

Akustische Kommunikation bei Fischen: Lautbildung, Hören und der Einfluss von Lärm

FRIEDRICH LADICH

Department für Verhaltensbiologie, Universität Wien,
Althanstrasse 14, 1090 Wien
friedrich.ladich@univie.ac.at

Vortrag auf der wissenschaftlichen Sitzung am 18. September 2012

Abstract: Acoustic communication in fishes: sound production, hearing and the effect of noise. Fishes evolved the largest diversity of sound generating organs among vertebrates. Numerous groups such as toadfishes, tropical catfishes and piranhas vibrate their swim bladders via fast-contracting drumming muscles, whereas croaking gouramis, numerous catfishes and sculpins utilize their pectoral fins or the pectoral girdle for sound production. Vocalizations of fishes vary in their dominant frequency as well as in their temporal patterns. They are emitted in distress situations, during defense of territories, nest advertisement, courtship and spawning. Fishes possess an astonishing diversity of hearing sensitivities depending on their ability to transmit oscillations of air-filled cavities such as swim bladders to the inner ear. The swim bladder functions similar to an ear drum in hearing specialized species. There is no clear correlation between the ability to communicate acoustically and the development of hearing abilities. Therefore, it is assumed that eco-acoustical constraints affected the evolution of hearing abilities. Comparative investigations of quiet standing and noisy flowing waters indicate that fishes are well adapted to the ambient noise in their habitat. However, anthropogenic noise such as ship noise reduces their ability of fishes to detect conspecific sound and constitutes a potential stressor.

Die sprichwörtliche Stummheit und das angebliche Fehlen von Ohren bei Fischen erstaunt immer wieder Forscher, die sich mit der Bioakustik dieser Wirbeltiergruppe beschäftigen. Hat doch niemand geringerer als ARISTOTELES (GOHLKE 1957) in seiner Tierkunde schon vor rund 2.400 Jahren die Produktion von Lautäußerungen bei mehreren Arten wie den allseits bekannten Knurrhähnen und auch das Hörvermögen der Fische als klar erwiesen hingestellt. Während ARISTOTELES' Schriften in der Antike und im Mittelalter in Vergessenheit gerieten und sein Wissen nicht präsent ist, so muss doch darauf hingewiesen werden, dass spätestens seit dem Beginn des 19. Jahrhunderts zahlreiche Wissenschaftler detaillierte bioakustische Arbeiten über Fische veröffentlicht haben. So hat WEBER (1820) die nach ihm benannten Gehörknöchelchen bei den Karpfen- und Welsartigen beschrieben und auch richtig gedeutet. MÜLLER (1857) ging ausführlich auf die Lautäußerungen bei zahl-

reichen Süßwasser- und Meeresarten ein, und DUFOSSE (1874) beschrieb in einer umfangreichen Studie die wichtigsten Lautbildungsorgane der Fische. RETZIUS (1881) wiederum veröffentlichte anatomische Darstellungen der Ohren von dutzenden Fischarten mit hoher Detailtreue. PARKER (1903) und VON FRISCH (1923) haben schließlich in Verhaltensexperimenten nachgewiesen, dass Fische hören können, was in zahlreichen ethologischen und physiologischen Studien seit damals weiter untermauert wurde. Zusammenfassend wäre daher zu sagen, dass das Wissen über die Lautäußerungen und das Hörvermögen der Fische nicht nur recht alt sondern aufgrund hunderter Studien auch sehr umfangreich ist. Warum es im 21. Jahrhundert mit seiner leichten Zugänglichkeit zu Datenbanken immer noch als kaum bekannt hingestellt wird, ist schwer nachvollziehbar. Das Nachfolgende soll unser Wissen auf diesem Gebiet kurz zusammenfassen.

Lautbildungsmechanismen

Fische besitzen die größte Vielfalt an Lautbildungsmechanismen innerhalb der Wirbeltiere (LADICH & FINE 2006). Die Schwimmblase ist hierbei dasjenige Organ, das am häufigsten zur Lautproduktion eingesetzt wird. Dies geschieht durch rasche Kontraktionen spezieller Muskeln, den so genannten Trommelmuskeln, die die Schwimmblase auf vielfältige Weise in Schwingungen versetzen und damit zur Lautabgabe anregen. Trommelmuskeln gehören zu den schnellsten Muskeln im Tierreich und können bis zu 250 mal pro Sekunde kontrahiert werden. Trommelmuskeln, die in der Wand der Schwimmblase liegen, werden als innere oder intrinsische Trommelmuskeln bezeichnet und finden sich z.B. bei den marinen Krötenfischen (Batrachoididae) (Fig. 1 A). Äußere oder extrinsische Trommelmuskeln setzen an Strukturen außerhalb der Schwimmblase an und versetzen diese entweder über einen direkten Ansatz oder indirekt in Schwingungen. So z.B. zieht der direkte Trommelmuskel bei Antennenwelsen (Pimelodidae) von einem Fortsatz der Wirbelsäule zur Schwimmblase, wo er ventral ansetzt (Fig. 1 B). Bei Piranhas (Characidae) setzt der Trommelmuskel nicht an der Schwimmblase an (indirekter Typ) sondern an Rippen nahe der Wirbelsäule und zieht nach ventral zu einer breiten Sehne, die die Schwimmblase ventral umfasst (ähnlich einem Satteltgurt). Das heißt, die Trommelmuskeln versetzen die Schwimmblase nur mehr über eine Sehne in Schwingungen (LADICH & BASS 2005). Bei Dornwelsen (Doradidae) und Fiederbartwelsen (Mochokidae) wird die Schwimmblase über ein Knochenplättchen, der elastischen Springfeder, in Vibrationen versetzt (Fig. 1 C) (LADICH 2001).

Generell sind die Lautäußerungen der Fische tieffrequent, insbesondere diejenigen, die von den Schwimmblasen ausgehen, und besitzen Hauptenergien im Frequenzbereich unter 1000 Hz. Deshalb klingen diese Laute wie ein

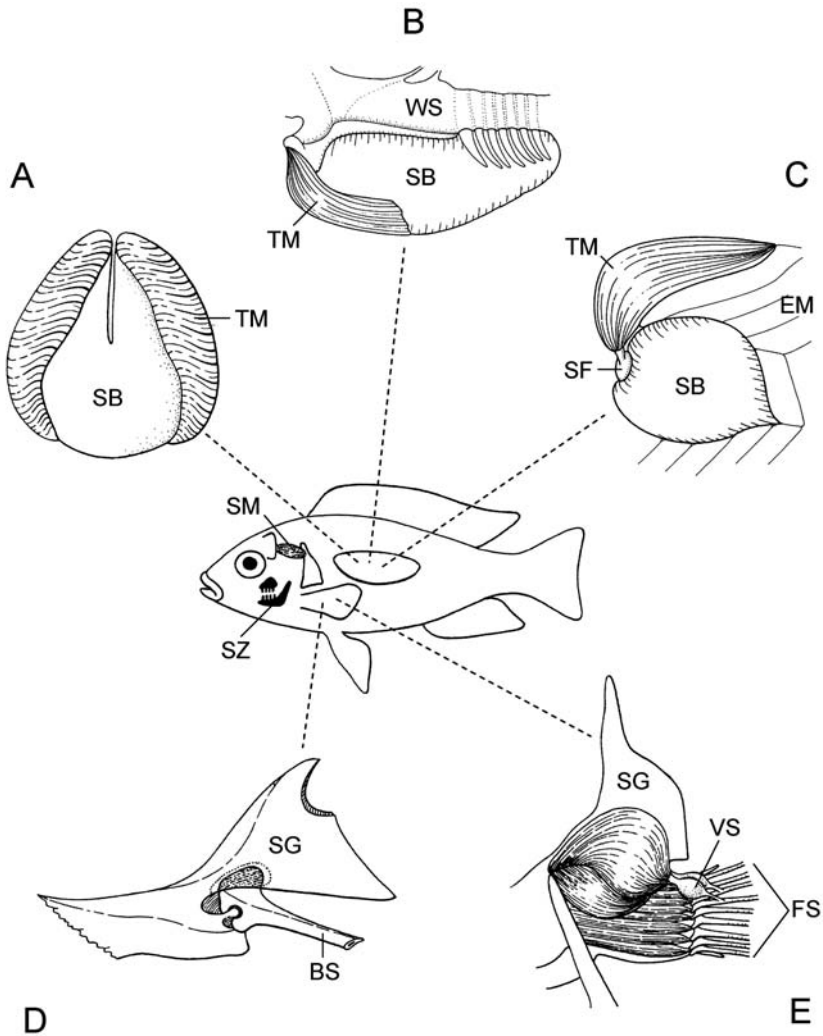


Abb. 1: Lautbildungsmechanismen bei Fischen. A) Innere Trommelmuskeln (TM) in der Wand der Schwimmblase (SB) bei Krötenfischen. B) Äußerer Trommelmuskel der Antennenwelse, der an der Schwimmblase ansetzt und zur Wirbelsäule (WS) zieht. C) Äußerer Trommelmuskel bei Fiederbartwelsen, der die Schwimmblase mittels einer elastischen knöchernen Springfeder (SF) zum Vibrieren bringt. D) Brustflossenstachel (BS) bei zahlreichen Welsarten, der durch Reiben im Schultergürtel Stridulationslaute erzeugt. E) Sehnenzupfmechanismus der Knurrenden Guramis. Mitte) Schultergürtel-vibration durch speziellen Muskel (SM) bei Koppen und Reiben der Schlundzähne (SZ) bei zahlreichen Barschartigen. EM – Epaxiale Muskulatur, FS – Flossenstrahlen, SG – Schultergürtel, VS – verdickte Sehnen. Nach BASS & LADICH (2008).

Brummen, Hupen, Knurren, Knarren etc. Zeitlich können die Laute variiert werden, indem die Abstände zwischen einzelnen Pulsen verändert werden.

Neben der Schwimmblase sind die Brustflossen und der Schultergürtel wichtige Organe im Dienste der Lautproduktion. Welse haben vielfach den ersten Brustflossenstrahl zu einem Stachel umgewandelt. Das geriffelte Basalgelenk dieses Stachels kann im Schultergürtel reiben und stridulierende Töne erzeugen (Fig. 1D). Da im Falle der Stridulationslaute Knochen gegen Knochen reiben, werden hochfrequente Laute produziert (1–3 kHz Hauptfrequenzen). Interessanterweise besitzen die im vorigen Absatz erwähnten Welsgruppen sowohl Trommelmuskeln als auch Brustflossenstachel und können damit auf zwei verschiedene Arten gleichzeitig Laute äußern. Einen völlig anderen Brustflossenmechanismus haben die Knurrenden Guramis (*Trichopsis*, Osphronemidae oder Labyrinthfische) entwickelt. Sie haben zwei knollenartig verstärkte Brustflossensehnen, die wie eine Gitarrensaite angespannt und gezupft werden können (Fig. 1E). Auf diese Weise können sie beim abwechselnden Schlagen der Brustflossen Knarrlaute erzeugen. Es kann auch der gesamte Schultergürtel zum Vibrieren gebracht werden, was bei den in Bächen und Flüssen Europas lebenden Koppeln (Cottidae) geschieht (Fig. 1, Mitte).

Bei vielen Barschvertretern, wie den zu den Riffbarschen (Pomacentridae) gehörenden Anemonenfischen, aber auch den Sonnenbarschen (Centrarchidae), werden Schlundzähne gegeneinander gerieben, was zu pop-artigen Lauten führt (Fig. 1, Mitte). Es muss auch erwähnt werden, dass wir bei mehreren lautbildenden Fischgruppen den Mechanismus noch nicht kennen, so z.B. bei den seit vielen Jahren untersuchten Grundeln (Gobiidae) oder beim heimischen Gründling (Cyprinidae).

Lautverhalten

Fische erzeugen ihre Lautäußerungen in Verhaltenskontexten, die wir von anderen Tiergruppen her gut kennen. Besonders häufig kann man Lautproduktion in Stresssituationen beobachten, wenn man die Tiere anfasst und damit einen Beutegreifer (Räuber) simuliert. Lautäußerungen können in diesem Kontext meist leicht gewonnen und anschließend auf Art-, Gruppen- oder ontogenetische Unterschiede hin analysiert werden. Diese Stresslaute sind bei zahlreichen Welsarten, Krötenfischen oder Piranhas untersucht worden (LADICH 1997, VASCONCELOS & LADICH 2008).

Bei substratbrütenden und damit meist territorialen Fischarten verteidigen Männchen ihre Reviere mit visuellen und vielfach akustischen Signalen, so genannten Displays, die entweder zum Rückzug des Eindringlings führen oder zu heftigeren Kämpfen mit Rammen und Beißen eskalieren. Lautäußerungen wurden während der Revierverteidigung bei Vertretern dutzender Knochenfischgruppen beschrieben (Review siehe LADICH & MYRBERG 2006).

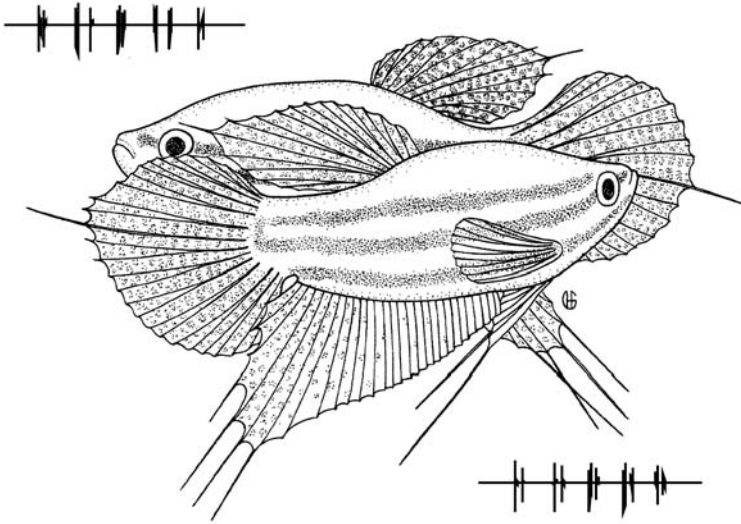


Abb.2: Zwei kämpfende Männchen der Knurrenden Guramis (*Trichopsis vittata*). Beide Kontrahenten spreizen dabei die unpaaren Flossen, umkreisen einander und geben Knarrlaute ab. Die Oszillogramme ober- und unterhalb der Tiere zeigen jeweils einen Knarrlaut, der aus fünf Doppelpulsen besteht. Aus LADICH (2004).

Beispielsweise spreizen die Knurrenden Guramis (*Trichopsis vittata*) ihre unpaaren Flossen, umkreisen einander und geben abwechselnd Knarrlaute während aggressiven Verhaltens von sich (Abb. 2). Analysen dieser Auseinandersetzungen haben gezeigt, dass das Knarren neben der Körpergröße die Erfolgsaussichten bei aggressiven Auseinandersetzungen erhöht. Die Lautstärke und Tonhöhe der Knarrlaute dürften dabei dem Einschätzen der Kampfkraft der Gegner dienen (LADICH et al. 1992, LADICH 1998).

Lautäußerungen sind im Tierreich meist in Form von lang andauernden, lauten und über große Distanzen reichenden Revier-Anzeigerufen bekannt geworden. Männliche Heuschrecken zirpen, Frösche quaken, Vögel singen und Hirsche röhren, um ihre Präsenz, ihre Kampfstärke und meist auch ihr Territorium anzuzeigen. Bei Fischen treten Lautäußerungen in diesem Verhaltenskontext selten auf, was einer der Gründe für ihre „Stummheit“ sein dürfte. Ein weiterer ist, dass man meist technische Hilfsmittel benötigt, um Laute hörbar zu machen. Einige Gruppen wie die Krötenfische (Batrachoididae), Riffbarsche (Pomacentridae) und Trommler (Sciaenidae) sind von diesem Trend auszunehmen. Der in der Gezeitenzone an der Westküste der USA vorkommende Krötenfisch *Porichthys notatus* hat von den Bewohnern wegen seiner langen und gut hörbaren Rufe den Namen „Californian singing fish“ bekommen. Er soll Besitzer von Hausbooten durch sein lautes nächtelanges

Rufen um den Schlaf bringen. Weibchen dieser Art wählen ihre Partner – wie man mittlerweile weiß – anhand der Qualität genau dieser Anzeigerufe aus. Unterwasserlautsprecher, die lautere und längere Brummlaute abspielten, also fittere Männchen simulierten, wurden bevorzugt aufgesucht (McKIBBEN & BASS 1998).

Nachdem Weibchen auf die eine oder andere Art, z.B. durch Anzeigerufe, einen Nestplatz ausfindig gemacht haben, geben die Männchen, sobald sie der Weibchen ansichtig werden, Balzlaute ab (Review siehe MYRBERG & LUGLI 2006). Ein sehr schönes Beispiel hat KENYON (1994) beim karibischen Zweifarbenriffbarsch *Stegastes partitus* (Pomacentridae) beschrieben. Männchen äußern Chirp-Laute, um Weibchen anzulocken und Nachbarmännchen vom Revier fernzuhalten, und sie produzieren – sobald Weibchen im Nest sind – einen zweiten Lauttyp, die Grunt-Laute. Diese Grunts sind leiser als die Chirps, damit sie von Nachbarmännchen nicht gehört werden. Denn sobald Nachbarn Grunts hören, kommen sie angeschwommen und balzen das Weibchen ebenfalls an. Diese Störung ist keinesfalls im Sinne des Revierinhabers.

Das Balz- und Ablaichverhalten der Knurrenden Guramis differiert von allen bisher beschriebenen Arten, weil bei dieser Fischart nur Weibchen wäh-

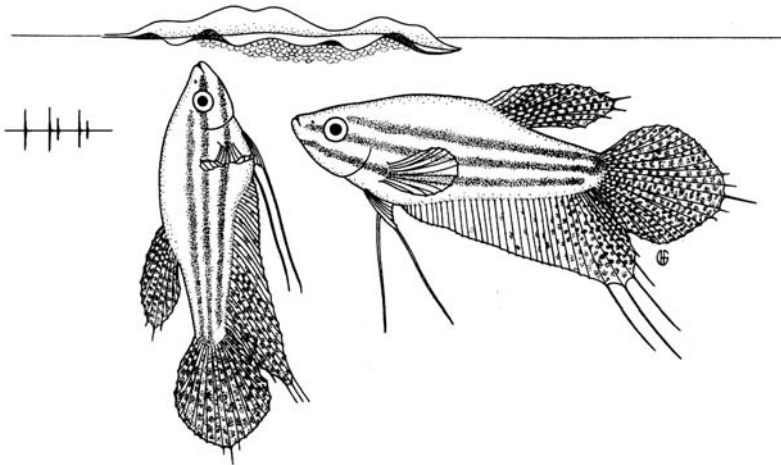


Abb. 3: Balz und Ablaich bei Knurrenden Guramis (*Trichopsis vittata*). Das Weibchen (links) nimmt eine senkrechte Position ein, während es einen Purr-Laut in unmittelbarer Nähe eines Männchens produziert. Links vom Weibchen ist ein Oszillogramm eines Lautes dargestellt. Beide Tiere befinden sich unterhalb des Schaumnestes, das vom Männchen gebaut wurde. Aus LADICH (2007).

rend der Balz und dem Abläichen Laute produzieren (LADICH 2007). Weibchen äußern leise und kurze Purr-Laute in senkrechter Stellung kurz vor dem Abläichen. Sie befinden sich dabei typischerweise unter einem schwimmenden Schaumnest, das von einem Männchen gebaut wurde (Abb. 3). Anscheinend dienen die Purr-Laute dazu, Männchen zum Abläichen zu bewegen.

Schallwahrnehmung

Fische besitzen wie alle Wirbeltiere Ohren zur Wahrnehmung von Schall. Das Gehörorgan ist von außen nicht erkennbar, da Außenohren mit Gehörgang, Trommelfell oder gar Ohrmuscheln komplett fehlen. Die Innenohren der Fische bestehen aus den drei Bogengängen und den drei ventral gelegenen Otolithenorganen (Utriculus, Sacculus und Lagena). Die Otolithenorgane der Knochenfische bestehen jeweils aus einem Otolithen, einem kleinen Kalksteinchen, und einem Sinnesfeld (Macula), auf der der Otolith aufliegt (LADICH & POPPER 2001). Die Sinnesfelder bestehen aus einer großen Zahl von Haarsinneszellen, wie wir sie auch bei terrestrischen Wirbeltieren vorfinden. Es wird angenommen, dass die Fische primär mit dem Sacculus, meist dem größten Otolithenorgan, hören. Der Utriculus dürfte bei einigen wenigen Gruppen wie den Heringen eine Rolle spielen; die Aufgabe der Lagena ist dagegen unklar.

Der Hörvorgang ist bei den Fischen ein völlig anderer als bei den terrestrischen Wirbeltieren, bei denen Schalldruckschwankungen in der Luft Trommelfelle in Schwingungen versetzen und diese Schwingungen über Mittelohrknöchelchen an die Innenohrflüssigkeit weitergeleitet werden. Dieser Schallübertragungsweg ist bei Fischen nicht möglich, da Fische dieselbe Dichte wie das Medium Wasser besitzen und daher mit den Schallschwingungen im Medium mitschwingen. Während der ganze Fisch mitschwingt, machen die dreimal schwereren Otolithen diese Schwingungen nur verzögert mit, und es kommt zu einer Relativbewegung zwischen den Ohrsteinchen und den Haarsinneszellen, die zum Abbiegen der Cilien der Haarsinneszellen und damit zu einem Hörreiz führt (HAWKINS 1993). Diese morphologische Grundausstattung ermöglicht allen Fischarten tieffrequente Töne von einigen hundert Hertz zu hören.

Interessanterweise genügte vielen Fischarten dieses limitierte Hörvermögen nicht. Indem gasgefüllte Kammern im Körper mechanisch an das Innenohr angeschlossen wurden, wurde ihr Hörvermögen deutlich verbessert, und Schall von geringerer Lautstärke und höherer Frequenz konnte wahrgenommen werden. Man nennt morphologische Strukturen außerhalb des Ohres, die dem Hören dienen, akzessorische Hörstrukturen. Der Trick dahinter ist, dass gasgefüllte Kammern wie die Schwimmblase bei (Schall-)Druckschwankungen Volumenänderungen unterliegen, die zu Bewegungen der Wände dieser Kammern führen. Diese Oszillationen können mechanisch ans Innenohr wei-

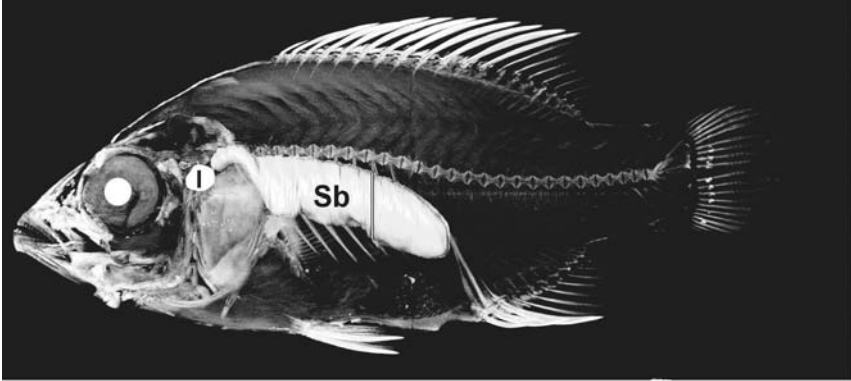


Abb. 4: Beim madagassischen Buntbarsch *Paratilapia polleni* reicht ein vorderer Fortsatz der Schwimmblase (Sb) bis ans Innenohr (I) und fungiert dabei als Trommelfell. Mikro-CT-Abbildung aus SCHULZ-MIRBACH et al. (2012).

tergeleitet werden, sobald eine Verbindung zwischen beiden existiert (LADICH & POPPER 2004). Manche Soldatenfische (Holocentridae), Buntbarsche (Cichlidae) und alle Heringe (Clupeidae) besitzen paarige vordere (anteriore) Ausstülpungen der Schwimmblase, die direkt zu den Innenohren hinführen. Auf diese Weise bekommen die schwingenden Membranen der Schwimmblase die Funktion eines Trommelfells. Bei den vier Großgruppen der Otophysen (Karpfenartige, Welse, Salmler und Messerfische) werden die Schwingungen der Schwimmblase über winzige Knöchelchen an das Innenohr weitergeleitet (WEBER 1820). Diese Weberschen Knöchelchen der Otophysen erfüllen daher die gleiche Aufgabe wie die Mittelohrknöchelchen der Säugetiere, auch wenn sie entwicklungsgeschichtlich anders entstanden sind (Wirbelsäulenderivate bei Fischen gegenüber Kieferderivaten bei anderen Wirbeltieren).

SCHULZ-MIRBACH et al. (2012) konnten jüngst die Vielfalt der Schwimmblasen bei Buntbarschen (Cichlidae) und deren Auswirkung auf das Hörvermögen nachweisen. Arten mit direkter Anbindung an das Innenohr wie der Indische Buntbarsch *Etroplus maculatus* oder die madagassische Art *Paratilapia polleni* hörten durchwegs besser als Arten ohne direkte Verbindung wie der Rote Buntbarsch *Hemichromis guttatus*. Besonders gering ist das Hörvermögen bei reduzierter Schwimmblase wie bei der afrikanischen Art *Steatocranus tinanti*, die in fließenden Gewässern lebt. Hier endet das Hörvermögen bei maximal 700 Hz im Gegensatz zu 3000 Hz bei den anderen Arten (Abb. 4).

Einfluss von Lärm

Die großen Unterschiede in den Hörfähigkeiten der Fische werfen unmittelbar die Frage nach ihrer Evolution auf. Warum hat sich das Hörvermögen der Otophysen mit ihren rund 8.000 Arten so viel besser entwickelt als das der meisten Barschartigen mit mehr als 10.000 Arten? War akustische Kommunikation ein ausschlaggebender Faktor? Vergleiche der Lautbildungsfähigkeiten von Gruppen mit geringem und sehr gutem Hörvermögen zeigen, dass dem nicht so ist. Viele Gruppen, die Laute zur Kommunikation einsetzen wie Krötenfische (Batrachoididae), Grundeln (Gobiidae) und Koppen (Cottidae) besitzen ein eingeschränktes Hörvermögen. Andere wiederum, die sehr gut hören, wie die Vertreter der Karpfenartigen (Cypriniformes), sind kaum lautbildend. Daher liegt die Vermutung nahe, dass ökoakustische Faktoren, das heißt unterschiedliche Lärmpegel in den Gewässern, zu einer großen Diversität in den Hörfähigkeiten geführt hat (LADICH 2000).

Aufnahmen des Hintergrundlärms und Messungen der Lärmpegel in einer großen Zahl von Gewässern in Mitteleuropa zeigen drastische Unterschiede auf (WYSOCKI et al. 2007). Während in stehenden Gewässern wie Seen und Altarmen von Flüssen der Lärmpegel rund 80 dB betragen kann, steigt er in rasch fließenden Strömen bis 130 dB an. Bei hohen Lärmpegeln kann eine gut hörende Art wie der Karpfen wenig hören. Tatsächlich haben Vergleiche von Karpfen (Cyprinidae) mit Flussbarschen (Percidae) gezeigt, dass erstere ihr gutes Hörvermögen nur in ruhiger Umgebung voll ausnutzen können. Bei steigendem Pegel sinkt auch das Hörvermögen des Karpfens parallel dazu. Man nennt diesen physiologischen Prozess Maskierung (AMOSER & LADICH 2005). Beim Flussbarsch wiederum wirken sich verschiedene Lärmpegel wenig aus, da er generell schlechter hört. Das heißt, die Entwicklung der akzessorischen Hörstrukturen hat meist in ruhigen stehenden Gewässern ihren Ausgang genommen, um diesen Arten die Wahrnehmung von Geräuschen in ihrer Umgebung – wie sie von Beutegreifern, Beutetieren oder Artgenossen ausgehen – zu ermöglichen. Bei Heringen führte die Entwicklung von akzessorischen Hörstrukturen zu keiner Verbesserung der absoluten Hörempfindlichkeit, sondern zu einer Ausweitung des hörbaren Frequenzbereichs. Alosinae können Ultraschall bis 180 kHz und damit die Echoortungsklicks der (sie jagenden) Delphine wahrnehmen (MANN et al. 1998).

Wie wirkt sich nun der zunehmende anthropogene Lärm in den Gewässern aus? Schiffslärm führt wie andere Lärmarten auch zu einer Verschlechterung des Hörvermögens durch Maskierung. Dies konnte bei einer Anzahl von marinen Arten wie dem Lusitanischen Krötenfisch *Halobatrachus didactylus* (Batrachoididae), dem adriatischen Mönchsfisch *Chromis chromis* (Pomacentridae) oder auch dem Meerraben *Sciaena umbra* (Sciaenidae) nachgewiesen werden (VASCONCELOS et al. 2007, CODARIN et al. 2009). Bei diesen nichtverwandten Arten zeigte sich, dass deren Hörvermögen gut an das Habitat angepasst ist. Anthropogener Lärm führt zu einer Verschlechterung des Hörens

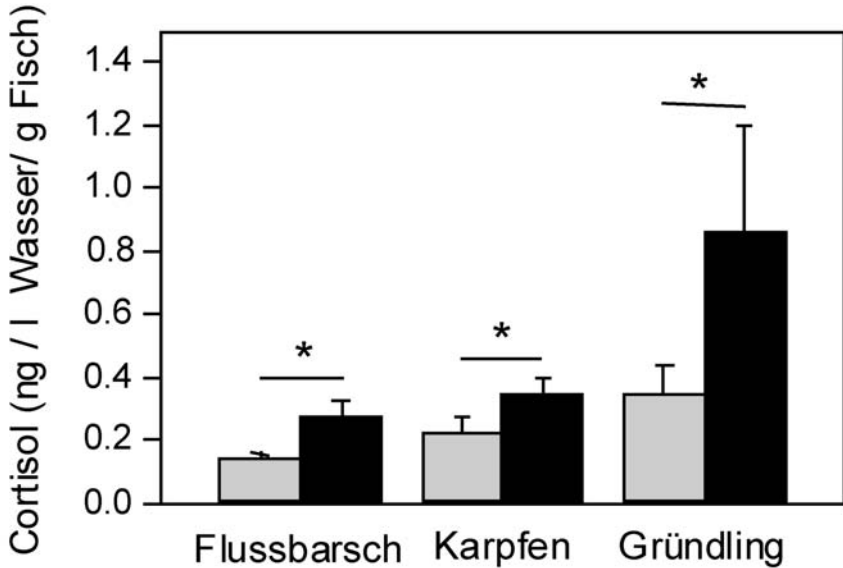


Abb. 5: Mittlere Konzentrationen (und Standardfehler) des Stresshormons Cortisol bei den drei Süßwasserfischarten Flussbarsch (*Perca fluviatilis*), Karpfen (*Cyprinus carpio*) und Gründling (*Gobio gobio*) in ruhiger Umgebung (graue Balken) und in der Gegenwart von Schiffslärm (schwarze Balken). Sternchen zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Konzentrationen an. Nach WYSOCKI et al. (2006).

durch Maskierung und zu einer verringerten Wahrnehmung arteigener Kommunikationslaute. Neben den limitierenden Einflüssen auf die Kommunikation führt Schiffslärm auch zu einer ausgeprägten Stressreaktion. Heimische Süßwasserfische wie Flussbarsch, Karpfen und der Gründling *Gobio gobio* (Cyprinidae) scheiden in der Gegenwart von Schiffslärm signifikant mehr Stresshormon Cortisol aus als in ruhiger Umgebung oder bei gleichmäßigem Lärm (WYSOCKI et al. 2006). Dies ist unabhängig von der Güte des Hörvermögens, da der Flussbarsch dieselbe Stressreaktion zeigt wie die gut hörenden Cypriniden. Beides, die Einschränkung der akustischen Kommunikation und der erhöhte Stresslevel, können sich langfristig negativ auf die Fitness der Fische auswirken.

Literatur

(siehe auch /homepage.univie.ac.at/friedrich.ladich)

AMOSER, S. & LADICH, F. (2005): Are hearing sensitivities of freshwater fish adapted to the ambient noise in their habitats? *J. Exp. Biol.* 208: 3533–3542.

ARISTOTELES. Tierkunde. Herausgegeben, übertragen und in ihrer Entstehung erläutert von Dr. Paul GOHLKE. 2. Aufl. Ferdinand Schöningh, Paderborn, 1957.

- BASS, A.H. & LADICH, F. (2008): Vocal-acoustic communication: from neurons to behavior. In: WEBB, J.F.; FAY, R.R. & POPPER, A.N. (Eds.): Fish Bioacoustics. Springer, New York: 253–278.
- CODARIN, A.; WYSOCKI, L.E.; LADICH, F. & PICCIULIN, M. (2009): Effects of ambient and boat noise on hearing and communication in three fish species living in a marine protected area (Miramare, Italy). *Mar. Pollut. Bull.* 58: 1880–1887.
- DUFOSSE, M. (1874): Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons d'Europe et sur les organes producteurs de ces phenomenes acoustiques ainsi que sur les appareils de l'audition de plusieurs de ces animaux. *Annales des Sciences Naturelles comprenant la zoologie* 19: 1–53.
- FRISCH, K. VON (1923): Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift. *Biol. Zentralbl.* 439–446.
- GOHLKE, P. (1957): siehe ARISTOTELES.
- HAWKINS, A. D. (1993): Underwater sound and fish behaviour. In: PITCHER, T.J. (Ed.): Behaviour of Teleost Fishes. Chapman & Hall, London: 129–169.
- KENYON, T.N. (1994): The significance of sound interception to males of the bicolor damselfish, *Pomacentrus partitus*. *Environ. Biol. Fishes* 40: 391–405.
- LADICH, F. (1997): Comparative analysis of swimbladder (drumming) and pectoral (stridulation) sounds in three families of catfishes. *Bioacoustics* 8: 185–208.
- (1998): Sound characteristics and outcome of contests in male croaking gouramis (Teleostei). *Ethology* 104: 517–529.
- (2000): Acoustic communication and the evolution of hearing in fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* 355: 1285–1288.
- (2001): Sound-generating and -detecting motor system in catfish: design of swimbladder muscles in doradids and pimelodids. *Anat. Rec.* 263: 297–306.
- (2004): Sound production and acoustic communication. In: VAN DER EMDE, G.; MOGDANS, J. & KAPOOR, B.G. (Eds.): The Senses of Fishes. Narosa Publishing House, New Delhi: 210–230.
- (2007): Females whisper briefly during sex: context- and sex-specific differences in sounds made by croaking gouramis. *Anim. Behav.* 73: 379–387.
- & BASS, A.H. (2005): Sonic motor pathways in piranhas with a reassessment of phylogenetic patterns of sonic mechanisms among teleosts. *Brain, Behav. Evol.* 66: 167–176.
- ; BRITTINGER, W. & KRATOCHVIL, H. (1992): Significance of agonistic vocalization in the Croaking Gourami (*Trichopsis vittatus*, Teleostei). *Ethology* 90: 307–314.
- & FINE, M. L. (2006): Sound-generating mechanisms in fishes: a unique diversity in vertebrates. In: LADICH, F.; COLLIN, S.P.; MOLLER, P. & KAPOOR, B.G. (Eds.): Communication in Fishes. Science Publishers, Enfield, NH: 3–43.
- & MYRBERG, A.A. (2006): Agonistic behaviour and acoustic communication. In: LADICH, F.; COLLIN, S.P.; MOLLER, P. & KAPOOR, B. G. (Eds.): Communication in Fishes. Science Publishers, Enfield, NH: 122–148.
- & POPPER, A. N. (2001): Comparison of the inner ear ultrastructure between teleost fishes using different channels for communication. *Hear. Res.* 154: 62–72.
- & – (2004): Parallel evolution in fish hearing organs. In: MANLEY, G.; FAY, R.R. & POPPER, A.N. (Eds.): Evolution of the Vertebrate Auditory System. Springer, New York: 95–127.

- MANN, D.A.; LU, Z.; HASTINGS, M. & POPPER, A. N. (1998): Detection of ultrasonic tones and simulated dolphin echolocation clicks by a teleost fish, the American shad (*Alosa sapidissima*). *J. Acoust. Soc. Amer.* 104: 562–568
- McKIBBEN, J.R. & BASS, A.H. (1998): Behavioral assessment of acoustic parameters relevant to signal recognition and preference in a vocal fish. *J. Acoust. Soc. Am.* 104: 3520–3533.
- MÜLLER, J. (1857): Ueber die Fische, welche Töne von sich geben und die Entstehung dieser Töne. *Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med.*: 249–279.
- MYRBERG, A.A. & LUGLI, M. (2006): Reproductive behavior and acoustical interactions. In: LADICH, F.; COLLIN, S.P.; MOLLER, P. & KAPOOR, B. G. (Eds.): *Communication in Fishes*. Science Publishers, Enfield, NH: 149–176.
- PARKER, G.H. (1903): Hearing and allied senses in fishes. *Bull. US Fish Comm.* 1902: 45–64.
- RETZIUS, G. (1881) *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien*. Samson & Wallin, Stockholm.
- SCHULZ-MIRBACH, T.; METSCHER, B. & LADICH, F. (2012): Relationship between swim bladder morphology and hearing abilities – a case study on Asian and African cichlids. *PLOS ONE* 7: e42292.
- VASCONCELOS, R.O.; AMORIM, M.C.P. & LADICH, F. (2007): Effects of ship noise on the detectability of communication signals in the Lusitanian toadfish. *J. Exp. Biol.* 210: 2104–2112.
- & LADICH, F. (2008): Development of vocalization, auditory sensitivity and acoustic communication in the Lusitanian toadfish *Halobatrachus didactylus*. *J. Exp. Biol.* 211: 502–509.
- WEBER, E.H. (1820): *De aure et auditu hominis et animalium. Part I. De aure animalium aquatilium*. Apud Gerhardum Fleischerum, Lipsiae
- WYSOCKI, L.E.; AMOSER, S. & LADICH, F. (2007): Diversity in ambient noise in European freshwater habitats: noise levels, spectral profiles and impact on fishes. *J. Acoust. Soc. Amer.* 121: 2559–2566.
- ; DITTAMI, J.P. & LADICH, F. (2006): Ship noise and cortisol secretion in European freshwater fishes. *Biol. Conserv.* 128: 501–508.