

Sexuelle Prägung und Gedächtnis

Zwei Arten langfristiger Informationsspeicherung im Gehirn

von Hans-Joachim Bischof

Wenn Informationen langfristig im Gedächtnis höherer Lebewesen gespeichert werden, geschieht dies durch eine Veränderung in der synaptischen Verschaltung zwischen den Nervenzellen. Intuitiv würde man annehmen, daß sich beim Lernen die Anzahl und die Effektivität der synaptischen Verbindungen erhöht. Seltsamerweise gibt es auch den umgekehrten Vorgang: langfristige Speicherung durch Verringerung der synaptischen Verbindungen. Unsere Arbeitsgruppe am Lehrstuhl für Verhaltensforschung der Fakultät Biologie fand im Rahmen eines von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projekts zur sexuellen Prägung von Singvögeln Hinweise darauf, daß beide Formen der Informationsspeicherung nebeneinander vorkommen.

Lernen befähigt ein Lebewesen, sein Verhalten an den ständigen Wechsel der Umweltverhältnisse anzupassen. Dies gilt für ein Tier, das seinen gewohnten Weg zum Futter versperrt sieht und das einen Umweg lernen muß, ebenso wie für einen Menschen, der im Laufe seines Lebens ständig neuen Anforderungen und Problemen begegnet. Gerade die Sozialisierung, also die Anpassung eines Lebewesens an seine soziale Umwelt, ist ohne Lernen nicht denkbar. Lernen ist deshalb eine der wichtigsten Fähigkeiten, die wir besitzen.

Eng mit dem Begriff „Lernen“ ist der der Gedächtnisbildung verbunden: Bei jeder Art von Lernvorgang wird Information über die verschiedenen Sinnesorgane aufgenommen und im Gehirn gespeichert. Unzählige Versuche haben gezeigt, daß die erste Station der Gedächtnisbildung das Kurzzeitgedächtnis ist, das

eine begrenzte Kapazität besitzt. Selektionsmechanismen stellen sicher, daß nur langfristig benötigte Information in ein Langzeitgedächtnis übernommen wird. Von hier kann sie über längere Zeit wieder abgerufen werden.

Während das Kurzzeitgedächtnis offenbar keine sichtbaren Spuren in der Verschaltung des Gehirns hinterläßt, scheinen Informationen langfristig dadurch gespeichert zu werden, daß die Effektivität und die Anzahl der Synapsen (das sind die Verbindungen zwischen den einzelnen Nervenzellen) in bestimmten Teilen des Gehirns verändert werden. Die Veränderung der Verschaltung des Nervennetzes kodiert dann die gelernte Information.

Intuitiv würde man annehmen, daß das neuronale Netz eines Gehirngebietes durch die Speicherung von Information komplexer wird, daß sich also die Anzahl synaptischer Kontakte während eines Lernvorgangs erhöht. Dies hat man auch in einer Reihe von Untersuchungen nachweisen können. Merkwürdigerweise wurde, besonders bei jungen Tieren, aber auch das Gegenteil gefunden: Als Folge eines Lernvorgangs *verringerte* sich die Anzahl der synaptischen Kontakte innerhalb eines bestimmten Hirngebietes.

Oft wurde vermutet, daß Lernvorgänge, bei denen neuronale Netze komplexer werden, vor allem bei erwachsenen Lebewesen zu finden sind, während eine Reduktion der Netzwerke bei jungen Tieren zu beobachten ist. Unsere Untersuchungen an jungen Zebrafinken, einer australischen Singvogelart, die bei uns als Stubenvogel gehalten werden, bestätigen dies nur zum Teil. Sie geben außerdem Hinweise darauf, wieso diese beiden unterschiedlichen Mechanismen bei der Gedächtnisbildung entwickelt wurden.

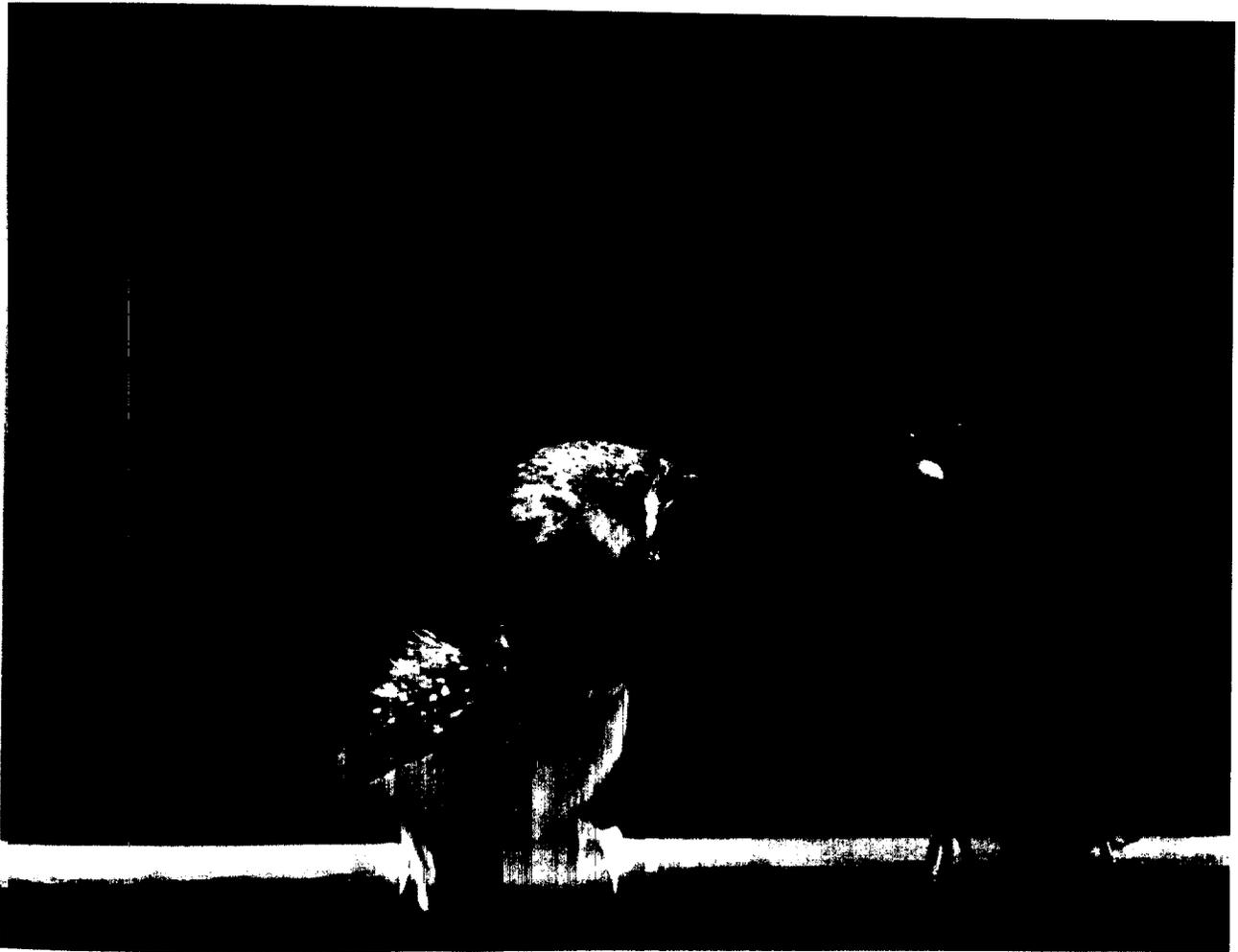


Abb. 1: Ein Zebrafinchmännchen balzt ein japanisches Mövchen an. Das Zebrafinchmännchen war von japanischen Mövchen als Stiefeltern aufgezogen worden, und sein erster Balzpartner war ebenfalls ein Mövchenweibchen. Die typische Balzhaltung ist gut zu erkennen: Das Gefieder auf dem Kopf ist angelegt, am Hinterkopf, an den braunen Wangenflecken und an den weiß getupften braunen Flanken dagegen abgespreizt. Kopf und Schwanz werden zum Weibchen gedreht. Zur Balz gehört außerdem ein charakteristischer Balzgesang.

Sexuelle Prägung: ein besonders stabiler Lernvorgang

Das Ziel unserer Experimente ist die Aufklärung von neuronalen Mechanismen, die an der Speicherung von Information während der sogenannten sexuellen Prägung beteiligt sind. Dieser frühkindliche Lernvorgang wurde bei Zebrafinchen zuerst von Klaus Immelmann beschrieben: Junge Zebrafinchen erlernen während ihrer Jugend die Merkmale, an denen sie später ihren Sexualpartner erkennen. Läßt man junge Männchen von einer Stiefelternart aufziehen, zum Beispiel von japanischen Mövchen, so bevorzugen sie als Erwachsene die Weibchen der Stiefelternart gegenüber Weibchen der eigenen Art.

Prägung besitzt, wie schon Konrad Lorenz ausführte, zwei wesentliche Merkmale: Lernen findet nur in einer „sensiblen Phase“ in früher Jugend statt, und einmal Gelerntes kann nicht wieder vergessen werden. Das bedeutet im Fall der sexuellen Prägung, daß ein einmal auf eine Stiefelternart geprägter Vogel diese immer bevorzugt wird, auch wenn er als erwachsenes Tier für lange Zeit nur mit Tieren seiner eigenen Art zusammenkommt.

Wir konnten in den letzten Jahren zeigen, daß die früheren Vorstellungen von Prägung nur teilweise zutreffen. Nach unseren Erkenntnissen wird ein junger Zebrafinch nämlich nicht schon in früher Jugend auf einen späteren Sexualpartner geprägt. Während der Jugendphase entwickelt er statt dessen zunächst eine

soziale Präferenz für die Tiere, mit denen er vorwiegend zusammen ist; das sind normalerweise die Eltern und Geschwister. Wenn der Zebrafink geschlechtsreif wird, richtet er sein Balzverhalten bevorzugt auf Objekte, die den ihm bekannten möglichst ähnlich sind, also unter normalen Umständen auf Weibchen, die seinen Eltern ähneln. (Möglicherweise würde er sogar die eigene Mutter anbalzen, wenn der Vater dies nicht verhindern würde.)

Die erste Balz ist prägend

Wir haben junge Zebrafinkenmännchen bis zum Selbständigwerden von Stiefeltern aufziehen lassen, dann aber vor dem Erreichen der Geschlechtsreife von ihren Stiefeltern getrennt. Als sie geschlechtsreif waren, wurden sie mit Weibchen ihrer eigenen Art zusammengesetzt. Sie balzten diese Weibchen an und bevorzugten auch später ihre eigene Art vor der Stiefelternart.

Die sexuelle Prägung, die stabile Fixierung der Präferenz für ein bestimmtes Balzobjekt, erfolgt also entgegen früheren Annahmen nicht schon in der Jugendphase, sondern erst während der ersten Balzhandlungen nach Erreichen der sexuellen Reife.

Der Zeitpunkt dieser „ersten Balz“ ist experimentell sehr gut zu kontrollieren. Daher konnten wir auch die Veränderungen im Gehirn genauer analysieren, die durch den Prägungsvorgang während der ersten Balz im Gehirn induziert werden. Zunächst fanden wir, daß die Information über den Sexualpartner um so stärker fixiert wird, je erregter ein Tier während des ersten Zusammenseins mit dem Weibchen ist: Tiere, deren Blut einen hohen Gehalt an Corticosteron, einem bei Streß ausgeschütteten Hormon, aufwies, zeigten besonders deutliche Präferenzen für Weibchen der Art, auf die sie ihre erste Balz gerichtet hatten. Auch Verhaltensweisen, die Erregung anzeigten, korrelierten positiv mit der Stärke der Präferenz.

Informationsspeicherung durch Auf- oder Abbau synaptischer Kontakte

Im Gehirn fanden wir vier verschiedene Areale, die immer dann überdurchschnittlich aktiviert waren, wenn ein Zebrafinkenmännchen stark erregt war. Besonders aktiv waren diese Areale während der ersten Balz. Dies bestätigt zum einen, daß die erste Balz ein sehr stark erregendes Ereignis für das Männ-

chen ist, zum anderen kann es als Hinweis darauf gewertet werden, daß die Areale an der Steuerung des Balzverhaltens und eventuell auch an der Speicherung der Prägungsinformation beteiligt sein könnten. In diesem Fall sollten sich, nach der eingangs erwähnten Hypothese, Veränderungen in der Komplexität des neuronalen Netzwerks in diesen Gehirngebieten nachweisen lassen.

Wir untersuchten dies, indem wir die Dichte der sogenannten dendritischen Dornen auf den Neuronen bestimmten. Dendritische Dornen sind Auswüchse der Dendriten, den astförmigen Fortsätzen von Nervenzellen, mit denen diese Kontakt mit anderen Neuronen aufnehmen. Jeder dieser dendritischen Dornen trägt eine Synapse, das ist eine Struktur, durch die Information von Zelle zu Zelle übertragen wird. Die Dichte dieser dendritischen Dornen korreliert also mit der Anzahl der Kontakte, die eine bestimmte Nervenzelle hat.

Unsere Messungen zeigten tatsächlich eine Veränderung der Dornendichte in allen vier Arealen, nachdem die Männchen nach der Isolation für eine Woche zu einem Weibchen gesetzt worden waren. Überraschenderweise war die Dichte aber nur in zwei Arealen deutlich erhöht, während die beiden anderen Gebiete eine deutliche *Verminderung* der Dichte zeigten. Noch überraschender war der Befund, daß die in zwei Gebieten gefundene Erhöhung der Dornendichte durch eine nachfolgende Isolation der Tiere wieder rückgängig gemacht werden konnte, während die durch die erste Balz erzeugte Reduktion in den beiden anderen Arealen erhalten blieb!

Prägungsinformation sollte, wenigstens nach den Verhaltensbefunden, weitgehend irreversibel gespeichert sein. Daher ist zu vermuten, daß in den Arealen, die eine reversible Erhöhung der Dornendichte zeigte, keine Prägungsinformation gespeichert wird. Wahrscheinlicher ist, daß diese Gebiete ihre Verschaltung in Abhängigkeit von der Komplexität der sozialen Umwelt ändern: Haben die Tiere viel sozialen Kontakt, so bildet sich ein entsprechend komplexes Netzwerk aus, ohne sozialen Kontakt wird das Netzwerk vereinfacht.

Für eines der beiden Areale wissen wir, daß es der Verarbeitung von visuellen Reizen dient, das andere ist wahrscheinlich an der Steuerung des Balzverhaltens beteiligt. Es ist plausibel, daß beim Vorhandensein vielfältiger visueller Reize, wie sie von Artgenossen ausgehen, das verarbeitende Netzwerk komplexer sein sollte als beim Fehlen solcher Reize. Und ein

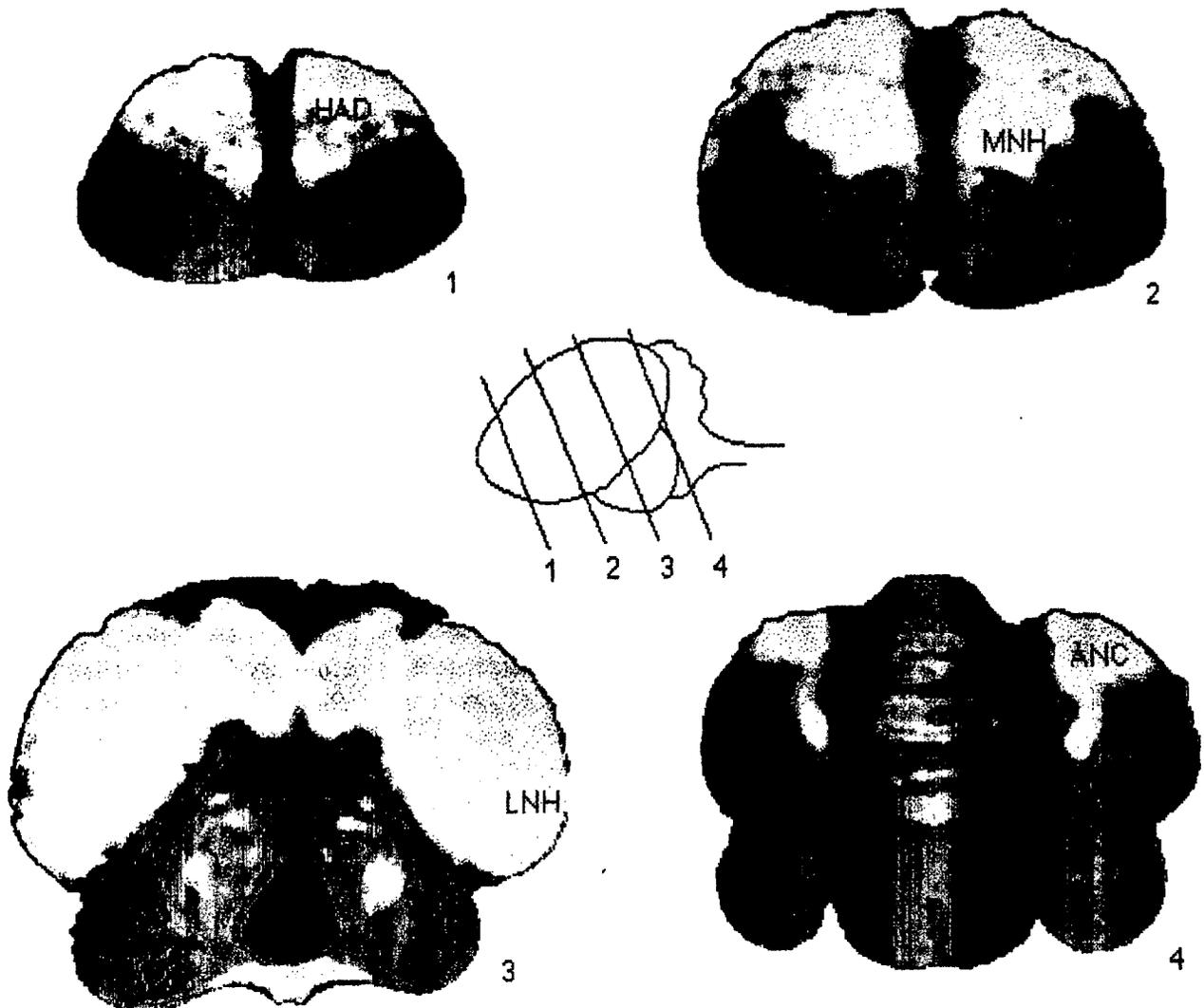


Abb. 2: Schnitte durch das Gehirn eines Zebrafinken nach der ersten Balz. Die Aktivität von Gehirngebieten während einer Verhaltenssituation korreliert mit dem Verbrauch von Glucose in den betreffenden Gebieten. Bei der hier verwendeten Methode wird sterisch veränderte und radioaktiv markierte Glucose verwendet, die zwar in den Zellstoffwechsel hineingelangt, aber nicht vollständig abgebaut und deshalb in den Zellen angereichert wird. Die radioaktive Markierung kann dann in Gehirnschnitten nachgewiesen werden. Die Stärke der Aktivität ist hier in Farben kodiert: rot-gelbe Töne zeigen höhere, grün-blaue Töne niedrigere Aktivitäten an. Die mit Buchstaben bezeichneten Gebiete in den vier Schnitten sind offensichtlich Bereiche hoher Aktivität. In den Gebieten MNH und LNH (dies ist der Bereich seitlich des tiefroten Flecks) wird die Dornendichte in der gleichen Versuchssituation verringert. In der Mitte ist ein Schema der Seitenansicht eines Zebrafinkengehirns dargestellt (links ist die Vorderseite). Die diagonalen Striche bezeichnen die Schnittebenen der jeweiligen Querschnitte.

System, das Balzverhalten steuert, wird stärker benutzt, wenn der Vogel mit Artgenossen zusammen ist; auch das dürfte eine größere Komplexität des Netzwerks induzieren.

Befunde an Säugetieren zeigen, daß die hier geschilderten Vorgänge – steigende Komplexität der neuronalen Verschaltung bei Stimulierung, abnehmende Komplexität bei längerer Abwesenheit der einschlägi-

gen Reize – auch bei anderen Tieren und bei vielen „normalen“ Lernvorgängen, wie zum Beispiel beim Erlernen eines Labyrinths, anzutreffen sind.

Die beiden anderen Gehirnareale des Zebrafinkenmännchens zeigen eine *nicht mehr veränderbare* Reduktion ihres Netzwerks nach Ablauf der ersten Balz. Die Tatsache, daß nach der ersten Balz keine Veränderung mehr stattfinden kann, ist ein Indiz dafür,

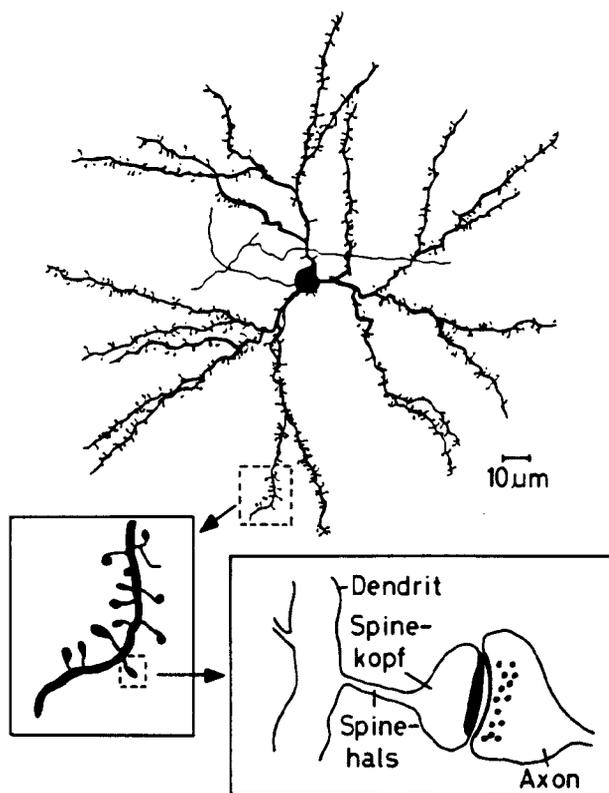


Abb. 3: Ein Neuron aus dem ANC, einem Gehirngewebe im Gehirn eines Zebrafinkenmännchens, das durch sexuelle Erregung aktiviert wird. Vom Zellkörper gehen nach allen Seiten die Dendriten ab, die mit einer Vielzahl von dendritischen Dornen besetzt sind. Die dünnen Linien stellen das verzweigte Axon dar. Das ist die Struktur, über die eine Nervenzelle die elektrische Information an andere Zellen oder an Effektororgane wie Muskeln oder Drüsen weiterleitet. Der linke Kasten zeigt eine Vergrößerung eines Dendritenabschnitts mit dendritischen Dornen. Hier ist die sehr variable Form der Dornen gut zu erkennen. Der rechte Kasten zeigt schematisch den Übergang zwischen einem Axon, in dem die elektrische Information ankommt, und dem dendritischen Dorn, der die Information aufnimmt und über den Dendriten zum Zellkörper weiterleitet. An der Synapse wird die elektrische Information in eine andere Form umkodiert, auf die postsynaptische Seite übertragen und erneut in ein elektrisches Potential umgewandelt.

daß in diesen beiden Arealen Prägungsinformation gespeichert wird. Befunde von anderen Arbeitsgruppen stützen diese Vermutung: Bei Untersuchungen zur Nachlaufprägung von jungen Hühnerküken zeigte sich, daß durch Zerstörung dieser beiden Areale die während des Prägungsvorgangs erlernte Information wieder verloren ging. Obwohl dies bei unserem Beispiel von Prägung noch zu bestätigen ist, sind wir schon jetzt zuversichtlich, den Ort der Speicherung von Prägungsinformation gefunden zu haben.

Eine Hypothese zum Sinn der Informationsspeicherung durch Reduktion

Warum erfolgt bei diesem Lernvorgang eine Reduktion statt einer Erweiterung des vorhandenen Netzwerks? Eine Reihe von Untersuchungen, auch an Säugetieren, lassen vermuten, daß diese Form der Informationsspeicherung vor allen Dingen bei frühkindlichen Lernvorgängen zu beobachten ist, die *obligatorisch* sind. Obligatorisch heißt, daß bestimmte Dinge auf jeden Fall gelernt werden müssen, um ein Verhaltenssystem vollständig funktionsfähig zu machen. Beim Sexualverhalten von Zebrafinken ist zum Beispiel die Art und Weise, wie gebalzt werden muß, angeboren; die Balz funktioniert aber erst dann, wenn der passende Auslöser dazugelernt wird. Da solche „unvollständig“ angeborenen Verhaltenssysteme schon frühzeitig funktionsfähig gemacht werden müssen, sind die meisten dieser obligatorischen Lernvorgänge in früher Jugend zu beobachten; dies schließt aber ein Vorkommen bei erwachsenen Tieren nicht aus, wie das Beispiel der sexuellen Prägung zeigt.

Nun sollte aber nicht jeder Reiz als Auslöser lernbar sein – es wäre sicherer, wenn der Vogel von vornherein gewisse Merkmale des Auslösers kennen würde, ohne die Flexibilität bei der Auswahl völlig zu verlieren. Das Gehirn löst diese Aufgabe offenbar dadurch, daß es während der Jugendentwicklung ein Netzwerk herstellt, das Auslöser einer bestimmten Variationsbreite erkennt: Der junge Zebrafink balzt nicht nur Artgenossen an, sondern auch solche Tiere, die diesen ähnlich sehen. Während der ersten Balz wird dieses Netzwerk erprobt, und ein Selektionsmechanismus entfernt alle Synapsen, die durch die Merkmale des anwesenden Weibchens nicht optimal erregt werden. Diesen Prozeß beobachten wir dann als Reduktion der dendritischen Dornen. Nachdem der Reduktionsprozeß abgeschlossen ist, scheinen die betroffenen Areale gegen weitere Einflüsse von außen weitgehend unempfindlich zu sein.

Der geschilderte Vorgang hat gegenüber den oben dargestellten „normalen“, nichtobligatorischen Lernvorgängen, wie zum Beispiel dem Lernen eines Labyrinths oder dem Lernen der Regeln des sozialen Zusammenlebens in einer Gruppe, zwei wesentliche Besonderheiten: Erstens engt er die Vielfalt möglicher lernbarer Reize ein und schafft so eine Prädisposition, die das Lernen „falscher“ Information ein-

schränkt, zweitens fixiert er das Gelernte im Gehirn wesentlich stärker als ein normaler Lernvorgang.

Angesichts dieser Vorzüge liegt die Frage nahe, warum nicht alle Lernvorgänge im Gehirn auf diese Weise organisiert sind. Die beiden geschilderten Eigenschaften – Einschränkung von Fehlern und Fixierung der Lerninhalte – sind beim obligatorischen Lernen in der Tat wichtig und nützlich. Bei den meisten anderen, „normalen“ Lernvorgängen wäre eine Einschränkung auf bestimmte Lerninhalte aber nachteilig, und auch die stabile Speicherung hat ihre Schattenseiten: Jede Information benötigt Speicherplatz im Gehirn, und die Kapazität des Gehirns ist zwar riesig, aber nicht unerschöpflich. Außerdem bedeutet nicht mehr benötigte Information nach einer Veränderung des Umfelds oft eher Ballast: Jeder weiß, daß Vergessen manchmal lebenswichtig sein kann!

Literatur:

- Hans-Joachim Bischof: Sexual Imprinting as a Two Stage Process. In: *Causal Mechanisms of Behavioural Development* (J.A. Hogan, J.J. Bolhuis, eds.) Cambridge University Press, Cambridge, 1994, pp. 82–97
- Sabine Oetting, Ekkehard Pröve und Hans-Joachim Bischof: Sexual Imprinting as a Two Stage Process: Mechanisms of Information Storage and Stabilization. *Animal Behaviour*, im Druck
- Astrid Rollenhagen und Hans-Joachim Bischof: Phase Specific Morphological Changes Induced by Social Experience in Two Forebrain Areas of the Zebra Finch. *Behav. Brain Res.* 65, pp. 83–88 (1994)



Prof. Dr. Hans-Joachim Bischof studierte von 1967 bis 1972 Biologie an der Universität Braunschweig. Nach seiner Promotion 1974 ging er nach Bielefeld, wo er bis heute (mit Unterbrechungen durch Forschungsaufenthalte

am California Institute of Technology und der University of California at San Diego in La Jolla, USA) am Lehrstuhl für Verhaltensforschung arbeitet. Nach einem einjährigen Forschungsaufenthalt am Max-Planck-Institut für Psychiatrie in München habilitierte er sich 1982. Seitdem leitet er eine Arbeitsgruppe an der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld, die sich mit neuroethologischen Fragen beschäftigt. Schwerpunkte sind Untersuchungen zum Bau und zur Funktion des visuellen Systems von Vögeln sowie verhaltens- und neurophysiologische Untersuchungen zum Phänomen der Prägung. Die in diesem Artikel geschilderten Untersuchungen werden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

**Wir besorgen alle
lieferbaren Bücher
schnellstens!**

**Die Buchhandlung
in der Uni**
Universitätsstraße 25
33615 Bielefeld
Tel. 0521 • 10 27 73
Fax 0521 • 10 55 01

Warum in die Ferne
schweifen...?