

Wozu dienen die Elektrozeporen der Welse?

Anton Roth *

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 16. März 1972

The Function of Electroreceptors in Catfish

Summary. 1. In the afferent nerve fiber of the electroreceptors ("small pit organs", "ampullary organs") of the catfish (*Ictalurus nebulosus*) a change in impulse frequency is observed at the onset and termination of a rectangular current stimulus. This change in impulse frequency decreases with the length of the stimulus (Fig. 2).

2. If stimulated with high frequency trains of short, monopolar pulses, the small pit organ responds only to changes in the average d.c. value (Fig. 3).

3. The conduction velocity of the afferent fiber of small pit organs is low (10 m/sec) compared to normal lateral line nerve fibers (Fig. 4).

4. These findings are more suitable for informing the catfish about slow changes of electric fields than about rapid changes.

5. D.c. fields have been found to originate from fresh-water fish (trout, *Salmo gairdneri*; tench, *Tinca tinca*; catfish, *Ictalurus nebulosus*). The steepest voltage gradients are found close to the mouth (cathode) and the gill slits (anode).

6. An electroreceptor is subjected to slow changes of these fields: a) when the catfish is moving relative to another fish; b) during respiratory movements (alternate opening of mouth and gill slits) of another fish (Fig. 9).

7. The small pit organs can respond to such changes if the distance between two fish is 7 cm or less (Figs. 5–8, 10, 11).

8. It is assumed that by means of its ampullary organs the catfish perceives other fish (same species, predators, prey).

Zusammenfassung. 1. Von der afferenten Nervenfasern eines Elektrozeporen („small pit organ“, „ampulläres Organ“) des Zergwelses (*Ictalurus nebulosus*) wurde die Antwort auf einen rechteckigen Stromreiz abgegriffen; sie besteht aus Änderungen der Impulsfrequenz zu Beginn und Ende des Reizes. Diese Änderungen werden kleiner mit abnehmender Dauer des Reizes (Abb. 2).

2. Bei Reizung mit einer hochfrequenten Folge kurzer, monopolarer Strompulse antwortet das small pit organ nur mehr auf die Änderungen des Gleichstrommittelwertes dieser Folge (Abb. 3).

3. Die afferenten Fasern der small pit organs haben eine geringere Leitungsgeschwindigkeit (10 m/sec; Abb. 4) als normale Lateralisfasern.

4. Diese Befunde deuten darauf hin, daß die small pit organs besser geeignet sind, den Wels über langsame Änderungen von elektrischen Feldern zu informieren, als über schnelle Änderungen.

5. Gleichstromfelder gehen von Süßwasserfischen (Forelle, *Salmo gairdneri*; Schleie, *Tinca tinca*; Wels, *Ictalurus nebulosus*) aus. Die größten Spannungs-

* Die Untersuchungen wurden z.T. mit Mitteln durchgeführt, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt hat.

gradienten finden sich in der Nähe des Mauls (Kathode) und an den Kiemenpalten (Anode).

6. Langsamen Schwankungen dieser Felder ist ein Elektrozepthor ausgesetzt, a) wenn sich der Wels und einer der genannten Fische relativ zueinander bewegen; b) wenn der letztere Atembewegungen (alternierendes Öffnen von Maul- und Kiemenpalten) ausführt (Abb. 9).

7. Die small pit organs reagieren auf diese Schwankungen auch dann noch, wenn die Entfernung zwischen den beiden Fischen 7 cm beträgt (Abb. 5—8, 10, 11).

8. Es wird vermutet, daß die small pit organs der Wahrnehmung anderer Fische (Artgenossen, Räuber, Beute) dienen.

Einleitung

Die „small pit organs“ der Welse dienen vermutlich der Elektrorezeption. Die Vermutung stützt sich auf folgende Befunde:

a) Welse reagieren spontan auf einzelne Stromstöße geringer Intensität (Parker und van Heusen, 1917; Hatai et al., 1932; Lissmann und Machin, 1963; Dijkgraaf, 1968); sie sind auf solche Reize und auf Gleichstromfelder dressierbar (Lissmann und Machin, 1963; Roth, 1968, 1969).

b) Welse nehmen die Polarität der Gleichstromfelder wahr (Roth, 1969).

c) Nachweislich sind es die small pit organs, die die Wahrnehmung des Stroms und seiner Richtung ermöglichen (Dijkgraaf, 1968; Roth, 1968).

Gleichspannungsfelder mit Spannungsgradienten, die über denen der Dressurschwelle liegen, kommen in Flüssen vor (Krajew, 1957; s. Roth, 1968). Wenn sich ein Wels in solchen Feldern bewegt, werden seine Organe gereizt und liefern ihm Information über Intensität und Richtung (Polarität) dieser Felder. Ob jedoch solche Felder in *allen* Biotopen vorkommen, die von den verschiedenen Welsarten besiedelt werden, ist zweifelhaft. Es stellt sich daher die Frage nach solchen Quellen elektrischer Reize, denen alle Welsarten begegnen. Vorgeschlagen wurden u. a. die Nervenimpulse anderer Fische (Lissmann und Machin, 1963). Die vorliegende Arbeit zeigt im ersten Teil, daß die small pit organs generell weniger gut zur Wahrnehmung kurzdauernder Pulse geeignet sind als zur Wahrnehmung von langsam sich ändernden Gleichstromfeldern. Solche Felder gehen, wie die Arbeit im zweiten Teil zeigt, von Süßwasserfischen aus.

Material und Methoden

Es wurden 15—25 cm lange Zwergwelse verwendet. Alle Versuche wurden bei 19—23°C in Münchner Leitungswasser (Leitfähigkeit bei 19°C: 480 μ S/cm; ionale Zusammensetzung s. Roth, 1971) ausgeführt. Die Ableitung von der afferenten Einzelfaser einzelner small pit organs und deren Lokalisation erfolgte wie früher (Roth, 1969). Dasselbe gilt für die künstliche Reizung dieser Organe: elektrische Felder wurden zwischen einer organnahen Reizelektrode und einer vor dem Kopf

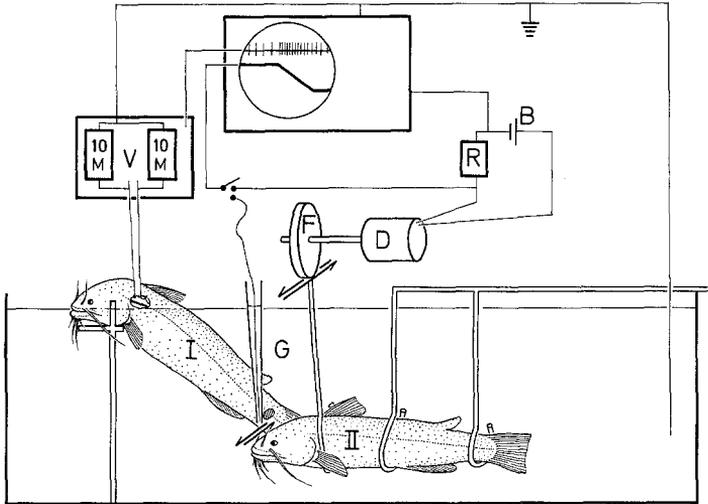


Abb. 1. Versuchsaufbau. Von der afferenten Nervenfasern eines Elektrozeporen in der Haut des Fisches I (z. B. innerhalb des schraffierten Areals gelegen) wurde über den Vorverstärker V abgeleitet. Fisch II war zur Hälfte fixiert, zur Hälfte beweglich. Die Bewegungen konnten mit dem Laufrad F auf das Potentiometer D übertragen werden. Dadurch änderte sich die Spannung über dem Widerstand R (B Spannungsquelle). Anstelle der Bewegung konnte mit der Elektrode G auch das elektrische Feld von Fisch II in der Gegend des Rezeptors und seine Änderung bei der Bewegung des Fisches II registriert werden. Als Fisch II wurden verwendet:

Ictalurus nebulosus, Tinca tinca, Salmo gairdneri

des Fisches befindlichen Referenzelektrode aufgebaut. Die einzelnen Versuche werden im Zusammenhang mit den Ergebnissen genauer geschildert.

Die Versuche, in denen anstelle künstlicher Reizgeber andere Fische („Fisch II“: *Ictalurus nebulosus*; Schleie, *Tinca tinca*; Regenbogenforelle, *Salmo gairdneri*) verwendet wurden, sind in Abb. 1 dargestellt: Der Fisch II wurde zum Fisch I so gestellt, daß der Abstand zwischen dem Rezeptor (in Abb. 1 innerhalb der schraffierten Gebiete gelegen) und einer bestimmten Region des Fisches II (Maul, Augen, Kiemen, Schwanz, s. u.) gleichzeitig die kürzeste Entfernung zwischen den beiden Fischen war. Bei einigen Versuchen wurde diese Distanz durch (von Hand ausgeführte) Hin- und Wegbewegung des Fisches II verändert, wobei letzterer mit MS 222 betäubt war.

Bei anderen Versuchen wurde gewartet, bis der Fisch aus der Betäubung aufwachte und schon atmete, sich aber noch nicht selbständig bewegte. Die Bewegung des Fisches II (bzw. Fisches I, s. Ergebnisse) konnte mit Hilfe eines Drehpotentiometers auf dem Oscillographen registriert werden. Die Potentialänderungen, die bei der Bewegung und beim Atmen des Fisches im umgebenden Süßwasser auftraten, wurden mit Hilfe grober Glaskapillaren (Spitzendurchmesser 0,5 mm) abgegriffen. Diese waren, entsprechend ihrer Eintauchtiefe in das Präparierbecken, mit Leitungswasser gefüllt. In die Glaskapillare führte ein chlorierter Silberdraht, der direkt mit dem DC-Eingang eines Oscillographen (Tektronix 502 A) verbunden war.

Ergebnisse

A. Die Trägheit der Rezeptoren

I. Die Antwort auf kurze Stromreize

Die Organe wurden rechteckigen Gleichstromreizen konstanter Amplitude, aber unterschiedlicher Dauer ausgesetzt. In Abb. 2 ist das zeitliche Intervall zwischen jedem Nervenimpuls und seinem Vorgänger in der Ordinatenrichtung aufgetragen, und zwar über dem Zeitpunkt (auf der Abszisse), zu dem das Intervall beendet war.

Die Intensität war so eingestellt, daß sie beim Einschalten eines Reizes genügender Dauer (Abb. 2A, B) die maximal mögliche Frequenz-*erhöhung* auslöste. Die nach Abbruch des Stimulus erfolgte Frequenz-*erniedrigung* wird verkleinert, wenn die auf Reizbeginn erfolgte Frequenz-*erhöhung* bis zum Abbruch noch nicht abgeklungen ist (vgl. Abb. 2 A, B). Wird der Reiz noch kürzer (Abb. 2C), so verringert sich auch die Frequenz-*erhöhung* zu Beginn des Reizes; das Organ reagiert ähnlich wie auf einen längerdauernden Stimulus geringerer Intensität. Bei weiterer Verkürzung der Reizdauer (Abb. 2D) verschwindet die Reizantwort fast völlig. Sie verschwindet um so eher, je geringer die Reizintensität ist: Das Organ registriert kurze Reize schlechter als lange.

II. Die Antwort auf hochfrequente Serien kurzer Stromreize

Setzt man das Organ einer Folge von kurzen, monopolaren Gleichstrompulsen aus, dann reagiert es auf den Beginn dieser Folge (Abb. 3, Zeile 2—4) und auf ihr Ende (Abb. 3, Zeile 5—7). Voraussetzung ist, daß die Frequenz der Einzelimpulse hoch genug und die Pulse selbst genügend lang sind. Im Versuch der Abb. 3 wurde mit einer Intensität gereizt, die in der Mitte zwischen der Schwellenintensität und derjenigen Intensität lag, auf die das Organ gerade mit der maximal möglichen

Abb. 2A—D. Mit abnehmender Reizdauer nimmt die vom Reiz ausgelöste Frequenzänderung ab. Die Frequenzänderung besteht aus einer Erhöhung bei Beginn und einer Erniedrigung am Ende des Rechteckreizes, bei dem die über dem Organ befindliche Elektrode positiv gegenüber einer entfernten wird. Ordinate: zeitlicher Abstand zwischen jedem Impuls und seinem Vorgänger. n Anzahl der ausgewerteten Reizantworten auf identische (sukzessiv applizierte) Reize. A Ein Reiz, dessen Intensität so bemessen ist, daß er maximal mögliche Frequenz-*erhöhung* auslöst, löst bei seinem Abbruch nach 130 msec Dauer eine Frequenz-*erniedrigung* (längstes Intervall 200 msec) aus, die schon reduziert ist im Vergleich zu der Frequenz-*erniedrigung*, die am Ende noch längerer Reize registriert wird (nicht eingezeichnet). B Bei Verkürzung des Reizes auf 13 msec wird das längste Intervall weiter auf ca. 150 msec verkürzt. C Bei 1,3 msec Reizdauer nimmt auch die vom Reizbeginn ausgelöste Frequenz-*erhöhung* ab. D Bei 0,13 msec Reizdauer wird keine Antwort mehr ausgelöst

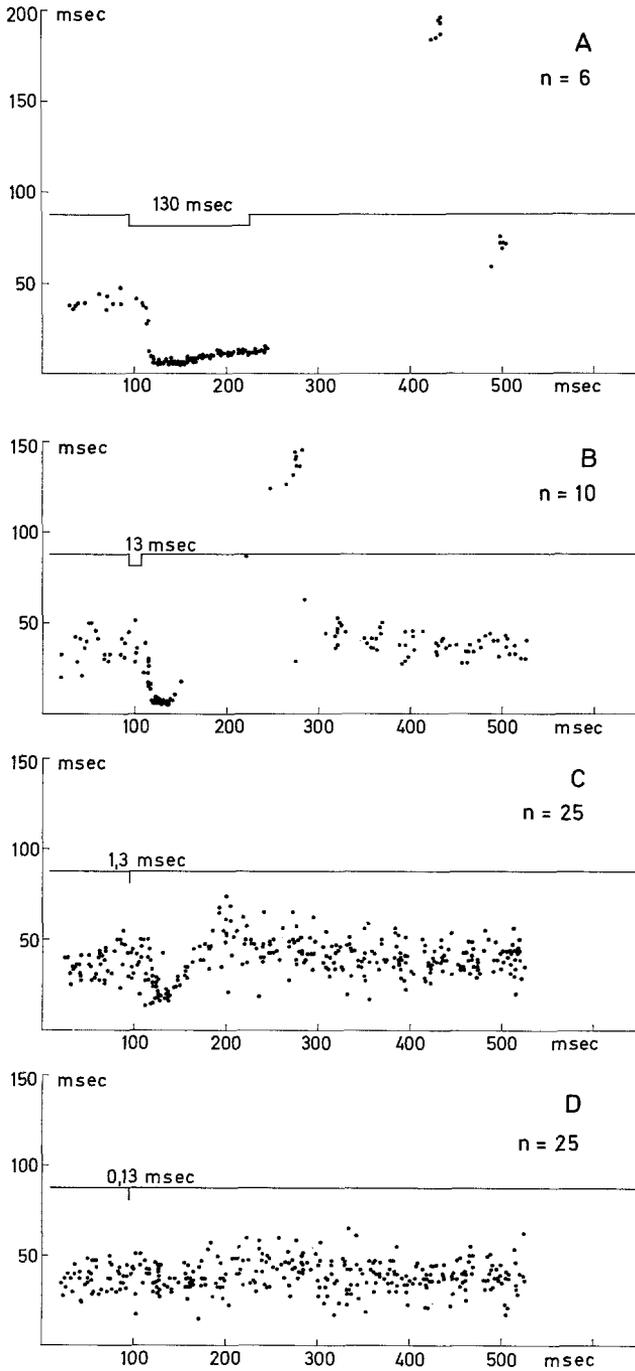


Abb. 2 A—D

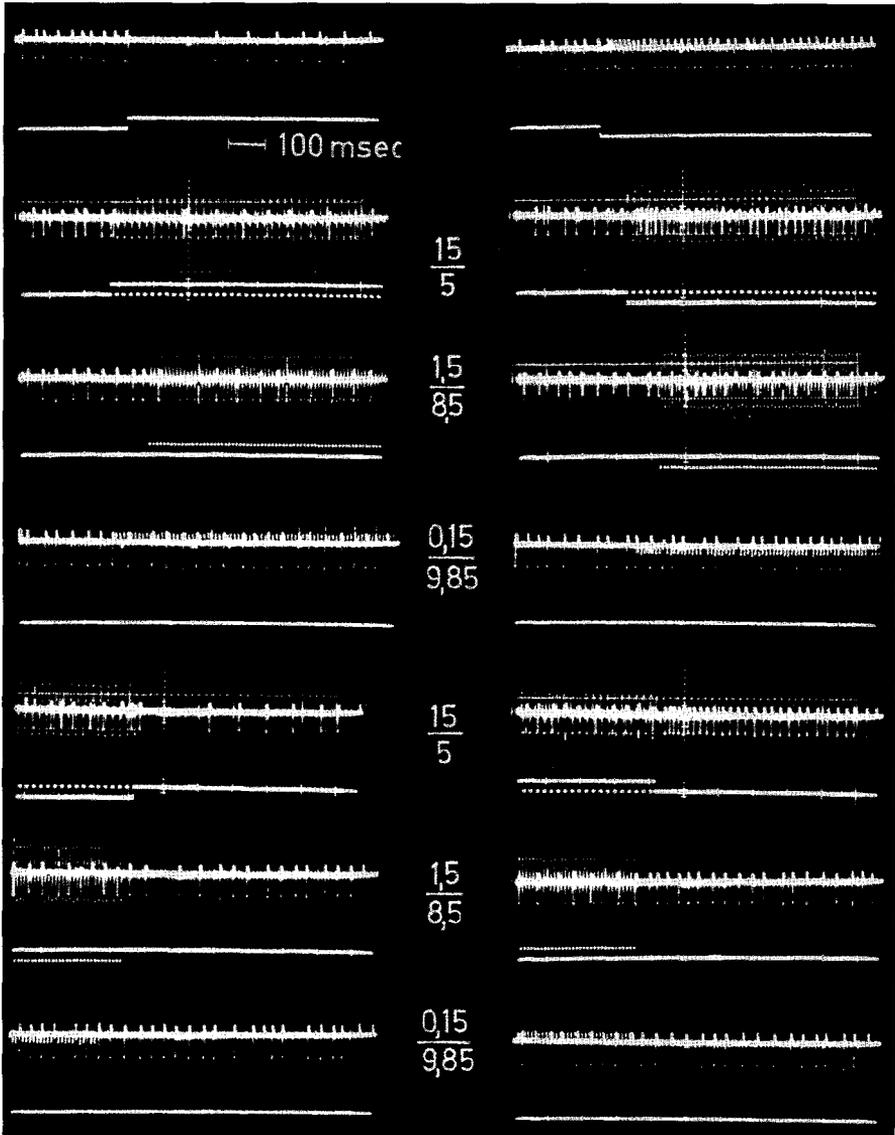


Abb. 3. 1. Zeile: Die Impulsantwort auf den Beginn eines Rechteckreizes, bei dem die organnahe Reizelektrode negativ (links) bzw. positiv (rechts) gegenüber der organfernen Elektrode wird. Der Beginn einer Serie kurzer Reizimpulse (Reizdauer 15 msec, Intervall: 5 msec) löst ähnliche Antworten aus (2. Zeile; zwischen den Impulsen sind die Reizartefakte erkennbar). Die Antworten werden um so schwächer, je kürzer die einzelnen Pulse der Serie im Verhältnis zu den Reizintervallen werden (3.—4. Zeile; in der 4. Zeile sind die Reize lediglich anhand der Artefakte erkennbar). Auch auf das Ende solcher Pulsserien (Zeile 5—7) reagiert das Organ wie auf das Ende von Gleichstromreizen entsprechender Polarität

Frequenzerhöhung nach Reizbeginn reagierte (1. Zeile). Ein einzelner Reiz derselben Intensität löst bei einer Länge von 15 msec keine Frequenzänderung aus. Appliziert man hingegen eine hochfrequente Serie solcher Reize (2. Zeile; Reizintervall: 5 msec), so reagiert das Organ wie auf einen einzelnen langen Gleichstromreiz; allerdings ist die Reaktion schwächer als diejenige auf den langen Gleichstromreiz derselben Amplitude.

Das Organ reagiert nicht mehr, wenn die Pulsfrequenz beibehalten, die Pulsdauer aber verkürzt wird. Es reagiert wieder, wenn die neue (verkürzte) Pulsdauer beibehalten, die Pulsfrequenz aber erhöht wird (3. Zeile; Reizintervall: 8,5 msec). Eine erneute Verkürzung der Dauer der Einzelpulse bei gleichbleibender Frequenz löst wiederum keine Antwort aus (4. Zeile).

III. Die Leitungsgeschwindigkeit der afferenten Nervenfasern

Man lokalisiert das Organ, von dessen afferenter Faser man gerade ableitet und läßt die Haut um dieses Organ herum abtrocknen. Nun kann man mit einer Silberdrahtelektrode von der Porenöffnung dieses Organs Impulse ableiten, die — wie der Vergleich auf dem Oscillographen zeigt — im 1:1 Verhältnis zu den von der Faser abgeleiteten Impulsen stehen und diesen um einen konstanten Betrag vorangehen; diese Beziehung weist darauf hin, daß man an der Porenöffnung die Impulse der afferenten Faser von ihrem Entstehungsort proximal vom Sinnesepithel des Organs ableitet. (Auch darin gleichen die small pit organs den ampullären Organen der Mormyriden und Gymnotiden; vgl. Bennett, 1971; Szabo, 1970.) Trägt man nun den zeitlichen Abstand zwischen beiden Impulsbildern gegen die Entfernung zwischen dem Organ und der Stelle der direkten Ableitung von der isolierten Faser auf, so ergibt sich eine durchschnittliche Leitungsgeschwindigkeit von 10 m/sec (Abb. 4).

B. Elektrische Felder bei Süßwasserfischen

I. Die Gleichstromfelder der betäubten Fische

Insgesamt wurden 20 Welse und 30 Forellen in betäubtem Zustand auf das Vorhandensein elektrischer Felder hin untersucht. In 80 % aller Fälle wurden folgende Verhältnisse angetroffen: In der Nähe (vor, seitlich) des Mauls eines betäubten (nicht atmenden) Fisches (Wels, Forelle) wird ein negatives, in der Nähe der Kiemenöffnung ein positives Potential gegen einen weiter entfernten Punkt (Beckenrand) abgegriffen. Beide Potentiale sind umso größer, je näher zu den Öffnungen (Maul, Kiemen) abgegriffen wird. Befand sich die Spitze der Ableitelektrode (s. Methodik) 1—3 mm vor den Öffnungen einer Forelle (Länge: ca. 30 cm), so wurden bis zu 3,5 mV registriert, bei Welsen (10—15 cm) bis zu 1,5 mV. In der

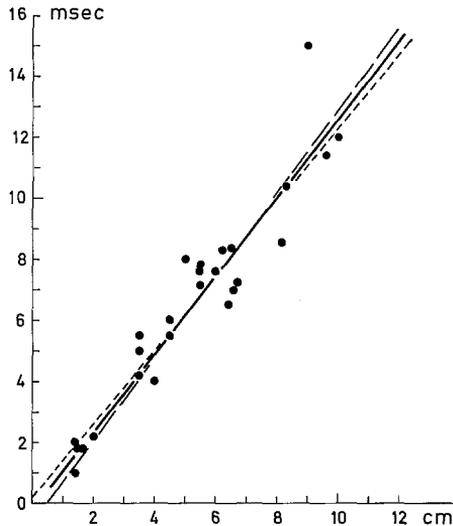


Abb. 4. Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit der afferenten Nervenfasern der small pit organs. Die Latenz zwischen dem direkt vom Organ abgeleiteten Impuls und demselben Impuls, der ein zweites Mal vor Eintritt in die Schädelkapsel abgegriffen wird (Ordinate), ist gegen die Entfernung zwischen beiden Ableitstellen (Abszisse) aufgetragen. Regressionsgerade nach Bartlett. --- nach cm gereiht; — — nach msec gereiht. Die Abweichungen sind zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Nervenfasern nicht so geradlinig vom Organ zur Ableitstelle vor dem Eintritt in die Schädeldecke verläuft, wie die Entfernung gemessen wurde

Nähe von Rumpf und Schwanz konnten mit Hilfe der hier verwendeten Meßapparatur (Verstärkungsgrad des Oscillographen: 0,2 mV/cm) keine Potentialdifferenzen gegenüber einem vom Fisch entfernten Punkt erkannt werden (wohl aber mit Hilfe der Elektrozepatoren — s. S. 12).

Die restlichen 20% der Fische zeigten Abweichungen: Entweder konnte ein Feld nur am Maul abgegriffen werden und nicht an den Kiemen oder umgekehrt; oder das Maul war positiv, die Kiemenöffnung negativ; oder beide Öffnungen zeigten gleiche Polarität (+ oder -). Dazu kommt: diese Felder waren nicht charakteristisch für ein Tier. Nachdem die Tiere mit abnormen Feldern aus der Betäubung aufgewacht waren, wurden sie erneut betäubt: häufig konnte nun festgestellt werden, daß Kiemenspalt und Maul umgepolt waren, oder daß eine Öffnung, an der vorher kein Potential erkennbar gewesen war, nun eines aufwies; oder daß ein vorher vorhandenes Feld nun nicht mehr existierte. Eine Ursache für diese Abweichungen und Instabilitäten konnte nicht gefunden werden. Alle folgenden Ergebnisse beschränken sich auf die zuerst genannten 80% der Tiere (s. Diskussion).

II. Reaktion der small pit organs auf die Gleichstromfelder der betäubten Fische

Allgemein reagieren die small pit organs mit Frequenzerhöhung, wenn die Öffnung ihrer Ampulle positiv wird gegenüber einem entfernten

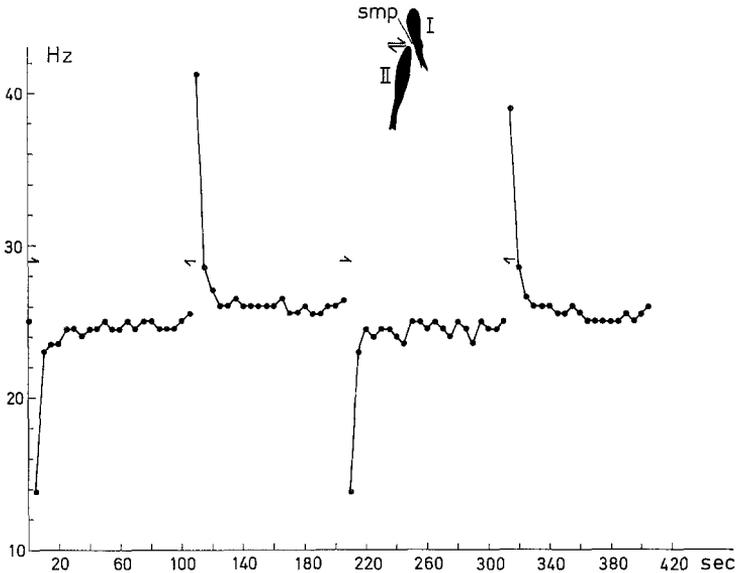


Abb. 5 Zeitverlauf der Frequenzänderung der afferenten Impulse eines small pit organs (*smp*) während und nach jeder Bewegung der Maulregion einer Forelle zum *smp* des Welses hin und jeder Bewegung vom Organ weg. Oben: Schematische Dorsalansicht der Versuchssituation. *I* Wels; *II* Forelle. Näheres s. Text

Punkt und mit Frequenzerniedrigung bei umgekehrt gerichteter Potentialänderung (Roth, 1969). Entsprechend verhalten sie sich, wenn man die (gegenüber einem entfernten Punkt negative) Maulregion bzw. die (positive) Kiemenregion eines betäubten Fisches II den Organen nähert: Sie reagieren mit Frequenzerhöhung auf Annäherung der Kiemenregion und auf die Entfernung der Maulregion; sie reagieren mit Frequenzerniedrigung auf die Entfernung der Kiemenregion und die Annäherung der Maulregion. Abb. 5 zeigt diese Reaktionen während und nach der Hinbewegung des Mauls einer 29 cm langen Forelle sowie während und nach der jeweils folgenden Wegbewegung. Bei jeder Bewegung wurde die Maulspitze der Forelle in ca. 0,5 sec um 3,5 cm senkrecht zur Oberfläche des Welses (Fisch I, s. Schema in Abb. 5) verschoben. Der minimale Abstand zwischen Schnauzenspitze und small pit organ (also am Ende der Hinbewegung bzw. vor der Wegbewegung) betrug 1,5 cm. In Abb. 5 sind die ersten Frequenzwerte nach den Pfeilen aus der Anzahl der Impulse im 0,8 sec-Zeitraum nach Beginn der Bewegung gemittelt, die folgenden Werte aus jeweils 2 sec-Zeiträumen. Die Frequenzwerte vor jeder neuen Bewegung, also etwa 100 sec nach der vorangegangenen Bewegung liegen nicht wieder genau auf gleicher Höhe; das zeigt, daß die

von der Bewegung ausgelösten Frequenzänderungen 100 sec nach der Bewegung noch nicht völlig abgeklungen sind, der Wert der Spontanfrequenz noch nicht erreicht ist. Darin gleichen diese Reaktionen solchen auf starke künstliche elektrische Rechteckreize. Dort tritt die vollständige Adaptation erst nach Minuten ein.

Auch in den folgenden Experimenten wurde der jeweilige Fisch II um einen konstanten Betrag in konstanter Zeit abwechselnd zum Organ hin und von diesem weg bewegt: nach einer Serie von 4—20 solcher Hin- und ebensovieler Wegbewegungen wurde seine Position relativ zum Organ des Fisches I geändert und die Serie wiederholt. Die Einzelwerte für die Spontanfrequenz wurden aus den Impulszahlen im 0,6 sec-Zeitabschnitt vor Beginn jeder Bewegung errechnet; die Einzelwerte der vom Feld des Fisches II beeinflussten Frequenzen wurden aus einem 0,6 sec-Zeitabschnitt nach Beginn der Hin- bzw. Wegbewegung errechnet. Aus den Einzelwerten jeder Serie wurden die Mittelwerte und die Standardabweichungen σ berechnet.

Abb. 6A zeigt den auf diese Weise festgestellten Einfluß der Hinbewegung (\times) und der Wegbewegung (\cdot) des Kopfes einer Forelle. Diese befand sich dabei in 4 verschiedenen Positionen relativ zum Rezeptor. Der Rezeptor lag im Versuch der Abb. 6 auf der linken Seite des Welses in Höhe der gestrichelten Linie, 5 mm über der Seitenlinie. In Position 2 liegt die Maulspitze der Forelle in der Höhe des Organs; die Frequenz bei der Hinbewegung (\times) ist gesenkt, bei der Wegbewegung (\cdot) erhöht gegenüber der Spontanfrequenz, wie sie unmittelbar vor den Bewegungen gemessen wurde. In Position 3 liegen die Augen der Forelle und das small pit organ in gleicher Höhe: dieselbe Bewegung des Forellenkopfes wie in Position 2 hat keinen Einfluß auf die Frequenz. In Position 4 liegt die Kiemenspalte der Forelle in Höhe des Rezeptors; eine Hinbewegung erhöht nun die Frequenz, die Wegbewegung erniedrigt sie.

In Position 1 liegt die Maulspitze in Höhe des Organs, die Forelle befindet sich jedoch auf der dem Organ abgewandten Seite des Welses. Das Organ reagiert umgekehrt wie in Position 2. Das entspricht der Erwartung: Der Strom durchsetzt das Organ in umgekehrter Richtung (s. Roth, 1969).

Die zeitlichen Intervalle zwischen den Hin- und Wegbewegungen waren so kurz gehalten (3 sec), daß die Spontanfrequenz nach jeder Bewegung noch nicht erreicht war, als die gegenläufige nächste Bewegung ausgeführt wurde (vgl. Abb. 5); die Spontanfrequenzen (\times), die aus den Impulszahlen vor den Hinbewegungen ermittelt sind, sind daher noch von der letzten Wegbewegung her leicht erhöht. Entsprechendes gilt für die noch gesenkte Spontanfrequenz vor der Wegbewegung (\cdot). Im weiteren Verlauf des Versuchs wurde die Forelle durch einen Wels (18 cm) ersetzt (Abb. 6B). Bewegungen und Positionen sind dieselben wie in

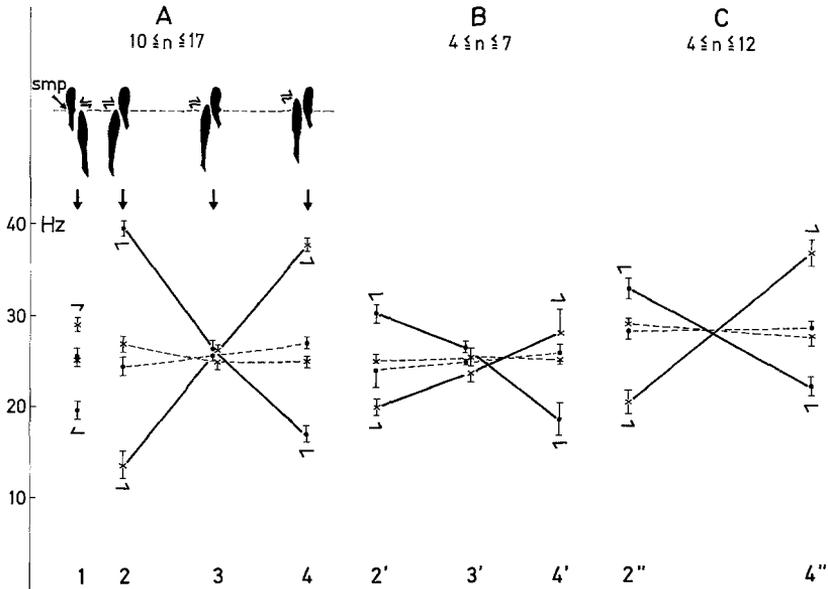


Abb. 6. A Identische Bewegungen einer Forelle (29,5 cm) in 4 bezüglich des small pit organ (*smp*) verschiedenen Positionen (1—4). In jeder Position lösen die Bewegungen andere Impulsfrequenzen aus. Werte für Spontanfrequenz gestrichelt, Frequenzwerte während Bewegung massiv verbunden. Frequenz vor (= Spontanfrequenz) und während Hinbewegung mit (\times), vor, und während Wegbewegung mit (\cdot) gekennzeichnet. Senkrechte Balken: Standardabweichung. B Dasselbe Organ; die Forelle ist durch einen 18 cm langen Wels ersetzt. C Dasselbe Organ; 29 cm lange Schleie, Niveau der Spontanfrequenz hat sich erhöht

Abb. 6A. Der Einfluß eines 18—23 cm großen Welses ist, wie weitere Experimente bestätigen, allgemein geringer als der von 25—32 cm große Forellen. Abb. 6C zeigt dieselben Verhältnisse beim entsprechenden Versuch mit einer 29 cm langen Schleie (*Tinca tinca*). Schleien zeigten in allen Versuchen einen geringeren Einfluß auf die Frequenz als die (gleich großen) Forellen.

Mit zunehmender Entfernung E zwischen den Körperlängsachsen nimmt der Einfluß einer Bewegung auf die Frequenz ab. Abb. 7A zeigt dies am Beispiel einer 31 cm langen Forelle (Werte unter 1, 2, 3, mit dünnen Linien verbunden) und eines 16 cm langen Welses (5, 6, dicke Linien). In beiden Fällen lag die Schnauzenspitze in Höhe des Organs.

Die Werte bei 4 in Abb. 7A wurden bei derselben Bewegung eines Glaszylinders (\varnothing 3 cm) in einer Entfernung E von nur 0,25 cm (zwischen dem Rezeptor und ihm nächsten Punkt des Zylinders) erhalten: die Werte zeigen, daß mechanischer Einfluß der Bewegung auf die Fre-

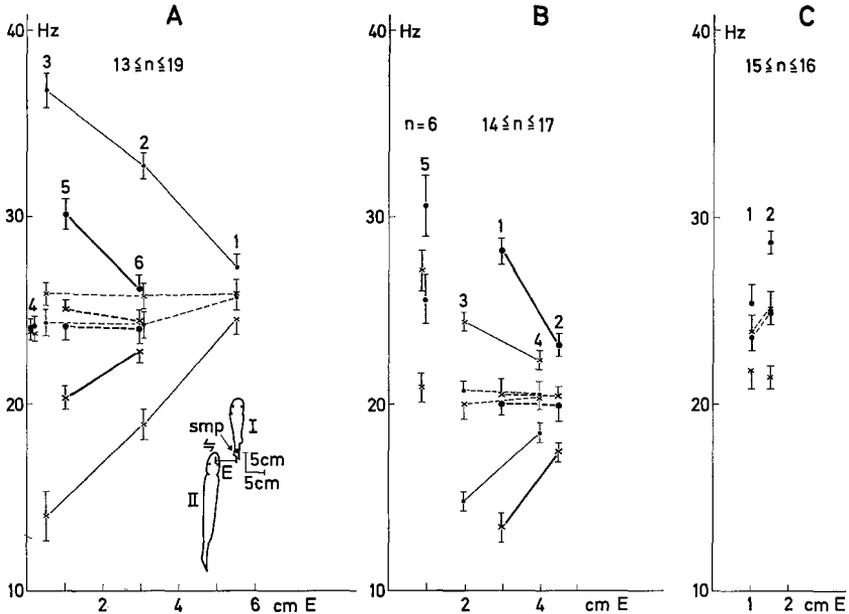


Abb. 7. A Das Vorderende eines betäubten Fisches II wird zu einem Rezeptor auf Fisch I hin und von ihm wegbewegt. Der Rezeptor befindet sich in Höhe der Schnauzenspitze des Fisches II. Die Impulsfrequenz bei der Hinbewegung (\times) ist erniedrigt, bei gegenläufiger Bewegung (\cdot) erhöht. Die minimale Entfernung E (Abszisse) zwischen Fisch I und Fisch II wurde variiert: je größer E, desto kleiner die Frequenzänderungen. 1, 2, 3 Forelle (31 cm). 4 Atrappe (Glaszylinder, 30 cm, \varnothing 3 cm). 5, 6 Wels (16 cm). B Anderer Rezeptor. 1, 2 Derselbe Fisch II (Wels) wie in A (5,6). 3, 4 Forelle um 180° gedreht, Organ in Höhe der Schwanzflosse; Frequenz bei Hinbewegung (\times) erhöht, bei Wegbewegung (\cdot) gesenkt. 5 selbes Organ wie in Abb. 11; Erläuterung siehe Text. C I Reaktion eines weiteren Rezeptors auf die Bewegung (Amplitude 2 cm) eines kleinen (8 cm) Welses im Abstand von 1 cm. 2 Reaktion desselben Rezeptors auf geringe Bewegung (Amplitude 1 mm) einer Forelle (30 cm) im Abstand von 1,5 cm. Spontanfrequenz hat sich erhöht

quenz nicht stattfand. Abb. 7 B (3, 4) zeigt die Reaktion eines anderen Organs auf die Bewegung der caudalen Hälfte einer um 180° in der Dorsoventralachse gedrehten Forelle (Richtung Kopf-Schwanzflosse des Fisches II also entgegengesetzt der Position im Schema der Abb. 7 A). Die Schwanzflosse lag in Höhe des Organs. Die Reaktion ist qualitativ dieselbe wie auf die Bewegung der Kiemenregion (s. Abb. 6 A, Position 4). Anschließend wurde die Forelle so verschoben, daß ihr Rücken neben dem Organ zu liegen kam: wieder erhöhte sich bei der Hinbewegung die Frequenz und senkte sich bei der Wegbewegung. Schließlich wurde dem Rücken ein 2 cm langer, 0,5 cm tiefer Schnitt quer zur Längsachse beige-

bracht und die Bewegung wiederholt: der Rezeptor reagierte nun mit weitaus stärkeren Frequenzänderungen als vorher. Mit der Meßelektrode wurden regelmäßig in der Nähe von Verletzungen Potentialdifferenzen gemessen, die in der Größenordnung der Potentiale von Mund und Kiemenspalte und darüber lagen.

Die Reaktion eines Organs ist schwächer, wenn der Fisch II klein ist. Dies zeigen die Werte unter 1 in Abb. 7C. Andererseits genügt noch die Verschiebung des Kopfes einer 29 cm langen Forelle um 1 mm (in 0,2 sec), wenn diese Forelle 1,5 cm vom Organ entfernt ist (2 in Abb. 7C; die von der Bewegung beeinflussten Frequenzwerte sind in diesem Fall aus der Zahl der Impulse gemittelt, die während der 0,2 sec-Dauer der Bewegung auftraten).

Verbiegt man den Rumpf des Fisches I, so ändert sich die Frequenz eines auf diesem Rumpf gelegenen Organs auch dann, wenn *kein* elektrisches Feld vorhanden ist. In der Regel ist die Frequenz sowohl während der Verbiegung nach der einen als auch während der Verbiegung nach der entgegengesetzten Seite *erhöht*. Die Werte unter 1 in Abb. 8A zeigen dies. Die Frequenz erhöht sich stärker, wenn der Rumpf zu der Seite hin verbogen wird, auf der das Organ liegt, als bei der gegensinnigen Verbiegung.

Bringt man nun einen Fisch II in die Nähe des Organs und führt dieselbe Bewegung an Fisch I aus wie vorher, so addieren sich die Reaktion auf die Eigenbewegung und die Reaktion auf das Feld des Fisches II. Die Frequenzwerte für die Hin- und Wegbewegung liegen nicht symmetrisch über und unter dem Niveau der Spontanfrequenz, wie es der Reaktion allein auf die dabei auftretenden Potentialänderungen entsprechen würde (vgl. Abb. 7A, 1, 2, 3). Korrigiert man jedoch diese Werte mit den allein auf die Rumpfverbiegung zurückzuführenden Frequenzänderungen, so liegen die korrigierten Werte wieder in der Weise, in der sie dann liegen, wenn der Forellenkopf bewegt wird und gleichzeitig der Rumpf des Fisches I ruht.

Die Korrektur wurde folgendermaßen durchgeführt:

1. Das Mittel zwischen den beiden S-Werten (Spontanfrequenz in Abwesenheit eines Fisches II) ergibt die "eigentliche Spontanfrequenz" (waagrecht gestrichelte Linie in Abb. 8 A, B).

2. Es wurden nun 2 Differenzen aus je 2 Mittelwerten gebildet:

a) Frequenz während Verbiegung des Rumpfes in *Abwesenheit* des Fisches II minus derjenigen Frequenz, die vor derselben Bewegung gemessen wurde (S-Wert).

b) Frequenz während Verbiegung in *Anwesenheit* des Fisches II minus derjenigen Frequenz, die vor derselben Bewegung gemessen wurde.

a) wurde von b) abgezogen, wo es sich um Frequenzerhöhung bei Verbiegung des Rumpfes zu Fisch II hin handelte (\times) bzw. zu b) addiert, wo es sich um Frequenzerniedrigung bei der Verbiegung von Fisch II weg handelte (\cdot). Die so erhaltenen Werte wurden nun entsprechend ihrem Vorzeichen vom Niveau der „eigent-

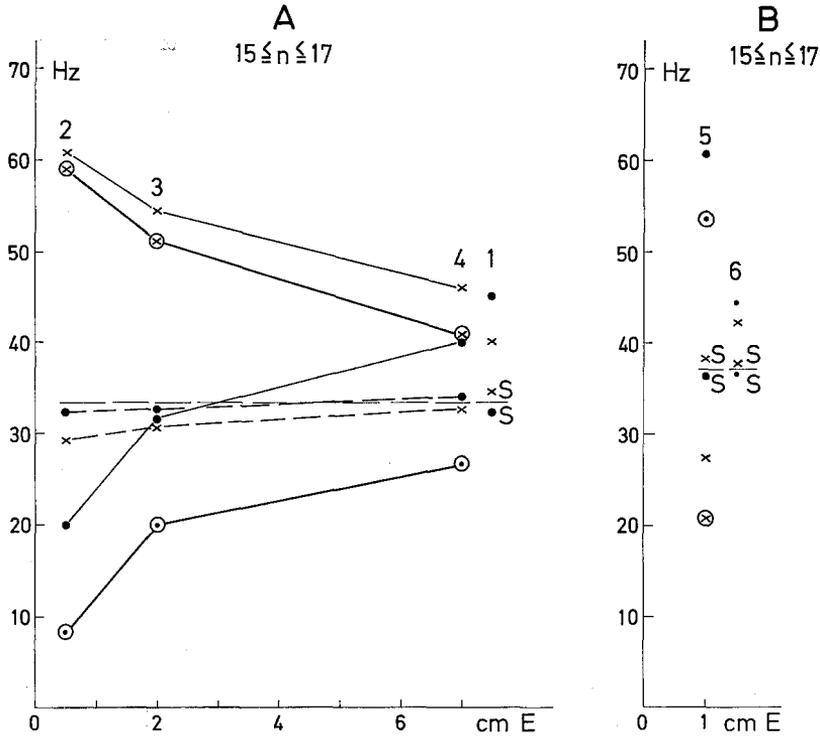


Abb. 8. A Zunächst wird der Rumpf des Fisches I mit dem darauf befindlichen Rezeptor in *Abwesenheit* eines Fisches II bewegt; die Bewegungen in beiden Richtungen lösen eine Frequenzerhöhung aus (Frequenzwerte unter 1; Frequenz bei der Verbiegung zu der Seite hin, auf der das Organ (und später — s.u. — auch der Fisch II) liegt: .; Frequenz bei gegensinniger Bewegung: ×; S Spontanfrequenz). Dann wird eine Forelle (Fisch II) so fixiert, daß ihre Schnauze in Höhe des Organs zu liegen kommt. Der Rumpf des Fisches I wird genauso bewegt wie vorher. Die jetzt erhaltenen Frequenzwerte (. und × in 2, 3, 4) werden mit den bei der „Leerbewegung“ erhaltenen Frequenzwerten korrigiert. Die korrigierten Werte (⊙ und ⊗) stellen die Reaktion des Organs auf die Potentialänderungen dar, denen das Organ bei seinem „Transport“ durch das Feld des Fisches II ausgesetzt ist. B Fisch II um 180° in der Dorsoventralachse gedreht. × und . unter 5: Frequenzen in Anwesenheit des Fisches II. Werte unter 6: Frequenzen in Abwesenheit des Fisches II. Waagrecht gestrichelte Linien in A und B: „eigentliche Spontanfrequenz“ (s. Text)

lichen Spontanfrequenz“ aus nach oben (positives Vorzeichen) bzw. nach unten (negatives Vorzeichen) aufgetragen.

Bei 3 und noch stärker bei 2 liegen die *beiden* Werte für die Spontanfrequenz unter dem Niveau der „eigentlichen Spontanfrequenz“. Der Grund kann in einer Verschiebung der Spontanfrequenz während der Versuchsdauer liegen. In anderen gleichartigen Versuchen trat dies nicht auf.

Abb. 8 B zeigt denselben Versuch mit demselben Rezeptor (Spontanfrequenz hat sich etwas erhöht), nachdem die Forelle 180° um die Dorsentralachse gedreht war: wird der Rumpf des Welses von der Schwanzflosse der Forelle weggebogen, so reagiert das Organ mit Frequenzerniedrigung; wird er zum Forellenschwanz hingebogen, so ergibt sich eine Frequenzerhöhung. Die korrigierten Werte (\odot und \otimes unter 5) liegen wiederum in der Weise über und unter dem Niveau der Spontanfrequenz, wie es die bei den Bewegungen auftretenden Potentialschwankungen erwarten lassen.

III. Die Wechselstromfelder der atmenden Fische

Komplizierter werden die Potentialverhältnisse, wenn die Fische II atmen. Die rhythmischen Atembewegungen (alternierendes Öffnen von Maul- und Kiemenspalten) sind begleitet von ebenso rhythmischen Potentialänderungen in der Umgebung von Maul- und Kiemenspalten.

Die Atemfrequenz sowie der zeitliche Ablauf der einzelnen Atembewegungen ist von Fisch zu Fisch nach Aufwachen aus der Betäubung etwas verschieden. Beide Parameter ändern sich im Verlauf des Aufwachens: die Frequenz sowie die Amplitude der Bewegung (etwa Öffnungswinkel des Mauls und der Kiemenspalten) und die gleichzeitigen Potentialschwankungen sind anfangs klein und werden dann kontinuierlich größer, um schließlich einen ungefähr konstanten Endwert zu erreichen. In dieser Phase wurden die Versuche ausgeführt. Die genannten Größen ändern sich auch unter natürlichen Bedingungen. Sie sind abhängig vom Sauerstoffangebot und dem Sauerstoffverbrauch des Fisches.

Im Moment, in dem der Fisch das Maul geschlossen hat, besteht keine Potentialdifferenz zwischen einem Punkt vor dem Maul und einem vom Fisch entfernten Punkt. Öffnet er das Maul, so wird der Punkt vor dem Maul negativ. Vor den Kiemenspalten hingegen spielt sich folgendes ab: bei geschlossenen Kiemen (also zu dem Zeitpunkt, an dem das Maul offen ist), ist die Region vor dem Kiemenspalt positiv gegen einen fernen Punkt, öffnen sich die Kiemen, geht das Potential gegen 0 (keine Differenz gegenüber entferntem Punkt) und meist darüber hinaus ins Negative.

Das zeigt die obere Hälfte der Abb. 9: Zur simultanen Ableitung dieser Potentialschwankungen befand sich eine Elektrode 3 mm vor dem Maul (A) und eine zweite 3 mm vor dem Kiemenspalt (B); sie registrierten synchron die Potentialdifferenzen an diesen beiden Stellen gegenüber einem entfernten Punkt (e, geerdete Randzone des Präparierbeckens). In dem Moment, in dem das Maul offen ist, wird dort ein negatives Potential abgeleitet und gleichzeitig an den — geschlossenen — Kiemen (B-e) ein positives Potential.

Da sich die Einzelschwankungen in Gegenphase befinden (vgl. A-e und B-e), ist die Potentialschwankung A-B etwa doppelt so groß wie die beiden einzelnen Schwankungen.

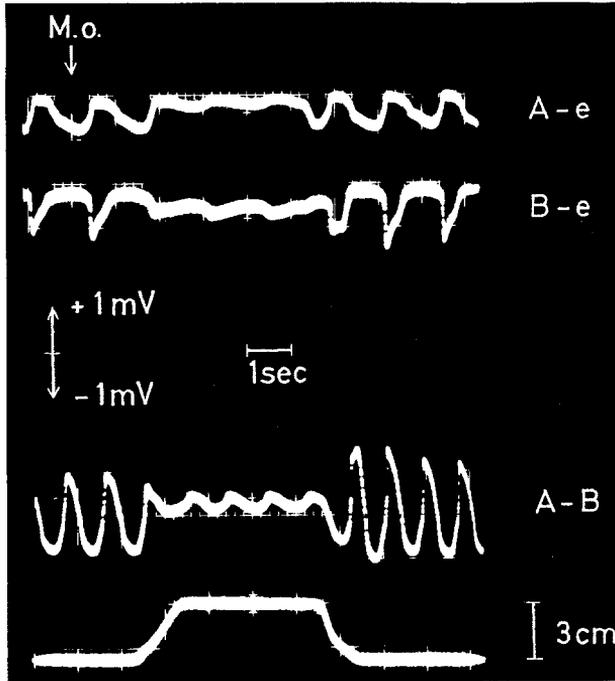


Abb. 9. 1., 2. Zeile: Simultane Ableitung des Potentials in Nähe des Mauls (*A*) und des Kiemenspaltes (*B*) eines 20 cm langen Welses gegen einen entfernten Punkt (*e*). Zur Ermittlung der O-Linie wurde der Fischkopf von beiden Ableitelektroden vorübergehend entfernt (mittleres Drittel des Überlaufs). 3. Zeile: Ableitung *A-B* unter denselben Bedingungen. 4. Zeile: Aufzeichnung der Bewegung des Fischkopfes während der Ableitung *A-B* (Strahl nach oben: Fisch wird von Elektroden entfernt). Sie gilt sinngemäß auch für die Ableitung *A-e* und *B-e*. *M.o.*: zu diesem Zeitpunkt ist der Mund geöffnet, die Kiemen geschlossen

IV. Die Reaktion der small pit organs auf die Wechselstromfelder

Auf diese die Atembewegung begleitenden Potentialschwankungen reagieren die small pit organs eines in der Nähe befindlichen Welses. Im Versuch der Abb. 10 betrug die Entfernung zwischen der Maulregion und dem Elektrozeptror bzw. der Kiemenregion und dem Elektrozeptror 1 cm. In der Mitte dieser Strecke wurden die Potentiale *A-e* und *B-e* abgegriffen (für Ableitung *A-e*, vgl. Abb. 1); die von der Elektrode registrierte Amplitude des Potentials ist also weit größer als die, die den Reziptror erreicht. Noch bei einer Entfernung von 4 cm konnte ein Einfluß der die Atembewegung begleitenden Potentiale auf die Frequenz sichergestellt werden, darüber hinaus nicht mehr.

Ein weiterer Versuch sollte die Frage beantworten, auf welche Komponente die Organe stärker ansprechen, wenn sich Fisch I und II ein-

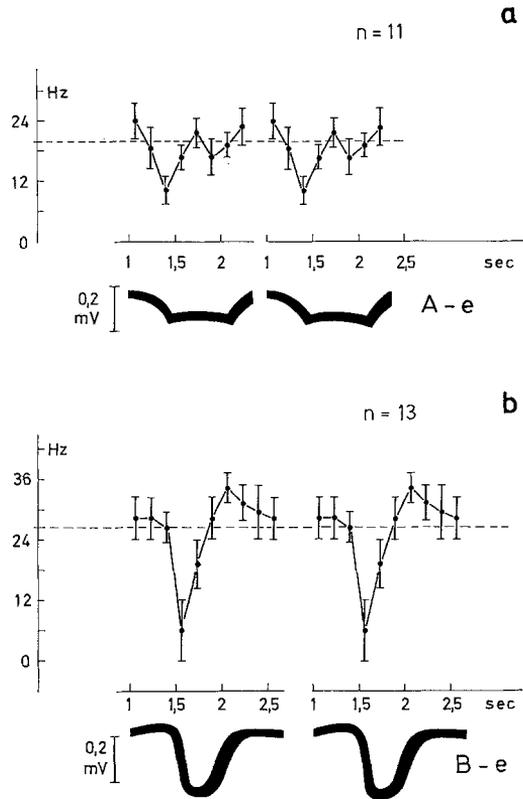


Abb. 10 a und b. Die bei der Atmung vor dem Mund (a) und der Kiemenöffnung (b) des Fisches II auftretenden Potentialschwankungen (*A—e*, bzw. *B—e*) lösen Frequenzänderungen im Rezeptor des Fisches I aus (Abstand Rezeptor—Maulöffnung bzw. Kiemenöffnung: 1 cm). In a und b wurde von verschiedenen Rezeptoren abgeleitet. In a sind die Frequenzänderungen während 11, in b während 13 voller Perioden der rhythmischen Potentialschwankungen (*A—e*, *B—e*) ausgewertet; senkrechte Balken: σ . Um zu veranschaulichen, wie die Frequenz rhythmisch um den Spontanwert (gestrichelte Linien) schwankt, wurden die gemittelten Frequenzverläufe zusammen mit den Potentialschwankungen zweimal nebeneinander aufgetragen

ander nähern: auf die Potentialdifferenzen im Gleichstromfeld des Fisches II (vgl. Abb. 5—7) oder auf dessen Atempotentiale:

Der Fisch II (Wels) wurde zunächst in der Phase, in der er nach der Betäubung noch nicht atmete, wie früher zum small pit organ des Fisches I hin und von ihm weg bewegt. In Höhe des Organs lagen die Kiemen des Fisches II. Die Potentialänderungen in der Nähe des Organs wurden gleichzeitig mit der afferenten Impulsfrequenz registriert, und deren Werte vor und während der Bewegung wie früher ausgewertet. Sie sind

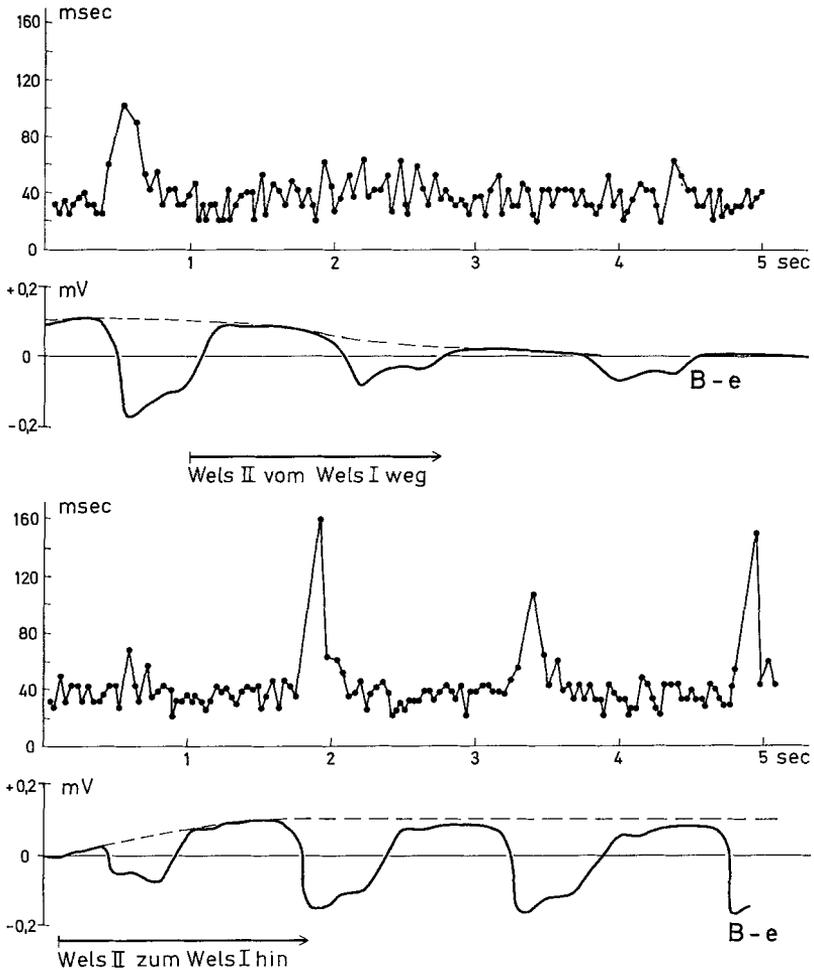


Abb. 11. Reaktion eines small pit organ auf die Entfernung (obere Bildhälfte) und die Annäherung (untere Bildhälfte) der Kiemenregion eines atmenden Fisches II (Wels). Es sind jeweils die zeitlichen Abstände zwischen den aufeinanderfolgenden Impulsen aufgetragen, darunter die gleichzeitig am Rezeptor auftretenden Potentialschwankungen $B-e$ (massive Linien; 0,5 cm vor dem Rezeptor abgegriffen). Jedesmal, wenn das Potential negativ wird, reagiert der Rezeptor mit Frequenzerniedrigung (Zunahme der zeitlichen Abstände zwischen den Impulsen). Gestrichelte Linien: Potentialänderungen, wie sie bei denselben Bewegungen des betäubten Fisches gemessen wurden

in Abb. 7B unter 5 eingetragen. Dieselben Bewegungen wurden nun wiederholt in der Phase, in der der Fisch nach der Betäubung wieder atmete, sich sonst aber noch nicht selbständig bewegte. Das Ergebnis:

a) der Wert des Gleichstrompotentials der Kiemenregion des nicht atmenden Fisches II entspricht demjenigen, der vom (biphasischen) Atempotential in der positiven Phase erreicht wird. Das zeigt Abb. 11: gestrichelt eingezeichnet ist die Potentialschwankung, die während der Bewegung des betäubten Fisches registriert wurde (dazugehörige Frequenzwerte in Abb. 7B, 5); mit massiven Linien eingezeichnet ist das Potential, das einige Minuten später bei derselben Bewegung des nun atmenden Fisches an derselben Stelle B registriert wurde. Formal zumindest scheint das bei der Atmung auftretende Potential durch die Betäubung auf der Höhe seines positiven Maximums „eingefroren“. Die die Atembewegung begleitenden Potentialschwankungen erreichen die 2—3fache Amplitude der bei Bewegung des nicht atmenden Fisches auftretenden Schwankungen. b) Entsprechend diesen Amplitudenverhältnissen — und wohl auch größerer Geschwindigkeit der Änderung des Atempotentials — ist die Impulsfrequenz des Elektrozektors sehr viel mehr beeinflußt von den Atempotentialen als von den Potentialen, die während der Bewegung des betäubten Fisches auftreten. Das zeigen die über den Potentialbildern aufgetragenen Frequenzänderungen: Jedesmal, wenn das Atempotential negativ wird, ist eine deutliche Frequenzerniedrigung (Erhöhung der Impulsintervalle) zu erkennen. Bei der gleichartigen Auftragung der Intervallfolge während der Bewegung des nicht atmenden Fisches II (in Abb. 11 nicht eingetragen) ist kein Einfluß auf die Frequenz erkennbar. Dieser wird erst ersichtlich, wenn die Frequenzen statistisch ausgewertet werden, wie das in Abb. 7B, 5 erfolgt ist.

Diskussion

A. Lissmann und Machin (1963) fanden bei Dressurversuchen an einem Afrikanischen Wels (*Clarias*), daß „as with *Gymnarchus* the threshold is determined only by the mean value (or “d.c. content”) of the field“. Wie Abb. 3 zeigt, ist dieser Befund direkt übertragbar auf ein einzelnes small pit organ.

Sie fanden weiter, daß die zur Auflösung des konditionierten Verhaltensmusters nötige Reizintensität um so höher sein muß, je kürzer der Reiz ist. Auch diese Beziehung ist direkt übertragbar auf den einzelnen Rezeptor (Abb. 2).

Die Abnahme der Reizantwort mit abnehmender Reizdauer und das schlechte zeitliche Auflösungsvermögen sprechen allerdings dafür, daß der adäquate Reiz eher in langsamen Änderungen von Gleichstromfeldern besteht als in so schnellen und kurz aufeinanderfolgenden Potentialsprüngen, wie sie bei den Rechteckreizen auftraten. Auch die auffallend niedrige Leitungsgeschwindigkeit der afferenten Fasern der small pit organs spricht für langsame Potentialänderungen als den

adäquaten Reiz, wenn man davon ausgeht, daß nur dann eine langsame Informationsübermittlung tragbar ist, wenn auch die Ergebnisse langsam ablaufen, über die informiert werden soll. Bei den afferenten Fasern der Mechanorezeptoren des Seitenliniensystems, aus denen die small pit organs sich phylogenetisch entwickelt haben, ist die Leitungsgeschwindigkeit mit 47 m/sec (Karpfen; Laporte, 1971) bzw. 50 m/sec (Forelle; Cragg et al., 1957) weitaus größer. Bei einem Elektrorezeptor — dem „Knollenorgan“ des Mormyriden *Gnathonemus petersii* — ist die Leitungsgeschwindigkeit noch höher, wie sich aus den Abbildungen bei Bennett (1971) ergibt. Das Knollenorgan reagiert auch, im Gegensatz zum ampullären Organ (s. u.), auf den ca. 400 μ sec (Harder et al., 1964) dauernden Ausschlag des elektrischen Organs und besitzt ein hohes zeitliches Auflösungsvermögen bei repetitiver Stimulation (Roth und Szabo, in Vorbereitung). Denselben Unterschied weisen das Knollenorgan von *Gnathonemus petersii* und das ampulläre Organ zumindest des Zwergwelses auch in ihrer Latenzzeit zwischen Reiz und Antwort auf. Beim Knollenorgan liegt sie unter 1 msec, beim ampullären Organ bei 5 bis 40 msec (Roth, in Vorbereitung).

Die Tatsache, daß bei *Gymnarchus niloticus* ein ähnliches Dressurergebnis wie beim Wels erzielt wurde (Machin und Lissmann, 1960) spricht dafür, daß auch bei ihm allein die ampullären Organe“ („type A organ“; Szabo, 1965) für den Empfang fremder elektrischer Felder verantwortlich sind.

Bei Gymnotiden und Mormyriden reagieren die Elektrorezeptoren des ampullären Typs nicht auf die selbsterzeugten Felder (Roth, 1967; Suga, 1967; Szabo, 1970). Der Grund dafür, daß sie nicht auf die selbsterzeugten Felder reagieren, liegt vermutlich darin, daß diese zu kurzzeitig (s. o., vgl. Abb. 2) bzw. hochfrequent (Zusammenfassung s. Bennett, 1971) sind. Andererseits kann gerade diese Unempfindlichkeit gegenüber dem eigenen Feld eine Spezialisierung auf fremde (niederrfrequente) Felder darstellen: Die Codierung solcher fremder Felder wird von der Reaktion auf das eigene Feld nicht gestört.

Gnathonemus lernt zwischen einem Metallstab und einem Plastikstab auch dann zu unterscheiden, wenn sein elektrisches Organ ausgeschaltet ist (Belbenoit, 1970). Es ist wahrscheinlich, daß er die Stäbe nicht mehr aufgrund ihrer Leitfähigkeit unterscheiden kann, sondern aufgrund eines elektrischen Feldes, das sich zwischen dem Metallstab und dem umgebenden Wasser herstellt. Die Reaktion ampullärer Organe auf solche Felder wird von Bennett (1967) für *Gymnotus* beschrieben und kann auch beim small pit organ des Zwergwelses beobachtet werden (Roth, unveröffentlicht). Parker und van Heusen (1917) zeigten, daß die elektrischen Felder, die beim Eintauchen von Metallstäben in ein Aquarium auftreten,

spontane Flucht- oder Beutefangbewegungen bei darin befindlichen Zwergwelsen auslösen.

B. Die beschriebenen Gleichstromfelder wurden nur bei 80% der betäubten Tiere gefunden. Bei 20% wurden „abnorme Felder“ (s. S. 8) gemessen. Daß es die ersteren sind, die auch unter natürlichen Bedingungen vorkommen (wenn der Fisch gerade keine oder geringe Atembewegungen ausführt), dafür sprechen, neben ihrem großen prozentualen Anteil folgende Punkte:

a) daß sie (im Gegensatz zu den abnormen Feldern) konstant in Polarität und Feldstärke waren;

b) daß die beschriebenen abnormen Felder besonders häufig bei Forellen beobachtet wurden, die nicht mehr aus der Betäubung aufwachten.

Vermutlich sind die elektrischen Felder nicht nur den hier zufällig verwendeten Arten *Ictalurus nebulosus*, *Tinca tinca* und *Salmo gairdneri* eigen, sondern eine allgemeine Eigenschaft von Süßwasserfischen. Wodurch sie erzeugt werden, ist noch unbekannt. Wie die oben erwähnten Ausnahmefälle jedoch zeigen, können die Felder in der Nähe des Mauls und der Kiemenöffnung gleichartig gegenüber einem entfernten Punkt gepolt sein, und ein Feld kann ohne das andere auftreten: diese Beobachtungen sprechen dafür, daß jedes Feld von einer eigenen „Batterie“ erzeugt wird.

Das Feld in der Nähe des Rumpfes und der Schwanzflosse wurde mit Hilfe der Elektrozeporen registriert. Diese reagieren auf Annäherung (Entfernung) des Rumpfes und der Schwanzflosse in allen Versuchen wie auf die Annäherung (Entfernung) der Kiemen. (Dabei ist es gleichgültig, ob die Ventral-, Dorsal- oder Lateralseiten des Rumpfes zum Organ hin gewendet sind.) So ergibt sich insgesamt für den nicht oder schwach atmenden Fisch das Modell eines Dipols; die Maulöffnung ist negativ; der Rumpf von Kiemenöffnung bis Schwanzflosse positiv; die Transversalebene, die den Fischkopf auf etwa halber Höhe zwischen Kiemenöffnung und Augen durchschneidet, entspricht der Äquipotentialfläche mit dem Potential Null. In dieser Ebene tritt in lateraler Richtung kein Potentialgefälle auf. (Ausgespart, weil nicht untersucht, sind von diesem Bild die ventrale und dorsale Richtung der Transversalebene.)

Es bleibt offen, welcher Zusammenhang zwischen den Gleichspannungsfeldern des betäubten (oder nicht bzw. schwach atmenden) Fisches und den Feldern besteht, die die Atembewegung begleiten. Nach den vorliegenden Ergebnissen sieht es so aus, als stellten die Gleichspannungsfelder des betäubten Fisches lediglich eine fixierte Phase des Wechselspannungsfeldes des atmenden Fisches dar (vgl. Abb. 11). Allein vom Öffnungsgrad der Mund- und Kiemenpalten hängt allerdings die Phase

nicht ab; das zeigen Versuche, in denen Maul und Kiemen des betäubten Fisches künstlich unterschiedlich weit geöffnet wurden.

Die Elektrosensibilität ihrer Lorenzinischen Ampullen befähigt Haie und Rochen, eine 15 cm lange Scholle anhand des elektrischen Feldes, das von ihr ausstrahlt, aus 15 cm Entfernung zu lokalisieren (Dijkgraaf und Kalmijn, 1966; Kalmijn, 1971). Auch Welse können nach den vorliegenden Befunden Artgenossen und andere Fische (Räuber? Beute?) aufgrund deren elektrischer Felder wahrnehmen. Aus vorläufigen Experimenten ergibt sich darüber hinaus: Elektrische Felder gehen auch von toten Fischen und Verletzungen aus und werden von den Rezeptoren registriert. Dies kann bei der Lokalisation von Nahrung eine Rolle spielen.

Die bei der Verbiegung des Welsrumpfes auftretende Frequenzänderung wirft neue Fragen auf: a) Tritt sie auch bei natürlichen Schwimmbewegungen des Welses auf? b) Wenn ja, welche Information liefert sie dem Wels? Szabo (1970) stellt bei den ampullären Elektrorezeptoren auf der rüsselartig verlängerten Unterlippe von *Gnathonemus* ebenfalls einen Zusammenhang zwischen Bewegung und Frequenz der afferenten Impulse fest und diskutiert eine propriorezeptorische Funktion. Diese Funktion kann bei Welsen vorläufig nicht ausgeschlossen werden. Wenn sie vorhanden ist, dann erfüllen die small pit organs zwei Aufgaben. Der in Abb. 8 dargestellte Versuch zeigt, daß tatsächlich beide Aufgaben gleichzeitig erfüllt werden können, und zwar ohne daß das Vorhandensein des einen Reizes die Empfindlichkeit des Organs auf den Reiz der anderen Qualität beeinträchtigt.

Literatur

- Belbenoit, P.: Conditionnement instrumental de l'électroperception des objets chez *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei, Pisces). Z. vergl. Physiol. **67**, 192—204 (1970).
- Bennett, M. L. V.: Mechanisms of electroreception. In: Lateral line detectors, p. 313—393. Bloomington: Indiana Univ. Press 1967.
- Bennett, M. L. V.: Electroreception. In: Fish physiology, vol. V, Sensory systems and electric organs. New York and London: Academic Press 1971.
- Cragg, B. G., Thomas, P. K.: Relation between velocity, diameter and internodes of trout nerve. J. Physiol. (Lond.) **136**, 606—614 (1957).
- Dijkgraaf, S.: Electroreception in the catfish, *Amiurus nebulosus*. Experientia (Basel) **24**, 187—188 (1968).
- Dijkgraaf, S., Kalmijn, A. J.: Versuche zur biologischen Bedeutung der Lorenzinischen Ampullen bei den Elasmobranchiern. Z. vergl. Physiol. **53**, 187—194 (1966).
- Harder, W., Schief, A., Uhlemann, H.: Zur Funktion des elektrischen Organs von *Gnathonemus petersii* (Gthr. 1862) (Mormyriiformes, Teleostei). Z. vergl. Physiol. **48**, 302—331 (1964).
- Hatai, S., Norubu, A.: The responses of the catfish, *Parasilurus asotus*, to earthquakes. Proc. Imp. Acad. Japan. **8**, 375—378 (1932).
- Krajew, A. P.: Grundlagen der Geoelektrik. Berlin: VEB Verlag Technik, 1957.

- Laporte, Y. J.: Conduction in lateral line nerves of carp. *J. gen. Physiol.* **35**, 343—360 (1951).
- Lissmann, H. W., Machin, K. E.: Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). *Nature (Lond.)* **199**, 88—89 (1963).
- Machin, K. E., Lissmann, H. W.: The mode of operations of the electric receptors in *Gymnarchus niloticus*. *J. exp. Biol.* **37**, 801—811 (1960).
- Parker, G. H., Heusen, A. P. van: The responses of the catfish, *Amiurus nebulosus*, to metallic and non-metallic rods. *Amer. J. Physiol.* **44**, 405—420 (1917).
- Roth, A.: Propriétés fonctionnelles et morphologiques des différentes organes de la ligne latérale des Mormyridés. *J. Physiol. (Paris)* **59**, 486 (1967).
- Roth, A.: Elektrische Sinnesorgane beim Zwergwels *Ictalurus nebulosus* (*Amiurus nebulosus*). *Z. vergl. Physiol.* **65**, 368—388 (1969).
- Roth, A.: Zur Funktionsweise der Elektrozeporen in der Haut von Welsen (*Ictalurus*): Der Einfluß der Ionen im Süßwasser. *Z. vergl. Physiol.* **75**, 303—322 (1971).
- Suga, N.: Electrosensitivity of specialized and ordinary lateral line organs of the electric fish *Gymnotus carapo*. In: Lateral line detectors, p. 396—409. Bloomington: Indiana Univ. Press 1967.
- Szabo, T.: Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the gymnotidae, mormyridae and gymnarchidae. *J. Morph.* **117**, 229—250 (1965).
- Szabo, T.: Über eine bisher unbekannte Funktion der sog. ampullären Organe bei *Gnathonemus petersii*. *Z. vergl. Physiol.* **66**, 164—175 (1970).
- Wachtel, A. W., Szamier, R. B.: Special cutaneous receptor organs of fish. IV. Ampullary organs of the nonelectric catfish, *Kryptopterus*. *J. Morph.* **128**, 291—308 (1969).

Dr. Anton Roth
Zoologisches Institut
der Universität München
D-8000 München 2
Luisenstraße 14
Deutschland