

Elektrische Fische: Signalerzeugung & Rezeption

Funktion, Aufbau und Einsatz elektrischer Organe



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DARMSTADT

Schriftliche Ausarbeitung

Die vorliegende schriftliche Ausarbeitung entstand im Rahmen der Vorlesung:

Anatomie der Wirbeltiere

Sommersemester 2008
Technische Universität Darmstadt

Verantwortlicher Dozent:
Dr. Torsten Roßmann
Biotechnik-Zentrum, TU Darmstadt

Verfasst von:

Otto Schlappal

1153477 | Dipl.-Informatik | 12. Semester

Andreas Schwarzkopf

1201387 | Dipl.-Informatik | 10. Semester

Jan Trautmann

1200362 | Dipl.-Informatik | 10. Semester

Tag der Abgabe: 31. Juli 2008

Elektrische Fische

Inhaltsverzeichnis

Förmliche Erklärung	3
Einleitung	4
Physikalische Grundbegriffe	5
Elektrische Fische.....	6
Stark elektrische Fische	7
Schwach elektrische Fische	7
Pulsfische („Knatterer“)	8
Wellenfische („Summer“)	8
Bau und Funktion der elektrischen Organe	9
Die Elektrocyte als funktionelle Grundeinheit	9
Das Elektrolax	10
Elektrorezeption.....	11
Ampulläre Rezeptoren.....	11
Lorenzinische Ampullen.....	12
Tuberöse Rezeptoren.....	12
Elektroortung	13
Passive Elektroortung	13
Aktive Elektroortung	13
Elektrokommunikation.....	15
Jamming Avoidance	17
Zusammenfassung	19
Literaturverzeichnis	20
Abbildungsverzeichnis.....	21

Förmliche Erklärung

Wir versichern hiermit gegenüber dem veranstaltenden Institut der Technischen Universität Darmstadt, dass die vorliegende schriftliche Ausarbeitung selbstständig und nur unter Zuhilfenahme der im Literatur- und Abbildungsverzeichnis genannten Quellen angefertigt wurde.

Zitate und übernommene Ausführungen innerhalb der Ausarbeitung sind als solche deutlich kenntlich gemacht.

Darmstadt, den _____

Otto Schlappal

Darmstadt, den _____

Andreas Schwarzkopf

Darmstadt, den _____

Jan Trautmann

Einleitung

In der vorliegenden Ausarbeitung sollen alle wichtigen Aspekte zum Thema elektrische Fische kompakt zusammengefasst und nach Themengebieten geordnet erläutert und schließlich in Zusammenhang gebracht werden. Ziel der Ausarbeitung ist es, dem Leser die elektrischen Fische näher zu bringen und verständlich darzustellen, wie es diesen Fischen möglich ist, elektrische Impulse zu erzeugen, zu detektieren und welchen Nutzen sie daraus ziehen.

Elektrische Fische sind in der Lage, durch speziell ausgebildete Organe (*elektrische Organe*, *Elektroplax*) elektrische Ladungen zu erzeugen. Diese können teilweise beachtliche Spannungen und Stromstärken erzeugen und somit zur Verteidigung oder Jagd eingesetzt werden. Die sogenannten „stark elektrischen Fische“ waren bereits sehr früh, im 18. Jahrhundert, in der Wissenschaft bekannt und es gelang aufgrund der enormen Stromstärken „ohne moderne wissenschaftliche Apparate [...] das Phänomen der Bioelektrizität nachzuweisen“ ([TS93], S. 1). Seit 1951 rücken die zu dieser Zeit von Lissmann entdeckten schwach elektrischen Fische in den Fokus der Wissenschaft.

Schwache elektrische Impulse, kontinuierlich ausgesandt, helfen diesen Fischen bei der Detektion und Lokalisation anderer Objekte und Fische und erlauben bisweilen sogar eine individuelle Erkennung und die bidirektionale Kommunikation.

Zu Beginn werden wir die elektrischen Fische in die zwei formlosen Gruppen, die „stark“ und „schwach“ elektrischen Fische gliedern, und deren Unterscheidungsmerkmale aufzeigen, sowie uns mit der Fragestellung beschäftigen, wozu die erzeugten elektrischen Spannungen von den jeweiligen Fischarten verwendet werden.

Anschließend wird der Aufbau und die Funktionsweise der elektrischen Organe, vornehmlich der *Elektrocyten* als funktionelle Grundeinheiten des Elektroplax, sowie die Elektrorezeptoren beschrieben und es wird dargestellt, wie die elektrischen Spannungen genau erzeugt und detektiert werden.

Abschließend werden wir uns mit der Elektroortung und der Elektrokommunikation beschäftigen und werden damit zwei interessante Einsatzgebiete der von schwach elektrischen Fischen erzeugten Spannungsfelder näher betrachten.

Physikalische Grundbegriffe

Spannung

Die Spannung ist die Antriebsgröße des elektrischen Stroms und wird in der Einheit Volt (V) angegeben. Die Spannung beschreibt dabei immer eine Potentialdifferenz verschiedener Raumpunkte zueinander, die aufgrund einer unterschiedlichen Ladungsverteilung vorliegt.

Strom

Strom bezeichnet den Transport von Ladung und wird in der Einheit Ampere (A) angegeben. Der Amperewert beschreibt die Anzahl der bewegten Ladungseinheiten, die pro Zeiteinheit einen bestimmten Leiterquerschnitt durchfließen.

Widerstand

Der Widerstand ist eine elektrische Kenngröße die in der Einheit Ohm (Ω) gemessen wird, und ist im engeren Sinne ein Proportionalitätsfaktor. Fasst man R in einem bestimmten Fall nicht als Funktion anderer Parameter, sondern als konstanten Koeffizienten auf, beschreibt er das Verhältnis von Spannung und Strom im Ohmschen Gesetz: $U [V] = R [\Omega] * I [A]$

Kapazität

Die Kapazität ist eine Kenngröße, welche die Speicherfähigkeit elektrischer Energie eines Bauteiles beschreibt. Die Kapazität wird in der Einheit Farad (F) gemessen und ist der Quotient aus gespeicherter Ladung und angelegter Spannung.

Elektrisches Feld

Ein elektrisches Feld beschreibt einen Raum, in dem eine Kraft auf geladene Teilchen ausgeübt wird. Da die ausgeübte Kraft in jedem Raumpunkt eine Richtungskraft ist, ist ein elektrisches Feld ein Vektorfeld. Es wird in der Einheit Volt pro Meter angegeben.

Feldlinien

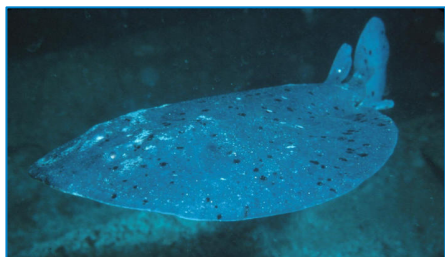
Feldlinien dienen der Darstellung des elektrischen Feldes. Sie verbinden Raumpunkte unterschiedlicher Potentiale. Entlang der Feldlinien herrscht eine konstante Stromstärke.

Isopotentiallinien

Isopotentiallinien sind das Gegenstück zu den Feldlinien, da sie Punkte des Raumes verbinden, welche die gleichen Spannungen besitzen. Ladungen können also entlang der Isopotentiallinien ohne Kraftaufwand verschoben werden. Isopotentiallinien verlaufen immer senkrecht zu den Feldlinien.

Elektrische Fische

Unter den elektrischen Fischen versteht man eine ganze Reihe verschiedener Fischarten, die mit Hilfe besonderer elektrischer Organe in der Lage sind, Stromstöße verschiedener Stärken zu erzeugen. Die erzeugten Spannungen liegen bei vielen Fischarten im Bereich weniger Volt oder gar Millivolt, erreichen im Extremfall jedoch Werte von bis zu 800 Volt und rund 50 Ampere. Die aus diesem Grund wahrscheinlich bekanntesten Vertreter der elektrischen Fische sind der Zitterrochen (*Torpedinidae*), der südamerikanische Zitteraal (*Electrophorus electricus*) und der afrikanische Zitterwels (*Malapteruridae*).



▲ Abb. 1: Zitterrochen
(Torpedinidae)



▲ Abb. 2: Zitterwels
(Malapteruridae)



▲ Abb. 3: Zitteraal
(*Electrophorus electricus*)

Weniger populär sind die in der Wissenschaft umso bekannteren Nilhechte (*Mormyridae*), die nur schwache Spannungen erzeugen. Im Gegensatz zu den predatorischen oder defensiven Absichten der Zitterrochen, -welse und -aale nutzen Nilhechte die erzeugte Spannung zur Elektrolokation bzw. Elektroortung und der Elektrokommunikation. Sie nutzen zur Rezeption der geringen erzeugten Spannungsfelder spezielle Sinnesorgane, sogenannte Elektrozeporen, welche im Kapitel „Elektrozeporen“ näher beschrieben werden. Ein bestimmter Rezeptortyp wurde sogar nach dem Vorkommen bei den Nilhechten als *Mormyromast* bezeichnet (vgl. [LB00], S1).

Entsprechend der erzeugten Spannungen kann man eine erste – wenn auch unscharfe Trennung – der elektrischen Fische vornehmen, nämlich die „stark elektrischen“ und die „schwach elektrischen Fische“. Je nach Fall bleibt einem selbst die Zuordnung in eine der beiden Gruppen überlassen, im Folgenden sollen jedoch einige Vertreter genannt werden, um einen ersten Eindruck zu vermitteln:

Vertreter der stark elektrischen Fische¹

Zitterrochen (Torpedinidae) 38 Arten	[50V, bis zu 50 A]
Zitterwelse (Malapteruridae) 2 Arten	[350V]
Zitteraale (Electrophoridae) 1 Art	[800V]
Himmelsgrucker (Uranoscopidae) (nur wenige elektrische Arten)	[5V, mehrere A]

Vertreter der schwach elektrischen Fische¹

Rochen (Rajidae) ca. 100 Arten	[4V]
Nilhechte (Mormyriiformes) ca. 190 Arten	[1-5V]
Messeraale (Gymnotiformes) über 100 Arten	[1V]

¹ aus [LB00], S. 1

Die gleichzeitige Entladung vieler Elektrocyten wird auch EOD genannt:

Electric Organ Discharge oder *elektrische Organentladung*. Die Form der Entladungskurve kann zur weiteren Unterteilung der Fische herangezogen werden und wird uns später bei der Elektrokommunikation ein weiteres mal begegnen, da die Kurvenform in Verbindung mit der zeitlichen Abfolge der EODs als Informationsträger für die Kommunikation fungieren kann (vgl. [LB84] und [LB00]).

Stark elektrische Fische

Bei stark elektrischen Fischen finden elektrische Entladungen nicht kontinuierlich, sondern meist nur nach einem äußeren Reiz statt. Die ausgesandten elektrischen Impulse können sehr stark sein (bis zu 800V) und dienen dem Beutefang, wobei die Beute durch den starken elektrischen Impuls betäubt wird, oder auch zur Verteidigung gegen Feinde sowie bei Kontakt mit Artgenossen.

Die Organentladung am Beispiel des Zitterwels wird in [TS93] beschrieben: „Einzelne Organentladungen bestehen aus monophasischen, am Kopf negativen Impulsen mit einer Dauer von 1,3 ms und einer Amplitude von bis zu 350 V. Bei kleinen Fischen (5 - 60cm) erreichen die Amplituden jedoch nur 25-180 V“. Dabei besitzen stark elektrische Fische meist mehrere elektrische Organe, die alle gemeinsam entladen können, um besonders hohe Spannungen zu erzeugen.

Laut [LB00] ist der Zitteraal (*Electrophorus electricus*) übrigens zur Zeit der einzige bekannte Fisch, der nicht nur starke Stromstöße, sondern auch kleine Spannungsfelder erzeugen kann. Er besitzt hierfür zwei starke Elektroplaxe und ein weiteres elektrisches Organ für geringere Spannungen. Die naheliegende, aber noch nicht nachgewiesene Vermutung ist, dass der Zitteraal neben der Jagd und Verteidigung auch zur aktiven Elektroortung fähig ist.

Schwach elektrische Fische

Schwach elektrische Fische entladen ihre Organe kontinuierlich. Dabei sind die erzeugten Spannungen um einiges niedriger als bei den stark elektrischen Fischen (etwa 1 – 5V). Zusätzlich werden schwach elektrische Fische noch in Pulsfische („Knatterer“) und Wellenfische („Summer“) unterteilt, auf die weiter unten näher eingegangen wird.

Schwach elektrische Fische nutzen die ausgesandten elektrischen Impulse nicht zur Beutejagd oder zur Verteidigung, dafür wären die Impulse auch zu schwach und kaum effektiv, sondern vor allem zur Wahrnehmung ihrer Umwelt und zur Kommunikation untereinander. Dabei bauen die Fische ein elektrisches Feld um sich auf und sind in der Lage, Abweichungen und Störungen innerhalb



▲ Abb. 4: Nilhecht (*Mormyridae*)

dieses Feldes zu detektieren, um so ihre Umwelt wahrnehmen zu können.

Im Unterschied zu stark elektrischen Fischen besitzen schwach elektrische Fische tuberöse Elektrorezeptoren. Diese dienen speziell zur Aufnahme der von den schwach elektrischen Fischen abgegebenen hochfrequenten elektrischen Felder. Mögliche Gründe für diese spezielle Art der Perzeption werden in [LB00, S. 1] genannt: „Viele schwach elektrische Fische leben in trüben, schlammigen Gewässern oder sind nachtaktiv.“

Pulsfische („Knatterer“)

Das von den Pulsfischen generierte elektrische Feld besitzt ein breites Frequenzspektrum, dabei werden die elektrischen Organe in einzelnen Impulsen entladen. Die Pausen zwischen den einzelnen Pulsen sind lang und die Frequenz der einzelnen Entladungen liegt immer unter 100 Hz. Die gesendeten Pulse haben dafür eine relativ hohe Energiedichte und sind in der Regel gerade für die Kommunikation brauchbarer, da sie sich vor dem Hintergrundrauschen anderer elektrischer Entladungen besser abheben (s. [LB00]).

Wellenfische („Summer“)

Wellenfische besitzen eine hohe Entladungsfrequenz, bei der die Organentladung dem Intervall der Periode des Sinus entspricht. Die Pulspausen sind hier sehr kurz und die Frequenzen können innerhalb eines großen Spektrums zwischen 50 – 1800 Hz schwanken. (s. [LB00])

Vermutlich bietet ein kontinuierlicheres Signal eine höhere temporale Auflösung bei der Elektroortung, dürfte aber bei der Elektrokommunikation schneller ins Hintertreffen geraten, da mehr Signale ausgesand werden, die sich überlagern können. Mehr zu diesem Aspekt findet sich im abschließenden Kapitel „Elektrokommunikation“.

Bau und Funktion der elektrischen Organe

Die elektrischen Organe und die von Ihnen ausgesandten Stromimpulse erfüllen vielfältige Funktionen: Sie können der Orientierung und der Kommunikation untereinander dienen, jedoch auch zur Verteidigung und dem Beutefang eingesetzt werden. Eine Einteilung erfolgt anhand der elektrischen Leistung, die die Organe jeweils in der Lage sind zu produzieren: Stark elektrische Organe erzeugen zwischen 5-800V mit Stromstärken von bis zu 50A, während schwach elektrische Organe nur eine Leistung von 1-5V erbringen. Die Impulse der stark elektrischen Organe sind unregelmäßig und werden aufgrund der Stärke der elektrischen Impulse vornehmlich zum Beutefang oder zur Verteidigung benutzt, z.B. eingesetzt von dem marinen Zitterrochen oder dem afrikanischen Zitterwels. Schwach elektrische Organe erzeugen eine stetige Spannung, die den Fischen vor allem zur Orientierung und Detektion dient. Zu nennen wären hier beispielsweise die afrikanischen Nilhechte oder der Rochen. Im Salzwasser ist die maximale Stärke der elektrischen Impulse jedoch eingeschränkt, durch die besonders hohe Leitfähigkeit des Salzwassers könnte sich der Fisch ansonsten selbst verletzen.

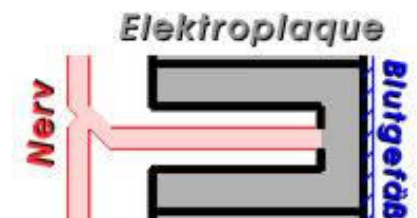
Die elektrischen Grundelemente der elektrischen Organe sind die *Elektrocyten* (oder *Elektroplaques*). Beim Zitterwels sind die Elektrocyten etwa 20-40 μm dick, besitzen einen Durchmesser von ca. 1mm und verlaufen entlang der longitudinalen Achse [TS93, S. 13]. Auch können mehrere elektrische Organe vorhanden sein, der elektrische Aal besitzt beispielsweise drei, die sich bei besonders starken Impulsen gemeinsam entladen [TS93, S. 11].

Die Entstehung der elektrischen Potenziale unterliegt dabei den gleichen Prinzipien wie in Nerven- oder Muskelzellen: Durch selektive Permeabilitätsänderungen der Membranen. Die Stromausbreitung beginnt dabei an einem Ende des Organs, kreuzt anschließend die Haut, setzt sich im Wasser fort und kehrt über entfernte Hautgebiete wieder zum anderen Ende des Organs zurück. Art und Größe der ausgesandten elektrischen Felder unterscheiden sich dabei von Spezies zu Spezies und hängen von der Leistungsfähigkeit der elektrischen Organe (beispielsweise deren Kopplung), der Leitfähigkeit von Muskulatur und Haut und der Impulsfrequenz des Schrittmachers ab.

Als Rezeptoren dienen in der Haut gelegene Organe, deren Rezeptorzellen aus modifizierten Haarsinneszellen bestehen. Sie reagieren ähnlich wie Voltmeter auf Potenzialänderungen der eigens ausgesandten elektrischen Felder und werden in *ampulläre* und *tuberöse Organe* unterschieden.

Die Elektrocyte als funktionelle Grundeinheit

Die Elektrocyten sind die eigentlichen Bausteine der elektrischen Organe, parallel oder seriell angeordnet und hundert- bis gar millionenfach vorhanden. Die Elektrocyten können



▲ Abb. 5: Schema einer einzelnen Elektrocyte

sowohl umgewandelte Muskelzellen als auch myelinisierte Axone sein. Der Aufbau wird in [WG07] beschrieben:

„Die eine (glatte) Seite jeder Platte ist innerviert, die gegenüberliegende papillös ausgebildet und mit Blutkapillaren versorgt“. Die anliegenden Neurone können die glatte Seite auf +50mV umpolen, während die glatte Seite bei -90mV, dem Wert des Ruhepotenzials, verbleibt.

So bildet sich zwischen beiden Seiten eine Potenzialdifferenz von 140mV aus [WG07].

Die Entladung der Elektrocyten wird durch einen in der Medulla liegenden Schrittmacher gesteuert. Deren Funktion ähnelt einem Herzschrittmacher und sie sind zu regenerativen zyklischen Eigenentladungen fähig. Die einzelnen Zellen des Schrittmachers sind durch elektrische Synapsen miteinander gekoppelt, dadurch können Impulse ohne die Mitwirkung eines chemischen Transmitters direkt bidirektional übertragen werden. Fein abgestufte Längen- und Durchmesseränderungen der verbindenden Axone gewährleisten eine Laufzeitkompensation der Impulse.

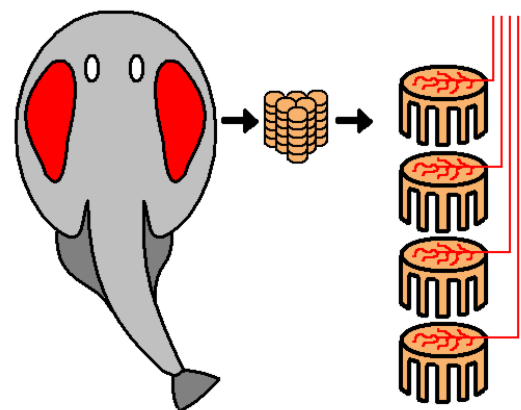
Das Elektroplex

Die Gesamtleistung wird durch die Art der Verschaltung bestimmt: Durch eine serielle Anordnung summieren sich die Potentiale der einzelnen Elektrocyten, während eine parallele Schaltung den resultierenden Strom erhöht, also die Stromstärke bestimmt.

Diese Zusammenschaltung der einzelnen Elektrocyten nennt sich *Elektroplex* und besteht meist aus seriell übereinandergestapelten Elektrocyten von denen mehrere parallel geschaltet sind.

In [LB00, S.1] wird für die Gruppe der Neuweltfische (enthält z.B. alle Aalartigen) folgendes beschrieben:

„Viele der schwach elektrischen Fische leben in trüben, schlammigen Gewässern oder sind nachtaktiv. Die meisten Arten schwimmen mit nahezu steifem, geradem Körper, meist angetrieben durch wellenförmige Bewegung saumartiger After- und Rückenflossen.“ Die Lokomotion erfolgt also über angehängte Flossen, der undulierende Antrieb rückt in den Hintergrund. Die Fische halten somit ihren Schwanzstil gerade, welcher in der Regel das Elektroplex enthält. Das aufgebaute elektrische Feld hat also eine relativ starr ausgerichtete Achse.



▲ Abb. 6: Elektroplex eines Rochens bestehend aus mehreren seriell und parallel geschalteten Elektrocyten

Elektrorezeption

Im Folgenden sollen nun, nachdem im vorigen Kapitel die Erzeugung von elektrischen Feldern bei Fischen dargestellt wurde, auch die unterschiedlichen Arten von Rezeptionsorganen näher erläutert werden, die den Fischen das Wahrnehmen eben jener elektrischen Felder ermöglichen.

Dabei muss beachtet werden, dass das Vorhandensein solcher Organe nicht notwendiger Weise auch an ein Organ zur Erzeugung von elektrischen Feldern geknüpft ist. Wenn ein erzeugendes Organ vorhanden ist, so spricht man von *aktiver Elektrorezeption*. Im Gegensatz dazu gibt es aber noch die *passive Elektrorezeption*, welche in [TS93] wie folgt definiert ist: „Passive Elektrorezeption bedeutet, dass die Tiere elektrische Felder wahrnehmen können, jedoch diese nicht mittels elektrischer Organe selbst erzeugen“.

Bei diesen Feldern kann es sich um äußere elektrische Felder oder um von anderen Tieren erzeugte Felder handeln. Sie können also nicht nur die eigenen Stromfelder erkennen, sondern auch alle anderen erzeugten Potenziale, zum Beispiel „geophysikalische Phänomene, wie Blitze, Erdströme, lokale Feldänderungen vor Erdbeben sowie Felder, die vom erdmagnetischen Feld induziert werden.“ Man vermutet, dass Haie durchaus in der Lage sein könnten sich mit Hilfe ihrer eigenen elektrischen Rezeptoren am Magnetfeld der Erde zu orientieren. (Vgl. [LB84])

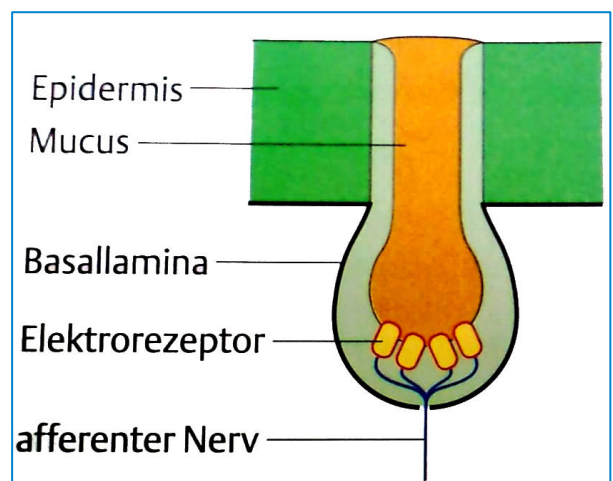
Im Folgenden werden nun zwei Arten von Organen näher vorgestellt. Ihnen gemein ist, dass die in ihnen enthaltenen *Rezeptorzellen* von Haarzellen abgewandelt wurden.

Diese entsprechen in ihrer Funktionsweise einem Voltmeter und messen somit Spannungsunterschiede. Die Organe sitzen in der Haut der Tiere. Nun geht es vor allem darum, Unterschiede in ihrem Aufbau und die daraus resultierenden Unterschiede in der Wahrnehmung herauszuarbeiten.

Ampulläre Rezeptoren

„Ampulläre Rezeptoren kommen bei allen zur Elektrorezeption fähigen Tieren vor.“ [EB01] Diese Rezeptoren haben als wesentliches Merkmal eine lange Röhre. Diese ist mit einer gut leitenden gallertigen Masse, Mucus genannt, gefüllt. Eine Seite der Röhre ist nach außen zur Umwelt hin offen, während die andere Seite abgeschlossen ist. Man könnte sie also mit einem in die Haut hineinragenden Zylinder vergleichen. Die Rezeptorzellen selbst sitzen am Boden der Röhre.

Auf Grund ihrer Bauform, sprechen ampulläre Rezeptoren besonders gut auf niederfrequente Signale an. Daher treten sie auch bei allen Tieren, welche zur Elektrorezeption fähig sind, auf. Sie sind nämlich besonders zum Empfang passiver Signale geeignet, da diese meist von



▲ Abb. 7: Ampullärer Rezeptor

niederfrequenter Natur sind. Als konkretes Beispiel eines ampullären Rezeptors soll hier die Lorenzinische Ampulle bei Haien beschrieben werden.

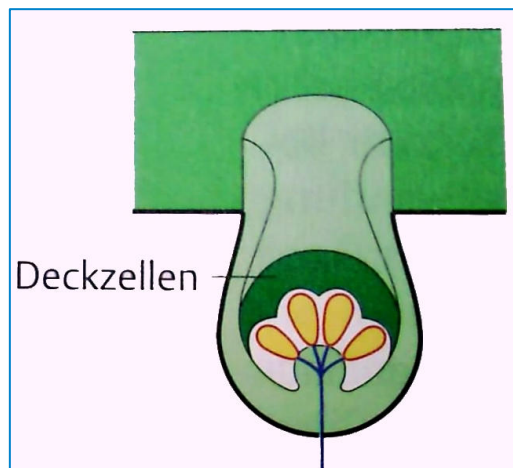
Lorenzinische Ampullen

Die lorenzinischen Ampullen sind von den Seitenlinienorganen abgeleitet. Es handelt sich um elektrische Sinnesorgane. Ihr Aufbau entspricht dem anderer ampullärer Rezeptoren. Die Epidermiseinstülpungen sind bis zu 10cm lang. Diese Länge ist nötig, da der Hai, welcher ja im Salzwasser zu Hause ist, schlechter leitet als seine Umgebung. Dadurch divergieren die elektrischen Felder in ihm und sind nur mit langen „Detektoren“ wahrzunehmen. Bei Süßwasserfischen konvergieren die Felder in ihrem Körper, da sie besser leiten als ihre Umgebung. Daher sind sie dort leichter wahrzunehmen und es werden kürzere Ampullen verwendet.

Die lorenzinischen Ampullen sind mit sekundären Sinneszellen besetzt. Ihre Empfindlichkeit wird durch ihre Länge bestimmt. Die Wand der Ampulle ist so isoliert, dass die Spannung zwischen Mündung und Rezeptorzellen eben über diesen Zellen konzentriert wird. Die Rezeptorzellen entsprechen in ihrem Aufbau denen im Seitenlinienorgan. Es fehlt jedoch die Cupula (gallertige Masse) direkt auf den Sinneszellen. (vgl. [EB02])

Tuberöse Rezeptoren

Tuberöse Rezeptoren dagegen treten nur bei Tieren auf, die zur aktiven Elektrorezeption, im Regelfall der Elektroortung, fähig sind. [LB84] Ihre wichtigste Eigenschaft ist die



▲ Abb. 8: Tuberöser Rezeptor

Detektion schwacher und hochfrequenter Wechselfelder, wie sie in den elektrischen Organen dieser Tiere zur aktiven Ortung und Kommunikation erzeugt werden.

Sie unterscheiden sich im Aufbau maßgeblich dadurch, dass sie nicht nach außen geöffnet sind. Sie „bestehen aus aufgelockertem, stromleitendem Hautgewebe“ [EB01] und eignen sich besonders zur Wahrnehmung hoher elektrischer Frequenzen, wie sie eben gerade von den elektrischen Fischen selbst erzeugt werden (siehe vorangegangenes Kapitel). Sie sind weit weniger empfindlich als ampulläre Rezeptoren.

Auch hier sollen nun zwei Vertreter der tuberösen Rezeptoren genannt werden: Die *Mormyromasten* und *Knollenorgane*. Die Mormyromasten – benannt nach den Nilhechten (*Mormyridae*), in denen sie zuerst entdeckt wurden – reagieren auf Signale, die der Fisch selbst ausgesandt hat. Sie dienen somit der aktiven Elektroortung. Die Knollenorgane dagegen reagieren auf fremde Signale. Sie dienen eher der sozialen Kommunikation und sind ungleich verteilt bzw. eher cranial zu finden [WH68].

Elektroortung

Elektroortung beschreibt die Fähigkeit, durch die Messung von elektrischen Feldern und Signalen Objekte in der näheren Umgebung zu lokalisieren. Man unterscheidet zwei verschiedene Formen, die aktive und die passive Elektroortung. Während bei der passiven Elektroortung die Rezeptoren nur von außen induzierte elektrische Felder detektieren, werden bei der aktiven Ortung die elektrischen Felder selbst erzeugt und Änderungen an diesen eigenen Feldlinien detektiert. Die passive Ortung wird vor allem zur Jagd verwendet, während die aktive Elektroortung vor allem der Orientierung und sicheren Bewegung in meist trüben oder dunklen Gewässern dient.

Passive Elektroortung

Die passive Elektroortung findet über die bereits vorgestellten lorenzinischen Ampullen statt. Diese ermöglichen es schwache elektrische Felder zu orten, um beispielsweise Beutetiere anhand von Muskelbewegungen zu lokalisieren. Haie und Rochen verwenden die passive Elektroortung zum Auffinden von Beutetieren. Die Ortung konnte experimentell für Entfernungen von bis zu einem Meter als sehr präzise gezeigt werden.

Aktive Elektroortung

Die aktive Elektroortung erfolgt durch selbst induzierte elektrische Felder, die der jeweilige Fisch um sich herum aufbaut.

Tritt ein Objekt oder Lebewesen in das induzierte elektrische Feld, wird das elektrische Feld gestört. Dabei verzerrt jedes Objekt in der Umgebung das elektrische Feld, seien es Steine, Fische oder Pflanzen. Ist die Leitfähigkeit des Objektes geringer als die des Wassers, werden die Feldlinien aufgefächert. Besitzt ein Objekt eine höhere Leitfähigkeit, werden die Feldlinien gebündelt.

Diese stattfindende Potenzialänderung wird an den Elektrorezeptoren registriert. Diese sind kleine „Wechselstromdetektoren“ und liegen im Seitenlinienorgan des Fisches.

Das Seitenlinienorgan besteht meist aus einer Rinne, die sich manchmal von der Kopfspitze bis zur Schwanzflosse hindurch zieht. Typischerweise zieht sie sich aber in unregelmäßigen Bahnen vom hinteren Rand der Kiemendeckel bis zum Schwanzstil.

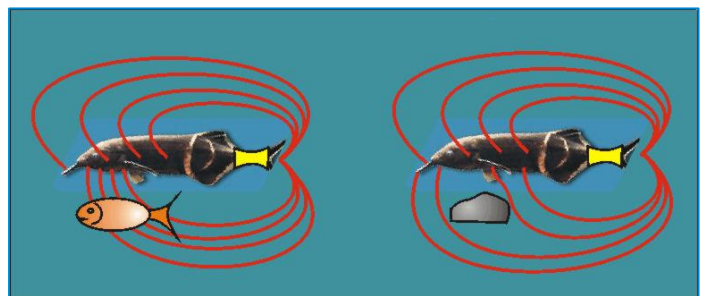


Abb. 9: Aktive Elektroortung eines Nilhechtes

Da sich dadurch die Elektrozeporen ungleichmäßig über die gesamte Körperoberfläche verteilen (und vermehrt am Kopf vorhanden sind), kann die Störquelle mehr oder minder genau lokalisiert werden, denn „da die einzelnen Feldlinien unterschiedlich beeinflusst werden und demzufolge an den Rezeptoren zeitlich differenzierte Erregungsmuster auszulösen.“ ([LB84])

Aufgrund der unterschiedlichen Leitfähigkeit von Objekten, kann selbst anorganisches, totes Material von anderen Lebewesen unterschieden werden. Wie in [WH77] (S.16-17) beschrieben, nimmt die Detektionsrate quadratisch zur Distanz ab und ist bei kleinen Fischen auf wenige Zentimeter, bei großen Fischen bis auf ca. einen Meter begrenzt.

Auch wird beschrieben, dass Fische in der Lage sind die Pulsfrequenz an die äußeren Bedingungen anzupassen und zu variieren, um selbst in Umgebungen mit starken Störgeräuschen weiterhin eine Ortung durchführen zu können.

Diese Aspekte spielen auch im Abschnitt Elektrokommunikation eine Rolle, da natürlich auch die Kommunikation durch die gleichen physikalischen Grundlagen begrenzt wird. (Siehe dazu insbesondere den Abschnitt „Jamming Avoidance“ im nächsten Kapitel.)

Elektrokommunikation

Neben den bereits erwähnten Funktionen, wird das elektrische Organ der schwach elektrischen Fische auch noch zu einer für den Menschen bemerkenswerten sozialen Interaktion genutzt, der Elektrokommunikation. Es handelt sich dabei im Allgemeinen um jegliche Art der Informationsübertragung zwischen zwei Individuen mit Hilfe ihrer elektrischen Organe.

Nicht alle schwachelektrischen Fischarten, die Felder zur Elektrolokation erzeugen können, nutzen dies auch zur gezielten Detektion einzelner Fischarten oder gar zur „echten bidirektionalen Kommunikation“. Dennoch haben viele Arten die Möglichkeit erstaunlich differenzierte soziale Interaktionen über diesen Mechanismus stattfinden zu lassen. Die Palette reicht von der Erkennung anderer Familien und Gattungsarten, Markierungs- und Revierverhalten über die Balzgewohnheiten und Verhaltenssynchronisation (z.B. beim gemeinsamen Ablaichen), bis hin zur Wiedererkennung eines einzelnen Individuums!

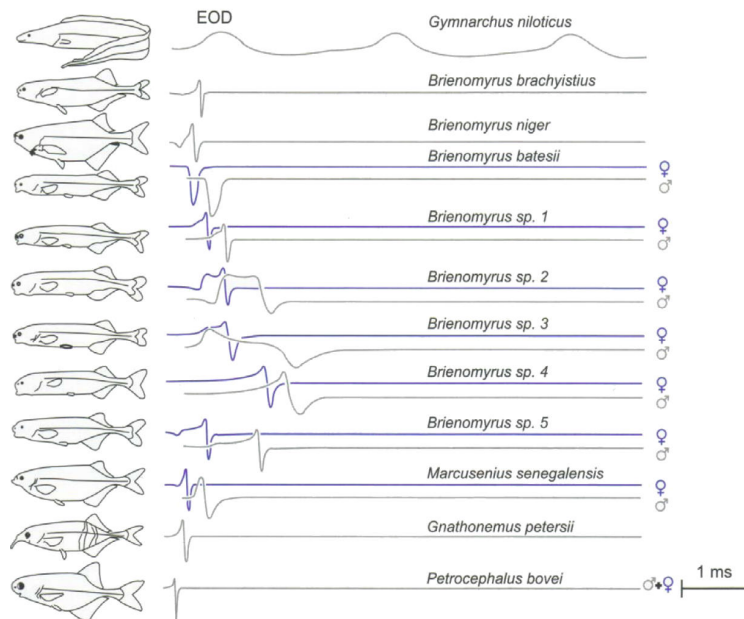
Laut Paintner ist „eine Unterscheidung zwischen bestimmten Individuen bei Fischen erstaunlich weit verbreitet“ und man kann sowohl in eine Erkennung der Verwandtschafts- oder Gruppenzugehörigkeit, als auch in eine „echte Individualerkennung“ differenzieren ([SP98], S. 59). Ebenfalls in [SP98] (S. 60) werden auch einige Gründe für die so weit verbreitete Individualerkennung dargestellt:

1. Individualerkennung hilft bei der Schwarmbildung und Gruppenformation.
2. Die individuelle Erkennung von Reviernachbarn ist vorteilhaft, so weiß der Fisch, wie viele Rivalen es genau gibt und muss nicht mit jedem umherstreifenden Artgenossen kämpfen, sondern kann sich auf die tatsächlichen Konkurrenten konzentrieren, um die relevanten Rangreihenfolgen auszukämpfen.
3. Individualerkennung dient auch als Warnsignal, damit andere das Territorium gar nicht erst betreten und so Kämpfe von vornherein vermieden werden.
4. Beim Ablaichen schwimmen Weibchen immer wieder in ihr eigenes Territorium zurück; daher ist es wichtig für das Männchen das Weibchen erkennen zu können, um es beispielsweise von Laichräubern zu unterscheiden.

Die elektrotechnische Grundlage für den Erkennungsmechanismus ist durch die vielen verschiedenen Impulskurven gegeben, welche bei der Signalerzeugung möglich sind.

Die folgende Abbildung verdeutlicht dabei den Aspekt, dass verschiedene Fischarten absolut unterschiedliche Impulskurven generieren. Der Grundtyp der Impulskurve mag dabei art- und geschlechtsspezifisch sein, dennoch codieren Amplituden und Zeiträume der Signalerzeugung auch individuelle Merkmale.

Die Individualerkennung ist laut Paintner möglich, da „Abgesehen von Temperatur- und Leitfähigkeitseinflüssen [...] die Kurvenform der Entladung eines Individuums über Stunden und Tage sehr stabil und über Wochen und Monate hinweg nur wenig variabel“ ist.



▲ Abb. 10:
Impulskurven verschiedener Fischarten

Paintner vermutet, dass die Fische diese Information nutzen, also sich die individuell relativ konstante Kurvenform zu Nutze machen, um Artgenossen wiedererkennen zu können. Man kann also auch sagen, dass die Konstanz des Kurvensignals als ein weiterer Informationsträger genutzt wird, um Erinnerungen an das detektierte andere Individuum mit der konstanten Kurve zu assoziieren und dass so das eigentliche Erkennen zu Stande kommt.

Eine typische Klasse von EOD-Kurven bilden die verschiedenen tripolaren Entladungskurven, die aufgrund der unterschiedlichen Membraneigenschaften der Elektrocyten entstehen.

„Auf das erste kopfpositive Potenzial P1 folgt ein kurzes kräftiges, kopfnegatives Potenzial N und ein weiteres kopfpositives Potenzial P2. Zwei kopfpositive Potenziale P1 und P2 entstehen dadurch, dass das kritische Schwellenpotenzial der cranialen Elektrocytenmembran schon erreicht und ein Aktionspotenzial ausgelöst wird, noch bevor sich an der caudalen Membran das Ruhepotenzial eingestellt hat.

Die Voraussetzung für die ungleiche Erregungsdauer der beiden Membranen sind unterschiedliche Membraneigenschaften“ [SP98], S. 8

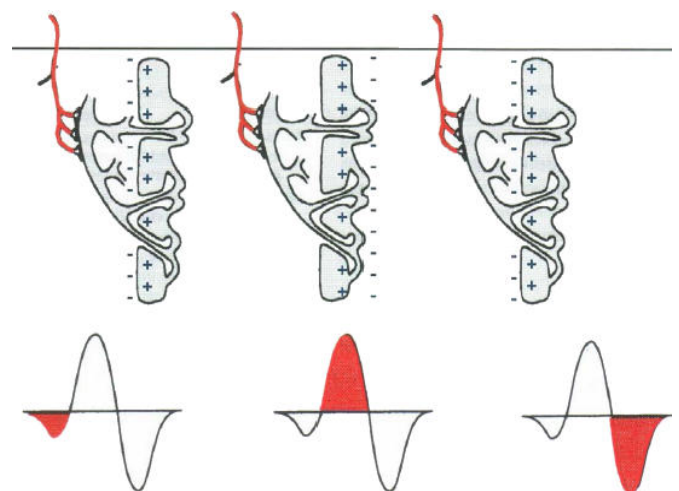


Abb. 11: ▶
Typische triphasische Entladungskurve
Links: cranial, Rechts: caudal

Die elektrosensorischen Grundlagen werden in [SP98] (S. 58) dann ebenfalls untersucht. Um die Individualerkennung durchführen zu können, muss der Fisch in der Lage sein nicht nur grob, sondern sehr genau die Kurvenform des rezeptierten Signals zu differenzieren.

Paintner schließt die Erkennung über die Mormyromasten aus, da diese, als eine spezielle Art eines tubulären Rezeptors, zwar in der Lage sind hochfrequente Signale zu detektieren, allerdings neurologische dazu ausgelegt sind über das Reafferenzprinzip Kopien eigener Signale temporär aus dem Nervensystem abzurufen und so der Detektion eigener und nicht fremder Signale dienen. Knollenorgane, auch spezielle Rezeptoren nach dem tubulären Bauprinzip, können jedoch mit einem afferenten Signal konstanter Laufzeit aufgenommene Signale selbst über die Nerven des Seitenlinienorgans vermitteln, und sind so laut Paintner ideal dazu geeignet, die elektrischen Signale fremden Ursprungs zu detektieren.

Ein weiterer Hinweis darauf, dass gerade diese Rezeptoren für die Kurvenformanalyse verantwortlich sein müssen, findet sich in deren niedrigen Schwellenpotential und der Tatsache, dass bei den von Paintner durchgeführten Tests von den Fischen selbst Schwankungen mit Testsignalen kleinster Amplituden erkannt wurden.

Dennoch ist nicht die Kurvenform alleine für die erfolgreiche Kommunikation verantwortlich. Richard Bauer fand bei der Untersuchung des Kommunikationsverhaltens der Mormyriden in den siebziger Jahren heraus, das „verschiedene Verhaltensweisen mit abgrenzbaren Intervallmustern korrelieren“ ([BB06], S. 4). Die zeitliche Entladungsabfolge der elektrischen Organe, also gerade auch die „Länge der Sendepausen“ werden von den Fischen als informationstragende Einheit genutzt.

Jamming Avoidance

Ein interessanter Aspekt ist die Tatsache, dass Fische ihre Elektrolokation und Elektrokommunikation gegen elektrisches Rauschen, Störgeräusche und insbesondere die relativ starken und gleichfrequentierten elektrischen Signale der Artgenossen absichern müssen. Dazu können sie ihre Pulsgebung aktiv an die wahrgenommene Frequenzsituation anpassen und verschieben einfach ihre selbst erzeugten Signale in einen sicheren Bereich, der eine kollisionsfreie Signalsendung ermöglicht.

Heiligenbrand bezeichnet dies in [WH77], S. 45 als eine Art 'rückkoppelndes Warnsystem':
"JAR acts as an early warning system that shifts the animal's EOD frequency into a safer range long before an approaching conspecific might impair electrolocation abilities."

Die Abkürzung JAR steht hierbei für den beschriebenen Prozess, der die gesendeten Pulsfrequenzen von der aktuellen Empfangssituation abhängig macht, nämlich die "Jamming Avoidance Response" des Fisches.

Außerdem beschreibt Heiligenbrand in [WH77], S. 74 dass eine höhere zeitliche Auflösung der genauen Lokation auch eine höhere EOD Rate erfordert. Eine höhere EOD Rate bedingt jedoch auch ein höheres Störpotential bei der Kommunikation verschiedener Individuen im Nahbereich. Dieses kann bei erhöhter EOD Frequenz nur dann kompensiert werden, wenn die zeitliche Breite des Signals selbst kürzer gefasst wird.

Höhere Feuerraten korrelieren also negativ mit der Pulslänge, um unnötige Probleme bei der Kommunikation mehrerer Individuen zu verhindern. Da bei kurzen Pulsen das

Energiespektrum außerdem auch höher konzentriert abgegeben wird, unterstützt dies zusätzlich die definierte Kommunikation in einer "verrauschten" Umgebung. Heiligenbrand äußert hier die naheliegende Vermutung, dass Pulsfische in der Regel eher ihre elektrischen Organen für soziale Zwecke einsetzen als Wellenfische, da diese ihre Signalerzeugung nicht so optimal zur Kommunikation einsetzen können.

Zusammenfassung

Der „6. Sinn“ der Fische, die Fähigkeit elektrische Felder wahrzunehmen, erweitert die rezeptorischen Fähigkeiten vieler im Wasser lebenden Spezies um eine Dimension, die man sich als Mensch nur schwer vorstellen kann.

Ist zunächst die Funktion des Elektroplax als erzeugendes Organ die scheinbare Meisterleistung, so stellt sich bei genauerer Betrachtung heraus, dass der eigentliche Grund Spannungen zu erzeugen meist nicht primär defensiver oder predatorischer Natur ist.

Die meisten Spezies betreiben über die Erzeugung elektrischer Felder eine aktive Wahrnehmung ihrer Umwelt (*Elektroortung* bzw. *Elektrolokation*) oder kommunizieren gar mit ihren Artgenossen (*Elektrokommunikation*). Dies verlagert den Fokus eigentlich weg von der Erzeugung hin zu den rezeptorischen Möglichkeiten der untersuchten Spezies: Es stellt sich heraus, dass es eine ganze Reihe verschiedener elektrischer Rezeptoren gibt, die sich jedoch grob in zwei „Bauformen“ unterteilen lassen:

Die ampullären Rezeptoren einerseits, welche direkt mit dem Außenmedium in Verbindung stehen und besonders auf die Rezeption niederfrequenter elektrischer Felder ausgelegt sind, wie sie auch in der Regel von anderen Quellen erzeugt werden. Man findet diese ampullären Organe bei vielen Fischen, die eigentlich selbst keine Spannung aufbauen können und damit die sogenannte *passive Elektroortung* betreiben.

Andererseits gibt es noch die tuberösen Rezeptoren, welche speziell auf die Rezeption hochfrequenter Spannungsfelder ausgelegt sind. Spezies, die ein elektrisches Organ (*Elektroplax*) besitzen und selbst Signale zur *aktiven Elektroortung* und Kommunikation erzeugen, besitzen zusätzlich auch diese tuberösen Rezeptoren. Aber nicht nur die Wahrnehmung elektrischer Felder wird bei vielen Spezies über den Einsatz mehrerer verschiedener Rezeptoren ermöglicht, sondern auch bei der Erzeugung ist uns heute wenigstens eine Spezies, nämlich der Zitteraal (*Electrophorus electricus*) bekannt, der mehrere Elektroplax besitzt und damit sowohl starke als auch schwache elektrische Felder erzeugen kann.

Der Themenkomplex „elektrische Fische“ zeigt, dass es andere Sinnesorgane als die dem Menschen zugänglichen gibt, die weitere Informationen und Reize der Umwelt liefern können. Die aktive Elektrolokation ist in gewisser Weise mit dem „aktiven Hören“ der Fledermäuse vergleichbar. Zukünftige Untersuchungen auf diesem Gebiet beschäftigen sich mit der zentralnervösen Weiterverarbeitung der rezeptierten Signale, um vielleicht sogar eines Tages „die Sprache der Fische entschlüsseln zu können“. (z.B. [SP98], [BB06])

Literaturverzeichnis

- [BB06] Baier, Bernd: Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
Elektrokommunikation bei Zwergnilhechten der Gattung Pollimyrus aus dem südlichen Afrika
Regensburg, 2006
- [EB01] Elke Brechner (Redaktion)
Kompaktlexikon der Biologie: in drei Bänden (Band I)
Heidelberg; Berlin: Spektrum, Akademischer Verlag 2001
ISBN 3-8274-1041-X
- [EB02] Elke Brechner (Redaktion)
Kompaktlexikon der Biologie: in drei Bänden (Band II)
Heidelberg; Berlin: Spektrum, Akademischer Verlag 2002
ISBN 3-8274-1040-1
- [JM06] Jürgen Markl (Herausgeber)
Biologie, 7. Auflage
Spektrum Akademischer Verlag, 2006
ISBN-13: 978-3-8274-1630-8
- [KL06] Seminarfolien des Seminars
„Sinnesorgane, Sinneszellen, Sinnesleistungen – Elektroortung unter Wasser“
Kathrin Leppek, Uni Heidelberg am 13.12.2006
Dozent: Prof. Stephan Frings
- [LB00] Lexikon der Biologie in fünfzehn Bänden
Fünfter Band: Elektivitätsindex bis Flitterzellen
Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, 2000
ISBN: 3-8274-0330-8
- [LB84] Lexikon der Biologie in acht Bänden
Verlag Herder Freiburg im Breisgau, 1984
ISBN: 3-451-19643-3
- [SP98] Stephan Josef Paintner: Dissertation
Elektrosensorische Grundlagen der Impulskurvenformanalyse für die Individualerkennung bei Pollimyrus adspersus.
Signatur der Deutsche Nationalbibliothek Frankfurt am Main: 1998 A 33701
- [TS93] Thomas Schikorski: Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
Funktionelle Neuroanatomie des elektromotorischen Systems des Zitterwelses Malapterurus Electricus
Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe Universität in Frankfurt am Main, 1993
Signatur der Deutsche Nationalbibliothek Frankfurt am Main: 1994 A 7573
- [WG07] Rüdiger Wehner, Walter Gehring
Zoologie, 24. Auflage
Georg Thieme Verlag KG, 2007
ISBN: 978-3-13-367424-9
- [WH68] Wilhelm Harder
Die Beziehung zwischen Elektrorezeptoren, Elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystemk bei den Mormyridae(Teleostei, Pisces)
Zeitschrift für vergleichende Physiologie 59, 1963
- [WH77] Walter Heiligenberg
Principles of Electrollocation and Jamming Avoidance in Electric Fish
Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1977
ISBN: 3-540-08367-7

Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1: Zitterrochen aus der Deutschen Wikipedia, Stand 28. Juli 2008, 22:40 Uhr
<http://de.wikipedia.org/wiki/Zitterrochen>
http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5f/Torpedoray_300.jpg
- Abb. 2: Zitterwels aus der Deutschen Wikipedia, Stand 28. Juli 2008, 22:42 Uhr
<http://de.wikipedia.org/wiki/Zitterwels>
http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b5/Malapterurus_electricus_1.jpg
- Abb. 3: Zitteraal aus der Deutschen Wikipedia, Stand 28. Juli 2008, 22:43 Uhr
<http://de.wikipedia.org/wiki/Zitteraal>
http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/aa/Electrophorus_electricus_3.jpg
- Abb. 4: Nilhecht, Stand 31. Juli 2008, 01:46 Uhr
<http://www.hippocampus-bildarchiv.de>
- Abb. 5: Schema einer einzelnen Elektrocyte, Stand 30. Juli 2008, 04:34 Uhr
<http://www.fsbio-hannover.de/oftheweek/63.htm>
<http://www.fsbio-hannover.de/oftheweek/63/skizze.jpg>
- Abb. 6: Elektroplax eines Rochens bestehend aus mehreren seriell und parallel geschalteten Elektrocyten
http://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Elektroplax_Rochen.gif
Stand 31. Juli 2008, 01:46 Uhr
- Abb. 7: Ampullärer Rezeptor aus [WG02], S. 442
- Abb. 8: Tuberöser Rezeptor aus [WG02], S. 442
- Abb. 9: Aktive Elektroortung eines Nilhechtes
- Abb. 10: Impulskurven verschiedener Fischarten aus [KL06], Stand 31. Juli 2008, 01:53 Uhr
<http://www.sinnesphysiologie.de/gruvo03/elektro/ortung.jpg>
- Abb. 11: Typische triphasische Entladungskurve aus [KL06]