

**Charakterisierung von rezeptiven Feldern
elektrosensorischer Neurone und deren
Antwortverhalten auf Objektwiderstände im
elektrosensorischen Seitenlinienlobus des
schwach elektrischen Fisches, *Gnathonemus
petersii* (Teleostei)**

DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Michael Georg Metzen

aus

Bonn

Bonn 2008

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

1. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard von der Emde
2. Gutachter: Prof. Dr. Horst Bleckmann

Tag der Promotion: 30. Juni 2008

Diese Dissertation ist auf dem Hochschulschriftenserver der ULB Bonn
http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss_online elektronisch publiziert.

Erscheinungsjahr 2008

Teile dieser Dissertation sind veröffentlicht oder zur Veröffentlichung eingereicht bei:

1. **Metzen M.G.**, Engelmann J., Bacelo J., Grant K. und von der Emde G.: Receptive field properties of neurons in the electrosensory lateral line lobe of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*
2. Engelmann J., Bacelo J., **Metzen M.**, Pusch R., Bouton, B., Migliaro A., Caputi A., Grant K. und von der Emde G. (2008): Electric imaging through active electrolocation, some implication of complex scenes. *Biological Cybernetics*: DOI 10.1007/s00422-008-0213-5

Danksagung

Mein besonderer Dank geht an Herrn Prof. Dr. Gerhard von der Emde für die Bereitschaft, mich in das mir anfangs vollkommen fremde Forschungsgebiet der Neuroethologie einzuarbeiten sowie für die fachliche und finanzielle Unterstützung während meiner Promotion. Durch die interessante Themenstellung gab Herr Prof. Dr. von der Emde mir die Möglichkeit, meinen wissenschaftlichen Horizont zu erweitern.

Weiterhin möchte ich Herrn Prof. Dr. Horst Bleckmann für die Übernahme des Korreferats und das Interesse an meiner Arbeit danken.

Danken möchte ich auch Herrn Prof. Dr. Dieter Volkmann und PD Dr. Peter Boeker für ihre Bereitschaft, sich am Promotionskolloquium zu beteiligen.

Mein freundschaftlicher Dank geht auch an Dr. Jacob Engelmann, der mir bei vielen offenen Fragen und technischen Problemen geholfen hat. Durch seine Hilfe war es mir möglich, den elektrophysiologischen Aufbau stets zu optimieren und viele Abläufe zu verstehen.

Dr. Kirsty Grant danke ich für die Einladungen an das Institut Alfred Fessard in Gif-sur-Yvette, Frankreich und die Unterstützung beim Erlernen neuer Methoden. Außerdem hat sie mich stets tatkräftig bei der Ausarbeitung meiner weiteren Forschungsvorhaben unterstützt.

Dr. Gabriele Uhl möchte ich für die kompetente Beratung bei statistischen Analysemethoden danken.

Ich möchte auch allen aktiven und ehemaligen Mitarbeitern der Arbeitsgruppe Neuroethologie einen Dank aussprechen. Das Arbeitsklima war stets sehr angenehm und kollegial.

Ein Dank geht auch an meine Freunde und meine Eltern für die Unterstützung auch außerhalb der Wissenschaft.

Ganz besonders möchte ich Anne Krag dafür danken, dass sie immer für mich da war.



Inhaltsverzeichnis

ZUSAMMENFASSUNG	11
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	13
<u>KAPITEL 1</u> EINLEITUNG	14
<u>KAPITEL 2</u> MATERIAL UND METHODEN	27
2.1 Versuchstiere und Haltung	27
2.2 Versuchsaufbau	27
2.3 Präparation	28
2.4 Reizgebung	30
2.4.1 Reizgebung mit einem elektrischen Punktreiz	32
2.4.2 Reizgebung mit einem Ganzkörperreiz	33
2.5 Datenerfassung	35
2.5.1 Elektroden	35
2.5.2 Ableitkette	36
2.5.3 Messung der EOD-Latenz und der lokalen EOD Amplitude (LEOD)	37
2.5.4 Verschiebungen der EOD-Latenz	37
2.5.5 Vermessung von rezeptiven Feldern	38
2.5.6 Antworten elektrosensorischer Neurone auf Objekte unterschiedlicher Materialien	40
2.6 Analyse und Statistik	42
2.6.1 Datenaufbereitung	42
2.6.2 EOD-Latenz und lokale EOD-Amplitude	43
2.6.2.1 Sensitivität der ‚novelty response‘	44
2.6.3 Rezeptive Felder	46
2.6.4 Zellklassifizierung	47
2.6.5 Antworten der ELL-Neurone auf Objekte unterschiedlicher Materialien	48
2.7 Verifizierung der Ableitstellen	48
2.7.1 Physiologisch	48
2.7.2 Histologisch	49
2.7.2.1 Chicago-Sky-Blue Färbung	49
2.7.2.2 Biocytin / Neurobiotin Färbung	50
2.7.2.3 Anfertigung von Schnitten	51
2.7.2.4 Gegenfärbung und Biocytin Entwicklungsprozess	51
2.7.2.5 Analyse	51
<u>KAPITEL 3</u> ERGEBNISSE	52
3.1 Versuchstiere	52
3.2 Untersuchungen zur EOD-Latenz	53
3.2.1 Biotische und Abiotische Faktoren	54
3.2.2 Sensitivität der ‚novelty response‘	56



3.2.2.1	Auswertung nach Methode 1: Intervalldauer	57
3.2.2.2	Auswertung nach Methode 2: Änderung der Puls-Frequenz	61
3.3	Rezeptive Felder von elektrosensitiven Neuronen des ELL	63
3.3.1	Rezeptive Felder von I-Zellen	67
3.3.1.1	Komplexität	70
3.3.1.2	Räumliche Ausdehnung von rezeptiven Feldern bei I-Zellen	78
3.3.1.3	Abhängigkeit der Größe des rezeptiven Feldes von der Position auf der Fischhaut	80
3.3.2	Rezeptive Felder von E-Zellen	82
3.3.2.1	Komplexität	85
3.3.2.2	Räumliche Ausdehnung von rezeptiven Feldern bei E-Zellen	92
3.3.2.3	Abhängigkeit der Größe des rezeptiven Feldes von der Position auf der Fischhaut	94
3.3.3	Zelltypen	95
3.3.3.1	I-Zellen	95
3.3.3.1.1	TSD – (<i>thick smooth dendrite</i>) Zellen (I ₁)	97
3.3.3.1.2	MG ₁ – (<i>medium ganglionic</i>) Zellen Typ 1 (I ₂)	99
3.3.3.1.3	LG – (<i>large ganglionic</i>) Zellen (I ₃)	101
3.3.3.2	E-Zellen	103
3.3.3.2.1	E ₁ -Zellen	104
3.3.3.2.2	E ₂ -Zellen	106
3.3.3.2.3	E ₃ -Zellen	108
3.4	Objektvermessung	110
3.4.1	Reaktionen von I-Zellen auf Änderungen der LEOD-Amplitude	114
3.4.2	Reaktionen von E-Zellen auf Änderungen der LEOD-Amplitude	118
3.4.3	I-Zellen	122
3.4.3.1	Metallwürfel	123
3.4.3.2	Plastikwürfel	128
3.4.4	E-Zellen	131
3.4.4.1	Metallwürfel	132
3.4.4.2	Plastikwürfel	137
3.5	Verifizierung der Ableitstellen	140
KAPITEL 4	DISKUSSION	143
4.1	EOCD assoziierte Signale bei <i>Gnathonemus petersii</i>	144
4.2	Relevanz der EOD-Latenz	146
4.3	Sensorische Codierung im ELL	150
4.3.1	Antworten von ELL-Neuronen auf unterschiedliche Objektmaterialien	151
4.3.2	Rezeptive Felder	155
4.4	Rezeptive Felder von ELL-Neuronen	156
4.4.1	Struktur der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen	156
4.4.2	Verteilung der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen entlang des Fischkörpers	161
LITERATUR		165
ANHANG A		176
ANHANG B		183



Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit war es, die neuronale Verarbeitung peripherer elektrosensorischer Information auf einer frühen Verarbeitungsstufe des aktiven elektrosensorischen Systems im Gehirn des Mormyriden *Gnathonemus petersii* zu untersuchen. Dazu wurden insgesamt drei Versuchsteile durchgeführt, die sowohl physiologische Einzelzelleitungen im elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) der Fische, als auch Verhaltensversuche beinhalteten.

Im ersten Teil der Arbeit wurde untersucht, wie sensitiv das elektrosensorische System auf Unterschiede im zeitlichen Auftreten der elektrischen Organentladung (EOD) reagierte, und welche Rolle dabei die EOD-Latenz einnimmt. Dazu wurden curarisierten Fischen künstliche EODs nach unterschiedlichen Zeiten nach einem festgelegten Referenzzeitpunkt relativ zum elektromotorischen Kommandosignal („time zero“, t_0) vorgespielt. Der Zeitpunkt t_0 und die Latenz bis zum Auslösen eines EODs dient den Fischen selbst als Referenz, um das lokal wahrgenommene Signal mit einer efferenten Kopie des eigenen Signals zu vergleichen. Eine plötzliche Veränderung des EODs im Vergleich zum Erwartungswert stellt für den Fisch eine Veränderung der Umwelt dar und führt bei diesen Fischen zu einer kurzfristigen Erhöhung der EOD-Aussendefrequenz („novelty response“). In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass jeder Fisch eine individuelle Latenz zwischen t_0 und dem ausgelöstem EOD besitzt. Die Ergebnisse deuten weiterhin an, dass bei natürlicher EOD-Grundlatenz häufiger eine „novelty response“ ausgelöst werden konnte als bei einer standardisierten EOD-Grundlatenz von 4,4 ms.

Im zweiten Teil der Arbeit wurden die Eigenschaften der rezeptiven Felder von Neuronen in der medialen Zone des ELL untersucht. Dazu wurden verschiedene Parameter ausgewertet, die die räumliche Ausdehnung der rezeptiven Felder dieser Neurone auf der Fischhaut beschreiben. Da frühere Studien den Einsatz eines Latenzcodes für die Übertragung elektrosensorischer Information durch die primären Afferenzen in die relevanten Terminationsgebiete des ELL belegen, lag das Interesse darin, zu untersuchen, ob bei den ELL-Neuronen ebenfalls ein Latenzcode bei der Verarbeitung der eingehenden Information vorliegt, oder ob auch eine Ratencodierung zu finden war. Die Untersuchungen zeigten, dass zwar die räumliche Ausdehnung der rezeptiven Felder der ELL-Neurone nicht mit der Position auf der Fischhaut korreliert, wohl aber die Struktur. So konnten in den rostralen Bereichen



(Kopf mit Schnauzenorgan) hauptsächlich einfach und komplex strukturierte rezeptive Felder gefunden werden, während am Rumpf der Fische meist sehr komplexe rezeptive Felder mit komplizierter Zentrums-Umfeld Organisationen und teilweise multiplen Zentrumsregionen gefunden wurden. Dieser Umstand galt für beide Auswertverfahren (Latenz und Rate). Allerdings stellte sich heraus, dass inhibierbare Zellen (I-Zellen) in der Regel größere rezeptive Felder aufwiesen, wenn nur die Latenz bei der Auswertung berücksichtigt wurde, während bei erregbaren Zellen (E-Zellen) für den Ratencode größere rezeptive Felder gefunden wurden.

Als drittes wurde untersucht, wie das Antwortmuster der ELL Neurone auf Objekte unterschiedlichen Materials aussah. Bei diesen Versuchen wurde den Fischen ein künstliches EOD vorgespielt, das in der Amplitude mit der des fischeigenen EODs übereinstimmte. Unter diesen Bedingungen wurde entweder einen Metallwürfel ein Plastikwürfel (beide $4 \times 4 \times 4 \text{ mm}^3$), durch das rezeptive Feld einer Zelle geführt wurde und ihr Antwortverhalten aufgenommen. Die lokale EOD-Amplitude hatte einen starken Einfluss auf das Antwortmuster der beiden Zellklassen I- und E-Zellen. I-Zellen konnten allein durch das Einschalten des Ganzkörperreizes gehemmt werden, während E-Zellen durch diesen Reiz erregt wurden. Ein Metallwürfel im Zentrum des rezeptiven Feldes von I-Zellen bewirkte eine noch stärkere Hemmung, während ein Plastikwürfel zu einer leichten Erregung führte. Diese Effekte verhielten sich bei den untersuchten E-Zellen genau umgekehrt: der Metallwürfel führte zu einer Erregung, der Plastikwürfel zu einer Hemmung. Erregung und Hemmung wurden sowohl in der Latenz, als auch in der Entladungsrate festgestellt. Vereinzelt wurde neuronal auch ein ‚mexican hat‘ Effekt abgebildet, der die antagonistische Modulation des lokalen EODs in der Peripherie des elektrischen Bildes widerspiegelte.



Abkürzungsverzeichnis

AP:	Aktionspotential
CD:	corollary discharge
dlZ:	dorsolaterale Zone des ELL
EG:	Eminentia granularis
ELL:	elektrosensorischer Seitenlinienlobus
EO:	elektrisches Organ
EOD:	elektrische Organentladung („electric organ discharge“)
EOCD:	electric organ corollary discharge
ER:	Entladungsrate
FAR:	False-Alarm Rate
KI:	Konditionsindex
KomSig:	Kommandosignal
Lat:	Latenz des ersten Aktionspotentials nach einem Stimulus
LC:	<i>Lobus caudalis</i> des Cerebellums
LEOD:	lokales EOD
LF:	große fusiforme Zelle („large fusiform cell“)
LG:	große ganglionäre Zelle („large ganglionic cell“)
MG:	mittelgroße ganglionäre Zelle („medium ganglionic cell“)
mZ:	mediale Zone des ELL
nELL:	Kern des ELL
NP:	<i>Nucleus preeminentiales</i>
NR:	novelty response
Pn:	Motorkommando-Kern („Pacemaker nucleus“)
PS:	Punktstimulus/Punktreiz
PSTH:	Balkenhistogramm („per-stimulus time histogram“)
RF:	rezeptives Feld
rV:	Trigeminus Trakt
t ₀ :	Referenzzeitpunkt („time zero“)
TL:	Totallänge [cm]
vlZ:	ventrolaterale Zone des ELL



KAPITEL 1

EINLEITUNG

Jedes Lebewesen hat im Laufe der Evolution ein für seinen Lebensraum angepasstes Sinnessystem hervorgebracht. In vielen Fällen sind die Organe der Sinnessysteme in ihrem Aufbau und Funktionsprinzip artübergreifend gleich. Eine Unterscheidung findet meist nur im Wirkungsgrad, beziehungsweise der Reizschwelle der Rezeptoren oder im ‚tuning‘, also welche Reize in einem Kontinuum wahrgenommen werden können, statt. Unterschiedliche Arten haben etwa im visuellen System unterschiedliche Absorptionsspektren. So liegt das optische Spektrum des für den Menschen sichtbaren Licht etwa zwischen 400 und 700 nm, während beispielsweise der Dreistachlige Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) auch in der Lage ist, Ultraviolettstrahlung (300 bis 400 nm Wellenlänge) wahrzunehmen (Rick et al. 2004).

Die Orientierung durch Echoortung, wie sie bei Fledermäusen (Neuweiler 1990) und Zahnwalen (Johnson et al. 2004; Tyack et al. 2004) im Ultraschallbereich (Fledermäuse: 15 – 150 kHz; Zahnwale: 12 – 320 kHz) oder bei Elefanten (O'Connell-Rodwell 2007) im Infraschallbereich (14 – 24 Hz) stattfindet, ist ebenfalls eine Anpassung an besondere Lebensweisen.

Ein weiteres spezielles Sinnessystem stellt die Elektroortung dar. Hierbei wird die Sinneserregung durch elektrische Reize hervorgerufen. Es muss allerdings deutlich zwischen passiver und aktiver Elektroortung unterschieden werden. Passive Elektroortung ist im Tierreich weit verbreitet und wurde bereits für eine Vielzahl an Arten beschrieben. So wurde die passive Elektroortung hauptsächlich bei aquatischen Lebewesen wie Amphibien (Himstedt et al. 1982; Fritsch und Münz 1986), Haien und Rochen (Kalmijn 1974; 1988), Welsen (*Siluridae*, Roth (1973)), Lungenfischen (*Dipnoidae*, Watt et al. (1999)), dem Quastenflosser (*Latimeria chalumnae*, Bemis und Hetherington (1982)) und bei Neunaugen (*Petromyzontidae*, Bodznick und Northcutt (1981)) nachgewiesen. Die Familie der Ameisenigel (*Tachyglossidae*, Gregory et al. (1989)) und das Schnabeltier



(*Ornithorhynchus anatinus*, Scheich et al. (1986); Proske (1990)) stellen die einzigen Vertreter der Säugetiere dar, bei denen die Fähigkeit zur passiven Elektroortung nachgewiesen werden konnte. Die passive Elektroortung ist dabei wie andere passive Sinnessysteme (akustisches oder visuelles System) auf vorhandene physikalische Reize und an bestimmte Voraussetzungen angewiesen. Die passive Elektroortung ist zudem auf ein leitendes Medium (Wasser) angewiesen, da ansonsten eine Übertragung des Signals nicht gewährleistet ist.

Bei aktiven Sinnessystemen ist es entscheidend, dass das Tier die physikalischen Bedingungen - also den Signalträger - selbst schafft. Als Beispiel dazu sei auf die bereits erwähnte Echoortung der Fledermäuse hingewiesen. Bei der aktiven Elektroortung, wie sie bei allen so genannten schwach elektrischen Fischen vorkommt, sind selbst erzeugte elektrische Felder die Träger der Information.

Der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* (Günther 1862), ein afrikanischer Süßwasserfisch der Familie *Mormyridae*, ist bezüglich der aktiven Elektroortung einer der am besten untersuchten Fische. Die aktive Elektroortung basiert auf kurzen elektrischen Pulsen, so genannten elektrische Organ Entladungen ('electric organ discharges', EODs, Abbildung 1-1) mit einer Dauer von etwa 400 μ s, die in einem speziellen Organ im Schwanzstiel dieser Fische generiert werden (Lissmann und Machin 1958). Das aus dieser Organentladung resultierende dreidimensionale elektrische Feld wird über spezielle kutane Elektrozepetororgane perzipiert, die nahezu auf der gesamten Haut der Fische vorhanden sind (Szabo 1965; Harder 1968; Heiligenberg 1973; Gómez et al. 2004). Die Sinneszellen innerhalb der Elektrozepetororgane sind dazu befähigt, den Spannungsunterschied zwischen dem Fischinneren und dem den Fisch umgebenden Medium unmittelbar an der Rezeptorpore zu detektieren (Bennett 1971a; Szabo 1974). Elektrozepetoren sind anatomisch wie auch physiologisch mit den Haar-sinneszellen verwandt und haben sich aus den Neuromasten des Seitenlinienorgans entwickelt (Bennett 1971b). Zudem erfolgt die Repräsentation der Elektrozepetoren in den Gehirnarealen des Seitenliniensystems.

Die elektromotorische Bahn verläuft über mehrere Prä-Kommandokerne zum elektromotorischen Kommandokern. Dort wird ein elektromotorisches Kommandosignal (KomSig) generiert, dass über einen Relais-



Kern durch das Rückenmark zu den Motoneuronen im Schwanzstiel gelangt. Dort stellen cholinerge Synapsen die Verbindung der Motoneurone zu den Elektrozyten des elektrischen Organs (EO) her (Bennett 1965; Bennett et al. 1967). Jedes Kommandosignal löst so nach einer individuellen Zeitverzögerung (EOD-Latenz) ein EOD aus. Das Kommandosignal kann während elektrophysiologischer Versuche am Schwanzstil von *G. petersii* abgeleitet und zur Reiztriggerung genutzt werden.

Das Kommandosignal wird auch dann im Kommandokern erzeugt, wenn der Fisch durch die Injektion eines Acetylcholinrezeptor-Blockers (Curare, bzw. Pancuronium Bromid) immobilisiert ist (Bell 1986). Dieser Blocker wirkt auf die Reizübertragung zwischen den Motoneuronen und den Elektrozyten mit der Folge, dass das elektrische Organ nicht mehr entlädt und eine aktive Elektroortung somit nicht mehr möglich ist. Eine Nebenwirkung von Curare oder einem Curarederivat ist die einhergehende Verlangsamung der Kommandosignal-Entladungsrate im Vergleich zu nicht-curarisierten Tieren (Bell 1986; Grant et al. 1999).

Neben dem Kommandosignal wird gleichzeitig die ‚corollary discharge‘ (CD) vom Kommandokern ausgegeben (Grant et al. 1999). Die ‚corollary discharge‘ ist ein Mechanismus, der es dem Gehirn ermöglicht, zwischen selbstgenerierten und fremden Signalen zu unterscheiden. Bei *Gnathonemus petersii* ist die CD ein EOD assoziiertes Signal, das an verschiedene Kerngebiete weitergeleitet wird (Meek et al. 1999). Auf diese Weise liegen den elektrosensorischen Hirnarealen stets Informationen über ausgehende EODs vor. Die Kopie des eigenen Signals dient dazu, das selbsterzeugte EOD aus der Gesamtheit der eingehenden elektrosensorischen Information heraus zu rechnen und so relevante Signalanteile zu filtern (Bell 1986).



Abbildung 1-1: Beispiel einer biphasischen Entladung des elektrischen Organs (EOD) von *G. petersii*. Das EOD wurde mit zwei Ableitelektroden aufgenommen, die beide im Wasser vor und hinter dem Fisch positioniert waren.

Bei schwach elektrischen Fischen wird zwischen zwei Typen von Elektrorezeptororganen unterschieden: 1) Ampulläre und 2) tuberöse Elektrorezeptororgane. Ampulläre Elektrorezeptororgane sind stammesgeschichtlich die ältesten Elektrorezeptoren und kommen bei allen elektrorezeptiven Fischen vor. Sie dienen dazu, elektrische Wechselfelder niedrigerer Frequenzen bis etwa 50 Hz zu detektieren (Bullock und Heiligenberg 1986). Somit reagieren diese Elektrorezeptoren auf niederfrequente elektrische Felder, die z. B. von Zellaktivitäten anderer Lebewesen ausgehen. Tuberöse Elektrorezeptororgane werden hingegen nur bei Fischen gefunden, die zur aktiven Elektroortung befähigt sind. Ihr Wahrnehmungsbereich liegt zwischen 50 und 2000 Hz und dient somit der Detektion eigener sowie fremder EODs (Bell 1986; von der Emde 1998a).

Bei den Mormyriden werden die tuberösen Elektrorezeptororgane in Knollenorgane und Mormyromasten unterteilt. Während Knollenorgane reine Zeitcodierer sind, also bei jedem Nulldurchgang des EODs antworten, codieren Mormyromasten sowohl die Amplitude, als auch eine Veränderung der Wellenform des eigenen EODs und dessen Modulation durch die Umwelt. Daher dienen die Knollenorgane der Elektrokommunikation (Bell und Szabo 1986; Bell 1989), während Mormyromasten hauptsächlich bei der aktiven



Elektroortung eingesetzt werden (Bell 1989; von der Emde und Bleckmann 1997).

Die Dichteverteilung der Elektrozeporen auf der elektrosensitiven Haut von *G. petersii* ist nicht gleichmäßig, sondern ist auf dem verlängerten Kinnfortsatz (Schnauzenorgan) sowie dem Areal zwischen Maulöffnung und Nasenlöcher (Nasalregion) am höchsten und nimmt caudalwärts proportional ab (Harder 1968; Hollmann und von der Emde 2004; Bacelo et al. 2008; Hollmann und von der Emde *eingereicht*). Die starke Konzentration von Elektrozeporen in diesen beiden Bereichen lässt dort auf die Existenz zweier elektrischer Foveae schließen (von der Emde und Schwarz 2001; Hollmann und von der Emde 2004; Bacelo et al. 2008; Pusch et al. 2008). Dabei ist zu beachten, dass der in Anlehnung an die Fovea der Säuger-Retina hier eingesetzte Begriff der elektrischen Fovea lediglich eine Analogie darstellt. Fovea im eigentlichen Sinne bedeutet, dass in dieser Region morphologisch eine Grube, oder ein Grübchen, ausgebildet ist, die bei der elektrischen Fovea so nicht gefunden wird. Die Analogie beruht auf der Tatsache, dass in beiden Fällen die Fovea eine Region mit einer sehr hohen Dichte an spezifischen, für die jeweilige Aufgabe essentiellen, Rezeptoren darstellt. Zudem ist die Aufmerksamkeit des sensorischen Systems bei Reizung in der Fovea besonders hoch. Bereits bei *Gymnotus carapo* (Gymnotiformes) wurde der Begriff einer fovealen Region für den Kieferbereich, beziehungsweise Parafovea für die dorsale Region des Mauls beschrieben (Castelló et al. 2000; Caputi et al. 2002).

Wie bereits erwähnt, sind Mormyromasten sowohl Amplituden- als auch Wellenformcodierer. In einem Mormyromasten können zwei unterschiedliche Typen von Elektrozeporzellen gefunden werden: A-Zellen und B-Zellen (Szabo 1965; Szabo und Wersäll 1970; Bell 1989). Diese elektrosensitiven Zelltypen unterscheiden sich nicht nur durch ihre physiologischen Eigenschaften, sondern auch durch ihre Lage innerhalb eines Mormyromasten (Abbildung 1-2). A-Rezeptoren liegen, umhüllt von Stützzellen, in der Kammerwand der äußeren Kammer. Lediglich die apikale Membranfläche ist dem Umgebungswasser ausgesetzt. Die A-Rezeptoren sind reine Amplituden-codierer. In einer weiteren Kammer (Abbildung 1-2, innere Kammer) befinden sich die B-Zellen. Diese sind mit ihrer gesamten Membranfläche kapazitiv mit dem Wasser gekoppelt und reagieren sehr empfindlich auf Veränderungen der



Wellenform und auf Amplitudenänderungen, die durch kapazitive Eigenschaften von Objekten im elektrischen Feld verursacht werden (Bell et al. 1989).

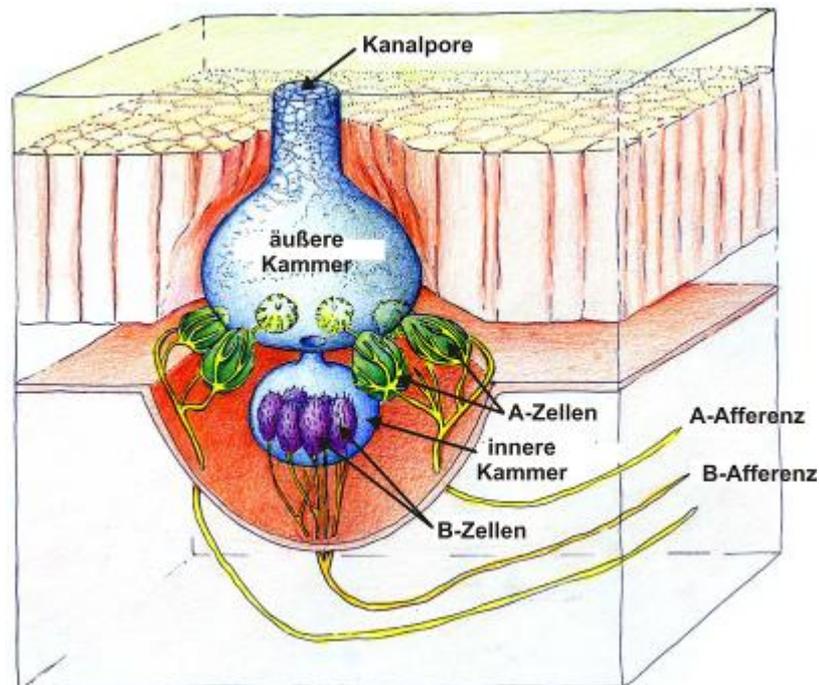


Abbildung 1-2: Schematischer Aufbau eines Mormyromasten (verändert durch von der Emde (1998b) nach Bell et al. (1989)).

Auch die Terminationsgebiete der primären Afferenzen von A- und B-Zellen (A-Fasern und B-Fasern) innerhalb des elektrosensorischen Seitenlinienlobus (‘electrosensory lateral line lobe’, ELL) sind unterschiedlich (Bell et al. 1989). Zwar terminieren alle elektrozepativen Afferenzen ausschließlich im ipsilateralen ELL, doch können funktionelle Terminationsareale innerhalb des ELL gefunden werden (Bell und Russell 1978). Die primären Afferenzen der A-Zellen projizieren ausschließlich in die medialen Zone (mZ) des ELL (Bell et al. 1989). Dort werden hauptsächlich die elektrischen Signalamplituden ausgewertet. Die Terminationsareale der B-Zellen liegen dagegen in der dorsolateralen Zone (dlZ) des ELL (Bell et al. 1989), in denen Amplituden- und Phaseninformationen von elektrischen Signalen codiert werden (von der Emde und Bleckmann 1992). Des Weiteren kann innerhalb des ELL ein drittes funktionelles Areal unterschieden werden, in dem die primären Afferenzen der ampullären Elektrozepatororgane terminieren (Bell und Szabo 1986; von der Emde und Bell 1996). Dieses Areal wird als



ventrolaterale Zone (vlZ) bezeichnet. Die für die Elektrokommunikation verantwortlichen Knollenorgane haben ihr Terminationsgebiet im Kern des ELL (nELL). Alle drei Zonen sowie der nELL kommen paarig in beiden Hälften des ELL vor (Meek et al. 1999).

Der Kortex des ELL, die erste Verarbeitungsinstanz in der Verarbeitung elektrosensorischer Signale, ist eine cerebellare Struktur, die aus sechs Schichten besteht. Diese sind von außen nach innen die molekulare, ganglionäre, plexiforme, granuläre, intermediäre und die tiefe Faserschicht (Maler 1973; Bell und Szabo 1986). In den ELL gelangen neben den aufsteigenden Projektionen der Elektrorezeptoren auch vielfältige absteigende Rückprojektionen (Maler et al. 1981; Sas und Maler 1983; Bastian 1986b; Bastian 1986a; Bastian und Bratton 1990; Bratton und Bastian 1990). Diese sogenannten Reafferenzen übertragen Informationen von übergeordneten Gehirnarealen eines sensorischen Systems in niedrigere Areale und sind in den meisten sensorischen Systemen der Vertebraten vorhanden (von der Emde und Bell 1996). Die reafferenten Rückkopplungen dienen der Kontrolle und Rückmeldung eines Reizerfolges an das zentrale Nervensystem (von Holst und Mittelstaedt 1950). In der Vergangenheit sind den reafferenten Rückkopplungen bereits verschiedene Funktionen wie die Regulation der Signalverstärkung (Bastian und Bratton 1990; McCormick und Bal 1994), die Ausrichtung des entsprechenden Verarbeitungskreislaufs auf die aktuellen Reizeigenschaften (Sillito et al. 1994), die Steuerung von Bewegungsabläufen (Aschersleben et al. 2002; Stenneken et al. 2006) sowie die Vorhersage von sensorischen Mustern (Bell 1993; Montgomery und Bodznick 1994; Bastian 1995) und einiges mehr experimentell nachgewiesen worden. Zusätzlich gelangen auch aber auch Projektionen der ‚corollary discharge‘, proprio-rezeptive Eingänge sowie Informationen aus der mechanosensorischen Seitenlinie (Meek et al. 1999) in den ELL. Die eingehenden Informationen im ELL werden von mindestens 14 verschiedenen Zelltypen verarbeitet. Oft zeigen diese Zellen auf unterschiedliche Reize plastische Antwortmuster (Bell und Grant 1992).

Hinsichtlich der reafferenten Eingänge kann im ELL zwischen zwei Hauptklassen informationsverarbeitender Neurone unterschieden werden: inhibierbare – (I) – Zellen und erregbare – (E) – Zellen. Ähnlich der sensorischen Verarbeitung in der Säuger-Retina und vielen anderen Sinnes-



systemen, können die elektrosensorischen Neurone des ELL als OFF-Zellen (I-Zellen) und ON-Zellen (E-Zellen) bezeichnet werden (Han et al. 1999). Während I-Zellen durch punktförmige elektrische Reize mit hoher Amplitude im Zentrum ihres rezeptiven Feldes (RF) gehemmt werden, werden E-Zellen durch einen solchen Reiz im Zentrum ihres rezeptiven Feldes erregt (Bell und Grant 1992; Grant et al. 1996; Bell et al. 1997b; Mohr et al. 2003a; b; Goenechea und von der Emde 2004; Engelmann et al. 2006). In beiden Zellklassen konnte von Bell und Grant (1992) eine laterale Exzitation (I-Zellen), bzw. eine laterale Inhibition (E-Zellen) gefunden werden. So kann in beiden Fällen eine Stimulation außerhalb des rezeptiven Feld Zentrums zu einem antagonistischen Antwortmuster führen. In den letzten Jahren konnten durch elektrophysiologische Zellaufzeichnungen und histologische Untersuchungen einige ELL-Zelltypen charakterisiert werden. Grant et al. (1996, 1998), Bell et al. (1997b), Han et al. (1999) und Meek et al. (1999) haben zwei efferente Zelltypen beschrieben, die die Information in höher gelegene Kerngebiete senden (*Nucleus lateralis* und *Nucleus praeeminalis*). Die Somata dieser beiden Zelltypen (große ganglionäre („large ganglionic“, LG) und große fusiforme („large fusiform“, LF) Zellen) sind in der ganglionären (LG-Zellen) und der granulären oder dem Grenzbereich zwischen plexiformer und granulärer (LF-Zellen) Schicht des ELL lokalisiert (Grant et al. 1996; Bell et al. 1997b; Grant et al. 1998; Meek et al. 1999). Zusätzlich zu diesen beiden efferenten Zelltypen gibt es in allen Schichten des ELL zahlreiche Interneurone. Eine zentrale Rolle nehmen hier die „mittelgroßen ganglionären Zellen („medium ganglionic“ (MG)) ein (Mohr et al. 2003a). Innerhalb dieser Gruppe wurden zwei morphologisch distinkte Zelltypen identifiziert, MG₁ und MG₂, deren Zellkörper in der ganglionären Schicht des ELL lokalisiert sind (Meek et al. 1996; Han et al. 1999; Meek et al. 1999; Mohr et al. 2003a). Des Weiteren wurden dendritische Zellen („thick smooth dendrite“ (TSD)) sowie mittelgroße fusiformen Zellen („medium fusiform“ (MF)) beschrieben (Meek et al. 1996; Han et al. 1999; Meek et al. 1999; Mohr et al. 2003a). Die Somata dieser beiden Zelltypen sind in der granulären oder der plexiformen Schicht (TSD-Zellen), beziehungsweise in der granulären Schicht (MF-Zellen) lokalisiert (Meek et al. 1996; Han et al. 1999; Meek et al. 1999; Mohr et al. 2003a). Grant et al. (1996) und Bell et al. (1997a) zeigten, dass LG- und MG₁-Zellen durch elektrosensorische Punktreizung mit hoher Amplitude im



Zentrum ihres rezeptiven Feldes gehemmt (I-Zellen) werden, während LF- und MG₂-Zellen bei gleicher Reizgebung erregt werden (E-Zellen). Ebenso reagieren TSD-Zellen wie I-Zellen und MF-Zellen wie E-Zellen (Mohr et al. 2003a).

Ähnlich dem somatosensorischen Kortex (Homunkulus, Penfield und Rasmussen (1950)) ist auch im ELL eine separate somatotope Abbildung der Körperoberfläche in den drei Zonen (mZ, dlZ und vlZ) beschrieben worden (Zipser und Bennett 1976; Bell und Russell 1978). Dabei wird in der medialen Zone die dorsale Körperoberfläche medial und die ventrale Körperoberfläche lateral abgebildet. In der dlZ und der vlZ verläuft diese Abbildung genau umgekehrt (Zipser und Bennett 1976; Bell 1986). In allen drei Zonen ist der verlängerte Kinnfortsatz (Schnauzenorgan) stark überrepräsentiert. Die zentrale Überrepräsentation deutet wie auch die hohe Dichte der Rezeptoren in diesem Bereich auf eine funktionelle Fovea hin (Bacelo et al. 2008).

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in drei Untersuchungsschwerpunkte. Im ersten Teil wird der Einfluss der EOD-Latenz zwischen dem Kommandosignal und dem ausgegebenen EOD untersucht. Die EOD-Latenz ist zwar von Individuum zu Individuum unterschiedlich (zwischen 2,5 und 4,5 ms), bei einem einzelnen Tier jedoch nicht aktiv variierbar. Die Bedeutung der zeitlichen Koordinierung der EOD-Latenz auf das aktive elektrosensorische System wurde in dieser Studie auf der Verhaltensebene untersucht. Dazu ist die ‚novelty response‘, einer kurzzeitigen Änderung in der EOD Entladungsrate, ausgelöst durch das plötzliche Eintreten eines neuen Reizes (Szabo und Fessard 1965) für die Bestimmung der Wahrnehmungsschwelle einer Änderung der EOD-Latenz benutzt worden. In Ruhe liegt die EOD-Entladungsrate zwischen drei und acht Hz, kann jedoch in verschiedenen Verhaltenssituationen unter ein Hz (verstecken) sinken, bzw. während der Elektroortung auf bis zu 100 Hz ansteigen (von der Emde und Ringer 1992; Moller 1995; Grant et al. 1999; Post und von der Emde 1999). Durch die erhöhte Abtastrate während einer ‚novelty response‘ wird der Informationsgehalt pro Zeiteinheit gesteigert (Post und von der Emde 1999). Dadurch ist davon auszugehen, dass eine ‚novelty response‘ ein deutlicher Hinweis darauf ist, dass der Fisch einen neuen Reiz wahrgenommen hat. Eine ‚novelty response‘, ausgelöst durch ein zur EOD-



Grundlatenz verschobene EOD-Latenz – und ein damit verbundenes zeitlich verschoben ausgelöstes EOD – würde daher bedeuten, dass zwar die Elektrorezeptororgane auf der Haut des Fisches normal erregt würde, die afferente Kopie des ‚corollary discharge‘ Signals jedoch nicht mehr synchron zum sensorischen Eingang käme.

Im zweiten Teil der Arbeit werden die Größe und die räumliche Ausdehnung der rezeptiven Felder (RF) von ELL-Neuronen der medialen Zone des ELL betrachtet. Wie bereits erwähnt, terminieren in diesem Areal ausschließlich Fasern der A-Rezeptoren der Mormyromasten, die die Änderungen der Amplitude codierenden. Objekte, deren elektrische Leitfähigkeiten von der des umgebenden Wassers abweichen, rufen lokale Änderungen des vom Fisch generierten elektrischen Feldes hervor (Szabo 1973). Die objektbedingten Modulationen des elektrischen Feldes werfen einen „elektrischen Schatten“ auf die Oberfläche der Fischhaut, was in der Literatur als „elektrisches Bild“ bezeichnet wird (Castelló et al. 2000). Der typische Verlauf der objektabhängigen Modulationen des elektrischen Feldes wird aufgrund seiner Form als ‚mexican hat‘ bezeichnet (Caputi et al. 1998; Budelli und Caputi 2000). Im Zentrum des ‚mexican hat‘ tritt die stärkste Modulation des lokalen EOD (LEOD) auf, während die Peripherie eine antagonistische Modulation der Feldstärke aufweist (Budelli und Caputi 2000). Wesentliche Informationen über ein Objekt, wie beispielsweise die Entfernung zwischen diesem und dem Fisch, sind im elektrischen Bild des Objektes enthalten, das während der Elektroortung auf die Haut des Fisches geworfen wird (Heiligenberg 1991; Caputi et al. 2002; Gómez et al. 2004; Caputi und Budelli 2006). Im Gegensatz zum visuellen Bild eines Objektes auf der Retina des Auges erscheint das elektrische Bild jedoch „verschwommen“, das heißt, dass sich z.B. Objektkanten nicht scharf (also in einem 1:1 Verhältnis) auf der Hautoberfläche abbilden. Da das elektrische Feld bei *G. petersii* pulsartig erzeugt wird, wurde daher lange Zeit vermutet, dass eine genaue Analyse der Konturen (z.B. die Form eines Objekts) nicht möglich sei und diese Fische sich auf die Erkennung der Materialeigenschaften (z.B. Leiter-Nichtleiter) beschränken müssen. Jüngste Ergebnisse an *G. petersii* haben jedoch gezeigt, dass dies nicht der Fall ist und diese Tiere erstaunliche Einzelheiten der Form und Größe eines Objekts allein mit Hilfe der Elektrosensorik erkennen können. Dabei nutzen sie nur die Informationen, die im elektrischen Bild eines Objektes vorhanden sind (von der Emde 1990; 2004; Caputi und Budelli 2006; von der Emde 2006; von der Emde und Fetz 2007). Für



verschiedene Objektparameter muss der Fisch unterschiedliche Parameter des elektrischen Bildes extrahieren und analysieren. Um beispielsweise die Entfernung eines Objektes bestimmen zu können, muss der Fisch die maximale Steigung des elektrischen Bildes und die Position der Spitzen-Amplitude extrahieren und die Rate, die sich aus beiden Parametern ergibt, bestimmen (von der Emde und Schwarz 2002).

Für die Verarbeitung räumlicher Information ist die räumliche Struktur eines rezeptiven Feldes der sensorischen Neurone in verschiedenen sensorischen Systemen von Vertebraten von außerordentlicher Bedeutung (Ratcliff 1965; Békésy 1967; Mountcastle und Darian-Smith 1974; Bastian et al. 2002; Adelman et al. 2003). Es konnte in der Vergangenheit gezeigt werden, dass der spezifische Aufbau der rezeptiven Felder der Neurone des visuellen Systems die Aufmerksamkeit des Tieres und die Prozessierung der Sinnesinformation bestimmter Reizeigenschaften wie Bewegung, Bewegungsrichtung und andere komplexe räumliche Aspekte, deutlich beeinflusst (Hubel und Wiesel 1962; Barlow und Levick 1965; Michael 1968; Bastian et al. 2002). Für die passive Elektroortung beim Katzenwels (*Ictalurus nebulosus*) wurde postuliert (McCreery 1977), dass die strukturelle Organisation der rezeptiven Felder ein Kompromiss zwischen absoluter Sensitivität und räumlichem Auflösungsvermögen darstellt. Für elektrorezeptive Elasmobranchier wird vermutet (Montgomery et al. 1995), dass die rezeptiven Felder von Afferenzen einfach und diskret aufgebaut sind, während die rezeptiven Felder von Hauptzellen – also solchen Zellen, die auf die Verarbeitung einer Aufgabe spezialisiert sind (so genannte ‚principal cells‘) - sehr komplex sein können und exzitatorische wie auch inhibitorische Komponenten aufweisen können.

Der dritte Teil der vorliegenden Arbeit befasst sich mit der Frage, wie die Neuronen des ELL von *G. petersii* sensorische Informationen codieren. Seit Beginn elektrophysiologischer Ableitungen an Neuronen stand fest, dass die Entladungsrate vieler Zellen eng mit den experimentellen Gegebenheiten zusammenhängt und die Rate, also die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeiteinheit, Informationen über den Reiz enthält (Richmond und Wiener 2004). Diese Art der Informationsübertragung funktioniert ausreichend gut in Situationen, die keine sehr schnelle Reaktion erfordern. Bei steigender Reizfrequenz ist jedoch eine sehr feine zeitliche Auflösung der Information nötig, um eine präzise Repräsentation genau dieser zeitlichen Komponente im ZNS zu erreichen (Borst und Theunissen 1999). Für retinale



Ganglienzellen im visuellen Kortex wurde gezeigt, dass der Ratencode von einer optimalen Informationsübertragung weit entfernt ist, wenn die Reizinformation schnell übermittelt werden muss (Rullen und Thorpe 2001). Einige Studien belegen mittlerweile, dass ein zusätzlicher Latenzcode, also die zeitliche Struktur der abgegebenen Aktionspotentiale (AP), die Informationsübertragung in schnellen Reizweiterleitungen maximiert (Borst und Theunissen 1999; Rullen und Thorpe 2001; Richmond und Wiener 2004). So können relevante Informationen, die ein Sinnessystem extrahieren muss, wie z. B. die Reizrichtung und der Abstand zwischen Reiz und Rezeptor (Johansson und Birznieks 2004), feiner aufgelöst werden. Gerade bei einem aktiven sensorischen System ist die Latenz als Codierung für die Reizamplitude plausibel, da diese Systeme auf eine genaue Information über das zeitliche Auftreten eines Reizes zurückgreifen können und nicht wie passive sensorische Systeme auf extern generierte Reizquellen angewiesen sind (Hall et al. 1995). In diesem Teil der Arbeit wurde daher untersucht, in welcher Form die elektrosensitiven Neurone des ELL Informationen über das Material eines präsentierten Objekts übertragen. Dabei wurden die Entladungsrate und die Latenz des ersten Aktionspotentials, das nach einem Reiz von dem Neuron abgegeben berücksichtigt.

In vielen elektrophysiologischen Studien an schwach elektrischen Fischen sowie auch in der vorliegenden Arbeit wurde für die Charakterisierung der rezeptiven Felder mit lokalen elektrischen Punktstimuli als elektrosensorischen Reiz gearbeitet. Dadurch war es möglich, die grundlegenden Eigenschaften elektrosensorischer Neurone ohne starke laterale Einflüsse zu untersuchen. Bei Punktstimulation wird jedoch nur ein begrenzter Bereich der elektrosensitiven Epidermis der Fische gereizt. Dies ist meist ein auf wenige (oder sogar nur auf einen) Elektrosensoren begrenztes Areal. Diese Art der Stimulation kommt in der Natur jedoch nicht vor, denn unter natürlichen Bedingungen wird stets die gesamte elektrosensitive Epidermis mit allen Elektrosensoren durch ein EOD gleichzeitig stimuliert. Durch die Applikation von Acetylcholinrezeptor-Blockern (Curare, Pancuronium Bromid) wird das Auslösen eines EODs unterbunden. In dieser Arbeit wurde daher im zweiten Versuchsteil mit einem artifiziellen Ganzkörper EOD gereizt, um die Antwortcharakteristika von elektrosensitiven Neuronen im ELL während aktiver Elektroortung zu simulieren und zu beschreiben. Mit Hilfe der Ganzkörperstimulation war es dem Fisch möglich, aktive Elektroortung zu betreiben. So konnten die eingesetzten Objekte in der



näheren Umgebung des Versuchstiers detektiert und die unterschiedlichen Materialeigenschaften wahrgenommen werden (Post und von der Emde 1999).



KAPITEL 2

MATERIAL UND METHODEN

2.1 Versuchstiere und Haltung

Für die Versuche wurden insgesamt 71 schwach elektrische Fische der Art *Gnathonemus petersii* eingesetzt. Das Gewicht der Tiere lag zwischen 2,4 und 34 g bei einer Standardlänge von sechs bis 19 cm (gemessen von der Maulöffnung bis zur Gabelung der Schwanzflosse). Die Tiere stammten aus einem Zoofachhandel (Direktimporte aus Westafrika, Aquarium Glaser GmbH, Rodgau, Deutschland). Die Fische wurden in Gruppen in 120 l Aquarium bei einer Wassertemperatur zwischen 25 und 27 °C und einem 12/12 h Hell-Dunkel-Rhythmus gehalten. Der Leitwert des Wassers variierte zwischen 90 und 120 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Das Futter bestand aus gefrorenen roten Mückenlarven.

2.2 Versuchsaufbau

Das Versuchsbecken war 25 x 30 x 30 cm (H x B x T, Innenmaße) und stand während der Versuche auf einem schwingungsgedämpften Tisch (TMC, Peabody, USA). An der Rückseite wurde ein Wasserüberlauf installiert, um einen stets konstanten Wasserstand knapp unter der Präparationsöffnung zu garantieren. Das aus dem Versuchsbecken abfließende Wasser wurde in einem 20-Liter Eimer gesammelt und konnte mit einer Tauchpumpe (Barwig, 12 V / DC, max. Fördermenge: 12 l/min, max. Förderhöhe: 6 m, Schlauchanschluss \varnothing 10 mm) in ein etwa zwei m über dem Versuchsaufbau gelegenen Vorratsbecken mit 14-Liter Fassungsvermögen gepumpt werden. Das Wasser in dem Vorratsbecken wurde mit einer Aquarienpumpe mit Luft versorgt und diente als Frischwasserreservoir. Das Frischwasser wurde dem Fisch während der Versuche über einen Silikonschlauch als Atemwasser direkt in das Maul geführt.



Für die Präparation wurde der soeben beschriebene Wasserkreislauf in etwas abgeänderter Form eingesetzt. Während der Operation wurde anstelle des Frischwassers ein Gemisch aus Wasser und einem Narkotikum (0,03 g/l Methanosulfonatlösung, MS-222, Sigma-Aldrich, Taufkirchen, Deutschland) zur Beatmung der Fische eingesetzt. Dazu wurde neben dem beschriebenen Vorratsbecken ein weiterer Behälter bereitgestellt. Das Becken mit der MS-222 Lösung war mit einem Dreiwegehahn mit dem beschriebenen Beatmungsschlauch verbunden. So wurde ein kontinuierlicher Wasserdurchfluss während der gesamten Versuchszeit garantiert. Das aus dem Versuchsbecken ablaufende Wasser wurde während der Beatmung mit MS-222 gesondert in einem 20-Liter Eimer gesammelt und nicht wieder in den Beatmungswasserkreislauf zurückgeführt. Sofort nach der Präparation wurde der Frischwasserkreislauf ohne MS-222 geöffnet und etwa die Hälfte des sich im Versuchsbecken befindlichen Wassers durch frisches Wasser ersetzt.

Der Leitwert des Beatmungswassers wurde während der Versuche so eingestellt, dass er dem des Hälterungsbeckens \pm fünf $\mu\text{S}/\text{cm}$ entsprach. Die Wassertemperatur wurde zwischen 24 – 26 °C gehalten. Zur Bestimmung des Leitwertes wurde ein Leitwertmessgerät (Conductivity/°C/°F Data Meter CON 400 Series, Oakton, Singapore) verwendet. Der Leitwert wurde mit einer Leitwertlösung (Angang A, hergestellt nach Wolf (1963)) eingestellt.

2.3 Präparation

Die Versuchstiere wurden in einem 13 x 19 cm großen Becken mit einer 0,1 g/l MS-222 Lösung initial betäubt. Sobald die Tiere nicht mehr auf äußere Störungen (Klopfen am Becken) reagierten, konnte ihnen ohne Gegenwehr 0,3 – 0,5 $\mu\text{l}/\text{g}$ Körpergewicht eine Pancuroniumbromid-Lösung (Inresa Arzneimittel GmbH, Freiburg, Deutschland; 2 ml Ampullen mit 0,4 mg Pancuroniumbromid) subkutan mit einer Mikroliterspritze injiziert werden. Das Muskelrelaxanz bewirkte, dass die Fische während der gesamten Versuchszeit immobilisiert waren. Das so relaxierte Tier wurde im Versuchsbecken ventral auf eine Styroporplattform gesetzt und seitlich mit Präpariernadeln fixiert. Diese dienten lediglich zum Festklemmen des Tieres und verletzten es nicht. Der Fisch wurde so auf der Plattform positioniert, dass der



zu öffnende Schädelbereich gerade aus dem Wasser ragte. Körperstellen, die nicht mit Wasser bedeckt waren, wurden mit Stücken aus feuchtem Verbandsmull bedeckt. So konnte ein Austrocknen dieser Körperpartien verhindert werden. Da Pancuroniumbromid die gesamte Muskulatur bis auf die Herzmuskulatur lähmt, erfolgte eine künstliche Beatmung der Fische durch einen Silikonschlauch, der passgerecht in die Mundöffnung der Tiere gebracht wurde. Das Atemwasser während der Operation enthielt 0,03 g/l MS-222, um die Narkose aufrecht zu erhalten. Der Atemwasserzufluss wurde mit einem Durchflussregler (Fischer Porter, Göttingen, Deutschland) auf 35 – 45 ml/min eingestellt.

Die Präparation erfolgte unter visueller Kontrolle durch eine Stereolupe (Leica MZ 12.5). Vor Beginn wurde die Haut an der zu öffnenden Stelle mit einem lokal wirkenden Anästhetikum (Xylocain Gel 2%, Wirkstoff: Lidocainhydrochlorid, AstraZeneca GmbH, Wedel, Deutschland) eingerieben, um das Auftreten von Wundschmerz zu reduzieren. Nach Entfernung von Haut und Gewebe an der Operationsstelle wurde ein Acrylstab mit Sekundenkleber (Uhu, Bühl/Baden, Deutschland) und Dentalzement (Bosworth, Skokie, USA) am rostralen Bereich des Schädelknochens festgeklebt. Der Plastikstab war mit dem anderen Ende am Rand des Versuchsbeckens angebracht und diente der Fixierung des Fisches während der Versuchsdurchführung. Sobald der Dentalzement ausgehärtet war (etwa 15 min nach Auftragung), wurde der exponierte Schädel mit einem Minibohrer (Proxxon, Typ NG 2-S) aufgefäst. Die gelöste Schädelplatte wurde mit einer Pinzette vorsichtig entfernt. Die Öffnung war etwa zehn mm² groß.

Für Ableitungen im elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) lag die Öffnung direkt über der medialen Zone (mZ). Die mZ war von der *Valvula cerebelli* bedeckt. Die Operationsstelle wurde während der Präparation und des Versuchszeitraums stets mit frischem ‚Hickmann‘-Ringer (Rezept siehe Anhang A, hergestellt nach Oakley und Schafer (1978)) feucht gehalten. Die Dauer der Präparation betrug durchschnittlich zwei bis drei Stunden. Nach der Operation wurden sämtliche Präpariernadeln, mit denen der Fisch auf dem Styroporblock fixiert war, entfernt und die Plattform auf den Boden des Versuchsbeckens abgesenkt. Während des Versuchszeitraums wurde der Fisch nur von dem angeklebten Acrylstab und einer Hakenelektrode am Schwanz-



stiel gehalten. Der Dreiwegehahn wurde auf Frischwasserzufuhr gestellt, so dass der Fisch nach etwa 30 bis 45 min aus der Narkose aufwachen konnte.

2.4 Reizgebung

Das Motor-Kommandosignal (KomSig), welches eine elektrische Organentladung (EOD) in nicht-curarisierten Fischen auslöst, wird auch unter Einwirkung von Pacuroniumbromid kontinuierlich erzeugt. Da das elektrische Organ (EO) bei *G. petersii* muskulären Ursprungs ist, wird durch die Applikation des Muskelrelaxanz vor der Präparation verhindert, dass der Fisch selbständig ein EOD aussendet. Jedes Kommandosignal wird im elektromotorischen Kommandokern in der Medulla des Fisches erzeugt. Absteigende Axone terminieren auf Elektromotorneuronen, die das elektrische Organ innervieren (Bell et al. 1995; Bell und von der Emde 1995; Meek et al. 1999). Das KomSig wurde mit einer Hakenelektrode erfasst, auf die der Schwanzstiel des Fisches gelegt wurde (Abbildung 2-2). Das so abgeleitete Signal wurde mit einem Vorverstärker und anschließendem Differenzverstärker verstärkt (10000fach) und gefiltert. Die indifferente Elektrode befand sich ca. zwei cm vom Fisch entfernt frei im Wasser. Mit Hilfe eines Oszilloskops (Yokogawa DL 1540 CL) wurde zum Zeitpunkt des ersten negativen Gipfels des KomSig ein Normpuls (Transistor-Transistor-Logik (TTL) -Puls) über das Oszilloskop generiert. Dieser Zeitpunkt wurde als Zeit *Null* („time zero“, t_0) definiert. Der TTL-Puls wurde mit einer Triggereinheit („Trigger“-Einschub im Bauelement, PU Heinecke, Starnberg, Deutschland) auf fünf Volt und zehn ms Dauer eingestellt. Mit dem TTL-Puls wurde die Ausgabe eines aufgezeichneten natürlichen EODs aus einem Funktionsgenerator (Wavetek Modell 395) ausgegeben. In nicht-curarisierten Fischen bildet sich das EOD mit einer individuellen Verzögerung nach t_0 aus (Abbildung 2-1). Mit einer zwischengeschalteten Verzögerungseinheit („Delay“-Einschub im Bauelement, PU Heinecke, Starnberg, Deutschland oder A 310 Accupulser, World Precision Instruments, Berlin, Germany) wurde daher der TTL-Puls individuell für jeden Versuchsfisch um die entsprechende Zeit (2,5 – 4,5 ms) verzögert. Das ausgegebene EOD wurde sowohl zur Punktreizung als auch zur Erzeugung eines künstlichen EODs (Ganzkörperreiz) verwendet. Während der Versuche wurde nach Bedarf zwischen Punkt- und Ganzkörperreiz geschaltet.

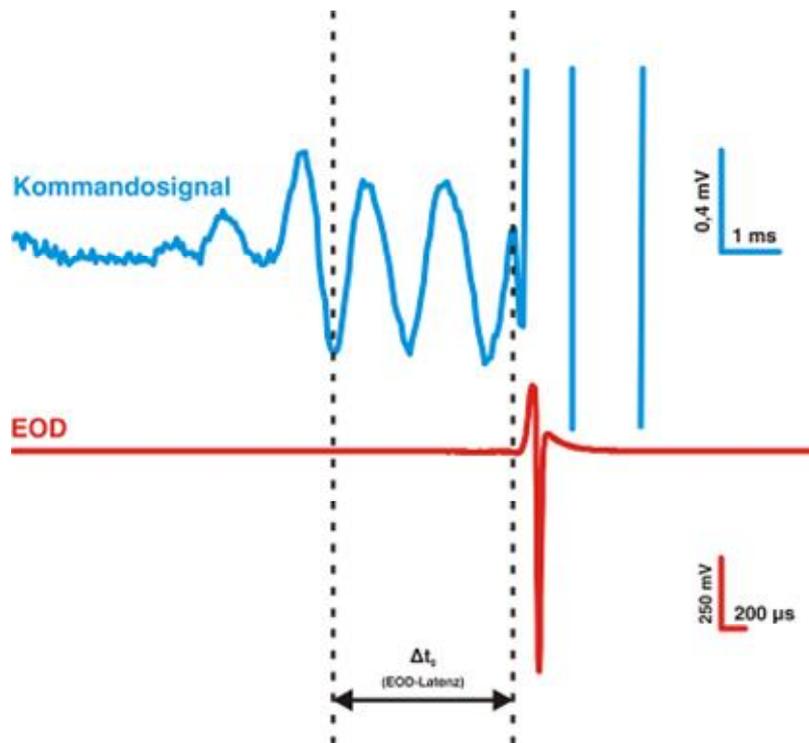


Abbildung 2-1: Darstellung der individuellen Zeitspanne (EOD-Latenz) zwischen dem ersten großen negativen Gipfel (t_0) des Kommandosignals (blaue Spur) und dem Auftreten eines EODs (rote Spur). Die gestrichelten vertikalen Linien stellen den Bereich der EOD-Latenz dar.

Zu Versuchsbeginn und bevor die Fische durch die Injektion mit Pancuroniumbromid relaxiert wurden, ist für jeden Versuchsfisch im Vorfeld die EOD-Grundlatenz zwischen t_0 und erzeugtem EOD sowie die lokale EOD Amplitude (LEOD) an verschiedenen Körperpositionen bestimmt worden. Dazu wurde der Fisch kurz nach der Initialbetäubung durch MS-222 in das Versuchsbecken überführt und leicht mit Präpariernadeln auf dem Styroporblock fixiert. Der Schwanzstiel wurde wie beschrieben auf eine Haken-elektrode gelegt, um das auftretende Kommandosignal ableiten zu können. Die LEOD-Elektrode wurde dazu auf der rechten Fischseite etwa zwei mm vor dem Auge des Fisches, beziehungsweise der Schwanzwurzel positioniert. Sobald die Wirkung des Narkotikums nachließ, begannen die Fische wieder ein EOD auszustoßen. Das LEOD wurde mit einem Elektrodenpaar (Eigenbau) aus Kupferdraht aufgenommen, an deren abisolierten Enden ein Stück Silberdraht gelötet wurde. Beide Pole wurden durch eine Glaskapillare geschoben, so dass ein Abstand der beiden Pole zueinander von zwei mm gewährleistet werden konnte. Die Elektrode wurde zur Messung der lokalen EOD Amplitude in einer orthogonalen Achse in Höhe des rechten Auges positioniert. Das ab-



geleitete Signal wurde mit einem Differenzverstärker (1000fach; Anfertigung Elektronikwerkstatt Universität Regensburg, Deutschland) verstärkt und zusammen mit dem Kommandosignal mit einem AD/DA-Wandler (power 1401, CED, Cambridge Electronic Design, UK) digitalisiert und in einen Computer (DELL Precision 360, 1,5 GHz, Windows XP) mit einer speziellen Messsoftware (Spike2, Version 5.17, CED, Cambridge Electronic Design, UK) eingelesen und abgespeichert.

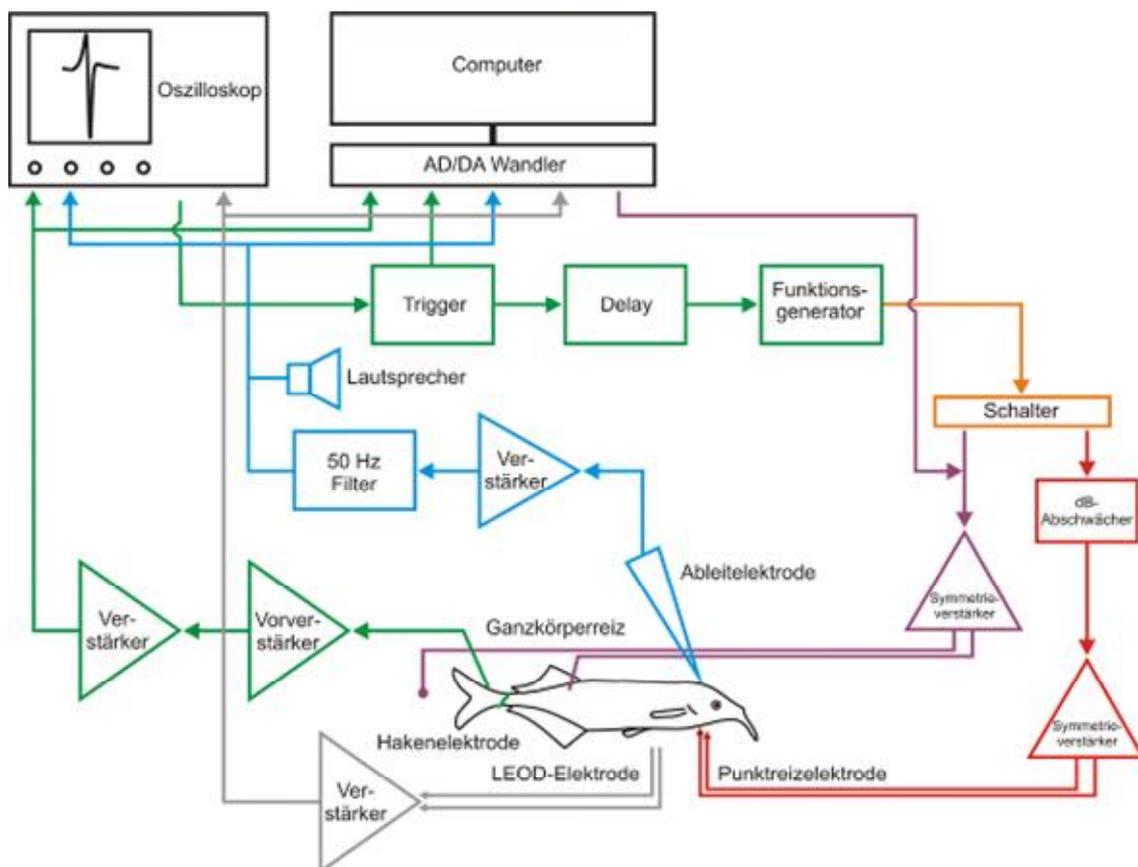


Abbildung 2-2: Schaltbild der Reiz- und Ableitkette während der Versuche. In grün dargestellt ist die Ableitkette des Kommandosignals, die Ableitkette der neuronalen Aktivität ist in blau und die Ableitkette der LEOD-Amplitude in grau dargestellt. Die Reizkette für den Punktreiz ist rot eingezeichnet, die des Gankörperreizes in violett.

2.4.1 Reizgebung mit einem elektrischen Punktreiz

Die Reizgebung mit einem elektrischen Punktreiz erfolgte während der Suche nach dem Zentrum des rezeptiven Feldes einer Zelle, sowie zur Bestimmung



der Kennlinien. Ebenso wurde der Punktreiz für die Vermessung der rezeptiven Felder eingesetzt.

Bei Punktreizung wurde eine Punktreizelektrode (Eigenbau) eingesetzt, deren Pole aus Silberdrähten bestanden, die an ihren Enden zu kleinen Kugeln mit einem Durchmesser von etwa 1,5 mm geschmolzen wurden. Die Pole hatten einen Abstand von fünf mm zueinander. Als Reiz wurde ein digitalisiertes natürliches EOD eingesetzt, welches von einem Funktionsgenerator (Wavetek, Modell 395) zum Zeitpunkt der vorher ermittelten EOD-Latenz nach t_0 ausgegeben wurde. Die Ausgangsreizstärke am Funktionsgenerator betrug dabei zehn $V_{\text{Gipfel-zu-Gipfel}}$ (14,64 mV/cm). Das Reizsignal wurde mit einem dB-Abschwächer (Einschub im Bauelement, PU Heinecke, Starnberg, Deutschland) so eingestellt, dass das Signal eine Reizstärke von drei dB oberhalb der ermittelten Reizschwelle im Zentrum des rezeptiven Feldes einer Zelle betrug. Das Signal wurde mit einem Symmetrieverstärker auf den positiven und negativen Pol der Reizelektrode aufgespaltet und verstärkt (1fach). Bei Punktreizung befand sich die Reizelektrode stets zwei mm von der Fischhaut entfernt. Der Elektrodenschaft wurde in eine Halterung gespannt, die in drei Achsen manuell mit Feinvortrieben bewegt werden konnte. Dadurch wurde gewährleistet, dass die Elektrodenspitze an jedem Punkt der rechten Fischseite positioniert werden konnte. Der Schaltkreis ist Abbildung 2-1 zu entnehmen.

2.4.2 Reizgebung mit einem Ganzkörperreiz

Die Reizgebung mit einem Ganzkörperreiz wurde in Versuchen eingesetzt, in denen die neuronale Antwort auf Objekte verschiedener Materialeigenschaften untersucht wurde sowie bei den Versuchen bezüglich der ‚novelty response‘. Eine Skizze der Reizkette kann Abbildung 2-1 entnommen werden.

Der Ganzkörperreiz wurde benutzt, um dem curarisierten Fisch die Fähigkeit zur aktiven Elektroortung zu geben. Dazu wurde das selbstgenerierte elektrische Feld durch ein künstlich erzeugtes Feld ersetzt. Für diesen Zweck wurde das im Funktionsgenerator gespeicherte EOD Signal wie unter Kap. 2.4.1 beschrieben aufgespaltet und verstärkt (1fach). Das positive Signal wurde auf eine Muskelelektrode und das negative Signal auf eine



Elektrode, die hinter der Schwanzgabel positioniert war, gegeben. Beide Elektroden wurden im Eigenbau angefertigt. Die Muskelelektrode bestand aus einem dünnen flexiblen Kupferdraht, an dessen einen Ende ein etwa drei mm langer Silberdraht mit 0,003 mm Durchmesser befestigt war. Der Silberdraht wurde vor der Präparation mit einem kleinen Schnitt in den Muskel dorsal im hinteren Rumpfbereich eingebracht. Die Wunde wurde mit Gewebekleber (Histoacryl, Braun, Melsungen, Deutschland) verschlossen. Somit konnte sichergestellt werden, dass die Muskelelektrode während der Experimente nicht herausrutschte. Ebenso wurde dadurch ein Eindringen von Wasser in die Wunde verhindert. Die negative Elektrode bestand aus einem Kupferdraht, dessen Ende mit einem zu einem Kügelchen geschmolzenen (1,5 mm Durchmesser) Silberdraht ergänzt wurde.

Für die Experimente bezüglich der Objektvermessung wurde die Reizamplitude für die Ganzkörperreizung am Funktionsgenerator eingestellt und an die zuvor ermittelte Signalstärke des vom Fisch selbst generierten EODs angepasst. Dazu wurde die gleiche Messung wie zur Bestimmung der LEOD-Amplitude (Kap. 2.4) nun am curarisierten Fisch durchgeführt. Um die gleiche Reizamplitude zu erreichen, wurde die Amplitude am Funktionsgenerator so lange variiert, bis sie der Signalstärke des zuvor gemessenen EODs entsprach.

Für die Reizgebung während der Messung der EOD-Latenz wurde ein zuvor digitalisiertes EOD über den AD/DA-Wandler (power 1401, CED, Cambridge Electronic Design, UK) als Ganzkörperreiz ausgegeben. Die EOD-Latenz zwischen KomSig und ausgegendem EOD konnte mittels selbst geschriebenen Makros über die Software Spike2 (Version 5.17, CED, Cambridge Electronic Design, UK) eingestellt werden.



2.5 Datenerfassung

2.5.1 Elektroden

Die Aktivität einzelner Neurone in den verschiedenen Schichten des ELL wurde extrazellulär mit Glas-Mikroelektroden (GB 120F-10, Science Products GmbH, Hofheim, Deutschland oder Glass, Filament, Thin-Wall 1.2 MM x 0.90 MM, 4'', A-M Systems INC., Carlsborg, USA) abgeleitet. Dazu wurden die Elektroden mit einem Elektrodenpuller (Brown-Flaming Micropipette Puller Modell P-97, Sutter Instruments CO.) gezogen. Die Elektroden spitzen sind unter visueller Kontrolle mit einem Mikroskop auf etwa vier μm Spitzendurchmesser gebrochen worden. Vor Verwendung der Elektroden sind diese mit einer NaCl-Lösung (3 M), einer Chicago-Sky-Blue-Lösung (2 %ige CSB-Lösung in 0,5 M Natrium-Acetat, Sigma-Aldrich, Taufkirchen, Deutschland) oder mit Biocytin oder Neurobiotin Tracer (Vector Laboratories, INC., Burlingame, CA USA) befüllt worden (4 % Biocytin in 100 μl 3 M NaCl-Lösung, siehe Anhang A). Der Widerstand der Elektroden lag zwischen einem und fünf MOhm. In die Glaselektroden wurde während der Ableitung ein Stück chlorierten Silberdrahtes gesteckt, der mit den nachgeschalteten Geräten verbunden war. Die Chlorierung des Drahtes erfolgte über Nacht, indem der Draht in ein Gefäß mit Kaliumhypochlorid-Lösung gelegt wurde. Eine schnellere Möglichkeit war das Chlorieren nach dem Prinzip der Elektrolyse. Dazu wurde der Silberdraht in ein Becherglas mit mindestens 1 M Salzsäure gegeben. Das andere Ende des Drahtes war über einen Widerstand (470 Ohm) mit dem Minuspol einer neun V Blockbatterie verbunden. Die Gegenelektrode, ebenfalls aus Silber, war mit dem Pluspol der gleichen Batterie verbunden und wurde auch in die HCl-Lösung getaucht. Nach kurzer Zeit (5 – 10 sec) war der Ableitdraht chloriert.

Die Elektroden wurden mit einem Mikromanipulator und unter visueller Kontrolle mit einer Stereolupe (Leica MZ 12.5) über der *Valvula cerebelli* senkrecht zur Horizontalachse des Fisches positioniert. Ein motorgetriebener Mikrostepper (Piezzo-Manipulator) wurde eingesetzt, um die Elektrode in 0,5 bis zehn μm Schritten im Gehirn vorzutreiben. Die indifferente Elektrode bestand aus einem chlorierten Silberdraht, der in die



Operationsöffnung zwischen Schädelknochen und Kopfhaut oder direkt in den Muskel geschoben wurde.

2.5.2 Ableitkette

In jedem Versuch wurden zwei physiologische Signale abgeleitet, verstärkt, digitalisiert und zur späteren Analyse auf einer Computerfestplatte abgespeichert. Bei diesen Signalen handelte es sich um extrazelluläre Ableitungen (Aktionspotentiale oder Feldpotentiale) im ELL sowie um das Kommando-signal aus dem Rückenmarkt, das in nicht-curarisierten Fischen zu einer Auslösung des EODs führt (Kap. 2.4). Zusätzlich wurde während jedem Versuch der t_0 -Trigger aufgezeichnet (Kap. 2.4). Während der Experimente mit einem Ganzkörperreiz zur Bestimmung der Codierungsmechanismen elektrosensitiver Neurone wurde gleichzeitig die lokale EOD-Amplitude des vorgespielten künstlichen EODs gemessen.

Neuronale Aktivität, die über die Glas-Mikroelektrode aufgenommen wurde, ist mit einem AC Differenzialverstärker (DAM 80 AC-Differential Amplifier, World Precision Instruments, Berlin, Deutschland) verstärkt und gefiltert worden. Der Verstärkungsfaktor betrug dabei 1000fach, mit drei kHz Hochpassfilter und 300 Hz Tiefpassfilter. Während der Aufzeichnung von Aktionspotentialen wurde der Tiefpassfilter auf zehn Hz gestellt, um die Feldpotentiale herauszufiltern. Nach dem Verstärker wurde das Signal durch einen elektronischen Filter (HumBug, Quest Scientific, Vancouver, Kanada) geführt, der an die Versorgungsspannung (Europa: 50 Hz) gekoppelte Störungen (sogenanntes Netzbrummen) aus dem Signal herausrechnet. Das Ableitsignal wurde anschließend auf einem Oszilloskop dargestellt, mit einem AD/DA-Wandler (power 1401, CED, Cambridge Electronic Design, UK) digitalisiert und mit einer speziellen Software (Spike2, Version 5.17, CED, Cambridge Electronic Design, UK) auf einem Computer grafisch dargestellt. Die Originalableitungen wurden mit einer Samplingrate von 83333,3 Hz, das KomSig mit 20833,3 Hz und der t_0 -Trigger mit 1000 Hz digitalisiert. Bei den Versuchen mit Ganzkörperreiz wurde zusätzlich die LEOD-Amplitude mit 166667 Hz aufgenommen. Die Aufnahmen wurden zur späteren Analyse auf der Festplatte eines Computers (DELL Precision 360, 1,5 GHz, Windows XP)



abgespeichert. Nach der Auswertung sind die Rohdaten auf DVD-Rohlingen für die Archivierung gespeichert worden.

Das Kommandosignal wurde mit einer Silberdraht-Hakenelektrode aufgenommen, auf der der Schwanzstil des Versuchsfisches lag. Das Signal wurde vorverstärkt (PU Heinecke, Starnberg, Deutschland) und über eine Verstärker-/Filtereinheit (Verstärkung: 10000fach, drei kHz Hochpass-, 300 Hz Tiefpassfilter, Einschub im Bauelement, PU Heinecke, Starnberg, Deutschland) in ein Oszilloskop (Yokogawa DL 1540 CL) sowie in einen AD/DA-Wandler (power 1401 CED, Cambridge Electronic Design Limited, UK) geführt (Abbildung 2-2). Der erste negative Gipfel des Kommandosignals diente während der Reizgebung und zur Bestimmung der Verzögerungszeit bis zum Auslösen eines EODs als t_0 -Trigger.

2.5.3 Messung der EOD-Latenz und der lokalen EOD Amplitude (LEOD)

Das wie unter Kap. 2.4 beschrieben abgeleitete LEOD-Signal wurde mit einem Differenzverstärker (Anfertigung Elektronikwerkstatt Universität Regensburg, Deutschland) verstärkt (1000fach) und zusammen mit dem Kommandosignal mit einem AD/DA-Wandler (power 1401, CED, Cambridge Electronic Design Limited, UK) digitalisiert und in einen Computer (DELL Precision 360, 1,5 GHz, Windows XP) mit einer speziellen Messsoftware (Spike2, Version 5.17, CED, Cambridge Electronic Design Limited, UK) eingelesen und abgespeichert. Aus diesen Daten wurde noch vor einem Versuch sowohl die individuelle EOD-Latenz, als auch die LEOD-Amplitude am rechten Auge und an der Schwanzwurzel des Fisches bestimmt. Die Messungen mussten gegebenenfalls wiederholt werden, wenn der Fisch bei nachlassender Wirkung des Narkotikums von dem Styroporblock schwamm.

2.5.4 Verschiebungen der EOD-Latenz

In Experimenten, in denen der Einfluss der EOD-Latenz zwischen KomSig und EOD untersucht wurde, ist ausschließlich mit einem Ganzkörperreiz



gearbeitet worden, der in seiner Amplitude mit der des natürlichen EODs im Kopfbereich übereinstimmte.

Die Sensitivität der ‚novelty response‘ wurde getestet, indem die zuvor ermittelte natürliche EOD-Latenz des Versuchsfisches um einen festen Wert pro Versuchsdurchgang verschoben wurde. Die Verschiebungen wurden über ein Makro der Software Spike2 (Version 5.17, CED, Cambridge Electronic Design Limited, UK) eingestellt. Ein Versuchsdurchgang bestand aus 50 EODs mit EOD-Grundlatenz, gefolgt von 50 EODs mit Verschiebung und abschließend wieder 50 EODs mit EOD-Grundlatenz. Im Folgenden wird der Beginn der Verschiebung der EOD-Latenz als ONSET und das Zurückkehren zur EOD-Grundlatenz als OFFSET bezeichnet. Nach einem Durchgang wurde die Größe der Verschiebung variiert und das Protokoll erneut ausgegeben. Insgesamt wurden so 16 verschiedene Latenz-Verschiebungen ($-40\ \mu\text{s}$ bis $40\ \mu\text{s}$ in zehn μs Schritten sowie $-100\ \mu\text{s}$, $100\ \mu\text{s}$, $-1\ \text{ms}$, $1\ \text{ms}$, $-2\ \text{ms}$ und $2\ \text{ms}$) getestet. Für jede Latenz-Verschiebung wurden drei bis sechs Durchgänge wiederholt. Der gleiche Messdurchgang wurde für eine standardisierte EOD-Latenz von $4,4\ \text{ms}$ bei jedem Fisch wiederholt. Eine ausgelöste ‚novelty response‘ wurde über eine kurzfristige Veränderung in der KomSig Entladungsrates definiert. Diese Versuche wurden ohne invasive Eingriffe durchgeführt. Die Fische wurden mit $10 - 20\ \mu\text{l}$ Curarelösung (1:300) für etwa fünf bis acht Stunden immobilisiert und konnten nach Versuchende wieder in das Hälterungsbecken zurück.

2.5.5 Vermessung von rezeptiven Feldern

In Versuchen, in denen die räumliche Ausdehnung von rezeptiven Feldern elektrosensitiver Neurone im ELL vermessen wurde, ist ausschließlich mit einem Punktreiz gearbeitet worden, dessen Geometrie in Abbildung 2-3 dargestellt ist.

Während die Elektrode in den ELL vorgeschoben wurde, wurden simultan die durch die ‚corollary discharge‘ der elektrischen Organentladung evozierte Feldpotentiale überwacht. Sobald die entsprechenden ELL-Schichten erreicht worden sind (ganglionäre, plexiforme und granuläre Schicht), wurde der Vorschub der Elektrode auf $0,5$ bis einen μm pro Schritt



gedrosselt und elektrosensitive Neurone innerhalb dieser Schichten gesucht. Dies geschah entweder ganz ohne peripheren Stimulus oder mit einem Punktreiz hoher Amplitude. Sobald Zellaktivität registriert werden konnte, wurde der Punktreiz über die elektrosensitive Haut des Fisches bewegt, um das Zentrum des rezeptiven Feldes zu lokalisieren. Dies fand unter audiovisueller Hilfe über einen Lautsprecher und den Computer statt. Das Zentrum eines rezeptiven Feldes wurde als die Stelle definiert, an der ein Punktreiz mit schwacher Reizamplitude eine Antwort des abgeleiteten Neurons hervorgerufen hat. Der Punktreiz wurde nun im Zentrum des rezeptiven Feldes in etwa zwei mm Abstand zur Fischhaut befestigt.

Zunächst wurde die Aktivität des Neurons für 30 s ohne periphere Reizgebung mit den evozierten ‚corollary discharge‘ Potentialen aufgezeichnet. Anschließend wurden die Filtereigenschaften des AC Differentialverstärkers (DAM80, WPI, Berlin, Deutschland) von 300 Hz auf zehn Hz geschaltet und die Neuronaktivität wurde wiederum für 30 s aufgezeichnet. Für die Neurone sind im Folgenden Kennlinien erstellt worden. Das bedeutet, dass der Punktreiz stationär im Zentrum des rezeptiven Feldes positioniert blieb, während die Amplitude des Punktreizes in Dezibelschritten (dB-Abschwächer im Bauelement PU Heinecke, Starnberg, Deutschland) abgeschwächt wurde. Als Reizamplitude wurde eine Signalstärke gewählt, die drei dB über der Reizschwelle lag, an der die Neurone keine Änderung des Antwortmusters auf den Punktreiz mehr zeigten.

Die räumliche Ausdehnung eines rezeptiven Feldes wurde ermittelt, indem die Neuronantwort bei Punktreizung an verschiedenen Stellen der Haut aufgezeichnet wurde. Dazu wurde der Punktreiz abwechselnd in beide Richtungen auf der Längsachse des Zentrums des rezeptiven Feldes positioniert. Der Abstand zwischen zwei nebeneinander liegenden Positionen betrug dabei stets einen mm. An jeder Position wurde für 30 s gereizt und die Aktivität der Zelle aufgenommen, um genügend Reizintervalle pro Position zu erhalten. Zwischen zwei Reizperioden wurde der Punktreiz für weitere 30 s abgestellt, um eine Adaptation der Zelle auf den Reiz zu verhindern. In einigen Fällen war es möglich, diese Messung nicht nur in der Längsachse des Zentrums durchzuführen, sondern auch in weiteren Längsachsen, die ober- und unterhalb der Zentrumsachse lagen. Die Position des Zentrums des



rezeptiven Feldes wurde genauso wie die Penetrationsstelle der Ableitelektrode zu Zwecken einer späteren Verifizierung vermerkt.

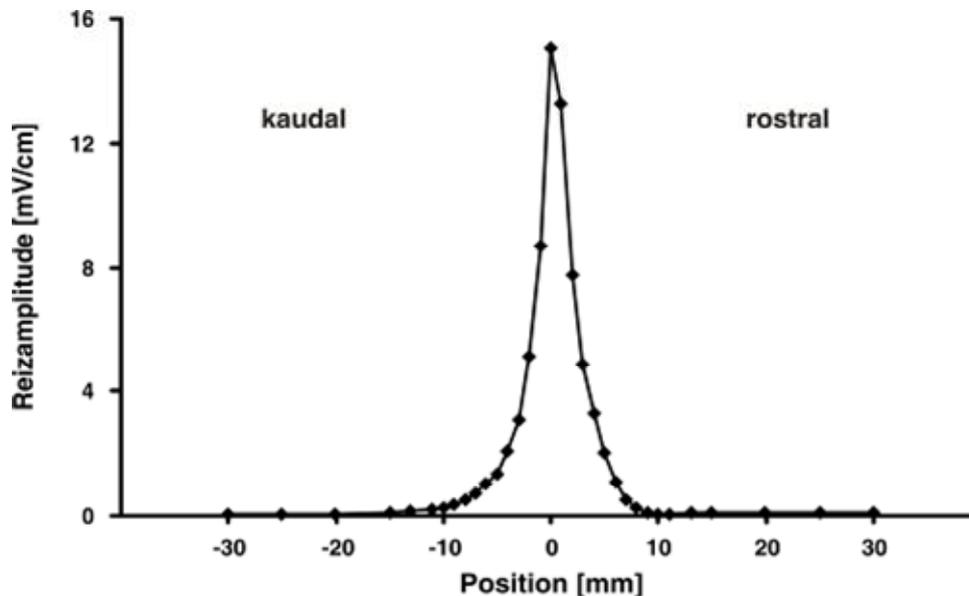


Abbildung 2-3: Darstellung der Reizamplitude des Punktreizes während der Vermessung der rezeptiven Felder. Position *Null* markiert das Zentrum des rezeptiven Feldes (Abszisse), an der auch die Ableitelektrode platziert war. Die Ordinate zeigt die Reizamplitude in mV/cm.

2.5.6 Antworten elektrosensorischer Neurone auf Objekte unterschiedlicher Materialien

Für Experimente, in denen das Antwortmuster elektrosensorischer Neurone des ELL auf Objekte unterschiedlicher Materialien untersucht wurde, ist während der Messung ausschließlich mit dem Ganzkörperreiz gearbeitet worden.

Als Objekte dienten je ein Messing- und ein Acrylwürfel. Beide hatten eine Kantenlänge von $4 \times 4 \times 4 \text{ mm}^3$ und waren über einen isolierten Kupferdraht an einem L-förmigen Halter (ebenfalls aus Acryl) befestigt (Abbildung 2-4).

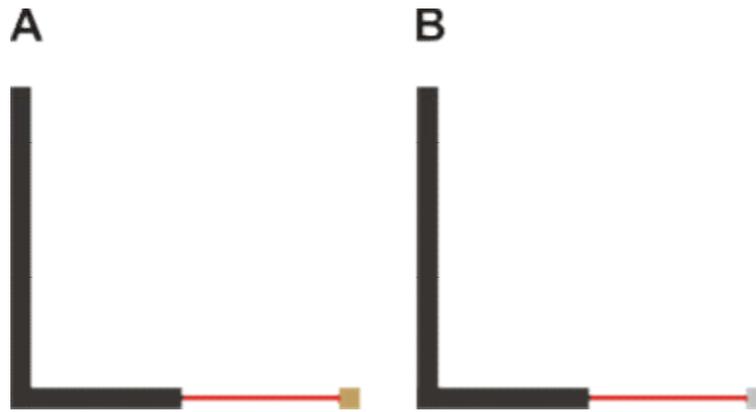


Abbildung 2-4: Skizzen der Objekte, die während der Experimente zur Untersuchung der Codierungsmechanismen elektrosensitiver Neurone eingesetzt worden sind. (A) zeigt den Messingwürfel, (B) den Acrylwürfel jeweils am rechten Ende der L-förmigen Objekthalter. Erläuterungen siehe Text.

Wurde das Zentrum des rezeptiven Feldes der abgeleiteten Zelle mittels Punktreizung lokalisiert, so ist die Stelle vermerkt und der Punktreiz entfernt worden. Zu Beginn des Experiments wurde das Antwortverhalten des Neurons ohne jeglichen peripheren Reiz für 30 s aufgezeichnet. Anschließend wurde der Ganzkörperreiz mit der zuvor bestimmten Amplitude (Kap. 2.4) zugeschaltet, um die neuronale Aktivität auf das künstlich generierte EOD-Signal ohne Objekt zu untersuchen. Gleichzeitig wurde die lokale Reizamplitude im Zentrum des rezeptiven Feldes gemessen. Dazu wurde die LEOD-Elektrode auf der orthogonalen Achse stationär im Zentrum des rezeptiven Feldes positioniert. Der Abstand zur Fischhaut betrug stets einen mm. Danach wurde eines der beiden Objekte in den beweglichen Halter montiert und ebenfalls im Zentrum des rezeptiven Feldes, jedoch direkt vor die LEOD-Elektrode, positioniert (Abbildung 2-5). Im Anschluss wurde das Antwortverhalten des Neurons in ähnlicher Art und Weise wie bei der Vermessung des rezeptiven Feldes (Kap. 2.5.5) untersucht, nämlich indem das Objekt an verschiedenen Stellen auf der Längsachse, die durch das Zentrum des rezeptiven Feldes des Neurons führt, positioniert und gleichzeitig die neuronale Aktivität aufgezeichnet worden ist. Auch hier betrug der Abstand zwischen zwei nebeneinander liegenden Positionen einen mm.



Abbildung 2-5: Versuchsanordnung während der Versuche der objektabhängigen Amplitudenmodulation. Die LEOD-Elektrode ist bei den Messungen stationär im Zentrum des rezeptiven Feldes des abgeleiteten Neurons verblieben, während das Objekt in der Längsachse des Fisches durch das Zentrum des rezeptiven Feldes des Neurons bewegt worden ist, hier durch Pfeile angedeutet.

2.6 Analyse und Statistik

Die mit einem AD/DA Wandler (power 1401, CED, Cambridge Electronic Design Limited, UK) digitalisierten und mit der Mess-Software Spike2 (Version 5.17, CED, Cambridge Electronic Design Limited, UK) erfassten Ableitungen sind zwecks späterer Auswertung auf einer Computerfestplatte abgespeichert worden.

2.6.1 Datenaufbereitung

Unterstützt von in der Mess-Software eingebetteten Analysefunktionen („new wavemark“) sind die Aktionspotentiale (AP) der Originalableitungen in TTL-Pulse, sogenannte ‚events‘, umgewandelt worden. Anschließend wurde mit Hilfe eines selbst geschriebenen Makros die Anzahl der ermittelten AP je Interkommandointervall sowie die Latenz des ersten auftretenden AP nach t_0 ermittelt. Ein weiteres Makro (Goenechea 2002) wurde eingesetzt, um Rasterdiagramme und Peristimulus-Zeit-Histogramme (PSTH) zu erstellen. Die Klassenbreite bei den PSTH betrug dabei stets 0,5 ms.

Da die Versuchstiere in dieser Arbeit den Ausgabezeitpunkt der elektro-sensorischen Reize selbst getriggert haben, muss für die oben beschriebenen Darstellungsformen folgendes berücksichtigt werden: bei einer temporären Erhöhung der KomSig-Entladungsrate konnte es vorkommen, dass sich die



Intervalldauer zwischen zwei t_0 -Triggern stark verringerte. In diesen Fällen konnte nicht die gleiche Zeitachse für die PSTH und Rasterdiagramme dargestellt werden. Das bedeutet, dass bei einer Erhöhung der KomSig-Entladungsrates auf beispielsweise zehn Hz, die entsprechenden Diagramme bereits nach 100 ms endeten. Generell wurden für die Analysen nur die ersten 100 ms nach t_0 berücksichtigt, da dies als der Zeitraum angenommen wurde, in dem die ‚corollary discharge‘ einen Einfluss auf das Antwortverhalten elektrosensitiver Neurone hat.

Für die Entladungsrates wurden Mittelwerte mit den dazugehörigen Standardabweichungen ermittelt. Dazu wurde über alle Aktionspotentiale gemittelt, die in einem Intervall von Null (t_0) bis 100 ms in mindestens 30 bis maximal 50 Wiederholungen (30 – 50 Rasterspuren) auftraten. Um Mittelwerte und Standardabweichungen der Latenz des ersten Aktionspotentiale, der nach t_0 auftrat, zu berechnen, wurde über alle Latenzwerte des ersten Aktionspotentials aus den gleichen Wiederholungen gemittelt. Die Entladungsrates und Latenzen wurden berechnet, indem die Rohdaten als ASCII Dateien abgespeichert und in das Tabellenkalkulationsprogramm MS Excel (MS Office, Microsoft) importiert wurden. Mit Hilfe von Excel erfolgten die Berechnung und die Darstellung als Diagramm. Die 2D-Farbplots der rezeptiven Felder wurden mit Hilfe der Software MatLab (V 7.0 R14, Mathworks) sowie selbst geschriebener Makros erstellt.

2.6.2 EOD-Latenz und lokale EOD-Amplitude

Die lokale EOD-Amplitude wurde für jeden Fisch individuell wie unter Kap. 2.5.3 beschrieben bestimmt. Der Mittelwert der positionsabhängigen EOD-Amplitude wurde mit der Messsoftware Spike2 über eine komplette Aufnahmespur erstellt und notiert.

Für die Bestimmung der Zeitverzögerung zwischen t_0 und dem Auftreten eines EOD wurde der Mittelwert aus zehn Puls-Intervallen des Fisches vor dem Versuch ermittelt. Dieser individuelle Wert wurde bei den anschließenden Experimenten eingesetzt.

Zur Klärung einer bestehenden Abhängigkeit der EOD-Latenz von verschiedenen Faktoren wurden abhängige (biotische) und unabhängige



(abiotische) Parameter statistisch ausgewertet. Biotische Parameter waren solche, die für jeden Fisch individuell galten. Diese waren: 1. das Gewicht in Gramm [g], 2. die Länge der Fische, gemessen von der Spitze des Schnauzenorgans bis zur Gabelung der Schwanzflosse [cm] sowie als dritter Parameter der Konditionsindex (Formel 2.1) der Fische nach (Bolger und Connolly 1989).

$$\text{Konditionsindex} = \frac{(100 * \text{Gewicht [g]})}{(\text{Standardlänge [cm]})}$$

Formel 2.1

Abiotische Parameter waren der Leitwert (in $\mu\text{S}/\text{cm}$) und die Temperatur (in Grad Celsius) des Wassers im Versuchsbecken zur Zeit der LEOD-Messung.

Die Abhängigkeiten zwischen der gemittelten EOD-Latenz und den oben genannten Parametern wurden statistisch nach Pearson-Korrelationskoeffizienten errechnet.

2.6.2.1 Sensitivität der ‚novelty response‘

Die Bedeutung der zeitlichen Koordinierung der EOD-Latenz zwischen KomSig und EOD auf das aktive elektrosensorische System wurde mit zwei sich ähnelnden Methoden ausgewertet. Für beide Methoden wurde die Sensitivität zwischen der individuell gemessenen EOD-Latenz des Versuchstieres und einer standardisierten EOD-Latenz von 4,4 ms verglichen.

Die erste Methode berücksichtigt die Intervalldauer zwischen zwei aufeinander folgenden Kommandosignalen. Für die Auswertung wurden pro Verschiebung der EOD-Latenz 50 KomSig Intervalle vor und 20 KomSig Intervalle nach ONSET, beziehungsweise 20 KomSig Intervalle vor und 50 KomSig Intervalle nach OFFSET analysiert. Daraus ergab sich eine Gesamtanzahl von 140 Intervallen pro Durchgang. Die Analyse erfolgte nach dem Datenreduktionsverfahren von Hall et al. (1995). Da die einzelnen Intervallzeiten bereits von Spike2 ausgegeben werden, konnte dieser erste Schritt übersprungen werden. So wurde im folgenden Schritt die Änderung der Intervall-



dauer (Δ -Intervall) für jeden Datensatz ermittelt, indem das Intervall $n-1$ von dem Intervall n subtrahiert wurde. Dadurch reduzierte sich die Anzahl der Daten pro Datensatz auf 139 Δ -Intervall-Werte. Anschließend wurden für alle Durchgänge einer Verschiebung der EOD-Latenz die Δ -Intervall-Werte gemittelt. Im nächsten Schritt wurde ein Mittelwert für das Hintergrundrauschen mit Standardabweichung aus den Δ -Intervall Werten 1 – 49 und 120 – 139 ermittelt. Im letzten Schritt erfolgte eine Z-Transformation. Dazu wurde der Wert für das Hintergrundrauschen von jedem Δ -Intervall-Wert subtrahiert und durch die Standardabweichung des Rauschens geteilt (siehe Formel 2.2). Ein normierter Intervallwert größer als 1,96 oder kleiner als -1,96 nach ONSET (Intervall 50, 51, 52) oder nach OFFSET (Intervall 90, 91, 92) zeigt eine signifikante Änderung der Intervalldauer und ist mit einer ‚novelty response‘ gleichzusetzen.

$$Intervall_{normiert} = \frac{(MW \Delta Intervall - Hintergrundrauschen)}{(Standardabweichung Rauschen)}$$

Formel 2.2

Eine weitere Analysemethode berücksichtigt die Änderung der Pulsfrequenz (Δf) auf ein Reizereignis (ONSET, bzw. OFFSET). Dazu wurden die mittleren Frequenzen aus je zehn EOD Frequenzwerten vor ($f_{ungereizt}$) und nach ONSET (f_{ONSET}) sowie zehn EOD Frequenzwerte nach OFFSET (f_{OFFSET}) für jeden Versuchsfisch und jede Verschiebung der EOD-Latenz berechnet. Die Änderung der Pulsfrequenz auf ein Ereignis wurde ermittelt, indem nun die mittlere Frequenz, die auf eins der beiden Ereignisse folgt, von der mittleren Frequenz ohne Reizung subtrahiert wurde (Formel 2.3 A, B). Mit diesen Werten wurde anschließend der Δf -Wert aller Versuchsfische mit der gleichen Verschiebung der EOD-Latenz gemittelt und die Standardabweichung berechnet.



$$(A) \Delta f_{\text{ONSET}} = f_{\text{ONSET}} - f_{\text{ungereizt}}$$

$$(B) \Delta f_{\text{OFFSET}} = f_{\text{OFFSET}} - f_{\text{ungereizt}}$$

Formel 2.3

Als Referenz Frequenz auf eine Verschiebung der EOD-Latenz wurde ein „Pseudoshift“ in der gleichen Sequenz angenommen und in gleicher Art und Weise ausgewertet wie oben beschrieben. Für diese als ‚False-Alarm‘-RATE (FAR) bezeichnete Auswertung wurde das Eintreten eines Ereignisses (ONSET, bzw. OFFSET) theoretisch um jeweils 15 Pulse nach vorne verschoben. Statistisch wurde das Δf der tatsächlichen Verschiebung der EOD-Latenz gegen das Δf des Pseudoshifts mit einem gepaarten t-test (SPSS, V. 12.0) getestet.

2.6.3 Rezeptive Felder

Rezeptive Felder (RF) wurden anhand des Antwortverhaltens des Neurons auf einen Reiz beschrieben, d. h., ob ein elektrosensorischer Stimulus auf der Haut eine Erregung oder eine Hemmung der Zelle bewirkt. Die räumliche Ausdehnung des rezeptiven Feldes wurde zum einen anhand der Anzahl der Aktionspotentiale und zum anderen durch die Latenz des ersten Aktionspotentials bestimmt. Dabei wurden folgende Parameter bewertet: der maximale Durchmesser des gesamten rezeptiven Feldes sowie der Zentrumsregion eines RF und die Gesamtfläche eines rezeptiven Feldes, beziehungsweise des Zentrums. Für alle untersuchten Neurone wurde der maximale Durchmesser des gesamten RF und des Zentrums bestimmt. Dazu wurde nur die Achse ausgewertet, die direkt durch das Zentrum führte. Eine Flächenbestimmung erfolgte nur dann, wenn ein rezeptives Feld komplett vermessen werden konnte. Die Grenzen der rezeptiven Felder wurden ermittelt, indem das Antwortverhalten der Zelle auf einen elektrosensorischen Reiz (Entladungsrate, beziehungsweise Latenz) an verschiedenen Körperstellen mit der Spontanaktivität der Zelle verglichen wurde. Zur Bestimmung der Grenzpunkte des gesamten rezeptiven Feldes sowie des Zentrums wurde



eine einfaktorielle ANOVA (SPSS V. 12.0) eingesetzt. Grenzpunkte wurden definiert als diejenigen Positionen auf der Haut, an denen die Entladungsrates/Latenz zum ersten Mal einen signifikanten Unterschied zur Spontanaktivität aufwies. Zusätzlich wurde mit einem nicht-parametrischen Test (Mann-Whitney-U, SPSS V 12.0) untersucht, ob Unterschiede in der räumlichen Ausprägung der RF zwischen E-Zellen und I-Zellen sowie zwischen den einzelnen Zelltypen innerhalb einer Klasse existieren (gepaarter t-test, SPSS V 12.0). Schließlich wurden alle analysierten Parameter (Durchmesser und Fläche) auf Abhängigkeit von der Position auf der Haut, an der das Zentrum eines rezeptiven Feldes lokalisiert wurde, untersucht (Pearson, SPSS V 12.0).

Schließlich wurden die rezeptiven Felder strukturell in drei verschiedene Klassen unterteilt. Die Klassifizierung der RF wurde ähnlich der Studie von Bastian (1975) durchgeführt. Die rezeptiven Felder wurden als 1) **einfach** bezeichnet, wenn die Zentrumsregion regelmäßig und von rundlicher Gestalt war und kein antagonistisches Umfeld hatte; 2) als **komplex** wurde ein RF bezeichnet, wenn das Zentrum des RF zusätzlich von antagonistischen Zentrums-Umfeld Bereichen umgeben und das gesamte RF in der rostro-caudalen oder der ventrolateralen Achse des Fisches gestreckt war und 3) als **sehr komplexe** RF, wenn mehrere Zentrums-Regionen und Umfeld Bereiche definiert werden konnten und das RF keine eindeutige Symmetrie mehr aufwies.

2.6.4 Zellklassifizierung

Entsprechend vorhandener Untersuchungen von Mohr et al. (2003a, 2003b) sowie Bell und Grant (1992) und Goenechea und von der Emde (2004) wurde versucht, die extrazellulär abgeleiteten Neurone physiologisch beschriebenen Zelltypen zuzuordnen. Für die Zuteilung zu den jeweiligen Zelltypen wurden folgende charakteristische Parameter gewählt: 1. das Auftreten zeitlich synchroner AP (Salve) als Antwort sowohl auf einen elektrosensorischen Reiz, als auch auf die ‚corollary discharge‘ der elektrischen Organentladung (EOCD) alleine ohne periphere Reizgebung. Ein zweiter Parameter war die Anzahl an



AP innerhalb einer Salve und schließlich drittens, ob das erste Aktionspotential durch Erhöhung der Reizamplitude unterdrückt werden konnte.

2.6.5 Antworten der ELL-Neurone auf Objekte unterschiedlicher Materialien

Die Analyse des Antwortmusters auf Objekte verschiedener Materialien erfolgte analog zur Auswertung der rezeptiven Felder. Zusätzlich wurde für jede Position des Objekts die lokale EOD-Amplitude im Zentrum des rezeptiven Feldes eines Neurons gemessen (Kap. 2.5.6) und pro Aufnahmeepisode gemittelt. Als statistischer Test wurde der Korrelationskoeffizient nach Pearson (SPSS V 12,0) verwendet.

2.7 Verifizierung der Ableitstellen

Die Ableitstellen wurden mit physiologischen und histologischen Methoden verifiziert.

2.7.1 Physiologisch

Geeignete Ableitstellen wurden während eines Versuches über physiologische Kriterien gesucht. Aus früheren Studien (Bell et al. 1992) war bekannt, dass die evozierten Potentiale der ‚corollary discharge‘ im ELL für jede Schicht charakteristische Verläufe zeigen. So konnte anhand der publizierten Vergleichsdaten während eines Experiments die Schicht, in der sich die Ableitelektrode zu diesem Zeitpunkt befand, bestimmt werden. Die Ableitungen sollten in der ganglionären, plexiformen oder granulären Schicht der medialen Zone des ELL vorgenommen werden. Um die Position der Elektrodenspitze exakt zu verifizieren, wurden zusätzlich histologische Methoden angewandt (Kap. 2.7.2). Die Markierungen wurden jeweils nach der letzten Ableitung eines Versuchs vorgenommen.



2.7.2 Histologisch

Die Ableitstellen im ELL wurden mit verschiedenen histologischen Methoden verifiziert. Dazu Glas-Mikroelektroden, die wie unter Kap. 2.5.1 beschrieben hergestellt worden sind, anstatt mit einer drei molaren NaCl-Lösung entweder mit dem Farbstoff Chicago-Sky-Blue (2%ige Chicago-Sky-Blue Lösung in 0,5 Molar Natrium-Acetat, Sigma-Aldrich) oder mit dem Neurotracer Biocytin (2% Biocytin in 3M NaCl) befüllt. Mit der so präparierten Glas-Mikroelektrode wurde an der Ableitstelle einer der beiden Farbstoffe injiziert. Die Rezepte für die Injektionslösungen befinden sich im Anhang A.

2.7.2.1 Chicago-Sky-Blue Färbung

Die Injektion des Chicago-Sky-Blue Farbstoffes erfolgte stets an der Position der letzten Ableitung eines Versuchs. Um die Färbung vorzunehmen, wurde drei bis vier Minuten ein Gleichstrom von drei bis fünf μA in die Ableitkette geschaltet. Dazu wurde der positive Pol an die Ableitelektrode geklemmt, während der negative Pol auf die indifferente Elektrode gelegt wurde. Alle nachgeschalteten Verstärker wurden während der Injektion abklemmt, um eine Schädigung durch Überspannung an den Geräten zu vermeiden. Die Färbung erfolgte über eine Gleichstromquelle (Eigenbau Michael Hofmann). Nach der Injektion verblieb die Elektrode für weitere zehn min im Gehirn und wurde dann mit dem Mikrostepper langsam aus dem Gehirn herausgefahren. Das Versuchstier wurde kurz danach mit einer hochkonzentrierten MS-222 Lösung (10 g/l) beatmet, bis der Fisch eingeschläfert war. Dies war notwendig, da der Farbstoff in lebendem Gewebe schnell von der Injektionsstelle weg diffundiert und dann kaum mehr nachweisbar ist. Wenn der Fisch kein Kommandosignal mehr produzierte, wurde von einer tiefen Narkose oder dem Tod des Tieres ausgegangen. Dies wurde zusätzlich visuell mit einer Stereolupe (Leica MZ 12,5) überprüft. Dabei wurde darauf geachtet, ob der Blutfluss in gut sichtbaren Gefäßen auf der *Valvula cerebelli* zum erliegen kam. Wurde der Tod des Tieres festgestellt, wurde der Fisch aus dem Versuchsbecken genommen. Anschließend wurde das Gehirn frei präpariert und Fixierlösung gegeben (4% Glutardialdehyd in 0,1 M Phosphatpuffer). Das Hirn wurde so



für mindestens zwölf Stunden in den Kühlschrank gestellt, bis es weiter verarbeitet worden ist.

2.7.2.2 Biocytin / Neurobiotin Färbung

Injektionen mit Biocytin oder Neurobiotin erfolgten ebenfalls an der Position der letzten Ableitstelle eines Versuchs. Dazu wurde für fünf min mit einem Injektionsgerät (Eigenbau M. Hofmann) ein Gleichstrom von fünf bis sechs μA auf die Ableitelektrode gelegt. Da der Neurotracer positiv geladen ist und vermieden werden sollte, dass die Elektrode polarisiert und dann kein Strom mehr fließen kann, wurde der Vorgang mit vertauschter Polarität wiederholt. Wie bei der Chicago-Sky-Blue Färbung wurden auch hier die nachgeschalteten Geräte von der Ableitkette entkoppelt, um Schädigungen durch etwaige Überspannung zu vermeiden. Nach der Injektion wurde die Ableitelektrode für weitere 60 min an Ort und Stelle belassen, bevor sie mit dem Mikrostepper aus dem Gehirn herausgefahren wurde. Der Fisch wurde für weitere zwölf Stunden unter Beatmung im Aufbau, um einen ausreichenden Weitertransport des Biocytin zu gewährleisten. Anschließend wurde der Fisch mit MS-222 Lösung (0,03 g/l) narkotisiert. Sobald kein Kommandosignal mehr feststellbar war, wurde der Fisch in eine Präparierschale überführt und transkardial perfundiert. Dazu wurde der Fisch zunächst mit Fixiernadeln festgesteckt und ventral vom After bis zum Brustkorb vorsichtig aufgeschnitten. Sobald das Fischherz frei präpariert war, wurde eine Injektionsnadel mit einem kleinen Schnitt in den Ventrikel des Herzens eingeführt. Um das Abfließen von Blut und Perfusionslösung zu gewährleisten, wurde zusätzlich das Atrium mit einer Mikrometerschere angeschnitten. Zunächst wurde das Blutgefäßsystem des Fisches mit Ringerlösung (Rezept siehe Anhang A) und anschließend mit Fixierlösung (4%ige Glutardialdehyd in 0,1M Phosphatpuffer, Anhang A). Nach zehn bis 15 min Perfusionsdauer wurde das Gehirn heraus präpariert und bis zur Weiterverarbeitung in Fixierlösung (4%ige Glutardialdehydlösung in 0,1M Phosphatpuffer, Anhang A) im Kühlschrank verwahrt.



2.7.2.3 Anfertigung von Schnitten

Die fixierten Gehirne wurden in einem Kühltank für mindestens einen Tag bis zur weiteren Verarbeitung aufbewahrt. Histologische Schnitte wurden mit einem Vibratom (Vibratome 1500 sectioning system, TSE systems, Bad Homburg, Deutschland) angefertigt. Dazu wurde mit einer scharfen Rasierklinge ein kleines Stück am rostralen Ende des Gehirns möglichst gerade abgeschnitten. Das übrige Gehirn wurde mit Sekundenkleber mit der Schnittfläche in ein Auffanggefäß geklebt. Eine 2%ige Agaroselösung, die dann über das Gehirn geträufelt wurde, grenzte die Flexibilität des Hirns beim späteren Schneiden ein. Die Schnittdicke betrug zwischen 50 und 80 μm . Die Schnitte wurden in einem 0,1M Phosphatpuffer-Bad aufgefangen. Bei den Chicago-Sky-Blue Färbungen wurden die Schnitte auf Objektträger aufgezogen, bei Biocytin Injektionen wurden sie für den anschließenden Entwicklungsprozess sortiert in Gitterkörbchen mit 0,1M Phosphatpuffer untergebracht.

2.7.2.4 Gegenfärbung und Biocytin Entwicklungsprozess

Zur Gegenfärbung der Chicago-Sky-Blue Injektion wurde der Farbstoff Neutralrot verwendet. Das Färbeprotokoll befindet sich im Anhang A.

Der Neurotracer Biocytin wurde mit einem speziellen Entwicklungsprozess (Protokoll siehe Anhang A) sichtbar gemacht (Adams 1981; Hsu et al. 1981).

2.7.2.5 Analyse

Nach erfolgter Gegenfärbung, beziehungsweise Entwicklung, wurden die Schnitte mit einem Einbettmedium (Roth Histo Kit) eingedeckelt. War das Einbettmedium ausgehärtet, so wurden die Schnitte auf erfolgreiche Markierungen an den physiologischen Stellen unter einem Mikroskop untersucht. Bei den Biocytin/Neurobiotin Injektionen wurde außerdem darauf geachtet, ob es Projektionen in höhere Gehirnareale gab oder ob retrograde Anfärbungen auftraten. Die Schnitte wurden nicht quantitativ ausgewertet.



KAPITEL 3

ERGEBNISSE

Der Ergebnisteil besteht aus insgesamt drei Teilen. Im ersten Teil (Kap. 3.2) wird auf die individuelle Zeitverzögerung (EOD-Latenz) zwischen dem ersten negativen Gipfel des Kommandosignals (t_0) und dem Auftreten der elektrischen Organentladung (EOD) eingegangen (Abbildung 2-1). In Kap. 3-3 werden die Resultate zur Vermessung der rezeptiven Felder von elektro-sensitiven Neuronen des elektrosensorischen lateralen Seitenlinienlobus (ELL) mit einem Punktreiz vorgestellt. Der dritte Teil (Kap. 3.4) befasst damit, wie ELL-Neurone auf die Anwesenheit von Objekten unterschiedlichen Materials im elektrischen Feld des Fisches reagieren.

3.1 Versuchstiere

Die Versuchstiere ($N = 51$) waren im Mittel 13,39 cm lang (min/max: 6,6 – 19,25 cm Totallänge, TL) und 15,96 g schwer (min/max: 2,4 – 34 g).

In 26 Fällen wurde zusätzlich zur Gesamtfischlänge (Totallänge, TL [cm], gemessen von der Spitze des Schnauzenorgans bis zur Schwanzgabelung) auch die Länge des Schnauzenorgans (SO [cm], gemessen von der Spitze bis zur Maulöffnung) ermittelt. Das Schnauzenorgan war im Mittel 1,28 cm lang. Das kürzeste Schnauzenorgan maß 0,75 cm, das längste 1,8 cm. Das Schnauzenorgan nahm im Durchschnitt etwa zehn Prozent der Gesamtlänge eines Fisches ein. Der Zusammenhang zwischen der Gesamtlänge eines Fisches und der Länge seines Schnauzenorgans war hochsignifikant (Pearson: $N = 26$; $R = 0,744$; $p < 0,01$). Je länger der Fisch, desto länger also sein Schnauzenorgan (Abbildung 3-1).

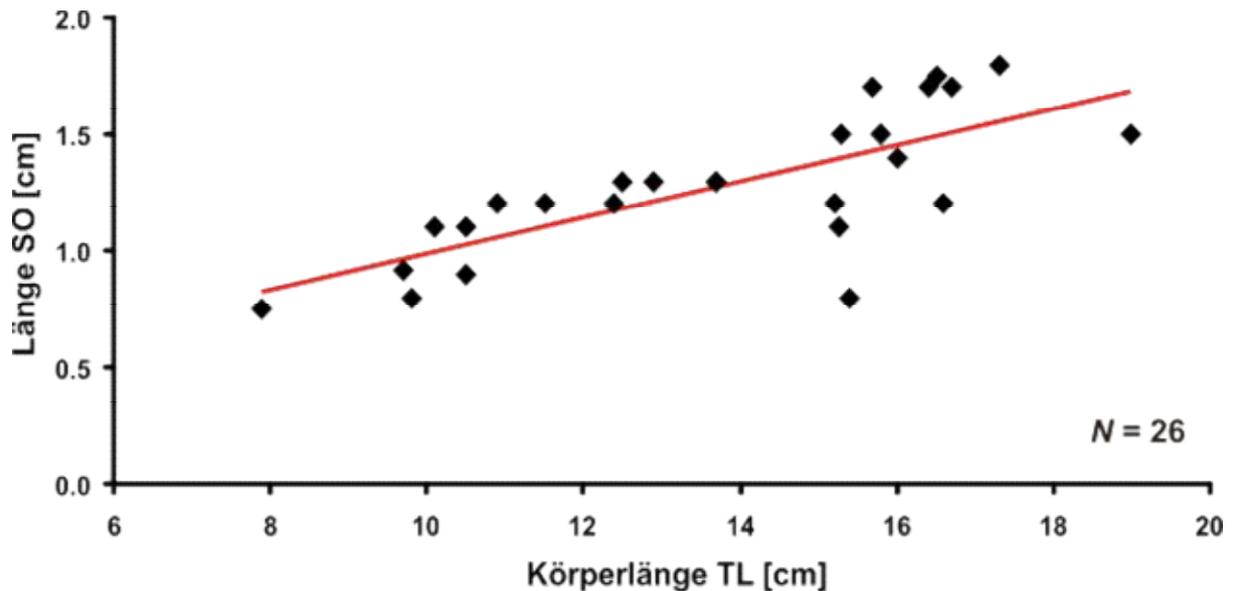


Abbildung 3-1: Abhängigkeit der Länge des Schnauzenorgans (SO, Ordinate) von der Körperlänge des Fisches (Abszisse). Erläuterungen befinden sich im Text.

Dieses Ergebnis wurde der Zonierung der Körperoberfläche zugrunde gelegt. So umfasste der Bereich Schnauzenorgan die Strecke Null bis zehn Prozent, der Bereich Kopf zehn bis 25% und der Rumpf 25 bis 60% der Fischlänge (Abbildung 3-7). Der Bereich nach 60% (Schwanz) wurde während der physiologischen Experimente nicht berücksichtigt, da hier keine rezeptiven Felder von ELL-Neuronen gefunden werden konnten und die Dichte der Elektrozeporen im Vergleich zu weiter rostral gelegenen Körperpartien stark reduziert ist (Harder 1968; Quinet 1971; Hollmann und von der Emde 2004).

3.2 Untersuchungen zur EOD-Latenz

In insgesamt 50 Fällen wurde der Zusammenhang zwischen der individuellen Zeitverzögerung (EOD-Latenz, Abbildung 2-1) zwischen t_0 und dem Auftreten eines EODs untersucht. Dabei wurde die Abhängigkeit biotischer und abiotischer Faktoren analysiert. Biotische Faktoren waren solche, die ausschließlich vom Fisch ausgingen. Dazu zählten die Körperlänge (TL, $n = 43$), gemessen von der Spitze des Schnauzenorgans bis zur Gabelung der Schwanzflosse, das Gewicht ($n = 41$) sowie der Konditionsindex (KI, $n = 30$) der Fische. Als abiotische Faktoren wurden die Temperatur ($n = 22$) und der elektrische Leitwert ($n = 15$) analysiert, die zur Zeit der Messung im



Versuchsbecken vorlagen. In weiteren zwölf Versuchen wurde der Einfluss einer zeitlich verschobenen EOD-Latenz auf die Sensitivität der ‚novelty response‘ (NR) getestet (Kap. 3.2.2).

3.2.1 Biotische und Abiotische Faktoren

Es wurden EOD-Latenzen zwischen 1,82 und 4,56 ms nach t_0 gemessen. Der kleinste Fisch (Körperlänge: 6,6 cm TL) hatte eine EOD-Latenz von 3,99 ms nach t_0 . Der größte Fisch (Körperlänge: 19,3 cm TL) hatte eine EOD-Latenz von 2,55 ms nach t_0 .

Es zeigte sich, dass keiner der drei untersuchten biotischen Faktoren einen signifikanten Einfluss auf die EOD-Latenz hatte (Tabelle 3-1; Abbildung 3-2).

Tabelle Kap. 3-1: Biotische Faktoren, deren Einfluss auf die EOD-Latenz der Fische getestet wurden (Korrelation nach Pearson, 2-seitig).

	Länge TL [cm]	Gewicht [g]	Konditionsindex
EOD-Latenz [ms]	Pearson: -0,14 p = 0,927 n = 43	Pearson: 0,12 p = 0,459 n = 41	Pearson: -0,09 p = 0,621 n = 30

So konnte bei kürzeren Versuchsfischen mitunter die gleiche EOD-Latenz zwischen t_0 und dem nachfolgenden EOD gemessen werden wie bei längeren Tieren (Pearson: -0,14; p = 0,927; n = 43, Abbildung 3-2 A). Auch das Gewicht hatte keinen Einfluss auf die EOD-Latenz, wie Abbildung 3-2 B deutlich zeigt (Pearson: 0,12; p = 0,459; n = 41). Der leichteste Fisch wog 2,4 g, der schwerste 34 g. In Abbildung 3-2 C ist die EOD-Latenz gegen den Konditionsindex der Fische aufgetragen. Auch hier ließ sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen diesem Faktors und der gemessen EOD-Latenz ausmachen (Pearson: -0,09; p = 0,621; n = 30).

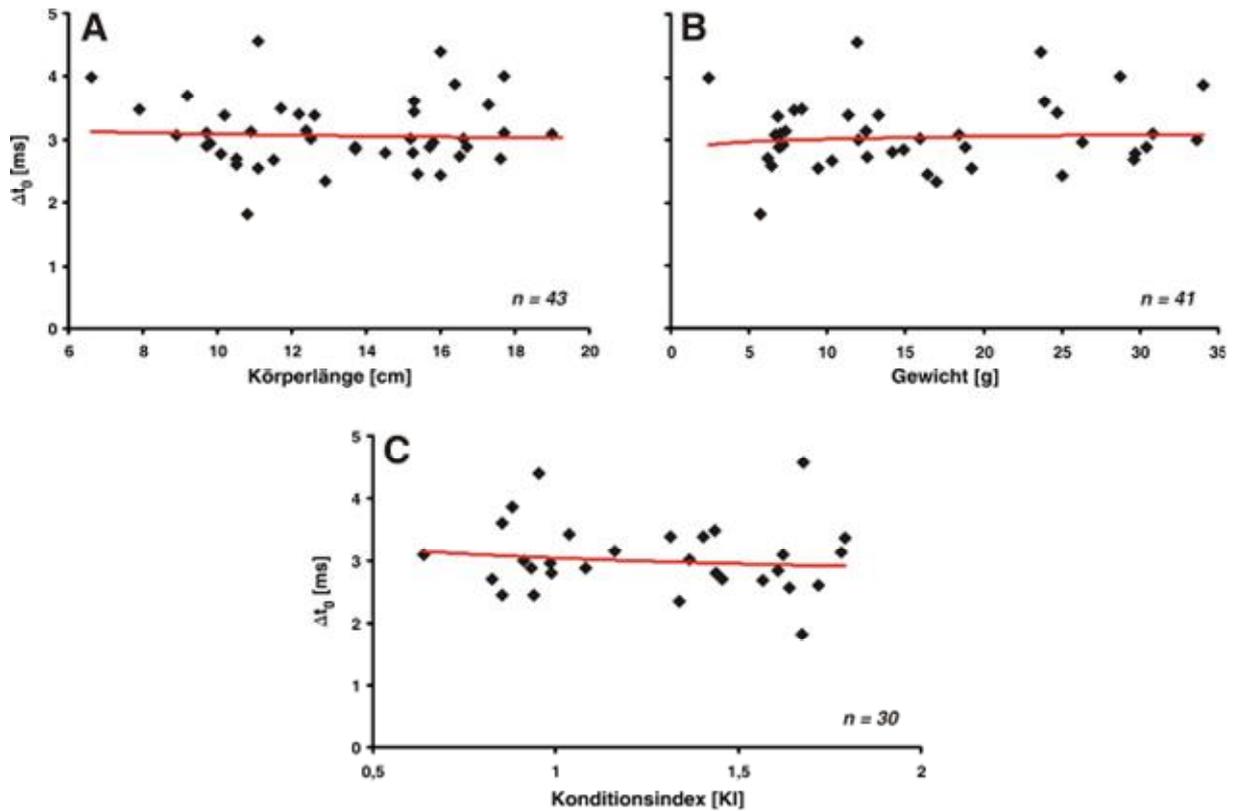


Abbildung 3-2: Abhängigkeiten von biotischen Parametern und der EOD-Latenz. Die Ordinate zeigt in allen Auftragungen die EOD-Latenz in ms, während die Abszisse die Körperlänge (A), das Gewicht (B) und den Konditionsindex (C) der Fische darstellt.

Die gemessenen Wassertemperaturen im Versuchsbecken zur Zeit der Messungen der EOD-Latenz lagen zwischen 19,3 und 26,6 °C und die elektrischen Leitwerte zwischen 67,9 und 227 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Die Versuche zum Einfluss des Leitwerts wurden bei konstanter Wassertemperatur durchgeführt. Es zeigte sich, dass die getesteten abiotischen Faktoren (Wassertemperatur und elektrischer Leitwert) einen deutlichen Einfluss auf die EOD-Latenz hatten (Tabelle 3-2; Abbildung 3-3).

Tabelle 3-2: Abiotische Faktoren, deren Einfluss auf die EOD-Latenz der Fische getestet wurden (Korrelation nach Pearson, 2-seitig).

	Temperatur VB [°C]	Leitwert VB [$\mu\text{S}/\text{cm}$]
EOD-Latenz [ms]	Pearson: -0,63** p = 0,002 n = 22	Pearson: -0,66* p = 0,01 n = 14



Je höher also die Temperatur im Versuchsbecken war, desto kürzer war die EOD-Latenz. Dieser Zusammenhang war signifikant (Pearson: -0,63; $p = 0,002$; $n = 22$; Abbildung 3-3 A). Auch ein höherer elektrischer Leitwert des Wassers führte zu einer signifikant kürzeren EOD-Latenz bei den Fischen (Pearson: -0,66; $p = 0,01$; $n = 14$; Abbildung 3-3 B).

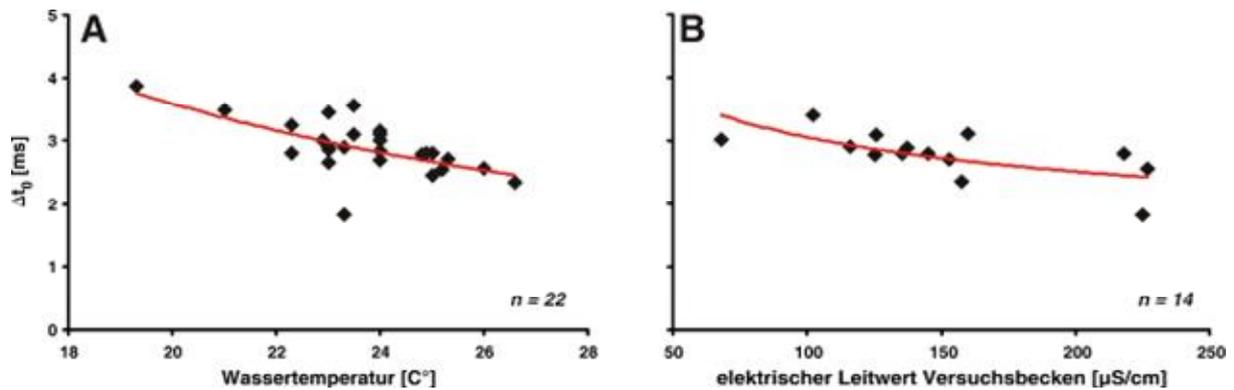


Abbildung 3-3: Einflüsse von abiotische Faktoren auf die EOD-Latenz eines Versuchsfisches. In (A) ist die EOD-Latenz gegen die Wassertemperatur zur Zeit der Messung aufgetragen, in (B) gegen den Leitwert des Wassers bei konstanter Wassertemperatur.

3.2.2 Sensitivität der ‚novelty response‘

An insgesamt zwölf Versuchsfischen wurde die Reaktion der Fische auf eine zeitlich verschobene EOD-Latenz untersucht. Die als ‚novelty response‘ (NR) beschriebene kurzzeitige Erhöhung der EOD-Aussendefrequenz diente hierbei als Marker einer Verhaltensreaktion der Fische auf diesen zeitlichen Unterschied. Als EOD-Grundlatenzen dienten zum einen die natürliche EOD-Latenz der Fische einerseits (Abbildung 3-4) sowie eine standardisierte EOD-Grundlatenz von 4,4 ms (Abbildung 3-5). Die Sensitivität ist mit zwei ähnlichen Methoden ausgewertet worden. Methode 1 (Intervalldauer, Kap. 2.6.2.1) betrachtet den zeitlichen Faktor zwischen zwei aufeinander folgenden Intervallen, Methode 2 (Änderung der Puls-Frequenz) berücksichtigt nur die gemessene Puls-Frequenz zu einem bestimmten Zeitpunkt. Die Ergebnisse der beiden Analysemethoden werden im Folgenden detailliert vorgestellt.



3.2.2.1 Auswertung nach Methode 1: Intervalldauer

Wurde die Sensitivität der ‚novelty response‘ mit dieser Methode analysiert, so konnte keine eindeutige Schwelle festgestellt werden. Jede Messung beinhaltet mehrere Messdurchgänge aus verschiedenen Versuchen ein und derselben Latenzverschiebung.

Es zeigte sich jedoch, dass bei den Fischen häufiger eine signifikante ‚novelty response‘ ausgelöst werden konnte, wenn die natürliche EOD-Latenz als EOD-Grundlatenz eingesetzt wurde, als bei einer standardisierten EOD-Grundlatenz. Dabei konnten sich die NRs sowohl in einer kürzeren (positiver Z-Wert), als auch in einer längeren Intervalldauer (negativer Z-Wert) äußern. Beim Einschalten der Latenzverschiebung (ONSET) konnten bei zehn von 20 Verschiebungen der EOD-Latenz NRs festgestellt werden (Abbildung 3-4 A - C, E, F, I; Tabelle 3-3). Wurde die EOD-Latenz wieder zur EOD-Grundlatenz zurückgeführt (OFFSET), wurde in sieben von 20 Fällen eine signifikante NR registriert (Abbildung 3-4 L, Q - T; Tabelle 3-3). Allerdings lagen zwischen der kleinsten Latenzverschiebung, die eine ‚novelty response‘ auslöste, und den Verschiebungen, ab denen eine dauerhafte NR beobachtet werden konnte (ONSET: -0,08; 0,05; OFFSET: -0,09; 0,05), mehrere Verschiebungen, die im Mittel nicht zu einer NR führten (Abbildung 3-4 L, Q - T; Tabelle 3-3).

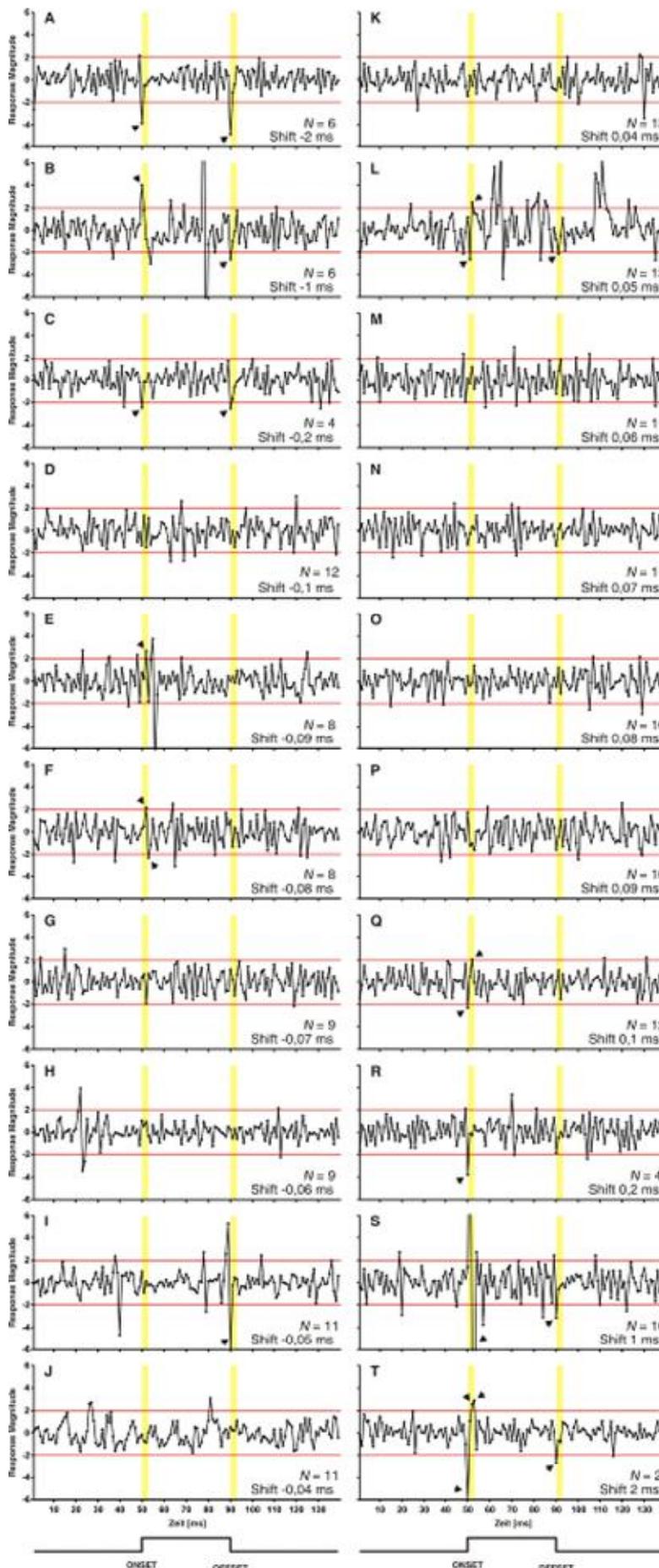


Abbildung 3-4: Antwortmaß für die Verschiebungen der EOD-Latenz ausgehend von der natürlichen EOD-Grundlatenz der Versuchsfische. Die Abbildungen A – J zeigen die Magnituden für eine negative Verschiebung, die Abbildungen K – T stellen die Magnituden für eine positive Verschiebung dar. Die Reizphase ist unterhalb der Abbildung als Rechteck dargestellt. Gelb hinterlegte Bereiche markieren den Erwartungsbereich einer ‚novelty response‘ (Intervall 50– 53 bei ONSET; Intervall 90 – 93 bei OFFSET). Die roten Linien stellen den Bereich des Konfidenzintervalls dar. Signifikante ‚novelty responses‘ im Bereich ONSET / OFFSET sind mit einem Pfeil markiert (Shift = Verschiebung der EOD-Latenz; N = Anzahl der Testdurchgänge insgesamt).



Wurde als Basis EOD-Latenz eine standardisierte EOD-Grundlatenz von 4,4 ms eingesetzt, so zeigten sich bei ONSET in sechs von 20 Fällen eine signifikante ‚novelty response‘ (Abbildung 3-5 A, B, E; Tabelle 3-3). Bei OFFSET konnten bei den Fischen in fünf von 20 Fällen eine NR ausgelöst werden (Abbildung 3-5 L, M, Q – S; Tabelle 3-3). Auch hier wurden wieder mehrere Versuchsdurchgänge aus unterschiedlichen Experimenten der gleichen Latenzverschiebung für die Auswertung eingesetzt.

Wie bereits für die Versuche mit natürlicher EOD-Grundlatenz wurden auch bei den Experimenten mit der standardisierten EOD-Grundlatenz von 4,4 ms zwischen der kleinsten Latenzverschiebung, die eine ‚novelty response‘ auslöste (ONSET: -0,05; 0,05; OFFSET: -1; 0,05) und der Latenzverschiebung, die eine dauerhafte NR hervorrief, deutliche Lücken registriert (Abbildung 3-5 L, M, Q – S; Tabelle 3-3).

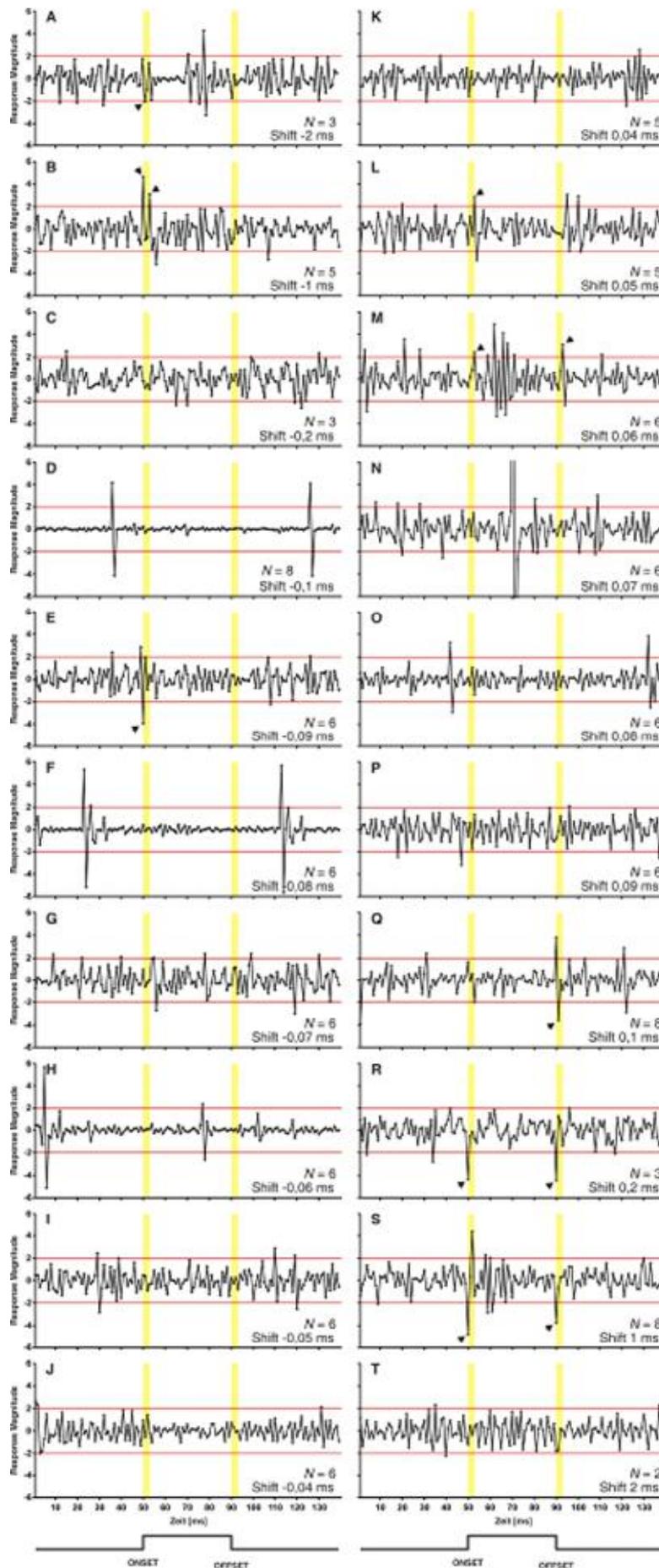


Abbildung 3-5: Antwortmaß für die Verschiebung der EOD-Latenz ausgehend von der standardisierten EOD-Grundlatenz von 4,4 ms. Darstellung und Beschreibung wie Abbildung 3-4.



Die nachfolgende Tabelle stellt die beiden Versuchsbedingungen (natürliche und standardisierte EOD-Grundlatenz) einander gegenüber und verdeutlicht die Häufigkeit durch Latenzverschiebungen ausgelöster ‚novelty responses‘

Tabelle 3-3: Durch Latenzverschiebung ausgelöste signifikante ‚novelty responses‘ bei natürlicher EOD-Grundlatenz und einer standardisierter EOD-Grundlatenz von 4,4 ms (Z-Transformation). Die Auswertung erfolgte nach Methode 1: Intervalldauer.

		natürliche EOD-Grundlatenz		standardisierte EOD-Grundlatenz (4,4 ms)	
		ONSET	OFFSET	ONSET	OFFSET
Latenzverschiebung [ms]	-2	NR	NR	NR	
	-1	NR	NR	-	NR
	-0,2	NR	NR	-	-
	-0,1	-	-	-	-
	-0,09	NR	-	NR	-
	-0,08	NR	-	-	-
	-0,07	-	-	-	-
	-0,06	-	-	-	-
	-0,05	-	NR	-	-
	-0,04	-	-	-	-
	0,04	-	-	-	-
	0,05	NR	NR	NR	-
	0,06	-	-	NR	NR
	0,07	-	-	-	-
	0,08	-	-	-	-
	0,09	-	-	-	-
	0,1	NR	-	-	NR
	0,2	NR	-	NR	NR
	1	NR	NR	NR	NR
2	NR	NR	-	-	

3.2.2.2 Auswertung nach Methode 2: Änderung der Puls-Frequenz

Da die untersuchten Fische mitunter sehr unruhig waren und dadurch auch unerwünschte ‚novelty responses‘ ausgelöst werden konnten, wurde eine zweite Analyse­methode eingesetzt, die nur die Änderung der Puls-Frequenz zu einem festgelegten Zeitpunkt berücksichtigte. Dadurch wurde eine vorhandene starke Variabilität der Puls-Frequenz einzelner Fische minimiert. Diese Daten wurden mit einer False-Alarm Rate (FAR) verglichen, um Änderungen zur ungereizten Pulsfrequenz zu verdeutlichen. Die Datensätze sind mit denen aus Kap. 3.2.2.1 identisch (N = 12 Fische).



Auch hier konnte keine eindeutige Schwelle für eine Latenzverschiebung festgestellt werden, ab der die Fische mit einer ‚novelty response‘ reagierten. Allerdings war die EOD-Frequenz bei der natürlichen EOD-Grundlatenz auch bei kleineren Verschiebungen zu einer False-Alarm-Rate noch verschieden (Abbildung 3-6. Dies war sowohl bei Einsetzten der Latenzverschiebung (ONSET; Abbildung 3-6 A), als auch nach der Rückführung zur EOD-Grundlatenz (OFFSET; Abbildung 3-6 B) feststellbar. Wurde eine standardisierte EOD-Grundlatenz von 4,4 ms eingesetzt, so kam es erst bei größeren Verschiebungen der EOD-Latenz zu erkennbaren Änderungen in der Pulsfrequenz (ONSET: -2 ms sowie 0,2 bis 2 ms; OFFSET: -2 bis -0,2 ms sowie 0,09 bis 2 ms; Abbildung 3-6 C, D). Diese Unterschiede waren jedoch nicht signifikant (t-Test).

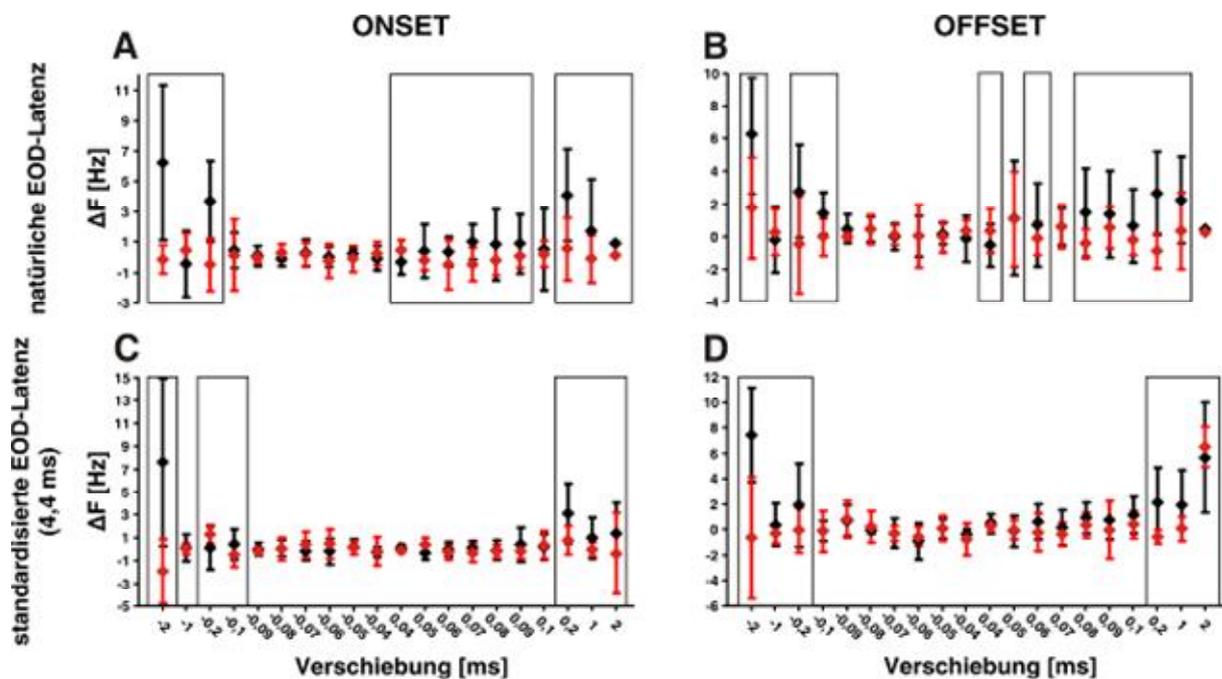


Abbildung 3-6: Veränderung der Pulsfrequenz (ΔF ; schwarze Rauten) von *G. petersii* auf zeitliche Verschiebungen der EOD-Latenz im Vergleich zu einer False-Alarm Rate (FAR; rote Rauten). Gezeigt sind die ΔF bei ONSET (A, C) und bei OFFSET (B, D) für die natürliche EOD-Grundlatenz (obere Bildhälfte) und einer standardisierten EOD-Grundlatenz von 4,4 ms (untere Bildhälfte). ΔF , die sich von der FAR deutlich unterscheiden, sind durch die Umrandung hervorgehoben (N = 12). Weitere Erläuterungen im Text.

Ein direkter Vergleich der durch verschiedene EOD-Latenzen hervorgerufenen Änderung der Pulsfrequenz (ΔF) zwischen natürlicher, beziehungs-



weise standardisierter EOD-Grundlatenz und einer ‚False-Alarm‘ Rate (FAR) kann auch Tabelle 3-4 entnommen werden.

Tabelle 3-4: Unterschiede zwischen den EOD-Aussendefrequenzen, die durch eine Latenzverschiebung ausgelöst wurden, und einer False-Alarm Rate (FAR) für die natürliche EOD-Grundlatenz und einer standardisierter EOD-Grundlatenz von 4,4 ms. Eine zur FAR deutlich positive Unterschied ist mit (+), ein negativer Unterschied ist mit einem (-) gekennzeichnet. Die Unterschiede bei ONSET sind gelb, die Unterschiede bei OFFSET blau hinterlegt. Die Unterschiede sind nicht signifikant (t-Test). Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

		natürliche EOD-Grundlatenz		standardisierte EOD-Grundlatenz (4,4 ms)	
		ONSET	OFFSET	ONSET	OFFSET
Latenzverschiebung [ms]	-2	(+)	(+)	(+)	(+)
	-1	(-)			
	-0,2	(+)	(+)	(-)	(+)
	-0,1		(+)	(+)	
	-0,09				
	-0,08				
	-0,07				
	-0,06				
	-0,05				
	-0,04				
	0,04	(-)	(-)		
	0,05	(+)			
	0,06	(+)	(+)		
	0,07	(+)			
	0,08	(+)	(+)		
	0,09	(+)	(+)		(+)
	0,1		(+)		
	0,2	(+)	(+)	(+)	(+)
	1	(+)	(+)	(+)	(+)
2	(+)		(+)	(-)	

3.3 Rezeptive Felder von elektrosensitiven Neuronen des ELL

Für diesen Versuchsteil wurde von insgesamt 53 Zellen aus der medialen Zone des ELL von 44 *G. petersii* extrazellulär abgeleitet. Die rezeptiven Felder (RF) der abgeleiteten Neurone wurden mit Hilfe eines Punktreiz (PR), der für jeden Versuchsfisch zu dessen individueller EOD-Latenz (Kap. 2.5.3) ausgegeben wurde, vermessen. Alle Neurone antworteten bei Reizung im Zentrum ihrer rezeptiven Felder entweder mit erniedrigter (I-Zellen, n = 23) oder mit erhöhter (E-Zellen, n = 30) Entladungsrate (ER). Abbildung 3-7 zeigt die



Positionen der rezeptiven Felder der abgeleiteten Neurone auf der Fischhaut für jede der beiden Zellklassen. Die rezeptiven Felder der Neurone verteilten sich auf drei Bereiche über die Körperoberfläche der Fische. Diese waren von rostral nach caudal: Schnauzenorgan, Kopf und Rumpf.

Die rezeptiven Felder konnten nicht für alle Neurone in zusätzlichen Horizontalachsen ober-, beziehungsweise unterhalb der Zentrumsebene vermessen werden. Daher ist die Anzahl der RF, die für eine Flächenbestimmung benutzt werden konnten geringer, als die tatsächliche Anzahl abgeleiteter Neurone.

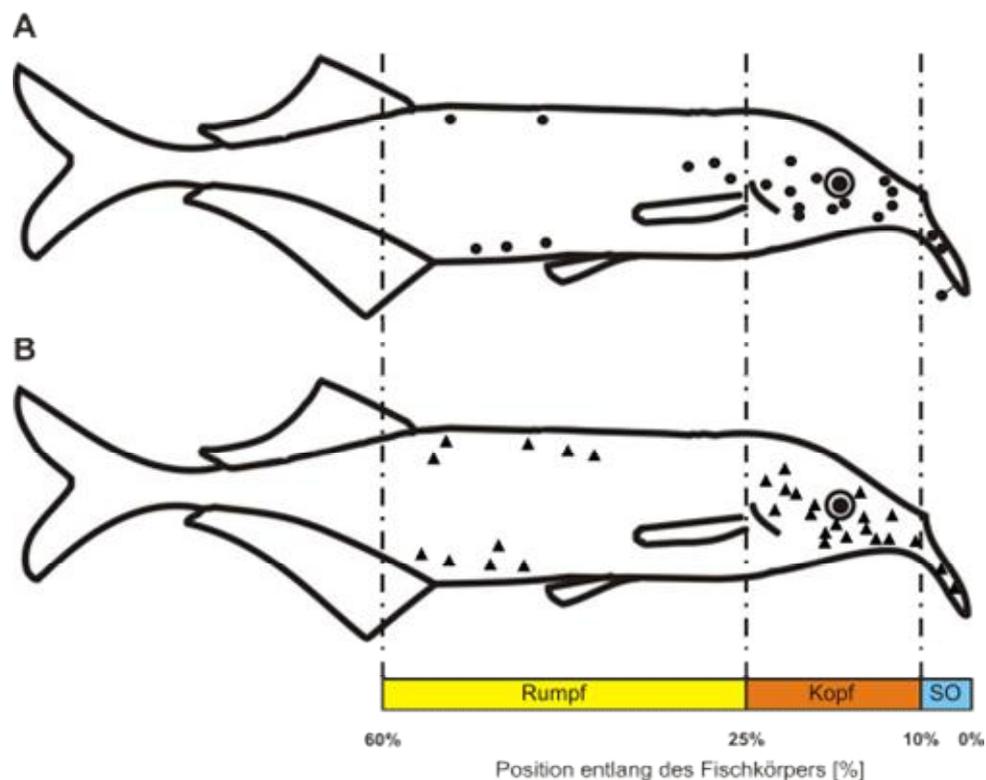


Abbildung 3-7: Übersicht über die Positionen der lokalisierten Zentren der rezeptiven Felder von I-Zellen (A, Punkte) und E-Zellen (B, Dreiecke) relativ zur Körperoberfläche von *G. petersii*. Die senkrechten Linien verdeutlichen die drei Zonen: Schnauzenorgan (SO), Kopf und Rumpf. Erläuterungen siehe Text.

Wie aus Abbildung 3-7 ersichtlich, lagen die rezeptiven Felder von fünf ELL-Neuronen (I-Zellen: 3, E-Zellen: 2) im Bereich Schnauzenorgan. Insgesamt 30 rezeptive Felder konnten im Kopfbereich lokalisiert werden (I-Zellen: 12, E-Zellen: 18) und am Rumpf wurden weitere 18 RF gefunden (I-Zellen: 8, E-Zellen: 10).



Die räumliche Ausdehnung der rezeptiven Felder der ELL-Neurone wurde für zwei unterschiedliche Parameter ausgewertet. Als erster Parameter wurde nur die Änderung der Entladungsrate (ER), also die Anzahl der Aktionspotentiale als Antwort auf einen Stimulus, berücksichtigt. Als zweiter Parameter wurde die Änderung der Latenz des ersten Aktionspotentials von t_0 (Lat) analysiert. Dies bedeutet, dass nur die zeitliche Komponente zwischen t_0 und dem Auftreten des ersten Aktionspotentials als Antwort auf einen peripheren Reiz analysiert wurde.

Tabelle 3-5 fasst die Ergebnisse der räumlichen Ausdehnung der rezeptiven Felder aller analysierten I- und E-Zellen zusammen.

Tabelle 3-5: Größenverhältnisse der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen für die zwei analysierten Parameter: Entladungsrate und Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 .

	Entladungsrate				Latenz			
	max Ø [mm]	Ø Zentrum [mm]	max Fläche [mm²]	Fläche Zentrum [mm²]	max Ø [mm]	Ø Zentrum [mm]	max Fläche [mm²]	Fläche Zentrum [mm²]
I-Zellen	8,18 ± 4,24 n=18	5,02 ± 2,96 n=18	27,82 ± 11,42 n=9	16,26 ± 6,45 n=8	7,47 ± 4,13 n=15	4,82 ± 2,83 n=15	18,39 ± 8,49 n=9	13,16 ± 5,84 n=8
E-Zellen	6,45 ± 4,01 n=29	3,79 ± 1,41 n=29	16,84 ± 8,22 n=18	13,53 ± 6,69 n=18	6,70 ± 2,94 n=27	4,52 ± 2,83 n=27	25,85 ± 11,55 n=17	18,77 ± 8,13 n=17

Vergleicht man die Größendimensionen der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen basierend auf der Analyse der Entladungsrate alleine, so zeigte sich, dass die rezeptiven Felder der I-Zellen für die Parameter Breite und Fläche größer waren, als die Breite und Fläche der RF der E-Zellen (Tabelle 3-3; Abbildung 3-8 A). Dies ist für die maximale Breite und die maximale Fläche signifikant (Breite: Mann-Whitney-U Test; $n_1 = 18$; $n_2 = 29$; $Z = -2,178$; $p = 0,029$; Fläche: Mann-Whitney-U Test; $n_1 = 9$; $n_2 = 18$; $Z = -2,521$; $p = 0,012$). Wurden die Flächen der rezeptiven Felder der untersuchten Neurone allerdings ausschließlich auf Basis der Latenz analysiert, so wiesen E-Zellen etwas größere rezeptive Felder auf (Tabelle 3-3; Abbildung 3-8 B). Allerdings sind diese Unterschiede nicht signifikant. Die Zentren der rezeptiven Felder beider Zellklassen waren von vergleichbarer Größe für die analysierten Parameter. Es konnte zudem keine Korrelation zwischen dem Durchmesser oder der Fläche



der RF und der Position auf der elektrosensitiven Haut der Fische, an der die rezeptiven Felder lokalisiert wurden, gefunden werden.

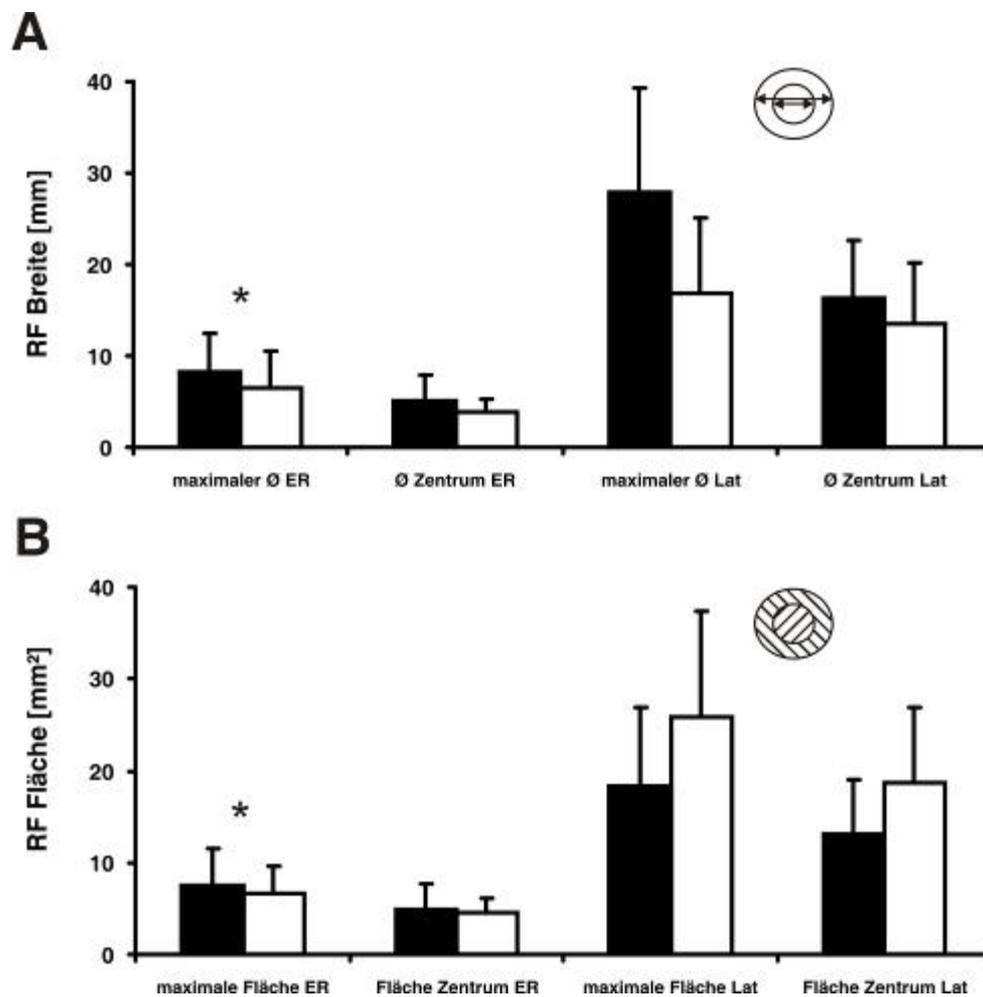


Abbildung 3-8: Räumliche Ausdehnungen der rezeptiven Felder (RF) für alle extrazellulär abgeleiteten Zellen. In (A) ist die maximale Breite sowie die Breite des Zentrums der RF basierend auf der Entladungsrate (ER) und der Latenz des ersten Aktionspotentials (Lat) von I-Zellen (schwarze Balken) und E-Zellen (weiße Balken) gezeigt. (B) zeigt in gleicher Weise die maximale Fläche sowie die Fläche des Zentrums von RF beider Zellklassen (*: signifikant für 0,05; Mann-Whitney-U Test).

Entsprechend der in Kap. 2.6.3 angeführten Zuordnung nach Bastian (1975) wurden die rezeptiven Felder der beiden Zellklassen in drei Strukturklassen eingeteilt. Dementsprechend wurde zwischen **einfachen**, **komplexen** und **sehr komplexen** RF unterschieden. Einfache rezeptive Felder hatten eine regelmäßige und annähernd runde Zentrumsregion, die kein antagonistisches Umfeld aufwies. Komplexe RF waren dagegen von einem antagonistischen Umfeld umgeben und konnten zudem in der rostro-caudalen oder der ventrolateralen Achse des Fisches gestreckt sein, während



sehr komplexe rezeptive Felder mehrere Zentrumsregionen und vielschichtige antagonistische Umfeldbereiche hatten. Dadurch konnte keine eindeutige Symmetrie des rezeptiven Feldes mehr festgestellt werden, wie es bei einfachen und komplexen RF der Fall war.

Beide Zellklassen hatten gemeinsam, dass die Komplexität der RF entlang des Fischkörpers von rostral nach caudal anstieg. Einfache und komplexe rezeptive Felder, also RF mit einer Zentrumsregion mit oder ohne antagonistischer Umfeldorganisation, konnten zahlreich am Schnauzenorgan und im Kopfbereich gefunden werden. Die Anzahl gefundener einfacher, beziehungsweise komplexer RF nahm zum Rumpf hin stark ab. Im Gegensatz dazu war die Anzahl gefundener sehr komplexer rezeptiven Felder in den caudalen Bereichen der Fische dominant (Abbildungen 3-14).

Im Folgenden werden die Eigenschaften der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen einzeln und ausführlich besprochen.

3.3.1 Rezeptive Felder von I-Zellen

I-Zellen erwiesen sich als eine heterogene Population von Neuronen mit einer Vielfalt an verschiedenen Eigenschaften. Insgesamt zwölf rezeptive Felder dieser Neurone wurden in einer horizontalen Achse vermessen, nämlich direkt durch das Zentrum des rezeptiven Feldes. Bei weiteren elf RF konnten zusätzliche Achsen ober- und unterhalb der Zentrumshorizontalen vermessen werden.

Alle 23 abgeleiteten I-Zellen antworteten in Abwesenheit eines peripheren elektrosensorischen Reizes auf die ‚corollary discharge‘ mit Aktionspotentialen. Durch Punktreizung im Zentrum ihres rezeptiven Feldes konnte bei allen I-Zellen die Anzahl der Aktionspotentiale reduziert werden. Einige der abgeleiteten I-Zellen wurden durch einen Punktreiz mit ausreichender Amplitude im Zentrum ihres rezeptiven Feldes vollkommen gehemmt (Abbildung 3-9 A), während andere nur mit einer Verminderung in der Anzahl der auftretenden Aktionspotentiale (Abbildung 3-9 B) und manchmal auch mit einer erhöhten Latenz antworteten.

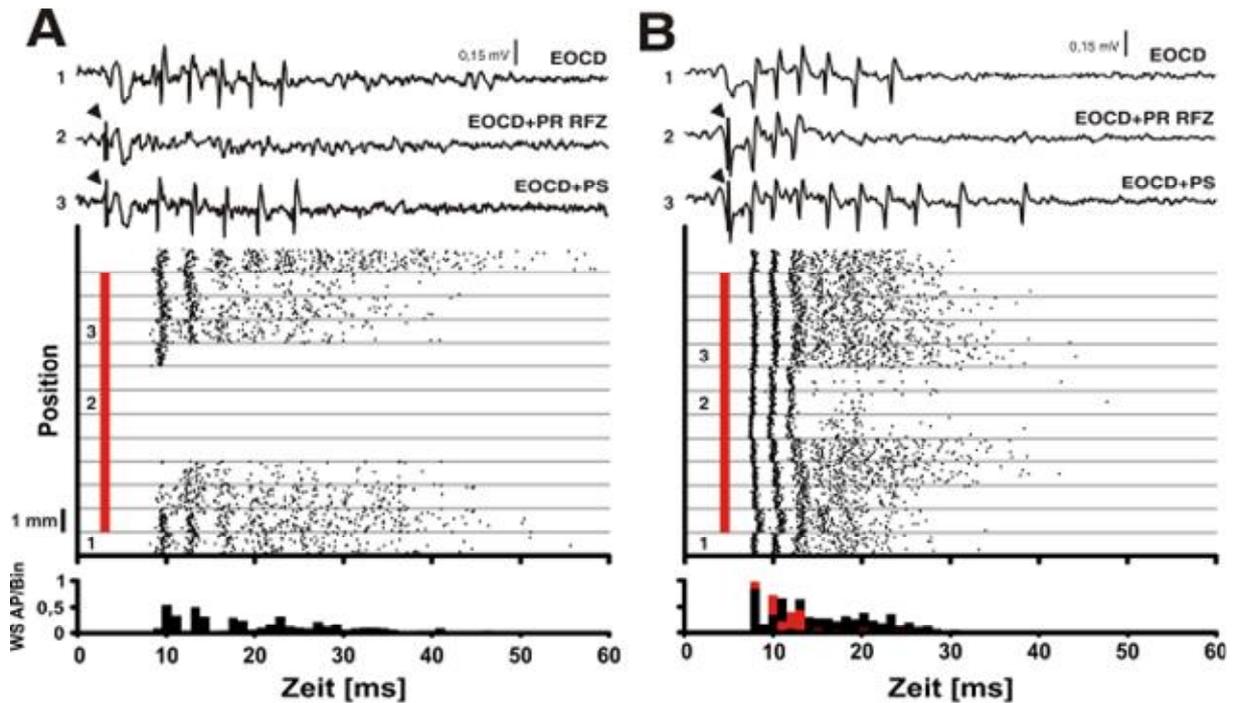


Abbildung 3-9: Beispiele von Einzelableitungen, Raster-Diagrammen und Peristimulus-Zeit Histogrammen (PSTH) von zwei unterschiedlichen I-Zellen. Teil (A) zeigt das Antwortmuster einer I-Zelle vom Typ MG_1 , deren AP-Antwort durch einen PS im Zentrum ihres rezeptiven Feldes komplett gehemmt werden konnte. Bei der I-Zelle (Typ TSD) in (B) konnte die AP-Antwort im Zentrum ihres rezeptiven Feldes durch einen Stimulus auf eine Salve bestehend aus drei AP reduziert werden. Der obere Teil zeigt Einzelableitungen für drei unterschiedliche Reizpositionen im rezeptiven Feld der I-Zellen. Position (1) zeigt die Zellantwort auf die E OCD alleine ohne Punktreiz (PR). Positionen (2) und (3) zeigen die neuronalen Antworten bei Reizung im RF-Zentrum (RFZ; 2), beziehungsweise im Umfeld des RF-Zentrums (3). Die Pfeile zeigen das Reizartefakt. Jede Position der Reizelektrode in den Raster-Diagrammen (mittlerer Teil) umfasst 50 Episoden. Eine Änderung der Reizposition um einen mm ist durch die grauen Horizontallinien verdeutlicht. Die rote Vertikallinie in den Raster-Diagrammen entspricht dem Zeitpunkt, an dem der PS zum natürlichen Zeitpunkt nach t_0 gegeben wurde. Die PSTH (unterer Teil, Binweite 0,5 ms) zeigen die Auftretswahrscheinlichkeit eines APs in Abwesenheit eines PS (schwarze Balken) und in Anwesenheit eines PS im Zentrum des RF (rote Balken).

Abbildung 3-10 zeigt beispielhaft die Amplitudenkennlinien von drei I-Zellen, die im Zentrum ihres rezeptiven Feldes stimuliert wurden. Alle drei I-Zellen, deren Kennlinien gezeigt werden, wurden dem Zelltyp MG_1 zugeordnet. Die Kennlinien dienen dazu, die Reizamplitude für jedes Neuron bei Punktreizung zu definieren (3 dB über der Schwelle, Kap. 2.4.1), welche während der physiologischen Experimente eingesetzt wurde. Die Definition der Reizschwelle (Kap. 2.4.1) erfolgte ausschließlich über die Entladungsrate und nicht über die Latenz. Dabei ist festzuhalten, dass I-Zellen bei hohen



Reizamplituden, also einer geringen dB-Abschwächung, mit einer verminderten Entladungsrate reagieren konnten. In den meisten Fällen konnte gleichzeitig eine Erhöhung der Latenz des ersten Aktionspotentials beobachtet werden.

Das Neuron in Abbildung 3-10 A, dessen RF-Zentrum am Maul des Versuchsfisches lokalisiert wurde, antwortete ohne periphere Reizung mit etwa vier AP pro Intervall und einer Latenz des ersten AP von einigen wenigen ms. Durch eine hohe Reizamplitude (3,28 mV/cm) konnte dieses Neuron komplett gehemmt werden. Je stärker die Amplitude des Punktreizes abgeschwächt wurde, desto höher wurde die Entladungsrate. Bei einer Abschwächung um 22 dB (1,16 mV/cm) stellte sich eine Sättigung ein (es konnten keine zusätzlichen AP evoziert werden), so dass dieses Neuron im Versuchsprotokoll mit einer um 19 dB (1,64 mV/cm) abgeschwächten Reizamplitude stimuliert worden ist. Bei der Latenz des ersten APs trat der Sättigungszustand bereits bei einer Abschwächung von 16 dB (2,32 mV/cm) ein. Durch das Antwortverhalten der Entladungsrate, als auch der Latenz, kann vermutet werden, dass diese I-Zelle beide analysierten Parameter, also Entladungsrate und Latenz, nutzt, um Informationen aus der Umwelt zu codieren.

In Abbildung 3-10 B ist die Amplitudenkennlinie einer weiteren I-Zelle dargestellt. Das Zentrum des rezeptiven Feldes dieses Neurons wurde am Kopf lokalisiert. Ohne Reizung feuerte diese Zelle im Mittel mit etwa fünf Aktionspotentialen pro Interkommando-Intervall. Dabei kam das erste AP durchschnittlich mit einer Latenz von etwa acht ms nach t_0 . Die Reizschwelle wurde bei einer Abschwächung von 29 dB (0,52 mV/cm) erreicht. Es war nicht möglich, das Neuron durch eine noch höhere Reizamplitude vollkommen zu hemmen. Die konstante Latenz des ersten APs bei jeder Reizamplitudenstärke deutet darauf hin, dass das Neuron hauptsächlich über die Entladungsrate codiert und nicht über die Latenz.

Abbildung 3-10 C zeigt die Amplitudenkennlinie einer weiteren I-Zelle. Das Zentrum des rezeptiven Feldes dieses Neurons wurde ventral am Rumpf lokalisiert. Es wurden im Mittel fünf AP je Intervall registriert, wenn die Zelle ohne Punktreizung abgeleitet wurde (Spontanaktivität). Die Latenz des ersten APs betrug dabei wenige ms nach t_0 . Es war ebenfalls nicht möglich, das Neuron mit einer hohen Reizamplitude vollkommen zu hemmen. Diese I-Zelle



zeigte erst ab einer Abschwächung der Ausgangsspannung um 40 dB (0,15 mV/cm) ein der Spontanaktivität ähnliches Entladungsmuster. Es kann daher davon ausgegangen werden kann, dass dieses Neuron auch auf sehr schwache elektrosensorische Reize äußerst sensitiv reagiert. Dabei zeigten Entladungsrate und Latenz eine ähnliche Reizschwelle.

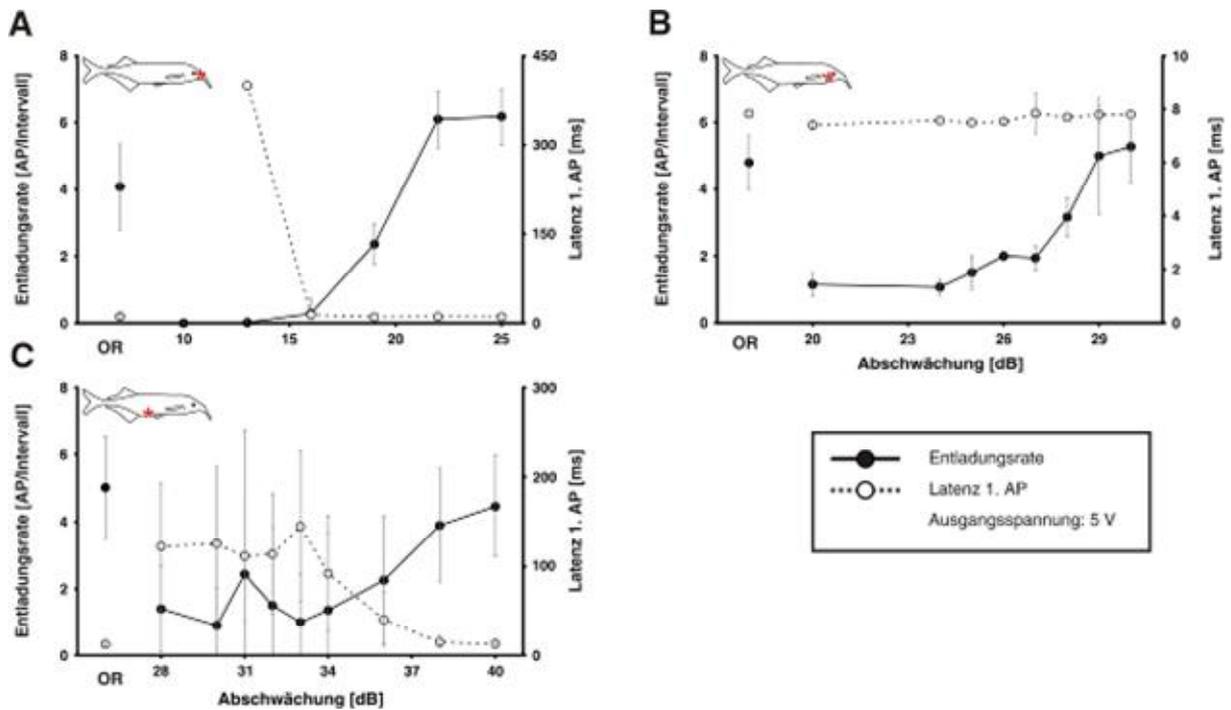


Abbildung 3-10: Amplitudenkennlinien für Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes von drei I-Zellen (A, B, C). Alle hier gezeigten Neurone wurden dem Zelltyp MG_1 zugeordnet. Die Abszisse zeigt die Abschwächung der Reizamplitude in Dezibel. Auf der linken Ordinate ist die Entladungsrate des Neurons bei schrittweise abgeschwächten Punktreizen aufgetragen, die rechte Ordinate zeigt die Latenz des ersten Aktionspotentials (AP) bei den gleichen Reizamplituden. OR bedeutet Spontanaktivität des Neurons, die Position der rezeptiven Felder ist jeweils durch einen roten Stern (*) in der Schemazeichnung des Fisches markiert. Weitere Erklärungen siehe Text.

3.3.1.1 Komplexität

Anhand der in Kap. 3.3.1 beschriebenen unterschiedlichen Antwortmuster war es möglich, drei verschiedene Struktur-Klassen von rezeptiven Feldern zu definieren: einfache RF (Abbildung 3-11); komplexe RF (Abbildung 3-12) und sehr komplexe RF (Abbildung 3.13).



Einfache rezeptive Felder waren meist sehr konzentrisch und wiesen nur ein Zentrum auf, das für mindestens einen der beiden Analyseparameter von einem antagonistischen Umfeld umgeben sein konnte (Abbildung 3-11).

Das rezeptive Feld der I-Zelle in Abbildung 3-11 zeigt für den Analyseparameter Entladungsrate eine eindeutige Zentrumsregion mit antagonistischen Bereichen, die dieses Zentrum umgeben. Die mittlere Entladungsrate dieser I-Zelle lag ohne Reizung bei 3,6 AP in den ersten 100 ms eines Interkommando-Intervalls mit einer Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 von durchschnittlich zehn ms. Durch Punktreizung mit drei dB über der Schwellenamplitude (11,63 V/cm) im Zentrum des rezeptiven Feldes war es möglich, diese I-Zelle nahezu vollkommen zu hemmen. Es konnten dann lediglich Aktionspotentiale registriert werden, die außerhalb der ersten 100 ms nach t_0 lagen. Dabei lag die längste Latenz bei 210 ms nach t_0 . Die maximale Entladungsrate in den antagonistischen Bereichen lag bei 5,58 AP. Die Zelle in Abbildung 3-11 konnte dem Zelltyp MG_I zugeordnet werden.

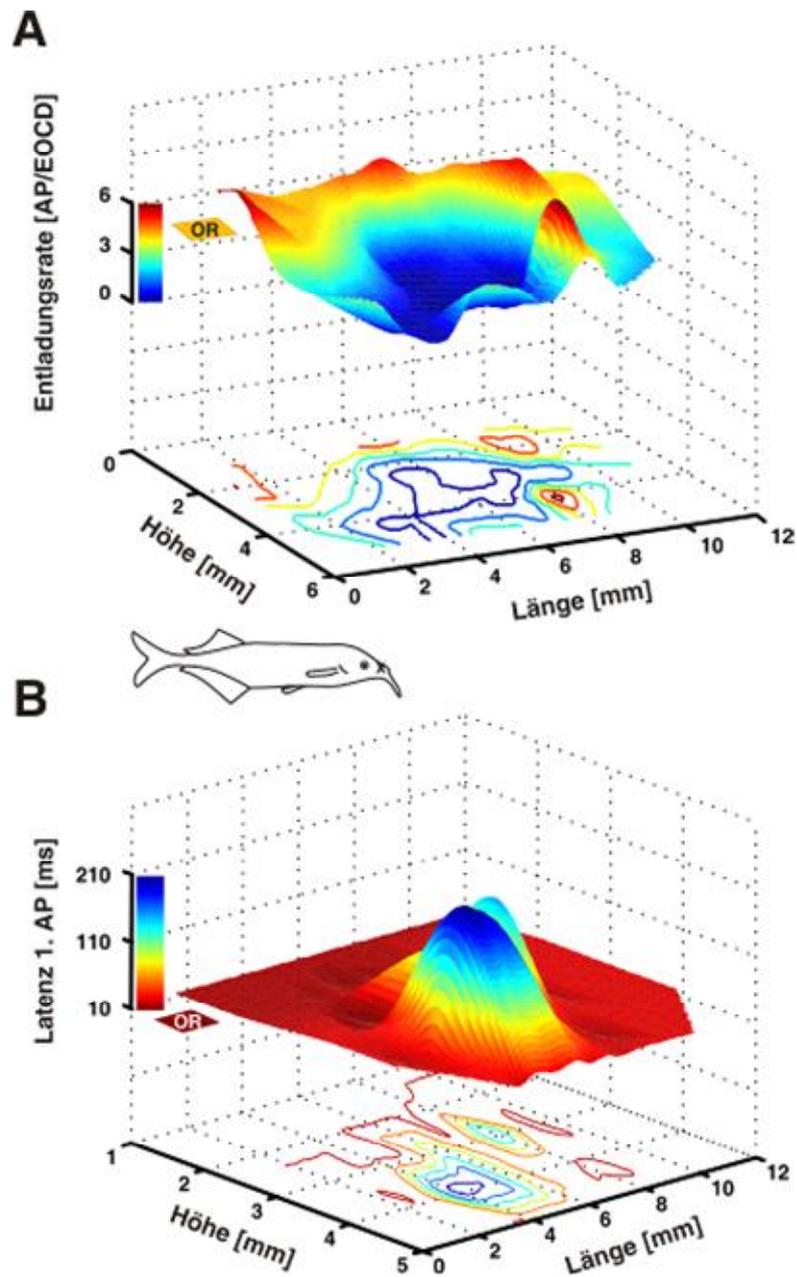


Abbildung 3-11: 3D-Plot einer I-Zelle (Typ MG1) mit einfachem rezeptivem Feld für die zwei Analysemethoden: Entladungsrate (**A**) und Latenz des ersten APs (**B**). Die Entladungsrate (Anzahl AP in den ersten 100 ms pro Interkommando-Intervall) und die Latenz des ersten APs sind farbcodiert. Der Konturen-Plot unterhalb jedes 3D-Plots zeigt das RF in 2D. OR (ohne Reiz) zeigt die Farbcodierung der Spontanaktivität in Abwesenheit eines peripheren Reizes. Die Position des RF auf der Fischhaut ist in der Schemazeichnung des Fisches eingezeichnet (x). Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

Komplexe rezeptive Felder waren in ihrem Grundaufbau ähnlich konfiguriert wie einfache RF, in ihrer Orientierung jedoch entweder in der rostro-caudalen oder in der ventrolateralen Körperachse des Fisches gestreckt



(Abbildung 3-12). Zusätzlich war das Zentrum eines rezeptiven Feldes dieser Zellen für beide Analyseparameter von antagonistischen Bereichen umgeben.

Die I-Zelle aus Abbildung 3-12 konnte dem Zelltyp MG_I zugeordnet werden. Das Zentrum ihres rezeptiven Feldes lag ventral im hinteren Rumpfbereich. Für beide Analyseparameter sind antagonistische Zentrums-Umfeld Bereiche erkennbar. Diese Zelle antwortete ohne sensorische Reizung mit durchschnittlich 3,9 Aktionspotentialen in den ersten 100 ms nach t_0 . Das erste AP kam dabei im Mittel mit einer Latenz zu t_0 von 13 ms. Durch einen Punktreiz (0,46 mV/cm) im Zentrum des rezeptiven Feldes war es möglich, die Zelle nahezu vollkommen zu hemmen (0,12 AP/100 ms). Die Latenz des ersten AP lag dann bei 145 ms nach t_0 . Im antagonistischen Umfeld des Zentrums erhöhte sich die Entladungsrate dieser I-Zelle auf maximal 4,6 AP/100 ms.

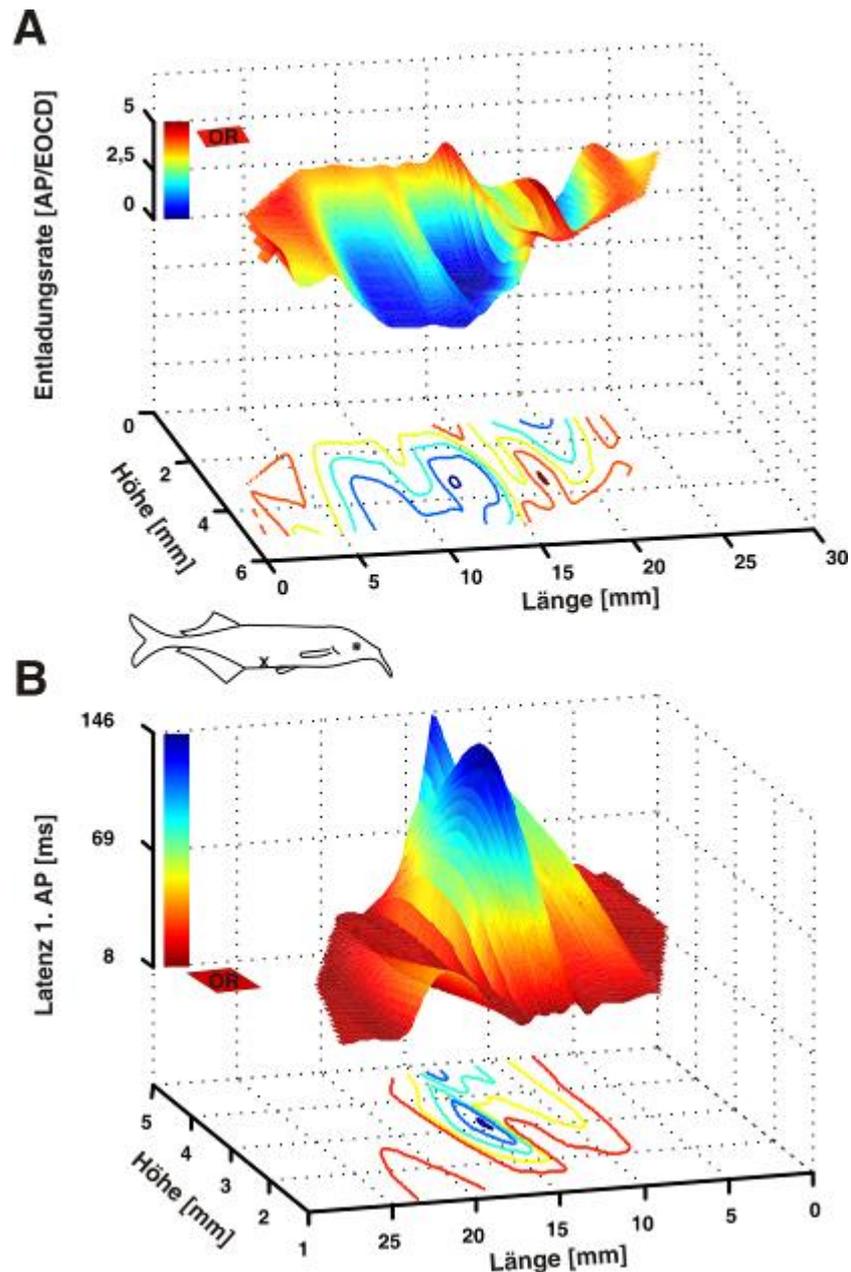


Abbildung 3-12: 3D-Plot einer I-Zelle (Typ MG1) mit einem komplexen rezeptiven Feld. Die Entladungsrates ist in (A) dargestellt, die Latenz des ersten APs in (B). Erklärungen siehe Abbildung 3-11 und Fließtext. OR = ohne Reiz.

Sehr komplexe rezeptive Felder zeigten zum Teil mehrere distinkte Zentrumsregionen und vielschichtige Zentrums-Umfeldbereiche, die für beide Analyseparameter gefunden werden konnten (Abbildung 3-13). Diese ausgeprägten Zentrums-Umfeldbereiche bestanden aus sich abwechselnden erregenden und hemmenden Regionen.

Das Zentrum des rezeptiven Feldes der I-Zelle aus Abbildung 3-13 wurde an der Spitze des Schnauzenorgans lokalisiert. Die Zelle wurde dem Typ *LG*



zugeordnet. Die Zentrumsregion bestand für beide Analyseparameter aus mehreren voneinander getrennten Bereichen, die durch einen Punktreiz in annähernd gleicher Weise beeinflusst wurden. Ohne sensorische Punktreizung lag die Entladungsrate in den ersten 100 ms eines Interkommando-Intervalls bei durchschnittlich 1,5 Aktionspotentialen. Die Latenz nach t_0 des ersten AP lag im Mittel bei 26 ms. Durch einen sensorischen Punktreiz der Amplitude 0,58 mV/cm (entspricht 3 dB über der Reizschwelle dieses Neurons) konnte die Entladungsrate innerhalb der einzelnen Zentrumsregionen vollkommen gehemmt werden. Die maximale Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 lag im Mittel bei 98 ms, die maximale mittlere Anzahl an Aktionspotentialen in den erregenden Umfeldbereichen lag bei 5,4 AP/100 ms.

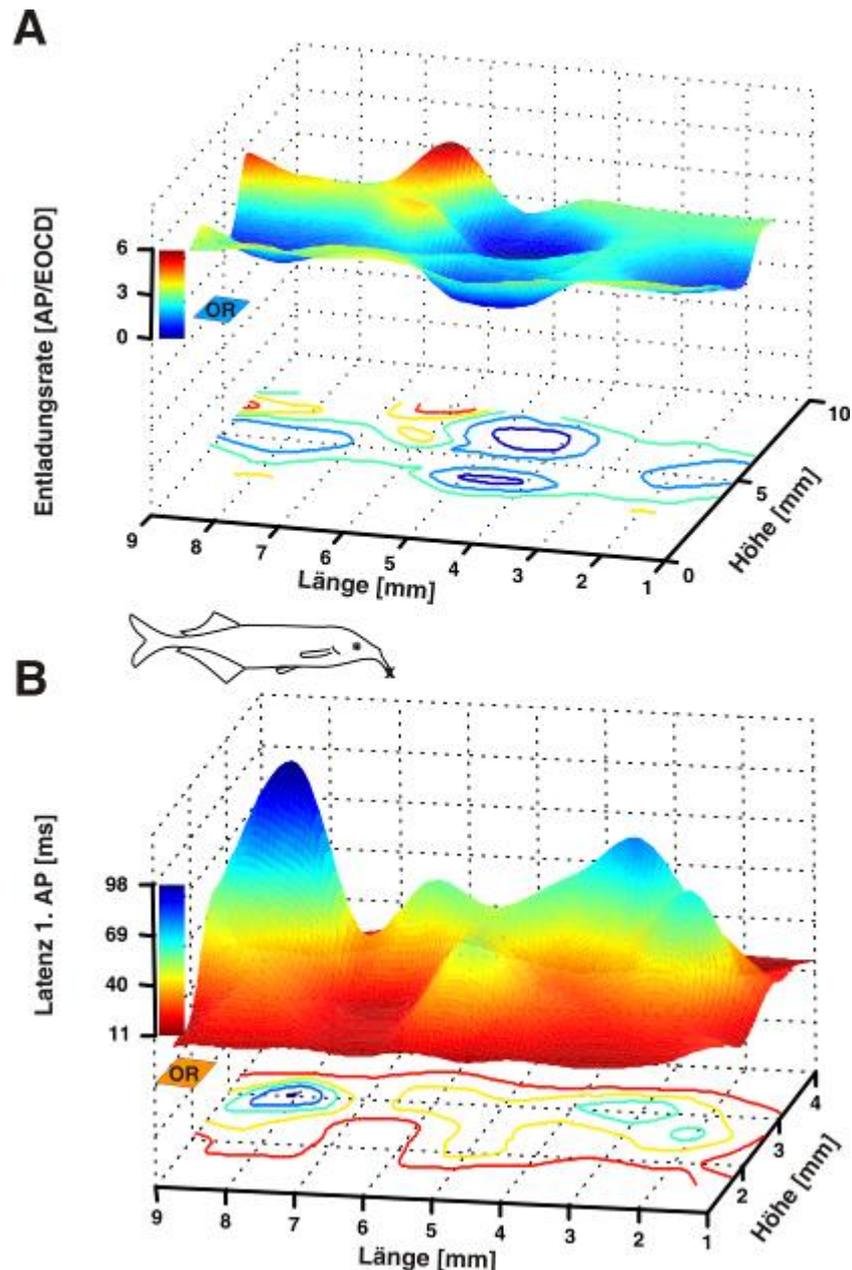


Abbildung 3-13: 3D-plot einer I-Zelle (Typ LG) mit sehr komplexem rezeptivem Feld mit mehr als einer Zentrumsregion. Entladungsrate (A) und Latenz des ersten APs (B) sind wie in Abbildung 3-11 dargestellt.

Die Komplexität der rezeptiven Felder von I-Zellen stieg entlang des Fischkörpers von rostral nach caudal an. Die höchste Anzahl einfacher RF konnte am Schnauzenorgan (0 – 10% der Körperlänge) und im Kopfbereich (10 – 25% der Körperlänge) gefunden werden. Sehr komplexe rezeptive Felder waren dagegen am Schnauzenorgan relativ rar, konnten jedoch häufiger im Kopfbereich gefunden werden und sind am häufigsten am Rumpf (25 – 60% der Körperlänge) der Fische gefunden worden. Diese Ergebnisse sind für die



beiden analysierten Parameter, Entladungsrate und Latenz, ähnlich (Abbildung 3-14).

Es zeigte sich, dass einfache rezeptive Felder für beide Analyseparameter am häufigsten am Schnauzenorgan und in der Kopfregion gefunden werden konnten (Abbildung 3-14). Für den Analyseparameter Entladungsrate lag der Anteil aller am Schnauzenorgan und in der Kopfregion gefundenen rezeptiven Felder bei 71,4% (Schnauzenorgan), beziehungsweise bei 55,6% (Kopfregion). Am Rumpf fiel sich der Anteil auf 14,3% (Abbildung 3-14 A). Für den Analyseparameter Latenz fielen 42,9% der rezeptiven Felder am Schnauzenorgan und 40% der RF in der Kopfregion in die Kategorie einfach. Am Rumpf des Fischkörpers konnten dagegen keine einfach strukturierten rezeptiven Felder gefunden werden, wenn nur die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 analysiert wurde (Abbildung 3-14 B).

Komplexe rezeptive Felder konnten in jedem Bereich des Fischkörpers für den Analyseparameter Entladungsrate annähernd gleich häufig gefunden werden (Abbildung 3-14 A). In der Kopfregion konnten anteilig die wenigsten komplex strukturierten rezeptiven Felder gefunden werden. Der Anteil lag zwischen 14,3% (Schnauzenorgan und Rumpf) und 11,1% in der Kopfregion. Für den Analyseparameter Latenz war der Anteil komplexer rezeptiver Felder ebenfalls in der Kopfregion an niedrigsten (10%). Am Schnauzenorgan (14,3%) und am Rumpf (28,6%) waren die Anteile rezeptiver Felder, die als komplex eingestuft wurden teilweise deutlich höher (Abbildung 3-14 B).

Der Anteil sehr komplexer rezeptiver Felder war für beide Analyseparameter am Schnauzenorgan am geringsten und nahm am Rumpf der Fische zu. Für rezeptive Felder, die ausschließlich auf Basis der Entladungsrate analysiert wurden lag der Anteil sehr komplexer RF am Schnauzenorgan bei 14,3%, in der Kopfregion bei 33,3% und am Rumpf bei 42,9%. Wurde nur auf Grundlage der Latenz analysiert, so konnten am Schnauzenorgan zu 42,9% sehr komplexen RF gefunden werden. In der Kopfregion waren 50% der gefundenen rezeptiven Felder sehr komplex. Am Rumpf lag der Anteil sehr komplexer RF bei 57,1% (Abbildung 3-23 B).

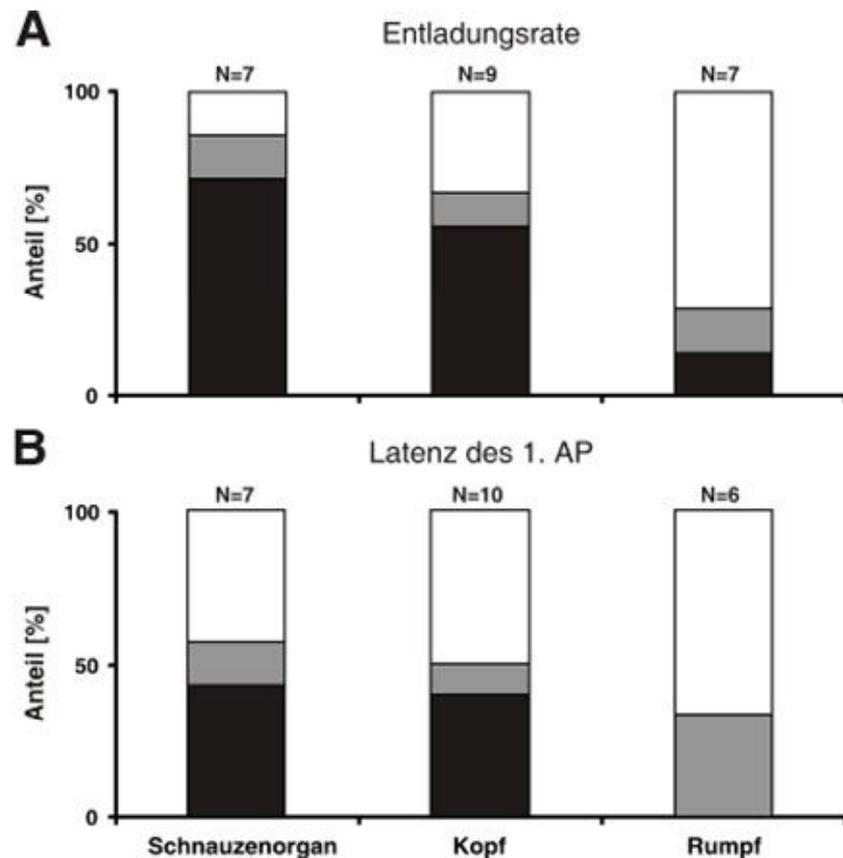


Abbildung 3-14: Verteilung der drei unterschiedlichen Typen von rezeptiven Feldern von I-Zellen an verschiedenen Körperregionen (weiße Balken: sehr komplexe RF; graue Balken: komplexe RF; schwarze Balken: einfache RF). Teil (A) zeigt die Verteilung, wenn nur die Entladungsrates als Analyseparameter zugrunde lag, während Teil (B) die Verteilung für den Analyseparameter Latenz zeigt. Weitere Erklärungen befinden sich im Text. (Schnauzenorgan: 0 – 10%; Kopf: 10 – 25%; Rumpf: 25 – 60% der Länge eines standardisierten Fisches).

3.3.1.2 Räumliche Ausdehnung von rezeptiven Feldern bei I-Zellen

Ein Größenvergleich der rezeptiven Felder zwischen den beiden Analyseparameter Entladungsrates und Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 erbrachte für die untersuchten I-Zellen in dieser Studie einen Größenunterschied zugunsten des Analyseparameters Entladungsrates. Die rezeptiven Felder waren demnach in 58% der Fälle größer, wenn die Entladungsrates der Analyse zugrunde gelegt wurde. In 21% aller Fälle zeigten sich größere RF, wenn die Analyse für die Latenz erfolgte und für weitere 21% waren die rezeptiven Felder für beide Parameter gleich groß (Abbildung 3-8, Abbildung 3-15).

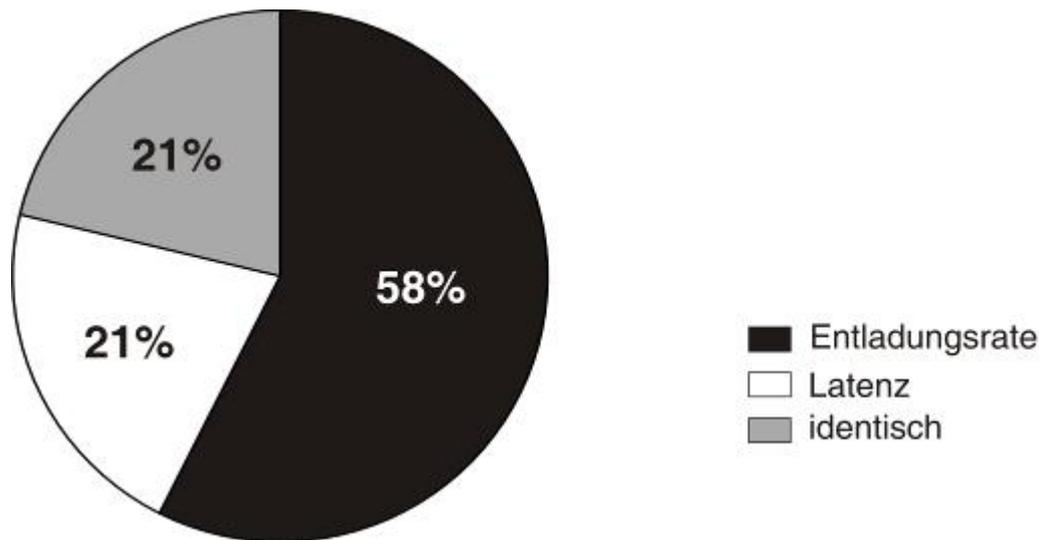


Abbildung 3-15: Größen-Verhältnisse der rezeptiven Felder der untersuchten I-Zellen für die beiden verwendeten Analysemethoden (Entladungsrate und Latenz des ersten Aktionspotentials). Es zeigte sich, dass I-Zellen häufig größere rezeptive Felder hatten, wenn diese nur für die Entladungsrate analysiert worden sind. In der Darstellung sind alle untersuchten Größenparameter (Durchmesser und Fläche) berücksichtigt.

Für die einzelnen Parameter (maximaler Durchmesser, Durchmesser des Zentrums, maximale Fläche und Fläche des Zentrums) ergaben sich für die zwei Analyseparameter ähnliche Verhältnisse (Abbildung 3-16). Es zeigte sich, dass die rezeptiven Felder der untersuchten I-Zellen für jeden der vier untersuchten Parameter größer waren, wenn die Entladungsrate für die Auswertung zugrunde gelegt wurde (Tabelle 3-3). Dies ist für die maximale Fläche (ER: Mittel: $16,26 \pm 6,45 \text{ mm}^2$; Lat: $18,39 \pm 849 \text{ mm}^2$) signifikant (Abbildung 3-16 B; gepaarter t-Test: $N = 9$; $t = 2,76$; $p = 0,025$), nicht aber für den maximalen Durchmesser (ER: Mittel: $8,18 \pm 4,24 \text{ mm}^2$; Lat: $7,47 \pm 4,13 \text{ mm}^2$; gepaarter t-Test: $N = 15$; $t = 1,152$; $p = 0,268$; Abbildung 3-16 A). Die Tendenz, größere RF zu finden, wenn die Entladungsrate im Gegensatz zur Latenz analysiert wurde, zeigte sich auch für die Zentren der rezeptiven Felder (Abbildung 3-16 C, D). Dennoch zeigten beide Parameter keine signifikanten Größenunterschiede, wenn die Größen der RF Zentren der I-Zellen miteinander verglichen wurden (Durchmesser Zentrum: ER: $5,02 \pm 2,96 \text{ mm}$; Lat: $4,82 \pm 2,83 \text{ mm}$; gepaarter t-Test: $N = 15$; $t = 1,209$; $p = 0,247$; Fläche: ER: $16,26 \pm 6,45 \text{ mm}^2$; Lat: $13,16 \pm 5,84 \text{ mm}^2$; gepaarter t-Test: $N = 8$; $t = 1,797$; $p = 0,115$).

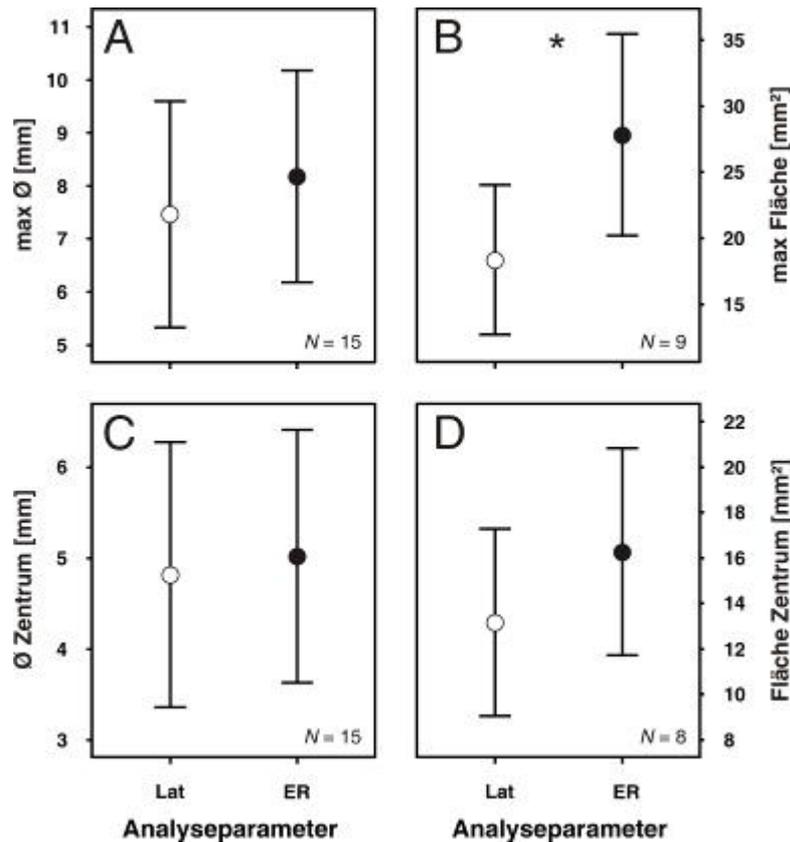


Abbildung 3-16: Vergleich der Analyseparameter Latenz (offene Kreise) und Entladungsrate (gefüllte Kreise) für die einzelnen Größenparameter, nach denen die rezeptiven Felder der abgeleiteten I-Zellen ausgewertet wurden. Dargestellt sind die Mittelwerte mit der dazugehörigen Standardabweichung. Die obere Hälfte zeigt den maximalen Durchmesser (A) sowie die maximale Fläche (B) des gesamten RF, während die untere Hälfte den Durchmesser (C) und die Fläche (D) des RF Zentrums zeigt (* = signifikant für 0,05; gepaarter t-Test). Lat = Latenz des ersten Aktionspotentials; ER = Entladungsrate.

3.3.1.3 Abhängigkeit der Größe des rezeptiven Feldes von der Position auf der Fischhaut

Analog zur Analyse des Zusammenhangs zwischen der Struktur der rezeptiven Felder und der Position der RF der abgeleiteten I-Zellen auf der sensorischen Haut der Fisch (Kap. 3.1.1.1) wurde auch die Abhängigkeit der beiden analysierten Parameter von der Position der rezeptiven Felder auf der Fischhaut untersucht. Es zeigte sich, dass der maximale Durchmesser der RF am Schnauzenorgan und in der Kopffregion der Fische größer ist, als in der Rumpffregion, wenn ausschließlich die *Entladungsrate* für die Analyse berücksichtigt wurde (Abbildung 3-17 A, durchgezogene Linie) Dieser Zusammenhang ist signifikant (Pearson: N = 18; R = 0,477; p = 0,023). Wurde nur



die *Latenz* als Analyseparameter ausgewertet, so war der maximale Durchmesser der rezeptiven Felder der in dieser Arbeit untersuchten I-Zellen in den einzelnen Körperregionen annähernd gleich (Abbildung 3-17 A, gestrichelte Linie). Wurde nur die Durchmesser der RF-Zentren verglichen, so konnte für keinen der beiden Parameter eine Korrelation mit der Position der RF auf der Fischhaut festgestellt werden (Abbildung 3-17 B).

Für I-Zellen, deren rezeptive Felder vollkommen vermessen werden konnten ($n = 9$), ergab sich, dass die rezeptiven Felder dieser Neurone am Schnauzenorgan und in der Kopfregion eine größere Fläche auf der Fischhaut einnahmen, als solche, die am Rumpf der Fische gefunden wurden (Abbildung 3-17 C). Dieser Zusammenhang war deutlicher, wenn die *Entladungsrate* für die Bestimmung der Fläche zugrunde gelegt wurde. Die Fläche des RF-Zentrums nahm dagegen bei beiden analysierten Parametern zum caudalen Ende des Fisches signifikant ab (Abbildung 3-17 D; Pearson: ER: $N = 8$; $R = -0,806$; $p = 0,008$; Lat: $N = 8$; $R = -0,693$; $p = 0,028$). Für die Entladungsrate ist dieser Trend hochsignifikant.

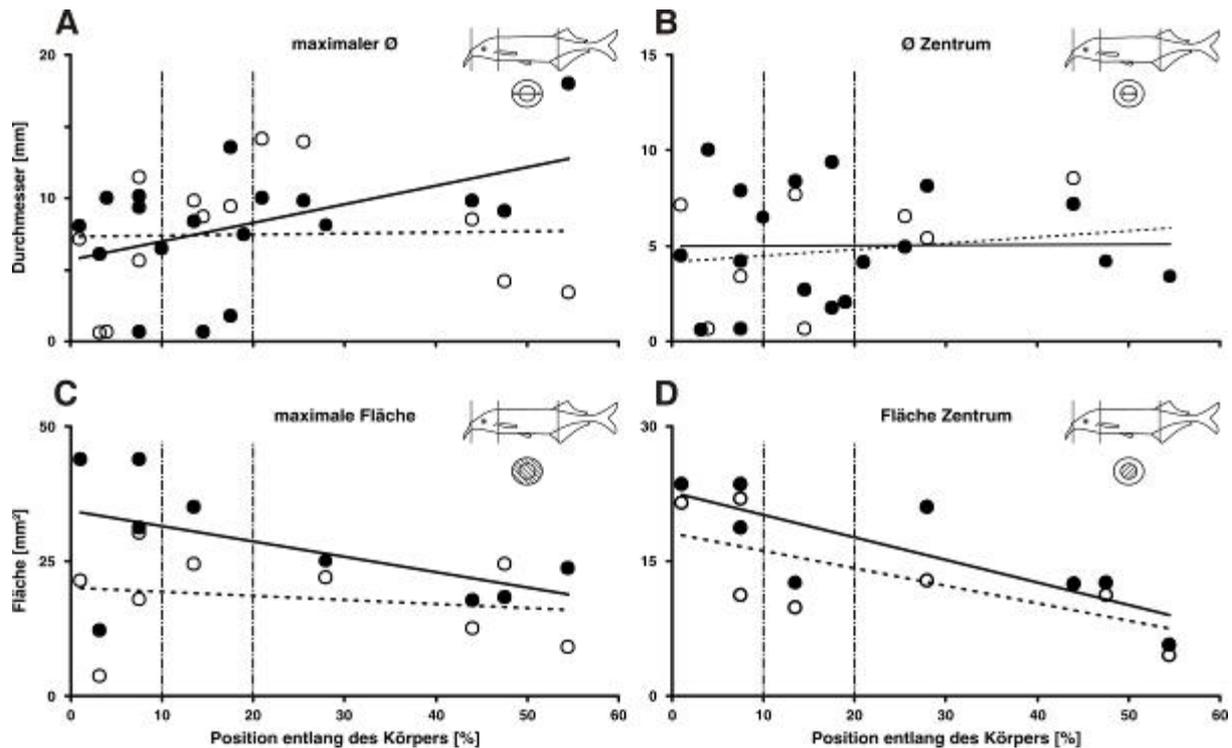


Abbildung 3-17: Räumliche Ausdehnung der rezeptiven Felder von I-Zellen entlang des Fischkörpers. Dargestellt ist der maximale Durchmesser (A) und die Fläche (C) der RF sowie der Durchmesser (B) und die Fläche (D) des RF Zentrums. Alle Werte sind gegen die Position auf der Fischhaut dargestellt (schematisch Dargestellt ist die berücksichtigte Messgröße eines rezeptiven Feldes sowie die Zonierung der Fische; 0 – 10%: Schnauzenorgan; 10 – 25%: Kopf; 25 – 60%: Rumpf; die Fischlängen sind auf 10 cm standardisiert). Schwarze Punkte und Linien: Werte und Trendlinie für RF analysiert für die Entladungsrate; leere Punkte und gestrichelte Linie: Werte und Trendlinie für RF analysiert für die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 .

3.3.2 Rezeptive Felder von E-Zellen

E-Zellen bildeten wie I-Zellen eine heterogene Zell-Population, zeigten jedoch auch einige gemeinsame Eigenschaften mit den I-Zellen. Bei 18 E-Zellen wurde das rezeptive Feld in zusätzlichen horizontalen Achsen ober- und unterhalb der Zentrumsachse vermessen. Bei weiteren zwölf E-Zellen wurde nur die horizontale Achse vermessen, die durch das Zentrum des rezeptiven Feldes führte.

Alle 30 untersuchten E-Zellen wurden bei Punktreizung im Zentrum ihres rezeptiven Feldes erregt (Abbildung 3-18). In den meisten Fällen ($n = 27$) führte die Erhöhung der Entladungsrate zu einem gehäuftem Auftreten von Aktionspotentialen in einem kurzen Zeitintervall (Salve), wenn die Reiz-



elektrode direkt im Zentrum des RF positioniert war. Bei acht E-Zellen bestand die Salve aus einer variablen Anzahl an Aktionspotentialen, die zeitlich nicht sehr synchron auftraten (Abbildung 3-18 A). Die Mehrzahl der abgeleiteten E-Zellen ($n = 16$) gaben auf einen Reiz im Zentrum des rezeptiven Feldes AP zu einer festen Latenz nach t_0 ab, zeigten jedoch bei anhaltender Reizung eine Plastizität im Antwortmuster (Abbildung 3-18 B). Bei 28 Zellen wurde die Erhöhung der Entladungsrate von einer Verringerung der Latenz des ersten APs begleitet. Bei zwei Zellen konnte keine verkürzte Latenz festgestellt werden.

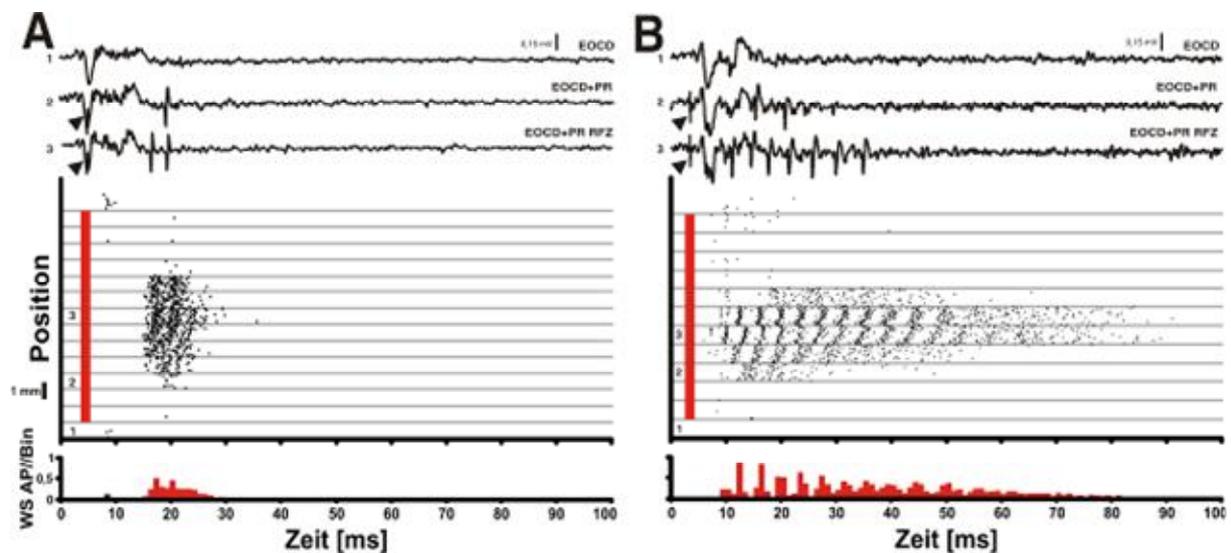


Abbildung 3-18: Einzelableitungen, Raster-Diagramme und PSTH von zwei verschiedenen E-Zellen (A) (Typ E_3) und B (Typ E_2). Die Darstellungsform entspricht der Abbildung 3-9. Die Einzelableitungen (2: Umfeld des RF-Zentrums) und (3: RF-Zentrum, RFZ) zeigen die Zellantworten bei Reizungen an verschiedenen Positionen im rezeptiven Feld der Zelle, (1) zeigt die neuronale Antwort auf die E OCD allein ohne Punktreizung (PR). Pfeile markieren das Reizartefakt. Die rote Linie in den Raster-Diagrammen entspricht dem Zeitpunkt der Reizgebung. Der Zeitpunkt Null auf der Abszisse entspricht t_0 . Die PSTH (unterhalb der Raster-Diagramme) zeigen die Auftretts-Wahrscheinlichkeit eines ausgelösten APs in Abwesenheit eines peripheren elektrosensorischen Punktreizes (schwarze Balken) und bei Reizung im Zentrum des rezeptiven Feldes (rote Balken). Die Binweite der PSTH betrug 0,5 ms. Die Zelle in Teilabbildung B zeigte in Abwesenheit eines PS keine Aktionspotentialen. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

In Abbildung 3-19 sind Amplitudenkennlinien von drei E-Zellen aufgeführt, die alle der Zellklasse E_2 zugeordnet wurden. Die rezeptiven Felder dieser Neurone wurden am Maul (Abbildung 3-19 A), in der Kopffregion (Abbildung 3-19 B) sowie am ventralen Rumpf lokalisiert (Abbildung 3-19 C).



Die Kennlinien stellen jeweils die Antwort des Neurons bei Reizung im Zentrum des RF mit steigender Reizamplitude dar. Dabei ist sowohl die Entladungsrate (durchgezogene Linie), als auch die Latenz des ersten APs (gestrichelte Linie) aufgetragen. Wie für die I-Zellen, dienten auch hier die Kennlinien dazu, die optimale Reizamplitude für jedes Neuron zu ermitteln (Kap. 2.4.1). Die Schwellenbestimmung erfolgte ebenfalls ausschließlich über die Entladungsrate. E-Zellen reagierten bei hohen Reizamplituden generell mit einer Erhöhung der Entladungsrate, während eine kontinuierliche Abschwächung des Signals (schwache Reizamplitude) die Rate wieder auf das Niveau der Spontanaktivität zurückfallen ließ. In fast allen Fällen konnte auch eine Änderung in der Latenz des ersten Aktionspotentials festgestellt werden.

In Abbildung 3-19 A ist die Kennlinie einer E-Zelle gezeigt, die ohne periphere Reizung im Mittel mit etwa 1,5 AP und einer Latenz des ersten APs von etwa 180 ms antwortete. Bei hohen Reizamplituden stieg die Entladungsrate auf über 15 AP pro Intervall an mit einer Latenz von etwa zehn ms. Die individuelle Reizschwelle konnte bei einer Abschwächung der Reizamplitude von 33 dB (0,33 mV/cm) erreicht werden. Die Schwelle lag für die Entladungsrate und für die Latenz bei einer ähnlichen Abschwächung.

In Abbildung 3-19 B ist die Amplitudenkennlinie einer zweiten E-Zelle dargestellt. Das Zentrum des rezeptiven Feldes dieses Neurons wurde am Rücken lokalisiert. Ohne Reizung im Zentrum des rezeptiven Feldes feuerte diese Zelle im Mittel etwa fünf Aktionspotentialen pro Interkommando-Intervall. Dabei kam das erste AP durchschnittlich mit einer Latenz von etwa 76 ms nach t_0 . Die Reizschwelle wurde bei einer Abschwächung von 30 dB (0,46 mV/cm) erreicht.

Abbildung 3-19 C zeigt die Amplitudenkennlinie einer weiteren E-Zelle. Das Zentrum des rezeptiven Feldes dieses Neurons wurde am Kopf lokalisiert. Ohne sensorische Reizung feuerte das Neuron mit durchschnittlich einem Aktionspotential je Interkommando-Intervall. Dabei betrug die Latenz dieses APs etwa 43 ms nach t_0 . Die Reizschwelle dieser E-Zelle lag sowohl für die Entladungsrate, wie auch für die Latenz bei 0,92 mV/cm (entspricht einer Abschwächung um 24 dB).

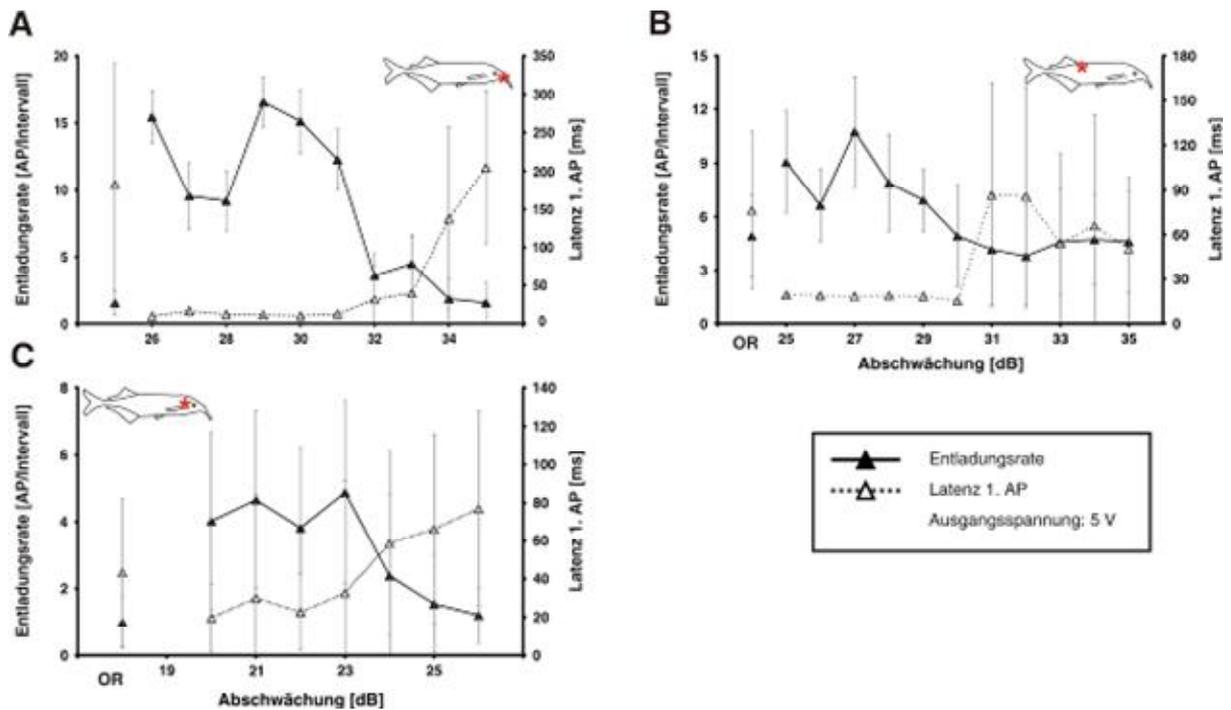


Abbildung 3-19: Amplitudenkennlinien für Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes von drei E-Zellen (A, B, C, alle Zelltyp E_2). Die Darstellungsform entspricht Abbildung 3-10. Die Position des rezeptiven Feldes auf der Fischhaut ist in der Schemazeichnung des Fisches mit einem roten Stern (*) markiert. Weitere Erläuterungen befinden sich im Fließtext. OR = ohne Reiz.

3.3.2.1 Komplexität

Alle rezeptiven Felder der abgeleiteten E-Zellen konnten in den Zentren ihrer RF erregt werden, 18 von diesen wiesen ein Umfeld auf, das bei Reizung einen hemmenden Einfluss auf das entsprechende Neuron hatte. Einige Neurone zeigten eine sehr komplexe Zentrums-Umfeld Organisation mit multiplen Zonen, die erregenden oder hemmenden Einfluss zeigten. Ähnlich der Struktureinteilung bei den I-Zellen (Kap. 3.2.1.1), konnten auch für die E-Zellen einfache, komplexe und sehr komplexe rezeptive Felder definiert werden.

Einfache RF hatten ein eindeutiges und ausgeprägtes Zentrum (Abbildung 3-20), das in den meisten Fällen annähernd konzentrisch gestaltet war. Das rezeptive Feld der E-Zelle (Zelltyp E_2) aus Abbildung 3-20 wurde in der vorderen Kopfregion lokalisiert und zeigte für beide Analyseparameter ein einfaches rezeptives Feld mit einer klar definierten Zentrumsregion. In diesem Fall war das Zentrum des rezeptiven Feldes von keinem antagonistischen Umfeld umgeben.



Die Zelle, deren rezeptives Feld in Abbildung 3-20 dargestellt ist, feuerte ohne sensorische Punktreizung in den ersten 100 ms nach t_0 nicht. Die Reizschwelle wurde bei 1,84 mV/cm (Abschwächung um 18 dB) ermittelt. Bei Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes der E-Zelle antwortete diese mit maximal 10,4 AP/100 ms. Die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 lag dabei bei durchschnittlich 6,4 ms.

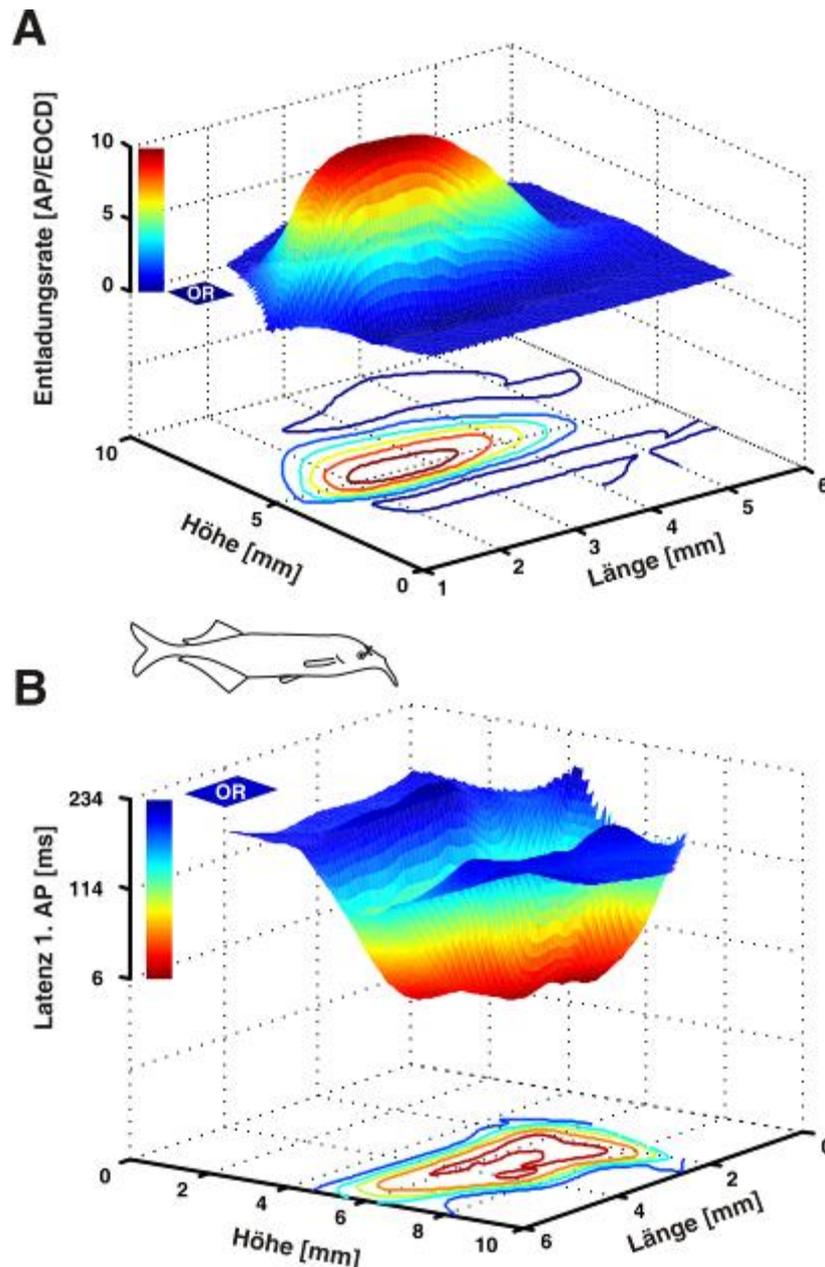


Abbildung 3-20: 3D-Plot einer E-Zelle (Zellklasse E_2) mit einfach aufgebautem rezeptiven Feld beider Analysemethoden: Entladungsrates (A) und Latenz des ersten Aktionspotentials (B). Die Entladungsrates und Latenz sind farbcodiert. Die Konturen-Plots zeigen eine zweidimensionale Darstellung des RF. (OR = ohne Reiz; weitere Erläuterungen finden sich im Text).



Komplexe rezeptive Felder waren ähnlich wie die einfachen RF aufgebaut, jedoch in der rostrocaudalen oder in der ventrolateralen Achse des Fisches gestreckt. Zudem war das RF-Zentrum und nicht so homogen wie das der einfachen rezeptiven Felder. Bei komplexen rezeptiven Feldern war das Zentrum für mindestens einen der untersuchten Analyseparameter von einem antagonistischen Umfeld umgeben (Abbildung 3-21).

Die E-Zelle in Abbildung 3-21 wurde der Zellklasse E_2 zugeordnet. Das Zentrum des rezeptiven Feldes befand sich im lateralen Kopfbereich, nahe dem Kiemendeckel. Die Reizschwelle dieses Neurons lag bei 0,33 mV/cm, was einer Abschwächung von 33 dB entsprach. Ohne Punktreiz lag die durchschnittliche Entladungsrate in einem Interkommando-Intervall bei 1,02 AP. Das erste Aktionspotential nach t_0 hatte dabei im Mittel eine Latenz von 150,16 ms. Wurde die E-Zelle im Zentrum ihres rezeptiven Feldes mit einem Punktreiz gereizt, so konnten in den ersten 100 ms eines Interkommando-Intervalls maximal acht Aktionspotentiale gezählt werden. Die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 fiel sich dabei auf 11,86 ms. Die minimale Anzahl an Aktionspotentialen, die im antagonistischen Umfeld registriert werden konnte lag durchschnittlich bei 0,74 AP pro Interkommando-Intervall und einer Latenz des ersten Aktionspotentials von 192,8 ms nach t_0 .

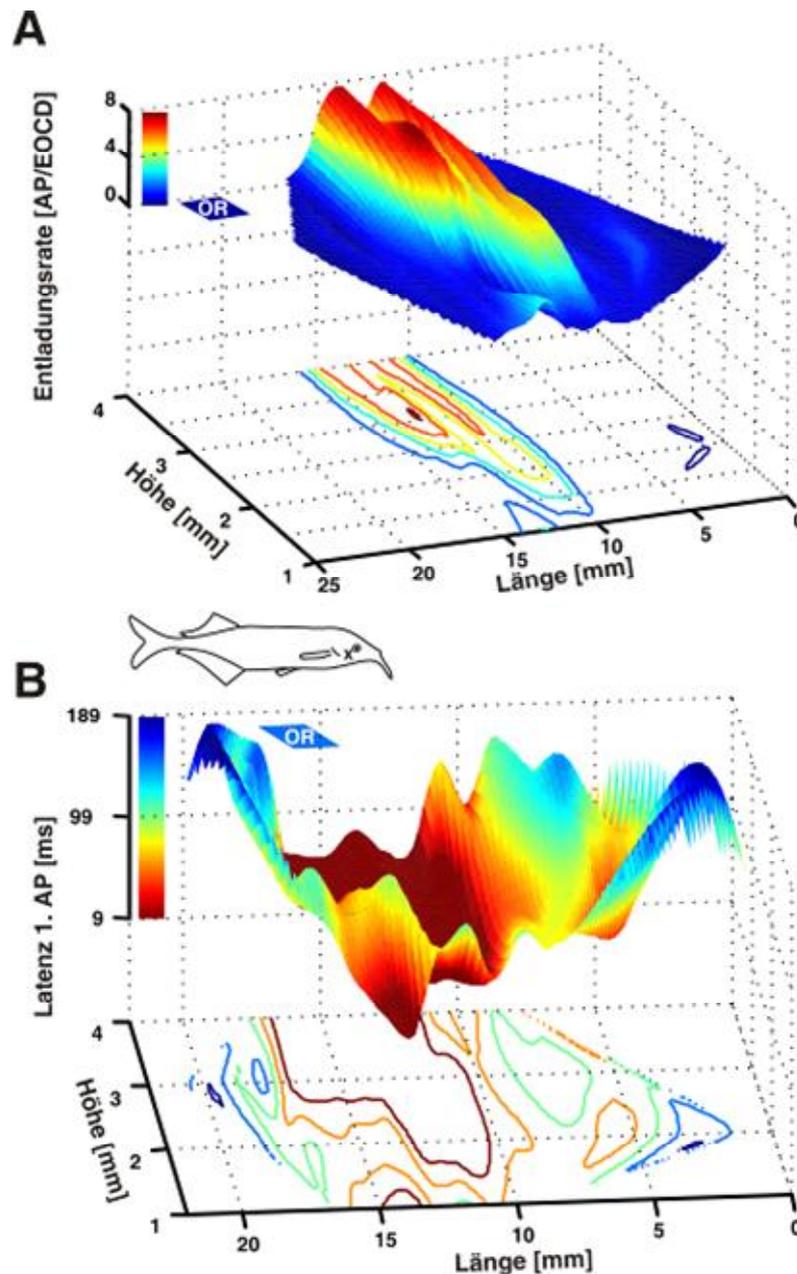


Abbildung 3-21: 3D-Plot einer E-Zelle (Zellklasse E_2) mit komplexem rezeptivem Feld. Dargestellt sind beide Analysemethoden: Entladungsrate (A) und Latenz des ersten Aktionspotentials (B). Erklärungen sind Abbildung 3-20 und dem Text zu entnehmen. OR = ohne Reiz.

Sehr komplexe rezeptive Felder hatten für mindestens einen der beiden Analyseparameter mehr als ein klar definierbares Zentrum mit einer ausgeprägten, komplexen Zentrums-Umfeldstruktur, bestehend aus erregenden und/oder hemmenden Bereichen für mindestens einen der zugrunde gelegten Analyseparameter (Abbildung 3-22).

Das RF-Zentrum der E-Zelle in Abbildung 3-22 wurde in der vorderen Kopffregion lokalisiert. Dieses Neuron wurde der Zellklasse E_1 zugeordnet. Für



den Analyseparameter Entladungsrate konnten zwei distinkte Bereiche und ein Bereich, der zwar auch eine erhöhte Entladungsrate aufwies, jedoch nicht klar von den beiden anderen getrennt war, definiert werden. Diese drei Regionen bildeten zusammen das Zentrum des rezeptiven Feldes. Das Umfeld war relativ homogen und wirkte nur an einigen wenigen Stellen in antagonistischer Weise auf das Antwortverhalten des Neurons. Für den Analyseparameter Latenz gestaltete sich das RF-Zentrum einheitlicher. Das Umfeld des RF-Zentrums war jedoch geprägt von sehr komplexen erregenden und hemmenden Regionen.

Die Reizschwelle des Neurons lag bei 4,63 mV/cm (Abschwächung um 10 dB). Ohne Punktreizung feuerte diese E-Zelle im Mittel 0,84 AP je Interkommando-Intervall mit einer Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 von 120,3 ms. Bei Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes der E-Zelle erhöhte sich die Entladungsrate auf maximal 8,82 AP in den ersten 100 ms eines Interkommando-Intervalls. Die Latenz des ersten Aktionspotentials, das nach t_0 erschien, lag dabei im Durchschnitt bei 12,08 ms.

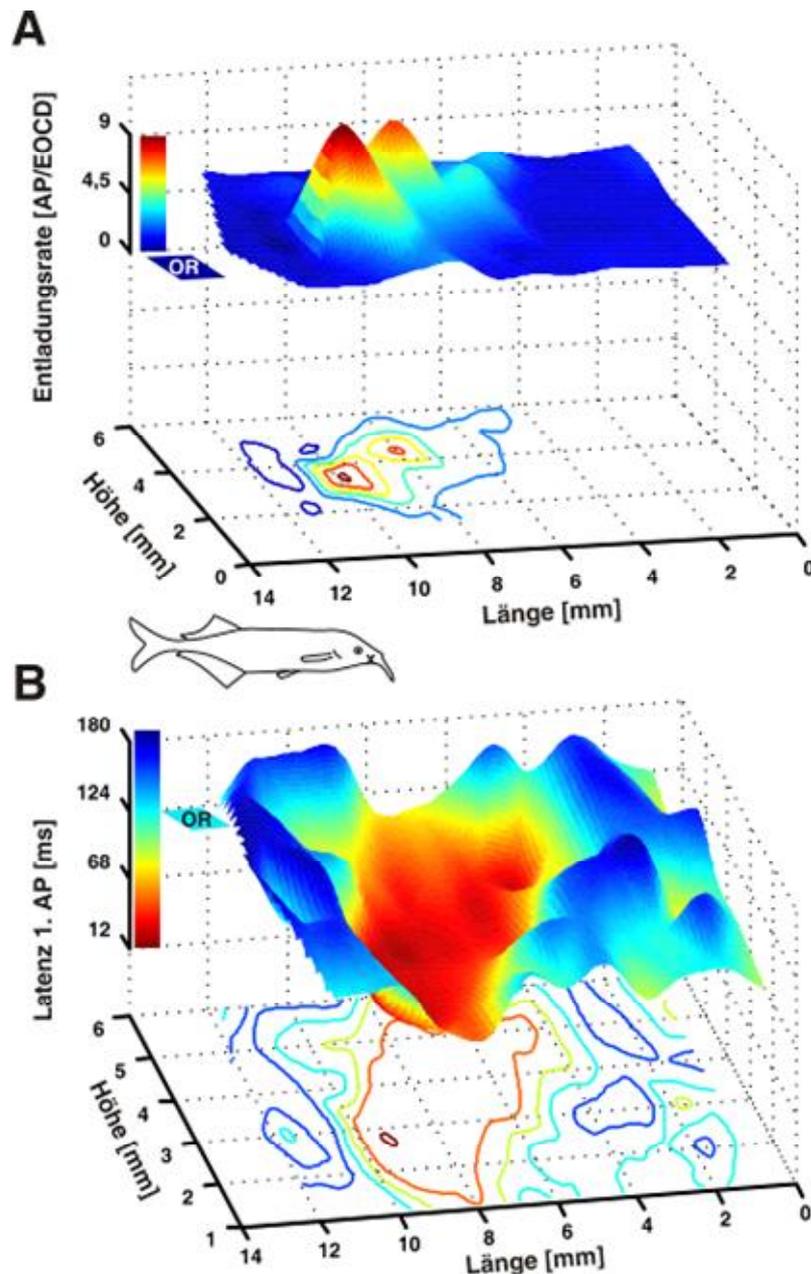


Abbildung 3-22: 3D-Plot einer E-Zelle (Zellklasse E₁) mit sehr komplexem rezeptivem Feld. Sowohl für die Entladungsrate (**A**), als auch für die Latenz (**B**) sind mindestens zwei diskrete Zentrumsbereiche vorhanden. Definitionen wie in Abbildung 3-20 und im Text. OR = ohne Reiz.

Ähnlich der rezeptiven Felder von I-Zellen zeigten auch die rezeptiven Felder von E-Zellen eine Zunahme der Strukturkomplexität in Richtung Rumpf (Abbildung 3-23).

Es zeigte sich, dass einfache rezeptive Felder generell für beide Analyseparameter am häufigsten am Schnauzenorgan und in der Kopfregion gefunden werden konnten (Abbildung 3-23). Für den Analyseparameter Entladungsrate waren die die Hälfte aller am Schnauzenorgan und in der Kopfregion ge-



gefundenen rezeptiven Felder einfach strukturiert. Am Rumpf lag der Anteil noch bei 41,7% (Abbildung 3-23 A). Für den Analyseparameter Latenz wurden 75% der rezeptiven Felder am Schnauzenorgan und 42,9% der RF in der Kopfregion der Kategorie einfach zugeordnet. Am Rumpf des Fischkörpers lag der Anteil einfach rezeptiver Felder nur noch bei 8,3% (Abbildung 3-23 B).

Komplexe rezeptive Felder konnten in jedem Bereich des Fischkörpers für beide Analyseparameter annähernd gleich häufig gefunden werden. Wurde nur für die Entladungsrate analysiert, so lag der Anteil komplexer RF in den einzelnen Körperregionen zwischen 16,7% für das Schnauzenorgan und 25% für die Kopfregion (Abbildung 3-23 A). Für den Analyseparameter Latenz lag der Anteil komplexer rezeptiver Felder in den einzelnen Körperregionen zwischen 21,4% (Schnauzenorgan) und 25% für die Kopfregion (Abbildung 3-23 B).

Der Anteil sehr komplexer rezeptiver Felder war für beide Analyseparameter am Schnauzenorgan am geringsten und nahm am Rumpf der Fische zu. Für rezeptive Felder, die ausschließlich auf Basis der Entladungsrate analysiert wurden lag der Anteil sehr komplexer RF am Schnauzenorgan bei 25%, in der Kopfregion bei 28,6% und am Rumpf bei 41,7%. Wurde nur auf Grundlage der Latenz analysiert, so konnten am Schnauzenorgan keine sehr komplexen RF gefunden werden. In der Kopfregion waren 35,7% der gefundenen rezeptiven Felder sehr komplex. Am Rumpf lag der Anteil sehr komplexer RF bei 66,7% (Abbildung 3-23 B).

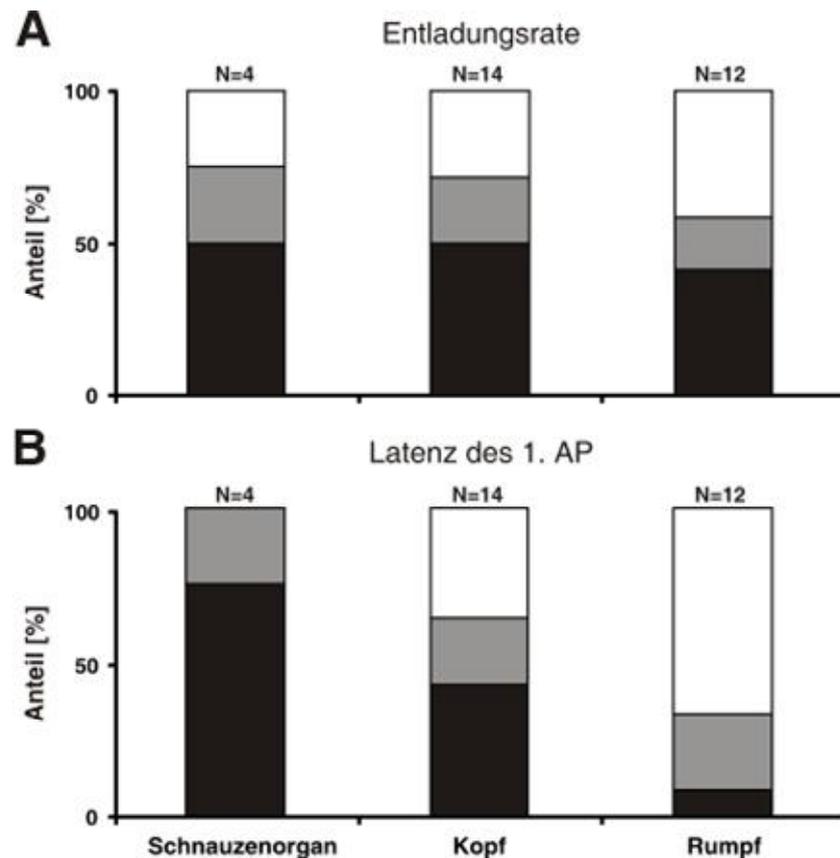


Abbildung 3-23: Verteilung der drei unterschiedlichen Typen von rezeptiven Feldern von E-Zellen an verschiedenen Körperregionen (weiße Balken: sehr komplexe RF; graue Balken: komplexe RF; schwarze Balken: einfache RF). Teil (A) zeigt die Verteilung, wenn nur die Entladungsrate als Analyseparameter zugrunde lag, während Teil (B) die Verteilung für den Analyseparameter Latenz zeigt. Weitere Erklärungen befinden sich im Text. (Schnauzenorgan: 0 – 10%; Kopf: 10 – 25%; Rumpf: 25 – 60% der Länge eines standardisierten Fisches).

3.3.2.2 Räumliche Ausdehnung von rezeptiven Feldern bei E-Zellen

Vergleicht man die Größenverhältnisse aller analysierten Parameter (maximaler Durchmesser, Durchmesser des Zentrums, maximale Fläche und die Fläche des Zentrums) von rezeptiven Feldern der abgeleiteten E-Zellen, so zeigte sich, dass diese in 67% der Fälle größer waren, wenn nur die Latenz des ersten Aktionspotentials ausgewertet wurde, während in 23% der Fälle die Größen der RF für beide Parameter identisch waren. Lediglich 10% der untersuchten rezeptiven Felder wiesen größere Proportionen auf, wenn die Entladungsrate alleine als Grundlage der Analyse eingesetzt worden ist (Tabelle 3-3; Abbildung 3-24).

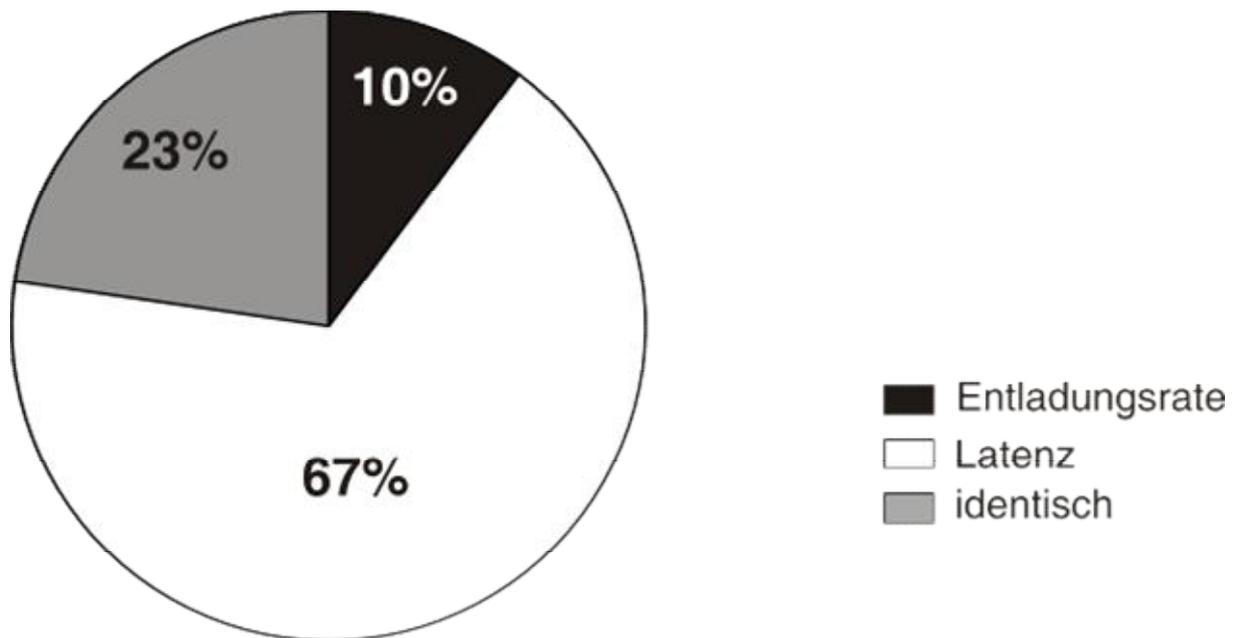


Abbildung 3-24: Größen-Verhältnisse der rezeptiven Felder der untersuchten E-Zellen für die beiden verwendeten Analysemethoden (Entladungsrate und Latenz des ersten Aktionspotentials). Es zeigte sich, dass rezeptive Felder, die ausschließlich für die Latenz des ersten Aktionspotentials analysiert worden häufig größer waren, als wenn nur die Entladungsrate der Analyse zugrunde gelegt worden ist. In der Darstellung sind alle untersuchten Größenparameter (Durchmesser und Fläche) enthalten.

Der mittlere maximale Durchmesser von rezeptiven Feldern der untersuchten E-Zellen, die ausschließlich für die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 ausgewertet wurden, betrug $6,70 \pm 2,94$ mm und war damit ähnlich groß wie der maximale Durchmesser der RF, wenn nach der Entladungsrate analysiert wurde (Mittel: $6,45 \pm 4,01$ mm; gepaarter t-Test: $N = 27$; $t = -0,3$; $p = 0,77$; Abbildung 3-25 A). Der mittlere Durchmesser der Zentren der rezeptiven Felder betrug $4,52 \pm 2,83$ mm, wenn die Latenz als Analyseparameter eingesetzt wurde und $3,79 \pm 1,41$ mm bei der Auswertung für die Entladungsrate (Abbildung 3-25 C). Dieser Unterschied ist signifikant (gepaarter t-Test: $N = 27$; $t = -2,74$; $p = 0,011$). Bei einem Vergleich der Flächen der rezeptiven Felder waren die Unterschiede sogar hochsignifikant (maximale Fläche: ER: $16,84 \pm 8,22$ mm²; Lat: $25,85 \pm 11,55$ mm²; gepaarter t-Test: $N = 17$; $t = -3,55$; $p = 0,003$; Fläche Zentrum: ER: $13,53 \pm 6,69$ mm²; Lat: $18,77 \pm 8,13$ mm²; $N = 17$; $t = -4,65$; $p < 0,001$; Abbildung 3-25 B, D).

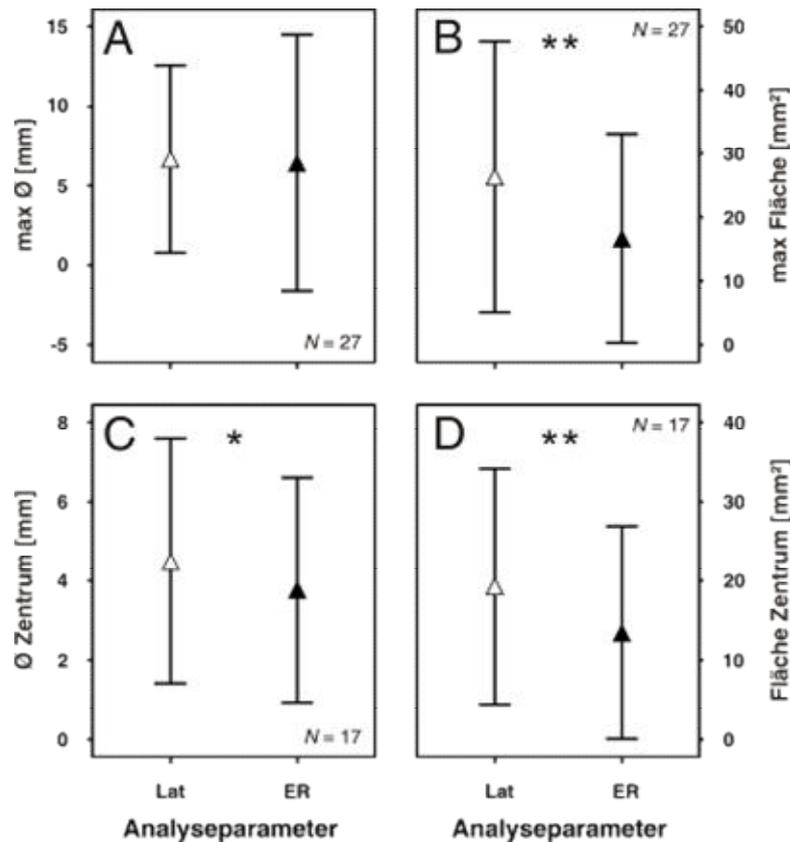


Abbildung 3-25: Vergleich der Analyseparameter Latenz (offene Kreise) und Entladungsrate (gefüllte Kreise) für die einzelnen Größenparameter, nach denen die rezeptiven Felder der abgeleiteten E-Zellen ausgewertet wurden. Dargestellt sind die Mittelwerte mit der dazugehörigen Standardabweichung. Die obere Hälfte zeigt den maximalen Durchmesser (A) sowie die maximale Fläche (B) des gesamten RF, während die untere Hälfte den Durchmesser (C) und die Fläche (D) des RF Zentrums zeigt (* = signifikant für 0,05, gepaarter t-Test). Lat = Latenz des ersten Aktionspotentials; ER = Entladungsrate.

3.3.2.3 Abhängigkeit der Größe des rezeptiven Feldes von der Position auf der Fischhaut

Die Größen der rezeptiven Felder der untersuchten E-Zellen entlang des Fischkörpers waren im Mittel identisch für beide Analyseparameter. Es konnten keine signifikanten Korrelationen zwischen der Größe der RF (Breite und Fläche) und der Position der RF Zentren am Körper, an der sie lokalisiert wurden, festgestellt werden (Abbildung 3-26).

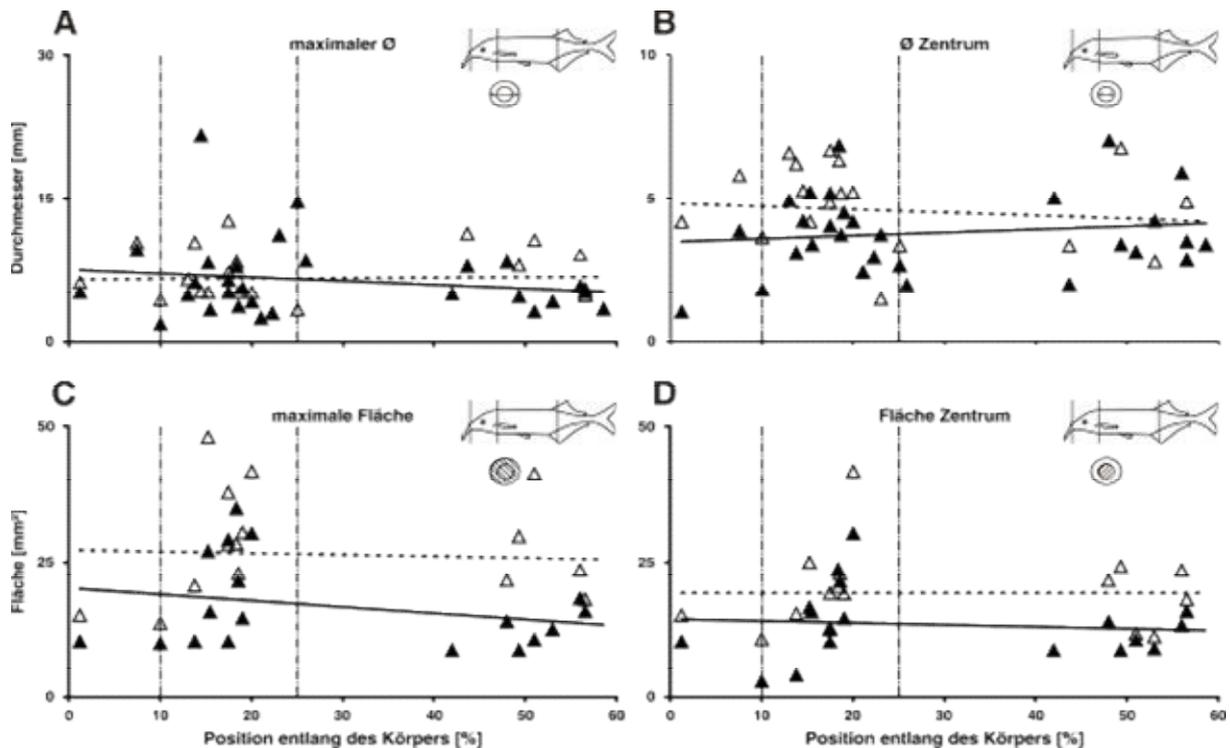


Abbildung 3-26: Abhängigkeiten der RF Größenparameter (Breite und Fläche) von der Position am Fischkörper von E-Zellen. Die Beschreibung entspricht der von Abbildung 3-17. Dargestellt ist der maximale Durchmesser (A) und die Fläche des rezeptiven Feldes (C) sowie und der Durchmesser (B) und die Fläche (D) des Zentrums der rezeptiven Felder für die beiden verwendeten Analyseverfahren (Gefüllte Dreiecke und durchgezogene Linien: Werte für die RF-Größen, analysiert für die Entladungsrates; offene Dreiecke und gestrichelte Linien: Werte für die RF-Größen, analysiert für die Latenz des ersten APs).

3.3.3 Zelltypen

Ausgehend von bereits publizierten Ergebnissen konnten die 53 extrazellulär abgeleiteten elektrosensitiven Zellen (23 I-Zellen und 30 E-Zellen) bestimmten Zelltypen zugeordnet werden. Diese werden im Folgenden nach I- und E-Zellen getrennt näher erläutert.

3.3.3.1 I-Zellen

In Anlehnung an veröffentlichte Studien (Bell et al. 1992; Goenechea und von der Emde 2004) konnten alle 23 abgeleiteten I-Zellen in drei Unterklassen eingeteilt werden (I_1 , I_2 und I_3). Die Unterteilung erfolgte entsprechend dem Antwortverhalten der einzelnen Neurone auf die ‚corollary discharge‘ in



Abwesenheit eines peripheren Stimulus sowie auf Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes der I-Zellen. Zusätzlich wurde notiert, ob das erste Aktionspotential, das nach t_0 auftrat, durch Punktreizung mit hoher Amplitude im Zentrum des rezeptiven Feldes blockiert werden konnte. In Anlehnung an intrazelluläre Ableitungen (Engelmann, persönliche Mitteilung) sowie Studien von Grant et al. (1996), Meek et al. (1996) und Mohr et al. (2003a, 2003b) wurden anschließend die so unterteilten Zellklassen definierten Zelltypen zugeordnet. So wurde I_1 mit dem Zell-Typ TSD (*thick smooth dendrite*), I_2 mit MG_1 (*medium ganglionic*)-Zellen Typ 1 und I_3 mit LG (*large ganglionic*)-Zellen assoziiert.

In Tabelle 3-6 sind die ermittelten Größenparameter der rezeptiven Felder der einzelnen I-Zell-Gruppen aufgelistet. Bezogen auf die Entladungsrate ist der maximale Durchmesser der RF sowie der Durchmesser des Zentrums von MG_1 -Zellen im Mittel größer als die der beiden anderen gefundenen Zelltypen ($MG_1 = 9,51 \pm 4,67$ mm; TSD = $7,81 \pm 4,34$ mm; LG = $5,78 \pm 3,58$ mm). LG-Zellen hatten durchschnittlich größere Flächen als MG_1 - und TSD-Zellen ($MG_1 = 28,26 \pm 9,95$ mm²; TSD = $18,18 \pm 0$ mm²; LG = $30,3 \pm 16,36$ mm²). Wurden die rezeptiven Felder ausschließlich für die Latenz des ersten Aktionspotentials ausgewertet, so zeigten TSD-Zellen in allen Parametern die größte räumliche Ausdehnung auf der Fischhaut (Tabelle 3-4).

Tabelle 3-6: Mittelwerte und Standardabweichungen der analysierten Größenparameter beider Codierungsformen von rezeptiven Feldern für die einzelnen I-Zelltypen.

		maximaler Ø [mm]	Ø Zentrum [mm]	maximale Fläche [mm ²]	Fläche Zentrum [mm ²]	
Analyseparameter	Entladungs- rate	TSD- Zellen	$7,81 \pm 4,34$	$4,91 \pm 3,18$	$18,18 \pm 0$	$12,59 \pm 0$
		MG_1 - Zellen	$9,51 \pm 4,67$	$5,94 \pm 2,68$	$28,26 \pm 9,95$	$16,27 \pm 7,24$
		LG- Zellen	$5,78 \pm 3,58$	$3,53 \pm 3,71$	$30,3 \pm 16,36$	$18,09 \pm 7,78$
	Latenz 1. AP	TSD- Zellen	$9,92 \pm 3,77$	$7,46 \pm 1,66$	$24,48 \pm 0$	$11,19 \pm 0$
		MG_1 - Zellen	$7,56 \pm 4,3$	$3,78 \pm 2,53$	$18,29 \pm 8,31$	$12,57 \pm 6,2$
		LG- Zellen	$5,85 \pm 4,73$	$5,15 \pm 3,94$	$16,52 \pm 11,26$	$15,61 \pm 8,23$



3.3.3.1.1 TSD – (*thick smooth dendrite*) Zellen (I₁)

Es wurden die rezeptiven Felder von neun TSD-Zellen quantifiziert. TSD-Zellen reagierten ohne elektrosensorische Reizung auf die ‚corollary discharge‘ allein mit einem sehr stereotypen Antwortmuster. Die durchschnittliche Entladungsrate auf die ‚corollary discharge‘ lag bei $3,94 \pm 1,74$ AP in den ersten 100 ms eines EOD Motor-Kommandosignals. Die Ergebnisse der analysierten Parameter waren ähnlich wie die von Bell und Grant (1992) und Goenechea und von der Emde (2004) für diesen Zelltyp publizierten Werte. Die ersten zwei bis vier AP traten in Salven auf. Dabei kam das erste AP im Durchschnitt nach $13,34 \pm 11,10$ ms nach t_0 . Die Gesamtdauer dieser Salve betrug $28,86 \pm 6,41$ ms. In keiner der untersuchten TSD-Zellen konnten nach einer Zeit von maximal 40 ms nach t_0 bis zum nächsten Kommandosignal weitere AP registriert werden.

Abbildung 3-27 zeigt die Interspike-Intervalle der ‚corollary discharge‘ Antwort, d. h., in Abwesenheit eines Reizes, von drei unterschiedlichen TSD-Zellen. Aufgetragen ist jeweils die Intervalldauer zwischen zwei aufeinander folgenden Aktionspotentialen. Eine Ausnahme bildet das Intervall des ersten APs. Dieses Intervall bezieht sich nicht auf ein vorausgegangenes Aktionspotential, sondern auf t_0 . Die farbig markierten AP sind statistisch voneinander isolierbar.

Zu erkennen ist, dass alle drei Neurone drei (Abbildung 3-27 C) oder vier (Abbildung 3-27 A, B) Aktionspotentiale feuerten, die sehr zeitkonstant kamen. Dies wird durch die geringe Streuung der einzelnen AP-Cluster verdeutlicht.

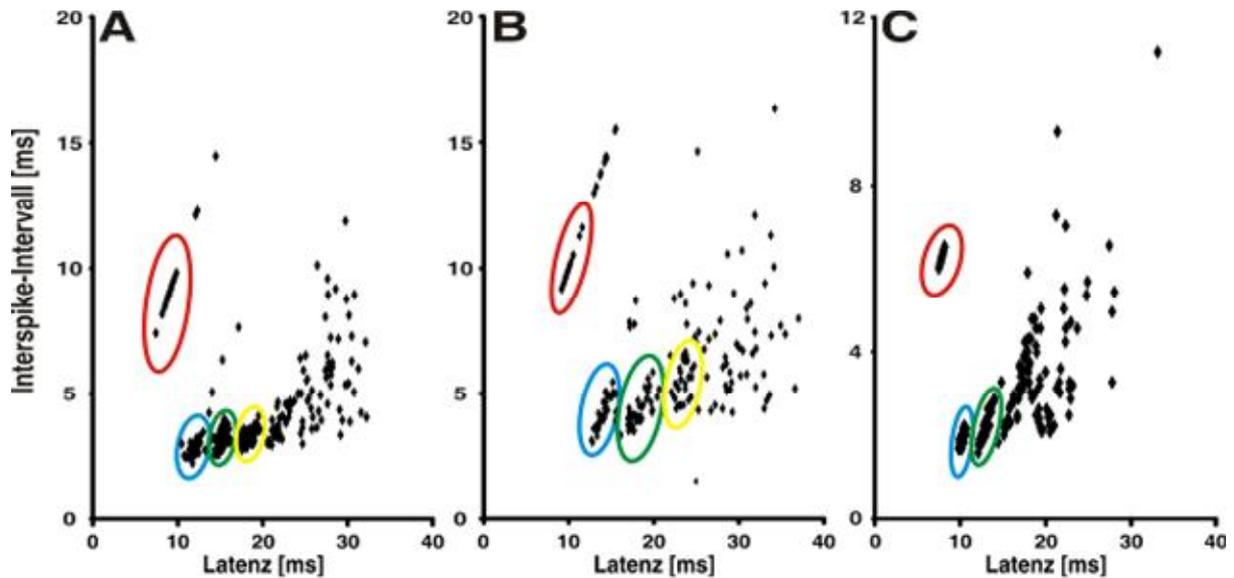


Abbildung 3-27: Interspike-Intervalle in Rasterform von drei verschiedenen TSD-Zellen. Statistisch voneinander isolierbare Aktionspotentiale sind im Interspike-Intervall farblich umkreist (rot = erstes AP; blau = zweites AP; grün = drittes AP; gelb = viertes AP). In zwei dieser Zellen (A, B) konnten insgesamt vier AP voneinander isoliert werden, während in (C) drei AP statistisch trennbar waren.

Wurde im Zentrum des rezeptiven Feldes der TSD-Zellen mit einem elektrosensorischen Punktreiz mit ausreichender Reizamplitude (Kap. 2.4.1) stimuliert, so reduzierten sich die Anzahl der AP im Mittel von $3,94 \pm 1,74$ auf $0,93 \pm 0,95$ AP in den ersten 100 ms eines EOD-Motorkommandosignal-Intervalls. Die Latenz des ersten Aktionspotentials verringerte sich bei Stimulation im Zentrum des RF der TSD-Zellen und lag im Mittel bei $9,78 \pm 7,39$ ms nach t_0 (Mittel ohne Reiz: $13,34 \pm 11,1$ ms). Während der Punktreizung im RF Zentrum der TSD-Zellen konnte eine Salve mit höchstens zwei AP registriert werden (Mittel ohne Reiz: $0,89 \pm 1,05$ AP/Salve). Die Salven hatten in Abwesenheit eines Reizes eine mittlere Dauer von $28,86 \pm 6,42$ ms und wurden bei Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes der TSD-Zellen schmaler ($12,14 \pm 7,4$ ms). Wurde die Reizamplitude langsam erhöht, so vielen zuerst die späten Aktionspotentiale weg. Es war allerdings nicht möglich, das erste AP vollkommen zu unterdrücken. Die niedrigste gemessene Reizschwelle bei den hier untersuchten TSD-Zellen lag bei $0,41$ mV/cm, was in diesem Fall einer Abschwächung des Ausgangssignals ($14,64$ mV/cm) von 31 dB entsprach. Die höchste Reizamplitude war $3,68$ mV/cm (12 dB Abschwächung). Die Sensitivität der TSD-Zellen war nicht signifikant abhängig von der



Position auf der Fischhaut entlang des Körpers (Pearson: $N = 9$; $R = -0,316$; $p = 0,403$).

Die meisten rezeptiven Felder der abgeleiteten TSD-Zellen konnten lediglich in der Zentrumsachse vermessen werden. Bei sieben der neun untersuchten Neurone wurde das Zentrum des rezeptiven Feldes am Schnauzenorgan oder in der Kopffregion lokalisiert. Fast alle der analysierten TSD-Zellen ($n = 7$) wiesen eine komplexe Zentrums-Umfeld Organisation ihrer rezeptiven Felder auf. Im Gegensatz zu allen anderen quantifizierten I-Zellen waren die RF bei TSD-Zellen für alle betrachteten Parameter, bis auf die Fläche des Zentrums, größer, wenn die Latenz als Analyseparameter ausgewertet wurde (Tabelle 3-6).

3.3.3.1.2 MG_1 – (*medium ganglionic*) Zellen Typ 1 (I_2)

Es konnten neun abgeleitete I-Zellen dem Zelltyp MG_1 zugeordnet werden. Diese Neurone antworteten auf die ‚corollary discharge‘ alleine ohne Reiz mit einer Salve, bestehend aus $4,56 \pm 1,66$ AP pro Intervall. Die Latenz des ersten APs betrug im Mittel $11,52 \pm 3,19$ ms nach t_0 . Die durchschnittliche Salvendauer der ‚corollary discharge‘-Antwort lag bei $27,02 \pm 10,15$ ms. Die die ersten beiden AP kamen dabei mit einer konstanten Latenz, während spätere AP zeitlich variabel auftraten. Bei elektrosensorischer Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes der MG_1 -Zellen konnten sieben von neun Neurone mit hoher Reizamplitude komplett inhibiert werden. Bei steigender Reizamplitude konnte beobachtet werden, dass zuerst die späten AP wegfielen. Gleichzeitig nahm die Latenz des ersten APs ab. Die Reizamplituden, die bei den einzelnen Neuronen als Schwellenwert gemessen werden konnten, waren unterschiedlich hoch. So lag die höchste Schwelle bei etwa $8,23$ mV/cm Reizamplitude (Abschwächung um 5 dB), die niedrigste bei $0,33$ mV/cm Reizamplitude (Abschwächung um 33 dB). Dabei waren Neurone, die von weiter kranial gelegenen Rezeptoren sensorischen Eingang erhielten, nicht sensitiver als solche, deren Eingang von caudal gelegenen Rezeptoren kam (Pearson: $n = 9$; $R = 0,16$; $p = 0,682$).

Abbildung 3-28 zeigt die Interspike-Intervalle der isolierten AP von drei MG_1 -Zellen (Ordinate) aufgetragen gegen die Latenz nach t_0 (Abszisse) ohne



sensorischen Punktreiz. Zu beachten ist, dass jeweils das Intervall des ersten APs auf t_0 bezogen wurde und nicht auf ein vorausgegangenes Aktionspotential. Die Latenz bezieht sich jeweils auf die ersten 100 ms nach t_0 . Wurden bereits vor Ablauf dieser Zeitgrenze keine AP mehr registriert, so ist die Abszisse aus Darstellungsgründen dementsprechend skaliert worden. So zeigte das Neuron in Abbildung 3-28 A auf die ‚corollary discharge‘ alleine ohne sensorische Reizung bereits nach 30 bis 40 ms keine Reaktion mehr, das Neuron in Abbildung 3-28 B antwortete etwa 60 ms pro EOD-Motorkommando-Intervall.

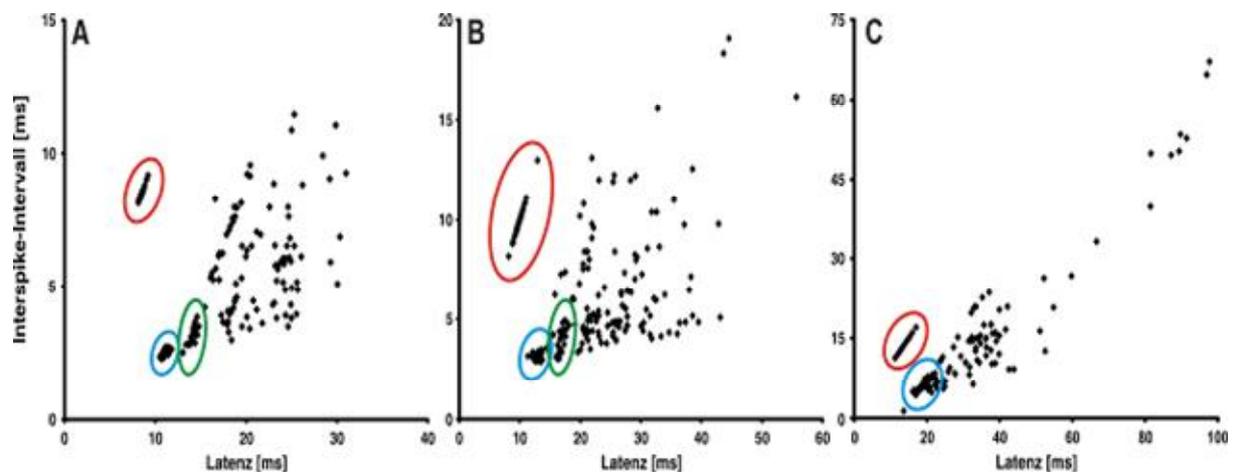


Abbildung 3-28: Interspike-Intervalle von drei unterschiedlichen MG_1 -Neuronen mit drei (A, B), beziehungsweise zwei (C) statistisch isolierbaren Aktionspotentialen. Erläuterungen wie in Abbildung 3-27, weitere Erklärungen im Text.

Die Darstellung der Entladungsrate, wie sie in der oberen Hälfte von Abbildung 3-28 erfolgte, verdeutlicht die Anzahl einzelner Aktionspotentiale, die in einer Salve statistisch voneinander isolierbar sind. Aufgetragen ist hier die zeitliche Synchronität der einzelnen AP. Das erste signifikant trennbare Aktionspotential ist rot umrandet, das zweite AP ist blau gekennzeichnet, das dritte grün umrandet. So können in Abbildung 3-28 A und B je drei AP statistisch voneinander unterschieden werden, in Abbildung 3-28 C können nur die ersten beiden auftretenden AP nach t_0 als zeitlich konstant betrachtet werden.

Die rezeptiven Felder der identifizierten MG_1 -Zellen waren anteilig gleichmäßig über die gesamte elektrorezeptive Haut der Fische verteilt. Fast alle RF dieses Zelltyps wiesen eine komplexe Zentrums-Umfeld Organisation auf, von denen mehr als die Hälfte ($n = 5$) eine sehr komplexe Struktur zeigten. Sechs



MG₁-Zellen, deren rezeptive Felder in mehreren Achsen vermessen werden konnten, hatten größere Einzugsbereiche, wenn die RF ausschließlich über die Entladungsrate analysiert wurde (Tabelle 3-4). Dies war der Fall für alle untersuchten Parameter (maximaler Durchmesser, Durchmesser des Zentrums, maximale Fläche und Fläche des Zentrums der RF). Alle rezeptiven Felder der hier untersuchten MG₁-Zellen hatten ein Hauptzentrum, drei zeigten jedoch auch zwei inhibitorische wirkende Zentrumsregionen für mindestens einen der beiden analysierten Parameter.

3.3.3.1.3 LG - (*large ganglionic*) Zellen (I₃)

Es wurden fünf Neurone abgeleitet, die als LG-Zellen identifiziert werden konnten. Neurone dieses Zelltyps zeigten in ihrer ‚corollary discharge‘-Antwort ohne sensorische Reizung die größte Variabilität aller untersuchten I-Zellen. In Abwesenheit eines elektrosensorischen Reizes antworteten LG-Zellen mit einem bis sechs Aktionspotentialen in den ersten 100 ms des Interkommando-Intervalls. Dabei betrug die Latenz des ersten AP im Mittel $36,34 \pm 19,22$ ms nach t_0 . In keiner der identifizierten LG-Zellen waren die Aktionspotentiale während der Spontanaktivität in einer Salve organisiert (Abbildung 3-29). Aktionspotentiale traten das gesamte Interkommando-Intervall über auf.

Abbildung 3-29 zeigt Interspike-Intervalle von drei unterschiedlichen LG-Zellen ohne sensorische Punktreizung. Die zeitliche Variabilität der Aktionspotentiale, verdeutlicht durch die breite Streuung der Interspike-Intervalle (Ordinate) ließ keine signifikante Abgrenzung einzelner Aktionspotentiale zu. Die Skalierung der Abszisse (Latenz) erfolgte nach dem gleichen Muster wie in Kap. 3.2.3.1.1 beschrieben.

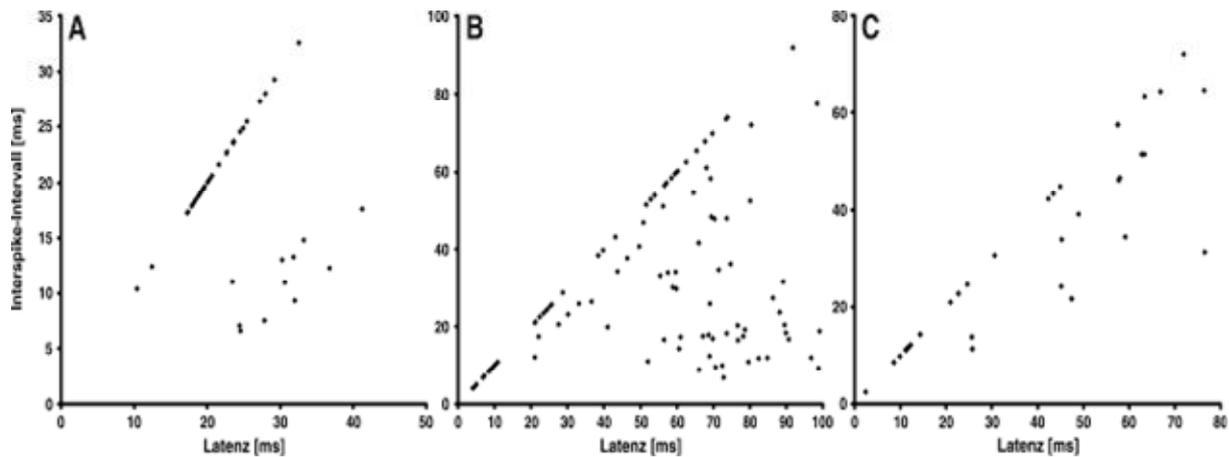


Abbildung 3-29: Interspike-Intervalle von drei unterschiedlichen LG-Zellen (A, B, C). Bei diesen Zellen traten die Aktionspotentiale zeitlich sehr variabel auf, so dass keine Synchronität beobachtet werden konnte. Die Auftragung entspricht Abbildung 3-27. Weitere Erklärungen befinden sich im Text.

Ein Anstieg in der Amplitude des elektrosensorischen Punktreiz im Zentrum des rezeptiven Feldes der untersuchten LG-Zellen bewirkte eine Reduktion der Anzahl der AP. Dabei fielen zuerst die späteren AP weg, während für die frühen Aktionspotentiale eine kürzere Latenz registriert werden konnte. Bei hohen Reizamplituden konnten auch die frühen Aktionspotentiale komplett inhibiert werden. Die gemessenen Reizschwellen lagen zwischen 0,41 mV/cm und 10,37 V/cm. Dies entsprach einer Abschwächung des Ausgangsreizes von 31 dB, bzw. drei dB. Wie bei TSD- und MG₁-Zellen konnte auch bei den LG-Zellen kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Sensitivität und der Position des rezeptiven Feldes auf der Fischhaut festgestellt werden (Pearson: $n = 5$; $R = 0,043$; $p = 0,945$).

Von den fünf abgeleiteten LG-Zellen wurden die rezeptiven Felder von drei (60%) Neuronen am Schnauzenorgan lokalisiert, ein RF lag in der Kopffregion und ein weiteres am Rumpf (je 20%). Die meisten RF hatten eine Zentrums-Umfeld Organisation. Es konnten sowohl einfach strukturierte, als auch sehr komplex aufgebaute rezeptive Felder innerhalb dieses Zelltyps gefunden werden. Die maximale Fläche sowie die Fläche des Zentrums der rezeptiven Felder waren etwas größer, wenn nur die Entladungsrate ausgewertet wurde. Der maximalen Durchmesser und den Durchmesser des Zentrum der RF waren jedoch größer, wenn nur die Latenz des ersten APs analysiert wurde. Eine Übersicht ist in Tabelle 3-6 aufgestellt.



3.3.3.2 E-Zellen

Entsprechend des Entladungsmusters (Antwort auf die ‚corollary discharge‘ alleine und mit sensorischem Punktreiz) konnten die abgeleiteten E-Zellen in Anlehnung an Goenechea und von der Emde (2004) in zwei Subklassen unterteilt werden. Diese waren E_1 und E_2 . Eine dritte Klasse wurde als E_3 bezeichnet. Diese dritte Gruppe enthielt Zellen, die in keiner der beiden anderen Gruppen zugeordnet werden konnten. Auf die ‚corollary discharge‘ allein zeigten E_1 - und E_2 -Zellen keine Aktionspotentialen die in einer Salve organisiert waren, während E_3 -Zellen mit einer Salve antworteten. Bei Reizung im Zentrum des rezeptiven Feldes antworteten E_2 - und E_3 -Zellen mit einer Salve, während E_1 -Zellen dies nicht taten, sondern lediglich eine erhöhte Entladungsrate zeigten. Die einzelnen Unterklassen konnten keinen bestimmten Zelltypen zugeordnet werden.

Tabelle 3-7 gibt einen Überblick über die analysierten Größenparameter der rezeptiven Felder für jede der definierten E-Zell-Gruppen. Daraus ersichtlich ist, dass die RF der E_1 -Zellen gegenüber den RF der anderen beiden Zelltypen generell die größte räumliche Ausdehnung zeigten. Dies ist signifikant bei E_1 - und E_2 Zellen für den maximalen Durchmesser (t-Test: $n_{E_1} = 3$; $n_{E_2} = 24$; $t = 2,56$; $p = 0,017$) sowie für die maximale Fläche (t-Test: $n_{E_1} = 2$; $n_{E_2} = 15$; $t = 2,76$; $p = 0,015$). Alle anderen Vergleiche ergaben keine signifikanten Unterschiede. Für E_3 -Zellen erfolgte aufgrund des geringen Datenvolumens keine Flächenbestimmung.



Tabelle 3-7: Mittelwerte und Standardabweichungen der analysierten Größenparameter von rezeptiven Feldern für die einzelnen E-Zelltypen.

		maximaler Ø [mm]	Ø Zentrum [mm]	maximale Fläche [mm ²]	Fläche Zentrum [mm ²]	
Codierungsparameter	Entladungs- rate	E ₁ - Zellen	11,7 ± 8,7	4,87 ± 0,57	18,73 ± 11,82	13,52 ± 4,45
		E ₂ - Zellen	5,78 ± 2,99	3,68 ± 1,43	16,6 ± 8,17	13,53 ± 7,03
		E ₃ - Zellen	6,71 ± 2,53	3,44 ± 2,09	-	-
	Latenz 1. AP	E ₁ - Zellen	7,69 ± 4,2	5,37 ± 1,25	42,85 ± 7,17	18,8 ± 8,77
		E ₂ - Zellen	6,58 ± 2,9	4,32 ± 1,52	23,58 ± 10,1	18,77 ± 8,36
		E ₃ - Zellen	6,56 ± 0	6,56 ± 0	-	-

Im Folgenden werden die Ergebnisse zu den einzelnen Subklassen dargestellt.

3.3.3.2.1 E₁-Zellen

Insgesamt konnten drei abgeleitete Neurone der Gruppe E₁ zugeordnet werden. Diese Zellen charakterisierten sich durch ein Fehlen einer Salve sowohl auf die ‚corollary discharge‘ alleine, als auch auf einen Punktreiz, der im Zentrum des rezeptiven Feldes gegeben wurde (Abbildung 3-30).

Die mittlere Entladungsrate auf die ‚corollary discharge‘ alleine, also ohne sensorische Punktreizung, betrug in dieser Zellklasse $0,21 \pm 0,06$ AP mit einer Latenz des ersten APs von etwa 100 ms nach t_0 (Abbildung 3-30 A.1 – C.1). Bei steigender Reizamplitude im Zentrum des rezeptiven Feldes konnte eine Erhöhung der Entladungsrate auf $3,95 \pm 4,22$ AP beobachtet werden. Gleichzeitig verringerte sich die Latenz des ersten APs auf $32,71 \pm 31,14$ ms nach t_0 (Abbildung 3-30 A.2, B.2, C.2). Dabei lag die kleinste ermittelte Reizschwelle bei 1,16 mV/cm (Abschwächung der Ausgangsspannung um 22 dB) und die größte Reizschwelle bei 10,37 mV/cm (Abschwächung der Ausgangsspannung um 3 dB). Eine Korrelation zwischen der Reizschwelle und der Position des RF auf der Fischhaut war nicht signifikant (Pearson: N = 3; R = -0,916; p = 0,264).

Abbildung 3-30 zeigt das Antwortverhalten von drei E₁-Neuronen ohne sensorische Reizung (A.1 bis C.1) und mit gegebenem Punktreiz im Zentrum



des rezeptiven Feldes (A.2 bis C.2). Die elektrische Feldstärke der Punktreize lag zwischen 1,64 mV/cm und 14,64 mV/cm. Aufgetragen sind die Interspike-Intervalle der E_1 -Zellen. Wie unter Kap. 3.3.3.1.2 (MG_1 -Zellen) beschrieben, wurde auch im Falle der E_1 -Zellen die Abszisse (Latenz) gemäß der maximalen Antwortdauer, jedoch höchstens auf 100 ms, skaliert.

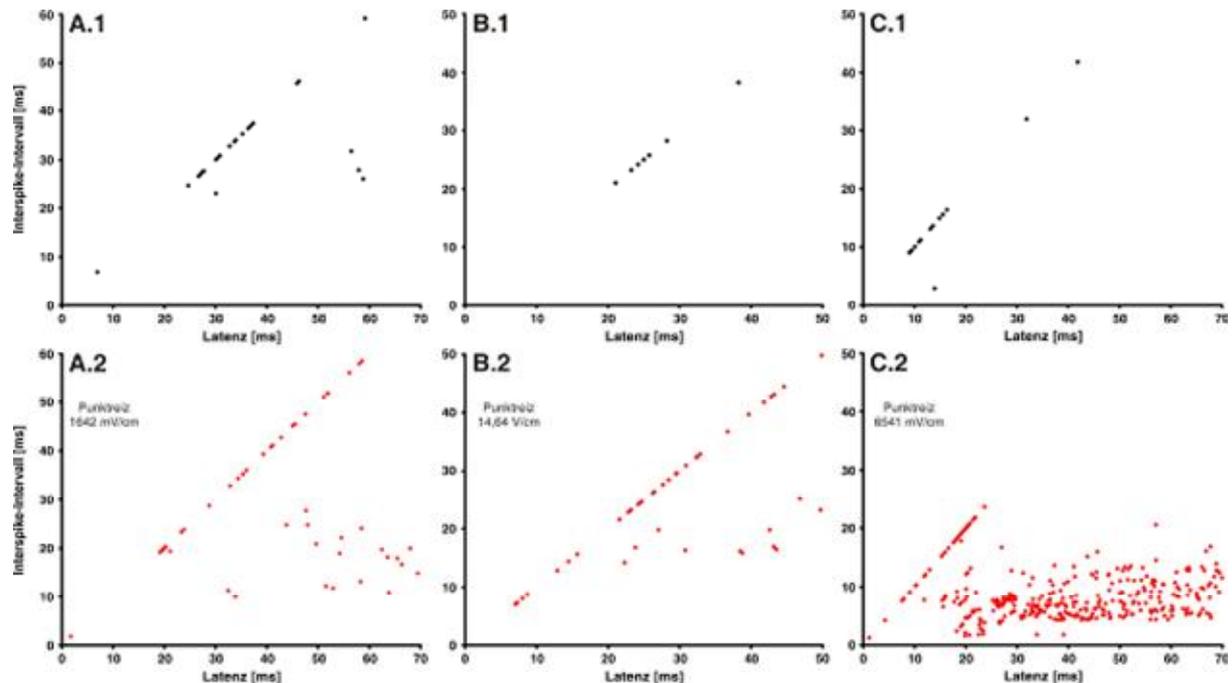


Abbildung 3-30: Interspike-Intervalle von drei verschiedenen E_1 -Zellen. In schwarz dargestellt ist die neuronale Aktivität ohne sensorische Reizung (A.1 – C.1), während rot die Antwort auf einen Punktreiz im Zentrum des rezeptiven Feld zeigt (A.2 – C.2). Für jedes Neuron ist die elektrische Feldstärke des Punktreizes im unteren Teil der Abbildung angegeben. Weitere Erklärungen im Text; Darstellung wie in Abbildung 3-27.

Die rezeptiven Felder aller abgeleiteten E_1 -Zellen ($n = 3$) wurden ausschließlich in der Kopffregion lokalisiert. Die rezeptiven Felder aller drei E_1 -Zellen zeigten zumindest in einer der analysierten Codierungsform (Entladungsrates innerhalb der ersten 100 ms nach t_0 oder Latenz des ersten APs nach t_0) eine Zentrums-Umfeld Organisation. Bei zwei der drei abgeleiteten E_1 -Zellen wurde die Struktur des RF als einfach klassifiziert, im dritten Fall wurde das Feld als sehr komplex eingestuft. In drei der vier Größenparameter, die untersucht wurden, waren die rezeptiven Felder größer, wenn zur Analyse nur die Latenz berücksichtigt wurde (Tabelle 3-5).



3.3.3.2.2 E₂-Zellen

E₂-Zellen waren mit insgesamt 25 Neuronen in dieser Arbeit der am häufigsten gefundene Zelltyp. In Abbildung 3-31 sind exemplarisch die Inter-spike-Intervalle von drei unterschiedlichen E₂-Zellen aufgetragen. Die Neurone dieser Gruppe charakterisierten sich durch eine sehr schwache Entladungsrate auf die ‚corollary discharge‘ allein ohne Punktreizung (Abbildung 3-31 A.1 – C.1). Hierbei konnte wie auch bei E₁-Zellen (Kap. 3.3.3.2.1) keine Salve registriert werden. Wurde ein Punktreiz im Zentrum des rezeptiven Feldes von E₂-Zellen gegeben, so konnte eine Salve mit maximal vier statistisch voneinander unterscheidbaren Aktionspotentialen beobachtet werden (Abbildung 3-31 A.2 – C.2).

Die mittlere Entladungsrate der E₂-Zellen auf die ‚corollary discharge‘ alleine ohne sensorische Punktreizung betrug $0,49 \pm 0,84$ AP in den ersten 100 ms nach t_0 mit einer durchschnittlichen Latenz des ersten Aktionspotentiale von $144,25 \pm 71,31$ ms nach t_0 . In Abbildung 3-31 A.1 – C.1 sind die Entladungsmuster von drei E₂-Zellen auf die ‚corollary discharge‘ allein ohne sensorische Reizung dargestellt. Das Neuron in Abbildung 3-31 A.1 zeigte ohne Punktreizung keine Aktivität, während die Zellen in Abbildung 3-31 B.1 und C.1 eine geringe Aktivität aufwiesen.

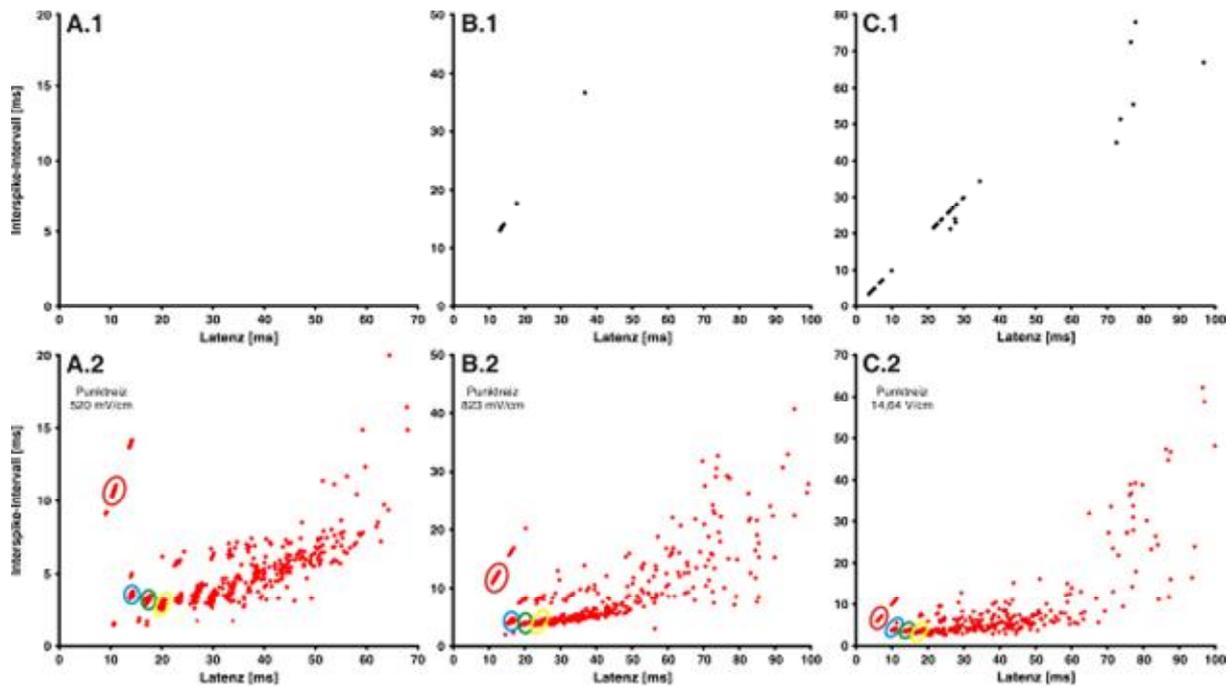


Abbildung 3-31: Interspike-Intervalle von drei E_2 -Neuronen. In schwarz (A.1 – C.1) ist das Antwortmuster auf die CD ohne Reiz, in Rot (A.2 – C.2) das Antwortmuster auf einen Punktreiz, der im Zentrum des Neurons gegeben wurde. Die elektrische Feldstärke der Punktreize ist je Neuron im unteren Teil der Abbildung angegeben. Erläuterungen wie in Abbildung 3-27, weitere Erklärungen im Text.

Eine Erhöhung der Punktreizamplitude im Zentrum des rezeptiven Feldes von den hier untersuchten E_2 -Zellen bewirkte einen Anstieg der Entladungsrates auf durchschnittlich $5,78 \pm 2,92$ AP (Abbildung 3-31 A.2 – C.2). Dabei waren die ersten AP in Salven organisiert. Die Dauer der Salven lag durchschnittlich bei $33,56 \pm 18,4$ ms. Einhergehend mit der Erhöhung der Entladungsrates nahm die Latenz des ersten APs auf 3,64 bis 37,82 ms nach t_0 ab. Signifikant voneinander unterscheidbare Aktionspotentiale sind in der Interspike-Intervall Darstellung farbig umrandet. Die geringste ermittelte Reizamplitude, die noch eine Änderung im Entladungsmuster hervorrief, lag bei 0,33 mV/cm (Abschwächung des Ausgangssignals um 33 dB). Die höchste eingesetzte Reizamplitude lag bei 10,37 mV/cm (Abschwächung um 3 dB). Die Reizschwelle korrelierte nicht mit der Position des RFs auf der Fischhaut (Pearson: $n = 25$; $R = 0,119$; $p = 0,570$).

Die Mehrheit der rezeptiven Felder der E_2 -Zellen wurden entweder am Rumpf ($n = 11$; 44%) oder in der Kopfregion ($n = 10$; 40%) lokalisiert. Lediglich vier Neurone (16%) hatten die Zentren ihrer rezeptiven Felder am Schnauzenorgan. Etwa die Hälfte der analysierten E_2 -Zellen zeigte eine



Zentrums-Umfeld Organisation, wenn die RF für die Entladungsrate ausgewertet wurden. Für den Parameter Latenz betrug dieser Wert lediglich 20%.

Wurde die Entladungsrate als Analyseparameter gewählt, so hatten 44% der abgeleiteten E₂-Zellen ein einfaches rezeptives Feld. 24% der Zellen hatten ein komplexes und 36% ein sehr komplexes RF. Für den Parameter Latenz hatten insgesamt 28% der untersuchten E₂-Zellen ein einfaches RF, weitere 28% ein komplexes und 44% ein sehr komplexes rezeptives Feld. Die RF aller Zellen dieser Gruppe waren bei der Analyse für die Entladungsrate etwas größer, als bei der Analyse für die Latenz. Dieses Ergebnis traf auch für die Zentren der RF zu (Tabelle 3-5).

3.3.3.2.3 E₃-Zellen

Es wurden zwei weitere elektrosensitive Neurone abgeleitet, die keine der beiden von Goenechea und von der Emde (2004) beschriebenen Zellgruppen (E₁, Kap. 3.3.3.2.1; E₂, Kap. 3.3.3.2.2) zugeordnet werden konnten. Daher wurden diese beiden Zellen als separate Gruppe mit der Bezeichnung E₃-Zellen behandelt. Beide Neurone antworteten sowohl auf die EOCD ohne sensorische Reizung, als auch mit Punktreizung im Zentrum des rezeptiven Feldes mit einer Salve aus einem oder zwei Aktionspotentialen und einer Latenz des ersten APs von etwa 20 ms nach t₀ (Abbildung 3-32).

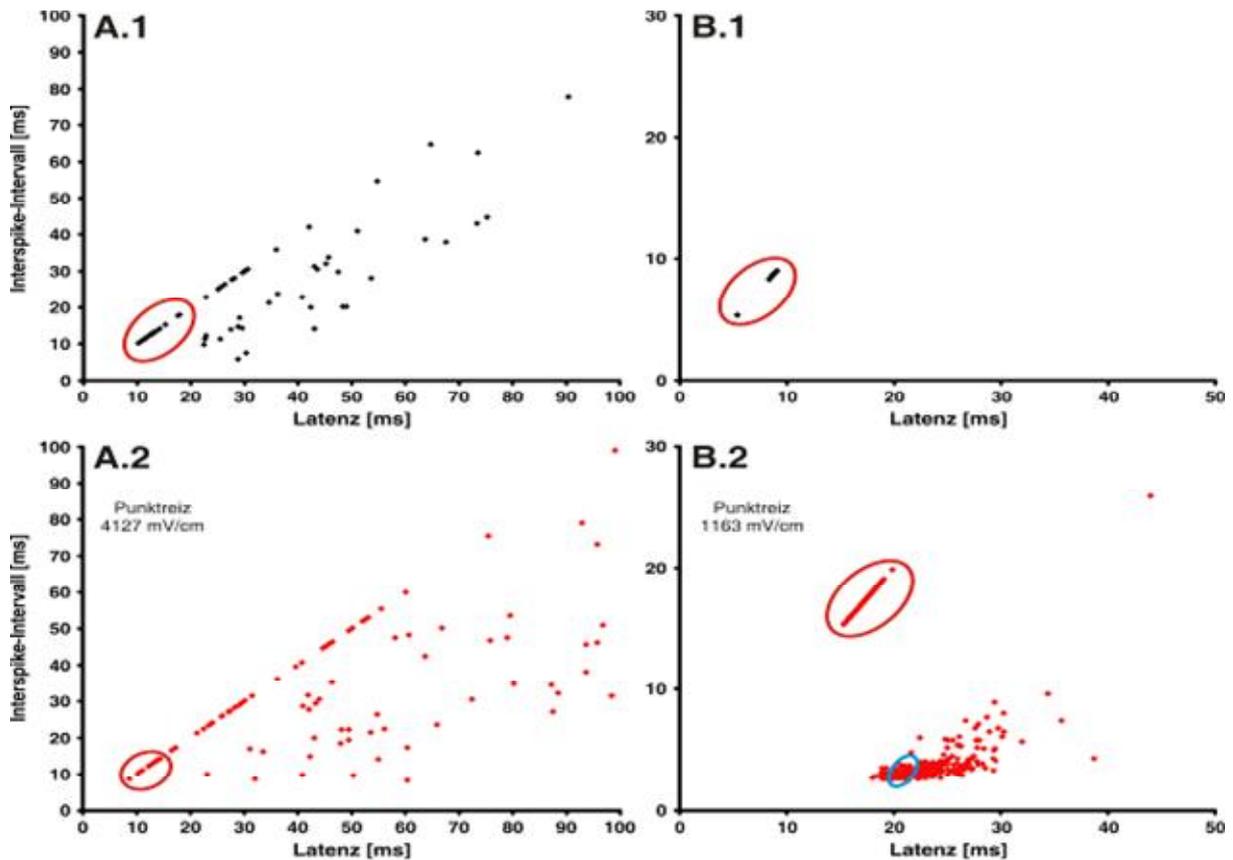


Abbildung 3-32: Interspike-Intervall der zwei Neuronen, die als E_3 -Zellen bezeichnet wurden. In schwarz (A.1 – B.1) ist das Antwortmuster auf die CD ohne Reiz, in Rot (A.2 – B.2) das Antwortmuster auf einen Reiz. Der im Zentrum des Neurons gegeben wurde. Erläuterungen wie in Abbildung 3-27, weitere Erklärungen im Text.

Ein Punktreiz, der im Zentrum des rezeptiven Feldes gegeben wurde, führte bei beiden E_3 -Zellen zu einer leichten Erhöhung der Entladungsrate. Die erhöhte Entladungsrate lag bei der einen E_3 -Zelle (Abbildung 3-32 A) bei 1,82 AP mit einer Latenz des ersten Aktionspotentials von $37,48 \pm 21,26$ ms nach t_0 . (ohne Reiz: ER: 1,59 AP; Lat: 40,6 ms). Das Neuron aus Abbildung 3-32 B antwortete ohne sensorische Reizung mit 0,02 AP je Interkommando-Intervall und einer Latenz des ersten Aktionspotentials von 8,67 ms nach t_0 . Bei Punktreizung erhöhte sich nicht nur die Entladungsrate auf nun 2,92 AP, sondern auch die Latenz nach t_0 des ersten Aktionspotentials (17,42 ms). Die ermittelten Reizschwellen der beiden E_3 -Zellen lagen bei 4,13 mV/cm (Abschwächung um 11 dB; Abbildung 3-32 A.2) sowie bei 1,16 mV/cm (Abschwächung um 22 dB; Abbildung 3-32 B.2). Aufgrund des geringen Datensatzes konnte keine Korrelation zwischen der Reizamplitude und der Position des RF auf der Fischhaut vorgenommen werden.



Eine der beiden E_3 -Zellen hatte ein einfaches RF ohne Zentrums-Umfeld Organisation. Die andere Zelle hatte ein sehr komplexes Umfeld, bestehend sowohl aus erregenden, als auch aus hemmenden Bereichen. Keine der beiden E_3 -Zellen konnte in mehr als einer horizontalen Ebene vermessen werden.

3.4 Objektvermessung

In 15 Versuchen wurde untersucht, welchen Einfluss verschiedene Materialien (Messing und Acryl/Plastik) auf das Antwortmuster elektrosensitiver Neurone im ELL von *G. petersii* haben. Dazu wurden insgesamt 32 Zellen extrazellulär in der medialen Zone des ELL der Versuchsfische abgeleitet. Wie im Versuchsteil zur Vermessung der rezeptiven Felder (Kap. 3.3) wurde zunächst das Zentrum des rezeptiven Feldes eines Neurons mit einem Punktreiz auf der Fischhaut lokalisiert. Anschließend wurde entweder ein Metallwürfel (guter Leiter) oder ein Plastikwürfel (schlechter Leiter) mit einer Kantenlänge von jeweils 4 x 4 x 4 mm horizontal wie in Kap. 2.5.6 beschrieben durch das rezeptive Feld des Neurons geführt. Das Zentrum des RF wurde stets in einer horizontalen Ebene durchquert. Die Reizgebung während der Versuche erfolgte über einen Ganzkörperreiz (Kap. 2.4.2). Die Amplitude des Ganzkörperreizes wurde zu Versuchsbeginn individuell an die jeweilige lokale EOD-Amplitude (LEOD-Amplitude) des Fisches angepasst (Kap. 2.4).

Von den 34 abgeleiteten Neuronen konnten anhand ihrer Antwort auf die ‚corollary discharge‘ allein sowie auf einen Punktreiz im Zentrum ihres rezeptiven Feldes 18 Neurone als I-Zellen (56 %) und weitere 14 (44 %) Neurone als E-Zellen identifiziert werden. Von den 18 I-Zellen wurden zwölf Zellen der Metallwürfel präsentiert und zwölf Zellen der Plastikwürfel. In sechs Fällen wurden nacheinander beide Objekte präsentiert. Von den 16 E-Zellen wurden zwölf Zellen der Metallwürfel präsentiert und zehn Zellen der Plastikwürfel. In sechs Fällen wurden nacheinander beide Objekte präsentiert.

Der Metallwürfel bewirkte im künstlich generierten elektrischen Feld eine lokale Verstärkung der LEOD-Amplitude, der Plastikwürfel dagegen eine lokale Verringerung der LEOD-Amplitude auf der Haut der Versuchsfische (Abbildung 3-33). Zusätzlich konnte ein ‚mexican hat‘ Effekt beobachtet werden, bei dem die Modulation in den Randbereichen des elektrischen Bildes



in Anwesenheit eines Metallwürfels unter die unbeeinflusste LEOD-Amplitude sinkt (Abbildung 3-33 A, rote Linie). In Gegenwart eines Metallwürfels lag die Modulation in den Randbereichen des elektrischen Bildes oberhalb der unverzerrten LEOD-Amplitude (Abbildung 3-33 B, rote Linie).

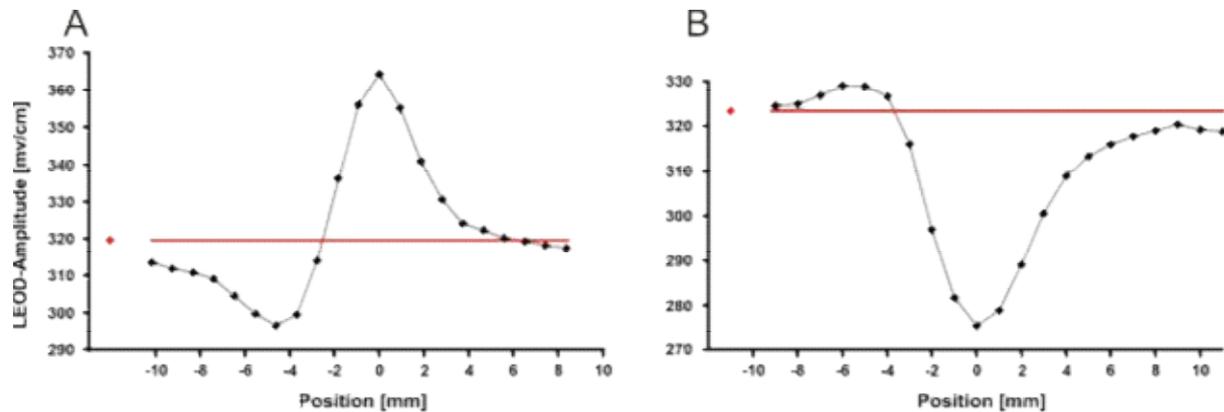


Abbildung 3-33: Geometrie der durch einen Metallwürfel (A) und einen Plastikwürfel (B) modulierten lokalen EOD-Amplitude im künstlich generierten elektrischen Feld. In rot dargestellt ist die LEOD-Amplitude in Abwesenheit eines Objekts. Position *Null* auf der Abszisse markiert die Position der LEOD-Elektrode. Auf der Ordinate ist die entsprechende Reizamplitude [mV/cm] aufgetragen. Beide Objekte erzeugten einen ‚mexican hat‘ Effekt. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

Das Einbringen der Objekte in das künstlich erzeugte elektrische Feld führte bei den untersuchten Fischen zu einer kurzfristigen Änderung der Pulsfrequenz des Kommandosignals (im Folgenden mit EOD-Frequenz bezeichnet). Da die Fische zum Zeitpunkt der Messungen curarisiert waren, waren die ermittelten EOD-Frequenzen (f) insgesamt niedriger als bei nicht-curarisierten Fischen. Abbildung 3-34 zeigt die mittleren Frequenzen der Fische in verschiedenen Situationen (ohne Reiz, mit künstlichem EOD ohne Objekt und nach Einsetzen der Objekte). Die Änderungen der EOD-Frequenz ist wie in Kap. 2.6.2 (Methode 2) beschrieben bestimmt worden.

Es konnte kein signifikanter Unterschied in der EOD-Frequenz zwischen den Situationen „ohne Reiz“ und „mit künstlichem EOD, aber ohne Objekt“ gefunden werden (Tabelle 3-8). Auch in Situationen, in denen Objekte in das künstlich generierte elektrische Feld eingebracht wurden, konnte zur Situation „ohne Reiz“ keine signifikante Änderung der Frequenz festgestellt werden (Abbildung 3-34; Tabelle 3-8). Die EOD-Frequenz war jedoch in Situation „mit künstlichem EOD, ohne Objekt“ kurzfristig niedriger, als in den Situationen, in denen die Objekte in das künstliche elektrische Feld gesetzt



wurden (Tabelle 3-8). Dies war in allen drei Fällen signifikant (Abbildung 3-34; t-Test: „alle Objekte“: $n = 32$; $t = -2,93$; $p = 0,013$; „Metallwürfel“: $n = 24$; $t = -2,43$; $p = 0,023$; „Plastikwürfel“: $n = 16$; $t = -2,22$; $p = 0,041$). Die kurzfristigen Änderungen der Puls-Frequenzen unterschieden sich zwischen Metall- und Plastikwürfel nicht signifikant.

Tabelle 3-8: Mittlere EOD-Frequenzen der Fische in verschiedenen Reiz-Situationen.

	ohne Reiz	ohne Objekt	alle Objekte	Metallwürfel	Plastikwürfel
f_{EOD} [Hz]	3,25	2,96	3,81	3,87	3,72

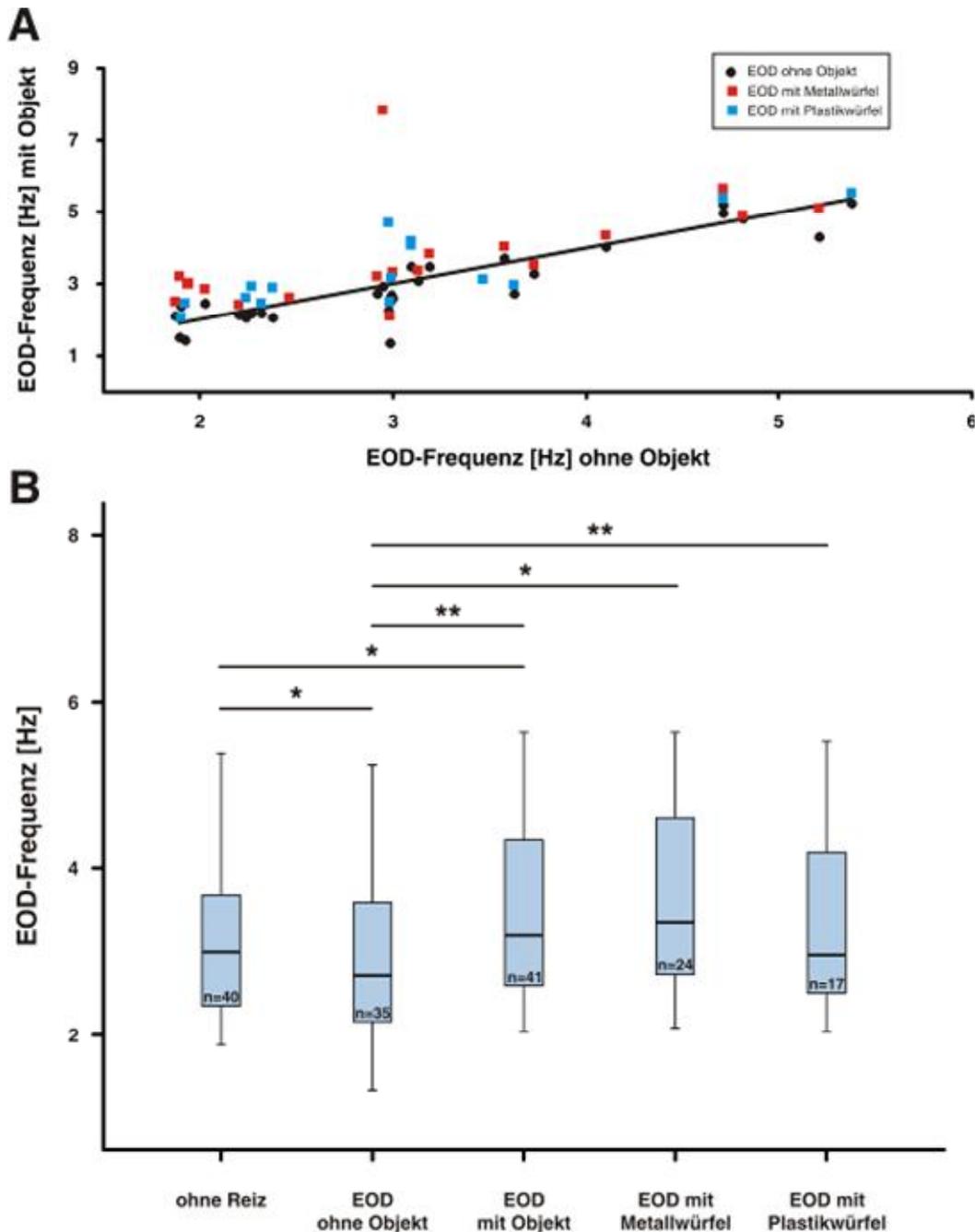


Abbildung 3-34: Einfluss der LEOD-Modulation auf die EOD-Frequenz. In (A) ist die Änderung der EOD-Frequenz mit Objekt (Ordinate) gegen die EOD-Frequenz ohne Objekt (Abszisse) für die Reizsituationen ohne Objekt (schwarze Punkte), mit Metallwürfel (rote Quadrate) und mit Plastikwürfel (blaue Dreiecke) dargestellt. Der Boxplot (B) zeigt die Änderungen der EOD-Frequenz für die einzelnen Reizsituationen getrennt (gepaarter t-Test; *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,001$).



3.4.1 Reaktionen von I-Zellen auf Änderungen der LEOD-Amplitude

Es wurden insgesamt 18 I-Zellen auf objektspezifische Antwortmuster untersucht. Eine Modulation der LEOD-Amplitude führte bei den meisten I-Zellen ($n = 14$; 78%) zu einer Änderung in der Entladungsrate (Abbildung 3-35). Diese lag ohne sensorischen Reiz durchschnittlich bei $2,60 \pm 2,06$ AP/100 ms. Ein künstlicher Ganzkörperreiz führte bei den untersuchten I-Zellen zu einer Verringerung der Entladungsrate auf $1,62 \pm 1,36$ AP/100 ms. Wurde in das künstlich erzeugte elektrische Feld ein Metallwürfel im Zentrum eines rezeptiven Feldes der I-Zellen positioniert, so erhöhte sich die LEOD-Amplitude (siehe Abbildung 3-33 A). Diese materialbedingte Erhöhung der LEOD-Amplitude durch den Metallwürfel führte zu einer noch stärkeren Verringerung der Entladungsrate bei den untersuchten I-Zellen, als durch das künstliche EOD alleine ($1,41 \pm 1,42$ AP/100 ms). Der Plastikwürfel dagegen verringerte die LEOD-Amplitude im Zentrum des rezeptiven Feldes (Abbildung 3-33 B). Gleichzeitig konnte auch eine höhere Entladungsrate der I-Zellen im Vergleich zu der Entladungsrate in Anwesenheit des Metallwürfels festgestellt werden ($2,58 \pm 1,71$ AP/100 ms). Die Unterschiede in der Entladungsrate zwischen den einzelnen Reizsituationen waren nicht signifikant. Eine Ausnahme bildet der Vergleich zwischen der Entladungsrate_{Metallwürfel} und der Entladungsrate_{Plastikwürfel} (Abbildung 3-35). Hier konnte eine signifikant höhere Entladungsrate festgestellt werden, wenn der Plastikwürfel im Zentrum eines rezeptiven Feldes positioniert war (t-Test: $n = 12$; $t = -2,254$; $p = 0,046$).

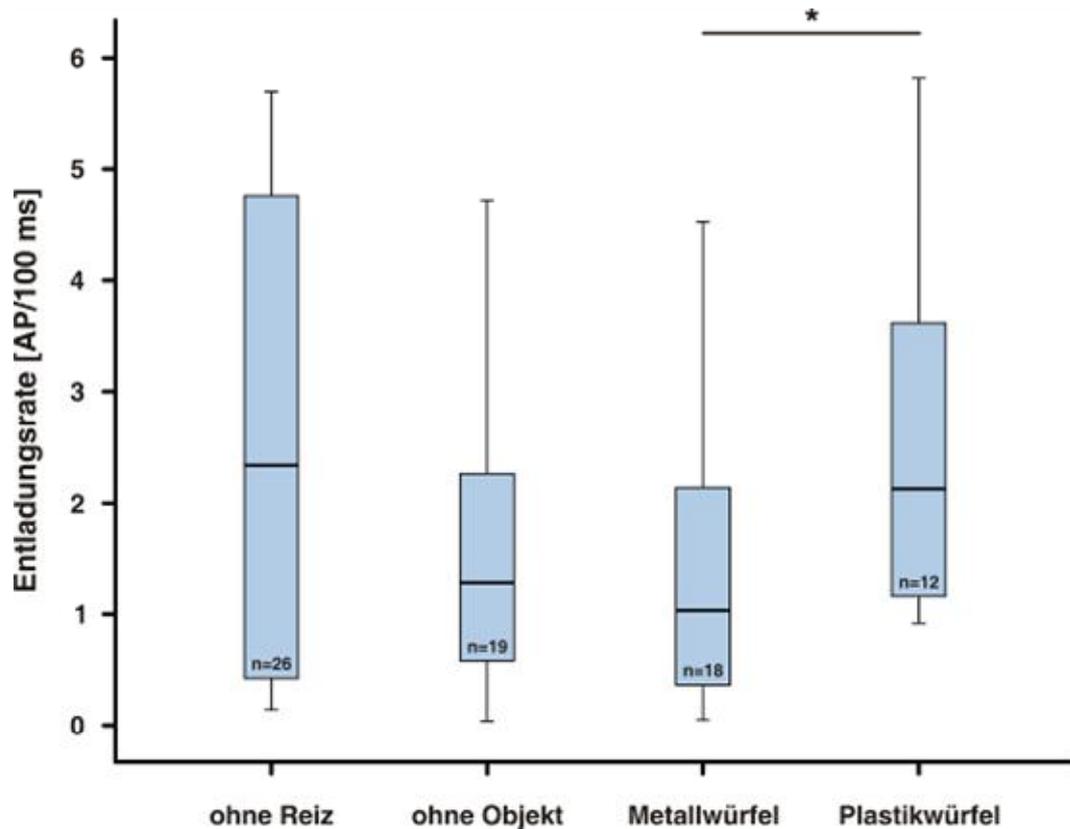


Abbildung 3-35: Veränderungen der Entladungsrate der untersuchten I-Zellen auf verschiedene Reizsituationen. „Ohne Reiz“ gibt die Spontanaktivität der Zellen wieder, „ohne Objekt“ zeigt die ER der I-Zellen mit Ganzkörperreiz, aber ohne Objekt im Zentrum eines rezeptiven Feldes. Bei Metallwürfel und Plastikwürfel befanden sich die Objekte jeweils im Zentrum des rezeptiven Feldes der I-Zellen (t-Test: *: $p \leq 0,05$).

Der Zusammenhang zwischen der LEOD-Amplitude, die stets stationär im Zentrum des rezeptiven Feldes gemessen wurde (Kap. 2.5.3), und der Entladungsrate der I-Zellen war hochsignifikant (Abbildung 3-36; Pearson: $n = 332$; $R = -0,237$; $p < 0,001$).

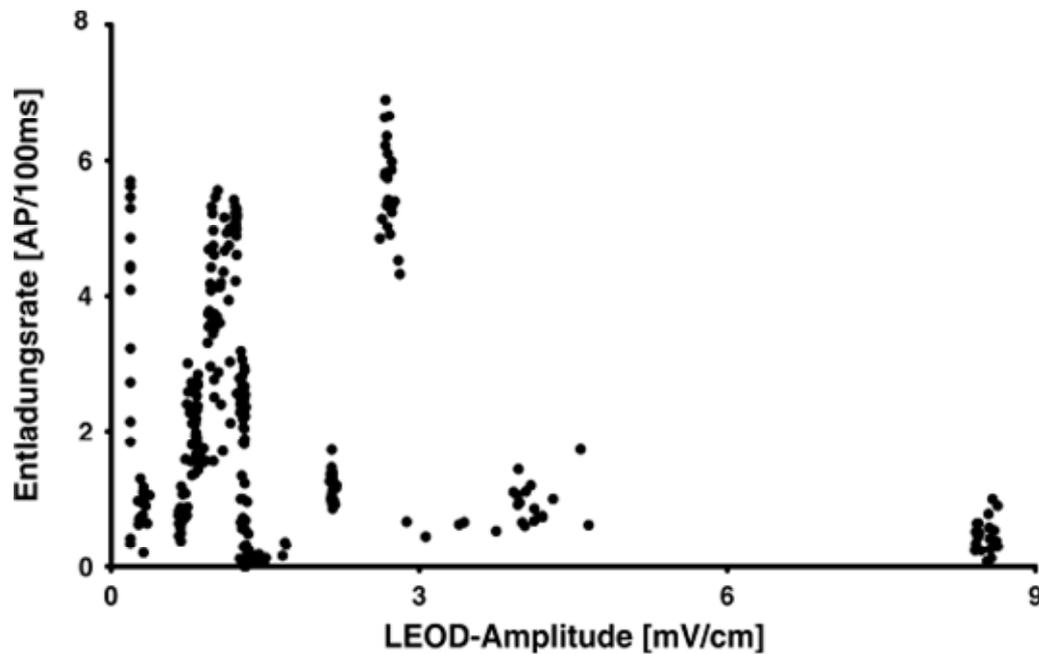


Abbildung 3-36: Einfluss der LEOD-Amplitude (Abszisse) auf die Entladungsrate innerhalb der ersten 100 ms nach t_0 (Ordinate) der untersuchten I-Zellen. Aufgetragen sind alle Objekt-Reizpositionen innerhalb der rezeptiven Felder der analysierten Neurone. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

Wie oben bereits erwähnt, hatte der Ganzkörperreiz alleine einen hemmenden Einfluss auf die untersuchten I-Zellen. Ein Effekt konnte auch in der Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 gemessen werden (Abbildung 3-37). Die Latenz des ersten APs lag ohne Reiz bei $61,69 \pm 76,02$ ms nach t_0 und verlängerte sich bei zugeschaltetem Ganzkörperreiz ohne die Anwesenheit eines Objektes auf $76,11 \pm 86,99$ ms nach t_0 . Ein im Zentrum des rezeptiven Feldes der I-Zellen positionierter Metallwürfel und der daraus resultierenden Erhöhung der LEOD-Amplitude des künstlich generierten elektrischen Feldes, führte zu einer zusätzlichen Verlängerung der Latenz des ersten APs auf nun $80,95 \pm 82,31$ ms. Wurde die LEOD-Amplitude durch einen Plastikwürfel im Zentrum eines rezeptiven Feldes der analysierten I-Zellen vermindert, so verkürzte sich auch die Latenz des ersten APs ($36,99 \pm 33,19$ ms). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Reizsituationen waren jedoch nicht signifikant.

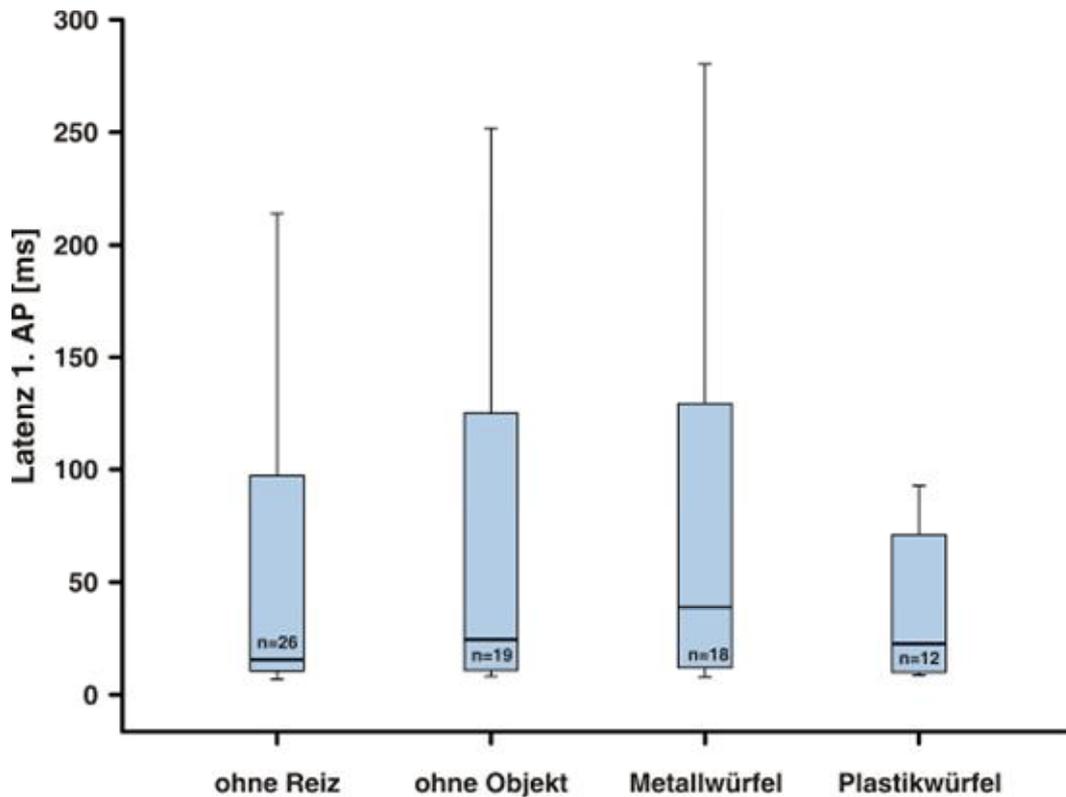


Abbildung 3-37: Veränderungen der Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 der untersuchten I-Zellen auf verschiedene Reizsituationen. „Ohne Reiz“ gibt die Spontanaktivität der Zellen wieder, „ohne Objekt“ zeigt die ER der I-Zellen mit Ganzkörperreiz, aber ohne Objekt im Zentrum eines rezeptiven Feldes. Bei Metallwürfel und Plastikwürfel befanden sich die Objekte jeweils im Zentrum des rezeptiven Feldes der I-Zellen.

Insgesamt hatte die Modulation der LEOD-Amplitude einen schwachen Einfluss auf die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 (Abbildung 3-37 & 3-38). Abbildung 3-38 zeigt die Werte für die Latenz, wenn alle Objekt-Positionen im rezeptiven Feld der Neurone berücksichtigt wurden. Es konnte kein signifikanter Zusammenhang gefunden werden (Pearson: $n = 332$; $R = -0,071$; $p = 0.198$).

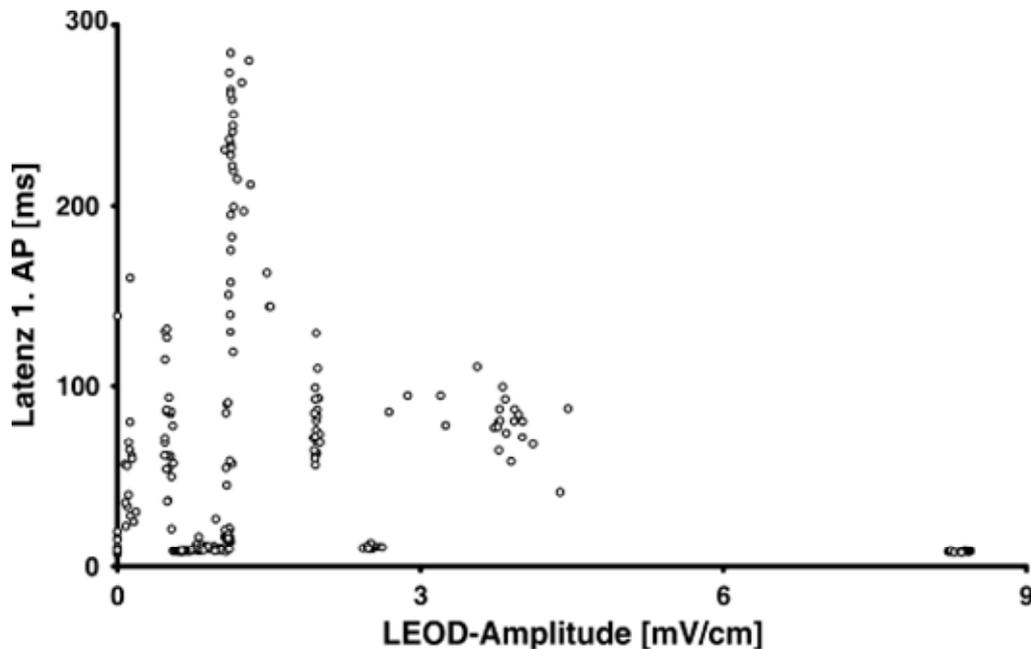


Abbildung 3-38: Einfluss der LEOD-Amplitude (Abszisse) auf die Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 (Ordinate) der untersuchten I-Zellen. Aufgetragen sind alle Objekt-Positionen innerhalb der rezeptiven Felder der untersuchten Neurone. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

3.4.2 Reaktionen von E-Zellen auf Änderungen der LEOD-Amplitude

An insgesamt 14 E-Zellen wurde untersucht, ob durch die Anwesenheit eines Objektes und der damit einhergehenden Modulation der LEOD-Amplitude ein zur Spontanaktivität verändertes Antwortmuster hervorgerufen werden konnte (Abbildungen 3-39 & 3-40).

Die durchschnittliche Entladungsrate in den ersten 100 ms eines Motor-kommando-Intervalls lag ohne Reiz bei durchschnittlich $0,70 \pm 0,78$ AP/100 ms. Wurde der Ganzkörperreiz zugeschaltet, so erhöhte sich die Entladungsrate im Mittel auf $1,71 \pm 1,55$ AP/100 ms (Abbildung 3-39). Dieser Unterschied war jedoch nicht signifikant. Ein im Zentrum des rezeptiven Feldes der E-Zellen positionierter Metallwürfel bewirkte eine stärkere Erhöhung der Entladungsrate im Vergleich zum Ganzkörperreiz alleine auf $2,29 \pm 1,43$ AP/100 ms. Diese höhere Entladungsrate war im Vergleich zur Reizsituation „ohne Reiz“ hochsignifikant unterschiedlich (Abbildung 3-39; t-Test: $N = 8$; $t = -3,72$; $p = 0,007$). Wurde ein Plastikwürfel im RF-Zentrum positioniert, so verringerte sich die Entladungsrate wiederum auf $0,88 \pm 1,1$ AP/100 ms (Abbildung 3-39). Diese Unterschiede waren jedoch nicht signifikant.

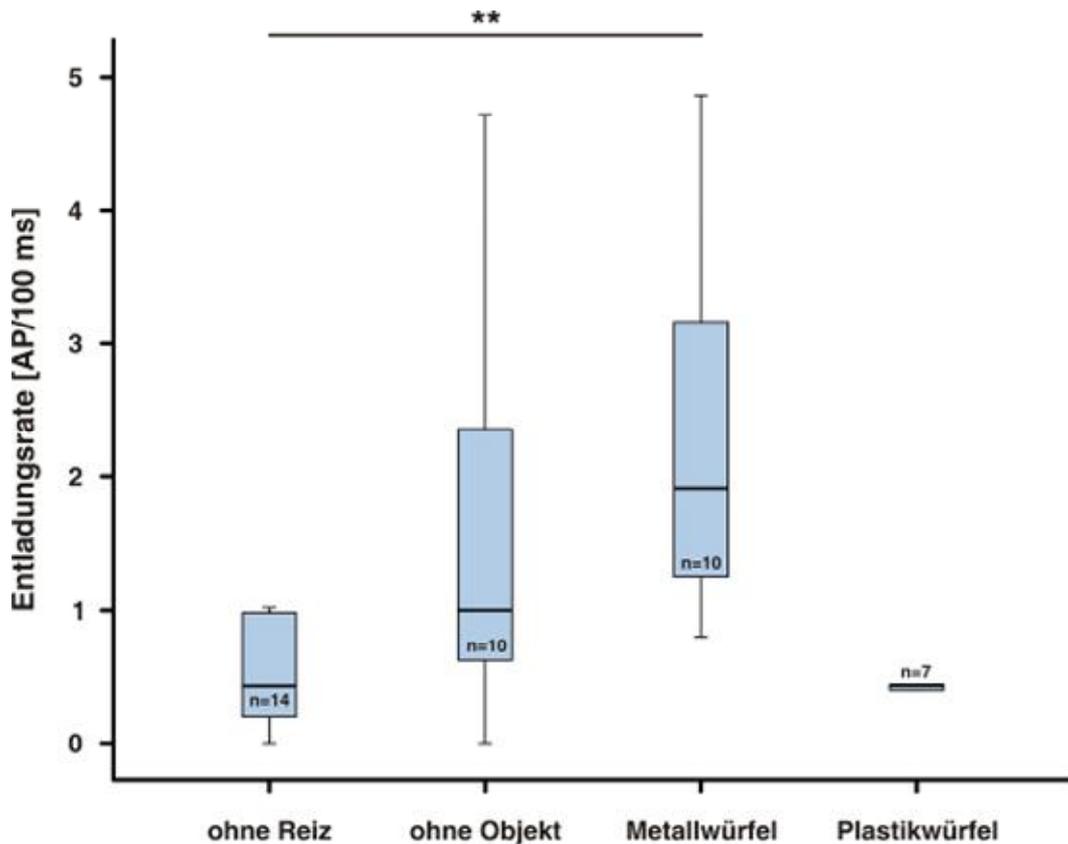


Abbildung 3-39: Veränderungen der Entladungsrate der untersuchten E-Zellen auf verschiedene Reizsituationen. „Ohne Reiz“ gibt die Spontanaktivität der Zellen wieder, „ohne Objekt“ zeigt die ER der E-Zellen mit Ganzkörperreiz, aber ohne Objekt im Zentrum eines rezeptiven Feldes. Bei „Metallwürfel“ und „Plastikwürfel“ befanden sich die Objekte jeweils im Zentrum des rezeptiven Feldes der I-Zellen (t-Test: **: $p \leq 0,001$).

Es zeigte sich, dass die LEOD-Amplitude insgesamt einen hochsignifikanten Einfluss auf die Entladungsrate der Neurone hatte (Pearson: $n = 386$; $R = 0,146$; $p = 0,004$). Eine Übersicht kann Abbildung 3-40 entnommen werden. Je stärker die Reizamplitude, desto höher war auch die Entladungsrate. Reizamplituden von 10 mV/cm und mehr führten jedoch zu einer Abnahme der Entladungsrate bei den untersuchten E-Zellen (Abbildung 3-40).

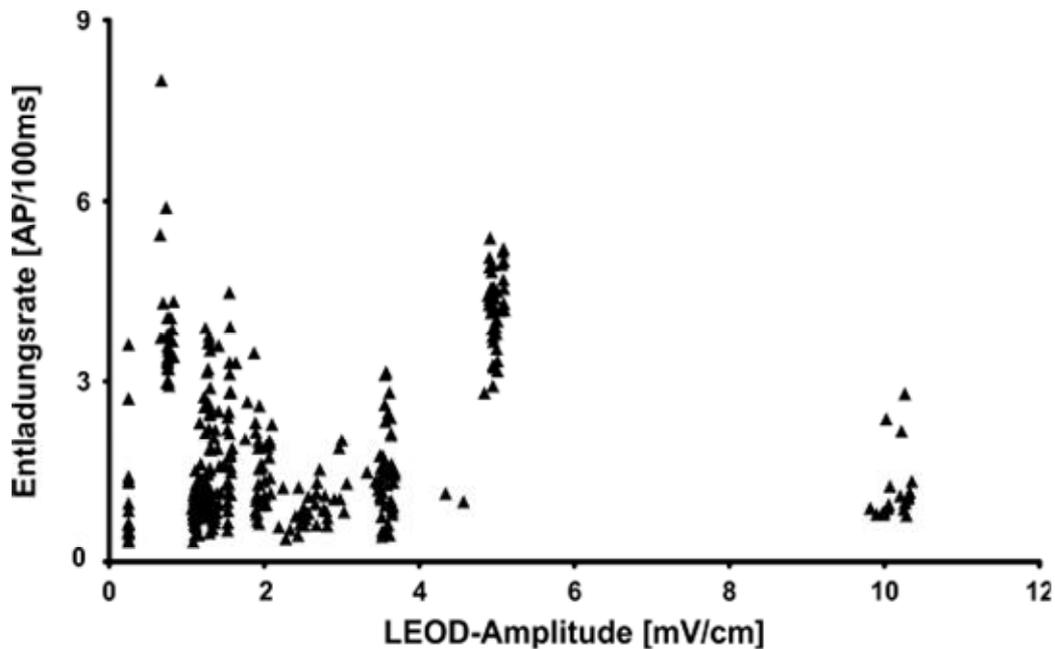


Abbildung 3-40: Abhängigkeit der Entladungsrate von E-Zellen innerhalb eines Interkommandointervalls von der durch Objekte modulierte LEOD-Amplitude. Aufgetragen ist die Entladungsrate (Ordinate) gegen die LEOD-Amplitude (Abszisse) der E-Zellen an verschiedenen Positionen im rezeptiven Feld der Neurone.

Wie aus Abbildung 3-41 ersichtlich, wurde die Latenz des ersten Aktionspotentials der untersuchten E-Zellen durch verschiedene Reizsituationen beeinflusst. Ohne sensorischen Punktreiz konnte eine Latenz von $120,42 \pm 101,17$ ms nach t_0 ermittelt werden. Wurde der künstliche Ganzkörperreiz zugeschaltet, so verringerte sich die Latenz auf $57,22 \pm 48,68$ ms nach t_0 . Ein Metallwürfel, der im Zentrum des rezeptiven Feldes einer E-Zelle positioniert wurde, führte zu einer stärkeren Verkürzung der Latenz des ersten AP, als der Ganzkörperreiz alleine ($41,74 \pm 39,29$ ms). Wurde ein Plastikwürfel in das RF Zentrum gebracht, so kam es zu einer Latenzverzögerung ($107,98 \pm 57,0$ ms). Die durch den Plastikwürfel bedingte Latenz war damit höher als die mittlere Entladungsrate der E-Zellen ohne Punktreiz. Der Unterschied zwischen der Latenz ohne Reiz und der Latenz in Anwesenheit eines Metallwürfels im rezeptiven Feld der E-Zellen war signifikant (t-Test: $n = 10$; $t = 2,851$; $p = 0,019$).

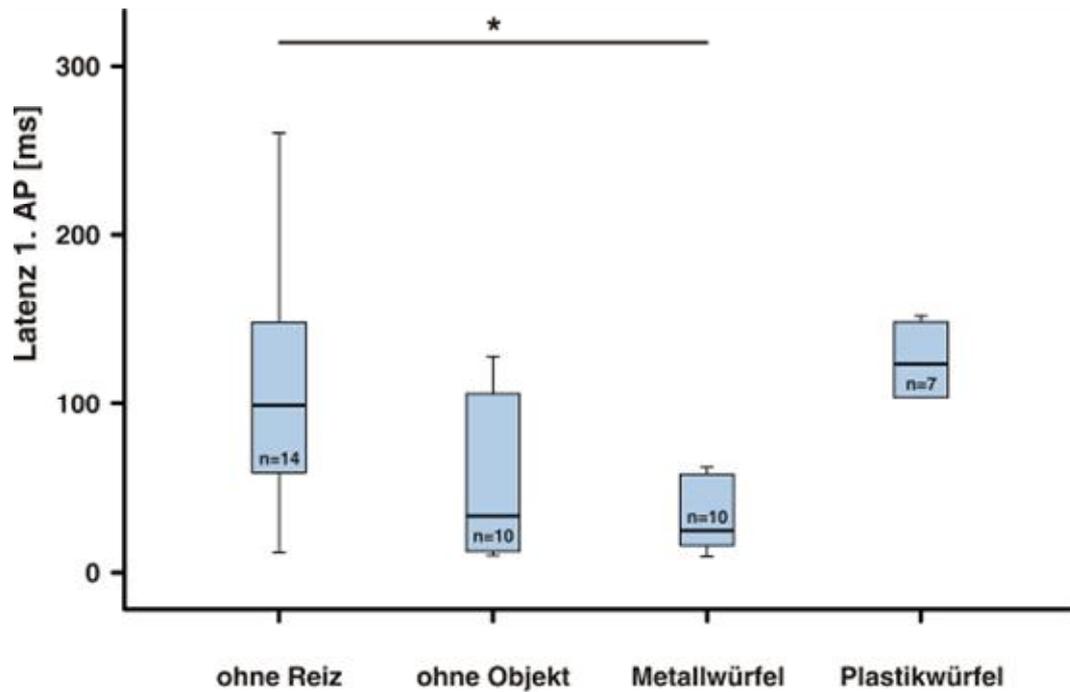


Abbildung 3-41: Veränderungen der Entladungsrate der untersuchten E-Zellen auf verschiedene Reizsituationen. „Ohne Reiz“ gibt die Spontanaktivität der Zellen wieder, „ohne Objekt“ zeigt die ER der E-Zellen mit Ganzkörperreiz, aber ohne Objekt im Zentrum eines rezeptiven Feldes. Bei „Metallwürfel“ und „Plastikwürfel“ befanden sich die Objekte jeweils im Zentrum des rezeptiven Feldes der E-Zellen (t-Test: *: $p \leq 0,05$).

Ein Vergleich der Latenz des ersten AP je Interkommando-Intervall und der LEOD-Amplitude (Abbildung 3-42) zeigte einen signifikanten Zusammenhang (Pearson: $n = 386$; $R = -0,109$; $p = 0,032$).

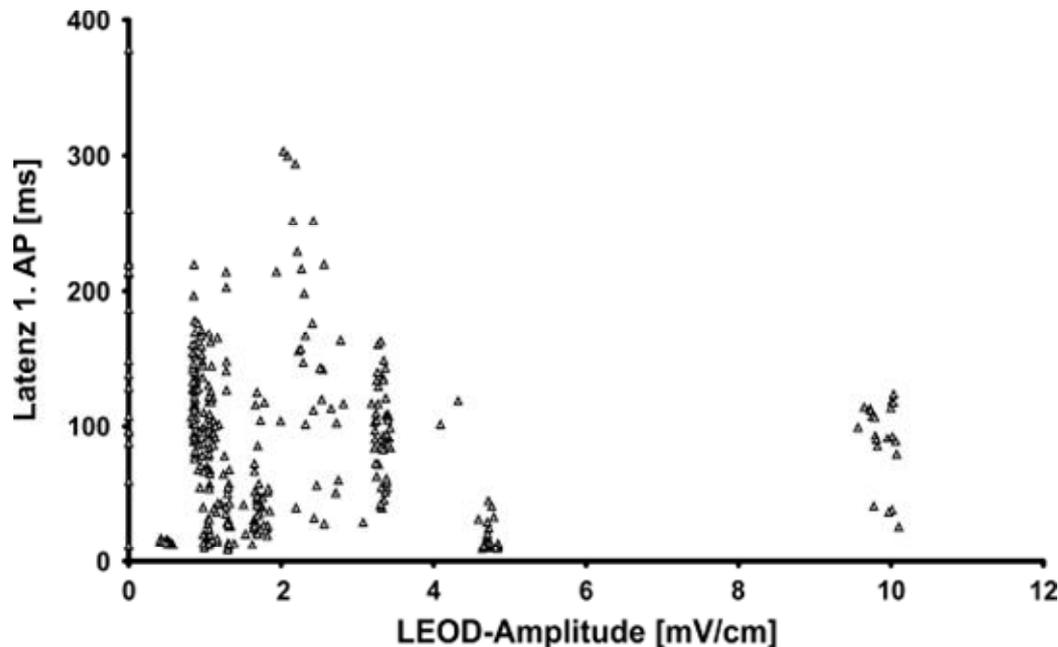


Abbildung 3-42: Abhängigkeit der Latenz des ersten Aktionspotentials (Ordinate) von der LEOD-Amplitude (Abszisse) bei E-Zellen. Weitere Erläuterungen im Text.

Im Folgenden wird das Antwortverhalten der untersuchten I- und E-Zellen auf die jeweiligen Objekte (Metallwürfel und Plastikwürfel) im Einzelnen dargestellt.

3.4.3 I-Zellen

Es wurden insgesamt 18 I-Zellen auf Änderungen im Antwortmuster untersucht, die durch Anwesenheit von Objekten mit unterschiedlichem Material im Zentrum eines rezeptiven Feldes verursacht wurden. Diesen Neuronen wurde in 16 Fällen ein Metallwürfel mit der Kantenlänge 4 x 4 x 4 mm (Kap. 3.4.3.1) und in zwölf Fällen ein Plastikwürfel aus Acryl mit der Kantenlänge 4 x 4 x 4 mm (Kap. 3.4.3.2) präsentiert. Daraus resultieren insgesamt 28 Messungen. Sechs der 18 untersuchten I-Zellen wurde nacheinander sowohl der Metallwürfel, als auch der Plastikwürfel gezeigt. In 64% der Messungen ($n = 18$) äußerte sich die Veränderung im Antwortmuster in der Latenz des ersten Aktionspotentials. Bei 54% der Fälle ($n = 15$) wurde eine Änderung in der Entladungsrate festgestellt. In 13 Fällen (46%) konnte bei beiden Analyseparametern eine Reaktion registriert werden.



Die Entladungsrate der untersuchten I-Zellen konnte bereits durch das Einschalten des künstlichen EOD reduziert (ohne Reiz: $2,6 \pm 2,06$ AP/100 ms; ohne Objekt: $1,62 \pm 1,36$ AP/100 ms; Abbildungen 3-35) und die Latenz des ersten Aktionspotentials verkürzt werden (ohne Reiz: $61,67 \pm 2,06$ ms; ohne Objekt: $76,11 \pm 86,98$ ms; Abbildung 3-37).

Bei insgesamt 14 von 18 I-Zellen (78%) konnte eine Änderung im Antwortmuster beobachtet werden, wenn zusätzlich ein Objekt im Zentrum ihrer rezeptiven Felder anwesend war. Vier I-Zellen zeigten keine Reaktion auf die Anwesenheit eines Objekts.

Im Folgenden werden die Reaktionen der abgeleiteten I-Zellen auf die beiden Objekte insgesamt und an zwei Beispielen je Objekt detailliert vorgestellt.

3.4.3.1 Metallwürfel

LEOD-Modulationen, die durch den Metallwürfel hervorgerufen wurden, führten bei den meisten der untersuchten I-Zellen zu einer Hemmung im Zentrum des rezeptiven Feldes. Zehn von zwölf I-Zellen (83%) zeigten eine Reaktion auf den Metallwürfel, während das Antwortverhalten von zwei Neuronen (17%) durch den Metallwürfel nicht beeinflusst werden konnten. Wenn eine Reaktion festgestellt werden konnte, so äußerte sich die Änderung der neuronalen Antwort in einer Verschiebung der Latenz und/oder in einer Abnahme der Entladungsrate (Abbildung 3-43).

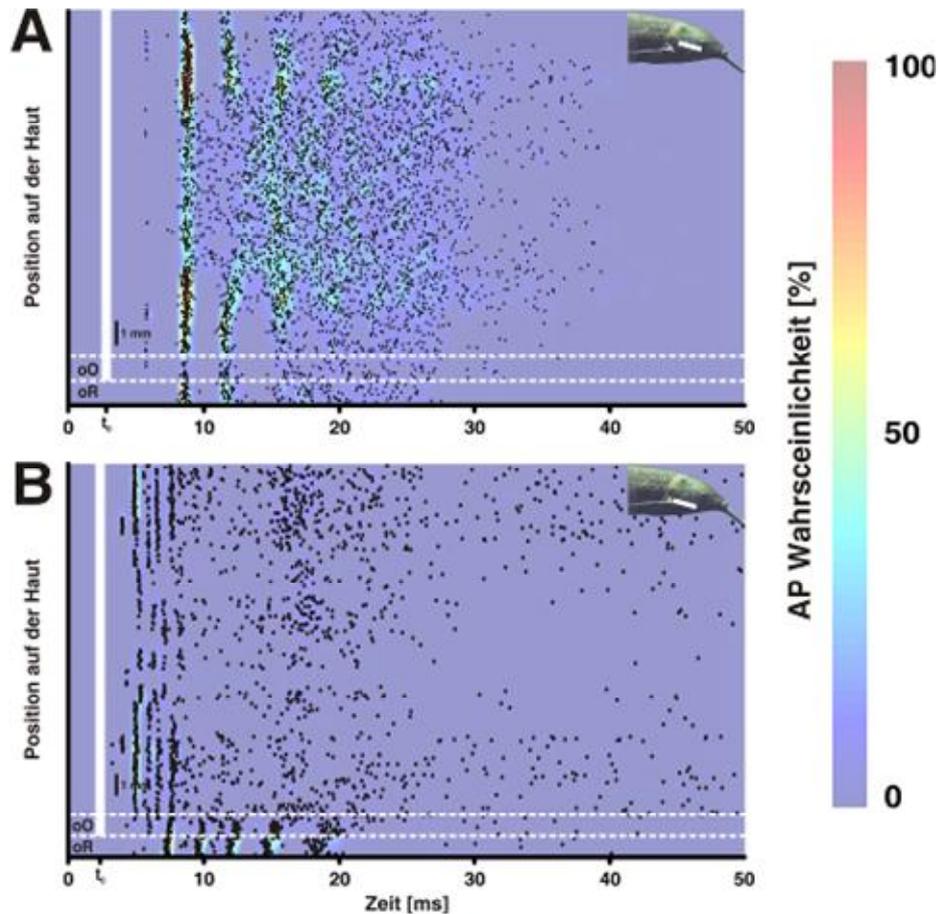


Abbildung 3-43: Rasterdiagramme (Punkte) sowie PSTH des Antwortmusters von zwei unterschiedlichen I-Zellen. Die PSTH sind farbcodiert dargestellt. Eine blaue Färbung signalisiert dabei eine geringe Auftritts-Wahrscheinlichkeit eines Aktionspotentials, während eine rote Färbung eine hohe Auftritts-Wahrscheinlichkeit bedeutet (siehe Legende links). Diesen Zellen wurde ein Metallwürfel an verschiedenen Punkten in einer Achse ihres rezeptiven Feldes präsentiert. Die Achse verlief durch das Zentrum des rezeptiven Feldes. Der weiße vertikale Balken in jedem Diagramm stellt die Position des Objekts an der Fischhaut dar. Die Position der rezeptiven Felder auf der Fischhaut ist auf den Fischkörpern eingetragen (Balken). Dabei gibt die Lage des Balkens die Orientierung und Strecke vermessenen Achse an. Die Zelle in (A) antwortete mit einer verminderten Latenz im Zentrum ihres rezeptiven Feldes und zeigte bei den späteren AP einen schwachen ‚mexican hat‘ Effekt. Die Zelle in (B) reagierte auf das Objekt ebenfalls mit einer verminderten Entladungsrate. Gleichzeitig ist eine Latenzverschiebung des ersten AP erkennbar (oR: Entladungsmuster ohne Stimulus; oO: Entladungsmuster mit Ganzkörperreiz, aber ohne Objekt).

Von den zehn reagierenden I-Zellen zeigten neun Zellen (90%) eine Änderung in der Latenz der Aktionspotentiale. Die Latenz konnte in einigen Fällen nur bei späteren AP festgestellt werden, wie dies im Rasterdiagramm in Abbildung 3-43 A angedeutet ist. Bei sieben Neuronen (70%) konnte eine Änderung in der Entladungsrate registriert werden. Bei sieben Neuronen (70%) konnten beide untersuchten Parameter (Entladungsrate und Latenz) beob-



achtet werden. In drei Fällen (30%) wurde ein ‚mexican hat‘ Effekt beobachtet, das heißt, ein Reiz in den Randbereichen des RF Zentrums wirkte erregend auf die I-Zelle.

Abbildung 3-44 zeigt eine I-Zelle, deren Reaktion auf einen Metallwürfel untersucht wurde. Die Zelle zeigte insgesamt eine starke Reaktion auf die Anwesenheit des Metallwürfels. So wurden ohne Reiz im Durchschnitt $3,14 \pm 1,26$ AP/100 ms auf die EOCD alleine mit einer Latenz des ersten AP von $10,62 \pm 1,36$ ms registriert (Abbildung 3-44 C). Dabei kamen die ersten vier APs zeitlich sehr synchron (Abbildung 3-44 A). Durch Zuschalten des Ganzkörperreizes wurde diese I-Zelle nahezu vollkommen gehemmt (Abbildung 3-44 A). Ein Metallwürfel, der durch das rezeptive Feld der I-Zelle geführt wurde, hatte einen deutlichen ‚mexican hat‘ Effekt auf das Entladungsmuster der I-Zelle (Abbildung 3-44 A, B). Dieser bewirkte einen Anstieg der Entladungsrate sowie eine Herabsetzung der Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 (Abbildung 3-44 A, B).

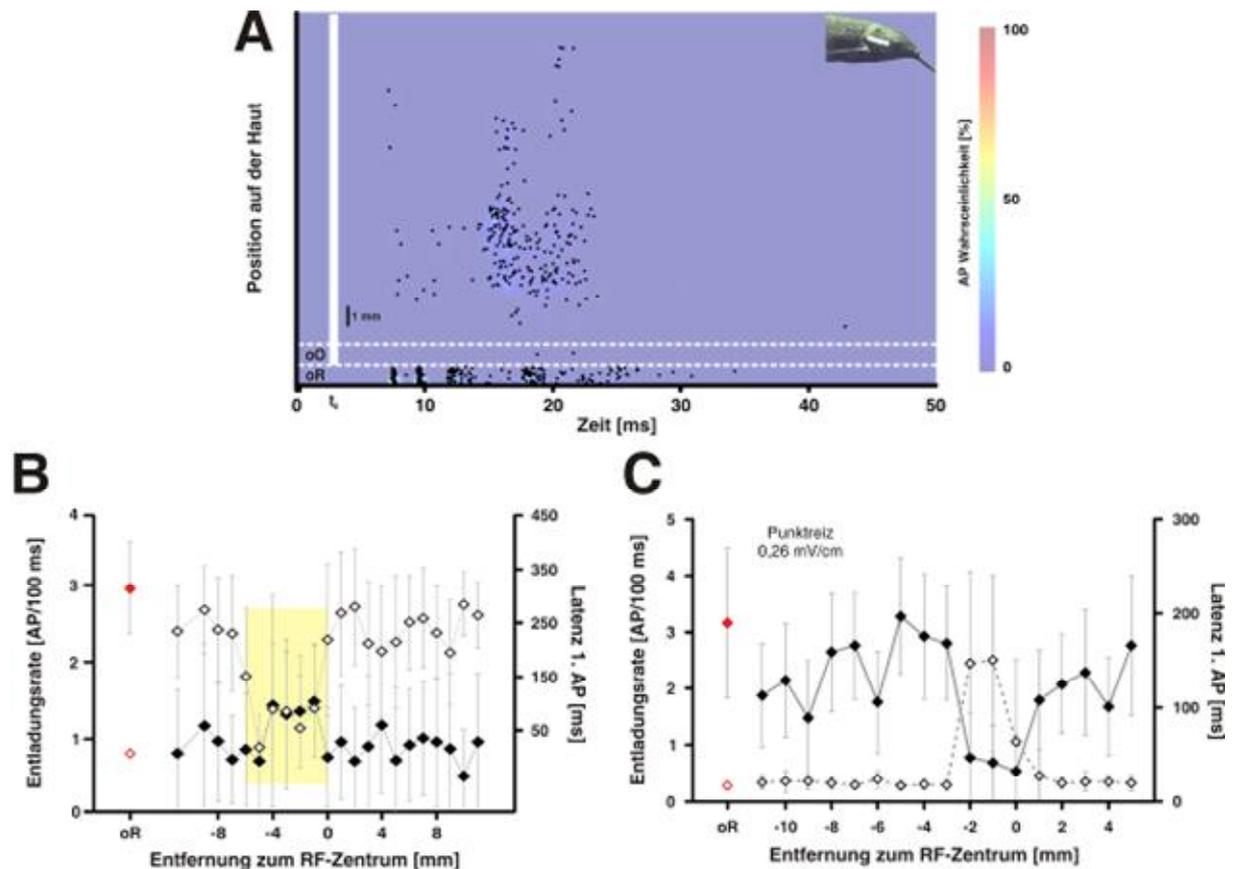


Abbildung 3-44: Reaktion einer I-Zelle auf einen Metallwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (**A**, **B**) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über Schwellenamplitude (**C**) in der gleichen Achse. Die Achse verlief durch das Zentrum des RF der I-Zelle. Das kombinierte Rasterdiagramm/PSTH in (**A**) entspricht der Darstellung aus Abbildung 3-43. In (**B**) und (**C**) ist das Antwortmuster der I-Zelle auf den Metallwürfel (**B**) und den Punktreiz (**C**) getrennt für die Entladungsrate (gefüllte Rechtecke) und die Latenz des ersten Aktionspotentials (offene Rechtecke) dargestellt. Die gelb hinterlegten Bereiche in (**B**) markieren die Effekte des Metallwürfels. Rote Rechtecke in (**B**) und (**C**) stellen die Reaktion der I-Zelle ohne Reiz dar (gefüllte Rechtecke: Entladungsrate; offene Rechtecke: Latenz; oR: ohne Reiz; oO: ohne Objekt). Weitere Erläuterungen im Text.

Abbildung 3-45 zeigt das Antwortmuster einer weiteren I-Zelle, deren Reaktion auf einen Metallwürfel untersucht wurde. Diese I-Zelle zeigte insgesamt eine schwache Antwortcharakteristik auf die Anwesenheit des Metallwürfels. Sie antwortete ohne Reiz mit $4,2 \pm 1,39$ AP/100 ms je Interkommando-Intervall. Dabei kam das erste AP im Durchschnitt 13,37 ms nach t_0 (Abbildung 3-45 C). Ein Punktreiz, der an verschiedenen Stellen einer Horizontalen im rezeptiven Feld dieser Zelle positioniert wurde, hatte deutliche Effekte auf das Antwortverhalten der I-Zelle (Abbildung 3-45 C). So konnte im Zentrum des RF eine deutlich geringere Entladungsrate und eine kürze Latenz



des ersten AP registriert werden. Ebenso zeigte diese I-Zelle den ‚mexican hat‘ Effekt, der durch die erhöhte Entladungsrate bei Reizung außerhalb des RF Zentrums verdeutlicht ist. Wurde ein Metallwürfel durch das rezeptive Feld dieser Zelle geführt, konnte anhand der Entladungsrate kein eindeutiges Zentrum mehr definiert werden. Lediglich der ‚mexican hat‘ Effekt konnte auch in Anwesenheit des Metallwürfels beobachtet werden (Abbildung 3-45 B). Weiterhin konnte eine schwache Verschiebung der Latenz beobachtet werden, wie in Abbildung 3-45 A durch die leichte Wölbung innerhalb der Rasterspur gezeigt ist. Die Latenzverschiebung spiegelte sich jedoch durch die mittlere Latenz je Reizepisode nicht wieder (Abbildung 3-45 B).

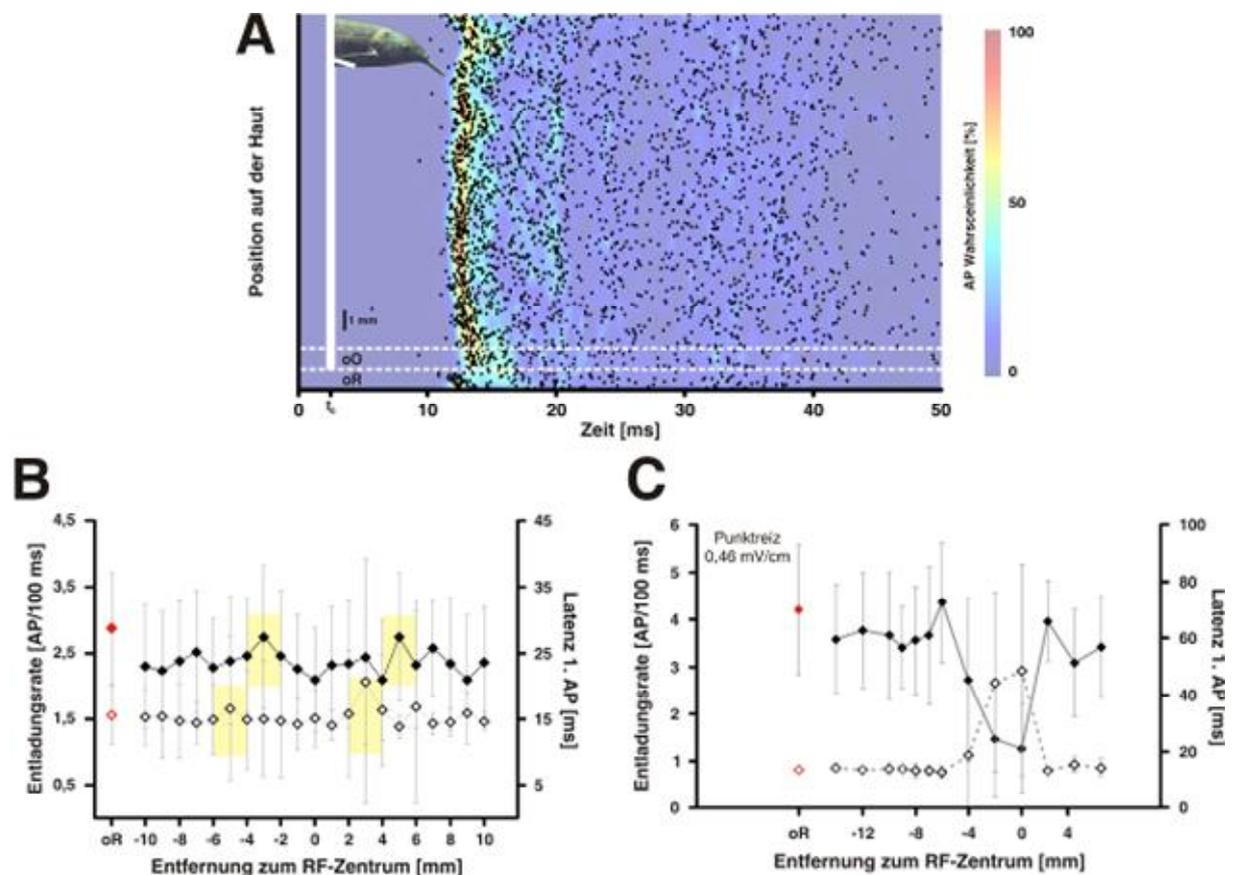


Abbildung 3-45: Reaktion einer weiteren I-Zelle auf einen Metallwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (**A**, **B**) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über der Schwellenamplitude (**C**) in der gleichen Achse. Darstellung wie in Abbildung 3-44. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.



In acht von zehn Fällen (80%) wurde in Anwesenheit des Plastikwürfels im Zentrum des RF eine erhöhte Entladungsrate festgestellt (Abbildung 3-46 A), während neun von zehn I-Zellen (90%) eine veränderte Latenz des ersten AP zeigten. Bei sechs I-Zellen konnten Veränderungen in beiden Analyseparameter (Entladungsrate und Latenz) beobachtet werden. Fünf der zehn I-Zellen (50%), die auf den Plastikwürfel reagierten, zeigten einen ‚mexican hat‘ Effekt in den Randbereichen ihres RF Zentrums.

Die I-Zelle aus Abbildung 3-47 wurde bereits auf den Metallwürfel getestet (siehe Abbildung 3-45). Wie oben beschrieben (Kap. 3.4.3.1), konnte durch einen Punktreiz ein rezeptives Feld mit deutlichem Zentrum und antagonistischen Randbereichen (‚mexican hat‘) sowohl für die Entladungsrate, als auch für die Latenz ermittelt werden (Abbildung 3-47 C). Der Plastikwürfel hatte, wie der Metallwürfel, nur einen geringen Einfluss auf das neuronale Antwortmuster dieser I-Zelle. Im Rasterdiagramm (Abbildung 3-47 A) ist eine schwache Veränderung in der Latenz des ersten APs zu sehen, die als leichte Wölbung innerhalb der Rasterspur erkennbar ist. Es konnte kein eindeutiges Zentrum definiert werden, wenn der Plastikwürfel durch das rezeptive Feld der I-Zelle bewegt wurde. Allerdings wurden wie bereits beim Metallwürfel antagonistische Effekte in der Entladungsrate und der Latenz des ersten APs in den Randbereichen des mutmaßlichen Zentrums festgestellt (Abbildung 3-47 B).

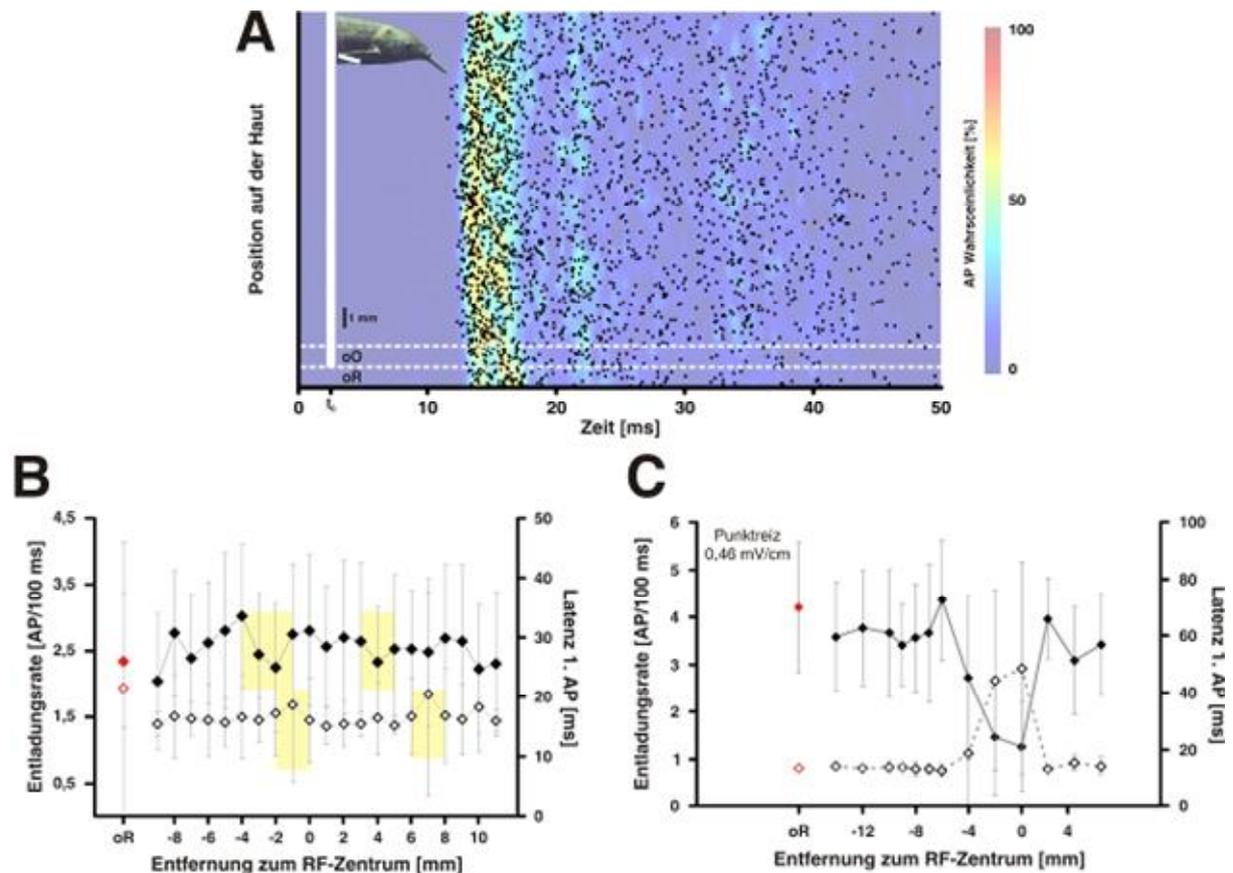


Abbildung 3-47: Reaktion einer weiteren I-Zelle auf einen Plastikwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (A, B) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über Schwellenamplitude (C) in der gleichen Achse. Darstellung wie in Abbildung 3-44. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

Abbildung 3-48 zeigt eine weitere I-Zelle, deren Reaktion auf einen Plastikwürfel untersucht worden ist. Ohne Reiz konnten in diesem Fall durchschnittlich 6,24 Aktionspotentiale mit einer Latenz des ersten APs von $9,37 \pm 1,14$ ms nach t_0 registriert werden. Die ersten APs kamen dabei zeitlich sehr synchron (Abbildung 3-48 A). Wurde der Ganzkörperreiz dazugeschaltet, so reduzierte sich die Anzahl der Aktionspotentiale auf $4,52 \pm 1,43$ AP/100 ms mit einer nahezu unveränderten Latenz des ersten APs von $9,9 \pm 1,57$ ms. Im Vergleich zur Vermessung des rezeptiven Feldes dieser I-Zelle mittels Punktreiz (Abbildung 3-48 C) konnte kein eindeutiges Zentrum definiert werden, wenn der Plastikwürfel durch das RF der I-Zelle geführt worden ist (Abbildung 3-48 B). Lediglich im mutmaßlichen Zentrum des RF des Neurons wurde eine sehr schwache Zunahme der Entladungsrates ($5,8 \pm 1,76$ AP/100 ms), einhergehend mit einer leicht verkürzten Latenz ($9,5 \pm 0,79$ ms) im Vergleich zur Situation „Ganzkörperreiz ohne Objekt“ beobachtet. Außerhalb



dieser Zentrumsregion wurde zudem ein schwacher ‚mexican hat‘ Effekt beobachtet, der sich durch eine leichte Abnahme in der Anzahl abgegebener Aktionspotentiale auf $6,3 \pm 2,42$ AP/100 ms und einer geringeren Latenz ($9,36 \pm 0,36$ ms) bemerkbar machte.

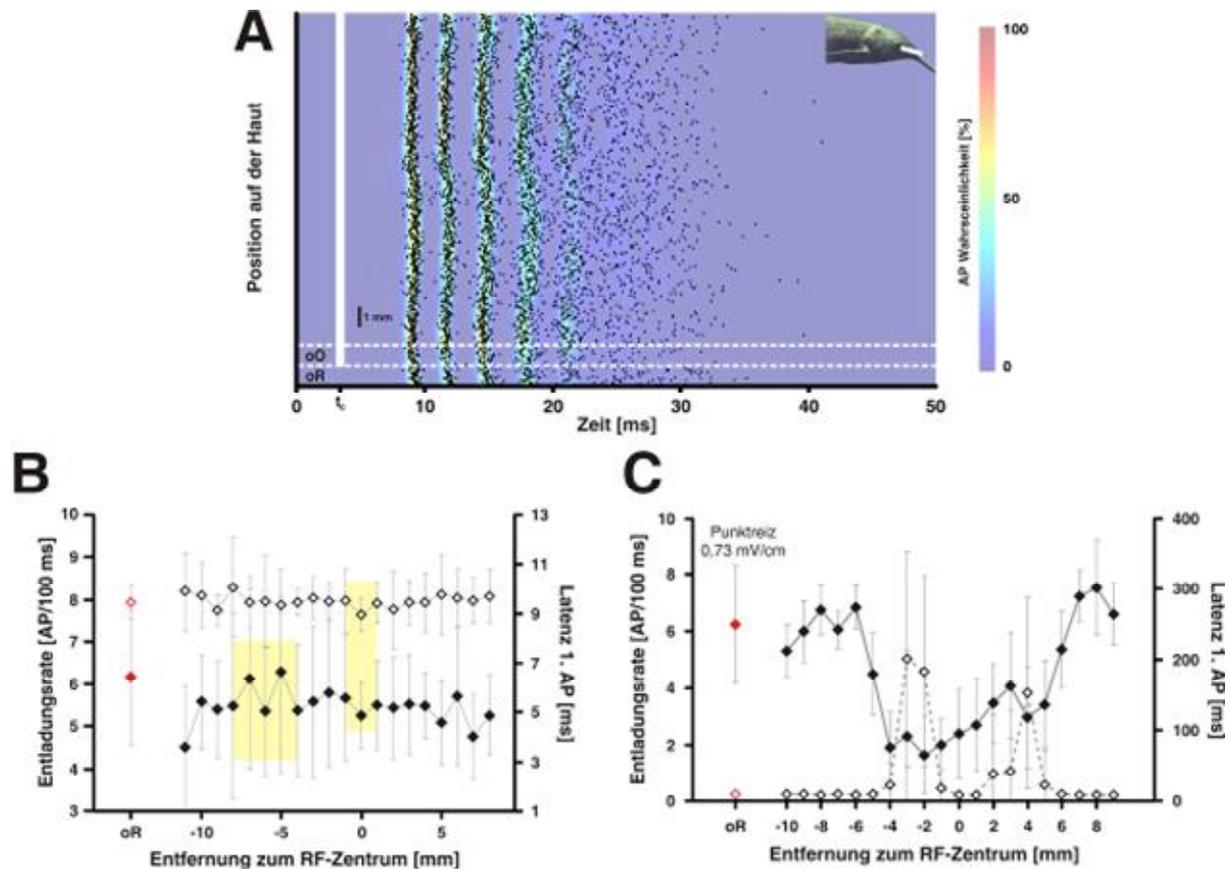


Abbildung 3-48: Reaktion einer weiteren I-Zelle auf einen Plastikwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (**A**, **B**) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über Schwellenamplitude (**C**) in der gleichen Achse. Darstellung wie in Abbildung 3-44. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

3.4.4 E-Zellen

An insgesamt 14 E-Zellen ist das neuronale Antwortmuster auf einen Metallwürfel, der an unterschiedlichen Stellen innerhalb des rezeptiven Feldes eines Neurons positioniert wurde, untersucht worden. Dabei wurde die Abhängigkeit der Entladungsrates in den ersten 100 ms nach t_0 sowie die Latenz des ersten auftretenden Aktionspotentials nach t_0 und der lokalen LEOD-Amplitude an der Objektposition rein qualitativ ausgewertet. Elf mal wurde die Reaktion auf einen Metallwürfel (Messing) der Kantenlänge 4 x 4 mm



getestet. An zehn E-Zellen wurde die Reaktion auf einen Plastikwürfel (Acryl) der Kantenlänge 4 x 4 mm getestet. Daraus ergeben sich insgesamt 21 Messungen. Sechs von den 14 untersuchten E-Zellen wurden beide Objekte nacheinander präsentiert.

Mehr als die Hälfte aller untersuchten E-Zellen ($n = 10$; 71%) konnten allein durch das ausgegebene künstliche EOD erregt werden. Dies machte sich in einer höheren Entladungsrate (ohne Reiz: $0,7 \pm 0,78$ AP/100 ms; ohne Objekt: $1,71 \pm 1,55$ AP/100 ms; Abbildungen 3-39) sowie einer kürzeren Latenz des ersten APs (ohne Reiz: $120,42 \pm 101,17$ ms; ohne Objekt: $57,22 \pm 48,68$ ms; Abbildung 3-41) bemerkbar. Die abgeleiteten E-Zellen zeigten in 71% der Messungen ($n = 15$) veränderte Entladungsrate, wenn zusätzlich ein Objekt im Zentrum ihrer rezeptiven Felder anwesend war. In 24% der Messungen ($n = 5$) konnte eine Veränderung der Latenz des ersten Aktionspotentials beobachtet werden. In vier Fällen (19%) wurde eine Reaktion in beiden Analyseparametern festgestellt.

Insgesamt zeigten die untersuchten E-Zellen eine schwächere Reaktion auf Objekte, die im Zentrum ihres rezeptiven Feldes positioniert wurden, als die untersuchten I-Zellen (Kap. 3-43). Besonders schwach waren Reaktionen auf den Plastikwürfel, der im Zentrum des rezeptiven Feldes der E-Zellen positioniert wurde.

Im Folgenden werden die Reaktionen der abgeleiteten E-Zellen auf die beiden Objekte insgesamt und an zwei Beispielen je Objekt detailliert vorgestellt.

3.4.4.1 Metallwürfel

Neun von zwölf E-Zellen (75%) wurden durch einen Metallwürfel, der im Zentrum ihres rezeptiven Feldes positioniert wurde, erregt. Dies drückte sich sowohl in einer kürzeren Latenz des ersten auf t_0 folgenden Aktionspotentials, als auch in einer erhöhten Entladungsrate aus (Abbildung 3-49). Das Antwortmuster von drei der zwölf Neuronen (25%) konnte durch den Metallwürfel nicht beeinflusst werden.

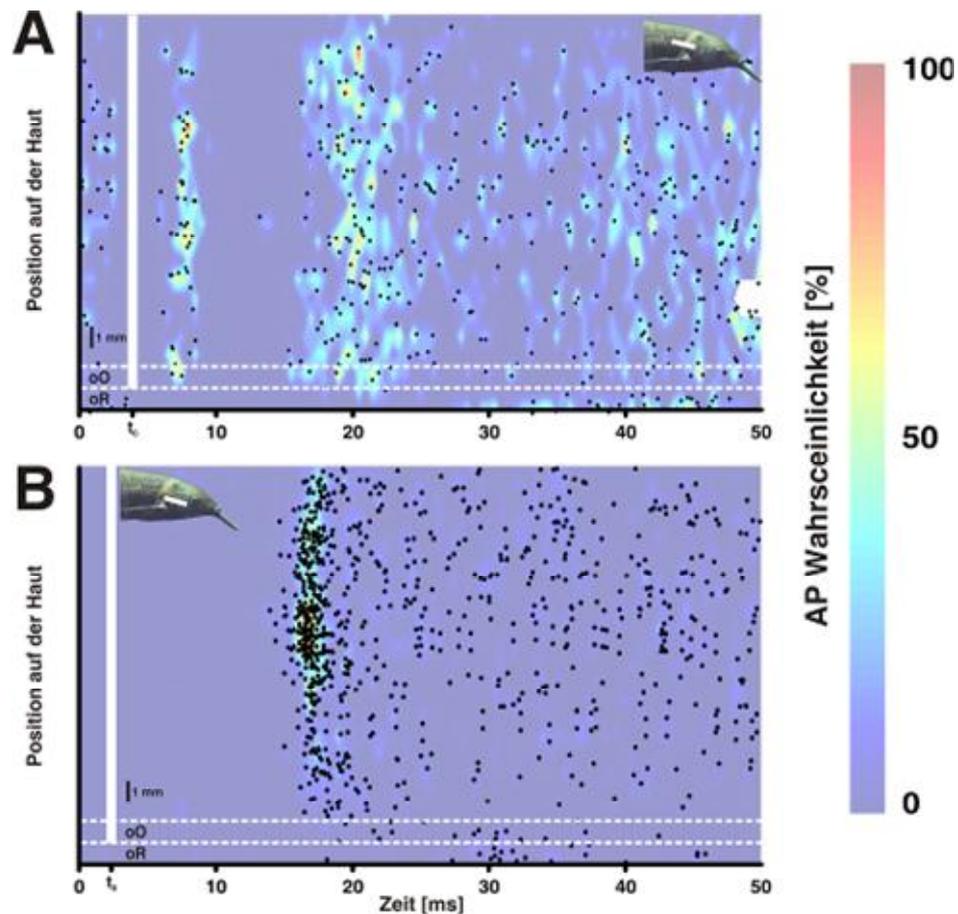


Abbildung 3-49: Rasterdiagramme (Punkte) sowie PSTH des Antwortmusters von zwei unterschiedlichen E-Zellen. Die PSTH sind farbcodiert dargestellt. Eine blaue Färbung signalisiert dabei eine geringe Auftretts-Wahrscheinlichkeit eines Aktionspotentials, während eine rote Färbung eine hohe Auftretts-Wahrscheinlichkeit bedeutet (siehe Legende rechts). Diesen Zellen wurde ein Metallwürfel an verschiedenen Punkten in einer Achse ihres rezeptiven Feldes präsentiert. Die Achse verlief durch das Zentrum des rezeptiven Feldes. Der weiße vertikale Balken in jedem Diagramm stellt die Position des Objekts an der Fischhaut dar. Die Position der rezeptiven Felder auf der Fischhaut ist auf den Fischkörpern eingetragen (Balken). Dabei gibt die Lage des Balkens die Orientierung und Strecke vermessenen Achse an. Die Zelle in (A) antwortete mit einer erhöhten Entladungsrate und einer verminderten Latenz im Zentrum ihres rezeptiven Feldes und zeigte bei den späteren AP einen leichten ‚mexican hat‘ Effekt. Die Zelle in (B) reagierte auf das Objekt mit einer erhöhten Entladungsrate im Zentrum ihres RF. Gleichzeitig ist eine Latenzverschiebung des ersten AP erkennbar (oR: Entladungsmuster ohne Stimulus; oO: Entladungsmuster mit Ganzkörperreiz, aber ohne Objekt).

Von den neun reagierenden I-Zellen zeigten drei Zellen (25%) eine Änderung in der Latenz der Aktionspotentiale. Bei acht Neuronen (67%) konnte eine veränderte Entladungsrate registriert werden. Zwei Neurone (17%) änderten das Antwortmuster in beiden Analyseparametern. In zwei Fällen (17%) wurde ein ‚mexican hat‘ Effekt beobachtet, das heißt, ein Reiz in den Randbereichen des RF Zentrums wirkte hemmend auf die E-Zelle.



Abbildung 3-50 zeigt das Antwortmuster einer E-Zelle auf einen Metallwürfel. Die Zelle zeigte eine deutliche Reaktion auf die Anwesenheit des Objekts. So wurden ohne Reiz $0,54 \pm 0,79$ AP/100 ms auf die EOCD alleine mit einer Latenz des ersten AP von $17,99 \pm 9,29$ ms registriert (Abbildung 3-50 C). Wurde das receptive Feld dieses Neurons mit einem Punktreiz vermessen, so konnte ein eindeutiges Zentrum für beide Analyseparameter definiert werden (Abbildung 3-50 C). Im Zentrum des RF stieg die Anzahl der Aktionspotentiale durch Reizung mit dem PS auf $4,36 \pm 1,4$ AP/100 ms an, die Latenz des ersten APs reduzierte sich auf nunmehr $1,44 \pm 0,30$ ms. Durch den künstlichen Ganzkörperreiz allein wurde diese E-Zelle erregt (Abbildung 3-50 A). Die ersten zwei Aktionspotentiale kamen dabei zeitlich sehr synchron. Ein Metallwürfel, der im Zentrum des rezeptives Feldes der E-Zelle positioniert wurde, hatte einen deutlichen Effekt sowohl auf die Entladungsrate ($3,1 \pm 0,89$ AP/100 ms), als auch auf die Latenz des ersten Aktionspotentials ($12,53 \pm 0,59$ ms; Abbildung 3-50 A, B). Zusätzlich konnte durch den Metallwürfel in den Randbereichen des RF Zentrums ein starker ‚mexican hat‘ Effektausgelöst werden. Dieser Effekt bewirkte eine Abnahme der Entladungsrate, sowie eine höhere Latenz der ersten beiden Aktionspotentiale nach t_0 (Abbildung 3-50 A, B).

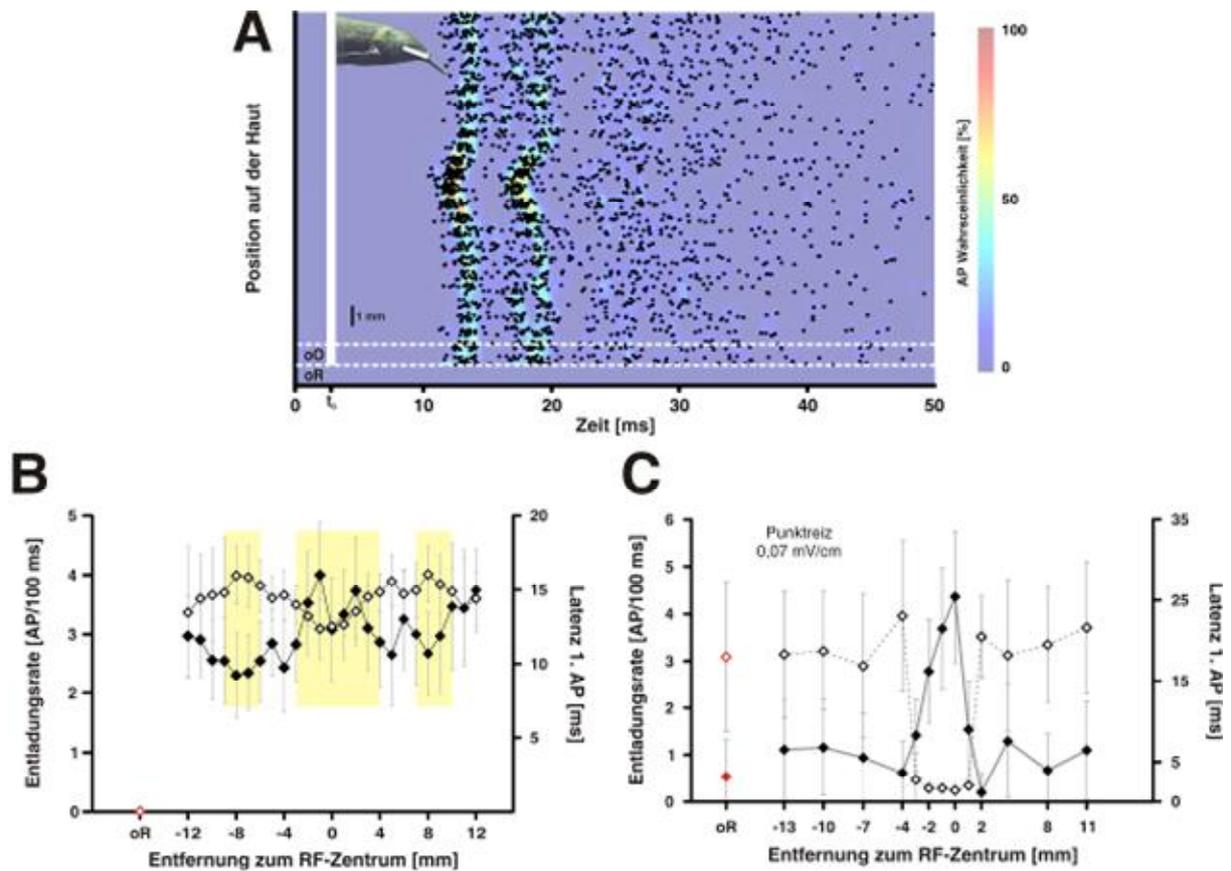


Abbildung 3-50: Reaktion einer E-Zelle auf einen Metallwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (**A**, **B**) sowie auf einen Punktreiz mit 3 dB über Schwellenamplitude (**C**) in der gleichen Achse. Die Achse verlief durch das Zentrum des RF der I-Zelle. Das kombinierte Rasterdiagramm/PSTH in (**A**) entspricht der Darstellung aus Abbildung 3-43. In (**B**) und (**C**) ist das Antwortmuster der E-Zelle auf den Metallwürfel (**B**) und den Punktreiz (**C**) getrennt für die Entladungsrate (gefüllte Rechtecke) und die Latenz des ersten Aktionspotentials (offene Rechtecke) dargestellt. Die gelb hinterlegten Bereiche in (**B**) markieren die Effekte des Metallwürfels. Rote Rechtecke in (**B**) und (**C**) stellen die Reaktion der I-Zelle ohne Reiz dar (gefüllte Rechtecke: Entladungsrate; offene Rechtecke: Latenz; oR: ohne Reiz; oO: ohne Objekt). Weitere Erläuterungen im Text.

Abbildung 3-51 zeigt das Antwortmuster einer weiteren E-Zelle, deren Reaktion auf einen Metallwürfel untersucht wurde. Diese E-Zelle antwortete ohne Reiz mit $0,04 \pm 0,2$ AP/100 ms je Interkommando-Intervall. Dabei kam das erste AP im Durchschnitt 221,38 ms nach t_0 (Abbildung 3-51 C). Ein Punktreiz, der an verschiedenen Stellen einer Horizontalen im rezeptiven Feld dieser Zelle positioniert wurde, hatte deutliche Effekte auf das Antwortverhalten der E-Zelle (Abbildung 3-51 C). So konnte im Zentrum des RF eine deutlich höhere Entladungsrate und eine kurze Latenz des ersten AP registriert werden (ER: $7,36 \pm 1,41$ AP/100 ms; Latenz: $9,21 \pm 3,43$ ms). Der



Ganzkörperreiz führte zu einer leicht erhöhten Entladungsrate ($0,64 \pm 0,78$ AP/100 ms) und einer etwas längeren Latenz des ersten APs ($106,04 \pm 101,97$ ms).

Wurde ein Metallwürfel durch das rezeptive Feld dieser E-Zelle geführt, konnte anhand der Entladungsrate ein eindeutiges Zentrum ausgemacht werden (Abbildung 3-51 A, B). War der Metallwürfel im RF Zentrum positioniert, erhöhte sich die Entladungsrate auf $3,6 \pm 1,44$ AP/100 ms und die Latenz des ersten AP nahm auf $9,59 \pm 3,56$ ms ab (Abbildung 3-51 B). Die Aktionspotentiale kamen im Zentrum des RF sehr synchron, wie das Rasterdiagramm in Abbildung 3-51 A zeigt. Ein ‚mexican hat‘ Effekt konnte bei dieser E-Zelle nicht beobachtet werden.

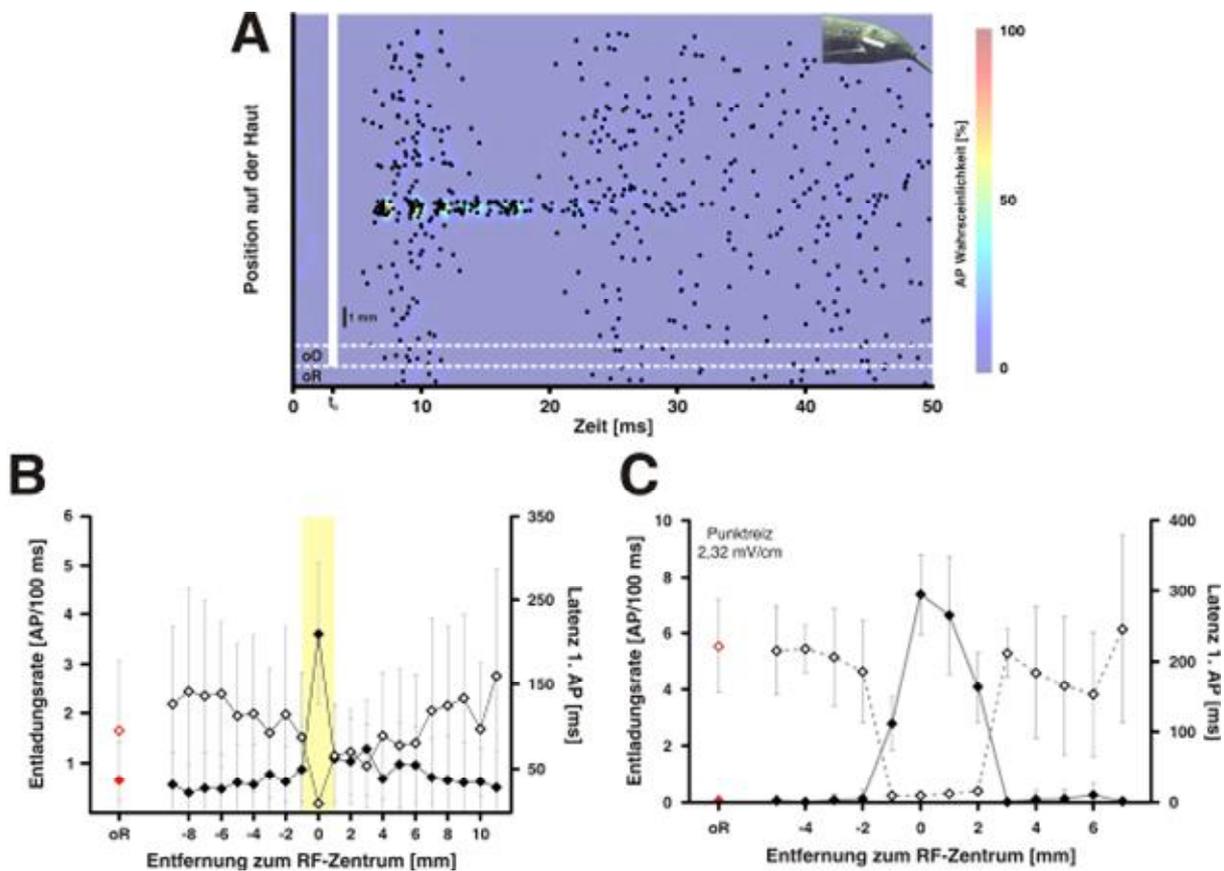


Abbildung 3-51: Reaktion einer weiteren E-Zelle auf einen Metallwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (A, B) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über Schwellenamplitude (C) in der gleichen Achse. Darstellung wie in Abbildung 3-50. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.



3.4.4.2 Plastikwürfel

In insgesamt zehn Fällen ist das neuronale Antwortmuster auf einen Plastikwürfel, der durch das rezeptive Feld einer E-Zelle geführt wurde, untersucht worden. Dabei wurde der Einfluss der objektbedingten LEOD-Modulation auf die Entladungsrate in den ersten 100 ms nach t_0 sowie auf die Latenz des ersten auftretenden Aktionspotentials nach t_0 qualitativ ausgewertet.

Von den zehn untersuchten E-Zellen zeigten sieben (70 %) eine Reaktion auf die Anwesenheit des Plastikwürfels, drei E-Zellen (30 %) veränderten ihr Antwortmuster nicht.

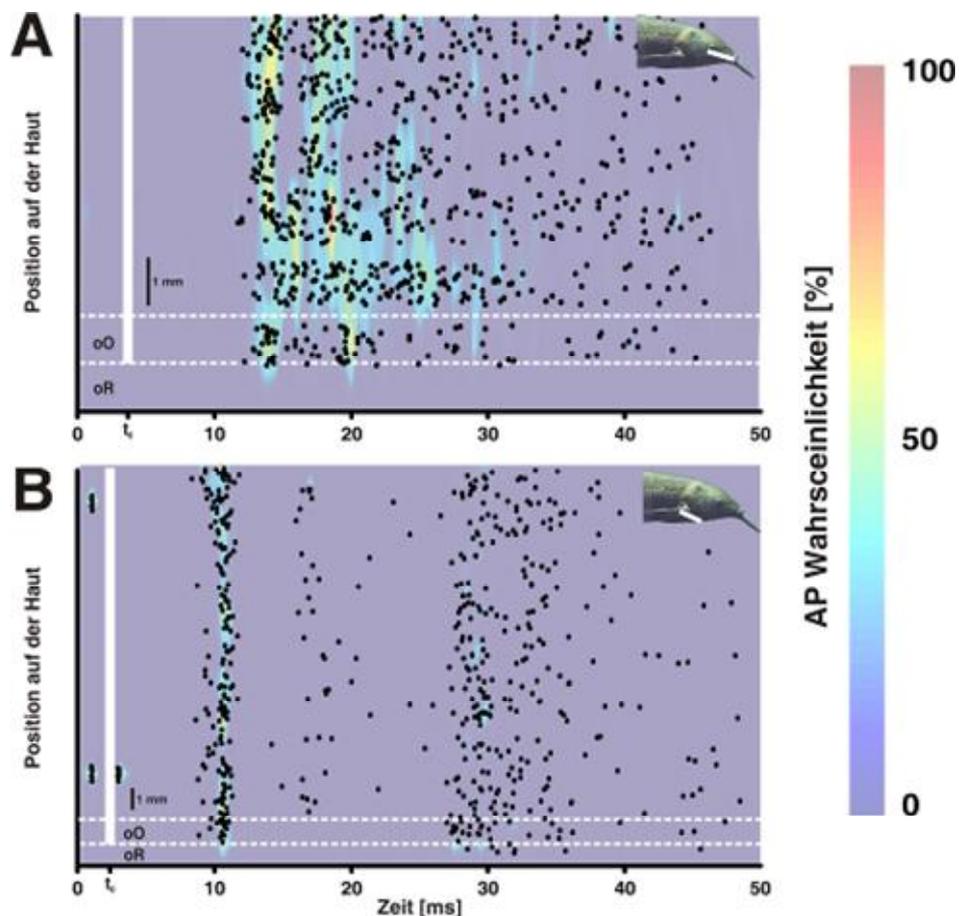


Abbildung 3-52: Rasterdiagramme (Punkte) sowie farbig codierte PSTH des Antwortmusters von zwei E-Zellen in Anwesenheit eines Plastikwürfels. Darstellung wie in Abbildung 3-49. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

Generell zeigten die untersuchten E-Zellen eine sehr schwache Reaktion auf die Anwesenheit des Plastikwürfels. Eine Reaktion äußerte sich in allen sieben E-Zellen in einer veränderten Entladungsrate (siehe Abbildung



3-52 A). In zwei E-Zellen konnte zusätzlich ein Unterschied in der Latenz des ersten Aktionspotentials nach t_0 (Abbildung 3-52) registriert werden.

Abbildung 3-53 zeigt ein Beispiel einer E-Zelle, deren Reaktion auf einen Plastikwürfel gemessen wurde. Diese E-Zelle antwortete in Abwesenheit eines Reizes mit $0,98 \pm 0,89$ AP/100 ms und einer Latenz des ersten APs von $87,1 \pm 79,96$ ms (Abbildung 3-53 C). Durch das künstliche EOD alleine erhöhte sich die Entladungsrate auf $1,36 \pm 0,92$ AP/100 ms, während die Latenz des ersten AP kürzer wurde ($51,12 \pm 61,09$ ms). Wurde das rezeptive Feld mit einem Punktreiz mit ausreichender Amplitude vermessen, so konnte ein eindeutiges Zentrum definiert werden. Die maximale Anzahl an Aktionspotentialen, die im Zentrum ermittelt werden konnten, lag bei $5,02 \pm 1,48$ AP/100 ms. Dabei hatte das erste AP eine Latenz von $7,43 \pm 4,73$ ms nach t_0 (Abbildung 3-53 C). Ein eindeutiges antagonistisches Umfeld konnte bei dieser E-Zelle durch Punktreizung nicht gefunden werden. Wurde ein Plastikwürfel im Zentrum des rezeptiven Feldes dieses Neurons positioniert, so führte dies zu einer Abnahme der Entladungsrate ($0,3 \pm 0,68$ AP/100 ms) sowie zu einer höheren Latenz des ersten APs nach t_0 ($148,36 \pm 148,26$ ms). Durch die objektbedingte Modulation der LEOD-Amplitude konnte bei dieser E-Zelle ein ‚mexican hat‘ Effekt im Randbereich des RF Zentrums beobachtet werden (Abbildung 3-53 A, B). Hier erhöhte sich die Anzahl der von der E-Zelle abgegebenen Aktionspotentiale auf $2,82 \pm 1,8$ AP/100 ms, während die Latenz des ersten APs mit $39,31 \pm 35,97$ ms kürzer war als im Zentrum des RF (Abbildung 3-53 B).

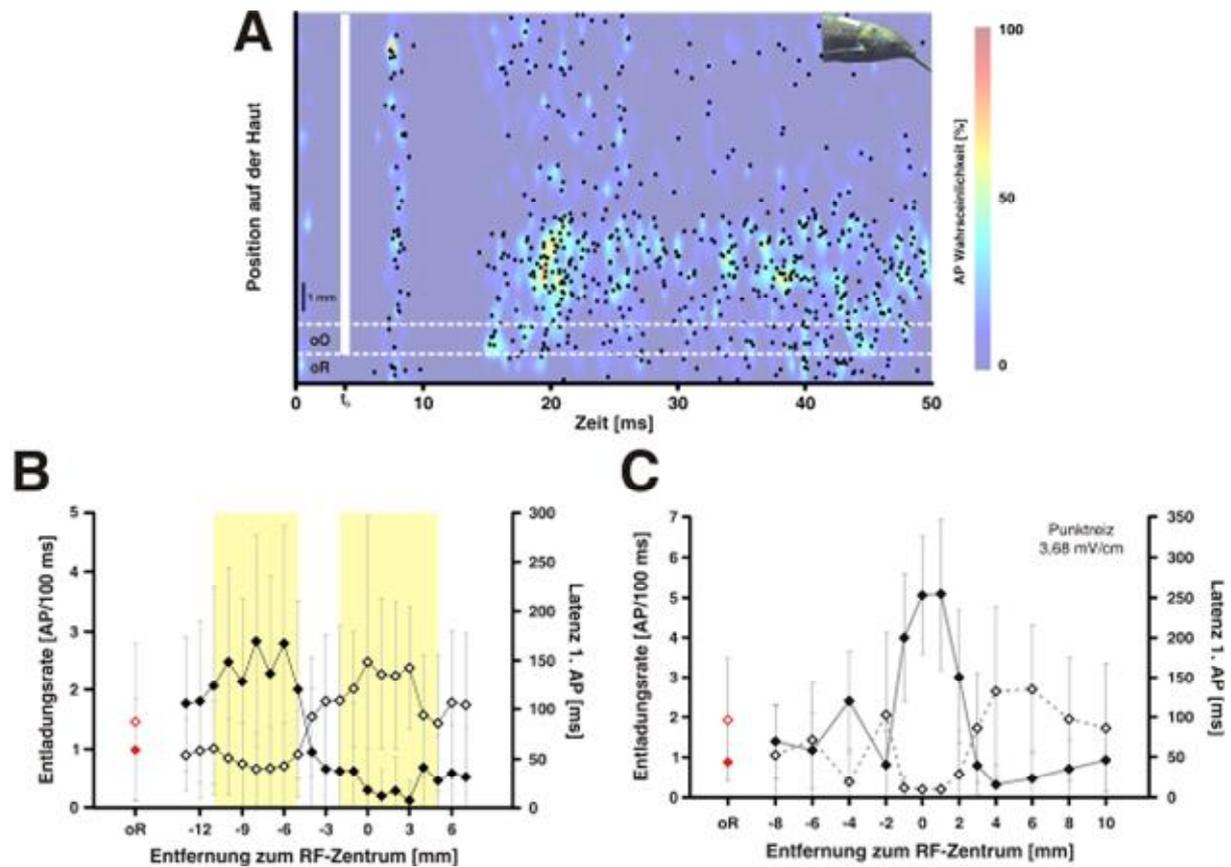


Abbildung 3-53: Reaktion einer E-Zelle auf einen Plastikwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (A, B) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über Schwellenamplitude (C) in der gleichen Achse. Darstellung wie in Abbildung 3-50. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

Ein weiteres Beispiel ist in Abbildung 3-54 dargestellt. Diese E-Zelle wurde bereits auf Unterschiede in ihrem neuronalen Antwortmuster auf einen Metallwürfel untersucht (Kap. 3.4.4.1, Abbildung 3-50). Die E-Zelle antwortete in Abwesenheit eines Reizes mit $0,04 \pm 0,2$ AP/100 ms. Die Latenz des ersten Aktionspotentials betrug dabei im Mittel $221,38$ ms (Abbildung 3-54 C). Ein zugeschalteter Ganzkörperreiz führte bei diesem Neuron zu einem leichten Anstieg der Entladungsrate ($0,64 \pm 0,78$ AP/100 ms) und zu einer kürzeren Latenz des ersten AP ($106,04 \pm 101,97$ ms). Wurde ein Plastikwürfel durch das mit dem Punktreiz definierte rezeptive Feld der E-Zelle geführt, zeigte das Neuron eine schwache Reaktion auf dieses Objekt (Abbildung 3-54 A, B). Im Zentrum des RF konnte eine verminderte Entladungsrate gegenüber der Situation „Ganzkörperreiz ohne Objekt“ festgestellt werden ($0,28 \pm 0,55$ AP/100 ms). Auch die Latenz des ersten AP nach t_0 war länger ($178,3 \pm 111,29$



ms). In den Randbereichen des RF Zentrums konnten keine durch den Plastikwürfel bedingten Effekte registriert werden (Abbildung 3-54 A, B).

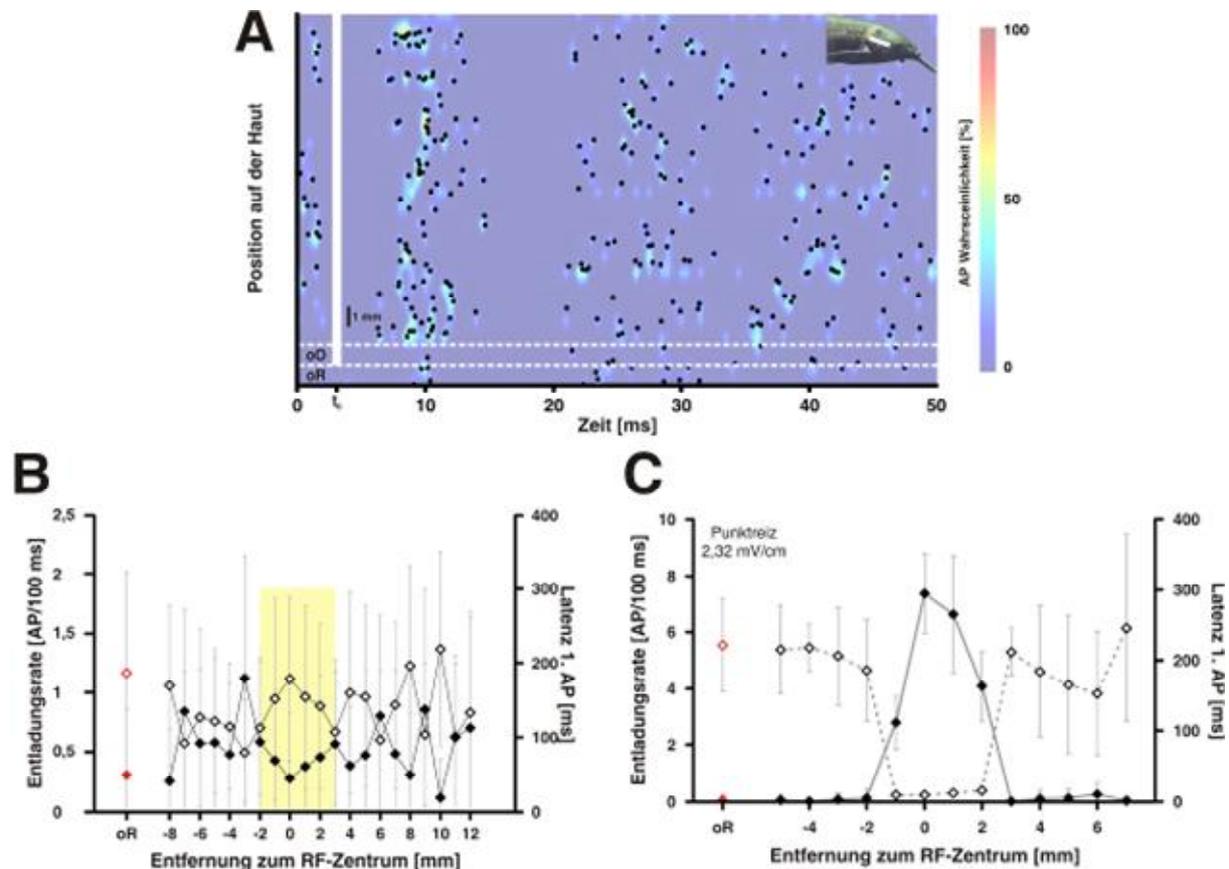


Abbildung 3-54: Reaktion einer zweiten E-Zelle auf einen Plastikwürfel, der an verschiedenen Stellen einer Achse im rezeptiven Feld positioniert wurde (A, B) sowie auf einen Punktreiz mit drei dB über Schwellenamplitude (C) in der gleichen Achse. Darstellung wie in Abbildung 3-50. Weitere Erläuterungen befinden sich im Text.

3.5 Verifizierung der Ableitstellen

In 20 Versuchen wurden die letzten Ableitstellen des Experiments histologisch markiert, um zu verifizieren, dass die Ableitungen in den mutmaßlichen Schichten der medialen Zone des ELL stattgefunden hatten. Es wurden insgesamt sieben Chicago-Sky-Blue Markierungen (Abbildung 3-55) und 13 Biocytin Markierungen (Abbildung 3-56) vorgenommen.

Die Chicago-Sky-Blue Markierungen erbrachten nach der histologischen Weiterverarbeitung die Gewissheit darüber, ob sich das abgeleitete Neuron an der Stelle im ELL befand, die während des physiologischen Experimentes anhand der charakteristischen Feldpotentiale definiert worden war. Alle



Chicago-Sky-Blue Markierungen waren in der medialen Zone des ELL lokalisiert. Ebenso konnten die durch die Feldpotentiale während der letzten Ableitstelle eines Experiments angenommene Ableitposition durch die Markierungen bestätigt werden.

Abbildung 3-55 zeigt beispielhaft an einem Transversalschnitt (Abbildung 3-55 A) das Ergebnis einer Chicago-Sky-Blue Färbung. Der Schnitt ist zur Kontrastverstärkung mit Neutralrot gegengefärbt. Die Markierung ist als kleiner blauer Fleck im Hirnschnitt erkennbar (Abbildung 3-55 A, B).

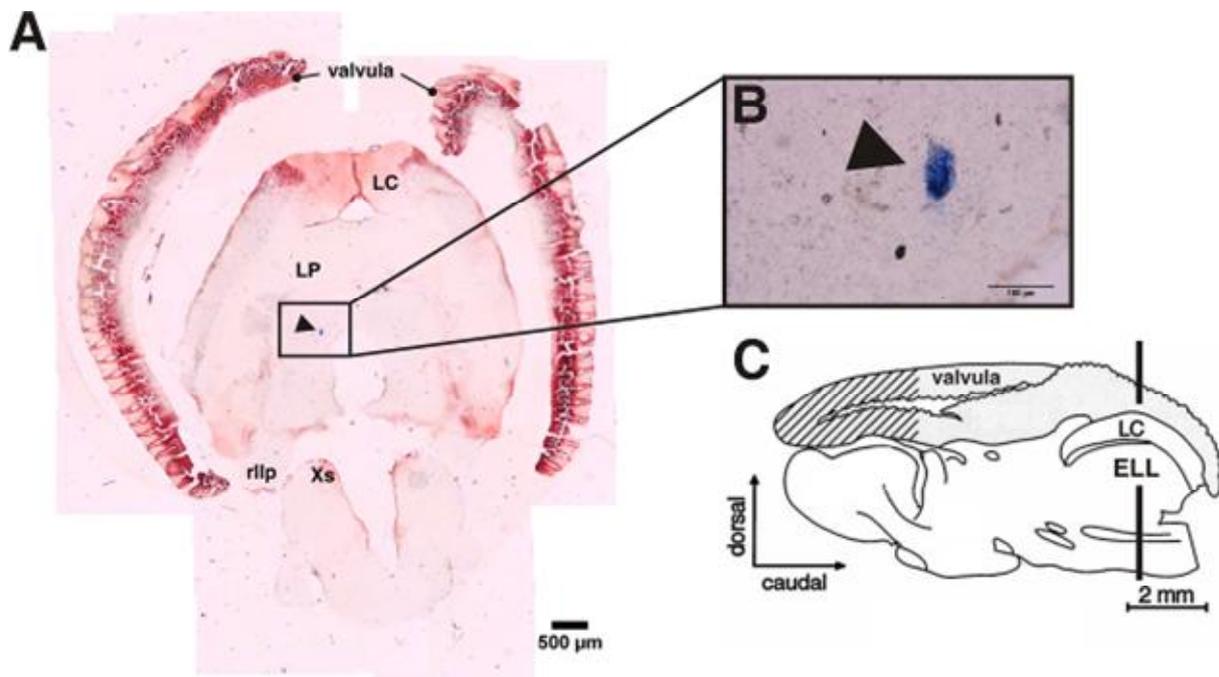


Abbildung 3-55: Foto einer mit Chicago-Sky-Blue angefärbten Ableitstelle (A, Schnittdicke :50 μm ; 5-fach vergrößert). Der Transversalschnitt ist mit Neutralrot gegengefärbt. In (B) ist der gefärbte Bereich 20-fach vergrößert dargestellt. Der durchbrochene Strich im Sagittalschnitt (C, nach Prechtl et al. (1998)) kennzeichnet die Lage des Transversalschnittes. LC: *Lobus caudalis* des Cerebellums; ELL: elektrosensorischer Seitenlinien Lobus; rlp: posteriorer Stamm des Seitenliniennervs; valvula: *valvula cerebelli*; Xs: sensorischer Vagus Kern (nach Szabo 1992, unveröffentlicht).

Wurden die abgeleiteten Neurone mit Biocytin markiert, so war nach der histologischen Weiterverarbeitung nicht nur die Stelle der Markierung sichtbar (Abbildung 3-56 A). Der Marker wurde auch von den umliegenden Neuronen aufgenommen und weiter transportiert, so dass auch Dendriten und Axone der Neurone (Abbildung 3-56 Aa) und deren Projektionen in andere Hirnbereiche (Abbildung 3-56 B) erkennbar wurden. Projektionsgebiete kon-



nten sowohl ipsilateral, als auch kontralateral gefunden werden (Abbildung 3-56 A, B).

Die Projektionen bestanden aus retrograden Anfärbungen des *Lobus caudalis* (Abbildung 3-56 Ab) sowie aus Projektionen in das höhere Hirngebiet, dem *Nucleus preeminetiales* (Abbildung 3-56 B).

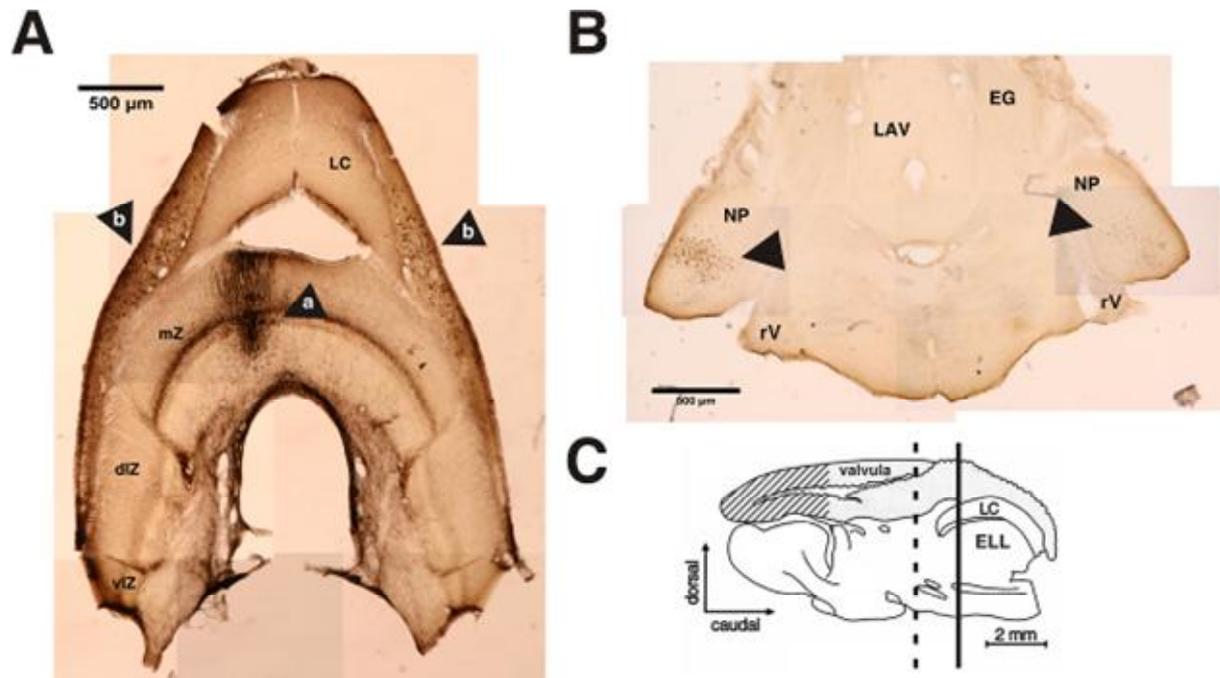


Abbildung 3-56: Fotos einer mit Biocytin markierten Ableitstelle (A) sowie Projektionen in andere Hirnareale (B). Die Markierung (a) in (A) deutet die Ableitstelle an, die mit (b) markierten Stellen zeigen retrograde Projektionen in den caudalen Lobus dar. Der Saggitalschnitt des Hirns in (C) zeigt die Lage der beiden Schnitte (verändert nach Prechtl et al. (1998); durchgezogene Linie: Schnitt aus Abbildung 3-56 A; gestrichelte Linie: Schnitt aus Abbildung 3-43 B). (Schnittdicke: 100 µm; Vergrößerungsfaktor Mikroskop: 5-fach; dlZ: dorsolaterale Zone des ELL; EG: *Eminentia granularis*; ELL: elektrosensorischer Seitenlinienlobus, pars verticalis; LC: *Lobus caudalis* des Cerebellums; : elektrosensorischer Seitenlinien Lobus; mZ: mediale Zone des ELL; NP: *Nucleus preeminetiales*; rV: Trigeminus Trakt; valvula: *valvula cerebelli*; vlZ: ventrolaterale Zone des ELL (nach Szabo 1992, unveröffentlicht).

Markierungen, die mit dem Neurotracer Biocytin vorgenommen wurden, bestätigten die im Experiment angenommenen Ableitstellen. Alle Markierungen waren in der medialen Zone des ELL lokalisiert und lagen ungeordnet in rostro-caudaler und medio-lateraler Richtung verteilt in den vermuteten Schichten des ELL.



KAPITEL 4

DISKUSSION

Im Rahmen dieser Arbeit wurden drei Aspekte zur elektrosensorischen Wahrnehmung von *Gnathonemus petersii* untersucht, die eng ineinander verzahnt sind.

Die basale Fragestellung dieser Studie war, wie *reafferente* und *exafferente* elektrosensorische Informationen im Gehirn von *G. petersii* verarbeitet werden. Als *reafferent* werden Signale bezeichnet, die durch die Aktivität des Organismus selbst generiert werden. Dagegen werden *exafferente* Signale durch externe Reize generiert (Bell 1982; Kawasaki 2005).

Für sensorische Systeme ist es unabdingbar, zwischen externen Reizen (*exafferente* Signale) und solchen, die vom Tier selbst ausgehen (*reafferente* Signale) zu unterscheiden, um einer Situation entsprechend handeln zu können (Kawasaki 2005). *Reafferente* Signale sind sensorische Rückkopplungen, die dem Gehirn Informationen über den Verlauf oder das Ereignis einer motorischen Aktivität liefern oder – im Fall der Mormyriden – den Fisch über den Zeitpunkt der elektrischen Organentladung informieren. In der Literatur werden solche Signale als ‚efference copy‘ (von Holst und Mittelstaedt 1950), oder als ‚corollary discharge‘ Signale (Sperry 1950) beschrieben. Für die Mormyriden wird generell der Terminus ‚corollary discharge‘ für Signale, die elektromotorische Information tragen, verwandt.

Im ersten Teil (Kap. 3-2) ging es zunächst um die Relevanz der EOD-Latenz für das aktive elektrosensorische Sinnessystem von *G. petersii*. Dazu ist das elektromotorische Verhalten der Fische auf unterschiedliche EOD-Latenzen zwischen dem Kommandosignal und der darauf folgenden elektrischen Organentladung (EOD) untersucht worden. Im zweiten Teil der Arbeit (Kap. 3-3) sind die Eigenschaften der rezeptiven Felder von elektrosensitiven Neuronen des ELL analysiert worden. Dabei wurde besonders die Struktur der rezeptiven Felder von ELL Neuronen in verschiedenen Regionen der elektrosensitiven Haut von *G. petersii* für zwei Analysemethoden – Entladungsrate und Latenz des ersten auf einen sensorischen Reiz folgenden Aktionspotentials – betrachtet. Die für beide Analysemethoden gefundenen Größen wurden dann einander gegenüber gestellt und miteinander



verglichen. Schließlich ist im dritten Teil (Kap. 3-4) untersucht worden, in welcher Form die Neurone des ELL den materialbedingten Objektwiderstand neuronal verarbeiten. Auch hier sind wieder die Parameter Entladungsrate und Latenz für die Beschreibung des Antwortverhaltens der Neurone analysiert worden.

Es wurden ausschließlich Neurone aus der medialen Zone des ELL untersucht. Diese erhalten sensorischen Eingang von den A-Zellen der Mormyromasten und codieren daher primär die Amplitude des eingehenden Signals (Szabo und Wersäll 1970; Bell 1990b).

4.1 EOCD assoziierte Signale bei *Gnathonemus petersii*

Mit der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass das Zeitintervall, welches zwischen Ankunft des Kommandosignals an den Elektrozyten und dem Auftreten einer elektrischen Organentladung (EOD) liegt, von Fisch zu Fisch verschieden ist. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass diese EOD-Latenz nicht von den in der vorliegenden Studie untersuchten biotischen Faktoren, wie der Länge oder dem Gewicht eines Fisches beeinflusst wurde, sondern allein mit den hier analysierten abiotischen Faktoren korrelierte. Den stärksten Einfluss hatte dabei die Leitfähigkeit und die Temperatur des Wassers (siehe Abbildung 3-3). Eine höhere Wassertemperatur und ein höherer Leitwert des Wassers führten zu einer längeren EOD-Latenz. Bereits Harder et al. (1964) beschrieben die Effekte, die die Wassertemperatur und der Leitwert des Wassers auf die Dauer und die Amplitude des EODs von *Gnathonemus petersii* haben. In der Studie von Harder et al. (1964) hatte das EOD eine maximale Amplitude bei der Temperatur, an die die Fische adaptiert waren. Ein zügiger Wechsel auf eine höhere Temperatur bewirkte eine Abnahme der Amplitude, während eine schnelle Abkühlung des Wassers zusätzlich auch eine starke Verzerrung der Wellenform nach sich zog. Harder konnte ebenfalls eine Wirkung des Leitwertes des Wassers auf das EOD nachweisen (Harder et al. 1964). Wurden die Fische allerdings einige Zeit in der veränderten Umgebung gehalten, so adaptierten sie an die veränderten Umgebungs-Verhältnisse (Harder et al. 1964). In der vorliegenden Studie sind zwar nicht die Auswirkungen abiotischer Faktoren auf die Form des EOD untersucht worden, dennoch kann davon ausgegangen werden, dass eine durch unterschiedliche Umweltbedingungen beeinflusste EOD-Latenz wahrscheinlich auch im vorliegenden Fall Abweichungen im EOD zur Folge hatte. Weiter-



führende Untersuchungen, die die individuellen Unterschiede der EOD-Latenz innerhalb der Art erklären könnten, fehlen derzeit jedoch.

Ähnliche Ergebnisse wie Harder et al (1964) fanden auch Caputi et al. (1998) bei *Brachyhypopomus pinnicaudatus*, einem südamerikanischen Pulsfisch der Gattung Hypopomidae. Diese Autoren berichten, dass sowohl die Leitfähigkeit, als auch die Temperatur des umgebenden Wassers einen messbaren Einfluss auf die Form des EODs dieser Fische haben (Caputi et al. 1998a). Als Grund für diese Effekte nehmen Caputi und Mitarbeiter an, dass die Temperatur die Eigenschaften der Elektrozyten-Membran ändert und die Leitfähigkeit des Wassers die Impedanz zwischen dem Fischkörper und dem umgebenden Medium moduliert. All dies führt letzten Endes zu den beobachteten Veränderungen des EODs und der Pulsdynamik. Eine Temperaturabhängigkeit findet sich auch im aktiven elektrosensorischen System der Gymnotiden. So ist beispielsweise die EOD-Frequenz von *Eigenmannia* (Boudinot 1970) und *Apteronotus* (Dunlap et al. 2000) stark temperaturabhängig. Diese Fische zeigten bei steigender Wassertemperatur eine erhöhte EOD Entladungsrate. Bei *Apteronotus* konnte außerdem ein zirkadianer Hell-Dunkel Rhythmus beobachtet werden, der die Generierung schneller Frequenzänderungen („chirps“) und der stufenweisen Erhöhung der EOD-Frequenz („gradual frequency rises“, GFRs) reguliert (Zupanc et al. 2001). Die Fische produzierten in der Dunkelphase häufiger „chirps“, während GFRs hauptsächlich in der Hellphase beobachtet werden konnten. Die zugrunde liegenden Mechanismen für eine derartige Anpassung an exogene Umweltbedingungen sind nach Zupanc und Mitarbeiter (2001) zelluläre Prozesse dreier Verarbeitungsbahnen im Motorkommando-Kern (Pacemaker nucleus, Pn) des Stammhirns dieser Fische. Zupanc und Mitarbeiter (2001) vermuten, dass diese Mechanismen mit den photischen Verarbeitungsbahnen im visuellen System der Säuger analog sind. Ein photischer Effekt ist beispielsweise der durch plötzliches Licht ausgelöste Niesreflex beim Menschen.

Der Mormyride *Gnathonemus petersii* erzeugt mit seinem im Schwanzstil lokalisierten elektrischen Organ ein schwach elektrisches Feld, das sich um seinen Körper herum aufbaut. Dazu erhalten die Elektrozyten absteigende Informationen aus dem Motorkommando-Kern in der Medulla der Fische (Bell et al. 1983), die die Elektromotorneurone synchron entladen lassen (Westby 1984). Bereits Meyer und Bell (1983) vermuteten dahingehend, dass Mormyriden bei der aktiven Elektroortung Interferenzen mit fremden elektrischen Signalen minimieren, indem sie den Zeitpunkt des Eintreffens elektrosensorischer Information takten (so genanntes „gating“).



Solche Interferenzen können z. B. durch die EODs anderer elektrischer Fische verursacht werden. Somit kann das aktive elektrosensorische System von *Gnathonemus petersii* nur dann die erforderlichen Verarbeitungsprozesse durchführen, wenn das System Kenntnis über das genaue Zeitintervall zwischen dem Kommandosignal und dem darauf folgenden EOD hat. Damit wird gewährleistet, dass ausschließlich die elektrosensorische Information bewertet wird, die einer kurzen Zeitperiode nach dem Kommandosignal, das ein EOD auslöst, folgt (Meyer und Bell 1983). *G. petersii* hat zwischen dem Kommandosignal und dem nachfolgenden EOD ein konstantes Zeitfenster von wenigen Millisekunden (vgl. Abbildung 2-1). Dieses ‚gating‘-Signal wird durch einen ‚corollary discharge‘ Mechanismus bewirkt, der das aktive elektrosensorische System auf sensorische Information durch die eigene EOD-Aktivität sensibilisiert (Meyer und Bell 1983; Mohr et al. 2003a; Sawtell et al. 2005). Ein solches ‚corollary discharge‘ Signal ist nur bei den Mormyriden vorhanden (Bell et al. 1992) und fehlt bei den schwach elektrischen Fischen aus der Gruppe der Gymnotiformes (Kawasaki 1994)

4.2 Einfluss der EOD-Latenz

Im ersten Teil der Arbeit wurde überprüft, welchen Einfluss die EOD-Latenz auf die Bewertung sensorischer Signale hat. Dazu wurde mit dem cholinergen Synapsen-Blocker Curare die Fähigkeit der Fische, selbst ein EOD zu generieren, unterbunden. Das Kommandosignal wurde jedoch weiterhin von den Fischen produziert und konnte am Schwanzstiel der Fische abgeleitet werden (siehe Kap. 2-4). Ausgehend von einem definierten Zeitpunkt (‚time zero‘, t_0) des abgeleiteten Kommandosignals, der als Referenz diente, wurden dem Fisch künstlich erzeugte EODs vorgespielt. Die künstlichen EODs waren in ihrer Amplitude an das fischeigene EODs angepasst. Es wurde lediglich der zeitliche Faktor der EOD Ausgabe (EOD-Latenz) variiert, nicht aber der Reiz selbst. Die künstlichen EODs wurden sowohl zu einer festgelegten EOD-Grundlatenz, als auch mit einer positiven oder negativen Verschiebung dieser EOD-Latenz ausgegeben. Diese Tests wurden mit der natürlichen EOD-Latenz und mit einer standardisierten EOD-Latenz von 4,4 ms durchgeführt. Die standardisierte EOD-Latenz von 4,4 ms wurde deshalb gewählt, da eine Studie von Hall et al. (1995) diese EOD-Latenz als die sensitivste beschrieben haben. Es sollte untersucht werden,



ab welcher Latenzverschiebung relativ zur EOD-Grundlatenz eine ‚novelty response‘ bei den Fischen ausgelöst werden konnte.

Die EOD-Latenz ist bei *Gnathonemus petersii* von Individuum zu Individuum unterschiedlich (zwischen 2,5 und 4,5 ms), wie mit der vorliegenden Arbeit belegt werden konnte. Die Bedeutung der zeitlichen Koordinierung der EOD-Latenz auf das aktive elektrosensorische System wurde in dieser Studie auf der Verhaltensebene untersucht. Dazu ist die ‚novelty response‘, einer kurzzeitigen Änderung in der EOD Entladungsrate, ausgelöst durch das plötzliche Eintreten eines neuen Reizes (Szabo und Fessard 1965) für die Bestimmung der Wahrnehmungsschwelle einer Änderung der EOD-Latenz benutzt worden. In Ruhe liegt die EOD-Entladungsrate zwischen drei und acht Hz, kann jedoch in verschiedenen Verhaltenssituationen unter ein Hz (verstecken) sinken, bzw. während der Elektroortung auf bis zu 80 Hz ansteigen (von der Emde und Ringer 1992; Moller 1995; Grant et al. 1999; Post und von der Emde 1999). Durch die erhöhte Abtastrate während einer ‚novelty response‘ wird der Informationsgehalt pro Zeiteinheit gesteigert (Post und von der Emde 1999). Es ist davon auszugehen, dass eine ‚novelty response‘ ein deutlicher Hinweis darauf ist, dass der Fisch ein plötzlich eingetretenes Ereignis als neuen Reiz bewertet hat. Eine ‚novelty response‘, ausgelöst durch ein zur EOD-Grundlatenz verschobene EOD-Latenz und ein damit verbundenes zeitlich anders ausgelöstes EOD, würde dem Fisch suggerieren, dass sich die Amplitude des im Wasser angelegten Signals verändert hat.

In der vorliegenden Studie wurden zwei Methoden eingesetzt, die eine ‚novelty response‘ als Maß für das Registrieren neuer Reize beschreiben. Frühere Studien belegen, dass *Gnathonemus petersii* sensitiv auf Veränderungen der EOD-Latenz reagiert (Meyer und Bell 1983; Hall et al. 1995). Letztere Autoren fanden heraus, dass die sensitivste EOD-Latenz bei 4,4 ms liegt und Verschiebungen von +/- 100 μ s relativ zu dieser EOD-Latenz ‚novelty responses‘ bei den Fischen auslösten. Diese Autoren machen jedoch keine Aussage darüber, wie groß die mittlere natürliche EOD-Grundlatenz bei den in diesen Versuchen eingesetzten Fischen war. Daher sollte mit der vorliegenden Arbeit untersucht werden, ob eine EOD-Grundlatenz von 4,4 ms generell die EOD-Latenz ist, bei der bereits kleine Latenzverschiebungen zu einer messbaren ‚novelty response‘ führen.

Mit keiner der hier eingesetzten Auswertverfahren konnte kein eindeutiger Schwellenwert bestimmt werden, bei dem die Fische mit einer signifikanten NR auf eine Latenzverschiebung reagierten. Dies galt sowohl für die natürliche, wie auch für die von Hall et al. (1995) postulierte sensitivste EOD-Grundlatenz von 4,4 ms.



Dennoch zeigten sich Unterschiede in der Sensitivität zwischen den beiden Voraussetzungen der hier eingesetzten EOD-Grundlatenzen, obwohl die Messmethodik und die Analyse der Daten mit der Vorgehensweise von Hall et al. (1995) vergleichbar waren (vgl. Kap. 2.6.2). Die Auswertung nach Methode 1, in der die Dauer von aufeinander folgenden Intervallen miteinander verglichen wurde (Kap. 3.2.2.1), zeigte, dass häufiger signifikante ‚novelty responses‘ bei *G. petersii* ausgelöst werden konnten, wenn die natürliche EOD-Grundlatenz eingesetzt wurde (Abbildungen 3-4, 3-5). So wurden bei natürlicher EOD-Grundlatenz in zehn (ONSET), beziehungsweise sieben (OFFSET) von 20 Latenzverschiebungen NRs registriert, während bei der standardisierten EOD-Grundlatenz bei ONSET nur in sechs und bei OFFSET nur in fünf Fällen eine NR ausgelöst werden konnte. Es ist jedoch möglich, dass die von Hall et al. (1995) eingesetzten Fische eine natürliche EOD-Grundlatenz von etwa 4,4 ms hatten, was den Unterschied zu den in dieser Arbeit gefundenen Werten erklären könnte. Wie bereits erwähnt, sind aber in der Studie von Hall et al. (1995) diesbezüglich keine Angaben gemacht worden.

Die Analyse desselben Datensatzes nach der Methode 2 (Kap. 3.2.2.2) erbrachte auch keine eindeutige Aussage über Schwellenwerte bei unterschiedlichen EOD-Grundlatenzen, da die Unterschiede nicht signifikant waren. Bei dieser Methode ist im Gegensatz zu Methode 1 nicht die Intervalldauer, sondern die absolute Puls-Frequenz zu einem festgelegten Zeitpunkt ermittelt und diese mit einer ‚False-Alarm‘ Rate (FAR) verglichen worden. Die Änderungen der Pulsfrequenz auf ein Ereignis waren zwar nicht signifikant (Abbildung 3-6), trotzdem ließen sich mit dieser Methode deutliche Unterschiede in der Sensitivität zwischen natürlicher und standardisierter EOD-Grundlatenz feststellen. Ein direkter Vergleich zeigte, dass bei natürlicher EOD-Grundlatenz bei insgesamt 22 (ONSET: 12; OFFSET: 10) Latenzverschiebungs-Größen eine ‚novelty response‘ ausgelöst wurde, während bei der standardisierten EOD-Grundlatenz insgesamt nur bei zwölf (ONSET: 6; OFFSET: 6) Latenzverschiebungs-Größen eine NR festgestellt worden ist. Die Sensitivitätsgrenzen lagen für die natürliche EOD-Grundlatenz bei -0,2 und 0,04 ms Latenzverschiebung (ONSET) sowie bei -0,1 und 0,04 ms Latenzverschiebung. Für die standardisierte EOD-Grundlatenz konnten Schwellenwerte von -0,1 und 0,2 ms (ONSET) sowie -0,2 und 0,09 ms (OFFSET) Latenzverschiebung ermittelt werden (Tabelle 3-4). Damit lagen die nach der Methode 2 gefundenen Werte für die EOD-Grundlatenz von 4,4 ms nach t_0 in einem ähnlichen Bereich, wie der Schwellenbereich, den Hall et al. (1995) für die EOD-Latenz von 4,4 ms beschrieben haben.



In der Literatur wird beschrieben, dass positive Verschiebungen der natürlichen EOD-Latenz von mehr als 15 ms nach t_0 (Hall et al. 1995), beziehungsweise von mehr als 24 ms nach t_0 (Meyer und Bell 1983) bei *Gnathonemus petersii* keine signifikante ‚novelty response‘ auslöst, die auf eine große Latenzverschiebung rückführbar wäre. Ein Zeitfenster von 15 ms ab dem Kommandosignal entspricht der Zeitspanne, innerhalb der Aktionspotentiale in den afferenten Fasern der Mormyromasten durch das EOD des Fisches evoziert werden (Bell 1990b). Aktionspotentiale, die zu einem späteren Zeitpunkt als 15 ms nach t_0 erscheinen, sind nicht mehr mit der Intensität des fischeigenen EOD assoziiert (Hall et al. 1995).

Bereits Bennet und Steinbach (1969) fanden heraus, dass die ‚corollary discharge‘ der elektrischen Organentladung (EOCD) im Gehirn von *G. petersii* zeitlich streng mit dem Kommandosignal assoziiert ist und auch in Abwesenheit jeglichen afferenten Signals vorhanden ist (Bennett und Steinbach 1969). Die Effekte der EOCD konnten in vielen Arealen des Gehirns, unter anderem im ELL, in Form von charakteristischen Feldpotentialen nachgewiesen werden (Bennett und Steinbach 1969; Bell et al. 1995). Es wurde außerdem gezeigt, dass die Feldpotentiale innerhalb des ELL sehr ausgeprägt sind und es daher zu einer Interaktion zwischen den EOCD-Afferenzen und der granulären Zone des ELL kommen muss (Bell et al. 1992). Bell und Kollegen (1992) fanden heraus, dass eine Vielzahl weiterer Zelltypen in der medialen Zone des ELL existieren, die sowohl auf die EOCD alleine, als auch auf sensorische Reizung reagieren. Da die ‚corollary discharge‘ die Erregung der granulären Zellen steuert, hat sie auch exzitatorischen Einfluss auf verschiedene post-synaptische Zellen des ELL (Bell und von der Emde 1995).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stützen die These von Hall et al. (1995), dass Mormyriden die ‚corollary discharge‘ nutzen, um die Latenz des afferenten Eingangs nach einem EOD zu messen. Dadurch ist es dem Fisch möglich, eingehende sensorische Informationen mit einem Erwartungswert zu vergleichen und schließlich gezielt zu bewerten. Der Erwartungswert entspricht einer Art negativem Abbild der Wirkung des eigenen EODs (Bell 1989; Bell et al. 1999). Außerdem ist durch diesen Mechanismus gewährleistet, dass der Einfluss störender fremder elektrischer Signale minimiert wird (Meyer und Bell 1983). Gleichzeitig wird die Hypothese zur Verwendung eines Latenzcodes zur Codierung der Reizintensität untermauert, da ein EOD, das zu einem anderen Zeitpunkt die Elektrozeporen auf der Haut erregt, als vom Fisch erwartet, mit einer Abnahme der Reizintensität ohne



Latenzverschiebung gleichzusetzen ist. Auf Codierungsmethoden von Zellen innerhalb des ELL wird in einem späteren Abschnitt (Kap. 4.3) noch genauer eingegangen.

Somit hat die ‚corollary discharge‘ für die aktive Elektroortung der Mormyriden zwei wesentliche Rollen. Zum einen bewirkt sie eine selektive Erhöhung des selbst induzierten sensorischen Eingangssignals, und zum anderen kann durch die Latenz der Aktionspotentiale die Intensität des Reizes bestimmt werden.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit deuten an, dass bei physiologischen Arbeiten in der medialen Zone des ELL von *Gnathonemus petersii* auf die genaue Einhaltung der individuellen EOD-Latenz zu achten ist. Nur so wird eine exakte Analyse elektrosensorischer Information durch die elektrosensorischen Neurone gewährleistet, da sensorische Informationen, die außerhalb des EOCD-Fensters im ELL ankommen, eine andere Bewertung erfahren, als Informationen, die zum erwarteten Zeitpunkt eintreffen (Mohr et al. 2003b). So postulieren Mohr et al. (2003a), das EOCD assoziierte Aktionspotentiale eine Art Hintergrund-Erregung auf bestimmte Zelltypen des ELL ausüben. Diese Hintergrund-Erregung führt zu einer veränderten neuronalen Aktivität als Reaktion auf Änderungen des afferenten Eingangs von den Elektrorezeptoren. Dies scheint besonders für die inhibierbaren Interneurone des Typs MG (‚medium ganglionic‘ Typ 1) wichtig zu sein. Dieser Zelltyp benötigt eine gewisse Grunderregung, da ansonsten der hemmend wirkende Einfluss elektrosensorischer Information nicht zum Tragen käme (Mohr et al. 2003b).

4.3 Sensorische Codierung im ELL

Alle Lebewesen besitzen verschiedene Typen von Rezeptoren, die unterschiedliche Parameter innerhalb einer bestimmten Sinnesmodalität codieren (Heiligenberg 1989). In höheren Hirnregionen konvergieren die Informationen von verschiedenen sensorischen Modalitäten, die schließlich spezifische motorische Aktivitäten steuern. Ein einheitlicher Code ist daher für das zentrale Nervensystem essentiell. Nur so ist es dem Gehirn möglich, Informationen von verschiedenen Eingängen zusammenhängend zu verarbeiten. In der Literatur sind zwei basale Codierungsschemata beschrieben, die vom Gehirn genutzt werden können, um sensorische Information zu verarbeiten. Diese beiden Codierungsformen sind zum einen der Ratencode und zum anderen Zeitcodes.



Informationen über einen Reiz, die über einen Ratencode weitergegeben werden, sind in der zeitlich gemittelten Anzahl an Aktionspotentialen enthalten. Der Ratencode ist sehr unempfindlich gegenüber Hintergrundrauschen und hat eine gute räumliche Auflösung, die Übertragungsgeschwindigkeit der relevanten Information ist allerdings relativ langsam (van Rullen und Koch 2003). Im Gegensatz dazu sind bei Zeitcodes die Informationen in den räumlich-zeitlichen Entladungsmustern der AP enthalten. Vorteile von Zeitcodes sind die sehr gute räumliche Auflösung und die recht schnelle Verarbeitungszeit der sensorischen Information. Nachteilig ist jedoch ihre hohe Anfälligkeit gegenüber Hintergrundrauschen (Gerstner und Kistler 2002). Für das Gehirn von *G. petersii* scheint die Verwendung der Latenz des ersten APs als Zeitcode vorteilhaft, da das elektrosensorische System durch das selbstgenerierte EOD über eine unabhängige Referenz für den Reizzeitpunkt verfügt, von der die Latenzen der sensorischen AP extrahiert werden können.

Während Zeitcodes bereits auf der Ebene der afferenten Fasern der Rezeptorzellen deutlich gezeigt werden konnten (Bell et al. 1989; Gómez et al. 2004), fehlen vergleichbare Daten bisher für den ELL. Schlegel (1974) zeigte zwar, dass für bestimmte ELL Neurone bei *G. petersii* sowohl die Latenz, als auch die Entladungsrate durch nicht-leitende und leitende Objekte in der Nähe des Fisches modifiziert werden (Schlegel 1974), doch diese Befunde stellen keine quantitative Analyse dar und müssten durch weitere Experimente belegt werden. Nach Bell (1989) ist bei den primären Afferenzen die Verwendung eines Ratencodes wegen der diskontinuierlichen Bestimmung der Reizintensität nicht vorteilhaft. Jede minimale Änderung der Reizintensität müsste so durch ein zusätzliches Aktionspotential codiert werden. Da jedes weitere AP jedoch eine bestimmte Reizschwelle benötigt, würde ein zusätzliches AP eine plötzliche Änderung der Reizintensität bedeuten. Daher ist ein Ratencode nicht geeignet, um Intensitäten unterhalb der Reizschwelle für ein weiteres AP zu codieren. Dieser Umstand sollte nicht nur für die primären Afferenzen, sondern auch für die Neurone im ELL gültig sein.

4.3.1 Antworten von ELL-Neuronen auf unterschiedliche Objektwiderstände

In diesem Teil der Arbeit wurde untersucht, welchen Einfluss der elektrische Widerstand eines Objekts auf das neuronale Antwortmuster der elektrosensitiven Neurone des ELL hat. Jedes Objekt, das sich im elektrischen Feld von *Gnathonemus petersii*



befindet, verändert den Verlauf der Feldlinien in charakteristischer Art und Weise und projiziert ein elektrisches Bild auf die elektrosensitive Epidermis des Fisches (Caputi et al. 1998b; von der Emde 1999; von der Emde und Schwarz 2002). Ein solches elektrisches Bild kann als Muster transepidermaler Spannungsverteilung definiert werden und codiert so unterschiedliche Informationen über das jeweilige Objekt (Bell 1989; Budelli et al. 2002). Diese Informationen werden in verschiedenen Hirnbereichen extrahiert, so dass ein neuronales Abbild der Umgebung entsteht (Bell 1989).

In den durchgeführten Versuchen zeigten sich materialabhängige Effekte nicht nur in der lokalen EOD-Amplitude (LEOD-Amplitude), sondern auch im neuronalen Antwortmuster der untersuchten Neurone (vgl. Kap. 3-4). Objekte mit einem höheren Widerstand als das umgebende Wasser (hier: Plastikwürfel) führten zu einer lokalen Verringerung der EOD-Amplitude, während Objekte mit einem geringeren Widerstand (hier: Metallwürfel) die EOD-Amplitude lokal erhöhten. Diese Effekte zählen zu den sogenannten Prä-Rezeptor-Mechanismen und konnten bereits in früheren Studien gezeigt werden (Caputi et al. 1998b; Assad et al. 1999; Budelli et al. 2002; von der Emde und Schwarz 2002; Pusch et al. 2008). Die objektbedingten Modulationen der LEOD-Amplituden führten bei den untersuchten Neuronen zu charakteristischen neuronalen Antwortmustern. So wurden die meisten I-Zellen in Anwesenheit eines Metallwürfels im Zentrum ihres rezeptiven Feldes gehemmt, was sich sowohl in einer geringeren Entladungsrate, als auch einer höheren Latenz des ersten Aktionspotentials nach dem Kommandosignal äußerte. Viele E-Zellen dagegen zeigten auf das gleiche Objekt eine höhere Entladungsrate mit einer geringeren Latenz. Der Plastikwürfel hatte auf beide Zell-Klassen die jeweils entgegengesetzte Wirkung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass die elektrosensitiven Neurone der medialen Zone des ELL sensorische Informationen über den elektrischen Widerstand eines Objekts mit beiden der hier analysierten Codierungsformen übertragen. Es existiert demnach eine gemischte Form der Codierung. Dies steht in Gegensatz zu den afferenten Fasern der A-Zellen, die die EOD-Amplitude hauptsächlich in Form eines Latenzcodes codieren (Bell 1989; 1990b; a; Gómez et al. 2004; Sawtell et al. 2006). Sawtell und Mitarbeiter (2006) gehen davon aus, dass ein Latenzcode immer dann von einem sensorischen System bevorzugt wird, wenn dieses System Mechanismen bereit stellt, die es dem Organismus ermöglicht, den sensorischen Eingang über einen definierten Referenzzeitpunkt abzugleichen. Dies tritt



häufig bei diskreten Verhaltensmustern, wie beispielsweise der Echoortung, sakkadischen Augenbewegungen und der aktive Elektroortung, auf.

Schon Szabo und Hagiwara (1967) haben darauf hingewiesen, dass die Latenz die entscheidende Methode der afferenten Fasern der Mormyromasten zu sein scheint, um die Reizintensität zu codieren (Szabo und Hagiwara 1967). Bell (1989) hat einige Jahre später verschiedene Faktoren angeführt, die diese Überlegungen stützten. Einer dieser Punkte ist, dass die Reizstärke sehr genau und vor allem ohne Unterbrechung allein durch die Latenz des ersten Aktionspotentials codiert werden kann. Andere Codierungsmethoden, wie z. B. Entladungsrate oder die Feuerfrequenz, sind diskontinuierliche Möglichkeiten, die Reizstärke darzustellen, da mit jedem neuen Aktionspotential nur eine stufenweise Messung erfolgen kann (Bell 1989). Gómez und Mitarbeiter (2004) postulieren, dass spätestens die granulären Zellen des ELL nicht nur die Latenz, sondern auch die Anzahl der Aktionspotentiale und deren Häufigkeit nutzen, um ein und dieselbe Variable eines elektrischen Bildes zu codieren. Die Entladungsrate könnte demnach in ephaptischen Prozessen eine entscheidende Rolle spielen. Solche Prozesse beschreiben eine schnelle Signalübertragung zwischen granulären und post-synaptischen Zellen in Abwesenheit von Neurotransmittern oder Zell-Zell-Kanälen („gap junctions“). Ephaptische Prozesse sind bereits für den *Bulbus olfactorius* der Säuger nachgewiesen (Bokil et al. 2001) und werden derzeit auch für das elektrosensorische System der Mormyriden hypothesisiert (Meek et al. 2001; Meek et al. 2004). Im ELL wäre dies für Interneurone (Han et al. 2000; Meek et al. 2001) oder fusiforme Zellen (LFd Zellen) der tiefen granulären Schicht des ELL (Meek et al. 2004) denkbar. Meek und Kollegen (2004) fanden nach Biocytin-Injektionen im *Nucleus preeminentialis* des Mormyridengehirns retrograd gefärbte LFd (tiefe große ganglionäre) Zellen, die von einer Vielzahl von Satellitenzellen umgeben waren. Die Satellitenzellen waren mit den LFd Zellen über dendro-dendritische, dendro-somatische oder somato-dendritische Adhäsionspunkte verbunden. Diese Art der Zell-Zell Kontakte ist von den Autoren als Neurapsen bezeichnet worden und scheint auch Moleküle mit geringem Molekulargewicht passieren zu lassen. Neuraptische Verbindungen sind mit einer elektrischen Kopplung vergleichbar, bei der das Membranpotential der prä-synaptischen Zelle bei Entladung ähnlich eines Kondensators die Membran der post-synaptischen Zelle depolarisiert. In einem solchen Fall wären unter Umständen mehrere Aktionspotentiale notwendig, um ein exzitatorisches post-synaptisches Potential (EPSP) in der post-synaptischen Zelle zu generieren (Gómez et al. 2004).



Wie wird der Latenzcode der afferenten Fasern der Mormyromasten nun von den Neuronen des ELL in einen gemischten Code übersetzt, wie es in der vorliegenden Studie beobachtet werden konnte? Bell (1990b) sowie Bell und Mitarbeiter (1997) schlugen zwar vor, dass die ELL Neurone den Latenzcode durch Integration mit dem EOCD Signal decodieren. Dies erklärt jedoch nicht zwangsläufig das Vorhandensein mehrerer Codierungsformen. Eine mögliche Erklärung für die Transformation des Latenzcodes der primären Afferenzen in einen gemischten Code der ELL Neurone liefert eine Studie von Sawtell et al. (2006). Dort wird die Frage gestellt, wie die ELL Neurone lokale Änderungen der EOD-Amplitude anhand afferenter AP-Latenzen decodieren können, wenn diese AP-Latenzen stark durch die EOD-Aussendefrequenz der Fisches während der aktiven Elektroortung beeinflusst werden. Es wird vermutet, dass nicht nur die Antworten der afferenten Fasern, sondern auch EOCD induzierte post-synaptische Potentiale (PSP) von diesem Verhalten abhängig sind (Sawtell et al. 2005). Solche EOCD evozierten PSP sind im Wesentlichen voneinander unabhängig, wenn die EOD-Aussendefrequenz ausreichend niedrig ist, die Intervalle zwischen den einzelnen EODs also lang sind (Sawtell et al. 2006). Steigt jedoch die Pulsfrequenz während der aktiven Elektroortung stark an, dann würden die PSP überlappen und sich aufsummieren (Sawtell et al. 2006). In diesem Fall wäre eine graduelle Codierung des sensorischen Eingangs durch die Latenz der Aktionspotentiale allein nicht mehr gewährleistet, so dass ein zusätzlicher Ratencode eine entscheidende Rolle einnehmen könnte. Die vorliegenden Daten deuten an, dass die ELL-Neurone beide Formen zu nutzen scheinen, um die Intensität und wahrscheinlich auch weitere Eigenschaften eines EOD-Stimulus zu codieren. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen allerdings keine eindeutige Aussage über eine bevorzugte Methode zu, mit der die Neurone der medialen Zone des ELL die räumlichen Eigenschaften eines externen Reizes codieren. Gómez et al. (2004) haben eine aus Raten- und Zeitcode kombinierte Möglichkeit vorgeschlagen. Im zentralen elektrosensorischen System von *G. petersii* scheint dies für den Fisch günstig zu sein, da so verschiedene Neurone der elektrosensorischen Bahn die gleiche Information mit unterschiedlichen Codes extrahieren und weiterleiten würden.

Eine direkte Erklärung für die unterschiedlichen Codierungsstrategien der ELL Neurone im Vergleich zu den primären Afferenzen basiert auf den physikalischen Eigenschaften der elektrischen Bilder: bewegt sich ein Objekt entlang des Fisches, so nehmen die Elektrorezeptoren in der Haut das elektrische Signal als



räumlich-zeitliches Muster wahr. Um Informationen über die Größe des Objekts und dessen Position im 3-dimensionalen Raum zu erhalten, muss das Tier mindestens zwei Parameter aus diesem Signal extrahieren. Diese sind die Breite des elektrischen Bildes und dessen Amplitudenverlauf. Ausgehend von Modellen, wie diese Messungen vom Gehirn bewerkstelligt werden können (Lewis und Maler 2001; Fujita und Kashimori 2006), wurde die These aufgestellt, dass die Extraktion auf einem Populationscode basieren könnte. So könnte die Amplitude in einem Ratencode codiert werden, während die Grenzen des elektrischen Bildes (Bildbreite) von einer Vielzahl von ELL-Neuronen, die durch das Signal gereizt werden, determiniert wird. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Entfernung und die Größe eines Objekts nicht explizit in den somatotopen Karten des ELLs repräsentiert sind (Bell und Russell 1978; Bell et al. 1981). Dies bedeutet, dass bisher keine Neurone bekannt sind, die entweder auf die Entfernung oder die Größe eines Objektes abgestimmt sind. Aktuelle Untersuchungen bezüglich der Repräsentation natürlicher Bilder in efferenten Neuronen des ELL (Bacelo 2007) führten ebenfalls zu der Überlegung, dass der Latenzcode der Afferenzen in einen gemischten Code innerhalb des ELL übersetzt wird, bei dem die Rate und die Latenz die räumliche Ausdehnung, beziehungsweise die Amplitude eines Elektrischen Bildes codieren.

4.3.2 Rezeptive Felder

Die Latenz des ersten Aktionspotentials und die Entladungsrate sind zwei Parameter, mit denen die 2-dimensionale räumliche Ausdehnung von rezeptiven Feldern elektrosensitiver Neurone beschrieben werden kann. In diesem Teil der Arbeit wurde besonders auf unterschiedliche Größen der rezeptiven Felder von ELL Neuronen eingegangen, wenn jeweils nur einer der beiden Parameter für die Bestimmung der RF Ausdehnung verwendet wurde.

Es konnte gezeigt werden, dass jede der beiden Zellklassen für eine der beiden Codierungsformen größere rezeptive Felder aufwies: so waren die Flächen der RF von I-Zellen etwas größer, wenn nur die Entladungsrate für die Auswertung berücksichtigt wurde. E-Zellen hatten hingegen größere RF, wenn die Auswertung für die Latenz erfolgte. Keine der beiden Klassen nutzte jedoch eine der beiden untersuchten Codierungsformen ausschließlich. Dies konnte auch für die Antwortmuster auf unterschiedliche Objektwiderstände gezeigt werden (Kap. 3.4).



4.4 Rezeptive Felder von ELL-Neuronen

Die Grenzen von rezeptiven Feldern sensorischer Neurone zu bestimmen ist keine einfache Angelegenheit (Fitzpatrick 2000). Dennoch kann innerhalb eines diskreten rezeptiven Feldes eine begründete Unterscheidung zwischen den Bereichen des sensorischen Raumes gemacht werden, in denen sensorische Reize eine signifikante Änderung des Entladungsmusters eines Neurons auslösen und umgebenden Regionen, die entgegengesetzte Effekte in Bezug auf das RF Zentrum des Neurons ausüben (Li und Li 1994; Kapadia et al. 1995; Zipser et al. 1996; Sengpiel et al. 1997). Im Gegensatz dazu werden rezeptive Felder mit indiskrete rezeptive Felder mit antagonistischem Umfeld werden als nicht-klassische RF bezeichnet (Chacron et al. 2003; Grigorescu et al. 2003). Die aktuelle Forschung geht davon aus, dass solche Zentrums-Umfeld Bereiche eines rezeptiven Feldes durch verschiedene neuronale Kreisläufe hervorgerufen werden. Die Eigenschaften des RF Zentrums von Neuronen des visuellen Kortex der Säuger beispielsweise sind stark durch die Neurone des Occipitallappens (*Lobus occipitalis*) und schmaler angrenzender kortikaler Regionen (weniger als 500 μm breit) beeinflusst, während die Effekte des Umfelds durch horizontale Querverbindungen über mehrere Millimeter der kortikalen Oberfläche sowie durch Rückverbindungen von extrastriären Gebieten erklärt werden können (Gilbert 1992; 1998). Ob nun zum visuellen Kortex der Säuger vergleichbare Kreisläufe auch für die Eigenschaften der rezeptiven Felder von ELL Neuronen im Gehirn von *G. petersii* zutreffend sind, muss in weiterführenden Studien geklärt werden. Bisher bekannt ist allerdings, dass die dafür notwendigen Voraussetzungen, wie kurze Verbindungen zu angrenzenden Hirnarealen sowie weit reichende Horizontalverbindungen, auch im ELL vorhanden sind (Meek et al. 1999; Meek et al. 2001).

4.4.1 Struktur der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen

Im ersten Verarbeitungsstadium elektrosensorischer Information im Gehirn der Mormyriden teilt sich das elektrosensorische System eine Vielzahl von Eigenschaften mit anderen sensorischen Systemen von Vertebraten. Bei *Gnathonemus petersii* (Bell 1990b). In vielen sensorischen Systemen innervieren die afferenten Fasern jeweils nur einen Rezeptor, während die Hauptzellen („principall cells“) im Gehirn von mehreren Rezeptoren Eingänge erhalten (Montgomery et al. 1995). Üblicherweise



sind die rezeptiven Felder von Afferenzen diskret und einfach aufgebaut, wohingegen die rezeptiven Felder der Hauptzellen exzitatorische und inhibitorische Komponenten aufweisen können (Montgomery et al. 1995). Ähnliches konnte in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden: die rezeptiven Felder der Neurone des ELL – hier als I- und E-Zellen bezeichnet – sind den rezeptiven Feldern der Mormyromasten-Afferenzen strukturell nicht ähnlich. Im Gegensatz zu den primären Afferenzen, die stets ein einfach strukturiertes rezeptives Feld zeigen (Bell 1990a; Engelmann et al. 2007), können die RF der ELL-Neuronen sowohl relativ einfach aufgebaut sein, als auch eine komplexe Zentrums-Umfeld Organisation aufweisen (Bastian 1975; Bell et al. 1997a).

Die Eigenschaften der rezeptiven Felder generell beruhen auf verschiedenen Parametern (Bastian 1975). Einen entscheidenden Einfluss auf die Struktur der rezeptiven Felder haben die physikalischen Eigenschaften des verwendeten sensorischen Reizes. Das elektrische Feld, das in dieser Arbeit von einem elektrischen Punktreizdipol generiert wurde, hatte eine Ausdehnung von zwei cm im Durchmesser (gemessen bei einer mittleren der Reizamplitude von 2,6 mV/cm). Die Reizamplitude war bei einer Entfernung von einem Zentimeter bereits um 80% abgeschwächt (siehe Abbildung 2-3). Dies bedeutet, dass ein Neuron wahrscheinlich noch ausreichenden sensorischen Eingang erhielt, wenn der Dipol bereits horizontal einen Zentimeter vom Zentrum des rezeptiven Feldes entfernt war. Daher kann angenommen werden, dass die räumlichen Dimensionen der rezeptiven Felder wahrscheinlich etwas kleiner sind, als sie in dieser Arbeit gemessen wurden.

Abgesehen von dem gerade erwähnten Umstand waren die rezeptiven Felder, die bei *G. petersii* vermessen wurden, deutlich kleiner, als die rezeptiven Felder, die von Bastian et al. (2002) bei *Apteronotus leptorhynchus* beschrieben worden sind, obwohl in beiden Fällen vergleichbare Untersuchungsmethoden verwendet wurden. Die Autoren fanden für *A. leptorhynchus*, dass die mittleren Flächen der RF Zentren von E-Zellen ($192 \pm 21 \text{ mm}^2$) signifikant größer als die der I-Zellen ($142 \pm 11 \text{ mm}^2$) sind. In einer früheren Studie berichtet Bastian (1981b), dass bei der gleichen Spezies die inhibitorischen Flächen der rezeptiven Felder von I-Zellen ($96 \pm 21 \text{ mm}^2$) leicht größer als die exzitatorischen Bereiche der E-Zellen ($85 \pm 24 \text{ mm}^2$) seien. In der vorliegenden Arbeit mit *G. petersii* waren die rezeptiven Felder der I-Zellen ($27,82 \pm 11,42 \text{ mm}^2$) insgesamt etwas größer als die der E-Zellen ($16,84 \pm 8,22 \text{ mm}^2$; siehe auch Tabelle 3-4), wenn für die Auswertung nur die Entladungsrate berücksichtigt wurde. Damit sind die rezeptiven Felder, die in dieser Arbeit bei *G. petersii* gefunden



wurden, drei (I-Zellen), beziehungsweise fünf (E-Zellen) Mal kleiner als die RF, die Bastian (1981b) für *Apteronotus* beschrieben hat. Diese beträchtlichen Unterschiede der RF Größen in verschiedenen Arten deuten auf Spezies-spezifische Unterschiede hin und könnten auch an andere Habitatsvoraussetzungen geknüpft sein. Hierzu fehlen zurzeit allerdings noch experimentelle Daten.

In verschiedenen sensorischen Systemen von Wirbeltieren konnte durch elektrophysiologische Versuche gezeigt werden, dass große rezeptive Felder von sensorischen Neuronen, die in der Objektenlokalisierung involviert sind, für das gesamte System eine hohe räumliche Auflösung ermöglichen (Konishi 1993; Wiggers et al. 1995). Eurich und Schwegler (1997) vermuten dementsprechend eine Art grober Codierung („coarse-coding“) der Position eines Objekts im sensorischen Raum durch sensorische Neurone. In diesem Fall wäre die Auflösung eines Bereiches der sensorischen Umwelt eine analytische Berechnung, die sich aus der Funktion der RF Größen mehrerer benachbarter Neurone zusammensetzt (Eurich und Schwegler 1997). Für die elektrosensorischen Karten elektrischer Fische wurde vermutet, dass die räumlichen Größenverhältnisse dieser Karten die präzise Berechnung der Position des elektrischen Bildes auf der Oberfläche der Fischhaut nicht beeinträchtigen (Lewis und Maler 2001). Lewis und Maler (2001) zeigten darüber hinaus, dass ELL Karten mit einer breiteren Abstimmung („wide tuning“) wesentlich besser für die Berechnung der Bildamplitude sind. Die Tatsache, dass die Größen der rezeptiven Felder in den elektrosensitiven Foveen von *G. petersii* nicht kleiner sind, lassen vermuten, dass die räumliche Auflösung dieser beiden Regionen ähnlich gut zu sein scheint wie an anderen Stellen des Körpers, obwohl die Dichte der Rezeptoren in den einzelnen Hautbereichen sehr unterschiedlich ist (Hollmann und von der Emde 1004; Pusch et al. 2008). So könnte eine geringere Rezeptordichte durch einen höheren Grad an Komplexität der rezeptiven Felder von ELL Neuronen kompensiert werden. Es könnte daher für die beiden als elektrische Fovea bezeichneten Regionen eine andere Spezialisierung angenommen werden. Einfach strukturierte rezeptive Felder, wie sie hauptsächlich am Schnauzenorgan zu finden sind, könnten für die Bestimmung der Objektgröße gut geeignet sein, wohingegen andere Körperregionen mit komplexen RF (Kopf und Rumpf) dazu verwendet werden könnten, andere Eigenschaften zu extrahieren. Eine dieser Eigenschaften, die aufgrund komplexer rezeptiver Felder begünstigt wird, könnte der Kontrast eines elektrischen Bildes sein. Die Interaktionen zwischen Zentrum und antagonistischem Umfeld könnten die Antworten auf räumliche Unterschiede verstärken und gleichzeitig die Antworten auf



gleich bleibende Bildbereiche abschwächen. Auf diese Weise könnte die Kontur eines elektrischen Bildes besonders betont werden, wie es durch Gabor Filter in bildverarbeitenden Systemen ermöglicht wird (Grigorescu et al. 2003). Gabor-Filter wirken selektiv auf räumliche und zeitliche Veränderungen eines Reizes und stellen dadurch dem sensorischen System wichtige Informationen über die Umwelt bereit.

Nach der oben erwähnten Überlegung von Lewis und Maler (2001) kann davon ausgegangen werden, dass sich die relativ kleinen rezeptiven Felder im ELL von *Gnathonemus petersii* gut dafür eignen, Objekte zu detektieren und Information über die relative Entfernung zu einem Objekt zu extrahieren. Diese Vermutung bedarf allerdings noch weiterführender Untersuchungen. Vielmehr ist es plausibel, dass eine Gruppe von Neuronen ELL die Entfernung zwischen dem Fisch und Objekten bestimmt. Information bezüglich des Ortes müssten dann in höheren Hirnzentren extrahiert werden, da es im ELL aller Wahrscheinlichkeit nach noch nicht zu einer Integration von dazu relevanter sensorischer Information aus den unterschiedlichen Verarbeitungswegen der A- und B-Zellen der Mormyromasten kommt. Die Vermutung liegt nahe, denn bereits Bell (1989) postulierte, dass Informationen über ein Objekt in verschiedenen Hirnbereichen extrahiert wird. Ein solches Zentrum könnte beispielsweise der *Torus semicircularis* sein, der dem inferioren Colliculus der Säuger homolog ist. Im inferioren Colliculus ist die konvergente Verarbeitung auditorischer Information bereits belegt (Casseday und Covey 1996). Erste Ergebnisse aus Untersuchungen an Neuronen im *Torus semicircularis* (T. Röver, persönliche Mitteilung) deuten an, dass die Neurone dort große rezeptive Felder haben. Es ist anzunehmen, dass es im *Torus semicircularis* verstärkt zu einer Extraktion des Ortes der größten Amplituden-Änderung kommen könnte. Dies würde jedoch voraussetzen, dass die Größe der rezeptiven Felder von Neuronen im ELL von *G. petersii* mit den unterschiedlichen Tuning-Kurven (siehe Lewis und Maler 2001) der einzelnen ELL Karten des Gymnotiden Gehirns analog ist. Diesbezügliche Untersuchungen fehlen allerdings bisher. Im *Torus semicircularis* könnte es erstmalig zur Konvergenz sensorischer Information verschiedener ELL Segmente kommen, da efferente Neurone des ELL in dieses Gehirnareal projizieren. Im Gegensatz dazu könnten Neurone mit komplexen rezeptiven Felder speziell für die Erkennung kleiner Objekte, die sich relativ zum Fischkörpers bewegen, nützlich sein, da Bewegung stets eine systematische Veränderungen in den räumlich-zeitlichen Abläufen verursacht. Auch hier fehlen Untersuchungen zu Objektbewegung und deren Codierung. Aktuelle Modellstudien (Babineau et al. 2007) belegen jedoch, dass Bewegung für die



Diskriminierung kleiner Objekte vor einem komplexen Hintergrund entscheidend sein könnten. Diesbezüglich hat Shumway (1989a) bereits vermutet, dass die großen rezeptive Felder der Zellen im lateralen Segment des ELL von Gymnotiden und ihre Präferenz für hohe zeitliche Frequenzen diese Neurone für die Wahrnehmung sich schnell bewegender Objekte auszeichnet. Zusätzlich können diese Neurone wahrscheinlich auch Objekte in größerer Entfernung detektieren (Shumway 1989a). Im visuellen System konnte gezeigt werden, dass die Unterscheidung von Geschwindigkeit im Bereich der Fovea nicht zwangsläufig besser ist, als in der Peripherie. Dies deutet darauf hin, dass die Wahrnehmung von Geschwindigkeitsunterschieden nicht von der räumlichen Auflösung abhängig ist (McKee und Nakayama 1984; Orban et al. 1985). Obwohl in dieser Arbeit keine bewegten Objekte als Stimuli eingesetzt worden sind, kann davon ausgegangen werden, dass die nicht-foveale Neurone, die ihren Eingang von Rezeptoren am Rumpf des Fisches erhalten, für die Detektion von Bewegung besser geeignet sind, als Neurone, die ihren Eingang von den Rezeptoren des Schnauzenorgans erhalten.

Die meisten rezeptiven Felder der elektrosensorischen Neurone des ELL, die in dieser Arbeit untersucht wurden, wiesen eine Zentrums-Umfeld Organisation auf. Eine solche Organisation ist ebenfalls für Pyramidenzellen im elektrosensorischen System des ELL von Gymnotiden beschrieben worden (Shumway 1989b; Montgomery et al. 1995). Ähnlich wie bei Bastian (1975) wurden in der vorliegenden Studie drei unterschiedliche Typen von rezeptiven Feldern definiert: einfache, komplexe und sehr komplexe RF. Komplexe rezeptive Felder könnten die räumliche Kontrastschärfe in ähnlicher Art und Weise zu begünstigen, wie der Kontrast im visuellen System erhöht wird (Sherman 1979). Die komplexeren rezeptiven Felder am Rumpf von *G. petersii* könnten so speziell für die Detektion von kleinen Objekten, die sich relativ zur sensorischen Oberfläche bewegen, hilfreich sein. Experimentelle Daten zu solchen Relativbewegungen fehlen allerdings zurzeit noch. Aktuelle Modellstudien (Babineau et al. 2007) deuten jedoch darauf hin, dass die Relativbewegung zwischen Objekten und dem Tier wichtig für die Detektion kleiner Objekte vor einem komplexen Hintergrund, ähnlich dem ‚figure-ground‘ Problem im visuellen System, sein könnten. Das ‚figure-ground‘ Problem beschreibt die Schwierigkeit, einzelne Objekte von einem komplexen Hintergrund erkennen zu können.



4.4.2 Verteilung der rezeptiven Felder von I- und E-Zellen entlang des Fischkörpers

Neuron mit einfach und komplex strukturierten rezeptiven Feldern wurden in dieser Studie häufig am Schnauzenorgan und am Kopf der Fische gefunden. Sehr komplexe rezeptive Felder, also RF mit mehr als einer Zentrumsregion, die von einem antagonistischen Umfeld umgeben sein konnten, fanden sich dagegen häufig in den caudalen Bereichen des Fischkörpers. Generell waren die Durchmesser und Flächen der rezeptiven Felder waren nicht von der Position am Fischkörper abhängig. Ausnahmen bildeten nur die Flächen sowie der maximale Durchmesser der I-Zellen, was an der Stichprobengröße liegen könnte (Abbildungen 3-17; 3-26). Ähnliche Ergebnisse wurden auch für rezeptive Felder von Neuronen in den einzelnen ELL Segmenten von Gymnotiden dokumentiert (Shumway 1989a). In der Studie von Shumway (1989a) wird berichtet, dass die rezeptiven Felder von Neuronen innerhalb eines ELL-Segments von *Eigenmannia* keine Unterschiede in der Größe zeigten. Es ist daher anzunehmen, dass diese Größenkonstanz von rezeptiven Feldern innerhalb einer sensorischen Modalität, wie sie hier für einzelne ELL-Submodalitäten beschrieben ist, allgemein für schwach elektrische Fische charakteristisch ist. In den meisten anderen sensorischen Systemen ist eine solche Größenkonstanz nicht vorhanden. So variieren beispielsweise die Größen der rezeptiven Feldzentren von Ganglienzellen deutlich innerhalb der Katzen-Retina (Peichl und Wässle 1979). Auch sind die Größen der rezeptiven Felder von Tastzellen in den fingerförmigen, unbehaarten Hautanhängen des Sternmulls (*Condylura cristata*, Talpidae) nicht gleich verteilt (Sachdev und Catania 2002). Bei diesem Maulwurf sind die rezeptiven Felder auf den Anhängen insgesamt kleiner als ein Quadratmillimeter und es finden sich signifikante Unterschiede in den Größen der RF zwischen den einzelnen Anhängen. So haben die äußeren zehn Anhänge signifikant größer rezeptive Felder ($0,8 \text{ mm}^2$), als der elfte, so genannte foveale Anhang ($0,6 \text{ mm}^2$) (Sachdev und Catania 2002).

Generell kann festgehalten werden, dass in den zentralen sensorischen Systemen der Säugetiere Regionen mit hoher Auflösung (Fovea) die kleinsten rezeptiven Felder enthalten. Dieser Trend kann durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit für das elektrosensorische System bei *Gnathonemus petersii* nicht bestätigt werden. Neueste Untersuchungen haben gezeigt, dass sowohl das Schnauzenorgan, wie auch die Nasalregion von *G. petersii* die höchste Dichte an Elektrorezeptororgane aufweisen. Diese Hautregionen sind auch im ELL stark überrepräsentiert (Bacelo et



al. 2008). Daher kann bei diesen zwei Körperregionen von zwei elektrosensitiven Foveen gesprochen werden (von der Emde und Schwarz 2002; Hollmann und von der Emde 2004; Bacelo et al. 2008; Pusch et al. 2008). Allerdings zeigt die vorliegende Arbeit, dass die Größen der rezeptiven Felder in den beiden erwähnten spezialisierten Regionen nicht unterschiedlich zu anderen nicht-fovealen Bereichen der Haut ist. Ergänzend dazu ist zu bemerken, dass Shumway (1989a) für die RF Größen von Pyramidenzellen in den einzelnen ELL Karten bei dem Gymnotiden *Eigenmannia spec.* ebenfalls andeutet, dass diese nicht von der rostro-caudalen Position am Fischkörper abhängig sind.

In Anlehnung zu früheren Studien (Meek und Grant 1994; Grant et al. 1996; Mohr et al. 2003b; a) sowie im Vergleich mit intrazellulären Ableitungen (J. Engelmann, persönliche Mitteilung) war es möglich, die extrazellulär abgeleiteten I-Zellen bekannten Zell-Typen der medialen Zone des ELL zuzuordnen. Diese waren die 'thick smooth dendrite' (TSD) Zellen sowie die Purkinje-Zell ähnlichen 'medium ganglionic' (MG₁) Zellen. Eine dritte Gruppe der extrazellulär abgeleiteten Neurone konnte als 'large ganglionic' (LG) Zellen bestimmt werden. Dieser Zelltyp ist einer von zwei beschriebenen efferenten Zelltypen im ELL von *G. petersii* (Bell et al. 1997a; Grant et al. 1998; Mohr et al. 2003b). Die rezeptiven Felder der LG Zellen wurden hauptsächlich am Schnauzenorgan oder in der Kopfregion der Fische gefunden und waren überwiegend einfach strukturiert. In einigen Fällen fanden sich auch komplexe RF gefunden, jedoch wurden niemals sehr komplexe rezeptive Felder von LG Zellen gefunden.

Neurone, die als lokale Interneurone vom Typ TSD eingestuft wurden, hatten verglichen zu den anderen I-Zellen, die kleinsten rezeptiven Felder. Dies entspricht den Ergebnissen von Mohr et al. (2003a). Interessant ist jedoch, dass die TSD Zellen der vorliegenden Arbeit größere rezeptive Felder hatten, wenn ausschließlich die Latenz des ersten Aktionspotentials für die Analyse benutzt wurde, verglichen mit RF, deren Größe nur nach der Entladungsrate bestimmt wurde. Es wurden vor allem Zellen mit RF am Rumpf der Fische gefunden werden. Die TSD Zellen hatten überwiegend sehr komplexe rezeptive Felder mit einer Zentrums-Umfeld Organisation. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen von Mohr et al. (2003a), die keine Zentrums-Umfeld Organisation bei RF von TSD Zellen nachgewiesen haben. Allerdings wurde in verschiedenen Studien ein inhibitorisch wirkender Eingang in TSD Zellen dokumentiert (Grant et al. 1998; Mohr et al. 2003b), so dass von einer Zentrums-Umfeld Organisation bei RF von TSD Zellen



ausgegangen werden kann, wenn diese extrazellulär abgeleitet werden. Diese Behauptung wird auch von einer Studie gestützt (Goenechea 2002), in der bei ähnlichen Aufnahme- und Reizkonditionen vergleichbare Strukturen für die RF von TSD Zellen, wie sie in der vorliegenden Arbeit beschrieben sind, gefunden wurden.

Der zweite Interneuron Typ (MG_1 Zellen) konnte in dieser Studie in jeder der betrachteten Hautregionen gleich häufig gefunden werden. Die Struktur ihrer RF war einfach oder komplex mit antagonistischem Umfeld, jedoch nie sehr komplex. Dies steht wiederum im Gegensatz zu den Ergebnissen von Mohr et al. (2003a). Es ist jedoch anzumerken, dass Mohr nur Reizintensitäten einsetzte, die nur wenig über der Reizschwelle im Zentrum eines rezeptiven Feldes lagen. Daher ist zu vermuten, dass ein antagonistisches Umfeld des RF Zentrums, wie es in der vorliegenden Arbeit gefunden wurde, nur bei höherer Reizstärke hervortritt. Diese Überlegung wird durch intrazelluläre Arbeiten gestützt, in denen MG_1 angefärbt wurden, die ein exzitatorisches Umfeld zeigten (J. Engelmann, unveröffentlicht).

Im Gegensatz zu anderen elektrischen Fischen (Bastian 1975) sind die rezeptiven Felder von *G. petersii* relativ klein. Diese ist nicht allein durch die geringen methodischen Unterschiede zwischen der Studie von Bastian (1975) und der vorliegenden Arbeit, wie beispielsweise einer anderen räumlichen Orientierung des Reizdipols, zu erklären, sondern auch durch Spezies-spezifische Eigenschaften, die bisher jedoch nicht untersucht worden sind. Bei Bastian (1975) lag die Orientierung der beiden Dipolelektroden nicht in einer rostro-caudalen Richtung, wie in der vorliegenden Arbeit, sondern hatte eine ventro-laterale Ausrichtung. Es ist daher anzunehmen, dass die räumliche Auflösungsschärfe des elektrischen Sinns bei diesem Fisch generell besser ist, als in anderen schwach elektrischen Fischen. Diese Vermutung bedarf allerdings weiterer experimenteller Nachweise. Untersuchungen zu nicht-klassischen rezeptiven Feldern und Effekten von Reizung im Umfeld eines RF (Chacron et al. 2003) sind für *Gnathonemus* ebenfalls noch nicht beschrieben. Es ist zwar nicht zu erwarten, dass bei *Gnathonemus* ELL-Neurone gefunden werden, die auf Kommunikationssignale reagieren, wie dies bei *Apteronotus* der Fall ist (Shumway 1989a; Metzner und Juranek 1997; Bastian et al. 2002; Chacron et al. 2003). Dennoch werden nicht-klassische rezeptive Felder als Werkzeuge zur Optimierung der Extraktion von Eigenschaften in einer komplexen Umgebung angesehen (Petkov und Subramanian 2007).

Ausgehend von den erwähnten Gründen, können die komplexen rezeptiven Felder, die in dieser Untersuchung am Rumpf der Fische gefunden wurden, speziell



für die Erkennung kleiner Objekte, die sich entlang des Körpers bewegen, nützlich sein, da Bewegung stets eine systematische Veränderungen in den räumlich-zeitlichen Abläufen verursacht. Auch hier fehlen Untersuchungen zu Objektbewegung und dessen Codierung. Aktuelle Modellstudien (Babineau et al. 2007) belegen jedoch, dass Bewegung für die Diskriminierung kleiner Objekte vor einem komplexen Hintergrund entscheidend sein könnten.

Shumway (1989a) hat bereits vermutet, dass die großen rezeptive Felder der Zellen im lateralen Segment des ELL von Gymnotiden und ihre Präferenz für hohe zeitliche Frequenzen diese Neurone für die Wahrnehmung sich schnell bewegender Objekte auszeichnet. Zusätzlich können diese Neurone wahrscheinlich auch Objekte in größerer Entfernung detektieren (Shumway 1989a). Im visuellen System konnte gezeigt werden, dass die Unterscheidung von Geschwindigkeit im Bereich der Fovea nicht zwangsläufig besser ist, als in der Peripherie. Dies deutet darauf hin, dass die Wahrnehmung von Geschwindigkeitsunterschieden nicht von der räumlichen Auflösung abhängig ist (McKee und Nakayama 1984; Orban et al. 1985). Obwohl in dieser Arbeit keine bewegten Objekte als Stimuli eingesetzt worden sind, kann davon ausgegangen werden, dass die nicht-foveale Neurone, die ihren Eingang von Rezeptoren am Rumpf des Fisches erhalten, für die Detektion von Bewegung besser geeignet sind, als Neurone, die ihren Eingang von den Rezeptoren des Schnauzenorgans erhalten.

Untersuchungen an ELL-Neuronen von Gymnotiden ergaben eine sehr hohe Sensitivität auf bewegte Objekte (Bastian 1975; 1981a; b). Die rezeptiven Felder dieser Neurone erwiesen sich häufig als sehr variabel und konnten durch die Bewegungsrichtung des Stimulus beeinflusst werden (Bastian 1981a). Eine erhöhte Sensitivität auf Bewegung (Kuba und Kubová 1992; Shapiro et al. 1997) wurde bereits für sensorische Systeme verschiedener Säuger (Prevost et al. 2007) und Invertebraten (Bishop 1970) demonstriert. In dieser Arbeit wurden ausschließlich stationäre Stimuli verwendet, so dass Bewegung als Reizmodalität ausgeschlossen werden konnte. Somit wurde eine mögliche Bevorzugung der elektrosensorischen Zellen auf eine Bewegungsrichtung hier nicht berücksichtigt und ausschließlich die statische räumliche Repräsentation der sensorischen Umwelt der ELL-Neurone untersucht.



Literatur

Adams JC (1981): Heavy metal intensification of DAB-based HRP reaction product [letter]. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry* 29: 775-775.

Adelman TL, Bialek W und Olberg RM (2003): The information content of receptive fields. *Neuron* 40: 823-833.

Aschersleben G, Drewing K und Stenneken P (2002): Temporal coordination of simple movements. *Cognitive Processing* 3: 37-60.

Assad C, Rasnow B und Stoddard PK (1999): Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *Journal of Experimental Biology* 202: 1185-1193.

Babineau D, Lewis JE und Longtin A (2007): Spatial acuity and prey detection in weakly electric fish. *PLoS Computational Biology* 3: 402-411.

Bacelo J (2007): Sensory processing in the electrosensory lobe of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. In: *Neurosciences*, p 168. Paris: L'Université Paris 6 - Pierre et Marie Curie.

Bacelo J, Engelmann J, Hollmann M, von der Emde G und Grant K (2008): Peripheral distribution and central representation of electroreceptors in *Gnathonemus petersii* indicate functional foveae. *Journal of Comparative Neurology*: accepted.

Barlow HB und Levick WR (1965): The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina. *The Journal of Physiology* 178: 477-504.

Bastian J (1975): Receptive fields of cerebellar cells receiving exteroceptive input in a gymnotid fish. *Journal of Neurophysiology* 38: 285-300.

Bastian J (1981a): Electrolocation. 1. How the electroreceptors of *Apteronotus albifrons* code for moving-objects and other electrical stimuli. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 144: 465-479.

Bastian J (1981b): Electrolocation. 2. The effects of moving-objects and other electrical stimuli on the activities of 2 categories of posterior lateral line lobe cells in *Apteronotus albifrons*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 144: 481-494.

Bastian J (1986a): Gain control in the electrosensory system mediated by descending inputs to the electrosensory lateral line lobe. *Journal of Neuroscience* 6: 553-562.

Bastian J (1986b): Gain control in the electrosensory system: a role for the descending projections to the electrosensory lateral line lobe. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 158: 505-515.

Bastian J (1995): Pyramidal-cell plasticity in weakly electric fish: a mechanism for attenuating responses to reafferent electrosensory inputs. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 176: 63-78.

Bastian J und Bratton B (1990): Descending control of electroreception. I. Properties of *nucleus praeminentialis* neurons projecting indirectly to the electrosensory lateral line lobe. *Journal of Neuroscience* 10: 1226-1240.



- Bastian J, Chacron MJ und Maler L** (2002): Receptive field organization determines pyramidal cell stimulus-encoding capability and spatial stimulus selectivity. *Journal of Neuroscience* 22: 4577-4590.
- Békésy GV** (1967): *Sensory inhibition*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Bell CC** (1982): Properties of a modifiable efference copy in an electric fish. *Journal of Neurophysiology* 47:1043-1056.
- Bell CC** (1986): Electrosensation in mormyrid fish: Central physiology. In: *Electrosensation* (Bullock TH und Heiligenberg W, eds), pp 423-451. New York: John Wiley & Sons.
- Bell CC** (1989): Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *Journal of Experimental Biology* 146: 229-253.
- Bell CC** (1990a): Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in Mormyrid fish. II. Intraaxonal recordings show initial-stages of central processing. *Journal of Neurophysiology* 63: 303-318.
- Bell CC** (1990b): Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish. III. Physiological differences between two morphological types of fibers. *Journal of Neurophysiology* 63: 319-332.
- Bell CC** (1993): The generation of expectations in the electrosensory lobe of mormyrid fish. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 173: 677-680.
- Bell CC und Russell CJ** (1978): Termination of electroreceptor and mechanical lateral line afferents in the mormyrid acusticolateral area. *Journal of Comparative Neurology* 182: 367-382.
- Bell CC und Szabo T** (1986): Electrosensation in mormyrid fish: Central anatomy. In: *Electrosensation* (Bullock TH und Heiligenberg W, eds), pp 375-421. New York: John Wiley & Sons.
- Bell CC und Grant K** (1992): Sensory processing and corollary discharge effects in mormyromast regions of mormyrid electrosensory lobe. 2. Cell-types and corollary discharge plasticity. *Journal of Neurophysiology* 68: 859-875.
- Bell CC und von der Emde G** (1995): Electric organ corollary discharge pathways in mormyrid Fish. 2. The medial luxtalobar nucleus. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 177: 463-479.
- Bell CC, Finger TE und Russell CJ** (1981): Central connections of the posterior lateral line lobe in mormyrid fish. *Experimental Brain Research* 42: 9-22.
- Bell CC, Libouban S und Szabo T** (1983): Pathways of the electric organ discharge command and its corollary discharges in mormyrid fish. *Journal of Comparative Neurology* 216: 327-338.
- Bell CC, Zakon H und Finger TE** (1989): Mormyromast electroreceptor organs and their afferent-fibers in mormyrid fish: 1. Morphology. *Journal of Comparative Neurology* 286: 391-407.
- Bell CC, Grant K und Serrier J** (1992): Sensory processing and corollary discharge effects in the mormyromast regions of the mormyrid electrosensory lobe .1. Field potentials, cellular-activity in associated structures. *Journal of Neurophysiology* 68: 843-858.



- Bell CC, Caputi AA und Grant K** (1997a): Physiology and plasticity of morphologically identified cells in the mormyrid electrosensory lobe. *Journal of Neuroscience* 17: 6409-6423.
- Bell CC, Dunn K, Hall C und Caputi A** (1995): Electric organ corollary discharge pathways in mormyrid fish. 1. The mesencephalic command associated nucleus. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 177: 449-462.
- Bell CC, Han VZ, Sugawara Y und Grant K** (1997b): Synaptic plasticity in a cerebellum-like structure depends on temporal order. *Nature* 387: 278-281.
- Bell CC, Han VZ, Sugawara Y und Grant K** (1999): Synaptic plasticity in the mormyrid electrosensory lobe. *Journal of Experimental Biology* 202: 1339-1347.
- Bemis WE und Hetherington TE** (1982): The rostral organ of *Latimeria chalumnae*: Morphological evidence of an electroreceptive function. *Copeia* 1982: 467-471.
- Bennett MV** (1965): Electroreceptors in mormyrids. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 30: 245-262.
- Bennett MV, Pappas GD, Aljure E und Nakajima Y** (1967): Physiology and ultrastructure of electrotonic junctions. II. Spinal and medullary electromotor nuclei in mormyrid fish. *Journal of Neurophysiology* 30: 180-208.
- Bennett MVL** (1971a): Electric organs. *Fish Physiology* 5: 347-491.
- Bennett MVL** (1971b): Electroreception. *Fish Physiology* 5: 493-574.
- Bennett MVL und Steinbach AB** (1969): Influence of electric organ control system on electrosensory afferent pathways in mormyrids. *Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development*: 207-214.
- Bishop LG** (1970): The spectral sensitivity of motion detector units recorded in the optic lobe of the honeybee. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 70: 374-381.
- Bodznick D und Northcutt RG** (1981): Electroreception in lampreys: evidence that the earliest vertebrates were electroreceptive. *Science* 212: 465.
- Bokil H, Laaris N, Blinder K, Ennis M und Keller A** (2001): Ephaptic interactions in the mammalian olfactory system. *Journal of Neuroscience* 21: 173.
- Bolger T und Connolly PL** (1989): The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* 34: 171-182.
- Borst A und Theunissen FE** (1999): Information theory and neural coding. *Nature Neuroscience* 2: 947-957.
- Boudinot M** (1970): The effect of decreasing and increasing temperature on the frequency of the electric organ discharge in *Eigenmannia* sp. In: (Physiology CBaPAC, ed), pp 601-603.
- Bratton B und Bastian J** (1990): Descending control of electroreception. II. Properties of *nucleus praeeminentialis* neurons projecting directly to the electrosensory lateral line lobe. *Journal of Neuroscience* 10: 1241-1253.
- Budelli R und Caputi AA** (2000): The electric image in weakly electric fish: Perception of objects of complex impedance. *Journal of Experimental Biology* 203: 481-492.



- Budelli R, Caputi A, Gomez L, Rother D und Grant K** (2002): The electric image in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology - Paris* 96: 421-429.
- Bullock TH und Heiligenberg W** (1986): *Electroreception*. New York: John Wiley & Sons.
- Caputi AA und Budelli R** (2006): Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 192: 587-600.
- Caputi AA, Silva AC und Macadar O** (1998a): The electric organ discharge of *Brachyhyppopomus pinnicaudatus*. *Brain Behavior and Evolution* 52:148-158.
- Caputi AA, Budelli R, Grant K und Bell CC** (1998b): The electric image in weakly electric fish: Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Experimental Biology* 201: 2115-2128.
- Caputi AA, Castello ME, Aguilera P und Trujillo-Cenoz O** (2002): Electrolocation and electrocommunication in pulse gymnotids: signal carriers, pre-receptor mechanisms and the electrosensory mosaic. *Journal of Physiology - Paris* 96: 493-505.
- Casseday JH und Covey E** (1996) A neuroethological theory of the operation of the inferior colliculus. *Brain Behavior and Evolution* 47(6): 311-336.
- Castelló ME, Aguilera PA, Trujillo-Cenoz O und Caputi AA** (2000): Electroreception in *Gymnotus carapo*: Pre-receptor processing and the distribution of electroreceptor types. *Journal of Experimental Biology* 203: 3279-3287.
- Chacron MJ, Doiron B, Maler L, Longtin A und Bastian J** (2003): Non-classical receptive field mediates switch in a sensory neuron's frequency tuning. *Nature* 423: 77-81.
- Dunlap KD, Smith GT und Yekta A** (2000): Temperature dependence of electrocommunication signals and their underlying neural rhythms in the weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Brain, Behavior and Evolution* 55: 152-162.
- Engelmann J, Bacelo J, van den Burg E und Grant K** (2006): Sensory and motor effects of etomidate anesthesia. *Journal of Neurophysiology* 95: 1231-1243.
- Engelmann J, Bacelo J, Metzen M, Pusch R, Bouton B, Migliaro A, Caputi A, Budelli R, Grant K und von der Emde G** (2007): Electric imaging through active electrolocation: Implication for the analysis of complex scenes. *Biological Cybernetics* (accepted).
- Eurich CW und Schwegler H** (1997): Coarse coding: calculation of the resolution achieved by a population of large receptive field neurons. *Biological Cybernetics* 76: 357-363.
- Fitzpatrick D** (2000): Seeing beyond the receptive field in primary visual cortex. *Current Opinion in Neurobiology* 10: 438-443.
- Fritsch B und Münz H** (1986): Electroreception in amphibians. In: *Electroreception* (Bullock TH und Heiligenberg W, eds), pp 483–496. New York: John Wiley & Sons.
- Fujita K und Kashimori Y** (2006): Population coding of electrosensory stimulus in receptor network. *Neurocomputing* 69: 1206-1210.
- Gerstner W und Kistler WM** (2002): *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity*. Cambridge: Cambridge University Press.



- Gilbert CD** (1992): Horizontal integration and cortical dynamics. *Neuron* 9: 1-13.
- Gilbert CD** (1998): Adult Cortical Dynamics. *Physiological Reviews* 78: 467-485.
- Grigorescu C, Petkov N und Westenberg MA** (2003): Contour detection based on nonclassical receptive field inhibition. *IEEE Transactions on Image Processing* 12:729-739.
- Goenechea L** (2002): Antworten einzelner Neurone im elektrosensorischen Seitenlinienlobus und im Nucleus lateralis von *Gnathonemus petersii* bei einfachen und komplexen elektrosensorischen Reizen. Promotionsschrift - Institut für Zoologie, Abteilung Neuroethologie/Sensorische Ökologie, p 163. Bonn: Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität.
- Goenechea L und von der Emde G** (2004): Responses of neurons in the electrosensory lateral line lobe of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* to simple and complex electrosensory stimuli. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 190: 907-922.
- Gómez L, Budelli R, Grant K und Caputi AA** (2004): Pre-receptor profile of sensory images and primary afferent neuronal representation in the mormyrid electrosensory system. *Journal of Experimental Biology* 207: 2443-2453.
- Grant K, Von der Emde G, Sena LG und Mohr C** (1999): Neural command of electromotor output in mormyrids. *Journal of Experimental Biology* 202: 1399-1407.
- Grant K, Sugawara Y, Gomez L, Han VZ und Bell CC** (1998): The mormyrid electrosensory lobe in vitro: Physiology and pharmacology of cells and circuits. *Journal of Neuroscience* 18: 6009-6025.
- Grant K, Meek J, Sugawara Y, Veron M, Denizot JP, Hafmans TGM, Serrier J und Szabo T** (1996): Projection neurons of the mormyrid electrosensory lateral line lobe: Morphology immunohistochemistry, and synaptology. *Journal of Comparative Neurology* 375: 18-42.
- Gregory JE, Iggo A, McIntyre AK und Proske U** (1989): Responses of electroreceptors in the snout of the echidna. *The Journal of Physiology* 414: 521-538.
- Hall C, Bell C und Zelick R** (1995): Behavioral evidence of a latency code for stimulus-intensity in mormyrid electric fish. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 177:29-39.
- Han VZ, Grant K und Bell CC** (2000): Rapid activation of GABAergic interneurons and possible calcium independent GABA release in the mormyrid electrosensory lobe. *Journal of Neurophysiology* 83: 1592-1604.
- Han VZ, Bell CC, Grant K und Sugawara Y** (1999): Mormyrid electrosensory lobe in vitro: Morphology of cells and circuits. *Journal of Comparative Neurology* 404: 359-374.
- Harder W** (1968): Die Beziehungen zwischen Elektrorezeptoren, Elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 59: 272-318.
- Harder W, Schief A und Uhlemann H** (1964): Zur Funktion des elektrischen Organs von *Gnathonemus petersii* (Gthr. 1862)(Mormyriiformes, Teleostei). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 48: 302-331.



- Heiligenberg W** (1973): Electrolocation of objects in electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 87: 137-164.
- Heiligenberg W** (1989): Coding and processing of electrosensory information in gymnotiform fish. *Journal of Experimental Biology* 146: 255-275.
- Heiligenberg W** (1991): *Neural nets in electric fish*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Himstedt W, Kopp J und Schmidt W** (1982): Electroreception guides feeding-behavior in amphibians. *Naturwissenschaften* 69: 552-553.
- Hollmann M und von der Emde G** (2004): Electroreceptor organs in two "electrical foveae" of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. In: *Proceedings of the 7th International Congress of Neuroethology*. Nyborg/Denmark.
- Hollmann M und von der Emde G**: Electroreceptor densities as a hint for electrofoveal regions in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. Eingereicht bei Journal of Zoology
- Hsu SM, Raine L und Fanger H** (1981): Use of avidin-biotin-peroxidase complex (ABC) in immunoperoxidase techniques: a comparison between ABC and unlabeled antibody (PAP) procedures. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry* 29: 577-580.
- Hubel DH und Wiesel TN** (1962): Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in cats visual cortex. *Journal of Physiology - London* 160: 106-154.
- Johansson RS und Birznieks I** (2004): First spikes in ensembles of human tactile afferents code complex spatial fingertip events. *Nature Neuroscience* 7: 170-177.
- Johnson M, Madsen PT, Zimmer WMX, de Soto NA und Tyack PL** (2004): Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 383-386.
- Kalmijn AJ** (1974): The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. *Handbook of Sensory Physiology* 3: 3.
- Kalmijn AJ** (1988): Electromagnetic orientation: a relativistic approach. *Progress in Clinical and Biological Research* 257: 23-45.
- Kapadia MK, Ito M, Gilbert CD und Westheimer G** (1995): Improvement in visual sensitivity by changes in local context: parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron* 15: 843-856.
- Kawasaki M** (1994): The African wave-type electric fish, *Gymnarchus niloticus*, lacks corollary discharge mechanisms for electrosensory gating. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 174: 133-144.
- Kawasaki M** (2005): Physiology of tuberous electrosensory systems. In: *Electroreception* (Bullock TH, Hopkins CD, Popper AN und Fay RR, eds), pp 154-194. New York: Springer.
- Konishi M** (1993): Listening with two ears. *Scientific American* 268: 66-73.
- Kuba M und Kubová Z** (1992): Visual evoked potentials specific for motion onset. *Documenta Ophthalmologica* 80: 83-89.
- Lewis JE und Maler L** (2001): Neuronal population codes and the perception of object distance in weakly electric fish. *Journal of Neuroscience* 21: 2842-2850.



- Li CY und Li W** (1994): Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons - classification and tuning properties. *Vision Research* 34: 2337-2355.
- Lissmann HW und Machin KE** (1958): The Mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *Journal of Experimental Biology* 35: 451-486.
- Maler L** (1973): The posterior lateral line lobe of a mormyrid fish - a Golgi study. *Journal of Comparative Neurology* 152: 281-298.
- Maler L, Emilia KB und Sas JR** (1981): The cytology of the posterior lateral line lobe of high-frequency weakly electric fish (gymnotidae): Dendritic differentiation and synaptic specificity in a simple cortex. *Journal of Comparative Neurology* 195:87-139.
- McCormick DA und Bal T** (1994): Sensory gating mechanisms of the thalamus. *Current Opinion in Neurobiology* 4: 550-556.
- McCreery DB** (1977): Spatial organization of receptive fields of lateral lemniscus neurons of lateral line lobe of catfish *Ictalurus nebulosus*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 113:341-353.
- McKee SP und Nakayama K** (1984): The detection of motion in the peripheral visual field. *Vision Research* 24: 25-32.
- Meek J und Grant K** (1994): The role of motor command feedback in electrosensory processing. *European Journal of Morphology* 32: 225-234.
- Meek J, Grant K und Bell C** (1999): Structural organization of the mormyrid electrosensory lateral line lobe. *Journal of Experimental Biology* 202: 1291-1300.
- Meek J, Kirchberg G, Grant K und von der Emde G** (2004): Dye coupling without gap junctions suggests excitatory connections of gamma-aminobutyric acidergic neurons. *Journal of Comparative Neurology* 468: 151-164.
- Meek J, Hafmans TGM, Han V, Bell CC und Grant K** (2001): Myelinated dendrites in the mormyrid electrosensory lobe. *Journal of Comparative Neurology* 431: 255-275.
- Meek J, Grant K, Sugawara Y, Hafmans TGM, Veron M und Denizot JP** (1996): Interneurons of the ganglionic layer in the mormyrid electrosensory lateral line lobe: Morphology, immunohistochemistry, and synaptology. *Journal of Comparative Neurology* 375: 43-65.
- Metzner W und Juranek J** (1997): A sensory brain map for each behavior? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 14798-14803.
- Meyer JH und Bell CC** (1983): Sensory gating by a corollary discharge mechanism. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 151: 401-406.
- Michael CR** (1968): Receptive fields of single optic nerve fibers in a mammal with an all-cone retina. 2. Directionally selective units. *Journal of Neurophysiology* 31: 257-267.
- Mohr C, Roberts PD und Bell CC** (2003a): The mormyromast region of the mormyrid electrosensory lobe. II. Responses to input from central sources. *Journal of Neurophysiology* 90: 1211-1223.



- Mohr C, Roberts PD und Bell CC (2003b):** The mormyromast region of the mormyrid electrosensory lobe. I. Responses to corollary discharge and electrosensory stimuli. *Journal of Neurophysiology* 90: 1193-1210.
- Moller P (1995):** Electric fishes: History and behaviour. London: Chapman & Hall.
- Montgomery JC und Bodznick D (1994):** An adaptive filter that cancels self-induced noise in the electrosensory and lateral line mechanosensory systems of fish. *Neuroscience Letters* 174: 145-148.
- Montgomery JC, Coombs S, Conley RA und Bodznick D (1995):** Hindbrain sensory processing in lateral line, electrosensory, and auditory systems: A comparative overview of anatomical and functional similarities. *Auditory Neuroscience* 1: 207-231.
- Mountcastle V und Darian-Smith I (1974):** Neuronal mechanisms in somesthesia. In: *Medical Physiology* (Mountcastle VB, ed). St Louis: CV Mosby Company.
- Neuweiler G (1990):** Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews* 70: 615-641.
- O'Connell-Rodwell CE (2007):** Keeping an 'ear' to the ground: Seismic communication in elephants. *Physiology* 22: 287-294.
- Oakley B und Schafer R (1978):** Experimental neurobiology: A laboratory manual. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Orban GA, Van Calenbergh F, De Bruyn B und Maes H (1985):** Velocity discrimination in central and peripheral visual field. *Journal of the Optical Society of America A - Optics and image science* 11: 1836-1847.
- Peichl L und Wässle H (1979):** Size, scatter and coverage of ganglion cell receptive field centres in the cat retina. *The Journal of Physiology* 291: 117-141.
- Penfield W und Rasmussen T (1950):** The cerebral cortex of man: A clinical study of localization of function. New York: Macmillan.
- Petkov N und Subramanian E (2007):** Motion detection, noise reduction, texture suppression, and contour enhancement by spatiotemporal Gabor filters with surround inhibition. *Biological Cybernetics* 2007 Oct 25 [Epub ahead of print].
- Post N und von der Emde G (1999):** The 'novelty response' in an electric fish: response properties and habituation. *Physiology & Behavior* 68: 115-128.
- Prevost F, Lepore F und Guillemot J-P (2007):** Spatio-temporal receptive field properties of cells in the rat superior colliculus. *Brain Research* 1142: 80-91.
- Proske U (1990):** The monotreme electric. *Australian Natural History Magazine* 23: 289-295.
- Pusch R, von der Emde G, Bacelo J, Nöbel S, Grant K und Engelmann J (2008):** Active sensing in a mormyrid fish - electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation. *Journal of Experimental Biology* 211: 921-934.
- Quinet P (1971):** Etude systématique des organes sensoriels de la peau des mormyriiformes (Pisces, Mormyriiformes). Tervuren: Musée royal de l'Afrique centrale.



- Ratcliff F** (1965): Mach bands: Quantitative studies on neuronal structures in the retina. San Francisco: Holden Day.
- Richmond B und Wiener M** (2004): Recruitment order: a powerful neural ensemble code. *Nature Neuroscience* 7: 97-98.
- Rick IP, Modarressie R und Bakker TCM** (2004): Male three-spined sticklebacks reflect in ultraviolet light. *Behaviour* 141: 1531-1541.
- Roth A** (1973): Ampullary electroreceptors in catfish: Afferent fiber activity before and after removal of the sensory cells. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 87: 259-275.
- Rullen RV und Thorpe SJ** (2001): Rate coding versus temporal order coding: What the retinal ganglion cells tell the visual cortex. *Neural Computation* 13: 1255-1283.
- Sachdev RNS und Catania KC** (2002): Receptive fields and response properties of neurons in the star-nosed mole's Somatosensory fovea. *Journal of Neurophysiology* 87: 2602-2611.
- Sas E und Maler L** (1983): The nucleus praeeminentialis: a Golgi study of a feedback center in the electrosensory system of gymnotid fish. *Journal of Comparative Neurology* 221: 127-144.
- Sawtell NB, Mohr C und Bell CC** (2005): Recurrent feedback in the mormyrid electrosensory system: Cells of the preeminential and lateral toral nuclei. *Journal of Neurophysiology* 93: 2090-2103.
- Sawtell NB, Williams A, Roberts PD, von der Emde G und Bell CC** (2006): Effects of sensing behavior on a latency code. *Journal of Neuroscience* 26: 8221-8234.
- Scheich H, Langner G, Tidemann C, Coles RB und Guppy A** (1986): Electroreception and electrolocation in platypus. *Nature* 319: 401-402.
- Schlegel PA** (1974): Activities of rhombencephalic units in mormyrid fish. *Experimental Brain Research* 19: 300-313.
- Sengpiel F, Sen A und Blakemore C** (1997): Characteristics of surround inhibition in cat area 17. *Experimental Brain Research* 116: 216-228.
- Shapiro KL, Raymond JE und Arnell KM** (1997): The attentional blink. *Trends in Cognitive Sciences* 1: 291-296.
- Sherman SM** (1979): Functional significance of X and Y cells in normal and visually deprived cats. *Trends in Neurosciences* 2: 192-195.
- Shumway CA** (1989a): Multiple electrosensory maps in the medulla of weakly electric gymnotiform fish. I. Physiological differences. *Journal of Neuroscience* 9: 4388-4399.
- Shumway CA** (1989b): Multiple electrosensory maps in the medulla of weakly electric gymnotiform fish. II. Anatomical differences. *Journal of Neuroscience* 9: 4400-4415.
- Sillito AM, Jones HE, Gerstein GL und West DC** (1994): Feature-linked synchronization of thalamic relay cell firing induced by feedback from the visual cortex. *Nature London* 369: 479-482.



- Sperry RW** (1950): Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 43: 482-489.
- Stenneken P, Prinz W, Cole J, Paillard J und Aschersleben G** (2006): The effect of sensory feedback on the timing of movements: Evidence from deafferented patients. *Brain Research* 1084: 123-131.
- Szabo T** (1965): Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the gymnotidae, mormyridae and gymnarchidae. *Journal of Morphology* 117: 229-249.
- Szabo T** (1973): Orientierungsmechanismen bei elektrischen Fischen. *Fortschritte der Zoologie* 21: 189 - 210.
- Szabo T** (1974): Anatomy of the specialised lateral line organs of electroreception. In: *Handbook of Sensory Physiology* (Fessard A, ed), pp 13 - 58. Berlin: Springer Verlag.
- Szabo T und Fessard A** (1965): Le fonctionnement des électrorécepteurs étudié chez les Mormyres. *Journal of Physiology - Paris* 57: 343-360.
- Szabo T und Hagiwara S** (1967): A latency change mechanism involved in sensory coding of electric fish (Mormyrids). *Physiology & Behavior* 2: 331-335.
- Szabo T und Wersäll J** (1970): Ultrastructure of an electroreceptor (mormyromast) in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. II. *Journal of Ultrastructure Research* 30: 473-490.
- Tyack PL, Johnson M, Madsen PT und Zimmer WMX** (2004): Echolocation in wild toothed whales. *The Journal of the Acoustical Society of America* 115: 2373.
- van Rullen R und Koch C** (2003): Is perception discrete or continuous? *Trends in Cognitive Sciences* 7: 207-213.
- von der Emde G** (1990): Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 167: 413-421.
- von der Emde G** (1998a): Electroreception. In: *The Physiology of Fishes, Second Edition* Edition (Evans DH, ed).
- von der Emde G** (1998b): Electroreception. In: *The Physiology of Fishes* (Evans DH, ed), pp 313-343. New York: CRC Press LLC.
- von der Emde G** (1999): Active electrolocation of objects in weakly electric fish. *Journal of Experimental Biology* 202:1205-1215.
- von der Emde G** (2004): Remote sensing with electricity: Active electrolocation in fish and technical devices. VDI-Z In: Boblan I, Bannasch R (eds) *First International Industrial Conference Bionik*. VDI, Düsseldorf: 351–357.
- von der Emde G** (2006): Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 192: 601-612.
- von der Emde G und Ringer T** (1992): Electrolocation of capacitive objects in four species of pulse-type weakly electric fish. I: Discrimination performance. *Ethology* 91: 326-338.



- von der Emde G und Bleckmann H** (1992): Differential responses of two types of electroreceptive afferents to signal distortions may permit capacitance measurement in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 171: 683-694.
- von der Emde G und Bell CC** (1996): Nucleus preeminalis of mormyrid fish, a center for recurrent electrosensory feedback. I. Electrosensory and corollary discharge responses. *Journal of Neurophysiology* 76: 1581-1596.
- von der Emde G und Bleckmann H** (1997): Waveform tuning of electroreceptor cells in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 181: 511-524.
- von der Emde G und Schwarz S** (2001): How the electric fish brain controls the production and analysis of electric signals during active electrolocation. *Zoology - Analysis of Complex Systems* 103: 112-124.
- von der Emde G und Schwarz S** (2002): Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology - Paris* 96: 431-444.
- von der Emde G und Fetz S** (2007): Distance, shape and more: recognition of object features during active electrolocation in a weakly electric fish. *Journal of Experimental Biology* 210: 3082-3095.
- von Holst E und Mittelstaedt H** (1950): Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 37: 464-476.
- Watt M, Evans CS und Joss JM** (1999): Use of electroreception during foraging by the Australian lungfish. *Animal Behaviour* 58: 1039-1045.
- Westby GW** (1984): Electroreception and communication in electric fish. *Science Progress* 69: 291-313.
- Wiggers W, Roth G, Eurich C und Straub A** (1995): Binocular depth perception mechanisms in tongue-projecting salamanders. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 176: 365-377.
- Wolf K** (1963): Physiological salines for freshwater teleosts. *Progressive Fish Culturist* 25: 135-140.
- Zipser B und Bennett MV** (1976): Interaction of electrosensory and electromotor signals in lateral line lobe of a mormyrid fish. *Journal of Neurophysiology* 39: 713-721.
- Zipser K, Lamme VAF und Schiller PH** (1996): Contextual Modulation in Primary Visual Cortex. *Journal of Neuroscience* 16: 7376.
- Zupanc MM, Engler G, Midson A, Oxberry H, Hurst LA, Symon MR und Zupanc GKH** (2001): Light-dark-controlled changes in modulations of the electric organ discharge in the teleost *Apteronotus leptorhynchus*. *Animal Behaviour* 62: 1119-1128.



Anhang A

Leitfähigkeitslösung

<i>Chemikalie</i>	<i>Menge</i>
NaCl	72,50 g
KCl	3,80 g
CaCl ₂	1,62 g
MgSO ₄ ·7H ₂ O	2,30 g
NaHCO ₃	10,00 g
NaH ₂ PO ₄ ·2H ₂ O	4,10 g

in 1 Liter H₂O dest. lösen (Wolf 1963)

Physiologische Salzlösung (Ringer) für Süßwasserfische

<i>Chemikalie</i>	<i>Menge</i>
NaCl	6,42 g
KCl	0,15 g
CaCl ₂ ·2H ₂ O	0,26 g
MgSO ₄	0,24 g
NaHCO ₃	0,064 g
NaH ₂ PO ₄	0,06 g

in 1 Liter H₂O dest. lösen (Oakley und Schafer 1978)

Elektrodenlösung

- 3M NaCl herstellen
è 17,52 g NaCl in 100 ml H₂O dest. lösen

Beispielrechnung zur Herstellung einer 3M NaCl (0,1 Liter):

gegeben: Molmasse M_{NaCl} : 58,4 g/mol



Volumen der Lösung V : 0,1 l

Stoffmengenkonzentration c : 3 mol/l

gesucht: Masse m [g]

1. Berechnen der Stoffmenge n [mol] für 100 ml einer 3 molaren NaCl-Lösung:

$$n = V * c$$

Formel A.1

$$n_{\text{NaCl}} = 0,1 \text{ l} * 3 \text{ mol/l} = \underline{0,3 \text{ mol}}$$

2. Berechnen der einzusetzenden Masse m [g] NaCl:

$$m = M * n$$

Formel: A.2

$$m_{\text{NaCl}} = 58,4 \text{ g/mol} * 0,3 \text{ mol} = \underline{17,52 \text{ g}}$$

Phosphat Puffer (PP)

Stammlösungen für Phosphat Puffer

	Chemikalie	Menge
Lösung A	$\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	15,60 g
Lösung B	$\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$	35,81 g

in 1 Liter H_2O lösen

Phosphatpuffer Arbeitslösung

Chemikalie	Menge
PP-Lösung A	18 ml
PP-Lösung B	82 ml

pH 7,4



Herstellung prozentiger Lösungen

Die Herstellung prozentiger Lösungen wurde ohne Berücksichtigung der spezifischen Stoffdichten vorgenommen.

Beispiel:

Eine x%ige Lösung enthält x g gelöste Substanz in 100 g Lösung.

Eine 2%ige Lösung eines Stoffes enthält demnach 2 g des Stoffes gelöst in 98 g (= 98 ml) H₂O -> 100 g Gesamtlösung.

Zur Umrechnung prozentiger Lösungen in molare Lösungen muss die Dichte bekannt sein!

Mischungskreuz:

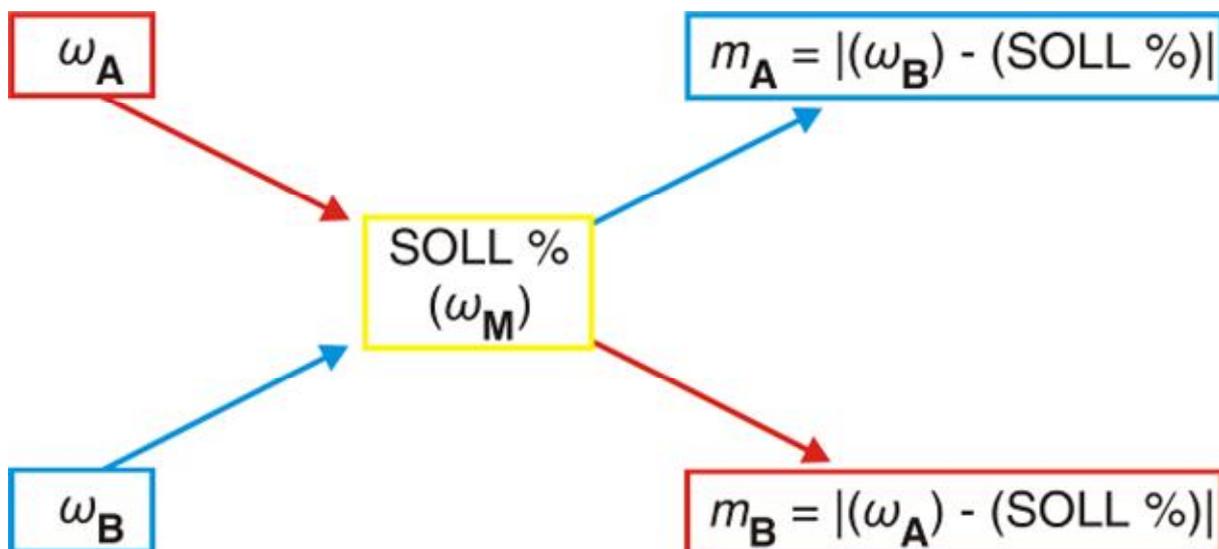


Abbildung A-1: Mischungskreuz zum Herstellen prozentiger Lösungen. (ω_A = Massenanteil [%] Stoff **A**; ω_B = Massenanteil [%] Stoff **B**; ω_M = Massenanteil [%] Mischlösung **M**; m_A = Masse [g] Stoff **A**; m_B = Masse [g] Stoff **B**; m_M = Masse [g] Mischlösung **M**)

Beispiel:

gegeben: 50 %ige Lösung eines Stoffes **A** (ω_A) und 20 % ige Lösung eines Stoffes **B** (ω_B)

gesucht: 25 %ige Mischlösung (ω_M)

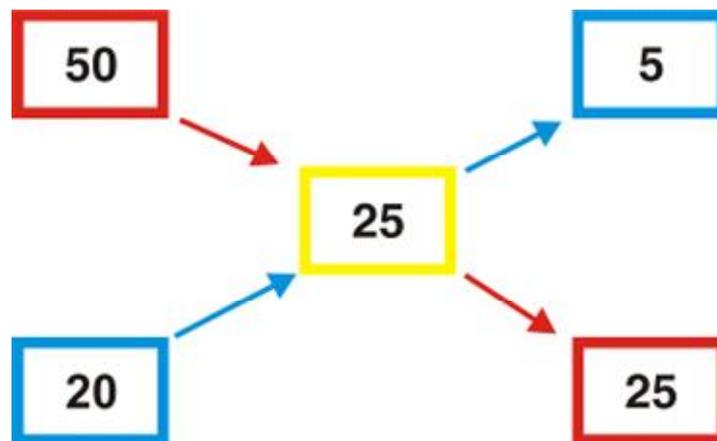


Abbildung A-2: Beispielrechnung Mischungskreuz.

In diesem Fall besteht die 25 %ige Mischlösung aus 5 Massenanteilen der Lösung des Stoffes **A** und 25 Massenanteilen der Lösung des Stoffes **B**. Das entspricht einem Verhältnis von A:B = 1:5.

Als Formel ausgedrückt:

$$\text{Massenverhältnis} : \frac{m_A}{m_B} = \frac{\omega_M - \omega_B}{\omega_A - \omega_M}$$

Formel A-3

ω_A = Massenanteil [%] Stoff **A**

ω_B = Massenanteil [%] Stoff **B**

ω_M = Massenanteil [%] Mischlösung **M**

m_A = Masse [g] Stoff **A**

m_B = Masse [g] Stoff **B**

m_M = Masse [g] Mischlösung **M**



Im Beispiel:

$$\text{Massenverhältnis: } \frac{m_A}{m_B} = \frac{0,25 - 0,2}{0,5 - 0,25} = \frac{0,05}{0,25} = \frac{1}{5}$$

Formel A-4

Chicago-Sky-Blue (CSB) Lösung

1. 2 %ige Chicago-Sky-Blue Lösung in 0,5M Natriumacetat herstellen

Färbeprotokoll zur Gegenfärbung der CSB Lösung mit Neutralrot

1.	aqua dest	5 min
2.	Neutralrot	2 min
3.	70 % Ethanol	5 min
4.	90 % Ethanol	5 min
5.	96 % Ethanol	5 min
6.	100 % Isopropyl	5 min
7.	rotihistol (Xylol-Ersatz, Roth)	5 min
8.	mit Euparal (Roth) eindeckeln	

Biocytin Lösung

1. 4 %ige Biocytinlösung (in 3 M NaCl) herstellen

Biocytin Entwicklungsprozess

Um den Neurotracer Biocytin sichtbar zu machen, wurde folgender Entwicklungsprozess durchgeführt (mündliche Mitteilung Dr. Jacob Engelmann).

1. Hirnschnitte am Vibratom in 50 – 60 µm Scheiben schneiden und in kaltem PP (pH 7,4 – 7,6) aufbewahren
2. Endogene Peroxidase unterdrücken
dazu Schnitte waschen:



3.	50 % Ethanol	15 min
4.	70 % Ethanol	15 min
5.	50 % Ethanol	15 min
6.	Phosphatpuffer	10 min
7.	Phosphatpuffer	10 min
8.	Phosphatpuffer	10 min

9. in der Zwischenzeit ABC-Lösung (Vector) in 0,1 M Phosphatpuffer ansetzen (3 Tropfen A + 3 Tropfen B in 10 ml PP; diese Lösung ist 3 x verwendbar)
bei dicken Schnitten kann zusätzlich 0,2 % Triton in die ABC-Lösung gegeben werden.

10.	ABC-Lösung	1 - 2 h
11.	Phosphatpuffer	10 min
12.	Phosphatpuffer	10 min

DAB-Reaktion:

13. auf 10 ml Phosphatpuffer (reicht für 2 kleine Schälchen mit Schnitten) 250 µl 25 %iges DAB zugeben
14. 400 µl Nickel langsam zugeben
15. 500 µl Kobalt langsam zugeben
16. 5 min inkubieren (bis die Schnitte dunkel werden)
17. je Schälchen 25 – 50 µl 0,3 % H₂O₂ zugeben
18. Schnitte mehrfach in Phosphatpuffer waschen, als letztes in aqua dest.
19. Schnitte mit Pinsel auf Objektträger aufziehen und leicht antrocknen lassen
20. Alkoholreihe zum Entwässern der Schnitte:



21.	auqua dest.	5 min
22.	50 % Ethanol	5 min
23.	70 % Ethanol	5 min
24.	90 % Ethanol	5 min
25.	96 % Ethanol	5 min
26.	100 % Isopropyl	5 min
27.	rotihistol (Roth) (Xylol-Ersatz)	10 min
28.	mit Eurapal (Roth) eindeckeln	

Perfusionslösung

1. Phosphatpuffer Arbeitslösung ansetzen
2. 0,7 g NaCl pro 100 ml Phosphatpuffer Arbeitslösung zugeben
3. 4 %ige Paraformaldehyd in 0,1M Phosphatpuffer herstellen

Anhang B

Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität
Institut für Zoologie
Abteilung Neuroethologie/Sensorische Ökologie
Endenicher Allee 11 – 13
53115 Bonn

Bonn im März, 2008

ERKLÄRUNG

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich für meine Promotion „Charakterisierung von rezeptiven Feldern elektrosensorischer Neurone und deren Antwortverhalten auf Objektwiderstände im elektrosensorischen Seitenlinienlobus des schwach elektrischen Fisches, *Gnathonemus petersii* (Teleostei)“ keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind.

Michael Georg Metzen