Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 152 (1972)

Artikel: Neurophysiologie und Verhalten

Autor: Wehner, Rüdiger

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90703

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Neurophysiologie und Verhalten *

Beispiele aus der Insektenwelt

Prof. Dr. RÜDIGER WEHNER
(Zoologisches Institut der Universität Zürich)

The relation between the study of behavioral patterns and neurophysiology is considered within the field of system analysis. Since system analysis cannot be done as a mere black-box handling, the present knowledge obtained by neuro-anatomical and electrophysiological work has to be involved in that consideration. Neurophysiology and behavioral analysis are tried to be combined in order to make predictions about necessary and adequate neural structures or wiring diagrams within the central nervous system. As in the last few years insects have become one of the most suitable objects for studying information processing in neuronal networks, in the following presentation an example is made of flies, bees, ants, and crickets on the mechanisms of brain computers.

Vielleicht haben Sie an einem Spätsommertage schon einmal jenen bunten Fliegen zugeschaut, die in freiem Flug oft sekundenlang starr an einer Stelle stehen, dann blitzschnell davonschiessen, um schon im nächsten Augenblick wieder scheinbar regungslos an einer anderen Stelle aufzutauchen. Die Biologen nennen sie Schwebfliegen oder Syrphiden. Gewiss werden Sie von diesen Insekten fasziniert sein. Aber wenn Sie zudem Verhaltensforscher sind, werden Sie sich zu fragen beginnen, warum diese Syrphiden solche eigenartigen Flugmanöver vollführen, ob ihnen dieses Verhalten irgendeinen Nutzen bei der Nahrungsbeschaffung bietet oder ob sie mit diesen Eskapaden den Geschlechtspartner auf sich aufmerksam machen wollen. Sie werden sich vielleicht fragen, ob die Fliege, die gerade vor Ihnen ihr aufregendes Flugspiel treibt, nur an eben dieser Stelle vorkommt oder ob sie grössere Strecken zurücklegt und auf diese Weise in der Lage ist, die Art über weitere Gebiete zu verbreiten. Gewiss werden Sie sich auch darüber den Kopf zerbrechen, warum diese Fliegen einen so grell schwarz-gelb gestreiften und damit auffällig an Wespen erinnernden Hinterleib besitzen, ob sie damit Feinde abschrecken oder zu diesem Zweck gar die stechenden Wespen imitieren. Das alles sind Fragen, die Sie sich

* Die aufgeführten eigenen Arbeiten wurden vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt. Die Wiedergabe der Abbildungen 2, 12 und 13 erfolgt mit freundlicher Genehmigung des K.-Springer-Verlages, Berlin/Heidelberg/New York.

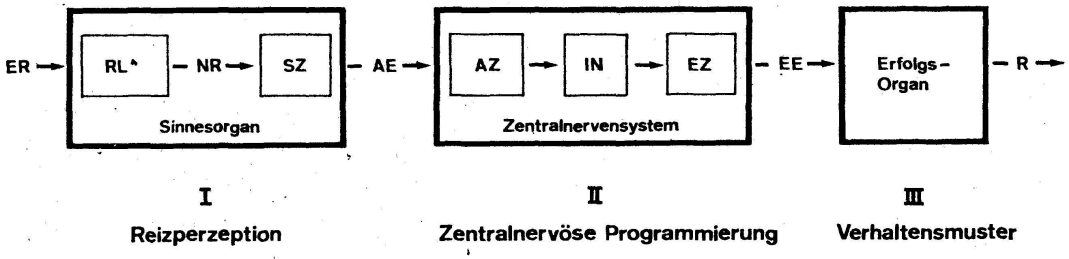

Abbildung 1

Der Informationsfluss zwischen Reizaufnahme und -beantwortung. Die Reizaufnahme und primäre Erregungsverarbeitung erfolgen im Sinnesorgan (Kapitel 3) und die zentralnervöse Programmierung im Zentralnervensystem (Kapitel 2). Die Erfolgsorgane führen die Verhaltensmuster aus (Kapitel 1). Der Eingangsreiz (ER) wird durch einen reizleitenden Apparat (RLA; z.B. Linsensysteme) in den Nutzreiz (NR) transformiert *(Reizumformung)*, der dann in den Sinneszellen oder Rezeptoren (SZ) eine Erregung auslöst *(Reiz-Erregungs-Transformation)*. Diese von der Peripherie zum Zentrum laufende Erregung wird afferente Erregung (AE) genannt. In den afferenten Zentren (AZ) des Zentralnervensystems weiter verarbeitet, führt sie über Schaltwerke von Interneuronen (IN) zu den efferenten Zentren (EZ), die schliesslich die motorischen Programme entwerfen und als efferente Erregung (EE) an die Erfolgsorgane weiterleiten. Diese führen die Reaktion (R) aus

stellen werden, wenn Sie als *Verhaltensforscher* dem Spiel der Syrphiden auf einer sonnigen Waldlichtung zuschauen. Wären Sie in Begleitung eines Freundes, der sich *Neurophysiologe* nennt, dann könnte es sehr gut sein, dass sich Ihr Begleiter vom Potpourri Ihrer Fragen ein wenig überfordert fühlt und sich zunächst einmal darüber wundert, wie überhaupt Fliegen fliegen können, wie sie es fertigbringen, nicht wie ein Stein zu Boden zu fallen, sondern starr auf der Stelle zu stehen, woher sie die Energie, die Antriebsstoffe, nehmen und wie die Aerodynamik ihres Fluges aussieht. Ja er wird darüber nachzudenken beginnen, warum eine solche Syrphide auf ihrem recht rasanten Flug nicht gegen die Bäume in ihrer Umgebung prallt, sondern diesen Hindernissen ausweicht, kurzum: wie sie ihren Flug zu steuern vermag – durch die Aufnahme und nervöse Verarbeitung von Aussenreizen, durch die Programmierung ihrer Muskelsysteme und schliesslich mit Hilfe der Aerodynamik ihrer Flugorgane.

Das gerade ist es, was den Neurophysiologen am Zustandekommen einer bestimmten Verhaltensweise interessiert (Abb. 1): Welche physikalischen oder chemischen Reize wählt ein Rezeptor aus der Fülle äusserer Stimuli aus, wie moduliert er sie, in welcher Form reicht er sie weiter an die Schaltpläne des zentralen Nervensystems, wie werden die Erregungen dort verarbeitet und wie in motorische Programme transformiert, die dann die Muskelkontraktionen des Tieres koordinieren, also in einer bestimmten Verhaltensweise, einem bestimmten Bewegungsablauf zum Ausdruck kommen? Vom Standpunkt des Neurophysiologen aus wollen wir alle diese drei Etappen auf dem Wege der Informationsverarbeitung – die Leistungen der Sinnesorgane, des Nervensystems und der Erfolgsorgane – betrachten:

und zwar am Beispiel der Insekten. Die Fragen, die wir uns stellen, lauten also: Wie können wir erstens die Informationen bestimmen, die die Rezeptoren selektiv der Umwelt entnehmen, zweitens die Vorgänge im Nervensystem selbst studieren und drittens die von ihnen programmierten Verhaltensweisen messen?

1. Verhaltensmuster

Lassen Sie mich mit dem letzten Punkt beginnen – dem Messen von Verhaltensweisen –, da er unmittelbar an das anschliesst, was auch den Verhaltensforscher oder *Ethologen* interessiert und uns einen Blick in die Werkstatt des *Verhaltensphysiologen* erlaubt. Eine Werkstatt ist es in der Tat; denn während sich der Ethologe meistens in der beneidenswerten Lage befindet, die freie Natur als Arbeitsplatz zu wählen, sieht sich der

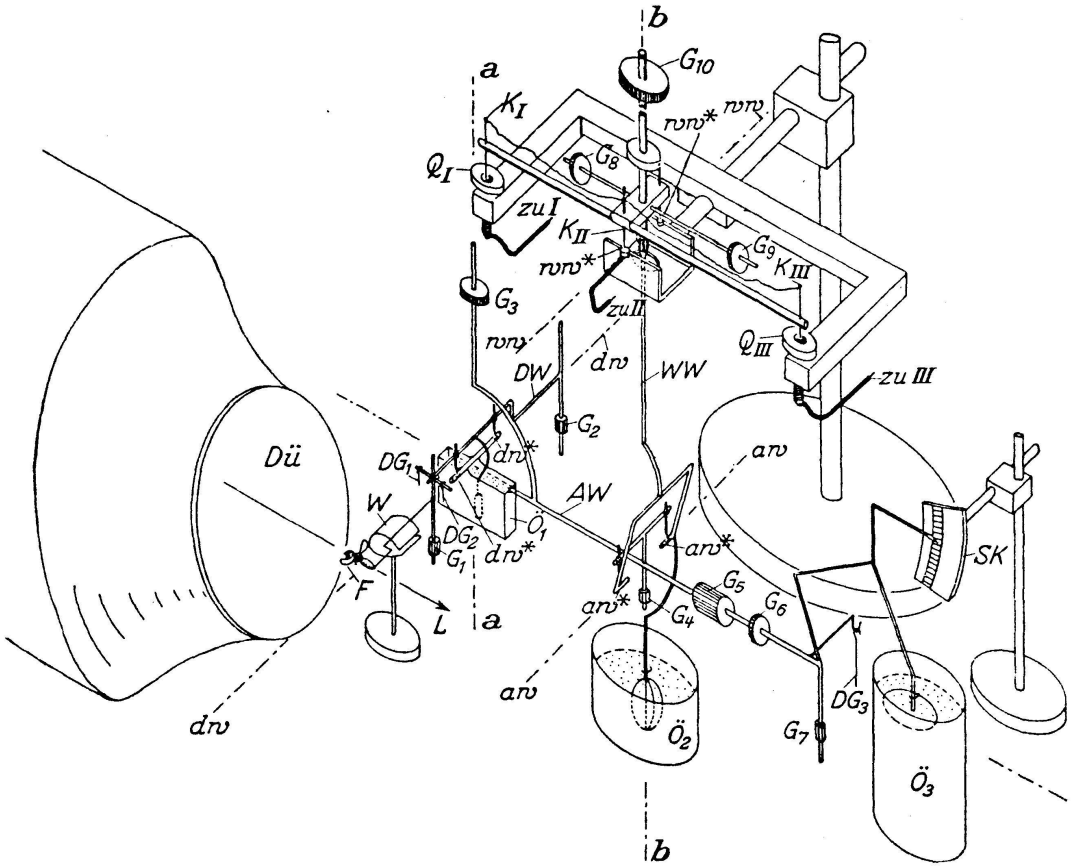

Abbildung 2

Aufhängung einer fixiert fliegenden Fliege (F) im Luftstrom (L) eines Windkanals (Dü). Mit Hilfe einer Auftriebs- (AW), Vortriebs- (VW) und Widerstandswaage (WW) kann die Fliege selbstregelnd den Zustand des «kräftefreien» Fluges einstellen (nach [20], dort weitere Erklärungen)

Neurophysiologe auf sein Laboratorium verwiesen, wo ihm heute in neuroanatomischen und elektrophysiologischen Methoden ein ganzes Arsenal raffinierter Werkzeuge zur Verfügung steht. Selbst dort, wo er das Verhalten analysieren muss, bleibt ihm in den meisten Fällen nichts anderes übrig, als eine spezielle Apparatur zu konstruieren, mit der er einzelne Parameter der ihn interessierenden Verhaltensweise messen kann.

Um das Flugverhalten der Fliegen zu verstehen, könnte er freilich mit der Filmkamera in der Hand neben dem fliegenden Insekt einherlaufen. Brauchbare Ergebnisse wird er jedoch erst dann erhalten, wenn er die Fliege im Laboratorium an ihrem Rücken fixiert und sie von einem Windkanal anströmen lässt, so dass sie ihre Flügel frei wie im normalen Flug bewegen kann. Um das normale, freie, ausbalancierte Flugverhalten einer Fliege zu analysieren, genügt das Festkleben und Auf-der-Stelle-Fliegenlassen der Fliege freilich nicht. Denn die Kräfte, denen sich die Fliege in einer solchen künstlich vereinfachten Situation ausgesetzt sieht, sind von denen des freien Fluges grundverschieden. Weder hat die Fliege ihr eigenes Gewicht zu tragen, noch erzeugt sie einen Fahrtwiderstand. Beliebte es ihr plötzlich, nicht mehr zu fliegen, würde sie nicht, wie sie es sonst gewohnt ist, zu Boden stürzen: das Stativ, an dem sie befestigt ist, trägt sie ja. Die aerodynamischen Untersuchungen an einer solcherart stationär fliegenden Fliege wären also für das Studium des Insektenfluges ziemlich wertlos. Vielmehr muss man – und W. NACHTIGALL hat das getan [20, 21] – einen Apparat konstruieren, der es der Fliege erlaubt, das Kräftegleichgewicht des freien Fluges selbst einzustellen. Ein vereinfachtes Schema dieser Apparatur zeigt Abbildung 2. Mit Hilfe eines dreistufigen Waagesystems, einer Drehmoments-, Auftriebs- und Vortriebswaage – jede justierbar, jede mit eigener Öldämpfung –, kann die Fliege eigentlich alles regulieren, was sie im freien Flug sonst auch regulieren muss: Sie kann nämlich erstens einen beliebigen Winkel zur Strömungsrichtung einstellen, zweitens ihr eigenes Gewicht durch selbsterzeugten Auftrieb kompensieren und drittens genau soviel Vortrieb erzeugen, wie durch den Fahrtwiderstand wieder verlorengeht. Mit Hilfe eines Servomechanismus ist sie sogar in der Lage, ihre Fluggeschwindigkeit über die Anströmungsgeschwindigkeit im Windkanal selbst festzulegen. Damit wird für sie jedes beliebige Gleichgewicht zwischen Vortrieb und Widerstand frei wählbar.

Filmt man nun die Fliege mit einer Hochfrequenzkamera über ein Spiegelsystem gleichzeitig von der Seite, von oben und von vorn, lässt sich die Bewegung jedes Flügelpunktes in einem dreidimensionalen insektenfesten Koordinatensystem eindeutig rekonstruieren (Abb. 3). Anhand der erhaltenen Messwerte kann man in diesem nahezu natürlichen Flugzustand Aerodynamik des Fliegenfluges betreiben. Uns sollen hier nur ganz wenige Grundphänomene interessieren: Die Insekten – wie übrigens auch die Vögel – arbeiten nach dem Propeller- und nicht wie die modernen Flugzeuge nach dem Düsenprinzip. Freilich erzeugen sie die nötigen Luftkräfte nicht durch Rotation einer Luftschraube, sondern durch die Schwingungsbewegungen eines Schlagflügels, der im Gegensatz zum Propeller nicht nur den Vortrieb, sondern auch den Auftrieb zu erzeugen hat. Im Prinzip

sind die biologischen Verhältnisse jedoch den technischen vergleichbar: Indem ein solcher «Propellerflügel» die von vorn anströmenden Luftmassen nach schräg hinten beschleunigt, erzeugt er eine schräg nach vorn gerichtete Luftkraftresultierende L, die sich in Auftrieb A und Vortrieb V zerlegen lässt (Abb. 4). Beschaut man sich bei der Auswertung der Filmaufnahmen den Weg, den die Flügelspitze in dem gewählten insektenfesten Koordinatensystem beschreibt, genauer, bemerkt man sofort, dass der Abschlag weiter vorn als der Aufschlag erfolgt, der Flügel also nicht einfach

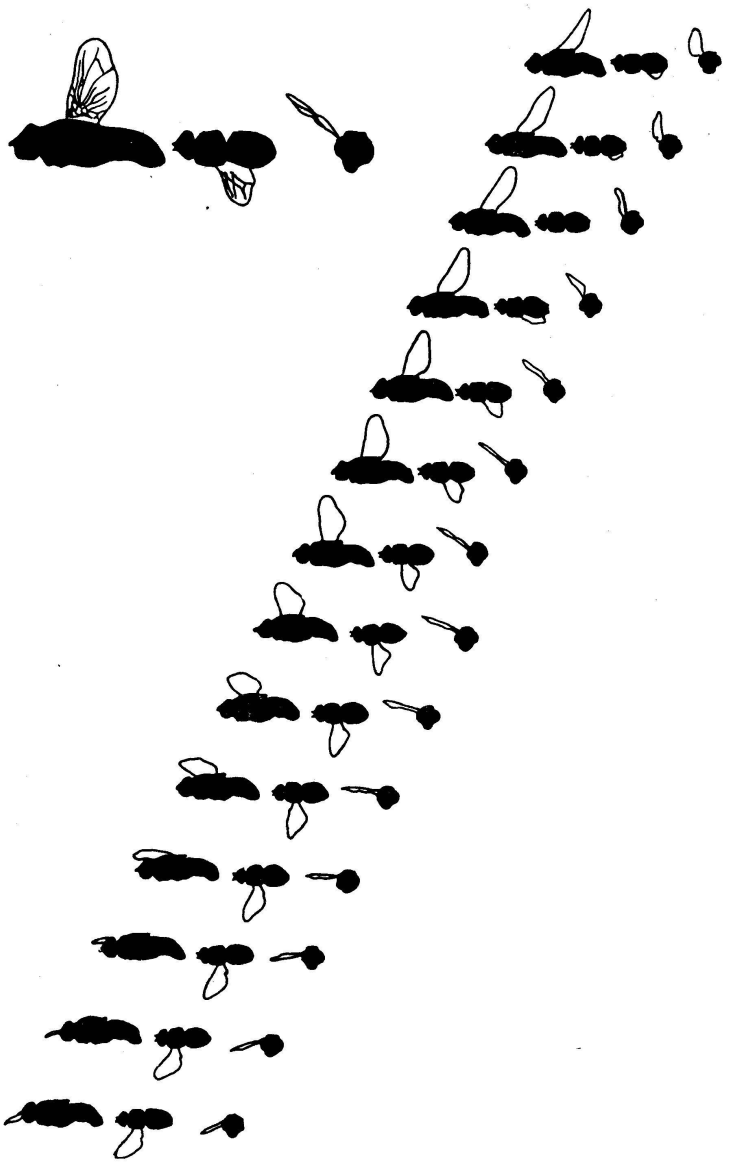

Abbildung 3

Teilbildanalyse einer im Windkanal fliegenden Fliege während der Abschlagphase der Flügel. Die Fliege wurde über ein Spiegelsystem gleichzeitig von der Seite *(links)*, von oben *(Mitte)* sowie von vorn *(rechts)* gefilmt. Bildabstand $^1/_{3200}$ sec (nach [20])

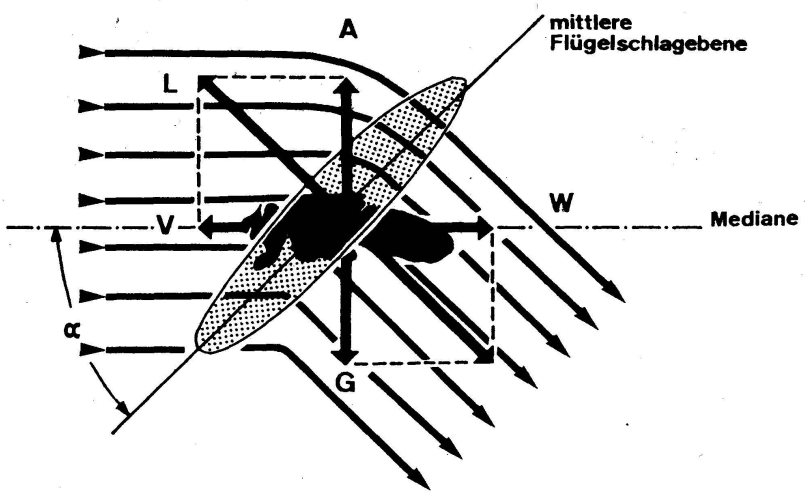

Abbildung 4

Die Strömungsverhältnisse am Schlagflügel der Fliege. Die von vorn kommenden Luftmassen werden nach unten-hinten beschleunigt, so dass eine schräg nach vorn-oben gerichtete Luftkraftresultierende (L) entsteht. Die Schlagebene der Flügel ist gerastert gezeichnet. A = Auftrieb, G = Gewicht der Fliege, V = Vortrieb, W = Luftwiderstand (nach [21])

in einer Ebene auf und ab schwingt (Abb. 5). Der Schlagschwingung überlagert sich eine Drehschwingung. Durch diese Veränderung der Schlagbahn, gekoppelt mit einer Verstellung der Flügelspreite, wird der Flügel beim Abschlag gegen die Unterseite, beim Aufschlag gegen die Oberseite angeströmt, so dass in beiden Schlagphasen Schub- und Hubkräfte entstehen und sich die Schwebfliege nicht wellenförmig tanzend, sondern geradlinig schiessend durch die Luft bewegt. Das alles kann natürlich nur funktionieren, wenn die Insektenflügel im Gegensatz zum Flugzeugflügel Anströmungen nicht nur von der Unterseite, sondern auch von der Oberseite her tolerieren.

Damit haben wir eine spezielle Verhaltensweise, den geradlinigen, unbeschleunigten Normalflug der Fliege, von der verhaltensphysiologischen Seite betrachtet. Fragen müssen wir uns nun in einem nächsten Schritt, wie dieses Verhalten durch die Koordination eines feinen Spiels präzis aufeinander abgestimmter Muskelkontraktionen ausgelöst und wie jede dieser Muskelkontraktionen wieder durch entsprechende nervöse Erregungsmuster programmiert wird. Wir steigen also eine Stufe hinab: auf das Niveau der nervösen Programmierung.

2. Zentralnervöse Programmierung

Als Versuchsobjekte wählen wir uns hierfür andere, ebenfalls wohlbekannte Insektenarten: die Grillen. Sie, zumindest die Feldgrillen, sind flugunfähig. Doch können sie ihre aufgestellten Deckflügel gegeneinander reiben und auf diese Weise singen. Eine mit über hundert feinen Lamellen

besetzte Schrilleiste des rechten Flügels streicht dabei über die Schrillkante des linken Flügels (Abb. 6). Etwa 95 Prozent aller Grillen sind auf diese Weise Rechtsgeiger. Nur beim Einwärtsbewegen, also beim Schliessen der Flügel, entstehen die Laute [17]: und zwar jedesmal, wenn ein Zahn der Schrilleiste über die Kante springt. Jede «Silbe» des Grillengesangs besteht damit aus so vielen Schallstössen oder Lauten, wie die Schrilleiste Zähnchen besitzt. Die Grillenmännchen können diese praktisch anatomisch festgelegten Silben jedoch zu drei Gesangsformen zusammenstellen (Abb. 7): zum Lockgesang, mit dem die Aufmerksamkeit eines Weibchens erregt werden soll, zum Werbegesang, der die Paarung der Geschlechtspartner einleitet, und zum Rivalengesang, der bei Revierstreitigkeiten mit Artgenossen vorgetragen wird [1, 23]. Bei den Grillen können übrigens nur die Männchen singen – genau wie bei den Zikaden, von denen ja ein griechisches Sprichwort sagt, dass sie glücklich zu schätzen seien, da ihre Frauen keine Stimmen haben*. Die drei genannten Gesangsformen unterscheiden sich in der Gruppierung der einzelnen Silben zu Versen. Beim Lockgesang bestehen die Verse aus vier und beim Rivalengesang aus einer grösseren Anzahl von Silben, beim Werbegesang dagegen aus nur je einer einzigen. Wie werden diese Silbenfolgen programmiert? Vierzig Muskeln setzen im zweiten Brustsegment der Grillen am Flügelgelenk oder an der Dorsalseite dieses Segmentes an und wirken antagonistisch oder synergistisch beim Heben und Senken, d.h. beim Öffnen und Schliessen der Deckflügel (Abb. 8). Zwei von ihnen wollen wir etwas näher betrachten: den Subalarmuskel (M 99) und den Remotormuskel (M 90). Um ihren Anteil an der Singbewegung zu studieren, implantiert man den narkotisierten Grillen operativ feine Metallelektroden in diese beiden Muskeln und verschliesst die Operationsstelle mit einem Wachs-Kollophonium-Gemisch, so dass die Grillen an ihrer «Drahtleine» frei umherspazieren und sogar singen können [14, 17]. Die dabei auftretenden elektrischen Muskelpotentiale werden auf einen Oszillographenschirm übertragen (Abb. 9). Macht man auf ihm über einen mechano-elektrischen Transducer auch noch die Kontraktionen des Muskels und die daraufhin produzierten Singlaute sichtbar, erhält man folgendes Bild: Zunächst tritt ein Muskelpotential auf, das mit wenigen Millisekunden Verzögerung zur Kontraktion des Muskels führt, die ihrerseits je nach Muskel den Flügel hebt oder senkt und damit einen Lautstoss oder eine Lautpause zur Folge hat. In Abbildung 10 sind die Muskelpotentiale der Heber (M 99) und Senker (M 90) synchron mit den Silbenfolgen des Lockgesanges aufgetragen: Auf einen Impuls des Senkermuskels folgt stets ein Lautstoss, auf einen des Hebermuskels eine Pause. Was wir schon am zirpenden Tier beobachteten, dass die Grillen nämlich beim Abschlag ihrer Flügeldecken singen, hat sich hier im elektrophysiologischen Experiment mit der verdrahteten Grille auf elegante Weise bestätigt.

* Überliefert von Claudius Aelianus (um 200 n.Chr.) in seinem siebzehnbändigen Werk *Περὶ ζώων ἰδιότητος* (de natura animalium).

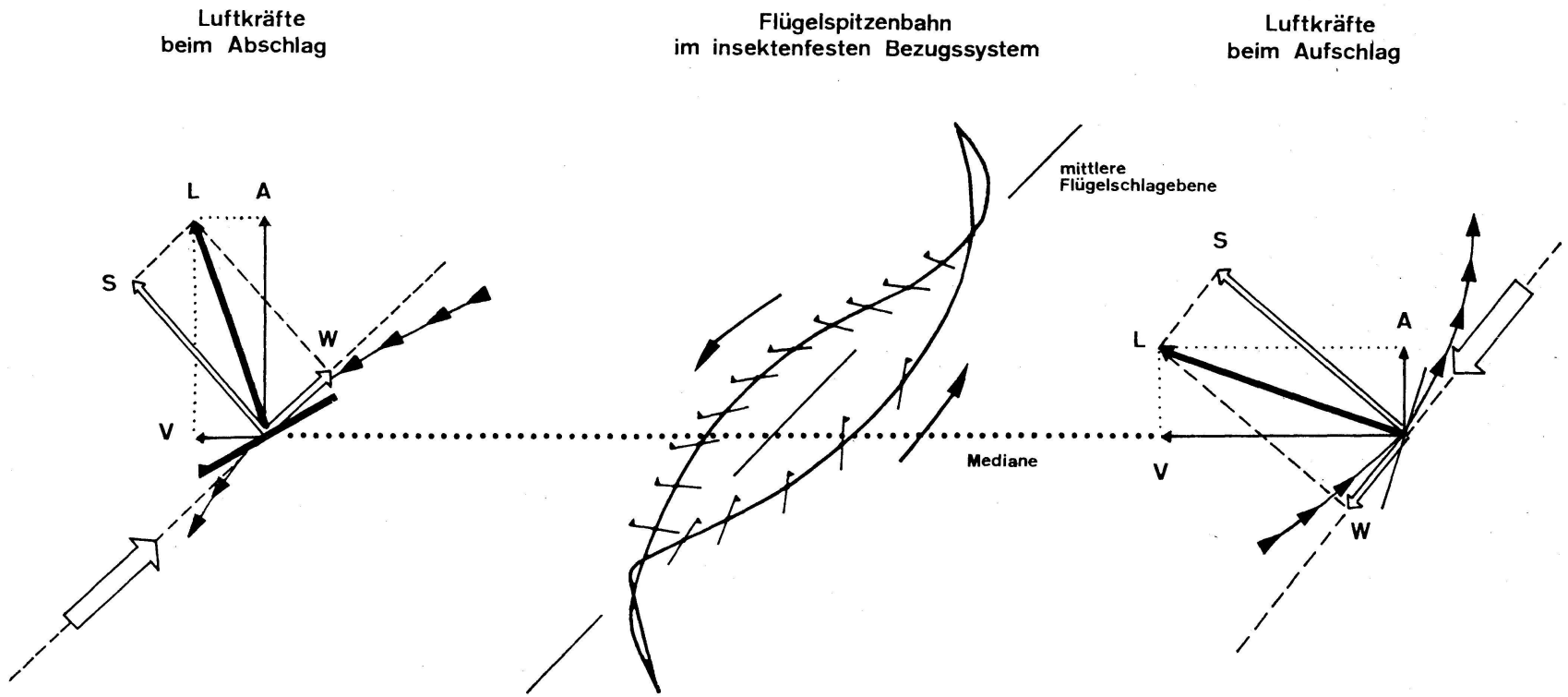

Abbildung 5

Mitte: Weg der Flügelspitze einer «kräftefrei» im Windkanal fliegenden Fliege, bezogen auf ein insektenfestes Koordinatensystem. Der Punktabstand beträgt wie in Abbildung 3 $^1/_{3200}$ sec. Für jeden Punkt ist die Stellung der Flügelspreite angegeben (Oberseite durch Dreieck markiert). *Links* und *rechts:* Die Kraftkomponenten am Flügel während des Ab- und Aufschlags. Der weisse Pfeil gibt die Anströmungsrichtung, die Pfeillinie die Raumbahn des Flügels wieder. A = Auftrieb, L = Luftkraftresultierende, S = Seitkraft, V = Vortrieb, W = Widerstand (nach [20] und [21])

Noch bleibt damit freilich die Frage ungeklärt, wie das Nervensystem den aufeinander abgestimmten Einsatz aller Singmuskeln festlegt. Man könnte daran denken, dass es im Gehirn der Grille bestimmte Zentren gibt, deren Aktivierung zu spezifischen Lautmustern führt. Zahlreiche Reiz- und Ausschaltversuche in bestimmten Hirnarealen haben an frei beweglichen Tieren – analog den klassischen Versuchen von W. R. HESS [11] und E. v. HOLST [12] an Katzen und Hühnern – zwar alle Gesangstypen künstlich auslösen lassen [13], aber natürlich nicht klären können,

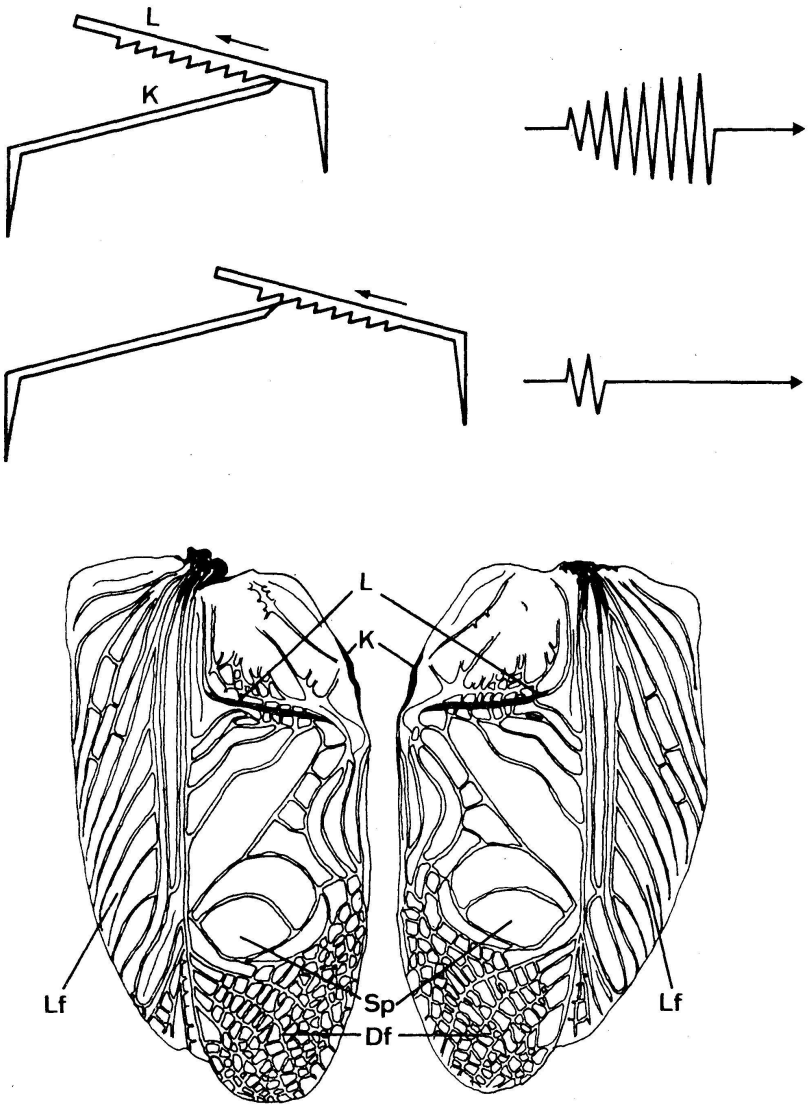

Abbildung 6

Oben: Schema der lauterzeugenden Bewegung der linken Schrillkante (K) gegen die rechte Schrilleiste (L) beim Schliessen der Flügel. Für die beiden dargestellten Bewegungsphasen sind *rechts* die erzeugten Lautstösse symbolisch angegeben. *Unten:* Linker und rechter Deckflügel einer Grille mit Schrillkante (K) und Schrilleiste (L) (nach [14] und [25])

ob das Gehirn wirklich spezifisch programmiert oder nur den Anstoss gibt zum Abruf von Programmen, die weiter basal in den Thorakalganglien zusammengestellt werden. In der Tat können die Hirnkommandos nicht sehr spezifisch sein, wie schon folgendes recht einfach anmutende Experiment zeigt: Durchschneidet man die Nervenverbindungen, die sogenannten Konnektive, zwischen Gehirn und dem Brustganglion, das die Deckflügel innerviert, dann kann man allein durch elektrische Reizung der Halskonnektive Lock- und Werbegesang auslösen [22]. Alle Schaltmechanismen zum koordinierten Einsatz der verschiedenen Singmuskeln müssen also in den Thorakalganglien selbst lokalisiert sein [7].

«Weiss» das Thorakalganglion nun aber überhaupt, ob die intendierte Singbewegung tatsächlich ausgeführt worden ist, d.h. laufen von den mit Gelenksinnesorganen ausgestatteten Flügeln Rückmeldungen an die Thorakalganglien, die eventuell zu Korrekturen des Programms führen könnten? Um das zu klären, muss man die elektrophysiologische Methode weiter verfeinern und mit Glaskapillar-Elektroden eines Spitzendurchmessers von einem zehntausendstel Millimeter in die Nervenzellen selbst einstechen, die die Singmuskeln aktivieren. Jedem Muster von Muskelkontraktionen entspricht nämlich ein ganz bestimmtes Entladungsmuster einzelner

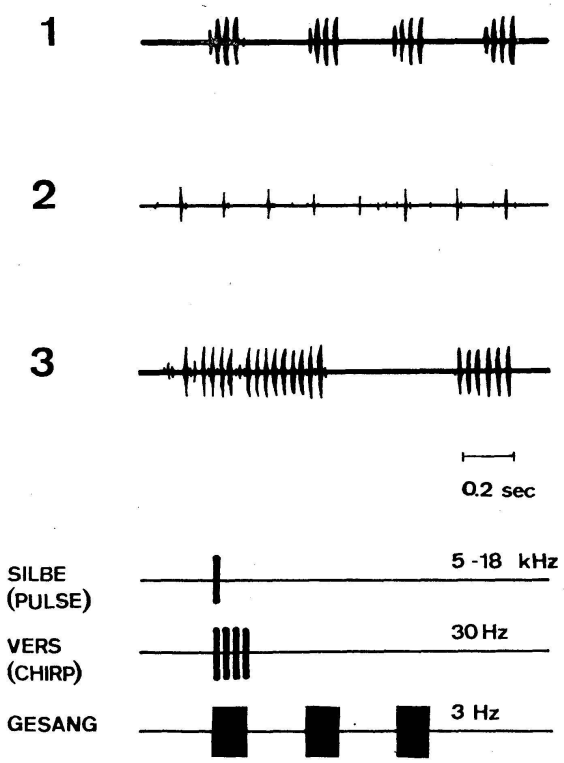

Abbildung 7

Die Lautmuster der Grillengesänge (1 = Lockgesang, 2 = Werbegesang, 3 = Rivalengesang) und ihre zeitliche Gliederung (nach [17] und [22])

Nervenzellen. Amputiert man einem Grillenmännchen nun einen oder beide Flügel [22] und löst auch noch die Singmuskeln von ihren Ansatzstellen am Sklerotinskelett des Grillenthorax [14], bleibt das Entladungsmuster in den Thorakalganglienzellen unverändert erhalten, obwohl gar

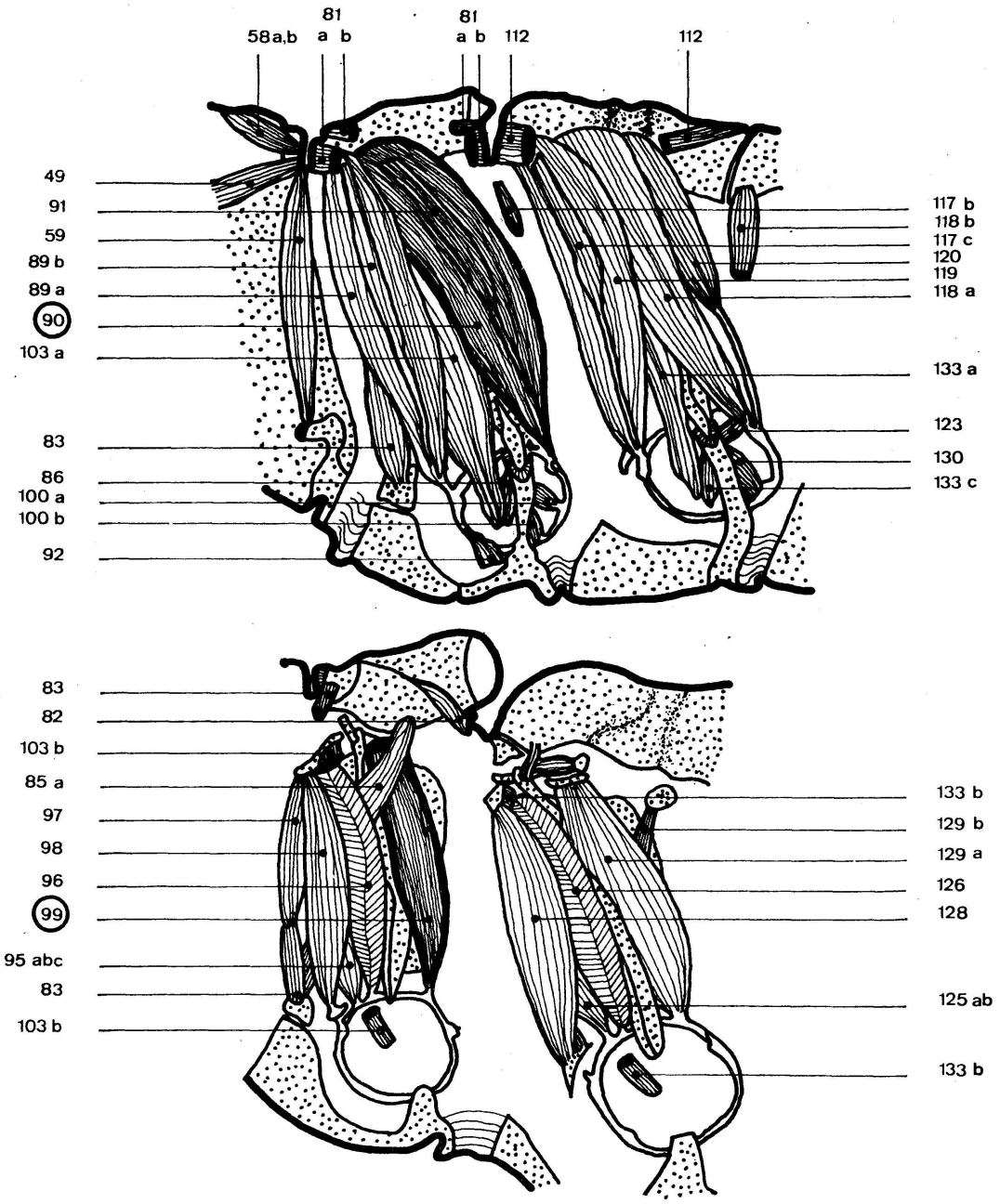

Abbildung 8

Muskulatur des 2. und 3. Thoraxsegmentes der Feldgrille. *Oben:* innere Muskeln; *unten:* äussere Muskeln. Der Remotormuskel (M 90) ist beim Schliessen (Lauterzeugung), der Subalarmuskel (M 99) beim Öffnen der Flügel tätig (nach [17])

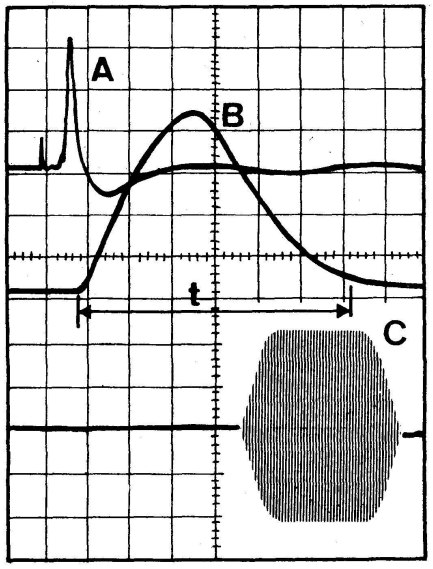

Abbildung 9

Oszillographenschirm mit gleichzeitiger Registrierung von Muskelpotential (A), Muskelkontraktion (B) und Lauterzeugung durch Einwärtsbewegung des Flügels (C). *Abszisse:* 5 msec/Kantenlänge eines Quadrats (kombiniert nach [14])

kein Gesang mehr entsteht. Statt einer singenden Grille beobachten wir jetzt ein «singendes Nervensystem». Das heisst: weder von vorn noch von hinten, weder vom Gehirn noch von den Erfolgsorganen, den Flügeln, her lässt sich das Singprogramm der Thorakalganglien beeinflussen – die Nervenschaltungen in den Thorakalganglien bestimmen es autonom. Es fragt sich nur, wann die Thorakalganglien den Befehl zum Abspielen des Programms erhalten; denn eine Grille singt ja nicht zeitlebens, sondern nur in ganz bestimmten Situationen. Von der Verarbeitung äusserer auslösender Reize wird es abhängen, wann das Gehirn über die Schlundkonnektive die thorakalen Singprogramme abruft und welches Programm es dabei auswählt.

3. Aufnahme und Verarbeitung von Sinnesdaten

Damit haben wir die dritte Ebene erreicht, die uns heute beschäftigen soll, die Ebene, auf der sich die Aufnahme und primäre Verarbeitung von Reizen der Aussenwelt abspielt und von der jene Informationen zum Zentralnervensystem laufen, die schliesslich bestimmte motorische Programme in Gang setzen. Verweilen wir zu diesem Zweck noch ein wenig bei unseren Grillen. Sie alle haben es gewiss schon einmal erlebt, dass eine Grille mit ihrem Gesang abrupt verstummt, wenn Sie sich ihr nähern, lange bevor Sie die Grille und wahrscheinlich auch die Grille Sie hätte sehen können. Ein extrem empfindlicher Vibrationssinn hat die Grille über die Erschütterungen des Bodens informiert und den Befehl zum Abbruch des Gesanges gegeben.

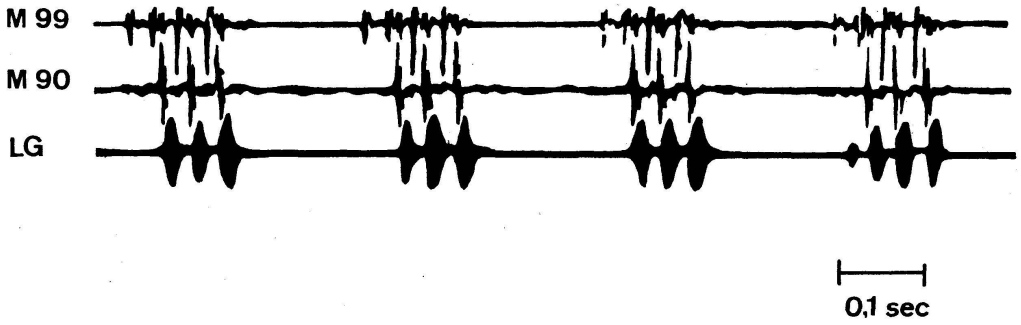

Abbildung 10

Synchrone Registrierung der Kontraktionen der beiden antagonistisch wirkenden Muskeln M 90 und M 99 zusammen mit dem Lautspektrum des Lockgesangs (SG). Die Lautstösse folgen auf Kontraktionen von M 90, die Lautpausen auf Kontraktionen von M 99 (nach [17])

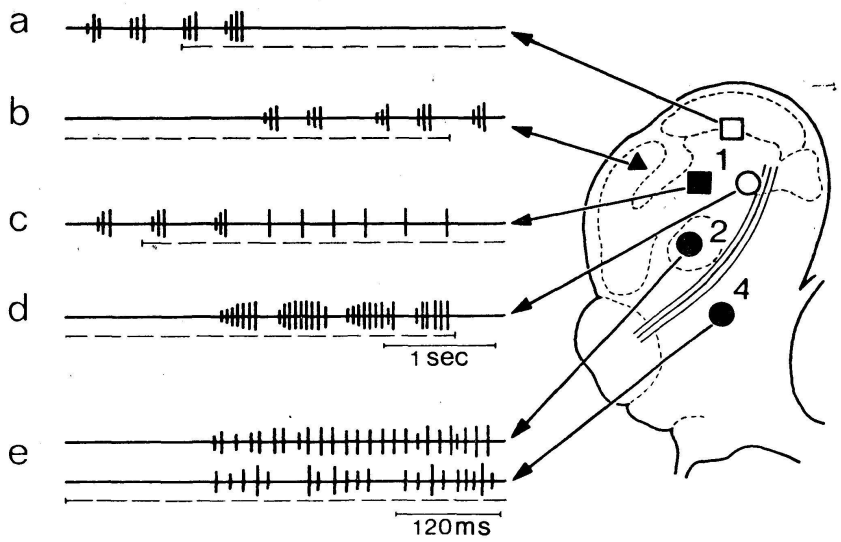

Abbildung 11

Akustische Reaktionen der Feldgrille nach elektrischer Hirnreizung. 1 Pilzkörper *(Corpora pedunculata)*, 2 Zentralkörper. □ Hemmung des Lockgesanges (a); ▲ Auslösung des Lockgesangs (b); ■ Umwandlung des Lockgesangs in Werbegesang (c); ○ Auslösung des Rivalengesangs (d); ● Auslösung atypischer Lautfolgen (e). Der elektrische Reiz ist durch die strichlierte Linie unter den Lautmustern angegeben (nach [14])

Dieser Vibrationssinn hat seinen Sitz in den Beinen, am oberen Ende der Tibia, d.h. kurz unter dem «Knie» des Grillenbeines. Wir nennen diesen Schwingungsrezeptor daher Subgenualorgan (zum Feinbau siehe [24] und Abb. 12). Um zu bestimmen, wie empfindlich diese Subgenualorgane auf Vibrationen des Untergrundes ansprechen [2], muss man wiederum eine spezielle Apparatur bauen, die es erlaubt, jedes beliebige Bein einer fest montierten, lebenden Grille mit Schwingungen bestimmter Frequenz und Amplitude zu reizen und gleichzeitig mit Elektroden die elektrischen Aktivitäten vom zugehörigen Beinnerv abzuleiten [6]. Diese Apparatur zeigt Abbildung 13. Will man nun für alle biologisch wichtigen Vibrationsfrequenzen die Empfindlichkeitsschwelle dieses Sinnesorgans bestimmen, muss man das Bein über die Vibrationsplattform so lange mit immer geringeren Schwingungsintensitäten reizen, bis der Beinnerv keine Antworten mehr zeigt. Diese Grenze der Empfindlichkeit liegt im Hinterbein der Grille bei einer Reizstärke – gemessen als Vibrationsbeschleunigung – von 0,11 cm/sec^2, wenn eine Sinusschwingung von 400–500 Hz verwendet wird (Abb. 14). Das entspricht einer Schwingungsweite von $2{,}2 \times 10^{-8}$ cm, also

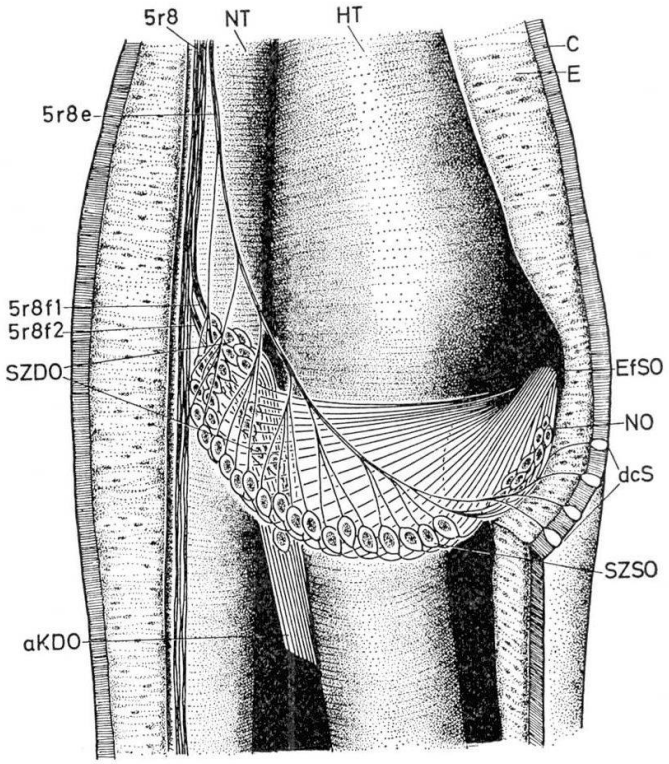

Abbildung 12

Der Vibrationsrezeptor (Subgenualorgan) einer Schabe. Die Tibia des Schabenbeines ist von aussen geöffnet, so dass der Blick auf die frei im Hämolymphraum des Beines ausgespannten Sinneszellen (SZSO) des Subgenualorgans fällt. HT, NT = Tracheen (nach [24], dort weitere Erklärungen)

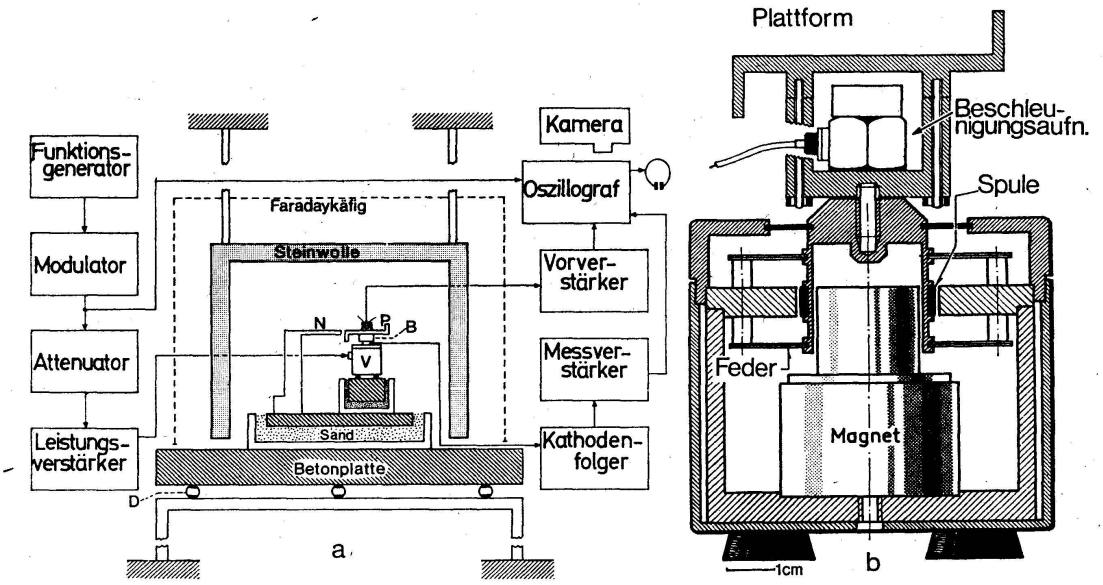

Abbildung 13

Schema der Versuchsapparatur, mit der Vibrationen erzeugt und gemessen und gleichzeitig die elektrischen Potentiale vom Beinnerv einer Grille abgeleitet werden können. Das zu untersuchende Grillenbein ruht mit der in den Nerv eingeführten Elektrode auf einer Plattform (P), die durch einen Vibrator (V) über einen Beschleunigungsaufnehmer (B) in Schwingungen wechselnder Frequenz und Amplitude versetzt werden kann. Der innere Teil der Versuchsanordnung ist rechts vergrössert dargestellt (nach [6])

etwa dem doppelten Durchmesser eines Wasserstoffatoms. Bei millionenfacher Vergrösserung aller Dimensionen würde unsere Grille 40 km lang, der Durchmesser ihrer Beine etwa 1 km betragen, und immer noch könnte sie mit diesen gewaltigen Beinen Vibrationen von nur 0,2 mm Schwingungsweite wahrnehmen. Es mag erstaunen, dass das Subgenualorgan trotz dieser beinahe phantastisch hohen Empfindlichkeit eine – soweit wir das heute wissen – nur relativ einfache Funktion erfüllt: nämlich als Warnsystem zu dienen. Lassen Sie uns daher noch ein sensorisches System betrachten, das weit komplexere Leistungen zu vollbringen und ein viel breiteres Spektrum an Aussenreizen zu verarbeiten hat als diese Vibrationsempfänger. Ich meine das Sehsystem der Insekten mit ihren Komplexaugen.

Kehren wir zu diesem Zweck wieder zurück zum Flug der Fliegen; denn allein damit, dass das motorische Flugsystem der Fliege in der Lage ist, Auftriebs- und Vortriebskräfte in einer Weise zu erzeugen, die einen geradlinigen Flug ermöglicht, lässt sich noch kein Flugmanöver ausführen. Bestimmte Flugkurse müssen gehalten, Hindernisse umflogen und Windrichtungen kompensiert werden. Diese Flugsteuerung erfolgt nun vorwiegend auf optischem Wege. Lässt man in einem Gedankenexperiment eine Fliege geradlinig auf eine Wand zufliegen, die aus senkrechten schwarzen und

weissen Streifen besteht, und schaltet man dabei alle weiteren optischen Reize aus, wird die Fliege immer dann «wissen», dass sie geradeaus, d.h. direkt auf die Muster zufliegt, wenn die Helligkeitsschwankungen – induziert durch die Streifenmuster – mit gleicher Geschwindigkeit über beide Augen von vorn nach hinten laufen. Wird die Fliege dagegen durch irgendeinen äusseren Einfluss ruckartig nach einer Seite (z.B. nach rechts) um die Hochachse gedreht, wandern während dieser Drehung die Streifenmuster im linken Auge auch weiterhin von vorn nach hinten, auf dem rechten dagegen von hinten nach vorn. Sollte das Sehystem der Fliege nun Richtung und Geschwindigkeit von Helligkeitsänderungen auf beiden Augen getrennt registrieren, müsste sich die Fliege nur so lange in die

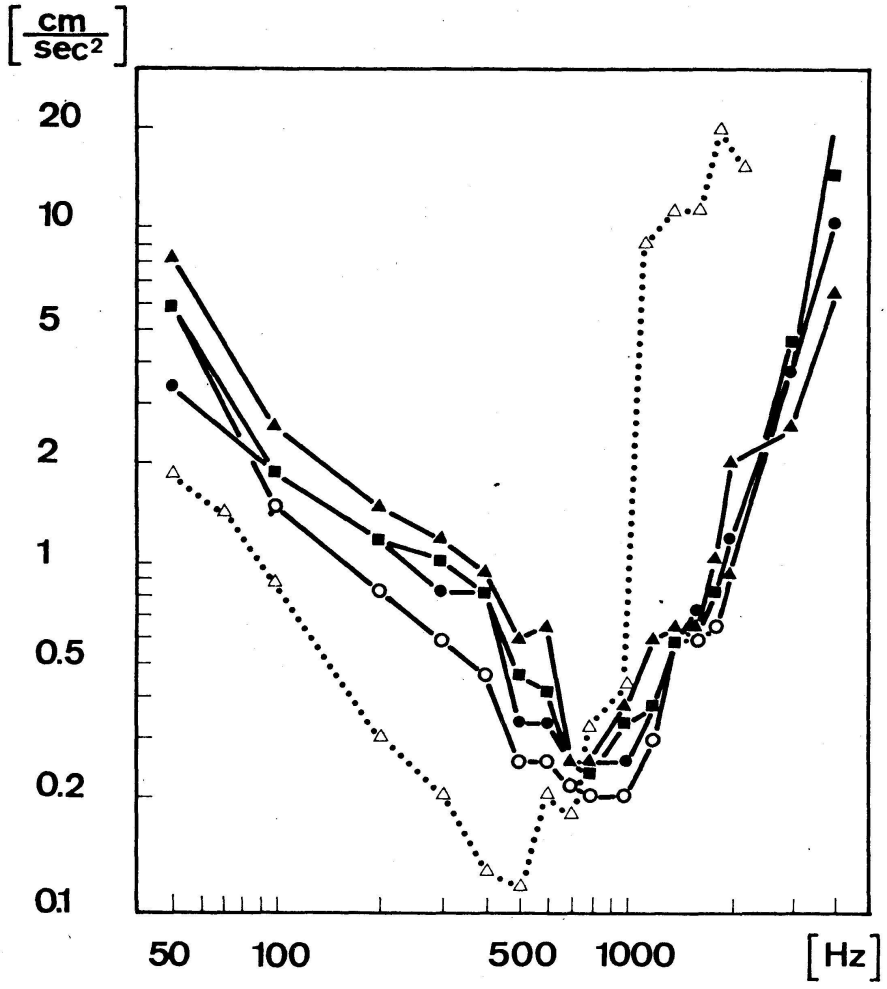

Abbildung 14

Vibrations-Schwellenkurven eines Mittel- *(ausgezogene Kurven)* und eines Hinterbeines *(punktierte Kurve)* der Grille. Bei einer Reizfrequenz von 400–500 Hz genügen Vibrationsbeschleunigungen (Reizintensitäten) von etwa 0,1 cm/sec², um eine Erregung des Subgenualorgans und damit eine Antwort im Beinnerv auszulösen (nach [6])

Gegenrichtung drehen, bis die optische Ausgangslage wiederhergestellt ist.

Dieses eben geschilderte Gedankenexperiment lässt sich nun mit leichten Abwandlungen auch technisch durchführen. Zu diesem Zweck bringt man eine an einer drehbaren Achse fixierte Fliege in das Zentrum eines rotierenden Streifenzylinders und lässt sie dort «auf der Stelle» fliegen (Abb. 15). Sie wird dann der Streifenbewegung mit einer eigenen Drehbewegung folgen, um die optischen Verhältnisse auf dem Facettenraster ihrer Komplexaugen konstant zu halten. Das damit von der Fliege ausgeübte Drehmoment lässt sich nun dadurch nach Grösse und Vorzeichen bestimmen, dass sich die Achse, an der die Fliege fliegt, in einem hochfrequenten

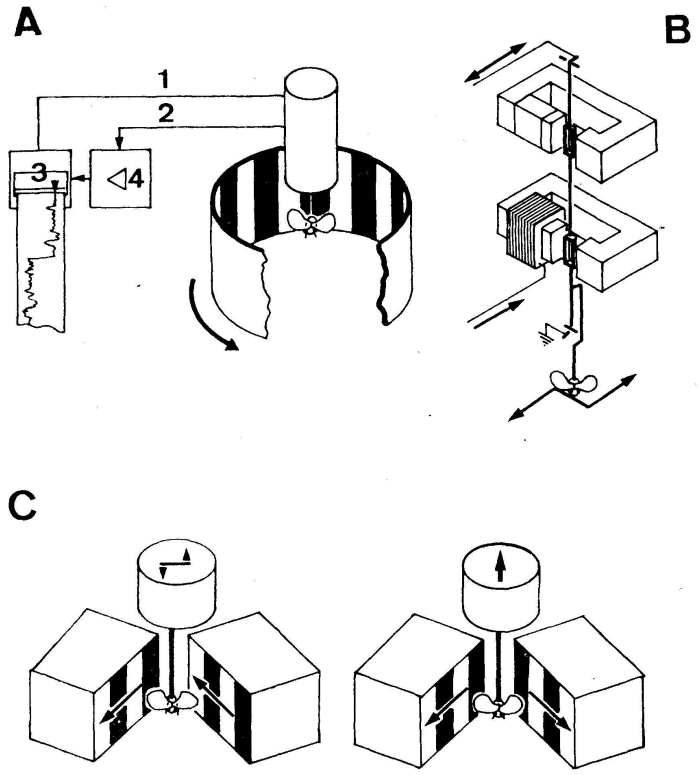

Abbildung 15

Apparatur zur Messung von Drehmomenten fixiert fliegender Fliegen auf optische Bewegungsreize. A = Montage der Fliege im Zentrum eines rotierenden Streifenzylinders und Prinzip der Drehmomentmessung über eine Drehmomentkompensation. B = Schema des Drehmomentkompensators (Erklärung im Text). C = Modifizierte Versuchsanordnung zur Präsentation getrennter Bewegungsreize für beide Augen. Durch Variation des Winkels zwischen Flugrichtung der Fliege und Bewegungsrichtung des Musters können bei der Fliege neben Drehmomenten auch Vortriebskräfte induziert werden (nach [8], [9] und [10])

Magnetfeld bewegt, das Drehmoment der Fliege damit eine Signalspannung hervorruft, die zur Erzeugung eines Rückstellmoments in einem zweiten Magnetfeld dient [8]. Die Fliege wird daher stets in dem Masse, in dem sie sich ein auch nur winziges Stück in eine bestimmte Richtung bewegt, in die Gegenrichtung zurückgedreht. Sie bleibt also stets in der Ausgangslage und damit einer konstanten Reizsituation ausgesetzt (Prinzip des offenen Regelkreises). Der zur Rückstellung nötige Kompensationsstrom kann dann als direktes Mass des von der Fliege ausgeübten Drehmoments gelten. Schliesslich kann man die Apparatur auch noch dahingehend verfeinern, dass beide Augen der Fliege getrennt und in allen Raumrichtungen mit Bewegungsreizen stimuliert werden [10]. Stimmt dann die Bewegungsrichtung des Musters nicht mit der Längsachse der Fliege überein, erzeugt sie neben dem geschilderten Drehmoment auch noch einen – ebenfalls messbaren – Vortrieb.

Freilich wollen wir uns jetzt vom elektronischen Aufwand solcher Apparaturen nicht allzusehr beeindrucken lassen, sondern uns lieber noch einmal darüber Rechenschaft ablegen, was wir hier eigentlich prüfen. Vereinfacht, wenn auch recht abstrakt, lässt sich zu diesem Zweck eine Fliege ungefähr so darstellen, wie das in Abbildung 16A geschehen ist: Über einen Rezeptor (das Komplexauge) erhält die Fliege optische Informationen, die sie über die Gesamtheit ihrer Neuronenschaltungen in Reaktionen – die Bewegung der Flügel und damit die Erzeugung einer Luftkraftresultierenden – umsetzt. Welche neurophysiologischen Vorgänge dazu nötig sind, interessiert uns zunächst nicht. Wir betrachten alle diese Schaltungen lediglich als «black box» und studieren nur die Beziehungen zwischen Eingang und Ausgang dieses Systems, also zwischen Reiz und Reaktion.

Eine solche Betrachtung kann, wenn sie auf sinnvollen und exakten Messungen der ausgelösten Reaktionen beruht, sehr weit führen. In unserem Fall lässt sich aus einer genauen Analyse der Drehmoments- und Vortriebskräfte, also der Reaktionen, die von verschiedenen Bewegungsrichtungen des Musters ausgelöst werden, zwingend auf zwei Bewegungsdetektoren schliessen, die jeweils bei Bewegungswahrnehmung in der einen Richtung erregt, bei Bewegung in der Gegenrichtung gehemmt werden. Man spricht daher von richtungsspezifischen Bewegungsdetektoren. Vielleicht kennen Sie die paarweise angeordneten Lichtschranken vor Garagentüren, die sich nur dann öffnen, wenn beide Lichtschranken in einer, nicht aber in der anderen Richtung durchfahren werden. Genauso arbeiten im Prinzip die Bewegungsdetektoren der Fliege. Aber wo in der genannten «black box» liegen sie? Dazu lässt sich die «black box» zunächst etwas näher spezifizieren. An das Komplexauge mit den Rezeptoren schliesst sich ein mehrschichtiges visuelles System an, dessen Nervenfasern zum Gehirn ziehen. Von diesem klar unterschieden ist der motorische Teil des Nervensystems, der die Flügelbewegung programmiert.

Von den Reiz-Reaktions-Messungen her gesehen, haben wir mit dieser Spezifizierung unser anfängliches Fragezeichen freilich nur vervielfacht (Abb. 16B). Erst Neuroanatomie und Elektrophysiologie können hier weiterhelfen. Da man von vornherein vermuten wird, die Bewegungsdetek-

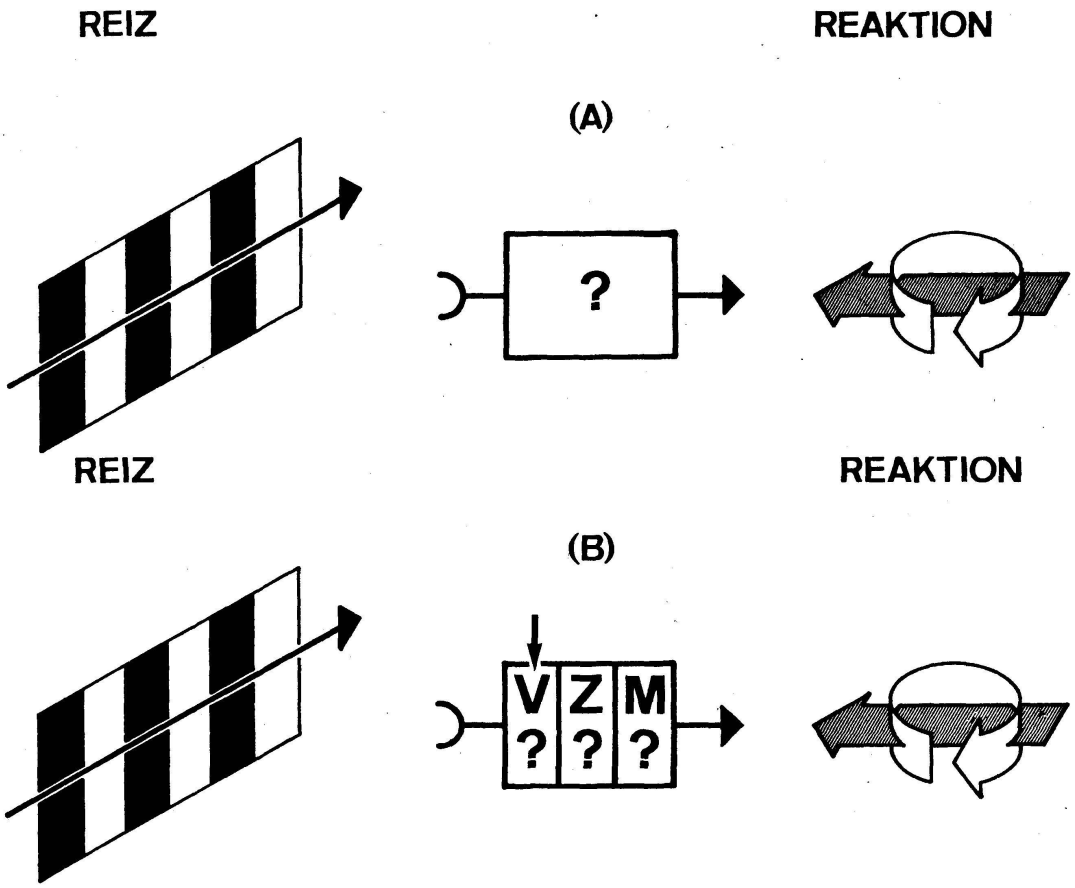

Abbildung 16

«Black-box»-Schema einer Fliege zur Messung von Reiz-Reaktions-Beziehungen. *Links* sind die Bewegungsreize, *rechts* die Reaktionen (Drehmoment und Vortrieb) symbolisiert. A = Versuchsstrategie beim verhaltensphysiologischen Test. B = Direkter experimenteller Eingriff in das visuelle System (V). Z = Zentralnervensystem. M = motorisches System

toren in der am weitesten peripher gelegenen «black box», im visuellen System, lokalisiert zu finden, sei hier das Komplexauge mit den anschliessenden Schaltwerken kurz skizziert. Kappt man vom Fliegenauge eine Kalotte ab und betrachtet sie bei diffusem Licht unter dem Mikroskop, leuchten die lichtleitenden Teile der einzelnen Rezeptorzellen als helle Punkte auf (Abb. 17). Alle diese verschiedene Raumpunkte abtastenden Rezeptorzellen sind nun nach einem raffinierten Schaltplan mit den Ganglienzellen erster Ordnung verbunden, indem jeder Schaltpunkt des ersten optischen Ganglions Eingänge von sechs nicht benachbarten Rezeptorzellen der Insektennetzhaut erhält [3, 4, 15]. Während sich diese Zuleitungen folglich in allen Raumrichtungen kreuzen (Abb. 18), sind die Schaltpunkte des ersten optischen Ganglions untereinander nur in zwei Haupt-

richtungen verbunden. Projiziert man diese Richtungen zurück auf die Oberfläche des Komplexauges, liegen sie in der $+y$- und der $-x$-Richtung [5]. Viele Indizien sprechen heute dafür, dass diese Faserverbindungen zwischen den Schaltpunkten des ersten optischen Ganglions diejenigen

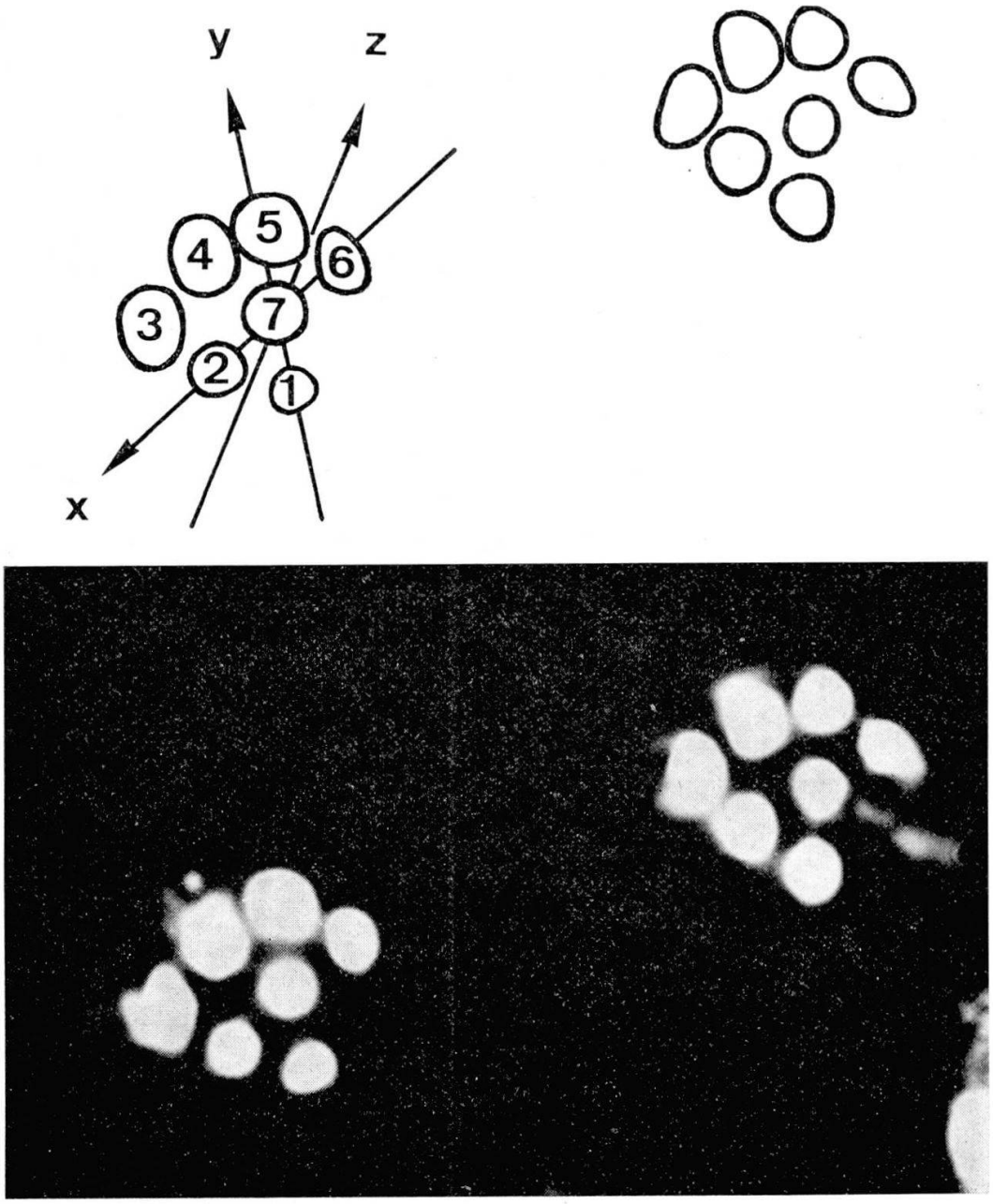

Abbildung 17

Rhabdomere der Sehzellen einer Fliege *(Phormia regina)*. Im diffusen Licht leuchten in jedem Ommatidium sieben Lichtpunkte auf, die den Rhabdomeren von sieben Sehzellen entsprechen. Sie ordnen sich streng gesetzmässig dem hexagonalen x-, y-, z-Koordinatensystem des Facettenrasters ein

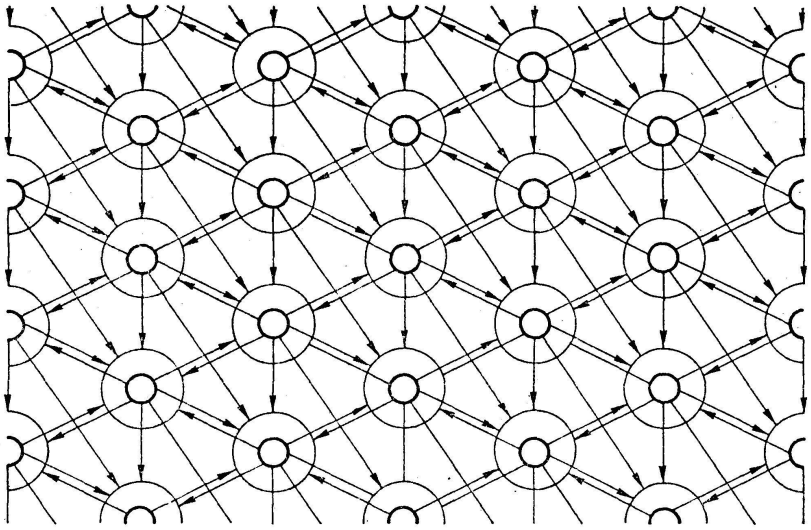

Abbildung 18

Schema der Verschaltung von Netzhaut (Retina) und erstem optischem Ganglion (Lamina) bei Fliegen. Die kleinen Kreise symbolisieren die Ommatidien, von denen jeweils 6 Sehzellfasern zu den eine Ebene tiefer liegenden Lamina-Einheiten («cartridges») ziehen. Der Schaltplan wurde mit speziellen Nervenfärbungen von BRAITENBERG [4] lichtmikroskopisch analysiert (nach [15])

Bewegungsdetektoren verkörpern, die von den Drehmoments- und Vortriebsmessungen gefordert werden müssen [16].

Wie solche Nervenfaserverbindungen zum Erkennen von Bewegungsrichtungen befähigt sein können, worin also die neurophysiologische Grundlage solcher Bewegungsdetektoren besteht, weiss man aus elektrophysiologischen Messungen [19]. Bewegt sich im Schema der Abbildung 19 über einem Rezeptorenraster ein Umweltpunkt von rechts nach links, werden nacheinander alle Rezeptoren und Neuronen erster Ordnung und damit auch das Detektorneuron zweiter Ordnung erregt. Bewegung in der Gegenrichtung führt dagegen zur Hemmung des jeweils nächstfolgenden Neurons, so dass am Detektorneuron keine nennenswerte Erregung einlaufen kann. Das Detektorneuron bewirkt auf diese Weise, dass nur Bewegungen nach links – d.h. z.B. auf dem linken Auge von vorn nach hinten – dem zentralen Nervensystem der Fliege gemeldet werden. Wie wir von den Verhaltensmessungen her wissen, genügen schon Informationen von zwei solchen Detektorneuron-Systemen, um das zentrale Nervensystem der Fliege eindeutig über Bewegungen in jeder beliebigen Raumrichtung zu orientieren.

Die optische Umwelt einer Fliege – wie auch die unsere – besteht nun aber gottlob nicht nur aus hellen und dunklen Streifen. Farben, verschiedene Schwingungsrichtungen polarisierten Lichts, die das Insektenauge unterscheiden kann, und schliesslich eine bestimmte räumliche Anordnung

aller dieser visuellen Reize im Sehfeld, also räumliche Muster, müssen vom Sehsystem erkannt und ausgewertet werden. Schon in jedem Einzelauge eines Insektenkomplexauges wirkt jede Sehzelle als Rezeptor für eine bestimmte Wellenlänge und Schwingungsrichtung des Lichts. Schematisch ist das in Abbildung 20 dadurch angedeutet, dass die beiden mit UV gekennzeichneten Sehzellen die Ultraviolett-Rezeptoren darstellen, die übrigen (Bezeichnung S) ihr Empfindlichkeitsmaximum dagegen im sichtbaren Bereich ($\lambda > 400$ nm) aufweisen und zusätzlich jede Sehzelle noch auf eine bestimmte Schwingungsrichtung polarisierten Lichts maximal anspricht. Informationen über die Wellenlänge und die Schwingungsrichtung des Lichts werden von den Sehzellen also immer gekoppelt aufgenommen, müssen dann aber im weiteren Verlauf der visuellen Datenverarbeitung getrennt werden. Sonst wäre ein Farbensehen unabhängig von der Schwingungsrichtung des Lichts und ein Polarisationssehen unabhängig von der Wellenlänge des Lichts – wie es sich im Verhaltenstest nachweisen lässt – gar nicht möglich. Bei einer solchen Verhaltensmessung bietet man dem betreffenden Insekt in einer wiederum eigens dafür konstruierten Apparatur z. B. zwei Mattscheiben, deren Licht hinsichtlich aller photometrischen Parameter variiert werden kann [29]. Dabei müssen jedoch nicht nur diese

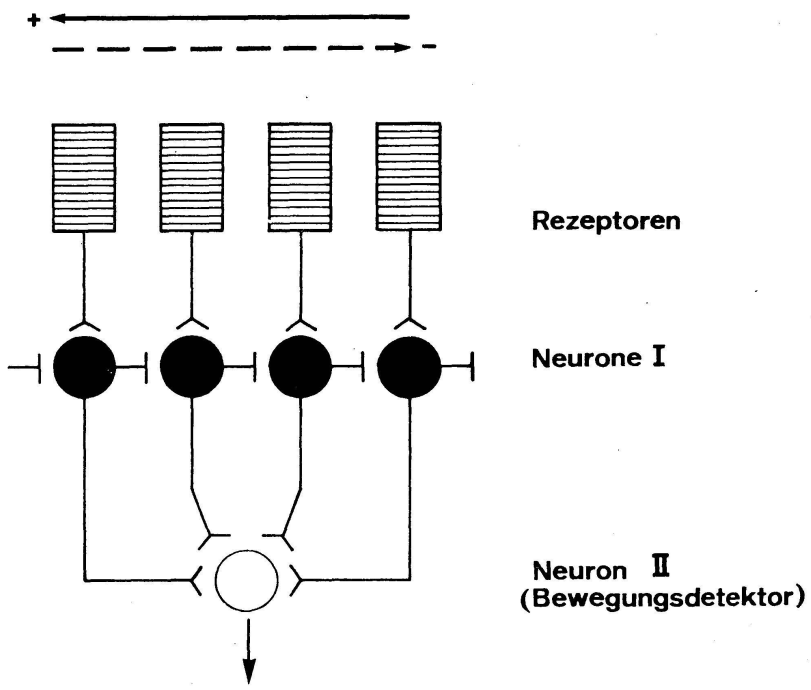

Abbildung 19

Schema der Neuronenverknüpfungen bei einer richtungsspezifischen Detektorschaltung. Nervenfaserendigung mit *Winkelsignatur:* erregende Synapse; Nervenfaserendigung mit *Querstrichsignatur:* hemmende Synapse. Nur Musterbewegungen nach links (+) werden vom Neuron II übertragen

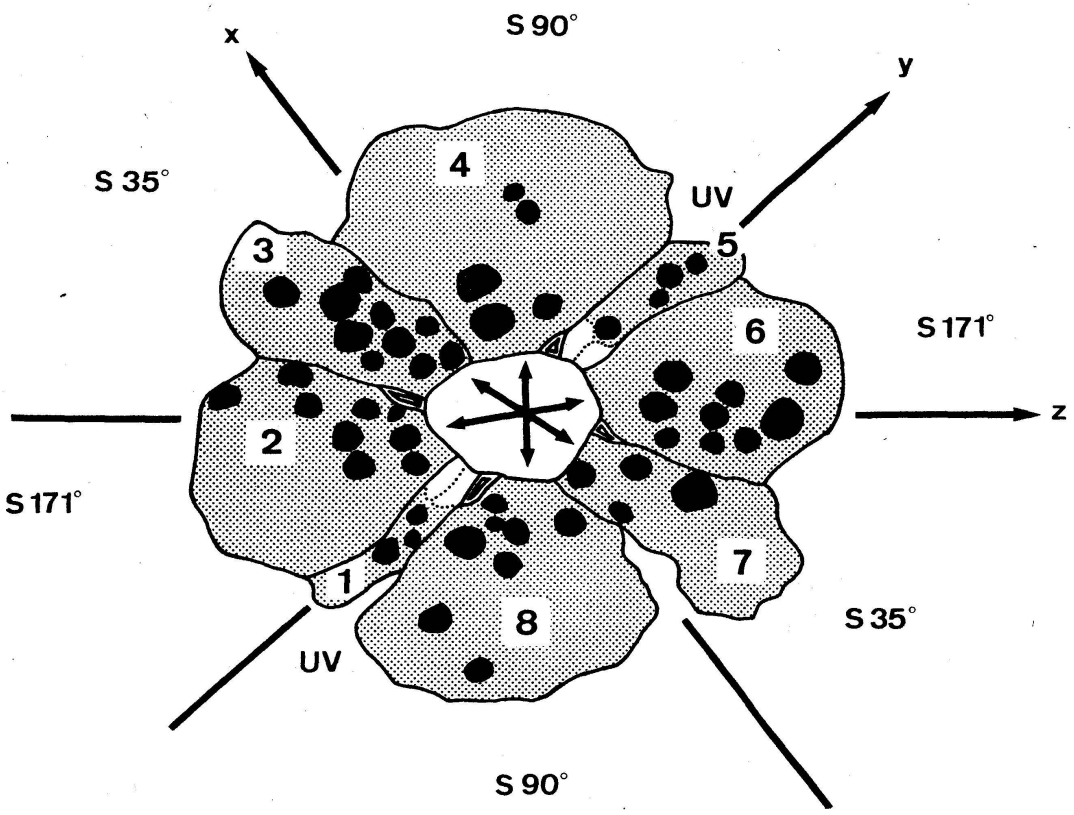

Abbildung 20

Querschnitt durch die acht Sehzellen im distalen Bereich eines Ameisen-Ommatidiums (*Cataglyphis bicolor*). Mit Hilfe des *x*-, *y*-, *z*-Koordinatensystems, das dem Facettenraster der Augenoberfläche entlehnt ist, lassen sich die acht Sehzellen individuell kennzeichnen. Jede Sehzelle ist gleichzeitig ein Empfänger für die Wellenlänge und die Polarisationsrichtung des einfallenden Lichts. Die maximale spektrale Empfindlichkeit liegt entweder im Ultraviolett (UV) oder im sichtbaren Bereich (S; $\lambda > 400$ nm). Auf Grund der Feinstruktur ihres Rhabdomers (Zentralteil) ist jede Sehzelle für eine bestimmte Schwingungsrichtung polarisierten Lichts maximal empfindlich. Diese Richtungen sind hier relativ zur *z*-Achse angegeben. Das Ommatidium entstammt einem mit langwelligem Licht adaptierten Auge (nach [28])

Parameter selbst, sondern auch ihre Raumpositionen kontrolliert werden; denn die einzelnen Regionen eines Komplexauges können sich in ihren optischen Leistungen stark unterscheiden. Viele Insekten besitzen z. B. nur in ihrem oberen Augenbereich UV-Rezeptoren, erkennen Muster vorwiegend im ventralen Sehfeld [26] usw. Lässt man eine Wüstenameise, bei der einzelne Augenteile durch Überlackierung ausgeschaltet sind, unter dem Polarisationsmuster des natürlichen Himmels laufen, kann man zeigen, dass diese Ameise zur Navigation nur einen ganz bestimmten, vornoben gelegenen Augenbezirk verwendet [30]. Bleibt nur das hintere Augendrittel frei, sind die Ameisen völlig desorientiert (Abb. 21). Die elektronen-

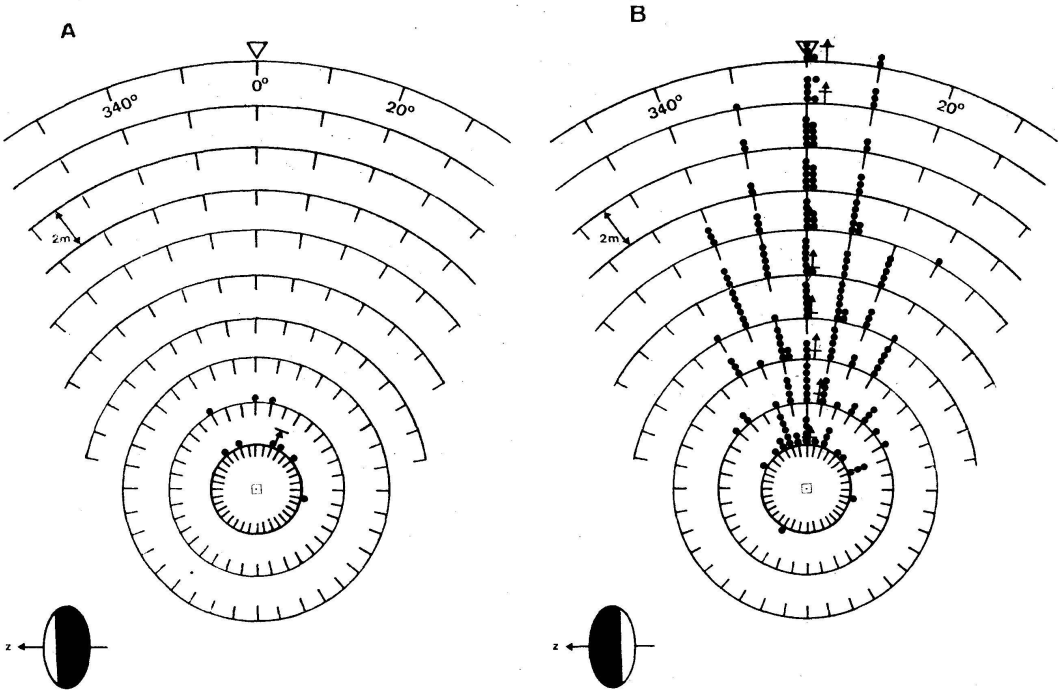

Abbildung 21

Die Orientierungsrichtungen von Wüstenameisen mit partiell überlackierten Augenbereichen *(Einschaltfiguren)* im natürlichen Biotop. Der *weisse Pfeil* gibt die Sollrichtung an (0°), das *weisse Quadrat* den Auflasspunkt der behandelten Ameisen. Alle zwei Meter wurden die Abweichungen von der Sollrichtung gemessen *(schwarze Pfeile:* mittlere Orientierungsrichtungen). Ergebnis: Im Gegensatz zum hinteren Augendrittel (A) ermöglicht das vordere Drittel (B) eine präzise Orientierung nach dem Polarisationsmuster des Himmels

mikroskopische Analyse wird nun erweisen, ob dieser Vorzugsbereich des Auges durch bestimmte feinstrukturelle Besonderheiten ausgezeichnet ist. Informationstheoretisch gesprochen, heisst das: Die über ein ganzes Raster von Kanälen (Einzelaugen im gewählten Beispiel) einlaufenden Erregungen werden je nach der Lage des betreffenden Sinneskanals im Gesamtraster unterschiedlich stark bewertet (gewichtet). Es ist daher auch nicht möglich, neurophysiologisch aus einem bestimmten Teil des Rezeptorenrasters erhaltene Befunde auf das gesamte Rezeptorenraster zu übertragen. Oft sind es eben nur ganz bestimmte Rasterbezirke, die eine spezielle Verhaltensweise kontrollieren [27].

Damit wollen wir nun unseren kurzen Streifzug durch einige neurophysiologische Werkstätten beschliessen – durch Laboratorien, die sich zum Ziel gesetzt haben, die Leistungen des Nervensystems gemeinsam mit den von ihnen programmierten Verhaltensmustern zu studieren. Vielleicht hat dieser Gang – wenn auch nur kurz und im Eilschritt – einen kleinen Eindruck davon vermitteln können, wie die Methoden der Neuroanatomie, der Elektrophysiologie und der Verhaltensmessung gerade in unseren Tagen immer

mehr verfeinert werden, um die Steuerung tierischen Verhaltens nicht nur zu beschreiben, sondern auch in ihren Mechanismen zu verstehen. Ameisen und Fliegen, von denen wir heute so viel gesprochen haben, besitzen Gehirne, die nur einen Kubikmillimeter gross sind und zehntausendmal weniger Nervenzellen als wir Menschen enthalten. Was die gemeinsame Analyse von Neurophysiologie und Verhalten gerade bei Insekten so reizvoll macht, ist daher nicht nur die Freude am Flug der Schwebfliegen am Waldesrand, nicht nur die Faszination über die neuen neurophysiologischen Techniken, die gerade bei Insekten so erfolgversprechend zum Einsatz gekommen sind – gewiss, sie ist es auch –, aber es ist vor allem wohl die Hoffnung, durch das Studium dieser relativ einfachen und übersichtlichen Nervensysteme schliesslich auch die komplexeren höherer Tiere und des Menschen verstehen zu lernen.

LITERATUR

1. ALEXANDER, R.D.: Aggressiveness, territoriality, and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). Behaviour *17:* 130–223 (1961).
2. AUTRUM, H., SCHNEIDER, W.: Vergleichende Untersuchungen über den Erschütterungssinn der Insekten. Z.vergl.Physiol. *31:* 77–88 (1948).
3. BOSCHEK, C.B.: On the fine structure of the peripheral retina and lamina ganglionaris of the fly, *Musca domestica.* Z.Zellforsch. *118:* 369–409 (1971).
4. BRAITENBERG, V.: Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections. Exp.Brain Res. *3:* 271–298 (1967).
5. BRAITENBERG, V.: Ordnung und Orientierung der Elemente im Sehsystem der Fliege. Kybernetik *7:* 235–242 (1970).
6. DAMBACH, M.: Der Vibrationssinn der Grillen. I. Schwellenmessungen an Beinen frei beweglicher Tiere. J.comp.Physiol. *79:* 281–304 (1972).
7. ELSNER, N., HUBER, F.: Neurale Grundlagen artspezifischer Kommunikation bei Orthopteren. Fortschr.Zool. (im Druck).
8. GOETZ, K.G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila.* Kybernetik *2:* 77–92 (1964).
9. GOETZ, K.G.: Verhaltensanalyse des visuellen Systems der Fruchtfliege *Drosophila.* Mitt. Max-Planck-Ges. *6:* 346–365 (1965).
10. GOETZ, K.G.: Flight control in *Drosophila* by visual perception of motion. Kybernetik *4:* 199–208 (1968).
11. HESS, W.R.: Das Zwischenhirn. Syndrome, Lokalisationen, Funktionen. Benno Schwabe, Basel 1949.
12. HOLST, E. v., ST. PAUL, U. v.: Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. *47:* 409–422 (1960).
13. HUBER, F.: The role of the central nervous system in Orthoptera during co-ordination and control of stridulation. In: Acoustic behaviour of animals, chapter 17: 440–488; ed. by R. G. Busnel. Elsevier Publ. Comp., Amsterdam 1964.
14. HUBER, F.: Nervöse Grundlagen der akustischen Kommunikation bei Insekten. Rhein.-Westf. Akad.Wiss., N *205:* 41–91 (1970).
15. KIRSCHFELD, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca.* Exp.Brain Res. *3:* 248–270 (1967).

16. KIRSCHFELD, K.: The visual system of *Musca:* Studies on optics, structure, and function. In: Information processing of the visual systems of Arthropods, ed. by R. Wehner. K. Springer, Berlin/Heidelberg/New York; pp. 61–74 (1972).
17. KUTSCH, W.: Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltensweisen von drei Grillenarten. Z.vergl.Physiol. *63:* 335–378 (1969).
18. KUTSCH, W., HUBER, F.: Zentrale versus periphere Kontrolle des Gesanges von Grillen *(Gryllus campestris)*. Z.vergl.Physiol. *67:* 140–159 (1970).
19. MICHAEL, C.R.: Receptive fields of single optic nerve fibres in a mammal with an all-cone retina. II. Directionally selective units. J.Neurophysiol. *31:* 257–267 (1968).
20. NACHTIGALL, W.: Die Kinematik der Schlagflügelbewegungen von Dipteren. Methodische und analytische Grundlagen zur Biophysik des Insektenfluges. Z.vergl. Physiol. *50:* 149–211 (1966).
21. NACHTIGALL, W.: Gläserne Schwingen. H. Moos, München 1968.
22. OTTO, D.: Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen. Z.vergl.Physiol. *74:* 227–271 (1971).
23. REGEN, J.: Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Arch.ges.Physiol. *155:* 193–200 (1913).
24. SCHNORBUS, H.: Die subgenualen Sinnesorgane von *Periplaneta americana.* Histologie und Vibrationsschwellen. Z.vergl.Physiol. *71:* 14–48 (1971).
25. STARK, A.A.: Untersuchungen am Lautorgan einiger Grillen- und Laubheuschrekken-Arten. Zool.Jb.Abt.Anat.Ontogen. *77:* 9–50 (1958).
26. WEHNER, R.: Dorsoventral asymmetry in the visual field of the bee, *Apis mellifera.* J.comp.Physiol. *77:* 256–277 (1972).
27. WEHNER, R.: Das Koordinatensystem des Sehfeldes bei Arthropoden. Fortschr. Zool. (im Druck).
28. WEHNER, R., HERRLING, P.L., BRUNNERT, A., KLEIN, R.: Periphere Adaptation und zentralnervöse Umstimmung im optischen System von *Cataglyphis bicolor.* Rev.suisse zool. *79:* 197–228 (1972).
29. WEHNER, R., TOGGWEILER, F.: Verhaltensphysiologischer Nachweis des Farbensehens bei *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). J.comp.Physiol. *77:* 239–255 (1972).
30. WEILER, R., HUBER, M.: The significance of different eye regions for astromenotactic orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). In: Information processing in the visual systems of Arthropods, ed. by R. Wehner. K. Springer, Berlin/Heidelberg/New York; pp. 287–293 (1972).