

Die physikalischen Gesetzmäßigkeiten, die Mensch und Tier bei der Lauterzeugung, Übertragung des Schalls und schließlich bei der Wahrnehmung durch ihre Ohren zu beachten haben, sind überall in der Natur dieselben. Deshalb ist es auch nicht verwunderlich, dass »niedere« und

Jahren in der Abteilung Neurobiologie am Zoologischen Institut der Universität Göttingen statt und berechtigen zu der Erwartung, durch eine genaue Analyse des Insektenohres auch Ideen zum besseren Verständnis der Sinneswahrnehmungen von Säugetieren zu gewinnen.

über eine Reaktion auf das Schallsignal getroffen werden muss. Bei den Wirbeltieren liegen diese Stationen ausschließlich im Gehirn, bei den Insekten sind sie über einen größeren Bereich des Zentralnervensystems verteilt.

Hören, Orten und Verstehen

Sinneswahrnehmung und ihre Auswertung durch das Gehirn

Andreas Stumpner

»höhere« Tiere in der Evolution oftmals zu verblüffend ähnlichen Lösungen gekommen sind. Das Große Grüne Heupferd, der bekannteste Vertreter unserer einheimischen Laubheuschrecken, über deren Gehörsinn hier berichtet wird, kennt wohl jeder, auch wenn er es wegen seiner guten Tarnung vielleicht noch nie gesehen hat. Der Gesang der Männchen, den sie durch Aneinanderreiben der Vorderflügel erzeugen, ist jedoch an schönen Sommerabenden bis tief in die Nacht hinein zu hören. Sinn und Zweck dieses Konzertes ist es, ein Weibchen anzulocken, und das lässt uns fragen: Welche Sinnesausstattung brauchen die Tiere und über welche Auswertstrategien ihres Gehirns verfügen sie, um einander zu finden? Unsere Untersuchungen finden seit zehn

Mensch wie Tier brauchen Detektoren für das akustische Signal, also Ohren mit Hörsinneszellen, die den Schall auffangen und darauf mit elektrischer Erregung reagieren, die dann in das Zentralnervensystem geleitet wird. Dort muss die Analyse zu zwei Ergebnissen kommen: Was bedeutet dieses Signal – darauf wollen wir uns im Folgenden konzentrieren – und wo kommt es her? Das Nervensystem sieht zwar auf den ersten Blick bei Insekten und Wirbeltieren sehr verschieden aus, aber es funktioniert ähnlich: Die durch das Schallsignal ausgelöste Erregung wird über mehrere Stationen geleitet, die mal mehr, mal weniger für eine bestimmte Art der Signalanalyse spezialisiert sind. Schließlich laufen die Nervenbahnen in einer Region zusammen, in der die Entscheidung

Das Ohr der Laubheuschrecken

Betrachten wir die so genannte Hörbahn der Laubheuschrecken etwas genauer: Wir Menschen sind gewohnt, Ohren immer am Kopf zu suchen. Laubheuschrecken aber tragen ihre Ohren in den Vorderbeinen. Dies mag als ein höchst unpassender Ort erscheinen, zumal die Beine beim Laufen und Springen ständig in Bewegung sind und dadurch die empfindlichen Hörsinneszellen reizen müssten, so dass möglicherweise sogar die Erregung durch Schall überdeckt würde. Dagegen gibt es aber zentralnervöse Mechanismen, die in der Lage sind, unerwünschte Stör-signale zu unterdrücken. Außerdem tritt der Schall zum größten Teil durch eine Art Hörrohr in das Tier ein, eine umgewandelte Trachee, deren hornförmige Öffnung sich am Körper selbst befindet und nicht an den Beinen.

Sehen wir uns das Ohr genauer an, entdecken wir Parallelen zum menschlichen Ohr. Bei Menschen, Heuschrecken und den meisten anderen hörenden Tieren trifft der Schall zunächst auf eine Membran, das Trommelfell oder Tympanum, welches zu Schwingungen angeregt wird. Diese ist

Abb. 1
Vorderansicht (links) und
Seitenansicht (rechts)
eines Weibchens der
Laubheuschrecke
Ancistrura nigrovittata.
Der gelbe Pfeil zeigt auf
eines der Trommelfelle
im Vorderbein, der rote
Pfeil auf den Eingang
zur Gehörtrachee an
der Seite des Thorax.
Fotos und Abbildungen:
Andreas Stumpner





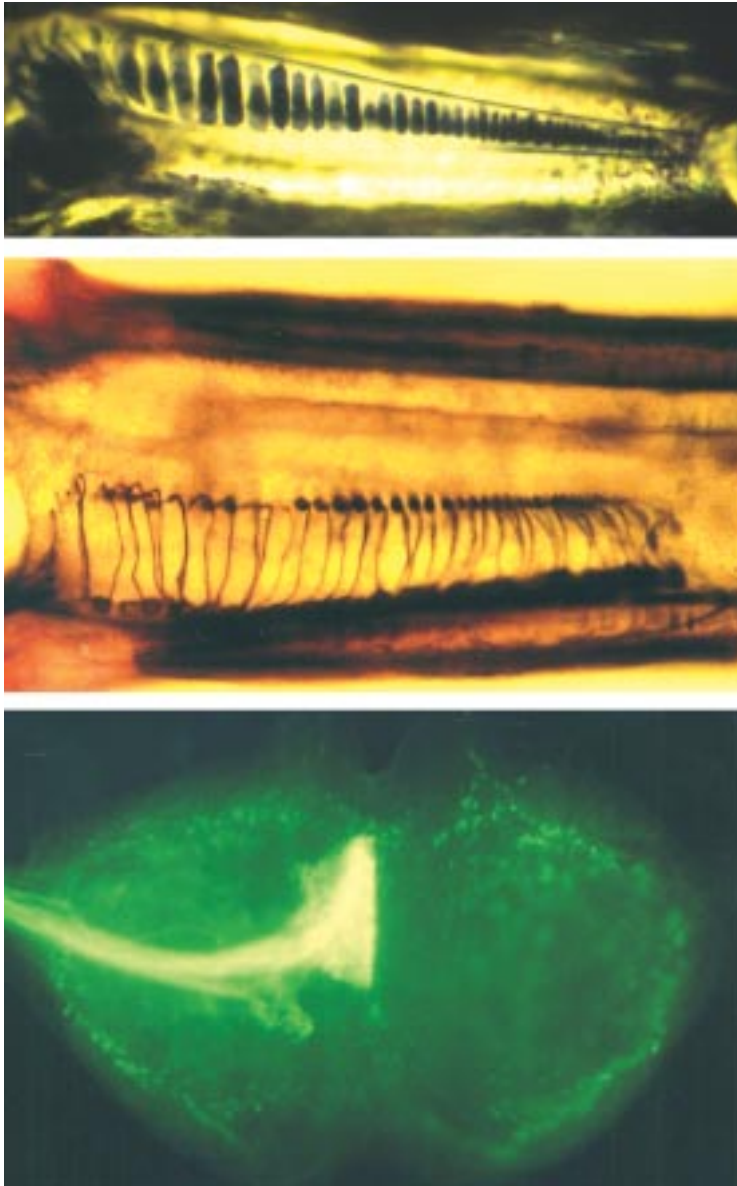


Abb. 2
Das Ohr und die Sinneszellen einer Laubheuschrecke. Das obere und mittlere Bild zeigen jeweils eine Frontalaufsicht auf das Ohr mit den von der Basis (links) zur Spitze (rechts) immer schmäler werdenden Strukturen: oben die Anheftungszellen (Kappenzellen), an denen die schwingungsempfindlichen Dendriten der Sinneszellen angeheftet sind, in der Mitte die Dendriten der Sinneszellen selbst. Unten sieht man die Endverzweigungen der Sinneszellen im Prothorakalganglion; der zentrale Bereich der Endverzweigungen stellt das auditorische Neuropil dar.

bei uns wie bei Laubheuschrecken eine erste Filterstation, denn nicht alle Schallsignale werden gleich gut übertragen.

Die Filterfunktion lässt sich mit einem so genannten Laservibrometer überprüfen. Hierbei beschallt man die Membran und richtet gleichzeitig einen Laserstrahl auf sie. Aus der Art und Weise, wie der reflektierte Strahl verändert wird, lässt sich auf die Schwingungseigenschaften der Membran zurückschließen. So kann man feststellen, dass die Trommelfelle der Insekten zwar für tiefe Frequenzen, wie sie zum Beispiel in der menschlichen

Sprache vor allem auftreten, relativ unempfindlich sind, für hohe Frequenzen, insbesondere im für Menschen unhörbaren Ultraschallbereich, aber eine ausgezeichnete Empfindlichkeit besitzen. Dies ist sicherlich eine Anpassung an die Frequenzen der art eigenen Gesänge. Hier ist zu bedenken, dass die Ohren ja nicht nur dem Hören von art eigenen Gesängen dienen (viele Insekten können hören, ohne selbst Laute zu produzieren), sondern auch Schallereignisse erfassen müssen, die das Herannahen eines Feindes verraten, wie zum Beispiel Echoortungslaute von ja-

genden Fledermäusen. Schließlich unterliegen alle Verhaltensweisen, die einen Schutz vor Räubern darstellen, mindestens einem genauso großen Selektionsdruck wie solche, die der effektiven Partnerfindung dienen: Nur wer lange genug lebt, kann sich auch fortpflanzen!

Die Auslenkungen des Trommelfells bringen im Inneren des Ohres die Hörzellen zum Schwingen. Anders als Menschen, die etwa 15.000 Hörsinneszellen besitzen, verfügen Laubheuschrecken nur über 20 bis 60. Die Verhältnisse bleiben also überschaubar - und eignen sich damit als Modell, denn die Anordnung dieser Sinneszellen und ihre Funktion erinnern in frappanter Weise an das Ohr der Säugetiere und des Menschen. Sie sind auf einer Membran aufgereiht, welche durch Übertragung des Schalls zu Schwingungen angeregt wird, genau wie unsere Basilar membran mit den auf ihr sitzenden Haarzellen. Nun ist es eines der hervorsteckendsten Merkmale des Ohres der Säugetiere, dass sich Schwingungseigenschaften der Basilar membran entlang ihres Verlaufes in der Gehörschnecke verändern, so dass auf diese Weise eine ausgefeilte Analyse der Tonhöhe von Schallsignalen möglich wird.

Bei den Laubheuschrecken ist es offenbar genauso: Die Membran, hier eine Tracheenwand, auf der die Sinneszellen sitzen, ändert ihre Breite und damit aller Wahrscheinlichkeit nach auch ihre Schwingungseigenschaften. Das bedeutet bei den Säugetieren: Je weiter vom Trommelfell entfernt die Sinneszellen sitzen, desto tiefer ist der Ton, auf den sie am besten ansprechen. Umgekehrt sind die nahe dem Trommelfell liegenden Bereiche für die Wahrnehmung hoher Tonfrequenzen zuständig. Für Laubheuschrecken gilt entsprechend: Je körpernäher die Sinneszellen auf der Tracheenwand liegen, desto

tiefer, je entfernter sie liegen, desto höher ist ihre »Bestfrequenz«. Da ein Laubheuschreckenohr nur maximal 60 Sinneszellen besitzt, stellt jede einzelne Sinneszelle ein Unikat dar, das am besten auf ein ganz bestimmtes Frequenzband anspricht. Man nennt ein solches Prinzip auch »Tonotopie«: Aus dem Ort, an dem eine Sinneszelle (oder auch eine Nervenzelle im Gehirn) sich befindet, kann man unmittelbar auf die Tonhöhe schließen, von der sie am leichtesten erregt wird. Dieses Ordnungsprinzip erlaubt es, in der Entwicklung eines Nervensystems Interaktionen zwischen Nervenzellen zu realisieren, die auf ähnliche Frequenzen ansprechen. Auf solche Interaktionen werden wir noch zurückkommen.

Die Ähnlichkeit zwischen Insekten- und Wirbeltierohren geht aber noch weiter. In beiden Ohren scheinen aktive Prozesse die Empfindlichkeit und Frequenzabstimmung der Sinneszellen zu erhöhen. Es lässt sich feststellen, dass im Laufe der Evolution unter ähnlichen Selektionsdrücken völlig unabhängig mehrmals funktionell ganz ähnliche Lösungen gefunden wurden.

Das zentralnervöse Gehörssystem

Aber zurück zur Tonotopie. Das, was das Ohr wahrnimmt, muss zur Bewertung (»Was«, »Wo«) zum Zentralnervensystem (ZNS) gesandt werden. Beim Menschen gibt es dafür eigene Nervenzellen, während bei den Insekten die Hörsinneszellen selbst diese Aufgabe übernehmen. Über Fortsätze, so genannte Axone, tragen sie die Erregung aus dem Ohr in Form digitaler elektrischer Signale, man nennt sie Aktionspotenziale, in das Zentralnervensystem, hier das im ersten Brustsegment liegende Prothorakalganglion.

Die Frage ist nun, ob sich die im Ohr gefundene Tonotopie auch im Zentralnervensystem wiederfindet. Das tut sie, wie schon

von anderen Arbeitsgruppen gezeigt wurde. Uns ist es aber erstmals gelungen, die Sinneszellen mit Hilfe eines bestimmten Farbstoffes komplett vom Ohr bis in das ZNS anzufärben. Es konnte gezeigt werden, dass, entsprechend ihrer Lage im Ohr und damit auch ihrer Abstimmung auf eine bestimmte Schallfrequenz, die Endungen der Sinneszellaxone in den Bereich des so genannten auditorischen Neuropils ziehen, und dort jeweils in ein ganz bestimmtes Gebiet. Mit anderen Worten: Der peripheren Tonotopie entspricht eine zentrale, die zur Folge hat, dass auch nachgeschaltete Nervenzellen, so genannte Interneurone, ihre Verzweigungen nur in ganz bestimmten, eng umrissenen Bereichen des Neuropils ausbilden, entsprechend der Sinneszellen, von denen sie ihre Informationen aufnehmen.

Im Insektenhirn ist alles geordnet, genau wie im auditorischen Kortex des menschlichen Gehirns auch. Will eine Laubheuschrecke nun die Frequenzen in einem Signal analysieren, also zum Beispiel den arteigenen Gesang erkennen, braucht sie bestimmte Erkennungsfiler – im einfachsten Fall einzelne Interneurone, die selektiv auf die im Gesang enthaltenen Frequenzen antworten. Eine selektive Antwort könnte zum Beispiel dadurch erreicht werden, dass dieses Neuron nur von einer einzigen Sinneszelle, die durch die artspezifische Frequenz am stärksten angeregt wird, seine Information erhält. Dieses ist aber aus guten Gründen nicht so, wie wir im Folgenden zeigen wollen.

Die Kontrastverschärfung

Betrachten wir das Beispiel einer südeuropäischen Laubheuschreckenart, *Ancistrura nigrovittata*, die wir besonders gut untersucht haben. Die Männchen dieser Art erzeugen einen Gesang, der seine größte Abstrahlungs-

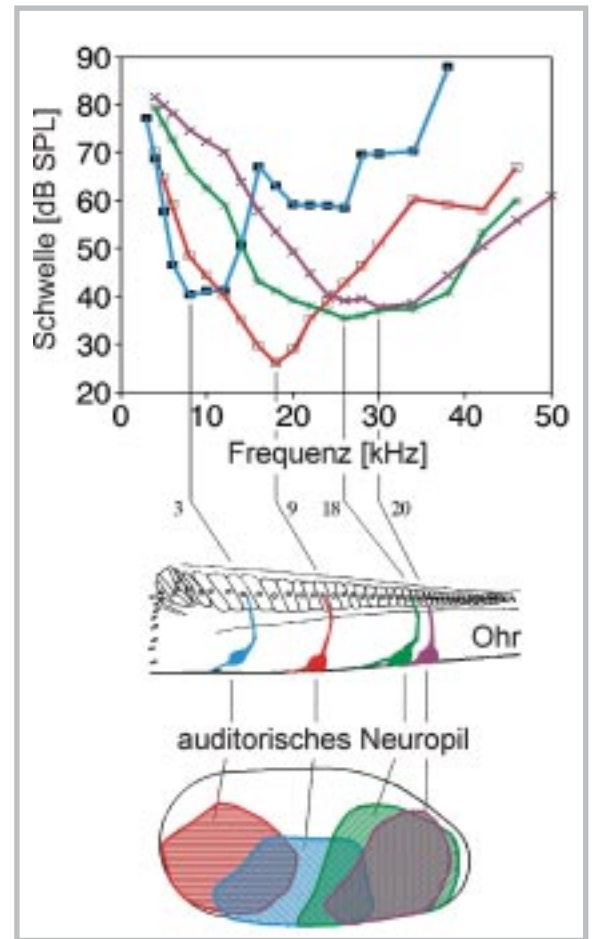


Abb. 3 Jede Sinneszelle im Insektenohr spricht auf eine bestimmte Frequenz an. Dieses Prinzip nennt man »Tonotopie«. Hier die Tonotopie der Sinneszellen bei der Laubheuschrecke *Ancistrura nigrovittata*. Das Diagramm zeigt die Schwellenkurven von vier Sinneszellen mit einer besten Empfindlichkeit bei 8, 18, 26 und 30 kHz. Dies ist die 3., 9., 18. und 20. Zelle im Ohr, deren Verzweigungsbereiche im auditorischen Neuropil ganz unten dargestellt sind.

energie bei 14 bis 16 Kilohertz besitzt, einer Frequenz, die Menschen gerade noch wahrnehmen können. Im Gehör von *Ancistrura* gibt es nun Sinneszellen, die besonders gut auf diese Gesangsfrequenz reagieren. Es sind etwa die Zellen Nr. 8 bis 11 von der Basis des Organs aus gesehen. Im Prothorakalganglion findet sich auch ein Interneuron, das bevorzugt auf diese Frequenz anspricht. Seine Verzweigungen im auditorischen Neuropil deuten aber darauf hin (dank der Tonotopie kann man das erkennen), dass es von viel mehr Sinneszellen kontaktiert werden könnte als nur den Zellen 8 bis 11. Außerdem gibt es nicht nur Frequenzen, von denen dieses Neuron erregt wird, sondern auch solche, von denen es gehemmt wird – zum Beispiel alle Frequenzen im Ultraschall. Trifft also ein Ultraschallsignal auf das Ohr, ist die Wahrscheinlich-

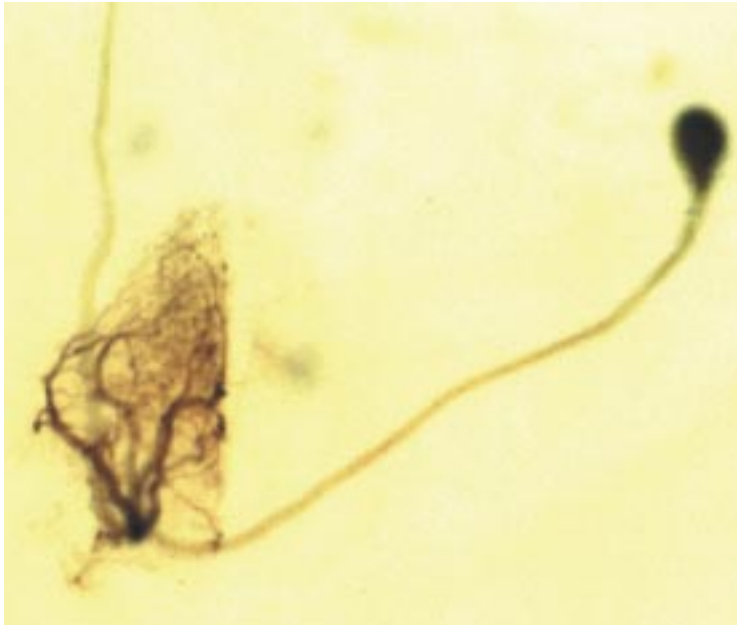


Abb. 4
Gestalt eines Interneurons (gefärbt mit Neurobiotin und Diaminobenzidin) im Prothorakalganglion der Laubheuschrecke *Ancistrura*.

keit, dass dieses Neuron aktiv ist, stark reduziert (während andere Neurone stark erregt werden). Solche Hemmungen deuten auf Kontrastverschärfung hin – einen Mechanismus, den man aus vielen Sinnessystemen bei Mensch und Tier kennt und der auch in psychophysischen Experimenten am Menschen bestätigt wurde.

Um eine Kontrastverschärfung nachzuweisen, führten wir eine Reihe von Experimenten durch, in denen mit Hilfe eines spezifischen Giftes (Picrotoxin, ein Extrakt aus den Samen des asiatischen Kokkelskörnerstrauches, das auch für homöopathische Medikamente verwendet wird) die Wirkung hemmender Einflüsse unterdrückt wurde. Das Ergebnis war eindeutig: Das Neuron erhält nicht nur Erregung von den Zellen 8 bis 11, sondern von mindestens zehn bis 15 Sinneszellen des Gehörorgans. Die im Normalfall vorliegenden hemmenden Einflüsse reduzieren aber dann wieder seinen Antwortbereich (verschärfen seine Frequenzabstimmung) auf die für die Arterkennung wirklich notwendigen Frequenzen. Eine solche Kontrastverschärfung ist in allen Sinnessystemen zu finden, auch

in identischer Weise wie bei *Ancistrura* im Gehörsystem von Wirbeltieren, beispielsweise bei Neuronen im Mittelhirn der Fledermäuse.

Wozu ist diese Kontrastverschärfung gut? Und warum greift das Interneuron nicht von vornherein nur die Erregung von zwei oder drei Sinneszellen ab? Dafür kann es verschiedene Gründe geben. Bei *Ancistrura* haben wir die Hypothese, dass es für sie zu unsicher wäre, sich auf die Erregung von zwei oder drei Sinneszellen zu verlassen. Wenn dagegen zehn oder 15 Zellen gleichzeitig aktiv sind, wird ein genügend lauter Gesang viel zuverlässiger zu einer Erregung des Interneurons führen – die Wahrscheinlichkeit, einen arteigenen Gesang zu verpassen, sinkt. Die Kontrastverschärfung verringert gleichzeitig die Wahrscheinlichkeit, auf ein falsches Signal zu antworten oder ein Feindsignal zu überhören, welches zufällig mit einem Gesang zusammentrifft.

Wo läuft die Information zusammen?

Wir haben uns Aspekte des Hörens und der Schallverarbeitung der Heuschrecke angeschaut.

Das gibt nur einen Ausschnitt dessen wieder, was eine Heuschrecke bei der Verarbeitung eines Schallsignals tatsächlich leisten muss. Neben der Frequenz muss sie auch noch den Rhythmus (das »Zeitmuster«) des Gesanges erkennen, sowie unterscheiden, ob der Gesang von einem Männchen oder einem Weibchen kommt (bei vielen Laubheuschrecken können beide Geschlechter singen) oder ob er gar von einem Feind ist. Und wenn sie sicher ist, dass dieses der Gesang eines Artgenossen ist, muss sie auch noch herausfinden, woher er kommt.

Alle diese einzelnen Informationen laufen auch bei Laubheuschrecken im Gehirn zusammen. Es gibt wiederum eine bestimmte Gegend, ein Neuropil, in das alle auditorischen Nervenzellen ihre Endigungen schicken, die vom Thorax zum Gehirn ziehen (wir gehen von mindestens sieben Neuronen pro Körperseite aus). Was dort allerdings im Einzelnen geschieht und wie die unterschiedlichen Informationen zusammengeführt werden, um zu einer Verhaltensantwort zu führen, ist noch völlig unklar und wird uns sicherlich noch einige Jahre beschäftigen. ◀

Literatur

Meyer J., Elsner N. (1996) How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species-specific song spectra? *J Exp Biol* 199:1631-1642.

Stölting H., Stumpner A. (1998) Tonotopic organization of auditory receptor cells in the bushcricket *Pholidoptera griseoaptera* (Tettigoniidae, Decticina). *Cell Tissue Res* 294:377-386.

Stumpner A. (1997) An auditory interneurone tuned to the male song frequency in the duetting bushcricket *Ancistrura nigrovittata* (Orthoptera, Phaneropteridae). *J Exp Biol* 200:1089-1101.

Stumpner A. (1998) Picrotoxin eliminates frequency selectivity of an auditory interneuron in a bushcricket. *J Neurophysiol* 79:2408-2415.

Stumpner A., von Helversen D. (2001) Evolution and function of auditory systems in insects. *Naturwiss*, 88:159-170.

Acoustic communication between members of a species involves detection of a signal, recognition of its meaning (what) and localization (where). We examine the question of what sensory and central mechanisms bushcrickets use to process auditory information. When studying certain bushcricket species, we find many parallels to humans: the ear has a series of sensory cells tuned to increasing sound frequencies in a tonotopic fashion.

Also the central projections which terminate in certain areas (auditory neuropile) are tonotopically arranged. Auditory interneurons show specific projections in such areas, indicating the overlap with sensory cells. The processing of sound frequency (and sound location as well) involves an increase in contrast by

inhibition through interneurons – again well known from vertebrates. Without this inhibition, the neurons become much less specific, which has been shown by blocking the inhibition pharmacologically. The reason for this method of frequency processing (less specific excitatory input, increasing specificity by inhibition) most likely lies in the greater reliability of responses to conspecific signals and the reduced likelihood of ignoring an enemy's signal. When we compare homologous interneurons in closely related species, we find few differences in the excitatory input, but sometimes dramatic differences in the inhibitions. This may indicate that in evolution it is easier or more effective to change inhibition by interneurons than excitation by sensory cells.



Prof. Dr. Andreas Stumpner, Jahrgang 1957, studierte Biologie in Freiburg und

Erlangen, wo er 1988 promoviert wurde. Von 1990 bis 1991 war er Postdoktorand an der Andrews University, Berrien Springs, Michigan (USA). Anschließend wechselte er an das Institut für Zoologie und Anthropologie der Universität Göttingen, an der er sich 1997 habilitierte. Von 2002 bis 2003 wirkte er ein Jahr als Gastprofessor an der Universität Zürich. Seine Arbeitsschwerpunkte sind die Sinnes-, Neuro- und Verhaltensphysiologie hörender Insekten.

Herausgeber: Dr. Dieter Herrmann und Dr. K.P. Christian Spath
Geleitwort: Dr. Ambros Schindler, Leiter des Stiftungszentrums des Stifterverbandes für die Deutsche Wissenschaft



7. Auflage 912 Seiten 16,80 EUR ISBN 3 89710 611 3

Ein wichtiger Ratgeber für Wissenschaft und Forschung

Die 7. aktualisierte, überarbeitete und erweiterte Neuausgabe gibt einen umfassenden Überblick über die nationalen, europäischen und internationalen Förderprogramme und über die Finanzierungsmöglichkeiten für wissenschaftliche Projekte. Das Handbuch bietet außerdem Insiderwissen über die gezielte Drittmittelsuche und über die Gestaltung von Förderanträgen.

Die großen Fördereinstellungen (DFG, Volkswagen-Stiftung, Deutsche Bundesstiftung Umwelt, DAAD etc.) und ihre Programme werden ausführlich vorgestellt. Das Handbuch beschreibt weiter Fördermöglichkeiten durch Bundes- und Landesministerien, Unternehmen, Verbände und Gebietskörperschaften, die europäischen Förderprogramme und Frauenförderprogramme, Förderprogramme für Auslandsaufenthalte, für Dissertationen, für Habilitationen und Postdoktoranden. Kapitel zum Wissenschaftssponsoring, zur Förderung von Patenten und zur Antragsgestaltung (mit Musteranträgen) runden den Textteil ab. Darüber hinaus werden ca. 500 hochschul- und wissenschaftsfördernde Institutionen und Stiftungen aller Fachgebiete mit ihren Förderarten und -bereichen, Zielgruppen und weiteren zentralen Informationen vorgestellt.

Forschungshandbuch 2003 | 2004
Förderprogramme und -institutionen für Wissenschaft und Forschung

Bestelladresse:
ALPHA Informationsgesellschaft mbH
 Frau Paulin
 Finkenstraße 10
 D-58623 Lampertheim
 Telefon: (06206) 939-243
 E-Mail: bestellung@alphawerbung.de