

Akustische Neuronen im Bauchmark der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*

KLAUS KALMRING *, JÜRGEN RHEINLAENDER und HANSGEORG REHBEIN
Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie der Ruhr-Universität Bochum

Eingegangen am 25. Oktober 1971

Acoustic Neurons in the Ventral Nerve Cord of the Desert Locust *Locusta migratoria*

Summary. 1. The course of the tympanic nerve fibres with their synaptic regions in the meta- and mesothoracic ganglia is illustrated. It was determined by selectively staining degenerating neurons (Fig. 1).

2. Four types of neurons in the auditory system had been described in the preceding publication (Kalmring, 1971). By electrophysiological methods these neurons are followed from the suboesophageal ganglion to the synaptic regions in the thoracic ganglia. Two new types of neurons (D and H) were also discovered.

3. The response patterns of the neurons A, B, and C have their origin in the fronto-medial neuropile of the metathoracic ganglion. The types of reactions are formed by the influences of the tympanic organ of the same side.

4. The response patterns of the D-neuron have their origin in the mesothoracic ganglion. The exact position of its synaptic region is unknown. The reaction of the D-neuron is independent of stimulus duration, intensity, and frequency. It always responds with one impulse per sound stimulus. Therefore it measures the repetition rate (Figs. 4 and 5).

5. The response patterns of the G-neuron have their origin in the fronto-medial neuropile of the mesothoracic ganglion. They are formed by influences of both sides (Figs. 6 and 7). A scheme of neuronal connections which influence the G-neuron is discussed (Fig. 11). This scheme is based on experiments in which tympanic organs were destroyed or connectives were cut.

6. The H-neuron does not have a tympanic origin. It reacts tonically to sound stimuli in the frequency range from 0.3 kcps to 14 kcps (Figs. 8 and 9). The stimulus threshold is very high and rises with increasing frequencies.

7. All types of neurons ascend to the supraoesophageal ganglion without any further alteration of their response patterns. With the exception of the H-neuron all types can be found only once in both sides of the nervous cord in male and female locusts.

8. Neurons which cannot be classified are predominantly found in the meso- and metathoracic ganglia.

9. The experimental results are discussed. All important parameters of locust chant can be analyzed and transmitted by the first synapses of the auditory system (Fig. 12).

Zusammenfassung. 1. Der Verlauf der Tympanalnervenfaser mit den dazugehörigen Synapsenregionen im Meta- und Mesothorakalganglion wird histologisch mit Hilfe selektiver Anfärbung degenerierender Neuronen dargestellt (Abb. 1).

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

2. Die von Kalmring (1971) beschriebenen vier Neuronentypen der Hörbahn werden elektrophysiologisch, vom Unterschlundganglion ausgehend, im Thorakalbereich bis zu den Synapsenregionen verfolgt. Zusätzlich werden die Neuronentypen D und H gefunden.

3. Die Antwortmuster der Neuronentypen A, B und C werden im fronto-medialen Neuropil des Metathorakalganglions gebildet. Einflüsse vom Tympanalorgan der gleichen Seite sind typbestimmend.

4. Die Antwortmuster des D-Neurons entstehen im Mesothorakalganglion. Die genaue Lage der Synapsenregion ist noch unbekannt. Das D-Neuron reagiert unabhängig von Reizdauer, -intensität und -frequenz mit einem Spike pro Schallreiz. Es mißt die Reizrate (Abb. 4 und 5).

5. Die Antwortmuster des G-Neurons werden im fronto-medialen Neuropil des Mesothorakalganglions gebildet. Sie entstehen durch bilaterale Einflüsse (Abb. 6 und 7). Ein durch Ausschaltungsversuche gewonnenes Verschaltungsschema (Abb. 11) wird diskutiert.

6. Die Neuronen des Typs H sind nicht tympanalen Ursprungs: Sie reagieren tonisch auf Schallreize im Frequenzbereich von 0,3–14 kHz (Abb. 8 und 9). Ihre Reizschwelle ist sehr hoch und steigt mit der Frequenz an.

7. Alle Neuronentypen laufen unverschaltet bis zum Oberschlundganglion durch und sind bis auf eine Ausnahme (H-Typ) auf jeder Seite nur einmal vertreten. Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Geschlecht sind nicht festzustellen.

8. Vorwiegend im Meso- und Metathorakalganglion werden Antwortmuster gefunden, die sich keinem der oben beschriebenen Typen zuordnen lassen.

9. Die Bedeutung der ersten Synapsen in der Hörbahn von *Locusta migratoria* für eine Analyse und Verarbeitung akustischer Parameter wird erörtert (Abb. 12).

A. Einleitung

Nach Gray (1960) werden die 60–80 Rezeptorzellen des Tympanalorgans von *Locusta migratoria* in 4 anatomische Gruppen unterteilt: a-, b-, c- und d-Zellen. Popow (1965) unterscheidet sie auf Grund von elektrophysiologischen Untersuchungen in Tieftön- und Hochtonrezeptoren. Neuere Arbeiten von Michelsen (1971, I, II, III) über die Frequenzempfindlichkeit von Einzelzellen, die Resonanzeigenschaften des Tympanums und die akustischen Eigenschaften des Tympanalorgans konnten die Wirkungsweise der 4 Rezeptorzellgruppen weitgehend aufklären.

Die Hörbahn im Bereich des Meta- und Mesothorakalganglions von *Locusta migratoria* wurde von einigen Autoren mit unterschiedlichen Aspekten untersucht (Horridge, 1961; Suga, 1963; Yanagisawa u. Mitarb., 1967; Popow, 1967). Im Oberschlundganglion an der Grenze vom Protocerebrum zum Deutocerebrum hat Adam (1968) ein akustisches Zentrum gefunden und dort von zahlreichen nervösen Einheiten komplexe Antwortmuster abgeleitet. Kalmring (1971) hat durch Untersuchungen des Unterschlundganglions versucht, eine Verbindung zwischen den Befunden aus dem Thorakalbereich und denen aus dem Oberschlundganglion herzustellen. Dabei konnten 4 unterschiedliche

akustische Neuronen, die auf beiden Seiten des Bauchmarks vorkommen, gefunden und klassifiziert werden. Lediglich zwei dieser Neuronen wurden bereits von Popow (1967) im Thorakalbereich abgeleitet. Wo die Antwortmuster der beiden anderen Neuronen entstehen und durch welche Einflüsse sie gebildet werden, soll in dieser Arbeit geklärt werden.

B. Material und Methode

Als Versuchstiere dienten Imagines der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Insgesamt 135 Tiere — sowohl Männchen als auch Weibchen — wurden elektrophysiologisch untersucht. Die Ableitpunkte im Bauchmark waren die frontalen und kaudalen Bereiche des Unterschlund-, Pro- und Mesothorakalganglions. Im Metathorakalganglion wurde lediglich aus dem frontalen Bereich abgeleitet.

Alle präparativen Maßnahmen, der meßtechnische Aufbau und die Versuchsdurchführungen sind bei Kalmring (1971) beschrieben worden. Durch Ausschaltversuche läßt sich der Einfluß der Tympanalorgane auf die Gesamtantwort der akustischen Neuronen im Bauchmark bestimmen. Daher wurden während der Versuche Tympanalorgane ausgeschaltet bzw. Konnektive im Thorakalbereich durchtrennt. In einigen Versuchen wurde zusätzlich ein Hochtonlautsprecher (Audax TW 8 spz.) mit einem Frequenzbereich 1—40 kHz benutzt.

Histologisch wurden 38 adulte Tiere beiderlei Geschlechts untersucht. Verschiedene Färbemethoden wurden angewandt, um den Verlauf der Tympanalnervenfaser und ihrer Endigungen nachzuweisen. Als besonders vorteilhaft erwies sich die Methode von Nauta und Gyax, verbessert nach Fink und Heimer (1967), die ein selektives Anfärben degenerierender Nervenfasern ermöglicht. Durch diese Methode werden nach den Darstellungen von Lund und Collett (1968) auch bei Insekten vorwiegend Produkte des Lipidabbaus (ungesättigte Cholesterolester, die klumpenförmig auftreten) mit metallischem Silber angefärbt. Zur Degeneration wurden die Somata der tympanalen Rezeptorzellen jeweils eines Tympanalorgans durch Elektrokoagulation zerstört. Die optimale Degenerationsdauer betrug 3 Tage. Das Meta- und Mesothorakalganglion mit den sie verbindenden Konnektiven wurden in Bouinscher Lösung (Dauer 12 Std) fixiert. Anschließend wurden die Präparate in Paraffin eingebettet (Romeis, 1968). Die Schnittdicke betrug 10 µm.

C. Ergebnisse

I. Verlauf der Tympanalnervenfaser im Bauchmark

Der Verlauf der Tympanalnervenfaser im Meta- und Mesothorakalganglion wurde durch Vergleiche von Horizontal- und Querschnittserien verfolgt:

Die tympanalen Axone treten dorso-lateral an der Grenze der Neuromeren des 3. Thorakal- und des 1. Abdominalsegments in das Metathorakalganglion ein. Sie verlaufen von hier aus — nach ventro-medial abtauchend — in frontaler Richtung bis zu dem das Ganglion durchlaufenden Konnektivbündel (Abb. 1). Hier zweigen ca. 10—20% der Fasern ab und enden in einem medial gelegenen (im folgenden als „kaudal“ bezeichneten) Neuropil. Die Methode gestattet nicht zu entscheiden, ob es sich um kollaterale Verzweigungen oder um selbständige Axone handelt. Dieses und alle weiteren Neuropile, die von tympanalen

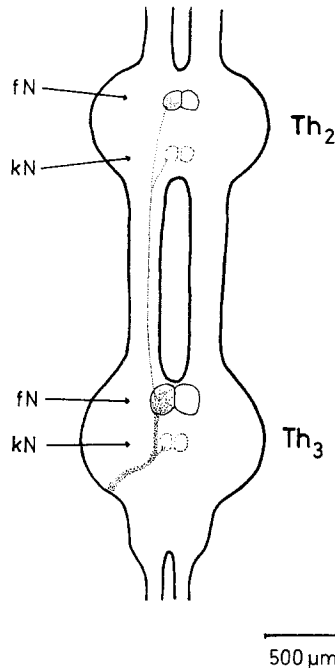


Abb. 1. Verlauf der Tympanalnervenfaser im Meta- und Mesothorakalganglion in schematischer Darstellung. Th_3 Metathorakalganglion; Th_2 Mesothorakalganglion; kN kaudales Neuropil; fN frontales Neuropil

Fasern erreicht werden, liegen in unmittelbarer Nähe der Medianen mit deutlicher Abgrenzung zur Gegenseite.

Der Hauptstamm der Tympanalnervenfaser zieht von der Abzweigstelle parallel zu den Konnektivbahnen auf der Ventralseite des Metathorakalganglions rostral. Hier enden 70—80% aller tympanalen Axone in einem fronto-medial gelegenen Neuropil („frontales“ N.). In diesem ausgedehnten und durch besonders dichte Strukturen gekennzeichneten Neuropil ist eine Verzweigung der Fasern deutlich zu erkennen; es scheint sich um synaptische Endigungen zu handeln.

Nur wenige Tympanalnervenfaser (ca. 10%) gelangen über das gleichseitige Meso-Metathorakalkonnektiv zum Mesothorakalganglion und enden zu etwa gleichen Teilen in je einem kaudal und frontal gelegenen Neuropil.

Die histologischen Präparate zeigen außer den durch Degeneration hervorgehobenen, nur ipsilateral endenden Tympanalnervenfaser auch sekundäre, nicht spezifisch angefärbte Faserverbindungen. Diese verlaufen von dem jeweiligen kaudalen Neuropil nach rostral sowohl zum ipsi- wie zum kontralateralen frontalen Neuropil. Im 3. Thorakalganglion ist dies stärker ausgeprägt als im 2. Thorakalganglion. Im Gegensatz

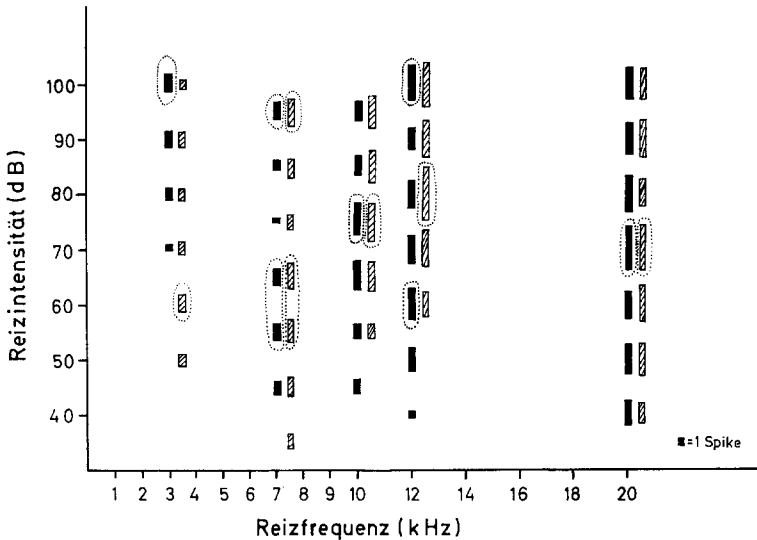


Abb. 2. Antwortverhalten eines A-Neurons im Frequenz-Intensitätsfeld (Neuron 96). Kontralaterale Ableitungen aus dem kaudalen Bereich des Mesothorakalganglions. Reizdauer: 20 ms; Reizrate: 2/s. Schwarze Säulen: bei intaktem Gehörsystem; schraffierte Säulen: nach Ausschaltung des ipsilateralen Tympanalorgans (Spikeanzahl gemittelt aus jeweils zwei Ableitungen). Die Marke am unteren, rechten Bildrand gibt die Säulenhöhe für einen Spike pro Reiz an. Die Umrandungen geben für die auf der Abszisse angegebene jeweilige Reizfrequenz an, bei welchen Reizintensitäten die meisten Impulse pro Reiz auftreten. (Letztere Angaben sind gültig für alle weiteren Abbildungen dieser Art)

hierzu lassen sich aus dem frontalen Neuropil keine zur Gegenseite kreuzenden (nicht degenerierenden) Fasern feststellen.

II. Ableitungen von Neuronen der Hörbahn

Die Neuronen der Hörbahn wurden in den Ganglien des Bauchmarks systematisch gesucht. Dabei wurde jeweils ipsi- und kontralateral (bezogen auf den Ort der Schallquelle) in den frontalen und kaudalen Bereichen des Unterschlund-, Prothorakal- und Mesothorakalganglions (USG, Th₁, Th₂) abgeleitet. Im Metathorakalganglion (Th₃) wurde die Mikroelektrode lediglich im Frontalbereich eingestochen. Die in der vorhergehenden Arbeit im USG gefundenen Neuronentypen (A, B, C und G) konnten vom Th₃ bzw. im Falle des G-Typs vom Th₂ an bis zu den Schlundkonnektiven auf beiden Seiten verfolgt werden.

Zusätzlich wurden auf den einzelnen Ableitstationen des Bauchmarks zwei neue „durchlaufende“ Neuronen (Typ D und H) gefunden. Außerdem wurde von einigen „lokalen“ Neuronen abgeleitet, für die eine Klassifizierung noch nicht möglich ist. Bei den bereits im Prinzip be-

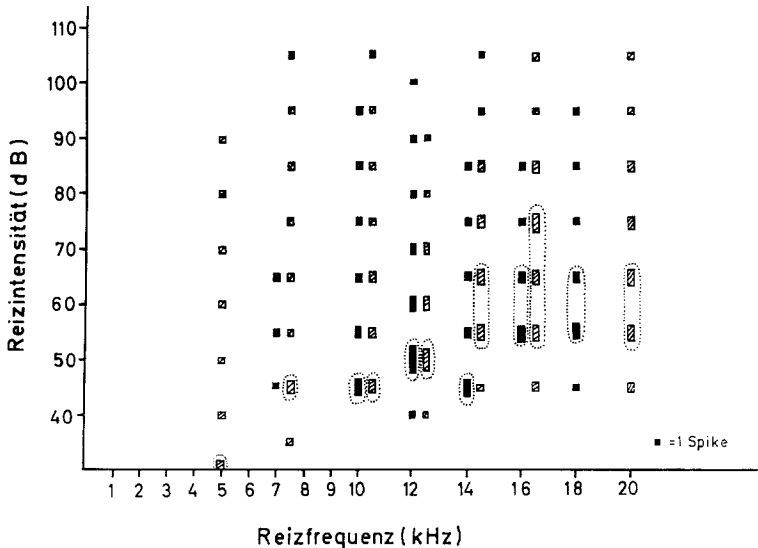


Abb. 3. Antwortverhalten eines B-Neurons im Frequenz-Intensitätsfeld (Neuron 108). Ipsilaterale Ableitungen aus dem kaudalen Bereich des Mesothorakalganglions. Schwarze Säulen: bei intaktem Gehörsystem; schraffierte Säulen: nach Ausschaltung des kontralateralen Tympanalorgans. Reizdauer: 20 ms; Reizrate: 2/s

kannten Neuronentypen haben sich weitere Erkenntnisse über ihre Verschaltungen ergeben.

1. Neuronen des Typs A

Die Neuronen des Typs A reagieren tonisch auf Schallreize mit Frequenzen von 12–20 kHz. Unter 10 kHz wird in vielen Fällen nur der Reizbeginn beantwortet. Die maximale Entladungsrate liegt bei einer Schallintensität von 60–80 dB (Abb. 2).

Die Neuronen des Typs A konnten sowohl bei ipsi- als auch bei kontralateraler Beschallung vom USG bis zum Frontalbereich des Th_3 verfolgt werden. Versuche mit Ausschaltungen eines Tympanalorgans zeigen, daß die Einflüsse vom gleichseitigen Gehörorgan typbestimmend sind.

2. Neuronen des Typs B

Die Neuronen des Typs B reagieren auf Schallreize im schwellennahen Intensitätsbereich tonisch. Höhere Intensitäten werden mit on-Antworten wiedergegeben.

Auch die B-Neuronen lassen sich auf beiden Seiten des Bauchmarks vom USG bis zur Frontalregion des Th_3 verfolgen. Wenn ein Tympanalorgan ausgeschaltet wird, verändert sich das Entladungsmuster auf der anderen Seite nicht oder nur unwesentlich (Abb. 3). Dagegen wird die

Anzahl der Entladungen auf der gleichen Seite sehr stark reduziert; der „Mustertyp“ geht vollständig verloren.

3. Neuronen des Typs C

Die Neuronen des Typs C reagieren tonisch auf Schallreize für den Frequenzbereich von 3—20 kHz. Mit steigender Intensität oder Reizdauer nimmt die Anzahl der Impulse zu (Kalmring, 1971; Abb. 1, 2, 3).

Auf allen Ableitstationen des Bauchmarks (vom USG bis zum Frontalbereich des Th_3) werden Neuronen des Typs C gefunden. Ausschaltungsversuche ergeben, daß sich die Antwortmuster des C-Neurons nur geringfügig oder gar nicht verändern, wenn das Tympanalorgan der jeweiligen Gegenseite zerstört wird. Die Zerstörung des gleichseitigen Tympanalorgans zeigt jedoch, daß bei höheren Intensitäten im oberen Frequenzbereich bahnende Einflüsse vom kontralateralen Tympanalorgan vorhanden sind.

4. Neuronen des Typs D (Popow: Typ B_s)

Popow (1967, 1969) beschreibt einen extrem phasischen Neuronentyp (B_s), den er im Th_2 an verschiedenen Stellen gefunden hat. Die Neuronen dieses Typs sollen nur segmental auftreten. Zellen mit den gleichen Antwortmustern wurden von uns nicht nur im Th_2 , sondern auch im Th_1 und USG gefunden. Sie können daher nicht als segmental bezeichnet werden, sind vielmehr als besonderer Typ aufzufassen.

Die Neuronen dieses Typs D zeichnen sich durch eine hohe Reizschwelle (ca. 50 dB) und durch on-Antworten auf Schallreize über 10 ms Dauer aus (Abb. 4 und 5). Auf Schallreize unter 10 ms Dauer reagieren sie nicht oder nur unregelmäßig. Hohe Wiederholungsraten (10/s bis 20/s, Dauer: 20 ms) werden im Unterschied zu anderen Neuronentypen gut beantwortet. Genaue Aussagen über Ort und Art der Verschaltung dieses Neuronentyps können nach unseren Untersuchungen noch nicht gemacht werden.

5. Neuronen des Typs G

Die Neuronen des Typs G reagieren auf Schallreize von ähnlicher Dauer wie die Stridulationslaute (20 ms) bei niedriger Frequenz (1—10 kHz) bevorzugt auf geringe Intensitäten. Bei Anstieg der Frequenz (10—20 kHz) erhöht sich die Vorzugsintensität (Abb. 6). Wenn man die Anzahl der Spikes pro Reiz in ein Koordinatensystem (Ordinate: Intensität; Abszisse: Frequenz) einträgt, ergibt sich ein diagonales Band der maximalen Entladungen. Außerhalb dieses Bandes, in welchem die Reaktionen tonisch sind, antworten die Elemente phasisch. Die Antworten auf Schallreize tiefer Frequenz und hoher Intensität werden bei der Mehrzahl der Neuronen unterdrückt (Abb. 7).

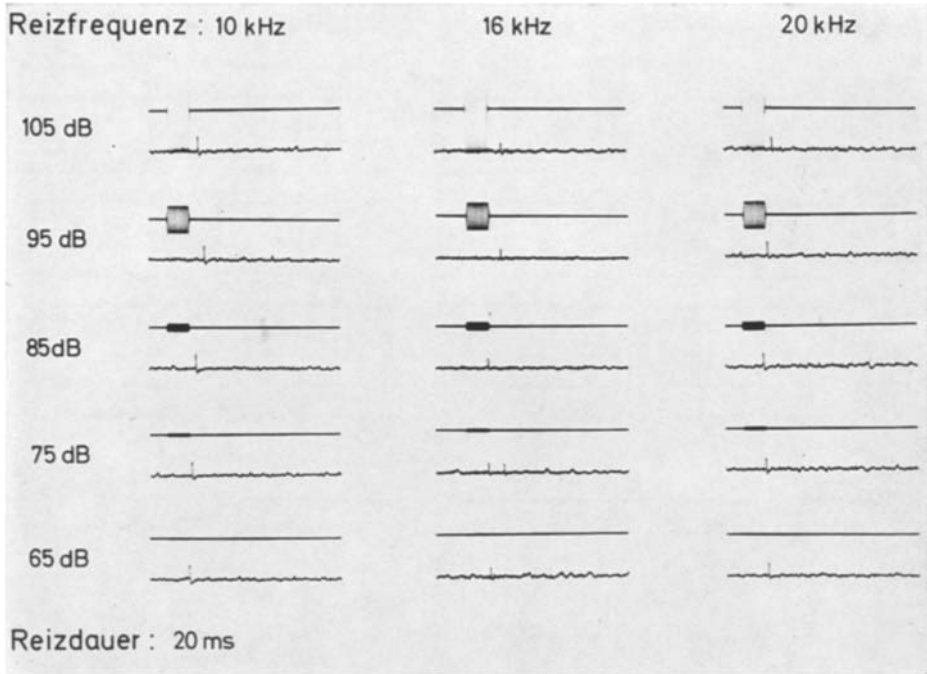


Abb. 4. Antwortmuster eines D-Neurons auf unterschiedliche akustische Reize (Neuron 46). Ipsilaterale Ableitungen aus dem frontalen Bereich des Unterschlundganglions bei intaktem Gehörsystem. Reizrate: 2/s

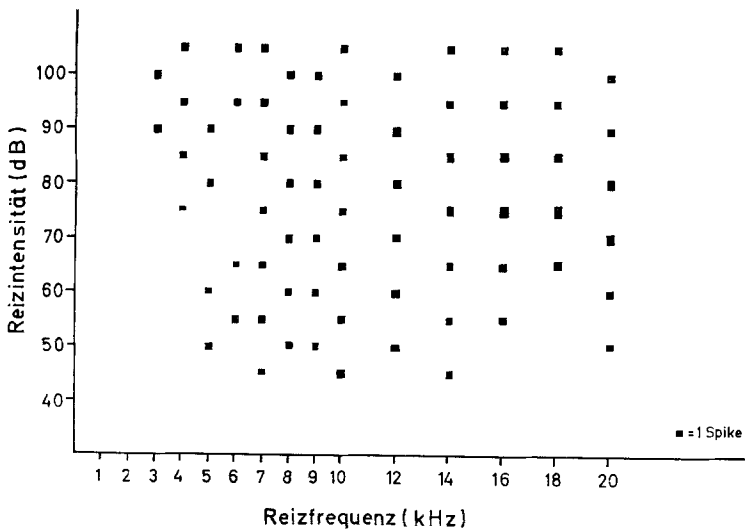


Abb. 5. Antwortverhalten eines D-Neurons im Frequenz-Intensitätsfeld (Neuron 46). Ipsilaterale Ableitungen aus dem frontalen Bereich des Unterschlundganglions bei intaktem Gehörsystem. Reizdauer: 20 ms; Reizrate: 2/s

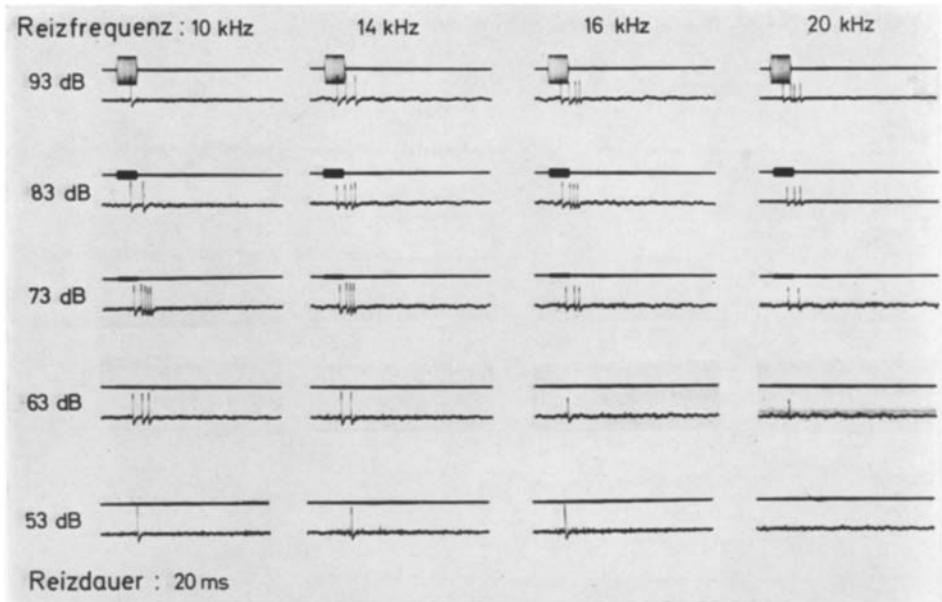


Abb. 6. Antwortmuster eines G-Neurons auf unterschiedliche akustische Reize (Neuron 133). Kontralaterale Ableitungen aus dem frontalen Bereich des Prothorakalganglions bei intaktem Gehörsystem. Reizrate: 2/s

Wird im USG abgeleitet und das zuführende Konnektiv der Gegenseite (Th_1 —USG) durchtrennt, dann ändern sich die Antwortmuster des G-Neurons im Frequenz-Intensitätsfeld nicht. Gleiches gilt für Ableitungen im Th_1 , wenn das zuführende Konnektiv der anderen Seite (Th_2 — Th_1) durchtrennt wird. Da die Antwortmuster des G-Typs auch schon in den meso-prothorakalen Konnektiven gefunden werden, ist auszuschließen, daß die Eigenschaften dieses Neuronentyps durch Verschaltungen im Th_1 und USG zustandekommen. Im Th_2 und Th_3 konnten keine G-Neuronen gefunden werden.

Wird ein G-Neuron im Th_1 registriert, dann verändert sich sein Antwortmuster wesentlich, wenn das Th_3 — Th_2 -Konnektiv der Gegenseite durchtrennt wird. Das zusätzliche Ausschalten des Tympanalorgans auf der Gegenseite der Ableitstelle führt zu keiner weiteren Veränderung der Reaktionen, unabhängig von der jeweiligen Position der Schallquelle. Nach der Durchtrennung des Konnektivs wird das Antwortmuster des G-Typs so verändert, daß nur noch on-Antworten im Bereich der maximalen Entladungen (diagonales Band) auftreten (Abb. 7). Dieser „charakteristische Rest“ des G-Musters wird allein durch Einflüsse vom Tympanalorgan der Ableitseite gebildet.

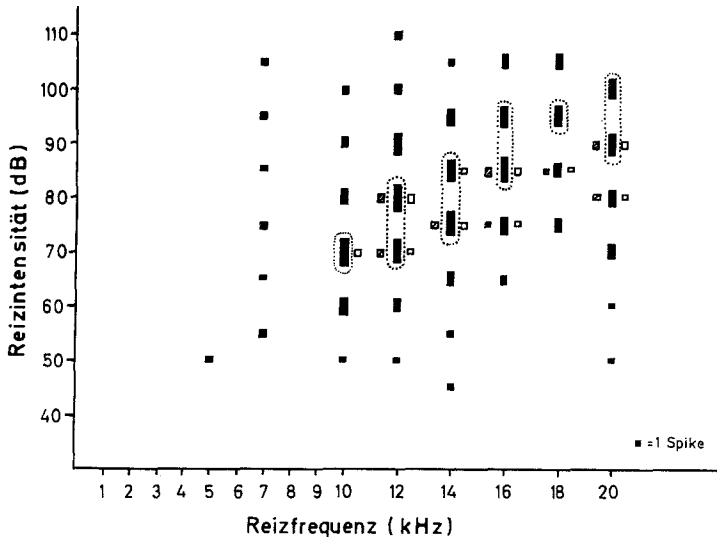


Abb. 7. Antwortverhalten eines G-Neurons im Frequenz-Intensitätsfeld (Neuron 133). Kontralaterale Ableitungen aus dem frontalen Bereich des Prothorakalganglions. Schwarze Säulen: bei intaktem Gehörsystem; umrandete Säulen: nach Durchtrennung des ipsilateralen Meta-Mesothorakalkonnektivs; schraffierte Säulen: nach zusätzlicher Ausschaltung des ipsilateralen Tympanalorgans. Reizdauer: 20 ms; Reizrate: 2/s

Werden die Ausschaltungen in umgekehrter Reihenfolge vorgenommen, dann bleibt das Antwortmuster nach der ersten Ausschaltung (kontralaterales Tympanalorgan) dem G-Typ noch relativ ähnlich. Der geringe Grad der Änderung zeigt, daß über das Th_3 - Th_2 -Konnektiv der Gegenseite vom ipsilateralen Tympanalorgan Einflüsse zu den G-Typ bildenden Synapsen gelangen müssen. Wird in einem entsprechenden Versuch das gleichseitige Th_3 - Th_2 -Konnektiv durchtrennt, dann treten wieder (wie bei kontralateraler Durchtrennung) nur on-Antworten im Vorzugsbereich des G-Neurons (diagonales Band) auf. Demnach bilden die Einflüsse, die über die Konnektive beider Seiten zum Th_2 gelangen und die getrennt lediglich die oben beschriebenen on-Reaktionen postsynaptisch hervorrufen, gemeinsam das vollständige Antwortmuster des G-Neurons.

Die niedrigsten Latenzzeiten zwischen dem Schallreiz und der Antwort des G-Neurons treten bei hohen Intensitäten und im Vorzugsbereich auf. Die Latenzen für den „charakteristischen Resttyp“ — abgeleitet an derselben Stelle — steigen um 5–10 ms an.

Im kaudalen Bereich des Th_2 und im frontalen Bereich des Th_3 werden auf beiden Seiten Antwortmuster gefunden, die dem diagonalen Restmuster des G-Neurons gleichen; es ist z.Zt. nicht zu entscheiden, ob es sich hierbei um Afferenzen zum G-Neuron handelt.

Die Neuronen der Typen A, B, C, D und G kommen nach unseren Untersuchungen auf jeder Seite des Bauchmarks nur einmal vor. Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Versuchstieren wurden nicht festgestellt.

6. Neuronen des Typs H

Die Neuronen des Typs H reagieren tonisch auf Schallreize im Frequenzbereich von 0,3—14 kHz (Abb. 8 und 9). Die Reizschwelle steigt in der Regel mit der Frequenz an. Sie beträgt:

| | |
|-------------|--------|
| bei 0,5 kHz | 70 dB |
| bei 1 kHz | 80 dB |
| bei 5 kHz | 85 dB |
| bei 10 kHz | 90 dB. |

Die Latenzzeiten sind stets wesentlich niedriger als die der anderen Neuronentypen. Zwischen Schallreiz und Antwort des H-Neurons betragen die Latenzzeiten (1 kHz, 95 dB):

| | |
|---|--------|
| im kaudalen Bereich des Th ₂ | 5 ms |
| im kaudalen Bereich des Th ₁ | 7 ms |
| im kaudalen Bereich des USG | 10 ms. |

Wiederholungsraten (10/s bis 20/s, Dauer: 20 ms) werden noch getrennt beantwortet. H-Neuronen sind auf allen Ableitstationen des Bauchmarks ipsi- als auch kontralateral zu finden. In einigen Fällen konnten an ein und derselben Ableitstelle auf Grund unterschiedlicher Entladungsraten zwei H-Neuronen identifiziert werden.

Werden beide Tympanalorgane während des Versuchs ausgeschaltet, dann verändern sich die Antwortmuster der H-Neuronen nicht. Da Beine und Flügel der Tiere vor Versuchsbeginn entfernt wurden, ist anzunehmen, daß die Erregungen zu diesen Neuronen von Haarrezeptoren der Bauchseite stammen. Die sehr kurzen Latenzzeiten und die außergewöhnlich hohen Reizschwellen sprechen ebenfalls für diese Annahme.

7. Nicht klassifizierte Neuronen

In einem Fall wurde ein Neuron gefunden, das außerhalb des für akustische Bahnen typischen Bereichs lag. Seine Mustereigenschaften lassen sich nicht einem der oben beschriebenen Typen zuordnen. Die Antwortmuster dieses Neurons ähneln bei 20 ms Reizdauer und einer Wiederholungsrate von 2/s denen des C-Typs. Sie sind tonisch, und ihre Entladungen nehmen mit ansteigender Intensität zu. Ein wesentlicher Unterschied ist die sehr hohe Reizschwelle, die für den relativ einheitlich beantworteten Frequenzbereich von 7—30 kHz 60 dB beträgt (Abb. 10). Wird die Reizdauer auf 100 ms verlängert, dann zeigt sich, daß nur im oberen Intensitätsbereich (90 und 100 dB) rein tonisch

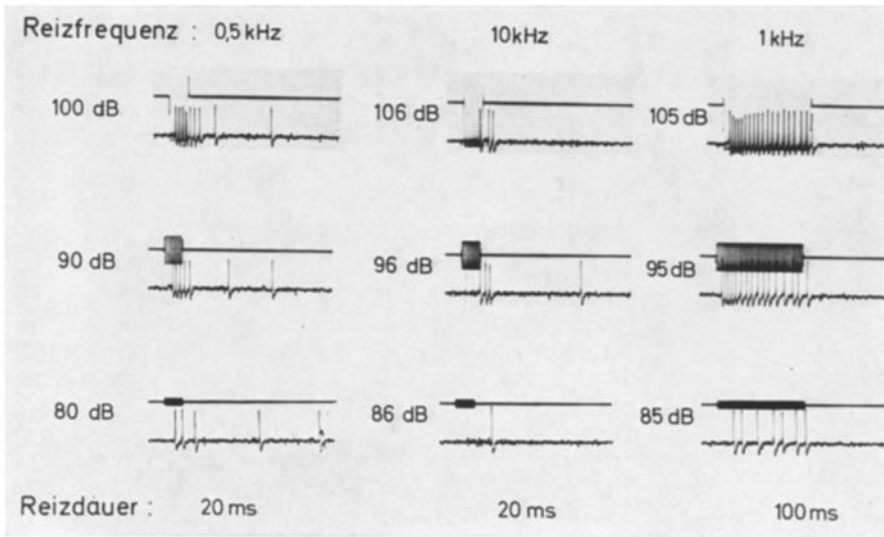


Abb. 8. Antwortmuster eines H-Neurons auf unterschiedliche akustische Reize (Neuron 85). Ipsilaterale Ableitungen aus dem kaudalen Bereich des Prothorakalganglions. Reizrate: 2/s

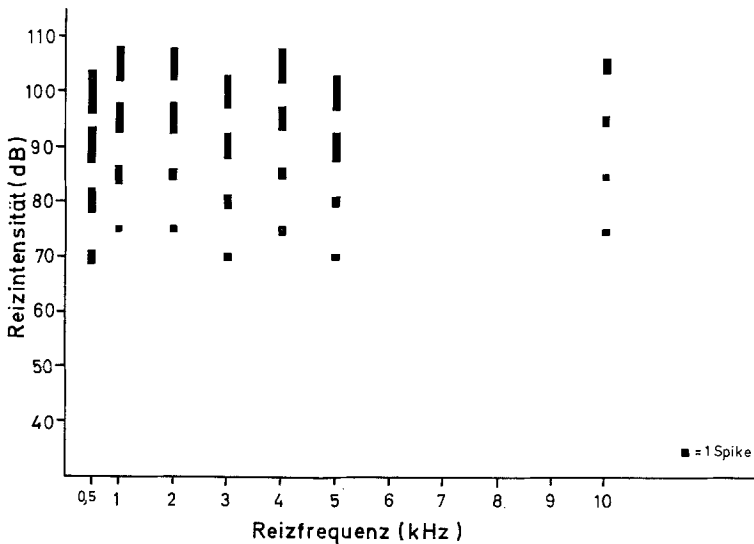


Abb. 9. Antwortverhalten eines H-Neurons im Frequenz-Intensitätsfeld (Neuron 77). Kontralaterale Ableitungen aus dem kaudalen Bereich des Prothorakalganglions. Reizdauer: 20 ms; Reizrate: 2/s

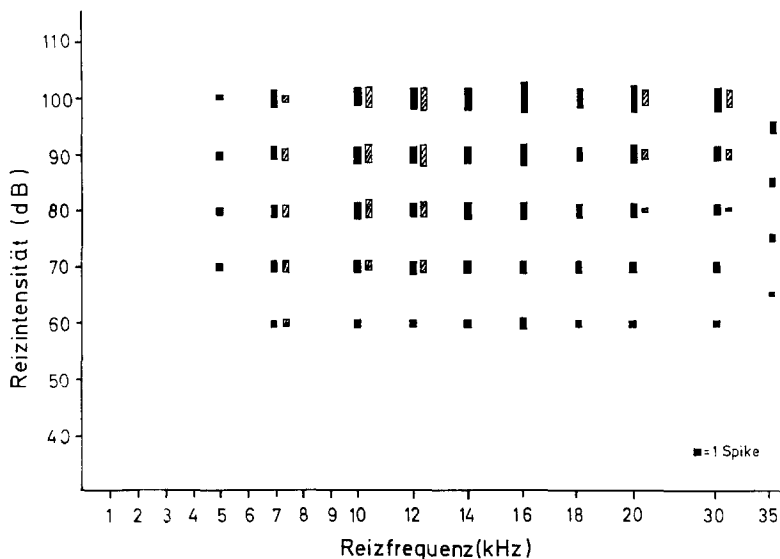


Abb. 10. Antwortverhalten eines unbekannten Neurons (Neuron 135). Kontralaterale Ableitungen aus dem frontalen Bereich des Prothorakalganglions. Schwarze Säulen: bei intaktem Gehörsystem; schraffierte Säulen: nach Ausschaltung des ipsilateralen Tympanalorgans (nicht alle Frequenzen durchgetestet). Reizdauer 20 ms; Reizrate: 2/s

reagiert wird. Darunter liegende Intensitätsstufen verursachen vorwiegend phasische Antworten. Diese Antwortmuster verhalten sich, verglichen mit denen des B-Typs, spiegelbildlich in bezug auf die Intensität.

Ähnlich reagierende Neuronen — allerdings mit 10—20 dB höherer Reizschwelle — wurden mehrfach aus dem kaudalen Bereich des Th_2 und aus dem frontalen Bereich des Th_3 abgeleitet.

Tonisch reagierende Neuronen mit Nachentladungen, deren Antwortmuster sich weder dem A- noch dem C-Typ zuordnen lassen, wurden mehrmals aus dem Th_2 abgeleitet. Es wird vermutet, daß es sich um Registrierungen von den wenigen direkt zum frontalen Neuropil des Mesothorakalganglions laufenden tympanalen Neuronen handelt.

D. Diskussion

Die Rezeptorzellen der Tympanalorgane liefern den Neuronen der Hörbahn im Bauchmark relativ genaue Informationen über den Frequenz- und Intensitätsgehalt von Schallreizen, wie die Untersuchungen von Michelsen (1971) gezeigt haben. Nach seinen Angaben haben die a-Zellen (ca. 50% aller Rezeptorzellen) ihre maximalen Empfindlichkeiten bei 3,7 kHz und teilweise bei 8 kHz Reizfrequenz. Die b-Zellen sind bei 3,5 kHz am empfindlichsten. Maximale Entladungen der

c-Zellen treten bei 1,5 kHz, 2—3 kHz und 8 kHz auf. Im Gegensatz zu den ersten 3 Rezeptorgruppen reagieren die d-Zellen (Anzahl: 8—12) bevorzugt auf hochfrequente Schallreize. Ihre maximalen Empfindlichkeiten liegen bei 12 kHz und 19 kHz Reizfrequenz.

Von besonderem Interesse ist, wie diese Informationen durch die ersten Synapsen verarbeitet und von den Sekundär- und Tertiärneuronen den akustischen Zentren im Oberschlundganglion zugeleitet werden. Dabei darf man nicht vergessen, daß die Frequenzanalyse nur eine Aufgabe des Hörsystems von *Locusta* sein kann. Amplitudenmodulation und zeitliche Untergliederung der Schallsignale spielen bei der Kommunikation dieser Tiere eine wesentliche Rolle.

Unsere Untersuchungen lassen den Schluß zu, daß die Hauptsynapsenregion, in der die meisten Rezeptorzellen auf Neuronen 2. Ordnung der Hörbahn umgeschaltet werden, im fronto-medialen Neuropil des Metathorakalganglions liegt. Hier entstehen die typischen Antwortmuster der A-, B- und C-Neuronen zum wesentlichen Teil durch direkte Verschaltungen mit den Rezeptorzellen der gleichen Seite. Physiologisch nachweisbare Einflüsse von der Gegenseite — vor allem bei dem C-Neuron — können nur über Axonverzweigungen des Sekundärneurons oder/und Interneuronen hergestellt werden. Popow (1967) schließt dagegen aus seinen histologischen Untersuchungen (Totalpräparate, Methylenblaufärbung), daß auch Tympanalnervenfaser zur jeweiligen Gegenseite kreuzen.

Das von Popow (1967) vorgeschlagene Schaltschema für das A-Neuron erweist sich nach unseren Befunden als sehr brauchbar: Hochton- und Tieftonrezeptoren sind gemeinsam mit dem A-Neuron der gleichen Seite synaptisch verbunden. Die phasischen Antwortmuster im Frequenzbereich unter 10 kHz sollen dadurch zustande kommen, daß ein Teil der Tieftonrezeptoren oder Kollateralen von ihnen auf Hemminterneuronen umgeschaltet werden und diese ihrerseits auf das A-Neuron der gleichen und der Gegenseite einwirken. Für letztere Annahme spricht unser histologischer Nachweis, daß ca. 10—20% der Tympanalnervenfaser in einem kaudalen Neuropil der gleichen Seite enden (Abb. 1). Faserbündel mit Ursprung in diesem Neuropil verlaufen direkt zum fronto-medialen Neuropil der gleichen Seite; andere kreuzen zum entsprechenden Bereich der Gegenseite. Diese Nervenfasern könnten den von Popow geforderten Interneuronen angehören.

Gleiche Verschaltungen im Th_3 nimmt Popow auch für das B-Neuron an. Das typmäßige Antwortmuster mit den on-Antworten im mittleren und hohen Intensitätsbereich soll jedoch erst im Th_2 durch hemmende Einflüsse vom A-Neuron der Gegenseite zustande kommen. Da von uns voll ausgebildete Antwortmuster des B-Neurons aus dem Frontalbereich des Th_3 und aus den Th_3 - Th_2 -Konnektiven abgeleitet wurden, ist anzunehmen, daß das B-Neuron bereits vollständig im fronto-medialen

Neuropil des Th_3 entsteht. Weil das B-Neuron in der Regel auf den gesamten Frequenzbereich von 4—20 kHz reagiert, sollten zumindest die a- und d-Rezeptorzellen synaptisch mit ihm verbunden sein. Die on-Antworten könnten ebenfalls — wie beim A-Neuron — durch Hemminterneuronen verursacht werden, allerdings mit dem Unterschied, daß hier auch d-Sinneszellen (Hochtonrezeptoren) über Hemminterneuronen einwirken. Diese Hemminterneuronen müßten in allen Frequenzbereichen verhältnismäßig hochschwellig arbeiten. Alle wesentlichen Einflüsse zur Bildung der Antwortmuster des B-Neurons kommen vom Tympanalorgan der gleichen Seite.

Die tonischen Antwortmuster des C-Neurons sind durch einfache synaptische Verschaltungen von Tiefton- und Hochtonrezeptoren mit dem Sekundärneuron erklärbar. An der Bildung dieses über weite Frequenzbereiche gleichförmig reagierenden Neuronentyps (3—20 kHz) scheinen die c-Rezeptorzellen nicht beteiligt zu sein; denn ihre maximalen Empfindlichkeiten liegen bei 1,5 kHz und 2—3 kHz Reizfrequenz. Da auch von allen anderen sekundären Neuronentypen dieser niederfrequenten Bereich nicht beantwortet wird, vermuten wir, daß ein vorwiegend tieffrequent reagierendes Neuron noch nicht gefunden wurde. Es könnte aber auch sein, daß nicht tympanale Fasern bei tiefen Frequenzen Hemmwirkungen auf die sekundären Neuronen der Hörbahn ausüben, wie Yanagisawa u. Mitarb. (1967) gezeigt haben.

Die Antwortmuster des G-Neurons werden im frontalen Neuropil des Th_2 gebildet. Unsere histologischen Untersuchungen weisen nach, daß tympanale Nervenfasern — wenn auch in geringer Anzahl — zu den Neuropilen des Th_2 gelangen. Yanagisawa u. Mitarb. haben dies 1967 auf Grund von Latenzmessungen vermutet. Zumindest ipsilateral scheinen an der Bildung des G-Neurons tympanale Nervenfasern direkt beteiligt zu sein. Ein durch Ausschaltungsversuche gewonnenes Schaltbild wird in Abb. 11 dargestellt. Dieses Schaltbild soll lediglich den Verlauf der Nervenbahnen wiedergeben, die über die beiden Th_3 - Th_2 -Konnektive zur Synapsenregion eines G-Neurons gelangen. Mögliche Umschaltungen im kaudalen Neuropil des Th_2 können nicht angegeben werden. Die Frage nach der Entstehung des „charakteristischen Restmusters“ muß offenbleiben. Sie könnte — bei der hier angewandten Ableittechnik — durch selektives Ausschalten einzelner Rezeptorzellgruppen im Tympanalorgan geklärt werden. Da Popow und andere Autoren vorwiegend im Th_3 und Th_2 und den sie verbindenden Konnektiven abgeleitet haben, konnte dieses akustische Neuron von ihnen nicht gefunden werden.

In der Tabelle 1 sind alle akustischen Neuronentypen, die im Bauchmark von *Locusta migratoria* gefunden wurden, dargestellt und charakterisiert. Aus ihr kann man entnehmen, welche Schallparameter durch bestimmte Entladungsmuster der einzelnen Neuronen dem Ober-

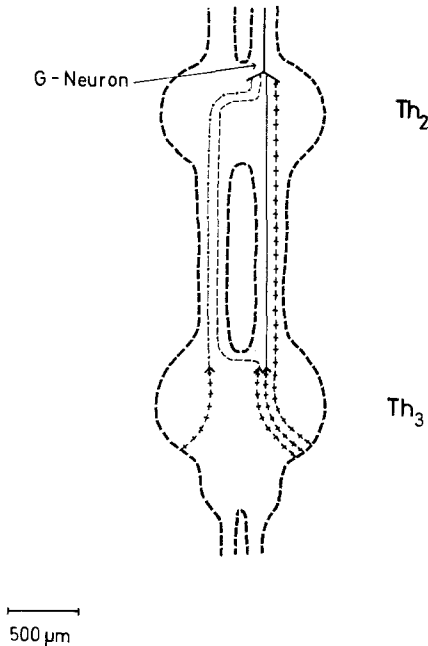


Abb. 11. Schematische Darstellung von Nervenbahnen, die über beide Meta-Mesothorakalkonnektive zur Synapsenregion des G-Neurons laufen (+++ Tympanalnervenfaser, — ipsilaterale Interneuronen, --- über das kontralaterale Konnektiv laufende Interneuronen, beeinflusst vom ipsilateralen Tympanalorgan, - · - · - kontralaterale Interneuronen). Th_2 Mesothorakalganglion; Th_3 Metathorakalganglion

schlundganglion zugeführt werden: Die Information Reizdauer wird vom A-Typ, nur im Frequenzbereich von 10–20 kHz, durch tonische Entladungen übermittelt; dabei wird der mittlere Intensitätsbereich besonders hervorgehoben. Der B-Typ überträgt die Reizdauer nur im schwelennahen, Kurzreize jedoch im gesamten Intensitätsbereich. Der C-Typ ist ein weitgehend frequenzunabhängiger Informationsträger für die Kombination Reizdauer und -intensität. Gleiches gilt für den H-Typ beschränkt auf den tiefen Frequenz- und hohen Intensitätsbereich. Ein Vergleich der Reizdauer-Information aller vier Typen (A-, B-, C- und H-Typ) im Oberschlundganglion ermöglicht zusätzlich die Intensitätsbestimmung. Diese verbessert sich bei gleichbleibender Reizdauer (z.B. Stridulation; 20 ms) wesentlich, da unter dieser Bedingung das C-Neuron ein reiner „Intensitätsmesser“ ist.

Durch die frequenzspezifischen Antwortbereiche der A- und H-Neuronen kann bereits eine grobe Frequenzanalyse vorgenommen werden. Genauere Frequenz-Informationen von Schallreizen werden zusätzlich über das G-Neuron durch sein diagonales Band tonischer

Tabelle 1. *Charakterisierung der akustischen Neuronentypen im Bauchmark von Locusta migratoria*

| Typ | Frequenz- bereich (kHz) | Art der Entladung | Merkmale | Information |
|-----|-------------------------------|-----------------------------|---|--|
| A | 3—9 | phasisch | max. Entladungen bei 60—80 dB; geringfügig vom Tympanalorgan der Gegenseite beeinflusst | Reizdauer, mittlerer Intensitätsbereich; frequenzbedingt |
| | 10—20 | tonisch | | |
| B | 4—20 | tonisch oder phasisch | tonische Entladungen bei schwelennahen Reizen, darüber on-Antworten; Kurzreize (1 msec) werden burstartig beantwortet; nicht von der Gegenseite beeinflusst | schwelennahe Laute Kurzreize |
| C | 3—20 | tonisch | Entladungsrate steigt mit Reizdauer und/oder -intensität; unspezifisch von der Gegenseite beeinflusst | Reizdauer und -intensität; frequenzunabhängig |
| D | 3—20 | phasisch | on-Antwort auf Schallreize beliebiger Dauer, Intensität, Frequenz | Reizrate |
| G | 3—20 | tonisch oder phasisch | breitbandig phasische Antworten; jedoch mit der Frequenz ansteigendes diagonales Band tonischer Entladungen; bilateral gleichartig beeinflusst | frequenz-intensitäts-spezifisches Signalband |
| H | 0,3—12 | tonisch | tonische Entladungen; hohe Schwelle, mit Frequenz ansteigend; nicht tympanal | tiefer Frequenzbereich, Reizdauer und -intensität |

Entladungen zum OSG übertragen. Dieses frequenz-intensitätsspezifische Signalband wird im Gegensatz zu allen anderen bilateral gebildet.

Die Wiederholungsrate von Schallreizen wird durch den D-Typ registriert.

Ein Neuron (PM) mit gleichen Eigenschaften wie das D-Neuron ist von Roeder (1966) aus dem Bauchmark von Schmetterlingen der Familie Noctuidae abgeleitet worden. Obwohl das Hörsystem dieser Insekten ganz anders ausgerichtet ist, scheinen Parallelen zu den Verhältnissen bei *Locusta* zu bestehen: Die tympanalen Nervenfasern kreuzen nicht zur anderen Seite; nervöse Verbindungen zur Gegenseite der Hörbahn werden durch Interneuronen hergestellt. Es gibt weiterhin Neuronen (Roeder: TM), die die Reizdauer messen und damit dem C-Neuron bei *Locusta* ähneln.

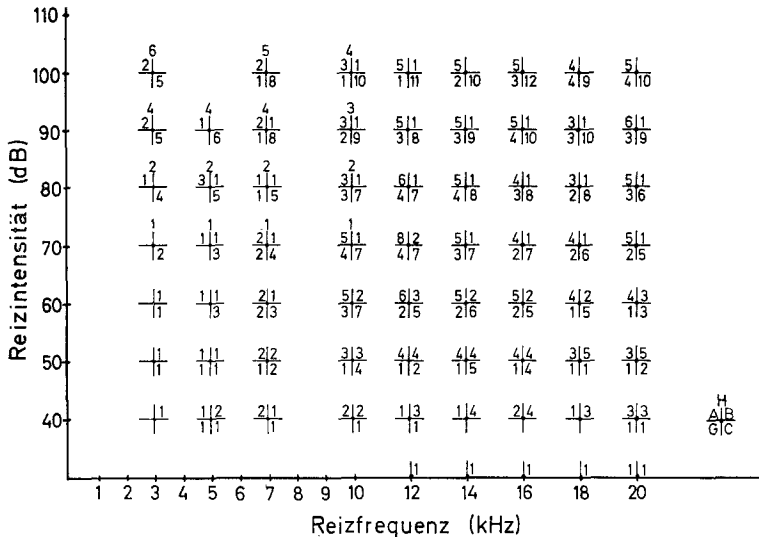


Abb. 12. Frequenz-Intensitätsfeld mit den Impulszahlen pro Reiz (gemittelt aus Ableitungen mehrerer Tiere) von 5 der 6 Neuronentypen. Linkes, oberes Feld des Fadenkreuzes: A-Neuron; rechtes, oberes Feld: B-Neuron; rechtes, unteres Feld: C-Neuron; linkes, unteres Feld: G-Neuron; über dem Fadenkreuz: H-Neuron

Abschließend kann gesagt werden, daß die ersten Synapsen im Bauchmark von *Locusta migratoria* eine Analyse und Verarbeitung der wichtigsten Parameter akustischer Signale vornehmen. Die 60—80 vom Tympanalorgan kommenden Informationskanäle werden etwa im Verhältnis 10:1 reduziert. Soll bei dieser Umschaltung keine Information verlorengehen, dann müssen die Übertragungsmuster der Sekundärneuronen komplizierter werden. Die Antwortmuster der 6 auf jeder Seite zum Oberschlundganglion durchlaufenden Neuronen ermöglichen zusammengesetzt eine „Identifizierung“ aller für das Tier wichtigen Schallreize. In Abb. 12 ist die Spike-Anzahl pro Reiz (gemittelt aus Ableitungen mehrerer Neuronen eines Typs) von 5 der 6 Neuronentypen im Frequenz-Intensitätsfeld eingetragen worden. Es zeigt sich, daß jede Frequenz-Intensitätskombination durch eine bestimmte, nicht wiederkehrende Kombination von Nervenentladungen gekennzeichnet wird.

Herrn Prof. Dr. J. Schwartzkopff danken wir für die eingehende Diskussion der Ergebnisse und die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Für technische Hilfe sind wir Frau I. Klotz, Herrn H. Römer und Herrn A. Wilmes dankbar.

Literatur

Adam, L.-J.: Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (*Locusta migratoria*). Z. vergl. Physiol. **63**, 227—289 (1969).

- Adam, L.-J., Schwartzkopff, J.: Getrennte nervöse Repräsentation für verschiedene Tonbereiche im Protocerebrum von *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **54**, 246—255 (1967).
- Fink, R. P., Heimer, L.: Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. Brain Res. **4**, 369—374 (1967).
- Gray, E. G.: The fine structure of the insect ear. Phil. Trans. B **243**, 75—94 (1960).
- Horridge, G. A.: Pitch discrimination in locusts. Proc. roy. Soc. B **155**, 218—231 (1961).
- Kalmring, K.: Akustische Neuronen im Unterschlundganglion der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **72**, 95—110 (1971).
- Lund, R. D., Collett, T. S.: A survey of reduced silver techniques for demonstrating neuronal degeneration in insects. J. exp. Zool. **167**, 391—409 (1968).
- Michelsen, A.: Pitch discrimination in the locust ear. Observations on single sense cells. J. Insect Physiol. **12**, 1119—1131 (1966).
- The physiology of the locust ear. I. Frequency sensitivity of single cells in the isolated ear. Z. vergl. Physiol. **71**, 49—62 (1971).
- The physiology of the locust ear. II. Frequency discrimination based upon resonances in the tympanum. Z. vergl. Physiol. **71**, 63—101 (1971).
- The physiology of the locust ear. III. Acoustical properties of the intact ear. Z. vergl. Physiol. **71**, 102—128 (1971).
- Popow, A. W.: Elektrophysiologische Untersuchungen der Eigenschaften von peripheren Neuronen des Gehörsystems bei der Heuschrecke [Russisch]. J. evoljuz. biochim. fisiol. **1**, 239—250 (1965).
- Synaptic transmission at the level of the first synapses of the auditory system in *Locusta migratoria* [in Russian, with an English summary]. In: Evolutionary neurophysiology and neurochemistry (ed. by Kreps, E. M.) 54—67. Leningrad: Nauka 1967.
- Aktivitätscharakteristiken zentraler Neuronen im Gehörsystem der Heuschrecke [Russisch]. Mechanismi slucha. Problem. fisiol. akust. **6**, 108—121 (1967).
- Vergleichende Untersuchungen der kommunikativen Signale und einiger Prinzipien des Gehörsystems der Zikaden und Gradflügler (Orthoptera). Trudy vsesojuzn. entomol. obscestva **54**, 182—218 (1969).
- Roeder, K. D.: Interneurons of the thoracic nerve cord activated by tympanic fibres in noctuid moths. J. Insect Physiol. **12**, 1227—1244 (1966).
- Acoustic interneurons in the brain of noctuid moths. J. Insect Physiol. **15**, 825—838 (1969).
- Brain interneurons in noctuid moths: differential suppression by high sound intensities. J. Insect Physiol. **15**, 1713—1718 (1969).
- Romeis, B.: Mikroskopische Technik, 16. Aufl., S. 596—597. München-Wien: R. Oldenbourg 1968.
- Suga, N.: Central mechanism of hearing and sound localization in insects. J. Insect Physiol. **9**, 867—873 (1963).
- Yanagisawa, K., Hashimoto, T., Katsuki, Y.: Frequency discrimination in the central nerve cords of locusts. J. Insect Physiol. **13**, 635—643 (1967).

Dr. Klaus Kalmring
Dipl.-Ing. Jürgen Rheinlaender
Hansgeorg Rehbein
Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie
der Ruhr-Universität Bochum
Gebäude ND
D-4630 Bochum-Querenburg
Deutschland