

Die elektrorezeptiven Foveae von
Gnathonemus petersii:
Rezeptorverteilung, Rezeptormorphologie und
Futtersuchverhalten

DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Michael Hollmann

aus

Bonn

Bonn, März 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: 30.06.2008

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:

1. Pusch, R., von der Emde, G., **Hollmann, M.**, Bacelo, J., Nöbel, S., Grant, K., 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.
2. **Hollmann, M.** & von der Emde, G. (submitted) Electroreceptor densities in two electrofoveal regions on the skin of *Gnathonemus petersii*. *Journal of Zoology*.
3. von der Emde, G., Amey, M., Fetz, S., Folde, C., **Hollmann, M.**, Metzen, M., Pusch, R. (accepted). Active Electrolocation in *Gnathonemus petersii*: Behaviour, Sensory Performance, and Receptor Systems. *Journal of Physiology, Paris*.
4. Bacelo, J., Engelmann, J., **Hollmann, M.**, von der Emde, G. & Grant, K. (accepted) Functional foveae in an electrosensory system. *Journal of Comparative Neurology*.



Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	4
Zusammenfassung	6
1. Einleitung	8
1.1. Elektrische Fische.....	9
1.2. Die Elektrorezeptoren.....	10
1.3. <i>Gnathonemus petersii</i>	13
1.4. Das Verhalten von <i>Gnathonemus petersii</i> bei der Elektroortung.....	14
1.5. Die Fovea-Hypothese.....	16
2. Material und Methoden	20
2.1. Erster Versuchsteil – Oberflächenuntersuchung der Rezeptororgane.....	20
2.1.1. Versuchsfische.....	20
2.1.2. Probenbereitstellung.....	21
2.1.3. Gewinnung der Hautproben zur Auszählung.....	21
2.1.4. Datenerhebung und Auswertung der Hautpräparate.....	22
2.1.5. Rasterelektronenmikroskopie der elektrorezeptiven Epidermis.....	24
2.1.6. Vergleich mit anderen Arten.....	25
2.2. Zweiter Versuchsteil – Morphologie der Rezeptororgane.....	26
2.2.1. Versuchsfische.....	26
2.2.2. Probenbereitstellung.....	26
2.2.3. Einbettung und Semi-Dünnschnitte.....	26
2.2.4. Datenerhebung und Auswertung.....	27
2.3. Dritter Versuchsteil – Verhaltensversuche.....	29
2.3.1. Versuchsfische.....	29
2.3.2. Versuchsbecken.....	29
2.3.3. Versuchsdurchführung.....	30
2.3.4. Datenerhebung und Auswertung.....	31
2.4. Allgemeine Methodik.....	34
2.4.1. Statistik.....	34
3. Ergebnisse	35
3.1. Erster Versuchsteil - Oberflächenuntersuchung der Rezeptororgane.....	36
3.1.1. Vorkommen und Aussehen der Elektrorezeptorporen.....	36
3.1.2. Dichteverteilung der Mormyromasten.....	40
3.1.3. Durchmesser der Elektrorezeptorporen.....	43
3.1.4. Korrelationen zwischen Dichten und Durchmessern.....	46
3.1.5. Rasterelektronenmikroskopie (REM).....	46
3.1.6. Vergleich mit anderen Arten.....	50
3.2. Zweiter Versuchsteil – Morphologie der Rezeptororgane.....	52
3.2.1. Aufbau der Elektrorezeptoren.....	52
3.2.2. Mormyromasten unterschiedlicher Körperregionen.....	55
3.2.3. Größen der Mormyromastensegmente.....	57
3.2.4. Geometrische Form der Organkompartimente.....	60



3.3. <i>Dritter Versuchsteil – Verhaltensversuche</i>	87
3.3.1. <i>Beschreibung der Verhaltensweisen</i>	87
3.3.2. <i>Untersuchung der Pendelbewegungen des Schnauzenorgans</i>	101
3.3.3. <i>Untersuchung der Körperhaltung</i>	108
4. Diskussion	115
4.1. <i>Erster Versuchsteil - Oberflächenuntersuchung der Rezeptororgane</i>	115
4.2. <i>Zweiter Versuchsteil - Morphologie der Rezeptororgane</i>	124
4.3. <i>Dritter Versuchsteil - Verhaltensversuche</i>	131
4.4. <i>Die Fovea Hypothese</i>	137
Literatur	142
Danksagung	153
Anhang A	154
Anhang B	156



Zusammenfassung

Afrikanische schwach elektrische Fische der Familie der Mormyridae, so auch der Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii*, sind in der Lage, ihre Umwelt über aktive Elektroortung wahrzunehmen. Mit Hilfe eines elektrischen Organs in ihrem Schwanzstiel senden sie kurze schwachelektrische Pulse aus. Durch diese Pulse (*electric organ discharges*, EODs) bauen sie ein bipolares, dreidimensionales Feld um ihren Körper auf. Änderungen in diesem Feld werden durch spezialisierte Elektrozepthororgane, die Mormyromasten, wahrgenommen. Die Elektrozepthorepidermis, auf der sich die Mormyromasten befinden, erstreckt sich über Kopf, Bauch und Rücken der Fische. Neben diesen Elektrozepthororganen tragen Mormyriden ampulläre Rezeptoren zur passiven Elektroortung und Knollenorgane zur elektrischen Kommunikation auf ihrer Haut.

In dieser Arbeit wurden einige Gesichtspunkte der „Fovea-Hypothese“ bei *Gnathonemus petersii* bearbeitet. Demnach reagieren zwei Körperregionen des Fisches auf bestimmte Aspekte des elektrischen Feldes und besitzen eine höhere räumliche Auflösung. Diese beiden Regionen sind das verlängerte Kinn, das so genannte Schnauzenorgan und die Nasalregion, zwischen Maul und Nasenlöchern. Für diese beiden Regionen wurde postuliert, dass sie elektrofoveale Regionen darstellen, also funktionell der Fovea im Auge vieler Wirbeltiere ähneln, aber unterschiedliche Aufgaben erfüllen. Um als Fovea bezeichnet zu werden, müssen unter anderem 3 Bedingungen erfüllt werden: 1. eine überdurchschnittlich hohe Dichte an Rezeptororganen, 2. eine besondere Morphologie der Rezeptorstrukturen und 3. ein besonderes Fixierungsverhalten, bei dem die Region auf bestimmte Reize ausgerichtet wird.

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass auf dem Schnauzenorgan, besonders auf der Spitze, sehr hohe Dichten an Mormyromasten auftreten (65 Mormyromasten/mm²). Zur Basis sinkt die Dichte, ist aber immer noch höher als auf anderen Regionen. Auch die Mormyromastendichte auf der Nasalregion ist mit 4,6/mm² noch beachtlich hoch, verglichen mit anderen Körperregionen, wie dem Rücken, wo im Schnitt nur noch 1,4 Mormyromasten/mm² gefunden werden



konnten. Auch der Durchmesser der Elektrozeporoporen ändert sich zwischen den untersuchten Regionen, allerdings in entgegengesetzter Richtung. Je höher die Dichte der Mormyromasten, desto geringer ist der Durchmesser der Poren, die auf der Hautoberfläche erkennbar sind. Dieser Unterschied konnte in histologischen Untersuchungen der Mormyromasten der gleichen Körperregionen verifiziert werden und darüber hinaus weitere Unterschiede in der Morphologie der Elektrozepororgane gefunden werden. So ändert sich die Größe der meisten Kompartimente der Mormyromasten. Die Größe der sensorischen Zellen ändert sich kaum. Diese als A- und B-Zellen bezeichneten Rezeptorzellen variieren in ihrer Anzahl pro Mormyromast. Sie steigt mit größer werdenden Rezeptororgandurchmessern an, ist also auf dem Schnauzenorgan am geringsten und auf dem Rücken am höchsten. Verrechnet mit der Dichte der Mormyromasten ergibt sich dennoch die höchste Dichte sensorischer Zellen auf dem Schnauzenorgan, gefolgt von der Nasalregion und dem Rücken. Dies spricht für eine höhere Sensitivität der einzelnen Mormyromasten auf dem Rücken, das System allerdings sollte die höchste Sensitivität und die höchste räumliche Auflösung auf dem Schnauzenorgan haben. Als weiterer Punkt wurde untersucht, welche Aufgaben die beiden fovealen Regionen im Verhalten der Fische erfüllen. Verhaltensversuche zeigten, dass der Fisch bei der Futtersuche den Boden mit seinem Schnauzenorgan absucht und damit unbekannte Objekte untersuchte. Mit den Pendelbewegungen des Schnauzenorgans die er bei der Futtersuche durchführt, deckt er einen sehr großen Bereich des überschwommenen Bodens ab (etwa 750° pro Sekunde). Das Schnauzenorgan kann so als Nahbereichs-Detektionssystem zum Aufspüren von Futter und zur Untersuchung von Objekten bezeichnet werden. Die Nasalregion wird bei solchen Suchbewegungen immer in einem konstanten Winkel in Schwimmrichtung gehalten (40° nach vorne). Die Nasalregion kann somit als Fernbereichs-Detektionssystem zur Vermeidung von Hindernissen angesehen werden.

Diese Ergebnisse liefern gute Hinweise zur Bestätigung der Hypothese zur Existenz zweier elektrofovealer Regionen auf der Haut von *Gnathonemus petersii*.



1. Einleitung

Im Laufe der Evolution haben sich in verschiedenen Tiergruppen die unterschiedlichsten hoch spezialisierten und komplexen Sinnessysteme entwickelt. Die Sinne sind dabei an die Umwelt des jeweiligen Tieres angepasst und verbessern die Möglichkeit des Überlebens in seiner Umwelt.

Einen Großteil der Sinnessysteme fassen wir unter den passiven Sinnen zusammen. Dazu gehören der olfaktorische, der visuelle, der auditorische, der gustatorische und der taktile Sinn. Bei einzelnen Spezies, aber auch in ganzen Tiergruppen, zeigen sich außerdem noch weitere Spezialisierungen. Hierzu gehören das Seitenliniensystem der Fische, welches auf Haarsinneszellen zurückgeht (Bleckmann 1994), die Infrarotrezeptoren einiger pyrophiler Käfer (Schmitz et al. 1997) oder die passive Elektroortung, die bei vielen wasserlebenden Tieren auftritt (Kalmijn 1974), sowie der Magnetsinn, der Vögeln bei der Orientierung hilft (Wiltschko 2001). Bei all diesen Sinnen wird eine externe Signalquelle benötigt, deren Auswirkung auf die Sinneszellen wahrgenommen werden kann. Für das Hören muss zum Beispiel eine Schallquelle, für das Sehen eine Lichtquelle und für die chemischen Sinne Schmecken und Riechen externe chemische Quellen auf das Sinnessystem wirken.

Dem stehen einige wenige aktive Sinne entgegen. Hierbei ist ein Individuum gleichzeitig Sender und Empfänger. Lediglich die Veränderungen des Signals werden ausgewertet und stellen einen Sinneseindruck der Umwelt dar. Zu diesen aktiven Sinnessystemen gehört die Echoortung, aber auch die aktive Elektroortung. Bei der Echoortung der Fledermäuse wird ein hochfrequentes Tonsignal abgegeben und die Veränderungen des Echos wieder aufgenommen. So kann die Fledermaus ihre Umwelt mit Hilfe ihres Gehörs genau abbilden, Beute finden und aufgrund ihrer Bewegung jagen (Suga 1990).

Ein anderes Beispiel ist die aktive Elektroortung, für die einige Fischarten ein schwaches elektrisches Feld um ihren Körper aufbauen, dessen Veränderungen mit kutanen Rezeptoren wahrgenommen werden können.



1.1. Elektrische Fische

Die aktive Elektroortung als aktives Sinnessystem findet sich bei den schwach elektrischen Fischen Afrikas (Mormyriformes) und Südamerikas (Gymnotiformes). Dazu ist die Grundvoraussetzung die Elektrogenese, mittels derer der Fisch elektrische Entladungen produzieren kann. Die Grundvoraussetzung für die Elektrogenese wiederum ist das Vorhandensein eines elektrischen Organs. Diese sind aus Elektrozyten aufgebaut, meist umgewandelten Muskelzellen, deren Kontraktionsfähigkeit verloren gegangen ist (Bruns 1971). Die Elektrozyten sind dabei so innerviert, dass sie synchron erregt werden und sich entladen (Westby 1984). Da die Elektrozyten in Reihe geschaltet sind, addieren sich die Einzelpotentiale. Dabei entstehen biphasische Entladungen (*electric organ discharge, EOD*), die ein bipolares Feld um den Fisch aufbauen.

Die Elektrogenese ist zwar auch dem Zitteraal *Electrophorus electricus*, den Zitterrochen (Torpedinidae), den elektrischen Welsen (Malapteruridae) und den Himmelsguckern (Uranoscopidae) zu eigen, welche allerdings sehr hohe Spannungen von bis zu 800 Volt oder hohe Stromstärken von bis zu 50 Ampere aufbauen können (Zupanc & Bullock 2005). Diese Fähigkeit nutzen diese Fische zur Feindabwehr und zur Beutejagd (Penzlin 1996).

Die schwach elektrischen Fische dagegen erzeugen Ladungen von nur wenigen Volt und Ampere, die für den Menschen selber nicht spürbar sind (Lissmann 1951). Erst zur Mitte des 20. Jahrhunderts wurde die Funktion ihrer Entladungen – nämlich die Wahrnehmung der Umwelt und die Elektrokommunikation – geklärt (Lissmann & Machin 1958), auf welche später detailliert eingegangen wird.

Zu den schwach elektrischen Fischen gehören die Familien der südamerikanischen Gymnotiformes, auch als Messerfische bezeichnet, sowie die der afrikanischen Mormyriformes, auch als Nilhechte bezeichnet. Während die Messerfische das elektrische Organ, mit dessen Hilfe sie die Entladungen produzieren, ventral durch den ganzen Körper tragen, beschränkt sich die Zone dieses Organs bei den Mormyriden auf den Schwanzstiel. Beide, sich sehr ähnlichen Systeme, sind unabhängig von einander evoluiert (Lissmann 1958).



Zwischen Gymnotiden und Mormyriden gibt es teilweise Unterschiede in den Signalen (Heldmaier & Neuweiler 2003). Viele Gymnotiden erzeugen ein sinusähnliches Signal, dessen Frequenz nur in wenigen Situationen verändert wird (*jamming avoidance response*, Bullock et al. 1972). Mormyriden dagegen entladen für gewöhnlich in kurzen Pulsen, deren Frequenz, je nach Verhaltensweise erhöht oder gesenkt werden kann (von der Emde & Schwarz 2001). Sowohl wellen- als auch pulsformige EODs sind artspezifisch.

Das auf diese Weise um den Fisch entstandene elektrische Feld wird mit speziellen Elektrozeporen in der Haut wahrgenommen. Veränderungen im elektrischen Feld führen dabei zu Informationsveränderungen, die der Fisch wahrnimmt. Werden zum Beispiel gute Leiter in das elektrische Feld eingebracht erhöht sich die lokale Feldliniendichte und damit die Signalamplitude an den betreffenden Elektrozeporen. Das genaue Gegenteil geschieht bei Nichtleitern (Budelli & Caputi 2000; Lissmann & Machin 1958). Durch das Vorhandensein von kapazitiven Eigenschaften eines Objektes kann der Fisch zwischen lebendigen oder unbelebten Objekten unterscheiden (Budelli & Caputi 2000; von der Emde 1990). Weiterhin konnte gezeigt werden, dass Form (von der Emde 2004; von der Emde & Schwarz 2002), Größe (Schwarz & von der Emde 2000) und Entfernungen (von der Emde et al. 1998) gemessen werden können und sogar unvollständige Formen abstrahiert werden können (von der Emde & Fetz 2007).

1.2. Die Elektrozeporen

Die Elektrozeporen der schwach elektrischen Fische unterteilt man in zwei Kategorien: Ampulläre Organe zur passiven Elektroortung und tuberöse Organe. Letztere können, zumindest bei den Mormyridae, wiederum unterteilt werden in Knollenorgane, die der innerartlichen Kommunikation dienen und Mormyromasten für die aktive Elektroortung.

Die ampullären Organe (Abbildung 1.1 a) werden bei den Elasmobranchiern als Lorenzinische Ampullen oder Typ-I-Elektrozeporen (Szabo 1965) bezeichnet und dienen der passiven Elektroortung. Sie finden sich bei vielen aquatischen



oder semiaquatischen Lebewesen. Neben den Monotremata, welche sich in das Schnabeltier (Manger & Pettigrew 1995; Scheich et al. 1986) und den Schnabeligel (Gregory et al. 1989; Pettigrew et al. 1999) gliedern, als Vertreter der Säugetiere findet man passive Elektrozepktion auch bei einigen Amphibien (Bullock et al. 1983; Roth & Schlegel 1988) aber hauptsächlich bei Fischen. Dazu gehören die Chondrichtyes zu denen Haie und Rochen (Elasmobranchier) (Bodznick & Boord 1986; Kalmijn 1966; Tricas & New 1998), aber auch Chimären gehören (Murray 1974), sowie Neunaugen (Bodznick & Northcutt 1981), Störe (Northcutt 1986) und Löffelstöre (Wilkens et al. 2001). Die schwach elektrischen Fische aus Südamerika (Gymnotiformes) und aus Afrika (Mormyriiformes) sind, neben ihrer aktiven Elektrozepktivität, ebenfalls passiv elektrozepktiv. Die ampullären Organe sind strukturverwandt mit den Neuromasten des Seitenliniensystems der Teleostier (Dijkgraaf & Kalmijn 1962; Szabo 1965). Ampulläre Organe bestehen aus einem, in die Epidermis eingebetteten, mit Gallerte gefülltem Kanal, der nach außen durch eine Pore zur Oberfläche abgeschlossen ist, nach unten dagegen in einer Ausbeulung endet, in der die sensorischen Zellen basal angeordnet sind. Dort schließen sich mehrere afferente Fasern an. Der mit Gallerte gefüllte Kanal bietet einen um ein Vielfaches geringeren Widerstand als die umgebende Epidermis wodurch der Stromfluß einfacher in die ampullären Organe gelangt (Heldmaier & Neuweiler 2003).

Hinter den Lorenzinischen Ampullen wurden erst spät elektrosensitive Organe vermutet (Lissmann 1958), und noch später konnte gezeigt werden, dass Fische mit diesen Rezeptoren tatsächlich auf schwache elektrische Felder reagieren (Dijkgraaf & Kalmijn 1962). Elektrophysiologische Untersuchungen bestätigten dann die Beteiligung ampullärer Rezeptoren an der Elektrosensorik (Kalmijn 1971; Murray 1962). Dabei reagieren sie auf niederfrequente Reize (Bennett 1965; Bennett et al. 1967).

Als weitere Elektrozepktoren werden von den ampullären Organen die tuberösen Elektrozepktororgane unterschieden. Als tuberöse Rezeptororgane werden unterschiedliche Variationen bezeichnet. Der Übersichtlichkeit halber soll hier hauptsächlich auf die tuberösen Organe der Mormyriden eingegangen werden.



Dies sind zum einen die Knollenorgane (Abbildung 1.1 b), welche auch als Typ C bezeichnet werden und vergleichbar dem Typ-II-Elektrorezeptoren der Gymnotiden sind. Dabei handelt es sich wiederum um epidermale Strukturen mit einer breiten Öffnung, an dessen Basis die sensorischen Zellen sitzen. Außer in ihrer Größe unterscheiden sich die Knollenorgane von den ampullären Organen durch die Anordnung der sensorischen Zellen, die in unterschiedlicher Zahl vorkommen (1 bis 9 sensorische Zellen pro Knollenorgan, Harder 1968) und in jeweils eigenen Höhlen innerhalb des Elektrorezeptororgans liegen (Bennett et al. 1967; Derbin & Szabo 1968; Szabo 1965). Die Knollenorgane werden zur innerartlichen Kommunikation eingesetzt und reagieren stark angepasst auf die EODs von Artgenossen und anderen elektrischen Fischen. Dies bedeutet, dass sie durch schwache aber hochfrequente Signale reizbar sind (Bennett 1965; Bennett et al. 1967).

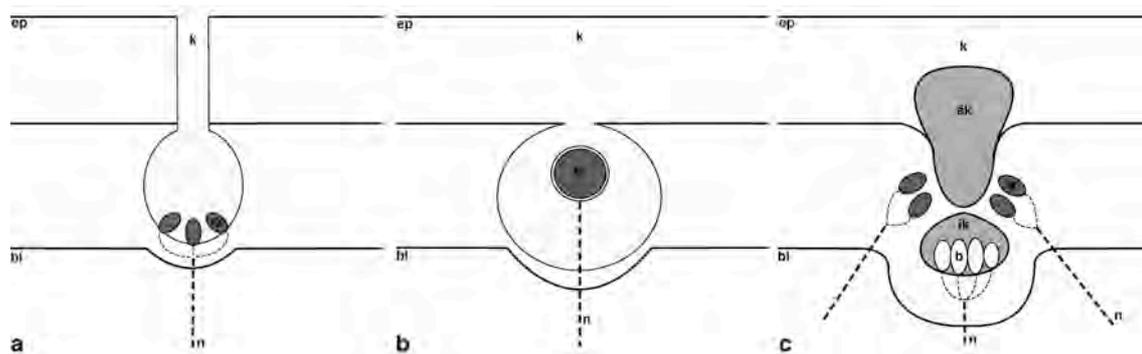


Abbildung 1.1: Schematische Darstellung der Elektrorezeptoren der afrikanischen schwach elektrischen Fische (Mormyridae). a) ampullärer Rezeptor, b) Knollenorgan (tuberös), c) Mormyromast (tuberös). a = A-Zelle, ak = äußere Kammer, b = B-Zelle, bl = Basallamina, ep = Epidermis (hier: oberste Grenzschicht), ik = innere Kammer, k = Kanal, n = Nerv.

Ein spezieller Typ tuberöser Organe sind die bei den Mormyriden vorkommenden Mormyromasten (oder Tyb-B-Organ, Cordier's Mormyromast Typ II, Abbildung 1.1 c) (Cordier 1937; Stendell 1916). Sie dienen der aktiven Elektroortung, nehmen also Veränderungen des eigenen elektrischen Feldes auf. Ein kanalähnlicher, lockerer Zellverband, der stark durch Desmosomen untereinander verbunden ist und so eine höhere elektrische Leitfähigkeit erreicht, begrenzt den Mormyromasten zur Hautoberfläche hin. In den oberen epidermalen Schichten folgt die mit Gallerte gefüllte äußere Kammer (Denizot 1971), an die, durch einen weiteren



Kanal verbunden, die innere Kammer, ebenfalls gallertgefüllt, anschließt. Mormyromasten umschließen zwei unterschiedliche Rezeptorzellen (Szabo 1965; Szabo & Wersäll 1970). Der eine Typ, die A-Zellen, liegen rund um die Basis der äußeren Kammer wobei pro Rezeptororgan von fünf bis sieben A-Zellen berichtet wird (Szabo 1974). A-Zellen werden von zwei Nervenfasern pro Mormyromast innerviert, die sich jeweils zu den einzelnen A-Zellen aufzweigen. Bei den sensorischen Zellen der äußeren Kammer handelt es sich um Amplitudencodierer. Sie detektieren somit die Amplitude des in den Rezeptor einlaufenden EODs. Die Afferenzen (A-Fasern) der A-Zellen terminieren in der medialen Zone des elektrosensorischen Seitenlinienlobus (*electrosensory lateral line lobe, ELL*), der ersten aufsteigenden verarbeitenden Region im Gehirn der Mormyriden (von der Emde & Bleckmann 1992).

Die B-Zellen, welche basal innerhalb der inneren Kammer liegen, sind dagegen Amplituden- und Wellenformcodierer. Neben der Amplitude des EODs sind sie also zur Wahrnehmung der zeitlichen Komponente und Veränderung der Wellenform in einem selbst produzierten und wieder empfangenen Signal befähigt. Solche Veränderungen können durch kapazitive Widerstände auftreten. Auch die Anzahl der B-Zellen variiert innerhalb eines Mormyromasten zwischen einer und vier B-Zellen (McNamara et al. 2005; Szabo & Wersäll 1970). Hier findet sich jedoch lediglich eine Afferenz (B-Faser) für alle B-Zellen. Diese Afferenz terminiert in der dorsolaterale Zone des ELL (Bell 1989). Die Afferenzen der ampullären Organe (ventrolaterale Zone des ELL) und Knollenorgane (Nucleus des ELL) terminieren bei Mormyriden ebenfalls im ELL (Bell & Szabo 1986). Alle Areale des ELL werden ipsilateral innerviert (Bell & Russell 1978).

1.3. *Gnathonemus petersii*

Der in dieser Arbeit vornehmlich untersuchte Fisch *Gnathonemus petersii*, oder Elefantenrüsselfisch, gehört zu der Familie der Mormyridae. Fische dieser Art werden bis zu 23 cm lang, werden als dunkelbraun mit fingerartig verlängertem Kinn beschrieben, wobei dieser Fortsatz sehr beweglich und das Maul klein und



rund ist (Sterba 1990). *Gnathonemus petersii* (Abbildung 1.2) lebt nachtaktiv und jagt Insektenlarven, die er hauptsächlich im Benthos der von ihm bewohnten Flüsse findet (Corbet 1961; Moller et al. 1979; Okedi 1971). Aufgrund seiner nachtaktiven Lebensweise bietet ihm die aktive Elektroortung eine gute Alternative zur visuellen Jagd, während er am Tage eher versteckt lebt. Vorkommensgebiete von *Gnathonemus petersii* sind Flüsse Westafrikas (Abbildung 1.2) von Zaire und Kamerun bis zum Niger (Sterba 1990).

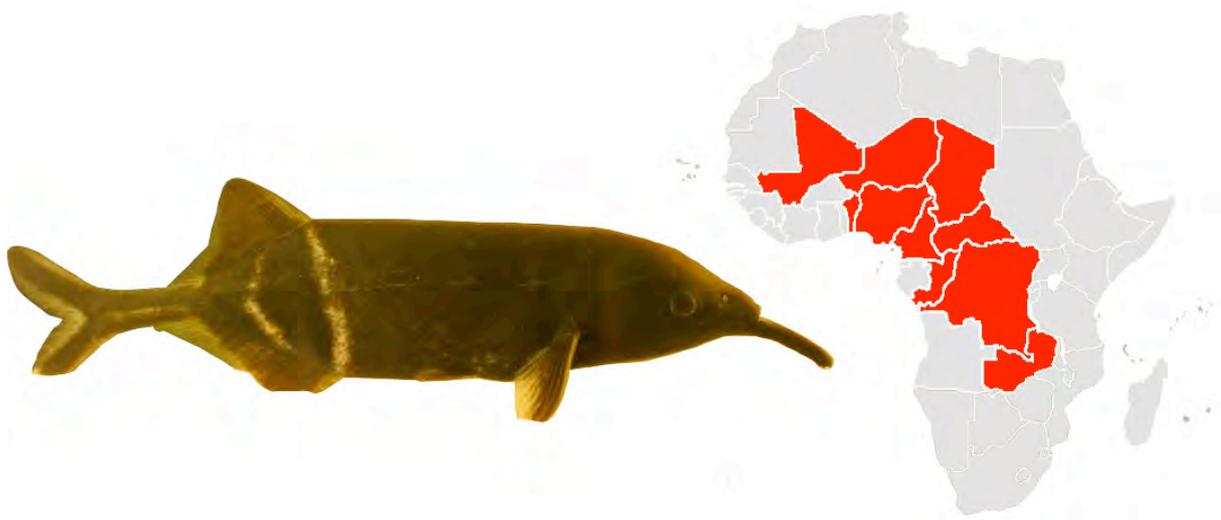


Abbildung 1.2: *Gnathonemus petersii* zeichnet sich durch die dunkle Hautfärbung, die beiden weißen Streifen zwischen den Ansatzstellen der Rücken- und Afterflosse sowie dem länglichen Kinnfortsatz aus. Sein Verbreitungsgebiet sind Süßwasserhabitats in Westafrika (rot markierte Staaten: Länder in denen *Gnathonemus petersii* gefunden wurde (www.fishbase.org, Stand: März 2008)).

1.4. Das Verhalten von *Gnathonemus petersii* bei der Elektroortung

Gnathonemus petersii benutzt die Elektroortung zur Futtersuche und zur Untersuchung fremder Objekte (von der Emde 1999; von der Emde & Bleckmann 1998). Dabei wird der Einsatz unterschiedlicher Körperregionen deutlich. Objekte, die dem Fisch unbekannt sind, werden oft näher untersucht, indem der Körper an ihnen vorbeigezogen wird. Diese sogenannten *probing motor acts* wurden von Toerring und Belbenoit (1979) und von Toerring und Moller (1984) zusammengefasst. Dabei nimmt der Fisch unterschiedliche Positionen zum zu



untersuchenden Objekt ein. Eine Möglichkeit ist dabei das *chin probing*, wobei das Objekt frontal mit dem Kopf untersucht wird und das weite elektrische Feld in der Kopffregion ausgenutzt wird. Als weitere Möglichkeit untersucht der Fisch in sogenannten *va-et-vient*-Bewegungen das Objekt. Diese können zum einen lateral stattfinden, das heißt es findet eine Bewegung mit der Körperseite entlang des Objektes statt, oder sie können radial sein, wobei der Schwanz auf das Objekt zeigt und der Fisch vor und zurück schwimmt. Weitere Möglichkeiten sind das Umschwimmen des Objektes oder das kurze seitliche Anschwimmen, sowie das stationäre Betrachten des Objektes. Alle diese Methoden der Objektuntersuchung projizieren das elektrische Abbild des unbekanntes Objektes auf große Teile der Körperoberfläche, wodurch detaillierte Informationen erhalten werden können.

Je nach Situation verändert *Gnathonemus petersii* auch die EOD-Rate. In Situationen, in denen der Fisch ruht und keine neuen Umweltreize erhält, liegen die EOD Frequenzen sehr niedrig und sind unregelmäßig. Schwimmt der Fisch und sucht seine Umgebung ab steigt die Frequenz der Entladungen und damit auch die zeitliche Auflösung der elektrischen Einzelbilder auf der Haut. Bei der Exploration unbekannter Gegenstände steigt die EOD-Frequenz weiter und wird sehr regelmäßig. Die Frequenzen bewegen sich dabei in einem Spektrum von etwa 10 bis 80 Hz (Röver 2005; von der Emde 1992; von der Emde & Schwarz 2002).

Dass der elektrische Sinn tatsächlich mit dem Futtersuchverhalten zusammenhängt, konnten von der Emde & Bleckmann (1998) mit Hilfe von Ausschaltversuchen zeigen. Allerdings werden, wenn die Verwendung anderer Sinne möglich ist, diese auch eingesetzt. Wurde der elektrische Sinn durch hochfrequente elektrische Störungen maskiert, war der Fisch jedoch weniger gut in der Lage Futter zu finden.

Sowohl Futter als auch Objekte untersucht der Fisch hauptsächlich mit seinem Gesichtsbereich. Auffallende Regionen im Gesicht sind dabei der Kinnfortsatz, auch Schnauzenorgan genannt, sowie der Bereich zwischen Maulöffnung und Nasenlöchern: die Nasalregion. Diese beiden Körperregionen werden einer Hypothese nach als elektrofoveale Regionen angesehen (von der Emde & Schwarz 2001).



1.5. Die Fovea-Hypothese

Als Fovea wird im engen Sinn die Sehgrube auf der Retina von Vertebraten bezeichnet. An dieser Stelle befindet sich der Punkt des schärfsten Sehens. Dies wird durch eine stark erhöhte Dichte an Photorezeptoren erreicht, besonders durch Zapfen (Findlay & Gilchrist 2003). Während das Zentrum der Fovea komplett Stäbchenfrei ist, liegen in der Peripherie sehr wenige vereinzelte Stäbchen. Die Anteile davon variieren von Tier zu Tier (Heldmaier & Neuweiler 2003). Als Stelle mit den meisten Photorezeptoren wird die Fovea anhaltend auf den Bereich des höchsten Interesses in der Umwelt gelenkt. Dazu gehören Suchbewegungen und „abscannen“ von Interessantem (Yarbus 1967). Die Bewegungen, die das Auge vollführt um die Umwelt abzusuchen oder ein Objekt detailliert mit Hilfe der Fovea zu untersuchen, werden Sakkaden genannt und kommen in frei beweglichen Augen vor (Wade et al. 2003).

Seit einigen Jahren werden die Begriffe ‚Fovea‘ und ‚Sakkade‘ auch losgelöst vom Auge benutzt. Dabei werden die Leistungen anderer Sinnessysteme mit denen der visuellen Fovea verglichen. So können Ansammlungen von Rezeptorzellen eine höhere sensorische Auflösung für ein Tier bedeuten. Dies wurde erfolgreich am Sternmull gezeigt, der eine taktile Fovea auf dem namensgebenden Stern um sein Maul herum vorweist (Catania & Kaas 1997). Hier wird das elfte Paar Tentakel, ventral des Mundes gelegen, als taktile Fovea genutzt und Futter so aufgespürt und überprüft, bevor es in das Maul gelangt (Catania & Remple 2004). Auch bei Fischen wurde der Begriff der Fovea schon auf ein anderes System übertragen. So konnten Castélló et al. (2000) eine stark erhöhte Elektrorezeptordichte am Kopf des Messerfisches *Gymnotus carapo* zeigen. Weitere Untersuchungen brachten das Ergebnis, dass hier hochsensitive Stellen, im Vergleich mit anderen Körperregionen, vorliegen. Diese beschränken sich auf das Gesicht, also den Teil des Körpers der zur Orientierung und Futtersuche beziehungsweise -aufnahme am Wichtigsten ist.

Auch die visuelle Fovea kann noch zusätzliche Spezialisierungen erfahren. So liegt die Fovea von Weidegängern in horizontaler Balkenform angeordnet (*visual streak*), um ihnen zu ermöglichen den Bereich am Horizont nach Prädatoren



abzusuchen (Heldmaier & Neuweiler 2003), während Tauben zwei Foveae besitzen, von denen - durch eine ebenfalls zweigeteilte Linse - die eine nach oben fokussiert, um Prädatoren zu erkennen, die andere bei der Futtersuche den Boden absucht (Blough 2001; Jager & Zeigler 1991).

Die Hypothese über foveale Bereiche auf der elektrosensitiven Haut von *Gnathonemus petersii* stammt aus der gleichen Überlegung. Von der Emde und Schwarz (2002) fanden, unter anderem basierend auf Daten von Harder (1968), dass der Kopf des Fisches mit deutlich höheren Zahlen an Elektrosensoren bestückt ist, als der Rest des Körpers. Des Weiteren konnten auf einer speziellen Struktur des Kopfes, dem Schnauzenorgan, noch stärker erhöhte Elektrosensordichten gefunden werden.

Die Hypothese wurde dahin gehend erweitert, dass zwei Regionen als foveale Strukturen in Frage kommen. Als erste Fovea wurde das Schnauzenorgan als exponierte Struktur mit stark erhöhter Rezeptordichte in Betracht gezogen, als zweite Fovea die Region zwischen Maulöffnung und Nasenlöchern auf dem Gesicht des Fisches, die Nasalregion. Dabei könnten beide Regionen unterschiedliche Aufgaben erfüllen. Analog zur geteilten Taubenfovea (Blough 2001; Jager & Zeigler 1991) erscheint das Schnauzenorgan geeignet als Nahbereichsfovea, während die Nasalregion als Fernbereichsfovea geeignet wäre (von der Emde & Schwarz 2002).

Einige weitere Punkte sprechen für die Existenz zweier solcher elektrosensitiver Foveae: Die hohen Elektrosensordichten an den genannten Körperstellen gehen einher mit starker Überrepräsentierung der Regionen im ELL (*electrosensory lateral line lobe*), dem für die aktive Elektroortung ersten zuständigen Gehirnzentrum (Bacelo et al. accepted). Die Haut der entsprechenden Regionen unterscheidet sich in ihren elektrophysikalischen Eigenschaften von anderen Hautregionen. So findet man auf dem Schnauzenorgan und auf der Nasalregion deutlich höhere resistive, wie auch kapazitive Widerstände der den Rezeptor umgebenden Haut, wodurch möglicherweise ein verbesserter Stromfluss in die Rezeptorpore ermöglicht wird (von der Emde & Schwarz 2002). Außerdem leitet schon die physikalische Beschaffenheit des Fischkörpers das elektrische Feld so um, dass die Feldlinien in stark erhöhter Dichte im Kopfbereich auftreten. Diese Feldgeometrie verdankt



der Fisch seiner zugespitzten Körperform, dem als Antenne wirkenden Schnauzenorgan, sowie dem stets offenen Maul, welches einen geringen Widerstand darstellt (Pusch et al. 2008). Teile dieses Effektes wurden ebenfalls bereits für den Gymnotiden *Gymnotus carapo* (Castelló et al. 2000) beschrieben und auch für *Gnathonemus petersii* in letzter Zeit untersucht (Pusch 2006; Pusch et al. 2008). Abschließend lassen sich Verhaltensweisen von *Gnathonemus petersii* während der Futtersuche und Exploration der Umwelt und spezieller Objekte anführen, die eine wichtige Rolle des Schnauzenorgans, aber auch der Nasalregion vermuten lassen und das Schnauzenorgan als Nahfokussystem, die Nasalregion als Fernfokussystem erscheinen lassen (Hollmann 2007).

Ziel dieser Arbeit war es, drei wichtige Punkte der Fovea-Hypothese bei *Gnathonemus petersii* herauszuarbeiten. Der erste Teil beschäftigt sich mit der Feststellung der Elektrozepthordichten in verschiedenen Körperregionen des Fisches. Dabei sollten detaillierte Daten aus den fovealen Regionen Schnauzenorgan und Nasalregion sowie einer Referenzregion (Rücken) aufgenommen werden. Damit sollte ein Analogon zu den stark erhöhten Photorezeptordichten in der visuellen Fovea des Wirbeltierauges geschaffen werden.

Im zweiten Teil der Arbeit sollten, mittels Semi-Dünnschnitten, die Unterschiede im Aufbau und in der Größe der Mormyromasten unterschiedlicher Körperregionen untersucht werden. Wiederum wurden das Schnauzenorgan und die Nasalregion als foveale Regionen untersucht und mit dem Rücken als nicht-foveale Region verglichen. Im Vergleich zur visuellen Fovea sollten solche histologischen Unterschiede analog zum ausschließlichen Vorhandensein von Zapfen in der fovealen Region diskutiert werden.

Im abschließenden dritten Teil wurde das Verhalten von *Gnathonemus petersii* bei der Futtersuche, bei der Futteraufnahme und bei der Untersuchung von unbekannten Objekten beobachtet. Anhand dieser Versuche sollten die funktionellen Aufgaben - ob es sich tatsächlich um ein Nahbereichs-Detektionssystem im Schnauzenorgan und ein Fernbereichs-Detektionssystem in der Nasalregion handelt - der beiden elektrozepthiven Foveae herausgefunden werden. Ein weiteres Ziel dieser Versuche war es, Verhaltensweisen, die eng mit dem Vorhandensein einer visuellen Fovea verbunden sind, mit dem Verhalten des



Fisches zu vergleichen. Dazu gehören pendelartige Bewegungen des Schnauzenorgans, so wie sie bei sakkadischen Suchbewegungen des Auges auftreten, aber auch Körperhaltungen, die den Einsatz der beiden elektrosensitiven Foveae begünstigen.



2. Material und Methoden

Für die Versuche wurde der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* verwendet. Die Experimente zur Unterstützung der Fovea-Hypothese teilten sich in drei Hauptgebiete ein: Erstens die Untersuchungen der elektrosensitiven Epidermis, in denen die Oberflächenstrukturen und Rezeptororganendichten auf unterschiedlichen Körperregionen verglichen wurden, zweitens die histologischen Untersuchungen der Rezeptororgane der selben Körperregionen mittels Semi-Dünnschnitten und drittens Verhaltensversuche zur Einordnung der Aufgabe, die die hypothetisierten Fovearegionen erfüllen.

Die Fische wurden vor den Versuchen in Gruppenaquarien von 120 l bei einer Wassertemperatur von 26 ± 1 °C, einer Leitfähigkeit von 100 ± 10 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 12 : 12 h gehältert. Als Futter wurden gefrorene Chironomidenlarven gegeben. Alle Tiere waren Wildfänge aus verschiedenen, nicht näher definierten Regionen Westafrikas und wurden von einem kommerziellen Aquaristikgroßhändler bezogen (Aquarien Glaser, Rodgau, Deutschland).

2.1. Erster Versuchsteil – Oberflächenuntersuchung der Rezeptororgane

2.1.1. Versuchsfische

Als Versuchstiere für die Dichtebestimmung der Mormyromasten dienten 20 *Gnathonemus petersii*. Die Fische hatten Standardlängen (Maulöffnung bis Schwanzgabelung) von 6 bis 18 cm bei Schnauzenorganlängen von 0,8 bis 1,8 cm. Elektronenmikroskopische Aufnahmen wurden an drei weiteren Fischen durchgeführt.



2.1.2. Probenbereitstellung

Sechs von 20 Fischen wurden aus elektrophysiologischen Versuchen übernommen. In diesen Fällen waren die Tiere bereits tot, die zu untersuchenden Hautregionen jedoch noch vollständig erhalten. Die restlichen Tiere wurden speziell für diesen Versuch getötet. Dazu wurden die Fische in einem Plastikaquarium (2 l) mit einer MS222-Lösung (10% Stocklösung in Aquarienwasser) anästhesiert und ihnen, sobald die Betäubung eingesetzt hatte, 0,5 - 1 ml unverdünnte MS222-Stocklösung (Zusammensetzung siehe Anhang A.3.) subkutan appliziert.

2.1.3. Gewinnung der Hautproben zur Auszählung

Die vollständigen Fische wurden für 3 bis 5 Tage zur Fixierung in eine 2%ige Glutardialdehydlösung (siehe Anhang A.1.) zur Fixierung gelegt. An fixierten Mormyriden lässt sich die elektrorezeptive Epidermis der Fische, inklusive der Elektrorezeptorporen leicht entfernen (Harder 1968). Die Präparation der Epidermisstücke (Abbildung 2.1) erfolgte mit Feder- und Spitzpinzetten unter dem Binokular (Leica MZ8) bei 6-facher Vergrößerung, in einer Schale mit Phosphatpuffer (PBS, Rezept siehe Anhang A.2.). Die Epidermis des Schnauzenorgans wurde komplett abpräpariert. Dafür wurde die Haut an der Basis des Schnauzenorgans rundum eingeschnitten und von der Basis zur Spitze ein ventraler Schnitt mit dem Skalpell durchgeführt.

Die Epidermis der Nasalregion wurde von der Maulöffnung des Fisches bis zur Höhe der Augen sowie lateral unterhalb der Augen losgelöst. Vom Rücken wurden mittig Stücke von mindestens 1 cm Länge entnommen (Abbildung 2.1). Die so gewonnenen Epidermisstücke wurden ausgebreitet auf Glasobjektträger mit etwas Wasser gelegt und mit Deckgläschen abgedeckt.

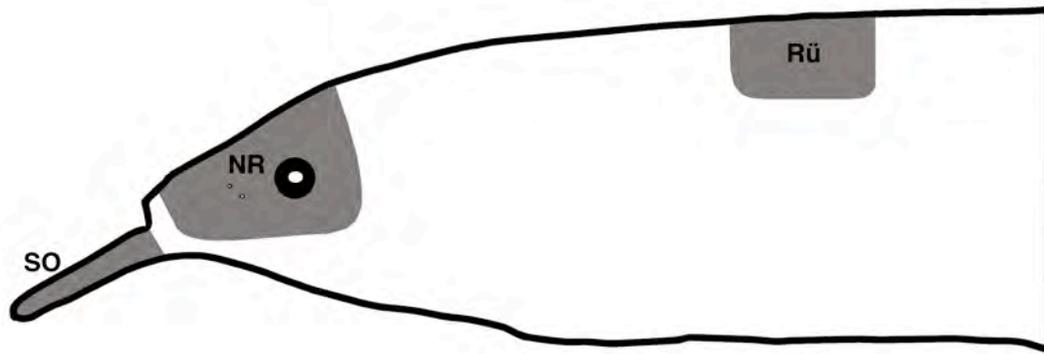
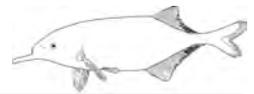


Abbildung 2.1: Die untersuchten Regionen auf der elektrosensitive Epidermis von *Gnathonemus petersii*. SO = Schnauzenorgan, NR = Nasalregion, Rü = Rücken

2.1.4. Datenerhebung und Auswertung der Hautpräparate

Die Epidermisstücke wurden unter dem Mikroskop (Leica DMLB) bei 10facher Vergrößerung mit einer Digitalkamera (Canon EOS 300D) serienweise so fotografiert, dass sich die Einzelbilder leicht überlappten. Die Bilder wurden später am Computer auf 10% ihrer Größe transformiert (Graphic Converter, Lemke Software, Germany) um die Dateigrößen überschaubar zu halten und damit die Bearbeitung zu gewährleisten. Anschließend wurden die Einzelbilder anhand der Überlappungen zusammengesetzt. So entstand ein Gesamtbild das den präparierten Epidermisstücken entsprach (Abbildung 2.2).

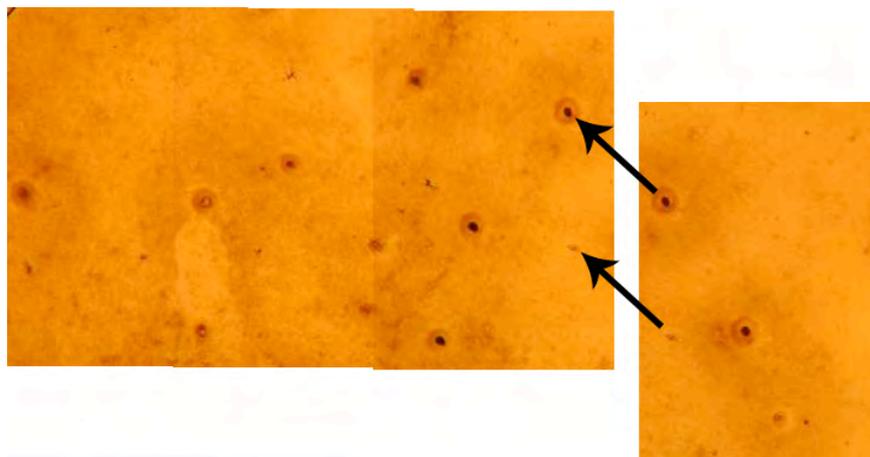


Abbildung 2.2: Art der Zusammensetzung von Einzelbildern zum auswertbaren Gesamtbild. Bei den dunklen Punkten mit hellerem Rand handelt es sich jeweils um einen Mormyromasten.



Die so entstandenen Gesamtbilder der Hautstücke wurden auf die Dichte und Beschaffenheit der Rezeptoren hin ausgewertet (Adobe Photoshop CS). Dabei wurde das Schnauzenorgan in vier Streifen (oben, unten, rechts, links) sowie zehn Zonen von je 10% Schnauzenorganlänge von der Spitze (1) bis zur Basis direkt unter dem Maul (10) eingeteilt (Abbildung 2.3). Als Orientierung diente dabei ein immer auftretender dunkler Streifen auf der dorsalen Seite des Schnauzenorgans. Die Nasalregion wurde in eine vordere und eine hintere Zone eingeteilt, die durch die Nasenlöcher getrennt wurde, sowie jeweils drei Zonen in lateraler Richtung (links, rechts, oben) die ebenfalls durch die Nasenlöcher getrennt waren (Abbildung 2.3). Als Referenzregion wurde der Rücken untersucht. In allen Regionen wurde die Anzahl Mormyromasten pro Quadratmillimeter bestimmt, indem möglichst große rechteckige Ausschnitte aus den jeweiligen Regionen bestimmt, vermessen und ausgezählt wurden. Die Ergebnisse wurden jeweils auf die Dichte pro Quadratmillimeter umgerechnet.

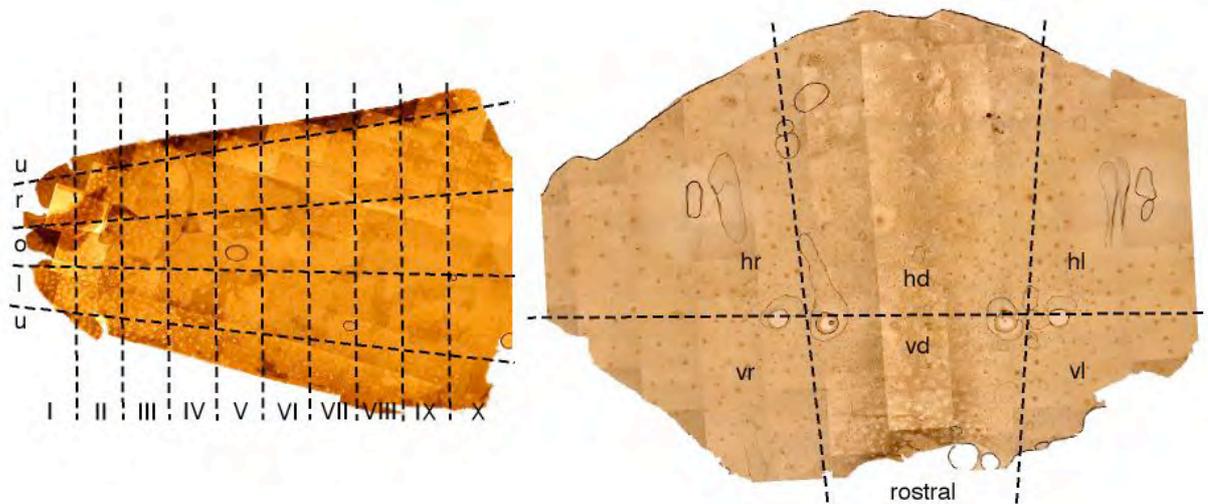


Abbildung 2.3: Aufteilung der Präparate in Messzonen. a) die vier mal zehn vermessenen Zonen auf dem Schnauzenorgan, b) die sechs vermessenen Zonen auf der Nasalregion. hr = hinten rechts, hd = hinten dorsal, hl = hinten links, vr = vorne rechts, vd = vorne dorsal, vl = vorne links, u = unten/ventral, l = links, o = oben/dorsal, r = rechts, I - X = Zonen 1 bis 10 auf dem Schnauzenorgan.

Für die Bestimmung der Durchmesser der äußeren und der inneren Porenbreite eines Mormyromasten wurden die nicht verkleinerten Originalbilder der Hautstücke benutzt. Hierbei wurden aus jeder Zone drei zufällig ausgewählte Rezeptoren jeweils dreimal digital vermessen (ImageJ 1.36b, National Institutes of



Health, USA). Dabei wurden der innere sowie der äußere Durchmesser je einmal horizontal, vertikal und diagonal gemessen und diese Daten gemittelt (Abbildung 2.4). Um die Ausgabe der Daten in μm und nicht in Pixel zu erhalten, wurde im Programm zuvor ein gemittelter Maßstab angegeben.

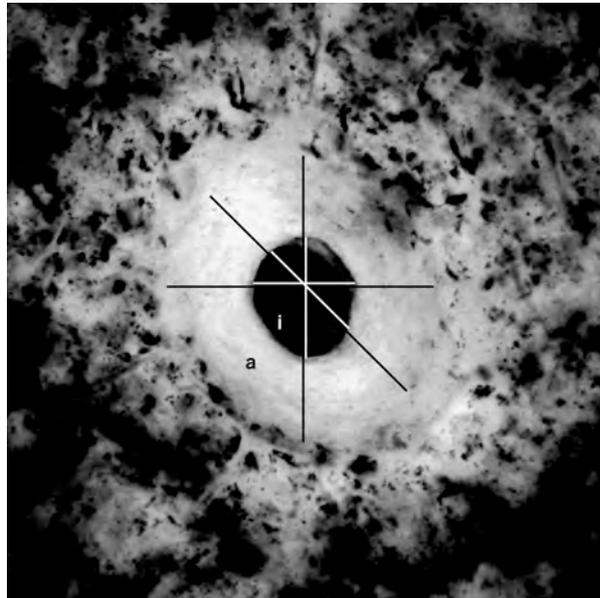


Abbildung 2.4: Mormyromast mit den, für die Bestimmung der Porendurchmesser, gemessenen Achsen. Die Achsen sind durch die schwarzen und weißen Linien angedeutet. Gemessen wurden die Durchmesser der inneren (i, schwarzer Kreis, weiße Striche) und äußeren (a, weißer Aussenkreis, schwarze Striche) Pore. Bild aus Darstellungsgründen in schwarz/weiß mit erhöhtem Kontrast.

2.1.5. Rasterelektronenmikroskopie der elektrozepativen Epidermis

Die Proben von zwei Fischen wurden für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen vorbereitet. Dafür wurden zunächst komplette Fische für mindestens eine Woche in einer 2%igen Glutardialdehydlösung fixiert. Aus den fixierten Fischen wurden Hautproben der zu untersuchenden Körperregionen mit einem Skalpell herauspräpariert und einen weiteren Tag fixiert. Die, maximal einen Zentimeter im Durchmesser messenden, Probenstücke wurden dann in einer aufsteigenden Alkoholreihe (Ethanol) getrocknet und in das chemische Trockenmittel Hexamethyldisilazan überführt. Abschließend wurden die Haut-

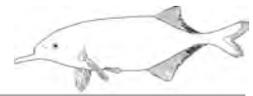


stücke über Nacht im Excikator getrocknet (Durchführungsprotokoll siehe Anhang A.4.).

Die Untersuchungen am Elektronenmikroskop (Cambridge 2000) fanden unter einer LaB₆-Kathode (15kV) statt. Die Proben wurden mit einer Digitalkamera (Canon EOS 300D) mit Zusatzadapting photographiert und am Computer bezüglich Helligkeit und Kontrast nachbearbeitet und qualitativ ausgewertet (Adobe Photoshop CS). Detailaufnahmen des Schnauzenorgans wurden ebenfalls überlappend angefertigt, so dass sie, wie die Epidermispräparate, am Computer zu einem Gesamtbild zusammengebaut werden konnten. Diese Gesamtbilder wurden quantitativ auf die Dichte der ampullären Rezeptoren untersucht. Hierbei wurde das Schnauzenorgan, wie schon bei der Dichtebestimmung der Mormyromasten, in zehn 10% Ringe aufgeteilt. Aufgrund des Verfahrens war eine getrennte Auswertung nach lateral, ventral und dorsal nicht möglich.

2.1.6. Vergleich mit anderen Arten

Um herauszufinden ob die ungleiche Rezeptorenverteilung lediglich eine Spezialisierung von *Gnathonemus petersii* ist oder auch bei anderen Mormyriden vorkommt, wurden weitere Arten, wie oben beschrieben, auf ihre Rezeptorendichte untersucht. Die Fische wurden alle seit längerer Zeit in unterschiedlichen Fixativen aufbewahrt. Untersucht wurde jeweils ein Exemplar von *Pollimyrus adpersus*, *Marcusenius sudanensis*, *Brienomyrus cabre* und *Stomatorhinus walkeri*. Es wurde jeweils Epidermis vom Kinn, von der Stirn und vom Rücken präpariert und die Mormyromastendichten bestimmt. Für die Untersuchung der Kinnregion wurde bei diesen Arten ausschließlich die Spitze des Kinns untersucht und es wurde keine Unterteilung in Zonen unternommen.



2.2. Zweiter Versuchsteil – Morphologie der Rezeptororgane

2.2.1. Versuchsfische

Die histologischen Untersuchungen wurden an vier Tieren mit Standardlängen von 5,6 bis 12,3 cm (Schnauzenorganlängen von 0,7 bis 1,0 cm) durchgeführt.

2.2.2. Probenbereitstellung

Die Fische wurden, wie unter 2.1.2 beschrieben, speziell für diese Versuche getötet. Anschließend wurden die Tiere für eine Woche in 2%iger Glutardialdehydlösung (siehe Anhang A.1.) fixiert. Die zu untersuchenden Hautstücke vom Schnauzenorgan, aus der Nasalregion und vom Rücken (Abbildung 2.1) wurden später mit einem Skalpell unter dem Binokular (Leica MZ8) entnommen. Dabei wurden die Fische konstant unter Phosphatpuffer (PBS, siehe Anhang A.2.) gehalten um ein Austrocknen der Haut und somit Veränderungen der Strukturen zu verhindern. Bei der Präparation wurden Proben bis einige Millimeter unter der Haut entnommen, um zu gewährleisten, dass die Epidermis mit den Elektrorezeptororganen enthalten war.

2.2.3. Einbettung und Semi-Dünnschnitte

Die fertig präparierten Hautstücke wurden zunächst für einen weiteren Tag in 2%igem Glutardialdehyd fixiert, bevor sie in Phosphatpuffer gewaschen und, zur Erlangung eines besseren Kontrastes in den späteren Schnitten (Romeis 1989), mit Osmiumtetroxid (2%) bei 0°C nachfixiert wurden. Anschließend wurden die Hautstücke in einer aufsteigenden Alkoholreihe (Ethanol) getrocknet und schrittweise in das Einbettungsmedium Spurr-Resin (Spurr 1969) überführt (detailliertes Protokoll siehe Anhang A.6.). Die Präparate wurden in eine Silikon-Einbettform gegeben, mit Spurr-Resin bedeckt und für mindestens 24 Stunden im



Trockenschrank (Memmert) bei 60°C zur Polymerisierung des Harzes, aufbewahrt. Die Zusammensetzung des Vier-Komponenten-Epoxidharzes (Sigma-Aldrich Spurr-Kit) wich von dem vom Hersteller empfohlenen Mischverhältnis ab. Die hier verwendete Zusammensetzung (siehe Anhang A.5.) hatte sich in der Einbettung von Epidermisproben schwach-elektrischer Fische bereits bewährt (J.P. Denizot, persönliche Mitteilung).

Die Proben wurden mit einem Diamantmesser (Diatome Histo HI 3683) am Mikrotom (Microm HM355) geschnitten. Die erhaltenen Semi-Dünnschnitte (1 µm) wurden mit Hilfe einer Präparationsnadel in Wassertropfen auf Glasobjektträger (Roth, geschnitten, Mattrand) übertragen. Die Objektträger wurden zum Trocknen auf eine Heizplatte (Robax Hotplate CT10) bei etwa 40°C gelegt. Getrocknete und glatt auf dem Objektträger aufliegende Schnitte, wurden mit einer Toluidinblau-Stocklösung (siehe Anhang A.7.) für etwa 1-2 Minuten auf der Heizplatte gefärbt und überschüssiger Farbstoff mit *aqua demin.* abgewaschen.

2.2.4. Datenerhebung und Auswertung

Die Schnittserien wurden auf Vorhandensein von Mormyromasten unter dem Mikroskop bei 100facher Vergrößerung überprüft. Serien, in denen komplette Mormyromasten aufgeschnitten waren, wurden fortlaufend unter dem Mikroskop (Leica DMLB) bei 200facher Vergrößerung digital fotografiert (Canon EOS 300D). Für jeden der vier Fische wurden aus jeder zu untersuchenden Hautregion jeweils drei Mormyromasten zufällig für die Auswertung ausgewählt. Da aus den Proben vor Anfertigung der Schnitte nicht immer ersichtlich war, ob Mormyromasten enthalten waren, konnten nicht aus allen Regionen ausreichend viele Rezeptoren ausgewertet werden. Vor allem in den Proben vom Rücken fehlen, aufgrund der geringen Rezeptordichte, Daten. Die Bilder wurden einzeln auf verschiedene Parameter hin am Computer vermessen (ImageJ 1.36b, National Institutes of Health, USA). Bei diesen Parametern handelte es sich um die Ausdehnungen des gesamten Organs, des Kanals, der inneren und äußeren Kammer, der A- und B-Zellen sowie der Epidermis (Abbildung 2.5). Zusätzlich wurde die Ausdehnung der subsensorischen Plattform an der Basis des Organs



gemessen und die Anzahl der A- und B-Zellen festgehalten. Für die Ausdehnung aller genannten Kompartimente wurden, mit Ausnahme der Epidermis (nur Dicke = Länge), jeweils die Breite und die Höhe vermessen.

Die einzelnen Kompartimente wurden in jedem einzelnen Schnitt gemessen, so dass die jeweiligen Höhen und Breiten in Verlaufskurven aufgetragen werden konnten. Über diese Kurven wurden, zur Näherung an die Form, idealisierte Polynome 2. Grades (für die Länge der subsensorischen Plattform aufgrund ihrer Form 4. Grades) gelegt. Aus der Formel der Kurven wurden die Wendepunkte und damit die Maxima der Kurven berechnet. Für die Länge des Kanals und der subsensorischen Plattform bedeutete der Wendepunkt das Minimum, da diese Strukturen sich zur Mitte des Rezeptors hin verkürzten.

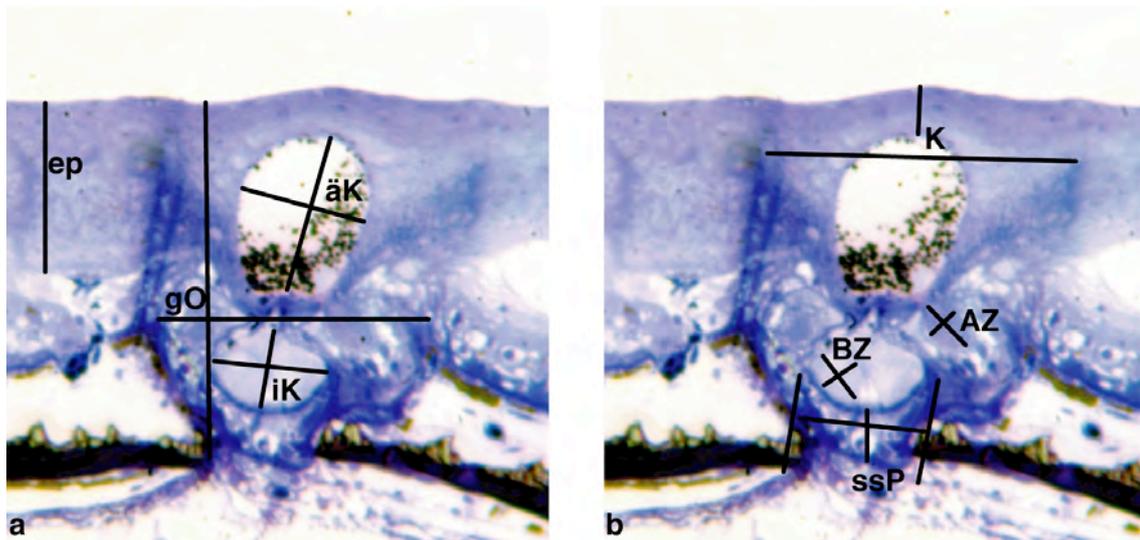


Abbildung 2.5: Gemessene Parameter in den Semi-Dünnschnitten der Mormyromasten. a) ep = Epidermis, äK = äußere Kammer, iK = innere Kammer, gO = gesamtes Organ, b) K = äußerer Kanal, AZ = A-Zelle, BZ = B-Zelle, ssP = subsensorische Plattform. Die Striche beschreiben die Messrichtungen.

Als Formparameter wurde zum einen ein Index aus Breite/Länge gebildet und mit dem Wert 1 verglichen, der in diesem Verhältnis für eine Runde Form steht.

Des Weiteren wurden für die Kurven die halbmaximalen Höhen berechnet und an dieser Stelle die halbmaximale Breite bestimmt. Der daraus resultierende Index halbmaximale Kurvenbreite/halbmaximale Kurvenhöhe konnte ebenfalls als Formparameter herangezogen werden. Der Halbmaximalenindex beschrieb für die Breitenmessungen der Rezeptorenkompartimente die Form des



Kompartiments von oben (von der Epidermis aus) gesehen, für die Längenmessungen der Rezeptorenkompartimente die Form des Kompartiments von der Seite. Letzteres entspricht demselben Parameter wie der Index aus den beiden Kurven (Breite/Länge) und konnte so zum Vergleich herangezogen werden.

Halbmaximalenindizes um eins entsprechen demnach einer runden Ausdehnung des gemessenen Rezeptorkompartiments, höhere Indizes beschreiben dagegen breitere; niedrigere beschreiben länglichere Formen.

2.3. Dritter Versuchsteil – Verhaltensversuche

2.3.1. Versuchsfische

Für die Verhaltensversuche wurden sieben Individuen von *G. petersii* mit Standardlängen von 9,7 bis 15,4 cm und Schnauzenorganlängen von 0,7 bis 1,5 cm eingesetzt. Vor den Versuchen wurden die Fische vereinzelt und in ihre Versuchsbecken (120l) gesetzt. Dort hatten sie jeweils etwa eine Woche zur Eingewöhnung. Die Leitfähigkeit des Wassers betrug, wie auch in der Gruppenhaltung, $100 \pm 10 \mu\text{S}/\text{cm}$, die Wassertemperatur $26 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$. Der Hell-Dunkel-Rhythmus von 12 : 12 h wurde ebenfalls beibehalten allerdings so verschoben, dass die Versuche Nachmittags im Dunkeln stattfinden konnten.

2.3.2. Versuchsbecken

Die Aquarien (120l) waren in zwei Teile aufgeteilt. Im Wohnbereich, der etwa ein Drittel des Aquariums ausmachte, konnte der Fisch sich während der Zeit zwischen den Versuchen aufhalten. Hier wurden Pflanzen und Plastikröhren als Verstecke angeboten. Durch eine Trennwand aus Fliegengitter abgetrennt, jedoch durch eine Öffnung im Fliegengitter (8 cm x 8 cm) zugänglich, befand sich der Versuchsbereich. Je nach Versuchsdurchgang war dieser Teil des Aquariums leer (ohne Gang) oder es wurde ein kleineres Glasaquarium (30 cm x 20 cm)



umgedreht hineingestellt (mit Gang) (Abbildung 2.6). So entstand entweder ein freier Schwimmraum oder ein „Rundgang“ entlang der Außenwand, dem der Fisch folgen konnte. Die Wasserhöhe wurde in allen Versuchsdurchgängen dem inneren Aquarium angepasst und betrug somit 20 ± 2 cm. Dies sollte verhindern, dass die Versuchstiere während der Versuche über das kleine Becken schwammen.

2.3.3. Versuchsdurchführung

Der Fisch bekam im Versuch die Aufgabe durch den Versuchsteil des Beckens zu schwimmen und Suchbewegungen mit dem Schnauzenorgan durchzuführen. Um diese Suchbewegungen zu initiieren wurden im Versuchsteil rote Chironomidenlarven angeboten oder ein Objekt aus Plastik oder Metall präsentiert. Mit einer HD-Videokamera (Sony HDR-HC3EK) wurde dieses Kompartiment entweder von oben oder von der Längsseite des Aquariums gefilmt. Jeder Fisch durchschwamm acht Versuche (Fisch 1: 16 Versuche) von denen jeder Versuch 30 Durchgänge hatte. Die Versuche wurden so kombiniert, dass jeder Fisch jeweils zweimal von oben mit Gang beziehungsweise ohne Gang, sowie zweimal von der Seite mit oder ohne Gang gefilmt wurde (Fisch 1: jeweils viermal). Die 30 Durchgänge pro Versuch waren gleichmäßig in drei Kategorien eingeteilt. Entweder wurde ein Objekt (verschiedene dreidimensionale Objekte aus Plastik oder Metall) angeboten (Situation o), welches immer im Fokus der Kamera stand oder es wurde Futter im Fokus der Kamera angeboten (Situation f+) oder es wurde Futter außerhalb des Kamerabildes deponiert (Situation f-). Dies garantierte sowohl reine Suchbewegungen (f-) als auch Fresssituationen (f+) sowie das Untersuchen von Objekten (o).

Um den visuellen Sinn bei der Futtersuche auszuschließen wurden die Versuche im Dunkeln durchgeführt. Dabei diente eine Infrarotlampe (Elbex ELIR 1385/30) der Ausleuchtung des Aquariums um im *Night-Shot-Modus* der Kamera filmen zu können. Das Spektrum der Infrarotlampe lag, mit 880 nm (Herstellerangabe), in einem Bereich, den *Gnathonemus petersii* nicht sehen kann (Ciali et al. 1997). Der Geruchssinn der Fische konnte nicht vollständig ausgeschaltet werden. Um



olfaktorische Hinweise zu minimieren wurden die aufgetauten Chironomidenlarven in Sieben unter fließendem Wasser mehrfach durchgewaschen.

Allgemein kann vorausgesetzt werden, dass weder visuelle noch olfaktorische Hinweise einen eindeutigen Einfluss auf die Suchaktivität per aktiver Elektroortung von *Gnathonemus petersii* haben (von der Emde & Bleckmann 1998).

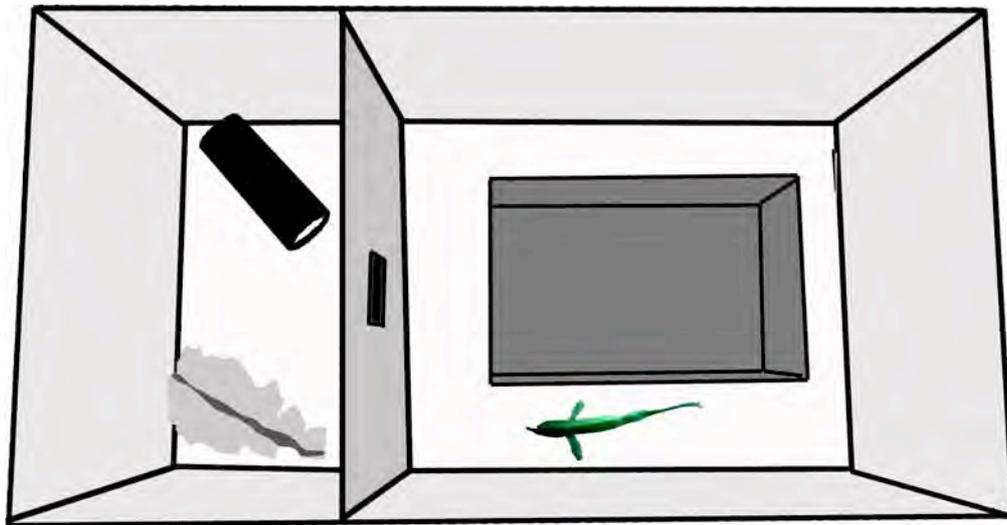


Abbildung 2.6: Versuchsaufbau für die Verhaltensversuche (Aufsicht). Auf der linken Seite befindet sich der Wohnbereich, durch eine Trennwand mit Öffnung vom Versuchsbereich getrennt. Im Versuchsbereich wurde, je nach Durchgang, ein Glasaquarium positioniert um dem Fisch einen „Rundgang“ anzubieten, oder das Glasaquarium herausgenommen, damit der Fisch im freien Wasser schwimmen kann.

2.3.4. Datenerhebung und Auswertung

Die Filme aus den Verhaltensversuchen wurden von der Videokamera (Sony HDR-HC3EK) mit einer Videobearbeitungssoftware (iMovieHD, Apple) auf einen Computer (Apple Macintosh PowerBook G4) kopiert und dort in kurze Sequenzen geschnitten. Aus den Sequenzen wurden Einzelbilder entnommen (Apple Quicktime Pro), die später digital vermessen wurden (ImageJ 1.36b, National Institutes of Health, USA).

Die Bilder wurden anhand der Position des Schnauzenorgans oder des Fisches im Bild ausgewählt. Bilder in der Aufsicht wurden anhand der Schnauzenorganstellung ausgesucht. Wenn das Schnauzenorgan im Zuge einer Such-



bewegung in eine Extremposition - links oder rechts ausgelenkt - gelangte wurde dieses Bild gespeichert und der Winkel zwischen Körperachse und Rüsselspitze gemessen (Abbildung 2.7). Die Sequenz wurde so lange in Einzelbildern weitergespielt, bis das Schnauzenorgan auf der anderen Körperseite am Extrempunkt seiner Bewegung war. Dieses Bild wurde ebenfalls exportiert und vermessen. Die Anzahl der Bilder zwischen den Maximalauslenkungen wurde notiert. Wurde der Rüssel nun wieder auf die andere Körperseite bewegt, wurde hier das nächste Bild gespeichert und ausgewertet. Schwamm der Fisch auf eine andere Art und Weise weiter, in der keine Schnauzenorganbewegung festgestellt werden konnte, wurde das nächste Bild mit einer Extremauslenkung gesucht. Pro Sequenz wurden hierbei maximal fünf solcher Pendelbewegungen ausgewertet.

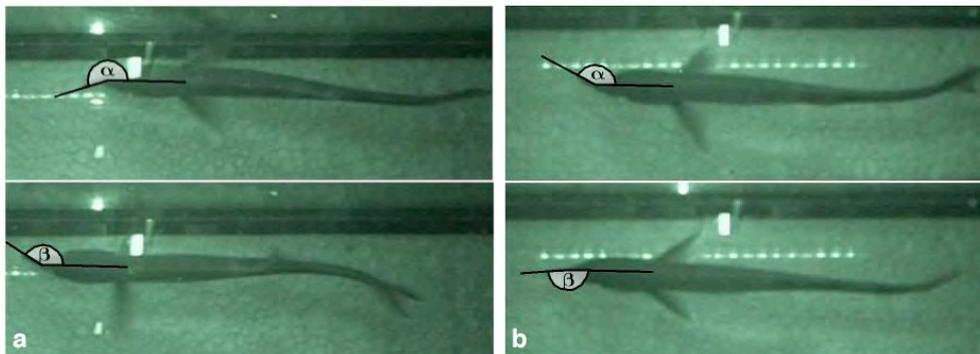


Abbildung 2.7: Gemessene Winkel zwischen Körperachse und Rüsselspitze. Durch die Differenz aus den Winkeln α und β wurde der überstrichene Winkel ermittelt. Die Zeit zwischen den beiden vermessenen Einzelbildern wurde festgehalten. a) volle Pendelbewegung, b) halbe Pendelbewegung.

Außerdem wurde zwischen reinen Suchbewegungen (f-), Suchbewegungen vor dem Futter (f+, vor Futter), Futteraufnahmebewegungen (f+, am Futter) und Suchbewegungen vor dem Objekt (o, vor Objekt) oder Untersuchungen eines Objekts (o, am Objekt) unterschieden. Wurde das Schnauzenorgan nicht weiter als 12° von der Körperachse auf eine Seite bewegt wurde die Suchbewegung als halbe Pendelbewegung definiert, im Gegensatz zu vollen Pendelbewegungen von einer Körperseite zur anderen (Abbildung 2.7).

In Sequenzen, die von der Seite gefilmt waren, wurden drei verschiedene Parameter vermessen (Abbildung 2.8). Der Winkel der Körperachse, gemessen als Winkel des hinteren Rückenstücks, zum Boden, der Winkel der Stirn zum Boden



und der Winkel des Schnauzenorgans zur Stirn. Dabei wurde der Winkel Stirn-Boden später in Relation zu einem virtuellen Hindernis vor dem Fisch gestellt und somit die Differenz aus dem gemessenen Winkel und einem rechten Winkel gebildet (Abbildung 2.8 b).

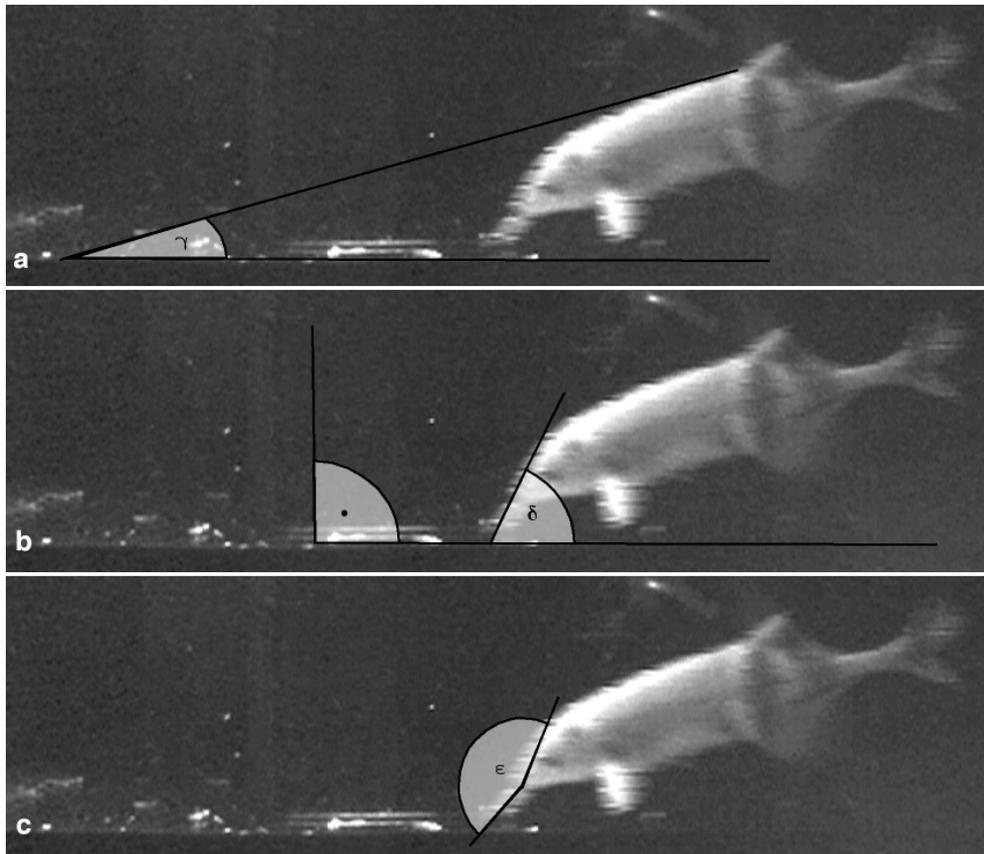


Abbildung 2.8: Von der Seite gemessene Parameter in den Verhaltensversuchen. Von oben nach unten: Der Rückenwinkel (γ), der Stirnwinkel (δ) mit dem rechten Winkel, gegen den ein potentiell Hindernis gemessen wurde und der Winkel zwischen Schnauzenorgan und Stirn (ϵ).

In diesen Szenen wurden jeweils drei Bilder pro Sequenz ausgemessen, begonnen mit dem ersten Bild, auf dem sich der Fisch komplett im Bild befand. Das zweite Bild wurde 5 Einzelbilder später und das dritte wiederum 5 Einzelbilder später ausgewählt. Der Abstand von insgesamt 10 Einzelbildern erwies sich als sinnvoll, da der Fisch in dieser Zeit in allen Fällen noch im Bild war. In diesen Sequenzen wurde unterschieden, ob der Fisch nach Futter suchte (f-), nach Futter suchte, welches in unmittelbarer Nähe vor ihm lag (f+, vor Futter), Futter aufnahm (f+, am Futter), Suchbewegungen in unmittelbarer Nähe eines Objektes vollführte (o, vor Objekt) oder das Objekt untersuchte (o, am Objekt). In den Situationen in



denen Futter aufgenommen wurde, konnte zwischen einer aufrechten und einer seitlichen Körperhaltung unterschieden werden. Bei der Untersuchung von Objekten wurde außerdem unterschieden, ob der Fisch neben (o, neben Objekt) oder über dem Objekt her schwamm (o, über Objekt), beziehungsweise es untersuchte. Der nötige Abstand zwischen Fisch und Futter oder Objekt für die Situationen ‚Suchen vor dem Objekt‘ beziehungsweise ‚Suchen vor dem Futter‘ wurde auf etwa eine Fischlänge vor dem Futter oder dem Objekt festgelegt. Ein größerer Abstand war durch den Versuchsaufbau nicht möglich. Die Situationen am Futter oder am Objekt setzten nahezu direkten Kontakt mit dem Futter oder Objekt voraus.

2.4. Allgemeine Methodik

2.4.1. Statistik

Die auswertende Statistik wurde mit SPSS 11 (SPSS 11.0.4 for Mac OSX, SPSS Inc.) durchgeführt. Alle Daten wurden zunächst auf ihre Normalverteilung getestet. Entsprechend den Datensätzen wurden parametrische oder nicht-parametrische Tests verwendet. Als Posthoc-Test im Anschluss auf signifikante Kruskal-Wallis-Tests wurde im Morphologie-Teil der Dunn-Test benutzt. Statistiken mit den Winkeln der Körperhaltung wurden mit dem Watson-Williams-Test errechnet. Die Mittelwerte und Standardabweichungen der Winkel wurden mit Hilfe der Sinusfunktionen der entsprechenden Winkel errechnet.



3. Ergebnisse

In allen Versuchen zusammen wurden 34 *Gnathonemus petersii* untersucht. Die Fische hatten Gesamtlängen (TL) von 5,6 bis 18,8 cm bei einem Mittelwert (MW) von 12,2 cm und einer Standardabweichung (SD) von 3,6 cm. Die Schnauzenorgane erreichten dabei Längen von 0,6 bis 1,8 cm ($1,1 \pm 0,4$ cm) (Abbildung 3.1).

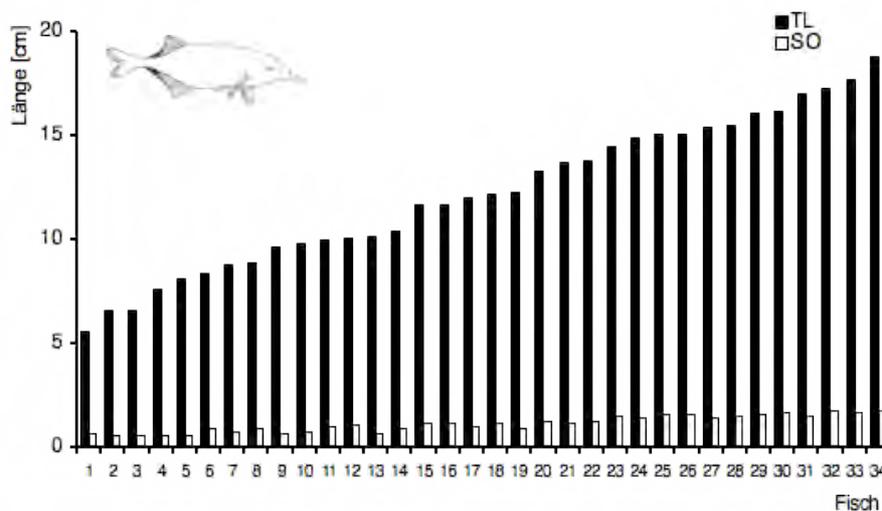


Abbildung 3.1: Gesamtlängen und Längen der Schnauzenorgane aller 34 Versuchsfische in cm. Die Daten sind nach steigender Gesamtlänge der Fische sortiert. TL = Gesamtlänge (total length), SO = Schnauzenorganlänge.

Damit hat das Schnauzenorgan einen mittleren Anteil an der Gesamtlänge von $9,4 \pm 1,2$ %. Die Parameter Körperlänge und Länge des Kinnfortsatzes zeigen dabei einen signifikanten Zusammenhang (Pearson Rang-Korrelation; $n=34$, $r_p=0,949$, $p<0,001$) (Abbildung 3.2). In den weiteren Ergebnissen wird nur noch die Standardlänge (SL) als Körpergrößenmaß (Gesamtlänge ohne Schnauzenorganlänge) und die Schnauzenorganlänge benutzt.

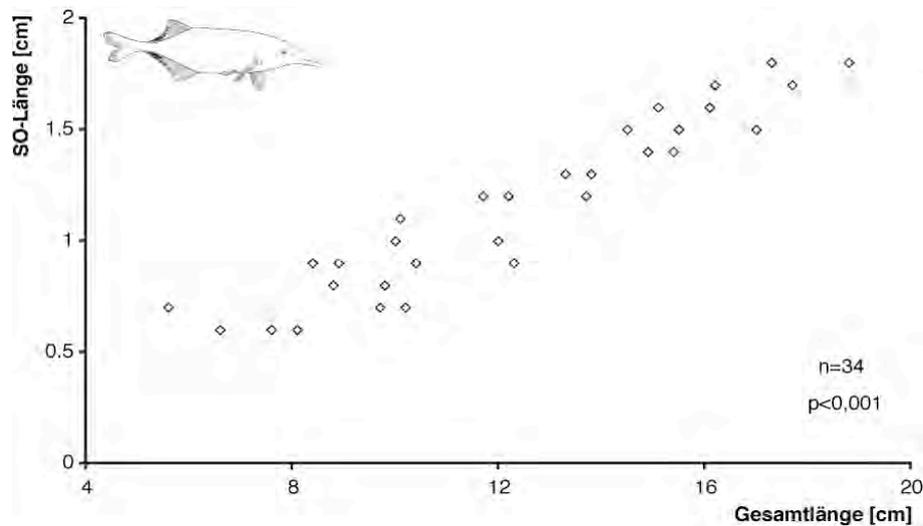


Abbildung 3.2: Korrelation zwischen den Gesamtlängen aller Versuchsfische und deren Schnauzenorganlängen. Die beiden Körperparameter korrelieren signifikant (Pearson Rang-Korrelation; $n=34$, $r_p=0,949$, $p<0,001$).

3.1. Erster Versuchsteil - Oberflächenuntersuchung der Rezeptororgane

3.1.1. Vorkommen und Aussehen der Elektrozepororen

Bei genauer Betrachtung von *Gnathonemus petersii* fällt die unregelmäßige Verteilung der Poren der Elektrozepororgane auf. Zum einen erstreckt sich die Elektrozeporen tragende Epidermis über den gesamten Kopf mit Schnauzenorgan sowie über den Rücken und den Bauch. Die Körperflanken sind dabei nicht mit Elektrozepororganen bedeckt, ebenso wie der Schwanz und die Flossen. Auf der Haut, die unter den Brustflossen liegt, finden sich deutlich weniger Mormyromasten als in den direkt benachbarten Zonen. Zum anderen fallen auf der Elektrozeporepidermis selbst unterschiedliche Verteilungen auf. Je weiter vorne am Fisch man die Epidermis betrachtet, desto dichtere Verteilungen der Elektrozeporoporen findet man. Dieses Bild fand sich in den Versuchen nahezu identisch bei jedem Individuum wieder (Abbildung 3.3).

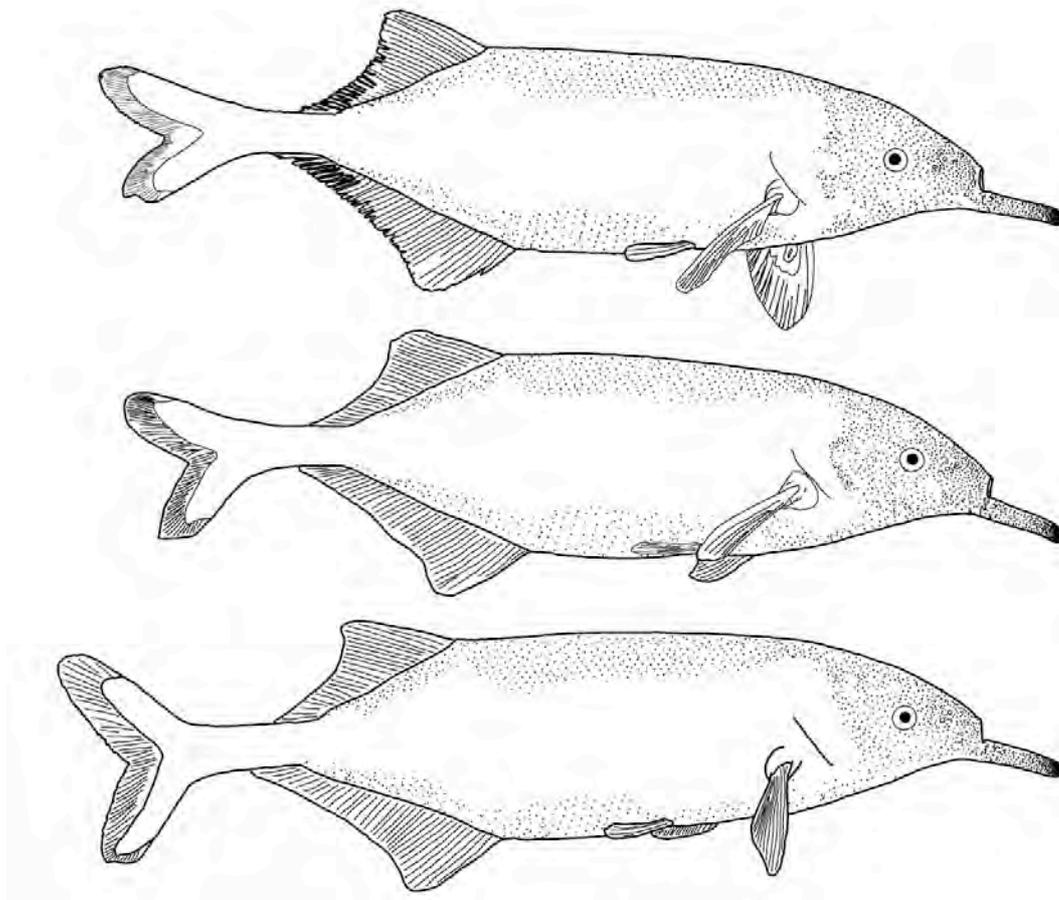


Abbildung 3.3: Drei Individuen von *Gnathonemus petersii* mit ähnlichen Körpergrößen (14 bis 15 cm). Jeder Punkt auf der Fiscoberfläche repräsentiert einen Mormyromasten. Auffällig ist die einheitliche Verteilung der Rezeptororgane auf dem Körper sowie die abnehmende Dichte von der Spitze des Schnauzenorgans bis hin zum Rücken beziehungsweise Bauch. Die Verteilung der Mormyromasten ist bei allen drei Individuen vergleichbar.

Diese Beobachtungen bestätigten sich bei näherer Betrachtung der einzelnen Hautpartien. Im Vergleich zwischen Schnauzenorgan, Kopf (insbesondere der Region zwischen Maul und Nasenlöchern = Nasalregion) und dem Rücken fanden sich deutliche Unterschiede in der Rezeptorendichte, aber auch in der Strukturierung der Epidermis und der Rezeptorengröße (Abbildung 3.4). Die Mormyromastendichte nahm dabei von der Spitze des Schnauzenorgans zu dessen Basis hin ab (Abbildung 3.4 c, f). Eine immer noch sehr hohe Mormyromastendichte fand man auf der Nasalregion und auch auf der oberen Nasalregion (Region zwischen Nasenlöchern und Augen). Dabei fand eine leichte Abnahme der Dichten von rostral nach caudal statt (Abbildung 3.4 b, e). Auf dem Rücken lag eine konstante Verteilung an Mormyromasten mit regelmäßigen



Abständen zwischen den Poren vor. Die Dichte war jedoch deutlich niedriger als in den vorderen Regionen (Abbildung 3.4 a, c).

Die Rezeptorporen der Mormyromasten zeichnen sich durch einen äußeren Kranz und den darin liegenden Kanal aus (Abbildung 3.4 g, h, i). Um die Mormyromasten liegen rosettenförmig angeordnete Epidermiszellen, wie in Abbildung 3.4 h gut zu erkennen ist.

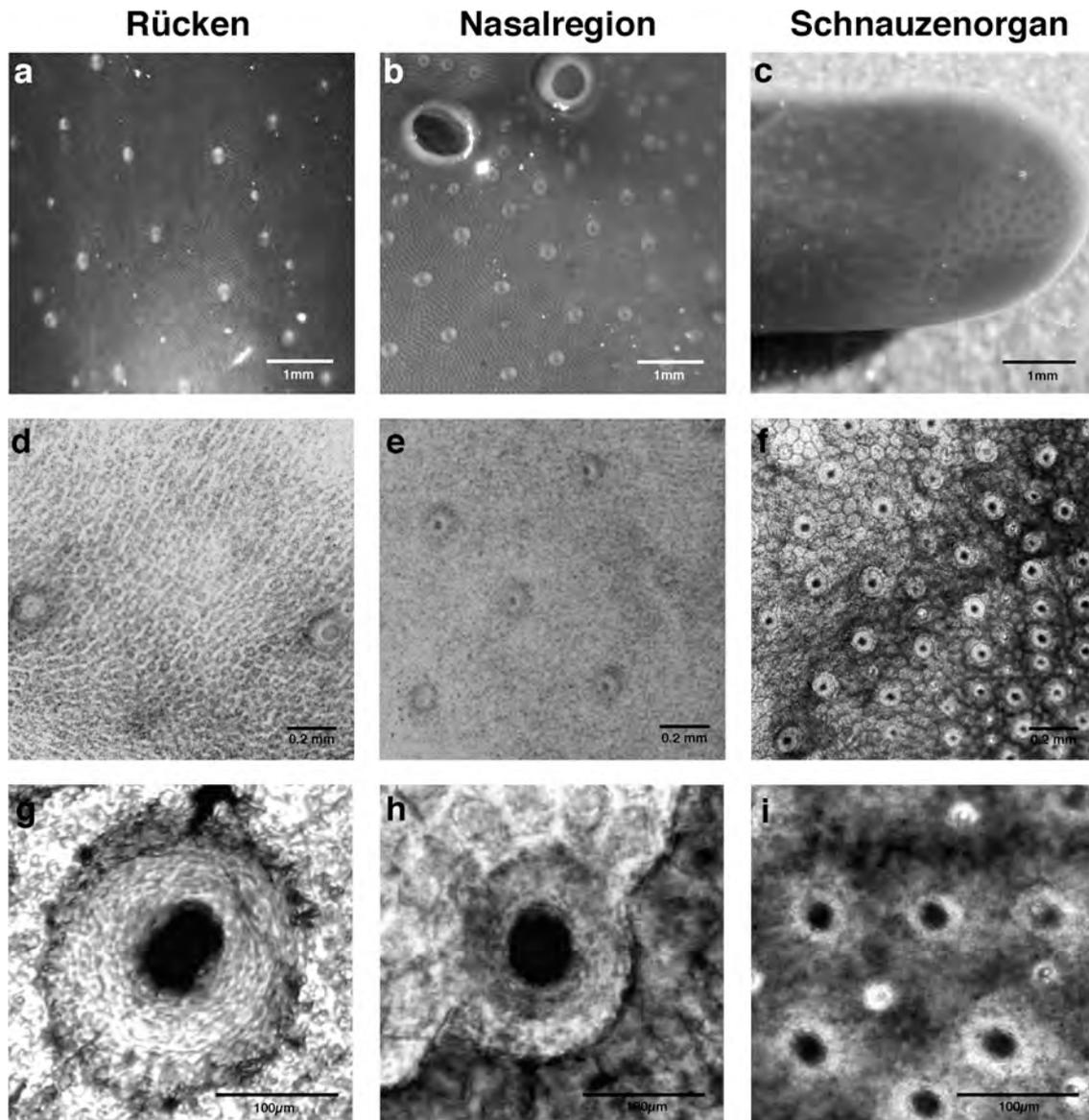


Abbildung 3.4: Mormyromasten und ihre Verteilung auf der Haut von *Gnathonemus petersii*. Obere Reihe: Aufnahmen unter dem Binokular am intakten Fisch, mittlere Reihe: präparierte Hautstücke unter dem Mikroskop, untere Reihe: einzelne Mormyromasten aus Epidermispräparaten. Es finden sich Unterschiede in der Verteilung und Größe der Rezeptoren zwischen dem Rücken (a, d, g), der Nasalregion (b, e, h) und der (Spitze) des Schnauzenorgans (c, f, i).



Vergleicht man die Rezeptorporen, so sind die Durchmesser des äußeren Kranzes sowie des inneren Kranzes schon bei geringen Vergrößerungen in den vorderen Bereichen, vor allem auf der Spitze des Schnauzenorgans, kleiner als im Gesichtsbereich und vor allem kleiner als auf dem Rücken (Abbildung 3.4 a, b, c). Diese Beobachtung bestätigte sich bei der Betrachtung der Epidermispräparate (Abbildung 3.4 d, e, f) und der einzelnen Mormyromasten (Abbildung 3.4 g, h, i). Des Weiteren besitzt die Epidermis der verschiedenen Körperstellen unterschiedliche Eigenschaften. Während das Schnauzenorgan von einer matt durchscheinenden und dicken Epidermis bedeckt ist, wie besonders am oberen Rand in Abbildung 3.4 c erkennbar ist, zeigt die Stirn eine weniger matte Epidermis, die auf dem Rücken nicht mehr erkennbar ist (Abbildung 3.4 b, a).

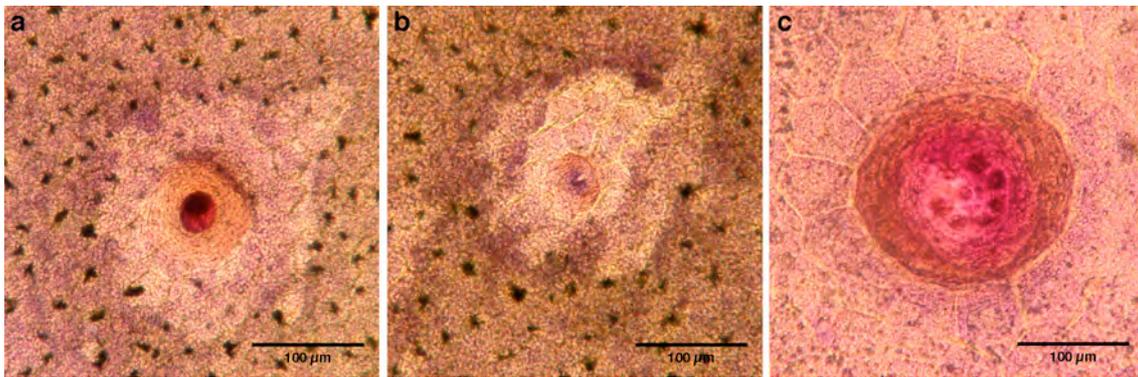
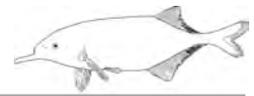


Abbildung 3.5: Die drei Elektrozepertortypen von *Gnathonemus petersii* im Überblick. a) Mormyromast, b) ampullärer Rezeptor, c) Knollenorgan.

Diese Beobachtungen deckten sich mit den Beobachtungen bei der Präparation. Neben den Mormyromasten (Abbildung 3.5 a) finden sich auf der elektrorezeptiven Epidermis von *Gnathonemus petersii* zwei weitere Typen von Elektrozepertorganen, die sich in ihrer Größe und Oberflächenstruktur deutlich unterscheiden (Abbildung 3.5).

Die ampullären Rezeptoren (Abbildung 3.5 b) finden sich in allen untersuchten Regionen, so auch auf dem Schnauzenorgan (Abbildung 3.6). Sie sind deutlich kleiner als die beiden anderen Rezeptortypen. Sie bestehen nahezu ausschließlich aus einer Hautpore und ihre Häufigkeit liegt unter der der Mormyromasten. Knollenorgane (Abbildung 3.5 c) befinden sich dagegen keine auf dem Schnauzenorgan sondern erscheinen erst caudal des Mauls. Sie sind die seltensten,



aber größten Rezeptororgane. In der inneren Pore sind mehrere Unterteilungen zu erkennen, die kreisförmig angeordnet sind.

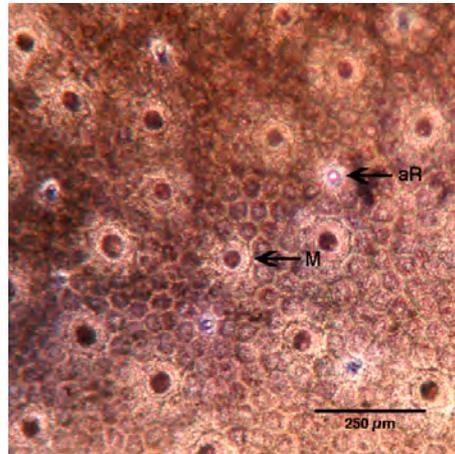


Abbildung 3.6: Ausschnitt aus der Epidermis des Schnauzenorgans. Es sind neben Mormyromasten (M) auch ampulläre Rezeptoren (aR) zu erkennen. Der Bildausschnitt zeigt eine Region aus dem vorderen Drittel des Schnauzenorgans.

3.1.2. Dichteverteilung der Mormyromasten

Die Anzahl der Mormyromasten auf den untersuchten Hautregionen zeigte eine deutliche Verteilung. Die Dichte der Elektrozepthororgane auf der Haut von *Gnathonemus petersii* nimmt stetig von der Spitze zur Basis des Schnauzenorgans hin ab. Diese Entwicklung setzt sich über den Verlauf der Stirn fort, bis auf dem Rücken eine sehr geringe Dichte von Mormyromasten zu finden ist (Abbildung 3.7). Die durchschnittliche Dichte auf dem Schnauzenorgan lag mit bis zu 65 Mormyromasten/mm² auf der Spitze (dorsal) deutlich höher als auf den anderen Körperregionen. Die Dichte sinkt bis zur Basis des Schnauzenorgans auf etwa 10 Mormyromasten/mm². Auf der Nasalregion sank die Dichte auf 4,6 Mormyromasten/mm² und weiter bis zum Rücken auf gerade noch 1,4 Mormyromasten/mm² (Abbildung 3.7 a).

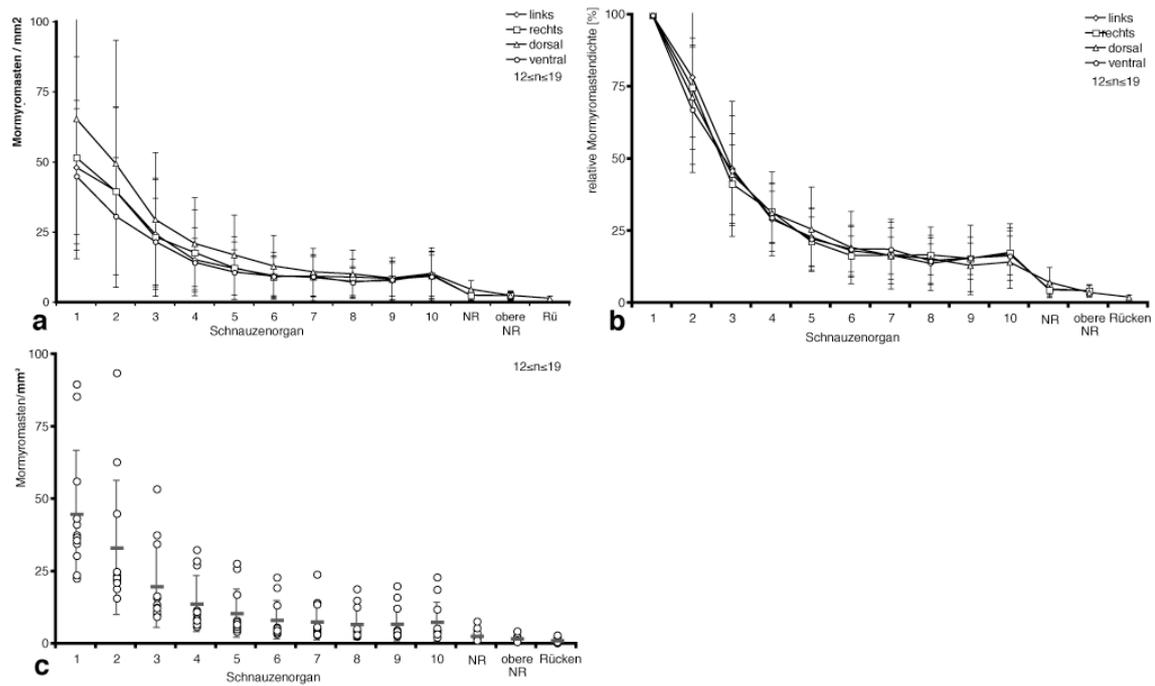


Abbildung 3.7: Mormyromastendichten auf den untersuchten Körperstellen. a) absolute Dichte der Mormyromasten, b) relative Dichte der Mormyromasten auf 100% bezüglich der höchsten aufgetretenen Dichte (1. Schnauzenorgansegment, dorsal) normiert, c) absolute Dichte der Mormyromasten aller untersuchten Individuen, ohne Seitenunterteilung. Angegeben sind zusätzlich die Mittelwerte und Standardabweichungen.

Die Mittelwerte für die einzelnen Positionen der Kurven (1-10, NR, obere NR, Rücken) der untersuchten Seiten (links, rechts, dorsal und ventral) korrelieren alle signifikant miteinander (Spearman-Rho Korrelation, $n=16$, $r_s > 0,909$, $p < 0,01$). Dabei ist die Anzahl Mormyromasten pro Quadratmillimeter allerdings auf dem dorsalen Streifen, also den untersuchten, dorsal liegenden Regionen des Schnauzenorgans, des Kopfes und dem Rücken, immer am höchsten und unterscheidet sich signifikant von den anderen Seiten (Wilcoxon-Signed-Ranks Tests, $n=16$, $Z < -6,169$, $p < 0,001$). Untereinander unterscheiden sich die anderen Seiten, bis auf eine Ausnahme (links und ventral, Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n=16$, $Z = -2,424$, $p = 0,015$) nicht signifikant voneinander (Wilcoxon-Signed-Ranks Tests, $n=16$, $Z > -1,147$, $p > 0,252$).

Um den Rücken als Referenzregion nutzen zu können wurden die dort ermittelten Mormyromastendichten bei vier Fischen mit den Mormyromastendichten auf dem Bauch verglichen. Es konnte kein signifikanter Unterschied zwischen der dorsalen und der ventralen Körperseite gefunden werden (Wilcoxon-Signed-Ranks Test,



n=4, $Z=-0,365$, $p=0,715$). Daher wird in den weiteren Ausführungen lediglich der Rücken als Referenzregion mit der geringsten Rezeptordichte benutzt.

Diese Referenzregion unterscheidet sich signifikant von allen anderen Regionen bezüglich der Dichte der Mormyromasten (Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n \geq 13$, $Z \leq -2,135$, $p \leq 0,003$). Des Weiteren unterscheiden sich auf jeder Seite des Schnauzenorgans die Regionen 2 bis 10 von den ersten 10% des gleichen Streifens (Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n \geq 11$, $Z \leq -1,992$, $p \leq 0,046$).

Bei den absoluten Rezeptordichten (Abbildung 3.7 c, Tabelle 3.1) lassen sich starke Unterschiede zwischen den untersuchten Individuen erkennen. Zwar ist der Verlauf für jedes Tier ähnlich, jedoch weichen die individuellen Werte oft stark voneinander ab, wie auch in den Standardabweichungen für die Mittelwerte der Mormyromastendichten zu erkennen ist (Abbildung 3.7). Die starke relative Homogenität unter den Seiten (dorsal, ventral, links, rechts) lässt sich in Abbildung 3.7 b erkennen. Unabhängig von individuellen Unterschieden ist der Verlauf der, für den höchsten Wert im jeweiligen Streifen, auf 100% normalisierten Dichten im Vergleich kaum unterschiedlich.

Tabelle 3.1: Mittelwerte und Datenspannen für die Rezeptordichten der untersuchten Regionen in Rezeptororganen/mm²

	links		rechts		dorsal		ventral		
	MW	Spanne	MW	Spanne	MW	Spanne	MW	Spanne	
Schnauzenorgan	1	48.1	(22,1 - 94,5)	51.6	(17,7 - 142,8)	65.5	(28,9 - 185,6)	45	(22,5 - 95,3)
	2	39.7	(16,4 - 112,4)	39.6	(9,1 - 109,1)	49.5	(14,8 - 158,6)	30.7	(13,6 - 79,3)
	3	24.3	(6,9 - 67,4)	23.3	(7,6 - 81,1)	29.5	(11,7 - 80,4)	21.7	(7,7 - 50,5)
	4	15.2	(4,8 - 34,8)	17.7	(4,5 - 55,9)	21	(7,5 - 56,0)	14.3	(4,9 - 27,6)
	5	12.1	(4,1 - 26,9)	12.3	(3,6 - 39,8)	16.9	(5,7 - 40,8)	10.7	(3,7 - 26,3)
	6	9.5	(3,8 - 23,5)	9.1	(2,9 - 23,8)	13	(4,3 - 33,0)	9.3	(2,2 - 22,6)
	7	8.9	(3,2 - 29,6)	9.2	(2,8 - 23,2)	10.8	(3,6 - 26,7)	9.2	(2,8 - 23,9)
	8	7.4	(2,7 - 18,1)	8.9	(3,1 - 20,5)	10.1	(2,1 - 27,7)	7.1	(1,6 - 17,2)
	9	7.7	(1,6 - 25,46)	8.4	(2,2 - 19,9)	8.6	(2,2 - 25,2)	8.2	(2,0 - 19,1)
	10	9.9	(2,3 - 25,8)	9.6	(2,6 - 23,2)	10.2	(3,2 - 24,2)	9.2	(1,7 - 28,9)
untere NR	2.4	(1,2 - 5,1)	2.5	(0,9 - 6,3)	4.6	(1,9 - 12,6)	///	///	
obere NR	2.4	(0,7 - 6,6)	2.4	(0,7 - 6,6)	2.4	(1,3 - 5,9)	///	///	
Rücken	///	///	///	///	1.4	(0,5 - 3,2)	///	///	

Betrachtet man die Abhängigkeit der Gesamtzahl der Mormyromasten auf dem Schnauzenorgan von der Länge desselben (Abbildung 3.8 a) findet sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen den Parametern (Lineare Regression, $n=16$, $F=6,778$, $p=0,021$). Ein signifikanter negativer Zusammenhang findet sich dagegen in der Korrelation zwischen der dorsalen Dichte der Rezeptororgane auf



der Spitze des Schnauzenorgans und der Standardlänge der Fische (Spearman-Rho Korrelation, $n=13$, $r_s=-0,738$, $p=0,004$) (Abbildung 3.8 b).

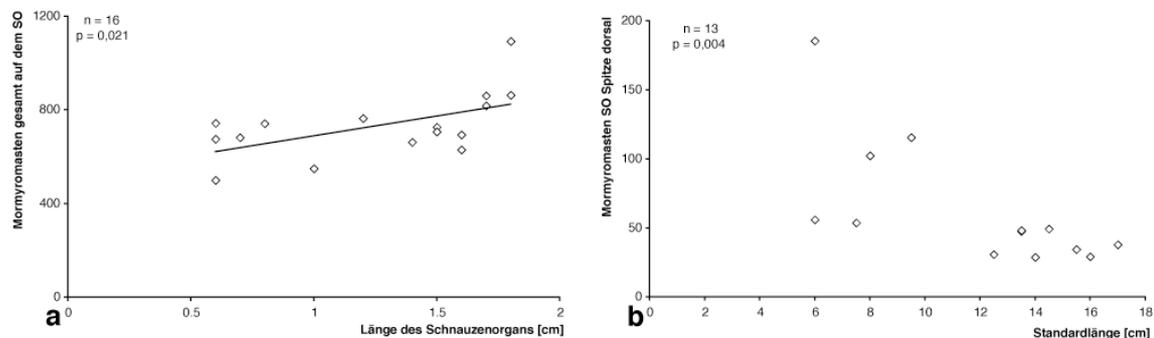


Abbildung 3.8: Zusammenhänge zwischen Mormyromastendichten auf dem Schnauzenorgan und Körpermaßen. a) Abhängigkeit der Gesamtzahl Mormyromasten auf dem Schnauzenorgan von der Länge des Schnauzenorgans (Lineare Regression), b) Korrelation zwischen der Dichte der Mormyromasten auf der dorsalen Spitze des Schnauzenorgans und der Standardlänge der Fische (Spearman-Rho Korrelation).

3.1.3. Durchmesser der Elektrozepororen

Die inneren und äußeren Porendurchmesser der Mormyromasten korrelieren, unabhängig von der Region in der sie vorkommen, signifikant miteinander (Spearman-Rho Korrelation, $n=183$, $r_s=0,741$, $p<0,001$) (Abbildung 3.9).

Die in Abbildung 3.9 auftretenden Größenunterschiede der inneren wie auch der äußeren Porendurchmesser lassen sich auf die Region, in der die Mormyromasten vorkommen, zurückführen. Die Durchmesser steigen entgegengesetzt der Dichte an Mormyromasten an (Abbildung 3.10). So finden sich auf der Spitze des Schnauzenorgans kleinere Rezeptoren als an dessen Basis. Über die Nasalregion bis zum Rücken werden die Durchmesser, sowohl innen, als auch außen, größer (Abbildung 3.10). Betrachtet man die Poren der Mormyromasten der unterschiedlichen Regionen, ohne eine Seitenaufteilung (dorsal, ventral, links, rechts), so bestehen signifikante Unterschiede zwischen den Porendurchmessern benachbarter Regionen (Tabelle 3.2).

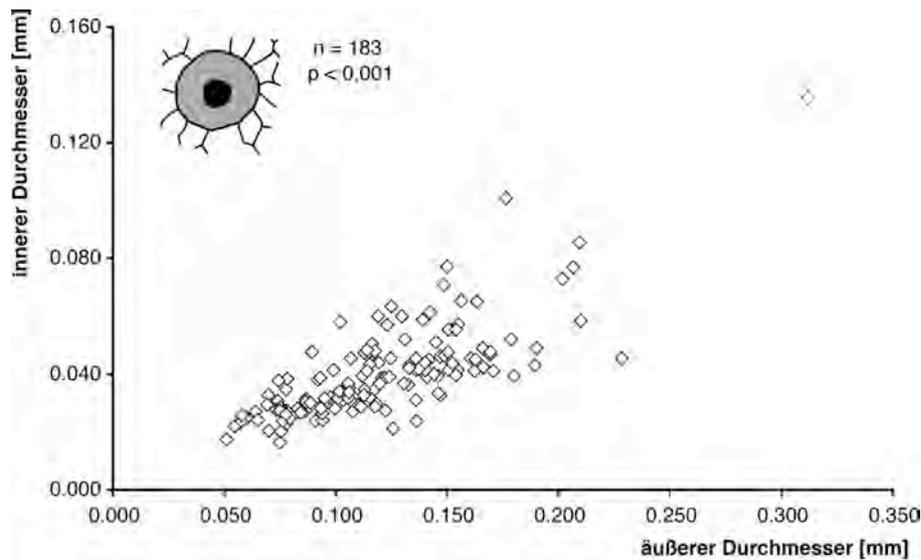


Abbildung 3.9: Korrelation zwischen inneren und äußeren Porendurchmessern aller vermessenen Mormyromasten, unabhängig von der Körperregion. Zwischen den Parametern besteht ein signifikanter Zusammenhang (Spearman-Rho Korrelation).

Innen- und Außendurchmesser der Rezeptorporen unterscheiden sich zwischen Spitze und Basis des Schnauzenorgans, zwischen der Basis des Schnauzenorgans und der Nasalregion (Bereich zwischen Maul und Nasenlöchern) und zwischen der Nasalregion und der oberen Nasalregion (Bereich zwischen den Nasenlöchern und den Augen). Die obere Nasalregion unterscheidet sich in den Porenaußendurchmessern ebenfalls signifikant vom Rücken. Die Innendurchmesser sind in diesem Fall nicht signifikant unterschiedlich (Tabelle 3.2). In den Mittelwerten findet sich ein großer Sprung in beiden Durchmessern zwischen dem Schnauzenorgan und der Nasalregion.

Tabelle 3.2: Vergleich der Porendurchmesser der Mormyromasten zwischen den nebeneinander liegenden Regionen, unabhängig von einer Unterteilung in die vier untersuchten Seiten. Angegeben sind die Mittelwerte (MW) und Standardabweichungen (SD) von Innen- und Außendurchmesser, sowie die Testergebnisse der Vergleiche der nebeneinander liegenden Regionen (Indizes: t) gepaarter t-Test, w) Wilcoxon-signed-rank Test, m) Mann-Whitney U-Test).

Region	Außendurchmesser [μm]		Innendurchmesser [μm]		Vergleich mit davor liegender Region	
	MW	SD	MW	SD	Außen	Innen
SO	Spitze	65	14	24	7	
	Basis	81	22	28	8	^{t)} $t=-6,35$, $df=51$, $p<0,001$ ^{w)} $n=52$, $Z=-4,247$, $p<0,001$
NR	Unten	127	39	28	12	^{m)} $n1=54$, $n2=50$, $Z=-8,78$, $p<0,001$ ^{m)} $n1=54$, $n2=50$, $Z=-5,0$, $p<0,001$
	oben	135	36	45	14	^{t)} $t=-2,078$, $df=49$, $p=0,043$ ^{w)} $n=50$, $Z=-3,6$, $p<0,001$
	Rücken	132	48	50	24	^{m)} $n1=50$, $n2=18$, $Z=-6,26$, $p<0,001$ ^{m)} $n1=51$, $n2=18$, $Z=-0,595$, $p=0,552$

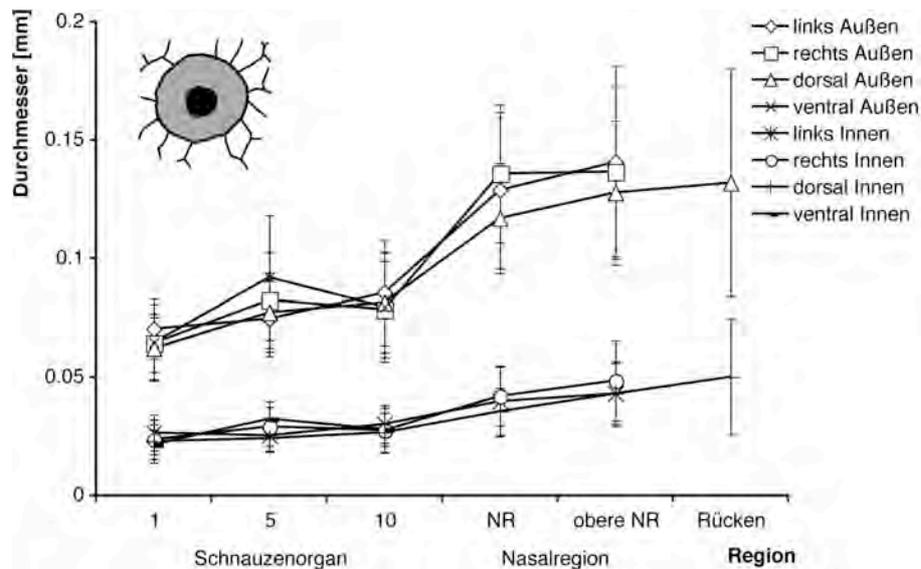


Abbildung 3.10: Verlauf der Rezeptororgandurchmesser von *Gnathonemus petersii* über das Schnauzenorgan, die Nasalregion (NR) und den Rücken. Unterschieden wurden der innere Durchmesser (untere Kurven, im Inset schwarz markiert) und der äußere Durchmesser (obere Kurven, im Inset grau markiert) der Rezeptorporen.

Bei einem Vergleich der Einzelregionen, also unter Einbeziehung der seitlichen Position der Rezeptorporen, auf dem Schnauzenorgan und der Nasalregion mit der Referenzregion Rücken unterscheiden sich alle Schnauzenorganregionen im Außendurchmesser vom Rücken, der nur dorsal untersucht werden konnte (Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n \geq 11$, $Z \leq -2,824$, $p \leq 0,01$). Von allen untersuchten Regionen am eigentlichen Kopf, also Nasalregion und obere Nasalregion, jeweils unterteilt in dorsal, links und rechts, unterschied sich, im Aspekt Außendurchmesser der Poren, keine vom Rücken (Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n \geq 11$, $Z \geq -1,633$, $p \geq 0,103$). Ähnliche Resultate gibt es für die inneren Durchmesser. Der Rücken unterscheidet sich in den Innendurchmessern signifikant von den Poren aller Regionen des Schnauzenorgans und von den dorsalen Teilen der Nasalregion und der oberen Nasalregion (Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n \geq 11$, $Z \leq -2,215$, $p \leq 0,027$). Dagegen unterscheiden sich die lateralen Regionen von Nasalregion und oberer Nasalregion nicht signifikant von denen der Referenzregion Rücken (Wilcoxon-Signed-Ranks Test, $n = 15$, $Z \geq -1,883$, $p \geq 0,06$).



3.1.4. Korrelationen zwischen Dichten und Durchmessern

Die Dichte der Mormyromasten auf den untersuchten Hautregionen korreliert signifikant mit den Durchmessern der Elektrozepororen. Der Außendurchmesser (Spearman-Rho Korrelation, $n=236$, $r_s=-0,735$, $p<0,001$) wie auch der Innendurchmesser (Spearman-Rho Korrelation, $n=236$, $r_s=-0,653$, $p<0,001$) korrelieren signifikant negativ mit der Mormyromastendichte und somit steigt sowohl der Innen- als auch der Außendurchmesser der Mormyromasteporen mit fallender Rezeptororgandichte (Abbildung 3.11).

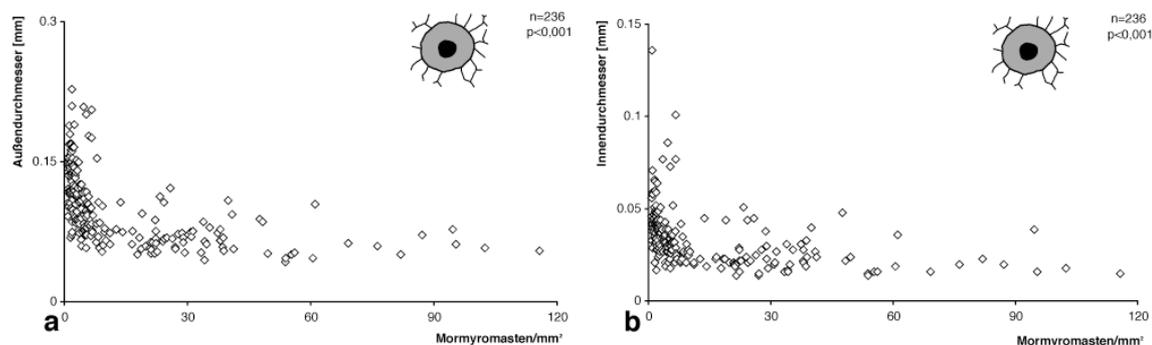


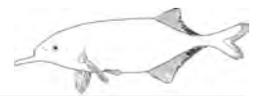
Abbildung 3.11: Korrelationen der Mormyromastendichten mit den Außendurchmessern (a) und Innendurchmessern (b) der Mormyromasten der entsprechenden Region. Signifikanzniveaus nach Spearman-Rho Korrelationen.

3.1.5. Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Die Bilder der Hautstücke, die am Rasterelektronenmikroskop aufgenommen wurden, zeigten ähnliche Ergebnisse wie bereits unter 3.1.1. beschrieben.

Bei den Untersuchungen wurde das Hauptaugenmerk auf die Beschaffenheit und Lage der verschiedenen Rezeptortypen gelegt. So konnten in allen untersuchten Regionen Mormyromasten, ampulläre Organe und Knollenorgane gefunden werden. Die am häufigsten auftretenden Mormyromasten fanden sich, wie schon früher gezeigt, in hoher Dichte auf dem Schnauzenorgan, und dort in höchster Dichte auf der Spitze (Abbildung 3.12 a, b).

In Abbildung 3.12 a befindet sich die Epidermis noch auf dem Präparat, wodurch nur ampulläre Rezeptoren als Poren sichtbar werden. Die Mormyromasten sind,



wie in Abbildung 3.12 d zu erkennen ist, von der Epidermis bedeckt. Daher zeigen sich unter der Epidermis der Spitze lediglich Hügel an den Stellen, an denen Mormyromasten liegen. An der Basis des Schnauzenorgans liegt lateral links und rechts jeweils ein Knollenorgan (Abbildung 3.13).

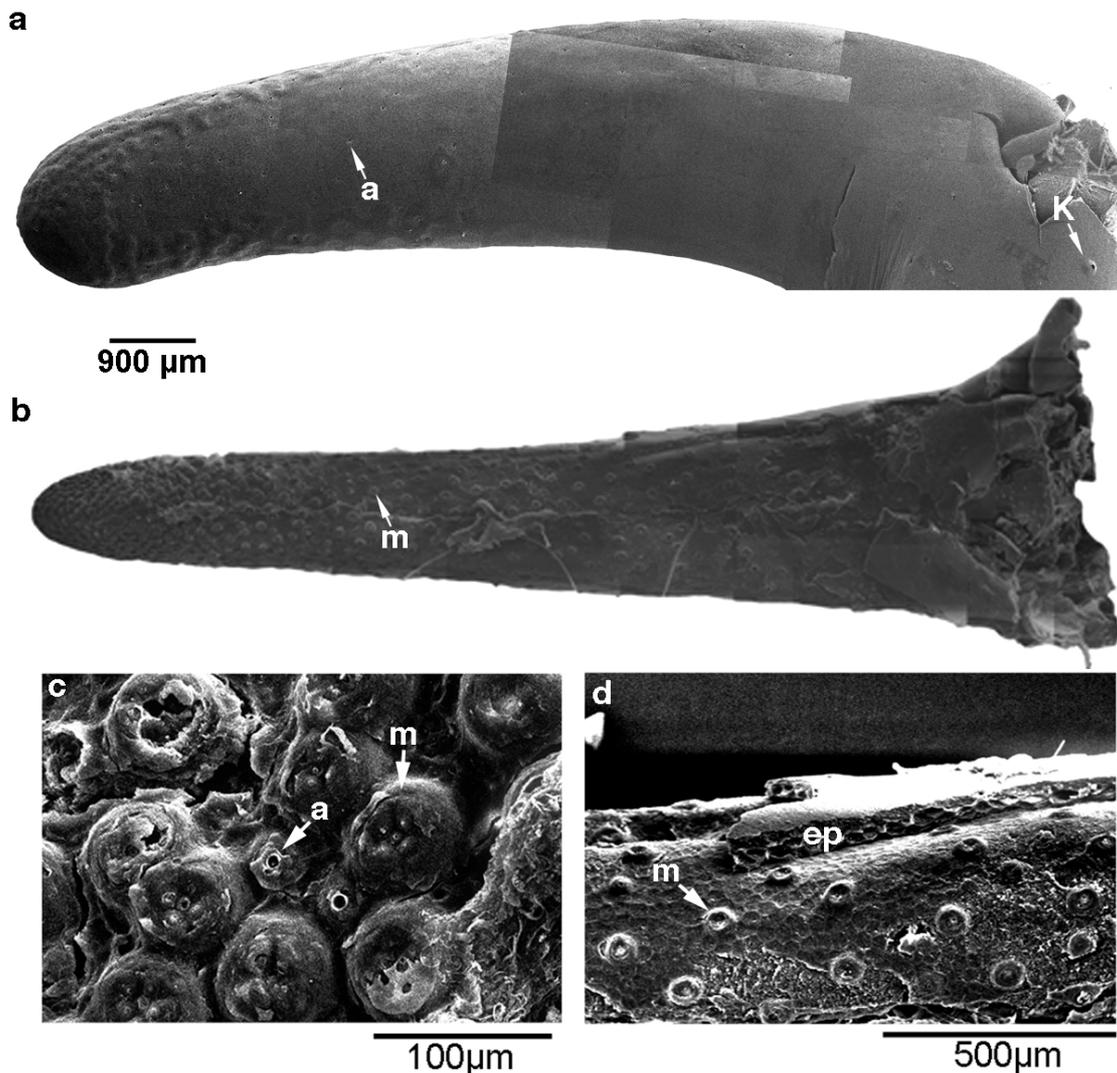


Abbildung 3.12: REM Bilder zweier Schnauzenorgane von *Gnathonemus petersii*. a) laterale Ansicht eines Schnauzenorgans mit Epidermis, b) Aufsicht auf die dorsale Seite eines Schnauzenorgans dessen Epidermis entfernt wurde, c) Nahaufnahme aus der Spitzenregion des Schnauzenorgans ohne Epidermis mit Mormyromasten und ampullären Organen, d) Ausschnitt aus dem Schnauzenorgan ohne Epidermis mit einem Stück Restepidermis. a = ampulläres Organ, ep = Epidermis, K = Knollenorgan, m = Mormyromast

Zählungen der ampullären Organe auf dem Schnauzenorgan waren an den REM-Aufnahmen von zwei Präparaten möglich. Anhand von Zählungen einer Seite konnte die Gesamtzahl Mormyromasten pro 10% Segment der Länge des



Schnauzenorgans abgeschätzt werden. Auf der Spitze des Schnauzenorgans liegen demnach 45 ± 7 ampulläre Organe, während die Gesamtzahl im letzten Abschnitt, der Schnauzenorganbasis, lediglich noch 7 ± 4 Organe beträgt. Um eine Dichteverteilung zu erlangen, wurde die Oberfläche der Schnauzenorgansegmente vermessen und errechnet. Die Dichten der ampullären Organe sind in Abbildung 3.14 als relative und absolute Zahlen aufgetragen. Dadurch ist erkennbar, dass die Menge ampullärer Rezeptoren auf ähnliche Weise von der Spitze zur Basis des Schnauzenorgans abnimmt, wie die Dichte der Mormyromasten. Die ampullären Organe scheinen auf allen Seiten (links, rechts, oben, unten) in etwa gleichstark vertreten zu sein. Auch hier gibt es Parallelen zur Verteilung der Mormyromasten auf dem Schnauzenorgan.

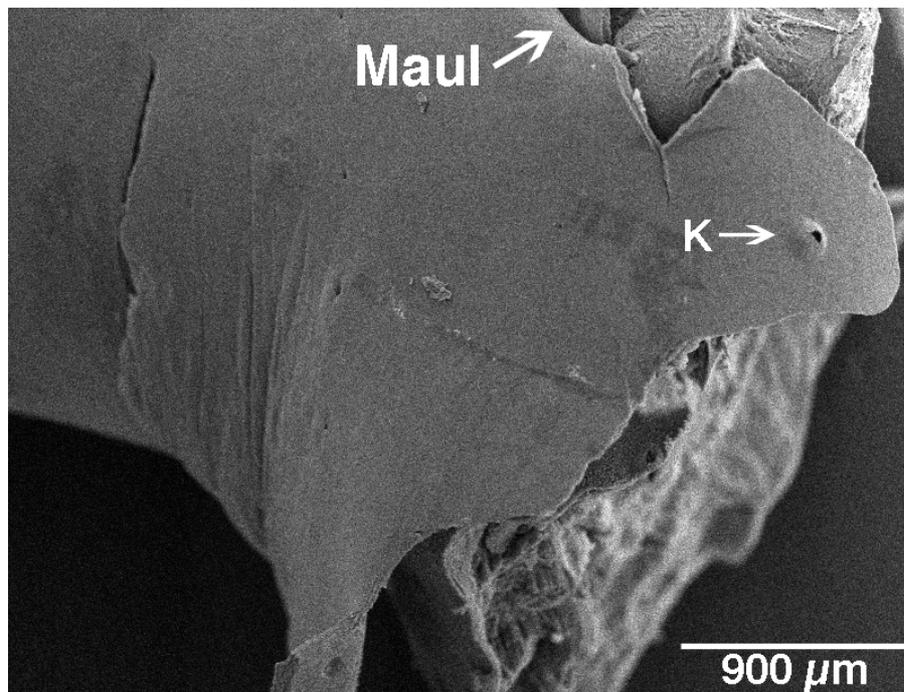


Abbildung 3.13: Basis eines Schnauzenorgans mit einem einzelnen Knollenorgan (K) in der Höhe des Mauls. Vergrößerung aus Abbildung 3.12 a.

Weiterhin finden sich auf der Nasalregion alle drei Typen von Elektrozepthororganen nebeneinander (Abbildung 3.15). In direkter Nähe zu den Nasenlöchern liegen größere Ansammlungen von Knollenorganen als an anderen Körperstellen. In dieser Region, aber vor allem auf der oberen Nasalregion, liegen auch große Mengen Mormyromasten und einige ampulläre Organe.

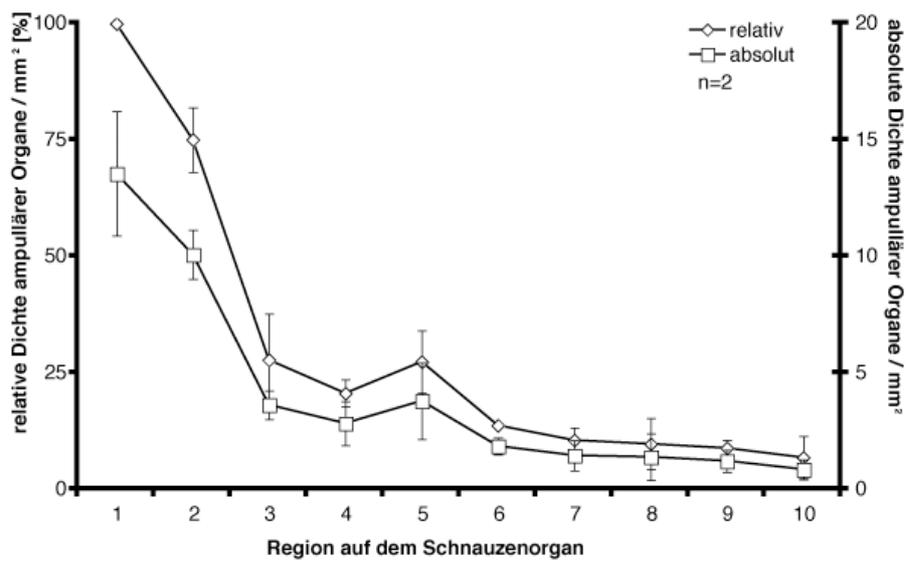


Abbildung 3.14: Relative und absolute Dichte ampullärer Organe auf dem Schnauzenorgan von *Gnathonemus petersii*.

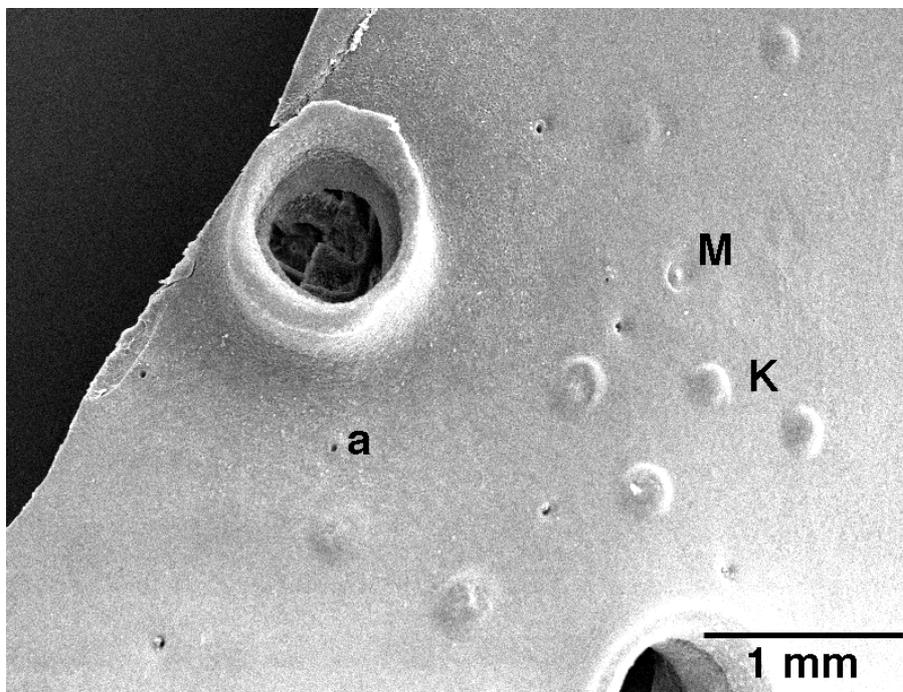


Abbildung 3.15: Elektronenmikroskopische Aufnahme der Nasalregion. Zwischen den beiden Nasenlöchern einer Seite liegen vermehrt Knollenorgane (K) allerdings auch Mormyromasten (M) und ampulläre Organe (a).



Abbildung 3.16 zeigt die drei verschiedenen Elektrozepertypen im elektronenmikroskopischen Bild nebeneinander. Der Mormyromast (Abbildung 3.16 a) der eigentlich unter der Epidermisoberfläche verborgen ist, ist hier aufgebrochen. Dies ist als Artefakt der Vorbehandlung anzusehen. Er wölbt sich kuppelförmig nach außen. Unter der aufgebrochenen Oberfläche ist die äußere Kammer zu erkennen. Ohne Wölbung, sondern nur als Kanal in der Epidermis, erscheinen die ampullären Rezeptororgane (Abbildung 3.16 b). Sie sind durch ihren geringen Durchmesser und ihre einfache Struktur zu erkennen. Deutlich größer und über ihren breiten Durchmesser mäßig gewölbt sind die Knollenorgane (Abbildung 3.16 c).

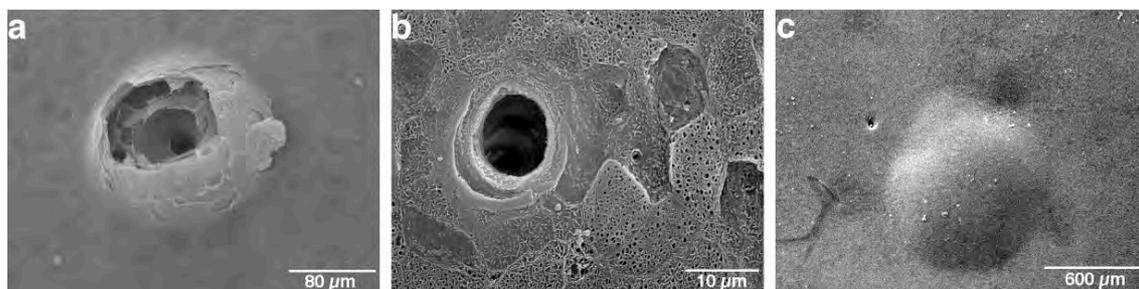


Abbildung 3.16: Die drei Elektrozepertypen von *Gnathonemus petersii* unter dem Rasterelektronenmikroskop. a) Mormyromast mit aufgebrochenem äußerem Kanal, b) ampulläres Organ, c) Knollenorgan.

3.1.6. Vergleich mit anderen Arten

Bei den weiteren untersuchten Arten waren Rezeptorverteilungen zu erkennen, die denen von *Gnathonemus petersii* sehr ähnlich waren (Abbildung 3.17). Bei allen Arten lag die Dichte der Mormyromasten an der Spitze des Kinns deutlich höher als über dem Maul und auf dem Rücken. Die Dichten unterschieden sich allerdings stark zwischen den Arten. *Marcusenius sudanensis*, der als einziger der untersuchten Fische, neben *Gnathonemus petersii*, ein abgesetztes Kinn besitzt, zeigte die geringste Dichte an Mormyromasten auf dem Kinn. Leicht höher waren die Rezeptororgandichten auf dem Kinn von *Pollimyrus adspersus*, der auch ein wenig höhere Dichten auf der Nasalregion und dem Rücken hatte. Letztere



unterschieden sich dagegen kaum von denen bei *Stomatorhinus walkeri*, der allerdings auf seinem weiter unten liegenden Kinn eine wiederum höhere Rezeptororgandichte aufwies. Weiterhin mehr Mormyromasten besaß *Brienomyrus cabre* auf der Spitze des leicht verlängerten Unterkiefers. Der höchste Wert konnte bei *Gnathonemus petersii* gefunden werden. An der Spitze seines verlängerten Kinns, dem Schnauzenorgan, fanden sich mit 65,5 Mormyromasten/mm² etwa doppelt so viele Rezeptoren, wie auf der Kinnspitze von *B. cabre*.

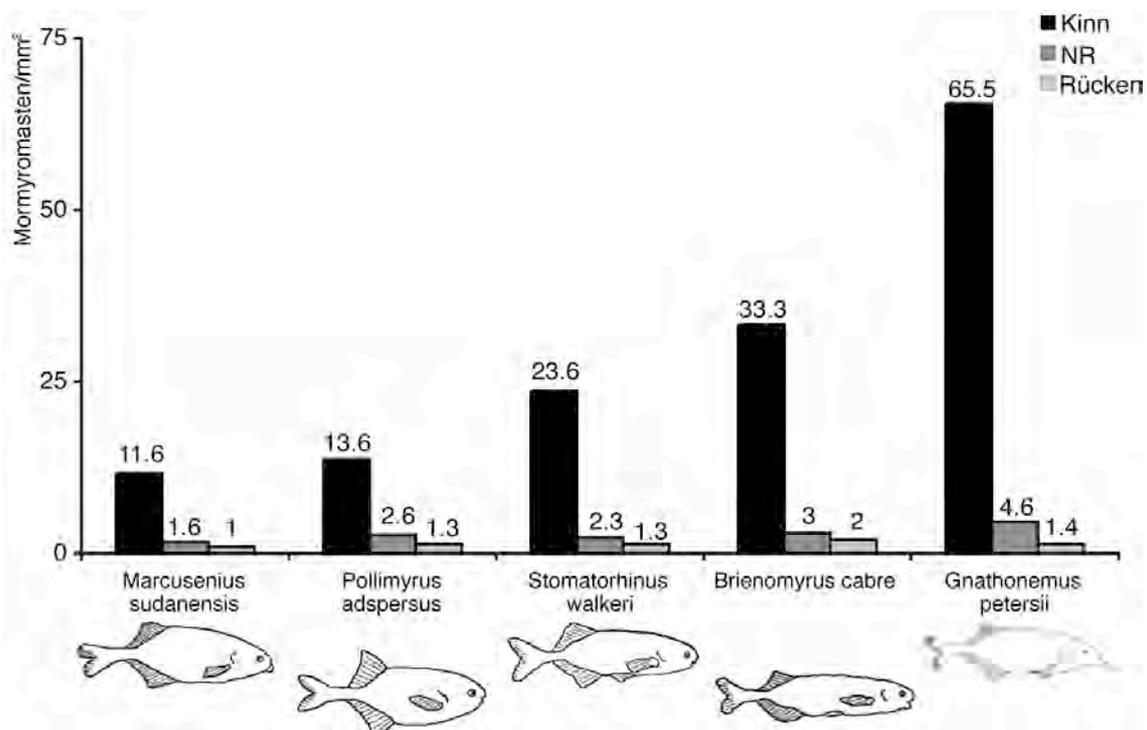


Abbildung 3.17: Vergleich der Mormyromastendichten bei verschiedenen Mormyridenarten. Es wurde jeweils die Dichte der Mormyromasten an der Spitze des Kinns (respektive Schnauzenorgans), direkt über dem Maul (Nasalregion) und auf dem Rücken bestimmt. Von jeder Art wurde ein Exemplar untersucht (*Gnathonemus petersii* n=16).



3.2. Zweiter Versuchsteil – Morphologie der Rezeptororgane

3.2.1. Aufbau der Elektrozeporen

In den Semi-Dünnschnitten der elektrozepativen Epidermis von *Gnathonemus petersii* konnten mit Mormyromasten, ampullären Organen und Knollenorganen alle drei Elektrozeporenorgantypen gefunden werden (Abbildung 3.18). Ihre Häufigkeit variierte entsprechend der Ergebnisse des ersten Teils. Somit ließen sich sehr häufig Mormyromasten, vor allem auf dem Schnauzenorgan und der Nasalregion finden, seltener dagegen ampulläre Organe. Knollenorgane waren in den Schnitten nur sehr selten vorhanden.

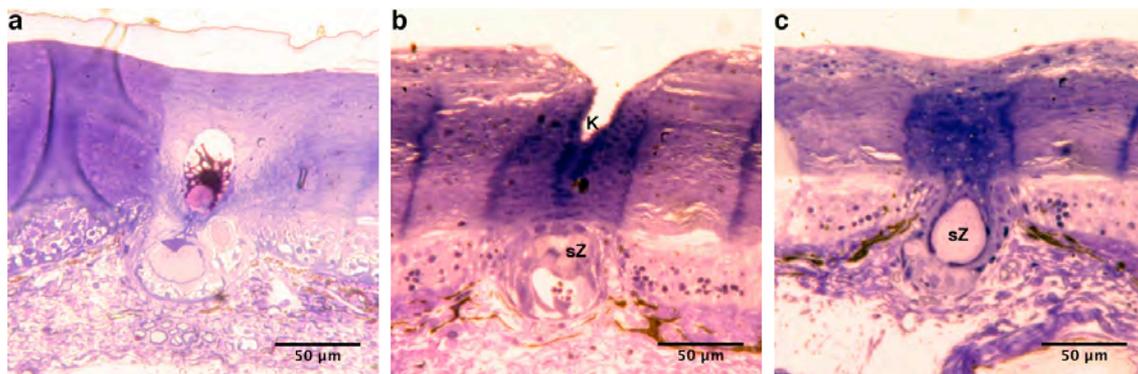
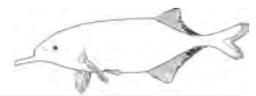


Abbildung 3.18: Die in den Semi-Dünnschnitten der elektrozepativen Epidermis gefundenen Elektrozeporenorgantypen. Als Beispiele sind hier Rezeptoren aus der Nasalregion dargestellt. a) Mormyromast der Nasalregion (Beschriftung siehe Abbildung 3.19), b) ampulläres Organ, c) Knollenorgan. K = Kanal, sZ = sensorische Zelle.

Die Strukturen dieser Organe unterschieden sich deutlich. Mormyromasten wiesen ein Zwei-Kammersystem mit A- und B-Zellen auf (Abbildung 3.18 a, Abbildung 3.19), ampulläre Organe einen langen, schmalen Kanal mit einer abschließenden Kammer in der die sensorischen Zellen eingebettet waren (Abbildung 3.18 b) und Knollenorgane einen zellulären breiten Kanal an den die sensorische Einheit direkt angrenzte (Abbildung 3.18 c). Im Weiteren werden Aufbau und Größe der Mormyromasten besprochen.

Der grundlegende Aufbau der Mormyromasten war in allen Regionen vergleichbar. So waren, unabhängig von der Lokalisierung des Rezeptororgans,



die Strukturen immer gleich angeordnet (Abbildung 3.20). In Abbildung 3.19 ist exemplarisch ein Mormyromast aus der Nasalregion dargestellt. Deutlich zu erkennen sind verschiedene epidermale Schichten (e) in unterschiedlichen Färbungen und Zelldichten, von denen für den weiteren Verlauf der Untersuchungen lediglich die oberen beiden Schichten interessant waren, da ihre Begrenzung immer gut zu erkennen war (Abbildung 3.21 a1, b1, c1 gestrichelte Linie). Hier finden sich dicht gepackte Zellsäulen. Diese dichte Zusammensetzung verliert die Epidermis jedoch in den unteren Schichten.

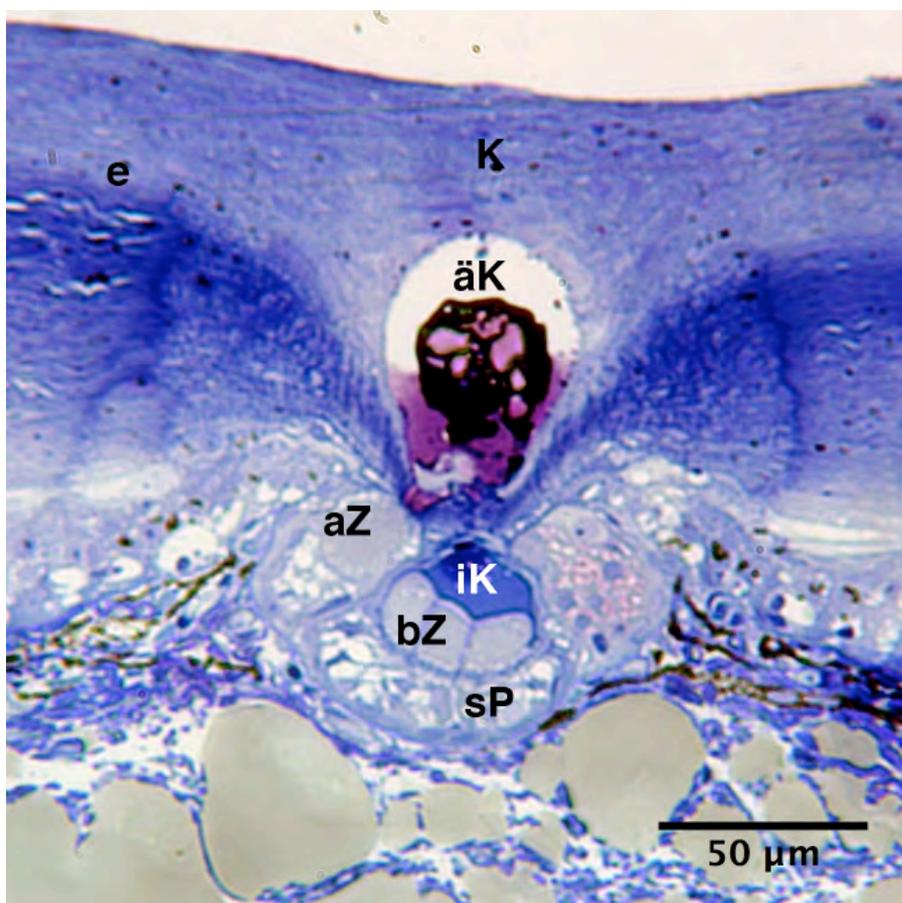


Abbildung 3.19: Übersicht über die Struktur eines Mormyromasten, hier aus der Nasalregion. Die zu erkennenden Strukturen waren in allen untersuchten Mormyromasten vorhanden. aZ = A-Zelle, äK = äußere Kammer, bZ = B-Zelle, e = Epidermis, iK = innere Kammer, K = Kanal, sP = subsensorische Plattform.

Die am stärksten auffallenden Bestandteile der Mormyromasten sind die äußere und die innere Kammer. Die äußere Kammer (äK) liegt, durch den Kanal von der Oberfläche getrennt, in den oberen Epidermisschicht eingebettet. Sie ist meist mit einer Substanz gefüllt, die in den Schnitten dunkel angefärbt ist und oft



zusammengeschrumpft erscheint. Die äußere Kammer stellt in ihrem Volumen auch das größte Kompartiment eines Mormyromasten dar und hat eine eher längliche, birnenförmige Gestalt. Der Kanal (K) selber ist ein gelockerter Zellverbund, der in die Epidermis eingelassen ist. Seine Breite lässt sich an der helleren Färbung erkennen. Der Kanal dehnt sich seitlich um die äußere Kammer aus und umschließt diese nahezu bis zu ihrer Basis. Unter der äußeren Kammer schließt sich die innere Kammer (iK) an, die kleiner erscheint und auch mit einer Substanz gefüllt ist. Die innere Kammer erstreckt sich oval in die Breite. Inferolateral der äußeren Kammer befinden sich die A-Zellen (AZ), die im seitlichen Rezeptororganbereich eingebettet sind. Ihre Form ist oval bis rundlich, aber meist nach oben hin etwas enger zusammenlaufend. Von ihrer Größe her erreichen die A-Zellen zwar nicht die Ausdehnung der inneren Kammer, sind allerdings deutlich größer als die B-Zellen (BZ). Diese liegen basal innerhalb der inneren Kammer. Sie erscheinen länglich und stehen pallisadenähnlich nebeneinander in das Lumen der inneren Kammer hinein. Nach unten hin findet der Mormyromast seinen Abschluss durch die subsensorische Plattform (sP), welche die akzessorischen Zellen (ak in Abbildung 3.21 a4, b4, c4) für die B-Zellen trägt. Die subsensorische Plattform ist der inneren Kammer direkt angeschlossen und umgreift sie von unten in Form eines Halbmondes. Sie hat daher horizontal eine weitere Ausdehnung als die innere Kammer.

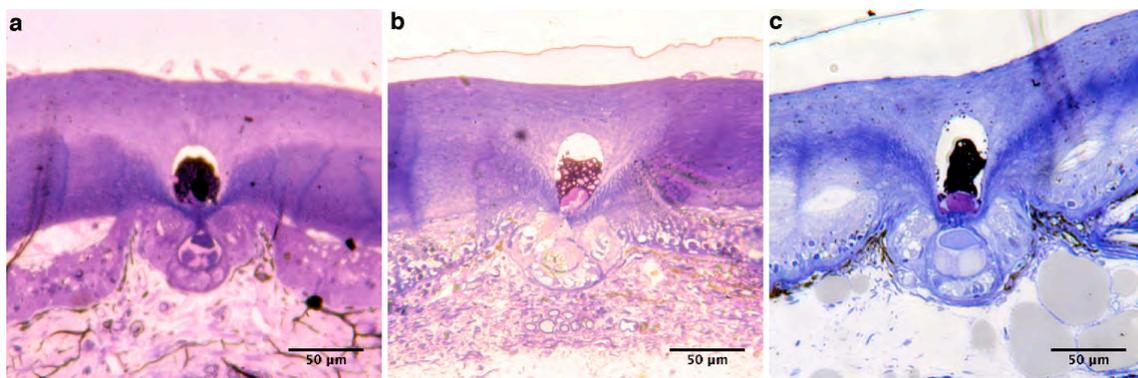


Abbildung 3.20: Vergleich der Mormyromasten aus den drei untersuchten Regionen. Gezeigt sind Semi-Dünnschnitte von Mormyromasten aus der Haut a) des Schnauzenorgans, b) der Nasalregion und c) des Rückens.



3.2.2. Mormyromasten unterschiedlicher Körperregionen

Vergleicht man die Mormyromasten des Schnauzenorgans, der Nasalregion und des Rückens direkt miteinander (Abbildung 3.20), erkennt man Unterschiede in ihrer Größe und Struktur. Abbildung 3.20 stellt Bilder aus der Mitte des jeweiligen Rezeptors dar, die einen direkten Rückschluss auf die Größenzusammensetzungen der Rezeptorstrukturen zulassen. Hier ist zu erkennen, dass die vertikale und die horizontale Ausdehnung der Mormyromasten auf dem Schnauzenorgan geringer sind, als auf der Nasalregion. Die Ausdehnung der Mormyromasten aus der Referenzregion Rücken ist noch größer.

Betrachtet man die einzelnen Strukturen innerhalb der Mormyromasten setzen sich diese Beobachtungen fort. In Abbildung 3.21 sind Detailaufnahmen der Mormyromastenstrukturen für das Schnauzenorgan (a), die Nasalregion (b) und den Rücken (c) abgebildet. In der ersten Reihe (1 a-c) ist zu sehen, dass die Dicke der Epidermis (markiert durch die gestrichelte Linie) auf dem Schnauzenorgan deutlich stärker ausgeprägt ist als auf den beiden anderen Hautpartien. Dies gilt insbesondere für die beiden distalen Epidermisschichten, welche hier, zur besseren Übersichtlichkeit, durch einen kurzen Strich von den inneren Schichten abgegrenzt sind.

Der Durchmesser des Kanals (K) dagegen, in Abbildung 3.21, 2 a-c durch die gestrichelte Linie markiert, steigt vom Schnauzenorgan über die Nasalregion bis zum Rücken an. Diesen Trend verfolgt auch die äußere Kammer (äK), deren vertikaler Durchmesser genauso von den vorderen zu den hinteren Körperstellen ansteigt, wie der horizontale Durchmesser. Hierdurch wird die Länge des Kanals, also die Verbindung zwischen äußerer Kammer und Oberfläche größer, die Zellschicht zwischen Oberfläche und äußerer Kammer daher dicker.

Weiter kann festgestellt werden, dass die inneren Kammern (iK) analog zu den äußeren Kammern von vorne nach hinten größer werden. Auch hier gilt dies für den vertikalen und den horizontalen Durchmesser (Abbildung 3.21 3 a-c). Ob mit dem Größenzuwachs der inneren Kammer auch die Größen der darin eingelagerten B-Zellen (BZ) steigen ist ohne quantitative Auswertung unklar. Der zusätzliche Platz, der weiter hinten am Fisch in den inneren Kammern zur



Verfügung steht, wird hauptsächlich durch eine höhere Anzahl an B-Zellen pro Mormyromast ausgenutzt denn durch einen Größenzuwachs (Abbildung 3.21 3 a-c). Das Gleiche gilt für die A-Zellen (AZ), die außerhalb der äußeren Kammer angesiedelt sind. Auch hier finden sich mehr A-Zellen in den breiter werdenden Mormyromasten der Nasalregion und des Rückens.

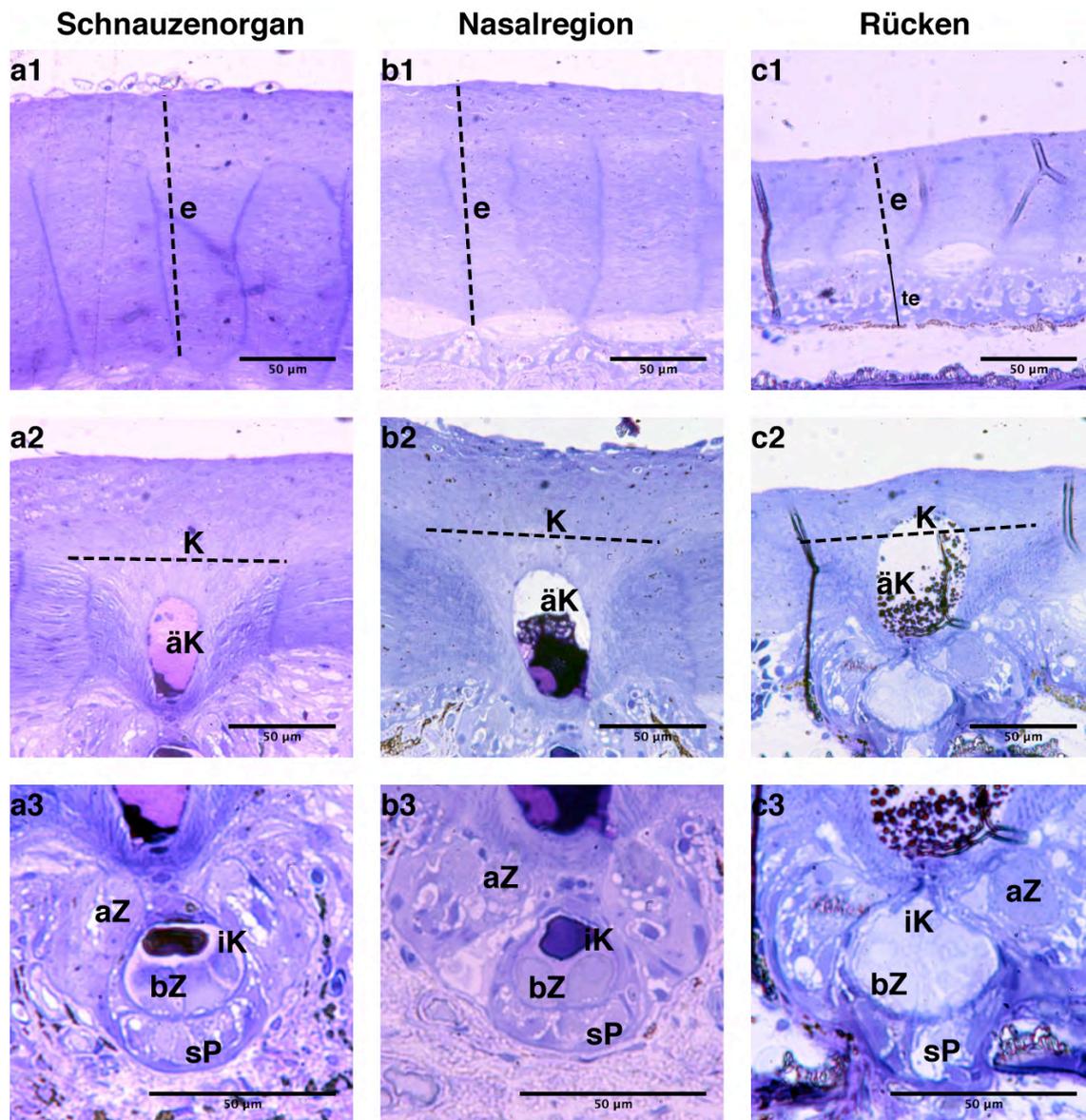


Abbildung 3.21: Vergleich der Mormyromastkompartimente der verschiedenen Hautregionen. Mit a markierte Bilder stammen vom Schnauzenorgan, mit b markierte von der Nasalregion und Bilder mit c vom Rücken. In den Zeilen sind die wichtigen Strukturen herausvergrößert. Zeile 1 zeigt die Epidermis in Nähe der Rezeptoren, die gestrichelte Linie deutet die Dicke der vermessenen Epidermis an. In Zeile 2 sind die äußere Kammer und der Kanal dargestellt, hier zeigt die gestrichelte Linie die Ausbreitung des Kanals. Zeile 3 zeigt Vergrößerungen der inneren Kammer, der A-Zellen und der B-Zellen sowie die subsensorische Plattform. äK = äußere Kammer, AZ = A-Zellen, BZ = B-Zellen, e = Epidermis, iK = innere Kammer, K = Kanal, sP = subsensorische Plattform, te = tiefere Epidermis (e und te zusammen bilden die komplette Epidermis).



Terminal im Mormyromasten ist die subsensorische Plattform (sP) gelegen, welche die akzessorischen Zellen (ak) für die B-Zellen enthält (Abbildung 3.21 4 a-c). Die Plattform umschließt in allen Fällen inferior die innere Kammer. Mit wachsender innerer Kammer, also mit wachsendem Abstand von den vorderen Körperregionen, wächst auch die horizontale Ausdehnung der subsensorischen Plattform. Die vertikale Ausdehnung scheint dagegen geringer zu werden.

Nur unzureichende Aussagen können über die akzessorischen Zellen der B-Zellen getroffen werden, da diese sich in verschiedene Klassen aufteilen und oft diffus im Bereich der subsensorischen Plattform verteilt sind. Auch die akzessorischen Zellen der A-Zellen, welche im Randbereich der Rezeptororgane liegen, können nicht beurteilt werden, da sie im äußeren Bereich der Mormyromasten meist schlecht zu erkennen sind.

3.2.3. Größen der Mormyromastenkompimente

Die Wendepunkte der gemittelten Kurven der Rezeptorausdehnungen (Abbildung 3.23 bis Abbildung 3.43) geben die Größen der untersuchten Kompimente der Mormyromasten vom Schnauzenorgan, der Nasalregion und dem Rücken wieder (Abbildung 3.22). Es gibt dabei deutliche Größenunterschiede der Kompimente der verschiedenen Körperregionen.

Die Gesamtbreite der Mormyromasten steigt vom Schnauzenorgan über die Nasalregion zum Rücken hin an, wobei die Unterschiede signifikant sind (Kruskal-Wallis Test: $n=27$, $df=2$, $\chi^2=13,854$, $p=0,001$). Im Post-hoc-Test nach Dunn zeigte sich, dass ausschließlich der Unterschied zwischen Schnauzenorgan und Rücken signifikant ist (Tabelle 3.3). Die Gesamtlänge der Mormyromasten ist dagegen auf der Nasalregion am höchsten, etwas geringer ist die Länge auf dem Rücken und noch geringer auf dem Schnauzenorgan. Auch hier findet sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Regionen (Kruskal-Wallis Test: $n=25$, $df=2$, $\chi^2=14,523$, $p=0,001$). An dieser Stelle zeigt der Post-hoc Test, dass die Unterschiede zwischen dem Schnauzenorgan und der Nasalregion und auch zwischen Schnauzenorgan und dem Rücken signifikant sind. Ein Unterschied zwischen den Mormyromastenslängen von der Nasalregion und dem Rücken



besteht nicht (Tabelle 3.3). Eine ähnliche Größenverteilung zeigt sich auch in den Dicken der Epidermis der verschiedenen Regionen. Der Unterschied ist auch hier signifikant (Kruskal-Wallis Test: $n=27$, $df=2$, $\chi^2=11,077$, $p=0,004$). Hier trägt wiederum die Nasalregion die höchste Epidermisdicke, die des Schnauzenorgans liegt leicht über der des Rückens. Dies spiegelt sich auch in den Post-hoc-Tests wieder, in denen sich die Epidermisdicke auf der Nasalregion signifikant von denen der beiden anderen Regionen unterscheidet. Hier gibt es keinen Unterschied zwischen Schnauzenorgan und Rücken (Tabelle 3.3).

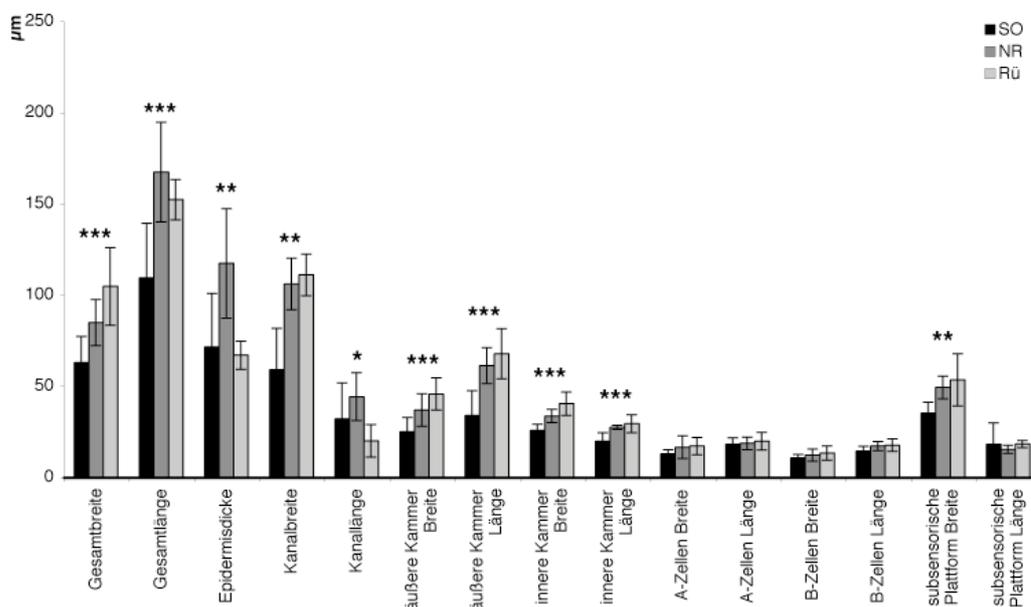


Abbildung 3.22: Die gemittelten Wendepunkte der über die Messungen gelegten polynomischen Kurven. Signifikante Unterschieden zwischen den Größen der Kompartimenten der unterschiedlichen Regionen nach Kruskal-Wallis-Tests sind wie folgt angegeben: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$. Post-hoc-Tests zur Unterscheidung der signifikant unterschiedlichen Regionen können Tabelle 3.3 entnommen werden.

Einen ebenfalls signifikanten Unterschied gibt es zwischen den drei Regionen im Hinblick auf die Breite (Kruskal-Wallis Test: $n=22$, $df=2$, $\chi^2=11,783$, $p=0,003$) und die Länge (Kruskal-Wallis Test: $n=24$, $df=2$, $\chi^2=9,108$, $p=0,011$) des äußeren Kanals. Die Kanalbreite ist dabei auf dem Schnauzenorgan am geringsten und unterscheidet sich signifikant von den anderen Regionen (Tabelle 3.3). Die Kanallänge ist auf dem Rücken am kürzesten und unterscheidet sich an dieser Stelle auch signifikant von der Länge des Kanals der Nasalregion (Tabelle 3.3).



Tabelle 3.3: Post-hoc-Tests nach Dunn im Anschluss an die Kruskal-Wallis Tests. Aus den Parametern Stichprobengröße, Chi-Quadrat, Rangsummendifferenz und Standardfehler (SE) wurde die Testgröße Q errechnet und mit der kritischen Größe $Q=2,394$ (bei $k=3$ Testgruppen und einem angestrebten Signifikanzniveau von 0,05) verglichen. Überstieg die ermittelte Testgröße die Standardtestgröße war der Vergleich signifikant. Signifikante Paarungen ($p<0,05$) sind in der zweiten Spalte fettgedruckt und in der letzten Spalte mit einem x markiert. äK = äußere Kammer, AZ = A-Zellen, BZ = B-Zellen, iK = innere Kammer, SSP = subsensorische Plattform

Parameter	Regionen	Chi-Square	Gesamt N	N i	N j	Rangsumme i	Rangsumme j	Rangdifferenzen	SE	Q	Signifikant? ($p<0,05$)
Gesamtbreite	1 vs 2	13.85	27.00	12.00	8.00	8.08	16.13	8.05	3.62	2.22	(-)
	1 vs 3	13.85	27.00	12.00	7.00	8.08	21.71	13.63	3.77	3.61	X
	2 vs 3	13.85	27.00	8.00	7.00	16.13	21.71	5.58	4.11	1.36	(-)
Gesamtlänge	1 vs 2	14.52	25.00	10.00	8.00	6.20	18.50	12.30	3.49	3.52	X
	1 vs 3	14.52	25.00	10.00	7.00	6.20	16.43	10.23	3.63	2.82	X
	2 vs 3	14.52	25.00	8.00	7.00	18.50	16.43	2.07	3.81	0.54	(-)
Epidermisdicke	1 vs 2	11.08	27.00	12.00	8.00	11.42	21.75	10.33	3.62	2.85	X
	1 vs 3	11.08	27.00	12.00	7.00	11.42	9.57	1.85	3.77	0.49	(-)
	2 vs 3	11.08	27.00	8.00	7.00	21.75	9.57	12.18	4.11	2.97	X
Kanalbreite	1 vs 2	11.78	22.00	8.00	7.00	5.25	14.43	9.18	3.36	2.73	X
	1 vs 3	11.78	22.00	8.00	7.00	5.25	15.71	10.46	3.36	3.11	X
	2 vs 3	11.78	22.00	7.00	7.00	14.43	15.71	1.28	3.47	0.37	(-)
Kanallänge	1 vs 2	9.11	24.00	9.00	8.00	12.11	17.88	5.77	3.44	1.68	(-)
	1 vs 3	9.11	24.00	9.00	7.00	12.11	6.86	5.25	3.56	1.47	(-)
	2 vs 3	9.11	24.00	8.00	7.00	17.88	6.86	11.02	3.66	3.01	X
äK Breite	1 vs 2	14.24	25.00	10.00	8.00	6.80	14.38	7.58	3.49	2.17	(-)
	1 vs 3	14.24	25.00	10.00	7.00	6.80	20.29	13.49	3.63	3.72	X
	2 vs 3	14.24	25.00	8.00	7.00	14.38	20.29	5.91	3.81	1.55	(-)
äK Länge	1 vs 2	15.12	25.00	10.00	8.00	6.10	16.38	10.28	3.49	2.94	X
	1 vs 3	15.12	25.00	10.00	7.00	6.10	19.00	12.90	3.63	3.56	X
	2 vs 3	15.12	25.00	8.00	7.00	16.38	19.00	2.62	3.81	0.69	(-)
iK Breite	1 vs 2	16.60	25.00	10.00	8.00	6.30	14.50	8.20	3.49	2.35	(-)
	1 vs 3	16.60	25.00	10.00	7.00	6.30	20.86	14.56	3.63	4.01	X
	2 vs 3	16.60	25.00	8.00	7.00	14.50	20.86	6.36	3.81	1.67	(-)
iK Länge	1 vs 2	15.88	25.00	10.00	8.00	6.10	15.63	9.53	3.49	2.73	X
	1 vs 3	15.88	25.00	10.00	7.00	6.10	19.86	13.76	3.63	3.79	X
	2 vs 3	15.88	25.00	8.00	7.00	15.63	19.86	4.23	3.81	1.11	(-)
AZ Breite	nicht signifikant nach Kruskal-Wallis Test										
AZ Länge	nicht signifikant nach Kruskal-Wallis Test										
BZ Breite	nicht signifikant nach Kruskal-Wallis Test										
BZ Länge	nicht signifikant nach Kruskal-Wallis Test										
SSP Breite	1 vs 2	11.88	26.00	12.00	7.00	7.92	18.43	10.51	3.64	2.89	X
	1 vs 3	11.88	26.00	12.00	7.00	7.92	18.14	10.22	3.64	2.81	X
	2 vs 3	11.88	26.00	7.00	7.00	18.43	18.14	0.29	4.09	0.07	(-)
SSP Länge	nicht signifikant nach Kruskal-Wallis Test										

Bei der Betrachtung der äußeren Kammer findet sich sowohl im Parameter Breite (Kruskal-Wallis Test: $n=25$, $df=2$, $\chi^2=14,236$, $p=0,001$) als auch Länge (Kruskal-Wallis Test: $n=25$, $df=2$, $\chi^2=15,124$, $p=0,001$) ein signifikantes Ansteigen von anterior nach posterior. In den Post-hoc-Tests nach Dunn unterscheidet sich in der Breite der äußeren Kammer lediglich das Schnauzenorgan vom Rücken, in der Länge unterscheidet sich das Schnauzenorgan von beiden übrigen Regionen (Tabelle 3.3).

Das gleiche Bild bietet sich für die Breite (Kruskal-Wallis Test: $n=25$, $df=2$, $\chi^2=16,598$, $p<0,001$) und Länge (Kruskal-Wallis Test: $n=25$, $df=2$, $\chi^2=15,884$,



$p < 0,001$) der inneren Kammer der Mormyromasten. Die signifikanten Unterschiede in den steigenden Größen von Schnauzenorgan über Nasalregion zum Rücken zeigen sich auch hier in den Post-hoc-Tests, in denen die Breite der inneren Kammer des Schnauzenorgans sich von der des Rückens unterscheidet und sich die Länge der inneren Kammer des Schnauzenorgans auch hier von den restlichen Körperregionen unterscheidet (Tabelle 3.3).

Die Vermessungen der sensorischen Zellen, also der A- und B-Zellen ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Regionen. Zwar stiegen die Größen der Zellen leicht von vorne nach hinten an, jedoch fanden sich keine signifikanten Unterschiede in der Breite (Kruskal-Wallis Test: $n=24$, $df=2$, $\chi^2=2,223$, $p=0,329$) oder der Länge (Kruskal-Wallis Test: $n=25$, $df=2$, $\chi^2=0,367$, $p=0,832$) der A-Zellen. Das gleiche gilt für die Breite (Kruskal-Wallis Test: $n=24$, $df=2$, $\chi^2=1,553$, $p=0,460$) und Länge der B-Zellen (Kruskal-Wallis Test: $n=22$, $df=2$, $\chi^2=3,332$, $p=0,189$). Die Vergleiche der Breiten der subsensorischen Plattform brachten ein signifikantes Ergebnis hervor (Kruskal-Wallis Test: $n=26$, $df=2$, $\chi^2=11,881$, $p=0,003$). Diese wird von anterior nach posterior zunehmend breiter. Im Post-hoc-Test ergibt sich demnach auch ein signifikanter Unterschied zwischen dem Schnauzenorgan und sowohl Nasalregion als auch Rücken (Tabelle 3.3). Die Länge der subsensorischen Plattform zeigte keinen Unterschied zwischen den untersuchten Körperregionen (Kruskal-Wallis Test: $n=23$, $df=2$, $\chi^2=3,696$, $p=0,158$).

3.2.4. Geometrische Form der Organkompartimente

Gesamtbreite und Gesamtlänge der Mormyromasten

Die detaillierten Verlaufskurven der gemittelten Mormyromastenformen durch die vermessenen Schnitte geben neben den maximalen Ausdehnungen weitere Informationen. Wie bereits erwähnt ergab die Messung der Gesamtbreite den niedrigsten Maximalwert auf dem Schnauzenorgan. Damit ist auch die Kurve für das Schnauzenorgan die flachste und zeigt damit die schmalsten Mormyromasten. Die Breite der Mormyromasten auf der Nasalregion ist höher und noch ein wenig größer sind die Breiten der Mormyromasten auf dem Rücken. Die idealisierte



Kurve wird dabei jeweils schmaler, so dass man auch unterschiedlich geformte Rezeptororgane erwarten kann (Abbildung 3.23 a). Die Größenunterschiede in der Längenausdehnung der ganzen Mormyromasten sind dagegen anders verteilt (Abbildung 3.23 b). Zwar sind auch in der Länge die Rezeptoren des Schnauzenorgans die kürzesten, jedoch übersteigt die Länge der Mormyromasten der Nasalregion die der Rezeptoren des Rückens. Auch die Kurvenausdehnung ist in diesem Fall bei den Rezeptoren der Nasalregion am breitesten.

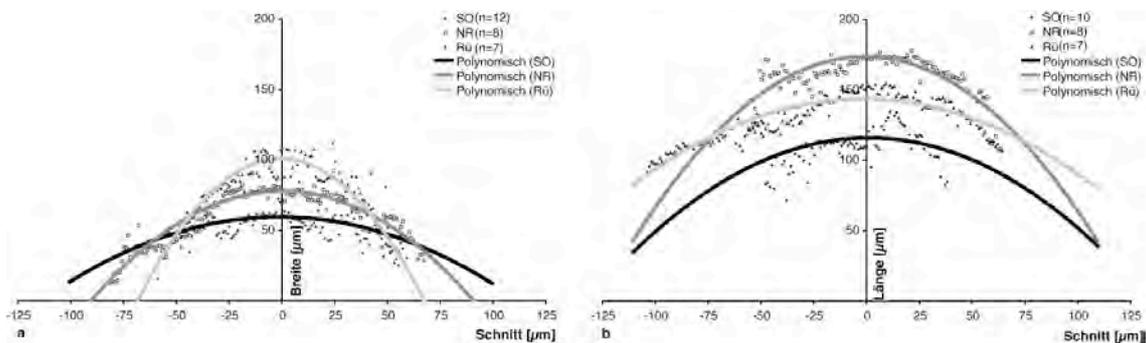


Abbildung 3.23: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der ganzen Rezeptororgane. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen.

Aus den halbmaximalen Höhen der Kurven und den daran anliegenden halbmaximalen Breiten wurden die Indizes (halbe-halbmaximale Breite/halbmaximale Höhe der Kurve = halbmaximaler Index) errechnet. Anhand dieser Indizes ist zu erkennen, dass sich die Gesamtorgane, von oben - also theoretisch von der Hautoberfläche aus - betrachtet, mit zunehmender Entfernung von der Schnauzenorganspitze von einer eher rundlichen Form in eine tendenziell leicht breitere Form am Rücken entwickeln. Vom Index 1 (runde Form) abweichend sind allerdings für die Kurve der Breite (Abbildung 3.24 a) weder die Rezeptoren auf den Schnauzenorganen (one-sample-t-test, $n=12$, $df=11$, $t=1,563$, $p=0,146$) noch die auf der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=1,167$, $p=0,281$) oder auf dem Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,162$, $p=0,876$). Auch die Längenkurve erbringt keine signifikanten Unterschiede von einer runden Struktur (seitliche Betrachtung), weder auf dem Schnauzenorgan (one-sample-t-test, $n=10$, $df=9$, $t=0,184$, $p=0,858$), noch auf der Nasalregion (one-



sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=1,183$, $p=0,275$) oder auf dem Rücken (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=1,480$, $p=0,182$) (Abbildung 3.24 b).

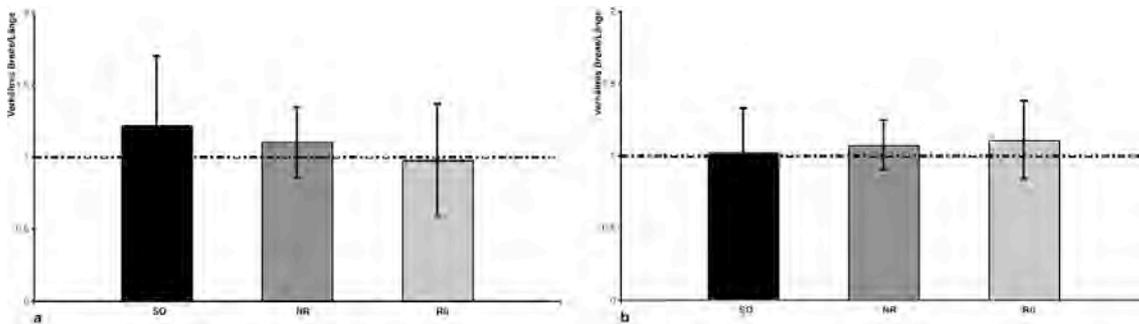


Abbildung 3.24: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der Mormyromasten. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Ein Vergleich der durch die polynomischen Funktionen ermittelten Maxima ergibt dagegen, dass die Rezeptoren allesamt, unabhängig von Ihrer Position am Fischkörper länglich sind (Abbildung 3.25). Hierzu wurde die maximale Länge gegen die maximale Breite aufgetragen. Die Winkelhalbierende markiert dabei die Gerade auf der die Punkte eine runde Form des gemessenen Kompartiments annehmen.

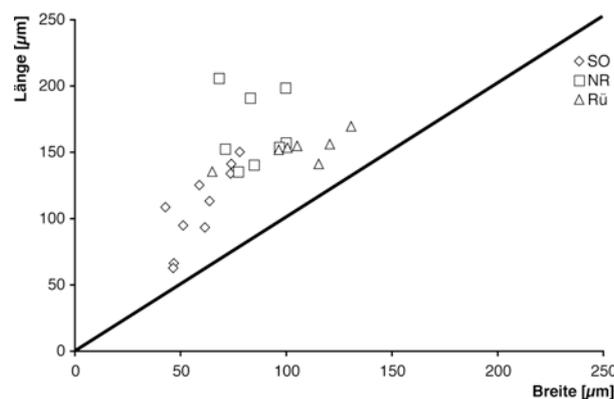


Abbildung 3.25: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite des gesamten Mormyromasten. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.



Die dazugehörigen Indizes aus maximal ermittelter Breite/maximal ermittelter Länge müssen ebenfalls bei einer Kugel gleich eins sein, bei stärkerer Formverlagerung zur Breite allerdings größer 1, bei Formverlagerung zur länglichen Ellipse dagegen kleiner 1 sein. Die hier untersuchten Indizes aus ermittelter Breite und Länge anhand der Polynomfunktionen sind alle signifikant kleiner als 1 (one-sample-t-tests: Schnauzenorgan: $n=10$, $df=9$, $t=-13,115$, $p<0,001$; Nasalregion: $n=8$, $df=7$, $t=-12,768$, $p<0,001$; Rücken: $n=7$, $df=6$, $t=-7,352$, $p<0,001$).

Die ermittelten Breiten und Längen korrelieren auf dem Schnauzenorgan signifikant positiv miteinander (Spearman-Rho Korrelation, $n=10$, $r_s=0,806$, $p=0,005$), wie auch auf dem Rücken (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,786$, $p=0,036$). Für die Mormyromasten der Nasalregion findet sich kein solcher Zusammenhang (Spearman-Rho Korrelation, $n=8$, $r_s=0,048$, $p=0,911$). Hier besteht also keine feststehende Form bezüglich der Verhältnisse Länge zu Breite.

Zusammenfassend bedeutet dies, dass die Gesamtrezeptoren, unabhängig von der Körperstelle auf der sie saßen, eine deutlich längliche Form aufwiesen. Die Mormyromasten unterschieden sich demnach auf folgende Weise zwischen den untersuchten Regionen: Die Mormyromasten des Schnauzenorgans haben von allen Mormyromasten die geringsten Ausdehnungen in horizontale wie vertikale Richtung, sind aber in ihrer Form insgesamt eher länglich, das heißt in Richtung der Oberfläche gestreckt. Die Mormyromasten der Nasalregion erstrecken sich in die gleiche Richtung, sind nach ihrer Größenverteilung jedoch anders geformt. Die Ausdehnung war an dieser Körperstelle stärker vertikal als horizontal, es gibt also noch länglichere Mormyromasten auf der Nasalregion als auf dem Schnauzenorgan. Die Gesamtrezeptororgane auf dem Rücken hatte auch eine längliche Form, Ihre vertikale Ausdehnung war dabei allerdings nicht so stark wie die der Mormyromasten der Nasalregion und eher vergleichbar mit der des Schnauzenorgans. Die Breite der Mormyromasten ist allerdings auf dem Rücken am höchsten. Insgesamt waren also alle Mormyromasten länglich geformt, variieren in ihren Ausdehnungen jedoch zwischen den untersuchten Regionen.



Epidermisdicke zwischen den Mormyromasten

Der Vergleich der Epidermisdicken wurde lediglich in einer Richtung, nämlich der Länge, durchgeführt. Außerdem veränderte sich die Dicke der Epidermis nur wenig, weswegen keine Kurve angelegt wurde. Die Größenverhältnisse sind bereits in Abbildung 3.22 und Tabelle 3.3 dargestellt. Demnach ist die Dicke der Epidermis am höchsten auf der Nasalregion, gefolgt vom Schnauzenorgan. Die im Vergleich dünnste Epidermis fand sich auf dem Rücken.

Breiten und Längen der Kanäle

Die Untersuchung der Breite des äußeren Kanals zeigte einen schmalen Kanal am Schnauzenorgan und breitere, aber untereinander nahezu gleich breite, Kanäle auf der Nasalregion und dem Rücken. Ähnlich identisch waren die Verlaufskurven der Kanäle der Mormyromasten dieser beiden Körperstellen. Eine niedrigere, breitere Kurve beschreibt die Breite der äußeren Kanäle auf dem Schnauzenorgan (Abbildung 3.26 a).

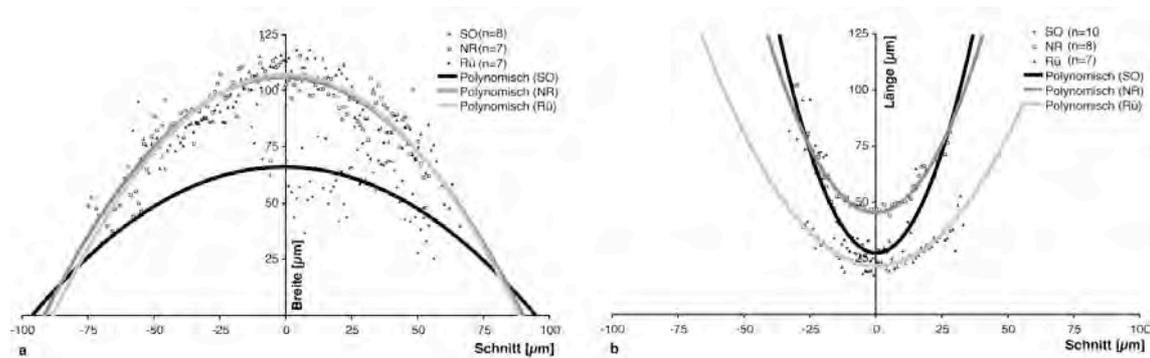


Abbildung 3.26: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge des äußeren Kanals. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen. Der Wendepunkt der Länge beschreibt für den äußeren Kanal das Minimum, im Gegensatz zu den übrigen Messungen.

Eine Sonderstellung nimmt die Vermessung der Kanallänge ein, da hier am Wendepunkt ein Minimum erreicht wird. Dies liegt an der Form des Kanals, der zwischen Oberfläche der Epidermis und Spitze der äußeren Kammer gemessen wurde, die zur Mitte des Rezeptors hin größer wird. Das Minimum der Kurven ist



für den Rücken am geringsten, hier findet sich also die kürzeste Verbindung zwischen Wasser und äußerer Kammer. Etwas länger ist der Kanal in den Mormyromasten des Schnauzenorgans und noch länger auf der Nasalregion (Abbildung 3.26 b). Dabei deutet die Breite der Kurve für den Rücken auf breitere Kanäle hin als die Kurven der Nasalregion und vor allem des Schnauzenorgans.

Diese Ergebnisse lassen sich in den Untersuchungen der Halbmaximalen ansatzweise bestätigen. Hier weicht lediglich das Schnauzenorgan bezüglich der Kanalbreite von einer runden Form ab (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-2,695$, $p=0,031$), während Nasalregion (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=1,777$, $p=0,126$) und Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,317$, $p=0,762$) von der Oberfläche aus gesehen eher eine runde Form annehmen (Abbildung 3.27 a). Die halbmaximalen Indizes für die Länge sind ein unzuverlässiger Parameter, da hier standardisiert die Breite $10\ \mu\text{m}$ über dem Wendepunkt gemessen wurde. Diese entspricht, wegen der nach oben geöffneten Kurve nicht dem sonst verwendeten Halbmaximalen-Parameter (Abbildung 3.27 b). Zwar sind die Indizes allesamt von 1 unterschiedlich (one-sample-t-test, $n=7-9$, $df=6-8$, $t<-2,602$, $p<0,032$), jedoch gehen die Tendenzen hier eher zu länglichen Strukturen, was sich weder aus der Betrachtung der Schnitte noch aus den Indizes aus gemessener Breite/Länge bestätigen lässt.

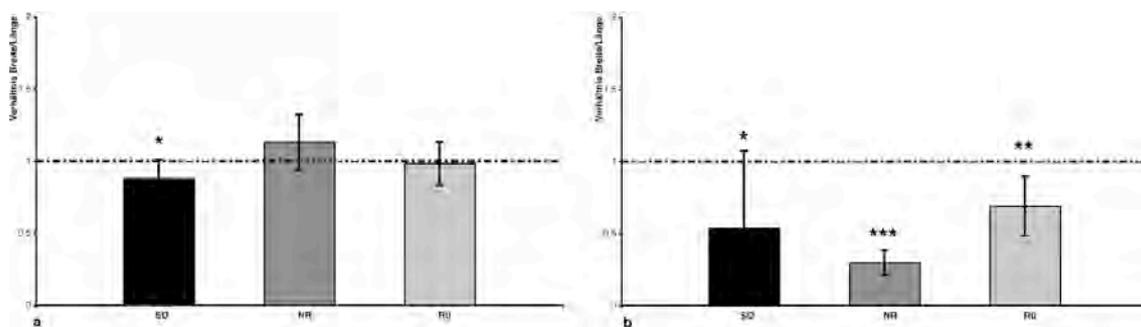


Abbildung 3.27: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die a) Breite und b) Länge der äußeren Kanäle. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.



Diese Indizes (Abbildung 3.28) zeigen dagegen eine realistischere Verteilung in Richtung breiterer Strukturen. Dabei sind die Kanäle aller Regionen signifikant abweichend von einer runden Struktur, dies gilt sowohl für das Schnauzenorgan (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=3,287$, $p=0,017$) als auch für die Nasalregion (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=6,615$, $p=0,001$) und den Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=3,488$, $p=0,013$).

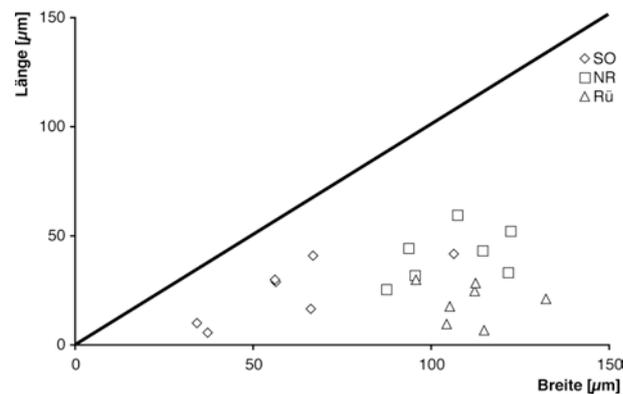


Abbildung 3.28: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite des äußeren Kanals. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.

Die ermittelten maximalen Breiten und Längen für den äußeren Kanal korrelieren nur für die Mormyromasten des Schnauzenorgans positiv signifikant miteinander (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,821$, $p=0,023$). Die Signifikanzniveaus für die Nasalregion (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,464$, $p=0,294$) und den Rücken (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,286$, $p=0,535$) weisen dagegen keine signifikanten Zusammenhänge auf.

Insgesamt hatten die Kanäle aller untersuchten Mormyromasten eine horizontale Ausrichtung. Die Kanäle der Mormyromasten des Schnauzenorgans hatten die kleinsten Breiten und Längen. Die Kanäle auf der Nasalregion waren im Vergleich dazu sowohl breiter als auch länger, während die Kanäle der Mormyromasten des Rückens in der Länge vergleichbar mit denen vom Schnauzenorgan sind, in ihrer horizontalen Ausbreitung allerdings so groß waren wie die der Nasalregion.



Breiten und Längen der äußeren Kammern

Die Kurven für die Ausmaße der äußeren Kammer unterscheiden sich in Ihrer Form nur wenig. Der entscheidende Parameter scheint hier die maximale Höhe zu sein. Beide Parameter, sowohl Breite als auch Länge steigen dabei vom Schnauzenorgan zum Rücken hin an (Abbildung 3.29).

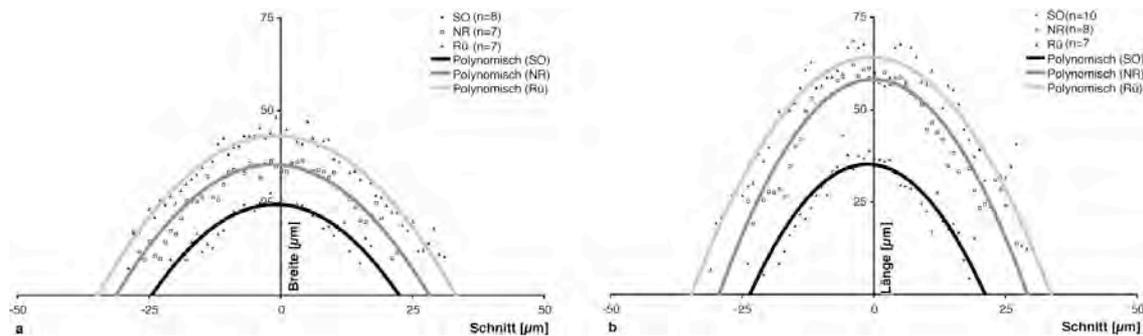


Abbildung 3.29: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der äußeren Kammern. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen.

Berechnet man die Halbmaximalen und daraus die Indizes finden sich lediglich nicht von 1 abweichende Strukturen bei der Betrachtung der Kurve für die Kompartimentbreite (Schnauzenorgan: one-sample-t-test, $n=9$, $df=8$, $t=-0,741$, $p=0,48$; Nasalregion: one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=0,242$, $p=0,816$; Rücken: one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,399$, $p=0,704$) (Abbildung 3.30 a). Nicht rund dagegen sind die äußeren Kammern bei der Betrachtung von der Seite, also nach den Indizes der Halbmaximalen aus der Längenkurve (Abbildung 3.31 b). Zwar weicht die Ausdehnung der äußeren Kammern aus dem Schnauzenorgan nicht von 1 ab (one-sample-t-test, $n=9$, $df=8$, $t=-1,126$, $p=0,293$), jedoch die der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-9,135$, $p<0,001$) und des Rückens (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-4,088$, $p=0,006$).

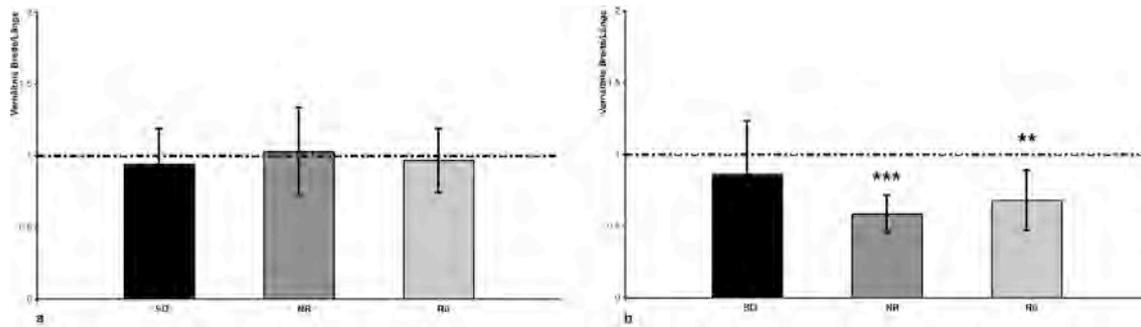


Abbildung 3.30: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die a) Breite und b) Länge der äußeren Kammern. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Diese Ergebnisse bestätigen sich mit Berechnung der Indizes aus maximaler Breite/maximaler Länge. Auch hier erscheinen die äußeren Kammern der Schnauzenorgane nicht von 1 unterschiedlich zu sein (one-sample-t-test, $n=9$, $df=8$, $t=-1,542$, $p=0,162$). Die Verteilung streut sich auf beide Seiten der Winkelhalbierenden (Abbildung 3.31). Die Mormyromasten auf der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-16,266$, $p < 0,001$) und dem Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-9,431$, $p < 0,001$) beinhalten dagegen signifikant von einer runden Struktur abweichende äußere Kammern. Diese sind deutlich in die Länge gezogen (Abbildung 3.31).

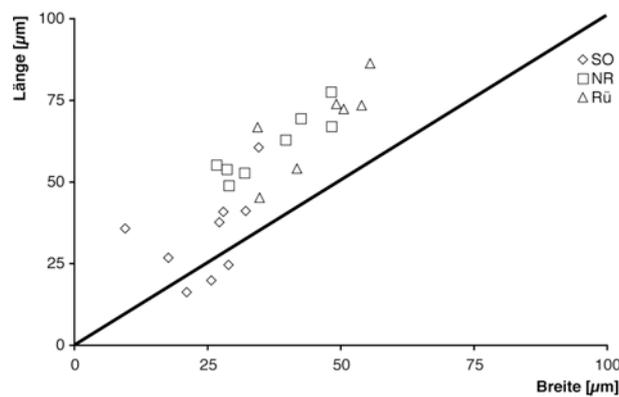


Abbildung 3.31: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite der äußeren Kammern. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.

Korrelationen zwischen den ermittelten maximalen Breiten und Höhen der äußeren Kammern der untersuchten Regionen zeigen zwar keine signifikanten Zusammenhänge in den Rezeptororganen des Schnauzenorgans (Spearman-Rho



Korrelation, $n=9$, $r_s=0,617$, $p=0,077$), jedoch in denen der Nasalregion (Spearman-Rho Korrelation, $n=8$, $r_s=0,714$, $p=0,047$) und des Rückens (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,786$, $p=0,036$).

Zusammenfassend konnte festgestellt werden, dass die äußeren Kammern der Mormyromasten des Schnauzenorgans die kleinsten waren und außerdem eine runde Form hatten. Alle anderen vermessenen äußeren Kammern waren dagegen vertikal ausgedehnt. Sowohl die Kammern aus der Nasalregion wie aus dem Rücken haben eine breite Streuung in ihrer vertikalen Komponente. Insgesamt sind sie in ihrer Form und Größe ähnlich, jedoch übersteigt die vertikale wie auch die horizontale Ausbreitung der äußeren Kammern der Mormyromasten aus dem Rücken die von der Nasalregion leicht.

Breiten und Längen der inneren Kammern

Eine zu den Ausmaßen der äußeren Kammer vergleichbare Verteilung gibt es bei den Größen der inneren Kammer. Auch hier finden sich die geringsten Breiten und Längen in den Mormyromasten des Schnauzenorgans, gefolgt von denen der Nasalregion und des Rückens, wobei die Kurven des Schnauzenorgans eine deutlich breitere Ausdehnung haben (Abbildung 3.32).

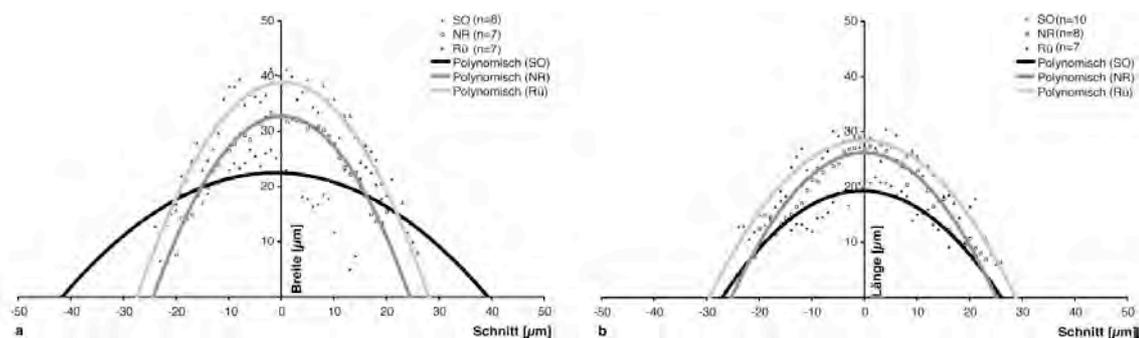


Abbildung 3.32: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der inneren Kammern. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen.

Berechnet man die halbmaximalen Breiten der Kurven an den halbmaximalen Höhen findet man für die Kurve der inneren Kammer-Breite keine von einer runden Form abweichenden Indizes (Schnauzenorgan: one-sample-t-test, $n=9$,



df=8, $t=1,372$, $p=0,207$; Nasalregion: one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-0,549$, $p=0,600$; Rücken: one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-2,079$, $p=0,083$). Dies bedeutet von oben betrachtet durchweg runde Kompartimente (Abbildung 3.33 a).

Die Kurven für die Länge der inneren Kammer, also ein Maß für die räumliche Form des Kompartiments von der Seite gesehen, ergeben für die Halbmaximalenindizes Abweichungen von einer runden Form für das Schnauzenorgan (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=3,527$, $p=0,010$) und den Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=3,129$, $p=0,020$). Die inneren Kammern auf der Nasalregion weichen demnach nicht von einer runden Form ab (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=2,221$, $p=0,062$) (Abbildung 3.33 b).

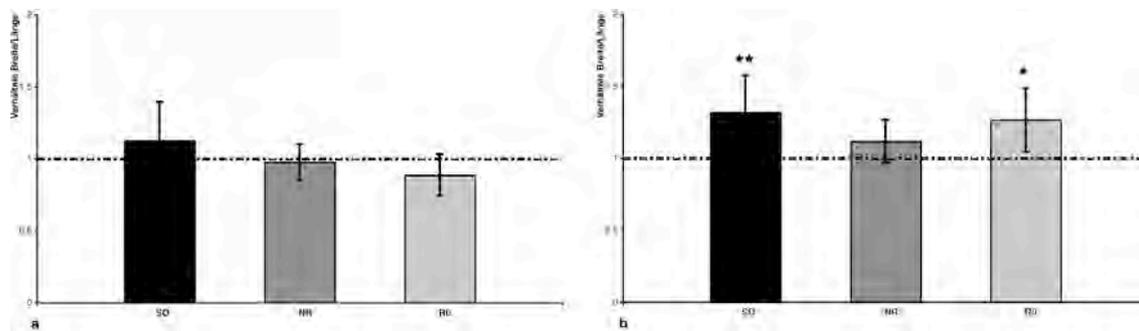


Abbildung 3.33: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die a) Breite und b) Länge der inneren Kammern. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Deutlicher wird dieses Ergebnis bei der Berechnung der Indizes aus den ermittelten Kurvenmaxima für Breite und Länge der inneren Kammern. Hier zeigt sich, dass alle Körperregionen Mormyromasten mit inneren Kammern enthalten, deren Ausmaße signifikant von Rund unterschiedlich sind und breiter als lang sind (Abbildung 3.34; one-sample-t-tests: Schnauzenorgan: $n=7$, $df=6$, $t=3,013$, $p=0,024$; Nasalregion: $n=8$, $df=7$, $t=5,233$, $p=0,001$; Rücken: $n=7$, $df=6$, $t=5,865$, $p=0,001$).

Zwischen den Breiten und Längen, die aus den Kurven für die Ausdehnung der inneren Kammer ermittelt wurden, finden sich weder auf dem Schnauzenorgan (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,714$, $p=0,071$) noch auf der Nasalregion (Spearman-Rho Korrelation, $n=8$, $r_s=0,143$, $p=0,736$) oder dem Rücken (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,500$, $p=0,253$) signifikante Zusammenhänge.



Allgemein sind demnach die inneren Kammern, unabhängig von der Körperregion von der sie stammen, stark horizontal ausgebreitet. Die geringsten Breiten und Längen fanden sich wiederum auf dem Schnauzenorgan, höhere Breiten und leicht höhere Längen auf der Nasalregion und noch leicht höhere Breiten und leicht höhere Längen auf dem Rücken.

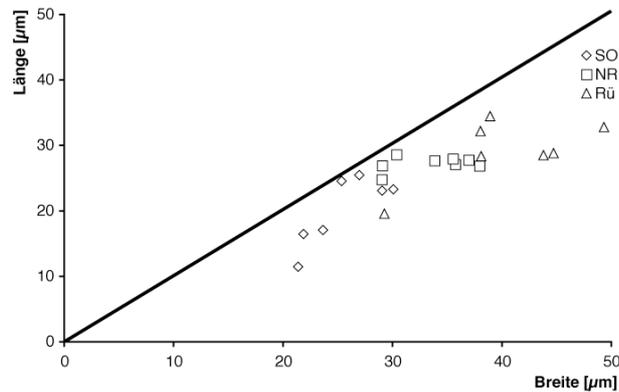


Abbildung 3.34: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite der inneren Kammern. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.

Breiten und Längen der A-Zellen

Die A-Zellen zeigen an allen Körperregionen ähnliche Breiten und Höhen und auch ähnlich verlaufende Ausdehnungskurven (Abbildung 3.35). Die Ausnahme sind die Breiten der A-Zellen des Schnauzenorgans, die zwar etwas schmaler sind, jedoch nicht unterschiedlich von denen der restlichen Körperregionen (Tabelle 3.3).

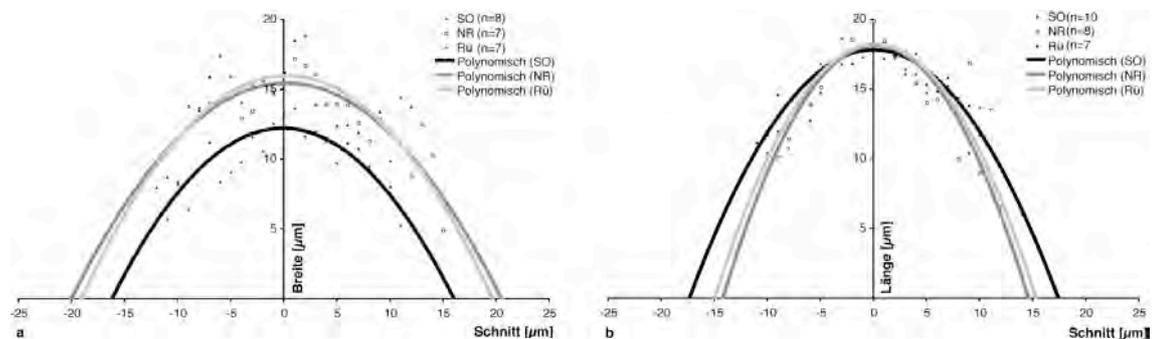


Abbildung 3.35: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der A-Zellen. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen.



So zeigt auch die Auswertung der Halbmaximalenindizes von oben keine Unterschiede zu einer kreisrunden Form (Abbildung 3.36a). Die Tests auf Unterschiede vom Index 1 sind allesamt nicht signifikant. Dies gilt sowohl für das Schnauzenorgan (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=0,669$, $p=0,525$), für die Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-0,004$, $p=0,997$) als auch für den Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=1,820$, $p=0,119$).

Die Halbmaximalenindizes für die Ausbreitung von der Seite aus gesehen (Abbildung 3.36 b), also die der Längskurve zeigen eine signifikante Abweichung von 1 auf der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-2,520$, $p=0,040$), jedoch nicht auf dem Schnauzenorgan (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-0,011$, $p=0,992$) oder auf dem Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,726$, $p=0,495$).

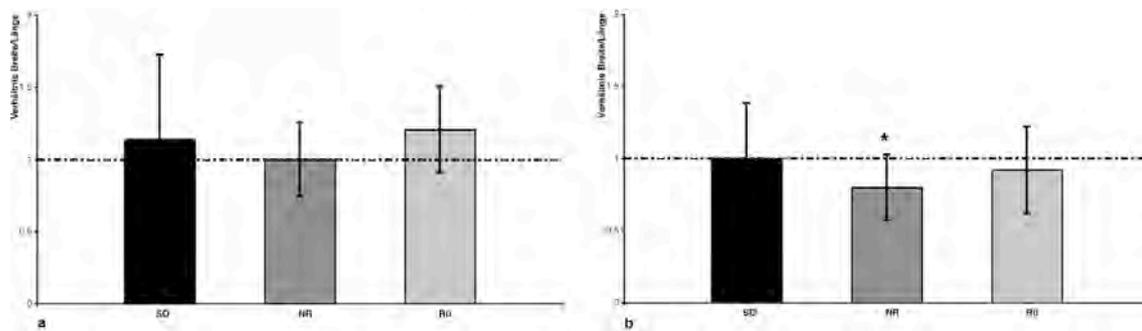


Abbildung 3.36: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die a) Breite und b) Länge der A-Zellen. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.

Eine signifikante Abweichung von 1 findet man auch bei der Untersuchung der Indizes aus den ermittelten Breiten und Längen. Die Form der A-Zellen des Schnauzenorgans unterscheidet sich von der runden Ausdehnung und erscheint eher länglich (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-3,251$, $p=0,014$). Die A-Zellen der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=-1,846$, $p=0,107$) und des Rückens (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,95$, $p=0,379$) sind nicht signifikant unterschiedlich von der runden Form (Abbildung 3.37).

Untersucht man die Breiten und Höhen der ermittelten Maxima auf Korrelationen innerhalb einer Region so bestehen keinerlei signifikante Zusammenhänge in



einer der Regionen (Spearman-Rho Korrelationen: Schnauzenorgan: $n=8$, $r_s=0$, $p=1$; Nasalregion: $n=8$, $r_s=0,690$, $p=0,058$; Rücken: $n=7$, $r_s=0,429$, $p=0,337$).

Insgesamt waren die untersuchten A-Zellen aus den Mormyromasten des Schnauzenorgans die einzigen länglichen A-Zellen, während die A-Zellen der anderen Regionen rund waren. Die geringsten horizontalen Ausbreitungen gab es auch auf dem Schnauzenorgan, während die Breiten der A-Zellen aus der Nasalregion und dem Rücken ein wenig höher aber vergleichbar breit sind. Die Längen unterscheiden sich nicht zwischen den A-Zellen der Mormyromasten der drei Regionen.

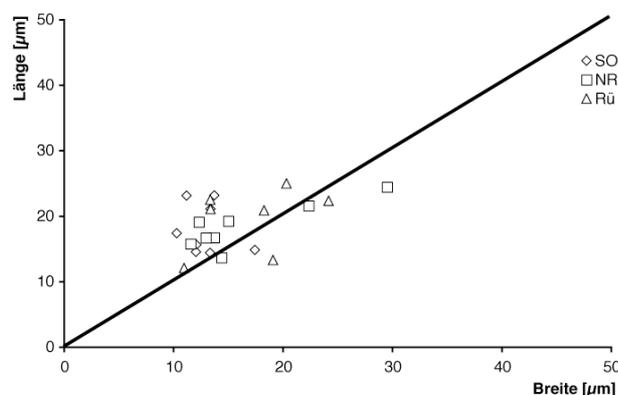


Abbildung 3.37: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite der A-Zellen. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.

Breiten und Längen der B-Zellen

Die Breite der B-Zellen ist am Schnauzenorgan am geringsten, auf der Nasalregion höher und noch höher am Rücken. Mit zunehmender maximaler Höhe der Kurve wird die Kurvenausbreitung schmaler (Abbildung 3.38 a). Die Kurven für die Länge der B-Zellen haben vergleichbare Formen, liegen allerdings ebenfalls in unterschiedlichen Maximalhöhen. Die B-Zellen der Mormyromasten des Schnauzenorgans sind dabei die am wenigsten hohen, während die des Rückens höher liegen, allerdings unter denen der Nasalregion (Abbildung 3.38 b).

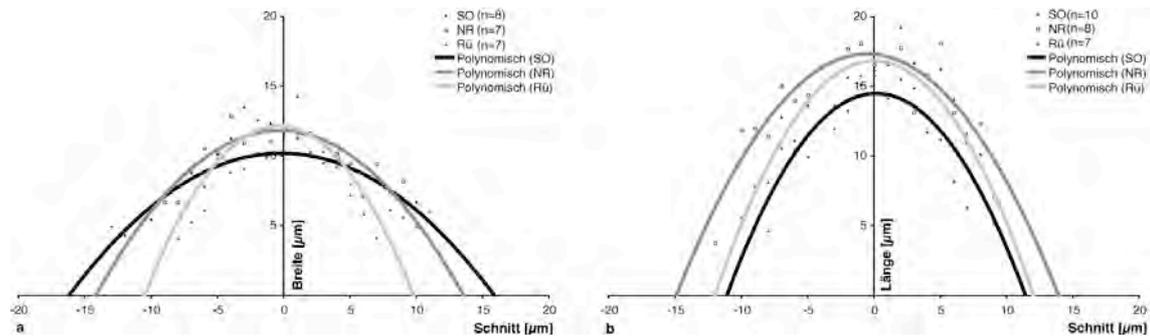


Abbildung 3.38: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der B-Zellen. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen.

Die halbmaximale Breite an der halbmaximalen Höhe ergibt in ihrem Index für die Breitenverteilung, dass die B-Zellen der Schnauzenorgane signifikant von der runden Form abweichen (one-sample-t-test, $n=9$, $df=8$, $t=3,791$, $p=0,005$). Die B-Zellen der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=8$, $df=7$, $t=1,543$, $p=0,167$) und des Rückens (one-sample-t-test, $n=5$, $df=4$, $t=-2,391$, $p=0,075$) weichen von oben betrachtet nicht von der runden Form und damit dem Halbmaximalenindex 1 ab (Abbildung 3.39 a).

Von der Seite betrachtet zeigt der Halbmaximalenindex keine signifikanten Abweichungen von 1 (one-sample-t-tests: Schnauzenorgan: $n=8$, $df=7$, $t=0,798$, $p=0,451$; Nasalregion: $n=6$, $df=5$, $t=-0,544$, $p=0,610$; Rücken: $n=7$, $df=6$, $t=0,134$, $p=0,898$) (Abbildung 3.39 b).

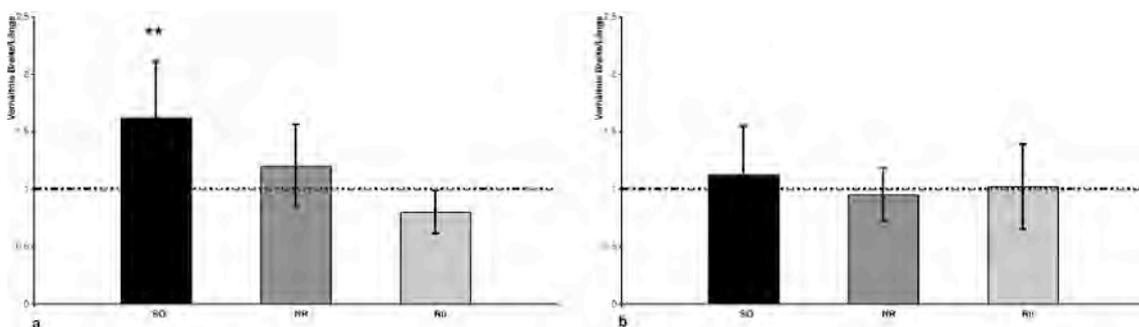


Abbildung 3.39: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die a) Breite und b) Länge der B-Zellen. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$.



Betrachtet man die Indizes aus den ermittelten Kurvenmaxima (Abbildung 3.40) so liegen lediglich die B-Zellen der Schnauzenorganmormyromasten in einem runden Bereich und der Index weicht nicht signifikant von eins ab (one-sample-t-test, $n=6$, $df=5$, $t=-2,49$, $p=0,055$). Die restlichen Punkte liegen zumeist oberhalb der Winkelhalbierenden und beschreiben so eine längliche Form der B-Zellen. So weichen auch die Indizes der B-Zellen der Nasalregion signifikant von der runden Form ab (one-sample-t-test, $n=6$, $df=5$, $t=-12,045$, $p<0,001$), sowie auch die des Rückens (one-sample-t-test, $n=6$, $df=5$, $t=-3,9$, $p=0,011$).

Keine signifikanten Korrelationen erbrachten die Untersuchungen zu den Zusammenhängen der ermittelten maximalen Breiten und Längen der B-Zellen der unterschiedlichen Körperregionen. Weder die B-Zellen der Mormyromasten des Schnauzenorgans (Spearman-Rho Korrelation, $n=6$, $r_s=-0,543$, $p=0,266$) noch der Nasalregion (Spearman-Rho Korrelation, $n=6$, $r_s=0,429$, $p=0,397$) noch des Rückens (Spearman-Rho Korrelation, $n=6$, $r_s=0,371$, $p=0,468$) wiesen Zusammenhänge in der Breite und Länge auf.

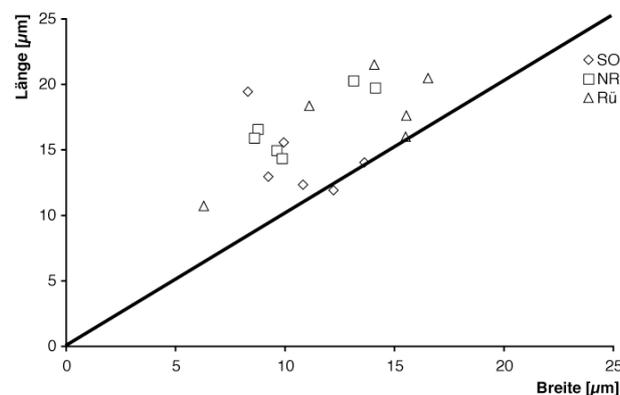


Abbildung 3.40: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite der B-Zellen. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.

Zusammenfassend sind die runden B-Zellen aus den Mormyromasten des Schnauzenorgans in Länge und Breite nicht erkennbar unterschiedlich von den B-Zellen aus Nasalregion und Rücken, die eine stärkere vertikale Ausdehnung zeigen.



Breiten und Längen der subsensorischen Plattformen

Als letzter Parameter der Mormyromasten wurde die subsensorische Plattform vermessen. Die Breite stieg dabei von anterior nach posterior an, wobei die Kurvenfunktion mit steigendem Maximum immer schmaler wurde (Abbildung 3.41 a). Einen Sonderfall stellten die Kurven für die Länge der subsensorischen Plattform dar. Hier handelte es sich nicht um ein Polynom 2. Grades sondern 4. Grades (Abbildung 3.41 b). Diese Verkomplizierung der Kurve wurde wegen der Form der subsensorischen Plattform notwendig. Als Punkt für die Vergleiche wurde der mittlere Wendepunkt gewählt. Nach dieser Methode sind die Kurven nicht einheitlich. Die Kurve für das Schnauzenorgan ist die schmalste, während sich die beiden übrigen Kurven kaum ähneln.

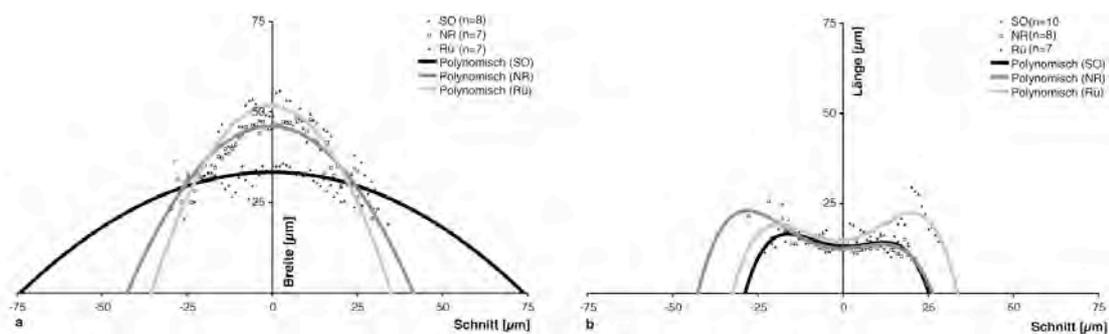


Abbildung 3.41: Größenverlaufskurven für die a) Gesamtbreite und b) Gesamtlänge der subsensorischen Plattformen. Die Kurven beschreiben ein idealisiertes Polynom zweiten Grades durch die gemittelten Messreihen der Mormyromasten der drei untersuchten Körperregionen. Die Kurven für die Längen der subsensorischen Plattformen sind Polynome vierten Grades, aufgrund der besonderen Form dieses Kompartiments.

Aufgrund der besonderen Kurvenform konnte kein Halbmaximalenindex aus den Kurven für die Länge der subsensorischen Plattformen berechnet werden. Die Breite wurde dagegen untersucht und das Ergebnis zeigt, dass sich die Form der subsensorischen Plattform, von oben gesehen, weder am Schnauzenorgan (one-sample-t-test, $n=11$, $df=10$, $t=1,687$, $p=0,123$) noch auf der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,664$, $p=0,532$) oder am Rücken (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=-0,421$, $p=0,688$) von einer kreisförmigen Struktur unterscheidet.

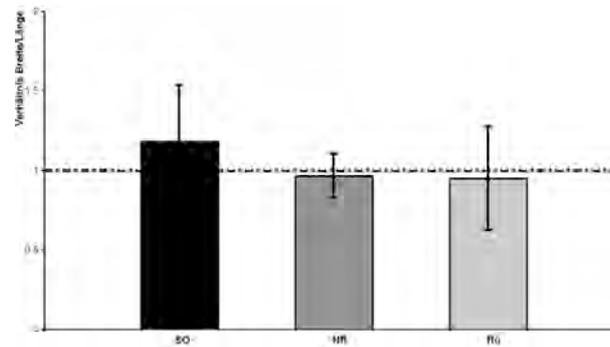


Abbildung 3.42: Formparameter aus den halbmaximalen Höhen und Breiten der Kurven für die Breite der subsensorischen Plattform. Die gestrichelte Linie markiert die Proportion, die bei einem absolut runden Kompartiment erreicht würde, Werte darüber bedeuten eine breitere Ausdehnung der Kurve, Werte darunter eine schmalere Kurve. Signifikante Unterschiede zur runden Form: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Der fehlende Parameter aus der halbmaximalen Längenberechnung wird in diesem Fall komplett durch den Index aus ermittelter Kompartimentenbreite und -länge ersetzt. Die Punkte aus den beiden Parametern liegen in Abbildung 3.43 fast ausschließlich unterhalb der Winkelhalbierenden und zeigen damit eine breitere Struktur an. Dem entsprechend unterscheiden sich auch die Indizes des Schnauzenorgans (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=3,877$, $p=0,008$), der Nasalregion (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=9,086$, $p < 0,001$) und des Rückens (one-sample-t-test, $n=7$, $df=6$, $t=5,438$, $p=0,002$) signifikant von dem Index 1, der eine runde Form vorgibt.

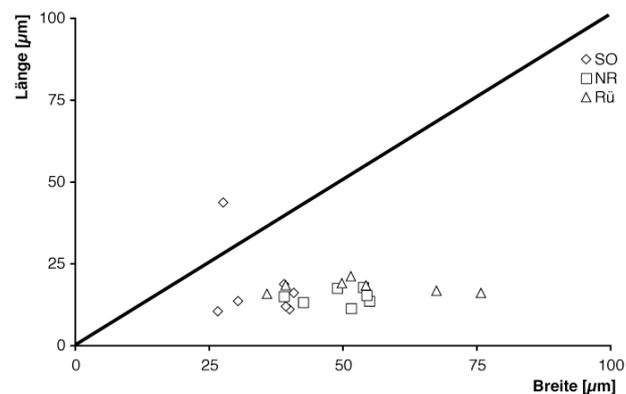


Abbildung 3.43: Verhältnis zwischen gemessener maximaler Länge und Breite der subsensorischen Plattformen. Werte auf der Winkelhalbierenden sind runde Strukturen, Verschiebungen darüber bedeuten länglichere, darunter breitere Strukturen.

Korrelationen zwischen den ermittelten maximalen Breiten und Höhen der einzelnen Kurven der subsensorischen Plattformen zeigen für das Schnauzenorgan (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,036$, $p=0,939$), die



Nasalregion (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,143$, $p=0,760$) und den Rücken (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,107$, $p=0,819$) keine signifikanten Zusammenhänge und damit eine uneinheitliche Form. Zusammenfassend sind die subsensorischen Plattformen der Mormyromasten aller untersuchten Körperregionen breiter als lang. Die vertikalen Ausdehnungen sind in allen Fällen ähnlich, während sich die horizontalen Ausdehnungen vom Schnauzenorgan über die Nasalregion zum Rücken hin fortlaufend erhöhen.

Zusammenfassende Betrachtung der Formen und Größen der Kompartimente

Die Daten zur Auswertung sind für alle vermessenen Kompartiment noch einmal in Tabelle 3.4 zusammengefasst. Es sind die Formeln der Näherungskurven, die betreffenden Wendepunkte, die halbmaximalen Höhen der Kurven und die dort liegenden halbmaximalen Breiten angegeben. Die Unterschiede die sich in den Parametern ergeben und auch die individuelle Variation hängen nicht von der Größe der Versuchsfische ab. Keine der Korrelationen zeigt einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Standardlänge des Fisches und den bei ihm gemessenen Parametern auf (Spearman-Rho Korrelationen: $p>0,051$).

Ein Vergleich der Formen und Größen der einzelnen Rezeptorkompartimente im Gesamtzusammenhang findet sich in Abbildung 3.44. Hier sind die gemittelten Maße der Kompartimente und eine schematische Zeichnung zum Vergleich aufgeführt. Anhand der diagonal gedruckten Werte für jedes Kompartiment, die das Verhältnis Breite/Länge jedes Kompartiments angeben, kann noch einmal nachvollzogen werden, wie die Ausdehnungen der Mormyromastekompartimente der verschiedenen Regionen sich verhalten. So ändern sich zwar viele Kompartimente in ihrer Größe, jedoch finden sich nur selten Änderungen in den Formen, beziehungsweise im Verhältnis zwischen Größe und Breite. Die Schemazeichnungen geben dabei Aufschluss über die ungefähre Anordnung der Kompartimente zueinander. Die auftretenden Zwischenräume findet man im eigentlichen Rezeptor dagegen nicht. Sie sind durch die Nutzung der Mittelwerte aufgetreten (Abbildung 3.44).



Tabelle 3.4: Formeln, Wendepunkte und halbmaximale Daten der gemittelten Kurven aus den Untersuchungen der Mormyromastekompartimente aller untersuchten Körperregionen.

Parameter		polynomische Näherungskurve	Wendepunkt [μm]	halbmaximale Höhe [μm]	halbe Breite an halbmaximaler Höhe [μm]
Gesamtbreite	SO	$y = -0.0047x^2 - 0.0049x + 58.614$	58.61527713	29.30763856	78.966
	NR	$y = -0.0095x^2 + 0.0127x + 77.072$	77.07624447	38.53812224	63.692
	Rü	$y = -0.0219x^2 + 0.0028x + 100.13$	100.1300895	50.06504475	47.813
Gesamtlänge	SO	$y = -0.0065x^2 + 0.0198x + 115.11$	115.1250785	57.56253923	94.105
	NR	$y = -0.0108x^2 - 0.0028x + 172.72$	172.7201815	86.36009074	89.422
	Rü	$y = -0.0052x^2 - 0.012x + 142.71$	142.7169231	71.35846154	117.144
Kanalbreite	SO	$y = -0.0073x^2 - 0.0036x + 65.635$	65.63544384	32.81772192	67.049
	NR	$y = -0.0129x^2 - 0.009x + 105.62$	105.6215698	52.81078488	63.983
	Rü	$y = -0.0137x^2 + 0.0152x + 106.8$	106.8042161	53.40210803	62.434
Kanallänge	SO	$y = 0.0721x^2 - 0.0771x + 26.938$	26.91738831	13.45869416	
	NR	$y = 0.0475x^2 - 0.0181x + 44.909$	44.90727574	22.45363787	
	Rü	$y = 0.0234x^2 - 0.0321x + 21.15$	21.13899135	10.56949567	
äK Breite	SO	$y = -0.0446x^2 - 0.0723x + 24.243$	24.27230095	12.13615048	16.496
	NR	$y = -0.0401x^2 - 0.106x + 34.999$	35.06904988	17.53452494	20.911
	Rü	$y = -0.0374x^2 - 0.0398x + 42.85$	42.8605885	21.43029425	23.937
äK Länge	SO	$y = -0.0707x^2 - 0.1392x + 34.89$	34.95801871	17.47900935	15.723
	NR	$y = -0.068x^2 + 0.0157x + 57.934$	57.93490621	28.96745311	20.64
	Rü	$y = -0.0551x^2 - 0.0326x + 63.888$	63.89282196	31.94641098	24.079
iK Breite	SO	$y = -0.0137x^2 - 0.0254x + 22.282$	22.29377299	11.1468865	28.524
	NR	$y = -0.055x^2 + 0.0331x + 32.525$	32.52998005	16.26499002	17.197
	Rü	$y = -0.0506x^2 + 0.0587x + 38.667$	38.68402416	19.34201208	19.551
iK Länge	SO	$y = -0.0274x^2 - 0.0155x + 19.106$	19.10819206	9.554096031	18.673
	NR	$y = -0.0413x^2 + 0.0082x + 26.002$	26.00240702	13.00120351	17.743
	Rü	$y = -0.0335x^2 - 0.0077x + 28.288$	28.28844246	14.14422123	20.548
AZ Breite	SO	$y = -0.0471x^2 + 0.0033x + 12.125$	12.1250578	6.062528901	11.345
	NR	$y = -0.0376x^2 + 0.0268x + 15.355$	15.35977553	7.679887766	14.292
	Rü	$y = -0.0425x^2 + 0.0353x + 15.881$	15.88832994	7.944164971	13.672
AZ Länge	SO	$y = -0.0589x^2 + 0.0187x + 17.71$	17.71148425	8.855742126	12.262
	NR	$y = -0.0874x^2 + 0.0568x + 18.014$	18.02322838	9.011614188	10.154
	Rü	$y = -0.0795x^2 + 0.0472x + 18.113$	18.12000579	9.060002893	10.675
BZ Breite	SO	$y = -0.0396x^2 - 0.005x + 10.113$	10.11315783	5.056578914	11.3
	NR	$y = -0.0613x^2 - 0.0268x + 11.721$	11.7239292	5.8619646	9.779
	Rü	$y = -0.1178x^2 - 0.061x + 12.052$	12.05989686	6.02994843	7.155
BZ Länge	SO	$y = -0.1141x^2 + 0.057x + 14.405$	14.41211876	7.206059378	7.947
	NR	$y = -0.0833x^2 + 0.0988x + 17.209$	17.23829604	8.619148019	10.172
	Rü	$y = -0.1167x^2 + 0.0245x + 16.751$	16.75228588	8.376142941	8.472
SSP Breite	SO	$y = -0.0061x^2 + 0.0023x + 33.072$	33.0720168	16.5360084	52.066
	NR	$y = -0.0261x^2 - 0.0175x + 45.77$	45.77293343	22.88646671	29.612
	Rü	$y = -0.0415x^2 - 0.0027x + 51.385$	51.38504392	25.69252196	24.882
SSP Länge	SO	$y = -0,00005x^4 - 0,0002x^3 + 0,0216x^2 - 0,0484x + 12,759$	12,73	6,365	
	NR	$y = -0,00003x^4 - 0,0006x^3 + 0,0191x^2 + 0,0067x + 12,136$	12,14	6,07	
	Rü	$y = -0,00004x^4 + 4E-05x^3 + 0,0317x^2 + 0,0649x + 14,322$	14,29	7,145	

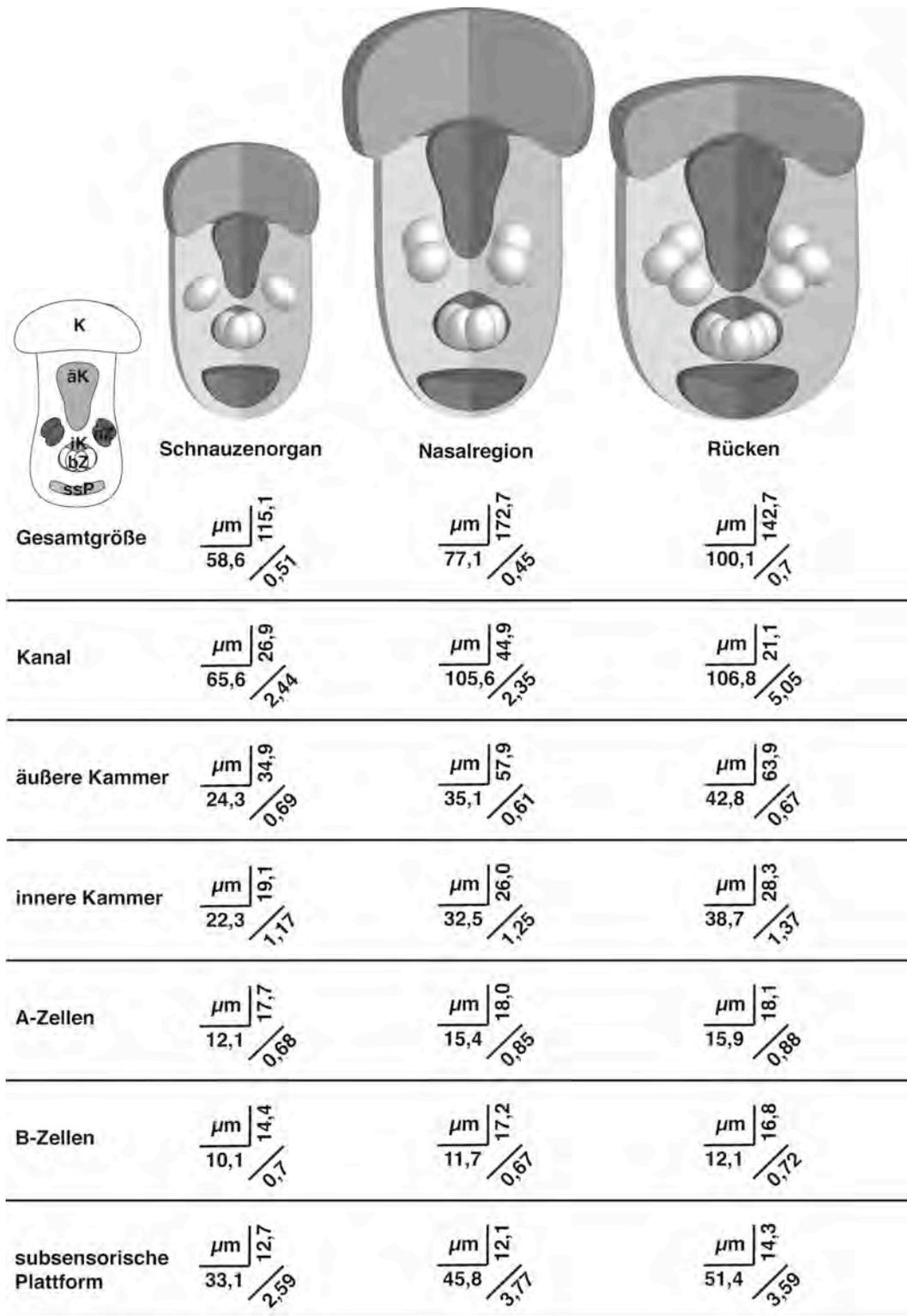


Abbildung 3.44: Größenverhältnisse der Mormyromastkompartimente innerhalb und zwischen den Regionen. Die Abbildungen geben Mittelwerte der Kompartimentgrößen wieder. Die im echten Rezeptor nicht entstehenden freien Räume entstehen durch die Mittelwerte. Die Tabelle gibt jeweils die mittlere horizontale Ausdehnung (horizontaler Wert) und die mittlere vertikale Ausdehnung (vertikaler Wert) der Kompartimente je Region wieder. Der diagonale Wert beschreibt das Verhältnis zwischen Breite und Länge des Kompartiments. Der Kanal, die äußere und innere Kammer, die subsensorische Plattform und die Gesamtform sind aufgeklappt dargestellt. äK = äußere Kammer, aZ = A-Zellen, bZ = B-Zellen, iK = innere Kammer, K = Kanal, ssP = subsensorische Plattform.



Anzahl der sensorischen Zellen

Als weiterer Parameter wurde die Anzahl der A-Zellen und der B-Zellen pro untersuchtem Mormyromast ermittelt. An den gemittelten Werten kann man ein Ansteigen der Anzahl der Rezeptorzellen in beiden Fällen vom Schnauzenorgan über die Nasalregion zum Rücken hin beobachten (Abbildung 3.45).

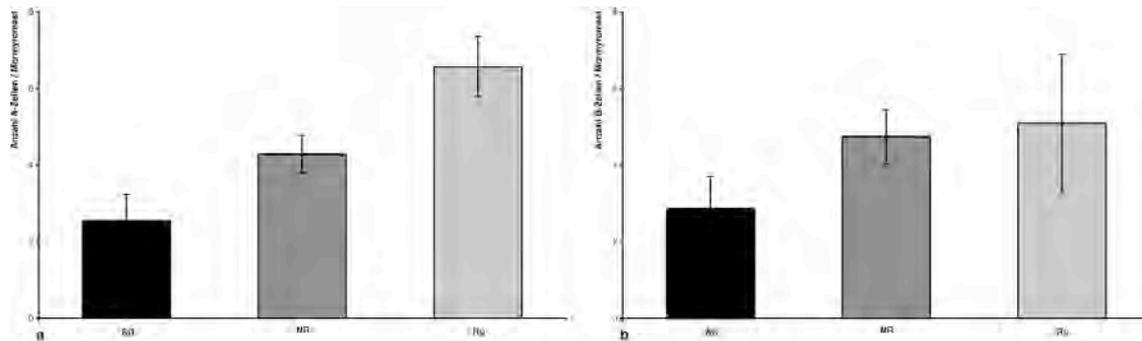


Abbildung 3.45: Mittlere Anzahl an a) A-Zellen pro Mormyromast und b) B-Zellen pro Mormyromast in den untersuchten Körperregionen.

In beiden Fällen sind diese Unterschiede zwischen den drei Gruppen auch signifikant. Im Falle der A-Zellen (Kruskal-Wallis Test: $n=21$, $df=2$, $\chi^2=18,162$, $p<0,001$) (Abbildung 3.45 a) unterscheidet sich nach dem Post-hoc-Test nach Dunn auch die Anzahl der A-Zellen pro Mormyromast im Schnauzenorgan von der im Rücken ($N_i=9$, $N_j=7$, $Q=4,157$, $p<0,05$). Die B-Zellen pro Mormyromast (Kruskal-Wallis Test: $n=27$, $df=2$, $\chi^2=10,803$, $p=0,005$) (Abbildung 3.45 b) unterscheiden sich nach dem Post-hoc-Test sowohl zwischen dem Schnauzenorgan und der Nasalregion (Post-hoc-Test nach Dunn: $N_i=9$, $N_j=8$, $Q=2,512$, $p<0,05$) als auch zwischen dem Schnauzenorgan und dem Rücken (Post-hoc-Test nach Dunn: $N_i=9$, $N_j=10$, $Q=3,013$, $p<0,05$).

Darüber hinaus korrelieren die Anzahlen von A-Zellen und B-Zellen pro Mormyromast signifikant positiv (Korrelation nach Pearson: $n=22$, $R_P=0,743$, $p<0,001$). Dieser Zusammenhang ist in Abbildung 3.46 dargestellt.

Die Anzahl der A-Zellen steht dagegen in keinem klaren Zusammenhang mit der eigenen Größe. Zwar konnte auf der Nasalregion ein negativer, signifikanter Zusammenhang zwischen Anzahl und Breite der jeweiligen A-Zelle gefunden werden (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,791$, $p=0,034$), jedoch gibt es diesen



Zusammenhang nicht auf dem Schnauzenorgan (Spearman-Rho Korrelation, $n=8$, $r_s=-0,587$, $p=0,126$) oder auf dem Rücken (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,239$, $p=0,606$). Die Längen der A-Zellen korrelieren in keiner der untersuchten Regionen mit der Anzahl (Spearman-Rho Korrelation, $p>0,168$).

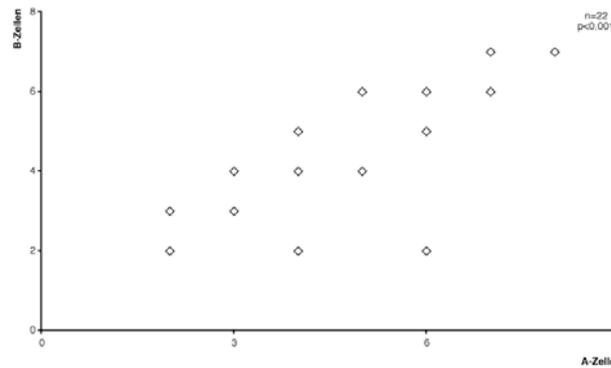


Abbildung 3.46: Korrelation zwischen der Anzahl der A-Zellen und Anzahl der B-Zellen pro Mormyromast, unabhängig von der Körperregion. Es besteht ein signifikanter, positiver Zusammenhang zwischen den Anzahlen der sensorischen Zellen.

Korrelationen der A-Zellzahl mit den gemessenen Größen des Mormyromasten treten an drei Stellen auf. Diese Korrelationen betreffen jeweils die Rückenregion. Dort besteht sowohl ein positiver signifikanter Zusammenhang zwischen der A-Zellzahl und der Gesamtbreite des Mormyromasten (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,777$, $p=0,04$) (für die Nasalregion: Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,158$, $p=0,735$; Schnauzenorgan: Spearman-Rho Korrelation, $n=11$, $r_s=0,484$, $p=0,131$). Gleiches gilt für die Gesamtlänge der Mormyromasten, die positiv signifikant mit der Menge der A-Zellen je Mormyromast zusammenhängt (Rücken: Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,896$, $p=0,006$; Nasalregion: Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0$, $p=1$; Schnauzenorgan: Spearman-Rho Korrelation, $n=9$, $r_s=0,07$, $p=0,859$). Des Weiteren besteht für den Rücken eine positive Korrelation zwischen der A-Zellzahl und der Länge der äußeren Kammer, mit der die A-Zellen verbunden sind (Spearman-Rho Korrelationen: Rücken: $n=7$, $r_s=0,777$, $p=0,04$; Nasalregion: $n=7$, $r_s=-0,474$, $p=0,282$; Schnauzenorgan: $n=8$, $r_s=0,469$, $p=0,241$). Keine Zusammenhänge findet man dagegen zwischen A-Zellzahl und Breite der äußeren Kammer.

Vergleicht man die Zahl der B-Zellen pro Mormyromast mit ihrer eigenen Größe bietet sich ebenfalls kein klares Bild. Lediglich die Länge der B-Zellen in den



Mormyromasten des Rückens korreliert mit der Anzahl an dieser Stelle. An anderen Körperregionen gibt es keinen Zusammenhang (Spearman-Rho Korrelation: Rücken: $n=7$, $r_s=0,767$, $p=0,044$; Nasalregion: $n=6$, $r_s=0,185$, $p=0,725$; Schnauzenorgan: $n=6$, $r_s=0$, $p=1$) wie auch keinerlei signifikanter Zusammenhang zwischen B-Zell-Breite und -Anzahl besteht (Spearman-Rho Korrelationen: Rücken: $n=6$, $r_s=0,441$, $p=0,381$; Nasalregion: $n=8$, $r_s=-0,091$, $p=0,830$; Schnauzenorgan: $n=6$, $r_s=-0,679$, $p=0,138$). Ein Teilzusammenhang besteht zwischen der Gesamtbreite der Rezeptororgane und der Anzahl der B-Zellen. Es gibt lediglich einen signifikanten Zusammenhang zwischen den Parametern auf dem Schnauzenorgan (Spearman-Rho Korrelation: Schnauzenorgan: $n=8$, $r_s=0,919$, $p=0,013$; Nasalregion: $n=8$, $r_s=0,688$, $p=-0,170$; Rücken: $n=7$, $r_s=0,543$, $p=0,208$). Vergleichbare Zusammenhänge gelten für die Länge der Gesamtorgane und die Anzahl der B-Zellen. Hier findet man jedoch neben der positiven Korrelation für das Schnauzenorgan auch noch eine Korrelation im Rückenbereich (Spearman-Rho Korrelationen: Schnauzenorgan: $n=7$, $r_s=0,772$, $p=0,042$; Nasalregion: $n=8$, $r_s=0,417$, $p=0,304$; Rücken: $n=7$, $r_s=0,861$, $p=0,013$).

Die innere Kammer, welche die B-Zellen beinhaltet zeigt in Ihrer Breite nur einen Zusammenhang mit der Anzahl der B-Zellen. Dieser Zusammenhang findet sich auf dem Schnauzenorgan (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,756$, $p=0,049$) wogegen weder auf der Nasalregion (Spearman-Rho Korrelation, $n=8$, $r_s=0,130$, $p=0,758$) noch auf dem Rücken (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,019$, $p=0,968$) signifikante Zusammenhänge bestehen. Keinerlei Zusammenhänge bietet die B-Zellzahl pro Mormyromast mit den Längenausdehnungen der inneren Kammer.

Proportionen zwischen den Rezeptororgankompartimenten

Inwieweit die übrigen Kompartimente der Mormyromasten an den verschiedenen Stellen und über den ganzen Fischkörper zusammenhängen, wurde anhand von weiteren Korrelationen getestet. Dazu wurden zunächst die Längenverhältnisse der Kompartimente der verschiedenen Mormyromasten, abhängig von der Region auf der sie gefunden wurden, verglichen. Die Testergebnisse nach Spearman-Rho



Korrelationen sind in Tabelle 3.5 aufgeführt. Die A-Zellen und B-Zellen wurden aus diesen Vergleichen herausgenommen, da sie, aufgrund ihres unterschiedlich häufigen Auftretens, bereits gesondert betrachtet wurden.

Tabelle 3.5: Korrelationen zwischen den Längen der Mormyromastensegmente getrennt nach den unterschiedlichen Körperregionen. Angegeben sind die Korrelations-Parameter, die Stichprobe n, der Korrelationskoeffizient r_s und das Signifikanzniveau p. Die Werte entsprechen Korrelationstest nach Spearman. Signifikante Ergebnisse sind durch einen fettgedruckten p-Wert markiert.

Region	1. Parameter	2.Parameter	n	r_s	p
Schnauzenorgan	Gesamtlänge	Epidermisdicke	10	0,939	<0,001
		Kanallänge	8	0,810	0,015
		Länge äußere Kammer	8	0,786	0,021
		Länge innere Kammer	8	0,786	0,021
		Länge subsensorische Plattform	6	-0,200	0,704
	Epidermisdicke	Kanallänge	9	0,883	0,002
		Länge äußere Kammer	9	0,800	0,01
		Länge innere Kammer	9	0,633	0,067
		Länge subsensorische Plattform	7	0,036	0,939
	Kanallänge	Länge äußere Kammer	8	0,405	0,320
		Länge innere Kammer	7	0,321	0,482
		Länge subsensorische Plattform	6	-0,029	0,957
	Länge äußere Kammer	Länge innere Kammer	8	0,643	0,086
		Länge subsensorische Plattform	6	0,371	0,468
Länge innere Kammer	Länge subsensorische Plattform	7	-0,071	0,879	
Nasalregion	Gesamtlänge	Epidermisdicke	8	0,952	<0,001
		Kanallänge	8	0,738	0,037
		Länge äußere Kammer	8	0,786	0,021
		Länge innere Kammer	8	0,524	0,183
		Länge subsensorische Plattform	8	0,714	0,047
	Epidermisdicke	Kanallänge	8	0,643	0,086
		Länge äußere Kammer	8	0,738	0,037
		Länge innere Kammer	8	0,595	0,120
		Länge subsensorische Plattform	8	0,690	0,058
	Kanallänge	Länge äußere Kammer	8	0,333	0,420
		Länge innere Kammer	8	0,310	0,456
		Länge subsensorische Plattform	8	0,333	0,420
	Länge äußere Kammer	Länge innere Kammer	8	0,357	0,385
		Länge subsensorische Plattform	8	0,952	<0,001
Länge innere Kammer	Länge subsensorische Plattform	8	0,381	0,352	
Rücken	Gesamtlänge	Epidermisdicke	7	0,464	0,294
		Kanallänge	7	-0,071	0,879
		Länge äußere Kammer	7	0,821	0,023
		Länge innere Kammer	7	0,464	0,294
		Länge subsensorische Plattform	7	0,214	0,645
	Epidermisdicke	Kanallänge	7	0,000	1
		Länge äußere Kammer	7	0,464	0,294
		Länge innere Kammer	7	0,929	0,003
		Länge subsensorische Plattform	7	0,071	0,879
	Kanallänge	Länge äußere Kammer	7	-0,357	0,432
		Länge innere Kammer	7	-0,107	0,819
		Länge subsensorische Plattform	7	-0,857	0,014
	Länge äußere Kammer	Länge innere Kammer	7	0,464	0,294
		Länge subsensorische Plattform	7	0,429	0,337
Länge innere Kammer	Länge subsensorische Plattform	7	0,321	0,482	



Anhand dieser Ergebnisse sollten Proportionen in den Rezeptoren herausgestellt werden, die über alle Regionen gelten. Dabei treten die meisten signifikanten Korrelationen mit der Gesamtlänge der Mormyromasten auf. Diese hängt auf dem Schnauzenorgan mit allen Parametern außer der Länge der subsensorischen Plattform zusammen, auf der Nasalregion mit allen Parametern außer der Länge der inneren Kammer. Auf dem Rücken korrelieren in diesem Fall lediglich Gesamtlänge des Mormyromasten und Länge der äußeren Kammer. Des Weiteren treten vereinzelte positiv signifikante Korrelationen mit der Dicke der Epidermis auf. In den Mormyromasten des Schnauzenorgans sind dies die Kanallänge und die Länge der äußeren Kammer, in Mormyromasten der Nasalregion ist es nur die äußere, in denen des Rückens die innere Kammer. Zusätzlich gibt es in den Mormyromasten der Nasalregion einen Zusammenhang zwischen den Längen der inneren Kammer und der subsensorischen Plattform und in den Mormyromasten des Rückens zwischen der Kanallänge und der Länge der subsensorischen Plattform. Aus diesen Resultaten kann kein einheitliches Bild bezüglich Proportionen der Mormyromastekompartimente gewonnen werden und auch einzelne signifikante Korrelationen von Kompartimenten die nicht in direktem Zusammenhang im Aufbau des Mormyromasten stehen (wie etwa äußerer Kanal oder äußere Kammer mit der subsensorischen Plattform) geben keinen Aufschluss über Zusammenhänge in der Begrenzung des Rezeptororgans (Tabelle 3.5).

Neben den Vergleichen ob die Längen der Kompartimente proportional zueinander sind, wurde dieser Vergleich auch mit den Breiten der Kompartimente unternommen. Die Resultate der Spearman-Rho-Korrelationen können dabei Tabelle 3.6 entnommen werden. Für das Schnauzenorgan wurde dabei gefunden, dass die Gesamtbreiten der Mormyromasten mit allen Parametern signifikant korrelieren, mit Ausnahme der Breite der subsensorischen Plattform.

Die Gesamtbreiten der Mormyromasten der Nasalregion und des Rückens zeigen dagegen keinerlei Korrelationen. Eine weitere signifikante Korrelation findet man auf der Nasalregion zwischen der Breite des Kanals und der äußeren Kammer. Einheitlich korrelieren in allen drei vermessenen Regionen die Breiten der inneren Kammer und der subsensorischen Plattform signifikant positiv miteinander. Auch



hier gilt, wie für die Korrelationen zwischen den Längenparametern, dass sich kein einheitliches Bild darbietet, welches Schlußfolgerungen zu den Rezeptororganproportionen zulässt (Tabelle 3.6).

Tabelle 3.6: Korrelationen zwischen den Breiten der Mormyromastkompartimente getrennt nach den unterschiedlichen Körperregionen. Angegeben sind die Korrelations Parameter, die Stichprobe n, der Korrelationskoeffizient r_s und das Signifikanzniveau p. Die Werte entsprechen Korrelationstest nach Spearman. Signifikante Ergebnisse sind durch einen fettgedruckten p-Wert markiert.

Region	1. Parameter	2.Parameter	n	r_s	p
Schnauzenorgan	Gesamtbreite	Kanalbreite	8	0,833	0,010
		Breite äußere Kammer	9	0,683	0,042
		Breite innere Kammer	10	0,648	0,043
		Breite subsensorische Plattform	11	0,473	0,142
	Kanalbreite	Breite äußere Kammer	7	0,571	0,180
		Breite innere Kammer	6	0,600	0,208
		Breite subsensorische Plattform	7	0,214	0,645
	Breite äußere Kammer	Breite innere Kammer	7	0,429	0,337
		Breite subsensorische Plattform	9	0,467	0,205
	Breite innere Kammer	Breite subsensorische Plattform	9	0,667	0,050
Nasalregion	Gesamtbreite	Kanalbreite	7	0,643	0,119
		Breite äußere Kammer	8	0,500	0,207
		Breite innere Kammer	8	0,333	0,420
		Breite subsensorische Plattform	7	0,214	0,645
	Kanalbreite	Breite äußere Kammer	7	0,893	0,007
		Breite innere Kammer	7	0,393	0,383
		Breite subsensorische Plattform	6	0,257	0,623
	Breite äußere Kammer	Breite innere Kammer	8	0,310	0,456
		Breite subsensorische Plattform	7	0,500	0,253
	Breite innere Kammer	Breite subsensorische Plattform	7	0,786	0,036
Rücken	Gesamtbreite	Kanalbreite	7	0,750	0,052
		Breite äußere Kammer	7	0,536	0,215
		Breite innere Kammer	7	0,286	0,535
		Breite subsensorische Plattform	7	0,393	0,383
	Kanalbreite	Breite äußere Kammer	7	0,286	0,535
		Breite innere Kammer	7	0,321	0,482
		Breite subsensorische Plattform	7	0,321	0,482
	Breite äußere Kammer	Breite innere Kammer	7	-0,143	0,760
		Breite subsensorische Plattform	7	-0,286	0,535
	Breite innere Kammer	Breite subsensorische Plattform	7	0,786	0,036

Die Breiten und Längen keines der untersuchten Kompartimente der Mormyromasten zeigten Zusammenhänge mit der Größe des entsprechenden Fisches. Außerdem gab es keinen Zusammenhang zwischen der Fischgröße (SL) und der Anzahl A-Zellen oder B-Zellen pro Mormyromast (Spearman-Rho Korrelationen, $p > 0,051$).



3.3. Dritter Versuchsteil – Verhaltensversuche

In den Verhaltensversuchen wurden an sieben Fischen Fressverhalten (f+), Suchbewegungen (f-) und Explorationsverhalten (o) an unbekanntem Objekten gefilmt und untersucht. Dies geschah aus zwei Perspektiven, nämlich von oben und von der Seite. Die Aufnahmen fanden jeweils im freien Wasser, sowie in einem, den Fisch in seinen Bewegungen leitenden, Gang statt. Die Ergebnisse zeigen qualitativ, wie der Fisch sich in den simulierten Situationen verhält und sich bewegt und quantitativ, welche Ausmaße diese Bewegungen während der Verhaltensweisen haben.

3.3.1. Beschreibung der Verhaltensweisen

Alle Versuchsfische zeigten vergleichbare Verhaltensweisen in den verschiedenen Situationen. Deutlich erkennbar waren Suchbewegungen, die immer dann auftraten, wenn der Fisch keinen direkten Kontakt zu Futter oder einem Objekt hatte. Bei diesen Bewegungen führte der Fisch in einer gleich bleibenden, nach vorne geneigten, Körperhaltung das Schnauzenorgan über den Boden (Abbildung 3.48 a). In Aufnahmen von oben war deutlich eine Pendelbewegung des Schnauzenorgans von der einen Körperseite zur anderen zu erkennen (Abbildung 3.47). Stieß der Fisch auf Futter, stellte er in den meisten Fällen seinen Körper fast senkrecht zum Boden und sog das Futter ein (Abbildung 3.48 b).

Teilweise wurde der Körper dabei zusätzlich zur Seite weggekippt. In Einzelfällen kam es zum Einsaugen des Futters aus der Schwimmposition heraus. Die Untersuchung eines Objekts wurde mit unterschiedlichen Körperteilen vorgenommen. Dabei spielten das Schnauzenorgan, die Flanke des Fisches und der Schwanz eine große Rolle (Abbildung 3.49). Diese Körperregionen wurden entweder einzeln oder nacheinander direkt in die Nähe des zu untersuchenden Objektes gebracht. Dabei bewegte der Fisch sich vor und zurück. Wurde das Schnauzenorgan zur Objektexploration genutzt, wurde dieses an das Objekt gehalten oder daran vorbeibewegt.

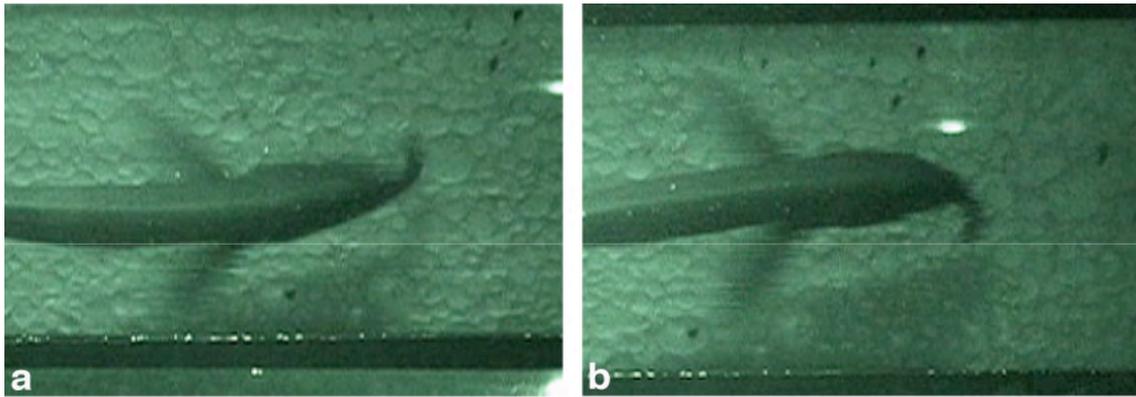


Abbildung 3.47: Beim Absuchen des Aquariums nach Futter oder Objekten bewegten die Fische das Schnauzenorgan in Pendelbewegungen von der einen Körperseite (a) zur anderen (b) und deckten damit die überschwommene Strecke ab.

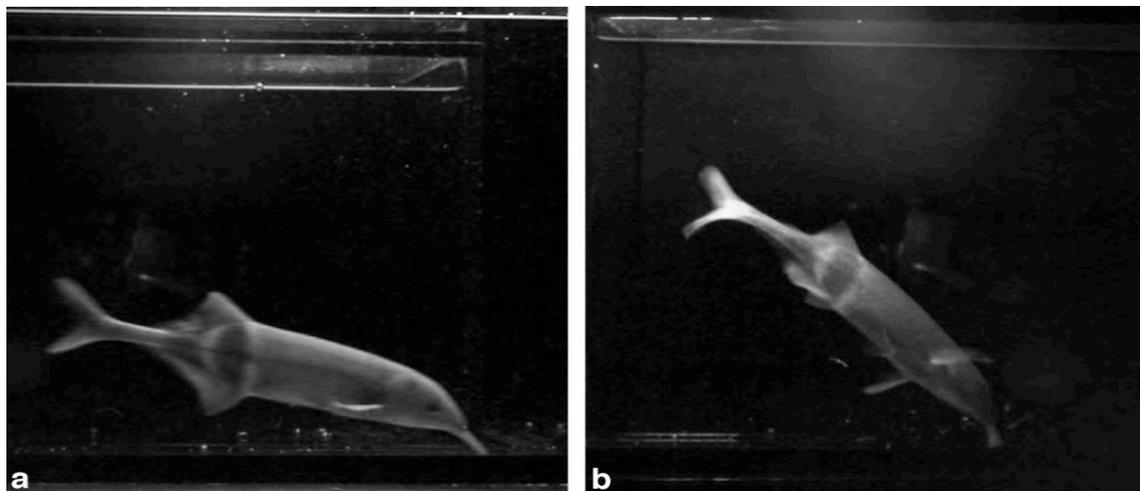


Abbildung 3.48: Von der Seite war eine sehr konstante Suchhaltung der Fische zu beobachten, die sich durch nach vorne gestrecktes Schnauzenorgan bei konstant schräg gehaltenem Körper auszeichnete (a). Bei der Aufnahme von Futter kippte der Fisch in eine Kopfstand-ähnliche Stellung und sog das Futter auf, hierbei kam es gelegentlich zu einer zusätzlichen Seitenlage (b).

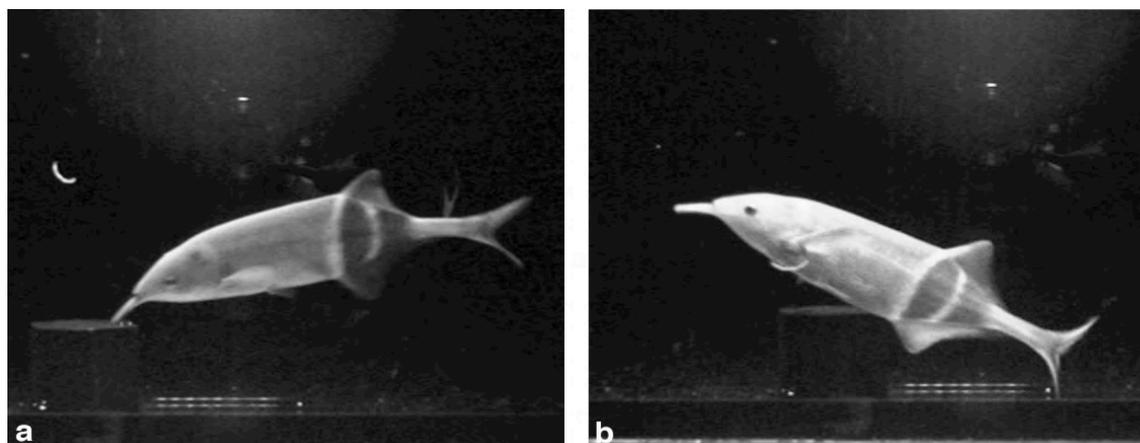


Abbildung 3.49: Objekte im Aquarium wurden auf diverse Arten untersucht. In vielen Fällen fand die erste Kontaktaufnahme mit dem Schnauzenorgan statt (a), bevor mit dem Bauch oder der Seite untersucht wurde. Dabei kam es oft zu Vor- und Rückschwimmbewegungen (b).



Im Folgenden wird näher auf die untersuchten Situationen eingegangen und die Bewegungen aus den verschiedenen Beobachtungspositionen beschrieben.

Verhalten bei der Futtersuche

In Abbildung 3.50 ist eine exemplarische Suchbewegung dargestellt. In den Bewegungsspuren (Tracks) in der oberen Bildhälfte werden die Bewegungsverläufe verschiedener Körperstellen dargestellt. Die blauen Punkte, hellblau für das Maul (beziehungsweise analog dazu für die Nasalregion) und dunkelblau für den Rücken (Ansatz der Rückenflosse) beschreiben die Bewegung der Körperachse. Die Spitze des Schnauzenorgans wird in ihrer Bewegung durch die roten Punkte und Linien beschrieben, während die Bewegung des Schwanzes grün gekennzeichnet ist.

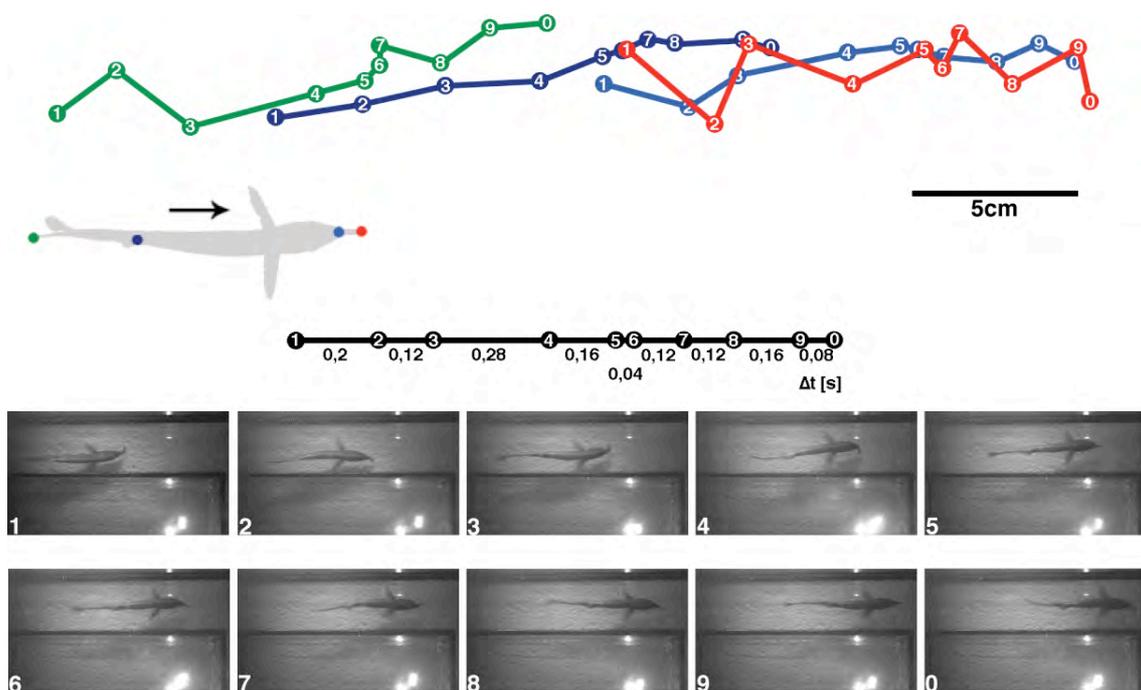


Abbildung 3.50: Exemplarisches Suchverhalten (f-) eines Fisches. Die Aufnahmen wurden ‚von oben‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Extremauslenkungen des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder.



Die Punkte 1 (Beginn der Sequenz) bis 0 (Ende der Sequenz) wurden in diesem Falle definiert durch die jeweils maximale Auslenkung des Schnauzenorgans auf eine Körperseite. Die Zeitabstände zwischen den einzelnen Extremauslenkungspunkten sind in der schwarzen Linie aufgetragen. Die einzelnen Bilder aus der entsprechenden Filmsequenz zeigen darunter die wirkliche Bewegung des Fisches.

Die Körperachse und damit auch die Nasalregion, wird während einer solchen reinen Suchbewegung (f-) - hier ‚von oben‘ gefilmt, ‚mit Gang‘ im Versuchsbecken - nahezu linear nach vorne bewegt. Der Schwanz sowie auch das Schnauzenorgan weichen seitlich von dieser Linie ab. Bei dieser fast geraden Bewegung des Fisches wird das Schnauzenorgan kontinuierlich von einer zur anderen Körperseite bewegt. Eine ähnliche Bewegung vollführt auch der Schwanz. Die Bewegungen von Schnauzenorgan und Schwanz sind jedoch nicht synchron. Weder laufen sie kontinuierlich in Phase oder entgegengesetzt. Hier ist also keine Regelmäßigkeit zu erkennen. Die Zeitunterschiede zwischen zwei Extrempunkten des Schnauzenorgans - also zwischen der maximalen Auslenkung auf die eine Körperseite und der maximalen Auslenkung auf die andere Körperseite - sind dabei ziemlich variabel. Außerdem sind die Auslenkungsstärken des Schnauzenorgans jeweils unterschiedlich. Das Schnauzenorgan wird teilweise sehr weit zur Seite gebeugt (Punkt 4), teilweise allerdings nur wenig über die Körperachse hinaus (Punkte 5 und 6). Die Bewegungen des Schnauzenorgans sind also nicht monoton. Aus der roten Spur und auch aus den Einzelbildern lässt sich abschätzen, dass der Fisch bei einer solchen Suchbewegung einen großen Teil des von ihm überschwommenen Bodens mit Hilfe seines Schnauzenorgans absuchen kann, aber auch Regionen, die seitlich seines Schwimmweges liegen werden durch die Bewegungen des Schnauzenorgans erfasst.

Ähnlich sehen die Suchbewegungen im freien Raum, ohne die Beschränkung durch einen Gang im Versuchsbecken aus (Abbildung 3.51). Der Fisch bewegt sich in dieser Situation nur in seltenen Fällen oder in kurzen Zeitabschnitten geradeaus sondern schwimmt Zick-Zack oder Kurven. Dennoch sind die Bewegungen der verfolgten Körperpunkte vergleichbar. Das Schnauzenorgan wird auch in diesen Suchsituationen in Pendelbewegungen von einer zur anderen



Körperseite bewegt, ebenso wie der Schwanz. Auch hier verlaufen die Bewegungen von Schnauzenorgan und Schwanz nicht dauerhaft parallel oder antiparallel. Die Zeitabstände zwischen den Extremauslenkungen des Schnauzenorgans sind länger als in der Suchsituation ‚mit Gang‘. Dadurch werden auch die Strecken, die zwischen zwei Extremauslenkungen überfahren werden, länger.

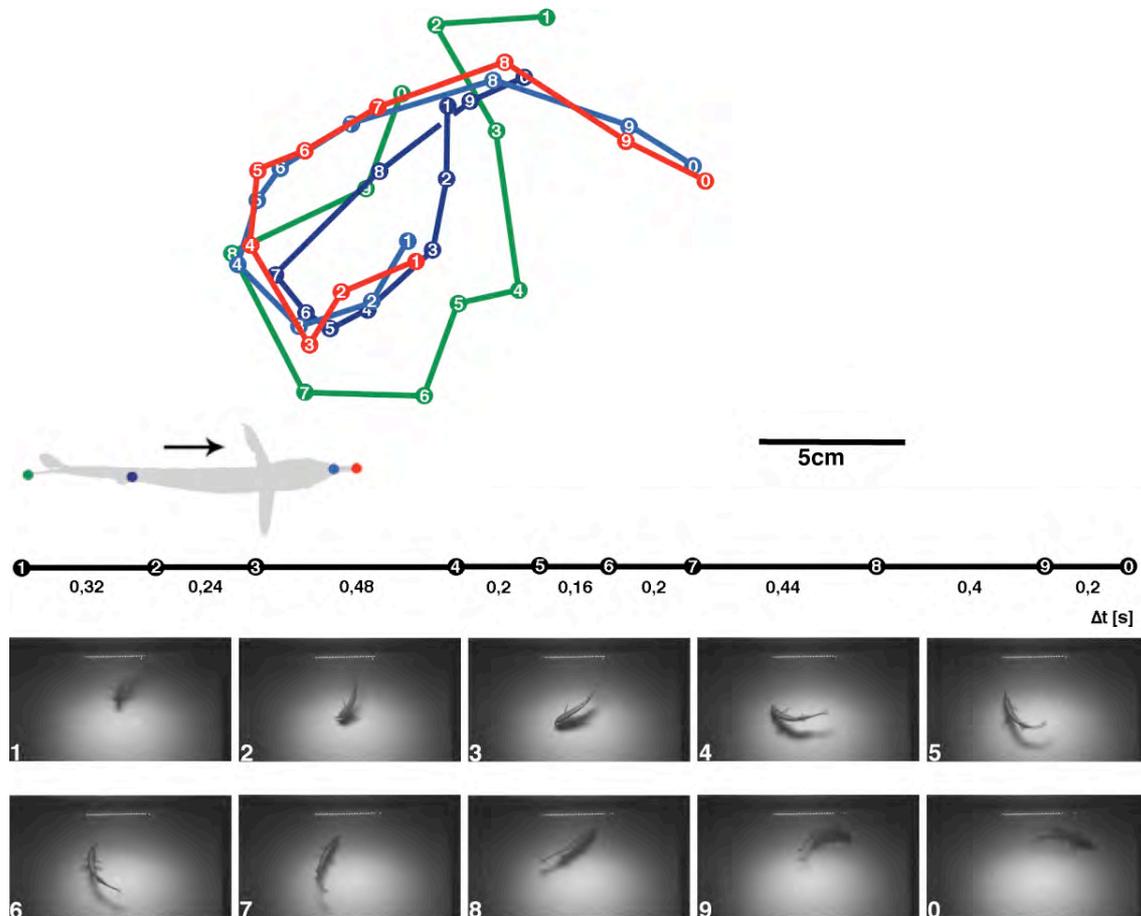


Abbildung 3.51: Exemplarisches Suchverhalten (f-) eines Fisches. Die Aufnahmen wurden ‚von oben‘, ‚ohne Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Extremauslenkungen des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder.

In den Tracks der Abbildung 3.51 ist deutlich zu erkennen, dass die Schnauzenorganbewegungen nicht immer komplett über die Körperachse geführt werden. Es kommt - wie auch in den Versuchen ‚mit Gang‘ - vor, dass das Schnauzenorgan schon vor dem Körper angehalten und wieder zurück bewegt wird. Im Hinblick auf diese Eigenart kann von ganzen und halben Schnauzenorganbewegungen gesprochen werden. Bei ganzen Pendelbewegungen bewegt



der Fisch das Schnauzenorgan von einer Körperseite zur anderen, bei halben Pendelbewegungen liegt ein Extrempunkt vor der Körperachse des Fisches (im quantitativen Teil definiert als $<12^\circ$ Abweichung von der Körperachse).

Neben den Beobachtungen ‚von oben‘ wurden die verschiedenen Situationen, auch ‚von der Seite‘ gefilmt und beobachtet, allerdings aus perspektivischen Gründen ausschließlich im Versuchsaufbau ‚mit Gang‘. Dabei kann man beobachten, dass die Fische alle beobachteten Körperteile sehr konstant im Raum halten, trotz der Vorwärtsbewegung und der Pendelbewegungen des Schnauzenorgans (Abbildung 3.52).

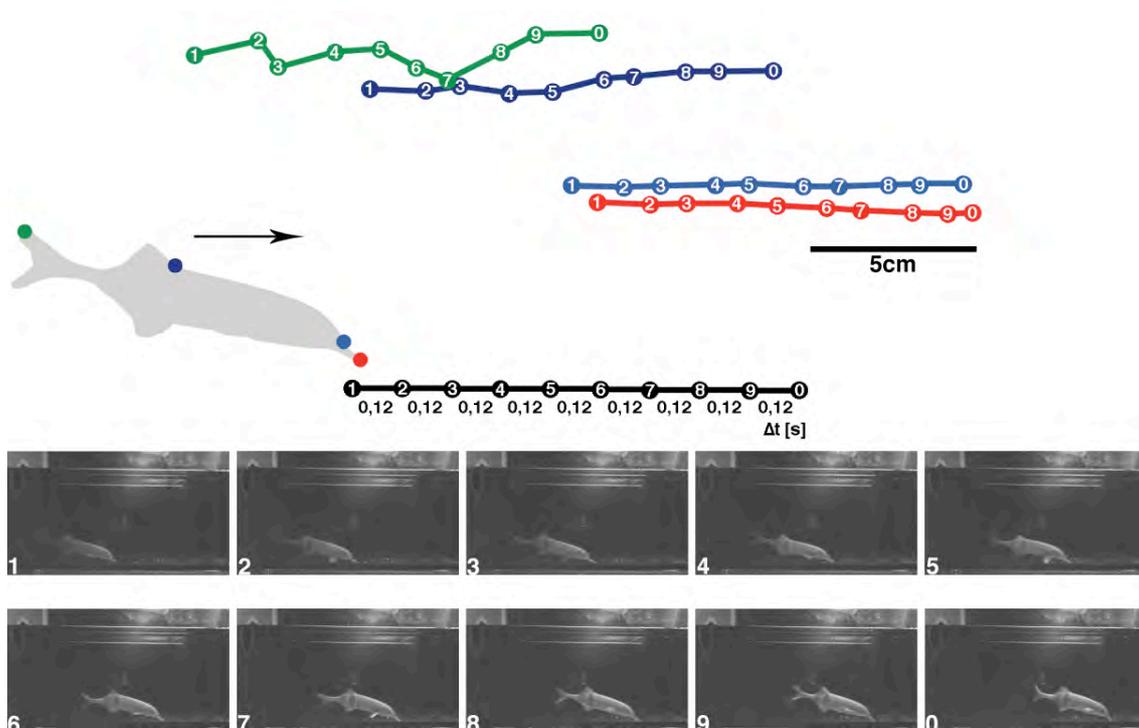


Abbildung 3.52: Exemplarisches Suchverhalten eines Fisches (f-). Die Aufnahmen wurden ‚von der Seite‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder.

Da diese seitlichen Bewegungen aus dieser Perspektive nicht zu sehen sind, bewegt sich die Spitze des Schnauzenorgans in einer Linie direkt über den Boden. Der Abstand zum Maul ist stets konstant. Das heißt, dass auch die Nasalregion, welche sich direkt über der Position des Mauls befindet, konstant nach vorne gehalten wird. Auch der Rücken bewegt sich nur sehr wenig auf und ab. Die



Antriebsbewegung des Schwanzes fällt aus dieser Perspektive ebenfalls nur schwach auf. Anhand der Körperachse kann man also auf eine allgemeine Suchhaltung des Fisches schließen. Der zeitliche Ablauf wurde in diesem Fall auf Abstände von drei Einzelbildern, also 0,12 Sekunden festgelegt, da keine Extremauslenkungen festgestellt werden konnten. Die Strecken, die in diesen Zeitintervallen zurückgelegt wurden sind über die komplette Sequenz vergleichbar.

Verhalten bei der Futteraufnahme

Neben den reinen Suchbewegungen (f-) wurden auch Situationen untersucht, in denen der Fisch Futter findet und aufnimmt (f+; Abbildung 3.53 bis Abbildung 3.55). Dabei werden einige Details des Verhaltens bei der Futteraufnahme sichtbar. Für die Auswertung dieser Situationen wurde in den Schwimmspuren die Stelle, an der das Futter lag, mit grauen konzentrischen Kreisen markiert. Die Zeitabstände wurden konstant gehalten, da bei der Futteraufnahme selber nur selten, oder nicht durchgehend, Pendelbewegungen des Schnauzenorgans zu beobachtet wurden. In Abbildung 3.53 ist exemplarisch eine Filmsequenz dargestellt, in der *Gnathonemus petersii* Futter aufnimmt. Die Situation ist ‚von oben‘ beobachtet worden, während der Fisch das Futter in einem ‚Gang‘ aufnahm (f+). Vor der Futteraufnahme (in der Abbildung nicht dargestellt), wie auch nachher unterscheiden sich die Bewegungen nur wenig von denen der normalen Suchsequenzen (f-). An der Stelle, an der das Futter liegt werden die Abstände pro Zeiteinheit deutlich geringer. Das Schnauzenorgan wird dabei an der Futterquelle vorbeigeführt, wie auch das Maul beziehungsweise die Nasalregion. Für den Rücken kann man eine einigermaßen gerade Bewegung erkennen, der Schwanz vollführt eine Schleife. Die unmittelbar vor der Futteraufnahme gemachte Bewegung ist jedoch für den Rücken und auch den Schwanz deutlich länger als die von Schnauzenorgan und Maul (Abbildung 3.53, Strecke 3-4). In den Bildern zu der Sequenz wird deutlich, dass sich der Fisch an dieser Stelle der Sequenz aufrichtet, also das Maul näher zum Boden führt und den Rücken-/Schwanzbereich seines Körpers nach oben bewegt. Bei der Futteraufnahme



selber befindet sich der Fisch somit in einer kopfstandähnlichen Position (siehe auch Abbildung 3.54 und Abbildung 3.55). Dies kommt in nahezu allen untersuchten Sequenzen gleichermaßen vor.

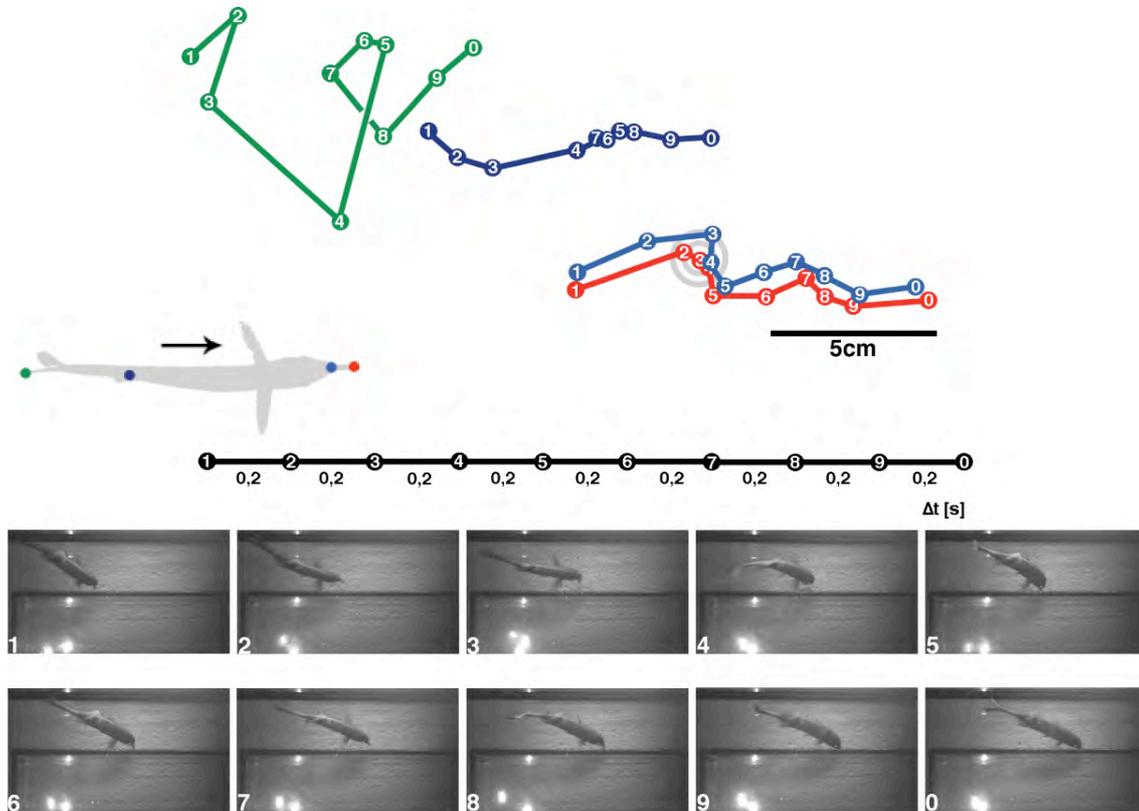


Abbildung 3.53: Exemplarische Sequenz zur Futteraufnahme (f+). Die Aufnahmen wurden ‚von oben‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder.

Weitere Beobachtungen zur Körperhaltung von *Gnathonemus petersii* wurden in Filmsequenzen ‚von oben‘, allerdings ‚ohne leitenden Gang‘ im Aquarium gemacht. In diesen Sequenzen, wie auch in der Beispielsequenz in Abbildung 3.54, finden vergleichbare Bewegungen wie in den Sequenzen ‚mit Gang‘ statt. Lediglich die räumliche Ausdehnung unterscheidet die Sequenzen. Auch im freien Aquarium sind die Bewegungen vor und nach der Futteraufnahme vergleichbar zu denen der Suchbewegungen. Während der Futteraufnahme konzentriert sich die Bewegung aller Körperpunkte auf eine begrenzte Stelle. Auch das Aufrichten des Körpers in den „Kopfstand“ bleibt gleich.

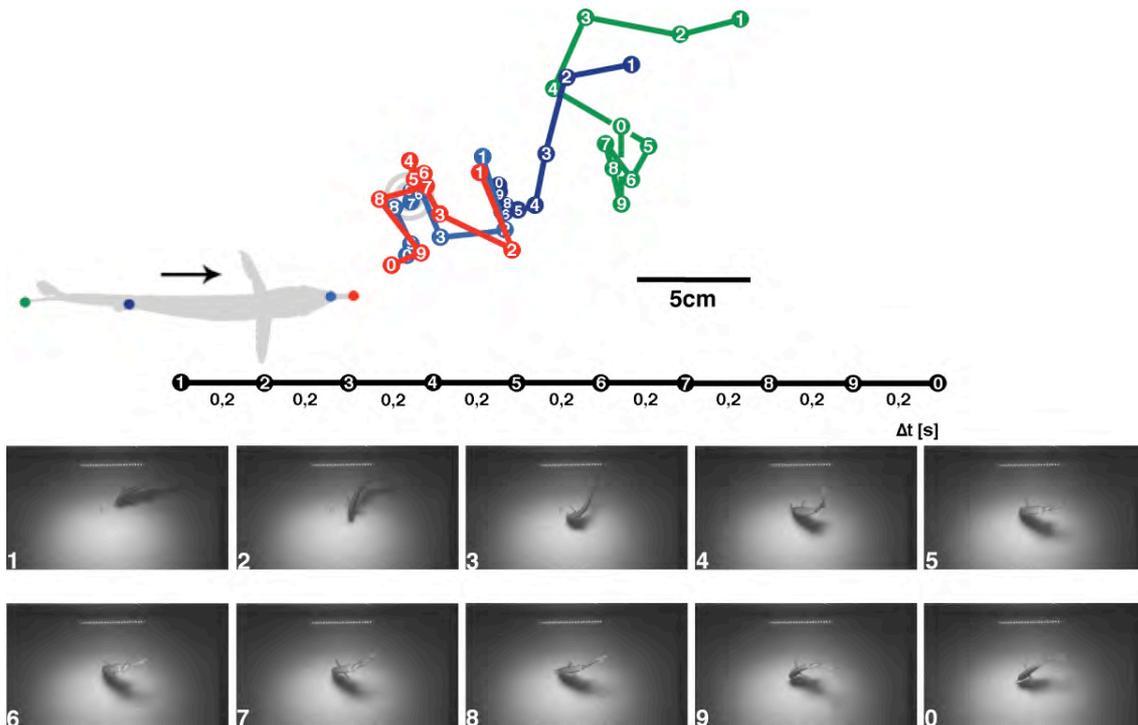


Abbildung 3.54: Exemplarische Sequenz zur Futteraufnahme (f+). Die Aufnahmen wurden ‚von oben‘, ‚ohne Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder.

Ein weiterer Punkt, der in den Aufnahmen mit Gang weniger deutlich erkennbar war, ist eine Kippbewegung nach lateral während der Futteraufnahme selbst. Diese Bewegung wird noch deutlicher in den Sequenzen, in denen der Fisch ‚von der Seite‘ beim Fressen (f+) in einem ‚Gang‘ beobachtet wurde (Abbildung 3.55). Hier kann man erkennen, dass der Fischkörper neben dem „Kopfstand“ auch eine Seitwärts-Drehung vollführt. Durch diese Bewegung wird das Schnauzenorgan am Boden zur Seite gedrückt und das Maul gerät, ohne Hindernis direkt über die Futterstücke. Diese werden in dieser Position eingesaugt. Weiterhin finden sich auch in den aus dieser Position beobachteten Sequenzen ähnliche Bilder wie in vorigen Sequenzen. Der Körper befindet sich in seiner Suchhaltung, bis das Schnauzenorgan in unmittelbare Nähe des Futters gelangt. In diesem Moment stellt sich der Fisch durch einen Schwanzflossenschlag auf den Kopf und saugt unter Vor-und-Zurück-Bewegungen sein Futter ein (Abbildung 3.55).

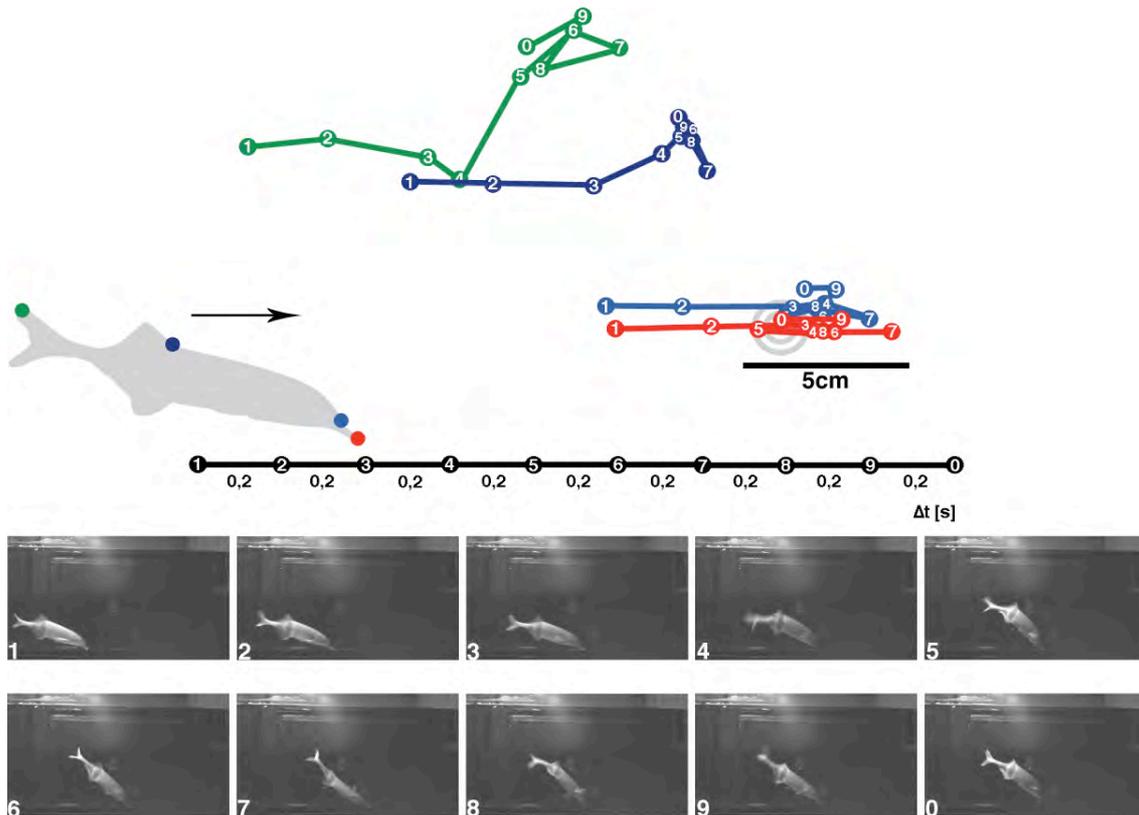


Abbildung 3.55: Exemplarische Sequenz zur Futteraufnahme (f+). Die Aufnahmen wurden ‚von der Seite‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder.

Verhalten bei der Untersuchung von unbekanntem Objekten

Während bei der Futteraufnahme ein immer ähnlicher Bewegungsablauf auftrat, fanden sich bei der Untersuchung von Objekten (o), die dem Fisch präsentiert wurden, unterschiedliche Verhaltensweisen. Die schon von Toerring & Belbenoit (1979) sowie Toerring & Moller (1984) beschriebenen Verhaltensweisen bei der Untersuchung unbekannter Objekte („*probing motor acts*“) konnten hier beobachtet werden. Als Beispiele sind einige Sequenzen in Abbildung 3.56 bis Abbildung 3.58 gezeigt. Allgemein zeigte sich, dass die Versuchsfische in den ersten Durchgängen an dem Objekt interessiert waren, es untersuchten und dann schnell fort schwammen. In den weiteren Durchgängen, wenn das Objekt bereits bekannt war, wurde es schnell uninteressant und wurde einfach überschwommen, das heißt, ignoriert.



In der ersten Spur ist wieder eine Sequenz ‚von oben‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gezeigt (Abbildung 3.56). In diesem Fall dreht sich der Fisch nach dem Heranschwimmen an das Objekt um und schwimmt mit dem Schwanz an das Objekt, bevor er in die Richtung wegschwimmt, aus der er gekommen ist. In anderen Fällen wurde das Schnauzenorgan zur näheren Untersuchung eines Objekts genutzt und entweder in die Nähe des Objektes gehalten oder aktiv daran vorbeibewegt beziehungsweise darüber hinweg.

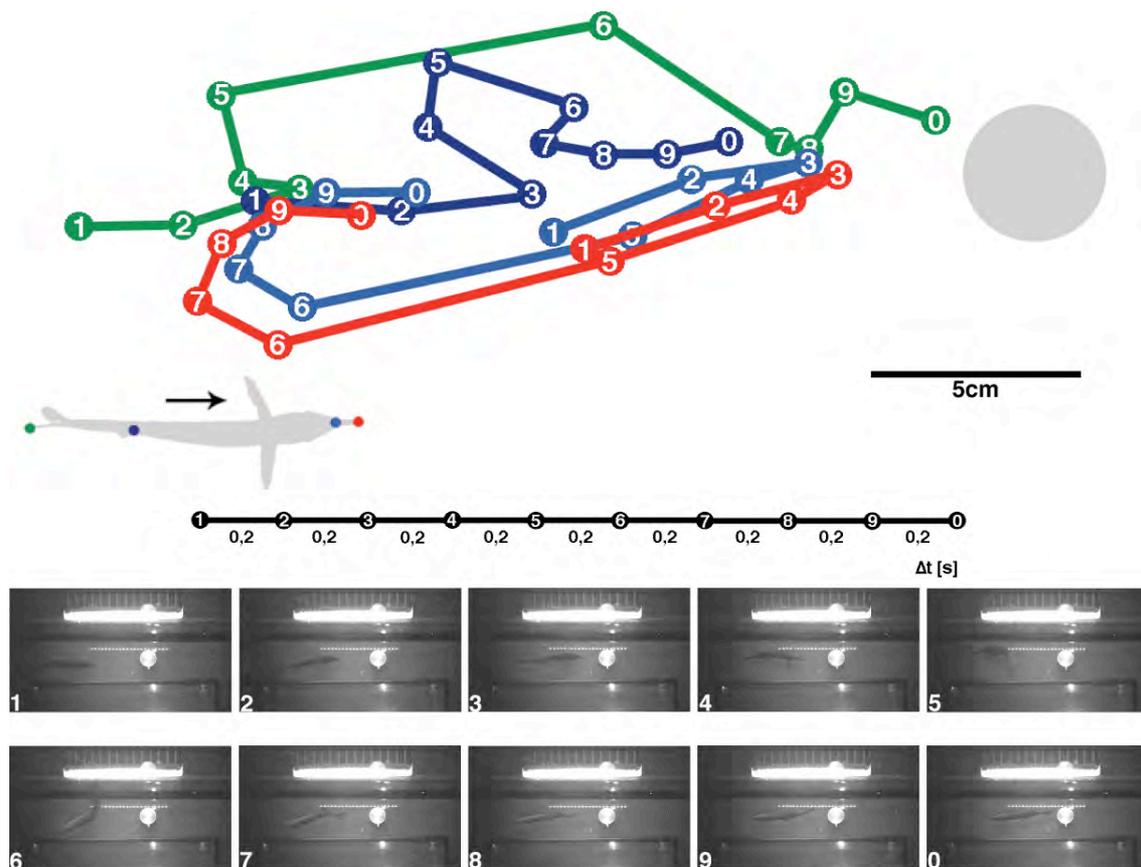


Abbildung 3.56: Exemplarische Sequenz zur Objektexploration (o). Die Aufnahmen wurden ‚von oben‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder. Die graue Fläche in den Spuren deutet die Position des Objekts an.

In der dargestellten Sequenz, wurde bei der Untersuchung mit dem Schnauzenorgan, aber auch während der Untersuchung mit dem restlichen Körper, das Schnauzenorgan kaum bewegt. Es befindet sich aber oft leicht zu der Seite geneigt, die dem Objekt näher liegt. Die Form des Objektes (im Beispiel ein



Metallzylinder) hatte, bei Betrachtung aller Sequenzen, keine erkennbaren Auswirkungen auf die Art des Explorationsverhaltens. Da es sich auch in diesem Fall um keine Suchbewegung mit deutlichen Pendelbewegungen des Schnauzenorgans handelte, wurden auch hier die Zeitabstände konstant gehalten. Dabei ist zu beobachten, dass die Strecken, die der Fisch zurückgelegt hat, an den Punkten der Beobachtung des Objektes (2 bis 4 und 6 bis 0) deutlich kürzer sind. Die Sequenz endet nach dem letzten gezeigten Bild unmittelbar mit dem Wegschwimmen des Fisches von dem untersuchten Objekt.

Vergleichbare Ergebnisse lieferten die Beobachtungen der Fische ‚von oben‘, ‚ohne Gang‘ im Versuchsaquarium. Durch die fehlende Einschränkung durch den Gang kommt eine freiere Raumbewegung zustande, jedoch bleibt die Art, wie Objekte untersucht werden, gleich. Im Beispiel in Abbildung 3.57 untersucht der Fisch das Objekt (Metallzylinder) dadurch, dass er zunächst darüber hinwegschwimmt, dann eine Rück-Vor-Kombination schwimmt, bevor er das Objekt verlässt.

Das Objekt wird hier also hauptsächlich mit der elektrozepativen Epidermis des Bauches untersucht. Das Schnauzenorgan wird in diesem Falle nicht aktiv am Objekt bewegt, wie an der roten Spur zu erkennen ist. Ebenso wird die Nasalregion, beziehungsweise das Maul relativ geradlinig geführt. Die Untersuchung mit dem Körper geschieht dadurch, dass der Fisch den Bauch, oder die Flanke am Objekt vorbeiführt. Der Schwanz wird bei der Untersuchung des Objekts so eingesetzt, dass er ebenfalls am Objekt vorbeigeführt wird und das Objekt so auf der kompletten Elektrozepatorepidermis abgebildet wird. Dies lässt sich anhand der Spur für die Rückenflosse, welche um das Objekt herum führt nachvollziehen. Auch hier werden die Wege, bei konstanter Zeitachse, am Objekt selber kürzer, was eine intensivere Beschäftigung mit dem Objekt zeigt. In diesem Fall, wie auch schon im vorherigen, findet nach der kurzen Untersuchung des Objektes, eine schnelle Flucht statt. Das Objekt wird nicht eingehend auf Einzelheiten untersucht.

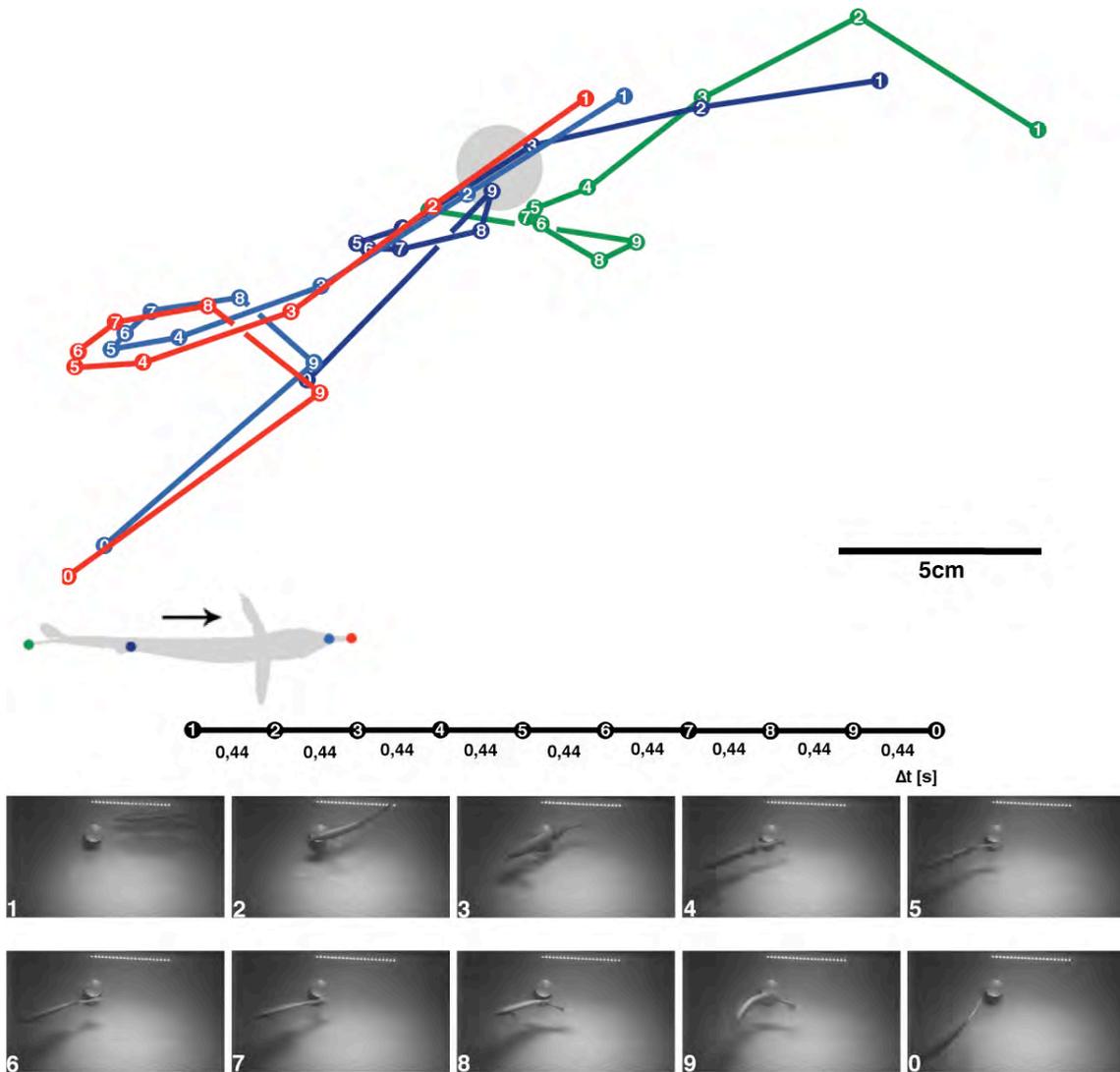


Abbildung 3.57: Exemplarische Sequenz zur Objektexploration (o). Die Aufnahmen wurden ‚von oben‘, ‚ohne Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder. Die graue Fläche in den Spuren deutet die Position des Objekts an.

Die in den Versuchen häufig auftretende Untersuchung von Objekten mit dem Bauch oder der Körperflanke ist auch in Abbildung 3.58 dargestellt. Hier handelt es sich um eine Sequenz, die ‚von der Seite‘, ‚mit Gang‘ gefilmt wurde. Wieder schwimmt der Fisch auf das Objekt (hier: Plastikwürfel) zu, erkundet es kurz mit dem Schnauzenorgan (rote Spur, Punkt 2), wendet dann, und schwimmt rückwärts mit dem Schwanz und der ventralen Seite des Körpers komplett über das Objekt. Auch hier konnte beobachtet werden, dass der Fisch bei gleich bleibenden Zeitintervallen kürzere Bewegungen während der



Objektuntersuchung macht, als beim Anschwimmen (Punkte 1 bis 2) oder bei der schnellen Wendung (Punkte 3 auf 4). Das Schnauzenorgan wird auch hier nicht pendelartig bewegt sondern starr vor dem Körper gehalten. Der Körper selber wird auch nur gering gebogen, außer bei der Wendung selber.

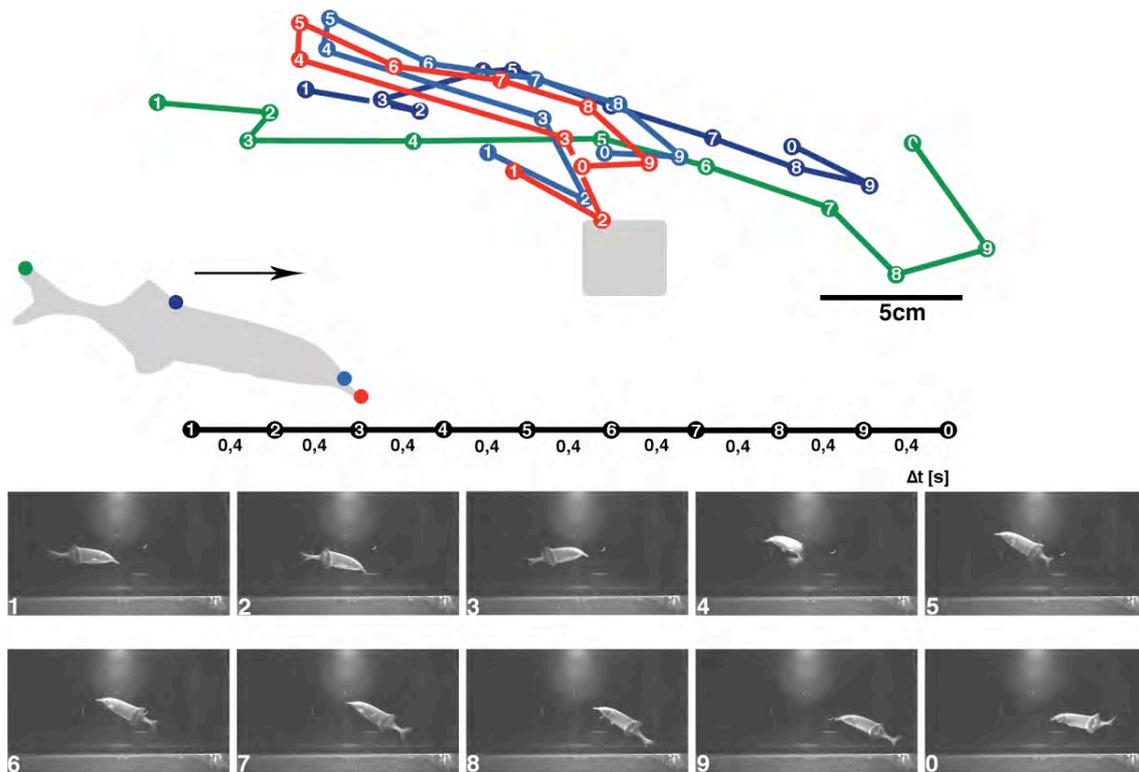


Abbildung 3.58: Exemplarische Sequenz zur Objektexploration (o). Die Aufnahmen wurden ‚von der Seite‘, ‚mit Gang‘ im Aquarium gemacht. Die farbigen Linien zeigen die Spuren des Schnauzenorgans (rot) und zu den gleichen Zeitpunkten die Positionen des Mauls (hellblau), des Rückens (dunkelblau) und der Schwanzspitze (grün). Die Zeitabstände zwischen den Punkten sind in der schwarzen Linie angegeben, die Positionen des Fisches zeigen die Bilder. Die graue Fläche in den Spuren deutet die Position des Objekts an.

Anhand der exemplarisch gezeigten Sequenzen und anhand der weiteren Beobachtungen konnte festgestellt werden, dass die Bewegungen der Fische beim reinen Suchverhalten (f-), bei der Futterraufnahme (f+) und beim begutachten eines Objektes (o) jeweils in festen Kategorien ablaufen. Bei der Futtersuche übernimmt das Schnauzenorgan die Führung und wird in einer Pendelbewegung von einer Seite zur anderen bewegt. Währenddessen wird der Körper schräg nach oben und die Nasalregion schräg nach vorne gehalten. Beim Fressen sucht der Fisch und stellt sich am Futter in eine Art Kopfstand, während das Schnauzenorgan am Boden zur Seite gedrückt wird. Die Untersuchungen von Objekten laufen



unterschiedlich ab, doch in den meisten Fällen spielt das Schnauzenorgan eine kurze Rolle in der ersten Kontaktaufnahme, bevor häufig der Schwanzstiel mit dem elektrischen Organ an das Objekt gebracht wird und danach die Bauchseite oder eine Flanke zur näheren Untersuchung des Objektes eingesetzt werden. Dabei kommt es in vielen Fällen zu einem Hin-und-her Schwimmen am Objekt (*va-et-vient*-Bewegungen).

3.3.2. Untersuchung der Pendelbewegungen des Schnauzenorgans

Die Beobachtungen der Situationen Suchen (f-), Futter aufspüren und Fressen (f+) sowie Objekte anschwimmen und untersuchen (o) wurden quantitativ auf die Winkel der Pendelbewegungen des Schnauzenorgans hin ausgewertet (Tabelle 3.7).

Tabelle 3.7: Mittelwerte und Standardabweichungen der in den verschiedenen Versuchssituationen gemessenen Parameter der Pendelbewegungen. Für die Parameter überstrichener Winkel, Bewegungsdauer und Winkelgeschwindigkeit sind jeweils Mittelwerte für alle (Mittel), nur für volle und nur für halbe Pendelbewegungen angegeben. In der oberen Tabellenhälfte sind die Werte für die Versuchsdurchgänge ‚mit Gang‘ im Aquarium angegeben, in der unteren Hälfte die Ergebnisse der Durchgänge ‚ohne Gang‘ im Versuchsaquarium.

		überstrichener Winkel	Bewegungsdauer	Winkelgeschwindigkeit	
		[°]	[s]	[°/s]	
mit Gang	suchen	Mittel	87,89 ± 46,23	705,27 ± 151,78	
		volle Bewegung	105,42 ± 44,03	0,18 ± 0,07	753,42 ± 151,59
		halbe Bewegung	55,27 ± 27,83	0,13 ± 0,04	631,21 ± 246,95
	vor Futter	Mittel	73,96 ± 36,29	0,14 ± 0,03	667,35 ± 103,15
		volle Bewegung	83,81 ± 38,28	0,15 ± 0,04	709,94 ± 110,69
		halbe Bewegung	54,72 ± 20,42	0,11 ± 0,03	558,84 ± 108,19
	vor Objekt	Mittel	75,03 ± 44,75	0,14 ± 0,05	587,91 ± 215,96
		volle Bewegung	87,08 ± 46,12	0,15 ± 0,06	654,92 ± 194,47
		halbe Bewegung	44,01 ± 12,62	0,13 ± 0,06	468,77 ± 295,48
	am Objekt	Mittel	99,59 ± 46,85	0,16 ± 0,04	773,84 ± 173,66
		volle Bewegung	116,93 ± 42,6	0,18 ± 0,04	769,88 ± 130,03
		halbe Bewegung	57,17 ± 20,38	0,08 ± 0,01	859,71 ± 338,41
ohne Gang	suchen	Mittel	92,32 ± 44,72	0,17 ± 0,05	640,84 ± 74,43
		volle Bewegung	106,41 ± 44,12	0,18 ± 0,05	691,44 ± 92,15
		halbe Bewegung	61,02 ± 24,43	0,14 ± 0,03	520,39 ± 73,67
	vor Futter	Mittel	85,66 ± 37,45	0,19 ± 0,07	595,94 ± 112,90
		volle Bewegung	97,28 ± 35,84	0,21 ± 0,08	601,58 ± 112,83
		halbe Bewegung	58,89 ± 24,77	0,12 ± 0,04	605,97 ± 149,28
	vor Objekt	Mittel	71,11 ± 36	0,14 ± 0,04	581,01 ± 122,40
		volle Bewegung	83,86 ± 34,87	0,16 ± 0,04	630,74 ± 148,24
		halbe Bewegung	51,08 ± 33,43	0,12 ± 0,03	469,91 ± 134,87
	am Objekt	Mittel	78,81 ± 35,99	0,17 ± 0,05	527,35 ± 182,29
		volle Bewegung	99,51 ± 31,02	0,19 ± 0,07	570,60 ± 117,84
		halbe Bewegung	51,62 ± 19,53	0,14 ± 0,06	537,31 ± 292,19



Betrachtet man die Pendelbewegungen des Schnauzenorgans ‚von oben‘, kann man volle und halbe Bewegungen unterscheiden. Bei vollen Pendelbewegungen wird das Schnauzenorgan von einer Körperseite zur anderen bewegt. Halbe Pendelbewegungen wurden so definiert, dass das Schnauzenorgan nur auf einer Seite stark von der Körperachse wegbewegt wird. In die andere Richtung unterscheidet sich der maximale Auslenkungswinkel von der Körperachse um höchstens 12° . Halbe Pendelbewegungen kamen deutlich seltener vor als volle Bewegungen des Schnauzenorgans. Die in diesem Versuchsteil gemessenen Mittelwerte und Standardabweichungen für alle Schnauzenorganbewegungen sowie die halben und vollen Pendelbewegungen in den verschiedenen Versuchssituationen sind in Tabelle 3.7 angegeben.

Verhalten bei der Futtersuche

Da es einen Versuchsaufbau ‚mit Gang‘ im Versuchsaquarium gab und einen Aufbau ‚ohne Gang‘, wurden zunächst die überstrichenen Winkel in beiden Aufbauten bei der Futtersuche, also in den Sequenzen f-, verglichen. Die Situationen ‚mit Gang‘ und ‚ohne Gang‘ sind demnach vergleichbar, da die Fische weder unterschiedlich große volle Pendelbewegungen (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=417$, $F=0,037$, $p>0,05$) noch unterschiedlich große halbe Pendelbewegungen (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=166$, $F=1,66$, $p>0,05$) durchführten (Abbildung 3.59, Abbildung 3.60, Tabelle 3.7).

Auch in ihrer Dauer unterschieden sich weder die vollen (t-Test; $n=7$, $df=394$, $t=-0,93$, $p=0,353$) noch die halben Pendelbewegungen (t-Test; $n=7$, $df=166$, $t=-1,130$, $p=0,26$) in ihrer Durchführungszeit voneinander in diesen unterschiedlichen Versuchsumgebungen. Das Gleiche gilt für die daraus resultierende Winkelgeschwindigkeit [$^\circ/s$]. Sie unterscheidet sich weder für die vollen Pendelbewegungen ‚im Gang‘ von denen ‚ohne Gang‘ (t-Test; $n=7$, $df=394$, $t=1,89$, $p=0,06$), noch unterscheiden sich die halben Bewegungen ‚im Gang‘ von denen ‚ohne Gang‘ (t-Test; $n=7$, $df=166$, $t=0,687$, $p=0,493$).

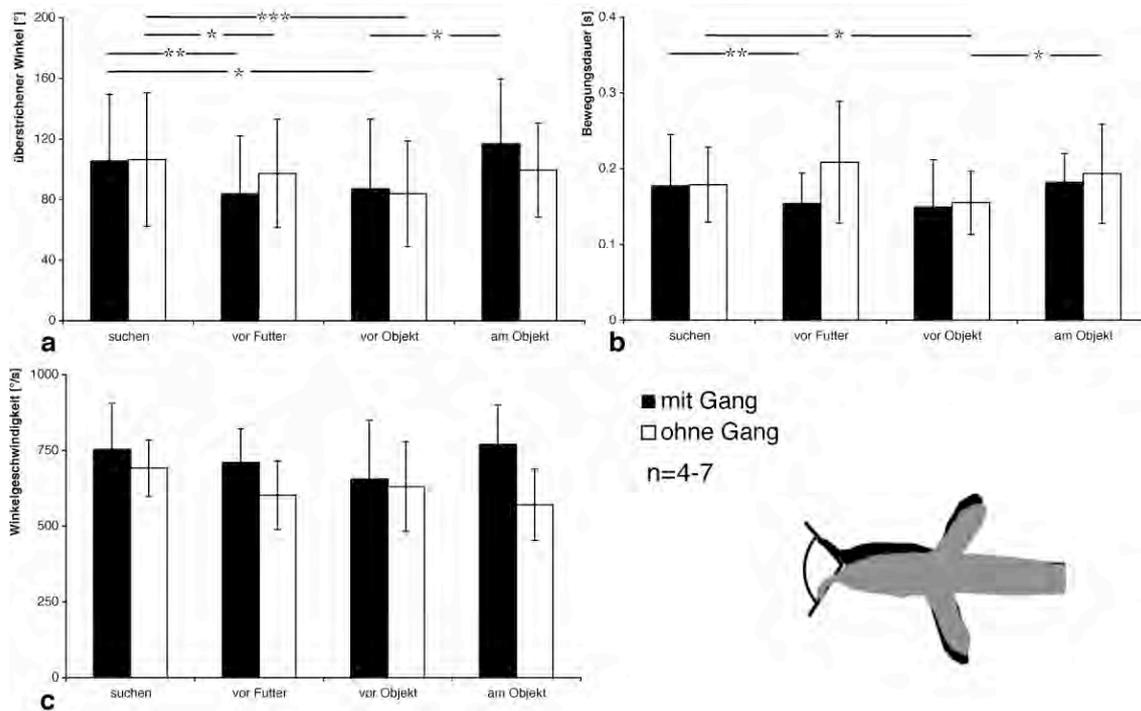


Abbildung 3.59: Vergleiche der für volle Pendelbewegungen gemessenen Parameter in verschiedenen Versuchssituationen. Mittelwerte mit Standardabweichungen der a) überstrichenen Winkel während einer Schnauzenorganbewegung, b) Dauern einer Pendelbewegung und c) der Winkelgeschwindigkeit. Sterne zwischen Balken geben das Niveau signifikanter Unterschiede zweier Situationen nach gepaarten t-Tests wieder (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$).

Verhalten bei der Futteraufnahme

Die Schnauzenorganbewegungen die von den Fischen auf dem Weg zu dargebotenen Futterstücken (f+, vor Futter) durchgeführt wurden, waren in allen Fällen kleiner als die Pendelbewegungen bei normalem Suchverhalten (f-). Volle Pendelbewegungen unterschieden sich in diesem Fall sowohl in den Versuchen ‚mit Gang‘ im Aquarium (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=153$, $F=9,96$, $p<0,0025$) als auch in denen ‚ohne Gang‘ (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=494$, $F=5,64$, $p<0,025$) zwischen den beiden Aufgaben Suchen (kein Futter in der Nähe des Fisches, reine Suchbewegung, f-) und Futteraufspüren (Futter in absehbarer Nähe vor dem Fisch, f+ vor Futter) (Abbildung 3.59 a). Außerdem unterschied sich die Zeit einer vollen Pendelbewegung (‚mit Gang‘) zwischen den Situationen Suchen und Futter aufspüren (t-Test; $n=7$, $df=153$, $t=2,837$, $p=0,005$). Die Bewegungen in der reinen Suchsituation dauerten mit $0,18 \text{ s} \pm 0,07 \text{ s}$ länger als die in Sequenzen,



in denen Futter dargeboten wurde ($0,15 \text{ s} \pm 0,04 \text{ s}$) (Abbildung 3.59 b). ‚Ohne Gang‘ gab es in diesem Vergleich allerdings keinen Unterschied (t-Test; $n=7$, $df=494$, $t=-1,331$, $p=0,184$). Auch die Winkelgeschwindigkeit ist weder in den Situationen ‚mit Gang‘ (t-Test; $n=7$, $df=153$, $t=0,516$, $p=0,607$) noch ‚ohne Gang‘ (t-Test; $n=7$, $df=494$, $t=-1,677$, $p=0,094$) für die vollen Bewegungen des Schnauzenorgans unterschiedlich zwischen Suchen und Futter aufspüren (Abbildung 3.59 c).

Die halben Pendelbewegungen waren in allen Parametern weder im Aquarium ‚mit Gang‘ (Watson-Williams Test; $n=6$, $df=69$, $F=0,007$, $p>0,25$ beziehungsweise t-Test; $n=7$, $df=66$, $t<1,184$, $p>0,241$) noch im freien Aquarium (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=191$, $F=0,33$, $p>0,25$ beziehungsweise t-Test; $n=7$, $df=191$, $t<1,318$, $p>0,184$) nicht signifikant unterschiedlich zwischen Suche und Futterraufspüren (Abbildung 3.60).

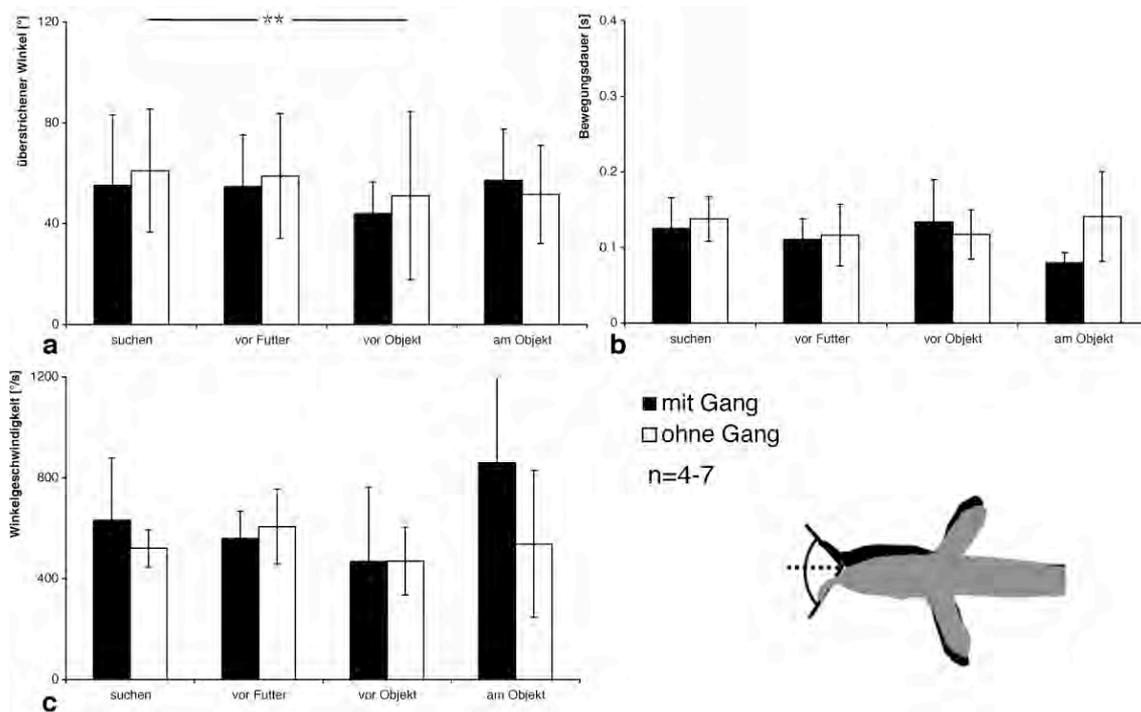


Abbildung 3.60: Vergleiche der für halbe Pendelbewegungen gemessenen Parameter in verschiedenen Versuchssituationen. Mittelwerte mit Standardabweichungen der a) überstrichenen Winkel während einer Schnauzenorganbewegung, b) Dauern einer Pendelbewegung und c) der Winkelgeschwindigkeit. Sterne zwischen Balken geben das Niveau signifikanter Unterschiede zweier Situationen nach gepaarten t-Tests wieder (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$).



Verhalten bei der Untersuchung von unbekanntem Objekten

Neben der Futtersuche wurde den Versuchsfischen auch unbekannte Objekte präsentiert, die sie anschwammen (o, vor Objekt) und untersuchten (o am Objekt). ‚Mit Gang‘ im Versuchsaquarium änderten sich zwar die Winkel der vollen Pendelbewegungen (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=132$, $F=4,59$, $p<0,05$), jedoch nicht deren Geschwindigkeiten (t-Test; $n=7$, $df=132$, $t=1,425$, $p=0,157$) und auch nicht deren Winkelgeschwindigkeiten (t-Test; $n=7$, $df=132$, $t=0,652$, $p=0,515$) gegenüber der reinen Suchsituation (f-) (Abbildung 3.59). Das Gleiche galt für überstrichenen Winkel der halben Bewegungen (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=54$, $F=1,93$, $p>0,1$), deren Geschwindigkeit (t-Test; $n=7$, $df=54$, $t=0,309$, $p=0,759$) und auch der resultierenden Winkelgeschwindigkeit (t-Test; $n=7$, $df=54$, $t=0,590$, $p=0,558$) (Abbildung 3.60).

Betrachtet man die Suchbewegungen der Fische, die sie durchführen, wenn sie in einem freien Aquarium (‚ohne Gang‘) vor einem Objekt schwimmen, sind die vollen Pendelbewegungen in ihrem Winkel kleiner als die normalen Suchbewegungen (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=436$, $F=25,66$, $p<0,0005$) (Abbildung 3.59 a). Das Gleiche gilt für die halben Pendelbewegungen (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=179$, $F=10,89$, $p<0,0025$) (Abbildung 3.60 a). Auch die Zeit, die für eine volle Bewegung benötigt wird, ist im Becken ‚ohne Gang‘ vor dem Objekt geringer als die normale Suchbewegung (t-Test; $n=7$, $df=436$, $t=2,388$, $p=0,017$) (Abbildung 3.59 b). Für die Zeit, die für eine halbe Pendelbewegung benötigt wird gilt dies nicht (t-Test; $n=7$, $df=178$, $t=1,242$, $p=0,216$) (Abbildung 3.60 b). Die Winkelgeschwindigkeiten zeigen weder für volle (t-Test; $n=7$, $df=436$, $t=0,813$, $p=0,417$), noch für halbe Bewegungen (t-Test; $n=7$, $df=178$, $t=0,741$, $p=0,460$) signifikante Unterschiede von denen einer reinen Suchbewegung (Abbildung 3.59, Abbildung 3.60).

Direkt am Objekt (o, am Objekt), also während der Untersuchungsphase (unabhängig von der Art und Weise der Objektuntersuchung) konnten ebenfalls Bewegungen des Schnauzenorgans bestimmt werden. Dabei unterschieden sich volle Pendelbewegungen in den Untersuchungen ‚mit Gang‘ signifikant zwischen dem Zusteuern auf das Objekt (o, vor Objekt) und der Objektuntersuchung (o, am



Objekt) selber (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=67$, $F=5,9$, $p<0,025$). Die Bewegungen des Schnauzenorgans vor dem Objekt sind dabei kleiner als jene am Objekt. Die Schnauzenorganbewegungsdauer (t-Test; $n=5$, $df=65$, $t=-1,894$, $p=0,063$) und die Winkelgeschwindigkeit (t-Test; $n=5$, $df=65$, $t=-0,213$, $p=0,832$) unterscheiden sich dagegen nicht signifikant (Abbildung 3.59). Die vollen Pendelbewegungen an Objekten im ‚gangfreien‘ Aquarium waren nicht signifikant größer als jene vor dem Objektkontakt (Watson-Williams Test; $n=7$, $df=158$, $F=1,43$, $p>0,1$). Die Zeit pro Pendelbewegung am Objekt ist dagegen signifikant länger (t-Test; $n=6$, $df=155$, $t=-2,138$, $p=0,034$) (Abbildung 3.59 a, b). Die Winkelgeschwindigkeit unterscheidet sich jedoch nicht (t-Test; $n=6$, $df=155$, $t=0,578$, $p=0,564$) (Abbildung 3.59 c). Die halben Bewegungen unterscheiden sich dagegen in keinem Parameter signifikant im Vergleich ‚vor dem Objekt‘ mit ‚am Objekt‘ (Watson-Williams Test; $n=7$, $df>20$, $F<3,16$, $p>0,05$ beziehungsweise t-Test; $n>3$, $df>20$, $t>-1,796$, $p>0,088$) (Abbildung 3.60).

Korrelationen

Bezüglich der Größe der Pendelbewegungen wurde außerdem getestet, ob in der reinen Suchbewegung (f-) die Parameter der vollen Bewegungen mit denen der halben Bewegungen korrelieren. Die überstrichenen Winkel zeigten in den Versuchen in denen die Fische in einem ‚Gang‘ suchen mussten keine signifikanten Zusammenhänge (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,429$, $p=0,337$), im freien Aquarium (‚ohne Gang‘) war allerdings ein signifikanter Zusammenhang feststellbar (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=1$, $p<0,001$) (Abbildung 3.61 a).

Für die Zeit, die eine halbe, beziehungsweise volle Pendelbewegung dauerte, ergaben sich ähnliche Ergebnisse (Abbildung 3.61 b). Hier findet sich ebenfalls kein signifikanter Zusammenhang in den Versuchen ‚mit Gang‘ (Spearman-Rho Korrelation, $n=16$, $r_s=0,75$, $p=0,052$) jedoch in den Versuchen ‚ohne Gang‘ (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=1$, $p<0,001$). Die sich aus den Größen überstrichener Winkel und Bewegungsdauer ergebende Winkelgeschwindigkeit zeigte dagegen in keinem der beiden Fälle einen signifikanten Zusammenhang



zwischen halben und vollen Pendelbewegungen des Schnauzenorgans (Spearman-Rho Korrelation, $n=16$, $r_s < 0,75$, $p > 0,052$) (Abbildung 3.61 c).

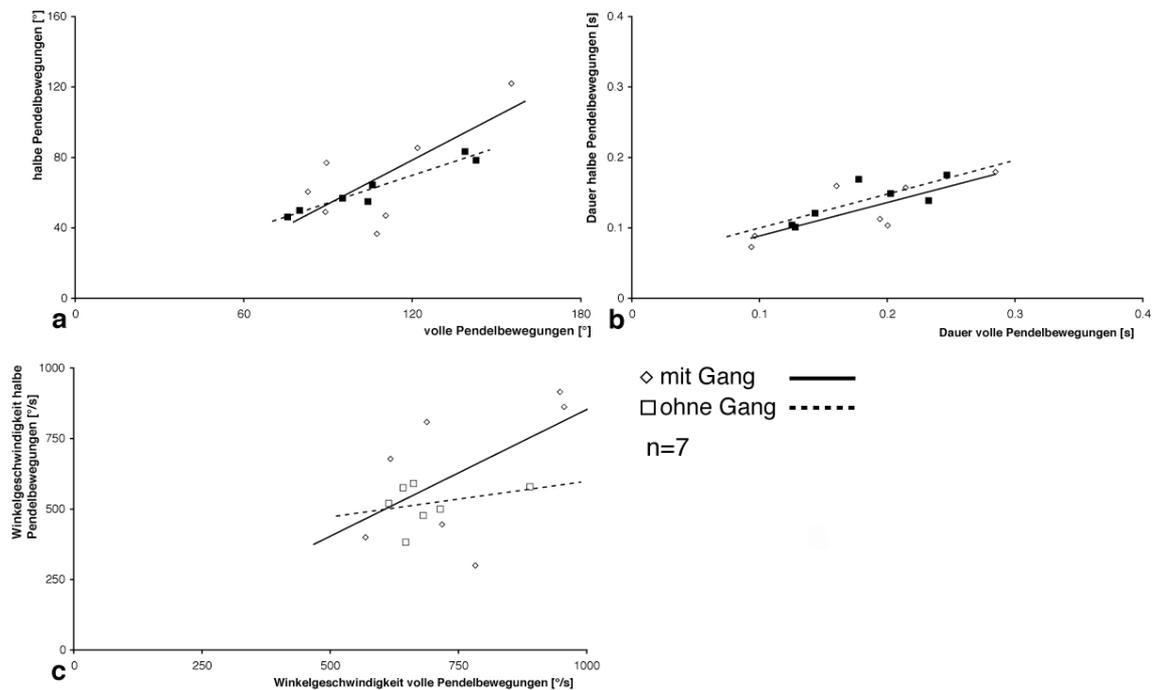


Abbildung 3.61: Korrelationen zwischen halben und vollen Pendelbewegungen bei reinen Suchbewegungen (f-). a) Korrelationen der überstrichenen Winkel, b) der Dauer der Bewegung, c) der Winkelgeschwindigkeiten. Ausgefüllte Symbole signalisieren einen signifikanten Zusammenhang zwischen halben und vollen Pendelbewegungen im jeweiligen Parameter.

Zusätzlich wurde getestet, ob die Länge des Schnauzenorgans mit den Parametern der Pendelbewegungen bei der Suche (f-) korreliert (Abbildung 3.62). Hier wurde, aufgrund der anatomischen Eigenschaft der Schnauzenorganlänge, nicht zwischen halben und vollen Bewegungen des Schnauzenorgans unterschieden, sondern die Mittelwerte aller Suchbewegungen eines Tieres untersucht. Die Größe des Kinnfortsatzes korrelierte in den Versuchsdurchgängen ‚mit Gang‘ weder mit der Gradzahl, die es bewegt wird (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,45$, $p=0,31$), noch mit der Dauer seiner Bewegung pro Pendelbewegung (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,577$, $p=0,175$), noch mit der Winkelgeschwindigkeit (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,631$, $p=0,129$). Ohne Platzbeschränkung im Versuchsaquarium (‚ohne Gang‘) korrelierten die Schnauzenorganlängen jedoch positiv mit dem Winkel (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=0,811$, $p=0,027$) und mit der Bewegungsdauer pro Pendelbewegung (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$,



$r_s=0,955$, $p=0,001$) sowie negativ mit der errechneten Winkelgeschwindigkeit (Spearman-Rho Korrelation, $n=7$, $r_s=-0,757$, $p=0,049$).

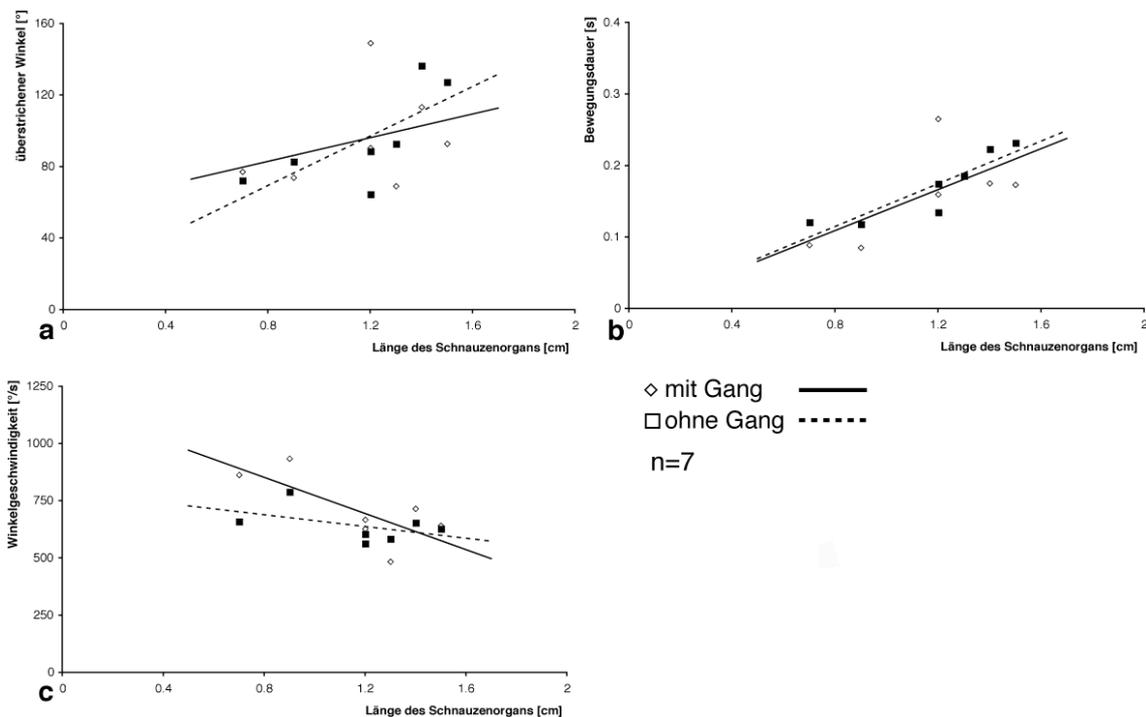


Abbildung 3.62: Korrelationen zwischen den Pendelbewegungen bei reinen Suchbewegungen (f-). a) Korrelationen der überstrichenen Winkel, b) der Dauer der Bewegung, c) der Winkelgeschwindigkeiten mit der Schnauzenorganlänge. Ausgefüllte Symbole signalisieren einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Länge des Schnauzenorgans und dem jeweiligen Parameter der Pendelbewegung.

3.3.3. Untersuchung der Körperhaltung

Vergleich der Körperhaltungen in verschiedenen Situationen

Neben den Messungen der Pendelbewegungen des Schnauzenorgans wurden die Haltung des Körpers, der Nasalregion und des Schnauzenorgans bei der Futtersuche (f-), beim Auffinden und Aufnehmen von Futter (f+) und beim Auffinden und Untersuchen eines Objektes (o) untersucht.

In diesen Beobachtungen ‚von der Seite‘ kann man eine konstante Suchhaltung des Körpers ausmachen. Im Vergleich der Suchbewegungen (f-) mit denen, die mit Futter ‚im Gang‘ durchgeführt wurden (f+, vor Futter) findet man in der Gesamtkörperhaltung, gemessen durch den Winkel zwischen Rücken und Boden,



keinen Unterschied zwischen den beiden Situationen (Watson-Williams Test: $dF=135$, $F=2,62$, $p>0,1$) (Abbildung 3.63 a). Der Winkel zwischen Stirn und einem virtuellen Objekt vor dem Fisch ist dagegen signifikant größer, wenn der Fisch reine Suchbewegungen durchführt und kein Futter im Gang hat, was bedeutet, dass der Fisch weniger stark nach vorne gekippt schwimmt (Watson-Williams Test: $dF=135$, $F=7,40$, $p<0,01$) (Abbildung 3.63 b). Die Winkel, die zwischen Stirnachse und Schnauzenorganauslenkung gemessen werden konnten, unterschieden sich zwischen den beiden Situationen allerdings weder in dem Fall, dass das Schnauzenorgan vor (Watson-Williams Test: $dF=278$, $F=2,94$, $p>0,05$) noch in dem Fall, dass es hinter die Stirnachse ausgelenkt war (Watson-Williams Test: $dF=48$, $F=0,02$, $p>0,25$) (Abbildung 3.63 c).

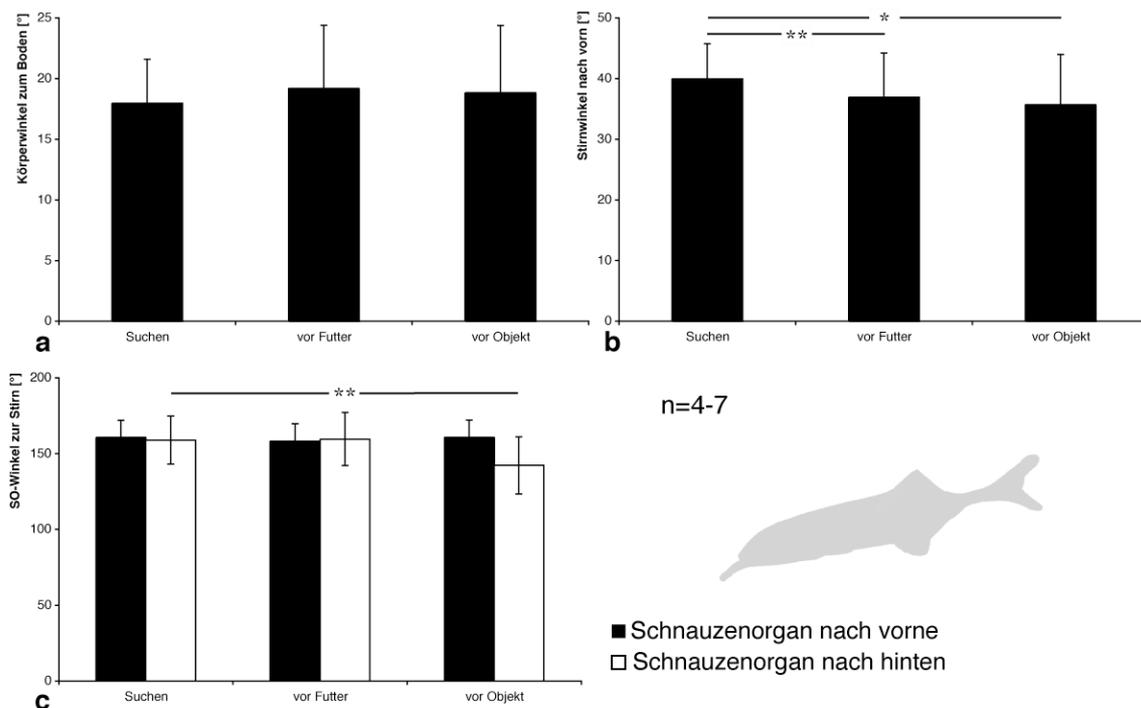


Abbildung 3.63: Vergleiche der gemessenen Parameter für die Körperhaltungen in verschiedenen Versuchssituationen. Mittelwerte mit Standardabweichungen a) der Körperwinkel in Relation zum Boden, b) der Stirnwinkel in Relation zu einem virtuellen Objekt und c) des Schnauzenorganwinkels, nach vorne oder nach hinten geneigt, zur Stirn. Sterne zwischen Balken geben das Niveau signifikanter Unterschiede zweier Situationen nach gepaarten t-Tests wieder (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$).

Die Schwimmhaltung zwischen freiem Suchen (f-) und suchen mit einem Objekt im Gang (o, vor Objekt) änderte sich in Einzelfällen. Zwar war der Körperwinkel nicht unterschiedlich zwischen diesen beiden Situationen (Watson-Williams Test:



$dF=111$, $F=0,91$, $p>0,25$) (Abbildung 3.63 a), jedoch änderte sich der Stirnwinkel (Abbildung 3.63 b), was auf eine Krümmung des Rückens hindeutet. Die Stirn und damit die Nasalregion wurde in den Durchgängen des Suchens höher gehalten als in Situationen, in denen sich ein Objekt vor dem Fisch befand (Watson-Williams Test: $dF=48$, $F=9,02$, $p<0,005$). Die Winkel zwischen der Stirnachse des Fisches und dem Schnauzenorgan unterschieden sich nicht, wenn das Schnauzenorgan nach vorne gehalten wurde, von der normalen Suchposition (Watson-Williams Test: $dF=205$, $F=0,01$, $p>0,25$).

In den seltenen Fällen, in denen das Schnauzenorgan unter die Stirnachse geriet, gab es dagegen einen signifikanten Unterschied (Abbildung 3.63 c). Hier war der Winkel in den Situationen vor dem Objekt geringer, also dem Objekt weniger zugeneigt (Watson-Williams Test: $dF=43$, $F=9,14$, $p<0,005$).

Um die Suchbewegungen vor den Futterstücken (f+, vor Futter) oder Objekten (o, vor Objekt) mit den Körperhaltungen bei der Futteraufnahme (f+, am Futter) oder der Objektuntersuchung (o, am Objekt) zu vergleichen wurden diese Teilsituationen innerhalb der gleichen Sequenzen verglichen. Die Objektuntersuchung wurde dabei in solche Fälle aufgeteilt, in denen der Fisch neben dem Objekt schwamm (o, neben Objekt) und es untersuchte und in solche Fälle, in denen der Fisch sich bei der Untersuchung über dem Objekt befand (o, über Objekt).

Hierbei konnten keine Unterschiede in der Gesamtkörperhaltung im Vergleich zwischen Suchhaltung vor dem Objekt und Untersuchungshaltung neben dem Objekt gefunden werden (Watson-Williams Test: $dF=80$, $F=1,75$, $p>0,1$). Winkel zwischen der Körperachse und dem Boden waren dagegen bei der Untersuchung durch hinüberschwimmen signifikant kleiner als die Suchhaltung (Watson-Williams Test: $dF=60$, $F=14,16$, $p<0,0005$) und auch als die Untersuchungsbewegung neben dem Objekt (Watson-Williams Test: $dF=86$, $F=29,93$, $p<0,0005$) (Abbildung 3.64 a).

Der Winkel, in dem die Nasalregion nach vorne gehalten wurde, unterschied sich dagegen in allen getesteten Paarungen (Abbildung 3.64 b). Die Stirnhaltung war in der Suchhaltung signifikant flacher (größer) als bei der Untersuchungshaltung neben dem Objekt (Watson-Williams Test: $dF=77$, $F=6,16$, $p<0,025$) und steiler



(kleiner) als bei der Untersuchungshaltung über dem Objekt (Watson-Williams Test: $dF=68$, $F=9,88$, $p<0,0025$). Damit sind auch die Winkel der Nasalregion nach vorne zwischen den beiden Untersuchungsmöglichkeiten signifikant unterschiedlich (Watson-Williams Test: $dF=91$, $F=35,39$, $p<0,0005$) (Abbildung 3.64 b). Betrachtet man die Winkel, in denen das Schnauzenorgan gehalten wird, in Relation zu der Stirnachse, findet man keine Unterschiede in den Körperhaltungen, in denen das Schnauzenorgan nach vorne gehalten wird (Watson-Williams Test: $dF>97$, $F<1,88$, $p>0,1$) (Abbildung 3.64 c).

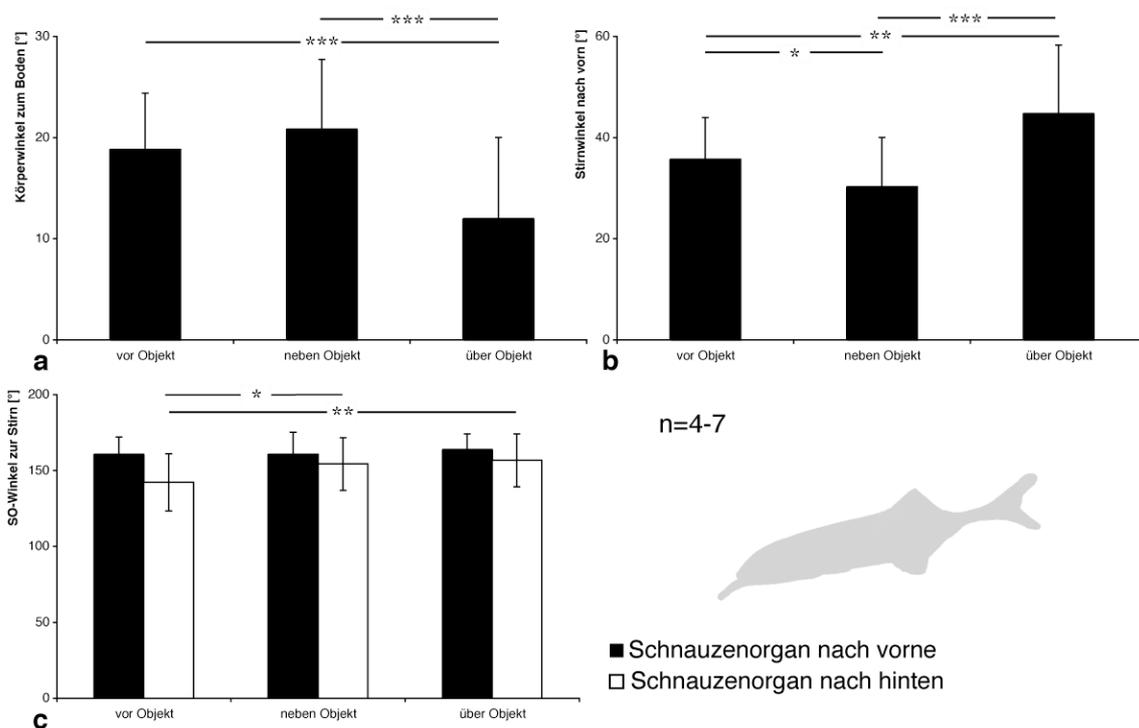


Abbildung 3.64: Vergleiche der gemessenen Parameter für die Körperhaltungen in den verschiedenen Versuchssituationen mit Objekt (o). Mittelwerte mit Standardabweichungen a) der Körperwinkel in Relation zum Boden, b) der Stirnwinkel in Relation zu einem virtuellen Objekt und c) des Schnauzenorganwinkels, nach vorne oder nach hinten geneigt, zur Stirn. Sterne zwischen Balken geben das Niveau signifikanter Unterschiede zweier Situationen nach gepaarten t-Tests wieder (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$).

Betrachtet man dagegen die Winkel des Schnauzenorgans, die hinter die Stirnachse gelegen sind, gab es Unterschiede zwischen der Situation vor dem Objekt und der Situation neben dem Objekt (Abbildung 3.64 c). Das Schnauzenorgan ist weniger stark an den Körper angelegt, der Winkel ist daher signifikant größer in Untersuchungssituationen neben dem Objekt (Watson-Williams Test: $dF=53$, $F=4,76$, $p<0,05$). Und auch die Winkel zwischen



Suchsituation und Untersuchung des Objekts während des darüber Wegschwimmens unterscheiden sich signifikant voneinander. Auch hier ist das Schnauzenorgan weniger stark nach hinten an den Körper angelegt, sondern bildet fast eine Verlängerung des Körpers (Watson-Williams Test: $dF=53$, $F=6,74$, $p<0,01$). Die beiden Körperhaltungen unterschieden sich dagegen nicht in dem Punkt, dass das Schnauzenorgan hinter der Stirnachse lag (Watson-Williams Test: $dF=80$, $F=0,38$, $p>0,25$) (Abbildung 3.64 c).

Der Vergleich der Körperhaltungen der Fische vor dem Futter ($f+$, vor Futter) und bei der Futterraufnahme selber ($f+$, am Futter) zeigte, dass die Körperachse in dem Fall, dass der Fisch in aufrechter Körperhaltung frisst signifikant steiler aufgerichtet war (Watson-Williams Test: $dF=120$, $F=64,33$, $p<0,0005$). Auch bei zur Seite gekippter Fresslage war der Fischkörper signifikant steiler aufgerichtet als bei der Suchbewegung (Watson-Williams Test: $dF=72$, $F=41,11$, $p<0,0005$). Die beiden Haltungen beim Fressen unterschieden sich untereinander nicht (Watson-Williams Test: $dF=90$, $F=3,02$, $p>0,05$) (Abbildung 3.65 a).

Die Haltung der Stirn und des Schnauzenorgans konnte lediglich in der aufrechten Fressposition bestimmt werden. Der Winkel zwischen Stirn und einem gedachten Hindernis war größer, der Fisch also in einer waagerechteren Lage als bei der Futterraufnahme (Watson-Williams Test: $dF=119$, $F=112,96$, $p<0,0005$) (Abbildung 3.65 b). Auch das Schnauzenorgan wurde, zwischen beiden Situationen unterschiedlich gehalten (Abbildung 3.65 c). Stand das Schnauzenorgan von der Stirnachse aus gesehen weiter nach vorne, war seine Auslenkung bei der Futterraufnahme geringer (größerer Winkel) (Watson-Williams Test: $dF=149$, $F=4,11$, $p<0,05$), wurde es nach hinten gehalten, war die Auslenkung bei der Futterraufnahme stärker (kleinerer Winkel) (Watson-Williams Test: $dF=113$, $F=7,99$, $p<0,01$).

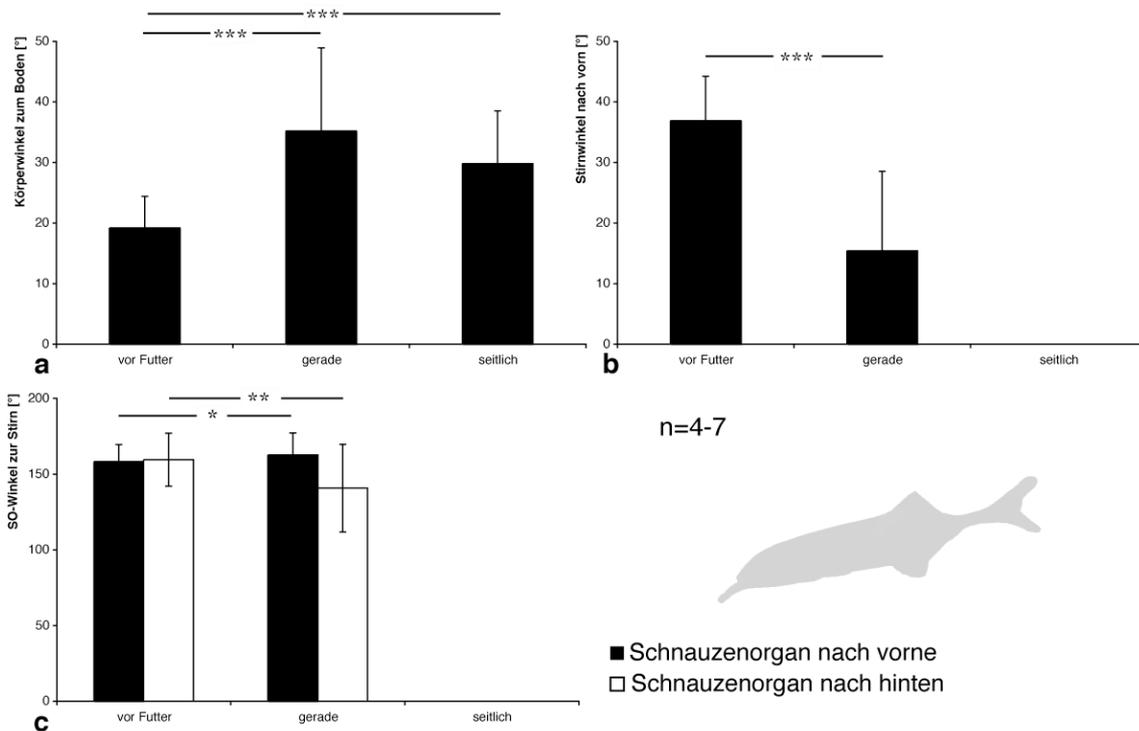


Abbildung 3.65: Vergleiche der gemessenen Parameter für die Körperhaltungen in den verschiedenen Versuchssituationen mit Futter (f+). Mittelwerte mit Standardabweichungen a) der Körperwinkel in Relation zum Boden, b) der Stirnwinkel in Relation zu einem virtuellen Objekt und c) des Schnauzenorganwinkels, nach vorne oder nach hinten geneigt, zur Stirn. Sterne zwischen Balken geben das Niveau signifikanter Unterschiede zweier Situationen nach gepaarten t-Tests wieder (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$).

Korrelationen mit den Körpermaßen

Zusätzlich zu den Vergleichen der Positionen in den verschiedenen Situationen wurden Korrelationen der Körperhaltung bei der reinen Suchbewegung (f-) und den Körpermerkmalen Standardlänge und Schnauzenorganlänge untersucht (Abbildung 3.66). Die Körperhaltung zeigt dabei keinen Zusammenhang mit der Größe der Fische. Weder der Winkel des Rückens korreliert mit der Standardlänge (Spearman-Rho-Korrelation: $n=7$, $r_s=0,357$, $p=0,43$) noch die Haltung der Stirn (Spearman-Rho-Korrelation: $n=7$, $r_s=-0,357$, $p=0,43$) (Abbildung 3.66 a). Wurde das Schnauzenorgan bei der Suche nach vorne gestreckt, korreliert dieser Winkel im Durchschnitt mit der Länge des Schnauzenorgans (Spearman-Rho-Korrelation: $n=7$, $r_s=-0,955$, $p=0,001$). Dies gilt nicht in dem Fall, dass das Schnauzenorgan hinter die Stirnachse geschoben wird (Spearman-Rho-Korrelation: $n=6$, $r_s=-0,116$, $p=0,827$) (Abbildung 3.66 b).

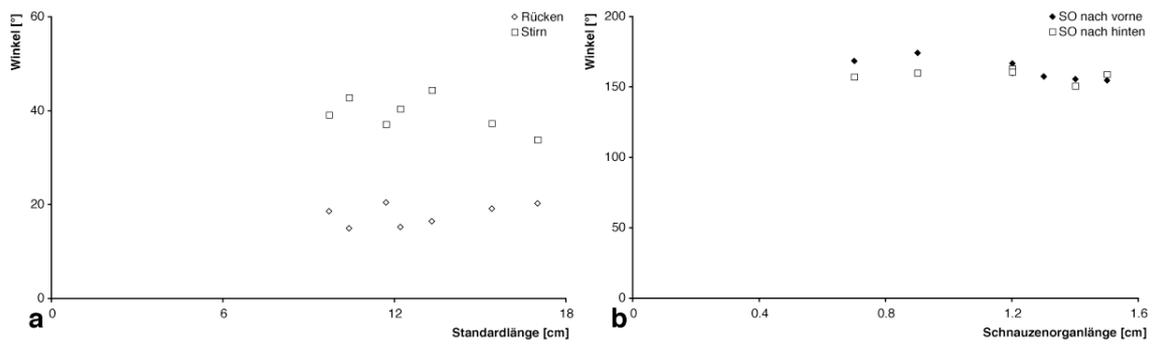


Abbildung 3.66: Korrelationen der Körperhaltungen bei reinen Suchbewegungen zwischen a) der Standardlänge der Fische mit dem Winkel des Rückens, also der Körperachse in Relation zum Boden und dem Winkel der Stirn in Relation zu einem virtuellen Objekt und b) der Schnauzenorganlänge der Fische mit der Auslenkung des Schnauzenorgans, vor oder hinter die Stirnachse der Fische. Ausgefüllte Symbole signalisieren einen signifikanten Zusammenhang zwischen den Körperparametern und dem jeweiligen Körperwinkel.



4. Diskussion

In den drei Versuchsteilen dieser Arbeit wurden verschiedene Aspekte der Fovea-Hypothese untersucht. Der erste Teil beschäftigte sich mit der Bestimmung der Dichten von Elektrozeporen auf den Regionen, die als elektrofoveale Regionen überprüft werden sollten. Im zweiten Teil wurden Unterschiede in Größe, Form und Zusammensetzung der Mormyromasten des Schnauzenorgans, der Nasalregion und des Rückens untersucht. Der dritte Teil beschäftigte sich mit dem Verhalten der Fische und dem Einsatz der beiden fovealen Regionen bei der Futtersuche und der Objektuntersuchung. Die Ergebnisse dieser drei Versuchsteile sollen im Folgenden zunächst einzeln diskutiert werden. Im Anschluss werden die Ergebnisse in den Gesamtzusammenhang mit der Fovea-Hypothese gebracht und diese Hypothese diskutiert.

4.1. Erster Versuchsteil - Oberflächenuntersuchung der Rezeptororgane

In den vorliegenden Ergebnissen zeigte sich, dass die Verteilung der Elektrozeporen auf der Haut von *Gnathonemus petersii* sehr inhomogen war. Allgemein kann die Haut in zwei Teile aufgeteilt werden. Zum einen die Teile, auf denen sich keine Elektrozeporen finden, wie die Körperflanken, den Schwanz und die Flossen und zum anderen den Teil, auf dem sich Elektrozeporen befinden. Dazu gehören der Kopf, der Rücken und der Bauch (Abbildung 3.3). Diese Haut wurde schon zuvor untersucht und unter dem Namen Elektrozeporepidermis zusammengefasst (Harder 1968). Die Elektrozeporepidermis nahm in allen Individuen den gleichen Platz auf der Oberfläche ein. Die einzige Stelle auf der Elektrozeporepidermis ohne Mormyromasten fand sich unter den Bauchflossen (Abbildung 3.3). Hier glich die Struktur der Epidermis zwar den anderen Bereichen doch die Zahl der Elektrozeporen war äußerst gering. Der Grund hierin liegt wohl in den Brustflossen, durch welche die darunter liegenden Elektrozeporen eine ständige Störung wahrnehmen würden.



Dichte der Mormyromasten

Die Elektrozepetorepidermis selber ist, bezüglich ihrer Elektrozepetordichte, sehr inhomogen. Auf der Spitze des Schnauzenorgans fanden sich sehr hohe Dichten an Mormyromasten. Diese Dichte nahm in den untersuchten Individuen zur Basis des Schnauzenorgans zwar stark ab, doch auch hier ließen sich noch sehr viele Elektrozepetoren finden, wie auch auf der Nasalregion, das heißt, der Region zwischen Maul und Nasenlöchern. Der Rücken und auch der Bauch der Fische trugen deutlich geringere Mormyromastendichten (Abbildung 3.7). Hier fanden sich dagegen die regelmäßigsten räumlichen Verteilungen, da die Mormyromasten an der Lage der Schuppen ausgerichtet sind. Auf dem Schnauzenorgan konnten die meisten Mormyromasten dorsal gefunden werden. Diese Verteilung lässt sich in einen Zusammenhang mit der nach vorne geneigten Schwimmlage des Fisches bei der Futtersuche bringen, die in Abschnitt 3.3. gezeigt wurde und in 4.3. diskutiert wird. Hierbei wird die Oberseite des Schnauzenorgans immer nach vorne gehalten und trifft so als erstes auf Futterstücke oder Objekte (Abbildung 3.48). Außerdem führt die Oberseite direkt zum Maul, und ist damit besonders wichtig zur Unterscheidung fressbarer und nicht fressbarer Objekte. Diese sensible Fähigkeit zur Unterscheidung wird möglicherweise zusätzlich durch den Aufbau der rezeptiven Felder auf dem Schnauzenorgan unterstützt. Diese sind ebenso groß wie auf anderen Körperregionen allerdings komplexer aufgebaut (Metzen et al. submitted). Aufgrund der hohen Rezeptordichte an dieser Stelle lässt sich außerdem eine starke Überlappung der rezeptiven Felder vermuten. Ein solches starkes Überschneiden rezeptiver Felder ist auch von den taktil sensitiven Tentakeln des Sterns um das Maul des Sternmulls bekannt (Catania & Remple 2004). Die sich überschneidende Zusammensetzung der rezeptiven Felder erlaubt dem Tier eine genauere Untersuchung und vor allem eine genauere Positionsbestimmung von Futterobjekten, die auf diesem Wege definiert in Richtung Maul geführt werden können. Der Sternmull nutzt seine taktil äußerst sensitiven Tentakeln um das Maul herum, untersucht die Futterstücke und führt sie zum Maul. Die sensitivsten Tentakeln, das elfte Paar, sind dabei diejenigen, die das Futter unmittelbar vor der



Aufnahme mit dem Maul berühren (Catania & Remple 2004). Ein ähnliches System wäre für das Schnauzenorgan von *Gnathonemus petersii* denkbar. Der Fisch kann durch den, in Schwimmrichtung gehaltenen und die meisten Mormyromasten tragenden, Bereich seines Schnauzenorgans Futter erkennen. Das Futter wird dann mit dem Schnauzenorgan untersucht. Die stark überlappenden rezeptiven Felder auf dem Schnauzenorgan ermöglichen eine sehr genaue Positionsbestimmung eines Futterstücks, welches damit sehr gezielt in die Nähe des Mauls gebracht werden kann und gefressen werden kann.

In einer früheren Untersuchung zu Elektrorezeptorverteilungen an *Gnathonemus petersii* wurden unter anderem die Mormyromasten am Kopf und am Rücken des Fisches kartiert, ihre Dichte jedoch nicht angegeben (Harder 1968). Das Schnauzenorgan (‚Bartel‘) wurde nicht untersucht. Allerdings vermuteten Harder und Mitarbeiter (1967) die höchste Mormyromastendichte durch Empfindlichkeitstests in der Nähe der Kiemendeckel, was hier widerlegt werden konnte. Anhand der sehr detaillierten Zeichnung, die bei Harder (1968) veröffentlicht wurde, konnten die Dichten der Mormyromasten auf der Nasalregion und auf dem Rücken des dort untersuchten Fisches rekonstruiert werden. So liegt die Dichte der Mormyromasten auf dem Rücken in dem von Harder untersuchten Individuum bei 0,25 Mormyromasten/mm², entgegen 1,4 Mormyromasten/mm² in der hier vorliegenden Arbeit. Die hier gefundene Dichte von 4,6 Mormyromasten/mm² auf der Nasalregion liegt ebenso weit über der rekonstruierten Dichte des von Harder untersuchten Tiers, welche 1 Mormyromasten/mm² betrug. Die aus Harders Abbildung rekonstruierten Werte lagen im Mittel also deutlich unter den hier gefundenen. Betrachtet man allerdings die Minima der in dieser Arbeit gefundenen Dichten (Tabelle 3.1) ähneln sie den Ergebnissen nach Harders Abbildung. Die Differenzen könnten daher auf individuellen Unterschieden beruhen. Die relative Verteilung der Mormyromasten, die von Harder angegeben wird, ist mit den Werten in dieser Arbeit vergleichbar (Harder 1968).

Obwohl die relativen Verteilungsmuster zwischen verschiedenen Fischen sehr ähnlich waren, fanden sich starke individuelle Unterschiede in den absoluten Mormyromastendichten. Diese Unterschiede basieren zu einem großen Teil auf



den Größenunterschieden der Individuen. Die Rezeptordichten sanken mit steigender Körpergröße und die Gesamtzahlen an Mormyromasten auf dem Schnauzenorgan variierten nur in einem bestimmten Rahmen (Abbildung 3.8). Dies bedeutet, dass einmal angelegte Mormyromasten sich bei größer werdenden Fischen örtlich auseinander ziehen und nur bedingt während des Wachstums des Fisches neue Mormyromasten gebildet werden. Einige Mormyromasten sind schon larval als Promormyromasten angelegt, die sich später in Mormyromasten umwandeln (Denizot et al. 1998), andere müssen sich jedoch auch später noch bilden. Diese sinkende Dichte bei größeren, also älteren Fischen wirkt sich in einer geringer werdenden räumlichen Auflösung aus. Ähnliche Ergebnisse gibt es bereits aus Untersuchungen am südamerikanischen Gymnotiden *Gymnotus carapo*. Für diesen Fisch wurden ebenfalls hohe Dichten tuberöser Organe auf dem Kinn gefunden, die bei größeren Fischen geringer werden (Castello et al. 2000).

Für *Gymnotus carapo* wurde argumentiert, dass sich der Fisch mit steigendem Alter und steigender Körpergröße von größeren Futterstücken ernährt. Kleinere Futterobjekte müssen nicht mehr erkannt werden und die räumliche Wahrnehmung braucht daher weniger scharf zu sein, als bei kleineren Fischen, die auf kleine Futterobjekte angewiesen sind. Für *Gnathonemus petersii* kann diese Argumentation zum Fressverhalten nicht übernommen werden, da Freilanduntersuchungen zur Futterzusammensetzung bei Mormyriden zeigten, dass Fische aller Größen dieser Familie sehr ähnlich große Chironomidenlarven als Futter bevorzugten (Okedi 1971). Neben der geringen Rate an Neubildungen von Elektrorezeptororganen und deren Innervierung während des Körperwachstums kann für *Gnathonemus petersii* keine funktionelle Begründung für die sinkende Mormyromastendichte bei größer werdenden Fischen gefunden werden. Die gefundenen Dichten größerer Tiere dürften allerdings auch keine Einschränkung der Wahrnehmung verursachen.

Erhöhte Rezeptordichten in fovealen Regionen finden sich nicht nur bei dem hier untersuchten Elefantenrüsselfisch. Wie schon erwähnt hat auch *Gymnotus carapo* eine ähnliche Verteilung von tuberösen Elektrorezeptororganen. Castello et al. (2000) haben die Einteilung der Bereiche mit hohen Rezeptordichten in eine Fovea (um das Maul herum) und eine Parafovea, weiter hinten am Fisch vorgenommen.



Der Grund der Benennung als Parafovea liegt in diesem Fall in der vermutlich fehlenden Spezialisierung dieser Körperregion bei der Wahrnehmung der Umwelt (siehe auch Kapitel 4.3).

Auch der Sternmull trägt erhöhte Dichten von Eimer'schen Organen auf seinem 11. Tentakelpaar. Obwohl dieses Paar das kürzeste von allen Tentakelpaaren ist, trägt es mehr taktile Rezeptororgane als das zweitkürzeste (Catania & Kaas 1997). Auch bei den Monotrematen (Pettigrew 1999) und Löffelstören (Wilkins & Hofmann 2007) findet man erhöhte Rezeptordichten auf den kopfverlängernden Strukturen. Vom Devario-Bärbling (*Devario aequipinnatus*) ist bekannt, dass auf dem Kopf freie Neuromasten in dichten Feldern angeordnet sind (Coombs, unveröffentlicht). Und auch in anderen Arten der schwach elektrischen Fische sind höhere Dichten an Elektrorezeptoren im Kopfbereich bekannt (Beleites 1972). Auch weitere Arten der Familie der Mormyriden haben stark erhöhte Mormyromastendichten auf dem Kinn.

Vergleich mit anderen Arten

Die Mormyromastenverteilung auf der Haut der übrigen vier Arten, die untersucht wurden (*Marcusenius sudanensis*, *Pollimyrus adpersus*, *Stomathorhinus walkerii* und *Brienomyrus cabre*), ähnelte stark der Verteilung der Mormyromasten auf der Haut von *Gnathonemus petersii* (Abbildung 3.17). In allen Arten fand sich die höchste Dichte an Elektrorezeptorporen auf der Spitze des Kinns, gefolgt von der Nasalregion und dem Rücken. Im Gegensatz zu *Gnathonemus petersii* hatte keine der weiteren untersuchten Arten ein so stark verlängertes Kinn. *Marcusenius sudanensis* ist der einzige der anderen Fische, der ein leicht verlängertes Kinn hat. Dieses ist allerdings nicht beweglich und sehr kurz. Die Dichte der Elektrorezeptoren auf dem Kinn von *Marcusenius sudanensis* war die geringste im Vergleich zwischen den Arten. *Brienomyrus cabre* hat einen leicht verlängerten Unterkiefer, im Vergleich zu den anderen Arten. Dieser Fisch trug allerdings die höchste Dichte Mormyromasten auf seiner Kinnspitze, verglichen mit den anderen Arten, abgesehen von *Gnathonemus petersii*. Die beiden anderen untersuchten Arten, *Stomathorhinus walkerii* und *Pollimyrus adpersus* besitzen ein



eher fliehendes Kinn ohne besonderen Ansatz. Diese beiden Arten bewegten sich mit der Dichte der Mormyromasten auf der Kinnspitze im Mittelfeld der untersuchten Arten. Die Dichten der Mormyromasten auf der Nasalregion waren in allen Fällen geringer als die des Kinns, allerdings deutlich höher als die des Rückens. Diese Mormyromastenverteilung macht das Kinn bei allen Fischen zu einer sensitiven elektrozepativen Region. Das Kinnregionen der Fische und die Nasalregionen könnten unter Umständen auch bei diesen Arten als elektrofoveale Regionen hypothetisiert werden. Dazu wären auch bei diesen Fischen weitere Untersuchungen notwendig.

Porendurchmesser der Mormyromasten

Die Mormyromasten von *Gnathonemus petersii* unterschieden sich auch in den Durchmessern der Poren, die auf der Epidermisoberfläche erkennbar sind. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Durchmessern der Elektrozepatorporen der Regionen Schnauzenorgan, Nasalregion und Rücken (Abbildung 3.10). Diese Unterschiede geben einen ersten Hinweis auf möglicherweise vorliegende anatomische Unterschiede der Mormyromasten verschiedener Körperregionen und ihrer Kompartimente. Während der innere Porendurchmesser eines Mormyromasten dem äußeren Kanal des Mormyromasten entspricht, der die äußere Kammer mit Epidermisoberfläche verbindet, repräsentiert der äußere Durchmesser der Elektrozepatorporen die Gesamtbreite eines Mormyromasten (vergleiche auch Amey 2006).

Sowohl der innere als auch der äußere Porendurchmesser wird von der Spitze des Schnauzenorgans über dessen Basis und die Nasalregion zum Rücken hin größer. Dies bedeutet, dass es zumindest eine Größenzunahme im äußeren Kanal und im Gesamtrezeptor von anterior nach posterior gibt und damit anatomische Unterschiede zwischen den Mormyromasten der untersuchten Körperregionen vorliegen könnten.

Der Vergleich der Größenentwicklungen der inneren Poren, mit denen der äußeren Poren zeigte unterschiedlich starke Größenunterschiede zwischen den



Regionen. Der äußere Porendurchmesser nahm, zwischen dem Schnauzenorgan und der Nasalregion, ein wenig stärker an Größe zu als der innere Durchmesser. Die Gesamtbreite der Rezeptoren stieg demnach stärker an als die des Kanals. Diese Unterschiede können auf der einen Seite mit fehlendem Platz auf dem Schnauzenorgan erklärt werden. Da dort sehr hohe Mormyromastendichten zu finden sind, wird den Platzproblemen mit Elektrorezeptororganen geringerer Ausdehnung entgegengewirkt. Auf dem Schnauzenorgan finden sich also viele kleine, auf dem Rücken wenige große Mormyromasteporen. Zum anderen können physiologische Unterschiede eine Rolle in der Größenverteilung spielen, die eine hohe Sensitivität der fovealen Regionen gegenüber dem Rest der Elektrorezeptorepidermis widerspiegeln. Größere Rezeptororgane bieten dementsprechend mehr Platz für größere oder zahlreichere Kompartimente, vor allem sensorische Zellen (siehe Kapitel 3.2.).

Der Durchmesser der inneren Pore, also dem äußeren Kanal, veränderte sich weniger stark. Zwar war der innere Porendurchmesser auf dem Schnauzenorgan geringer als auf der Nasalregion und auf dem Rücken, jedoch unterschieden sich die absoluten Werte nur wenig. Da der Kanal die Ströme weiter in die Kammern und an die sensorischen Zellen leiten muss, ist seine Leitfähigkeit sehr wichtig für die Vorgänge im Rezeptor. Der aus lose gepackten Epidermiszellen bestehende Kanal muss eine Leitfähigkeit haben, die höher als das umgebende Wasser ist und deutlich höher als die umgebende Epidermis. Über letztere ist bekannt, dass der höchste Hautwiderstand auf dem Schnauzenorgan und der Nasalregion liegt. Hier konnten resistive Widerstände von bis zu 20 k Ω (kapazitive von bis zu 60 nF) gemessen werden, während sie in der Haut des Rückens nur bei 8-12 k Ω (kapazitive von 30-40 nF) liegen (von der Emde & Schwarz 2002). Der so entstehende Unterschied zwischen Rezeptorpore und Umgebung zwingt die Feldlinien in den Rezeptor. Dieser Effekt ist ein Teil des *prereceptor processing*, passiven Vorgängen, welche die Feldlinien vor dem Auftreffen auf die sensorischen Oberflächen beeinflussen und bündeln. Prinzipiell ähnliche Phänomene sind sowohl aus dem Auge (Malmstrom & Kroger 2006) als auch von anderen schwach elektrischen Fischen bekannt. Bei dem südamerikanischen Gymnotiden *Gymnotus carapo* ist die Form der eintreffenden elektrischen Signale



von der Körperregion, auf der sie wahrgenommen werden, abhängig (Castello et al. 2000). Auch bei *Gnathonemus petersii* ist diese Art des *prereceptor processing* mittlerweile untersucht (Pusch 2006; Pusch et al. 2008) (siehe Kapitel 4.4.).

Es ist davon auszugehen, dass die Größe der inneren Pore den maximalen Durchmesser auf dem Rücken erlangt, wo genug Platz vorhanden ist. Die Poren mit dem geringeren Durchmesser auf dem Schnauzenorgan könnten demnach eine Anpassung an den knapperen Raum darstellen. Durch diese Unterschiede entwickelt sich jedoch auch ein physikalischer Unterschied, der für die Wahrnehmung des Fisches sehr wichtig ist. Durch ihren geringeren Durchmesser müssten diese Kanäle einen höheren Widerstand als die des Rückens aufweisen, da Systeme mit geringeren Durchmessern, physikalisch betrachtet, immer höhere Widerstände aufweisen. Dies gilt für die resistive Komponente, die durch die großen Zellzwischenräume, die im Kanal vorliegen, zu Stande kommt. Aber auch für die kapazitive Komponente kann ein höher werdender Widerstand vermutet werden. Dies lässt sich aus der Berechnung des elektrischen Widerstandes ableiten, der sich aus dem spezifischen Widerstand des Materials und einem Quotienten aus der Länge und der Querschnittsfläche des Widerstands errechnet. Diese Entwicklung von vorne nach hinten ginge dann Hand in Hand mit den Unterschieden im Hautwiderstand. Dennoch liegt die Vermutung nahe, dass die Differenz zwischen dem sich nur leicht ändernden Porenwiderstand (entsprechend dem Porendurchmesser) und dem sich stark ändernden Hautwiderstand auf dem Schnauzenorgan und der Nasalregion höher ist, als die auf dem Rücken. Durch diese hohen Unterschiede in den Widerständen kommt es zu einer noch gezielteren Kanalisierung des ankommenden elektrischen Signals auf dem Schnauzenorgan und der Nasalregion.

Neben der Erhöhung des lokalen Widerstands der Haut ist die dicke Epidermis, zumindest auf der Spitze des Schnauzenorgans, hilfreich, da sie den Fisch bei der Suche nach Futter im Grund (siehe Kapitel 3.3 und 4.3) möglicherweise Schutz vor Abrieb bietet (Andreas Padberg, persönliche Mitteilung).



Ampulläre Organe

Eine weitere Erhöhung der Sensitivität des Schnauzenorgans von *Gnathonemus petersii*, und die Möglichkeit zur Wahrnehmung ganz anderer Signale von außen, wird durch die Nutzung von ampullären Organen erreicht. Diese wurden von (Harder 1968) nicht in Betracht gezogen, da er das Schnauzenorgan nicht untersuchte. Er vermutete aber ihre höchste Dichte aufgrund von Versuchen zur Empfindlichkeit auf externe Reize in der Höhe der Kiemendeckel (Harder et al. 1967). Diese Verteilung konnte in dieser Arbeit nicht bestätigt werden.

Erst in einem Fall wurde die Existenz ampullärer Organe bisher auf dem Schnauzenorgan hergeleitet. Szabo (1970) fand ampulläre Organe durch das Ausschlussprinzip in physiologischen Untersuchungen. Im Gegensatz zu diesen unsicheren Untersuchungen auf ampulläre Organe auf dem Schnauzenorgan hin, konnten in dieser Arbeit zum ersten mal ampulläre Organe auf dem Schnauzenorgan in bildgebenden Verfahren (Hautpräparation und Elektronenmikroskopie, Abbildungen 3.6 und 3.12) dargestellt werden. Die Organe liegen zwischen den Mormyromasten und ergänzen so noch weiter den dichten Besatz des Schnauzenorgans mit Elektrorezeptoren. Rezeptoren für passive Elektroortung erhöhen damit die Chancen des Fisches, Futter auf eine effektive Weise zu finden, da sie niederfrequente und sehr schwache Signale anderer Lebewesen wahrnehmen (Kalmijn 1971; Kalmijn 1974; Wilkens & Hofmann 2005). Ampulläre Organe bilden damit ein zweites sehr sensitives System auf dem Schnauzenorgan, welches parallel zum aktiven elektrischen System arbeitet. Durch Abbildung von Beutestücken durch das selbst erzeugte EOD, in sehr detaillierter Form vor allem auf dem Schnauzenorgan, und der Wahrnehmung durch ampulläre Organe, arbeiten zwei Systeme, die dem gleichen Zweck dienen – nämlich der Wahrnehmung lebendiger Beute - Hand in Hand. Die vergleichbare Verteilung von Mormyromasten und ampullären Organen deutet dabei auf ein ebenfalls sehr sensitives System hin. Nach beiden Verteilungen zu schließen sind die vorderen 20 bis 30 % des Schnauzenorgans die sensitivste Region auf der Elektrorezeptorepidermis des Fisches. Ampulläre Organe sind ebenfalls auf den restlichen Körperregionen zu finden (Abbildungen 3.4 und 3.15).



Das Vorkommen von Knollenorganen, den spezialisierten Elektrozepthororganen zur Kommunikation, dagegen war im Kopfbereich, und damit auch auf der Nasalregion, am stärksten. Der Grund für diese Lage der Knollenorgane ist die exponierte Stellung dieses Körperbereichs (Harder 1968; Harder et al. 1967). Obwohl zwei parallele Systeme in einer Fovea, in der im strengen Sinn nur ein Rezeptortyp vorkommt (nur Zapfen, keine Stäbchen im zentralen Bereich der visuellen Fovea), nicht gängig sind, wird hierdurch die Sensitivität und die räumliche Auflösung des Schnauzenorgans deutlich erhöht. Zudem sind solche gemischten Rezeptorpopulationen auf anderen, als sensitiv eingestuften Körperstrukturen bekannt, wie beispielsweise die Mischung von Elektrozepthoren und Mechanorezeptoren auf dem Schnabel von Monotrematen (Pettigrew 1999).

Mit den Daten aus Elektrozepthordichte und dem Vergleich der Porendurchmesser kann allerdings keine eindeutige Aussage über das Vorhandensein von zwei elektrosensitiven Foveae gegeben werden. Zwar ist mit diesen Ergebnissen schon eine Voraussetzung für solche Strukturen auf dem Schnauzenorgan erfüllt, jedoch reichen diese Aussagen nicht, um endgültig von einem fovealen System zu sprechen. Hierzu müssen weitere Bedingungen, wie anatomische Unterschiede der Rezeptorzusammensetzung und Verhaltensanpassungen, erfüllt sein. Daher werden im Weiteren die anatomischen Unterschiede zwischen den Mormyromasten des Schnauzenorgans, der Nasalregion und dem Rücken, stellvertretend für den Rest des Körpers, diskutiert.

4.2. Zweiter Versuchsteil - Morphologie der Rezeptororgane

In den Semi-Dünnschnitten der Elektrozepthorepidermis konnten alle erwarteten und beschriebenen Mormyromastkompartimente gefunden werden, die schon aus früheren Untersuchungen bekannt waren (Szabo & Wersall 1970) (Abbildung 3.19). Außerdem konnten neben den Mormyromasten auch ampulläre Organe und Knollenorgane gefunden und identifiziert werden (Szabo 1965) (Abbildung 3.18).



Die Mormyromasten aller Regionen waren im Grundbauplan gleich aufgebaut (Abbildung 3.20). In allen Fällen waren Kanal, äußere und innere Kammer, subsensorische Plattform sowie A-Zellen und B-Zellen zu finden. Aufgrund dieses prinzipiell immer gleichen Aufbaus dürfte es keine grundlegenden Unterschiede in der Informationsverarbeitung in den unterschiedlichen Körperregionen geben. Solche Unterschiede sind jedoch durch den Feinaufbau und die Größenunterschiede der einzelnen Kompartimente der Mormyromasten zu vermuten.

Auf den ersten Blick auffällig, und durch die Messungen der Rezeptororgan-kompartimente bestätigt, waren die Unterschiede in den Größen der Organteile und Strukturunterschiede. Zwischen den untersuchten Körperregionen fanden sich Größenunterschiede der meisten Kompartimente, mit Ausnahme der sensorischen Zellen. Letztere zeigten dagegen Strukturunterschiede, indem die Anzahl A-Zellen und B-Zellen zwischen Mormyromasten der untersuchten Körperregionen variierten. Unterschiedliche Zahlen sensorischer Zellen pro Mormyromast waren schon bekannt, jedoch nicht an die Unterscheidung verschiedener Körperregionen gebunden (Szabo 1974).

Form und Größe der Mormyromasten

Die Gesamtbreite der Mormyromasten stieg vom Schnauzenorgan bis zum Rücken an. Die größte Länge fand sich dagegen auf der Nasalregion (Abbildung 3.22). Ersteres könnte, wie auch die Formveränderung, über eine längliche Form auf der Nasalregion hin zu einer breiteren Form auf dem Rücken, durch das Platzangebot zu erklären sein, allerdings auch durch den Umstand, dass die Anzahl der A-Zellen, welche im Außenbereich des Mormyromasten liegen, von vorne nach hinten anstieg. Zweiteres ist abhängig von der Dicke der Epidermis, die auf der Nasalregion am höchsten ist. Die Streckung kommt zu Stande, da der Mormyromast komplett in der Epidermis eingebettet ist. Zwar erscheint die Epidermisdicke auf der Spitze des Schnauzenorgans, nach Beurteilung der Hautpräparate, gleich stark (Abbildung 3.4), jedoch lagen die untersuchten Rezeptoren an verschiedenen Stellen des Schnauzenorgans und geben so Mittelwerte für



das komplette Schnauzenorgan wieder, nicht für gesonderte Teile. Die dicke Epidermis auf der Nasalregion ist eine Grundvoraussetzung für die Existenz des unter 4.1 beschriebenen *prereceptor processings*. Durch die sehr dicke Epidermis kommen hohe Hautwiderstände an diesen Stellen zustande, und der Verlauf der Feldlinien wird in die Rezeptorporen gezwungen (von der Emde & Schwarz 2002). Die Nasalregion wird unter anderem durch diese Besonderheit zu einer speziellen Region der Elektrozepitodermis.

Die Form des gesamten Mormyromasten tendierte, wenn man ihn von der Hautoberfläche betrachtet von einer runden Form auf dem Schnauzenorgan in eine leicht ovale Form auf dem Rücken (Abbildung 3.24). Auch hier kann als Grund der zur Verfügung stehende Platz angeführt werden. Auf dem Rücken können sich die Rezeptororgane frei ausdehnen, im Gegensatz zum Schnauzenorgan, wo sie in alle Richtungen direkt an benachbarte Elektrozepitodermis stoßen. In welche Richtung sich die Mormyromasten oval ausdehnen, ob also der Unterschied von einer runden Form, von oben aus gesehen, in eine bestimmte Richtung entlang der Körperachse oder quer dazu besteht, konnte nicht geklärt werden. In den Semi-Dünnschnitten konnte die Schnittrichtung aufgrund der Einbettungstechnik nicht festgehalten werden. In den Oberflächenuntersuchungen (Kapitel 3.1) konnten über die Richtung der Asymmetrie keine genauen Informationen gesammelt werden. Das Auseinanderziehen der Rezeptororgane kann durch das Wachstum der Fische zustande kommen. Früh angelegte Mormyromasten werden durch das Wachstum des umliegenden Gewebes eventuell verzogen, eine runde Form kann so nicht beibehalten werden.

Form und Größe des Äußeren Kanals

Ähnliche Größen- und Formunterschiede, wie die des gesamten Mormyromasten, fanden sich auch für den äußeren Kanal wieder (Abbildungen 3.22 und 3.27). Auch hier sind die gleichen Gründe, nämlich der zur Verfügung stehende Platz und die Dicke der Epidermis anzuführen. Die nicht runde Form des Kanals auf dem Schnauzenorgan, von oben betrachtet, kann ihre Grundlage in der röhren-



artigen Form des Schnauzenorgans haben. Die Richtung dieser Asymmetrie ist auch in diesem Fall nicht bestimmbar.

Außerdem könnte ein zusätzlicher Effekt durch die geringere horizontale Ausdehnung des Kanals und den somit eventuell höheren Widerstand in den Mormyromasten des Schnauzenorgans auftreten. Durch höhere Widerstände wird die Wahrscheinlichkeit geringer gehalten, unspezifische Signale oder Hintergrundrauschen aufzunehmen. Diese werden herausgefiltert. Das ankommende Signal ist „sauberer“, und die Mormyromasten des Schnauzenorgans übertragen klarere Informationen.

Form und Größe der Äußeren und inneren Kammern

Auch die Größenunterschiede der beiden Kammern (Abbildung 3.22) zwischen den untersuchten Regionen haben einen Einfluss auf den Informationsfluss im Mormyromasten, da auch die Kammern leitende Eigenschaften besitzen müssen. Diese werden durch die mukoide Füllung erzeugt (Denizot 1971), dürften aber ebenfalls von der Form und der Größe der Kompartimente abhängen.

Die äußere Kammer war in allen Fällen vertikal ausgedehnt (Abbildung 3.30). Die Formunterschiede waren zwischen den untersuchten Regionen äußerst gering; lediglich die Größe änderte sich (Abbildung 3.44). Dies gilt für die Mittelwerte jeder Region. Auf dem Schnauzenorgan gab es keinen einheitlichen Typ einer äußeren Kammer. Wie in den Grafiken zu Formverteilung zu erkennen, gab es breitere und längere Typen auf dem Schnauzenorgan, die Werte streuen allerdings um eine runde Form (Abbildung 3.31). Die äußeren Kammern der Mormyromasten des Rückens und der Nasalregion waren dagegen immer ähnlich gebaut. Es sind somit keine physiologischen Unterschiede durch die Form der äußeren Kammer zu erwarten.

Gleiches gilt für die Maße und Formen der inneren Kammern. Hier handelt es sich um eine horizontal ausgedehnte Struktur, die sich zwar in der Größe je nach Körperregion ändert, jedoch nicht in der Form (Abbildungen 3.22 und 3.44). Die jeweilige Breite hängt dabei mit der Anzahl der B-Zellen, die in der inneren Kammer eingelagert sind, zusammen. Auch von oben betrachtet trat hier eine



unverändert bleibende Form auf. Die inneren Kammern waren an allen untersuchten Körperstellen rund (Abbildung 3.33). Diese runde Form kann durch die in der Kammer liegenden B-Zellen verursacht werden, die durch ihren Raumbedarf die innere Kammer aufspannen. Diese Vermutung stellen indirekt auch McNamara et al. (2005) an. Bei Untersuchungen an *Stomatorhinus*-Arten konnten nicht-innervierte B-Zellen gefunden werden, die, wie die Autoren vermuten, zur Aufrechterhaltung der Rezeptororganform dienen könnten.

Form, Größe und Anzahl der sensorischen Zellen

Eine sehr spezielle Stellung nehmen die A- und B-Zellen ein. Beide unterschieden sich auf jeweils keiner Stelle des Körpers in ihrer Größe und auch nur wenig in ihrer Form (Abbildungen 3.22 und 3.44). Der Raum zwischen äußerer Kammer und Außenwand des Gesamtmormyromasten bietet allerdings auf dem Rücken mehr Platz für die A-Zellen. Auch die Größe der inneren Kammer stieg zwischen Schnauzenorgan und Rücken so an, so dass den B-Zellen kaudal mehr Platz zur Verfügung steht. Dieser Platz wird jedoch nicht durch einen Größen- sondern durch einen Mengenzuwachs der B-Zellen genutzt (Abbildung 3.45).

Die Zahl der A-Zellen stieg vom Schnauzenorgan von etwa 2 A-Zellen pro Mormyromast über die Nasalregion mit etwa 4 pro Mormyromast auf 6 A-Zellen/Mormyromast auf dem Rücken. In den Mormyromasten mit den geringsten Ausdehnungen fanden sich also die wenigsten A-Zellen und umgekehrt. Das gleiche gilt für die Anzahl der B-Zellen pro Mormyromast. Hierbei stieg die Zahl von etwa 3 B-Zellen pro Elektrozepetororgan auf dem Schnauzenorgan über 4 auf der Nasalregion auf etwa 6 B-Zellen pro Mormyromast auf dem Rücken an. Auch dies entspricht in etwa den unterschiedlichen Größenverhältnissen der inneren Kammern zwischen den untersuchten Körperregionen. Zudem ist bekannt, dass nahezu jeder Mormyromast von lediglich 3 Afferenzen innerviert wird, unabhängig von der Körperregion auf der dieses Elektrozepetororgan liegt (Bacelo et al. in press). In Ausnahmefällen, bei einem Vorkommen von höheren Mengen an A-Zellen konnten 4 Afferenzen beobachtet werden (Bacelo et al. in press). Das bedeutet im



Normalfall für die Aufteilung der Innervation, dass eine der Afferenzen die B-Zellen innerviert und die übrigen beiden die A-Zellen (Bell et al. 1989; Cordier 1937; Szabo & Wersall 1970). Auf dem Schnauzenorgan innerviert daher eine Faser weniger Rezeptorzellen als auf dem Rücken. Einzelne Mormyromasten auf dem Rücken könnten dadurch eine höhere Sensitivität sowohl für die Codierung der Amplitude des ankommenden EODs als auch für Veränderungen in dessen Wellenform besitzen.

Der Blick auf die geringeren Anzahlen sensorischer Zellen pro Mormyromast ist nicht konform mit der postulierten Sensitivität des Schnauzenorgans und der Nasalregion gegenüber dem restlichen Körper. Errechnet man allerdings die Dichte der A- und B-Zellen pro Flächeneinheit anhand der Mormyromastendichten (vergleiche Kapitel 3.1), findet man auch im Hinblick auf die sensorischen Zellen die höchsten Dichten auf dem Schnauzenorgan, gefolgt von der Nasalregion. Die Anzahl der sensorischen Zellen pro Mormyromast, multipliziert mit den Dichten der Mormyromasten pro mm^2 ergibt die Dichten sensorischer Zellen pro Flächeneinheit. Diese betragen für die A-Zellen etwa 160 A-Zellen/ mm^2 auf dem Schnauzenorgan, 19/ mm^2 auf der Nasalregion und lediglich 10/ mm^2 auf dem Rücken. Ähnliches findet man für die B-Zellen pro Flächeneinheit Haut. Hier sind die Verhältnisse 182 B-Zellen/ mm^2 auf dem Schnauzenorgan, 21/ mm^2 auf der Nasalregion und nur noch 8/ mm^2 auf dem Rücken. Diese Zahlen deuten, wie auch schon die Dichten der Mormyromasten selber, auf die hohe Sensitivität des Schnauzenorgans und der Nasalregion und deren räumliche Auflösungen hin. Dagegen kann vermutet werden, dass die einzelnen Mormyromasten auf dem Rücken sensitiver gegenüber Veränderungen des EODs sein mögen.

Form und Größe der Subsensorischen Plattform

Die Form der subsensorischen Plattform änderte sich zwischen den verschiedenen Körperregionen in sofern, dass sie breiter wurde, sich die Länge aber nicht änderte (Abbildung 3.22). Die Form passte sich also der Gesamtbreite der Mormyromasten an. Dadurch kann sie am Rücken mehr, oder aber größere akzessorische Zellen



zur Versorgung der B-Zellen beinhalten, was bei der höheren Zahl B-Zellen sinnvoll erscheint. Aus dem gleichen Grund ist auch eine Verbreiterung des gesamten Mormyromasten zum Rücken hin denkbar, da die akzessorischen Zellen der A-Zellen in einer weniger organisierten Struktur innerhalb der Grenzen des Mormyromasten liegen.

Im Rahmen einer Diplomarbeit wurden Messungen zum gleichen Themengebiet durchgeführt, die abweichend von den vorliegenden Ergebnissen auch Unterschiede in den Längen der B-Zellen der unterschiedlichen Körperregionen ergaben. Bezüglich der Anzahlen der sensorischen Zellen lag allerdings lediglich ein Unterschied zwischen B-Zellen-Anzahl des Schnauzenorgans, von der des Rückens vor (Amey 2006). Die Unterschiede in der Größenmessung und Mengenbestimmung dürften statistischer Art sein, da in dieser Diplomarbeit nur ein Fisch untersucht wurde, dessen Mormyromasten allerdings mehrfach vermessen wurden. Außerdem wurden besonders die sensorischen Zellen anders behandelt als in der vorliegenden Arbeit. Von ihnen wurden alle auffindbaren Exemplare pro Rezeptor vermessen. Diese Behandlung wurde in der vorliegenden Arbeit vermieden, um eine statistische Vergleichbarkeit mit den anderen Rezeptorkompartimenten zu gewährleisten. Gerade diese Unterschiede, die vorhandenen oder aber nicht vorhandenen Veränderungen der Größen der sensorischen Zellen, sind schwer zu interpretieren. Zwar wird der zur Verfügung stehende Raum, nach den in dieser Arbeit vorliegenden Ergebnissen, durch die unterschiedlichen Mengen sensorischer Zellen ausgefüllt, jedoch ist durchaus eine zusätzliche Größenänderung dieser Zellen zwischen den untersuchten Regionen denkbar. Andere Unterschiede, wie nicht auftretende Unterschiede in den Kammergrößen, die in der besprochenen Diplomarbeit (Amey 2006) gemessen wurden, dürften durch die erwähnte unterschiedliche Auswertung zu Stande gekommen sein, können aber in gewissem Maße auch von individuellen Vorgehensweisen in den Messvorgängen abhängen.

Bei Betrachtung der in dieser Arbeit vorliegenden Ergebnisse steht das Schnauzenorgan als herausragende Region da, aber auch die Nasalregion, die viele Unterschiede zu den beiden anderen Regionen aufweist. Das Schnauzenorgan ist durch seine kleinen, sehr dicht nebeneinander liegenden Mormyro-



masten mit den wenigen sensorischen Zellen sehr speziell im Vergleich zu den anderen Regionen. Die Nasalregion nimmt ihre gesonderte spezielle Stellung - neben der Dichte der Rezeptororgane - durch die sehr dicke Epidermis, welche Einfluss auf die Größe der Mormyromasten und genau jener Kompartimente hat, die zur Weiterleitung der Ströme zu den sensorischen Zellen beitragen.

Die hiermit herausgestellten anatomischen Unterschiede zeigen einen weiteren Punkt für die Bestätigung der Fovea-Hypothese auf. Die aktive Nutzung der beiden Regionen ist allerdings ebenfalls wichtig, um sie als foveale Regionen zu bezeichnen. Daher wurde der Einsatz von Schnauzenorgan und Nasalregion bei der Futtersuche und der Exploration von Objekten untersucht.

4.3. Dritter Versuchsteil - Verhaltensversuche

In allen Durchgängen der Verhaltensuntersuchungen zeigten die Fische ein klares stereotypes Verhalten. Beim Absuchen des Bodens wurde das Schnauzenorgan in Zick-Zack-Bewegungen über den Grund geführt, wobei diese Suchbewegungen immer in einer ähnlichen Körperhaltung durchgeführt wurden. Das Fressen fand meist in einer kopfstandähnlichen Körperhaltung statt. Die Stereotypie bei diesen Bewegungen spricht für sehr wichtige Verhaltensweisen, die ansonsten variabel wären.

Futtersuche

Die Bewegungsanalysen zeigten bei der Futtersuche ein lineares Vorschwimmen des Fisches mit einer Pendelbewegung des Schnauzenorgans. Gleichzeitig bewegte sich auch der Schwanz mit dem elektrischen Organ seitlich hin und her. Allerdings stimmten die Bewegungen des Schnauzenorgans und des Schwanzes nicht überein, waren also weder in Phase noch in Antiphase (Abbildung 3.50). Dies ist möglich, da bei der vor der Wahrnehmung des elektrischen Feldes das so genannte *prereceptor processing* stattfindet (Castello et al. 2000). Die rostro-caudale Komponente des EODs ist die stärkste, so dass das



Schnauzenorgan trotz Beugung des elektrischen Feldes auf die eine oder andere Seite (Engelmann et al. in press) immer ähnlich starke EOD Amplituden empfängt und das Feld nicht zusammenbricht (Pusch et al. 2008).

Der Unterschied in der Größe der Pendelbewegungen, also den halben und den vollen Bewegungen kann aus einer allgemeinen Unregelmäßigkeit während solcher Bewegungen stammen, oder aber weil sich auf einer Seite des Fisches etwas Interessantes befindet. Dies kann im vorliegenden Fall die Aquarienwand sein, aber auch Futter oder unbekannte Objekte, die der Fisch wahrnimmt. Die Art der Bewegungen war also nicht monoton sondern variabel, je nachdem, wie sich die Umwelt veränderte. Die Stereotypie in den Ausmaßen der Pendelbewegungen spiegelt sich dagegen darin wieder, dass sich die überstrichenen Winkel in den unterschiedlichen Versuchssituationen nicht änderten. Die Weiten der Pendelbewegungen sind für den Fisch essentiell, um die Umwelt, unabhängig von ihrer Zusammensetzung, zu erkunden. So fanden sich solche Pendelbewegungen auch in Versuchen, in denen der Fisch durch Ausschalten des elektrischen Organs oder durch Störgeräusche an der aktiven Elektroortung gehindert wurde (von der Emde & Bleckmann 1998).

Die vollen Pendelbewegungen des Schnauzenorgans dauern im Mittel 0,18 Sekunden (5 Hz) für etwa 105° . Die daraus resultierende Bewegungsgeschwindigkeit beträgt über 750° pro Sekunde (Tabelle 3.7). Mit dieser Geschwindigkeit kann ein sehr hoher Teil des Untergrunds, über den der Fisch während einer Suchbewegung hinweg schwimmt untersucht werden. Damit liegen diese Bewegungen zwischen den Geschwindigkeiten der Sakkaden des menschlichen Auges, welche nur 30-60 ms dauern, und den langsamen Augenbewegungen (*smooth pursuit movements*). Letztere haben lediglich Winkelgeschwindigkeiten von bis zu $50^\circ/s$. Der Zweck der Pendelbewegungen des Schnauzenorgans entspricht allerdings eher dem Zweck der langsamen Augenbewegungen, da mit diesen die Umwelt untersucht wird (und im Fall des visuellen Systems bewegte Objekte verfolgt werden). Der abgedeckte Bereich dieser der Pendelbewegungen entspricht allerdings mit $700^\circ/s$ eher dem der Augensakkaden (Findlay & Gilchrist 2003). Die sakkadischen Bewegungen, die der Sternmull mit seinem taktilen fovealen System vollführt, sind den in dieser



Arbeit beschriebenen Pendelbewegungen des Schnauzenorgans prinzipiell ähnlich. Mit 13 Sakkaden pro Sekunde, die etwa 30-60 ms dauern, entspricht der abgeseuchte Bereich bis zu 40 cm pro Sekunde (Catania & Remple 2004). Und auch das Schnabeltier schafft mit seinem Kopf 12 „Sakkaden“ pro Sekunde (Pettigrew et al. 1998). Des Weiteren sind ähnliche Suchbewegungen auch von der Ratte bekannt, die ihre Schnurrbarthaare suchend im Raum bewegt (Towal & Hartmann 2006) und dem Löffelstör, der mit seinem Rostrum Futter in der Wassersäule aufzuspüren sucht (Pettigrew & Wilkens 2003).

Gnathonemus petersii reiht sich in diese Beispiele gut ein, da er mit hoher Rate große Teile seine Umwelt absuchen kann, indem er Pendelbewegungen mit seinem Schnauzenorgan durchführt. Diese Pendelbewegungen sind mit den beschriebenen Bewegungen der oben genannten Spezies vergleichbar. Im Fall der Schnauzenorganbewegungen wird auf den Begriff „Sakkade“ allerdings verzichtet, da es sich nicht um eine schnelle, fast blinde Bewegung zur Positionsveränderung handelt, sondern um eine Suchbewegung, die den langsamen Augenbewegungen ähnelt. Ähnlich verhält es sich mit den Sakkaden des Sternmulls (Catania & Remple 2004), während die Funktion der „Kopfsakkaden“ des Schnabeltiers noch nicht endgültig geklärt ist (Pettigrew et al. 1998).

Ebenfalls wichtig scheint die Körperhaltung des Fisches zu sein. Der Winkel der Nasalregion nach vorne hin änderte sich nur in sehr geringem Maße und unterschied sich auch nicht zwischen den Versuchen, in denen reine Suchbewegungen untersucht wurden (Abbildung 3.63). Diese Körperhaltung begünstigt den Fisch, den Bereich in Schwimmrichtung wahrzunehmen und Objekte beziehungsweise Hindernisse frühzeitig zu erkennen. Die Rolle, welche die Nasalregion bei der frühzeitigen Erkennung von Objekten, respektive Hindernissen spielt, wird in den Vergleichen der Suchhaltung bei der reinen Futtersuche und dem Heranschwimmen an ein Objekt deutlich. Vor Objekten nahmen die Fische flachere Körperhaltungen ein, was vermuten lässt, dass Objekte in Schwimmrichtung schon frühzeitig wahrgenommen wurden. Der Fovea-Hypothese entsprechend wurden in diesen Fällen die Objekte im Fernbereich mit der Nasalregion erkannt.



Zusätzlich zu den großen Arealen, die der Fisch elektrisch abtasten kann, erhält der Fisch durch seine hohe EOD Rate bei der Futtersuche (maximal bis zu 75 EODs pro Sekunde bei einem Mittelwert von ca. 55 Hz) eine Vielzahl von elektrischen Bildern und somit eine hohe zeitliche sensorische Auflösung. Bringt man die hier gemessenen Winkelgeschwindigkeiten mit EOD-Raten aus früheren Untersuchungen in Verbindung (Röver 2005, von der Emde & Schwarz 2001) kommt man auf ein durchschnittliches Verhältnis von 14° Pendelbewegung pro EOD. Diese hohe zeitliche und räumliche Auflösung gibt dem Fisch eine vorzügliche Möglichkeit, den abgesuchten Raum sehr genau wahrzunehmen. Mit durchschnittlich 50-75 elektrischen Bildern pro Sekunde nutzt der Fisch etwa die zwei- bis dreifache Frequenz des menschlichen visuellen Systems.

Futteraufnahme

Bei den normalen Suchbewegungen, die vor einem Futterstück durchgeführt wurden, gab es geringe Unterschiede in der Größe der überstrichenen Winkel (Tabelle 3.7 und Abbildung 3.59). Der Unterschied zur Suche im Aquarium ohne Futter könnte sich durch den Einsatz weiterer Sinne erklären lassen, es liegt eine multisensorische Wahrnehmung vor. Zwar ist die passive Elektrosensorik als weiteres System (Nelson et al. 2002) durch die Nutzung schon lange toter Futterstücke in den hier durchgeführten Versuchen wohl ausgeschaltet, doch auch andere Sinne können eine Rolle spielen (von der Emde & Bleckmann 1998). Da es nicht vermeidbar war, dass von den Chironomidenlarven olfaktorische Reize ausgingen, konnte der Fisch schon im Heranschwimmen seine Olfaktorik nutzen, um die grobe Richtung zu bestimmen, in der das Futter liegt. So müssen die Pendelbewegungen eventuell nicht mehr so weit sein, um den Grund abzusuchen. Damit sinkt die Winkelgeschwindigkeit auf $709^\circ/s$, was unter Berücksichtigung der Such-EOD-Frequenz von 55 Hz eine zeitlich Auflösung von etwas weniger als 13° pro EOD ergibt (bei vollen Pendelbewegungen). Diese bleibt also nahezu gleich, da die genaue Position des Futters dennoch detektiert werden muss.

Bei der Futteraufnahme selber wurde das Schnauzenorgan nicht mehr pendelartig bewegt. Dies hat mehrere Gründe: der Fisch muss in dieser Situation nicht mehr



aktiv den Boden absuchen, und das Schnauzenorgan ist bei der Futteraufnahme im Weg, da *Gnathonemus petersii* sein Futter einsaugt (Abbildung 3.48). Der Fisch macht eine Art Kopfstand, und das Schnauzenorgan wird aktiv seitlich wegklappt. Ähnlich verhält sich der Löffelstör, der seine Nahrung mit dem sensitiven Rostrum aufspürt. Er rollt sich zum Fressen zur Seite, um das Rostrum bei der Futteraufnahme nicht im Weg zu haben (Wilkens & Hofmann 2007).

Die Beobachtungen von der Seite ergaben, dass der Körperwinkel vor der Futteraufnahme ähnlich dem bei der reinen Suche war (Abbildung 3.63). Die Nasalregion war dagegen schon weiter nach vorne geneigt. Das deutet darauf hin, dass der Rücken durchgebogen war und der Fisch sich schon im Heranschwimmen an die Futterquelle auf die Futteraufnahme vorbereitete. Bei der Futteraufnahme steigt die EOD Frequenz auf etwa 65 Hz an (Röver 2005, von der Emde & Schwarz 2001). In diesem Moment muss zwar die Umwelt nicht direkt nach Objekten abgesucht werden, doch die Futterstücke müssen genauer untersucht werden. Außerdem muss die Umwelt überwacht werden, da der Moment der Futteraufnahme kritisch im Hinblick auf Prädation ist (Krebs & Davis 1996).

Untersuchung von Objekten

Während der Fisch auf ein Objekt zuschwamm, führte er ebenfalls Suchbewegungen mit seinem Schnauzenorgan durch. Diese waren jedoch deutlich kleiner und kürzer als Suchbewegungen in einem Aquarium ohne Objekt (Abbildung 3.7 und Abbildung 3.60). Eine Erklärung hierfür ist, dass *Gnathonemus petersii* das Objekt, welches in seiner Schwimmrichtung steht, schon mit seinem Fernsinn auf der Nasalregion wahrgenommen hat. Diese wird ebenfalls in einem kleineren Winkel gegenüber dem Objekt gehalten als bei der freien Suche. Der Fisch ist also schon vorbereitet auf das Vorhandensein des Objekts. Legt man wieder die EOD Frequenz des normalen Suchens von 55 Hz zu Grunde (Röver 2005, von der Emde & Schwarz 2001) wird bei einer Winkelgeschwindigkeit von nur noch etwa $650^\circ/\text{s}$ eine zeitliche Auflösung von etwa 12° pro EOD erreicht.



Diese höher werdende räumlich/zeitliche Auflösung kann allerdings nur durch die auf das Objekt fokussierten Pendelbewegungen entstehen.

Die Schnauzenorganbewegungen am Objekt (*chin probing*) waren im Vergleich zu allen anderen Situationen die weitesten (Tabelle 3.7). Dabei wurde das Schnauzenorgan in einigen Fällen der Objektuntersuchung über die Oberfläche der unbekanntem Objekte geführt. Der Fisch „tastet“ das Objekt also genau mit der Spitze seines Schnauzenorgans ab, nutzt es also wieder im Nahbereich.

Die weiten Pendelbewegungen am Objekt, unabhängig, davon, ob das Schnauzenorgan direkt am Objekt war, oder der Fisch mit anderen *probing motor acts* das Objekt begutachtete, deuten auf die intensive Betrachtung des Objektes mittels des elektrischen Feldes hin. Eine Rolle spielt eventuell aber auch die Größe der Objekte. Die Objekte in den Versuchen waren, mit Kantenlängen von 4 cm, verhältnismäßig groß gewählt. Die EOD Rate wurde so verändert, dass alle 15° ein EOD ausgesandt wurde (Röver 2005, von der Emde & Schwarz 2001), immer noch hoch genug um ein detailliertes Bild des Objekts zu erhalten. Die Untersuchung der Objekte fand allerdings nicht nur mit dem Schnauzenorgan sondern mit dem gesamten Körper statt. Zur Untersuchung mit der ganzen Elektrorezeptor-epidermis wurde ein unbekanntes Objekt während der so genannten *probing motor acts* auf der Körperfläche abgebildet (Toerring & Belbenoit 1979; Toerring & Moller 1984). Dabei können Objektparameter wie Form, Material, elektrische Eigenschaften und Größe erkannt werden (Budelli & Caputi 2000; von der Emde 1990; von der Emde 2006). Der Fisch nimmt für diesen Zweck eine fast parallele Körperhaltung zum Boden ein, möglicherweise um so Änderungen seines elektrischen Feldes mit möglichst vielen Rezeptoren in seiner Haut gleichzeitig wahrzunehmen, da der Einsatz mehrerer Rezeptoren die Sensitivität des Systems hoch setzt (Montgomery & Bodznick 1999; Pettigrew & Wilkens 2003).

Zusammengefasst zeigen die Verhaltensversuche die unterschiedlichen Aufgaben der beiden getrennt agierenden elektrosensitiven Foveae Schnauzenorgan und Nasalregion während der Untersuchung der Umwelt. Dabei agiert das Schnauzenorgan mit seinen Pendelbewegungen, die in ihrer Art und Weise sakkadischen Suchbewegungen anderer Tiere ähneln, als Nahbereichs-Detektionssystem um Futter aufzuspüren und Objekte detailliert zu untersuchen.



Die Nasalregion wird dagegen als Fernbereichs-Detektionssystem genutzt, um Objekte und Hindernisse in Schwimmrichtung rechtzeitig zu detektieren. Diese Ergebnisse stützen, zusammen mit den Daten zur Dichtebestimmung der Elektrozeporen und denen aus den histologischen Untersuchungen der Mormyromasten, die Fovea-Hypothese, welche im Folgenden abschließend diskutiert wird.

4.4. Die Fovea Hypothese

Es gibt mehrere Voraussetzungen, die erfüllt sein müssen, um eine Region einer sensorischen Oberfläche als Fovea bezeichnen zu können. Voraussetzungen, die auch die visuelle Fovea von Säugern erfüllt. Dazu gehören hohe Dichten an Rezeptoren, morphologische Unterschiede der Rezeptoren und deren Zusammensetzung, angepasstes Verhalten auf die Region und erhöhte Repräsentation der Regionen im Gehirn. Diese Voraussetzungen sind bei von der Emde & Schwarz (2002) aufgeführt. Eine Sensitivierung des Kopfbereichs erscheint bei schwach elektrischen Fischen äußerst sinnvoll, da sie - im Gegensatz zu anderen aktiv ortenden Tieren - den Bereich in dem sie Änderungen der Umwelt wahrnehmen um den ganzen Körper herum aufbauen und nicht nur vor dem Kopf (Nelson & Maciver 2006). Bereits früher waren bezüglich der Fovea-Hypothese schon einige Dinge bekannt. So sind die Regionen der beiden elektrofovealen Regionen im ELL stark überrepräsentiert. Für die Verarbeitung ihrer Informationen ist also, bei somatotoper Projektion, ein größerer Teil des ELLs zuständig, als es durch den Anteil an der rezeptiven Oberfläche zu vermuten wäre. Selbst unter Berücksichtigung der Elektrozeporenverteilung ist das Schnauzenorgan im ELL 2fach überrepräsentiert, die Nasalregion 1,17fach, während der Rest des Körpers eher unterrepräsentiert ist (Bacelo et al. in press). Die Verhältnisse im ampullären System sind ähnlich. Eine solche Überrepräsentation fovealer Bereiche im Gehirn ist auch von der visuellen Fovea im Auge der Säugetiere bekannt (Lavidor & Walsh 2004), aber auch von abgeleiteten fovealen Strukturen, wie der taktilen Fovea des Sternmulls (Catania & Kaas 1997),



des Nacktmulls (Catania & Remple 2002) und der akustischen Fovea der Fledermäuse (Suga 1990).

Außerdem gab es zuvor schon verschiedene Untersuchungen zum *prereceptor processing* (Caputi et al. 1998, Castello et al. 2000). Dies sind zum einen Untersuchungen zu den elektrischen Eigenschaften der Elektrorezeptorepidermis, die in den fovealen Regionen, also dem Schnauzenorgan und der Nasalregion deutlich höhere resistive und auch kapazitive Widerstände besitzt, als auf dem Rest des Körpers (Bennett 1965, von der Emde & Schwarz 2001; von der Emde & Schwarz 2002). Dies ermöglicht eine gezielte Kanalisierung der Feldlinien in die Rezeptorpore, welche von niedrigerem Widerstand sein muss (Caputi et al. 1998). Außerdem wurden weitere passive Mechanismen zur Anpassung des Signals an den fovealen Regionen der Haut (Schnauzenorgan und Nasalregion) gefunden. Dies sind einmal der so genannte *tip-effect*, der durch die Körperform der Fische zu Stande kommt, und der *funneling-effect*, der unter anderem durch das immer geöffnete Maul des Fisches entsteht und die Auftreffwinkel der Feldlinien beeinflusst, welche auf dem Schnauzenorgan anders sind als auf dem Rest des Körpers (Caputi 2004, Pusch et al. 2008). Aufgrund dieser Effekte ist das elektrische Feld in seiner Geometrie sehr besonders. Die Feldlinien aus einer großen Region im Umfeld des Fisches werden in hoher Dichte im Kopfbereich abgebildet. Der Wahrnehmungswinkel ist hier also sehr groß (von der Emde & Schwarz 2002). Die Kopfregeion empfängt durch diese Effekte viele Informationen über einen weiten Bereich der Umwelt. Dadurch wird sie zu einer sehr wichtigen sensitiven Oberfläche. Ähnliche passive Eigenschaften des Fischkörpers wurden schon für den Gymnotiden *Gymnotus carapo* beschrieben (Caputi et al. 1998, Castello et al. 2000, Gómez et al. 2004). Und auch von der visuellen Fovea sind passive Mechanismen des *prereceptor processing* bekannt. Die Linse projiziert das Licht hierdurch auf die Retina, wodurch eine Korrektur der chromatischen Aberration erreicht wird (Malmstrom & Kroger 2006).

Ein weiteres Zeichen für die hohe Sensitivität, welche zumindest das Schnauzenorgan auszeichnet, aber auch den restlichen Kopfbereich, zeigen Ergebnisse zur *novelty response*, der Erhöhung der EOD-Rate bei der Präsentation einer neuen Sinneserfahrung (Szabo & Fessard 1965). Solche Reaktionen waren bei



Gnathonemus petersii vor allem bei Präsentation des Reizes direkt vor dem Schnauzenorgan zu finden. Die Reaktionen ließen nach, wenn der Reiz weiter hinten am Fisch gegeben wurde (Pusch et al. 2008). Zusätzlich zeigen sich, bei Reizung der gleichen Körperstellen, Bewegungen des Schnauzenorgans auf den Reiz hin (Nöbel 2007).

In der vorliegenden Arbeit wurden diese ersten Befunde zur Fovea-Hypothese erweitert. Die vorliegenden Daten stützen die Vermutung, dass zwei getrennte elektrofoveale Regionen bei *Gnathonemus petersii* existieren. Hierbei handelt es sich zum einen um die stark erhöhte Elektrozepthordichte an den fovealen Regionen, zweitens um die anatomischen Unterschiede der Mormyromasten an verschiedenen Körperstellen und drittens um die Verhaltensanpassungen, welche die fovealen Regionen speziell auf bestimmte Reize ausrichten.

Durch all diese Ergebnisse können das Schnauzenorgan und die Nasalregion zu speziellen Regionen mit den Eigenschaften einer Fovea erklärt werden. Die Einteilung in zwei foveale Bereiche, die unterschiedliche Aufgaben, namentlich die Wahrnehmung in verschiedenen Entfernungsebenen bewältigen, ist nicht ungewöhnlich. Das Schnauzenorgan bei *Gnathonemus petersii* dient der Wahrnehmung im Nahbereich. Hiermit kann Futter detektiert werden und Objekte in unmittelbarer Nähe elektrisch geprüft werden. Die Nasalregion dient dagegen der Wahrnehmung im Fernbereich. Objekte und Hindernisse in Schwimmrichtung können rechtzeitig wahrgenommen werden, um zum Beispiel eine nähere Untersuchung einzuleiten oder ausweichen zu können. Ähnliche Aufteilungen gibt es im Auge von Tauben, die eine Fovea für die Fernsicht und eine für den Nahbereich besitzen (Blough 2001, Jäger & Zeigler 1991). Greifvögel, wie der Bussard besitzen ebenfalls zwei Foveae, eine für das Sehen zur Seite und eine für das binokulare Sehen nach vorne. Der Fisch *Anaplebs tetraphthalmus* sowohl eine zweigeteilte Linse, als auch zwei Foveae. Er kann so mit der oberen Hälfte des Auges die Umwelt über, mit der anderen Hälfte die Umwelt unter Wasser scharf und hoch aufgelöst sehen (Penzlin 1996).

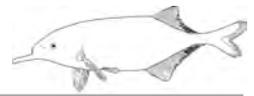
Im Fall von *Gnathonemus petersii* finden sich zwei voneinander unabhängige elektrofoveale Bereiche. Im Gegensatz zu *Gymnotus carapo*, für den lediglich eine Fovea und eine Parafovea postuliert wurde, da die hohen Rezeptordichten zur



Parafovea hin eher ausliefen und für diese Region keine gesonderte Aufgabe festgestellt werden konnte (Castello et al. 2000). In der vorliegenden Arbeit konnte jedoch für *Gnathonemus petersii* herausgestellt werden, dass beide elektrofovealen Regionen, nämlich das Schnauzenorgan und die Nasalregion, eigene Spezialisierungen erfuhren, beziehungsweise Unterschiede in der Rezeptorzusammensetzung und -morphologie auftraten, sowie spezielle Verhaltensweisen vorlagen. Das aktiv bewegliche Schnauzenorgan trägt viele Mormyromasten und ampulläre Organe und wird zur Nahdetektion eingesetzt. Die Rezeptoren unterscheiden sich in ihren Zusammensetzungen leicht und in ihren Größen und Formen beachtlich von Mormyromasten der Nasalregion und des Rückens. Die Nasalregion, mit einem zusätzlichen Rezeptortyp, den Knollenorganen zur innerartlichen Kommunikation, kann durch ihren Einsatz bei der Untersuchung der Umwelt als Ferndetektions-System eingestuft werden. Auch hier finden sich Spezialisierungen der Mormyromasten und ihrer Komponenten, die hauptsächlich Auswirkung auf die Informationsweiterleitung zu den sensorischen Zellen und die Sensitivität der Rezeptororgane haben dürften.

Ungewöhnlich hingegen mag die Zusammensetzung der elektrosensitiven Epidermis im Bereich der Foveae bei *Gnathonemus petersii* sein. Während zum Beispiel die visuelle Fovea des Auges normalerweise nur mit einem Typ von Photorezeptorzellen bestückt ist, sind im Fall der elektrofovealen Regionen bei *Gnathonemus petersii* zwei Systeme, das tuberöse und das ampulläre System, vorhanden. Eine ähnliche Rezeptormischung in einem hochsensitiven Bereich konnte auch beim Schnabeltier festgestellt werden, dessen Rostrum neben zwei Typen passiver Elektrorezeptororgane auch taktile Rezeptoren trägt (Pettigrew 1999).

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass in dieser Arbeit weitere Ergebnisse zur Bestätigung der Fovea-Hypothese bei *Gnathonemus petersii* gefunden werden konnten. Das Schnauzenorgan und die Nasalregion können demnach als eigenständige foveale Regionen betrachtet werden, da sie hohe Elektrorezeptordichten aufweisen, die Mormyromasten dieser Regionen jeweils besondere anatomische und morphologische Unterschiede zum Rest des Körpers zeigen und weil die Verhaltensversuche ergaben, dass die beiden Regionen zu



jeweils speziellen Zwecken für die Orientierung im Raum und die Objektwahrnehmung eingesetzt werden und dafür jeweils spezifisch auf bestimmte sensorische Reize ausgerichtet werden.



Literatur

Amey, M. 2006 Histologische Untersuchung der Mormyromasten verschiedener Hautregionen bei *Gnathonemus petersii*. Diplomarbeit, Institut für Zoologie. Universität Bonn.

Bacelo, J., Engelmann, J., Hollmann, M., von der Emde, G. & Grant, K. accepted Functional foveae in an electrosensory system. *Journal of Comparative Neurology*.

Beleites, G. 1972 Quantitative distribution of dermal sensory organs in *Gymnarchus niloticus* (Cuvier) and *Electrophorus electricus* (L.) (Pisces, Teleostei). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*. **71**, 328-339.

Bell, C. C. 1989 Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *Journal of Experimental Biology*. **146**, 229-253.

Bell, C. C. & Russell, C. J. 1978 Termination of electroreceptor and mechanical lateral line afferents in the mormyrid acousticolateral area. *Journal of Comparative Neurology*. **182**, 367-382.

Bell, C. C. & Szabo, T. 1986 Electroreception in mormyrid fish - Central Anatomy. In: *Electroreception* (ed. T. H. Bullock & W. Heiligenberg), pp. 375-421. New York: Wiley.

Bell, C. C., Zakon, H. & Finger, T. E. 1989 Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish: I. Morphology. *Journal of Comparative Neurology*. **286**, 391-407.

Bennett, M. V. L. 1965 Electroreceptors in mormyrids. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*. **30**, 245-262.

Bennett, M. V. L., Pappas, G. D., Aljure, E. & Nakajima, Y. 1967 Physiology and ultrastructure of electrotonic junction. II. Spinal and medullary electromotor nuclei in mormyrid fish. *Journal of Neurophysiology*. **30**, 180-208.



- Bleckmann, H.** 1994 Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. In: *Progress in Zoology Vol. 41* (ed. W. Rathmeyer), pp. 1-115. Stuttgart, Jena, New York: G. Fischer.
- Blough, P. M.** 2001 Cognitive strategies and foraging in pigeons. In *Avian visual cognition (Online)* (ed. R. G. Cook): Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/pblough/.
- Bodznick, D. & Boord, R. L.** 1986 Electroreception in Chondrichthyes: Central anatomy and physiology. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock & W. Heiligenberg), pp. 225-256. New York: Wiley.
- Bodznick, D. & Northcutt, R. G.** 1981 Electroreception in lampreys - Evidence that the earliest vertebrates were electroreceptive. *Science*. **212**, 465-467.
- Bruns, V.** 1971 Elektrisches Organ von *Gnathonemus* (Mormyridae). *Zeitschrift für Zellforschung*. **122**, 538-563.
- Budelli, R. & Caputi, A. A.** 2000 The electric image in weakly electric fish: Perception of objects of complex impedance. *Journal of Experimental Biology*. **203**, 481-492.
- Bullock, T. H., Bodznick, D. A. & Northcutt, R. G.** 1983 The phylogenetic distribution of electroreception: Evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. *Brain Research Reviews*. **6**, 25-46.
- Bullock, T. H., Hamstra, R. H. & Scheich, H.** 1972 The jamming avoidance response of high frequency electric fish. I. General features. *Journal of Comparative Physiology*. **77**, 1-22.
- Caputi, A. A.** 2004 Contributions of electric fish to the understanding sensory processing by reafferent systems. *Journal of Physiology-Paris*. **98**, 81-97.
- Caputi, A. A., Budelli, R., Grant, K. & Bell, C. C.** 1998 The electric image in weakly electric fish: Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Experimental Biology*. **201**, 2115-2128.



- Castelló, M. E., Aguilera, P. A., Trujillo-Cenóz, O. & Caputi, A. A.** 2000 Electroreception in *Gymnotus carapo*: Pre-receptor processing and the distribution of electroreceptor types. *Journal of Experimental Biology*. **203**, 3279-3287.
- Catania, K. C. & Kaas, J. H.** 1997 Somatosensory fovea in the star-nosed mole: Behavioral use of the star in relation to innervation patterns and cortical representation. *Journal of Comparative Neurology*. **387**, 215-233.
- Catania, K. C. & Remple, F. E.** 2004 Tactile foveation in the star-nosed mole. *Brain Behavior and Evolution*. **63**, 1-12.
- Catania, K. C. & Remple, M. S.** 2002 Somatosensory cortex dominated by the representation of teeth in the naked mole-rat brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **99**, 5692-5697.
- Ciali, S., Gordon, J. & Moller, P.** 1997 Spectral sensitivity of the weakly discharging electric fish *Gnathonemus petersii* using its electric organ discharges as the response measure. *Journal of Fish Biology*. **50**(5), 1074-1087.
- Corbet, P. S.** 1961 The food of non-cichlid fishes in the Lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions. *Proceedings of the Zoological Society London*. **136**, 1-101.
- Cordier, R.** 1937 Sur le organes sensoriel cutanés du Mormyridé *Gnathonemus montei*. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*. **68**, 77-90.
- Denizot, J. P.** 1971 Etude histochimique des mucopolysaccharides du mormyromaste (type II de Cordier) chez *Gnathonemus petersii*, Mormyridés. *Histochemie*. **28**, 305-315.
- Denizot, J. P., Kirschbaum, F., Schugardt, C. & Bensouilah, M.** 1998 Larval electroreceptors indicate a larval electric system in mormyrids. *Neuroscience Letters*. **241**, 103-106.
- Derbin, C. & Szabo, T.** 1968 Ultrastructure of an electroreceptor (Knollenorgan) in mormyrid fish *Gnathonemus petersii*. I. *Journal of Ultrastructure Research*. **22**, 469-484.



- Dijkgraaf, S. & Kalmijn, A. J.** 1962 Verhaltensversuche zur Funktion der Lorenzinischen Ampullen. *Naturwissenschaften*. **49**, 400.
- Engelmann, J., Bacelo, J., Metzen, M., Pusch, R., Bouton, B., Migliaro, A., Caputi, A., Budelli, R., Grant, K. & von der Emde, G.** in press Electric imaging through active electrolocation: Implication for the analysis of complex scenes. *Biological Cybernetics*.
- Findlay, J. M. & Gilchrist, I. D.** 2003 *Active Vision - The Psychology of Looking and Seeing*. Oxford Psychology Series. Oxford: Oxford University Press.
- Gómez, L., Budelli, R., Grant, K. & Caputi, A. A.** 2004 Pre-receptor profile of sensory images and primary afferent neuronal representation in the mormyrid electrosensory system. *Journal of Experimental Biology*. **207**, 2443-2453.
- Gregory, J. E., Iggo, A., McIntyre, A. K. & Proske, U.** 1989 Response of electroreceptors in the snout of the Echidna. *Journal of Physiology*. **414**, 521-538.
- Harder, W.** 1968 Zum Aufbau der epidermalen Sinnesorgane der Mormyridae (Mormyriiformes, Teleostei). *Cell and Tissue Research*. **89**, 212-224.
- Harder, W., Schief, A. & Uhlemann, H.** 1967 Zur Empfindlichkeit des schwachelektrischen Fisches *Gnathonemus petersii* (Gthr. 1862) (Mormyriiformes Teleostei) gegenüber elektrischen Feldern. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. **54**, 89-108.
- Heldmaier, G. & Neuweiler, G.** 2003 *Vergleichende Tierphysiologie*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- Hollmann, M.** 2007 Electrofoveal regions on the skin of a weakly electric fish. *The 8th Congress of the International Society for Neuroethology*, PO188. Vancouver, Canada.
- Jager, R. & Zeigler, H. P.** 1991 Visual field organization and peck localization in the pigeon (*Columba livia*). *Behavioural Brain Research*. **45**, 65-69.
- Kalmijn, A. J.** 1966 Electro-perception in sharks and rays. *Nature*. **212**, 1232-1233.



- Kalmijn, A. J.** 1971 The electric sense of sharks and rays. *Journal of Experimental Biology*. **55**, 371-383.
- Kalmijn, A. J.** 1974 The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: *Handbook of sensory physiology*, Vol. III/3 (ed. A. Fessard), pp. 148-200. Berlin: Springer Verlag.
- Krebs, J. R. & Davis, N. B.** 1996 *Einführung in die Verhaltensökologie*. 3. Auflage. Berlin Wien: Blackwell.
- Lavidor, M. & Walsh, V.** 2004 Opinion - The nature of foveal representation. *Nature Reviews Neuroscience*. **5**, 729-735.
- Lissmann, H. W.** 1951 Continuous electric signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Nature*. **167**, 201-202.
- Lissmann, H. W.** 1958 On the function and evolution of electric organs in fish. *Journal of Experimental Biology*. **35**, 156-191.
- Lissmann, H. W. & Machin, K. E.** 1958 The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *Journal of Experimental Biology*. **35**, 451-486.
- Malmstrom, T. & Kroger, R. H. H.** 2006 Pupil shapes and lens optics in the eyes of terrestrial vertebrates. *Journal of Experimental Biology* **209**, 18-25.
- Manger, P. R. & Pettigrew, J. D.** 1995 Electroreception and the feeding-behavior of Platypus (*Ornithorhynchus-Anatinus*, Monotremata, Mammalia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. **347**, 359-381.
- McNamara, A. M., Denizot, J. P. & Hopkins, C. D.** 2005 Comparative anatomy of the electrosensory lateral line lobe of mormyrids: The mystery of the missing map in the genus *Stomatorhinus* (Family: Mormyridae). *Brain Behavior and Evolution*. **65**, 188-201.



- Metzen, M. G., Engelmann, J., Bacelo, J., Grant, K. & von der Emde, G.** submitted Receptive field properties of neurons in the electrosensory lateral line lobe of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*.
- Moller, P., Serrier, J., Belbenoit, P. & Push, S.** 1979 Notes on ethology and ecology of the Swashi river mormyrids (Lake Kainji, Nigeria). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **4**, 357-368.
- Montgomery, J. C. & Bodznick, D.** 1999 Signals and noise in the elasmobranch electrosensory system. *Journal of Experimental Biology*. **202**, 1349-1355.
- Murray, R. W.** 1962 The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to electric stimulation. *Journal of Physiology, London*. **180**, 592-606.
- Murray, R. W.** 1974 The ampullae of Lorenzini. In: *Handbook of sensory physiology* Vol. III/3 (ed. A. Fessard), 125-146. New York: Springer.
- Nelson, M. E. & MacIver, M. A.** 2006 Sensory acquisition in active sensing systems. *Journal of Comparative Physiology A*. **192**, 573-586.
- Nelson, M. E., MacIver, M. A. & Coombs, S.** 2002 Modeling electrosensory and mechanosensory images during the predatory behavior of weakly electric fish. *Brain Behavior and Evolution*. **59**, 199-210.
- Nöbel, S.** 2007 Untersuchung von Novelty response und Schnauzenorganresponse auf neue elektrische Reize an *Gnathonemus petersii*. Diplomarbeit, *Institut für Zoologie*. Universität Bonn.
- Northcutt, R. G.** 1986 Electroreception in nonteleost bony fishes. In: *Electroreception* (ed. T. H. Bullock & W. Heiligenberg), pp. 257-285. New York: Wiley.
- Okedi, J.** 1971 The food and feeding habits of the small mormyrid fishes of Lake Victoria, East Africa. *African Journal of Tropical Hydrobiology and Fisheries*. **1**, 1-12.
- Penzlin, H.** 1996 *Lehrbuch der Tierphysiologie*. 6. Auflage. Jena: G. Fischer.



- Pettigrew, J. D.** 1999 Electroreception in monotremes. *Journal of Experimental Biology*. **202**, 1447-1454.
- Pettigrew, J. D., Manger, P. R. & Fine, S. L. B.** 1998 The sensory world of the Platypus. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. **353**, 1199-1210.
- Pettigrew, J. D. & Wilkens, L. A.** 2003 Paddlefish and Platypus: Parallel evolution of passive electroreception in a rostral bill organ. In: *Sensory Processing in Aquatic Environments*, pp. 420-433. New York: Springer.
- Pusch, R.** 2006 Sinnesreize während der aktiven Elektroortung: Elektrische Bilder von Objekten bei *Gnathonemus petersii*. Examensarbeit, Institut für Zoologie. Universität Bonn.
- Pusch, R., von der Emde, G., Hollmann, M., Bacelo, J., Nöbel, S., Grant, K. & 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.
- Romeis, B.** 1989 *Mikroskopische Technik*. 17. Auflage. München, Wien, Baltimore: Urban und Schwarzenberg.
- Roth, A. & Schlegel, P.** 1988 Behavioral evidence and supporting electrophysiological observations for electroreception in the blind cave salamander, *Proteus Anguinus* (Urodela). *Brain Behavior and Evolution*. **32**, 277-280.
- Röver, T.** 2005 Das EOD-Sendeverhalten von *Gnathonemus petersii* bei der Ortung von Objekten. Diplomarbeit, Institut für Zoologie. Universität Bonn.
- Scheich, H., Langner, G., Tidemann, C., Coles, R. B. & Guppy, A.** 1986 Electroreception and electrolocation in platypus. *Nature*. **319**, 401-402.
- Schmitz, H., Bleckmann, H. & Murtz, M.** 1997 Infrared detection in a beetle. *Nature*. **386**, 773-774.



- Schwarz, S. & von der Emde, G.** 2000 Identification and categorization of artificial and natural objects in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. In *Neuroscience*, pp. 202. Brighton: FENS.
- Spurr, A. R.** 1969 A Low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *Journal of Ultrastructure Research*. **26**(1), 31-43.
- Stendell, W.** 1916 Die Schnauzenorgane der Mormyriden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. **115**, 650-670.
- Sterba, G.** 1990 *Süßwasserfische der Welt*. Leipzig: Urania.
- Suga, N.** 1990 Biosonar and neural computation in bats. *Scientific American*. **262**(6), 60-68.
- Szabo, T.** 1965 Sense Organs of lateral line system in some electric fish of Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. *Journal of Morphology*. **117**, 229-249.
- Szabo, T.** 1970 Über eine bisher unbekannte Funktion der sog. ampullären Organe bei *Gnathonemus petersii*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. **66**, 164-175.
- Szabo, T.** 1974 Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. In: *Handbook of sensory physiology*, Vol. III/3 (ed.: A. Fessard) 13-58. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- Szabo, T. & Fessard, A.** 1965 Le fonctionnement des électrorécepteurs étudié chez les Mormyres. *Journal Physiology, Paris*. **57**, 343-360.
- Szabo, T. & Wersäll, J.** 1970 Ultrastructure of an electroreceptor (Mormyromast) in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. II. *Journal of Ultrastructure Research*. **30**, 473-490.
- Toerring, M. J. & Belbenoit, P.** 1979 Motor programs and electroreception in mormyrid fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **4**, 369-379.



Toerring, M. J. & Moller, P. 1984 Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory-behavior in mormyrid fish. *Behavioural Brain Research*. **12**, 291-306.

Towal, R. B. & Hartmann, M. J. 2006 Right-left asymmetries in the whisking behavior of rats anticipate head movements. *Journal of Neuroscience*. **26**, 8838-8846.

Tricas, T. C. & New, J. G. 1998 Sensitivity and response dynamics of elasmobranch electrosensory primary afferent neurons to near threshold fields. *Journal of Comparative Physiology A*. **182**, 89-101.

von der Emde, G. 1990 Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*. **167**, 413-421.

von der Emde, G. 1992 Electrolocation of capacitive objects in 4 species of pulse-type weakly electric fish. 2. Electric signaling behavior. *Ethology*. **92**, 177-192.

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 Distance and shape: perception of the 3-dimensional world by weakly electric fish. *Journal of Physiology, Paris*. **98**, 67-80.

von der Emde, G. 2006 Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology A*. **192**, 601-612.

von der Emde, G. & Bleckmann, H. 1992 Differential Responses of 2 types of electroreceptive afferents to signal distortions may permit capacitance measurement in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*. **171**, 683-694.

von der Emde, G. & Bleckmann, H. 1998 Finding food: Senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Experimental Biology*. **201**, 969-980.



- von der Emde, G. & 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 der Emde, G. & Schwarz, S.** 2001 How the electric fish brain controls the production and analysis of electric signals during active electrolocation. *Zoology*. **103**, 112-124.
- von der Emde, G. & Schwarz, S.** 2002 Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology, Paris*. **96**, 431-444.
- von der Emde, G., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R. & Grant, K.** 1998 Electric fish measure distance in the dark. *Nature*. **395**, 890-894.
- Wade, N. J., Tatler, B. W. & Heller, D.** 2003 Dodge-ing the issue: Dodge, Javal, Hering, and the measurement of saccades in eye-movement research. *Perception*. **32**, 793-804.
- Westby, G. W. M.** 1984 Electroreception and communication in electric fish. *Science Progress, Oxford*. **69**, 291-313.
- Wilkens, L. A. & Hofmann, M.** 2005 Behavior of animals with passive, low-frequency electrosensory systems. In: *Electroreception* (ed. T. H. Bullock, C. D. Hopkins, A. N. Popper & R. R. Fay), pp. 229-263. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- Wilkens, L. A. & Hofmann, M. H.** 2007 The paddlefish rostrum as an electrosensory organ: A novel adaptation for plankton feeding. *Bioscience*. **57**, 399-407.
- Wilkens, L. A., Wettring, B., Wagner, E., Wojtenek, W. & Russell, D.** 2001 Prey detection in selective plankton feeding by the paddlefish: Is the electric sense sufficient? *Journal of Experimental Biology*. **204**, 1381-1389.



Wiltschko, W. 2001 Magnetische Orientierung. In: *Neurowissenschaft - Vom Molekül zur Kognition* (ed. J. Dudel, R. Menzel & R. F. Schmidt), pp. 437-448. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

Yarbus, A. F. 1967 *Eye Movements and Vision*. New York: Plenum Press.

Zar, J. H. 1998 *Biostatistical Analysis*. 4th Edition. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.

Zupanc, G. K. H. & Bullock, T. H. 2005 From Electrogenesis to Electroreception: An Overview. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock, C. D. Hopkins, A. N. Popper & R. R. Fay), pp. 5-46. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.



Danksagung

Für die Bereitstellung meines Themas, den Arbeitsplatz und die Arbeitsmaterialien, sowie für die Unterstützung während meiner Promotion danke ich in erster Linie Herrn Professor von der Emde.

Desweiteren danke ich Herrn Professor Dr. Bleckmann für die Übernahme des Korreferats der Arbeit. Auch den weiteren beiden Prüfern, Herrn Professor Dr. Volkmann und Herrn Dr. Boeker möchte ich herzlichst für die Übernahme dieser Rolle danken.

Jacob Engelmann gilt besonderer Dank für Hilfe in großen und kleinen Notsituationen die während der Versuchsdurchführung und Auswertung immer mal wieder entstanden sind. Ebenso großer Dank gebührt auch Gabriele Uhl für Tipps zur Statistik.

Ohne die technischen AssistentInnen wäre einiges einen schwierigeren Weg gegangen. Dafür großen Dank an Ute Grundter, Bärbel Bauch und Jens Wohlmann.

Meinen Mitdoktoranden Michael Metzen, Timo Röver, Meik Landsberger, Roland Pusch und Monique Amey möchte ich für Diskussionen inner- und außerhalb der Wissenschaft danken. Sie haben einen großen Teil dazu beigetragen den Aufenthalt in dieser Arbeitsgruppe zu einer richtig guten Zeit zu machen.

Außerdem soll an dieser Stelle allen Diplomanden, Examenskandidaten und Laborblöcklern sowie den schon fertigen oder früher ausgeschiedenen Doktoranden für die Zusammenarbeit, Hilfe und Diskussion gedankt sein.

Außerhalb des Institutes möchte ich Dr. Kirsty Grant und Jean-Pierre Denizot für die kurze aber lehrreiche Zeit in Gif-sur-Yvette danken und den Mitarbeitern des Botanischen Instituts Bonn für die Bereitstellung und Einarbeitung in das Elektronenmikroskop.

Meinen Freunden möchte ich danken, dass sie wohl die Besten sind, die man finden kann, und dass sie immer ein offenes Ohr für allerlei Probleme hatten.

Nicht zuletzt gebührt mein allergrößtes DANKESCHÖN meinen Eltern, die dies alles ermöglicht und vor allem geduldig ertragen haben und meiner Freundin Vanessa dafür, dass sie mich immer wieder unterstützt und aufgemuntert hat und mir in allen Situationen zugehört hat.

Euch allen: Danke!

So long and thanks for all the fish!
(Douglas Adams)





Anhang A

A.1. Rezept für die Glutardialdehydlösung:

2% Glutardialdehyd ($C_5H_8O_2$)
in Phosphatpuffer (PBS)

A.2. Rezept für den Phosphatpuffer (1l) (PBS) (0,1M; pH 7,4 - 7,6)

KH_2PO_4	2,72 g		
$Na_2HPO_4 \times 2 H_2O$	14,24 g		
aq. demin.	800 ml	-	pH prüfen
aq. demin.	200 ml		

A.3. Rezept für MS222 Stocklösung

MS 222 ($C_9H_{11}NO_2 \cdot CH_4SO_3$)	2 g
aq.demin.	1000 ml

A.4. Probenbereitstellung für das Rasterelektronenmikroskop

- kompletten Fisch etwa 1 Woche in Glutaraldehydlösung fixieren
- Proben präparieren und 1 weiteren Tag in Glutardialdehydlösung fixieren
- Alkoholreihe (Ethanol) zur Trocknung der Schnitte (je Schritt 10 Minuten):
20 % (3 mal) - 30 % - 40 % - 50 % - 60 % - 70 % - 80 % - 90 % - 100 % (3 mal)
- Überführung in das Trockenmittel Hexamethyldisilazan (HMDS) (je Schritt 10 Minuten):
3 Teile 100 % Ethanol : 1 Teil HMDS
1 Teil 100% Ethanol : 1 Teil HMDS
1 Teil 100% Ethanol : 3 Teile HMDS
pures HMDS (3 mal)
- Proben über Nacht im Excikator trocknen

**A.5. Rezept für Spurr-Resin (verändert nach J.-P. Denizot)**

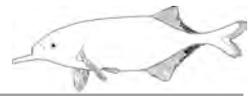
1. ERFL (Vinyl-Cyclohexen Dioxid)	5 ml
2. NSA (Nonenyl Succinic Anhydrid)	13 ml
3. DER (Diglycidyl Ether of Polypropylen Glycol)	3 ml
4. S ₁ (Dimethylaminoethanol)	0,21 ml

A.6. Protokoll für die Einbettung der Mikrotomproben in Spurr-Resin

- Fixierung der Proben in Glutardialdehydlösung (2%)
- waschen in PBS (3 mal, je 10 Minuten, 4°C)
- Nachfixierung mit Osmiumtetroxid-Lösung (1% in PBS, 1 Stunde, 0°C)
- Trocknung der Proben in Alkoholreihe (Ethanol, je 10 min)
70% (3 mal) - 80% - 90% - 100% (3 mal)
- Überführung in das Einbettungsmedium Spurr-Resin (je Schritt 5 Stunden)
5 Teile Ethanol : 1 Teil Spurr
1 Teil Ethanol : 1 Teil Spurr
x Tropfen Ethanol : x ml Spurr
pures Spurr (3 mal)
- Einbettung der Proben in Spurr-Resin in Probenmatte und anschließende Polymerisation (24 Stunden, 70°C)

A.7. Rezeptur für Toluidinblau-Lösung

- 10g Borax ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$) in 1l *aqua demin.* lösen
- 1g Toluidinblau-Pulver
- vor Gebrauch filtern



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, dass ich für die Anfertigung der vorliegenden Arbeit 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 Hollmann