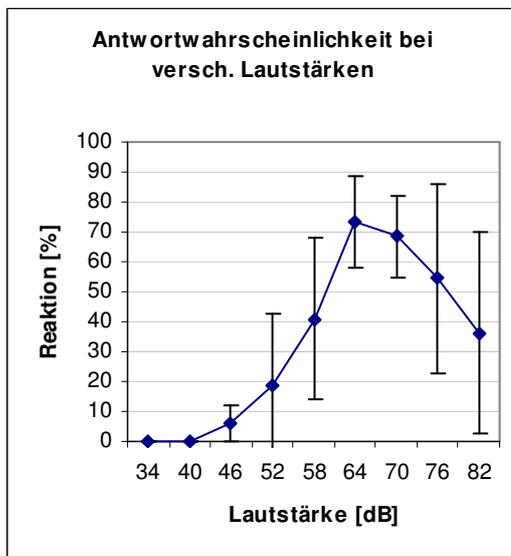


Abb. 25: Nach von Helversen 1997: Mittelwerte der Schwellenkurven von 8 Weibchen (Pulsdauer 80ms; Pausendauer 15ms).

In einer Verhaltensstudie über das weibliche Antwortverhalten bei verschiedenen On- und Offset-Leveln schlugen Balakrishnan et. al. 2001 eine Einteilung der Weibchen in drei Gruppen vor (Abb. 26 A-C).

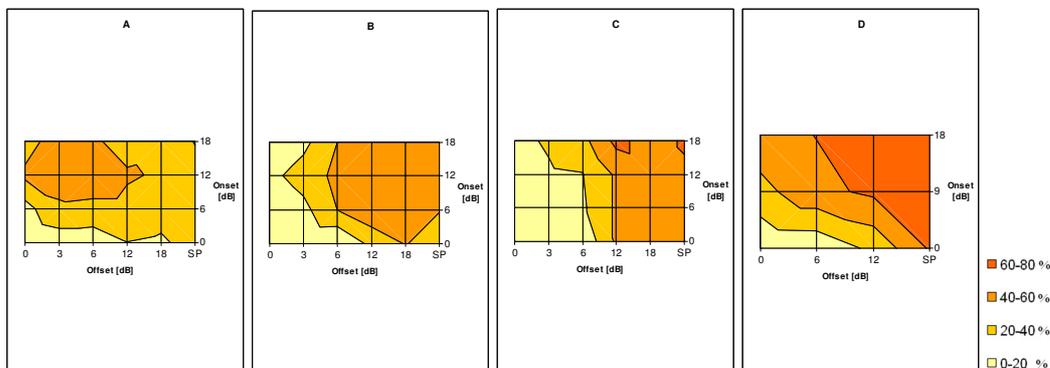


Abb. 26: A-C: Nach Balakrishnan et al. 2004; D: eigene Daten. In Farbkodierung dargestellt sind die prozentualen Antwortwahrscheinlichkeiten auf Stimuli mit verschiedenen Onset und Offsetleveln. A-C mit den Onsetleveln 0dB, 6dB, 12dB und 18dB sowie den Offsetleveln 0dB, 3dB, 6dB, 12dB, 18dB und stillen Pausen (sP). D mit den Onsetleveln 0dB, 9dB und 18dB sowie den Offsetleveln 0dB, 6dB, 12dB sowie stillen Pausen (sP).

Die Gruppeneinteilungen, die Balakrishnan et. al. vorgenommen haben, ließ sich anhand der eigenen Daten nicht nachvollziehen. Von Balakrishnan et al. wurde eine Einteilung in drei Gruppen vorgeschlagen. Individuen der ersten Gruppe reagierten schon bei sehr geringen Offsets, wenn eine Onset-Akzentuierung vorhanden war (Abb. 26 A). Bei tiefen Offsets ging die Reaktion zurück. Tiere, die schon bei relativ flachen bis hin zu stillen Pausen, sowie über einen weiten Bereich von Onsets antworteten wurden einer zweiten Gruppe zugeordnet (Abb. 26 B). Weibchen, die tiefe Offsets bevorzugten und über einen weiten Bereich von Onsets antworteten, bildeten die dritte Gruppe (Abb. 26 C). In den durchgeführten Versuchen waren nur wenige Tiere zu finden, die der ersten Gruppe zuzuordnen gewesen wären. Zwar gab es Weibchen, die schon bei geringen Offsets und vorhandener Onset-Akzentuierung antworteten, ein deutlicher Rückgang des Antwortverhaltens bei tiefen Offsets und vorhandenen Onsets war bei Pausen von 12ms – wie sie auch von Balakrishnan verwendet wurden – nur bei 4 Tieren festzustellen. Eine Zuordnung zu einer einzelnen Gruppe, schien bei der gegebenen Verteilung nicht gerechtfertigt (siehe auch Abb. 16). Auch eine Zuordnung zu den anderen beiden Gruppen erscheint bei den vorhandenen Daten willkürlich.

Worin die unterschiedlichen Ergebnisse begründet sind lässt sich schwer abschätzen. Es zeigte sich allerdings, dass Tiere unterschiedlicher Populationen Unterschiede in den Gesangspräferenzen aufweisen (Stange 2011). Da die von Balakrishnan verwendeten Tiere aus Bayern und den nördlichen Alpen stammen, die hier verwendeten in der Norddeutschen Tiefebene gesammelt bzw. von Tieren aus dieser Gegend nachgezüchtet worden sind, mögen die unterschiedlichen Befunde hierin begründet liegen.

3.2 Elektrophysiologie

Zunächst sollen die abgeleiteten Neurone anhand ihrer Kennlinien, Latenzen und – wenn der besseren Beschreibung dienlich – Spikerasterplots bzw. Ableitspuren charakterisiert werden.

3.2.1 Allgemeine Charakterisierung der Metathorakalen Neurone

Durch die allgemeine Charakterisierung sollen vor allem die Grundeigenschaften sowie die Variabilität der häufiger abgeleiteten Zellen beschrieben werden. Hierfür wurden die bekannten Zelltypen (Rezeptoren, UGN1, TN1, AN3, etc.) in Untertypen verschiedener Reaktionsweisen eingeteilt. Da bei aufsteigenden Neuronen – trotz zahlreicher Ableitungen – nie Zwillingneurone nachgewiesen werden konnten, ist es sehr unwahrscheinlich, dass mehrere dieser Typen in einem Individuum vorkommen. Vielmehr sollten in den unterschiedlichen Reaktionsmustern der Zellen die unterschiedlichen Antworten der Individuen begründet sein.

3.2.1.1 Rezeptoren

Allgemeines:

Die Physiologie der Rezeptoren von Feldheuschrecken wurde bereits umfangreich untersucht. Erste Untersuchungen wurden von Gray 1960 an *Schistocerca gregaria* durchgeführt, der die Rezeptoren in vier Gruppen einteilte, die sich in der Position des Somas unterschieden. Auch eine physiologische Charakterisierung durch Michelsen 1971, der die Neurone anhand ihrer Bestfrequenz und Schwellenunterschieden einteilte, unterschied vier Gruppen von Rezeptoren. Diese bestanden aus drei Tieftonrezeptortypen und einem Hochtonrezeptortyp. Diese Einteilung wurde durch Untersuchungen von Römer (1976) an *Locusta migratoria* gestützt. Zwar ergeben sich Unterschiede in den Bestfrequenzen und Schwellen der vier Typen, doch auch Römer teilte die Rezeptoren anhand ihrer Physiologie, sowie der Verzweigungsorte ihrer axonalen Endigungen in drei Tieftonrezeptortypen und einen Hochtonrezeptortyp. Auch Halex et al. 1988 ent-

schied sich anhand der Morphologie und Physiologie der untersuchten Rezeptoren für dieselbe Einteilung.

Die Einteilung in vier Rezeptortypen wurde dann 1999 von Jacobs et al. angezweifelt, der bei seinen Untersuchungen nur zwei klar unterscheidbare Gruppen von Tieftonrezeptoren fand und zwei bei Römer und Halex unterschiedene Gruppen zu einer zusammenfasst.

Physiologie:

Bei den in dieser Arbeit abgeleiteten Rezeptoren handelt es sich ausnahmslos um Tieftonrezeptoren. Anhand der von Römer beschriebenen Schwellen wurden die Rezeptoren eingeteilt (Abb. 27; orange, Typ2, n=3, Schwelle:30-40dB; blau, Typ3, n=2, Schwelle: 40-50dB; grün, Typ1, n=3, Schwelle: 50-60dB).

Nach der Einteilung von Jacobs et al. 1999 bilden Typ2 und Typ3 eine einheitliche Gruppe von Rezeptoren.

Die Latenz der Rezeptoren reichte von 4ms bis 6,3ms. Die Neurone des von Römer beschriebenen Typ2 (orange) wiesen Latenzen von 5,4ms, 5,4ms und 5,5ms auf. Die Neuronen des Typ3 hatten Latenzen von 6,04ms und 6,3ms; Rezeptoren die Typ1 zugeordnet wurden, wiesen mit 4,1ms, 4,2ms und 5ms die kürzesten Latenzen auf. Dass Typ1 Rezeptoren die kürzesten Latenzen aufweisen, stimmt mit den Beobachtungen von Halex 1988 überein. Auch dass die Rezeptoren der Typen 2 und 3 ähnliche Latenzen aufweisen und diese ca. 2ms über denen des Typ1 liegen hat sich in den durchgeführten Messungen bestätigt.

Aus den Kennlinien wurde der interaurale Lautstärkeunterschied ermittelt. Es ergab sich eine Differenz von 8,1dB ($\pm 2,5$ dB).

Das Verhalten der Zellen war – wie bei Rezeptoren üblich – sehr tonisch bei sehr geringer Adaptation im Stimulusverlauf.

3 Ergebnisse

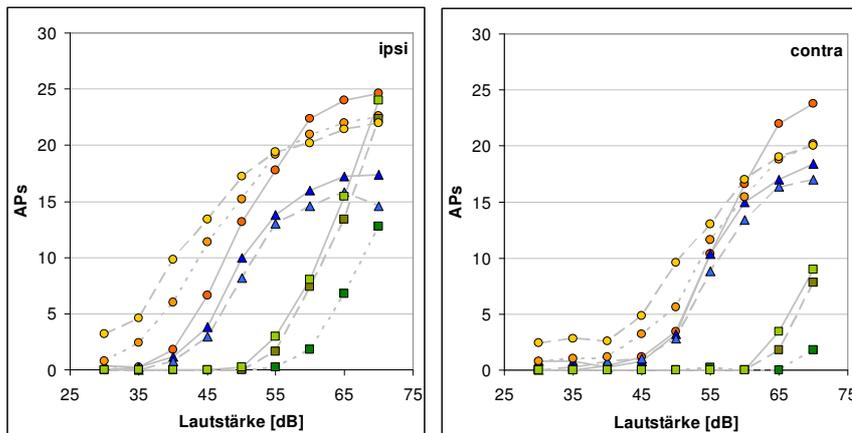


Abb. 27: Kennlinien der Rezeptoren bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation. grün Typ1 (n=3); orange Typ2 (n=3); blau Typ3 (n=2).

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz loc. Met. | Latenz chort. Met. | Δ Lat |
|---------------|---------------|-----------------------|-----------------------|--------------------|--------------|
| Rezeptor Typ1 | 50dB–60dB | 9,8dB $\pm 0,6$ dB | 4,4ms $\pm 0,5$ ms | 4,3-4,9ms | 2,4ms |
| Rezeptor Typ2 | 30dB–40dB | 8,1dB ± 1 dB | 5,4ms $\pm 0,1$ ms | * | 0,4ms |
| Rezeptor Typ3 | 40dB–50dB | 5,5dB | 6,2ms | * | 0,75ms |

3.2.1.2 UGN1

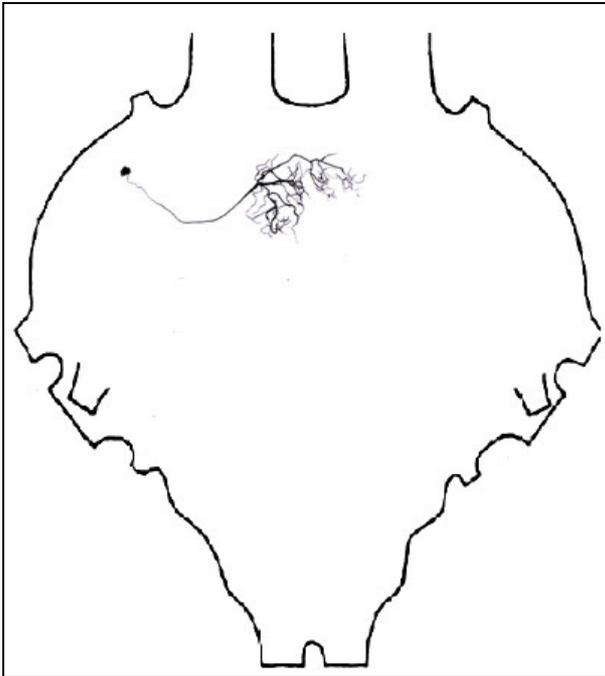


Abb. 28: Gestaltabbildung von UGN1.

Allgemeines:

Das lokale Interneuron UGN1 wurde für *Locusta migratoria* 1984 von Römer und Marquardt beschrieben (eine ausführliche Beschreibung findet sich auch in Marquardt 1985). Eine Beschreibung von UGN1 bei *Chorthippus biguttulus* erfolgte 1988 durch Stumpner.

UGN1 liegt auf jeder Seite in mindestens drei Exemplaren vor (Marquardt 1985; Stumpner 1988). Eine monosynaptische Verbindung zu Rezeptoren wurde von Marquardt aufgrund der geringen Latenzen angenommen. Marquardt beschreibt die Soma-ipsilateralen Verzweigungen als Dendriten, die Soma contralateralen als axonale Endigungen. Eine monosynaptische Verschaltung mit Soma-contralateralen Rezeptoren schloss dieser aus, da die Verzweigungen des UGN1 nicht mit diesen überlappen. Auch Römer und Marquardt stellten fest, dass UGN1 nur niederfrequenten, exzitatorischen Input erhält (Römer und Marquardt 1984). Diese Eigenschaften führten dazu, dass UGN1 in der Literatur gern als „einfaches Transferneuron“ zwischen beiden Hörbahnseiten beschrieben wird.

3 Ergebnisse

Ein inhibitorischer Effekt von UGN1 auf AN1 konnte durch Doppelableitungen nachgewiesen werden (Marquart 1985).

Physiologie:

Es wurden sieben UGN1 abgeleitet, die alle von der Art der Reaktion den Rezeptoren sehr ähnlich waren. Die Kennlinien weisen einen sigmoiden Verlauf auf mit Schwellen zwischen 30dB und 50dB. Die meisten Neurone dieses Typs gehen bei ca. 55dB in die Sättigung über. Die maximale Spikefrequenz betrug ca. 250Hz, was einem durchschnittlichen Interspikeintervall von 4ms entspricht. Die Neurone reagierten sehr tonisch und adaptierten im Verlauf des Stimulus kaum.

Aus den Kennlinien wurde ein interauraler Lautstärkeunterschied von 7,3dB ($\pm 1,6$ dB) ermittelt. Da dieser Wert nicht signifikant verschieden von dem der Rezeptoren ist, scheint es zu keiner lateralen Summation bzw. Inhibition zu kommen. Dies stimmt mit der von Marquardt und Römer gemachten Beobachtung überein, dass die Dendriten von UGN1 nur ipsilateral mit den axonalen Endigungen der Rezeptoren überlappen und somit nur monauralen exzitativen Input erhalten.

Die ermittelten Schwellen und der Sättigungsbereich der Kennlinien liegen um ca. 10dB unter den in der Literatur beschriebenen Werten. Da ein so großer Unterschied bei anderen Neuronen – und insbesondere bei den Rezeptoren – nicht festzustellen war, ist ein Fehler bei der Setup Kalibrierung auszuschließen. Auch der interaurale Lautstärkeunterschied weicht stark von dem bei Stumpner dargestellten Wert ab. Obwohl die Messungen bei Chorthippus vorgenommen wurden erscheinen die dort festgestellten Intensitätsunterschiede von nur 3dB in Anbetracht der postulierten einseitigen Erregung sehr niedrig.

Die gemessenen Latenzen des ersten Spikes reichten von 5,2ms bis 7,5ms und entsprechen den aus der Literatur bekannten Werten. Der Latenzunterschied zwischen ipsilateraler und contralateraler Stimulation (Δ Lat.) betrug lediglich 0,7ms.

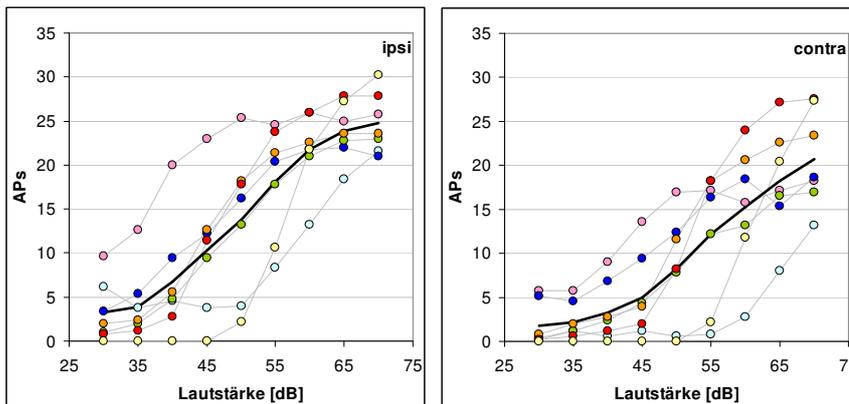


Abb. 29: Kennlinien von sieben UGN1 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz loc. Met. | Latenz chort. Met. | Δ Lat |
|-------|---------------|-----------------------|------------------------|--------------------|--------------|
| UGN1 | 30dB–45dB | 7,3dB $\pm 1,6$ dB | 6,46ms $\pm 0,7$ ms | 5,6-8,5ms | 0,7ms |

Diskussion:

Stumpner beobachtet bei UGN1 eine minimale vorlaufende Inhibition und stellte die Frage, ob es sich hierbei um ein Artefakt handelt, oder um den hemmenden Effekt eines Neurons. Bei diesem Neuron müsste es sich dann mit hoher Wahrscheinlichkeit um einen Rezeptor handeln, da die kurze Latenz gegen den Umweg über ein lokales Interneuron spricht (Stumpner 1988). Diese Inhibition konnte ebenfalls beobachtet werden und trat am deutlichsten im folgenden Experiment zu Tage. In Abb. 30 erfolgte eine contralaterale Stimulation für 70ms. Nach 35ms setzte für 35ms eine ipsilaterale Stimulation gleicher Lautstärke ein. Ca. 5ms nach Einsetzen der ipsilateralen Stimulation konnte eine deutliche Inhibition beobachtet werden.

3 Ergebnisse

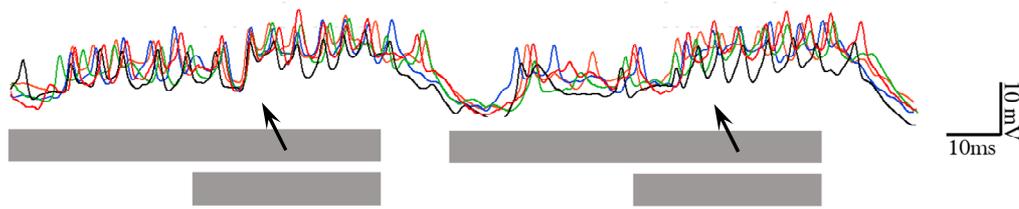


Abb. 30: Ableitung am UGN1. Aufgetragen sind fünf Wiederholungen bei 70ms contralateraler Stimulation und 35ms ipsilateraler Stimulation. Pfeile weisen auf die durch ipsilaterale Stimulation einsetzenden Potentialabfälle hin.

3.2.1.3 UGN2

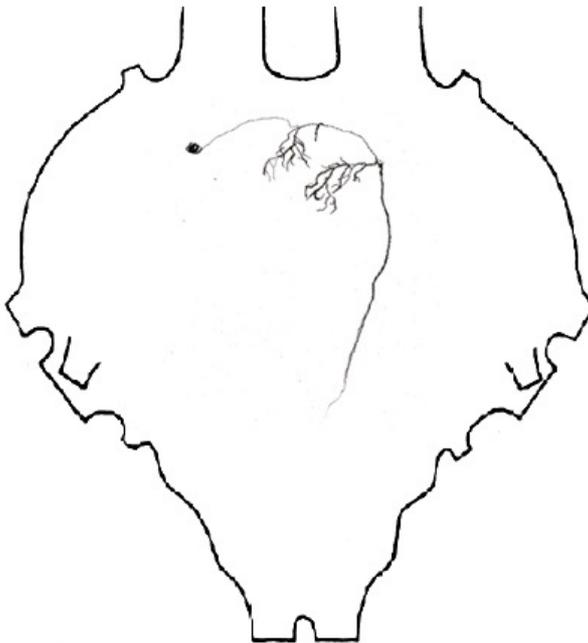


Abb. 31: Gestaltabbildung von UGN2.

Allgemeines:

UGN2 wurde ebenfalls von Römer und Marquart (1984) für *Locusta* und von Stumpner bei *Chorthippus* beschrieben. Da das Neuron morphologisch aussieht wie ein BGN1 ohne aufsteigendes Axon ist unklar, ob es sich um einen eigenen Neurontyp handelt oder ob es sich bei den abgeleiteten UGN2 um Abarten von BGN1 handelt. Zwar

schloss Marquardt dies ausdrücklich aus, da ihm Doppelfärbungen von BGN1 und UGN2 gelangen, doch dies ist bei der Existenz von mindestens 2 BGN1 pro Seite kein ausreichender Beleg (Stumpner 1988).

Physiologie:

Die beiden abgeleiteten UGN2 weisen große Unterschiede im Antwortverhalten auf. Während sich die eine Zelle rezeptorartig verhält (Abb. 32 A; sigmoider Kennlinienverlauf, tonisches Antwortverhalten, geringe Adaptation) zeigt die zweite Zelle dieses Typs einen Abfall in der Spikezahl bei höheren Intensitäten und eine nach tonischem Beginn stark sinkende Spikezahl (Abb. 32 B). Die Schwelle der Neurone unterschied sich um 8dB (Z1:42dB; Z2:50dB).

Die Latenz des ersten Spikes beider Neurone lag mit 13,8ms und 15,9ms für ein lokales Interneuron sehr hoch. Auch bei der ermittelten interauralen Lautstärkedifferenz ergaben sich für beide Neurone große Unterschiede. Während Zelle 1 einen Unterschied von 9dB zeigte – und damit in etwa auf dem Niveau der Rezeptoren lag – wies Zelle 2 einen Unterschied von 15dB auf.

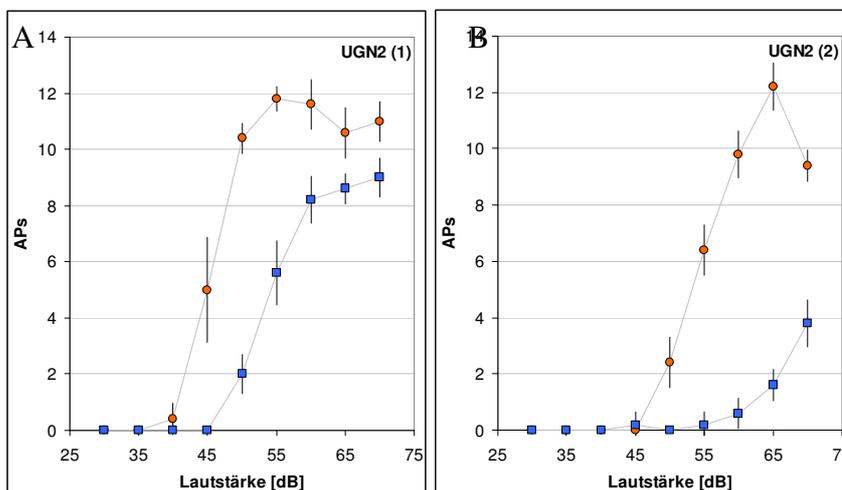


Abb. 32: Intensitätskennlinien zweier UGN2. Orange Kreise: ipsilaterale Stimulation; blaue Quadrate: contralaterale Stimulation.

3 Ergebnisse

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz loc. Met. | Latenz chort. Met. | Δ Lat |
|---------|---------------|-------------|------------------------|--------------------|--------------|
| UGN2 Z1 | 45dB | 10dB | 13,8ms $\pm 0,6$ ms | * | 2,4ms |
| UGN2 Z2 | 50dB | 15dB | 15,9ms $\pm 0,6$ ms | * | 3,5ms |

Diskussion:

UGN2 weist im Wesentlichen die gleichen physiologischen Eigenschaften auf wie BGN1. Wie sich an den beiden abgeleiteten Zellen zeigte gilt dies insbesondere auch für die beim BGN1 zu beobachtende Variabilität. Die beiden Zellen lassen sich den beiden bei BGN1 beschriebenen Typen zuordnen (Zelle 1 = Typ1; Zelle 2 = Typ2).

3.2.1.4 UGN3

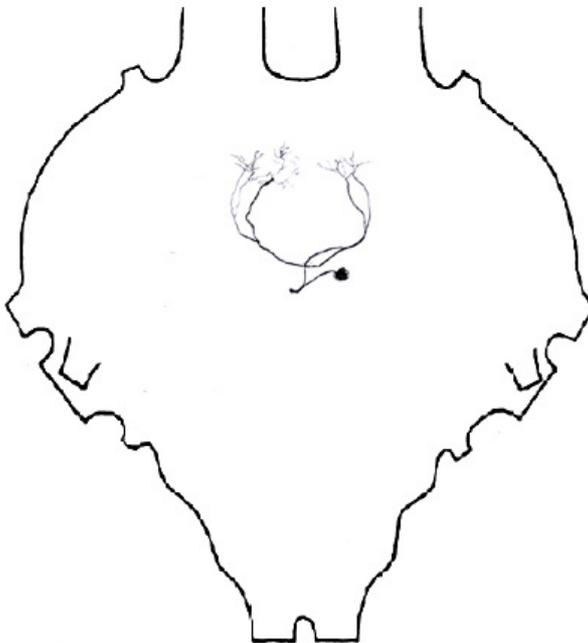


Abb. 33: Gestaltabbildung von UGN3.

Allgemeines:

Das zur großen Gruppe der DUM (**d**orsal **u**npaired **m**edian) Neurone gehörende UGN3 soll in mindestens vier „Zwillingen“ existieren (Stumpner 1988) und weist spikende und nicht spikende Exemplare auf.

Physiologie:

Neurone vom Typ UGN3 konnten dreimal abgeleitet werden. Zwei der abgeleiteten Exemplare generierten nur ein bis zwei Spikes zu Beginn eines Pulses, die dritte Zelle dieses Typs generierte überhaupt keine Spikes, sondern bildete nur ein den Puls abbildendes EPSP aus.

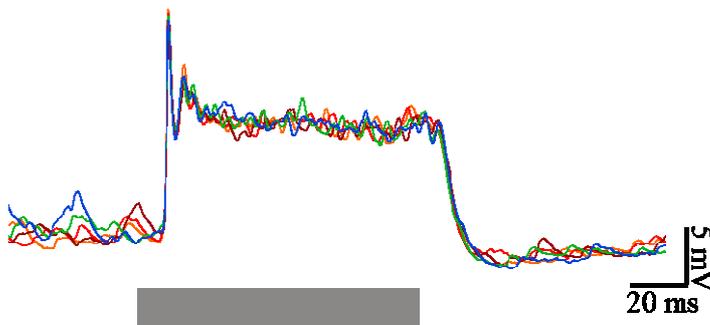


Abb. 34: Ableitungen der fünf Wiederholungen bei 70dB contralateraler Stimulation.

Die für die spikenden Zellen ermittelten Schwellen lagen bei 38dB und 40dB; die Latenz betrug 9,4ms und 11,7ms. Ein interauraler Lautstärkeunterschied ließ sich aufgrund der „nicht vorhandenen“ Kennlinie nicht ermitteln. Während ein Neuron, das zuvor zumindest zu Beginn des Rechteckpulses ein Aktionspotential generierte, bei fortgesetzter Stimulation ebenfalls die Spikegenerierung vollständig einstellte, feuerte ein Neuron auch während der folgenden Stimulusprotokolle. Auch diese Zelle generierte bei Rechteckpulsen nur einen Anfangsspike. Anders verhielt sie sich jedoch bei Pulsen mit Rampen. Hier wurde präzise jeder Puls mit einem Spike beantwortet.

3 Ergebnisse

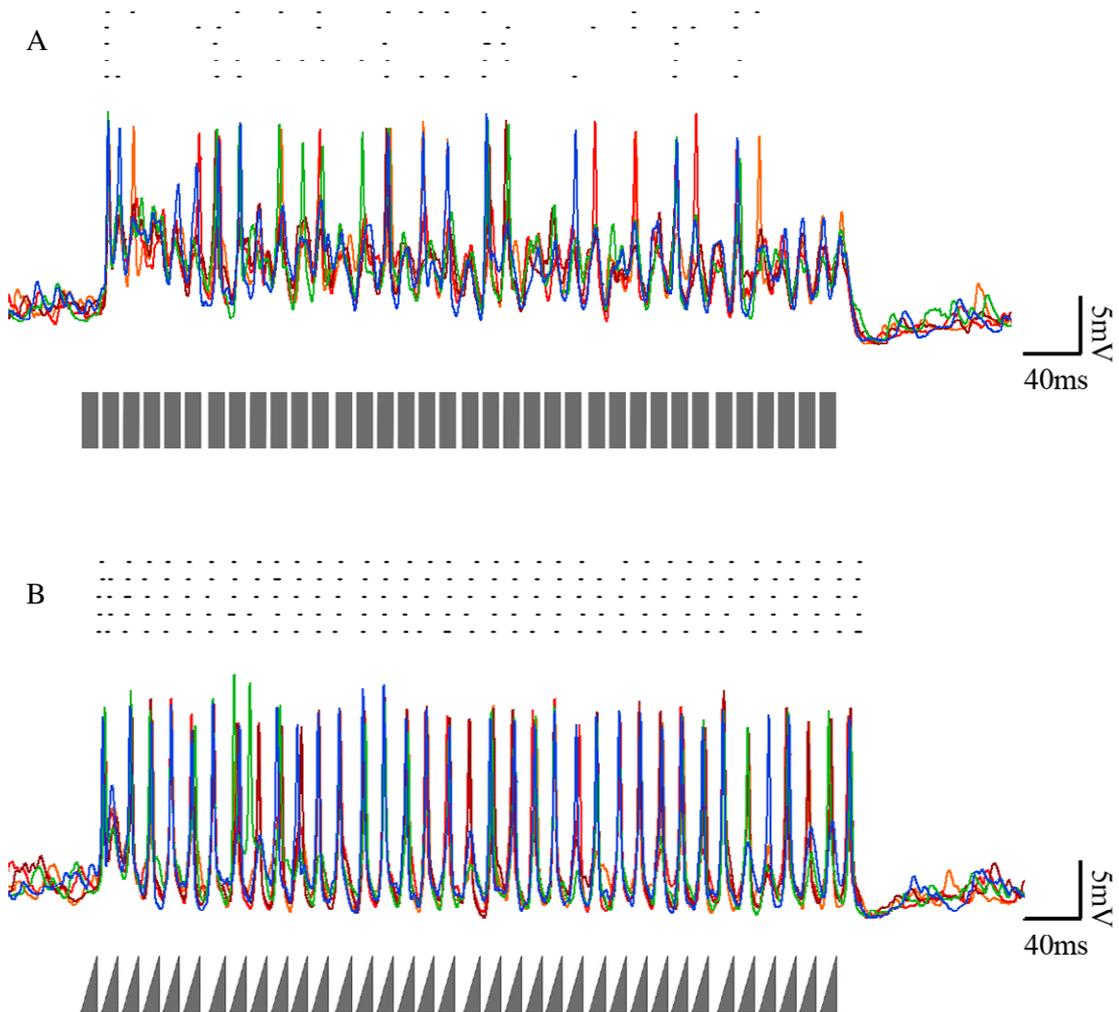


Abb. 35: UGN3, 64dB, contralateral. Silbe aus sechs 10ms Pulsen mit 3ms Gap. Zwischen den sechs Silben befinden sich je 5ms lange Pausen; A: Rechteckpulse mit steilem Anstieg; B: Pulse mit flachem Anstieg (Rampendauer 10ms); Oben: Spikerasterplots der fünf Wiederholungen; Unten: übereinander gelegte Ableitspuren der fünf Wiederholungen.

Diskussion:

Im Metathorakalen Ganglion der Heuschrecke gibt es ca. 92 Neurone, die zur Gruppe der DUM-Neurone gehören (Thompson u. Siegler 1991; Thompson u. Siegler 1993). Diese Neurone können drei Gruppen zugerechnet werden, den efferenten DUM-Neuronen, den neurosekretorischen DUM-Neuronen und den hier vorliegenden lokalen Interneuronen (Thompson u. Siegler 1991). Thompson und Siegler beschreiben in ihrer Arbeit verschiedene zu den lokalen Interneuronen gehörende UGN3 mit verschiedenen

Bestfrequenzen. Alle in ihrer Arbeit beschriebenen UGN3 bilden Aktionspotentiale aus und zeigen eine auf inhibitorische Wirkung hinweisende GABA Immunreaktion – UGN3, die keine Spikes generieren wurden hier nicht gefunden, ihre Existenz aber ausdrücklich nicht ausgeschlossen. Ferner zeigten sie, dass Verzweigungen von UGN3 mit TN1, AN1 und AN3 überlappen und somit für eine eventuelle Interaktion mit diesen Zellen in Frage kommen. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass einige UGN3 mit M-Neuronen überlappen, die für das Triggern von Kicks und Sprüngen mitverantwortlich sind. Da auditorische Stimuli die Wahrscheinlichkeit von Sprüngen erhöhen können (Thompson und Siegler 1993), könnte hierin eine Funktion der UGN3 liegen.

Nichts desto trotz bleibt leider ungewiss, ob es sich bei den nicht spikenden UGN3, die hier vorgestellt wurden, um Exemplare handelt, die durch Penetration Schaden erlitten haben – hierauf deutet das Einstellen der Spikegenerierung im Verlauf der Stimulusprotokolle hin – oder ob es sich um verschiedene Typen von UGN3 mit verschiedenen physiologischen Eigenschaften handelt.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz Loc. Met. | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-------|---------------|-------------|-----------------------|--------------------|--------------|
| UGN3 | 40dB | ~2dB | 10,6ms \pm 1,2ms | * | 0,5ms |

3 Ergebnisse

3.2.1.5 Unbekanntes UGN (UGN ubk)

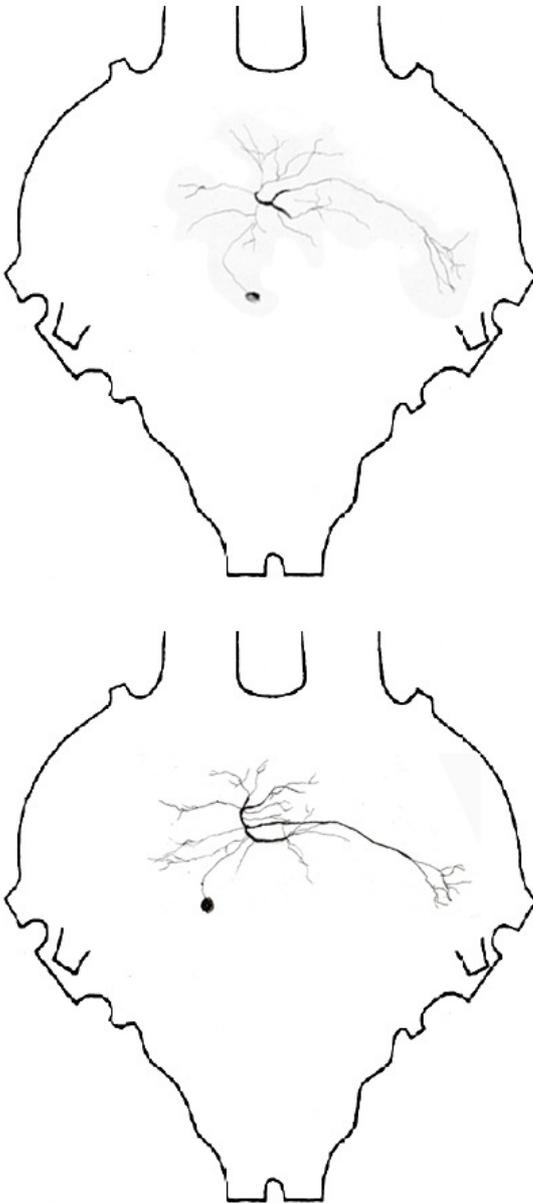


Abb. 36: Zwei Gestaltabbildungen eines unbekanntes Neurons.

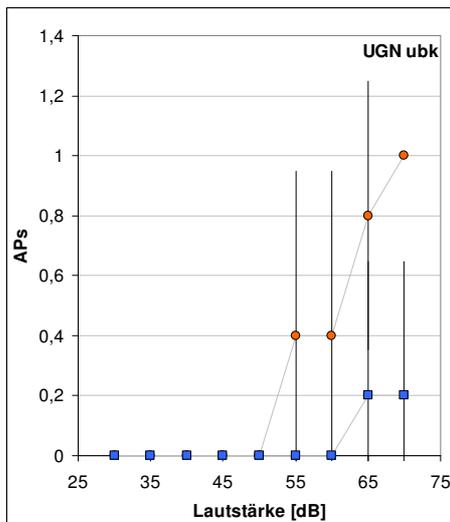


Abb. 37: Intensitätskennlinie eines unbekanntes UGN. Orange Kreise: ipsilaterale Stimulation; blaue Quadrate: contralaterale Stimulation.

Physiologie:

Das vorliegende unbekanntes uniganglionäre Neuron bildete lediglich bei Intensitäten >70dB zu Beginn eines Pulses regelmäßig einen Spike aus (Abb. 37).

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz loc. Met. | Latenz chort. Met. | Δ Lat |
|-----------------|---------------|-------------|-----------------------|--------------------|--------------|
| unbekanntes UGN | 55dB | ~12,5dB | 20,9ms \pm 1,2ms | * | * |

3.2.1.6 BGN1

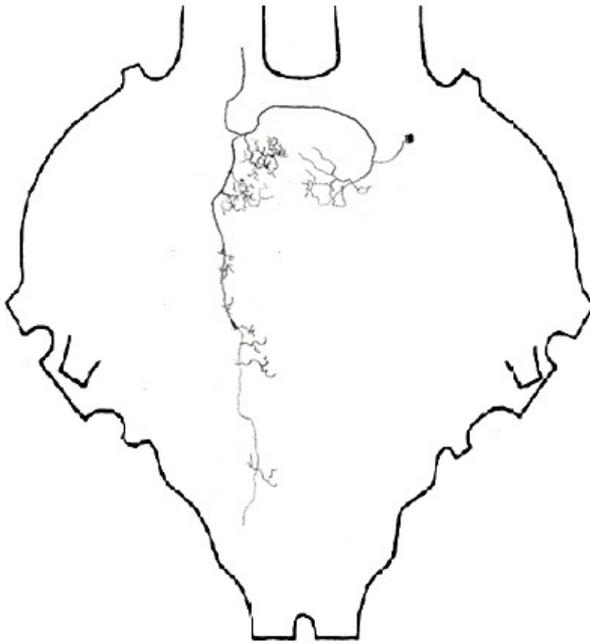


Abb. 38: Gestaltabbildung eines BGN1.

Allgemein:

BGN1, UGN2 und TN2 weisen morphologisch und physiologisch große Gemeinsamkeiten auf. Sie unterscheiden sich morphologisch voneinander nur in den auf – und absteigenden Axonen. UGN2 besitzt weder aufsteigende noch absteigende Äste, TN2 weist sowohl ein aufsteigendes als auch ein absteigendes Axon auf, BGN1 besitzt ein Axon, das in das Mesothorakale Ganglion zieht und dort monosynaptisch exzitativ auf TN3 verschaltet ist. Alle drei Typen (BGN1, UGN2 und TN2) konnten gemeinsam in einem Tier angefärbt werden (Römer und Marquart 1984). Das BGN1 liegt als Zwillingenneuron vor mit mindestens zwei Individuen pro Seite. Deren Reaktion kann relativ ähnlich ausfallen aber auch im Kennlinienverlauf gegensätzlich sein, wie Stumpner beobachtet hatte (Abb. 39) (Stumpner 1988). Die Exzitation im BGN1 erfolgt monosynaptisch direkt vom Rezeptor auf der ipsilateralen Seite, die Inhibition wird über mindes-

tens eine zwischengeschaltete Zelle vermittelt (Marquart 1985). Neben der Verschaltung auf das TN3 konnte eine erregende Verschaltung auf das contralaterale AN1 nachgewiesen werden (Marquardt 1978; Franz 2004) bei der zwei bis drei Aktionspotentiale im BGN1 einen Spike im AN1 auslösen (Marquart 1985). Der Hauptteil der Erregung im AN1 (ca. 60%) kommt allerdings von anderen Zellen (Marquardt 1985).

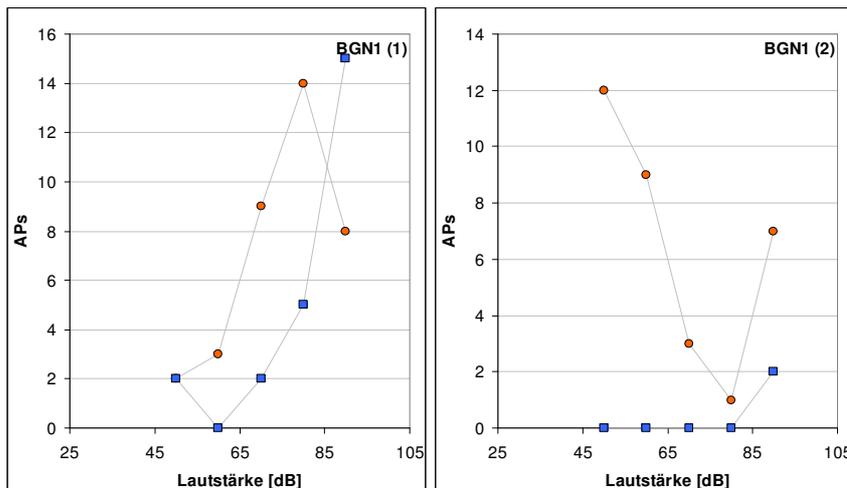


Abb. 39: Intensitätskennlinien zweier BGN1 Zwillingenneurone mit vollkommen unterschiedlichen Eigenschaften (aus Stumpner 1988). orange: ipsilaterale Stimulation; blau: contralaterale Stimulation.

Physiologie:

Das BGN1 gehört zu den variabelsten Zellen. Die kürzesten gemessenen Latenzen lagen bei 7ms – 8ms, es traten aber auch Latenzen von über 12ms auf. Die Schwelle der meisten BGN1 lag bei 35dB-40dB. Die ipsilaterale Seite reagierte bei allen abgeleiteten Typen empfindlicher als die contralaterale. Grundsätzlich kann man zwei typische Reaktionsweisen unterscheiden. Den tonischen Typ (Abb. 40A und 41A): Hier werden die Stimuli mit relativ konstanten ISI abgebildet. Der Kurvenverlauf der Kennlinien ist in weiten Teilen sigmoid – häufig mit einem Abfall bei hohen Intensitäten. Beim tonischen Typ treten die geringsten interauralen Intensitätsdifferenzen von 7dB bis 12dB auf. Der zweite typische Reaktionstyp ist der phasische Typ (Abb. 40C und 41B). Auf ipsilateraler Seite werden schwach überschwellige Stimuli zunächst mit wenigen Onset-Spikes beantwortet. Bei steigender Lautstärke treten vereinzelt auch Spikes im Silbenverlauf

3 Ergebnisse

auf, bis schließlich bei der optimalen Lautstärke ein mehr oder weniger tonischer Verlauf zu beobachten war. Bei höheren Intensitäten folgt auf die Onset-Spikes eine mehr oder weniger ausgeprägte Hemmung nach deren Ende erneut sporadisch Spikes auftreten. Auf contralateraler Seite wird bei einigen Exemplaren die Spikegenerierung vollständig unterdrückt. Bei anderen erfolgen bei contralateraler Reizung 1-2 Spikes in Reaktion auf den Stimulus-Onset und eine sporadische Spikegenerierung im weiteren Silbenverlauf. Die Neuronen dieses Typs haben eine sehr starke Richtungscharakteristik. Die beiden Typen stellen aber eher extreme Ausprägungen der Reaktionsweise der BGN1 dar und nicht zwei klar voneinander unterscheidbare Gruppen. So gab es zwischen dem extrem tonischen Typ (Typ1) und dem extrem phasischen Typ (Typ3) auch alle möglichen Zwischenstadien (Typ2; Abb.40B). Die Einteilung erfolgte nach der Tonizität bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz loc. Met. | Latenz chort. Met. | Δ Lat |
|-----------|---------------|-------------|-----------------------|--------------------|--------------|
| BGN1 Typ1 | 35dB | ~11,5dB | 10,1ms \pm 1,8ms | 6-8,4ms | 0,6ms |
| BGN1 Typ2 | 35dB | ~13dB | 10,1ms \pm 2,5ms | * | 0,4ms |
| BGN1 Typ3 | 40dB | >15dB | 10,1ms \pm 1,8ms | * | 0,6ms |

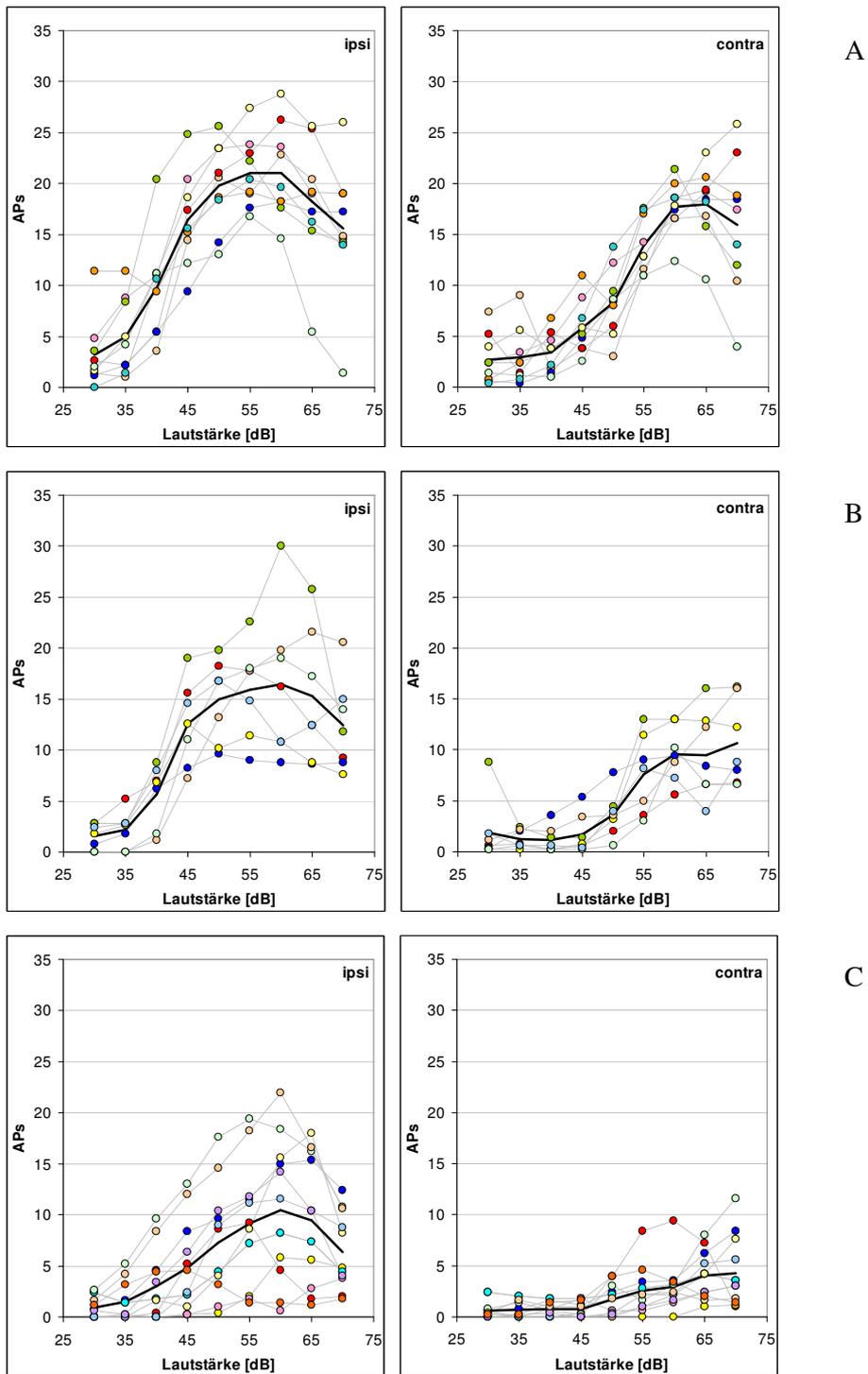


Abb. 40: Intensitätskennlinien der verschiedenen Typen von BGN1 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation. A) neun Vertreter des Typ1; B) sieben Vertreter des Typ2; C) zwölf Vertreter des Typ3.

3 Ergebnisse

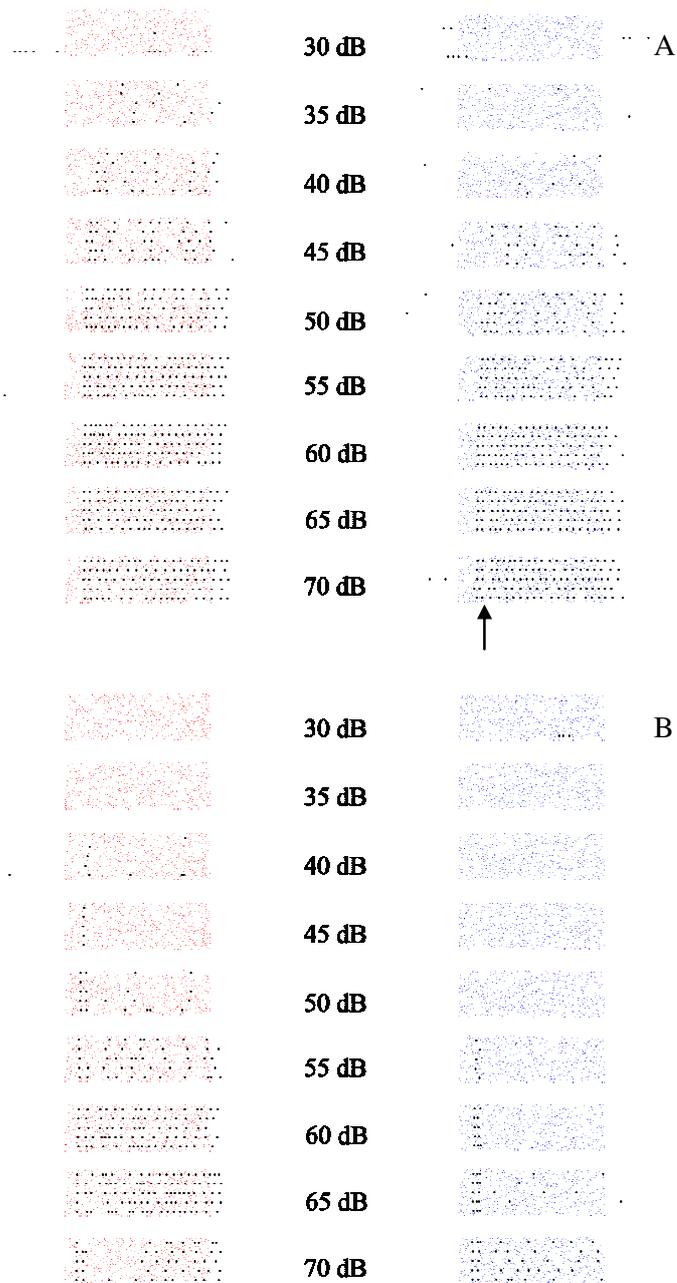


Abb. 41: Spikerasterplots mit jeweils fünf Wiederholungen für Intensitäten von 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Links in rot ipsilaterale, rechts in grün contralaterale Stimulation; A) der stark tonische Typ1; B) der stark phasische Typ. Der Pfeil in A weist darauf hin, dass häufig, selbst bei sehr tonischen Zellen einige Spikes zu Beginn durch ein vergrößertes interspikeintervall von den folgenden abgesetzt sind.

3.2.1.7 TN1

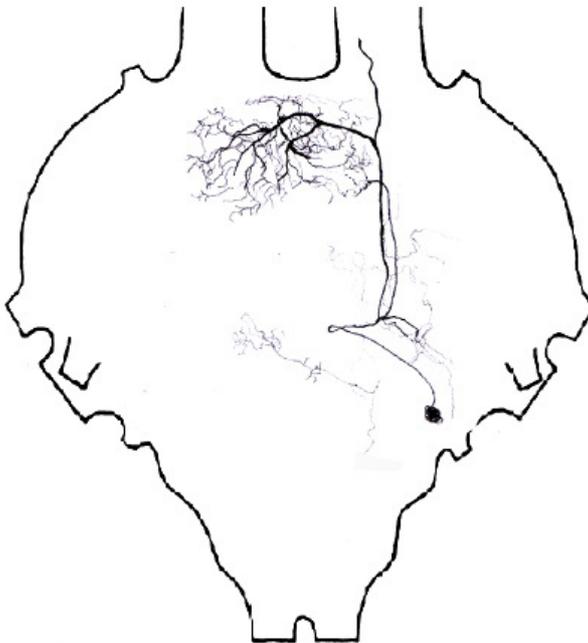


Abb. 42: Gestaltabbildung eines TN1.

Allgemein:

Es wird, aufgrund der sehr geringen Latenzen des TN1, von einem direkten monosynaptischen Input von Typ1 Rezeptoren ausgegangen (Römer und Rheinländer 1983; Römer und Marquart 1984). Gestützt wird diese These durch Versuche von Boyan 1986. Dabei summiert das TN1 den Input von mehreren Rezeptoren (Hildebrandt 2010). Neben den niederfrequenten Eingängen im caudalen Bereich gibt es im frontalen Bereich einige wenige hochfrequente postsynaptische Verzweigungen mit hemmender Wirkung (Römer und Marquart 1984). Ansonsten stellen die frontalen Strukturen hauptsächlich axonale Endigungen dar (Römer und Marquart 1984; Peters et al. 1986). Weitreichende Untersuchungen der synaptischen Verbindungen des TN1 machen einen visuellen Input durch das DCMD-Neuron wahrscheinlich, sowie einen Eingang durch FETi (Fast Extensor Tibiae Motoneuron) (Peters et al. 1986). Das TN1 Neuron hat mit großer Wahrscheinlichkeit hemmende Wirkung auf AN3 und TN3 (Rehbein et al. 1974; Kalmring et al. 1975a; Römer 1976; Römer et al. 1981; Boyan 1986) über GABAerge Synapsen

3 Ergebnisse

(Sokoliuk et al. 1989). Eine Besonderheit des TN1 besteht darin, dass das Soma des TN1 auf der gleichen Seite liegt wie sein aufsteigendes Axon. Dies hat allerdings keine bzw. nur eine untergeordnete Rolle für die Mustererkennung (Ronacher et al. 1993).

Physiologie:

Das TN1 reagiert – wie schon das UGN1 – stark tonisch und adaptiert im Stimulusverlauf kaum. Das Verhalten ähnelt dem von Typ 1 Rezeptoren. Die Schwelle der abgeleiteten TN1 lag zwischen 55dB und 60dB, wobei die ipsilaterale Seite immer die empfindlichere war (Abb. 43). Die minimalen Latenzen des ersten Spikes lagen bei 5,2ms, maximal gemessene Latenzen erreichten bis zu 8,8ms (MW: 6,2ms \pm 1ms). Der interaurale Lautstärkeunterschied lag im Mittel bei 7,7dB (\pm 2,4dB). Die minimalen Unterschiede liegen dabei teilweise deutlich unter denen der Rezeptoren.

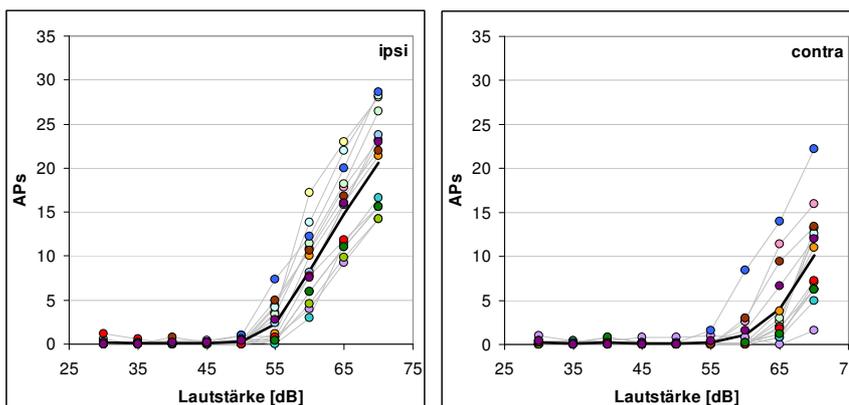


Abb. 43: Intensitätskennlinien von 15 TN1. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte an.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz loc. Met. | Latenz chort. Met. | Δ Lat |
|-------|---------------|-------------------|------------------|--------------------|--------------|
| TN1 | 55-60dB | 7,7dB \pm 2,4dB | 6,2ms \pm 1ms | 4,2-5,7ms | 0,4ms |

Diskussion:

Bei einigen der abgeleiteten TN1 waren bei niedrigen Intensitäten zum Teil beträchtliche IPSPs zu beobachten (Abb.44). Diese traten ab einer Lautstärke von 40dB auf. Hier sind die auftretenden Latenzen mit ~12ms allerdings lang genug für ein zwischengeschaltetes Interneuron, das die Inhibition vermittelt.

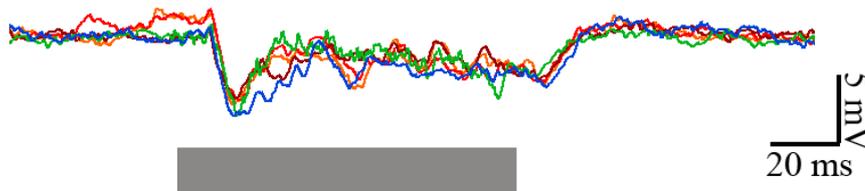


Abb. 44: Ableitspuren von fünf Wiederholungen bei 50dB contralateraler Stimulation.

Bei hohen Intensitäten traten bei einigen Vertretern des TN1 Nachschwingungen auf (Abb. 45). Die Amplituden dieser Schwingungen lagen ca. bei der Hälfte einer Spikeamplitude. Die Schwingungsfrequenz lag bei ca. 250Hz.

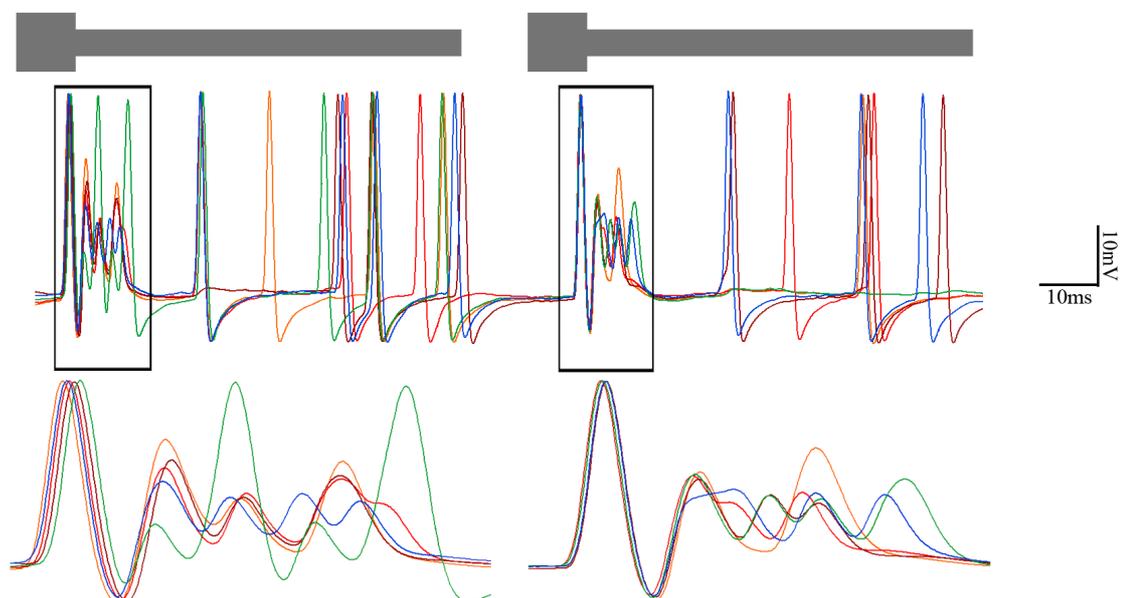


Abb. 45: Ableitspuren von jeweils fünf Wiederholungen. Die Silbendauer betrug 70ms bei 64dB mit 10ms Onset (18dB) zum Silbenbeginn. Die Pausendauer zwischen den Silben betrug 12ms.

3 Ergebnisse

3.2.1.8 TN3

Metathorakalganglion:

Es wurde im Metathorakalen Ganglion von *Locusta* viermal von TN3 abgeleitet.

Allgemeines:

Das TN3, oder auch G Neuron, gehört zu den am besten untersuchten Neuronen im auditorischen Nervensystem der Heuschrecke. Dies liegt vor allem auch daran, dass das Axon des TN3 (wie das AN1) im Halskonnektiv sehr lateral liegt und so gut mit Haken- elektroden extrazellulär abgeleitet werden kann. Eine Besonderheit unter den auditorischen Neuronen besteht darin, dass das Soma des TN3 im Mesothorakalen Ganglion liegt. Es gehört zu den multimodalen Neuronen und erhält nicht nur Input über die Tympanalorgane – und zwar exzitativen Input von Rezeptoren beider Seiten (Pearson et al. 1985) sowie über das BGN1 –, sondern ist zudem vibrationsempfindlich (Stumpner 1988) und wird durch visuellen Input über das DCMD beeinflusst (Pearson et al. 1985). Ähnlich vielfältig wie die Eingänge des TN3 sind seine Ausgänge. Nachgewiesen werden konnten präsynaptische Verschaltungen auf das schon beim UGN3 erwähnte M-Neuron (triggert Kicks und Sprünge mit den Hinterbeinen) und das FETi-Motoneuron (Fast Extensor Tibiae) (Pearson et al. 1980) sowie auf das SL1-Neuron (ein Neuron der auditorischen Verarbeitung im Unterschlundganglion) (Boyan und Altman 1985). Hinzu kommen der im Anschluss beschriebene Bereich im Protocebrum des Oberschlundganglions sowie Verbindungen in den mechanosensorischen Bereich der Antennen im Deutocerebrum. Ob diese prä- oder postsynaptischer Art sind ist allerdings noch ungeklärt. Notwendig für die Mustererkennung und das Auslösen der Drehreaktion ist das TN3 allerdings nicht (Ronacher et al. 1986; Ronacher et al. 1993).

Physiologie:

Ca. 10dB über der Schwelle von 45dB beantworteten die TN3 die Pulse der Kennlinie mit zumeist einem bis zwei Aktionspotentialen pro Puls mit einer Latenz von $11,9\text{ms} \pm 1\text{ms}$ (Abb. 47 A). Die Schwelle liegt damit niedriger als für Chorthippus beschrieben ($60\text{dB} \pm 8,1\text{dB}$; Stumpner 1988). Ebenso war die Latenz kürzer als der bei Stumpner zu

findende Wert für Ableitungen an Chorthippus im TG3 (14ms) und entspricht eher den bei Wolf zu findenden Werten (Wolf und von Helversen 1986; Wolf 1986 a, b; Chorthippus; 10-12ms; bei 23°C). Die Unterschiede könnten in den verschiedenen Ableittemperaturen begründet sein, da Stumpner bei Zimmertemperatur ableitete. Auch bei länger anhaltenden Stimuli wurde nur maximal ein Spike pro Strophe und Reizwiederholung ausgebildet. An den Ableitungen lassen sich teilweise die unter Allgemein schon behandelten Inputs im Metathorakalganglion anhand von EPSPs erkennen. Diese setzten schon bei sehr geringen Lautstärken ein (35-40dB) reichen aber nicht für eine Spikegenerierung aus.

Oberschlundganglion:

Im Oberschlundganglion von Chorthippus wurde achtmal von TN3 abgeleitet.

Allgemeines:

Die Entwicklung der Arborisationen des TN3 im Oberschlundganglion in der heranwachsenden Locuste sowie die Reaktion im Oberschlundganglion auf verschiedene Frequenzen und Lautstärken wurden bereits durch Boyan (Boyan 1983) beschrieben. Dieser stellte fest, dass das TN3 das Neuron mit dem größten Axondurchmesser (10-15µm) im Schlund-Konnektiv ist.

3 Ergebnisse

Morphologie:

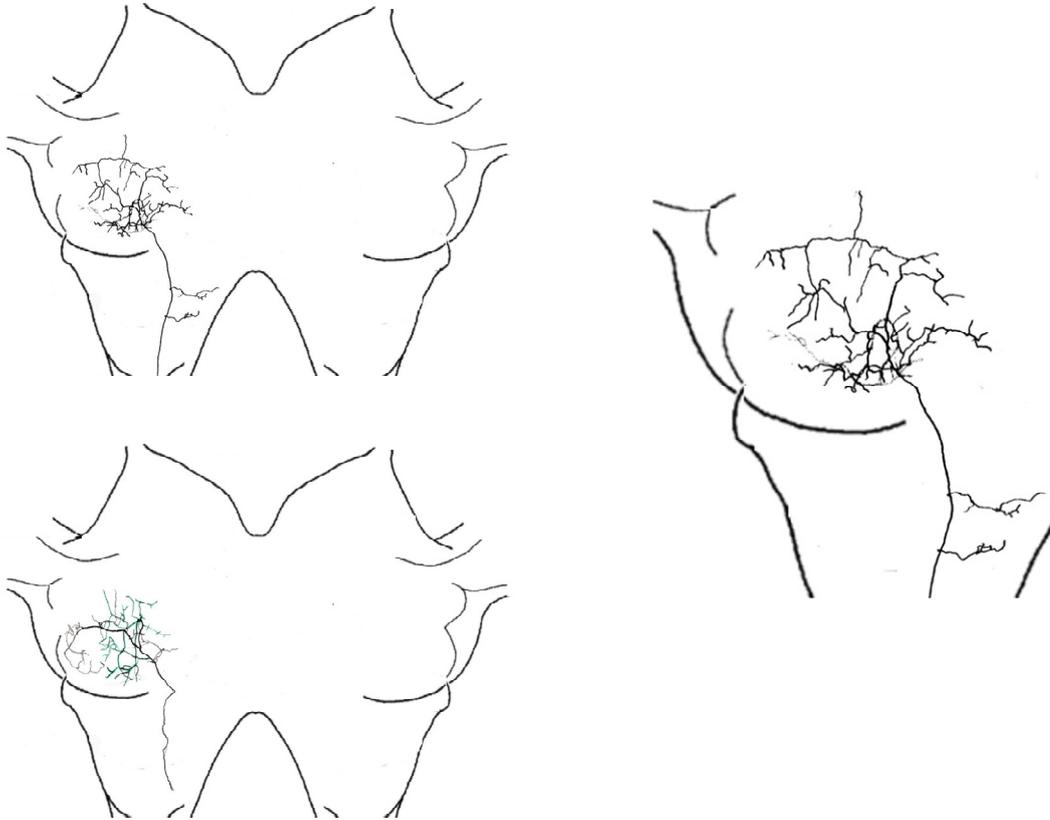


Abb. 46: Gestaltabbildungen zweier TN3 im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*, sowie einer Ausschnittvergrößerung.

Das Axon des TN3 ascendiert sehr lateral (siehe Allgemeines) im Schlund-Konnektiv, zieht median durch das Trito- und Deutocerebrum und tritt dann – wie alle in dieser Arbeit beschriebenen bis in das Gehirn reichenden Neurone – lateral in das Protocebrum ein. Im Deutocerebrum ziehen zwei Äste medial und ventral in den mechanosensorischen Bereich der Antennen (s.a. Boyan 1983). Im Protocebrum knickt das Axon ab in den lateralen posterioren Bereich des Protocebrums. Während der Hauptast bis in den lateralsten Teil zieht und dort eine Kurve in Richtung posterior beschreibt, gehen von diesem zahlreiche Nebenäste anterior und posterior aber auch dorsal und ventral ab.

Physiologie:

Die Schwelle für Ableitungen im Oberschlundganglion lag bei 45-50dB (Abb. 47 B). Wie im Metathorakalen Ganglion wurde bei Rauschpulsen ab ca. 10dB über der Schwelle meist ein bis maximal zwei Aktionspotentiale generiert. Die Latenz der aufgenommenen TN3 betrug $15,2\text{ms} \pm 2\text{ms}$. Der Unterschied in der Latenz zwischen ipsilateraler und contralateraler Stimulation betrug im Mittel $3,2\text{ms}$.

Diskussion:

Es lassen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Ableitungen der TN3 im Metathorakalganglion von *Locusta* und dem OSG der Chorthippen feststellen. TN3 hat mit sehr großer Wahrscheinlichkeit keinen Einfluss auf die Mustererkennung bei Chorthippus (Ronacher et al. 1986; Ronacher et al. 1993; Stumpner 1988; Boyan 1983). Hinweise auf die Funktion des TN3 liefern seine multimodalen Eingänge und der Bereich der besten Antwort auf auditorische Stimuli bei hohen Frequenzen (14-20kHz) und sehr hohen Lautstärken (95dB) (Boyan 1983).

| Zelle | Schwelle [dB] | ΔdB | Latenz | Latenz Chort. Met. | ΔLat |
|--------------|---------------|-------------------|--------------------------------|--|--------------------|
| TN3 Meta. | 45dB | $\sim 7\text{dB}$ | $11,9\text{ms} \pm 1\text{ms}$ | 14ms^* $10-12\text{ms}^{**}$ | $2,4\text{ms}$ |
| TN3 OSG | 45-50dB | $\sim 7\text{dB}$ | $15,2\text{ms} \pm 2\text{ms}$ | * | $2,3\text{ms}$ |

3 Ergebnisse

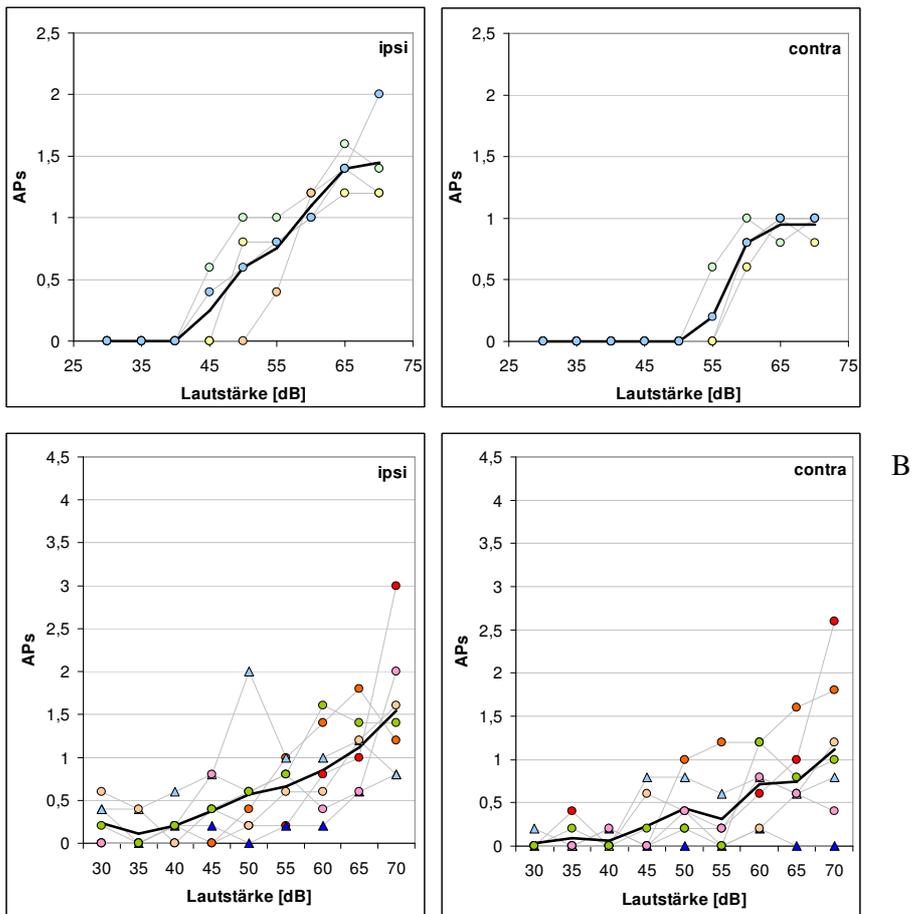


Abb. 47: Intensitätskennlinien von TN3 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation. A) vier TN3 aufgenommen im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*; B) acht TN3 abgeleitet im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*.

3.2.1.9 Unbekanntes TN (TN ubk)

Metathorakalganglion:

Im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria* wurde einmal von einem unbekanntem T-förmigen Neuron dieses Typs abgeleitet.

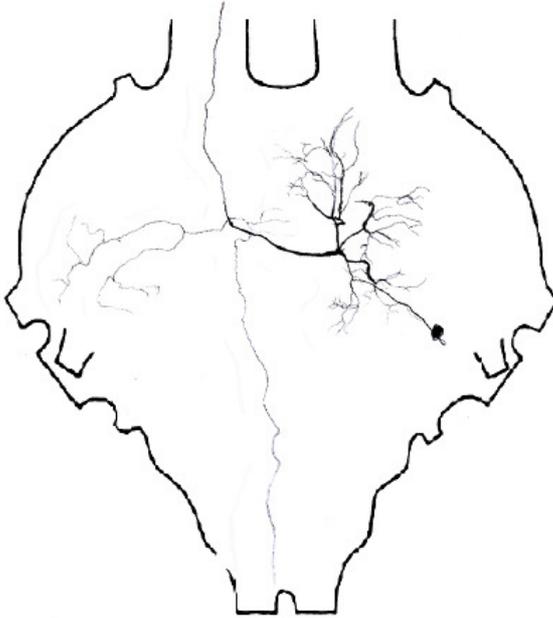


Abb. 48: Gestaltabbildung eines unbekanntes T-förmigen Neurons.

Physiologie:

Bei ipsilateraler Stimulation reagierte das Neuron ab einer Lautstärke von 45dB in der Regel mit einem Aktionspotential zu Beginn des Pulses (Abb. 49 und Abb. 50). Die Latenz dieses Aktionspotentials betrug im Mittel 19,5ms (± 1 ms).

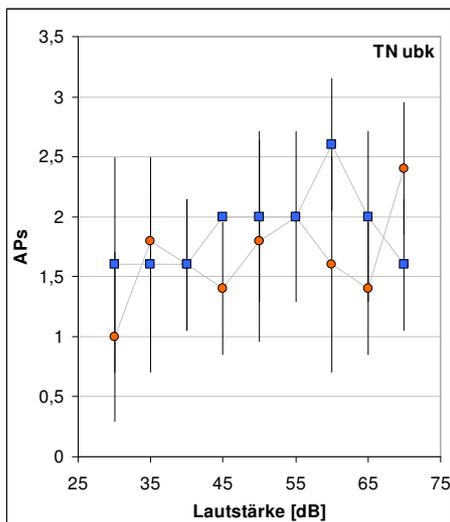


Abb. 49: Intensitätskennlinien für ipsilaterale und contralaterale Stimulation. Orange Kreise: ipsilaterale Stimulation; blaue Quadrate: contralaterale Stimulation.

3 Ergebnisse

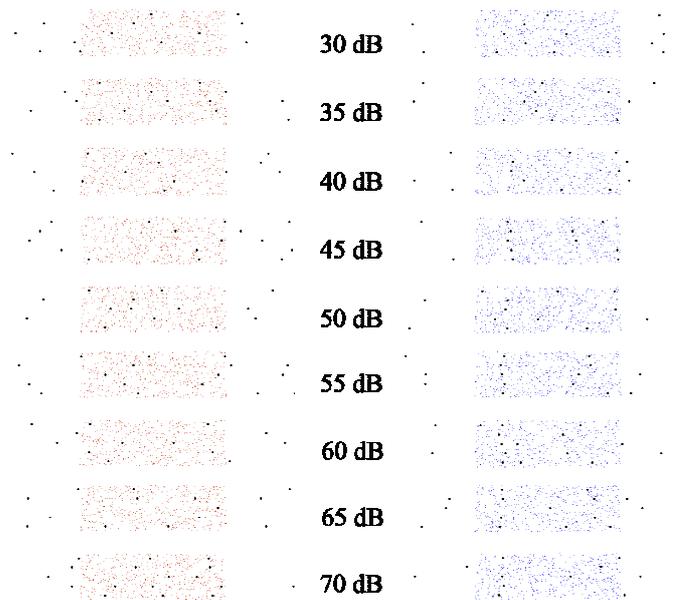


Abb. 50: Spikerasterplots des unbekanntes T-förmigen Neurons bei 30dB bis 70dB ipsilateraler und contralateraler Stimulation. Eine deutliche Ankopplung an den Stimulus ist ab Lautstärken größer 45dB contralateraler Stimulation zu sehen.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz Loc. Met. | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|----------------|---------------|-------------|------------------|--------------------|--------------|
| unbekanntes TN | 45dB | * | 19,5ms \pm 1ms | * | * |

3.2.1.10 AN1

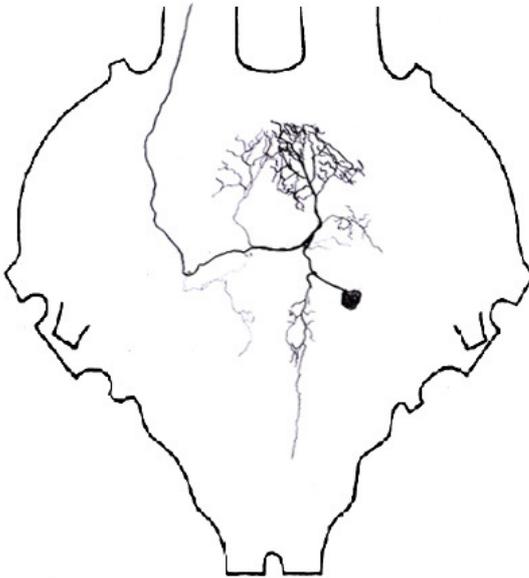


Abb. 51: Gestaltabbildung von AN1.

Metathorakalganglion:

Es wurde insgesamt 15-mal von AN1 im Metathorakalganglion von *Locusta* abgeleitet.

Allgemeines:

Das AN1, auch B Neuron genannt, erhält exzitativen Input von beiden Tympanalnerven. Dies geschieht über die ipsilateralen Verzweigungen des AN1 zum einen vom contralateralen BGN1 (Marquart 1985; Franz 2004), zum anderen von den ipsilateralen UGN2 und TN2 (Stumpner 1988). Die starke Inhibition die auf das AN1 einwirkt, erfolgt durch das contralaterale UGN1 (Marquart 1985; Römer 1985, Stumpner 1988). Die Verzweigungen der contralateralen Seite sind präsynaptischer Natur (Römer und Marquart 1984; Stumpner 1988). Eine direkte präsynaptische Verbindung von AN1 auf TN3 konnte nachgewiesen werden (Pearson et al. 1985), ein Input auf das auditorische Neuron SL1 im Unterschlundganglion wird vermutet (Boyan und Altman 1985). AN1 ist nicht notwendig für die Erkennung von Gesangsmustern sowie der Auslösung einer

3 Ergebnisse

Drehung, sehr wohl jedoch für die Richtungserkennung der Gesangsquelle (Ronacher et al. 1993).

Physiologie:

Das AN1 ist ein aufsteigendes Interneuron mit starker Richtungscharakteristik. Die contralaterale Seite erwies sich als die empfindlichere, auf der sich bereits bei Lautstärken von 35dB Spikes auslösen ließen. Grundsätzlich waren zwei verschiedene Reaktionstypen gut zu unterscheiden.

Typ 1:

Diesem Typ wurden neun der 15 abgeleiteten AN1 zugeordnet. Unter diesen fanden sich spontanaktive und nicht spontanaktive Exemplare. Bei Stimulation von ipsilateraler Seite wurden Spikes bei allen Intensitäten nahezu vollständig unterdrückt (Abb. 26 und 27). Bei einigen Zellen kam es lediglich im Bereich von 40dB – 45dB zu einer leichten Zunahme der Spikezahl. Die Kennlinie bei contralateraler Stimulation, d.h. auf der Axonseite, zeigte eine Bandpass-Charakteristik mit einer Schwelle von ca. 35dB. Das Optimum lag bei ca. 50dB. Lautstärken von 65dB – 70dB führten auch auf contralateraler Seite zur nahezu vollständigen Unterdrückung von Spikes. Bei diesem Typ wurden minimale Latenzen von ca. 10ms gemessen. Häufig tendierten Neurone dieser Art aber zu deutlich höheren Latenzen. Der interaurale Latenzunterschied lag durch das häufig vollständige Unterdrücken von Aktionspotentialen bei contralateraler Stimulation sehr hoch. Zu beachten ist außerdem, dass die Spontanaktivität auf beiden Seiten nach dem Stimulus für weitere ca. 100ms ausbleibt (Abb. 53 A und B).

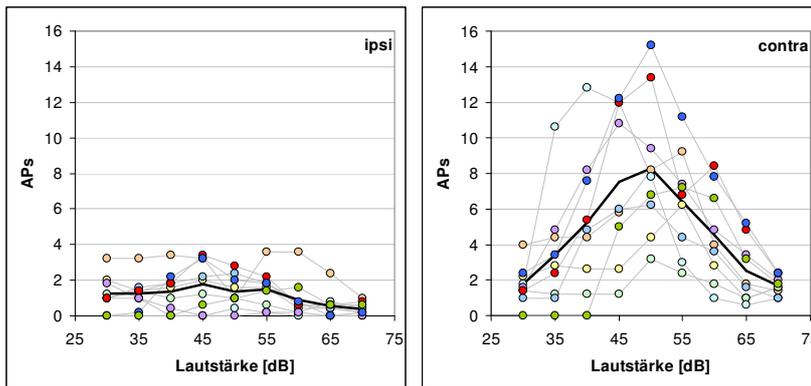


Abb. 52: Intensitätskennlinien von neun AN1 des Typ1 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

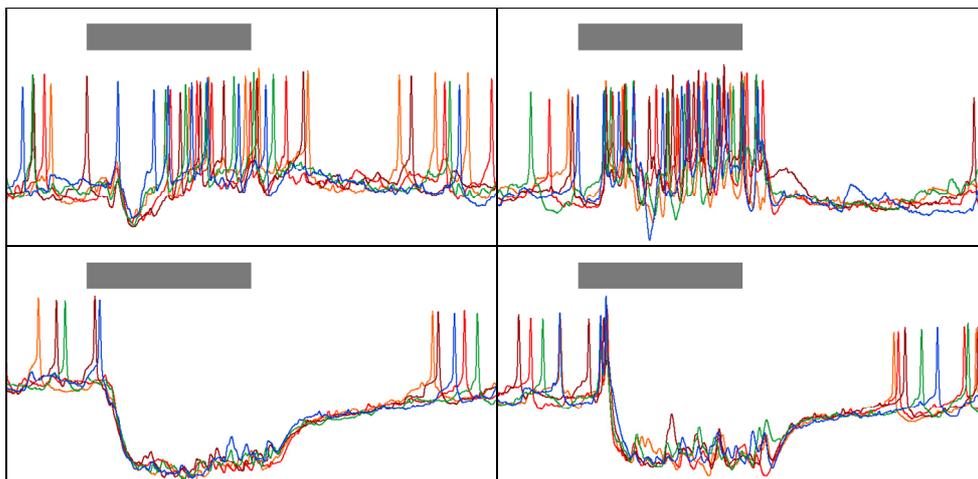
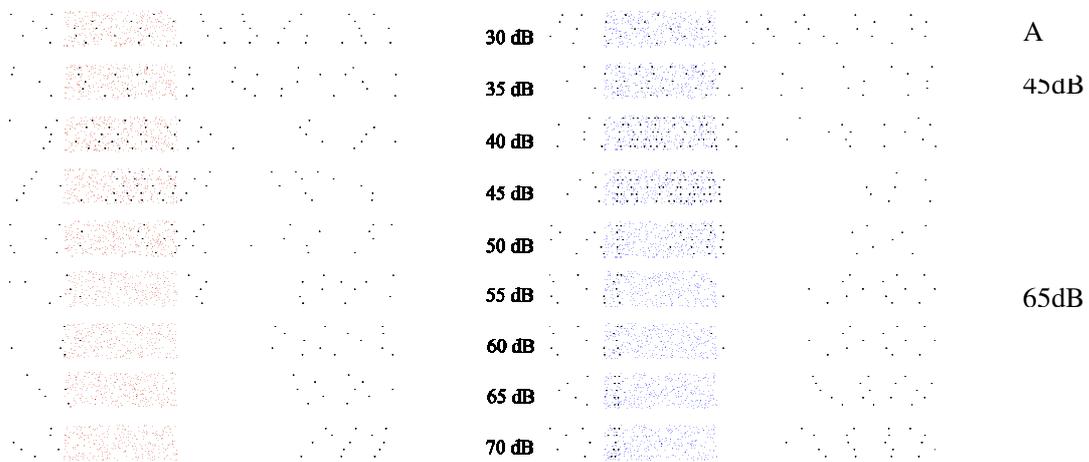


Abb. 53: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ1 des AN1. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite contralaterale. B) Jeweils fünf Ableitungen desselben AN1 bei 45dB ipsi und contra, sowie 65dB ipsi und contra.

3 Ergebnisse

Typ 2:

Diesem Typ wurden sechs der 15 abgeleiteten AN1 zugeordnet. Alle Exemplare waren zumindest zeitweise spontanaktiv. Bei diesem Typ wurden auch bei ipsilateraler Beschallung Aktionspotentiale ausgelöst (Abb. 54 und 55). Die Schwelle war dabei mit 35-40dB ebenso niedrig wie bei contralateraler Reizgabe. Lediglich im flacheren Anstieg der ipsilateralen Kennlinie bleibt eine Richtungscharakteristik bei Neuronen dieses Typs erhalten. Insgesamt werden bei diesem Typ wesentlich mehr Spikes generiert als bei Typ1. Die Latenz der Neurone betrug im Mittel 14,1ms (± 1 ms). Der Unterschied in der Latenz zwischen ipsilateraler und contralateraler Reizgabe lag mit 4,2ms sehr viel geringer als bei Typ1.

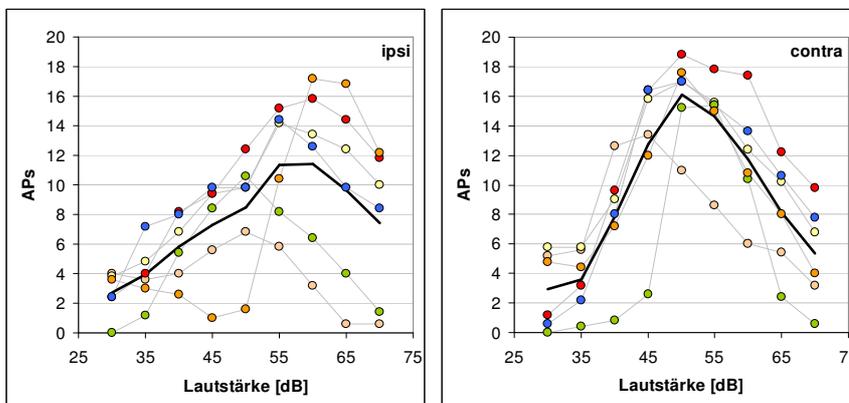


Abb. 54: Intensitätskennlinien von sechs AN1 des Typ2 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

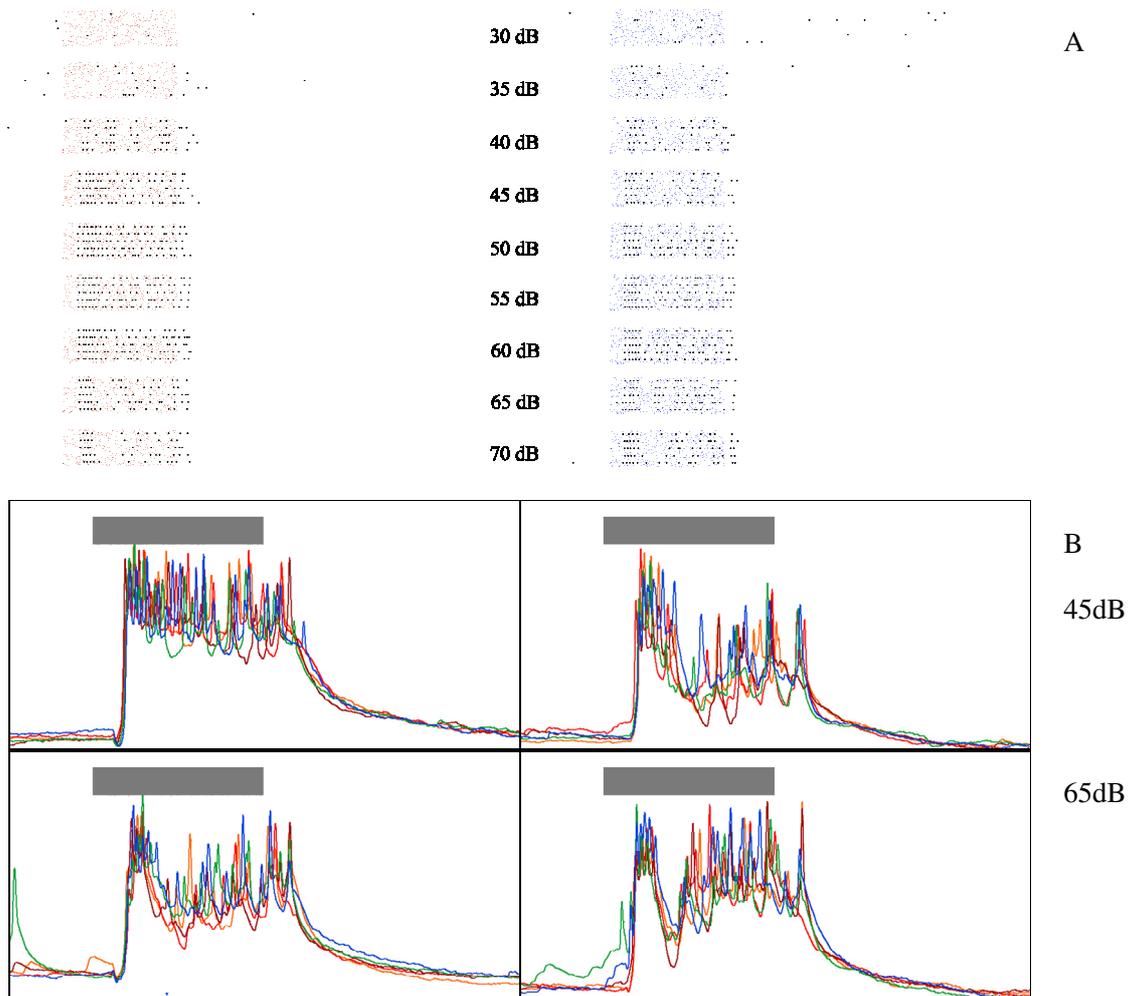


Abb. 55: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ2 des AN1. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite contralaterale. B) Jeweils fünf Ableitungen desselben AN1 bei 45dB ipsi und contra, sowie 65dB ipsi und contra.

3 Ergebnisse

Oberschlundganglion:

Im Oberschlundganglion von *Chorthippus* konnte zehnmal von AN1 abgeleitet werden.

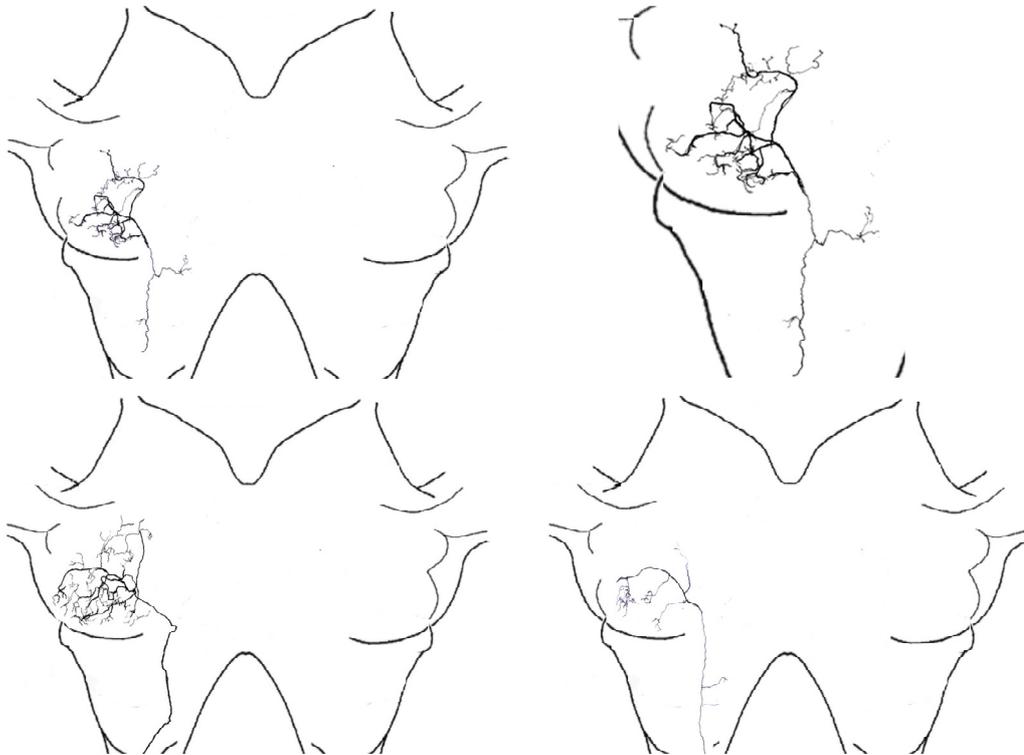


Abb. 56: Drei Gestaltabbildungen von AN1 im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*, sowie eine Ausschnittvergrößerung.

Morphologie:

Das AN1 tritt lateral in das Tritocerebrum ein, zieht von dort medial durch das Deutocerebrum und knickt beim Übergang in das Protocerebrum lateral ab (Abb. 56). Der Hauptast verläuft in den lateralsten Teil des Protocerebrums und verläuft dort in einer mehr oder weniger starken Kurve in Richtung posterior. Auch beim AN1 ziehen zwei Zweige in das mechanosensorische antennale Neuropil. Vom Hauptast gehen ein bis drei Verzweigungen nach anterior, drei oder mehr Haupt-Nebenäste ziehen in das posteriore laterale Protocerebrum. Im Vergleich zum TN3 erscheinen die Verästelungen der Hauptäste und Haupt-Nebenäste wesentlich feiner verzweigt. Morphologische Unterschiede in den beschriebenen Typen von AN1 ließen sich nicht feststellen.

Physiologie:

Typ 1:

Neun der zehn AN1 wurden diesem Typ zugeordnet. Die Feuermuster der im OSG von Chorthippus abgeleiteten AN1 wiesen keine signifikanten Unterschiede zu den Neuronen auf, die im Metathorakalganglion von Locusta abgeleitet wurden. Die Schwelle lag auch bei diesen Zellen bei ca. 35-40dB. Der Mittelwert der optimalen Lautstärke war geringfügig zu leiseren Lautstärken verschoben. Die maximale Spikezahl lag im Mittel niedriger als die bei Locusta gemessenen Werte. Die Latenz betrug im Mittel 14,2ms (± 2 ms).

Typ 2:

Lediglich eines der Neurone entsprach dem Typ 2. Die Schwelle dieses Neurons lag mit 50dB für contralaterale Stimulation über den im Metathorakalen Ganglion gemessenen Werten. Der interaurale Intensitätsunterschied lag mit „nur“ 10dB geringfügig unter dem bei Locusta ermittelten Wert. Die minimale Latenz betrug 17,8ms ($\pm 1,4$ ms) bei contralateraler Beschallung. Bei ipsilateraler konnte eine Latenz von 18ms bestimmt werden. Der interaurale Zeitunterschied betrug damit lediglich 0,2ms. Die maximale Spikezahl lag mit 12,6 APs über den Spitzenwerten von Typ1.

Diskussion:

Die Neurone des Typ 1 scheinen mit ihren sehr großen Spikezahlunterschieden und den ebenfalls sehr großen Unterschieden in der Latenz sehr gut geeignet für eine Richtungsunterscheidung. Bei den Neuronen des Typ 2 scheint die ipsilaterale Hemmung sehr viel geringer auszufallen als bei Typ 1. Die für die Locusten ermittelten Werte erscheinen jedoch immer noch ausreichend um eine Richtungsentscheidung zu ermöglichen – allerdings darf man bei den dargestellten Kennlinien nicht vergessen, dass es sich um den größtmöglichen Unterschied in der Positionierung der Schallquellen handelt. Bei Schallereignissen, die weniger lateralisiert sind, werden die Unterschiede in den Latenzen und Spikezahlen kleiner und sie sind somit schwieriger zu lokalisieren. Die im OSG von Chorthippus abgeleitete Zelle, die dem 2. Typ zugeordnet wurde, ermöglicht eine Lateralisierung anhand der Spikezahl. Aufgrund des sehr geringen Unterschieds in den

3 Ergebnisse

Latenzen erscheint eine Richtungsentscheidung über Zeitunterschiede für diese Zelle ausgeschlossen. Leider wurde das entsprechende Tier – es handelte sich um ein Männchen – nicht vorher einem Verhaltenstest unterzogen, bei dem die Lateralisierungsfähigkeit bestimmt wird. Ob und in welchem Ausmaß es zur erfolgreichen Richtungsentscheidung fähig gewesen wäre, hätte möglicherweise weitere Indizien für die Beteiligung des AN1 an der Schallquellenlokalisierung geliefert.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-------------------|---------------|--------------|------------------------|--------------------|--------------|
| AN1 Typ1 Meta. | 35-40dB | sehr groß | 11,7ms $\pm 1,3$ ms | 10-11ms | >25ms |
| AN1 Typ2 Meta. | 35-40dB | ~ 11 dB | 14,1ms ± 1 ms | * | 4,2ms |
| AN1 Typ1 OSG | 35-40dB | sehr groß | 14,2ms ± 2 ms | * | >25ms |
| AN1 Typ2 OSG | 50dB | ~ 10 dB | 17,8ms $\pm 1,4$ ms | * | 0,3ms |

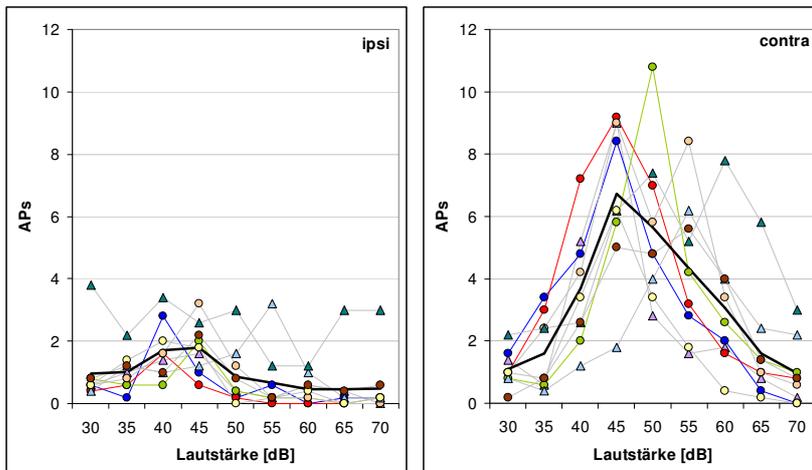


Abb. 57: Intensitätskennlinien von neun AN1 die dem Typ1 zugeordnet wurden. Abgeleitet im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*. Blau: Gestaltabbildung 1; Rot: Gestaltabbildung 2; Grün: Gestaltabbildung 3. Grafen mit Kreisen stehen für Weibchen, mit Dreiecken für Männchen. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte.

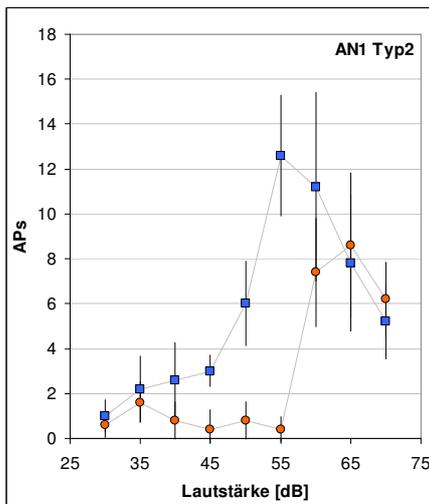


Abb. 58: Intensitätskennlinie des dem Typ2 zugeordneten AN1, das im OSG von Chorthippus abgeleitet wurde.

3.2.1.11 AN2

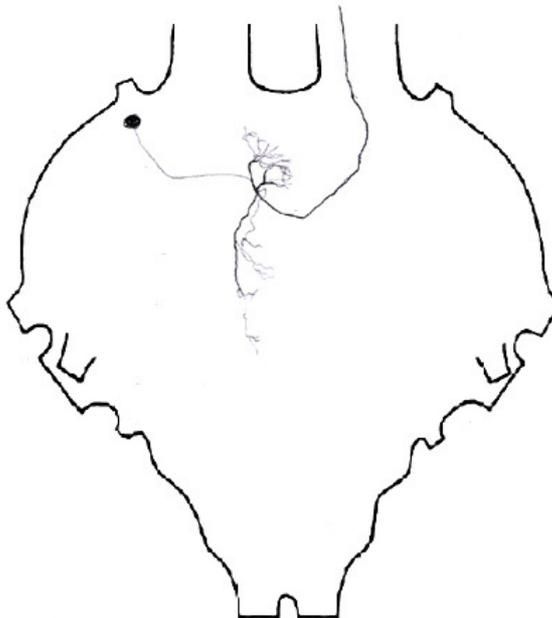


Abb. 59: Gestaltabbildung von AN2; abgeleitet im Metathorakganglion von *Locusta migratoria*.

3 Ergebnisse

Metathorakalganglion:

Im Metathorakalganglion von *Locusta* wurden insgesamt 17 AN2 abgeleitet.

Allgemeines:

Das AN2 erhält, ähnlich wie das AN1, eine ipsilaterale Hemmung und eine contralaterale Erregung (Marquart 1985; Stumpner 1988). Wie gezeigt werden konnte, unterliegt das AN2 einer sehr starken Habituation, die hauptsächlich spike-getriggert ist und auf intrinsische Eigenschaften zurückgeführt werden kann (Hildebrandt et al. 2009). Das AN2 zeigt eine beachtliche Variabilität zwischen verschiedenen Individuen, aber auch innerhalb derselben Zelle bei häufiger Reizwiederholung (Stumpner 1988). Teilweise kommt es sowohl bei ipsilateraler, als auch bei contralateraler Stimulation zur vollständigen Unterdrückung der Aktionspotentiale (Marquart 1985; Stumpner 1988).

Physiologie:

Die abgeleiteten AN2 unterschieden sich beträchtlich in ihren Antworteigenschaften. Es wurde eine Einteilung in drei Typen vorgenommen. Zusätzlich zu den drei Typen wurden vier Zellen abgeleitet, bei denen die Spikegenerierung sowohl bei ipsilateraler, als auch bei contralateraler Stimulation ab einer Lautstärke von 40dB vollständig unterdrückt wurde. Diese Zellen werden nicht gesondert dargestellt.

Typ1:

Es wurden fünf der abgeleiteten AN1 diesem Typ zugeordnet. Contralateral wurden bei Typ 1 im niedrigen Intensitätsbereich (40dB – 45dB) fast tonische Reaktionen hervorgerufen (Abb. 61 A und B). Diese wurden bei höheren Intensitäten soweit gehemmt, dass es zur unregelmäßigen Bildung einiger Spikes im vorderen Silbendrittel kam. Bei hohen Intensitäten wurden auch diese unterdrückt. Ipsilateral wurde bei drei der fünf Zellen schon bei geringen Lautstärken die Generierung von APs unterdrückt. Eine Zelle bildete ab 45dB unregelmäßig Spikes aus, eine weitere generierte zwischen 40 und 50dB Spikes über die schwache Spontanaktivität hinaus, ab 55dB wurden alle APs unterdrückt.

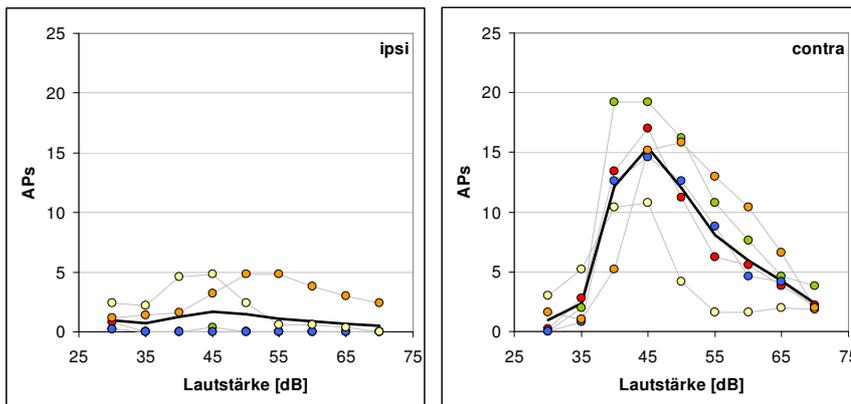


Abb. 60: Intensitätskennlinien von fünf AN2 des Typ1 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation; abgeleitet im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte.

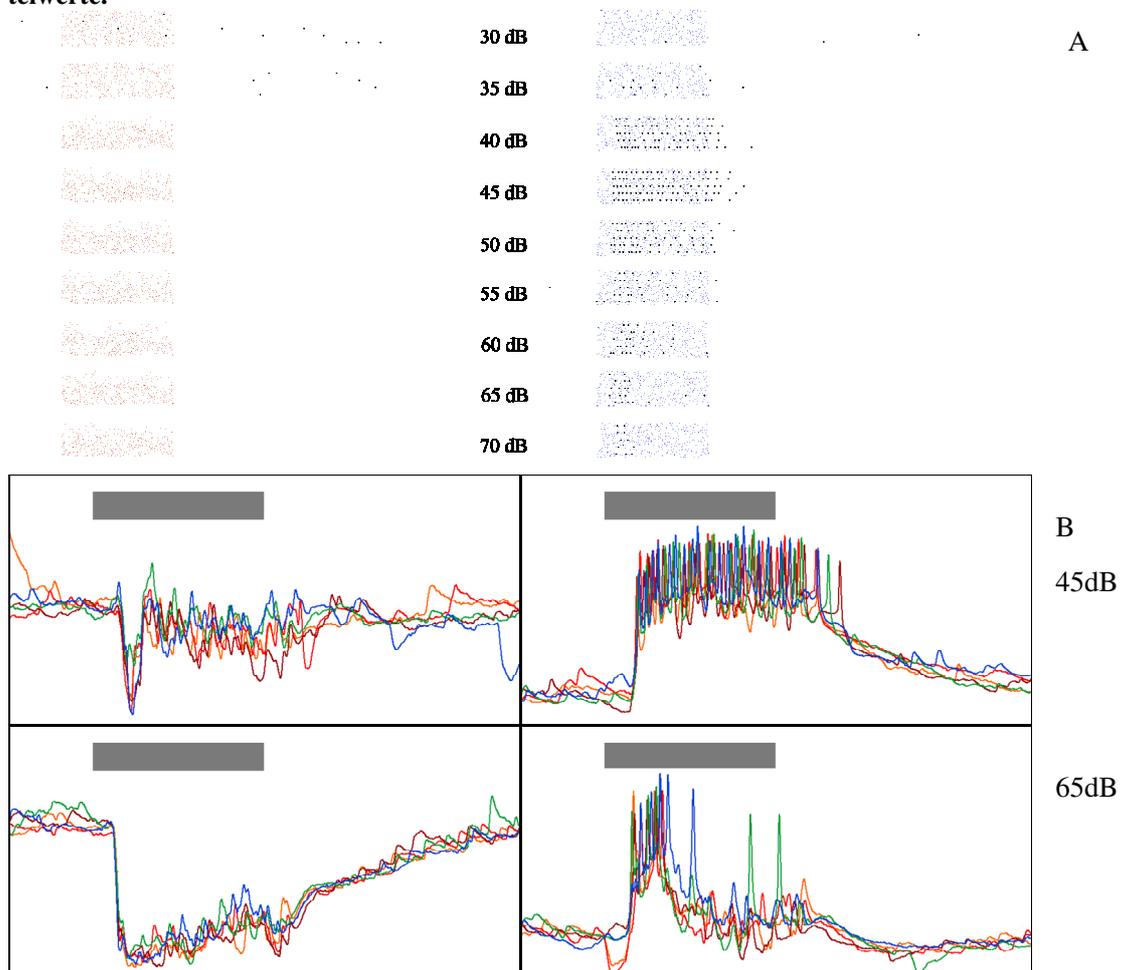


Abb. 61: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ1 des AN2. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite

3 Ergebnisse

contralaterale. B) Jeweils fünf Ableitspuren desselben AN2 bei 45dB ipsi und contra, sowie 65dB ipsi und contra.

Typ 2:

Von den 17 im Metathorakalganglion abgeleiteten AN2 wurden zehn dem Typ 2 zugeordnet. Zellen dieses Typs wiesen häufig eine schwache Spontanaktivität auf. Bei Typ 2 kommt es meist zu einer Ausbildung eines Aktionspotentials vor Einsetzen der Hemmung (Abb. 63 A und B). Bei niedrigen Intensitäten kommt es zur sporadischen Ausbildung einiger Spikes im Stimulusverlauf. Auffällig – und bei diesem Typ durch die häufig auftretende Spontanaktivität gut zu beobachten – ist ein Bereich nach dem Stimulus in dem die Spontanaktivität ausbleibt. Diese Hemmung dauert ca. 100ms an und war bei allen Zellen dieses Typs mit Spontanaktivität zu beobachten. Einen Unterschied macht in dem aufgeführten Beispiel die Lautstärke von 70dB. Hier wird ein Spike nach ca. 25ms nach Stimulusende ausgebildet. Dieser Effekt war bei drei der zehn Zellen zu beobachten.

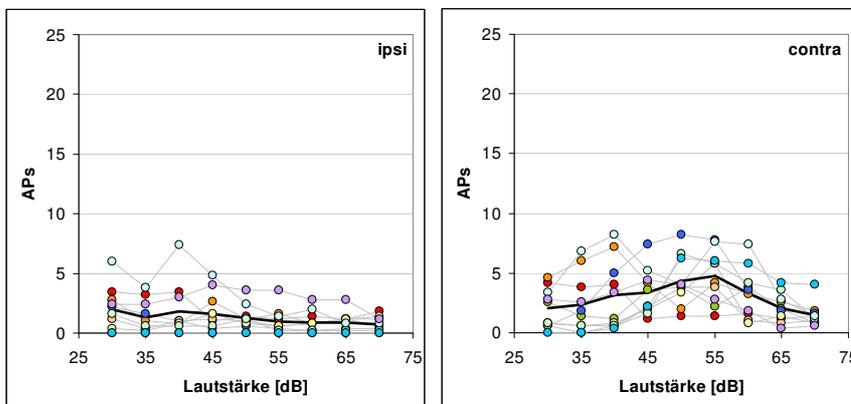


Abb. 62: Intensitätskennlinien von fünf AN2 des Typ2 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation; abgeleitet im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*.

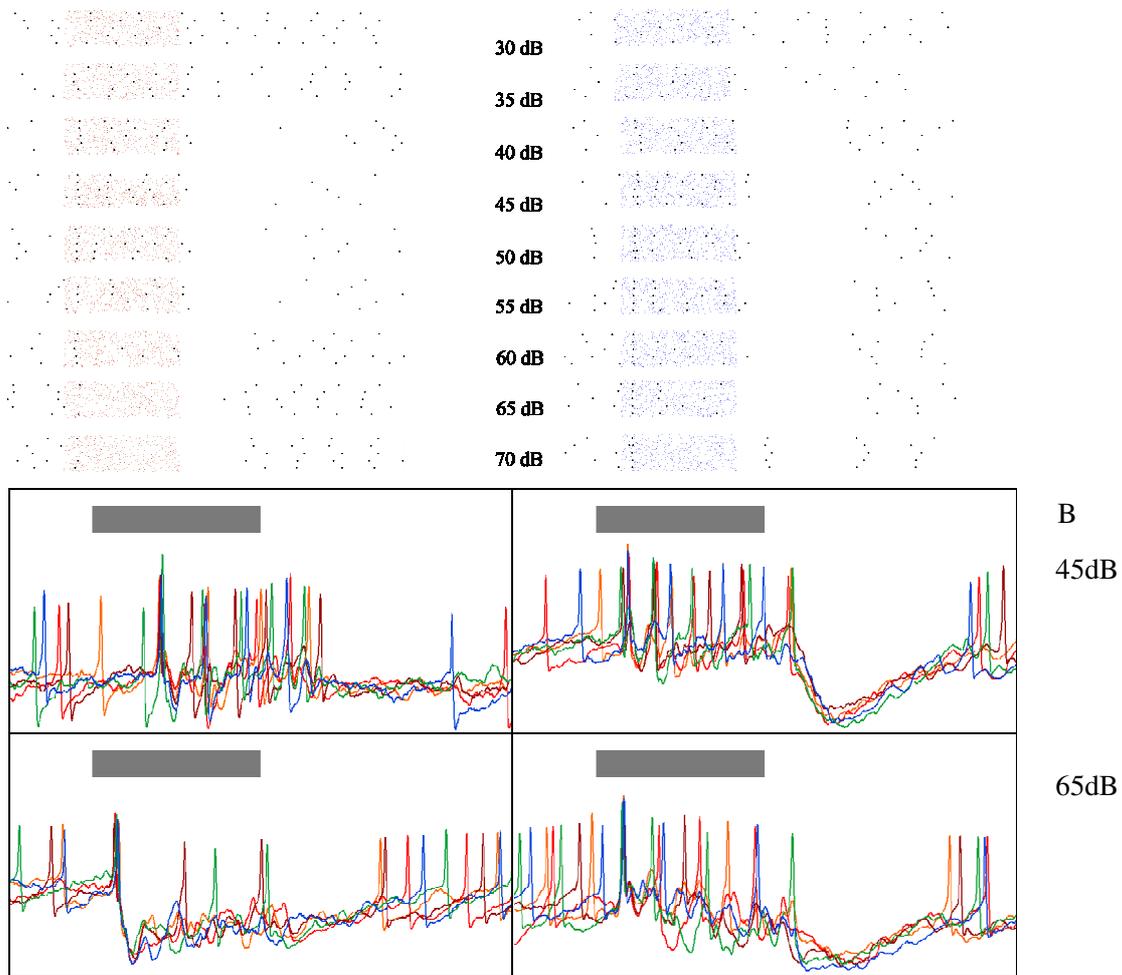


Abb. 63: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ2 des AN2. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite contralaterale. B) Jeweils fünf Ableitspuren desselben AN2 bei 45dB ipsi und contra, sowie 60dB ipsi und contra.

Typ 3:

Die zwei Neurone dieses Typs unterschieden sich morphologisch nicht von den beschriebenen Neuronen der Typen eins und zwei, zeigten aber eine grundsätzlich andere physiologische Charakteristik. Bei contralateraler Stimulation kam es bei schwach überschwelligen Lautstärken zunächst zur Ausbildung eines Spikes, der verlässlich und recht präzise zum Stimulusbeginn auftrat. Bei höheren Lautstärken folgte diesem zunächst ein zweiter Onset Spike, in der Folge, nach einer Pause, sporadische Spikes mit

3 Ergebnisse

hoher Variabilität im hinteren Stimulusteil. Mit ansteigender Intensität wurde die Pause zwischen den Onset Spikes und den sporadisch auftretenden Spikes kürzer.

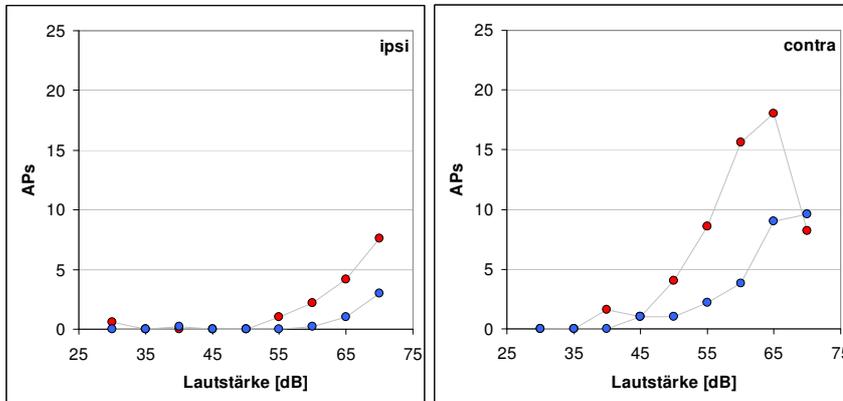


Abb. 64: Intensitätskennlinien von zwei AN2 des Typ3 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation; abgeleitet im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*.

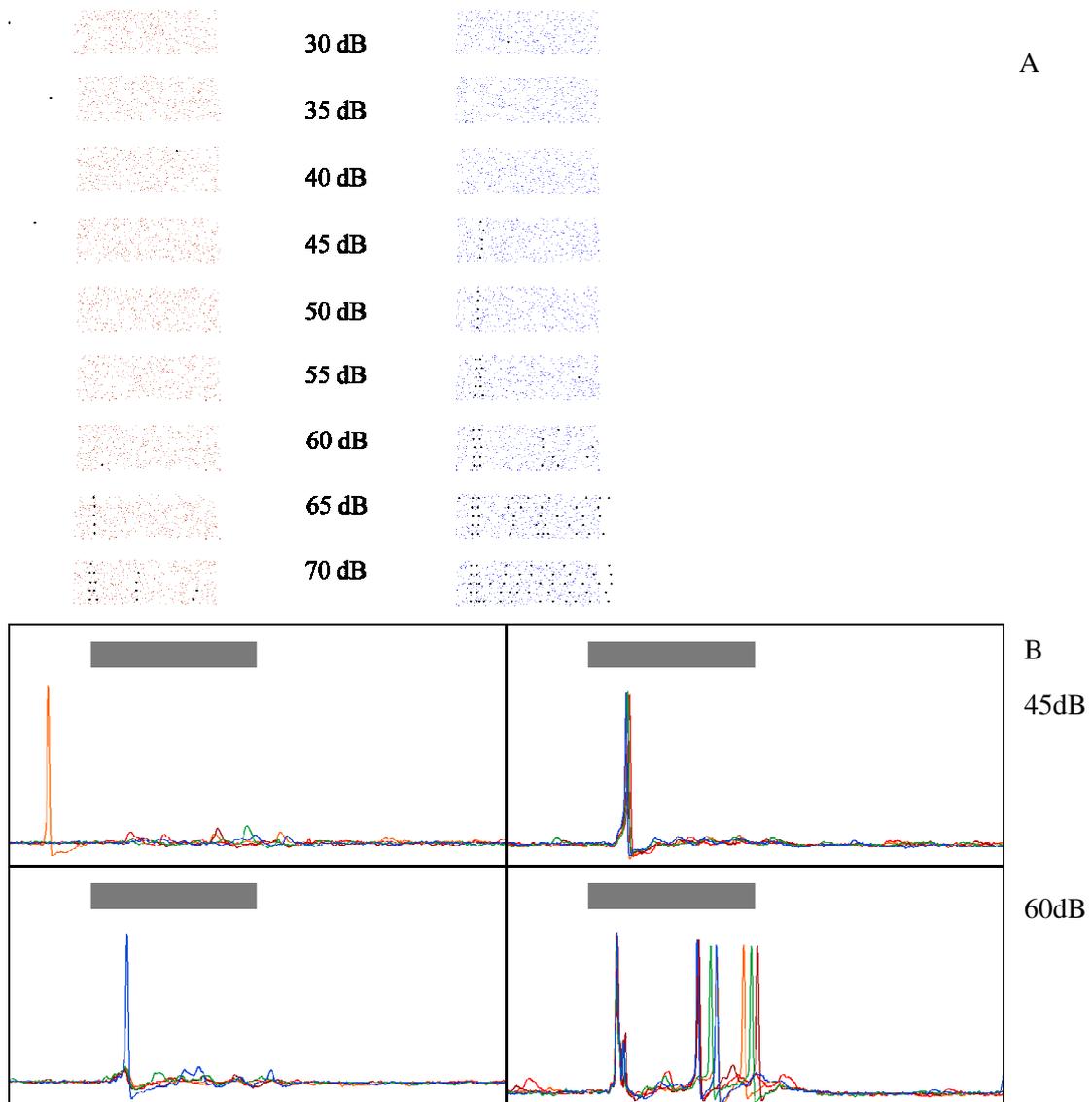


Abb. 65: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ3 des AN2. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite contralaterale. B) Jeweils fünf Ableitspuren desselben AN2 bei 45dB ipsi und contra, sowie 60dB ipsi und contra.

3 Ergebnisse

Oberschlundganglion:

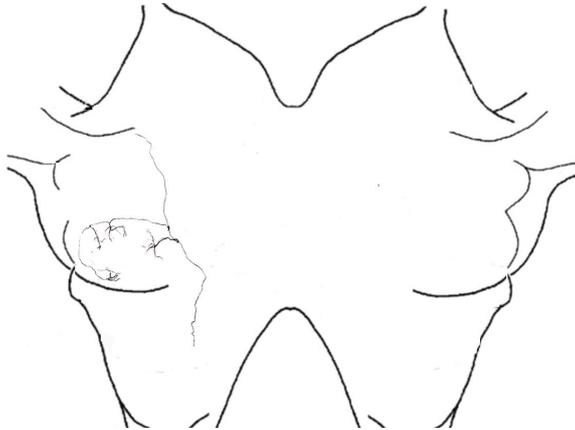


Abb. 66: Unvollständige Färbung eines vermutlich dem AN2 zuzuordnenden Neurons.

Im Oberschlundganglion von *Chorthippus* wurde insgesamt viermal abgeleitet. Da die Färbungen alle unvollständig waren und die physiologische Zuordnung durch die große Variabilität der AN2 schwierig ist, kann die Zuordnung der folgenden Zellen nur unter Vorbehalt stattfinden.

Morphologie:

Die Färbungen der Zellen die dem AN2 zugeordnet wurden waren alle schwach und unvollständig (Abb. 66). Die zu indentifizierenden Teile wiesen eine große Ähnlichkeit zur Morphologie der AN1 auf. Das meist gut gefärbte aufsteigende Axon durchzieht das Deutocerebrum medial und verläuft im Protocerebrum gerade in Richtung anterior. Hier wurden alle Teilfärbungen undeutlich, so dass das Zielgebiet des Axons nicht beschrieben werden kann. Die für TN3 und AN1 charakteristischen Kollaterale in das mechano-sensorische antennale Neuropil waren nie zu sehn. Ein kurzer kräftiger Seitenast geht vom Axon im Protocerebrum nach lateral ab. Ein weiterer Ast geht weiter anterior ab und beschreibt die schon für das AN1 festgestellte Kurve in den lateralen posterioren Bereich. Auf dem Weg dorthin entsendet es einige Äste nach posterior.

Physiologie:

Die Variabilität des AN2 im Gehirn von Chorthippus war beträchtlich. Aufgrund der sehr geringen Spikezahl bei den meisten AN2 sind die abgeleiteten Typen am ehesten den bei *Locusta* beschriebenen AN2 Typ 2 zuzuordnen. Lediglich eine Zelle erreichte Spikezahlen von mehr als zehn APs pro Stimulus. Die Bandpasscharakteristik war bei den bei Chorthippus abgeleiteten Zellen zumeist stärker ausgebildet als bei den Zellen des Typ 2 von *Locusta*. Die Lautstärken, bei denen die meisten Spikes ausgebildet wurden, schwankten von 45dB bis 60dB.

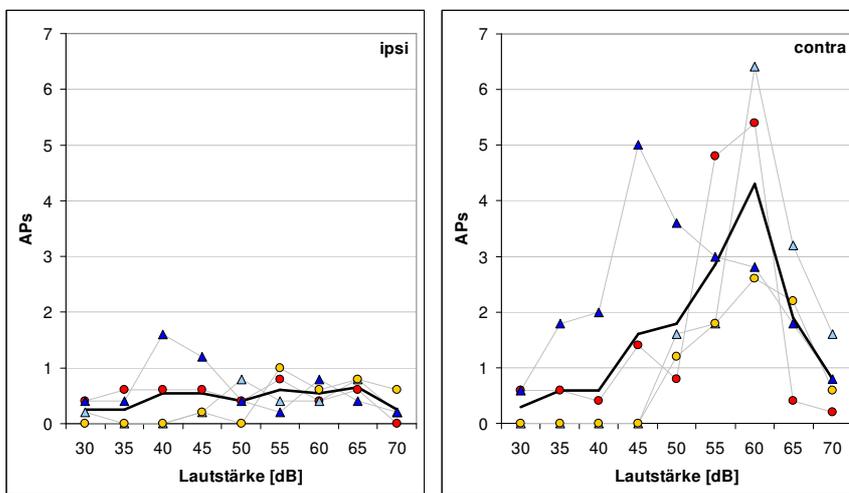


Abb. 67: Intensitätskennlinien von vier AN2* bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation. Grafen mit Kreisen stehen für Weibchen, mit Dreiecken für Männchen.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-------------------|---------------|-------------|-----------------------|--------------------|---------------------------|
| AN2 Typ1 Meta. | 35-40dB | sehr groß | 15,0ms \pm 3,6ms | 9,8-11ms | sehr groß |
| AN2 Typ2 Meta. | 35-50dB | meist 0dB | 13,1ms \pm 1,9ms | * | \sim 3ms – sehr groß |
| AN2 Typ3 Meta. | 40-45dB | \sim 14dB | 11,2ms \pm 2,3ms | * | \sim 3,5ms |
| AN2 OSG | 40-55dB | sehr groß | 17,2ms \pm 2,2ms | * | sehr groß |

3 Ergebnisse

Diskussion:

Das AN2 bleibt eine rätselhafte Zelle. Bei Ableitungen kann es vorkommen, dass in einigen Wiederholungen Stimuli beinahe tonisch beantwortet werden, in anderen Wiederholungen bleiben Aktionspotentiale bis auf anfänglich auftretende Spikes nahezu völlig aus. Teils gibt es Zellen, die an den Beginn von Silben gut ankoppeln, andere Zellen mit derselben Morphologie wiederum bleiben über den gesamten Stimulus spontanaktiv, ohne sichtbare Ankopplungen an das Reizmuster. Das AN2 wird in der Literatur als sehr penetrationsempfindlich beschrieben (Stumpner 1988) – dies schien insbesondere bei den Ableitungen im OSG ebenso. Einige AN2 zeigen starke Unterschiede zwischen ipsilateralen und contralateralen Stimulationen. Eine Richtungsunterscheidung wäre sowohl über zeitliche als auch über Spikezahlunterschiede gut möglich. Da das AN2 am empfindlichsten bei hohen Frequenzen reagiert (Stumpner 1988) mag die Funktion dieses Neurons möglicherweise auch in der Prädatorenvermeidung liegen, eine Beteiligung an der Musterverarbeitung scheint bei dem vorgefundenen auch innerhalb einer Zelle sehr variablen Antwortverhalten sehr unwahrscheinlich.

3.2.1.12 AN3

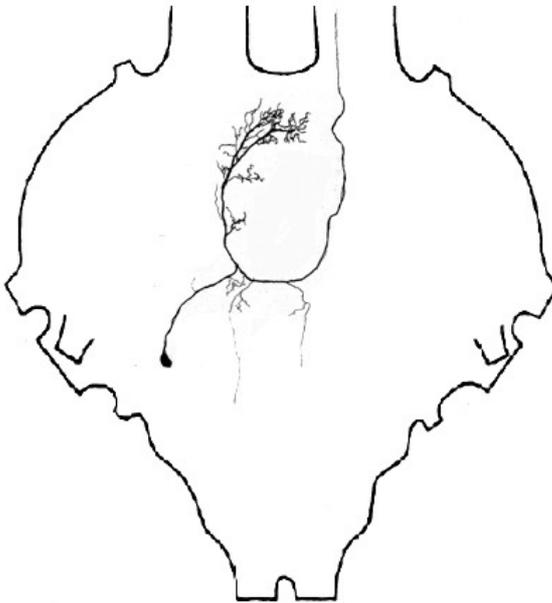


Abb. 68: Gestaltabbildung von AN3, abgeleitet im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*.

Metathorakalganglion:

Im Metathorakalganglion von *Locusta* wurden 13 AN3 abgeleitet.

Allgemein:

Für das AN3 (C Neuron nach Kalmring) konnte ein exzitatorischer Input vom UGN4 nachgewiesen werden (Franz 2004). Es wird vermutet, dass das TN1 hemmenden Einfluss auf das AN3 ausübt (Römer 1988). Die durch eine vorlaufende Inhibition über einen sehr weiten Lautstärkebereich fast konstante Latenz, die allerdings eine Abhängigkeit von der Rampensteilheit aufweist, führte zu der Vermutung, dass AN3 (in Verbindung mit AN6 und/oder AN12 bei denen die Latenz unabhängig von der Rampensteilheit ist) eine Rolle bei der Geschlechtsunterscheidung spielt (Krahe et al. 2002).

3 Ergebnisse

Physiologie:

Auch bei morphologisch dem AN3 zugeordneten Zellen kam es zu großen Unterschieden im physiologischen Verhalten. Bei den meisten AN3 trat zudem eine starke Spontanaktivität auf, auf die in Kapitel 3.3.1.3. noch eingegangen wird. Allen AN3 gemeinsam war, dass die Schwelle für contralaterale Stimulation niedriger lag als die für ipsilaterale, sowie ein Abfall der Spikerate bei hohen Intensitäten contralateraler Reizung. Bei dendritischen Ableitungen war stets ein ausgeprägtes vorlaufendes IPSP zu beobachten, das bei ipsilateraler Reizung stärker war als bei contralateralen.

Die Einteilung der AN3 erfolgte in einen stark tonischen Typ und einen phasisch-tonischen Typ.

Typ 1:

Die sechs AN3 dieses Typs zeigten bei contralateraler Stimulation eine deutliche Bandpasscharakteristik mit einem Maximum im Bereich von 50dB – 60dB (Abb. 69 und 70). Der Stimulus wird ab einer Lautstärke von 40dB tonisch abgebildet. Dabei treten zum Teil sehr hohe Spikeraten auf (bis ca. 300Hz). Nach dem Stimulus tritt, wie schon beim AN2 (Typ2) zu beobachten, ein Bereich ausbleibender Spontanaktivität auf, der mit zunehmender Lautstärke bis zu 100ms andauern kann. Die Schwelle für ipsilaterale Stimulation ist gegenüber der contralateralen um ca. 10dB verschoben. Die auftretenden Spikeraten zu Beginn der Antwort sind geringer als bei contralateraler Stimulation. Auch hier tritt ein intensitätsabhängiger Bereich nach dem Stimulus auf, in dem die Spontanaktivität ausbleibt. Die Latenzen streuten zwischen niedrigsten Werten von 9,7ms bis zu Maximalwerten von 14ms.

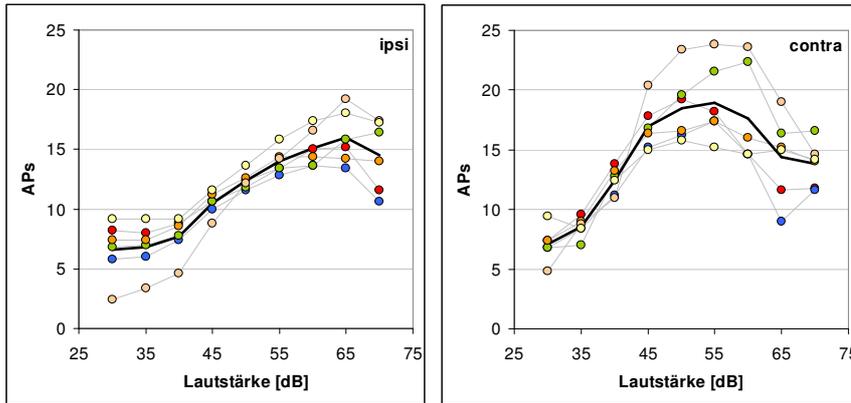


Abb. 69: Intensitätskennlinien von sechs AN3 des Typ1 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation; abgeleitet im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*.

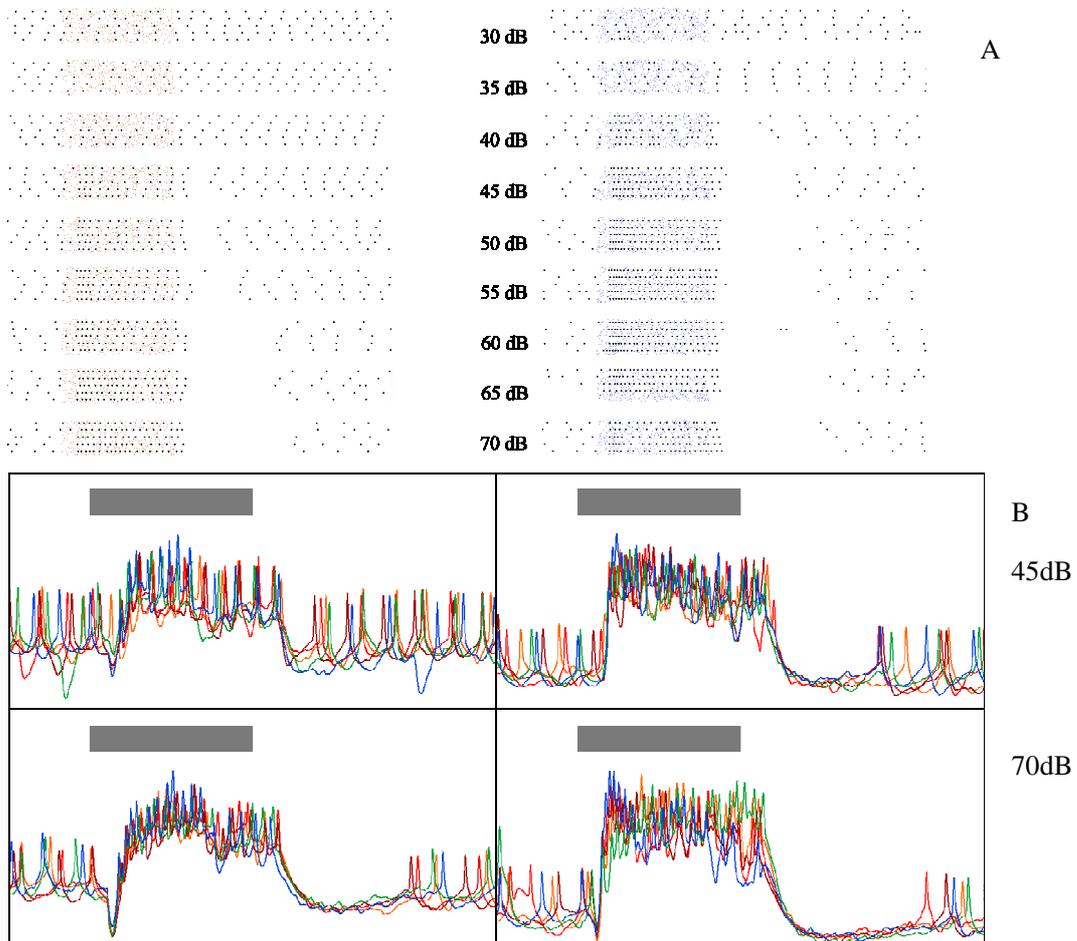


Abb. 70: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ1 des AN3. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite

3 Ergebnisse

contralaterale (Bei 65dB contralateraler Stimulation wurden nur vier Spikespuren dargestellt.). B) Jeweils fünf Ableitspuren desselben AN2 bei 45dB ipsi und contra, sowie 70dB ipsi und contra.

Typ 2:

Insgesamt zeigten die Neurone des Typ2 eine geringere Spontanaktivität als die des Typ1 (Abb. 71 und 72). Bei contralateraler Stimulation über der Schwelle von ca. 40dB kam es zunächst zu einer unregelmäßigen Spikeausbildung, die bei steigender Lautstärke zu einer ausgeprägten Onset-Antwort mit sporadisch folgenden Spikes wurde. Onset und folgende Spikes nahmen bis zum Maximum der bandpassartigen Kennlinie zu. Wurde die Lautstärke weiter erhöht, wurden die Spikes zu Beginn der Antwort stark gehemmt, so dass ab 60dB nur noch einzelne Aktionspotentiale erhalten blieben. Erst in der zweiten Silbenhälfte kommt es zur unregelmäßigen Ausbildung vereinzelter APs. Der Verlauf der ipsilateralen Reizung verlief ähnlich der contralateralen, war aber entsprechend um etwa 10dB zu lauterem Lautstärken verschoben. Die Latenzen dieses Typs reichten von 9ms bis über 17ms.

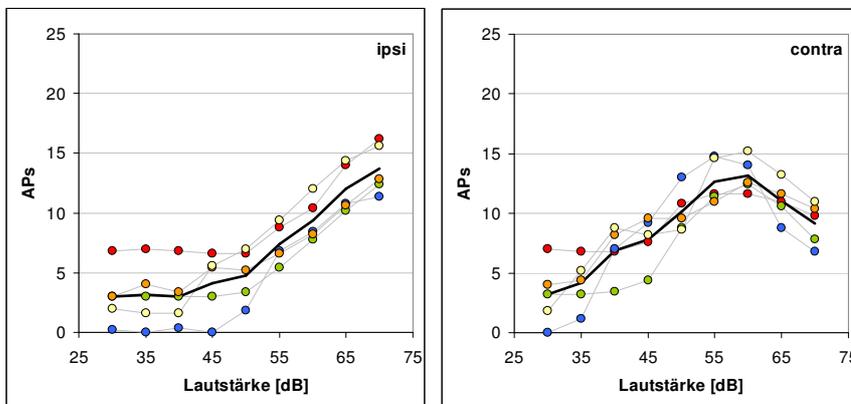


Abb. 71: Intensitätskennlinien von fünf AN3 des Typ2 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation; abgeleitet im Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*.

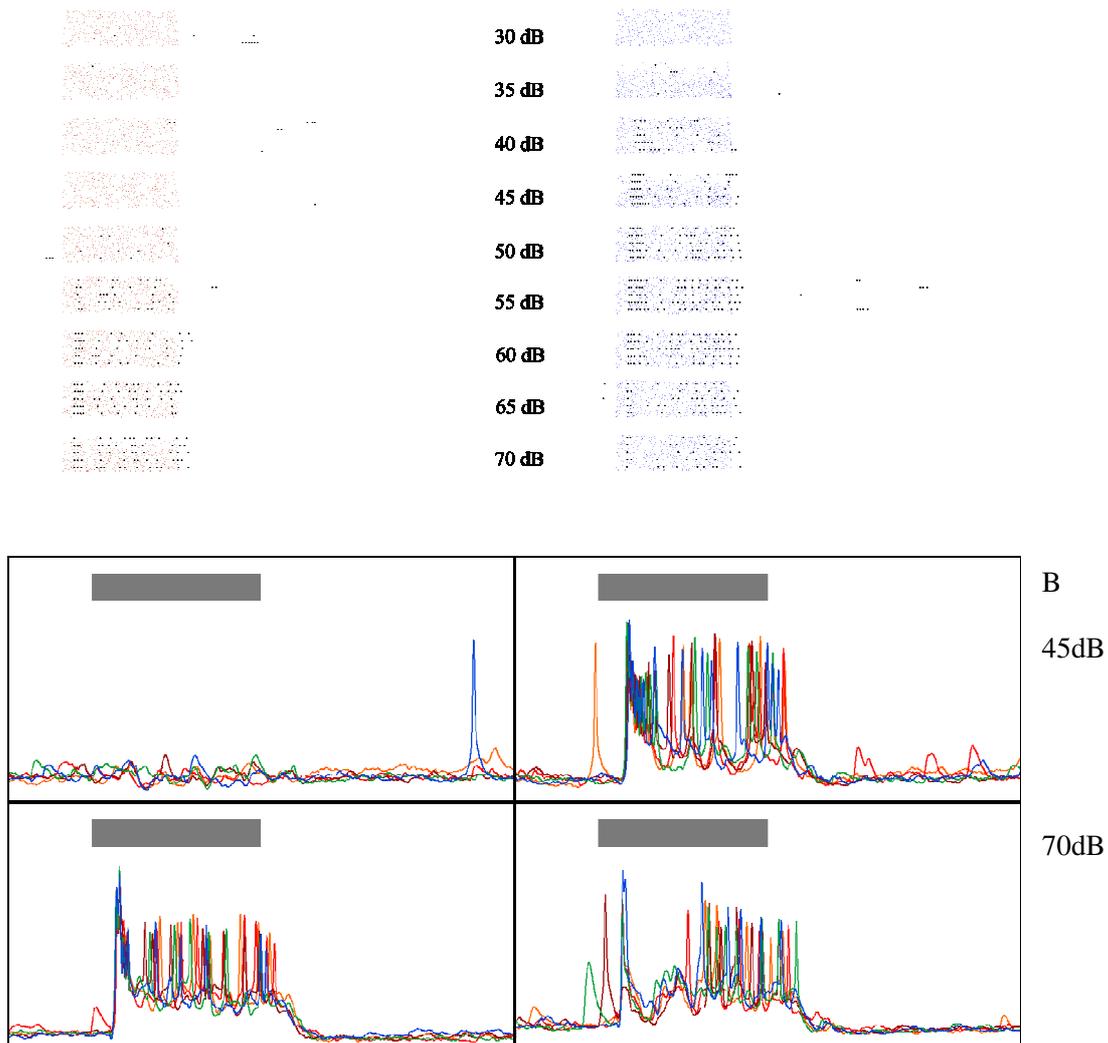


Abb. 72: A) Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ2 des AN3. Jeweils fünf Wiederholungen bei 30dB bis 70dB (von oben nach unten). Linke Seite ipsilaterale Stimulation, rechte Seite contralaterale. B) Jeweils fünf Ableitungen desselben AN2 bei 45dB ipsi und contra, sowie 70dB ipsi und contra.

Oberschlundganglion:

Es wurde insgesamt 19-mal von AN3 im OSG von Chorthippus abgeleitet. Die gefundenen Zellen wurden zunächst den bereits im Metathorakalganglion gefundenen Typen zugeordnet. Bei vier der abgeleiteten AN3 lagen Schwelle und Maximum der Kennlinie um ca. 10dB zu lauterer Intensitäten verschoben. Diese Zellen wurden einem eigenen Typ zugeordnet.

Morphologie:

3 Ergebnisse

Das Axon verläuft im Schlund-Konnektiv medialer als bei AN1 und TN3 beobachtet. Nach dem Eintritt ins Protocerebrum sendet der Hauptast zumeist einen Posterior verlaufenden zweiten Ast aus (Abb. 73). Der Hauptast verläuft in einer unterschiedlich stark ausgeprägten Kurve in Richtung des lateralen Protocerebrums. Auf diesem Weg können mehrere kurze Seitenäste ausgebildet werden. Im dorsalsten Teil des lateralen Protocerebrums kann es zur Ausbildung einer scharfen Kurve nach anterior kommen. Zur Ausprägung eines anterioren Astes – wie bei TN3 und AN1 kam es bei den gefärbten AN3 nie. Ebenso wenig konnten Arborationen in das mechanosensorische antennale Neuropil gefunden werden. Unterschiede in der Morphologie ließen sich weder zwischen Männchen und Weibchen, noch zwischen den verschiedenen Typen feststellen.



Abb. 73: Fünf Gestaltabbildungen von AN3, abgeleitet im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*, sowie eine Ausschnittvergrößerung.

3 Ergebnisse

Physiologie:

Typ1:

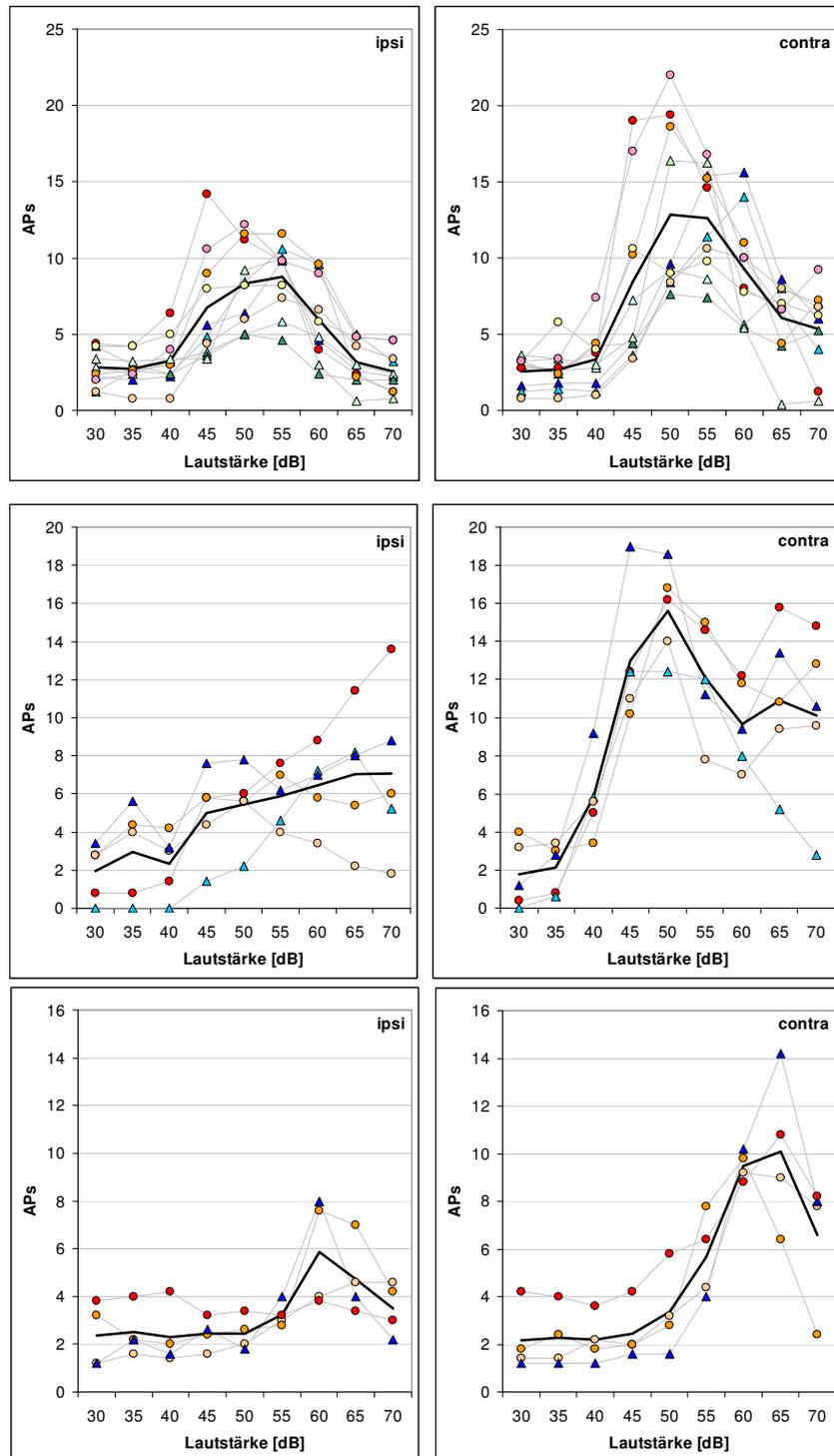
Zehn der abgeleiteten AN3 wurden dem ersten Typ zugeordnet. Alle Zellen waren spontanaktiv. Sowohl bei ipsilateraler als auch bei contralateraler Stimulation zeigten sich Optimumskennlinien (Abb. 74). Auf contralateraler Seite wurden stets mehr APs ausgelöst als bei Reizung von ipsilateral. Die Schwelle lag bei ca. 40-45dB. Die maximale Spikezahl wurde zwischen 50 und 60dB erreicht. Die minimale Latenz betrug ca. 14ms, die mittlere Latenz lag bei 18,5ms. Die Richtcharakteristik bezüglich der Spikezahl ist nicht besonders ausgeprägt. Die zeitliche Differenz zwischen den Latenzen bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation betrug 2,4ms. Die maximalen Spikezahlen sind bei den im Chorthippen Hirn abgeleiteten AN3 geringer als bei den im Metathorakalganglion der Locusten abgeleiteten AN3.

Typ2:

Fünf der abgeleiteten AN3 wurden dem Typ2 zugeordnet. Bei ipsilateraler Stimulation bildet dieser Typ eine stetig ansteigende Kennlinie aus. Bei Beschallung von contralateraler Seite erreicht die Kennlinie bei 50-55dB ein Maximum, fällt im Bereich der folgenden ca. 10dB ab. Bei 65-70dB ist ein weiterer Anstieg festzustellen. Die Latenzen lagen bei einem Mittel von 16,2ms signifikant niedriger als bei den Neuronen des Typ1. Die Differenz der Latenzen des ersten Spikes zwischen ipsilateraler und contralateraler Stimulation lag dagegen mit 3,7ms höher als bei dem zuvor beschriebenen Typ.

Typ3:

Die vier Zellen dieses Typs zeichnet eine um ca. 10dB erhöhte Schwelle und ein ebenso verschobenes Maximum. Die Latenzen waren mit Werten zwischen 17 und 24ms hoch.



B

C

Abb. 74: Intensitätskennlinien der drei Typen von AN3 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation. Abgeleitet im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*. A) Zehn Vertreter des Typ1; B) Fünf Vertreter des Typ2; C) Vier Vertreter des Typ3. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte.

3 Ergebnisse

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-------------------|---------------|-----------------------|------------------------|--------------------|--------------|
| AN3 Typ1 Meta. | 40-45dB | 9,7dB $\pm 2,6$ dB | 12,7ms $\pm 1,9$ ms | 9,4-13,4ms | 2,4ms |
| AN3 Typ2 Meta. | 40-45dB | 6,4dB $\pm 2,2$ dB | 12,9ms $\pm 4,0$ ms | * | 2,3ms |
| AN3 Typ1 OSG | 40-45dB | 0-8dB | 18,5ms $\pm 2,1$ ms | * | 2,4ms |
| AN3 Typ2 OSG | 40-45dB | sehr groß | 16,2ms $\pm 2,8$ ms | * | 3,7ms |
| AN3 Typ3 OSG | 50-55dB | ~ 5 dB | 21,0ms $\pm 4,9$ ms | * | 3,3ms |

Diskussion:

Eine ausführliche Diskussion des AN3 findet sich in den Kapiteln 3.3.1.2 und 4.

3.2.1.13 AN4

Eine Ableitung von AN4 gelang im Metathorakalganglion von *Locusta* lediglich einmal, im Gehirn von *Chorthippus* konnten leider keine AN4 abgeleitet werden.

Allgemein:

Das AN4 ist eine besonders interessante Zelle, da es zwei Eigenschaften besitzt, die sehr gut mit verhaltensrelevanten Stimulusparametern zu verknüpfen sind. Werden in einen attraktiven Stimulus kurze gaps eingefügt, stellt das AN4 die Bildung von APs nahezu vollständig ein (Stumpner 1988). Dieses korrespondiert sehr schön mit dem Verhalten von Weibchen. Diese antworten auf Gesänge mit kurzen Lücken nicht. Gesänge solcher Art werden von Männchen produziert, denen ein Hinterbein fehlt. Die zweite Eigenschaft des AN4 ist es, dass die Rampensteilheit eines Pulses mit der ausgelösten Spikezahl korreliert ist (Krahe et al. 2002). Die Rampensteilheit stellt ein wichtiges Kriterium für die Unterscheidung der Geschlechter dar.

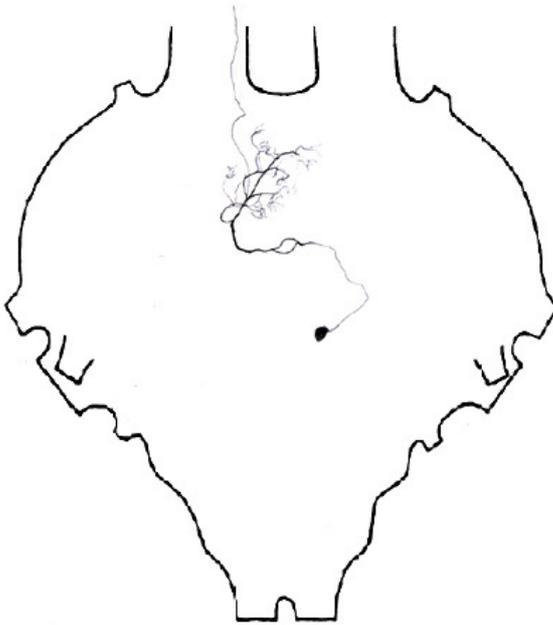


Abb. 75: Gestaltabbildung eines AN4 aus dem Metathorakalganglion von *Locusta migratoria*.

Physiologie:

Ein Neuron, das morphologisch dem AN4 zuzuordnen war, konnte leider nur einmal abgeleitet werden.

Die Ableitung war zu Beginn stark spontanaktiv, diese Spontanaktivität verschwand allerdings nach Aufnahme der Kennlinien. Das Neuron zeigte große Unterschiede im Verlauf der Kennlinien zu den vier von Stumpner vorgestellten Zellen. Weitere physiologische Merkmale hatte die abgeleitete Zelle allerdings mit den von Stumpner beschriebenen Zellen gemein. So traten beträchtliche IPSPs vor den in Antwort auf den Stimulus generierten ersten Spikes auf (Abb. 77). Diese IPSPs, die sich ab einer Lautstärke von 45dB – 50dB ausbildeten, setzte nach ca. 15ms ein und dauerten zwischen 10ms und 15ms an. Die Dauer zwischen erstem und letztem Spike betrug ca. 100ms, d.h. die vorlaufende Inhibition führt nicht zu einer verkürzten Abbildung der Silbe, sondern verschob diese nach hinten. Hingewiesen sei auch darauf, dass nach dem letzten Spike, bei ausreichender Lautstärke (>55dB) für ca. 20ms die Spontanaktivität der Zelle aussetzte. Die Latenz der Zelle war aufgrund der starken Spontanaktivität sehr schwer zu bestimmen, lag aber im Bereich von ca. 9ms für contralaterale Reizgabe. Das AN4

3 Ergebnisse

zeigt eine sehr starke Änderung des Feuerverhaltens beim Einfügen von Störpausen in die Stimuli. Schon bei Gaps von 0,8ms Dauer bricht die Zahl der Spikes stark ein, ab 4ms werden keine Spikes mehr im Silbenverlauf generiert (Abb. 78).

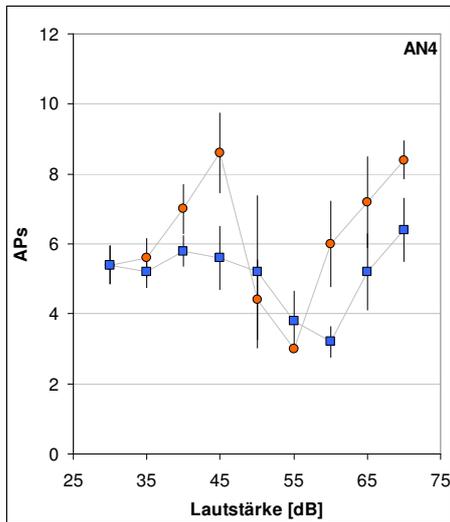


Abb. 76: Intensitätskennlinien für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

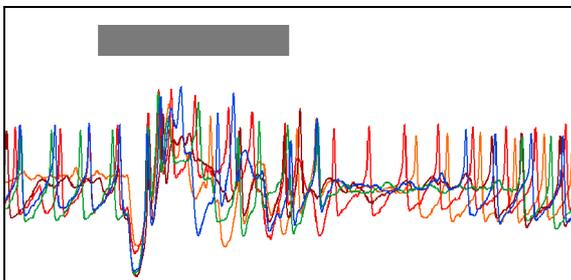


Abb. 77: Fünf übereinander gelegte Ableitpuren bei Stimulation mit 100ms Rechteckpulsen bei 50dB von ipsilateral.

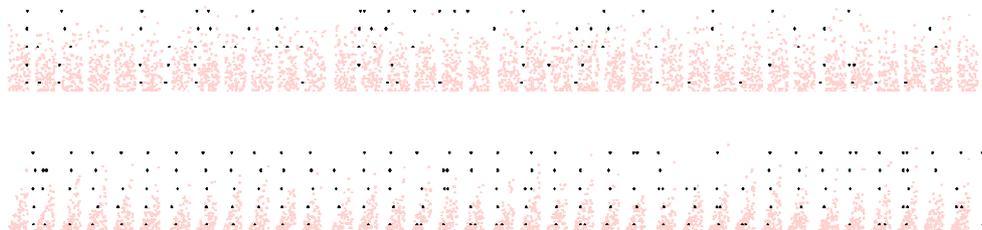


Abb. 78: 6 Silben mit 3ms Gaps, getrennt durch 5ms Pausen. Oberer SRP: Rechteckpulse mit 10ms Dauer ohne Rampe; Unterer SRP: Pulse mit 10ms Dauer bei 10ms Rampe. In A: starke Reduktion

der Spikes in Antwort auf die Rechteckpulse; In B: zumeist präzise Ankopplung an die einzelnen Silben.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Loc. Met. | Δ Lat |
|--------------|---------------|-------------|--------|------------------|--------------|
| AN4 Meta. | 35-40dB | ~3-5dB | ~9ms | 10,7-14ms | ~1ms |

3.2.1.14 AN4 ähnlich

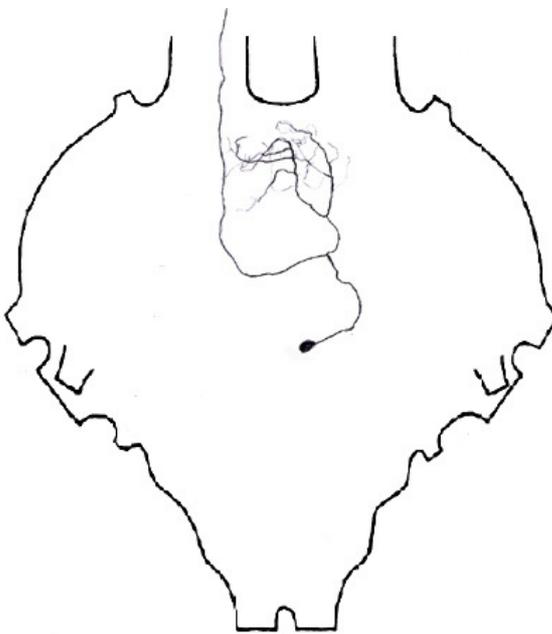


Abb. 79: Gestaltabbildung eines Neurons, das in Verzweigung und Lage des Somas starke Ähnlichkeiten mit AN4 aufweist, dessen Axon jedoch auf der anderen Seite aufsteigt.

Morphologie:

Das Neuron ließ sich aufgrund der Morphologie nicht eindeutig schon beschriebenen Zellen zuordnen. Die Verzweigungen der Zelle und das Soma lagen auch an den für das AN4 bekannten Stellen, lediglich das aufsteigende Axon befand sich auf der falschen Seite. Bei Betrachtung der Physiologie der Zelle waren aber einige Gemeinsamkeiten mit AN4 festzustellen. Ob es sich um einen „eigenständigen“ Neuronentyp handelt oder

3 Ergebnisse

um eine Fehlbildung des AN4, lässt sich leider nicht klären. Bei der Menge der Ableitungen, die bereits an Feldheuschrecken vorgenommen wurden, erscheint es unwahrscheinlich, dass ein metathorakales Neuron dieser Gestalt sich den Experimentatoren bislang entzogen haben könnte. Zudem kann man auch in der Arbeit von Stumpner Zellen finden (z.B. AN17) bei denen die Morphologie starke Ähnlichkeiten mit häufiger abgeleiteten Zellen aufweisen (AN17 ähnelt AN3, es befindet sich allerdings ebenfalls das aufsteigende Axon auf der falschen Seite) und deren Zuordnung zu einem eigenständigen Typ nicht zweifelsfrei möglich war.

Physiologie:

Die Kennlinien für ipsilaterale, contralaterale und beidseitige Stimulation waren ab einer Lautstärke von 45dB nahezu deckungsgleich (Abb. 80). Während der gesamten Dauer der Ableitung war die Zelle stark spontanaktiv. Die physiologischen Eigenschaften der Zelle sind trotz der völlig verschiedenen Kennlinie sehr ähnlich zu denen des AN4. Auch diese weist ausgeprägte Initiale IPSPs auf, reagiert auf gaps mit Einstellen der Spikegenerierung und produziert Aktionspotentiale bei langsamen Anstiegen.

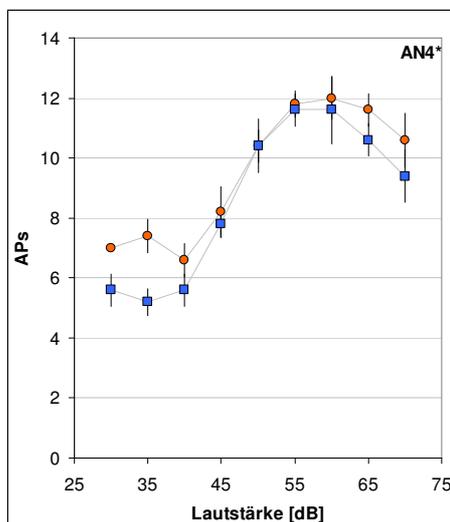


Abb. 80: Intensitätskennlinie des AN4 ähnlichen Neurons bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-----------|---------------|-------------|--------|--------------------|--------------|
| AN4 Meta. | 40-45dB | 0dB | ~14ms | * | ~1ms |

3.2.1.15 AN6*

Die folgenden im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus* abgeleiteten Zellen wurden dem AN6 zugeordnet. Diese Zuordnung kann aus verschiedenen Gründen allerdings nur unter Vorbehalt erfolgen. Die Zuordnung erfolgte aufgrund der Kennlinien und einem Nachfeuern bei kurzen Pulsen und hohen Lautstärken. Diese Eigenschaften wurden durch Stumpner für das AN6 im Metathorakalganglion von *Chorthippus* beschrieben. Da allerdings keine AN6 im Metathorakalganglion von *Locusta* abgeleitet werden konnten fehlen entsprechende Vergleichsmöglichkeiten. Die Zuordnung der fünf Zellen zu einem Typ erfolgte trotz der teilweise recht verschiedenen Kennlinien bei contralateraler Stimulation wegen der morphologischen Ähnlichkeit der Verzweigungen im OSG.



Abb. 81: Gestaltabbildungen eines dem AN6* zugeordneten Neurons, abgeleitet im OSG von *Chorthippus biguttulus*, sowie eine Ausschnittvergrößerung.

Morphologie:

Das Axon durchquert median das Deutocerebrum. Beim Eintritt in das Protocerebrum zieht das Axon gerade nach anterior oder zieht sogar in einer Kurve median (Abb. 81).

3 Ergebnisse

Den lateralen posterioren Teil des Protocerebrums so umgehend, knickt es in einer scharfen Kurve ca. 90° lateral ab. Die feinen Verästelungen des Axons liegen beim AN6* wesentlich weiter anterior und weniger lateral als die Hauptverzweigungen des TN3, AN1 und AN3.

Physiologie:

Die Zellen reagierten tonisch und mit für aufsteigende Neurone ungewöhnlich hohen Spikeraten (Abb. 83). Bei sehr hohen Intensitäten feuern sie länger als die Stimulusdauer. Die Schwelle lag bei contralateraler Stimulation zwischen 35 und 55dB, bei ipsilateraler Reizung zwischen 40 und 50dB. Die Latenz lag bei 16,2ms ($\pm 2,3$ ms). Bei contralateraler Stimulation ergaben sich im Vergleich zur ipsilateralen größere interspikeintervalle. Die Richtcharakteristik des Neurons ist bezüglich der Spikezahl groß und liegt bei geringeren Lautstärken um 10dB, bei höheren Schallintensitäten bis über 20dB. Die unterschiedliche Anzahl an Aktionspotentialen kommt hierbei durch eine Verlängerung der interspikeintervalle zustande. Der Spikeverlauf bleibt tonisch! Die zeitliche Differenz im Auftreten des ersten Spikes bei ipsilateraler und contralateraler Reizung betrug im Mittel 3,2ms ($\pm 1,6$ ms).

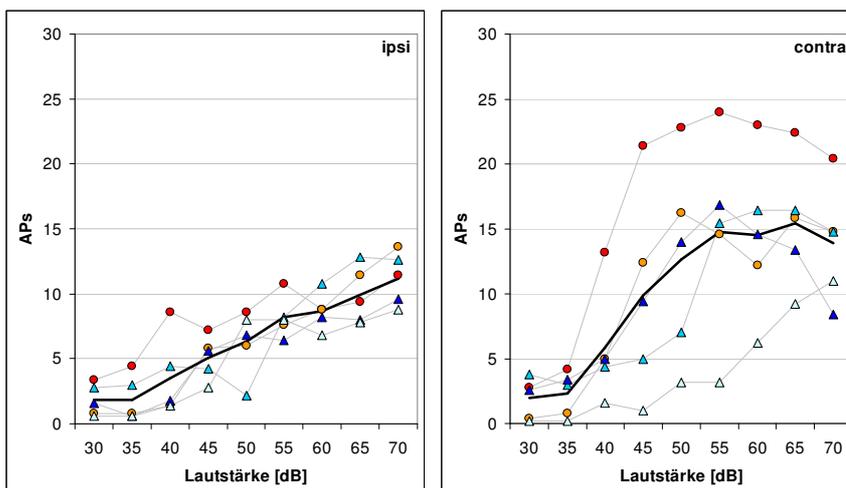


Abb. 82: Intensitätskennlinien der fünf dem AN6* zugeordneten Zellen für ipsilaterale und contralaterale Stimulation. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte.



Abb. 83: Spikerasterplot der Reaktionen einer dem AN6* zugeordneten Zelle. In A) Spikerasterplots für jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB (von oben nach unten) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

Diskussion:

Neben den Eigenschaften, die zur Einordnung der Zellen zum Typ AN6 führten – so zum Beispiel das lange Nachfeuern bei hohen Intensitäten, das stark tonische Feuern und die hohen Feuerraten – ergaben sich auch einige Unterschiede zu den bei Stumpner erwähnten physiologischen Merkmalen. Die Schwelle lag bei einigen Zellen mit ca. 35dB erheblich niedriger (Stumpner: 43,0dB \pm 4,8dB). Ferner waren die Intensitätskennlinien bei Stumpner für ipsilaterale und contralaterale Stimulation fast deckungsgleich, während sie in den hier vorgestellten Ableitungen deutliche Unterschiede aufweisen.

3.2.1.16 AN12

Allgemein:

Die Zuordnung von AN12 ist schwierig, da sie zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Locusta* nicht homologisierbar sind (Stumpner 1988). AN11 und AN12 sind sich morphologisch sehr ähnlich zeigen aber physiologisch starke Unterschiede. AN11 bildet bei *Chorthippus* einen stärkeren Soma-ipsilateralen Ast, AN12 bei *Chorthippus* hingegen bildet zwei kaudale Äste, von denen der Soma-contralaterale stärker ausgebildet ist. Wie hier in der Abbildung zu erkennen ist, wies das Neuron einen starken Soma contralateralen Ast auf, ein ipsilateraler dagegen ist kaum vorhanden (Bei der zweiten Ableitung an *Locusta* war die Färbung sehr schwach, so dass lediglich der Zelltyp bestimmt werden konnte, eine genaue morphologische Charakterisierung war nicht möglich). Da die vorgefundenen physiologischen Eigenschaften denen von *Chorthippus* AN12 entsprechen (also *Locusta* AN11) und mit den physiologisch ähnlichen Zellen, die im Oberschlundganglion abgeleitet wurden, verglichen werden sollen, werden diese Zellen hier trotzdem unter AN12 eingeordnet.

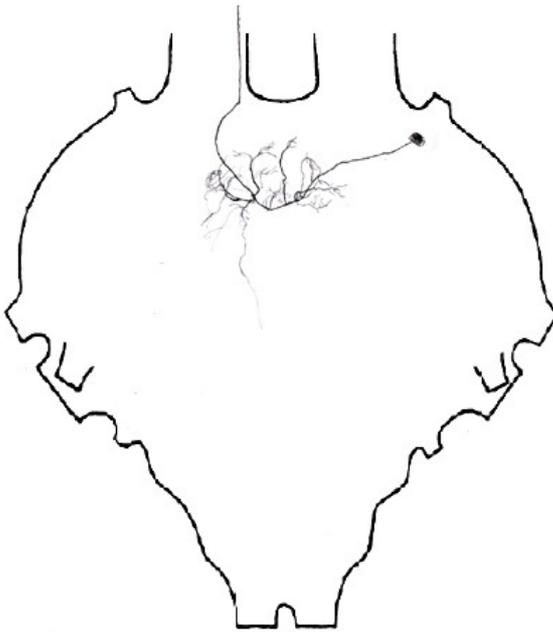


Abb. 84: Gestaltabbildung eines im Metathorakalganglion von *Locusta* abgeleiteten AN12.

Metathorakalganglion:

Es konnten zwei Neurone dieses Typs im Metathorakalganglion von *Locusta* abgeleitet werden.

Physiologie:

Beide Neurone waren in ihrer Reaktionsweise ähnlich. Die Schwelle der beiden Zellen lag bei 45dB – 50dB. Der Verlauf der Kennlinien war meist linear ansteigend. Beide Zellen unterschieden sich stark in der Anzahl der ausgebildeten APs. Zelle2 erreichte bei 70dB ca. 8 APs pro Reiz sowohl bei ipsilateraler, als auch bei contralateraler Stimulation, bei Zelle1 waren es dagegen lediglich 2,5 APs. Ein Unterschied in der Spikezahl für ipsilaterale und contralaterale Stimulation war bei Zelle2 nicht vorhanden, bei Zelle1 aufgrund der starken Schwankungen bei ipsilateraler Stimulation schwer abzuschätzen. Auffällig, und auf eine Summation von Exzitationen beider Seiten hindeutend, war die gesteigerte Ausbildung von APs bei beidseitiger Stimulation. Die Latenzen lagen mit 18,4ms und 19,0ms sehr hoch im Vergleich mit den aus der Literatur bekannten Werten.

3 Ergebnisse

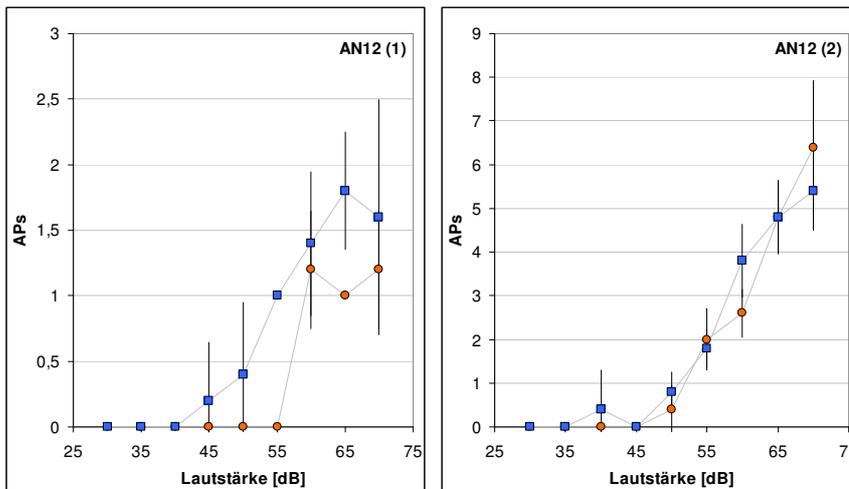


Abb. 85: Intensitätskennlinien zweier AN12 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

Oberschlundganglion:

Auch bei den hier präsentierten Neuronen kann die Zuordnung nicht mit letzter Sicherheit erfolgen. Wie beim AN2 waren die Färbungen immer schwach und meist unvollständig. Die Zuordnung erfolgte aufgrund des für das AN12 charakteristischen Feuerungsverhaltens. Von Zellen, die diesem Typ entsprachen, konnte im Oberschlundganglion siebenmal abgeleitet werden.



Abb. 86: Zeichnung des Verzweigungsmusters einer vermutlich dem AN12 zuzuordnenden Zelle, sowie eine Ausschnittvergrößerung.

Morphologie:

Beim Eintritt in das Protocerebrum vollführt das Axon eine leichte Kurve nach lateral (Abb. 86). Zu Beginn der Krümmung kommt es zur Ausbildung einiger kurzer Nebenäste. Mehrere weit nach anterior reichende Verzweigungen waren in den Färbungen deutlich zu erkennen.

Physiologie:

Die Schwelle der abgeleiteten Zellen lag mit 50 bis 55dB höher als bei den im Metathorakalganglion abgeleiteten Neuronen. Die Richtungsunterschiede bezüglich der Spikezahl waren ebenfalls geringfügig höher. Die maximalen Spikezahlen entsprechen dabei den Werten von Zelle 1. Die kürzesten Latenzen lagen zwischen 12,6 und 16,5ms und somit unter den für Ableitungen im Metathorakalganglion von *Locusta* ermittelten Werten.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|------------|---------------|-------------|--------|--------------------|--------------|
| AN12 Meta. | 45-50dB | 0dB | ~19ms | 11,6-15ms | <1ms |
| AN12 OSG | 50-55dB | gering | 14,5ms | * | <1ms |

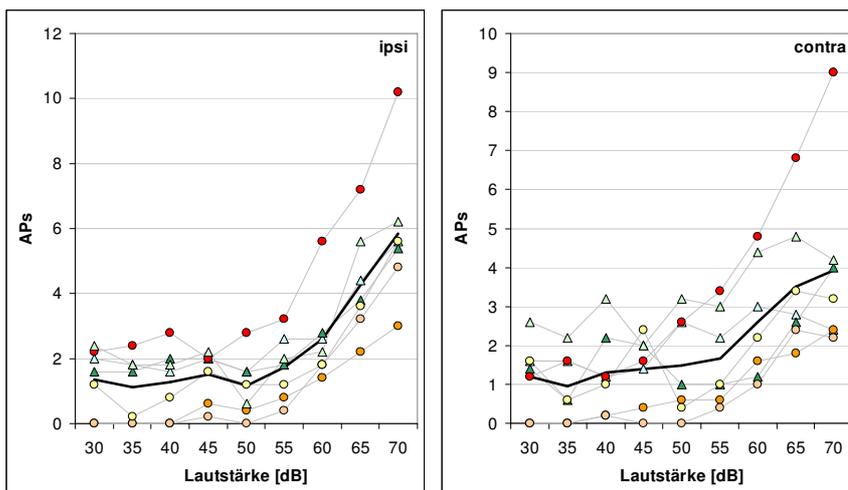


Abb. 87: Intensitätskennlinien der sieben dem AN12 zugeordneten Zellen für Stimulation von ipsi- und contralateral. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte.

3 Ergebnisse

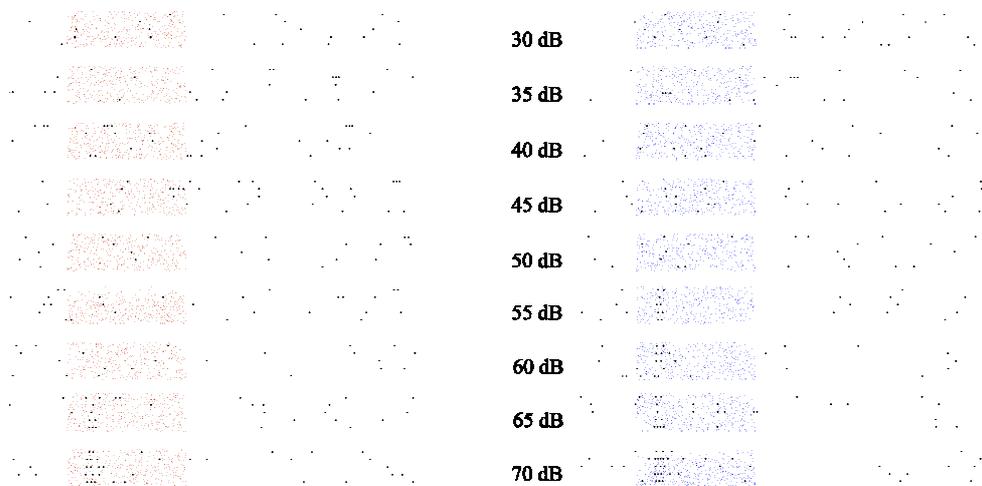


Abb. 88: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

3.2.2 OSG

Im Folgenden werden Zellen beschrieben, die im OSG von *Chorthippus* abgeleitet wurden, deren Zuordnung aber leider nicht möglich war. Zellen,

3.2.2.1 Unbekanntes aufsteigendes Neuron 1 (AN ubk1)

Eine Zelle dieses Typs konnte nur einmal bei einem Weibchen abgeleitet werden.



Abb. 89: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons aus dem Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*.

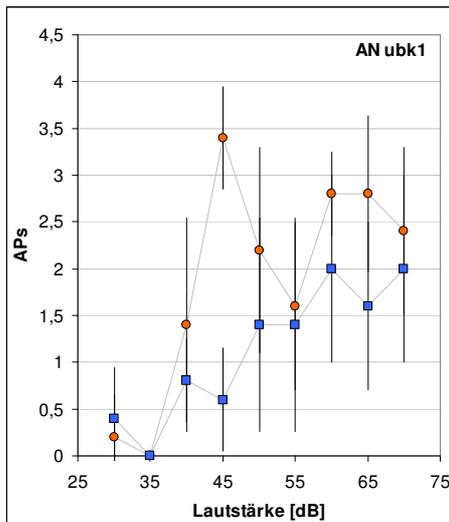


Abb. 90: Intensitätskennlinien des unbekanntes aufsteigenden Neurons (AN ubk1) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

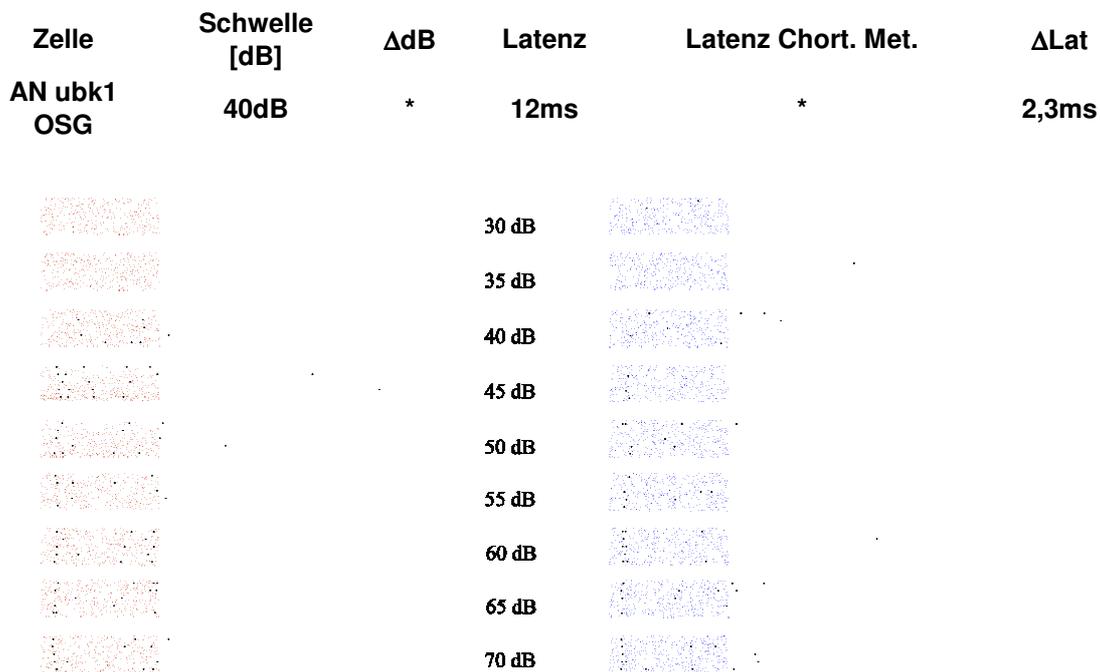
Morphologie:

Das Axon knickt im Protocerebrum scharf nach lateral ab, während ein zweiter Ast weiter nach anterior zieht und dort ebenfalls eine 90° Kurve nach lateral vollführt (Abb. 89). Nachdem ein weiterer Ast vom Hauptaxon abzweigt und in den lateralen posterioren Bereich des Protocerebrums zieht, wo es verzweigt, kommt es am Hauptast zur Ausbildung einer Schleife und einer feinen Verästelung im medianer gelegenen posterioren Protocerebrum.

Physiologie:

Die Schwelle der Zelle lag bei 40dB, sowohl für ipsilaterale, als auch für contralaterale Stimulation. Die Latenz betrug lediglich 12ms und damit im unteren Bereich der für aufsteigende Neurone ermittelten Werte. Das Neuron reagiert auf den Beginn eines Pulses mit der Ausbildung von ein bis zwei Aktionspotentialen. Im Pulsverlauf kommt es zur sporadischen Ausbildung weiterer Spikes. In Antwort auf die männlichen Gesangsattrappen kam es zur zuverlässigen Ausbildung von Spikes bei 18dB Onset und vorauschten Pausen. Die Zelle reagierte jedoch nur dann zuverlässig auf die Onsetüberhöhung, wenn die vorangegangene Pause nicht stumm war (Abb. 92 C und D).

3 Ergebnisse



4Abb. 91: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

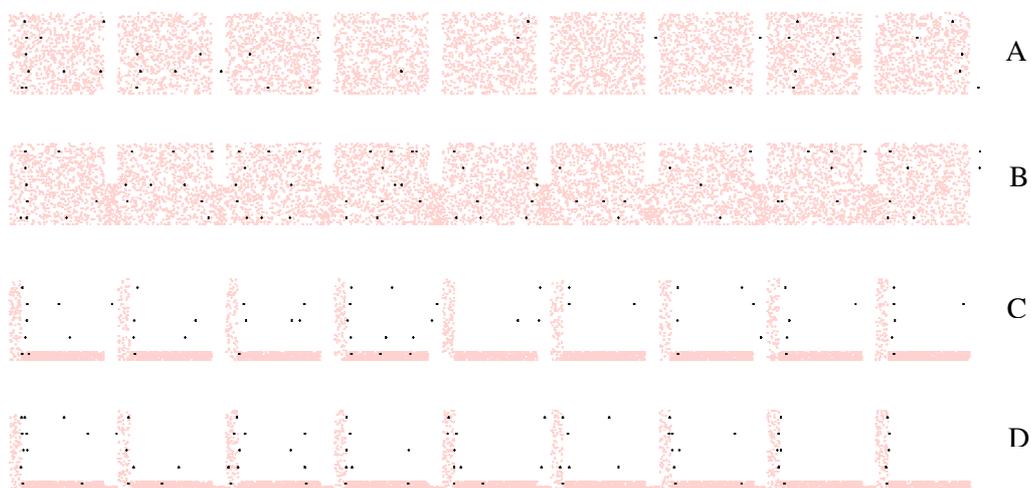


Abb. 92: Spikerasterplots von jeweils fünf Wiederholungen der Reaktion eines unbekanntes aufsteigenden Neurons (AN ubk1) bei Präsentation von männlichen Gesangsattrappen mit 12ms Pausendauer. A) 0dB Onset, stille Pausen. B) 0dB Onset, 6dB Offset. C) 18dB Onset, stille Pausen. D) 18dB Onset, 6dB Offset.

3.2.2.2 Unbekanntes aufsteigendes Neuron 2 (AN ubk2)

Von Zellen dieses Typs konnte viermal abgeleitet werden.

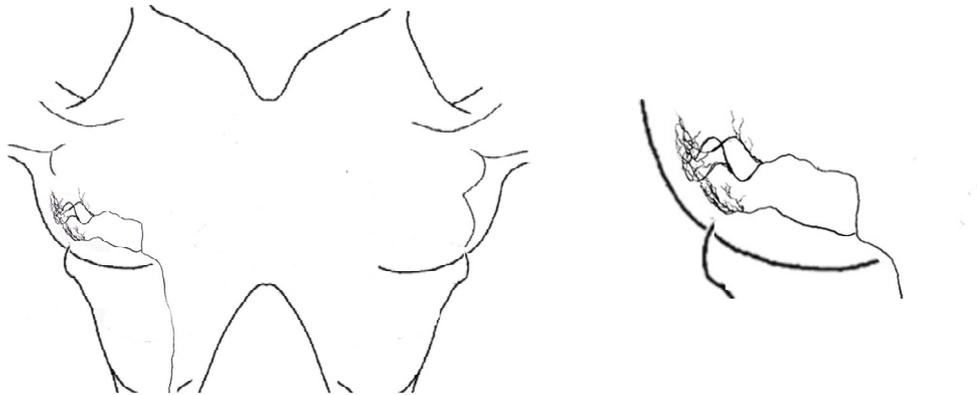


Abb. 93: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons aus dem Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*.

Morphologie:

Nachdem das Axon ebenfalls median das Deutocerebrum durchquert hat, macht es eine scharfe Kurve in das posteriore laterale Protocerebrum (Abb. 93). Hier spaltet es sich auf und sendet einen Ast geradeaus in den lateralsten Teil, ein weiterer Ast verläuft einige Mikrometer weiter in anteriore Richtung und macht dann eine 90° Kurve. Dieser verläuft nun parallel zum ersten Ast ebenfalls in den lateralsten Teil des Protocerebrums bevor er diesen erreicht spaltet er sich erneut mehrmals auf und vollführt mehrere Richtungsänderungen, bevor er sich fein verästelt. Im Vergleich zu den bisher betrachteten aufsteigenden Neuronen fällt auf, dass kurze Nebenäste bei diesem Neuron nicht vorhanden sind, sondern die feinen Verzweigungen sich auf den lateralsten Bereich des posterioren Protocerebrums beschränken.

Physiologie:

Die Schwelle der Zellen lag zwischen 55 und 60dB für contralaterale Stimulation, für ipsilaterale ca. 5dB höher (Abb. 95 und Abb. 96). Die Latenz lag mit durchschnittlich 24,2ms (± 1 ms) für aufsteigende Zellen sehr hoch. Die Richtungscharakteristik lag für

3 Ergebnisse

Spikezahlen bei ca. 5-7dB, für Zeitunterschiede bei 2,6ms. Bei Stimulation mit männlichen Gesangsattrappen wurden Onsetüberhöhungen von 9 und 18dB unabhängig von der vorhergehenden Pausentiefe mit einem Burst aus 2-4 Spikes beantwortet. Eine Korrelation mit der Pausendauer oder der Pausentiefe ließ sich nicht feststellen. Kennlinie und Reaktion bei Onsets weisen Ähnlichkeiten zu AN12 auf (Abb. 96). Die höhere Schwelle sowie die sehr langen Latenzen zeigen allerdings große Unterschiede zu diesem Zelltyp.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|----------------|---------------|-------------|--------|--------------------|--------------|
| AN ubk2 OSG | 55-60dB | 5-7dB | 24,8ms | * | 2,6ms |

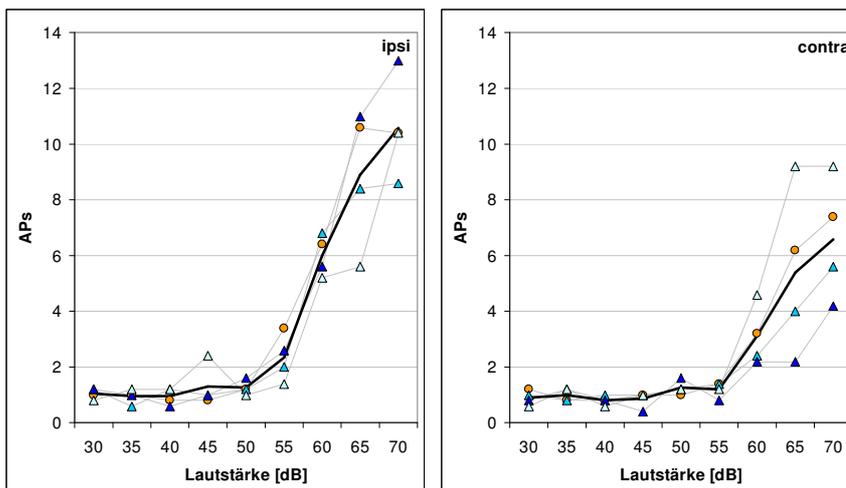


Abb. 94: Intensitätskennlinien der vier Zellen die diesem Typ zugeordnet wurden (AN ubk2) für ipsilaterale und contralaterale Stimulation. Schwarze Kurven zeigen Mittelwerte.

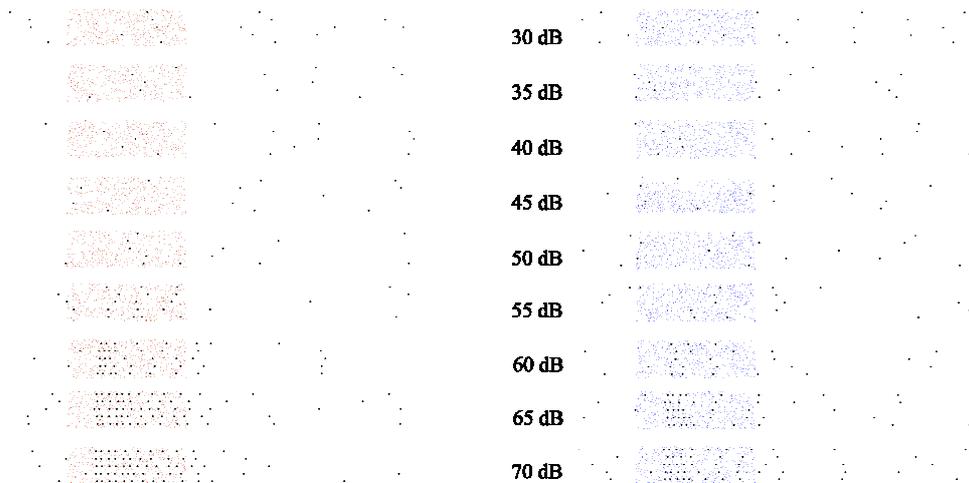


Abb. 95: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

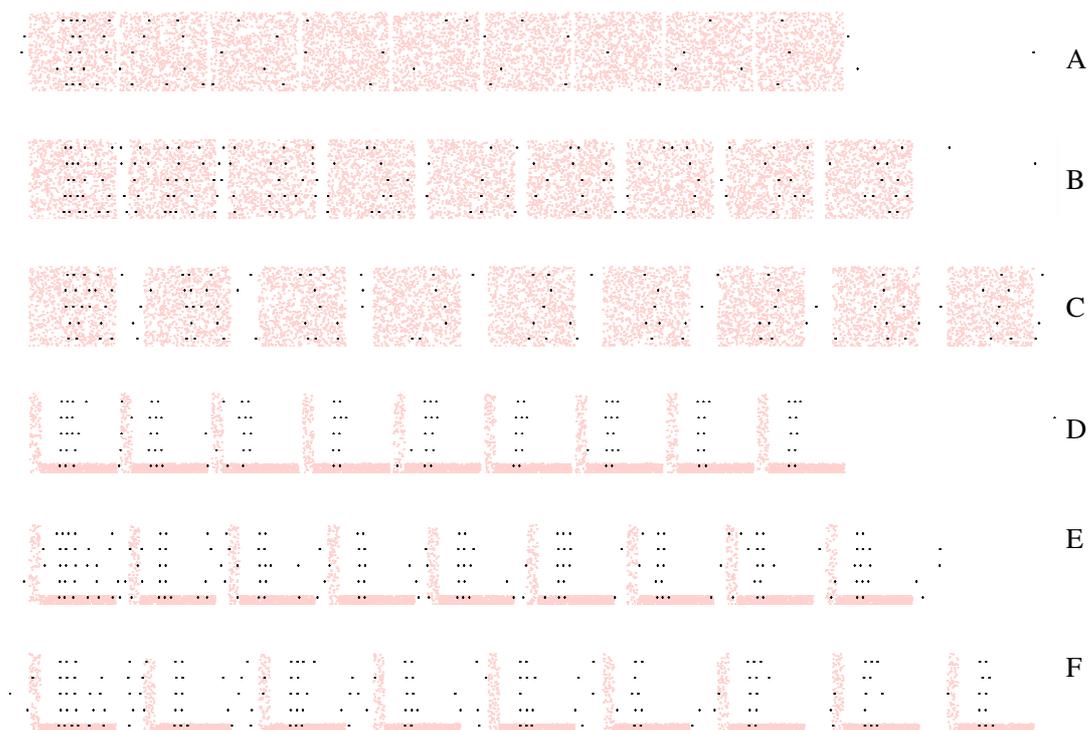


Abb. 96: Spikerasterplots von jeweils fünf Wiederholungen der Reaktion eines unbekanntem aufsteigenden Neurons (AN ubk2) bei Präsentation von männlichen Gesangsattrappen. A) 4ms Pausendauer, 0dB Onset, stille Pausen; B) 12ms Pausendauer; 0dB Onset, stille Pausen; C) 26ms Pausendauer, 0dB Onset, stille Pausen; D) 4ms Pausendauer, 18dB Onset, stille Pausen; E) 12ms Pausendauer, 18dB Onset, stille Pausen; F) 26ms Pausendauer, 18dB Onset, stille Pausen.

3.2.2.3 Unbekanntes aufsteigendes Neuron 3 (AN ubk3)



Abb. 97: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten aufsteigenden Neurons aus dem Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*.

Morphologie:

Das Axon dieses Neurons spaltete sich bereits im Deutocerebrum auf. Beide Äste ziehen dann parallel in das Protocerebrum und verzweigen dort, während der Hauptast des einen Axons in einer weiten Kurve in das laterale Protocerebrum zieht (Abb. 97). Der Ort der feinen Verzweigungen dieses Neurons stimmt weitestgehend mit dem des AN3 überein. Morphologisch ist das Neuron – bis auf die Aufspaltung in zwei Axone – kaum vom AN3 zu unterscheiden. Physiologisch weist die Zelle jedoch starke Unterschiede zum AN3 auf.

Physiologie:

Die Schwelle der Zelle lag zwischen 40 und 50dB. Zwischen 50 und 60dB lassen sich keine Spikezahlunterschiede zwischen ipsilateraler und contralateraler Stimulation feststellen. Die minimale Latenz lag im Mittel bei 17,3ms schwankte aber stark und lag bei gleicher Lautstärke bei Werten von 15ms bis 21ms. Sowohl bei männlichen Gesangsatt-rappen, als auch bei weiblichen kommt es zu einer starken Reaktion auf den Beginn der Strophe, im weiteren Silbenverlauf werden sporadisch Aktionspotentiale ausgebildet.

Nach überhöhten Onsets sind häufiger Spikes zu beobachten, die Ausbildung dieser ist allerdings unregelmäßig.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|----------------|---------------|-------------|-----------------------|--------------------|--------------|
| AN ubk3 OSG | 40-50dB | 0dB | 17,3ms \pm 3,3ms | * | 1,5ms |

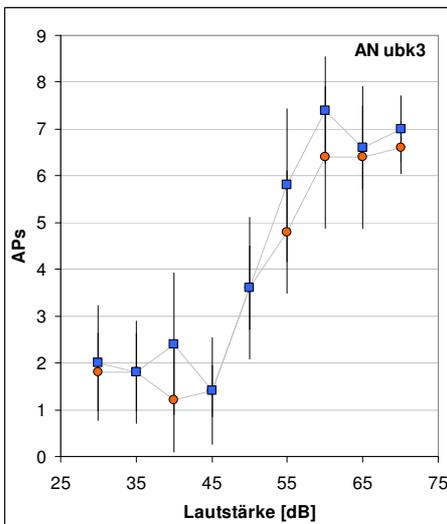


Abb. 98: Intensitätskennlinien des unbekanntes aufsteigenden Neurons (AN ubk3) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

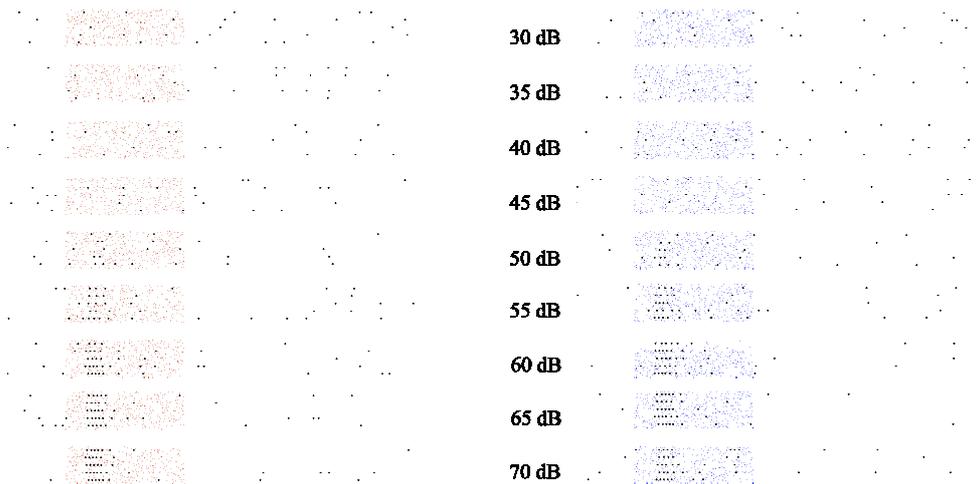


Abb. 99: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

3.2.2.4 Unbekanntes aufsteigendes Neuron 4 (AN ubk4)

Die Einteilung der folgenden beiden Zellen fand aufgrund der sehr hohen morphologischen Ähnlichkeiten statt. Diese Zellen wurden je einmal bei einem Männchen und einem Weibchen abgeleitet, die große Unterschiede in den physiologischen Eigenschaften aufweisen.

Morphologie:

Das Axon des Neurons zieht median durch das Deutocerebrum und knickt beim Eintritt in das Protocerebrum nach lateral ab. Ein Hauptast zieht bis in den lateralsten Teil des Protocerebrums und bildet dort feine Verzweigungen aus (Abb. 100 und Abb. 104).

3.2.2.4.1 Männchen

Physiologie:

Die Schwelle der Zelle lag bei 45-50dB bei einer Latenz von 13,0ms ($\pm 0,3$ ms). Der Unterschied in den Latenzen bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation betrug lediglich 0,5ms. Auch die Kennlinien bei Stimulation von unterschiedlicher Seite waren bis zu hohen Intensitäten annähernd deckungsgleich. Auffällig am Feuerverhalten der Zelle war, dass Spikes meist in Bursts von zwei bis drei Spikes auftraten (Abb. 102 und Abb. 103). Dies war ebenfalls bei der auftretenden Spontanaktivität der Fall. Ab einer Lautstärke von 55-60dB trat in Folge der Stimulation mit einem Rauschpuls ein Bereich verminderter Spontanaktivität auf. Silben weiblicher Gesangsattrappen werden ab einer gewissen Lautstärke von regelrechten Burstserien abgebildet (Abb. 103). Dabei kommt es bei der Reaktion auf Pulse mit steilem Anstieg zur Ausbildung von mehr APs als bei solchen mit gerampten Anstiegen.

Das Verhalten der Zelle kann durchaus durch Penetration verändert worden sein. Allerdings wurden die gleichen burstartigen Entladungen ebenfalls bei der folgenden Zelle vorgefunden, die eine sehr ähnliche Morphologie aufweist, sich aber in wesentlichen physiologischen Parametern unterscheidet.



Abb. 100: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons aus dem Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*. Verzweigungsmuster im Männchen.

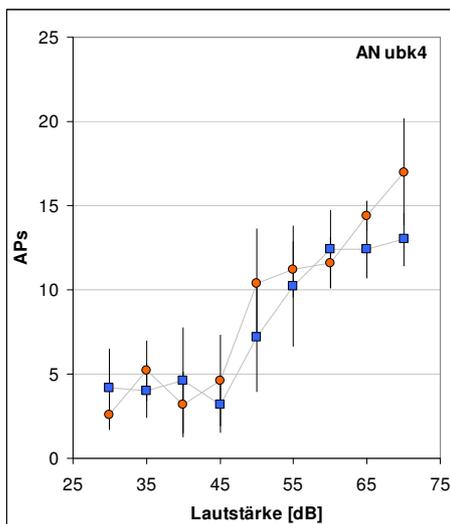


Abb. 101: Intensitätskennlinien des unbekannten aufsteigenden Neurons (AN ubk4, Männchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

3 Ergebnisse

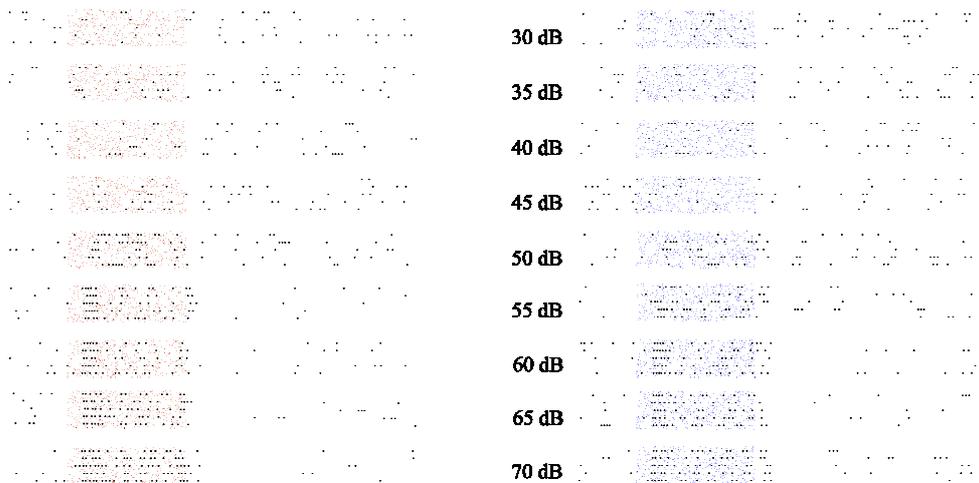


Abb. 102: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation



Abb. 103: Spikerasterplots bei Stimulation mit weiblichen Gesangsattrappen. Silben aus jeweils 6 Pulsen a 10ms getrennt durch 3ms Gaps. A) steiler Anstieg; Pausendauer 5ms. B) steiler Anstieg; Pausendauer 12ms. C) steiler Anstieg; Pausendauer 30ms. D) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 5ms; E) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 12ms. F) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 30ms.

3.2.2.4.2 Weibchen

Physiologie:

Im Gegensatz zur morphologisch sehr ähnlichen Zelle, die bei einem Männchen abgeleitet wurde, bildete diese bei einem Weibchen abgeleitete Zelle Kennlinien mit Bandpasscharakteristik (Abb. 105). Die Schwelle der Zelle lag bei 40dB. Bei Contralateraler Stimulation wurden mehr Spikes ausgebildet als bei ipsilateraler. Die Latenz der Zelle betrug 15,2ms (± 1 ms). Der zeitliche Unterschied im Auftreten des ersten Spikes bei Stimulation von ipsi- und contralateral betrug 3,9ms. Auch bei dieser Zelle traten die Spikes häufig in Bursts aus 2-3 APs auf (Abb. 106, Abb. 107 und Abb. 108).



Abb. 104: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons aus dem Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*. Verzweigungsmuster im Weibchen.

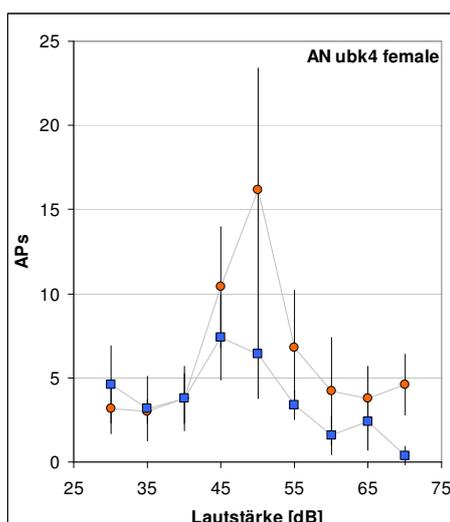


Abb. 105: Intensitätskennlinien des unbekanntes aufsteigenden Neurons (AN ubk4, Weibchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

3 Ergebnisse

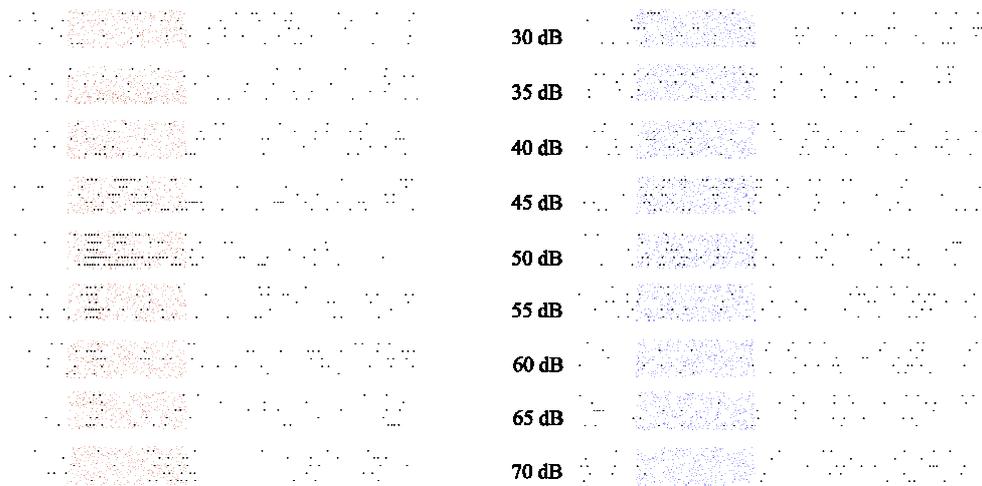


Abb. 106: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

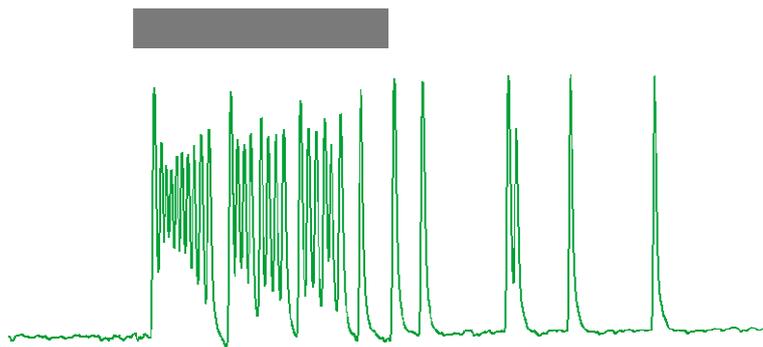


Abb. 107: Ableitungsurspur bei 50dB ipsilateraler Stimulation.

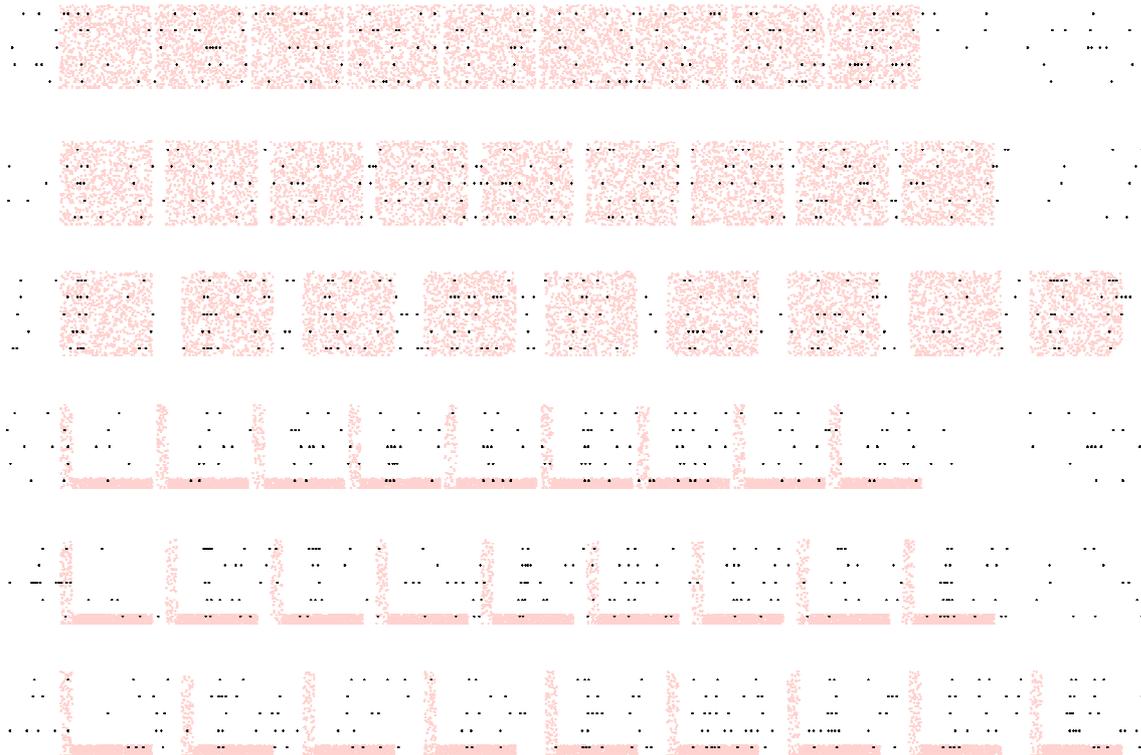


Abb. 108: Spikerasterplots von jeweils 5 Wiederholungen. A) 0dB Onset, stille Pausen, Pausendauer 4ms; B) 0dB Onset, stille Pausen, Pausendauer 12ms; C) 0dB Onset, stille Pausen, Pausendauer 26ms; D) 18dB Onset, stille Pausen, Pausendauer 4ms; E) 18dB Onset, stille Pausen, Pausendauer 12ms; F) 18dB Onset, stille Pausen, Pausendauer 26ms.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-------------------|---------------|-------------|-----------------------|--------------------|--------------|
| AN ubk4 M. OSG | 45-50dB | 0dB | 13,0ms \pm 0,3ms | * | 0,5ms |
| AN ubk4 W. OSG | 40dB | groß | 15,2ms \pm 1ms | * | 3,9ms |

3.2.2.5 Unbekanntes Neuron ohne Färbung (Ubk1)

Zellen mit dieser Charakteristik konnten zweimal abgeleitet werden. Eine erfolgreiche Färbung gelang dabei leider nicht. Die Ableitungen fanden je einmal an einem Männchen und einem Weibchen statt.

3 Ergebnisse

Physiologie:

Die Schwelle der Zelle lag bei 50-55dB bei contralateraler Stimulation. Bei ipsilateraler Beschallung wurden bei 55 bis 60dB vereinzelte APs mit einer Latenz von ca. 40ms ausgelöst. Die Latenz bei contralateraler Reizgabe betrug 24,6ms ($\pm 0,7$ ms). Die Richtungscharakteristik der beiden Neurone war sehr groß (Abb. 109 und Abb. 110). Dies betraf sowohl die Spikezahlunterschiede als auch die zeitlichen Unterschiede. In Folge der Spikegenerierung auf contralateraler Seite blieb die Spontanktivität für einen längeren Zeitraum (>200 ms) aus (Abb. 110). Reizprogramme mit männlichen oder weiblichen Gesangsattrappen konnten leider nicht gegeben werden.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|----------|---------------|-------------|---------------------|--------------------|--------------|
| Ubk1 OSG | 50-55dB | sehr groß | 24,6ms $\pm 0,7$ ms | * | ~ 15 ms |

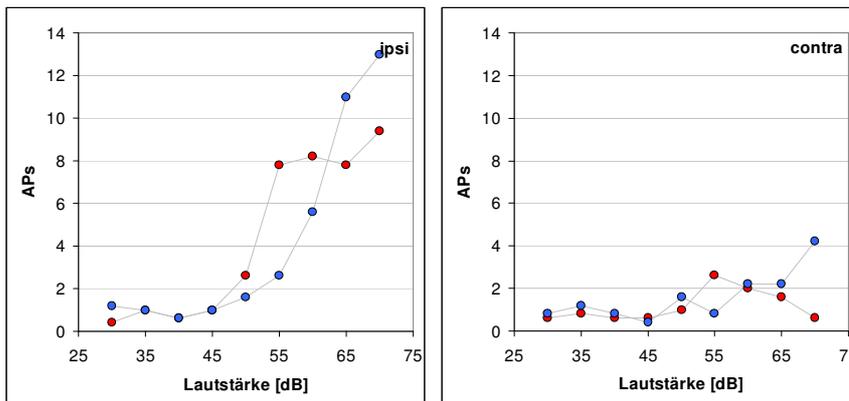


Abb. 109: Intensitätskennlinien der beiden unbekanntten Zellen (Ubk1) bei ipsilateraler und contralateraler Reizung (blau: Männchen; rot: Weibchen).

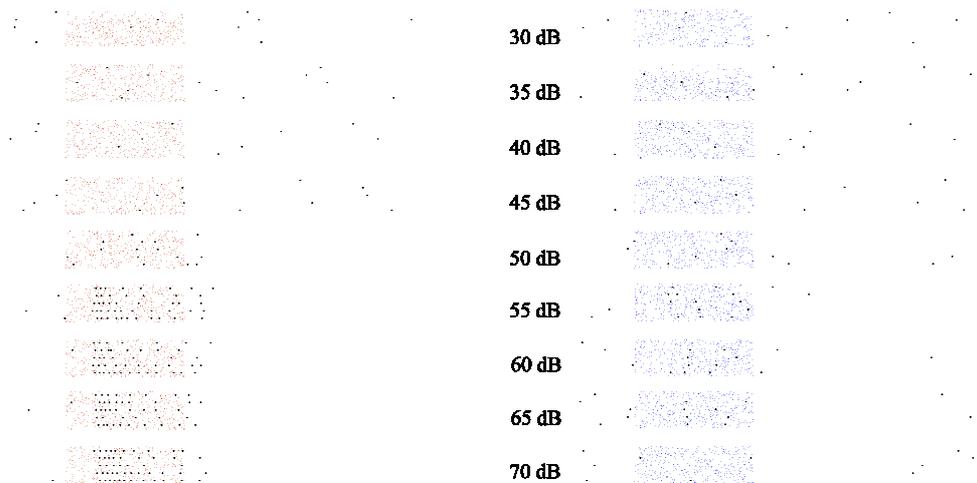


Abb. 110: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

3.2.3 Charakterisierung von Neuronen im Oberschlundganglion

3.2.3.1 Beidseitig inhibierte lokale Interneurone (LBN Inhib.)

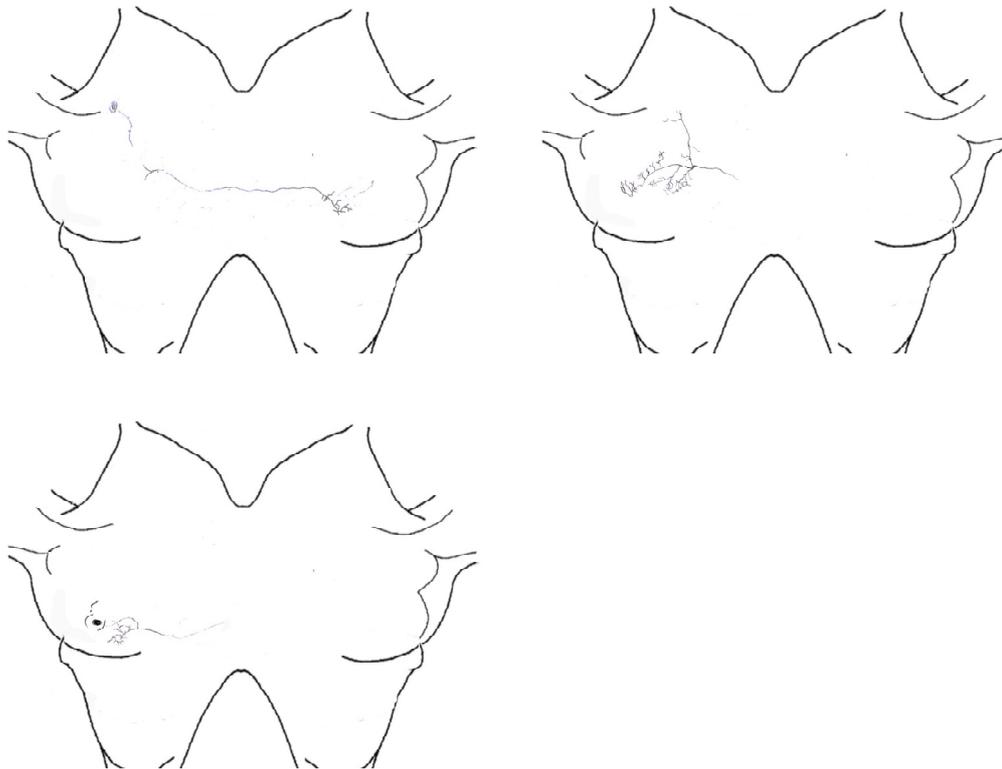
Die folgenden sechs Neurone wurden sowohl in Männchen (vier) als auch in Weibchen (zwei) abgeleitet. Die Färbungen waren allesamt schwach und unvollständig. Morphologisch war jedoch bei allen Zellen ein von einer Hirnhälfte auf die andere Seite ziehender Ast erkennbar. Physiologisch zeigten alle Zellen eine durch die Rauschpulse ausgelöste Inhibition.

Morphologie:

Das Soma war bei zwei Zellen recht deutlich zu erkennen und lag im lateralen Bereich des Protocerebrums (Abb. 111). Der Bereich der dendritischen Verzweigungen lag im posterioren lateralen Bereich und erschienen in den Färbungen in denen dieser Bereich deutlich gefärbt war, sehr wenig verzweigt und lokal recht begrenzt. Bei einer Zelle zog der Hauptast auf der Seite der axonalen Endigungen in einer leichten Kurve in den lateralsten posterioren Bereich des Protocerebrums. Es waren zwei posteriore Nebenäste, sowie ein anteriorer Ast zu erkennen. Zusätzlich gingen vom Hauptast zahlreiche kurze

3 Ergebnisse

Nebenäste nach anterior ab. Bei einer anderen Zelle lag der soma-contralaterale Teil wesentlich weiter medial und wies nur eine geringe lokale Verästelung auf. Die physiologischen Eigenschaften beider Zellen wiesen keine signifikanten Unterschiede auf, weshalb sie hier zusammen behandelt werden, auch wenn es aufgrund der Morphologie unwahrscheinlich erscheint, dass es sich um denselben Zelltyp handelt.



**Abb. 111: Zeichnungen der Färbungen der beidseitig inhibierten lokalen Neurone im Ober-
schlundganglion von *Chorthippus biguttulus*.**

Physiologie:

Ab einer Lautstärke von 40-45dB kam es zu einer Unterdrückung der Spontanaktivität. Diese erreichte bei 55-60dB ein Maximum. Bei einigen Zellen kam es bei höheren Intensitäten zu einer Zunahme der APs. Die Inhibition setzte nach ca. 20-25ms ein. Auf der Seite des Somas konnten deutliche IPSPs beobachtet werden (Abb. 114). Auf Soma contralateraler Seite waren mehrfach kleine Depolarisierungen zu verzeichnen (Abb.

116). Bei Stimulation mit Gesangsattrappen, männlich oder weiblich, wurden bei langen Pausen weniger Aktionspotentiale unterdrückt (Abb. 115).

Diskussion:

Boyan beschrieb in einer Arbeit über Kommissuren im Gehirn von Heuschrecken fünf Zellen, die auf auditorische Reize reagierten. Davon waren drei Zellen sowohl auditorisch als auch visuell erregbar, zwei der Zellen waren rein auditorische Zellen (Abb. 117). Leider wurden die physiologischen Eigenschaften der Zellen nicht genauer beschrieben, so dass eine Zuordnung schwer fällt. Aufgrund der morphologischen Charakteristika könnten die Zeichnungen der Zellen 1 und 2 der von Boyan beschriebenen Zelle 102 entsprechen, Zelle drei weist dagegen einige Gemeinsamkeiten mit Zelle 104 auf. Alle Zellen waren stark spontanaktiv. Dass diese Spontanaktivität durch die Penetration der Zellen ausgelöst wurde, kann nicht ausgeschlossen werden.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|------------|---------------|-------------|----------|--------------------|--------------|
| inhib. OSG | 40-45dB | ~5dB | ~20-25ms | * | * |

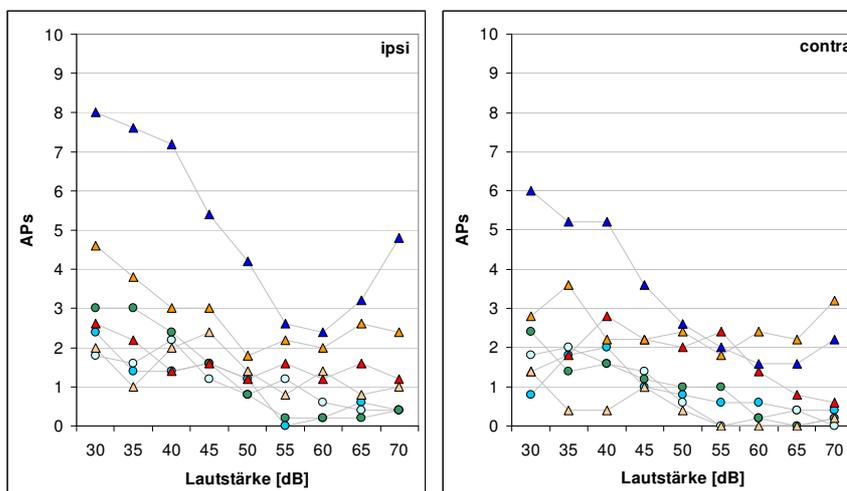


Abb. 112: Intensitätskennlinien der sechs beidseitig inhibierten lokalen Neurone für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

3 Ergebnisse

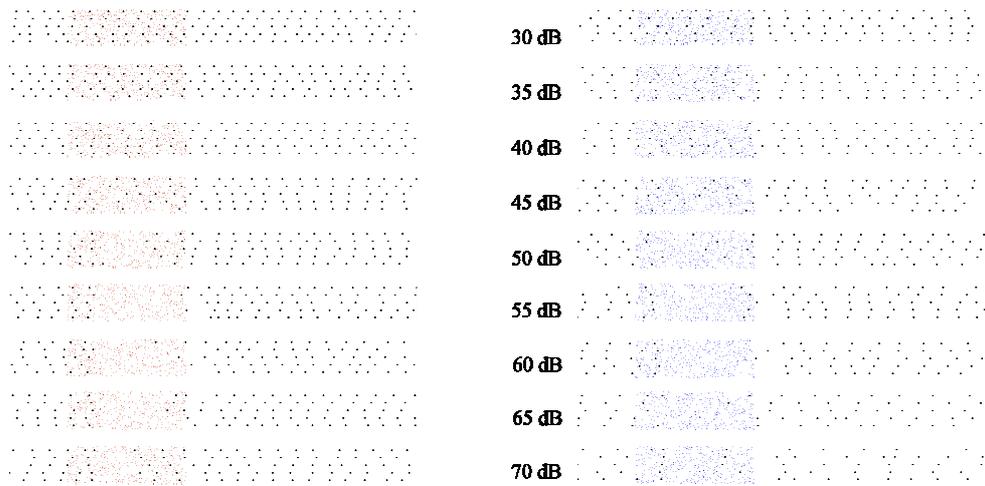


Abb. 113: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

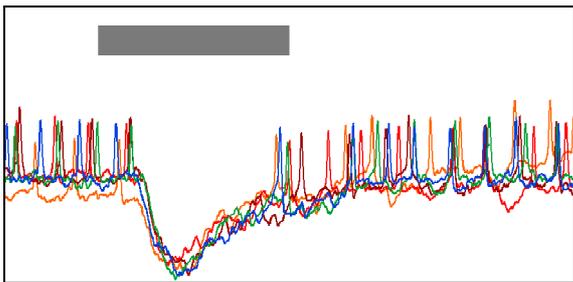


Abb. 114: Ableitungen von fünf Wiederholungen bei 55dB ipsilateraler Stimulation.

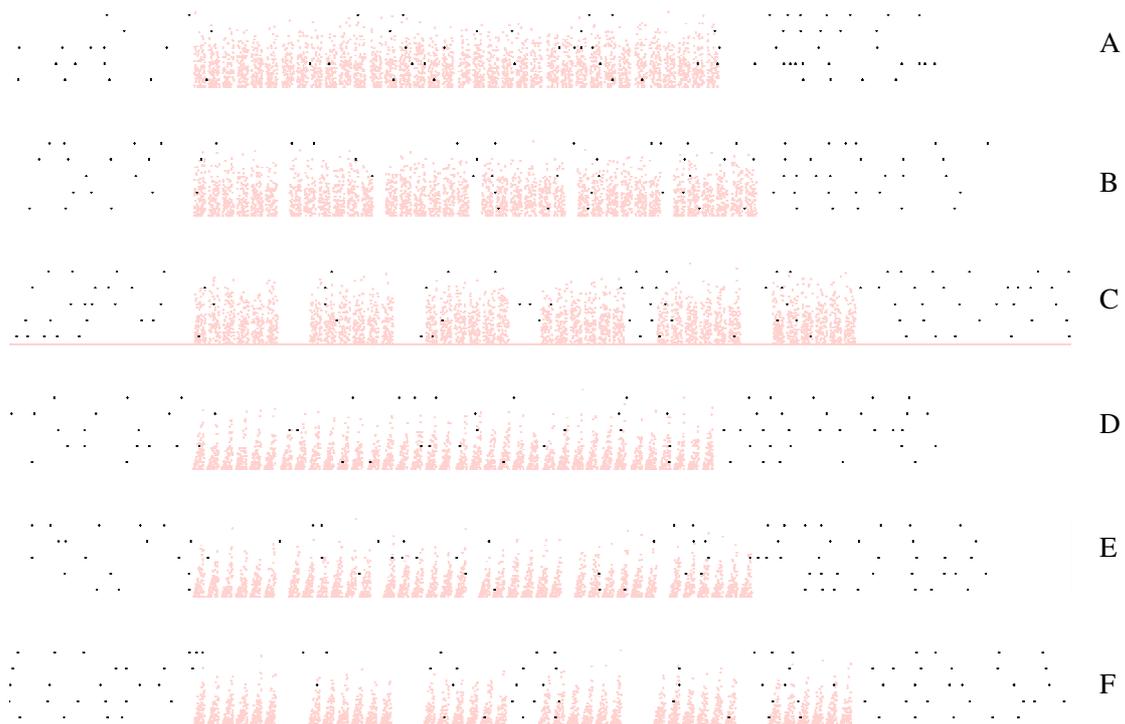


Abb. 115: Spikerasterplots desselben Neurons bei Präsentation von weiblichen Gesangsattrappen. Silben aus jeweils 6 Pulsen a 10ms getrennt durch 3ms Gaps. A) steiler Anstieg; Pausendauer 5ms. B) steiler Anstieg; Pausendauer 12ms. C) steiler Anstieg; Pausendauer 30ms. D) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 5ms; E) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 12ms. F) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 30ms.

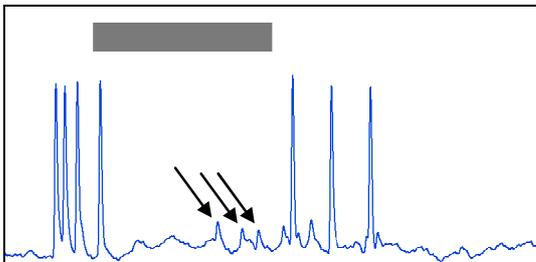


Abb. 116: Ableitspur eines beidseitig inhibierten lokalen Neurons bei 70dB ipsilateraler Stimulation.

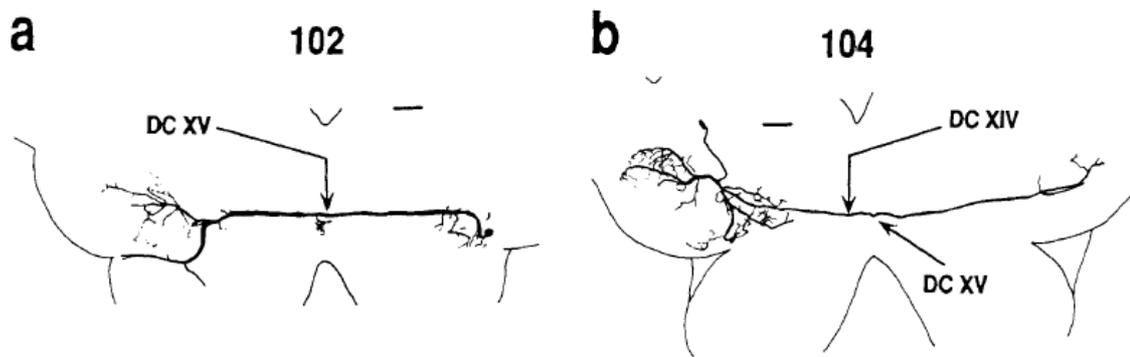


Abb. 117: Zwei auditorische Neurone aus dem Oberschlundganglion von *Locusta migratoria* (aus Boyan 1993).

3.2.3.2 Lokale Interneurone bei Weibchen

3.2.3.2.1 Local Brain Neuron 1 (LBN1)



Abb. 118: Gestaltabbildung des LBN1 im Oberschlundganglion eines *Chorthippus biguttulus* Weibchens.

Morphologie:

Das Soma dieser recht kleinen Zelle liegt im medianen Teil des lateralen Protoocerebrums (Abb. 118). Von ihm zieht ein Neurit nach posterior und spaltet sich in zwei Äste auf. Einer zieht direkt in den lateralen Teil, der andere verläuft weiter in posteriorer Richtung und verzweigt dort. Boutonartige Verdickungen waren nicht zu erkennen, so dass nicht festgestellt werden konnte, bei welchem Ast es sich um den dendritischen Teil und den Teil der axonalen Endigungen handelte.

Physiologie:

Die Spontanaktivität wird im Bereich von 40 bis 50dB unterdrückt, bei höheren Intensitäten kommt es zur Ausbildung von Bursts mit zwei bis 5 Spikes (Abb. 120 und Abb. 121). Die Kennlinien für ipsilaterale und contralaterale Stimulation zeigten keine Unterschiede in der bei gleicher Lautstärke ausgelösten Spikezahl. Mit Latenzen von 18,3ms ($\pm 1,6$ ms) lagen die Werte im unteren Bereich der für lokale Zellen ermittelten Werte. Der Latenzunterschied für Beschallung von ipsi- und contralateral betrug 1,3ms. Die Richtcharakteristik des Neurons ist also sowohl für Spikezahlen, als auch für die Latenz des ersten Spikes sehr gering. Bei der Ableitung kam es immer wieder zur Ausbildung von Bursts. Diese könnte auf die Verletzung der Zelle durch die Penetration mit der Elektrode hinweisen. Bei Stimulation mit Reizattrappen kam es ebenfalls zur Ausbildung von Bursts (Abb. 122 und Abb. 123). Diese traten häufiger bei längeren Pausendauern auf, sowie regelmäßig zum Silbenbeginn bei Onsetüberhöhungen von 9 und 18dB (Abb. 124).

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-----------|---------------|-------------|---------------------|--------------------|---------------|
| Lok 1 OSG | 40-50dB | 0dB | 18,3ms $\pm 1,6$ ms | * | $\sim 1,3$ ms |

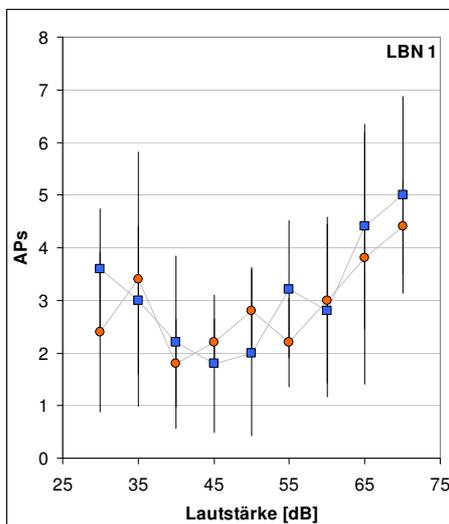


Abb. 119: Intensitätskennlinien des unbekanntes lokalen Neurons (LBN1, Weibchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

3 Ergebnisse

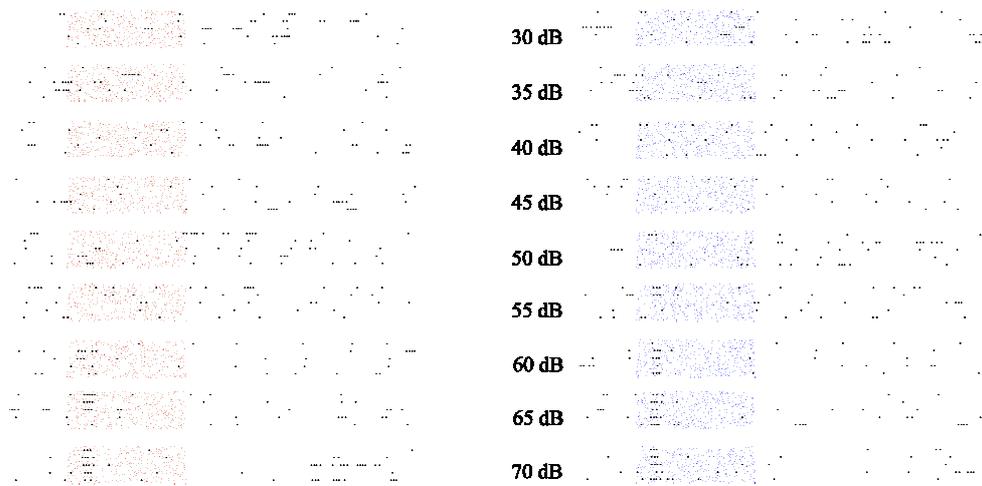


Abb. 120: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

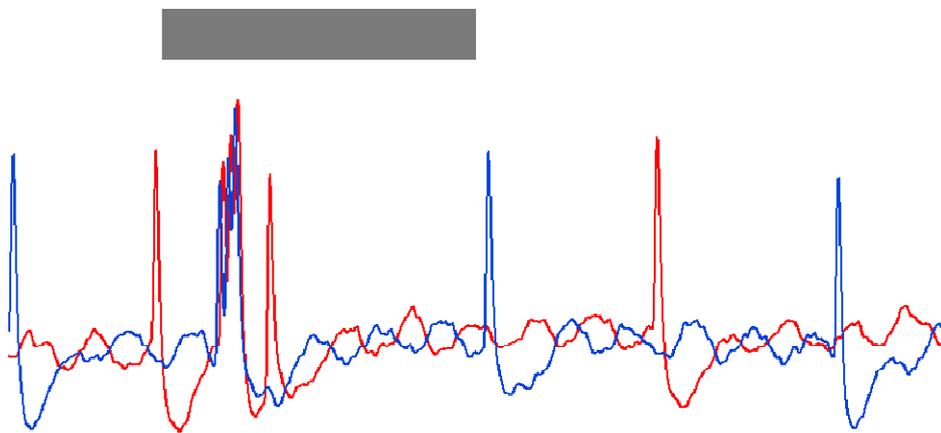


Abb. 121: Zwei Ableitspuren bei 60dB ipsilateralер Stimulation.



Abb. 122: Jeweils eine Ableitspur bei Stimulation mit männlichen Gesangsattrappen ohne Onsetüberhöhung. A) 70ms Pulse mit 4ms Pausen; B) 70ms Pulse mit 12ms Pausen; C) 70ms Pulse mit 26ms Pausen.

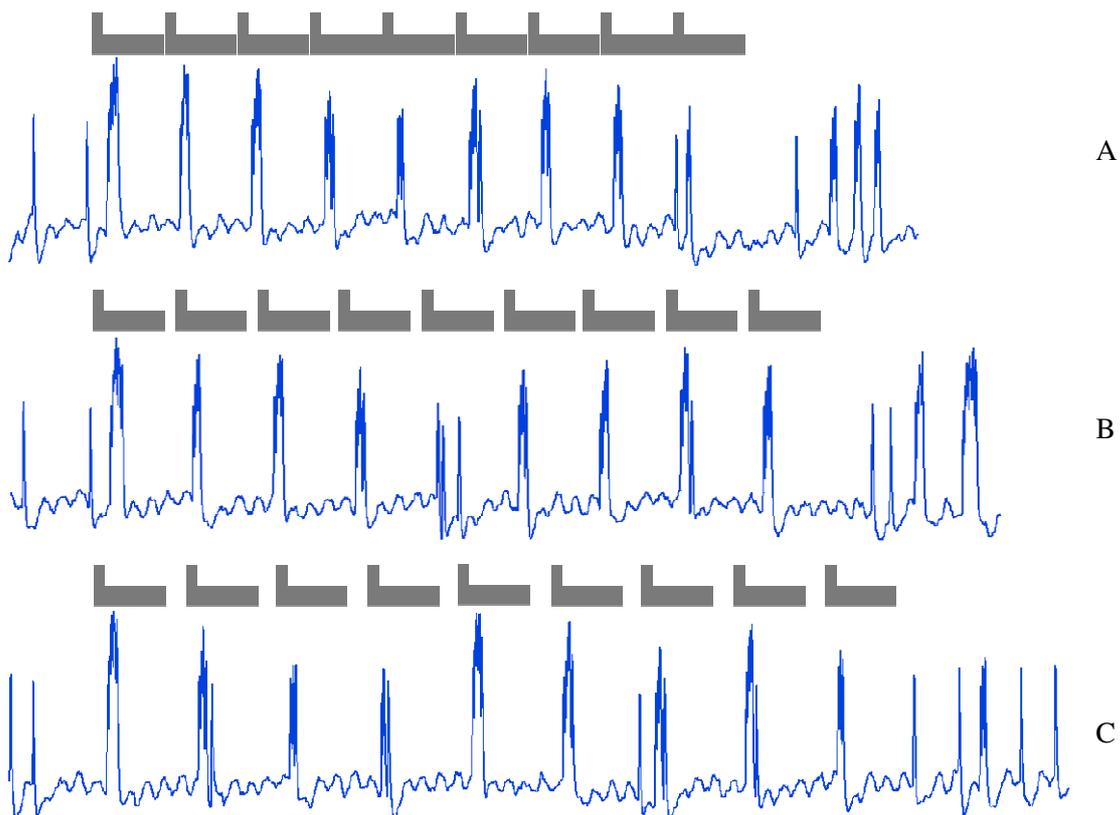


Abb. 123: Ableitspuren bei Präsentation von männlichen Gesangsattrappen mit 18dB Onsetüberhöhung. A) 70ms Pulse mit 4ms Pausen; B) 70ms Pulse mit 12ms Pausen; C) 70ms Pulse mit 26ms Pausen.

3 Ergebnisse

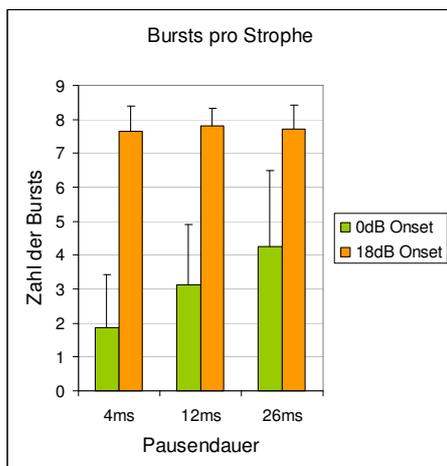


Abb. 124: Vergleich der Bursts pro Strophe bei männlichen Gesangsattrappen mit verschiedenen Pausendauern sowie mit und ohne Onsetüberhöhung.

3.2.3.2.2 Local Brain Neuron 2 (LBN2)

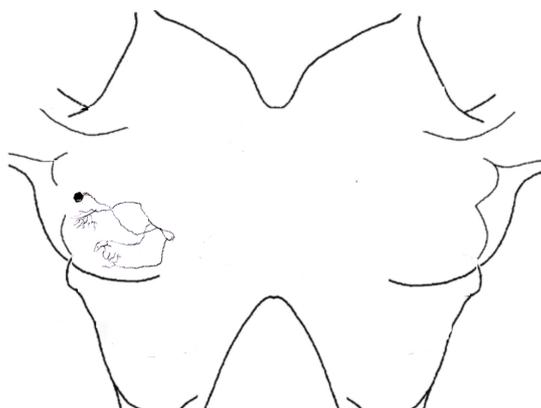


Abb. 125: Gestaltabbildung eines lokalen Neurons im Oberschlundganglion eines *Chorthippus biguttulus* Weibchens.

Morphologie:

Das Soma der Zelle befindet sich im medialen Teil des lateralen Protocerebrums (Abb. 125). Von dort zieht ein Neurit nach Median, macht im medianen Bereich eine Schleife und zieht wieder zurück in den Ausgangsbereich, wo er lokale Verzweigungen ausbildet. Auf dem Weg dorthin bildet er zwei weitere parallel verlaufende Äste aus, die nach lateral ziehen und dort ebenfalls lokale Verästelungen ausbilden.

Physiologie:

Die Zelle bildete bei Lautstärken über 40dB starke IPSPs aus (Abb. 127). Die Latenz dieser IPSPs betrug in etwa 25ms. Bei Erhöhung der Lautstärke konnten von 50-70dB zum Ende der Inhibition ein bis drei Aktionspotentiale ausgelöst werden. Die frühesten Spikes traten dabei bei ca. 75ms auf, teilweise aber erst über 100ms nach Stimulusbeginn. Bei Präsentation von männlichen Gesangsattrappen wurden nur IPSPs ausgebildet, Aktionspotentiale traten dabei nicht auf (Abb. 128).

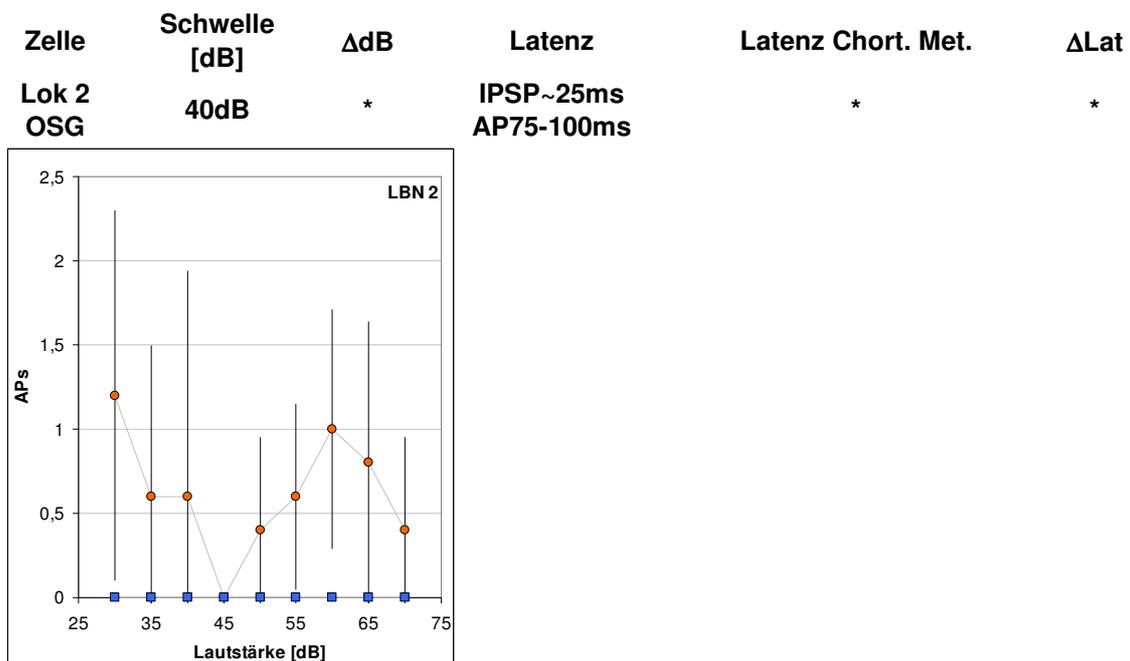


Abb. 126: Intensitätskennlinien des unbekanntes lokalen Neurons (LBN2, Weibchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

3 Ergebnisse

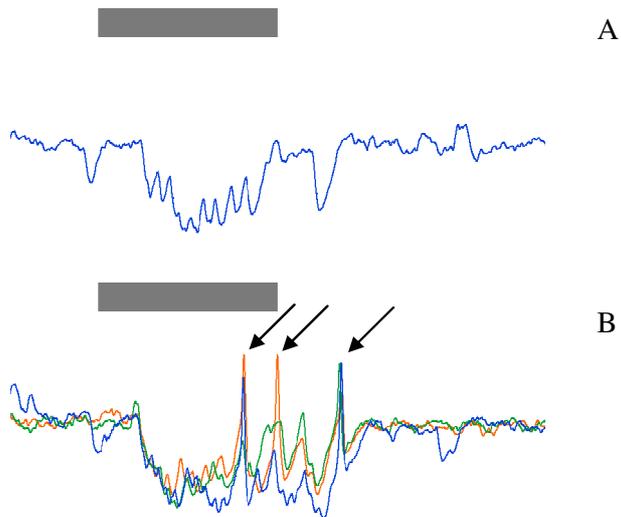


Abb. 127: A) Ableitspur bei 50dB ipsilateraler Stimulation; B) Zwei Ableitspuren bei ipsilateraler Stimulation mit 70dB. Pfeile zeigen ausgelöste APs.

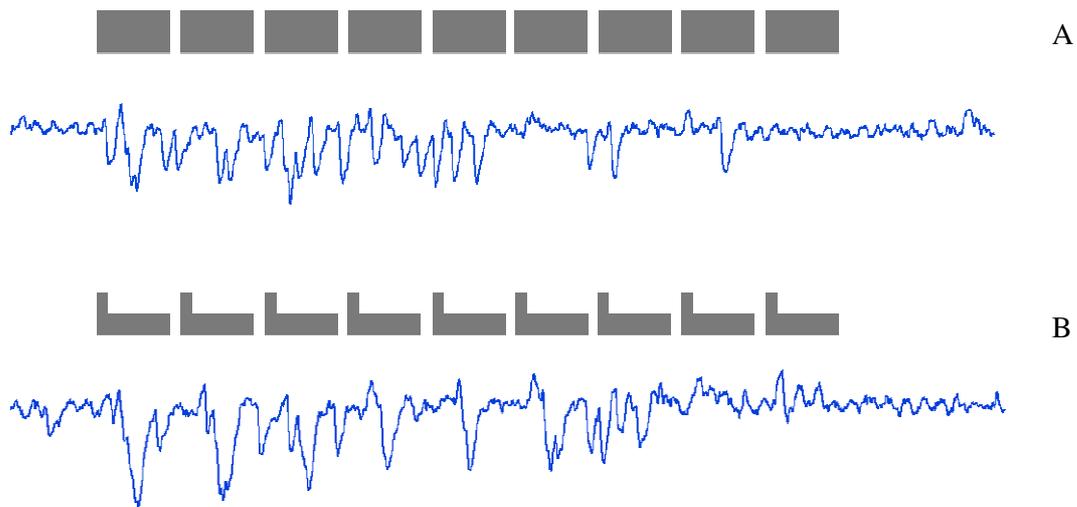


Abb. 128: Ableitspuren von LBN2 bei Stimulation mit männlichen Gesangsattrappen mit einer Pulsdauer von 70ms und einer Pausendauer von 12ms. A) ohne Onset; B) 18dB Onset.

3.2.3.2.3 Local Brain Neuron 3 (LBN3)

Eine Zelle, bei der die Färbung leider nicht gelang. Aufgrund der großen Latenzen wurde sie bei den lokalen Hirnneuronen eingeordnet.

Physiologie:

Die Schwelle der Zelle lag bei lediglich 40dB. Bei einer Lautstärke von über 50dB wurden bei ipsilateraler Stimulation die Spikes zunehmend unterdrückt. Bei contralateraler Stimulation traten bei Lautstärken zwischen 45 und 65dB zunächst ein bis vier Aktionspotentiale normaler Gestalt auf. In deren Folge kam es nach ca. 50ms zu einem erhöhten Potential, dem zahlreiche kleine EPSPs aufsaßen (Abb. 131; Bei der 50Hz Schwingung, die bereits vor dem Stimulus zu sehen ist, handelt es sich um ein Setup-bedingtes Rauschen.). Die Frequenz dieser EPSPs lag bei fast 300Hz, die Dauer war ungefähr so lang wie der Stimulus (100ms) Im Anschluss an diese EPSPs fiel das Potential wieder auf die Ausgangswerte und es wurden für mehrere 100ms weitere Aktionspotentiale normaler Gestalt ausgebildet. Die minimale Latenz des ersten Spikes lag bei ca. 34,2ms (± 6 ms). Die zeitliche Differenz für das Auftreten des ersten Spikes bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation betrug 3,3ms. Die zeitliche Richtungscharakteristik des Neurons ist somit gut, die Fähigkeit zur Lateralisierung anhand der Spikezahlen ist im Bereich von 45-60dB sehr gut. Leider konnten bei dieser Zelle keine weiteren Reizprogramme durchgeführt werden.

| Zelle | Schwelle [dB] | Δ dB | Latenz | Latenz Chort. Met. | Δ Lat |
|-----------|---------------|-------------|-------------------|--------------------|--------------|
| Lok 3 OSG | 40dB | groß | 34,2ms ± 6 ms | * | 3,3ms |

3 Ergebnisse

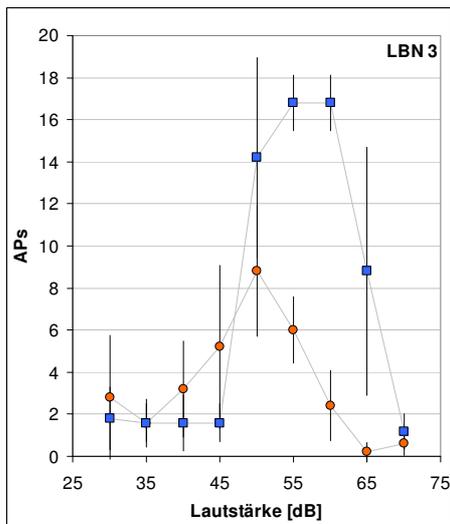


Abb. 129: Intensitätskennlinien des unbekanntes lokalen Neurons (LBN3, Weibchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

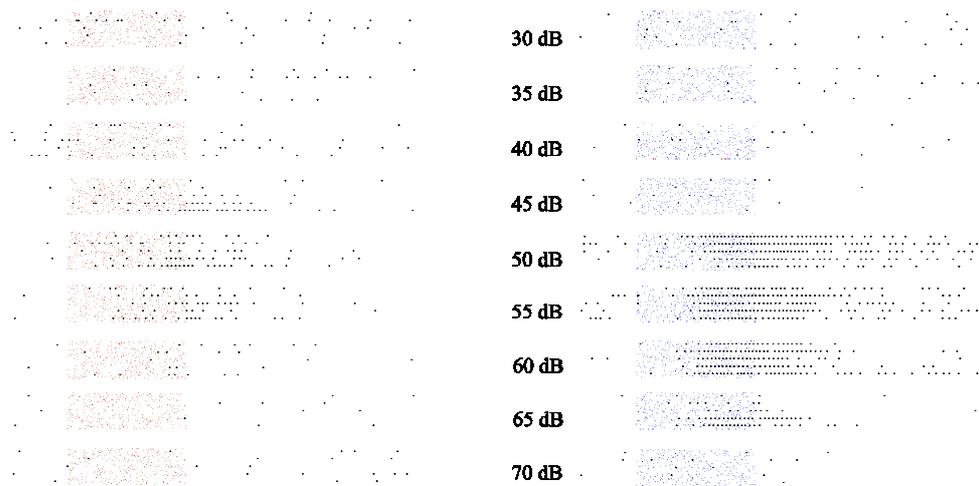


Abb. 130: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

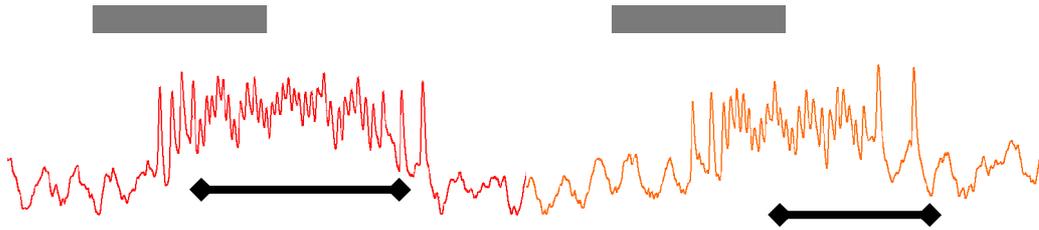


Abb. 131: Zwei Ableitspuren bei contralateraler Stimulation mit 60dB. Balken zeigen die Bereiche mit auf erhöhtem Potential aufsitzenden kleinen Potentialänderungen an.

3.2.3.2.4 Local Brain Neuron 4 (LBN4)

Morphologie:

Vom Soma, das im lateralen anterioren Teil des Protocerbrums gelegen ist, zieht ein Axon nach posterior in den medianen Bereich (Abb. 132). Dort kommt es zur Aufspaltung in zwei posterior verlaufende Äste und zwei kürzere anteriore Verzweigungen. Nach kurzem Verlauf verzweigen sich die posterior verlaufenden Strukturen stark in den posteriorsten Bereich des Protocerebrums. Ob die anterioren Teile bis an die Pilzkörper heranreichen, bleibt unklar.

Physiologie:

Die Schwelle der Zelle betrug 45dB bei contralateraler Stimulation, für ipsilaterale lag sie ca. 8dB darüber. Aus beiden Stimulationsrichtungen ergab sich eine starke Bandpasscharakteristik mit einem Peak bei 55dB für beide Seiten. Die Latenz bei Präsentation der Kennlinie betrug 58,4ms ($\pm 2,3$ ms) bei contralateraler Stimulation. Das Eintreffen des ersten Spikes bei ipsilateraler Reizung dauerte 7,0ms länger. Schon bei der Betrachtung der Reaktion auf die Rauschstimuli der Kennlinienreize fällt das komplexe Antwortmuster auf, das sich insbesondere bei contralateraler Stimulation ausbildet (Abb. 135). Häufig wird bei Lautstärken über 50dB nach ca. 25ms eine sehr starke vorlaufende Inhibition ausgebildet, die für ca. 20ms anhält. In ihrer Folge beginnt das Potential stark zu steigen und Aktionspotentiale werden mit hoher Frequenz gebildet. Nach ca. 60ms beginnt das Potential leicht abzufallen und nach ca. 80ms fällt die Spikefrequenz ab,

3 Ergebnisse

bleibt aber über dem Niveau der vorherigen Spontanaktivität. Die Spikefrequenz der vorhergehenden Spontanaktivität wird erst nach einigen hundert Millisekunden erreicht. Die Zelle war aber in der Ausprägung des Spikemusters sehr variabel. Die Vorlaufende Inhibition konnte auch durchaus komplett ausbleiben, der Anstieg des Potentials verzögert auftreten. Ein weiteres häufiges Antwortverhalten war die Ausbildung von kurzen Abschnitten erhöhten Potentials, dem zwei bis vier Aktionspotentiale aufsaßen. Die Dauer dieser erhöhten Potentiale betrug zwischen 10 und 40ms.

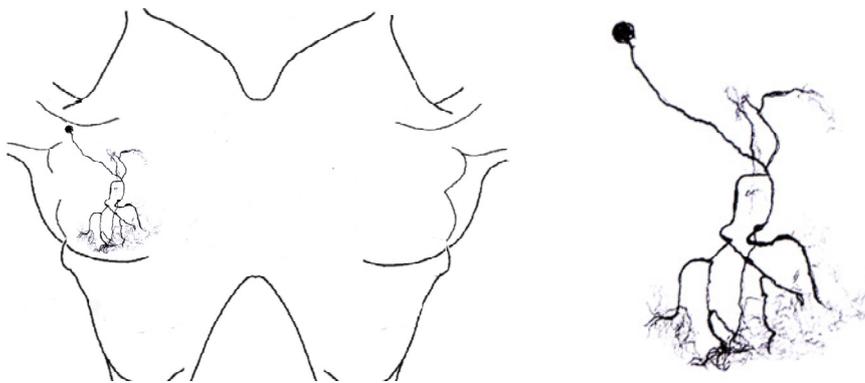


Abb. 132: Gestaltabbildung eines lokalen Neurons im Oberschlundganglion eines *Chorthippus biguttulus* Weibchens.

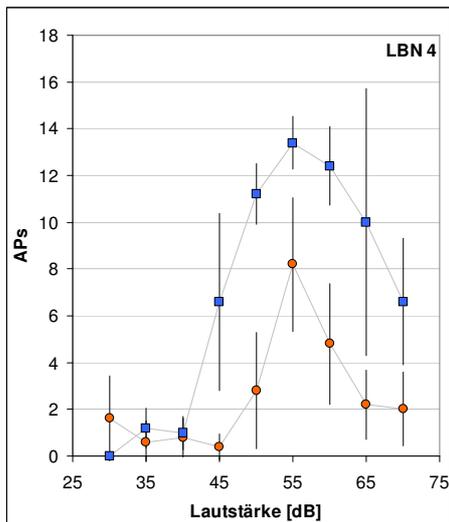


Abb. 133: Intensitätskennlinien des unbekannten lokalen Neurons (LBN4, Weibchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.



Abb. 134: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

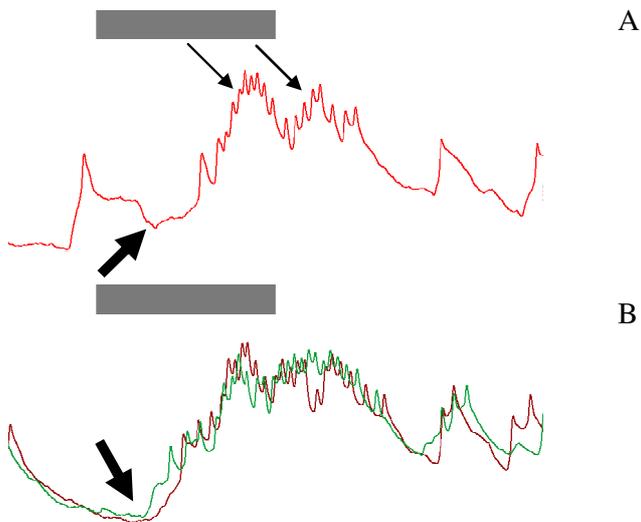


Abb. 135: Ableitungen bei contralateraler Stimulation. Kleine Pfeile zeigen erhöhte Potentiale von ca.25ms Dauer mit aufsitzenden APs; große Pfeile weisen auf Inhibitionen hin. A) 55dB; C) 60dB

3 Ergebnisse

Präsentation der männlichen Gesangsattrappen:

Männliche Gesangsattrappen ohne Onset:

Bei vier Millisekunden Pausen werden die ersten Silben mit zwei bis fünf Aktionspotentialen beantwortet (Abb. 136, Abb. 137 und Abb. 138). Im Mittel waren es vier Aktionspotentiale in den ersten beiden Silben. Es findet in den folgenden Silben ein kontinuierlicher Abfall der Spikezahl statt bis bei den letzten beiden Silben im Schnitt zwei Spikes pro Silbe generiert werden. Bei Pausen von zwölf Millisekunden steigt die Zahl zunächst auf sieben an, fällt nach den ersten beiden Silben stark ab und generiert bei den letzten drei Silben lediglich noch drei Aktionspotentiale pro Silbe. Die Zahl der Spikes bei 26ms Pausen steigt langsamer an. Bei Silbe eins beträgt sie noch vier Aktionspotentiale steigt dann bis Silbe drei auf ca. sechs APs an. Die Anzahl bleibt bis zur letzten Silbe mit 4,5 bis 6 APs konstant hoch. Die Zahl der Aktionspotentiale wird in der Höhe der Potentiale widergespiegelt. So bildet sich bei 4ms Pausen in den ersten 300ms ein gestiegenes Potential heraus, hinterher werden nur noch sporadisch Aktionspotentiale ausgebildet. Bei 12ms Pausen steigt das Potential langsamer und wird häufig durch starke Potentialabfälle unterbrochen. Erst nach ca. 500ms bricht das Potential ein und es werden nur noch sporadisch APs gebildet. Bei 26ms Pausen steigt das Potential noch langsamer und es werden nach ca. 400ms häufiger Potentialanstiege mit einer Dauer gebildet, die an der Basis in etwa der Dauer der Silben entspricht, unterbrochen von starken Einbrüchen des Potentials.

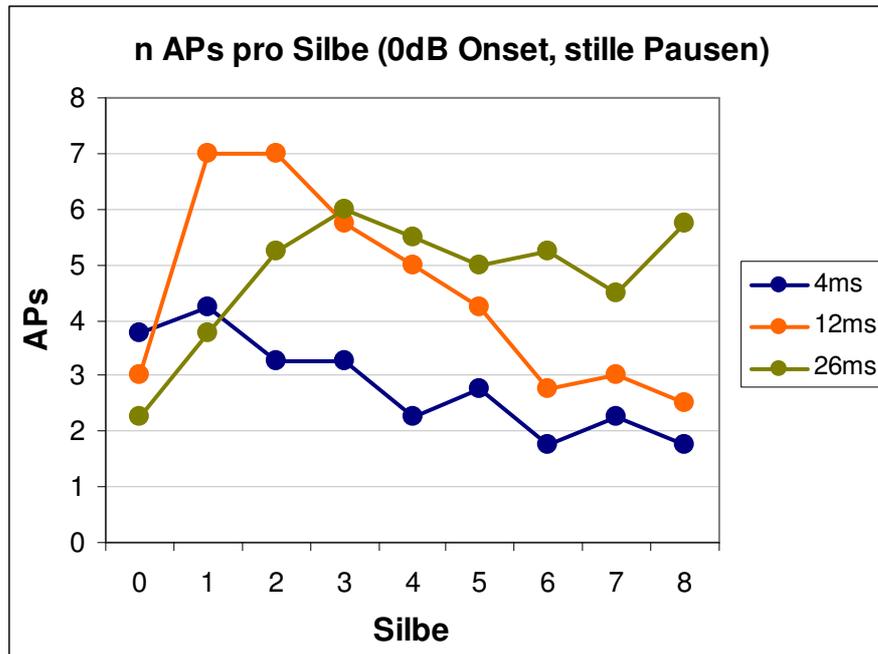


Abb. 136: Mittelwerte der Zahl der Aktionspotentiale pro Silbe bei Stimuli ohne Onset und mit stillen Pausen.

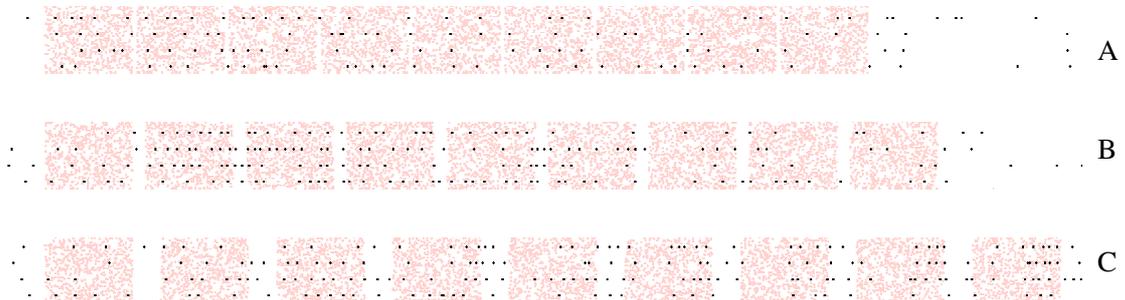


Abb. 137: Spikerasterplots von jeweils vier Wiederholungen bei Stimulation mit männlichen Gesangsattrappen ohne Onset. A) 4ms Pausen; B) 12ms Pausen; C) 26ms Pausen.

3 Ergebnisse

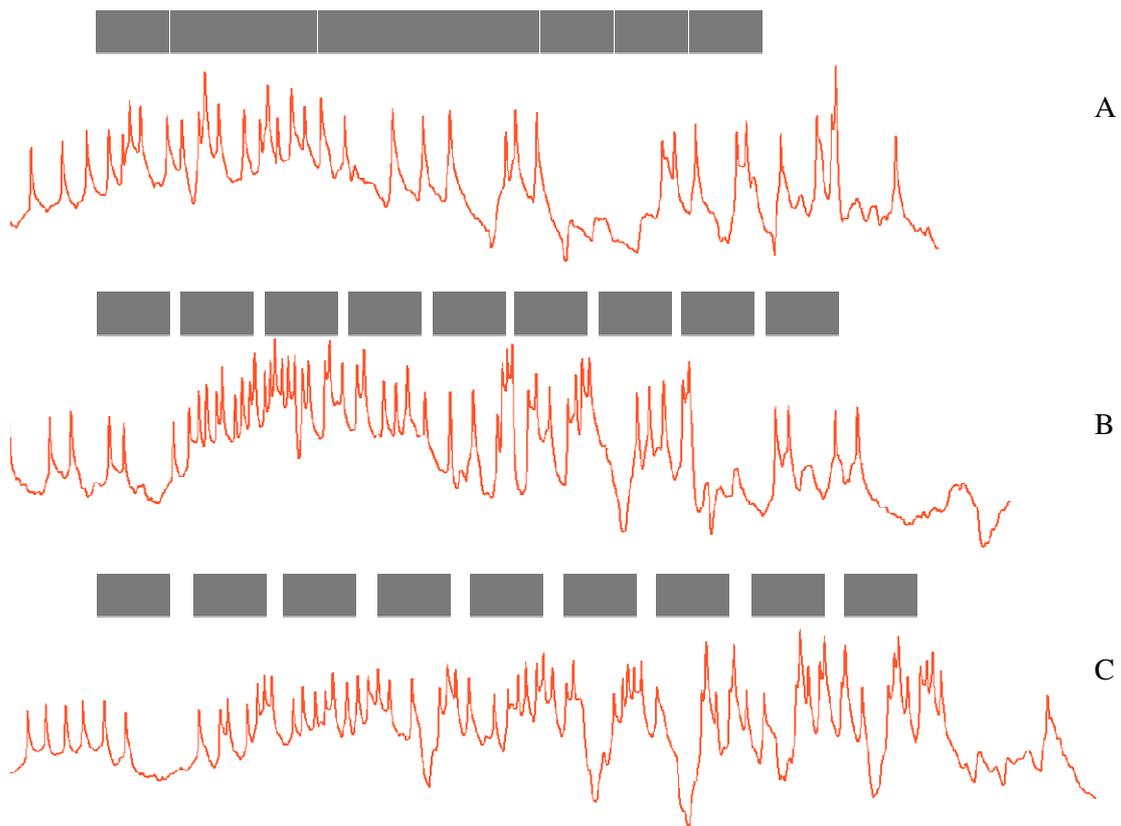


Abb. 138: Ableitspuren der männlichen Gesangsattrappen bei Stimuli ohne Onset. A) Pausendauer 4ms; B) Pausendauer 12ms; C) Pausendauer 26ms.

Männliche Gesangsattrappen mit Onset:

Wie bei den Stimuli ohne Onset baut sich bei den 4ms Pausen ca. 100ms nach Beginn der Stimulation ein erhöhtes Potential auf (Abb. 139, Abb. 140 und Abb. 141). Nach weiteren 100ms fällt dies langsam ab und wird durchbrochen durch einzelne kurze (20-30ms) Potentialanstiege denen in der Regel zwei bis vier Spikes aufsitzen. Nach 350ms geht die Zelle in einen Wechsel aus hohen, häufig mehr-gipfligen Potentialen mit auf-sitzenden Aktionspotentialen und tiefen lang andauernden (40-60ms) Tälern über. Die Entwicklung der Zahl der Aktionspotentiale zeigt einen Anstieg auf über sechs in Antwort auf die erste Silbe, der ein Abfall auf zunächst vier Spikes in Silbe drei und ein Einbruch auf lediglich zwei APs in Silbe vier folgt. Die regelmäßigen Potentiale und Pausen im zweiten Teil der Strophe führen zur Generierung von ca. 3 APs pro Silbe. Im Anschluss folgt bei allen Pausendauern eine Periode von ausbleibender Spontanaktivi-

tät, die in etwa 100ms andauert. Die Stimuli mit 12ms Pausen und hohen Onsets lösen in den ersten 300ms zwar mehr Spikes aus, das Potential bleibt dabei aber in etwa auf der Höhe, die es vor Reizgabe eingenommen hatte. Erst in der Folge stiegen die Potentiale sukzessive an und erreichen nach ca. 650ms ihr Maximum. Auch hier sind sie häufig mehr-gipflig und „löchrig“, sowie meist breiter als bei Stimulation mit 4ms Pausen. Bei der Stimulation mit 12ms Pausen steigt die Anzahl der Aktionspotentiale für die ersten drei Silben auf etwa fünf an. Der folgende Abfall ist weniger stark als bei den 4ms Pausen. Es werden in der Folge zunächst ca. 3,5 APs generiert, der Wert steigt in den folgenden Silben dann auf vier an und bleibt bis zum Ende auf diesem Niveau. Bei Stimulation mit 26ms Pausen fand bereits nach 150ms die Ausbildung der hohen Potentiale mit Silbendauer statt. Auch hier waren sie häufig „löchrig“ und mehr-gipflig aber deutlich breiter als bei kürzeren Pausen. Diese langen Potentialgipfel, unterbrochen von den tiefen Pausen, führen dazu, dass nach dem Anstieg auf ca. 5,5 Aktionspotentiale im gesamten Stimulusverlauf 4-5 Spikes ausgebildet wurden.

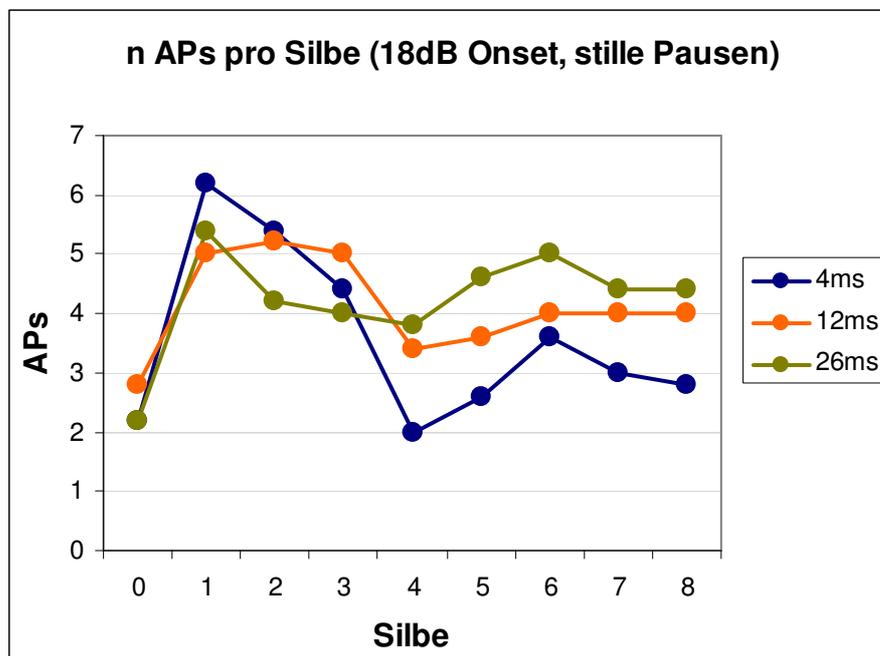


Abb. 139: Mittelwerte der Zahl der Aktionspotentiale pro Silbe bei Stimuli mit 18dB Onset und mit stillen Pausen für Stimuli mit den Pausendauern 4ms, 12ms und 26ms.

3 Ergebnisse

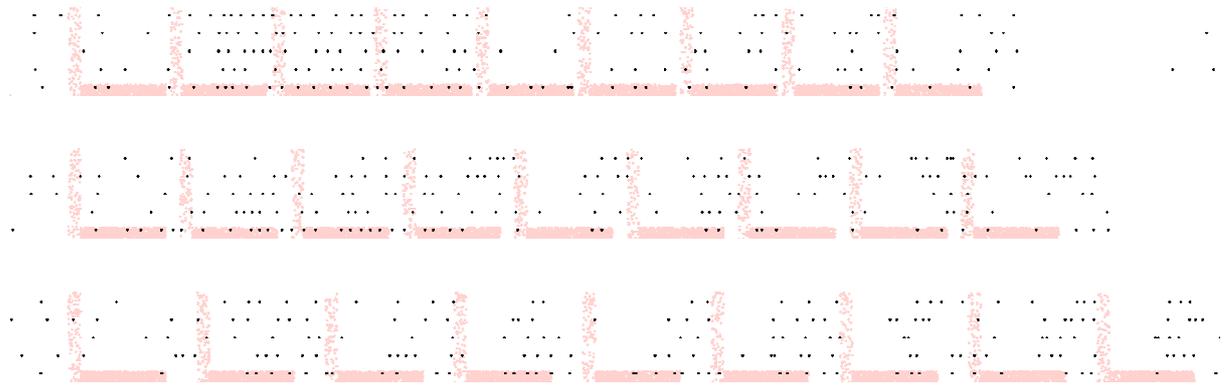


Abb. 140: Spikerasterplots von jeweils vier Wiederholungen bei Stimulation mit männlichen Gesangsattrappen mit 18dB Onset. A) 4ms Pausen; B) 12ms Pausen; C) 26ms Pausen.

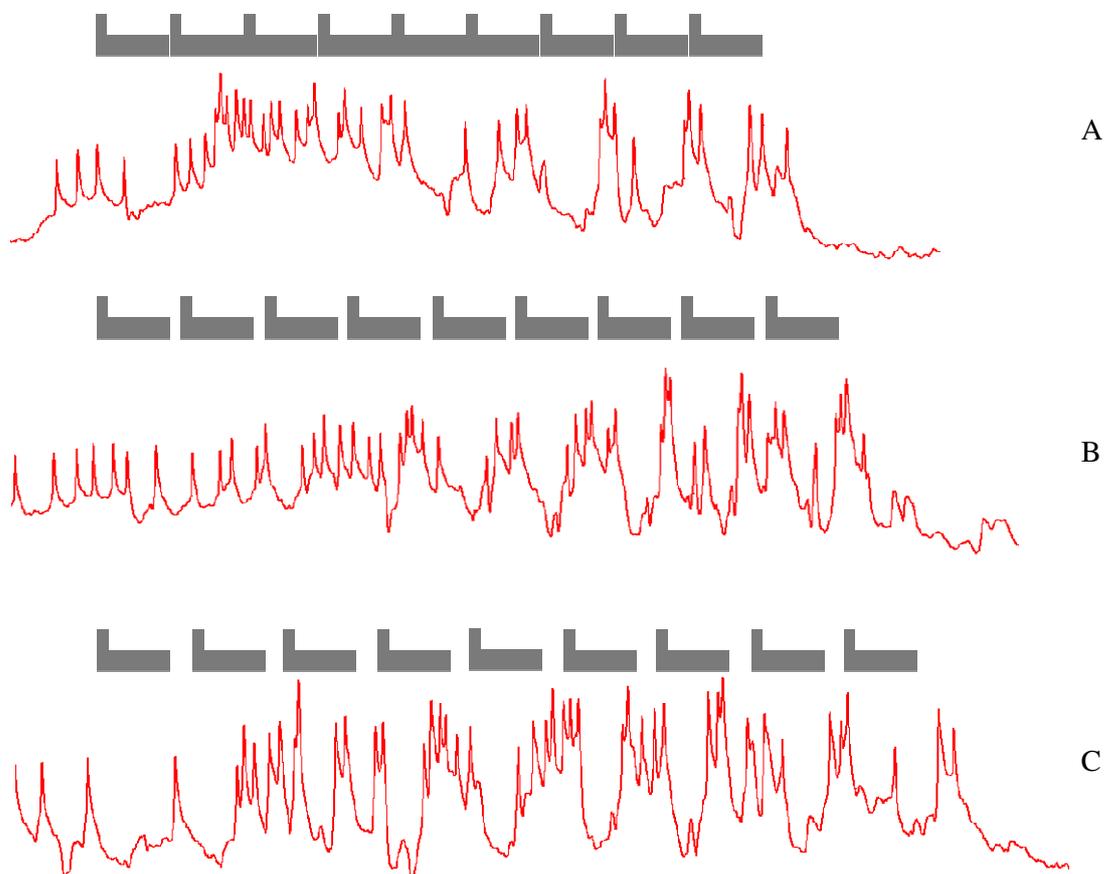


Abb. 141: Ableitungen der männlichen Gesangsattrappen bei Stimuli mit Onset. A) Pausendauer 4ms; B) Pausendauer 12ms; C) Pausendauer 26ms.

Auswirkungen von flacherem Offset:

Der flache Offset bewirkt eine Abnahme der hohen Potentiale (Abb. 142, Abb. 143 und Abb. 144)). Diese werden häufiger durch tiefe Potentialabfälle unterbrochen, was sich negativ auf die Anzahl der generierten Spikes auswirkt. Dies ist bei allen Pausendauern, sowie bei Stimuli mit Onset und ohne Onset der Fall. Lediglich auf Stimuli mit 12ms Pausen bei einem Offset von 12dB reagierte die Zelle leicht besser als bei stummen Pausen, fiel dann aber bei noch flacheren Offsets ebenfalls stark ab.

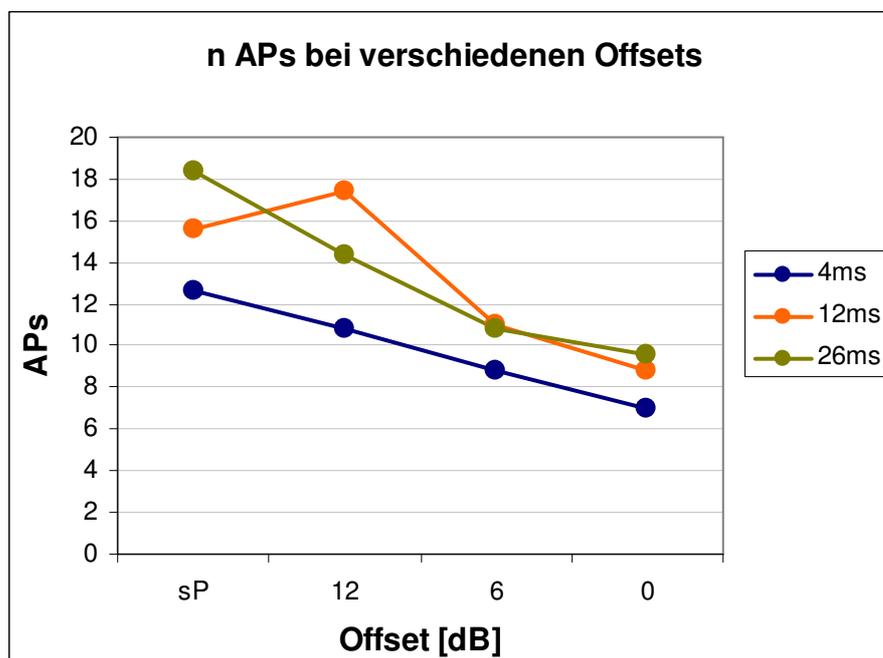


Abb. 142: Durchschnittliche Zahl der APs der Silben 4-9 einer Strophe bei verschiedenen Offsetleveln. Mittelwerte von 5 Wiederholungen für Stimuli mit den Pausendauern 4ms, 12ms und 26ms und 18dB Onsetakzentuierung.

3 Ergebnisse

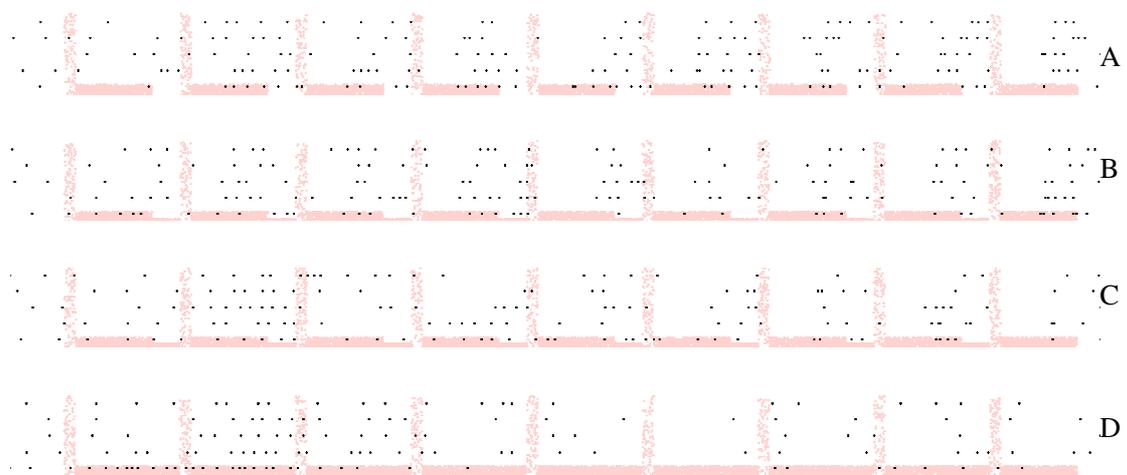


Abb. 143: Spikerasterplots von jeweils 5 Wiederholungen bei Stimuli mit 26ms Pausen und 18dB Onset. A) stille Pausen; B) 12dB Offset; C) 6dB Offset; D) 0dB Offset.

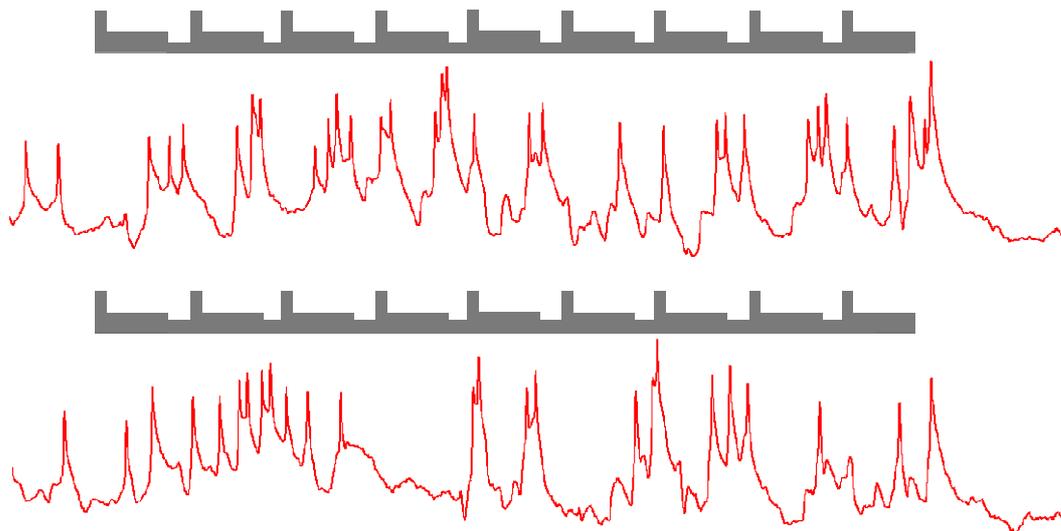


Abb. 144: Ableitungen bei Gesangstropfen mit 26ms Pausen und 18dB Onset. A) 12dB Offset; B) 6dB Offset.

3.2.3.3 Lokale Interneurone bei Männchen

3.2.3.3.1 Local Brain Neuron 5 (LBN5)

Die folgende Zelle war sehr spontanktiv, was vermutlich auf eine Verletzung bei der Penetration zurückzuführen ist. Aufgrund ihrer interessanten Morphologie soll sie trotzdem kurz beschrieben werden.



Abb. 145: Gestaltabbildung des LBN5 im Oberschlundganglion eines *Chorthippus biguttulus* Männchens.

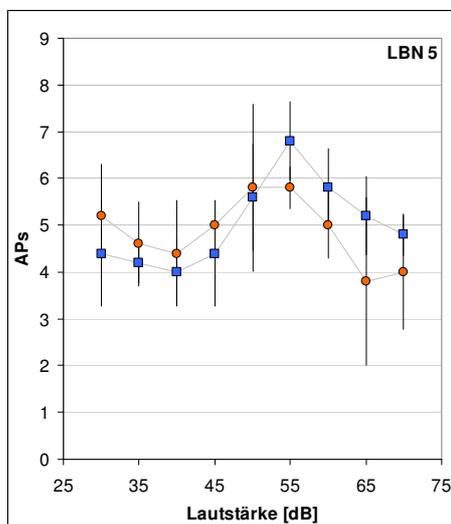


Abb. 146: Intensitätskennlinien des unbekannten lokalen Neurons (LBN5, Männchen) bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

3 Ergebnisse

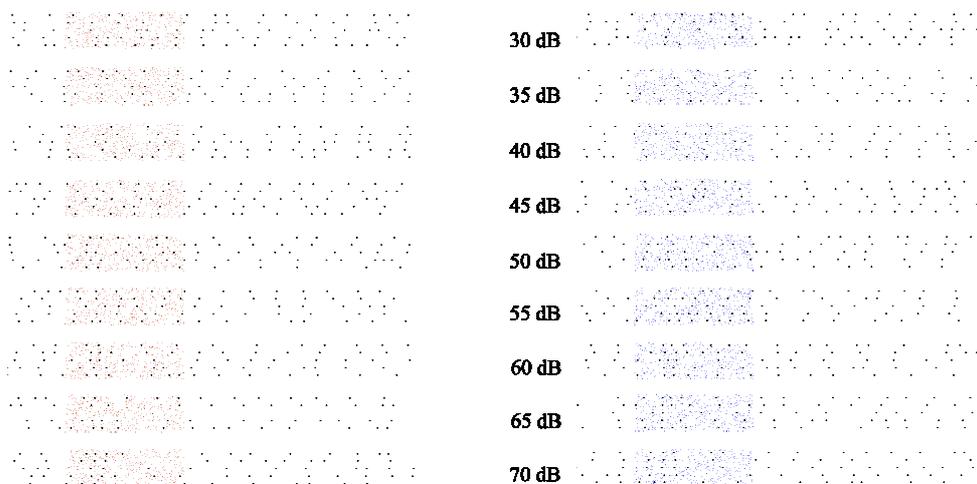


Abb. 147: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen (65dB ipsilateral nur 4 Wiederholungen) bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

Morphologie:

Das Soma der Zelle befand sich im lateralen Protocerebrum (Abb. 145). Von dort zog das Axon nach posterior und spaltete sich nach kurzem Verlauf in einen Hauptast und einen feineren Nebenast auf. Vom Hauptast ging zunächst eine Verzweigung ab, die nach anterior zog und dort, im medianen Teil des Protocerebrums, fein verästelte. In geringem Abstand zu diesem Ast kam es zur Ausbildung sechs weiterer Nebenäste, von denen vier im dorsalen Bereich feine Verzweigungen ausbildeten. Die verbleibenden zwei Nebenäste endeten anterior davon und bildeten nur wenige Verzweigungen aus. Das Ende des feineren Nebenastes lag scheinbar unter den Verzweigungen des Hauptastes und konnte nicht weiterverfolgt werden.

Physiologie:

Die Schwelle lag bei 45-50dB. Die Kennlinie zeigte eine Bandpasscharakteristik mit einem Peak bei 55-60dB. Bei contralateraler Stimulation konnten einige wenige APs mehr ausgelöst werden als bei ipsilateraler. Die Latenz der Zelle war aufgrund der hohen Spontanaktivität schwer zu bestimmen, lag aber im Bereich von ca. 28ms (± 2 ms). Der Latenzunterschied zwischen ipsilateraler und contralateraler Stimulation betrug ca. 1ms.

3.2.3.3.2 Local Brain Neuron 6 (LBN6)



Abb. 148: Gestaltabbildung des LBN6 im Oberschlundganglion eines *Chorthippus biguttulus* Männchens.

Morphologie:

Das Soma der Zelle lag im lateralen medianen Bereich des Protocerebrums. von dort zog das Axon nach posterior und verzweigte im medianen Bereich (Abb. 148). Dort kam es auch zur Ausbildung zweier kurzer Nebenäste, die sich in Richtung anterior aufspalteten. Ein Ast verlief weiter nach median und bildete im medianen Bereich feine Verästelungen. Der zweite Ast zog weiter nach postero-lateral machte dort eine 270° Kurve und endete parallel zum ersten mit feinen Verästelungen. In der Schleife gingen zwei weitere dünne Äste ab, von denen einer in den lateralsten Teil des Protocerebrums zog, der zweite verlief nach posterior und verzweigte dort.

Physiologie:

Bei der Präsentation von Rechteckpulsen kam es zur Ausbildung von IPSPs, die bei hohen Intensitäten sehr tief waren und bis zu 90ms andauern konnten (Abb. 149). Bei Stimulation mit 70dB von ipsilateral waren im Anschluss an die Inhibition Aktionspotentiale zu beobachten. Bei der Stimulation mit Gesangsattrappen kam es zum Stimulusbeginn und während der Strophe immer wieder zur Ausbildung von tiefen IPSPs, denen vereinzelt Aktionspotentiale folgen. Die IPSPs sowie die APs treten aber sehr unregelmäßig im Strophenverlauf auf und scheinen weder mit Onsets und Offsets noch

3 Ergebnisse

mit Pausendauern korreliert. Auch die Präsentation von Stimuli mit flachem Anstieg führte zu keinem anderen Bild – auch hier erfolgte die Ausbildung von IPSPs erratisch. Spikes kamen – möglicherweise aufgrund der geringeren Lautstärke – seltener vor (Abb. 150).

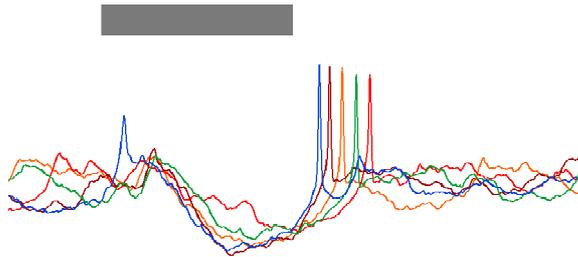


Abb. 149: Fünf Ableitspuren des LBN6 bei 70dB ipsilateraler Stimulation.

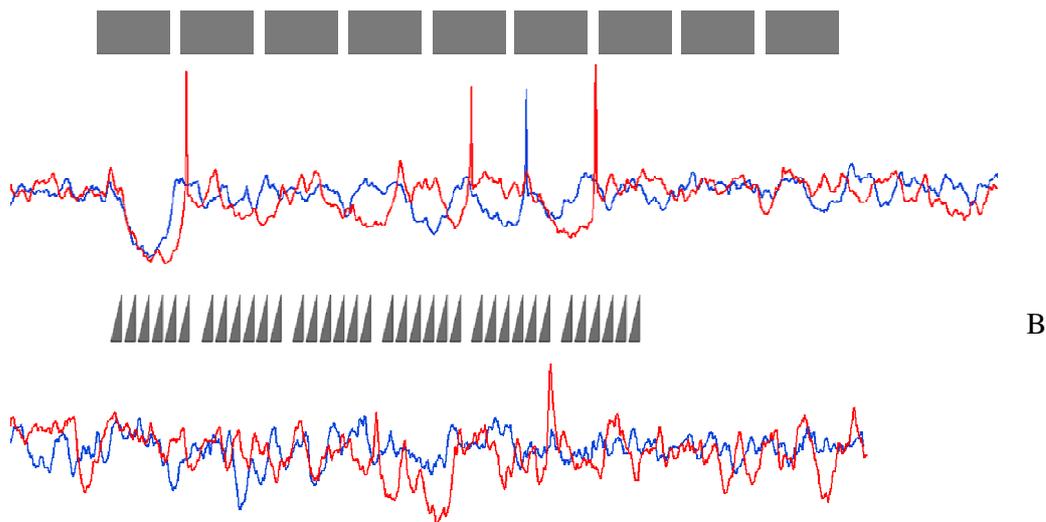


Abb. 150: Jeweils zwei Ableitspuren der Zellreaktion auf Gesangsattrappen: A) männliche Gesangsattrappen ohne Onset; Pulsdauer 70ms, Pausendauer 12ms, Lautstärke 70dB ipsilateral. B) weibliche Gesangsattrappe: 10ms Rampen, 30ms Pausen.

3.2.3.3.3 Local Brain Neuron 7 (LBN7)

Leider gelang es nicht die Zelle zu färben.

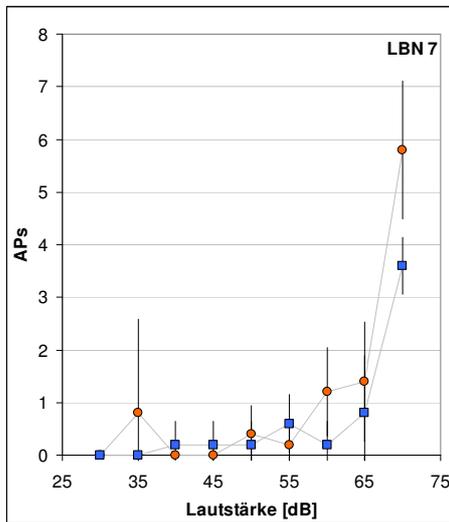


Abb. 151: Intensitätskennlinien LBN7 bei ipsilateraler und contralateraler Stimulation.

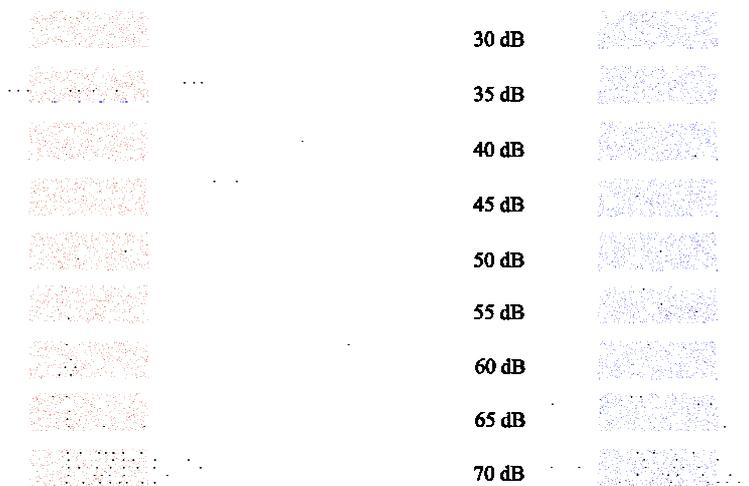


Abb. 152: Spikerasterplots der jeweils fünf Wiederholungen bei Lautstärken von 30dB bis 70dB für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

Physiologie:

Die Schwelle für die Reaktion auf Rauschpulse mit steilem Anstieg lag bei 60dB für contralaterale Stimulation und 65dB bei Stimulation von ipsilateral. Beide Kurven lagen

3 Ergebnisse

nur wenige dB auseinander. Die Latenz der Zelle lag bei 33ms (± 1 ms) für contralaterale Reizung und 34ms für ipsilaterale. Bei der Stimulation mit 70dB ergibt sich ein komplexes Muster der Zellantwort (Abb. 153). Nach ca. 35ms stieg das Potential der Zelle stark an und es wurde ein Aktionspotential ausgebildet, gefolgt von einem leichten Abfall des Potentials. Nach 50ms folgte ein erneuter Potentialanstieg mit der Ausbildung von 3-4 Aktionspotentialen. Hierauf folgte eine Pause in der Generierung von APs bei weiterhin hohem Potential. Ca. 110-120ms nach Stimulationsbeginn folgt meist eine erneute Ausbildung von 1-2 APs in deren Folge das Potential langsam auf den Ausgangswert vor der Stimulation abfällt (ca. 200ms nach Stimulationsbeginn). Bei ipsilateraler Stimulation ergeben sich zum Teil ähnliche Antwortmuster wie bei contralateraler Reizung, der Verlauf des Potentials und der ausgebildeten Spikes konnte hier aber auch deutlich abweichen.

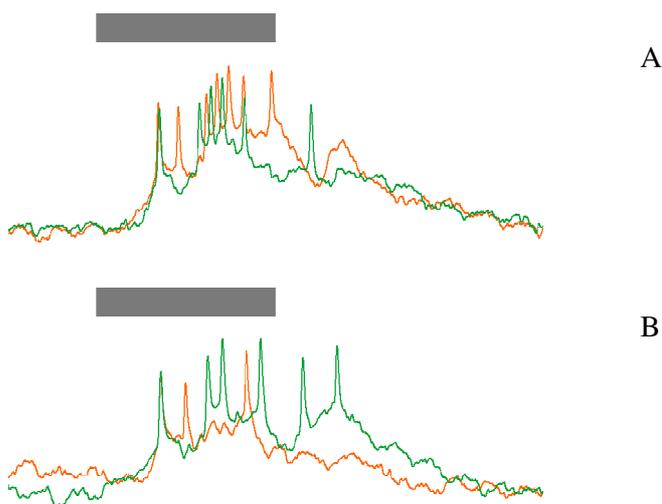


Abb. 153: Jeweils zwei Ableitspuren bei Stimulation mit 70dB. A) contralateral; B) ipsilateral

Reaktion auf weibliche Gesangsattrappen:

Bei Stimulation mit Pulsen, deren Anstieg eine steile Flanke aufweist, kam es zu Beginn der ersten Silbe meist zur Ausbildung eines EPSPs, dem zum Teil ein AP aufsaß, gefolgt von einem starken IPSP (Abb. 154, Abb. 155 und Abb. 156). Bei Pausen von 4ms Dauer kam es teilweise zum Anstieg des Potentials mit der Ausbildung eines Aktions-

potentials und einem anschließenden Abfall des Potentials auf das Grundniveau. Im weiteren Verlauf der Strophe wurden nur in der ersten Hälfte noch vereinzelte Spikes generiert. Bei Stimuli mit einer Pausendauer von 12ms kam es im Anschluss an die Aktionspotentiale der ersten Silbe häufig zu einem Abfall des Potentials, einem erneuten Anstieg nach ca. 100ms mit dem die Generierung von 1-4 APs einherging. Im Verlauf der Strophe wurden nur noch vereinzelt APs generiert. Anders stellt sich die Situation bei den Stimuli mit 30ms Pause dar. Nach der ersten Silbe kam es zum Anstieg des Potentials und es wurden bei allen Reizwiederholungen drei bis fünf Aktionspotentiale ausgebildet. Nach dem Potentialabfall folgte in Beantwortung der nächsten Silben jedes Mal ein erneuter Potentialanstieg. Diesem saßen zumeist 1-3 APs auf.

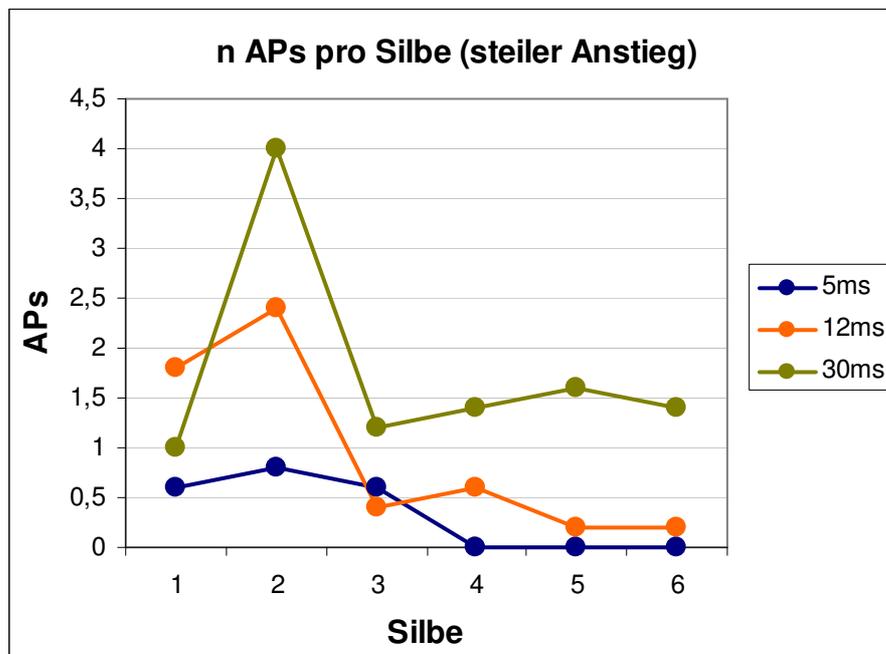


Abb. 154: Zahl der Aktionspotentiale pro Silbe bei Stimulation mit weiblichen Gesangsattrappen bestehend aus Rechteckpulsen ohne Rampen.

3 Ergebnisse

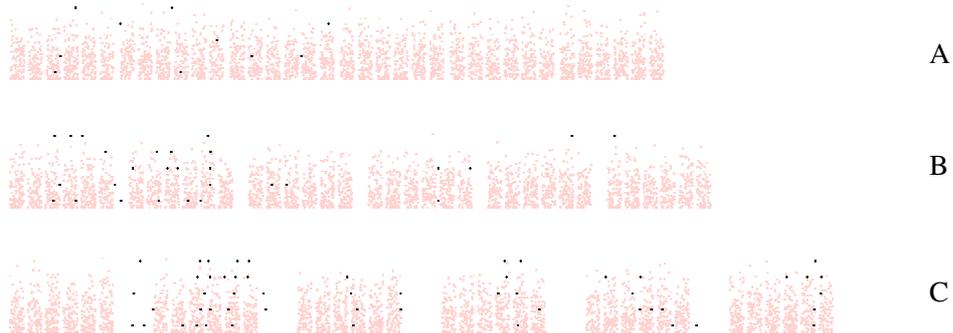


Abb. 155: Spikerasterplots von je 5 Wiederholungen bei Stimulation mit Gesangsattrappen bestehend aus Rechteckpulsen ohne Rampen. A) 5ms Pausen; B) 12ms Pausen; C) 30ms Pausen. (Silbendauer 75ms aus 6 Pulsen mit jeweils 10ms Dauer unterbrochen durch 3ms Gaps.)

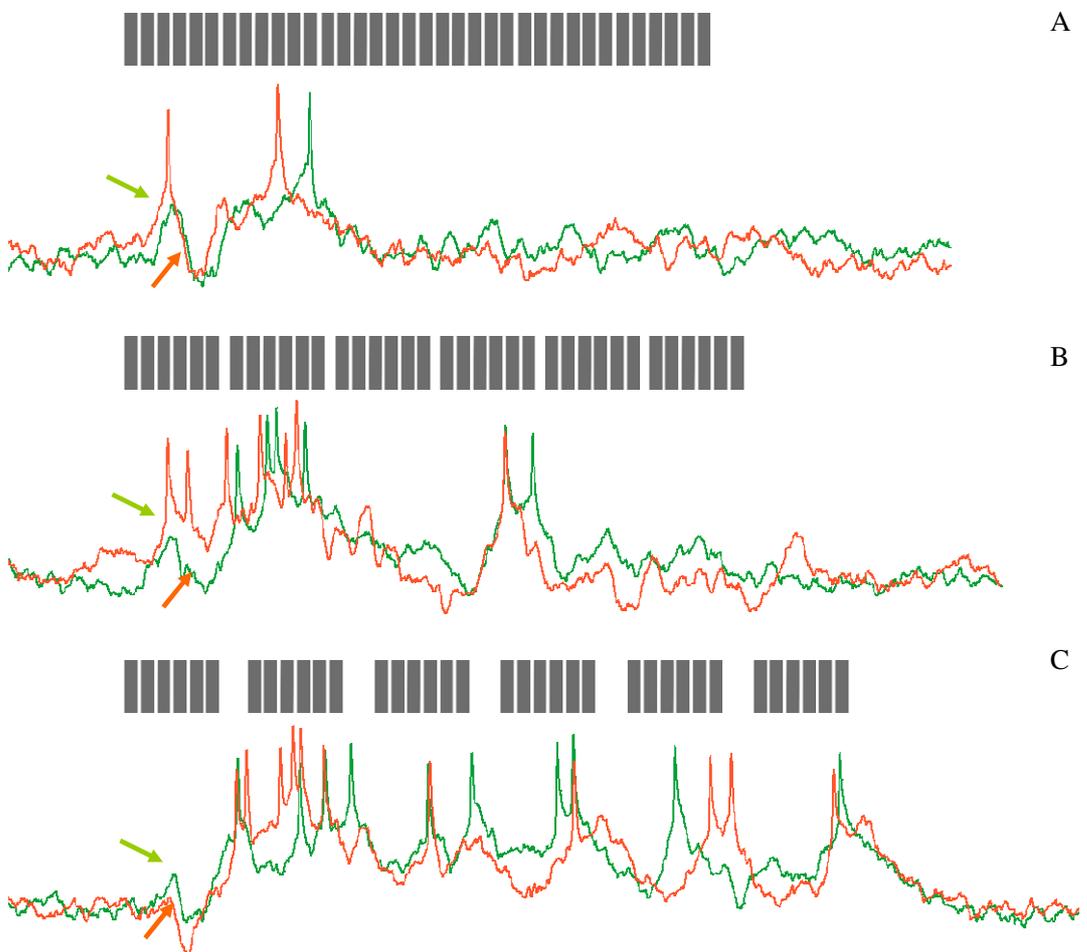


Abb. 156: Je 2 Ableitspuren bei Stimulation mit Gesangsattrappen deren Silben aus Rechteckpulsen ohne Rampe bestehen. A) 5ms Pause; B) 12ms Pause; C) 30ms Pause. Grüne Pfeile zeigen Potentialanstiege an, denen manchmal APs aufsitzen. Orange Pfeile weisen auf die darauf folgende Inhibition hin.

Bei Attrappen mit einem flachen Anstieg der Pulse, blieb das erste EPSP mit dem folgenden IPSP aus (Abb. 157, Abb. 158 und Abb. 159). Stattdessen wurden in der Regel 1-3 Aktionspotentiale generiert. Bei Stimuli mit 4ms Pausen nahm bei den folgenden Silben die Spikezahl ab, bis nach der dritten Silbe nur noch sehr vereinzelt Aktionspotentiale ausgebildet wurden. Bei 12ms Pausendauer wurden die ersten drei Silben durch hohe Potentiale mit aufsitzenden Spikes beantwortet. Von da an kam es auch hier nur noch zur vereinzelt Generierung von APs. Bei 30ms Pausendauer wurden die ersten drei Silben durch hohe Potentiale mit aufsitzenden Spikes beantwortet. Von da an kam es auch hier nur noch zur vereinzelt Generierung von APs. Bei 30ms Pausendauern kam es bereits bei der zweiten Silbe zur Generierung von 4-5 Aktionspotentialen in allen Wiederholungen. Das Potential fiel bis fast auf das Vorstimulusniveau ab und stieg in Beantwortung der nächsten Silbe wieder an. Hier wurden im Schnitt 2,2 Aktionspotentiale generiert. Dies wiederholte sich bei der fünften Silbe (2,2 APs) und der sechsten Silbe (2,8 APs).

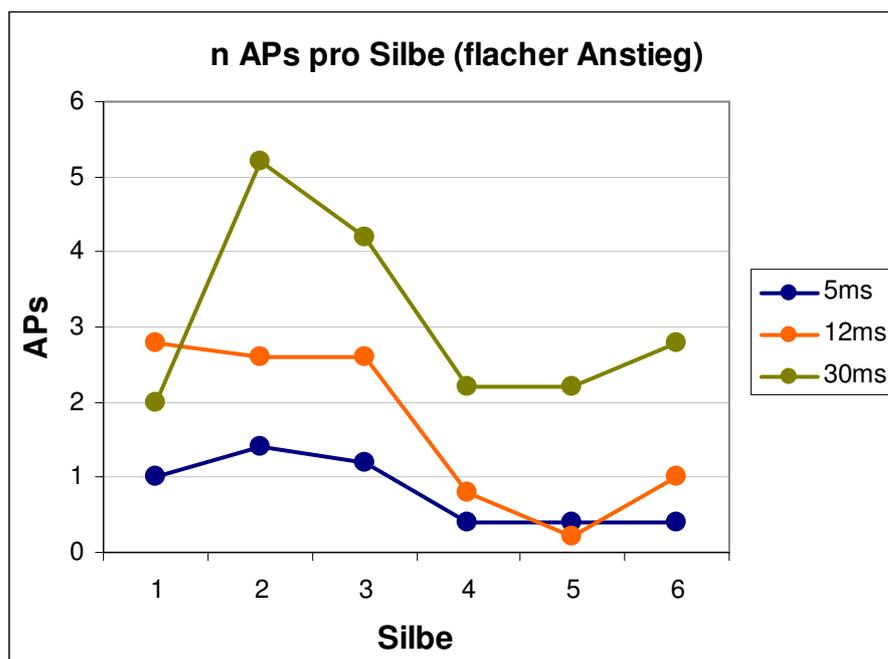


Abb. 157: Zahl der Aktionspotentiale pro Silbe bei Stimulation mit weiblichen Gesangsattrappen bestehend aus Pulsen mit flachem Anstieg (10ms).

3 Ergebnisse

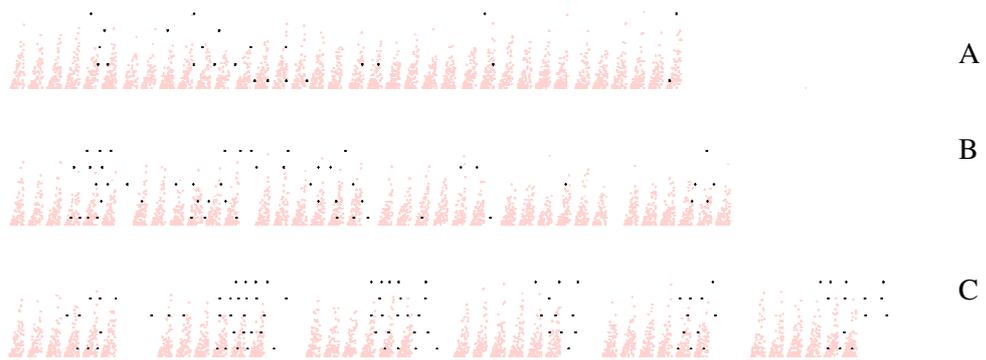


Abb. 158: Spikerasterplots von je 5 Wiederholungen bei Stimulation mit weiblichen Gesangsattrappen bestehend aus Pulsen mit 10ms Rampen. A) 5ms Pausen; B) 12ms Pausen; C) 30ms Pausen.

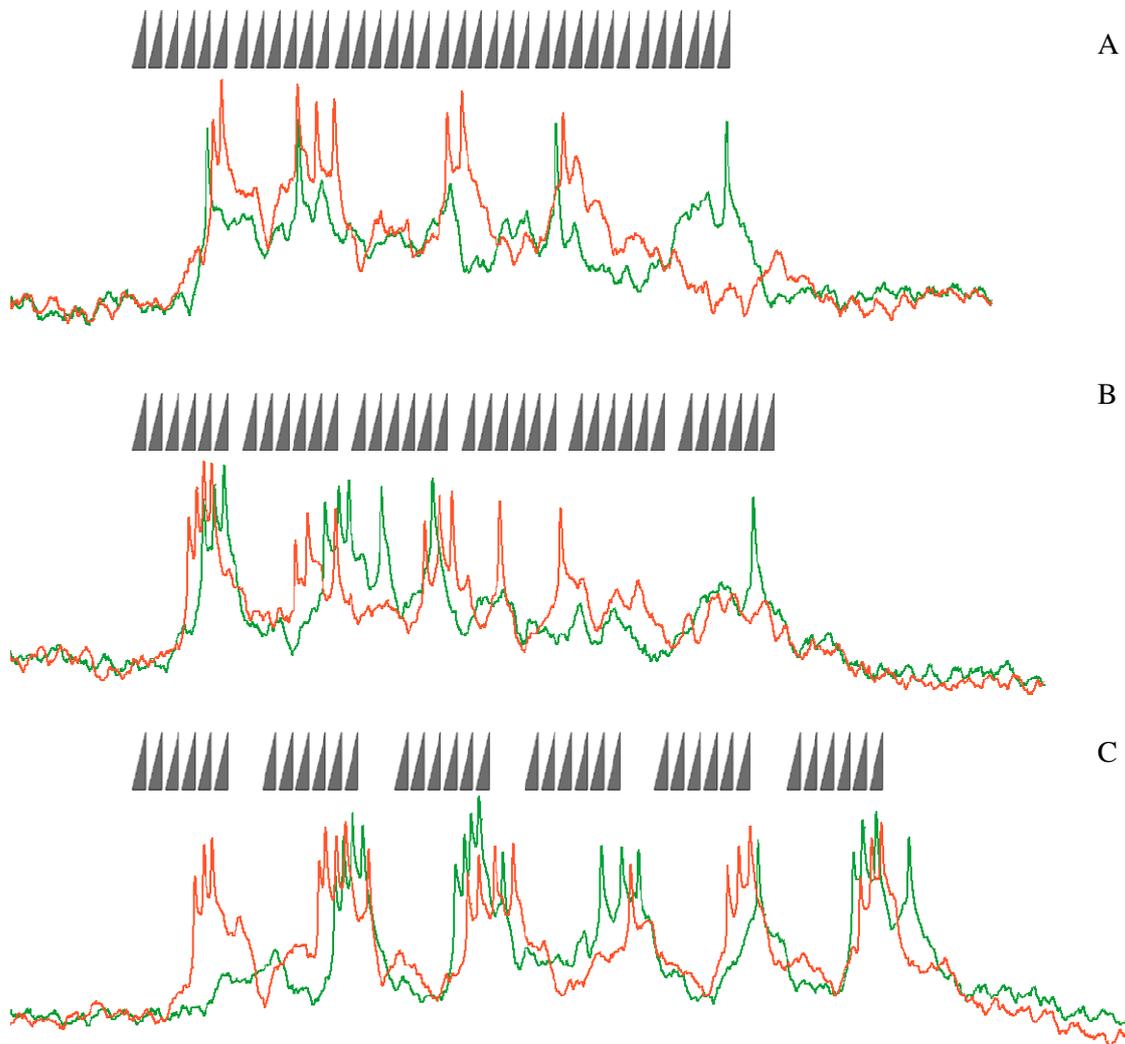


Abb. 159: Je 2 Ableitungen bei Stimulation mit weiblichen Gesangsattrappen bestehend aus Pulsen mit 10ms Rampen. A) 5ms Pause; B) 12ms Pause; C) 30ms Pause.

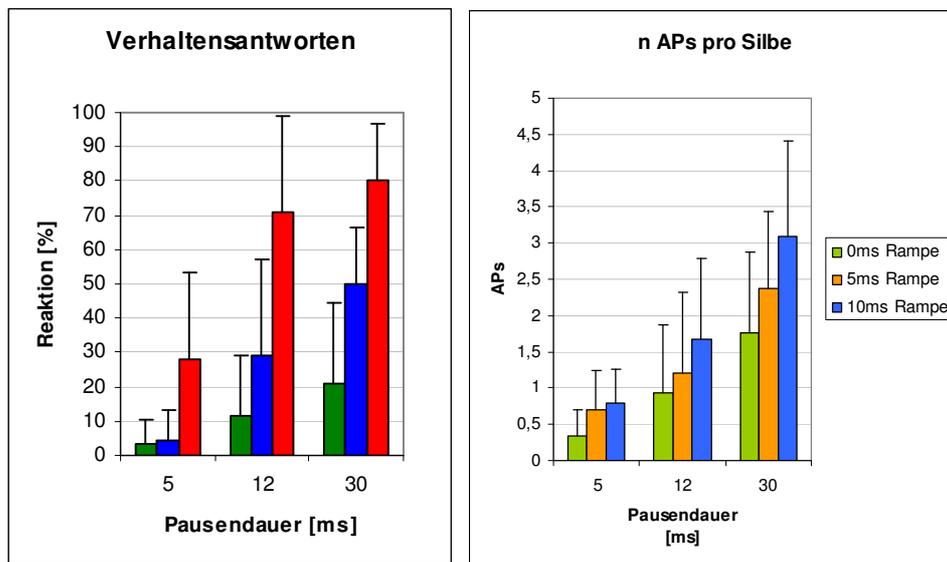


Abb. 160: A) durchschnittliche Verhaltensreaktionen der getesteten Männchen bei den Pausendauern 5ms, 12ms und 30ms, sowie den Rampendauern 0ms, 5ms und 10ms. B) Zahl der Aktionspotentiale pro Silbe bei denselben Pausendauern und Rampendauern.

3.2.4 Unbekanntes absteigendes Neuron (DN ubk)

Ein Neuron dieses Typs konnte einmal im Oberschlundganglion eines *Chorthippus biguttulus* Männchens abgeleitet werden.

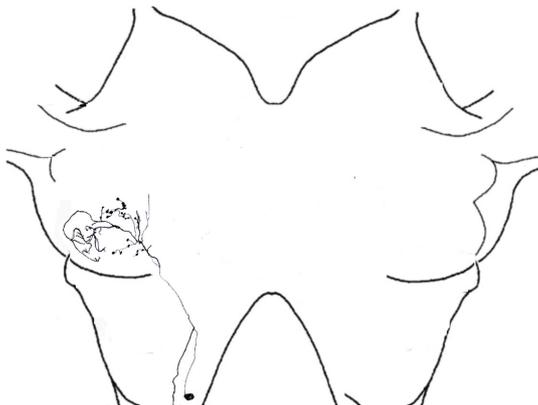


Abb. 161: Gestaltsabbildung eines unbekanntes absteigenden Neurons im Oberschlundganglion von *Chorthippus biguttulus*.
Morphologie:

3 Ergebnisse

Ein im Bereich des anterioren Tritocerebrums gelegenes Soma war deutlich zu erkennen (Abb. 161). Von diesem zog ein primärer Neurit in das Deutocerebrum, wo er sich aufspaltete. Ein Ast zog weiter in das laterale Protocerebrum, während der andere abstieg. Im Protocerebrum führte der Neurit in den lateralsten Teil und vollführte dort eine Krümmung in den lateralposterioren Bereich. Kurz nach dem Eintritt in das Protocerebrum gehen einige Äste nach anterior und posterior ab, bei denen deutlich perlen-schnurartige (beaded) Endigungen zu erkennen waren, die im Allgemeinen auf postsynaptische Strukturen hinweisen.

Physiologie:

Die Schwelle für ipsilaterale und contralaterale Stimulation lag bei 45dB. Bei ipsilateraler Reizung bildete sich eine Kennlinie mit deutlicher Bandpasscharakteristik, bei der der Peak von ca. 10 APs bei 60dB erreicht wurde. Bei contralateraler Stimulation ergab sich ein Bandpass mit weniger ausgeprägtem Abfall bei höheren Intensitäten. Der Peak lag bei 55dB und war mit ca. 5 APs lediglich halb so hoch wie bei ipsilateraler Reizgabe. Die Latenz lag bei lediglich 21ms, was für eine direkte synaptische Verschaltung mit den aufsteigenden Neuronen spricht. Der interaurale Latenzunterschied lag bei lediglich 0,6ms.

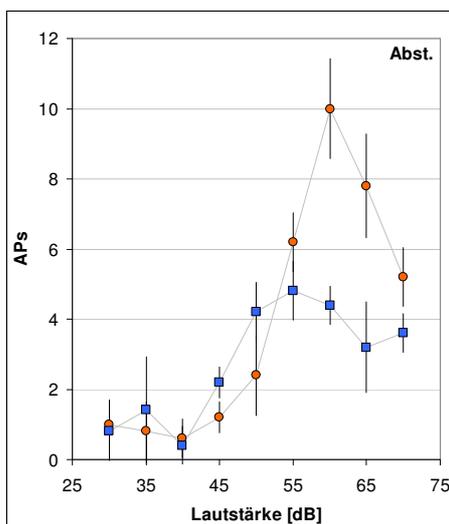


Abb. 162: Intensitätskennlinien für ipsilaterale und contralaterale Stimulation.

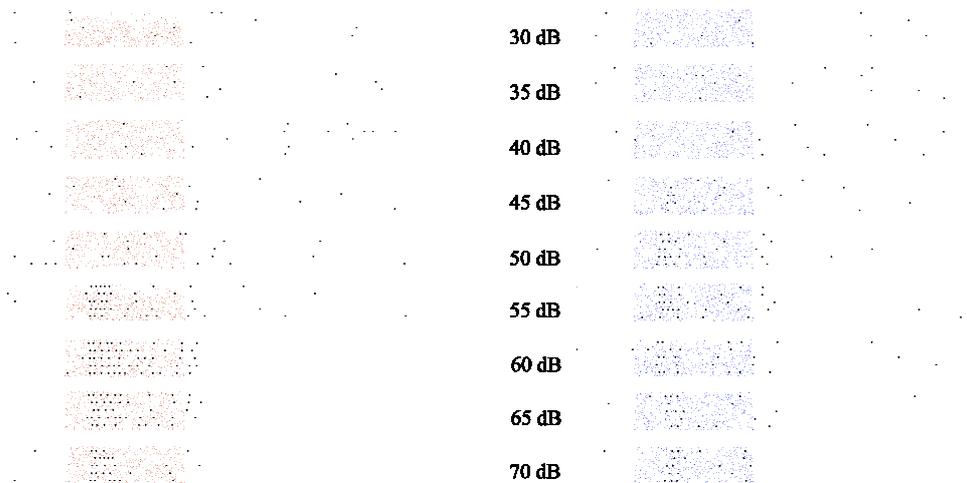


Abb. 163: Spikerasterplots für ipsilaterale und contralaterale Stimulation bei Intensitäten von 30dB bis 70dB.

Reaktion auf weibliche Gesangsattrappen:

Nach einer starken Onsetreaktion habituiert die Zelle bei kurzen Pausen stark. Je länger die Pausendauer, umso mehr Aktionspotentiale werden pro Silbe generiert (Abb. 164 und Abb. 165). Dabei ist es unerheblich, ob es sich um Pulse mit steilem Anstieg (0ms Rampen) oder flachem Anstieg (10ms) handelt.

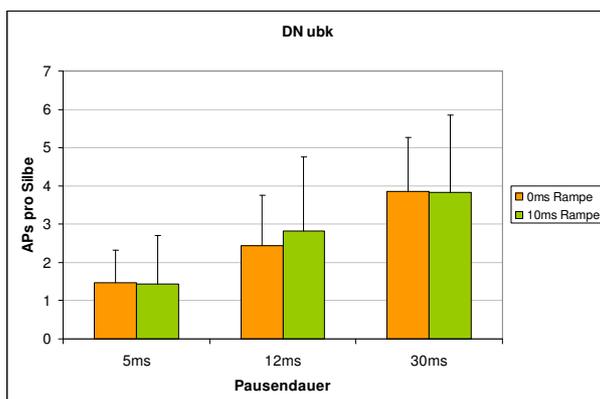


Abb. 164: Mittelwerte der Anzahl der Aktionspotentiale pro Silbe (Silben 2 bis 6; 20 Wiederholungen) bei Stimulation mit weiblichen Gesangsattrappen bei verschiedenen Pausendauern und unterschiedlichen Rampendauern. Fehlerbalken geben Standardabweichungen an.

3 Ergebnisse

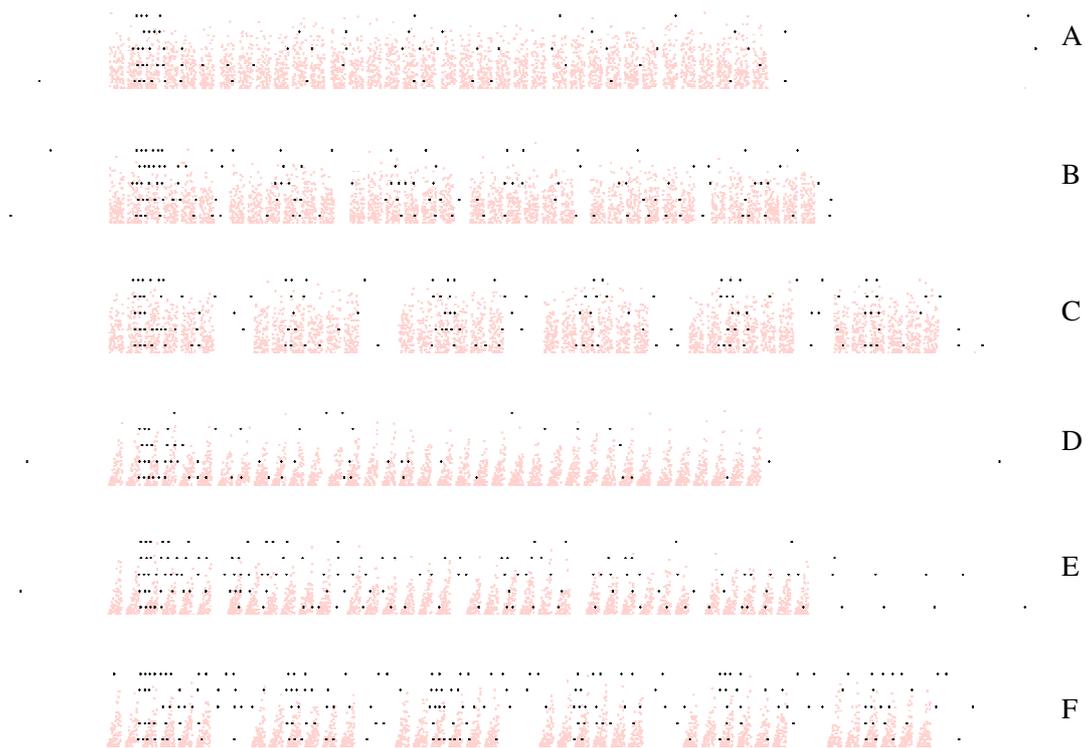


Abb. 165: Spikerasterplots von weiblichen Gesangsattrappen mit unterschiedlichen Pausendauern und Rampendauern von 0ms und 10ms. Silben aus jeweils 6 Pulsen a 10ms getrennt durch 3ms Gaps. A) steiler Anstieg; Pausendauer 5ms. B) steiler Anstieg; Pausendauer 12ms. C) steiler Anstieg; Pausendauer 30ms. D) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 5ms; E) flacher Anstieg (10ms);Pausendauer 12ms. F) flacher Anstieg (10ms); Pausendauer 30ms.

3.3 Mutual Information

Im folgenden Kapitel wird die Pausenkodierung durch Rezeptoren, lokale und aufsteigende Interneurone untersucht, sowie deren Beeinflussung durch Veränderung des Onset und Pausenoffset bzw. der Rampensteilheit. Kodiert eine Zelle für die Pausendauer, so spiegelt sich dies in Unterschieden in den Spiketrains wider. Diese Unterschiede können die Zahl der generierten APs betreffen sowie ihre zeitliche Anordnung. Um die Kodierungsfähigkeiten der einzelnen Neurone zu quantifizieren wurde die Mutual Information berechnet. Hierzu wurden die Spikezahlverteilungen in Zeitfenstern unterschiedlicher Größe ermittelt, die über die Antworten der Zellen „geschoben“ wurden. Durch den Vergleich der Verteilung der Spikezahlen in den Wiederholungen bei Pausendauer A mit der Verteilung der Spikezahlen bei Pausendauer B ließ sich die Mutual Information ermitteln und somit die Kodierungsfähigkeit des Neurons. Bei vollständig getrennten Verteilungen – und somit eindeutiger Zuordenbarkeit einer Spikezahl zu einer Pausenlänge – beträgt die Mutual Information bei zwei Pausen 1bit (Durch die geringe Anzahl der Wiederholungen und der damit verbundenen Ungewissheit über die ermittelten Verteilungen abzüglich eines Bias.). Bei vollständiger Überlappung der Verteilungen beträgt die MI 0bit. Durch die Veränderung der Fenstergröße und des Startpunktes des Zeitfensters konnten durch die Berechnung der maximalen MI die optimale Größe und Position bestimmt werden. Wird die optimale Information in langen Zeitfenstern ermittelt findet der Informationsgewinn hauptsächlich über die Spikezahl statt, bei kurzen Zeitfenstern liegt der Hauptinformationsgewinn im Spiketiming. Die Auswertungen wurden auf zwei Arten durchgeführt. Zunächst wurden die Unterschiede im zeitlichen Verlauf der gesamten Strophen untersucht. Im zweiten Teil wurden die Unterschiede in den Feinstrukturen der Silben bei Strophen mit verschiedener Pausendauer untersucht.

3.3.1 MI in männlichen Gesangsattrappen

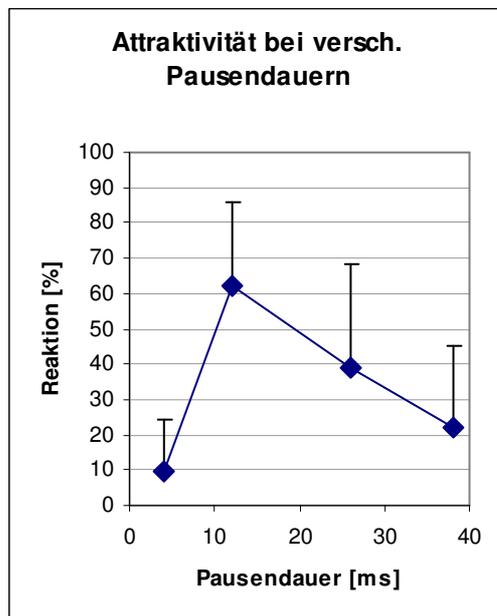


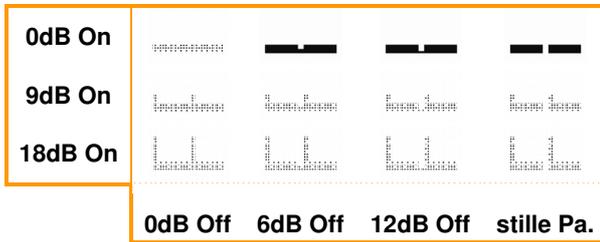
Abb. 166: Verhaltensreaktionen der Weibchen in Abhängigkeit der Pausendauern 4ms, 12ms, 26ms und 38ms. Ohne Onset (0dB) mit stillen Pausen.

Wie sich in den Verhaltensversuchen zeigte, gab es ein Optimum der Verhaltensreaktionen bei einer Pausenlänge von 12ms (Abb. 166). Kürzere Pausendauern (4ms) und längere Pausendauern (≥ 26 ms) dagegen wurden schlechter beantwortet. Um die Unterschiede zwischen dem attraktivsten Stimulus (12ms Pausen) und den unattraktiveren Stimuli (4ms Pausen und 26ms Pausen) zu erfassen, wurde Dauer und Position des Zeitfensters bestimmt, bei dem die maximale MI, d.h. der maximale Unterschied in den Spikezahlverteilungen zwischen den jeweiligen Stimuli, auftraten.

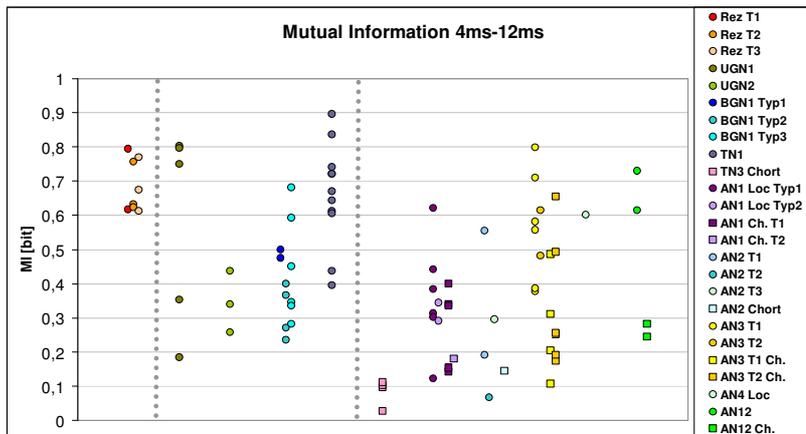
3.3.1.1 Informationsgehalt beim Vergleich der Strophen

Aufgrund der niedrigen Anzahl der Wiederholungen für jeden einzelnen Stimulustyp wurden für die Berechnung der MI bei gesamten Gesangsstrophen die Stimuli mit gleicher Pausendauer aber unterschiedlichen Offsets (6dB, 12dB und stille Pausen) gepoolt. Da die unterschiedlichen Offsetlevel einen Einfluss auf die Spikezahlverteilungen haben, führt dies im Allgemeinen zu einem Rückgang der ermittelten Informationsrate.

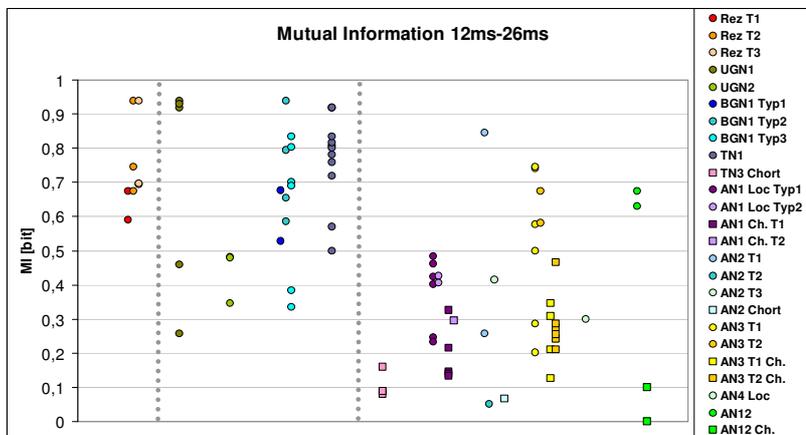
Die angegebenen Werte stellen also eher die untere Grenze der tatsächlich transportierten Information dar.



A



B



C

Abb. 167: A, B, C: A) Piktogramm der gepoolten Stimuli; B) und C) Mutual Information der Rezeptoren, lokalen Interneurone und aufsteigenden Interneurone von Locusta (Kreise) und Chorthippus (Quadrate) für den Vergleich von 4ms und 12ms Pausen (B) sowie 12ms und 26ms Pausen (C) beim Vergleich ganzer Strophen.

Die Rezeptoren wiesen sowohl für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen, als auch für die Unterscheidung der Pausendauern 12ms und 26ms sehr hohe Werte

3 Ergebnisse

auf (Abb. 167). Die Spikezahlverteilungen waren für kleine Zeitfenster (4ms-12ms = $10,6\text{ms} \pm 1,8\text{ms}$; 12ms-26ms = $23,1\text{ms} \pm 16\text{ms}$) und periodisch auftretende Verschiebungen häufig vollständig voneinander getrennt. Somit konnten MI Werte zwischen 0,6bit und 0,95bit erreicht werden. Auch drei Zellen des Typs UGN1 erreichten ähnliche Werte (4ms-12ms = 0,75bit-0,8bit bei $11\text{ms} \pm 2,2\text{ms}$; 12ms-26ms = ca. 0,95bit $12\text{ms} \pm 2,7\text{ms}$) – bei den beiden UGN1 mit niedrigeren Werten handelte es sich um Vertreter deren Kennlinien hohe Schwellen aufwiesen. Somit kam es nur zu geringen Spikezahlen im Verlauf der Stimulation. Interessanter Weise waren es bei BGN1 nicht die besonders tonischen Vertreter, die die höheren MI Werte erreichten. Diese kamen nur auf Werte von 0,5bit für den Vergleich von Stimuli mit 4ms und 12ms Pausen und auf 0,5 bis 0,7bit beim Vergleich von Reizen mit Pausendauern von 12ms und 26ms. Die optimalen Zeitfenster lagen bei $15,5\text{ms} (\pm 12\text{ms})$ für Berechnungen mit kurzen Pausen und $30\text{ms} (\pm 15\text{ms})$ für lange Pausen. BGN1 des Typ3 erreichten beim Vergleich mit 4ms Pausen Werte von 0,3 bis 0,7bit. Hier sind die optimalen Zeitfenster für die Unterscheidung von kurzer und mittlerer Pause wesentlich länger ($45\text{ms} \pm 31\text{ms}$). Für das TN1 ließ sich eine breite Verteilung von Informationsraten zwischen 0,4 und 0,9bit beobachten. Wie beim UGN1 waren hier die TN1 mit niedrigeren Schwellen auch jene, die höhere Informationsraten erreichten. TN3 generierte meist nur ein Aktionspotential zu Beginn einer Strophe. Dementsprechend niedrig ist der ermittelte Informationsgehalt.

AN1 erreichte MI Werte zwischen 0,1 und 0,63bit bei Pausendauern von 4ms gegen 12ms. Die Werte für den Vergleich mit Strophen mit 26ms Pausen lagen zwischen 0,2 und 0,5bit. Die Dauer der Zeitfenster, bei denen diese maximale MI erreicht wurde, war im Mittel sehr lang ($118\text{ms} \pm 55\text{ms}$). Der Informationsgehalt bei AN2 war insgesamt sehr niedrig. Lediglich ein AN2 Typ1 erreichte 0,55bit (4ms-12ms) und 0,85bit (12ms-26ms). Dieses AN2 verhielt sich im Vergleich zu anderen Zellen dieses Typs sehr untypisch (siehe Kapitel 3.2.1.11). Während die anderen AN2 normalerweise im Stimulusverlauf sporadisch APs generierten, feuerte dieses phasisch tonisch und recht zuverlässig auf jede Silbe. AN3 erreichte für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen bei *Locusta* Werte von 0,4 bis 0,8bit. Die Werte für *Chorthippus* lagen bei 0,1 bis 0,7bit. Für Pausendauern von 12ms und 26ms ergaben sich für *Locusta* Werte von

0,2 bis 0,75bit, für Chorthippus 0,2 bis 0,5bit. Auch beim AN3 lag die Dauer der optimalen Zeitfenster deutlich über den Werten bei Rezeptoren und lokalen Interneuronen, was auf eine stärkere Bedeutung von Spikezahlunterschieden hindeutet. AN12 erreichte bei *Locusta* für beide Unterscheidungen mit 0,6bit – 0,75bit sehr hohe Werte. Hier wurden die Silbenanfänge meist durch einen Spike beantwortet. Durch das versetzte Auftreten der Silbenanfänge infolge der verschiedenen Pausendauern ergaben sich klar getrennte Spikezahlverteilungen und somit hohe MI Werte. Die Werte bei Chorthippus blieben deutlich unter den für *Locusta* ermittelten Werten. Hier habituierten die Zellen nach der ersten Silbe stark, sodass die Silbenanfänge nur noch sporadisch mit einem Spike beantwortet wurden. Da dadurch die Spikezahlverteilungen der beiden Stimulustypen überlappen, führt dies zu einem geringeren Informationsgehalt. Bei den aufsteigenden Zellen kam es zum Teil zu deutlichen Unterschieden in den ermittelten Werten der MI bei *Locusta* und Chorthippus. Die durchschnittlichen Werte von Chorthippus lagen dabei immer niedriger als bei *Locusta*. Zum einen trat bei von Chorthippus abgeleiteten Zellen häufiger Spontanaktivität auf, zum anderen habituierten einige Zellen stärker als bei *Locusta*. Beides führte zu geringeren Informationsraten.

Die Größe der optimalen Zeitfenster nimmt von den Rezeptoren zu lokalen Interneuronen hin zu den aufsteigenden Interneuronen zu (Abb. 168). Während bei tonisch feuern den Zellen Spikezahlunterschiede in kurzen Zeitfenstern die maximale Information lieferten, lieferte bei phasischen Zellen die Summation der Aktionspotentiale über einen längeren Zeitraum größere Unterschiede in den Spikezahlverteilungen und somit höhere Informationsraten. Zu beachten ist hierbei, dass alle Zellen mit in die Berechnung der Mittelwerte einbezogen wurden. Dies ist in sofern kritisch, da das Zeitfenster einer Zelle, die keine bzw. nur sehr geringe Unterschiede in den Spikezahlverteilungen liefert, keine Aussagekraft besitzt.

3 Ergebnisse

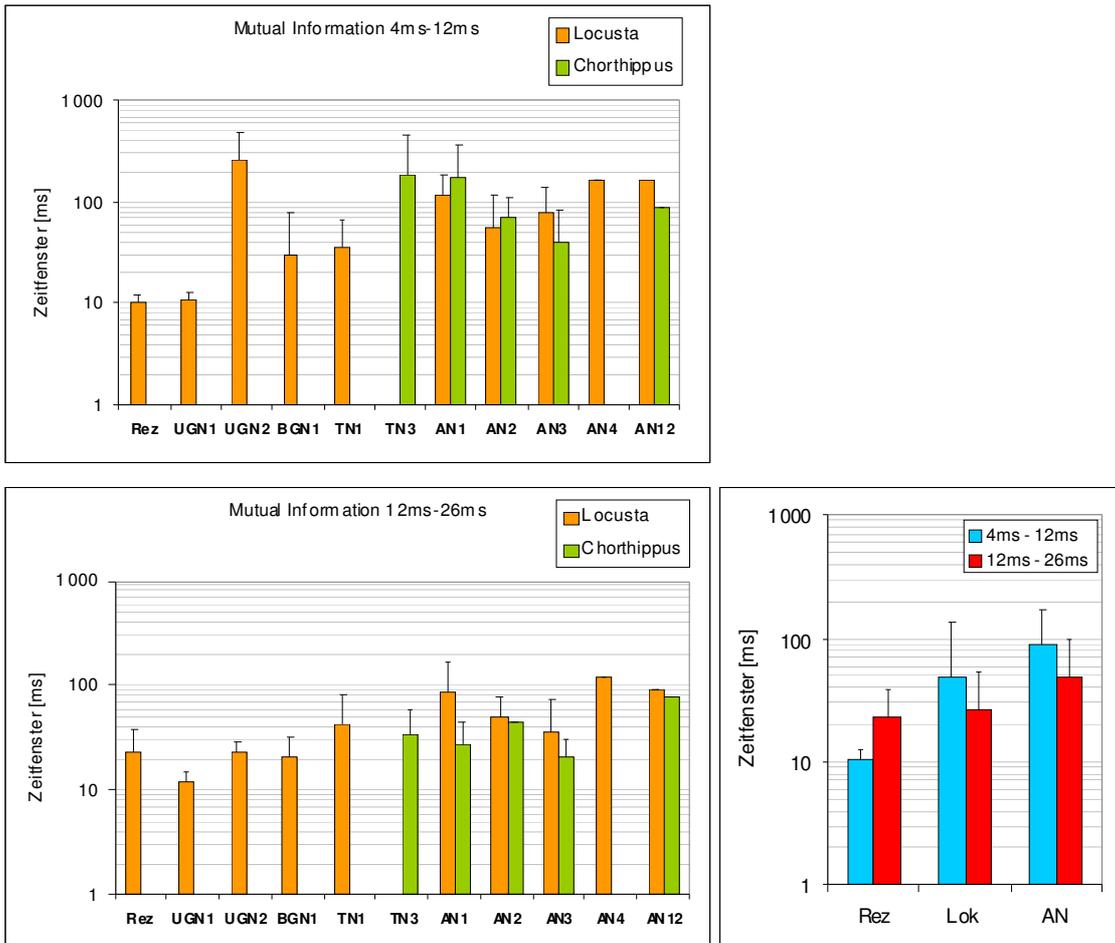


Abb. 168: Mittelwerte der optimalen Zeitfenster für Rezeptoren, lokale Interneurone und aufsteigende Interneurone für locusta (orange) und Chorthippus (grün) für den Vergleich von 4ms Pausen und 12ms Pausen (A) sowie 12ms Pausen und 26ms Pausen (B). In C Mittelwerte für Rezeptoren, lokale Interneurone und aufsteigende Interneurone von Locusta.

Bereiche hoher Information in den drei Ebenen

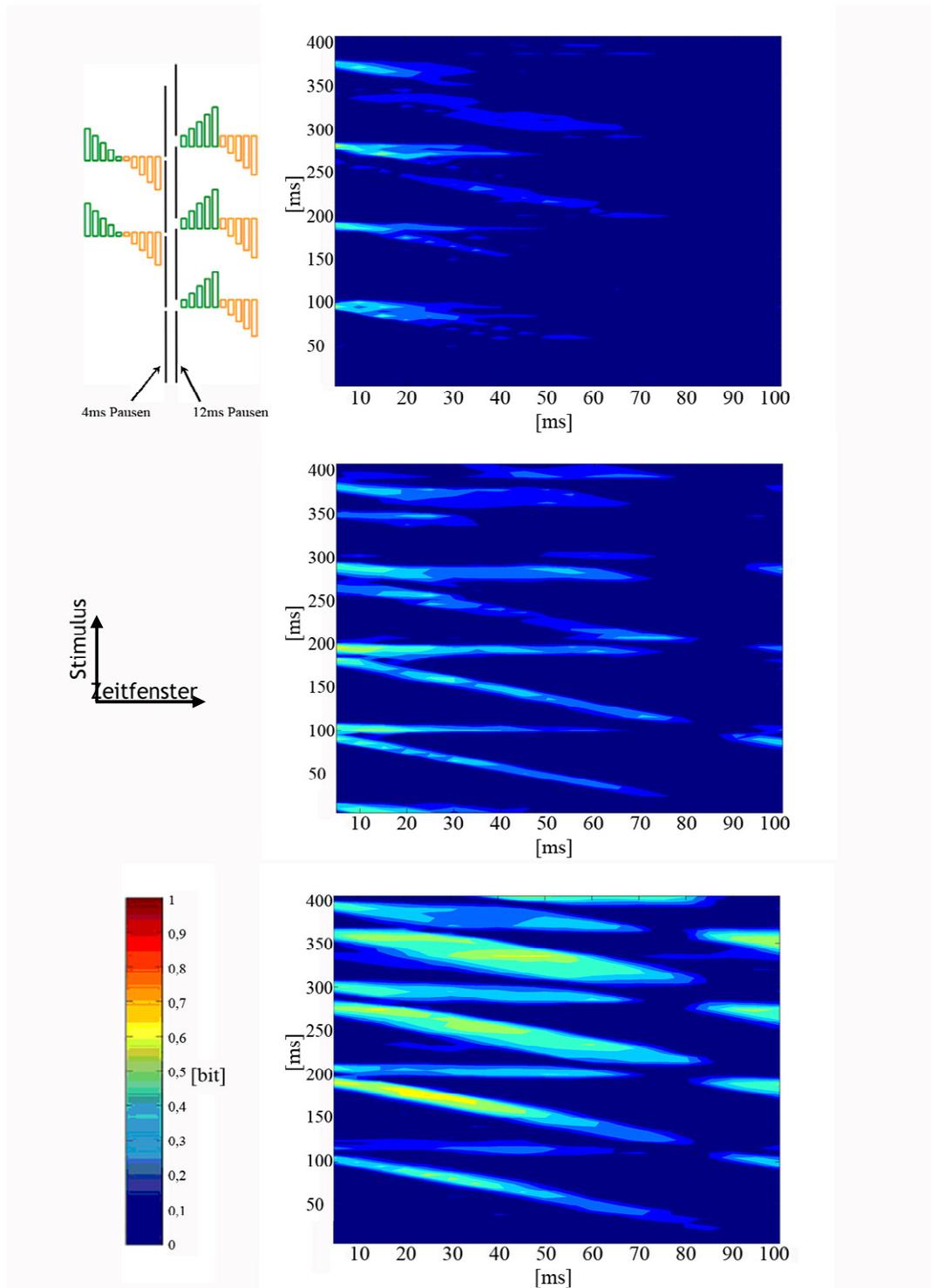


Abb. 169: Farbkodiert sind die Bereiche hoher Information für einen Rezeptor, ein lokales Interneuron (TN1) und ein aufsteigendes Interneuron (AN3) bei Zeitfenstern mit einer Größe von 5ms

bis 100ms (x-Achse) in 1ms Schritten und einer Verschiebung von 0ms bis 400ms in 5ms Schritten (y-Achse). Im Schema in grün dargestellt: Die Zeitfenster bei denen erhöhte Information auftritt beginnen alle am selben Verschiebungspunkt während des versetzten Auftretens eines Pulses mit einer Pause. In orange: Die Zeitfenster haben unterschiedliche Anfangspunkte und schließen an ihrem Ende den Bereich des versetzten Auftretens von Puls und Pause mit ein.

Hohe Information, d.h. Unterschiede in den Spikezahlen in den gewählten Zeitfenstern, trat zu den Zeitpunkten auf, bei denen es zu einem versetzten Auftreten von Pausen und Pulsen kam (Abb. 169). Bei Rezeptoren konnte nur bei kleinen Zeitfenstern hohe Information erreicht werden.

Beim lokalen Interneuron zeichnen sich bei den versetzt auftretenden Pausen jeweils zwei Bereiche hoher Information ab. Der erste liegt parallel zur x-Achse, d.h. die Zeitfenster mit Information beginnen immer an derselben Stelle. Die Größe der Zeitfenster mit hoher Information ist größer als bei den Rezeptoren. Der zweite Bereich liegt diagonal. Die Zeitfenster reichen immer BIS zu den versetzt auftretenden Pausen. Beide Bereiche sind relativ schmal. Dies würde für eine auslesende Zelle bedeuten, dass bei festgelegter Integrationszeit immer nur an bestimmten Stellen im Stimulus Information über den Stimulustyp kodiert wird.

Beim aufsteigenden Neuron wird der Bereich hoher Information wesentlich breiter. Dies bedeutet, dass selbst bei festgelegter Zeitfenstergröße, zu fast jedem Zeitpunkt – also bei fast jeder Verschiebung des Zeitfensters entlang des Stimulus (y-Achse) – und bis zu großen Zeitfenstern (x-Achse) Information über den Stimulustyp vorhanden ist. Dies kommt durch eine Veränderung der Spikezahlen pro Silbe in Abhängigkeit von der Pausendauer zustande, wie im zweiten Teil dieses Kapitels gezeigt werden wird.

3.3.1.2 Informationsgehalt beim Vergleich der Silben

Für einige Zellen des auditorischen Systems konnte in der Vergangenheit bereits eine Beeinflussung der Aktionspotentialfolge von Silben durch die Dauer der vorangegangenen Pausen gezeigt werden. So korreliert beispielsweise die Anzahl der Spikes im Burst von AN12 positiv mit der Dauer der Pause (Stumpner et al. 1991; Creutzig et al. 2009). Das AN4 reagiert auf kurze Pausen mit einem starken Rückgang der Spikezahl (Stumpner 1988; Stumpner et al. 1991). Um herauszufinden, ob weitere Zellen eine Beeinflus-

sung der Spikeantworten durch die Dauer der vorangegangenen Pausen zeigen, wurden die Silben 3 bis 9 der fünf Wiederholungen eines Stimulus ausgeschnitten. Anschließend wurden die Spikezahlverteilungen für Zeitfenster unterschiedlicher Größe mit verschiedenen Verschiebungen ermittelt und daraus die MI berechnet. Die Verschiebung des Zeitfensters über die Spikeantworten der Silben erfolgte in 1ms Schritten. Die Größe der Zeitfenster reichte von 1ms bis 80ms in 1ms Schritten. Verwendet wurden hierfür die Stimuli ohne Onset mit stillen Pausen. Zunächst werden die ermittelten MI-Werte für alle Zellen dargestellt. Anschließend werden die Zellen mit hoher MI genauer untersucht.

Für die meisten Zelltypen ergaben sich große Streuungen in den ermittelten Informationsraten. Der Fokus der folgenden Auswertungen lag auf den Zellen, bei denen zumindest einige Individuen große Informationsraten erreichten. Zellen, bei denen alle Exemplare nur niedrige Informationsraten aufweisen, zeigten keine Beeinflussung der Antworten durch die Dauer der vorhergehenden Pausen und werden daher nicht näher betrachtet.

Rezeptoren aller drei Typen zeigen nur eine geringe Beeinflussung der Struktur der Aktionspotentiale durch die Dauer der vorhergehenden Pausen (Abb. 170). Die größten Werte erreichen Rezeptoren des Typ2 bei der Diskriminierung der 4ms und 12ms Pausen. Die lokalen Interneurone UGN1 und BGN1 erreichten die höchsten Werte ($>0,9\text{bit}$). Die meisten TN1 verhielten sich wie die Rezeptoren. Ihre Spikemuster zeigten nur eine geringe Beeinflussung durch die Dauer der vorhergehenden Pausen. Bei den aufsteigenden Interneuronen zeigten AN1 und AN3 zum Teil hohe Informationswerte. Die maximalen MI für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen lagen im Allgemeinen über denen für die Unterscheidung der 12ms und 26ms Pausen.

3 Ergebnisse

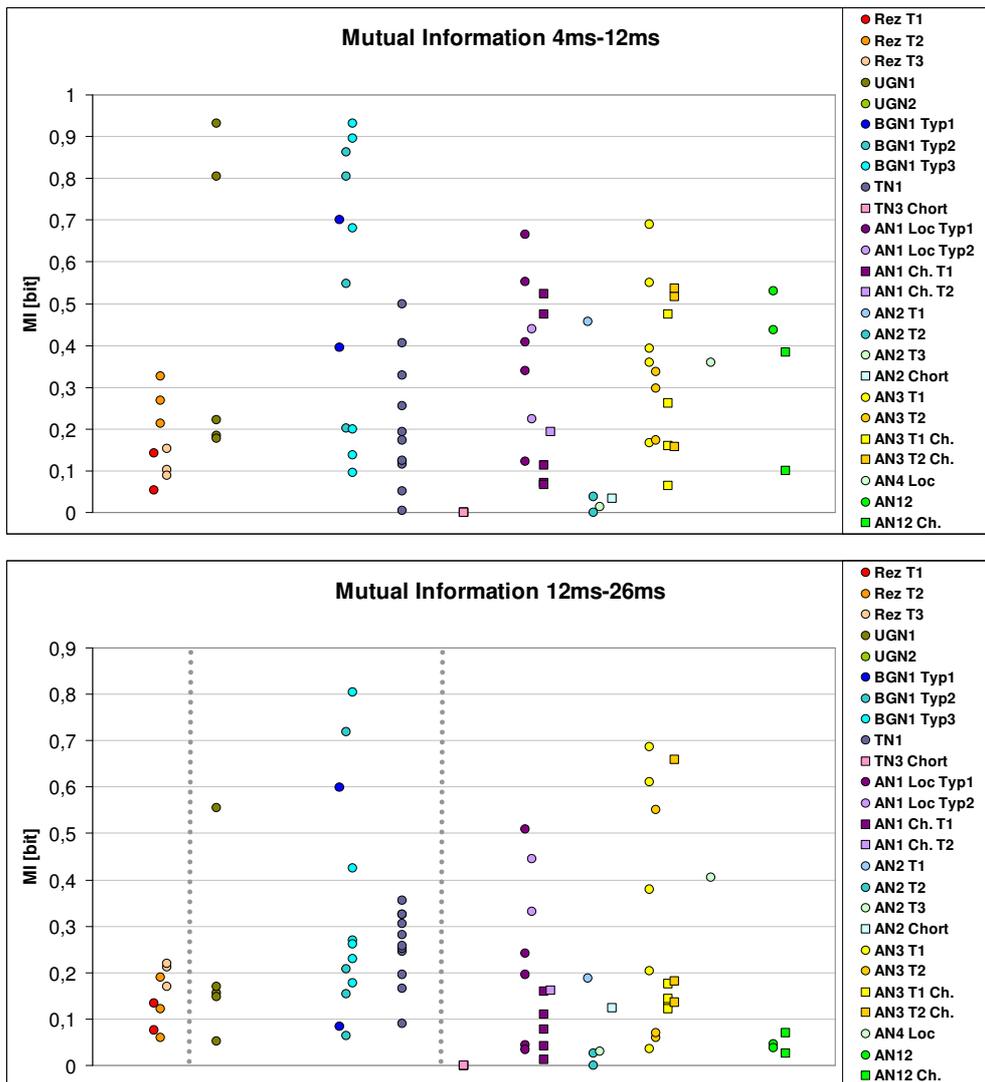


Abb. 170: Mutual Information der Rezeptoren, lokalen und aufsteigenden Interneurone bei *Locusta* (Kreise) und *Chorthippus* (Quadrate) für die Unterscheidung von 4ms und 12ms Pausen (A) sowie für die Unterscheidung von 12ms und 26ms Pausen (B) beim Vergleich von Silben.

UGN1

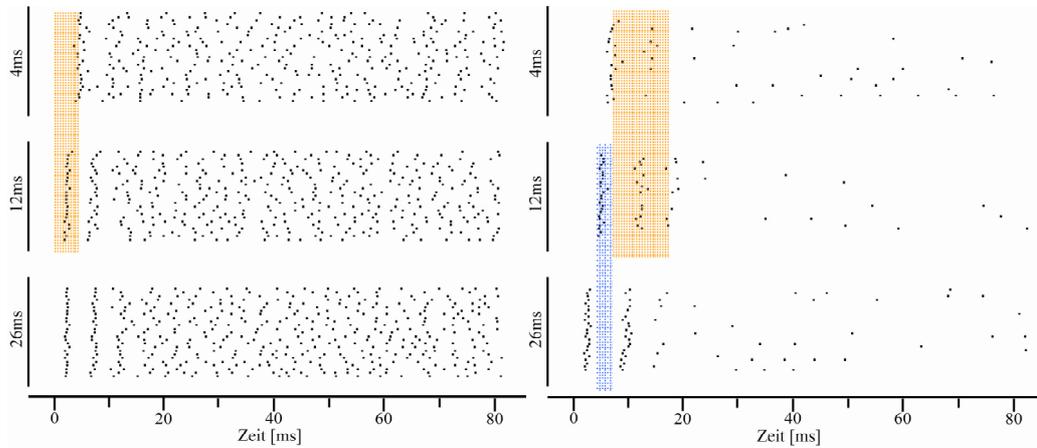


Abb. 171: Spikerasterplots zweier UGN1 mit unterschiedlichen Schwellen. Die farbigen Bereiche kennzeichnen Abschnitte in denen die maximale Information auftrat.

Ein UGN1 mit niedriger Schwelle und ein UGN1 mit hoher Schwelle zeigten bei Pausendauern von 12ms und 26ms eine sehr präzise Antwort in Latenz und erstem Interpikeintervall (Abb. 171). Bei beiden Zellen ist die Latenz bei 4ms Pausen geringfügig länger als bei 12ms Pausen. Zwischen Stimuli mit 12ms Pausen und solchen mit 26ms Pausen ergab sich lediglich bei einer Zelle ein erhöhter Informationswert. Dabei handelt es sich um ein UGN1 mit ungewöhnlich hoher Schwelle. Bei dieser Zelle kommt es bei langen Pausen gegenüber 12ms Pausen zu einer weiteren Verkürzung der Latenz. Die Zeitfenster für die maximale Information liegen im Bereich weniger Millisekunden.

BGN1

BGN1 aller Typen wiesen zum Teil hohe MI Werte auf. Für die Unterscheidung kurzer und mittlerer Pausendauern erreichte der Typ1 (tonisch) die höchste Information durch einen Vergleich der Spikezahlverteilungen im hinteren Teil der Silbe mit einer Dauer von bis zu 25ms (Abb. 172 A). Die Zahl der Aktionspotentiale lag bei 4ms Pausen unter der bei 12ms Pausen (Abb. 172 D). Bei Typ2 (phasisch tonisch) und Typ3 (phasisch) wurden die höchsten MI Werte bei kurzen Zeitfenstern zum Silbenanfang erreicht (Abb. 172 B und C). Große Unterschiede in den Spikezahlverteilungen – und somit hohe Informationswerte – traten aber auch bei Summation der APs über die gesamte Silbe auf.

3 Ergebnisse

Für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen können bei dem tonischen Typ sowohl große Zeitfenster – also die Spikezahl – als auch kurze Zeitfenster – also das Spiketiming – dienlich sein. Auch bei den tonischen Vertretern des BGN1 unterliegen die ersten APs bei kurzen Pausen einem größeren Jitter und einer weniger klar aufgelösten AP-Folge.

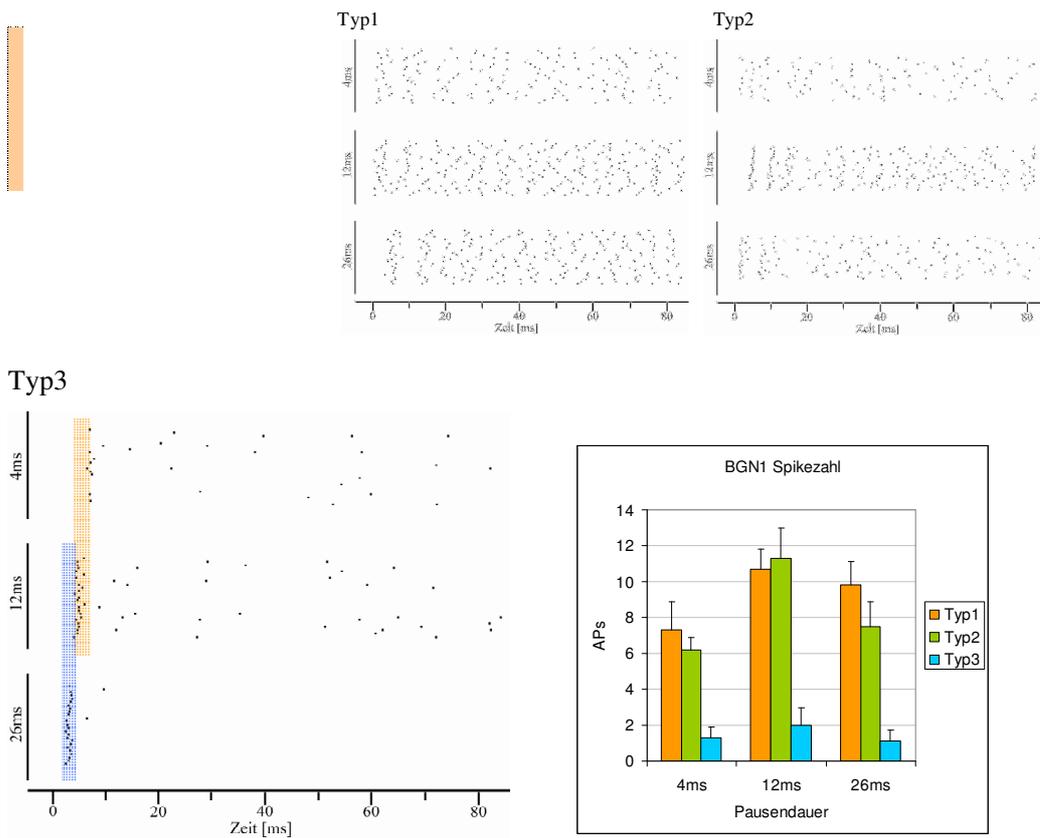


Abb. 172: A), B), C): Spikerasterplots der Silbenantwort jeweils eines BGN1 des Typ1 (tonisch, A), Typ2 (phasisch-tonisch, B) und Typ3 (phasisch, C) bei verschiedenen Pausendauern. D) Mittelwerte der Anzahl der Aktionspotentiale pro Silbe der drei Typen BGN1 bei Reizung mit Stimuli mit den Pausendauern 4ms, 12ms und 26ms.

Auch beim phasisch-tonischen Typ kam es zu hohen Informationsraten bei kurzen Zeitfenstern über das Spiketiming zum Silbenanfang. Bei 12ms Pausen kam es zu einer klaren Anordnung der ersten beiden Aktionspotentiale mit festem ISI und geringem Jitter. Bei 26ms Pausen lässt sich sowohl eine Zunahme der Variabilität des ersten Interspike-

intervalls feststellen, als auch eine geringere Spikerate als bei 12ms Pausen. Bei 4ms Pausen werden die wenigsten APs generiert, bei 12ms die meisten.

Der phasische Typ generierte im Strophenverlauf die wenigsten Aktionspotentiale pro Silbe.

Während bei Stimuli mit 4ms Pausen nur wenige Spikes mit variablen Interspikeintervallen generiert wurden, werden 12ms Pausen und 26ms Pausen durch einen Onsetspike zum Silbenbeginn repräsentiert, die sich geringfügig in der Latenz unterscheiden. Bei 12ms Pausen werden auch danach noch vereinzelt APs gebildet, bei 26ms Pausen ist dies im Allgemeinen nicht der Fall.

TN1

Die untersuchten TN1 zeigten lediglich bei einer Unterscheidung von 4ms und 12ms Pausen höhere Informationswerte. Diese kamen, je nach Schwelle der Zellen, durch eine Habituation zustande, die zu einer verringerten Spikezahl bei kurzen Pausen führte.

3 Ergebnisse

AN1

Typ1:

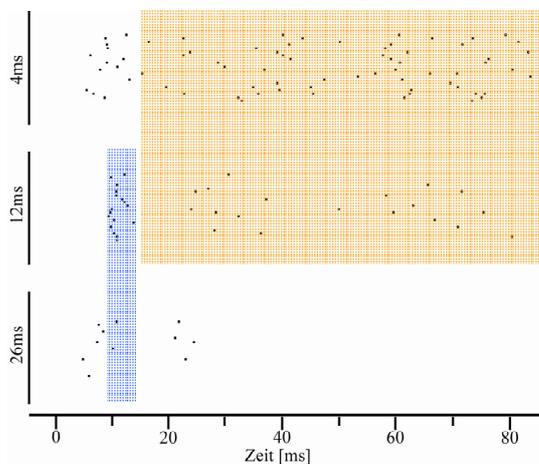


Abb. 173: Spikerasterplots eines AN1 des Typ1 bei verschiedenen Pausendauern

Bei AN1 dieses Typs generierten die Zellen bei Stimuli mit 4ms Pausen die meisten APs ($3,6 \pm 1,2$; Abb. 163). Diese waren über die gesamte Silbe verteilt. Bei 12ms Pausen kam es vor allem zur Ausbildung eines Onsetspikes, im weiteren Verlauf der Silbe wurden nur noch wenige Aktionspotentiale generiert. Bei 26ms Pausen war der Rückgang der Spikezahl noch stärker und auch die Aktionspotentiale zu Beginn eines Stimulus fehlten häufig. Hier schien die Adaptation der Inhibition bei 4ms Pausen die Generierung von APs zuzulassen. Bei längeren Pausen kehrte die Inhibition zunehmend aus der Adaptation zurück und führte zu einer Unterdrückung von APs. Die optimalen Zeitfenster für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen waren sehr lang (ca. 65ms), für die Unterscheidung von 12ms Pausen von 26ms Pausen dagegen waren kurze Zeitfenster optimal (<10 ms). Bei Zellen dieses Typs, bei denen die Information nahe Null lag, kam es im Stimulusverlauf zur weitgehenden Unterdrückung der APs bei allen Pausendauern.

Typ2:

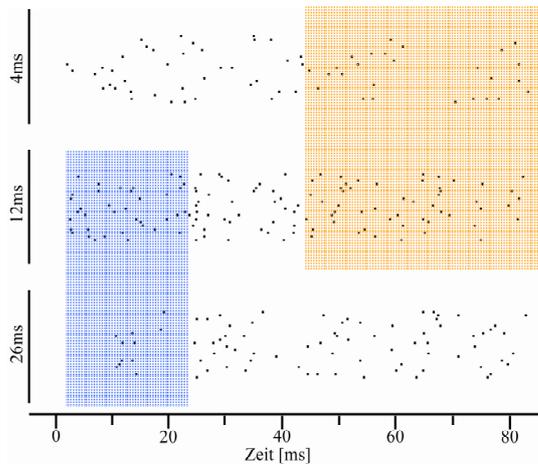


Abb. 174: Spikerasterplots eines AN1 Typ2 bei verschiedenen Pausendauern

Die AN1 des Typ2 zeigten schon bei den Kennlinienstimuli eine ungewöhnlich hohe Spikerate (Abb. 174). Bei Präsentation der verschiedenen Pausendauern werden bei 4ms langen Pausen die wenigsten APs ausgebildet, bei 12ms Pausen die meisten. Bei 26ms Pausen zeigte die Spikeantwort eine im Vergleich zu 12ms Pausen verlängerte Latenz und eine verringerte Spikezahl. Die höchsten Informationsraten für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen fanden sich bei einem Zeitfenster von ca. 35ms bei einer Verschiebung dieses Zeitfensters zur Silbenmitte (ca. 40ms). Für den Vergleich von 12ms Pausen und 26ms Pausen ergab sich ein optimales Zeitfenster von 15-25ms zu Silbenbeginn. Bei Chorthippus waren die Informationsraten für die Unterscheidung von 12ms Pausen und 26ms Pausen deutlich geringer. Dies lag vor allem daran, dass die Spikezahlunterschiede im ersten Silbendrittel wesentlich geringer waren.

AN3

Einige der abgeleiteten AN3 zeigten gute Unterscheidungsmöglichkeiten der drei Pausenlängen. Diese kamen im Wesentlichen durch ein Wechselspiel von Inhibition und Excitation, sowie der Zeitkonstanten der Adaptation zustande (siehe Kapitel 4). Es führte zu einer geringen Spikezahl bei 4ms Pausen, einer hohen Anzahl bei 12ms Pausen und einer mittleren Anzahl APs bei 26ms Pausen.

3 Ergebnisse

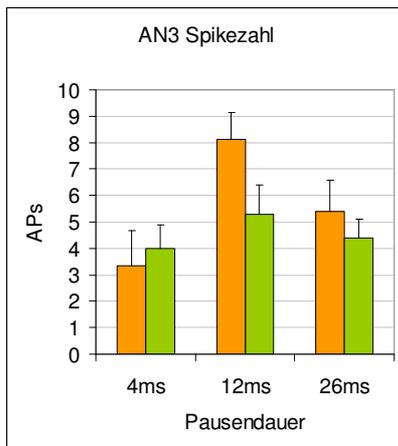


Abb. 175: Spikezahlen der AN3 Typen (Typ1: orange; Typ2: grün) bei Reizung mit Stimuli mit den Pausendauern 4ms, 12ms und 26ms.

Typ1

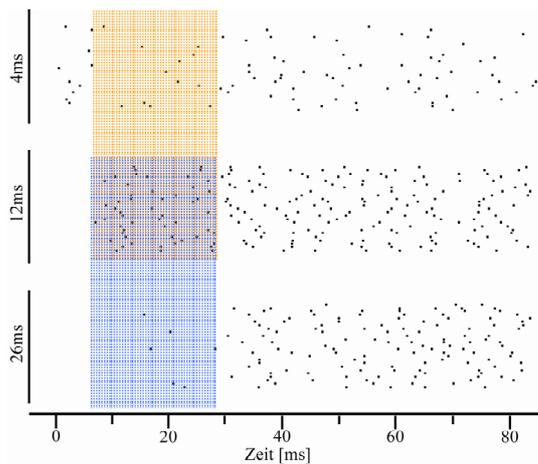


Abb. 176: Spikerasterplots eines AN3 des Typ1 bei verschiedenen Pausendauern

Bei AN3 des Typ 1 zeigten sich die größten Informationsraten sowohl für die Unterscheidung von 4ms und 12ms Pausen, als auch für die Unterscheidung von 12ms und 26ms Pausen bei optimalen Zeitfenstern von 20ms bis 30ms zu Beginn der Silbe. Bei den meisten Zellen ergaben sich auch über Spikezahlunterschiede bei Integration über die gesamte Silbe hohe Informationsraten (Abb. 176). Deutlich zu sehen ist die geringere Spikefrequenz bei 4ms Pausen, sowie eine ähnlich hohe Frequenz in der zweiten Sil-

benhufte bei 12ms und 26ms Pausen (Abb. 176). Silben, deren vorhergehende Pause 26ms betrug zeigten einen ca. 30ms langen ausgepragten Hemmbereich am Silbenanfang (Abb. 177).

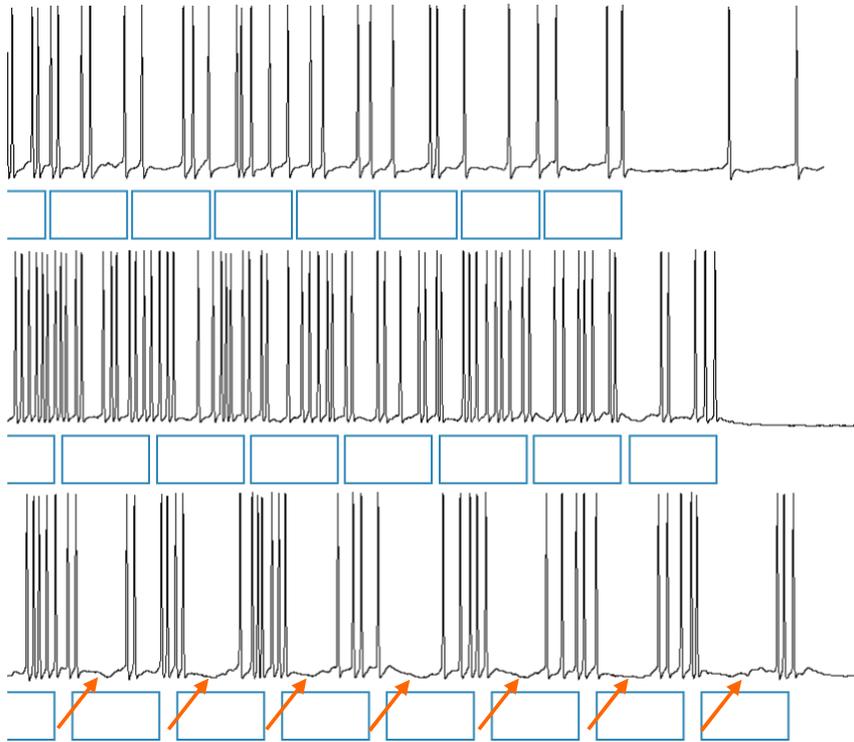


Abb. 177: Beispiel Spiketrains eines AN3 bei 4ms, 12ms und 26ms Stimuli. Pfeile weisen auf Hemmbereiche hin.

Typ2

Typ 2 zeigte ein etwas anderes Muster in den Aktionspotential Antworten. Die beste Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen fand hier bei einem Zeitfenster von ca. 20ms ca. 20ms nach Silbenbeginn statt (Abb. 178). Die beste Unterscheidung von 12ms Pausen und 26ms Pausen konnte hier zum Stimulusbeginn mit einem Zeitfenster von ca. 10ms erfolgen oder bei sehr langen Zeitfenstern und somit einer Summation der APs uber die gesamte Silbe.

3 Ergebnisse

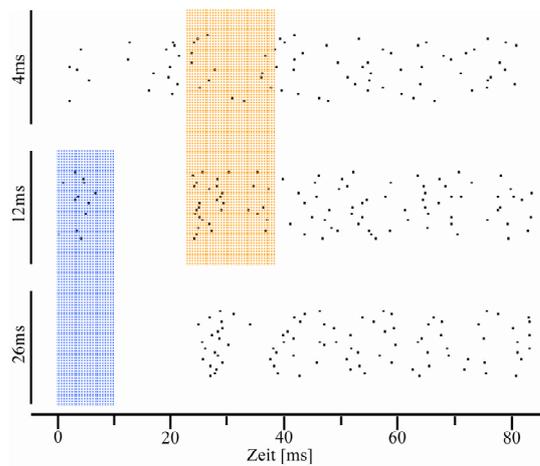


Abb. 178: Spikerasterplots eines AN3 Typ2 bei verschiedenen Pausendauern

AN4

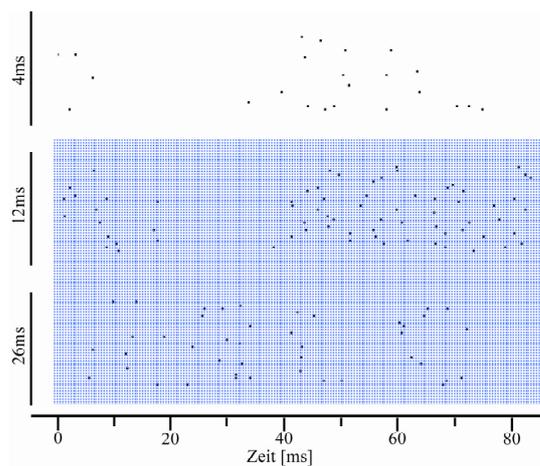


Abb. 179: Spikerasterplots eines AN4 bei verschiedenen Pausendauern

Das AN4 erreichte 0,36bit für die Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen. Der Wert für die Unterscheidung von 12ms Pausen und 26ms Pausen betrug 0,41bit. Diese Werte wurden bei langen Zeitfenstern erreicht (Abb. 179). Der Wert für den Vergleich mit der kurzen Pause fällt sehr gering aus, obwohl das AN4 im Stimulusverlauf die Generierung von Aktionspotentialen nahezu vollständig einstellt. Da aber für die Berechnung die Silben drei bis neun verwendet wurden, die Unterdrückung bei diesen

Versuchen jedoch erst ab Silbe 5 fast vollständig war, kam es zur Überlappung der Spikezahlverteilungen und somit zu geringeren MI Werten.

AN12

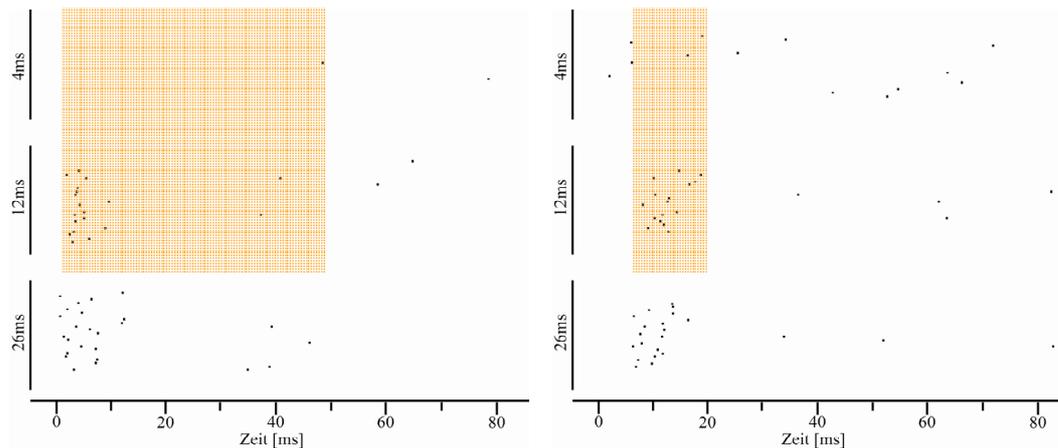


Abb. 180: Spikerasterplots zweier AN12 bei verschiedenen Pausendauern

Beim AN12 kam es bei der Unterscheidung von 4ms Pausen und 12ms Pausen zu großen Informationsraten. Während bei 12ms Pausen zuverlässig ein Spike zum Beginn einer jeden Silbe ausgebildet wurde, generierten Strophen mit 4ms Pausen entweder keine APs oder diese traten variabel im Silbenverlauf auf (Abb. 180). Für die Unterscheidung von 12ms Pausen und 26ms Pausen lag die Information bei 0bit. Bei beiden Pausendauern wurde jeweils ein Spike zum Silbenanfang generiert. Wie bereits beim Strophenvergleich beschrieben, kam es bei den AN12 von Chorthippus zu einer starken Habituation im Stimulusverlauf. Auch hier kam es dadurch zu einer Überlappung der Spikezahlverteilungen und somit geringen MI Werten.

3 Ergebnisse

Einfluss des Onset

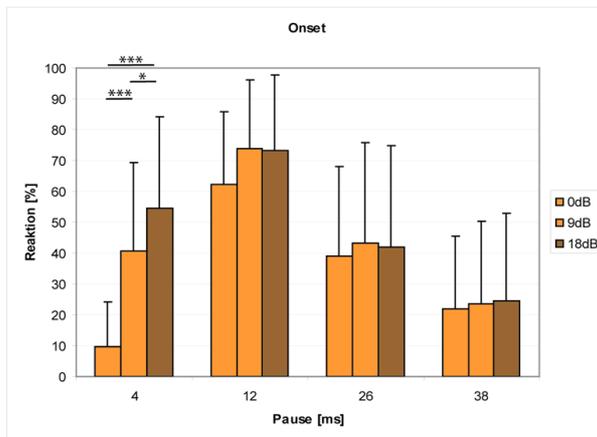


Abb. 181: Einfluss des Onset auf die Verhaltensreaktionen bei verschiedenen Pausenlängen.

Bei einer Pausendauer von 4ms stieg die Antwortwahrscheinlichkeit im Verhaltensversuch durch Hinzufügen einer Onsetakzentuierung von 10% auf 55% (Abb. 181). Dieser Unterschied sollte sich in einer Veränderung des Aktionspotentialverlaufs widerspiegeln. Um diese zu erfassen wurde die Mutual Information zwischen Stimuli mit 4ms Pausen mit Onset und 4ms Pausen ohne Onset berechnet.

Durch die Akzentuierung des Onset kommt es bei fast allen Zellen zu einer starken Änderung in der Spikeantwort. Maximale Informationsraten bei großen Zeitfenstern deuten auf Änderungen in der Anzahl der pro Silbe generierten Spikes hin. Bei Auszählung der Spikezahlen fällt auf, dass es bei Rezeptoren und TN1 zu beträchtlichen Steigerungen der Spikezahlen kam (Abb. 19). BGN1 zeigte meist einen Rückgang der Spikezahl. Bei AN1 konnte sowohl eine starke Zunahme an Aktionspotentialen erfolgen, als auch ein starker Rückgang. AN3 reagierte mit 2-3 APs mehr bei Stimuli mit 18dB Onset. Neben der Steigerung der Spikezahl war bei einigen Zellen allerdings auch ein Rückgang der Aktionspotentialanzahl festzustellen. Die größte Steigerung ließ sich beim AN12 feststellen. Durch das Hinzufügen der Onsetakzentuierung wurde die Spikezahl verdreifacht.

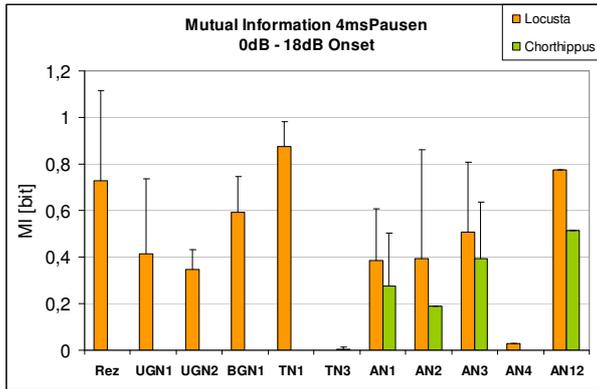
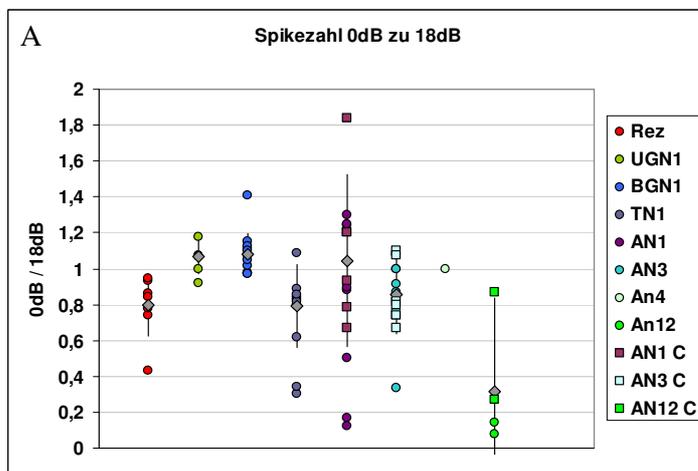


Abb. 182: MI zwischen Stimuli, bei denen die Silben keinen Onset aufwiesen und solchen, bei denen der Silbenbeginn einen Onset von 18dB besaß.



B

| | |
|------|-----|
| Rez | + |
| UGN1 | o |
| BGN1 | - |
| TN1 | + |
| AN1 | ± |
| AN3 | (+) |
| AN4 | o |
| AN12 | ++ |

Abb. 183: A) Dargestellt ist das Verhältnis der Spikezahlen bei Silben ohne (0dB) und mit 18dB Onset. Kreise zeigen Werte für Locusten, Quadrate für Chorthippen an. B) Tabellarische Übersicht über die Spikezahlveränderung infolge der Onsetakzentuierung. Bei + nahm die Zahl der Aktionspotentiale infolge des erhöhten Onset zu, bei - nahm die Spikezahl durch den Onset ab.

3.3.1.3 Korrelation zwischen MI und Verhalten beim AN3

Bei insgesamt fünf Tieren, bei denen das Verhalten getestet worden war, konnte hinterher das AN3 im Oberschlundganglion abgeleitet werden. Beim Vergleich der Spikeantwort auf Strophen mit 4ms und 12ms Pausen wurden für drei der Zellen hohe Informationswerte errechnet, zwei der Zellen wiesen nur geringe Informationswerte auf. Die Unterschiede der Informationskalkulationen spiegeln sich auch im Verhalten wider.

3 Ergebnisse

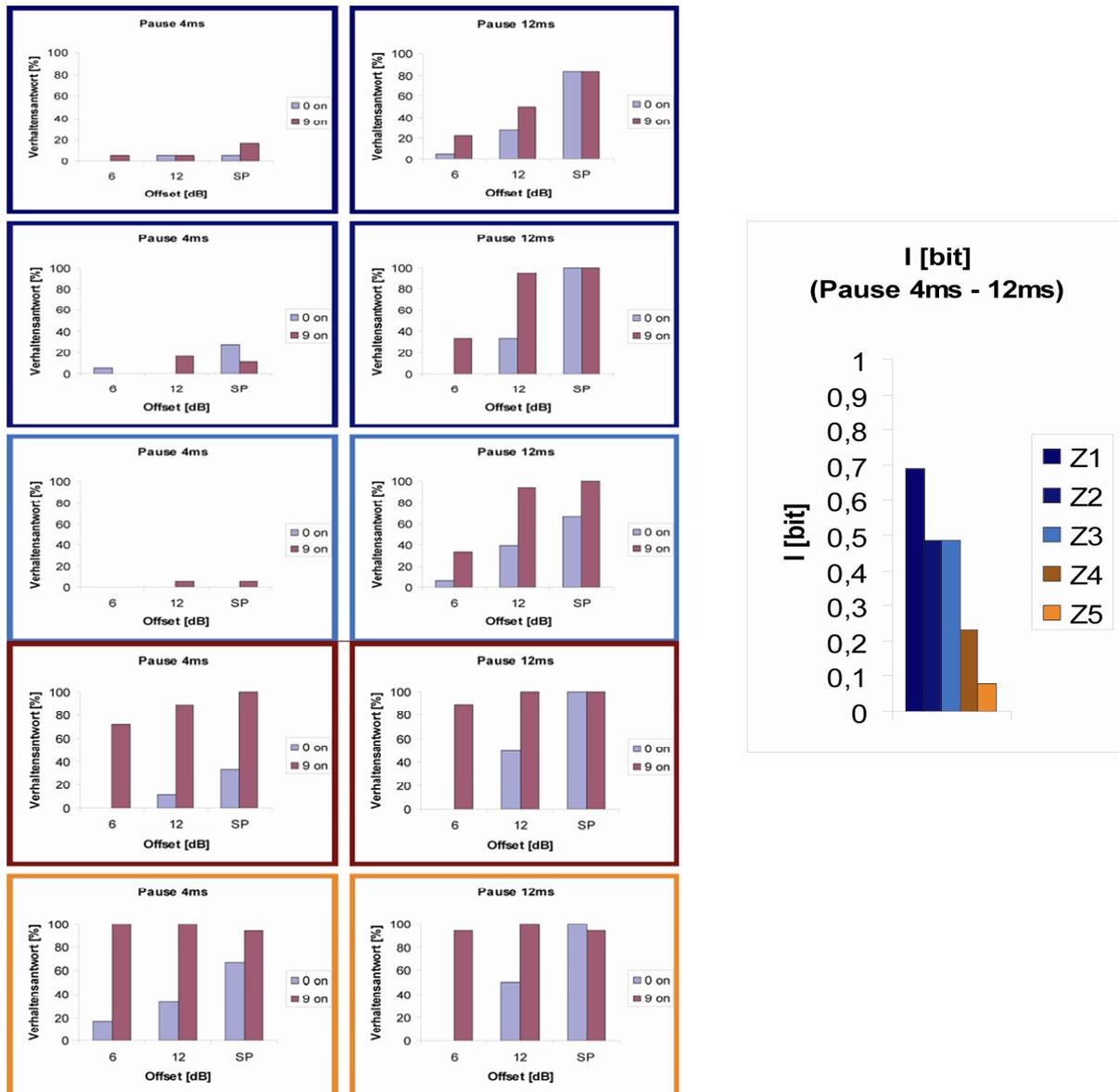


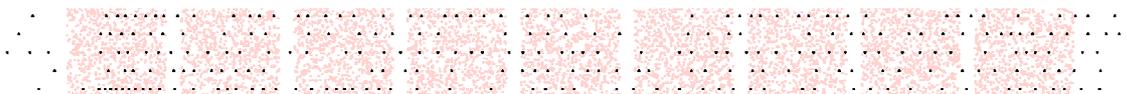
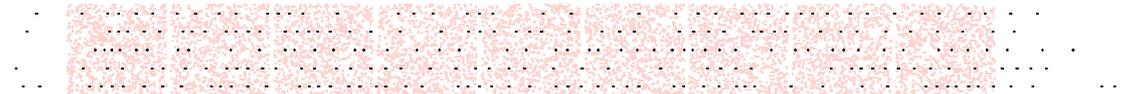
Abb. 184: A) Verhaltensreaktionen von Tieren ohne Verhaltensantworten bei Stimuli mit 4ms Pausen (blau) und solchen mit Verhaltensantworten bei Stimuli mit 4ms Pausen (rot). Aufgetragen sind die Verhaltensantworten für 2 Onsetlevel (0dB Onset und 9dB Onset) sowie drei Offsetlevel (6dB, 12dB und stille Pausen). B) Kalkulierte Informationsraten für den Vergleich von Stimuli mit 4ms Pausen und 12ms Pausen.

Im Verhalten der Tiere lassen sich deutliche Unterschiede erkennen. Drei der Tiere zeigten nur eine sehr geringe Anzahl an Verhaltensreaktionen auf Stimuli mit 4ms Pausen (Abb. 184 A, blau). Dies galt sowohl für Stimuli ohne Onset, als auch für solche mit

einem Onset von 9dB. Zwei der Tiere reagierten sehr häufig auf Stimuli mit 4ms Pausen und 9dB Onset (Abb. 184 A, rot). Bei diesen lagen auch die Reaktionswerte bei der Präsentation von Stimuli ohne Onset deutlich höher als bei den drei Vergleichstieren. Dieses Verhalten spiegelt sich in den Spikeantworten der AN3 wider. AN3, abgeleitet bei den in blau dargestellten Tieren, zeigten große Unterschiede in den Spikezahlen bei Beantwortung von Stimuli mit 4ms Pausen und solchen mit 12ms Pausen (Abb. 185 oben). Der Vergleich der Spikezahlverteilungen ergab dadurch hohe MI-Werte. Die AN3, die eine verstärkte Antwortwahrscheinlichkeit bei Reizen mit 4ms Pausen aufwiesen (Abb. 184 A, rot), zeigten eine starke Spontanaktivität (Abb. 185 unten). Durch diese waren die Spikezahlunterschiede bei Stimuli mit 4ms Pausen und solchen mit 12ms Pausen geringer. Dies zeigte sich in den geringeren Informationsraten (Abb. 184 B, rot).



AN3 mit hoher MI



AN3 mit niedriger MI

Abb. 185: 22: Spikerasterplots eines AN3 mit hoher MI und eines mit niedriger MI für die Unterscheidung von 4ms und 12ms Pausendauern für Stimuli ohne Onset mit stillen Pausen bei Pausendauern von 4ms und 12ms. Die hohen Informationswerte (oben) kommen insbesondere durch die klare Silbe- Pausenstruktur bei Stimuli mit 12ms Pausen zustande. Diese ist bei Zellen mit niedriger MI (unten) weniger klar aufgelöst.

3 Ergebnisse

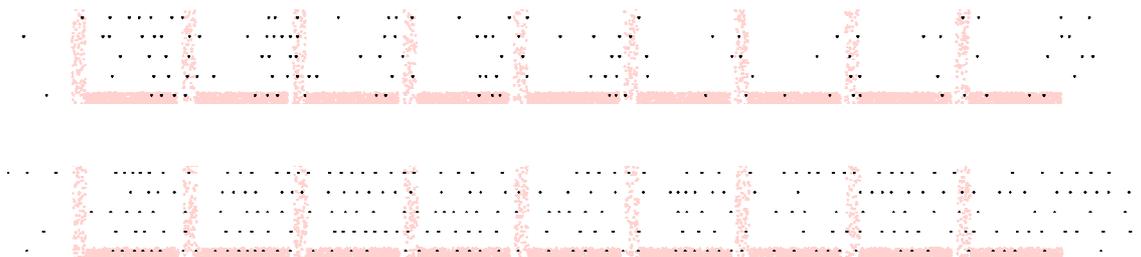


Abb. 186: Spikerasterplots einer Zelle mit hoher MI und mit niedriger MI für die Unterscheidung von Stimuli mit 4ms und 12ms Pausen. Bei Zellen mit hoher Information (oben) kommt es zu einem starken Rückgang der Spikezahl. Bei Zellen mit geringer MI (unten) bleibt die Spikezahl hoch.

Die Verhaltensantworten bei Stimuli ohne Onset finden eine Entsprechung in den Spikezahlen der AN3. Das Hinzufügen einer Onsetakzentuierung führte bei zwei der drei Zellen die große Unterschiede in den Spikezahlen aufwiesen (Abb. 184 A, Z2 und Z3) zu einem weiteren Rückgang der Zahl der Aktionspotentiale (Abb. 186). Bei der verbleibenden Zelle (Abb. 184 A, Z1) war keine Veränderung in der Zahl der Aktionspotentiale festzustellen. Bei den Zellen mit erhöhter Spontanaktivität (Z4 und Z5) traten keine Unterschiede in den Spikezahlverteilungen zwischen Stimuli mit und ohne Onset auf (Abb. 186).

3.3.2 MI in weiblichen Gesangsattrappen

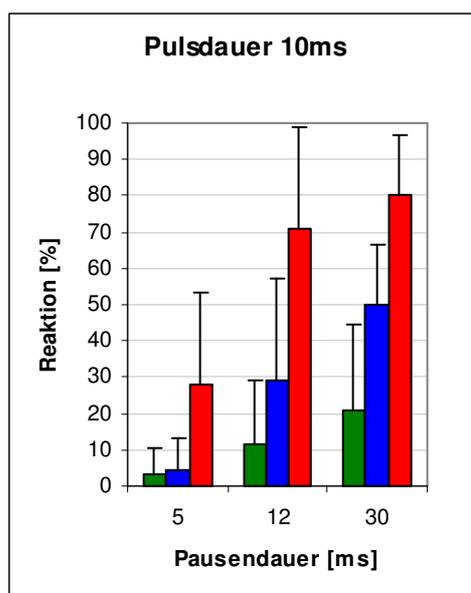


Abb. 187: Drehreaktionen der Männchen bei „weiblichen“ Gesangsattrappen mit drei unterschiedlichen Pausenlängen und unterschiedlichen Rampensteilheiten (grün 0ms, blau 5ms, rot 10ms Rampe)

Bei den Playbackexperimenten mit Männchen zeigten diese eine Präferenz für längere Pausen. Bei Stimuli mit flachem Anstieg nahm die Zahl der Drehreaktionen von ca. 30% bei kurzen Pausen auf über 70% bei 12ms und 30ms Pausen stark zu. Um zu untersuchen, welche Zellen die Unterschiede in der Spikeantwort bei kurzen Pausen und langen Pausen am besten repräsentieren, wurde auch hier die MI zwischen 5ms Pausen und 12ms Pausen, sowie zwischen 5ms Pausen und 30ms Pausen ermittelt. Dies geschah – wie schon bei den Tests mit männlichen Gesangsattrappen – zunächst über den Verlauf der gesamten Strophe, anschließend durch einen Vergleich der Änderungen in der Silbenstruktur durch die unterschiedlichen Pausendauern. Abschließend wird der Einfluss der Rampensteilheit untersucht.

3.3.2.1 MI in Strophen

Um die Anzahl der in die Analysen eingehenden Stimuli zu erhöhen wurden Rampendauern von 5ms und 10ms verwendet. Auch hier führte das einbeziehen von Stimuli mit unterschiedlichen Parametern zu Verschiebungen der Spikezahlverteilungen und somit zu einer Verringerung der MI.

3 Ergebnisse

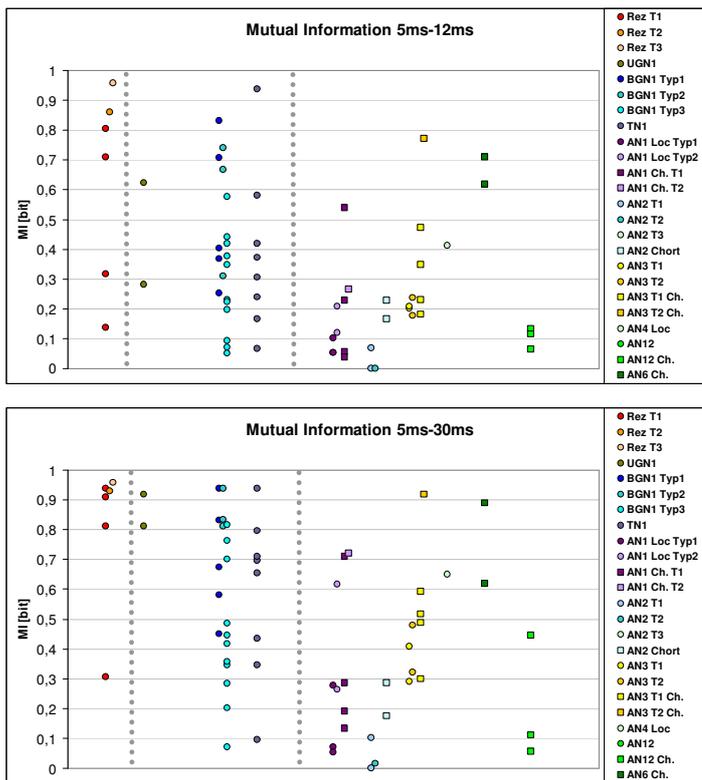


Abb. 188: Mutual Information der Rezeptoren, lokalen und aufsteigenden Interneurone bei *Locusta* (Kreise) und *Chorthippus* (Quadrate) für die Unterscheidung von 5ms und 12ms Pausen (A) sowie für die Unterscheidung von 5ms und 30ms Pausen (B) beim Vergleich von Strophen

Wie schon bei den vorhergehenden Versuchen ergab sich für die meisten Zellen kein einheitliches Bild an Informationsraten beim Vergleich der Reaktionen auf die unterschiedlichen Stimuli. Rezeptoren mit hohen Schwellen zeigten aufgrund ihrer geringen Spikerate und der großen Variabilität bei nur schwachem Überschreiten der Schwelle für die Unterscheidung von 5ms und 12ms Pausen die geringsten Informationsraten. Ansonsten ergaben sich mit kurzen Zeitfenstern hohe Werte (Abb. 189) durch das versetzte Auftreten von Pulsen und Pausen bei Stimuli mit unterschiedlicher Pausendauer. Auch bei den lokalen Interneuronen wurden zum Teil sehr hohe Informationsraten erreicht. Bei phasischen BGN1 und TN1 mit hoher Schwelle kamen aber auch Informationsraten $< 0,3\text{bit}$ vor (Abb. 188). Bei tonischen Zellen kam es zu einer sehr präzisen Ankopplung an die einzelnen Pulse mit geringer Variabilität der Interspikeintervalle (Abb. 190). Auch bei diesen wurden in kurzen Zeitfenstern große Unterschiede in den

Spikezahlverteilungen erreicht. Die Dauer der optimalen Zeitfenster lag dabei bei der Dauer der längeren Pausen, also beim Vergleich von Stimuli mit 5ms Pausen und 12ms Pausen bei ca. 12ms, beim Vergleich von 5ms Pausen und 30ms Pausen bei ca. 30ms. AN1 zeigten zwei unterschiedliche Reaktionsweisen im Stimulusverlauf. Einige AN1 habituierten stark und generierten unabhängig von der Pausendauer des Stimulus nach einigen Silben nur noch wenige APs, was zu geringen Informationsraten führte. Bei anderen Zellen wurden bei kurzen Pausendauern nach den ersten beiden Silben häufiger Aktionspotentiale generiert, während bei längeren Pausendauern die Zahl der APs pro Silbe niedriger blieb (Abb. 191). Bei diesen Zellen konnten für die Unterscheidung von 5ms Pausen und 30ms Pausen hohe Informationsraten festgestellt werden. Ein ähnliches Verhalten ließ sich bei AN3 feststellen. Auch bei diesem Zelltyp wurden bei kurzen Pausendauern mehr Aktionspotentiale gebildet als bei längeren Pausen (Abb. 192). Bei beiden Zelltypen scheint die Inhibition bei längeren Pausendauern aus der Adaptation stärker zurückzukehren und somit vermehrt Aktionspotentiale zu unterdrücken. Die maximale Information trat bei beiden Zelltypen bei großen Zeitfenstern auf. Das AN4 zeigte bei Stimulation mit Pulsen mit flachem Anstieg ein Ankoppeln an jeden einzelnen Puls mit hoher Verlässlichkeit (Abb. 193). Hier kam die maximale Informationsrate von 0,4bit bzw. 0,65bit (Abb. 188), wie bei den tonischen lokalen Interneuronen, durch das versetzte Auftreten von Pulsen und Pausen und somit bei kurzen Zeitfenstern zustande. Gleiches gilt für die abgeleiteten AN6, die ebenfalls gut an die einzelnen Pulse ankoppelten. Aufgrund der relativ hohen Schwelle der AN12 und der geringen Lautstärke (64dB Peak Lautstärke) der Stimuli lagen die Werte für AN12 im Mittel lediglich bei 0,2bit.

3 Ergebnisse

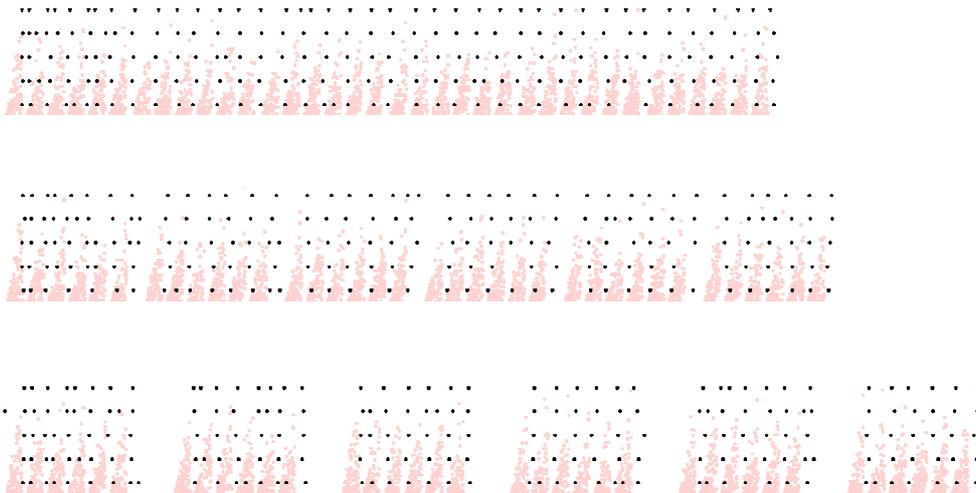


Abb. 189: Spikerasterplots eines Rezeptors für Stimuli mit den Pausendauern 5ms, 12ms und 30ms. Bei allen Pausendauern kommt es zur präzisen Ankopplung an die einzelnen Pulse. Durch das versetzte Auftreten von Silben und Pausen bei Stimuli mit verschiedenen Pausendauern kommt es zu hohen Informationsraten.

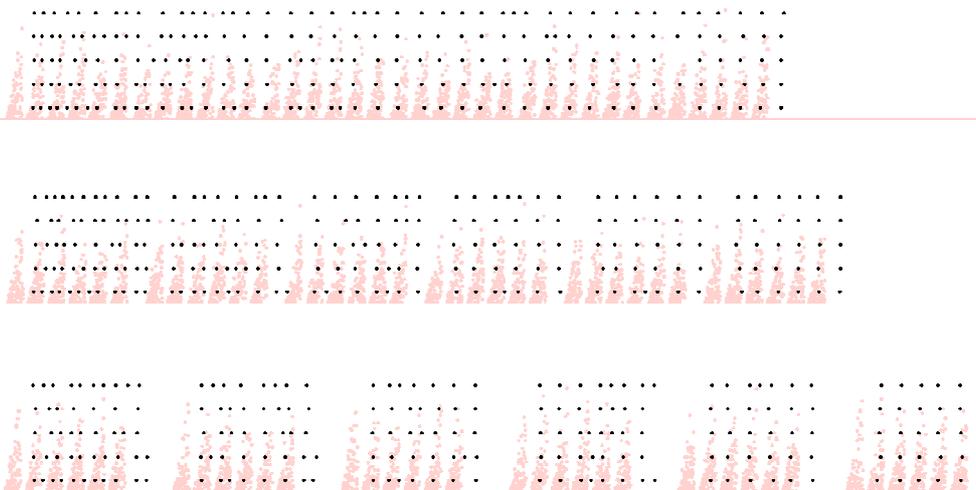


Abb. 190: Spikerasterplots eines BGN1 Typ1 für Stimuli mit den Pausendauern 5ms, 12ms und 30ms. Die Aktionspotentialverläufe unterscheiden sich kaum von denen bei Rezeptoren.



Abb. 191: Spikerasterplots eines AN1 mit hoher MI für Stimuli mit den Pausendauern 5ms, 12ms und 30ms. Bei zunehmender Pausendauer kommt es zu einem starken Rückgang der Spikezahl.

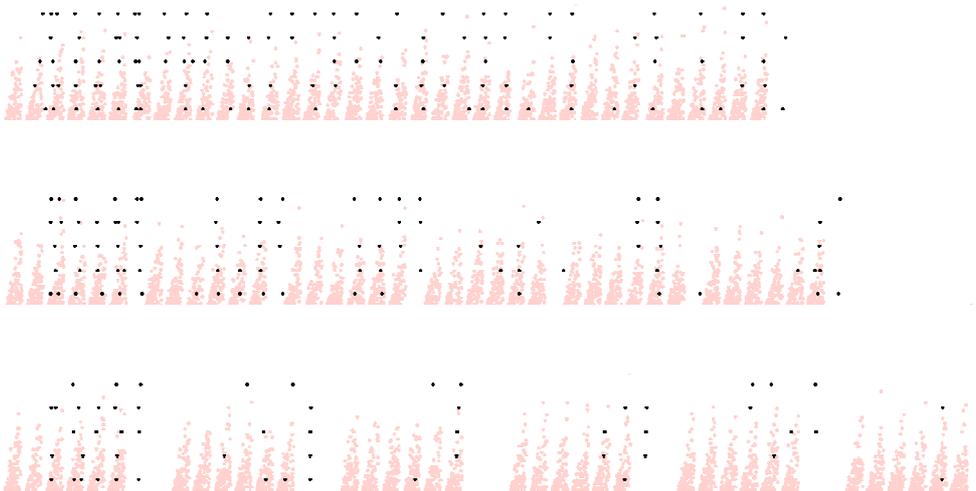


Abb. 192: Spikerasterplots eines AN3 mit hoher MI für Stimuli mit den Pausendauern 5ms, 12ms und 30ms. Auch beim AN3 lässt sich ein Rückgang der Spikezahl mit zunehmender Pausendauer feststellen.

3 Ergebnisse

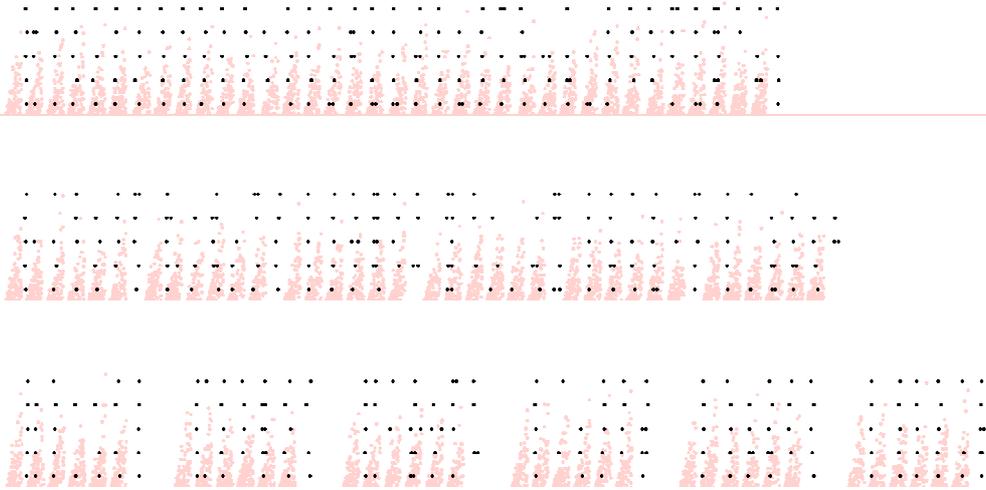


Abb. 193: Spikerasterplots eines AN4 für Stimuli mit den Pausendauern 5ms, 12ms und 30ms.

3.3.2.2 MI in Silben

Auch für die weiblichen Gesangsattrappen wurde untersucht, welche Auswirkungen die vorhergehenden Pausen auf die zeitliche Struktur der APs in einer Silbe hatten.

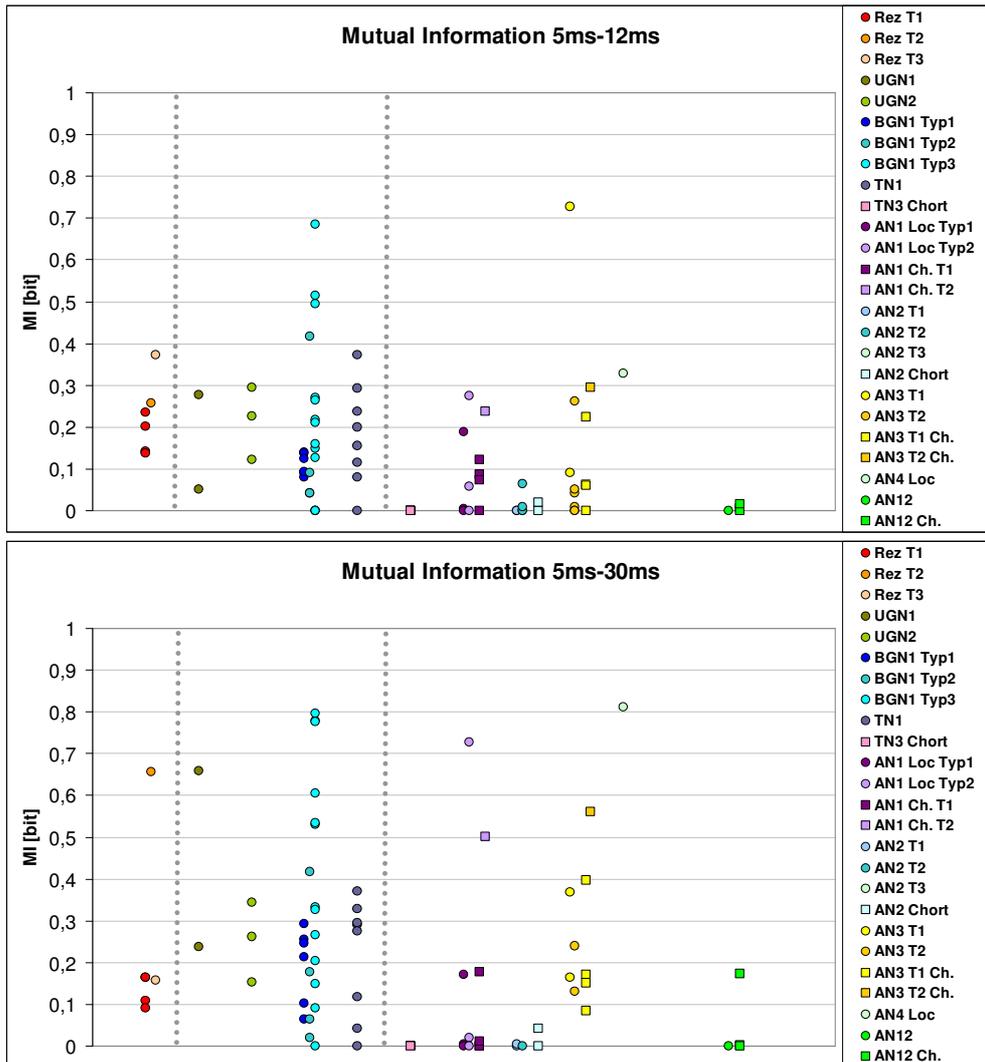


Abb. 194: Mutual Information der Rezeptoren, lokalen und aufsteigenden Interneurone bei *Locusta* (Kreise) und *Chorthippus* (Quadrate) für die Unterscheidung von 5ms und 12ms Pausen (A) sowie für die Unterscheidung von 5ms und 30ms Pausen (B) beim Vergleich von Silben.

Für die meisten Zellen ergab der Vergleich der Silbenstruktur bei Stimuli mit unterschiedlichen Pausenlängen wesentlich geringere Werte als bei den männlichen Ge-

3 Ergebnisse

sangsattrappen. Ein Rezeptor reagierte auf lange Pausen (30ms) mit einer gesteigerten Spikerate. Ähnlich verhielt sich ein Vertreter von UGN1, der bei 30ms Pausen auf jeden Puls zwei APs generierte. Bei BGN1 wiesen die Zellen des Typ3, also des phasischen Typs, deutlich höhere Informationsraten als die Typen 1 und 2 auf. Während bei den tonischen Typen jeder Puls unabhängig von der vorhergehenden Pause mit einem Spike markiert wurde, unterschieden sich die Spikezahlen pro Silbe beim phasischen Typ stark. Bei kurzen Pausen wurden weniger APs ausgebildet als bei Pausendauern von 12ms und 30ms (Abb. 195). Auf die Unterschiede der Spikezahlen bei kurzen und langen Pausen beim AN1 wurde beim Strophenvergleich bereits hingewiesen. Hier kam es bei 12ms Pausen und 30ms Pausen zu einer verringerten Spikezahl (Abb. 196). Der gleiche Effekt ließ sich bei den AN3 beobachten, die hohe Informationsraten aufwiesen (Abb. 197). Bei AN4 blieben die Spikezahlen pro Silbe bei Stimuli mit verschiedenen Pausendauern nahezu unverändert (Abb. 198). Dennoch zeigte insbesondere der Vergleich zwischen kurzer Pause (5ms) und langer Pause (30ms) eine hohe Informationsrate. Die meiste Information konnte hier bei kurzen Zeitfenstern bei der Beantwortung des ersten Pulses gemessen werden. Bei 30ms Pausen trat dieser mit kürzerer Latenz und geringerem Jitter auf als bei 5ms Pausen.

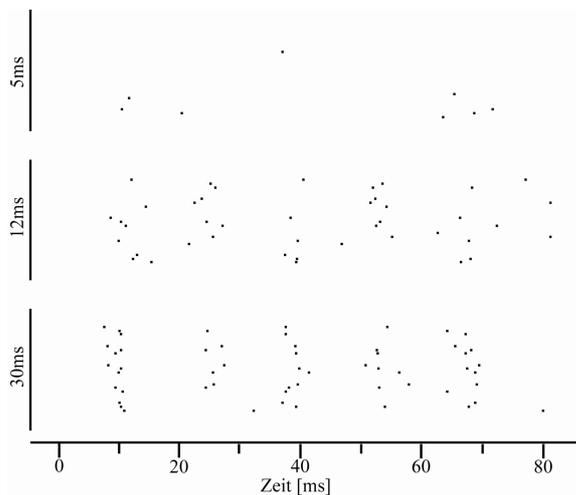


Abb. 195: Spikerasterplots eines BGN1 Typ3 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms

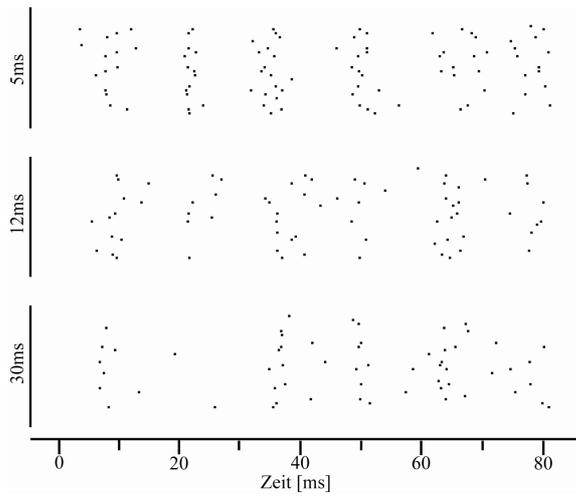


Abb. 196: Spikerasterplots eines AN1 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms.

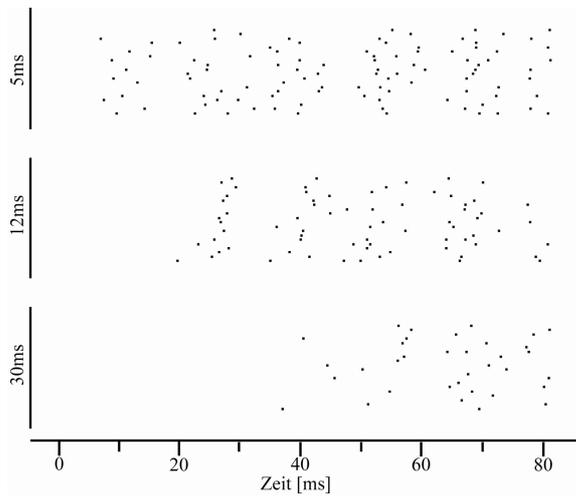


Abb. 197: Spikerasterplots eines AN3 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms.

3 Ergebnisse

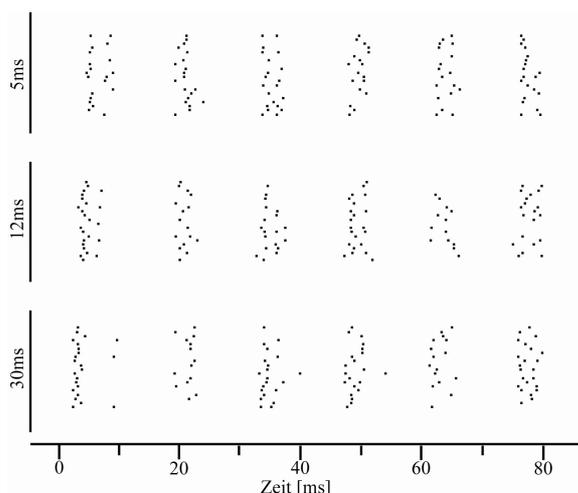


Abb. 198: Spikerasterplots eines AN4 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms

3.3.2.3 Einfluss der Rampensteilheit

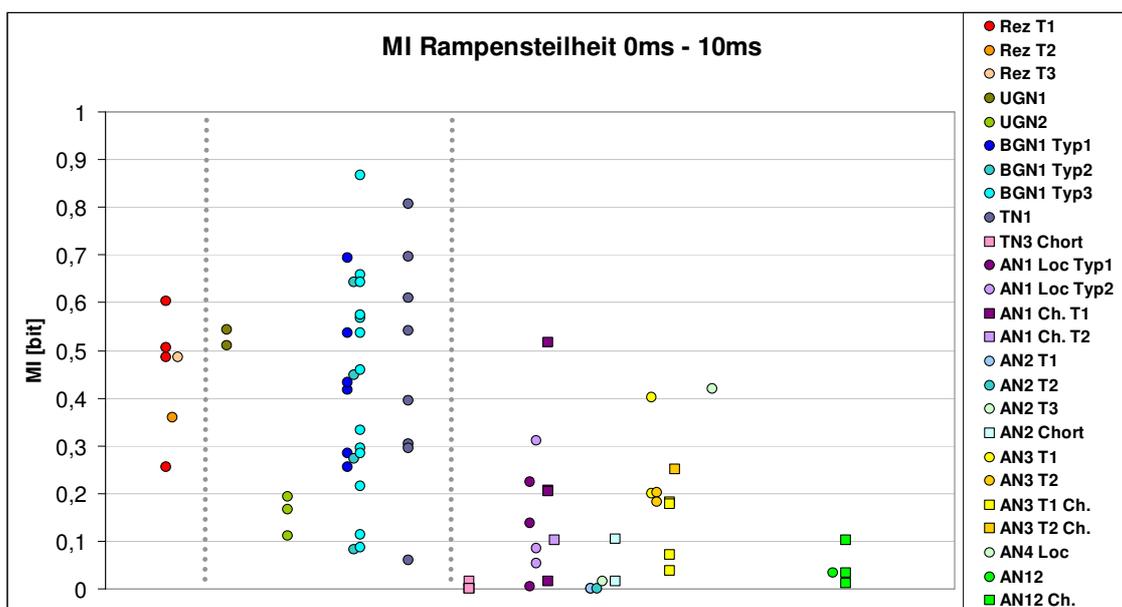


Abb. 199: MI zwischen Stimuli, bei denen die Pulse flache Anstiege aufwiesen und solchen mit steiler Flanke.

Durch die Änderung der Rampensteilheit kam es bei Zellen aller Verarbeitungsebenen zu Veränderungen in der Spikeantwort. Auf Ebene der Rezeptoren und tonischer lokaler Neurone wurden die einzelnen Pulse einer Silbe bei Pulsen mit steilem Anstieg nicht

mehr aufgelöst. Die Präzision mit der an die einzelnen Pulse angekoppelt wird ist bei solchen mit flachem Anstieg wesentlich größer. Dies zeigte sich bei den Rezeptoren (Abb. 200) und insbesondere beim UGN1 (Abb. 201). Während Pulse mit 10ms Rampen einen geringen Jitter beim ersten Aktionspotential eines Pulses aufweisen, zeigten sich bei Pulsen mit steilem Anstieg größere Schwankungen. Dies könnte unter anderem an den durch die flachen Anstiege verlängerten effektiven Pausen zwischen den Pulsen liegen. Die Latenz des ersten Aktionspotentials in Beantwortung eines Pulses einer Silbe nimmt beim UGN1 im Verlauf der Strophe zu. Bei AN1 ging die Zahl der APs bei 30ms Pausen und steilen Rampen im Vergleich zu jenen mit flachen Rampen noch weiter zurück (Abb. 202). Umgekehrt verhielten sich Zellen des Typs AN3, bei denen es zu einer geringfügigen Steigerung der Spikezahl bei steilen Rampen kam (Abb. 203). Der gegenteilige Effekt ließ sich bei AN4 beobachten. Beim AN4, bei dem bei flachen Anstiegen noch jeder Puls mit einem AP beantwortet wurde, kam es zu einem massiven Einbruch bei der Spikegenerierung (Abb. 204).

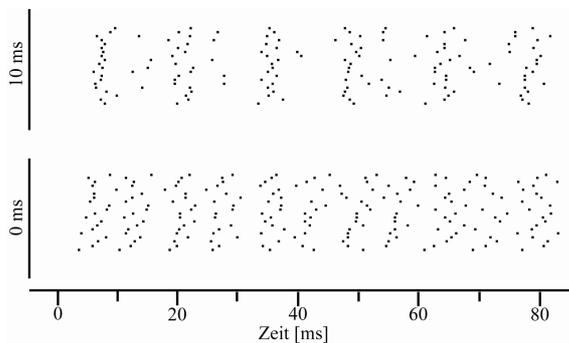


Abb. 200: Spikerasterplots eines Rezeptors bei Pulsen mit flachem (10ms) und steilem (0ms) Anstieg. Während bei Pulsen mit flachem Anstieg die Pulsstruktur deutlich erkennbar ist, ist diese bei Pulsen mit steilem Anstieg weitestgehend aufgelöst.

3 Ergebnisse

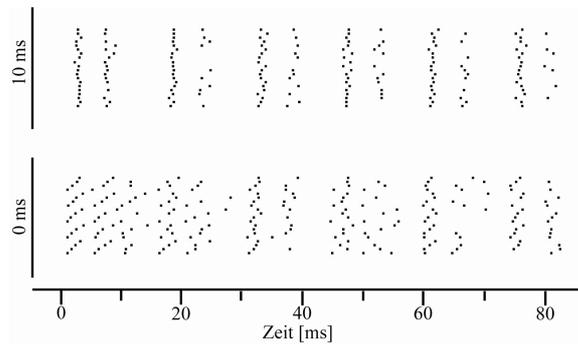


Abb. 201: Spikerasterplots eines UGN1 bei Pulsen mit flachem (10ms) und steilem (0ms) Anstieg. Während bei flachen Anstiegen eine präzise Ankopplung an die einzelnen Silben erfolgt (oben) sind diese bei steilen Anstiegen deutlich variabler. Außerdem lässt sich eine Verlängerung der Latenz auf den ersten Puls einer Silbe innerhalb eines Verses feststellen.

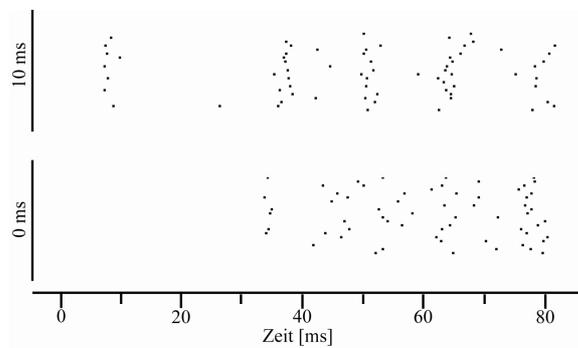


Abb. 202: Spikerasterplots eines AN1 bei Pulsen mit flachem (10ms) und steilem (0ms) Anstieg.

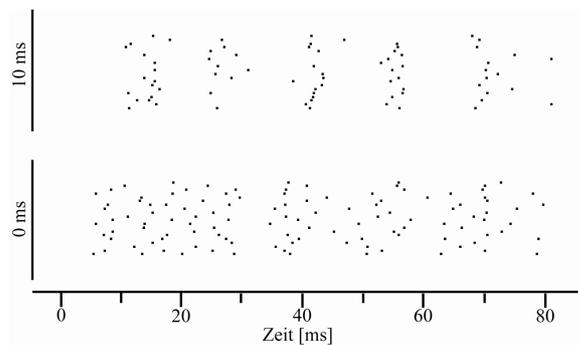


Abb. 203: Spikerasterplots eines AN3 bei Pulsen mit flachem (10ms) und steilem (0ms) Anstieg.

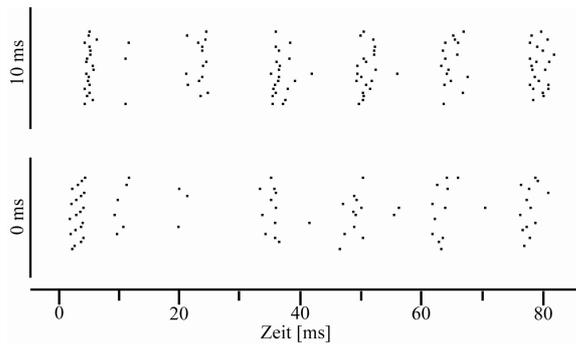


Abb. 204: Spikerasterplots eines AN4 bei Pulsen mit flachem (10ms) und steilem (0ms) Anstieg.

3.3.3 Vergleich der Informationsraten bei männlichen und weiblichen Gesangsattrappen

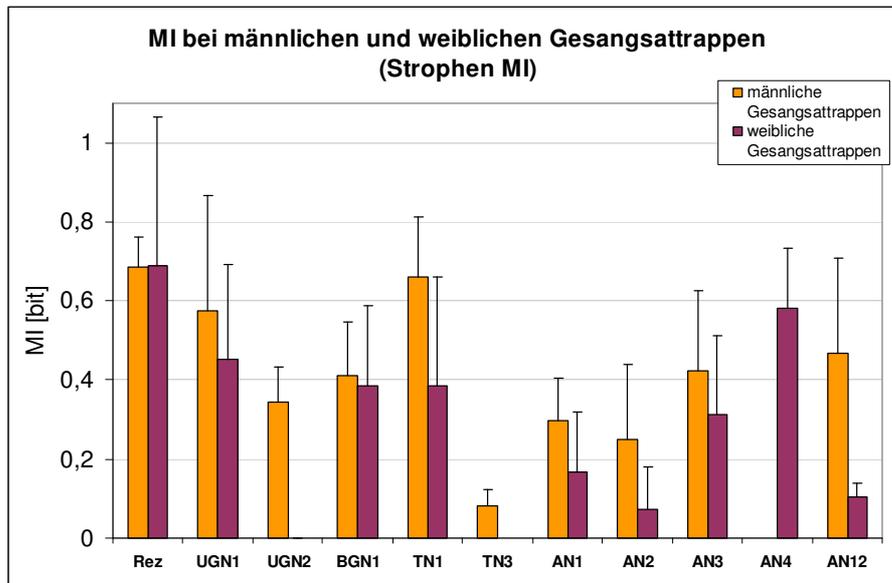


Abb. 205: Mittelwerte der Informationsraten der verschiedenen Zelltypen bei männlichen (orange) und weiblichen (lila) Gesangsattrappen. Für männliche Gesangsattrappen die Werte, die bei 4ms und 12ms Pausen ohne Onset und mit stiller Pause ermittelt wurden; für weibliche Gesangsattrappen die Werte, die bei 5ms und 30ms Pausen mit 10ms Anstieg ermittelt wurden. Beides für den Vergleich ganzer Strophen.

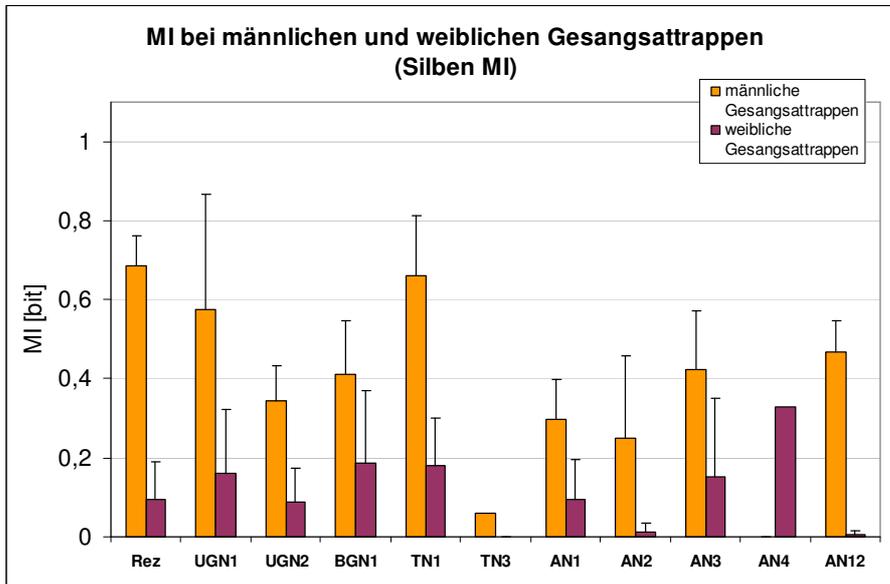


Abb. 206: Mittelwerte der Informationsraten der verschiedenen Zelltypen bei männlichen (orange) und weiblichen (lila) Gesangsattrappen. Für männliche Gesangsattrappen die Werte, die bei 4ms und 12ms Pausen ohne Onset und mit stiller Pause ermittelt wurden; für weibliche Gesangsattrappen die Werte, die bei 5ms und 30ms Pausen mit 10ms Anstieg ermittelt wurden. Beides für den Vergleich von Silben.

Obwohl sowohl bei männlichen, als auch bei weiblichen Gesangsattrappen für die Berechnung der MI in Strophen Stimuli mit verschiedenen Eigenschaften gepoolt werden mussten – und somit die berechneten Informationsraten tendenziell zu niedrig liegen dürften – wurden bei beiden Stimulussätzen im Strophenvergleich hohe Informationsraten ermittelt (Abb. 205). Bei der Bestimmung der Silben MI zeigten sich bei männlichen Gesangsattrappen wesentlich höhere Werte als bei den weiblichen (Abb. 206). Dies könnte auf Unterschiede in den Auswertemechanismen der Geschlechter hinweisen. Während Weibchen Stimuli mit einer Dauer von mindestens einer Sekunde benötigen, damit diese attraktiv wirken, genügen Männchen schon wenige Silben zum Hervorrufen einer Reaktion. Die männlichen Gesangsattrappen führen im Stimulusverlauf zu einer starken Veränderung der Aktionspotentialverläufe jeder einzelnen Silbe durch die vorhergehenden Pausen. Die lange Reaktionszeit ermöglicht es den Weibchen diese mit in die Auswertung einzubeziehen. Männchen dagegen treffen die Entscheidung schnell.

3 Ergebnisse

Die weiblichen Gesangsattrappen führen zu geringeren Veränderungen in der Abfolge der Aktionspotentiale pro Silbe.

4 Diskussion

Die Diskussion der Eigenschaften der abgeleiteten Neurone erfolgte zu einem großen Teil schon im Ergebnisteil statt, daher sollen im nachstehenden Kapitel die wichtigsten Ergebnisse zusammengefasst und im Verhaltenskontext abschließend diskutiert werden.

Modell zur Pausendauerselektivität des AN3

Die Messung von Pulsdauern ist eine der wichtigsten Aufgaben von auditorischen Systemen in zahlreichen Arten. Zahlreiche Modelle sind entwickelt worden, die zeigen, wie eine solche Pulsdauerbestimmung vonstatten gehen könnte. Viele dieser Modelle beruhen auf Koinzidenz und Antikoinzidenz Mechanismen (Leary et al. 2008). So wurde für den Puertoricanischen Baumfrosch *Eleutherodactylus coqui* – für den die korrekte Erkennung des Gesangs, wie bei Chorthippus, eine wichtige Rolle für die reproduktive Isolation und die Wahl des Paarungspartners spielt – ein Modell vorgestellt, bei dem eine verzögerte Antwort auf einen Stimulus Onset (delayed „ON“) bei korrekter Pulsdauer mit der Antwort einer zweiten, den Stimulus Offset („OFF“) kodierenden Zelle so zusammenfällt, dass es durch eine Summierung in einer auslesenden Zelle zur Generierung von Aktionspotentialen kommt (Abb. 207 A, oben; Narins und Capranica 1980). Ist der Puls zu kurz (Abb. 207 A, unten) oder zu lang tritt die verzögerte „ON“ Antwort versetzt zur „OFF“ Antwort auf und es kommt nicht zur Generierung von Aktionspotentialen. In einem zweiten Modell, das Zellen im Inferioren Colliculus der Großen Braunen Fledermaus (*Eptesicus fuscus*) beschreibt, erfolgt die Bestimmung der Pulsdauer über ein Zusammenspiel von Exzitation und Inhibition (Abb. 207 B; Casseday et al. 1994). In diesem Modell löst der Beginn des Stimulus ein verzögertes EPSP aus. In einer zweiten Zelle wird ein IPSP ausgelöst, das für die Dauer des Pulses andauert. Nach dieser Inhibition folgt ein postinhibitorischer Rebound, der, bei geeigneter Pulsdauer, mit dem EPSP zusammenfällt. Durch Summation des EPSPs und des Rebounds werden Aktionspotentiale ausgelöst.

4 Diskussion

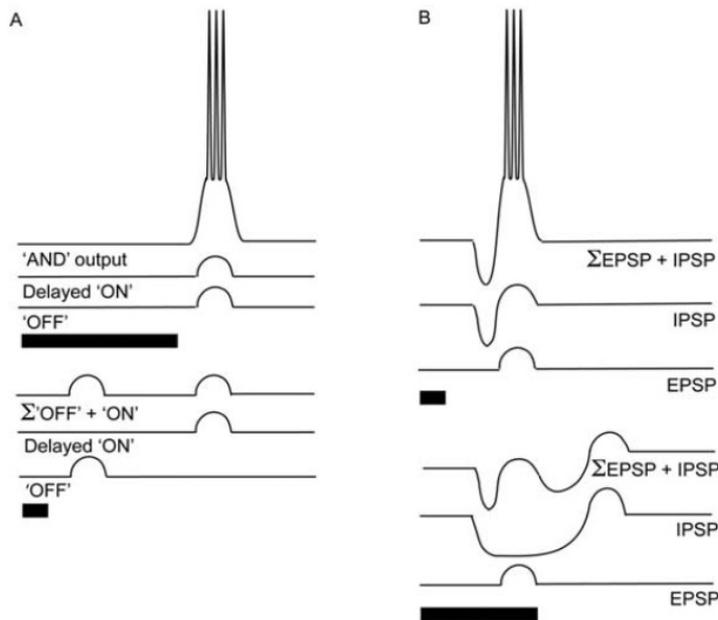


Abb. 207: A) Oben: Bei gleichzeitigem Auftreten von verzögertem Onset EPSP und Offset EPSP werden Aktionspotentiale generiert. Unten: Bei inkorrekter Pulsdauer treten die EPSPs nicht gleichzeitig auf und es werden keine Aktionspotentiale gebildet. (Narins und Capranica 1980). B) Oben: Der postinhibitorische Rebound eines IPSP mit Pulsdauer tritt gleichzeitig mit einem verzögerten Onset EPSP auf. Es werden Aktionspotentiale generiert. Unten: Der Puls ist zu lang, so dass das verzögerte EPSP in die Inhibition fällt. Es werden keine Aktionspotentiale generiert. (Casseday et al. 1994; Grafiken aus Leary et al. 2008).

In der hier vorgestellten Arbeit wurde der Schwerpunkt auf die korrekte Bestimmung der Pausendauer gelegt. Bestimmung von Pulsdauer und Pausendauer können aber durchaus reziprok betrachtet werden, da es, zumindest theoretisch, keine Rolle spielt, ob das Vorhandensein oder das Ausbleiben eines Stimulus mit einer Spikefolge kodiert wird. Im Folgenden soll ein Modell vorgestellt werden, wie eine aufsteigende Zelle die Pausendauer kodieren kann.

Wie im Kapitel 3.3.1.3 dargestellt, scheint das AN3 im Hinblick auf die Verhaltensreaktionen der Weibchen von besonderer Bedeutung zu sein. Es konnte eine Korrelation der Spikezahlen pro Silbe mit der prozentualen Verhaltensantwort bei Stimuli mit kurzen, mittleren und langen Pausen festgestellt werden (Abb. 175). Des Weiteren ergab sich eine Korrelation des Feuermusters der im Oberschlundganglion abgeleiteten Neurone mit dem individuellen Verhalten der zuvor getesteten Tiere (Abb. 184).

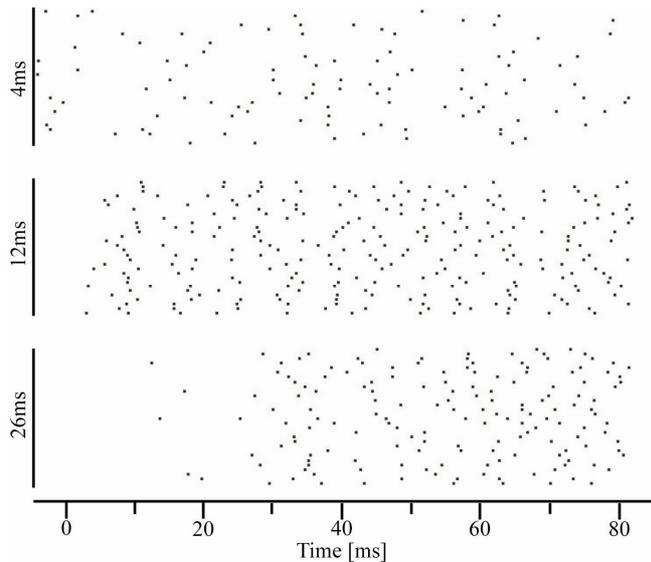


Abb. 208: Spikerasterplots eines AN3 von jeweils 30 Silben bei Pausendauern von 4ms, 12ms und 26ms.

Wie gezeigt wurde, reagierten Weibchen von *Chorthippus biguttulus* auf kurze Pausen kaum, auf mittlere Pausen mit einer hohen und auf lange Pausen mit einer mittleren Wahrscheinlichkeit. Dieses Antwortverhalten spiegelte sich in den Spikezahlen pro Silbe bei Stimuli mit den entsprechenden Pausendauern wider. Anhand der Spikerasterplots lassen sich Vermutungen über die diesen Spikezahlen zugrunde liegenden Prozesse anstellen. Das AN3 erhält sowohl exzitativen, als auch inhibitorischen Input. Zum besseren Verständnis soll zunächst das Feuerverhalten einer Zelle betrachtet werden, die lediglich exzitativen Input erhält. Als Beispiel hierfür wird die Anzahl der Aktionspotentiale pro Silbe beim UGN1 – einem lokalen Interneuron mit vermutlich nur exzitativem Input (siehe Kapitel 3.2.1.2) – dargestellt. Bei der sehr kurzen Pausendauer von 4ms habituiert die Zelle in den ersten Silben stark (Abb. 209 A). Im weiteren Stimulusverlauf generiert die Zelle nur wenige Aktionspotentiale pro Silbe, da die Kürze der Pause eine Erholung von der Adaptation kaum zulässt.

4 Diskussion

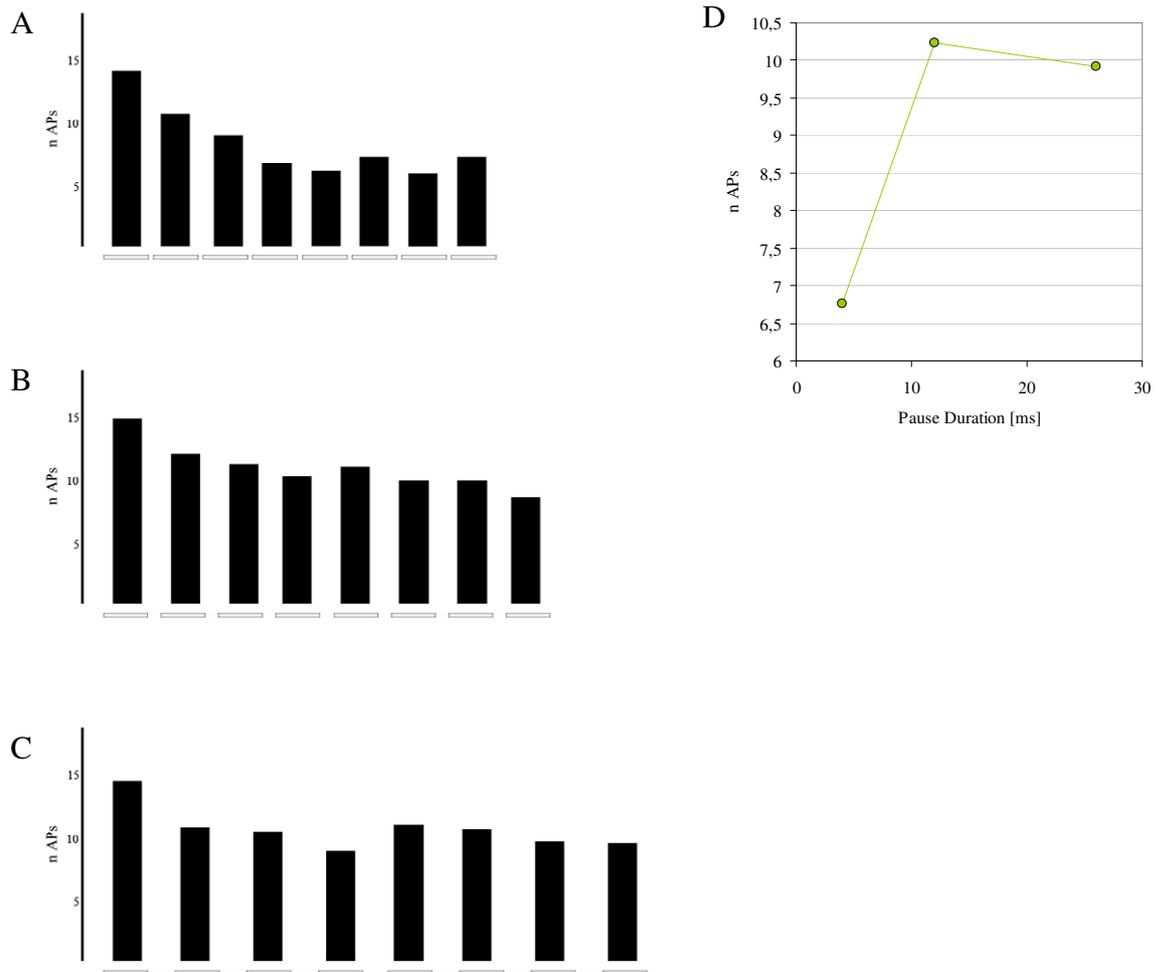


Abb. 209: A,B,C Aktionspotentiale pro Silbe eines UGN1 bei den Pausendauern 4ms, 12ms und 26ms. **D** Mittlere AP Zahl der Silben 3-8.

Bei einer Pausendauer von 12ms kommt es zwar ebenfalls zu einem Rückgang in der Spikezahl in den ersten Silben, die Rückkehr aus der Adaptation ist hier aber wesentlich stärker. Es werden im Verlauf der Strophe mehr Aktionspotentiale pro Stimulus generiert als bei 4ms Pausen (Abb. 209 B und D). Da die Rückkehr aus der Adaptation bei 12ms Pausen schon beinahe vollständig ist, unterscheidet sich die Spikeanzahl bei langen Pausen (26ms) kaum (Abb. 209 C und D). Diese Zelle bildet also eine geringe Anzahl Aktionspotentiale bei 4ms Pausen, während bei 12 und 26ms Pausen eine hohe Anzahl an APs generiert wird (Abb. 209 D). Dass ein solches Verhalten dem exzitatorischen Input von AN3 zugrunde liegen könnte, lässt sich bei Betrachtung der Aktionspotentialfrequenz in der zweiten Silbenhälfte feststellen (Abb. 208). Bei 4ms Pausen werden nur wenige APs generiert, bei 12ms Pausen und 26ms Pausen ist die Zahl der Aktionspotentiale hoch.

Doch AN3 erhält außerdem einen beträchtlichen inhibitorischen Input. Betrachtet man die ersten Hälften der Spikerasterplots bei 4ms Pausen und 12ms Pausen, so ist die Aktionspotentialfrequenz über die gesamte Silbendauer annähernd gleich (Abb. 208). Stärkere inhibitorische Effekte lassen sich nicht beobachten. Bei 26ms dagegen ist eine starke Vergrößerung der Latenz des ersten Spikes pro Silbe zu beobachten. In den ersten 20ms der Silbe werden keine Spikes generiert. Dies führt zu dem Schluss, dass bei 4ms und 12ms Pausen die Inhibition weitestgehend adaptiert ist (Abb. 210 A und B). Erst bei einer Pausendauer von 26ms ist die Inhibition soweit aus der Adaptation zurückgekehrt, dass es zu einer Unterdrückung der Aktionspotentiale im ersten Silbenteil kommt (Abb. 208 und Abb. 177). Diese Kombination aus Exzitation und Inhibition kann die Bandpasscharakteristik des AN3 zwanglos erklären. Dieses sorgfältig ausbalancierte System aus Exzitation und Inhibition, sowie deren Adaptationseigenschaften, ermöglicht so die Ausbildung eines Pausenfilters.

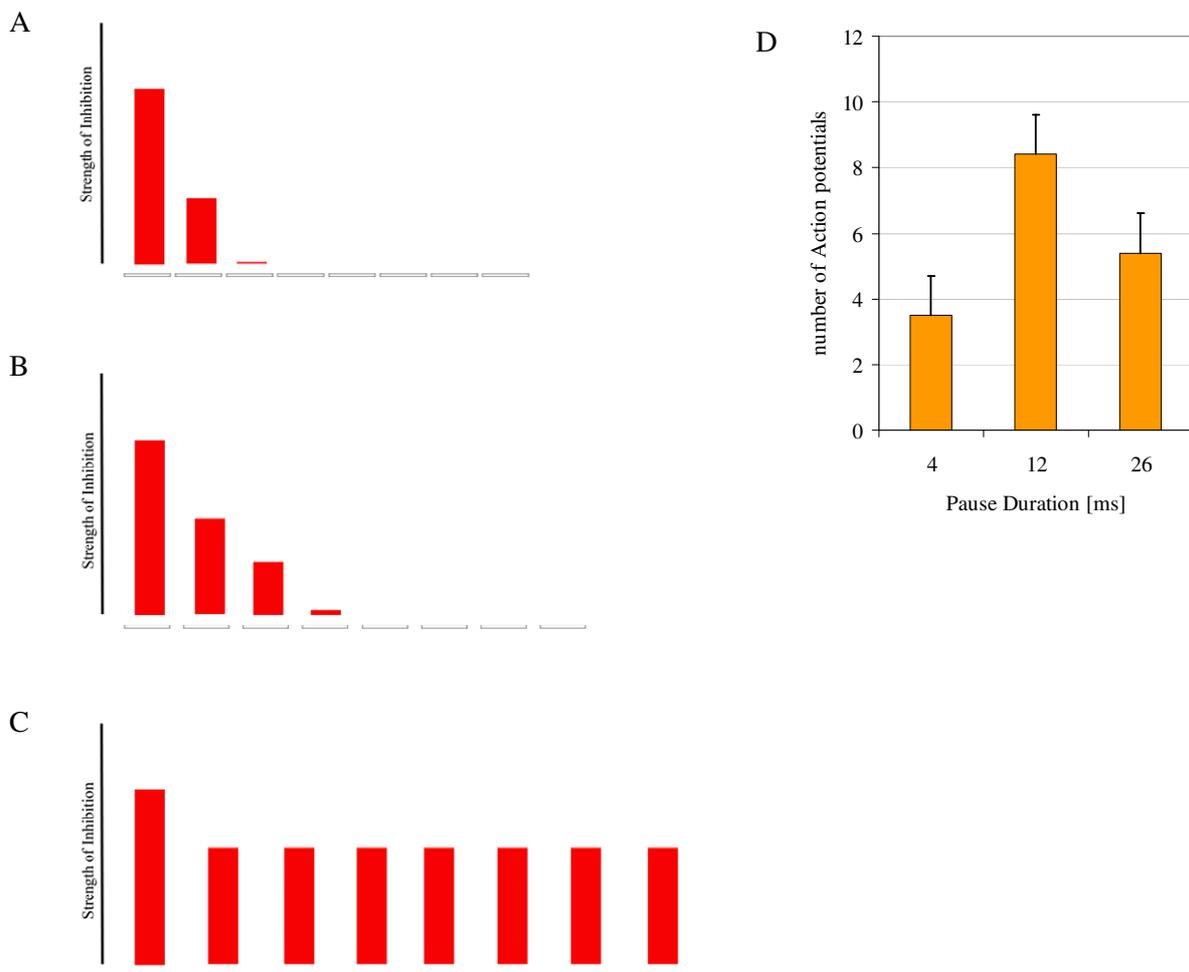


Abb. 210: A,B,C Angenommene Stärke der Inhibition bei den Pausendauern 4ms, 12ms und 26ms. D Mittlere Anzahl der Aktionspotentiale eines AN3 bei den drei Pausenlängen

4 Diskussion

Das AN3 zeigte eine weitere Korrelation zwischen Verhalten und neuronaler Antwort. Es wurden fünf Weibchen im Verhalten getestet. Anschließend wurde bei diesen Tieren im OSG von AN3 abgeleitet. Tiere, deren Zellen große Unterschiede in der Beantwortung von kurzen und mittleren Pausen machten, zeigten auch im Verhalten große Unterschiede in der Beantwortung der verschiedenen Pausendauern. Bei den Tieren, die im Verhalten einen geringeren Unterschied zwischen kurzen und mittleren Pausen machten, waren die Spikezahlunterschiede zwischen kurzen und mittleren Pausen wesentlich geringer. Durch starke Spontanaktivität gingen Unterschiede hier verloren und auch kurze Pausen wurden stärker beantwortet. Aufgrund der geringen Zahl der Tiere lässt sich nicht ausschließen, dass es sich um zufällige Übereinstimmungen handelt. In Zusammenhang mit den vorher geschilderten Beobachtungen erscheint jedoch eine Verknüpfung zwischen Spikezahl des AN3 und Wahrscheinlichkeit einer Verhaltensantwort durchaus gegeben. Sollte sich dieser in weiteren Experimenten bestätigen, würde dies auch bedeuten, dass die bei AN3 häufig beobachtete Spontanaktivität nicht durch Schädigung der Zelle in Folge der Penetration zustande kommt, sondern eine Verhaltensrelevanz besitzt.

Evaluation verschiedener Pausendauern bei Heuschrecken

Die metathorakalen Interneurone des auditorischen Verarbeitungsweges bei *Locusta migratoria* und *Chorthippus biguttulus* stimmen sowohl morphologisch als auch physiologisch weitestgehend überein (Stumpner 1988; Neuhofer et al. 2008). Dies führt zu dem Schluss, dass das Set an auditorischen Neuronen im Metathorax bereits vor der Trennung der beiden Arten vor ca. 50 Millionen Jahren vorhanden war. *Chorthippus* nutzt den auditorischen Apparat für die Wahl des geeigneten Paarungspartners. Weibchen können nicht nur feststellen, ob es sich um ein Männchen derselben Art handelt, sie sind auch in der Lage individuelle Männchen zu unterscheiden (Machens et al. 2001; Wohlgemuth und Ronacher 2007) und die Qualität eines Männchens anhand der Gesangsparameter zu erfassen (Stange 2011). Dadurch liegt ein starker Selektionsdruck auf Gesangsproduktion und Erkennung des Gesangs. Die Hauptbedeutung des Hörens für Locusten dürfte in der Prädatorenvermeidung bestehen. Im Flug führen Schallpulse zu Fluchtreaktionen, bei Frequenzen die dem Spektralbereich von Fledermäusen entsprechen (Robert 1989) oder der Aufrechterhaltung der Flugbewegungen im niederfrequenten Bereich (Boyan 1985(2)). Daneben machen Locusten während der Kopulation Stridulationsgeräusche, wenn sich ein anderes Männchen nähert. Außerdem produzieren Lo-

custen Geräusche mit ihren Mandibeln. (Adam 1969). Diese Art der Produktion akustischer Signale ist bei zahlreichen Feldheuschreckenarten zu finden (Alexander 1960). Die bei *Caliptamus barbarus* mit den Mandibeln produzierten Gesänge haben nicht nur die gleiche Funktion wie die Gesänge der Chorthippen, sie ähneln ihnen auch im zeitlichen Verlauf der Amplitudenmodulationen sowie dem Frequenzbereich (Abb. 211; Larossa et al. 2008).

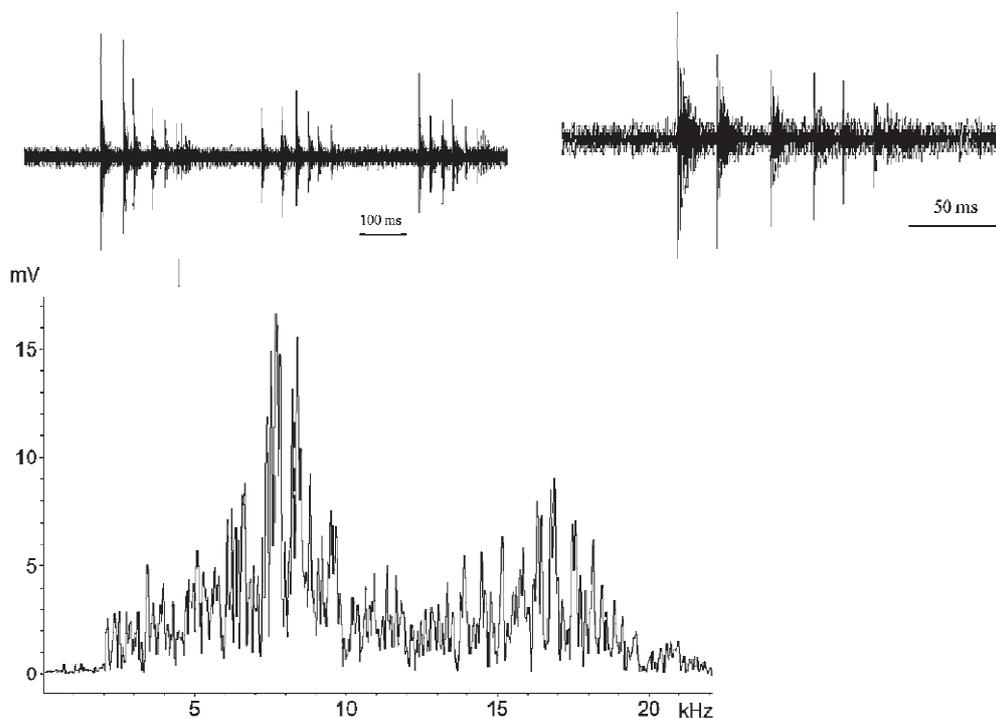


Abb. 211: Werbebesang eines Männchens von *Caliptamus barbarus*. A) Gesang aus drei Silben. B) Detailansicht einer Silbe C) Frequenzspektrum. (aus Larossa et al. 2008)

Da die Übereinstimmung der Metathorakalen Neurone von *Locusta* und *Chorthippus biguttulus* gezeigt werden konnte, ist anzunehmen, dass auch die anderen Chorthippus Arten über denselben Satz verfügen. Eher erfolgte also eine Anpassung der Gesänge an den auditorischen Apparat als eine Anpassung der Neurone früherer Verarbeitungsstufen an gesangsspezifische Parameter. Eine Möglichkeit, wie mit wenigen Neuronen verhaltensrelevante Pausendauern unterschieden werden könnten, ist in Abbildung 6 dargestellt. Beim AN1 Typ1 kommt es zu einer vermehrten Aktionspotentialgenerierung bei kurzen Pausen (Abb. 173). Wie beim AN3 scheint die Inhibition bei dieser Pausendauer zu habituierten und die Pausendauer für eine Dishabituation nicht auszureichen. Bei einer Pausenlänge von 12ms erfolgt bei diesem Neuronentyp bei den meisten Zellen schon eine vollständige Unterdrückung der Spikes Die Inhibition dishabituiert also schneller als beim AN3. Dieser Zelltyp stellt also einen Filter für kurze Pausen dar (Abb.212). Beim AN12 steigt die Zahl der Aktionspotentiale linear mit der

4 Diskussion

Pausendauer an. Diese Zelle könnte also als Filter für lange Pausen fungieren. Aus dem Verhältnis der Spikezahlen dieser drei Zellen lässt sich also – zumindest theoretisch – die vorliegende Pausendauer bestimmen. Statt dem AN1 könnte über eine anders geartete Verschaltung auch das AN4 beteiligt sein.

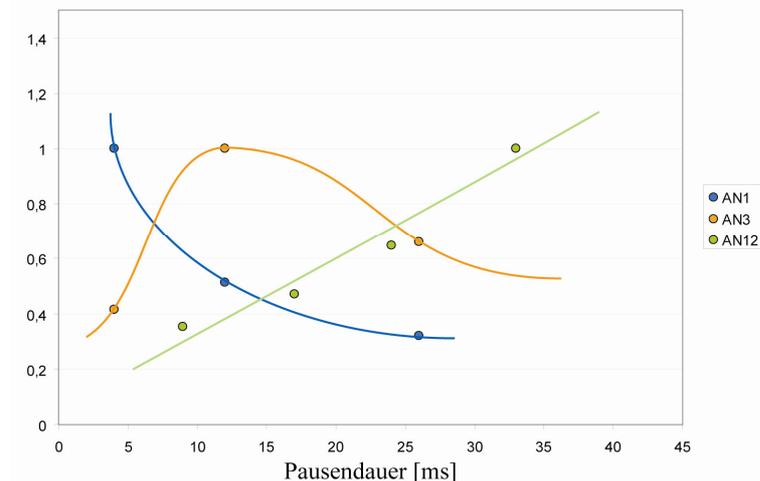


Abb. 212: normierte Anzahl an Aktionspotentialen pro Silbe für AN1, AN3 und AN12 (Werte für AN12 aus Creutzig et al. 2009)

Unterschiede in den Verarbeitungswegen bei Männchen und Weibchen

Unterschiede im auditorischen System scheinen also, sowohl zwischen den verschiedenen Heuschreckenarten, als auch zwischen den Geschlechtern einer Art, erst im Oberschlundganglion vorzukommen. Doch welche unterschiedlichen Verarbeitungswegen bei Männchen und Weibchen von *Chorthippus biguttulus* liegen tatsächlich vor? Stimuliert man ein Weibchen mit einem attraktiven männlichen Gesang, so wird dieser mit einem eigenen Gesang beantwortet. Stimuliert man ein Männchen mit einem weiblichen Gesang, dreht sich das Männchen in Richtung der Geräuschquelle, bewegt sich auf diese zu und fängt erneut an zu singen. Es läuft also ein vollständig anderes Verhaltensprogramm ab. Stimuliert man hingegen ein Männchen mit einem männlichen Gesang, so ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass dieses ebenfalls anfängt zu singen – ein Verhalten, das dem weiblichen Verhalten sehr viel näher kommt (von Helversen und von Helversen 1997; Ronacher und Krahe 1998; Ronacher et al. 2000). Dies legt den Schluss nahe, dass Männchen und Weibchen einen Verarbeitungsweg besitzen, bei dem ein perzipierter männlicher Gesang einen eigenen Gesang auslöst, Männchen aber zudem noch einen zweiten Verarbeitungsweg besitzen, bei dem ein weiblicher Ge-

sang die phonotaktische Bewegung auslöst und erst anschließend ein Gesang produziert wird. Verhaltensversuche mit Männchen zur Ermittlung der nur Gesang auslösenden Puls-Pausenmuster könnten hier weitere Indizien liefern. An die Verarbeitungswege von Männchen und Weibchen bei Wahrnehmung eines andersgeschlechtlichen Gesangs müssen unterschiedliche Ansprüche für auswertende Neurone gestellt werden, die sich in den MI Berechnungen und den lokalen OSG Neuronen widerspiegeln. Es wurden zwei Neurone im Oberschlundganglion abgeleitet, bei denen Latenzen und Antworteigenschaften darauf hindeuten, dass es sich bei diesen um zentrale Stationen der Gesangsverarbeitung handelt (Neurone LBN X und Y). Bei der im Weibchen abgeleiteten Zelle kommt es zu Beginn eines Stimulus unabhängig von der Pausendauer zur Ausbildung eines EPSPs mittlerer Höhe. Bei kurzen Pausendauern bricht die EPSP Bildung nach wenigen Silben ein und es werden nur noch wenige Aktionspotentiale generiert. Bei längeren Pausen steigt die EPSP Höhe von Silbe zu Silbe an und mit ihr die Zahl der Aktionspotentiale. Je attraktiver hierbei der Stimulus, umso schneller steigt die Zahl der Aktionspotentiale. Nimmt man eine auslesende Zelle an, die die Aktionspotentiale über einen bestimmten Zeitraum summiert und bei Erreichen einer Schwelle die Gesangsproduktion auslöst, so werden dadurch attraktive Stimuli früher beantwortet als unattraktivere. Dieser Zusammenhang konnte in den Verhaltensreaktionen gezeigt werden (Kapitel 3.1.2.6). Der Steigerung der EPSP-Höhen könnten verschiedene Ursachen zugrunde liegen. Zum einen könnte es sich um einen Resonanzeffekt handeln, bei dem attraktive Pausendauern durch intrinsische Zelleigenschaften des Neurons zu einem Anstieg der EPSP Amplituden führen. Andererseits konnten in den Informationsberechnungen für einige Neurone deutliche Unterschiede in den Antwortmustern bei verschiedenen Pausendauern gezeigt werden. Diese Änderung in den Silbenantworten durch Adaptation könnten ebenfalls zur Steigerung der EPSP Höhen beitragen.

Im Gegensatz zu den Weibchen reagieren Männchen schon nach wenigen Silben auf einen weiblichen Gesang. Viel Zeit für die Anpassung der Silbenantworten durch Adaptation bleibt den Männchen also nicht. Die Berechnung der Mutual Information für Silben bei unterschiedlichen Pausendauern zeigte, dass es bei den meisten aufsteigenden Neuronen zu geringen Anpassungen des Feuermusters in Beantwortung der Silben kommt. Dies liegt vermutlich am geringeren Energiegehalt in Folge der flachen Anstiege der Pulse und den Lücken zwischen diesen. Das lokale Interneuron im OSG der Männchen zeigt schon in Beantwortung der ersten Silbe ein hohes EPSP. Bei unattraktiv kurzen Pausendauern brechen die EPSPs rasch zusammen und die Zahl der Aktionspotentiale bleibt gering. Bei längeren Pausendauern setzen sich die hohen EPSPs fort und führen zu einer großen Zahl an Aktionspotentialen. So treten inner-

4 Diskussion

halb weniger Pulse große Unterschiede in den Spikezahlen bei attraktiven und unattraktiven Stimuli auf.

Ausblick

Wie eingangs beschrieben, bietet sich das auditorische System von Heuschrecken als Modellsystem an, weil sich ein direkter Zusammenhang zwischen Verhalten und neuronaler Verarbeitung herstellen lässt. Die Kombination von Verhaltensuntersuchungen und elektrophysiologischen Ableitungen sollte es ermöglichen, die Variabilität der Zellen von einem Nachteil in einen Vorteil umzukehren. Da sich qualitative Unterschiede in der Präferenz verschiedener Stimuli in Unterschieden im Feuerverhalten der Zellen widerspiegeln sollten, könnte dies eine funktionale Zuordnung der Zelltypen erleichtern. Hierfür sind allerdings sehr viele Ableitungen nötig. Diese sollten daher unmittelbar nach den Verhaltenstests im Metathorakalganglion durchgeführt werden. Um die Zusammenhänge der einzelnen Zellen besser zu verstehen, wäre es zudem günstig, möglichst viele Zellen von einem Tier abzuleiten. Hierfür eignet sich einerseits der Einsatz von Farbstoffen, die keine Einflüsse auf die Physiologie der Zellen haben (z.B. Alexa), andererseits lassen sich viele Zelltypen über Kennlinienreize identifizieren, was eine Zuordnung auch ohne Färbung ermöglicht. Eine weitere Möglichkeit die Reaktion vieler Neurone gleichzeitig zu erfassen, bieten Multielektrodenarrays (Christensen et al. 2000). Ob sich diese für die Anwendung bei Heuschrecken eignen, müssen zukünftige Versuche zeigen. Außerdem bietet sich eine Versuchsreihe mit verschiedenen Puls-Pausen-Mustern an, um die vorgestellten Hypothesen zu überprüfen. Die vorgeschlagene Rolle des AN1 und AN12 bei der auditorischen Verarbeitung von Puls-Pausen-Mustern könnte auch durch die selektive Inaktivierung dieser Zellen mittels Laser stattfinden, wie sie schon bei Grillen durchgeführt wurde (Selverston et al. 1985). Wenn es gelingen würde die Chorthippen ventral zu öffnen, die betreffenden Zellen anzufärben und auszuschalten, ohne dass das Verhalten der Tiere leidet, sollten diese im Anschluss an diese Prozedur unselektiver auf Pausendauern reagieren. Dass diese Art von Versuchen möglich sein könnte haben Experimente gezeigt, bei denen noch bei weitem stärkere Eingriffe durchgeführt wurden und dennoch Verhaltensantworten gemessen werden konnten (Ronacher et al. 1986; Ronacher et al. 1993).

Wie erwähnt, wären auch weitere Verhaltensexperimente mit Männchen zu empfehlen. Die Beobachtung, dass Männchen zu singen beginnen, wenn sie einen anderen Männchengesang wahrnehmen, ist beim Beobachten der Tiere offensichtlich und wurde schon mehrfach be-

schrieben. Um Indizien zu sammeln, wie viele Verarbeitungswege bei Männchen existieren, wäre ein Vermessen des auslösenden Puls-Pausen-Raums dringend zu empfehlen.

Um eine Modellierung des auditorischen Netzwerks zu ermöglichen, wären zudem weitere Erkenntnisse über die synaptischen Verbindungen der Zellen erforderlich. Hierzu stehen verschiedene Ansätze zur Verfügung. Doppelableitungen, wie sie von Franz (2004) durchgeführt wurden, erwiesen sich als ausgesprochen schwierig und scheinen daher leider nicht zielführend, histologische Ansätze könnten hierfür Erfolg versprechender sein. Ferner wurden in Vertebraten zur Untersuchung von synaptischen Verbindungen Viren (Bartha PRV) eingesetzt, die über synaptische Verbindungen transportiert werden und GFP (Green Fluorescent Protein) exprimieren (Irnaten et al. 2000). Ob sich diese Experimente auf die Heuschrecke übertragen lassen, ist aber leider unklar. Sollte dies der Fall sein, ließen sich auch weitere Erkenntnisse über die Verarbeitungswege im Oberschlundganglion gewinnen und möglicherweise die Verbindung zu den absteigenden Neuronen herstellen.

Abbildungsverzeichnis

| | |
|--|----|
| Abb. 1: Bewegungen der Hinterbeine von <i>Chorthippus biguttulus</i> | 8 |
| Abb. 4: Männliche Modellgesänge | 20 |
| Abb. 5: MI bei verschiedenen Verteilungen | 28 |
| Abb. 6: Antwortbereiche von brunneus (br), biguttulus (big) und mollis (mo). | 29 |
| Abb. 7: Weibliche Gesangsmodelle | 31 |
| Abb. 8: Drehreaktion der Männchen | 32 |
| Abb. 9: Individuelle Verhaltenskurven der Männchen | 33 |
| Abb. 10: Einfluss der Anstiegssteilheit auf die Attraktivität der Stimuli. | 34 |
| Abb. 11: Vergleich mit von Helversen | 35 |
| Abb. 12: Weibliche Modellgesänge. | 37 |
| Abb. 13: Verhaltensreaktionen der Weibchen (Pausendauer) | 37 |
| Abb. 14: Einfluss des Offset auf die Verhaltensreaktionen | 38 |
| Abb. 15: Einfluss des Onset auf die Verhaltensreaktionen | 39 |
| Abb. 16: Auswirkungen verschiedener Onset und Offsets | 40 |
| Abb. 17: Antwortbereitschaft Zucht gegen gesammelte Tiere. | 42 |
| Abb. 18: Verhaltensreaktionen der Weibchen (Übersicht) | 43 |
| Abb. 19: Mittelwerte der Latenzen bei versch. Antwortwahrscheinlichkeit | 44 |
| Abb. 20: Dauer bis zur Antwort der Weibchen | 44 |
| Abb. 21: Steigung der Regression von Latenz gegen Antwortwahrscheinlichkeit | 45 |
| Abb. 22: Mittelwerte der Dauer bei versch. Antwortwahrscheinlichkeiten | 46 |
| Abb. 23: Steigungen der Regressionen von Dauer gegen Antwortwahrscheinlichkeit | 46 |
| Abb. 24: Vergleich mit von Helversen und von Helversen 1997 | 47 |
| Abb. 25: Nach von Helversen 1997: Mittelwerte der Schwellenkurven | 48 |
| Abb. 26: Balakrishnan und eigene Daten. | 48 |
| Abb. 27: Kennlinien der Rezeptoren | 52 |
| Abb. 28: Gestaltabbildung von UGN1. | 53 |
| Abb. 29: Kennlinien von UGN1 | 55 |
| Abb. 30: Potentialabfälle bei UGN1. | 56 |
| Abb. 31: Gestaltabbildung von UGN2. | 56 |
| Abb. 32: Intensitätskennlinien von UGN2. | 57 |
| Abb. 33: Gestaltabbildung von UGN3. | 58 |
| Abb. 34: Ableitspuren von fünf Wiederholungen | 59 |

| | |
|---|----|
| Abb. 35: UGN3, Rechteckpulse und Pulse mit flachem Anstieg; | 60 |
| Abb. 36: Zwei Gestaltabbildungen eines unbekanntes Neurons. | 62 |
| Abb. 37: Intensitätskennlinie eines unbekanntes UGN. | 63 |
| Abb. 38: Gestaltabbildung eines BGN1. | 64 |
| Abb. 39: Intensitätskennlinien zweier BGN1 (aus Stumpner 1988). | 65 |
| Abb. 40: Intensitätskennlinien der verschiedenen Typen von BGN1 | 67 |
| Abb. 41: Spikerasterplots der BGN1 Typen | 68 |
| Abb. 42: Gestaltabbildung eines TN1. | 69 |
| Abb. 43: Intensitätskennlinien von 15 TN1 | 70 |
| Abb. 44: Ableitspuren von fünf Wiederholungen bei 50dB contralateraler Stimulation. | 71 |
| Abb. 45: Ableitspuren eines Silben Pausen Musters. | 71 |
| Abb. 46: Gestaltabbildungen zweier TN3 im Oberschlundganglion | 74 |
| Abb. 47: Intensitätskennlinien von TN3 | 76 |
| Abb. 48: Gestaltabbildung eines unbekanntes T-förmigen Neurons. | 77 |
| Abb. 49: Intensitätskennlinien eines unbekanntes T-förmigen Neurons | 77 |
| Abb. 50: Spikerasterplots des unbekanntes T-förmigen Neurons | 78 |
| Abb. 51: Gestaltabbildung von AN1. | 79 |
| Abb. 52: Intensitätskennlinien von neun AN1 des Typ1 | 81 |
| Abb. 53: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ1 des AN1. | 81 |
| Abb. 54: Intensitätskennlinien von sechs AN1 des Typ2 | 82 |
| Abb. 55: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ2 des AN1. | 83 |
| Abb. 56: Drei Gestaltabbildungen von AN1 im Oberschlundganglion | 84 |
| Abb. 57: Intensitätskennlinien von AN1, Typ1 im Oberschlundganglion | 86 |
| Abb. 58: Intensitätskennlinie AN1, Typ2 im Oberschlundganglion | 87 |
| Abb. 59: Gestaltabbildung von AN2 | 87 |
| Abb. 60: Intensitätskennlinien von fünf AN2 des Typ1 | 89 |
| Abb. 61: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ1 des AN2. | 89 |
| Abb. 62: Intensitätskennlinien von fünf AN2 des Typ2 | 90 |
| Abb. 63: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ2 des AN2. | 91 |
| Abb. 64: Intensitätskennlinien von zwei AN2 des Typ3 | 92 |
| Abb. 65: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ3 des AN2. | 93 |
| Abb. 66: Unvollständige Färbung eines vermutlich dem AN2 zuzuordnenden Neurons. | 94 |
| Abb. 67: Intensitätskennlinien von vier AN2* | 95 |
| Abb. 68: Gestaltabbildung von AN3 | 97 |

| | |
|--|-----|
| Abb. 69: Intensitätskennlinien von sechs AN3 des Typ1 | 99 |
| Abb. 70: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ1 des AN3. | 99 |
| Abb. 71: Intensitätskennlinien von fünf AN3 des Typ2 | 100 |
| Abb. 72: Spikerasterplots eines typischen Vertreters des Typ2 des AN3. | 101 |
| Abb. 73: Fünf Gestaltabbildungen von AN3 im Oberschlundganglion | 103 |
| Abb. 74: Intensitätskennlinien der drei Typen von AN3 | 105 |
| Abb. 75: Gestaltabbildung eines AN4 | 107 |
| Abb. 76: Intensitätskennlinien des AN4 | 108 |
| Abb. 77: Ableitspuren bei Stimulation mit Rechteckpulsen | 108 |
| Abb. 78: Spikerasterplots: Pulse mit steilem und flachem Anstieg | 108 |
| Abb. 79: Gestaltabbildung eines AN4 ähnlichen Neurons | 109 |
| Abb. 80: Intensitätskennlinie des AN4 ähnlichen Neurons | 110 |
| Abb. 81: Gestaltabbildungen eines dem AN6* zugeordneten Neurons; OSG | 111 |
| Abb. 82: Intensitätskennlinien der fünf dem AN6* zugeordneten Zellen | 112 |
| Abb. 83: Spikerasterplot von einer dem AN6* zugeordneten Zelle. | 113 |
| Abb. 84: Gestaltabbildung eines AN12. | 115 |
| Abb. 85: Intensitätskennlinien zweier AN12 | 116 |
| Abb. 86: Verzweigungsmusters einer AN12 zugeordneten Zelle; OSG | 116 |
| Abb. 87: Intensitätskennlinien der sieben dem AN12 zugeordneten Zellen | 117 |
| Abb. 88: Spikerasterplots einer AN12 zugeordneten Zelle | 118 |
| Abb. 89: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons (AN ubk1); OSG | 118 |
| Abb. 90: Intensitätskennlinien AN ubk1 | 119 |
| Abb. 91: Spikerasterplots des ANubk1 | 120 |
| Abb. 92: Spikerasterplots (AN ubk1) bei männlichen Gesangsattrappen | 120 |
| Abb. 93: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons (AN ubk2); OSG. | 121 |
| Abb. 94: Intensitätskennlinien AN ubk2 | 122 |
| Abb. 95: Spikerasterplots AN ubk2 | 123 |
| Abb. 96: Spikerasterplots AN ubk2 bei männlichen Gesangsattrappen. | 123 |
| Abb. 97: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons (AN ubk3);OSG | 124 |
| Abb. 98: Intensitätskennlinien AN ubk3 | 125 |
| Abb. 99: SpikerasterplotsAN ubk3 | 125 |
| Abb. 100: Gestaltabbildung (AN ubk4 Männchen); OSG | 127 |
| Abb. 101: Intensitätskennlinien AN ubk4, Männchen | 127 |
| Abb. 102: Spikerasterplots AN ubk4; Männchen | 128 |

| | |
|--|-----|
| Abb. 103: Spikerasterplots bei weiblichen Gesangsattrappen. | 128 |
| Abb. 104: Gestaltabbildung eines nicht zugeordneten Neurons (AN ubk4; Weibchen) | 129 |
| Abb. 105: Intensitätskennlinien AN ubk4, Weibchen | 129 |
| Abb. 106: Spikerasterplots AN ubk4 Weibchen | 130 |
| Abb. 107: Ableitspur bei 50dB ipsilateraler Stimulation. | 130 |
| Abb. 108: Spikerasterplots bei verschiedenen Männchen Stimuli | 131 |
| Abb. 109: Intensitätskennlinien zweier unbekanntem Zellen (Ubk1) | 132 |
| Abb. 110: Spikerasterplots UBK1 | 133 |
| Abb. 111: Gestaltabbildungen der beidseitig inhibierten lokalen Neurone; OSG | 134 |
| Abb. 112: Intensitätskennlinien beidseitig inhibierten lokalen Neurone | 135 |
| Abb. 113: Spikerasterplots | 136 |
| Abb. 114: Ableitspuren bei 55dB ipsilateraler Stimulation | 136 |
| Abb. 115: Spikerasterplots bei weiblichen Gesangsattrappen. | 137 |
| Abb. 116: Ableitspur eines beidseitig inhibierten lokalen Neurons | 137 |
| Abb. 117: Auditorische Neurone aus dem Oberschlundganglion (aus Boyan 1993). | 138 |
| Abb. 118: Gestaltabbildung des LBN1 im Oberschlundganglion | 138 |
| Abb. 119: Intensitätskennlinien des LBN1, Weibchen | 139 |
| Abb. 120: Spikerasterplots LBN1 | 140 |
| Abb. 121: Zwei Ableitspuren bei 60dB ipsilateraler Stimulation. | 140 |
| Abb. 122: Ableitspuren bei männlichen Gesangsattrappen | 141 |
| Abb. 123: Ableitspuren bei männlichen Gesangsattrappen | 141 |
| Abb. 124: Vergleich der Bursts pro Strophe | 142 |
| Abb. 125: Gestaltabbildung des LBN2 im Oberschlundganglion | 142 |
| Abb. 126: Intensitätskennlinien LBN2, Weibchen | 143 |
| Abb. 127: Ableitspuren DES lbn“ | 144 |
| Abb. 128: Ableitspuren von LBN2 bei männlichen Gesangsattrappen | 144 |
| Abb. 129: Intensitätskennlinien des LBN3, Weibchen | 146 |
| Abb. 130: Spikerasterplots des LBN3 | 146 |
| Abb. 131: Ableitspuren des LBN3 | 147 |
| Abb. 132: Gestaltabbildung des LBN4 im Oberschlundganglion | 148 |
| Abb. 133: Intensitätskennlinien des LBN4, Weibchen | 148 |
| Abb. 134: Spikerasterplots des LBN4 | 149 |
| Abb. 135: Ableitspuren des LBN4 | 149 |
| Abb. 136: Aktionspotentiale pro Silbe bei Stimuli ohne Onset und mit stillen Pausen. | 151 |

| | |
|--|-----|
| Abb. 137: Spikerasterplots bei männlichen Gesangsattrappen | 151 |
| Abb. 138: Ableitspuren bei männlichen Gesangsattrappen | 152 |
| Abb. 139: Aktionspotentiale pro Silbe bei Stimuli mit Onset | 153 |
| Abb. 140: Spikerasterplots bei männlichen Gesangsattrappen | 154 |
| Abb. 141: Ableitspuren bei männlichen Gesangsattrappen | 154 |
| Abb. 142: Zahl der APs der Silben 4-9 einer Strophe | 155 |
| Abb. 143: Spikerasterplots | 156 |
| Abb. 144: Ableitspuren bei Gesangsstrophen mit 26ms Pausen und 18dB Onset. | 156 |
| Abb. 145: Gestaltabbildung des LBN5 im Oberschlundganglion | 157 |
| Abb. 146: Intensitätskennlinien LBN5, Männchen | 157 |
| Abb. 147: Spikerasterplots des LBN5 | 158 |
| Abb. 148: Gestaltabbildung des LBN6 im Oberschlundganglion | 159 |
| Abb. 149: Ableitspuren des LBN6 | 160 |
| Abb. 150: Ableitspuren männliche und weibliche Gesangsattrappen | 160 |
| Abb. 151: Intensitätskennlinien LBN7 | 161 |
| Abb. 152: Spikerasterplots des LBN7 | 161 |
| Abb. 153: Ableitspuren bei Stimulation mit 70dB. | 162 |
| Abb. 154: Aktionspotentiale pro Silbe bei weiblichen Gesangsattrappen | 163 |
| Abb. 155: Spikerasterplots bei Gesangsattrappen | 164 |
| Abb. 156: Ableitspuren bei Gesangsattrappen | 164 |
| Abb. 157: Aktionspotentiale pro Silbe bei weiblichen Gesangsattrappen | 165 |
| Abb. 158: Spikerasterplots bei weiblichen Gesangsattrappen | 166 |
| Abb. 159: Ableitspuren bei weiblichen Gesangsattrappen | 166 |
| Abb. 160: Reaktionen und Zahl der Aktionspotentiale bei versch. Pausendauern | 167 |
| Abb. 161: Gestaltsabbildung unbekanntem absteigenden Neurons | 167 |
| Abb. 162: Intensitätskennlinien | 168 |
| Abb. 163: Spikerasterplots | 169 |
| Abb. 164: Aktionspotentiale pro Silbe bei weiblichen Gesangsattrappen | 169 |
| Abb. 165: Spikerasterplots bei weiblichen Gesangsattrappen | 170 |
| Abb. 166: Verhaltensreaktionen der Weibchen bei versch. Pausendauern | 172 |
| Abb. 167: Mutual Information beim Vergleich ganzer Strophen. | 173 |
| Abb. 168: Mittelwerte der optimalen Zeitfenster | 176 |
| Abb. 169: Bereiche hoher Information | 177 |
| Abb. 170: Mutual Information beim Vergleich von Silben. | 180 |

| | |
|--|-----|
| Abb. 171: Spikerasterplots zweier UGN1 | 181 |
| Abb. 172: Spikerasterplots der Silbenantworten von BGN1 | 182 |
| Abb. 173: Spikerasterplots eines AN1 des Typ1 bei verschiedenen Pausendauern | 184 |
| Abb. 174: Spikerasterplots eines AN1 Typ2 bei verschiedenen Pausendauern | 185 |
| Abb. 175: Spikezahlen der AN3 Typen | 186 |
| Abb. 176: Spikerasterplots eines AN3 des Typ1 bei verschiedenen Pausendauern | 186 |
| Abb. 177: Beispiel Spiketrains eines AN3 | 187 |
| Abb. 178: Spikerasterplots eines AN3 Typ2 bei verschiedenen Pausendauern | 188 |
| Abb. 179: Spikerasterplots eines AN4 bei verschiedenen Pausendauern | 188 |
| Abb. 180: Spikerasterplots zweier AN12 bei verschiedenen Pausendauern | 189 |
| Abb. 181: Einfluss des Onset auf die Verhaltensreaktionen | 190 |
| Abb. 182: MI zwischen Stimuli mit und ohne Onset | 191 |
| Abb. 183: Verhältnis der Spikezahlen bei Silben ohne (0dB) und mit 18dB Onset. | 191 |
| Abb. 184: Verhaltensreaktionen und Kalkulierte Informationsraten | 192 |
| Abb. 185: 22: Spikerasterplots eines AN3 mit hoher MI und mit niedriger MI | 193 |
| Abb. 186: Spikerasterplots einer Zelle mit hoher MI und einer mit niedriger MI | 194 |
| Abb. 187: Drehreaktionen der Männchen bei weiblichen Gesangsattrappen | 195 |
| Abb. 188: Mutual Information beim Vergleich von Strophen | 196 |
| Abb. 189: Spikerasterplots eines Rezeptors | 198 |
| Abb. 190: Spikerasterplots eines BGN1 Typ1 | 198 |
| Abb. 191: Spikerasterplots eines AN1 mit hoher MI | 199 |
| Abb. 192: Spikerasterplots eines AN3 mit hoher MI | 199 |
| Abb. 193: Spikerasterplots eines AN4 | 200 |
| Abb. 194: Mutual Information beim Vergleich von Silben | 201 |
| Abb. 195: Spikerasterplots eines BGN1 Typ3 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms | 202 |
| Abb. 196: Spikerasterplots eines AN1 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms. | 203 |
| Abb. 197: Spikerasterplots eines AN3 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms. | 203 |
| Abb. 198: Spikerasterplots eines AN4 bei den Pausendauern 5, 12 und 30ms | 204 |
| Abb. 199: MI zwischen Stimuli, mit flachen Anstiegen und steilen Anstiegen | 204 |
| Abb. 200: Spikerasterplots eines Rezeptors | 205 |
| Abb. 201: Spikerasterplots eines UGN1 | 206 |
| Abb. 202: Spikerasterplots eines AN1 | 206 |
| Abb. 203: Spikerasterplots eines AN3 | 206 |
| Abb. 204: Spikerasterplots eines AN4 | 207 |

| | |
|--|-----|
| Abb. 205: Informationsraten bei männlichen und weiblichen Gesangsattrappen. | 208 |
| Abb. 206: Informationsraten bei männlichen und weiblichen Gesangsattrappen. | 209 |
| Abb. 207: Narins und Capranica 1980 und Casseday et al. 1994; aus Leary et al. 2008. | 212 |
| Abb. 208: Spikerasterplots eines AN3 | 213 |
| Abb. 209: Aktionspotentiale pro Silbe eines UGN1 | 214 |
| Abb. 210: Angenommene Stärke der Inhibition | 215 |
| Abb. 211: Werbebesang eines Männchens von <i>Caliptamus barbarus</i> . | 217 |
| Abb. 212: Aktionspotentialen pro Silbe für AN1, AN3 und AN12 | 218 |

Literaturverzeichnis

- Adam, L.-J. (1969). Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (*Locusta migratoria*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 63(3): 227–289.
- Alexander, R. D. (1960). Communicative Mandible-Snapping in Acrididae (Orthoptera). *Science* 132(3420): 152–153.
- Balakrishnan, R., D. von Helversen und O. von Helversen (2001). Song pattern recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*: the mechanism of syllable onset and offset detection. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187: 255–264.
- Bauer, M. und O. Helversen (1987). Separate localization of sound recognizing and sound producing neural mechanisms in a grasshopper. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 161: 95–101.
- Boyan, G., L. Williams und T. Meier (1993). Organization of the commissural fibers in the adult brain of the locust. *The Journal of Comparative Neurology* 332(3): 358–377.
- Boyan, G. S. (1983). Postembryonic development in the auditory system of the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 151: 499–513.
- Boyan, G. S. (1984). Neural mechanisms of auditory information processing by identified interneurons in Orthoptera. *Journal of Insect Physiology* 30(1): 27–41.
- Boyan, G. S. (1985). Auditory input to the flight system of the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 156: 79–91.
- Boyan, G. S. (1985). Response decrement in an auditory neurone of the locust. *Journal of Insect Physiology* 31(2): 99–107.
- Boyan, G. S. (1986). Modulation of auditory responsiveness in the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 158: 813–825.
- Boyan, G. S. und J. S. Altman (1985). The suboesophageal ganglion: “missing link” in the auditory pathway of the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 156: 413–428.

- Christensen, T., V. Pawlowski, H. Lei und J. Hildebrand (2000). Multi-unit recordings reveal context-dependent modulation of synchrony in odor-specific neural ensembles. *Nature neuroscience* 3(9): 927–31.
- Clemens, J., O. Kutzki, B. Ronacher, S. Schreiber und S. Wohlgemuth (2011). Efficient transformation of an auditory population code in a small sensory system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(33): 13812–13817.
- Creutzig, F., J. Benda, S. Wohlgemuth, A. Stumpner, B. Ronacher und A. V. M. Herz (2010). Timescale-Invariant Pattern Recognition by Feedforward Inhibition und Parallel Signal Processing. *Neural Computation* 22(6): 1493–1510.
- Creutzig, F., S. Wohlgemuth, A. Stumpner, J. Benda, B. Ronacher und A. V. M. Herz (2009). Timescale-Invariant Representation of Acoustic Communication Signals by a Bursting Neuron. *The Journal of Neuroscience* 29(8): 2575–2580.
- Elsner, N. (1974). Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 88: 67–102.
- Elsner, N. (1983). A Neuroethological Approach to the Phylogeny of Leg Stridulation in Gomphocerine Grasshoppers. In: Huber, F. und Markl, H. *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Berlin, Heidelberg, New York: 54–68.
- Franz, A. (2004). Neuronale Variabilität und Korrelationen als begrenzende Faktoren für die Verarbeitung und Kodierung zeitlich strukturierter akustischer Signale. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Franz, A. F. und B. R. Ronacher (2002). Temperature dependence of temporal resolution in an insect nervous system. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 188: 261–271.
- Gerhard, H. C. und F. Huber (2002). *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. University of Chicago Press, Chicago: 531.
- Gottsberger, B. und F. Mayer (2007). Behavioral sterility of hybrid males in acoustically communicating grasshoppers (Acrididae, Gomphocerinae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 193: 703–714.

- Gray, E. G. (1960). The Fine Structure of the Insect Ear. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 243(700): 75–94.
- Halex, H., W. Kaiser und K. Kalmring (1988). Projection areas and branching patterns of the tympanal receptor cells in migratory locusts, *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*. *Cell and Tissue Research* 253: 517–528.
- Hedwig, B. (1994). A cephalothoracic command system controls stridulation in the acridid grasshopper *Omocestus viridulus*. *Journal of Neurophysiology* 72(4): 2015–2025.
- Hedwig, B. und R. Heinrich (1997). Identified descending brain neurons control different stridulatory motor patterns in an acridid grasshopper. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 180: 285–294.
- Heinze, S., S. Gotthardt und U. Homberg (2009). Transformation of Polarized Light Information in the Central Complex of the Locust. *The Journal of Neuroscience* 29(38): 11783–11793.
- Hennig, R. M., A. Franz und A. Stumpner (2004). Processing of auditory information in insects. *Microscopy Research and Technique* 63(6): 351–374.
- Hildebrandt, K. J. (2010). Neural adaptation in the auditory pathway of crickets and grasshoppers. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Hildebrandt, K. J., J. Benda und R. M. Hennig (2009). The Origin of Adaptation in the Auditory Pathway of Locusts Is Specific to Cell Type and Function. *The Journal of Neuroscience* 29(8): 2626–2636.
- Huber, F. (1956). Heuschrecken- und Grillenlaute und ihre Bedeutung. *Naturwissenschaften* 43(14): 317–321.
- Huber, F. (1988). Invertebrate neuroethology: Guiding principles. *Cellular and Molecular Life Sciences* 44(5): 428–431.
- Irnaten, M., R. A. Neff, J. Wang, A. D. Loewy, T. C. Mettenleiter und D. Mendelowitz (2001). Activity of Cardiorespiratory Networks Revealed by Transsynaptic Virus Expressing GFP. *Journal of Neurophysiology* 85(1): 435–438
- Jacobs, K., B. Otte und R. Lakes-Harlan (1999). Tympanal receptor cells of *Schistocerca gregaria*: Correlation of soma positions and dendrite attachment sites, central projections and physiologies. *Journal of Experimental Zoology* 283(3): 270–285.

- Kalmring, K. (1971). Akustische Neuronen im Unterschlundganglion der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 72(1): 95–110.
- Kalmring, K. (1975). The afferent auditory pathway in the ventral cord locusta migratoria (Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 104: 103–141.
- Kalmring, K., J. Rheinlaender und H. Rehbein (1972). Akustische Neuronen im Bauchmark der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 76(3): 314–332.
- Katsuki, Y. und N. Suga (1960). Neural Mechanism of Hearing in Insects. *Journal of Experimental Biology* 37(2): 279–290.
- Krahe, R., E. Budinger und B. Ronacher (2002). Coding of a sexually dimorphic song feature by auditory interneurons of grasshoppers: the role of leading inhibition. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187: 977–985.
- Krahe, R. und B. Ronacher (1993). Long rise times of sound pulses in grasshopper songs improve the directionality cues received by the CNS from the auditory receptors. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 173: 425–434.
- Kriegbaum, H. (1988). Untersuchungen zur „Lebensgeschichte“ von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat. *Dissertation*, Universität Erlangen-Nürnberg, II. Zool. Institut.
- Kriegbaum, H. (1989). Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. *Naturwissenschaften* 76(2): 81–82.
- Larossa, E., M. D. García, M. E. Clemente und J. J. Presa (2008). Sound production in *Calliptamus barbarus* Costa 1836 (Orthoptera: Acrididae: Catantopinae). *Annales de la Société Entomologique de France* 44(2): 129–138.
- Machens, C. K., P. Prinz, M. B. Stemmler, B. Ronacher und A. V. M. Herz (2001). Discrimination of behaviorally relevant signals by auditory receptor neurons. *Neurocomputing* 38-40(0): 263–268.

- Marquart, V. (1985). Local interneurons mediating excitation and inhibition onto ascending neurons in the auditory pathway of grasshoppers. *Naturwissenschaften* 72(1): 42–44.
- Marquart, V. (1985). Auditorische Interneurone im thorakalen Nervensystem von Heuschrecken. Morphologie, Physiologie und synaptische Verbindungen. *Dissertation*, Ruhr-Universität Bochum.
- Michelsen, A. (1971). The physiology of the locust ear. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 71(1): 63–101.
- Nelken, I. und G. Chechik (2007). Information theory in auditory research. *Hearing Research* 229(1-2): 94–105.
- Neuhofer, D. (2010). Neuronale Variabilität und die Grenzen der Signalerkennung. *Dissertation*, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Neuhofer, D., S. Wohlgemuth, A. Stumpner und B. Ronacher (2008). Evolutionarily conserved coding properties of auditory neurons across grasshopper species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1646): 1965–1974.
- Otte, D. (1972). Simple versus Elaborate Behavior in Grasshoppers: An Analysis of Communication in the Genus *Syrbula*. *Behaviour* 42(3/4): 291–322.
- Papadopoulou, M., S. Cassenaer, T. Nowotny und G. Laurent (2011). Normalization for Sparse Encoding of Odors by a Wide-Field Interneuron. *Science* 332(6030): 721–725.
- Pearson, K. G., G. S. Boyan, M. Bastiani und C. S. Goodman (1985). Heterogeneous properties of segmentally homologous interneurons in the ventral nerve cord of locusts. *The Journal of Comparative Neurology* 233(1): 133–145.
- Pearson, K. G., W. J. Heitler und J. D. Steeves (1980). Triggering of locust jump by multimodal inhibitory interneurons. *Journal of Neurophysiology* 43(2): 257–278.
- Peters, B. H., H. Römer und V. Marquart (1986). Spatial segregation of synaptic inputs and outputs in a locust auditory interneurone. *The Journal of Comparative Neurology* 254(1): 34–50.
- Pumphrey, R. J. und A. F. Rawdon-Smith (1936). Hearing in insects – The nature of the response of certain receptors to auditory stimuli. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 121(820): 18–27.
- Ragge, D. R. und W. J. Reynolds (1998). *The Songs of the Grasshoppers and Crickets of Western Europe*. Harley Books.

- Regen, J. (1913). Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology* 155: 193–200.
- Rehbein, H., K. Kalmring und H. Römer (1974). Structure and function of acoustic neurons in the thoracic ventral nerve cord of *Locusta migratoria* (Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 95(3): 263–280.
- Robert, D. (1989). The Auditory Behaviour of Flying Locusts. *Journal of Experimental Biology* 147(1): 279–301.
- Römer, H. (1976). Die Informationsverarbeitung tympanaler Rezeptorelemente von *Locusta migratoria* (Acrididae, Orthoptera). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 109: 101–122.
- Römer, H. und V. Marquart (1984). Morphology and physiology of auditory interneurons in the metathoracic ganglion of the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 155(2): 249–262.
- Römer, H., V. Marquart und M. Hardt (1988). Organization of a sensory neuropile in the auditory pathway of two groups of orthoptera. *The Journal of Comparative Neurology* 275(2): 201–215.
- Römer, H. und J. Rheinlaender (1983). Electrical stimulation of the tympanal nerve as a tool for analysing the responses of auditory interneurons in the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 152: 289–296.
- Römer, H., J. Rheinlaender und R. Dronse (1981). Intracellular studies on auditory processing in the metathoracic ganglion of the locust. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 144: 305–312.
- Ronacher, B. (1993). Acoustic communication of grasshopper males after lesions in the thoracic connectives: correlation with the ascending projections of identified auditory neurons. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 97(3): 199–214.
- Ronacher, B., D. v. Helversen und O. v. Helversen (1986). Routes and stations in the processing of auditory directional information in the CNS of a grasshopper, as revealed by surgical

- experiments. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 158(3): 363–374.
- Ronacher, B. und R. Krahe (1998). Song recognition in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* is not impaired by shortening song signals: implications for neuronal encoding. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 183: 729–735.
- Ronacher, B., R. Krahe und R. M. Hennig (2000). Effects of signal duration on the recognition of masked communication signals by the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 186: 1065–1072.
- Ronacher, B. und H. Römer (1985). Spike synchronization of tympanic receptor fibres in a grasshopper (*Chorthippus biguttulus* L., Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 157: 631–642.
- Ronacher, B. und A. Stumpner (1988). Filtering of behaviourally relevant temporal parameters of a grasshopper's song by an auditory interneuron. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 163: 517–523.
- Ronacher, B., S. Wohlgemuth, A. Vogel und R. Krahe (2008). Discrimination of Acoustic Communication Signals by Grasshoppers (*Chorthippus biguttulus*): Temporal Resolution, Temporal Integration, and the Impact of Intrinsic Noise. *Journal of Comparative Psychology* 122(3): 252–263.
- Scharrer, B. (1987). Insects as Models in Neuroendocrine Research. *Annual Review of Entomology* 32: 1–16.
- Schütze, H. und N. Elsner (2001). Stridulatory pattern generation in acridid grasshoppers: metathoracic interneurons in *Stenobothrus rubicundus* (Germar 1817). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187: 529–540.
- Selverston, A., H. Kleindienst und F. Huber (1985). Synaptic connectivity between cricket auditory interneurons as studied by selective photoinactivation. *The Journal of Neuroscience* 5(5): 1283–1292
- Sokoliuk, T., A. Stumpner und B. Ronacher (1989). GABA-like immunoreactivity suggests an inhibitory function of the thoracic low-frequency neuron (TN1) in acridid grasshoppers. *Naturwissenschaften* 76: 223–225.

- Stange, N. (2011). Partnerwahl, Sexualdimorphismus & Populationsunterschiede in *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Strausfeld, N. J., I. Sinakevitch, S. M. Brown und S. M. Farris (2009). Ground plan of the insect mushroom body: Functional and evolutionary implications. *The Journal of Comparative Neurology* 513(3): 265–291.
- Stumpner, A. (1988). Auditorische thorakale Interneurone von *Chorthippus biguttulus*: Morphologische und physiologische Charakterisierung und Darstellung ihrer Filtereigenschaften für verhaltensrelevante Lautappen. Dissertation, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen, Erlangen.
- Stumpner, A. und B. Ronacher (1991). Auditory Interneurons in the Metathoracic Ganglion of the Grasshopper *Chorthippus biguttulus*: I. Morphological and Physiological Characterization. *Journal of Experimental Biology* 158(1): 391–410.
- Stumpner, A., B. Ronacher und O. V. Helversen (1991). Auditory Interneurons in the Metathoracic Ganglion of the Grasshopper *Chorthippus biguttulus*: II. Processing of Temporal Patterns of the Song of the Male. *Journal of Experimental Biology* 158(1): 411–430.
- Stumpner, A. und O. von Helversen (1994). Song production and song recognition in a group of sibling grasshopper species (*Chorthippus dorsatus*, *Ch. dichrous* and *Ch. loratus*: Orthoptera, Acrididae). *Bioacoustics* 6(1): 1–23.
- Suga, N. und Y. Katsuki (1961). Pharmacological Studies on the Auditory Synapses in a Grasshopper. *Journal of Experimental Biology* 38(4): 759–770.
- Thompson, K. und M. Siegler (1993). Development of segment specificity in identified lineages of the grasshopper CNS. *The Journal of Neuroscience* 13(8): 3309–3318
- Thompson, K. J. und S. M. V. S. (1991). Anatomy and Physiology of Spiking Local and Intersegmental Interneurons in the Median Neuroblast Lineage of the Grasshopper. *Journal of Comparative Neurology* 305(4): 659–675.
- von Helversen, D. (1972). Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 81: 381–422.

- von Helversen, D. (1984). Parallel processing in auditory pattern recognition and directional analysis by the grasshopper *Chorthippus biguttulus* L. (Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 154: 837–846.
- von Helversen, D. (1993). “Absolute steepness” of ramps as an essential cue for auditory pattern recognition by a grasshopper (Orthoptera; Acrididae; *Chorthippus biguttulus* L.). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 172: 633–639.
- von Helversen, D. und J. Rheinlaender (1988). Interaural intensity and time discrimination in an unrestrained grasshopper: a tentative behavioural approach. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 162: 333–340.
- von Helversen, D. und O. von Helversen (1975). Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 104(3): 301–323.
- von Helversen, D. und O. von Helversen (1983). Species recognition and acoustic localization in acridid grasshoppers: A behavioral approach. In: Franz Huber, Hubert Markl (Hrsg.): *Neuroethology and Behavioral Physiology*. Springer, Berlin, Heidelberg: 95–107.
- von Helversen, D. und O. von Helversen (1995). Acoustic pattern recognition and orientation in orthopteran insects: parallel or serial processing? *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 177: 767–774.
- von Helversen, D. und O. von Helversen (1997). Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 180(4): 373–386.
- von Helversen, D. und O. von Helversen (1998). Acoustic pattern recognition in a grasshopper: processing in the time or frequency domain? *Biological Cybernetics* 79(6): 467–476.
- von Helversen, O. (1986). Gesang und Balz bei Feldheuschrecken der *Chorthippus albomarginatus*-Gruppe (Orthoptera: Acrididae). *Zoologische Jahrbucher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 113(3): 319–342.

- von Helversen, O. und N. Elsner (1977). The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an opto-electronic device. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 122: 53–64.
- von Helversen, O. und D. von Helversen (1994). Neural Basis of Behavioural Adaptations. In: Schildberger, K. und Huber, F. *Proceedings of an International Symposium in Honour of Professor Dr. H.C. Mult. Franz Huber*: 253–284.
- Wirmer, A., M. Faustmann und R. Heinrich (2010). Reproductive behaviour of female Chorthippus biguttulus grasshoppers. *Journal of Insect Physiology* 56(7): 745–753.
- Wohlgemuth, S. (2008). Repräsentation und Unterscheidbarkeit amplitudenmodulierter akustischer Signale im Nervensystem von Feldheuschrecken. Dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin.
- Wolf, H. (1986). Response patterns of two auditory interneurons in a freely moving grasshopper (Chorthippus biguttulus L.). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 158: 689–696.
- Wolf, H. und O. von Helversen (1986). Switching-off of an auditory interneuron during stridulation in the acridid grasshopper Chorthippus biguttulus. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 158(6): 861–871.

Publikationsliste

Artikel in wissenschaftlichen Zeitschriften

Clemens, J., O. Kutzki, B. Ronacher, S. Schreiber und S. Wohlgemuth (2011). Efficient transformation of an auditory population code in a small sensory system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(33): 13812–13817.

Tagungsbeiträge

Kutzki, O., M. Hennig und B. Ronacher (2007). Parallel processing of binaural inputs: neuronal correlates for summation and contrast enhancement in the auditory pathway of a grasshopper. *8th Meeting of the German Neuroscience Society, Göttingen, Germany*

Kutzki, O. und B. Ronacher (2008). Processing of Acoustic Patterns in the SOG of *Chorthippus biguttulus* *Invertebrate Sound and Vibration Meeting, Tours, France*

Kutzki, O. und B. Ronacher (2010) Transformation of Auditory Information in the CNS of the Grasshopper *Chorthippus biguttulus*. *9th Meeting of the German Neuroscience Society, Göttingen, Germany*

Kutzki, O. und B. Ronacher (2011) Feature selectivity of single neurons in a small network by balanced excitation and inhibition. *104. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Saarbrücken, Germany*

Selbständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Berlin, den 20. Dezember 2011