

# Entscheidungsfindungsprozesse bei der gesangsbasierten Partnerwahl

Jan Clemens

Leben geht einher mit einer langen Kette von Entscheidungen. Unser Gehirn hilft uns dabei, auf Basis von Informationen aus der Umwelt Entscheidungen vernünftig zu treffen. Das fängt bei der Auswahl geeigneter Nahrung an und geht über die Detektion und Vermeidung von Fressfeinden bis hin zur Partnerwahl. Allgemein wird Entscheidungsfindung als dreistufiger Prozess dargestellt (Brunton et al., 2013; Gold and Shadlen, 2007; Shadlen and Kiani, 2013) (Abbildung 1):

1. Aus Umweltreizen wird entscheidungsrelevante Information *extrahiert*.
2. Diese wird dann über die Zeit *akkumuliert* und bildet so eine 'Entscheidungsvariable'.
3. Schließlich wird diese Entscheidungsvariable in Verhalten transformiert.

Dieses dreistufige Schema wurde ursprünglich zur Erklärung erlernten Verhaltens angewandt: Hierzu wird ein Tier z.B. über viele Wochen darauf trainiert

zwei verschiedene Tonhöhen zu unterscheiden (Znamenskiy and Zador, 2013). Bei den meisten Verhaltensparadigmen sind die zu unterscheidenden Reize relativ einfach - welche Art sensorischer Information der Entscheidung zu Grunde liegt, wird vom Experimentator festgelegt. Ziel der Neuroethologie ist es jedoch, natürliches und ökologisch relevantes Verhalten erforschen. Eine Anwendung des obigen Schemas auf natürliches Verhalten ist wesentlich schwieriger, da die 'Entscheidungsaufgabe' und die relevanten Reiz Aspekte nicht wie bei trainierten Tieren vom Experimentator definiert und genau kontrolliert sind. Sie sind über die Zeit evolviert und müssen daher aus Verhaltensbeobachtungen erschlossen werden.

Die Wahl des Paarungspartners ist ein ökologisch höchst relevantes, natürliches Verhalten. Die Evaluation potentieller Paarungspartner basiert auf der Auswertung sensorischer Reize und unterliegt hohen Selektionsdrücken (Andersson and Sim-

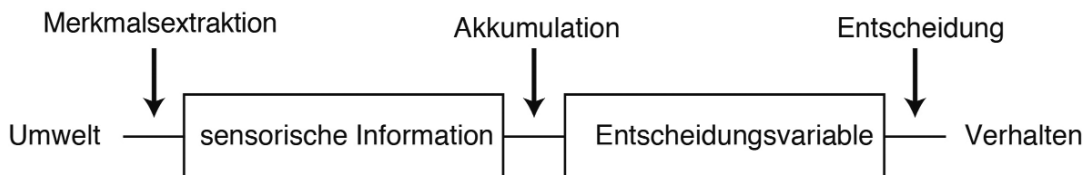


Abb. 1: Allgemeines Schema eines Entscheidungsprozesses. Merkmalsdetektoren extrahieren sensorische Information aus Umweltsignalen. Diese Information wird in einer Entscheidungsvariablen akkumuliert. Schließlich wird eine Entscheidung gefällt, z.B. durch Vergleich mit einer Schwelle.



Abb. 2: Entscheidungsfindung bei der gesangsbasierten Partnerwahl der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus*. Männchen produzieren Lockgesänge. Das Weibchen wertet das zeitliche Muster des Lockgesangs aus. Auf einen attraktiven Lockgesang antwortet das Weibchen mit einem eigenen Antwortgesang.

mons, 2006; Ryan and Cummings, 2013). Die Partnerwahl ist also ein ideales Modellsystem zur Untersuchung natürlicher Entscheidungsfindungsprozesse. Weitverbreitetes Medium der Partnerwahl - nicht nur beim Menschen - sind akustische Balzreize (Kroodsmma, 1996). In der Regel sind es die Männchen, die einen Lock- oder Balzgesang erzeugen. Die Weibchen treffen anhand der Merkmale des Balzgesangs eine Entscheidung, die unter Umständen zur Paarung führt.

Wir haben diesen Prozess bei der Feldheuschreckenart *Chorthippus biguttulus* studiert (Helversen, 1972) (Abbil-

dung 2). In dieser Art antwortet das Weibchen auf einen attraktiven Männchengesang mit einem eigenen Gesang. Je 'besser' der Gesang, desto wahrscheinlicher ist eine Antwort des Weibchens. Der Antwortgesang ermöglicht dem Männchen, das Weibchen zu lokalisieren und sich ihm zu nähern, und ist somit im allgemeinen Voraussetzung für eine erfolgreiche Paarung.

In meiner Dissertation habe ich einen Ansatz dargelegt, der natürliches Verhalten im Rahmen des Standardmodells aus *Merkmalsextraktion*, *Akkumulation* und *Entscheidung* erklären kann. Mittels Verhaltensdaten, Computermodellen und Lernalgorithmen kann der Ansatz verhaltensbestimmende Merkmale aus dynamischen, natürlichen Signalen identifizieren. Damit kann für ein bestimmtes Gesangsmuster vorhergesagt werden, wie wahrscheinlich die Antwort des Weibchens ist, d.h. wie attraktiv der Gesang ist. Dazu wurden einfache und relativ allgemeingültige Annahmen darüber gemacht, wie Nervensysteme sensorische Information extrahieren, akkumulieren und in eine Entscheidung überführen (Abbildung 3).

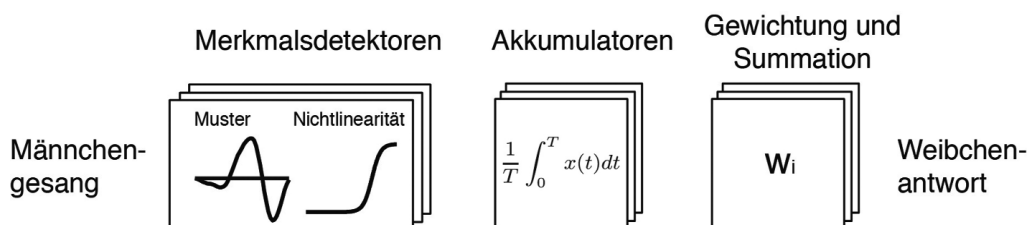


Abb. 3: Modell zur Erklärung der Gesangsauswertung bei Feldheuschrecken. Mehrere parallele Merkmalsdetektoren sind als sogenannte LN-Modelle realisiert, die den momentanen Gesang mit einem kurzen intern gespeicherten Muster vergleichen. Der Ausgang der Merkmalsdetektoren wird über den Gesang akkumuliert – damit wird das gesamte zeitliche Muster des Gesangs auf einen Wert pro Merkmalsdetektor reduziert. Schließlich werden die Werte mehrerer Merkmalsdetektoren gewichtet und summiert und ergeben so eine Vorhersage für die Antwortwahrscheinlichkeit des Weibchens.

Die Merkmalsdetektoren des Modells wurden als sogenannte lineare-nichtlineare (LN) Modelle implementiert (Dayan and Abbott, 2001; Rieke et al., 1999). Diese LN Modelle werden zur Beschreibung sensorischer Nervenzellen benutzt und gehen davon aus, dass der Reiz – in unserem Fall der Lockgesang der Feldheuschrecke – dauernd mit einem vorbestimmten und relativ kurzen Muster verglichen wird (Clemens et al., 2012; Geffen et al., 2009; Rust et al., 2005). Je besser der Gesang mit diesem Muster übereinstimmt, desto grösser ist die Aktivität des Merkmalsdetektors. Die Ähnlichkeit des momentanen Reizes mit dem Idealmuster wird also am Ausgang mehrerer Merkmalsdetektoren abgebildet. Im zweiten Schritt (*Akkumulation*) wird die Aktivität jedes Merkmalsdetektors über den gesamten Gesang summiert. So wird das zeitliche Muster des Gesanges auf einen Merkmalswert pro Merkmalsdetektor reduziert. Schließlich werden die akkumulierten Werte der einzelnen Merkmalsdetektoren gewichtet und summiert – dieser finale Wert stellt eine Vorhersage für die Gesangsattraktivität dar.

Um den Ansatz zu testen, wurden eine große Anzahl von Balzgesängen wiederholt Weibchen der Art *Chorthippus biguttulus* vorgespielt – die Wahrscheinlichkeit, mit der die Weibchen auf individuelle Reize antworteten, diente dann als Maß für die Attraktivität des jeweiligen Gesanges (Schmidt et al., 2008). Die Form des Modells – die Muster für die Merkmalsdetektoren sowie die Gewichte für jeden Merkmalsdetektor – wurde dann mittels eines 'genetischen Lern-Algorithmus' ohne jegliche Vorannahmen direkt an die

Verhaltensdaten angepasst (Mitchell, 1998).

Genetische Algorithmen imitieren Prozesse, die aus der biologischen Evolution bekannt sind, um Optimierungsprobleme zu lösen – in unserem Fall die Wahl der optimalen Parameter um das Verhalten aus den Reizen vorherzusagen. Zuerst wird eine 'Population' von Parameterwerten zufällig ausgewählt. Einzelne Lösungen werden dann nach ihrer 'Fitness', d.h. Fähigkeit, die Verhaltensdaten zu reproduzieren, in die nächste Generation übernommen. Variationen werden durch Punktmutationen und Rekombination bestehender Lösungen in die Population eingeführt. Nach einer Reihe von Generationen wird dann die beste bestehende Lösung ausgewählt. Der Algorithmus funktioniert robust und generiert Modelle, die eine sehr hohe Übereinstimmung mit der experimentell gemessenen Verhaltensantwort aufweisen (Clemens and Ronacher, 2013) (Abbildung 4). Diese hohe

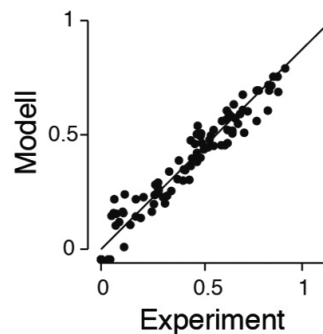


Abb. 4: Das Modell sagt das Verhalten sehr gut voraus. Gezeigt ist die Antwortwahrscheinlichkeit für verschiedene Gesangsmuster wie im Verhaltensexperiment gemessen (x-Achse) und wie vom Modell vorhergesagt (y-Achse). Alle Datenpunkte (d.h. Gesangsmuster) sind sehr nah an der Winkelhalbierenden.  $R^2 \sim 0.9$ .

Vorhersagekraft deutet darauf hin, dass das Modell wesentliche Aspekte der Entscheidungsfindung bei der Gesangsbeurteilung verkörpert.

Erstaunlicherweise ist das resultierende Modell recht einfach: Nur zwei Merkmalsdetektoren genügen um die Verhaltensantworten für einen relativ umfangreichen Satz von Gesangsmustern vorherzusagen (Clemens and Ronacher, 2013). Einer der Detektoren hat ein positives, der andere ein negatives Gewicht (Abbildung 5). Das bedeutet, dass ein Merkmalsdetektor Aspekte des Gesangs extrahiert, die 'attraktiv' sind, also die Verhaltensantwort fördern, während der andere Merkmalsdetektor 'unterdrückend' wirkt, also die Verhaltensantwort unterbindet.

Das Modell kann nicht nur das Verhalten gut reproduzieren, sondern erklärt auch eine Reihe älterer und z.T. widersprüchlicher Befunde: In einer Reihe von Verhaltensversuchen wurde untersucht, welche Klasse von Gesangsparametern von den Tieren ausgewertet wird - Parameter der Zeit- oder der Frequenzdomäne (Helversen and Helversen, 1998; Hennig, 2003; Schmidt et al., 2008). Parameter der Zeitdomäne beschreiben das genaue zeitliche Muster des Gesanges. Parameter der Frequenzdomäne (genauer des Leistungsspektrums) bilden die über den Gesang gemittelte periodische Struktur ab und sind relativ unempfindlich gegenüber Veränderungen im genauen zeitlichen Muster. Experimentelle Ergebnisse haben gezeigt, dass bei Feldheuschrecken eine Auswertung der genauen zeitlichen Struktur stattfindet (Helversen and Helversen, 1998; Schmidt et al., 2008).

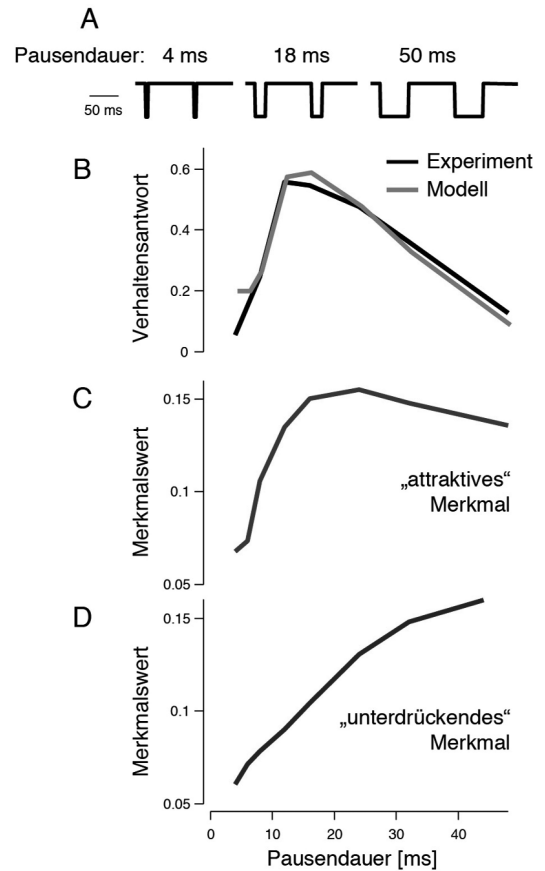


Abb. 5: Natürliche Gesänge von Männchen der Feldheuschreckenart *Chorthippus biguttulus* können auf eine Abfolge von Pulsen und Pausen reduziert werden (A). Die Pausenlänge ist ein wichtiges Gesangsmerkmal – Weibchen bevorzugen intermediäre Pausendauern und lehnen Gesänge mit zu kurzen oder zu langen Pausen ab (schwarze Kurve in B). Das Modell kann die Verhaltensselektivität mit nur zwei Merkmalsdetektoren reproduzieren (graue Kurve in B). Das attraktive Merkmal (C) weist niedrige Werte bei zu kurzen Pausen auf – das erklärt die steigende Flanke der Präferenzkurve in B. Das unterdrückende Merkmal (D) besitzt hohe Werte für lange Pausendauern und unterbindet so Verhaltensantworten auf zu lange Pausen.

Dieses Ergebnis ist im Prinzip kompatibel mit der Tatsache, dass die Muster in den

Merkmalsdetektoren eben solche zeitlich lokalisierten Strukturen darstellen.

Dem widersprachen jedoch Befunde mit 'gemischten' Reizen – ‚shuffled songs‘ (Helvesen and Helversen, 1998). *C. bi-guttulus* Weibchen bevorzugen Gesänge mit mittlerer Pausendauer; Signale mit zu langen oder zu kurzen Pausen werden abgelehnt. Interessanterweise kann jedoch ein Gesang bestehend aus einem Gemisch zu kurzer und zu langer Pausendauern wieder sehr attraktiv sein, so lange der Mittelwert beider Pausendauern dem bevorzugten Wert entspricht. Ähnliche Befunde sind von Grillen bekannt (Pollack and Hoy, 1981). Diese Ergebnisse sind nicht konsistent mit dem oben genannten Befund, dass die Tiere das genaue zeitliche Muster auswerten.

Dieser Widerspruch kann jedoch im Rahmen des Modells aufgelöst werden: Wie oben beschrieben, werden die Merkmalsdetektoren nur dann aktiv, wenn die zeitliche Struktur des Reizes mit dem des Musters übereinstimmt – auf der relativ kurzen Zeitskala des Musters ist die zeitliche Struktur des Gesanges also in der Tat entscheidend. Da die Ausgabewerte der Merkmalsdetektoren jedoch über den gesamten Gesang akkumuliert werden, kann in die Gesangsbewertung keine Information über die genaue zeitliche Struktur auf einer längeren Zeitskala – die genaue Länge einer jeden Pause – einfließen. Stattdessen wird eben nur die mittlere Pausendauer abgebildet und ausgewertet. Das Modell löst also den Widerspruch zwischen beiden Hypothesen auf, da es zwei Zeitskalen vereint: eine kurze, die mit der Existenz spezifischer zeitlicher Muster verknüpft ist und durch die

Form der Muster bestimmt wird, und eine längere, die Information über die genaue zeitliche Anordnung der Muster verwirft und die über den Akkumulations-schritt implementiert ist (vgl. McDermott et al., 2013).

Der Umstand, dass nach der Merkmalsdetektion wenig Information über die genaue zeitliche Abfolge der Gesangsstruktur benötigt wird, könnte auch einen paradoxen neurophysiologischen Befund erklären (Clemens et al., 2011; Vogel et al., 2005; Wohlgemuth und Ronacher 2007). Das auditorische System der Feldheuschrecken umfasst mehrere Verarbeitungsstufen: Die 'Ohren' liegen im ersten Abdominalsegment. Von dort projizieren auditorische Rezeptorneurone ins Metathorakalganglion, wo der akustische Reiz in zwei Schritten vorverarbeitet wird bevor Information zum Gehirn gelangt. Interessanterweise ist die zeitliche Präzision, mit der der Gesang neuronal abgebildet wird, am Ende der Vorverarbeitung überraschend niedrig. Scheinbar geht also Information über die zeitliche Struktur des Gesanges verloren. Wenn jedoch mit der Vorverarbeitung die Merkmalsdetektion – also die Extraktion zeitlich präziser Muster – abgeschlossen ist, wird eine energieaufwendige präzise neuronale Stimulus-Repräsentation gar nicht mehr benötigt, da im folgenden Akkumulations-schritt im Gehirn ohnehin nur die mittlere Aktivität ausgewertet wird.

Das hier vorgeschlagene Modell kann also verschiedene Aspekte des Verhaltens und der Neurophysiologie bei der Gesangserkennung in Feldheuschrecken erklären. Dabei liefert es eine *generative* Beschreibung, das heißt, im Vergleich zu

einer einfachen Präferenzfunktion, die die Verhaltensantwort in Relation zu einem Signalparameter setzt, kann unser Modell zeigen, durch welche Prozesse man vom Stimulus zur Verhaltensantwort gelangt.

Des Weiteren erlaubt das Modell eine *verhaltenszentrierte* Beschreibung von Signalen. Klassischerweise werden Kommunikationssignale über für uns offensichtliche und leicht extrahierbare Parameter beschrieben. Diese 'anthropozentrische' Beschreibung mag jedoch wenig Übereinstimmung mit der Art und Weise haben, wie Tiere selbst diese Signale wahrnehmen und bewerten. Die aus Verhaltensdaten gelernten Merkmale erlauben dagegen eine Signalbeschreibung, die sich explizit am Verhalten orientiert.

Außerdem ist das Modell *physiologisch plausibel* – jedes Element des Modells ist leicht biophysikalisch implementierbar. Damit liefert das Modell nicht nur eine kompakte Beschreibung von Entscheidungsprozessen, sondern zugleich auch eine Hypothese, wie dieser Prozess neuronal realisiert sein kann.

Schließlich ist der Ansatz *allgemein*, d.h. nichts an der grundlegenden Modellstruktur ist spezifisch an den hier untersuchten Entscheidungsprozess angepasst. Mit Erfolg wurde dieser Ansatz auch angewandt, um die Gesangserkennung in zwei Grillenarten zu erklären (Clemens and Hennig, 2013). Wahrscheinlich ist er in der Lage, bestimmte Entscheidungsprozesse auch in höheren Tieren zu erklären. Damit kann der hier vorgeschlagene Ansatz nützliches Werkzeug sein, natürliches Verhalten in verschiedenen Bereichen der Neuroethologie zu erklären.

### *Danksagungen:*

Vor allem möchte ich Bernhard Ronacher danken, der mich in seine Arbeitsgruppe aufgenommen hat und mir immer mit Rat und Tat zur Seite stand. Besonderer Dank gilt auch Sandra Wohlgemuth, Susanne Schreiber und Matthias Hennig, mit denen ich in verschiedenen Projekten während der Doktorarbeit zusammengearbeitet habe. Nicole Stange, Stefanie Krämer und Olaf Kutzki haben ihre experimentellen Daten zum Testen des Modells zur Verfügung gestellt – ohne sie würden diese Ergebnisse nicht existieren. Des Weiteren danke ich dem Bernsteinzentrum in Berlin (GRK 1589) und dem Sonderforschungsbereich 618 für finanzielle Förderung während meiner Doktorarbeit. Schließlich möchte ich der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für die Verleihung des Horst-Wiehe Preises danken.

### **Literatur**

- Andersson, M., and Simmons, L.W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 296–302.
- Brunton, B.W., Botvinick, M.M., and Brody, C.D. (2013). Rats and Humans Can Optimally Accumulate Evidence for Decision-Making. *Science* 340, 95–98.
- Clemens, J., and Hennig, R.M. (2013). Computational principles underlying the recognition of acoustic signals in insects. *Journal of Computational Neuroscience* 35, 75–85.
- Clemens, J., and Ronacher, B. (2013). Feature extraction and integration underlying perceptual decision making during courtship behavior. *Journal of Neuroscience* 33, 12136–12145.
- Clemens, J., Kutzki, O., Ronacher, B., Schreiber, S., and Wohlgemuth, S. (2011). Efficient transformation of an auditory population



- code in a small sensory system. PNAS 108, 13812–13817.
- Clemens, J., Wohlgemuth, S., and Ronacher, B. (2012). Nonlinear computations underlying temporal and population sparseness in the auditory system of the grasshopper. *Journal of Neuroscience* 32, 10053–10062.
- Dayan, P., and Abbott, L.F. (2001). *Theoretical neuroscience*. The MIT Press.
- Geffen, M.N., Broome, B.M., Laurent, G., and Meister, M. (2009). Neural Encoding of Rapidly Fluctuating Odors. *Neuron* 61, 570–586.
- Gold, J.I.I., and Shadlen, M.N. (2007). The Neural Basis of Decision Making. *Annual Reviews in Neuroscience* 30, 535–574.
- Helversen, von, D. (1972). Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Comparative Physiology A* 81, 381–422.
- Helversen, von, D., and Helversen, von, O. (1998). Acoustic pattern recognition in a grasshopper: processing in the time or frequency domain? *Biological Cybernetics* 79, 467–476.
- Hennig, M.R. (2003). Acoustic feature extraction by cross-correlation in crickets? *Journal of Comparative Physiology A* 189, 589–598.
- Kroodsma, D.E. (1996). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Comstock Pub Assoc).
- McDermott, J.H., Schemitsch, M., and Simoncelli, E.P. (2013). Summary statistics in auditory perception. *Nature Neuroscience* 16, 493–498.
- Mitchell, M. (1998). *An Introduction to Genetic Algorithms (Complex Adaptive Systems)* (A Bradford Book).
- Pollack, G.S., and Hoy, R. (1981). Phonotaxis to individual rhythmic components of a complex cricket calling song. *Journal of Comparative Physiology A* 144, 367–373.
- Rieke, F., Warland, D.K., Deruyter-vansteveninck, R., and Bialek, W. (1999). *Spikes: Exploring the Neural Code (Computational Neuroscience)* (The MIT Press).
- Rust, N.C., Schwartz, O., Movshon, J.A., and Simoncelli, E.P. (2005). Spatiotemporal elements of macaque v1 receptive fields. *Neuron* 46, 945–956.
- Ryan, M.J., and Cummings, M.E. (2013). Perceptual Biases and Mate Choice. *Annual Reviews in Ecology, Evolution, and Systematics* 44, 437–459.
- Schmidt, A., Ronacher, B., and Hennig, M.R. (2008). The role of frequency, phase and time for processing of amplitude modulated signals by grasshoppers. *Journal of Comparative Physiology A* 194, 221–233.
- Shadlen, M.N., and Kiani, R. (2013). Decision Making as a Window on Cognition. *Neuron* 80, 791–806.
- Vogel, A., Hennig, M.R., and Ronacher, B. (2005). Increase of neuronal response variability at higher processing levels as revealed by simultaneous recordings. *Journal of Neurophysiology* 93, 3548–3559.
- Wohlgemuth, S., and Ronacher, B. (2007). Auditory Discrimination of Amplitude Modulations Based on Metric Distances of Spike. *Journal of Neurophysiology* 97, 3082–3092.
- Znamenskiy, P., and Zador, A.M. (2013). Corticostriatal neurons in auditory cortex drive decisions during auditory discrimination. *Nature* 497, 482–485.

Dr. Jan Clemens  
 Dept. of Neurobiology  
 Princeton University  
 clemensjan@gmail.com