



Institut für Rechnerentwurf und Fehlertoleranz
Lehrstuhl für Intelligente Sensor-Aktor-Systeme
Fakultät für Informatik, Universität Karlsruhe (TH)



Informationsverarbeitung in Lebewesen

- Neuronale Netze, Sensorik, Motorik -

Seminar am Lehrstuhl für Intelligente Sensor-Aktor-Systeme
(Prof. Dr.-Ing. U. D. Hanebeck)
SS 2003

Herausgeber:
F. Beutler, F. Feldbusch,
U. D. Hanebeck, P. Rößler

Interner Bericht 2003-21

ISSN 1432 - 7864

Einleitung

Dieses Buch ist aus dem Seminar „Informationsverarbeitung in Lebewesen“ entstanden, welches im Sommersemester 2003 am Institut für Rechnerentwurf und Fehlertoleranz der Universität Karlsruhe stattgefunden hat. Ziel des Seminars war es zu untersuchen, warum die Leistung technischer Systeme den biologischen nur in sehr speziellen Fällen überlegen ist und inwieweit die biologischen Systeme derzeit überhaupt verstanden werden. Die Forschung in diesem Gebiet hat in den letzten Jahren große Fortschritte gemacht. Sie wird motiviert durch Modellierungswünsche in der Medizin, als Ideengeber für technische Systeme (Bionik), und aus dem Wunsch heraus, eines Tages zu verstehen wie „Bewusstsein“ funktioniert. Die Informatik ist in diesem Gebiet besonders gefordert, da sie die technischen Grundlagen bereitstellt, um biologische Systeme in ihren Grundzügen modellieren und in technischen Systemen umsetzen zu können. Entsprechend wurden die Schwerpunkte im Seminar auf folgende Gebiete gelegt:

- Neuronale Netze
- Beispiel zur Modellierung eines Sinnesorgans: Das menschliche Ohr
- Sensorik von Lebewesen
- Biologisch motivierte Roboter

Um dem Leser einen Einblick in die Informationsverarbeitung von Lebewesen geben zu können, werden zuerst die Grundlagen im Bereich der neuronalen Verschaltung dargelegt. Das 1. Kapitel beschäftigt sich mit dem Aufbau des Gehirns und speziell mit dem Aufbau eines einzelnen Neurons. Dabei wird das mathematische Modell nach Hodgkin & Huxley vorgestellt, das eine detaillierte Beschreibung eines Neurons durch Systeme von Differentialgleichungen vornimmt. Damit ist es möglich, die Reaktion eines einzelnen Neurons auf Reize vorherzusagen und zu simulieren. Dieses Modell ist aber zu rechenaufwändig und deshalb nicht für die Simulation von komplexen neuronalen Netzen geeignet. Daher wird in der Regel auf vereinfachte Modelle zurückgegriffen, wobei in diesem Buch drei Modelle mit unterschiedlichen Abstraktionsgraden vorgestellt werden. Das „spike response model“, das eine Verallgemeinerung des „integrate & fire“ Modell ist, betrachtet ein Neuron als homogene Einheit und beschreibt seinen Zustand durch das Membranpotential. Diese beiden Modelle werden im 2. Kapitel beschrieben, wobei das Hauptaugenmerk auf dem „spike response model“ liegt. Das Raten-Modell, das die einfachste Beschreibung eines gepulsten neuronalen Netzes darstellt, wird im 3. Kapitel eingeführt. Mit Hilfe von Lernregeln, die auf dem Hebbschen Postulat beruhen, ist es möglich, solche gepulsten neuronale Netze zu trainieren. Dies wird am Beispiel des Richtungshörens der Schleiereule beschrieben.

Nachdem nun die Grundlagen im Bereich der neuronalen Verarbeitung und der Simulation von gepulsten neuronalen Netzen beschrieben worden sind, werden nun in den folgenden Kapiteln die Sensorik und die Auswertung von Sensordaten bei Lebewesen beschrieben. Dabei werden die Sensoren von Lebewesen im einzelnen vorgestellt und das bei der Auswertung zugrunde gelegte mathematische Modell erklärt. Es werden auch einige Beispiele für die Umsetzung in die Robotik gezeigt. Das 4. und 5. Kapitel gehen auf die Modellierung eines speziellen Sinnesorgans ein. Es wird der anatomische Aufbau des menschlichen Ohrs, d.h. das Außenohr, das Mittelohr und das Innenohr, beschrieben. Darüber hinaus wird im 4. Kapitel die Wandlung der akustischen Schallwellen in elektrische Impulse erklärt, bevor im 5. Kapitel die Verarbeitung und die Weiterleitung der elektrischen Signale im auditorischen Pfad beschrieben werden kann.

Die Fauna hat sich in der Evolution an ihre Umwelt sehr gut angepasst und Strategien entwickelt, die auch in anderen Bereichen eingesetzt werden können. Die im 6. Kapitel beschriebene Fliege *Ormia ochracea* ist beispielsweise in der Lage, Grillen mit Hilfe ihres Hörsystems sehr genau zu orten, obwohl sie nur eine Größe von einigen Millimetern aufweist. Dieser Mechanismus für das Richtungshören kann dazu eingesetzt werden, neuartige Hörgeräte zu entwickeln. Andere Lebewesen orientieren sich nicht mit ihren Ohren, sondern vielmehr mit Hilfe von Vibrationen des Bodens. Der in der Sandwüste Kaliforniens lebende Sandkorpion verwendet einen solchen Vibrationssinn, um seine Beute zu lokalisieren. Die dazugehörige Sensorik und die neuronale Verarbeitung werden im 7. Kapitel beschrieben. Eine andere besondere Fähigkeit haben Vögel. Sie sind in der Lage, durch besondere Lichtrezeptoren im Auge ihre Flugroute und ihre Position bestimmen zu können. Vögel verwenden dafür einen Inklinationskompass, d.h. zur Orientierung dient der Winkel zwischen der Normalen der Erdoberfläche und den Feldlinien des Erdmagnetfeldes. Die dazugehörige Theorie wird im 8. Kapitel beschrieben. Oft versucht man auch das beobachtete Verhalten von Tieren durch mathematische Modelle zu beschreiben. Der im 9. Kapitel vorgestellte Buffon's Needle Algorithmus ist ein Verfahren um die Zahl π stochastisch zu schätzen. Mit diesem Algorithmus ist es aber auch möglich, das Verhalten von Ameisen bei der Nestsuche zu beschreiben. Ameisen sind in der Lage, potentielle Nester auszumessen und zu entscheiden, ob diese ihren Ansprüchen genügen oder nicht. Fluginsekten zeigen ein anderes erstaunliches Verhalten. Bienen können beispielsweise die Entfernung zu einer Nahrungsquelle sehr genau orten und diese ihrem Volk durch einen Tanz mitteilen. Das 10. Kapitel stellt eine neue Theorie vor, welche dieses Verhalten erklärt. Das 11. Kapitel geht auf die Bewegungssteuerung bei Insekten ein. Hierbei wird die Bewegungssteuerung beim Laufen, die neuronale Informationsverarbeitung sowie der Einfluss der Umwelt auf das Bewegungsverhalten bei Insekten diskutiert. Außerdem wird eine mögliche technische Umsetzung auf Laufroboter vorgestellt.

Zum Schluß möchten wir uns noch bei allen Teilnehmern des Seminars bedanken, ohne deren Mithilfe dieses Buch nicht entstanden wäre.

Karlsruhe, im Juli 2003

Inhaltsverzeichnis

1. Gepulste neuronale Netze - Detailliertes Modell nach Hodgkin Huxley Hendrik Bock

1	Einleitung	1
2	Aufbau des Gehirns	3
3	Aufbau eines Neurons	4
4	Funktionsweise eines Neurons	6
4.1	Prinzip	6
4.2	Grundlagen	6
4.3	Das Ruhepotential	9
4.4	Verlauf einer Erregung	10
5	Das Hodgkin-Huxley Modell	12
5.1	Einleitung	12
5.2	Physikalisches Modell	13
5.3	Modellierung durch Differentialgleichungen	14
6	Dynamisches Verhalten des Hodgkin-Huxley Modells	17
6.1	Szenario 1: Reiz des Neurons über Schwellwert	18
6.2	Szenario 2: Reiz des Neurons unterhalb des Schwellwerts	18
6.3	Szenario 3: Dauerreizung	19
6.4	Szenario 4: Refraktäre Phase	20
7	Zusammenfassung und Ausblick	20
	Literaturverzeichnis	21

2. Gepulste Neuronale Netze: Das „spike response model“ (SRM) Johann Weininger

1	Einleitung	23
2	Aufbau und Funktionsweise von Neuronen	23
2.1	Dendriten	24
2.2	Soma	24
2.3	Axon	24
2.4	Synapsen	25
2.5	Das postsynaptische Potential	25
3	Integrate & Fire	25
3.1	„leaky integrate & fire“	25
3.2	Der Schwellwert und das Aktionspotential im „leaky integrate & fire“	27

3.3 Refraktärzeit im „leaky integrate & fire“	27
3.4 „leaky integrate & fire“ beim konstantem Strom	27
3.5 „leaky integrate & fire“ bei zeitabhängigem Strom.....	28
4 SRM	28
4.1 Das vereinfachte SRM	28
4.1.1 Das postsynaptische Potential in SRM_0	28
4.1.2 Der Schwellwert und das Aktionspotential in SRM_0	29
4.1.3 Die Nachhyperpolarisation und die Refraktärzeit in SRM_0	30
4.1.4 Schwachpunkte des Modells	31
4.2. Das formale „spike response model“	31
4.2.1. Definition des Modells	31
4.2.2 Der ε – Kernel	32
4.2.3 Der η – Kernel.....	32
4.2.4 Der κ – Kernel	32
4.3 „integrate & fire“ und das „spike response model“	33
4.4 SRM und SRM_0	34
5 Zusammenfassung	34
Literaturverzeichnis.....	35

3. Lernen in gepulsten Neuronalen Netzen

Christoph Stickel

1 Einführung.....	37
1.1 Das Hebbsche Postulat	38
1.2 Experimentelle Motivation.....	39
2 Lernregeln in gepulsten Neuronalen Netzen.....	41
2.1 Hebbsches Lernen im Ratenmodell.....	41
2.2 Anwendung einer ratenbasierten Lernregel: Hauptkomponentenanalyse.....	43
2.3 Hebbsches Lernen im Pulsmodell	45
3 Richtungshören der Schleiereule.....	49
3.1 Das Hörsystem der Schleiereule	49
3.2 Entwicklung des Richtungshörens	54
4 Fazit.....	55
Literaturverzeichnis.....	56

4. Das menschliche Ohr (Teil 1)

Alexander Liebrich

1 Einleitung	59
1.1 Motivation	59
1.2 Gliederung.....	60
2 Grundlegendes.....	60
2.1 Der Schall.....	60
2.2 Das menschliche Gehörfeld	60
2.2.1 Frequenzbereich	60

2.2.2 Schallpegel	60
2.2.3 Audiogramm.....	61
2.2.4 Weitere Eigenschaften der Wahrnehmung.....	61
2.2.5 Das räumliche Hören.....	61
2.3 Das Ohr im Überblick	62
2.4 Schutzfunktionen im Mittelohr	63
2.4.1 Druckausgleich über die Ohrtrompete	63
2.4.2 Stapedius Reflex	64
3 Das innere Ohr	64
3.1 Vestibularapparat	64
3.2 Ohrschnecke	66
3.3 Basilarmembran	67
3.4 Wellenausbreitung in der Schnecke	69
3.5 Cochlea Frequenzkarte	70
4 Das Organ von Corti	70
4.1 Lage	70
4.2 Aufbau.....	70
4.3 Sensorische Haarzellen	72
4.4 Die Stereovilli und der Mechanisch-Transduktive Prozess	74
4.5 Unterschiede und Aufgaben der beiden Haarzellentypen.....	75
4.6 Otoakustische Emission	75
5 Offene Fragen.....	76
5.1 Transduktiver Prozess und die Funktion der Tip Links	76
5.2 Elektromotilität und ihre Steuerung	76
Literaturverzeichnis.....	77

5. Das menschliche Ohr (Teil 2)

David Albrecht

1. Einleitung	79
2. Anatomie des Auditorischen Pfades	79
3. Der Hörnerv.....	84
3.1 Spontane Aktivität.....	84
3.2 Antwort auf Töne	84
3.2.1 Beschreibung im Frequenzbereich	84
3.2.2 Beschreibung im Zeitbereich	87
3.3 Nichtlineare Antwort auf Tonpaare.....	90
3.3.1 Zweitonsuppression.....	90
3.3.2 Kombinationstöne	91
4. Physiologie des Nucleus Cochlearis	91
4.1 Antwort auf sinusförmige Töne	91
4.1.1 Neuronen Typen	91
4.1.1.1 Primary-Like	92
4.1.1.2 Onset.....	93
4.1.1.3 Chopper	93

4.1.1.4 Pauser-Buildup	93
4.1.2 Klassifikation basierend auf anregender/hemmender Aktivität	93
5. Physiologie des auditorischen Hirnstamms sowie des Thalamus und Kortex	94
5.1 Frequenzorganisation und Kodierung von Frequenzen	94
5.2 Kodierung von Schalldruckpegeln	95
5.3 Binaurale Verarbeitung von Geräuschen	97
5.3.1 Klassifikation von binauralen Neuronen	97
5.3.2 Kodieren von interauralen Zeitunterschieden	98
5.3.3 Kodieren von interauralen Intensitätsunterschieden	99
5.3.4 Räumliche Empfindlichkeit	101
6. Fazit	102
Literaturverzeichnis	102

6. Die Mechanismen für das Richtungshören bei der Fliege *Ormia ochracea*

Florian Kaiser

1 Einleitung	103
2 Anatomie der Fliege <i>Ormia ochracea</i>	104
3 Der mechanische Hörapparat	105
3.1 Beobachtungen	105
3.2 Das mechanische Modell	105
3.3 Diskussion	109
4 Signalkodierung in den Hörorganen	110
4.1 Physiologische Beobachtungen	110
4.2 Klassifizierung der Afferenzen	110
4.3 Kodierung	112
4.3.1 Latenzkodierung	112
4.3.2 Populationskodierung	112
4.4 Diskussion	113
5 Ausblick auf mögliche Anwendungen	113
Literaturverzeichnis	114

7. Die Positionsschätzung aus Vibrationen beim Sandskorpion „*Smeringurus mesaensis*“

Christopher S. Özbek

1 Einleitung	115
2 Der Sandskorpion allgemein	115
3 Sand als Vibrationsmedium	116
3.1 Wellenausbreitung	117
3.2 Dämpfung	118
4 Die vibratorischen Sinnesorgane des Sandskorpions	118
5 Neuronale Verschaltung	120
6 Übertragung in die Robotik	121

7 Schluss.....	123
7.1 Überblick über die Literatur.....	123
7.2 Probleme und Ausblick.....	124
Literaturverzeichnis.....	124

8. Die Orientierung von Vögeln basierend auf besonderen Lichtrezeptoren im Auge

Jörg Liebelt

1 Einleitung.....	127
2 Die Sensorik der Vögel.....	128
2.1 Beobachtungen.....	128
2.1.1 Wahrnehmungsorgane der Vögel.....	128
2.1.2 Versuchsaufbau.....	128
2.1.3 Schwierigkeiten.....	129
2.2 Entstehung und Funktion.....	129
3 Die Orientierung der Vögel.....	130
3.1 Notwendigkeit der Orientierung.....	130
3.2 Orientierung im Nahbereich.....	131
3.3 Orientierung auf Langstrecken.....	131
4 Magnetrezeption.....	133
4.1 Grundlagen.....	133
4.1.1 Das Erdmagnetfeld.....	133
4.1.2 Verschiedene Theorien der Magnetrezeption.....	135
4.2 Magnetrezeption basierend auf Lichtrezeptoren.....	138
4.2.1 Anregung durch den Photoeffekt.....	138
4.2.2 Magnetische Wechselwirkung.....	138
4.2.3 Ausrichtung.....	143
4.2.4 Wahrnehmung.....	143
4.2.5 Diskussion, Schlussfolgerungen.....	146
5 Schlussbemerkungen.....	147
Literaturverzeichnis.....	148

9. Flächenvermessung bei Ameisen

Raimund Michel

1 Einführung.....	151
1.1 Motivation.....	151
1.2 Gliederung.....	151
2 Versuchsbeschreibung.....	152
3 Vorgehensweise der Ameisen bei der Flächenmessung.....	153
3.1 Beobachtungen bei der Untersuchung.....	153
3.2 Der <i>Buffon's Needle</i> -Algorithmus.....	154

4 Darstellung der Ergebnisse.....	156
5 Der simulierte Roboter „ant-bot“	158
5.1 Simulation	158
5.2 Nestvermessung	159
5.3 Ergebnisse	159
6 Zusammenfassung und Ausblick	161
Literaturverzeichnis.....	161

10. Visuelle Odometrie bei Fluginsekten

Hans-Joachim Daniels

1 Einleitung	163
1.1 Motivation	163
1.2 Gliederung	164
2 Beobachtung bei Fluginsekten	164
2.1 Bienen und Entfernungsmessen	164
2.2 Energieverbrauch vs. Visuelle Hinweise	164
2.3 Mögliche Messgrößen zur Entfernungsmessung	166
3 Technische Erklärungsversuche und Umsetzung.....	168
3.1 Elementarbewegungsdetektor	168
3.1.1 Prinzipieller Aufbau	168
3.1.2 Unabhängigkeit von der räumlich-zeitlichen Struktur	169
3.2 Iidas Blimp	172
3.2.1 Aufbau	172
3.2.2 Tests	173
4 Zusammenfassung	173
Literaturverzeichnis.....	174

11. Bewegungssteuerung bei Insekten

Jan-Ullrich Schamburek

1 Einleitung	177
2 Biologisches Vorbild.....	177
2.1 Die Stabheuschrecke (Carausius morosus)	178
2.2 Übersicht über Bewegungsarten.....	179
3 Hierarchische und modulare Bewegungssteuerung	179
3.1 Lokale Einzelbeinkoordination	180
3.2 Globale Beinkoordination	181
3.3 Informationsverarbeitung auf neuronaler Ebene.....	185
3.3.1 Lokale Nichtpulsende Interneuronen	185
3.3.2 Lokale Pulsende Interneuronen	186
3.3.3 Intersegmentielle Interneuronen.....	187
3.4 Koordination der Muskelfasergruppen über Motoneuronen.....	187
3.4.1 Ansteuerung durch Motoneuronen.....	188
3.4.2 Gangarten bei verschiedenen Schrittfrequenzen	188

3.5 Sensorische Rückkopplungen	190
3.5.1 Phasenabhängigkeit von Sensoreinflüssen.....	191
3.5.2 Das Umschalten von einer Bewegungsphase zur nächsten.....	191
3.5.3 Fußplatzierung auf den Boden	192
3.5.4 Hinderniserkennung und –bewältigung	193
3.5.5 Einhaltung der Körperhöhe und Einfluss auf Gangarten	194
4 Technische Umsetzung natürlicher Bewegungssteuerung.....	194
4.1 Warum Beinroboter.....	195
4.2 Mechanisches Modell.....	195
4.3 Steuerung.....	196
4.3.1 Neuronale Steuerung	196
4.3.2 Aktivierungsbasierte Verhaltenssteuerung.....	196
5 Zusammenfassung und Ausblick	197
5.1 Zusammenfassung	197
5.2 Ausblick	197
Literaturverzeichnis.....	198

Gepulste neuronale Netze - Detailliertes Modell nach Hodgkin Huxley

Hendrik Bock

Zusammenfassung

Modelle zur Beschreibung des Verhaltens von neuronalen Systemen wurden im Bereich der Neurobiologie dazu entworfen, um das Verständnis von solchen Systemen zu verbessern. In der Informatik können solche Modelle dazu verwendet werden, um Neuronen mit Hilfe von Computern zu simulieren. Unterschiedliche Modelle bieten Sichten in verschiedenen Abstraktionsgraden auf das Verhalten von Neuronen, bzw. neuronalen Netzwerken. Einige Modelle beschreiben das Verhalten einzelner Neuronen, andere betrachten komplette neuronale Netzwerke unterschiedlichster Komplexität. Der Einsatz eines bestimmten Modells hängt im Wesentlichen mit dem damit verbundenen Ziel und der zur Verfügung stehenden Leistungsfähigkeit der eingesetzten Computersysteme ab. Das Hodgkin-Huxley Modell zählt zu den detaillierteren Modellen und beschränkt sich auf die Betrachtung eines einzelnen Neurons. Mit Hilfe der Betrachtung von Ionenflüssen innerhalb eines Neurons nähert sich dieses Modell sehr nah dem uns heute bekannten realen Verhalten von Neuronen. Hodgkin und Huxley beobachteten das Verhalten eines Riesen-Axons eines Tintenfisches und beschrieben dieses Verhalten dann durch eine Reihe mathematischer Gleichungen und empirisch bestimmter Werte. Mit Hilfe dieser Gleichungen und Werte lässt sich sogar das Verhalten einzelner Neuronen sehr genau beschreiben. Durch Anpassungen lässt sich das sogar dynamische Verhalten unterschiedlicher Neuronentypen simulieren. Auch das Hodgkin-Huxley Modell hat jedoch Grenzen bei der Simulation bestimmter dynamischer Verhalten, welche bei manchen Neuronentypen in der Natur beobachtet werden.

1 Einleitung

Das heutige Verständnis des Gehirns, ob menschlich oder tierisch, hat eine lange Geschichte hinter sich. Aus Funden von Skeletten konnte nachvollzogen werden, dass bereits um ca. 5000 v. Chr. Schädelöffnungen an Menschen vorgenommen wurden. Aus den Formen der Öffnungen kann geschlossen werden, dass diese Operationen häufig keinen tödlichen Ausgang hatten. Erste Beschreibungen des Aufbaus des menschlichen Gehirns und daraus abgeleitete Vermutungen über die mögliche Verteilung von Funktionen sind auf ca. 300 v. Chr. zu datieren. Bis zur heutigen Zeit wurde das Verständnis der Funktionsweise einzelner Gehirnteile oder seiner Gesamtheit immer weiter verfeinert und teilweise revidiert. Besonders erwähnenswert sind hierbei die Erkenntnisse von Otto Friedrich Karl Deiters aus dem Jahr 1865, der als erster eine funktionale Aufteilung eines Neurons vorgenommen hat, wie sie heute immer noch verwendet wird. Für diese Arbeit von mindestens ebenso großem Interesse sind die Arbeiten von A.L. Hodgkin und A.F. Huxley, die sich in den frühen 50er Jahren des

Arbeiten von A.L. Hodgkin und A.F. Huxley, die sich in den frühen 50er Jahren des 20. Jahrhunderts mit der Funktionsweise einzelner Neurone beschäftigten. Hierzu verwendeten sie nach einem Vorschlag von J.Z. Young aus Tintenfischen extrahierte Riesenaxone, die bis zu einem Millimeter groß werden können, um eine mathematische Beschreibung für das Verhalten dieser Axone zu entwickeln. Siehe hierzu auch [II02]

Aus heutiger Sicht haben neuronale Netze eine Reihe von interessanten Fähigkeiten, über die auch modernste Computersysteme nicht verfügen. Die Möglichkeit, in gewissem Rahmen intelligente Systeme herstellen zu können, würde zum einen die menschliche Umwelt radikal verändern. Unternehmen die an solchen Systemen forschen, versprechen sich zum anderen einen finanziellen Vorteil, da der prognostizierte Markt hierfür als sehr groß einzuschätzen ist. Um die gewünschten Eigenschaften in künstlichen Systemen reproduzieren zu können, ist ein Verständnis der Funktionsweise dieser Netze erforderlich. Auf Basis dieses Verständnisses versucht man, Modelle aufzubauen, die das Verhalten von realen neuronalen Netzen beschreiben. Es ist bis heute nicht möglich, direkt neuronale Netze auf Basis der von der Natur verwendeten Materialien herzustellen. Durch den Einsatz von hochintegrierten Schaltungen jedoch, mit denen leistungsstarke Computer realisiert werden können, ist es aber möglich, reale neuronale Netze auf einem gewissen Abstraktionsgrad mit Hilfe mathematischer Modelle zu simulieren. Die Entwicklung von neuen Modellen, deren Simulation und Anwendung sind Disziplinen des Forschungsbereichs der Neuroinformatik.

Durch eine große Anzahl unterschiedlicher Modelle, die zum Teil komplexe neuronale Netzwerke simulieren können, zum Teil aber auch nur einzelne Neuronen, hat sich eine Vielzahl unterschiedlicher Einsatzgebiete für die Neuroinformatik ergeben. Zu diesen Einsatzgebieten zählen:

- Steuerung elektrischer Maschinen
- Analyse von Messdaten¹
- Prognosen²
- Signalklassifikation
- Planungen³
- Simulation von Auswirkungen von Medikamenten / Drogen

Die Genauigkeit der hierbei verwendeten Modelle bzw. deren Bedarf an Rechenleistung bestimmt mögliche Einsatzgebiete für die daraus resultierenden simulierten neuronalen Systeme. Diese Arbeit beschäftigt sich mit einem sehr präzisen neuronalen Modell nach Hodgkin und Huxley.

Im Rahmen dieser Arbeit soll zunächst kurz auf die geschichtlichen Hintergründe dessen eingegangen werden, was heute die Grundlagen im Bereich der Neuro-Wissenschaften bildet. Um einen groben Überblick über das menschliche Gehirn zu bekommen, folgt ein Abschnitt, der diesen Aufbau umreißt, ohne die Tiefe zu gehen. Der Aufbau eines Neurons wird im fol-

¹ Siehe [Ha98]

² Siehe [Ha98]

³ [Ur98]

genden Abschnitt beschrieben und soll dem Leser die wichtigsten Komponenten dieser für die Informationsverarbeitung im menschlichen Gehirn wesentlichen Elemente verdeutlichen. Dies dient als Vorbereitung für den Abschnitt „Funktionsweise eines Neurons“ in dem die Abläufe innerhalb eines Neurons detailliert beschrieben werden. Der Abschnitt „Das Hodgkin-Huxley Modell“ schließlich stellt die Arbeiten der beiden Wissenschaftler Hodgkin und Huxley vor.

2 Aufbau des Gehirns

Unter anderem durch moderne bildgebende Verfahren im Bereich der Neuroradiologie ist der Aufbau des menschlichen Gehirns heute sehr gut bekannt. Im Folgenden soll eine kurze Einführung in diesen Aufbau gegeben werden.

Das Gehirn ist zum Schutz vor äußeren Einflüssen und zur gleichzeitigen Versorgung mit Nährstoffen mit 3 verschiedenen Hirnhäuten umgeben. Diese Hirnhäute umgeben ebenso das Rückenmark des Menschen.

Zum Schutz vor mechanischen Einflüssen ist das Gehirn in einer Flüssigkeit schwimmend gelagert. Sogar innerhalb des Gehirns befinden sich flüssigkeitsgefüllte Hohlräume, die so genannten Ventrikel, die insgesamt ca. 125 bis 140 ml Flüssigkeit fassen. Die Funktion dieser Ventrikel ist neben der Reduktion von mechanischen Einflüssen die Aufnahme von Abfallstoffen, welche vom Gehirn abgegeben werden. Abbildung 1 zeigt eine Außenansicht des menschlichen Gehirns mit der Bezeichnung der wichtigsten unterschiedenen Regionen.

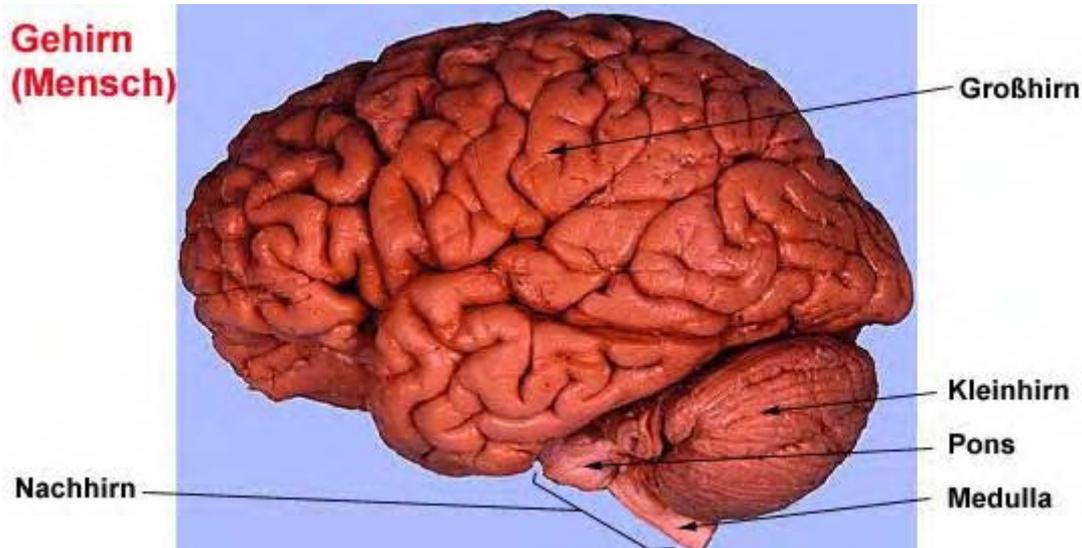


Abbildung 1 : Hirnregionen¹

Diesen Hirnregionen konnten durch zahlreiche Versuche grundlegende Funktionen zugeordnet werden. So weiß man heute beispielsweise, in welcher Hirnregion Augenbewegungen oder die Atmung kontrolliert werden. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die Fä-

¹ aus [WEB01]

higkeit des Gehirns, in limitiertem Umfang Gehirnfunktionen zu verlagern, falls es zu einem dauerhaften Ausfall einer bestimmten Region des Gehirns kommt.

Die dargestellte Gehirnmasse setzt sich aus einer großen Menge von Nervenzellen zusammen. Man schätzt diese Zahl bei einem Menschen auf etwa 10^{10} . Diese Nervenzellen sind sehr stark untereinander vernetzt. Im Schnitt besitzt jedes Neuron im menschlichen Gehirn eine Verbindung zu etwa 10.000 weiteren Neuronen.

3 Aufbau eines Neurons

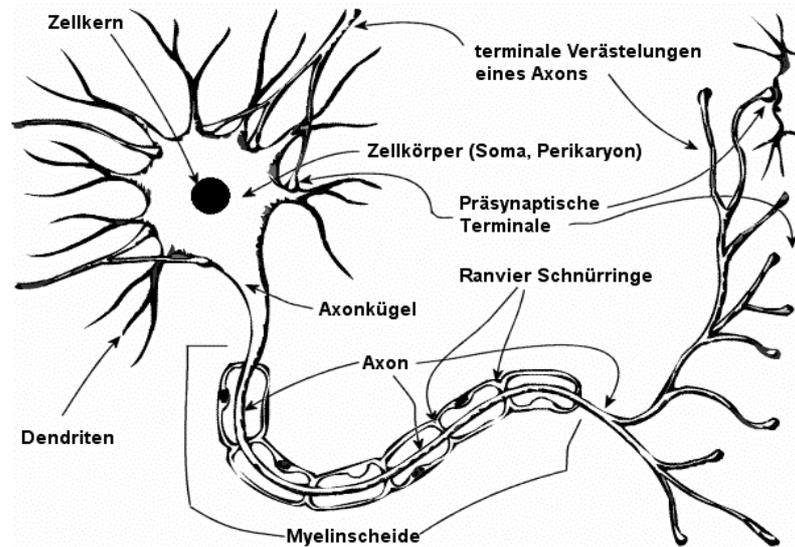
Die uns heute bekannte funktionale Aufteilung von Neuronen geht auf Arbeiten von K. Deiters aus dem Jahr 1865 zurück. Hier wurde erstmals zwischen den drei funktionalen Einheiten

- Dendriten
- Soma¹
- Axon

unterschieden, dies jedoch unter anderen Begriffen. Abbildung 2 zeigt die verschiedenen Teile eines Neurons.

Das Soma bildet bei einer Nervenzelle das Zentrum. Hiervon gehen zwei Arten von Fortsätzen aus: zum einen eine Reihe kurzer Fortsätze, den Dendriten (auf der Abbildung links oben zu erkennen) und einem längeren Fortsatz, dem Axon. Das Axon kann sich in seinem Verlauf mehrfach baumartig verzweigen. Man unterscheidet bei Neuronen zwischen solchen mit Markscheide und solchen ohne. Bei Wirbeltieren ist die Art der Neuronen mit Markscheide am Häufigsten. Hier überwiegen also Neuronen, deren Axon von einem bestimmten Zelltyp eingeschlossen wird. Dieser umgebende Zellbereich wird auch als Myelinscheide bezeichnet. Diese Myelinscheide ist in regelmäßigen Abständen durch die so genannten ranvierschen Schnürringe unterbrochen. Diese Stellen kommen dadurch zustande, dass dort eine das Axon umgebende Zelle endet und eine neue beginnt. In dem entstehenden Zwischenraum liegt das Axon wiederum frei in extrazellulärer Flüssigkeit.

¹ auch Perikaryon oder Deiterscher Kern genannt

Abbildung 2 : Aufbau eines Neurons¹

Die marklosen Neuronen zeichnen sich dadurch aus, dass deren Axon nicht direkt von einer Myelinscheide umgeben ist. Bei diesem Neuronentyp verlaufen häufig mehrere Axone gebündelt in einer Satellitenzelle, die auch als Schwannsche Zelle bezeichnet wird.

Insgesamt existiert eine Vielzahl unterschiedlicher Ausprägungen von Nervenzellen, die sich zum einen durch die unterschiedlichen Formen der Dendriten und des Axons, durch Merkmale deren Verzweigungsstrukturen und durch deren interner Funktionsweise ergeben.

Für einen Überblick über eine Auswahl verschiedener Neuronentypen siehe [Pe96].

Für die Abläufe bei der Informationsverarbeitung in Neuronen sind die Funktionen der Zellmembran sehr wichtig, auf die im Folgenden Kapitel genauer eingegangen wird. Hier soll nur auf den Umstand hingewiesen werden, dass die Zellmembran von Neuronen für eine Vielzahl von Ionen durchlässig ist. Diese Durchlässigkeit wird durch Proteine verursacht, die in der Zellmembran der Neuronen eingebettet liegen und in der Lage sind die verschiedenen Ionen zu transportieren, bzw. passieren zu lassen. Abbildung 3 macht diese Einbettung anschaulich:

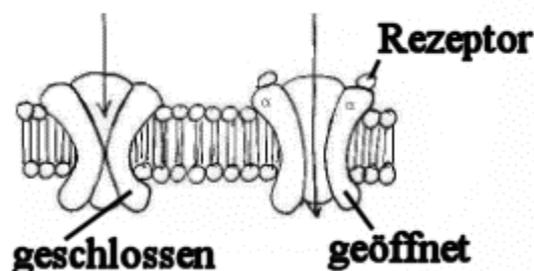


Abbildung 3 : Proteine in Zellmembran eingeschlossen

¹ aus [Web02]

Zu Erkennen sind die beiden Lipidschichten der Zellmembran und die in diese Lipidschichten eingebetteten Proteine, die einen Ionenkanal darstellen, der sich in einem geöffneten oder geschlossenen Zustand befinden kann. Ebenfalls dargestellt ist ein Rezeptor auf der Außenseite eines Proteins, der für die Steuerung des Zustands des Kanals verantwortlich ist.

4 Funktionsweise eines Neurons

4.1 Prinzip

Die Aufgabe der Neuronen im Gehirn ist die der Informationsverarbeitung. Dabei ist die Funktion eines einzelnen Neurons relativ unspezifisch. Erst durch das komplexe Verhalten eines Netzes aus Neuronen ergibt sich ein sinnvolles Verhalten, auf dem alle informationsverarbeitenden Vorgänge im Gehirn beruhen. Ein einzelnes Neuron ist lediglich in der Lage, elektrische Reize, welche über die Dendriten zum Perikaryon zu gelangen zu verarbeiten und abhängig von diesen Reizen zu entscheiden, ob ein Ausgangsreiz zu erzeugen ist, der dann über das angeschlossene Axon weitergeleitet wird. Am Ende des teilweise stark verzweigten Axons sitzen so genannte Synapsen, welche den Reiz an die Dendriten anderer Neuronen weiterleiten.

4.2 Grundlagen

Das grundlegende Prinzip der Erregbarkeit des Neurons besteht darin, dass ein elektrisches Ungleichgewicht (Potential) zwischen der inneren und äußeren Seite der Zellmembran existiert. In der Regel herrscht ein negatives Potential von 70 bis 90 mV zwischen Innen- und Außenseite. Dieses Ungleichgewicht kommt durch unterschiedliche Ionendichten innerhalb und außerhalb der Zelle zustande. Für das elektrische Potential sind im Wesentlichen die folgenden Ionen verantwortlich:

- Natrium (einfach positiv geladen)
- Kalium (einfach positiv geladen)
- Calcium (zweifach positiv geladen)
- Chlor (einfach negativ geladen)

Ein Neuron kann mehrere Zustände einnehmen, bleibt aber hauptsächlich im unerregten Zustand, solange keine Reizung über die eingehenden Dendriten am Neuron ankommen.

Im Ruhezustand ist die Kaliumkonzentration im Inneren eines Neurons wesentlich höher als außen, bei den Natrium-Ionen und Chlor-Ionen verhält sich dies genau umgekehrt.

Als Beispiel sei das Konzentrationsverhältnis dieser drei Ionentypen an einem Froschnerv gegeben:

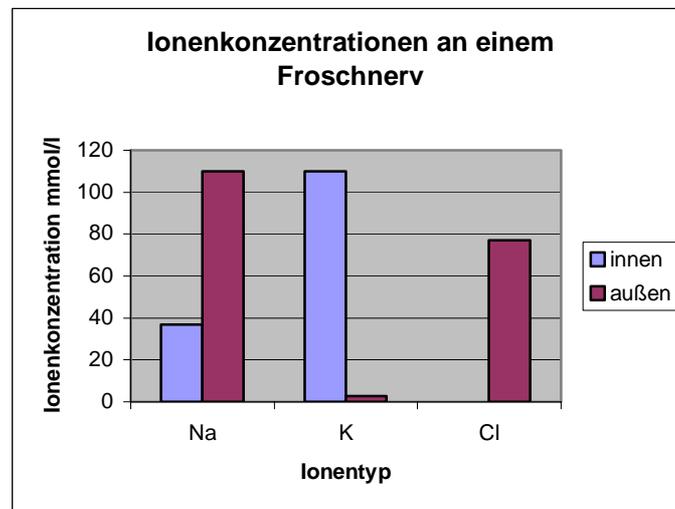


Abbildung 4 : Ionenkonzentrationen an einem Froschnerv

Bei anderen Nerven sind diese Verhältnisse ähnlich, weichen jedoch in absoluten Werten teilweise stark von den oben dargestellten stark ab.

Das bei allen Neuronen vorhandene Ungleichgewicht in der Ionenkonzentration wird durch die isolierenden Eigenschaften der Zellmembran aufrechterhalten. Diese Membran ist ein nahezu perfekter elektrischer Isolator und beispielsweise für K^{\oplus} -Ionen 10^6 -mal schlechter durchlässig, als eine gleichstarke (ca. 10nm) Wasserschicht.

Eine Zellmembran setzt sich nach heutigen Kenntnissen hauptsächlich aus Proteinen und Phospholipiden zusammen. Hinzu kommen häufig Cholesterin und Kohlenhydrate hinzu. Unter einem Elektronenmikroskop erscheint der Aufbau einer Zellmembran als dreischichtig, wobei jede Schicht etwa eine Stärke von 2,5nm hat.

Zu der Barrierenfunktion einer Zellmembran kommt jedoch noch die Transportfunktion hinzu, die die Zellmembran durch zwei Mechanismen für den Ionentransport erfüllt:

- Ionenkanäle
- Ionenpumpen

Die Namen lassen schon auf den wesentlichen Unterschied dieser beiden Transportmechanismen schließen: Ionenkanäle sind passive, Ionenpumpen dagegen aktive Transportelemente. Dies bedeutet im Wesentlichen, dass für den Betrieb eines Ionenkanals keine Energie von der Zelle aufgewendet werden muss, für den Betrieb einer Ionenpumpe dagegen schon.

Ionenkanäle basieren auf dem Prinzip der Diffusion: durch den Konzentrationsunterschied angeregt, haben Ionen das Bestreben, in den Bereich mit der geringeren Ionenkonzentration zu diffundieren. Der Transport der Ionen folgt also dem Konzentrationsgradienten und würde langfristig dafür sorgen, dass der Konzentrationsunterschied ausgeglichen wird.

Im Allgemeinen besitzen Ionenkanäle folgende Eigenschaften:

- sehr hohe Ionendurchlässigkeit (bis zu 10^7 Ionen pro Sekunde)

- selektive Ionendurchlässigkeit für eine gewisse Menge von Iontypen
- Steuerbarkeit (die Kanäle können verschiedene Zustände annehmen)

Je nach Art der Steuerbarkeit unterscheidet man wiederum drei verschiedene Typen von Ionenkanälen:

- Die ligandengesteuerten Kanäle lassen sich auf chemischer Basis in die verschiedenen Zustände schalten. Hierzu dienen Botenstoffe (Hormone oder Neurotransmitter), die von einem Rezeptor an dem Kanal aufgenommen werden. Hierdurch wird dann eine dem Botenstoff entsprechende Reaktion ausgelöst.
- Die spannungsgesteuerten Kanäle reagieren auf das in der Membran herrschende elektrische Potential. Ihr Zustand ändert sich also je nach Höhe des Konzentrationsunterschieds zwischen Zellinnerem und Zelläußerem
- Die mechanisch gesteuerten Kanäle reagieren direkt auf mechanische Reize. Hier lösen mechanische Verformungen einen Umschaltvorgang im Kanal aus. Solche Arten von Kanälen findet man daher häufig an mechanischen Rezeptoren (Tastsinn, Hörsinn, Gleichgewichtssinn)

Allgemein können Ionenkanäle drei verschiedene Zustände einnehmen: geschlossen und aktivierbar, geöffnet, geschlossen und nicht aktivierbar. Im geschlossenen Zustand ist ein Kanal nicht für Ionen passierbar, ein Reiz, der je nach Art des Kanals anders aussehen kann (siehe oben), kann den Kanal in diesem Zustand jedoch öffnen. Im geöffneten Zustand kann eine bestimmte Art von Ionen den Kanal passieren. Im geschlossenen und nicht aktivierbaren Zustand, der auch als refraktärer Zustand bezeichnet wird, können wiederum keine Ionen den Kanal passieren. Außerdem reagiert der Kanal in diesem Zustand auch nicht auf Reize, die ihn unter normalen Bedingungen öffnen würden.

Die Geschwindigkeit, mit der Ionenkanäle zwischen den verschiedenen Zuständen wechseln können, ist je nach Kanaltyp sehr unterschiedlich und kann sich vom Millisekunden-Bereich bis in den Minutenbereich hinein erstrecken.

Den zweiten Ionentransportmechanismus bilden die Ionenpumpen. Ionenpumpen haben die Fähigkeit, entgegen dem Konzentrationsgefälle Ionen zu transportieren. Sie gleichen damit den ständigen Konzentrationsdifferenzabbau durch die passiven Ionenkanäle aus und halten somit die Konzentrationsdifferenz aufrecht. Diese Arbeit können die Ionenpumpen nur unter ständiger Energieaufnahme leisten. Die Funktion einer Pumpe können sie mit Hilfe sogenannter mobiler Carrier erfüllen. Mobile Carrier sind chemische Stoffe, die mehrfach unter Energieaufnahme mit Ionen reagieren können und dabei die Ionen von der einen zur anderen Seite der Zellmembran transportieren. Nach heutigem Kenntnisstand existiert eine Vielfalt unterschiedlicher Carrier-Transportvorgänge, die sich in den eingesetzten Stoffen und die Komplexität der ablaufenden Reaktionen unterscheiden.

Ionenpumpen haben folgende Eigenschaften:

- selektiver Transport (nur bestimmte Iontypen werden transportiert)
- Sättigungskinetik

- spezifische Hemmbarkeit

Sättigungskinetik bedeutet in diesem Kontext, dass die Transportmenge von Ionen in einer Ionenpumpe sich einer Sättigungskurve entsprechend einem Transportmaximum nähert. Die spezifische Hemmbarkeit sagt aus, dass es mit Hilfe bestimmter chemischer Stoffe möglich ist, einzelne Vorgänge innerhalb einer Ionenpumpe zu unterdrücken. So kann etwa Digitoxinogenin oder Strophantin G dazu verwendet werden, eine Ionenpumpe zu blockieren. Bei solchen hemmenden Stoffen wird zudem unterschieden, auf welchem Weg sie die Ionenpumpe blockieren können. So gibt es etwa Stoffe, die nur von außen eine Blockade auslösen können.

4.3 Das Ruhepotential

Wie bereits erwähnt, wird durch die Konzentrationsdifferenz verschiedener Ionentypen im Ruhezustand eines Neurons ein Potential zwischen Membran Innen- und Außenwand aufgebaut. Zur Vereinfachung der Betrachtung kann man sich zunächst auf das Potential beschränken, welches durch einen einzigen Ionentyp, etwa K^+ verursacht wird. Wie auf Abbildung 4 zu erkennen ist, befinden sich im Ruhezustand wesentlich mehr K^+ -Ionen innerhalb der Zelle. Daher sind in diesem Zustand die Ionen, dem chemischen Gradienten folgend, bestrebt, die Zelle zu verlassen. Durch die Selektivität der Ionenkanäle können aber nur die K^+ -Ionen selbst, nicht aber deren Anionenpartner die Zelle verlassen. Dadurch baut sich nun ein Potential auf. Hierbei liegt die positive Seite außerhalb der Zelle, die negative innerhalb. Der dadurch entstehende elektrische Gradient wirkt dem chemischen Gradienten (Konzentrationsdifferenz der K^+ -Ionen) entgegen. Insgesamt wirken also auf die K^+ -Ionen zwei Gradienten, die sich zu einem elektrochemischen Gradienten zusammensetzen. Erst wenn dieser Gradient ausgeglichen (also Null) ist, befindet sich ein Neuron im Gleichgewicht. In diesem Zustand ist die Rate der die Zelle verlassenden K^+ -Ionen genauso groß, wie die Rate der in die Zelle eintretenden K^+ -Ionen. Zu bemerken ist, dass sich dieses Gleichgewicht vollkommen ohne Energieaufwand einstellt, was impliziert, dass an diesem Gleichgewicht nicht die bereits beschriebenen Ionenpumpen beteiligt sind. Die Höhe des im Gleichgewicht herrschenden Potentials, welches nur durch K^+ -Ionen verursacht wird, lässt sich nach der Nernstschen Gleichung bestimmen:

$$\text{Nernstsche Gleichung: } E_k = \frac{RT}{F} * \ln \frac{[K^+]_a}{[K^+]_i}$$

Hierbei stehen $[K^+]_a$ und $[K^+]_i$ für die Innen- bzw. Außenkonzentration der K^+ -Ionen, R für die universelle Gaskonstante¹, F für die Faraday-Konstante² und T für die absolute Temperatur.

¹ $8,315 \cdot 10^7$ erg.

² 96.490 As/g

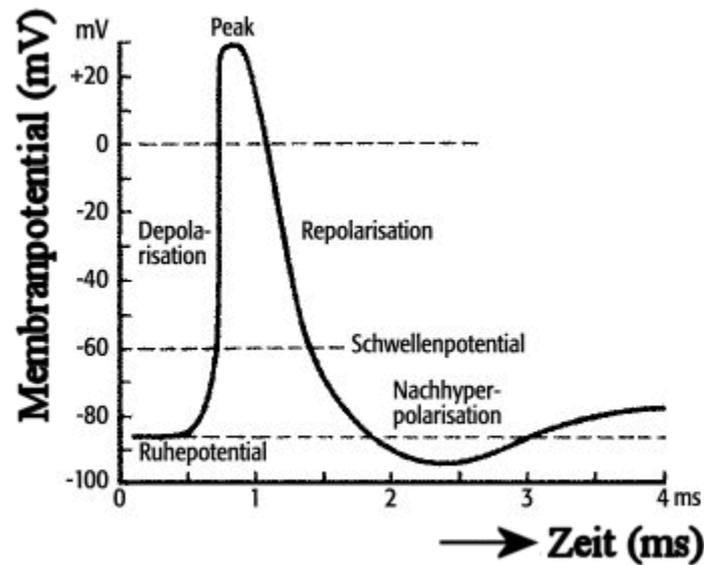
Wenn man sich von der Eingangs gewählten Vereinfachung der selektiven Betrachtung der K^+ -Ionen löst, kommt man zum sogenannten Mischpotential. Dieses Mischpotential ergibt sich bei der Einbeziehung weiterer Ionentypen, etwa Na^+ -Ionen und Cl^- -Ionen. Ein wichtiger Unterschied zu der bisher betrachteten Vereinfachung besteht darin, dass für die Aufrechterhaltung des im Ruhezustands herrschenden Mischpotentials ständig die Ionenpumpen aktiv sein müssen. Ansonsten würden bestehende Konzentrationsdifferenzen auf Dauer durch Diffusion ausgeglichen werden.

Die Stärke des Einflusses der verschiedenen Ionentypen auf das Ruhepotential eines Neurons hängt im Wesentlichen von der Permeabilität der Zellmembran für diese Ionentypen ab. Die Goldman-Gleichung stellt eine Verallgemeinerung der Nernstschen Gleichung dar, und bezieht die drei erwähnten Ionentypen mit in die Berechnung des Ionenpotentials ein.

$$\text{Goldmann Gleichung: } E_M = \frac{RT}{F} * \ln \frac{P_K [K^\oplus]_a + P_{Na} [Na^\oplus]_a + P_{Cl} [Cl^\oplus]_i}{P_K [K^\oplus]_i + P_{Na} [Na^\oplus]_i + P_{Cl} [Cl^\oplus]_a}$$

4.4 Verlauf einer Erregung

Aus dem Ruhezustand heraus kann ein Neuron durch die Dendriten elektrisch gereizt werden. Ein Neuron reagiert auf diese Reizung mit einer Reaktion in Form eines Potentialanstiegs (Hyperpolarisation) oder einer Potentialreduktion (Depolarisation), je nach Polung der elektrischen Reizung. Solange die Reizung unter einem gewissen Schwellwert bleibt, kann die Reaktion als linear abhängig von der Reizung betrachtet werden. Im Falle einer Reizung, die zu einer Depolarisation führt und einen Schwellwert überschreitet, gilt diese Linearität jedoch nicht mehr. In diesem Fall nimmt die Depolarisation zunächst kontinuierlich zu, wonach sich schließlich die Polarisierung der Membran kurzzeitig umkehrt. Dann tritt das Neuron in eine Phase der Repolarisation ein und nimmt ihre ursprüngliche Polarisierung wieder an. Das Ruhepotential wird jedoch innerhalb der Repolarisationsphase zeitweilig unterschritten, das Neuron wird also hyperpolarisiert. Nach einem gewissen Zeitraum gleicht sich das Potential des Neurons wieder dem Ruhepotential an. Den beschriebenen nichtlinearen Vorgang bezeichnet man als Aktionspotential. Abbildung 5 zeigt den beschriebenen Verlauf des Potentialverlaufs während eines Aktionspotentials.

Abbildung 5 : Verlauf eines Aktionspotentials¹

Der beschriebene Potentialverlauf lässt sich mit Hilfe von Ionenflüssen erklären. Ein Aktionspotential entwickelt sich in mehreren Phasen.

- ein depolarisierender Reiz, der das dargestellte Schwellenpotential überschreitet, erreicht das Neuron
- im Neuron vorhandene spannungsgesteuerte Na^+ -Kanäle öffnen sich, dadurch wird ein starker Na^+ -Ionenstrom in das Neuron verursacht
- das Neuron depolarisiert durch den Na^+ -Ionenstrom immer weiter, wodurch wiederum neue spannungsgesteuerte Na^+ -Kanäle geöffnet werden. Spannungsgesteuerte K^+ -Kanäle bleiben durch einen Verzögerungsmechanismus geschlossen.
- Nach Ablauf des Verzögerungsmechanismus der K^+ -Kanäle öffnen sich auch diese und erzeugen einen K^+ -Strom in das Neuron. Die Zelle repolarisiert hierdurch.
- Die Na^+ -Kanäle schließen sich und stoppen somit den Na^+ -Ionenstrom. Die Repolarisation des Neurons wird hierdurch unterstützt. Diese Phase wird als Na^+ -Inaktivierung bezeichnet.

Die Phase der Na^+ -Inaktivierung bleibt auch einige Zeit² nach dem Aktionspotential bestehen. In dieser Phase können durch einen elektrischen Reiz die Na^+ -Kanäle nicht wieder geöffnet werden. Somit ist ein Neuron in dieser Phase für elektrische Reize weitgehend unempfindlich und kann keine Aktionspotentiale auslösen. Diese Phase wird auch als Refraktärperiode bezeichnet. Eine gute Erklärung des hier dargestellten Vorgangs findet sich auch unter [WEB04].

¹ aus [WEB03]

² im Bereich von Millisekunden

5 Das Hodgkin-Huxley Modell

5.1 Einleitung

Hodgkin und Huxley entdeckten in den frühen 50er Jahren, dass das Verhalten von Neuronen durch Ströme von Ionen durch die Zellmembranen der Neuronen bestimmt sind. Weiterhin fiel ihnen auf, dass diese Ströme durch das Spannungspotential der Zellmembran gesteuert werden. Durch eine Reihe von Experimenten bauten sie aus diesen Erkenntnissen ein mathematisches Modell, welches das Verhalten der von ihnen beobachteten Riesen-Axone von Tintenfischen modellieren sollte. Für diese Arbeiten erhielten sie später den Nobel-Preis.

Mit der von ihnen eingesetzten Methode des „Voltage Clamp“ ist es möglich, das Spannungspotential einer Zellmembran zu steuern. Mit dieser Steuerung war es ihnen möglich, Ionenflüsse in oder aus der Zelle zu verursachen. Jedoch beschränkten sich ihre Beobachtungsmöglichkeiten darauf festzustellen, in welche Richtung die ausgelöste Potentialverschiebung wirkte. Nicht feststellen konnten sie dagegen, ob diese Verschiebung etwa durch positiv geladene Ionen die zelleinwärts strömten, oder durch negativ geladene Ionen die zellauswärts strömten, verursacht wurde. Diese Information erhielten sie durch eine Reihe weiterer Ideen, etwa durch bestimmte Wirkstoffe die Funktionsweise einzelner Ionenkanäle zu blockieren, oder die das Neuron umgebende Flüssigkeit mit Ionen eines bestimmten Typs anzureichern, um hiermit den chemischen Gradienten zu beeinflussen.

Bei der Definition des mathematischen Modells einigten Hodgkin und Huxley darauf, primär den Ionenstrom der Na^+ -Ionen und den der K^+ -Ionen zu betrachten. Die restlichen Ionenströme wurden zusammengefasst und tauchen in ihrem Modell lediglich als Leckstrom auf. Für den Na^+ -Ionenfluss stellten sie zunächst folgende grundlegende Gleichung auf:

$$I_{\text{Na}} = g_{\text{Na}} (u - E_{\text{Na}})$$

Diese Gleichung drückt aus, dass der Na^+ -Ionenfluss von der Permeabilität der Zellmembran für Na^+ -Ionen (g_{Na}), dem Gleichgewichtspotential für Na^+ -Ionen (E_{Na}) und dem momentanen Membranpotential (u) abhängt.

Ebenso stellten sie eine daran angelehnte Gleichung für den K^+ -Ionenstrom auf:

$$I_{\text{K}} = g_{\text{K}} (u - E_{\text{K}})$$

Von außen konnten Hodgkin und Huxley beobachten, dass sich diese Ionenströme über die Zeit eines Aktionspotentials änderten. Dadurch jedoch, dass sich mit Hilfe der Voltage Clamp-Methode das Membranpotential über einen längeren Zeitraum festlegen lässt, und dass sich die Gleichgewichtspotentiale für die einzelnen Ionentypen nicht änderten, folgerten sie, dass die Permeabilität der Membran für die verschiedenen Ionentypen eine Funktion sein müsste, die abhängig von der Zeit sowie vom Membranpotential ist.

Diese Annahme resultiert in dem Ansatz

$$g_{\text{Na}} = f(V, t)$$

für die Permeabilität für Na^+ -Ionen. Hierbei steht V für die Spannungsabhängigkeit und t für die Zeitabhängigkeit. Der Ansatz für die Permeabilität von K^+ -Ionen kann analog aufgestellt werden.

Um die Zeit- und Spannungsabhängigkeit der Ionenkanäle in Formeln zu fassen, führten Hodgkin und Huxley die drei Variablen m , n und h ein. Die Variablen m , n und h geben dabei Wahrscheinlichkeiten an, die mit dem Öffnungszustand der Kalium und Natriumkanäle zusammenhängen.

Die Permeabilität für den Na^+ -Kanal beschreibt das Modell mit

$$g_{\text{Na}} = m^3 h G_{\text{Na}}$$

Die Permeabilität des K^+ -Kanals ist gegeben durch

$$g_{\text{K}} = n^4 G_{\text{K}}$$

5.2 Physikalisches Modell

Diese Festlegungen begründeten sie mit folgendem physikalisches Modell: ein Na^+ -Kanal verfügt über drei aktivierende Na^+ -Tore, die auch „m-Tore“ genannte werden, und ein inaktivierendes „h-Tor“. Im Ruhezustand sind die „m-Tore“ geschlossen und das „h-Tor“ geöffnet. Dieser Zustand ist in Abbildung 6 dargestellt.

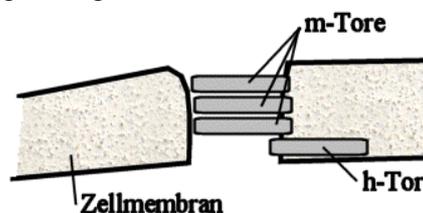
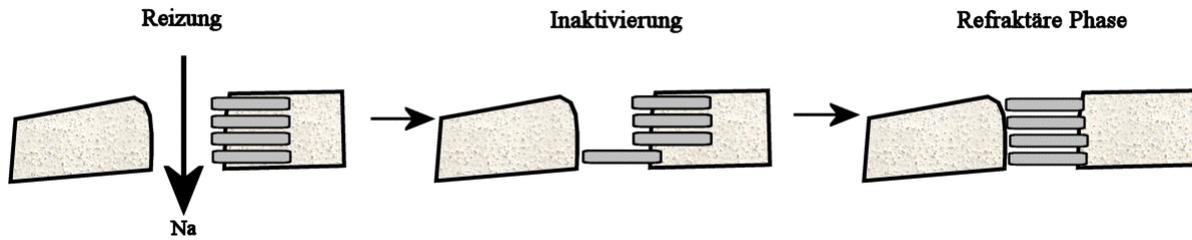


Abbildung 6 : Na^+ -Kanaltore im Ruhezustand

Da m die Wahrscheinlichkeit angibt, dass eines der m -Tore geöffnet ist, gibt m^3 die Wahrscheinlichkeit an, dass alle drei Tore geöffnet sind. Das Produkt von $m^3 * h$ beschreibt insgesamt die Wahrscheinlichkeit, dass die drei m -Tore und das h -Tor geöffnet sind.

Durch die oben beschriebenen Vorgänge gehen die Tore in die in dargestellten weiteren Zustände über.

Abbildung 7 : Weitere Zustände des Na⁺-Kanals

Das Modell des Kaliumkanals ist ähnlich, mit dem Unterschied, dass hier vier gleiche Tore existieren, die der Aktivierung des Kanals dienen. Bei dem Kaliumkanal existiert somit kein Tor zur Inaktivierung.

Der gesamte Ionenstrom setzt sich nach Hodgkin und Huxley somit zusammen als:

$$I_{\text{ges}} = g_{\text{Na}} m^3 h (u - E_{\text{Na}}) + g_{\text{K}} n^4 (u - E_{\text{K}}) + g_{\text{L}} (u - E_{\text{L}})$$

Hierbei ist $g_{\text{L}} (u - E_{\text{L}})$ der bereits erwähnte Leckstrom, der nur von der aktuellen Membranspannung u abhängig ist.

5.3 Modellierung durch Differentialgleichungen

Die Variablen n , m und h beschrieben Hodgkin und Huxley in ihrem Modell als folgende Differentialgleichungen:

$$\dot{m} = \alpha_m(u)(1 - m) - \beta_m(u)m$$

$$\dot{n} = \alpha_n(u)(1 - n) - \beta_n(u)n$$

$$\dot{h} = \alpha_h(u)(1 - h) - \beta_h(u)h$$

Die hier eingeführten Funktionen α_n , β_n , α_m , β_m , α_h , β_h wurden empirisch bestimmt und an das spezielle Verhalten des untersuchten Riesen-Axons angepasst. Die Funktionen sind definiert als:

$$\alpha_n = \frac{0.1 - 0.01u}{e^{1-0.1u} - 1} \quad \beta_n = 0.125e^{-\frac{u}{80}} \quad \alpha_m = \frac{2.5 - 0.1u}{e^{2.5-0.1u} - 1}$$

$$\beta_m = 4e^{-\frac{u}{18}} \quad \alpha_h = 0.07e^{-\frac{u}{20}} \quad \beta_h = \frac{1}{e^{3-0.1u} + 1}$$

Zur Veranschaulichung werden die Funktionen in der folgenden Abbildungen dargestellt:

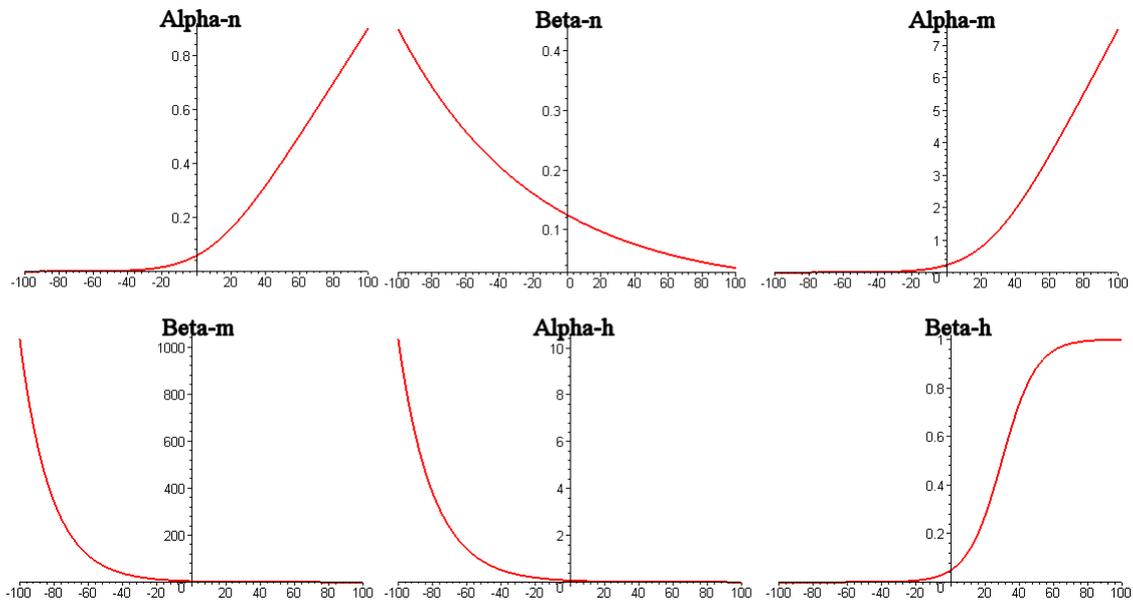


Abbildung 8 : Alpha und Beta Funktionen

Diese oben eingeführten Differentialgleichungen lassen sich mit zwei Substitutionen

$$x_0(u) = \alpha_x(u) / (\alpha_x(u) + \beta_x(u)) \quad \text{und} \quad \tau_x(u) = (\alpha_x(u) + \beta_x(u))^{-1}$$

,wobei x jeweils durch n, m und h zu ersetzen ist, umschreiben zu der verständlicheren Gleichung

$$\dot{x} = -\frac{1}{\tau_x(u)} [x - x_0(u)]$$

Differentialgleichungen dieser Art lassen sich mit der Startbedingung $x(0) = 0$ auflösen zu

$$x(t) = x_0(u) - e^{-\frac{t}{\tau_x(u)}} x_0(u)$$

Anschaulich bedeutet dies, dass die Funktion $x(t)$ für ein konstantes u für $t \rightarrow \infty$ gegen $x_0(u)$ konvergiert. Die Geschwindigkeit der Konvergenz hängt dabei von $\tau_x(u)$ ab.

Abbildung 9 zeigt ein Beispiel für die Lösung einer solchen Differentialgleichung. Hier wurden als Parameter $x_0(u) = 5$ und $\tau_x(u) = 10$ gewählt.

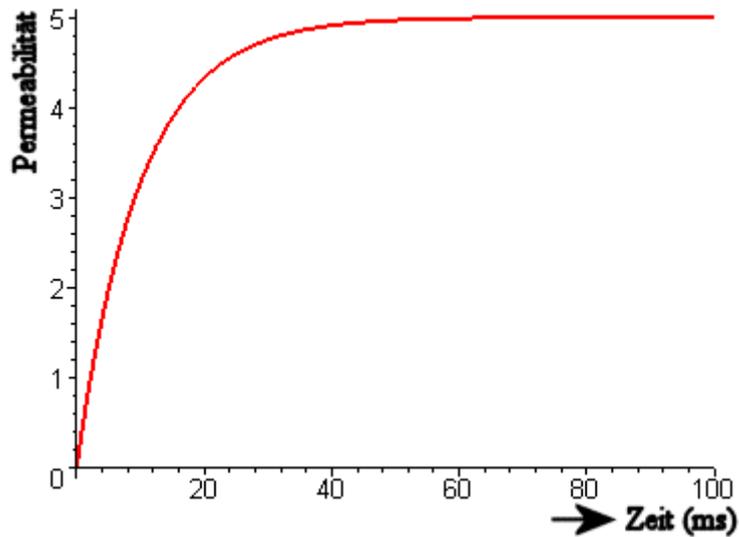


Abbildung 9 : gelöste Differentialgleichung

Der folgende Graph zeigt den Verlauf der Funktion x_0 in Abhängigkeit der Membranspannung u . Dieser Graph gibt somit an, mit welcher Wahrscheinlichkeit das zugehörige Tor des Na^+ -Kanals bzw. des K^+ -Kanals geöffnet ist.

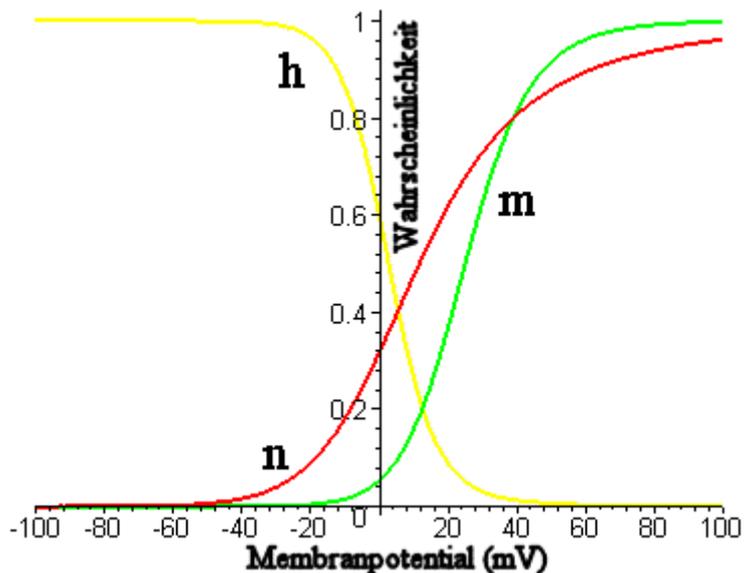


Abbildung 10 : Konvergenzgrenzen in Abhängigkeit von der Membranspannung

Betrachtet man beispielsweise das Membranpotential von -100mV , so kann man erkennen, dass in diesem Zustand sowohl der Na^+ -Kanal (m- und h-Tore relevant) als auch der K^+ -Kanal (n-Tore relevant) geschlossen ist. Bei einem Membranpotential von 100mV dagegen kann man ablesen, dass die m-Tore geöffnet sind, das h-Tor geschlossen ist, der Na^+ -Kanal

also in einer Inaktivierungsphase ist. Dagegen ist der K^+ -Kanal geöffnet, K^+ -Ionen können also die Membran passieren.

Die Zeitabhängigkeit der Variablen n , m und h kann durch Betrachtung der Funktion τ_x verstanden werden. Diese Funktion ist in folgender Abbildung in Abhängigkeit vom Membranpotential dargestellt:

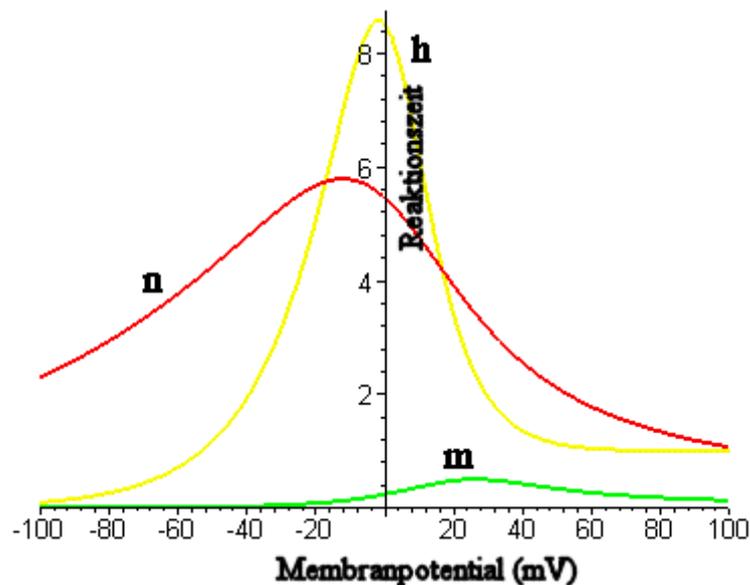


Abbildung 11 : Zeitabhängigkeit der Variablen n , m und h

Hier ist zu erkennen, dass die Zeitkonstante τ_m über den gesamten relevanten Bereich des Membranpotentials deutlich geringer ist, als die Zeitkonstanten τ_n und τ_h . Wenn man sich die Lösung der Differentialgleichung noch einmal betrachtet, so wird klar, dass dies dazu führt, dass die m -Tore deutlich schneller reagieren, als das h -Tor oder die n -Tore. Diese Tatsache modelliert auf mathematische Weise die zeitliche Verzögerung, die Hodgkin und Huxley zwischen Aktivierung und Inaktivierung des Na^+ -Kanals und der Aktivierung des K^+ -Kanals beobachteten.

Eine leicht verständliche Einführung in das Hodgkin-Huxley Modell bietet [WEB05]. Mathematisch anspruchsvoller führt [Ge02] das Modell ein. Jedoch ist diese Einführung lückenhaft und sollte durch weitere Literatur ergänzt werden.

6 Dynamisches Verhalten des Hodgkin-Huxley Modells

In diesem Abschnitt wird das Verhalten eines per Hodgkin-Huxley Modell simulierten Neurons abhängig von verschiedenen Reiz-Szenarien betrachtet.

6.1 Szenario 1: Reiz des Neurons über Schwellwert

Hierbei wird das Neuron für einen kurzen Augenblick so stark gereizt, dass ein Aktionspotential entsteht. Abbildung 12 verdeutlicht diesen Ablauf. Hierbei stellt die oberste (rote) Kurve im oberen Bereich den Verlauf des Membranpotentials da, während die darunter dargestellte (violette) Kurve den Reizverlauf wiedergibt. Sehr gut zu beobachten sind die Verläufe der Variablen m , n und h direkt darunter. Hier kann man sehen, dass der Zuwachs der m -Variable (Öffnung der m -Tore und damit Aktivierung der Na^+ -Kanäle) der Reduktion der h -Variable (Inaktivierung) vorausgeht.

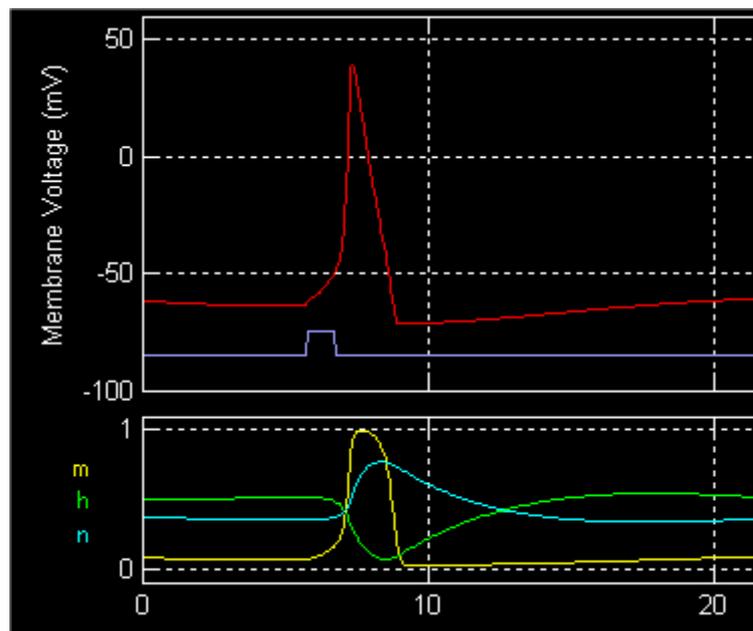


Abbildung 12 : Reiz über Schwellwert

6.2 Szenario 2: Reiz des Neurons unterhalb des Schwellwerts

Der Verlauf dieses Szenarios wird durch Abbildung 13 dargestellt:

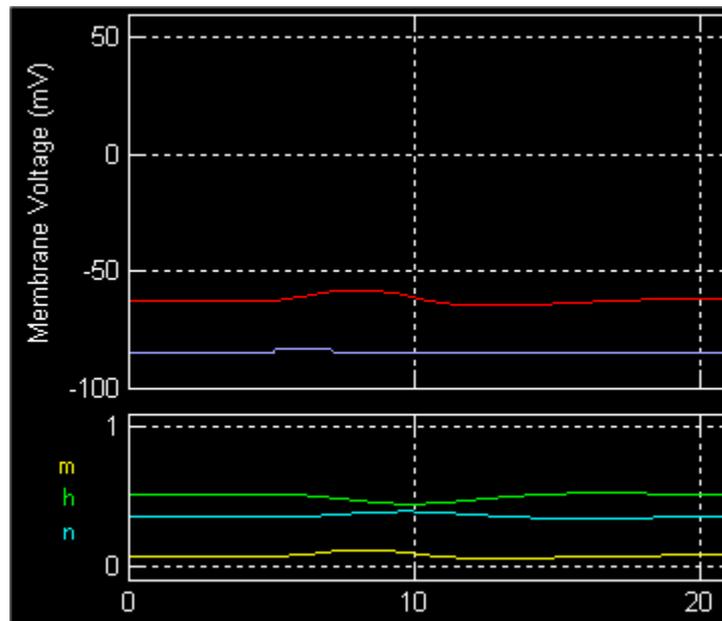


Abbildung 13 : Reiz unterhalb des Schwellwerts

Diese Darstellung zeigt, wie das Membranpotential zunächst auf den Reiz reagiert. Auch die Wahrscheinlichkeit der Öffnung der m-Tore wächst kurzzeitig, nicht jedoch stark genug, um einen genügend starken Einfluss von Na^+ -Ionen zu verursachen, der den Effekt weiter verstärken würde.

6.3 Szenario 3: Dauerreizung

Hierbei wird das Neuron über 20ms lang einem Dauerreiz ausgesetzt. Die Reaktion auf diese Reizung zeigt Abbildung 14.

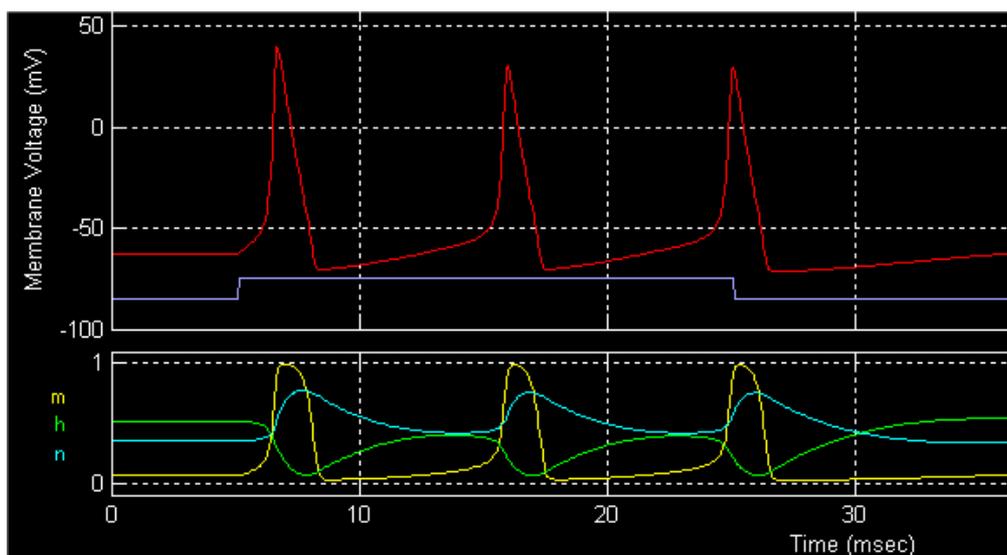


Abbildung 14 : Dauerreizung (20ms)

Die Reaktion des Neurons besteht in einer sich wiederholenden Aktionspotentialsequenz.

6.4 Szenario 4: Refraktäre Phase

Zuletzt soll auf die refraktäre Phase des Neurons nach einem Aktionspotential eingegangen werden. In dieser Phase ist es bekanntlich nur schwer möglich, ein weiteres Aktionspotential zu provozieren. Den zugehörigen Ablauf zeigt Abbildung 15.

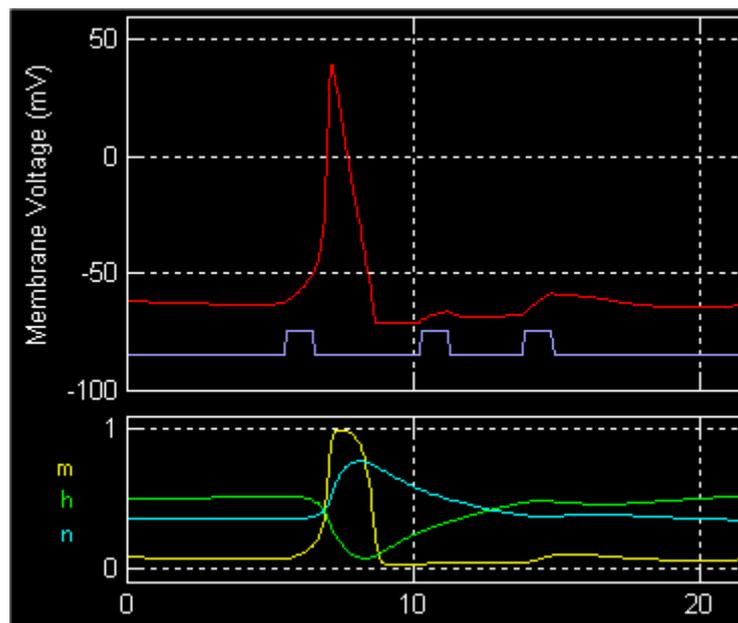


Abbildung 15 : Refraktärperiode

Wie man hier am Verlauf des Membranpotentials (rot) sehen kann, wird durch den ersten Reiz (erster violetter Rechteckimpuls) ein Aktionspotential ausgelöst. Der zweite Reiz erfolgt noch während der Refraktärperiode des Neurons. Dies ist zum einen daran zu erkennen, dass sich das Membranpotential noch in einem hyperpolarisierten Zustand befindet, zum anderen auch daran, dass die Variable h noch einen sehr geringen Wert hat (ca. 0.3), was dazu führt, dass die meisten Na^+ -Kanäle noch in ihrer Inaktivierungsphase sind. Zudem ist die Variable h noch relativ groß, was einen deutlichen ausgehenden K^+ -Strom verursacht und damit ebenso dem Aufbau eines Aktionspotentials entgegenwirkt.

7 Zusammenfassung und Ausblick

Das Verhalten von Neuronen basiert im Wesentlichen auf Ionenflüssen, die die Zellmembran durch passive Kanäle oder aktive Ionenpumpen passieren. Hierbei haben wiederum die Na^+ -, die K^+ - und die Cl^- -Ionen den größten Einfluss. Die Öffnung bzw. das Schließen von Kanälen wird durch die Membranspannung beeinflusst, die ihrerseits von Konzentrationsdifferenzen der erwähnten Ionen abhängt. Eine Abfolge von Öffnungs- und Schließvorgängen der

Kanäle, ausgelöst durch einen initialen Reiz des Neurons, führt zu den beobachteten Aktionspotentialen.

Das vorgestellte Hodgkin-Huxley Modell erlaubt eine realitätsnahe Simulation dieses Verhaltens eines einzelnen Neurons. Dazu führen die beiden Wissenschaftler das Modell von n-, m-, und h-Toren ein, die das Verhalten der Ionenkanäle bestimmen. Das Modell berechnet auf Basis von Differentialgleichungen die Öffnungs- bzw. Schließwahrscheinlichkeit für jedes dieser Tore und bestimmt damit den Ionenfluss der die Zelle verlässt, bzw. die Zelle betritt.

Die Dynamik des Modells kommt durch die hohe Realitätsnähe gut an das tatsächliche Verhalten von Neuronen heran. Dennoch ist dieses Modell nicht in der Lage, manches beobachtete Verhalten von Neuronen wiederzugeben. So fehlt dem Modell beispielsweise die Fähigkeit, Folgen von Aktionspotentialen zu generieren, die wieder gefolgt werden von einer gewissen Ruhephase. Dieses Verhalten wurde bei einigen Neuronen bei einer Dauerreizung beobachtet.

Aufgrund des hohen Aufwandes für die Berechnungen dieses Modells eignet es sich für nur wenige simulierte Neuronen. Jedoch ergeben sich durch die hohe Realitätsnähe Anwendungen im Bereich der Simulation von Einflüssen von Medikamenten bzw. Drogen auf das Verhalten von Neuronen. Für komplexe simulierte neuronale Netze mit sehr vielen Neuronen können jedoch nur weniger realitätsnahe Modelle, wie etwa das Spike Response- oder Integrate and Fire-Modell verwendet werden.

Literatur

Referenz	Titel
[II02]	Illing; „Geschichte der Neurobiologie“; Spektrum Akademischer Verlag; 2002
[Ha98]	Hannemann Jan; „Vergleich mathematischer Modelle und neuronaler Netze bei der Analyse und Prognose von Umweltdaten“; Universität Osnabrück; 1998; Diplomarbeit
[Ur98]	Urban Alexander; „Einsatz künstlicher neuronaler Netzwerke bei der operativen Werbemittleinsatzplanung im Versandhandel im Vergleich zu ökonometrischen Verfahren“; Universität Regensburg; 1998; Dissertation;
[Pe96]	Penzlin Heinz; „Lehrbuch der Tierphysiologie“; Gustav Fischer Verlag Jena - Stuttgart; 1996; 6.Auflage;
[Ge02]	Gerstner Wulfram, Kistler Werner; “Spiking Neuron Models – Single Neurons, Populations, Plasticity”; Cambridge University Press; 2002;
[WEB01]	http://www.zum.de/Faecher/Materialien/beck/12/bs12-41.htm
[WEB02]	http://www.infotom.com/portfolio/neuron.html
[WEB03]	http://www.wissenschaft-online.de/abo/lexikon/neuro/293
[WEB04]	http://www.sinnesphysiologie.de/gruvo03/elektro2/ap.htm
[WEB05]	http://physioweb.med.uvm.edu/cardiaccep/EP/handh.htm

Gepulste Neuronale Netze:

Das „spike response model“ (SRM)

Johann Weininger

Zusammenfassung:

Diese Seminararbeit befasst sich mit dem Themengebiet der künstlichen neuronalen Netzen, mit dem „spike response model“ und dem „integrate & fire“ Modell als Schwerpunkt. Als erstes werden die Grundlagen der Neuronalen Dynamik erklärt, die für das spätere Verständnis notwendig sind. Anschließend wird das physikalische „integrate & fire“ Modell und das mathematische „spike response model“ vorgestellt und nach Komplexität und Leistungsfähigkeit zwischen das Hudskin-Huxley und das technische Raten - Modell eingeordnet.

1 Einleitung

Diese Seminararbeit befasst sich mit dem Thema künstlichen Neuronale Netze mit dem Schwerpunkt auf dem „spike response model“. Die künstlichen neuronalen Netze bilden ihr Vorbild aus der Natur ab und sind besonders durch die informationstechnischen Fähigkeiten biologischer neuronaler Netze wie Parallelverarbeitung, Fehlertoleranz und Anpassungsfähigkeit motiviert. Sie werden als Kognitive Systeme zur Klassifikation oder Mustererkennung eingesetzt. Statt einen deterministischen Algorithmus zu implementieren, muss man ein Neuronales Netzwerk lediglich mit Beispiel-Eingabedaten und Beispiel-Lösungen dieses Problems trainieren. Die Qualität eines Neuronalen Netzes zeigt sich dann darin, wie gut es in der Lage ist, auf gegebene Eingaben mit dem richtiger Ausgabe zu reagieren.

Um das Verhalten eines Neurons in einem Neuronalem Netzwerk zu beschreiben gibt es verschiedene Modelle, die sich in ihrer Abstraktionsebene unterscheiden. Das „spike response model“ welches eine Verallgemeinerung des „integrate & fire“ darstellt, betrachtet ein Neuron als homogene Einheit und beschreibt seinen Zustand durch das Membranpotential. Damit steht es in seinem Abstraktionslevel zwischen dem Hodgkin-Huxley-Modell, bei dem einzelne Ionenströme berücksichtigt werden und einem Raten-Modell, bei dem die Pulsstruktur eines neuronalen Signals vernachlässigt, bzw. gar nicht beachtet wird.

2 Aufbau und Funktionsweise von Neuronen

Die Neuronen sind die elementaren Verarbeitungseinheiten des Gehirns. Informationen die ein Wirbeltier von der Außenwelt durch seine Sinnesorgane erhält, werden in einem hochkomplexen Netzwerk aus Neuronen verarbeitet.

Als erstes soll der den Aufbau eines Neurons beschrieben werden. Siehe dazu Abbildung (1).

2.1 Dendriten

Über die Dendriten – baumartige Verzweigungen der Nervenzelle, werden die Reize von anderen Neuronen aufgenommen. Diese Reize sind elektrische Impulse von etwa 100mV und von 1-2 ms Dauer.

2.2 Soma

Der Zellkörper (Soma oder Perikaryon) ist das metabolische Zentrum der Nervenzelle, wo die eingehenden Reize verarbeitet werden. Hier befindet sich auch der Zellkern, der wie bei allen Zellen, den größten Teil der Erbinformation beinhaltet. Der Zellkörper ist mit einer halbdurchlässigen Membran umgeben. Durch das Ungleichgewicht der Ionen innerhalb und außerhalb der Zelle, ist die Zellenmembran im Ruhezustand negativ geladen.

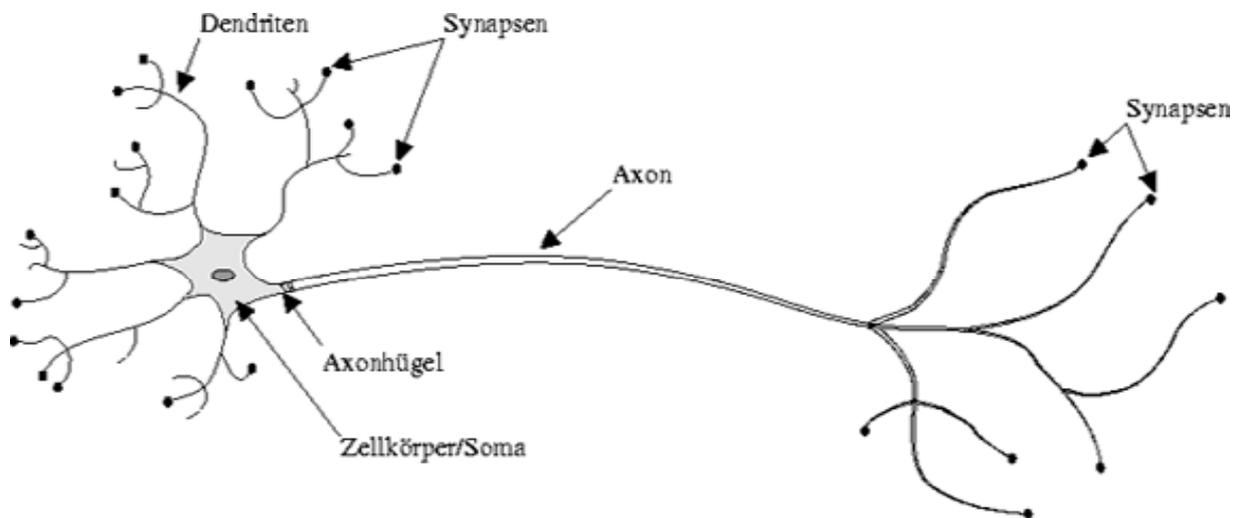


Abbildung (1)

2.3 Axon

Der Axonhügel ist der Ursprung des Axons. Hier werden die Pulse oder Aktionspotentiale gebildet, die anschließend den Axon entlanglaufen. Ein Puls wird ausgelöst, wenn die Reizung des Neurons durch andere Neuronen einen bestimmten Schwellwert überschreitet. Allerdings kann trotz starker Reizung nicht sofort nach dem Auslösen eines Pulses gleich ein weiterer ausgelöst werden. Das Neuron braucht eine bestimmte Zeit um sich zu erholen. In dieser so genannten Refraktärzeit ist das Auslösen eines Aktionspotentials erschwert, aber nicht unmöglich. Das Axon ist der terminale Vortsatz eines Neurons. Meist gibt es nur ein langes Axon pro Neuron. Dieses kann einige Meter lang werden und Reize mit Geschwindigkeit von 100 m/s weiterleiten. In den meisten Fällen verzweigt sich das Axon am Ende, wobei jeder Ast tausende von präsynaptischen Endungen tragen kann. Präsynaptische Endungen sind kolbenartige Anschwellungen, die sich am Ende des Axons bzw. dessen Verästelungen befinden. Sie sind ein Teil der Synapsen.

2.4 Synapsen

Es gibt zwei verschiedene Arten von Synapsen: die chemischen und die elektrischen.

Die chemischen Synapsen bestehen aus den präsynaptischen Endungen, dem synaptischen Spalt und einer postsynaptischen Struktur, meist aus Dendriten des postsynaptischen Neurons besteht. Die präsynaptischen Endungen kommen sehr nahe an die postsynaptischen Dendriten ran, es bleibt nur ein kleiner Zwischenraum, der synaptische Spalt dazwischen. Wenn ein Puls die Synapse erreicht, löst sie eine komplexe Kette von biochemischen Reaktionen aus, die dazu führen, dass Neurotransmitter aus den präsynaptischen Endungen in den synaptischen Spalt ausgeschüttet werden. Diese werden auf der anderen Seite des synaptischen Spalts durch Rezeptoren erkannt, die dann die Zellenmembran öffnen, so dass Ionen in die Zelle einfließen können. Das Einfließen von Ionen führt zur Veränderung der Membranspannung des postsynaptischen Neurons. Auf diese Weise wird ein chemisches Signal in eine elektrische Reaktion umgewandelt.

Bei elektrischen Synapsen, den so genannten „gap junctions“, werden durch spezielle Proteine die elektrischen Signale direkt weitergeleitet.

2.5 Das postsynaptische Potential

Die Spannungsreaktion des postsynaptischen Neurons auf die präsynaptische Aktion nennt man postsynaptische Spannung oder postsynaptisches Potential, kurz PSP. Die Reaktion, die eine Spitze beim postsynaptischen Neuron auslöst lässt sich mithilfe einer Elektrode bestimmen, die den Spannungsunterschied zwischen der Zellenmembran und der Umgebung misst. In einem ungereizten Zustand hat ein Neuron eine konstante Ruhespannung von etwa -65mV. Nach dem Eintreffen eines Pulses verändert sich die Membranspannung, um dann wieder zur Ruhespannung zurückzukehren.

Ist diese Spannungsveränderung positiv, dann nennt man die Synapse exzitatorisch und sie löst das exzitatorische postsynaptische Potential, kurz EPSP. Ist diese aber negativ, dann spricht man von der inhibitorischen Synapse und dem inhibitorischen postsynaptischen Potential, kurz IPSP.

3 Integrate & Fire

Will man nicht nur ein einzelnes Neuron modellieren, sondern ein ganzes Netzwerk, wird das genaue Hodgkin-Huxley Modell zu komplex. Man muss die Neuronale Dynamik etwas vereinfachen. Beim „integrate & fire“ werden die komplexen biochemischen Vorgänge mithilfe eines elektrischen Stromkreises approximiert.

3.1 „leaky integrate & fire“

Das Soma wird beim „integrate & fire“ Modell durch einen Stromkreis mit einem Widerstand und einem parallel geschalteten Kondensator modelliert:

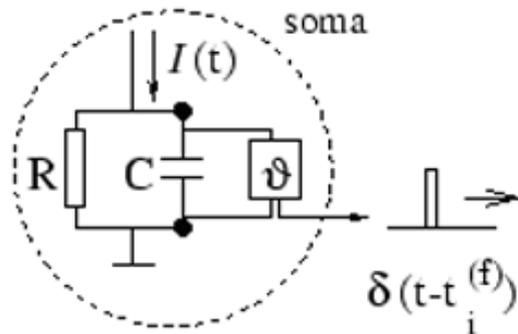


Abbildung (2)

Stromimpulse von außen laden den Kondensator und fließen dann über den Widerstand ab. Dadurch werden die postsynaptische Potentiale moduliert.

Die Spannung $I(t)$ verteilt sich auf den Kondensator und den Widerstand:

$$I(t) = I_R + I_{cap}. \quad (3.1.1)$$

Der Strom der durch den Widerstand fließt, lässt sich mit dem Gesetz von Ohm berechnen als:

$$I_R = \frac{u}{R}.$$

Der Kondensator wird geladen mit einer Ladung $q = Cu$. Mit $I = dq/dt$ ist

$$I_{cap} = C \frac{du}{dt}.$$

Somit haben wir mit (3.1.1) für den Strom:

$$I(t) = \frac{u(t)}{R} + C \frac{du}{dt}. \quad (3.1.2)$$

$$\Rightarrow RI(t) = u(t) + RC \frac{du}{dt} \Rightarrow RC \frac{du}{dt} = -u(t) + RI(t)$$

Ersetzt man jetzt RC mit der Membranzeitkonstante $\tau_m = RC$, woraus folgt:

$$\tau_m \frac{du}{dt} = -u(t) + RI(t). \quad (3.1.3)$$

Jetzt kann man durch die Wahl von τ_m die Eigenschaften des Modells beeinflussen.

Die Membranspannung des Neurons wird dargestellt durch $u(t)$, und um die Spannungskurve zu bestimmen, löst man die Differentialgleichung (3.1.3).

3.2 Der Schwellwert und das Aktionspotential im „leaky integrate & fire“

Beim „integrate & fire“ handelt es sich um ein „threshold-fire“ Modell. Das Neuron feuert sobald seine Membranspannung $u_i(t)$ ein Schwellwert \mathcal{G} überschreitet.

Das Aktionspotential wird nicht direkt dargestellt. Sobald die Spannung den Schwellwert bei $t^{(f)} : u(t^{(f)}) = \mathcal{G}$ erreicht, feuert das Neuron per Definition und die Spannung wird auf einen Wert $u_r < \mathcal{G}$ zurückgesetzt.

3.3 Refraktärzeit im „leaky integrate & fire“

Eine absolute Refraktärzeit lässt sich dadurch simulieren, dass man nach einer Spitze nicht sofort mit dem Integrieren fortfährt, sondern erst eine Zeit Δ^{abs} abwartet, und erst bei $t^{(f)} + \Delta^{abs}$ fortfährt. Oder man könnte auch eine dynamische Schwelle einführen, um auch in der Refraktärzeit eine Anregung des Neurons zu ermöglichen.

3.4 „leaky integrate & fire“ beim konstantem Strom

Bei einem konstanten Strom $I(t)=I_0$ und mit $u_r=0$ und unter Annahme, dass die erste Spitze sich zum Zeitpunkt $t = t^{(f)}$ sich ereignet hat, kann man den Verlauf der Spannungskurve durch Integration mit dem Startzustand $u(t^{(1)}) = u_r = 0$ bestimmen.

Unter diesen Umständen ist die Lösung der Differentialgleichung (3.1.3):

$$u(t) = RI_0 \left[1 - \exp\left(-\frac{t - t^{(1)}}{\tau_m}\right) \right]. \quad (3.4.1)$$

Für $t \rightarrow \infty$ läuft die Spannung asymptotisch gegen RI_0 , was bei $RI_0 < \mathcal{G}$ zu keinen weiteren Spitze führt. Bei $RI_0 > \mathcal{G}$ erreicht das Membranpotential wieder die Schwelle bei

$$\mathcal{G} = RI_0 \left[1 - \exp\left(-\frac{t^{(2)} - t^{(1)}}{\tau_m}\right) \right].$$

Löst man das nach dem Zeitintervall $T = t^{(2)} - t^{(1)}$ auf, erhält man:

$$T = \tau_m \ln \frac{RI_0}{RI_0 - \mathcal{G}}.$$

Das Neuron feuert also angefangen mit der Startzeitpunkt t_0 periodisch Impulse mit der Frequenz $\nu = 1/T$ ab.

Fügt man zusätzlich eine absolute Refraktärzeit Δ^{abs} ein, erhält man:

$$v = \left[\Delta^{abs} + \tau_m \ln \frac{RI_0}{RI_0 - \vartheta} \right]^{-1}.$$

3.5 „leaky integrate & fire“ bei zeitabhängigem Strom

Man kann das letzte Modell generalisieren, indem man von der Annahme des konstanten Stroms abweicht. Die letzte Spitze soll zum Zeitpunkt \hat{t} eingetroffen sein. u_r soll der Startparameter für die Integration sein. Dann erhält man für die Membranspannung:

$$u(t) = u_r \exp\left(-\frac{t-\hat{t}}{\tau_m}\right) + \frac{1}{C} \int_0^{t-\hat{t}} \exp\left(-\frac{s}{\tau_m}\right) I(t-s) ds. \quad (3.5.1)$$

Dieser Ausdruck gilt vom Zeitpunkt \hat{t} bis $u(t) = \vartheta$, dann wird u wieder auf u_r gesetzt und man integriert von neuem.

4 SRM

Wird das zu modellierende Netzwerk sehr umfangreich, stößt das „integrate & fire“ an seine Grenzen. Eine weiteres „threshold-fire“ Modell ist das „spike response model“. Hier wird die Neuronale Dynamik noch stärker vereinfacht. Ich möchte mit dem stark vereinfachtem SRM₀ anfangen, um dann zum formalen SRM überzugehen.

4.1 Das vereinfachte Modell SRM₀

Dieses Modell wurde dazu verwendet um die Leistungsstärke der Neuronalen Netze nach dem SRM zu analysieren. Es ist lediglich eine Abstraktionsebene höher als das technische Raten – Modell.

4.1.1 Das postsynaptische Potential in SRM₀

In der Abbildung (3) sieht man den Verlauf der Membranspannung $u_i(t)$.

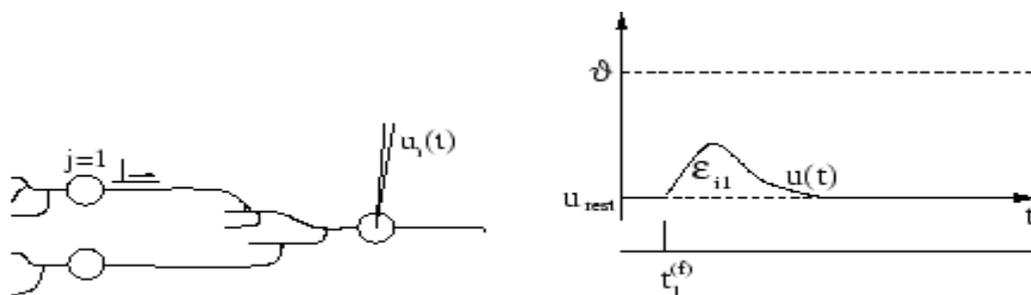


Abbildung (3)

Das Neuron i wird vom Neuron $j=1$ zu den Zeitpunkten $t_1^{(1)}$ und $t_1^{(2)}$ gereizt und vom Neuron $j=2$ zu den Zeitpunkten $t_2^{(1)}$ und $t_2^{(2)}$. Somit ist $t_j^{(f)}$ der Zeitpunkt des Feuerns des präsynaptischen Neurons j . Diese Reize lösen eine jeweils eine postsynaptische Reaktion, die sich durch den Anstieg der Membranspannung äußert, in diesem Fall handelt es sich um EPSP. Bei negativer Ruhespannung u_{rest} und EPSP wird die Membran depolarisiert. Die Veränderung der Spannungskurve, die durch das EPSP vom Neuron j ausgelöst wurde: $u_i(t) - u_{rest}$ nennt man $\varepsilon_{ij}(t - t_j^{(f)})$. Diese hängt im SRM₀ nur vom dem Zeitpunkt des letzten Feuerns des präsynaptischen Neurons j ab.

4.1.2 Der Schwellwert und das Aktionspotential in SRM₀

In der Abbildung (4) sieht man, wie zum Zeitpunkt $t_2^{(1)}$ das Neuron $j=2$ ebenfalls einen Reiz aussendet. Da die Reaktion auf den Reiz des Neurons $j=1$ noch nicht ganz abgeklungen ist, summieren sich beide Reaktionen.

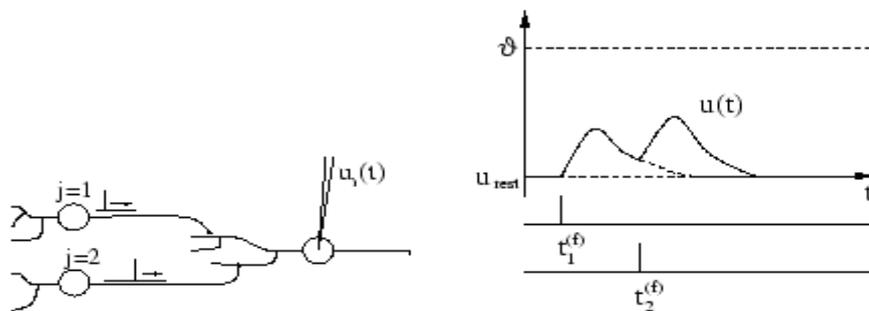


Abbildung (4)

In der Abbildung (5) überschreitet letztendlich die Membranspannung, als Reaktion auf zwei zusätzliche Reize, den Schwellwert ϑ .

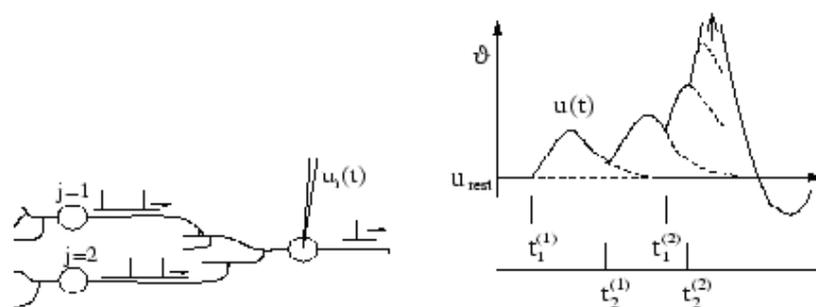


Abbildung (5)

Den Verlauf der Kurve $u_i(t)$ kann man annähernd beschreiben durch:

$$u_i(t) = \sum_j \sum_f \varepsilon_{ij}(t - t_j^{(f)}) + u_{rest}. \quad (4.1.2.1)$$

Das Überschreiten des Schwellwertes ϑ löst ein Aktionspotential aus, wobei die vier Pulse auf der Abbildung (5) in Realität sicherlich nicht ausreichen würden, um einen Neuron zum Feuern zu bringen. Dazu bedarf es in der Natur einer weitaus höheren Aktivität von etwa 20 bis 50 Pulse.

4.1.3 Die Nachhyperpolarisation und die Refraktärzeit in SRM₀

Bei einem Aktionspotential zum Zeitpunkt $t_i^{(f)}$, steigt die Membranspannung, die gerade den Schwellwert überschritten hat, impulsartig auf etwa 100mV an, um dann wieder schnell unter die Ruhespannung $u_{rest} = -60\text{mV}$ zu fallen, was man dann die Nachhyperpolarisation nennt. Danach kehrt die Spannung langsam wieder zum Ruhepotential zurück. Um das zu beschreiben ergänzen wir die Formel (4.1.2.1) zu:

$$u_i(t) = \eta(t - \hat{t}_i) + \sum_j \sum_f \varepsilon_{ij}(t - t_j^{(f)}) + u_{rest} \quad (4.1.3.1)$$

mit \hat{t}_i als Zeitpunkt des letzten Feuerns von Neuron i: $\hat{t}_i = \max\{t_i^{(f)} \mid t_i^{(f)} < t\}$ und mit

$$\eta(t - t_i^{(f)}) = \begin{cases} 1/\Delta t & \text{für } 0 < t - t_i^{(f)} < \Delta t \\ -\eta_0 \exp\left(-\frac{t - t_i^{(f)}}{\tau}\right) & \text{für } \Delta t < t - t_i^{(f)} \end{cases} \quad (4.1.3.2)$$

mit den Parametern $\eta_0, \tau, \Delta t > 0$. Siehe dazu auch Abbildung (6).

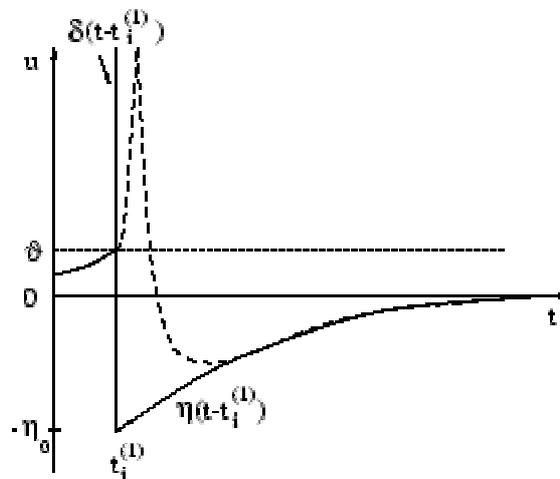


Abbildung (6)

Lässt man in (4.1.3.2) $\Delta t \rightarrow 0$ laufen, bekommt man als Aktionspotential einen Impuls oder eine Dirac-Funktion δ mit:

$$\delta(x) = 0 \quad \text{für} \quad x \neq 0 \quad \text{und} \quad \int_{-\infty}^{\infty} \delta(x) dx = 1.$$

Die Formel (4.1.3.2) simuliert ebenfalls die Nachhyperpolarisation auf eine einfache Weise. Denn η_0 bestimmt den Anfang des Verlaufes der Spannungskurve $u_i(t)$ nach dem Impuls. Das heißt, wählt man $\eta_0 \gg \vartheta$, dann ist das Membranpotential nach einem Aktionspotential, in der Phase der Hyperpolarisation viel niedriger als das Ruhepotential. Somit ist es viel schwieriger nach einem Impuls sofort einen weiteren Impuls auszulösen. Dies ist ein einfaches Modell, um die neuronale Refraktärzeit zu simulieren. Die Dauer dieser Zeit, die das Neuron braucht, um sich zu erholen, wird durch den Parameter τ bestimmt.

4.1.4 Schwachpunkte des Modells

Wie bereits erwähnt ist das hier geschilderte Modell SRM_0 stark vereinfacht und ignoriert viele Aspekte der neuronalen Dynamik. Zum Beispiel ist die Form des postsynaptischen Potentials immer gleich, unabhängig von Zustand des Neurons, obwohl wenn sich ein Neuron gerade in einer Ruhephase nach dem Auslösen eines Aktionspotentials befindet, ist es weniger empfindlich gegenüber Reizen präsynaptischer Neuronen. Auch eine unterschiedliche Gewichtung der eingehenden Reize ist nicht möglich.

4.2 Das formale „spike response model“

4.2.1 Definition des Modells

Den Zustand eines Neurons gibt beim SRM eine einzige Variablen an: u_i , die Membranspannung. Diesen Zustand wird nach der folgenden Formel bestimmt:

$$u_i(t) = \eta(t - \hat{t}_i) + \sum_j \omega_{ij} \sum_f \varepsilon_{ij}(t - \hat{t}_i, t - t_j^{(f)}) + \int_0^\infty \kappa(t - \hat{t}_i, s) I^{ext}(t - s) ds.$$

Die Kernel η , ε , und κ beschreiben die Auswirkungen der eingehender und ausgehenden Reize auf die Membranspannung. An sie als „response kernels“ ist die Benennung „spike response model“, angelehnt.

ω_{ij} ist die Wirkungskraft mit der die eingehenden Reize gewichtet werden können. Denn verschiedene präsynaptische Neuronen können durch ihre Reize unterschiedlich starke Reaktionen verursachen.

Sobald der Wert von $u_i(t)$ den Schwellwert \mathcal{G} überschreitet, wird ein Aktionspotential ausgelöst.

4.2.2 Der ε – Kernel

Jeder Reiz eines präsynaptischen Neurons, führt zu einem EPSP, was die Membranspannung erhöht, nach einer gewissen Zeit aber kehrt die Membranspannung wieder zu ihrem ursprünglichen Wert $u_r = 0$, in den Ruhezustand zurück. Dieses EPSP wird durch die Funktion ε angegeben, wobei $\varepsilon_{ij}(t - \hat{t}_i, t - t_j^{(f)})$ ist der EPSP, den das Neuron j beim Neuron i verursacht bei f -ten Reizen auslöst. In der Refraktärzeit ist das Neuron weniger empfindlich gegenüber eingehenden Reizen. Deswegen wird der Zeitpunkt des letzten Feuerns von Neuron i , \hat{t}_i , ebenfalls im ε – Kernel berücksichtigt.

4.2.3 Der η – Kernel

Die η Funktion gibt wie bei SRM_0 die Form des Aktionspotentials und der Nachhyperpolarisation an. Diese Funktion kommt also jedes Mal ins Spiel, wenn der Schwellwert überschritten wurde und ein Aktionspotential ausgelöst wird. Die Wirkungsweise dieser Funktion ist mit dem Rücksetzen der Membranspannung beim „integrate & fire“ zu vergleichen.

4.2.4 Der κ – Kernel

Der κ – Kernel beschreibt die Auswirkung des externen Stroms I^{ext} auf die Veränderung der Membranspannung. Dieser externe Strom entsteht z.B. wenn das Neuron Eingaben durch eine Sinneszelle hält oder durch Eingaben von anderen Neuronen durch die „gap junctions“. Ein solches Signal kann als unendliche Summe von geeignet verschobenen, skalierten Impulsen verstanden werden, so dass es als ein Integral dargestellt wird. Der κ – Kernel beschreibt hierbei die Veränderung des Membranpotentials durch diese externe Eingabe, wobei der Zeitpunkt des letzten Aktionspotentials des Neurons berücksichtigt wird, was zur genaueren Modulation der Refraktärzeit führt. Siehe dazu auch Abbildung (7).

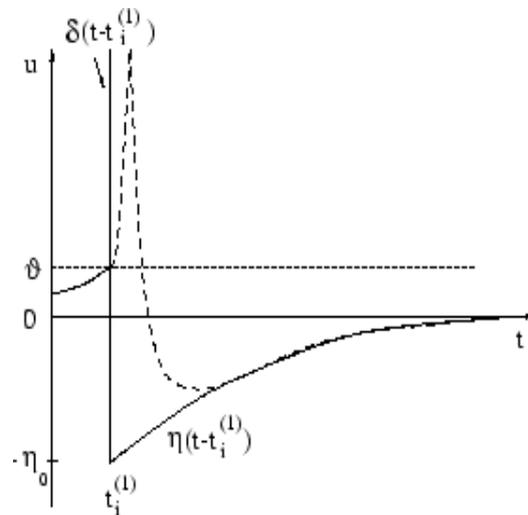


Abbildung (7)

4.3 „integrate & fire“ und das „spike response model“

Wir nehmen an, ein „leaky integrate & fire“ Neuron ist an die externe Stromquelle I^{ext} angeschlossen und empfängt Reize von präsynaptischen Neuronen, die wie in der Abbildung (4) durch ein Tiefpassfilter geleitet werden. Die Impulse $\delta(t-t_j^{(f)})$ kommend von den präsynaptischen Neuronen $j=1\dots$, werden nach dem Passieren des Tiefpassfilters als Synapse, zu EPSPs $\alpha(t-t_j^{(f)})$ des postsynaptischen Neurons i . Damit berechnet sich die Membranspannung $u_i(t)$ aus:

$$\tau_m \frac{du}{dt} = -u_i(t) + R \sum_j \omega_{ij} \sum_f \alpha(t-t_j^{(f)}) + RI_i^{ext}(t)$$

Unter Annahme $u(\hat{t}_i) = u_r$ als Anfangsbedingung, ist die Lösung:

$$\begin{aligned} u(t) &= u_r \exp\left(-\frac{t-\hat{t}_i}{\tau_m}\right) + \sum_j \omega_{ij} \sum_f \frac{1}{C} \int_0^{t-\hat{t}_i} \exp\left(-\frac{s}{\tau_m}\right) \alpha(t-t_j^{(f)}-s) ds + \frac{1}{C} \int_0^{t-\hat{t}_i} \exp\left(-\frac{s}{\tau_m}\right) I_i^{ext}(t-s) ds \\ &= \eta(t-\hat{t}_i) + \sum_j \omega_{ij} \sum_f \varepsilon_{ij}(t-\hat{t}_i, t-t_j^{(f)}) + \int_0^\infty \kappa(t-\hat{t}_i, s) I_i^{ext}(t-s) ds \end{aligned}$$

mit

$$\eta(s) = u_r \exp\left(-\frac{s}{\tau_m}\right)$$

$$\varepsilon(s, t) = \frac{1}{C} \int_0^s \exp\left(-\frac{t'}{\tau_m}\right) \alpha(t-t') dt'$$

$$\kappa(s, t) = \frac{1}{C} \exp\left(-\frac{t}{\tau_m}\right) \Theta(s-t) \Theta(t)$$

und Θ als die Heavyside Funktion:

$$\Theta(x) = \begin{cases} 1 & \text{für } x \geq 0 \\ 0 & \text{für } x < 0 \end{cases}$$

Auf diese Weise lässt sich das „integrate & fire“ Modell durch das „spike response model“ approximieren.

4.4 SRM und SRM₀

Um aus SRM SRM₀ zu erhalten, muss man lediglich die ersten Parameter des κ – Kernels und des ε – Kernels auf Unendlich setzen, dann die Gewichtung ω_{ij} konstant auf 1 setzen und den im 3.3 beschriebenen η – Kernel benutzen:

$$u_i(t) = \eta(t - \hat{t}_i) + \sum_j \omega_{ij} \sum_f \varepsilon_{ij}(\infty, t - t_j^{(f)}) + \int_0^\infty \kappa(\infty, t - t_j^{(f)}) I^{ext}(t-s) ds$$

5 Zusammenfassung

Das Hodgkin-Huxley Modell beschreibt die biochemischen und elektrischen Abläufe in einzelnen Neuron. Für ein Neuronales Netzwerk ist dieses genaue Modell viel zu komplex. Das „integrate & fire“ stellt dazu eine Vereinfachung dar. Hier werden die komplexen Abläufe mithilfe von Elektrotechnik approximiert. Im „spike response model“ wird die Neuronale Dynamik noch weiter vereinfacht, wobei das postsynaptische Potential sowie die Refraktärzeit mathematisch modelliert werden und somit genaue Lokalisation von Aktionspotentialen in der Zeit ermöglicht wird. Das SRM₀, als eine Vereinfachung von SRM, steigert noch weiter die Leistung des Modells, büßt aber weitere Genauigkeit ein. Dieses Modell ist somit nur noch eine Abstraktionsebene von dem technischen Raten – Modell entfernt, bei dem die Pulsstruktur eines Neurons gänzlich vernachlässigt wird.

Literaturverzeichnis

[GeKi02] - Wulfram Gerstner, Werner M.Kistler - Spiking Neuron Models. Single Neurons, Populations, Plasticity, Cambridge University Press, 2002

oder

<http://diwww.epfl.ch/~gerstner/SPNM/node1.html>

Lernen in gepulsten Neuronalen Netzen

Christoph Stickse

Zusammenfassung

Gepulste Neuronale Netze sind eine direkte Umsetzung der neuronalen Prozesse in Lebewesen. Sie verarbeiten sensorische Eingaben in Form von kurzen Spannungspulsen und geben ebensolche wieder aus. Ausgehend von zwei möglichen Deutungen der eingehenden Impulse, als zeitlich gemittelte Pulsraten oder als einzelne Pulse, werden Lernregeln vorgestellt, die dem Hebb'schen Postulat entsprechen.

Als Beispiel für die Verarbeitung einzelner Pulse und das Lernen auf dieser Ebene dient schließlich die Entwicklung des Richtungshörens der Schleiereule (*Tyto alba*).

1 Einführung

Ein Neuron besteht vereinfachend aus drei Teilen. Die Dendriten nehmen die Eingaben an, in dem Soma werden die Eingaben verarbeitet und mittels des Axons an andere Neuronen weitergeleitet.

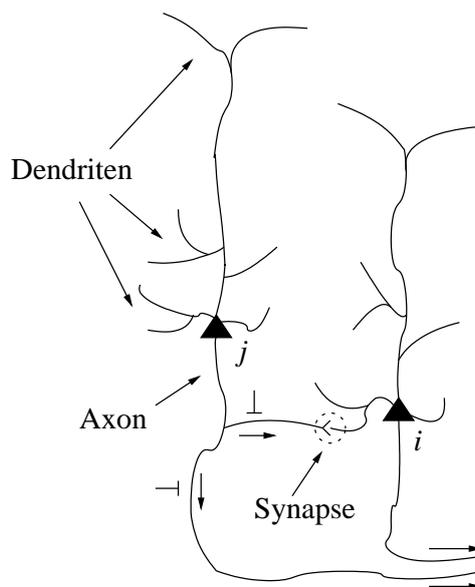


Abbildung 1: Schematischer Aufbau eines Neurons, aus [GK02].

Die von Neuronen verarbeiteten Informationen sind Spannungspulse. Im Folgenden wird meistens von der konkreten Form eines solchen Pulses abstrahiert und von infinitesimal kleinen Pulsen die Rede sein. Ein solcher Puls ist durch seinen Zeitpunkt alleine schon charakterisiert, so daß das Verhalten eines Neurons durch die Menge der Zeitpunkte, an denen es einen Puls aussendet, beschrieben werden kann.

Ein Neuron bekommt Eingaben von vielen anderen Neuronen, die in dem Soma verarbeitet werden. Jeder von einem Dendriten in das Soma geleitete Puls verändert dort das Potential der Somamembran. Sobald das Potential der Membran einen bestimmten Schwellwert überschreitet, sendet das Neuron selbst auf seinem Axon einen Puls aus.

Für die Vorgänge innerhalb eines Neurons gibt es verschiedene Modelle, die jedoch nicht Thema der vorliegenden Arbeit sein sollen. Vielmehr geht es hier um die Verbindung zwischen zwei Neuronen. Ein Zweig des Axons ist mit einem Dendriten eines folgenden Neurons durch eine Synapse verbunden. Diese Synapse ist ein bedeutendes Element in der Verarbeitung der eingehenden Pulse, da sie diese gewichtet an die Dendriten weiterleitet. Durch Rückkopplungen von dem Soma zur Synapse kann das Neuron adaptiv das Gewicht, man nennt es Effektivität, einer Synapse ändern und somit Reaktionen auf Eingaben lernen.

Da es meistens nur um zwei Neuronen und ihre Verbindung geht, nennt man das Neuron, das die Pulse aussendet und in der Verarbeitungskette vor der Synapse liegt, ein präsynaptisches Neuron, analog nennt man das empfangende Neuron postsynaptisch.

1.1 Das Hebbsche Postulat

Die Anfänge der Untersuchungen zum Lernen in gepulsten Neuronalen Netzen lassen sich bis ins Jahr 1949 zurückverfolgen. In diesem Jahr veröffentlichte Donald Hebb ein Buch namens „Organization of Behaviour: A Neuropsychological Theory“ [Heb49], in dem er ein Postulat aufstellte, das als Grundlage der meisten Lernregeln gelten kann.

Das Buch von Hebb steht im Widerspruch zu der damals gegenwärtigen Strömung in der nordamerikanischen Psychologie, dem Behaviorismus. Dieser war rein an dem öffentlich sichtbaren Verhalten interessiert, das an sensorischen Eingaben und der Reaktion darauf untersucht wurde. Introspektion der Vorgänge dazwischen, wie sie Hebb in seinem Buch vornahm, war nicht gefragt. Er schrieb das Buch zu einer Zeit, in der die experimentellen Befunde und Theorien gepulster Neuronaler Netze noch nicht vorhanden waren. Hodgkin und Huxley veröffentlichten ihre Arbeiten erst 1952, weitere folgten erst viel später.

Hebb beschäftigt sich in seinem Buch mit den Vorgängen zwischen Ankunft einer Erregung an einem Neuron und dem Aussenden einer Erregung von demselben Neuron. Er erkennt schon, daß einzelne Synapsen des Cortex im allgemeinen zu schwach sind, ein postsynaptisches Neuron zu feuern, und zusammenlaufende präsynaptische Erregungen nötig sind. Er vermutet eine Art selbstaufrechterhaltende Aktivität, die in „Zellverbänden“ aufgrund rückwärtsgerichteter Verbindungen benachbarter Zellen wiederholt und auch andere Bereiche des Cortex aktivieren kann, was zu einer Folge von Aktivitäten, von ihm „Phasensequenzen“ genannt führt.

Seine Proposition zur Aufrechterhaltung der widerhallenden Aktivität, bestand darin, daß die Synapsen ihre Stärke durch einen aktivitätsabhängigen Mechanismus verändern.

Er formulierte ein „Neurophysiologisches Postulat“, das später als Hebbsche Regel bekannt wurde (zitiert nach [Sej99]):

When an axon of cell A is near enough to excite cell B or repeatedly or persistently takes part in firing it, some growth process or metabolic change takes place in one or both cells such that A 's efficiency, as one of the cells firing B , is increased.

Wenn ein Axon der Zelle A nahe genug ist, um Zelle B zu erregen, oder wiederholt oder ständig an deren Feuern beteiligt ist, findet in einer oder beiden Zellen ein Wachstumsprozess oder eine metabolische Veränderung statt, so daß As Effizienz als eine der Zellen, die B feuern, erhöht wird.

Das Postulat war zu seiner Zeit den experimentellen Befunden voraus, wurde aber zwanzig Jahre später bestätigt.

Die wichtigsten Elemente der Hebbschen Regel und somit aller darauf basierenden Lernverfahren sind Unüberwachtheit, Lokalität und Kooperativität. Das Lernen geschieht ohne einen externen Lehrer, der den Lernprozeß oder die Klassifizierung überwacht, lediglich statistische Eigenschaften oder Muster der Eingaben werden gelernt. Der Lernprozeß ist lokal insofern als nur die stimulierende und die stimulierte Zelle beteiligt sind, andere Zellen oder Parameter haben keinen Einfluß. Eine Veränderung der Effizienz einer Zelle auf eine andere kann nur stattfinden, wenn die beide Zellen gleichzeitig aktiv sind, d.h. ihre Aktivität in einer Form korreliert ist.

Das Hebbsche Lernen ist demnach von den üblichen Lernverfahren, wie Backpropagation oder der Delta-Regel, in künstlichen Neuronalen Netzen zu unterscheiden.

1.2 Experimentelle Motivation

Eine Überprüfung der Hebbschen Regel kann mit den folgenden zwei Experimenten vorgenommen werden.

In ein Neuron wird eine Elektrode eingeführt, die das Potential der Membran aufzeichnet, während das Neuron an den präsynaptischen Fasern durch einzelne Pulse stimuliert wird (siehe Abbildung 2). Ein erster schwacher Puls, der nicht genügt, das Neuron zu feuern, erzeugt den oberen den Verlauf des Membranpotentials. Anschließend wird das Neuron durch mehrere starke Pulse zum Feuern angeregt, der Verlauf des Membranpotentials ist in der Mitte aufgezeichnet. Ein erneuter schwacher Puls, dargestellt im unteren Teil, ruft verglichen mit demselben Puls in der obersten Abbildung eine stärkere Antwort der Zelle hervor.

Das Experiment ist konsistent mit dem Hebbschen Postulat. Die Pulse an den Fasern der postsynaptischen Zelle (bei Hebb Zelle B) stellen eine oder mehrere präsynaptische Zellen (bei Hebb Zelle A) dar. Mit den starken Pulsen waren die an den Fasern simulierten präsynaptischen Zellen am Feuern der Zelle beteiligt und nach dem Hebbschen Postulat soll dann ein Wachstumsprozeß einsetzen, der die Effizienz der präsynaptischen Zellen

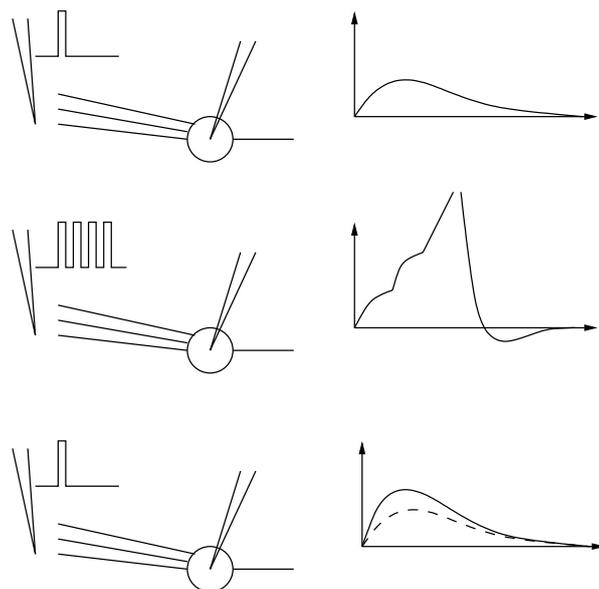


Abbildung 2: Experimentelle Bestätigung der Hebb'schen Regel, nach [GK02]. Oben: Ein schwacher Puls ruft die dargestellte Antwort des Membranpotentials hervor, das Neuron feuert nicht. Mitte: Mehrere starke Pulse regen das Neuron zum Feuern an. Unten: Anschließend reagiert die Membran stärker auf einen schwachen Puls als vorher. Gestrichelt dargestellt ist die ursprüngliche Antwort.

in Bezug auf die postsynaptische Zelle erhöht. Dieser Wachstumsprozeß hat tatsächlich stattgefunden, wie der Vergleich der Antwort des Membranpotentials auf einen einzelnen Puls vor und nach dem Feuern der Zelle zeigt.

In einem weiteren Experiment läßt sich zeigen, daß die Änderung der Synapseneffektivität auch zeitlich von prä- und postsynaptischem Puls abhängt. Zwei durch eine Synapse verbundene Neuronen werden zu bestimmten Zeitpunkten zum Feuern angeregt, man misst die quantitative Änderung des Synapsengewichts abhängig vom zeitlichen Unterschied der Feuerzeitpunkte der beiden Neuronen. Es ergibt sich das in Abbildung 3 dargestellte Verhalten.

Der Graph zeigt, daß unabhängig davon, ob das prä- oder das postsynaptische Neuron zuerst feuert, die Änderung der Synapse größer ist, je kleiner der zeitliche Abstand zwischen prä- und postsynaptischem Puls ist. Die Reihenfolge beeinflusst das Vorzeichen der Änderung der Synapseneffektivität: feuert zuerst das prä- und dann das postsynaptische Neuron, so wird die Synapse verstärkt. Feuert das präsynaptische Neuron erst nach dem postsynaptischen, wird die Synapse geschwächt.

Dieses Ergebnis ist wiederum konsistent mit dem Hebb'schen Postulat, da das präsynaptische Neuron umso mehr zum Feuern des postsynaptischen beigetragen hat, je näher am Feuerzeitpunkt des postsynaptischen Neurons der präsynaptische Puls das Neuron erreicht. Kommt der präsynaptische Puls erst nach dem Feuern des postsynaptischen Neurons dort an, so hatte das präsynaptische Neuron keinen Einfluß auf dieses Ereignis, die Syn-

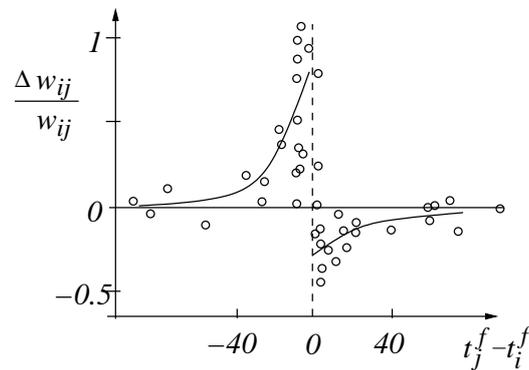


Abbildung 3: Änderung der Synapsengewichte abhängig von der Differenz der Feuerzeitpunkte, nach [GK02]. Die Kreise zeigen gemessene Werte an, die Kurve interpoliert sie.

apse wird daraufhin geschwächt. Die Schwächung einer Synapse ist zwar nicht in Hebb's Postulat enthalten, nichtdestoweniger aber konsistent damit.

2 Lernregeln in gepulsten Neuronalen Netzen

Ausgehend von der informellen Hebb'schen Regel kann man nun quantitative Beschreibungen der Lernprozesse geben. Zunächst aber etwas detaillierter zu Begriffen und Notationen.

Die Effektivität einer Synapse zwischen einem präsynaptischen Neuron j und einem postsynaptischen Neuron i wird mit w_{ij} bezeichnet. Die Effektivität ist der zu lernende Parameter und gibt als Faktor an, wie stark der von Neuron j ausgehende Puls auf das Neuron i wirkt.

Pulse werden als infinitesimal kurz angesehen. Daher existiert jeder Puls nur zu einem einzelnen Zeitpunkt, seine tatsächliche Dauer und Form wird abstrahiert. Das Verhalten eines Neurons kann dann als eine Menge von Zeitpunkten angegeben werden, zu denen es einen Puls aussendet. Diese Zeitpunkte notiert man mit $t_j^{(f)}$ und $t_i^{(f)}$ für prä- bzw. postsynaptische Pulse.

Eine vereinfachende Deutung der Pulsmuster eines Neurons verzichtet auf die einzelnen Pulse und betrachtet nur Feuerraten, d.h. die Anzahl der Pulse in einer Zeiteinheit. Dann bezeichnen v_j und v_i die prä- bzw. postsynaptischen Feuerraten. Es gilt immer $v_i \geq 0$ und $v_j \geq 0$, da Feuerraten nicht negativ sind.

Im Folgenden werde ich zunächst Lernregeln für die Deutung der Pulse als Feuerraten betrachten und erst danach auf Lernregeln auf der Ebene einzelner Pulse eingehen. Ich werde mich dabei zunächst an die Darstellung aus [GK02] halten.

2.1 Hebb'sches Lernen im Ratenmodell

Die Hebb'sche Regel liefert schon einen allgemeinen Ansatz für daraus hervorgehende Lernregeln. Wegen der Forderung nach Lokalität können nur drei Parameter vorkommen, die am

Ort der Synapse bekannt sind: die momentane Effektivität der Synapse w_{ij} , die präsynaptische Feuerrate v_j und die postsynaptische Feuerrate v_i . Allgemein gesehen ist eine Lernregel eine Funktion F dieser Parameter und gibt die Änderung der Effektivität der die beiden Neuronen verbindenden Synapse an.

$$\frac{d}{dt}w_{ij} = F(w_{ij}, v_i, v_j) \quad (1)$$

Einen Schritt zu einer konkreten Lernregel erreicht man durch Entwicklung der Funktion in eine Taylorreihe um $v_i = v_j = 0$ unter Beibehaltung des Parameters w_{ij} :

$$\frac{d}{dt}w_{ij} = c_0(w_{ij}) + c_1^{\text{post}}(w_{ij})v_i + c_1^{\text{pre}}(w_{ij})v_j + c_2^{\text{pre}}(w_{ij})v_j^2 + c_2^{\text{post}}(w_{ij})v_i^2 + c_2^{\text{corr}}(w_{ij})v_iv_j + O(v^3) \quad (2)$$

Die auftretenden Terme c_0, c_1^{post} etc. sind Parameter, die das Verhalten der Funktion F beschreiben, sie sind alle noch von der aktuellen Synapseneffektivität w_{ij} abhängig. So ist z.B. $c_0 = F(w_{ij}, 0, 0)$, gibt also die Änderung der Effektivität der Synapse an, wenn weder das prä- noch das postsynaptische Neuron aktiv ist. Der Term $c_2^{\text{corr}}(w_{ij})v_iv_j$ realisiert die in der Hebbschen Regel geforderte Kooperativität. Nur wenn sowohl $v_i > 0$ als auch $v_j > 0$ sind, trägt dieser Term zur Änderung der Effektivität der Synapse bei.

Um eine einfache Lernregel zu erhalten, setzt man genau diesen Term $c_2^{\text{corr}}(w_{ij}) > 0$ und alle anderen Terme zu Null:

$$\frac{d}{dt}w_{ij} = c_2^{\text{corr}}(w_{ij})v_iv_j \quad (3)$$

Diese Lernregel bewirkt, daß eine Änderung der Effektivität einer Synapse genau dann erfolgt, wenn sowohl das prä- als auch das postsynaptische Neuron aktiv sind. Weitere Einflüsse gibt es bei dieser Regel nicht.

Sie hat jedoch den gravierenden Nachteil, daß die Effektivität der Synapse über alle Grenzen wächst, wenn die präsynaptische Erregung anhält. Es ist sinnvoller, in diesem Fall eine Sättigung der synaptischen Effektivität an einem Maximalwert zu fordern. Erreicht wird das dadurch, daß c_2^{corr} gegen Null geht, wenn w_{ij} seinen Maximalwert w_{max} anstrebt, z.B. durch Setzen von $c_2^{\text{corr}}(w_{ij}) = \gamma_2(w_{\text{max}} - w_{ij})$ mit einer positive Konstante γ_2 .

$$\frac{d}{dt}w_{ij} = \gamma_2(w_{\text{max}} - w_{ij})v_iv_j \quad (4)$$

Bei den beiden einfachen Lernregeln (3) und (4) können die Synapsen nur wachsen. Dies führt dazu, daß alle Effektivitäten schließlich ihr Maximum erreichen. Es ist also nötig, daß diese auch wieder geringer werden können.

Ein einfacher Schritt wäre es, die Effektivität bei Fehlen einer Stimulation abfallen zu lassen. Realisierbar ist das durch das Setzen von $c_0(w_{ij}) = -\gamma_0 w_{ij}$, wodurch die Effektivität beim Fehlen einer Erregung exponentiell fällt.

$$\frac{d}{dt}w_{ij} = \gamma_2(w_{\text{max}} - w_{ij})v_iv_j - \gamma_0 w_{ij} \quad (5)$$

Für andauernde Erregung steigt die Effektivität w_{ij} auf ihren Maximalwert w_{max} , bei Fehlen einer Erregung fällt sie exponentiell zu Null. Man bezeichnet solche in die Lernregel eingebaute Beschränkungen als „weiche“ Grenzen. In Simulationen verwendet man oft „harte“ Grenzen, d.h. die Lernregel selbst beachtet keine Maximal- oder Minimalwerte, wird aber nur dann angewandt wenn die Effektivität nicht über außerhalb der Lernregel festgelegte Grenzen steigt oder fällt.

Ein anderer Ansatz, die Effektivität von Synapsen zu beschränken, lehnt sich wieder näher an die Biologie an. Man geht davon aus, daß eine Synapse nicht unbeschränkt, sondern nur auf Kosten anderer wachsen kann, es gibt also einen Wettbewerb zwischen Synapsen um gemeinsame beschränkte Ressourcen. Eine naheliegende Normalisierung aller Synapseneffektivitäten würde jedoch die Lokalitätsforderung der Hebbschen Regel verletzen, da dann auch andere Synapsen das Lernen beeinflussen. Ich werde nach dem folgenden Beispiel auf eine Lernregel zurückkommen, die lokal ist und trotzdem eine Normalisierung der Synapseneffektivität realisiert.

2.2 Anwendung einer ratenbasierten Lernregel: Hauptkomponentenanalyse

Eine Anwendung können gepulste Neuronale Netze bei der statistischen Analyse von mehrdimensionalen Datenpunkten finden. Eine wichtige Methode dabei ist die Hauptkomponentenanalyse, die es erlaubt, eine Menge von Datenpunkten in Ballungen aufzuteilen.

Es sei also eine Menge von Datenpunkten $\{\xi^1, \dots, \xi^p\}$ aus einem mehrdimensionalen Raum gegeben, also $\xi^\mu = (\xi_1^\mu, \dots, \xi_N^\mu) \in \mathbb{R}^N$. Man definiert nun die Korrelationsmatrix C_{ij} dieser Datenmenge als

$$C_{ij} = \frac{1}{p} \sum_{\mu=1}^p \xi_i^\mu \xi_j^\mu = \langle \xi_i^\mu \xi_j^\mu \rangle_\mu \quad (6)$$

und die Kovarianzmatrix V_{ij} als

$$V_{ij} = \left\langle \left(\xi_i^\mu - \langle \xi_i^\mu \rangle_\mu \right) \left(\xi_j^\mu - \langle \xi_j^\mu \rangle_\mu \right) \right\rangle_\mu. \quad (7)$$

Dabei bezeichne $\langle \cdot \rangle_\mu = \frac{1}{p} \sum_{\mu=1}^p \cdot$ das arithmetische Mittel über die gesamte Menge der Datenpunkte. Falls der Schwerpunkt der Datenpunkte im Ursprung liegt, sind Korrelationsmatrix C_{ij} und Kovarianzmatrix V_{ij} identisch.

Die Hauptkomponenten der Menge der Datenpunkte $\{\xi^1, \dots, \xi^p\}$ sind nun definiert als die Eigenvektoren der Kovarianzmatrix V_{ij} . Da diese symmetrisch und positiv semidefinit ist, sind ihre Eigenwerte reell und nicht negativ, die Eigenvektoren sind orthogonal zueinander (siehe [GK02]). Den Eigenvektor zum größten Eigenwert bezeichnet man als die erste Hauptkomponente, er zeigt in Richtung der größten Varianz der Datenpunkte.

Mittels eines einzigen Neurons läßt sich die erste Hauptkomponente wie folgt berechnen. Das Neuron erhält über p Synapsen nacheinander jeweils einen Datenpunkt. Nach jedem Schritt werden mittels einer Lernregel die Effektivitäten der Synapsen angepasst.

Vereinfachend ist hier von einem linearen Neuron auszugehen. In einem allgemeinen Neuron hängt die Feuerrate entsprechend einer nichtlinearen Funktion g von den Eingaben ab, es gilt also

$$v_i = g \left(\sum_j w_{ij} v_j \right). \quad (8)$$

Bei einem linearen Neuron hängt die Feuerrate nur linear von den Eingabewerten ab:

$$v_i = \sum_j w_{ij} v_j. \quad (9)$$

Die anzuwendende Lernregel entspricht der einfachen Hebb'schen Regel aus (3), in diesem Fall wird jedoch nicht kontinuierlich, sondern nur an diskreten Zeitpunkten jeweils nach einem Datenpunkt gelernt:

$$\Delta w_{ij} = \gamma v_j v_i. \quad (10)$$

Die synaptischen Effektivitäten, nachdem alle Datenpunkte als Feuerraten dem Neuron präsentiert wurden, stellen den Hauptkomponentenvektor der Datenmenge dar, zum Beweis siehe [GK02]. Abbildung 4 zeigt links den Verlauf der synaptischen Effektivitäten (gestrichelte Linie) bei der als Kreise symbolisierten Menge von Eingabevektoren. Hier sind die Datenpunkte so normalisiert, daß ihr Schwerpunkt und der Ursprung zusammenfallen, d.h. Korrelationsmatrix C_{ij} und Kovarianzmatrix V_{ij} identisch sind.

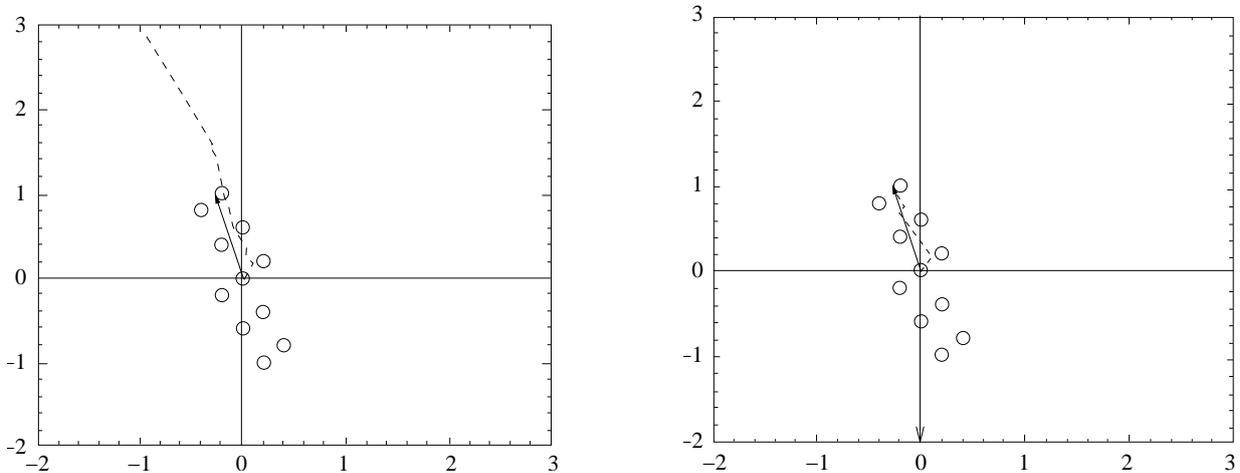


Abbildung 4: Verlauf der synaptischen Effektivitäten, aus [GK02] S. 392, S. 396. Links: Lernregel ohne Normalisierung, die gestrichelte Linie stellt den Verlauf der synaptischen Effektivitäten dar, eingezeichnet ist der Eigenvektor. Die Datenpunkte sind so normalisiert, daß ihr Schwerpunkt im Ursprung liegt. Rechts: Analoge Darstellung mit Ojas Regel zum Lernen der synaptischen Effektivitäten.

Es zeigt sich ein schon angesprochenes Problem der einfachen Umsetzung der Hebb'schen Regel. Die Synapsen können nur wachsen, was dazu führt, daß ihre Effektivitäten zwar

in Richtung mit dem Hauptkomponentenvektor übereinstimmen, bei größerer Anzahl der Datenpunkte aber immer weiter wachsen.

Man sollte also eine Normalisierung der Synapseneffektivitäten einführen. Das Ziel der Normalisierung kann nun die Summe der Effektivitäten $\sum_j w_i$ oder die quadratische Norm $\|\mathbf{w}\| = \sum_j w_i^2$ sein. Bei ersterer werden die Vektoren in einer Hyperebene orthogonal zum Diagonalvektor $\mathbf{n} = (1, \dots, 1)^T$ enden, bei letzterer werden sie immer die gleiche Länge aufweisen.

Normalisierung der Summe der Effektivitäten kann mittels Subtraktion der durchschnittlichen Änderung der Effektivität von allen Synapseneffektivitäten erreicht werden, sie ist dann jedoch nicht lokal. Alternativ kann man die Länge des Vektors der Effektivitäten mittels Multiplikation eines Faktors normalisieren, was gegenüber der Subtraktion einige Vorteile bringt. Größere Effektivitäten werden bei einer Multiplikation stärker beeinflusst, Effektivitäten können nicht negativ werden. Der wichtigste Vorteil gegenüber Subtraktion besteht jedoch in der Lokalität dieser Normalisierung.

Nach jedem Lernschritt ist ein Normalisierungsschritt einzufügen, um den Vektor der Effektivitäten im n -ten Schritt $\mathbf{w}(n)$ einschließlich der Veränderung durch das Lernen $\Delta\mathbf{w}(n)$ auf Einheitslänge zu bringen. Die Effektivitäten im nächsten Schritt ergeben sich also zu:

$$\mathbf{w}(n+1) = \frac{\mathbf{w}(n) + \Delta\mathbf{w}(n)}{\|\mathbf{w}(n) + \Delta\mathbf{w}(n)\|} \quad (11)$$

Nimmt man diese Normalisierung zusammen mit der Lernregel aus (10), ergibt sich die als Ojas Regel bekannte (zur Herleitung siehe [GK02]):

$$\Delta w_{ij} = \gamma v_i v_j - \gamma w_{ij}(n) v_i^2 \quad (12)$$

Es treten nur lokal bekannte Parameter auf, so daß diese Lernregel dem Hebbschen Postulat genügt. Die Normalisierung fügt einen quadratischen Term hinzu.

Interessant zu bemerken ist es, daß mit der Lernregel von Oja (12) die Eigenvektoren der Kovarianzmatrix V_{ij} Fixpunkte sind, von denen nur der Eigenvektor zum größten Eigenwert stabil ist. Die Lernregel garantiert also eine schnelle Konvergenz in Richtung der ersten Hauptkomponente der Datenpunkte, siehe auch Abbildung 4 rechts.

2.3 Hebbsches Lernen im Pulsmodell

Durch die Betrachtung der neuronalen Kodierung als Feuerraten gehen entscheidende Information verloren: die zeitliche Korrelation einzelner Pulse miteinander und wegen der Mittelwertbildung leichte Abweichungen der Feuerraten von der mittleren Feuerrate. Daher macht es Sinn, auch Lernregeln auf der Ebene einzelner Pulse zu entwickeln, die ich im Folgenden auf der Grundlage von [GK02] vorstellen möchte. Auch hier liefert das Hebbsche Postulat den Ausgangspunkt.

Ein Puls wird als infinitesimal kurz angesehen, da es nur auf den Zeitpunkt ankommt, nicht auf seine Größe oder Form. Die Zeitpunkte präsynaptischer Pulse werden mit $t_j^{(f)}$ bezeichnet, die postsynaptischer Pulse mit $t_i^{(f)}$. Um den Verlauf eines Pulses darzustellen,

bedient man sich der Dirac- δ -Funktion. Es gilt $\delta(x) = 0$ für $x \neq 0$ und $\int_{-\infty}^{\infty} \delta(x) dx = 1$. Eine Menge von Pulsen, genannt ein Zug, bezeichnet man mit S_i oder S_j , der Verlauf eines solchen Zuges ist durch $S_i = \sum_f \delta(t - t_i^{(f)})$ beschrieben.

Die Veränderung synaptischer Effektivität gemäß Lernregel im Pulsmodell besteht aus drei Komponenten. Zunächst eine aktivitätsunabhängige Veränderung a_0 , die im allgemeinen negativ ist und die Effektivität bei Fehlen von Aktivität verringert. Zusätzlich gibt es Veränderungen beim Eintreffen eines präsynaptischen Pulses und beim Aussenden eines postsynaptischen Pulses.

$$\frac{d}{dt} w_{ij}(t) = S_j(t) \left(a_1^{\text{pre}} + \int_0^{\infty} a_2^{\text{pre,post}}(s) S_i(t-s) ds \right) \quad (13)$$

Die Veränderung beim Eintreffen von präsynaptischen Pulsen, in (13) durch einen Zug von Pulsen S_j formalisiert, besteht aus einer Änderung a_1^{pre} unabhängig vom postsynaptischen Verhalten. Entsprechend des Hebbschen Postulats gibt es auch eine Veränderung abhängig von der Zeit seit dem letzten postsynaptischen Puls, formalisiert durch den Integralterm. $a_2^{\text{pre,post}}(s)$ gibt die Veränderung abhängig vom zeitlichen Abstand s der prä- und postsynaptischen Pulse an.

$$\frac{d}{dt} w_{ij}(t) = S_i(t) \left(a_1^{\text{post}} + \int_0^{\infty} a_2^{\text{post,pre}}(s) S_j(t-s) ds \right) \quad (14)$$

Analog ist die Änderung beim Aussenden eines postsynaptischen Pulses (14). Auch hier ist eine Veränderung unabhängig vom postsynaptischen Verhalten zu beobachten, jedoch ist diese Veränderung a_1^{post} im Allgemeinen negativ. Der Term $a_2^{\text{post,pre}}(s)$ gibt auch hier die Veränderung abhängig vom zeitlichen Abstand prä- und postsynaptischer Pulse an.

Zusammengefaßt ergibt sich die Lernregel (15). Die Effektivität ist stetig mit Sprüngen beim Eintreffen eines präsynaptischen und beim Aussenden eines postsynaptischen Pulses.

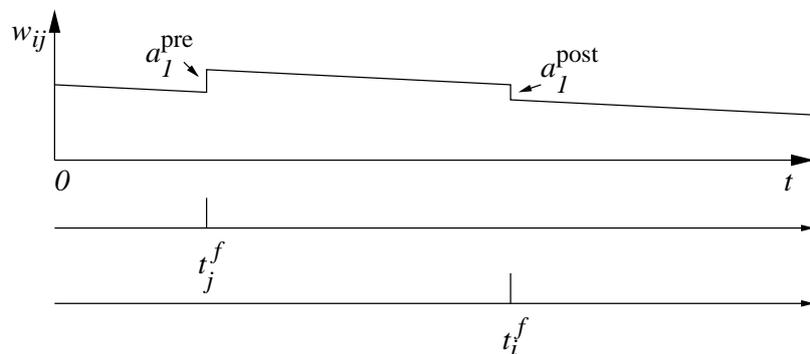
$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} w_{ij}(t) = & a_0 + S_i(t) \left(a_1^{\text{post}} + \int_0^{\infty} a_2^{\text{post,pre}}(s) S_j(t-s) ds \right) \\ & + S_j(t) \left(a_1^{\text{pre}} + \int_0^{\infty} a_2^{\text{pre,post}}(s) S_i(t-s) ds \right) \end{aligned} \quad (15)$$

In Abbildung 5A ist der Verlauf der synaptischen Effektivität für zwei unkorrelierte Pulse aufgezeichnet. Ein einzelner präsynaptischer Puls erhöht die synaptische Effektivität, ein zweiter hinreichend weit vom ersten entfernter postsynaptischer Puls verringert diese wieder. In Zeiten ohne Aktivität fällt die synaptische Effektivität kontinuierlich ab.

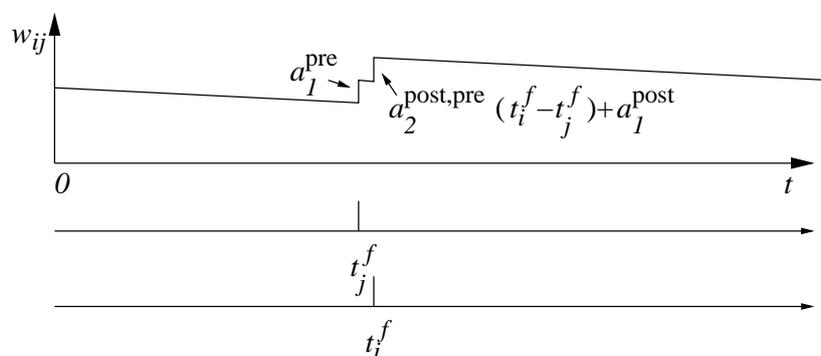
Wenn der postsynaptische Puls wie in Abbildung 5B dicht genug auf den präsynaptischen folgt, wird beim folgenden postsynaptischen Puls die synaptische Effektivität nochmals erhöht, da der Korrelationsterm $a_2^{\text{post,pre}}$ den negativen Term a_1^{post} überwiegt. Insgesamt steigt also die synaptische Effektivität stark an.

Ähnlich ist es, wenn der präsynaptische Puls dicht genug auf den postsynaptischen folgt, wie Abbildung 5C zeigt. Hier überwiegt dann der negative Term $a_2^{\text{pre,post}}$ den positiven Term a_1^{pre} , die synaptische Effektivität verringert sich stark.

A



B



C

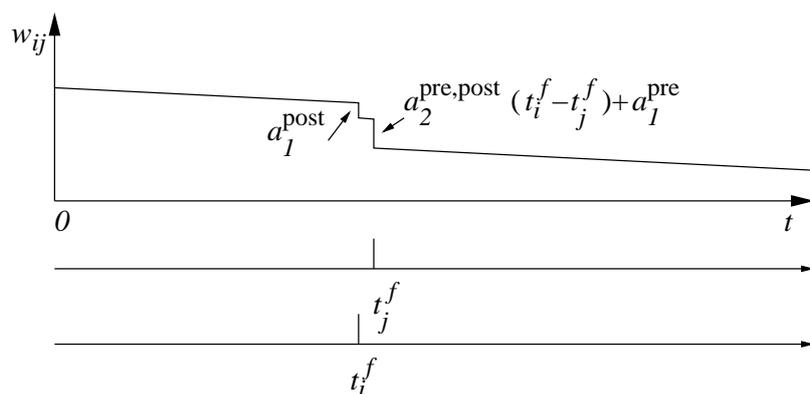


Abbildung 5: **A.** Veränderung der Effektivität bei unkorrelierten präsynaptischen und postsynaptischen Pulsen. **B** Veränderung der Effektivität beim Eintreffen eines präsynaptischer Pulses kurz vor einem postsynaptischen. **C** Veränderung der Effektivität beim Eintreffen eines präsynaptischen Pulses kurz nach einem postsynaptischen. Aus [GK02] S. 365.

Diese Modellierung stimmt mit dem Ergebnis des Experiments in Abschnitt 1.2 zur quantitativen Änderung der Synapseneffektivität abhängig von der zeitlichen Korrelation der Pulse überein. Die Terme $a_2^{\text{pre,post}}(s)$ und $a_2^{\text{post,pre}}(s)$ bilden zusammen das sogenannte Lernfenster $W(s)$. Man setzt dieses aus den beiden nur für positive Werte definierten Termen zusammen, so daß sich für negative Werte, d.h. präsynaptischer Puls vor postsynaptischem, der entsprechende Wert von $a_2^{\text{pre,post}}(s)$ ergibt, bei positiven Werten $a_2^{\text{post,pre}}(s)$.

$$W(s) = \begin{cases} a_2^{\text{post,pre}}(-s) & \text{für } s < 0 \\ a_2^{\text{pre,post}}(s) & \text{für } s > 0 \end{cases} \quad (16)$$

Das Lernfenster modelliert nun genau das Ergebnis des Experiments. Die Veränderung der Synapseneffektivität ist abhängig von der Reihenfolge und der Zeit zwischen Eintreffen des präsynaptischen Pulses und Aussenden des postsynaptischen Pulses.

Dieses Ergebnis läßt sich auch biologisch erklären und wurde in dieser Form in zwei Modellen bestätigt (siehe [GK02]). Es gibt zwei biochemische Substanzen a und b , die in der Synapse in einer Konzentration (bezeichnet mit $[\cdot]$) vorhanden sind. Es muß sich bei a und b nicht um chemische Stoffe handeln, sie können auch Spannungspotentiale mit entsprechendem Verhalten sein. Bei Eintreffen eines präsynaptischen Pulses wird die Konzentration von a erhöht, sie fällt anschließend wieder auf die ursprüngliche Konzentration $[a] = 0$ zurück.

$$\frac{d}{dt}[a] = -\frac{[a]}{\tau_a} + d_a \sum_f \delta(t - t_j^{(f)}) \quad (17)$$

Die Veränderung der Konzentration des Stoffes a zu einem Zeitpunkt ist also bestimmt durch einen exponentiellen Abbau mit Zeitkonstante τ_a und einen sprunghaften Anstieg um d_a wenn ein präsynaptischer Puls die Synapse erreicht.

Der Stoff a alleine genügt noch nicht, um die Effektivität der Synapse zu verändern. Es existiert analog dazu ein weiterer Stoff b , dessen Konzentration bei Aussenden eines postsynaptischen Pulses erhöht wird:

$$\frac{d}{dt}[b] = -\frac{[b]}{\tau_b} + d_b \sum_f \delta(t - t_i^{(f)}) \quad (18)$$

Erst das gleichzeitige Vorhandensein beider Stoffe a und b bewirkt eine Veränderung der Synapseneffektivität:

$$\frac{d}{dt}w_{ij}^{\text{corr}} = \gamma[a(t)][b(t)] \quad (19)$$

Die Wirkung dieser beiden Stoffe entspricht dem Term $a_2^{\text{pre,post}}$, der die Synapseneffektivität verstärkt je kürzer der präsynaptische Puls vor dem postsynaptischen war. Um das komplette Lernfenster mit der Asymmetrie zu erklären, müssen weitere Stoffe c und d vorhanden sein, um die Funktion des Terms $a_2^{\text{post,pre}}$ zu realisieren. Diese vier Stoffe zusammen können ein Lernfenster $W(s)$ formen.

Das Lernfenster ist das zentrale Element einer Lernregel im Pulmodell. Es bestimmt, wie die prä- und postsynaptischen Pulse korreliert sein müssen, damit sich die synaptische

Effektivität ändert. Das Integral über das gesamte Lernfenster $\int_{-\infty}^{\infty} W(s)$ entspricht in etwa dem Term c_2^{corr} für Lernregeln im Ratenmodell. Eine Lernregel im Pulsmodell kann also im Gegensatz zum Ratenmodell mittels des Lernfensters zeitliche Korrelationen einzelner Pulse fein auflösen. Wenn man von solchen zeitlichen Korrelationen absieht, ist das Lernen im Ratenmodell äquivalent zum Lernen im Pulsmodell.

Die typische Form eines Lernfensters ist die im anfangs beschriebenen Experiment gefundene, siehe Abbildung 6. Daneben existiert eine Vielzahl von weiteren Formen von Lernfenstern für bestimmte Funktionen von Neuronen. Im folgenden Abschnitt werde ich auf eine solche Form für einen speziellen Zweck zu sprechen kommen.

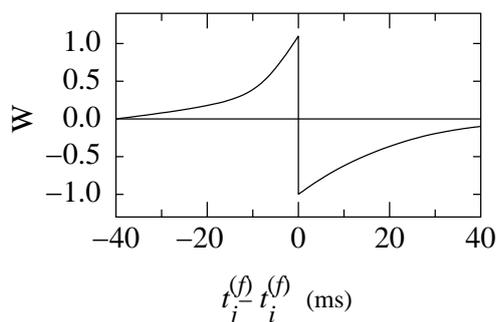


Abbildung 6: Typische Form eines Lernfensters, nach [GK02] S. 366

3 Richtungshören der Schleiereule

Es soll nun im Folgenden auf ein konkretes Beispiel von gepulsten Neuronalen Netzen und Lernverfahren in der Natur eingegangen werden. Als ein solches Beispiel eignet sich das Hörsystem der Schleiereule (*Tyto alba*) besonders, da es überaus gut erforscht und eines der wenigen Fälle ist, in denen die Relevanz von kurzen Zeitunterschieden bei der neuronalen Verarbeitung allgemein akzeptiert ist.

3.1 Das Hörsystem der Schleiereule

Die Schleiereule ist ein Spezialist für das Richtungshören, sie kann in der horizontalen Ebene Geräusche mit einer Präzision von $1-2^\circ$ orten. Für die Lokalisierung bedient sich die Eule der Unterschiede in der Wahrnehmung der Schallwelle an ihren beiden Ohren bedingt durch deren Abstand. Die Ohren der Schleiereule sind interessanterweise asymmetrisch positioniert, so daß das linke höher als das rechte sitzt und nach unten zeigt. Das rechte Ohr ist niedriger und zeigt nach oben. Somit kann die Eule mit dem linken Ohr Geräusche über ihr und mit dem rechten Ohr Geräusche unter ihr besser wahrnehmen. Eine Schallwelle wird von den Ohren sowohl unterschiedlich laut als auch zeitlich versetzt wahrgenommen, beide Eigenschaften gehen in die Berechnung der Quelle des Schalls ein. Experimentell

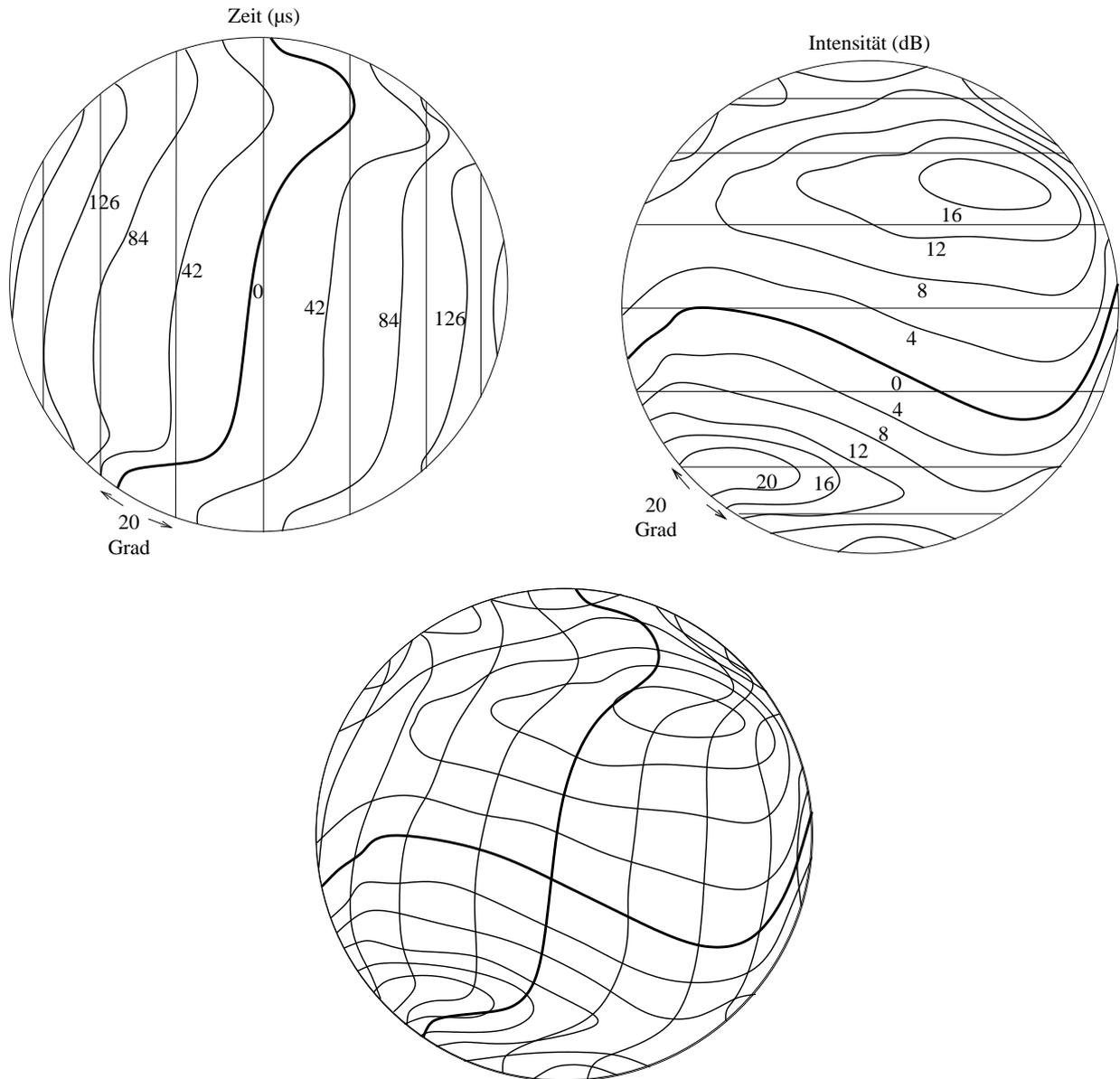


Abbildung 7: Lokalisierung durch Intensitäts- und Zeitunterschiede, aus [Kon93], S. 36. Links oben: Position der Schallquelle auf einer Kugel um den Kopf der Eule abhängig vom interauralen Zeitunterschied. Rechts oben: Position der Schallquelle auf einer Kugel abhängig von Intensitätsunterschied des Schalls. Unten: Intensitäts- und Zeitunterschiede zusammen lokalisieren die Schallquelle.

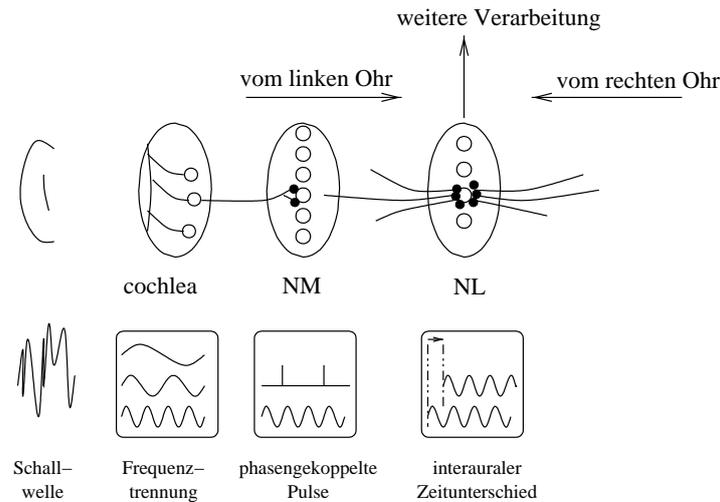


Abbildung 9: Ausschnitt aus dem Hörsystem der Schleiereule, schematisch, aus [MB01] S. 363. Das Ohr nimmt die Geräusche auf, die Basilar membran der Cochlea trennt die vorkommenden Frequenzen, im Nucleus Magnocellularis (NM) werden phasengekoppelte Pulse erzeugt. Im Nucleus Laminaris (NL) wird die Phasendifferenz zu Pulsen des anderen Ohres ermittelt und in höhere Ebenen weiter verarbeitet.

Im Detail betrachtet besteht der Teil des Hörsystems der Schleiereule, der den interauralen zeitlichen Unterschied berechnet, aus drei Stufen, siehe dazu auch Abbildung 9. In der Basilar membran werden ankommende Schallwellen mechanisch nach Frequenzen getrennt. Verschiedene Bereiche der Basilar membran reagieren auf je unterschiedliche Frequenzbänder und schwingen dementsprechend stark. Die Schwingungen werden auf Neuronen des Hörnervs übertragen, die mit einer Feuerrate entsprechend der Schwingungsamplitude ihres Bereiches der Basilar membran reagieren. Die Erregungen im Hörnerv verteilen sich anschließend in den Nucleus Magnocellularis und den Nucleus Angularis. Im Nucleus Angularis beginnt die Verarbeitung der Intensität, im Nucleus Magnocellularis werden nur noch die Phasen der Schallwellen betrachtet. Die von Neuronen im Nucleus Magnocellularis ausgesandten Pulse sind phasengekoppelt, d.h. sie treten bevorzugt um eine bestimmte Phase der Welle auf. Diese phasengekoppelten Pulse werden dann in den Nucleus Laminaris weitergeleitet, wo auch die phasengekoppelten Pulse des anderen Ohres ankommen. Dort wird mittels koinzidenzerkennender Neuronen der Phasenunterschied der Wellen vom linken und rechten Ohr ermittelt und anschließend in höhere Regionen des Gehirns weitergeleitet.

Da nur Phasenunterschiede verarbeitet werden, entstehen aufgrund der Periodizität der Schallwellen einer Frequenz Mehrdeutigkeiten. Es kann nur Phasenunterschiede modulo der Länge einer Periode geben. Die Feuerrate eines koinzidenzerkennenden Neurons ist maximal, wenn die ankommenden Pulse nicht phasenverschoben sind. Für größere Phasenverschiebungen sinkt die Feuerrate, ab einer Verschiebung um π steigt die Feuerrate wieder an. Eine Phasenverschiebung von 0π ist nicht von einer Phasenverschiebung um 2π zu unterscheiden. Diese Mehrdeutigkeit wird erst in höheren Schichten des Gehirns unter

Einbeziehung der Phasenunterschiede anderer Frequenzen und der Intensität aufgelöst.

Jedes in der Basilarmembran aufgelöste Frequenzband passiert eine eigene Verarbeitungskette im Nucleus Magnocellularis und im Nucleus Laminaris, so daß man sich bei der Betrachtung dieser Verarbeitungskette jeweils auf eine bestimmte Frequenz beschränken kann.

Die Phasenkopplung, die im Nucleus Magnocellularis erreicht wird, weist zwei Arten von Rauschen auf, siehe Abbildung 10. Zunächst wird nicht bei jedem Phasendurchgang ein Puls ausgesendet, es vergehen meist mehrere Perioden bis zum nächsten Puls. Außerdem gibt es Abweichungen von der bevorzugten Phase ϕ_0 , bei einem 5 kHz-Ton sind das ungefähr $\sigma = 40\mu\text{s}$.

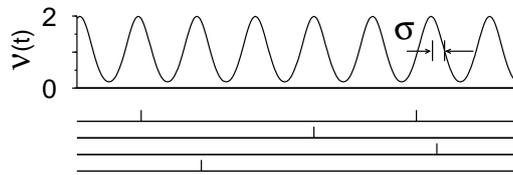


Abbildung 10: Phasengekoppelte Pulse, aus [MB01] S. 363. Dargestellt ist die zeitabhängige Feuerrate, die von der Schallwelle moduliert wird. Darunter beispielhaft vier Züge von Pulsen.

Ein Neuron des Nucleus Laminaris ist mit ungefähr 150 Synapsen des Nucleus Magnocellularis verbunden. Alle Eingaben des Neurons gehören zum selben Frequenzband. Die Neuronen sind Integrate-and-fire-Neuronen mit sehr kurzer Membranzeitkonstante τ_m und synaptischer Zeitkonstante τ_s von 0,1ms. Erreicht werden diese kurzen Parameter durch ausgehende Ströme, die den Widerstand der Membran verringern sobald ihr Potential über dem Ruhepotential liegt. Dieser Effekt verringert die Zeitkonstanten von ungefähr 2ms auf die hier angenommenen 0,1ms. Bezogen auf die erreichte zeitliche Präzision der Phasenkopplung von $25\mu\text{s}$ sind die Zeitkonstanten immer noch verhältnismäßig groß.

Ein Zug von phasengekoppelten Pulsen kann als Poisson-Prozeß modelliert werden. Man kann also näherungsweise eine zeitabhängige Feuerrate $v_j(t)$ für ein Neuron aufstellen:

$$v_j(t) = p \sum_{m=-\infty}^{\infty} \mathcal{G}_{\sigma}(t - mT - \Delta_j) \quad (21)$$

Dabei bezeichnet \mathcal{G}_{σ} eine Gaußglocke mit Varianz σ , $\Delta_j = \frac{\phi_0 T}{2\pi}$ ist die Verzögerung zur bevorzugten Phase ϕ_0 des Neurons. p ist die Wahrscheinlichkeit, daß das Neuron während einer Periode feuert.

In einer Simulation aus [MB01] bekam ein Neuron 154 Eingaben, die entsprechend der Verteilung aus Gleichung (21) mit $p = 0,2$, einer zeitlichen Varianz von $\sigma = 40\mu\text{s}$ und einer Schwankung Δ_j von $35\mu\text{s}$ um einen Mittelwert Δ_0 , siehe Abbildung 11.

Die ausgesendeten Pulse des Neurons waren wieder phasenschlüssig, jedoch mit einer erhöhten Präzision von $\sigma_{\text{out}} = 25\mu\text{s}$. Wurde die Simulation mit inkohärenter Eingabe wiederholt, so daß die bevorzugte Phase der Eingabe gleichverteilt über das Intervall $[0, 2\pi]$

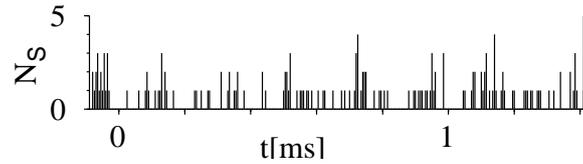


Abbildung 11: Histogramm der Eingabe des Neurons, aus [MB01] S. 367. Anzahl der Pulse in Fächern zu $5\mu\text{s}$ summiert über alle 154 Synapsen

war, so erfolgte auch die Ausgabe inkohärent und gleichverteilt über dasselbe Intervall, siehe Abbildung 12.

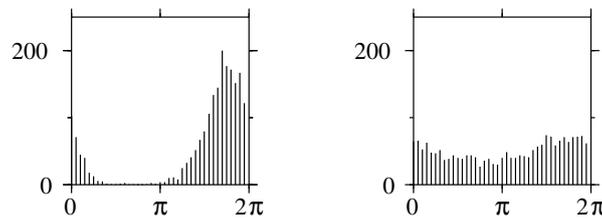


Abbildung 12: Histogramme der Ausgabe des Neurons, aus [MB01] S. 368. Links: Histogramm der Ausgabe bei kohärenter Eingabe mit Verteilung nach Abbildung 11. Die Verteilung entspricht einer zeitlichen Präzision von $25\mu\text{s}$. Rechts: bei inkohärenter Eingabe ergibt sich keine Struktur der Ausgabe.

3.2 Entwicklung des Richtungshörens

Die Koinzidenzerkennung im Nucleus Laminaris benötigt präzise phasengekoppelte Eingaben. Es stellt sich nun die Frage, wie diese zustande kommen kann. Genetische Veranlagung scheidet aus, da der Kopf der Eule wächst und sich so die axonalen Verzögerungen stark ändern. Es muß also einen adaptiven Mechanismus geben, der die Eingaben aufeinander abstimmt. Es wurden zwei mögliche untersucht: Veränderungen am Axon, um die Übertragung entsprechend zu verzögern und Auswahl geeignet verzögerter Fasern. Im Folgenden werde ich letzteren Mechanismus betrachten. Es existiert anfangs eine große Anzahl Verbindungen zwischen den Neuronen, von denen während der Entwicklung der Eule passende verstärkt und andere geschwächt werden. Diese Entwicklung kann mit einer Hebbischen Lernregel auf der Ebene einzelner Pulse geschehen.

Das Lernfenster besitzt in diesem Fall eine spezielle Form, siehe Abbildung 13. Das Maximum befindet sich bei $s^* \approx -\frac{\tau_s}{2}$, wobei τ_s die Steigezeit des postsynaptischen Aktionspotentials sei. Die Synapse wird demnach am meisten verstärkt, wenn der präsynaptische kurz vor postsynaptischen Puls auftritt. Es läßt sich zeigen, daß diese Lernregel eine Stabilisierung der postsynaptischen Rate erreicht. Darüberhinaus wird ein Wettbewerb der Synapsen eingeführt, so daß eine Synapse nur auf Kosten anderer wachsen kann und somit die Effektivitäten normalisiert werden.

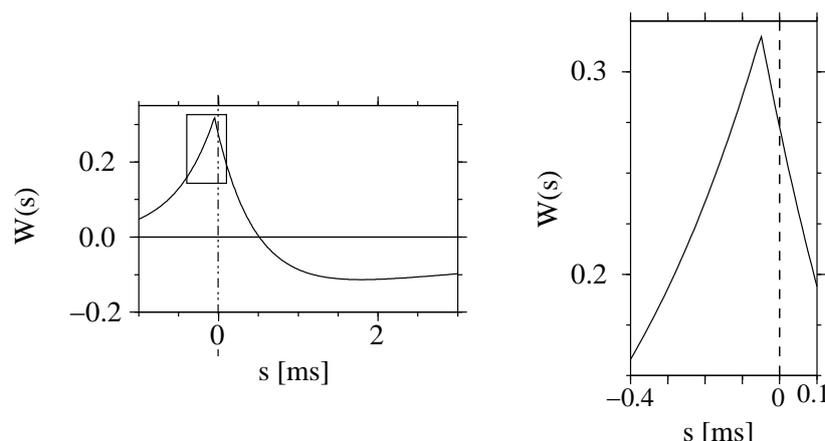


Abbildung 13: Lernfenster $W(s)$, aus [MB01] S. 357. Der rechte Graph ist ein vergrößerter Ausschnitt aus dem linken. Die maximale Änderung ergibt sich, wenn der präsynaptische Puls 0,05ms vor Aussenden des präsynaptischen eintrifft.

Nach diesem kompetitiven selbstorganisierenden Prozeß bildet sich eine klare Struktur der anfangs gleichverteilten synaptischen Effektivitäten aus (Abbildung 14).

Ein Neuron des Nucleus Laminaris bekommt Eingaben von beiden Ohren. Während des Lernens mit einer festen interauralen Zeitdifferenz werden genau die synaptischen Verbindungen ausgewählt, deren Verzögerungen zu dieser Phasendifferenz passen. Das Neuron antwortet anschließend optimal auf genau die gelernte Phasendifferenz, für andere Phasendifferenzen verschwindet die Phasenkopplung der Ausgabe und es ergibt sich eine gleichverteilte Ausgabe mit kleiner mittlerer Feuerrate.

Die zeitliche Präzision der Phasenkopplung eines einzelnen Neurons beträgt ungefähr 25 μ s. Um nun auf die von der Eule erreichte Präzision von 1-2° beim Richtungshören zu kommen, benötigt sie jedoch eine zeitliche Präzision von 5 μ s. Die Reaktionszeit der Eule auf ein Geräusch beträgt 100ms. Simulationen zeigten, daß für ein Frequenzband eine Menge von 100 Neuronen im Nucleus Laminaris die von der Eule erreichte Präzision von 5 μ s abzüglich der inhärenten Mehrdeutigkeiten in einem Zeitfenster von 100ms leisten kann.

4 Fazit

Das hier gesagte ist natürlich bei Weitem nicht erschöpfend. Insbesondere das Hörsystem der Schleiereule wurde noch sehr viel weitgehender erforscht. Die hier vorgestellte Elimination unpassender Verzögerungslinien durch Lernen ist nicht der einzig wirksame Prozeß zum Erreichen phasenschlüssiger Eingaben. Parallel dazu ändern sich axonale Parameter, siehe dazu [KLWvH01]. In z.B. [CK90] wird der neuronale „Schaltplan“ des Hörsystems besprochen. Interessant zu bemerken ist weiterhin die Verbindung des Richtungshörens mit dem Sehsystem. In [KZD00] ist beschrieben, daß die Schleiereule, wenn ihre visuelle Wahrnehmung durch Prismen verschoben wird, die dann auftretende Ungleichheit zwischen Hör- und Sehsystem im Hörsystem und nicht wie naheliegender im Sehsystem korrigiert wird.

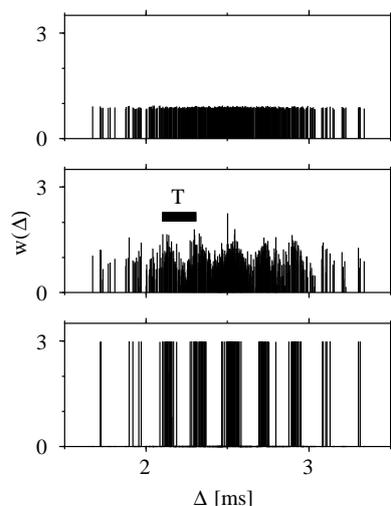


Abbildung 14: Entwicklung synaptischer Effektivitäten bei einem 5kHz-Ton, aus [MB01] S. 370. 600 Synapsen (300 je Ohr) mit verschiedenen Verzögerungen Δ_j aus einer Gaußverteilung mit Mittelwert 2,5ms und Varianz 0,3ms. Zunächst haben alle Effektivitäten einen einheitlichen Wert. In der Mitte dargestellt sind die Effektivitäten während des Lernvorgangs, einige werden verstärkt, andere geschwächt. Am Ende des Lernvorgangs (unten) haben ca. 150 Synapsen überlebt. Der Balken in der Mitte zeigt die Periodenlänge T an.

Dies läßt einen Schluß auf die Hierarchie der sensorischen Eingaben zu.

Auch zur Theorie gepulster Neuroner Netze ließe sich noch einiges sagen, insbesondere die im letzten Abschnitt angeklungene Verbindung mehrerer Neuronen zu einer Population oder die neuronale Kodierung durch Raten oder Pulse wären interessante – aber für diesen Rahmen leider zu weite – Felder.

Literatur

- [CK90] CARR, C.E. und M. KONISHI: *A circuit for detection of interaural time differences in the brain stem of the barn owl*. J. Neurosci, 10:3227–3246, 1990.
- [GK02] GERSTNER, W. und W. KISTLER: *Spiking Neuron Models*. Cambridge University Press, 2002.
- [GKvHW96] GERSTNER, WULFRAM, RICHARD KEMPTER, J. LEO VAN HEMMEN und HERMANN WAGNER: *A neuronal learning rule for sub-millisecond temporal coding*. Nature, 383:76–78, 1996.
- [Heb49] HEBB, DONALD: *Organization of behavior: A neuropsychological theory*. Wiley, 1949.

- [KLWvH01] KEMPTER, RICHARD, CHRISTIAN LEIBOLD, HERMANN WAGNER und J. LEO VAN HEMMEN: *Formation of temporal-feature maps by axonal propagation of synaptic learning*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98(7):4166–4171, März 2001.
- [Kon93] KONISHI, M.: *Listening With Two Ears*. Scientific American, 268:34–41, April 1993.
- [KZD00] KNDSEN, ERIC I., WEIMIN ZHENG und WILLIAM DEBELLO: *Traces of learning in the auditory localization pathway*. Proceedings of the National Academy of Science, 97(22):11815–11820, Oktober 2000.
- [MB01] MAAS, W. und CH. BISHOP: *Pulsed Neural Networks*. MIT-Press, 2001.
- [Sej99] SEJNOWSKI, T. J.: *The book of Hebb*. Neuron, 24:773–776, 1999.

Das menschliche Ohr (Teil 1)

Alexander Liebrich

Zusammenfassung

Diese Seminararbeit befasst sich mit dem Aufbau und der Funktionsweise des menschlichen Ohrs. Dabei wird schrittweise immer mehr ins Detail gehend der genaue Vorgang der Perzeption des Schalls untersucht.

1 Einleitung

1.1 Motivation

Das Hören teilt sich in eine Reihe sehr komplexer Vorgänge auf, die noch nicht bis ins letzte Detail erforscht sind. Das Ohr ist das einzige Sinnesorgan, das zwei völlig verschiedene Aufgaben erfüllt: Es nimmt Geräusche auf und ist zudem für den Gleichgewichtssinn verantwortlich. Ohne Gehör, wie auch ohne Gleichgewicht, ist der Mensch in jeder Hinsicht beeinträchtigt. Das Gehör ist das wichtigste und diffizilste Sinnesorgan des Menschen und zugleich das aktivste.

Es ermöglicht die Kommunikation mit der Umwelt, insbesondere den Dialog mit anderen. Es macht uns zu einem sozialen Wesen. Das Ohr ist der Eingang für jegliche Art von Akustik in unser Gehirn, wo Schallwellen verarbeitet und umgesetzt werden.

Es besteht aus einem empfindlichen Mechanismus der sich unter anderem aus der Ohrmuschel, dem Trommelfell und kleinen filigranen Knöchelchen zusammensetzt. Diese winzigen Knochen heißen Hammer, Amboss und Steigbügel. Der Steigbügel hat lediglich die Größe eines Reiskorns.

Das Gehör des Menschen ist bereits im fünften Monat nach dessen Zeugung weitgehend ausgebildet und funktionsfähig. Untersuchungen über das vorgeburtliche Leben haben ergeben, dass das Kind schon in diesem Stadium seiner Entwicklung Töne aufnehmen und Stimmen unterscheiden kann.

Dem Gehör kommt eine Schlüsselfunktion zu, welche die zwischenmenschliche Kommunikation dominiert. Es ist das zentrale Sinnesorgan und in permanentem Einsatz. Während beispielsweise die Augen geschlossen werden können, bleiben die Ohren stets offen und für akustische Phänomene aufnahmebereit.

In Laufe der Evolution ist das Sinnesorgan für die Wahrnehmung des Schalls aus dem Seitenliniensystem der Fische entstanden. Es hat sich dabei im Wege über Reptilien und Vögel zu seiner ausgereiftesten Form bei den Säugetieren entwickelt.

Das genaue Verständnis der Arbeitsweise des Hörvorgangs gibt Heilungschancen bei Defekten, seien sie angeboren oder durch Ausfall bedingt. Des weiteren ist es möglich die Natur nach zu bilden und so die Welt der Technik um Innovationen zu bereichern.

1.2 Gliederung

Im vorliegenden Text werden wir zunächst auf die Eigenschaften des menschlichen Hörens eingehen und uns darauf folgend mit dem Aufbau des Sinnesorgans beschäftigen. Einem Überblick über die Vorverarbeitung im äußeren und mittleren Ohr schließt sich eine genauere Beleuchtung der Schnecke an, in welcher die mechanischen Signale in Nervenimpulse umgewandelt werden an.

2 Grundlegendes

2.1 Der Schall

Die verarbeitete Information des Ohres ist der Schall. Dieser wird durch zwei Parameter definiert. Zum einen durch die Frequenz, welche in Hz, in Schwingungen in der Sekunde gemessen wird. Abgesehen von theoretischen Annahmen, tritt meist eine komplexe Überlagerung von vielen Frequenzen auf, beispielsweise sind im Spektrum eines Knalls alle Frequenzen enthalten. Zum anderen wird der Schalldruck, die Intensität in dB gemessen.

2.2 Das menschliche Gehörfeld

2.2.1 Frequenzbereich

Der für ein junges und gesundes menschliches Gehör wahrnehmbare Frequenzbereich liegt zwischen 20 und 20'000 Hertz. Frequenzen unterhalb von 20 Hz werden Infraschall, oberhalb von 20 kHz Ultraschall genannt. Diese Werte fallen bei den verschiedenen Lebewesen natürlich sehr unterschiedlich aus, so liegt die untere Schwelle beim Maulwurf unterhalb 10 Hz, hingegen ist die Fledermaus befähigt Frequenzen bis zu 160 kHz wahrzunehmen.

2.2.2 Schallpegel

Beim Schallpegel wird der Wahrnehmungsbereich des menschlichen Gehörs als "Hörfeld" bezeichnet. Die untere, Hörschwelle genannte Hörgrenze, ist die Lautstärke, bei der ein Ton von 1.000 Hz in ruhiger Umgebung gerade noch wahrgenommen werden kann. Diese liegt für das gesunde Gehör eines jüngeren Menschen zwischen 0 und 10 Dezibel. Die als Schmerzgrenze bezeichnete obere Hörgrenze, bei der keine Hör-, sondern lediglich noch eine Schmerzempfindung erfolgt, liegt bei ca. 120 Dezibel. Daneben wird noch eine Unbehaglichkeitsschwelle definiert, die je nach Höhe des Tons zwischen 90 und 110 Dezibel liegt.

2.2.3 Audiogramm

Im nun folgenden Audiogramm in Abb. 1 ist die menschliche Hörschwelle, bzw. Schmerzgrenze in Bezug auf verschiedene Frequenzen zu sehen. Der hellgrüne Bereich kennzeichnet das menschliche Gehörfeld. Wie dort zu erkennen ist, hängt die Hörgrenzen in hohem Maße von der Frequenz ab. So ist zur Wahrnehmung sehr tiefer und sehr hoher Töne ein weitaus höherer Schalldruck erforderlich als für die mittleren Frequenzen. Die höchste Empfindlichkeit zeigt das menschliche Ohr im Bereich zwischen 500 und 5'000 Hertz, auf welchem sich auch die menschlichen Sprache arbeitet. Dieser wird durch den dunkelgrünen Bereich gezeichnet. Bei Verlust bzw. Beeinträchtigung der Hörfähigkeit in diesem Bereich, wird die sprachliche Kommunikation eingeschränkt.

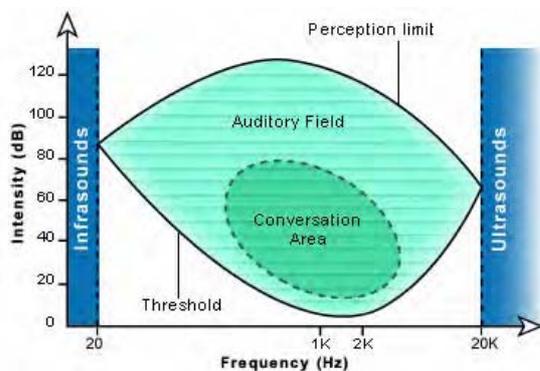


Abb. 1: Audiogramm

Bei ungefähr 2 kHz liegt die Wahrnehmungsschwelle nahe bei 0 dB. An dieser Stelle, bei fast 130 dB trifft auch die Schmerzgrenze auf ihr Maximum.

2.2.4 Weitere Eigenschaften der Wahrnehmung

Auf diesem Frequenzbereich kann das menschliche Ohr einem Frequenzabstand von nur 0.2 % unterscheiden, was im Vergleich zu einem Abstand von 6 % zwischen einem musikalischen Halbtonschritt sehr differenziert erscheint.

Zwischen den Signalen der beiden Ohren können Zeitunterschiede im Bereich von 6-10 Mikrosekunden, von geübten Personen, wie z.B. ein Dirigent sogar von nur 3 Mikrosekunden wahrgenommen werden.

2.2.5 Das räumliche Hören

Eine weitere Fähigkeit des menschlichen Gehörs ist die räumliche Wahrnehmung: Dank der Position der beiden Ohren und dem dazwischen liegenden Abstand ist das gesunde menschliche Gehör in der Lage, Schallwellen zu orten, sprich in einem Raum sofort festzustellen, in welcher Richtung sich eine Geräuschquelle befindet. Die unterschiedliche Schallintensität und die wenigen Mikrosekunden, um die die Wahrnehmung der Schallwellen von einem Ohr zum anderen differiert, gestatten zumeist eine rasche Information über die Herkunft des Schalls. Zudem kann sich der Mensch seiner Stimme und seines Gehörs wie eines Echolots bedienen.

2.3 Das Ohr im Überblick

In der folgenden Abb. 2 ist ein Schnitt durch das menschliche Ohr zu sehen. Auf die drei gekennzeichneten Zonen wird anschließend noch eingegangen.

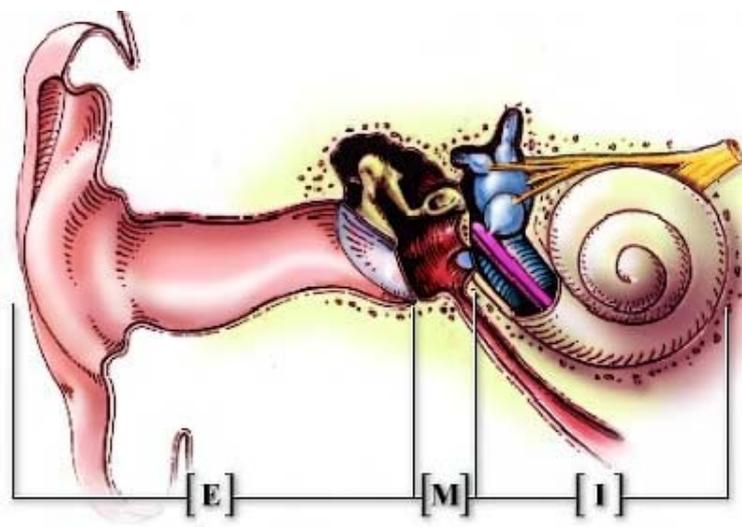


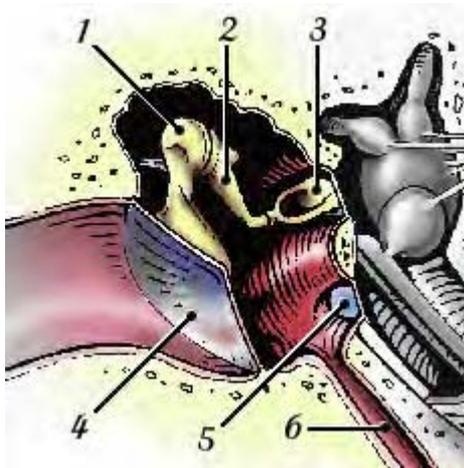
Abb. 2: Ohrüberblick

Namentlich

- E) Außenohr: Ohrmuschel (lat. Auricula) mit Gehörgang
Die Ohrmuschel, welche durch Knorpel gestützt und durch Falten versteift, ähnlich einem Parabolspiegel dem Einfangen des Schalls dient, ist der einzig außen sichtbare Teil des Sinnesorgans. Zusammen mit dem Gehörgang bezeichnet man diese beiden als Außenohr. Der Gehörgang (lat. Meatus acusticus) erstreckt sich über eine Länge von 2,5 - 3,5 cm und beschreibt bei einem Durchmesser von ungefähr 6-8 mm eine leichte S-Form. Damit durch die sog. Orgelpfeifenresonanz im Frequenzbereich zwischen 2 - 6000 Hz eine Verstärkung um Faktor 2 erzeugt.
- M) Mittelohr: Trommelfell, Paukenhöhle und darin liegende und Gehörknöchelchen.
Das Trommelfell besitzt die Form eines nach innen gerichteten Trichters, an dessen Spitze der Untere Ansatz des Hammergriffs liegt. Durch die spezielle Form des Gehörgangs, sowie die besondere Art der Faseranordnung des Trommelfells erreicht die Schwingungsamplitude unterhalb des Nabels, der Spitze des Trommelfells, ihr Maximum. Dieser Teil des Ohres stellt eine Verbindung zwischen dem Gehörgang und dem Innenohr, spez. der Schnecke (Cochlea) her und ist im Normalfall von der Außenwelt abgeschlossen. Zwei Schutzfunktionen sind hier untergebracht auf welche in Abschnitt 2.4 eingegangen wird.

Für Details siehe Abb. 3.

Ein Verhältnis von 20 zu 1 zwischen der Oberfläche des Trommelfells und des ovalen Fensters, bzw. des Vorhoffensters erlaubt eine ausreichende Energieübertragung des



1. Hammer (malleus)
2. Amboss (incus)
3. Steigbügel an der Vorhoftreppe bzw. Vorhoffenster
4. Trommelfell
5. Paukenfenster
6. Ohrtrompete (Eustachische Röhre)

Abb. 3: Mittelohr

Schalldrucks zwischen der Luft und den um beinahe tausendfach dichteren Flüssigkeiten des Innenohrs. Ohne diese Mechanik würde ca. 98 Prozent der Energie reflektiert. Desweiteren wird auf diese Art der Schall ein weiteres mal um Faktor 2 - 3 verstärkt. Hinzu kommen die mechanischen Eigenschaften der Ohrknöchelchen, welche in ihrem Ansprechbereich zwischen 1 und 3 kHz eine Vergrößerung der Vibration um bis zu Faktor 180 auf die Membran der Vorhoftreppe bringen. Jedoch werden bestimmte Frequenzbereiche von dieser Mechanik auch unterdrückt, was somit entscheidend die Parameter des Frequenzbereichs und des Ansprechverhaltens bestimmt.

- I) Innenohr: Hier nun sitzt der sensorische Teil, bestehend aus dem Vestibularapparat, des Organs für Gleichgewicht und Bewegung, sowie die Cochlea, das Organ der Hörfähigkeit. Sie teilen einen gemeinsamen embryonalen Ursprung und besitzen gemeinsame Bestandteile, die sich jedoch gemäß dem Zweck in Anordnung und Funktion unterscheiden. Auf genaueres wird in Abschnitt 3 eingegangen.

2.4 Schutzfunktionen im Mittelohr

2.4.1 Druckausgleich über die Ohrtrompete

Das Mittelohr ist über die Ohrtrompete mit dem Mund- und Rachenraum verbunden, aber dennoch durch das Geschlossensein der Trompete dorthin abgetrennt. Lediglich zum Druckausgleich, beispielsweise beim Überwinden von Höhenunterschieden kann sie durch Schlucken geöffnet werden. So gibt es auch den Ratschlag bei einer Explosion den Mund zu öffnen (und natürlich die Ohren zu zu halten, damit das Trommelfell nicht beschädigt wird.

2.4.2 Stapedius Reflex

In der Abbildung 4 wird ersichtlich, wie die Übergangsfunktion der ossicularen Kette verringert werden kann. Durch An- bzw. Entspannung der an den Gehörknöchelchen angebrachten Muskeln kann die Wirksamkeit der Übertragung auf die Schnecke verändert werden. Ein reflexartiges zusammenziehen des Muskels am Steigbügel kann die Bewegung desselben gehemmt werden. Dieser Effekt hat, im Gegensatz zu dem oben genannten keine Auswirkungen bei einem lauten Knall, bzw. einem starken Impuls und setzt erst ab ungefähr 1 - 2 kHz ein. Damit spielt er beispielsweise für Sänger, aber auch beim normalen Sprechen eine wichtige Rolle, da sonst die eigene Stimme unerträglich laut wäre.

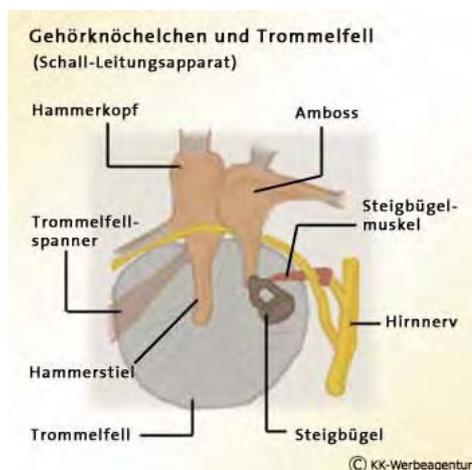


Abb. 4: Stapedius Reflex

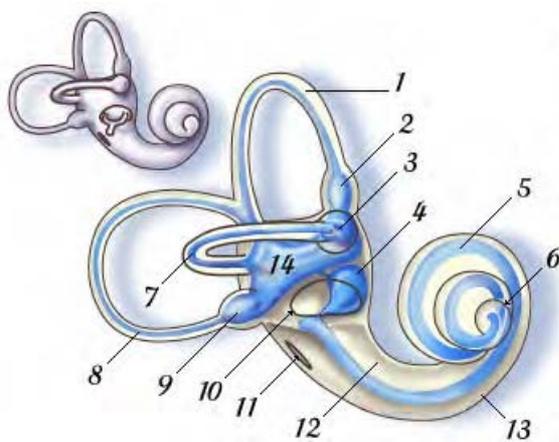
3 Das innere Ohr

Das Innenohr besteht, wie zuvor schon erwähnt, aus der Ohrschnecke oder Cochlea, deren Aufgabe in der Erfassung von Schallwellen besteht, sowie dem Gleichgewichtsorgan, welches die Winkel zum Schwerkraftvektor, sowie Beschleunigung, in alle drei Richtungen erfasst. Die folgende schematische Abbildung 5 stellt diese Beiden dar.

3.1 Vestibularapparat

Der Teil des Innenohres, der dem Gleichgewichtssinn zugeordnet ist besteht aus dem schlauch-förmigen Utriculus (Vorhofsäckchen), den drei häutigen Bogengängen (Ductus semicircularis), dem rundlichen Sacculus und dem an Utriculus und Sacculus angeschlossenen Gang des häutigen Labyrinths (Ductus endolymphaticus).

Die in drei Ebenen aufeinander senkrecht stehenden Bogengänge entstehen aus dem Utriculus. Sie besitzen jeweils eine basale Auftreibung (Ampulle), in der auf einem Vor-



1. Vorderer Bogengang
2. Erweiterung des Bogengangs (Ampulla)
3. Erweiterung des Bogengangs (Ampulla)
4. kleines Vorhofsäckchen (Sacculus)
5. Schneckengang
6. Helicotrema
7. Seitlicher Bogengang
8. Hinterer Bogengang
9. Erweiterung des Bogengangs (Ampulla)
10. Vorhoffenster
11. Paukenfenster
12. Vorhoftreppe (scala vestibuli)
13. Paukentreppe (scala tympani)
14. großes Vorhofsäckchen (Utriculus)

Abb. 5: Das Innenohr

sprung (Crista) und in eine haubenartige Gallertmasse (Cupula) eintauchend, die Sinneshaare liegen.

Hierbei unterscheiden sich die Teile für die Dreh-, sowie für die Linearbeschleunigung.

Bei Drehbewegungen mit der Cupula zusammen, werden durch die Trägheit der Endolymphe aus den Bogengängen die Sinneshaare abgebogen und danach gereizt. Alle Bogengänge zeigen eine Verdickung, kurz bevor sie mit dem Vorhofsäckchen zusammenlaufen. In dieser Verdickung, genannt Ampulla, liegen die Sinnesorgane, die Winkelbeschleunigung perzipieren. In diesen Ampullen befinden sich Felder von Haarsinneszellen, die als Cristae ampullares bezeichnet werden. Diese Cristae sind bedeckt von einer gelatinösen Masse, der Cupula, die von den Haarsinneszellen bis zum Dach der Ampulle zieht. Bei jeder Relativbewegung der Flüssigkeit in den Bogengängen wird diese Cupula ausgelenkt und damit die in diese hineinragenden Haarsinneszellen bewegt, was zu einer Aktivitätsveränderung dieser Zellen führt. In jeder Crista sind die Haarsinneszellen einheitlich ausgerichtet. Die Crista eines Bogenganges reagiert daher auf eine Drehrichtung mit einer Aktivitätserhöhung, in die andere mit einer Aktivitätssenkung. Zusätzlich liegt auf der contralateralen Seite das gleiche Organ mit der umgekehrten Ausrichtung. Keine orthogonale Ausrichtung der Bogengänge in Relation zu den Körperachsen, könnte etwas mit dem besten Arbeitsbereich der Haarsinneszellen zu tun haben. Die Empfindlichkeit des Systems ist sehr hoch und kann Winkelbeschleunigungen von 0,1 Grad pro sek wahrnehmen. Dies entspricht der Auslenkung der Cupula von nur 10 nm!

Für die Linearbeschleunigung sind die sog. Otolithenorgane (Otolithos = gr. Ohrsteine) zuständig, welche sich in den zwei sackartige Ausbuchtungen, dem Sacculus und dem Utriculus befinden. Kennzeichnend für diese Organe ist eine Anordnung von Haarsinneszellen in einer sogenannten Macula. Auf dieser Macula liegt eine gelatinöse Membran, in die zahlreiche Calcium-Carbonat Kristalle eingelagert sind und die daher als Otolithenmembran bezeichnet wird. Die Haarzellen reichen mit ihren Stereocilien in diese Membran hinein. In den Otolithenorganen sind die Haarsinneszellen nun mit unterschiedlicher Orientierung vorhanden, d.h. jede Zelle hat eine andere Ausrichtung. Die Ausrichtungen der einzelnen HSZ sind nicht wahllos verteilt, vielmehr gibt es in den Maculae eine Ausrichtung auf eine Linie hin, die Striola. Die Otolithenorgane im Sacculus und Utriculus sind unterschiedlich ausgerichtet: Bei normaler Kopfhaltung ist der Utriculus horizontal ausgerichtet, während der Sacculus vertikal ausgerichtet ist. Damit können beide Organe Linearbeschleunigungen in alle Raumrichtungen und damit die Stellung des Kopfes in jeder Position an das Zentralnervensystem melden.

3.2 Ohrschnecke

Die Cochlea wiederum besteht aus drei schneckenförmig gewundenen Kanälen, die mit zwei verschiedenen Flüssigkeiten, Perilymphe und Endolymphe, gefüllt sind. Die Basilarmembran trennt die Paukentreppe vom Schneckengang und trägt das Cortische Organ. Dieses enthält die als Haarzellen bezeichneten Sinneszellen. Zwischen Schneckengang und Vorhoftreppe befindet sich die Reissners' Membran.

Eingefangene Schwingungen werden vom Trommelfell über die Ossiculare Kette der

Gehörknöchelchen und den Steigbügel auf die Vorhoftreppe übertragen. Die am Übergang, dem Vorhoffenster entstehenden Druckunterschiede bilden nun in den Schneckengängen eine Druckwelle aus, welche sich bis zur Spitze hin, das Helicotrema passierend, entlang der Paukentreppe zurück bis zum Paukenfenster gelangt.

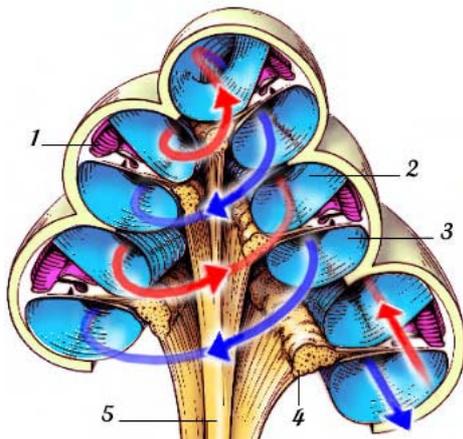


Abb. 6: Schnitt durch die Schnecke

Dieser Schnitt durch die Mitte des Modiolar zeigt das Umwickeln des

1. Schneckengangs, welcher Endolymph enthält und der
2. Vorhoftreppe (scala vestibuli), sowie der
3. Paukentreppe (scala tympani), welche Perilymph enthalten.
Innerhalb des Modiolus sind das
4. gewundene Ganglion und
5. die Gehörnerv Fasern zu sehen.

Der rote Pfeil kommt vom Vorhoffenster und führt über den blauen zum Paukenfenster. Für eine einzelne Umdrehung im Detail siehe Abb. 4.1

3.3 Basilarmembran

Wie zuvor schon erwähnt, werden eingefangene Schwinungen vom Trommelfell über die Ossiculare Kette und den Steigbügel auf die Vorhoftreppe übertragen. Die am Übergang, dem Vorhoffenster entstehenden Druckunterschiede bilden nun in den Schneckengängen eine Druckwelle aus, welche sich bis zur Spitze hin über das Helicotrema auf der Unterseite, Paukentreppe zurück bis zum Paukenfenster verläuft.

Durch die Beschaffenheit der Basilarmembran liegen die Amplitudenmaxima dieser Wellen für jede Schallfrequenz an einem anderen Ort der Cochlea. So werden die spektralen Komponenten des Schallreizes getrennt und an verschiedenen Orten der Cochlea repräsentiert. Somit hat jede Stelle in der Ohrschnecke ihre charakteristische Frequenz. Diese Eigenschaft ist in erster Linie der Basilarmembran zu schreiben und wird als passive Tonotopi bezeichnet.

Das sich Ausbilden eines Amplitudenmaximums an einer bestimmten Stelle auf der Basilarmembran und somit der Übertragung auf das Organ von Corti, ist zum einen der von der Basis zur Spitze der Schnecke hin zunehmenden Breite, zum anderen der in gleicher Richtung beständig abnehmenden Festigkeit und Masse und damit der Dicke zu schreiben. In dieser Weise werden an der Spitze der Schnecke die niedrigsten Frequenzen wahrgenommen.

Abbildungen 7 und 8 sollen verdeutlichen, wie die Schallwellen vom äußerer Gehörgang auf die Innenohrflüssigkeiten und auf die Basilarmembran des Organs von Corti gebracht werden.

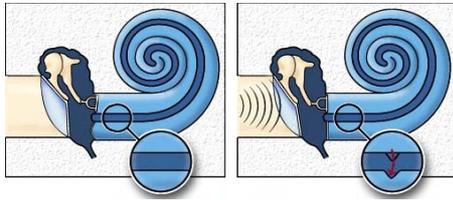


Abb. 7: Schnecke unter hoher Frequenz

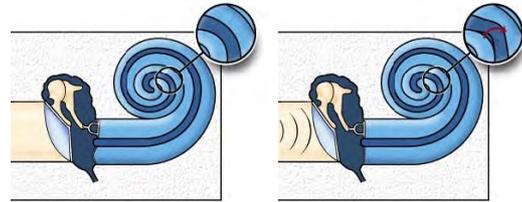


Abb. 8: Schnecke unter niedriger Frequenz

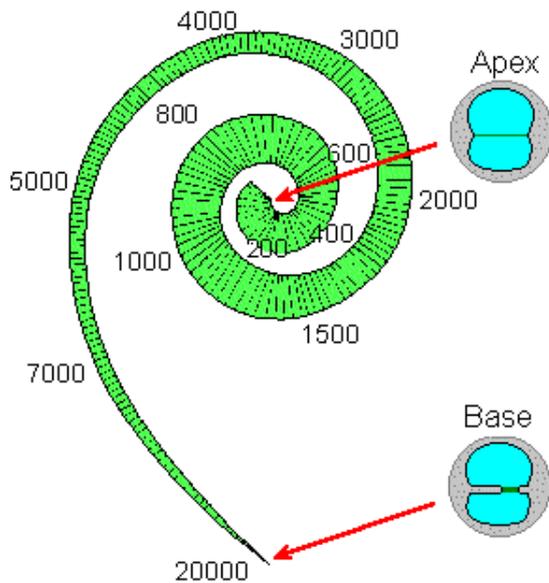


Abb. 9: Frequenzverteilung auf der Schnecke

Zu erkennen: Verteilung der Wahrnehmung von Frequenzen, ausgehend von der Basis (20 kHz) bis zur Spitze (20 Hz). Einige Kennfrequenzen angezeigt und im weiteren die progressive Verbreiterung der Basilarmembran.

Die Verteilung der Kennfrequenzen entlang der Schnecke und die Höhe und Form des Amplitudenmaximums der Wanderwelle hängt nicht nur von den passiven mechanischen Eigenschaften des Organs und der umgebenden Flüssigkeiten, sondern auch von den aktiven Eigenschaften der äußeren Haarzellen ab. Diese besitzen die Fähigkeit nicht nur die Bewegungen des Cortischen Organs zu verarbeiten, sie sind auch in der Lage durch eine einzigartige Form der zellularen Motilität, Kräfte zu erzeugen. Diese Elektromotilität ist eine Spannungsabhängige Änderung der Länge des Zellkörpers. Hierzu sei auf Abschnitt 4.5 verwiesen.

3.4 Wellenausbreitung in der Schnecke

Die am Vorhoffenster entstehenden Druckunterschiede lassen sich in zwei Komponenten unterteilen. Zum einen gibt es den durchschnittlichen Druck, welcher durch die Ohrknochen übertragene Druckwelle über die Schnecke fortpflanzt, diese bewegt sich beinahe mit der Schallgeschwindigkeit im Wasser. Die andere, für die Bewegung der Basilarmembran, sowie des Cortischen Organs zuständige Komponente, ist der Druckunterschied zwischen Vorhof- und Paukentreppe. Dieser zweite Bestandteil pflanzt mit einer sehr viel geringeren Geschwindigkeit als die der zuvor genannten Druckwelle fort und ist abhängig vom Querschnitt der mit Flüssigkeit gefüllten Fächer und von den mechanischen Eigenschaften der Basilarmembran, sowie von denen des Cortischen Organs. Dieser Druckunterschied wird durch das Ausgleichen der Druckwelle am Paukenfenster verursacht, mit dem Ergebnis, daß der Druckunterschied zwischen Vorhof- und Paukentreppe am Paukenfenster beinahe dem Druck, der in der Vorhof- und Paukentreppe durch den Steigbügel entsteht, entspricht. Nur durch das Vorhandensein des Paukenfensters läuft die Wanderwelle zur Spitze der Schnecke.

Die mechanische Tätigkeit der Basilarmembran und des Cortischen Organs ist jedoch komplizierter. Bei akustischen Frequenzen sind die Trägheits- und Zähigkeitskräfte auch wichtig. Die Kombination der Schwungkraft und der Steifheit der grundlegenden Membrane und des Organs von Corti sind für eine von der Basis am Vorhoffenster bis zu Spitze geordnete Resonanzfrequenz entlang der Schnecke zuständig. Die höchsten Resonanzfrequenzen sind am Anfang der Schnecke zu beobachten, da die Masse dort am niedrigsten und die Steifigkeit größer, als an der Spitze ist.

Um so steifer der Complex des Organs von Corti mit Basilarmembran, desto schneller bewegt sich die Wanderwelle. Genauso ist eine höhere Trägheit der Flüssigkeit verantwortlich für eine langsamere Ausbreitung.

Für eine Sinustonanregung, pflanzt sich die Wanderwelle nach der Spitze auf der Basilarmembran zum Paukenfenster hin fort, bis sie sich dem Bereich ihrer Resonanzfrequenz nähert. Dort verlangsamt sich die Welle und die Amplitude erreicht ihr Maximum. Nur knapp danach wird sie wieder stark abgedämpft.

Die Position des Amplitudenmaximums kennzeichnet die „charakteristische Stelle“ für die Anregungsfrequenz. Andersherum wird die Frequenz, die gut einen bestimmten Platz anregt als „Kennfrequenz“ bezeichnet.

Nach dem aktuellen Stand des Wissens ist die Masse und Steifigkeit der Basilarmembran und der Cortischen Organs schwierig vorauszusagen. Dies ist bedingt durch die vielen Details wie zum Beispiel des Musters einer Erschütterung, der Elastizität der Basilarmembran und der zellulären Bestandteile des Cortischen Organs.

Andererseits ist das Verhältnis zwischen der Kennfrequenz und der Position auf der Cochlea experimentell in vielen Spezies untersucht worden (am Bsp. Mensch, siehe Abb. 9).

3.5 Cochlea Frequenzkarte

Im Jahre 1961 entwickelte Don Greenwood eine Funktion, welche die „Charakteristische Frequenz“ (CF) in Abhängigkeit von der Entfernung zur Spitze der Schnecke (x) in Relation bringt.

$$CF = A \left(10^{\frac{ax}{L}} - K \right)$$

Wobei:

- A – Konstante zur Bestimmung der maximalen Frequenz an der Schneckenbasis (Hz)
- a – Steigung der Frequenzverteilung
- L – Länge in mm
- K – Verhalten unter niedrigen Frequenzen

A	a	K	L
165	2.1	1.0	35

4 Das Organ von Corti

Das Organ von Corti ist nach einem der ersten Anatomen benannt, welcher sich mit dem Aufbau des Inneren Ohres beschäftigte. Folgend (in Abb. 4.1) ist eine schematische Detailansicht eines Schnittes durch den Schneckengang zu sehen.

4.1 Lage

4.2 Aufbau

In der Abb. 11 ist ein Querabschnitt einer unteren Umdrehung einer Säugetierschnecke im Detail zu sehen. Die neuro-sensorische Schnecke sitzt auf der Basilarmembran und besteht aus sensorischen Zellen, genannt Haarzellen, Neuronen und einige Arten von Unterstützungszellen.

Auf den beiden Seiten, des von Pfosten umgebenen Tunnels von Corti (3) lassen sich zwei Arten von sensorischen Zellen erkennen: innere (IHZ: 1) bzw. äußere Haarzellen (ÄHCs: 2). Die in Endolymphe schwimmende Tektorische Membran (6), umfaßt die Haarzelle und bettet die höchsten Stereovilli der äußeren Haarzellen ein. Betrachtet man die Tektorische Membran von unten, so lassen sich die W-förmigen Abdrücke dieser Haarzelenausstülpungen erkennen.

Die Inneren Haarzellen werden von Unterstützungszellen umgeben, während die Membran der äußeren Haarzellen fest auf den Zellen Deiters' (7) angebracht sind. Diese Zellen haben direkten Kontakt mit Corticolympe, welches fast identisch zum Perilymphe, auch

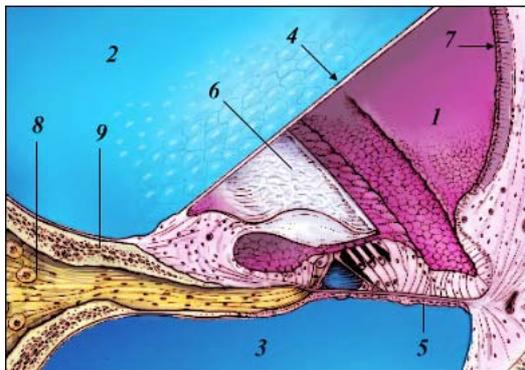


Abb. 10: Schnitt durch den Schlauch der Schnecke

Der Cochlearschacht, bestehend aus:

1. Schneckengang
2. Vorhoftreppe
3. Paukentreppe
4. Reissners' Membran
5. Basilarmembran
6. Tektorische Membran
7. Stria Vascularis
8. Nervenfasern, welche zum gewundenen Ganglion führen
9. knöchernes gewundenes Lamina

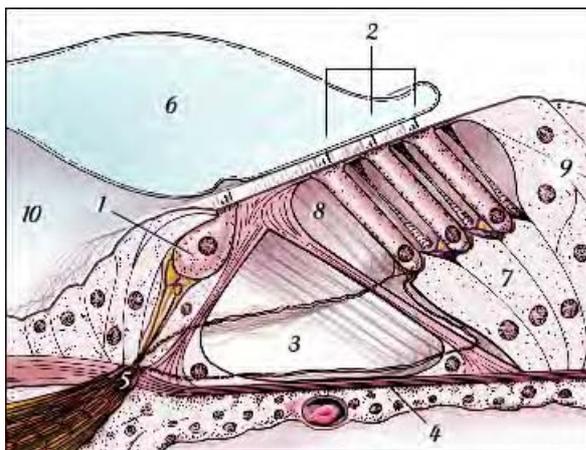


Abb. 11: Schematische Zeichnung des Organs von Corti

den Tunnel von Corti (3) und die Räume von Nuel ausfüllt (bilden kutikuläre Platte 8). Der mit Endolymphe gefüllte Schneckenengang wird durch Hensens Zellen (9) und das Retikuläre Lamina (5) versiegelt. Im Weiteren ist die Basilar membran (4) zu sehen, welche von ankommenden, bzw. verlassenden Nervenzellen durchdrungen wird.

Das Organ von Corti ist locker strukturiert, aber fest genug um Vibrationen von der Basilar membran an die Stereovilli weiterzugeben. Diese Festigkeit variiert im Verlauf der Schnecke, wie zuvor schon erwähnt. Mit der zunehmenden Breite der Basilar membran zur Spitze hin, wächst auch die Größe der Zellen, wie auch die Länge und Weichheit der Haarzellen. In gleichem Maße nimmt auch die Masse der Tektorische Membran zu.

Da die Basilar membran an ihren beiden seitlichen Enden mit dem Knochen und Seitenwand verbunden ist, so ist der Bereich der maximalen Vibration, derjenige der dritten, höchsten Reihe der äußeren Haarzellen. Die darüberliegende Tektorische Membran ist nicht so flexibel und verbiegen somit die Stereovilli mit der auf und ab Bewegung des Cortischen Organs.

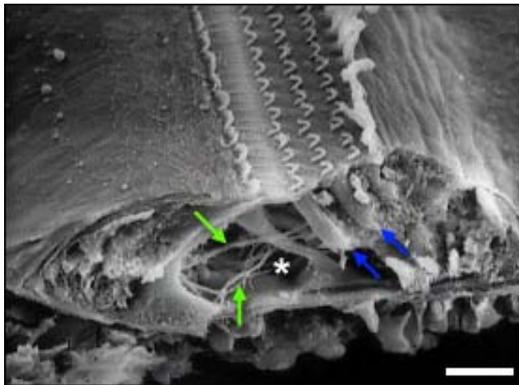


Abb. 12: Elektronenmikroskopie des Organs von Corti (Meerschweinchen)

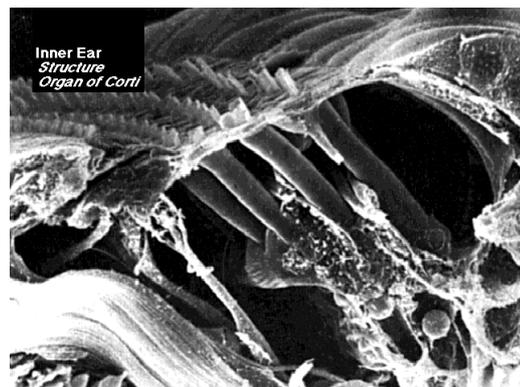


Abb. 13: Elektronenmikroskopie des Organs von Corti

4.3 Sensorische Haarzellen

Cochlear-, sowie die vestibulären, im Gleichgewichtsorgan befindlichen, sensorischen Zellen werden Haarzellen genannt. Der Name kommt von deren fingerartigen Ausstülpungen, den Stereovilli, welche sich von der an der Spitze der Zelle befindenden kutikulären Platte in den Endolymphe gefüllten Raum erstrecken. Haarzellen gehören zu den Mechanorezeptoren, da sie als Antwort auf das Abbiegen ihrer Stereovilli mit einer Membranpotentialsänderung und deren Weiterleitung an die Nerven reagieren. Sie wandeln damit mechanische Energie in Nervenimpulse um.

Der Zellkörper selbst wird vom Perilymphfach beschränkt (siehe Abb. 11). Schematisch unterscheiden sich die beiden Arten von Zellen, die innere Haarzellen und die äußere Haarzellen, durch ihre Form und das Muster ihrer Stereovilli. Während die Stereovilli der

äußeren Haarzellen ein W oder ein U beschreiben, so sind die der inneren in einer Linie angeordnet.

Jedes Stereovilli ist von einer Plasmamembran aus Zellmantel Material überzogen. Dieser Mantel stellt ein negativ geladenes Netz für die externe Oberfläche jedes Stereovillis und erhält einen geringen Abstand zwischen zwei benachbarten Stereovilli.

Zwischen benachbarten Stereovilli befinden sich feine seitliche Verbindungen, sowie an deren Spitze sogenannte Tip Links, welche mit der dahinterliegenden, größeren Reihe verknüpft sind. So bewegen sich die Stereovilli, sobald nur die Spitzen der größten in Bewegung gesetzt werden. Die Stereovilli der äußeren Haarzellen sind in mehreren Reihen angeordnet, welche sich in Ihrer Länge unterscheiden. Diese Eigenschaft soll deren umknicken verhindern und die Empfindlichkeit erhöhen.

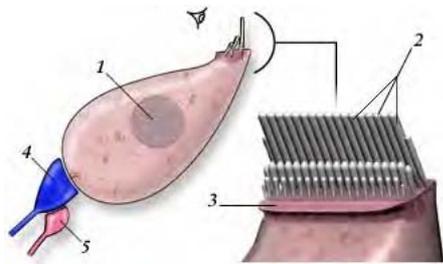


Abb. 14: innere Haarzelle allgemein

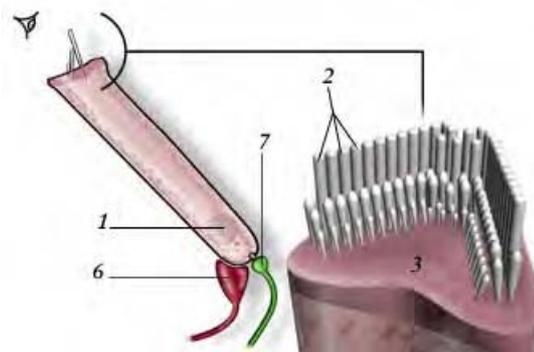


Abb. 15: äußere Haarzelle allgemein

Zu Abb. 14 , 15 :

1. Kern
2. Stereovilli
3. Kutikuläre Platte
4. Zuführendes Synapsenradialende (blau)
5. Seitliches wegführendes Synapsenende (rosafarben)
6. Wegführendes Synapsenmittelende (rot)
7. Gewundenes zuführendes Synapsenende (grün)

In der menschlichen Schnecke gibt es ungefähr 3.500 innere und ca. 12.000 äußere Haarzellen. Diese Zahl ist gering, wenn sie mit den Millionen der Fotorezeptoren in der Retina oder in den Chemorezeptoren in der Nase verglichen wird! Zu dieser geringen Anzahl kommt hinzu, dass diese schon nach der zehnten Schwangerschaftswoche erreicht wird und von diesem Stadium der Schnecke nur Haarzellen verlieren kann.

4.4 Die Stereovilli und der Mechanisch-Transduktive Prozess

Meist um die hundert Stereovilli sind im Allgemeinen in drei Reihen, der Länge nach geordnet auf der Oberseite der Haarzelle angebracht. Zusätzlich zu den dünnen Tip Links (siehe Abb. 16, gezeigt in Rot), welche eine wichtige Bedeutung im mechanisch-transduktiven Prozeß (siehe 4.4) besitzen, sind desweiteren durch seitliche Querverbindungen derselben Reihe, sowie von Reihe zu Reihe Verknüpft.

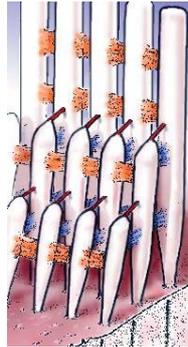


Abb. 16: Anordnung der Stereovilli mit Tip Links

Der Mechanisch-Transduktive Prozess ist zuständig für die Erfassung der mechanischen Energie, bzw. Vibrationen und deren Umwandlung in Nervenimpulse. Diese Haarzelledepolarisierung basiert nach einer mechanischen Öffnung der kationischen Führungen, welche auf den Stereovilli gelegen, somit einen Ausgleich der Membranpotentiale auslöst.

Die Tip Links erlauben eine schnelle Öffnung, welche für alle Stereovilli synchronisiert ist, wenn sie in Richtung zur Stria Vascularis verbogen werden. Wegen der hohen Konzentration im Endolymph von Kalium (K^+), dringt dieses in die Zelle ein und depolarisiert deren Membrane.

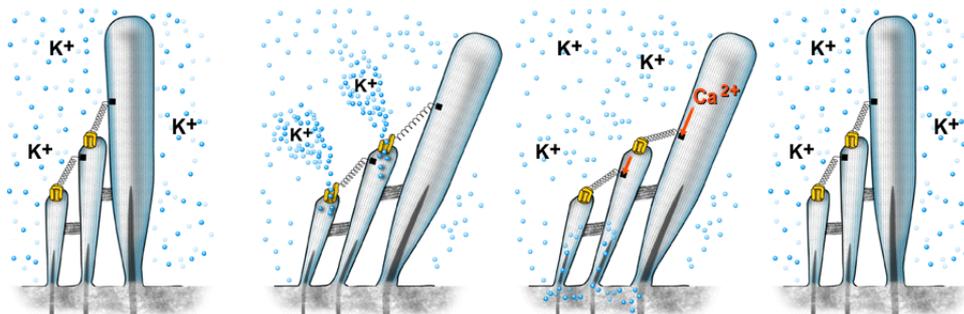


Abb. 17: Mechanischer Transduktionsprozess

Das Schliessen der Öffnungen tritt vor einer Rückkehr der Stereovilli zu ihrer Ausgangsposition auf. Diese Rückstellereinheit wird von Ca^{2+} aktiviert, dessen interne Konzentration steigt, solange die Öffnungen das K^+ einströmen lassen. Das Ca^{2+} aktiviert ein Bewegungsprotein, das den Rückstellantrieb von der Spitze nach unten auslöst. Diese Einheit

verringert die Zeitkonstante der Öffnung. Auf diese Weise lassen sich die Zyklen der mechanischen Transduktion in schneller Reihenfolge, d.h. für Hochfrequente Schwingungen umsetzen.

Da es sich bei dieser Transduktion um den Ausgleich elektrischer Potenziale, welche während, bzw. nach einem Reiz wieder aufgefüllt werden müssen, handelt, so ist eine zeitliche Gewöhnung der Hörschwelle zu beobachten. Eine Person nimmt einen Dauerton nach gewisser Zeit deutlich weniger laut wahr als wenn derselbe Ton nach einer kurzen Pause erneut erfolgt. Zur Wiederherstellung der Potentiale gibt den sog. Hörermüdungstest, bei welchem ein Dauerton mehrfach um 5 db erhöht wird, damit er wieder vom Patienten wahrgenommen wird. Wenn die Hörschwelle um 30 dB abwandert, wird eine neurale Schwerhörigkeit diagnostiziert. Das heißt, ein gewisses Grundpotential muß immer erhalten bleiben.

4.5 Unterschiede und Aufgaben der beiden Haarzellentypen

Die beiden Haarzellen im Cortischen Organ unterscheiden sich nicht nur in ihrer Geometrie. So ist z.B. die Anzahl der äußeren Haarzellen um mehr als das dreifache größer, als die der inneren. Noch verwunderlicher ist die Tatsache, das 95 % der zum Gehirn führenden Nerven mit den inneren Haarzellen verbunden sind, also die vom Gehirn erhaltenen Informationen über die akustische Welt vorwiegend von den inneren Haarzellen stammt. Hingegen sind lediglich die äußeren Haarzellen mit den vom zentralen Nervensystem kommenden Bahnen verbunden.

Da man damals nur an toten Objekten Untersuchungen anstellte, so war der Grund für diese Tatsache unbekannt. Auch die Frequenzselektivität der menschlichen Hörfähigkeit, wie sie experimentell nachgewiesen wurde, konnte durch eine langjährige Analyse des Cortischen Organs von Ingenieuren nicht erklärt werden. Erst in den späten siebzigern wurde das Konzept, daß eine Quelle mechanischer Energie in der Cochlea existiert, untersucht. Experimentell validiert wurde die Behauptung durch den Nachweis im Innenohr erzeugter Geräusche. Dieser Effekt wird Otoakustische Emission genannt (siehe Abschnitt 4.6).

Innerhalb von fünf Jahre entdeckte man die Fähigkeit der äußeren Haarzellen, sich unter elektrischer Anregung zu verlängern und zu verkürzen. Diese Fähigkeit wird als Elektromotilität bezeichnet und wird in Bezug auf die Hörfähigkeit als die eines Cochlearverstärkers wahrgenommen, der die Empfindlichkeit und Frequenzselektivität der mechanischen Erschütterungen der Schnecke verfeinert. Ohne diese Eigenschaft der äußeren Haarzellen würde die untere Hörschwelle um ca. 50 dB angehoben, wobei ab diesem Nivaeu die Hörfähigkeit wieder normal wäre.

4.6 Otoakustische Emission

Entdeckt wurde die Otoakustische Emission im Jahr 1978. Damals konnte man diese nicht völlig erklären, was erst mit dem Verständnis des aktiven Mechanismus' der äußeren Haarzellen möglich war. Kontraktionen, bzw. Verlängerungen der äußeren Haarzellen selbst bringen die Schneckenflüssigkeiten zum vibrieren. Der Weiterleitungsmechanismus über

die Gehörknöchelchen funktioniert auch in umgekehrter Richtung und bringt diese Vibrationen zurück an die Luft des äußeren Gehörgangs. Dort konnte man die Schallwellen mithilfe eines empfindlichen Mikrophons messen.

Heut zu Tage wird die Otoakustische Emission routinemäßig bei einer Untersuchung gemessen, um Schäden bei der Hörfähigkeit festzustellen.

5 Offene Fragen

5.1 Transduktiver Prozess und die Funktion der Tip Links

Nach Verlust der Tip Links gehen die Transduktionskanäle in einen offenen Zustand über und zeigen trotzdem noch „tonische Mechanosensitivität“. Diese Ergebnisse lassen sich nicht mit den Tip Links als einziges sogenanntes „Gating-Element“ erklären. Um die Eigenschaften der Transduktionskanäle besser verstehen zu können, werden die pharmakologische Blockierbarkeit und die Wirkung spezieller Antikörper auf das Verhalten der Haar-sinneszellen untersucht.

5.2 Elektromotilität und ihre Steuerung

Neben der Kraftamplitude und der Geschwindigkeit der Elektromotilität ist der richtige Zeitpunkt der Krafteinkopplung durch die äußeren Haarzellen von entscheidender Bedeutung. Ein falsches „Timing“ würde eine Abschwächung der Basilarmembranauslenkung und damit eine Abnahme der Empfindlichkeit bewirken. Mit Hilfe dreidimensionaler Schwingungsmessungen konnte gezeigt werden, daß das Schwingungsverhalten der auf dem Cortischen Organ liegenden Tektorialmembran für den richtigen Zeitpunkt der Krafteinkopplung von entscheidender Bedeutung ist.

Das einfache Modell der Elektromotilität der äußeren Haarzellen läßt viele Fragen offen. Da sich das Hörvermögen der Säugetiere bis weit in den Ultraschallbereich erstrecken kann, muß die Elektromotilität sehr schnell sein, um tatsächlich als Motor der cochlearen Verstärkung in Frage zu kommen.

Die Geschwindigkeit der Elektromotilität isolierter äußeren Haarzellen wurde untersucht und es konnte nachgewiesen werden, daß die elektrisch induzierten Längenänderungen bis zu einer Stimulationsfrequenz von 100 kHz arbeitet.

Literatur

- [Broc96] Brockhaus Lexikon in 24 Bänden
19. Überarbeitete Auflage
- [WieF77] Wie Funktioniert das? Der Mensch und seine Krankheiten
1977
- [DPFa96] Peter Dallos, Arthur N. Popper, Richard R. Fay
The Cochlea
Springer Verlag
ISBN 0-387-94449-4
- [Earl03] Earlab at Boston University
<http://earlab.bu.edu/>
- [Coch02] Promenade round' the cochlea
<http://www.iurc.montp.inserm.fr/cric/audition/>
- [Ghrg03] Der Gehörratgeber
<http://www.gehoerratgeber.de/>
- [MaNo03] F. Mammano, R. Nobili
The Cochlea
<http://www.vimm.it/cochlea/>
- [Mamm03] F. Mammano
The Cochlea
Graphic tour of the inner ear's machinery
<http://www.sissa.it/multidisc/cochlea/cochlea.html>
- [CBPL02] Bobby R. Alford, William Brownell, Ph.D.
Cochlear Biophysics Laboratory
Department of Otorhinolaryngology and Communicative Sciences
<http://www.bcm.tmc.edu/oto/research/cochlea/>

Das menschliche Ohr (Teil 2)

David Albrecht

1. Einleitung

Als Ingenieur würde man den auditorischen Pfad des Menschen sicher ganz anders konstruieren als es die Natur getan hat. Im Hörsystem des Menschen sucht man vergeblich nach klaren mathematischen Strukturen. Umso mehr erstaunt die enorme Präzision und die Leichtigkeit mit der der Mensch mit akustischen Signalen umgeht. Vergleicht man die Leistungsfähigkeit des menschlichen auditorischen Pfades mit technische Systemen (zum Beispiel im Gebiet der Spracherkennung), stellt man fest daß man noch weit entfernt von dem menschlichen Vorbild ist.

Am leichtesten lassen sich die Vorgänge in den ersten auditorischen Gebieten, direkt nach der Cochlea, beschreiben. Dort werden Töne vor allem nach ihren physikalischen Eigenschaften¹ kodiert. Beschäftigt man sich allerdings mit Kernen in höheren Ebenen des auditorischen Pfades stellt man fest, daß die Neuronen auf immer komplexere Schallmuster spezialisiert sind. Diese hohe Komplexität ist natürlich erforderlich um zum Beispiel sprachliche Informationen verarbeiten zu können. Durch die im folgenden beschriebenen Untersuchungen an Neuronen in unterschiedlichen Gebieten des auditorischen Pfades wurde versucht nachzuvollziehen welche Kerne im Gehirn maßgeblich am Verarbeiten von Geräuschen beteiligt sind und gleichzeitig herauszufinden welche konkreten Aufgaben der Geräuschesverarbeitung in den verschiedenen Kernen gelöst werden. Dies ist allerdings bei der Vielzahl an Neuronen und durch die fehlenden mathematischen Strukturen äußerst schwierig. Weiterhin können den Gebieten oft nicht eindeutig bestimmte Aufgaben zugeordnet werden, da bereits vorverarbeitete Schallmuster in nachfolgenden Kernen erneut bearbeitet werden und sich die Herausarbeitung von spezifischen Eigenschaften der akustischen Information auf mehrere Ebenen verteilt.

Weitere Schwierigkeiten ergeben sich durch die in Untersuchungen angewendeten Narkosemittel, die die Antwort von Neuronen beeinflussen können, und durch die Weiterentwicklung des Hörsystems vorallem in den höheren Ebenen des auditorischen Pfades. Dort sind die gewonnenen Ergebnisse oft nur Momentaufnahmen.

2. Anatomie des auditorischen Pfades

Der auditorische Pfad besteht im Wesentlichen aus drei Komponenten:

- (1) Dem auditorischen Sinnesorgan – der Cochlea, oder dem inneren Ohr – welches, unterstützt durch das äußere Ohr und dem Mittelohr, akustische Signale in elektrische Pulszüge umwandelt und kodiert.
- (2) Dem Hörnerv, der die elektrischen Pulszüge an das Gehirn übermittelt

¹ Intensität und Frequenz

(3) Den auditorischen Gebiete des Gehirns

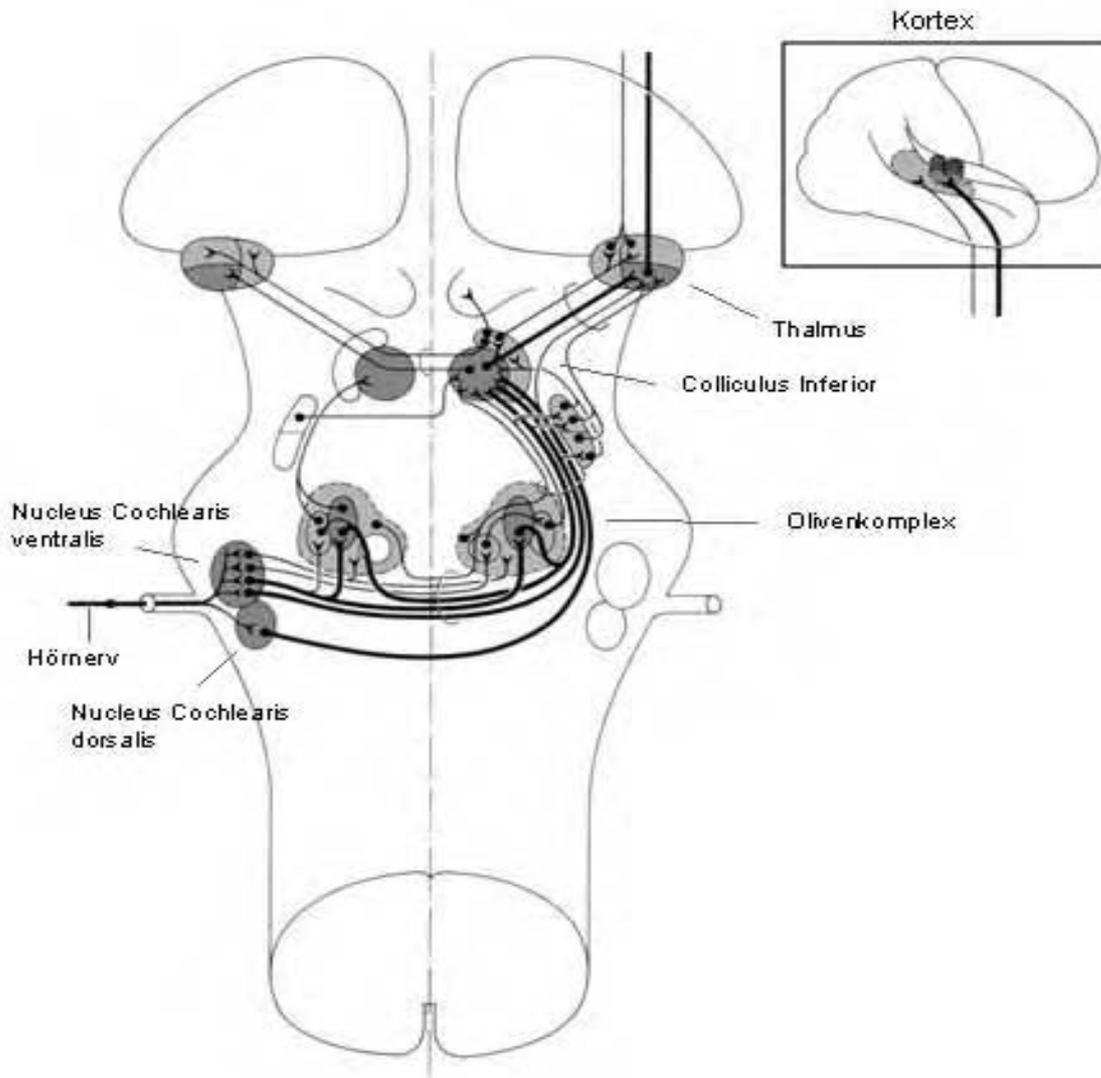


Abb. 1: Überblick über das Hörsystem

Geräusche die in das äußere Ohr eindringen setzen winzige Knochen im Mittelohr in Bewegung, die wiederum Druckschwankungen in der größtenteils mit Flüssigkeit gefüllten Cochlea in Gang setzen wodurch eine Verdrängungswelle entsteht, die sich entlang der Basilarmembran ausbreitet. Diese sogenannte Wanderwelle führt zur Deflexion der Stereozilien der äußeren Haarzellen. Die äußeren Haarzellen verstärken und verschärfen die Wanderwelle durch schnelle Bewegungen drastisch und erhöhen damit die Empfindlichkeit und Frequenzselektivität des Hörvorgangs.

Die verstärkte Wanderwelle wiederum stimuliert die inneren Haarzellen, welche elektrische Rezeptorpotentiale erzeugen. Es entstehen Aktionspotentiale², die über den Hörnerv zum Cochleakern (Nucleus Cochlearis), der ersten Station des zentralen auditorischen Nervensystems, und zur Olive des Hirnstamms übertragen werden. Diese Aktionspotentiale können mit Hilfe einer Mikroelektrode gemessen werden.

Betrachtet man die Cochlea als eine Ansammlung von sehr genau eingestellten und nicht linearen Frequenzfiltern sind die auditorischen afferenten³ Nervenfasern die weitreichenden

² Elektrische Pulse

³ Vom Empfindungsorgan zum zentralen Nervensystem hinführend

Übertragungsleitungen die die Ausgabe dieser Filter durch Aktionspotentiale zum Cochleakern leiten. Etwa 20 Nervenfasern beginnen an jeder inneren Haarzelle. Die Antwort der Hörnervenfasern spiegelt also die Frequenzanalyse wieder, die der Stelle in der Cochlea entspricht an der sich die inneren Haarzellen befinden, welche mit der betrachteten afferenten Nervenfasern verbunden sind. Neben den afferenten Nervenfasern im Hörnerv existieren aber auch efferente⁴ die fast ausschließlich nur an den äußeren Haarzellen enden (etwa 6 pro Haarzelle) [Zenn94]. Die efferenten Fasern beginnen im wesentlichen in der oberen Olive. Mit ihrer Hilfe werden einige Funktionen der Cochlea vom Gegenohr oder vom zentralen Nervensystem gesteuert. Nur wenige von ihnen verlaufen von der Olive statt zur Cochlea zum Nucleus Cochlearis.

Der Hörnerv verlässt das Ohr durch den inneren Gehörgang und zieht zum Kleinhirnbrückenwinkel. Seine afferenten Fasern teilen sich und ziehen im Hirnstamm zum Nucleus Cochlearis ventralis⁵ sowie zum Nucleus Cochlearis dorsalis⁶. Als Unterabteilungen werden im wesentlichen die anteroventralen und posteroventralen sowie die dorsalen Kerngebiete unterschieden. Jedes Nucleus Cochlearis Gebiet erhält tonotopische Information vom gesamten Feld der inneren Haarzellen. Folglich bleibt die Tonotopie⁷ der Cochlear auch teilweise in den Gebieten des Nucleus Cochlearis erhalten. Die primären Hörnervenfasern verzweigen sich an ihren zentralen⁸ Enden, die nachfolgenden afferenten sensorischen Neuronen der Hörbahn sind charakteristischerweise an ihren peripheren und/oder an ihren zentralen Enden verzweigt. Dadurch können synaptische Kontakte zu verschiedenen nach- oder vorgeschalteten Neuronen gebildet werden (Divergenz). An vielen nachgeschalteten sensorischen Neuronen enden darüber hinaus mehrere vorgeschaltete Afferenzen mit Synapsen (Konvergenz). Konvergenz und Divergenz erlauben es die Hörinformation über viele parallele Kanäle in höhere Bereiche des auditorischen Systems zu übermitteln, wodurch ein großes Maß an Redundanz entsteht.

Der Nucleus Cochlearis zeigt eine komplexe neuronale Struktur in einer relativ frühen Phase des Hörprozesses. Er hat eine parallele und hierarchische Struktur, mit mehreren inneren Nervenbahnen und verschiedenen Eingängen von tieferen und höheren Ebenen des Hörsystems.

Abb. 2 beschreibt die Organisation des äußeren Hörsystems. Die Pfeile geben die Richtung der Signalübertragung an. Innere und äußere Haarzellen werden durch die Blöcke mit der Bezeichnung IHC und OHC dargestellt. Die Cochlea afferenten Neuronen durch die Blöcke "type 1" und "type 2". Die parallelen Blöcke 1 bis n ab der Ebene der Cochlea veranschaulichen die Tonotopie.

4 Vom zentralen Nervensystem wegführend

5 Ventral: An der Vorderseite befindlich

6 Dorsal: An der Rückseite befindlich

7 Räumliche Aufteilung

8 Betrifft hier das zentrale Nervensystem

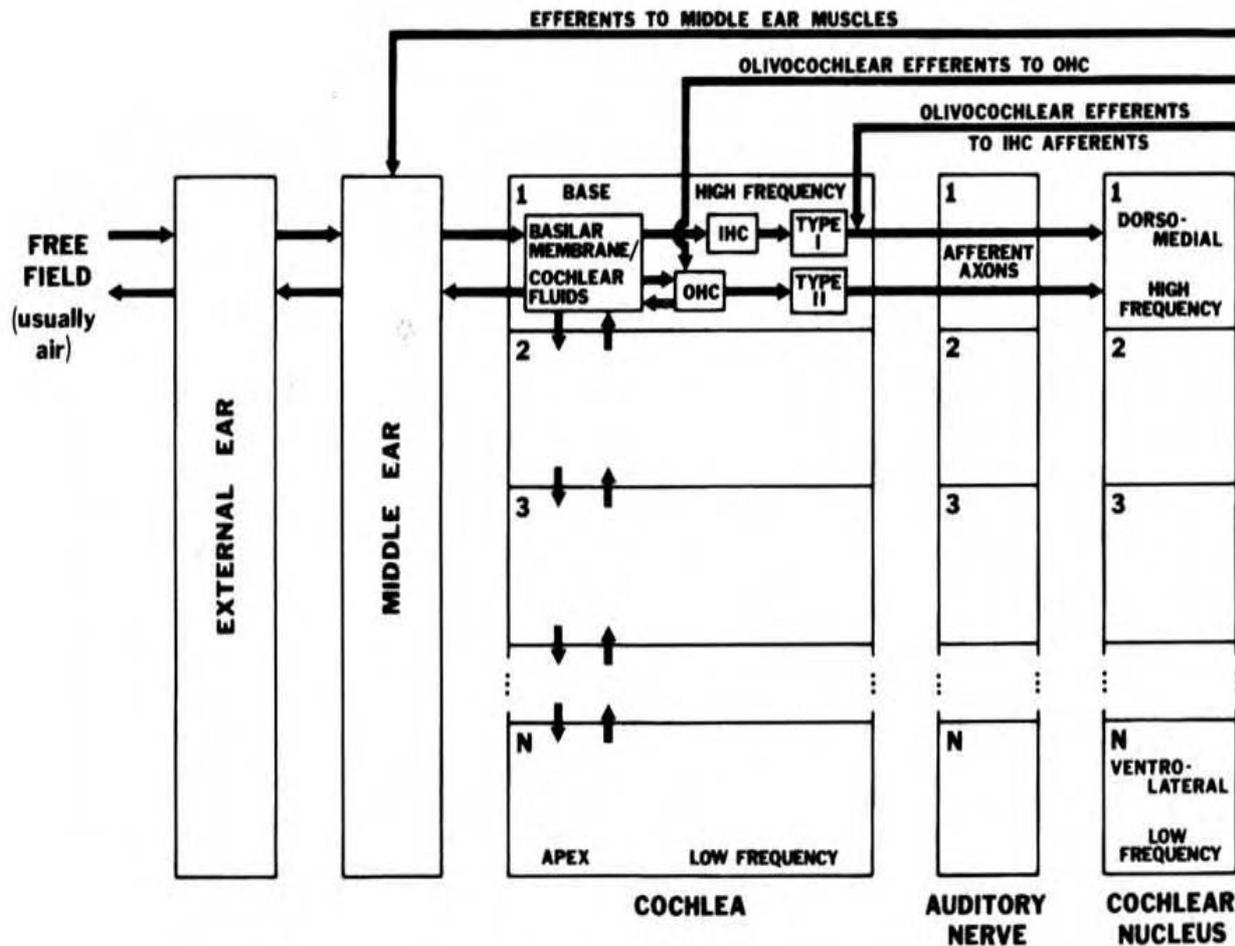


Abb. 2: Organisation des äußeren Hörsystems

Die einfache Signal-Kodierung in den primären Neuronen wandelt sich grundlegend ab dem Nucleus Cochlearis und weiter zunehmend mit jedem höheren Neuron. Das Ortsprinzip wird aber beibehalten, bestimmte Schallfrequenzen werden an bestimmten Orten der auditorischen Kerne repräsentiert. Jeder Neuronentyp des Nucleus Cochlearis, der Informationen an andere Kerne weitergibt, tut dies mit einer Struktur die auf weitere Divergenzen schließen lässt. Einige Nucleus Cochlearis Neuronen projizieren direkt zum Colliculus Inferior, der nächsten wichtigen Umschaltstation und andere zu verschiedenen Gebieten des oberen Olivenkomplexes sowie zum Nucleus lateralis lemnisci (lateraler⁹ Schleifenkern), der ebenfalls zum Colliculus Inferior überträgt. Der Olivenkomplex besteht erneut aus mehrern Kerngruppen. Hier werden erstmals binaurale akustische Signale verglichen.

Im zentralen Kern des Colliculus Inferior kommen von mehr als 20 identifizierten Neuronen aus annähernd 10 Kernen konvergente Information an. Dort werden zum Beispiel ortskodierte Signale des oberen Olivenkomplexes mit den bereits komplex verarbeiteten Signalen des dorsalen Kerngebiets verknüpft. Beachtenswert ist, daß die ab und aufsteigenden Nervenfasern zu einer einzigen tonotopischen Karte zusammenlaufen. Im Hinblick auf die binauralen Eigenschaften der Neuronen im zentralen Kern des Colliculus Inferior wurde durch Versuche mit Geräuschquellen im freien Raum gezeigt, daß sie räumliche rezeptive Felder besitzen.

Abb. 3 ist eine schematische Darstellung der Divergenz und Konvergenz in der Hörbahn von der Cochlea bis zum Colliculus Inferior.

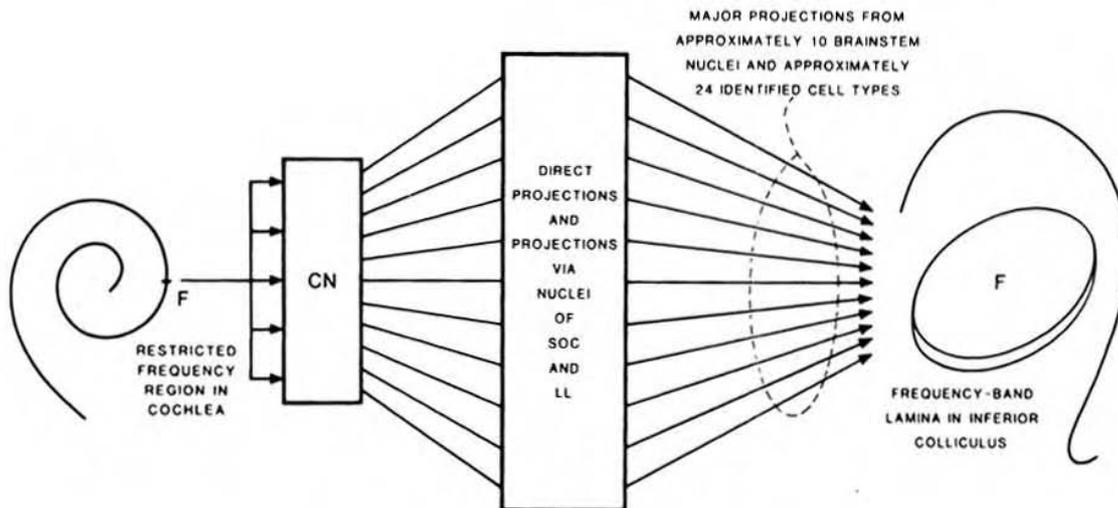


Abb. 3: Divergenz und Konvergenz der Hörbahn

Vom Colliculus Inferior führt die Hörbahn weiter zum Thalamus, in dem eine gefühlsmäßige Bewertung der akustischen Information und bereits eine Vorbereitung auf motorische Antworten stattfindet, und wird dort umgeschaltet, bevor die Hörrinde erreicht wird. Die Hörrinde besitzt einen zentralen Bereich, den primären auditorischen Kortex. Alle Prozesse auf Ebenen unterhalb des Kortex laufen unbewusst ab und erst hier wird dem Menschen bewusst, daß er etwas hört. Die gemessenen neuronalen Antworten sind sehr komplex und viele Neuronen zeigen eine besondere Empfindlichkeit gegenüber charakteristischen Merkmalen spezifischer komplexer Schallsignale. Außerdem ist die auditorische Hirnrinde möglicherweise für das auditorische Kurzzeitgedächtnis von Bedeutung.

Einen kleinen Überblick über die Prozesse, die der Kortex durchführt oder bei denen er unterstützend wirkt zeigt folgende Auflistung:

Notwendig für:

1. die Analyse komplexer Schallsignale
2. die Diskriminierung auditorischer Zeitmuster
3. ein Kurzzeitgedächtnis, wenn ein auditorischer Stimulus vor einem zeitlich folgenden Stimulus unverständlich ist
4. schwierige auditorische Aufgaben, die ein vorhergehendes Erlernen erfordern

Unterstützend bei:

5. der Schalllokalisation und räumlicher Wahrnehmung (Entstehung eines auditorischen Raumgefühls)
6. der selektiven Aufmerksamkeit
7. der Unterdrückung unangemessener, motorischer Antworten
8. der Identifizierung eines Stimulus (Wahrnehmung) [Zenn94]

Je höher die Neuronen, desto mehr sind sie auf Merkmale hochkomplexer Schallmuster spezialisiert. Sie können weitere charakteristische Eigenschaften des Schallreizes (z.B. sprachliche Information) herausarbeiten und auf indirekte Beurteilung vorbereiten. Neuronen im Thalamus und im Kortex reagieren empfindlich auf bestimmte Eigenschaften der Frequenz- oder der Amplitudenmodulationen. Zum Beispiel auf Richtung oder Rate der Modulation. Untersuchungen des gesamten auditorischen Systems lassen auf eine tonotope Organisation durch das gesamte auditorische System und damit bis hin zum Kortex schließen.

Tabelle 1 gibt Auskunft über die Anzahl von Zellen in den auditorischen Kernen des Affen. Beim Menschen besteht ein ähnliches Verhältnis der Zellenanzahl, aber es sind insgesamt noch mehr.

Kern	Anzahl von Zellen im Kern
Nucleus Cochlearis	88 000
Nucleus olivus superior (oberer Olivenkomplex)	34 000
Leminiscus Lateralis	38 000
Colliculus Inferior	392 000
Medialer geniculater Körper (pars principalis) (Thalamus)	364 000
Auditorischer Kortex	10 000 000

Tabelle 1: Anzahl von Zellen in den auditorischen Kernen des Affen

3. Der Hörnerv

Der Hörnerv überträgt die von den inneren Haarzellen aufgenommenen akustische Information zum Nucleus Cochlearis, wo er endet. Etwa 20 vorwiegend affarente Nervenfasern beginnen an jeder inneren Haarzelle. Die Informationen werden durch Aktionspotentiale, die entlang der kabelartigen Axon fließen und in Zehnteln von Millisekunden weitergegeben werden, übertragen. Alle Informationen, die der Mensch auditorisch verarbeitet, passieren den Hörnerv. So wie man einen Stimulus vollständig durch physikalische Eigenschaften beschreiben können, kann man ihn auch durch die Angabe aller Aktivitäten der Hörnerven beschreiben.

3.1 Spontane Aktivität

Werden Hörnervzellen nicht durch Geräusche stimuliert sind sie keineswegs inaktiv, sondern weisen Aktionspotentiale von weniger als 1/sek bis zu 140/sek auf. Diese "spontane Aktivität" wird sehr wahrscheinlich von inneren Haarzellen bestimmt, da diese Aktivität in Regionen ohne innere Haarzellen nicht vorhanden bzw. in Regionen in denen Haarzellen Stereozilien fehlen weniger stark ist.

3.2 Antwort auf Töne

3.2.1 Beschreibung im Frequenzbereich

Werden Cochlea affarente Nervenzellen durch ein Geräusch stimuliert, beobachtet man eine verstärkte Entladungsrate. Dabei wird die Zeitdauer des Schallreizes durch die Zeitdauer der Aktivierung der Nervenfasern kodiert. Die Höhe des Schalldruckpegels wird durch die Entladungsrate verschlüsselt. Die Zunahme der Entladungsrate ist nichtlinear und hängt von der Spontanaktivität der Einzelfaser ab. Allerdings kann eine bestimmte Nervenfasern eine bestimmte Entladungsrate nicht überschreiten, sondern erreicht ab einem bestimmten Schalldruckpegel einen Sättigungsbereich. Trotzdem kann die Information noch höherer Lautstärken weitergegeben werden,

da dann eine zunehmende Zahl benachbarter Fasern aktiviert wird.

In Abb. 4 wird die Verschlüsselung des Schalldrucks durch die Entladungsrate der Nervenimpulse sowie durch die Rekrutierung der Nachbarfasern bildlich verdeutlicht.

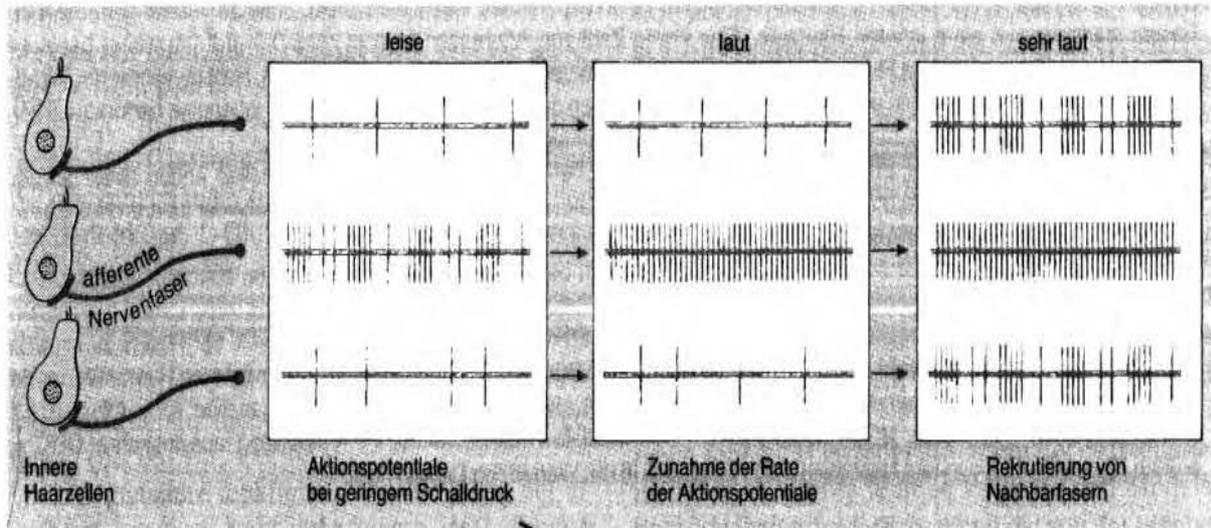


Abb. 4: Verschlüsselung des Schalldrucks

Der Hörnerv behält das Ortsprinzip der Cochlea bei, jede Nervenfasern kann in ihrem maximalen Empfindlichkeitsbereich einer bestimmten Frequenz zugeordnet werden. Bei niedrigen konstanten Stimulus Intensitäten wird eine verstärkte Entladungsrate nur bei bestimmten Frequenzen beobachtet. Die Kombination von Intensität und Frequenz die gerade eine messbare Erhöhung der spontanen Aktivität aufweist wird als Abstimmungskurve bezeichnet.

Die Darstellung einer idealisierten Abstimmungskurve sieht man in Abb. 5 und einige Beispiele für Abstimmungskurven von Cochlea affarenten Neuronen in Abb. 6.

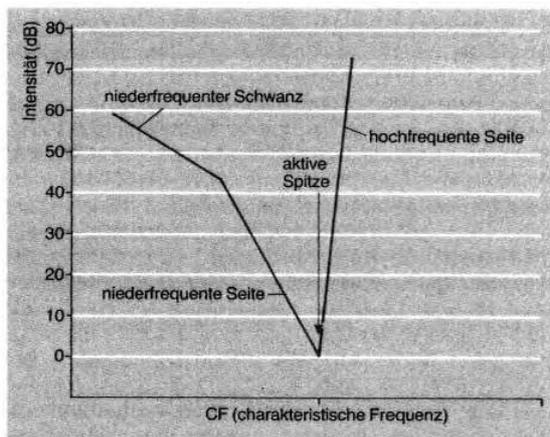


Abb. 5: idealisierte Abstimmungskurve

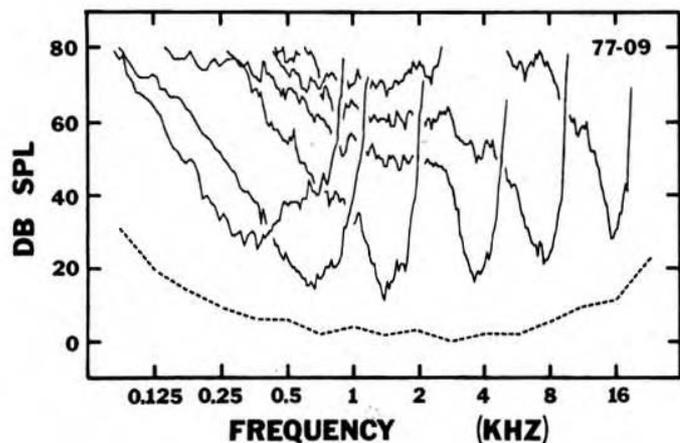


Abb. 6: Abstimmungskurven von Cochlea affarenten Neuronen

Die Frequenz bei der Antworten mit der kleinsten Intensität auftreten wird als "charakteristische Frequenz" (CF) bezeichnet. Die CF ist eine grundlegende Eigenschaft jeder Cochlea affarenten Nervenzelle und liefert Information über den Ort der Haarzelle in der Cochlea, die von der Nervenzelle belegt ist. Nervenzellen mit einer hohen CF belegen innere Haarzellen am unteren Ende der Cochlea und die mit einer niedrigen CF Haarzellen im Cochlea-Apex.

Die Form der Abstimmungskurve ändert sich systematisch mit der CF: bei hohen CF zeigen die

Abstimmungskurven steile Steigungen, bei niedrigen CF beobachtet man flache Steigungen und die Kurve ist breiter und symmetrischer. Obwohl die absolute Bandbreite der Abstimmungskurve sich mit höherer CF ebenfalls erhöht, nimmt die relative Bandbreite mit höherer CF ab (vergleiche Abb. 6). Desweiteren gibt es eine Beziehung zwischen der spontanen Aktivität von Cochlea affarenten Nervenzellen und ihrem Schwellenwert bei CF. Nervenzellen mit hoher spontaner Aktivität (>18 Pulse/sek) haben den niedrigsten Schwellenwert, welcher bei gegebener CF nicht mehr als um 10 Dezibel variiert. Im Gegensatz dazu haben Nervenzellen mit niedriger spontaner Aktivität (< 0.5 Pulse/sek) einen höheren Schwellenwert der auch variabler ist. [PoFa92]

Da die Antworten der Nervenzellen nicht linear sind, ist es notwendig viele verschiedene Stimuli mit verschiedenen Intensitäten zu benutzen. Bei Stimulationen mit Einzeltönen erhöht sich die durchschnittliche Antwortrate in Proportion zum Geräuschpegeldruck in einem begrenzten Intensitätsbereich, eventuell wird ein Sättigungswert erreicht. Nervenzellen die einen konstanten Sättigungswert erreichen besitzen in der Regel niedrigere Schwellenwerte und höhere spontane Aktivität als die ohne einen Sättigungswert. Rate-Intensitäts Funktionen unterscheiden sich aber nicht nur beim Schwellenwert sondern auch in ihren Steigungen. Für Stimulusfrequenzen unter CF, haben die Rate-Intensitäts Kurven steilere Steigungen, bei Frequenzen über CF werden die Steigungen mit steigender Frequenz immer flacher.

In Abb. 7 sind Rate-Intensität Funktionen für Antworten auf Töne von Cochlea affarenten Neuronen der Katze dargestellt. Die jeweilige Stimulusfrequenz ist als Parameter über den Kurven angegeben. Man erkennt das die Kurven bei Frequenzen über CF (gestrichelt) viel flacher ausfallen. Rechts sind Antworten auf Töne mit CF von Neuronen mit ähnlicher CF aber unterschiedlichen Schwellenwerten zu sehen. Man erkennt, daß Neuronen mit niedrigem Schwellenwert den Sättigungsbereich schneller erreichen.

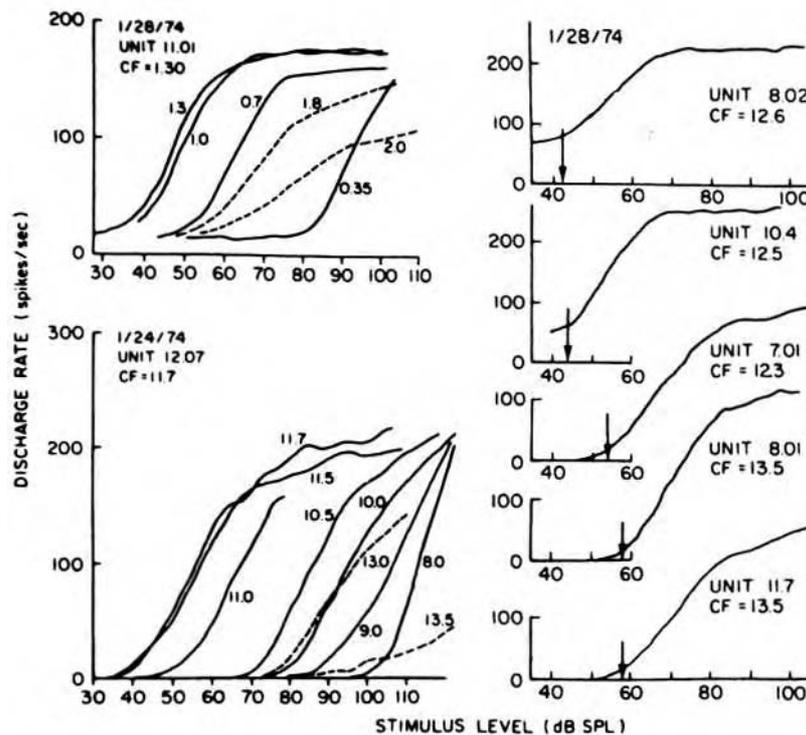


Abb. 7: Rate-Intensität Kurven

Eine allgemeine Beschreibung von Cochlea Nervenzellenantworten auf Einzeltöne erhält man indem man die Antworten als Funktion von Frequenz und Intensität betrachtet.

Wie in Abb.8 für verschiedene Stimulusintensitäten dargestellt.

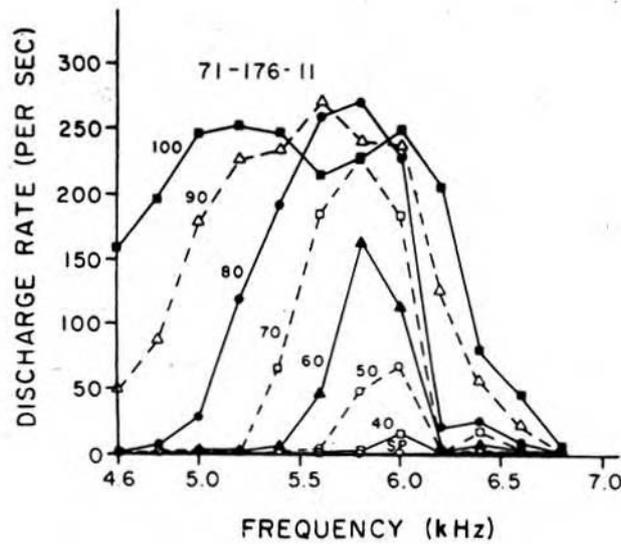


Abb. 8: Rate-Frequenz Kurven

Bei niedrigem Stimuluslevel antwortet das Neuron nur auf einen engen Frequenzbereich, bei höherem Level weitet sich der Bereich zu höheren und niedrigeren Frequenzen aus. Dabei stellt man fest das sich mit höherem Stimuluslevel der Frequenzbereich unter CF (6200 Hz) stärker vergrößert als der über CF. Außerdem verschiebt sich die Stelle an der die höchste Entladung stattfindet mit steigendem Stimuluslevel zu niedrigeren Frequenzen.

3.2.2 Beschreibung im Zeitbereich

Im Bereich der Zeit ist das Poststimulus-Zeit-Histogramm die meist benutzte Darstellung von Spikezügen. Dabei werden die Antworten auf einen sich wiederholenden identischen Stimulus addiert.

Ein Poststimulus-Zeit-Histogramm der Antwort eines einzelnen Chinchilla Cochleaneurons auf einen 9450 Hz (CF) und einen 500 Hz Ton sieht man in Abb. 9.

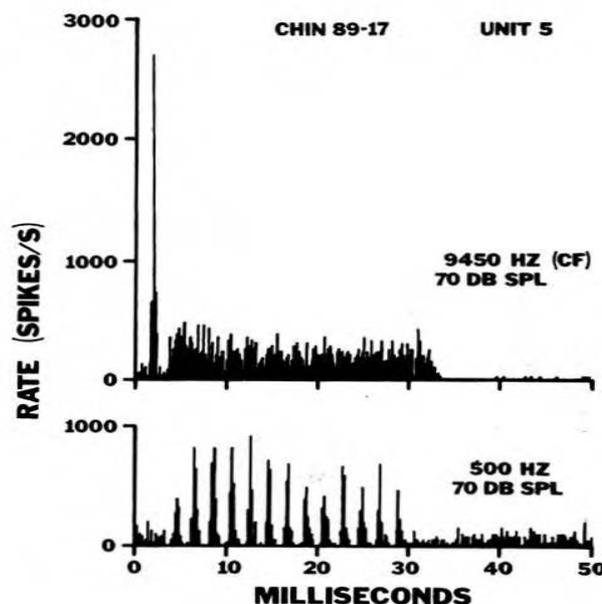


Abb. 9: Poststimulus-Zeit-Histogramm

Die spontane Aktivität vor der beginnenden Antwort ist klar zu erkennen. Weiterhin erkennt man

für Antworten auf Töne mit CF im Gegensatz zu Tönen unter CF anfänglich eine sehr starke Entladungsrate gefolgt von einem kurzen Einschnitt. Die Antwort nimmt fortwährend ab bis zu einem tiefen Wert nach etwa 10-12 msec nach der eine setige Rate bis zum Ende des Stimulus erreicht wird, offensichtlich eine Anpassung. Nach dem Ende des Stimulus wird die spontane Aktivität eine Zeit lang unterdrückt und tritt erst nach 1-30 Sekunden wieder auf.

Das bedeutendste Merkmal von Poststimulus-Zeit-Histogrammen bei Antworten auf niedrigfrequente Töne ist die Anwesenheit von mehreren Spitzen in regelmäßigen Abständen entsprechend einer Periode der Stimulusfrequenz. Obwohl Cochlea affarente Nervenzellen selten mit einer Rate feuern die hoch genug ist, um in jedem Stimuluszyklus zu feuern (die maximale Entladungsrate liegt bei etwa 200 Spikes/sek), tendiert die Entladungsrate bei Stimuli unter 4 kHz dazu sich bei bestimmten Phasen des Zyklus zu erhöhen und sich bei der entgegengesetzten Phase wieder zu verringern. Auf diese Weise spiegeln die Spikezüge die Periodizität der Stimuluswellenform wieder. Dieses Phänomen wird "Phasenkopplung" genannt.

In Abb. 10 sieht man wie Schallstimuli, Position der inneren Haarzellen und Nervenaktionspotentiale zusammenhängen. Bei Auslenkung durch den höchsten Punkt der Schallwelle werden die Stereozilien der Haarzellen in Exzitationsrichtung ausgelenkt und es folgen Aktionspotentiale des Nervs. Am tiefsten Punkt ist genau das Gegenteil der Fall. Haarzelle und Nerv antworten also nur also nur bei einer bestimmten Phase des Schalls.

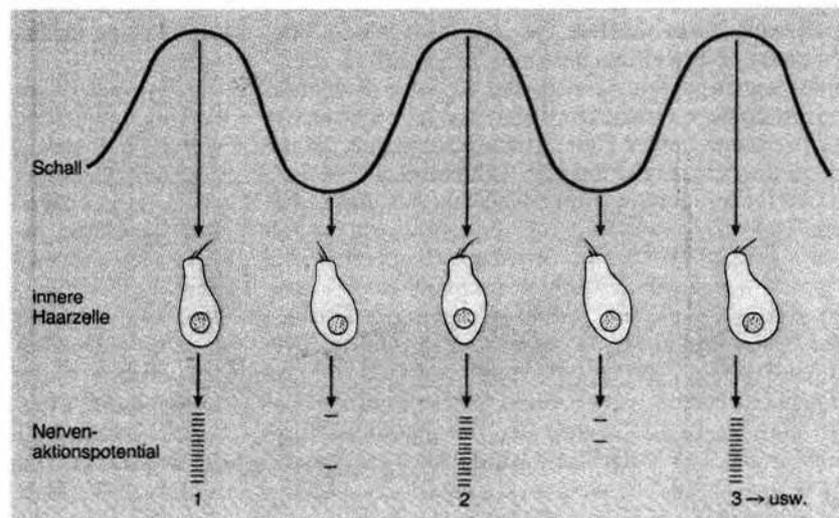


Abb. 10: Phasenkopplung

Eine alternative Darstellung der Struktur neuraler Antworten auf periodische Stimuli ist das periodische Histogramm, dessen x-Koordinate genau eine Stimulusphase zeigt.

Wie in Abb. 11 in Abhängigkeit von der Phase und Intensität des Stimulus dargestellt.

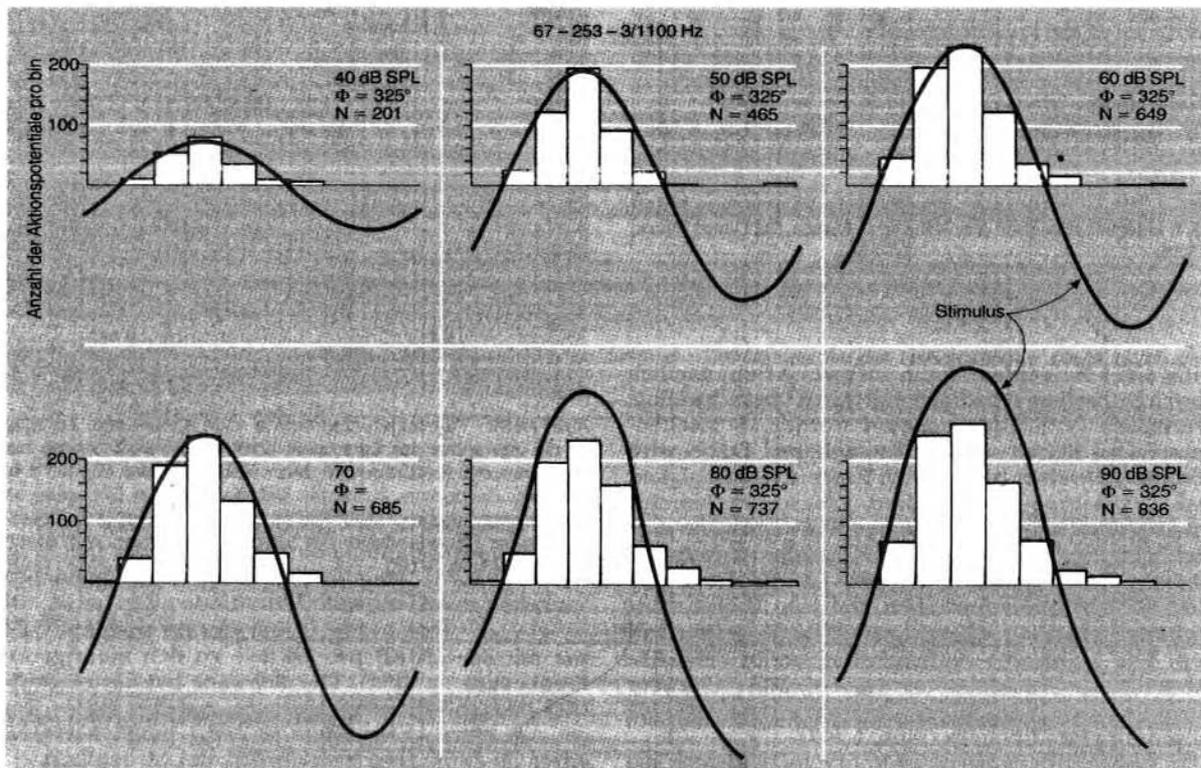


Abb. 11: Periodisches Histogramm

Die maximale Entladungsrate befindet sich in der oberen Umkehrphase des Stimulus. Die Folge ist eine im Zeittakt der Stimulusphase auftretende Maximierung der Nervenaktionspotentiale. Die Maximierung ist damit an die Phase des Stimulus gekoppelt und spiegelt daher die Frequenz des Stimulus wider, da diese über die zyklisch wiederkehrende Phase "gezählt" wird. Mit zunehmendem Schalldruckpegel (70-80 dB) nimmt die Entladungsrate nicht mehr zu. Trotzdem findet die Maximalentladung unverändert im Umkehrpunkt des Stimulus statt, die Frequenz wird dadurch weiterhin "ausgezählt" und als Phasenkopplung kodiert. Ein allgemein benutztes Maß der Phasenkopplung ist die "Vector Stärke", die zwischen 0 und 1 variiert: 0 für keine Phasenkopplung und 1 deutet an das sich alle Spikes innerhalb eines einzelnen Intervalls im Histogramm befinden.

Die Abnahme der Phasenkopplung bei steigenden Frequenzen ist ein allgemeines Merkmal von Cochlea affarenten Nervenzellen. Phasenkopplung funktioniert bis etwa 4-6 kHz.

Eine interessante Frage stellt sich, wenn man die maximale Entladungsrate eines Neurons (etwa bei 200 Spikes/sek) mit dem Frequenzbereich in dem Phasenkopplung möglich ist vergleicht. Wie werden Frequenzen die größer als die maximale Entladungsrate des Neurons sind phasengekoppelt? Durch Versuche wurde bestätigt das mehrere Neuronen an der Phasenkopplung solcher Frequenzen beteiligt sind. Die Neuronen feuern nicht in jeder Periode des Schallsignals, doch wenn sie feuern dann nur, wenn die Schallwelle einen Gipfel durchläuft. (vergleiche Abb. 12)

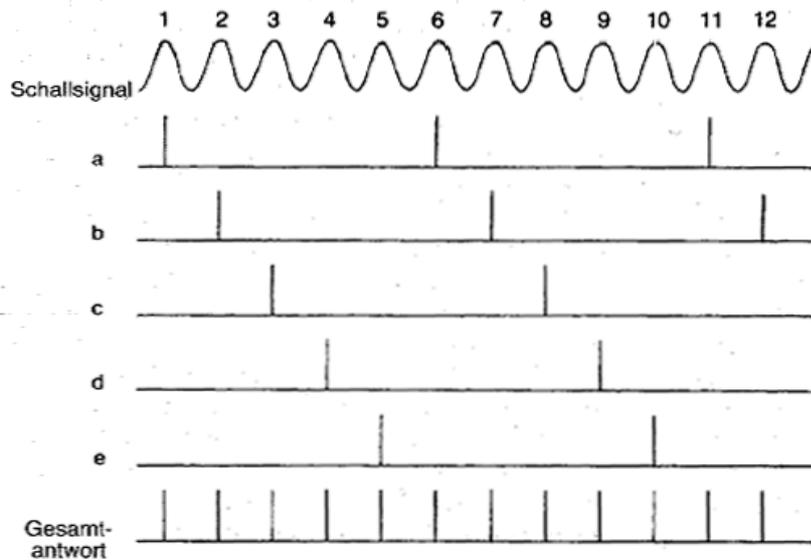


Abb. 12: Phasenkopplung durch mehrere Neuronen bei höheren Frequenzen

3.3 Nichtlineare Antwort auf Tonpaare

3.3.1 Zweitonsuppression

Zweitonsuppression ist die Unterdrückung einer Antwort auf ein Ton durch die Präsenz eines zweiten Tons.

Die Zweitonsuppression in einem Cochlea affarenten Neuron der Katze ist in Abb. 13 zu sehen. Auf der linken Seite ist jeweils oben die Antwort auf den Stimulus dargestellt und unten die Dauer und Art des Stimulus. Bei A und B werden zwei Töne einzeln beobachtet und bei C zusammen. Rechts sieht man die exzitatorische und hemmende Abstimmungskurve einer inneren Haarzelle. Die geschlossenen Punkte ergeben die erregende Abstimmungskurve auf einen einzelnen Ton. Die offenen Kreise geben die Abstimmungskurve einer 20%tigen Unterdrückung der Antwort auf einen Testton (Dreieck) wieder. Alle Stimuli, die innerhalb der exzitatorischen Abstimmungskurve liegen, stimulieren in Abwesenheit des Testtons. Alle Schallsignale, die innerhalb der hemmenden Abstimmungskurve liegen, hemmen in Anwesenheit des Testtons; d.h. Stimuli innerhalb der exzitatorischen Abstimmungskurve stimulieren in Abwesenheit, aber hemmen in Anwesenheit des Testtons.

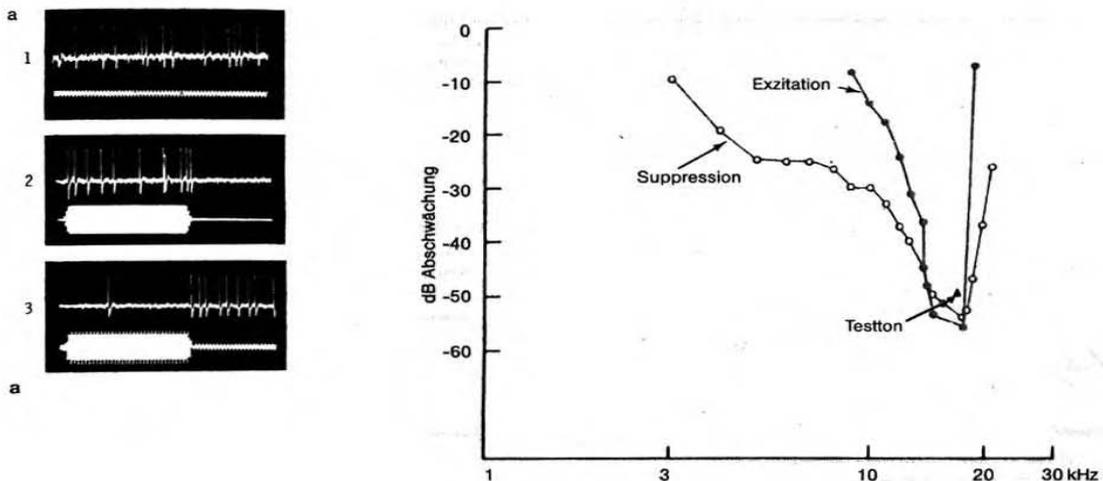


Abb. 13: Zweitonsuppression

Ob ein Ton einen andern unterdrückt hängt im wesentlichen von der Frequenz und der Intensität der Töne ab. Nur Töne mit Frequenzen nahe der CF des Neurons können durch Töne mit Frequenzen unter oder über CF unterdrückt werden. Dies weist darauf hin dass die Suppression durch Cochleamechanismen entsteht.

3.3.2 Kombinations- und Differenztöne

Bestimmte Kombination von Tönen führen dazu, daß ein weiterer Ton empfunden wird, der dem Ohr durch das äußere Schallsignal akustisch nicht zugeführt wurde. Ihre Wahrnehmbarkeit ist ein deutlicher Hinweis auf ein nichtlineares Verhalten der Cochlea. Wäre das Hörsystem vollkommen linear, so enthielte es naturgemäß lediglich dieselben Frequenzkomponenten wie das Ausgangsschallsignal. Bei zwei Eingangstönen mit Frequenzen (f_1) und (f_2) ($f_2 > f_1$) haben Kombinationstöne die Frequenz $2*(f_1)-f_2$ und Differenztöne die Frequenz f_2-f_1 . Für die Entstehung von Kombinationstönen existiert folgende Hypothese: Wenn das Ohr zwei Frequenzen (f_1) und (f_2) ausgesetzt wird, wobei (f_2) grösser als (f_1) sein muß, und sich gleichzeitig die Wanderwellen von (f_1) und (f_2) überlappen produzieren die äußeren Haarzellen in der Cochlea an dem Ort der Überlappung eine dritte Wanderwelle mit der Frequenz $2*(f_1)-f_2$ welche von den äußeren Haarzelle verstärkt wird und wahrgenommen wird. [Zenn94]

4. PHYSIOLOGIE DES NUCLEUS COCHLEARIS

Die erste Umschaltung im auditorischen Pfad findet im Nucleus Cochlearis statt, der die akustischen Informationen über den Hörnerv erhält. Auf der Ebene des Nucleus Cochlearis wird das akustische Signal erstmals verarbeitet. Ein Beispiel ist die laterale Inhibition: Wird eine innere Haarzelle von einem relativ lauten Ton aktiviert, können auch benachbarte Zellen (die eigentlich höhere und tiefere Frequenzen kodieren) aktiviert werden. Im Nucleus Cochlearis kann die Weitergabe des Signals dieser mitaktivierten Zellen unterdrückt werden. Dadurch wird die Frequenztrennung verbessert.

Der Nucleus Cochlearis kann in eindeutige Regionen aufgeteilt werden, basierend auf physiologischen und anatomischen Kriterien. Drei Hauptregionen lassen sich auf Grund von morphologischen Unterschieden unterscheiden, jede von ihnen beinhaltet eine komplette Repräsentation aller hörbaren Frequenzen. Dies weist auf eine parallele Organisation des auditorischen Systems ab der Ebene des Nucleus Cochlearis hin. Unterschieden wird zwischen den anteroventralen und posteroventralen sowie den dorsalen Kerngebieten. Der Nucleus Cochlearis ventralis (VCN) ist weniger komplex als der dorsale Kern (DCN) und soll an der Aktivierung der auditorischen Reflexaktivität, der Weitergabe nur wenig veränderter Information, an der inhibitorischen Kontrolle über den Nucleus Cochlearis dorsalis und an der Vokalerkennung beteiligt sein. Der dorsale Nucleus ist weitgehend mit der Mustererkennung beschäftigt.

4.1 Antwort auf sinusförmige Töne

4.1.1 Neuronen Typen

In den Gebieten des Nucleus Cochlearis können mindestens 22 verschiedene Neuronen anatomisch unterschieden werden. Mittlerweile ist bekannt dass diese morphologischen Unterschiede von nennenswerten Unterschieden in den physiologischen Antwort Eigenschaften begleitet werden. Man unterscheidet zwischen "primarylike (PL)", "chopper (C)", "onset (O)", "pauser (P)" und "buildup (B)" Zellen.

In Abb. 14 sieht man Antworten von Zellen im ventralen Nucleus Cochlearis.

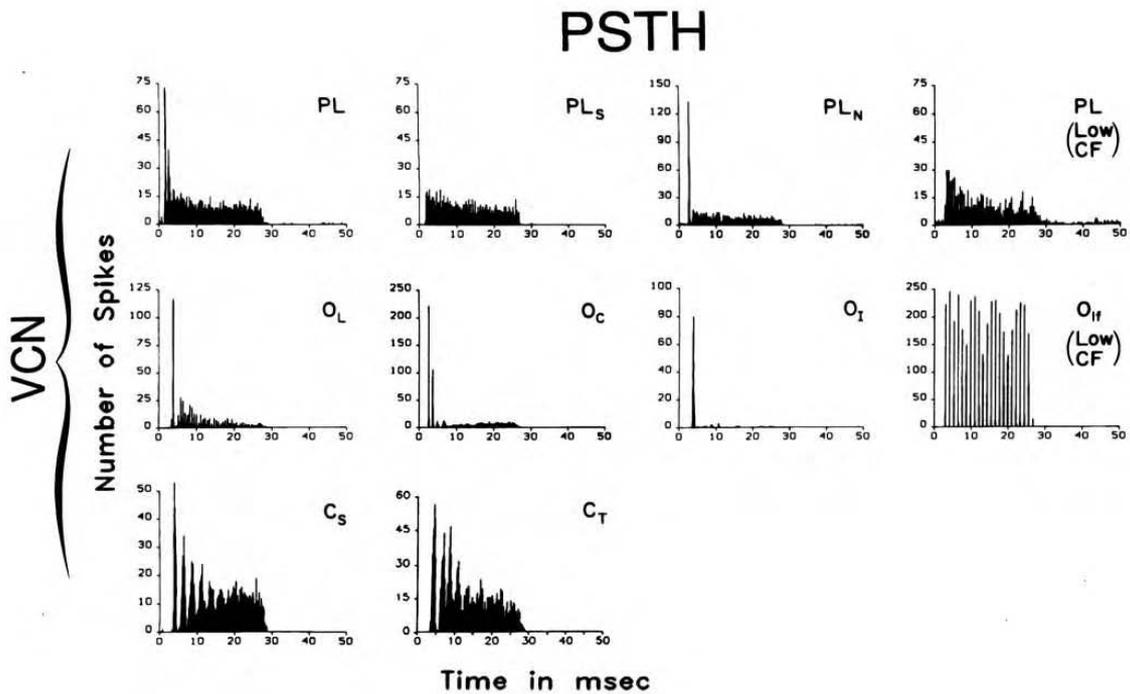


Abb. 14: Poststimulus-Zeit-Histogramme für Zellen im Nucleus Cochlearis ventralis
 Und in Abb. 15 Antworten von Neuronen im dorsalen Nucleus Cochlearis

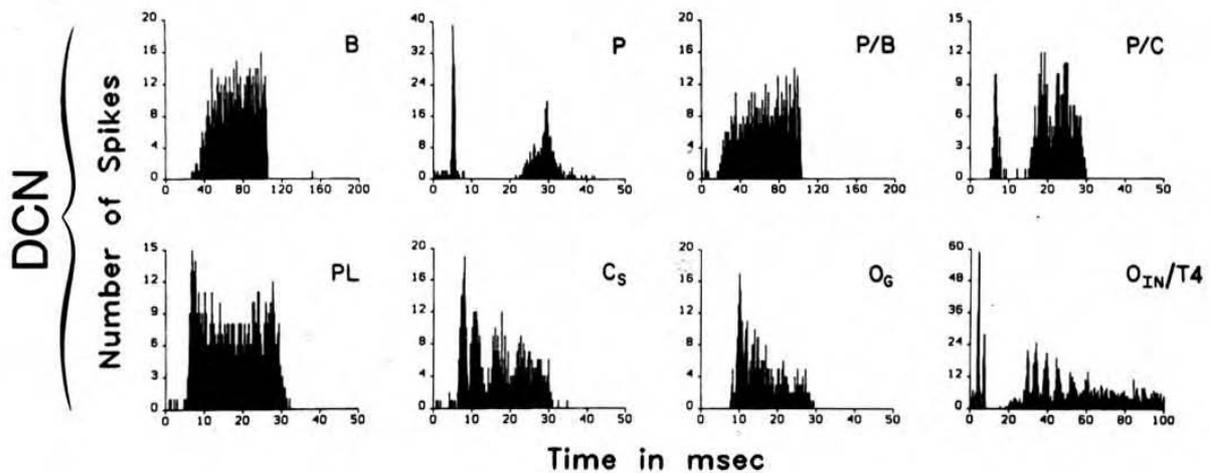


Abb. 15: Poststimulus-Zeit-Histogramme für Zellen im Nucleus Cochlearis dorsalis

4.1.1.1 Primary-Like

In den anteroventralen Nucleus Cochlearis Gebieten kodieren viele Zellen die Information noch ganz ähnlich wie die ihnen unmittelbar vorgeschalteten primären Afferenzen des Hörnervs. Beide haben vergleichbare Poststimulus-Zeit-Histogramme. Man bezeichnet diese Neuronen als "primary like" oder "primary like with notch". Die Information wird von dort an den oberen Olivenkomplex weitergegeben. Dies unterstützt wahrscheinlich binaurale Mechanismen wie die Geräuschlokalisierung. Die "primary like" Struktur besteht typischer Weise aus einer anfänglich starken Entladung die dann zu einer maximalen Rate von etwa 25 spikes/sec absteigt. Ein ähnliche Struktur haben PLs Zellen nur das bei ihnen die starke anfängliche Entladung nicht auftritt. Eine dritte Art der Primary-like Zelle ist die "primary like with notch" (PLn) Zelle, bei der sofort nach der anfänglichen Entladung eine Pause von 0.5-2 msec auftritt.

4.1.1.2 Onset

Die Onset-Zellen zeigen eine extrem kurz dauernde Erregung mit einer scharfen Spitze des Poststimulus-Zeit-Histogramms. Die Zellen werden gewissermaßen wie ein Schalter ein- und ausgeschaltet. Sie sind in beachtlich hohem Maße dazu in der Lage für niedrigfrequente Stimuli Phasenkopplung durchzuführen. Die Poststimulus-Zeit-Histogramme lassen vermuten das Onset-Zellen besonders auf den Anfang des Stimulus reagieren, aber sie antworten in der Regel während des Stimulus in etwa so stark wie Zellen des Hörnervs. Bis zu einer bestimmten Häufigkeit können derartige Zellen einer bestimmten Klickfolge folgen. Die Tonhöhe des Stimulus hat wenig Einfluß, da die Zellen eine sehr breite Abstimmungskurve besitzen. Ihre Aufgabe ist möglicherweise auf die Häufigkeit bestimmter Ereignisse komplexer Stimuli zu reagieren. Die meisten der Onset-Zellen findet man im posteroventralen Gebiet, aber auch eine kleine Anzahl in den anteroventralen Gebieten. Es wird vermutet das die anteroventralen Onset-Zellen (und auch einige posteroventralen) ebenfalls mit dem oberen Olivenkomplex verbunden sind. Im posteroventralen Gebiet werden drei Unterklassen von Onset-Zellen unterschieden. Die am häufigsten vorkommenden Zellen (80%) sind die "onset chopper und "onset locker" Zellen. Onset locker (Ol) Zellen sind in ihren Eigenschaften (spontane Aktivität, Schwellenwert, Maximale Rate) den Zellen im Hörnerv am ähnlichsten. Bei ihnen tritt nur am Anfang des Stimulus eine starke Entladung auf. Onset chopper (Oc) Zellen sind teilweise noch bei 100 db ungesättigt, bei ihnen finden am Anfang des Stimulus mehrere starke Entladungen statt und erst danach verringert sich die Aktivität. Die dritte Unterklasse sind die onset inhibitory (Oi) Zellen sie feuern nur bei bestimmten frequenzmodulierten Tönen. Eine weiterer Typ von Onset Antworten ist die Onset g Antwort bei der nach einer anfänglich starken Entladung innerhalb von 25-50 msek keine Aktionspotentiale mehr auftreten. Onset g Antworten treten in Zellen im dorsalen Gebiet des Nucleus Cochlearis auf.

4.1.1.3 Chopper

Chopper-Zellen sind ein weiterer weitverbreiteter Typ von Zellen in den posteroventralen Gebieten, werden aber auch in andern Teilen des Nucleus Cochlearis gefunden. Als Antwort auf hochfrequente sinusförmige Stimulationen feuern Chopper-Zellen in regelmässigen Intervallen, abhängig von der Frequenz und der Phase des Stimulus. Sie führen die Phasenkopplung für niedrig frequente Töne schlechter als alle andern ventralen Nucleus Cochlearis Zellen aus. Schon ab 1 kHz ist die Anpassung an die Wellenform stark eingeschränkt. Zwei sternförmige Formen von Chopper-Zellen konnten identifiziert werden. Eine mit sich zuspitzenden Dendriten die sich kaum verzweigen und die Chopper s Antwort zeigen und eine die sich durch stärkere Verzweigung auszeichnen und die Chopper t Antwort zeigen. Sie übertragen Information zum Colliculus Inferior. Chopper t Zellen übertragen nur für wenige Millisekunden und die Entladung nimmt normalerweise mit fortschreitender Zeit ab. Sie zeigen oft niedrigere maximale Entladungsraten als Chopper s Zellen. Allerdings kann man oft allein durch das Poststimulus-Zeit-Histogramm Chopper t und Chopper s Zellen nicht klar unterscheiden.

4.1.1.4 Pauser-Buildup

Pauser und Buildup Zellen treten ausschließlich im dorsalen Nucleus Cochlearis Gebiet auf. Pauser Zellen zeigen eine Anfangsentladung an die sich eine Entladungspause anschließt, der wiederum zu einer längern Entladungsperiode folgt. Buildup Zellen beginnen erst nach etwa 30 msek mit einer relativ kleinen Anfangsentladung, die sich dann immer weiter verstärkt.

4.1.2 Klassifikation basierend auf anregender/hemmender Aktivität

Eine alternatives Klassifikationsschema basiert auf erregenden und hemmenden Eigenschaften, sowie der Präsenz von spontaner Aktivität und Antworten auf Rauschen. Dieses Schema beinhaltet 5 verschiedene Klassen basierend auf dem rezeptiven Feld oder Frequenz-Intensitäts-Anwort Modell. (vergleiche Abb. 16)

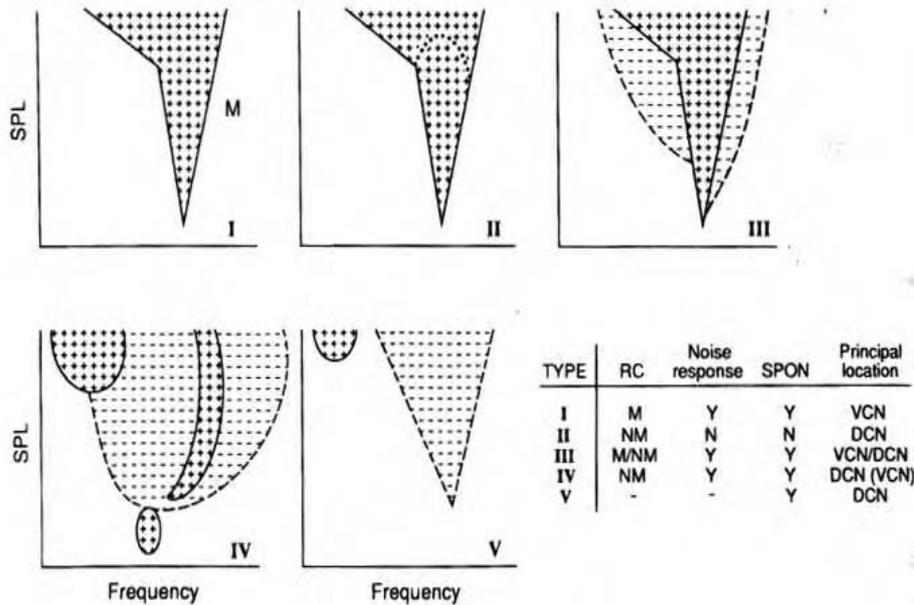


Abb. 16: Klassifikationsschema

Bei den Klassen I, II, III gibt es ein zentrales anregendes Feld. Typ I besitzt nur dieses zentrale anregende Feld während das rezeptive Feld von Typ II und Typ III auch seitlich neben dem Zentrum hemmende Felder besitzt. Typ II Neuronen unterscheiden sich von Typ III Neuronen durch die fehlende oder geringe spontane Aktivität und da sie auf Breitbandgeräusche nicht reagieren. Rezeptive Felder vom Typ IV zeigen grösstenteils hemmende Felder, können aber durchaus auch kleinere erregende Felder mit besonders niedrigen Schwellenwerten besitzen. Typ V Zellen fehlt es an empfindlichen Regionen und sie besitzen für niedrige Intensitäten keine erregenden Felder. Typ II und Typ V Zellen kommen ausschließlich im dorsalen und Typ I Zellen nur im ventralen Kerngebiet vor. Zellen vom Typ III und IV findet man in beiden Gebieten. [PoFa92]

5. PHYSIOLOGIE DES AUDITORISCHEN HIRNSTAMMS SOWIE DES THALAMUS UND DES KORTEXS

In den höheren Gebieten des auditorischen Pfades verarbeiten die Neuronen bereits vorverarbeitete Informationen von tiefer liegenden Kernen. Demensprechend komplex sind die Schallmuster auf diese Antworten. Bei den Olivenkomplexen überkreuzen sich Nervenbahnen von beiden Nuclei Cochlearis zum ersten Mal und hier werden Daten, die an beiden Ohren ankommen, verglichen. Dies macht zum Beispiel eine räumliche Lokalisation der Schallquelle möglich. Im Colliculus Inferior laufen von mehr als 20 identifizierten Neuronen aus etwa 10 Kernen Nervenfasern zu einer einzigen tonotopischen Karte zusammen. Auch dieser Kern spielt eine wesentliche Rolle bei der Verarbeitung von binauralen Geräuschen. Eine letzte Umschaltstation vor dem Kortex ist der Thalamus in dem bereits motorische Antworten auf bestimmte Geräusche vorbereitet werden und eine gefühlsmäßige Einordnung der akustischen Informationen stattfindet. Der Thalamus projiziert weiter zum Kortex in dem die bereits stark kodierte akustische Information wahrgenommen, eingepreßt und vielleicht mit beabsichtigten Reaktionen verflochten wird.

5.1 Frequenzorganisation und Kodierung von Frequenzen

Die tonotope Organisation der Gebiete des Nucleus Cochlearis und der topographischen Organisation der Übertragung resultieren in einer tontopen Organisation aller Hauptkerne im auditorischen Hirnstamm. Im Gegensatz zum innern Kern des Colliculus Inferior und den Gebieten des Nucleus Cochlearis, besitzt der obere Olivenkomplex unausgewogene Frequenzrepräsentationen. In dem medialen oberen Olivenkomplex gibt es eine unproportional

starke Repräsentation von niedrigen Frequenzen und im lateralen oberen Olivenkomplex findet man eine starke Repräsentation von hohen Frequenzen. Dies hängt mit den speziellen Rollen dieser Gebiete bei der Verarbeitung von interauralen Unterschieden zusammen.

Für Frequenzen über 4-5 kHz ist die einzige Information über das Frequenzspektrum von Tönen die zum Verarbeiten zur Verfügung steht, diejenige die in der Verteilung der Entladerate des Hörnervs enthalten ist. Für niedrigere Frequenzen ist die Information in der Verteilung der Entladerate und der synchronisierten Aktivität der Nervenfasern enthalten. Unsicherheit besteht wie diese beiden Typen von Informationen im auditorischen Hirnstamm verarbeitet werden. Ein großes Problem für Periodizitätstheorien ist, zu verstehen wie die Periodizität im zentralen Nervensystem entdeckt und verarbeitet wird. Obwohl Phasenkopplung in vielen Nucleus Cochlearis Kernen erhalten bleibt, gilt dies für viel weniger Zellen im zentralen Kern des Colliculus Inferior. Es ist deshalb klar, daß diese Informationen unterhalb des Colliculus Inferior in andere Kodierungen umgesetzt werden müssen. Die meisten Modelle dieses Prozesses besitzen Kreuz-Korrelationen, in dem die Ausgabe eines Detektors von der zeitlichen Korrelation zwischen einer phasengekoppelten Eingabe und dessen Duplikat bestimmt wird.

5.2 Kodierung von Schalldruckpegeln

Ein grundsätzliches, aber bis jetzt ungelöstes, Problem ist die Kodierung von Geräuschpegeldruck eines Stimulus und Veränderungen in der Intensität. Auf dem Gebiet des Hörnervs ist dies das "dynamische Reichweiten Problem", genauer der Gegensatz zwischen der begrenzten dynamischen Reichweite der meisten Hörnervfasern (<40 dB) und der grossen Reichweite (~100 dB) in der Menschen und andere Säugetiere fein unterscheiden können. Eine Lösung für dieses Problem könnte darauf basieren, daß die Intensitätsunterscheidung bei hohen Intensitäten auf die Aktivität des kleinen Anteils von Hörnervfasern mit höherem Schwellenwert und grösserer dynamischer Reichweite zurückgeht. Die Analyse der Kodierung von Intensitäten in Hirnstammzellen ist kompliziert, da viele Neuronen nichtmonotone Intensitäts-Rate Funktionen besitzen. Zum Beispiel gibt es im zentralen Kern des Colliculus Inferior montone, fast monotone und extrem nichtmonotone Neuronen. Manche der Neuronen zeigen auch unterschiedliche Funktionen am Beginn und im weiteren Verlauf eines länger andauernden Tons. (vergleiche Abb. 17)

In Abb. 17 sind Rate-Intensitäts Funktionen für repräsentative zentrale Colliculus Inferior Neuronen zu erkennen. Für Neuronen mit unterschiedlichen Funktionen am Beginn und im weiteren Verlauf eines Tones sind die Kurven für den Anfang des Stimulus mit "ON", für die gemittelte Antwort mit "TOT" und für das Ende des Stimulus mit "LATE" gekennzeichnet.

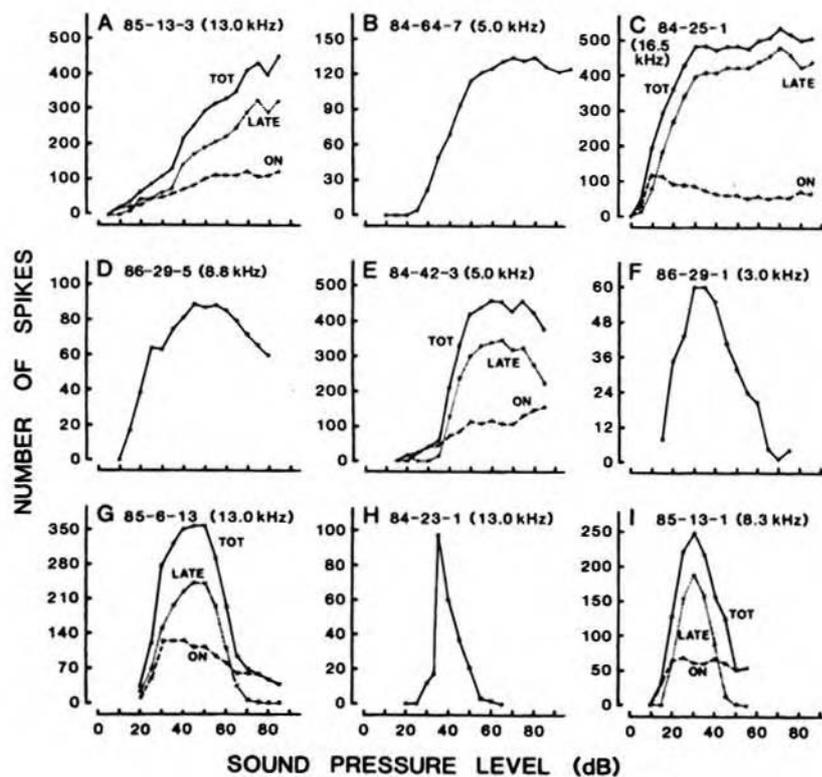


Abb. 17: monotone, fast monotone und extrem nichtmonotone Antworten von Neuronen im Colliculus Inferior

Es gibt also zwei Möglichkeiten, entweder könnte die Intensität durch einige Neuronen mit monotonen oder durch Neuronen mit scharfen nichtmonotonen Intensität-Rate Funktionen kodiert werden. Gegen eine nichtmonotone Kodierung spricht allerdings die unterschiedliche Antwort von einigen Neuronen der zentralen Kerne des Colliculus Inferior auf Töne und Rauschen, aber auch hier ist es möglich dass die Kodierung nur auf einigen wenigen Neuronen beruht.

Die meisten Studien die im Thalamus für Tonstimuli durchgeführt wurden weisen darauf hin, daß nichtmonotone Antworten auf Schalldruckpegel öfter vorkommen als monotone. Aber es besteht darüber keine Sicherheit, da sich die Antworten durch die in den Versuchen verwendeten Narkosemittel verändern können. Im Kortex findet man nichtmonotone sowie monotone Antworten. Nichtmonotone Antworten von Zellen im auditorischen Kortex sind normalerweise unabhängig von der Stimulusfrequenz, was in begrenzten Frequenz-Pegel-Feldern resultiert. Im Gegensatz dazu weisen monotone Zellen oft ein V-förmiges Antwortfeld auf. [PoFa92] (vergleiche Abb. 18)

In Abb. 18 sind Frequenz-Pegel Felder für drei monotone (A-C) und drei nichtmonotone (D-F) Zellen im Kortex der Katze dargestellt. Die dunkel schattierten Gebiete kennzeichnen den Bereich in dem die gemessenen Antworten größer als 50% und die hell schattierten Gebiete kennzeichnen den Bereich in dem die gemessenen Antworten kleiner als 50% der maximal möglichen Antwort waren.

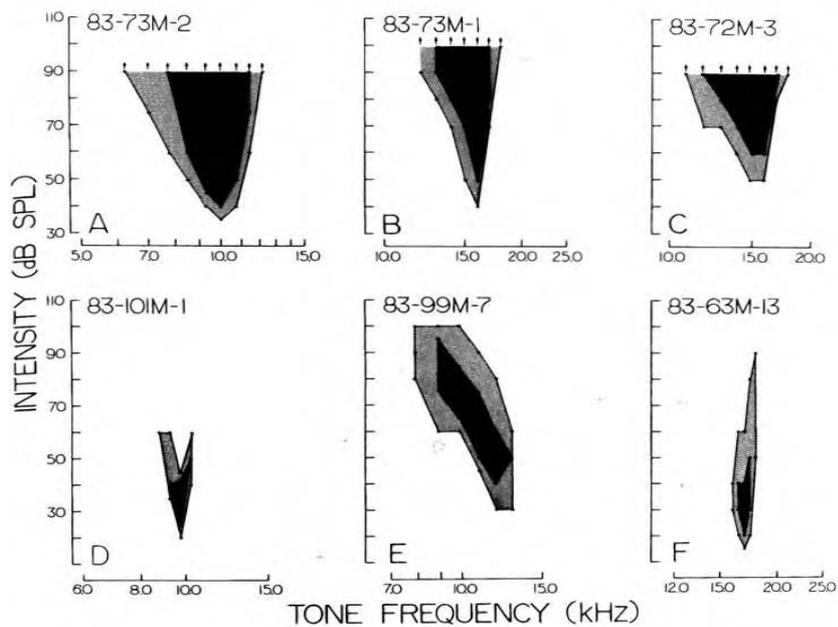


Abb. 18: Frequenz-Pegel Felder für Zellen im Kortex

5.3 Binaurale Verarbeitung von Geräuschen

Zur Lokalisation einer Schallquelle nutzt das Hörsystem interaurale Intensitäts- und Zeitunterschiede. Interaurale Intensitätsunterschiede können nur dann genutzt werden, wenn die Wellenlänge des Schalls im Vergleich zum Kopf klein ist. Nur dann ist der Kopf ein Hindernis für die Schallwelle, ab etwa 1500 Hz. Demnach reagiert das binaurale Hörsystem bei tiefen Frequenzen empfindlich auf Zeitdifferenzen und bei hohen Frequenzen empfindlich auf Intensitätsdifferenzen.

Die obere Olive ist die erste Stelle an der afferente Nervenbahnen von beiden Nuclei Cochlearis konvergieren und die meisten der Neuronen auf diesem und in höheren Leveln der auditorischen Hörbahn sind binaural beeinflusst. Ob die binauralen Antworten im zentralen Kerngebiet des Colliculus Inferior und in höheren Gebieten den Antworten in der oberen Olive entsprechen oder ob sie durch lokale Eigenschaften der einzelnen Gebiete erzeugt werden ist unklar.

5.3.1 Klassifikation von binauralen Neuronen

Um Neuronen mit binauralen Antworten zu unterscheiden, wurde auch hier eine Klassifikation eingeführt. Es wurden zwei hauptsächlich vorkommende Neuronen in der oberen Olive entdeckt. Zum einen ein Typ der eine anregende Antwort auf Stimuli an beiden Ohren zeigt. Man bezeichnet solche Neuronen als EE (excitatory-exitatory). Zum andern ein Typ der eine anregende Antwort auf Stimuli des contralateralen¹⁰ Ohrs zeigt und eine hemmende Antwort auf Stimuli des ipsilateralen¹¹ Ohrs. Diese Klasse bezeichnet man als EI (excitatory-inhibitory). Manche Neuronen verarbeiten nur monaurale Information, Stimuli am andern Ohr haben keinen Einfluß auf die Antwort dieser Neuronen. Folgt man diesem Schema und benutzt die Abkürzung O für keine Reaktion erhält man neun verschiedene Klassen. (siehe Abb. 19)

¹⁰ Auf der gegenüberliegenden Seite befindlich

¹¹ Auf der selben Körperseite befindlich

		Ipsilateral stimulation		
		Excitation	Inhibition	No effect
Contralateral stimulation	Excitation	EE	EI	EO
	Inhibition	IE	II	IO
	No effect	OE	OI	OO

Abb. 19: Klassifikation von binauralen Neuronen

5.3.2 Kodieren von interauralen Zeitunterschieden

Interaurale Zeitunterschiede entstehen durch die größere Entfernung zu einem der beiden Ohren. Maximal können beim Menschen Zeitunterschiede von 700-800 msek auftreten. Der kleinste Unterschied der festgestellt werden kann beträgt 6 msek. [PoFa92]

Für alle Geräusche gibt es eine zeitliche Differenz zwischen der Zeit in der die erste Welle an beiden Ohren ankommt. Diesen zeitlichen Unterschied nennt man "onset time difference". Für länger andauernde Töne existieren außerdem interaurale Phasenunterschiede.

In Abb. 20 sieht man eine Verzögerungs-Empfindlichkeit-Funktion und Phasenhistogramme für ein repräsentatives Neuron. Die Punkte auf der linken Seite in I kennzeichnen Antworten auf contralaterale (C) und ipsilaterale (I) monaurale Stimulation und ohne Stimulation (SPON). Der gepunktete Bereich zeigt den Bereich von natürlich auftretenden Verzögerungen. In A-H gibt N die Anzahl der gemessenen Spikes an. I und C kennzeichnen die Stellen an denen die Hauptphasen von ipsilateraler und contralaterale monauraler Stimulation bei entsprechender Verzögerung liegen würden.

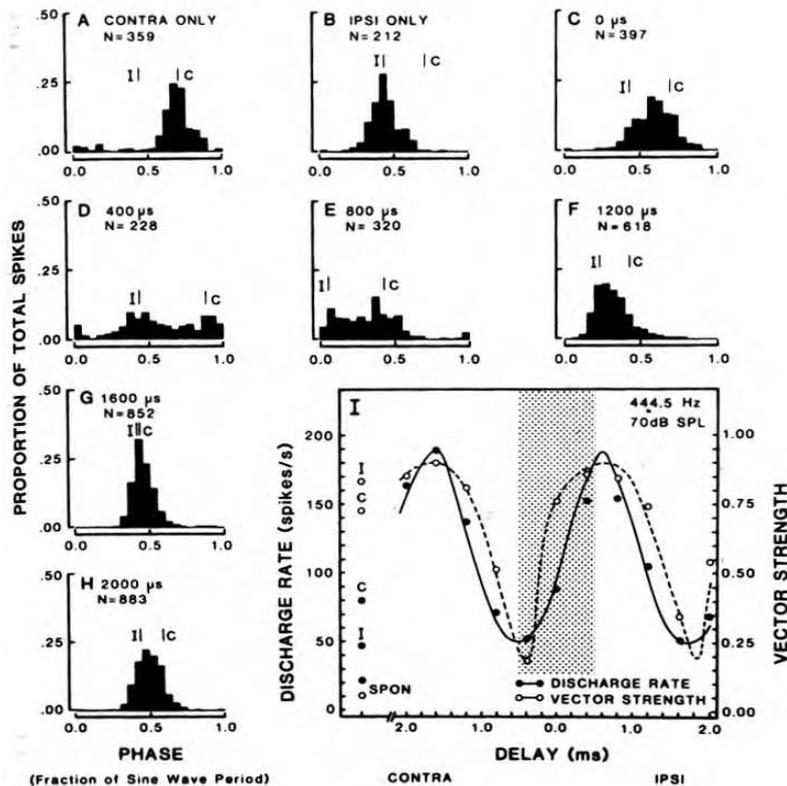


Abb. 20: Verzögerungs-Empfindlichkeitsfunktionen und Phasenhistogramm

Man stellt fest, daß bei EE Neuronen die Phasenkopplung bei jedem monauralen Stimulus zeigen eine maximale Entladung auftritt, wenn die beiden Phasenkopplungspunkte der beiden Ohren zusammenfallen und minimale Entladung auftritt, wenn sie am weitesten voneinander entfernt sind. Außerdem wurde festgestellt, daß Neuronen durch Stimuli mit verschiedenen Frequenzen bei

gewissen binauralen Verzögerungen eine große Entladungsrate zeigen, man bezeichnet diese Verzögerung als charakteristische Verzögerung welche die Basis eines Codes für interaurale Zeitunterschiede sein könnte.

In Abb. 21 sind Daten für 4 Neuronen aus dem zentralen Colliculus Inferior abgebildet. Auf der linken Seite sind interaurale Empfindlichkeitskurven für Stimuli mit verschiedenen Frequenzen mit oben aufgeführter Intensität zu sehen. Auf der rechten Seite ist die entsprechende Kurve für die gemittelten Werte dieser Stimuli zu sehen. Man erkennt leicht die charakteristische Verzögerungszeit der Neuronen.

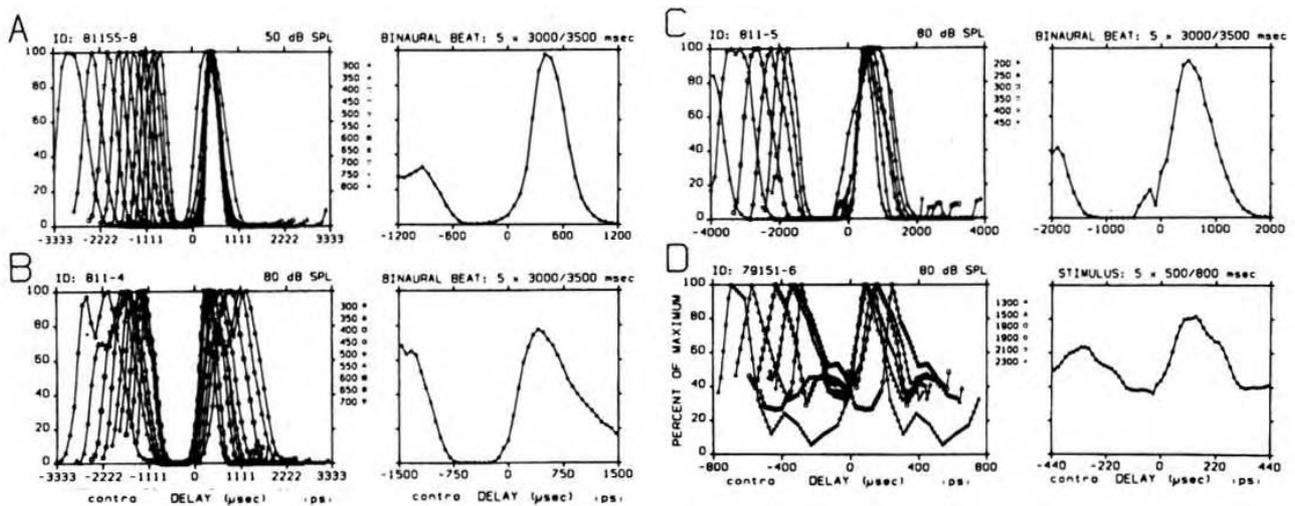


Abb. 21: charakteristische Verzögerung bei 4 Neuronen des zentralen Colliculus Inferior

5.3.3 Kodieren von interauralen Intensitätsunterschieden

Zusätzlich zu den zeitlichen Unterschieden entstehen beim binauralen Hören auch Intensitätsunterschiede, da der Kopf den Ton abdämpft. Es gibt zwei Methoden um die Verarbeitung von interauralen Intensitätsunterschieden zu beobachten. Zum einen indem man die Intensität an einem Ohr konstant hält und am anderen variiert (EMI Methode). Zum andern indem man die Intensität an beiden Ohren symmetrisch verändert (ABI Methode), welche eher den Veränderungen in der Natur entspricht. Es ist bekannt das die Neuronen die sensitiv auf Intensitätsunterschiede reagieren entweder EI oder IE Neuronen sind. EI Neuronen mit monotonen Rate-Intensitäts Funktionen haben bei beiden Methoden typischerweise eine S-förmige interaurale Intensitätsfunktion. Die Antwort ist maximal bei grösseren Intensitäten am contralateralen Ohr und wird bei grösseren Intensitäten am ipsilateralen Ohr unterdrückt.

Dies erkennt man in Abb. 22

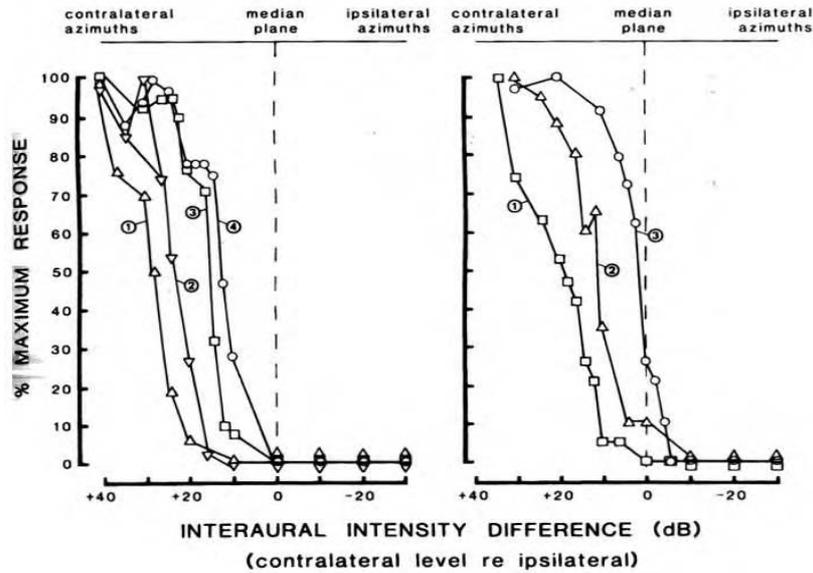


Abb. 22: interaurale Antworten bei EI Neuronen

Im Gegensatz dazu haben Neuronen mit nichtmonotoner Rate-Intensitäts Funktion verschiedene interaurale Intensitätsfunktionen für die ABI-konstant und EMI-konstant Methode.

In Abb. 23 sind Antworten auf Stimuli mit der EMI Methode (oben) und der ABI Methode (unten) zu sehen. Man erkennt deutlich die Unterschiede.

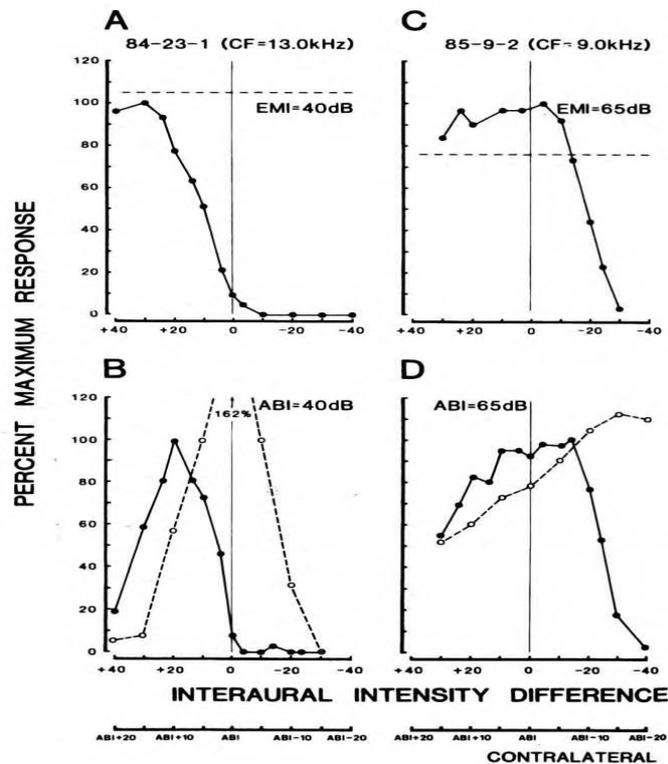


Abb. 23: interaurale Antworten bei EMI- bzw. ABI-Methode

Auch eine Gruppe der OO Neuronen zeigt eine ausgeprägte Form der interauralen Intensitäts Empfindlichkeit. Diese Neuronen sind unempfindlich für monaurale Stimuli, werden aber durch binaurale Stimuli mit etwa gleichstarken Intensitäten angeregt. Diese Neuronen werden auch als OO/F bezeichnet.

In Abb. 24 sieht man die Antwort eines OO/F Neurons bei unterschiedliche interaurale Intensitäten.

Bei monauralen Stimuli (eingekreistes I bzw. C) oder bauralen Stimuli mit starken Intensitätsunterschieden feuert das Neuron nicht.

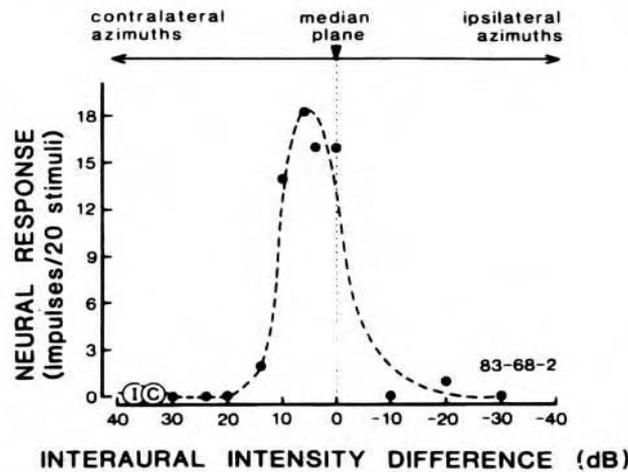


Abb. 24: Antwort eines OO/F Neurons des Kortex

5.3.4 Räumliche Empfindlichkeit

Die räumliche Empfindlichkeit von Neuronen im Colliculus Inferior wird von akustischen und neuralen Mechanismen bestimmt. Um Aussagen darüber machen zu können, wird zunächst ein Ort für einen Lautsprecher ermittelt an dem der Schwellenwert für einen Stimulus mit charakteristischer Frequenz am niedrigsten ist, um dann die Ausdehnung des räumlichen rezeptiven Feldes zu bestimmen.

Neuronen mit unterschiedlichen rezeptiven Feldern sieht man in Abb. 25.

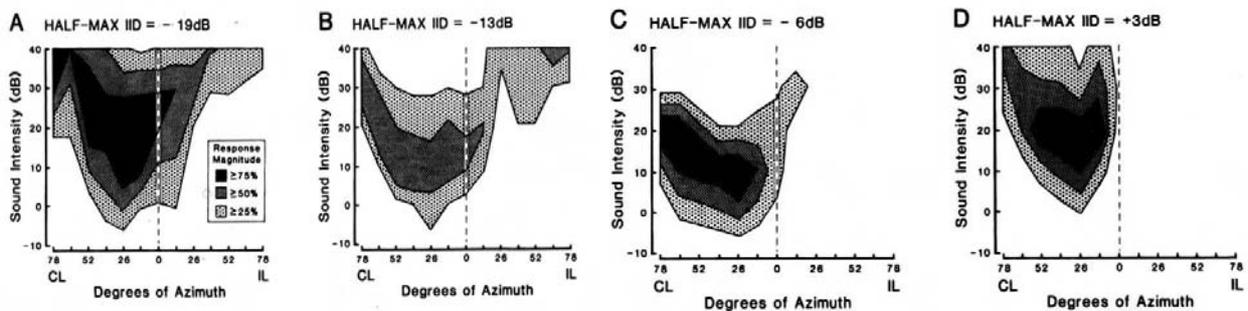


Abb. 25: rezeptive Felder von 4 EI Neuronen des zentralen Colliculus Inferior

Man stellt fest, daß Neuronen die räumliche Empfindlichkeit zeigen meistens größere contralaterale rezeptive Felder besitzen und einige wenige ipsilaterale sowie contralaterale rezeptive Felder aufweisen. Dies hängt damit zusammen, daß die überwiegende Mehrheit der Neuronen die für interaurale Intensitäts- und Zeitunterschiede empfindlich sind vorallem auf contralaterale Inputs ansprechen.

Viele binaurale Neuronen im Thalamus und im auditorischen Kortex reagieren empfindlich auf interaurale Unterschiede die wichtige Hinweise für die Geräuschlokalisierung geben. Die Antwort dieser Zellen hängt von interauralen Zeitunterschieden ab, welche bei niedrig frequenten Tönen als interaurale Phasendifferenz auftritt.

6. Fazit

Der Vorgang des Hörens ist sehr komplex und bis heute weiss man nicht sehr viel über die genauen Vorgänge im auditorischen Pfad und viele Erkenntnisse beruhen nicht auf klaren Beweisen, sondern sind Hypothesen und Mutmaßungen. Schaut man sich die oben beschriebenen Untersuchungen an, stellt man fest, daß auch in höheren Ebenen der Hörbahn versucht wird die Antworten der Neuronen mit den physikalischen Eigenschaften der Töne in Verbindung zu bringen. Fraglich bleibt ob, die gewonnenen Ergebnisse ausreichen um diese Neuronen vollständig zu beschreiben. Da im Kortex und im Thalamus komplexe Sprachmuster erkannt werden müssen machen die gemessenen Antworten sehr wahrscheinlich nur einen Teil der Fähigkeiten dieser Neuronen aus. Auf welche speziellen Merkmale in Schallmustern sie reagieren bleibt weiterhin unklar. In dieser Hinsicht wird noch viel zu forschen sein.

Literaturverzeichnis

- [PoFa92] Popper, Arthur N. und Fay, Richard R.
The Mammalian Auditory Pathway: Neurophysiologie.
Springer-Verlag, New York 1992
- [Zenn94] Zenner, Hans-Peter
Hören, Physiologie, Biochemie, Zell- und Neurobiologie
Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1994
- [Hellb93] Hellbrück, Jürgen
Hören, Physiologie, Psychologie und Pathologie
Hogrefe Verlag, Göttingen 1993

Internet

- “Promenade round the Cochlea”
<http://www.iurc.montp.inserm.fr/cric/audition/english/ptw/fptw.htm>
- “Zyklusvorlesung - 'Sinnesphysiologie vom Ionenkanal zum Verhalten' ”
<http://www.sinnesphysiologie.de/hvsinne/hoeren/audio2.htm>
- “Einzelne Haarzellen sprechen auf einen schmalen Frequenzbereich an”
http://www.psychologie.uni-bonn.de/allgm/neu/mitarb/aktuell/massen_c/Folien/wahrn13.pdf

Die Mechanismen für das Richtungshören bei der Fliege *Ormia ochracea*

Florian Kaiser

Zusammenfassung

Die Larven der Fliege *Ormia ochracea* (Ordnung: Diptera, Familie: Tachinidae) ernähren sich während ihrer Entwicklung von einer männlichen Grille (Orthoptera Gryllidae Gryllus). Um die Larven beim Wirt abzulegen, muss die weibliche Fliege den Wirt genau orten können. Dazu orientiert sie sich am Zirpen des Wirtes, das bei etwa 5 kHz liegt. Die Genauigkeit der Ortung ist mit einem Winkel von 2° sehr genau und ist somit besser als bei einem Menschen, dies aber bei weit kleineren Dimensionen des Hörapparates. Um überhaupt noch verwertbare Signale zu erhalten weisen die Ohren zwei außergewöhnliche Eigenschaften auf: Eine mechanische Kopplung ihrer beiden Trommelfelle (Tympana), sowie eine Zeit- und Populationskodierung in den Hörorganen (Bulba acousticae). Erstere Kodierung erfolgt über lautstärkeabhängige Latenzzeiten der Neurone, letztere über die Anzahl der enervierten Neurone, ebenfalls lautstärkeabhängig.

1 Einleitung

Die Lokalisierung einer Geräuschquelle ist eine sehr wichtige Aufgabe des Gehörs. Die Richtung wird dabei aus der Laufzeitdifferenz des Schalls zwischen beiden Ohren (ITD, interaural time difference) und der Schalldruckdifferenz (ILD, interaural level difference) berechnet.

Wie wichtig das im Tierreich ist, zeigt das Verhalten der Fliege *Ormia ochracea* aus der Familie der Tachinidae. Diese Fliege von der Grösse einer Stubenfliege legt ihre parasitären Larven auf oder neben den Wirt, einer Grille aus der Familie der Gryllidae (z.B. *Gryllus rubens*) ab. Die Larven befallen den Wirt und ernähren sich von ihm während der Zeit, die sie zur Entwicklung zur Fliege brauchen. Die weibliche Fliege ortet die männliche Grille in der Dämmerung bzw. nachts anhand des charakteristischen Rufs, der speziesabhängig um die 5 kHz liegt. *Ormia ochracea* erreicht dabei eine Genauigkeit von circa 2° relativ zur Longitudinalachse der Fliege. Wegen des Abstands der beiden Hörorgane von 0,5 mm rangiert die ITD zwischen 50 ns bei 2° und $1,5 \mu\text{s}$ bei 90° . Die ILD ist nicht messbar unter 1 dB, da die Wellenlänge etwa 7 cm (bei 5 kHz) beträgt und somit 14 mal größer ist als die oben genannten 0,5 mm. Damit ist die Fliege aber zu klein, um einen nennenswerten Geräuschschatten zu werfen, der einen Druckabfall bewirken würde. Der Schlüssel zum

Problem, trotz der äußerst kleinen Unterschiede zwischen den Ohren eine Geräuschquelle zu lokalisieren, liegt in der einzigartigen biomechanischen Kopplung der beiden Gehörmembranen, sowie den Neuronen der Gehörorgane.

In Abschnitt 2 wird kurz die Anatomie des Gehörs vorgestellt. Abschnitt 3 beschäftigt sich mit der Kopplung und stellt ein vereinfachtes analytisches Modell vor. Die Kodierung der Richtung in den Gehörorganen wird im Abschnitt 4 abgehandelt. Das letzte Kapitel gibt einen Ausblick auf mögliche Anwendungen.

2 Anatomie der Fliege *Ormia ochracea*

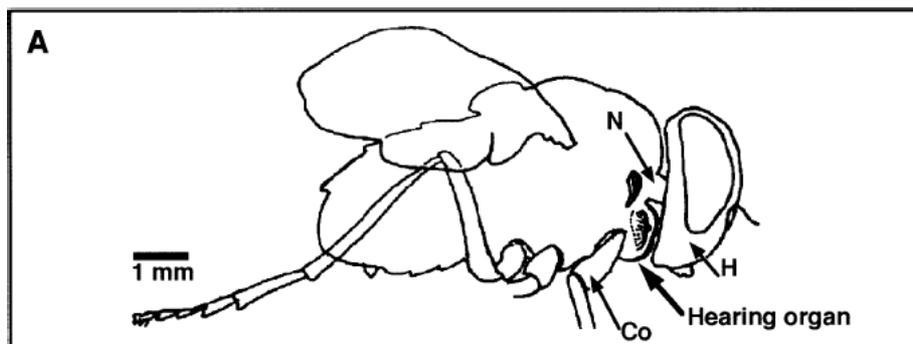


Abbildung 1: Seitenansicht der Fliege

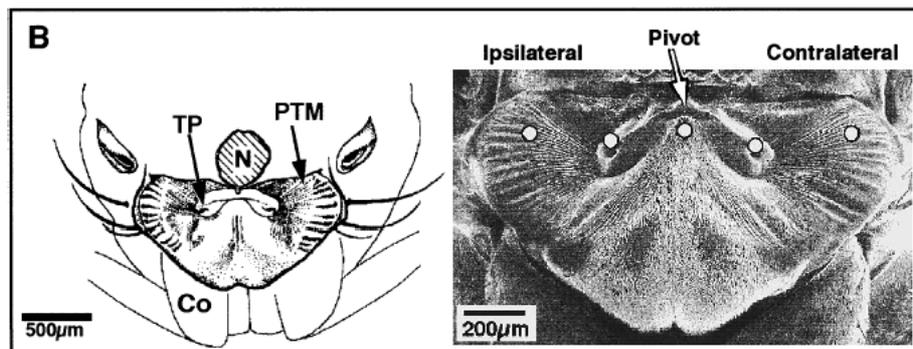


Abbildung 2: Anatomie des Hörapparates

Die beiden Ohren befinden sich direkt hinter dem Kopf, frontal auf dem Thorax (Abb. 1). Das Ohr, das sich näher an der Geräuschquelle befindet wird ipsilaterales Ohr genannt, das andere kontralateral. Für jedes Ohr dient eine dünnhäutige Membran (PTM, prosternal tympanal membran) als Trommelfell (Tympanum). Diese Membranen sind wie ein Fächer gefurcht und auf die *Tympanischen Gruben* (TP, tympanal pit) ausgerichtet (Abb.

2). Über die Gruben sind die Membranen durch eine hautähnliche Struktur gekoppelt, die *Intertympanische Brücke* genannt wird. Hinter dieser Brücke liegen die *bulba acusticae* in einer gemeinsamen Kammer. Sie bestehen jeweils aus 90 bis 100 afferenten, das heißt mel-denden, Zellen (kurz: Afferenzen). Die Aktivierung erfolgt durch mechanische Verformung (über eine Verbindung mit den *Tympanischen Gruben*) und verläuft über den Hörnerv, der ein Teil des Frontalnervs ist, zum Zentral-Ganglion.

3 Der mechanische Hörapparat

3.1 Beobachtungen

Um herauszufinden, wie der in Abschnitt 2 gezeigte Hörapparat auf Schall reagiert, wurden von Miles et al. [RNM95] Experimente mit weiblichen, erwachsenen Fliegen durchgeführt. Für die Experimente wurden die Fliegen auf Halterungen mit einem Wachs fixiert und der Kopf abgetrennt, um die Schwingungen mit Laservibrometern messen zu können. Ferner wurde ein Lautsprecher im 45° Winkel relativ zur Longitudinalachse der Fliege plaziert, sowie ein Mikrophon möglichst nahe an den Ohren, um verlässliche Daten über den Schall-druck zu haben. Gemessen wurde das Schwingverhalten der mechanischen Komponenten bei reinen Sinustönen in einem Frequenzbereich zwischen 1 KHz und 30 kHz (Abb. 3 und Abb. 4, 5 und 6). Die Ergebnisse in Abbildung 3 zeigen, dass die ipsilaterale *Tympanische Grube* stärker ausgelenkt wird, als die kontralaterale. Bei 5 kHz beträgt die Amplitudendifferenz immerhin 10 dB, was sehr viel ist, wenn man den Abstand der Gruben in Betracht zieht. Die Abbildungen 4, 5 und 6 zeigen sehr anschaulich das phasische Verhalten bei drei unterschiedlichen Frequenzen. Bei 2 kHz bewegen sich die Ohren mit annähernd gleicher Amplitude und Phase. Bei 6 kHz schwingen sie gegenphasig und bei 15 kHz reagiert die ipsilaterale Seite immer noch stärker als die kontralaterale. Dies deckt sich sehr gut mit den obigen Ergebnissen. Das alles ist aber noch kein Beweis, daß dafür die Kopplung über die *Intertympanische Brücke* die entscheidende Rolle spielt. Fast alle kleinen Tiere zeichnen sich durch ein kammergestütztes System aus, bei dem die beiden Ohren über einen Luftkanal verbunden sind. Auch die *bulba acusticae* liegen in einer gemeinsamen Kammer. Diese Möglichkeit der Kopplung wurde aber ausgeschlossen, da ein operatives Öffnen der Kammer keine wesentlichen Änderungen bewirkte. Das Durchtrennen der Intertympanischen Brücke führte dazu, daß sowohl ipsilaterale als auch kontralaterale Seite frequenzunabhängig in fast gleicher Amplitude und Phase schwingen. Einen weiteren Hinweis liefert das folgende Mechanische Modell, das qualitative und brauchbare quantitative Voraussagen macht.

3.2 Das mechanische Modell

Das mechanische Modell wird in Abbildung 7 gezeigt. Die Brücke wird über die Membranen zum Schwingen gebracht. Die ipsilaterale Seite ist über den Pivot-Punkt mit der kontralateralen gekoppelt. Die Federn simulieren das schwingenden Verhalten, die Kolben die Reibung. Beides zusammen repräsentiert die dynamischen Eigenschaften der Membranen,

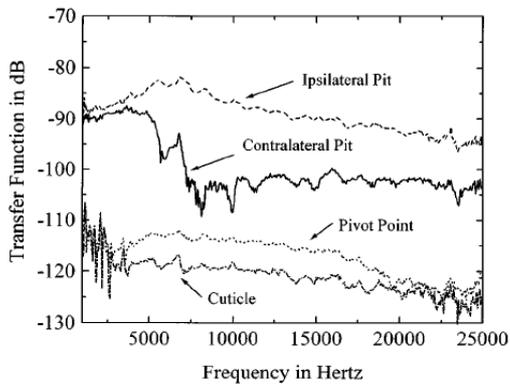


Abbildung 3: Reaktionen der TPs

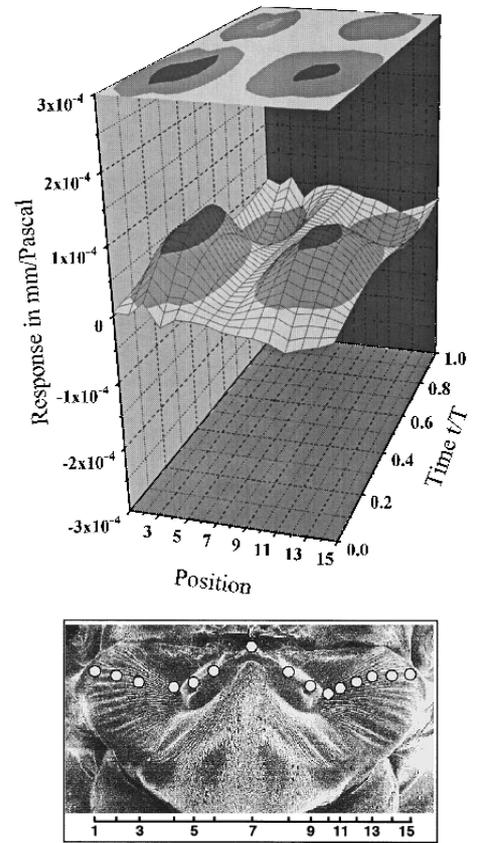


Abbildung 4: Phasisches Verhalten bei 2kHz

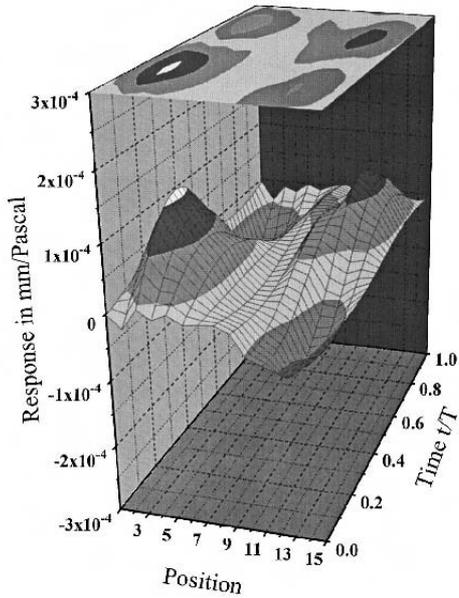


Abbildung 5: Phasisches Verhalten bei 6kHz

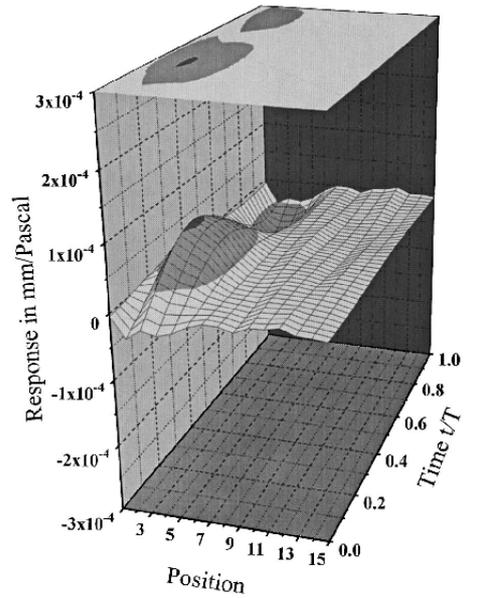


Abbildung 6: Phasisches Verhalten bei 15kHz

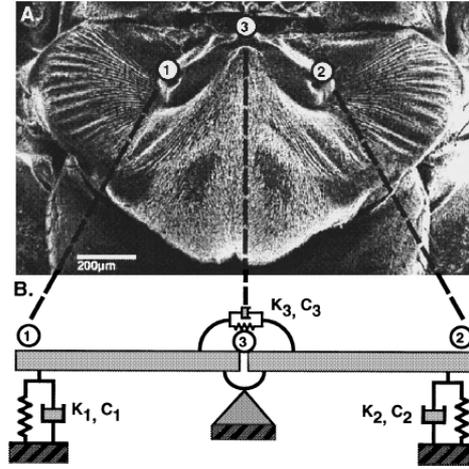


Abbildung 7: Mechanisches Modell

bulba acusticae und der sonstigen näheren Umgebung. Physikalisch betrachtet handelt es sich also um ein gedämpftes schwingendes System. Der Schall bewirkt ein auf den Hörapparat wirkendes Kraftfeld. Für das Modell wird es aber vereinfacht auf zwei punktuell wirkende Kraftvektoren f , die proportional zum Schalldruck p und der Wirkungsfläche s sind (gemäß $p = \frac{f}{s}$).

Das gekoppelte System verändert das ursprüngliche Signal (Schall) und wird durch die Impulsantwort $h(t)$ charakterisiert. Im Zeitbereich entspricht das resultierende Signal dem Faltungsprodukt der Impulsantwort und dem Eingangssignal. Betrachtungswechsel zwischen Zeit- und Frequenzbereich sind mit der Fouriertransformation möglich. Im Frequenzbereich wird die Impulsantwort Übergangsfunktion $H(\omega)$ genannt.

Wie oben diskutiert ist die ITD τ der einzige Hinweis auf die Richtung. Die Antwort des Systems hängt also von τ ab. Es gilt $\tau = \frac{d}{c_{schall}} \sin \phi \approx 2.5 \mu s$ mit $c_{schall} = 344 \frac{m}{s}$, $\phi = 45^\circ$ und $d \approx 1,2 \text{ mm}$, dem Abstand der Orte mit den größten Auslenkungen (kurz hinter den TPs auf den PTMs gelegen). Physikalisch wird ein schwingendes System durch

$$\underbrace{k\vec{x}}_{\text{Federkraft}} + \underbrace{c\dot{\vec{x}}}_{\text{Reibung}} + \underbrace{m\ddot{\vec{x}}}_{\text{Trägheit}} = \vec{f} \quad (1)$$

beschrieben. Für das Modell ergibt sich somit

$$\begin{bmatrix} k_1 + k_3 & k_3 \\ k_3 & k_2 + k_3 \end{bmatrix} \vec{x} + \begin{bmatrix} c_1 + c_3 & c_3 \\ c_3 & c_2 + c_3 \end{bmatrix} \dot{\vec{x}} + \begin{bmatrix} m & 0 \\ 0 & m \end{bmatrix} \ddot{\vec{x}} = \vec{f} \quad (2)$$

mit $\vec{x} = \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix}$ und $\vec{f} = \begin{pmatrix} f_1(t) \\ f_2(t) \end{pmatrix}$. Die Auslenkungen $x_1(t)$ und $x_2(t)$ sind also über k_3 und c_3 miteinander gekoppelt. Die Gesamtmasse m der jeweiligen Seite wird vereinfachend als punktförmig an den Enden der Brücke konzentriert angenommen. k_i sind

die Federkonstanten und c_i die Reibungskoeffizienten.

Angenommen die Brücke wäre starr, oder anders gesagt $k_3 = c_3 = \infty$. Dann gilt $x_1(t) = -x_2(t)$, das heißt, beide Punkte schwingen um 180° versetzt, aber mit gleicher Amplitude. Bei einer Frequenz von 5 kHz entspricht das einer Laufzeitdifferenz von $100 \mu\text{s}$ (wegen der halben Periode), aber eine Druckdifferenz tritt nicht auf.

Es gibt zwei extreme Schwingverhalten mit einer jeweils spezifischen Frequenz. Im Translationsmodus schwingen beide Ohren in Phase mit Frequenz ω_t , im „rocking“-Modus genau gegenphasig mit Frequenz ω_r . Da k_3 und c_3 einen endlichen Wert besitzen ergibt sich die Schwingung des Systems als Überlagerung der beiden Schwingungsmodi. Es sei im folgenden s die Wirkungsfläche, τ die ITD, ω die Frequenz, m die ipsi- und die kontralaterale Masse des Systems, ξ die Dämpfungsrate und \hat{i} die komplexe Zahl. Mit den Übergangsfunktionen $H_{f1p}(\omega) = se^{i\omega\frac{\tau}{2}} = s \cos(\omega\frac{\tau}{2}) + \hat{i}s \sin(\omega\frac{\tau}{2})$ und $H_{f2p}(\omega) = se^{-i\omega\frac{\tau}{2}} = s \cos(\omega\frac{\tau}{2}) - \hat{i}s \sin(\omega\frac{\tau}{2})$ für die Kräfte ergibt sich als Lösung der Differentialgleichung im Frequenzbereich

$$H_{x1p}(\omega) = \frac{s \cos(\omega\frac{\tau}{2})/m}{\omega_t^2 - \omega^2 + 2\omega_t\xi_t\hat{i}\omega} + \frac{\hat{i}s \sin(\omega\frac{\tau}{2})/m}{\omega_r^2 - \omega^2 + 2\omega_r\xi_r\hat{i}\omega} \quad (3)$$

$$H_{x2p}(\omega) = \frac{s \cos(\omega\frac{\tau}{2})/m}{\omega_t^2 - \omega^2 + 2\omega_t\xi_t\hat{i}\omega} - \frac{\hat{i}s \sin(\omega\frac{\tau}{2})/m}{\omega_r^2 - \omega^2 + 2\omega_r\xi_r\hat{i}\omega} \quad (4)$$

mit

$$\omega_r = \sqrt{k/m}, \quad \omega_t = \sqrt{k + 2k_3/m}, \quad \xi_r = c/\omega_r m, \quad \xi_t = (c + 2c_3)/\omega_t m \quad .$$

Für sehr kleine Frequenzen, $\omega \approx 0$, ergibt sich aus Gleichung (3) und (4)

$$H_{x1p}(\omega) \approx H_{x2p}(\omega) \approx \frac{s/m}{\omega_t^2} \quad . \quad (5)$$

Die ipsilateral und die kontralaterale Seite schwingen in der gleichen Richtung.

Ist $\omega \approx \omega_r$, gilt

$$H_{x1p}(\omega) \approx -H_{x2p}(\omega) \approx \frac{\hat{i}s \sin(\omega\frac{\tau}{2})/m}{\omega_r^2 - \omega^2 + 2\omega_r\xi_r\hat{i}\omega} \quad . \quad (6)$$

Ipsi- und kontralaterale Seite schwingen in gegengesetzter Phase.

Ist $\omega_r \leq \omega \leq \omega_t$, kann keine vereinfachte Aussage gemacht werden, da der cosinus-Term jetzt in den Gleichungen (3) und (4) zum Ergebnis beiträgt. Betrachtet man den Betrag der beiden Gleichungen, so addieren sich cosinus- und sinus-Term in Gleichung (3), hingegen in Gleichung (4) subtrahieren sie sich. Das heißt, daß eine stärkere Antwort der ipsilateralen Seite zu erwarten ist.

Qualitativ deckt sich das Modell also hervorragend mit den Messergebnissen (Abb. 4 (2kHz), 5 (6kHz), 6 (15kHz)). Wie aber verhält sich das Modell bei konkreten Werten von k_3 , c_3 , k , c und m ? Da die sensorische Organe mit Abstand die schwersten Elemente des Mechanismus sind, kann die Masse m als Masse eines Organs angenommen werden. Nimmt man als Dichte des Organs die von Wasser an, so erhält man über die Volumenabschätzung $m = 2,88 \times 10^{-10} \text{ kg}$. Die Fläche $s = 0,2888 \times 10^{-6} \text{ m}^2$ ist anatomischen

Untersuchungen entnommen. Die weiteren Werte wurden den Messergebnissen angepasst, so daß die Abweichungen zwischen Vorhersagen und vorherigen Messungen minimiert wurden. Die Werte sind $k_1 = k_2 = 0,576 \text{ N/m}$, $k_3 = 5,18 \text{ N/m}$, $c_1 = c_2 = 1,15 \times 10^{-5} \text{ Ns/m}$ und $c_3 = 2,88 \times 10^{-5} \text{ Ns/m}$. Die Abbildung 8 zeigt den Vergleich zwischen Vorhersage und Messungen.

Bisher befand sich der Lautsprecher immer auf 45° relativ zur Longitudinalachse der Fliege. Für diesen Winkel wurden auch die obigen Werte für die Federkonstanten und Reibungskoeffizienten bestimmt. Interessant ist also, ob das Modell mit diesen Werten für andere Winkel gute Vorhersagen macht. Wie sich zeigte, stimmten Vorhersagen sehr gut mit den Messungen überein.

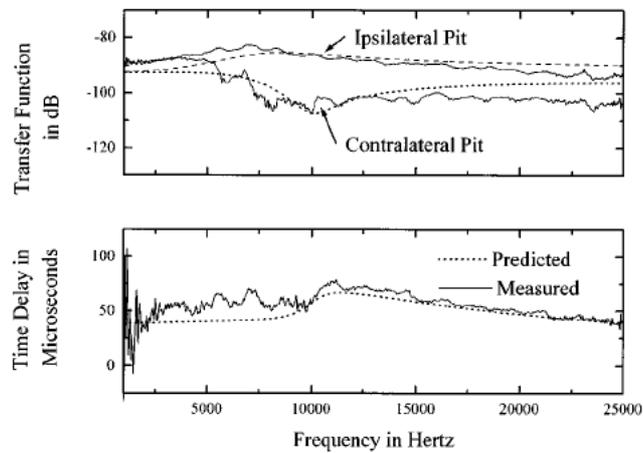


Abbildung 8: Vergleich zwischen Messungen und Vorhersagen

3.3 Diskussion

Das vorliegende analytische Modell des Systems beschreibt die Antwort des mechanischen Hörapparates auf den Schalldruck gut. Es zeigt anschaulich, wie aus den anfänglichen kleinen Differenzen zwischen ipsilateralem und kontralateralem Ohr von maximal $2,5 \mu\text{s}$ und 0 dB , mechanische Differenzen von ca. $50 \mu\text{s}$ und 10 dB entstehen bei einer Erregungsfrequenz von 5 kHz , der Ruffrequenz des Wirts. Weitere Experimente von Robert et al. [DR98], bei denen die Membranen über Stifte erregt wurden, bestätigen die Annahme, dass die Kopplung der beiden Seiten die Ursache für das einzigartige mechanische Verhalten ist. Gerade die Differenz der Lautstärke spielt in der nachgeschalteten Verarbeitung eine große Rolle.

4 Signalkodierung in den Hörorganen

4.1 Physiologische Beobachtungen

Das mechanische System hat die sehr kleinen Differenzen des Geräuschfeldes vergrößert. Die Differenzen sind jedoch immer noch zu klein, um auf die genaue Richtung zu schließen. Eine weitere Verarbeitung im nervalen System ist notwendig. Dies geschieht bei der Transduktion und Transformation des mechanischen Signals in den *bulba acusticae*. Oshinsky und Hoy [MLO02] haben die Reaktionen der afferenten Zellen in Experimenten untersucht. Die Messungen wurden am Gehörnerv in der Nähe der Hörorgane durchgeführt, um zu vermeiden weiterführende Interneurone aus Versehen zu untersuchen.

Die Afferenzen reagieren frequenzabhängig erst ab einer bestimmten Stärke des mechanischen Reizes. Die Frequenz bei der dieser Schwellwert am niedrigsten ist, wird Beste Frequenz (BF) genannt. Jede Afferenz hat ihre eigene BF, sie reagiert also auf ihre BF besonders sensibel. Abbildung 9 zeigt die durchschnittlichen Schwellwerte (in dB) von 28 verschiedenen Afferenzen. Die niedrigen Schwellwerte im Bereich von 5 kHz bis 10 kHz korrespondieren zu der Anzahl Afferenzen mit der BF in diesem Bereich (Abbildung 10).

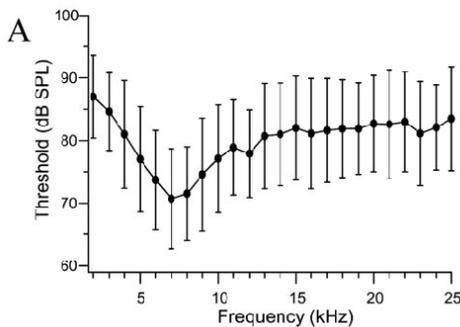


Abbildung 9: Durschnittliche Schwellwerte

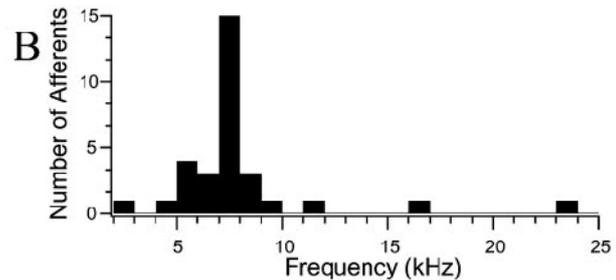


Abbildung 10: Verteilung der Afferenzen nach BFs

4.2 Klassifizierung der Afferenzen

Im folgenden wurden 41 Afferenzen auf ihre Eigenschaften untersucht. Dabei konnten drei verschiedene Typen von Afferenzen klassifiziert werden.

- **Typ 1-Afferenzen**

23 der 41 Afferenzen waren vom Typ 1. Diesem Typ ist eigen, daß er auf einen (anhaltenden) Reiz mit genau einem Puls antwortet (Abbildung 11). Die Latenzzeit hängt von der Stärke des Reizes ab und ist für jede Lautstärke reproduzierbar gleich. Die Abweichung von der Latenzzeit ist sehr gering (siehe Tabelle 1). Bei einer mittleren Latenzzeit von 2,84 ms beträgt die Abweichung 0,076 ms. Die Mindestruhezeit bis zum erneuten Ausbilden eines Aktionspotentials (Refraktärzeit) liegt bei 4,26 ms, was

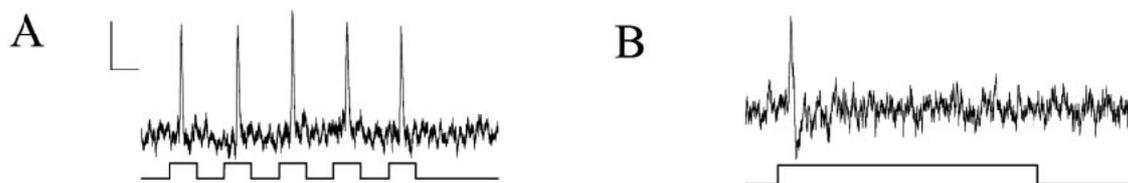


Abbildung 11: Antwort der Typ 1 Afferenz auf einen Reiz (A: periodisch, B: anhaltend)

Tier	Frequenz (kHz)	Reizstärke (dB SPL)	Schwellwert (dB SPL)	Latenz (ms)	Abweichung (ms)
2-61	5	85	65	2,71	0,073
2-77	5	85	63	2,29	0,080
2-93	5	85	80	3,05	0,121
2-93b	7	85	71	2,65	0,081
2-109a	7	85	78	3,19	0,052
2-109c	7	85	75	2,97	0,075
2-119b	7	75	75	3,02	0,012

Tabelle 1: Latenzen und Abweichungen für Typ 1 Afferenzen

eine genaue zeitliche Abgrenzung gegenüber weiteren Reizen erlaubt. Sie ist damit gut abgestimmt auf das Zirpen der Grille, das speziesabhängig ein Interpuls-Interval von 10 ms und größer aufweist. Spontane Aktivitäten der Typ 1-Afferenzen sind nicht beobachtet worden.

Mit diesen Eigenschaften eignet sich diese Klasse der Afferenzen hervorragend für eine latenzbasierte Zeitkodierung.

• Typ 2-Afferenzen

Vom Typ 2 waren 16 der 41 Afferenzen. Diese Klasse unterscheidet sich vom Typ 1 durch die Erzeugung von 2 bis 4 Pulsen (Abb. 12). Auch hier zeigen alle vier Pulse

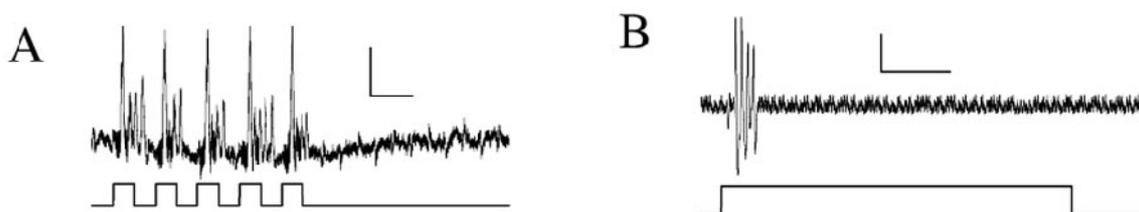


Abbildung 12: Antwort der Typ 2 Afferenz auf einen Reiz (A: periodisch, B: anhaltend)

lautstärkeabhängiges Zeitverhalten (erster Puls $2,90 \text{ ms} \pm 0,17 \text{ ms}$). Die ersten beiden weisen allerdings ein geringeres Rauschen als die folgenden Pulse auf. Die spontane Aktivität ist gering.

- **Typ 3-Afferenzen**

Nur 2 der 41 untersuchten Afferenzen waren vom Typ 3. Ob dies dem tatsächlichen Verhältnis der Anzahl der Typen zueinander entspricht ist unklar. Möglich ist, dass hier beim Anbringen der Elektroden das Größenverhältnis der Axone (Typ 1 und 2: 1-2 μ s, Typ 3: < 1 μ s) zugeschlagen hat. Die Afferenzen dieses Typs weisen ein tonisches Verhalten auf, das heißt ein anhaltender äußerer Reiz führt zu einer Dauererregung der Zelle (Abbildung 13). Der erste Puls ist auch hier wieder reizstärkeabhängig



Abbildung 13: Antwort der Typ 3 Afferenz auf einen Reiz (A: periodisch, B: anhaltend)

zeitlich genau festgelegt ($3,79 \text{ ms} \pm 0,082 \text{ ms}$).

4.3 Kodierung

Aus den gewonnenen Daten der Aktivitäten der afferenten Neurone kann auf zwei Kodierungsverfahren des auditiven Systems geschlossen werden. Eine Latenzkodierung und eine Populationskodierung, die über die Schwellwerte erfolgt.

4.3.1 Latenzkodierung

Die unterschiedlich starken Vibrationen auf der ipsilateralen und kontralateralen Seite führen zu unterschiedlich langen Latenzen. Je leiser die Vibration, desto länger die Latenz. Erforderlich dafür ist ein exaktes, wiederholbares Zeitverhalten des ersten Pulses einer Afferenz. Wie erläutert wurde sind alle drei Typen der Afferenzen dafür geeignet. Abbildung 14 zeigt die durchschnittlichen Latenzzeiten für ipsilaterales und kontralaterales Ohr bei einer ipsilateralen Geräuschquelle mit einer Frequenz von 5 kHz. Zum Beispiel beträgt die Differenz für 85 dB etwa 0,6 ms. Oder anders betrachtet: Um gleiche Latenzen zu erreichen, muss der Reiz auf der kontralateralen Seite etwa 10 dB lauter sein. Dies deckt sich mit den Beobachtungen beim peripheren mechanischen System.

4.3.2 Populationskodierung

Wie oben erwähnt besitzt jede Afferenz einen frequenzbestimmten Schwellwert für die Lautstärke, ab dem sie reagiert. Aus der Anzahl reagierender Zellen einer „Population“ von Zellen kann also auf die Lautstärke geschlossen werden. Abbildung 15 zeigt das Verhältnis antwortender Neurone zur Lautstärke. Wird das ipsilaterale Ohr zum Beispiel mit 85 dB erregt so werden knapp 90% der Population aktiviert. Beim kontralateralen, das bei 5 kHz

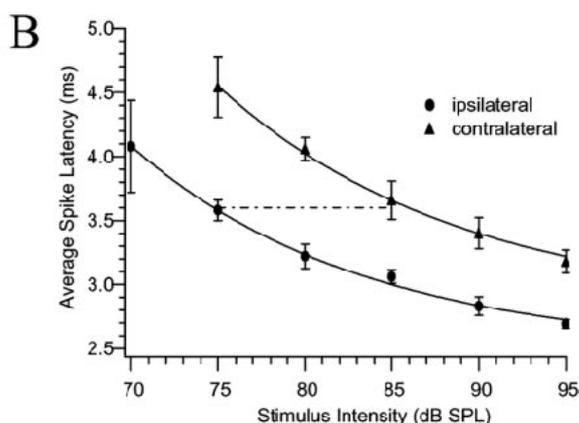


Abbildung 14: Ipsi- und kontralaterale Latenzen der Typ 1-Afferenzen

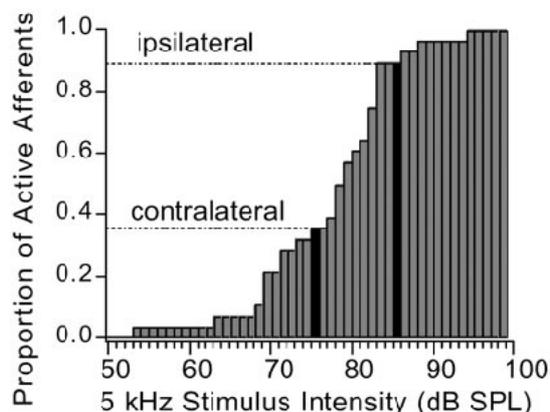


Abbildung 15: Anzahl reagierender Afferenzen

mit circa 75 dB erregt wird, sind es nur knapp 40%. Aus dem Beispiel wird klar, daß über die unterschiedlichen Schwellwerte der Afferenzen eine Populationskodierung erfolgt.

4.4 Diskussion

Es ist unbekannt, wie die Richtung im ZNS berechnet und welche der beiden Kodierungsformen dabei tatsächlich verwendet wird. Weitere Forschung ist hier nötig.

Robert et. al kamen 1996 zu Latenzdifferenzen um die $350 \mu\text{s}$. Das hier gezeigte Ergebnis ist mit etwa $500 \mu\text{s}$ etwas größer. Dies liegt an der Difizilität der Messungen. Die Dimensionen sind so klein, daß sich die Technik am Rande des Möglichen bewegt. Hinzu kommen Unterschiede in der Platzierungen der Elektroden, Reizstärke und Messtechnik. Trotzdem liegen beide Forschungen mit ihren Ergebnissen im in der Tierwelt üblichen Bereich und implizieren den gleichen Schluss. Die Natur hat die Fliege *Ormia ochracea* mit einem außergewöhnlichen auditiven System versehen.

5 Ausblick auf mögliche Anwendungen

Unter MEMS (Micro-Electro-Mechanical Systems) versteht man die Integration von mechanischen Elementen, Sensoren und Elektronik auf einem Siliziumchip unter Verwendung von Nanofabrikationstechniken. Es existiert bereits eine Anzahl an MEMS-Mikrofonen. Für das Richtungshören ist bisher aber ein ganzer Array an Mikrofonen notwendig. Um die Miniaturisierung hier voranzutreiben sind zunehmend biomimetische Ansätze verfolgt worden. Das Gehör von *Ormia ochracea* bietet einen solchen Ansatz.

Gibbons beschäftigt sich in seiner Diplomarbeit [Gib00] mit dem Bau eines solchen Mikrophones. Hintergrund ist die Anwendung in Hörgeräten. Hier ist die Richtungsbestimmung wichtig, um explizit die Geräusche, die aus dem Gesichtsfeld kommen, zu verstärken. Dies

ist nötig um Sprache von den Hintergrundgeräuschen besser trennen zu können.

Literatur

- [DR98] R. R. Hoy D. Robert, R. N. Miles. *Tympanal mechanics in the parasitoid fly Ormia ochracea: Intertympanal coupling during mechanical vibration*. Journal of Comparative Physiology A, 1998.
- [Gib00] C. Gibbons. *Design of a biomimetic directional microphone diaphragm*. Binghamton University, New York, 2000.
- [MLO02] R. R. Hoy M. L. Oshinsky. *Physiology of the auditory afferents in an acoustic parasitoid fly*. The Journal of Neuroscience, 2002.
- [RNM95] R. R. Hoy R. N. Miles, D. Robert. *Mechanically coupled ears for directional hearing in the parasitoid fly Ormia ochracea*. Journal of Acoustical Society of America, 1995.

Die Positionsschätzung aus Vibrationen beim Sandskorpion „*Smeringurus mesaensis*“

Christopher S. Özbek

Zusammenfassung

Der Sandskorpion „*Smeringurus mesaensis*“ ist in der Lage seine Beute durch Vibrationen zu lokalisieren und zu erjagen. Die vorliegende Seminararbeit soll die Forschungsergebnisse rund um diesen Sinnesmechanismus zusammenfassen und beschäftigt sich im Besonderen mit den Mechanorezeptoren des Skorpions, der Wellenausbreitung im Medium Sand und der Informationstransformation von Vibrationen in Richtungsangaben. Anwendungen in der Robotik werden kurz beleuchtet.

1 Einleitung

Der kleine Sandskorpion „*Smeringurus mesaensis*“ (Abb. 1), früher bekannt als „*Paruroctonus mesaensis*“ aus der kalifornischen Mojave-Sandwüste ist in der Lage kleinste Erschütterungen wahrzunehmen und diese in sinnvollen Positionsinformationen für seine Jagd umzuwandeln, welche es ihm ermöglichen ohne Sicht- und Höreindruck seine Beute zu lokalisieren. Die Mechanismen der Rezeption und der Informationstransformation liefern Einblicke in eine hochoptimierte Anpassung der Natur an die Jagdnische im nächtlichen Wüstensand. Die vorstellbaren technischen Einsatzgebiete reichen von Lokalisierung von Verschüttungsopferten, Feindfindung in militärischen Anwendungen und dem einfachen Ausweichsensor für den Staubsaugerroboter.

Nachdem der Sandskorpion allgemein in Biologie und Verhalten vorbestellt wurde, beschäftigt sich diese Arbeit zuerst mit dem Substrat der Wellenausbreitung - dem Sand. Anschließend werden die Forschungsergebnisse um die Vibrationsrezeption des Wüstenbewohners vorgestellt, um mit diesem Wissen im Abschnitt über die neuronale Verschaltung die Umwandlung in Lokalisationsinformationen zu verstehen. Den letzten Punkt der Gliederung umfasst eine Darstellung des Roboter-Skorpions, der an der Luleå Tekniska Universitet entstand.

2 Der Sandskorpion allgemein

Der in der Mojavewüste lebende Sandskorpion „*Smeringurus mesaensis*“ ist ein nachtaktiver Jäger, der auf Kakerlaken (*Arenivaga investigata*), Motten und andere Kleininsekten als Beute spezialisiert ist. Die gute Datenlage über den nur knapp über 5 cm langen



Abbildung 1: Der Sandskorpion „*Smeringurus mesaensis*“

Arachnopenen verdanken wir hauptsächlich seiner Fluoreszenz-Eigenschaft, die ihn unter UV-Strahlung in hellsten gelb-grünen Licht erstrahlen lässt [BvH00]. Während des Tages verbleibt der Skorpion, wie auch die meisten anderen in der Wüste lebenden Insekten unterhalb der Oberfläche, um sich vor der enormen Hitze und den damit verbundenen Feuchtigkeitsverlust zu schützen. Der Sandskorpion sucht seine Beute nicht aktiv, sondern lauert im Hinterhalt bis ein Opfer in Reichweite kommt. Sehsinn und Hörsinn sind nur rudimentär ausgebildet und spielen bei der Jagd neben dem Vibrationssinn keine wichtige Rolle. Hat der Skorpion einen Beuteimpuls registriert, so muss er in innerhalb weniger Sekunden seine Beute erreicht und gefangen haben, sonst entkommt sie ihm und vergräbt sich, ausgelöst durch die nun vom Sandskorpion stammenden Vibrationen. Hat er sein Opfer erreicht, so hält er es mit Hilfe seiner Greifzangen, die fast ein Drittel seiner Größe besitzen, gefangen, um es dann mit Hilfe seines Giftstachels zu paralysieren. Ausgeschüttete Verdauungsenzyme zersetzen das Opfer und erlauben die flüssige Aufnahme der Nährstoffe.

3 Sand als Vibrationsmedium

Natürliche Böden sind auf Grund ihrer inhomogenen Zusammensetzung und fehlender Elastizität in den meisten Fällen denkbar ungeeignet um Informationen zu übertragen, wenn man von der allgemeinen Warnfunktion eines vibrierenden Bodens absieht. Hält man sich ein geeignetes Vibrationsmedium vor Augen, wie z.B. das lebende Blattmaterial der *Agave* [RB81], kann man folgende notwendigen Voraussetzungen an das Substrat erkennen:

- (i) Geschwindigkeiten oder Amplitudengefällen der Welle müssen so gewählt sein, dass die neuronale Verschaltung des Tieres den Zeit- oder Amplitudenunterschied wahrnehmen kann.
- (ii) Die Dämpfung des Signals in Bereichen der größten Sensitivität der Mechanorezeptoren, d.h. im Bereich von 0,1 bis 5 kHz, muss möglichst klein sein.

Messungen der physikalischen Eigenschaft des Sandes [Bro77] ergaben, dass sinnvolle biologische Informationen durch **Rayleigh**- und **P**-Wellen übertragen werden können. Die

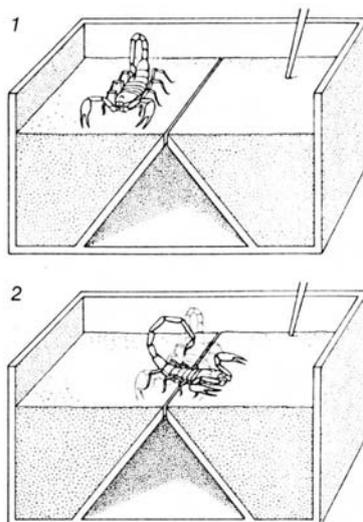


Abbildung 2: Experimenteller Aufbau zum Nachweis des Vibrationssinnes

Versuche hierzu wurden in einer Styropor-Box der Maße 30 cm auf 50 cm auf 40 cm durchgeführt. Kleine piezoelektrische Kristalle dienten als Sender und Empfänger im lockeren Sand (Abb. 2).

Ein weiterer wichtiger Aspekt der einer Informationsübertragung in der Wüstenumgebung sehr zugute kommt, ist das annähernde Fehlen von jeglichem störenden Hintergrundrauschen.

3.1 Wellenausbreitung

P-Wellen sind longitudinale Kompressionswellen mit Ausbreitungsgeschwindigkeiten von 95 - 125 m/sec an der Oberfläche und 120 - 150 m/sec in unterschiedlichen Tiefen bis zu 30 cm (Abb. 3(a)). Rayleigh-Wellen sind Oberflächenwellen, welche dem Rollen des Ozeans in der Bewegung ähneln und sich mit Geschwindigkeiten von ca. 40 m/sec fortbewegen (Abb. 3(a)).

Die lockere Kornstruktur des Sandes führt zu diesen niedrigen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten - im Vergleich zu anderen natürlichen Substraten um das Zehnfache geringer - und erfüllen damit die Voraussetzung (i). Betrachtet man die Ausrichtung der acht Tarsi des Sandskorpions auf einem Kreis mit Radius 2,5 cm, so ergeben sich Entfernungen von ca. 5 cm zwischen gegenüberliegenden Beinen. Auf Grund der Ausbreitungsgeschwindigkeiten erhält man somit Ankunftsverzögerungen von ca. 1 msec bei Oberflächenwellen und von ca. 0,4 bis 0,5 msec bei P-Wellen. Intensitätsdifferenzen in der Amplitude werden vom Sandskorpion im Gegensatz zu den die *Agave* bewohnenden Tropenspinnen der Art *Cupiennius salei* nicht zur Zielfindung verwendet.

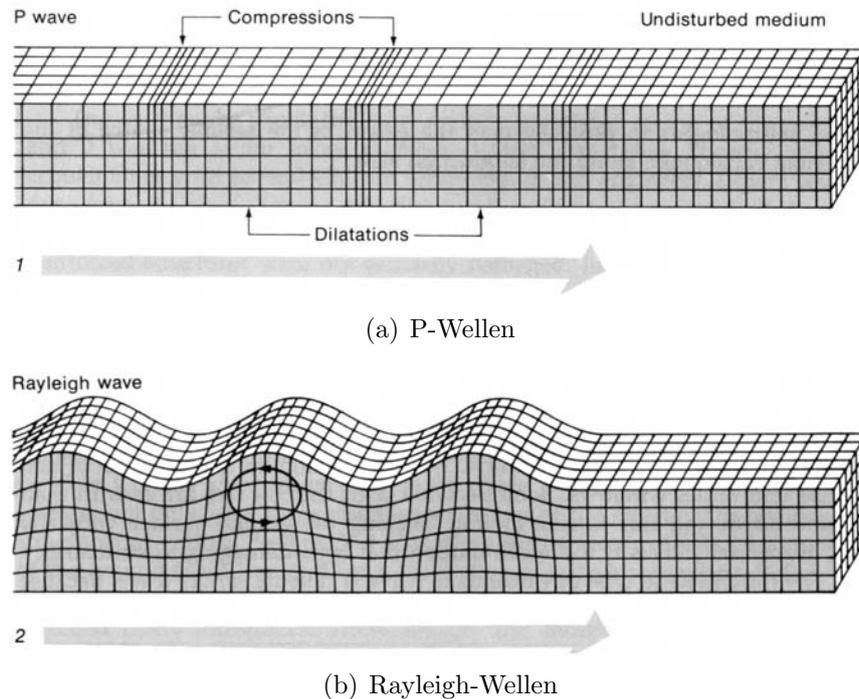


Abbildung 3: Die biologisch-sinnvollen Wellentypen in Wüstensand

3.2 Dämpfung

Der Dämpfungsfaktor für Sand steigt im Frequenzbereich von 1 - 5 kHz linear an und erst bei höheren Frequenzen treten relevante Dämpfungsverluste in Folge von Streuung auf, womit die Betrachtung der Übertragungseigenschaft alleine auf den geometrischen Ausbreitungsfaktor in Abhängigkeit von der Distanz $G(d)$ konzentriert werden kann. Rayleigh-Wellen sind hier durch ihre Beschränkung auf die Oberfläche mit $G(d) = 1/\sqrt{(d)}$ den P-Wellen überlegen, die indirekt proportional mit $G(d) = 1/d$ abfallen. In der Jagdpraxis des Sandkorpions bedeutet dies, dass Rayleigh-Wellen Beuteinformationen bis zu 50 cm weit transportieren können, während P-Wellen bereits bei 20 cm Entfernung keinen Beitrag zur Positionsbestimmung mehr beitragen.

4 Die vibratorischen Sinnesorgane des Sandkorpions

Seine acht Beine verlassen den Körper des Wüstenskorpions im vorderen Bereich in vier Zweierpaaren und bilden mit ihren Füßen einen Kreis mit Radius 2,5 cm um das Zentrum des Skorpions. Sie stehen dabei in den Winkeln $\pm 18^\circ$, $\pm 54^\circ$, $\pm 90^\circ$ und $\pm 140^\circ$ relativ zu Frontal-Null ab (Abb. 4). Die Beine des Skorpions sind in Segmente unterteilt, die über Gelenke verbunden sind. Die zwei am weitesten weg vom Körper liegenden Abschnitte, der Basitarsus und der Tarsus (Abb. 5(b)), sind am wichtigsten für die Vibrationsdetektion

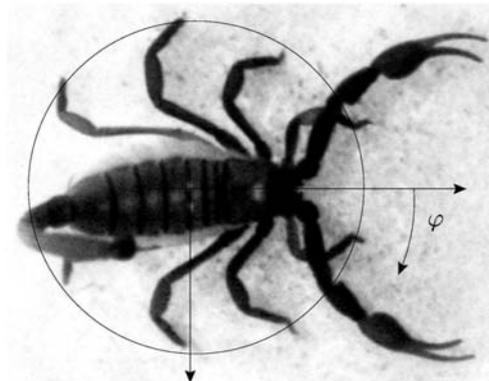


Abbildung 4: Der Sandkorpion in defensiver Haltung mit Anordnung der acht Tarsi auf einem Kreis mit Radius 2,5 cm (Bild nicht maßstäbig)

des kleinen Wüstenbewohners.

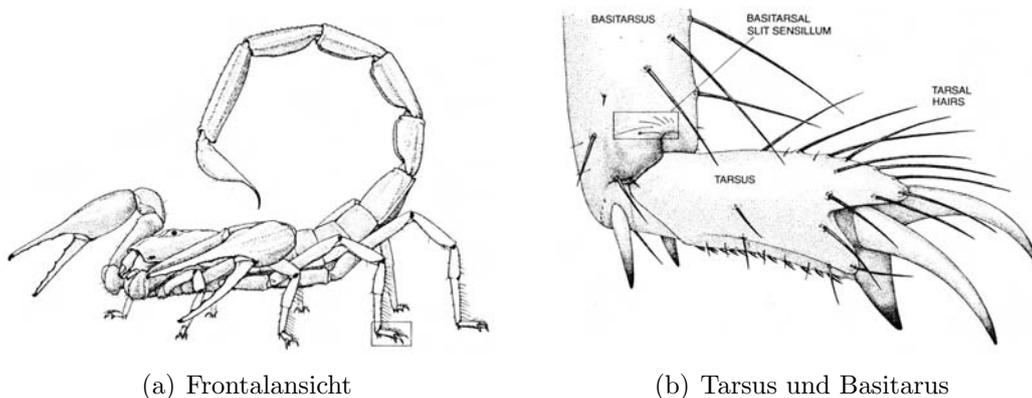


Abbildung 5: Der Sandkorpion und seine Vibrationssinnesorgane

Neben mehreren Krallen finden sich nämlich am Tarsus die feinen tarsalen Härchen, welche von ihrer Ausrichtung dafür geeignet sind kompressionale Wellen wahrzunehmen, die längs ihrer Achse den Sand dehnen und strecken und so die Härchen in Schwingung versetzen (Abb. 6). Dieser Detektionsmechanismus für Kompressionswellen wird ergänzt durch das basitarsale Schlitzsinnesorgan (Abb. 6).

Dieses ist so am Gelenkpunkt zwischen den beiden Beinsegmenten angebracht, dass der Tarsus als Hebel für von Rayleighwellen ausgelöstes Heben und Senken des Sandes dienen kann. Experimente haben gezeigt, dass dieser aus einer Gruppe von acht Schlitzsinnesorganen bestehende Sinnesmechanismus bereits eine Anhebung des Sandes um 1 nm wahrnehmen kann.

Experimente ergaben [BvH00], dass der Skorpion sich an Laufzeit- und nicht an Amplitudenunterschieden orientiert. Hierzu wurde der Skorpion hälftig auf zwei unabhängig ansteuerbare Plattformen gestellt.

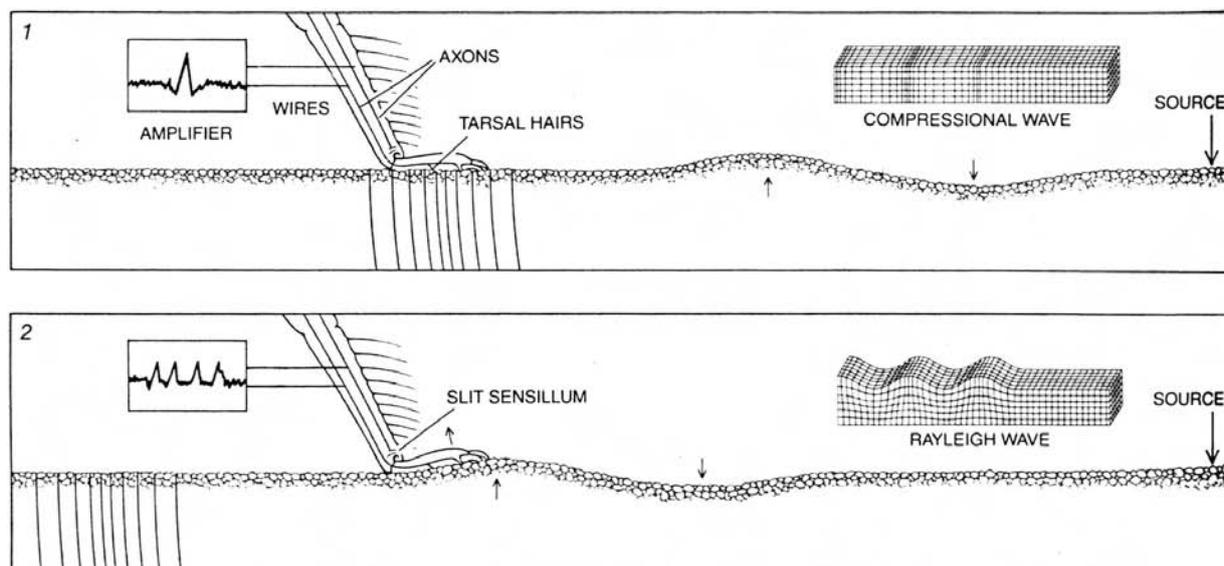


Abbildung 6: Auswirkung der verschiedenen Wellentypen auf die Vibrationssinnesorgane

5 Neuronale Verschaltung

Um nun die Transformation dieser Sinnesinformationen zu verstehen, bedarf es einer Theorie der Beutelokalisation [SKvH00]: Hinter jedem Schlitz des basitarsalen Schlitzsinnesorgans liegen zwei Neuronen, welche bei Reizung Aktionspotentiale längs des Axons aussenden. Das erzeugte elektrische Potential, der Spike, ist eindeutig einem Wellenmaximum und einem Neuron zuordenbar und wird über Nervenfasern im Bein des Skorpions auf eine ringförmige Struktur innerhalb des suboesophageale Ganglion (SOG) transportiert. Die Entfernung zum SOG ist von allen Beinen bzw. Basitarsalen Organen annähernd identisch, so dass die Signallaufzeiten ebenfalls praktisch gleich sind.

Das von Brownell und Farley vorgeschlagene Modell zur Beutelokalisation von Arachniden fasst nun diejenigen Neuronen zu einem abstrakten Kommandoneuron des jeweiligen Beines zusammen, welche an diese entsprechende Nervenfasern gekoppelt sind. Es ergibt sich hierdurch ein Ring von acht Kommandoneuronen, welche jeweils auf exitatorische Impulse eines der acht basitarsalen Sinnesorgane reagieren. Gehemmt wird jedes dieser Kommandoneuronen allerdings noch durch das sogenannte Interneuron, welches die Impulse der drei am weitesten gegenüber liegenden Neuronen mittelt. In der Abbildung 7 sieht man diesen Ring dargestellt. Für die Kommandoneuronen R3 und L2 sind die Interneuronen und ihre jeweilige inhibitorische Verschaltung auf das gegenüberliegende Kommandoneuron mit eingezeichnet.

Der Skorpion wandte sich stets in Richtung des früheren Impulses, selbst wenn die Amplitude eine andere Aussage gerechtfertigt hätte. Dies stimmt mit dem Entwurf des Modells überein: Erreicht eine Reizung zuerst die Sinnesorgane des inhibitorischen Dreiergespanns der Gegenseite und dann erst das Kommandoneuron, so wird dieses nur mit geringer Wahrscheinlichkeit zum Feuern kommen. Umgekehrt ergibt sich ein Zeitfenster, welches durch

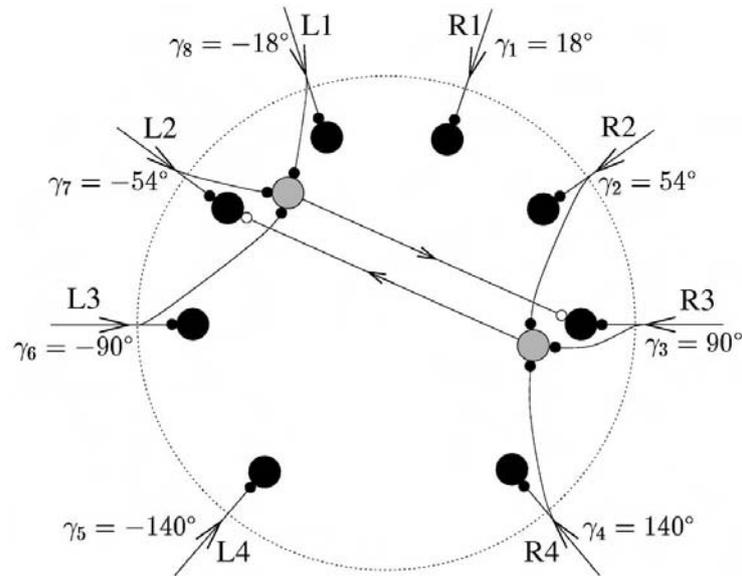


Abbildung 7: Der Ring aus acht Neuron mit dargestellten Interneuronen für die Richtung -54° und die entsprechende Gegenseite 90°

die Verzögerung von 0,7 ms für die Laufzeit des Interneurons noch vergrößert wird, wenn das Signal zuerst das Kommandoneuron und dann die Gegentriade erreicht. Als Ergebnis einer Reizung durch Rayleigh-Wellen entsteht so ein Zeitcode, den die neuronale Verschaltung des Skorpions nun in ein motorisches Signal ummünzen muss. Diese Transformation in einen Code variabler Feuerrate, erfolgt mittels eines Bevölkerungsvektors. Hierzu wird die Anzahl der Pulse jedes Kommandoneurons während eines Stimulanzintervalls (zwischen 100 und 500 ms) mit der jeweiligen Richtung des Neurons als Vektor multipliziert. Summiert man diese acht skalierten Vektoren auf, so erhält man die resultierende Richtung.

Praktische Evaluations-tests dieses theoretischen Modells (Abb. 8), welche dem Skorpion gezielt einzelne basitarsale Schlitzsinnesorgane entfernten, ergaben eine sehr gute Übereinstimmung zwischen den Berechnungen und der Realität und lassen vermuten, dass das breite Fehlerminimum, welches bei Variation der neuronalen Parameter im theoretischen Modell gefunden werden kann, von der Natur im Laufe der Evolution erreicht worden ist.

6 Übertragung in die Robotik

In seiner Master's Thesis untersuchte Anders Wallander die Eignung des biologischen Konzepts für die Verwendung in der Robotik [Wal00]. Hierzu konstruierte er nach dem Vorbild des Skorpions einen vibrationssensitiven Roboter (Abb. 9).

Als erstes galt es, den Vibrationssinn des Skorpions zu übertragen. Der Autor der Arbeit evaluierte hierzu verschiedene Sensortypen. Als unbrauchbar stellten sich Mikrofone und piezoelektrische Kabel heraus, da die resultierenden Stromausschläge nicht vom Hintergrundrauschen getrennt werden konnten. Die Verwendung von Piezo-Film auf schwingend-

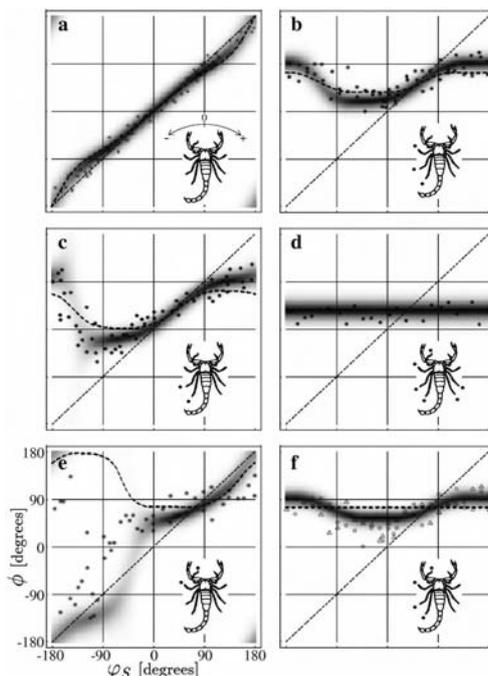


Abbildung 8: Stimulations- und Reaktionswinkel in Abhängigkeit von entfernten Schlitzsinnesorganen (gekennzeichnet mit Punkt), z.B. reagiert der Skorpion bei Amputation aller Sensoren, außer derjenigen vorne rechts (Bild d), ausschließlich mit Drehungen in eben diese Richtung.

gelagerten Messingplättchen von ca. 2,5 cm Länge (Abb. 10) konnte zwar unter Optimierung durch eine Beschwerungs­masse auf akzeptable Sensitivität gesteigert werden, musste sich jedoch klar kommerziellen Beschleunigungssensoren geschlagen geben, wie sie heutzutage z.B. in Airbags Anwendung finden. Das man letzteren, als billigen und in großen, nahezu identischen Chargen erhältlichen Sensoren nicht den Vorzug gab, lag an einer zu späten Verfügbarkeit für das Roboterprojekt. Durch dieses Planungsversäumnis wurde viel Arbeit in die Entwicklung und Evaluierung eines eigenen Erschütterungssensors gesteckt.

Der entstandene Roboterskorpion besitzt sechs Beine, welche durch einen Servo rotiert und durch einen anderen gehoben werden können (Abb. 11). Der Piezosensor befindet sich nahe dem Boden am letzten starren Beinsegment, welches über einen Gummistopfen Bodenkontakt hat. Allerdings hat diese Konstruktion nicht mehr besonders viel mit dem biologischen Vorbild gemein. Aktuelle Forschungen gehen dahin, eine solche biomimetische Kopie zu evaluieren [SCVJ02].

Das Software­design des Roboters beschränkt sich auf eine einfache Triangulation zur Richtungbestimmung. Hierzu werden alle fünfzehn möglichen Kombinationen der sechs Sensoren auf die Unterschiede der Ankunftszeit untersucht. Aus diesen Zeitdifferenzen lassen sich mit der Ausbreitungsgeschwindigkeit des Bodens, der Annahme von parallelen Strahlen und dem daraus resultierendem rechtwinkligen Dreieck leicht zwei mögliche Lösungen für die Richtung der Quelle errechnen. Schiebt man anschließend ein Suchin-



Abbildung 9: Der Roboter-Skorpion

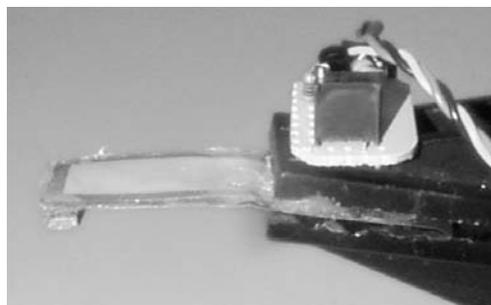


Abbildung 10: Der Piezosensor zur Vibrationsbestimmung

tervalls über den gesamten Winkelbereich, so findet man das Maximum und damit die Zielrichtung. Dieser Vorgang wird für jede interessante Ausbreitungsgeschwindigkeit wiederholt. Einen Nachweis, ob dieser Winkelansatz mit der biologischen Vorlage und dem neuronalen Modell konkurrieren kann, bleibt die Arbeit schuldig. In 25 cm Entfernung kann der Ansatz jedoch in drei von vier Fällen mit $\pm 20^\circ$ Toleranz die richtige Richtung finden. Mit zunehmender Entfernung nimmt die Qualität der ermittelten Orientierung stetig ab, z.B. bei einer Entfernung von 45 cm um 30% relativ zu 25 cm.

7 Schluss

7.1 Überblick über die Literatur

Das behandelte Thema der Lokalisation aus Vibrationen bei Skorpionen stand Ende der 70er bzw. Anfang der 80er Jahre für kurze Zeit im Brennpunkt der Forschung. Mehrere Artikel des Arachnologen P.H. Brownell ([Bro77] [Bro84]) in *Science* und *American Scientific* legten den Grundstein für spätere Forschungen. Die Artikel von Gogala et al. [MFG82], Barth et al. [RB81] oder Lewis [LN85] können wohl als direkte Auswirkungen dieser Forschung gesehen werden. Während die Forschung bei Barth sich bis in die neunziger Jahre



Abbildung 11: Ein Bein gesteuert durch zwei Servos mit angebrachtem Piezo-Sensor

fortsetzte, konnten erst die Forschungsarbeiten über die neuronale Grundlage des Mechanismus an der TU München unter van Hemmen [SKvH00] [BvH00] das Thema wieder in den Fokus der Medien bringen. Breite Berichterstattung und das Auftauchen in den Lehrcurricular der Biologen sind eindrucksvoller Beweis hierfür [Pet00], [Mor], [BBC00], [Haw00].

7.2 Probleme und Ausblick

Ungeklärt bleibt die genaue Funktion der tarsalen Härchen. Die aufgestellt Hypothese [Bro77], es handele sich um einen Mechanismus zur Distanzbestimmung im Nahbereich, bleibt unbewiesen, hat jedoch eine gewisse Akzeptanz in der Forschungsmeinung gewonnen. Eine Integration in das neuronale Modell und experimentelle Evaluation ist bisher nicht erfolgt.

Literatur

- [BBC00] BBC World Service in Science and Technology. Good vibrations. http://bbc.co.uk/worldservice/sci_tech/highlights/scorpions.shtml, June 2000.
- [Bro77] P.H. Brownell. Compressional and Surface Waves in Sand: Used by Desert Scorpions to Locate Prey. *Science, New Series*, 197:479–482, 1977.
- [Bro84] P.H. Brownell. Prey detection by the sand scorpion. *Scientific American*, 251:94, Dez 1984.

- [BvH00] P.H. Brownell and J.L. van Hemmen. How the Sand Scorpion Locates Its Prey. APS March 2000 Meeting, Minneapolis, 2000.
- [Haw00] Mark Haw. The time of sands. Nature Science Update <http://helix.nature.com/nsu/000622/000622-4.html>, June 2000.
- [LN85] Edwin R. Lewis and Peter M. Narins. Do frogs communicate with seismic signals? *Science, New Series*, 227:187–189, Jan 1985.
- [MFG82] A. Michelsen, F. Fink, and M. Gogala. Plants as transmission channels for insect vibrational songs. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11:269–281, 1982.
- [Mor] Glenn Morris. Vibrational communication in insects. <http://www.erin.utoronto.ca/~w3bio422/install123.htm>. Installment 23 of Lecture "Bioacoustics".
- [Pet00] Ivars Peterson. Pinpointing prey. Science News Online <http://sciencenews.org/20000715/mathtrek.asp>, July 2000.
- [RB81] Jerome S. Rovner and Friedrich G. Barth. Vibratory communication through living plants by a tropical wandering spider. *Science, New Series*, 214:464–466, Oct 1981.
- [SCVJ02] A. Skordos, P. H. Chan, J. F. V. Vincent, and G. Jeronimidis. A novel strain sensor based on the campaniform sensillum of insects. *Philosophical Transactions Royal Society London*, 360:239–253, 2002.
- [SKvH00] W. Stürzel, R. Kempter, and J.L. van Hemmen. Theory of arachnid prey localization. *Physical Review Letters*, 84(24):5668–5671, June 2000.
- [Wal00] Anders Wallander. A robot scorpion using ground vibrations for navigations. Master's thesis, Luleå Tekniska Universitet, 2000.

Die Orientierung von Vögeln basierend auf besonderen Lichtrezeptoren im Auge

Jörg Liebelt

Zusammenfassung

Einige Zugvögel besitzen die Fähigkeit, das Erdmagnetfeld zur Positionsbestimmung und Navigation zu nutzen. Verschiedene Theorien versuchen, die Funktionsweise der dafür notwendigen Magnetsensoren zu erklären. Die vorliegende Arbeit widmet sich der Beschreibung einer dieser Theorien, nach der das Erdmagnetfeld das Verhalten von Molekülpaaren in speziellen Lichtrezeptoren in den Augen der Tiere beeinflusst. Die durch diese Wechselwirkung ausgelösten Veränderungen der chemischen Eigenschaften der Moleküle könnten den Zugvögeln als eine Art optischer Kompass dienen. Im Gegensatz zu einigen anderen Erklärungsansätzen der Magnetrezeption ermöglicht die vorliegende Theorie eine schlüssige Erklärung des Verhaltens der Tiere in experimentellen Untersuchungen, die hauptsächlich mit nachziehenden Rotkehlchen der Art „*Erithacus rubecula*“ durchgeführt wurden.

1 Einleitung

Schon immer haben die Orientierungsleistungen der Vögel den Menschen in Erstaunen versetzt. Die Präzision der Orientierung über lange Flugstrecken hinweg ist angesichts der Grösse und des Gewichts der Tiere sowie ihrer vermeintlich eingeschränkten sensorischen Möglichkeiten überragend. Anhand der vom Menschen abgerichteten Brieftauben haben Forscher seit dem 18. Jahrhundert versucht, Erklärungen für die Fähigkeiten der Tiere zu finden und die Funktionsweise ihrer Navigation zu ergründen. Die Fortschritte der Biologie und moderne technikgestützte Beobachtungs- und Analyseverfahren ermöglichten schliesslich seit Beginn des 20. Jahrhunderts entscheidende Einblicke in die Sensorik der Vögel. Bis heute aber bleibt die wesentliche Frage der Langstreckennavigation ungeklärt. Weitgehende Einigkeit herrscht bezüglich des Erdmagnetfeldes als der einzigen natürlichen Grösse, die durch ihr ubiquitäres Vorkommen und ihre ortsspezifischen Parameter eine derartige Navigation erlauben könnte. Verschiedene Ansätze widmen sich der Verarbeitung der dem Erdmagnetfeld entnehmbaren Informationen in den Tieren, wobei sich in den letzten Jahren die Theorie der Magnetrezeption mittels Lichtrezeptoren durchzusetzen scheint.

In der vorliegenden Arbeit soll diese Theorie genauer erläutert werden. Zunächst wird im 2. Kapitel eine kurze Einführung in die spezifische Sensorik der Vögel gegeben, die im

3. Kapitel ergänzt wird durch eine Beschreibung der besonderen Anforderungen, welche die Navigation an die Tiere stellt. Im 4. Kapitel wird die Theorie der Magnetrezeption beschrieben, die zu ihrem Verständnis notwendigen Grundlagen werden erläutert, die sensorischen Prozesse in den Lichtrezeptoren im Detail vorgestellt und einige Annahmen über die Wahrnehmung der von den Tieren auf diese Art erworbenen Informationen aufgeführt. Abschliessend soll im 5. Kapitel auf weitergehenden Forschungsbedarf sowie auf mögliche Auswirkungen menschlicher Eingriffe eingegangen werden.

2 Die Sensorik der Vögel

2.1 Beobachtungen

2.1.1 Wahrnehmungsorgane der Vögel

Vögel verfügen über sämtliche dem Menschen ebenfalls bekannten Wahrnehmungsorgane, jedoch in bedarfsgerecht angepasster Ausprägung. Die visuelle Wahrnehmung erfolgt über die Augen, die bei nachtaktiven Tieren entsprechend grösser angelegt sind. Durch die seitliche Anordnung der Augen am Kopf sind sie hervorragend zur Erkennung von Bewegungen geeignet und erlauben in einem relativ grossen Gesichtsfeld scharfes Sehen und die Unterscheidung von Farben. Das Gehör der Vögel mit einem meist unscheinbaren Aussenohr ist gut ausgeprägt, im Allgemeinen können Frequenzen zwischen 16 bis 20000 Hertz wahrgenommen werden. Viele Tiere sind in der Lage, Tonfolgen zu unterscheiden und diese im Gedächtnis zu speichern. Einige Vögel verfügen über eine erweiterte akustische Wahrnehmung, beispielsweise in Form von Rezeptoren für tieffrequente Schwingungen an den Beinen, die das äusserst empfindliche Gleichgewichtsorgan, welches im Innenohr sitzt, um einen Vibrationssinn ergänzen. Der Geruchssinn ist vergleichsweise schwach entwickelt. Lebensraumspezifische Zusatzorgane erlauben bestimmten Tieren die Nutzung weiterer Wahrnehmungsebenen wie Ultraschall und elektromagnetischer Felder.

Obwohl sich die Fähigkeit zur Magnetrezeption in vielen verschiedenen Tierarten nachweisen lässt, beschränkt sich diese Arbeit ausschliesslich auf Versuchs- und Untersuchungsergebnisse an Zugvögeln. Die Veröffentlichungen Prof. Wiltschkos [WWT02] beziehen sich darüberhinaus ausschliesslich auf das nachtziehende Rotkehlchen „*erithacus rubicula*“.

2.1.2 Versuchsaufbau

Als Hauptproblem in der Untersuchung der Sensorik von Vögeln erweist sich in vielen Arbeiten die Verwendung eines Versuchsaufbaus, der geeignet ist, ganz bestimmte sensorische Wahrnehmungen von anderen Einflüssen vollständig zu isolieren. Im Fall der Magnetrezeption als Mittel der Orientierung hat sich ein von Wiltschko vorgeschlagener Versuchsaufbau bewährt, der aus einem mit drucksensitiven Papier ausgeschlagenen Käfig mit einem Durchmesser von etwa 35 cm besteht und der von allen anderen Autoren nahezu unverändert verwendet wird [WWT02]. Äussere visuelle Merkmale werden im Käfig abhängig vom Versuchsziel unterdrückt und durch künstliches Licht des natürlichen Spektrums ersetzt, das

lokale Erdmagnetfeld wird gegebenenfalls durch ein künstlich erzeugtes Feld in entsprechender Polarität, Neigung und Ausrichtung ersetzt. Die Auswertung der Markierungen des Papiers durch die zugunruhigen Tiere liefert die Hauptorientierungsrichtung sowie die Stärke des Auftretens gleichartig gerichteter Fluchtversuche über allen Versuchstieren, wobei ein Signifikanztest nach dem Rayleigh-Verfahren (siehe [WWT02]) unterscheidet, ob eine Gleichverteilung oder eine tatsächliche Fluchtpräferenz vorliegt.

2.1.3 Schwierigkeiten

Ziel der Versuche ist in besonderer Weise, die direkten Umweltreize unter den unnatürlichen Versuchsbedingungen so weit wie möglich zu unterdrücken, um die Relevanz der Ergebnisse für Aussagen über das Orientierungsverhalten sicherzustellen. Die Navigation der Vögel zeichnet sich zudem durch ein besonders starkes Zusammenwirken nahezu aller Wahrnehmungssinne der Tiere aus. Vielfach können Versuchsergebnisse deshalb auch nicht einem einzelnen Sinnesorgan oder einem spezifischen Umweltfaktor zugeordnet werden. Die Schwierigkeiten aussagekräftiger Versuche zur Analyse der Magnetrezeption lassen sich aus den beispielsweise von [KL02, WK02b, WWT02] durchgeführten Versuchen entnehmen. So kommt der Spektralverteilung des Lichts in den Versuchen offensichtlich eine besondere Bedeutung zu (siehe Kapitel 4.2.1), wohingegen andere Parameter wie die Polung des Magnetfeldes scheinbar irrelevant sind [WW96]. Darüberhinaus scheint die Magnetrezeption lateralisiert zu sein, die Verarbeitung dieser Reize ist also auf die linke Hirnhälfte und das rechte Auge beschränkt [WWT02], wodurch gängige Verfahren zur Untersuchung anderer, nicht lateralisierten Sensorsysteme nicht verwendbar sind. Die Lateralisierung ist dadurch zu erklären, dass zur Magnetrezeption kein erweitertes Blickfeld nötig ist. Die Magnetrezeptionssensorik bedarf weiterhin keines direkten Umweltkontaktes, sodass die zuständigen Rezeptoren prinzipiell überall im Körper angelegt sein können, wodurch sich die gezielte Untersuchung nicht auf einzelne Körperbereiche beschränken darf.

Ein entscheidender Faktor ist weiterhin das Alter der Tiere. Zur Unterscheidung zwischen erlernten, auf Erfahrung basierenden Orientierungsverfahren einerseits und angeborenen Fähigkeiten zur Grobnavigation andererseits ist es notwendig, die Versuchstiere nach ihrem Alter zu trennen und die Testverfahren speziell auf die zu untersuchenden Merkmale abzustimmen. Insbesondere bei älteren Vögeln ist diese Trennung nur schwer umzusetzen.

Die Analyse der Wahrnehmung von beim Menschen nicht vorhandenen Sensorsystemen, wie z. B. der Magnetrezeption, muss notwendigerweise spekulativ bleiben. Aufgrund der physikalischen Reaktion auf bestimmte Reize kann man zwar Vermutungen über das Zusammenspiel mit dem Nervensystem anstellen, jedoch lassen sich keine präzisen Aussagen über die Repräsentation von Informationen in der tierischen Wahrnehmung treffen. Auch diese Tatsache erschwert die Auslegung geeigneter Versuchsbedingungen erheblich.

2.2 Entstehung und Funktion

Es ist anzunehmen, dass die Navigationsfähigkeit in der Evolution der Vögel ein starkes Selektionsmerkmal war. Die Magnetrezeption dürfte denselben Gegebenheiten ausgesetzt

gewesen sein wie alle anderen Wahrnehmungsfähigkeiten, sodass auch in diesem Fall die Entwicklung von der ursprünglichen zentralen, grobauflösenden Fähigkeit hin zur spezialisierten, hochempfindlichen Anwendung im Zusammenspiel mit anderen Sensoren stattgefunden hat. Die Entwicklung der Magnetrezeption ist also kein Nebenprodukt eines anderen Sensorsystems, sondern eine vollwertige Sensorik, die damit den folgenden Anforderungen genügt [KW01]:

1. Die Magnetrezeption erfolgt zunächst als hochempfindliche Transduktion, d. h. als Reizübertragung vom Zelläusseren ins Zellinnere. Ein übliches Verfahren der Transduktion basiert auf Rezeptoren, die einen Ionenfluss in die Zelle und damit eine Änderung des elektrischen Potentials des Zellinneren auslösen. Dieser Vorgang muss sehr selektiv sein, um von Wechselwirkungen mit anderen Wahrnehmungsverfahren und von Störungen unabhängig zu sein.
2. In einem zweiten Schritt müssen die empfangenen Signale verstärkt werden. Wünschenswert ist eine grosse Verstärkung bei geringer Störung, z. B. durch mehrere Filterungs- und Rückkopplungsschritte.
3. Schliesslich müssen die Informationen intern auf verlässliche und stabile Weise kodiert werden. Es ist davon auszugehen, dass die Magnetrezeption bezüglich der Richtung des Feldes und der Gesamtfeldstärke diskretisiert stattfindet.

Anders als bei Lebewesen allgemein üblich, scheinen bei den Vögeln die Organe zur Orientierung hochgradig redundant ausgelegt zu sein. Die zur Verfügung stehenden Anhaltspunkte zur Navigation, wie in Kapitel 3 erläutert, werden parallel ausgewertet. Je nach Gewöhnung und Erfahrung bilden sich Präferenzen für bestimmte Merkmale heraus. Bei veränderten Gegebenheiten konnte nachgewiesen werden, dass es den Vögeln möglich ist, sich anzupassen und andere Präferenzen zu entwickeln [WK02b]. Die Redundanz erlaubt zudem, die beobachteten Umweltfaktoren kontinuierlich auf Plausibilität hin zu vergleichen und gegebenenfalls zu gewichten oder ganz zu ignorieren. Besonders bei Experimenten zum sogenannten Clock-Shift, einer künstlichen Zeitverschiebung der inneren Uhr der Tiere, konnte ein derartiges Verhalten nachgewiesen werden [Wil95].

3 Die Orientierung der Vögel

3.1 Notwendigkeit der Orientierung

Vögel zeichnen sich durch einen besonders grossen Aktionsradius aus. Ihre Schnelligkeit der Bewegung und ihre Unabhängigkeit von natürlichen Hindernissen am Boden ist mit keinem anderen Lebewesen vergleichbar. Die dadurch gewonnenen Vorteile werden jedoch durch die Abwesenheit direkter Zielreize erkauft. Die visuelle Wahrnehmung kann nicht länger als primäres Mittel der Orientierung verwendet werden, sowohl aufgrund der zu geringen Auflösung der Augen als auch aufgrund der enormen Menge an visuellen Reizen während des Fluges. Notwendigerweise müssen andere Reize als Informationsquellen zur

Orientierung dienen und die Verwendung der anderen Informationsquellen strukturieren, indem ein indirektes Referenzsystem aufgebaut wird. Je nach Zweck der Bewegung lassen sich die Nahbereichsnavigation und die Orientierung auf Langstrecken unterscheiden. Des weiteren ist zu berücksichtigen, dass Zugvögel anfänglich noch nicht über Informationen bezüglich der Zielumgebung verfügen. Es ist also zu untersuchen, wie sich die Orientierung auf vererbte Fähigkeiten und erlerntes Verhalten verteilt und welche Anhaltspunkte zur Orientierung überhaupt hinreichend konstant sind, um über den Zeitraum der Evolution hinweg durchgehend zur Verfügung gestanden zu haben.

3.2 Orientierung im Nahbereich

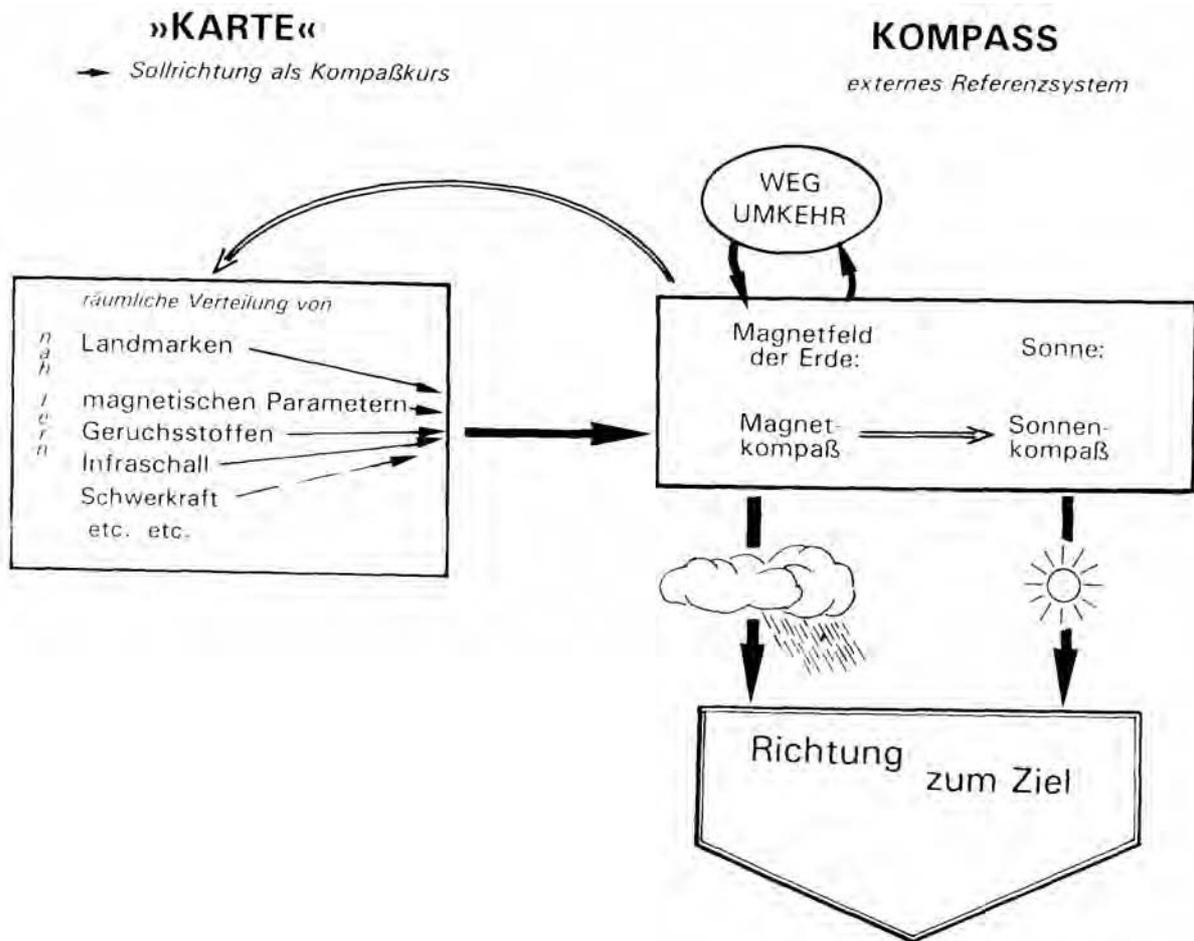
Im Nahbereich können sich die Vögel auf visuelle Informationen verlassen. In Versuchen mit Brieftauben wurde nachgewiesen, dass auf den letzten Kilometern des Heimfluges Landmarken die entscheidenden Hinweise auf die Position des Heimatverschlages liefern [Wil95]. Andere nur lokal eindeutige Informationsquellen sind Gerüche sowie Geräusche. Als Beispiel sind die Wellengeräusche einer Meeresküste zu nennen, die den Tieren auch über mittlere Distanzen hinweg als Anhaltspunkt dienen können. Es ist zu beachten, dass alle genannten Faktoren sehr variabel sind und von jahreszeitlichen Veränderungen oder menschlichen Eingriffen beeinflusst werden. Folglich können diese Daten keinesfalls zur Langstreckennavigation dienen und werden auch nicht vererbt. Ihre Repräsentation in den Navigationssystemen der Tiere unterliegt einer ständigen Anpassung in kurzen Zeitabständen.

3.3 Orientierung auf Langstrecken

Die Positions- und Richtungsbestimmung auf Langstrecken muss notwendigerweise an anderen Kriterien ausgerichtet sein.

Einige Kriterien können dabei zwar weitgehend ortsunabhängig verwendet werden, bieten aber nicht die notwendige zeitliche Konstanz, um Migrationsbewegungen über einen Zeitraum mehrerer Jahre hinweg zu strukturieren. Hinzu kommt, dass diese Größen mitunter durch Veränderungen im Zugverhalten der Tiere irreführend wirken können. Derartige Änderungen des Zugverhaltens sind beispielsweise gegeben durch das Nist- und Brutverhalten, welches stark von den Witterungsbedingungen abhängt. So kann in einem kalten Frühjahr die Migration deutlich später beginnen, sodass Faktoren wie Sonnenauf- und Sonnenuntergangszeiten, Windrichtung und Windstärke, Lichtverhältnisse sowie der Verlauf von Luftfeuchtigkeit und Temperatur entlang der Zugroute zeitlich verschoben sind. Da dies selbst unter extremen Veränderungen nachweislich nicht zu grossen Abweichungen in der Migrationsrichtung führt, scheinen diese Faktoren ebenfalls nicht von allein ausschlaggebender Bedeutung zu sein [WW95].

Immer noch abhängig vom Migrationszeitpunkt, dafür aber frei von Witterungseinflüssen sind die Himmelsrotation und der Verlauf von Sonnen- und Sternbewegungen. Versuche [Wil95] haben ergeben, dass diese Faktoren von den Tieren tatsächlich zur Navigation herangezogen werden. Die Nutzung der periodischen, tageszeitlich variablen Größen bedarf einer ausgesprochen komplexen Bewegungskompensation, um eine feste Richtung halten zu



können. In der Tat besitzen Vögel diese Fähigkeit, aber auch diese Parameter sind nicht allein für die Orientierung ausschlaggebend. In sogenannten Clock-Shift-Versuchen wurde die innere Uhr der Tiere durch einen simulierten verschobenen Tageszeitenverlauf verändert. Trotz anfänglicher Irritation waren alle Tiere innerhalb weniger Stunden in der Lage, auf ihre korrekte Migrationsrichtung zurückzufinden [WW95]. Ganz offensichtlich werden also weitere Quellen zur Navigation verwendet. Zudem verschlechtert sich die Navigationsfähigkeit der Tiere nicht, wenn bei vollständig bedecktem Himmel keinerlei Informationen über Sonnen- und Sternpositionen zur Verfügung stehen und auch die Lichtverhältnisse nicht mehr einheitlich sind [Wil95].

Es bleiben nur noch die Schwerkraft und das Erdmagnetfeld als konstante Navigationshilfen übrig. Über die Nutzung der Schwerkraft als Umweltindikator liegen kaum gesicherte Informationen vor. Die extrem geringen Veränderungen der Schwerkraft im Verlauf der Zugrouten und die daraus resultierenden Schwierigkeiten ihrer Detektion machen eine primäre Nutzung zur Navigation unwahrscheinlich. Die theoretischen Überlegungen von

[Bar64] zu ähnlichen Navigationsalternativen konnten bislang nicht experimentell nachgewiesen werden.

Die Magnetrezeption zur Erstellung eines Navigationssystems nach dem „Karte und Kompass“-Prinzip [MP97] (siehe auch Abb. 1) ist jedoch auch in Versuchen [WK02b] belegt. Dabei nutzen die Vögel Veränderungen des Erdmagnetfeldes bezüglich der Gesamtfeldstärke und der *Inklination* (siehe Kapitel 4.1.1) des Feldes zur Bestimmung der Position und zum Halten der Zugrichtung, die Polung des Feldes spielt dabei keine Rolle [WW96]. Darüberhinaus legen sie eine kartenähnliche Repräsentation der Zugroute an [MP97, WW95] und entnehmen den Magnetfelddaten, wann das Anlegen von Fettreserven zur Überquerung von grösseren natürlichen Hindernissen erforderlich ist. Obwohl die Veränderungen des Erdmagnetfeldes vergleichsweise gering sind, ist eine Detektion mit den in Kapitel 4 beschriebenen Methoden möglich. Auch die Variabilität im Verlauf der Evolution fällt gering aus und lokale Störungen des Feldes werden zwar wahrgenommen, aber durch den Abgleich mit anderen Informationen problemlos ausbalanciert. In Versuchen hat sich gezeigt, dass von den Tieren zwar die visuellen Merkmale zur Navigation bevorzugt werden. Allerdings werden die aus diesen Merkmalen gewonnenen Informationen regelmässig mit den Daten des Magnetfeldes abgeglichen und in unklaren Situationen wird der Magnetrezeption der Vorrang gegeben. Bei der Orientierung auf Langstrecken handelt es sich demnach um ein Zusammenwirken der oben genannten Faktoren, deren Interpretation und Gewichtung auf der Grundlage der Magnetrezeption als Referenzsystem stattfindet, wie in Abb. 1 dargestellt. Die Positionsbestimmung erfolgt anhand des Erdmagnetfeldes, für das Halten des Kurses scheinen jedoch andere Mechanismen wie Stern- oder Sonnenkompass notwendig zu sein, da die grossflächigen Bereiche ähnlicher Magnetfelddaten nur eine sehr grobe Auflösung erlauben. Aufgrund der hohen Konstanz eignen sich Informationen über den Verlauf des Erdmagnetfeldes in besonderer Weise für die genetische Kodierung der initialen Zugrichtung bei jungen, zugunerfahrenen Vögeln. Allerdings scheinen die Speicherung von Magnetfeldinformationen als Karte und die Nutzung als Kompass von zwei verschiedenen Rezeptorsystemen bewältigt zu werden. Die verwendeten Verfahren der Magnetrezeption sowie die Details zur Nutzung des Erdmagnetfeldes werden im folgenden Kapitel 4 erläutert.

4 Magnetrezeption

4.1 Grundlagen

4.1.1 Das Erdmagnetfeld

Das Erdmagnetfeld ist ein Dipolfeld. Die magnetischen Pole fallen nicht genau mit den geographischen Polen zusammen, die Abweichung von geographischen und magnetischen Polen wird als *Deklination* bezeichnet. Die Feldlinien des Erdmagnetfeldes gehen vom magnetischen Südpol südlich von Australien am Rand der Antarktis aus zum magnetischen Nordpol nördlich des amerikanischen Kontinents, wie in Abb. 2 zu erkennen. Die Neigung der Feldlinien bezüglich der Erdoberfläche wird als *Inklination* bezeichnet. An den Po-

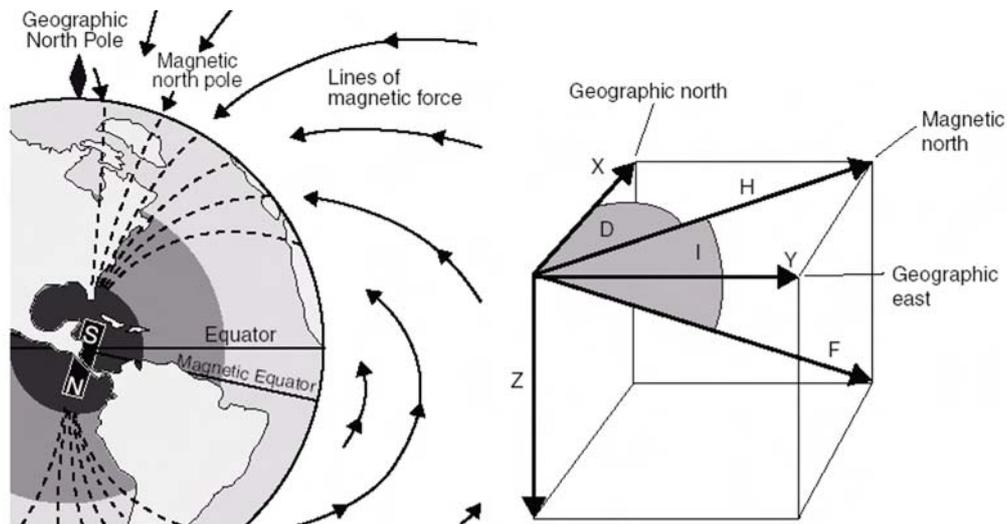


Abbildung 2: Erdmagnetfeld und *Inklinationsmodell* (D: *Deklination*; I: *Inklination*; H: Magnetfeldvektor)

len stehen die Feldlinien senkrecht zur Erdoberfläche bei einer Feldstärke von $65 \mu\text{T}$ [μT], am magnetischen Äquator sind die Feldlinien parallel zur Oberfläche bei etwa $30 \mu\text{T}$ (siehe Abb. 2 und 3). Die auftretenden Feldstärken sind generell äusserst gering. In der nördlichen Hemisphäre sind die Feldlinien nach unten geneigt, in der südlichen Hemisphäre nach oben. Veränderungen der Gesteinszusammensetzung können magnetische Anomalien auslösen, die nur selten, beispielsweise an Erzlagerstätten, lokal begrenzte starke Abweichungen aufweisen, üblicherweise treten jedoch nur schwache grossflächig verteilte Variationen auf (siehe Abb. 3). Kurzzeitliche Veränderungen sind bedingt durch Sonnenaktivität und betragen weniger als 100 nT . Langfristige Änderungen werden durch die geologische Aktivität der Erde verursacht und können eine Umkehrung der Polung des Erdmagnetfeldes auslösen, die letzte derartige Umpolung fand vor 700.000 Jahren statt. Des weiteren variieren Feldstärke und *Deklination* in Perioden von einigen tausend Jahren. Diese langfristigen Änderungen sind aufgrund der gewaltigen Zeitspannen höchstens aus evolutionärer Sicht für die tierische Magnetrezeption von Bedeutung. Die Auswirkung von magnetischen Feldern durch menschliche Tätigkeit, gegeben durch Hochspannungsleitungen und elektromagnetische Wellen, müssen ebenfalls als Störungen der lokalen Feldstärke des Erdmagnetfeldes gewertet werden, können aber für die grossräumige Orientierung und die *Inklination* weitgehend vernachlässigt werden. Die Nutzung des Erdmagnetfeldes zur Positionsbestimmung lässt aufgrund grosser Gebiete mit weitgehend ähnlichen Magnetfelddaten jedoch nur eine sehr grobe Positionsschätzung zu. Dabei müssen dem Erdmagnetfeld mindestens zwei möglichst orthogonale Werte entnommen werden, um die Koordinatenbestimmung im Sinne einer Karte zu erlauben. Ein denkbares Wertepaar ist beispielsweise *Inklination* und Feldstärkengradient [Wal74].

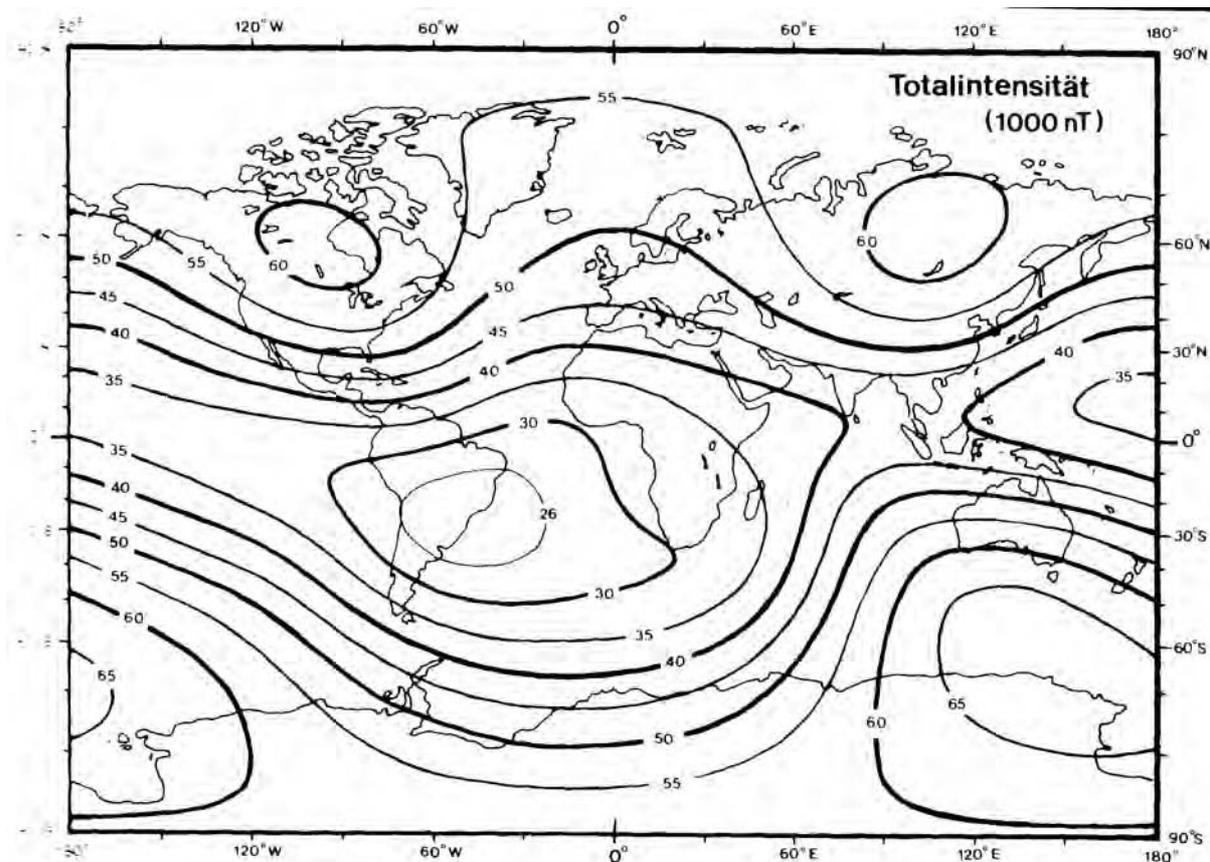


Abbildung 3: Feldstärkenverteilung

4.1.2 Verschiedene Theorien der Magnetrezeption

In Versuchen konnten eine Reihe von Charakteristika des tierischen Magnetkompasses nachgewiesen werden, die sich teilweise von der menschlichen Vorstellung der Kompassfunktion unterscheiden.

Zunächst ist der Funktionsbereich der tierischen Magnetrezeption eng an die in der Natur auftretenden Feldstärken des Erdmagnetfeldes angepasst. Im Mittel waren die von Wiltschko getesteten Tiere bei Abweichungen von mehr als 25% von der natürlichen Feldstärke desorientiert, jedoch verfügen die Tiere über die Fähigkeit zur Anpassung an extreme Feldstärken innerhalb einiger Tage [WW95].

Der tierische Kompass arbeitet als *Inklinationskompass* und nicht als *Polaritätskompass*. Die unterscheidende Größe ist demnach nicht die horizontale Richtungskomponente nach Norden oder Süden, sondern die vertikale *Inklination* des Feldes „polwärts“ oder „äquatorwärts“ und damit unabhängig von erdgeschichtlichen Umpolungen des Feldes. Zudem funktioniert die Orientierung der Tiere sowohl in der nördlichen wie auch in der südlichen Hemisphäre einheitlich, indem im Herbst eine Zugbewegung in Richtung des Äqua-

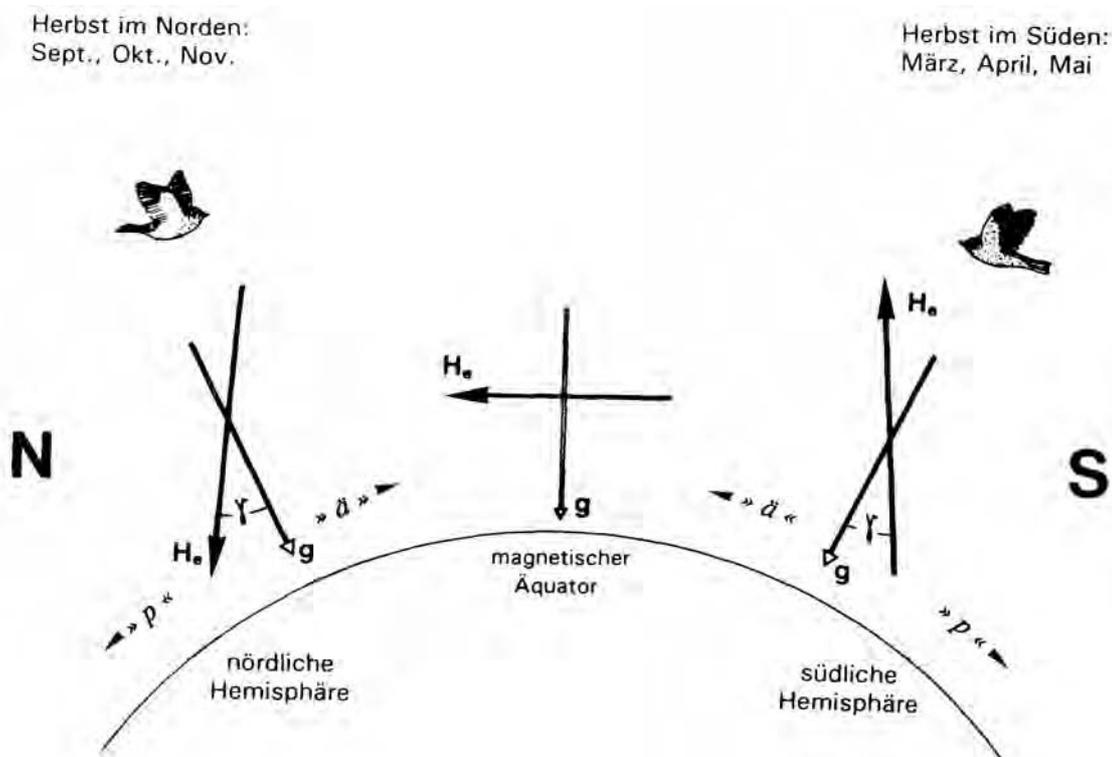


Abbildung 4: Navigation anhand der *Inklination* (p: polwärts; ä: äquatorwärts; g: Normalenvektor zur Erdoberfläche; H_e : magn. Feldstärke (magn. Flussdichte $\vec{B} = \mu_0 * \vec{H}$); $90 - \gamma$: *Inklination*)

tors mit nach oben gerichteten Feldlinien ausgelöst wird, wohingegen im Frühjahr der Zug „polwärts“ mit nach unten gerichteten Feldlinien stattfindet, dargestellt in Abb. 4. Vögel, die auf ihrer Zugroute den Äquator mit waagrechten Feldlinien überqueren, müssen ihre Kompassausrichtung invertieren, um eine einheitliche Zugrichtung beibehalten zu können. In Laborversuchen [WW95] konnte bei entsprechenden Vogelarten gezeigt werden, dass das Erreichen waagrechter Feldlinien binnen weniger Tage tatsächlich eine derartige Uminterpretation der *Inklination* auslöst.

Vergleiche des Navigationsverhaltens von jungen mit älteren, zugerfahrenen Vögeln zeigen, dass Jungtiere sich primär mit Hilfe des Magnetkompasses orientieren, wohingegen für ältere Tiere die bereits vorhandenen gesammelten Weginformationen und andere, in Kapitel 3 vorgestellte Orientierungsmethoden dominanter sind.

Im Verlauf der Forschung zur Magnetrezeption in Tieren wurden verschiedene Ansätze zur Erklärung des Phänomens entwickelt.

- Der erste Erklärungsversuch setzt eine direkte Induktion elektrischer Ströme in den Tieren durch die Bewegung in einem Magnetfeld und der Detektion dieser Induktionsströme durch eine geeignete Sensorik voraus. Mittels hochsensitiver Analyseverfahren

konnte jedoch in den letzten Jahren [RS03] gezeigt werden, dass lediglich in Fischen eine derartige Sensorik vorhanden ist. Zudem müssten die Tiere in der Lage sein, ihre eigene Geschwindigkeit mit grosser Präzision zu bestimmen, um Störeinflüsse herausrechnen zu können [LJ00].

- Eine weitere Theorie, die von Schulten und Ritz [RS00] vorgeschlagen wurde und die in Kapitel 4.2 im Detail erläutert wird, nutzt die Menge von Molekülen, die sich in einem *Triplet*-Zustand befinden (zu den Begriffen *Singulett* und *Triplet* siehe Kap. 4.2.2). Die Energie für diesen Detektionsprozess liefert der Photoeffekt durch Absorption von Photonen und Anregung der Moleküle in höhere Energieniveaus. Die Menge dieser angeregten Moleküle im *Triplet*-Zustand wird durch die Ausrichtung zum umgebenden Magnetfeld beeinflusst und verändert die Reaktivität der Photorezeptoren, wodurch eine indirekte Detektion des Magnetfeldes möglich ist. Als Rezeptormoleküle fungieren dabei sogenannte *Cryptochrome*-Rezeptoren.

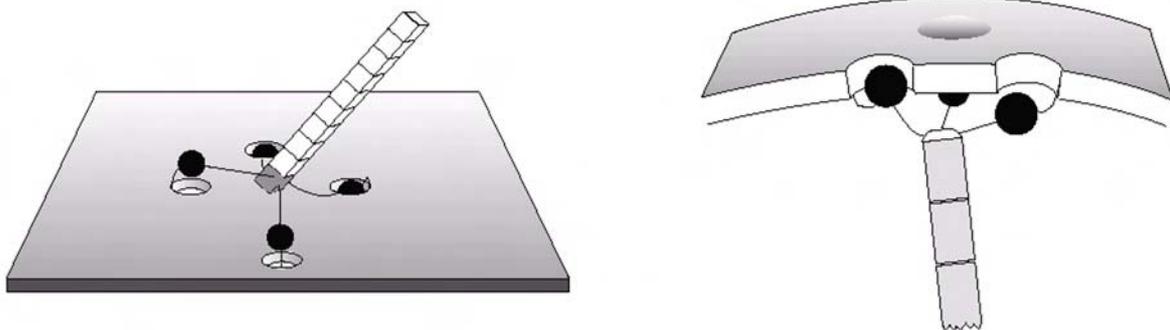


Abbildung 5: Prinzip des *Magnetitrezeptors*

- Eine alternative, von Kirschvink [WK02a, KW01] vorgeschlagene, ausschliesslich auf mechanischer Wechselwirkung beruhende Rezeptionsmethode beruht auf dem Vorhandensein von frei beweglichen *Magnetitelementen* (superparamagnetische Partikel aus Fe_3O_4 , deren Magnetisierung nicht zeitlich stabil ist) im tierischen Nervengewebe. Die Ausrichtung dieser Partikel entsprechend der Gleichausrichtung der Elektronen-Drehachsen bestimmter Partikelbereiche beeinflusst das Rezeptionsverhalten der Photopigmente und damit die optische Wahrnehmung. Von [LJ00] werden zwei Funktionsprinzipien vorgeschlagen. Das erste Funktionsprinzip ist in Abb. 5 veranschaulicht. Es basiert auf der Ausrichtung von *Magnetitelement-Ketten* am externen Magnetfeld, welche mit Ionenkanälen in den Zellmembranen verbunden sind. Die Bewegung der Ketten öffnet dabei abhängig von der Bewegungsrichtung bestimmte Kanäle zur Transduktion. Als alternative Funktionsweise könnte die Volumenausdehnung der Zellen durch Magnetisierung und gegenseitige Abstossung der

Magnetitelemente im Zellinneren dienen. Obwohl derartige *Magnetit*partikel nachgewiesen werden konnten [KW01], bleibt die Theorie zur Funktionsweise unbelegt und die bei dieser Theorie möglichen Versuche zur Remagnetisierung der Partikel [WK02b] waren erfolglos, sodass keine Aussage über die Anwendbarkeit des Verfahrens getroffen werden kann. Die Natur der Theorie legt jedoch eine Nutzung zur Erstellung einer kartenähnlichen Speicherung der Magnetfeldcharakteristika entlang der Zugroute nahe [MP97, WM98, LJ00], wie sie in der „Map und Kompass“-Theorie gefordert wird. Eine direkte Wahrnehmung der *Inklination* mittels dieses Ansatzes scheint auch aufgrund der zu geringen Auflösungsfähigkeit dieser Methode unwahrscheinlich [WK02a].

4.2 Magnetrezeption basierend auf Lichtrezeptoren

4.2.1 Anregung durch den Photoeffekt

Verhaltensstudien an Rotkehlchen der Art *Erithacus rubecula* [WWT02] haben ergeben, dass zur Funktion des Magnetrezeptionssystems Licht aus dem grün-blauen, also kurzwelligen, hochfrequenten und hochenergetischen Spektrum notwendig ist. Die optimale Reaktion auf das äussere Magnetfeld ist bei monochromatischem grünen Licht bei 565nm zu beobachten. Wie bereits erwähnt, ist die Magnetrezeption ein hochlateralisierter Vorgang, der lediglich Lichteinfall in das rechte Auge erfordert [WWT02]. Bei der in Versuchen bestätigten Orientierungslosigkeit der Tiere bei Licht des gelben und roten Spektrums mit äusserst scharf abgegrenztem Übergang besteht jedoch das Problem, dass psychische Wirkungen des roten Lichtspektrums nicht ausgeschlossen werden können. Zwar weist die erhöhte Aktivität der Tiere darauf hin, dass sie in der Lage sind, Licht dieses Spektrums wahrzunehmen, jedoch kann nicht zwischen einer Motivationsveränderung der Tiere in ihrem Verhalten und den Auswirkungen auf das Magnetrezeptionssystem unterschieden werden. Einigkeit herrscht allerdings darüber, dass für den Magnetrezeptionsprozess offenbar Licht oberhalb einer Mindestenergieschwelle vorausgesetzt wird, um die an der Rezeption beteiligten Moleküle anzuregen. Die Anregung erfolgt entweder durch direkte Photonenabsorption in den beteiligten Molekülen oder mittels indirekter Energieweitergabe über mehrere Zwischenstationen. Bei nachtaktiven Tieren wurde alternativ dazu ein bislang noch nicht identifizierter interner, biochemischer Energietransfer vorgeschlagen [DP99]. Die einigen Experimenten wurden Lücken im zur Orientierung notwendigen Lichtspektrum beobachtet sowie Änderungen der Ausrichtung der Tiere abhängig vom umgebenden Lichtspektrum nachgewiesen. Diese Ergebnisse geben Anlass zu der Vermutung, dass mehrere Rezeptormechanismen angelegt sein könnten, die durch unterschiedliche Wellenlängen aktiviert werden [DP99].

4.2.2 Magnetische Wechselwirkung

Die Theorie der magnetischen Beeinflussbarkeit chemischer Prozesse, die auf der Rekombination von *Radikalen-Paaren* beruhen, ist mittlerweile gut erforscht. Zunächst sollen

jedoch einige zur Beschreibung des Verfahrens der Magnetrezeption notwendige Begriffe aus Chemie und Physik geklärt werden.

Unter einem *freien Radikal* versteht man ein Molekül mit ungerader Anzahl von Elektronen. Durch die nicht voll besetzten Elektronenbahnen sind *freie Radikale* sehr reaktiv. Sie haben dadurch allerdings auch eine sehr kure Lebensdauer von üblicherweise weniger als 10^{-3} sec. Ein *Radikalenpaar* (*RP*) entsteht durch sogenannte *hyperfeine Wechselwirkung* der ungepaarten Elektronen in den äusseren Bahnen mit den Kernen des jeweils anderen *Radikals*.

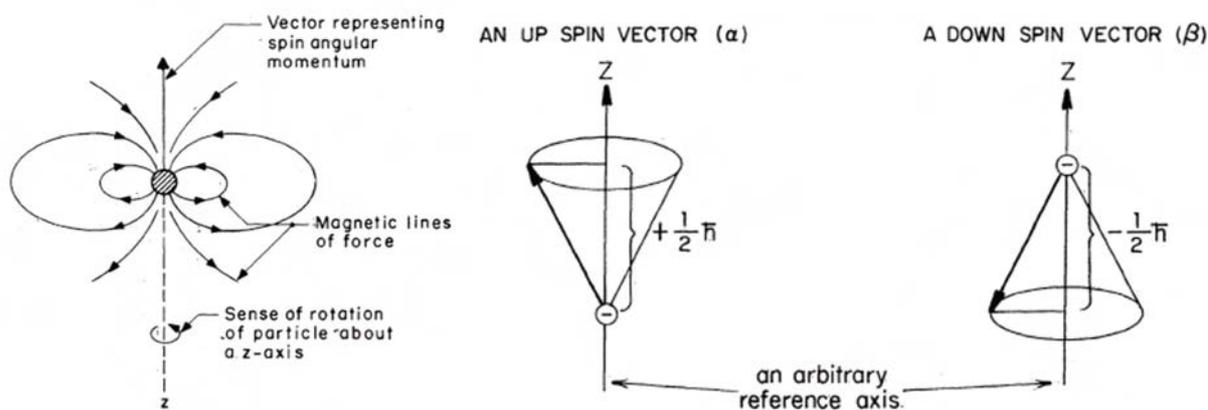


Abbildung 6: Modell des Elektrons, *Spin* und Präzession (\hbar : Planck'sches Wirkungsquantum)

Die Elektronen eines Moleküls verteilen sich auf verschiedene Energieniveaus abhängig vom Abstand der Elektronenbahn von den Kernen. Der Zustand eines Elektrons wird durch einige Parameter, die sogenannten Quantenzahlen, bestimmt, die sich auf die vorhandenen Elektronen nach dem Pauliprinzip derart verteilen, dass keine Elektronen in allen Quantenzahlen übereinstimmen. Jedes Elektron besitzt unter anderem ein als *Spin* bezeichnetes Eigendrehmoment (siehe Abb. 6), eine Drehung um die eigene Achse. Durch die Ladung des Elektrons und dessen Bewegung entsteht ein Magnetfeld, welches mit äusseren Magnetfeldern wechselwirken und das Elektron in eine sogenannte Präzession, eine Kreisbewegung, versetzen kann [Tur83], vereinfacht dargestellt in Abb. 6.

Prinzipiell bleiben Elektronenspins bei chemischen Reaktionen gemäss der Wigner'schen Auswahlregel erhalten. Bei hinreichend langer Lebensdauer des Produktes einer chemischen Reaktion kann es jedoch vorkommen, dass die magnetischen Momente der ungepaarten Elektronen miteinander oder mit einem externen Magnetfeld wechselwirken und sich anders ausrichten. Dieser Vorgang wird als *Intersystem Crossing (ISC)* bezeichnet und spielt besonders bei der *RP*-Bildung eine grosse Rolle.

Ein *RP* kann sich in Abhängigkeit von der Ausrichtung des Elektronenspins in den in Abb. 7 dargestellten Zuständen unterschiedlicher Energie befinden. Der *Triplet*-Zustand *T* unterteilt sich in drei Unterzustände T_{+1} (beide Spins „nach oben“ gerichtet), T_{-1} (beide

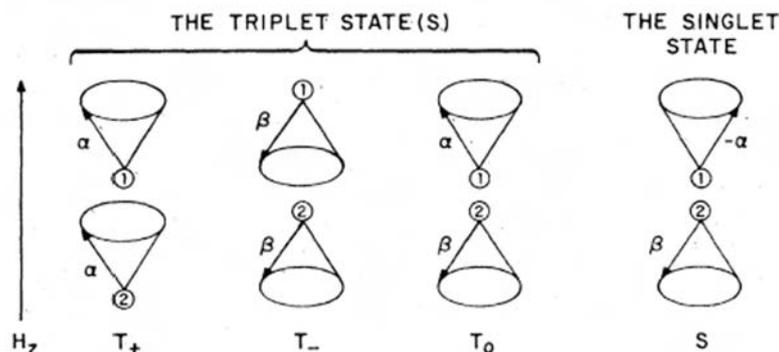


Abbildung 7: *Singulett-* und *Triplet*zustände (α : *Spin* „nach oben“; β : *Spin* „nach unten“; $-\alpha$: Phasenverschiebung um 180 Grad; H_z : Feldstärke in z -Richtung)

Spins „nach unten“) und T_0 (Spins in entgegengesetzte Richtungen). Im *Singulett*-Zustand S sind die Elektronenspins entgegengesetzt ausgerichtet und löschen sich durch eine Phasenverschiebung gegenseitig aus. Abb. 7 aus [Tur83] verdeutlicht das Prinzip. *ISC* von einem der *Triplet*- in einen *Singulett*-Zustand erfolgt entweder durch eine Phasenanpassung wie in Abb. 8 dargestellt oder durch den als *Spin-Flip* bezeichneten Mechanismus, der eine Änderung der Ausrichtung eines Spins bewirkt. Da der *Spin-Flip*-Mechanismus jedoch eine sehr viel längere Lebensdauer der *RPs* voraussetzt, dominiert die Phasenanpassung die *Singulett-Triplet*-Übergänge [Tur83].

Ohne externes Magnetfeld sorgen die oben beschriebenen *hyperfeinen Wechselwirkungen* der Stärke von 1 – 10 mT für eine Vermischung der Zustände im Verhältnis *Singulett* zu *Triplet* von 1 : 3 [Gri95]. Durch Anlegen eines verglichen mit den *hyperfeinen Wechselwirkungen* in den *RPs* starken externen Magnetfeldes verursacht der sogenannte *Zeeman*-Effekt eine Trennung der unterschiedlichen *Triplet-RPs* und erhöht die für einen Zustandsübergang notwendige Energie entsprechend der Abb. 9. Dadurch wird der Übergang von den Zuständen T_{+1} und T_{-1} in den *Singulett*zustand S unwahrscheinlicher. Der Anteil der *RPs* im *Triplet*zustand geht erheblich zurück und die Rekombinationsrate verringert sich [Tur83], was zu verstärktem Zerfall dieser *RPs* in freie *Radikale* aus Mangel an Rekombinationsmöglichkeiten führt.

Die Arbeiten von [RS00, SS78, TTBM98] legen jetzt nahe, dass auch bereits das Erdmagnetfeld mit einer Stärke von 50 μ T, also deutlich geringer als die *hyperfeinen Wechselwirkungen*, Einfluss auf die *RP*-Übergänge haben kann. Dieser als *Low-Field-Effect* bezeichnete Prozess beruht jedoch auf einem von dem normalen oben beschriebenen Mechanismus für starke Magnetfelder verschiedenen Prinzip. Zwar kommt es auch dabei zu einem verstärkten Zerfall in *freie Radikale* [TTBM98], allerdings steigt im Verlauf der Reaktion der Anteil der *RPs* im *Triplet*-Zustand verglichen mit dem Anteil der *Singulett*zustände erheblich an [RS00]. Dieser Effekt kann wie folgt begründet werden: Die Wahrscheinlichkeit des zur Bildung von *Triplet*zuständen führenden *ISC* kann anhand stochastischer Ein-

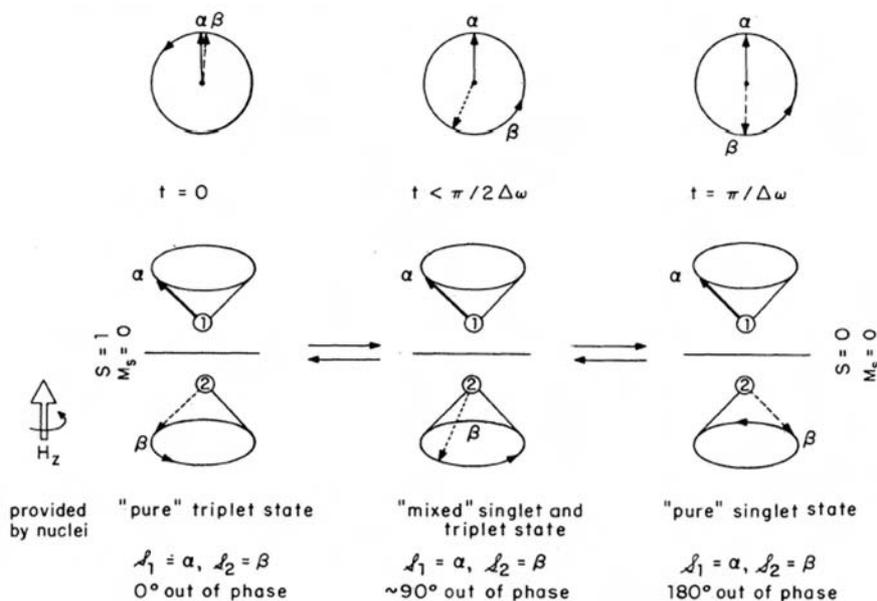


Abbildung 8: Intersystem-Crossing durch Rephasing

flüsse der sog. Liouville-Gleichung auf die Hamilton'schen Bewegungsgleichungen, die die Koordinaten und Impulse einer Bewegung unter Zwangsbedingungen (Nebenbedingungen) beschreiben, errechnet werden. Näheres dazu findet sich in [RS00, SS78]. In [TTBM98] wird dargelegt, dass die sich daraus ergebende Übergangswahrscheinlichkeit von einigen zeitabhängigen und *RP*-zerfallsratenabhängigen Faktoren abhängt, welche durch ein schwaches externes Magnetfeld < 1 mT in Oszillation versetzt werden. Die Oszillation führt zu einer Verstärkung der Vermischung von *RPs* im *Singulett*- und *Triplet*zustand und der Bildung von deutlich mehr *Triplet-RPs*, die wiederum eher zum Zerfall in *freie Radikale* neigen. Die Entstehungsrate von *Triplet-RPs* hängt neben der Magnetfeldstärke zudem erheblich davon ab, wie schnell sich die *RP* unter den gegebenen äusseren Reaktionsbedingungen zurückbilden.

Der wesentliche Unterschied der Reaktion von *RP* auf externe Magnetfelder schwacher gegenüber starker Ausprägung liegt demnach im grösseren Anteil der *RPs* in *Triplet*-Zuständen bei anliegenden schwachen Magnetfeldern.

Der Grad der beobachtbaren Reaktion auf ein äusseres Magnetfeld hängt weiterhin von folgenden Faktoren ab:

- Stärke des externen Magnetfeldes,
- Stärke der Bindung der *Radikalen* aneinander,
- Lebensdauer der *Radikalenpaar*-Bindung und damit Möglichkeit der *Radikalen* zur Anpassung an das Magnetfeld,

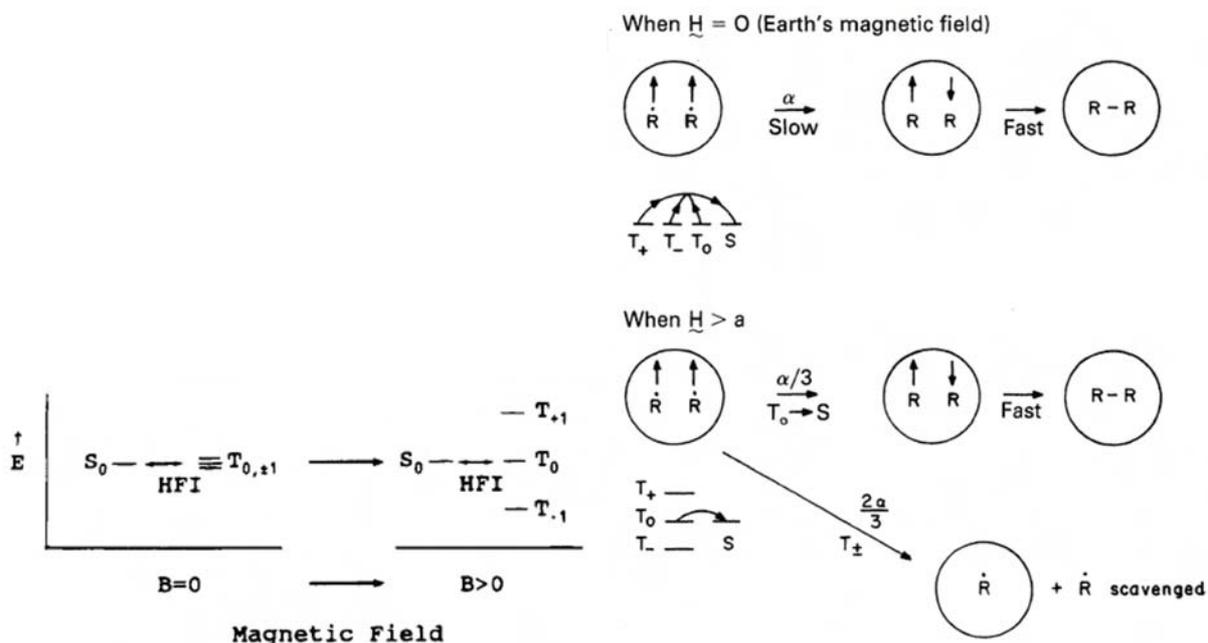


Abbildung 9: Zeeman-Effekt auf die *Triplet*-Zustände und das *Intersystemcrossing* (E: Energieniveau; HFI: *hyperfine Wechselwirkung*; α (hier): Übergangswahrscheinlichkeit von T nach S)

- umgebende thermische Energie als Störgrösse,
- zur Verfügung stehender Bewegungsspielraum der *Radikalen* und resultierende Häufigkeit der Begegnung zweier *RP*.

Der von [RS00] nahegelegte Ablauf der Magnetrezeption auf dem oben beschriebenen *RP*-Mechanismus für schwache Magnetfelder hat nun die nachfolgend beschriebene Struktur entsprechend Abb. 10:

1. Ein durch den in Kapitel 4.2.1 erläuterten Photoeffekt angeregtes Spendermolekül D gibt ein Elektron an ein Akzeptormolekül A ab, es bildet sich ein *RP*, üblicherweise im *Singulett*-Zustand.
2. Falls nun die oben aufgeführten Bedingungen an Störeinflüsse und Lebensdauer erfüllt sind, findet *ISC* zwischen *RP*s im *Singulett*- und *Triplet*zustand statt, dessen Rate wie oben bereits dargelegt von schwachen externen Magnetfeldern dahingehend beeinflusst werden kann, dass sich der Anteil von *Triplet*-*RP*s erhöht.
3. Abschliessend bilden sich die *RP*s in die von den Spinausrichtungen abhängigen Flucht- oder Zerfallsprodukte zurück.

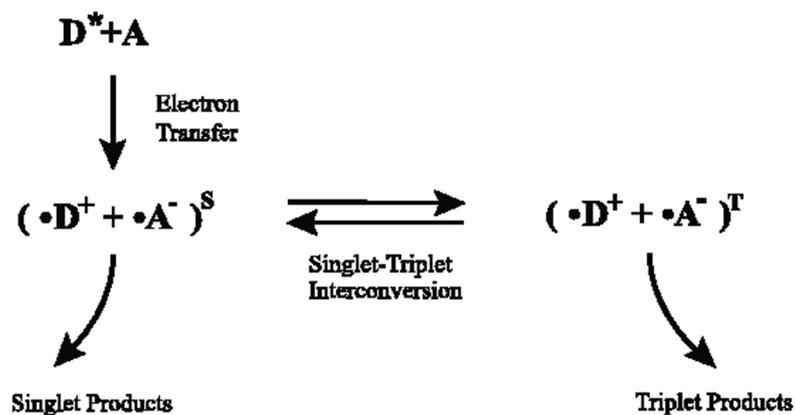


Abbildung 10: Schema des *Radical-Pair*-Mechanismus (D: Spendermolekül; A: Akzeptormolekül)

4.2.3 Ausrichtung

Tatsächlich lassen sich die wesentlichen, in Kapitel 4.1.2 beschriebenen Eigenschaften der Magnetrezeption anhand des Modells aus Kapitel 4.2.2 nachvollziehen. Es ist polaritätsunabhängig und detektiert sehr schwache Magnetfelder anhand des gestiegenen Anteils von *RPs* in *Triplet*-Zuständen in einem eng begrenzten Feldstärkenbereich. Zudem ist, wie oben beschrieben, für die Phasenanpassung und damit den Übergang zwischen *Singulett*- und *Triplet*-Zuständen hauptsächlich der Anteil des externen Magnetfeldes in Richtung der *z*-Achse des *RPs* ausschlaggebend (siehe Abb. 8). Infolgedessen bewirkt die Ausrichtung der *RPs* bezogen auf die äusseren Feldvektoren eine Veränderung des *ISC*. Unter Berücksichtigung von Symmetrien liegt die Variabilität des *Triplet*-anteils abhängig von der *Inklination* bei bis zu 25% mit einem Maximum bei einem Winkel von 68 Grad zum Erdmagnetfeldvektor. Abb. 11 veranschaulicht die Anordnung der *RPs* in der Retina des Vogelauges. Dabei wird angenommen, dass die Rezeptormoleküle orthogonal zur Retinaoberfläche angeordnet sind (Richtungen z_1 und z_2), wodurch sich das externe Magnetfeld an jeder Stelle der Retina unterschiedlich stark auswirkt.

4.2.4 Wahrnehmung

Es stellt sich nun die Frage, an welcher Stelle im optischen Wahrnehmungsprozess die Magnetrezeption eingreift und wie sie die Wahrnehmung beeinflusst. Dieser Punkt bleibt notwendigerweise bis zu einem gewissen Grad spekulativ. Unter der Annahme, dass es sich bei dem an der Magnetrezeption beteiligten Photorezeptor um Cryptochrome handelt, kann man zur Veranschaulichung der Wirkung eine Veränderung der Lichtempfindlichkeit des Rezeptors in Abhängigkeit des Anteils der *Triplet-RPs* voraussetzen. Bei Verwendung einer Grauwertskala von 0...255 auf einem Sichtfeld von 62 Grad um die Horizontale mit Signal s (in den Abb. 12, 13, 14 einheitlich grau mit $s = 127$) kann man das durch die

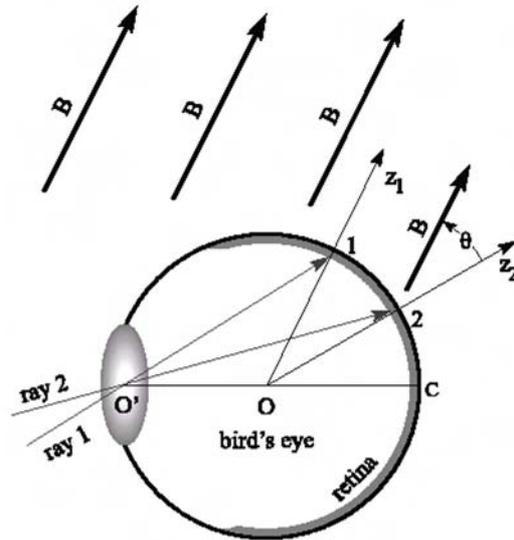


Abbildung 11: Retina

Magnetrezeption modifizierte Signal wie folgt berechnen [RS00]:

$$s' = s + 255 * ((\rho_T(\phi) - \rho_{gauge}) * M) \quad (1)$$

Dabei gibt $\rho(\phi)$ den *Triplet*-Anteil in Abhängigkeit des Differenzwinkels ϕ zum Erdmagnetfeldvektor an, ρ_{gauge} beschreibt den *Triplet*anteil gemittelt über alle Differenzwinkel und M ist ein Signalverstärkungsfaktor (in den Abbildungen ist $M = 4$).

Abbildung 12 (für eine *Inklination* von 68 Grad) zeigt die Modulation des Sichtfeldes durch die wahrgenommene *Inklination* des Erdmagnetfeldes anhand der Reduktion der Lichtempfindlichkeit eines Teils der Rezeptoren. Der im Beispiel angenommene Verstärkungsfaktor kann in der Realität sehr viel geringer sein, da die Sensitivität der Wahrnehmung von sich bewegenden Mustern in der Vogelretina gut ausgeprägt ist. Bei horizontaler Kopfhaltung würde das Tier beim Flug in Äquatorrichtung die geringer werdende *Inklination* des Erdmagnetfeldes demnach durch eine Verschiebung des Musters reduzierter Lichtempfindlichkeit zur Mitte der Retina hin wahrnehmen können.

Bild 13 zeigt die Veränderung der Musterposition bei horizontaler Kopfhaltung während einer 360 Grad -Kurve, wiederum für eine beispielhafte *Inklination* von 68 Grad. Es ist ersichtlich, dass das beschriebene Kompasssystem tatsächlich nur axiale Informationen liefert, nicht aber Hinweise über die Polarität des Magnetfeldes.

Abbildung 14 schliesslich stellt die feldstärkenabhängige Veränderung des Musters sowohl hinsichtlich der Feldstärke als auch in Bezug auf die Form dar. Es wird deutlich, dass für Feldstärken im Bereich des Erdmagnetfeldes ($0.05 \text{ mT} = 0.5 \text{ Gauss}$) der Effekt maximal ist, wohingegen bei abnehmenden und zunehmenden Feldstärken die Intensität stark abnimmt. In einem starken Magnetfeld geht aufgrund des in Kapitel 4.2.2 beschriebenen *RP*-Mechanismus die *Triplet*-Population zurück, jedoch bildet sich eine ringartige Struk-

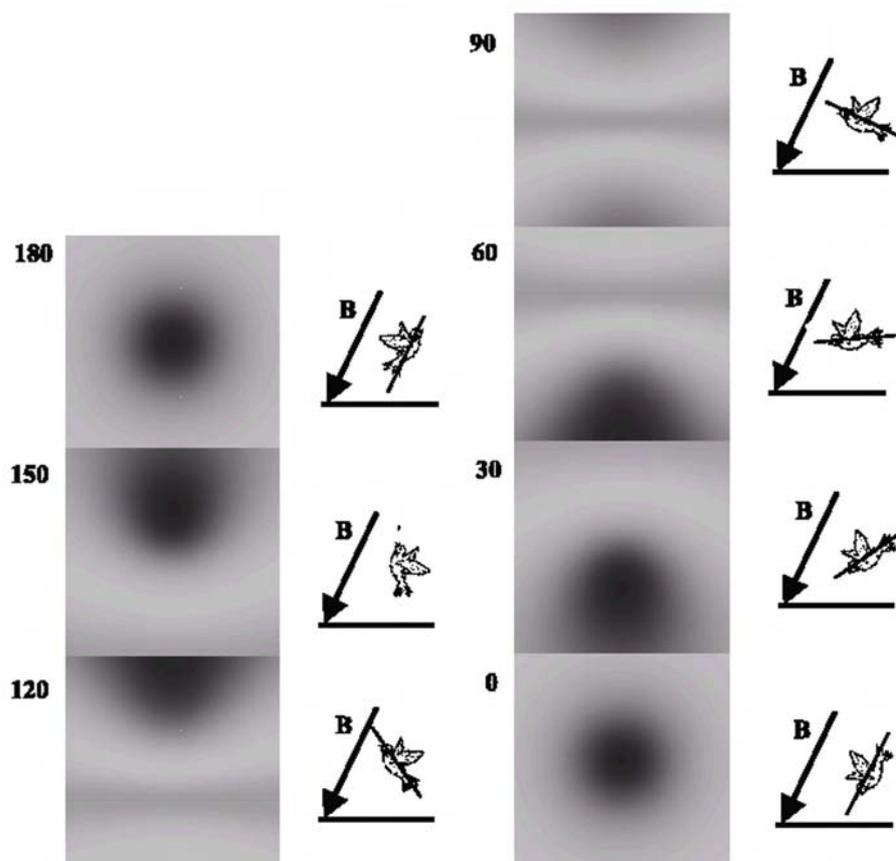


Abbildung 12: Neigungsabhängige Wahrnehmung an einem festen Ort mit *Inklination* 68 Grad

tur dort aus, wo der zum Retinahintergrund orthogonale Restanteil des Magnetfeldes die richtige Stärke für den *Low-Field-Effekt* aufweist. Die Anpassung der Tiere an erhöhte Umgebungsmagnetfelder [WW95] kann mit einer Gewöhnung an veränderte Musterstrukturen erklärt werden.

Das Funktionsprinzip des visuellen *Inklinationskompasses* veranschaulicht Abb. 15 noch einmal für das Beispiel der Herbstmigration auf der Nordhalbkugel. Zu erkennen ist die Veränderung der Position des Rezeptormusters in Abhängigkeit von der *Inklination* des Erdmagnetfeldes während der Migration von Norden in Richtung des Äquators.

Es sollte jedoch berücksichtigt werden, dass die in den Abbildungen getroffenen Annahmen vereinfachte Darstellungen sind, die insbesondere weder das Stereosehvermögen der Tiere noch die spezifisch unterschiedliche Retinageometrie einbeziehen.

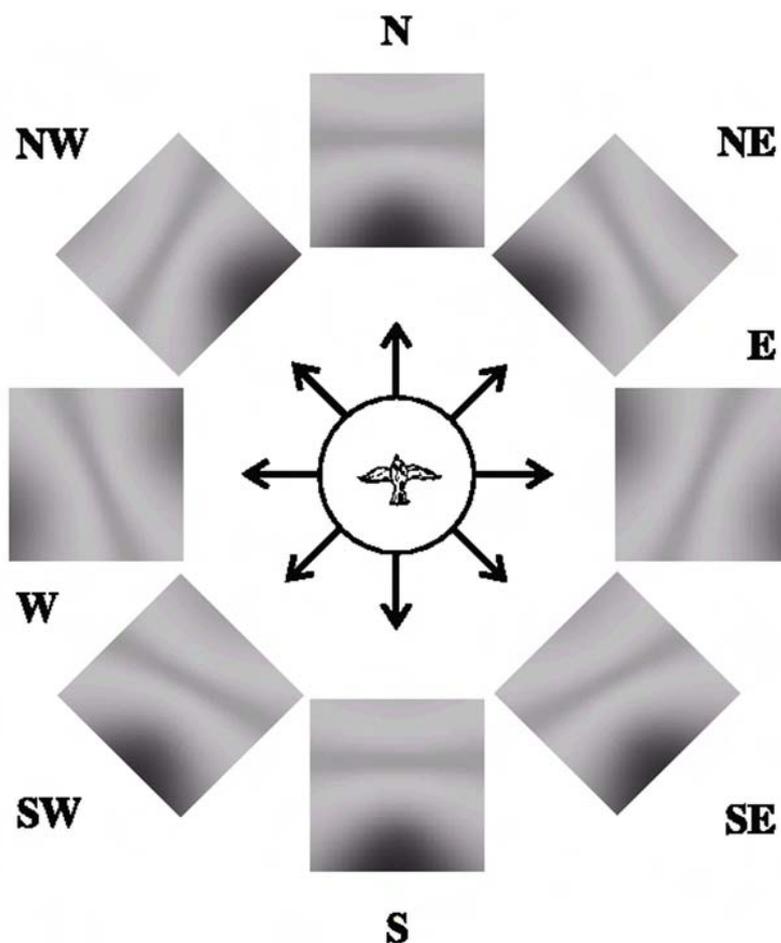


Abbildung 13: Richtungsabhängige Wahrnehmung an einem festen Ort mit *Inklination* 68 Grad

4.2.5 Diskussion, Schlussfolgerungen

Alle getroffenen Annahmen beziehen nur einen Teil der real wirkenden Faktoren ein. In echten biologischen Systemen existieren beispielsweise mehrere verschiedene wechselwirkende Bindungen zwischen *Radikalen*, die die Auswirkung des *RP*-Mechanismus reduzieren. Zudem kann die angenommene lange Lebensdauer der *RP* zum graduellen Nachlassen der Bindungen durch Phasenverschiebungen oder Entspannungsprozesse führen. Diese Aspekte erklären, warum die in Versuchen beobachteten Auswirkungen sehr viel geringer sind als vorhergesagt.

Die Wahrnehmung des Effektes hängt schliesslich auch erheblich davon ab, auf welche Art die Rezeption in das Nervensystem eingebunden ist. Die hier vorgestellte Variante verwendet die direkte Beeinflussung der beteiligten Photorezeptor-Moleküle. Eine Alternative zu diesem Verfahren wäre die Verbindung der Rezeptoren mit dem Nervensystem über ein

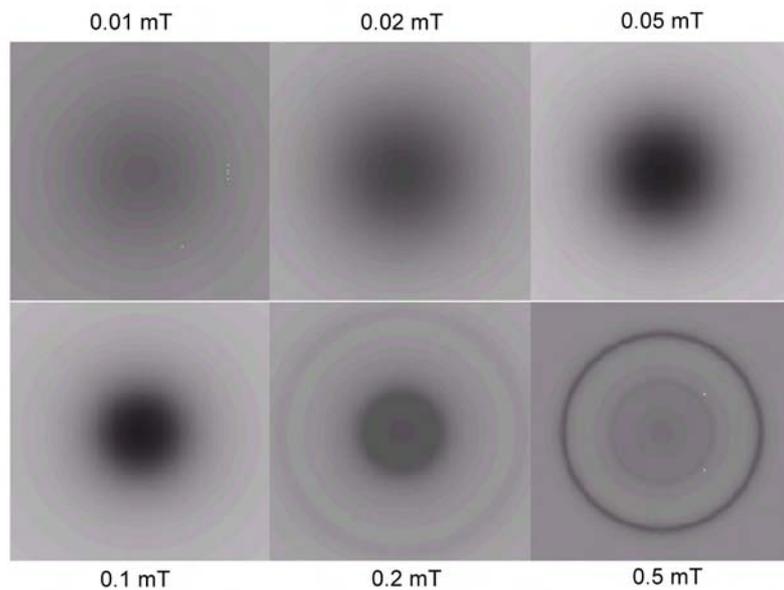


Abbildung 14: Feldstärkenabhängige Wahrnehmung

Beiprodukt des Rezeptionsprozesses, welches entsprechend verstärkt werden müsste, um ein hinreichend starkes neurales Signal auszulösen.

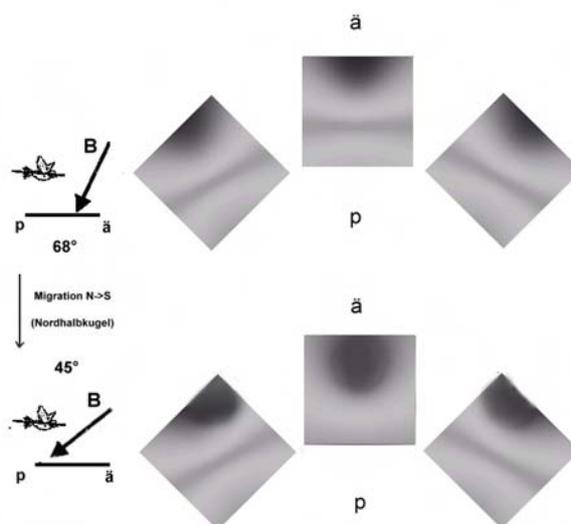
Zusammenfassend sind folgende Rahmenbedingungen der Magnetrezeption unstrittig [RS00]:

1. Der Magnetrezeptor besteht aus einem Molekülpaar, welches über den *Radikalenpaar*-Mechanismus schwache Magnetfelder detektieren kann.
2. Der *RP*-Mechanismus wird über Lichtabsorption eines verbundenen Photorezeptors ausgelöst, über den auch die Wahrnehmung der Information über die Magnetfeld-*Inklination* erfolgt.
3. Zur Umsetzung der Magnetrezeption in Orientierungsinformation ist die strukturierte Anordnung der Rezeptoren in einem ausgedehnten Bereich der Retina erforderlich.

Zur Klärung weiterer Details und zur Identifikation des tatsächlich verwendeten Rezeptors besteht weiterer Versuchsbedarf.

5 Schlussbemerkungen

Verglichen mit der menschlichen Sensorik bleibt festzustellen, dass die Fähigkeiten der untersuchten Vögel den menschlichen in dieser Hinsicht weit überlegen sind. Dabei hat sich nicht nur ein hochspezialisierter und extrem sensibler magnetischer Sinn entwickelt, sondern gleichzeitig konnten verfälschende und irrelevante Sensordaten von vornherein durch

Abbildung 15: Prinzip des *Inklinations*kompass

das verwendete Rezeptionsverfahren ausgeblendet werden. Weder die von Menschen erzeugten elektromagnetischen Stördaten können dieses Verfahren beeinflussen, noch sind die durch geophysische Veränderungen denkbaren Variationen des Erdmagnetfeldes für das Funktionieren der tierischen Magnetrezeption von Bedeutung. Selbst wenn einige der getroffenen Annahmen zur Erklärung des Phänomens sich als unzureichend herausstellen sollten, ist anzuerkennen, dass für die derzeitige menschliche Technik die Entwicklung eines derart sensiblen und dennoch extrem fehlertoleranten und anpassungsfähigen Sensorsystems unerreichbar ist.

Literatur

- [Bar64] J. Barlow. Animal navigation. *J. Theor. Biology*, 6, 1964.
- [DP99] M. Deutschlander and J. Phillips. A case for light-dependent magnetic orientation in animals. *J. Experimental Biology*, 202, 1999.
- [Gri95] C. Grissom. Magnetic field effects in biology: A survey of possible mechanisms with emphasis on radical-pair recombination. *Chem. Rev.*, 95, 1995.
- [KL02] C. Kullberg and J. Lind. Magnetic cues and time of season affect fuel deposition. *Proc. Royal Soc.*, 2002.

- [KW01] J. Kirschvink and M. Walker. Magnetite-based magnetoreception. *Current Opinion on Neurobiology*, 11, 2001.
- [LJ00] K. Lohmann and S. Johnsen. The neurobiology of magnetoreception in vertebrate animals. *Trends Neurosc.*, 23, 2000.
- [MP97] U. Munro and J. Phillips. Evidence for a Magnetite-based navigational map in birds. *Naturwissenschaften*, 84, 1997.
- [RS00] T. Ritz and K. Schulten. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, 78, 2000.
- [RS03] T. Ritz and K. Schulten. The magnetic sense of animals. <http://www.ks.uiuc.edu/Research/magsense/ms.html>, 01.05.2003.
- [SS78] K. Schulten and C. Swenberg. A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion. *Z. physik. Chemie*, 111, 1978.
- [TTBM98] C. Timmel, U. Till, B. Brocklehurst, and K. McLauchlan. Effects of weak magnetic fields on free radical recombination reactions. *Molecular Physics*, 95, 1998.
- [Tur83] N. Turro. Influence of nuclear spin on chemical reactions: magnetic field effects. *Proceed. Nat. Acad. Sciences USA*, 80, 1983.
- [Wal74] H. Wallraff. *Das Navigationssystem der Vögel*. Oldenbourg-Verlag, 1974.
- [Wil95] R. Wiltschko. *Kompasssysteme in der Orientierung von Vögeln*. Akademie der Wissenschaften, 1995.
- [WK02a] M. Walker and J. Kirschvink. The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals. *Current Opinion on Neurobiology*, 12, 2002.
- [WK02b] W. Wiltschko and J. Kirschvink. Magnetite-based magnetoreception in birds: the effect of a biasing field and a pulse on migratory behavior. *J. Experimental Biology*, 205, 2002.
- [WM98] W. Wiltschko and U. Munro. Effect of a magnetic pulse on the orientation of Silvereyes during migration. *J. Experim. Biology*, 201, 1998.
- [WW95] W. Wiltschko and R. Wiltschko. *Magnetic orientation in animals*. Springer-Verlag Berlin, 1995.
- [WW96] W. Wiltschko and R. Wiltschko. Magnetic orientation in birds. *J. Experimental Biology*, 199, 1996.
- [WWT02] W. Wiltschko, R. Wiltschko, and J. Traudt. Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 419:467–470, 2002.

Flächenvermessung bei Ameisen

Raimund Michel

Zusammenfassung

Die Ameisen der Art *Leptothorax albipennis* leben von Natur aus in dünnen Felsspalten. Wird die Kolonie z. B. wegen der Zerstörung ihres Nestes gezwungen, umzuziehen, werden zunächst die Späher der Ameisen ausgeschickt. Diese vermessen bei der Suche eines potentiellen Nestes kleine Felsspalten und stellen damit fest, ob das neue Nest groß genug für ihr Volk ist. Versuche haben gezeigt, dass die Späher dabei den *Buffon's Needle*-Algorithmus anwenden, der eigentlich eine statistische Methode zur Bestimmung der Zahl π ist. In weiterführenden Forschungsarbeiten wurde ein Modellroboter am Computer simuliert, der die beobachtete Vorgehensweise der Ameisenspäher nachahmt. Durch diese Experimente konnte die Verwendung des Algorithmus bestätigt werden.

1 Einführung

1.1 Motivation

In letzter Zeit wurden zahlreiche neue Erkenntnisse in der Verhaltensbiologie der Ameisen gewonnen. Dabei wird oft die Wissenschaft der Biologie mit den Wissenschaften der Mathematik und sogar der Informatik vermischt. Ameisen sind soziale Insekten, die trotz ihrer winzigen Größe als Gruppe gewaltige Dinge vollbringen können. Deswegen spricht man bei einer ganzen Kolonie oft von einem Superorganismus. Vor kurzem wurde bei Wüstenameisen festgestellt, dass diese einen dreidimensionalen Kilometerzähler besitzen [3Sat01]. An dieser Stelle soll darüber berichtet werden, dass es sogar Ameisen gibt, die Flächen vermessen können, die viel größer als ihre Sensorreichweite sind. In diesem Zusammenhang stellt sich auch die Frage, wie und warum die Ameisen ein neues Nest beziehen und die Entscheidung hierfür treffen. Die Antwort auf all diese Fragen kann in [PMSF02] nachgelesen werden. Im Mittelpunkt dieser Ausführungen soll die Thematik der Flächenvermessung näher betrachtet werden.

1.2 Gliederung

Nach der Einführung in das Thema soll in Kapitel zwei zunächst der Versuchsaufbau von Mallon und Franks [MaFr00] vorgestellt werden. Sie stellten die These auf, dass die Ameisen zur Nestvermessung den *Buffon's Needle*-Algorithmus verwenden und konnten

dies im Experiment bestätigen. Im Anschluß daran wird in Kapitel drei die Vorgehensweise der Ameisen bei der Suche nach einem neuen Nest beschrieben. Dabei führen sie mit Hilfe des *Buffon's Needle*-Algorithmus eine Flächenvermessung durch, welche ausführlich erläutert wird. Im vierten Kapitel sollen daran anschließend die Versuchsergebnisse und deren Schlussfolgerungen dargestellt werden. Das Kapitel fünf beschreibt den simulierten Roboter „ant-bot“, mit dem das Verhaltensmodell der Ameisen implementiert wurde. Schließlich werden noch einmal die wichtigsten Aspekte der Arbeit zusammengefasst und es wird ein kurzer Ausblick gegeben.

2 Versuchsbeschreibung

In Experimenten zur Nestwahl der Art *Leptothorax albipennis* wurden Kolonien mit ihren Nestern in große ($220\text{ mm} \times 220\text{ mm}$) rechteckige Petrischalen umgesiedelt. Die Ränder wurden mit Fluon¹ bedeckt. Die Ameisen rutschen an den mit Fluon bedeckten Rändern

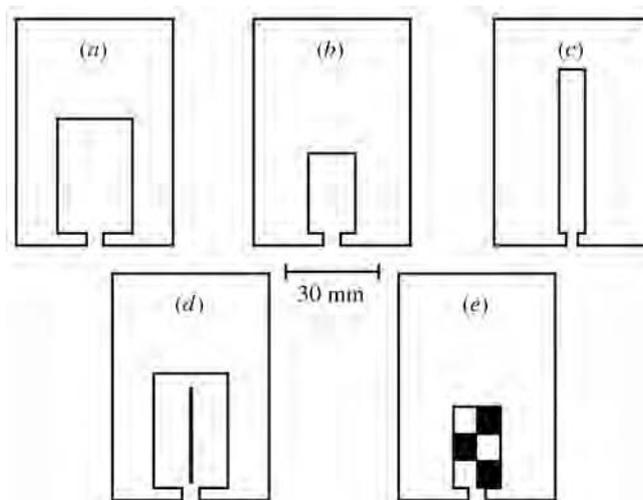


Abbildung 1: Arten von Nestern, die in den Experimenten verwendet wurden: (a) Nest der Einheitsgröße, (b) normales Nest mit halber Einheitsgröße, (c) halbe Einheitsnestgröße mit doppeltem Umfang, (d) Einheitsnest mit beschränkter Barriere, (e) teilweise mit Folie bedecktes Nest halber Größe

ab und können so nicht entkommen. Für die Experimente wurden verschiedene Nesttypen ausgewählt, die in Abbildung 1 teilweise dargestellt sind. Bei (a) handelt es sich um das Nest der Einheitsgröße. Nest (d) ist auch ein Nest der Einheitsgröße, aber mit einer zusätzlichen Barriere im Inneren. Die Barriere besteht aus Karton und kann von den Ameisen nur an ihren Enden passiert werden. Die Nester (b), (e) und (c) haben nur die halbe Einheitsgröße. Dabei hat Nest (c) jedoch den gleichen Umfang wie das Nest der Einheitsgröße und Nest (e) ist teilweise mit Overheadfolie bedeckt. Daneben wurden weitere Nester unterschiedlicher

¹Fluon ist der Handelsname eines Polymers, dass dem Teflon ähnelt.

Größe für die Versuche verwendet. Bei den Versuchen wurden alle diese Nester in gleicher äquidistanter Entfernung (Eingang zu Eingang) zum alten Nest der Versuchskolonie positioniert. Die Anordnung der Position der verschiedenen Nester wurde zufällig festgelegt, um systematische Fehler auszuschließen. Die Ameisen wurden dazu veranlasst, ein neues Nest zu suchen, indem die oberste Glasscheibe des alten Nestes entfernt wurde. Ein Nest galt als ausgesucht, wenn fast alle Ameisen und die ganze Brut im neuen Nest war. Um sowohl die Arbeiterinnen der selben Kolonie als auch Arbeiterinnen aus anderen Kolonien unterscheiden zu können, wurden für die Versuche in jeder Kolonie alle Arbeiterinnen mit einem individuellen Farbton markiert. Das Verhalten der Späher bei der Suche nach neuen Nestplätzen wurde gefilmt und die Pfade digitalisiert.

3 Vorgehensweise der Ameisen bei der Flächenmessung

Bei den Untersuchungen stellte sich heraus, dass Kolonien mit einer Königin, mit Brut und 50-100 Arbeitern in Nester einer bestimmten Größe auswandern und andere Nestgrößen verschmähen. Diese Größe wurden in den Versuchen als Einheitsgröße festgelegt. Daraus folgt, dass diese Ameisen die Flächengröße der Nester messen können. Es ergibt sich die Frage, wie sie das bewerkstelligen.

3.1 Beobachtungen bei der Untersuchung

Bei der Standortauswahl eines neuen Nestes erfolgt deren Beurteilung durch individuelle Späher (siehe Abbildung 2). Experimente haben gezeigt, dass die Ameisen normalerweise erst dann Nestgenossen für das neue Nest rekrutieren, wenn sie mehr als einmal den Ort für ein geeignetes Nest besucht haben. Durchschnittlich 110 s befindet sich eine Späherameise im potentiellen Nest. Mallon und Franks [MaFr00] haben drei mögliche Hypothesen darüber aufgestellt, mit welcher Methode die Ameisen die Größe eines potentiellen Nestes messen könnten. Die Ameisen könnten

- den inneren Umfang messen,
- sie könnten einen Algorithmus zur Bestimmung der mittleren freien Weglänge verwenden
- oder sie könnten den *Buffon's Needle*-Algorithmus anwenden.

Die erste Variante kann man ausschließen. Falls die Ameisen die Wahl zwischen einem Nest mit halber Einheitsgröße (Abbildung 1 (c)) und einem der Einheitsgröße haben, entscheiden sich die Ameisen für das größere Nest, obwohl beide Nester den gleichen Umfang haben. Während ihrer Erkundungen verwenden die Späher zwar einen Großteil ihrer Zeit, den inneren Rand des potentiellen neuen Nestes zu untersuchen. Dies deutet darauf hin, dass wahrscheinlich nicht nur die Größe sondern auch die Beschaffenheit des Nestes eine wichtige Rolle bei der Auswahl spielt. Je weniger Löcher sich z.B. in der Wand befinden, desto einfacher kann das Nest verteidigt werden.

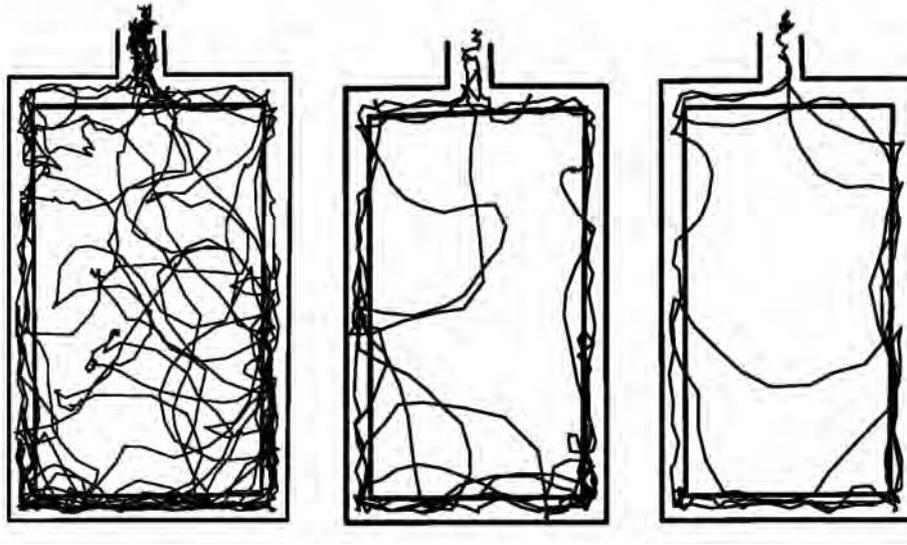


Abbildung 2: Die Pfade eines einzelnen Späher bei jedem seiner drei hintereinanderfolgenden Besuche eines potentiellen Nestes.

Im Experiment konnte auch die zweite Hypothese widerlegt werden. Wenn Späher einen Algorithmus der mittleren freien Weglänge benutzen würden, würden sie die durchschnittliche Distanz zwischen zwei Wandkollisionen messen. Damit würde eine größere Distanz ein größeres Nest bedeuten. Es wurden, wie in Abbildung 1 (d) Teilbarrieren in die Nester eingebaut. Die Ameisen wählten jedoch gleich viele Nester mit und ohne Barriere aus. Mit dem Algorithmus der mittleren freien Weglänge würden die Nester mit Teilbarrieren meist jedoch als kleiner wahrgenommen. Da die Ameisen die Barriere als Wand erkennen würden, wäre die Nestbreite nur noch halb so groß. Als einzige Möglichkeit bleibt damit nur die dritte Hypothese übrig.

3.2 Der *Buffon's Needle*-Algorithmus

Um die Vorgehensweise der Ameisen besser verstehen zu können, soll an dieser Stelle zunächst einmal der *Buffon's Needle*-Algorithmus nach [Tiem00] beschrieben werden. Durch dieses Verfahren kann die Zahl π statistisch bestimmt werden. Bei einem Zufallsexperiment wird dazu eine Nadel auf eine Schar paralleler Linien geworfen, deren Abstand d größer oder gleich der Länge L einer Nadel beträgt. Wie groß ist nun die Wahrscheinlichkeit, dass die Nadel eine der Geraden berührt oder schneidet? Abbildung 3 dient zur Veranschaulichung der Situation. Damit eine Nadel eine Linie berührt, muss der Abstand x der Nadel zum Mittelpunkt kleiner als y sein, d.h. es muss gelten

$$x \leq \frac{1}{2}L \sin(\theta). \quad (1)$$

Hierbei ergibt sich die weitere Frage, wie groß die Wahrscheinlichkeit $P(x \leq \frac{1}{2}L \sin(\theta))$ für einen Treffer ist. Zur Verdeutlichung dient der Graph in Abbildung 4. Das Rechteck

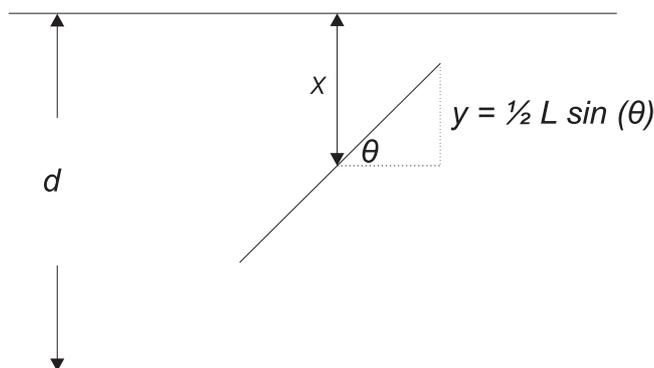


Abbildung 3: Nadel zwischen zwei Linien

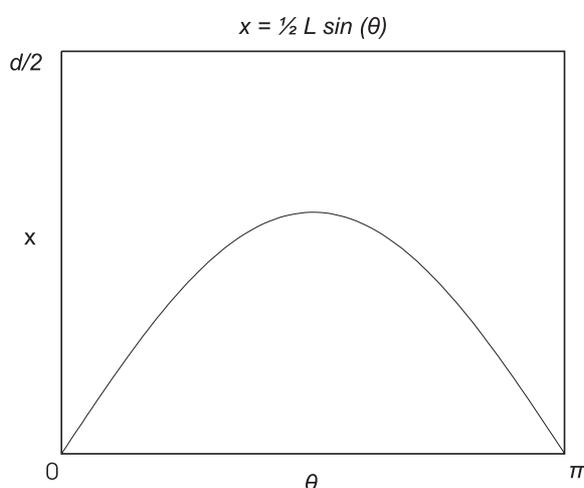


Abbildung 4: Kombinationsmöglichkeiten von x und θ

beschreibt sämtliche Kombinationsmöglichkeiten von x und θ und damit den gesamten Ereignisraum des Zufallsexperimentes. Der Rand der Kurve beschreibt die Situationen, in denen eine Nadel die nächste Linie gerade berührt. Unter der Kurve sind alle Treffer zu finden. Die Wahrscheinlichkeit für einen Treffer lässt sich berechnen, indem man die Anzahl der günstigen Ereignisse durch die Anzahl der möglichen Ereignisse dividiert. Das Rechteck mit seiner Fläche von $\frac{d}{2}\pi$ repräsentiert die möglichen Ereignisse. Somit ergibt sich folgende Gleichung:

$$P(\text{Treffer}) = \frac{\int_0^\pi \frac{1}{2}L \sin(\theta)d\theta}{\frac{d}{2}\pi} = \frac{\frac{1}{2}L}{\frac{d}{2}\pi} \int_0^\pi \sin(\theta)d\theta. \tag{2}$$

Das Integral kann dabei zu

$$P(\text{Treffer}) = \frac{L}{d\pi} [-\cos(\theta)]_0^\pi = \frac{L}{d\pi} (-\cos(\pi) + \cos(0)) = \frac{2L}{d\pi} \tag{3}$$

gelöst werden. Um π zu schätzen ersetzt man die Wahrscheinlichkeit für einen Treffer durch die statistisch bestimmte relative Häufigkeit. Damit ergibt sich folgende Schätzfunktion für

π :

$$\hat{\pi} = \frac{2L}{d \cdot \text{Anzahl der Treffer} / \text{Anzahl der Würfe}} = \frac{2L}{d \cdot h_{\text{Treffer}}}. \quad (4)$$

Basierend auf dieser Formel kann nach [Fran82] und [Newm66] gezeigt werden, dass die geschätzte Größe einer Ebene \hat{A} indirekt proportional zur Anzahl N der Überschneidungen zweier Mengen von Linien ist. Diese haben eine Gesamtlänge X und Y und sind zufällig auf die Ebene verteilt. Damit ergibt sich

$$\hat{A} = \frac{2XY}{\pi N}. \quad (5)$$

Diese Aussage zeigt, dass die Anzahl der Überschneidungen zwischen zwei Mengen von Linien als einfache Methode zum Schätzen einer Fläche genommen werden kann. Mallon und Franks [MaFr00] stellten daraus die Vermutung auf, dass die Ameisen die Fläche des potentiellen Nestes aus der Überschneidungshäufigkeit I ihres zweiten Pfades mit der zuerst gelegten Pheromonspur abschätzen. In weiteren Versuchen von Mugford, Mallon und Franks [MuMF01] konnte diese Hypothese untermauert werden, indem sie feststellten, dass die Ameisenspäher beim ersten Besuch eines möglichen neuen Nestes unabhängig von der Nestgröße nahezu immer die gleiche Distanz zurücklegen. Indem man nun die Länge X des ersten Pfades und die Konstanten 2 und π aus Gleichung 5 weglässt und N/Y durch I ersetzt, ergibt sich die Beziehung

$$\hat{A} \sim \frac{1}{I}. \quad (6)$$

4 Darstellung der Ergebnisse

Ameisenspäher, die den *Buffon's Needle*-Algorithmus anwenden, beurteilen die Nestgröße indirekt proportional zur Überschneidungshäufigkeit zwischen der zuerst gelegten Pheromonspur und dem zweiten Pfad. Der *Buffon's Needle*-Algorithmus könnte somit erklären, warum die Ameisen mehr als einmal ein potentielles Nest besuchen. Damit der *Buffon's Needle*-Algorithmus funktioniert, müssen voneinander unabhängige Pfade von den Ameisen verwendet werden. Damit die Pheromonspur eindeutig zu erkennen ist, ist eine vorübergehende Pause nach deren Auslegung notwendig. In dieser Pause können die Ameisen das mögliche neue Nest verlassen, um den Weg zwischen ihrem alten und ihrem neuen Nest zu prüfen. In den meisten Fällen kehren sie tatsächlich noch einmal zum alten Nest zurück.

Der *Buffon's Needle*-Algorithmus kann aber nur funktionieren, wenn die Späher beim ersten Besuch des potentiellen Nestes eine individuelle Pheromonspur gelegt haben, die sie beim zweiten Besuch aufspüren können. Die Pheromonspuren müssen individuell sein, da gleichzeitig mehrere verschiedene Späher den Ort für ein neues Nest erkunden. Die Überschneidungshäufigkeit, die ein einzelner Späher misst, würde sonst nicht nur von der Nestgröße, sondern auch von der Anzahl der Ameisen abhängen, die das mögliche neue Nest besucht haben. Durch Experimente konnte diese Feststellung, dass die Ameisen eine individuelle Pheromonspur legen, nachgewiesen werden. Mallon und Franks [MaFr00]

tauschten potentielle Nester zwischen dem ersten und den nachfolgenden Besuchen der Ameisen aus. Nester der festgelegten Einheitsgröße wurden gegen Nester ausgetauscht, die zuvor von nur einer einzigen Nestgenossin oder von einer Arbeiterin einer anderen Kolonie der gleichen Art besucht worden waren. In beiden Fällen verbrachten die Späher in den ersetzten Nestern die gleiche Zeit, die beim ersten Besuch eines möglichen neuen Nestes zu erwarten ist. Abbildung 5 veranschaulicht die Beobachtungen an Hand eines Säulendiagrammes. Es gibt Beweise dafür, dass Späher Überschneidungen der Pfade des

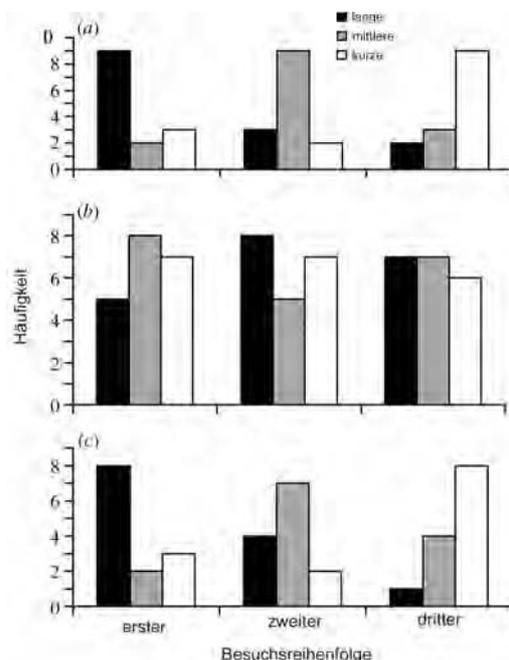


Abbildung 5: (a) Dauer der Beurteilungsbesuche durch Späher beim ersten, zweiten und dritten Besuch zum gleichen Nest. (b) Hier wurde das Nest nach jedem Besuch durch ein neues sauberes ausgetauscht. (c) Dieses Nest wurde zunächst entfernt und später das Gleiche wieder eingesetzt. Die Ergebnisse ähneln denen in (a).

ersten und des zweiten Besuches bemerken und darauf reagieren. Die Späher bremsen kurz aber deutlich ab, wenn sie während ihres zweiten Besuches ihre Pheromonspur aus dem ersten Besuch überschritten. Dies wurde an Hand von Videoaufnahmen festgestellt. Die individuellen Pheromonspuren müssen auch relativ langlebig sein, um zu garantieren, dass die Späher beim zweiten Besuch des potentiellen Nestes ihre alten Spuren noch erkennen können. Für die meisten Späher waren zwei Besuche eines potentiellen Nestes ausreichend. Die Späher legen anscheinend nur während ihres ersten Besuches Pheromonspuren aus. Alle nachfolgenden Nestbesuche könnten nur zur Beurteilung dienen. Um die Ameisen in die Irre zu führen, wurden die Nester mit einer Overheadfolie abgedeckt. Dabei waren rechteckige Löcher auf die Hälfte der Folie verteilt. (siehe Abbildung 1 (e)). Bei den Versuchen wurden 15 Minuten nach dem Start, d.h. ungefähr zur Hälfte der Erkundungszeit, die Folien entfernt. Dadurch wurde circa die Hälfte aller Spuren entfernt. In diesen Versuchen

bezog die Hälfte der Kolonien das kleine Nest, das sie normalerweise verschmäht hätten. Indem die Anzahl der Spurüberschneidungen beim kleinen Nest um ca. die Hälfte reduziert wurde, hält eine Ameise, die den *Buffon's Needle*-Algorithmus verwendet, das Nest für ein normal großes Nest. Dieses Experiment legt die Vermutung nahe, dass die Ameisen tatsächlich den *Buffon's Needle*-Algorithmus anwenden.

5 Der simulierte Roboter „ant-bot“

Ein Roboter soll das Verhalten der Ameisen nachahmen. Dabei wird auch berücksichtigt, dass die Ameisen nicht nur die Größe des potentiellen Nestes, sondern auch die Beschaffenheit prüfen. Dies ist wichtig, damit sichergestellt ist, dass die Nester gegen Feinde verteidigt werden können. Das Verhaltensmodell der Ameisen wird durch den Ameisenroboter „ant-bot“ analysiert.

5.1 Simulation

Der Vorteil einer Simulation liegt darin, dass das Modell problemlos verändert werden kann. Dadurch können auch Fälle betrachtet werden, die in der Natur nicht vorkommen. Den Robotersimulator, den Franks und Sahin [SaFr02] verwendet haben, ist im Internet frei verfügbar. Er wurde so modifiziert, dass die Nestvermessung der Ameisenspäher untersucht werden konnte. Die Form des „ant-bot“ ist in Abbildung 6 (a) zu erkennen. Er hat

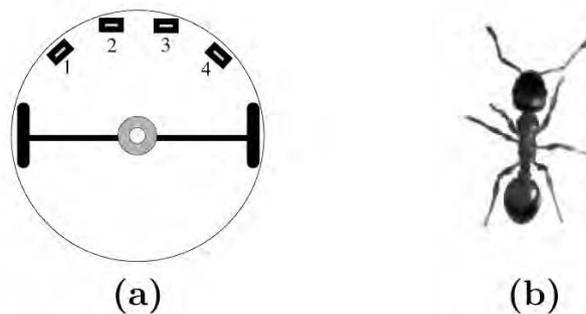


Abbildung 6: (a) Skizze des ant-bot (b) *Leptothorax albipennis*

vorne vier bewegliche Infrarot-Abstandssensoren, die die beweglichen Fühler der Ameisen simulieren sollen. Ein Pheromondetektor und eine Pheromondüse sind im Bild durch zwei konzentrische Kreise in der Mitte des Roboters dargestellt. Diese beinhalten die Fähigkeit, Pheromonspuren zu lesen und zu legen. Die Versuchsnester waren die gleichen, die bereits in Kapitel 2 beschrieben wurden und in Abbildung 1 dargestellt sind.

5.2 Nestvermessung

Der „ant-bot“ besucht ein Nest zweimal. Bei jedem Besuch erkundet er das Nest von oberhalb des Eingangs nach einem zufälligen Muster. Während seines ersten Besuches legt er Pheromonspuren entlang seines Pfades. Beim zweiten Besuch spürt er das Pheromon, das er beim ersten Besuch gelegt hat, auf und benutzt diese Information, um die Größe des Nestes abzuschätzen. Mit Hilfe seiner Infrarot-Abstandssensoren legt der Modellroboter einen Erkundungspfad fest. Das Erforschungsverhalten kann mit Hilfe eines Einstellungsparameters γ so parametrisiert werden, dass sowohl Pfade entlang der Wände als auch willkürlich festgelegte Pfade entstehen können. So hat der Roboter für $\gamma = 0$ kein Gefühl dafür, ob eine Wand in der Nähe ist oder nicht. Dies ändert sich bei einer Erhöhung des γ -Wertes. Je größer γ desto mehr tendiert der Roboter dazu näher an der Wand zu bleiben und sich weniger in der Mitte des Nestes zu bewegen. Abbildung 7 zeigt verschiedene Pfade bei unterschiedlichen Gammawerten.

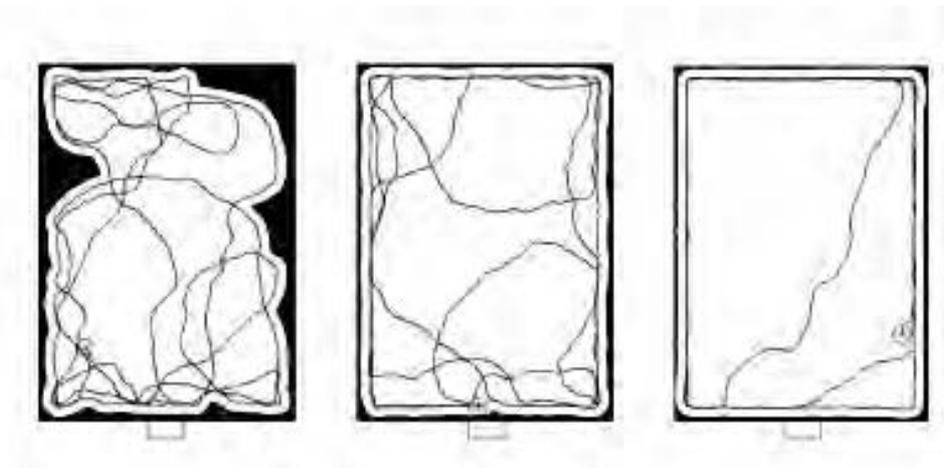


Abbildung 7: Die Pfade wurden bei Gammawerten von 0,0 (links); 0,3 (mitte) und 1,0 (rechts) beobachtet. Der unerforschte Rand ist als schwarze Region innerhalb des Nestes dargestellt.

5.3 Ergebnisse

In den Versuchen wurde γ im Bereich von 0 bis 1 variiert und für jeden Wert von γ wurden circa 20 Messungen durchgeführt. Abbildung 8 zeigt den Median der durch den „ant-bot“ ermittelten Überschneidungen für Nester der Einheitsgröße und der halben Einheitsgröße.

Für $\gamma \leq 0,3$ kann der Algorithmus gut zwischen den beiden Nestgrößen unterscheiden. Für größere Werte funktioniert dies nicht mehr, da sich am Rand viele Spuren zu breiteren Spuren vereinigen. Durch die Enge kommt es in kleineren Nestern zu mehr Verdickungen und damit zu weniger Überschneidungen. Abbildung 9 zeigt den mittleren Prozentsatz an erforschtem Rand als Funktion von γ . Mit zunehmendem γ nimmt der Prozentsatz an

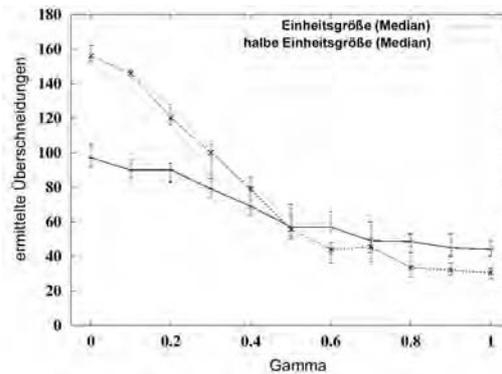


Abbildung 8: Ermittelte Überschneidungen für Nester der Einheitsgröße und der halben Einheitsgröße

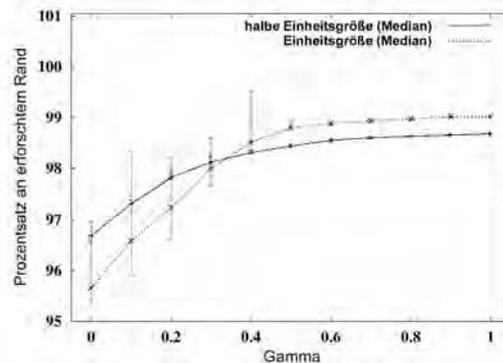


Abbildung 9: Prozentsatz an erforschem Rand für Nester der Einheitsgröße und der halben Einheitsgröße

erforschem Rand zu. Daran kann man auch sehen, dass das Erkunden des Randes im Konflikt steht mit der Beurteilungsgenauigkeit der Nestgrößen. Des Weiteren stimmen die Ergebnisse für $\gamma \leq 0,3$ bei den Nesttypen (b), (c) und (d) aus Abbildung 1 mit denen von Mallon und Franks [MaFr00] überein. Das Nest, das teilweise mit Overheadfolie bedeckt ist (Abbildung 1 (e)) wurde vom Roboter sogar größer als die Einheitsgröße wahrgenommen. Dadurch lässt sich vielleicht erklären, warum die Ameisen in [MaFr00] in 12 von 20 Fällen das Einheitsnest gegenüber diesem Nest bevorzugt haben. Es könnte für die Ameisen zu groß gewesen sein. Eine andere mögliche Erklärung besteht darin, dass durch das Fehlen von Pheromonspuren die Beschaffenheit des Nestes von den Ameisen als schlechter wahrgenommen wird. Zusammenfassend kann man sagen, dass das vorgeschlagene Modell zur Nestvermessung bei Ameisen funktioniert. Das Erkundungsverhalten des Roboters genügt, um sowohl Pfade von echten Ameisen nachzuahmen als auch die Nestgröße genau genug abzuschätzen. Die Analyse zeigt, dass das Erkundungsverhalten abgestimmt werden muss, um die Nestvermessung zu optimieren.

6 Zusammenfassung und Ausblick

In den Experimenten konnte gezeigt werden, dass die Ameisenart *Leptothorax albipennis* die erstaunliche Fähigkeit besitzt, den *Buffon's needle*-Algorithmus anzuwenden, um die Größe eines potentiellen neuen Nestes zu vermessen. Der Algorithmus ist eigentlich eine Methode zur statistischen Bestimmung der Zahl π . Der Algorithmus zur Messung der Nestgröße wurde auf einem simulierten mobilen Roboter implementiert. Dadurch war es möglich die in [MaFr00] aufgestellte Hypothese zu überprüfen. Darüber hinaus bestand die Möglichkeit die Parameter des simulierten Robotermodells so abzuändern, dass sogar Fälle untersucht werden konnten, die in der Natur nicht umgesetzt wurden. Damit konnte man feststellen, dass das Erkundungsverhalten abgestimmt werden muss. Nur so ist es möglich sowohl eine gute Beurteilung der Beschaffenheit eines Nestes als auch eine gute Nestvermessung zu erstellen. In [MuMF01] wird darauf hingewiesen, dass bei der Entscheidung über den Standort eines neuen Nestes die Abschätzungen mehrerer Ameisen einbezogen werden könnten. Die Entscheidung über ein neues Nest würde dann gemeinsam von der Kolonie getroffen werden. Um unter anderem dieser Aussage auf den Grund zu gehen, planen Franks und Sahin [SaFr02] in der Zukunft, das gemeinsame Treffen von Entscheidungen von Ameisen auf Roboter zu übertragen.

Literatur

- [PMSF02] S. Pratt, E. Mallon, D. Sumper and N. Franks. *Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis**. Springer Verlag, 2002.
- [MaFr00] E. Mallon and N. Franks. *Ants estimate area using Buffon's needle*. Proceedings of the Royal Society London B, 267:765-770, 2000.
- [MuMF01] S. Mugford, E. Mallon, N. Franks. *The accuracy of Buffon's needle: a rule of thumb used by ants to estimate area*. Behavioral Ecology Vol. 12 No. 6: 655-658, 2001.
- [SaFr02] E. Sahin and N. Franks. *Measurement of Space: From Ants to Robots*. <http://www.media.mit.edu/resenv/classes/MAS965/readings/SwarmBots.pdf>. Stand: 07.07.2003.
- [Tiem00] V. Tiemann. *Buffon's needle*. http://www.wiwi.uni-bielefeld.de/StatCompSci/lehre/material_spezifisch/praktikum99.00/buffon/buffon.html. Stand: 07.07.2003.
- [Fran82] N. Franks. *A new method for censusing animal populations: the number of *Ecton burchelli* army ant colonies on Barro Colorado Island, Panama*. Oecologia 52, 266-268, 1982.

[Newm66] E. Newman. *A method of estimating the total length of root in a sample*. Journal of Applied Ecology. 3, 139-145, 1966.

[3Sat01] <http://www.3sat.de/nano/news/20210>. Stand: 14.07.2003

Visuelle Odometrie bei Fluginsekten

Hans-Joachim Daniels

Zusammenfassung

Spurbienen können ihrem Volk mit Hilfe ihres Tanzes die Entfernung zu einer Futterstelle mitteilen. Andere Bienen können sich darauf verlassen und tun dies auch erfolgreich. Aber wie messen Bienen mit ihrem kleinen Hirn auch größere Entfernungen erstaunlich genau? Neueste Forschung weisen darauf hin, dass sie nicht, wie lange vermutet, ihren Energieverbrauch messen, sondern die wahrgenommene Winkelgeschwindigkeit ihrer Umgebung aufintegrieren. Dabei sind sie nicht von der Struktur ihrer Umgebung abhängig, sondern nur von der Geschwindigkeit, in der ihre Umgebung an ihnen vorbeizieht.

Wie dies genau geschieht ist noch unklar, aber die Elementarbewegungsdetektoren nach Reichardt/Hassenstein scheinen trotz ihrer Abhängigkeit von der Umgebungsstruktur eine gute Erklärung dafür zu liefern.

Auch wurde versucht, die erworbenen Kenntnisse in Flugrobotern anzuwenden um ihnen die Fähigkeit zu geben, auch bei ungenauen GPS-Signalen oder Ähnlichem ihre aktuelle Position und die geflogene Strecke zu messen. Nachdem über Untersuchungen an Bienen berichtet wurde und auf die dazugehörigen theoretischen Grundlagen eingegangen wurde, wird ein solcher Prototyp vorgestellt.

1 Einleitung

1.1 Motivation

Unter Odometrie versteht man die relative Orts- und Richtungsangabe bezüglich eines Referenzpunktes [Kal96], wobei es in dieser Arbeit hauptsächlich um die Entfernungsmessung geht. Insekten (hier insbesondere Bienen) können Entfernungen trotz ihrer geringen Hirnmasse relativ gut messen. Für die Robotik ist dies deshalb äußerst interessant, da dies eine Möglichkeit verspricht, sehr billig das Gleiche tun zu können ohne auf externe Sensoren angewiesen zu sein. Odometrie in Radfahrzeugen ist recht verbreitet, aber in einem Flugkörper kann nicht die für den Antrieb aufgewendete Kraft als Maßstab für die zurückgelegte Entfernung dienen. Gegenwind z.B. ist hier nicht ohne weiteres einrechenbar, da die Bewegung in der Luft nicht wie bei Rädern direkt auf den Antrieb zurückwirkt und diesem mehr oder weniger Widerstand leistet.

1.2 Gliederung

Im ersten Teil des nächsten Kapitels stelle ich kurz vor, wie Bienen es einem Forscher besonders leicht machen, mit ihnen Odometrieversuche anzustellen. Im Anschluss wird über zwei Experimente mit Bienen berichtet, einmal im Freien und beim zweiten Versuch in einer kontrollierten Laborumgebung. Bei beiden Versuchen wird untersucht, was für Signale Bienen verwenden um die zurückgelegte Entfernung zu messen. Im dritten Kapitel wird es darum gehen, wie man technisch mit möglichst wenig Aufwand Bewegung oder besser Geschwindigkeit messen kann. Im zweiten Abschnitt dieses Kapitels stelle ich eine Forschungsarbeit von Iida Fumiya vor, in der er die theoretischen Erkenntnisse über Odometrie in Fluginsekten anhand eines Blimps in die Praxis umgesetzt hat. Als Abschluss folgt dann eine Zusammenfassung.

2 Beobachtung bei Fluginsekten

2.1 Bienen und Entfernungsmessen

Bienen eignen sich im Gegensatz zu anderen Fluginsekten deshalb so gut für Odometrieexperimente, da sie mit dem Bientanz eine Sprache benutzen, die auch für Menschen einigermaßen verständlich ist.

Bienen setzen für die Suche nach neuen Nahrungsquellen oder Nistplätzen sogenannte Spurbienen als Scouts ein. Diese gehen auf die Suche und teilen dem Stock die Ergebnisse ihrer Suche mit Hilfe ihres Tanzes mit. Diese können auch im Dunklen dem Tanz die Informationen entlocken, die sie dann auch zum Ziel führen. Das setzt voraus, dass die Messung der Spurbiene entweder hochpräzise oder zumindest für die anderen Bienen nachvollziehbar ist. Die hier präsentierten Ergebnisse lassen vermuten, dass dies der Fall ist, da auch die anderen Bienen meistens den selben Weg wie die Spurbiene wählen (vgl. [EB96]).

Die Entfernung zum Ziel wird mit dem Tempo des Tanzes ausgedrückt, mehr Schwänzelbewegungen pro Sekunde drücken eine höhere Entfernung aus. Andere Quellen messen in Schwänzelbewegung pro Durchlauf. Ist das Ziel weniger als 50-100 m in natürlicher Umgebung (siehe nächstes Kapitel) entfernt, ist die Tanzform der sogenannte Kreistanz 1(a) [SZAT00] [Mas02]. Im Kreistanz wird keine Richtung ausgedrückt. Beim Schwänzeltanz 1(b) gibt die Achse der liegenden Acht die Richtung zum Futterplatz relativ zum aktuellen Sonnenstand an. Die Richtung wird immer an den aktuellen Sonnenstand angepasst.

2.2 Energieverbrauch vs. Visuelle Hinweise

Über die Art und Weise, wie Bienen die zurückgelegte Entfernung messen, gibt es seit Jahrzehnten eine große Debatte in der Biologie [EB96]. Ein Experiment von Heran und Wanke 1952 [HW52] in dem Bienen an einem steilen Berghang bergauf bzw. bergab zur Futterstelle fliegen mussten, gab den Anlass dafür, dass Karl von Frisch, Nobelpreisträger 1973 für die Entschlüsselung des Bientanzes, schloss, dass die beim Flug zur Futterstelle verbrauchte Energie das Maß für die zurückgelegte Entfernung sein müsse [vF67]. Jedoch

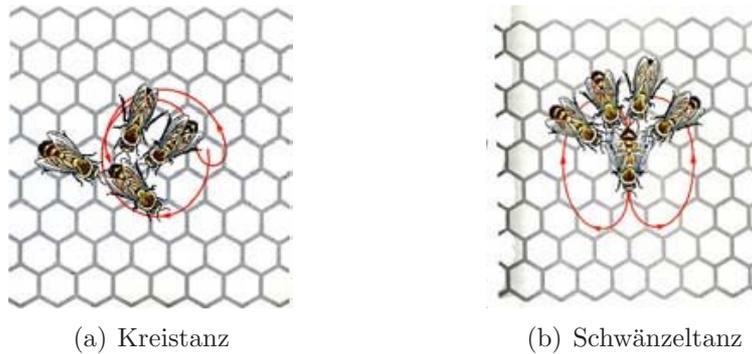


Abbildung 1: Die Tanzformen von Bienen (aus [Mas02])

lieferten nur zwei von sieben Versuchen ein dazu passendes Ergebnis, bei den anderen Versuchen meldeten die Bienen keine signifikanten Entfernungsunterschiede. Als mögliche Erklärung gab er eine optische Untersuchung der überflogenen Strecke durch die Bienen an, denn Bienen, die in einem anderen Versuch über einen See flogen, meldeten nämlich statt 383 m 80 m weniger. Bei Gegenwind war dies jedoch umgekehrt der Fall. Von Frisch mittelte die Ergebnisse und zusammen ergab sich kein Unterschied. Für von Frisch war dies nicht Grund genug, die Energiehypothese zu verwerfen, auch wenn er angab, dass man die optische Struktur des Untergrunds nicht als Hilfsmittel für die Entfernungsmessung ausschließen könne.

1990 wurde das Experiment wiederholt [GE90]. Diesmal ergaben sich wieder keine Unterschiede zwischen Bienen, die bergauf bzw. bergab flogen.

Ein weiteres Experiment ist in [EB95] beschrieben. Hier wurde das Zuckerwasser als Belohnung an einem Wetterballon befestigt und die von den Sammlerbienen gemeldete Entfernung zum Futter gemessen. Die hierbei gemessenen Ergebnisse widersprechen der Energiehypothese komplett, da bei 70 m Entfernung am Boden die gemeldete Entfernung des Zuckerwassers bei steigender Ballonhöhe abnahm, der Energieverbrauch jedoch stark ansteigt. Optischer Fluss als Messgrundlage liefert hierzu jedoch eine gute Erklärung. Die Bienen sind direkt auf den Ballon zugeflogen, so dass sie die gleiche Strecke bei höherem Ballon in größerer Höhe überflogen haben und somit die wahrgenommene Bodengeschwindigkeit kleiner wurde.

Bei einem weiteren Versuch wurde der Ballon in 650 m Entfernung hochgelassen. Die gemeldete Entfernung blieb jedoch jetzt relativ gleich, egal ob die Belohnung in 30 m oder 90 m Höhe aufgehängt war. Die Sammler meldeten ungefähr 500 m als Entfernung. Da die Flugbahn nicht gemessen werden konnte, kamen Esch und Burns zu dem Schluss, dass die Tiere zunächst am Boden entlang geflogen und erst nach ca. 500 m steil in die Höhe gestiegen sind (siehe Abbildung 2 für die gemeldeten Entfernungen).

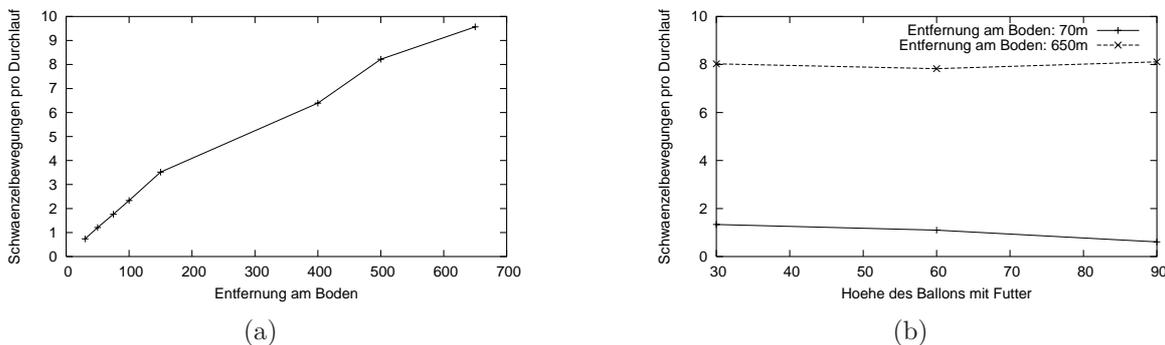


Abbildung 2: Meldung der Spurbienen bei Futter in Bodenhöhe (2(a)) bzw. in angegebener Höhe (2(b)) (nach [EB95])

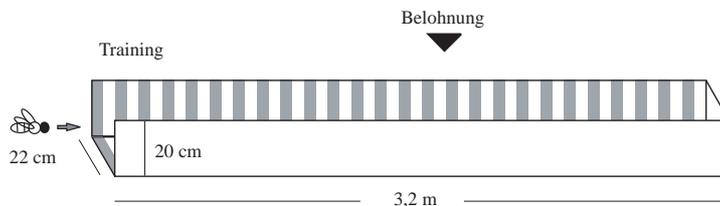


Abbildung 3: Aufbau des Versuchtunnels (aus [SZB97])

2.3 Mögliche Messgrößen zur Entfernungsmessung

Um herauszufinden, was genau Bienen verwenden, um zurückgelegte Entfernung zu messen, unternahmen Srinivasan, Zhang und Bidwell folgende Versuchsreihe [SZB97]:

Prinzipieller Versuchsaufbau

Wenn nicht anders angegeben, ist der Versuchsaufbau wie folgt (siehe Abbildung 3): In jedem Experiment wurden 10-15 Honigbienen (*Apis mellifera*) darauf trainiert, Zuckerwasser an einer festen Stelle in einem 3,2 m langen, 22 cm breiten und 20 cm hohen Tunnel mit Plexiglasdach im Inneren eines großen Raumes zu finden. Die Wände und der Boden wurden mit einem Muster bezogen, dass aus senkrechten sich abwechselnden schwarzen und weißen Streifen der Breite 10 cm bestand. Während der Versuche wurde die Position des Tunnels öfters geändert um die Raumdecke als möglichen Bezugspunkt auszuschließen.

Der eigentliche Versuch bestand darin, dass das Zuckerwasser entfernt wurde und beobachtet wurde, wo die Bienen danach suchten. Die Bienen flogen über der vermuteten Stelle hin und her, wobei mittlere Suchposition und Standardabweichung gemessen wurden. In diesem Versuch wurde das Suchverhalten der einzelnen Bienen untersucht, nicht deren Meldung an den Stock.

Ohne Veränderung an der Suchanordnung waren die Bienen sehr gut in der Lage, den Ort, wo früher die Belohnung war, zu finden.

Wird die Suchposition von den Landmarken in der Umgebung bestimmt?

Wenn dies der Fall wäre, dann müsste die scheinbare Größe des Tunnlein- bzw. Ausgangs eine Rolle für die Identifizierung der Futterposition spielen. Die Position des Tunnels im Raum wurde immer wieder verändert, so dass die Decke des Raumes für die Bienen keine visuelle Hilfe bieten konnte. Die Positionsänderungen beeinflussen die Bienen in ihrem Suchverhalten nicht, so dass man davon ausgehen kann, dass die Umgebung oberhalb der Bienen für deren Odometrie ohne Bedeutung ist. Der Sichtwinkel der Tunnelöffnung bzw. des Tunnelendes an der Futterposition blieb jedoch gleich. Damit könnte das ein Hinweis sein. Jedoch veränderte eine Blende am Eingang die Suchposition der Bienen nicht merklich.

Verlängert man jedoch den Tunnel an der Vorderseite, suchten die Bienen ziemlich genau an der gleichen relativen Entfernung zum Eingang wie vorher, ließen sich also vom weiter entfernt liegenden Ausgang nicht irritieren.

Zählen Bienen hervorstechende Merkmale?

Auch wenn Bienen so etwas wie zählen können veränderte doch die Variation des Musters, mit dem der Tunnel bespannt war, nicht die mittlere Suchposition. Weder eine Verbreiterung bzw. Verschmälerung der Streifen, noch ein bei jedem Versuch neu erzeugtes Zufallsmuster veränderten diese merklich. Auch die visuelle Umgebung der Futterstelle änderte sich dadurch bei jedem Flug, ohne dass dies die Präzision der Bienen stark beeinflusste.

Spielt Energieverbrauch nicht doch eine Rolle?

In diesen kontrollierten Laborbedingungen, wo die Flugroute der Bienen genau beobachtet werden konnte, kann man auch die Umgebungsbedingungen genau definieren. Um herauszufinden, ob Energieverbrauch oder Anzahl der benötigten Flügelschläge eine Rolle spielen, wurde im Tunnel ein Luftzug erzeugt. Wäre Energieverbrauch eine wichtige Größe zur Bestimmung der geflogenen Entfernung wichtige Größe, müssten die Bienen bei Rückenwind weiter vom Eingang entfernt, bei Gegenwind entsprechend weiter am Anfang suchen. Das Gegenteil war der Fall, auch vergrößerte sich die Standardabweichung von der mittleren Suchposition. Eine Ursache für dieses Verhalten ist noch nicht bekannt. Weder Energiehypothese noch das Aufintegrieren von beobachteter Winkelgeschwindigkeit liefert hierzu eine Erklärung.

Können Bienen Beschleunigung doppelt aufintegrieren?

Nach $s(T) = \int_{t_0}^T \int_{t_0}^T a(t) dt dt$ könnte man auch durch das doppelte aufintegrieren von gespürter absoluter Beschleunigung den zurückgelegten Weg bekommen. Um herauszufinden, ob dies bei Bienen der Fall ist, wurde der Tunnel gleichmäßig um die Hälfte seiner Länge

verschoben, als die Bienen auf dem Hinflug zum Futterplatz waren. Die Bienen suchten jedoch auch dann immer noch genau an der gleichen Stelle relativ zum Tunneleingang, auch wenn sie 50% mehr bzw. weniger Strecke relativ zum Raum zurücklegten.

Abhängigkeiten von der Art der visuellen Reize

In diesem Versuch wurde untersucht, ob Bienen darauf reagieren, ob sie nur den wahrgenommenen optischen Fluss beachten, oder ob sie Wände als Objekte erkennen und ihre Relativbewegung dazu berechnen. Im Versuch wurde statt des alten Tunnels ein weiterer bzw. engerer Tunnel für die Tests genommen. Zählt für die Bienen nur die Bewegung des wahrgenommenen Bildes, müsste den Bienen ein Flug durch einen engeren Tunnel weiter vorkommen als durch einen weiteren. Genau dies war auch der Fall.

Verwendet man dagegen statt vertikalen horizontale Streifen, so kamen die Bienen ganz aus dem Tritt. Sie waren nicht mehr in der Lage überhaupt Entfernung zu messen, was sich in einer Gleichverteilung der Suchpositionen im Tunnel niederschlug.

Konsequenzen

Bis auf die Versuche mit Wind im Tunnel erklärt die These vom aufintegrierten optischen Fluss sämtliche beobachteten Phänomene. Sie stellt also eine gute Grundlage für eine Umsetzung für die Praxis in der Robotik dar. Dass die eigentliche Umgebung keine Rolle spielt zeigt auch, dass Sammelbienen, wenn sie in einem abgedunkelten Gefäß transportiert wurden, ziemlich genau auf der gleichen Flugroute, nur versetzt, fliegen um an den Ort zu kommen, an dem sie die Nahrung vermuten [Men01].

Diese Technik ermöglicht es Bienen mit ihrer geringen Hirnmasse sicher Orte wiederzufinden und auch anderen davon zu erzählen. Diese einfache und damit billige Technik bietet sich an, auch in künstliche Flugrobotern genutzt zu werden.

3 Technische Erklärungsversuche und Umsetzung

3.1 Elementarbewegungsdetektor

3.1.1 Prinzipieller Aufbau

Werner Reichardt hat in seinen Untersuchungen mit dem Elementarbewegungsdetektor (EMD) den entscheidenden Grundstein für die Erforschung der Bewegungserkennung in Insekten gelegt [Rei69].

Der Elementarbewegungsdetektor besteht im Groben aus zwei Lichtsensoren, einer Verzögerungseinheit und einem Multiplikator (Abbildung 4(a)). Um konstante Beleuchtung nicht als Bewegung zu erkennen wird den Sensoren jeweils ein Hochpassfilter nachgeschaltet. Nur wenn Licht erst auf den linken und τ Zeiteinheiten danach auf den rechten Sensor fällt wird das Produkt groß. Bei sich wiederholenden Mustern kann der Halbdetektor

schwer die Bewegungsrichtung unterscheiden. Helligkeitsschwankungen werden zudem als Bewegung gemeldet. Um diesen Mangel loszuwerden kann man zwei dieser Halbdetektoren miteinander koppeln (Abbildung 4(b)). Deren Ausgaben werden, evtl. die einer Seite mit einem Gewichtungsfaktor α multipliziert, addiert. Auf diese Weise löschen sich Helligkeitsänderungen, die mit beiden Sensoren gleichzeitig empfangen werden, gegenseitig aus. Dies geht allerdings zu Lasten der Unabhängigkeit von der Umgebungsstruktur (siehe 3.1.2).

3.1.2 Unabhängigkeit von der räumlich-zeitlichen Struktur

Beim Volldetektor besteht das Problem, dass dieser bei schnellen hell/dunkel-Änderungen stark anschlägt, unabhängig davon, ob diese durch eine schnelle Bildbewegung oder durch ein hochfrequentes Muster hervorgerufen wurden, da hierbei verzögert erst auf den einen und dann auf den anderen Sensor Licht fällt [ZSE99] [Iid00].

Dies macht einen Vergleich von gemessenen Entfernungen in verschiedenen oder veränderten Umgebungen unmöglich, was ja gerade ein Vorteil von visueller Odometrie sein sollte. Auch wiesen oben genannte Versuche darauf hin, dass für Bienen nur die tatsächliche Bildbewegung eine Rolle spielt und nicht die räumlich-zeitliche Frequenz.

In [ZSE99] wurde simuliert bzw. berechnet, wie verschieden gewichtete Reichardt-detektoren auf tatsächliche Bildgeschwindigkeit und Bildstruktur ansprechen. Heraus kam, dass Halbdetektoren von der räumlich-zeitlichen Struktur unabhängig sind, die Geschwindigkeit jedoch nicht eindeutig bestimmen können (die Ausgabefunktion eines Halbdetektors ist nicht injektiv, sondern hat ein Maximum, dessen Lage von der Verzögerung τ bestimmt wird). Mehrere Halbdetektoren mit verschiedenen Verzögerungszeiten können zusammen Geschwindigkeiten eindeutig bestimmen. Ungleich gewichtete Volldetektoren sind in ihrem Verhalten zwischen Voll- und Halbdetektor angesiedelt. Man kann Volldetektoren auch einzeln auslesen um sowohl die genaue Richtungsbestimmung des Volldetektors wie auch die genaue Bildgeschwindigkeitsbestimmung des Halbdetektors ohne zusätzliche weitere Detektoren zu bekommen.

Ob Bienen diesen Mechanismus wirklich nutzen oder nicht ist unbekannt. Es gibt allerdings Hinweise in diese Richtung [EBR89]. Ob dies überhaupt nötig ist, ist nicht einmal gesichert [DOL00]. Die Versuche mit EMDs wurden meistens mit sinusförmigen Mustern gemacht. Ein typisches Ergebnis dessen, was EMDs hier messen zeigt Abbildung 5. Diese weisen naturbedingt nur ein sehr geringes Frequenzspektrum auf. Wie verhalten EMDs sich aber, wenn man mit ihnen bewegte Bilder wie sie in der Natur vorkommen untersucht (siehe Abbildung 7)? Diese enthalten ein wesentlich höheres Frequenzspektrum. Dieses schlägt sich darin nieder, dass die absolute Höhe der Ausgabe der EMDs zwar durchaus vom Bild abhängt, die Kurven auf eine gemeinsame Höhe normalisiert jedoch fast identisch sind (siehe Abbildung 6). Die Frage ist jedoch, ob Fluginsekten diese Kurven abhängig von der Umgebungsstruktur skalieren können oder nicht. Ob dies wirklich der Fall ist, muss noch untersucht werden.

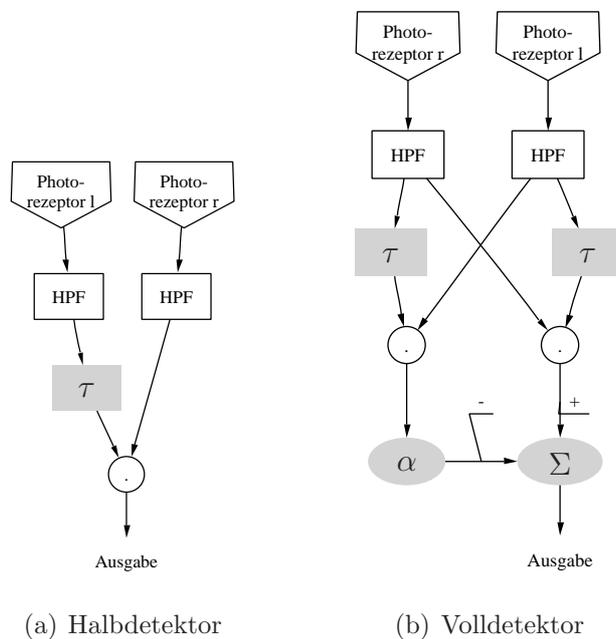


Abbildung 4: Elementarbewegungsdetektor nach Hassenstein/Reichardt (nach [D'Z03] bzw. [ZSE99])

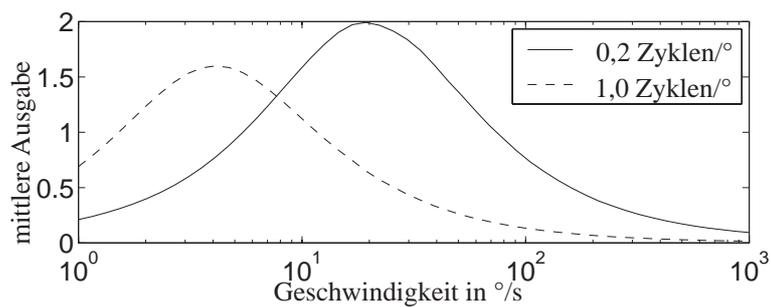
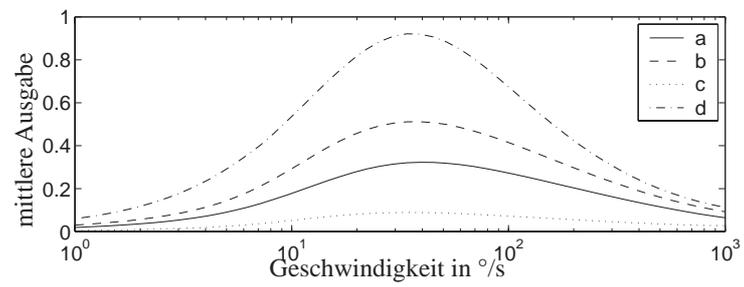
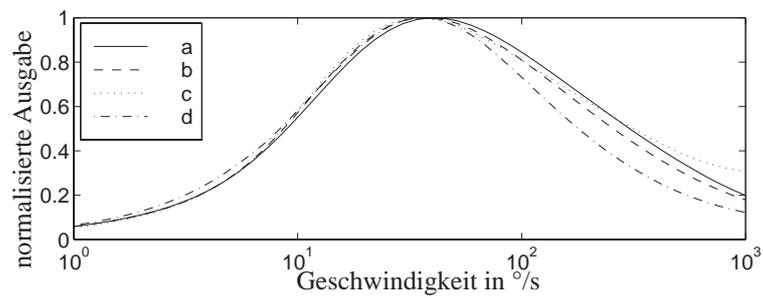


Abbildung 5: Ausgabe eines Voll-EMDs auf sinusförmige Streifenmuster unterschiedlicher räumlicher Frequenz. $\Delta\tau$ war 35 ms, der Winkel zwischen beiden Detektoren war $1,08^\circ$ (aus [DOL00])



(a)



(b)

Abbildung 6: Ausgabe eines Voll-EMDs auf die Bilder in Abbildung 7. In 6(b) die Ausgabe von 6(a) auf gleiches Maximum normalisiert (aus [DOL00])



(a)



(b)



(c)



(d)

Abbildung 7: Bilder, wie sie in [DOL00] verwendet wurden

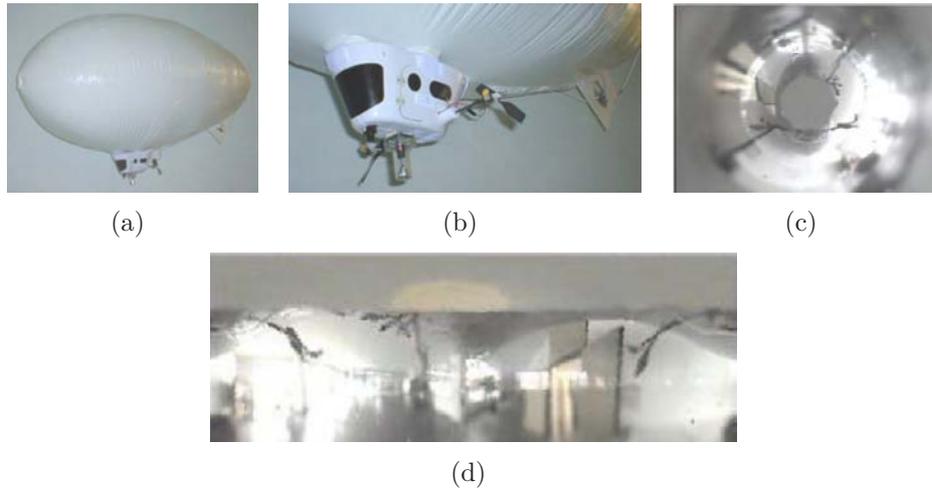


Abbildung 8: **8(a)**: Der autonom fliegende Roboter *Melissa*; **8(b)**: Seine Gondel; **8(c)**: Das wahrgenommene Panoramabild; **8(d)**: Das log-polar-transformierte Bild, das die EMDs empfangen

3.2 Iidas Blimp

Ein EMD ist einfach aufzubauen und erfordert beim Auslesen nur sehr wenig Rechenleistung. Diese Art, ein billiges System zur visuellen Kursstabilisation und Odometrie aufzubauen zu können, brachte Fumiya Iida dazu, dieses in der Realität und nicht nur in einer Simulation auszuprobieren [Iid00] [Iid01] [IL00].

3.2.1 Aufbau

Melissa (siehe Abbildung 8) ist ein Blimp-artiger Flugroboter. An der Gondel ist das Panoramasishtsystem befestigt, das 360° horizontal und 260° vertikal abdeckt. Das Sichtfeld ist in einen rechten und einen linken Teil (HR bzw. HL) unterteilt und für das Odometer werden beide getrennt ausgelesen. Die Videodaten werden per Funk an einen Rechner übermittelt, da der Blimp nur 500 g tragen kann und die zusätzliche Hardware zu schwer wäre. *Melissa* sieht mit 10 Bildern pro Sekunde. Da ein EMD pro Seite sehr stöempfindlich ist [Iid01], arbeitet der Roboter mit einem Feld von 90 (horizontal) auf 30 (vertikal) Elementarbewegungsdetektoren. Die Winkelauflösung beträgt 1° . Die Zusammenschaltung der zweidimensionalen EMD-Felder erfolgt durch einfaches Aufsummieren ihrer Ausgaben. Diese Ergebnisse stellen dann die vom System wahrgenommenen räumlich-zeitlichen Frequenzen auf den beiden Seiten des Blimps dar. Seien $H1_HL(t)$ bzw. $H1_HR(t)$ die Ausgabe der Detektorenfelder HL bzw. HR:

$$H1_HL(t) = \sum_i \sum_j EMD_HL_{ij}(t)$$

$$H1_HR(t) = \sum_i \sum_j EMD_HR_{ij}(t)$$

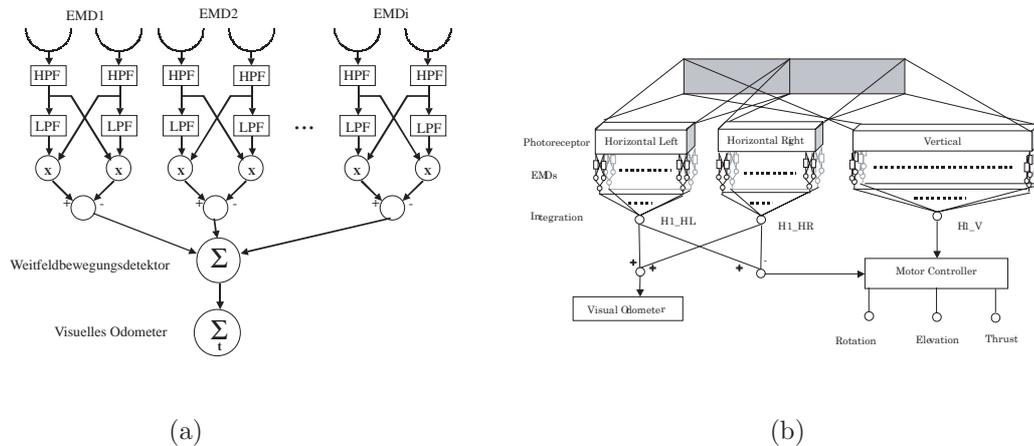


Abbildung 9: **9(a)**: Das visuelle Odometer von Iida [IL00]; **9(b)**: Zusammenbau der EMDs

Für die visuelle Odometrie gilt $s = \int_t v(t)dt$ und damit hier im diskreten Fall mit der Ausgabe VO des visuellen Odometers

$$VO = \sum_t H1_HL(t) + H1_HR(t).$$

3.2.2 Tests

Iida veröffentlichte ein Experiment in normaler Büroumgebung [Iid00]. Auf drei verschiedenen Routen flog der Blimp jeweils zehn mal mit konstanter Geschwindigkeit und musste selbst für Kurskorrektur durch Ausgleichen der wahrgenommenen Bildgeschwindigkeit und Entfernungsmessung sorgen.

In den Abbildungen 10(a) - 10(c) ist die vom visuellen Odometer gemessene Strecke nach der Zeit abgebildet. Zumindest bei den Experimenten 0 und 1 lässt sich erkennen, dass diese Methode einigermaßen gut wiederholbare Ergebnisse zeigt. In Abbildung 10(d) wird erkennbar wie gut oder schlecht diese Art der Odometrie hier arbeitet. Da die Ergebnisse für die einzelnen Experimente jeweils getrennt voneinander liegen kann daraus geschlossen werden, dass das Odometer tatsächlich sehr stark von der Umgebung abhängt.

4 Zusammenfassung

Dass die wahrgenommene Bildgeschwindigkeit bei der Odometrie von Fluginsekten die Hauptrolle spielt, scheint, bis auf die Anomalie bei den Experimenten mit Gegen- bzw. Rückenwind, klar zu sein. Wie allerdings Insekten wirklich eine hochfrequente Bewegung mit vielen Impulsen pro Zeiteinheit von schneller Bewegung unterscheiden ist noch unklar. Es wäre theoretisch mit EMDs möglich, einige Anzeichen zeigen in diese Richtung, Ansätze zu einer Theorie dazu existieren auch. Diese erfolgreich in die Technik umzusetzen steht

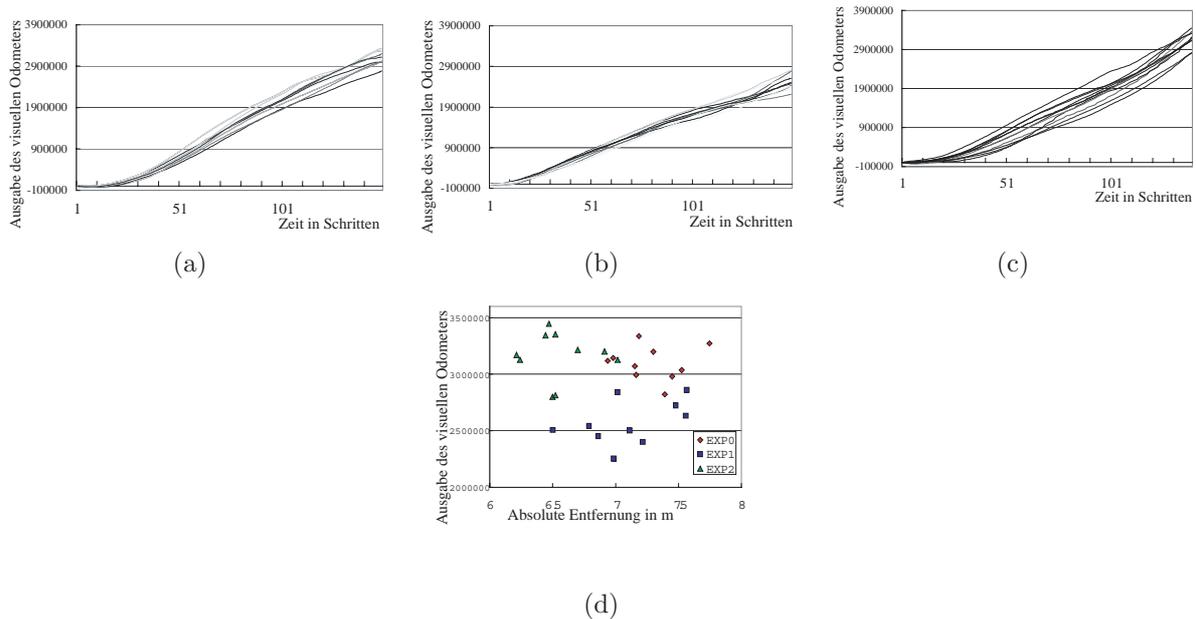


Abbildung 10: **10(a)** - **10(c)** Die Ausgabe des visuellen Odometers bei den jeweils 10 Läufen in den drei Versuchsanordnungen 0-2 nach der Zeit. **10(d)**: Ausgabe des Odometers aufgetragen nach dem tatsächlich zurückgelegten Weg. (aus [lid00])

allerdings noch aus.

Iidas Arbeit hat gezeigt, dass visuelle Odometrie durch Elementarbewegungsdetektoren prinzipiell auch in Robotern anwendbar ist, jedoch noch starken Verfeinerungen bedarf um auch in unbekannter variierender Umgebung einsetzbar zu sein, da sie momentan nur relativ zur gleichen Strecke brauchbare Entfernungsangaben machen kann. Als Mittel zur Kursstabilisierung lassen sich EMDs ebenfalls verwenden bzw. sind im Zusammenhang zu visueller Odometrie nötig, da z.B. die Flughöhe an einer Stelle bei jedem Flug die gleiche sein sollte und dies von EMDs geleistet wird.

Literatur

- [DOL00] DROR, RON O., DAVID C. O'CARROLL und SIMON B LAUGHLIN: *The role of natural image statistics in biological motion estimation*. In: *Proceedings of the IEEE International Workshop on Biologically Motivated Computer Vision*, Seoul, Korea, May 2000. IEEE Computer Society.
- [D'Z03] D'ZMURA, MICHAEL: *Psychology 9B Lecture 7 Notes*. Internet, 1995-2003. <http://www.cvr.uci.edu/psych9b/lectures/lec7notes.html>.
- [EB95] ESCH, HARALD. E. und JOHN. E. BURNS: *Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source*. *Naturwissenschaften*, 82:38-40, 1995.

- [EB96] ESCH, HARALD E. und JOHN E. BURNS: *Distance Estimation by Foraging Honeybees*. Journal of Experimental Biology, 199:155–162, 1996.
- [EBR89] EGELHAAF, M., A. BORST und WERNER REICHARDT: *Computational structure of a biological motion-detection system as revealed by local detector analysis in the fly's nervous system*. Journal of the Optical Society of America, 6:1070–1087, 1989.
- [GE90] GOLLER, F. und HARALD. E. ESCH: *Waggle dances of honeybees: is distance measured through energy expenditure on outward flight?* Naturwissenschaften, 77:594–595, 1990. Zitiert nach [EB96].
- [HW52] HERAND, H. und L. WANKE: *Beobachtungen über die Entfernungsmeldung der Sammelbienen*. Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 34:383–393, 1952. Zitiert nach [EB96].
- [Iid00] IIDA, FUMIYA: *Biologically Inspired Visual Odometer for Navigation of a Flying Robot*. In: *Proceedings of Intelligent Autonomous Systems 7*, Seiten 142–149, 2000.
- [Iid01] IIDA, FUMIYA: *Goal-Directed Navigation of an Autonomous Flying Robot Using Biologically Inspired Cheap Vision*. In: *Proceedings of the 32nd ISR (International Symposium on Robotics)*, April 2001.
- [IL00] IIDA, FUMIYA und DIMITRIOS LAMBRINOS: *Navigation in an autonomous flying robot using a biologically inspired visual odometer*. In: *Sensor Fusion and Decentralized Control in Robotic Systems III, Photonics East, Proceedings of SPIE*, Band 4196, Seiten 86–97, 2000.
- [Kal96] KALBACHER, MARTIN: *Ultraschallgestützte Navigation und Wegplanung in bekannter Umgebung*. Diplomarbeit, Universität Stuttgart, IPVR, 1996.
- [Mas02] MASON, ANDREW: *Slides for: Invertebrate Neurobiology, week 7*, 2002. http://www.scar.utoronto.ca/~amason/courses/coursepage/week7/lecture7_2003_4.pdf, Stand Juni 2003.
- [Men01] MENZEL, RANDOLF: *Was denken Bienen, wenn sie tanzen?* Internet, 2001. <http://www.elfenbeinturm.net/archiv/2001/ohne.html>, Stand Juni 2003.
- [Rei69] REICHARDT, WERNER: *Processing of Optical Data by Organisms and Machines*, Kapitel Movement Perception in Insects, Seiten 465–493. Academic Press, New York, 1969. Zitiert nach [Iid01].
- [SZAT00] SRINIVASAN, MANDYAM V., SHAOWU W. ZHANG, MONIKA ALTWEIN und JÜRGEN TRAUTZ: *Honeybee Navigation: Nature and Calibration of the “Odometer”*. Science, 287:851–853, February 2000.

- [SZB97] SRINIVASAN, MANDYAM V., SHAOWU. W. ZHANG und N. J. BIDWELL: *Visually Mediated Odometry in Honeybees*. Journal of Experimental Biology, 200:2513–2522, 1997.
- [vF67] FRISCH, KARL VON: *The Dance Language and Orientation of Bees*, Seite 566ff. Cambridge MA: Harvard University Press, 1967. Zitiert nach [EB96].
- [ZSE99] ZANKER, J.M., MANDYAM V. SRINIVASAN und M. EGELHAAF: *Speed tuning in elementary motion detectors of the correlation type*. Biological Cybernetics, 80:109–116, 1999.

Bewegungssteuerung bei Insekten

Jan-Ullrich Schamburek

Zusammenfassung

Insekten verfügen über einen sehr flexiblen, adaptiven Bewegungsapparat. Selbst in unwegsamem Gelände erlaubt die Anpassung der Beincoordination eine problemlose Fortbewegung. Inhalt dieser Arbeit sind Forschungsergebnisse über die Bewegungssteuerung beim Laufen, neuronale Informationsverarbeitung sowie Einflüsse der Umwelt auf das Bewegungsverhalten bei Insekten. Es wird kurz auf Möglichkeiten der technischen Umsetzung bei Laufrobotern eingegangen.

1 Einleitung

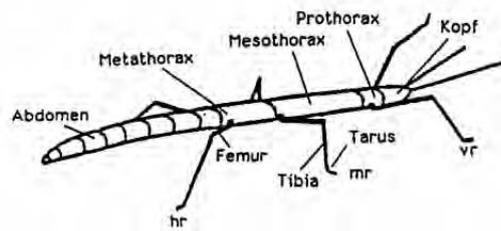
Insekten existieren seit über 400 Mio. Jahren und konnten sich über diese lange Zeit ständig weiterentwickeln zur perfekten Anpassung an die Lebensbedingungen. Eine der evolutionären Entwicklungen ist die im Vergleich zu anderen Lebewesen recht einfache, jedoch noch nicht vollständig verstandene, Bewegungssteuerung bei Insekten. Die Erforschung dieser Steuerung ist für die heutige Wissenschaft von großem Interesse, da die Vorteile dieses natürlichen Vorbildes auch für neue Fortbewegungstechnologien (Laufroboter) eine Leistungsverbesserung und höhere Flexibilität der Bewegungen versprechen.

Aufgrund benötigter biologischer Fachkenntnisse wird zu Beginn in Kapitel 2 kurz auf die Anatomie und Aufbau sowie die Grundbewegungsarten der Insekten eingegangen. In Kapitel 3, dem Hauptteil dieser Arbeit, werden die getrennten Steuerkreise des Zentralen Nervensystems (ZNS), die Einzelbeincoordination und globale Beincoordination beim Laufvorgang aufgezeigt. Weiter werden die Bewegungsmechanismen und Teile der Informationsverarbeitung auf neuronaler Basis erläutert. Die Sensorauswirkung auf die Bewegungskoordination bildet das Ende dieses Kapitels.

In Kapitel 4 wird auf die Möglichkeiten der Umsetzung von der Natur zur Technik eingegangen. Das letzte Kapitel fasst die wesentlichen Erkenntnisse zusammen und gibt einen Ausblick auf die Zukunftsfähigkeit insektoider Bewegungssteuerungen.

2 Biologisches Vorbild

Die meisten Untersuchungen zu Bewegungskoordination und -steuerung wurden an der Stabheuschrecke (*Carausius Morosus*) gemacht. Weitere Erkenntnisse stammen aus Experimenten mit der Schabe (Blattodea).

Abbildung 1: Stabheuschrecke (*Carausius morosus*)

Aufgrund der regelmäßigen, langsamen Bewegungen und des recht einfach aufgebauten, leicht zugänglichen Nervensystems der Stabheuschrecke lassen sich, nicht zuletzt wegen ihrer Größe, die neuronale Bewegungsstruktur und einige Verhaltensmuster sehr gut analysieren. Im Vergleich dazu sind die Bewegungsfrequenzen der Schabe um einiges schneller, geben jedoch ebenso aufgrund ihrer körperlichen Eigenschaften besonders gut Aufschluss über die essentiellen Elemente der Bewegungskontrolle bei Insekten.

2.1 Die Stabheuschrecke (*Carausius morosus*)

Die Fortbewegung der Stabheuschrecke in natürlicher Umgebung auf Zweigen und Blättern kann unter unterschiedlichen Orientierungen zur Schwerkraft erfolgen. Eine zusätzliche Belastung kann sie durch Anpassung der Beinbewegungen und der Gangart ausgleichen. Ebenso den Verlust eines Beines. Der Aufbau des Körpers (Abb.1) umfasst drei Teile, den Kopf (Caput), mit zwei Fühlern, die Brust (Thorax), bestehend aus drei Segmenten mit jeweils einem Beinpaar und den Hinterleib (Abdomen).

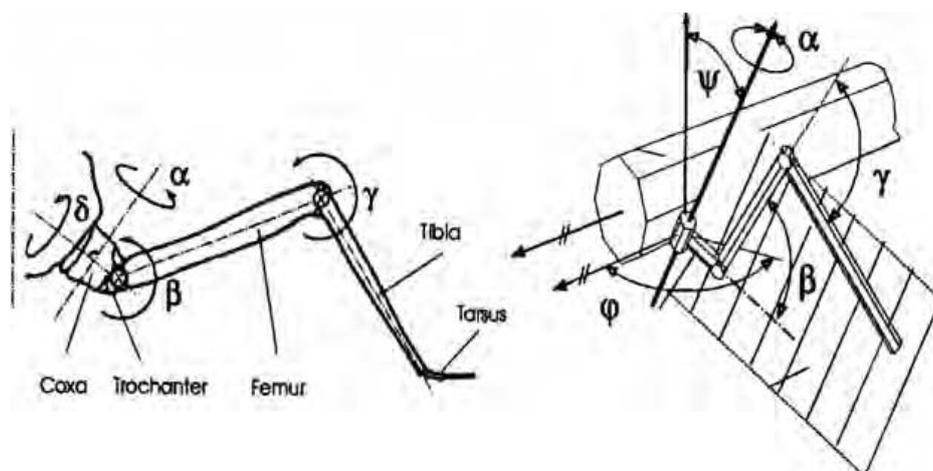


Abbildung 2: Die Gliedmaßen und Gelenke eines Insektenbeines

Ein Bein (Abb.2) ist in Hüfte (Coxa), Oberschenkel (Femur), Unterschenkel (Tibia) und Fuß (Tarsus) gegliedert. Die wichtigsten Gelenke sind das Subcoxal, mit zwei Freiheitsgraden, Coxa-Trochanter und Femur-Tibia mit jeweils einem Freiheitsgrad. Sie liegen alle in einer Ebene. Es gibt für jedes Gelenk zwei gegensätzliche Muskelfasergruppen, die des Beuge- (Flexor) und die des Streckmuskels (Extensor).

2.2 Übersicht über Bewegungsarten

Neben den unentbehrlichen Atmungsbewegungen eines Lebewesens gehören Laufen, Springen, Fliegen, Schwimmen, sowie Putzen, Abwehren eines natürlichen Feindes und Ertasten eines Fußhaltes zu den wichtigsten Bewegungsarten der Insekten. Im Folgenden wird besonders auf die Bewegungsstruktur des Laufens eingegangen.

3 Hierarchische und modulare Bewegungssteuerung

Das Nervensystem eines Insekts ist im Allgemeinen zweigeteilt [Del99]. Einen Teil stellt der Kopf, den anderen eine Ganglienkeife an der Unterseite (Brust) des Insektes dar. Im Kopf steuert das Gehirn global das aktuelle Verhalten und initiiert lokale Schaltkreise in anderen Körpersegmenten (Abb.3). Es legt überdies die Geschwindigkeit und das Ende einer Bewegung fest, man kann hier von einer globalen Taktvorgabe reden. Anders ist es bei den kopflosen Insekten, die auf Reize nur mit Reflexen reagieren.

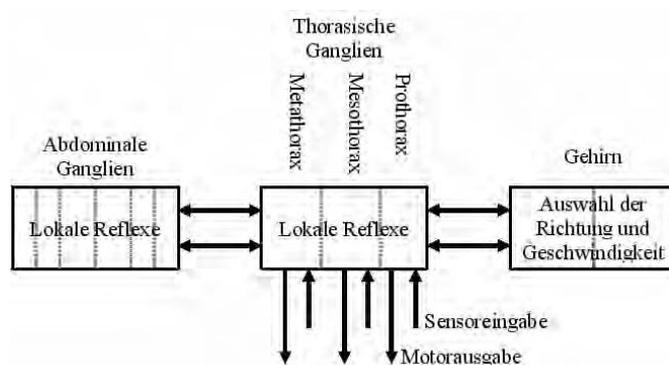


Abbildung 3: Schema der hierarchischen Bewegungssteuerung

Die einzelnen Körperteile, wie die Beinglieder, haben jeweils eine eigene lokale Steuerung. Jedes Körpersegment besitzt ein Ganglion zur Ansteuerung der zugehörigen Beinpaare und separate Steuerungen der einzelnen Gelenke im Bein. In ihnen werden teilweise rhythmische Muster zur zyklischen Bewegungssteuerung erzeugt.

Die Muster des Zentralen Nervensystems (Gehirn) können Laufen, Wenden, Putzen, Kratzen oder Schaukelbewegungen repräsentieren. Muster für Verteidigung und Kampf oder ähnliche

Verhalten werden ebenfalls vom Zentralen Nervensystem generiert. Das Laufmuster wird in den rhythmischen Steuerkreisen (Oszillator) jedes Beines erzeugt.

Bei schnellem Laufen dominiert der Motorrhythmus die Signale der Sensorrückkopplung. Bei langsamen Laufen scheint der Einfluss der Sensorsignale zu dominieren. In unbekannter Umgebung sind deshalb für jeden Beinbewegungszyklus Sinneswahrnehmungen essentiell.

3.1 Lokale Einzelbeinkoordination

Ein Schrittmustergenerator erzeugt die Bewegungen eines einzelnen Beines. Die erzeugten zyklischen Bewegungen bestehen aus der Stemm- und der Schwingphase. In der **Stemmphase** stützt das Bein den Körper über dem Boden und stemmt diesen in die gewählte Bewegungsrichtung. In der **Schwingphase** wird das Bein vom Boden abgehoben und in die vorgegebene Richtung bewegt, um es für die nächste Stemmphase auf dem Boden abzusetzen. Diese Phasen werden von mindestens einem Servosystem gesteuert (Abb.15), welches über negative Rückkopplungen die Beingeschwindigkeit regelt.

Der Wechsel von der Stemm- zur Schwingphase wird vom Mustergenerator bestimmt (Abb.4). Wird im falschen Moment umgeschaltet, kann das Insekt umkippen. Das Umschalten wird außerdem von der Beinposition, der Beinbelastung und der momentanen Phase anderer Beine abhängig gemacht. So muss vor dem Abheben eines Beines vom Boden gewährleistet sein, dass die Position weit genug hinter dem Körper liegt und das Bein wenig belastet ist. Besonders wichtig ist der Einfluss der Mustergeneratoren und sensitiven Organe anderer Beine über neuronale Pfade zum eigenen Mustergenerator.

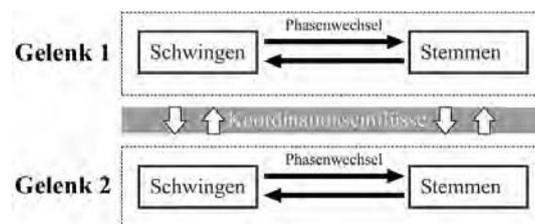


Abbildung 4: Organisation von Mustergeneratoren der Gelenke

Der Beugemuskel eines Beines ist während der Schwingphase, der Streckmuskel während der Stemmphase aktiv. Bei gewöhnlichem Laufen werden die Beuger (Levator) direkt und rhythmisch angesteuert und zur gleichen Zeit die Strecker (Depressor) indirekt gehemmt [Bur96]. Das Netzwerk aus Interneuronen, welches diese rhythmischen Muster erzeugt, empfängt verschiedene Stufen von generellen Anregungen von intersegmentiellen Interneuronen (siehe Abschnitt 3.3). Diese legen die Periode des Laufrythmus und die Dauer der Motorimpulsfolgen für die Beuger fest.

Die Ausgabe dieses Netzwerkes wird von verschiedenen Motoneuronengruppen (siehe Abschnitt 3.4), welche die Funktion der Schrittratenbildung haben, in Pulsfrequenzen konvertiert.

Der anregende Teil des Netzwerkes besteht aus aktiv verstärkenden Sensorneuronen (siehe Abschnitt 3.5). Diese regen auch die Extensoren an. Phasenspezifische Sensorrückkopplung beeinflusst die Extensor-Motoneuronen und modifiziert die Aktionen der rhythmuserzeugenden Interneuronen.

Die Bewegungen der **Vorderbeine (Prothorasisch)** variieren stark, da diese oft Suchbewegungen machen, um das Gelände zu erkunden. Sie besitzen für die Geländeerkundung die meisten taktilen und Chemo-Rezeptoren. Während der Schwingphase (Protraction) wird das Tibia des Vorderbeines gestreckt um das Bein vor den Kopf zu setzen. In der Stemmphase (Retraction) wird das Tibia gebeugt, um den Körper vorwärts zu stemmen.

Während der Schwingphase wird das Tibia der **Mittelbeine (Mesothorasisch)** gebeugt und bei Bodenkontakt gestreckt, um eine vorwärtstreibende Kraft zu erreichen. Während der Stemmphase sind die Fußmuskeln aktiv, um den Bodendruck beizubehalten. Bei der Schwingphase werden sie nicht beansprucht.

Die **Hinterbeine (Methathorasisch)** führen kleinere Rotationen um die Hüfte (Coxa) aus. Die Bewegungssequenzen sind gleich denen der Mittelbeine, mit dem Unterschied, dass zu Beginn der Schwingphase der Tarsus der Beine über den Boden schleift. Das kommt von der verfrühten Beugung des Tibia bevor das Bein angehoben wird.

3.2 Globale Beinkoordination

Die **Koordinationsmechanismen** zwischen den Beinen beeinflussen den Stemm-Schwing-Übergang in der am weitesten hinten liegenden Position eines Beines (Posterior Extreme Position - PEP). Sie haben ebenso Einfluss auf den Schwing-Stemm-Übergang (Abb.5) in der am weitesten vorne liegenden Position eines Beines (Anterior Extreme Position - AEP) und die Stärke der Antriebskraft in den beiden Phasen. Diese Mechanismen werden nur zwischen direkten Nachbarbeinen eingesetzt.

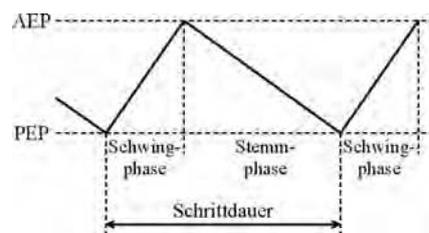


Abbildung 5: Merkmale des Schrittzklus eines Einzelbeines

Die ipsilaterale Kopplung zwischen zwei hintereinanderliegenden Beinen der gleichen Körperseite ist generell stärker ausgeprägt als die kontralaterale Kopplung zwischen zwei gegenüberliegenden Beinen.

Es gibt drei Mechanismen jeweils zwischen zwei benachbarten Beinen zur Wiederherstellung der Koordination bei Störungen:

- Die Schwingphase eines Beines kann den Start der Schwingphase eines anderen hemmen.

- *Der Start der Stemmphase eines Beines regt den Start der Schwingphase eines anderen an.*
- *Das Erreichen der PEP eines Beines regt den Start der Stemmphase eines anderen an.*

Weniger Einfluss neben diesen Grundmechanismen haben die folgenden drei reflexartigen Mechanismen:

- *Die aktuelle Position kann die Position am Ende einer Schwingphase beeinflussen.*
- *Erhöhter Widerstand erhöht die Antriebskraft.*
- *Beim Auf-den-Fuß-treten wird ein Reflex ausgelöst.*

Die unterschiedlichen Mechanismen können den Normalzustand nach Störungen schnell wieder herstellen und die Stabilität des Insektes verbessern.

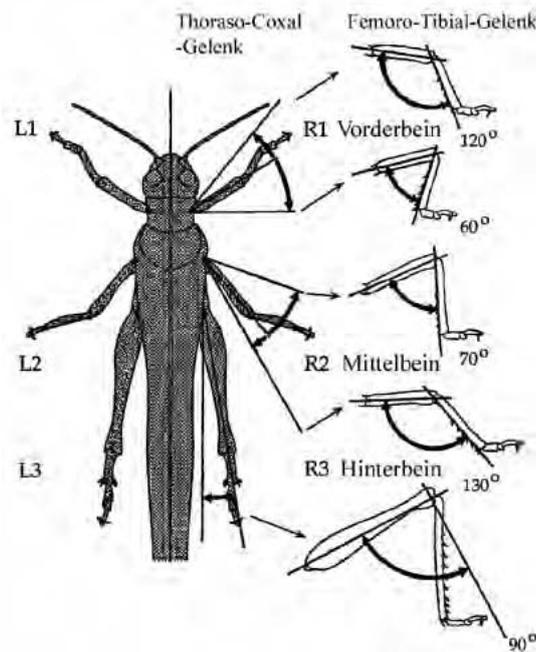


Abbildung 6: Beingelenke einer Heuschrecke und ihre Winkeländerungen während des Laufens

Die individuelle neuronale Steuerung jedes Beines ist als „Entspannungssoszillator“ modelliert und wird mit jedem anderen gekoppelt. Es existieren verschiedene nichthierarchische Kopplungsmöglichkeiten unterschiedlicher Komplexität. Jedes dieser Modelle kann bestimmte Eigenschaften der Laufkoordination beschreiben. Hier wird ein zusammenfassendes Modell der Bein-koordination von [Gaß00] vorgestellt, das hauptsächlich von Cruses [Cru90] Vorstellungen beeinflusst wurde. Die folgenden Regeln beschreiben die Einflüsse (Abb.7) der Koordinationsmechanismen auf die Beine untereinander.

1. Wenn ein Bein seine Schwingphase noch nicht beendet hat, wird die Schwingphase des davorliegenden gehemmt. Diese Hemmung wird durch das Nachhintenverschieben der Stemmphasenstart(PEP)-Grenze erzeugt. Die Stemmphase des Beines wird dadurch verlängert. Der Mechanismus des hemmenden Einflusses wirkt von hinten nach vorne.

2. Durch den Start der Stemmphase eines Beines wird das vordere und das gegenüberliegende Bein gedrängt, in die Schwingphase überzugehen. Die Stemmphase dieser Beine wird dadurch kürzer. Der reizende Einfluss wirkt von hinten nach vorne sowie seitwärts.

3. Je weiter ein Bein während der Stemmphase nach hinten bewegt wird, desto früher beginnt das hintere mit der Stemmphase. In einigen Segmenten gilt das auch für das seitliche Bein. Somit gehen vor dem Abheben des Beines die Nachbarbeine in die Stemmphase über. Der Mechanismus des reizenden Einflusses wirkt von vorne nach hinten sowie teilweise seitwärts.

4. Der Fuß des Hinterbeins wird während des Laufens direkt hinter den des Mittelbeins gesetzt. Der Tarsus des Mittelbeins wird direkt hinter den des Vorderbeins und der des Vorderbeins direkt hinter den Fühler gesetzt. Das nachfolgende Bein wird dadurch beim Finden von Fußpunkten unterstützt. Dieser Mechanismus ist für das Klettern auf Ästen besonders wichtig, auf ebenem Untergrund dagegen nicht. Der Mechanismus wirkt von vorne nach hinten.

5. Wenn während der Stemmphase die Antriebskraft eines Beines aufgrund eines Widerstandes erhöht wird, findet auch eine Erhöhung in den Nachbarbeinen statt. Dieser Mechanismus wirkt außer zwischen den Hinterbeinen in alle Richtungen.

6. Ist Mechanismus 4 erfolglos, kann es vorkommen, dass das hintere Bein auf den Fuß des vorderen tritt. Dann tritt der "Auf-den-Fuß-treten"-Reflex ein. Dabei wird das hintere Bein noch einmal kurz angehoben und leicht nach hinten gesetzt. Der Mechanismus wirkt von vorne nach hinten.

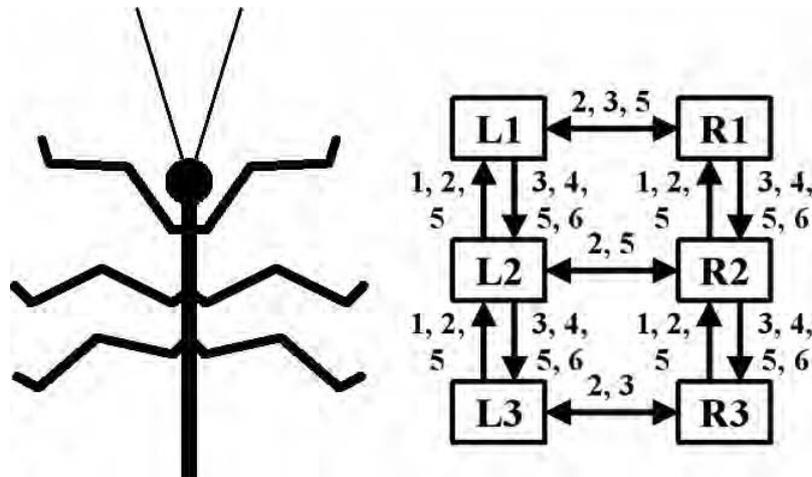


Abbildung 7: Beincoordination auf der linken (L1-L3) und rechten (R1-R3) Körperseite

Die Kopplung der Oszillatoren der Beine untereinander ist nicht hierarchischer Natur und nur innerhalb ausgewählter Phasenbereiche aktiviert.

Das Gangmuster (Abb.8) der Stabheuschrecke bildet eine mechatronische Welle der Schwingbeine von hinten nach vorne [Ber94]. Im ungestörten Fall wird die **tripode Gangart** (Dreifußgangart) bei schnellem Laufen und wenig Last eingenommen. Bei dieser werden Vorder- und Hinterbeine der einen und das Mittelbein der anderen Seite gemeinsam geschwungen. Der Körper wird dabei von drei Beinen so gestützt, dass der Schwerpunkt immer etwa in der Mitte eines lagestabilen Dreiecks liegt [NB00]. Eine weitere Gangart ist die **tetrapode**, bei welcher ständig vier Beine am Boden sind. Sie findet bei langsamem Lauf oder unter hoher Last statt. Man kann hier eine Welle von Schwingbewegungen von hinten nach vorne beobachten.

Wenn das Insekt ein Hindernis taktil oder visuell erkennt, hält es an, bringt die Hinterbeine in eine gebeugte Position und ordnet die Mittel- und Hinterbeine mittels kleiner Schritte beinahe symmetrisch an. Dann werden die Vorderbeine auf die Stufe bzw. die andere Grabenseite platziert und die beiden Mittelbeine gleichzeitig hinauf- bzw. hinüberbewegt. Zeitgleich dem Weiterlaufen bewegen die Hinterbeine den Körper auf bzw. über das Hindernis (siehe dazu Abschnitt 3.5.4).

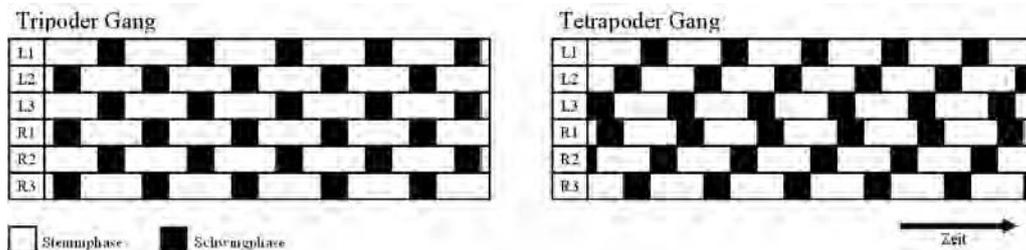


Abbildung 8: Laufmuster bei verschiedenen Gangarten

Bei der Stabheuschrecke startet der Bewegungszyklus jedes Beines zu Beginn des Laufens

immer in der Stemmphase. Um das weite **Kurvenlaufen** zu ermöglichen, wird die Schrittlänge (über AEP und PEP) angepasst. Bei den äußeren Beinen wird die Schrittlänge erhöht und bei den inneren erniedrigt [Jan82]. Die Koordination der Beine wird beibehalten. Im Gegensatz dazu werden in engen Kurven die rechten und die linken Beine entkoppelt, damit die äußeren Beine mit einer höheren Frequenz laufen können.

3.3 Informationsverarbeitung auf neuronaler Ebene

In den neuronalen Netzwerken für die Generierung eines Bewegungsmusters *steuern* Interneuronen die Motorausgabe für die Beinmuskeln. Sie verarbeiten Sensorsignale der Propriozeptoren (interne Sinnesorgane) und Exterozeptoren (externe Sinnesorgane) der Beine und organisieren die verschiedenen lokalen Reaktionen aller involvierten Neuronen. Die genaue Funktion einzelner Interneuronen und ihr Zusammenspiel ist noch nicht bekannt.

3.3.1 Lokale Nichtpulsende Interneuronen

Interneuronen sind für die komplexen Bewegungssteuerungen besonders wichtig. Dies konnte durch experimentelles Ändern der Membranpotentiale mit Wirkung auf die Motoraktivität festgestellt werden. Einige der lokalen nichtpulsenden Interneuronen reizen während der rhythmischen Motoraktivität die Motoneuronen an. Auf diese wird im folgenden Abschnitt näher eingegangen. Durch Potentialänderungen der Membrane der Interneuronen können sie in bestimmten Bewegungsphasen den Schrittmuster-Zyklus von vorne beginnen lassen. Sie verarbeiten zudem die propriozeptiven Signale eines Beins (Abb.9), verbinden diese mit Signalen anderer Beine und steuern damit die Motoneuronen an. Die Pulse des Bewegungsmusters werden nicht von einem Interneuron alleine erzeugt. Neben vielen anderen nichtpulsenden und pulsenden Interneuronen tragen sie zur Formgebung der Motoraktivität wesentlich bei.

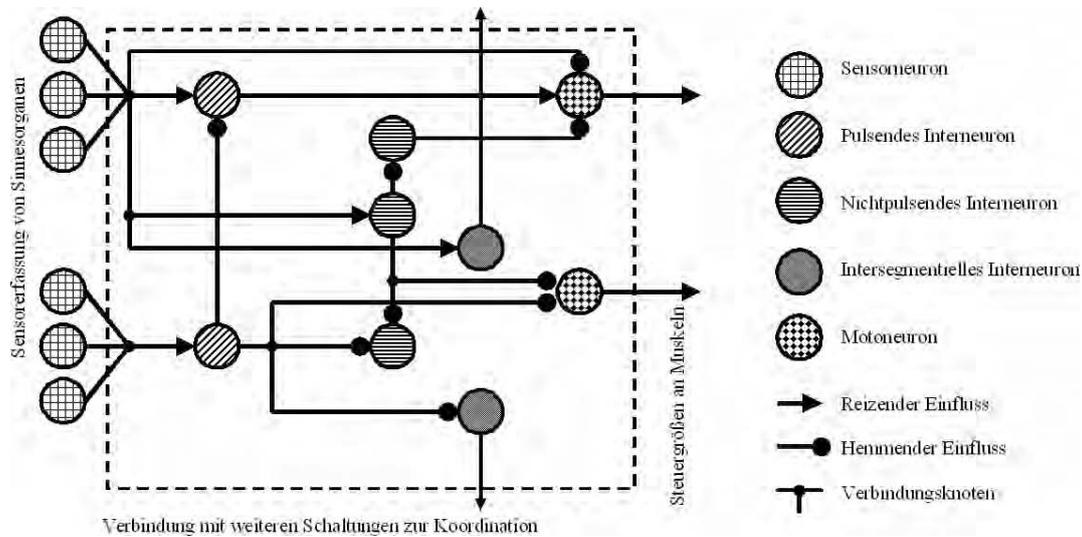


Abbildung 9: Beispiel von Verarbeitungspfaden mechanosensorischer Signale eines Beingelenks

Die Modulation der Membranpotentiale der Interneuronen hängt zeitlich von den gereizten oder gehemmten Motoneuronen des Beines ab. Bei der rhythmischen Depolarisation einer Membran treten beim Übergang von der Stand- zur Schwingphase teilweise Polaritätsspitzen auf. Das zeigt, dass die Interneuronen am Umschalten zwischen den beiden Phasen beteiligt sind [Bur96]. Andererseits kann es auch sein, dass ihre Membrane nur der Ansteuerung einiger Neuronen oder dem Muster des Sensoreinflusses der Bewegungen folgen.

3.3.2 Lokale Pulsende Interneuronen

Die lokalen pulsenden Interneuronen erhalten eine Eingabe von den Sensorfeldern eines Beines. Entweder von Exterozeptoren (Äußere Rezeptoren) oder von Propriozeptoren (Innere Sensoren). Teilweise auch von beiden Rezeptortypen. Bei einer synaptischen Eingabe zeigen sie Muster der De- und Hyperpolarisierung begleitet von langsamen Motorrhythmen. Abhängig von der Phase des Zyklus können diese Eingaben die Reaktion eines Interneurons auf seine Sensorsignale ändern (Abb.10). Wenn der Rhythmus eine bestimmte Art der Bewegung darstellt, werden die verarbeiteten Sensorsignale direkt in die Bewegungen eingebracht. Der größte Anteil dieser Eingaben kommt von den rhythmischen Aktivierungen der Sensorneuronen.

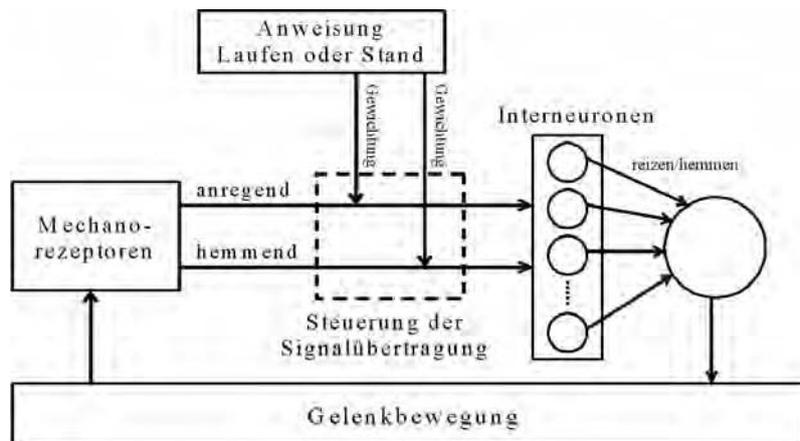


Abbildung 10: Einfluss der Interneuronen und Mechanorezeptoren Bewegungsphasenübergänge

Die Interneuronen werden zeitgleich mit dem zentralen Bewegungsrhythmus des Gehirns angetrieben. Dieser wird als zentraler Rhythmus vorgegeben und kann die Sensorsignalverarbeitung der Interneuronen unter Einhaltung der Phase der Beinbewegung modifizieren. Bevor die Sensoreingaben an das zentrale Nervensystem gehen, werden diese von zwei zentralen Ebenen verarbeitet. Die erste ist die präsynaptische Eingabe an die Sensorneuronen, die zweite ein zentraler für die Sensorverarbeitung wichtiger Schaltkreis zu den Interneuronen.

3.3.3 Intersegmentielle Interneuronen

Die intersegmentiellen Neuronen stellen Verbindungen unter bestimmten Nichtpulsenden Interneuronen her (Abb.9). Zu diesen gehören die Nichtpulsenden Interneuronen, welche die Ausgabe der Motoneuronen in benachbarten Ganglien steuern und die, welche die Stärke der lokalen Reflexe (im entfernten Ganglion) ändern können. Die intersegmentiellen Interneuronen spielen bei der Koordination der benachbarten Beine eines Ganglion eine wichtige Rolle. In einem isolierten Ganglion jedes Beins einer Seite können Rhythmen unterschiedlicher Frequenz erzeugt werden. Auch unterschiedliche Frequenzen beider Seiten werden gekoppelt. Die beidseitige Koordination resultiert aber hauptsächlich aus mechanischen Kopplungen und dem letztendlichen Sensoreinfluss.

3.4 Koordination der Muskelfasergruppen über Motoneuronen

Die Informationsverarbeitung im neuronalen Netzwerk aus Interneuronen sendet das Resultat an die Motoneuronen. Es gibt schnelle und langsame Motoneuronen. Die schnellen regen schnell streckende Muskelfasern an, die langsamen Fasern, welche Kräfte über längere Zeit halten. Motoneuronen steuern verschiedene Muskelfasergruppen an. So werden die zwei antagonistischen Muskelgruppen eines Gelenkes von den verantwortlichen Motoneuronen abwechselnd angesteuert.

3.4.1 Ansteuerung durch Motoneuronen

Um eine koordinierte **Bewegung eines Beines** zu erreichen, werden Motoneuronen der verschiedenen Gelenkmuskeln (Abb.11) eines Beines so an den Rhythmus gekoppelt, dass eine konstante Phasenbeziehung zwischen ihnen eingehalten wird. Zum Beispiel wird während des Anhebens in der Schwingphase das Trochanter-Levator- und das Tibia-Flexor-Motoneuron gereizt. In der Stemmphase wird das Trochanter-Depressor-, Tibia-Extensor- und Tarsi-Depressor-Motoneuron angeregt.

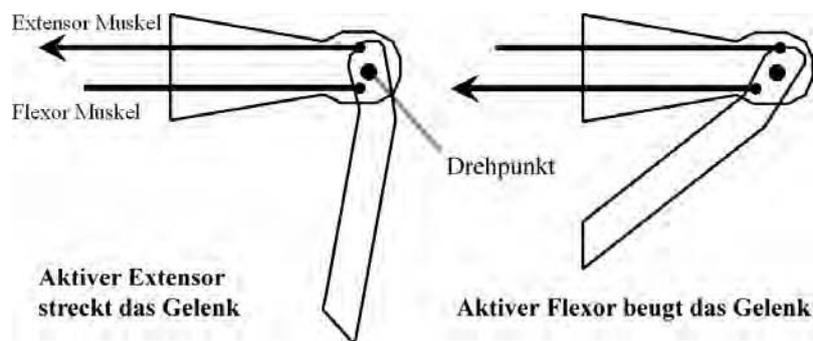


Abbildung 11: Muskeltypen eines Gelenkes

Die rhythmischen Pulsfolgen zweier kontralateraler **Beine eines Segmentes** sind phasenverschoben. Zum Beispiel treten bei Pulsen im Trochanter-Levator- des einen Beines Pulse im Trochanter-Depressor-Motoneuron des anderen Beines auf.

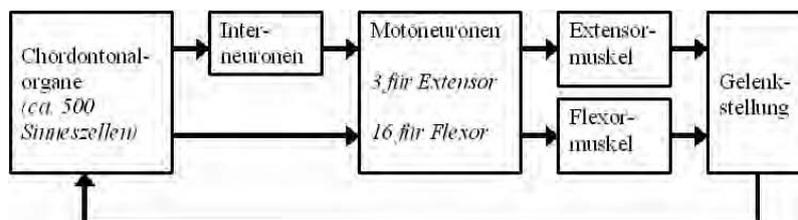


Abbildung 12: Gelenkregelung durch verschiedene Motoneuronen der Muskeltypen

Jedes **Ganglion eines Segmentes** des Thorax erzeugt ebenfalls phasenverschobene Pulsfolgen. So wechselt sich das Auftreten der Pulsfolgen in den vorderen und hinteren Ganglien mit denen des Mesothorax-Ganglion ständig ab.

3.4.2 Gangarten bei verschiedenen Schrittfrequenzen

Veränderungen der Schrittmuster können durch Änderung der Koordinationsmuster zwischen den Muskelgruppen der verschiedenen Beine auftreten. Mit der Geschwindigkeit der Bewegung

ändert sich auch die Dauer der Stemm- und Schwingphase, wobei sich die Dauer der Stemmphase stärker ändert (teilweise dreimal länger). Das gilt auch beim horizontalen, vertikalen und Über-Kopf-Laufen. Das Verhältnis zwischen den beiden Phasen erhöht sich linear mit der Beinbewegungsfrequenz (Steuermuster des Ganglion). Die Gangart bleibt, außer bei geringster Geschwindigkeit, immer konstant.

Parallel zu diesen Änderungen in den Beinbewegungen verringert sich die Dauer der Pulsfolgen des Femoral-Flexor-Motoneurons während der Schwingphase weniger als die Impulse des Femoral-Levator-Motoneurons während der Stemmphase. Die Pulsfolgen im Trochanter-Flexor-Motoneuron eines mittleren Beines treten immer zur Hälfte eines Schrittzyklus (1/2 Phase) des ipsilateralen hinteren Beines auf (Abb.13). Bei einer Geschwindigkeitserhöhung wird die Pause zwischen Ende der Flexor-Pulsfolgen des hinteren Beines und Start der Flexor-Pulsfolgen im mittleren Bein kürzer.

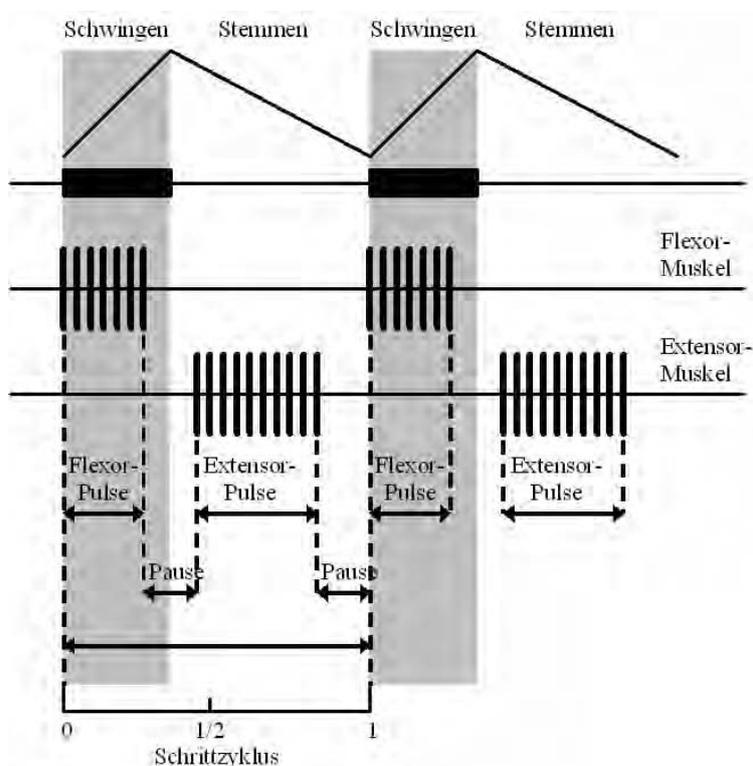


Abbildung 13: Pulsdiagramm der phasenabhängigen Pulsfolgen von Motoneuronen

Diese Koordination wird bei fehlender Sensorrückkopplung der Propriozeptoren eines Beines (Abb.12) gestört. Das Prinzip, dass die Impulse des mittleren den den des hinteren folgen, bleibt erhalten. Neuronen welche die Ausgabe für die verschiedenen Beine erzeugen, tauschen dazu Informationen über Interneuronen zwischen den zugehörigen segmentiellen Ganglien aus.

3.5 Sensorische Rückkopplungen

Sensorrückkopplung geschieht über Exterozeptoren, welche Trichoid (taktile Haare, Borsten, Stacheln) oder Basiconid (chemo-sensible Poren, Zapfen) sein können, oder Propriozeptoren, zu welchen die Campaniform Sensillen (Hautspannungsrezeptoren) und Chordontonale Organe (Muskelspannungs-, Gelenkbewegungsrezeptoren) gehören (Abb.14). Die Eingabe wird direkt von Sensorneuronen aufgenommen und über Verknüpfungen mit Interneuronen verarbeitet, um eine Ausgabe an die Motoneuronen zu senden.

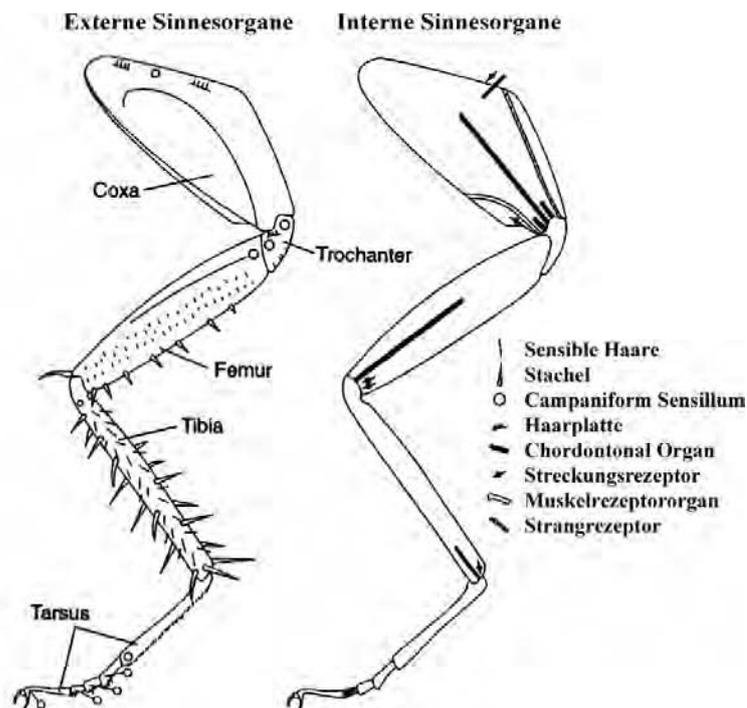


Abbildung 14: Sensororgane am Insektenbein

Findet kein Sensoreinfluss statt, so kann das Zentrale Nervensystems (ZNS) mit den erzeugten Motormustern das zeitliche Verhalten der Schwing- und Stemmphase bestimmen. Sensorsignale können die Eigenschaften der Muster verändern und das zeitliche Auftreten einer Bewegungsphase für ein Bein bestimmen.

Das Erzeugen der Sensorsignale, die Verbindung mit dem ZNS, die Verarbeitung des Signals zur Motorbeeinflussung und die Motoranweisungen um ein Gelenk zu steuern, brauchen Zeit. Diese Verarbeitungszeit hat wesentlichen Anteil an der Schrittperiode schnellen Laufens. So hängen potentielle Auswirkungen eines Sensorsignales auf das Muster von der Laufgeschwindigkeit ab. Bei Stabheuschrecken, die mit geringer Schrittfrequenz von 1-2 Hz laufen, ist ausreichend Zeit für Sensoreinflüsse auf die Motorausgabe. In Schaben mit einer Schrittfrequenz von 24 Hz kann ein Einfluss nur über mehrere Schrittzyklen geschehen.

3.5.1 Phasenabhängigkeit von Sensoreinflüssen

Der Effekt auf Reize im Tarsal-Rezeptor eines Beines hängt von der Phase des Schrittzklus ab, in der sich das Bein gerade befindet. Während der Stemmphase, wenn der Tarsus den Boden berührt, hat dieser Stimulus keinen Effekt. Am Ende der Schwingphase aber verursacht der Reiz, z.B. durch ein Hindernis im Weg, eine zusätzliche kleine Schwungbewegung (Protraktion), um der Reizquelle auszuweichen. Alternativ wird eine frühe Schwungbewegung ausgeführt, bevor das Bein seinen am weitesten hinten erreichbaren Punkt (PEP) erreicht hat. Diese Änderungen drücken sich in synaptischer Eingabe, anregend an die während der Schwingphase oder hemmend an die während der Stemmphase aktiven Motoneuronen, aus.

3.5.2 Das Umschalten von einer Bewegungsphase zur nächsten

Positions- und Kräftesignale können Auskunft darüber geben, ob das Körpergewicht ausbalanciert ist und ob ein Bein in die Schwingphase eintreten darf (Abb.15). Die PEP eines Beines wird beispielsweise von Haarreihen und einer der Haarplatten auf dem Coxa signalisiert.

Bei höherer Belastung (z.B. Laufen am Hang oder gegen eine Kraft laufen) muss länger Kraft ausgeübt und somit die Stemmphase verlängert werden. Der Tarsus wird oft noch weiter gestreckt als bei der gewöhnlichen Stemmphase. So wird länger Kontakt mit dem Boden eingehalten. Eine Erhöhung der Last auf beiden Seiten führt zum weiter vorne gelegenen Absetzen und weiter hinten gelegenen Abheben des Tarsus gegenüber dem normalen Fall.

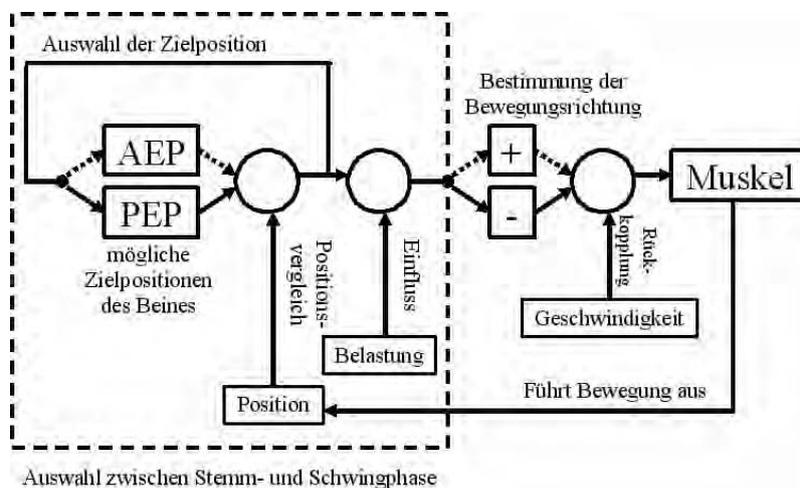


Abbildung 15: Regelkreismodell zur Beinsteuerung

Die Verringerung der Last auf einer Körperseite führt zu Doppelschritten, einer höheren Schrittfrequenz als der mehr belasteten Seite. Die erhöhte Last wird durch eine erhöhte Muskelkraft, gemessen durch die Campaniform Sensillen, angezeigt. Verstärkte Motorausgabe eines Beines führt zur Erhöhung der Ausgabestärke benachbarter Beine.

Während der Stemmphase wird sich die Verteilung der Ladung auf ein Bein ab einem bestimmten Zeitpunkt ändern. Ein Signal über die Belastungsänderung zeigt an, dass das Bein den Körper nicht mehr zu stützen braucht und nach vorne für die nächste Schwingphase bewegt werden kann. Um die Muskelkräfte qualitativ einstellen zu können, sind Informationen über Geschwindigkeit und Beschleunigung der Gelenke durch Rezeptoren und Chordontonale Organe notwendig (Abb.10). Z.B. durch Manipulation der propriozeptiven Signale des Femoral-Tibia-Gelenkes kann die Schwingphase verlängert werden.

3.5.3 Fußplatzierung auf den Boden

Der Tarsus (Abb.16) des mittleren und hinteren Beines wird auf den sicheren Fußhalt des vorangegangenen vorderen Beines gesetzt. In rauhem Gelände oder beim Klettern werden drei Strategien zur Suche von Fußhalt benutzt.

- Das Vorderbein sucht am Ende der Schwingphase mit rhythmischen Auf- und Abbewegungen (von bis zu 8 Hz) nach einem vorneliegenden sicheren Fußhalt.
- Wenn ein Bein während seiner Schwingphase gegen ein Hindernis schlägt, wird es angehoben, um diesem auszuweichen. (Siehe: nächster Teilabschnitt)
- Kleine schnelle Suchbewegungen eines Fußes ermöglichen es, vor der Gewichtsverlagerung einen geeigneten Fußhalt zu lokalisieren.



Abbildung 16: Taktile Sinnesorgane am Tarsus eines Insektenbeines

Durch diese zum Körper verschiedenen Platzierungen des Tarsus wird die Gangart irregulär. Die Beine eines Segmentes bewegen sich nicht mehr abwechselnd sondern zeitgleich. Manche Insekten (z. B. Stabheuschrecke) benutzen ihre Fühler um den Fußhalt der vorderen Beine auszumachen. Die propriozeptiven Signale der Platzierung eines vorderen Beines sind in dem Steuernetzwerk eines weiter hinten liegenden Beines verfügbar.

3.5.4 Hinderniserkennung und -bewältigung

Wenn ein Hindernis auftritt wird das Bein höher gehoben und gestreckt, um darüber zu schreiten. Stabheuschrecken drehen die Richtung der Schwungbewegung um und beginnen einen erneuten Schwung nach vorne. Sie wiederholen diese Bewegungen solange (mit einer Frequenz von 3–4 Hz), bis das Hindernis überwunden wurde. Durch schnelle Auf- und Abbewegungen und Strecken der körperfernen Teile des Beines (Abb.17), wird ein großer Suchbereich abgedeckt und erst bei Finden von Boden oder beendetem Laufen wird das Suchen eingestellt. Dieser Reflex findet in allen Beinpaaren statt.

Je früher in der Schwingphase ein Kontakt auftritt, umso länger wird versucht das Bein darüber hinwegzubewegen und umso wahrscheinlicher ist es, dass das Laufen unterbrochen wird. Teilweise wird bei Suchvorgängen das Laufen komplett eingestellt. Je später in der Schwingphase dieses Ereignis auftritt, umso wahrscheinlicher ist es, dass das normale Laufen mit gewöhnlichem Zeitverhalten fortgesetzt wird.

Wird durch normales Schwingen, Suchen oder das Ende einer Kollisionsreaktion eine entsprechende Standfläche gefunden, versucht der Fuß über Bewegungen auf der Oberfläche von Punkt zu Punkt einen geeigneteren Aufsetzpunkt zu finden. Steigt die Belastung des Beines kurz nach dem Aufsetzen schnell an und hat das Bein somit einen guten Halt auf der Oberfläche, wird die lokale Suche beendet. Auf einer rauhen Oberfläche wird der Fuß schneller Halt als auf einer glatten finden.

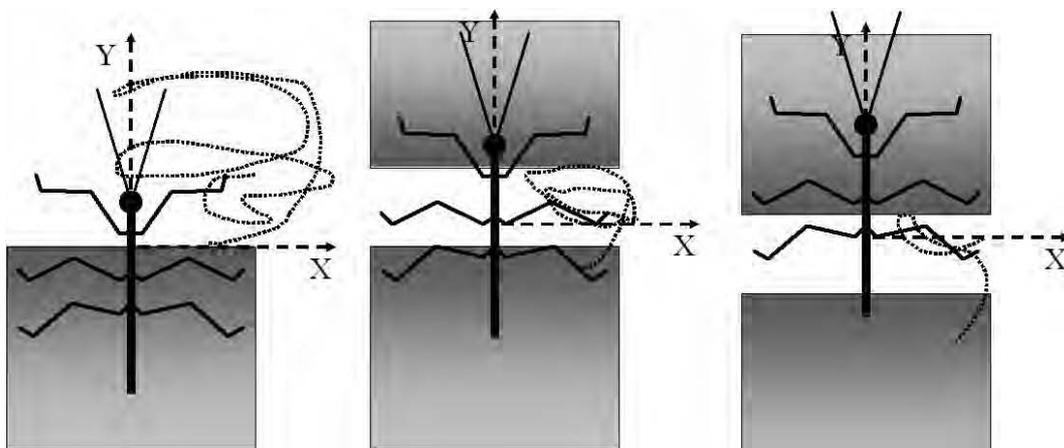


Abbildung 17: Trajektorien der Suchbewegungen nach Fusshalt beim Überqueren eines Grabens

Beim Auftreten eines großen Hindernisses (Stufe, Graben), wird das Laufen unterbrochen und die Gangart angepasst. Es soll umgangen oder überklettert werden mithilfe der Führenden, nach Halt suchenden, vorderen Beine. Wenn ein vorderes oder mittleres Bein in einen Graben tritt und Halt suchen muss, müssen die hinteren zuerst einen Halt finden. Die hinteren Beine treten dann auf den Tarsus der mittleren, werden wieder abgehoben und zur Seite abgestellt. Sind die hinteren Beine korrekt positioniert, können sie durch Berühren des Tarsus der mittleren Beine

eine Umpositionierung der Beine bewirken. Dieser Reflex tritt nur dann auf, wenn die hinteren Beine am Boden und nicht in der Schwingphase sind.

Die Positionierung der Beine während des Laufens wird durch ein lokales Neuron im metathorasischen Ganglion gesteuert. Wenn sich das hintere Bein nach vorne und das mittlere nach hinten bewegt, wird die Membran dieses Neurons depolarisiert. Der Depolarisierungsstrom fließt in ein Interneuron, welches die Motoneuronen zur Dehnung hemmt und die Motoneuronen für das Zurückziehen anregt. Das verhindert, dass das hintere Bein zu weit nach vorne bewegt wird und mit dem ipsilateralen mittleren Bein zusammenstößt. Dieses Interneuron kann den Raum zwischen den Bewegungen zweier Beine einstellen und ist Teil des Schaltnetzes, das zu Beginn der Stemmphase ein Bein korrekt platziert.

3.5.5 Einhaltung der Körperhöhe und Einfluss auf Gangarten

Um die korrekte Höhe vom Boden zum Körper halten zu können, muss die Geschwindigkeit und Position der sechs Beine laufend korrigiert werden. Die Stabheuschrecke beugt dazu, auch unter Belastungsänderungen, ihre Körpersegmente. Bestimmte Haarplatten auf dem Trochanter geben Aufschluss über die Höhe vom Boden. Beim Laufen oder Stehen in rauhem Gelände, wirkt jedes Bein wie eine vertikale Feder. Eine mechanische Kopplung aller Beine reicht daher aus, die Höhe des Körpers ohne Hilfe neuronaler Kopplung einzuhalten.

Sensorsignale können sich auch auf die Gangart auswirken. Einzelne Beine können, unabhängig von allen anderen, auch andere Bewegungsfrequenzen veräußern. Beim experimentellen Fixieren einiger Beine werden diese mit den Sensorsignalen der noch frei beweglichen Beine versorgt, was sich in einer gleichmäßig verteilten Kraft in allen Beinen auswirkt.

4 Technische Umsetzung natürlicher Bewegungssteuerung

Die Bionik ist eine interdisziplinäre Wissenschaft. Zur Entwicklung eines insektoiden Systems bedarf es vieler Kenntnisse aus verschiedenen Fachrichtungen:

Aufgrund des natürlichen Vorbildes die Biologie, zur Konstruktion eines mechanischen Modells den Maschinenbau sowie die Elektrotechnik und, nicht nur wegen der aufwendigen Informationsverarbeitung, die Informatik.

In der Robotik werden zunehmend Maschinen mit Beinen statt Rädern entwickelt, welche mit jeglicher unbekannter Umgebung interagieren können. Zu den häufigsten Einsatzgebieten gehören Systeme zur Erkundung, zur Arbeit in der Land- und Forstwirtschaft, Inspektion und Wartung von Anlagen, technischen Systemen und Bauwerken sowie zum Einsatz im Rettungswesen und zur Brandbekämpfung. Bei der Realisierung der Roboter werden die Prinzipien des Antriebs, der Konstruktion, der Umwelterfassung und der Steuerung aus der Natur übertragen.

4.1 Warum Beinroboter

Von besonderem Interesse sind in der technischen Umsetzung die Vorzüge der Beinglieder. Ihre Multifunktionalität erlaubt neben stabilem Laufen mit der Umwelt anderweitig in Interaktion

zu treten. So können Beine mit der passenden Sensorik die natürliche Beschaffenheit vor dem Roboter ausmachen, um stabilen Halt zu finden. Wo Räder meist auf sehr flache Untergründe angewiesen sind, können Beine auch besonders unebenes Gelände erklettern, sie passen sich ihrer Umgebung an.

4.2 Mechanisches Modell

Vom mechanischen Modell eines biologisch motivierten Roboters werden neben seiner Mobilität und Autonomie eine hohe Flexibilität, Robustheit gegen Störungen und zahlreiche perzeptive Komponenten zur Umwelterfassung erwartet. Weitere Anforderungen sind eine adaptive Verhaltenssteuerung, mögliche Erweiterbarkeit und die Energieautarkie des Systems.

Insekten verfügen zur **Umwelterfassung** über eine große Anzahl von externen Sensoren an Körpersegmenten und besonders an Beingliedern und Gelenken. Hier existiert eine hohe Redundanz, so dass beim Zerstören einiger dieser Sinnesorgane im allgemeinen keine Änderungen im Verhalten auftreten. Beim Bau eines insektenartigen Roboters sind die internen Sensoren, die Aufschluss über Gelenkwinkel, -geschwindigkeit, -beschleunigung, Belastungskräfte und Körperlage geben, von wesentlichem Interesse. Mit ihren Informationen wird zur Haltung des Körpergleichgewichts beitragen.

Der **Antrieb** eines solchen Systems kann sowohl elektrisch als auch pneumatisch oder fluidtechnisch erfolgen. Diese Technologien bringen unterschiedliche Vor- und Nachteile mit sich. Pneumatische Muskeln sind enorm leistungsfähig, dynamisch und ähneln ihrem natürlichen Vorbild. Sie werden auch in antagonistischer Weise eingesetzt, wie bei der vom IDS des FZI Karlsruhe entwickelten sechsbeinigen Laufmaschine „Airbug“ (Abb.18).

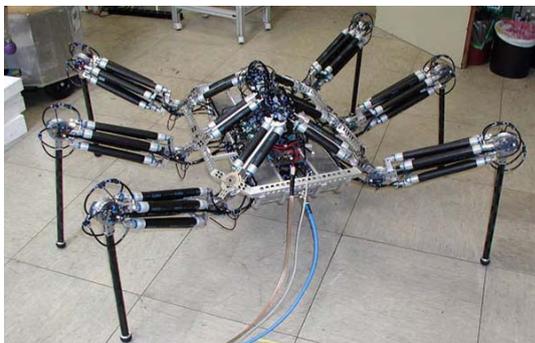


Abbildung 18: Laufroboter Airbug



Abbildung 19: Laufroboter Harvester

Eine Alternative bieten hydraulische Aktoren wie in dem zur Forstarbeit eingesetzten Beinroboter „Harvester“ (Abb.19) aus Finnland.

4.3 Steuerung

Die verwendeten Steuerungsansätze hängen von der Zielsetzungen des Systems ab. Man kann die Maschine mit analytisch algorithmischen Mitteln ansteuern wie in der klassischen Robotik

üblich oder mit künstlich neuronalen Netzen, um das biologische Vorbild nachzubilden. Meist wird jedoch ein Mittelweg zwischen diesen beiden Möglichkeiten verwirklicht. Dabei sind verschiedene Aufgaben zu lösen [Gaß00]. Die Trajektorienbestimmung jedes Beines, Aktorsteuerung zur Beinbewegung, Beincoordination, Umwelterfassung mit Sensoren und Reaktionen auf äußere Störeinflüsse.

4.3.1 Neuronale Steuerung

Eine insektenähnliche Laufmaschine „Lauron“ von [Ber94] basiert auf einer hierarchischen Steuerungsarchitektur. Die neuronale Laufmaschinensteuerung verwendet die Netzarchitektur der Backpropagation-Netze. Aktuelle Forschung in dieser Richtung hat zu der neuronalen Steuerung „Walknet“ [Cru98] geführt. Auf der Basis von Verhaltensexperimenten wurde ein stark dezentralisiertes System mit eigenen Steuerungen für jedes Bein entwickelt. Diese bestehen selbst wieder aus Elementen für die Schwing- und Stemmphase. Ein Auswahlnetz entscheidet unter Sensoreinflüssen über die auszuführende Phase. Diese Steuerung lehnt stark an die natürlichen Mechanismen an.



Abbildung 20: Gehmaschinen Tarry I und Tarry II der Universität Duisburg

Eine Laufmaschine die auf Basis neuronaler Netze gesteuert wird, ist „Tarry II“ (Abb.20) der Universität Duisburg. Hier sind die natürlichen Nervenzellen in Einheiten nachgebildet und erreichen durch ihre Vernetzung eine erstaunliche Leistungsfähigkeit und biologisch ähnlicher Eigenschaften. Die Netze werden trainiert und können dann Antworten selbst generieren [Fri03].

4.3.2 Aktivierungsbasierte Verhaltenssteuerung

Eine alternative Steuerungsarchitektur basiert auf den Aktivierungsmustern im Gehirn [ALBD03]. Unterschiedliche Verhalten sind dabei hierarchisch angeordnet und bilden ein Verhaltensnetzwerk. Die einzelnen Verhalten können über eine spezielle Eingabe gereizt oder gehemmt werden. Ein Eingabevektor wird anfänglich unverändert an die Ausgabe geliefert, dann wird diese durch eine Aktivierung modifiziert. Die Verhalten können Reflexe oder von planender Natur sein. Die Implementierung der Verhalten kann von einfacher Optimalwertsteuerung über endliche Automaten bis hin zu Algorithmen aus KI und Mustererkennung reichen. Zur Umsetzung

der insektoiden Bewegungssteuerung könnte beispielsweise ein Verhalten für die Schwing- und eines für die Stemmphase existieren, die sich gegenseitig hemmen.

5 Zusammenfassung und Ausblick

5.1 Zusammenfassung

Eine zentrales Verhaltensmodul steuert die einzelnen Ganglien in den drei wichtigsten Körpersegmenten des Thorax. Jedes Segment koordiniert ein Beinpaar und sendet Signalmuster an die Gelenksteuerungen eines Beines. Dabei werden Signale von anderen Segment-Ganglien berücksichtigt um eine koordinierte Laufbewegung zu ermöglichen. Die Einflüsse finden zwischen allen benachbarten Beinen und in beide Richtungen statt. So wird festgelegt, welche Beine die Schwing- und welche die Stemmphase ausführen dürfen.

Die Phasen unterliegen zyklischen Mustern, welche in den Ganglien erzeugt werden. Sie können durch Umwelteinflüsse auf innere und äußere Sinnesorgane verändert werden. Sinneswahrnehmungen ermöglichen das Erkennen und Überwinden von Hindernissen, Dehnungs- und Haarrezeptoren helfen die Körperhaltung zu stabilisieren. Mit den taktilen Organen der Füße kann das Insekt nach Halt suchen und seine Körperhöhe einhalten.

5.2 Ausblick

Es ist schwierig wichtige Elemente von neurologischen Steuerungen der Insekten auf Robotiksteuerungen zu übertragen. Bis jetzt ist nicht klar welche Elemente hauptsächlich für die außergewöhnliche Gewandheit und die Anpassbarkeit an unbekanntes Terrain verantwortlich sind. Trotz vieler offener Fragen ist es möglich einige Teile zu verwirklichen.

Steuerungen, die eine hierarchische und modulare Struktur wie bei Insekten aufweisen, dürften für ein Robotersystem vorteilhaft sein [Del99]. Die eher planenden Verhalten könnten von den reaktiven Mechanismen besser getrennt werden.

Die Insekten verfügen über eine große Redundanz von Sinnesorganen, bei Robotern können zusätzliche Sensoren zur besseren Robustheit beitragen. Die größere Anzahl erhöht außerdem die Stabilität des Systems. Mehr sensible Sensoren erhöhen aber die Störanfälligkeit des Systems.

Der Vorteil von biologisch neuronalen Netzen liegt auf der Hand. Durch ihre Modulation ist eine enorme Vielseitigkeit der Motoransteuerungen möglich. Eine Sensoreingabe und Motorausgabe kann fein justiert und einem laufenden Verhalten bestmöglich angepasst werden.

Eigenschaften von Insekten, wie das Ignorieren der Sinneswahrnehmungen während des schnellen Laufens, sollten für Ingenieure eine weitere Vereinfachung von Steuerungskonzepten bedeuten.

Der Umsetzung der schnellen Bewegungen sind technologisch bedingte Grenzen gesetzt. Viele Antriebstechnologien sind für die in der Natur vorkommenden Bewegungen viel zu träge und schwach. Oft scheitern stärkere Aktoren an ihrem hohen Gewicht und an der Integration im System.

Neben den Bewegungsteuerungen des Laufens stellen die weiteren Bewegungsarten eine für die Umweltinteraktion wichtige Rolle dar. Robotern wäre es nicht mehr vorbehalten mit den Beinen sich nur fortbewegen zu können. Vielmehr hätten sie die Möglichkeit, Objekte der Umgebung zu beeinflussen und komplexere Aufgabenstellungen zu lösen als nur das elementare Laufen.

Literatur

- [ALBD03] J. Albiez, T. Luksch, K. Berns, and R. Dillmann. *An Activation-Based Behavior Control Architecture for Walking Machines*. The International Journal of Robotics Research 22:3–4, pp.203–211, 2003.
- [Ber94] K. Berns. *Steuerungsansätze auf der Basis Neuronaler Netze für sechsbeinige Laufmaschinen*. Infix Verlag, 1994.
- [Bur96] M. Burrows. *The Neurobiology of an Insect Brain*. Oxford University Press, 1996.
- [Cru90] H. Cruse. *What Mechanisms Coordinate Leg Movement in Walking Arthropods?* Trends in Neurosciences 13, 1: 15–21, 1990.
- [Cru98] H. Cruse. *Walknet - A Biologically Inspired Network to Control Six-Legged Walking*. Neural Networks 11, 1435–1447, 1998.
- [Del99] F. Delcomyn. *Walking Robots and the Central and Peripheral Control of Locomotion in Insects*. Autonomous Robots 7, 259–270, 1999.
- [Fri03] M. Frik. *Homepage der Tarry Gehmaschinen*. <http://www.tarry.de>, Stand: 08.07.2003.
- [Gaß00] B. Gaßmann. *Erweiterung einer modularen Laufmaschinensteuerung für unstrukturiertes Gelände*. Diplomarbeit, Forschungszentrum Informatik der Universität Karlsruhe, 2000.
- [Jan82] J. P. Jander. *Untersuchungen zum Mechanismus und zur zentralnervösen Steuerung des Kurvenlaufs bei Stabheuschrecken (Carausius morosus)*. Hundt Verlag, 1982.
- [NB00] W. Nachtigall and K. Blüchel. *Das große Buch der Bionik, Neue Technologien nach dem Vorbild der Natur*. DVA, 2000.