

JOLANTA GÓRSKA

Uniwersytet Jagielloński
Muzeum Zoologiczne, Instytut Zoologii
Ingardena 6, 30-060 Kraków

BEHAWIORALNO-FIZJOLOGICZNE PODŁOŻE REAKCJI FONOTAKSJI U ŚWIERSZCZY

Systemy akustycznego porozumiewania się między sobą osobników tego samego gatunku rozwinęły się w trakcie ewolucji niezależnie u wielu różnych grup owadów. Znaczenie komunikacji akustycznej staje się szczególnie wyraźnie widoczne w okresie rozrodu, kiedy to osobniki przeciwnych płci muszą przede wszystkim odnaleźć się w swym naturalnym środowisku. Dźwięk o charakterystycznym dla gatunku wzorcu jest dobrym przekaznikiem informacji pomiędzy gotowymi do rozrodu, lecz oddalonymi od siebie osobnikami. Sygnał akustyczny służy do orientacji poszukujących się osobników przeciwnych płci umożliwiając im odnalezienie się w ich naturalnym środowisku. Zjawisko to, będące ukierunkowaną reakcją w stronę źródła dźwięku jest nazywane w etologii fonotaksją. Fonotaksja jest reakcją stereotypową, której wzorzec jest w pełni wrodzony lub, jak to określa się inaczej, sztywny. Najbardziej interesującym aspektem fonotaksji jest mechanizm umożliwiający z jednej strony określenie kierunku, z którego dochodzi bodziec dźwiękowy, z drugiej zaś rozpoznanie osobnika tego samego gatunku na podstawie słyszanego dźwięku.

Dobrze znanymi owadami, które posiadają zdolność do wytwarzania dźwięku są świerszcze (*Gryllidae*), należące do rzędu prostoskrzydłych (*Orthoptera*). Większość gatunków z rzędu prostoskrzydłych wykształciła w toku ewolucji bardzo skomplikowane formy porozumiewania się na drodze akustycznej. Dlatego owady te stały się przedmiotem intensywnych badań nad komunikacją akustyczną i leżącym u jej podstawy zjawiskiem fonotaksji.

U owadów można wyróżnić kilka różnych strategii fonotaktycznych. Przeważnie głosy wabiące (ang. calling song) wydaje tylko samiec, a samica, która je odbiera podąża w kierunku słyszanego źródła dźwięku i odnajduje samca. Jednak samice niektórych gatunków owadów w odpowiedzi na sygnały przywabiające samców też mogą wydawać dźwięki, tak więc zarówno samica, jak i samiec wykazują reakcję fonotaksji i podążają ku sobie (EWING 1989). W przypadku świerszczy tylko samica porusza się w kierunku samca, który znajduje się cały czas w jednym miejscu i stanowi dla samicy stacjonarne źródło dźwięku, które może ona zlokalizować i odszukać. Samiec świerszcza *Teleogryllus commodus* stojąc w wejściu swej norki może wytwarzać przez wiele godzin bez przerwy

głośny dźwięk wabiący. Zachowuje się w ten sposób tylko wówczas, gdy posiada w pełni wykształcony spermatofor, czyli torebkę zawierającą plemniki, to znaczy gdy jest gotowy do kopulacji. Im dłużej wydaje dźwięk, tym większe szanse ma samica na odnalezienie samca, gdyż idąc w jego kierunku ma więcej czasu na prawidłowe ustalanie kierunku i pokonanie dzielącej ją od niego odległości. Po dotarciu do samca rozpoczynają się krótkotrwałe zaloty, po których następuje kopulacja. W jej trakcie samiec przyczepia spermatofor do narządów rozrodczych samicy a potem pozostaje przy niej jeszcze przez jakiś czas odpędzając inne samce, które mogłyby znaleźć się w pobliżu (LOHER 1989).

Samce świerszczy wytwarzają oprócz dźwięku wabiącego jeszcze dwa inne rodzaje dźwięków. Są to dźwięki zalotne, czyli sygnały emitowane wyłącznie w krótko trwającym okresie zalotów (ang. courtship song) oraz dźwięki agresji (ang. aggressive song) wytwarzane po zbliżeniu się innych samców do zwabionej samicy. Wymienione trzy rodzaje sygnałów różnią się między sobą pod względem częstotliwości i wzorca dźwięku. Nie wszystkie też są rzeczywiście gatunkowo specyficzne. Prowadzone na kilku gatunkach *Gryllidae* badania dowiodły, że na przykład dźwięk zalotny nie jest sygnałem specyficznym dla gatunku i nie jest on niezbędnie konieczny do rozpoczęcia kopulacji. Specyficzność gatunkowa jest natomiast cechą charakterystyczną dźwięków wabiących (BENNET-CLARK 1989).

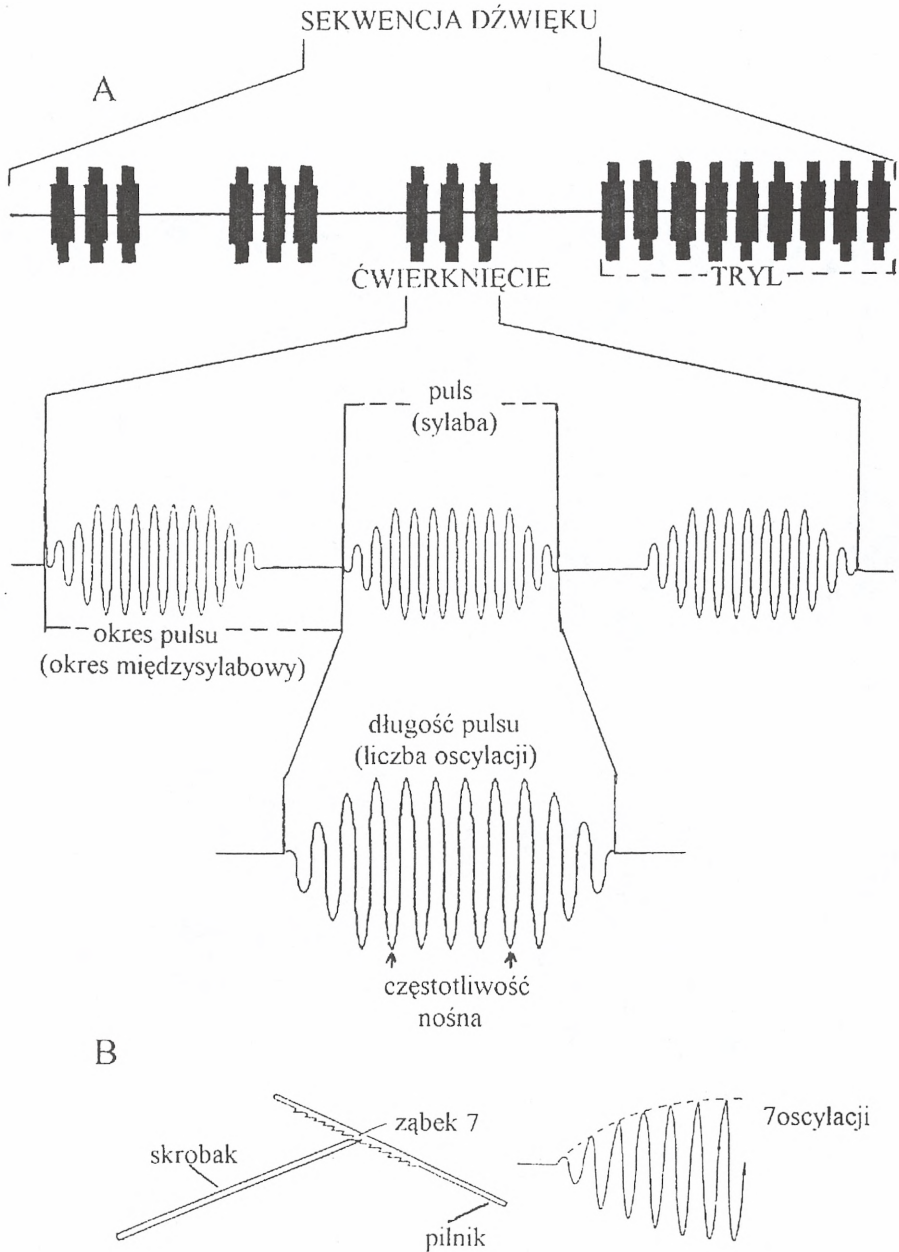
Fakt, że ćwierkające odgłosy samca świerszcza zwabiają samicę został zaobserwowany już dość dawno temu. Historia badań nad tym zjawiskiem rozpoczęła się w 1913 roku, kiedy to Regen po raz pierwszy przeprowadził szereg doświadczeń laboratoryjnych. Były to badania pionierskie, które weryfikowały poczynione w naturze spostrzeżenia. Regen zastosował w swoich doświadczeniach urządzenie działające na zasadzie telefonu. Dzięki temu emitowany przez samca dźwięk był przekazywany do izolowanej komory doświadczalnej, w której przebywała samica. Jak stwierdził Regen, w trakcie emisji dźwięku wabiącego samica poruszała się w tym kierunku, z którego dochodził sygnał. Badacz ten wykazał, że samica świerszcza potrafi zlokalizować wydającego dźwięki samca a jedyną wskazówką jest dla niej dźwięk wabiący (WEBER i THORSON 1989).

Podstawą złożonego systemu wewnątrzgatunkowej komunikacji akustycznej i fonotaksji świerszczy jest jednak przede wszystkim występowanie i budowa narządów umożliwiających wytwarzanie dźwięku.

WYTWARZANIE DŹWIĘKU

U świerszczy odbywa się ono na zasadzie strydulacji, czyli pocierania o siebie różnych części ciała. Aparat strydulacyjny znajduje się na przednich, stwardniałych skrzydłach nazywanych pokrywami (*tegmina*) i ma postać dwóch kutikularnych struktur. Jedna z nich, w kształcie listewki, jest nazywana „żeberkiem” lub „skrobakiem” (*plectrum*, ang. scraper), druga natomiast utworzona przez rząd kutikularnych ząbków tworzy tak zwany „pilnik” (ang. file). Obydwie są przekształconymi żyłkami przednich skrzydeł. Podczas wytwarzania dźwięku skrobak lewego skrzydła pociera o pilnik prawego skrzydła i przesuwając się po ząbkach pilnika wpada wraz z nim w drgania (ryc. 1B). Drgania żeberka i pilnika są zbyt słabe, aby wytworzyć falę rozchodzącą się w powietrzu. Ponieważ jednak

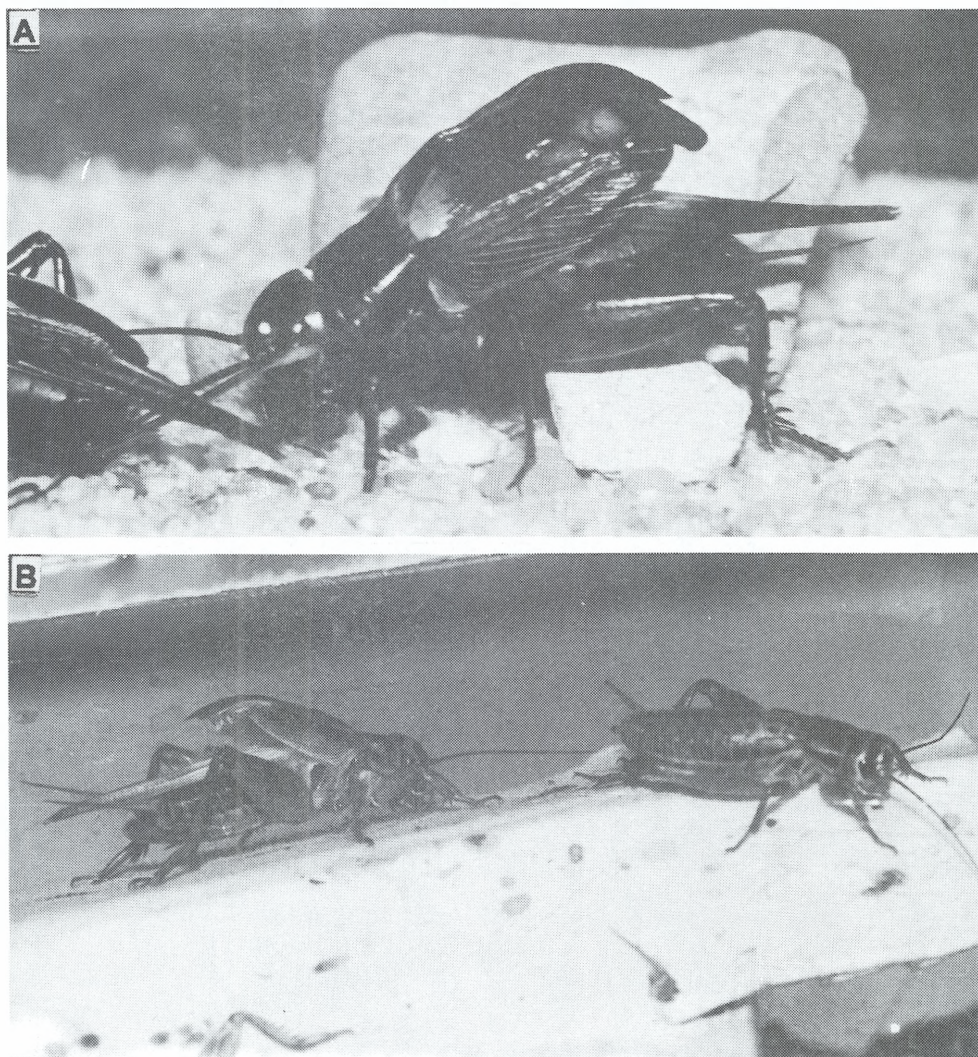
przenoszą się na pokrywę, to wprawiają w drgania tę część błony skrzydła, która jest częścią rezonującą aparatu dźwiękowego i jest nazywana harfą. Drgania harfy są już wystarczająco silne, aby wytworzyć falę dźwiękową, która może



Ryc.1. A. Schemat przedstawiający strukturę bodźca akustycznego (wg WEBERA i THORSONA 1989, zmienione). B. Wytwarzanie dźwięku. Przesunięcie się skrobaka po jednym ząbku pilnika wytwarza jedną oscylację pulsu (wg HUBERA 1970, zmienione).

rozchodzić się w powietrzu na dość duże odległości. Co więcej, u wielu gatunków świerszczy w trakcie strydulacji obie pokrywy są unoszone ponad tułowiem w taki sposób (ryc. 2A, B), że tworzą wklęsłą powierzchnię, dzięki czemu emitowany dźwięk przybiera postać wiązki i dlatego może docierać na większe odległości (BENNET-CLARK 1989).

Wydawane za pomocą tak zbudowanego aparatu dźwięki są bodźcami złożonymi, a więc charakteryzującymi się określoną strukturą (ryc. 1A). Fale akustyczne wytwarzane przez drgający rezonator (harfę) charakteryzują się pewną częstotliwością nośną (czyli częstotliwością podstawową o najwyższej energii) i jej częstotliwościami harmonicznymi (w przypadku głosów wabiących świerszczy



Ryc. 2. Strydulujące samice świerszczy. Widoczne charakterystyczne ułożenie skrzydeł pierwszej pary w czasie wytwarzania dźwięku.

A. *Gryllus bimaculatus*, B. *Acheta domesticus*

częstotliwość nośna dźwięku wynosi 4–5 kHz). Specyficzna budowa harfy sprawia, że częstotliwość podstawowa dźwięku ulega wzmocnieniu. Ponieważ jednak harfa jest wprawiana w drgania okresowo, to znaczy wtedy gdy skrzydła wykonują ruch dośrodkowy, wytwarzany dźwięk nie jest ciągły lecz modulowany, czyli składa się z serii pulsów (syllab dźwięku), których amplituda płynnie narasta i opada (BENNET-CLARK 1989). Jeden puls powstaje podczas pojedynczego ruchu dośrodkowego skrzydeł, gdy *plectrum* pociera o ząbki pilnika, przy czym przesunięcie się *plectrum* po jednym ząbku wytwarza jedną oscylację pulsu (syllaby) (ryc. 1B). W zależności od rytmiki ruchów skrzydeł pulsy są wytwarzane pojedynczo, w grupach lub w długich seriach. Pojedyncze pulsy lub ich krótkie serie to ćwierknięcia. Przez ucho ludzkie są one zawsze odbierane jako pojedyncze dźwięki (EWING 1989). Natomiast długotrwałe i jednostajne serie pulsów są nazywane trylami. Tryle, ćwierknięcia oraz ich różne kombinacje składają się na pewien wzorzec dźwięku zwany sekwencją. Jest on charakterystyczny dla gatunku. Wynika to po części z określonej budowy morfologicznej aparatu strydulacyjnego. Długość pilnika, liczba występujących na nim ząbków oraz odstępy pomiędzy nimi warunkują postać pulsów (BENNET-CLARK 1989, EWING 1989). Dzieje się tak jednak i z tej przyczyny, że wzorzec dźwięku zależy od utrwalonej w ośrodkowym układzie nerwowym rytmiki ruchów strydulacyjnych skrzydeł. Charakterystyczna rytmika ruchów skrzydeł jest regulowana przez ośrodek (centrum) strydulacji, zlokalizowany w drugim zwoju tułowiowym (BARBACKA-SUROWIAK i SUROWIAK 1993).

ODBIERANIE DŹWIĘKÓW

Wydawany przez samce dźwięk jest odbierany przez osobniki obydwu płci. Jego percepcji służą bębenkowe narządy słuchowe zwane narządami tympanalnymi, które są wyspecjalizowanymi narządami chordotonalnymi. Narządy te u prostoskrzydłych należących do podrzędu *Ensifera* (*Gryllidae*, *Tettigonidae*) znajdują się na голениach pierwszej pary odnóży. Ich budowa wykazuje u świerszczy najwyższy stopień złożoności. Na przednich odnóżach, tuż poniżej stawu łączącego goleń z udem wyraźnie zaznaczają się dwa podłużne otwory zamknięte błonami tympanalnymi. Błony te przylegają do ścian tchawek biegnących wewnątrz odnóży, z których jedna jest główną tchawką odnóży, zaś druga jej bocznym odgałęzieniem. Tchawka główna biegnie wzdłuż odnóży, po czym przechodzi w przetchlinkę zakończoną otworem na boku tułowia. Ten szczegół budowy anatomicznej „ucha” świerszcza jest niezwykle ważny. Budowa taka umożliwia bowiem oddziaływanie fal dźwiękowych na błony bębenkowe zarówno z zewnątrz, jak i od środka ciała poprzez tchawki (EWING 1989). Również ważnym i jednocześnie interesującym szczegółem budowy całego układu jest to, że w tułowiu tchawki z lewego i prawego odnóży stykają się ze sobą. Oddziela je od siebie jedynie cienka, elastyczna błona. Błona ta wprawdzie blokuje bezpośredni przepływ powietrza między tchawkami, ale umożliwia przenoszenie się w nich drgań w taki sposób, że drgania percepowane przez narząd tympanalny z jednej strony ciała docierają aż do narządu słuchowego po drugiej stronie ciała. Taka budowa „ucha” świerszcza umożliwia porównanie akustycznego ciśnienia

dźwięku, który dociera do każdego tympanum zarówno bezpośrednio od strony zewnętrznej, jak i pośrednio od strony wewnętrznej (ang. pressure difference receivers). Ten mechanizm, którego wyjaśnienie zaproponował Autrum już w 1940 roku, pozwala owadowi ustalić kierunek, z którego dochodzi dźwięk (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Badania nad zachowaniem się samic wykazały, że rozpoznają one samca swojego gatunku po jego dźwiękach (STOUT i wpółaut. 1983, STOUT i MCGHEE, 1988, WEBER i THORSON 1989). Przeprowadzono bardzo wiele badań aby ustalić, który spośród parametrów dźwięku jest decydujący w rozpoznawaniu przez samicę samca swojego gatunku. W badaniach tych koncentrowano się głównie na roli dźwięku w izolacji seksualnej. Wyniki okazały się bardzo zróżnicowane. Niektórzy badacze twierdzili, że kluczową rolę w procesie fonotaksji odgrywa częstotliwość nośna (HILL 1974). Według innych największe znaczenie miałyby mieć sam wzorzec dźwięku (ZARETSKY 1972). Różnice zdań co do znaczenia poszczególnych parametrów dźwięku w fonotaksji były spowodowane stosowaniem odmiennych metod a po części tym, że badania były prowadzone na różnych gatunkach prostoskrzydłych. Okazało się również, że nie można wskazać jednego określonego parametru dźwięku, który u wszystkich gatunków odgrywałby kluczową rolę w wyzwaniu reakcji fonotaksji. Dowiodły tego badania porównawcze POPOVA i SHUVALOVA (1977) przeprowadzone na kilku gatunkach w Turkmenistanie (EWING 1989). DOHERTY (1985b) badając gatunek świerszcza *Gryllus bimaculatus* i STOUT (1983) badający *Acheta domesticus* zaproponowali hipotezę, że rozpoznawanie dźwięku jako bodźca specyficznego gatunkowo odbywa się na podstawie wielu parametrów (ang. the multiple-recognition hypothesis) (WEBER i THORSON 1989). Dzieli się je obecnie na tak zwane parametry „kluczowe” dla danego gatunku (ang. essential recognition parameters), które są bezwzględnie konieczne dla wystąpienia reakcji fonotaksji i parametry dodatkowe, które warunkują optymalny poziom reakcji (EWING 1989).

Cechy dźwięków wabiących samców wykorzystuje się w taksonomii *Orthoptera* i analizuje zarówno częstotliwość nośną dźwięku, jak i jego wzorzec czasowy (długość pulsu, okres pulsu, liczbę pulsów w jednostce czasu, długość przerw pomiędzy pulsami). Stwierdzono, że takie parametry bodźca akustycznego, jak częstotliwość nośna, liczba pulsów wytwarzanych w jednostce czasu czy struktura trylu są charakterystyczne dla gatunku i są dziedziczne (BENNET-CLARK 1989). Jedynie gatunki allopatryczne (to znaczy takie, które uzyskały izolację seksualną w wyniku izolacji geograficznej) mogą wytwarzać podobne dźwięki. Gatunkami takimi są, na przykład, *Gryllus campestris* i *Gryllus bimaculatus*. Ich dźwięki są bardzo podobne zarówno pod względem częstotliwości, jak i wzorca dźwięku. Natomiast gatunki zamieszkujące to samo środowisko, na przykład *Telleogryllus commodus* i *Telleogryllus oceanicus*, emitują zupełnie różne sygnały (BENNET-CLARK 1989). Oczywiście występuje także pewne zróżnicowanie osobnicze w obrębie każdego gatunku. Jest ono jednak znacznie mniejsze niż zróżnicowanie pomiędzy gatunkami. Na proces strydulacji a przez to również i na parametry dźwięku mają pewien wpływ także czynniki zewnętrzne. Znamienny jest na przykład wpływ temperatury. Liczba pulsów i ćwierknień w jednostce czasu, będąca odzwierciedleniem rytmiki ruchów skrzydeł owada, wzrasta wraz ze wzrostem temperatury niemal proporcjonalnie. Również częstotliwość nośna

dźwięku, a więc częstotliwość oscylacji w obrębie pojedynczego pulsu zmienia się w zależności od temperatury. Zmiany te nie są jednak tak proporcjonalne, jak zmiany liczby pulsów i ćwierknień, gdyż zależą przede wszystkim od cech fizycznych rezonatora aparatu strydulacyjnego danej grupy świerszczy (BENNET-CLARK 1989).

Stosunkowo ważnym elementem wzorca dźwięku wydaje się być długość okresu międzysylabowego (okres pomiędzy początkiem dwóch następujących po sobie sylab, czyli pulsów). Wykazano u kilku gatunków świerszczy, że sztuczne dźwięki wabiące, różniące się długością okresów międzysylabowych (SP, ang. syllable period), wpływają na reakcję samic. Na przykład dla świerszcza domowego najbardziej atrakcyjnymi są sygnały wabiące o SP równym od 50 do 70 ms, a więc takim, jaki występuje w dźwiękach emitowanych przez samce tego gatunku w warunkach naturalnych (STOUT i współaut. 1983, STOUT i MCGHEE 1988). Poznanie preferencji samicy co do parametrów, którymi charakteryzować się powinien najbardziej atrakcyjny dla niej dźwięk wabiący, jest wykorzystywane w badaniach nad neurofizjologicznym mechanizmem fonotaksji.

FILTROWANIE I PRZETWARZANIE DŹWIĘKU

Gdy sygnał akustyczny dociera do błony bębenkowej narządu tympanalnego samicy, wprawia ją w drgania, które z kolei pobudzają komórki czuciowe receptorów słuchu (sensille chordotonalne) i powodują powstanie w nich potencjałów receptorowych. Sygnał ten jest następnie przekazywany do zwoju przedtułowiowego, skąd dociera do mózgu i do ośrodków motorycznych tułowia. Po dotarciu do mózgu sygnał akustyczny jest integrowany z sygnałami pochodzącymi z innych receptorów, po czym już w postaci gotowych instrukcji poprzez interneurony zstępujące dociera do mięśni tułowia (efektorów) i tam inicjuje bądź tylko moduluje aktywność lokomotoryczną owada (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Filtrowanie i przetwarzanie dźwięku rozpoczyna się już na poziomie receptorów. Wśród 50–70 słuchowych komórek receptorowych można wyróżnić populacje, z których każda dostrojona jest do odbioru dźwięków o pewnej, określonej częstotliwości. Największa z nich, zawierająca od $\frac{1}{3}$ do $\frac{2}{3}$ wszystkich receptorów, jest dostrojona do częstotliwości nośnej dźwięków wabiących, to jest 4–5 kHz. Oznacza to, że jeżeli utrzymać wszystkie parametry dźwięku na stałym poziomie, a zmieniać tylko częstotliwość nośną, wówczas liczba impulsów nerwowych, generowanych przez każdą komórkę receptorową z tej populacji, jest największa właśnie dla bodźca o częstotliwości 4–5 kHz. Mniejsza populacja receptorów jest dostrojona do 12–16 kHz, zaś najmniejsza populacja najłatwiej ulega pobudzeniu przez dźwięki o częstotliwości nośnej mniejszej niż 2 kHz. Późniejsze badania na świerszczu *Teleogryllus oceanicus* wykazały, że w narządzie słuchowym osobników należących do tego gatunku, oprócz populacji komórek dostrojonej do dźwięków o częstotliwości 4–5 kHz występują także populacje komórek receptorowych inaczej dostrojone. Znalezione zarówno grupy receptorów dostrojone do dwóch różnych częstotliwości, jak i takie które nie są dostrojone do żadnej określonej częstotliwości, a ich pobudliwość jest jednakowa w całym zakresie częstotliwości od 0,5 do 42 kHz (MICHELSEN i LARSEN 1985).

W podobny sposób receptory słuchowe kodują natężenie dźwięku. Zmiany w natężeniu dźwięku znajdują swoje odbicie w zmianach częstotliwości impulsów nerwowych (wyładowań iglicowych) w komórkach receptorowych oraz w zmianach okresu ich utajenia, to jest czasu jaki upływa od momentu zadziałania bodźca do chwili wyzwolenia przez komórkę pierwszego potencjału czynnościowego. Obserwuje się przy tym taką zależność, że wraz ze wzrostem natężenia bodźca wzrasta ilość wyzwalanych potencjałów i jednocześnie skraca się okres utajenia (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Bodziec dźwiękowy odbierany przez receptory słuchowe jest przesyłany dalej do zwoju przedtułowiowego. Receptorowe włókna słuchowe organów tympanalnych dochodzą do centralnej części zwoju przedtułowiowego zwanej neuropilem, czyli siateczki zbudowanej z porozgałęzianych wypustek aksonów, gdzie kontaktują się z innymi neuronami (MICHELSEN i LARSEN 1985, EWING 1989).

Intensywne badania z zakresu neurobiologii recepcji słuchowej wielu gatunków prostoskrzydłych przyczyniły się do zidentyfikowania kilku klas interneuronów słuchowych pośredniczących w dalszym przewodzeniu bodźca akustycznego. WOHLERS i HUBER (1982) zidentyfikowali sześć typów neuronów słuchowych w zwoju przedtułowiowym dzieląc je na kilka klas: neurony omega (O), których aksony nie wychodzą poza zwój przedtułowiowy; neurony A, których aksony dochodzą do mózgu; neurony T, których jeden akson dochodzi do mózgu a drugi do zwoju śródtułowiowego oraz neurony D, których aksony dochodzą tylko do zwoju śródtułowiowego (ryc. 3). Boyan opisał natomiast kilka neuronów słuchowych w obrębie samego mózgu (EWING 1989, MICHELSEN i LARSEN 1985).

Interneurony segmentalne (ang. segmental auditory interneurons) umożliwiają porównanie bodźców akustycznych odbieranych przez narządy tympanalne po obu stronach ciała. Ponieważ neuropil akustyczny zwoju przedtułowiowego występuje w postaci dwóch rozłącznych struktur występujących w prawej i lewej części zwoju przedtułowiowego, interneurony segmentalne są niejako pomostem umożliwiającym przepływ informacji pomiędzy tymi dwoma częściami neuropilu. Jest to szczególnie ważne w ustalaniu kierunku, z którego dochodzi dany bodziec akustyczny (EWING 1989, MICHELSEN i LARSEN 1985).

Największe neurony segmentalne to tak zwane interneurony omega (ON). Zostały tak nazwane ze względu na ich charakterystyczny kształt przypominający grecką literę Ω . Stwierdzono je u kilku gatunków świerszczy: *Gryllus campestris*, *Teleogryllus oceanicus*, *Gryllus bimaculatus* i *Acheta domesticus* (MICHELSEN i LARSEN 1985). Występują dwa typy tych neuronów, ON1 i ON2, każdy w postaci pary komórek. Ciała komórkowe neuronów jednej pary leżą w przeciwległych częściach zwoju przedtułowiowego, a ich strefy dendrytyczne penetrują obydwie części neuropilu akustycznego, prawą i lewą.

Stosunkowo dobrze zostało poznane działanie pary interneuronów typu ON1. Impulsy nerwowe generowane w strefie dendrytycznej, znajdującej się w tej części neuropilu co ciało komórki ON1, są przekazywane wzdłuż aksonu do przeciwległego (kontralateralnego) pola dendrytycznego. Liczba potencjałów czynnościowych przesyłanych do przeciwległej części neuropilu zależy od natężenia dźwięku i aktualnego potencjału spoczynkowego błony neuronu. Stwierdzono, że ta komórka ON1, która jest aktualnie pobudzona hyperpolaryzuje, czyli hamuje drugą komórkę ON1 ze swej pary. Wzajemne hamowanie się

neuronów ON1 podkreśla różnice w pobudzeniu lewej i prawej strony ciała. W taki sposób jest określany kierunek, z którego dochodzi bodziec akustyczny. Inną właściwością interneuronów ON1, jest to, że są najczulsze na bodźce dźwiękowe o takiej samej częstotliwości, jak częstotliwość sygnałów wabiących, czyli 4–5 kHz, chociaż stwierdzono, że mogą reagować także na bodźce o znacznie szerszym (1–40 kHz) zakresie częstotliwości (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Właściwości interneuronów ON2 są o wiele słabiej poznane. W zasadzie wiadomo tylko, że ciało komórkowe i dendryty ON2 graniczą z ON1 i w przeciwieństwie do ON1 są pobudzane przez bodźce dochodzące z narządów tympalnych obu stron ciała (MICHELSEN i LARSEN 1985).

Spośród stosunkowo dużej liczby neuronów słuchowych występujących w zwoju przedtułowiowym, tylko dwie lub trzy pary mają aksony dochodzące do mózgu. WOHLERS i HUBER (1982) opisali właściwości integrujące dwóch typów interneuronów wstępujących: AN1 i AN2 (ang. ascending auditory interneurons). Komórki te, podobnie jak neurony omega, występują parami, przy czym dendryty tej komórki, której ciało jest położone w lewej części neuropilu, penetrują jego prawą część i odwrotnie (ryc. 3 A).

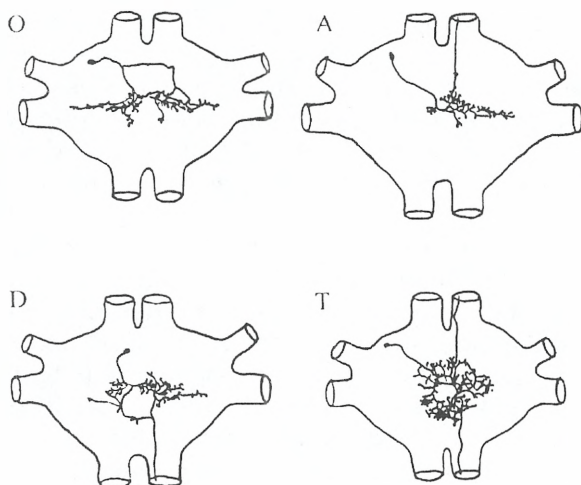
Interneuron AN1 podobnie jak ON1 jest ściśle dostrojony do częstotliwości dźwięków wabiących, to jest 4–5 kHz. Ponadto w neuronie tym odbywa się kodowanie wzorca rozkładu w czasie elementów składowych dźwięku (ang. pulse-coder). Ponieważ okres refrakcji neuronu AN1 (czas, który musi upłynąć od momentu aktywacji neuronu, aby mógł być wyzwolony następny potencjał czynnościowy) jest krótki i wynosi 15 ms, pulsy o długości 25 ms i częstotliwości powtórzeń 25 Hz mogą być tu kodowane jako oddzielne sylaby dźwięku. Dlatego na przykład *Gryllus bimaculatus* rozróżnia poszczególne sylaby tylko we własnych dźwiękach wabiących, natomiast nie rozróżnia ich w dźwiękach innych gatunków świerszczy, u których częstotliwość powtórzeń pulsów jest wyższa (MICHELSEN i LARSEN 1985, EWING 1989).

Interneuron AN2 reaguje na bodźce akustyczne w znacznie szerszym zakresie częstotliwości niż AN1, z tym że przy niskim natężeniu dźwięku najmocniej reaguje na bodźce o wysokiej częstotliwości. Jego długi okres refrakcji (od 40 do 80 ms) uniemożliwia kodowanie przerw między sylabami w przypadku dźwięków wabiących (ang. chirp-coder). Natomiast sygnały zalotne, które są krótkimi dźwiękami o częstotliwości nośnej 14–16 kHz i są powtarzane z niską częstotliwością 2 do 3 kHz, mogą być kodowane przez AN2 (MICHELSEN i LARSEN 1985, EWING 1989).

Większość badaczy opisywała dwie pary interneuronów słuchowych. Stout wyróżnił u świerszcza domowego trzy funkcjonalnie różne klasy L-kształtnych interneuronów słuchowych, które nazwał: L1, L2 i L3. Komórki te, podobnie jak wszystkie opisywane wcześniej neurony, występują w parach. Najważniejszym spośród nich jest neuron L1. Morfologicznie jest on podobny do interneuronu AN1, opisanego u *Gryllus campestris* przez WOHLERSA i HUBERA (1982). Jego próg pobudliwości jest najniższy dla dźwięków wabiących o częstotliwości nośnej 5 kHz i natężeniu od 45 do 50 dB. Już aktywność pojedynczej komórki L1 jest wystarczająca do wystąpienia reakcji fonotaksji (ATKINS i współaut. 1992).

Interneuron L2 przewodzi bodźce dźwiękowe o dużej częstotliwości nośnej (16 kHz), przy czym wartości nadprogowe natężenia bodźca dla tej częstotliwości

wynoszą od 55 do 65 dB. Natomiast natężenie dźwięku o interesującej nas częstotliwości 5 kHz musi przekraczać aż 85 dB, aby bodziec ten osiągnął próg pobudliwości neuronu. Dlatego też L2 nie odgrywa roli w fonotaktycznej reakcji samicy na sygnały wabiące samca. Przypuszcza się natomiast, że neuron L2 *Acheta domesticus*, podobnie jak odkryty u *Teleogryllus oceanicus* neuron INT-1 przewodzący bodźce o wysokiej częstotliwości, może mieć znaczenie w fonotaksji ujemnej. Jak stwierdzono, leży ona u podstawy reakcji ucieczki przed drapieżnikiem wydającym dźwięki o wysokiej częstotliwości, czyli przed nietoperzem (ATKINS i współaut. 1992).



Ryc. 3 Cztery klasy neuronów słuchowych (WOHLERS i HUBER 1982, zmienione).

O — neuron omega (segmentalny);
A — neuron wysyłający akson do mózgu (wstępujący); D — neuron wysyłający akson do zwoju śródłukowego (zstępujący) T — neuron wysyłający jeden akson do mózgu i jeden do zwoju śródłukowego.

Ostatni z opisanych przez Stouta typ interneuronu L3 ma najniższy próg pobudzenia dla bodźca o częstotliwości nośnej 16 kHz i natężeniu 55–65 dB. Ponieważ jednak pobudzają go także dźwięki o częstotliwości 5 kHz i natężeniu 65–75 dB, odgrywa on istotną rolę w mechanizmie fonotaksji (ATKINS i współaut. 1992). Interesującą właściwością fizjologiczną interneuronu L3 jest to, że jego reakcja na kolejne sylaby w ćwierknięciu stopniowo się obniża. Liczba wyładowań iglicowych uwalnianych w odpowiedzi na trzecią sylabę w ćwierknięciu jest już o połowę mniejsza od liczby iglic wywołanych pierwszą sylabą. Spadek reakcji interneuronu L3 jest największy, gdy czas pomiędzy początkami kolejnych sylab wynosi 50 ms, czyli tyle samo co w dźwięku wabiącym, który jest najbardziej atrakcyjny dla samicy. Przypuszcza się, że działanie interneuronu L3 może odgrywać kluczową rolę w mechanizmie rozpoznawania przez samicę najatrakcyjniejszych dla niej dźwięków wabiących a tym samym w przebiegu zjawiska fonotaksji (HENLEY i współaut. 1992).

Zaklejenie woskiem narządu tympanalnego po jednej stronie ciała u samic *Gryllus bimaculatus* i *Gryllus campestris* powodowało, że neurony słuchowe w zwoju przedłukowym po tej stronie nie ulegały pobudzeniu. Samice z narządem tympanalnym czynnym tylko po jednej stronie ciała popełniały błędy. Polegały one na ustawianiu się samicy w kierunku źródła dźwięku bardziej stymulowaną stroną ciała. Takie ustawienie ciała musiało prowadzić do stałego zakrzywania się drogi przebywanej przez samicę (ang. circling), przy czym

zawsze strona ciała z zaklejonym narządem słuchu była zwrócona na zewnątrz kreślonego kręgu. Kołowanie było wynikiem próby zrównoważenia dźwięków dochodzących do narządów tympanalnych po obu stronach ciała. Późniejsze badania (KOHNE i współaut. 1992) wykazały, że szybkość kołowania była największa, jeśli okres międzysylabowy emitowanego dźwięku wabiącego wynosił 50 ms, czyli był najbardziej atrakcyjny dla samicy. Pomimo utrudnionej percepcji (a przez to błędnej lokalizacji źródła dźwięku) samica nadal mogła rozróżniać sygnały wabiące o najatrakcyjniejszym dla niej okresie międzysylabowym.

Podobne zmiany w orientacji w stosunku do źródła dźwięku obserwowano u samicy *Acheta domesticus* po jednostronnym zabiciu interneuronów słuchowych promieniami lasera (fotoinaktywacja). Samica zawsze zwracała się w kierunku bodźca stroną bardziej stymulowaną. Natomiast fotoinaktywacja wyłączanie interneuronu L2 nie powodowała zaburzeń w reakcji fonotaktycznej samicy, co potwierdziło przypuszczenie, że ten interneuron nie odgrywa roli w fonotaksji dodatniej w kierunku źródła dźwięku wabiącego, charakterystycznego dla gatunku (ATKINS i współaut. 1992).

Na działanie mechanizmu fonotaksji ma wpływ jeszcze jeden bardzo istotny czynnik oddziałujący na układ nerwowy. Jest nim hormon juwenilny (JH III). Badania nad jego wpływem na fonotaksję przeprowadzono na opisanych wcześniej neuronach L1, L2 i L3 (STOUT i współaut. 1991, 1992).

WPLYW HORMONU JUWENILNEGO (JH III)

Hormon ten jest wytwarzany w gruczołach wydzielania wewnętrznego — *corpora allata* i wpływa na fizjologię rozwoju i rozrodu owadów (CYMBOROWSKI 1984a, b). Jak się okazało, u świerszczy wpływa on również na zachowanie rozrodcze odgrywając ważną rolę w mechanizmie fonotaksji. Stwierdzono, że szybkość biosyntezy JH III w *corpora allata* jest zmienna, zależy od wieku samicy i pociąga za sobą zmiany w jej receptywności na bodźce dźwiękowe (WALIKONIS i współaut. 1991) (ryc. 4).

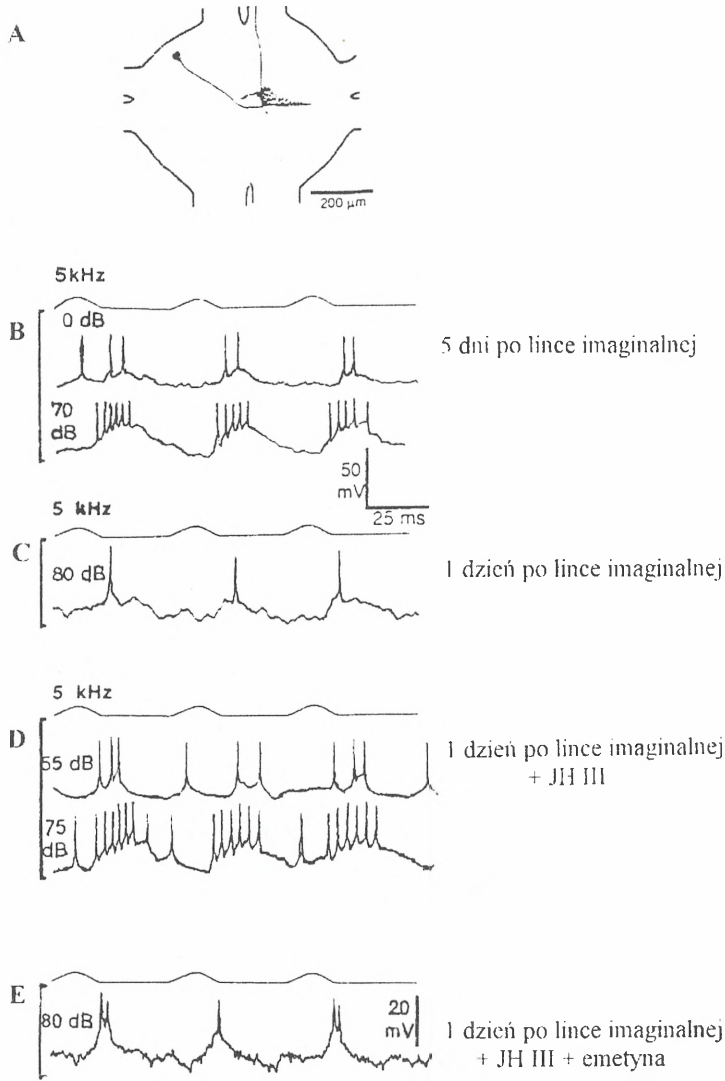
Wabiące sygnały dźwiękowe wywołują reakcję fonotaktyczną samicy dopiero z chwilą, gdy staną się bodźcami nadprogowymi. W pierwszym okresie życia jako owad dorosły samica nie wykazuje jeszcze maksimum wrażliwości na dźwięki. Bezpośrednio po ukończeniu linki do stadium owada dorosłego (linki imaginalnej) reaguje ona dopiero wtedy, gdy natężenie bodźca akustycznego przekroczy 85 dB. Jednak już po upływie od dwóch do czterech dni jej wrażliwość na dźwięki wydawane przez samca wzrasta, tak że wartość bodźca nadprogowego wynosi jedynie 55 dB lub nawet 45 dB. Zauważono, że w tym samym czasie zmienia się również szybkość biosyntezy JH III w *corpora allata*. Stężenie tego hormonu stopniowo wzrasta i osiąga najwyższy poziom właśnie w czwartym dniu po lince imaginalnej (WALIKONIS i współaut. 1991).

Iniekcja JH III do odwłoka samicy w dniu, w którym przeszła ostatnią linkę zwiększa jej wrażliwość na bodźce dźwiękowe. Wtedy już po upływie 12–18 godzin zaczyna reagować na dźwięki o natężeniu o 25 dB niższym od dźwięków, które wywołują reakcję fonotaktyczną bez podawania hormonu (ryc. 4D). Jeśli podać hormon bezpośrednio na powierzchnię zwoju przedtułowiowego, przyspieszenie

reakcji jest jeszcze większe, tak że samica reaguje już po upływie 2 godzin a wartość progowa dźwięku obniża się o 30 dB lub więcej. Powyższe zmiany w reakcji samicy pod wpływem działania hormonu juvenilnego obserwuje się jednak tylko wtedy, gdy jego iniekcja dotyczy zwoju przedtułowiowego, gdzie znajdują się interneurony słuchowe. Jeśli wykonać iniekcję do zwoju śródtułowiowego, nie można zaobserwować żadnych zmian wrażliwości samicy na dźwięki wabiące (STOUT i współaut. 1992).

Badając wpływ JH III także na interneuron L3, WALIKONIS (1991) postawił hipotezę, że stopniowe obniżanie się poziomu hormonu juvenilnego w hemolimfie po upływie 4–5 dni od linki imaginalnej, czyli po osiągnięciu przez niego wartości maksymalnej może być odpowiedzialne za zmniejszanie się z wiekiem selektywności samicy w stosunku do dźwięków o najbardziej atrakcyjnej długości okresu międzysylabowego (SP). Za tą hipotezą przemawiają dane, według których stare (28-dniowe) samice to znaczy takie, które już utraciły selektywność w stosunku do SP, po podaniu JH III odzyskują ją ponownie, reagując tak samo jak osobniki młode (4–5 dniowe formy imago). Prawdopodobnie spadek selektywności z wiekiem jest spowodowany zmianami w reakcji interneuronu L3 na pierwszą sylabę w ćwierknięciu. Natomiast reakcja tego interneuronu na trzecią sylabę jest bardzo podobna zarówno u samic młodych, jak i starych (HENLEY i współaut. 1992). Sądzi się więc, że hormon juvenilny poprzez wpływ na interneuron L3 przynajmniej częściowo reguluje selektywność samicy w stosunku do bodźców akustycznych o różnych okresach międzysylabowych.

Wpływ hormonu juvenilnego na wartości progowe neuronów słuchowych może być zablokowany. Osiągnąć to można stosując bloker transkrypcji, a-amanitynę, lub bloker translacji, emetynę (blokery transkrypcji i translacji u mięczaka *Aplysia* sp. MONTAROLO i współaut. 1986). Gdy do zwoju przedtułowiowego podaje się równocześnie hormon i bloker, wtedy bloker znosi działanie hormonu, tak że nie wywołuje on zmian w fonotaksji (rys. 3E). Gdy mikroiniekcja dotyczy tylko jednej strony zwoju, działanie hormonu bądź blokera obserwuje się po stronie kontralateralnej w stosunku do miejsca iniekcji. JH III nie wywiera więc wpływu na procesy zachodzące w dendrytach, lecz na procesy zachodzące w ciałach neuronów, które, tak jak wcześniej powiedziano, są rozmieszczone po przeciwległej stronie zwoju przedtułowiowego. Przypuszczalnie hormon wpływa na ekspresję odpowiednich genów w interneuronie (STOUT i współaut. 1991, 1992). Bodźce hormonalne zwykle są czynnikiem regulującym procesy ekspresji genów w różnych typach komórek zwierzęcych. Hormon po połączeniu się z białkiem receptorowym tworzy kompleks białko-hormon, który przyłącza się do miejsc akceptorowych w chromatynie chromosomów i aktywuje określony odcinek genu. Powoduje przez to wzrost produkcji określonych rodzajów mRNA i kodowanych przez mRNA białek (GAJEWSKI 1987). Za podobnym wpływem JH III na komórki interneuronów słuchowych przemawia fakt, że w zwoju przedtułowym odkryto białka wiążące hormon juvenilny (jego przypuszczalne receptory). STOUT i jego współpracownicy (1991) natomiast, używając genu opisanego u szarańczy dla receptora a-L1-nikotynowego, znaleźli komplementarne odcinki mRNA dla a-L1-podobnego-nikotynowego receptora u *Acheta domesticus*. Receptor nikotynowy jest receptorem błonowym (neuroreceptorem) zaangażowanym w przekaznictwo synaptyczne. Po uaktywnieniu przez neuroprzekaznik,



Ryc. 4. Zapis wyladowań iglicowych w neuronie L1 samicy *Acheta domestica* w odpowiedzi na sztucznie generowane dźwięki wabiące o różnym natężeniu i częstotliwości nośnej 5 kHz. Kształt linii nad każdym zapisem aktywności neuronu obrazuje kolejne sylaby w ćwierknięciu (STOUT i współaut. 1991, zmienione).

A — Położenie interneuronu L1 w zwoju przedtułowiowym. B — Typowy obraz aktywności interneuronu samicy, która przeszła linkę imaginalną 5 dni wcześniej i gdy bodźcem jest dźwięk o natężeniu 70 dB. C — Minimalna reakcja neuronu samicy, która przeszła linkę imaginalną w dniu poprzednim, na dźwięk o natężeniu 80 dB. D — Wpływ JH III na aktywność neuronu samicy, która poprzedniego dnia przeszła linkę imaginalną. Bodźcem nadprogowym jest już dźwięk o natężeniu 55 dB. Dźwięk o natężeniu 75 dB wywołuje znacznie intensywniejszą reakcję neuronu (liczba iglic generowanych w odpowiedzi na sylabę dźwięku jest większa). E — Jednoczesne podanie JH III i blokera translacji emetyny u samicy, która w dniu poprzednim przeszła linkę imaginalną. Widoczny jest wpływ blokera, który znosi obserwowane wcześniej (D) działanie JH III.

acetylocholiny, wpływa on bezpośrednio na potencjał postsynaptyczny, czyli na przekazywanie pobudzenia innej komórce nerwowej (JANISZEWSKI 1993). Interneurony słuchowe L1 i L3 stale wytwarzają receptory nikotynowe, a zmiany w ich syntezie wpływają na reaktywność neuronów. Gdy wytwarzanych jest więcej receptorów nikotynowych, wartości progowe neuronu L1 (a tym samym próg reakcji fonotaktycznej), są na minimalnym poziomie (STOUT i współaut. 1992). Niestety, mechanizm regulacji ekspresji odpowiednich genów w ciałach neuronów słuchowych przez JH III nie jest w pełni wyjaśniony między innymi dlatego, że nie znamy jeszcze molekularnego mechanizmu stymulującego transkrypcję określonych rodzajów mRNA przez kompleks hormon-receptor. W dalszym ciągu trwają też badania nad białkami receptorowymi specyficznymi dla hormonu juwenilnego.

Opisane interneurony słuchowe są strukturami nerwowymi wyspecjalizowanymi do przewodzenia bodźców akustycznych. Poprzez dostrojenie do odbioru dźwięków o ściśle określonej częstotliwości nośnej interneurony te mają zdolność do filtrowania bodźców akustycznych pod względem tej częstotliwości. Nie mają natomiast zdolności do filtrowania specyficznego dla gatunku wzoru dźwięku, gdyż na danej częstotliwości nośnej mogą być jednakowo kodowane dźwięki o różnych wzorcach (EWING 1989).

Filtrowanie bodźca akustycznego pod względem jego wzorca najprawdopodobniej zachodzi w mózgu. Przypuszczalny mechanizm filtrowania został zaproponowany przez SCHILDBERGERA (1985). Rejestrował on odpowiedzi neuronów mózgowych nazwanych przez niego BNC1 i BNC2 na dźwięki o częstotliwości nośnej 5 kHz, lecz o różnym wzorze dźwięku (różnej długości sylab i przerw pomiędzy sylabami). Część komórek BNC1 nie reagowała na dźwięki o dużej częstotliwości powtórzeń sylab, a część na dźwięki o niskiej częstotliwości powtórzeń. Komórki drugiego typu, BNC2 ulegały zaś pobudzeniu tylko pod wpływem dźwięków o właściwej, charakterystycznej dla gatunku częstotliwości powtórzeń sylab. Według Schildbergera, w rozpoznaniu specyficznego dla gatunku wzorca dźwięku właśnie współdziałają różne typy komórek posiadające różne zdolności filtrowania. Neurony mózgowe nie są jednak tak wyspecjalizowane jak neurony wstępne, gdyż reagują na dźwięki o znacznie szerszym zakresie częstotliwości. Ich strefy dendrytyczne obejmują często tak duże powierzchnie mózgu, że prawdopodobnie kontaktują się także z komórkami przewodzącymi bodźce z innych narządów zmysłu, na przykład wzroku. Umożliwia to integrację informacji dochodzącej do mózgu z receptorów różnych narządów zmysłów (EWING 1989). Po przetworzeniu przez neurony mózgowe jest ona następnie przesyłana do neuronów zstępujących (rys. 2), skąd dociera do mięśni tułowia.

Choć wiele wiemy już na temat struktur nerwowych, biorących udział w reakcji fonotaktycznej, większość naszej wiedzy dotyczy głównie lokalizacji i morfologii neuronów słuchowych. Natomiast wzajemne powiązania pomiędzy neuronami, tworzącymi złożoną sieć połączeń, są znacznie gorzej poznane. Nie można też stwierdzić, czy zidentyfikowano już wszystkie elementy nerwowe biorące udział w mechanizmie fonotaksji. Prawdopodobnie istnieją jeszcze inne, które przypuszczalnie modułują całość zachowania. Dalsze badania z wykorzystaniem technik mikrochirurgicznych i biotechnicznych z pewnością pozwolą nam lepiej zrozumieć działanie mechanizmu fonotaksji u owadów.

BEHAVIOURAL AND PHYSIOLOGICAL BASIS OF PHONOTAXIS IN CRICKETS

Summary

The way of finding sexual partners in crickets (*Gryllidae*, *Orthoptera*) is a striking example of acoustic communication. Cricket males possess highly specialised sound production structures on their forewings (tegmina) which enable them to generate sounds attracting receptive females. These sounds are species-specific and have more or less stereotyped structure (temporal pattern, carrier frequency) which is fundamental in achieving species recognition. The sexually receptive female recognises airborne calling song and tracks down its source. This kind of directional reaction is called the phonotaxis. The behavioural context of phonotaxis is generally well understood. Especially, a lot of attention has been paid to the role of the song as a sexual isolation factor. Experiments revealed that all parameters of calling song are important in the process of sound recognition by females. However, in each species there are parameters which play the most decisive role in species recognition (the so-called "essential recognition" parameters). On the other hand, the neurophysiological basis of processing the information in the carrier frequency and temporal pattern which allows a female to locate a calling male, and identify it as a conspecific one, is beginning to come into focus. There are several classes of auditory interneurons involved in the phonotaxis in prothoracic ganglion and in the brain. The ascending auditory interneurons and their calling song encoding properties have been extensively studied in several species. The most recent experiments have also described the influence of juvenile hormone III (JH III) on the female cricket's phonotactic threshold and the threshold of ascending auditory neurones. Their results suggest that JH III might regulate the phonotactic threshold by controlling directly or indirectly the expression of appropriate genes in the prothoracic auditory neurones involved in the female's phonotactic response. Even though the influence of JH III and the properties of many neurones involved in the phonotaxis have been described, their complex interactions are still to be discovered.

LITERATURA

- ATKINS G., HENLEY J., HANDYSIDES R., STOUT J., 1992. *Evaluation of the behavioral roles of ascending auditory interneurons in calling song phonotaxis by the female cricket (Acheta domesticus)*. J. Comp. Physiol. A, 170, 363-372.
- BARBACKA-SUROWIAK G., SUROWIAK J., 1993. *Generowanie dźwięków u owadów*. [W:] *Neurofizjologia porównawcza*. JANISZEWSKI L., BARBACKA-SUROWIAK G., SUROWIAK J. (red.) Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 179-180.
- BENNET-CLARK H. C., 1989. *Songs and the physics of sound production*. [W:] *Cricket behavior and neurobiology*. HUBER F., MOORE T. E., LOHER W., Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 227-261.
- CYMBOROWSKI B., 1984a. *Hormonalna regulacja wzrostu i metamorfozy owadów*. [W:] *Endokrynologia owadów*. B. CYMBOROWSKI (red.), PWN, Warszawa, 120-126.
- CYMBOROWSKI B., 1984b. *Hormonalna regulacja rozmnażania się owadów*. [W:] *Endokrynologia owadów*. B. CYMBOROWSKI (red.), PWN, Warszawa, 148-156.
- DOHERTY J. A., 1985B. *Temperature coupling and trade-off phenomena in the acoustic communication system of the cricket, Gryllus bimaculatus (Orthoptera, Gryllidae)*. J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 156, 787-801.
- EWING A. W., 1989. *Intraspecific acoustic communication: calling songs*. [W:] *Arthropod bioacoustics*. A. W. EWING (red.), The Alden Press Ltd, London and Oxford, Great Britain, 143-173.
- EWING A. W., 1989. *Neuroethology of sound reception*. [W:] *Arthropod bioacoustics*. A. W. EWING (red.), The Alden Press Ltd, London and Oxford, Great Britain, 84-93.
- GAJEWSKI W., 1987. *Regulacja hormonalna przy różnicowaniu komórek*. [W:] *Genetyka ogólna i molekularna*. W. GAJEWSKI (red.), PWN, Warszawa, 371-373.
- HENLEY J., GREENWOOD J., STOUT J., ATKINS G., 1992. *Age-corellated changes and juvenile hormone III regulation of the syllable period specific responses of the L3 auditory interneurons in the cricket, Acheta domesticus*. J. Comp. Physiol. A, 170, 373-378.
- HILL K. G., 1974. *Carrier frequency as a factor in phonotactic behavior of female crickets Telleogryllus commodus*. J. Comp. Physiol. 93, 7-18.

- HUBER F., 1970. *Nervöse Grundlagen der akustischen Kommunikation bei Insekten*. Rheinisch-Westfäl. Akad. Wiss. Nat. Ing. Wirtschaftswiss. Vortr. 205. 41-84.
- JANISZEWSKI L., 1993. *Receptory błonowe*. [W:] *Neurofizjologia porównawcza*. JANISZEWSKI L., BARBACKA SUROWIAK G., SUROWIAK J. (red.), Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 38-43.
- KOHNE R., ATKINS S., STOUT J., ATKINS G., 1992. *Enhanced calling song syllable period discrimination during one-eared phonotaxis by the female cricket (Acheta domesticus)*. J. Comp. Physiol. A, 170, 357-362.
- LOHER W., 1989. *Temporal organization of reproductive behavior*. [W:] *Cricket behavior and neurobiology*. HUBER F., MOORE T. E., LOHER W. (red.), Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 83-113.
- MICHELSSEN A., LARSEN O. N., 1985. *Hearing and Sound*. [W:] *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*. KERKUT G. A., GILBERT L. I. (red.), Pergamon Press Ltd., Oxford, 6, 495-556.
- MONTAROLO G., GOELET P., CASTELLUCCI V., MORGAN J., KANDEL E., SCHACHER S., 1986. *A critical period for macromolecular synthesis in long-term heterosynaptic facilitation in Aplysia*. Science, 234, 1249-1254.
- POPOV A. V., SHUVALOV V. F., 1977. *Phonotactic behaviour of crickets*. J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol. 119, 111-126.
- SCHILDBERGER K., 1985. *Recognition of temporal patterns by identified auditory neurons in the cricket brain*. [W:] *Acoustic and vibrational communication in insects*. K. KALMRING, N. ELSNER, P. PAREY (red.), Hamburg, 41-49.
- STOUT J., DEHAAN C., MCGHEE R., 1983. *Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to females. I. Dependence on each of the calling song features*. J. Comp. Physiol. 153, 509-521.
- STOUT J., MCGHEE R., 1988. *Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to females. II. The relative importance of syllable period, intensity and chirp rate*. J. Comp. Physiol. A, 164, 277-287.
- STOUT J., ATKINS G., ZACHARIAS D., 1991. *Regulation of cricket phonotaxis through hormonal control of the threshold of an identified auditory neuron*. J. Comp. Physiol. A, 169, 765-772.
- STOUT J., HAYES V., ZACHARIAS D., HENLEY J., STRUMBER A., HAO J., ATKINS G., 1992. *Juvenile hormone controls phonotactic responsiveness of female crickets by genetic regulation of the response properties of identified auditory interneurons*. [W:] *Insect Juvenile Hormone Research: Fundamental and Applied Approaches*. MAUCHAMP B., COUILLAUD F., BAEHR J. C. I. (red.), Institut National Recherche Agronomique, Paris, 265-283.
- WALIKONIS R., SCHOON D., ZACHARIAS D., HENLEY J., COBURN P., STOUT J., 1991. *Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to females. III. The relation of age-correlated changes in syllable period recognition and phonotactic threshold to juvenile hormone III biosynthesis*. J. Comp. Physiol. A, 169, 751-764.
- WEBER T., THORSON J., 1989. *Phonotactic behavior of walking crickets*. [W:] *Cricket behavior and neurobiology*. HUBER F., MOORE T. E., LOHER W. (red.), Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 83-113.
- WOHLERS D. W., HUBER F., 1982. *Processing of sound signals by six types of neurons in the prothoracic ganglion of the cricket Gryllus campestris L.* J. Comp. Physiol. 146, 161-173.
- ZARETSKY M. D., 1972. *Specificity of the calling song and short term changes in the phonotactic response by female crickets*. J. Comp. Physiol. 79, 153-172.