

Institut für Zoologie

Abteilung Neuroethologie und Sensorische Ökologie

**Das Schnauzenorgan des schwach elektrischen
Fischs *Gnathonemus petersii*: Anatomie, neuronale
Innervation und senso-motorische Integration**

DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Vorgelegt von

Monique Amey-Özel

aus

Bernburg

Bonn 2018

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

1. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard von der Emde

2. Gutachter: PD. Dr. Joachim Mogdans

Tag der Promotion: 22.03.2019

Erscheinungsjahr: 2019

Teile dieser Dissertation sind veröffentlicht oder sind zur Veröffentlichung eingereicht:

Amey-Özel M, von der Emde G, Engelmann J, & Grant K. 2015. More a finger than a nose: the trigeminal motor and sensory innervation of the Schnauzenorgan in the elephant-nose fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Neurology* 523(5):769-789.

Amey-Özel M, Anders S, Grant K, & von der Emde G. Pre-motor pathways and central efferent connections of the trigeminal motor command system in *Gnathonemus petersii*. (eingereicht, *Journal of Comparative Neurology*).

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	1
I. Allgemeine Einleitung	3
1. Allgemeine Einleitung	4
1.1. Die Welt der Sinne	4
1.2. Der Tastsinn bei Wirbeltieren	7
1.2.1. Das Trigemini-System der Vertebraten	9
1.3. Elektrogenese und Elektrorezeption bei Fischen	12
1.3.1. Elektrische Organe	12
1.3.2. passive und aktive Elektrorezeption	13
1.4. <i>Gnathonemus petersii</i> als Modellorganismus für senso-motorische Integration	15
1.4.1. Lebensraum und Ökologie	15
1.4.2. Sensorische Systeme	17
<i>Das Seitenliniensystem</i>	17
<i>Das visuelle System</i>	18
<i>Die aktive Elektrorezeption</i>	19
<i>Der Geschmacks-, Tast- und Lagesinn</i>	22
1.4.3. Lokomotorisches Verhalten bei <i>Gnathonemus petersii</i>	23
1.5. Hintergründe und Ziele dieser Studie	25
II. Anatomie des Schnauzenorgans	28
2. Das Schnauzenorgan	29
2.1. Einleitung	29
2.2. Material und Methoden	32
2.2.1. Versuchstiere	32
2.2.2. Videodokumentation zur Schnauzenorganmotorik	32
2.2.3. Schnauzenorgan-Präparate	33
<i>Epoxidharz-Präparate für Semi-Dünnschnitte</i>	33
<i>Paraffin-Präparate</i>	34
2.2.4. Färbung der Schnittpräparate	35
<i>Toluidin-Blau Färbung der Semidünn-Schnitte</i>	35
<i>Pikrinsäure-Thiazinrot-Färbung der Paraffin-Schnitte</i>	36
2.2.5. 3D-Rekonstruktion des Schnauzenorgans	36
2.3. Ergebnisse – Strukturanalyse und Motorik des Schnauzenorgans	38
2.3.1. motorischer Apparat	38
<i>Knöchernen Elemente des Unterkiefers</i>	38
<i>Faserstab</i>	40

	<i>Muskulatur des Schnauzenorgans</i>	42
2.3.2.	Bewegungen des Schnauzenorgans.....	47
2.3.3.	Nerven	51
2.3.4.	epidermale/subepidermale sensorische Strukturen	52
	<i>Elektrorezeptoren</i>	52
	<i>freie Neuromasten</i>	52
	<i>taktile/mechanosensitive Rezeptoren</i>	53
2.4.	Diskussion	54
2.4.1.	Der Bewegungsapparat.....	54
	<i>knöcherne Elemente des Unterkiefers</i>	54
	<i>Faserstruktur</i>	54
2.4.2.	Schnauzenorganmuskulatur und Motorik.....	56
	<i>Muskulatur</i>	56
	<i>Motorik</i>	58
2.4.3.	sensible Strukturen	60
	<i>Elektrorezeptoren</i>	60
	<i>Taktile Rezeptoren/Mechanorezeptoren</i>	61
III.	Neuronale Bahnen – periphere Projektionen	65
3.	Sensorik und motorische Steuerung des Schnauzenorgans – periphere Projektionen.....	66
3.1.	Einleitung	66
3.2.	Material und Methoden	69
3.2.1.	Versuchstiere.....	69
3.2.2.	Nervenpräparation und <i>In-vivo</i> Injektion.....	69
3.2.3.	Fixierung der Präparate	70
3.2.4.	Histologie	72
3.2.5.	Morphometrische Analyse und zentrale Repräsentation.....	74
3.3.	Ergebnisse.....	77
3.3.1.	Allgemeine Anatomie der Nerven und der Ganglien	77
3.3.2.	Der periphere trigeminale Nerv	79
3.3.3.	Primäre sensorische Projektionen des fünften Haupthirnnervs	82
3.3.4.	Primäre afferente Projektionen des Trigeminus vom Schnauzenorgan	86
3.3.5.	Zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im sensorischen Trigeminus-System	91
3.3.6.	Der trigeminale Motorkern	93
3.3.7.	Die topographische Organisation des trigeminalen Motorkerns.....	94
3.4.	Diskussion	98
3.4.1.	Die Anatomie der peripheren Nerven des Schnauzenorgans und deren Ganglien ..	98
	98

3.4.2.	Zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im sensorischen Trigemini-System	100
3.4.3.	Trigeminal motorische Innervation des Schnauzenorgans	103
3.4.4.	Welche funktionelle Rolle spielt die massive trigeminale Innervation des Schnauzenorgans?	104
IV.	Neuronale Bahnen – zentrale Projektionen	109
4.	Zentrale Verbindungen des trigeminalen Motorsystems in <i>Gnathonemus petersii</i>	110
4.1.	Einleitung	110
4.2.	Material und Methoden	113
4.2.1.	Präparation	113
4.2.2.	Set-up: Antidrome Stimulation und Ableitung	114
	<i>Antidrome Stimulation</i>	114
	<i>Ableitung der antidromen Feldpotentiale</i>	115
4.2.3.	<i>In-vivo</i> Injektion (Biocytin, Neurobiotin, BDA).....	116
	<i>Biocytin und Neurobiotin</i>	116
	<i>Biotinyliertes Dextran Amin (BDA)</i>	117
	<i>Histologie</i>	117
4.2.4.	<i>In-situ</i> Injektion von lipophilen Carbocyaninen (<i>FAST Dil, Dil</i>).....	118
	<i>Histologie</i>	119
4.3.	Ergebnisse	120
4.3.1.	Lokalisierung und Identifikation des Motorkerns	120
4.3.2.	zentrale Verbindungen des trigeminalen Motorkerns	124
4.3.3.	Zellen der motorischen Trigemini-Kerne sowie reziproke Verbindungen.....	126
4.3.4.	Verbindungen mit sensorischen Trigemini-Kernen	127
4.3.5.	Projektionen von tegmentalen Kernen des Mittelhirns	130
4.3.6.	Projektionen des Zerebellums	132
	<i>Projektionen des zerebellaren Corpus C1</i>	132
	<i>Projektionen der Valvula cerebelli</i>	133
4.3.7.	Projektionen prätektaler Kerne und des optischen Tektums.....	134
	<i>Projektionen prätektaler Kerne</i>	134
	<i>Projektionen des optischen Tektums</i>	137
4.3.8.	Projektionen prämotorischer Zentren der elektromotorischen Bahn (Nucleus ventroposterior: nvp).....	138
4.3.9.	Verbindungen mit gustatorischen Zentren.....	139
4.3.10.	Retikuläre Projektionen.....	142
4.3.11.	Raphe-Zell-Projektionen	143
4.3.12.	Hypothalamus-Projektionen.....	148
4.4.	Diskussion	151

4.4.1.	Verbindungen der Trigemini-Motorkerne.....	152
4.4.2.	Verbindungen mit den sensorischen Trigemini-Kernen	154
4.4.3.	Projektionen des Zerebellums	156
4.4.4.	Verbindungen mit elektrosensorischen und visuellen Zentren	157
4.4.5.	Projektionen elektromotorischer Zentren (Ventroposteriorer Kern)	161
4.4.6.	Verbindungen mit gustatorischen Zentren.....	163
4.4.7.	Retikuläre Projektionen und Raphe-Zell-Projektionen	164
4.4.8.	Projektionen des Hypothalamus.....	167
4.4.9.	Zentrale, efferente Verbindungen des trigeminalen Motorkerns	169
V.	Allgemeine Diskussion	172
5.	Allgemeine Diskussion	173
5.1.	Lokomotorik des Schnauzenorgans im Rahmen der aktiven Elektroortung	174
5.2.	sensomotorische Innervation des Schnauzenorgans	177
5.3.	sensomotorische Integration	179
	Abkürzungsverzeichnis	183
	Literaturverzeichnis	185
	Anhang	209
	Lösungen/Chemikalien.....	209
	Danksagung	211

Zusammenfassung

Eine besondere Struktur des schwach elektrischen Mormyriden *Gnathonemus petersii* ist sein hoch mobiler, vermutlich multisensorischer Kinnfortsatz, das Schnauzenorgan. Seine einzigartige Funktion als elektrische Fovea für die aktive Elektroortung ist mehrfach in vergangenen Studien belegt worden. Der Einfluss von Bewegungen des Schnauzenorgans auf die Elektrorezeption wurde ebenfalls untersucht. Die Lokomotorik des Schnauzenorgans, seine weitere somatosensorische und motorische Innervation und die jeweils verarbeitenden Zentren sind jedoch kaum analysiert und gaben Anlass für meine eigenen Untersuchungen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich mich zum einen mit der Fragestellung beschäftigt, welche motorischen Elemente die Lokomotorik des Schnauzenorgans generieren und welche weiteren sensorischen Strukturen im Schnauzenorgan vorkommen. Desweiteren sollte aufgeklärt werden, in welchen weiteren sensorischen Zentren das Schnauzenorgan repräsentiert ist und welches das Kommandozentrum für die Lokomotorik ist. In einem dritten Teil wurde der Fragestellung nachgegangen, welche zentralen Verbindungen das trigeminale Motorsystem aufweist. In diesem Zusammenhang sollte untersucht werden, welche prämotorischen Zentren möglicherweise koordinierend auf den Kommandokern einwirken. Da es Hinweise auf eine Verbindung zwischen Elektrosensorik und Schnauzenorganmotorik gibt, galt den elektrosensorischen und elektromotorischen Zentren besonderes Interesse.

Um diese Fragestellungen zu bearbeiten, habe ich im ersten Teil meiner Studien den anatomischen Aufbau des Schnauzenorgans untersucht und rekonstruiert. Außerdem habe ich die Haut auf sensorische Strukturen hin untersucht und die Bewegungsformen genauer differenziert. Aus diesen Analysen geht hervor, dass mehrere Muskelgruppen mit aufzweigenden Sehnenzügen an mehreren Stellen des inneren Stabs aus flexiblen und straffen Fasern ansetzen und so die verschiedenen Bewegungsformen vermitteln. Das Schnauzenorgan ist von zahlreichen kleineren und größeren Nervenbündeln des anterioren Seitenliniennervs und des Trigemini-Nervs durchzogen, wobei ersterer elektrosensorische und letzterer weitere somatosensorische Qualitäten transportiert. In der Haut des Schnauzenorgans befinden sich neben den Mormyromasten zahlreiche Ampullenorgane, einzelne Neuromasten, möglicherweise Tastrezeptoren und ein

weitreichendes Netzwerk aus feinen Nervenenden. Die Lokomotorik des Schnauzenorgans kann in verschiedene Bewegungsformen untergliedert werden und ist deutlich komplexer als bisher beschrieben. Das Schnauzenorgan kann daher optimal zum Aufspüren und Einfangen von Nahrungsobjekten eingesetzt werden.

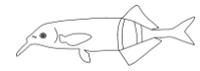
Im zweiten Teil meiner Arbeit habe ich die peripheren Anteile des Trigemini-Nervs markiert und die Repräsentation des Schnauzenorgans in den primären sensorischen Zentren untersucht. Außerdem konnte ich eine genauere morphologische Analyse der sensorischen und motorischen Fasern anstellen und habe festgestellt, dass bei den primären Trigemini-Afferenzen eine deutliche Heterogenität im Faserdurchmesser vorliegt und auf verschiedene somatosensorische Qualitäten geschlossen werden kann. Außerdem ist das Schnauzenorgan in allen Unterkernen des sensorischen Trigemini-Systems stark repräsentiert. Die Motoneurone der Schnauzenorganmuskulatur bilden ein relativ homogenes Cluster, das ausschließlich im ventralen Hauptkern des motorischen Komplexes lokalisiert ist. Es liegt möglicherweise eine somatotope Organisation vor.

Im dritten Teil meiner Studien lag der Fokus auf den zentralen Verbindungen des motorischen Trigemini-Komplexes. Ich konnte zeigen, dass die Motorkerne beider Seiten direkt miteinander in Verbindung stehen und es umfangreichen afferenten Input sowohl von primären somato- als auch viszerosensorischen und motorischen Zentren des Hirnstamms gibt. Eine starke Verknüpfung besteht mit den Arealen der retikulären Formation und Raphe-Kernen, die vermutlich sensorische und motorische Informationen integrieren und weiterleiten. Es wurden Projektionen des Zerebellums und Tegmentums nachgewiesen, über die sekundär elektrosensorische Informationen verarbeitet und integriert werden könnten. Eine schwache Projektion erfolgt vom ventroposterioren Kern des Torus semicircularis, einem prämotorischen Kern der elektromotorischen Bahn. Auf diesem Weg könnten Schnauzenorganbewegungen und Entladungen des elektrischen Organs gesteuert werden. Visuelle Information wird offenbar über das optische Tektum direkt als auch über prätektale Kerne in Bewegungen des Schnauzenorgans integriert. Projektionen des Hypothalamus lassen auf einen hormonellen Einfluss auf die Lokomotorik des Kinns schließen. Efferente Projektionen des Motorkerns zum kontralateralen Gegenpart, zur retikulären Formation, zu den sensorischen Trigemini-Kernen sowie zu den Kernen der Valvula deuten auf reziproke Verknüpfungen hin, und dass es möglicherweise auch motorisches Feedback vom trigeminalen Motorkern gibt.

I. Allgemeine Einleitung

„Jedes Lebewesen lebt in seiner eigenen Welt.“ „Die
Sinneswelt passt sich an die Bedürfnisse jedes einzelnen
Lebewesens an.“

Jürgen Tautz, Professor der Biologie an der Universität
Würzburg, in: Welt, 2010

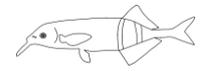


1. Allgemeine Einleitung

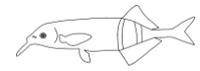
1.1. Die Welt der Sinne

Schwach elektrische Fische wie die Mormyriden aus Afrika oder auch die Gymnotiden aus Südamerika sind ein phänomenales Beispiel dafür, wie außergewöhnlich die Sinneswelt eines Organismus angepasst sein kann. Alle Lebewesen sind permanent durch sich ständig ändernde äußere Umweltbedingungen beeinflusst. Ihre Lebens- und Verhaltensweise richtet sich an den momentan gegebenen Umständen aus, wobei das Überleben und Fortbestehen eines Organismus davon abhängt, wie gut sich die intrinsischen Mechanismen mit den extrinsischen Einflussfaktoren im Gleichgewicht befinden. In ähnlicher Weise formulierten es bereits Charles Darwin und Herbert Spencer in ihren Theorien über die Entstehung der Arten (Darwin 1861, Spencer 1864).

Unterschiedlichste Umwelteinflüsse haben demzufolge zur Entwicklung verschiedenster Sinnesleistungen geführt. Dabei spielen Mechanismen zur Orientierung, zur inter- und intraspezifischen Kommunikation (z.B. Feinderkennung, Partnerwahl) und zur Futtersuche eine entscheidende Rolle. Für die Wahrnehmung der Umwelt haben sich in der Tierwelt hoch spezialisierte Sinnesrezeptoren bis hin zu komplexen Sinnesorganen ausgebildet, die entweder chemische, visuelle, mechanische, akustische oder thermische Reize aufnehmen und in geeignete, neuronale Signale umwandeln können. Sinnesrezeptoren sind hochdifferenzierte Zellen in Oberflächenepithelien und Geweben, die entweder direkt oder indirekt über Nervenfasern mit dem zentralen Nervensystem in Verbindung stehen und ihre Informationen an primäre und sekundäre sensorische Zentren weiterleiten. Chemorezeptoren nehmen kleinste, chemische Moleküle als Träger gustatorischer und olfaktorischer Signale wahr (Bruch und Kalinosky 1988, Chandrashekar et al. 2006), wobei Geschmacksrezeptoren ausschließlich bei Wirbeltieren vorkommen. Sie dienen primär der Erkennung ernährungsrelevanter Substanzen (Finger 1997). Aquatische Lebewesen können sich sowohl über den Geschmacks- als auch den Geruchssinn orientieren und die Entfernung eines Objektes bestimmen, da die chemischen Substanzen wasserlöslich sind und über zum Teil weite Distanzen diffundieren. Als Kontaktrezeptoren, wie die Geschmacksknospen in der Haut und die Riechzellen im olfaktorischen Epithel der Nase bei Fischen (Laberge und Hara 2001), nehmen Chemorezeptoren beider Sinnesmodalitäten den Geschmack oder

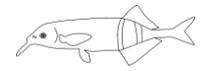


Geruch eines Objektes unmittelbar bei Berührung des Sinnesepithels auf (Caprio 1978, Bruch et al. 1988, Kotrschal 2000). Visuelle Orientierung basiert auf der Perzeption elektromagnetischer Impulse/Energie unterschiedlichster Wellenlängen, Frequenzen und Intensitäten mit Hilfe von Photorezeptoren und ermöglicht die Orientierung in hellen als auch sehr dunklen Umgebungen oder auch die Wahrnehmung von Wärmesignaturen im Infrarotbereich beziehungsweise von ultrvioletter Strahlung (McCrea et al. 1983: Honigbiene, Guthrie und Muntz 1993: Fische, Sichert et al. 2006: Schlangen). Mechanorezeptoren wiederum dienen unter anderem der Wahrnehmung von Druckwirkungen durch Berührung beziehungsweise Tasten (Haptik) und von Dehnungseffekten im Gewebe (Propriozeption) als auch von oszillierenden Druckeffekten wie Vibrationen und Wasser- sowie Luftwellen (Seitenliniensystem, Akustik). Haarsinneszellen bilden hierfür die perzeptiven Strukturen, die oberflächlich in der Haut und im Muskelgewebe zum Teil als differenzierte Endorgane bei allen Wirbeltieren sowie im Ohr bei höheren Wirbeltieren vorkommen (Smith und Takasaka 1971, Butler und Hodos 2005, Higgs et al. 2006, Fritsch und Straka 2015). Die Tastrezeptoren in der Haut, zu denen beim Menschen die freien Nervenendigungen, Meissner-, Merkel-, Ruffini- und Pacini-Körperchen zählen, nehmen Informationen über verschiedene Druck- und Vibrationsreize wahr, die durch das Berühren der Hautoberfläche aktiv aufgenommen oder passiv erfasst werden (Purves et al. 2004). Kanalneuromasten und oberflächliche Neuromasten des Seitenliniensystems von aquatisch lebenden Tieren wie Fische und Amphibien hingegen reagieren auf hydrodynamische Druckreize, die durch Wasserbewegungen beziehungsweise -strömungen hervorgerufen werden (Bleckmann und Zelick 2009, Coombs et al. 2014). Die Haarzellen im Ohr von landlebenden Säugetieren und Vögeln sind durch Schallwellen erregbar, die wiederum eine Druckwelle in der Endolymphe im Innenohr erzeugen. Erst die dadurch entstehende Bewegung an den Sinneszellen wird perzipiert und in ein zunächst chemisches und anschließend elektrisches Signal umgewandelt (Smith und Takasaka 1971, Stebbins 1983). Ein spezielles, mit dem mechanischen Sinn verwandtes System ist die Elektrorezeption. Elektrorezeptoren haben sich entwicklungsbiologisch aus den Neuromasten des Seitenliniensystems entwickelt und dienen der Perzeption schwacher, elektrischer Signale (Szabo, Szabo und Fessard 1965). Die Elektrorezeption ist bei nahezu allen Knorpelfischen (Kalmijn 1974, Kalmijn 1988), einigen Knochenfischen (z.B. Mormyriiformes, Gymnotiformes)



als auch Amphibien (Himstedt et al. 1982) und Monotremen (Schnabeltier) (Scheich et al. 1986) vorhanden. Das elektrorezeptive Sinnessystem wurde seit Mitte des letzten Jahrhunderts bei diversen Vertretern der Teleostier (z.B. Lissmann 1951, 1958, 1963, Bennett 1965, Bennett und Steinbach 1969, Szabo 1965, 1974, Szabo und Fessard 1965, Kalmijn 1974, 1988, Heiligenberg 1973, 1976, 1991, Zipser und Bennett 1976, Bell 1981, 1986, Bullock 1982, Grant et al. 1986, 1989, 1996, 1999, Caputi 2004, Caputi et al. 2002, 2003, Zupanc und Bullock 2005, von der Emde 1999b,c, von der Emde und Schwarz 2000, 2001, 2002) intensiv untersucht und ist auch Thema der hier präsentierten Studie. Es soll in späteren Abschnitten näher vorgestellt werden.

Für alle Sinnessysteme bildet das zentrale Nervensystem in der Regel die verarbeitende Struktur, die die eingehenden Signale zusammenführt, interpretiert und auf die Stimuli mit adäquaten, ausgehenden Impulsen an das Bewegungssystem reagiert (Dangles et al. 2009, Burnett 2011). Zusammen bilden die perzeptiven, verarbeitenden und reagierenden Elemente die anatomische und physiologische Grundlage für die Generierung von Verhalten und sind Gegenstand der neuroethologischen Wissenschaft. Wie sich das Verhalten eines Organismus darstellt, hängt dabei einerseits von den Reizen ab, die durch die Umwelt gegeben sind und vom jeweiligen Sinnessystem, über das diese Reize primär verarbeitet werden (Dusenbery 1992). Ein Lebewesen verfügt meist über mehrere, verschiedene Sinnessysteme, wobei die Relevanz der einzelnen Sinnesmodalitäten oft variiert (Ernst und Bühlhoff 2004). Ein stabiles Abbild der Umwelt wird in der Regel anhand von mehreren Reizen unterschiedlicher Informationsquellen durch zentrale Integration gebildet. In vielen Organismen, wie auch dem schwach elektrischen Elefantenrüsselfisch (*Gnathonemus petersii*, Günther 1862), der Gegenstand der hier präsentierten Studie ist, dominiert dabei mindestens ein Sinnessystem über die weiteren vorhandenen oder es findet eine Wichtung gemäß der verfügbaren Information statt. Auf diese Weise können Organismen die verschiedenen Aspekte ihrer Umwelt optimal erfassen (Ernst und Banks 2002, Sheppard et al. 2013, Schuhmacher et al. 2017). Bei *Gnathonemus petersii* ist die Elektrorezeption sehr hoch entwickelt und gilt als dominantes Sinnessystem. Sie ist jedoch nicht das einzige sensorische System, anhand dessen sich die Tiere in ihrer Umwelt orientieren. Im Fokus dieser Studie stehen daher anatomische und zentrale



Merkmale weiterer Sinnessysteme, die möglicherweise in enger Verbindung mit der Elektrorezeption stehen.

1.2. Der Tastsinn bei Wirbeltieren

Haptik als Teil der Somatosensorik ist im engeren Sinne das aktive Tasten zur Untersuchung von Objekteigenschaften und das Handling von Objekten (Purves et al. 2004). Die durch die einwirkenden Kräfte entstehenden Deformationen und Bewegungen der Haut werden durch unterschiedliche Mechanorezeptoren aufgenommen (McGlone und Reilly 2010, Delmas et al. 2011). Das Tasten spielt aber auch bei der interspezifischen Kommunikation eine wesentliche Rolle (Zimmermann et al. 2014). Der Mensch nutzt hierzu primär seine Hände und Finger und ermittelt die Eigenschaften von Objekten mittels der kutanen und subkutanen Mechanorezeptoren (freie Nervenenden, Merkel-, Meissner-, Pacini- und Ruffinikörperchen, Abb.1.1.). Sie sind besonders zahlreich in haarloser, aber auch in der behaarten Haut angesiedelt und gelten als Rezeptoren mit niedriger Reizschwelle. Das rezeptive Spektrum der assoziierten primären, afferenten Nervenfasern ist unterschiedlich, wodurch sie auf verschiedene Aspekte mechanischer Stimuli reagieren. Die Oberflächeneigenschaften von Objekten, zum Beispiel die Textur oder Form, werden durch die Merkelzellen detektiert, die in der Basalschicht der Epidermis bei allen Säugetieren eingebettet liegen und über ein vergrößertes Axonterminale mit einer Nervenfasern verbunden sind (Abb.1.1. A) (Halata et al. 2003). Unterhalb der Basalmembran liegen in papillenartigen Ausstülpungen dieser Membran die Meissnerkörperchen (Abb.1.1. B). In den Kapseln der Meissnerzellen liegen die nichtmyelinisierten Nervenenden afferenter Neurone lamellenartig übereinander gestapelt. Dazwischen sind abgeflachte Stützzellen eingelagert, die von Gliazellen abstammen und die Signaltransduktion unterstützen. Die Körperchen sind durch fibröse Elemente mit der Epidermis verbunden (Cauna 1956, Cauna und Ross 1960). Meissnerkörperchen sind hochsensibel für dynamische Deformationen der Haut, die durch das Gleiten von Objekten über die Hautoberfläche zum Beispiel beim Halten/Greifen eines Objektes hervorgerufen werden (Johansson 1978, Johansson und Vallbo 1979, Srinivasan et al. 1990). Sie erfassen kleinste Verschiebungen und geben wichtiges Feedback für die reflektorische Anpassung des Griffs. Merkel- und Meissnerkörperchen liefern



zusammen ein haptisches Abbild mit hoher räumlicher Schärfe, während die Pacini- bzw. Lamellenkörperchen ein räumlich unscharfes, aber zeitlich extrem hoch aufgelöstes Signal übermitteln. Sie liegen deutlich tiefer in der Lederhaut (Dermis) und detektieren vor allem hochfrequente Vibrationen (Abb.1.1. C) (Zimmermann et al. 2014). Weniger gut untersucht sind die ebenfalls tief in der Haut lokalisierten Ruffinikörperchen. Sie sind vor allem in der Haut der Hände des Menschen nachgewiesen und gelten als ein weiterer Typ Dehnungsrezeptor, der auf Vibrationen reagiert (Johnson 2001).

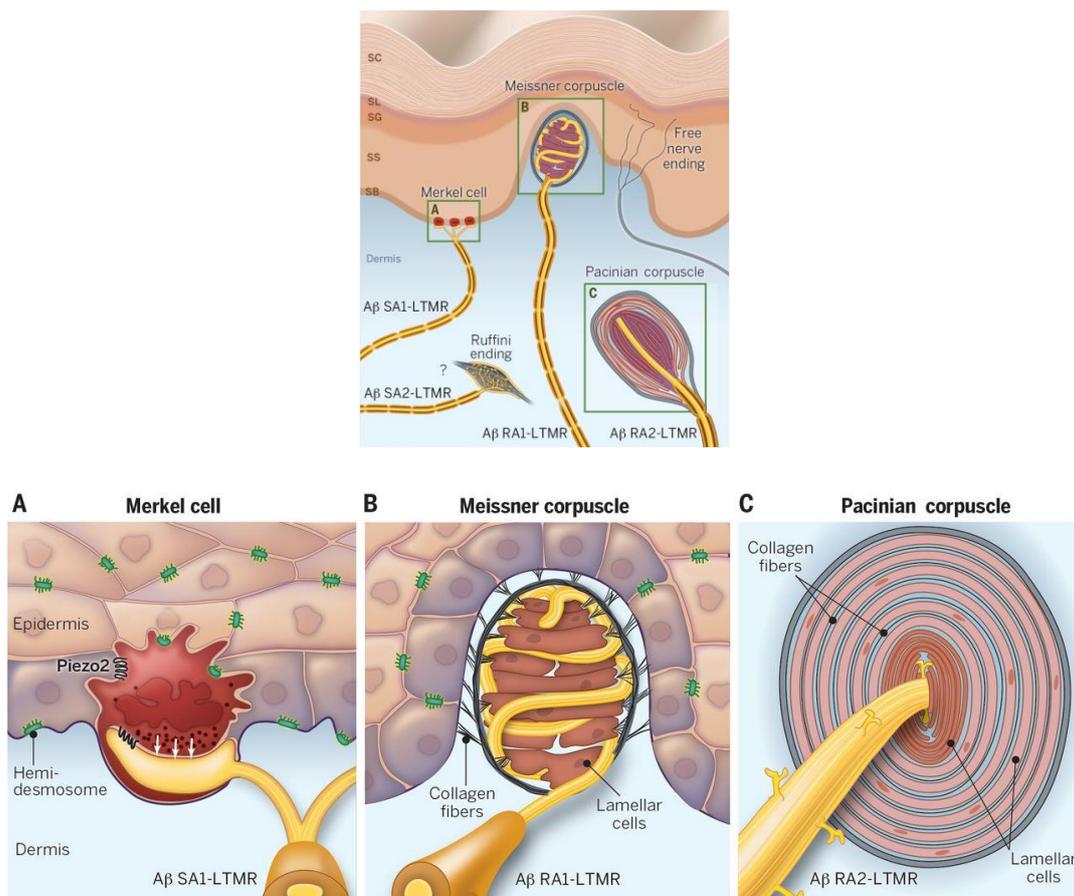
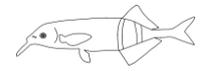


Abb.1.1. Mechanorezeptoren in der haarlosen Haut bei Säugetieren. In den untersten Schichten der Oberhaut, Stratum basale (SB) und Stratum spinosum (SS), und in den darunter liegenden Schichten der Lederhaut (Dermis) befinden sich verschiedene Typen an Mechanorezeptoren, die für Berührungs- und Vibrationsreize sensibel sind. **A:** Merkelzellen in der basalen Zellschicht, **B:** Meissnerkörperchen in Papillen der Dermis unterhalb der Basalmembran, **C:** Pacinikörperchen tief in der Dermis und Ruffinikörperchen. Stratum granulosum (SG), Stratum lucidum (SL), Stratum corneum (SC) (aus Zimmermann et al. 2014).

Unter den nahen Verwandten der Säugetiere ist der Sternnasenmaulwurf (*Condylura cristata*) der wohl spektakulärste Vertreter mit einem außergewöhnlich spezialisierten Tastorgan, dem Stern-Organ. Es handelt sich um 22 bewegliche Fortsätze, die strahlenförmig um die Nasenöffnungen angeordnet sind und eine hohe

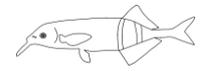


Dichte an Mechanorezeptoren aufweisen (Catania und Kaas 1996, Catania 2000). Die sensiblen Organe, Eimer-Organen (Eimer 1871), liegen in Kuppeln über die gesamte Oberfläche verteilt. Im Inneren jedes Eimer-Organen befinden sich Merkelzellen, Pacinikörperchen und freie Nervenenden und nehmen hochauflösend Informationen über statische als auch dynamische Berührungsreize auf (Schneider et al. 2016).

Der Tastsinn ist bei niederen Wirbeltieren wie den Fischen nur wenig untersucht. Als höher differenzierte Tastorgane sind bislang nur Merkelzellen in der Haut von Fischen nachgewiesen und ihre funktionelle Bedeutung als mechanosensitive Rezeptoren bestätigt worden (Whitear 1952, Lane und Whitear 1977, Whitear und Lane 1981, Whitear 1989, Kotrschal et al. 1993). Morphologisch ähneln sie den Merkelzellen von Säugetieren, zeigen aber auch deutliche Variationen hinsichtlich der Innervation oder intrazellulärer Komponenten. Insgesamt sind sie deutlich kleiner und weit über die gesamte Körperoberfläche verteilt. Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) wurden sie sowohl in der Bartel, am Rumpf als auch in der Schwanzflosse identifiziert (Tachibana et al. 1984). Am häufigsten kommen sie in der Haut an den Flossen, am Kopf und an verlängerten Kopf- bzw. Körperstrukturen (Barteln, freie Rippen) vor. Neben den Merkelzellen sind es primär freie Nervenenden, die häufig in Form von Plexen aus myelinisierten und nicht-myelinisierten afferenten Fasern in die Hautschichten ziehen und mechanosensibel sind (Kotrschal et al. 1993, Kasumyan 2011). Fasern, die Bewegungsreize über die Haut am Rumpf aufnehmen, gehören den spinalen Nerven an und diejenigen des Kopfes entspringen unter anderem dem fünften Hirnnerv, dem Nervus trigeminus.

1.2.1. Das Trigemini-System der Vertebraten

Der Trigemini-Nerv versorgt große Areale der Haut und des darunter liegenden Gewebes des Schädels und des Gesichts, der Schleimhäute der Nase sowie Mundhöhle und die Kiefermuskulatur. Bei allen Vertebraten teilt er sich in drei Äste auf: den ophthalmischen Ast, den maxillaren Ast und den mandibularen Ast (Ariëns-Kappers et al. 1967, Belousova et al. 1983, Purves et al. 2004, Butler und Hodos 2005). Der ophthalmische (bei Fischen: profundus) Ast (V_1) zieht oberhalb des Auges zur Stirn und zum Nasenrücken, der maxillare Ast (V_2) versorgt den Oberkiefer und die vorderen Gesichtspartien um die Nasenöffnungen und der



mandibularen Ast (V_3) verläuft in Unterkieferregionen (Abb.1.2.). Das Trigemini-System verarbeitet somatosensorische Informationen insbesondere über das Tasten, die Lage des Kopfes (Propriozeption), Temperatur und Schmerz als auch chemosensorische Impulse.

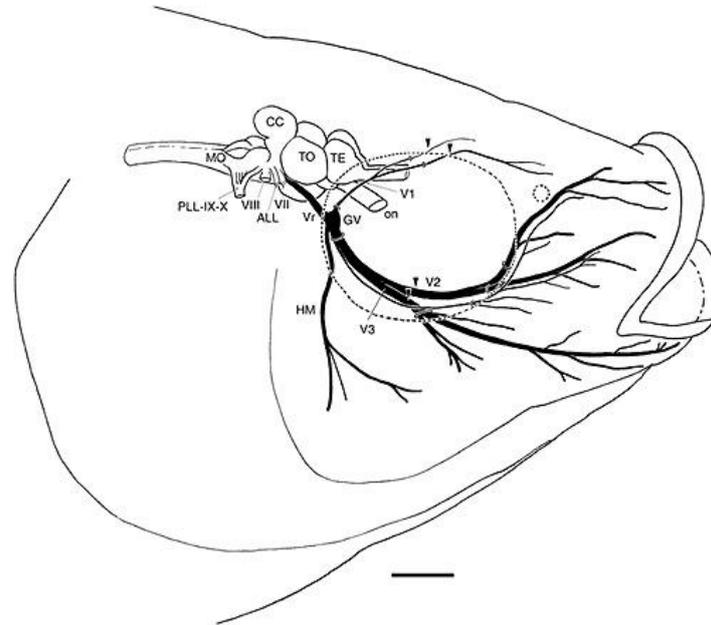
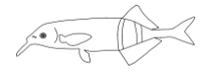


Abb.1.2. Innervationsgebiete der drei Nervenäste des fünften Hirnnervs, Nervus trigeminus, bei Teleostern am Beispiel von *Tilapia*. Anteriorer Seitenliniennerv (ALL), Corpus cerebelli (CC), Trigemini-Ganglion (GV), hyomandibulärer Nervenstrang (HM), Medulla oblongata (MO), optischer Nerv (NO), Telenzephalon (TE), optisches Tektum (TO), ophthalmischer Nerv (V_1), maxillärer Nerv (V_2), mandibulärer Nerv (V_3), Trigemini-Wurzel (V_t), Fazialis-Nerv (VII), oktavolateraler Nerv (VIII), posteriorer Seitenliniennerv, Glossopharyngeus-Nerv und Vagus-Nerv (PLL-IX-X). Skale: 5 mm (aus Kerem et al. 2005).

Der neuronale Verarbeitungsweg somatosensorischer Informationen führt in erster Instanz über das große trigeminale Ganglion in Kerne der ipsilateralen dorsalen Säule des Hirnstamms. Der zentrale sensorische Trigemini-Komplex ist in zwei größere Kern-Komplexe unterteilt, den rostral in der Medulla oblongata gelegene Nucleus principalis (bei Säugetieren) und die zum Rückenmark absteigenden Kerne des verlängerten Rückenmarks (Nucleus spinalis, Abb.1.3.) (z.B. Luiten 1975: Karpfen, Puzdrowski 1988: Goldfisch, González et al. 1993: Frosch, Florence und Lakshman 1995: Ratte, Wullimann 1998). Kaudal im Hirnstamm gelangt somatosensorische Information bis in die mit dem Trigemini-System assoziierten lateralen und medialen funikulären Kerne. Nach rostral setzt sich im dorsalen Hirnstamm des Mittelhirns eine weitere Zellgruppe ab (Nucleus mesencephalicus nervi trigemini: mesV), die ebenfalls Ursprung für primäre Afferenzen des Trigemini-Nervs ist (z.B. Ebbesson 1981: Schwarzweißer Teju,



Pombal et al. 1997: Guppy, Luiten 1979: Karpfen, Lazarov 2007: Säugetiere). Aufsteigende Verarbeitungswege sind bei niederen Vertebraten nur wenig bekannt. In Säugetieren gelangt somatosensorische Information in kontralaterale Areale des Thalamus und wird letztlich im somatosensorischen Kortex des Vorderhirns integriert und verarbeitet (Purves et al. 2004, Waite und Ashwell 2012).

Motorische Trigemini-Fasern versorgen große Teile der Kiefermuskulatur und sind unter anderem an der Bewegung des Unterkiefers bei der Nahrungsaufnahme beteiligt (Silva Casas et al. 2005). Die Zellkörper der Motorneurone liegen bei allen Vertebraten im motorischen Trigemini-Kern, der ventrolateral der sensorischen Säule nahe der Eintrittsstelle des Trigemini-Nervs im Hirnstamm lokalisiert ist (Abb.1.3.).

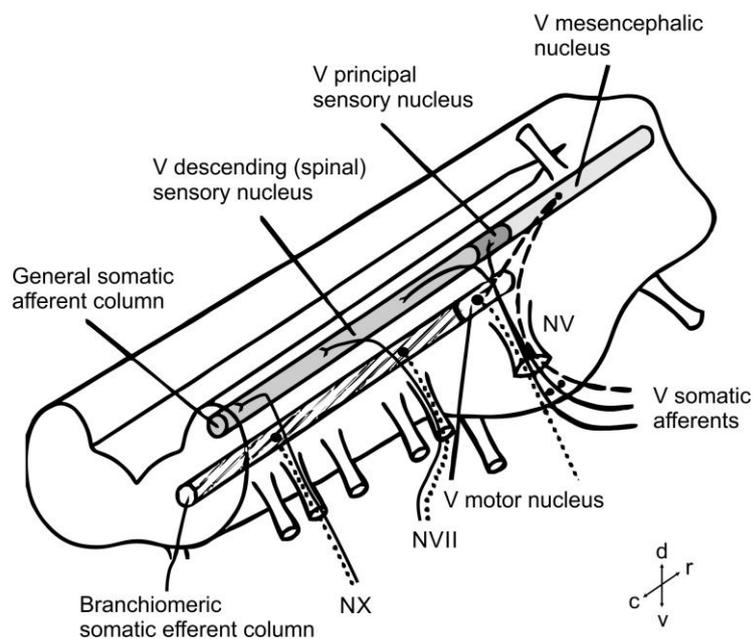


Abb.1.3. Schematische Darstellung des kaudalen Hirnstamms bei Vertebraten mit Fokus auf die zentralen Areale des Trigemini-Nervs (NV) und im Vergleich dazu die des Fazialis- und Vagus-Nervs (NVII und NX). Somatische Trigemini-Afferenzen terminieren entweder im rostralen Hauptkern des sensorischen Trigemini-Systems (Principal nucleus, dunkelgrau) oder in den Kernen der absteigenden somatischen Säule (Descending (spinal) sensory nucleus, grau), in der weiter kaudal auch primäre Afferenzen des Fazialis- und Vagus-Nervs terminieren. Nach rostral setzt sich in den dorsalen Hirnstamm des Mittelhirns die mesenzephalische Zellgruppe des Trigemini ab, deren Zellkörper nicht im Ganglion lokalisiert sind. Die motorischen Kerne der branchiomerischen Efferenzen (gepunktete Linien), inklusive des Trigemini, bilden eine Säule lateral im Hirnstamm (gestreift). Der trigeminale Motorkern liegt am rostralen Ende dieser Säule im Rhombenzephalon. Schwarz-gefüllte Kreise stellen Zellkörper dar. Richtungskreuz: kaudal (c), dorsal (d), rostral (r), ventral (v) (verändert nach Butler und Hodos 2005).



1.3. Elektrogenese und Elektrozepzeption bei Fischen

1.3.1. Elektrische Organe

Der Begriff *Elektrogenese* beschreibt die Fähigkeit eines lebenden Organismus, elektrische Impulse zu produzieren. Eine solche Funktion wird üblicherweise den Zellen des Nervensystems zugeordnet, die mittels elektrischer Signale die Informationen innerhalb des Nervensystems weiterleiten. Die Fähigkeit zur Impulsgenerierung beschränkt sich jedoch nicht nur auf Nervenzellen. Unter einigen Spezies der aquaten Tierwelt finden sich Arten, die mittels elektrischer Organe starke oder schwache elektrische Entladungen produzieren. Elektrische Organe werden von spezialisierten Zellen, den Elektrozyten oder Elektroplaques, gebildet, die entwicklungsbiologisch zumeist aus Muskelzellen hervorgegangen sind und ihre kontraktile Fähigkeit verloren haben (Bennett 1971, 1988, Hopkins 2009). Morphologisch zeichnen sich Elektrozyten durch zwei gegenüberliegende Membranen aus, die sich nach erfolgter neuronaler Stimulation nacheinander entladen. Die synchrone Entladung von hunderten oder sogar tausenden Elektrozyten, die in Reihe oder parallel angeordnet sind, bewirkt je nach Art und Anordnung, unterschiedliche Entladungsmuster (Electric organ discharge: EOD).

Starkelektrische Fische wie der Zitteraal (*Electrophorus electricus*), der Zitterrochen (Torpedo) oder auch die elektrischen Welse (*Malapteruridae*) sind dem Menschen bereits seit der Antike bekannt (Kellaway 1946, Finger und Piccolino 2011). Sie generieren starke Impulse von bis zu 600 Volt, die sie primär zum Beutefang und zur Feindabwehr einsetzen. Schwach elektrische Fische hingegen produzieren Entladungen von wenigen Millivolts bis zu einigen Volts, die erstmalig 1951 von Lissmann am schwach elektrischen *Gymnarchus niloticus* (Mormyriiformes) nachgewiesen wurden. Die Entladung bei schwach elektrischen Fischen erfolgt dabei entweder pulsartig oder wellenförmig (Abb.1.4.). Wenige Jahre später bewiesen Lissmann und Machin (1958), dass *Gymnarchus niloticus* Objekte anhand elektrischer Eigenschaften lokalisieren kann und prägte den Begriff der aktiven Elektroortung beziehungsweise Elektrozepzeption.

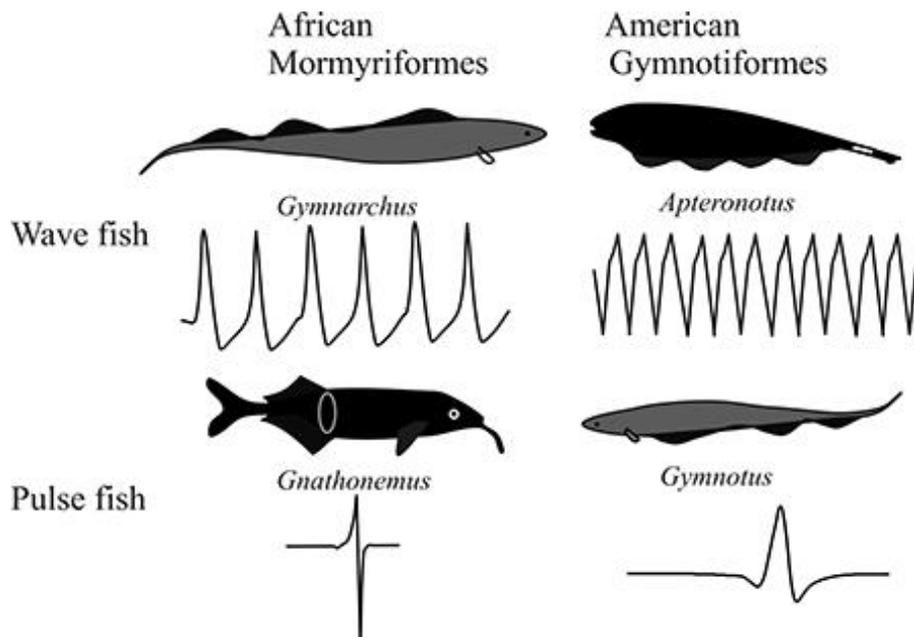


Abb.1.4. Die Entladungsmuster (EOD) bei schwach elektrischen Fischen der beiden Gruppen Mormyriiformes und Gymnotiformes. Innerhalb der beiden Gruppen kommen Arten vor, die entweder ein wellenförmiges oder ein pulsartiges Signal produzieren. Die Signale unterscheiden sich hinsichtlich der Wellen- bzw. Pulsform, der Amplitude sowie in der Entladungsfrequenz (aus Caputi 2017).

1.3.2. passive und aktive Elektrorezeption

Die Elektrorezeption ist ein spezielles Sinnessystem aquatisch lebender Wirbeltiere. Es ist als passives System zur Wahrnehmung niedrigfrequenter elektrischer Felder unter vielen marinen und Süßwasserfischen verbreitet. Solche niederfrequenten Felder gehen unter anderem vom Erdmagnetfeld oder auch von lebenden Organismen aus und werden durch das Wandern geladener Teilchen hervorgerufen. So bilden alle biochemischen Prozesse in einem lebenden Organismus, wie zum Beispiel Hirn- oder Darmaktivität, die Quelle für elektrische Felder. Wahrgenommen werden diese Felder von ampullären Elektrorezeptoren, die durch einen Kanal gekennzeichnet sind, der mit einer leitenden Flüssigkeit gefüllt und von Epidermiszellen umschlossen ist. Er stellt über eine Pore eine direkte Verbindung zur Körperoberfläche her. Am basalen Ende des Kanals liegt eine aus akzessorischen Epithelzellen gebildete Kapsel, in deren Mitte sich die sensiblen Zellen befinden (Abb.1.7. A) (Szabo 1974, Gelinek 1978, Bullock 1982, Jørgensen und Bullock 1987). Die passive Elektrorezeption kommt bei allen Knorpelfischen (Chondrichthyes: Elasmobranchii und Holocephali) wie Haie und Rochen und vielen Knochenfischen (Osteichthyes: Actinopterygii, Brachiopterygii, Crossopterygii,



Dipneustii) vor (Bullock et al. 1983, New 1997, Baker et al. 2013). Sie dient der Orientierung im elektromagnetischen Feld der Erde sowie der Suche nach Futterobjekten. Unter den Strahlenflossern (Actinopterygii) ist die passive Elektroortung nur in einzelnen Unterklassen und Arten zu finden. In der Teilklasse der echten Knochenfische (Teleostei), die die größte Wirbeltiergruppe bilden, haben sich nur vier Ordnungen/Familien von Süßwasserfischen mit der Fähigkeit zur Elektrorezeption entwickelt, die Welsartigen (Siluriformes), die Südamerikanischen Messerfische (Gymnotiformes), eine Familie von Südafrikanischen Messerfischen (Xenomystinae) und die Afrikanischen Nilhechte (Mormyriiformes) mit den beiden Familien der Mormyridae und Gymnarchidae (Abb. 1.5.).

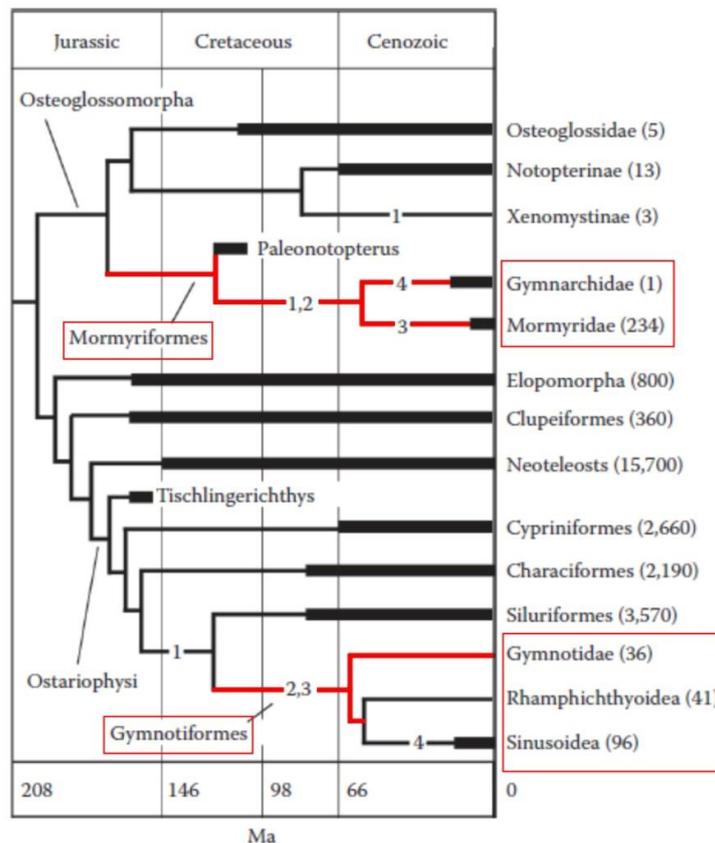
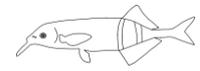


Abb.1.5. Entwicklung der Elektrogenese und Elektrorezeption innerhalb der Teleostier. **(1)** markiert die Genera mit passiver Elektrorezeption, die Wahrnehmung niederfrequenter, elektrischer Impulse mittels Ampullenorgane. In rot markiert sind die Entwicklungslinien, entlang derer sich die aktive Elektrorezeption erneut ausgebildet hat, d.h. die Wahrnehmung hochfrequenter Impulse mittels tuberöser Organe **(2)**. Die aktive Elektrorezeption setzt die Bildung eines schwachen, elektromagnetischen Feldes über Entladungen des elektrischen Organs (EOD) voraus, deren Typ entweder pulsartig **(3)** oder wellenförmig **(4)** ist. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Spezies der jeweiligen Art an und dicken Linien repräsentieren das Alter von bekannten, fossilen Spezies (Schema verändert nach Albert und Crampton 2005).

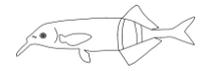


Die aktive Elektroortung ist ein System zur Wahrnehmung hochfrequenter, selbstproduzierter, schwach elektrischer Felder, die sich innerhalb der Knochenfische unabhängig voneinander in den beiden Gruppen der Gymnotiformes und Mormyridiformes entwickelt hat (Zupanc und Bullock 2005). Fische dieser Arten produzieren mit Hilfe ihres elektrischen Organs schwach elektrische Impulse und generieren ein bipolares, dreidimensionales elektrisches Feld um sich herum (Lissmann 1951). Störungen oder Änderungen dieses Feldes, die Objekte innerhalb des Feldes verursachen, werden über einen speziellen Typ von Elektrorezeptoren, den tuberösen Organen, wahrgenommen (Schlegel 1975). Die aktive Elektroortung dient vor allem der Orientierung in sichtschwacher Umgebung, der Suche nach Nahrungsobjekten und der Kommunikation (Hopkins und Bass 1981, Hopkins 1988, Hopkins 2009, von der Emde und Schwarz 2002, von der Emde 2006, von der Emde und Engelmann 2011) und soll am Beispiel von *Gnathonemus petersii* als Vertreter der Mormyriden näher beleuchtet werden.

1.4. *Gnathonemus petersii* als Modellorganismus für senso-motorische Integration

1.4.1. Lebensraum und Ökologie

Gnathonemus petersii, auch Tapirfisch oder Elefantenrüsselfisch genannt (Abb.1.6. C), ist ein schwach elektrischer Vertreter der annähernd 200 Arten umfassenden Familie der Mormyriden aus der Ordnung der Osteoglossiformes (Günther 1862, Taverne 1968a, 1971, Moller 1995, Boden et al. 1997, Alves-Gomes 1999, Berra 2001, Albert und Crampton 2005). Das Verbreitungsgebiet der Mormyriden erstreckt sich über weite Areale Mittel- und Westafrikas (Abb.1.6. A, schwarze Markierung). Am häufigsten und vielfältigsten sind sie in trüben und weichgründigen, morastigen Flussläufen mit unterschiedlichem Strömungsgrad in den Waldgebieten des Kongobeckens und Nigers zu finden (Moritz 2010, Lavoué et al. 2000, 2012, Waruola und Adetola 2011). Aber auch die ‚trockeneren‘ Flüsse der Savannen oder strömungsreicheren Flüsse wie der Nil (Gosse 1984) bieten optimale Lebensräume für die primär in der Nähe des Grundes lebenden Tiere. *Gnathonemus petersii* wurde bislang in Gebieten wie Benin, Nigeria, Kamerun, Gabun, Kongo, Tschad, Südsudan und der demokratischen Republik Kongo gefunden (Abb.1.6. A,



rote Markierung). Ein typisches Habitat wie der Iguidi-Fluss in Benin ist durch trübes, sichtschwaches Wasser mit starkem Pflanzenwuchs und stärkerer Strömung gekennzeichnet (Abb.1.6. B). Hier ernährt sich diese Art von kleineren Organismen wie Mückenlarven (Chironomidea), die sie mit Hilfe ihres beweglichen Kinnfortsatzes aus dem Grund ausgraben (Okedi 1971). *Gnathonemus petersii* ist ein dämmerungs- und nachtaktives Tier, das sich vorzugsweise im Schutz der Vegetation bewegt und nur bei Dunkelheit weitere Strecken zurücklegt (Okedi 1965, Moller 1975, Moller et al. 1979). Sein schlanker Habitus ist durch eine dunkelbraune bis schwarze Färbung geprägt. Kennzeichnend sind zwei weiße, bogenförmige Banden, die distal an den Flanken vertikal zwischen Rücken- und Analflosse verlaufen. Kaudal verjüngt sich der Rumpf zu einem schmalen Schwanzstiel, in dem sich das elektrische Organ befindet. Das markanteste Merkmal dieses Tieres ist sein verlängerter, beweglicher Kinnfortsatz, das Schnauzenorgan, dessen Morphologie und neuronale Innervation im Fokus dieser Studie steht.

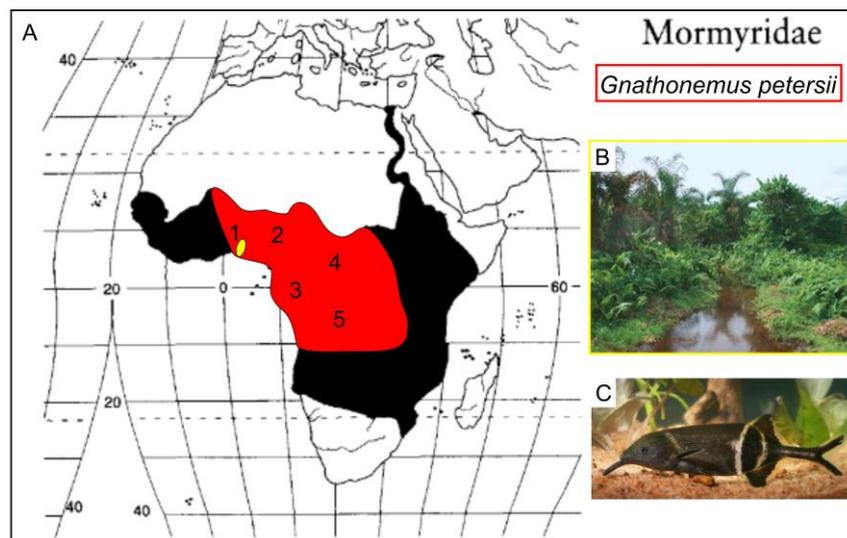
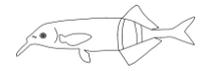


Abb.1.6. A: Die Verbreitungsgebiete der Familie der Mormyriden (in schwarz) erstrecken sich über die Süßwasserflüsse, kleineren Seen und Sümpfe in West- und Zentralafrika, einschließlich des Nils (modifiziert nach Berra 2001). Nördlich grenzt es an die Sahara an und dehnt sich nach Süden bis zur Kap-Region aus. Die in Rot markierte Fläche grenzt grob das Gebiet ein, in dem die Art *Gnathonemus petersii* gefunden wurde. Dazu gehören insbesondere die westlichen Ökoregionen in Benin (1) und Nigeria (2) sowie der zentralafrikanischen Republik und die südlichen Regionen von Tschad (4) und Teile von Südsudan. Zu den westlichen und zentralen Ökoregionen, in denen *G. petersii* entdeckt wurde, zählen Kamerun und Kongo sowie Gabun (3) und die demokratische Republik Kongo (5) (Roberts 1975, Paugy et al. 1994, Sullivan et al. 2000). **B:** ein typisches Habitat von *G. petersii* (**C**), der Iguidi-Fluss in Benin (gelbes Oval in A). Foto in B von Moritz 2010, in C von Gerhard von der Emde.

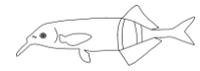


1.4.2. Sensorische Systeme

Das Seitenliniensystem

Gnathonemus petersii hat seit der Entdeckung der aktiven Elektroortung als eines der Sinnessysteme schwach elektrischer Fische an Bedeutung für die neuroethologische Wissenschaft gewonnen und gilt heute als Modellorganismus. Das Tier zeichnet sich durch hochspezialisierte Sinnessysteme aus, die optimal an seine dämmerungs- und nachtaktive Lebensweise angepasst sind. Wie alle Fische besitzt auch *Gnathonemus petersii* ein Seitenliniensystem, das vergleichsweise einfach und reduziert aufgebaut ist. Das Seitenliniensystem der Fische wird aus zwei sensorischen Komponenten gebildet, den Kanalneuromasten und den freien Neuromasten. Kanalneuromasten liegen in einem aus mehreren, in den knöchernen Strukturen des Skeletts angelegtes Kanalsystem (z.B. Dijkgraaf 1963, Kasumyan 2003, Webb 2013). Hierbei werden Kanäle des Rumpfes von Kanälen des Kopfes unterschieden. Am Rumpf ziehen die Kanäle zumeist mittig an den Seiten vom Kopf bis zum Schwanzstiel. Über deren Länge sind die Kanalneuromasten je nach Spezies unterschiedlich dicht zwischen den Kanalporen verteilt. Am Kopf sind bei Teleostern typischerweise sieben Kanäle angelegt, die auch bei *Gnathonemus petersii* identifiziert wurden. Ihre Morphologie weicht jedoch in Teilen von der üblichen Struktur ab. Sie sind deutlich reduziert ausgebildet und weisen weniger Kanalporen auf (Schumacher 2017).

Freie Neuromasten liegen oberflächlich in der Haut und sind bei vielen Fischen über den gesamten Körper verteilt und in Gruppen oder in Reihen angeordnet (Lane und Whitear 1982). Auch hier findet sich bei *Gnathonemus* eine starke Reduktion in Anzahl und Größe der Neuromasten. Am Kopf sind sie kaum bis gar nicht vorhanden und am Rumpf nur einzeln oder paarig entlang des Seitenlinienkanals sowie an Rücken- und Analflosse zu finden. Obwohl es bislang kaum Studien hierzu gibt, wird vermutet, dass das Seitenliniensystem bei *Gnathonemus petersii* wie auch bei anderen Fischen der Orientierung, zum Beispiel dem Aufspüren von schützenden Höhlen und Verstecken, und auch der Futtersuche dient (von der Emde und Bleckmann 1998). Die sensorischen Strukturen der Seitenlinie werden durch den posterioren und anterioren Ast des Seitenliniennervs (NLL) versorgt, dessen primäre Afferenzen in zentralen Gebieten des oktavo-

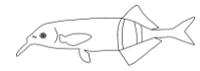


lateralen Systems und dem anterioren Lobes im Rhombenzephalon terminieren (Maler et al. 1973).

Das visuelle System

Das visuelle System von *Gnathonemus petersii* stand in den letzten Jahren verstärkt im Fokus einzelner Studien (Landsberger et al. 2008, Pusch 2013, Pusch et al. 2013, Kreysing et al. 2012). Es wurde sowohl morphologisch als auch physiologisch untersucht und als ausgesprochen gut an die schlechten Sichtbedingungen des Habitats angepasst beschrieben. Die für Lichtreize sensiblen Stäbchen und Zapfen sind in einer gruppierten Netzhaut eingebettet (Franz 1920). Dabei finden sich wesentlich mehr Stäbchen als Zapfen in den Bündeln aus Sinneszellen, die in becherförmigen Einheiten sitzen. Innerhalb dieser Becher, die von pigmentierten Epithelzellen gebildet und vom Taptum lucidum teilweise begrenzt werden, liegen die Zapfen tagsüber dem Licht zugewandt und die Stäbchen unterhalb des Bechers dem Licht abgewandt (Kreysing et al. 2012). Hinzu kommt, dass die Zapfen durch lichtverstärkende Elemente innerhalb der Becher stimuliert werden, während die Stäbchen vor zu starkem Lichteinfall geschützt liegen. Die Sinneszellen können dadurch auch am Tag simultan aktiv werden, was eine deutlich höhere Lichtausbeute und damit eine verbesserte Sichtscharfe bedeutet. Nachts wechselt die Position der Stäbchen hin zu den Zapfen, wodurch die Dichte an Sinneszellen innerhalb des Bechers steigt. Es besteht nun eine höhere Lichtausbeute jedoch zu Lasten der Sichtscharfe (Landsberger et al. 2008). Für das visuelle System von *Gnathonemus petersii* konnte ein vergleichsweise geringes, räumliches Auflösungsvermögen festgestellt werden, da die Sinneszellen neuronal stark konvergent verknüpft sind. Kleinste Partikel oder Objekte im Wasser werden dadurch höchstwahrscheinlich übersehen, größere und schnelle Objekte hingegen nicht. Die zeitliche Auflösung ist wiederum sehr gut (Pusch et al. 2013). Auf diese Weise ist *Gnathonemus petersii* optimal an die schlechten Sichtverhältnisse in den trüben und eher dunklen Gewässern angepasst, wobei das visuelle System eher der Feinderkennung statt der Nahrungssuche dient.

Die zentralen Verarbeitungswege visueller Information wurden bei *Gnathonemus petersii* bisher nur in einzelnen Studien untersucht (Lázár et al. 1984, Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Northcutt 1990). Visuelle Information



wird zu großen Teilen über die primären Afferenzen des optischen Nervs von den Photorezeptoren der Retina in die oberflächlichen Schichten des kontralateralen optischen Tektums im Mittelhirn transportiert. Das optische Tektum stellt somit eines der primären Verarbeitungszentren visueller Information dar. Neben dem optischen Tektum gelangt visuelle Information von der Retina auch in andere thalamische und hypothalamische Areale, wie zum Beispiel dem präglomerulären Kern oder dem lateralen genikulären Kern.

Die aktive Elektrorezeption

Das wohl am besten untersuchte Sinnessystem bei *Gnathonemus petersii* ist die aktive Elektrorezeption. Sowohl die Anatomie der Elektrorezeptoren, ihre Physiologie und die neuronalen Verarbeitungswege sind weitreichend beschrieben (z.B. Szabo 1965, 1974, Bell et al. 1981, 1989, Bell 1990, Zakon 1986, Grant et al. 1996, Meek et al. 1999, von der Emde 1999, von der Emde und Bell 1996). Zur Wahrnehmung des selbstproduzierten elektrischen Feldes und der durch Objekte entstehenden Potentialänderungen besitzt *Gnathonemus* einen, nur bei Mormyriden zu findenden, spezialisierten Typ von Elektrorezeptoren, die Mormyromasten (Abb.1.7. B) (Cordier 1937). Diese tuberösen Organe bestehen aus einer äußeren und einer inneren Kammer, die über einen aus lockeren Epithelzellen aufgebauten Kanal mit der Oberfläche verbunden sind. Mormyromasten besitzen zwei physiologisch verschiedene Sinneszellen. Sie sind jeweils mit einer der flüssigkeitsgefüllten Kammern assoziiert. Die A-Zellen stehen in Kontakt mit der äußeren Kammer und sind sensibel für Amplitudenänderungen des elektrischen Feldes. Die B-Zellen, die innerhalb der inneren Kammer liegen, sind hingegen sensibel für Änderungen der Amplitude als auch der Wellenform des elektrischen Signals (von der Emde and Bleckmann 1992).

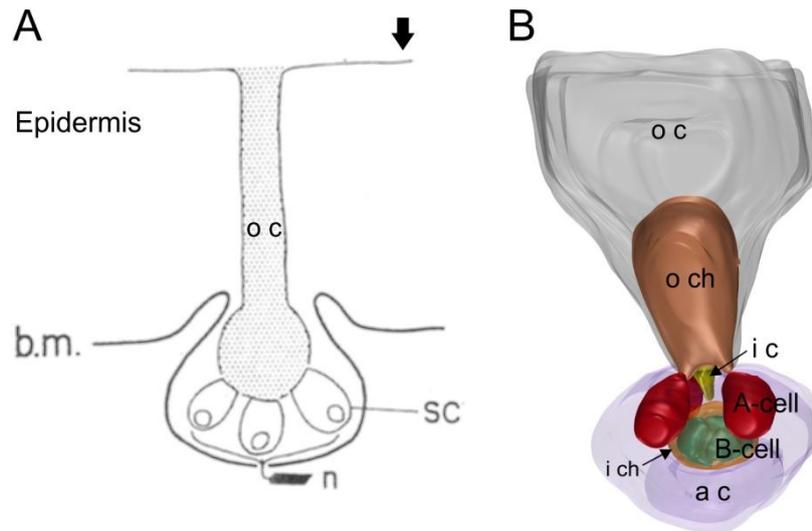
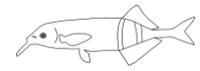


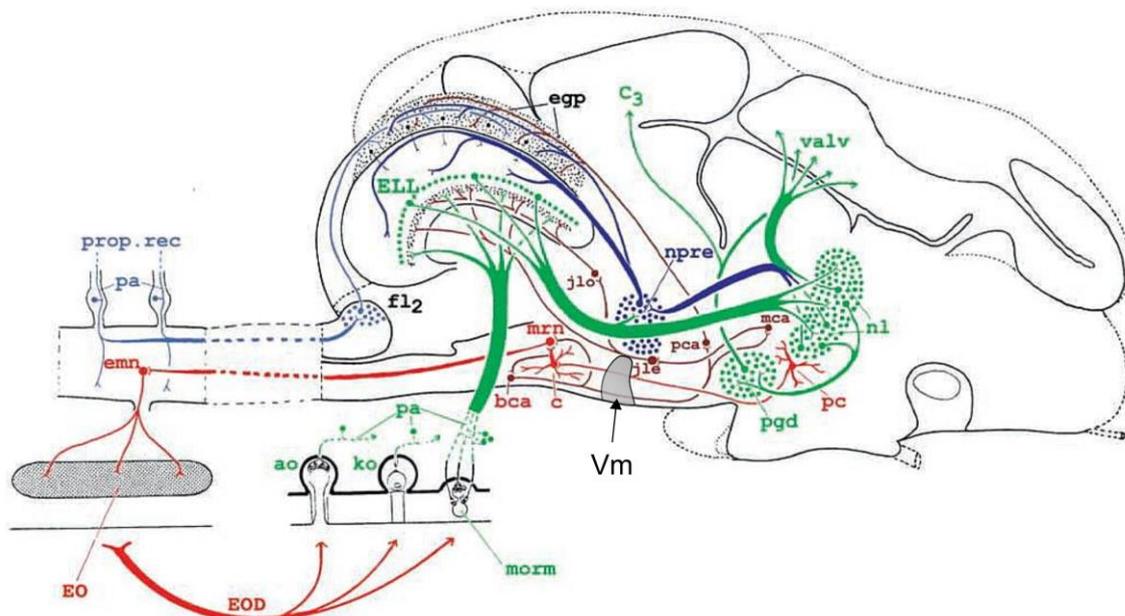
Abb.1.7. Schematische Darstellung der Rezeptoren der passiven und aktiven Elektroortung bei Mormyriden. **A** ampulläres Organ, **B** Mormyromast. Der Pfeil kennzeichnet die äußere Oberfläche. Basalmembran (b.m.), akzessorische Zellen (a c), äußere Kammer (o ch), äußerer Kanal (o c), innere Kammer (i ch), innerer Kanal (i c), Nervenfasern (n), Sinneszelle (sc), (A: verändert nach Szabo 1965, B: verändert nach Amey-Özel et al. 2012).

Mehrere myelinisierte afferente Fasern des Seitenliniennervs innervieren die A-Zellen und nur eine Faser übermittelt Informationen von den B-Zellen. Die primären Terminationsgebiete der Sinneszellen der Mormyromasten liegen in zwei der drei Zonen des elektrosensorischen Seitenlinienlobus (electrosensory lateral line lobe: ELL) im dorsalen Rhombenzephalon, der ersten Verarbeitungsstufe des aufsteigenden elektrosensorischen Signals. Die A-Zell-Afferenzen projizieren hier in die mediale Zone und die B-Zell-Afferenzen in die dorsolaterale Zone (Bell und Szabo 1986, Bell et al. 1989). Weiter aufsteigend wird elektrosensorische Information zunächst zum präeminenten Kern (Abb.1.8. npre) und zum lateralen Kern (nl) des mesenzephalen Kernkomplexes, dem Torus semicircularis, geleitet (Bell et al. 1981, Finger et al. 1981, Grant et al. 1996). Vom Mittelhirn führt der Verarbeitungsweg in verschiedene Areale der Valvula cerebelli und über prätektale Kerne des Diencephalons zum Telenzephalon (Abb.1.8. grüne Linien) (Bell et al. 1981, Wullmann und Northcutt 1990, Meek und Nieuwenhuys 1998).

Da die Mormyromasten nicht nur die Potentialänderungen registrieren, sondern auch das vom Tier selbst produzierte Signal wahrnehmen, wird das im ELL eintreffende Signal mit einer Kopie des ausgehenden, elektromotorischen Kommandosignals gekoppelt (Abb.1.8. rote Linien). Bei dieser ‚Efferenz-Kopie‘ handelt es sich um das sogenannte ‚Electric Organ Corollary Discharge Signal‘



(EOCD), das, ausgehend vom elektromotorischen Kommandokern (command nucleus: c), über mehrere Kerne des rhombenzephalen und mesenzephalen Hirnstamms zum ELL geleitet wird (Abb.1.8. braune Linien). Die zentrale Bahn des EOCD-Signals führt über den bulbaren kommando-assoziierten Kern (bulbar command-associated nucleus: bca) zum paratrigeminalen kommando-assoziierten Kern (paratrigeminal command-associated nucleus: pca), der in unmittelbarer Nähe zum trigeminalen Motorkern liegt (Abb.1.8. Vm). Neurone des paratrigeminalen Kerns projizieren in die dorsal des ELL liegende posteriore Eminentia granularis (egp), die das Signal an den ELL weitergibt. Der bulbare kommando-assoziierte Kern projiziert außerdem über Kollaterale in den mesenzephalen kommando-assoziierten Kern (mesencephalic command-associated nucleus: mca), der das EOCD-Signal über Kernbereiche des Rhombenzephalons (Abb.1.8. juxtalemniskale Zellen: jle, juxtalobularer Kern: jlo) an den ELL zurückgibt (Bell et al. 1995, Bell und von der Emde 1995). Das im ELL eintreffende elektrosensorische Signal primärer Afferenzen wird noch durch weitere sensorische Informationen beeinflusst. So wird elektrosensorisches Feedback vom präeminentialen Kern zurückgegeben (Abb.1.8. blaue Linien) und propriozeptive Information aus Regionen des Rumpfes und des Kopfes über die posteriore Eminentia granulares in den ELL geleitet (Abb.1.8. lila Linien).



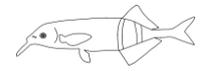
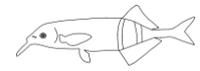


Abb.1.8. Zentraler Verarbeitungsweg der elektrosensorischen Information der Mormyromasten und die mit ihm verbundenen elektromotorischen sowie propriozeptiven Bahnen. Aufsteigende Projektionen sind in grün, Projektionen elektrosensorischer Feedback-Schleifen in blau, die Bahn des elektromotorischen Kommandosignals in rot, das elektromotische Corollary discharge Signal in braun und die afferenten propriozeptiven Projektionen des Rumpfes in lila markiert. Ampullenorgane (ao), bulbarer kommando-assoziiertes Kern (bca), elektromotorischer Kommandokern (c), 3. zerebellärer Lobus (C3), posteriore Eminentia granularis (egp), elektromotorische Neurone (emn), elektrisches Organ (EO), Elektrisches Organentladung (EOD), 2. lateraler Funikuluskern (fl2), juxtalemniskale Zellen (jle), juxtalobularer Kern (jlo), Knollenorgan (ko), mesenzephaler kommando-assoziiertes Kern (mca), Mormyromast (morm), medullärer Relay-Kern (mrn), lateraler Kern des Torus semicircularis (nl), präeminentialer Kern (npre), primäre Afferenzen (pa), Prä-Kommandokern (pc), paratrigeminaler kommando-assoziiertes Kern (pca), dorsaler präglomerulärer Kern (pgd), Propriozeptoren (prop), Valvula cerebelli (valv), trigeminaler Motorkern (Vm) (verändert nach Meek et al. 1999).

Der Geschmacks-, Tast- und Lagesinn

Weitere sensorische Systeme wie der Geschmacks-, der Tast- oder auch der Lagesinn sind bei *Gnathonemus petersii* bislang nur in Ansätzen untersucht. Lázár und Kollegen (1992) analysierten in einer anatomischen Studie die zentralen Projektionen und motorischen Zentren des Fazialis-, Glossopharyngeus- und Vagus-Nervs, die insbesondere gustatorische Informationen übermitteln und die Motorik des Kiemenapparates steuern. Die gustatorischen Zentren sind bei *Gnathonemus petersii* eher reduziert, was darauf schließen lässt, dass der Geschmackssinn des Tieres eine untergeordnete Rolle spielt. Weiterführende Untersuchungen zum gustatorischen System folgten daraufhin nicht.

Libouban und Szabo (1977) führten erste neuroanatomische Versuche mit neuronalen Markern wie HRP (Horseradish Peroxidase) durch, in denen sie die primären Terminationsgebiete peripherer, somatosensorischer Nerven erforschten. Im Fokus standen hierbei der Trigemini-Nerv und entsprechende somatosensorische Anteile spinaler Nerven, deren Afferenzen in der dorsalen somatosensorischen Säule des verlängerten Rückenmarks terminieren. Sie lieferten außerdem erste Hinweise für eine zentrale Verbindung zwischen dem somatosensorischen System und einem Zentrum, das für die Verarbeitung elektrosensorischer Information eine wesentliche Rolle spielt, die posteriore Eminentia granularis (Szabo und Libouban 1979, Szabo et al. 1979, Szabo et al. 1990, 1991). Sie konnten so zeigen, auf welchem zentralen Weg propriozeptive Information in die Verarbeitung elektrosensorischer Information integriert wird.

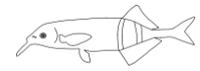


Umfangreiche morphologische sowie physiologische Studien zu den peripheren und zentralen Strukturen, die Informationen des Tast- und Lagesinns verarbeiten, sind bei *Gnathonemus petersii* nicht durchgeführt worden. Es ist nicht klar, wie sensibel das Tier auf Berührungsreize reagiert oder wie die sich ändernde Lage des Körpers wahrgenommen wird. Noch ist auch unklar, wie dieses System über den gesamten Körper ausgeprägt ist. Aufgrund der starken Beweglichkeit wurden die Muskeln und Sehnen des Schnauzenorgans von *Gnathonemus petersii* auf ihre neuronale Innervation hin bisher in nur einer einzelnen Studie untersucht (Srivastava 1977). Darin wurde gezeigt, dass es auch in Mormyriden Dehnungsrezeptoren gibt, die vergleichbar mit den kutanen Mechanorezeptoren bei Säugetieren sind. Sie sind wahrscheinlich sensibel für Dehnungseffekte bedingt durch Positionsänderungen, aber einfacher strukturiert. Explizite physiologische Untersuchungen wurden jedoch kaum durchgeführt. Es gibt lediglich einzelne Nachweise über propriozeptive Aktivität im Schnauzenorgan (Faverger 1981) und deren Einfluss auf die Verarbeitung elektrosensorischer Signale (Sawtell und Williams 2008, Sawtell 2010). Demzufolge scheinen Bewegungen des Rumpfes und des Schnauzenorgans Auswirkungen auf die Erwartungshaltung des eintreffenden elektrosensorischen Signals zu haben.

1.4.3. Lokomotorisches Verhalten bei *Gnathonemus petersii*

Aktive Wahrnehmung ist dadurch gekennzeichnet, dass die Aufnahme sensorischer Reize durch aktive interne Mechanismen vermittelt wird, die selbst den Stimulus modulieren. So senden zum Beispiel Fledermäuse Ultraschalllaute aus, deren Echos sie wieder aufnehmen (von der Emde und Schnitzler 1990). Aktive Sinnessysteme wie auch die Elektroortung reagieren insbesondere auf Modulationsänderungen, die maßgeblich von Bewegungen abhängen (Gibson 1966). Gibson postulierte, dass es nur durch Bewegung möglich ist, zum Beispiel die haptischen Eigenschaften eines Gegenstandes genau zu ermitteln.

Auch *Gnathonemus petersii*, der in trüben und strömungsreichen Gewässern mit starker Vegetation lebt, ist innerhalb seiner Umwelt in ständiger Bewegung (Moller 1975, Lavoué et al. 2000, 2012). Es ist erwiesen, dass die Effizienz des aktiven elektrischen Sinns durch gezielte Bewegungen der rezeptiven Oberfläche beeinflusst werden kann (Maciver et al. 2001, 2010, Hofmann et al. 2013b, Hofmann



et al. 2014). Die Schärfe eines elektrischen Bildes, das von einem Objekt in unmittelbarer Nähe auf der Oberfläche des Tieres erzeugt wird, hängt unter anderem von Parametern wie Entfernung, Form, Größe sowie den elektrischen Eigenschaften des Objektes als auch von der Beschaffenheit der rezeptiven Oberfläche ab (Budelli et al. 2002, Caputi 2004, Caputi und Budelli 2006, Caputi et al. 2011). Die Stärke des elektrischen Feldes und somit des elektrischen Bildes ist bei *Gnathonemus* nur an der Schnauzenorganspitze am höchsten. Hier entsteht jedoch ein eher punktartiges Bild, das wenig über die Gestalt eines Objektes verrät. Zudem muss sich das Objekt unmittelbar vor der Spitze des Schnauzenorgans befinden (Engelmann et al. 2008). In der Nasalregion dagegen ist die Amplitude und somit Signalstärke des lokal eintreffenden EODs geringer, aber weitgehend konstant. Befindet sich das Objekt innerhalb eines bestimmten Radius im Umfeld der Nasalregion, entsteht über einen größeren Bereich ein gleichbleibendes elektrisches Bild. Die Nasalregion besitzt eine entsprechend größere räumliche Auflösung und liefert mehr Informationen über die Gestalt und auch die Entfernung eines Objektes (Pusch et al. 2008). Es ist demnach von entscheidender Bedeutung, wo sich das Objekt relativ zum Tier befindet.

Die Fische zeigen ein entsprechend ausgeprägtes lokomotorisches Verhalten, das in verschiedene Bewegungsmuster eingeteilt wurde. Typisch sind die als ‚probing motor acts‘ benannten Schwimmbewegungen, bei denen die Fische in spezifischer Art und Weise an Objekte heran- oder vorbeischwimmen (Toerring und Belbenoit 1979, Toerring und Moller 1984, von der Emde 1992). Neben dem einmaligen, seitlichen Vorbeischwimmen (‚lateral probing‘, ‚tangential probing‘) ist häufig die sogenannte ‚va et vient‘-Bewegung zu beobachten. Hierbei bewegt sich das Tier entweder mit dem gesamten Körper oder nur den Schwanz seitlich am beziehungsweise vor dem Objekt hin und her. In anderen Situationen schwimmen die Tiere an ein Objekt frontal heran und verharren davor in statischer Bewegung (‚stationary probing‘). In Form des ‚chin probing‘ wird das Schnauzenorgan rege beim Erkunden von Objekten eingesetzt. Das ‚chin probing‘ ist als Anschwimmbewegung beschrieben, währenddessen Objekte wiederholt mit dem Schnauzenorgan berührt werden. Es ist jedoch nicht geklärt, ob diese Berührungen der Wahrnehmung haptischer Impulse dienen und ob und inwiefern sie mit dem elektrosensitiven System gekoppelt sind.

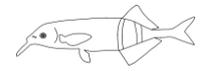


1.5. Hintergründe und Ziele dieser Studie

Gnathonemus petersii hat sich als Modellorganismus für Untersuchungen zur aktiven Elektroortung bei schwach elektrischen Fischen etabliert und steht im Fokus vieler Verhaltensstudien zur Objektdetektion (z.B. von der Emde 1999b, 2004, von der Emde und Fetz 2007, Fechner et al. 2012, Fechner und von der Emde 2013, Engelmann et al. 2008a,b, 2009, Schumacher et al. 2017). Die neuronalen Mechanismen, die den spezifischen Verhaltensweisen und der senso-motorischen Integration zugrunde liegen, sind hierbei von besonderem Interesse. Die zahlreichen vergangenen Studien haben gezeigt, dass die aktive Elektroortung sowohl durch intrinsische und als auch extrinsische Faktoren beeinflusst wird und möglicherweise selbst Einfluss auf die Verarbeitung anderer Sinnesqualitäten und die Steuerung motorischer Aktivität hat.

Viele Aspekte der elektrosensitiven Oberfläche sind untersucht worden, zum Beispiel die Dichte an Elektrorezeptoren (Mormyromasten), deren Morphologie sowie Physiologie als auch ihre zentrale Repräsentation. Es stellte sich heraus, dass sich das Schnauzenorgan in allen Aspekten hervorhebt und eine übergeordnete Funktion einzunehmen scheint. Die Beobachtungen führten zu der Annahme, dass es sich beim Schnauzenorgan um eine elektrorezeptive Fovea für die Nahfelddetektion handelt (von der Emde und Schwarz 2001, 2002, Hollmann et al. 2008, Bacelo et al. 2008, Pusch et al. 2008, Engelmann et al. 2008). Demgegenüber ist der strukturelle Aufbau des Schnauzenorgans, insbesondere die motorischen Elemente, auf deren koordinierte Aktivität eine hochpräzise Perzeption im Nahfeld beruht, nur in Ansätzen untersucht. Ebensovienig sind die sensorischen Elemente analysiert, die neben den Elektrorezeptoren im Schnauzenorgan vorkommen. Kaum Kenntnisse gibt es über die zentrale Anatomie des somatosensorischen Systems bei *Gnathonemus petersii* und ob Verbindungen zum elektrischen System bestehen.

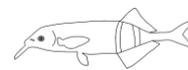
Ein Ziel meiner Studie war daher, eine detaillierte Strukturanalyse des Schnauzenorgans vorzunehmen. Hierbei sollte die Anatomie des Kinnfortsatzes aufgeklärt und eine Rekonstruktion des motorischen Apparates erfolgen. Mit Hilfe klassischer, histologischer Methoden sollte untersucht werden, welche anatomischen Prinzipien der außerordentlichen Mobilität des Schnauzenorgans zugrunde liegen. Außerdem sollte die Haut im Zuge der Gewebeanalysen noch einmal explizit auf



sensorische Strukturen hin untersucht werden, die nicht dem elektrosensorischen System angehören.

Ein weiteres Ziel meiner Arbeit bestand darin, die neuronale Innervation des Schnauzenorgans, insbesondere der Muskulatur, aber auch der sensiblen Oberfläche zu untersuchen. Es stellte sich die Frage, welche Hirnnerven die motorischen Impulse an die Schnauzenorganmuskulatur übermitteln und in welchen motorischen Kontrollzentren die entsprechenden Motorneurone lokalisiert sind. Ebenso sollte aufgeklärt werden, welche Nerven neben dem Seitenliniennerv an der Übertragung sensorischer Information beteiligt sind und in welchen primären Zentren die jeweiligen Afferenzen terminieren. Die peripheren Nerven und somit die sensiblen und motorischen Neurone, die in das Schnauzenorgan ziehen, sollten zunächst auf morphologische Besonderheiten hin untersucht und die Hirnareale mit Hilfe neuronaler Marker identifiziert werden. Im Fokus der Studie standen die Zellmorphologie und die zentrale sowie periphere Organisation. Es sollte überprüft werden, ob es diesbezüglich Hinweise auf eine topographische Aufteilung innerhalb der motorischen und sensorischen Zentren gibt. Können mögliche Funktionsunterschiede hinsichtlich der Aktivierung bestimmter Muskelgruppen oder die Zuordnung der afferenten Fasern zu unterschiedlichen Modalitäten abgeleitet werden?

Nachdem die primären Zentren identifiziert wurden, sollten in einem dritten Teil die zentralen Verbindungen des motorischen Systems des Schnauzenorgans und somit mögliche prämotorische Zentren ermittelt werden. Die Ergebnisse sollen Aufschluss darüber geben, welche zentralen sensorischen und motorischen Systeme Einfluss auf die Steuerung des Schnauzenorgans haben und welche anderen Systeme durch somatosensorische oder trigeminal-motorische Informationen beeinflusst werden.



Die folgenden Kapitel entsprechen den publizierten oder zur Publikation vorbereiteten Manuskripten. Sie sind unabhängig voneinander gestaltet, weshalb es in den Erläuterungen zu Wiederholungen kommen kann. Erklärungen für verwendete Abkürzungen, Referenzen sowie Chemikalien sind für alle Kapitel zusammengefasst und am Ende dieser Arbeit eingefügt. Das Abkürzungsverzeichnis ist in Englisch verfasst, da die Abbildungen im Wesentlichen auf denen in den Publikationen basieren.

II. Anatomie des Schnauzenorgans



2. Das Schnauzenorgan

2.1. Einleitung

Verlängerte Kopf- und Hautstrukturen sind als sensible Organe bei einigen, zumeist nachtaktiven Wirbeltierarten zu finden und dienen häufig der aktiven Wahrnehmung und Orientierung im Lebensraum. Unter den höheren Wirbeltieren zählen der Rüssel der Elefanten oder die sternförmigen Fortsätze des Sternnasenmaulwurfs zu prominenten Beispielen. Der Elefantenrüssel ist eine Verlängerung der Nase und Oberlippe und fungiert nicht nur als olfaktorisches Organ, sondern stellt auch ein hochsensibles Tast- und Greiforgan dar. Elefanten setzen ihren Rüssel auch bei sozialen Interaktionen als Kommunikationsorgan ein, indem sie sich damit gegenseitig berühren (Shoshani und Eisenberg 1982, Shoshani 1989). Bei dem Sternorgan von *Condylura cristata* handelt es sich um 11 paarige Tentakel, die sternförmig um die Nasenöffnungen angeordnet sind. Sie beherbergen zahlreiche Tastrezeptoren und sind hochempfindlich für Berührungsreize (Catania und Kaas 1996, Catania 2000). Trotz seines vergleichsweise schlechten visuellen Sinns kann sich der Sternnasenmaulwurf auf diese Weise außerordentlich gut orientieren.

Nagetiere besitzen mit ihren berührungssensitiven Vibrissen auch ein ausgesprochen hochentwickeltes Tastsystem (Kleinfeld et al. 2006, Diamond et al. 2008), mit dem sich die Tiere in Dunkelheit sicher orientieren, Nahrungsobjekte aufspüren und innerartlich kommunizieren können (Niederschuh et al. 2015).

Unter den Fischen sind Hautanhangsgebilde, wie Barteln, oder freie, zum Teil extrem lange, Rippen weit verbreitet (Herrick 1907, Fox 1999, Kasumyan 2011). Am häufigsten sind sie bei Welsartigen zu finden. Es handelt sich meist um multifunktionale Organe, die der Wahrnehmung chemischer und/oder taktiler Reize dienen. Barteln sind epidermale Auswüchse am Kopf, die in sehr variabler Form, Größe und Anzahl auftreten können. So findet sich beim atlantischen Kabeljau (*Gadus morhua*) als Vertreter der Dorschartigen (Gadiformes) nur eine kräftige Bartel am Unterkiefer, wohingegen unter den Welsartigen (Siluriformes) viele Arten bis zu sechs paarige Barteln um das Maul herum aufweisen (Nelson 2016).

Bei zahlreichen Spezies der schwach elektrischen Mormyrinae ist die vordere Kopfregion exponiert und zum Teil stark verlängert (z.B. *Campylomormyrus*, *Mormyrus*, *Marcusenius*) (Bigorne 1990). Bei *Gnathonemus petersii* wurde diese



Kopfpartie als Schnauzenorgan benannt, abgeleitet von den in der Haut vorkommenden Rezeptorstrukturen. Diese wurden von Stendell (1916) noch als Schnauzenorgane bezeichnet und später erst genauer differenziert. Als Schnauzenorgan gilt heute das verlängerte, rüsselartige Kinn, das bei der aktiven Elektroortung wie eine Antenne zum Aufspüren von Nahrung und zur näheren Untersuchung von Objekten eingesetzt wird (von der Emde et al. 2008, Pusch et al. 2008, Amey-Özel et al. 2015).

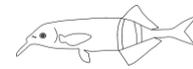
Gnathonemus nimmt unter den Mormyriden eine Sonderstellung ein, da das Schnauzenorgan im Gegensatz zu den verlängerten Kopfstrukturen anderer Mormyriden stark beweglich und zudem eine elektrosensitive Fovea ist (von der Emde und Schwarz 2002, Pusch et al. 2008, Hollmann et al. 2008, Engelmann et al. 2008). Diverse Erkenntnisse aus Verhaltensstudien, anatomischen und physiologischen Untersuchungen haben zu der Annahme geführt, dass es sich bei diesem außergewöhnlichen Kinnfortsatz um eine spezialisierte Körperregion handelt, die physiologisch vergleichbar ist mit der visuellen Fovea im Auge von Wirbeltieren. So findet sich hier eine ausgesprochen hohe Dichte an Elektrosensoren, insbesondere an der Spitze des Schnauzenorgans (Harder 1968, Hollmann et al. 2008), die auch im primären Hirnzentrum, dem elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL), entsprechend überrepräsentiert sind (Bacelo et al. 2008). Die langgestreckte Form, das permanent geöffnete Maul und die physikalischen Eigenschaften der Haut kanalisieren einen stark verdichteten, auf das Schnauzenorgan fokussierten Fluss an Feldlinien des selbst produzierten elektrischen Feldes („funneling-effect“). Die Empfindlichkeit ist im Bereich der Schnauzenorganspitze enorm gesteigert. Dieser Mechanismus wurde von Pusch und Kollegen (2008) als „tip-effect“ beschrieben und verdeutlicht die bedeutende Funktion des Schnauzenorgans im Zuge der aktiven Elektroortung. Aufgrund dessen beschränkten sich die bisherigen Untersuchungen primär auf die Morphologie und Physiologie der elektrosensitiven Strukturen und betrachteten das Schnauzenorgan nicht in seiner Gesamtheit.

Jüngere Studien gaben Hinweise darauf, dass *Gnathonemus* seinen Kinnfortsatz als multisensorisches Organ einsetzt und neben den elektrischen Signalen weitere Informationen über seine Umwelt, insbesondere im Nahbereich, wahrnehmen kann (Amey-Özel et al. 2015). Es wird diskutiert, ob die Tiere in der Lage sind, spezifische taktile Reize aufzunehmen und weitere Oberflächeneigenschaften von Objekten zu erkennen. Das Schnauzenorgan wird



II. Anatomie des Schnauzenorgans

häufig wie ein Finger eingesetzt und Objekte gezielt manipuliert. Auf welchen Strukturen und Mechanismen diese motorische Steuerung beruht, ist jedoch noch unbekannt. Ziel meiner Untersuchungen ist daher, die Motorik des Schnauzenorgans mit Hilfe von Videoaufzeichnungen während des normalen Explorationsverhaltens zu analysieren und die verschiedenen Bewegungen zu charakterisieren. Außerdem sollte eine mikroskopische Analyse der Gewebe des motorischen Apparates durchgeführt und der makroskopische Bauplan des Schnauzenorgans rekonstruiert werden. Anhand von histologischen Präparaten des Schnauzenorgans soll zudem die sensible Oberfläche auf nicht-elektrorezeptive Strukturen hin analysiert werden, um mögliche weitere Modalitäten zu identifizieren, für die das Schnauzenorgan sensibel ist.



2.2. Material und Methoden

2.2.1. Versuchstiere

Die Anatomie des Schnauzenorgans, der Bewegungsapparat sowie das Nervengeflecht, wurden an 8 Fischen der Spezies *Gnathonemus petersii* untersucht. Die Tiere hatten eine Standardlänge von 10 ± 2 cm und eine Schnauzenorgan-Länge von $1 \pm 0,2$ cm. Die Tiere wurden als Wildfänge vom Tierhandel Aquaristik Glaser (Frankfurt, Deutschland) bezogen. Sie wurden bis zur Verwendung in den morphologischen Studien artgerecht und möglichst stressfrei in Gruppen in 120l Aquarien gehalten. Der Leitwert des Wassers betrug $100-150 \mu\text{S}$, wobei die Aquarien mit Kies und diversen Holz- und Pflanzenteilen ausgestattet waren. Die Durchführung der Experimente verlief entsprechend nationaler Regelungen in Deutschland und den Bedingungen der europäischen Vereinbarung 2010/63/EU.

2.2.2. Videodokumentation zur Schnauzenorganmotorik

Für die Analyse der verschiedenen Bewegungen des Schnauzenorgans wurden die Tiere in unterschiedlichen Situationen über einen unbestimmten Zeitraum gefilmt. Im Fokus der Untersuchung stand der Einsatz des Schnauzenorgans bei allgemeinen Schwimmbewegungen während der normalen Explorationsphasen, der intensiven Inspektion unterschiedlicher Objekte innerhalb des Lebensraumes (Aquarium), der Futtersuche und –aufnahme sowie der intraspezifischen Interaktion. Gefilmt wurden einzelne Tiere sowie Gruppen von bis zu 5 Tieren. Die Videodokumentationen wurden mit Hilfe einer Digitalkamera (Panasonic, HDC-SD66, Panasonic Corporation, Japan) erstellt, die vor einem Aquarium positioniert wurde und einen übersichtlichen Bereich des Innenraums aufnahm. In dieser Position konnten von den Tieren Aufnahmen von lateral als auch frontal erstellt werden. Für die graphische Darstellung der verschiedenen Bewegungen wurden die einzelnen Frames der entsprechenden Filmsequenzen mit Hilfe der Computersoftware *ImageJ* (vers 1.43u, National Institutes of Health Research Services Branch: <http://rsbweb.nih.gov/ij/>) extrahiert.



2.2.3. Schnauzenorgan-Präparate

Epoxidharz-Präparate für Semi-Dünnschnitte

Für die Untersuchungen des makroskopischen Aufbaus des Schnauzenorgans, wurden unterschiedliche Präparate hergestellt. Für die morphologische Untersuchung feiner Strukturen wie Haut, Nerven und Muskulatur sowie für die 3-dimensionale Rekonstruktion des Schnauzenorgans wurden 6 vollständige Schnauzenorgane in Epoxidharz eingebettet. Die Tiere wurden zunächst mit einer 0,18%igen Initiallösung des Narkosemittels MS 222 (Ethyl 3-aminobenzoate methane-sulfonic acid, Sigma-Aldrich, St. Louis, USA) betäubt und anschließend entweder mit 1ml 2%iger Stocklösung über eine intramuskuläre Gabe des Narkosemittels eingeschlüfert oder intrakardial perfundiert. Die Tiere wurden ventral entlang der Bauchdecke eröffnet und anschließend eine Perfusionsnadel durch den Ventrikel bis in den Bulbus arteriosus geführt. Die Kontraktionsfähigkeit des Ventrikels blieb dabei erhalten. Die Gefäßflüssigkeit wurde zunächst mit Hilfe einer Pumpe (Mini Pump variable flow, VWR International, Darmstadt) gegen 20 bis 40ml Ringerlösung für Süßwasserfische (Wolf 1963) ausgetauscht. Nachdem ein deutlicher Rückgang der Durchblutung zu beobachten war, wurden die Gefäße mit 70 bis 80ml Fixierlösung aus 2% Formaldehyd und 2% Glutaraldehyd in 0,1M phosphatgepufferter Salzlösung (PBS, pH 7,4) durchspült. Nachdem der Tod des Tieres sichergestellt war, konnte das gesamte Schnauzenorgan an der Basis zum Unterkiefer entnommen werden. Die abgetrennten Schnauzenorgane wurden im Folgenden für mehrere Tage in der Fixierlösung immersionsfixiert. Die Schnauzenorgane wurden nach ausreichender Fixierung mehrfach in Phosphatpuffer gewaschen und anschließend für 1 bis 2 Stunden bei 0°C in 2%iger Osmiumtetroxid-Lösung postfixiert. Dieser Fixierungsschritt dient der Kontrasterhöhung des lichtmikroskopischen Materials. Die Probenstücke wurden wiederum mehrfach mit Phosphatpuffer gespült und über eine aufsteigende Alkoholreihe von 70, 80, 90 und 100%igem Ethanol entwässert. Jeder Entwässerungsschritt wurde 3mal durchgeführt. Anschließend wurden die Präparate langsam in mehreren Schritten in das Einbettmedium Epon überführt. Sie wurden zunächst für 30 Minuten in ein 1:1 Gemisch aus Propylenoxid und Ethanol gebracht und anschließend 3mal für je 30 Minuten in 100%iges Propylenoxid. Es folgte der erste Einbettungsschritt über Nacht



mit einem Gemisch aus 9:1 Propylenoxid und Epon. Die Konzentration des Epon wurde dann in folgenden Schritten erhöht: 2:1 Propylenoxid und Epon für 4 Stunden, 1:2 Propylenoxid und Epon für 2 Stunden und 100% Epon über Nacht. Die abschließende Einbettungsphase erfolgte mit 100%igem Epon in einem Wärmeschrank bei ca. 65°C für 3 Tage. Die Präparate wurden hierfür in spezielle Kunststoffformen gelegt und mit Epon bedeckt. Nachdem das Epon ausgehärtet war, konnten kleine Harzblöcke aus den Formen gelöst werden, die für die Herstellung von Semi-Dünnschnitten am Mikrotom geeignet sind.

Für die Herstellung der Transversalschnitte wurden ideale Schnittflächen mit Hilfe von Rasierklingen (Wilkinson) getrimmt und die Harzblöcke am Mikrotom (Microm HM 355) mit dem Diamantmesser (Histo HI 3683) geschnitten. Es wurden von 4 Schnauzenorganen Schnittserien mit 1µm dicken Schnitten hergestellt, bei 2 Schnauzenorganen wurde nur jeder 20. Schnitt aufgenommen. Diese beiden Schnittserien dienen der 3-dimensionalen Rekonstruktion des Schnauzenorgans mittels der Computersoftware BioVis3D (Vers 3.1, Montevideo, Uruguay). Für eine optimale Adhäsion der Schnitte wurden spezielle Objektträger verwendet (Polysine Menzel-Gläser).

Paraffin-Präparate

Zusätzlich zu den in Harz gebetteten Transversalschnitten des Schnauzenorgans wurden in Paraffin gebettete Transversal- sowie Sagittalschnitte des Schnauzenorgans einschließlich des vorderen Kieferbereichs hergestellt. Diese Schnittreihen sollten es ermöglichen, den Ursprung und den Verlauf der in das Schnauzenorgan ziehenden Muskeln zu untersuchen. Die herkömmliche Einbettung in Epoxidharz war für diese Präparate nicht geeignet, da die knöchernen Kieferstrukturen zu hart sind. Es wurden daher bei 2 Tieren, die wie oben beschrieben betäubt, getötet und deren Köpfe für 3 Tage in 4 bis 10%igem Formaldehyd fixiert wurden, die Schnauzenorgane einschließlich Unterkiefer- und Oberkieferstrukturen vom Kopf abgetrennt und dekalzifiziert. Die Präparate wurden anschließend in Paraffin eingebettet.

Für die Dekalzifizierung wurden die in Formaldehyd gelagerten Präparate für 1 Stunde mit 0,1M Phosphatpuffer und anschließend für 15 Minuten mit destilliertem Wasser gespült. Die Präparate wurden für den Entkalkungsschritt in ein Säckchen



aus feinem Nylon gegeben, welches wiederum für mehrere Tage hängend in eine 25%ige Lösung aus 0,5M Ethylendiamintetraessigsäure (EDTA, Merck Millipore, Darmstadt) überführt wurde (Romeis 1989). Das Säckchen musste in der Lösung hängen, damit die austretenden Kalziumverbindungen absinken konnten. Nach ausreichendem Entkalken der Präparate wurden diese unter fließendem Wasser für 1 Stunde gespült.

Zur Vorbereitung für die Einbettung in Paraffin wurden die Präparate in einer aufsteigenden Reihe von 60, 90 zu 100% Isopropanol als Intermedium entwässert. Jeder dieser Schritte dauerte 1,5 Stunde. Die Präparate wurden noch 2 weitere Male für 1 Stunde in 100% Isopropanol gegeben, wobei der letzte Schritt bei 50°C im Wärmeschrank durchgeführt wurde. Anschließend wurden die Präparate für 1 Stunde in einer 1:1 Mischung aus Isopropanol und Paraplast (Sigma-Aldrich, Steinheim, Deutschland) bei ebenfalls 50°C inkubiert. Die abschließende Einbettung erfolgte über 2 Schritte in 100% Paraplast bei 60°C für 1 bzw. 2 Stunden. Die Präparate wurden wiederum in speziellen Formen gelagert. Die Transversal- und Sagittalschnitte entlang des vorderen Schnauzen- und Kopfbereichs wurden am Mikrotom mit entsprechender Schneidevorrichtung und Metallklingen angefertigt. Die Schnittdicke betrug 20µm. Die Schnittpräparate wurden direkt auf Objektträger aufgezogen und anschließend auf einer Heizplatte bei etwa 60°C getrocknet.

2.2.4. Färbung der Schnittpräparate

Toluidin-Blau Färbung der Semidünn-Schnitte

Die semidünnen Querschnitte der Schnauzenorgane wurden nach dem Aufbringen auf die Objektträger auf einer Heizplatte bei 70°C bis 80°C langsam für mindestens zehn Minuten getrocknet. Hierbei wurde darauf geachtet, dass die Schnitte nicht aufkochten und sich dadurch Blasen darunter bildeten. Außerdem wurde eine Glaspetrischale über die trocknenden Schnitte gelegt, um Staubablagerungen zu verhindern.

Nachdem die Schnitte vollständig getrocknet waren, wurde 1%ige Toluidin-Blau-Lösung auf die Objektträger aufgebracht, sodass die Schnitte bedeckt waren. Die Objektträger wurden für 30 Sekunden bis zu einer Minute erwärmt bevor die



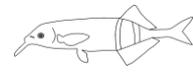
Färbelösung mit destilliertem Wasser wieder abgespült wurde. Anschließend wurden die Schnitte erneut auf der Heizplatte unter der Petrischale getrocknet.

Pikrinsäure-Thiazinrot-Färbung der Paraffin-Schnitte

Da die Behandlung mit Toluidin-Blau eine relativ undifferenzierte Blau- und Lila-Färbung des Gewebes hervorruft, wurde für die morphologischen Untersuchungen der Muskel- und Nervenstrukturen des Schnauzenorgans eine 3fach-Färbung nach Domagk mit einem Gemisch aus Pikrinsäure und Thiazinrot gewählt. Als Kernfärbung und zur Kontrastierung wurden die Schnittserien der Paraffin-Präparate zunächst 2 Minuten lang mit einer Lösung des Eisenhämatoxylin nach Weigert (Romeis 1986) behandelt. Diese Kombination an Färbemitteln führte zu einer braun-schwarzen Färbung der Zellkerne sowie der Markscheiden der Nervenfasern, zu einer Rotfärbung des Bindegewebes und einer grün-gelben Färbung der Muskelfasern. Nach gründlichem Auswaschen des Hämatoxylin unter fließendem Wasser (10 min) wurden die Schnitte mit Pikrinsäure-Thiazinrot-Lösung inkubiert (3-5min). Der Restfarbstoff wurde anschließend mit destilliertem Wasser abgespült und die Schnitte mit 96%igem Ethanol differenziert. Über eine aufsteigende Alkoholreihe wurden die Schnitte abschließend entwässert und über das Zwischenmedium Xylol mit einem Einschlussmedium (Roti-Histokitt, Entellan) eingedeckt.

2.2.5. 3D-Rekonstruktion des Schnauzenorgans

Für die 3-dimensionale Rekonstruktion des Schnauzenorgans wurden die unter 2.2.3. beschriebenen Schnittserien von Semi-Dünnschnitten verwendet, bei denen jeder 20te Schnitt (1µm dick) aufgenommen wurde. Die Schnitte wurden zunächst lichtmikroskopisch gesichtet und geprüft. Über eine Kamera (Canon, EOS 300D, Krefeld), die über einen entsprechenden Adapter am Mikroskop (Leica, Wetzlar, Deutschland) angeschlossen und mit einem Computer verbunden war, wurden von allen Schnitten in gleicher Vergrößerung digitale Photographien hergestellt. Helligkeit und Kontrast der einzelnen Bilder wurden mit Hilfe der Computersoftware *ImageJ* optimiert, so dass die verschiedenen Gewebestrukturen gut erkennbar und differenzierbar waren. Die Digitalfotos wurden anschließend in die Computersoftware



II. Anatomie des Schnauzenorgans

BioVis3D (BioVis3D, Uruguay) importiert und manuell ausgerichtet. Mit Hilfe von speziellen Tools konnten ausgewählte Strukturen wie Epidermis (äußere und innere Schicht), Faserstab (äußerer Ring und innerer Kern), Muskelbündel (dorsal, lateral und ventral) sowie größere Nervenbündel markiert und den angegebenen Objekten zugeordnet werden. Zur besseren Visualisierung im dreidimensionalen Modell wurden die verschiedenen Objekte unterschiedlich eingefärbt.



2.3. Ergebnisse – Strukturanalyse und Motorik des Schnauzenorgans

2.3.1. motorischer Apparat

Knöcherne Elemente des Unterkiefers

Das Schnauzenorgan von *Gnathonemus petersii* (Abb.2.1. A, SO) ist eine verlängerte Gewebestruktur des Unterkiefers. Der knöcherne Aufbau des Unterkiefers weist im Vergleich zu anderen, niederen Knochenfischen einige Variationen auf, die durch die Verlängerung des vorderen Schädels bedingt sind. Im Wesentlichen entspricht er dennoch dem Unterkiefer eines Knochenfisches. Die Abbildung 2.1. B zeigt eine μ CT-Aufnahme des Kopfes von *Gnathonemus petersii* in frontal-lateraler Ansicht. Zur Übersicht und zur Orientierung im Bezug auf Ursprünge und Ansätze der Muskeln des Schnauzenorgans sind Knochen des Ober- und Unterkiefers beschriftet. Der knöcherne Aufbau des Unterkiefers entspricht der Darstellung von Mikuryja (1972) und den Beschreibungen nach Gregory (1933) und Taverne (1968a). Der Unterkiefer, die Mandibel, ist geprägt von einem anterioren Knochen, dem Dentare (dn), der nach ventrolateral einen starken, abzweigenden Vorsprung aufweist, und durch das Articulare (art). Das verlängerte Articulare bildet einen nach dorsal gekrümmten Bogen und schließt am posterioren Teil des Dentare an. Lateral des Dentare führt die nach anterior gebogene Maxilla (mx) vorbei, deren Stellung bei *Gnathonemus petersii* das permanent geöffnete Maul verursacht. Ventral und posterior der Orbita liegt das Quadratum (qu), das gelenkig mit dem Articulare verbunden ist. An das Articulare schließt nach posterior der Kiemendeckel an, der aus Prä- (pop) und Interoperculum (iop) sowie dem Operculum (op) besteht. Das Suboperculum, als vierter Teil des Kiemendeckels, ist in der μ CT-Aufnahme nicht sichtbar. Die Schädelbasis ist mittig im vorderen Schädelbereich durch das Zungenbein (Hyoid) geprägt. Das Zungenbein besteht wiederum aus mehreren Einzelknochen (medial von anterior nach posterior: bezahntes Glossohyoid (glhy) und Urohyoid (urohy), nach lateral: Ceratohyoid (cerhy) mit branchiostegalen Rippen (brstg)). An den benannten knöchernen Strukturen des Unterkiefers setzen einige der mandibulären Muskeln an, die zum Teil auch bis in das Schnauzenorgan ziehen.

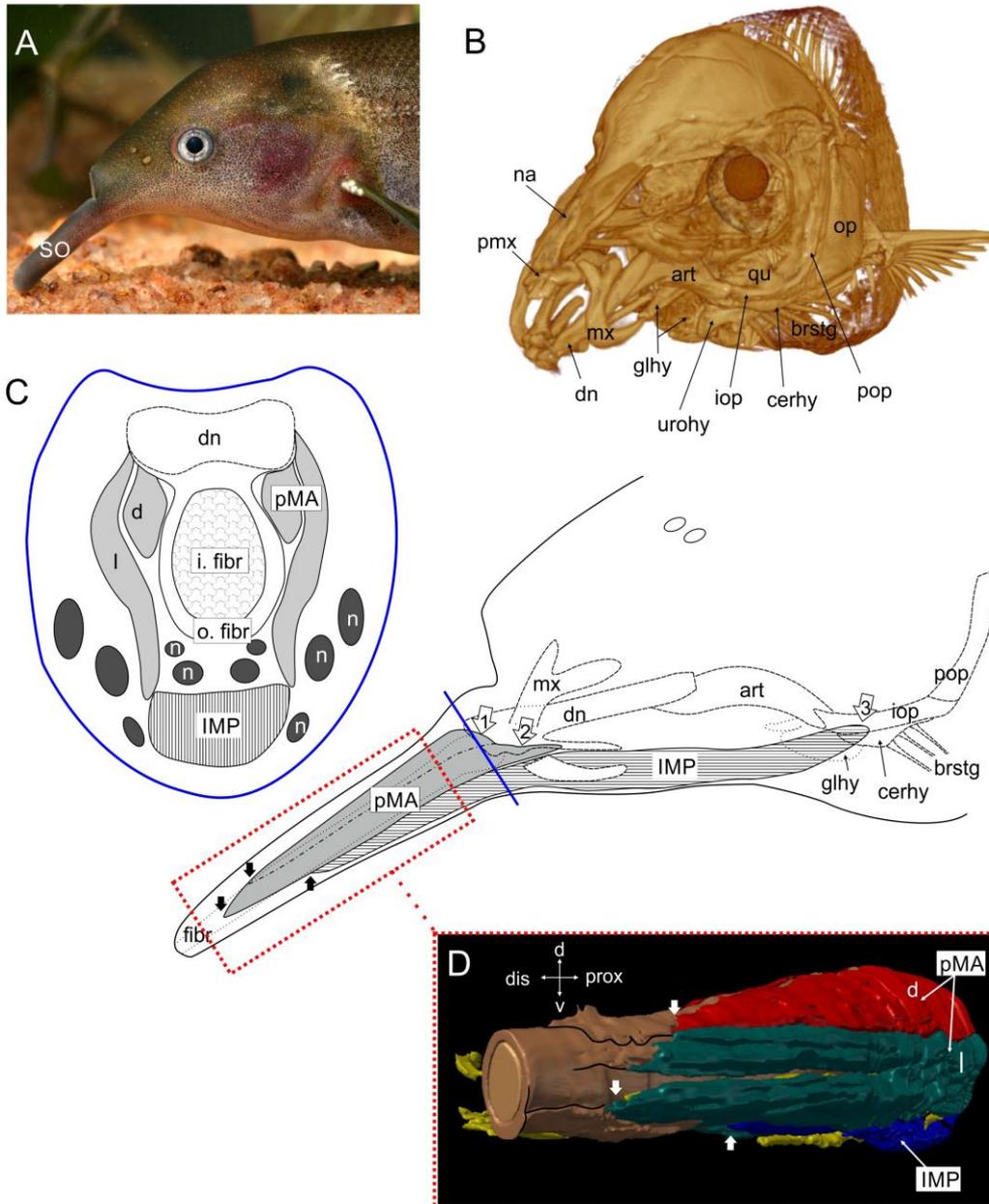


Abb.2.1. Strukturelemente des Bewegungsapparates des Schnauzenorgans (SO) von *Gnathonemus petersii* (A). B: μ CT-Aufnahme des knöchernen Schädels. Markiert sind wesentliche Knochenstrukturen des Kiefers und mit ihm assoziierte Anteile des Kiemenapparates. C: schematische Rekonstruktion eines Querschnitts durch die Basis des Schnauzenorgans (Position: blaue Linie in Lateralansicht). Am anterioren Knochen der Mandibel (Dentare, dn) entspringt der Prämandibularmuskel (pMA). Der dorsale Teil des pMA (d) entspringt am distalen Ende des Dentare (1), der laterale Teil (l) entspringt am lateralen Knochenvorsprung (2). Der posteriore Intermandibularmuskel (IMP) zieht von Teilen des Zungenbeins (3) bis zur Hälfte in das Schnauzenorgan. Gestrichelte Linien kennzeichnen knöcherne Strukturen und gepunktete Linien zeigen Strukturen im Hintergrund. Die Maxilla (mx) ist in der Lateralansicht unterbrochen, um die dahinter liegenden Strukturen nicht zu verdecken. D: 3D-Rekonstruktion des Schnauzenorgans (frontal-laterale Ansicht). Der Prämandibularmuskel bildet die dorsale und laterale Muskulatur (rot: dorsal, grün: lateral), der posteriore Intermandibularmuskel bildet die ventralen Muskelstränge (blau). Die Muskeln ziehen longitudinal entlang des Faserstabs aus zwei Gewebestrukturen, dem äußeren Faserring (dunkel-beige) und dem inneren Faserkern (beige). Distale Ansatzstellen der Muskeln sind durch weiße Pfeile gekennzeichnet. Die nach distal auslaufenden Sehnen der Muskeln sind oberflächlich am Faserstab zu erkennen (schwarze Linien). Auf kontralateraler Seite sind verdeckt



Abschnitte von Nervensträngen sichtbar (gelb). Articulare (art), branchiostegale Rippen (brstg), Ceratohyoid (cerhy), innerer Faserkern (i. fibr), äußerer Faserring (o. fibr), Glossohyoid (glhy), Interoperculum (iop), Nervenstränge (n), Nasale (na), Operculum (op), Prä-Maxilla (pmx), Prä-Operculum (pop), Quadratum (qu). (Aufnahme in B: angefertigt vom Steinmann Institut der Universität Bonn (phoenix v|tome|x s 180/240) und zur Verfügung gestellt von S. Schumacher, Nomenklatur nach Gregory 1933, Mikuryja 1972, Diogo et al. 2008).

Faserstab

Am anterioren Ende des Dentare entspringt der bis zur Spitze des Schnauzenorgans ziehende Stab (Abb.2.1. C-D). Er bildet das stabilisierende, formgebende und flexible innere Element, das am Unterkieferknochen entspringt und Ansatzfläche für die Muskulatur des Schnauzenorgans bietet. Anhand der histologischen Färbungen lässt sich erkennen, dass es sich bei dem Stab um faseriges Gewebe handelt, das sich aus der Knochenhaut des Dentare heraus fortsetzt (Abb.2.1. C, 2.3. A, Doppelpfeil). Zu sehen ist ein äußerer Faserring (o.fibr) aus dichten, ringförmig ziehenden Faserelementen und ein innerer Faserkern, der aus einem lockeren Geflecht aus elastischen Fasern besteht (Abb.2.4., 2.5. A, i. fibr, o. fibr). Knorpelzellen sind eindeutig nicht nachgewiesen. Die Sehnen der Muskeln inserieren entlang der lateralventralen Fläche in den äußeren Faserring und sind fest mit ihm verbunden (Abb.2.4. schwarze Pfeile). In der Mitte der dorsalen Oberfläche ziehen Faserelemente des Ringes und der dorsalen Sehne bis unter die epidermalen Schichten und verbinden den Faserkern und die dorsale Muskulatur fest mit der Haut (Abb.2.4. i, schwarzer Stern).

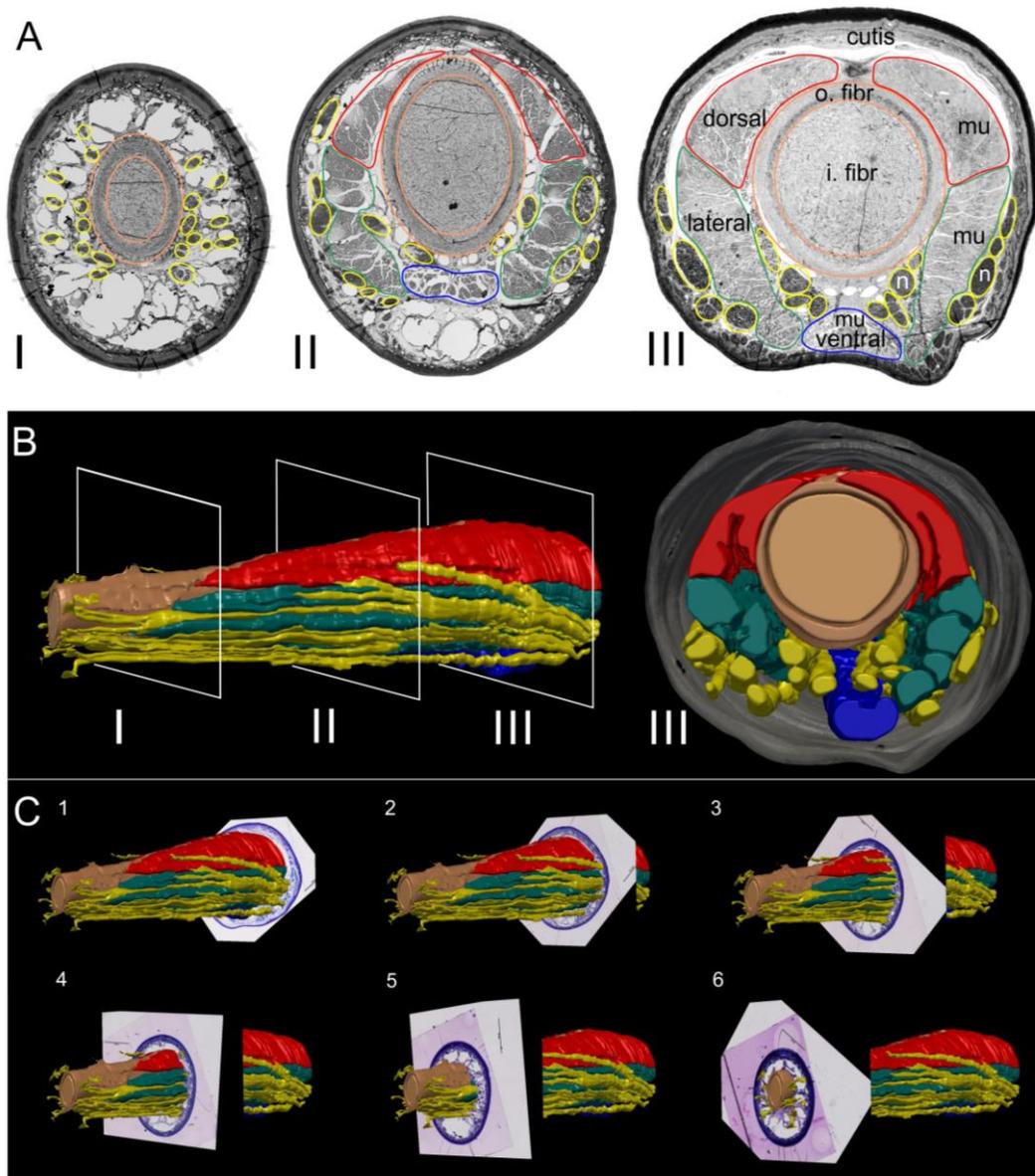


Abb.2.2. 3D-Rekonstruktion des Schnauzenorgans von *Gnathonemus petersii*. **A:** lichtmikroskopische Aufnahmen von Querschnitten des Schnauzenorgans (I: distales Ende, II: Mitte, III: Basis). Gekennzeichnet sind die für die Rekonstruktion relevanten Strukturen (Muskeln: rot, grün, blau, Faserstab: beige, Nerven: gelb). Die Semi-Dünnschnitte sind zur besseren Visualisierung vergrößert und nicht maßstabsgetreu. **B:** das Schnauzenorgan in dreidimensionaler Ansicht von lateral und quer an der Basis (rechts). Die Epidermis ist in der linken Darstellung nicht gezeigt. Die farblichen Strukturen entsprechen denen aus A. **C:** 3D-Ansicht des Schnauzenorgans mit eingeblendeten Semi-Dünnschnitten, anhand derer die Rekonstruktion erfolgte.



Muskulatur des Schnauzenorgans

Das Schnauzenorgan ist durch starke, longitudinale Muskeln geprägt, die sich, gruppiert in mehreren großen, sekundären Bündeln, beidseits entlang des inneren Faserstabs erstrecken. Die sekundären Bündel sind von bindegewebigem Perimysium umschlossen und voneinander abgegrenzt. In Abbildung 2.4. sind mehrere sekundäre Bündel in rot, grün und blau markiert. Anhand der bindegewebigen Faserstrukturen, die die Muskelfaserbündel umschließen, und den Ansatzbereichen entlang des Faserstabs lassen sich die Muskeln in drei Gruppen unterteilen. In Abbildung 2.2. A sind Querschnitte des Schnauzenorgans aus verschiedenen Positionen von proximal nach distal dargestellt, in denen zu jeder Seite des Faserstabs eine dorsale (rot), eine laterale (grün) und eine ventrale (blau) Muskelgruppe markiert ist. Es ist zu erkennen, dass die Muskelbündel von proximal nach distal kleiner werden und im vordersten Abschnitt (I) keine Muskeln mehr vorkommen. Am weitesten nach distal ziehen die lateralen Bündel. Der Verlauf ist in der dreidimensionalen Rekonstruktion verdeutlicht (Abb.2.2. B-C). Ihr Ursprung kennzeichnet sie als Anteile der mandibulären Muskulatur. Die ventrale Muskelgruppe stellt eine Verlängerung des oberflächlich ziehenden Musculus intermandibularis posterior (IMP) dar, der am Interoperculum (iop) entspringt und etwa bis zur Hälfte der Länge in das Schnauzenorgan hineinzieht (Abb.2.1. C,D). Die dorsale und laterale Muskelgruppe wird von einem Muskel gebildet, dessen Identität nicht klar ist. Aufgrund des Ursprungs dieses Muskels und in Anbetracht der längs des Schnauzenorgans gerichteten Fasern, ist seine Zuordnung zu bisher beschriebenen Kiefermuskeln nicht möglich. Für eine bessere Beschreibung und wegen seiner Lage möchte ich diesen Muskel an dieser Stelle als Musculus prämandibularis (pMA) bezeichnen (Abb.2.1. C,D, 2.3.). Der laterale Teil entspringt am ventrolateralen Rand des Dentare und zieht unterhalb des Kiefers von dorsolateral in das Schnauzenorgan. Seine Bündel verlagern sich im Verlauf weiter nach ventral und bilden im Schnauzenorgan die laterale Muskulatur (Abb.2.3. A, pMA I.). Anhand der histologischen Schnittpräparate als auch der daraus erstellten dreidimensionalen Rekonstruktion wird deutlich, dass der laterale Muskel in mehrere Bündel untergliedert ist (Abb.2.2.). Der dorsale Muskel entspringt am anterioren Ende des Dentare und zieht in einem stetig kompakten Bündel zunächst medial zum außen liegenden lateralen Anteil des Muskels und verbleibt im weiteren Verlauf



II. Anatomie des Schnauzenorgans

dorsal im Schnauzenorgan (Abb.2.1. C, 2.3. A, pMA d.). Im Längsschnitt in Abbildung 2.3. A ist zu sehen, dass die Sehnen der dorsalen Muskelzüge an der Basis des Schnauzenorgans in dichten Abständen an der faserigen Ringstruktur des Faserkerns ansetzen (schwarze Pfeile). Nach distal bilden die Sehnenzüge der dorsalen Muskelbündel eine zentrale Sehne (Aponeurose), die dorsal am Faserstab entlang zieht und größere Abstände überspannt. Die dorsale Sehne erstreckt sich bis in das distale Drittel des Schnauzenorgans, jedoch nicht bis zur Spitze (Abb.2.1. C,D, 2.3. B). Die Ansatzbereiche der Sehnenzüge der lateralen und ventrolateralen Muskelbündel des Prämandibularmuskels sind an der Basis des Schnauzenorgans ebenfalls dicht. Nach distal nehmen auch hier die Abstände etwas zu, wobei es meist zwei Kontaktstellen auf beiden Seiten am Faserstab gibt. Die lateralen Sehnenzüge reichen fast bis zur Spitze. Die Sehne des ventral verlaufenden posterioren Intermandibularmuskels setzt in gleichen Bereichen an der ventralen Fläche des Faserstabs an und zieht etwas über die Hälfte in das Schnauzenorgan. Nach lateral vereinigt sich die Intermandibularis-Sehne mit ventrolateralen Sehnenzügen des Prämandibularmuskels. Ventrale Anteile der dorsalen Prämandibularbündel vereinigen sich ebenfalls mit Sehnenzügen der lateralen Prämandibularbündel (Abb.2.4. schwarze Pfeile).

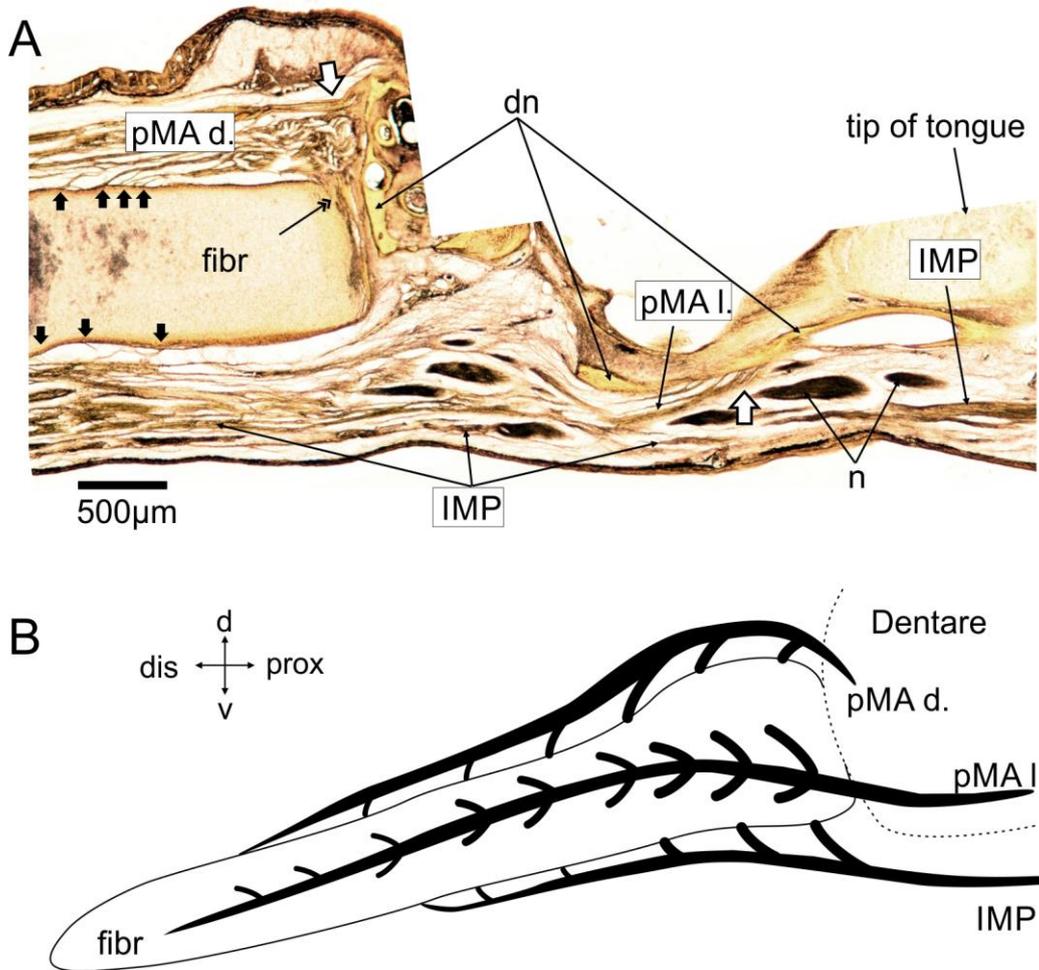


Abb.2.3. A: Longitudinalschnitt des anterioren Unterkieferabschnittes und der Schnauzenorganbasis (Pikrinsäure-Thiazinrot-Färbung). Verdeutlicht ist der Verlauf der Schnauzenorganmuskulatur (gelb-grün) und Ansatzstellen der dorsalen und lateralen Faserzüge des Prämandibularmuskels (pMA d., pMA l.) dorsal und ventrolateral am Ring des Faserstabs (fibr, schwarze Pfeile). Die Ursprünge des pMA am Dentare sind durch weiße Pfeile markiert. Der Intermandibularmuskel (IMP) zieht ventral als superfizieller Muskel in das Schnauzenorgan. Der Doppelpfeil deutet auf den Ursprung des Faserstabs, der sich aus dem Gewebe der Knochenhaut des Dentare fortsetzt. Knöcherne Strukturen sind gelb gefärbt, Nerven (n) schwarz. **B:** Verlauf der Sehnen der Schnauzenorganmuskeln mit angedeuteten Ansatzbereichen.

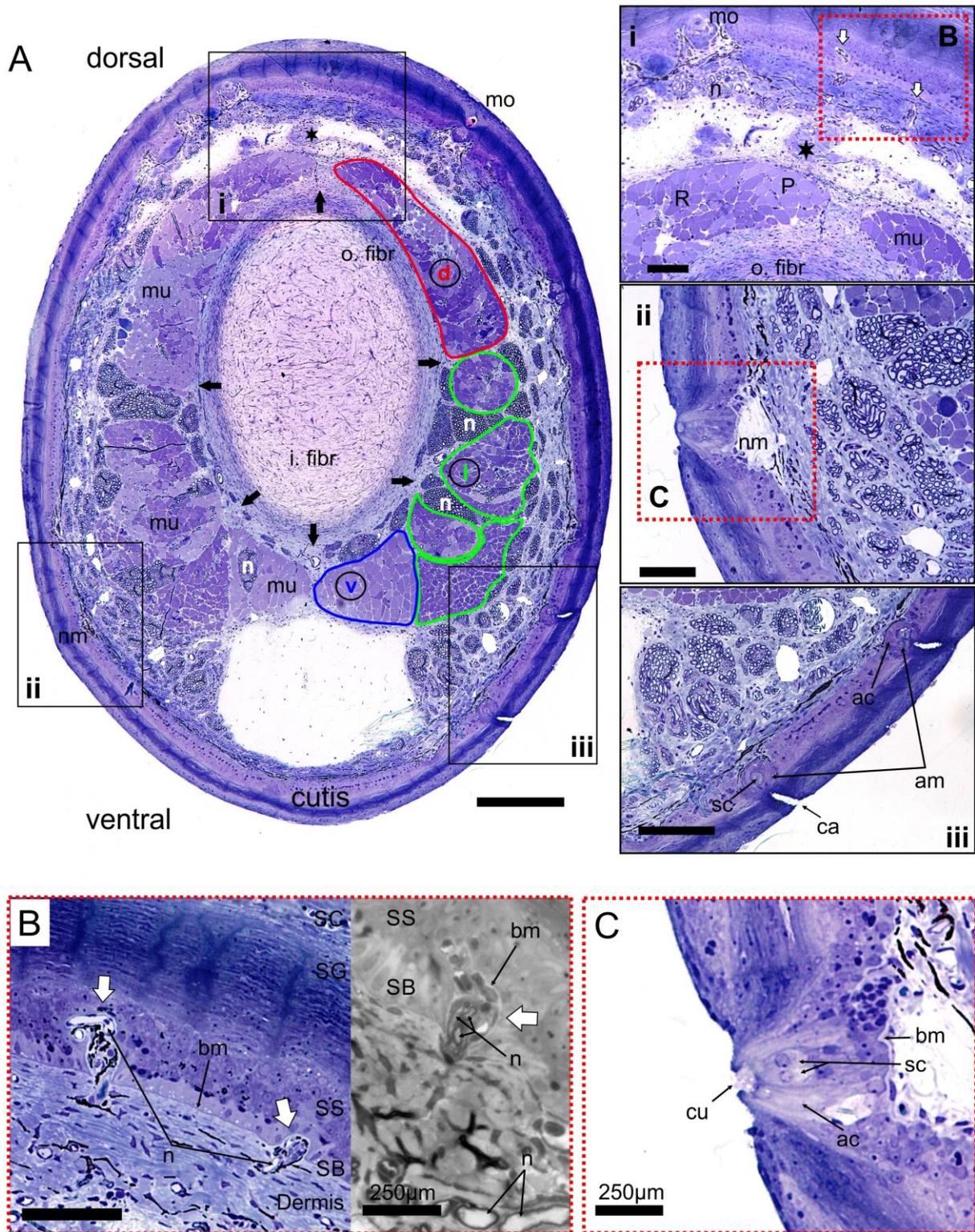


Abb.2.4. Lichtmikroskopische Aufnahmen von Querschnitten des mittleren Schnauzenorganabschnittes (Toluidin-Blau-Färbung). **A:** In rot, grün und blau sind exemplarisch Sekundärbündel der dorsalen (d), lateralen (l) und ventralen (v) Muskulatur markiert. Schwarze Pfeile deuten auf Ansatzstellen der Sehnen der ventralen, lateralen und dorsalen Muskeln. Der schwarze Stern (auch in i) kennzeichnet die dorsale Faserverbindung des Faserstabs mit der Haut und der hier anbindenden dorsalen Sehne. **Rechts:** vergrößerte Ausschnitte aus dem **links** dargestellten Querschnitt. **i:** Ausschnitt aus dorsalen Gewebestrukturen. Weiße Pfeile zeigen auf zwei in der dorsalen Epidermis liegende, sensible Strukturen (rot eingerahmt: Vergrößerung in B). **ii:** zentraler Schnitt durch einen in der ventrolateralen Epidermis liegenden Neuromasten (nm) (rot eingerahmt:



Vergrößerung in C). **iii**: ventrolateral in der Epidermis liegende Ampullenorgane (am) mit mehreren sensorischen Zellen (sc), umschließende akzessorische Zellen (ac) und einem zur Oberfläche offenen Kanal (ca). **B**: vergrößerte Aufnahme sensibler Strukturen. Nervenenden (n) ziehen, eingekapselt von der Basalmembran (bm), in die unteren beiden Epidermisschichten (Stratum basale: SB, Stratum spinosum: SS). Schwarze Strukturen sind Melanophoren. **C**: Der Neuromast (aus ii) ist von akzessorischen Zellen aus der Epidermis umschlossen und nach innen durch die Basalmembran (bm) abgegrenzt. Zu sehen sind mindestens zwei sensorische Zellen und die zur Oberfläche zeigende Cupula (cu). äußerer Faserring (o.fibr), innerer Faserkern (i.fibr), Mormyromast (mo), Muskeln (mu), Nerven (n), rote Muskelfasern (R), pinke Muskelfasern (P), Stratum granulosum (SG), Stratum cornium (SC). Skale: 500µm.

Die Muskulatur des Schnauzenorgans wurde auf Fasertyp und ihre Morphologie hin untersucht. Anhand der Färbungen der Muskelfasern in den lichtmikroskopischen Bildern konnten in *Gnathonemus petersii* die für Fische beschriebenen drei Fasertypen unterschieden werden. Der von Luther und Kollegen (1995) hinsichtlich ihrer Energieversorgung als ‚slow-oxidative‘ benannte Typ erscheint im Querschnitt stärker gefärbt aufgrund des hohen Gehaltes an Myoglobin mit zum Teil deutlich sichtbaren mitochondrialen Strukturen (Abb.2.5. B, weiße Pfeile) und wenigen glykogenhaltigen Granula (Abb.2.5. B, schwarze Pfeile). Die Muskelfasern sind von vielen Blutgefäßen umgeben. Demgegenüber ist der als ‚fast-glycolytic‘ bezeichnete Typ schwächer gefärbt, weist viele mit Glycogen angereicherte Granula auf und wenige Mitochondrien als auch Blutgefäße (Bone 1966, Greer-Walker und Pull 1975, Johnston et al. 1972, Johnston 1981). Ein dritter Fasertyp, der sowohl Mitochondrien als auch Glycogen-Granula beinhaltet, ist als Mischtyp beschrieben. Aufgrund des histochemischen Verhaltens sind diese drei Muskelfasertypen auch in anderen Vertebraten mit rot (R), weiß (W) und pink (P) bezeichnet.

In Abbildung 2.5. sind Muskelfasern der Schnauzenorganmuskulatur dargestellt und die drei Fasertypen gekennzeichnet. Morphologisch liegt bei der dorsalen und lateralen Muskulatur des Schnauzenorgans eine zumeist zonale Aufteilung der Muskelfasern vor, wobei der weiße Fasertyp in den dorsalen Bündeln weniger häufig bis gar nicht vorkommt. Der Anteil weißer Fasern nimmt von dorsal nach ventral und medial zu und nach lateral ab. Die ventrale Muskulatur hingegen ist nur durch weiße Fasern geprägt (Abb.2.5. A). Die einzelnen weißen Muskelfasern sind meist größer als diejenigen des roten Fasertyps. In den lateralen Faserbündeln sind einige Gruppen aus roten Fasern umringt von pinken Fasern und nach medial von wenigen weißen Fasern begrenzt (Abb.2.5. B). Die nach ventral streckenden,



lateralen Muskelfaserbündel sind durch rote Fasern geprägt und nicht zoniert (Abb.2.4., 2.5. A). In den dorsalen Bündeln dominiert der rote und pinke Fasertyp (Abb.2.4. i).

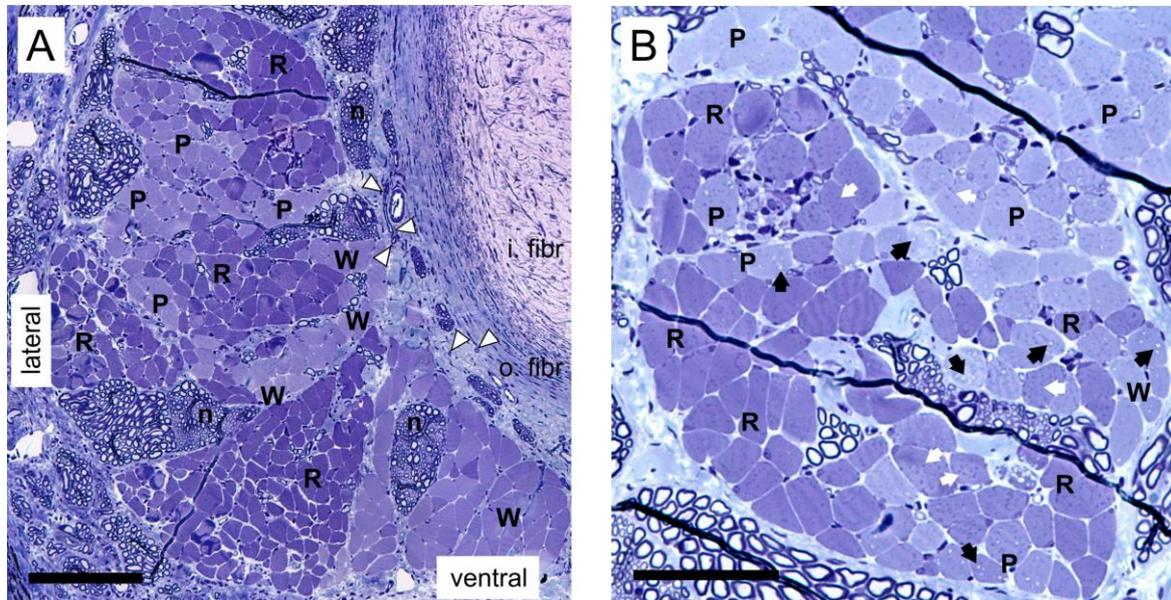


Abb.2.5. Lichtmikroskopische Aufnahmen von Querschnitten der Muskulatur im Schnauzenorgan (Toluidin-Blau-Färbung). **A:** laterale (grün) und ventrale (blau) Muskelfaserbündel. Das ventrale Bündel wird durch weiße Muskelfasern (W) dominiert. In den lateralen Faserbündeln liegt überwiegend eine zonale Anordnung von weißen, pinken (P) und roten Muskelfasern (R) vor. Große Nervenbündel (n) liegen medial und lateral der Muskelfaserbündel, einige Nervenbündel durchziehen die Muskelstränge. Nervenfasern, die sich innerhalb des äußeren Faserrings des Faserstabs erstrecken, sind durch weiße Pfeilspitzen markiert. **B:** laterale Muskulatur in höherer Auflösung. Weiße Pfeile deuten auf mitochondriale Strukturen innerhalb der Muskelfasern, schwarze Pfeile zeigen auf intrazelluläre Granula. Schnittdicke: 1µm, Skale: 500µm.

2.3.2. Bewegungen des Schnauzenorgans

Anhand der Videoanalysen und während zahlreicher Verhaltensbeobachtungen, die z.T. schon im Vorfeld im Rahmen von Verhaltensstudien zur Futtersuche und Orientierung durchgeführt wurden (von der Emde et al. 2008), wurde festgestellt, dass *Gnathonemus petersii* häufig starke und umfangreiche Schnauzenorganbewegungen zeigt. Die Motorik des Schnauzenorgans ist durch vier Grundbewegungen gekennzeichnet: Extension, Flexion, Lateralflexion (Abduktion) und Rotation. Bei allgemeinen Schwimmbewegungen wird das Schnauzenorgan in einer Grundstellung gehalten, bei der es dorsal und lateral gestreckt und an der Basis leicht nach ventral gebeugt



ist. Das Schnauzenorgan ist in dieser Position als Verlängerung der nasalen Hautoberfläche zum Grund gerichtet (Abb.2.6. A-C). Hierbei wurde ein Winkel zwischen 50° und 60° zur Oberfläche des Grundes bestimmt (von der Emde et al. 2008, persönliche Beobachtungen). Zudem ist vermehrt ein annähernd horizontales, nahezu periodisches Hin- und Herschwingen des Schnauzenorgans zu beobachten. Nähern sich die Tiere einem Objekt von besonderem Interesse, wird das Schnauzenorgan durch intensiveres Hin- und Herschwingen mit erhöhter Frequenz bewegt und Objekte durch ein anschließendes Umfahren mit dem Schnauzenorgan untersucht und geprüft. Dabei ist eine Kombination aus Flexion und Lateralflexion sowie eingeschränkter Rotation des gesamten Schnauzenorgans zu beobachten. Beim Anschwimmen eines Objektes befindet sich das Schnauzenorgan in gestreckter Position oder in leichter Beugstellung. Das Schnauzenorgan wird hierbei über die gesamte Länge leicht bogenartig gekrümmt (Abb.2.6. C) oder nur am distalen Ende stärker gebeugt. Aus dieser Position heraus wird es zum Umfahren eines Objektes bilateral gebeugt, entweder über die gesamte Länge (Abb.2.6. D) oder nur der distale Abschnitt (Abb.2.6. E,F, Pfeil). Dabei werden Objekte häufig mit der lateralen und dorsalen Oberfläche (Abb.2.6. J, Pfeil) des distalen Schnauzenorganabschnittes leicht berührt. Es ist häufig zu beobachten, dass insbesondere laterale Abschnitte des Schnauzenorgans in einer Auf- und Abbewegung an Objekten vorbei geführt werden. Seltener wird die Oberfläche von Objekten mit der ventralen Seite der Schnauzenorganspitze abgetastet und näher inspiziert.

Mit Blick auf die Kraftübertragung bei den Bewegungen, scheint die Beugung an der Basis und im mittleren Abschnitt des Schnauzenorgans am stärksten zu sein. Eine Totalflexion, bei der das gestreckte oder leicht gebeugte Schnauzenorgan an der Basis stark nach ventral gekrümmt wird, ist kurz andauernd. Diese Bewegungsform kommt vor, wenn das Schnauzenorgan beispielsweise über im Wasser schwebende Objekte hinweg bewegt, um Kanten herum gebogen oder ein Futterobjekt vom oder aus dem Grund heraus befördert wird (Abb.2.6. J,K). Bei allgemeinen Schwimmbewegungen ist eine Totalflexion nicht zu beobachten. Eine ebenso starke Lateralflexion und Extension wird gar nicht ausgeführt.

Eine Abfolge von Flexions- und Lateralflexionsbewegungen mit abschließender Streckung entspricht einer Rotation und ist häufig bei der Manipulation von Futterobjekten oder anderen Gegenständen wie Steinen zu



beobachten (Abb.2.6. G-I). Eine Rotation des Schnauzenorgans erfolgt oft nur bei Streckung im mittleren Abschnitt und wird lediglich an der Basis des Schnauzenorgans ausgeführt. Ihr Bewegungsumfang ist eingeschränkt. Es handelt sich um eine unvollständige Kreisbewegung, die nach dorsal nicht geschlossen wird. Eine hierfür erforderliche Dorsalflexion beziehungsweise Hyperextension an der Basis des Schnauzenorgans ist nicht zu beobachten. Die Kreisbewegung wird durch eine Streckung des Schnauzenorgans beendet, bei der es in einigen Fällen zu einer kurz andauernden Hyperextension des distalen Abschnittes kommen kann (Abb.2.6. L, Pfeil), zum Beispiel wenn Objekte vom Boden gewirbelt werden (Abb.2.6. G,H).

Das Schnauzenorgan wird jedoch nicht nur zur näheren Untersuchung und Manipulation von Objekten eingesetzt, sondern auch bei der Interaktion mit anderen Individuen. Die Tiere berühren andere Individuen häufig mit dem Schnauzenorgan, indem sie das jeweils andere Tier kurz anstoßen oder leicht an ihm entlang streifen. Dabei wird das Schnauzenorgan zum Teil kräftig und nur kurz nach lateral gebeugt und das andere Tier mit der dorsolateralen Oberfläche des distalen Schnauzenorganabschnittes oder nur mit Spitze berührt. Der Kontakt erfolgt oft schlagartig und bewirkt ein spontanes Zurückweichen des anderen Individuums. Am häufigsten sind diese Interaktionen bei der Fütterung zu beobachten oder wenn die Tiere offensichtlich auf Futtersuche sind. Nachdem ein Wasserwechsel und eine dadurch bedingte Umstrukturierung der sich im Aquarium befindlichen Elemente wie Versteckmöglichkeiten und Pflanzen durchgeführt wurde, treten ebenfalls verstärkte Interaktionen zwischen den einzelnen Tieren auf.

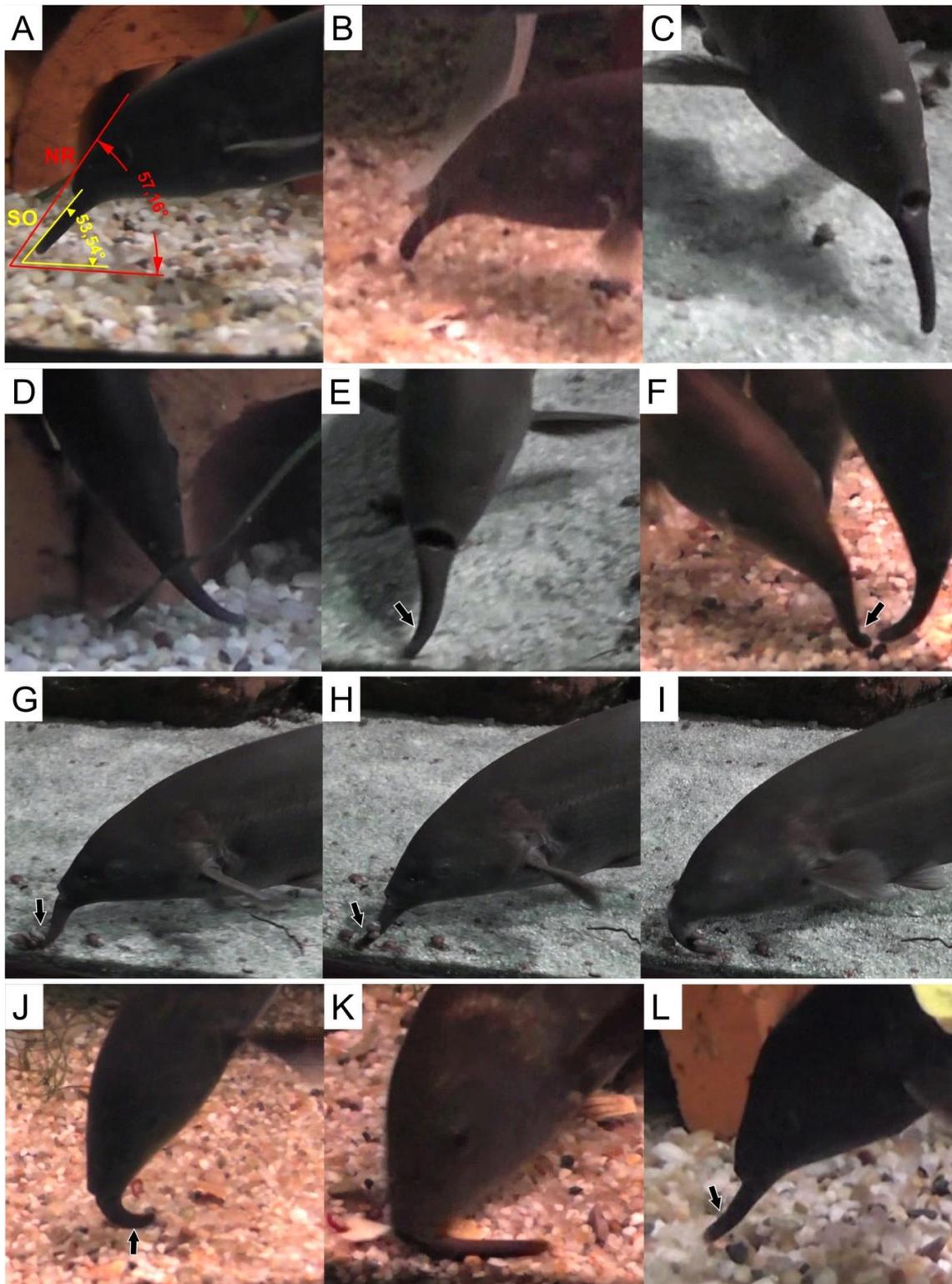


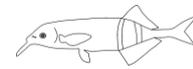
Abb.2.6. Motorik des Schnauzenorgans. Videoframes zeigen verschiedene Bewegungsformen des Schnauzenorgans in unterschiedlichen Situationen. **A:** Grundstellung des gestreckten Schnauzenorgans während normaler Schwimmbewegungen in lateraler Ansicht. Eingezeichnet ist der Winkel der beiden elektrozepativen Foveae relativ zum Grund, das Schnauzenorgan (gelb) und die Nasalregion (rot). Beide sind in einem Winkel zwischen 50° und 60° zum Grund gerichtet. **B und C:** Grundstellung des Schnauzenorgans mit leichter Flexion nach ventral. **D:** Lateralflexion des Schnauzenorgans bei intensiverem Explorationsverhalten. Die distale, laterale Oberfläche des Schnauzenorgans berührt leicht die Oberfläche des Grundes. **E:** Lateralflexion mit leicht gebeugtem distalen Schnauzenorganabschnitt (Pfeil). **F:** Flexion des gestreckten



Schnauzenorgans mit stark lateral gebeugter Spitze, die die Oberfläche des Grundes berührt (Pfeil). **G-I:** Flexion des gestreckten Schnauzenorgans mit Hyperextension des distalen Abschnittes (Pfeil) und anschließender Lateralflexion. Durch die schaufelartige Bewegung des Schnauzenorgans werden die auf dem Grund liegenden Steine manipuliert und aufgewirbelt. **J:** Totalflexion des leicht gekrümmten Schnauzenorgans mit Berührung des Grundes über die dorsale Schnauzenorganfläche (Pfeil). **K:** Totalflexion des gestreckten Schnauzenorgans bei der Aufnahme von Futterobjekten vom Grund. **L:** Extension mit überstreckter Schnauzenorganspitze (Pfeil) während normalem Explorationsverhaltens. Die ventrale Fläche der Schnauzenorganspitze wird über den Grund geführt und berührt die Oberfläche flüchtig. In F, J und K sind Bildszenen während einer Fütterung dargestellt.

2.3.3. Nerven

Die Strukturanalysen und Präparationen haben gezeigt, dass große Nervenäste in das Gewebe des Schnauzenorgans ziehen. In den histologischen Schnittpräparaten als auch in der dreidimensionalen Rekonstruktion des Schnauzenorgans wird deutlich, dass sich die versorgenden Nerven vor Eintritt in das Schnauzenorgan in mehrere größere Äste aufzweigen. Einige ziehen zwischen der ventralen Muskulatur und dem Faserstab nach distal ins Schnauzenorgan und zweigen sich im weiteren Verlauf noch stärker auf. In Abbildung 2.2. ist zu sehen, dass sie nach dorsolateral am Faserstab entlang ziehen und sich in die Muskulatur und teils durch die Muskelfaserbündel hindurch zur Haut erstrecken. Einige Nervenfasern sind aber auch innerhalb des fibrösen Gewebes im äußeren Faserring des Faserstabs zu beobachten (Abb.2.5. A, Pfeilspitzen). Eine Vielzahl von Nervenästen liegt oberflächlich zwischen Muskulatur und Haut und ist zum Teil schon an der Basis des Schnauzenorgans stark aufgezweigt. Diese, zumeist zur Haut ziehenden Fasern, sind aufgrund der Vielzahl und der starken Verzweigungen nur teilweise rekonstruiert. Anhand der 3D-Rekonstruktion wird deutlich, dass sich die Nervenäste von ventrolateral nach dorsal erstrecken (Abb.2.2. B,C). In den lichtmikroskopischen Aufnahmen können sie als immer feiner werdende Faserbündel zur Haut verfolgt werden. Am distalen Ende des Schnauzenorgans ist das innere Gewebe durch den Faserstab und von zahlreichen Nervenbündeln geprägt, die sich zu allen Seiten aufteilen und in die Haut ziehen (Abb.2.2. A,B Ausschnitt I). Die Muskelfasern erstrecken sich nicht bis zur Spitze des Schnauzenorgans.



2.3.4. epidermale/subepidermale sensorische Strukturen

Elektrorezeptoren

Die Analysen der histologischen Präparate haben ergeben, dass sich in der Haut des Schnauzenorgans eine Vielzahl rezeptiver Strukturen befindet. Die am häufigsten vorkommenden Rezeptororgane sind die elektrorezeptiven Mormyromasten (Abb.2.4. i, mo). Neben diesen wurden weitere, zu den elektrorezeptiven Organen zählende Strukturen identifiziert, die Ampullenorgane (Abb.2.4. iii, am). Sie zeichnen sich durch einen zur Oberfläche offenen Kanal (ca) aus, der durch die oberen beiden Epidermisschichten zieht und an dessen basalem Ende mehrere sensible Zellen (sc) sitzen. Sie sind, wie die sensiblen Zellen der Mormyromasten, von akzessorischen Zellen (ac) umgeben. Zusammen bilden sie ein zwiebelartiges, knollenförmiges Organ, das nach basal von der Basalmembran abgegrenzt wird. Die genaue Morphologie der Ampullenorgane in der Haut des Schnauzenorgans ist im Zuge dieser Studie nicht untersucht worden. Es ist dennoch ein starkes Vorkommen an Ampullenorganen im Schnauzenorgan zu beobachten gewesen, wobei ihre Anzahl zur Spitze des Schnauzenorgans hin zuzunehmen schien. Die Ampullenorgane sind über die gesamte Haut des Schnauzenorgans verteilt. Lediglich in der Haut am anterioren Ende des Schnauzenorgans wurden keine Ampullenorgane beobachtet, sondern ausschließlich Mormyromasten. Die Verteilungsdichte ist nicht bestimmt worden, da die Elektrorezeptoren nicht im Vordergrund der Untersuchungen standen.

freie Neuromasten

Die Abbildung 2.4. ii und C zeigt einen von mehreren, vermutlich freien Neuromasten, die in der Haut des Schnauzenorgans identifiziert wurden. Seine Morphologie entspricht der in früheren Studien bereits beschriebenen. Mehrere zentrale, birnenförmige sensorische Zellen (sc) sind umgeben von akzessorischen Zellen (ac), die von den unteren beiden Epidermisschichten gebildet werden. Der gesamte Neuromast wölbt sich kuppelartig in die epidermalen Schichten hinein und ist nach innen hin von der Basalmembran abgegrenzt. Unterhalb des rezeptiven Organs ziehen Nervenfasern zwischen die Stützzellen und nehmen am basalen



Ende Kontakt zu den sensorischen Zellen auf. An der Außenseite der Haut ziehen die Stützzellen dicht zusammen und bilden an der Oberfläche eine Pore, durch die eine Cupula hinausragt. Die sensiblen apikalen Enden der sensorischen Zellen strecken mittig in die Cupula hinein und stehen so mit der Außenwelt in Kontakt. Die einzelnen freien Neuromasten des Schnauzenorgans lagen beidseitig ventrolateral im vorderen Abschnitt des Schnauzenorgans. Sie schienen in einer Linie von rostral nach kaudal angeordnet zu sein und wurden niemals an anderen Positionen wie beispielsweise der dorsalen oder auch ventralen Seite des Schnauzenorgans beobachtet.

taktile/mechanosensitive Rezeptoren

In der Haut distal am Schnauzenorgan wurden auf dorsaler Seite zwischen den mehrheitlich vorkommenden Mormyromasten weitere epidermale Strukturen oder Organe identifiziert. In den lichtmikroskopischen Präparaten wird deutlich, dass dünn myelinisierte Nervenfasern in diese Strukturen hinein ziehen und auch enden. Ich gehe daher davon aus, dass es sich um sensible, vermutlich taktile, Strukturen handelt. In Abbildung 2.4. i sind zwei dieser Rezeptoren markiert und in Abbildung 2.4. B vergrößert dargestellt. In den Schnitten ist zu erkennen, dass sich die Basalmembran in die untersten beiden Hautschichten (Stratum basale (SB), Stratum spinosum (SS)) einstülpt und die Nervenenden umschließt. Die Nervenenden sind leicht gewunden und knicken apikal ab. Sie sind von Stützzellen, Faserstrukturen und von Melanophoren umgeben, die aus der Dermis mit in die Kapsel einwandern. Die Kapsel orientiert sich geneigt zur Hautoberfläche und scheint eine längliche Form zu besitzen. Um welchen Typ Rezeptororgan es sich handelt, ist nicht eindeutig klar. Ich kann ausschließen, dass es sich hierbei um Merkel-Tastkörperchen handelt, da Merkel-Zellen als gesonderte Zellen in der Epidermis liegen und nur innerhalb der basalen Zellschicht vorkommen. Nervenenden ziehen bis zur Basalmembran und nehmen über eine größere Synapse Kontakt zur Merkelzelle auf. Das ist bei den in der Haut des Schnauzenorgans zu findenden Strukturen nicht der Fall.



2.4. Diskussion

2.4.1. Der Bewegungsapparat

knöcherne Elemente des Unterkiefers

Die Beschreibungen der knöchernen Elemente des Unterkiefers entsprechen im Wesentlichen der von Mikuryja (1972). Er definierte jedoch anstelle des Articulare ein vergrößertes Angulare. Zudem hat er das Zungenbein in drei mittlere Teile untergliedert, räumt aber ein, dass das bezahnte ‚Basihyoid‘ eigentlich nicht bei Mormyriden vorkommt. Ich habe mich daher an den anatomischen Beschreibungen von Gregory (1933) orientiert und die entsprechende Nomenklatur übernommen. Gregory präsentierte zudem eine genaue Darstellung des Schädels von *Gnathonemus curvirostris* Boulenger (Syn: *Campylomormyrus curvirostris*), ein Vertreter der Mormyriden mit einer stark verlängerten Schnauzenstruktur. Sie ist vergleichbar mit den Schädelstrukturen von *Gnathonemus petersii*, mit der Ausnahme, dass bei *Campylomormyrus* der gesamte Gesichtsschädel kurvig nach ventral verlängert ist, also auch Oberkieferstrukturen betroffen sind.

Faserstruktur

Im Gegensatz zu früheren Autoren, die die innere Stabstruktur des Schnauzenorgans als knorpelig beschrieben haben (Harder 1968, Srivastava 1977), konnte ich belegen, dass es sich nicht um Knorpel handelt, da keine Knorpelzellen durch die histologischen Färbungen nachweisbar waren. Die zwei Gewebeschichten aus unterschiedlichen Faserstrukturen und Fibroblasten bilden eine funktionelle Einheit. Ähnlich den Bandscheiben zwischen den Wirbeln der Wirbelsäule höherer Vertebraten verleiht der weiche innere Kern des Faserstabs dem gesamten Schnauzenorgan eine hohe Flexibilität. Er ist komprimierbar und bewirkt, dass das Schnauzenorgan in alle Richtungen gebogen werden kann. Aufgrund der elastischen Fasern besitzt der innere Kern eine Eigenelastizität, wodurch das Schnauzenorgan stets in seine Grundstellung zurückkehrt. Unterstützt wird das durch den faserdichten Außenring. Er sorgt zum einen für Stabilität und dient der Verankerung der Sehnen



der Muskulatur. Auf der anderen Seite verleiht die ringförmige Anordnung der straffen Fasern dem gesamten Faserstab eine gelenkige Funktion, was die verschiedenen Bewegungsformen ermöglicht. Physiologisch könnte man diese Struktur mit einem Kugelgelenk vergleichen, da das Schnauzenorgan ebenfalls über 3 Bewegungsachsen verfügt.

Das Schnauzenorgan ist physiologisch ähnlich dem beweglichen und rüsselartigen Fortsatz des Stachelaals (Teleostei: Mastocembelidae), der als sensorisches Organ dem Aufspüren und Aufsammeln von Nahrungsobjekten dient (Roberts 1980, Nelson 2006). Es handelt sich bei dieser ‚Tentakel‘ um eine Verlängerung der Oberlippe sowie Nasenregion, die am Supraethmoidale des Nasendachs ansetzt. Im Inneren befindet sich ebenfalls ein flexibler Gewebestab, der anders als beim Schnauzenorgan aus einer zellreichen Knorpelsubstanz besteht (Abb.2.7. schwarzer Pfeil) (Benjamin und Sandhu 1990). Die Verbindung mit dem Knochen ist ein echtes, synoviales Gelenk, das durch einen Gelenkspalt und seitlich führender Bänder gekennzeichnet ist. Beim Schnauzenorgan wird die Verbindung mit dem Kieferknochen hingegen durch ein unechtes, fibröses Gelenk ohne Gelenkspalt hergestellt.

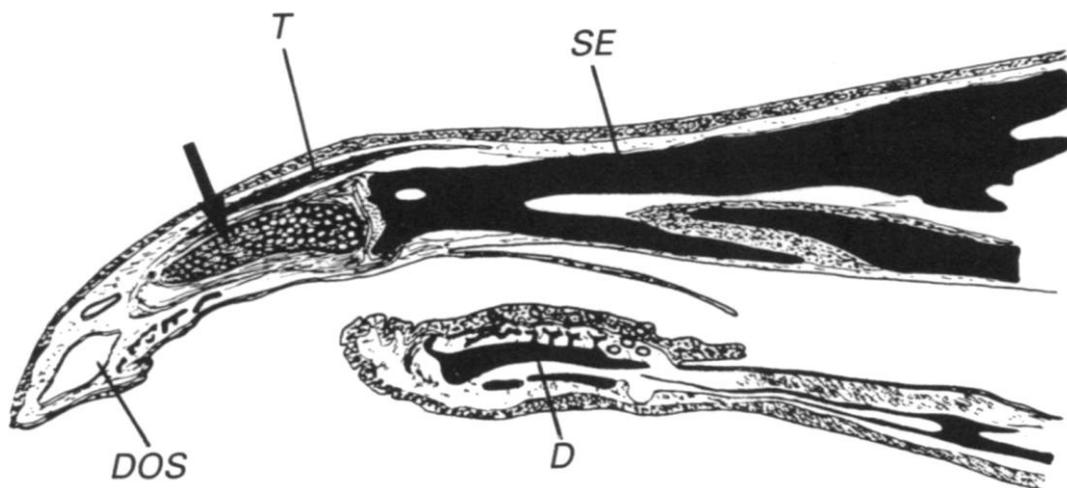


Abb.2.7. Schematische Darstellung eines Sagittalschnittes durch die anteriore Kopfregion bei *Macragnathus siamensis*. Der schwarze Pfeil deutet auf den elastischen und zellreichen Knorpelstab der ‚Tentakel‘, der mit dem Supraethmoidale (SE) des Nasendachs artikuliert. Die lange Sehne (T) des A1 Adductor mandibulae setzt am Perichondrium an. Dentare (D), Nasengang (DOS) (aus Benjamin und Sandhu 1990).



2.4.2. Schnauzenorganmuskulatur und Motorik

Muskulatur

Zur vorderen, oberflächlichen mandibulären Muskulatur gehört bei Fischen und höheren Vertebraten der M. intermandibularis anterior et posterior. Der Intermandibularmuskel verläuft mesial zwischen den Mandibeln und hat eine transverse Faserausrichtung. Beide Muskelanteile sind für viele Teleostier beschrieben, auch bei verschiedenen Mormyriden (*Mormyrus niloticus*) (Diogo 2008). In *Mormyrops deliciosus* und auch bei *Gnathonemus petersii* ist der anteriore Intermandibularmuskel jedoch nicht identifiziert worden (Mikurya 1972). In meinen Präparaten von *Gnathonemus petersii* konnte ich ebenfalls keinen querverlaufenden Muskel im vorderen Unterkieferabschnitt beobachten und bestätige die Annahme von Mikuryja, dass es den anterioren Teil des Intermandibularmuskels bei *Gnathonemus* nicht gibt. Mikuryja gibt zudem an, dass die Schnauzenorganmuskulatur allein von dem sich teilenden posterioren Intermandibularmuskel gebildet wird. Dem widersprechen meine Beobachtungen. In meinen Präparaten sind eindeutig Faserzüge zu erkennen, die am anterioren Ende des Dentare entspringen und somit nicht dem posterioren Intermandibularmuskel angehören können. Ich schlussfolgere daher, dass es sich bei dem dorsal und lateral ins Schnauzenorgan ziehenden prämandibulären Muskel um einen weiteren, mandibulären Muskel handelt, der anatomisch mit dem beim Menschen und bei Haussäugetieren am Kinn ansetzenden Musculus mentalis vergleichbar ist (Diogo et al. 2008). Der M. mentalis gehört zur mimischen Muskulatur und ist für die Bewegungen der Unterlippe und der Haut am Kinn zuständig. Er inseriert dort direkt in das Corium der Haut und schiebt beispielsweise die Unterlippe hoch. Auch bei *Gnathonemus petersii* handelt es sich bei der Kinnmuskulatur um Faserzüge, die direkt an den Bindegewebsstrukturen unter der Haut und des Faserstabs des Schnauzenorgans ansetzen. Die Kontraktion der verschiedenen Faserzüge führt vermutlich auch hier zu einer Verschiebung des Bindegewebes und somit zu einer Dorsalextension, Lateralflexion (Abduktion) sowie das wieder Heranziehen (Adduktion) des Schnauzenorgans.

Die ventrale Muskulatur im Schnauzenorgan ist dem M. intermandibularis posterior zuzuordnen, der in Fischen gemeinsam mit dem M. interhyoideus als Protraktor des Zungenbeins bzw. Kiemendeckels fungiert. In Mormyriden ist diese



Funktion nicht bestätigt, da kein M. interhyoideus beschrieben ist (Diogo 2008). In *Gnathonemus petersii* zieht der M. intermandibularis posterior vom Dentare zum Interoperculum. Aus diesem Verlauf lässt sich eine Protraktion des Operculums herleiten. Für die Faserzüge, die ventral bis ins Schnauzenorgan führen, kann diese Funktion jedoch nicht gelten. Es ist zu vermuten, dass der M. intermandibularis posterior in *Gnathonemus* zweigelenkig aufgebaut ist und somit am Interoperculum eine Protraktion und am Schnauzenorgan eine Retraktion hervorruft und dadurch eine Flexion bewirkt.

Hinsichtlich der Fasertypen konnte ich die drei bei Fischen auftretenden Formen identifizieren. Weiße (schnelle) und rote (langsame, tonische) Muskelfasern dominieren die Muskulatur bei niederen Vertebraten und Fischen. Bei Fischen tritt entlang des Körperstamms zu 70-90% weiße Muskulatur auf und bis zu 10% rote Muskulatur entlang eines lateralen Streifens. Zwischen beiden liegt bei vielen Fischarten noch ein intermediärer Typ (pink) (Sänger und Stoiber 2001, Kiesling et al. 2006). Physiologische Untersuchungen der Schwimmmuskulatur beim Blauen Sonnenbarsch (*Lepomis macrochirus*) haben gezeigt, dass bei spontanen und schnellen Schwimmbewegungen vor allem die weißen Fasern aktiv sind und ihre Aktivität, bei andauernden und langsameren Bewegungen, reduziert ist (Jayne und Lauder 1994). In diesen Phasen kontrahiert die rote Muskulatur stärker.

Die dorsale und laterale Schnauzenorganmuskulatur wird durch rote und pinke Fasern dominiert, was vermuten lässt, dass die Streck- und seitlichen Beugebewegungen durch langsame, ständig kontrahierende Fasern ausgeführt werden. Diese Annahmen entsprechen dem Bewegungsbild des Schnauzenorgans, das sich in ständig gestreckter oder leichter Beugstellung befindet. Vermutlich wird diese Bewegung vor allem durch die nach ventral ziehende, laterale Muskulatur ausgeführt, die ausschließlich aus roten Fasern besteht. Während die Tiere ihre Umgebung untersuchen, schwenken sie das Schnauzenorgan innerhalb eines Winkels von $108^{\circ} \pm 44$ permanent hin und her und erhöhen die Frequenz bei Vorhandensein externer Stimuli wie Futterlarven (von der Emde et al. 2008). Das spricht für tonisch aktive Muskulatur. Der ventrale Muskel besteht ausschließlich aus weißen, schnellen Muskelfasern und führt wahrscheinlich die Totalflexion aus, die spontan und kurz andauernd ist. Eine anhaltende Totalflexion ist möglicherweise aufgrund der schnellen Ermüdung weißer Muskelfasern nicht zu beobachten. Die Streckung aus der Flexionsbewegung erfolgt vermutlich einerseits durch die



Eigenelastizität des Faserstabs, der bei Entspannung der Flexoren passiv in seine Grundstellung zurückkehrt und andererseits durch die Kontraktion der dorsalen Schnauzenorganmuskulatur. Ich nehme an, dass diese als Antagonist zur ventralen Muskulatur fungiert.

Motorik

Die Motorik des Schnauzenorgans lässt sich durch vier Grundbewegungen beschreiben, die Extension, Flexion, Lateralflexion und Rotation. Beim Anschwimmen oder während normalem Explorationsverhalten ist das Schnauzenorgan vollständig gestreckt oder zusätzlich an der Basis leicht gebeugt, wodurch die Spitze des Kinnfortsatzes in Richtung von Objekten exponiert oder auf den Grund gerichtet ist (Hollmann et al. 2008). Bei näherer Inspektion von Objekten werden die Bewegungsabläufe komplexer. Häufig ist zu beobachten, dass die nach proximal führende, laterale Fläche des Schnauzenorgans an Objekten entlang hin und her bewegt (analog der lateralen ‚*va et vient*‘-Bewegung, Toerring und Belbenoit 1979) und auch um Kanten herum gebeugt wird. In diesen Fällen kommt es zumeist auch zu leichten Berührungen der Objektoberfläche. Ich gehe davon aus, dass die verschiedenen Schnauzenorganbewegungen primär der Objektdetektion und -identifizierung im Zuge der aktiven Elektroortung dienen. Es ist nachgewiesen, dass der elektrische Fluss zur Schnauzenorganspitze hin kanalisiert wird und Potentialänderungen des lokalen EODs, die Objekte nahe des Schnauzenorgans hervorrufen, hier am stärksten wahrgenommen werden (Pusch et al. 2008). Ich vermute dennoch, dass das Berühren der Objekte und das Umfahren der Kanten zusätzliche, möglicherweise haptische Impulse liefern, die eine genauere Diskriminierung unterstützen könnten.

Verglichen mit dem in alle Richtungen beweglichen Elefantenrüssel, ist die Motorik des Schnauzenorgans nicht derart ausgeprägt. Den Elefantenrüssel bewegen etwa 150000 Muskelbündel, die sowohl longitudinal, radiär als auch transvers verlaufen (Shindo und Mori 1956, Shoshani und Eisenberg 1982, Shoshani 1998, Shoshani und Marchant 2001). Auf diese Weise wird ein extrem geschicktes Tasten und Manipulieren ermöglicht. Mit Hilfe des Rüssels können Elefanten zum Beispiel Nahrungsobjekte greifen und direkt in die Mundhöhle befördern. *Gnathonemus* ist es nicht möglich, Nahrungsobjekte mit dem Schnauzenorgan zu



greifen und in das Maul zu führen. Kleinere Objekte können aber durchaus gezielt manipuliert und bewegt werden, ähnlich wie der Mensch die Hand beziehungsweise die Finger einsetzt. Ich vermute, dass das Fehlen von quer- und radiärverlaufenden Muskelfasern ein Grund für die vergleichsweise eingeschränkten Bewegungen ist.

Die Motorik des Schnauzenorgans ist in vielen Aspekten mit der menschlichen Finger II-V vergleichbar (Abb.2.8.). Die Finger können über die beiden Interphalangealgelenke und das Metacarpophalangealgelenk gebeugt und gestreckt werden. Wie beim Schnauzenorgan ist eine eingeschränkte Rotation der Finger II-V nur im Fingergrundgelenk möglich, da nur dieses ein Kugelgelenk ist (Landsmeer 1955, Taylor und Schwarz 1955, Smith et al. 1964, Berme et al. 1977). Die Motorik der Finger wird stark durch extrinsische Muskulatur übertragen, die im Unterarm liegt und mit langen Sehnen dorsal und ventral in die Finger strahlt. Zusammen mit intrinsischen, kurzen Handmuskeln werden die Beugung und Streckung der Finger koordiniert, wobei die stärkste Kraftübertragung am Fingergrundgelenk und am proximalen Interphalangealgelenk erfolgt. An diesen beiden Gelenken setzen die meisten Anteile der Strecker- und Beugersehnen der Finger an (An et al. 1985, Fowler und Nicol 2000, Hu et al. 2014). Alle Fingergelenke sind lateral durch starke Bandstrukturen umgeben, wodurch eine Lateralflexion eingeschränkt nur im Grundgelenk möglich ist (Taylor und Schwarz 1955, Berme et al. 1977). Ein vergleichbares Bild ergibt die Anatomie des Schnauzenorgans, dessen Basis und mittlerer Abschnitt von weiten, seitlichen Band-/Sehnenstrukturen geprägt ist. Im Gegensatz zum menschlichen Finger wird das Innere des Schnauzenorgans nicht von knöchernen Elementen gebildet und es bestehen keine echten Gelenke, wodurch eine Lateralflexion über die gesamte Länge des Schnauzenorgans möglich ist.

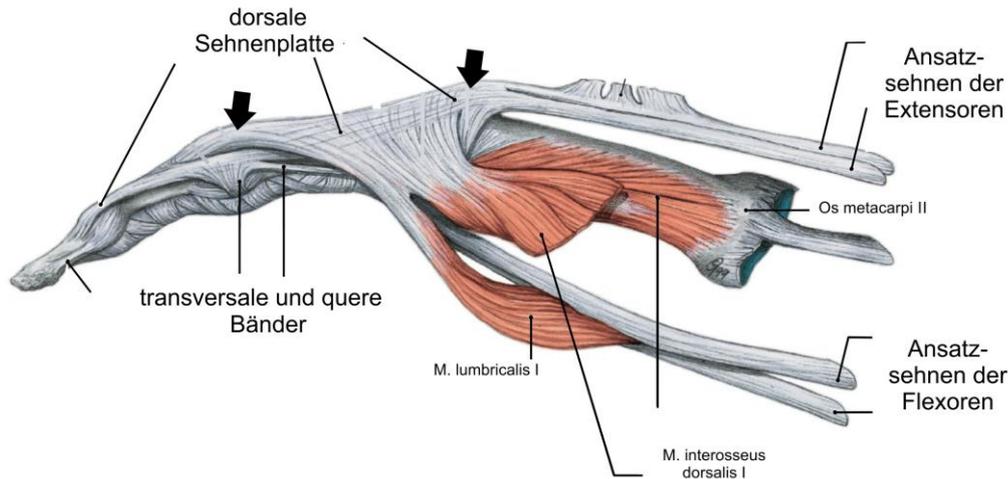


Abb.2.8. Anatomie des menschlichen Zeigefingers in Lateralansicht. Dorsal ziehen die Sehnen der Streckermuskeln in eine nach anterior bis zum Endglied des Fingers verlaufende Sehnenplatte (Aponeurosis dorsalis). Die Stärke der dorsalen Sehnen ist über dem Metacarpophalangeal- und dem proximalen Interphalangealgelenk sehr ausgeprägt (schwarze Pfeile). Ventral ziehen die Sehnen der Flexoren. Lateral und ventral überspannen zusätzliche Bänder die Fingergelenke (verändert nach Tillmann et al. 2010).

2.4.3. sensible Strukturen

Elektrorezeptoren

Bereits in früheren Untersuchungen wurde in der Haut des Schnauzenorgans eine überdurchschnittlich hohe Dichte an Elektrorezeptoren festgestellt (Harder 1968, von der Emde und Schwarz 2001, Hollmann et al. 2008, Amey-Özel et al. 2012). Im Fokus dieser Studien standen insbesondere die Mormyromasten, die als rezeptive Organe der aktiven Elektrorezeption gelten. Ihre Dichte ist in den distalen Abschnitten des Schnauzenorgans besonders hoch und es liegt eine starke neuronale Innervation sowie Repräsentation der Mormyromasten vor. Diese Ergebnisse führten unter anderem zu dem Schluss, dass das Schnauzenorgan eine Fovea für das System der aktiven Elektrorezeption ist (von der Emde und Schwarz 2001, 2002, von der Emde 2006, Bacelo et al. 2008, Hollmann et al. 2008, von der Emde et al. 2008, Amey-Özel et al. 2012). Nur wenige Studien wurden zu den auch im Schnauzenorgan vorkommenden Ampullenorganen durchgeführt. Ich konnte im Zuge dieser Studie jedoch zeigen, dass in der Haut des Schnauzenorgans neben den Mormyromasten zahlreiche Ampullenorgane vorkommen. Als rezeptive Organe



der passiven Elektroortung dienen sie primär dem Aufspüren lebender Objekte und der Orientierung. Sie sind hochempfindlich für sehr niedrige elektrische Impulse unter 10Hz (Murray 1960, Engelmann et al. 2010), die durch aktive Systeme lebender Organismen hervorgerufen werden. Szabo ging in einer Studie von 1970 auf eine mögliche weitere Funktion der Ampullen ein, die Mechanorezeption. Leichte Berührungen der Hautoberfläche oder das passive Bewegen des Schnauzenorgans führten zu gesteigerter Aktivität der Ampullenorgane. Welche genaue Funktion die Ampullenorgane im Zusammenhang mit der Elektrorezeption über das Schnauzenorgan als elektrosensitive Fovea haben, ist an dieser Stelle noch unklar. Ebenfalls offen bleibt die Frage, ob sie als mechanosensitive Organe eine Rolle bei der Wahrnehmung von Berührungsreizen spielen.

Taktile Rezeptoren/Mechanorezeptoren

In der Haut des Schnauzenorgans habe ich Strukturen beobachtet, die ich aufgrund ihrer Morphologie den freien Neuromasten und somit mechanorezeptiven Organen zuordnen würde. In Fischen sind nur wenige Arten von Rezeptororganen für die Wahrnehmung mechanorezeptiver beziehungsweise taktiler Reize beschrieben. Die bekanntesten Organe sind die Neuromasten des mechanorezeptiven Seitenliniensystems. Kanalneuromasten sind sensible Strukturen unterhalb der Epidermis, die innerhalb eines Kanalsystems angeordnet sind. Diese Kanäle ziehen vor allem entlang der lateralen Körperoberfläche nach kaudal und von lateral nach frontal am Kopf (Dijkgraaf 1963, Schwartz 1965). Ihr Verlauf orientiert sich anhand der knöchernen Strukturen des Körperstamms wie der Wirbelsäule und des Schädels. Neben den Kanalneuromasten kommen über die gesamte Körperoberfläche verteilte, freie Neuromasten vor, der zweite mechanosensitive Rezeptortyp des Seitenliniensystems. Sie liegen innerhalb der Epidermis oder ragen kuppelartig aus ihr heraus und bilden bei Knochenfischen und auch Amphibien eine gallertartige Cupula aus, die die sensiblen Zellen mit ihren Härchen überlagert (Münz 1979, Webb 2013). Freie Neuromasten sind meist in Reihen oder Gruppen angeordnet und kommen am Rumpf auf den Schuppen vor, die den nach kaudal führenden Kanal bedecken (Engelmann et al. 2002a). Beide Zelltypen sind spezifisch sensibel für leichte Strömungsänderungen des Wassers und reagieren auf lokal einwirkenden Druck (Engelmann et al. 2002a, Kasumyan 2003, Bleckmann und



Zelick 2009). Das Seitenliniensystem dient unter anderem der räumlichen Orientierung (Montgomery et al. 1997, Mogdans und Bleckmann 1998) und der Futtersuche (Schwartz 1965), indem die Tiere die Quellen bestimmen können, von denen Wasserwellen ausgehen (Vogel und Bleckmann 2001).

Die Rezeptorstrukturen, die ich im Zuge meiner Untersuchungen beobachtet habe, sitzen seitlich am Schnauzenorgan und entsprechen dem Basistyp freier Neuromasten, die in die Epidermis eingesenkt sind (Gérard 1940, Kasumyan 2003). Wahrscheinlich nehmen sie dort auftretende Strömungseffekte wahr. Es handelt sich um einzelne Organe, weshalb ich davon ausgehe, dass sie keine entscheidende Funktion bei der Orientierung anhand der Strömungsänderungen des Wassers haben. Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass die freien Neuromasten Bewegungen des Wassers wahrnehmen können, die durch Objekte in nächster Umgebung verursacht werden. Sie könnten eine unterstützende Funktion bei der Objektsuche über die aktive und passive Elektroortung haben.

Um sicher zu stellen, dass es sich tatsächlich um Neuromasten handelt, müsste eine detaillierte Untersuchung der neuronalen Innervation erfolgen, indem die zentralen Projektionsgebiete bestimmt werden. Aus den Studien zum Seitenliniensystem der Fische ist bekannt, dass primäre sensorische Information der Seitenlinienorgane in der Kopfregion über den anterioren Seitenliniennerv zum anterioren Kern des Rhombenzephalons ventral des kaudalen Lobus gelangen sowie zur anterioren Eminentia granularis des Zerebellums (Maler et al. 1973). Die Markierungen der peripheren Nerven des Schnauzenorgans haben nur sehr schwache und schwer auswertbare Färbungen innerhalb dieser Kernbereiche ergeben, sodass ich hierzu keine verlässliche Aussage treffen kann.

Zu den taktilen Rezeptoren zählen außerdem freie Nervenendigungen, die in weiten Netzwerken durch die unteren Hautschichten ziehen und dort auf Berührungsreize oder Stimuli durch leichten Druck reagieren (Kotrschal et al. 1993). Am Kopf sind es primär trigeminale Nervenfasern, die frei endend die sensible Hautoberfläche versorgen und Sinnesqualitäten wie Berührung, Schmerz und Temperatur übermitteln. Die freien Nervenenden, die aus der Unterhaut in die Epidermis ziehen, sind nach dem Durchtritt durch die Basalmembran meist nicht myelinisiert und sehr fein im Durchmesser (Whitcar 1952). In lichtmikroskopischen Präparaten sind sie daher nur selten sichtbar. Auch in meinen Präparaten konnte ich keine entsprechenden Nervenenden bestimmen. Unterhalb der Basalmembran der



Epidermis zogen aber zahlreiche, zum Teil sehr kleine Nervenfasern entlang der gesamten Hautoberfläche des Schnauzenorgans. Ich vermute, dass es sich hierbei auch um frei endende Fasern handelt.

Ein weiterer Rezeptortyp, den ich in der Haut des Schnauzenorgans identifiziert habe, gehört möglicherweise der gesonderten Gruppe taktiler Rezeptoren an, die von einer Membran und Stützzellen eingekapselt sind. Dazu zählen bei Vertebraten die Meissner-Tastkörperchen, Krause-Endorgane, Ruffini-Tastkörperchen und die Vater-Pacini-Tastkörperchen (Cauna und Ross 1960, Srinivasan et al. 1990, Zimmermann et al. 2014). Diese Rezeptortypen liegen unterhalb der Epidermis, zum Teil bis in tiefere Schichten des Unterhautgewebes. Die in dieser Studie identifizierten Rezeptorstrukturen lagen zwar innerhalb der Epidermis, waren aber durch die Basalmembran zu den epithelialen Zellen hin abgegrenzt und scheinen eingekapselt zu sein. Es handelt sich möglicherweise um einen, den Krause-Endorganen oder Meissner-Tastkörperchen ähnlichen Typ Rezeptor. Beide Rezeptortypen zeichnen sich dadurch aus, dass sich feine Nervenfasern in der Kapsel knäuelartig oder stapelförmig anordnen und die Endorgane innerhalb einer Papille in die Epidermis ragen. Krause-Endorgane reagieren vor allem auf leichte Berührungen und Vibrationen mit niedrigen Frequenzen zwischen 10-100Hz (Smith 2008). Bei Meissner-Körperchen liegt die Frequenz mit 10-50Hz noch etwas tiefer. Sie sind für leichte, dynamische Druckänderungen über die Hautoberfläche sensibel und detektieren zum Beispiel Gleitbewegungen von Objekten. Da in der vorliegenden Studie keine physiologischen Untersuchungen der Nervenfasern und ihrer Qualitäten durchgeführt wurden, kann ich bezüglich der Zuordnung der von mir beobachteten Strukturen nur eine Vermutung anstellen. Offen bleibt auch die Frage, warum diese Rezeptoren nur an der dorsalen Oberfläche zu finden sind.

Betrachtet man die Bewegungsformen des Schnauzenorgans und seinen Gebrauch, während die Tiere die Umgebung erkunden, fällt auf, dass das Schnauzenorgan in vielen Situationen mit der dorsalen Fläche voran geführt wird. Objektoberflächen werden oft intensiver mit der dorsolateralen Seite des Schnauzenorgans berührt. Diese Berührungen sind meist sehr dynamisch und leicht und führen weniger häufig durch höheren, statischen Druck zu einer Biegung des Schnauzenorgans. Ich nehme daher an, dass die Tiere auf diese Weise die Textur der Objekte, aber auch deren Position relativ zum Schnauzenorgan erfassen und



somit zusätzliche Objekteigenschaften wahrnehmen. Die Position am Schnauzenorgan direkt könnte speziell dann interessant sein, wenn zum Beispiel Mückenlarven als Fluchtreaktion beginnen zu zucken und dem ‚Griff‘ des Schnauzenorgans entweichen.

In der humanen Haut zählen Merkel-Zellen noch zu den häufigsten Tastrezeptoren. Sie wurden auch in einigen Fischen beschrieben (Lane und Whitear 1977, Whitear und Lane 1981). Merkel-Zellen bestehen aus speziellen, kugelförmigen Zellkörpern mit kleineren Fortsätzen und liegen in der Basalzellschicht der Epidermis. Sie stehen über synaptische Kontakte mit einer Nervenfaser in Verbindung und gehören nicht zu den eingekapselten Rezeptororganen. Da die Strukturen, die ich in der Haut des Schnauzenorgans bei *Gnathonemus* beobachtet habe, eingekapselt sind und es kein gesonderter Zelltyp innerhalb der Basalzellschicht ist, schliesse ich aus, dass es sich um Merkel-Zellen handelt.

III. Neuronale Bahnen – periphere Projektionen

Inhalte des Kapitels III wurden in folgender Literatur publiziert:

Amey-Özel M, von der Emde G, Engelmann J, & Grant K. 2015. More a finger than a nose: the trigeminal motor and sensory innervation of the Schnauzenorgan in the elephant-nose fish, *Gnathonemus petersii*, Journal of Comparative Neurology 523(5):769-789.



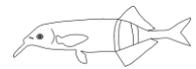
3. Sensorik und motorische Steuerung des Schnauzenorgans – periphere Projektionen

3.1. Einleitung

Das Schnauzenorgan, der Kinnfortsatz, des schwach elektrischen Fisches *Gnathonemus petersii* (Günther 1862, Mormyridae) ist eine Art mobile Sonde, die zum Scannen der Umgebung und im Zuge der aktiven Elektroortung zur Nahfelduntersuchung verwendet wird (von der Emde und Bleckmann 1998, von der Emde und Schwarz 2002, Engelmann et al. 2008). Das Schnauzenorgan wird bei der Inspektion von Objekten, insbesondere deren Konturen, und bei der Futtersuche schwingend hin und her bewegt, teilweise rotierend am Objekt vorbei- und herangeführt. Nicht selten berühren die Tiere die Objekte mit dem Schnauzenorgan, was mit dem Gebrauch des Fingers beim Menschen oder den Affen, oder auch mit dem der Barthaare vieler Säugetiere verglichen werden kann.

Der Kinnfortsatz von *Gnathonemus petersii* weist morphologisch verschiedene Gewebe auf. Im Inneren befindet sich eine flexible, stabähnliche, fibröse Struktur, die von Muskeln und Nervenfasern umgeben ist (siehe Teil II dieser Arbeit). Die Muskeln sind von dorsal nach ventral in mehreren Paketen organisiert (Srivastava 1977, 1979, Amey-Özel und von der Emde 2010). Im äußeren Epithelium des Schnauzenorgans sitzen einige Hundert Elektrozeporen, was unter anderem zur Hypothese führte, dass das Schnauzenorgan eine Fovea für das elektrosensorische System ist (von der Emde and Schwarz 2001, 2002, von der Emde 2006, Babelo et al. 2008, Hollmann et al. 2008, von der Emde et al. 2008, Amey-Özel et al. 2012). Zwei sehr große Nervenstränge innervieren das Schnauzenorgan, welche vom anterioren elektrosensorischen Seitenliniennerv, dem Trigemini und möglicherweise auch vom Fazialis-Nerv abzweigen (Stendell 1914, Harder 1968, Maler et al. 1973, Szabo und Libouban 1979).

Über die elektrosensitive Oberfläche werden die resistiven und kapazitiven Eigenschaften naher Objekte während der aktiven Elektroortung wahrgenommen. Hierbei nimmt der Fisch die lokalen Änderungen in dem vom elektrischen Organ produzierten elektrischen Feld auf. Pusch und Kollegen (2008) haben gezeigt, dass, wenn das Schnauzenorgan auf ein Objekt zubewegt wird, diese Bewegung einen



Re-Orientierungseffekt auf das elektrische Feld hat. Es bewegt sich mit dem Schnauzenorgan mit. Die elektrorezeptive Fovea wird dadurch immer optimal zum Gradienten des über die Fiscoberfläche zurückfließenden Stroms ausgerichtet, wobei die Felddichte im vorderen Kopfbereich am höchsten ist. Schnelle Orientierungsbewegungen des Schnauzenorgans führen auf ein unbekanntes Objekt hin oder davon weg. Dieses stereotype Verhalten kann experimentell durch eine spontane und deutliche Änderung des Widerstandes oder der Kapazität eines nahen Dipolobjektes ausgelöst werden, was wiederum zu einer sogenannten ‚Schnauzenorgan-response‘ führt (Engelmann et al. 2009).

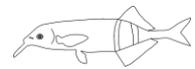
Mormyromasten sind die im Schnauzenorgan am häufigsten vorkommenden Elektrorezeptoren (Stendell 1916, Szabo 1965, Harder 1968, Bacelo et al. 2008, Hollmann et al. 2008) und sind die perzeptiven Organe für die aktive Elektroortung (Meyer und Bell 1983, Bell 1986, Bell et al. 1989, Bell 1990). Die periphere Verteilung sowie zentrale Repräsentation dieser Rezeptoren wurde durch mehrere Autoren beschrieben (z.B. Harder 1968, Maler et al. 1973, Bacelo et al. 2008, Hollmann et al. 2008). Demgegenüber gibt es nur wenige Informationen über die Funktion und zentrale Repräsentation der trigeminalen Rezeptoren des Schnauzenorgans, die somatosensorische Eindrücke wie Tasten, Propriozeption oder andere Modalitäten wahrnehmen. Obwohl die Muskeln von Fischen keine Muskelspindeln wie die von Säugetieren aufweisen, wurden von Srivastava (1977, 1979) sowohl Rezeptoren in den Sehnen als auch freie Nervenendigungen in den Muskeln des Schnauzenorgans beschrieben. Von Faverger (1981) wurde zudem propriozeptive Aktivität im Trigemini-Nerv des Schnauzenorgans abgeleitet, die Informationen über Position und Geschwindigkeit der Schnauzenorganbewegungen vermittelte. Die neuronale Bahn somatosensorischer Information des Körpers und des Kopfes ist bei Säugetieren und dem Menschen gut untersucht und führt über primäre Verarbeitungsstufen in Kernen des dorsalen Horns, über thalamische Kerne bis in den sensorischen Kortex (Abaira und Ginty 2013). Bei Fischen, insbesondere bei *Gnathonemus petersii*, gibt es nur wenige Untersuchungen zum haptischen System.

In diesem Teil der Studie soll daher mit Hilfe von Markierungen der peripheren Nerven und neurohistologischen Methoden zum Nachweis neuronaler Marker die motorische Innervation des hochbeweglichen Kinnfortsatzes genauer untersucht werden. Außerdem werden die primären Terminationsgebiete der trigeminalen



III. Periphere Projektionen

sensorischen Bahn analysiert und bestimmt. Dabei sind Aspekte der Zellmorphologie, der topographischen Organisation sowie Repräsentation von besonderem Interesse. Das ist ein erster Schritt hin zum Verständnis der multimodalen sensorischen Repräsentation (elektrosensorisch und trigeminal) des Schnauzenorgans im Gehirn sowie der neuronalen Bahnen, die Perzeption und Aktion verschalten.



3.2. Material und Methoden

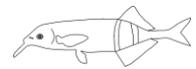
3.2.1. Versuchstiere

Für die Untersuchungen zu den motorischen und primären sensorischen Projektionen des Schnauzenorgans unter Verwendung neuronaler Marker wie Neurobiotin, Biocytin sowie biotinyliertes Dextran wurden 17 Versuchstiere der Spezies *Gnathonemus petersii* verwendet. Sie wurden artgerecht und möglichst stressfrei in Gruppen in 120l Aquarien gehalten. Der Leitwert des Wassers betrug 100-150 μ S, wobei die Aquarien mit Kies und diversen Holz- und Pflanzenteilen ausgestattet waren. Die Tiere wurden als Wildfänge von den Tierhändlern Aquaristik Glaser (Frankfurt) und Aquarélite (Auffargis, Frankreich) bezogen. Die Haltungsbedingungen entsprachen den europäischen Richtlinien von 2010 (Directive 2010/63/EU).

3.2.2. Nervenpräparation und *In-vivo* Injektion

Für die Untersuchung der trigeminalen Innervation des Schnauzenorgans wurden die Tiere durch Immersion in MS 222 (Ethyl 3-aminobenzoate methane-sulfonic acid, Acros Organics, New Jersey oder Sigma-Aldrich, St. Louis, USA: 0.2g/l) initial betäubt. Nach Ausbleiben von Reaktionen auf Stress auslösende Stimuli wurde die Betäubung durch intra-bukkale Perfusion mit Sauerstoff angereichertem Wasser (60ml/min) und herabgesetzter Konzentration von 0,05g/l-0,06g/l MS 222 fortgesetzt.

Für die Markierungen der Nervenstränge, die in das Schnauzenorgan ziehen, wurde bei 11 Individuen ventrolateral zur Maulöffnung (Abb.3.1. Punkt ‚B‘) und proximal an der Unterseite des Schnauzenorgans (Abb.3.1. Punkt ‚C‘) ein kleiner Einschnitt in die Haut und die darunter liegenden Muskeln durchgeführt. An dieser Position verlaufen einige Nervenbündel sehr nahe der Hautoberfläche sowie tiefer zwischen den Muskeln. Die zahlreichen Faserbündel bilden mehrere größere bis große Nervenäste. Sie ließen sich den beiden, in dieser Studie untersuchten Haupthirnnerven zuordnen. Dabei gehören die sehr oberflächlich verlaufenden Stränge in großen Anteilen dem anterioren elektrosensorischen Seitenliniennerv



(NLLa) an, und die vor allem tief verlaufenden Stränge sind dem Trigemini-Nerv (NV) zuzuordnen. Da die primären Terminationsgebiete des elektrosensorischen Seitenliniennervs bekannt waren, wurden diese Nervenäste als Kontrolle ebenfalls markiert.

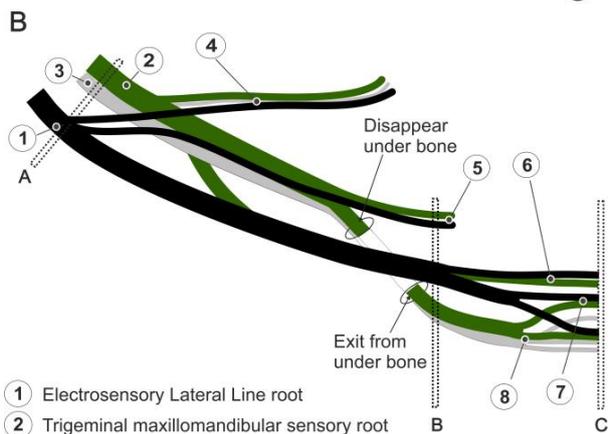
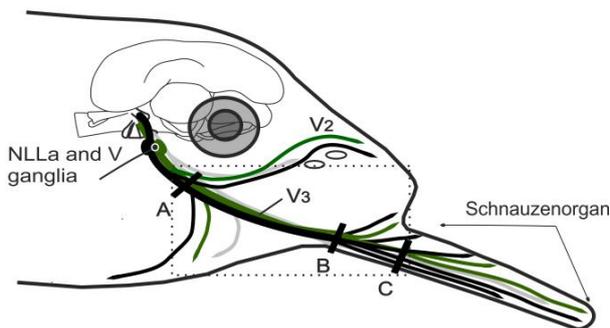
Für die Versuche, bei denen die Trigemini-Anteile des Schnauzenorgans mit denen des gesamten Unterkiefers und des vorderen Gesichtsbereichs verglichen werden sollten, wurde bei weiteren 6 Individuen der trigeminale Nervenstrang proximal zur Nervenwurzel markiert (Abb.3.1. Punkt ‚A‘). An dieser Position verlaufen neben dem Strang des anterioren Seitenliniennervs der maxillare (V_2) sowie mandibulare Strang (V_3) des Trigemini-Nervs (NV). Es wurde ein horizontaler Einschnitt in die Haut ventrokaudal zum Auge vorgenommen und der laterale Augenmuskel von seiner Ansatzstelle verschoben, um die darunterliegenden Nervenstränge freizulegen. In allen Experimenten wurden die Nerven mit Hilfe einer Mikroschere durchtrennt und einige Kristalle des jeweiligen neuronalen Markers auf dem zentralen Nervenstumpf platziert. Die verwendeten Marker waren Biocytin (SIGMA B4261, Sigma-Aldrich, St. Louis, USA), Neurobiotin (Vector SP-1120, Burlingame USA) oder biotinyliertes Dextranamin (BDA MW 3000, Invitrogen, Darmstadt Germany). Nach 20 bis 30 Minuten wurden die Nervenenden mit in Ringer getränktem Gelfoam bedeckt und die Inzision mithilfe eines Fadens (Ethicon, Johnson and Johnson Medical, Norderstedt, Germany) genäht und verschlossen. Die Betäubung wurde beendet und auf sauerstoffangereichertes Wasser umgestellt. Sobald eine spontane Atmung und Bewegung zu beobachten war, wurde das Tier für 3 bis 4 Tage in ein Quarantänebecken überführt. In diesem Zeitraum sollte der neuronale Marker bis in entsprechende Hirnareale transportiert werden.

3.2.3. Fixierung der Präparate

Nach entsprechender Quarantänezeit wurden die Tiere erneut anästhesiert, zunächst durch Immersion in MS 222 mit einer Konzentration von 0,2g/l, anschließend über eine intra-bukkale Perfusion von MS 222 (0,1g/l). Diese wurde während der folgenden Fixierung zur weiteren Betäubung und Sauerstoffversorgung des Tieres aufrecht erhalten. Um spontane Reaktionen und Bewegungen auszuschließen, wurde dem Tier intra-peritoneal 0,1ml Flaxedil oder 0,1 bis 0,3ml 3%ige Curare-Lösung (Pancuroniumbromid) verabreicht. Für eine möglichst



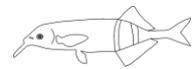
sorgsame und intensive Fixierung des Hirngewebes wurde nun eine intra-kardiale Perfusion durchgeführt. Hierfür wurden die Tiere ventral entlang der Bauchdecke eröffnet. Durch den Ventrikel wurde über einen kleinen Schnitt eine Perfusionsnadel bis in den Bulbus arteriosus geführt. Die Kontraktionsfähigkeit des Ventrikels blieb dabei erhalten. Über die Nadel konnten nun die entsprechenden Flüssigkeiten in den Kreislauf des Tieres eingebracht werden. Die Gefäßflüssigkeit wurde zunächst mit Hilfe einer Pumpe (Mini Pump variable flow, VWR International, Darmstadt) gegen 20 bis 40ml Ringerlösung für Süßwasserfische (Wolf 1963) ausgetauscht. Nachdem ein deutlicher Rückgang der Durchblutung zu beobachten war, wurden die Gefäße mit 70 bis 80ml Fixierlösung durchspült. Diese Lösung enthielt eine Mischung aus 2% Formaldehyd und 2% Glutaraldehyd oder 4% Formaldehyd, jeweils in 0,1M phosphatgepufferter Salzlösung (PBS, pH 7,4).



- ① Electrosensory Lateral Line root
- ② Trigeminal maxillomandibular sensory root
- ③ Trigeminal motor root
- ④ Electrosensory and trigeminal sensory root (V₂); probably with trigeminal motor fibers to the frontal head and nostrils
- ⑤ to lower jaw and skin around the mouth
- ⑥ to dorsal skin of the Schnauzenorgan
- ⑦ to dorso-lateral skin of the Schnauzenorgan until tip
- ⑧ to muscles and ventro-lateral skin of the Schnauzenorgan

bis 40ml Ringerlösung für Süßwasserfische (Wolf 1963) ausgetauscht. Nachdem ein deutlicher Rückgang der Durchblutung zu beobachten war, wurden die Gefäße mit 70 bis 80ml Fixierlösung durchspült. Diese Lösung enthielt eine Mischung aus 2% Formaldehyd und 2% Glutaraldehyd oder 4% Formaldehyd, jeweils in 0,1M phosphatgepufferter Salzlösung (PBS, pH 7,4).

Abb.3.1. A: *Gnathonemus petersii*, Fotografische Aufnahme des Kopfes mit Schnauzenorgan, darunter eine schematische Darstellung der peripheren Nerven (Trigeminus und elektrosensorischer Seitenliniennerv). Der maxillare Trigeminus-Ast (V₂) innerviert den vorderen Teil des Kopfes oberhalb des Mauls. Der mandibulare Ast des Trigeminus (V₃) innerviert hingegen das Schnauzenorgan und den Unterkiefer. Der Profundus-Ast (ophthalmisch, V₁) ist in diesem Schema nicht dargestellt. **B:** Eine detailliertere schematische Darstellung der trigeminalen und elektrosensorischen Nerven und der zwischen ihnen bestehenden Anastomosen. Kleinere Nervenstränge beinhalten sowohl Faszikel des fünften Hirnnervs als auch des elektrischen Seitenliniennervs. Die Balken ‚A‘, ‚B‘ und ‚C‘ deuten auf die Stellen, an denen der Marker zum Anfärben der neuronalen Bahn zum Gehirn aufgetragen wurde (nach Amey-Özel et al. 2015).

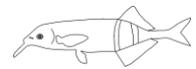


3.2.4. Histologie

Nachdem die Perfusion abgeschlossen war, wurde der Schädel der Tiere geöffnet und die Gehirne heraus präpariert. Hierbei wurde vor allem auf den Erhalt der markierten Nerven und deren zugehörigen Ganglien geachtet. Der Nervenkomplex des siebten und fünften Haupthirnnervs sowie des anterioren elektrosensorischen Seitenliniennervs wurde nahe dem Schädelknochen (Foramen trigemini) von den austretenden Nervensträngen abgetrennt, sodass eine Untersuchung des Gehirns mit anhängenden Nervenwurzeln und Ganglien möglich war. Die Wirbelsäule wurde auf Höhe des ersten bzw. zweiten Wirbelsäulensegmentes durchtrennt. Die Gehirne wurden im Folgenden für mindestens einen Tag in der jeweiligen Fixierlösung belassen, um eine vollständige Fixierung des Gewebes zu gewährleisten. Nach erfolgreicher Fixierung wurden Schnittserien der präparierten Gehirne von 30 bis 60µm dicken Schnitten angefertigt. Dies erfolgte entweder an kryostatisch behandelten oder nicht gefrorenen Gehirnen.

Für die Arbeit am Kryostat (Leica CM1850) wurden die Gehirne zu Beginn für einen Tag in 30%-ige Saccharose-Lösung in 0,1M Phosphatpuffer oder Fixierlösung überführt. Dies führte zu einer Anreicherung mit Zucker im Gewebe und einer damit einhergehenden Entwässerung, was wiederum die Zerstörung des Gewebes durch den Gefrierprozess verhindert (Kryoprotektion). Die Gehirne wurden stets mit dem rostralen Ende auf einen Objekthalter aufgesetzt und in vertikaler Position mit Kryomatrix (Shandon M-1 Embedding Matrix, Thermo Electron Corporation) fixiert. Im Kryostat wurden die Gehirne bei -18°C eingefroren. Anschließend konnten Schnittserien des gesamten Gehirns von 30µm Schnittdicke angefertigt werden, wobei die Schnitte auf Objektträger gezogen wurden. Für eine optimale Haftung der Schnitte wurden speziell behandelte Objektträger verwendet.

Alternativ wurden nicht eingefrorene Gehirne an einem Vibratom (Leica VT 1000M, Leica Biosystems GmbH, Nussloch oder Vibratome 1500 TSE Systems, Deutschland) geschnitten. Hierfür wurden die Gehirne mit Sekundenkleber ebenfalls mit dem rostralen Ende vertikal auf einem speziellen Objekthalter fixiert. Anschließend wurden die Gehirne mit einem Medium aus Gelatine und Albumin eingebettet. Die Lösung wurde tropfenweise über das Gehirn gegossen, bis eine dünne Schicht entstand. Zur Aushärtung des Einbettmediums wurden einige Tropfen 25%iges Glutaraldehyd hinzugegeben und das Präparat für einige Minuten bei 4 bis



8°C kühl gestellt. Der Vorteil dieses Mediums besteht darin, dass es sich auf Grund des Albumins mit der Gewebeoberfläche verbindet und somit beim Schneiden des Präparates die Hirnteile zusammenhält und den Verlust wichtiger Hirnstrukturen verringert. Nach Aushärten des Einbettmediums wurde der Objekthalter in einer Schale befestigt, die mit kalter Pufferlösung gefüllt wurde. Die Schale wiederum wurde mit destilliertem Eiswasser gekühlt. Das stabilisierte das Gewebe zusätzlich. Von kaudal nach rostral wurden nun 40 bis 60µm dicke Schnitte angefertigt, die zunächst in speziell hergestellten Auffangschalen in Pufferlösung überführt wurden.

Sowohl die gefrorenen als auch die nicht gefrorenen Hirnschnitte wurden für die folgende Nachweisreaktion für den neuronalen Marker mehrfach in Pufferlösung gewaschen und in einem letzten Schritt in 0,05M Tris-Puffer (TBS, pH 7,4) überführt. Eine kurze Alkohol-Serie von 10 Minuten in 50%igen, 15 Minuten in 70%igen und weiteren 10 Minuten in 50%igen Ethanol diente der Deaktivierung des Peroxidase-Enzyms im Gewebe. Nach erneutem Waschen in TBS erfolgte die Visualisierung der Markersubstanz durch Anwendung der ABC-Methode (VECTASTAIN Elite ABC Kit, Vector Laboratories, Burlingame, USA), wobei DAB (3,5-diaminobenzidine SIGMA D-5905, Sigma-Aldrich, St. Louis, USA) als Chromogen in der Peroxidase-Reaktion verwendet wurde. Hierbei wurden die Schnitte in einer ersten Phase in einer ABC-Lösung für 1 bis 2 Stunden bei Raumtemperatur inkubiert. Anschließend wurden die Hirnschnitte erneut mehrfach für 15 Minuten in TBS gewaschen. Für die zweite Phase der Nachweisreaktion wurden die Schnitte mit einer Lösung aus 0,1%igem DAB in 0,05M TBS bedeckt. Dieser Lösung wurde nun jeweils eine abgestimmte Menge an 2%igem Nickel-Ammonium-Sulfat und 2%igem Kobalt-II-Chlorid sowie zum Starten der Reaktion 0,6%igen Wasserstoffperoxid hinzugefügt. Nach 5 bis 10 Minuten war eine deutliche Reaktion durch die Verfärbung der markierten Nerven und Hirnregionen zu beobachten. Die Nachweisreaktion wurde durch sofortiges Spülen und Waschen der Schnitte mit TBS gestoppt.

Für eine genauere Zuordnung der markierten Hirnareale und für die anschließende morphologische Untersuchung wurde eine Nissel-Färbung durchgeführt. Dafür wurden die Schnitte entweder mit einer 1%igen Neutralrot-Lösung behandelt oder es wurde eine modifizierte Form der Klüver-Barrera-Technik (Klüver und Barrera 1953) angewendet. Hierbei wurden die Schnitte zunächst mit einer Lösung aus 0,05% Luxol-Fast-Blue (Sigma-Aldrich) in 100%igen Ethanol behandelt, indem die Objektträger in Luxol-Fast-Blue eingetaucht und bei 60°C für 1-

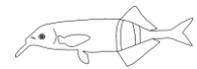


2 Stunden im Wärmeschrank aufbewahrt wurden (Kirsty Grant und Guillaume Hucher, persönliche Kommunikation). Diese Methode dient insbesondere dem Anfärben von myelinisierten Fasertrakten, die anschließend hellblau hervortreten. Nachdem die Schnitte etwas abgekühlt waren, wurden sie durch eine absteigende Alkoholreihe von 100% über 80% und 60% Ethanol in 0,1M Phosphatpuffer überführt. In einer zweiten Phase wurden die Präparate wie gewohnt mit einer 1%igen Neutralrot-Lösung behandelt, um auch hier die Zellkörper rot anzufärben. Diese Methode erlaubt es, Faserverläufe eindeutig von Zellkörpern oder ganzen Kernbereichen zu differenzieren.

3.2.5. Morphometrische Analyse und zentrale Repräsentation

In dieser Studie wurden die strukturelle und zelluläre Organisation des trigeminalen Ganglions (Ganglion Gasseri oder semilunare) und die Verteilung der primären Afferenzen, die in die einzelnen sensorischen Kerne des absteigenden trigeminalen Systems projizieren, untersucht. Es wurde außerdem eine nähere Differenzierung der Motoneurone des trigeminalen Motorkerns hinsichtlich ihrer Lage und Morphologie durchgeführt. Nachdem die hier untersuchten Nerven (NV, NLLa sowie NVII) und die zugehörigen Hirnbereiche markiert waren, wurden mit Hilfe eines Vibratoms Transversalschnitte der Gehirne und der Kranialwurzeln des trigeminalen, fazialen und anterioren elektrosensorischen Seitenliniennervs hergestellt. Um eine genauere Zuordnung der Ganglienzellen zu den entsprechenden Kranialnerven zu ermöglichen, wurde darauf geachtet, dass die Ganglien erhalten bleiben. Die Präparate wurden histologisch, wie bereits oben beschrieben, entwickelt.

Die folgenden Messungen wurden an digitalen Fotografien (Canon, EOS 300D, Krefeld) und mit Hilfe der Computersoftware *ImageJ* (v1.43u, National Institutes of Health Research Services Branch: <http://rsbweb.nih.gov/ij/>) vorgenommen. Die Fotografien wurden an einem Lichtmikroskop (Leica, Wetzlar, Deutschland) bei 5facher Vergrößerung aufgenommen. Die Bestimmung der Größe der Zellkörper der sensorischen Neurone in ihren Ganglien basierte einzig auf dem Durchmesser, da diese Zellkörper in Querschnitten im Allgemeinen rund erschienen. Die eher unregelmäßige Form und relative Größe der markierten Zellkörper der Motoneurone wurde ermittelt, indem eine Ellipse über das Soma der Zelle gelegt



wurde und deren größter und kleinster Durchmesser, Umfang und die entsprechende maximale Querschnittfläche durch die Software errechnet wurde. Die Vermessung der Zellkörper erfolgte immer an der Stelle, wo Zellkern und möglichst Nukleolus sichtbar waren.

Die relative Lage der Motoneurone in den unterschiedlichen Bereichen des Motorkerns wurde im Verhältnis zu den rostrokaudalen und ventrodorsalen Begrenzungen des Kerns bestimmt. Da jedoch der trigeminale Motorkern eine längliche Form und eine schräge Orientierung aufweist, war eine einfache Festlegung der ventrodorsalen Achse nicht möglich. Für eine genaue Bestimmung der Position einzelner Zellkörper legte ich daher eine ventrodorsale Referenzlinie entlang der Medianebene fest. Diese Referenzlinie durchläuft von der ventralen Hirnoberfläche den Ventrikel, wobei hier der Schnittpunkt 0 an jenem ventralen Punkt gesetzt wurde, an dem die Linie die ventrale Hirnoberfläche kreuzt. Der ventrale Punkt des Ventrikels wurde als Maximum einer 100% Skala festgelegt (Abb.3.3.).

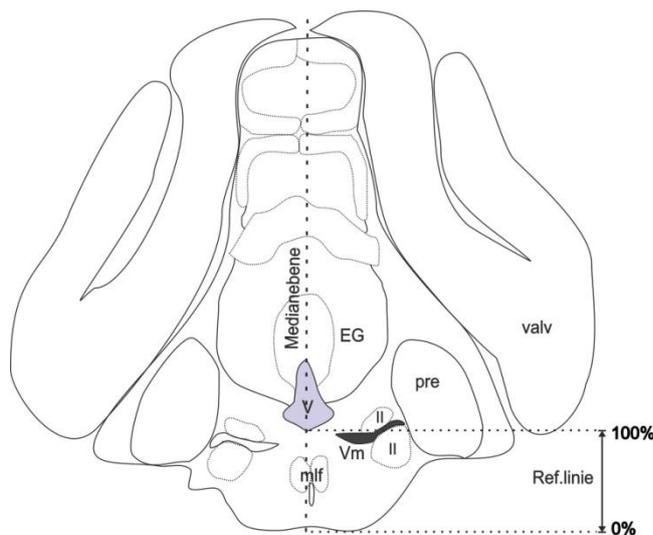
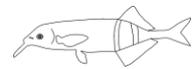


Abb.3.3. Schematische Darstellung eines Transversalschnitts durch rostrale Abschnitte des Rhombenzephalons bei *Gnathonemus petersii*. Markiert ist die Medianebene und die zur Positionsbestimmung der Motoneurone verwendete Referenzlinie. Diese erstreckt sich von der ventralen Hirnoberfläche (0%) bis zum ventralen Punkt des Ventrikels (100%).

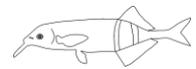
Um zu ermitteln, welche der gemessenen Parameter vorrangig die morphologischen Unterschiede zwischen den Motoneuronen beschreiben, wurde mit Hilfe des mathematischen Analyseprogramms *Matlab* (version 9: MathWorks, Natick, USA) eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt. Die Parameter waren Zelldurchmesser, die Fläche des Zellquerschnitts, der Zellumfang sowie die Positionen auf rostrokaudaler und ventrodorsaler Achse. Anschließend wurde mit denselben Parametern eine Cluster-Analyse durchgeführt, die eine Aussage über die Anzahl Cluster bzw. Zellgruppen zulässt, die unterschieden werden können.



Die zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im trigeminalen sensorischen System sollte durch die Messung der Querschnittfläche des jeweiligen Kerngebietes in jedem Hirnschnitt ermittelt werden, in dem Terminalien trigeminaler Afferenzen des Schnauzenorgans zu beobachten waren. Es wurden 4 Gehirne für diese Messungen verwendet, von denen wie oben beschrieben Transversalschnitte und digitale Fotoserien hergestellt wurden. Um die Querschnittfläche des Kerngebietes zu bestimmen, die Terminalien enthielt, wurde in jedem Schnitt mit Hilfe von *Image J* manuell eine Kontur gezogen, deren Fläche durch das Programm berechnet wurde. Vergleichend dazu wurde mit derselben Methode die Querschnittfläche des gesamten Kerngebietes ermittelt. Anschließend konnte die zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im trigeminalen sensorischen System relative (in Prozent) zur gesamten Kernfläche ermittelt werden.

Nomenklatur

In den folgenden Darstellungen von zentralen Strukturen wie Nerven und Hirnareale richtet sich die Nomenklatur im Wesentlichen nach den Bezeichnungen, die Meek et al. (1986 a,b), Maler et al. (1973) sowie Szabo et al. 1979 in ihren Arbeiten verwendet haben. Es kann aufgrund der von Autor zu Autor abweichenden Abkürzungen auch in der hier präsentierten Arbeit in einigen Fällen zu Abweichungen oder Änderungen kommen. Zur Erklärung der Abkürzungen verweise ich daher auf das beiliegende Abkürzungsverzeichnis.



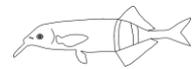
3.3. Ergebnisse

3.3.1. Allgemeine Anatomie der Nerven und der Ganglien

Die Nerven des fünften, siebten sowie elektrosensorischen Seitenliniennervs treten ventrolateral in den Hirnstamm ein. Szabo und Libouban (1979) sowie Bell (1981) haben beschrieben, dass diese Nerven dabei dicht beieinander liegen, wobei der vordere elektrosensorische Ast die Bahn des siebten, fazialen Nervs überlagert. Einige Autoren (Herrick 1901, Landacre 1910, Finger 1976) haben beim adulten Wels (*Ameiurus*) einen Zusammenschluss der drei Ganglien beschrieben. Eine solche Fusion konnte für *Gnathonemus petersii* nicht gezeigt werden. Die einzelnen Ganglien sind im parasagittalen Schnitt in Abbildung 3.4. als separate Strukturen dargestellt.

Das trigeminale Ganglion (Ganglion Gasseri oder semilunare) ist ein dualer Komplex bestehend aus einer Profundus Region (V_1) und einer überlappenden maxillo-mandibularen Region (V_2 und V_3) (Abb.3.4.). Eine detaillierte Beschreibung der somatotopen Organisation dieses Ganglions wurde von Kerem et al. (2005) für *Tilapia* (Teleostei) angefertigt. Nachdem die verwendeten Neuromarker in der aktuellen Studie auf die peripheren maxillaren und mandibularen Nervenäste des Trigemini gebracht wurden, konnte für *Gnathonemus petersii* gezeigt werden, dass sich markierte Ganglienzellen vor allem in den medialen und ventralen Bereichen des Ganglions verteilten. Es wurden keine markierten Zellen in dorsalen Bereichen des Ganglions gefunden. Da in dieser Studie der dorsale Nervenast niemals mit Neuromarkern behandelt wurde, kann davon ausgegangen werden, dass die dorsale Region des Ganglions den Profundus Ast des trigeminalen Nervs (V_1) repräsentiert (Abb.3.4. A, C).

Abbildung 3.4. C zeigt, dass die markierten trigeminalen Ganglienzellen eine runde Form besitzen und ungleichmäßig groß sind, mit Durchmessern von 10 bis 30 μm . Die Somata der Neurone sind relative eng gelagert und unterschiedlich stark mit Neutralrot gefärbt. Sie sind umgeben von Dendriten und Axone, die ebenfalls enorm in ihrer Dicke variieren und zusammen die maxillare und mandibulare Nervenwurzel bilden. Das anteriore elektrosensorische Ganglion (GELLa) liegt kaudal vom trigeminalen Ganglion (GV) und dorsal vom Ganglion des siebten Hirnnervs (GVII). Die elektrosensorischen Ganglienzellen liegen weniger eng gepackt



III. Periphere Projektionen

und haben einen regelmäßigen Durchmesser von $27 \pm 3,2 \mu\text{m}$. Ihr Zytoplasma färbte sich im Vergleich mit den trigeminalen Ganglienzellen regelmäßiger aber weniger intensive. Die Axone elektrosensorischer Ganglienzellen sind ebenfalls sehr einheitlich in Größe und Form. Dadurch sind die unterschiedlichen Ganglien sehr einfach zu unterscheiden.

Das am weitesten kaudal gelegene Ganglion ist das Fazialisganglion (Ganglion geniculum: GVII) des siebten Hirnnervs. Die fazialen Ganglienzellen konnten im Ganglion geniculum weder durch das Injizieren entsprechender Marker in die Nervenbündel im Schnauzenorgan direkt oder lateral zur Maulöffnung noch durch das Platzieren einiger Kristalle auf die Nervenäste unterhalb des Auges angefärbt werden. Die Zellen des fazialen Ganglions wurden mit Neutralrot unregelmäßig aber intensiv angefärbt. Sie sind ähnlich wie die trigeminalen Ganglienzellen eng gepackt, rund und variabel im Durchmesser ($9\text{-}28 \mu\text{m}$). Da neben den Zellen auch ihre zentralen sowie peripheren Fortsätze nie markiert wurden, konnte deren Durchmesser nicht ermittelt werden.

Distal zu den Ganglien verlassen die peripheren Nerven des trigeminalen, des anterioren elektrosensorischen Seitenliniennervs und des fazialen Hirnnervs den Schädel durch das sphenoide Foramen des alisphenoiden Knochens, posterior zur Augenhöhle.

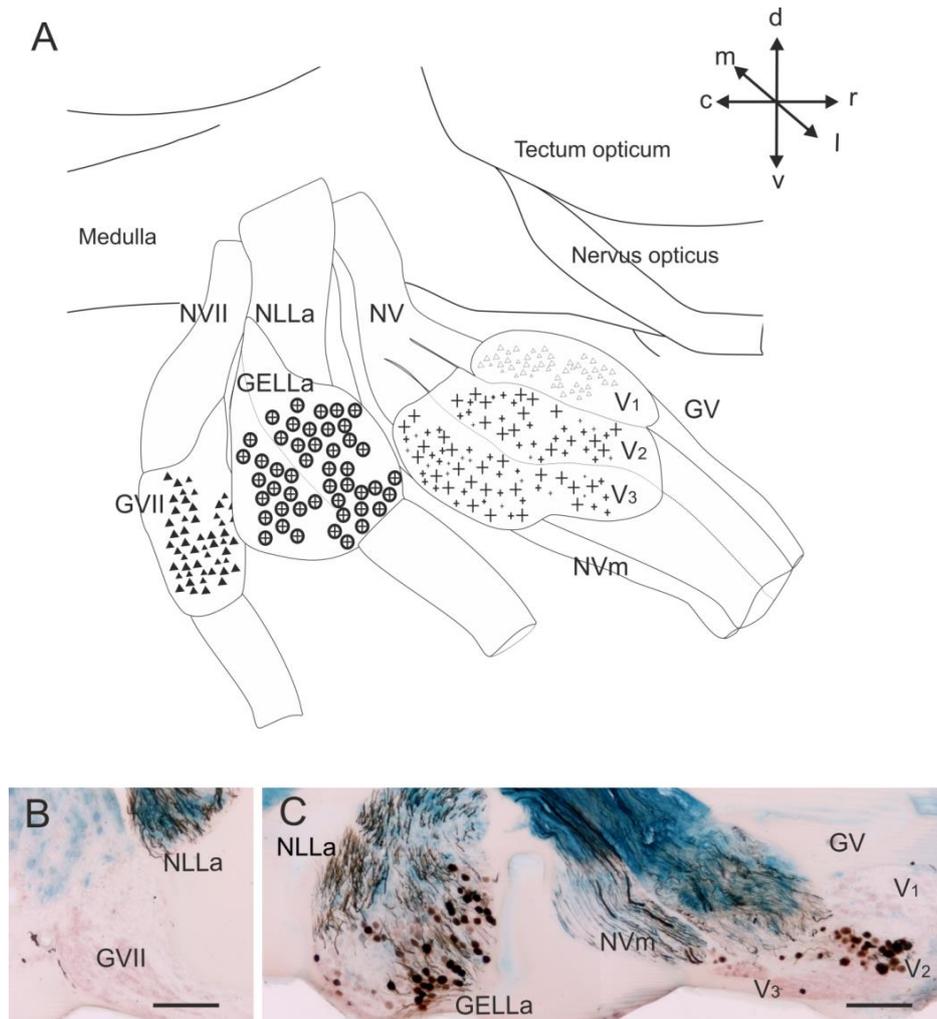
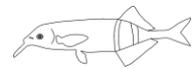
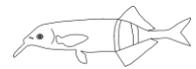


Abb.3.4. A: Schematische Darstellung der Ganglien des trigeminalen Kranialnerven (GV), des elektrosensorischen Seitenliniennervs (GELLA) und des fazialen Nervs (GVII). Das trigeminale Ganglion weist 3 Unterteilungen auf: die dorsale Profundus-Region (V₁), die mediale Maxillar-Region (V₂) und die ventrale Mandibular-Region (V₃). Aus diesen zweigen 3 zusammen verlaufende periphere Nervenstränge ab, dicht benachbart liegt der trigeminale Motornerv (NVm). **B,C:** Kluver-Barrera-Aufnahmen von angefärbten Ganglienzellen nach Markierung der Nerven an Punkt ‚A‘ in Abb.3.1. Es wurden nur in den Regionen V₂ und V₃ sowie im GELLA markierte Zellen nachgewiesen. Skale in B und C: 100µm (nach Amey-Özel et al. 2015).

3.3.2. Der periphere trigeminale Nerv

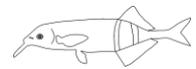
Der Trigemini-Nerv wurde bereits in vielen Vertebraten beschrieben und besteht aus 3 Komponenten: dem dorsalen Profundus-Ast (V₁, auch als ophthalmischer Nerv bezeichnet), dem medial gelegenen maxillaren Ast (V₂) und dem ventral verlaufenden mandibularen Ast (V₃) (Abb.3.4. A) (Berkelbach und van der Sprenkel 1915, Olszewski 1950, Joseph et al. 1968, Capra und Dessem 1992, Desfilis et al. 1998, Butler und Hodos 2005, Kerem et al. 2005). Alle drei Nervenäste



vermitteln sensorische Informationen aus verschiedenen Körperregionen. Der Profundus-Nerv innerviert die Augenregion, der maxillare Ast zweigt zu großen Anteilen in den Oberkiefer- und Nasenbereich und der mandibulare Strang zieht in die Unterkieferregion. Die Zellkörper der sensorischen Fasern der drei Komponenten liegen bei vielen Vertebraten auch im Ganglion in unterschiedlichen Bereichen, sind demnach somatotop verteilt (Kerem et al. 2005). Nach Verlassen des Ganglions treten die Dendriten aller afferenten Fasern gemeinsam durch eine Nervenwurzel in den Hirnstamm ein. Die trigeminalen Motorneurone verlassen den Motorkern (Vm) als motorische Nervenbahn (NVm) ventral zur sensorischen Bahn. Die Motorneurone laufen dicht am Ganglion Gasseri vorbei und verbleiben eng am mandibularen Nervenast. Bei *Gnathonemus petersii* innervieren beide Komponenten hauptsächlich den Unterkiefer, teilweise die Mundhöhle und die Zähne und die Haut und Muskeln des Schnauzenorgans.

Die grob anatomische Präparation des peripheren trigeminalen Nervenstranges zeigt, dass der mandibulare Nerv distal eng mit dem elektrosensorischen Seitenliniennerv in Richtung Schnauzenorgan verläuft und dass es in diesem Verlauf mehrere Schnittstellen zwischen beiden Strängen gibt. Einige kleinere trigeminale Nervenbündel zweigen vom Hauptstrang ab und verbinden sich mit dem elektrosensorischen Strang. Diese Anastomosen sind sehr ähnlich in den einzelnen untersuchten Individuen.

Abbildung 3.5. zeigt Histogramme der Faserdurchmesser und Bilder von Semidünnschnitten der entsprechenden Nerven. Sensorische und motorische Fasern des Trigeminus-Nervs sowie Fasern des elektrosensorischen Nervs zwischen den in Abbildung 3.1. gekennzeichneten Injektionsstellen ‚B‘ und ‚C‘ wurden gemessen. Die Verteilung der in schwarz gekennzeichneten Daten des sensorischen Trigeminus-Astes (V-sens) zeigt, dass er ein breites Spektrum unterschiedlich großer Fasern enthält. In der Verteilung dieser Fasern sind 3 Peaks erkennbar: bei $0,5\mu\text{m}$, $2,0\mu\text{m}$ sowie $3,2\mu\text{m}$ (Median $1,21\mu\text{m}$, Interquartilsabstand IQR $0,79$ bis $1,88\mu\text{m}$). Im Gegensatz dazu ist das Spektrum der elektrosensorischen Fasern (Abb.3.5. e-sens) gleichförmig (Median $4,23\mu\text{m}$, S.D. $0,6\mu\text{m}$). Die Unterschiede zwischen diesen beiden Verteilungen korrelieren mit den zuvor beschriebenen unterschiedlichen Verteilungen hinsichtlich der Größen der Ganglienzellen beider Nerven. Trotz der Anastomosen, die im Verlauf der beiden Nerven vom Gehirn in Richtung Schnauzenorgan zu beobachten sind, können die häufig zusammenliegenden



Faszikel des elektrosensorischen sowie des trigeminalen Nervs aufgrund ihrer verschiedenen Größenspektren voneinander unterschieden werden.

Dicht neben dem gesamten mandibulären Nervenstrang verläuft der motorische Ast des Trigeminus-Nervs. Er durchtritt gemeinsam mit einem größeren Strang sensorischer Trigeminus-Fasern den Mandibel-Knochen des Unterkiefers bevor diese zusammen in die innere Muskulatur des Schnauzenorgans eintreten. Die Axone der Motorfasern sind groß und sehr regelmäßig im Durchmesser (Abb.3.5. V-motor), durchsetzt von einigen kleineren Axonen (Median 4,44 μm , IQR 3,44 bis 5,1 μm). Das Spektrum der gemessenen Durchmesser zeigt einen deutlichen Peak bei 4,5 μm , wobei es möglicherweise noch einen zweiten bei ca. 2 μm gibt.

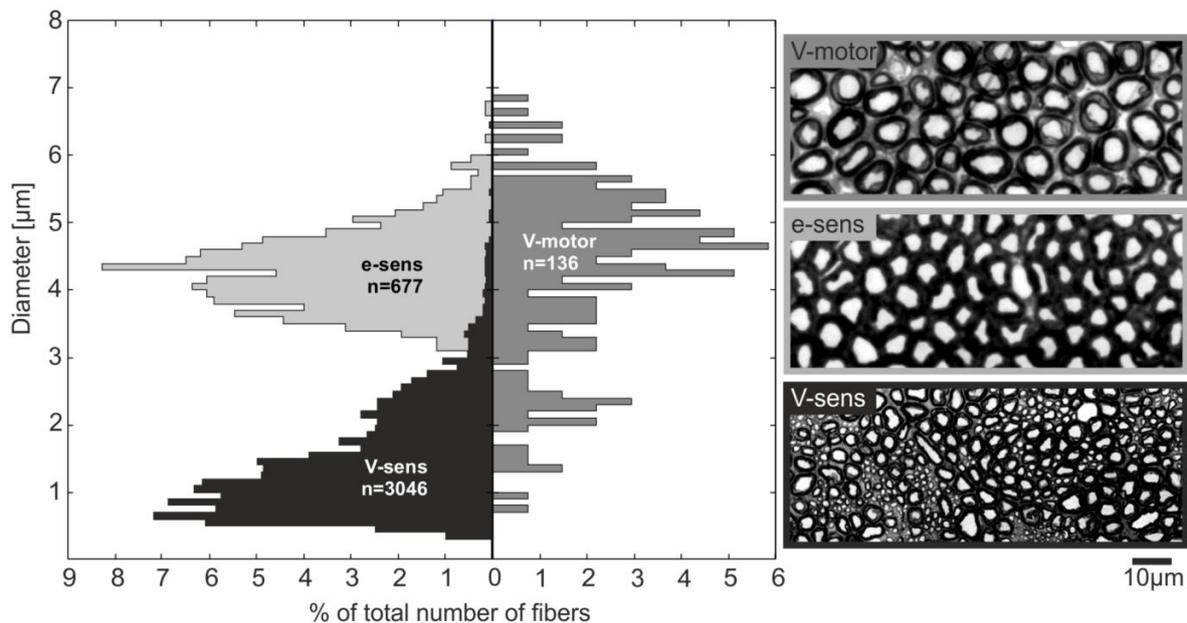


Abb.3.5. Die Histogramme zeigen die Verteilung des Faser-Durchmessers des motorischen (V-motor) sowie sensorischen (V-sens) Trigeminus-Nervs und des elektrosensorischen Seitenliniennervs (e-sens) am Punkt ‚B‘ in Abb.3.1. (Bin-Weite: 0,1 μm). rechts: Fotos von semidünnen Nervenquerschnitten von V-motor, e-sens und V-sens charakterisiert durch ihre unterschiedlichen Faser-Spektren (nach Amey-Özel et al. 2015).

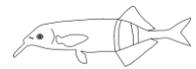


3.3.3. Primäre sensorische Projektionen des fünften Haupthirnnervs

Nach dem Markieren des proximalen trigeminalen Nervenstranges unterhalb des Auges konnten massive Projektionen in das Rhombenzephalon des Kleinhirns beobachtet werden. Aufgrund zahlreicher Anastomosen, die zwischen dem trigeminalen Nerv und dem anterioren elektrosensorischen Seitenliniennerven bestehen, wurden eindeutige ipsilaterale Projektionen elektrosensorischer Afferenzen in die drei Zonen des ELL nachgewiesen. Die neuronalen Verarbeitungsstufen elektrosensorischer Information sind bereits detailliert beschrieben worden und sollen nicht Thema dieser Studie sein (Bell 1981, Bell und Szabo 1986, Bacelo et al. 2008, Meek et al. 1999).

Das trigeminale sensorische System in *Gnathonemus petersii* ist ähnlich strukturiert und aufgebaut wie in anderen Teleostiern (Herrick 1906, Heijdra und Nieuwenhuys 1994, Meek und Nieuwenhuys 1998, Kerem et al. 2005, Luiten 1975, Puzdrowski 1988). Abbildung 3.6. zeigt Querschnitte durch das komplexe trigeminale sensorische System an unterschiedlichen Positionen. Dargestellt sind die 4 sensorischen Kerne, differenziert von rostral nach kaudal in pars oralis (Abb.3.6. A, B: po), pars intermedius (Abb.3.6. D: pi), pars funicularis (Abb.3.6. E: pf) und pars spinosus (Abb.3.6. F: ps) (Unterteilung nach: Maler et al. 1973). Diese 4 Kerne bilden zusammen eine längliche Säule, die sich kaudal bis in die Region der funikulären Kerne des ersten und zweiten zervikalen Segmentes erstreckt (fl1, fm und fdl) (Abb.3.6. D-F). Im Gegensatz zu anderen Teleostiern oder höheren Vertebraten, in denen nach peripherer Markierung der trigeminalen Nerven ein mesenzephaler Kern beschrieben wurde (Weinberg 1928, Woodburne 1936, Ebbesson 1981, Pombal 1997), konnte in *Gnathonemus petersii* kein trigeminales Kerngebiet im Mesenzephalon nachgewiesen werden.

Abbildung 3.6. B und C zeigen, dass die sensorischen Fasern des fünften Hirnnervs (NV) ventrolateral in das Gehirn eintreten, wobei die Fasern rostroventral zum ELL und kaudal zum präeminentialen Kern verlaufen. Beide Kerngebiete gehören zum elektrosensorischen System. Ein Teil der dorsal einlaufenden Fasern des trigeminalen Nervs terminieren nach Eintreten direkt im ersten sensorischen Kerngebiet, pars oralis (Abb.3.6. A, B: po, Abb.3.7. A-C). Dieser Kern befindet sich lateralmedial zum Nerven Eingang und dorsal zum oberen Teil der beiden Trakte des lateralen Lemniskus (II). Im Kerngebiet pars oralis zeigte sich ein sehr dichtes



Netzwerk an sensorischen Terminalien von Axonen. Auf diesem Level konnten einige Axone beobachtet werden, die von der sensorischen Bahn abzweigten und nach dorsal oder ventral um den Kern pars oralis verliefen (Abb.3.6. C und Abb.3.7. C gedeutet durch den Pfeil). Sie drehten nach ventrolateral und erreichten den ventral zum sensorischen System gelegenen trigeminalen Motorkern. Die Fasern bildeten synaptische Verbindungen an den Zellen, die im Hauptteil des Motorkerns liegen und welcher die Region ist, in der sich vor allem die Motorneurone des Schnauzenorgans befinden.

Die übrigen eintretenden trigeminalen sensorischen Fasern stellen die große Mehrheit des sensorischen Nervs dar. Sie verlaufen dorsomedial und leicht rostral bevor sie scharf nach kaudal drehen und den absteigenden Trakt des trigeminalen Systems bilden (Abb.3.6. D-F: dV, Abb.3.7. D-H). Einige Fasern richten sich nach lateral und terminieren im anschließenden zweiten sensorischen Kern pars intermedius (Abb.3.6. D: pi, Abb.3.7. D). Dieser Kern liegt ventral zu den vorderen zwei Drittel des ersten lateralen funikulären Kerns (fl1) der Medulla oblongata. Zahlreiche markierte Fasern, die dorsolateral den Kern pars intermedius passierten, zogen in den funikulären Kern fl1, und formten dort ein dichtes Netz an Axonterminalien (Abb.3.6. D). Auf diesem Level konnten einzelne markierte Fasern beobachtet werden, die nach lateralmedial zogen und den ipsilateralen sensorischen Lobus des siebten Haupthirnnervs (VIIs) erreichten. Diese Fasern scheinen die viszerale sensorischen Zellen zu kontaktieren (Abb.3.6. D und 3.7. E angedeutet durch einen Pfeil). In Abbildung 3.7. F konnten außerdem einige Fasern markiert werden, die große Zellen im fazialen Motorkern (VII_m) kontaktieren, welche möglicherweise faziale Motorneurone sind.

Weiter kaudal wurden zahlreiche trigeminale Fasern nachgewiesen, die im Nukleus pars funicularis (pf) terminierten, ein Bereich auf gleichem Level wie der kaudale Pol des fl1. Terminalien konnten insbesondere an den für die graue Substanz des Hirnstammes typischen kleinen Zellen nachgewiesen werden (Abb.3.6. E). Der Nukleus pars funicularis erstreckt sich weiter rostromedial zum medialen funikulären Kern (fm) und liegt dicht an der medialen Grenze des fl1 (Abb.3.7. G). An seinem kaudalen Ende wurden ein paar Fasern markiert, die nach medial in den ventralen Abschnitt des gustatorischen Systems, den vagalen Lobus, ziehen (Abb.3.6. E: Xs).

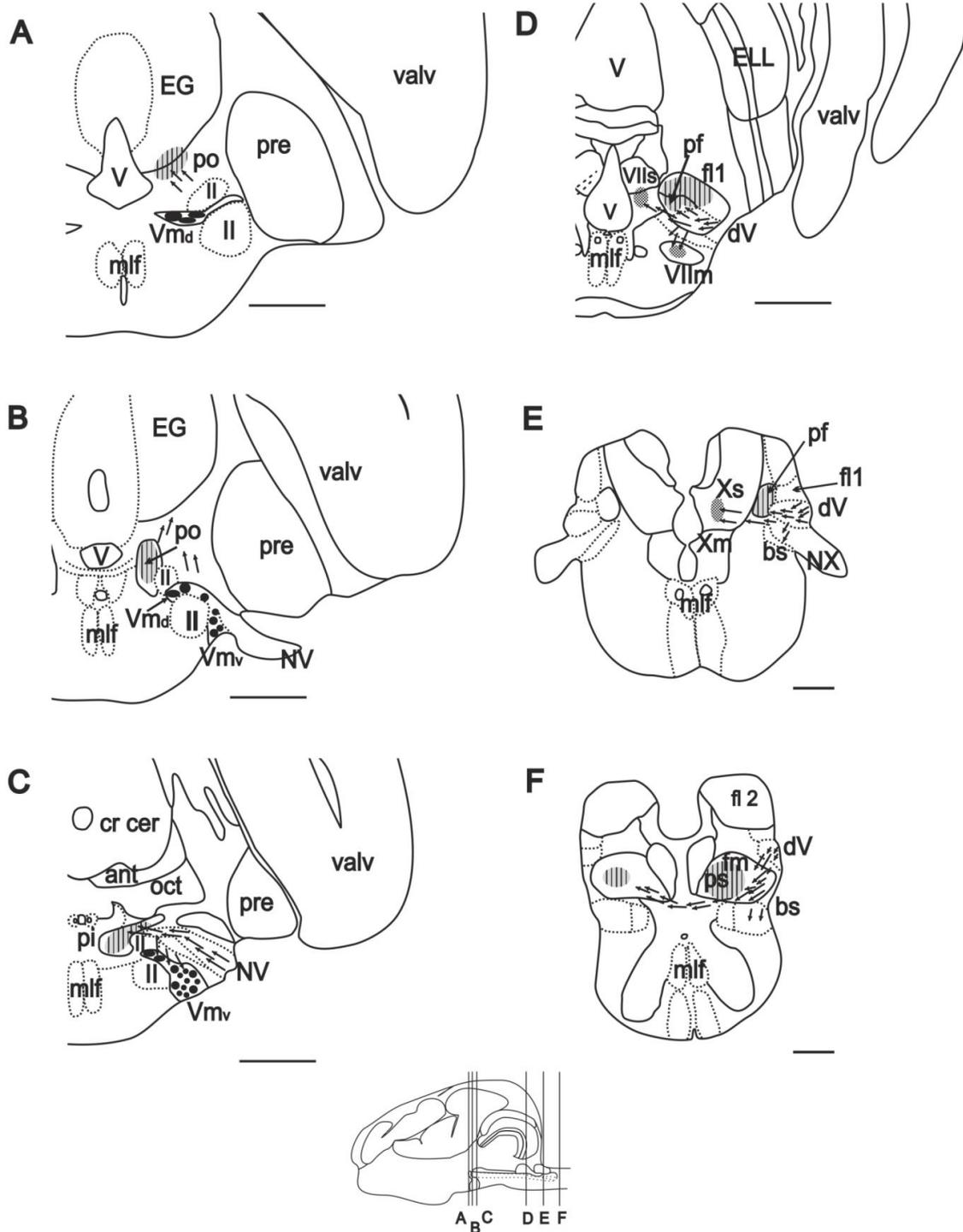
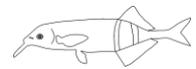


Abb.3.6. Markierung der zentralen primären Afferenzen und der Motor-Bahn des Trigeminus nach Tracer-Applikation an Punkt ‚A‘ in Abbildung 3.1. (einschließlich des maxillaren und mandibularen Trigeminus-Stranges des Kopfes sowie Schnauzenorgans). Die Schemata zeigen Querschnitte des Hirnstammes entsprechend der Positionen im Übersichtsschema unten. Schwarze Kreise deuten auf markierte trigeminale Motorneurone, kleine Pfeile geben die Richtung markierter Axone an und schraffierte Flächen deuten auf Terminationsfelder von primären Afferenzen des Trigeminus (vertikale Streifen: Terminationsfelder im sensorischen Trigeminus-System, Kreuzschraffur: Terminationsfelder in gustatorischen Zentren. Skale in A-D: 500µm, in E-F: 200µm (nach Amey-Özel et al. 2015).

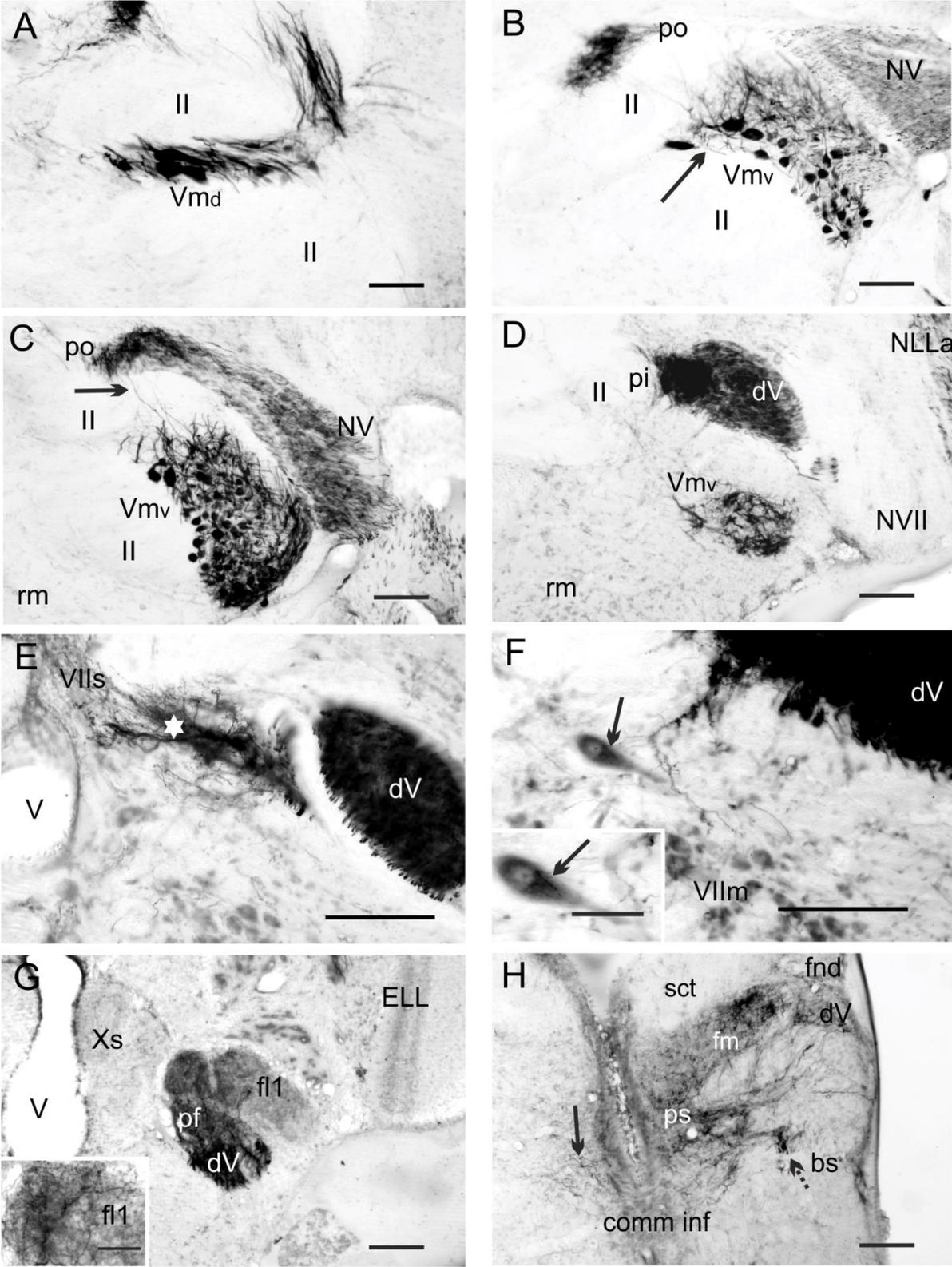


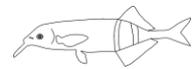


Abb.3.7. Aufnahmen von markierten Fasern und Zellen nach Tracer-Applikation an Punkt ‚A‘ in Abbildung 3.1. **A-H:** Querschnitte des Hirnstammes gereiht von rostral nach kaudal. **A-C:** markierte Fasern in den sensorischen Kernen des Trigeminus und markierte Soma von Motorneuronen im Vm_d und Vm_v . **D:** markierte Afferenzen in dV , dichtes Netzwerk terminierender Fasern im benachbarten sensorischen Trigeminus-Kern (pars intermedius). Der ventrale Teil des Motorkerns (Vm_v) weist markierte Soma von Motorneuronen und ein dichtes Neuropil auf. **E:** markierte primäre Afferenzen im ventralen fazialen Lobus (VII_s) (weißer Stern). **F:** markierte primäre Afferenzen des Trigeminus und Fasern, die Motorneurone im Fazialis-Motorkern (VII_m) kontaktieren (kleines Inset, Pfeile). **G:** dichte Markierungen von Trigeminus-Fasern und Synapsen im fl1 und im pf (siehe Inset). **H:** markierte Trigeminus-Fasern in der lateralkaudalen Region des fm und im ps. Einige Fasern überqueren die Mittellinie über die Commissura Infima, wobei sie an der Obex-Region vorbeiziehen und in den kontralateralen Kernen ps und fm terminieren (Pfeil). Einige wenige Fasern ziehen weiter kaudal entlang des bulbo-spinalen Traktes (bs, gestrichelter Pfeil) und einige Fasern terminieren im dorsalen Funiculus fnd). Skale in den Abbildungen A-H: 100 μ m, Insets in F und G: 50 μ m (nach Amey-Özel et al. 2015).

In Richtung Wirbelsäule führt der absteigende trigeminale sensorische Trakt zum am meisten kaudal gelegenen Nukleus pars spinosus (ps) (Abb.3.6. F). Dieser Kern liegt medial zum fm, auf dem Level des zweiten Wirbelsäulensegmentes. In diesem Bereich konnten Terminationsfelder im fm sowie im ps identifiziert werden. Die Terminationen waren hauptsächlich ipsilateral, obwohl auch in den kontralateralen Kerngebieten des fm und ps markierte Fasern nachgewiesen wurden (Abb.3.6. F und 3.7. H). Eine letzte Gruppe sensorischer Fasern verläuft kaudolateral und erreicht den ipsilateral gelegenen dorsalen Funikululus (Abb.3.7. H: fnd). Außerdem überquert eine geringe Anzahl Fasern die Mittellinie und terminiert im dorsalen Funikululus (Abb.3.7. H, Pfeil). Weiter kaudal konnten wir zudem eine noch geringere Anzahl dickerer Fasern beobachten, die über den bulbo-spinalen Trakt abstiegen. Wir vermuten, dass sie irgendwo im Rückenmark enden, obwohl ihr Terminationsgebiet in dieser Studie nicht nachgewiesen werden konnte (Abb.3.7. H, gestrichelter Pfeil).

3.3.4. Primäre afferente Projektionen des Trigeminus vom Schnauzenorgan

Der Trigeminus-Nerv tritt als sehr großes Nervenbündel in das Schnauzenorgan ein. Entsprechend führt das Markieren dieser Nervenäste zum Anfärben zahlreicher primärer afferenter Projektionen des Trigeminus zu allen Bereichen der trigeminalen sensorischen Kerngebiete (Abb.3.8. G-L und 3.9.). Die Afferenzen treten wie bereits oben beschrieben über den mandibulären Ast des Trigeminus in das Gehirn ein und laufen dorsal des Motorkerns in den absteigenden

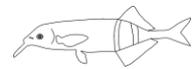


sensorischen Trakt ein. Im am meisten rostral gelegenen Teil des trigeminalen sensorischen Komplexes terminierten zahlreiche Fasern auf den kleinen Zellen des Nukleus pars oralis, welcher dorsomedial zum oberen lateralen Lemniskus-Trakt liegt. Das Terminationsfeld im Nukleus pars oralis erstreckt sich in dem von rostral nach kaudal gerichteten Kern von ventrolateral nach dorsomedial (Abb.3.8. I und 3.9. A-C). Wenige dicke und auch dünnere Fasern wurden beobachtet, die entweder unterhalb oder um dieses sensorische Kerngebiet herum liefen und direkt von der sensorischen Nervenwurzel abzweigten und in Richtung des trigeminalen Motorkerns zogen. Diese Fasern drehten nach medioventral ab und traten in den dorsalen Bereich der Hauptregion des Motorkerns ein, wobei die Hauptregion ventral zur sensorischen Bahn liegt (Abb.3.9. C, D Pfeil). Synaptische Endungen konnten insbesondere an den mittelgroßen Zellkörpern der im Motorkern lokalisierten Motoneurone beobachtet werden (Abb.3.9. D gestrichelter Pfeil). Es konnten jedoch keine synaptischen Endungen an den sehr großen Neuronen nachgewiesen werden, die vorrangig im dorsomedialen Teil des Motorkerns zu finden waren.

Die trigeminalen Afferenzen des Schnauzenorgans und teilweise des unteren Kieferbereiches terminierten extensiv im zweiten sensorischen Kern, dem Nukleus pars intermedius (Abb. 3.8. J und 3.9. E). Im Vergleich zur Färbung resultierend aus der Markierung des gesamten Nervenstranges unterhalb des Auges sind die Terminationsfelder hier deutlich sichtbar aber weniger dicht und mehr ventromedial zum absteigenden Fasertrakt gelegen.

Weiter kaudal konnten auch im dritten sensorischen Kern des Trigemini-Systems, pars funikularis, und der benachbarten lateralen funikulären Region Afferenzen des Schnauzenorgans nachgewiesen werden (Abb.3.8. K und 3.9. F,G). Die Projektionen hier waren jedoch weniger dicht verglichen mit denen vom gesamten Trigemini-Nerv unterhalb des Auges. Abbildung 3.9. F zeigt die afferenten Projektionen vom Schnauzenorgan zum ersten funikulären Kern. Die Terminationsfelder sind kleiner und erstrecken sich zumeist von ventro-medial nach dorsal (Abb.3.9. F und G). Auf diesem Level konnten ebenfalls einige wenige Fasern beobachtet werden, die in die ventralen Bereiche des fazialen Lobus ziehen und dort terminieren (Abb.3.8. J und 3.9. E und F, Pfeil). Im Gegensatz zu den Markierungen des gesamten Nerven unterhalb des Auges konnten hier keine Fasern nachgewiesen werden, die in gustatorische Kerngebiete des zehnten Hirnnervs (Xs) ziehen.

In Abbildung 3.9. H sind die Terminationsfelder von Afferenzen des



III. Periphere Projektionen

Schnauzenorgans dargestellt, die im zervikal gelegenen sensorischen Kern, pars spinosus, nachgewiesen wurden. Die Afferenzen projizieren massiv dorsal insbesondere in die kaudale Region des medialen Funikulus-Kerns. Eine weitere Ansammlung an Fasern überquert auf diesem Level die Mittellinie und läuft durch die dorsale Commissura infima an der Obex-Region vorbei (Abb.3.8. L). Ähnlich wie auch nach Markierung des gesamten Nervs unterhalb des Auges terminieren diese Fasern im kontralateralen Kern pars spinosus und dem kontralateralen medialen Funikulus-Kern (Abb.3.9. H, Pfeil). Die ipsilateralen medial absteigenden Fasern ziehen entlang der dorsalen Grenzen des fm bevor sie letztlich nach dorsolateral drehen und im dorsalen Funikulus terminieren. Es konnten auch einige wenige Afferenzen vom Schnauzenorgan beobachtet werden, die ventral zum absteigenden Fasertrakt entlang des lateralen bulbo-spinalen Trakt zogen, deren Zielgebiet höchstwahrscheinlich weiter kaudal im Rückenmark liegt (Abb.3.9. G, gestrichelter Pfeil).

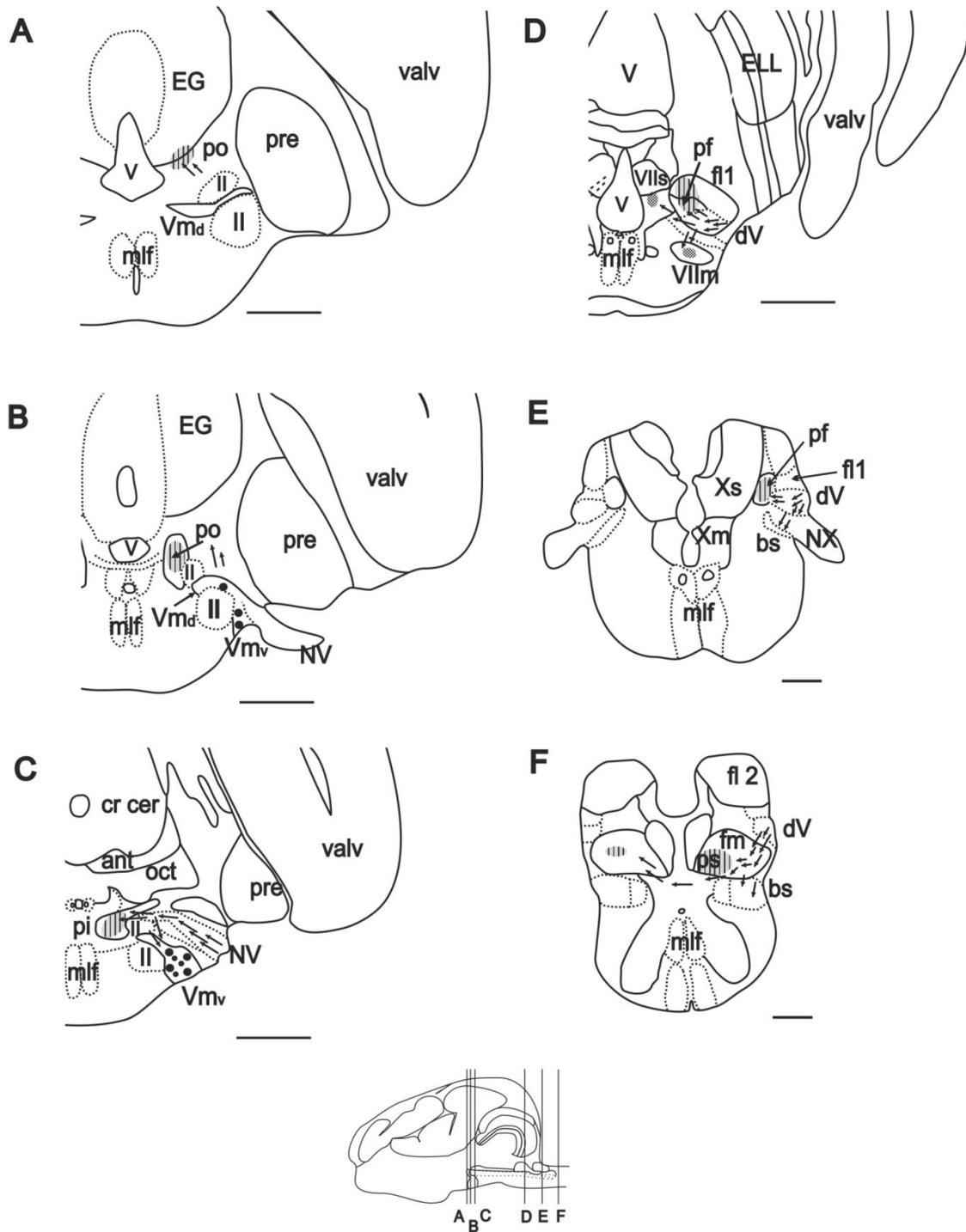
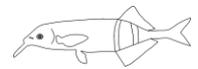
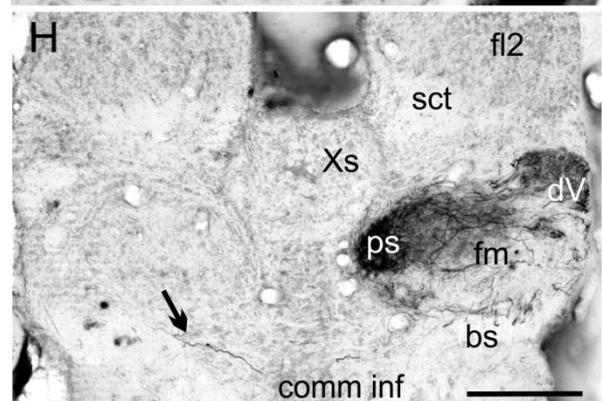
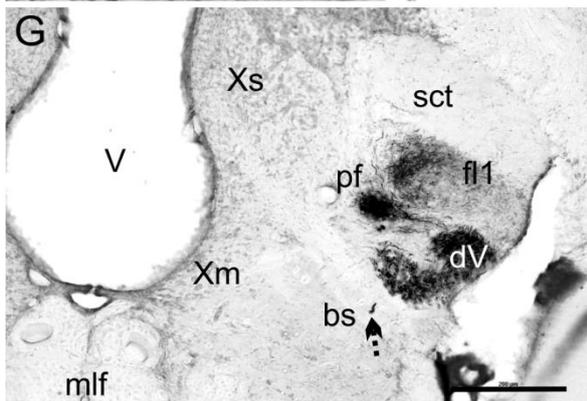
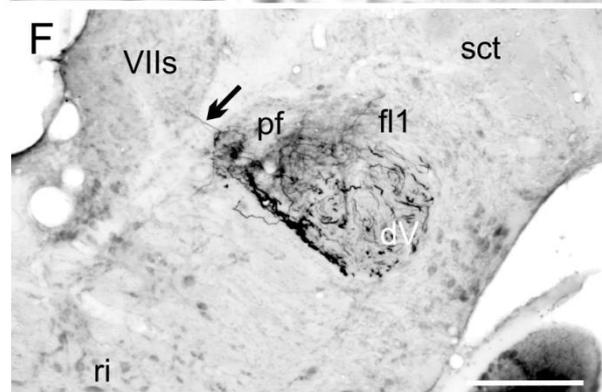
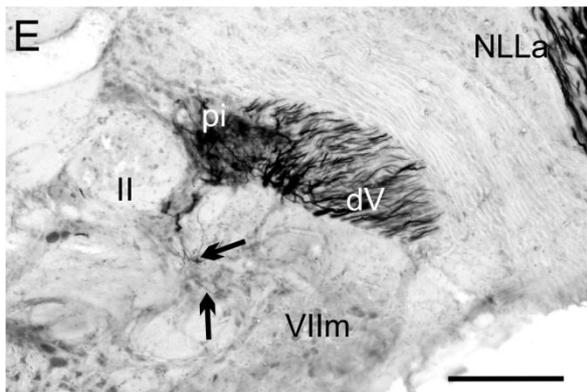
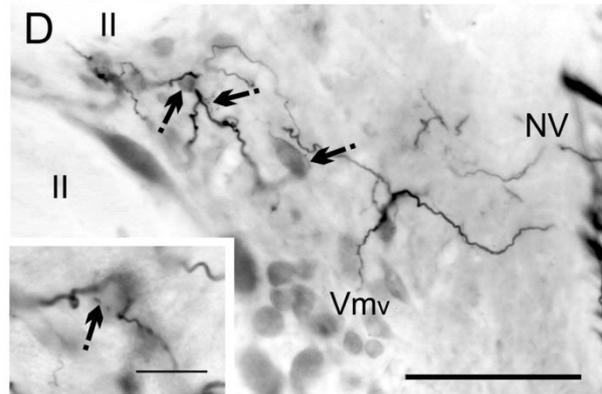
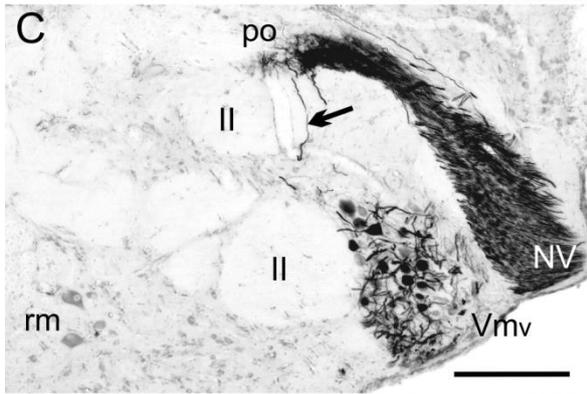
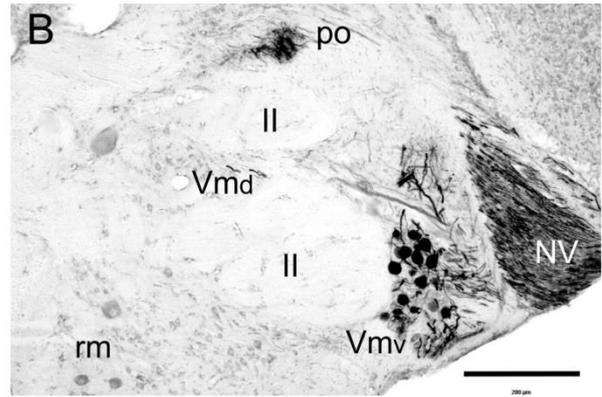
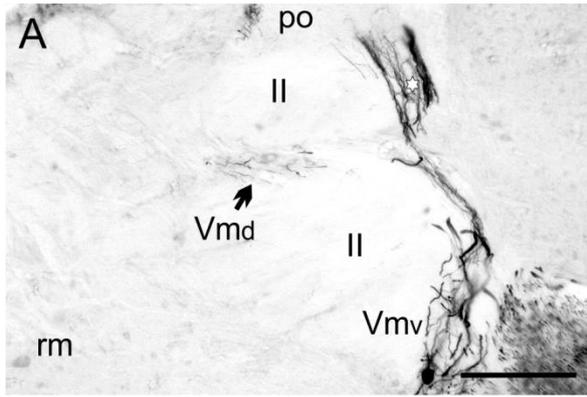
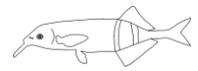


Abb.3.8. Markierung der zentralen primären Afferenzen und der Motor-Bahn des Trigemius-Nervs vom Schnauzenorgan nach Tracer-Applikation an Punkt ‚B‘ und ‚C‘ in Abbildung 3.1. Die Schemata zeigen Querschnitte des Hirnstammes entsprechend der Positionen im Übersichtsschema unten. Motorneurone des Schnauzenorgans sind ausschließlich im Vm_v lokalisiert (schwarze Kreise). Kleine Pfeile geben die Richtung markierter Axone an und schraffierte Flächen deuten auf Terminationsfelder von primären Afferenzen des Trigemius (vertikale Streifen: Terminationsfelder im sensorischen Trigemius-System, Kreuzschraffur: Terminationsfelder in gustatorischen Zentren. Skale in A-D: 500µm, in E-F: 200µm (nach Amey-Özel et al. 2015).



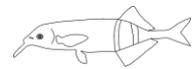
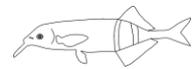


Abb.3.9. Markierte Fasern und Zellen im Hirnstamm und der Medulla nach Tracer-Applikation auf die Schnauzenorgan-Nerven (an Punkt ‚B‘ und ‚C‘ in Abbildung 3.1.). **A-H:** Aufnahmen von Querschnitten des Hirnstammes gereiht von rostral nach kaudal. **A:** Große und kleinere sensorische Fasern (weißer Stern), die zum rostralen Ende des po hinaufziehen. Markierte Motorneuron-Soma befinden sich ausschließlich in Vm_v . In Vm_d sind keine markierten Motorneurone lokalisiert (Pfeil). Einige markierte Fasern, möglicherweise dendritische Fortsätze der Motorneurone aus Vm_v ziehen nach Vm_d (kurzer Pfeil). **B-D:** markierte kleine und mittelgroße Motorneurone in Vm_v . **C:** Einige primäre sensorische Fasern verlassen den Hauptfasertrakt (Pfeil) und ziehen direkt in den Vm_v . Hier nehmen sie synaptischen Kontakt mit trigeminalen Motorneuronen auf (gezeigt in höherer Auflösung in **D**, gestrichelter Pfeil). Das Inset in **D** zeigt ein einzelnes Motorneuron, welches von sensorischen Fasern über mehrere Synapsen kontaktiert wird. **E:** dichtes Netzwerk trigeminaler primärer Afferenzen, die vom absteigenden Fasertrakt (dV) abzweigen und in pi terminieren. Eine kleine Projektion (Pfeile) zweigt ebenfalls ab und zieht in den ventolateral gelegenen $Vllm$. **F:** markierte primäre sensorische Afferenzen im pars funicularis (pf) des trigeminalen Kerns (ventromedial zum rostralen Pol des fl1). Der Pfeil zeigt auf einige sensorische Fasern, die in den ventralen Bereich des fazialen Lobus ziehen. **G:** trigeminale Afferenzen, die dorsolateral entlang des absteigenden Traktes ziehen und sich in den fl1 aufzweigen. Einige Fasern ziehen über den bulbo-spinalen Trakt weiter kaudal (gestrichelter Pfeil). **H:** Absteigende trigeminale Afferenzen, die in die kaudal gelegenen Kerne ps und fm ziehen. Einige Fasern überqueren die Mittellinie und terminieren in den entsprechenden kontralateralen Kernen des ps und fm (Pfeil). Skale in den Abbildungen A-H: $200\mu m$, Inset in D: $20\mu m$ (nach Amey-Özel et al. 2015).

3.3.5. Zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im sensorischen Trigemini-System

Die bisherigen anatomischen Beschreibungen zeigen den Umfang der zentralen Repräsentation des Schnauzenorgans im sensorischen Trigemini-System im Gehirn. Die Größe dieser Projektion wurde mit der des gesamten absteigenden Trigemini-Systems verglichen, um eine Aussage über den Umfang und die relative Bedeutung des Schnauzenorgans treffen zu können. Die Terminationsfelder wurden in frontalen Serienschnitten durch die sensorischen Kerne des Trigemini in vier Gehirnen gemessen. Die Verteilung ist in Abbildung 3.10. dargestellt, die die relative Ausdehnung der Querschnittfläche, die synaptische Terminalien von trigeminalen Afferenzen des Schnauzenorgans enthält, zeigt. Die Ausdehnung ist dabei prozentual zur gesamten Querschnittfläche des sensorischen Kerns angegeben, der in den jeweiligen Schnitten zu sehen war. Alle sensorischen Kerne enthielten eindeutige synaptische Endigungen von trigeminalen Afferenzen, die ihren Ursprung im Schnauzenorgan haben.

Im rostralsten Kern pars oralis konnte eine Vergrößerung der Terminationsfelder von rostral nach kaudal in allen vier Gehirnen gemessen werden. Ich fand heraus, dass sich die Verteilung von 10% der gesamten Kernfläche im rostralen Bereich auf über 85% der Gesamtfläche im kaudalen Bereich erhöhte. Eine



außergewöhnlich starke Ausdehnung von etwa 90% konnte im Zentrum des Kerns in dem Gehirn mit intensivster Färbung gemessen werden (Abb.3.10.).

Im Nukleus pars intermedius (pi) stieg die Fläche, auf der sich trigeminale Terminalien befanden, erneut an. In Gehirn 3 konnte eine Ausdehnung von bis zu 75% der gesamten Fläche des Kerns gemessen werden.

Die prominenteste Repräsentation des trigeminalen Systems des Schnauzenorgans wurde hingegen im dritten und vierten sensorischen Kern, pars funicularis (pf) und spinosus (ps), beobachtet. Synaptische Terminalien waren hier flächig über die gesamten Kerngebiete verteilt (Abb.3.10. pf). Es muss hierbei auch angemerkt werden, dass diese beiden Kerngebiete sehr dicht hintereinander liegen und dass sie teilweise mit den funikulären Strukturen des Rückenmarks überlappen, wie zum Beispiel dem ersten lateralen Funikulus-Kern (fl1) und dem medialen Funikulus-Kern (fm). Es konnte daher beobachtet werden, dass sich die trigeminalen Terminationsfelder immer wieder bis in die funikulären Gebiete ausdehnten. Zusammen betrachtet verdeutlichen die Ergebnisse, dass die Terminationsfelder von trigeminalen Afferenzen des Schnauzenorgans sehr groß sind und sich weit durch das sensorische System des Trigemini erstrecken.

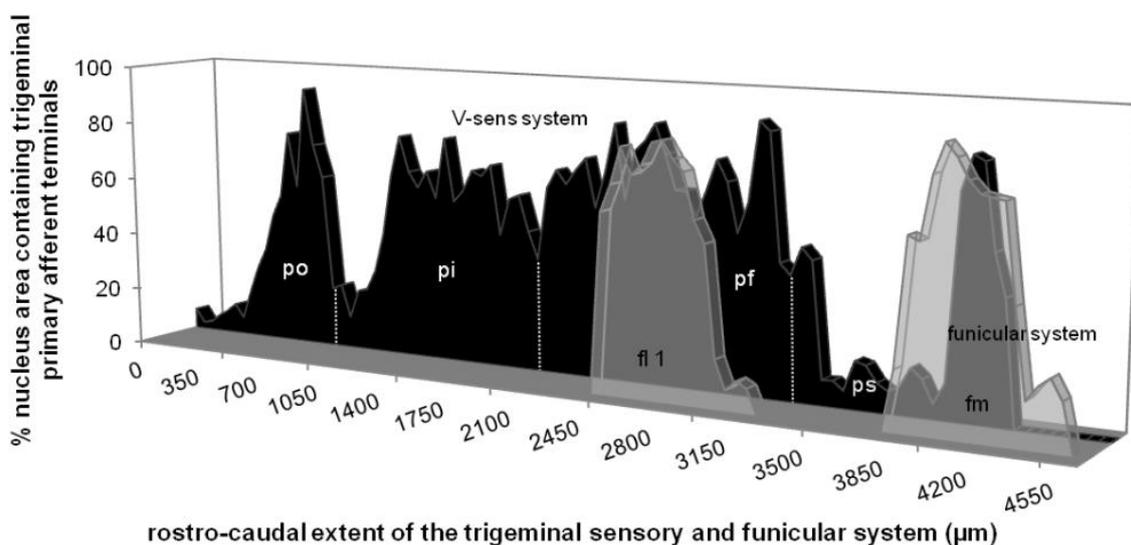
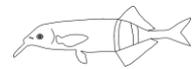


Abb.3.10. Zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im absteigenden sensorischen Trigemini-System. Die hier dargestellten Daten basieren auf Messungen, die in Serienquerschnitten durch die vier sensorischen Kerne des Trigemini-Systems sowie die assoziierten funikulären Kerne eines einzelnen Gehirns erhoben wurden. Für jede lateralkaudale Ebene ist die gemessene Querschnittsfläche, die Terminalien des Schnauzenorgans enthielt, gegen die lateralkaudale Position aufgetragen. Die Querschnittsfläche des betreffenden Areals ist prozentual zur gesamten im Hirnschnitt messbaren Fläche des untersuchten Kerngebietes angegeben. Jeder Datenpunkt entspricht einer Messung in einem einzelnen Schnitt. Die vier Kernbereiche des absteigenden Trigemini-Systems sind in schwarz dargestellt und durch weiße Linien gekennzeichnet. Die Daten



aus den Messungen der funikulären Areale sind in transparentem Grau dargestellt (nach Amey-Özel et al. 2015).

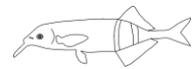
3.3.6. Der trigeminale Motorkern

Der trigeminale Motorkern liegt kaudal zum präeminentialen Kern im ventrolateralen Hirnstamm. Frühere Autoren (Szabo und Libouban 1979) haben diesen Kern als heterogen beschrieben. Es wurden mehrere Regionen unterschieden, die verschieden große Zellen aufwiesen. Die trigeminalen Motorneurone formen eine nach medial geneigte Säule, die lateral durch die motorische und sensorische Nervenwurzel des Trigeminus und dorsal als auch medial durch die beiden Faszikel des lateralen Lemniskus (II) begrenzt ist.

Der Hauptteil des Motorkerns liegt ventral unterhalb der eintretenden sensorischen Nervenwurzel (Abb.3.7. B-D) und bildet die größte Gruppe an Motorneurone. Im Zentrum dieser Gruppierung finden sich insbesondere runde und kleine bis mittelgroße Somata, deren Durchmesser 15 bis 30µm beträgt und zwei oder manchmal drei Dendriten haben (Abb.3.11. A, Pfeil). Die Zellkörper sind umgeben von vielen großen und zahlreichen feinen dendritischen Fortsätzen als auch von den Axonen benachbarter Motorneurone. Weiter kaudal, parallel zum absteigenden sensorischen Trakt des Trigeminus, wird der hintere Abschnitt des Motorkerns vor allem geformt von einem dichten dendritischen Neuropil. In diesem können nur noch einige wenige weiter verteilte Somata der Motorneurone beobachtet werden (Abb.3.11. C).

Eine Subpopulation oval geformter Zellen mit Durchmessern von 40 bis 45µm konnte in der lateraldorsalen Region des ventralen Hauptteils des Motorkerns nachgewiesen werden (Abb.3.11. B). Diese Zellen sind umgeben von mittelgroßen Neuronen, die charakteristisch für die zentrale Region der ventralen Hauptmasse des Motorkerns sind. Diese größeren Neurone haben teilweise große dendritische Fortsätze, die sowohl in den Hauptteil des Kerns als auch lateralmedial in die rostral liegenden Bereiche des Kerns ziehen.

Abbildung 3.11. D zeigt die extrem großen Motorneurone (Durchmesser ca. 60 bis 70µm), die ausschließlich im rostradorsalen Abschnitt des Motorkerns zu finden sind. Ihre Form ist abgeflacht, und die Zellkörper sind mediolateral ausgerichtet. Ihre großen Dendriten ziehen zum einen nach medial in Richtung Ventrikel und erreichen



dort die ventrale Grenze zur anterioren Eminentia granularis (Abb.3.11. D, Stern). Zum anderen laufen einige der Dendriten dieser extrem großen Motorneurone zurück in den ventralen Hauptteil des Motorkerns.

3.3.7. Die topographische Organisation des trigeminalen Motorkerns

In allen Experimenten, in denen Neurotracer auf die Nervenenden des Trigemini unterhalb des Auges platziert wurde (Abb.3.1. Punkt ‚A‘), konnten markierte Motorneurone im gesamten Motorkomplex nachgewiesen werden, sowohl im ventralen Hauptteil als auch in den weiter rostradorsal gelegenen Abschnitten. Abbildung 3.9. A zeigt die kleinen und mittelgroßen Motorneurone des ventralen Hauptteils, die verglichen werden mit den viel größeren Neuronen in den lateraldorsalen Gebieten (Abb.3.9. D). In einem einzelnen Experiment konnte außerdem im kaudalen Abschnitt des Hauptteils eine recht große Zelle nachgewiesen werden, die weit verzweigte Dendriten aufwies (Abb.3.9. C).

Nachdem die trigeminalen Nervenstränge des Schnauzenorgans distal zu Punkt ‚A‘, das bedeutet entweder an der Basis des Kinns (Punkt ‚B‘) oder im Fortsatz direkt (Punkt ‚C‘) markiert wurden, konnten Motorneurone nur in den zentralen 60% des ventralen Hauptteils nachgewiesen werden (Abb.3.10.). Es konnten keine Zellen im kaudalen Abschnitt markiert werden und nicht innerhalb der Gruppe der extrem großen Neurone in den rostradorsalen Teilen des trigeminalen Motorkomplexes.

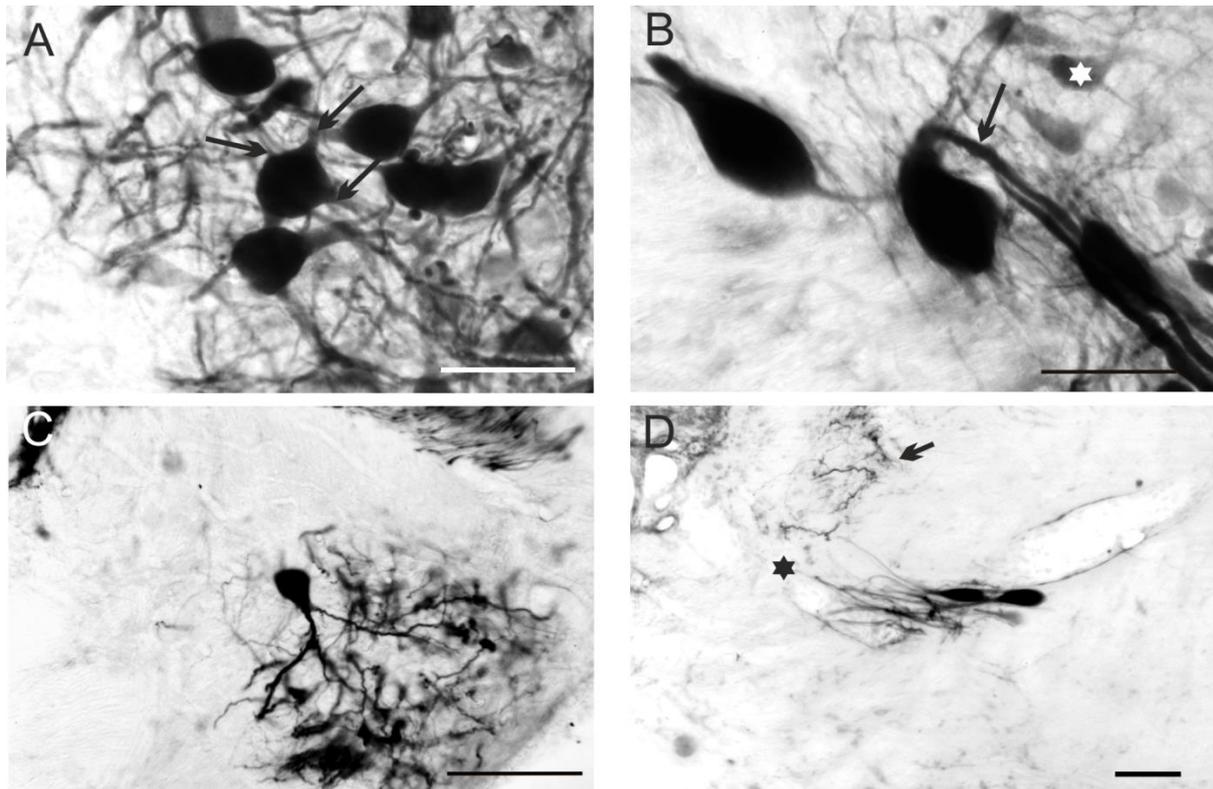
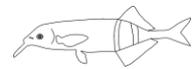
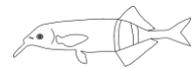


Abb.3.11. Fotos von Motorneuronen im trigeminalen Motorkern, Vergleich der Zellmorphologie von Motorneuronen unterschiedlicher Bereiche im Motor-Komplex. **A:** kleine und mittelgroße, multipolare Zellen, die durch das Markieren des Schnauzenorgan-Nervs (Punkt 'B' und 'C' in Abbildung 1) angefärbt wurden. Die Soma sind von dichtem Neuropil angefärbeter Dendriten und Axone umschlossen. Pfeile zeigen auf 3 primäre Dendriten, die von einem einzelnen Soma abzweigen (Schnittdicke 40µm). **B:** Sehr große angefärbte Zellen in der dorsalen Region des ventralen Hauptkerngebietes. Pfeile zeigen auf große Axone. Kleine und mittelgroße Motorneurone können ebenfalls identifiziert werden (weißer Stern). **C:** Markierte Zellkörper in der kaudalen Region des Motorkerns. **D:** Sehr große, fusiforme Motorneurone in der rostradorsalen Region des Motorkerns, deren Dendriten dorsomedial orientiert sind (Stern). Diese Motoneurone waren nur nach den Tracerinjektionen unterhalb des Auges markiert und innervieren nicht das Schnauzenorgan. Der kurze Pfeil zeigt auf Terminalien trigeminaler Afferenzen, die unterhalb des Auges markiert wurden. Skale in A-D: 100µm (nach Amey-Özel et al. 2015).

Diese Ergebnisse deuten auf eine Subpopulation an Motorneuronen hin, die nur nachgewiesen wurden, wenn der neuronale Marker auf den gesamten Nervenstrang unterhalb des Auges aufgetragen wurde und nicht nur auf jene, die direkt vom Schnauzenorgan kommen. Die Neurone des Schnauzenorgans bilden eine abgrenzbare Gruppe, die die großen und extrem großen Zellen der lateraldorsalen Kernbereiche des trigeminalen Motorkomplexes nicht einschließt.

Um diese Erkenntnisse zu verifizieren, berechnete ich die Größe des jeweiligen markierten Zellkörpers und ermittelte mit Hilfe der *ImageJ* Software deren Position. Die Ergebnisse der anschließend durchgeführten Hauptkomponenten-



Analyse sowie der k-means-Cluster-Analyse bestätigten die bisherigen Beobachtungen zweier Populationen, die anhand von Zellgröße und ihrer lateralkaudalen und ventrodorsalen Lage im Kern unterschieden werden können. Die ersten beiden Hauptkomponenten umfassten 84% der Varianz, was auf die Gültigkeit des Vorkommens zweier Cluster hindeutet. Die Analyse zeigte, dass die ventrale Hauptmasse des Motorkomplexes insbesondere von den kleinen und mittelgroßen Zellen geformt wird und großen und extrem großen Zellen bilden die lateraldorsalen Kernteile.

Der 3D-Graph in Abbildung 3.12. zeigt in weiß und rot die Verteilung der Zellkörper nach Markierung der Nervenstränge am Punkt ‚A‘ (Abb.3.1.) entlang der lateralkaudalen Achse (z-Achse) sowie entlang der ventrodorsalen Ausdehnung (y-Achse). Der Soma-Durchmesser (x-Achse) ist der räumlichen Verteilung gegenübergestellt. Die kleinen sowie mittelgroßen beziehungsweise extrem großen Zellen sind hierbei als rote gefüllte Kreise beziehungsweise weiße Dreiecke dargestellt. Die kleinen und mittelgroßen Zellen (15-40µm: gefüllte Kreise, Cluster 1) waren innerhalb von 20% bis 80% entlang der horizontalen Ausdehnung (rostrokaudale Achse) des Kerns regelmäßig verteilt. Die großen Zellen (weiße Dreiecke, Cluster 2) bildeten eine weniger regelmäßig verteilte Population, die sich zwischen 10% und 60% der horizontalen Ausdehnung erstreckte. Es konnten zudem noch einige wenige dieser Zellen weiter kaudal zwischen 60% und 70% der rostrokaudalen Ausdehnung nachgewiesen werden.

Die Daten der Schnauzenorgan-Motorneurone (gelbe offene Kreise) wurden in denselben Graphen übertragen und überlagern die anderen Datenpunkte. Es wird deutlich, dass die Motorneurone des Schnauzenorgans, die einen Durchmesser von 13 bis 33µm aufweisen, in das Cluster 1 der kleinen und mittelgroßen Zellen fallen und zwischen 20% und 80% der Kernlänge verteilt sind. Das Cluster der Schnauzenorgan-Motorneurone fällt nicht in das Cluster 2 der großen Zellen, deren funktionelle Identität noch geklärt werden muss.

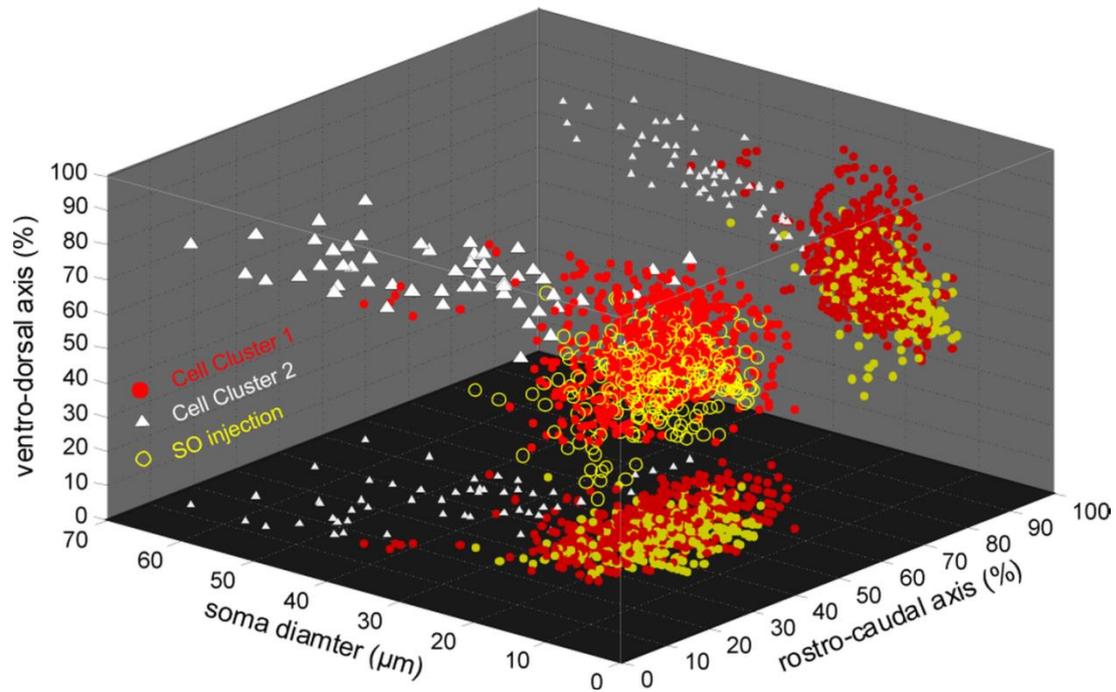
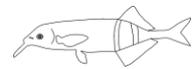
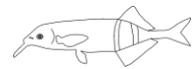


Abb.3.12. Organisation der Motorneurone innerhalb des trigeminalen Motor-Komplexes. Die Verteilung der Zellkörper relative zur ventrodorsalen und rostrokaudalen Achse ist zusammen mit dem entsprechenden Zelldurchmesser in einem 3D-Plot dargestellt. Der Graph kombiniert die Daten aller Experimente, sowohl von der Markierung am Schnauzenorgan (Punkt 'B' und 'C' in Abbildung 1, gelbe Kreise) als auch von Markierungen des gesamten Nervs unterhalb des Auges (Punkt 'A', weiße Dreiecke und rote Kreise). Für den gesamten Nerv können zwei Zellgruppen (Cell Cluster 1 und 2) unterschieden werden. Die vom Schnauzenorgan her markierten Motorneurone sind denen aus Zellgruppe 1 (rote Kreise) kongruent. 2D Projektionen am Boden und im rechten Hintergrund veranschaulichen zusätzlich die Verteilung der Daten (nach Amey-Özel et al. 2015).

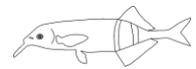


3.4. Diskussion

Die Studien an den peripheren Nerven, die in das Schnauzenorgan führen, haben gezeigt, dass der Kinnfortsatz bei *Gnathonemus petersii* sowohl vom elektrosensorischen als auch dem trigeminalen System massiv innerviert wird. Es wurde bereits in früheren Studien beschrieben, dass das Schnauzenorgan im elektrosensorischen Lobus überrepräsentiert ist und als eine Fovea des elektrosensorischen Systems betrachtet werden kann (von der Emde und Schwarz 2002, Bacelo et al. 2008, Hollman et al. 2008). Die Intensität, mit der das Schnauzenorgan im Trigemini-System repräsentiert ist, lässt vermuten, dass das Schnauzenorgan für die Perzeption haptischer Informationen eine bedeutende Rolle spielt.

3.4.1. Die Anatomie der peripheren Nerven des Schnauzenorgans und deren Ganglien

In früheren Studien wurde von Maler und Mitarbeitern (1973) bereits die massive Innervation des Schnauzenorgans durch das Trigemini- und das elektrosensorische System angemerkt. Die Autoren wiesen zudem auf weitere Nervenanteile hin, die dem Fazialis-Nerv (VII) zuzuordnen sind. Außerdem beschrieben sie das trigeminale und faziale Ganglion als einen fusionierten Komplex. Ein Zusammenschluss dieser Ganglien wurde auch in anderen Fischarten wie dem Goldfisch (Puzdrowski 1988) und den siluroiden Welsen (Herrick 1901, Landacre 1910, Finger 1976) beobachtet. Diese Autoren berichteten, dass die drei Ganglien, das faziale, das trigeminale und auch das anteriore Seitenlinien-Ganglion einen ineinandergreifenden Komplex bilden, deren Grenzen überlappen. Unter Anwendung von Biocytin als Marker zeigten Kerem und Kollegen (2005) am Cichliden *Tilapia*, dass die Zellkörper dieser sensorischen Systeme in die benachbarten Ganglien verlagert sein können. In der hier präsentierten Arbeit wurden ebenfalls neuronale Markersubstanzen verwendet und im Gegensatz zu den Degenerationsstudien von Maler und Kollegen (1973) wurden markierte Ganglienzellen ausschließlich im Ganglion Gasseri oder im elektrosensorischen Ganglion nachgewiesen und nicht im Ganglion geniculum des Fazialis-Nervs. Diese

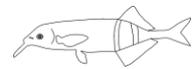


Ergebnisse wurden durch die Präparationen der Schnauzenorgan-Nerven bis hin zum Gehirn sowie durch die histologischen Schnittreihen durch die entsprechenden Ganglien bekräftigt. In den Schnittreihen der drei Ganglien wird deutlich, dass sie sehr dicht aneinander liegen, aber dennoch als separate Strukturen erkennbar bleiben.

Die Ganglien des Trigeminus-Nervs und des elektrosensorischen Seitenliniennervs können ihrerseits unterschieden und anhand einer verschiedenen Verteilung des Zelldurchmessers identifiziert werden. Der Zelldurchmesser variierte erheblich im trigeminalen Ganglion, wohingegen die Somata der elektrosensorischen Ganglienzellen einheitlich groß waren. Ähnliche Beobachtungen wurden von Herrick (1901) und von Finger (1976) bei den Welsen gemacht. Die unterschiedlichen Größen-Verteilungen ermöglichen es, zwischen den elektrosensorischen Fasern und den trigeminalen Einheiten zu differenzieren. Diese strukturellen Unterschiede werfen die Frage nach den funktionellen Anforderungen der einzelnen Systeme auf.

Die Entladung des elektrischen Organs ist ein sehr kurzes Alles-oder-nichts-Ereignis, das nur eine halbe Millisekunde andauert und wobei es simultan zur Stimulation der gesamten elektrosensitiven Körperoberfläche kommt. Um die Abbildung der elektrischen Umwelt zu ermöglichen, müssen die elektrosensorischen Informationen sowohl schnell als auch simultan im Gehirn eintreffen und gleichermaßen in der topographischen Karte des elektrosensorischen Raumes im ELL verarbeitet werden. Die gleichförmig großen Durchmesser der elektrosensorischen Afferenzen entsprechen diesen Anforderungen. Betrachtet man die stark variierenden trigeminalen Fasern des Schnauzenorgans und ihre Innervationsgebiete (Haut, Muskeln oder inneres Gewebe), so scheint die Stimulation entsprechender Rezeptoren sowohl räumlich als auch zeitlich weniger synchron. Es ist bislang noch nicht eindeutig geklärt, welche sensorischen Modalitäten das trigeminale System des Schnauzenorgans verarbeitet, aber es könnten Informationen über das Tasten, die Propriozeption oder auch chemosensorische Informationen sein. Das würde das weite Spektrum an Faserdurchmessern im Trigeminus-Nerv erklären.

Die massive sensorische trigeminale und elektrosensorische Innervation des Schnauzenorgans unterstreicht die relative Bedeutung dieses Organs für den Fisch, welches in Bezug auf beide Sinnessysteme eine spezialisierte ‚Fovea‘ sein könnte. Interaktionen zwischen elektrosensorischem, elektromotorischem und sensorischem



als auch motorischem Trigemini-System sind bisher nicht beschrieben, aber es kann vermutet werden, dass die zentralen Bahnen beider Systeme im Gehirn zusammenlaufen und gemeinsam als multi-modaler haptischer Sinn verarbeitet werden. Ein Beispiel für eine solche Interaktion zwischen elektrosensorischem und motorischem Trigemini-System ist die „Schnauzenorgan-response“, die 2009 von Engelmann und Mitarbeitern beschrieben wurde.

3.4.2. Zentrale Repräsentation des Schnauzenorgans im sensorischen Trigemini-System

Das Markieren der Nervenstränge des Trigemini im Schnauzenorgan mit neuronalen Markersubstanzen führte zu einer dichten, weit gestreuten anterograden sowie retrograden Färbung der sensorischen Areale des Trigemini im Gehirn (Abb.3.13.). Die Projektionen in den sensorischen Trigemini-Kernen waren fast ausschließlich ipsilateral, außer im weit kaudal liegenden Kerngebiet pars spinosus und den assoziierten funikulären Kernen, wie der mediale Funikulus-Kern oder auch der dorsale Funikulus-Kern, in denen eine kleine Anzahl Fasern auch kontralateral projiziert. Aufgrund der distal vorkommenden Anastomosen zwischen dem elektrosensorischen und dem Trigemini-Nerv wurden beim Markieren der Nervenstränge des Trigemini stets große Anteile des elektrosensorischen Astes getroffen. Das führte erwartungsgemäß zu den im ipsilateralen ELL gefundenen gefärbten Fasern und Terminalien (Abb.3.13. schwarz). Da diese elektrosensorischen Projektionen des Schnauzenorgans und auch anderer Körperregionen bereits eingehend von anderen Autoren studiert und beschrieben wurden (Maler et al. 1973, Bell 1981, Bell and Szabo 1989, Meek et al. 1999, Bacelo et al. 2008), sollen sie in dieser Studie nicht weiter besprochen werden.

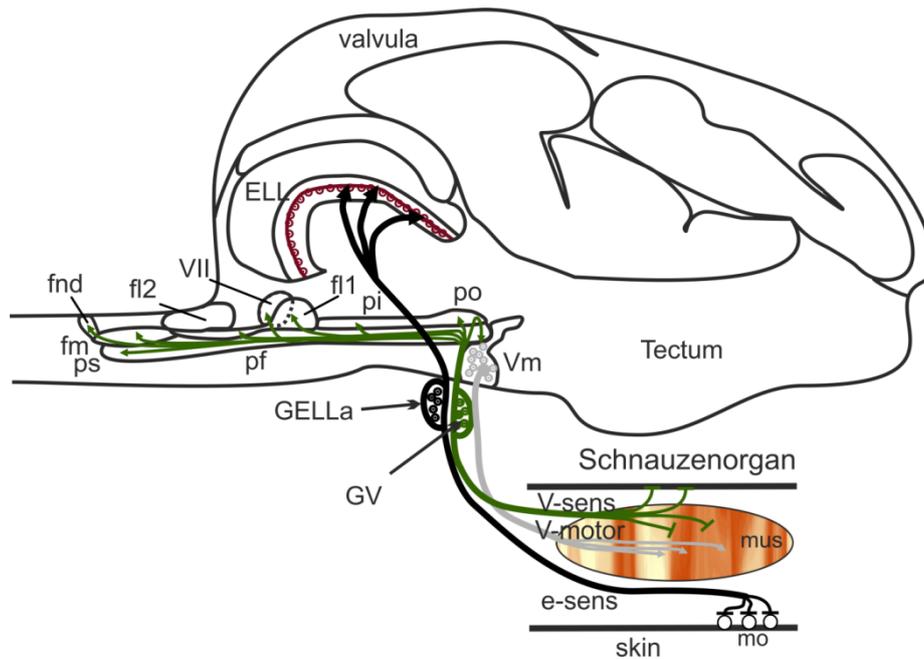
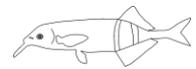
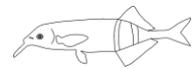


Abb.3.13. Seitenansicht auf das Gehirn von *Gnathonemus petersii* mit einer schematischen Zusammenfassung der trigeminalen sensorischen (V-sens), trigeminalen motorischen (V-motor) und elektrosensorischen Nervenbahn (e-sens) des Schnauzenorgans. Die trigeminalen sensorischen Projektionen erreichen alle Ebenen des absteigenden trigeminalen Traktes (po, pi, pf und ps, fl1, fm, fnd) und das faziale System (VII). Motorneurone, die die Muskeln des Schnauzenorgans innervieren sind in der ventralen Region des Motorkerns lokalisiert. Elektrosensorische primäre Afferenzen der Mormyromasten in der Haut des Schnauzenorgans terminieren im elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) (nach Amey-Özel et al. 2015).

Beschreibungen der topografischen und funktionellen Organisation des absteigenden sensorischen Trigemini-Systems sind bereits in älteren Studien zu finden. Die allgemeine Struktur der in dieser Studie dargelegten Projektionen primärer trigeminaler Afferenzen in die ventrolateralen Bereiche des Hirnstammes beziehungsweise des Rhombenzephalons entsprechen den Ergebnissen, die von Maler und Kollegen (1973) dargestellt wurden. Es ist jedoch etwas überraschend, dass die trigeminalen Afferenzen des Schnauzenorgans so weit in die gesamte absteigende Säule des somatosensorischen Trigemini-Traktes projizieren, einschließlich aller vier Unterteilungen (Abb.3.13. grün). Die sensorischen Informationen vom Schnauzenorgan scheinen alle absteigenden Ebenen des sensorischen Trigemini-Systems zu erreichen, obgleich die Terminationsfelder in den unterschiedlichen Kernbereichen in ihrer Größe variieren. Die stärksten Projektionen vom Schnauzenorgan führen in den anterioren Trigemini-Kern ‚pars oralis‘, in den weiter kaudal gelegenen ‚pars funicularis‘ und ‚pars spinosus‘ sowie in die assoziierten funikulären Kerne (fl1 und fm). Anders als in den

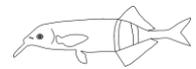


Degenerationsstudien von Maler und Kollegen (1973) konnten in den Experimenten dieser Studie basierend auf dem Transport neuronaler Markersubstanzen keine Projektionen in den zweiten funikulären Kern (fl2) nachgewiesen werden. Stattdessen wurden markierte Fasern im dorsalen Funikulus (fnd) beobachtet.

Nachdem die maxillaren und mandibularen Nervenäste des Trigeminus-Nervs angefärbt wurden, konnten sensorische Projektionen des Trigeminus in die viszeralen Zentren des Fazialis- und Vagus-Systems im Gehirn identifiziert werden. Eine ähnliche Projektion des Trigeminus in den fazialen Lobus wurde von Luiten und Mitarbeiter (1975) beim Karpfen beschrieben. Dennoch wurden nur sehr wenige im fazialen Lobus terminierende Fasern beobachtet, die infolge der auf das Schnauzenorgan beschränkten Injektion angefärbt wurden. Die einzelnen Fasern, die in die ventralen Bereiche des fazialen Lobus projizierten, waren zudem räumlich stark begrenzt.

Der faziale Lobus ist die primäre zentrale Verarbeitungsebene für Informationen, die über den sensorischen Ast des fazialen Nervs eintreffen. Vermutlich kommt es auf dieser Ebene zur Konvergenz der primären sensorischen trigeminalen und fazialen Eingänge. Während somatosensorische, Geschmacks- bzw. chemosensorische Informationen vom vorderen Kopfbereich wahrscheinlich mit viszeraler Information vom Fazialis- und Vagus-System integriert werden, ist der Anteil vom Schnauzenorgan kommend nur sehr gering. Umgekehrte Verbindungen vom fazialen Lobus in die funikuläre Region des absteigenden Trigeminus-Systems wurden bei der Schmerle (*Ciliata mustela*) von Kotrschal und Finger (1996) beschrieben, wobei diese einige Barteln an ihrem Kopf besitzt. Das zeigt eindeutig einen Link zwischen dem sensorischen fazialen und trigeminalen System.

Bei *Gnathonemus petersii* konnte eine Verbindung zwischen dem sensorischen und motorischen Trigeminus-System festgestellt werden. Die synaptischen Kontakte von trigeminalen Afferenzen des Schnauzenorgans mit Motorneuronen im ventralen Hauptkernbereich zeigen, dass offenbar ein einfacher Reflexbogen zwischen sensorischem Input vom Kinnfortsatz und dem Kommandokern der Schnauzenorgan-Muskulatur vorliegt. Ein solcher Reflexbogen ist ebenfalls für die respiratorische als auch für die äußere Augenmuskulatur beim Karpfen beschrieben (Luiten 1979). In dieser Studie konnte jedoch keine Projektion bestimmt werden, die typisch für eine zentrale mesenzephalische Bahn des Trigeminus-Nervs ist und im Zusammenhang mit der Verarbeitung propriozeptiver

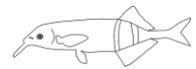


Information steht. In vielen Vertebraten wird eine entsprechende Zellgruppe durch trigeminale Ganglienzellen gebildet, die vom Hauptganglion verlagert sind und sich mediodorsal im Hirnstamm des Mittelhirns befinden (Weinberg 1928, Woodburne 1936, Capra und Dessem 1992, Lazarov 2007, 2012). Eine als mesenzephalische Wurzel bezeichnete Zellgruppe wurde im Hirnatlas von *Gnathonemus petersii* von Meek und Mitarbeitern (1986a,b) gekennzeichnet. Diese Zellen, die dorsal vom Ventrikel auf Ebene der verschiedenen Valvulakerne lokalisiert sind, werden durch Cresylviolett oder auch Neutralrot kräftig angefärbt, jedoch nie durch das Markieren des peripheren Trigemini-Nervs. Ich schließe daher daraus, dass sich die Zellkörper, die Terminalien an trigeminalen Motorneuronen bilden, im Ganglion Gasseri selbst befinden. Funktionell betrachtet, könnten diese Fasern bzw. Zellen propriozeptive Information transportieren.

3.4.3. Trigeminale motorische Innervation des Schnauzenorgans

In vielen Fischen übernimmt sowohl das trigeminale als auch faziale Motorsystem einige unterschiedliche Funktionen wie beispielsweise die Kontrolle der Atembewegungen oder die des Unterkiefers (Bamford 1974: Regenbogen-Forelle, Ballintijn und Alink 1977, Luiten und van der Pers 1977: Karpfen, Gorlick 1989: siamesischer Kampffisch (*Betta splendens*)). Obwohl diese speziellen Motorfunktionen in *Gnathonemus petersii* zentral sehr ähnlich organisiert sind, ist die Motorinnervation des Schnauzenorgans ausschließlich trigeminal. Srivastava, der die Arbeit von Harder (1968) zitiert, präsentierte 1977 eine Zeichnung der Muskeln, die lateral und dorsal ins Schnauzenorgan ziehen, sowie den intermandibulären Muskel, der ventral mit der Basis des Schnauzenorgans verbunden und in den Kinnfortsatz hinein verlängert ist. Diese Muskeln sind von zahlreichen kleineren Nervensträngen innerviert, die sich von dem großen Ast des Trigemini-Nervs, der in das Schnauzenorgan hineinzieht, abspalten. Nachdem diese verschiedenen Nervenstränge markiert wurden, konnten angefärbte Motorneurone ausschließlich im trigeminalen Motorkern nachgewiesen werden, und nicht im fazialen Motorkern. Dieses Ergebnis stimmt mit dem aus Harders Studie überein, in der ebenfalls eine trigeminale und elektrosensorische Innervation des Schnauzenorgans ohne Beteiligung des fazialen Nervs beschrieben wurde (Harder 1968).

Die Ergebnisse dieser Studie zeigten eine eher lockere funktionelle

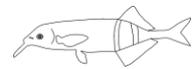


Organisation des trigeminalen Motorkerns. Die Motorneurone des Schnauzenorgans befinden sich innerhalb der Subpopulation aus vorwiegend mittelgroßen Zellen, die vor allem im ventralen Teil des Kerns lokalisiert sind. Es ist dennoch wahrscheinlich, dass sich Motorneurone, die andere Funktionen wie die Atmung kontrollieren, ebenfalls in diesem Bereich des Kerns befinden. Die genaue Funktion der großen Zellen, die weiter dorsal im Motorkern lokalisiert sind, konnte in dieser Arbeit nicht geklärt werden, obwohl feststeht, dass sie keine Rolle bei der Bewegung des Schnauzenorgans spielen. Das Maul von *Gnathonemus petersii* ist ständig geöffnet und bewegt sich insgesamt nur sehr wenig. Wenn der Fisch nun Futter ausgemacht hat, wird dieses durch schlagende und wischende Bewegungen des Schnauzenorgans vom Untergrund gelöst und anschließend durch Einsaugen verschlungen. Es ist möglich, dass die großen Motorneurone für die schnellen und kräftigen Bewegungen beim Einsaugen der Nahrung und den dabei hervorgerufenen intra-bukkalen Strom bzw. Sog verantwortlich sind.

Sensorisch evozierte Bewegungen des Schnauzenorgans wurden beispielsweise bei der ‚Schnauzenorgan-response‘ (Engelmann et al. 2009) beobachtet, wobei eine plötzliche und lokal begrenzte Änderung der elektrischen Umgebung schnelle Orientierungsbewegungen des Schnauzenorgans auslöst. Die Latenz dieser Verhaltensantwort ist lang (minimal 500ms), was vermuten lässt, dass der zentrale Verarbeitungsweg, der das elektrosensorische mit dem trigeminalen Motor-System verbindet, indirekt ist.

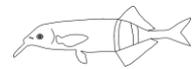
3.4.4. Welche funktionelle Rolle spielt die massive trigeminale Innervation des Schnauzenorgans?

Die trigeminalen Nervenfasern des Schnauzenorgans verlaufen ausschließlich im mandibulären Ast des Trigemini-Nervs. Die Bündel der motorischen Trigemini-Fasern stellen dabei nur einen eher kleinen Teil dar. Diese Konstellation ist jedoch rätselhaft, da bislang nur sehr wenig über sensorische Rezeptoren des Trigemini-Systems im Schnauzenorgan bekannt ist. Die Histogramme zu den Faserdurchmessern zeigten drei mögliche Peaks in der Verteilung der sensorischen Trigemini-Fasern (Abb.3.5.), was auf eine eingeschränkte Anzahl verschiedener Modalitäten hindeutet. Generell ist das sensorische System des Trigemini multimodal und verarbeitet sensorische Informationen unter anderem über die Lage,



das Tasten und Druck sowie über Geschmack, weitere Chemorezeption, Schmerz und Temperatur.

Propriorezeption: In den Sehnen der Muskeln im Schnauzenorgan befinden sich Nervenendungen, die von relativ großen, myelinisierten Nervenfasern stammen, deren Funktion die Wahrnehmung propriorezeptiver Reize sein könnte (Srivastava 1977, 1979). Verhaltensstudien haben gezeigt, dass die Fische Objekte beim Anschwimmen mit dem Schnauzenorgan berühren (‘chin probing’, Toerring und Belbenoit 1979, von der Emde 1992, Amey-Özel und von der Emde, in Bearbeitung, Teil II dieser Arbeit) und sie scheinen über eine sehr genaue Kontrolle dieser fingerartigen Bewegungen des Kinnfortsatzes zu verfügen. Das wiederum lässt vermuten, dass es ein schnelles Kontrollsystem für Feedbacks gibt, wobei propriozeptive Informationen eine Rolle spielen könnten. Diese Argumente unterstützen die Tatsache, dass Favarger (1981) propriorezeptive Aktivität über Bewegung und Position des Schnauzenorgans am Trigemini-Nerv ableiten konnte. Die aktuellen Ergebnisse zusammen mit denen von Szabo und Mitarbeiter (1979) zeigen, dass ein großer Teil der sensorischen Trigemini-Fasern vom Schnauzenorgan zum ersten lateralen funikulären Kern (fl1) der Medulla des Kleinhirns projizieren. Im Hinblick auf die zentrale Verarbeitung propriorezeptiver Information vom Kopf des Fisches konnten Szabo und Mitarbeiter (1979) zeigen, dass zwischen dem ersten funikulären Kern und der posterioren Eminentia granularis (egp) des kaudalen zerebellaren Lobus eine Weiterverarbeitung trigeminaler Information stattfindet. Diese höhere neuronale Bahn verläuft parallel zur aufsteigenden spinalen propriozeptiven Bahn, welche im zweiten lateralen funikulären Kern (fl2) verschaltet wird. Der fl2-Kern projiziert seinerseits in die posteriore Eminentia granularis, was Szabo und Kollegen vermuten ließ, dass hier die propriozeptiven Informationen von Kopf und Rumpf integriert werden. Elektrophysiologische Aufzeichnungen aus der posterioren Eminentia granularis zeigen Aktivität, die durch verschiedene propriozeptive Parameter wie statische Körperhaltung, Bewegung der Flossen oder Richtung und Geschwindigkeit von Rumpfbewegungen während passiver Dehnung oder auch reflexartigem Schwimmen unter Etomidat-Narkose verursacht werden (Bell et al. 1992, Kleiser 1993, Sawtell 2010). Obwohl die Verarbeitung propriozeptiver Informationen vom Schnauzenorgan selbst nur wenig untersucht und bekannt ist, ist es vorstellbar, dass diese Informationen ebenso die Zentren der Eminentia granularis erreichen.

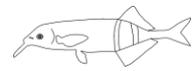


Wie die Untersuchungen dieser Studie gezeigt haben, bestehen die peripheren Nerven, die das Schnauzenorgan innervieren, aus trigeminalen und elektrosensorischen Komponenten, deren Fasern oft dicht zusammen liegen und in der Haut enden. In Querschnitten durch das Schnauzenorgan und die innere Muskulatur konnte ich außerdem viele unterschiedlich große Nervenfasern identifizieren, die entlang des inneren Faserstabs verliefen und umschlossen vom Perimysium innerhalb der sekundären Muskelbündel terminierten (Amey-Özel 2010, Amey-Özel und von der Emde, in Bearbeitung, Teil II dieser Arbeit). Das lässt darauf schließen, dass über das Schnauzenorgan noch weitere sensorische Modalitäten neben der Propriozeption wahrgenommen werden.

Geschmack oder Chemorezeption: Die bisher nicht veröffentlichten Untersuchungsergebnisse von Jean Pierre Denizot deuten darauf hin, dass es keine typischen Geschmacksknospen in der Haut des Schnauzenorgans gibt, wohl aber in der Region um die Maulöffnung. Im Verlauf meiner Studien habe ich in einem Präparat von der Haut eines Schnauzenorgans ein einzelnes multizelluläres Organ identifiziert, das ähnlich den isoliert vorkommenden Schreiner Organen (Braun 1998) ist. In weiteren Präparaten finden sich auf ventraler Seite des Schnauzenorgans komplexere Strukturen oder Organe, die den gewöhnlichen Geschmacksknospen ähneln. Ich kann auch nicht ausschließen, dass noch weitere chemosensitive Strukturen in der Haut des Schnauzenorgans vorkommen, wie zum Beispiel freie Nervenendigungen.

Da das Schnauzenorgan scheinbar nicht durch den Fazialis- oder den Vagus-Nerv innerviert wird, ist davon auszugehen, dass die Chemosensorik über den Trigemini weitergeleitet wird. Projektionen primärer Trigemini-Afferenzen vom Schnauzenorgan und dem Gesichtsbereich in kaudale Abschnitte des fazialen Lobus deuten darauf hin, dass chemorezeptive Informationen über den Trigemini transportiert und im viszeralem System des siebten Hirnnervs integriert werden. Diese Ergebnisse entsprechen denen aus der Studie von Kiyohara und Kollegen (1999) über das Trigemini-System des Getüpfelten Gabelwels (*Ictalurus punctatus*), die zeigten, dass Trigemini-Afferenzen des Kopfes unter anderem von den Lippen und den Barteln, zu einem großen Teil im fazialen Lobus terminieren.

Tasten: Während der Erkundung von Objekten und bei der Suche nach Futter im Substrat nutzt *Gnathonemus petersii* das Schnauzenorgan ähnlich wie der Mensch seinen Finger einsetzen würde. Da das Schnauzenorgan keine Schuppen



aufweist, könnte der Tastsinn eine Rolle spielen. Es ist bislang noch kein spezielles Organ oder typische Rezeptoren der Art in *Gnathonemus petersii* beschrieben worden. Es ist anzunehmen, dass freie Nervenendigungen in den oberen Schichten der Haut diese Funktion ausfüllen, wie beispielsweise in der unbehaarten Haut (Björklund et al. 1986). Eine weitere Möglichkeit, über die Teleostier Berührung wahrnehmen könnten, wurde von Lane und Whitear (1977) aufgeführt. Sie beschrieben Merkel-Scheiben (Merkel 1880) in der Haut der Flanken und der Barteln beim Gabelwels und in der Haut der Kiemendeckel und den Lippen bei der Forelle. Sie vermuteten, dass diese Zellen Informationen über Berührungen und Druck wahrnehmen. Bislang sind jedoch noch keine spezifischen Strukturen ähnlich den Merkel-Scheiben in der Haut am Schnauzenorgan von *Gnathonemus petersii* eindeutig nachgewiesen.

In Rochen und Katzenhaien hat Murray (1960) gezeigt, dass die Lorenzini-Ampullen (Lorenzini 1678), die als passive Elektrorezeptoren für niedrig-frequente elektrische Stimuli bekannt sind, außerdem sensitiv für schwache taktile Stimuli sind. In *Gnathonemus petersii* konnte Szabo (1970) zeigen, dass die ampullären Elektrorezeptoren, insbesondere die im Schnauzenorgan, auch durch passive oder aktive Bewegungen des Kinnfortsatzes stimuliert werden können. Es wurde daher angenommen, dass Ampullenorgane mit propriosensitiven Oberflächenrezeptoren verglichen werden können. Aufgrund der heutigen Kenntnisse über die häufig auftretenden Anastomosen zwischen dem Trigeminus-Nerv und dem elektrosensorischen Seitenlinien-Nerv sind diese Interpretationen jedoch anzuzweifeln. Eine gleichzeitige Stimulation taktile sensibler Fasern in der näheren Umgebung von Elektrorezeptoren kann nicht ausgeschlossen werden.

Die zahlreichen Elektrorezeptoren im Schnauzenorgan sind umgeben von Sekretionszellen (Szabo und Fessard 1965, Szabo und Wersäll 1970). Es wurden kleine Nervenfasern beobachtet, von denen einzelne um diese Sekretionszellen verlaufen und einige im Bereich von Zellen liegen, die die Kapsel der jeweiligen Elektrorezeptoren bilden. Es ist möglich, dass diese Fasern zum Trigeminus-System gehören und sensitiv für Berührungen sind.

Neben den zahlreichen Rezeptororganen für die Wahrnehmung schwach elektrischer Reize und den trigeminalen Rezeptoreinheiten ist die Haut des Schnauzenorgans reich an Melanophoren, welche dem Fisch die typisch schwarze Färbung verleihen. In Stresssituationen verlieren die Tiere bedingt durch die



Kontraktion der Melanophoren ihre Farbe. Es ist wahrscheinlich, dass dieser Mechanismus durch die Innervation mit trigeminalen Motorneuronen gesteuert wird. 1911 beschrieb von Frisch die neuronale Innervation von kutanen Pigmentzellen in Fischen durch spinale und kraniale Nerven, einschließlich des Trigeminus-Nervs. Er behauptete, dass über diese Innervation die Erweiterung und die Kontraktion der Melanophoren kontrolliert werden. Mills zeigte 1932, dass die elektrische Stimulation des zentralen Nervensystems zu einer Kontraktion der Melanophoren führte und das anschließende Entfernen des Stimulus eine Erweiterung hervorrief. Im Jahr 2000 zitierte Fujii die Arbeit von Iwata und Fukuda (1973), in der beschrieben wurde, dass die Motorneurone der Melanophoren in der Medulla lokalisiert sind und dass die Motorneurone, die den Kopf innervieren, zum trigeminalen Motorsystem gehören. Andere Autoren haben gezeigt, dass dieser Mechanismus hormonell gesteuert wird und dass das stressbedingte Verblässen zur Ausschüttung von Melanophoren-stimulierenden Hormonen (MSH) führt (Gray 1956, Oshima et al. 1986, Fujii 2000).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die hier durchgeführte Studie zeigt, dass die trigeminale Innervation des Schnauzenorgans ebenso prominent ist wie die elektrosensorische Innervation. Mit den neueren Ergebnissen gibt es weitere Hinweise darüber, dass das Schnauzenorgan multisensorisch ist und in welchen zentralen Bereichen die Integration der perzipierten Reize erfolgen könnte. Ich kann jedoch keine eindeutige Aussage darüber treffen, welche sensorischen Modalitäten von den sensorischen Trigeminus-Fasern transportiert werden. Um die Funktion der trigeminalen Innervation aufzuklären, sind weitere Untersuchungen der zentralen Verbindungen der sensorischen und motorischen Trigeminus-Kerne erforderlich. Von großem Interesse sind dabei die Verbindungen zwischen dem Trigeminus-System und den elektrosensorischen sowie den elektromotorischen Bahnen, die insbesondere die „Schnauzenorgan-response“ steuern. Genauere Kenntnisse über die sensorisch-motorische Koordination des Schnauzenorgans könnten für ein besseres Verständnis anderer Mechanismen, wie die aktive Schnurrhaarbewegung bei Ratten, relevant sein, bei denen die Wahrnehmung haptischer Reize eine wichtige Rolle spielt.

IV. Neuronale Bahnen – zentrale Projektionen

Inhalte des Kapitels IV wurden in folgendem Manuskript zur Publikation eingereicht:

Amey-Özel M, Anders S, Grant K, & von der Emde G. Premotor pathways and central efferent connections of the trigeminal motor command system in *Gnathonemus petersii*. (Journal of Comparative Neurology).



4. Zentrale Verbindungen des trigeminalen Motorsystems in *Gnathonemus petersii*

4.1. Einleitung

Das Schnauzenorgan von *Gnathonemus petersii* ist ein multisensorisches Organ, das zur Wahrnehmung und Orientierung in der Umwelt oder ähnlich einem Finger zur näheren Detektion von Objekten und bei der Suche nach Futter am Grund eingesetzt wird (von der Emde und Bleckmann 1998, von der Emde et al. 2008, Pusch et al. 2008, Bacelo et al. 2008, Amey-Özel et al. 2015). Im Vordergrund steht hierbei die aktive und auch passive elektrosensorische Wahrnehmung über die zahlreich in der Haut des Schnauzenorgans vorkommenden Elektrorezeptoren, den Mormyromasten einerseits und den Ampullenorganen andererseits (Szabo 1965, Bennett 1965, Harder 1968, Bell et al. 1989). Verhaltensbeobachtungen haben jedoch gezeigt, dass die Tiere Objekte in ihrer Umgebung häufig auch berühren und so näher zu inspizieren scheinen. In Verhaltensstudien zur Objektdiskriminierung, die der Aufklärung der Leistungskapazität des elektrosensorischen Systems dienten, war auffällig, dass die Tiere mit den Objekten spielten und sie mit dem Schnauzenorgan manipulierten (Fechler et al. 2012, Fechler und von der Emde 2013, persönliche Beobachtungen). Diese Beobachtungen ließen die Frage aufkommen, über welches senso-motorische System die entsprechende zentrale Integration erfolgt.

Umfangreiche anatomische Untersuchungen des Gewebes und der neuronalen Innervation des Schnauzenorgans haben ergeben, dass zahlreiche, kompakt organisierte Muskelfasern sowie ein überaus flexibler Kern aus Bindegewebsfasern hoch präzise Bewegungsabläufe, vergleichbar mit denen eines Elefantenrüssels, ermöglichen (Amey-Özel und von der Emde, in Bearbeitung, Teil II dieser Arbeit). In früheren und in kürzlich publizierten eigenen Studien wurden zwei große Nerven beschrieben, die das Schnauzenorgan innervieren (Harder 1968, Maler et al. 1973, Amey-Özel et al. 2015). Große Anteile der als gemischt vorliegenden Nervenstränge konnten zum einen dem Seitenliniennerv und zum anderen dem Trigemini-Nerv zugeordnet werden. Dessen Motorneurone innervieren neben der Unterkiefermuskulatur auch die Muskeln des Schnauzenorgans. Die primären afferenten Fasern des Trigemini, die den



epidermalen und subepidermalen Schichten sowie den Muskeln und dem umgebenden Bindegewebe entspringen (Amey-Özel und von der Emde, in Bearbeitung, Teil II dieser Arbeit), terminieren in den vier sensorischen Unterkernen des absteigenden Trigeminus-Systems im Hirnstamm. Es liegt eine hohe Repräsentation des Schnauzenorgans in diesem sensorischen System vor, obgleich noch keine eindeutig identifizierten Rezeptorstrukturen für andere Sinnesmodalitäten als die des elektrischen Sinnes nachgewiesen werden konnten (Amey-Özel et al. 2015).

Die von Srivastava (1977) beschriebenen freien Nervenenden in den Sehnen der Muskeln des Schnauzenorgans und dem zugehörigen Gewebe sind vermutlich propriozeptive Fasern, deren Aktivität in ersten Experimenten von Faverger (1981) gemessen wurde. Das Vorhandensein propriozeptiver Fasern im Schnauzenorgan überrascht nicht, zumal es von übergeordneter Wichtigkeit für das elektrosensorische Orientierungssystem ist, die rezeptiven Bereiche der Körperoberfläche immer optimal zum Strömungsgradienten des perzipierten Potenzials auszurichten. Einen ersten Beweis für einen Re-Orientierungsmechanismus des Schnauzenorgans lieferten Engelmann und Mitarbeiter (2009). Sie zeigten, dass eine Novelty-Response (Lissmann und Machin 1958, Post und von der Emde 1999, Caputi et al. 2003) als Reaktion auf eine plötzliche elektrische Störung oder Änderung des Widerstandes eines nahen Objektes begleitet sein kann von spontanen Bewegungen des Schnauzenorgans (‘Schnauzenorgan-response’). Die Latenz einer ‘Schnauzenorgan-response’ ist relativ lang (500ms). Zudem habituiert dieses System schnell, was darauf hindeutet, dass es sich um einen koordinierenden Mechanismus handelt, der modulierend in die Erwartungshaltung eintreffender sensorischer Informationen eingreift. Szabo und Mitarbeiter (1990) zeigten in einer anatomischen Studie eine zentrale Verbindung auf, die vermutlich das propriozeptive System entfernterer Körperregionen am Rumpf sowie vom Kopf mit dem elektrosensorischen System verknüpft, wobei der kaudale Lobus des Zerebellums (Eminentia granularis: EG) hierbei ein entscheidendes Zentrum für die Verschaltung ist. Es fehlen bislang jedoch detaillierte anatomische als auch physiologische Nachweise für die zellulären Mechanismen, die der beschriebenen ‘Schnauzenorgan-response’ zugrunde liegen.

Senso-motorische Feedback-Schleifen des Trigeminus-Systems sind für den Tast- und Bewegungsapparat der Vibrissen der Ratte (Kleinfeld et al. 2006, Diamond et al. 2008) und teilweise für das hoch bewegliche verlängerte Rostrum im nicht-



elektrosensitiven Stachelaal (*Macrognathus aculeatus*) (Wullimann et al. 1991) beschrieben. Die Vibrissen der Ratte werden sensorisch von Trigemini-Anteilen innerviert und motorisch vom Nervus facialis gesteuert. Zwischen beiden Systemen wurden im Hinblick auf die Integration taktiler Information und der Generierung haptischer Empfindungen direkte und indirekte, verschachtelte, Verarbeitungsschleifen nachgewiesen. Die direkte und einfachste Form der Rückkopplung liegt im Hirnstamm zwischen dem Trigemini- und dem Fazialissystem vor. Höher verarbeitete taktile Informationen werden über den Neocortex zurück an das faziale Motorzentrum geleitet.

Wie beim Schnauzenorgan ist der Fortsatz des Oberkiefers beim Stachelaal beweglich und wird primär zur Futtersuche und zum Ertasten von Objekten eingesetzt. Die Motorik wird ebenfalls über Äste des Trigemini-Nervs vermittelt (Roberts 1980, Wullimann et al. 1991). In einer jüngeren Studie am *Macrognathus zebrinus* wurden primäre Afferenzen des Trigemini-Systems beschrieben, die direkt in der Valvula cerebelli terminieren (Schmidt und Hofmann 2013), einem Teil des Kleinhirns, der maßgeblich an der Integration und Koordination senso-motorischer Information beteiligt ist. In Mormyriden und Gymnotiden ist das Zerebellum weitreichend an der Verarbeitung elektrosensorischer Information beteiligt (Lannoo et al. 1991, Sultan und Glickstein 2007, Matsui et al. 2014).

Es gibt nur wenige anatomische und physiologische Studien, die sich in ihren Analysen auf die Darstellung des prämotorischen Netzwerkes des Trigemini-Systems bei elektrosensitiven Fischen, insbesondere den Mormyriden, konzentrieren. Ziel dieser Studie war daher, die an der motorischen Steuerung des Schnauzenorgans von *Gnathonemus petersii* beteiligten prämotorischen Zentren im Gehirn zu ermitteln. Ein weiterer Fokus lag auf der Aufklärung der zentralen Verbindungen des trigeminalen und elektrorezeptiven und elektromotorischen Systems, die möglicherweise eine entscheidende Rolle bei der senso-motorischen Koordination und aktiven Wahrnehmung über das Schnauzenorgan spielen. Die Experimente zur Identifizierung und Visualisierung der zentralen afferenten und efferenten Verbindungen des trigeminalen Systems kombinierten hierbei elektrophysiologische Methoden, das Aufzeichnen evozierter Feldpotentiale im trigeminalen Motorkern, mit histologischen Standardmethoden zur retrograden bzw. anterograden Markierung neuronaler Bahnen sowohl *in-vivo* als auch *in-vitro*.



4.2. Material und Methoden

Zur Lokalisation und Darstellung zentraler Projektionen des trigeminalen Systems wurden 10 adulte Individuen der Spezies *Gnathonemus petersii* verwendet, die eine Standardlänge von 8 bis 12cm hatten. Sie wurden von dem französischen Fischhändler Aquarélite (Aufargis, Frankreich) bezogen. Die Tiere wurden bis zum Versuchsbeginn in einer angemessenen Umgebung in Gruppen von 5 bis 10 Individuen in 200l Aquarien gehalten. Das Wasser in den Aquarien wies einen Leitwert von 150 bis 180 μ s/cm auf. Die Haltungsbedingungen entsprachen den europäischen Richtlinien von 2010 (Directive 2010/63/EU).

4.2.1. Präparation

Für die in-vivo Versuche wurden größere Tiere von 10-12cm verwendet. Die Tiere wurden zu Beginn der Präparation initial durch die Immersion einer wässrigen Etomidat-Lösung (2mg/l) (Hypnomidate, Janssen-Cilag, Issy-Lès-Moulineaux, Frankreich) anästhesiert. Während der Präparation und Injektion wurde die Entladung des elektrischen Organs (EOD) abgeleitet (Tektronics Differentialverstärker, 7A22). Hierzu wurden zwei Silberchloridelektroden vor dem Kopf sowie am Schwanzende im Wasserbecken platziert. Die Dauer der Betäubung wurde auf Faktoren wie den Verlust der Reaktionsfähigkeit auf externe Stimuli und die Änderung des Rhythmus der Entladungen des elektrischen Organs abgestimmt. Im Vergleich zur stark variierenden Abfolge an EODs bei einem wachen Tier wird die Frequenz mit zunehmender Betäubung langsamer und regelmäßiger, die Form sowie Amplitude des EODs wird hingegen nicht beeinflusst (Engelmann et al. 2006). Für die Präparation der Schädeldecke und der in den Experimenten durchgeführten Ableitungen in den zu untersuchenden Hirnarealen wurden die Tiere schonend mit Zellophan-Folie auf einem Wachs-Block an einer kippbaren Halterung in einem kleinen Becken befestigt. Lediglich der dorsale Bereich des Kopfes wurde über der Wasseroberfläche gehalten. Die Betäubung wurde mit Etomidat (0,1mg/l) über eine kontinuierliche intra-bukkale Perfusion des Fisches (60ml/min) fortgesetzt und kontrolliert. Das hierbei verwendete aufbereitete Wasser wurde mit Sauerstoff angereichert und hatte einen Leitwert von etwa 100 μ s/cm. Die Schädeldecke wurde



oberhalb vom Auge nach kaudal eröffnet, wobei die laterale Oberfläche der Valvula cerebelli (valv) sichtbar war. Der posteriore extrolaterale Nucleus des Torus semicircularis (Abb.4.1. B, Nucleus extrolateralis posterior: elp) sowie posteriore Teile des optischen Tektums (tect) wurden ebenfalls freigelegt und waren unterhalb der Schädelöffnung sichtbar. Die kaudale Begrenzung des Elp durch die Valvula cerebelli diente als anatomischer Orientierungspunkt (horizontaler Nullpunkt) bei der Positionsbestimmung der Ableitelektroden (Abb.4.1. B). Nach abgeschlossener Präparation wurde die Etomidat-Konzentration auf 0,04mg/l herabgesetzt. Dadurch wurde der EOD-Rhythmus wieder regelmäßiger und stabilisierte sich bei etwa 0,5Hz.

4.2.2. Set-up: Antidrome Stimulation und Ableitung

Antidrome Stimulation

Für die elektrophysiologische Identifizierung des trigeminalen Motorkerns wurde die Methode der antidromen Stimulation eingesetzt. Hierbei werden Nerven elektrisch stimuliert und die im Fall der Motoneurone retrograd verlaufenden Stimulus-Signale im Gehirn abgeleitet. In diesem Versuch sollten die Motoneurone, die die Muskeln des Schnauzenorgans innervieren, stimuliert werden. Ein Paar Wolframelektroden, das in einem Glasmikrofilament (GB150F-8P) isoliert und fixiert war, wurde an der Basis des Schnauzenorgans in den zum Schnauzenorgan führenden Nerv eingestochen (Abb.4.2. A). Der Stimulus wurde durch das fischeigene EOD getriggert, welches über zwei Elektroden jeweils am vorderen und hinteren Ende des Beckens aufgenommen wurde. Die differentiell gemessenen EODs wurden zehnfach vorverstärkt und auf einem Oszilloskop (5223 Digital Oscilloscope, Tektronix) dargestellt. Dabei wurden Interferenzen gleicher Frequenzen wie die des EODs verrechnet und gefiltert. Das als Trigger für den Stimulus verwendete EOD-Signal wurde abermals verstärkt (CyberAmp, Axon Instruments, 10fache Verstärkung), breitbandig gefiltert (1Hz-100Hz) und anschließend über einen A/D-Konverter (National Instruments, Samplingrate 10000Hz) digitalisiert. Die eingehenden Signale wurden mit der hauseigenen Computer-Software *ELPHY* (vers.9, Gérard Sadoc, CNRS-UNIC, Frankreich) verarbeitet. 100 Millisekunden nach jedem fischeigenen EOD wurden die Nervenfasern mit konstanten Pulsen von 100 μ s Länge und einer variierenden



Spannung von 1-4mV über einen nichtkommerziell hergestellten Stimulus-Isolator gereizt. Durch den zeitlichen Abstand konnten Überschneidungen mit hemmenden Corollary-Discharge-Ereignissen aus elektrosensorischen oder elektromotorischen Strukturen in der näheren Umgebung zur Ableitelektrode vermieden werden. Das korrekte Platzieren der Reiz-Elektroden und die Intensität des Stimulus wurden über die Motor-Antwort (das Abknicken) des Schnauzenorgans beobachtet und kontrolliert.

Ableitung der antidromen Feldpotentiale

Glaselektroden (Durchmesser Spitze: 1-3 μ m, Widerstand: 1-5M Ω , Glass: GB 120F-8P, Science Products, Hofheim, Germany, Puller: Model P-97 Micropipette Puller, Sutter Instruments, Novato, CA, USA) wurden mit 3M Natriumchlorid gefüllt und in das Gehirn eingeführt. Dabei verlief die Elektrode von dorsolateral in einem Winkel von etwa 40° durch die Valvula cerebelli auf Höhe des posterioren Teils des präeminentialen Nukleus nach ventral zum trigeminalen Motorkern (Abb.4.1. B, Abb.4.2. B, Vm). Zur stereotaktischen Orientierung und Koordinierung wurden Corollary-Discharge-Feldpotentiale genutzt, die aus früheren Studien über das elektrosensorische System bekannt waren (von der Emde und Bell 1996). Eine Referenzelektrode bestehend aus einem abgeschirmten Silberdraht wurde in unmittelbarer Entfernung zur Ableitelektrode im Muskel des postfrontalen bzw. des pterotischen Knochens des Craniums befestigt (Abb.4.1. B, Ref). Die in zunehmenden Tiefen (Abb.4.2. C) abgeleiteten Feldpotentiale wurden vorverstärkt (Axoclamp 2A („Bridge“-Modus), Axon Instruments), mehrfach nachverstärkt (Oszilloskop, Tektronix und Cyberamp, Axon Instruments) und digitalisiert (A/D-Konverter, National Instruments). Alle Experimente wurden auf einem schwingungsgedämpften Tisch und innerhalb einer Faradayschen Abschirmung durchgeführt (Abb.4.1. A).

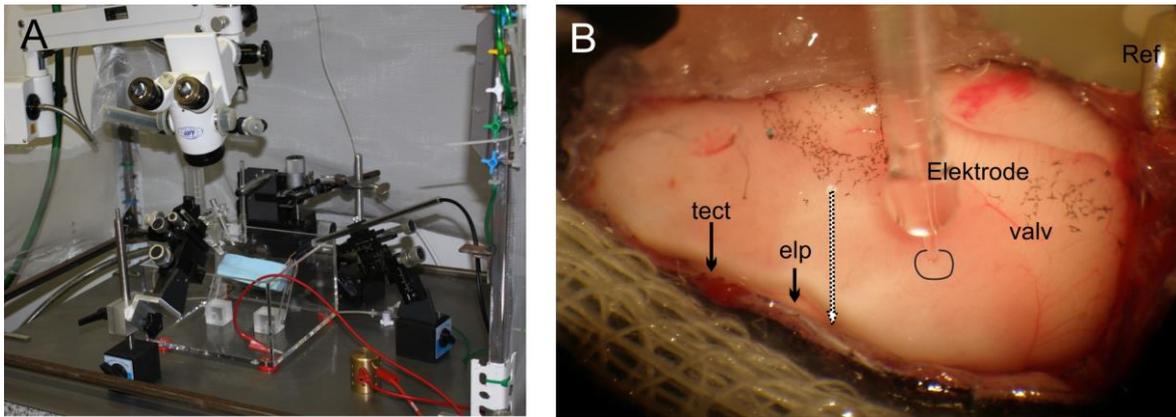


Abb.4.1. A: Das Set-up zur Ableitung antidromer Feldpotentiale und iontophoretischen Injektion neuronaler Marker wurde innerhalb eines Faraday-Käfigs errichtet. Das Versuchstier befand sich unter Beatmung innerhalb eines mit Sauerstoff und Etomidat angereicherten Wasserbeckens, auf einem kippbaren Steg gesichert. Mit Hilfe von Mikromanipulatoren wurden die Ableit- und Stimulationselektroden positioniert. **B:** Dorsolaterale Ansicht der freigelegten Hirnoberfläche mit injizierter Glaselektrode. Als anatomische Orientierungspunkte für die Positionierung der Elektrode dienten die dorsolateralen Bereiche des optischen Tektums (tect) und des posterioren exterolateralen Kerns (elp), die seitlich unter der Valvula cerebelli zu erkennen waren (schwarze Pfeile). Der gestrichelte Pfeil kennzeichnet den Nullpunkt auf der senkrechten Achse, von dem aus die Elektrode in horizontaler Ebene in Position gebracht wurde.

4.2.3. *In-vivo* Injektion (Biocytin, Neurobiotin, BDA)

Mit Hilfe der iontophoretischen Applikation verschiedener neuronaler Marker in den trigeminalen Motorkern wurden Neurone retrograd sowie anterograd angefärbt. Die Injektionsstellen wurden durch das zuvor identifizierte antidrome Feldpotential bestimmt. Vor Beginn der eigentlichen Applikation des Markers wurde das Versuchstier erneut mit Etomidat (0,1mg/l) tief betäubt und über eine intramuskuläre Injektion von Curare (konz 1:3) (Tubocurarine hydrochloride T2379 Sigma-Aldrich, Steinheim, Deutschland) paralytisiert.

Biocytin und Neurobiotin

In den Versuchen zur Visualisierung der zentralen Projektionen des trigeminalen Motorkerns wurden unterschiedliche Markersubstanzen verwendet. Für Biocytin und Neurobiotin wurden Glaselektroden mit Filament (Durchmesser Spitze 10-12µm, Widerstand <5MΩ) mit einer Mischung aus 4% Biocytin (Sigma-Aldrich, Steinheim, Deutschland) in 3M Tris-Puffer (pH 7,5) oder mit einer Mischung aus 4%



Biocytin und 4% Neurobiotin (Vector Laboratories, Inc., Burlingame, USA) in Tris-Puffer gefüllt. Der Marker wurde iontophoretisch über eine Kette positiv-gerichteter Pulse injiziert (2-5 μ A, 300ms/Puls). Die Pulsreihe war alternierend in einem 7 Sekunden On-Off-Rhythmus für eine Gesamtzeit von 10-20 Minuten geschaltet.

Biotinyliertes Dextran Amin (BDA)

Für den Marker BDA wurden Mikroglaselektroden ohne inneres Filament verwendet, da diese Substanz schwerer zu füllen ist und bei Anwesenheit eines Filaments häufig Blasen in der Kapillare erzeugt. Die Spitze der Elektroden hatte einen Durchmesser von 20-30 μ m und einen Widerstand von 5-10M Ω . Die Elektroden wurden per Druck mit einer 10%igen Lösung aus BDA (MW 3000, Invitrogen, Eugene, USA) in 0,1M Natriumzitat-Puffer (pH 3,5, Sigma-Aldrich, Steinheim, Deutschland) gefüllt. Die iontophoretische Applikation des Markers erfolgte wie oben beschrieben, mit positiv geladener Elektroden-Spitze. Nach intra-zerebraler Injektion des jeweiligen Markers wurde die Betäubung wieder auf eine Konzentration von 0.04mg/l Etomidat gesetzt und der Fisch für 12-15 Stunden in diesem Zustand gehalten.

Histologie

Die Tiere wurden erneut durch Immersion in MS 222 mit einer Konzentration von 0,2g/l und anschließend über eine intra-bukkale Perfusion von MS 222 (0,1g/l) anästhesiert, bevor sie für die histologische Bearbeitung der markierten Hirnareale fixiert werden konnten. Die Fixierung der Tiere verlief entsprechend der unter 3.2.3. geschilderten Methode der intra-kardialen Perfusion.

Nachdem die Gehirne freipräpariert waren und eine entsprechende Fixierung des Gewebes vorlag, wurden von kaudal nach rostral 40-50 μ m dicke Transversalschnitte mit Hilfe eines Vibratoms (Leica VT 1000M, Leica Biosystems GmbH, Nussloch, Deutschland) hergestellt. Die Entwicklung der Hirnschnitte und die Visualisierung der eingebrachten Marker erfolgten nach der im Abschnitt 3.2.4. erläuterten histologischen Nachweisreaktion.

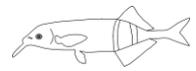


4.2.4. *In-situ* Injektion von lipophilen Carbocyaninen (*FAST Dil*, *Dil*)

Neben der *in-vivo* Applikation von Biocytin, Neurobiotin sowie BDA wurden *in-situ* Injektionen von lipophilen Carbocyaninen (*FAST Dil* und *Dil*) durchgeführt. Diese Untersuchungen fanden ausschließlich an fixiertem Gewebe statt. Für die Injektionen wurden insgesamt 16 kleinere Tiere mit einer Standardlänge von 8-10cm wie oben beschrieben zunächst tief betäubt und anschließend direkt intra-kardial perfundiert. Die Fixierung erfolgte bei 10 Tieren mit einer 4%igen Formaldehyd-Lösung und bei 6 Tieren mit einer 4%igen p-Formaldehyd-Lösung (in 0,1M PB). Die obigen 10 Gehirne wurden nach abgeschlossener Perfusion aus dem Schädel präpariert und auf einem mit 4% Formaldehyd befeuchteten Filterpapier in einem abgeschlossenen, dunklen Gefäß bei Raumtemperatur gelagert. Die 6 mit p-Formaldehyd fixierten Gehirne wurden nach der Präparation in 0,1M Phosphatpuffer ebenfalls im Dunklen bei Raumtemperatur gelagert.

Bei den 10 in Formaldehyd fixierten Gehirnen wurde der Farbstoff *FAST Dil* (1,1'-Dilinoleyl-3,3,3',3'-Tetramethylindocarbocyanine Perchlorate, D-3899, Molecular Probes, Life Technologies, Darmstadt) injiziert. 1mg der Farbpaste des *FAST Dil* wurde zunächst in 100ml 100%igen Ethanol gelöst. Die Applikation dieses Farbstoffes wurde mithilfe von dünn gezogenen Glaskapillaren durchgeführt. Die Spitzen der Kapillaren wurden in das Farbliquid getaucht und minimal mit Farblösung gefüllt. Anschließend wurden die Kapillaren zum evaporieren des Alkohols an Luft und im Dunkeln aufbewahrt. Durch das Abdampfen des Alkohols blieben an der Glaswand haftende Farbkristalle zurück, die bei der Injektion in das Hirngewebe eingebracht wurden und somit von den Plasmamembranen der Nervenzellen aufgenommen werden konnten. Die Kapillaren wurden mit Hilfe eines Mikromanipulators auf der ventralen Seite des Gehirns auf Höhe des trigeminalen Motorkerns platziert. Die Glaskapillaren wurden oberhalb der Injektionsstelle mit einer Mikroschere abgeschnitten, wobei die Spitzen für die Inkubationszeit im Gehirn verblieben.

Die kristalline Farbstoff-Variante *Dil* (1,1'-Dioctadecyl-3,3,3',3'-Tetramethylindocarbocyanine Perchlorate, D-3911, Molecular Probes, Life Technologies, Darmstadt) wurde direkt in Kristallform in das Hirngewebe der 6 in p-Formaldehyd fixierten Tiere eingebracht. Dazu wurden kleine Kristallstücke mit einer Minutiennadel, die an einen Elektrodenhalter befestigt wurde, aufgenommen und mit



Hilfe eines Mikromanipulators in das Gewebe geschoben. Die Minutiennadel wurde anschließend wieder entfernt. Die Tiefe der Injektionen lag bei allen Gehirnen zwischen 100 und 300µm. Die Inkubationszeiten richteten sich nach der Art des Farbstoffes sowie der Größe des Gehirns. Die rostrokaudale Länge lag zwischen 8-12mm. Im Fall des schneller diffundierenden Farbstoffes *FAST Dil* konnten bei kleinen Gehirnen erste Analysen bereits nach 2-3 Wochen angestellt werden. Größere Objekte wurden deutlich länger inkubiert (2-4 Monate). Bei der kristallinen Farbstoff-Variante *Dil* wurden kleinere Gehirne mindestens 1-2 Monate inkubiert, größere bis zu 8 Monate.

Histologie

Nach entsprechender Inkubationszeit wurden die Gehirne nochmals in Phosphatpuffer gewaschen, gegebenenfalls die noch injizierten Spitzen der Glaskapillaren entfernt und 40-60µm dicke Transversalschnitte am Vibratom hergestellt. Dies fand zum Schutz des Fluoreszenzfarbstoffes im abgedunkelten Raum statt. Die Hirnschnitte wurden jeweils in einem Tropfen des Einbettmediums (Mounting medium DAPI, Vectashield, Vector Laboratories, Inc., Burlingame, USA) auf den Objektträgern aufgefangen und direkt mit einem Deckglas abgedeckt. Damit die Schnitte anschließend nicht austrockneten, wurde der Deckglasrand zusätzlich mit klarem Nagellack versiegelt. Die Schnitte wurden in Aluminiumfolie gegen Licht geschützt verpackt und bei 4-8°C horizontal gelagert.



4.3. Ergebnisse

4.3.1. Lokalisierung und Identifikation des Motorkerns

Der trigeminale Motorkern (Vm) wurde elektrophysiologisch durch das Ableiten antidromer Feldpotentiale nach Stimulation des großen Nervenbündels, das in das Schnauzenorgan führt, identifiziert. Dieses Bündel enthält neben den motorischen Trigeminus-Fasern auch sensorische Anteile des Trigeminus-Nervs sowie des anterioren Seitenlinien-Nervs (Amey-Özel et al. 2015). Zentral ist der trigeminale Motorkern von Strukturen umgeben, die Teil der Verarbeitungswege elektrosensorischer und elektromotorischer Informationen sind. Die Ableitelektroden verliefen schräg in das Gehirn, zunächst durch die das Mittel- und Vorderhirn überlagernde Valvula cerebelli (valv), anschließend durch den kaudalen Abschnitt des präeminentialen Kerns (pre) und durch die eintretenden sensorischen Fasern der anterioren Seitenlinienwurzel und schließlich durch die benachbart verlaufenden sensorischen sowie motorischen Nervenfasern der Trigeminus-Wurzel (NV) hindurch (Abb.4.2. B). Medial zum Motorkern liegen die beiden Faszikel des lateralen Lemniskus (ll), welche aufsteigende elektrosensorische Informationen vom lateralkaudal liegenden elektrosensorischen Seitenlinienlobus (electrosensory lateral line lobe: ELL) führen. Der lateraldorsale Teil des Motorkerns erstreckt sich zwischen diese beiden Faserbündel. Lateralventral zum Hauptkerngebiet des trigeminalen Motorkerns und ventral zum ventralen Bündel des lateralen Lemniskus liegt der paratrigeminale Kommando-assoziierte Kern (paratrigeminal command-associated nucleus: pca). Dieser Kern ist Teil der Bahn des aufsteigenden elektromotorischen Rückkopplungs-Signals (electric organ corollary discharge: EOCD), das eine Kopie des elektromotorischen Kommandosignals für die Entladung des elektrischen Organs ist (Libouban et al. 1981, Bell et al. 1983, 1992). Dorsal des paratrigeminalen Kerns, ventral des unteren lateralen Lemniskustrakts und somit rostral zum trigeminalen Motorkern liegt ein weiteres Hirnareal, der sublemniskale Kern des juxtalemniskalen Komplexes, der Teil des wieder absteigenden EOCD-Signals ist (Carlson 2002b).

Auf Grund der mit EOCD-Signalen verbundenen elektrosensorischen und elektromotorischen Strukturen, die den trigeminalen Motorkern umgeben, wurden die Elektroden mit Hilfe der Form des jeweiligen EOCD-Feldpotentials geführt. Durch das Ableiten des antidromen Feldpotentials als Antwort auf die Schnauzenorgan-



Stimulation wurde eine präzise Lokalisation des Motorkerns ermöglicht. Das EOCD-Signal konnte über weite Strecken abgeleitet werden, wobei sich abhängig von der Position der Elektrode die Form des Signals veränderte. Eine starke antidrome Antwort auf die Stimulation des Schnauzenorgan-Nervs konnte hingegen nur im trigeminalen Motorkern oder in unmittelbarer Umgebung abgeleitet werden. In Abb.4.2. C sind am Beispiel eines Tieres Ableitspuren aus unterschiedlichen Hirntiefen dargestellt, in denen das sich verändernde EOCD-Signal erkennbar ist, welches unmittelbar auf das EOD (schwarzer Pfeil) folgte. Innerhalb der Valvula war ein erstes EOCD (Abb.4.2. C, a) mit mehreren folgenden kleinen positiven Spitzen messbar, deren Intensität mit zunehmender Tiefe zunahm. Unmittelbar auf die periphere Nervenstimulation folgte keine deutlich messbare Antwort der motorischen Fasern, jedoch ein später eintretendes starkes negatives Signal, das längere Zeit andauerte. Mit zunehmender Tiefe verstärkte sich das positive Signal nach dem EOD und eine leichte negative Antwort auf den Stimulus wurde messbar. Das starke negative späte Signal blieb jedoch aus (Abb.4.2. C, b). Ab einer Tiefe von 2800 μ m (Abb.4.2. C, c) änderte sich das EOCD-Potential und wurde negativer, gefolgt von einer schwachen positiven Welle (Abb.4.2. C, d, e, Vergleich mit bekannten Signalen aus von der Emde und Bell 1996). Auf den Stimulus folgte hier wieder eine späte starke negative Antwort (Abb.4.2. C, c). Auch im trigeminalen Motorkern konnte ein EOCD-Signal abgeleitet werden, dessen typische Form von mindestens 3 starken negativen Spitzen und einer folgenden schwach positiven Welle geprägt war (Abb.4.2. C, e).

Das Signal, welches im Trigemini-Kern in einer Tiefe von 4450 μ m nach Stimulation des Nerven gemessen werden konnte, zeichnete sich durch eine deutliche negative Spitze aus, die beim gezeigten Beispiel mit einer Latenz von 1,4ms nach dem Stimulus (gelbe Raute) auftrat, etwa 1ms andauerte und gefolgt wurde von mindestens einer weiteren kleineren negativen Spitze nach etwa 3ms (blaue Pfeile). Eine starke späte negative Antwort blieb in einer Tiefe von 4000 μ m zunächst aus und baute sich bei 4450 μ m erneut auf, jedoch verzögert und schwächer als zuvor. Zwischen 4400 und 4500 μ m wurde die Injektion gesetzt, da die antidrome Antwort in dieser Position am stärksten war.

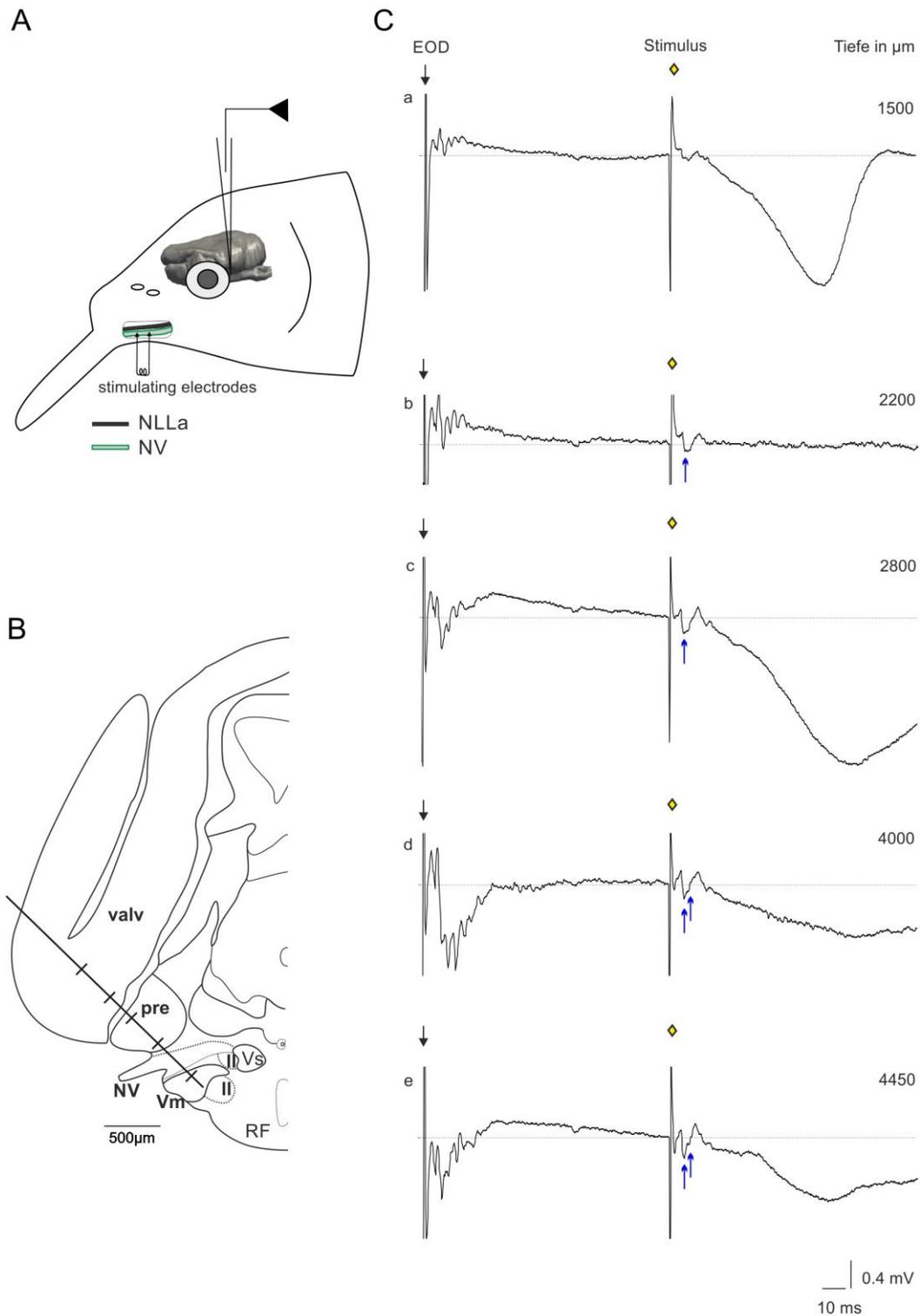


Abb.4.2. Antidrome Stimulation der peripheren Nerven des Schnauzenorgans zur Lokalisation des trigeminalen Motorkerns (Vm) mit anschließender, iontophoretischer Injektion spezifischer neuronaler Marker (Biocytin, Neurobiotin, BDA). **A:** Position der Reizelektroden an den Nervenästen des NLLa sowie NV am Schnauzenorgan. Im Gehirn: von dorsolateral nach ventral injizierte Glaselektrode zur Ableitung evozierter Feldpotentiale. Als Orientierungspunkte für die Positionierung der Ableit- bzw. Injektionselektrode diente der medial zum Auge liegende kaudale Randbereich des extrolateralen posterioren Nukleus (Elp). **B:** Schematische Darstellung eines Transversalschnitts durch das Rhombenzephalon. Hervorgehoben sind entscheidende Hirnregionen (Valvula cerebelli: valv, Nucleus pre-eminentialis: pre, Nervenwurzel des Trigeminus-Nervs: NV, Trigeminale Motorkern: Vm, sensorischer Trigeminus-Kern: Vs, lateraler Lemniskus-Trakt: II), durch welche die Ableitelektrode



geführt wurde. Der Verlauf der Elektrode in einem Winkel von ca. 40° ist als schräge Linie gekennzeichnet. Kleine Linien geben die Ableitpositionen der in C dargestellten Ableitspuren an (a-e entsprechen den Positionen von lateral nach medial). Mit Hilfe der hier vorliegenden Feldpotentiale wurde die Position des trigeminalen Motorkerns sichergestellt. **C a-e**: Tiefentracks nach Ableitung von evozierten Feldpotentialen nach antidromer Stimulation des Trigemini-Nervs im Schnauzenorgan am Beispiel eines Versuchstieres. Dargestellt sind die mittleren Ableitspuren von jeweils 20 aufgenommenen Episoden. Nach einem erfolgten EOD (schwarzer Pfeil) wurde der Stimulus (gelbe Raute) in Höhe von 1,17mV (in diesem Versuch) und 100ms nach dem EOD appliziert. Das antidrome Feldpotential der trigeminalen Motoneurone als Reaktion auf den Stimulus ist durch einen blauen Pfeil markiert.

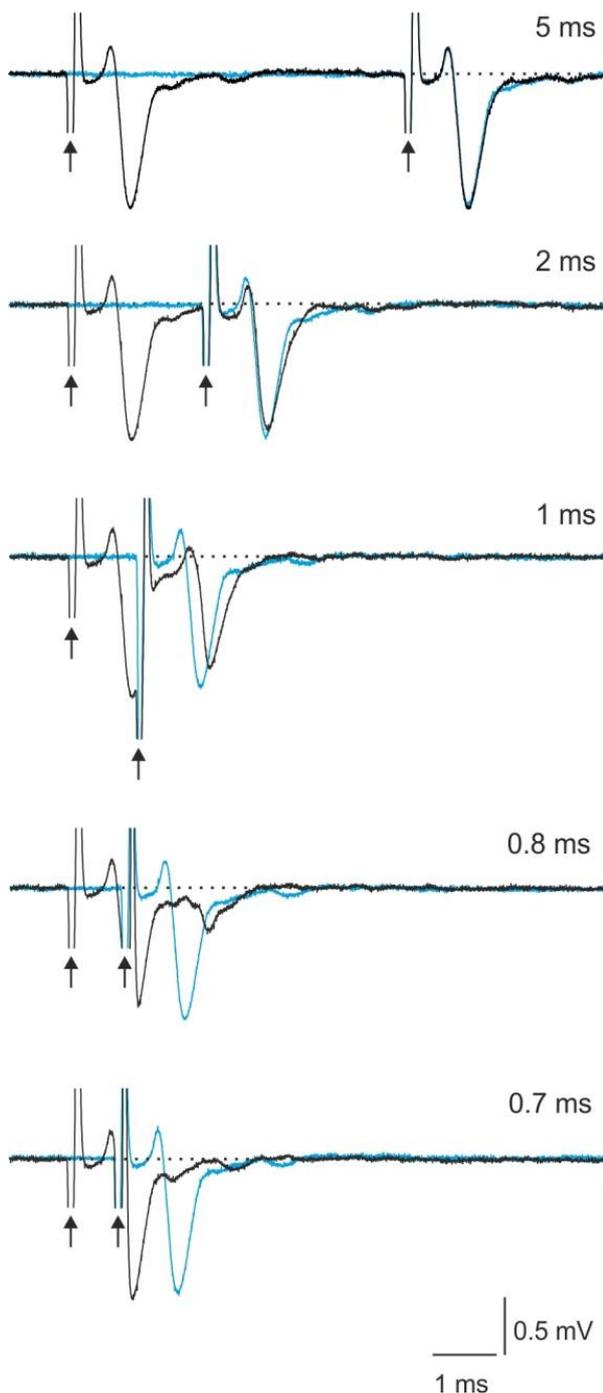


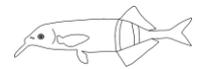
Abb.4.3. Antidrome Aktivierung der trigeminalen Motoneurone nach Doppelpuls-Stimulation (schwarze Pfeile) des Nervenbündels am Schnauzenorgan. Die Interpuls-Intervalle betragen 5ms, 2ms, 1ms, 0,8ms und 0,7ms, wobei der erste Stimulus 100ms nach dem fischeigenen EOD erfolgte. Die schwarze Ableitspur zeigt die Antworten auf die Doppelstimulation. Zum Vergleich ist die Blaue Spur unterlegt, die eine antidrome Antwort nach einer einzelnen Stimulation darstellt. Bei einem Interpuls-Intervall unter 1ms ist keine Antwort auf den ersten Stimulus mehr auslösbar. Die antidrome Refraktärzeit der trigeminalen Motoneurone beträgt daher 0,8-1ms (verändert nach Amey-Özel et al., eingereicht).



Um zu überprüfen, ob es sich bei der frühen Antwort auf den Stimulus möglicherweise um ein transsynaptisches Signal handelte, das seinen Ursprung in einer anderen Hirnregion hat, wurden zusätzlich Doppel-Puls-Stimulationen durchgeführt. Dadurch konnte die Refraktärzeit der trigeminalen Motorneurone bestimmt werden. Es wurden Interpuls-Intervalle beginnend mit 5ms und kleiner werdend bis 0,7ms gesetzt (Abb.4.3.). Es war zu beobachten, dass mit kleiner werdendem Interpuls-Intervall die Latenz der antidromen Antwort größer wurde und die Amplitude abnahm. Doppel-Stimulationen mit Intervallen unter 1ms fielen in die Refraktärzeit der Motorneurone und lösten bei 0,7ms keine Erregung nach dem ersten Stimulus aus. Im Fall eines transsynaptischen Signals wäre weiterhin eine Antwort bzw. Erregung messbar gewesen. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass es sich bei dem frühen negativen Peak tatsächlich um eine antidrome Antwort der trigeminalen Motorneurone handelt.

4.3.2. zentrale Verbindungen des trigeminalen Motorkerns

Die Injektionen iontophoretisch applizierter Neuromarker (Biocytin, Neurobiotin, BDA) sowie das Injizieren des fluoreszierenden Farbstoffes Dil in das Zentrum des trigeminalen Motorkerns führten sowohl in rhombenzephalen, mesenzephalen als auch in dienzephalen Hirnregionen zu retrograd gefüllten Neuronen (Abb.4.4. A). So konnten ipsilateral entlang der medialen Begrenzung des trigeminalen Motorkerns Zellen nachgewiesen werden und auch im Motorkern selbst. Kontralateral wurden an entsprechenden Positionen vergleichbare Zellen angefärbt. Weitere Neurone wurden bilateral entlang des Hirnstammes in den verschiedenen sensorischen Kernen des absteigenden Trigemini-Systems sowie in den sensorischen und motorischen Kernen des Fazialis (VII)- sowie Glossopharyngeus (IX)- und Vagus-Systems (X) und in weiten Teilen der retikulären Formation (RF) markiert. Weitere markierte Zellen lagen im rostralen Korpus des Zerebellums (C1) sowie in verschiedenen präzerebellaren tegmentalern Kernen: im Nucleus lateralis valvulae (nlv), Nucleus dorsalis tegmenti mesencephali pars caudalis (ndm c) und im ventroposterioren Kern (nvp) des Torus semicircularis. In einem Gehirn, das mit Dil markiert wurde, konnten angefärbte Zellen dorsal des zerebellaren Korpus C1 in der Valvula cerebelli identifiziert werden. Einige markierte Zellen wurden zudem im optischen Tektum und in anderen prätektalen Kernen des Mittel- und Zwischenhirns



lokalisiert. So wurden Zellen in den Dil-Materialien ipsilateral im dorsalen anterioren prätektalen Kern (dap, nach Meek und Nieuwenhuys 1986; dorsaler präglomerulärer Kern: PGd, nach Wullimann und Northcutt 1987, 1990) identifiziert und eine Gruppe kleinerer Zellen im kontralateralen Nucleus geniculatus (ng, nach Meek und Nieuwenhuys 1986; prätektaler Kern: PN, nach Lázár et al. 1984). Weitere, angefärbte Zellen wurden kontralateral im Hypothalamus identifiziert. Neben Zellen wurden einige, zum Teil ausgeprägte Fasernetzwerke und Felder von Axonterminalien in unterschiedlichen Hirnregionen angefärbt (Abb.4.4. B). Terminalien wurden in den sensorischen Trigemini-Kernen, den oben genannten gustatorischen Zentren sowie in der retikulären Formation identifiziert. Größere Terminalfelder wurden im kontralateralen motorischen Trigemini-Kern, ipsilateral im Nucleus lateralis valvulae und dem tegmentalen Nucleus dorsalis mesencephali pars caudalis beobachtet.

In den folgenden Abschnitten werden die verschiedenen, oben genannten, afferenten und zentralen, efferenten Verbindungen des trigeminalen Motorkerns genauer erläutert.

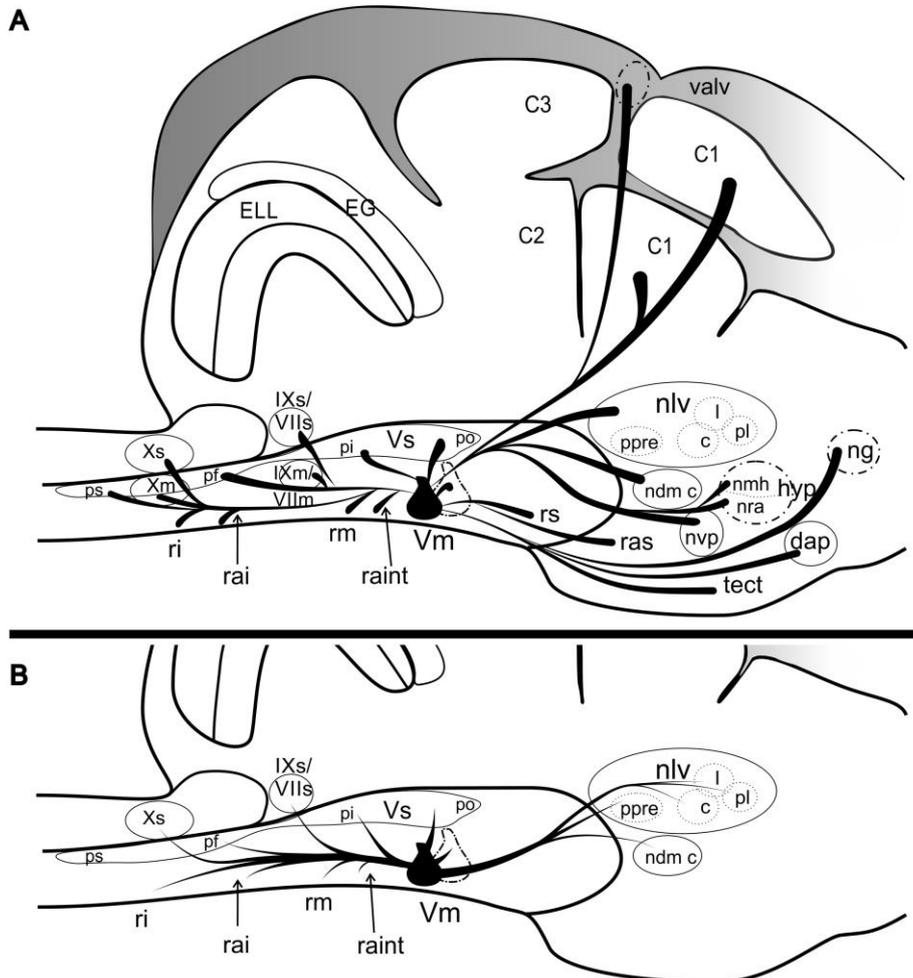




Abb.4.4. Schematische Rekonstruktion afferenter und zentraler, efferenter Verbindungen des motorischen Trigemini-Systems in lateraler Ansicht. **A:** afferente Projektionen zum trigeminalen Motorkern, **B:** zentrale, efferente Projektionen. Gepunktete Linien grenzen einzelne Kerngebiete oder Unterkerne eines größeren Areals ab. Punkt-Strich-Linien deuten auf kontralaterale Gebiete. Die Liniendicke verdeutlicht die relative Stärke der Projektionen.

4.3.3. Zellen der motorischen Trigemini-Kerne sowie reziproke Verbindungen

Infolge des nahezu vollständigen Abtransportes und Abbaus der iontophoretisch injizierten Marker Biocytin und Neurobiotin durch die Neurone, konnte eine genauere Untersuchung der Injektionsstelle selbst erfolgen. Nach den Dil-Injektionen war eine direkte Betrachtung des Injektionsgebietes aufgrund der starken, anhaltenden Fluoreszenz des Gewebes kaum bis gar nicht möglich. Innerhalb des Motorkerns wurden angefärbte Motorneurone mit ihren großen Dendriten sowie Axonen als auch ein Netzwerk aus feinen Fasern beobachtet (Abb.4.5. A, B). Es handelte sich um axonale Fasern, da sie zahlreiche synaptische Verbindungen sowohl an den Zellkörpern der Motorneurone sowie an ihren Dendriten bildeten (Abb.4.5. B, gestrichelte, graue Pfeile). Diese Fasern zogen vermehrt in den kaudalen Abschnitt des Motorkerns, in dem nur einige Zellkörper und zahlreiche Dendriten der Motorneurone vorkommen.

Neben den Motorneuronen wurde ein weiterer Zelltyp angefärbt. Die Somata dieser Zellen lagen in der medialen Randregion des ventralen Hauptkerns und im mediodorsalen Übergangsbereich zur dorsalen Untereinheit des trigeminalen Motorkerns (Abb.4.5. A und C, schwarze/weiße Pfeilspitzen). Sie waren kleiner als die typischen Motorneurone und wurden nie in Folge von Injektionen in die peripheren Nervenäste markiert (Amey-Özel et al. 2015). Einige Axone konnten innerhalb des ipsilateralen Motorkerns verfolgt werden, weitere verloren sich in der unmittelbaren Peripherie. Es handelt sich hierbei vermutlich um eine intranukleare Verbindung auf der einen Seite und um eine internukleare Projektion, die beide Motorkerne verbindet.

Im kontralateralen Motorkern wurden sehr feine Fasernetze angefärbt, die um die großen Motorneurone verliefen. Die Abbildung 4.5. (E, F und f) zeigt Terminalien, die diese Fasern im Bereich der Somata der Motorneurone bildeten. Ihr Ursprung konnte nicht aufgeklärt werden. Außerdem konnten einige, zum Teil schwach angefärbte kleine Zellen im kontralateralen Motorkern identifiziert werden (Abb.4.5.



D, F und f), jedoch keine eindeutigen Fasertrakte, die beide Seiten direkt miteinander verbinden. Die Axone waren sehr fein und kaum sichtbar. Ihr Verlauf konnte innerhalb des Fasernetzwerks, das sich durch die retikuläre Formation erstreckte, nicht klar ermittelt werden.

4.3.4. Verbindungen mit sensorischen Trigemini-Kernen

Synaptische Verbindungen konnten im ipsilateralen trigeminalen Motorkern sowohl in der Umgebung der Zellkörper von Motorneuronen als auch im Neuropil beobachtet werden. Einige dieser afferenten Fasern stammen wahrscheinlich direkt von primären Afferenzen des eintretenden Nervs, welche mit den trigeminalen Motorneuronen einen monosynaptischen Reflexbogen bilden (Amey-Özel et al. 2015).

Weiterer trigeminaler Input kommt aus dem rostralen sensorischen Kern des Trigemini-Systems, dem pars oralis (po), in dem kleine Neurone bilateral markiert wurden (Abb.4.5. G, weiße Pfeilspitzen). Die Dendriten dieser Zellen erstreckten sich dorsal des oberen lateralen Lemniskus-Traktes nach lateral, die Axone hingegen liefen auf beiden Seiten medial sowie lateral um den oberen Lemniskus-Trakt herum und traten in den dorsalen Abschnitt des motorischen Trigemini-Kerns ein. Auf kontralateraler Seite waren ähnliche Markierungen zu beobachten, obwohl die markierten Zellen im kontralateralen Kern weniger zahlreich und auch weniger stark angefärbt waren. Kleine ovoide Zellkörper befanden sich in der Randregion oberhalb und medial zum dorsalen Lemniskus-Trakt. Von den eher kleinen Somata zogen große Fortsätze nach medial durch dorsale retikuläre Hirngebiete, kreuzten oberhalb des medialen longitudinalen Faszikels und ventral des Ventrikels die Mittellinie und erreichten die dorsalen Abschnitte des ipsilateralen trigeminalen Motorkerns von medial.

Wenige markierte Neurone waren ipsilateral im sensorischen Trigemini-Kern pars intermedius (pi) nachweisbar (Abb.4.5. H, weiße Pfeilspitzen). Ihre Axone waren eher dünn und in den Materialien mit fluoreszierendem Farbstoff recht schwer zu identifizieren und zu verfolgen. Da ich jedoch keine anderen Fasertrakte beobachten konnte, nehme ich an, dass diese Neurone über den spino-bulbaren Trakt aufsteigen und so die Verbindung zum Motorkern herstellen.



Eine größere Anzahl von retrograd markierten ovoiden Zellen (10-20) wurden bilateral im weiter kaudal befindlichen sensorischen Trigemini-Kern pars funicularis (pf) beobachtet. Diese Neurone besitzen ein kleines Soma von ca. 5-8µm im Durchmesser und befanden sich in rostralen und medialen Teilen des Kerns. Die Axone waren im Vergleich zu den Zellen im pars oralis dünn und zogen über den lateralen spino-bulbaren Trakt rostralwärts durch die retikuläre Formation (Abb.4.5. I, schwarze Pfeilspitzen).

In einigen Gehirnen wurden weitere Fasern beobachtet, die über den spino-bulbaren Trakt nach zervikal verfolgt werden konnten. Ihr Ursprungsgebiet konnte in dieser Studie nicht bestimmt werden. Ich vermute, dass sie zu einem geringen Teil von Zellen des vierten sensorischen Unterkerns des Trigemini-Systems, dem pars spinosus (ps), stammen. Wenige Fasern zweigten in Richtung des pars spinosus ab. In dem hier untersuchten Material wurden ipsilateral nur einzelne schwach markierte Zellen gefunden. Bei den übrigen Fasern handelt es sich möglicherweise um die Neuriten anderer Zellen in entfernteren spinalen Zentren.

Zusammenfassend zeigen diese Ergebnisse, dass das motorische Trigemini-System zum einen direkten Input über monosynaptische Reflexbögen von primären Afferenzen des sensorischen Trigemini-Systems erhält und andererseits disynaptische Verbindungen über die Kerne der absteigenden sensorischen Trigemini-Säule bestehen.

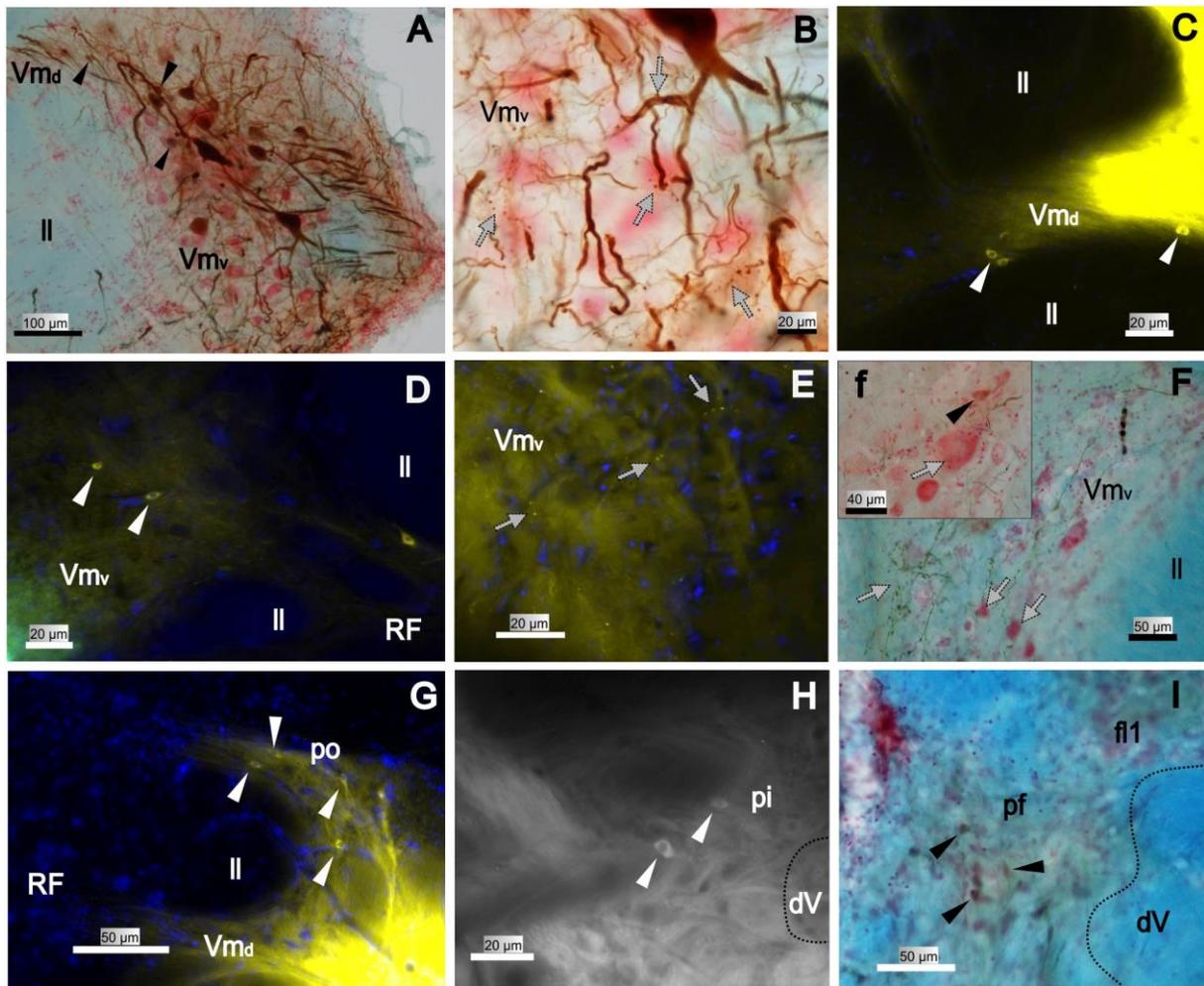


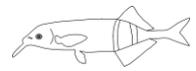
Abb.4.5. Lichtmikroskopische Aufnahmen der motorischen und sensorischen Trigemini-Kerne mit markierten intra- und internuklearen Projektionen. **A-B:** ventraler Hauptteil des trigeminalen Motorkerns (Vmv) (B: vergrößerte Aufnahme von A). Angefärbt sind Motorneurone und ihre Dendriten sowie zahlreiche Fasern. Schwarze bzw. weiße Pfeilspitzen deuten hier und im Folgenden auf kleine Zellen (Interneurone), die nach der Tracer-Applikation markiert wurden und afferente Projektionen zum Motorkern ausbilden. Synaptische Verbindungen mit den Zellkörpern sowie den Dendriten der Motorneurone sind durch gestrichelte, graue Pfeile gekennzeichnet. **C:** markierte Zellen im Übergangsbereich zwischen dem ventralen Hauptteil und der dorsalen motorischen Untereinheit (Vmd). Ihre Axone erstrecken sich nach ventrolateral innerhalb des Motorkerns. **D:** markierte Zellen im kontralateralen Motorkern, deren Axon nach medial in die retikuläre Formation (RF) zieht. Ihre feinen Dendriten erstrecken sich nach lateral weiter in den Kern. **E:** gestrichelte, graue Pfeile markieren Terminalien auf den Zellkörpern der kontralateralen Motorneurone. **F:** angefärbtes Fasernetz mit zahlreichen Terminalien innerhalb des kontralateralen Motorkerns, **f:** höher aufgelöste Aufnahme aus F mit Terminalie auf dem Soma eines großen Motorneurons und einer schwach gefärbten kleineren Zelle. **G:** markierte Zellen dorsal des Motorkerns im rostralen sensorischen Trigemini-Kern (pars oralis: po). **H:** markierte Zellen ventromedial im sensorischen Trigemini-Kern pars intermedius (pi). **I:** markierte Zellen ventromedial im sensorischen Trigemini-Kern pars funicularis (pf). Absteigender trigeminaler Trakt (dV), anteriorer lateraler Funiculus-Kern (fl1), lateraler Lemniskus (ll), Nervenwurzel des fünften (NV) und siebten (VII) Hauptthirnnervs. In A, B, F (f) und I erfolgten die Markierungen mit Hilfe von Biocytin, Neurobiotin und BDA (Klüver-Barrera-Färbung) und in C, D, E, G und H mittels fluoreszierendem Farbstoff Dil (mit DAPI-Gegenfärbung).



4.3.5. Projektionen von tegmentalern Kernen des Mittelhirns

Eine Vielzahl markierter Fasern konnte in allen Experimenten bis in die verschiedenen Kerne des Tegmentums im Mittelhirn verfolgt werden. Das dorsale Tegmentum ist periventrikulär in mehrere einzelne Kerne aufgeteilt, die das riesige Zerebellum mit dem Hirnstamm verbinden. In ihrer Gesamtheit gliedern sie sich bei *Gnathonemus petersii* in 10 Unterkerne und bilden unter anderem den mehrteiligen Komplex des Nucleus lateralis valvulae (nlv). Ventral zum Nucleus lateralis valvulae grenzt sich außerdem der Nucleus dorsalis tegmenti mesencephali (ndm) ab, der ebenfalls in 3 Unterkerne gegliedert ist (Meek et al. 1993, 1986a, Meek und Nieuwenhuys 1998). Infolge der hier durchgeführten Markierungen konnten ipsi- als auch kontralateral afferente Verbindungen zum trigeminalen Motorkern von den Unterkernen Nucleus lateralis valvulae pars caudalis (nlv c), pars lateralis (nlv l) und den ventralen Abschnitten des pars perilemniscalis (nlv pl) nachgewiesen werden (Abb.4.6. A-D, schwarze und weiße Pfeilspitzen). Vom Unterkern pars peripre-eminentialis (nlv ppre), der weiter kaudal und dorsal des rostralen Abschnittes des Nucleus pre-eminentialis (pre) lokalisiert ist, kamen nur von ipsilateraler Seite afferente Verbindungen. Die markierten Zellen im Nucleus lateralis valvulae waren sehr klein, dicht gepackt und adendritisch. Größere Zellen wurden bilateral im kaudalen Abschnitt des Nucleus dorsalis tegmenti mesencephali (ndm c) identifiziert, die außerdem Dendriten aufwiesen (Abb.4.6. B). Keine Zellen wurden im medialen Unterkern des nlv identifiziert.

Die Axone waren insgesamt deutlich angefärbt und konnten als starkes Bündel bis zum motorischen Trigemini-Kern verfolgt werden (Abb.4.6. A-C, weiße Pfeile). Die Axone der markierten Zellen im lateralen und perilemniskalen Kern der kontralateralen Seite zogen dorsal des Ventrikels über die Commissura valvulae (cv) nach ipsilateral und zwischen den einzelnen Kernen des dorsalen Tegmentums des Mittelhirns hindurch nach ventral. Die Axone der Zellen im kontralateralen Unterkern, pars caudalis, zogen nach medial und überquerten die Mittellinie unterhalb des Ventrikels und schlossen sich ipsilateral dem gesamten Faserbündel an (Abb.4.6. B und C, weiße Pfeile). Dieses Bündel lief über den spino-zerebellaren Trakt (sct) zunächst medial des Nucleus pre-eminentialis nach kaudal und drehte schließlich auf Höhe des rostralen Endes des Trigemini-Systems nach medioventral. Die Fasern



erreichten den trigeminalen Motorkern von dorsolateral und zogen in den gesamten Kern.

In den Präparaten mit dem fluoreszierenden Farbstoff Dil konnten ipsilateral in allen Unterkernen des Nucleus lateralis valvulae, in denen auch Zellen angefärbt wurden, starke Terminalfelder beobachtet werden. Die stärkste Projektion scheint hierbei zum pars peripre-eminentialis zu bestehen. Viele knopfartige Verbindungen waren insbesondere um die Somata der kleinen, dicht gepackten Zellen ausgebildet (Abb.4.6. D, gestrichelte, graue Pfeile).

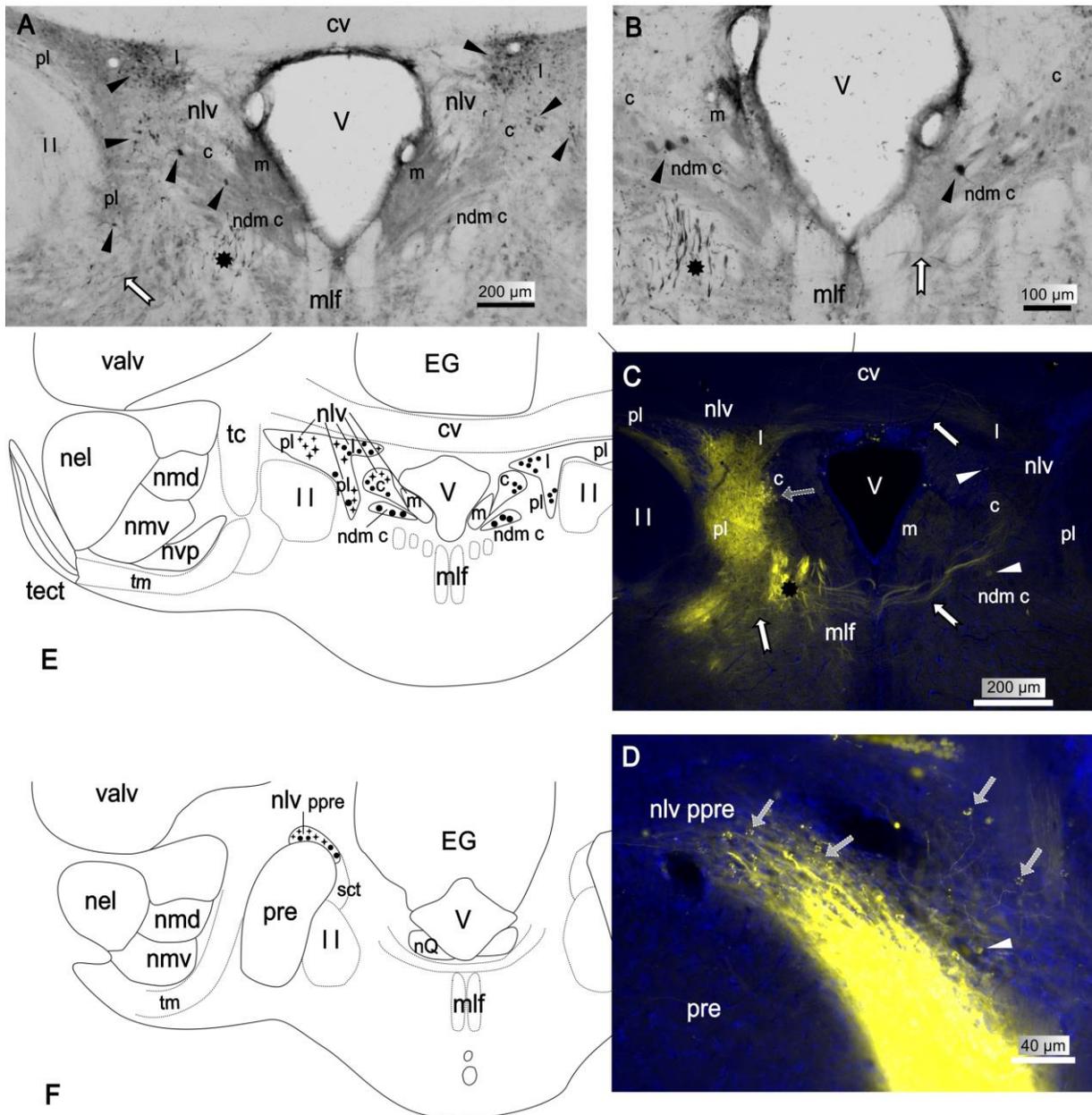




Abb.4.6. Licht- und Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen retro- und anterograd markierter Projektionen tegmentaler Kerne und schematische Rekonstruktion der afferenten und efferenten Verbindungen. **A:** Lichtmikroskopische Aufnahmen von Querschnitten durch mediale und anteriore Kerngebiete des Nucleus lateralis valvulae Komplexes (nlv). Kleine retrograd markierte Zellen in den Kernabschnitten caudalis (c), lateralis (l) und perilemniscalis (pl) sind ipsi- und kontralateral durch schwarze Pfeilspitzen gekennzeichnet. **B:** Im ventral zum nlv liegenden Nucleus dorsalis tegmenti mesencephali pars caudalis (ndm c) sind Zellen auf beiden Hirnseiten angefärbt worden. **A-C:** Weiße Pfeile zeigen auf Axone der Zellen des nlv Komplexes, die ipsilateral in einem Bündel medial zum Lemniskus-Trakt (ll) absteigen. Der schwarze Stern deutet auf absteigende afferente Fasern des zerebellaren Korpus C1 und des Hypothalamus. **C:** Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen (mit DAPI-Gegenfärbung) von angefärbten Zellen (weiße Pfeilspitzen) und Fasernetzwerken in den verschiedenen Unterkernen des Nucleus lateralis valvulae. **D:** Knopfartige Terminalien an den Somata der kleinen Zellen des nlv pars peripre-eminentialis (ppre) sind durch gestrichelte, graue Pfeile gekennzeichnet. **E, F:** schematische Darstellung von Transversalschnitten auf Ebene der lichtmikroskopischen Aufnahmen (E: rostral, F: kaudal). Schwarze Punkte markieren angefärbte Zellen, kleine Sterne deuten auf Terminalien.

4.3.6. Projektionen des Zerebellums

Projektionen des zerebellaren Corpus C1

In allen Experimenten mit Biozytin, Neurobiotin und BDA sowie Dil, in denen der Marker im rostralen und zentralen Kernbereich des motorischen Trigemini-Kerns appliziert wurde, waren mehrere Zellen in den ganglionären Zellschichten (ganglionic cell layer: ggl I) des dorsalen und ventralen Korpus des zerebellaren Lobus C1 angefärbt (Abb.4.7. A-C, schwarze Pfeilspitzen). In einigen Experimenten, in denen der Marker weiter kaudal im Neuropil des Motorkerns injiziert wurde, waren nur einzelne (2-3 Zellen) oder keine Zellen im Zerebellum angefärbt. Dieses Ergebnis deutet an, dass die Neurone des C1 hauptsächlich im zentralen und rostralen Teil des Motorkerns terminieren.

Einige Zellen, die im dorsalen Teil des C1 gefunden wurden, waren rund mit einem Durchmesser von ca. 20µm. Ihre Dendriten erstreckten sich durch die molekulare Zellschicht (ml) und wiesen in der frontalen Ebene eine laterale Streuung von etwa 100µm auf (Abb.4.7. B). An den Zellsomata konnten zum Teil zwei entspringende dendritische Hauptäste an jeweils gegenüberliegenden Polen des Soma beobachtet werden. Im weiteren Verlauf zweigten sich diese Hauptäste in weitere sekundäre Äste auf und zogen weit in die molekulare Schicht hinein (Abb.4.7. B, Doppelpfeil). Die Axone dieser Zellen projizierten nach ventral durch die granuläre Zellschicht (gr I) und liefen in einem Fasertrakt durch das zentrale Faserareal (central fiber mass: cfm) zur Kreuzungsbahn des zerebellaren Stiels (Decussatio pedunculi corpus cerebelli: dpcc) (Abb.4.7. A, weißer Pfeil).

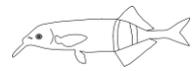


Im ventralen Teil des C1 Lobus wurden aufgrund verschiedener Größe und Form der Somata zwei Typen von Zellen unterschieden. Der erste Zelltyp besaß runde Zellkörper mit einem Durchmesser von ca. 15µm (Abb.4.7. C, Stern) während die Somata des zweiten Zelltyps eher fusiform oder birnenförmig und kleiner waren (Abb.4.7. C, Pfeilspitzen). Auch hier konnten viele Dendriten beobachtet werden, die in die molekulare Zellschicht hineinzogen (Abb.4.7. C, Doppelpfeil). Die Axone dieser Zellen verließen den Korpus nach dorsolateral und schlossen sich dem oben beschriebenen Fasertrakt an, was sie als efferente Eurydendroid-Zellen identifizierte (Nieuwenhuys et al. 1974, Meek und Nieuwenhuys 1998). Sie zogen nach ventrokaudal durch den zerebellaren Stiel und schlossen sich nach weiter kaudal dem ipsilateralen medialen longitudinalen Faszikel an, wobei sie insbesondere in lateralen Anteilen des Faszikels verliefen. Das Faserbündel zog auf Höhe des exterolateralen Kerns (el) des Torus semicircularis nach ventrolateral in die vordere retikuläre Formation. Von hier stiegen sie im Hirnstamm weiter nach kaudal ab und bogen auf Höhe des rostralen Endes des ipsilateralen motorischen Trigemini-Kerns nach lateral, um in den dorsalen Teil des Motorkerns und weiter in den ventralen Hauptteil des Kerns hineinzuziehen. Die Terminalien konnten aufgrund der Injektionsstelle und der intensiven Färbung nicht eindeutig ermittelt werden.

Projektionen der Valvula cerebelli

Von dorsal nach lateral, auf beiden Seiten der zerebellaren Loben, liegt der stark exponierte Teil des Zerebellums, die Valvula cerebelli (Abb.4.7. D-G). Sie ist nach lateral in sich gefaltet und durch zahlreiche, regelmäßige Leisten geprägt. Posterior, auf Höhe des Rhombenzephalons, ist die Valvula cerebelli nicht gefaltet, wodurch die Leisten an der Oberfläche exponiert sind. Charakteristisch ist auch eine deutliche Laminierung des Gewebes, das sich in drei Schichten gliedert: eine molekulare (m), Purkinje-Zell (P)- und granuläre (gr) Schicht (Abb.4.7. D, nach Nieuwenhuys und Nicholson 1967). Im Bereich der äußeren lateralen Falte ist die Schichtung evers gerichtet, wodurch die granuläre Schicht hier oberflächlich liegt und die molekulare Schicht innen.

Dorsal des oberen ersten zerebellaren Lobus (C1) wurde in dieser Studie in nur einem Gehirn eine kleinere Zellgruppe mit Dil markiert. Die kleinen Zellen lagen kontralateral an der medialen Linie der Valvula cerebelli innerhalb der granulären Zellschicht (Abb.4.7. E-G, weiße Pfeilspitzen). Große Faserzüge konnten zunächst



ipsilateral entlang des Kleinhirnstiels (Pedunculus valvulae: pv) nach dorsal ziehend beobachtet werden. Weiter dorsal liefen sie entlang der medialen Linie der Valvula und konnten in dem Bereich, wo die medialen Valvula-Schenkel beider Seiten zusammentreffen, kontralateral markierten Zellen zugeordnet werden (Abb.4.7. D-F, weißer Pfeil). Auf kontralateraler Seite stiegen weitere Faserzüge bis in ventrale, präzerebellare Abschnitte ab. Ihr Zielgebiet wurde nicht identifiziert. Von den kleinen markierten Zellen zweigten feinere dendritische Fortsätze ab und zogen zum Teil weit nach dorsal und lateral tiefer in die granuläre Schicht der Valvula hinein (Abb.4.7. F und G, Doppelpfeile).

4.3.7. Projektionen prätektaler Kerne und des optischen Tektums

Projektionen prätektaler Kerne

Neben der Verbindung mit dem optischen Tektum wurden weitere zum Teil schwach markierte Zellen in zwei prätektalen Kernen im Dienzephalon gefunden, dem Nucleus geniculatus (Abb.4.8. A, ng) und dem dorsalen anterioren prätektalen Kern (Abb.4.8. C, dap). Letzterer entspricht dem Nucleus electrosensorius in Gymnotiden (Keller et al. 1990, Maler et al. 1991). Beide Kerne sind dem superfizialen/dorsalen präglomerulären Komplex zugeordnet und liegen in dorsalen Abschnitten des Thalamus im Zwischenhirn. Die 5-6 markierten Zellen im kontralateralen Nucleus geniculatus lagen ventral im kaudalen Kerngebiet und medial zum optischen Tektum (Abb.4.8. A und B, weiße Pfeilspitzen). Die wenigen schwach angefärbten Zellen im ipsilateralen dorsalen anterioren prätektalen Kern wurden dorsal im Kerngebiet lokalisiert (Abb.4.8. D).

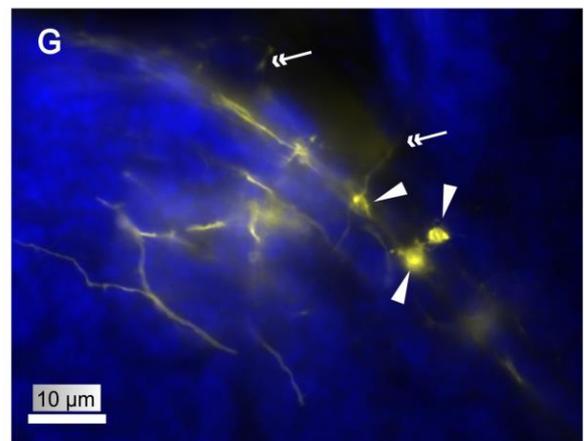
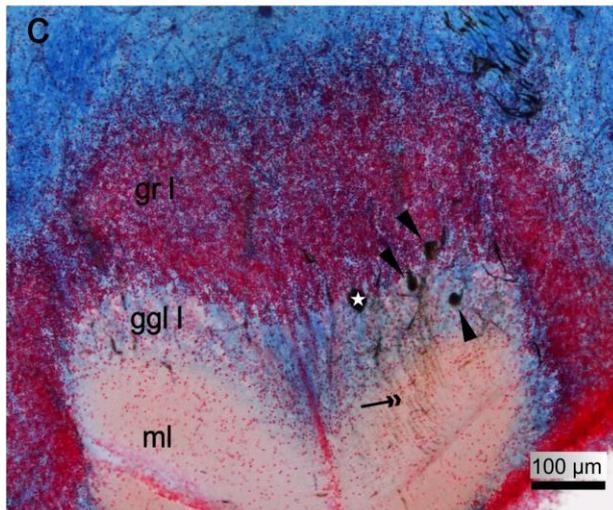
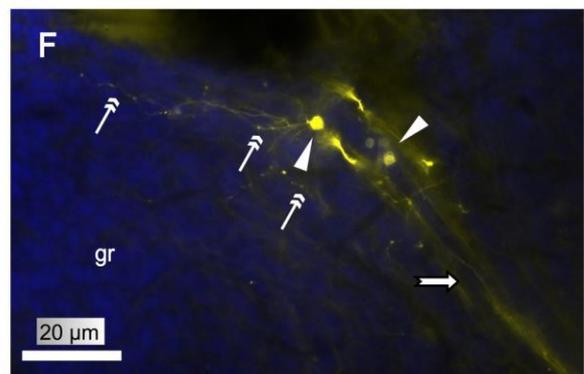
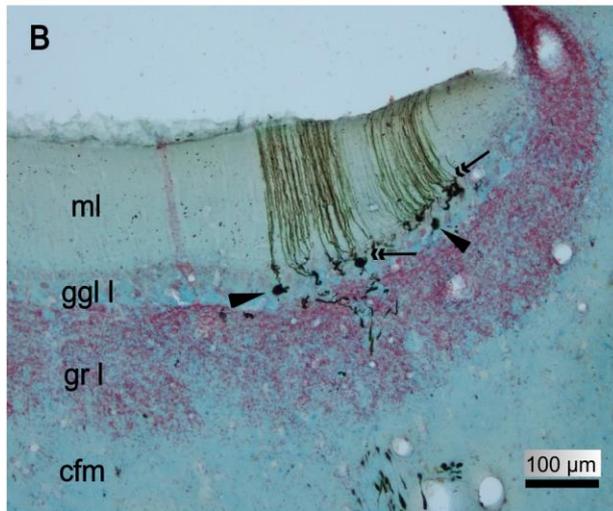
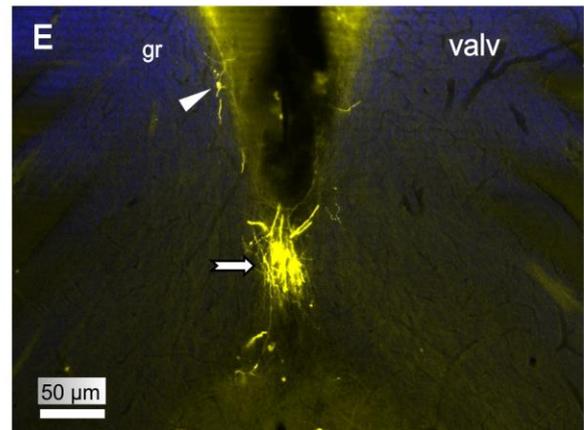
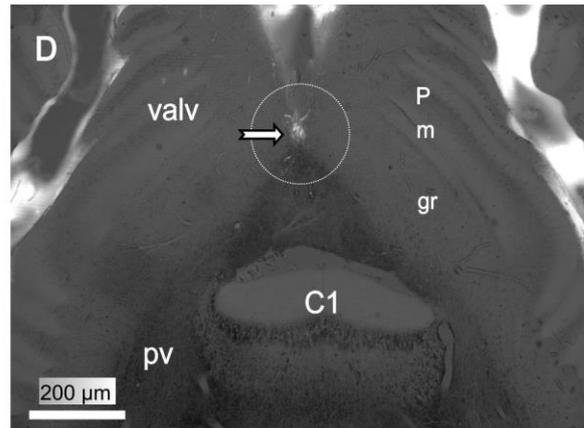
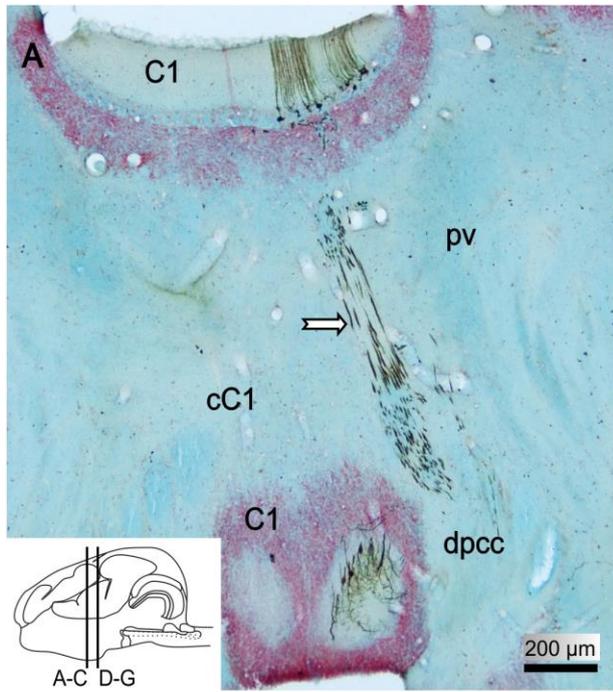




Abb.4.7. Lichtmikroskopische Aufnahmen (Klüver-Barrera-Färbung) markierter Afferenzen im dorsalen und ventralen zerebellaren Lobus C1 sowie fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen (mit DAPI-Gegenfärbung) der lateralmedialen Valvula cerebelli. **A:** axonale Faserzüge von eurydendroiden Zellen durch den zerebellaren Korpus C1 (weißer Pfeil) und markierte Zellen im dorsalen und ventralen Lobus C1. Sie liegen in der ganglionären Zellschicht (ggl I). Die Dendriten ziehen und streuen in die molekulare Schicht (ml), die Axone ziehen jeweils durch die granuläre Zellschicht (gr I) und das zentrale Faserareal (central fiber mass: cfm) zur Kreuzungsbahn des zerebellaren Stiels (Decussatio pedunculi corpus cerebelli: dpcc) und ziehen nach ventral durch die retikuläre Formation nach kaudal. **B:** höhere Auflösung der markierten Zellen im dorsalen Lobus C1 aus A. **C:** markierte Zellen im ventralen Lobus C1. Schwarze Pfeilspitzen markieren jeweils das Soma und Doppelpfeile die Dendritenbäume. **D-G:** mit Dil markierte Zellen in der granulären Zellschicht der kontralateralen Valvula cerebelli (weiße Pfeilspitzen). Ihre Axone (weißer Pfeil) ziehen gebündelt dorsal des oberen zerebellaren Lobus C1 nach kaudal und steigen ipsilateral über den Kleinhirnstiel (Pedunculus valvulae: pv) zum Hirnstamm ab. Dendritische Fortsätze erstrecken sich nach dorsolateral in die granuläre Schicht der kontralateralen Valvula (Doppelpfeile).

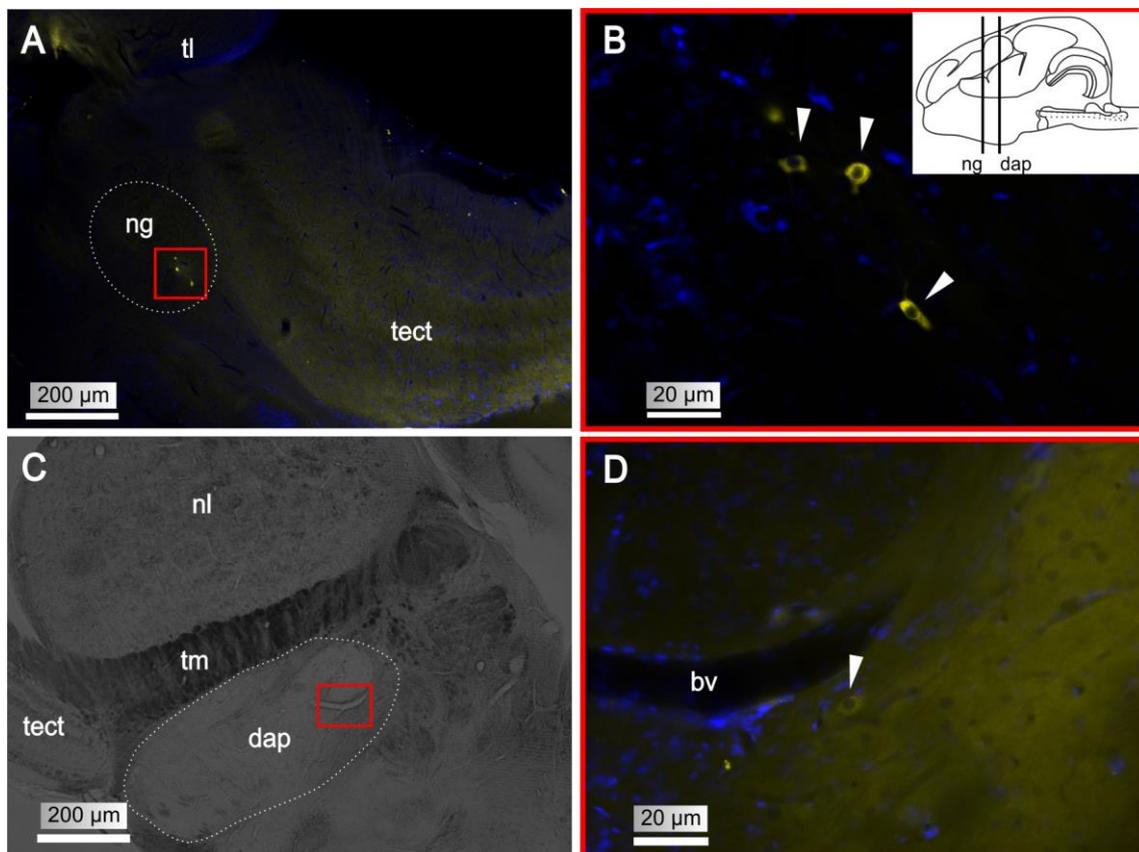


Abb.4.8. Licht- und fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen (mit DAPI-Gegenfärbung) schwacher afferenter Verbindungen prätektaler Kerne mit dem trigeminalen Motorsystem. **A:** Übersicht und relative Lage des Nucleus geniculatus (ng). **B:** höher aufgelöster Ausschnitte aus A (roter Kasten) mit retrograd markierten Zellen kontralateral im ventralen Abschnitt des ng (weiße Pfeile). **C:** Übersicht und relative Lage des dorsalen anterioren prätektalen Kern (dap). **D:** schwach retrograd angefärbte Zelle dorsal im dap (weißer Pfeil). **Inset in B:** vertikale Balken markieren die Schnittebenen der Aufnahmen in A-D.



Projektionen des optischen Tektums

In zwei Gehirnen, in denen Dil als Marker injiziert wurde, konnten mehrere kleine ovoide Zellen im ipsilateralen optischen Tektum identifiziert werden. Einige dieser Zellen lagen in der, von medial, vierten Zellschicht des laminar aufgebautem Tektums (Abb.4.9. A), dem Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) (Abb.4.9. B und C). Weitere Zellen waren eher marginal zur fünften Zellschicht positioniert, dem Stratum opticum (SO). In beide Schichten gelangen insbesondere optische Information direkt von der Retina des Auges (Meek 1983). Insgesamt waren die Zellen weniger stark angefärbt, wodurch das Nachvollziehen des Verlaufs ihrer Fortsätze erschwert war. Ich konnte jedoch beobachten, dass sich die Dendriten dieser Zellen bis in das Stratum opticum und in das Stratum marginale (SM), die äußerste Schicht, erstreckten. Es war mir nicht möglich, den genauen Verlauf der Axone durch die inneren Zellschichten zu beobachten und wie sie letztendlich den Motorkern erreichten. Über eine kurze Distanz waren feine, kaum gefärbte Fasern ventral im tektalen Marklager und ventrolateral des präeminentialen Kerns zu sehen. Ich vermute, dass diese Fasern von markierten Zellen im optischen Tektum Richtung Hirnstamm abstiegen.

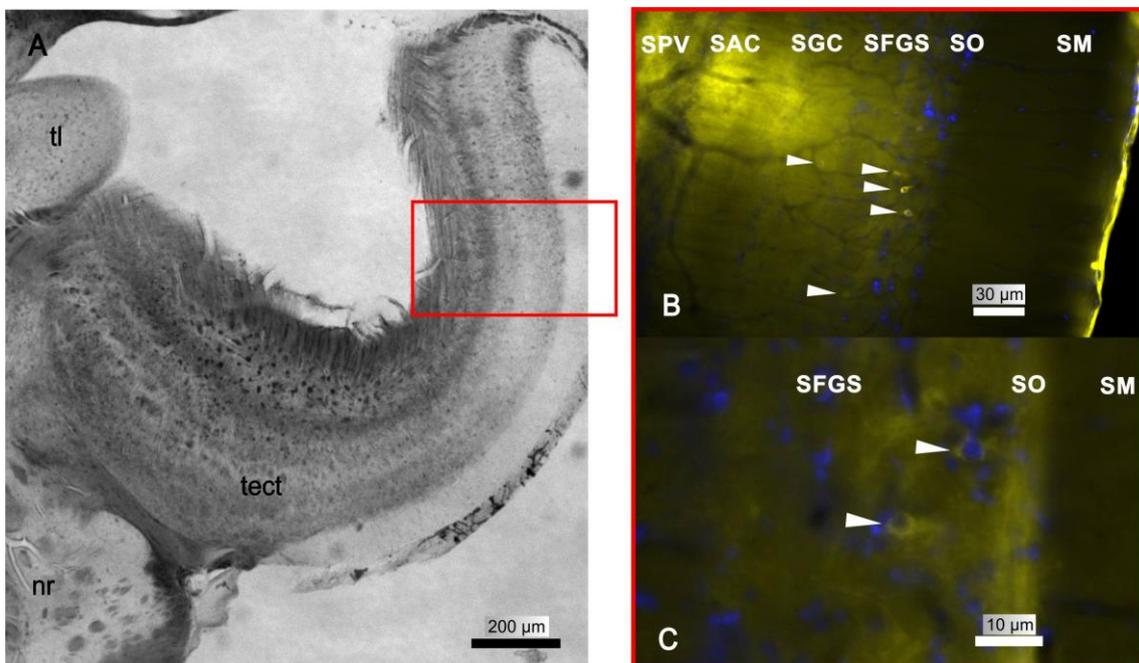
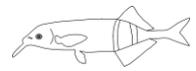


Abb.4.9. Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen (mit DAPI-Gegenfärbung) des optischen Tektums (tect). **A:** Lichtmikroskopische Übersicht. **B-C:** höher aufgelöste Ausschnitte aus A (roter Kasten) mit zum Teil schwach retrograd markierten Zellen (weiße Pfeilspitzen) in den beiden tektalen Schichten Stratum opticum (SO) und Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS). Stratum album centrale (SAC), Stratum griseum centrale (SGC), Stratum marginale (SM), Stratum periventriculare (SPV), Nucleus rotundus (nr), Torus longitudinalis (tl).



4.3.8. Projektionen prämotorischer Zentren der elektromotorischen Bahn (Nucleus ventroposterior: nvp)

Zu den prämotorischen Zentren der elektromotorischen Bahn gehört unter anderem der ventroposteriore Kern des Torus semicircularis im Mesenzephalon (nach Carlson 2002b: vp, Bell et al. 1981). Dieser Kern erstreckt sich dorsal entlang des tektalen Marklagers (Abb.4.10. A). Carlson (2002b) beschrieb ein ventrales (vp_v) und ein dorsales (vp_d) Kerngebiet. In einigen der hier durchgeführten Experimente konnte eine schwache Verbindung zu einem der Kerne nachgewiesen werden. So wurden einzelne retrograd gefüllte Zellen im ipsilateralen dorsalen ventroposterioren Kern (Abb.4.10. B-D, weiße Pfeilspitzen) des Torus semicircularis gefunden. Dieses Ergebnis beschränkte sich jedoch auf nur ein Gehirn, in dem Biozytin und Neurobiotin vorwiegend in den kaudalen Abschnitt des trigeminalen Motorkerns appliziert wurde. Im Fall der Dil-Materialien wurden entsprechende Zellen in drei Gehirnen eindeutig identifiziert. Die multipolaren 5-7 μ m großen Zellen lagen ventromedial an der lateralmedialen Grenze des dorsalen Kerngebietes nahe dem tektalen Marklager (tm). Ihre großen Dendriten zogen zunächst nach dorsal in den Kern selbst und drehten dann nach ventral ab und durchzogen dabei das Marklager. Die Axone liefen unmittelbar nach ventral durch das Marklager und folgten dem Fasertrakt der ventralen Kommissur. Nach kaudal zogen sie dorsal der inferioren Olive unterhalb des medialen longitudinalen Faszikels entlang der medialen retikulären Formation und erreichten nach einer Drehung nach lateral die mediale Begrenzung des ventralen Hauptteils des trigeminalen Motorkerns. In Gehirnen, in denen die Injektionsstelle in zentralen oder rostralen Abschnitten des Motorkerns lokalisiert war, wurden keine retrograd angefärbten Zellen im ventroposterioren Kern oder anderen Kernen des Torus semicircularis gefunden.

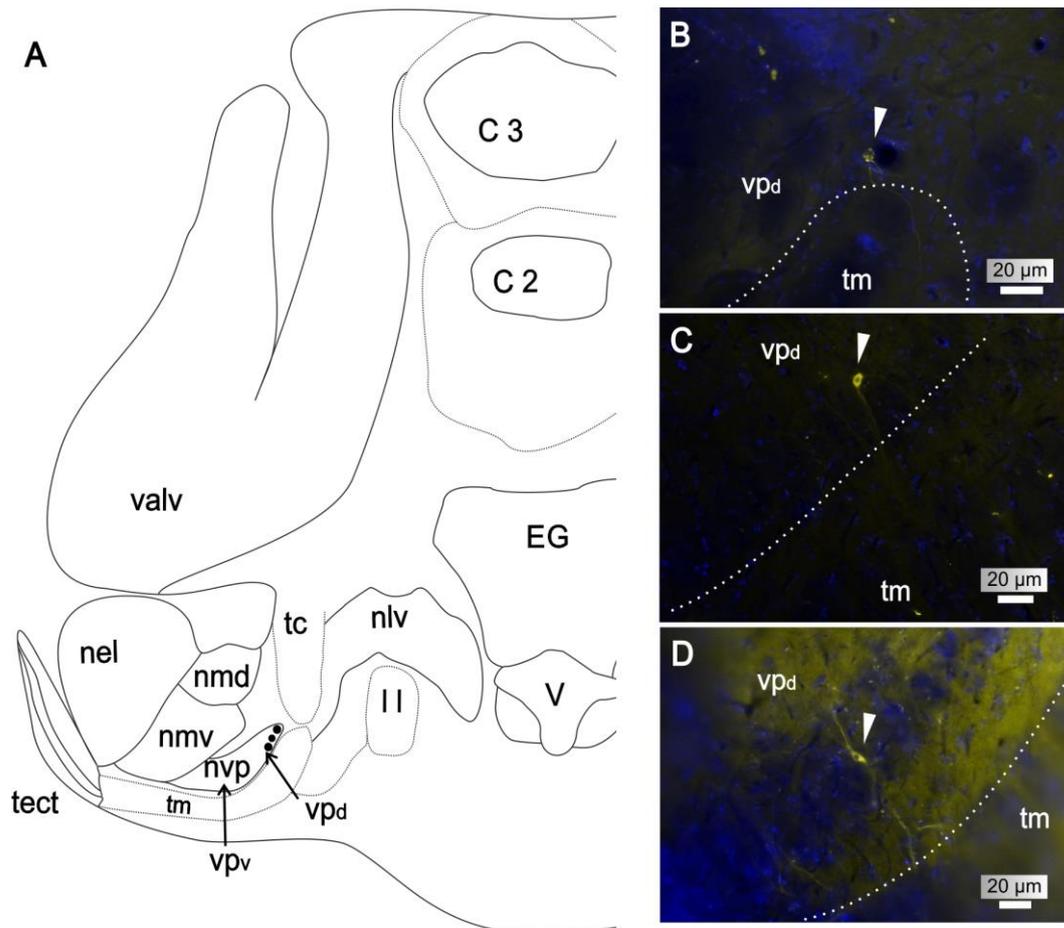
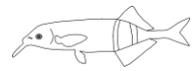


Abb.4.10. Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen (mit DAPI-Gegenfärbung) retrograd markierter Zellen im ventralen posterioren Kern (nvp) des Torus semicircularis. **A:** schematische Darstellung eines Querschnittes durch mesenzephalische Kerngebiete mit markierten Zellen (schwarze Punkte) im dorsalen Kerngebiet des nvp (vp_d). **B-D:** angefärbte multipolare Zellen in vp_d (weiße Pfeilspitzen).

4.3.9. Verbindungen mit gustatorischen Zentren

Wie auch in anderen Teleostiern beschrieben wurde (Luiten 1975), konnte ich für den schwach elektrischen Fisch, *Gnathonemus petersii*, eine deutliche Verbindung des trigeminalen Motorkerns zu gustatorischen Hirnzentren beobachten. Somato- und viszerosensorische sowie somato- und viszeromotorische Information scheint zum einen vom fazialen System (VII) weitergeleitet zu werden als auch vom Vagus (X)- und Glossopharyngeus (IX)-System. Nach Tracer-Injektion in den Motorkern wurden bilateral mehrere größere retrograd markierte Neurone in den motorischen Kernen der drei gustatorischen Zentren identifiziert (Abb.4.11. A, B, D und E, schwarze/weiße Pfeilspitzen). Die Somata der größeren Neurone waren



zumeist oval bis fusiform mit einem Durchmesser von 10-20 μ m. In den motorischen Kernen der gustatorischen Zentren lagen die Zellkörper in ventralen Kernbereichen nahe der Obex-Region. Die großen Dendriten dieser Zellen im VIIIm sowie IXm erstreckten sich in das jeweilige Kerngebiet (Abb.4.11. A, Doppelpfeil). Die Axone projizierten ventrolateral und stiegen innerhalb der retikulären Formation nach rostral in Richtung Trigemini-Kern auf (Abb.4.11. A, D und E). In den sensorischen Loben VIIs und IXs waren bilateral einige, nach medial weit gestreute und sehr kleine Zellen zum Teil nur schwach angefärbt (Abb.4.11. C). Dendritische und axonale Fortsätze waren hier nur schwach bis gar nicht angefärbt. Ihr Verlauf ließ sich daher nicht eindeutig aufklären. In den sensorischen Loben des Vagus-Systems wurden vereinzelte, kleinere, zumeist ovoide Zellen medial, nahe der ventrikulären Oberfläche beobachtet (Abb.4.11. F). Neben den markierten Zellen wurden ipsilateral im sensorischen Lobus des siebten und zehnten Hirnnervs vereinzelte knopf- oder kolbenartige Terminalien identifiziert, die häufig direkt an den Somata der kleinen Zellen lagen (Abb.4.11. F, G, gestrichelte, graue Pfeile).

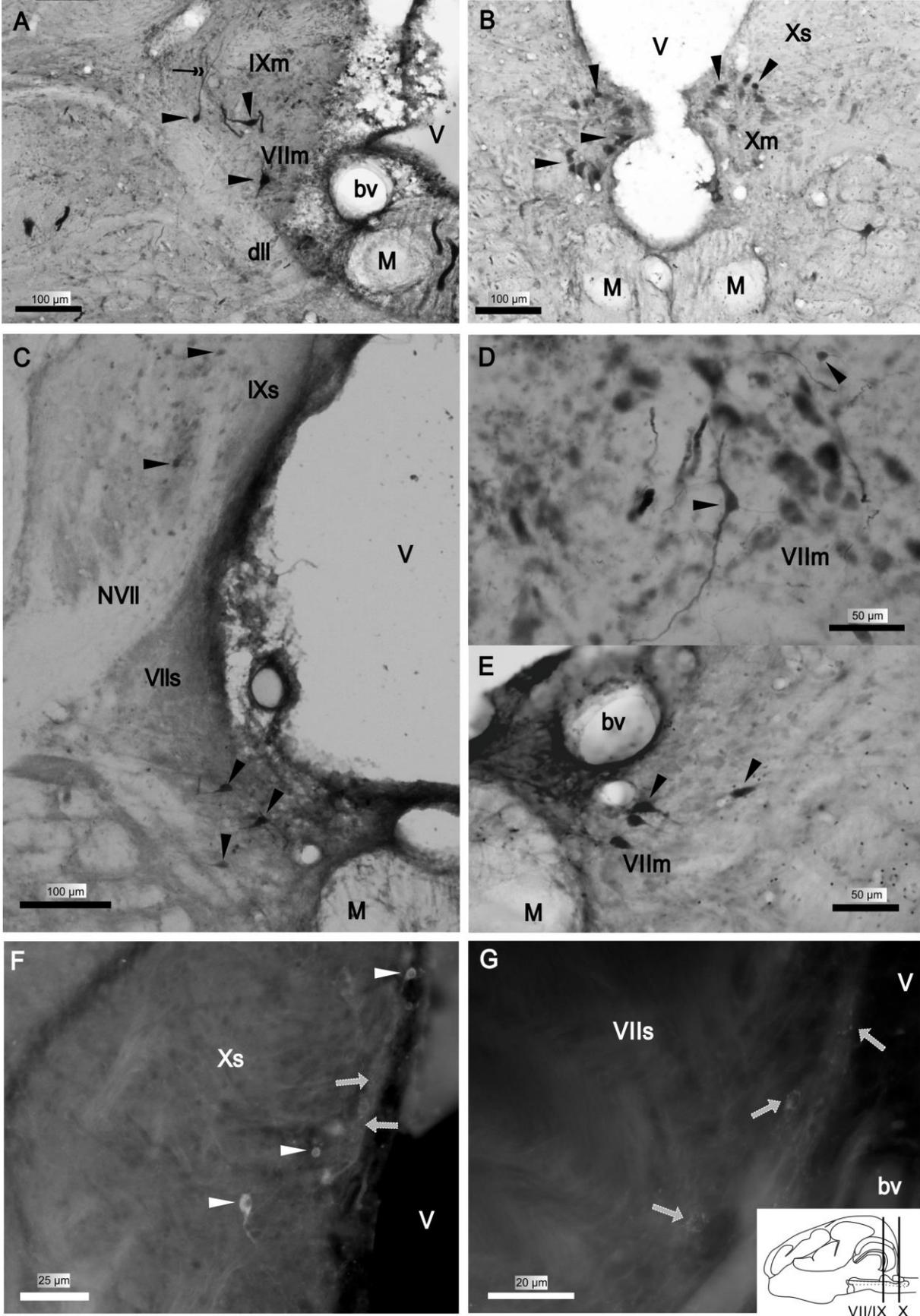




Abb.4.11. Licht- und Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen der gustatorischen Zentren des siebten, neunten und zehnten Hauptthirnnervs mit afferenten Verbindungen zum Trigemini-System. **A:** schwarze Pfeilspitzen deuten auf retrograd angefärbte di- und multipolare Zellen in den motorischen Kernen des Nervus facialis (VII_m) und Nervus glossopharyngeus (IX_m) im medialen Hirnstamm. Große Dendriten erstrecken sich tiefer in die Kerngebiete hinein (Doppelpfeil). **B:** schwarze Pfeilspitzen zeigen auf bilateral markierte Neurone in den ventralen Bereichen der motorischen Kerne des Vagus-Systems (X_m). **C:** retrograd markierte Neurone in den sensorischen Loben VII_s und IX_s. Die Zellen im VII_s liegen zumeist ventral im Kern und sind intensiver angefärbt. Ihre Somata sind größer und weisen meist mehrere große Fortsätze auf. **D:** retrograd markierte Neurone unterschiedlicher Größe im kontralateralen VII_m. **E:** kontralateral markierte Zellen im medialen Grenzbereich von VII_m zu VII_s. **F:** retrograd markierte Zellen im ipsilateralen sensorischen Lobus des Vagus-Systems (X_s, weiße Pfeilspitzen). Die Zellen liegen medial im Kern entlang der ventrikulären Oberfläche. Gestrichelte, graue Pfeile zeigen auf Terminalien an Vagus-Zellen. **G:** Terminalien an kleinen Zellen ipsilateral im fazialen Lobus (VII_s, gestrichelte, graue Pfeile). **Inset in G:** schematische Darstellung des Gehirns von lateral mit vertikalen Balken, die die jeweiligen Schnittebenen der gezeigten Aufnahmen kennzeichnen. A-E: Klüver-Barrera-Färbung, F-G: Fluoreszenz-Aufnahmen mit DAPI-Gegenfärbung.

4.3.10. Retikuläre Projektionen

In allen Experimenten führte die Injektion neuronaler Marker in den trigeminalen Motorkern zu retrograd angefärbten Neuronen sowie zur Markierung weitreichender Fasernetzwerke bilateral in allen Abschnitten der retikulären Formation (Abb.4.12. A-H). Sie bildet entlang des medioventralen und lateralen Hirnstamms die größte Zellmasse und ist in *Gnathonemus* in drei Kerne untergliedert. In den drei Kernen der Formation, dem inferioren (ri), medialen (rm) und dem superioren Kern (rs) wurden verschiedene Typen von Zellen markiert. Die Neurone im kaudal zum trigeminalen Motorkern gelegenen inferioren retikulären Kern waren relativ groß und multipolar. Die Somata waren ventromedial und ventrolateral im Hirnstamm gelegen und wiesen Durchmesser von 16-22µm auf. Ihre Dendriten erstreckten sich bilateral durch die retikuläre Formation und überquerten in einigen Fällen die Mittellinie, jedoch ausschließlich ventral des medialen longitudinalen Faszikels (mlf) (Abb.4.12. A-C, Doppelpfeile). Einige Axone dieser Neurone konnten bis in den ipsilateralen trigeminalen Motorkern verfolgt werden (Abb.4.12. A-C, weiße Pfeile). Die größte Zellpopulation wurde bilateral im medialen retikulären Kern gefunden. Sie erstreckte sich im rhombenzephalen Hirnstamm von rostral nach kaudal auf Höhe der Motorkerne des fünften und siebten Hauptthirnnervs. Die Somata der angefärbten Neurone waren unterschiedlicher Größe und Form (ovoid bis rund) und zumeist multipolar. In einigen Fällen konnte jedoch nur ein großer Dendrit identifiziert werden. Die Dendriten zogen weit bilateral durch die retikuläre



Formation bis in die Randregionen, womöglich auch bis in den kontralateralen Motorkern des Trigemini hinein. Sie überschritten dabei die Mittellinie unterhalb oder auch oberhalb der medialen longitudinalen Faszikel (Abb.4.12. D und E, gestrichelte, graue Pfeile). Die dünnen Axone konnten in einigen Fällen nach lateral verfolgt werden. Es ist anzunehmen, dass sie ipsilateral im Motorkern terminierten. Der superiore retikuläre Kern erstreckt sich medial im mesenzephalen Hirnstamm auf Höhe der verschiedenen Kerne des Torus semicircularis. Er wies einige große gefärbte Somata auf, die sich durch große, weit nach lateroventral ausgedehnte Dendritenbäume auszeichneten (Abb.4.12. F und G, Doppelpfeile). Obwohl die Zellkörper und die Dendriten stark angefärbt waren, konnten die Axone nur schwer identifiziert und nicht eindeutig bis zu ihrem Zielgebiet verfolgt werden.

In den verschiedenen Abschnitten der retikulären Formation wurden neben den zahlreichen, weitläufigen Fasern auch einige Terminalien an zumeist großen retikulospinalen Neuronen beobachtet. Ihre Somata wurden nach Markierung des trigeminalen Motorkerns nicht angefärbt (Abb.4.12. H, gestrichelte, graue Pfeile).

4.3.11. Raphe-Zell-Projektionen

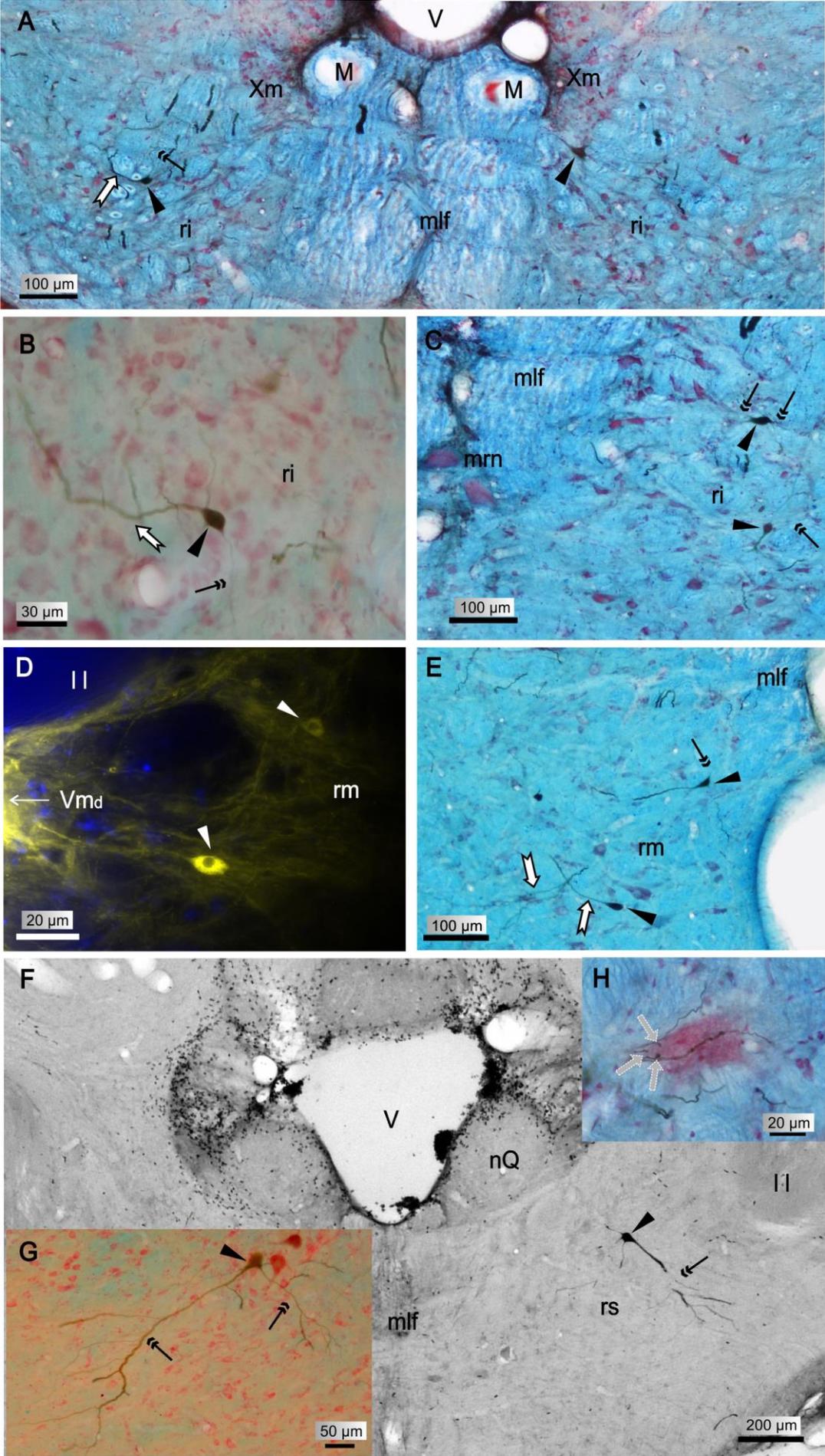
Auf verschiedenen Positionen entlang der lateralkaudalen Achse wurden markierte Zellen nahe an oder direkt auf der Mittellinie gefunden. Verglichen mit früheren morphologischen Beschreibungen durch Grant (1989) und Meek und Joosten (1989) vermute ich, dass es sich hierbei um die Raphe Neurone handelt. Entsprechend der Position und der Morphologie der Neurone habe ich sie den drei beschriebenen Gruppen zugeordnet. Im kaudalen Hirnstamm erstreckte sich eine erste große heterogene Gruppe von größeren und kleineren Zellen dicht an und auf der Mittellinie im Bereich des medullären Relay-Kerns (medulary relay nucleus: mrn) und dem darunterliegenden elektromotischen Kommandokern (c) bis hin zu den Motorkernen des siebten und fünften Hauptnervs. Abhängig von der Position des applizierten Markers im Motorkern wurden einige Zellen unterhalb der medialen longitudinalen Faszikel nahe der meningealen Oberfläche gefunden und weitere sehr große Zellen oberhalb der medialen Faszikel unterhalb der Kreuzungsbahn des lateralen Lemniskus (lateral lemniscus decussation: dll). Es stellte sich heraus, dass diese sehr großen Zellen nur dann angefärbt wurden, wenn der Tracer vor allem ventral im Motorkern platziert wurde. Der Durchmesser der kleineren ventral



gelegenen runden bis fusiformen Zellkörper betrug 10-15 μm (Abb.4.13. A-C, schwarze Pfeilspitzen). Die größeren dorsal positionierten Zellen hatten einen Durchmesser von 17-20 μm (Abb.4.13. D, weiße Pfeilspitzen). Gemäß den Beschreibungen von Meek und Joosten (1989) gehören diese Zellen dem inferioreren Raphe-Kern (rai) an. Die nach ventro- und dorsolateral ziehenden großen Fortsätze (Abb.4.13. Doppelpfeile) waren deutlich angefärbt, sowohl mit Biocytin und Neurobiotin bzw. BDA als auch mit Dil. Einige verliefen über weite Strecken ventral oberhalb der meningealen Oberfläche nach lateral und erreichten die Motorkerne auf beiden Seiten. Es konnte nicht geklärt werden, welcher der großen Fortsätze das jeweilige Axon war, da die entsprechenden Terminalien nicht identifiziert wurden.

Im weiteren rostralen Verlauf trennte sich die zweite mittlere, heterogene Gruppe von multipolaren Zellen ab (intermediärer Raphe-Kern (raint)), die unterhalb der medialen Faszikel und auf Höhe der beiden Mauthner Zellen lagen. Die Größe und Form der Somata variierte ebenfalls von rund bis fusiform mit einem Durchmesser von 17-20 μm (Abb.4.13. E-G, Pfeilspitzen). Die großen Fortsätze erstreckten sich auch hier bilateral durch die retikuläre Formation und konnten bis an die medialen Grenzbereiche der Motorkerne beider Seiten verfolgt werden. In einigen Fällen konnten zwei nahezu identische Zellen beobachtet werden, die sich direkt an der Mittellinie gegenüber lagen und deren Fortsätze sich über der Mittellinie kreuzten (Abb.4.13. F).

Die dritte Zellgruppe lag dorsal im mesenzephalen Hirnstamm auf Höhe der Kommissur der Valvula (cv) unterhalb des Kerns Q und dorsal der medialen longitudinalen Faszikel (superiorer Raphe-Kern (ras)). Die wenigen angefärbten Zellen wiesen die für die Raphe-Zellen typischen großen Fortsätze auf, die radiär-lateral und nach ventral verliefen. Ihr Durchmesser betrug 8-10 μm (Abb.4.13. H). Auch hier konnten die Dendriten nicht eindeutig von den Axonen unterschieden werden. Unklar ist daher auch, welcher der beiden Motorkerne jeweils Ziel dieser Zellen war.



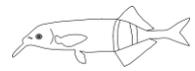


Abb.4.12. Lichtmikroskopische Aufnahmen retrograd markierter Neurone in den drei Kernen der retikulären Formation. **A:** schwarze Pfeilspitzen zeigen auf bilateral angefärbte Zellen im inferioren retikulären Kern (ri) auf beiden Seiten des kaudalen Hirnstamms lateral der großen Axone der beiden Mauthner-Zellen (M) ventrolateral des motorischen Vagus-Kerns (Xm). **B:** multipolare Zelle im ipsilateralen inferioren Kern mit dünnen dendritischen Fortsätzen (Doppelpfeile) und großem Axon (weißer Pfeil). **C:** zwei unterschiedlich große, multipolare Zellen im kontralateralen inferioren Kern (schwarze Pfeilspitzen) auf Höhe des elektromotorischen medullären Relay-Kerns (mrn) mit radiär verlaufenden dendritischen Fortsätzen (Doppelpfeile). **D:** Fluoreszenz-Aufnahme von ipsilateral markierten retikulären Zellen (weiße Pfeilspitzen) des medialen retikulären Kerns (rm) innerhalb eines starken Fasernetzes ventromedial zum lateralen Lemniskus-Trakt (ll). **E:** angefärbte retikuläre Zellen des ipsilateralen medialen Kerns nahe der Mittellinie ventrolateral der medialen Faszikel (mlf). **F-G:** bilateral angefärbte multipolare Neurone im posterioren Kern der retikulären Formation (rs, schwarze Pfeilspitzen). Doppelpfeile markieren die weit nach ventral ziehenden großen Dendritenbäume. **H:** anterograd angefärbte Fasern mit Terminalien auf einem retikulospinalen Neuron (gestrichelte, graue Pfeile) auf Höhe des medialen retikulären Kerns. Die Ausdehnung und Schnittebenen entsprechen den drei markierten Positionen der Raphe-Kerne im Inset aus Abb.4.13. B (von kaudal nach rostral: rai, raint, ras). Klüver-Barrera-Färbung außer in D (Fluoreszenz-Aufnahme mit Dil-Markierung und DAPI-Gegenfärbung).

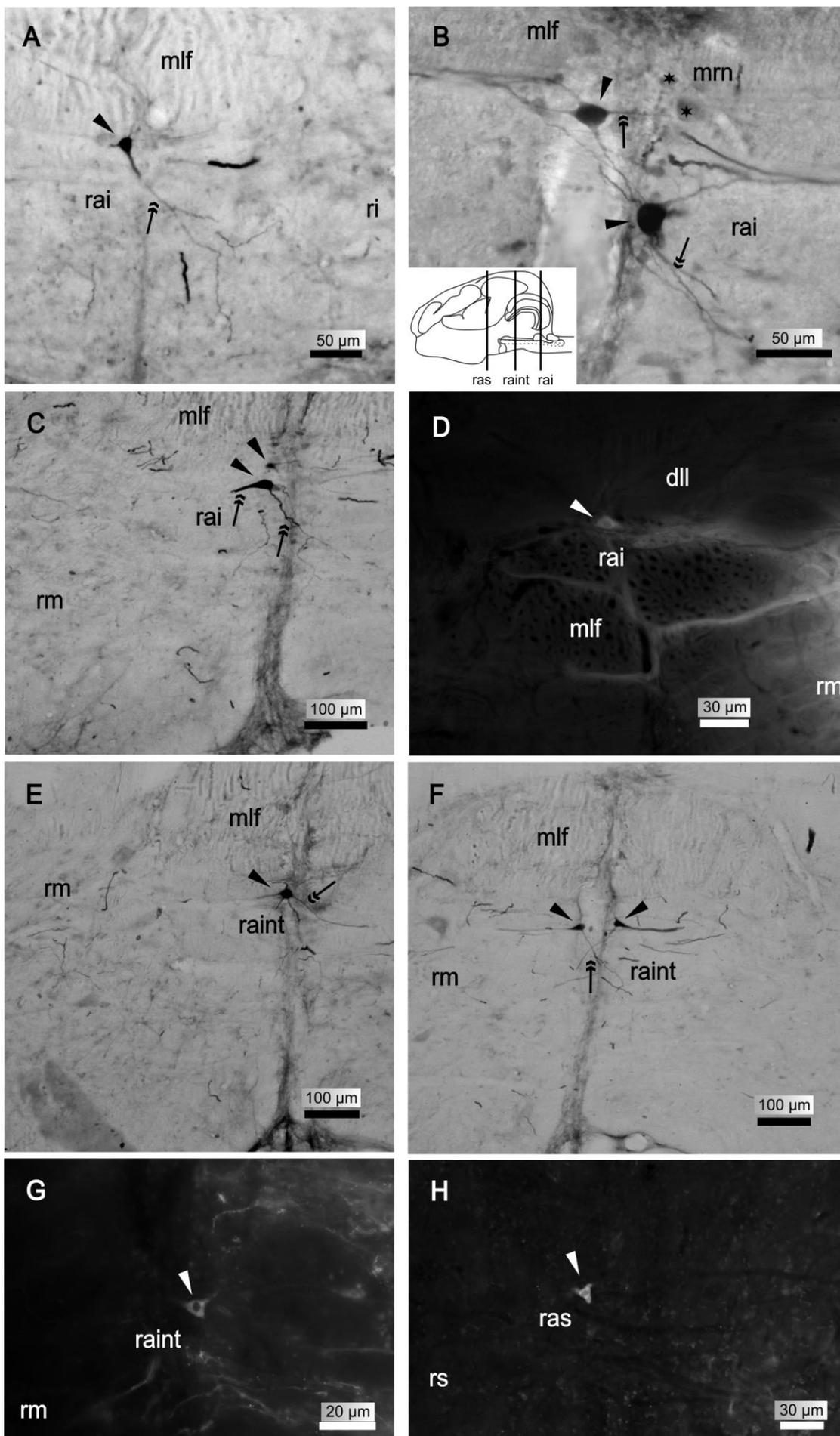


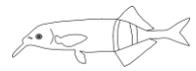


Abb.4.13. Licht- und Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen von retrograd markierten Zellen in den drei Raphe-Kernen. **A-D:** angefärbte Zellen mit weit radiär-lateral reichenden dendritischen Fortsätzen im inferioren Raphe-Kern (rai). Schwarze Sterne markieren zwei Zellen des medullären Relay-Kerns (mrn). **E-G:** verschiedene angefärbte Zellen im intermediären Raphe-Kern (raint). **H:** markierte multipolare Zelle im superioren Raphe-Kern (ras). In allen Darstellungen sind Somata durch schwarze/weiße Pfeilspitzen gekennzeichnet und dendritischen Fortsätze durch Doppelpfeile. **Inset in B:** schematische Darstellung des Gehirns von lateral. Die vertikalen Balken zeigen die Ebenen, aus denen die dargestellten Aufnahmen der drei Kerne entstammen. In A, B, C, E und F: Klüver-Barrera-Färbung, in D, G und H: Fluoreszenz-Aufnahme (mit DAPI-Gegenfärbung).

4.3.12. Hypothalamus-Projektionen

In Folge der Injektionen von Markern in den rostralen Abschnitt des ventralen Hauptkerns des motorischen Trigemini-Komplexes wurden retrograd Zellen im Hypothalamus angefärbt. Der Hypothalamus ist eine heterogene Hirnregion im medioventralen Dienzephalon. In *Gnathonemus petersii* wurden mehrere Kerne beschrieben, die um das Infundibulum (inf) herum organisiert sind. Hierbei handelt es sich um den trichterförmigen Kanal, der die Hypophyse mit dem Hypothalamus verbindet (Hypophysenstiel). Meek und Kollegen (1989) beschrieben unter anderem vier periventriculäre Kerne entsprechend den vier Ausbuchtungen (Nucleus recessi anterioris: nra, Nucleus recessi posterioris: nrp, Nucleus recessi lateralis: nrl und Nucleus recessi intermedius: nri) und einen dorsolateral gelegenen magnozellularären Kern (Nucleus magnocellularis hypothalami: nmh).

Die hier angefärbten Zellen lagen kontralateral zur Injektionsstelle zum einen medial an der Begrenzung des Infundibulums und zum anderen dorsolateral zum anterioren und intermediären Rezessus (Abb.4.14.). Die Kerne des Hypothalamus sind in *Gnathonemus petersii* zum Teil schwer abgrenzbar, aber aufgrund der Lage der markierten Zellen vermute ich, dass sie zum einen dem anterioren Rezessus kern und zum anderen dem magnozellularären Kern derselben Seite zuzuordnen sind. Die Zellen, die ich im anterioren Rezessus kern identifiziert habe, sind klein und rund und besitzen dünne dendritische Fortsätze, die ein kurzes Stück weit medial und lateral verfolgt werden konnten. Einige der Zellen im anterioren Rezessus-Kern sind direkt an der Oberfläche des Infundibulums lokalisiert und scheinen beinahe in das Lumen des Kanals hinein gelagert zu sein und stehen mit zerebraler Flüssigkeit in Kontakt (Abb.4.14 A und C). Die Zellen des magnozellularären Kerns waren mit einem



Durchmesser von 25-35 μ m (\pm 2,3 μ m) deutlich größer. Sie besaßen größere Dendriten, die nach ventrolateral in den Hypothalamus streckten.

Die Axone der hier markierten Zellen zogen medial in einem Faserbündel nahe der Mittellinie zum Hirnstamm hinab bis sie die ventrale Spitze der Kreuzungsbahn des Kleinhirnstiels erreichten. Sie kreuzten die Mittellinie auf Höhe des inferioren Lobus dorsal der Commissura ansulata und liefen weiter dorsal im Hirnstamm. Im Mittelhirn, auf Höhe der verschiedenen Kerne des Torus semicircularis, schlossen sich die Axone der Hypothalamus-Zellen dem absteigenden Fasertrakt der Eurydendroiden Zellen des Zerebellums an und zogen in einer Kurve leicht nach ventrolateral. Gemeinsam liefen die Fasern als Bündel nahe dem Ventrikel durch den Trakt des medialen Faszikels den Hirnstamm hinab und drehten rostral der Eintrittsstelle des fünften Haupthirnnervs nach ventrolateral ab und erreichten die mediale Grenze der dorsalen Untereinheit des trigeminalen Motorkerns.

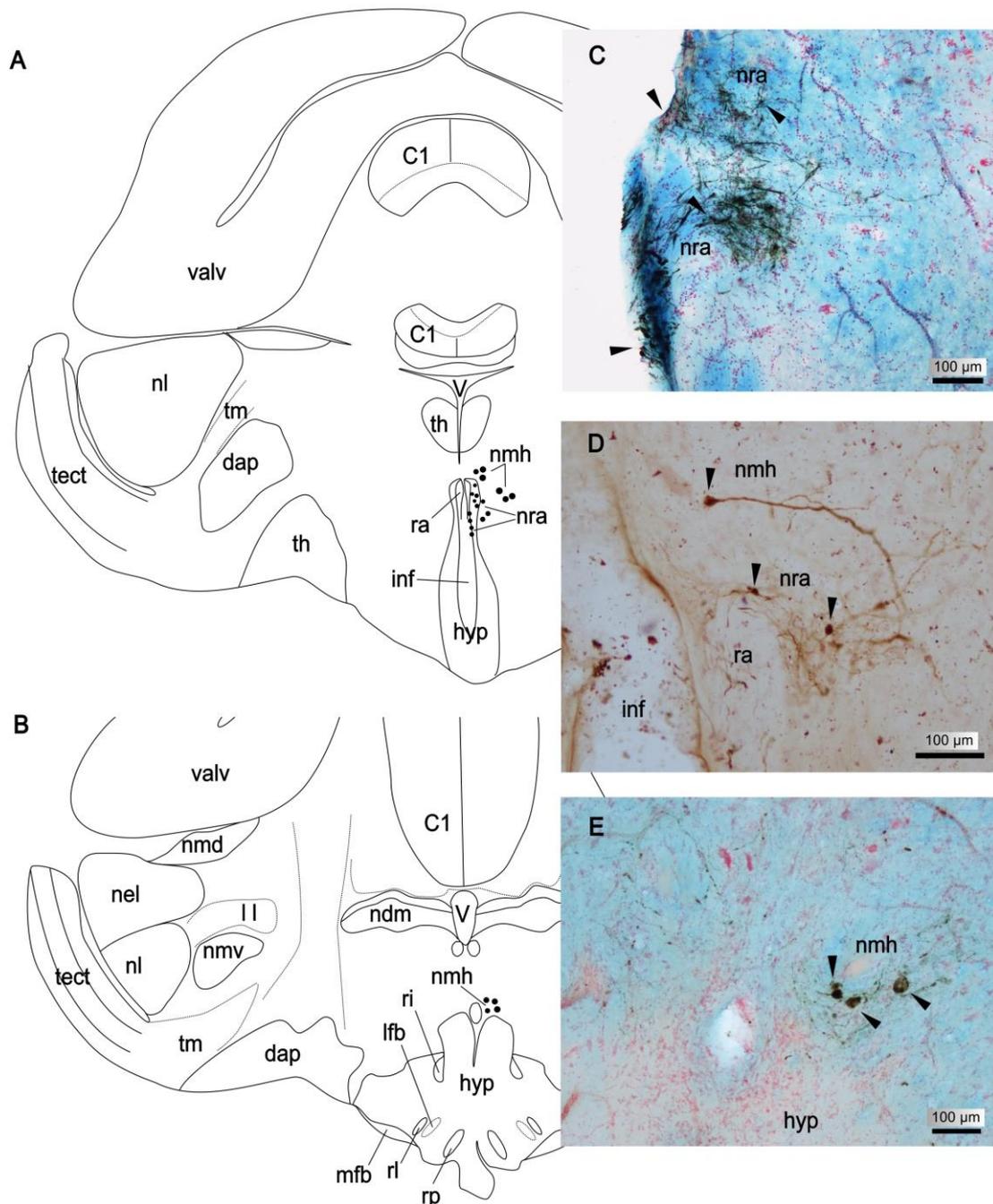
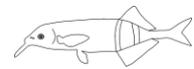


Abb.4.14. Schematische Rekonstruktion und lichtmikroskopische Aufnahmen (Klüver-Barrera-Färbung) der afferenten Projektionen einzelner kontralateraler Kerne des Hypothalamus nach Injektion von Biocytin und Neurobiotin. **A-B:** schematische Darstellung von Transversalschnitten durch das posteriore Diencephalon von rostral nach kaudal. Punkte markieren angefärbte Zellen in Kernen des Hypothalamus (hyp). **C-E:** markierte Zellen (schwarze Pfeilspitzen) im anterioren Rezensus-Kern (nra) und im magnozellularären Kern des Hypothalamus (nmh). Die Schnittebenen C und D entsprechen der schematischen Darstellung in A und Schnitt E entspricht dem Schema in B. In A und B sind folgende hypothalamische Strukturen gekennzeichnet: anteriorer Rezensus (ra), inferiorer (ri), lateraler (rl), posteriorer Rezensus (rp), Infundibulum (inf), laterales (lfb), mediales Bündel des Vorderhirns (mfb).



4.4. Diskussion

Die Ergebnisse aus den Tracer-Experimenten an *Gnathonemus petersii* zeigen zusammengefasst in Abbildung 4.4. A, dass es entlang des rostrokaudalen Hirnstamms ein ausgeprägtes Netzwerk aus prämotorischen, afferenten Verbindungen zum trigeminalen Motorsystem gibt. Neben den Projektionen vom kontralateralen motorischen Trigemini-Kern kommt der stärkste Input von Zellen der retikulären Formation als auch von den Raphe-Zellen sowie von den verschiedenen sensorischen Kernen des Trigemini-Systems. Weitere afferente Zentren finden sich in gustatorischen Kernen weiter kaudal im Hirnstamm sowie in weiten Teilen des Mittelhirns, insbesondere in präzerebellaren Strukturen dorsal im Hirnstamm. Dorsal des Hirnstamms und dorsal der Kleinhirnstiele finden sich zudem Afferenzen im Zerebellum. Medial und ventral im Hirnstamm des Mittelhirns wurden Afferenzen in Kernen des Hypothalamus identifiziert. Das trigeminale Motorsystem ist noch weitreichender bis in Bereiche des Zwischenhirns verbunden. Kleinere afferente Projektionen entspringen hier dem optischen Tektum und einzelnen prätektalen Kernen des Thalamus. Wie auch bei *Cyprinus carpio* konnte in dieser Studie keine Verbindung zum mesenzephalen Trigemini-Kern (mesV) nachgewiesen werden (Luiten und van der Pers 1977). Wie bereits unter 3.4.2. erläutert, scheint es bei *Gnathonemus petersii* keine primären propriozeptiven Afferenzen zu geben, deren Somata wie in anderen Vertebraten innerhalb zentraler Mittelhirnstrukturen liegen (Weinberg 1928, Woodburne 1936, Luiten 1979, Ebbesson 1981, Jüch 1981, Pombal 1997). An einigen Beispielen wurde gezeigt (Chandler 1989: Meerschweinchen, Capra und Dessem 1992, Dessem und Luo 1999: Ratte, Lazarov 2007, 2012: Säugetiere), dass primäre propriozeptive Neurone direkte Verbindungen zu Motoneurone des Hirnstamms aufweisen und somit einen monosynaptischen Reflexbogen bilden. Bei *Gnathonemus petersii* wurden weder nach Markierungen des peripheren Nervs noch nach Markierungen zentraler Strukturen angefärbte Zellen in entsprechenden Hirnarealen des dorsalen mesenzephalen Hirnstamms gefunden. Ich nehme daher an, dass die Zellkörper propriozeptiver Neurone außerhalb des zentralen Nervensystems im trigeminalen Ganglion liegen.

Neben afferenten Verbindungen wurden auch einige Hirngebiete identifiziert, die Input vom Trigemini-System erhalten (Abb.4.4. B). Das efferente Netzwerk des motorischen Trigemini-Kerns ist weniger komplex angelegt. Es wird aus einem



massiven Faserkonglomerat gebildet, das innerhalb des Hirnstamms ipsilateral in die jeweiligen präzerebellaren Kerne des Mittelhirns aufsteigt und von Fasern, die bilateral durch die Trakte der retikulären Formation im Hirnstamm absteigen und insbesondere in den sensorischen Trigemini-Kernen, im sensorischen Lobus des siebten sowie zehnten Hirnnervs im Rhombenzephalon terminieren. Zudem besteht eine efferente Verbindung zum kontralateralen Motorkern des fünften Haupthirnnervs. Geprägt ist dieses Fasernetz durch zumeist feine, weit verzweigte Fortsätze. So wurden zahlreiche Faserzüge bilateral und lateralkaudal durch die retikuläre Formation verfolgt, oft jedoch nur vereinzelt Terminalien in den retikulären Kernen identifiziert. Luiten und van der Pers (1977) vermuteten bei ähnlichen Ergebnissen beim Karpfen, dass es sich hierbei um dendritische Fortsätze der Motorneurone handeln könnte, die untereinander dendro-dendritisch verbunden sind. Dabei ist jedoch davon ausgegangen worden, dass der Motorkern homogen ist und ausschließlich Motorneurone aufweist. In meinen Studien konnte ich jedoch zeigen, dass dies bei *Gnathonemus petersii* nicht der Fall ist. Im motorischen Trigemini-Kern sind neben den typischen großen Motorneuronen kleinere Zellen markiert worden. Ein weiterer Aspekt, der gegen eine dendro-dendritische Verbindung innerhalb der retikulären Formation spricht, ist, dass die Dendriten der Motorneurone bei *Gnathonemus petersii* nicht über die zentralen Grenzen des Kerngebietes hinaus projizieren. Die Neurite sammeln sich in einem dichten Neuropil vor allem in kaudalen Abschnitten des Motorkerns. Eine Verbindung untereinander über gap junctions ist in diesem Bereich allerdings nicht auszuschließen. Das könnte eine präzisere zeitliche Steuerung der Motorneurone innerhalb eines Motorkerns bedeuten.

4.4.1. Verbindungen der Trigemini-Motorkerne

Die Motorneurone des fünften Haupthirnnervs innervieren in Fischen und Amphibien zusammen mit denen des siebten, neunten und zehnten Hirnnervs vorrangig die Kiefer- und Kiemen- bzw. Kiemendeckelmuskulatur, die insbesondere der Atmung und auch der Nahrungsaufnahme dient (Ballintijn und Bamford 1975, Ballintijn und Alink 1977, Luiten 1976: Karpfen, Bamford 1974: Forelle, Gorlick 1989: Siamesischer Kampffisch, Taylor et al. 1999, 2010). Wie diese Studien zeigen, gibt es angesichts der verschiedenen Muskelgruppen, die bei Fischen für die Bewegung des respiratorischen Apparates zuständig sind, eine funktionelle Aufteilung der



Motorneurone innerhalb des Trigeminus-Kerns. So liegen die Motorneurone der Adduktoren rostral im Kern und diejenigen der Abduktoren eher kaudal. Es konnte ebenfalls gezeigt werden, dass die motorischen Zentren direkt und indirekt über Interneurone verbunden sind.

Wie ich anhand der morphologischen Untersuchungen am Schnauzenorgan feststellen konnte, liegen die Ursprünge der Schnauzenorganmuskulatur in den mandibulären Muskelgruppen, insbesondere den medialen, tiefen sowie lateralen Muskeln (siehe Teil II dieser Arbeit). In Anbetracht der komplexen Bewegungsformen des Schnauzenorgans vermute ich, dass es sich wie bei der respiratorischen Muskulatur um abduktive und adduktive Fasern handelt, die das laterale Beugen und anschließende Zurückführen des Schnauzenorgans vermitteln. Bestärkt wird diese Annahme durch die lateralkaudale Verteilung der Motorneurone über den gesamten ventralen Hauptkern des trigeminalen Motorkomplexes (Amey-Özel et al. 2015).

Die Bewegungen des Schnauzenorgans sind charakterisiert durch rhythmische beziehungsweise oszillierende Seitwärtsbewegungen, aber auch durch nicht-rhythmische Auf- und Ab- sowie Rotationsbewegungen. Ich nehme an, dass diese komplexen Bewegungen durch unterschiedliche, zeitlich koordinierte Motorneurone kontrolliert werden. Eine Feinabstimmung in der zeitlichen Koordination der jeweiligen Motorneurone könnte zunächst innerhalb eines Kerns über die, in dieser Arbeit identifizierten, intranuklearen Interneurone erfolgen. Demgegenüber scheint es aber auch eine Interaktion der Motorkerne beider Seiten zu geben, da diese offenbar miteinander verknüpft sind. Ich konnte nach Tracer-Applikation kontralateral einige kleine Zellen innerhalb des motorischen Komplexes nachweisen. Aufgrund der geringen Zahl an kontralateral markierten intranuklearen Neurone nehme ich jedoch an, dass die Koordination der bilateralen Aktivierung bzw. Hemmung der Motorkerne weniger durch eine direkte internukleare Verbindung erfolgt. Es ist wahrscheinlicher, dass diese Koordination auf prämotorischem Niveau organisiert wird und der Mechanismus einer reziproken Hemmung vorliegt. Die Steuerung einer Lateralflexion (Abduktion) des Schnauzenorgans, könnte über excitatorische Neurone auf der einen Seite und mit ihnen assoziierte inhibitorische Neurone auf der anderen Seite vermittelt werden. Basierend auf den Ergebnissen der hier durchgeführten Studie nehme ich an, dass es sich bei dieser Art prämotorischer Neurone unter anderem um die markierten Zellen in den retikulären Kernen und/oder die Zellen des Raphe-Zell-Systems handelt, da insbesondere in



den medialen und inferioren Kernen auf Höhe der motorischen Zentren des Hirnstamms zahlreiche Zellen identifiziert wurden und eine starke Vernetzung beider Seiten besteht. In Fischen wurde ein Einfluss retikulärer Neurone auf die Aktivierung von Motorneuronen des Hirnstamms bereits in früheren Studien nachgewiesen (Ballintijn 1987). Auch bei der Ratte konnten entsprechende reziproke, internukleare Verbindungen aufgezeigt werden. Inhibitorische Interneurone wurden hier entlang der medialen Begrenzung des motorischen Trigeminus-Kerns identifiziert (Li et al. 1993, 1995, 1996).

4.4.2. Verbindungen mit den sensorischen Trigeminus-Kernen

Wie auch in höheren Vertebraten wird die Kopfreion bei Fischen sensorisch unter anderem durch den fünften Haupthirnnerv versorgt (Ariëns-Kappers et al. 1967, Luiten 1975, Marui und Funakoshi 1979, Chervova und Devitsina 1981, Belousova et al. 1983, von Bartheld und Meyer 1985, Puzdrowski 1988, Kiyohara et al. 1999). Zahlreiche Studien haben belegt, dass der Trigeminus-Nerv bei Fischen neben taktilen auch chemosensorische, thermische und nozizeptive Informationen von der Hautoberfläche übermittelt. Die Injektionen in die peripheren Schnauzenorgannerven haben gezeigt, dass *Gnathonemus petersii* neben elektrosensorischen Informationen offenbar weitere somatosensorische Informationen über das Schnauzenorgan aufnimmt und diese vom trigeminalen System verarbeitet werden (Amey-Özel et al. 2015). Elektrophysiologische Untersuchungen haben bislang nur erste Hinweise auf das Vorhandensein propriozeptiver Fasern im Schnauzenorgangewebe gegeben (Faverger 1981). Andere Sinnesmodalitäten, außer den elektrosensorischen, sind physiologisch als auch anatomisch bisher nicht untersucht. Erste morphologische Hinweise auf weitere rezepptive Strukturen oder Endorgane in der Haut des Schnauzenorgans, wie Tastrezeptoren, Neuromasten oder Chemorezeptoren, wurden in der hier präsentierten Studie erbracht und bekräftigen die Annahme, dass die Tiere Objekte und ihre Umwelt mit Hilfe zusätzlicher Qualitätsmerkmale wahrnehmen (Amey-Özel und von der Emde, in Bearbeitung, Teil II).

Anatomische Studien als auch Verhaltensbeobachtungen haben gezeigt, dass das hoch mobile Schnauzenorgan verstärkt während der Futtersuche eingesetzt wird (von der Emde and Bleckmann 1998, Hollmann et al., Pusch et al., von der Emde et al. 2008, Amey-Özel et al. 2015). Für eine präzise Steuerung des Kinnfortsatzes ist



es jedoch enorm wichtig für das Tier, zu wissen, wo sich das Schnauzenorgan relative zu den beobachteten Objekten befindet. Sensorische Information, die von Mechano- oder Elektrorezeptoren in der Haut übermittelt wird, oder auch propriozeptive Information von den Muskeln, spielt daher eine entscheidende Rolle bei der Orientierung.

In den meisten untersuchten Wirbeltierarten wurden mono- als auch bisynaptische reflektorische Verbindungen des sensorischen und motorischen Trigemini-Systems beschrieben. Dies gilt beispielsweise für das Schlucken, ausgelöst durch mechanische Stimuli im Rachen, und für Bewegungen des Kieferapparates bei der Nahrungsaufnahme, die durch propriozeptives oder somatosensorisches Feedback ausgelöst werden (Abrahams et al. 1979: Katze, Dessem und Luo 1999: Ratte, Luiten 1979, Luiten und van der Pers 1977: Karpfen, Nishino 2013: Mensch). Auch in *Gnathonemus petersii* gibt es eine monosynaptische Verbindung somatosensorischer Afferenzen der sensiblen Oberfläche des Schnauzenorgans und möglicherweise des sensiblen Epithels des Mundraums zum motorischen Trigemini-System (Amey-Özel et al. 2015).

Die Injektionen in die zentralen Bereiche des Motorkerns führten in den sensorischen Trigemini-Kernen pars oralis, intermedius sowie funicularis zu markierten Zellen, die darauf schließen lassen, dass die periorale Oberfläche und die Haut des Schnauzenorgans auch bisynaptisch mit der Motorik verbunden ist. Eine der stärksten Verbindungen besteht zum rostralen Kerngebiet des sensorischen Areals, dem pars oralis. In höheren Säugetieren wird dieser Kern als Nucleus principalis (princeps) bezeichnet. Funktionell hat dieses zentrale Gebiet eine wesentliche Bedeutung für die Verarbeitung taktiler beziehungsweise mechanorezeptiver Information (Darian-Smith et al. 1963), wohingegen Modalitäten wie Schmerz, Thermosensorik oder auch Chemosensorik eher in den absteigenden Kernen des Hirnstamms verarbeitet werden (Olszewski 1950). Mechanosensitive Neurone sind jedoch auch in den absteigenden Kerngebieten lokalisiert. Physiologisch haben Belousova und Kollegen (1983) am Karpfen und dem atlantischen Kabeljau (*Gadus morhua marisalbi*) zeigen können, dass die Vermittlung mechanischer Stimuli gegenüber chemischer Informationen über den Trigemini-Nerv eine dominante Rolle spielt. In *Gnathonemus* scheint der Trigemini-Nerv ebenfalls vor allem taktile und propriozeptive Information vom Schnauzenorgan zu vermitteln, die über direkte und indirekte Reflexbögen mit dem motorischen System



gekoppelt ist. Diese Annahme erscheint sinnvoll, da das Schnauzenorgan offensichtlich zum Ertasten von Oberflächen und zum Herausbefördern von Futterobjekten aus dem Grund eingesetzt wird und eine schnelle Reposition bei Verlust bzw. Wegrutschen des Objektes oder auch als Schutz vor Verletzung erforderlich sein kann.

4.4.3. Projektionen des Zerebellums

Charakteristisch für die Familie der Mormyriden ist ein ausgeprägtes und überproportional ausgebildetes Zerebellum (Kleinhirn). Das Zerebellum der Mormyriden ist wie auch bei anderen Teleostiern in drei Teile untergliedert, in die kaudale Region bestehend aus dem kaudalen Lobus und der Eminentia granularis, in den zentralen Corpus cerebelli und die Valvula cerebelli (Nieuvenhuys und Nicholson 1967, Finger 1983, Meek 1992, Meek et al.; Shi et al. 2008). Die Valvula cerebelli liegt in sich gefaltet und überlagert von lateral nach dorsal nahezu die gesamte Hirnoberfläche und ist vor allem in den kaudalen Abschnitten durch eine starke Furchung gekennzeichnet (Russel und Bell 1978). Sie überlagert den in mehrere Komplexe geteilten Corpus cerebelli, der den Hauptanteil des dorsalen Rhombenzephalons bildet (Meek und Nieuwenhuys 1998). Zahlreiche Studien an Vertebraten haben gezeigt, dass das Zerebellum insbesondere in die Verarbeitung somatosensorischer Informationen involviert ist, da es starken Input von diversen Zentren des Hirnstamms erhält (z.B. vestibulo-laterales und auditorisches System) (Sultan und Glickstein 2007). Das Zerebellum gilt als integratives Zentrum, das vielseitig durch direkte Verbindungen zu motorischen Zentren des Hirnstamms auf motorische Vorgänge einwirkt (Luiten und van der Pers 1977: *Cyprinus carpio*) und Prozesse des motorischen Lernens beeinflusst (Blazquez et al. 2003).

In *Gnathonemus* wurde nachgewiesen, dass elektrosensorische Informationen direkt sowie indirekt in verschiedene Bereiche der Valvula cerebelli gelangen (Finger et al. 1981). Außerdem erreicht somatosensorische Information des Trigemini-Systems offenbar über den anterioren lateralen Funikulus-Kern fl1 den Corpus C1 des Zerebellums (Szabo et al. 1979) und wird wahrscheinlich über eine multisynaptische reflektorische Verbindung an den motorischen Trigemini-Kern zurückgegeben (Meek et al. 1986a). Eine efferente Verbindung des C1 zum trigeminalen Motorkern, wie sie Meek und Kollegen (1986a) bereits beschrieben



haben, konnte ich ebenfalls nachweisen. Der Verlauf identifiziert die markierten absteigenden Fasern als Axone von für Mormyriden typische Eurydendroid-Zellen, da nur diese den zerebellaren Korpus verlassen (Nieuwenhuys et al. 1974, Meek und Nieuwenhuys 1998).

4.4.4. Verbindungen mit elektrosensorischen und visuellen Zentren

Für die Futtersuche als auch zur Objektdiskriminierung nutzt *Gnathonemus petersii* neben beispielsweise visuellen vorrangig elektrische Informationen, die das Tier über die zahlreichen Elektrozeporen in der Haut aufnimmt (Schumacher et al. 2016, 2017). Diese Beobachtungen führten zu der Annahme, dass das Schnauzenorgan eine elektrische Fovea ist und der Nahfelddetektion dient (von der Emde and Schwarz 2001, von der Emde et al. 2008).

In dieser Studie habe ich die Hypothese aufgestellt, dass elektrosensorische Information an das motorische Kontrollzentrum, das die Bewegungen des Schnauzenorgans vermittelt, weitergeleitet werden müsste. Ich konnte jedoch in meinen anatomischen Studien keine direkten Verbindungen zwischen dem elektrosensorischen Seitenlinienlobes und dem trigeminalen Motorkern identifizieren, obwohl im Motorkern Feldpotentiale mit kurzer Latenz auf einen externen Dipol-Stimulus abgeleitet werden konnten (Engelmann et al. 2009, persönliche Beobachtungen). Auf einen externen, elektrischen Stimulus erfolgte auch zumeist eine spontane Bewegung des Schnauzenorgans, die von Engelmann und Kollegen (2009) als ‚Schnauzenorgan-response‘ beschrieben wurde. Das führte zu der Frage, ob es direkte Verbindungen zwischen höheren elektrosensorischen Zentren und dem trigeminalen Motorkern oder dessen prämotorischen Zentren gibt?

Eine in diesem Zusammenhang überaus interessante Verbindung besteht mit den verschiedenen Kernen des Tegmentums. Das dorsale Tegmentum in Mormyriden ist geprägt durch eine ausgedehnte Zellmasse aus kleinen, adentrischen Zellen, die in ihrer Gesamtheit als Nucleus lateralis valvulae (nlv) zusammengefasst sind. Als präzerebellarer Kern stellt er den Hauptanteil an afferenten Projektionen zum Zerebellum. In *Gnathonemus petersii* projizieren die Unterkerne pars rostralis, caudalis, lateralis, medialis sowie extero-lateralis (nlv r, c, l, m, el) sowie der assoziierte dorsale Kern des mesenzephalen Tegmentums (Nucleus dorsalis mesencephali: ndm) topographisch überwiegend in den Korpus C1 und C3 sowie in



die Valvula cerebelli (Meek et al. 1986a). Finger und Mitarbeiter (1981) beschrieben neben Projektionen zum Zerebellum eine reziproke Verbindung von perilemniskalen Neuronen mit dem lateralen Kern des Torus semicircularis. Betrachtet man die Lage dieser perilemniskalen Zellen, müssten sie zu den Zellen des Nucleus lateralis valvulae gehören. In dieser Studie wurden jedoch keine Abgrenzungen der verschiedenen Kerngebiete vorgenommen. Sie schlussfolgerten, dass die granulären Zellen des Mittelhirntegmentums elektrorezeptiven Input über Kollaterale von Zellen des Torus semicircularis erhalten, die elektrosensorische Information an die entsprechenden Regionen der Valvula cerebelli liefern. Afferente Verbindungen zum Nucleus lateralis valvulae wurden auch in anderen Teleostiern untersucht, wobei zumeist prätektale Regionen, Kerne des Telenzephalons, das Zerebellum und sogar Kerne des kaudalen Hirnstamms wie dem sensorischen Trigeminus-Komplex die Quelle für afferenten Input bilden (Northcutt und Braford 1984: Goldfisch, Ito et al. 1986: Drachenkopf, Ito und Yoshimoto 1990: Karpfen, Yang et al. 2004, Xue et al. 2005: Buntbarsch).

Die infolge der hier durchgeführten Tracer-Injektionen retrograd angefärbten Neurone im Nucleus lateralis valvulae identifizieren den motorischen Trigeminus-Kern als ein weiteres, bisher nicht bekanntes Ziel efferenter Projektionen des Nucleus lateralis valvulae und des assoziierten dorsalen Kerns des Tegmentums. In Anbetracht der vielseitigen Verbindungen dieser Kerne, insbesondere zum Zerebellum, können sie als Relay-Zentren für die Verarbeitung multisensorischer Informationen angesehen werden und bilden in *Gnathonemus petersii* möglicherweise ein zentrales prämotorisches Kontrollzentrum für das trigeminale Motorsystem. Wenn man davon ausgeht, dass der Nucleus lateralis valvulae tatsächlich Feedback aus dem Torus semicircularis erhält, könnte auf diesem Wege eine Integration elektrosensorischer Information in motorische Aktivität des Schnauzenorgans erfolgen.

Im Hinblick auf die Verarbeitung und Integration elektrosensorischer Informationen scheint auch die Valvula cerebelli eine große Rolle zu spielen (Finger et al. 1981). In *Gnathonemus* konnte ich eine bislang nicht identifizierte retrograde Projektion in dorsale Abschnitte der Valvula beobachten. Die markierten Zellen lagen in einer Region, in der nach Russel und Bell (1978) durch kontralateralen Input vom lateralen Kern des Torus semicircularis die Ampullenorgane repräsentiert sind. Somit besteht möglicherweise über die Valvula eine indirekte Verbindung des ampullären



Systems zum trigeminalen Motorzentrum, über die die Steuerung der ‚Schnauzenorgan-response‘ beeinflusst werden könnte. Inwiefern die Ampullenorgane in diesen Prozess involviert sind, ist bisher unklar, aber ihre erhöhte Dichte in der Haut des Schnauzenorgans, insbesondere im distalen Abschnitt, spricht dafür, dass die passive Elektroortung über das Schnauzenorgan eine entscheidende Rolle auch in der Nahfelddetektion spielt.

Weitere Verbindungen, über die elektrosensorische sowie visuelle Informationen in Bewegungen des Schnauzenorgans integriert werden könnten, bestehen zum optischen Tektum und prätektale Kerne des Mittelhirns.

Die Aufnahme und Integration visueller Information spielt in der Welt der Invertebraten als auch Vertebraten eine bedeutende Rolle. Für viele Organismen, wie auch dem Menschen, sind es primär optische Reize, die der Orientierung, Partnerwahl und Futtersuche dienen und mit Hilfe spezialisierter perzipierender Strukturen wahrgenommen werden.

Der visuelle Sinn von *Gnathonemus petersii* ist ein hochdifferenziertes sensorisches System, das dem Sehen in trüber und dunkler Umgebung angepasst ist (Landsberger et al. 2008, Kreysing et al. 2012, Pusch et al. 2013). Dabei steht nicht die räumliche Auflösung im Vordergrund, sondern eine hohe Lichtempfindlichkeit und somit die Kontrastverstärkung größerer beweglicher Objekte (Pusch et al. 2013). Neuere Verhaltensstudien von Schumacher und Kollegen (2016, 2017) zeigten ebenfalls, dass es ein dem elektrosensorischen Sinn untergeordnetes System ist und unterstützend bei der Wahrnehmung von Objekten unter Beeinträchtigung oder Verlust eines dominierenden Sinnessystems wirkt (Rojas und Moller 2002, Moller 2002). Es ist daher anzunehmen, dass visuelle Informationen bei der Detektion kleinerer naher Objekte wie Larven keine entscheidende Rolle spielen.

In der hier präsentierten Studie konnte ich erstmals einige efferente Verbindungen vom optischen Tektum und von prätektalen Zentren zum trigeminalen Motorkern identifizieren. Im Tektum habe ich einige Zellen in den Schichten beobachtet, die primär Input direkt von der Retina und zusätzlich Information aus höheren telencephalen Hirnzentren sowie prätektalen Kernen erhalten (Meek 1983, Vanegas and Ito 1983). Jüngsten Untersuchungen nach besteht offenbar auch eine Verbindung von der absteigenden somatosensorischen Säule des Trigemini-Systems zum Tektum sowie zum Nucleus lateralis des Torus semicircularis (Zeymer et al. 2018). Möglicherweise erfolgt auf Höhe des Tektums die Integration



somatosensorischer Information in die Verarbeitung visueller Information und im Nucleus lateralis die Zusammenführung mit elektrosensorischen Komponenten. Aufgrund der eher geringen Anzahl markierter Neurone vermute ich, dass bei *Gnathonemus petersii* optische Informationen einen, wenn auch weniger starken, Einfluss auf die motorische Aktivität des Schnauzenorgans und des Kieferapparates hat.

Auf prätektaler Ebene wurde eine kleine Gruppe von Zellen im Nucleus geniculatus angefärbt, der als prätektaler Kern (Lázár et al. 1984) im Dienzephalon von *Gnathonemus* beschrieben wurde. Bilaterale reziproke Verbindungen zum optischen Tektum wurden für diesen Kern bereits mehrfach in früheren Studien nachgewiesen (Meek et al. 1986a, b, Wullimann und Northcutt 1990). Laut Lázár und Kollegen (1984) projizieren außerdem primäre Afferenzen der Retina direkt in dieses Kerngebiet, das heißt visuelle Information wird im Nucleus geniculatus integriert und verarbeitet. Zudem ist dieser Kern reziprok mit der Valvula cerebelli (Meek et al. 1986a,b) verbunden und projiziert dort unter anderem in Regionen, in denen Informationen der ampullären Organe des passiven elektrosensorischen Systems vom Nucleus lateralis kommend verarbeitet werden (Finger et al. 1981). Aufgrund der afferenten Verbindung des Nucleus geniculatus und der Valvula mit dem trigeminalen Motorkern vermute ich, dass es sich bei beiden um Relay-Stationen für die Integration visueller und passiv elektrosensorischer Information handelt, und dass sie auf diesem Weg in die Koordination des motorischen Trigemini-Systems involviert sind.

Zentrale Verbindungen zum aktiven elektrosensorischen System wurden zum Beispiel nach HRP-Injektionen für den dorsalen präglomerulären Kern (Finger et al. 1981, Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Northcutt 1988, 1990) beschrieben. Diese Untersuchungen zeigten, dass in diesen Kern zum einen visuelle Informationen vom optischen Tektum weitergeleitet werden und Verbindungen zum elektrosensorischen sowie akustischen System bestehen (Bell 1981b). Danach erhält der dorsale präglomeruläre Kern unter anderem Input vom lateralen Kern des Torus semicircularis, der wiederum somatosensorische Information vom Trigemini-System zu erhalten scheint (Zeymer et al. 2018). Information über Berührungsreize oder propriozeptive Information der Kopfregion und des Schnauzenorgans könnten auf diese Weise mit visueller und elektrosensorischer Information verknüpft werden. Die Injektionen in den trigeminalen Motorkern führten in der hier durchgeführten



Studie jedoch nur zu geringen Nachweisen einzelner markierter Zellen im dorsalen präglomerulären Kern, was möglicherweise an der technischen Umsetzung der Injektionen gelegen hat. Eine stärkere zentrale Verbindung kann nicht ausgeschlossen werden.

Aufgrund der neueren Ergebnisse vermute ich aber, dass es sich bei den beiden beschriebenen prätektalen Kernen um multisensorische Integrationszentren handelt, die bei *Gnathonemus petersii* scheinbar Teil der prämotorischen Bahn des trigeminalen Motor-Systems sind. Visuelle, elektrosensorische und vermutlich weitere sensorische Informationen (mechanosensorisch, Seitenlinie) laufen hier zusammen und könnten komplexe oder reflektorische Antwortmuster auf distinkte Stimuli auslösen, zum Beispiel das Zu- oder Abwenden des Schnauzenorgans ausgelöst durch elektrische Reize im Verlauf der ‚Schnauzenorgan-response‘ (Engelmann et al. 2009). Denkbar wären solche Reaktionen auch bei sich nähernden größeren oder auch kleineren Objekten (Fressfeinde bzw. Artgenossen) im weiteren Umfeld oder bei der Annäherung an Futterobjekte im Nahfeld.

4.4.5. Projektionen elektromotorischer Zentren (Ventroposteriorer Kern)

Der zentrale Weg des elektromotorischen Signals wurde in früheren Studien anatomisch und auch physiologisch untersucht und in weiten Teilen aufgeklärt (z.B. Bell et al. 1981, 1983, 1995, Bell und von der Emde 1995, Grant et al. 1986, 1999, Carlson 2002a,b). Demzufolge werden motorische Impulse vom Kommandokern generiert und an die Neurone des medullären Relay-Kerns in der Medulla oblongata geleitet. Prämotorische Zentren, wie der Prä-Kommandokern oder Kerne des Thalamus haben steuernden/modulierenden Einfluss auf die ausgehenden Signale. Mit jeder anschließenden Entladung des elektrischen Organs (EOD) wird über eine Rückkopplungsschleife eine Art Kopie des ausgegebenen Signals (electric organ corollary discharge: EOCD) an verschiedene elektromotorische und elektrosensorische Zentren übermittelt, die das Signal letztendlich an den elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) und die posteriore Eminentia granularis (egp) zurückgeben.

Ein Kern, der direkte und auch indirekte Verbindungen zum elektromotorischen Kommandokern aufweist, ist der ventroposteriore Kern (nvp) des Torus semicircularis, der somit Teil der prämotorischen Bahn ist. Zellen des ventralen



Teils dieses Kerns bilden afferente Verbindungen sowohl zum Kommandokern als auch zu diesem vorgeschalteten Prä-Kommandokern aus. Zellen des dorsalen Kerngebietes hingegen bilden ipsilateral nur afferente Verbindungen zum Prä-Kommandokern. Außerdem gelangt das EOCD-Signal über Kollaterale zum ventroposterioren Kern zurück. Carlson (2002b) berichtete zudem von Projektionen des Tektums und des dorsalen anterioren prätektalen Kerns (dap) zum ventroposterioren Kern. Der nvp scheint demzufolge ein integratives Zentrum für visuelle Informationen zu sein. Eine andere Möglichkeit wäre auch, dass er elektrosensitive Informationen der Mormyromasten aus Regionen des lateralen Kerns des Torus vermittelt. Finger und Mitarbeiter (1981) zeigten eine entsprechende Verbindung zum dorsalen prätektalen Kern auf.

Mit der hier durchgeführten Studie konnte ich ein weiteres Ziel für Efferenzen des nvp identifizieren, den trigeminalen Motorkern. Die von Carlson (2002b) beschriebenen Zellen des nvp, die Kontakte zum Kommandokern als auch Prä-Kommandokern herstellen, sind mit 20µm jedoch deutlich größer als die in meiner Studie nachgewiesenen. Es stellt sich nun die Frage, ob es sich hierbei um dieselben Zellen handelt oder um einen weiteren Zelltyp? Für letzteres spricht, dass ich weder im Kommandokern noch im Prä-Kommandokern Terminalien gefunden habe. Wären es dieselben Zellen, würden sie den trigeminalen Motorkern womöglich über Kollaterale ansteuern. Das scheint nicht der Fall zu sein. Wahrscheinlicher ist, dass es sich um andere Zellen des ventroposterioren Kerns handelt, die möglicherweise Informationen über das EOCD-Signal erhalten und diese an den trigeminalen Motorkern weiterleiten. Es ist nachgewiesen, dass eine erhöhte Frequenz an Schnauzenorganbewegungen einhergeht mit einer gesteigerten EOD-Rate (von der Emde et al. 2008). Die Entladung des elektrischen Organs könnte über das EOCD-Signal auch die Aktivierung der Motorneurone des Schnauzenorgans beeinflussen, was zu schnelleren oder komplexeren Bewegungen führt.

Dass motorisches Feedback in Form eines Corollary Discharge Signals bei der Koordination von lokomotorischem Verhalten eine wichtige Rolle spielt, haben Hänzi und Kollegen (2015) an *Xenopus laevis* demonstriert. Diese Frösche besitzen eine paarige Tentakel am vorderen Kopfende, die sie in Abhängigkeit von distinkten Schwimmbewegungen zurückziehen. Es konnte nachgewiesen werden, dass ein Corollary Discharge Signal des spinalen motorischen Kommandozertrums die



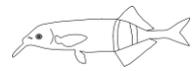
Aktivierung der Motorneurone der Tentakelmuskulatur beeinflusst und der Rückziehprozess mit den Schwimmbewegungen synchronisiert ist.

4.4.6. Verbindungen mit gustatorischen Zentren

Entwicklungsbiologisch entstehen die Kranialnerven V, VII, IX und X aus denselben embryonalen Anlagen und sind Nerven des ersten bis vierten Kiemenbogens. Die sensorischen Äste des siebten, neunten sowie zehnten Hirnnervs übermitteln dabei gustatorische und taktile Informationen, während der fünfte Hirnnerv vor allem haptische Informationen (Tasten, Propriozeption) transportiert (Herrick 1901, 1905, 1906: Fisch, Waite 2004: Ratte, Waite und Ashwell 2012: Mensch). Die vier Nerven versorgen ähnliche Bereiche am Kopf und sind als gemeinsame Steuerzentren für Vorgänge wie Atmung und Nahrungsaufnahme beschrieben, wobei das trigeminale System die entsprechende Motorik steuert.

In Knochenfischen wurde das gustatorische System schon früh untersucht und man stellte eine separate Verarbeitung von äußeren und inneren gustatorischen Strukturen fest. Der Fazialis-Nerv versorgt demzufolge die äußeren Geschmacksknospen auf beispielsweise Lippen und Barteln und der Vagus-Nerv die Geschmacksknospen im inneren der Mundhöhle (Herrick 1905, 1906: Katzenwels). Spätere Untersuchungen am Gabelwels (Kanwal und Caprio 1983, Finger und Morita 1985) zeigten, dass es keine direkte zentrale Verbindung zwischen beiden Systemen gibt, obgleich sie über dieselben rezeptiven Strukturen ähnliche sensorische Informationen erhalten. Anatomisch als auch physiologisch konnte nachgewiesen werden, dass das Vagus-System die eigentliche Ingestion von Nahrung steuert, während das Fazialis-System das Erkennen und Wahrnehmen von Nahrungsobjekten vermittelt.

Bei anderen Teleostiern, zum Beispiel dem Karpfen (Luiten und van der Pers 1977), wurde für das sensorische und motorische Fazialis-System eine direkte zentrale Verbindung zum Trigeminus-System nachgewiesen, die ich auch in *Gnathonemus* beobachten konnte. Im Gegensatz zum Karpfen oder dem Gabelwels besteht in *Gnathonemus* offenbar eine Verbindung zwischen dem Vagus- und Trigeminus-System. Sowohl der sensorische Lobus als auch das motorische Zentrum des Vagus-Nervs sind in dieser Spezies afferent mit dem motorischen Trigeminus-Kern verbunden. Gleiches gilt für das Glossopharyngeus-System, wobei



die Projektionen weniger stark zu sein scheinen. Ich vermute, dass die Systeme des siebten, neunten, zehnten und des fünften Hirnnervs auch in *Gnathonemus* gemeinsam den Mechanismus der Nahrungsaufnahme steuern. Deutlich zu beobachten ist das, wenn die Tiere eine Mückenlarve vom Grund aufnehmen und sie anschließend einsaugen. Hierbei wird die Larve zunächst mit Hilfe des Schnauzenorgans vom Grund aufgewirbelt und in Position gebracht, so dass sie sie über ihr permanent offen stehendes Maul aufnehmen können. Offenbar wird die Trigemini-Motorik bei *Gnathonemus petersii* durch alle drei viszerale Zentren (VII, IX und X) aktiviert. Diese Ergebnisse bekräftigen die Annahme, dass das Schnauzenorgan eine wesentliche Rolle bei der Aufnahme von Nahrungsobjekten spielt (von der Emde und Bleckmann 1998).

Insgesamt scheint das gustatorische System im Bereich des Schnauzenorgans jedoch eine untergeordnete Rolle zu spielen. Neueste Beobachtungen (Martin Gottwald, persönliche Kommunikation) haben gezeigt, dass künstliche Objekte, die lediglich die elektrischen Eigenschaften einer Mückenlarve als Futterobjekt besitzen und sehr klein sind, in einem ersten Schritt in den Mundraum aufgenommen und erst anschließend wieder ausgeworfen werden. Die Mechanismen der Nahrungsaufnahme scheinen spontan abzulaufen, ohne weitere Diskriminierung der Nahrungsobjekte anhand gustatorischer Merkmale über das Schnauzenorgan. Dafür sprechen die wenigen afferenten als auch efferenten zentralen Verbindungen mit dem gustatorischen System und, dass es noch keinen eindeutigen Nachweis für Chemorezeptoren im Schnauzenorgan gibt. Meine Beobachtungen entsprechen somit denen von Lázár und Kollegen (1992), die das primäre gustatorische System in *Gnathonemus petersii* untersucht und eine deutlich reduzierte Entwicklung festgestellt haben.

4.4.7. Retikuläre Projektionen und Raphe-Zell-Projektionen

Bei allen Wirbeltieren zeigt sich im ventromedialen und lateralen Hirnstamm eine ausgeprägte, heterogene Zellmasse aus verschieden großen und unregelmäßig verteilten Neuronen zwischen dem zentralen Kanal und den lateralen somatosensorischen und –motorischen Zentren (Siegel 1979). Sie ist zumeist in zwei bis drei Kerngebiete unterteilt. Die größten Areale der retikulären Formation in *Gnathonemus petersii* werden durch den intermediären medialen und den kaudal



liegenden inferioren Kern gebildet. Aus zahlreichen Studien über die Strukturen und Verbindungen des Hirnstamms bei einer Vielzahl von Vertebraten und am Beispiel des Neunauges geht hervor, dass die Neurone der retikulären Formation vor allem in die direkte Weiterleitung sensorischer Information (z.B. Haptik und Propriozeption) an motorische Zentren des Hirnstamms involviert sind (Siegel 1979: Katze, Dauvergne et al. 2001: Ratte, Review von Daghfous et al. 2016: Neunauge). Sie bilden auf diesem Wege absteigende bisynaptische Reflexbögen und steuern unter anderem als zentrale Mustergeneratoren (central pattern generators: CPGs) die rhythmische Interaktion der Mund- und Kiefermuskulatur in Mechanismen wie dem Kauen oder der Respiration bzw. Ventilation (Ballintijn 1972, Ballintijn und Alink 1977, Taylor et al. 2010). Das trigeminale System ist sowohl sensorisch als auch motorisch an der Koordination dieser Mechanismen beteiligt und ist afferent als auch efferent mit den Zellen der retikulären Formation verbunden. Physiologisch konnte letzteren eine bedeutende Rolle in der Steuerung der respiratorischen Motorneurone zugeordnet werden (Koizumi et al. 2009, Daghfous et al. 2016).

Typisch für die Zellen der retikulären Formation ist auch, dass sie große und weit rostrokaudal ziehende Axone bilden, die oft über zahlreiche Kollaterale verfügen und die verschiedenen Zentren des Hirnstamms sowie die retikulären Kerne untereinander verbinden. In *Gnathonemus petersii* konnte ich ebenfalls zahlreiche retikuläre Zellen unterschiedlicher Größe bilateral retrograd markieren und als Afferenzen des motorischen Trigemini-Systems identifizieren. Ich vermute daher, dass die Zellen der retikulären Formation als zentrale Mustergeneratoren und prämotorische Neurone neben den respiratorischen Mechanismen auch die rhythmischen Bewegungen des Schnauzenorgans steuern.

Meek und Mitarbeiter (1993) zeigten in einer Studie an *Gnathonemus petersii*, dass neben Zellen des Di- und Telenzephalons auch einige retikuläre Zellen Noradrenalin als Neurotransmitter aufweisen. Noradrenalin als endogener Wirkstoff des Hormonsystems erzeugt unter anderem gesteigertes, aggressives Verhalten. Möglicherweise regulieren die Zellen der retikulären Formation zusammen mit denen des Hypothalamus in Abhängigkeit vom ‚emotionalen‘ Zustand die Aktivierung der Motorneurone des Schnauzenorgans und mit erhöhter Bewegungsfrequenz auch die Perzeptionsrate. Das könnte Verhaltensbeobachtungen erklären, in denen ein Zusammenhang zwischen der Entladungsrate des elektrischen Organs und den Bewegungen des Schnauzenorgans festgestellt wurde. In Anwesenheit eines neuen



Objektes konnte ein Anstieg sowohl in der EOD-Frequenz als auch der Bewegungen des Schnauzenorgans beobachtet werden (Hollmann et al. 2008). Im Neunauge beispielsweise ist Glutamat als erregender Botenstoff unter den retikulospinalen Kommandoneuronen weit verbreitet (Dubuc et al. 2008). Diese retikulospinalen Neurone leiten auf Berührungsreize hin exzitatorische Impulse an die spinalen Motorneurone weiter.

Ein Gegenspieler dieses erregenden Systems könnten die Zellen des Raphe-Systems sein. Bei *Gnathonemus* weisen die Raphe-Zellen aller drei Unterkerne Serotonin und zum Teil Dopamin als Neurotransmitter auf (Grant et al. 1989, Meek und Joosten 1989, 1993). Die Gabe von Serotonin führte beispielsweise in *Apteronotus* zu einer Hemmung des Chirpens als Form aggressiven Verhaltens zwischen Individuen einer Art, wohingegen die Jamming Avoidance Response als spontane, reflexartige Reaktion auf störende EOD-Frequenzen anderer Individuen nicht beeinflusst war (Maler und Elli 1987). Physiologische Untersuchungen an Zellen der inferioren Olive bei Meerschweinchen haben gezeigt, dass Serotonin die Spontanaktivität der Zellen durch eine gesteigerte Leitfähigkeit der Membranen für kalziumabhängige Kaliumkanäle herabsetzt oder gar hemmt (Jahnsen 1980). In *Gnathonemus* haben serotoninerge Raphe-Zellen vermutlich einen starken Einfluss auf die Ausgabe des elektromotorischen Signals über die Zellen des Kommandokerns sowie die Zellen des medullären Relay-Kerns. Grant und Mitarbeiter (1989) gehen davon aus, dass die kaudalen Raphe-Zellen hierbei den dominantesten Input liefern. Serotonin beeinflusst möglicherweise die rhythmische Aktivität der Neurone, die die Generierung des EOD steuern. Serotonin wirkt offenbar als regulierender Faktor in stereotypen motorischen Generationsmechanismen und könnte in *Gnathonemus* eine ähnliche Aufgabe bei der Regulation der Kontraktionsrate der Schnauzenorganmuskulatur haben. Nach Injektion von biotinylierten Dextranen bzw. Biocytin und auch Dil in den trigeminalen Motorkern wurden ebenfalls Zellen in allen drei Raphe-Kernen angefärbt, obwohl der trigeminale Motorkern in den bisherigen Studien nicht als Ziel der Raphe-Zellen benannt wurde (Meek und Joosten 1993). Besonders interessant sind dabei diejenigen Zellen, die im kaudalen Kern in unmittelbarer Nachbarschaft zum medullären Relay-Kern und des darunter lokalisierten Kommandokerns liegen. Es stellt sich daher die Frage, ob es sich bei diesen Zellen um denselben Zelltyp handelt wie ihn Grant und Mitarbeiter (1989) beschrieben haben? Ist dies der Fall, könnte es



sich physiologisch um eine konvergente Modulation des elektromotorischen und des trigeminal-motorischen Systems handeln, durch die eine zeitliche Abstimmung zwischen den Schnauzenorganbewegungen und der Entladungen des elektrischen Organs erfolgt. Eine ähnliche Funktion haben vermutlich auch die Raphe-Zellen, die eindeutig beide Trigeminus-Motorkerne miteinander verbinden und selbst direkt miteinander in Kontakt stehen. Es ist an dieser Stelle jedoch nicht klar, welchen Transmitter sie zur Erregungsübertragung nutzen und ob es sich hierbei um erregende oder hemmende Neurone handelt.

4.4.8. Projektionen des Hypothalamus

Der Hypothalamus gilt als oberstes Steuerzentrum neuroendokriner Mechanismen und wirkt regulierend auf eine Vielzahl hormongesteuerter Körperprozesse und Verhaltensweisen wie die Stabilisierung des inneren Milieus und soziale Interaktion, Neugier oder auch die Suche und Aufnahme von Nahrung (Peter und Fryer 1983). Hierbei steuern Neurone in den verschiedenen Kernen des Hypothalamus insbesondere die Produktion und Ausschüttung von Hormonen aus der Hypophyse. Die hypophyseotropen Neurone liegen dabei zu großen Anteilen im lateralen Rezessus-Kern. Der anteriore Rezessus-Kern erhält wiederum elektrosensorischen und mechanosensorischen als auch auditorischen Input. In Gymnotiden gelangt elektrosensorische Information vom diencephalen Nucleus electrosensorius (Keller et al. 1990: *Eigenmannia*) zum Hypothalamus, in Cypriniden leitet der Torus semicircularis zum Beispiel mechanosensorische Information weiter (Echteler 1984: *Cyprinus carpio*). Elektrosensorische bzw. elektromotorische Mechanismen, wie die *Jamming avoidance response*, als auch die Verarbeitung von Seitenlinien-Informationen scheinen unter hormonellen Einflüssen zu stehen. Ähnliches gilt auch für die Steuerung der respiratorischen Muskulatur. Studien an *Tilapia heudelotti macrocephala* oder *Lepomis macrochirus* sowie dem *Cyprinus carpio* haben gezeigt, dass motorische Zentren des Hirnstamms, die unter anderem die Aktivität der respiratorischen Muskulatur steuern, Input von hypothalamischen Kernen, wie dem Kern des lateralen Rezessus, erhalten (Demski und Knigge 1971, Demski 1973, Luiten und van der Pers 1977).

Die in dieser Studie markierten Zellen in hypothalamischen Kernen sind ein erneuter Hinweis darauf, dass es sich bei Mechanismen zur Futtersuche und -



aufnahme um höher programmierte neuronale Vorgänge handelt, die unter hormonellem Einfluss stehen. An dieser Stelle sollte nochmals darauf hingewiesen werden, dass die Muskulatur des Schnauzenorgans in Teilen der Kiefernuskulatur entspringt und sich ventral bis zu den ersten Kiemenbögen erstreckt. Es ist denkbar, dass Bewegungen des Kieferapparates ebenfalls das Schnauzenorgan beeinflussen und die Aktivierung der Schnauzenorganmuskulatur denselben endokrinen Steuerzentren unterliegt. Ich vermute, dass bei aggressivem Verhalten oder bei generellen Interaktionen zwischen Individuen gezielte Schnauzenorganbewegungen eine bedeutende Rolle spielen. Es ist regelmäßig zu beobachten, dass sich die Tiere mit dem Schnauzenorgan berühren und anstoßen, wodurch das jeweilige andere Tier verdrängt und verscheucht wird.

Ein weiterer Aspekt ist die Motivation zur Objektdetektion. Bei Verhaltensbeobachtungen wird deutlich, dass die Tiere ein großes Interesse an der Untersuchung von Objekten zeigen. Sie zeichnen sich durch ein hohes Maß an Neugier aus (Katharina Fechler, persönliche Kommunikation). Zentrale Strukturen für die Verarbeitung und Regulierung emotionsinduzierten Verhaltens gehören in Säugetieren dem limbischen System an, das in starker Verbindung mit dem Thalamus und Hypothalamus steht. In Fischen sind vor allem Teile des Telenzephalons wie das Pallium und der Hypothalamus im Dienzephalon für die Produktion endokriner Transmitter bekannt, aber auch Kerne bzw. Zellen des Rhombenzephalons. In verschiedenen Teleostern sind Noradrenalin und Dopamin in hypothalamischen Kernen nachgewiesen worden (Meek et al., Meek und Joosten 1993: *Gnathonemus*, Sas et al. 1990: *Apteronotus*, Ekström et al. 1986, 1990: *Gasterosteus*). Beide Transmitter wirken zumeist erregend in der Reizübertragung. Noradrenalin wurde in *Gnathonemus* unter anderem im anterioren Rezessus-Kern des Hypothalamus nachgewiesen, in dem auch die markierten Zellen lagen, die nach Marker-Injektion in den motorischen Trigemini-Kern identifiziert wurden. Wenn es sich hierbei um dieselben Zellen handelt, könnten sie Teil eines Systems sein, das gesteigerte Aktivität des Schnauzenorgans, initiiert von Aggression oder Neugier, steuert. Als Gegenspieler kommt Serotonin in Betracht, das unter anderem von den Raphe-Zellen ausgeschüttet wird (Grant et al., Meek and Joosten, 1989).



4.4.9. Zentrale, efferente Verbindungen des trigeminalen Motorkerns

Neben den afferenten Verbindungen, die Informationen aus dem Mittelhirn und Zwischenhirn absteigend sowie aufsteigend vom Hirnstamm sowie dem Rückenmark an das trigeminale Motorsystem vermitteln, konnten auch Terminalfelder, möglicherweise zentrale, efferente Projektionen des Trigemini-Kerns, beobachtet werden. Terminalien waren zumeist in Hirnarealen oder dazu benachbarten Bereichen zu finden, die afferent mit dem Motorkern verbunden sind. Das motorische Trigemini-System steht demzufolge in wechselwirkender Verbindung mit afferenten Zentren, die in unterschiedlicher Intensität Informationen über motorischen Output erhalten oder die gleichen Informationen mit dem motorischen Trigemini-System teilen. Es stellt sich daher die Frage, ob es sich bei den efferenten Projektionen tatsächlich um direkte Verbindungen des Motorsystems handelt, oder ob es Kollaterale afferenter Neurone sind, die sowohl dem trigeminalen Motorsystem Informationen vermitteln als auch den prämotorischen Zentren.

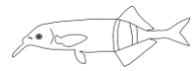
Nach den Injektionen in den trigeminalen Motorkern wurden einige weitere markierte Zelltypen neben den typischen Motorneuronen innerhalb des trigeminalen Motorsystems identifiziert. Es handelte sich jedoch zumeist um kleinere Gruppen oder vereinzelt Zellen. Ich gehe daher davon aus, dass der trigeminale Motorkern nicht allein die Quelle für die efferenten Verbindungen ist. Ich vermute, dass es sich in einigen Fällen tatsächlich um kollaterale Projektionen anderer prämotorischer Neurone handelt. Die Verbindung zu den sensorischen Trigemini-Kernen ist mit hoher Wahrscheinlichkeit reziprok. In den Schnittmaterialien konnten hierfür genügend eindeutige Faserzüge identifiziert werden, die direkt aus den zentralen Kernbereichen des Motorsystems nach dorsal und kaudal in die sensorischen Areale zogen. Es könnte sich hierbei um eine motorische Feedback-Schleife handeln, über die möglicherweise Corollary-Discharge Signale des ausgehenden motorischen Kommandosignals der trigeminalen Motorneurone modulatorisch, verstärkend oder auch inhibitorisch auf die Verarbeitung eintreffender sensorischer Impulse wirken. Physiologische Indizien oder Belege gibt es hierfür jedoch nicht.

Im Fall der verschiedenen Kerne des Nucleus lateralis valvulae, die nur ipsilateral zahlreiche Terminalien aufwiesen, könnte es sich um internukleare Verbindungen der einzelnen Valvula-Unterkerne handeln und somit um Kollaterale der granulären Zellen des Tegmentums. Nach Meek und Kollegen (1986b) sind die



einzelnen Unterkerne bilateral reziprok verbunden. Gegen diese Annahme spricht jedoch, dass ich nach den Injektionen in den Trigeminus-Motorkern nur ipsilateral Terminalien identifizieren konnte. Würden die markierten Zellen der Valvula-Kerne über Kollaterale in die anderen Unterkerne projizieren und auch in diejenigen der kontralateralen Seite, hätte ich dort Terminalien beobachten müssen. So kann ich davon ausgehen, dass die verschiedenen Valvula-Kerne ipsilateral Input vom Trigeminus-System erhalten.

Es stellt sich die Frage, welche Relevanz ein solches motorisches Corollary-Discharge Signal haben könnte. Wie in 4.4.4. bereits geschildert wurde, erhalten die Valvula-Kerne in *Gnathonemus* elektrosensorische Informationen aus dem Torus semicircularis und fungieren wahrscheinlich als multisensorisches Relay-Zentrum (Finger et al. 1981), das Feedback an höhere Zentren wie das Telenzephalon oder das Zerebellum liefert. Die Valvula wiederum gibt Informationen an den lateralen Kern des Torus semicircularis zurück (Bell et al. 1981). Über die zentrale, efferente Verbindung des motorischen Trigeminus-Kerns gelangt möglicherweise auch motorisches Feedback in präzerebellare und anschließend in elektrosensitive zerebellare Zentren, wodurch die Verarbeitung von eintreffenden elektrischen Signalen von den peripheren Rezeptorstrukturen beeinflusst werden könnte. Inwiefern das physiologisch umgesetzt ist, kann hier nur spekuliert werden, aber klar ist, dass die Aktivierung der Muskulatur des Schnauzenorgans zu einer relativ schnellen Reposition der elektrosensitiven Oberfläche und auch zu einem lokal veränderten Potential führt (Pusch et al. 2008). Pusch und Kollegen (2008) untersuchten, ob die Bewegungen des Schnauzenorgans einen Effekt auf das lokale EOD haben. Sie stellten fest, dass sich aufgrund des ‚funneling-effects‘ die Amplitude des lokalen EODs direkt an der Spitze des Schnauzenorgans nicht verändert. Allerdings verringert sich die Amplitude des lokalen EODs mit zunehmender Distanz zwischen Objekt und Schnauzenorgan. Da die Tiere ihren Kinnfortsatz permanent bewegen und sich die Objekte dadurch nicht immer direkt vor dem Tier befinden, kann man davon ausgehen, dass die Tiere eine Änderung der Signalstärke bei der näheren Inspektion eines Objektes einkalkulieren müssen. Es ist daher möglich, dass es auf zellulärer Ebene in den verarbeitenden Zentren für elektrosensitive Impulse zu einer Modulation der Übertragungseigenschaften kommt, um auf zeitliche und räumliche Veränderungen der Signale reagieren zu können oder um einen Informationsverlust zu verhindern.



Zahlreiche Fasern und einige Terminalien konnten auch in den verschiedenen Abschnitten der retikulären Formation beobachtet werden. Es ist jedoch unklar, ob es sich hierbei tatsächlich um efferente Projektionen des trigeminalen Motorkerns handelt. Im Neunauge sind physiologisch Verbindungen des sensorischen Trigemini-Systems zu retikulospinalen Neuronen (RS-Zellen) beschrieben worden (Viana Di Prisco et al. 1995, 2005, Daghfous et al. 2016), die einerseits von den primären trigeminalen Afferenzen gebildet oder auch über Interneurone geführt werden. Eine Stimulation des Trigemini-Nervs führte zu einer gemischten Antwort der RS-Zellen bestehend aus einer anfänglichen Hemmung und einer darauf folgenden Erregung. Die Stimulation des Trigemini-Nervs löste verschiedene Körperbewegungen wie beispielsweise Schwimmen aus. Es ist vorstellbar, dass es sich in *Gnathonemus* um primäre Afferenzen des sensorischen Trigemini-Systems handelt, die über Kollaterale trigeminal-sensorische Impulse sowohl an die Zellen der retikulären Formation als auch an den Motorkern selbst weiterleiten.

V. Allgemeine Diskussion



5. Allgemeine Diskussion

Für die räumliche Wahrnehmung der Umwelt und die Orientierung darin spielt für die meisten Organismen nicht nur die Effektivität und die Kombination der zur Verfügung stehenden Sinnessysteme eine Rolle, sondern auch die Art und Weise, wie sie auf eintreffende Reize reagieren können (Ernst und Bühlhoff 2004). Mit den Sinnessystemen, die optimal an bestehende Umweltbedingungen angepasst sind, haben sich auch entsprechende motorische Systeme entwickelt, die den Prozess der aktiven Wahrnehmung beeinflussen und optimieren (Gibson 1962, Gibson 1988, Adolph und Franchak 2017). Indem sich Organismen auf Objekte zu oder auch von ihnen wegbewegen, führt dies zu Veränderungen in den räumlichen und zeitlichen Eigenschaften der Stimuli, die wahrgenommen werden (Hofmann et al. 2013a,b, Hofmann et al. 2014). Für das visuelle System bedeutet es beispielsweise, die sich ändernde Größe eines Objektes mit zunehmender Entfernung einzuschätzen oder seine genaue Position zu bestimmen (Gibson 1958, Desmurget et al. 1998). Viele Aktionen unterliegen dem Mechanismus zur aktiven Aufnahme sensorischer Informationen und sind zielgerichtet. Dazu gehört zum Beispiel das aktive Berühren eines Gegenstandes, um seine Textur zu untersuchen (Gibson 1988, Grant et al. 2014), als auch das Aussenden elektrischer Signale für die Wahrnehmung verschiedener Attribute eines Objektes (z.B. Form und Größe) während der aktiven Elektroortung (von der Emde 1990). Da Bewegungen Auswirkungen auf die aktive Wahrnehmung haben, erhält der Akteur selbst zumeist Feedback über die ausgeführten Bewegungen (Desmurget et al. 1998). So sind Perzeption und Aktion unmittelbar miteinander verbunden.

Die Art und Weise, wie der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* seinen Kinnfortsatz bei der Exploration seiner Umwelt und bei der näheren Inspektion von Objekten einsetzt, ähnelt in vielerlei Hinsicht dem Einsatz der Finger beim Menschen und bei Primaten. Das Tier ist dadurch unter anderem in der Lage, kleinste Objekte in einer stark heterogenen Umwelt aufzuspüren und freizulegen. Das setzt einen für vielseitige Bewegungen befähigten motorischen Apparat sowie eine sehr gute zeitliche Integration sensorischer und motorischer Informationen voraus. In der hier präsentierten Studie habe ich die verschiedenen Elemente des motorischen und sensorischen Apparates des Schnauzenorgans auf ihre strukturellen Eigenschaften hin untersucht. Ich konnte ein ausgesprochen komplexes



System aus peripheren motorischen Komponenten nachweisen, die zentral weitreichend mit sensorischen Zentren verknüpft sind.

Diese Ergebnisse verdeutlichen noch einmal, dass das Schnauzenorgan als multisensorisches Organ eine entscheidende Rolle für die aktive Wahrnehmung und Interaktion des Tieres mit seiner Umwelt spielt.

5.1. Lokomotorik des Schnauzenorgans im Rahmen der aktiven Elektroortung

Es stellte sich mir eingehendst die Frage, wozu der Fisch seinen Kinnfortsatz derart stark bewegen sollte und wie er diese Leistung vollbringt. Um diese Frage bearbeiten und beantworten zu können, ist es wichtig zu verstehen, welche Bedeutung das Schnauzenorgan für die aktive Wahrnehmung des Tieres hat. Um sich in seiner Umwelt zu orientieren, bedient sich *Gnathonemus* primär der aktiven Elektroortung, die es dem Tier ermöglicht, zum einen lebende von nicht lebenden Objekten anhand ihrer resistiven und kapazitiven Eigenschaften zu unterscheiden und überdies Objekte genauer zu diskriminieren (von der Emde und Schwarz 2000, 2001, 2002, von der Emde und Fetz 2007). Es geht im Wesentlichen darum, Objekte, die für verschiedene Aspekte des Lebens relevant sind, zu unterscheiden. Auf der einen Seite muss sich das Tier anhand der Merkmale seiner Umwelt in einem größeren Umfeld orientieren können und es muss in der Lage sein, Feinde als auch Artgenossen frühzeitig zu erkennen. Auf der anderen Seite ist es essenziell, kleinste Nahrungsobjekte im Umfeld, aber insbesondere in unmittelbarer Nähe zu lokalisieren und zu diskriminieren. Bei *Gnathonemus* wurden für diese Sinnesleistungen zwei elektrosensitive Foveae nachgewiesen, die Nasalregion und das Schnauzenorgan (von der Emde und Schwarz 2002, Bacelo et al. 2008, Hollmann et al. 2008, Metzen et al. 2008, Pusch et al. 2008, von der Emde et al. 2008, Amey-Özel et al. 2012). Die Nasalregion übernimmt die Wahrnehmung und Diskriminierung von Objekten im vorderen Umfeld des Fisches während das Schnauzenorgan für die Perzeption in direkter Nähe zuständig ist.

Die Autoren gehen davon aus, dass beide Strukturen als separate Systeme dennoch eine Einheit bilden und sich im Wahrnehmungsumfang ergänzen. Das wird deutlich, wenn man den Wahrnehmungsraum beider Foveae betrachtet. Die Nasalregion entspricht der perzeptiven Fläche im vorderen Bereich des Kopfes,



insbesondere zwischen den Nasenöffnungen beider Seiten. Sie ist statisch und bewegt sich nur bei Bewegungen des gesamten Tieres. Ihr Detektionsfeld erstreckt sich jedoch bilateral über einen Winkel von 90° ausgehend von der Körperoberfläche (Pusch et al. 2008). Der sensitive Bereich des Schnauzenorgans ist hingegen deutlich kleiner und konzentriert sich auf den Bereich direkt vor der Spitze (ca. 45°). Aufgrund des ‚funneling-effects‘ führen Potentialänderungen des elektrischen Feldes, die von Objekten in unmittelbarer Nähe zum Schnauzenorgan hervorgerufen werden, zu einem starken Effekt insbesondere an der Schnauzenorganspitze (‚tip-effect‘) (Pusch et al. 2008, von der Emde et al. 2008). Da sich das elektrische Feld mit dem Schnauzenorgan mitbewegt, kommt es in diesem Bereich zu keinem Informationsverlust und der Fisch ist in der Lage, auf kleinste Objekte zu fokussieren.

Futterobjekte, wie Larven, sind meist im Sediment und durch reichlich Vegetation versteckt (Okedi 1965, Moller 1975, von der Emde und Bleckmann 1998). Zudem sind sie sehr klein und bewegen sich im offenen Gewässer sehr flink. Das visuelle System von *Gnathonemus petersii* ist für diese Art der Detektion nicht geeignet (Kreysing et al. 2012, Pusch et al. 2013). Für das Aufspüren kleinster und bewegter Objekte ist das hochbewegliche Schnauzenorgan optimal angepasst. Da es ständig hin und her geschwungen wird, scant das Tier damit fortwährend kleinste Areale vor sich ab auf der Suche nach Futterobjekten. Komplexer gestaltet sich das Aufspüren frei schwimmender Larven. Wie meine Beobachtungen zur Schnauzenorgan-Motorik zeigen, können sie durch zielgerichtete Bewegungen des Schnauzenorgans verfolgt werden, wodurch das Tier das Nahrungsobjekt nicht aus dem Fokus verliert und sicher einsaugen kann.

Ein ähnlicher Mechanismus liegt bei Säugetieren beim Betrachten eines Objektes vor. Einfallende Lichtstrahlen werden auf die Fovea centralis der Retina gelenkt, die mit ihrer hohen Dichte an Photorezeptoren den Bereich des schärfsten Sehens darstellt. Durch präzise Bewegungen des Auges und/oder des Kopfes wird die Fovea im Auge immer so ausgerichtet, dass die dort liegenden Photorezeptoren maximalen Input erhalten (Gibson 1958, Yarbus 1967). Hinzu kommt, dass es durch die Bewegungen des Auges zur Stimulation von mehr Photorezeptoren kommt und dadurch der Informationsumfang gesteigert ist. Auf diese Weise ist die räumliche Auflösung deutlich erhöht (Yarbus 1976, Frost et al. 1990). Auch für das elektrorezeptive System wurden Hinweise darauf gefunden, dass dynamische Reize und somit Bewegungen des Objektes beziehungsweise des Hintergrundes oder des



Tieres selbst eine Steigerung der Wahrnehmungsleistung hervorrufen (Fechler und von der Emde 2013).

Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen zur Motorik des Schnauzenorgans haben ergeben, dass Bewegungen des Kinnfortsatzes umfangreicher sind als bislang beschrieben. In vergangenen Studien wurde lediglich auf die bilateralen Schwingbewegungen und die Position des Schnauzenorgans relativ zum Grund eingegangen (Hollmann et al. 2008). Ich konnte im Verlauf meiner Untersuchungen verschiedene Bewegungsformen beobachten und unterteilen. So ist, wie bisher beschrieben, eine ständige Lateralflexion zu beobachten, die sich jedoch entweder über das gesamte Schnauzenorgan erstreckt oder nur distale Abschnitte betrifft. Konzentriert sich das Interesse des Tieres auf distinkte Objekte, werden die Bewegungen komplexer und es sind zunehmend Beuge- und Rotationsbewegungen zu beobachten. Die verschiedenen Bewegungsformen werden durch mehrere Muskelgruppen geführt. Es handelt sich um longitudinal ausgerichtete Muskelfasern zweier mandibulärer Muskeln, die an verschiedenen Positionen entlang des Schnauzenorgans am inneren Faserstab ansetzen. Innerhalb der Muskelgruppen konnten insbesondere langsame, rote und intermediäre, pinke Muskelfasern beobachtet werden, die lateral und dorsal häufig zoniert angeordnet waren. Diese Fasertypen deuten darauf hin, dass sich das Schnauzenorgan in ständiger Bewegung befindet und sehr schnelle, spontane Aktionen nur in einzelnen Situationen zu beobachten sind. Aufgrund ihrer Anordnung vermute ich, dass die verschiedenen Fasern unterschiedliche Funktionen im Verlauf einer komplexeren Bewegung wie zum Beispiel der Rotation haben. Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, dass das Schnauzenorgan ein hochmobiles, feinmotorisches Organ ist, das es dem Tier ermöglicht, einen Wahrnehmungsraum aktiver und äußerst präzise zu erfassen. Um die Physiologie der Bewegungen genauer beschreiben zu können, müssen jedoch zusätzliche Untersuchungen im Hinblick auf die zentrale Organisation des motorischen Systems und der Steuerung der Aktivität erfolgen. Aus diesem Grund konzentrierte ich mich in folgenden Analysen auf die zentralen Projektionen der Nerven und die afferenten und efferenten Verbindungen des motorischen Trigemini-Systems.



5.2. senso-motorische Innervation des Schnauzenorgans

Einen ersten Schritt zum besseren Verständnis der Funktionsweise des motorischen Systems des Schnauzenorgans lieferten die Ergebnisse aus den anatomischen Untersuchungen der neuronalen Innervation des Kinnfortsatzes. Sie haben gezeigt, dass die zentrale Versorgung über den anterioren Seitenliniennerv (NLLa) und den mandibulären Ast des Trigemini-Nervs (NV) erfolgt (Harder 1968, Maler et al. 1973, Amey-Özel et al. 2015). Beide Nerven übermitteln sensible Informationen vom Oberflächenepithel beziehungsweise der Muskulatur, wobei der NLLa elektrosensorische Information transportiert und der NV andere, noch nicht eindeutig nachgewiesene, somatosensorische Qualitäten wie Berührung, Propriozeption, Temperatur und Schmerz. Mit dem mandibulären Ast des NV ziehen außerdem noch motorische Fasern zur Muskulatur des Schnauzenorgans und steuern dessen Bewegungen (Amey-Özel et al. 2015).

Die diversen Bewegungsformen basieren vermutlich auf der koordinierten Aktivierung einzelner Muskelgruppen und der gleichzeitigen Hemmung antagonistisch arbeitender Muskelfasern. Hinsichtlich der Motorneurone, die die Schnauzenorganmuskulatur versorgen, konnte eine starke Homogenität im Bezug auf Größe und Verteilung im trigeminalen Motorkern festgestellt werden. Sie bilden einen großen Anteil der zum Cluster 1 zählenden mittelgroßen Neurone und liegen über den gesamten ventralen Hauptkern verteilt. Es besteht innerhalb des Clusters kein Bezug zwischen der Größe der Motorneurone und ihrer relativen Lage im Kern. Es konnte jedoch eine zweite Gruppe an Motorneuronen bestimmt werden, die deutlich größer und mehrheitlich in der dorsalen Untereinheit des Motorkerns verteilt waren. Diese Motorneurone innervieren aber nicht die Muskulatur des Schnauzenorgans, da sie nie nach Markierung der peripheren Schnauzenorgannerven angefärbt wurden. Ich nehme daher an, dass es sich hierbei um andere, möglicherweise dem respiratorischen Apparat zuzuordnende Neurone handelt.

Anhand der Markierungs-Experimente kann ich an dieser Stelle noch keine Aussage darüber treffen, welche Motorneurone bei der zum Teil rhythmischen Kontraktion der jeweiligen Muskelgruppen im Schnauzenorgan aktiv sind. Die Untersuchungen der zentralen Verbindungen des trigeminalen Motorkerns lieferten dagegen bereits klare Erkenntnisse darüber, dass die motorische Aktivität des



Schnauzenorgans durch multisensorische Faktoren als auch von motorischen Corollary Discharge Signalen beeinflusst zu sein scheint.

Es stellte sich mir zunächst die Frage, welche sensiblen Informationen neben den elektrischen Impulsen möglicherweise noch über das Schnauzenorgan aufgenommen werden und ob sie einen Einfluss auf die Steuerung des Schnauzenorgans haben. Nachdem ich die peripheren Nervenäste, die zum Schnauzenorgan führen, markiert hatte, konnte ich eine starke Repräsentation der sensiblen Oberfläche im trigeminal-sensorischen Kernkomplex feststellen. Diese Ergebnisse zeigen deutlich, dass das Schnauzenorgan neben elektrischen Informationen weitere Qualitäten wahrnimmt und somit multisensorisch ist. Ein wichtiger Aspekt, der für die Ausrichtung der sensiblen Oberfläche durch zielgerichtete Bewegungen eine entscheidende Rolle spielt, ist die Information über die momentane Lage des Organs. Es ist daher wahrscheinlich, dass die zahlreichen Nervenendigungen im Gewebe um die Muskelfasern propriozeptive Informationen vermitteln. Physiologisch ist propriozeptive Aktivität im Schnauzenorgan bereits in einzelnen Experimenten nachgewiesen (Faverger 1981). Ich vermute, dass propriozeptive Information vom Schnauzenorgan zum Teil direkt über monosynaptische Verbindungen zum Motorkern geleitet werden und eine schnelle Anpassung der Bewegungen bewirken könnte. Ein vergleichbarer Mechanismus liegt bei der Regulation der Aktivität respiratorischer Muskeln durch propriozeptive Reflexbögen bei Fischen vor (Ballintijn 1972, Ballintijn und Bamford 1975). Anzumerken ist, dass propriozeptive Information auch in zentralen Strukturen des aktiven elektrosensorischen Systems integriert wird und offensichtlich Einfluss auf die Erwartungshaltung eintreffender elektrosensorischer Informationen hat (Sawtell und Williams 2008, Sawtell 2010).

Neben den vielen Nervenendigungen im tieferen Gewebe gibt es außerdem erste Hinweise auf Tastrezeptoren in der Haut, die vor allem in distalen Abschnitten der dorsalen Seite des Schnauzenorgans identifiziert wurden. Zudem ist ein weitreichendes Netzwerk aus feinen, oberflächlichen Fasern ausgebildet, das vermutlich mit zahlreichen freien Nervenendigungen, die typisch für das trigeminale System sind (Kasumyan 2011), in die verschiedenen Hautschichten hineinzieht. Hier nehmen sie möglicherweise Informationen über Berührungen auf, die häufig bei der Interaktion des Schnauzenorgans mit Objekten zu beobachten sind (von der Emde 1992, Amey-Özel und von der Emde, in Bearbeitung, Teil II). Es ist auch möglich,



dass chemische Merkmale über die Fasern des Trigemini aufgenommen werden. Belousova und Kollegen (1983) zeigten am atlantischen Kabeljau (*Gadus morhua marisalbi*), dass es mono- als auch polymodale primär-afferente Trigemini-Fasern gibt, die auf mechanische, thermische und chemische Stimuli reagieren.

Vereinzelt auftretende freie Neuromasten geben Hinweise auf eine Beteiligung des mechanosensitiven Seitenliniensystems. Das Seitenliniensystem ist jedoch bei *Gnathonemus* insbesondere am Kopf vergleichsweise reduziert ausgebildet (Schumacher, Schumacher et al. 2017). Es dient im Allgemeinen dem Aufspüren von Wasserunruhen, die unter anderem durch Futterobjekte ausgelöst werden (Bleckmann und Zelick 2009, Coombs et al. 2014). Chironomiden, die als Hauptnahrungsquelle von Mormyriden gelten (Blake 1977), sind meist im Grund vergraben und verursachen demzufolge nur geringfügig Wasserbewegungen und bilden keine günstigen Stimuli für die Detektion mit Hilfe des Seitenliniensystems. Es wurde nachgewiesen, dass die Perzeptionsleistung und die entsprechende neuronale Entwicklung des elektrosensorischen Systems gegenüber dem mechanosensitiven Seitenliniensystem dominant ist (Schumacher et al. 2016) und vermutlich neben ungünstigen Umweltbedingungen zu einer Reduktion des Seitenliniensystems geführt hat. Trotz der vereinfachten Morphologie konnte in Verhaltensstudien gezeigt werden, dass es zur Orientierung eingesetzt wird (von der Emde und Bleckmann 1998) und womöglich eine optimierende Funktion für die aktive und passive Wahrnehmung hat.

Dass das Schnauzenorgan auch passiv elektrosensorisch ist, zeigen die vielen Ampullenorgane, die in der gesamten Haut des Schnauzenorgans und in höherer Dichte an der Spitze vorkommen. Quantitative Analysen liegen hierzu nicht vor, weshalb sich an dieser Stelle ein Effekt der passiven Elektroortung auf das Gesamtspektrum der Sinneswahrnehmung über das Schnauzenorgan nur andeuten lässt.

5.3. senso-motorische Integration

Interessant ist nun, ob und wie diese verschiedenen sensorischen Informationen in die lokomotorische Steuerung des Schnauzenorgans als elektrische Fovea einfließen. Spielt insbesondere elektrosensorisches und elektromotorisches Feedback bei der Kontrolle der Schnauzenorganbewegungen eine Rolle? Um dem



nachzugehen, habe ich mit Hilfe neuronaler Marker wie Biocytin, Neurobiotin, BDA und Dil die zentralen Bereiche des motorischen Trigeminus-Komplexes markiert und zahlreiche afferente als auch einige efferente Bahnen ermittelt. Die weitreichenden afferenten Verbindungen zeigen, dass die Steuerung der Trigeminus-Motorik offenbar durch multiple Faktoren beeinflusst wird und auf prämotorischem Niveau auf verschiedenen Hirnebenen erfolgt.

Die markierten Zellen und Terminalien in den Motorkernen beider Seiten verdeutlichen, dass die Kommandokerne der Muskeln auf beiden Seiten des Schnauzenorgans in unmittelbarer Wechselwirkung miteinander stehen und sich möglicherweise gegenseitig über motorisches Feedback in ihrer Aktivierung beeinflussen. Ich vermute, dass die Koordination beider Kommandokerne zum Teil durch den Mechanismus der reziproken Hemmung erfolgt.

Elektrosensorische Information scheint auf mehreren Wegen den Kommandokern der Schnauzenorgan-Muskulatur zu erreichen. Ein möglicher Weg führt über die tegmentalen präzerebellaren Kerne der Valvula, die elektrosensorisches Feedback vom lateralen Kern des Torus semicircularis erhalten (Finger et al. 1981). Über die Verbindung zur Valvula cerebelli kommt es möglicherweise zu einer höheren Verarbeitung elektrosensorischer Information und könnte Prozesse des Lernens einschließen. Das wiederum könnte bedeuten, dass Schnauzenorganbewegungen zum Beispiel bereits in Erwartung eines eintreffenden elektrischen Signals erfolgen und die Mustergeneration angepasst wird.

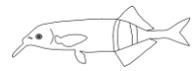
Eine weitere, mögliche Verbindung, über die elektrische Information zum trigeminalen Kommandokern gelangt, sind verschiedene prätektale Kerne des Thalamus, die zudem visuelle Impulse von der Retina oder dem optischen Tektum erhalten (Lázár et al. 1984, Meek et al. 1986a,b, Wullimann und Northcutt 1990). Auf diese Weise könnte es auf Ebene des Mittel- und Zwischenhirns zur Zusammenführung der Sinnessysteme kommen, die für *Gnathonemus petersii* eine entscheidende Rolle für die Orientierung und die Diskriminierung unterschiedlichster Aspekte seiner Umwelt spielen.

Für die aktive Elektroortung ist ein wesentlicher Bestandteil in der Verarbeitung eintreffender elektrischer Impulse der Effekt des Corollary Discharge Signals (EOCD), das als motorisches Feedback vom Kommandokern des elektrischen Organs zum elektrosensorischen System gelangt (Bell 1982, 1986, Bell und Grant 1989). Es bereitet das sensorische System auf kommende, reafferente



Signale vor, wodurch das Tier in der Lage ist, fremde von eigenen Signalen zu unterscheiden. Den Ergebnissen der hier präsentierten Studie zufolge, übt das EOCD-Signal möglicherweise auch Einfluss auf die Lokomotorik des Schnauzenorgans aus. Beide Systeme, das Schnauzenorgan und das elektrische Organ, scheinen in ihrer Aktivität verbunden zu sein. Erhöhte EOD-Frequenzen sind oft, aber nicht immer, von starken Schnauzenorganbewegungen begleitet (von der Emde et al. 2008). Es könnten auch prämotorische Zentren der elektromotorischen Bahn sein, die sowohl die Motorneurone des elektrischen Organs sowie die des Schnauzenorgans ansteuern. Der ventroposteriore Kern des Torus semicircularis könnte diese Aufgabe übernehmen, da in ihm nach Injektionen in den trigeminalen Motorkern retrograd angefärbte Zellen gefunden wurden und dieser Kern Teil der elektromotorischen Bahn ist (Carlson 2002b). Es handelte sich bei den identifizierten Zellen jedoch um einen anderen Zelltyp. Das deutet darauf hin, dass die beiden Kommandokerne unterschiedlich angesteuert werden und eine abweichende Modulation vorliegen könnte. Das wiederum erklärt, warum es mit einer gesteigerten Entladungsrate nicht immer zu einer Verstärkung der Schnauzenorganbewegungen kommt.

Starke Verbindungen bestehen vor allem zu den Zellen der retikulären Formation, die als Integrationszentrum für sensorische als auch motorische Mechanismen beschrieben ist (Siegel 1979). In niederen als auch in höheren Wirbeltieren gibt es zahlreiche Nachweise dafür, dass somato- und viszerosensorische als auch motorische Informationen entweder direkt über Interneurone in den jeweiligen primären Zentren oder über retikulospinale Neurone an motorische Zentren des Hirnstamms und Rückenmarks weitergeleitet werden (Siegel 1979; Katze, Dauvergne et al. 2001; Ratte, Review von Daghfous et al. 2016; Neunaue). Als sogenannte Mustergeneratoren (central pattern generators: CPGs) steuern sie auf prämotorischem Niveau die Aktivierung und Hemmung von Motorneuronen. Durch die Vermittlung sensorischen und/oder motorischen Feedbacks koordinieren sie lokomotorische Vorgänge wie die Respiration oder das Schwimmen speziell bei Fischen und Amphibien (Ballintijn 1972, Ballintijn und Alink 1977, Taylor et al. 2010, Hänzi et al. 2015). Haptische und propriozeptive Reize vom Schnauzenorgan werden offenbar auch bei *Gnathonemus* im Hirnstamm über zum Teil kurze Bahnen über die retikuläre Formation an das motorische Trigemini-System weitergeleitet. Dabei konnte ich direkte, monosynaptische als auch indirekte



Verbindungen vom sensorischen Trigemini-System nachweisen, die auf eine reflektorische Kontrolle der Lokomotorik des Schnauzenorgans schließen lassen.

Zusammenfassend betrachtet verdeutlichen die Ergebnisse dieser vorwiegend qualitativen Studie, dass es sich beim Schnauzenorgan um ein multisensorisches Organ handelt, dessen motorische Steuerung ausgesprochen komplexen Mechanismen unterliegt. Seine übergeordnete Bedeutung im Zusammenhang mit der aktiven multisensorischen Wahrnehmung ist nunmehr unumstritten. Die Erkenntnisse der vorgelegten Studie liefern vielerlei Einsicht in die zentralen Strukturen und Bahnen, über die die Integration der verschiedenen Sinnesmodalitäten, insbesondere des elektrischen Sinns, in motorische Aktivität erfolgen könnte. Sie bieten viele Vergleichspunkte zu anderen Tierklassen und zeigen, dass die Verarbeitungswege grundlegender Mechanismen in Bereichen des Hirnstamms über die vielen Entwicklungsstufen von niederen zu höheren Vertebraten bis hin zum Menschen nahezu gleich sind.

Nicht zuletzt ist jedoch noch unklar, wie die Koordination der Schnauzenorganbewegungen erfolgt, welche sensorischen Signale tatsächlich in die Steuerung der Lokomotorik des Schnauzenorgans einfließen und in welcher Weise sie dies tun. Um diese Aspekte aufzuklären, sind umfangreiche, quantitative Analysen der Stimuli als auch der zentralen Systeme im Zusammenhang mit expliziten Verhaltensmustern erforderlich.

Abkürzungsverzeichnis

ac	accessory cell	am	ampullary organ
an	angular	ant	nucleus anterior octavius (octavolateralis)
art	articular		
bm	basal membrane	brstg	branchiostegal
bs	tractus bulbospinalis	bv	blood vessel
C1-C3	cerebellar lobes 1-3	cC1	commissure lobe C1
ca	canal	cerhy	ceratohyoid
cfm	central fiber mass	comm inf	commissura infima (Heller)
cr cer	crista cerebellaris	cv	commissure valvulae
cu	cupule		
dap	nucleus dorsalis anterior pretectalis	dll	Decussatio lemnisci lateralis
dn	dentary	dpcc	decussatio pedunculi corporis cerebelli
dV	descending trigeminal tract		
po	descending trigeminal sensory nucleus	pars oralis	
pi	descending trigeminal sensory nucleus	pars intermedius	
pf	descending trigeminal sensory nucleus	pars funicularis	
ps	descending trigeminal sensory nucleus	pars spinosus	
EG	Eminentia granularis	ELL	electrosensory lateral line lobe
ega	Eminentia granularis anterior		
egp	Eminentia granularis posterior		
fibr	fibrous rod	fl1	(anterior) lateral funicular nucleus 1
fl2	(posterior) lateral funicular nucleus 2	fm	medial funicular nucleus
fnd	dorsal funiculus		
GELLa	electrosensory anterior lateral line ganglion	ggl I	ganglionic cell layer (Corpus cerebelli)
glhy	glossohyoid	gr	granule cells (Valvula cerebelli)
GV	trigeminal (Gasserian) ganglion	gr I	granule cell layer (Corpus cerebelli)
V₁	trigeminal ganglion-profundus (ophthalmic) division		
V₂	trigeminal ganglion-maxillary division		
V₃	trigeminal ganglion-mandibular division		
GVII	facial (geniculate) ganglion		
hyp	hypothalamus		
IMP	posterior intermandibular muscle	iop	interopercular
inf	infundibulum		
ra	recessus anterior (infundibulum)	ri	recessus intermedius (infundibulum)
rl	recessus lateralis (infundibulum)	rp	recessus posterior (infundibulum)
lfb	lateral forebrain bundle	ll	lateral lemniscal tract
M	Mauthner cell	m	molecular cells (Valvula cerebelli)
mfb	medial forebrain bundle	ml	molecular cell layer (Corpus cerebelli)
mlf	medial longitudinal fasciculus	mo	mormyromast electroreceptor

mrn	medullary relay nucleus	mu(s)	Schnauzenorgan muscles
mx	maxillary		
n	nerve	na	nasal
ndm	nucleus dorsalis tegmentum mesencephali		
nel	nucleus extero-lateralis (Torus semicircularis)	nl	nucleus lateralis (Torus semicircularis)
elp	posterior nucleus extero-lateralis	NLLa	anterior lateral line nerve
nlv	nucleus lateralis valvulae		
nlv r	pars rostralis		
nlv c	pars caudalis		
nlv l	pars lateralis		
nlv pl	pars peri-lemniscalis		
nlv ppre	pars peripre-eminentialis	nm	neuromast lateral line organ
nmh	nucleus magnocellularis hypothalami	nmd	nucleus mediodorsalis (Torus semicircularis)
nmv	nucleus medioventralis (Torus semicircularis)	nQ	nucleus Q
nr	nucleus rotundus	nra	nucleus recessi anterioris
nri	nucleus recessi intermedius	nrp	nucleus recessi posterioris
NV	trigeminal nerve	NVII	facial nerve
NVm	trigeminal motor root	nvp	nucleus ventroposterior (Torus semicircularis)
oct	nucleus octavolateralis	op	opercular
P	Purkinje cells (Valvula cerebelli)	pMA	premandibular muscle
pmx	premaxillar	pop	preopercular
pre	nucleus pre-eminentialis	pv	pedunculus valvulae
qu	quadrate		
rai	nucleus raphes inferior	raint	nucleus raphes intermedii
ras	nucleus raphes superior		
RF	reticular formation		
ri	nucleus reticularis inferior		
rm	nucleus reticularis medius		
rs	nucleus reticularis superior		
SAC	Stratum album centrale (Tectum)	SB	Stratum basale
sc	sensory cell	SC	Stratum cornium
sct	spino-cerebellar tract	SFGS	Stratum fibrosum et griseum superficiale (Tectum)
SG	Stratum granulosum	SGC	Stratum griseum centrale (Tectum)
SO	Stratum opticum (Tectum)	SM	Stratum marginale (Tectum)
SPV	Stratum periventriculare (Tectum)	SS	Stratum spinosum
tc	tecto-cerebellar tract	tect	tectum opticum
th	thalamus	tl	torus longitudinalis
tm	tectum Marklager		
V	ventricle	valv	valvula cerebelli
Vm	trigeminal motor nucleus	Vilm	facial motor nucleus
Vm_d	Vm dorsal division	Vils	facial lobe
Vm_v	Vm ventral main body		
IXm	glossopharyngeal motor nucleus	IXs	glossopharyngeal sensory nucleus
Xm	vagal motor nucleus	Xs	vagal lobe

Literaturverzeichnis

- Abrahams VC, Anstee G, Richmond FJ, Rose PK. 1979. Neck muscle and trigeminal input to the upper cervical cord and lower medulla of the cat. *Can J Physiol Pharmacol* 57(6):642-651.
- Abraira VE, Ginty DD. 2013. The Sensory Neurons of Touch. *Neuron* 79(4):618-639.
- Adolph KE, Franchak JM. 2017. The development of motor behavior. *Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci* 8(1-2):10.1002/wcs.1430.
- Amey-Özel M, Hollmann M, von der Emde G. 2012. From the Schnauzenorgan to the back: Morphological comparison of mormyromast electroreceptor organs at different skin regions of *Gnathonemus petersii*. *J Morph* 273:629-638.
- Amey-Özel M, von der Emde G. 2010. The gross anatomy and neural innervation of the Schnauzenorgan in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. 9th International Society for Neuroethology P243, page 359. www.neuroethology.org/ebusisne/Portals/0/AbstractsBook7-30-2010.pdf
- Amey-Özel M, von der Emde G, Engelmann J, Grant K. 2015. More a finger than a nose: the trigeminal motor and sensory innervation of the Schnauzenorgan in the elephant-nose fish, *Gnathonemus petersii*, *J Comp Neurol* 523(5):769-789.
- An KN, Chao EY, Cooney WP, Linscheid RL. 1985. Forces in the normal and abnormal hand. *J Orthop Res* 3(2):202-211.
- Ariëns-Kappers CU, Huber GC, Crosby EC. 1967. The comparative anatomy of vertebrates, including man. Hafner Publishing Co., New York, Vol.1.
- Bacelo J, Engelmann J, Hollmann M, von der Emde G, Grant K. 2008. Functional foveae in an electrosensory system. *J Comp Neurol* 511:342-359.
- Ballintijn CM. 1972. Efficiency, mechanics and motor control of fish respiration. *Respir Physiol* 4(1):125-41.
- Ballintijn CM. 1987. Evaluation of central nervous control of ventilation in vertebrates. In: *The Neurobiology of the Cardiovascular System*, (ed. E. W. Taylor), Manchester, UK: Manchester Univ. Press, pp. 3-27.
- Ballintijn CM, Alink GM. 1977. Identification of respiratory motor neurons in the carp and determination of their firing characteristics and interconnections. *Brain Res* 136:261-276.
- Ballintijn CM, Bamford OS. 1975. Proprioceptive motor control in fish respiration. *J Exp Biol* 62:99-114.
- Bamford OS. 1974. Respiratory neurons in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comp Biochem Physiol A* 48:77-83.

- Bell CC. 1981a. Central distribution of octavolateral afferents and afferents in a Teleost (Mormyridae). *J Comp Neurol* 195:391-414.
- Bell CC. 1981b. Some central connections of medullary octavolateral centers in a mormyrid fish. In: *Hearing and Sound Communication in Fishes*. (eds. W.N. Tavolga, A.N. Popper, R.R. Fay). pp 383-392. New York: Springer-Verlag.
- Bell CC. 1982 Properties of a modifiable efference copy in electric fish. *J Neurophysiol* 47:1043-1056.
- Bell CC. 1986. Electroreception in mormyrid fish: Central physiology. In: *Electroreception* (eds. T. H. Bullock and W. Heiligenberg). pp 423-452. New York: Wiley & Sons.
- Bell CC. 1989. Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *J Exp Biol* 146:229-253.
- Bell CC. 1990. Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish: II. Intra-axonal recordings show initial stages of central processing. *J Neurophys* 63:303-318.
- Bell CC, Finger TE, Russell CJ. 1981. Central connections of the posterior lateral line lobe in mormyrid fish. *Exp Brain Res*. 42:9-22.
- Bell CC, Grant K.. 1989. Corollary discharge inhibition and preservation of temporal information in a sensory nucleus of mormyrid electric fish. *J Neuroscience* 9:1029-1044.
- Bell CC, Libouban S, Szabo T. 1983. Neural pathways related to the electric organ discharge command in mormyrid fish. *J Comp Neurol* 216:327-338.
- Bell CC, Szabo T. 1986. Electroreception in mormyrid fish: Central anatomy. In: *Electroreception* (eds. T. H. Bullock and W. Heiligenberg). pp 375-421. New York: Wiley & Sons.
- Bell CC, Zakon H, Finger TE. 1989. Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish: I. Morphology. *J Comp Neurol* 286:391-407.
- Bell CC, Grant K, Serrier J. 1992. Sensory processing and corollary discharge effects in the mormyromast regions of the mormyrid electrosensory lobe. I. Field potentials, cellular activity in associated structures. *J Neurophysiol* 68:843-858.
- Bell CC, Dunn K, Hall C, Caputi AA. 1995. Electric organ corollary discharge pathways in mormyrid fish. I. The mesencephalic command associated nucleus. *J Comp Physiol A*. 177:449-462.
- Bell CC, von der Emde G. 1995. Electric organ corollary discharge pathways in mormyrid fish. II. The medial juxtalobar nucleus. *J Comp Physiol A* 177:463-479.
- Belousova TA, Devitsina GV, Malyukina GA. 1983. Functional peculiarities of fish trigeminal system. *Chemical Senses*, 8(2):121-130.
- Benjamin M, Sandhu JS. 1990. The structure and ultrastructure of the rostral cartilage in the spiny eel, *Macrogathus siamensis* (Teleostei: Mastacembeloidei). *J Anat* 169:37-47.

- Bennett MVL. 1965. Electroreceptors in mormyrids. *Cold Spring Harbour Symp Quant Biol* 30:245-262.
- Bennett MVL. 1971. Electric organs. In: *Fish Physiology* (eds. WS. Hoar, DJ. Randall) 5:347-391.
- Bennett MVL. 1988. Electric Organs, Fishes. In: *Comparative Neuroscience and Neurobiology. Readings from the Encyclopedia of Neuroscience*. Birkhäuser, Boston, MA.
- Bennett MVL, Steinbach AB. 1969. Influence of electric organ control system on electrosensory afferent pathways in mormyrids. In: *Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development* (ed. R. Llinás). pp:207-214. Chicago: American Medical Association.
- Berkelbach van der Sprenkel H. 1915. The central relations of the cranial nerves in *Silurus Glanis* and *Mormyrus Caschive*. *J Comp Neurol* 25:5-63.
- Berne N, Paul JP, Purves WK. 1977. A biomechanical analysis of the metacarpophalangeal joint. *J Biomech* 10(7):409-412.
- Berra TM. 2007. *Freshwater fish distribution*. University of Chicago Press.
- Bigorne R. 1990. Mormyridae. In: *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest* (eds. C. Lévêque, D. Paugy, GG. Teugels) Vol.1, pp:122-184. Musée Royal de l'Afrique Centrale Tervuren, Belgique.
- Björklund H, Dalsgaard C-J, Jonsson C-E. 1986. Sensory and autonomic innervation of non-hairy and hairy human skin. *Cell Tiss Res* 243:51-57.
- Blake BF. 1977. Food and feeding of the Mormyrid fishes of Lake Kainji, Nigeria, with special reference to seasonal variation and interspecific differences. *J Fish Biol* 11:315-328.
- Blazquez PM, Hirata Y, Heiney SA, Green AM, Highstein SM. 2003. Cerebellar signatures of vestibulo-ocular reflex motor learning. *J Neurosci* 23(30):9742-9751.
- Bleckmann H, Zelick R. 2009. The lateral line system of fish. *Integr Zool* 4(1):13-25.
- Boden G, Teugels GG, Hopkins CD. 1997. A systematic revision of the large-scaled *Marcusenius* with description of a new species from Cameroon (Teleostei; Osteoglossomorpha; Mormyridae). *J Nat Hist* 31:1645-1682.
- Bone Q. 1966. On the function of the two types of myotomal muscle fibres in elasmobranch fish. *J Mar Biol Ass UK* 46:321-349.
- Braun CB. 1998. Schreiner organs: a new craniate chemosensory modality in hagfishes. *J Comp Neurol* 392:135-163.
- Bruch RC, Kalinoski DL, Kare MR. 1988. Biochemistry of vertebrate olfaction and taste. *Ann Rev Nutr* 8:21-42.

- Budelli R, Caputi AA, Gomez L, Rother D, Grant K. 2002. The electric image in *Gnathonemus petersii*. *J Physiol Paris* 96:421-429.
- Bullock TH. 1982. Electroreception. *Annu Rev Neurosci* 5:121-170.
- Bullock TH, Bodznick DA, Northcutt RG. 1983. The phylogenetic distribution of electroreception: evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. *Brain Res* 287(1):25-46.
- Burnett S. 2011. Perceptual worlds and sensory ecology. *Nature Education Knowledge* 3(10):75.
- Butler AB, Hodos W. 2005. *Comparative vertebrate neuroanatomy – evolution and adaptation* (Ed.2). New Jersey: Wiley Interscience.
- Capra NF, Dessem D. 1992. Central connections of trigeminal primary afferent neurons: topographical and functional considerations. *Crit Rev Oral Biol Med* 4:1-52.
- Caputi AA. 2004. Contributions of electric fish to the understanding of sensory processing by reafferent systems. *J Physiol Paris* 98(1-3):81-97.
- Caputi AA. 2017. Active Electroreception in Weakly Electric Fish. *Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience*. Oxford University Press. <http://neuroscience.oxfordre.com/view/10.1093/acrefore/9780190264086.001.0001/acrefore-9780190264086-e-106>.
- Caputi AA, Castelló ME, Aguilera P, Trujillo-Cenóz O. 2002. Electrolocation and electrocommunication in pulse gymnotids: signal carriers, pre-receptor mechanisms and the electrosensory mosaic. *J Physiol Paris* 96(5-6):493-505.
- Caputi AA, Aguilera, PA, Castelló ME. 2003. Probability and amplitude of novelty responses as a function of the change in contrast of the reafferent image in *G. carapo*. *J Exp Biol* 206:999-1010.
- Caputi AA, Budelli R. 2006. Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *J Comp Physiol A* 192 (6):587-600.
- Caputi AA, Aguilera PA, Pereira AC. 2011. Active electric imaging: body–object interplay and object’s “electric texture”. *PLoS One* 6 (8):e22793.
- Carlson BA. 2002a. Electric signaling behavior and the mechanisms of electric organ discharge production in mormyrid fish. *J Phys Paris* 96:405-419.
- Carlson BA. 2002b. Neuroanatomy of the mormyrid electromotor control system. *J Comp Neurol* 54:440-455.
- Catania KC. 2000. Epidermal sensory organs of moles, shrew moles, and desmans: a study of the family talpidae with comments on the function and evolution of Eimer's organ. *Brain Behav Evol* 56(3):146-174.
- Catania KC. 2011. The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptors to the brain. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366(1581):3016-3025.

- Catania KC, Kaas JH. 1996. The unusual nose and brain of the star-nosed mole. *BioScience* 46:578-586.
- Cauna N. 1956. Nerve supply and nerve endings in Meissner's corpuscles. *Am J Anat* 99(2):315-350.
- Cauna N, Ross LL. 1960. The fine structure of Meissner's touch corpuscles of human fingers. *J Biophys Biochem Cytol* 8:467-482.
- Chandler SH. 1989. Evidence for excitatory amino acid transmission between mesencephalic nucleus of V afferents and jaw-closer motoneurons in the guinea pig. *Brain Res* 477:252-264.
- Chervova LS, Devitsina GV. 1981. 'The use of cobalt ionophoresis technique for investigation of the structure of the trigeminal ganglion in fishes'. *J Evol Bioch Physiol* 17:316-319.
- Coombs S, Bleckmann H, Fay RR, Popper AN. 2014. *The lateral line system*. Springer.
- Cordier R. 1937. Sur les organes sensoriels cutanés du Mormyridé *Gnathonemus monterini*. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 68:77-90.
- Daghfous G, Green WW, Alford ST, Zielinski BS, Dubuc R. 2016. Sensory activation of command cells for locomotion and modulatory mechanisms: Lessons from Lampreys. *Front Neural Circuits* 10:18.
- Dangles O, Irschick D, Chittka L, Casas J. 2009. Variability in sensory ecology: Expanding the bridge between physiology and evolutionary biology. *Q Rev Biol* 84 (1):51-74.
- Darian-Smith I, Phillips G, Ryan RD. 1963. Functional organization in the trigeminal main sensory and rostral spinal nuclei of the cat. *J Physiol* 168:129-146.
- Dauvergne C, Pinganaud G, Buisseret P, Buisseret-Delmas C, Zerari-Mailly F. 2001. Reticular premotor neurons to both facial and hypoglossal nuclei receive trigeminal afferents in rats. *Neurosci Lett* 311:109-112.
- Delmas P, Hao J, Rodat-Despoix L. 2011. Molecular mechanisms of mechanotransduction in mammalian sensory neurons. *Nat Rev Neurosci* 12(3):139-153.
- Demski LS. 1973. Feeding and aggressive behavior evoked by hypothalamic stimulation in a cichlid fish. *Comp Biochem Physiol A* 44(3):685-692.
- Demski LS, Knigge RM. 1971. The telencephalon and hypothalamus of the bluegill (*Lepomis macrochirus*): evoked feeding, aggressive and reproductive behavior with representative frontal sections. *J Comp Neur* 143:1-16.
- Desfilis E, Font E, Garcia-Verdugo JM. 1998. Trigeminal projections to the dorsal thalamus in a Lacertid Lizard, *Podarcis hispanica*. *Brain Behav Evol* 52:99-110.
- Desmurget M, Pélisson D, Rossetti Y, Prablanc C. 1998. From eye to hand: planning goal-directed movements. *Neurosci Biobehav Rev* 22(6):761-788.

- Dessem D, Luo P. 1999. Jaw-muscle spindle afferent feedback to the cervical spinal cord in the rat. *Exp Brain Res* 128:451-459.
- Diamond ME, von Heimendahl M, Knutsen PM, Kleinfeld D, Ahissar E. 2008. 'Where' and 'what' in the whisker sensorimotor system. *Nat Rev Neurosci* 9:601-612.
- Dijkgraaf S. 1963. The functioning and significance of the lateral line organs. *Biol Rev* 38:51-105.
- Diogo R. 2008. Comparative anatomy, homologies and evolution of mandibular, hyoid and hypobranchial muscles of bony fish and tetrapods: a new insight. *Animal Biology* 58(2):123-172.
- Diogo R, Hinitz Y, Hughes SM. 2008. Development of mandibular, hyoid and hypobranchial muscles in the zebrafish: homologies and evolution of these muscles within bony fishes and tetrapods. *BMC Dev Biol* 8:24. doi: 10.1186/1471-213X-8-24.
- Dubuc R, Brocard F, Antri M, Fénelon K, Gariépy JF, Smetana R, Ménard A, Le Ray D, Viana Di Prisco G, Pearlstein E, Sirota MG, Derjean D, St-Pierre M, Zielinski B, Auclair F, Veilleux D. 2005. Initiation of locomotion in lampreys. *Brain Res Rev* 57(1):172-182.
- Dusenbery DB. 1992. *Sensory ecology: How organisms acquire and respond to information*. New York: W. H. Freeman.
- Ebbesson SOE. 1981. Projections of the optic tectum and the mesencephalic nucleus of the trigeminal nerve in the Tegu Lizard (*Tupinambis nigropunctatus*). *Cell Tiss Res* 216:151-165.
- Echteler SM. 1984. Connections of the auditory midbrain in a teleost fish, *Cyprinus carpio*. *J Comp Neurol* 230:536-551.
- Eimer T. 1871. Die Schnauze des Maulwurfes als Tastwerkzeug. *Arch Mikr Anat* 7:181–191.
- Ekström P, Reschke M, Steinbusch HWM, van Veen T. 1986. Distribution of noradrenaline in the brain of the teleost *Casterosteus aculeatus* L: An immunohistochemical analysis. *J Comp Neurol* 254:297-313.
- Ekström P, Honkanen T, Steinbusch HWM. 1990. Distribution of dopamine-immunoreactive neuronal perikarya and fibers in the brain of a teleost, *Gasterosteus aculeatus*. Comparison with TH- and DBH-IR neurons. *J Chem Neuroanat* 3:233-260.
- Engelmann J, Bacelo J, van den Burg E, Grant K. 2006. Sensory and motor effects of etomidate anesthesia. *J Neurophysiol* 95(2):1231-1243.
- Engelmann J, Bacelo J, Metzen M, Pusch R, Bouton B, Migliaro A, Caputi A, Budelli R, Grant K, von der Emde G. 2008a. Electric imaging through active electrolocation: implication for the analysis of complex scenes. *Biol Cybern* 98(6):519-539.
- Engelmann J, Pusch R, von der Emde G. 2008b. Active sensing: Pre-receptor mechanisms and behavior in electric fish. *Comm Integr Biol* 1(1):1-3.

- Engelmann J, Nöbel S, Röver T, von der Emde G. 2009. The Schnauzenorgan-response of *Gnathonemus petersii*. *Front Zool* 6:21.
- Ernst MO, Banks MS. 2002. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415(6870):429-433.
- Faverger MH. 1981. La proprioception chez un téléostéen (mormyridae). Doctoral thesis (3e cycle), Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, France.
- Fechler K, Holtkamp D, Neusel G, Sanguinetti-Scheck JI, Budelli R, von der Emde G. 2012. Mind the gap: The minimal detectable separation distance between two objects during active electrolocation. *J Fish Biol* 81:2255-2276.
- Fechler K, von der Emde G. 2013. Figure-ground separation during active electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J Physiol Paris* 107:72-83.
- Finger TE. 1976. Gustatory pathways in the bullhead catfish: I. Facial lobe connections. *J Comp Neurol* 165:513-626.
- Finger TE. 1983. Organization of the teleost cerebellum. In: *Fish neurobiology I. Brain stem and sense organs*. (eds. R.G. Northcutt, R.E. Davis). pp:261-284. University of Michigan Press. Ann Arbor.
- Finger TE. 1997. Evolution of taste and solitary chemoreceptor cell systems. *Brain Behav Evol* 50(4):234-43.
- Finger TE, Bell CC, Russel CJ. 1981. Electrosensory pathways to the valvula cerebelli in mormyrid fish. *Exp Brain Res* 42:23-33.
- Finger TE, Morita Y. 1985. Two gustatory systems: facial and vagal gustatory nuclei have different brainstem connections. *Science* 227(4688):776-778.
- Florence SL, Lakshman S. 1995. Topography of primary afferent projections in the trigeminal sensory nuclei of rats. *Acta Neurobiol Exp (Wars)* 55(3):193-200.
- Fowler NK, Nicol AC. 2000. Interphalangeal joint and tendon forces: normal model and biomechanical consequences of surgical reconstruction. *J Biomech* 33(9):1055-1062.
- Fox H. 1999. Barbels and barbel-like tentacular structures in sub-mammalian vertebrates: a review. *Hydrobiologia* 403:153-193.
- Franz V. 1920. Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. *Zoologisches Jahrbuch, Abteilung Anatomie und Ontogenie der Tiere* 42:91-148.
- Fritsch B, Straka H. 2015. Evolution of vertebrate mechanosensory hair cells and inner ears: toward identifying stimuli that select mutation driven altered morphologies. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 200(1):5-18.

- Frost B, Wylie D, Wang Y-C. 1990. The processing of object and self-motion in the tectofugal and accessory optic pathways of birds. *Vision Research* 30(11):1677-1688.
- Fujii R. 2000. The regulation of motile activity in fish chromatophores. *Pigment Cell Res* 13:300-319.
- Gelinek E. 1978. On the ampullary organs of the South American paddle-fish *Sorubimilima* (Siluroidea, Pimelodidae). *Cell Tis Res* 190:357-369.
- Gérard P. 1940. Sur les appareils sensoriels de la peau de *Mormyrus caballus*. *Blgr Bull Inst Roy Col (Belge)* 11:212-226.
- Gibson EJ. 1988. Exploratory behavior in the development of perceiving, acting, and the acquiring of knowledge. *Annual Review of Psychology* 39:1-41.
- Gibson JJ. 1958. Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *Brit J Psychol* 49:182-194.
- Gibson JJ. 1962. Observations on active touch. *Psychol Rev* 69(6):477-491.
- González A, Muñoz A, Muñoz M. 1993. Trigeminal primary afferent projections to the spinal cord of the frog, *Rana ridibunda*. *J Morphol* 217(2):137-146.
- Gorlick DL. 1989. Motor innervation of respiratory muscles and an opercular display muscle in Siamese fighting fish *Betta splendens*. *J Comp Neurol* 290(3):412-422.
- Gosse J-P. 1984. Mormyridae. In: Checklist of the freshwater fishes of Africa. (eds. J. Daget, J.-P. Gosse, D.F.E. van Thys den Audenaerde). pp:63-122. CLOFFA 1. Bruxelles, Paris, Tervuren: ISNB, ORSTOM, MRAC.
- Grant K, Bell CC, Clause S, Ravaille M. 1986. Morphology and physiology of the brainstem nuclei controlling the electric organ discharge in mormyrid fish. *J Comp Neurol* 245:514-530.
- Grant K, Clause S, Libouban S, Szabo T. 1989. Serotonergic neurons in the mormyrid brain and their projection to the preelectromotor and primary electrosensory centers: Immunohistochemical study. *J Comp Neurol* 281:114-128.
- Grant K, Meek J, Sugawara Y, Veron M, Denizot JP, Hafmans TG, Serrier J, Szabo T. 1996. Projection neurons of the mormyrid electrosensory lateral line lobe: morphology, immunohistochemistry, and synaptology. *J Comp Neurol* 375(1):18-42.
- Grant K, von der Emde G, Gomez Sena L, Mohr C. 1999. Neural command of electromotor output in Mormyrids. *J Exp Biol* 202:1399-1407.
- Grant RA, Itskov PM, Towal RB, Prescott TJ. 2014. Active touch sensing: finger tips, whiskers, and antennae. *Front Behav Neurosci* 8:50.
- Gray EG. 1956. Control of the melanophores of the minnow (*Phoxinus phoxinus* (L.)). *J Exp Biol* 33:448-459.

- Greer-Walker M, Pull GA. 1975. A survey of red and white muscle in marine fish. *J Fish Biol* 7:295-300.
- Gregory WK. 1933. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. E. Lundberg (1959), Laurel, Florida, (orig. APS 20(2)).
- Guthrie DM, Muntz WAR. 1993. Role of vision in fish behavior. In: Behaviour of teleost fishes (ed. T.J. Pitcher). Chapman and Hall, London.
- Halata Z, Grim M, Bauman KI. 2003. Friedrich Sigmund Merkel and his "Merkel cell", morphology, development, and physiology: Review and new results. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol* 271A: 225-239.
- Hänzi S, Banchi R, Straka H, Chagnaud BP. 2015. Locomotor corollary activation of trigeminal motoneurons: coupling of discrete motor behaviors. *J Exp Biol* 218:1748-1758.
- Harder W. 1968. Die Beziehungen zwischen Elektrozepptoren, elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces). *Zeit vergl Phys* 59:272-318.
- Haugedé-Carré F. 1983. The Mormyrid Mesencephalon II. The medio-dorsal nucleus of Torus semicircularis: Afferent and Efferent connections studied with the HRP Method. *Brain Res* 268:1-14.
- Heiligenberg W. 1973a. Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *J Comp Physiol* 87:137-164.
- Heiligenberg W. 1976. Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish *Brienomyrus*. *J Comp Physiol A* 109:357-372.
- Heiligenberg W. 1991. Neural Nets in Electric Fish. Cambridge, MA: MIT Press, 1991.
- Heijdra Y, Nieuwenhuys R. 1994. Topological analysis of the brainstem of the Bowfin, *Amia calva*. *J Comp Neurol* 339:12-26.
- Herrick CJ. 1901. The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American Siluroid fishes. *J Comp Neurol* 11:177-253.
- Herrick CJ. 1905. The central gustatory paths in the brains of bony fishes. *J Comp Neurol* 15:375-456.
- Herrick CJ. 1906. On the centers for taste and touch in the medulla oblongata of fishes. *J Comp Neurol* 16:403-439.
- Herrick CJ. 1907. The tactile centers in the spinal cord and brain of Sea Robin, *Prionotus carolinus* L., *J Comp Neurol Psychol* 17:307-327.
- Higgs DM, Lu Z, Mann DA. 2006. Hearing and mechanoreception. In: The physiology of fishes (eds. D.H. Evans, J.B. Claiborne). CRC Press, Boca Raton, FL.

- Himstedt W, Kopp J, Schmidt W. 1982. Electroreception guides feeding behaviour in amphibians. *Naturwi* 69(11):552-553.
- Hofmann V, Sanguinetti-Scheck JI, Künzel S, Geurten B, Gómez-Sena L, Engelmann J. 2013a. Sensory flow shaped by active sensing: sensorimotor strategies in electric fish. *J Exp Biol* 216(Pt 13):2487-2500.
- Hofmann V, Sanguinetti-Scheck JI, Gomez-Sena L, Engelmann J. 2013b. From static electric images to electric flow: Towards dynamic perceptual cues in active electroreception. *J Physiol Paris* 107(1-2):95-106.
- Hollmann M, Engelmann J, von der Emde G. 2008. Distribution, density and morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical investigations of a receptor mosaic. *J Zool* 276:149-158.
- Hopkins CD. 1988. Neuroethology of electric communication. *Annual Reviews of Neuroscience* 11:497-535.
- Hopkins CD. 2009. Electrical Perception and Communication. In: *Encyclopedia of Neuroscience* (ed. LR. Squire). Vol.3 pp:813-831. Oxford: Academic Press.
- Hopkins CD, Bass AH. 1981. Temporal coding of species recognition signals in an electric fish. *Science* 212:85-87.
- Hopkins CD, Lavoué S, Sullivan JP. 2007. The Fresh and Brackish Water Fishes of Lower Guinea, West-Central Africa. *Faune et Flore Tropicales* 42/2 (eds. M. Stiassny, G.G. Teugels, C.D. Hopkins). Royal Museum for Central Africa. pp:219-334.
- Hu D, Howard D, Ren L. 2014. Biomechanical analysis of the human finger extensor mechanism during isometric pressing. *PLoS One* 9(4): e94533. doi: 10.1371/journal.pone.0094533.
- Ito H, Murakami T, Fukuoka T, Kishida R. 1986. Thalamic fiber connections in a teleost (*Sebastiscus marmoratus*): visual somatosensory, octavolateral, and cerebellar relay region to the telencephalon. *J Comp Neurol* 250(2):215-227.
- Ito H, Yoshimoto M. 1990. Cytoarchitecture and fiber connections of the Nucleus lateralis valvulae in the Carp (*Cyprinus carpio*). *J Comp Neurol* 298:385-399.
- Iwata KS, Fukuda H. 1973. Central control of color changes in fish. In: *Responses of fish to environmental changes* (ed. W. Chavin). pp:316-341. Springfield: Thomas.
- Jahnsen H. 1980. The action of 5-hydroxytryptamine on neuronal membranes and synaptic transmission in area CA1 of the hippocampus in vitro. *Brain Res* 197:83-94.
- Jayne BC, Lauder GV. 1994. How swimming fish use slow and fast muscle fibers: implications for models of vertebrate muscle recruitment. *J Comp Physiol A* 175:123-131.

- Johnson KO. 2001. The roles and functions of cutaneous mechanoreceptors. *Curr Opin Neurobiol* 11(4):455-461.
- Johnston IA, Frearson N, Goldspink G. 1972. Myofibrillar ATPase activities of red and white myotomal muscles of marine fish. *Experientia* 28:713-714.
- Jørgensen JM, Bullock TH. 1987. Organization of the ampullary organs of the African knife fish *Xenomystus nigri* (Teleostei: Notopteridae). *J Neurocytol* 16(3):311-315.
- Joseph BS, King RB, Whitlock DG. 1968. Central distribution of trigeminal primary afferent fibers in anuran amphibians. *Anat Rec* 160:719-728.
- Jüch PJW. 1981. Mechanoreceptive signals processed by mesencephalic trigeminal neurons in the carp. *J Comp Physiol* 141(2):157-162.
- Kalmijn AJ. 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. *Handbook of sensory physiology* (ed. A. Fessard). Berlin, Springer Verlag. III/3 pp:148-200.
- Kalmijn AJ. 1988. Electromagnetic orientation: a relativistic approach. *Electromagnetic fields and neurobehavioral function*. (eds. ME. O'Connor, RH. Lovely). New York, Alan R. Liss, Inc. pp:23-45.
- Kanwal JS, Caprio J. 1983. An electrophysiological investigation of the oro-pharyngeal (IX-X) taste system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J Comp Phys* 150(3):345-357.
- Kasumyan AO. 2003. The lateral line in fish: structure, function, and role in behavior. *J Ichthyol* 43, Suppl. 2:175-213.
- Kasumyan AO. 2011. Tactile reception and behavior of fish. *J Ichthyol* 51(11):1035-1103.
- Kellaway P. 1946. The part played by electric fish in the early history of bioelectricity and electrotherapy. *Bulletin of the History of Medicine* 20(2):112-137.
- Keller CH, Maler L, Heiligenberg W. 1990. Structural and functional organization of a diencephalic sensory-motor interface in the Gymnotiform fish, *Eigenmannia*. *J Comp Neurol* 293:347-376.
- Kerem G, Yoshimoto M, Yamamoto N, Yang C-Y, Xue H-G. 2005. Somatotopic organization of the trigeminal ganglion cells in a cichlid fish, *Oreochromis (Tilapia) niloticus*. *Brain Behav Evol* 65:109-126.
- Kiesling A, Ruohonen K, Bjørnevik M. 2006. Muscle fibre growth and quality in fish. *Arch Tierz* 49:137-146.
- Kiyohara S, Yamashita S, Lamb CF, Finger TE. 1999. Distribution of trigeminal fibers in the primary facial gustatory center of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Brain Res* 841:93-100.
- Kleinfeld D, Ahissar E, Diamond ME. 2006. Active sensation: insights from the rodent vibrissa sensorimotor system. *Curr Opin Neurobiol* 16:435-444.

- Kleiser A. 1993. Interaction of exteroceptive and proprioceptive information in central processing mechanisms: a physiological and anatomical study of the electrosensory lateral line lobe and the cerebellar lobus caudalis in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. Diplomarbeit, University of Konstanz, Germany.
- Klüver H, Barrera E. 1953. A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system. *J Neuropath Exp Neurol* 12:400-403.
- Koizumi H, Nomura K, Yokota Y, Enomoto A, Yamanishi T, Iida S, Ishihama K, Kogo M. 2009. Regulation of trigeminal respiratory motor activity in the brainstem. *J Dent Res* 88(11):1048-1053.
- Kotrschal K. 2000. Taste(s) and olfaction(s) in fish: a review of specialized sub-systems and central integration. *Pflügers Arch* 439(Suppl 1):r178-r180.
- Kotrschal K, Whitear M, Finger TE. 1993. Spinal and Facial Innervation of the Skin in the Gadid Fish *Sliata mustela*. *J Comp Neurol* 331:407-417.
- Kotrschal K, Finger TE. 1996. Secondary connections of the dorsal and ventral facial lobes in a teleost fish, the rockling (*Ciliata mustela*). *J Comp Neurol* 370(4):415-426.
- Kreysing M, Pusch R, Haverkate D, Landsberger M, Engelmann J, Ruiter J, Mora-Ferrer C, Ulbricht E, Grosche J, Franze K, Streif S, Schumacher S, Makarov F, Kacza J, Guck J, Wolburg H, Bowmaker JK, von der Emde G, Schuster S, Wagner HJ, Reichenbach A, Francke M. 2012. Photonic crystal light collectors in fish retina improve vision in turbid water. *Science* 336:1700-1703.
- Laberge F, Hara TJ. 2001. Neurobiology of fish olfaction: a review. *Brain Res Rev* 36:46-59.
- Landacre FL. 1910. The origin of the cranial ganglia in *Amiurus*. *J Comp Neurol* 20:309-411.
- Landsberger M, von der Emde G, Haverkate D, Schuster S, Gentsch J, Ulbricht E, Reichenbach A, Makarov F, Wagner HJ. 2008. Dim light vision – Morphological and functional adaptations of the eye of the mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. *J Comp Neurol* 102:291-303.
- Landsmeer JM. 1955. Anatomical and functional investigations on the articulation of the human fingers. *Acta Anat Suppl (Basel)* 25(24):1-69.
- Lane EB, Whitear M. 1977. On the occurrence of Merkel Cells in the epidermis of teleost fishes. *Cell Tiss Res* 182:235-246.
- Lannoo MJ, Ross L, Maler L, Hawkes R. 1991. Development of the cerebellum and its extracerebellar Purkinje cell projection in teleost fishes as determined by zebrin II immunocytochemistry. *Prog Neurobiol* 37(4):329-363.
- Lavoué S, Bigorne R, Lecointre G, Agnès JF. 2000. Phylogenetic relationships of mormyrid electric fishes (Mormyridae; Teleostei) inferred from cytochrome b sequences. *Mol Phylogenet Evol* 14(1):1-10.

- Lázár G, Libouban S, Szabo T. 1984. The mormyrid mesencephalon. III. Retinal projections in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J Comp Neurol* 230(1):1-12.
- Lázár G, Szabo T, Libouban S, Ravaille-Veron M, Toth P, Brändle K. 1992. Central projections and motor nuclei of the facial, glossopharyngeal, and vagus nerves in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii*. *J Comp Neurol* 325(3):343-358.
- Lazarov NE. 2007. Neurobiology of orofacial proprioception. *Brain Res Rev* 56:362-383.
- Lazarov NE. 2012. The neurochemical anatomy of trigeminal primary afferent neurons. *Neuroscience - Dealing with Frontiers*, Dr. Carlos M. Contreras (Ed.), ISBN: 978-953-51-0207-6, InTech, DOI: 10.5772/34852.
- Li YQ, Takada M, Mizuno N. 1993. The sites of origin of serotonergic afferent fibers in the trigeminal motor, facial, and hypoglossal nuclei in the rat. *Neuroscience Research* 17(4):307-313.
- Li YQ, Takada M, Kaneko T, Mizuno N. 1995. Premotor neurons for trigeminal motor nucleus neurons innervating the jaw-closing and jaw-opening muscles: differential distribution in the lower brainstem of the rat. *Journal of Comparative Neurology* 356(4):563-579.
- Li YQ, Takada M, Kaneko T, Mizuno N. 1996. GABAergic and glycinergic neurons projecting to the trigeminal motor nucleus: a double labeling study in the rat. *Journal of Comparative Neurology* 373(4):498-510.
- Libouban S, Szabo T. 1977. An integration centre of the mormyrid fish brain: the auricula cerebelli. An HRP study. *Neurosci Lett* 6(2-3):115-119.
- Libouban S, Szabo T, Ellis D. 1981. Comparative study of the medullary command (pacemaker) nucleus in species of the four weakly electric fish families. In: *Advances in Physiological Science, Vol.31: Sensory Physiology of Aquatic Lower Vertebrates*. (eds. T. Szabo, G. Czeh). pp:95-106, Oxford: Pergamon Press.
- Lissmann HW. 1951. Continuous electric signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Nature* 167:201-202.
- Lissmann HW. 1958. On the function and evolution of electric organs in fish. *J Exp Biol* 35(1):156-191.
- Lissmann HW. 1963. Electric location by fishes. *Scientific American* 208(3):50-59.
- Lissmann HW, Machin KE. 1958. The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *J Exp Biol* 35(2):451-486.
- Lorenzini S. 1678. Osservazioni intorno alle torpedini. L'Onofri. Florence.
- Luiten PGM. 1975. The central projections of the trigeminal, facial and anterior lateral line nerves in the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J Comp Neurol* 160:399-418.

- Luiten PGM. 1976. A somatotopic and functional representation of the respiratory muscles in the trigeminal and facial motor nuclei of the carp (*Cyprinus carpio L.*). J Comp Neurol 166(2):191-200.
- Luiten PGM. 1979. Proprioceptive reflex connections of head musculature and the mesencephalic trigeminal nucleus in the carp. J Comp Neurol 183:903-912.
- Luiten PGM, van der Pers JNC. 1977. The connections of the trigeminal and facial motor nuclei in the brain of the carp (*Cyprinus carpio L.*) as revealed by anterograde and retrograde transport of horseradish peroxidase. J Comp Neurol 174:575-590.
- Maciver MA, Sharabash NM, Nelson ME. 2001. Prey-capture behavior in gymnotid electric fish: motion analysis and effects of water conductivity. J Exp Biol 204:543-557.
- Maciver MA, Patankar NA, Shirgaonkar AA. 2010. Energy-information trade-offs between movement and sensing. PLoS Comput Biol 6:e1000769.
- Maler L, Ellis WG. 1987. Inter-male aggressive signals in weakly electric fish are modulated by monoamines. Behav Brain Res 25:75-81.
- Maler L, Karten HJ, Bennett MVL. 1973. The central connections of the anterior lateral line nerve of *Gnathonemus petersii*. J Comp Neurol 151:67-84.
- Maler L, Sas E, Johnston S, Ellis W. 1991. An atlas of the brain of the electric fish *Apteronotus leptorhynchus*. J Chem Neuroanat 4(1):1-38.
- Marui T, Funakoshi M. 1979. Tactile input to the facial lobe of the carp, *Cyprinus carpio L.* Brain Res 177(3):479-488.
- Matsui H, Namikawa K, Babaryka A, Köster RW. 2014. Functional regionalization of the teleost cerebellum analyzed in vivo. Proc Natl Acad Sci USA 111(32):11846-11851.
- McCrea K., Levy M. 1983. Photographic visualization of floral colors as perceived by Honeybee Pollinators. American Journal of Botany 70(3):369-375.
- McGlone F, Reilly D. 2010. The cutaneous sensory system. Neurosci Biobehav Rev 34(2):148-159.
- Meek J. 1983. Functional anatomy of the tectum mesencephali of the goldfish. An Explorative Analysis of the functional implications of the laminar structural organization of the tectum. Brain Res Rev 6:247-297.
- Meek J. 1992. Comparative aspects of cerebellar organization. From mormyrids to mammals. Eur J Morphol 30(1):37-51.
- Meek J, Joosten HWJ. 1989. Distribution of serotonin in the brain of the mormyrid teleost *Gnathonemus petersii*. J Comp Neurol 281:206-224.
- Meek J, Joosten HWJ. 1993. Tyrosine hydroxylase-immunoreactive cell groups in the brain of the teleost fish *Gnathonemus petersii*. J Chemical Neuroanatomy 6:431-446.

- Meek J, Joosten HWJ, Steinbusch HWM. 1989. The distribution of dopamine-immunoreactivity in the brain of the mormyrid teleost *Gnathonemus petersii*. *J Comp Neurol* 281:362-383.
- Meek J, Joosten HWJ, Hafmans TGM. 1993. Distribution of noradrenaline-immunoreactivity in the brain of the mormyrid teleost *Gnathonemus petersii*. *J Comp Neurol* 328:145-160.
- Meek J, Nieuwenhuys R. 1998. Holosteans and teleosts. In: The central nervous system of vertebrates (eds. R. Nieuwenhuys, H.J. Ten Donkelaar, C. Nicholson). Vol 2 pp:759-938, Springer-Verlag, Berlin.
- Meek J, Nieuwenhuys R, Elsevier D. 1986a. Afferent and efferent connections of cerebellar lobe C1 of the mormyrid fish *Gnathonemus petersii*: An HRP Study. *J Comp Neurol* 245:319-341.
- Meek J, Nieuwenhuys R, Elsevier D. 1986b. Afferent and efferent connections of cerebellar lobe C3 of the mormyrid fish *Gnathonemus petersii*: An HRP Study. *J Comp Neurol* 245:342-358.
- Meek J, Grant K, Bell C. 1999. Structural organization of the mormyrid electrosensory lateral line lobe. *J Exp Biol* 202:1291-1300.
- Meek J, Yang JY, Han VZ, Bell CC. 2008. Morphological analysis of the mormyrid cerebellum using immunohistochemistry with emphasis on the unusual neuronal organization of the alvula. *J Comp Neurol* 510(4):396-421.
- Merkel F. 1880. Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Schmidt, Rostock.
- Metzen MG, Engelmann J, von der Emde G. 2008. Size, structure, and distribution of receptive fields of neurons in the electrosensory lateral line lobe of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J Comp Physiol A*, doi:10.1007/s00359-008-0377-4.
- Meyer JH, Bell CC. 1983. Behavioral measurements of sensory gating by a corollary discharge. *J Comp Physiol* 151:401-406.
- Mills S. 1932. The double innervation of fish melanophores. *J Exp Zool* 64:231-244.
- Mikuryja BA. 1972. The gross anatomy and microscopic anatomy of the tongue and lower jaw of *Gnathonemus petersii* (Gthr. 1862) (Mormyridae, Teleostei). *Z Morph Tiere* 73:195-208.
- Mogdans J, Bleckmann H. 1998. Responses of the Goldfish trunk lateral line to moving objects. *J Comp Physiol A* 182:659-676.
- Moller P. 1975. Ecology and Ethology of electric fish in West Africa. *Nat Geog Soc Res Rep*:519-526.
- Moller P. 1995. *Electric Fishes: History and Behavior*. London: Chapman and Hall.
- Moller P. 2002. Multimodal sensory integration in weakly electric fish: a behavioral account. *J Phys* 96:547-556.

- 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 JC, Baker CF, Carton AG. 1997. The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature* 389(6654):960-963.
- Morita Y, Ito H, Masai H. 1980. Central gustatory paths in the crucian carp, *Carassius carassius*. *J Comp Neurol* 191(1):119-132.
- Moritz T. 2010. Fishes of Iguidi River – a small forest stream in South-East Benin. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 21:9-26.
- Murray RW. 1960. The response of the Ampullae of Lorenzini of Elasmobranchs to mechanical stimulation. *J Exp Biol* 37:417-424.
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH. 2016. *Fishes of the world*. Fifth edition. Wiley.
- New JG. 1997. The evolution of vertebrate electrosensory systems. *Brain Behav Evol* 50(4):244-252.
- Niederschuh SJ, Witte H, Schmidt M. 2015. The role of vibrissal sensing in forelimb position control during travelling locomotion in the rat (*Rattus norvegicus*, Rodentia). *Zoology (Jena)* 118(1):51-62.
- Nieuwenhuys R. 1967. Comparative anatomy of the cerebellum. *Progress Brain Res* 25:1-93.
- Nieuwenhuys R, Nicholson C. 1967. The cerebellum of mormyrids. *Nature* 215:764-765.
- Nieuwenhuys R, Pouwels E, Smulders-Kersten E. 1974. The neuronal organization of cerebellar lobe C1 in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Teleostei). *Z Anat Entwicklungsgesch* 144(3):315-336.
- Nishino T. 2013. The swallowing reflex and its significance as an airway defensive reflex. *Front Physiol* 3:1-6.
- Nishizawa H, Kishida R, Kadota T, Goris RC. 1988. Somatotopic organization of the primary sensory trigeminal neurons in the Hagfish, *Eptatretus burgeri*. *J Comp Neurol* 267:281-295.
- Northcutt RG, Braford MR. 1984. Some efferent connections of the superficial pretectum in the goldfish. *Brain Res* 296:181-184.
- Northcutt RG, Wullimann MF. 1988. The Visual System in Teleost Fishes: Morphological Patterns and Trends. pp: 515-552. In: *Sensory biology of aquatic animals* (eds. J. Atema, R.R. Fay, A.N. Popper and W.N. Tavolga). New York Springer.
- Okedi J. 1965. The biology and habits of the Mormyrid fishes: *Gnathonemus longibarbis*, *G. victoriae*, *Marcusenius grahami*, *M. nigricans*, *Petrocephalus catostoma*. *J Appl Ecol* 2(2):408-409.
- Okedi J. 1971. The food and feeding habits of the small mormyrid fishes of Lake Victoria, East Africa. *Afr J Trop Hydrobiol Fish* 1:1-12.

- Olszewski J. 1950. On the anatomical and functional organization of the spinal trigeminal nucleus. *J Comp Neurol* 92:401-413.
- Oshima N, Kasukawa H, Fujii R, Wilkes BC, Hruba VJ, Hadleys ME. 1986. Action of melanin-concentrating hormone (MCH) on teleost chromatophores. *Gen Comp Endocrinol* 64:381-388.
- Paugy D, Traoré K, Diouf P. 1994. Faune ichtyologique des eaux douces d'Afrique de l'Ouest. Paper presented at the Annales du Musée Royal d'Afrique Centrale. Sciences Zoologiques.
- Peter RE, Fryer JN. 1983. Endocrine functions of the hypothalamus of actinopterygians. In: *Fish Neurobiology and Behavior* (eds. R.E. Davis, R.G. Northcutt). Vol. II. Univ. of Michigan Press, Ann Arbor.
- Pombal MA, Alvarez-Otero R, Rodicio MC, Anadón R. 1997. A tract-tracing study of the central projections of the mesencephalic nucleus of the trigeminus in the guppy (*Lebistes reticulatus*, Teleostei), with some observations on the descending trigeminal tract. *Brain Res Bull* 42(2):111-118.
- Post N, von der Emde G. 1999. The “novelty response” in an electric fish: response properties and habituation. *Physiol Behav* 68:115-128.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Hall WC, LaMantia AS, McNamara JO, Williams SM. 2004. Somatic sensory system. In: *Neuroscience* 3rd edition. pp:189-208. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts USA.
- Pusch R. 2013. Environmental imaging with two sensory systems in *Gnathonemus petersii*. Dissertation, Universität Bonn.
- Pusch R, Kassing V, Riemer U, Wagner HJ, von der Emde G, Engelmann J. 2013. A grouped retina provides high temporal resolution in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *J Phys Paris* 107:84-94.
- 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. *J Exp Biol* 211:921-934.
- Pusch R, Wagner HJ, von der Emde G, Engelmann J. 2013. Spatial resolution of an eye containing a grouped retina: ganglion cell morphology and tectal physiology in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *J Comp Neurol* 521(17):4075-4093.
- Puzdrowski RL. 1988. Afferent projections of the trigeminal nerve in the goldfish, *Carassius auratus*. *J Morphol* 198:131-147.
- Roberts TR. 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool J Linn Soc* 57:249-319.
- Roberts TR. 1980. A revision of the Asian Mastacembelid fish genus *Macrognathus*. *Copeia* 3:385-391.

- Rojas R, Moller P. 2002. Multisensory contributions to the shelter-seeking behavior of a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii* Günther (Mormyridae, Teleostei): The role of vision, and the passive and active electrosenses. *Brain Behav Evol* 59:211-221.
- Russell CJ, Bell CC. 1978. Neuronal responses to electrosensory input in mormyrid valvula cerebelli. *J Neurophysiol* 41(6):1495-1510.
- Sänger AM, Stoiber W. 2001. Muscle fibre diversity and plasticity. In: *Muscle development and growth*, Fish physiology (ed. I. A. Johnston). Acad Press, London. pp:187-250.
- Sas E, Maler L, Tinner B. 1990. Catecholaminergic systems in the brain of a gymnotiform teleost fish: An Immunohistochemical study. *J Comp Neurol* 292:127-162.
- Sawtell NB. 2010. Multimodal integration in granule cells as a basis for associative plasticity and sensory prediction in a cerebellum-like circuit. *Neuron* 66:573-584.
- Sawtell NB, Williams A. 2008. Transformations of electrosensory encoding associated with an adaptive filter. *J Neuroscience* 28(7):1598-1612.
- Scheich H, Langer G, Tidemann C, Coles RB, Guppy A. 1986. Electroreception and electrolocation in platypus. *Nature* 319(6052):401-402.
- Schlegel P. 1975. Elektroortung bei schwach elektrischen Fischen: Verzerrung des elektrischen Feldes von *Gymnotus carapo* und *Gnathonemus petersii* durch Gegenstände. *Biol Cybern* 20:197-212.
- Schmidt M, Hofmann MH. 2013. A direct primary afferent projection of the trigeminal nerve to the valvula cerebelli in the spiny eel *Macrogathus zebrinus*. *Neurosci Lett* 554:39-41.
- Schneider ER, Gracheva EO, Bagriantsev SN. 2016. Evolutionary Specialization of Tactile Perception in Vertebrates. *Physiology (Bethesda)* 31(3):193-200.
- Schumacher S. 2017. From perception to cognition: Multisensory object recognition and navigation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. Dissertation, Universität Bonn.
- Schumacher S, Burt de Perera T, Thenert J, von der Emde G. 2016. Cross-modal object recognition and dynamic weighting of sensory inputs in a fish. *PNAS* 113(27):7638-43.
- Schumacher S, Burt de Perera T, von der Emde G. 2017. Electrosensory capture during multisensory discrimination of nearby objects in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *SciRep* 7: 43665.
- Sheppard JP, Raposo D, Churchland AK. 2013. Dynamic weighting of multisensory stimuli shapes decision-making in rats and humans. *Journal of Vision* 13(6):4, 1-19.
- Shi Z, Zhang Y, Meek J, Qiao J, Han VZ. 2008. The neuronal organization of a unique cerebellar specialization: the valvula cerebelli of a mormyrid fish. *J Comp Neurol* 509(5):449-473.

- Shindo T, Mori M. 1956. Musculature of Indian elephant. Part III. Musculature of the trunk, neck and head. *Okajimas Folia Anat Jap* 29:17-40.
- Shoshani J. 1998. Understanding proboscidean evolution: a formidable task. *Trends Ecol Evol* 13(12):480-487.
- Shoshani J, Eisenberg JF. 1982. *Elephas maximus*. *Mammalian Species* 182:1-8.
- Shoshani J, Marchant GH. 2001. Hyoid apparatus: a little known complex of bones and its "contribution" to proboscidean evolution. *The World of Elephants - International Congress, Rome*. pp:668-675.
- Sichert AB, Friedel P, van Hemmen JL. 2006. Snake's perspective on heat: reconstruction of input using an imperfect detection system. *Phys Rev Lett* 97(6):068105.
- Siegel JM. 1979. Behavioral functions of the reticular formation. *Brain Res Rev* 1:69-105.
- Silva Casas ALd, Intelizano W, Fernandes de Souza Castro M, Bonfim Mariana AN. 2005. Nerves of the mandibular musculature of the Sand Tiger Shark *Carcharias taurus* (Rafinesque, 1810) (Chondrichthyes: Odontaspidae). *Int J Morphol* 23(4):387-392.
- Smith CUM. 2008. *Biology of Sensory Systems* (2nd Edition). Wiley Blackwell, New York.
- Smith A, Takasaka T. 1971. Auditory receptor organs of reptiles, birds, and mammals. *Contrib Sensory Physiol* 5:129-178.
- Smith EM, Juvinal RC, Bender LF, Pearson JR. 1964. Role of the finger flexors in rheumatoid deformities of the metacarpophalangeal joints. *Arthritis Rheum* 7:467-480.
- Srinivasan MA, Whitehouse JM, LaMotte RH. 1990. Tactile detection of slip: surface microgeometry and peripheral neural codes. *J Neurophysiol* 63(6):1323-1332.
- Srivastava CBL. 1977. Evidence for receptor nerve endings in tendons and related tissues of an electric teleost, *Gnathonemus petersii*. *Arch Anat Microsc Morphol Exp* 66:253-261.
- Srivastava CBL. 1979. Occurrence of sensory nerve endings (stretch receptors) in muscles of a teleost, *Gnathonemus petersii*. *Nat Acad Sci Letters* 2:199-202.
- Stebbins WC. 1983. *The acoustic sense of animals*. Harvard University Press.
- Stendell W. 1914. Morphologische Studien an Mormyriden. *Verh dtsh zool Ges* 24: 254-261.
- Stendell W. 1916. Die Schnauzenorgane der Mormyriden. *Zeit wiss Zool* 115:650-669.
- Sullivan JP, Lavoué S, Hopkins CD. 2000. Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. *J Exp Biol* 203(4):665-683.

- Sultan F, Glickstein M. 2007. The cerebellum: Comparative and animal studies. *Cerebellum* 6(3):168-176.
- Szabo T. 1965. Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. *J Morph* 117:229-250.
- Szabo T. 1970. Über eine bisher unbekannte Funktion der sogenannten ampullären Organe bei *Gnathonemus petersii*. *J Comp Phys* 66:164-175.
- Szabo T. 1974. Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception, electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates. In: *Handbook of Sensory Physiology III/3*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer, pp:13-58.
- Szabo T, Fessard A. 1965. Le fonctionnement des électrorécepteurs étudié chez les Mormyres. *J Phys Paris* 57:343-360.
- Szabo T, Wersäll J. 1970. Ultrastructure of an electroreceptor (Mormyromast) in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. *J Ultrastruct Res* 30:473-490.
- Szabo T, Bauer R, Moller P. 1973. Elektrische Sinneswahrnehmungen und Verhalten bei elektrischen Fischen. *Naturwi* 60:10-18.
- Szabo T, Libouban S. 1979. On the course and origin of cranial nerves in the teleost fish *Gnathonemus* determined by ortho- and retrograde horseradish peroxidase axonal transport. *Neuroscience Letters* 11:265-270.
- Szabo T, Libouban S, Haugedé-Carré F. 1979. Cerebellar afferents in weakly electric mormyrid fish. *Neurosci lett* S3:S144.
- Szabo T, Libouban S, Denizot JP. 1990. A well defined spinocerebellar system in the weakly electric teleost fish *Gnathonemus petersii*. A tracing and immuno-histochemical study. *Arch Ital Biol* 128(2-4):229-247.
- Szabo T, Libouban S, Ravaille-Véron M. 1991. Long ascending fibers in the dorsal column of a teleost fish: a disynaptic pathway connecting sense organs to cerebellum. *C R Acad Sci III*. 313(9):413-420.
- Tachibana T, Ishizeki K, Sakakura Y, Nawa T. 1984. Ultrastructural evidence for a possible secretory function of Merkel cells in the barbels of a teleost fish, *Cyprinus carpio*. *Cell Tiss Res* 235(3):695-697.
- Taverne L. 1968a. Ostéologie du genre *Gnathonemus* Gill, *sensu stricto*, *Gnathonemus petersii* (Gthr.) et espèces voisines. *Ann Mus R Afr cent* 170.
- Taverne L. 1971. Note sur la systematique des poissons Mormyriiformes. Le problème des genres *Gnathonemus*, *Marcusenius*, *Hippopotamyrus*, *Cyphomyrus* et les nouveaux genres *Pollimyrus* et *Brienomyrus*. *Revue de zoologie et de botanique africaines* 84:99-110.

- Taylor CL, Schwarz RJ. 1955. The anatomy and mechanics of the human hand. *Artif Limbs* 2(2):22-35.
- Taylor EW, Jordan D, Coote JH. 1999. Central control of the cardiovascular and respiratory systems and their interactions in vertebrates. *Physiol Rev* 79(3):855-916.
- Taylor EW, Leite CAC, McKenzie DJ, Wang T. 2010. Control of respiration in fish, amphibians and reptiles. *Braz J Med Biol Res* 43:409-424.
- Tillmann BN. 2010. *Atlas der Anatomie*. Springer-Lehrbuch. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Toerring MJ, Belbenoit P. 1979. Motor programs and electroreception in mormyrid fish. *Behav Ecol Sociobiol* 4:369-379.
- Toerring MJ, Moller P. 1984. Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory-behavior in mormyrid fish. *Behav Brain Res* 12:291-306.
- Venegas H, Ito H. 1983. Morphological aspects of the teleostean visual system: A review. *Brain Res Rev* 6:117-137.
- Vogel D, Bleckmann H. 2001. Behavioral discrimination of water motions caused by moving objects, *J Comp Physiol A* 186:1107-1117.
- Viana Di Prisco G, Ohta Y, Bongianini F, Grillner S, Dubuc R. 1995. Trigeminal inputs to reticulospinal neurones in lampreys are mediated by excitatory and inhibitory amino acids. *Brain Res* 695:76-80.
- Viana Di Prisco G, Boutin T, Petropoulos D, Brocard F, Dubuc R. 2005. The trigeminal sensory relay to reticulospinal neurones in lampreys. *Neuroscience* 131(2):535-546.
- von Bartheld CS, Meyer DL. 1985. Trigeminal and facial innervation of cirri in three teleost species. *Cell Tiss Res* 241(3), 615-622.
- von der Emde G. 1992. Electrolocation of capacitive objects in four species of pulsetype weakly electric fish. II. Electric signalling behavior. *Ethol* 92:177-192.
- von der Emde G. 1999a. Neurale Verarbeitungsmechanismen während der aktiven Elektroortung bei elektrischen Fischen: Ein sensomotorisches Modellsystem. *Neuroforum* 4:123-130.
- von der Emde G. 1999b. Active electrolocation of objects in weakly electric fish. *J Exp Biol* 202(10):1205-1215.
- von der Emde G. 1999c. Orientation in the dark: brain circuits involved in the perception of electric signals in mormyrid electric fish. *Eur J Morphol* 37(2-3):200-205.
- von der Emde G. 2004. Distance and shape: perception of the 3-dimensional world by weakly electric fish. *J Physiol Paris* 98(1-3):67-80.

- von der Emde G. 2006. Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *J Comp Physiol A* 192:601-612.
- von der Emde G, Bell CC. 1996. Nucleus pre-eminentialis of mormyrid fish, a center for recurrent electrosensory feedback. I. Electrosensory and corollary discharge responses. *J Neurophysiol* 76(3):1581-1596.
- von der Emde G, Bleckmann H. 1992. Differential responses of two types of electroreceptive afferents to signal distortions may permit capacitance measurement in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J Comp Physiol 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*. *J Exp Biol* 201:969-980.
- von der Emde G, Schnitzler H-U. 1990. Classification of insects by echolocating. *J Comp Physiol A* 167:423-430.
- von der Emde G, Schwarz S. 2000. Three-dimensional analysis of object properties during active electrolocation in mormyrid weakly electric fishes (*Gnathonemus petersii*). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 355(1401):1143-1146.
- von der Emde G, Schwarz S. 2001. How the electric fish brain controls the production and analysis of electric signals during active electrolocation. *Zool* 103:112-124.
- von der Emde G, Schwarz S. 2002. Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *J Phys Paris* 96:431-444.
- von der Emde G, Fetz S. 2007. Distance, shape and more: recognition of object features during active electrolocation in a weakly electric fish. *J Exp Biol* 210(17):3082-3095.
- von der Emde G, Amey M, Engelmann J, Fetz S, Folde C, Hollmann M, Metzen M, Pusch R. 2008. Active electrolocation in *Gnathonemus petersii*: behaviour, sensory performance, and receptor systems. *J Phys Paris* 102:279-290.
- von der Emde G, Engelmann J. 2011. Active Electrolocation. In: *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment* (ed. A. Farrell), Academic Press, San Diego, pp:375-386.
- von Frisch K. 1911. Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology* Bd. 138, Springer.
- Vrba ES (née Münchmeyer). 1968. Contributions to the functional morphology of fishes. *Afr Zool* 3(2):211-236. DOI: 10.1080/00445096.1968.11447363.
- Waite PM. 2004. Trigeminal sensory system. In: *The rat nervous system (3rd Edition)*, (ed. G. Paxinos), Academic Press, pp. 817-852.

- Waite PM, Ashwell KWS. 2012. Trigeminal Sensory System. In: The Human Nervous System (3rd Edition), (eds. JK. Mai, G. Paxinos), Academic Press, pp:1110-1143.
- Webb JF. 1989. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes. *Brain Behav Evol* 33(1):34-53.
- Webb JF. 2013. Morphological diversity, development, and evolution of the mechanosensory lateral line system. In: The Lateral Line System (eds. S. Coombs, H. Bleckmann, R. Fay, A. Popper). Springer Handbook of Auditory Research, vol 48. Springer, New York.
- Weinberg E. 1928. The mesencephalic root of the fifth nerve. A comparative anatomical study. *J Comp Neurol* 46:249-405.
- Whitear M. 1952. The innervation of the skin of teleost fishes. *J Cell Sci* s3-93:289-305.
- Whitear M. 1989. Merkel cells in lower vertebrates. *Arch Histol Cytol* 52 Suppl:415-422.
- Whitear M, Lane EB. 1981. Fine structure of Merkel cells in Lamprey, *Cell Tiss Res* 220:139-151.
- Woodburne RT. 1936. A phylogenetic consideration of the primary and secondary centers and connections of the trigeminal complex in a series of vertebrates. *J Comp Neurol* 65:403-501.
- Wolf K. 1963. Physiological salines for freshwater teleosts. *Progr Fish Cult* 25:135-140.
- Wullimann MF. 1998. The Central Nervous System. In: The Physiology of Fishes (ed. DH. Evans). Boca Raton, CRC Press, pp:245-282.
- Wullimann MF, Northcutt RG. 1987. Telencephalic and retinal projections allow reinterpretation of the diencephalon in mormyrids. *SOC Neurosci Abstr* 13:130.
- Wullimann MF, Northcutt RG. 1988. Connections of the corpus cerebelli in the green sunfish and the common goldfish: A comparison of perciform and cypriniform teleosts. *Brain Behav Evol* 32:293-316.
- Wullimann MF, Northcutt RG. 1990. Visual and electrosensory circuits of the diencephalon in Mormyrids: An evolutionary perspective. *J Comp Neurol* 297:537-552.
- Wullimann MF, Hofmann MH, Meyer DL. 1991. The valvula cerebelli of the spiny eel, *Macrognathus aculeatus*, receives primary lateral-line afferents from the rostrum of the upper jaw. *Cell Tiss Res* 266(2):285-293.
- Wuraola OB, Adetola J-O. 2011. Assessment of Fish Biodiversity in Oni River, Ogun State, Nigeria. *International Journal of Agricultural Management and Development (IJAMAD)* 1(3).
- Xue HG, Yang CY, Yamamoto N, Ito H, Ozawa H. 2005. An indirect trigeminocerebellar pathway through the nucleus lateralis valvulae in a perciform teleost, *Oreochromis niloticus*. *Neuroscience Letters* 390:104-108.

Yang CY, Yoshimoto M, Xue HG, Yamamoto Y, Imura K, Sawai N, Ishikawa Y, Ito H. 2004. Fiber connections of the lateral valvular nucleus in a percomorph teleost, tilapia (*Oreochromis niloticus*). *J Comp Neurol* 474:209-226.

Yarbus AL. 1967. *Eye movements and vision*. Plenum Press, New York.

Zakon HH. 1986. The electroreceptive periphery. In: *Electroreception* (eds. TH. Bullock, W. Heiligenberg). Wiley & Sons, New York.

Zeymer M, von der Emde G, Wullimann, M.F. 2018. The mormyrid optic tectum is a topographic interface for active electrolocation and visual sensing. *Frontiers of Neuroanatomy* 12:79.

Zimmermann A, Bai L, Ginty DD. 2014. The gentle touch receptors of mammalian skin. *Science* 343:950-954.

Zipser B, Bennett MVL. 1976. Interaction of electrosensory and electromotor signals in the lateral line lobe of a mormyrid fish. *J Neurophysiol* 39:713-721.

Zupanc GKH, Bullock TH. 2005. From electrogenesis to electroreception: An Overview. In: *Electroreception* (eds. T.H. Bullock, C.D. Hopkins, A.N. Popper, R.R. Fay). Springer Handbook of Auditory Research, vol 21. Springer, New York.

Lösungen/Chemikalien

Lösung	Inhaltstoffe	Lösungsansatz
Phosphatpuffer (PB) 0,1M pH 7,4	Lösung A: NaH ₂ PO ₄ *2H ₂ O	18ml 15,6g/l
	Lösung B: Na ₂ HPO ₄ *12H ₂ O	82ml 35,81g/l
Phosphatpuffer salin (PBS)	Phosphatpuffer (PB) NaCl	7g/l
Tris-Puffer salin (TBS) 0,05M pH 7,5 bei 23°C	Trizma HCl Trizma Base NaCl	6,8g/l 0,8g/l 9g/l
Fisch-Ringer (Wolf 1962)	NaCl KCl CaCl ₂ MgSO ₄ *7H ₂ O NaHCO ₃ NaH ₂ PO ₄ *2H ₂ O	7,25g/l 0,38g/l 0,126g/l 0,23g/l 1g/l 0,41g/l
Toluidin-Blau (1%)		1g/l
Neutralrot (1%)		1g/l
Luxol-Fast-Blue (0,05%)	Ethanol (95%) Luxol-Fast-Blue Essigsäure (10%)	100ml 0,05g 1ml
Pikrinsäure-Thiazinrot (1%)	gesättigte wässrige Pikrinsäure-Lösung (1,2%)	100ml
	wässrige Thiazinrot-Lösung (1%)	7,5ml
Eisenhämatoxylin nach Weigert	Lösung A:	100ml
	Ethanol (96%) Hämatoxylin	100ml 1g
	Lösung B:	100ml
	Aqua dest. Eisen(III)-chlorid HCl (25%)	99ml 1,16g 1ml
MS 222 (Ethyl 3-aminobenzoate methane-sulfonic acid, Acros Organics, New Jersey oder Sigma-Aldrich, St. Louis, USA)	Stocklösung (2%) Anästhesie-Lösung (0,2%) Operationslösung	2g/l 200ml _{Stock/l} 32,5ml _{Stock/l}
Hypnomidate (Janssen-Cilag, Neuss, Deutschland)	Etomidate	2mg/ml

Lösung	Inhaltstoffe	Lösungsansatz
Avidin-Biotin-Complex (Vectastain ABC-Testkit, Vector Laboratories, Inc., Burlingame, USA)	TBS Lösung A Lösung B Triton X	10ml 3 Tropfen 3 Tropfen 3 Tropfen
Diaminobenzidin (DAB) (Carl Roth, Deutschland)	Stocklösung (2,5%) 3, 3-Diaminobenzidine H ₂ O dest.	250mg 10ml
	Gebrauchslösung (0,1%) TBS DAB _{Stock}	10ml 10ml 200µl
Ammonium-Nickel-Sulfat (1%) (Carl Roth, Deutschland)	Ammonium-Nickel-Sulfat H ₂ O dest.	1mg ml
Kobalt-II-Chlorid (1%) (Carl Roth, Deutschland)	Kobalt-II-Chlorid H ₂ O dest.	1mg ml
Wasserstoffperoxid (0,3%) (Carl Roth, Deutschland)	Wasserstoffperoxid H ₂ O dest.	30µl ml
Glutaraldehyd (ca. 2%) (Carl Roth, Deutschland)	PBS Glutaraldehyd (50%)	96ml 4ml
Formaldehyd (ca. 2%) (Carl Roth, Deutschland)	PBS Formaldehyd (ca. 34%)	440ml 60ml
p-Formaldehyd (4%) (Carl Roth, Deutschland)		
EPON (Carl Roth, Deutschland)	Lösung A: Glycidether 100 DBA (2-Dodecenylnbernsteinsäureanhydrid)	15,5g 25g
	Lösung B: Glycidether 100 MNA (Methylnadicanhydrid) DMP (2,4,6-Tri(dimethylaminomethyl)-phenol)	10g 8,9g 0,89g Lsg. A:Lsg. B (7:3)
Osmiumtertoxid (2%) (Sigma-Aldrich, Steinheim, Deutschland)	Osmiumtetroxid PB	2mg ml
EDTA 0,5M (25%) (Merck Millipore, Darmstadt)	Ethylendiamintetraessigsäure NaOH (40%) H ₂ O dest.	14,6g 5ml 20ml
Weitere Chemikalien		
Entellan (Merck Millipore, Deutschland)		
Roti-Histo-Kit		
Curare, Tubocurarine hydrochloride T2379, Sigma-Aldrich, Steinheim, Deutschland		
Flaxedil (Gallamin-Triiodid-Methylat, Rhône Poulenc S.A.)		
Xylol (Merck Millipore, Deutschland)		
Isopropanol (Carl Roth, Deutschland)		
Lithiumkarbonat (0,05%)		
Ethanol (Carl Roth, Deutschland)		
Mounting medium DAPI, Vectashield, Vector Laboratories, Inc., Burlingame, USA		

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich gern bei verschiedenen Personen für ihre vielseitige Unterstützung bedanken.

Ich danke Herrn Prof. Dr. von der Emde, der mir die Möglichkeit gab, unter seiner Betreuung diese Doktorarbeit anzufertigen. Ich bedanke mich vor allem auch dafür, dass er mir die Zusammenarbeit mit Frau PD. Dr. Kirsty Grant (emiritiert) vom Institut UNIC der französischen Forschungseinrichtung CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) in Gif sur Yvette bei Paris ermöglichte und mir während der gesamten Arbeit mit viel Rat und Freundlichkeit begegnete.

Außerdem bedanke ich mich bei PD. Dr. Joachim Mogdans für die Übernahme des Koreferats sowie Frau Prof. Dr. Annette Scheersoï und PD. Dr. Philip Bechtle, dass sie sich als weitere Gutachter zur Verfügung gestellt haben.

Ein besonderer Dank gilt JProf. Dr. Jacob Engelmann, der mich in die Methoden der Neuroanatomie und Elektrophysiologie einführte und mir auch über lange Strecken immer konstruktiv mit Rat und Tat zur Seite stand. Ich danke ihm sehr, dass er sich stets bereit erklärte, Manuskripte korrektur zu lesen. Ich habe immer viel Wert auf seine kundige Meinung gelegt und schätze ihn für seine Kollegialität.

Ein ebenso besonderer Dank gilt Frau PD. Dr. Kirsty Grant, die es mir ermöglichte, für mehrere Forschungsperioden in ihrer Arbeitsgruppe am CNRS zu arbeiten. Ich danke ihr für die vielen, wertvollen Ideen und Tipps zur Neuroanatomie und Histologie und für ihre Expertise in der Elektrophysiologie. Ich danke ihr auch dafür, dass sie sich mit mir durch lange Tage und Nächte des Experimentierens und Manuskripte-Schreibens kämpfte und für die nötigen Pausen mit kleinen Köstlichkeiten sorgte. An der Stelle möchte ich auch Stefanie Hoffmeister (geb. Anders) danken, die an einigen dieser Experimente mitwirkte und mich in den vielen Stunden tatkräftig unterstützte.

Die in Gif durchgeführten Teile meiner Arbeit wurden über das Angels-Projekt (EC-FP7-ICT-FET, 231845) finanziert. Dafür möchte ich mich ebenfalls bedanken.

Den technischen Assistenten Barbara Bauch, Ute Grundner und Guillaume Hucher danke ich für ihre Hilfe in allen Belangen der Histologie und für die netten und aufmunternden Gespräche. Frau Bauch bin ich besonders auch dafür dankbar, dass sie, wenn nötig, ein waches Auge auf meine Kinder hatte.

Ich danke Prof. Dr. Michael Hofmann dafür, dass er mir Zugang zu den Räumen und Geräten seiner Arbeitsgruppe gewährte und ich dort immer zu einem freundlichen Plausch bei einer Tasse Kaffee eingeladen war.

Ich möchte mich bei allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Neuroethologie bedanken. Insbesondere danke ich den Kollegen und ‚Insassen‘ des ‚Doktorandenraums‘, Katharina Fechler, Kristina Gebhardt, Johanna Meyer, Timo Röver, Michael Metzen und einigen mehr für die nette Atmosphäre und die abwechslungsreichen, nicht immer rein fachlichen Gesprächen.

Ein herzlicher Dank geht an meine gesamte Familie und Freunde. Sie haben mir alle, vor allem meine Mutti, stundenlang zugehört und mir Mut gemacht, wenn es mal nicht so gut voran ging. Ich danke meinen Kindern, Kilian und Lucy, die mich des Öfteren zur Arbeit begleitet, mich mit ihrer Begeisterung aufgebaut haben und Geduld mit mir hatten, wenn ich leider nicht so viel Zeit für sie hatte.

Besonders danke ich auch dir, Kadir. Du hast mich die vielen Jahre durch diese Arbeit begleitet und mir den Rücken frei gehalten. Ohne dich wäre dieses umfangreiche Projekt wohl nicht umsetzbar gewesen. Du warst kritisch und hast dennoch immer daran geglaubt, dass ich diese Doktorarbeit fertigstelle. Ich habe es geschafft.

Vielen Dank!