

**Multimodale Informationsverarbeitung im Diencephalon des  
Goldfisches, *Carassius auratus***

**Dissertation**

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Janina Alexandra Kirsch

aus

Karlsruhe

Bonn 2003

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

1. Referent: Prof. Dr. Horst Bleckmann

2. Referent: Priv.-Doz. Dr. Joachim Mogdans

Tag der Promotion:

*Für Oliver*

## **Inhaltsverzeichnis**

<b>Zusammenfassung</b>	<b>3</b>	
<b><u>1</u></b>	<b><u>EINLEITUNG</u></b>	<b><u>4</u></b>
<b><u>2</u></b>	<b><u>MATERIAL UND METHODEN</u></b>	<b><u>9</u></b>
2.1	<b>Versuchstiere und Präparation</b>	<b>9</b>
2.2	<b>Stimulation</b>	<b>10</b>
2.2.1	Stationäre Reize	10
2.2.2	Bewegtes Objekt	11
2.3	<b>Physikalische Messungen</b>	<b>12</b>
2.3.1	Messung der Wasserpartikelgeschwindigkeit	12
2.3.2	Messungen des Schalldrucks	16
2.4	<b>Datenaufnahme</b>	<b>19</b>
2.5	<b>Datenauswertung</b>	<b>19</b>
2.6	<b>Charakterisierung der Zell-Antworten</b>	<b>24</b>
2.6.1	Stationäre Reize	24
2.6.2	Bewegtes Objekt	25
2.7	<b>Histologie</b>	<b>27</b>
<b><u>3</u></b>	<b><u>ERGEBNISSE</u></b>	<b><u>28</u></b>
3.1	<b>Ableitorte</b>	<b>28</b>
3.1.1	Experimente mit stationären Reizen	28
3.1.2	Experimente mit bewegten Objekten	29
3.2	<b>Physiologie</b>	<b>31</b>
3.2.1	Experimente mit stationären Reizen	31

<i>Inhalt</i>		2
3.2.1.1	<i>Spontanrate</i>	31
3.2.1.2	<i>Modalitäten</i>	32
3.2.1.3	<i>Latenzen</i>	34
3.2.1.4	<i>Zeitliche Antworten</i>	35
3.2.1.5	<i>Antworten auf gepaarte Reize</i>	43
3.2.2	Experimente mit bewegten Objekten	45
3.2.2.1	<i>Spontanaktivität</i>	45
3.2.2.2	<i>Antworten auf das bewegte Objekt</i>	58
3.2.2.3	<i>Verteilung der Modalitäten</i>	85
3.2.2.4	<i>Vergleich der Antwortstärken unter verschiedenen Kontrollbedingungen</i>	87
<b><u>4</u></b>	<b><u>DISKUSSION</u></b>	<b><u>95</u></b>
4.1	<b>Fragestellung und Ergebnis der Arbeit</b>	<b>95</b>
4.2	<b>Vergleich mit anderen elektrophysiologischen Studien</b>	<b>95</b>
4.2.1	Spontanraten	95
4.2.2	Latenzen	98
4.2.3	Zeitliches Auflösungsvermögen	100
4.2.4	Modalitäten	101
4.3	<b>Informationsverarbeitung im Mittelhirn der Fische</b>	<b>106</b>
4.4	<b>Anatomische Daten zur Multimodalität</b>	<b>107</b>
4.5	<b>Vergleich mit Säugergehirnen</b>	<b>108</b>
<b><u>5</u></b>	<b><u>LITERATUR</u></b>	<b><u>110</u></b>
<b><u>6</u></b>	<b><u>ANHANG</u></b>	<b><u>122</u></b>

## Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde untersucht, ob sensorische Information im Diencephalon des Goldfisches *Carassius auratus* nach Modalitäten getrennt oder multimodal verarbeitet werden. Dabei wurden sowohl einzelne Neurone als auch Kerngebiete auf multimodale Eingänge untersucht. Die Daten sollten Hinweise auf funktionale Unterschiede zwischen Vorderhirnstrukturen von Fischen und Säugetieren liefern. Dazu wurde im Diencephalon des Goldfisches von Einzelzellen in fünf verschiedenen Kerngebieten des Thalamus, des Hypothalamus und des Posterioren Tuberkels bei Darbietung von Reizen unterschiedlicher Modalität elektrophysiologisch abgeleitet. Zudem wurde das zeitliche Auflösungsvermögen im zentral-posteriorer Thalamus mit dem im anterior-tuberaler Kern des Hypothalamus verglichen. Die Spontanaktivität einzelner Neurone im Hellen und im Dunkeln in verschiedenen Arealen, sowie die Latenzen von Einzelzellantworten bei stationärer Reizung wurden bestimmt. Es hat sich gezeigt, dass in allen untersuchten Arealen mehrere Modalitäten verarbeitet wurden. Alle Kerngebiete erhielten visuelle Eingänge, aber auch Information aus dem akustischen, dem vibratorischen und/oder dem Seitenliniensystem. Das zeitliche Auflösungsvermögen im Thalamus war höher als im Hypothalamus, die Latenzen in diesen beiden Arealen waren nicht verschieden, streuten aber sehr. Bei Aufzeichnung der Spontanaktivität konnte festgestellt werden, dass manche Neurone im Hellen eine andere Spontanaktivität hatten als im Dunkeln und dass die Spontanrate mancher Neurone sehr variabel war.

Das Fazit dieser Arbeit ist, dass es grundlegende Unterschiede zwischen dem Vorderhirn von Fischen und Säugern gibt, die sich zum Beispiel darin zeigen, dass im dorsalen Thalamus der Säuger sensorische Information ausschließlich streng nach Modalitäten getrennt verarbeitet werden, bei Goldfischen hingegen multimodale Informationsverarbeitung in allen untersuchten diencephalen Kerngebieten überwiegt. Zudem haben Neurone in den thalamotelencephalen Bahnen der Säuger ein hohes zeitliches Auflösungsvermögen, bei Fischen nimmt das zeitliche Auflösungsvermögen der Neurone innerhalb der ins Telencephalon aufsteigenden Bahnen ab.

Die Daten der vorliegenden Arbeit zeigen, dass aufsteigende modalitätsspezifische Systeme bei Goldfischen physiologisch nicht nachzuweisen sind.

## 1 EINLEITUNG

Die größten Unterschiede zwischen Vertebratengehirnen finden sich im Aufbau und der Struktur des Vorderhirns. Säugetiere haben einen Cortex entwickelt, der bei ihnen einen großen Teil des Vorderhirns ausmacht. Im Cortex werden komplexe Wahrnehmungs- und Kognitionsleistungen vollbracht und Verhalten generiert. Als aufsteigendes lemniscales System werden Kerngebiete und die entsprechenden Faserbündel bezeichnet, in denen die Sinnesmodalitäten bis in die primären corticalen Areale getrennt voneinander verarbeitet werden. Im Thalamus des Diencephalons sind das z.B. der Corpus geniculatum laterale, der ausschließlich visuelle und der Corpus geniculatum mediale, der ausschließlich akustische Information verarbeitet. Erst in höheren corticalen Arealen werden bei Säugern Sinneseingänge unterschiedlicher Modalitäten integriert. Läsionen oder Ablationen des Cortex verursachen massive Störungen in der sensorischen Wahrnehmung und der Generierung von Verhalten und Motorik. Bei Fischen gibt es zwar auch ins Telencephalon aufsteigende Bahnen, aber verhaltensphysiologische, anatomische und elektrophysiologische Studien deuten darauf hin, dass diese bei Fischen anders organisiert sind als bei Säugetieren [HOFMANN 2001].

Argumente für funktionelle Unterschiede zwischen Säuger- und Fischgehirnen liefern Verhaltensstudien mit telencephalonablatierten Fischen. Überraschenderweise hat eine vollständige Entfernung des Telencephalons kaum Auswirkungen auf das Verhalten der Fische [STEINER 1888, JANZEN 1933, HOSCH 1936, NOBLE 1936, 1937, 1939, NOBLE UND BOURNE 1941, ATEMA 1969, SHAW UND SHERMAN 1971, RIBBINK 1972]. Abgesehen von der Olfaktorik [Steiner 1988, Parker 1910, 1911], die direkt ins Telencephalon projiziert, ließen sich keine sensorischen Defizite feststellen [BERNSTEIN 1962, SEGAAR 1965, SAVAGE UND SWINGLAND 1969]. Auch motorische Leistungen, wie Muskelkoordination beim Schwimmen, Fressen und anderer Verhaltensweisen, bleiben von Telencephalonablationen unbeeinflusst [STEINER 1988, BETHE 1899, RIZZOLO 1929]. Hinsichtlich des Lernverhaltens verursachen Telencephalonablationen nur kleine Änderungen, die sich meist nicht im völligen Fehlen von Lernverhalten, sondern in Modulationen einzelner Teilaspekte des Lernens äußern [Kholdov 1960, Warren 1961, HAINSWORTH ET AL. 1967, SAVAGE 1968, KAPLAN UND ARONSON 1969, OVERMIER UND FLOOD 1969, OVERMIER UND CURNOW 1969, SAVAGE 1969A, 1969B, FRANK ET AL. 1972, PEEKE ET AL. 1972, OVERMIER UND SAVAGE 1974, OVERMIER UND STARKMAN 1974, FLOOD 1975, FARR UND SAVAGE 1978, GORDON 1979, HOLLIS UND OVERMIER 1982,].

Einzig SALAS ET AL. [1996] konnten zeigen, dass das Ortsgedächtnis nach Telencephalonablation völlig fehlte (bei Säugern ist das Ortsgedächtnis im Hippocampus lokalisiert) Auch die Ängstlichkeit [KÖHLER ET AL. 1999, KOHNEN ET AL. 1999], die bei Säugern vorwiegend dem limbischen System zugeordnet ist, wird anscheinend durch das Telencephalon moduliert. Typische corticale sensorische und motorische Funktionen finden sich im Telencephalon der Fische demnach nicht.

Auch anatomische Studien liefern Argumente dafür, dass es funktionelle Unterschiede im Vorderhirn von Säugern und Fischen gibt. Bei Säugern verlaufen die sensorischen Hauptprojektionen des dorsalen Thalamus nach Modalitäten getrennt in das Pallium, das aus dorsalem (Neocortex), medialem (Hippocampus) und lateralem (piriformem) Cortex besteht. Anatomische Studien zeigen, dass massive aufsteigende sensorische Bahnen bei Fischen über die Gebiete des Posterioren Tuberkels in das Pallium ziehen. Der dorsale Thalamus projiziert zwar auch in das Telencephalon, aber diese Projektionen sind nicht so zahlreich und ziehen in das Subpallium (Striatum und Septum) [ECHTELER UND SAIDEL 1981, ECHTELER 1984, MURAKAMI ET AL. 1986A, B, STRIEDTER 1990A, B, STRIEDTER 1991, 1992, WONG 1997, ZUPANC 1997, WULLIMANN 1998]. In Tracerstudien ließ sich nicht nachweisen, dass die Projektionen des Posterioren Tuberkels, und dabei besonders des Preglomerulären Komplexes, ins Pallium des Telencephalons nach Modalitäten getrennt sind. Anatomische Daten alleine können keine gesicherte Aussage über multimodale Informationsverarbeitung liefern. Aber die Tatsache, dass die meisten Projektionen ins Telencephalon bei Fischen vom Posterioren Tuberkel und nicht vom dorsalen Thalamus ausgehen, zeigt, dass das Vorderhirn der Fische eine andere funktionelle Bauweise hat als das der Säuger.

In elektrophysiologischen Arbeiten lassen sich nur sehr wenige Daten finden, die auf funktionelle Unterschiede zwischen Säuger- und Fischvorderhirnen schließen lassen. Nur in wenigen Studien wurde die Multimodalität der abgeleiteten Neurone untersucht. BLECKMANN ET AL. [1987] leiteten evozierte Potentiale auf elektrische Reizung des Seitenliniennerven in mehreren Hirnarealen des Rochens *Platyrhinoidis triseriata* ab. Im Diencephalon fanden sie zwei Areale, die Eingänge aus der Seitenlinie erhielten: den zentral-posterioren thalamischen Kern und den lateral-tuberalen Kern des Hypothalamus. Die Antworten der beiden Areale konnten anhand des zeitlichen Auflösungsvermögens (hypothalamischer Kern: 2 Hz, thalamischer Kern 6 Hz) unterschieden werden. BLECKMANN ET AL. [1987] untersuchten auch die Antworten von Neuronen im Dunkeln und fanden, dass die Antworten auf eine

vibrierende Kugel ausblieben, wenn der Raum abgedunkelt war oder entsprechende Auge mit einem Papier abgedeckt war. Allerdings antworteten die Neurone nicht, wenn ein Objekt außerhalb der Wasseroberfläche bewegt wurde. Sie schlossen daraus, dass diese Neurone bimodale Eingänge aus dem visuellen und dem Seitenliniensystem erhielten. Zudem konnten sie keine Antworten auf taktile Reize feststellen, obwohl mesencephale Neurone auf diesen Reiz antworteten. ECHELER [1985] kartierte das Gehirn des Teleosters *Cyprinus carpio*, während er das Tier akustischen und/oder Seitenlinienreizen aussetzte. Er fand auditorische evozierte Potentiale innerhalb des medialen Torus semicircularis, dem zentral-posterioren thalamischen Kern, einem der drei Kerne des dorsalen Thalamus, aber er fand keine auditorischen Antworten im preglomerulären Komplex, der aus dem Posterioren Tuberkel entstanden ist. Im Telencephalon konnten akustische evozierte Potentiale in zwei pallialen Strukturen, der zentralen Region des dorsalen Telencephalons und dem dorsomedialen Telencephalon gefunden werden. Antworten auf kleine Wasserströmungen wurden nur im Telencephalon, nicht aber im Torus oder im zentral-posterioren Thalamus gefunden. Es wurde nicht untersucht, ob sich auch evozierte Potentiale auf andere Reizmodalitäten ableiten ließen. LU UND FAY [1995] leiteten von Einzelzellen im zentral-posterioren Thalamus beim Goldfisch bei akustischer Reizung ab. Sie fanden eine uneinheitliche Verteilung von charakteristischen Frequenzen, phasische oder tonische Antwortmuster und schwache bzw. keine Phasenkopplung auf reine Töne. FINGER UND BULLOCK [1982] beschrieben Antworten auf mechanische Reize in einem Areal, das von STRIEDTER [1990a] als anterior-tuberaler Kern des Hypothalamus identifiziert wurde. Abgesehen von ECHELER [1985] wurden keine Ableitungen im preglomerulären Kern auf sensorische Reize dokumentiert. Etwas mehr ist über visuelle Areale im Diencephalon bekannt. Eine Studie zeigt, dass visuelle Neurone im dorsalen Thalamus große rezeptive Felder haben, dass sie besser auf stationäre als auf bewegte Reize antworten, dass sie nicht richtungsspezifisch sind und nur schwach habituierten [FRIEDLANDER 1983]. Laut FRIEDLANDER [1983] gibt es bimodale visuell-somatosensorische Neurone im ventralen, aber nicht im dorsalen Thalamus der Teleosteer.

In den o.a. Studien wurden die Antworten der untersuchten Neurone stets auf sensorische Reize nur einer Modalität untersucht, in den meisten Fällen wurde das visuelle System gereizt. Bisher wurde in keiner Studie systematisch Reize mehrerer Modalitäten eingesetzt, so dass die Frage, ob diencephale Areale uni- oder multimodal sind, nicht beantwortet werden konnte.

Die Frage nach der Multimodalität diencephaler Gebiete stand im Mittelpunkt der vorliegende Arbeit und würde weitere Hinweise auf funktionale Unterschiede zwischen dem Vorderhirn von Säugern und Fischen bieten. Daher wurde in der vorliegenden Arbeit von verschiedenen diencephalen Kerngebieten abgeleitet. Ergänzend wurden auch Daten im Mesencephalon und Cerebellum erhoben, um weitere Anhaltspunkte über die Funktionalität in Bezug auf multimodale Informationsverarbeitung des Vorderhirns und dessen vorgeschalteten Stationen im Fischgehirn zu liefern. Die Ableitungen wurden in folgenden diencephalen Arealen durchgeführt:

- **Posteriores Tuberkel**

Es liegt bei Teleostern caudal zum ventralen Thalamus, ventral zum zentral-posterioren Thalamus und dorsal zur Zona limitans [BRAFORDE UND NORTHCUTT 1983, STRIEDTER 1990A]. Es erhält cerebelläre Eingänge, hat reziproke tectale Verbindungen und projiziert in das Pallium des Telencephalons [STRIEDTER 1990B].

- **Nucleus paracommissuralis**

Er liegt zwischen posteriorer Kommissur und dem Ventrikel des Tectums und wird dem Periventriculären Pretectum (s.u.) zugeordnet. Er wird als telencephalo-cerebelläres Relais charakterisiert und wurde von ITO ET AL. [1982] bei einer Vielzahl von höheren Teleostern identifiziert, von STRIEDTER [1990A, B] beim Wels und von WULLIMANN UND MEYER [1993] beim Goldfisch.

- **Periventriculäres Pretectum**

Es grenzt dorsal an die posteriore Kommissur und ist ein retinales Zielgebiet [BRAFORDE UND NORTHCUTT 1983, FERNALD UND SHELTON 1985, NORTHCUTT UND WULLIMANN 1988, MEDINA ET AL. 1993, NORTHCUTT UND BUTLER 1993]. Nach STRIEDTER [1990B] erhält das periventriculäre Pretectum bei Welsen tectale und cerebelläre Eingänge und hat starke Projektionen zum Tectum opticum.

- **Zentral-posteriorer thalamischer Kern**

Er grenzt dorsomedial an den Ventrikel und breitet sich ventrolateral in die tuberale diencephale Region aus. Der periventriculäre Teil besteht aus kleinen, die lateroventrale Region aus großen Neuronen [STRIEDTER 1990A; WELS]. Er scheint sowohl bei *Cyprinus carpio* [ECHTELER 1984] als auch beim Wels [STRIEDTER 1991] akustikolaterale Information

zu verarbeiten, denn er hat reziproke Verbindungen mit dem Torus semicircularis des Mittelhirns. Bei *Cyprinus carpio* hat er zusätzlich reziproke Verbindungen mit dem lateralen preglomerulären Kern [MURAKAMI ET AL. 1986B]. Bei Welsen hat er reziproke Verbindungen mit dem anterior-tuberalen Kern [STRIEDTER 1991] und projiziert zum Tectum opticum und ins Subpallium des Telencephalons [Striedter 1990B].

- Anterior-tuberaler Kern des Hypothalamus

Er liegt ventral zum posterioren Tuberkel, wurde zuerst von FINGER UND BULLOCK [1982] als mechanorezeptive thalamische Zone beschrieben und später von STRIEDTER [1990A, B, 1991] als hypothalamischer Kern mit einer dorsalen und ventralen Region identifiziert. Er erhält Eingänge aus dem Torus semicircularis [FINGER 1980], eine Verbindung, die von ECHELER [1984] bei *Cyprinus carpio* bestätigt wurde.

## 2 MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Versuchstiere und Präparation

Die Daten wurden von 32 Fischen der Art *Carassius auratus* erhoben. Die Körperlängen der Tiere betragen zwischen 8 und 12 cm. Die Tiere wurden bei einem ortsansässigen Händler (Knauber) gekauft und in 200-Liter-Aquarien bei 20°C und einem täglichen 10-14 Stunden Licht-Dunkel-Zyklus gehältert.

Die Tiere wurden in Eiswasser (4°C) betäubt und durch eine Injektion von 0,2-0,3 µl/g Pancuroniumbromid (Organon Teknika) in die Rückenmuskulatur immobilisiert. Vor Eröffnung des Schädels wurde ein Tropfen Lokalanästhetikum (Xylocain 4% ASTRA Chemicals) auf die Haut der Operationsstelle aufgebracht. Der Körper wurde während der Präparation mit einem Wasserstrahl vor Austrocknung geschützt und der Fisch über einen oral eingeführten Schlauch mit Atemwasser versorgt. Über dem linken Tectum opticum und Torus longitudinalis wurde der Schädelknochen mit einem Modellbaubohrer (Minimot 40/E, Proxxon) eröffnet und ein ca. 9 mm<sup>2</sup> großes Stück Knochen entnommen. Die Operationsöffnung wurde anschließend mit einer physiologischen Salzlösung (Freshwater Fish II Perfusionssolution, OAKLEY UND SCHAFER [1978]) feucht gehalten und Fett und eventuell auftretendes geronnenes Blut mit einer Pinzette (Dumont, 5) und Wattestäbchen entfernt. Die Präparation dauerte ca. 10 Minuten. Für die Experimente mit einem bewegten Objekt wurde ein Plastikzylinder mit einem Durchmesser von ca. 1,5 cm um die Operationsöffnung geklebt, damit der Fisch komplett im Wasser versenkt werden konnte, ohne dass Wasser in den Schädel eindrang.

Nach der Operation wurde der Fisch in das Versuchsbecken (29 cm x 48 cm x 20 cm), gefüllt mit Leitungswasser (Raumtemperatur, ca. 20° C), überführt. Das Versuchsbecken stand auf einem vibrationsgedämpften Tisch (Micro-g, TMC). Der Fisch wurde in einem Halter aus Stahl positioniert, der aus einem Mundstück für künstliche Beatmung mit Frischwasser (Durchflussrate etwa 45 ml/min) und zwei Schrauben bestand, mit denen der Kopf des Fisches in einer stabilen Position gehalten wurde.

## 2.2 Stimulation

### 2.2.1 Stationäre Reize

Eine Sequenz von drei Reizen mit einem Abstand von 700 ms zwischen den Einzelreizen wurde präsentiert. Die Sequenz wurde 10mal im Abstand von 30-40 Sekunden wiederholt. Der erste Reiz war eine sinusförmige Wasserbewegung, die von einer vibrierenden Kugel (Durchmesser 8 mm) hervorgerufen wurde. Die Kugel war über einen Plexiglasstab (Länge 13 cm, Durchmesser 3 mm) an einem Vibrator befestigt (Ling Dynamic Systems, Model V 101). Der Vibrator war an einem vom Versuchstisch mechanisch entkoppelten Halter montiert, damit keine ungewollten Vibrationen indirekt über den Boden oder das Versuchsbecken auf das Tier übertragen werden konnten. Das elektronische Signal, das den Vibrator ansteuerte, war eine Sinuswelle von 200 ms Dauer mit an- und absteigenden Flanken von 50 ms Dauer. Die Reizfrequenz betrug 25 Hz und die Auslenkamplitude der Kugel 360 µm Spitze zu Spitze. Die Kugel vibrierte in Längsrichtung des Fisches. Zur Eichung wurde die Bewegung der Kugel im Wasser unter einem Mikroskop beobachtet. Um Grenzschichteffekte zu vermeiden [KALMIJN 1988] betrug die Entfernung zwischen der Oberfläche des Fisches und der Kugel mindestens 5 mm. In dorsoventraler Richtung wurde die Kugel auf Höhe des Rumpfseitenlinienkanals und in rostrocaudaler Richtung ungefähr in der Mitte des Rumpfseitenlinienkanals positioniert.

Der zweite Reiz war ein Ton, der von einem Lautsprecher (ACL) erzeugt wurde. Der Lautsprecher war in der Luft hinter dem Versuchsbecken 50 cm caudal und lateral zum Fisch angebracht. Er wurde mit einer Sinuswelle von 140 ms Dauer mit an- bzw. absteigender Flanke von 20 ms Dauer angesteuert. Die Reizfrequenz betrug 500 Hz, der Schalldruck 0,007 Pa. Der Schalldruck wurde mit einem Hydrophon (Brüell und Kjær 8103; 9 mm Durchmesser), das sich unter Wasser an der Position des Fisches im Versuchsbecken befand, gemessen. In einigen Experimenten wurde ein akustischer Klick (Schalldruck 0,008 Pa) verwendet.

Der dritte Reiz war ein 20 ms Lichtblitz (Lichtintensität 2 mcd), der von einer roten (640 nm) LED erzeugt wurde, die sich 1-2 mm vor dem rechten Auge des Fisches befand. Die elektronischen Signale für diese drei Reize wurden von einem Turbo Pascal Programm (M.H. Hofmann) auf einem Computer (PC 386) generiert und über einen 16 bit D/A-Konverter bei einer Konversionsrate von 10 kHz ausgelesen. Um zu bestimmen, ob die Antworten von Neuronen durch den Reizbeginn, die Dauer des Reizes oder das Reizende ausgelöst werden, wurden länger anhaltende Lichtreize von 1 Sekunde Dauer verwendet.

### 2.2.2 Bewegtes Objekt

Ein eckiger, schwarzer Plastikstab mit einer Kantenlänge von 1 cm wurde in einem Abstand von 3 cm seitlich am Fisch vorbeibewegt. Die Strecke, die das Objekt bei jeder Fahrt zurücklegte, betrug 25 cm. Die Startposition (bei antero-posteriorer Bewegungsrichtung) des Objekts lag 5 cm rostral zur Maulspitze des Fisches. Die Endposition (bei antero-posteriorer Bewegungsrichtung) lag, je nach Größe des Fisches, 8-11 cm caudal zur Schwanzspitze. Bei postero-anteriorer Bewegungsrichtung waren die Verhältnisse umgekehrt. Das Objekt wurde 20mal abwechselnd in antero-posteriorer und postero-anteriorer Richtung am Fisch vorbeibewegt. Die Objektgeschwindigkeit betrug 4 cm/s oder 12 cm/s. Um zu prüfen, ob die Neurone Eingang vom Seitenliniensystem und/oder vom visuellen System erhielten, wurden Kontrollexperimente mit dem bewegten Objekt

1. im Dunkeln (Raumbeleuchtung 0 Lux, Luxmeter, Peak Tech 5020), um eine Reizung des visuellen Systems auszuschließen
2. mit einer transparenten Trennplatte zwischen Objekt und Fisch, um eine Reizung der Seitenlinie auszuschließen und
3. im Dunkeln und mit einer transparenten Trennplatte zwischen Objekt und Fisch, um eine Reizung des visuellen und des Seitenliniensystems auszuschließen

durchgeführt.

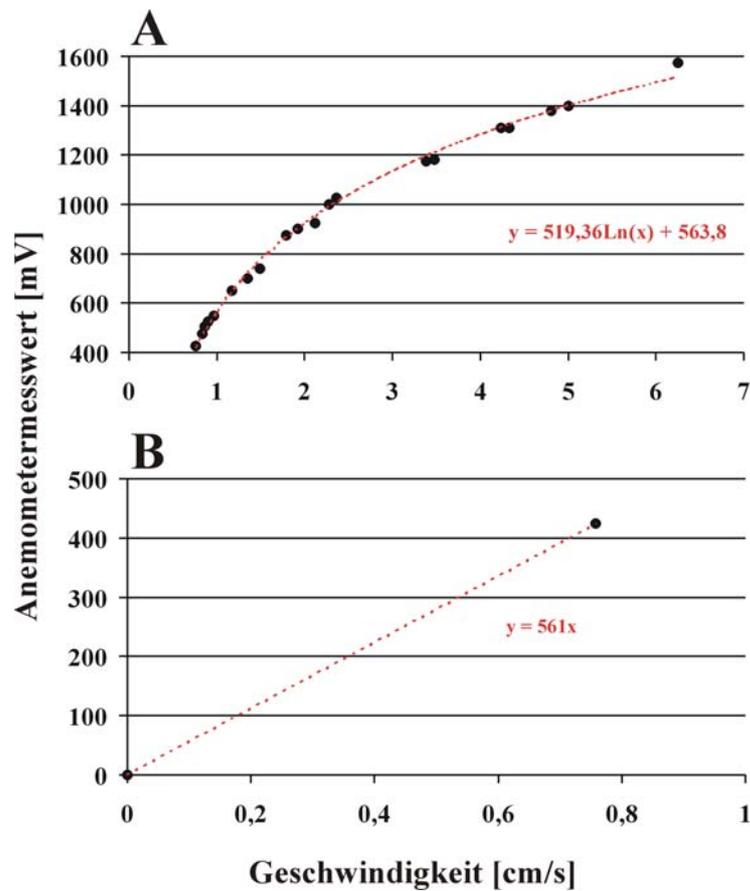
Bei manchen Ableitungen konnte nicht das ganze Reizprotokoll durchgeführt werden, da die Aktionspotentiale während des Versuchs kleiner wurden und damit nicht mehr vom Hintergrundrauschen zu unterscheiden waren.

## 2.3 Physikalische Messungen

### 2.3.1 Messung der Wasserpartikelgeschwindigkeit

Die vom bewegten Objekt verursachten Partikelbewegungen wurden mit Hilfe eines Hitzdrahtanemometers (StreamLine 90N10 Frame, Fa. DANTEC Measurements Technology GmbH) gemessen.

Zunächst wurde das Anemometer geeicht, indem der Messfühler bei festgelegten, konstanten Geschwindigkeiten durch das Wasser bewegt wurde. Für die Eichkurve wurde der Nettowert während der Objektfahrt berechnet, d.h. der Offset des Messgerätes (ca. 2700 mV) wurde von dem Messwert während der Objektbewegung abgezogen. Die Daten der Eichung sind in Abbildung 1A dargestellt. Die Eichkurve hat einen logarithmischen Verlauf, der sich in der in Abbildung 1A gezeigten Gleichung ausdrückt. Mit dieser Eichmethode konnten keine Objektgeschwindigkeiten gemessen werden, die kleiner als 0,8 cm/s waren, da der Motor, der das Objekt bewegte, nur Geschwindigkeiten  $> 0,8$  cm/s erzeugen konnte. Für Geschwindigkeiten  $< 0,8$  cm/s wurde zwischen 0 und 0,8 cm/s eine lineare Kurve angenommen, die durch den Nullpunkt geht (Abb. 1B). Die so ermittelte Geradengleichung betrug  $y = 561x$ . Für die Umrechnung der Anemometermesswerte unterhalb von 400 mV (entspricht  $> 0,8$  cm/s Wasserpartikelgeschwindigkeit) wurde die Formel in Abbildung 1A verwendet, für Anemometermesswerte oberhalb von 400 mV (entspricht  $< 0,8$  cm/s Wasserpartikelgeschwindigkeit) die Formel in Abbildung 1B.

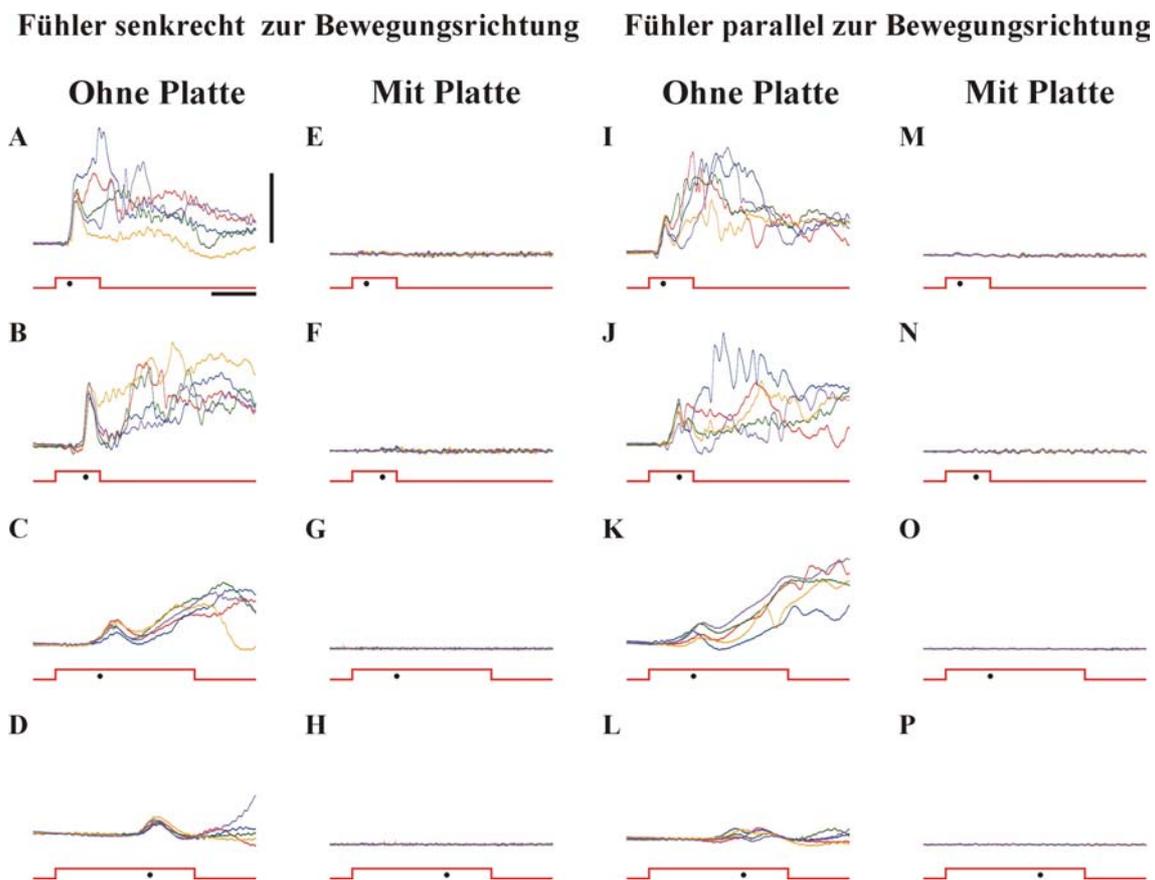


**Abb. 1 (A)** Eichkurve des Anemometers. Auf der x-Achse ist die Geschwindigkeit, mit der der Messfühler durch das Wasser bewegt wurde, auf der y-Achse der Anemometermesswert aufgetragen. Die Kennlinie des Anemometers lässt sich durch eine Ausgleichsfunktion mit der in rot angegebenen Formel beschreiben. Die schwarzen Punkte stellen die tatsächlich gemessenen Werte dar, die rote Linie beschreibt den Verlauf der Ausgleichsfunktion.

**(B)** Angenommener Verlauf der Eichkurve im Bereich zwischen 0 und 0,8 cm/s Objektgeschwindigkeit. Die Formel beschreibt die Geradengleichung dieses linearen Verlaufs.

Nach der Eichung wurde der Messfühler des Anemometers im Versuchsaquarium so angebracht, dass er an der Position ins Wasser reichte, an der sich im Versuch die Körpermitte des Fisches befand. Dann wurde das im Versuch verwendete Objekt mit 12 cm/s und 4 cm/s Geschwindigkeit in antero-posteriorer und in postero-anteriorer Bewegungsrichtung (bezieht sich auf die im Versuch verwendete Orientierung des Fisches) mit und ohne Trennplatte durch das Wasser bewegt. Jede Bewegung wurde 5mal wiederholt.

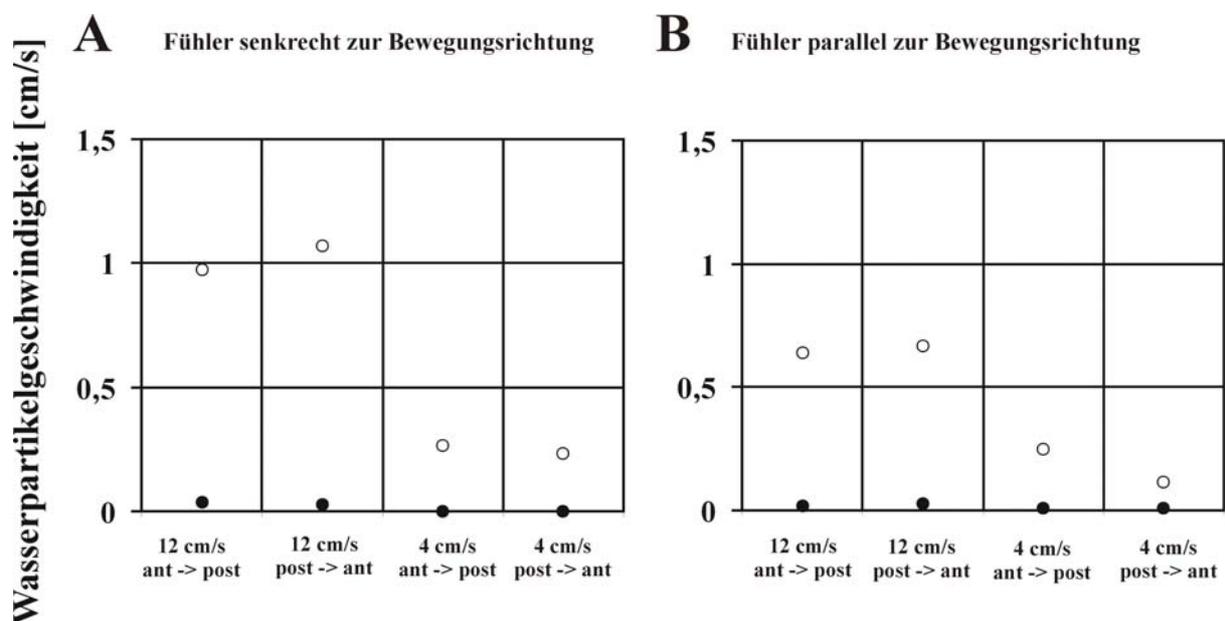
Abbildung 2 zeigt die Originalspuren der Anemometermessung, wobei die Kurven noch nicht in Wasserpartikelgeschwindigkeit umgerechnet wurden, sondern nur die Spannung während der Objektfahrt anzeigen. Die Spuren zeigen eine anfängliche reproduzierbare Komponente, die auftrat, während das Objekt den Messfühler passierte. Im Nachlauf ist eine nicht reproduzierbare, variable Komponente zu erkennen.



**Abb. 2** Ergebnisse der Anemometermessungen. **A-H** Der Messdraht des Anemometers war parallel zur Wasseroberfläche und parallel zur Bewegungsrichtung des Objektes ausgerichtet, **I-P** der Messdraht war parallel zur Wasseroberfläche und senkrecht zur Bewegungsrichtung ausgerichtet. **A-D** und **I-L** Messungen ohne Trennplatte, **E-H** und **M-P** Messungen mit Trennplatte. **A, E, I** und **M** Messungen bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit in antero-posteriorer Bewegungsrichtung (bezogen auf die im Versuch verwendete Orientierung des Fisches), **B, F, J** und **N** bei 12 cm/s in postero-anteriorer Richtung, **C, G, K** und **O** 4 cm/s in antero-posteriorer Richtung und **D, H, L** und **P** 4 cm/s in postero-anteriorer Richtung. Alle Teilabbildungen haben dieselbe Skalierung (vertikaler Maßstab balken entspricht 750 mV, horizontaler Balken entspricht 2 s). Die unterste Spur jeder Teilabbildung repräsentiert die Zeit und Dauer der Objektbewegung, der schwarze Punkt symbolisiert die relative Position des Messdrahtes.

Zur Auswertung der Daten wurden die Kurven gemittelt, anschließend wurde in der gemittelten Spur das Amplitudenmaximum der reproduzierbaren Komponente gemessen. In Abbildung 3 sind die gemessenen Amplitudenmaxima abzüglich der DC-Spannung vor Beginn der Objektfahrt in cm/s Wasserpartikelgeschwindigkeit gegenüber der Reizsituation dargestellt (die Umrechnung erfolgte mit Hilfe der in Abb. 1 angegebenen Formeln).

Abbildung 3 zeigt, wie erwartet, dass bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit höhere Wasserpartikelgeschwindigkeiten erzeugt wurden als bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit. Außerdem verhinderte die Trennplatte, dass die durch das bewegte Objekt erzeugten Wasserbewegungen am Fisch ankamen.



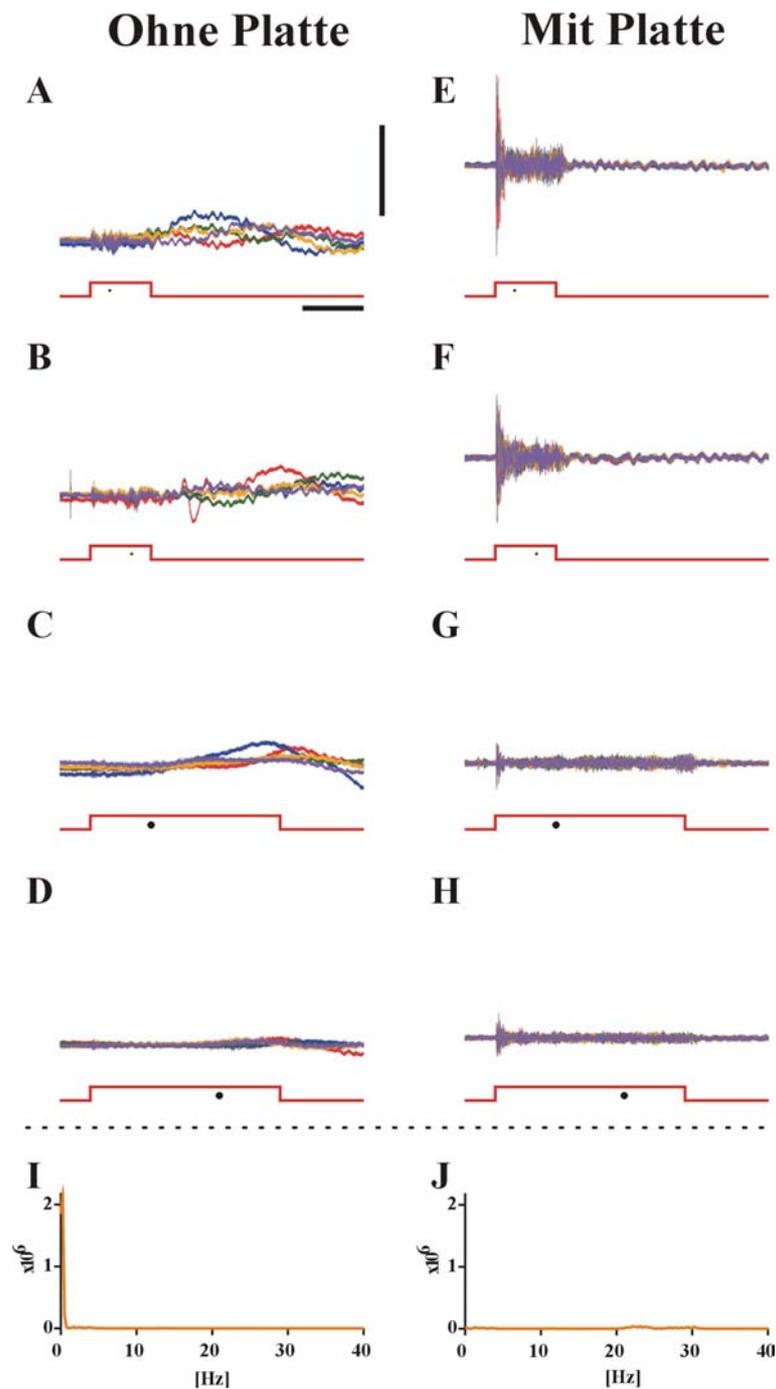
**Abb. 3** Maximale Wasserpartikelgeschwindigkeit (y-Achse) in Abhängigkeit von der Objektgeschwindigkeit bzw. Bewegungsrichtung des Objektes. **A** Ausrichtung des Messdrahts parallel zur Wasseroberfläche und parallel zur Bewegungsrichtung,

**B** Ausrichtung des Messdrahts parallel zur Wasseroberfläche und senkrecht zur Bewegungsrichtung. Die Messungen wurde ohne (offene Kreise) und mit Trennplatte (geschlossene Kreise) durchgeführt.

### 2.3.2 Messungen des Schalldrucks

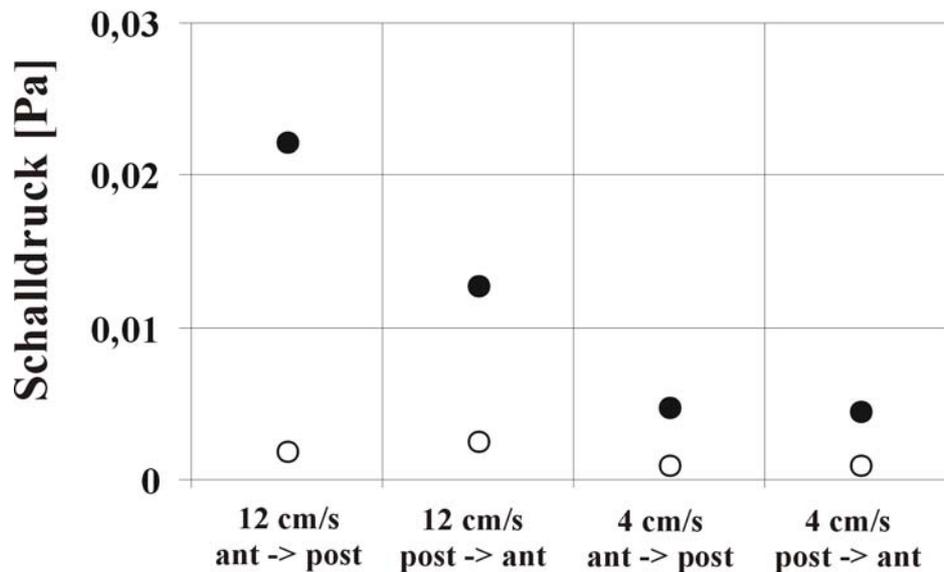
Der durch das bewegte Objekt verursachte Schalldruck wurden mit einem Hydrophon (Typ 8103, Brüel & Kjør) unter den verschiedenen Testbedingungen gemessen. Da man durch Division der Ausgangsspannung des Hydrophons durch den am Verstärker eingestellten Verstärkungsfaktor direkt in Schalldruck in Pa erhielt, war eine Eichung nicht nötig.

Das im Versuch verwendete Objekt wurde mit 12 cm/s und 4 cm/s Geschwindigkeit in antero-posteriorer und in postero-anteriorer Bewegungsrichtung (bezieht sich auf die in den eigentlichen Versuchen verwendete Orientierung des Fisches) mit und ohne Trennplatte durch das Wasser bewegt. Jede Bewegung wurde 5mal wiederholt. Die Ergebnisse der Messung sind in Abbildung 4 dargestellt. Abbildung 4 zeigt, dass ohne Trennplatte ausschließlich niederfrequente Ereignisse auftreten. Die Trennplatte schirmte das Hydrophon vor diesen niederfrequenten Ereignissen ab, mit Trennplatte traten allerdings höherfrequente Schalldruckereignisse auf (Abb. 4 E-H). Eine Power-Spektrumanalyse ergab, dass die niederfrequenten Ereignisse ohne Trennplatte ein Amplitudenmaximum bei 0,2 Hz hatte (Abb. 4I), das ca. 10mal mehr Energie aufwies als die höherfrequenten Ereignisse mit Trennplatte zwischen 20 und 30 Hz (Abb. 4J). Weitere Frequenzspitzen lagen bei 30, 100, 120, 200, 360 und 600 Hz und traten bei den Messungen mit und ohne Trennplatte mit gleichen Intensitäten auf.



**Abb. 4** Hydrophonmessungen. Alle Teilabbildungen haben dieselbe Skalierung (vertikaler Maßstab in **A** entspricht 0,011 Pa, horizontaler Balken entspricht 2 s). **A-D** Messergebnisse ohne Trennplatte, **E-H** Messergebnisse mit Trennplatte. Die unterste Spur jeder Teilabbildung repräsentiert die Zeit und Dauer der Objektbewegung, der schwarze Punkt symbolisiert die relative Position und Größe des Hydrophons. **A** und **E** Messergebnisse bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit, Bewegungsrichtung war antero-posterior (bezogen auf die in den eigentlichen Versuchen verwendete Orientierung des Fisches), **B** und **F** 12 cm/s in postero-anteriorer Richtung, **C** und **G** 4 cm/s in antero-posteriorer Richtung und **D** und **H** 4 cm/s in postero-anteriorer Richtung. **I** zeigt das Power-Spektrum der Messungen in **A**; **J**, das Power-Spektrum der Messungen in **E**.

Anschließend wurde jeweils in der ersten Kurve (rote Messspur in Abb. 4) der maximale Schalldruck während der Objektfahrt von Spitze zu Spitze gemessen. Abbildung 5 zeigt die Messwerte der Hydrophonmessungen bei verschiedenen Reizsituationen. Ohne Trennplatte lag der maximale Schalldruck beider Bewegungsgeschwindigkeiten bei ca. 0,002 Pa bei – richtungen. Mit Trennplatte wurden bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit Schalldrücke von über 0,013 Pa und bei 4 cm/s von 0,005 Pa gemessen.



**Abb. 5** Maximale Schalldrücke ( $y$ -Achse) in Pa in Abhängigkeit von der Reizsituation ( $x$ -Achse). Die Messungen wurde ohne (offene Kreise) und mit Trennplatte (geschlossene Kreise) durchgeführt.

## 2.4 Datenaufnahme

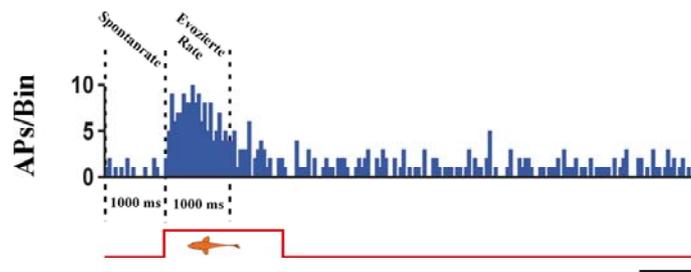
Die Ableitungen neuronaler Aktivität (Einzelzellen, mehrere Zellen und evozierte Potentiale) wurden im linken Diencephalon kontralateral zur Reizseite mit Glasmikroelektroden, die mit einer Wismut/Indium-Legierung (Small Parts Inc.) gefüllt waren, durchgeführt. Die Elektrodenspitzen hatten Durchmesser von ca. 4  $\mu\text{m}$  und wurden platinisiert ( $\text{H}_2\text{PtCl}_6$ ) bis eine Impedanz von 1-2  $\text{M}\Omega$  erreicht war. Die Elektroden wurden an einem Plexiglashalter befestigt, der mit einem Vorschub (HS6; WPI) verbunden war, um die Elektrodenposition in der horizontalen Ebene manuell einzustellen. Die Elektroden wurden mit einem Mikrostepper (Model 607W, Kopf Instr.) in 1  $\mu\text{m}$ -Schritten in das Gehirn vorgeschoben. Die Ableitungen wurden verstärkt (DAM 80, WPI), bandpass-gefiltert (evozierte Potentiale: 1-3000 Hz; Zell-Antworten: 300-3000 Hz), mit einem 50 Hz-Filter (Hum Bug, Quest Scientific) von allen zur Netzspannung phasengekoppelten Störungen befreit und auf einem Oszilloskop (Hameg HM 205-3) dargestellt. Die Ableitungen wurden digitalisiert (GWI instrunet 100B, Sampling Rate 20 kHz, 14 bit Auflösung) und auf einem Computer (Apple Macintosh G3) mit der Software SuperScope II (GWI) gespeichert.

## 2.5 Datenauswertung

Nach dem Experiment wurden die Zeitpunkte der Aktionspotentiale bestimmt (Macro in SuperScope) und in einer Tabelle gespeichert. Diese wurde anschließend in Igor Pro (WaveMetrics) geöffnet und in Form von Rasterdiagrammen und Peri-Stimulus-Time (PST) Histogrammen (Binweite 10 ms bei stationärer Reizung und 50 ms bei Reizung mit bewegtem Objekt) über alle Reizwiederholungen dargestellt (Macro M. Kettler).

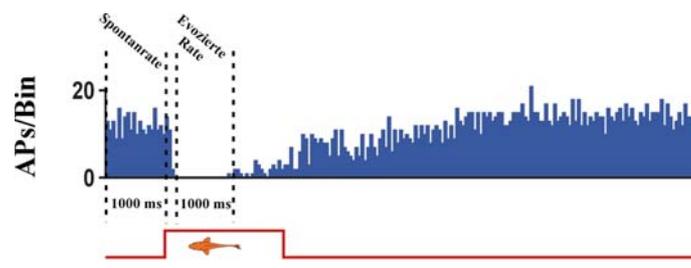
Anhand der PST-Histogramme wurden neuronale Antworten auf das bewegte Objekt wie folgt quantifiziert:

Als Antwortstärke wurde die Differenz aus mittlerer Spontanrate (Aktivität 1 sec. bevor das Objekt startete) und evozierter Rate (gemessen in einem Zeitfenster von 1 sec. Dauer von 500 ms vor bis 500 ms nach dem maximalen Bin der Antwort) definiert (Abb. 6). Mit dieser Auswertmethode wurde in Kauf genommen, dass ein Teil der Antwort des Neurons nicht berücksichtigt wurde, aber es musste eine einheitliche Routine gefunden werden, mit der die Antworten aller Neurone ausgewertet werden konnten.



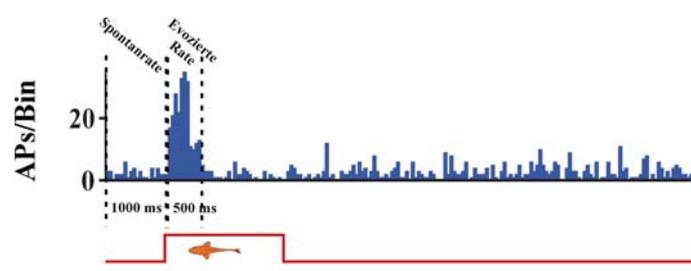
**Abb. 6** Messbereiche von Spontanrate und evozierter Rate in einem PST-Histogramm. Die vertikalen gestrichelten Linien geben die entsprechenden Zeitfenster an, in denen die Entladungsrates gemessen wurden. Die Abbildung besteht in dieser Abbildung sowie in den Abbildungen 7 und 8 aus dem PST-Histogramm (blau, Binweite 50 ms) und der Reizspur (rot), die die Dauer der Objektfahrt darstellt. Das Fischsymbol repräsentiert Position, Größe und Orientierung des Fisches relativ zur Objektbewegung. Der Maßstabsbalken repräsentiert 1 sec.

Bei manchen Ableitungen, insbesondere bei Neuronen, die auf das bewegte Objekt mit einer Erniedrigung der Entladungsrates antworteten, war im PST-Histogramm der Beginn der Antwort anhand einer raschen Erniedrigung der Rate zu erkennen. In diesen Fällen wurde die evozierte Rate in einem Zeitraum von 1000 ms von Antwortbeginn an gemessen (Abb. 7).



**Abb. 7** Darstellung der Messbereiche von Spontanrate und evozierter Rate in einem PST-Histogramm. Die vertikalen gestrichelten Linien geben die entsprechenden Zeitfenster an, in denen die Entladungsrates gemessen wurde. Diese Messmethode wurde bei Neuronen angewendet, bei denen ein deutliche Erniedrigung der Entladungsrates im PST-Histogramm erkennbar war.

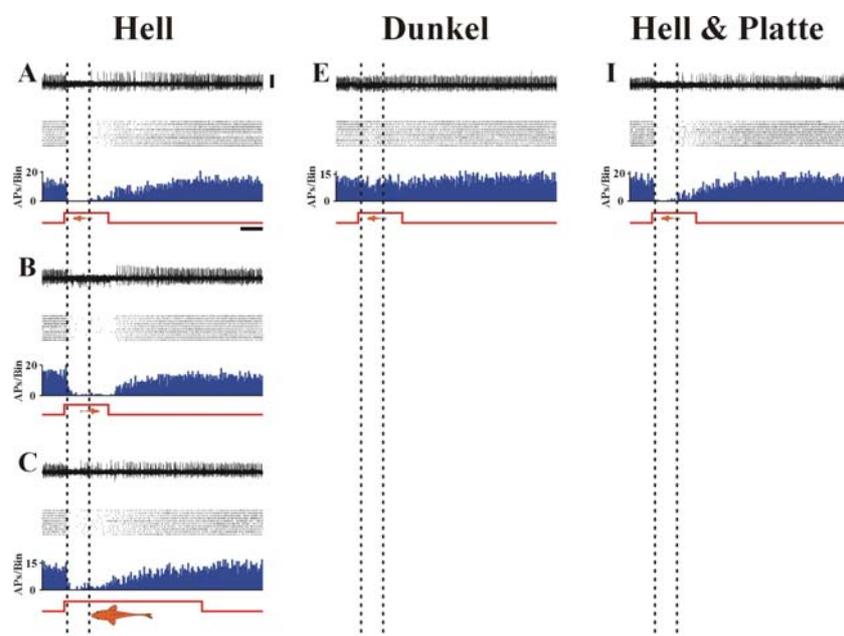
Neurone im Tectum opticum hatten, im Gegensatz zu diencephalen Neuronen, nur eine kurze Antwort. In diesen Fällen wurde zur Bestimmung der evozierten Rate ein Zeitraum von 500 ms (250 ms vor bis 250 ms nach dem maximalen Bin) gewählt (Abb. 8).



**Abb. 8** Darstellung der Messbereiche von Spontanrate und evozierter Rate in einem PST-Histogramm. Die vertikalen gestrichelten Linien geben die entsprechenden Zeitfenster an, in denen die Entladungsrates gemessen wurden. Diese Messmethode wurde bei Neuronen angewendet, die auf das bewegte Objekt phasisch antworteten, z.B. Neurone aus dem Tectum opticum.

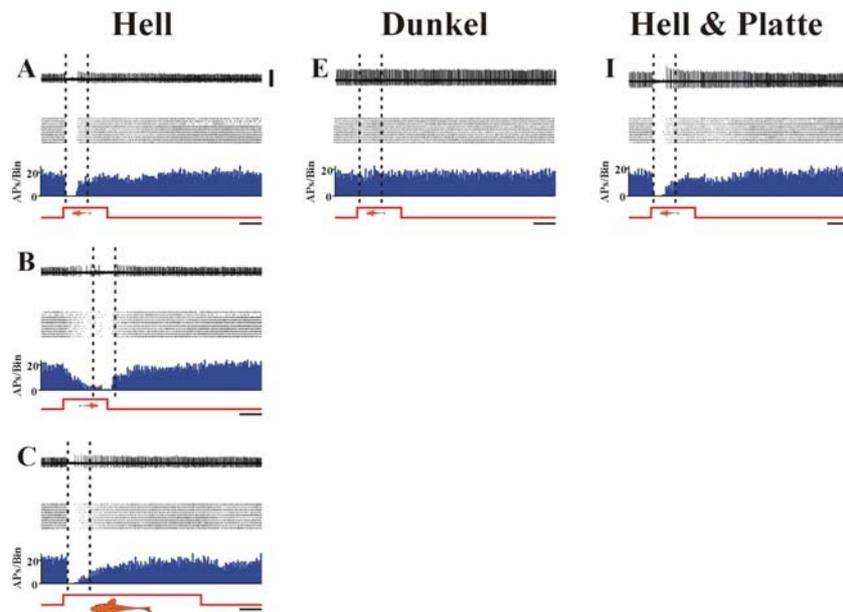
Die Antwortstärken bei verschiedenen Objektgeschwindigkeiten (12 bzw. 4 cm/s), Bewegungsrichtungen (a-p bzw. p-a), Hintergrundbeleuchtungen (Hell bzw. Dunkel) und bei Vorhandensein einer Trennplatte zwischen Objekt und Fisch wurden in einem Diagramm dargestellt. Als Referenz diente die Antwort einer Zelle im Hellen bei 12 cm/s in antero-posteriorer Bewegungsrichtung ohne Platte. Diese Antwort wurde mit den Antworten im Dunkeln / 12 cm/s / a-p / ohne Platte, im Hellen / 12 cm/s / a-p / mit Platte, im Hellen / 12 cm/s / p-a / ohne Platte, im Hellen / 4 cm/s / a-p / ohne Platte quantitativ verglichen.

Abbildung 9 zeigt einen Ausschnitt aus einer der in Kap. 3.2.2.2 „Antworten auf das bewegte Objekt“ verwendeten Abbildungen und verdeutlicht, welche Bereiche der Antworten für die Auswertung gemessen wurden. Die gestrichelten Linien zeigen die Messbereiche, die bei den jeweiligen Reizsituationen ausgewertet wurden. Bei jeder ausgewerteten Kontrollmessung wurde die evozierte Rate in einem Zeitfenster von 150 ms bis 1150 ms nach Reizbeginn gemessen.



**Abb. 9** Darstellung der Messbereiche der evozierten Rate bei Neuronen, bei denen die Antwort in allen Testsituationen zum gleichen Zeitpunkt stattfand. **A** = Antwort im Hellen, bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit in antero-posteriorer Bewegungsrichtung, **B** = Antwort im Hellen bei 12 cm/s in postero-anteriorer Richtung, **C** = Antwort im Hellen bei 4 cm/s in antero-posteriorer Richtung, **E** = Antwort im Dunkeln bei 12 cm/s antero-posterior, **I** = Antwort im Hellen mit Trennplatte bei 12 cm/s antero-posterior. Jede Einzelabbildung besteht in dieser Abbildung und in Abbildung 10 von oben nach unten aus einer Originalspur (Maßstab = 90 µV, gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung), dem Rasterdiagramm über 10 Spuren, dem PST-Histogramm (Binweite 50 ms) und der Reizspur, die die Dauer der Objektfahrt darstellt. Das Fischsymbol repräsentiert Position und Orientierung des Fisches relativ zur Objektbewegung. Der Maßstabsbalken repräsentiert 1 sec.

Einige Neurone antworteten unter den Kontrollbedingungen nicht zur gleichen Zeit und damit bei einer anderen Position des Objektes relativ zum Fisch, wie auf die Referenz (Hell, 12 cm/s, antero-posterior, ohne Trennplatte). Das war ausschließlich bei postero-anteriorer Bewegungsrichtung und bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit der Fall. Abbildung 10 zeigt einen Ausschnitt der in Kapitel 3.2.2.2 verwendeten Grafiken und verdeutlicht die Messzeiträume bei Neuronen, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten antworteten. Die Abbildung zeigt, dass in A, E und I ein Bereich von 1100 ms bis 2100 ms (vertikale gestrichelte Linien) gemessen wurde, in B von 2150 ms bis 3150 ms und in C von 1150 ms bis 2150 ms, da die Antwort bei unterschiedlichen Bewegungsrichtungen bzw. anderen Objektgeschwindigkeiten an einer anderen Position des Objektes relativ zum Fisch und daher zu einem anderen Zeitpunkt stattfinden kann.



**Abb. 10** Darstellung der Messbereiche der evozierten Rate bei Neuronen, bei denen die Antwort bei unterschiedlichen Bewegungsrichtungen oder Objektgeschwindigkeiten zu einem anderen Zeitpunkt auftrat. **A** = Antwort im Hellen, bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit in antero-posteriorer Bewegungsrichtung, **B** = Antwort im Hellen bei 12 cm/s in postero-anteriorer Richtung, **C** = Antwort im Hellen bei 4 cm/s in antero-posteriorer Richtung, **E** = Antwort im Dunkeln bei 12 cm/s antero-posterior, **I** = Antwort im Hellen mit Trennplatte bei 12 cm/s antero-posterior. Vertikaler Maßstab 280  $\mu$ V, horizontaler Maßstab = 1 sec.

Die gemessenen Antwortstärken wurden in Grafiken dargestellt, indem sie unter den vier Kontrollbedingungen einander gegenübergestellt wurden. So wurde analysiert, ob die Neurone stärker im Hellen oder im Dunkeln, in antero-posteriorer oder postero-anteriorer Bewegungsrichtung, bei 12 cm/s oder 4 cm/s Objektgeschwindigkeit und mit Trennplatte oder ohne Trennplatte zwischen Objekt und Fisch auf das bewegte Objekt antworteten.

Zusätzlich wurde der SDI-Wert zwischen der Antwortstärke unter der Referenz- und der Kontrollbedingung wie folgt bestimmt:

Für Antworten, die unter der Referenzbedingung größer als unter der Kontrollbedingung waren:

$$SDI = 1 - \frac{\text{Antwortstärke auf Referenz}}{\text{Antwortstärke auf Kontrolle}}$$

Für Antworten, die unter der Referenzbedingung größer als unter der Kontrollbedingung waren:

$$SDI = \frac{\text{Antwortstärke auf Kontrolle}}{\text{Antwortstärke auf Referenz}} - 1$$

Positive SDI-Werte bedeuten, dass Neurone bei Referenzbedingungen mit einer höheren Entladungsrate antworteten als bei Kontrollbedingungen. Negative SDI-Werte bedeuten, dass Neurone bei Kontrollbedingungen mit einer höheren Entladungsrate antworteten als bei Referenzbedingungen. Neurone mit einem SDI von 0 antworteten gleich stark bei Referenz und Kontrolle.

Zur statistischen Absicherung der Daten wurde eine nicht-parametrische (weil die Werte nicht normalverteilt waren) ANOVA durchgeführt (Kruskal-Wallis one-way analysis of variance. Dieser Test ist ein Rangtest mit dem man testen kann, ob n-unabhängige Stichproben aus derselben Grundgesamtheit stammen. Damit kann man untersuchen, ob Unterschiede zwischen Gruppen (in diesem Fall Hirnarealen) echte Populationsunterschiede darstellen oder einfach nur zufällige Variationen wie bei einer Zufallsstichprobe sind. Ausgegangen wird von der Null-Hypothese, d.h. die Werte von n Stichproben stammen aus derselben Grundgesamtheit bzw. von identischen Populationen.

Dieser Test wurde in vier Schritten durchgeführt:

Es wurde getestet, ob:

1. Unterschiede zwischen allen untersuchten Kerngebieten auftraten.
2. Unterschiede zwischen den diencephalen Kerngebieten auftraten.
3. Unterschiede zwischen den diencephalen Kerngebieten mit Ausnahme des zentral-posterioren Thalamus auftraten, da dort die Stichprobe mit n=2 zu gering war.
4. Unterschiede zwischen diencephalen, tectalen und cerebellären Arealen auftraten.

## 2.6 Charakterisierung der Zell-Antworten

### 2.6.1 Stationäre Reize

Neurone wurden als unimodal hydrodynamisch, akustisch oder visuell klassifiziert, wenn Antworten wiederholt und eindeutig jeweils nur von dem hydrodynamischen, akustischen oder visuellen Reiz hervorgerufen wurden. Die Zellen wurden als bi- oder trimodal klassifiziert, wenn die Antworten jeweils von zwei bzw. drei Reizmodalitäten hervorgerufen wurden. Die Latenzen der Antworten wurden von Reizbeginn bis zum Maximum (bzw. erstes Minimum bei Neuronen, die auf den Reiz mit einer Erniedrigung der Entladungsrate antworteten) des PST Histogramms (Binweite 10 ms) gemessen. Die Zellen wurden weiterhin anhand ihres Antwortverhalten auf gepaarte Reize charakterisiert, da Neurone in verschiedenen Kerngebieten oft ein unterschiedliches zeitliches Auflösungsvermögen haben [BLECKMANN ET AL. 1987, 1989]. Dazu wurden zwei sukzessive Reize mit Zeitintervallen zwischen 100 und 2500 ms präsentiert, und anschließend die Antwortstärke auf den ersten Reiz mit der Antwortstärke auf den zweiten Reiz verglichen.

### 2.6.2 Bewegtes Objekt

Die Neurone wurden wie folgt klassifiziert:

1. Neurone wurden als visuell klassifiziert, wenn sie nur im Hellen auf das bewegte Objekt und auf einen stationären Lichtreiz antworteten.
2. Neurone, die nur antworteten, wenn sich keine Trennplatte zwischen Objekt und Fisch befand, und beim Ankommen der Wellenfront eines auf die Wasseroberfläche [laut BLECKMANN pers. Mitteilung und ECHELER 1985 ein Reiz für die Seitenlinie] aufgetragenen Wassertropfens wurden als hydrodynamische Seitenliniennurone klassifiziert.
3. Neurone, die im Hellen und im Dunkeln mit und ohne Trennplatte, auf einen akustischen Klick, leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und das Auftreffen eines Wassertropfens auf die Wasseroberfläche [laut BLECKMANN pers. Mitteilung und ECHELER 1985 ein Reiz für das akustische System] antworteten, wurden als unimodal auditorisch klassifiziert. Diese Klassifizierung umfasst vibratorische und schalldrucksensitive (akustische) Neurone, da diese Eingänge aus dem Innenohr nur schwer voneinander zu unterscheiden sind. Wird ein Neuron als unimodal auditorisch eingestuft, so kann es demzufolge sein, dass es sich um ein bimodales akustisches / vibratorisches Neuron handelte.
4. Neurone, die auf das bewegte Objekt im Hellen mit und ohne Platte und im Dunkeln ohne Platte und zusätzlich auf einen stationären Lichtreiz und das Ankommen der Wellenfront eines Wassertropfens antworteten, wurden als bimodale visuell / hydrodynamische Seitenliniennurone klassifiziert.
5. Antwortete ein Neuron im Hellen und im Dunkeln mit und ohne Trennplatte und zusätzlich auf einen stationären Lichtreiz, einen akustischen Klick, leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und das Auftreffen eines Wassertropfens, wurde es als bimodal visuell / auditorisch klassifiziert.
6. Neurone, die auf das bewegte Objekt im Hellen und im Dunkeln mit und ohne Trennplatte, auf einen akustischen Klick, leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand, das Auftreffen eines Wassertropfens und das Ankommen der Wellenfront beim Fisch, nicht aber auf einen stationären Lichtreiz antworteten, wurden als bimodal auditorisch / hydrodynamisch eingestuft.
7. Antwortet ein Neuron auf alle Reizsituationen des bewegten Objektes und alle verwendeten zusätzlichen stationären Reize, wurde es als trimodal visuell / auditorisch / hydrodynamisch klassifiziert.

8. Des weiteren konnte von Neuronen abgeleitet werden, die nur auf das bewegte Objekt, aber auf keinen der verwendeten stationären Reize antworteten. Diese Neurone wurden daher als mechanosensorisch eingestuft, was sowohl die Eingänge aus dem Innenohr (schalldrucksensitive und vibratorische), wie auch die Eingänge aus dem hydrodynamischen Seitenliniensystem umfasst.
9. Manche Neurone antworteten auf das bewegte Objekt im Hellen und im Dunkeln mit und ohne Trennplatte, zusätzlich aber nur auf einen stationären Lichtreiz. Diese wurden als bimodal visuell / mechanosensorisch (s.o.) eingestuft.

Das Klassifikationsschema ist noch einmal in Tabelle 1 dargestellt.

*Tabelle 1: Schema verschiedener Antworttypen von Neuronen und die daraus resultierende Klassifikation der Neurone. + symbolisiert eine Antwort des Neurons auf die entsprechende Reizsituation, — symbolisiert, dass das Neuron auf die Reizsituation nicht antwortete.*

	Hell	Dunkel	Hell Platte	Dunkel Platte	LED	Akust. Klick	Klopfen	Tropfen Auftreffen	Tropfen Ankommen	Klasse
1	+	—	+	—	+	—	—	—	—	visuell
2	+	+	—	—	—	—	—	—	+	hydrod.
3	+	+	+	+	—	+	+	+	—	auditor.
4	+	+	+	—	+	—	—	—	+	visuell hydrod.
5	+	+	+	+	+	+	+	+	—	visuell auditor.
6	+	+	+	+	—	+	+	+	+	auditor. hydrod.
7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	visuell auditor. hydrod.
8	+	+	+	+	—	—	—	—	—	mechano.
9	+	+	+	+	+	—	—	—	—	visuell mechano.

## **2.7 Histologie**

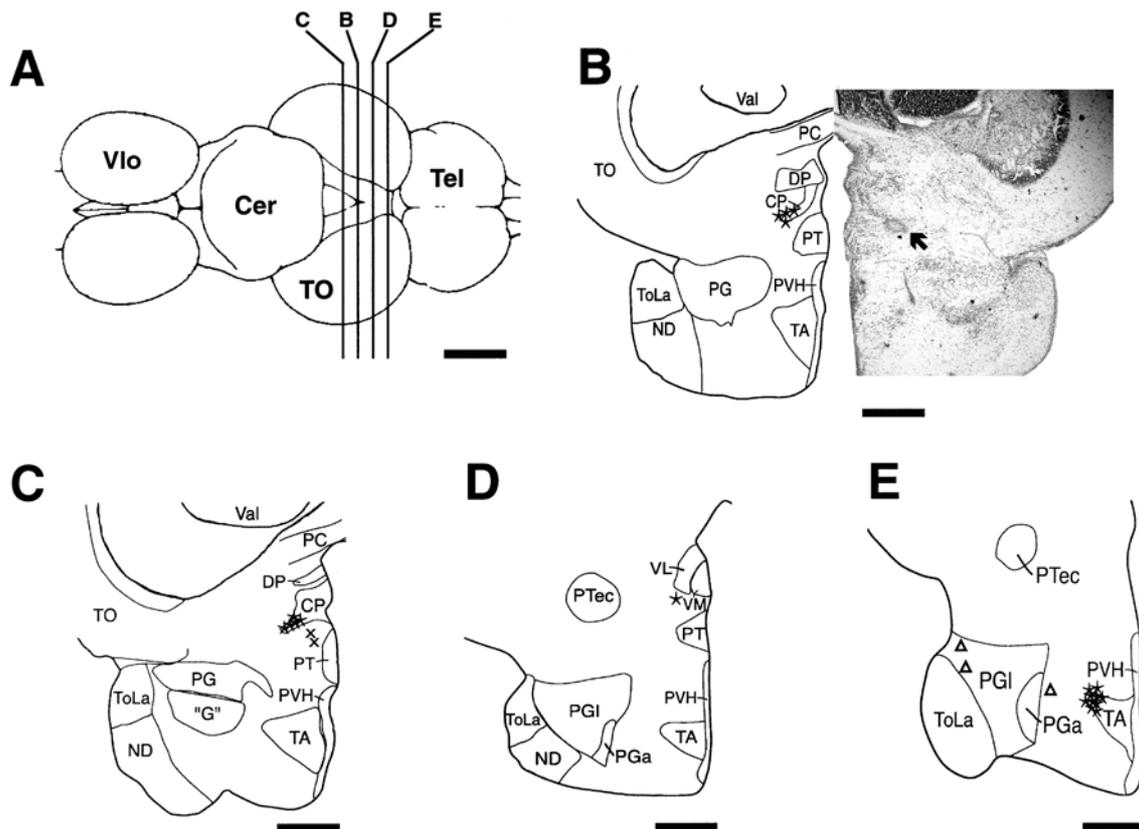
In 25 Fällen wurde die Position des Ableitortes durch eine elektrolytische Läsion markiert, indem ein DC Strom (15 s positiv und 15 s negativ) von 2-3  $\mu\text{A}$  durch die Elektrode appliziert wurde. Am nächsten Tag wurde der Fisch mit 0,05% MS 222 narkotisiert und anschließend mit 0,1M Phosphatpuffer gefolgt von 4% Paraformaldehyd-Lösung (in 0,1M Phosphatpuffer) intrakardial perfundiert. Das Gehirn wurde entnommen und für mindestens 24 Stunden in 4% Paraformaldehyd-Lösung (in 0,1M Phosphatpuffer) nachfixiert. 24 Stunden vor dem Schneiden wurde das Gehirn in 25%ige Saccharoselösung überführt, um eine Kristallbildung beim Einfrieren zu vermeiden. Danach wurde es auf einem Gefriermikrotom parallel zur Elektrodenpenetration in 20  $\mu\text{m}$  Schnitte geschnitten. Nach Trocknung wurden die Schnitte mit Kresylviolett gefärbt und unter einem Mikroskop analysiert. Schnitte, die Läsionen enthielten, wurden mit einer Digitalkamera (Nikon Coolpix E950) fotografiert.

### 3 ERGEBNISSE

#### 3.1 Ableitorte

##### 3.1.1 Experimente mit stationären Reizen

Insgesamt wurden 27 elektrolytische Läsionen gesetzt, um Ableitorte zu markieren. Zusätzlich wurde die Tiefe der Elektrodenpenetration während der Ableitungen monitoriert. Zwölf Läsionen wurden in Tiefen von 1700  $\mu\text{m}$  (bezogen auf die Hirnoberfläche) gesetzt. Neun dieser Läsionen lagen im zentral-posterioren thalamischen Kern und waren vom Zentrum dieses Kerngebietes bis zu seiner rostro-lateralen Grenze verteilt (Abb. 11B, C; Sterne). Zwei Läsionen lagen ventral zu diesem Kerngebiet (Abb. 11C; Kreuze). Eine Läsion befand sich rostral zum zentral-posterioren thalamischen Kern in einer Region zwischen dem ventrolateralen thalamischen Kern und dem posterioren Tuberkel (Abb. 11D; Stern). Dreizehn Läsionen wurden in Tiefen  $> 2300 \mu\text{m}$  gefunden. Zehn dieser Läsionen befanden sich an der lateralen Grenze des anterio-tuberalen Kerns (Abb. 11E; Sterne) und 3 Läsionen im preglomerulären Komplex (Abb. 11E, Dreiecke). Zwei Läsionen (nicht gezeigt) lagen in Tiefen zwischen 1700 und 2300  $\mu\text{m}$ . Diese Läsionen lagen in der Nähe des lateralen und medialen Vorderhirnbündels und konnten keinen spezifischen Neuronengruppen zugeordnet werden. Daher wurden die Daten von Ableitorten zwischen 1700 und 2300  $\mu\text{m}$  von der weiteren Analyse ausgeschlossen.

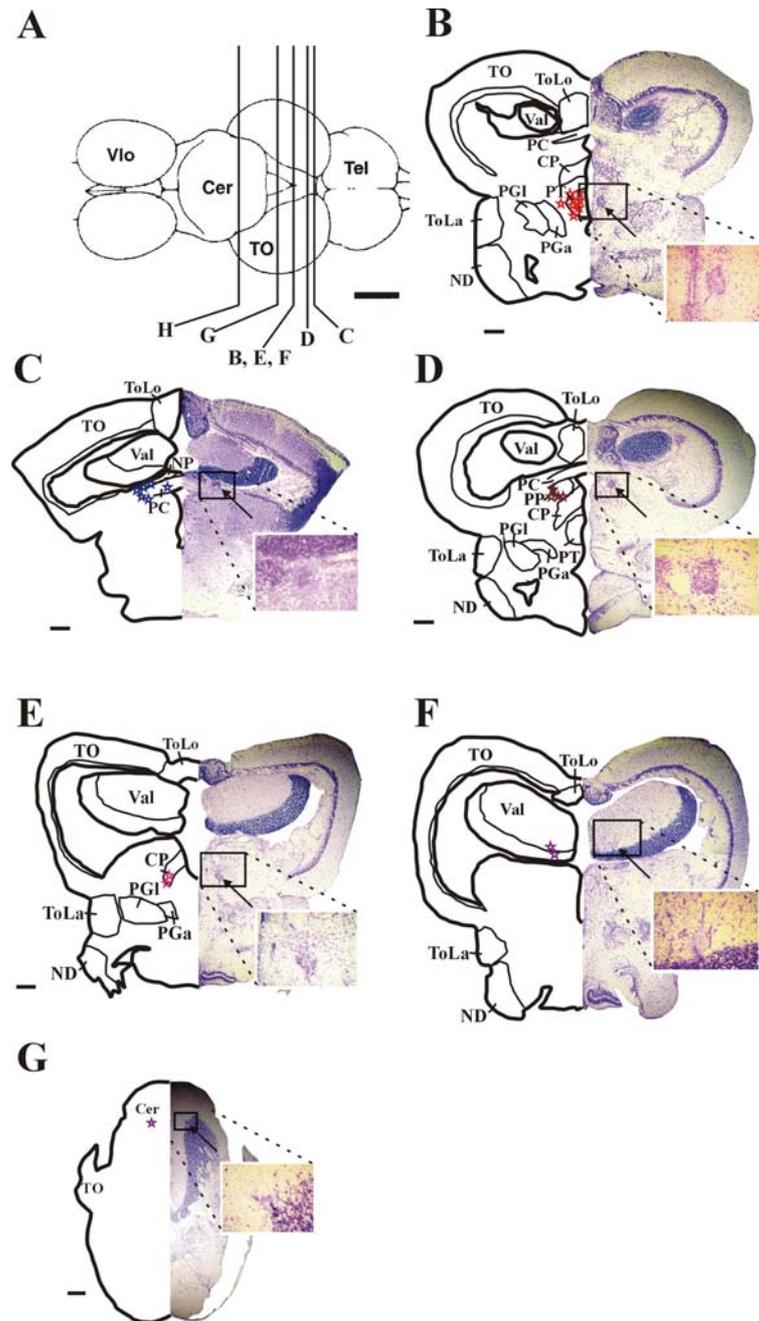


**Abb. 11** Dorsale Ansicht des Goldfischgehirns (**A**) und Zeichnungen von Querschnitten durch das Goldfischgehirn (**B-E**) in den in **A** angegebenen Ebenen. Der Maßstabbalken repräsentiert in **A** 1000  $\mu\text{m}$  und in **B** bis **E** 400  $\mu\text{m}$ . In **B** ist auf der rechten Hälfte ein kresylviolet gefärbter Schnitt zu sehen; der Pfeil zeigt auf eine elektrolytische Läsion. Die Sternchen in den Zeichnungen zeigen die Positionen der elektrolytischen Läsionen im dorsalen Thalamus (**B-D**) und im Hypothalamus (**E**). Im dorsalen Thalamus lagen die meisten Läsionen im ventrolateralen CP (Sternchen in **B** und **C**). Zwei Läsionen lagen, wie durch die Tiefenmessung erwartet, dicht ventral vom medialen CP (Kreuzchen in **C**). Eine Läsion befand sich rostral zum CP zwischen den ventral thalamischen Kernen (VL und VM) und dem posterioren Tuberkel (PT) (**D**). Die Läsionen im Hypothalamus befanden sich ausschließlich im Neuropil des anterior-tuberalen Kerns (**E**). Drei Läsionen wurden im PG gefunden (Dreiecke in **E**). In den Strichzeichnungen in **B** bis **E** ist dorsal oben und lateral links.

### 3.1.2 Experimente mit bewegten Objekten

Insgesamt wurden 23 Läsionen in fünf Hirngebieten gesetzt.

Im Posterioren Tuberkel wurden acht (Abb. 12A), im Nucleus paracommissuralis sechs (Abb. 12B), im Periventriculären Pretectum vier (Abb. 12C), im zentral-posterioren Thalamus zwei (Abb. 12D), in der Valvula cerebelli zwei (Abb. 12F) und im Corpus cerebelli eine Läsion gefunden (Abb. 12F). Abbildung 12G zeigt die dorsale Ansicht eines Goldfischgehirns mit der ungefähren Lage der Schnittebenen, in denen Läsionen gefunden wurden.



**Abb. 12** Dorsale Ansicht des Goldfischgehirns (A) und Zeichnungen von Querschnitten durch das Goldfischgehirn (B-G) an den in A angegebenen Ebenen. Der Maßstabblock repräsentiert in A 1000  $\mu\text{m}$  und in B-G 500  $\mu\text{m}$ . In B-G ist auf der rechten Hälfte ein kresylviolett gefärbter Schnitt zu sehen; der Pfeil zeigt jeweils auf eine elektrolytische Läsion. Die Läsion ist jeweils rechts neben dem Schnitt vergrößert dargestellt. Die linke Seite jeder Teilabbildung zeigt die Strichzeichnung des jeweiligen Schnittes. Die Sternchen markieren die Position der gefundenen elektrolytischen Läsionen im (B) Posteriorer Tuberkel, (C) Nucleus paracommissuralis, (D) Periventriculäres Pretectum, (E) zentral-posteriorer Thalamus, (F) Valvula cerebelli und (G) Corpus cerebelli. Cer = Cerebellum, CP = zentral-posteriorer Thalamus, ND = Nucleus diffusus, PC = Posteriore Kommissur, PGa = anteriorer preglomerulärer Kern, PGI = lateraler preglomerulärer Kern, PP = periventriculäres Pretectum, PT = Posteriorer Tuberkel, Tel = Telencephalon, TO = Tectum opticum, ToLa = Torus lateralis, ToLo = Torus longitudinales, Val = Valvula cerebelli, Vlo = Vagus lobus

## 3.2 Physiologie

### 3.2.1 Experimente mit stationären Reizen

In anfänglichen Experimenten wurden über 200 Elektrodenpenetrationen durch das Diencephalon des Goldfisches durchgeführt. Dazu wurde die Elektrode auf der Oberfläche des rostralen Tectums positioniert und Penetrationen in Abständen von 100  $\mu\text{m}$  in medio-lateraler und rostro-caudaler Richtung durchgeführt. Evozierte Potentiale, die durch Reizung der Seitenlinie, des Innenohrs und des visuellen Systems hervorgerufen wurden, wurden in Abständen von 100  $\mu\text{m}$  Tiefe aufgenommen. Formen, Größen und Latenzen der evozierten Potentiale und das Auftreten von Hash und Einzelzellantworten hingen von der Position der Penetrationsstelle, der Tiefe der Ableitelektrode innerhalb einer Penetration und der Art des dargebotenen Reizes ab. Große evozierte Potentiale und Zell-Antworten wurden zuverlässig im zentral-posterioren thalamischen Kern und im anterior-tuberalen Kern des Hypothalamus registriert. In den 18 Elektrodenpenetrationen, die, wie Läsionen zeigten, durch den preglomerulären Kern verliefen, konnten nur kleine evozierte Potentiale abgeleitet werden, die in einem Bereich von bis zu 1000  $\mu\text{m}$  auftraten und somit nicht lokal dem preglomerulären Kern zugeordnet werden konnten. In einer Penetration konnten im preglomerulären Komplex bei Reizung mit der vibrierenden Kugel lokale evozierte Potentiale aufgenommen werden. Jedoch konnten in keinem Fall Mehr-, Wenig- oder Einzelzellantworten auf den Seitenlinienreiz oder einen anderen der dargebotenen Reize abgeleitet werden.

Außerhalb des preglomerulären Komplexes wurde von 194 diencephalen Neuronen abgeleitet. Weil zuverlässig nur von Neuronen im zentral-posterioren thalamischen Kern und im anterior-tuberalen Kern abgeleitet werden konnte, werden hier ausschließlich Daten von diesen beiden Kernen gezeigt. Im zentral-posterioren thalamischen Kern antworteten 58 von 83 Neuronen und im anterior-tuberalen Kern (jeweils bestätigt durch Läsionen) 34 von 58 Zellen entweder auf einen oder auf eine Kombination der dargebotenen Reize. Vierundneunzig Zellen antworteten auf die präsentierten Reize nicht.

#### 3.2.1.1 Spontanrate

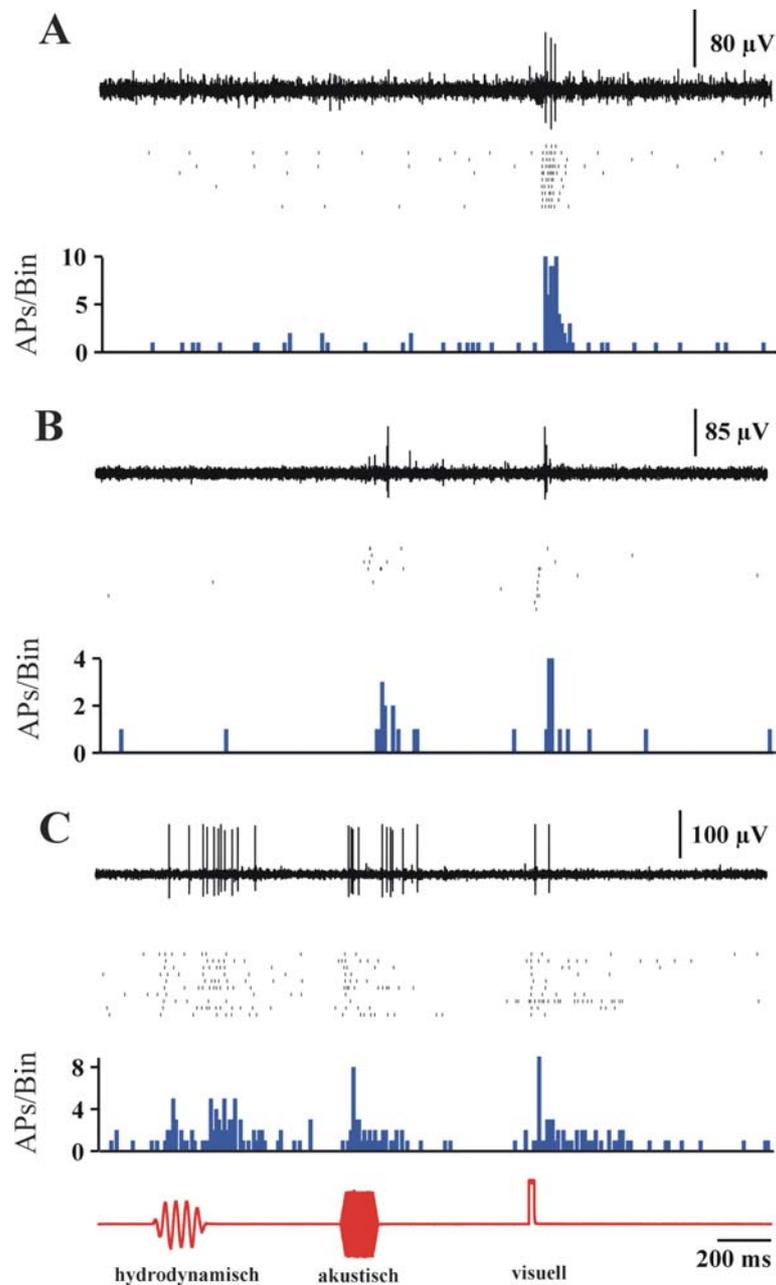
Die Spontanrate wurde für 16 zentral-posteriore thalamische Neurone und für 6 anterior-tuberalen Neurone bestimmt, indem die Aktivität der Neurone über einen Zeitraum von 30 Sekunden aufgezeichnet wurde. Bei den restlichen 172 Neuronen wurde die Spontanaktivität nicht bestimmt, weil sich erst im Laufe der Versuche herausstellte, dass die Spontanrate der

Neurone variierte. Die Spontanrate der zentral-posterior thalamischen Neurone betrug  $6,6 \pm 4,5$  Aktionspotentiale/s (Mittlere Rate  $\pm$  einfache Standardabweichung). Die Spontanrate der anterior-tuberalen Neurone betrug  $5,0 \pm 1,7$  Aktionspotentiale/s. Diese Werte waren nicht signifikant verschieden (Mann-Whitney U-test,  $p = 0,4$ ).

### 3.2.1.2 Modalitäten

Antworten auf sensorische Reize wurden im zentral-posterioren Thalamus und im anterior-tuberalen Kern abgeleitet. Die meisten Neurone im zentral-posterioren Thalamus antworteten ausschließlich auf den visuellen Reiz, außerdem wurden bimodale visuell/akustische und hydrodynamisch/akustische Neurone gefunden. Im anterior-tuberalen Kern wurde von uni-, bi- und trimodalen Neuronen abgeleitet, die alle Kombinationen aus visuellen, akustischen und hydrodynamischen Modalitäten abdeckten.

Abbildung 13A zeigt Daten eines im zentral-posterioren Thalamus abgeleiteten Neurons, das als unimodal visuell klassifiziert wurde. Dieses Neuron antwortete mit einer kurzen Erhöhung der Entladungsrate auf einen 20 ms Lichtblitz, aber nicht auf den akustischen (500 Hz, 0,008 Pa) oder hydrodynamischen Reiz (25 Hz, 360  $\mu$ m Auslenkung Spitze-Spitze). Daten eines bimodalen Neurons aus dem anterior-tuberalen Kern sind in Abbildung 13B gezeigt. Dieses Neuron antwortete auf den akustischen und den visuellen Reiz mit einer transienten Erhöhung der Entladungsrate, antwortete aber nicht auf den hydrodynamischen Reiz. Abbildung 13C zeigt beispielhaft Daten eines trimodalen Neurons aus dem anterior-tuberalen Kern, das auf alle drei dargebotenen Reize mit einer Erhöhung der Entladungsrate antwortete.

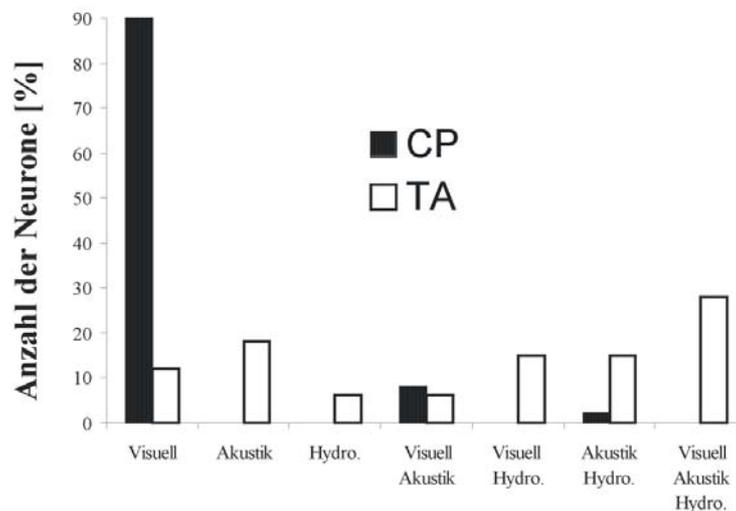


**Abb. 13** Antwortbeispiele von drei Neuronen, von denen im Diencephalon abgeleitet wurden. In dieser Abbildung und in Abb. 16 bis 22 zeigt jede Teilabbildung von oben nach unten eine Originalableitung, ein Rasterdiagramm der Antworten bei 10 Wiederholungen der Reizsequenz (s. Material und Methoden) und ein Peri-Stimulus-Zeit-Histogramm (Binweite 10 ms). Die Reizspur ist in rot ganz unten dargestellt. Antworten auf einen hydrodynamischen (25 Hz, 360  $\mu\text{m}$  Auslenkung), einen akustischen (500 Hz, 0,008 Pa) und einen visuellen (Lichtblitz einer roten LED, 20 ms) Reiz (siehe Reizspur) eines zentral-posterioren thalamischen Neurons, das als unimodal visuell klassifiziert wurde (A), eines bimodal akustisch und visuellen anterior-tuberalen Neurons (B) und eines trimodalen anterior-tuberalen Neurons (C).

Die Häufigkeit von unimodalen, bimodalen und trimodalen Neuronen im zentral-posterioren Thalamus unterschied sich von der im anterior-tuberalen Kern (Abb. 14). Die meisten Neurone im zentral-posterioren Thalamus ( $n=52$ , 90%) waren unimodal visuell. Unimodale akustische oder Seitenlinienneurone wurden nicht gefunden. Zehn Prozent der Einzelzellen, von denen im zentral-posterioren Thalamus abgeleitet wurden, waren bimodal und

antworteten entweder auf den visuellen und akustischen Reiz ( $n=5$ , 8%) oder auf den akustischen und hydrodynamischen Reiz ( $n=1$ , 2%). Trimodale Neurone wurden nicht gefunden.

Im Gegensatz zum zentral-posterioren Thalamus waren nur 36% der im anterior-tuberalen Kern abgeleiteten Neurone unimodal. Diese Neurone waren entweder unimodal visuell ( $n=4$ , 12%), unimodal akustisch ( $n=6$ , 18%) oder unimodal Seitenlinie ( $n=2$ , 6%). Die meisten Neurone im anterior-tuberalen Kern (64%) antworteten auf mehr als eine Modalität: 12 Neurone (36%) waren bimodal und 10 Neurone (28%) waren trimodal. Es wurden bimodale Neurone gefunden, die auf den visuellen und akustischen, den akustischen und hydrodynamischen oder den visuellen und hydrodynamischen Reiz antworteten (Abb. 14).

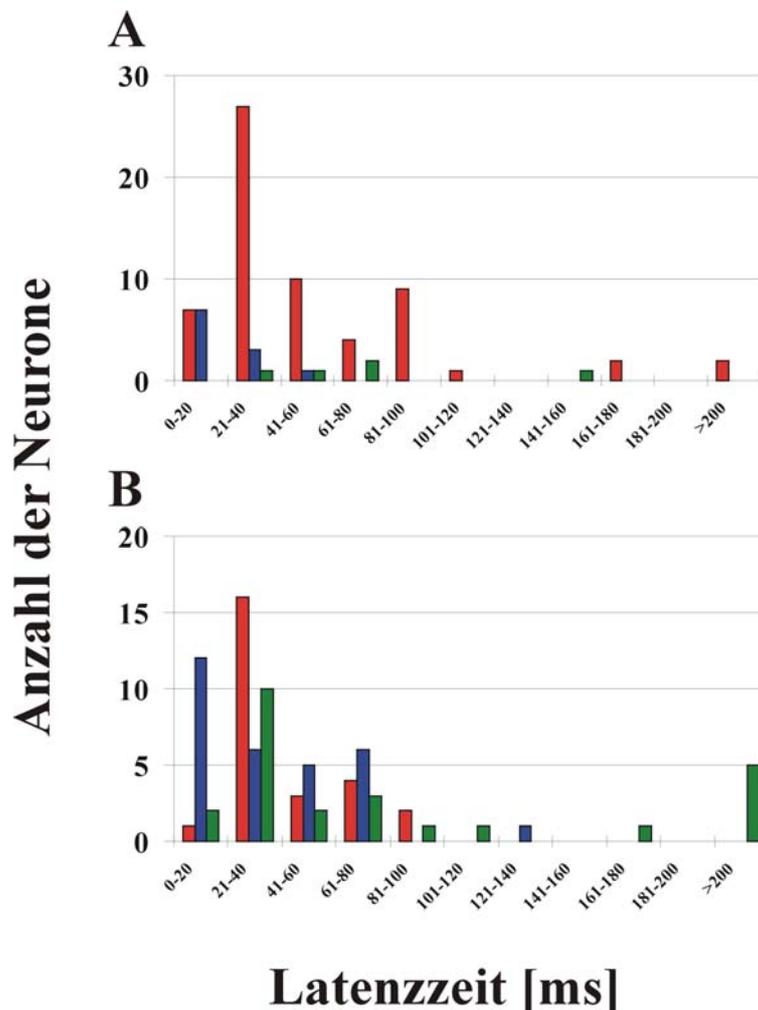


**Abb. 14** Häufigkeitsverteilung von unimodalen (visuell, akustisch oder hydrodynamisch), bimodalen (visuell/akustisch, visuell/hydrodynamisch oder akustisch/hydrodynamisch) und trimodalen (visuell/akustisch/hydrodynamisch) Neurone im zentral-posterioren Thalamus (CP; schwarze Balken) und im anterior-tuberalen Kern (TA; weiße Balken).

### 3.2.1.3 Latenzen

Abbildung 15 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Latenzzeiten im zentral-posterioren Thalamus und im anterior-tuberalen Kern. Die Latenzzeit der Neurone im zentral-posterioren Thalamus betrug  $17 \pm 9$  ms (Mittelwert  $\pm$  SD) (akustischer Reiz,  $n=6$ ), und  $57 \pm 48$  ms (visueller Reiz,  $n=57$ ). Das einzige Neuron, das auf die vibrierende Kugel (hydrodynamischer Reiz) antwortete, hatte eine Latenz von 70 ms. Die mittlere Latenz der Neurone im anterior-tuberalen Kern betrug  $77 \pm 61$  ms (hydrodynamischer Reiz,  $n=20$ ),  $33 \pm 29$  ms (akustischer Reiz,  $n=23$ ) und  $40 \pm 20$  ms (visueller Reiz,  $n=21$ ). Die häufigsten Latenzen der im zentral-posterioren Thalamus abgeleiteten Neurone betragen 10 ms (akustischer Reiz,  $n=4$ ) und 30

ms (visueller Reiz, n=20). Die häufigsten Latenzen der Neurone im anterior-tuberalen Kern waren 30 ms (hydrodynamischer Reiz, n=5), 10 ms (akustischer Reiz, n=7) und 30 ms (visueller Reiz, n=13). Die Messwerte der Latenzen wurden im PST-Histogramm mit einer Binweite von 10 ms gemessen und haben daher Werte in 10 ms-Intervallen (siehe Material und Methoden). Die Latenzen der visuellen und akustischen Antworten unterschieden sich nicht zwischen zentral-posteriorem Thalamus und anterior-tuberalem Kern (Mann-Whitney U-test,  $p=0,31$  für visuelle Neurone und  $p=0,12$  für akustische Neurone).

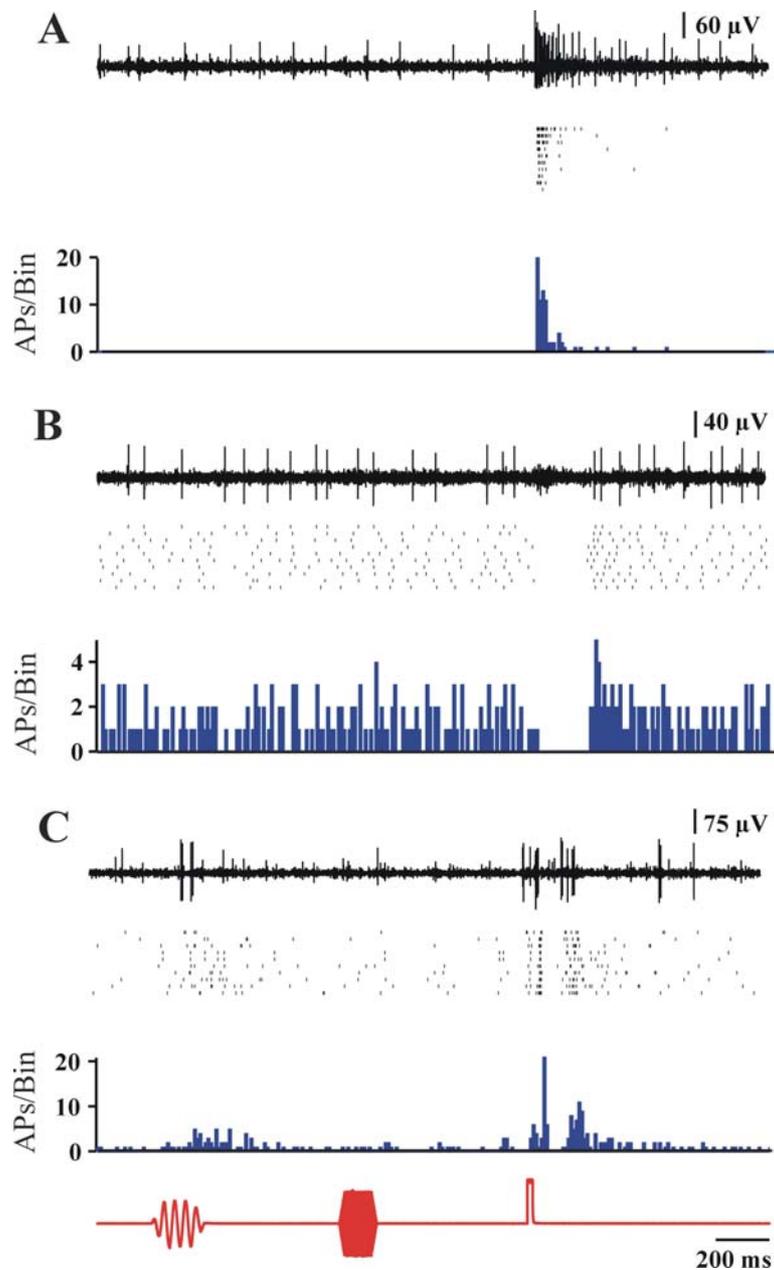


**Abb. 15** Häufigkeitsverteilung der gemessenen Latenzen im zentral-posterioren Thalamus (**A**) und im anterior-tuberalen Kern (**B**). Rote Balken symbolisieren visuelle Neurone, blaue Balken akustische Neurone und grüne Balken hydrodynamische Neurone.

### 3.2.1.4 Zeitliche Antworten

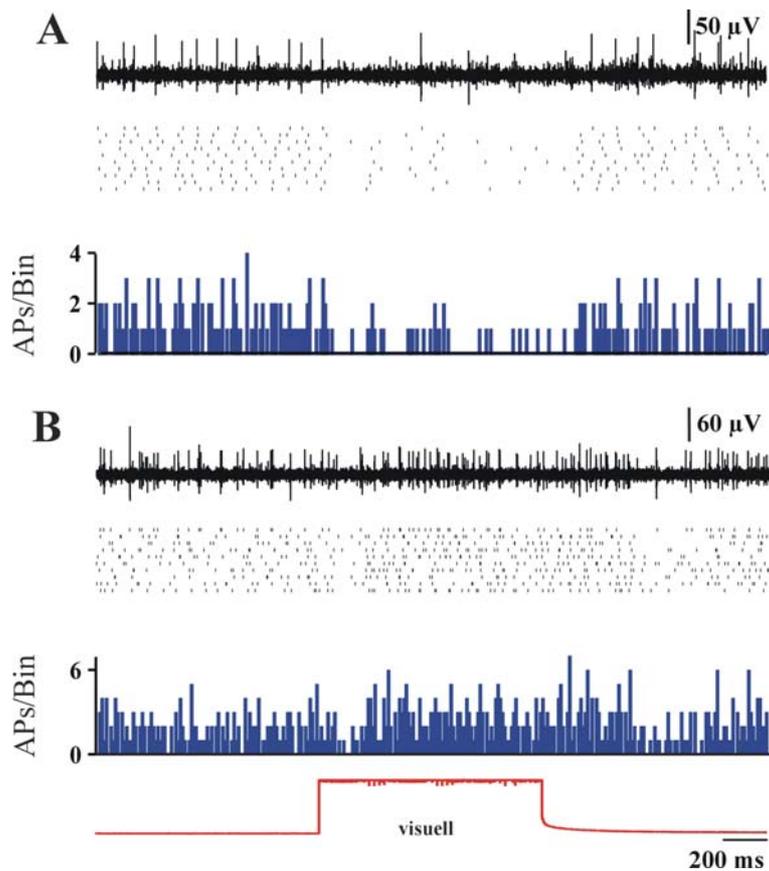
Eine Vielzahl von zeitlichen Antwortmustern wurde gefunden. Unter den Neuronen im zentral-posterioren Thalamus wurden drei Antworttypen unterschieden. 58% der Neurone (n=30) antworteten mit einer Erhöhung der Entladungsrates auf die verwendeten Reize (Abb. 16A beispielhaft für ein visuelles Neuron), 30% der Neurone (n=16) antworteten mit einer

Erniedrigung (bei einigen Neuronen gefolgt von einer Erhöhung) der spontanen Entladungsrate (Abb. 16B) und 12% der Neurone ( $n=6$ ) antworteten mit zwei oder mehr Erhöhungen und/oder Erniedrigungen der spontanen Entladungsrate (Abb. 16C). Diese beiden Antwortmuster wurden nur bei visueller Reizung beobachtet. Neurone im anterior-tuberalen Kern ( $n=34$ ) antworteten immer mit einer Erhöhung der Entladungsrate, unabhängig von der Reizmodalität und Reizdauer (siehe unten). Das Neuron in Abbildung 16C antwortete zudem auf dem hydrodynamischen Reiz.



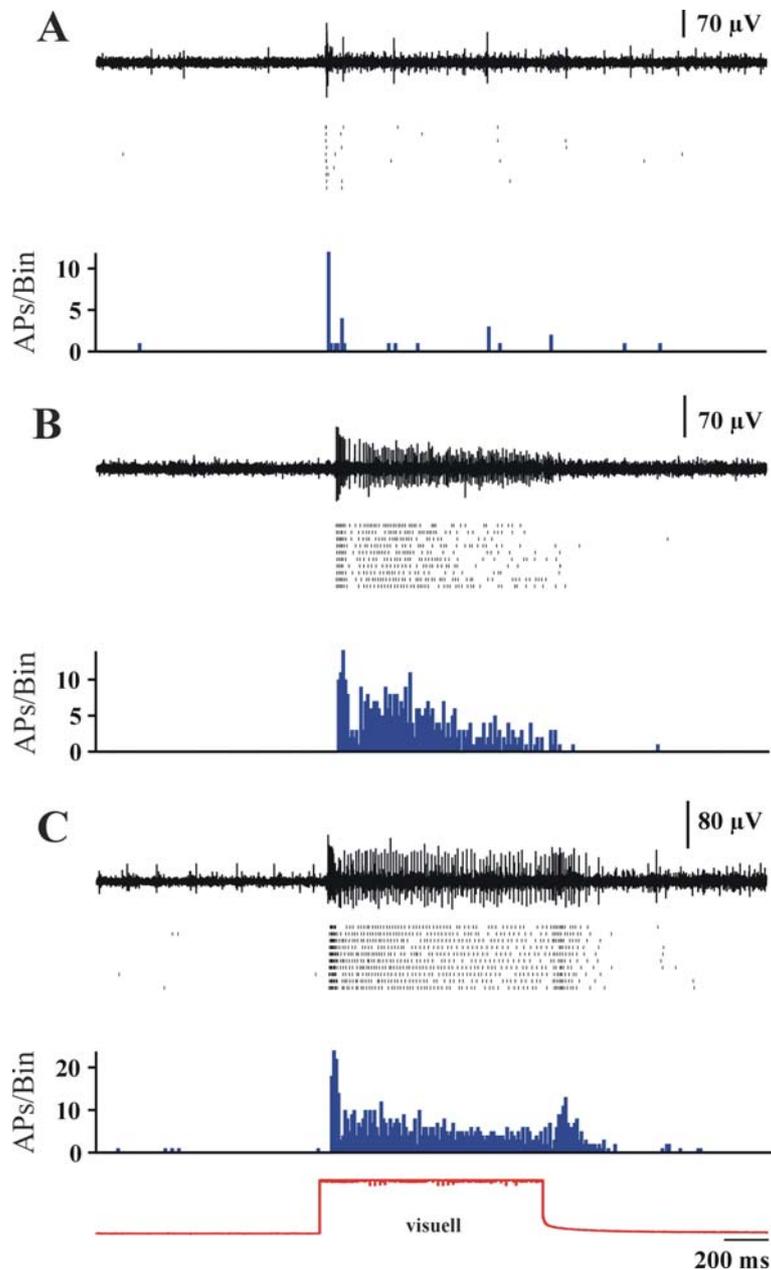
**Abb. 16** Antworten von Neuronen im zentral-posterioren Thalamus auf sensorische Reize.  
**(A)** Beispiel eines Neurons, das auf den visuellen Reiz mit einer Erhöhung der Entladungsrate antwortete  
**(B)** Beispiel eines Neurons, das auf den visuellen Reiz mit einer Erniedrigung der Entladungsrate antwortete.  
**(C)** Beispiel eines Neurons, das auf den visuellen Reiz ein komplexes Antwortmuster, bestehend aus abwechselnder Erhöhung und Erniedrigung der Entladungsrate, zeigte.

Die Antworten von 14 Neuronen im zentral-posterioren Thalamus und 12 Neuronen im anterior-tuberalen Kern wurden bei Stimulation mit einzelnen Reizen von 1 Sekunde Dauer charakterisiert. Als Antwort auf einen 1-Sekunde visuellen Reiz wurden die Entladungen von zwei Neuronen im zentral-posterioren Thalamus unterdrückt, bei einem Neuron für die gesamte Reizdauer (Abb. 17A) und bei dem anderen Neuron kurzzeitig nach Reizbeginn und nach Reizende (Abb. 17B).



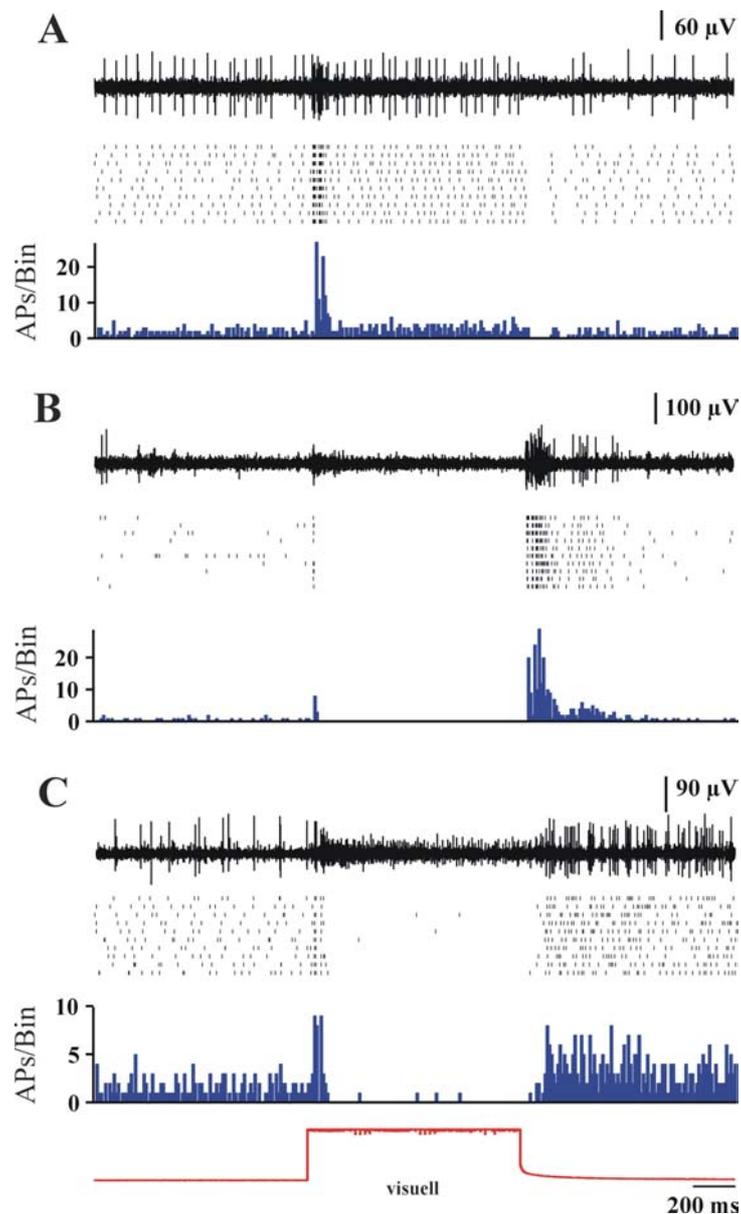
**Abb. 17** Antworten von Neuronen im zentral-posterioren Thalamus auf einen visuellen Reiz von 1 sec Dauer. Die Entladungsraten dieser Neurone wurden durch den visuellen Reiz gesenkt; in **A** für die gesamte Dauer des Reizes und in **B** nach Reizanfang und nach Reizende.

Fünf Neurone antworteten mit einer phasischen oder phasisch-tonischen Erhöhung der Entladungsrate (Beispiel siehe Abb. 18A, B), vier mit einer Erhöhung der Entladungsrate sowohl nach Reizanfang als auch nach Reizende. Auch für die Dauer des Reizes hatten diese Neurone eine erhöhte Entladungsrate (Beispiel siehe Abb. 18C).



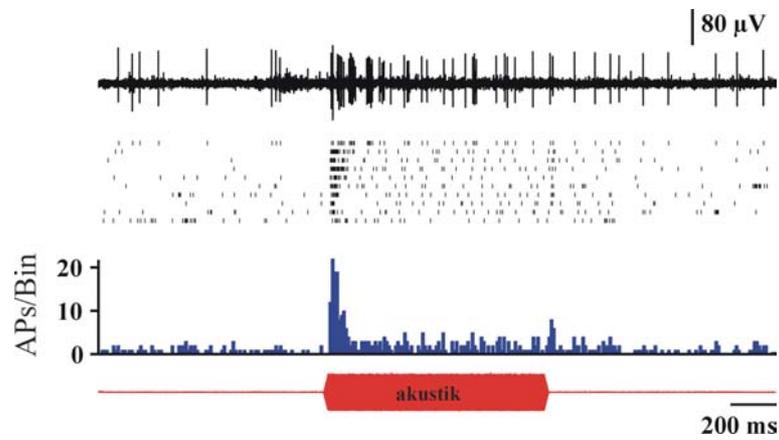
**Abb. 18** Antworten von Neuronen im zentral-posterioren Thalamus auf einen visuellen Reiz von 1 sec Dauer. Die Neurone zeigten eine Erhöhung der Entladungsrate auf den visuellen Reiz. Diese Neurone antworteten phasisch (A), phasisch-tonisch (B) und phasisch-tonisch mit einer zusätzlichen On-Antwort am Reizende (C).

Ein Neuron antwortete mit einer kurzen Erhöhung der Entladungsrates am Reizanfang, hatte eine erhöhte Entladungsrates während des Reizes und zeigte eine Erniedrigung der neuronalen Aktivität nach Reizende (Abb. 19A). Ein anderes Neuron antwortete mit einem einzelnen Aktionspotential auf den Reizanfang, wurde während des Reizes komplett inhibiert und antwortete mit einer starken Erhöhung der Entladungsrates auf das Reizende (Abb. 19B). Ein drittes Neuron zeigte ein ähnliches Muster, das aus einer Erhöhung der Rate am Reizanfang, einer Erniedrigung während des Reizes und einer Erhöhung am Reizende bestand (Abb. 19C). Zudem antwortete ein Neuron mit kleinen Aktionspotentialen während der Reizdauer.



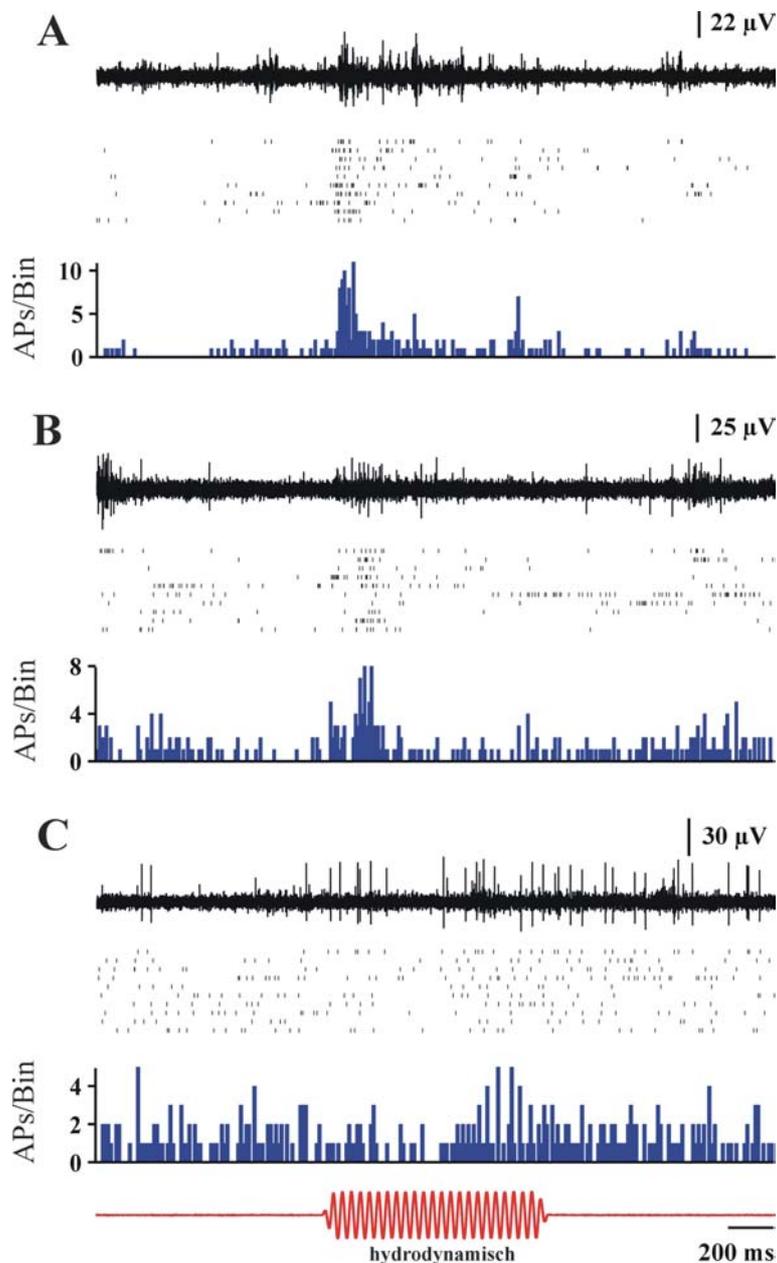
**Abb. 19** Antworten von Neuronen im zentral-posterioren Thalamus auf einen visuellen Reiz von 1 sec Dauer. Die Entladungsrates der Neurone wurden durch den visuellen Reiz gesenkt; in **A** die Entladungsrates wurde nach Reizanfang erhöht und nach Reizende gesenkt, in **B** evoziert der Reizanfang eine kleine und das Reizende eine starke Erhöhung der Entladungsrates. Während des Reizes wurde die Aktivität des Neurons gesenkt. In **C** evoziert der Reizanfang eine kurze, starke Erhöhung der Rate und das Reizende eine lange, Erhöhung der Rate, auch hier wird die Aktivität des Neurons während des Reizes gesenkt.

Antwort eines Neurons aus dem zentral-posterioren Thalamus auf einen akustischen Reiz von 1 Sekunde Dauer. Das Neuron antwortete phasisch-tonisch (Abb. 20).



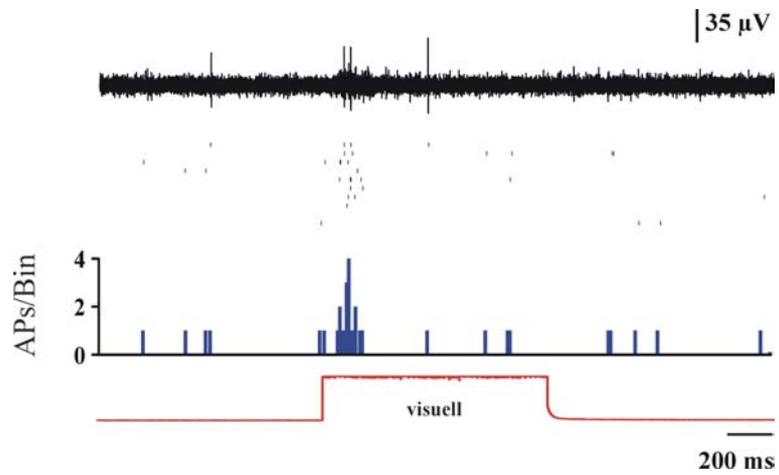
**Abb. 20** Phasisch-tonische Antwort eines Neurons aus dem zentral-posterioren Thalamus auf einen akustischen (500 Hz, 0,008 Pa) Reiz von 1 sec Dauer.

Im Gegensatz zu Neuronen im zentral-posterioren Thalamus antworteten Neurone im anterior-tuberalen Kern auf einen Reiz (Reizdauer 1 Sekunde) immer mit einer Erhöhung der Entladungsrates unabhängig von der verwendeten Reizmodalität. Neun von 12 Neuronen im anterior-tuberalen Kern antworteten auf einen hydrodynamischen Reiz von 1 Sekunde Dauer. Zwei dieser Neurone zeigten eine phasisch-tonische (Beispiel siehe Abb. 21A) und fünf eine phasische (Beispiel siehe Abb. 21B) Antwort. Bei zwei Neuronen nahm die Entladungsrates langsam und lange nach Reizbeginn zu und erreichte ein Maximum in der zweiten Hälfte des Reizes (Beispiel siehe Abb. 21C).



**Abb. 21** Antworten von Neuronen im anterior-tuberalen Kern auf einen hydrodynamischen Reiz (25 Hz, 360 µm Auslenkung Spitze-Spitze) von 1 sec Dauer. (A) phasisch-tonisches, (B) phasisches Antwortverhalten. (C) Maximum der Antwort in der zweiten Hälfte des Reizes..

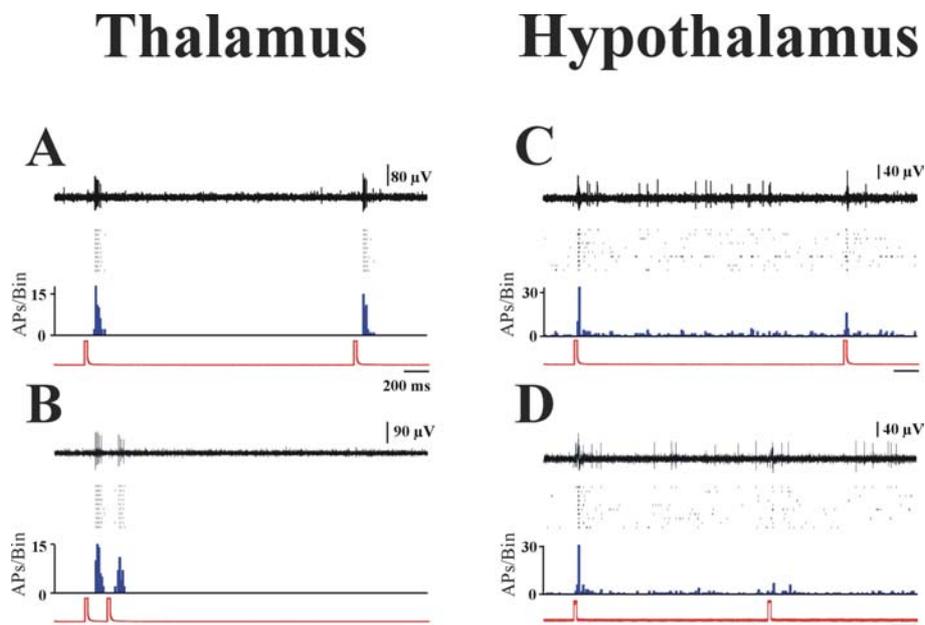
Zwei Neurone wurden mit einem visuellen Reiz von 1 Sekunde Dauer gereizt. Sie antworteten beide mit einer phasischen Erhöhung der Entladungsrate (Beispiel siehe Abb. 22).



**Abb. 22** Antwort eines Neurons aus dem anterior-tuberalen Kern auf einen visuellen Reiz von 1 sec Dauer.

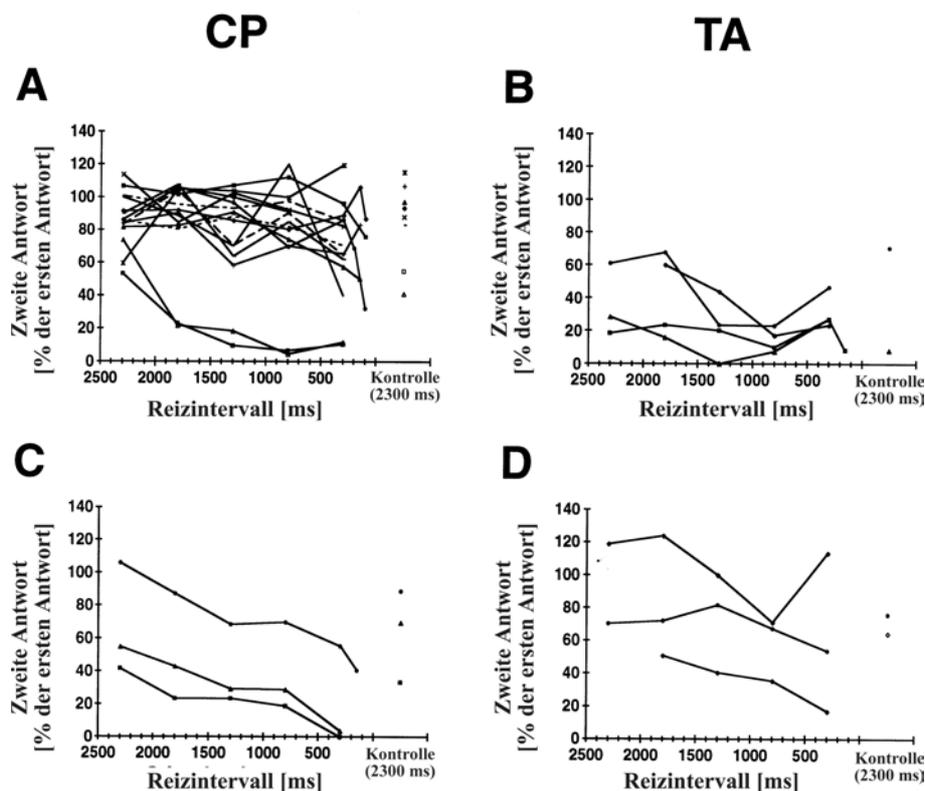
### 3.2.1.5 Antworten auf gepaarte Reize

Bei 18 Neuronen im zentral-posterioren Thalamus und bei 7 Neuronen im anterior-tuberalen Kern wurde untersucht, wie die Neurone auf Doppelreize, die mit Zeitintervallen zwischen 100 und 2500 ms präsentiert wurden, antworteten, um das zeitliche Auflösungsvermögen zu bestimmen. Abbildung 23 zeigt Daten von einem Neuron aus dem zentral-posterioren Thalamus und einem Neuron aus dem anterior-tuberalen Kern, die mit visuellen Doppelreizen untersucht wurden. Unabhängig von den verwendeten Zeitintervallen zwischen den Reizen war bei dem Neuron aus dem zentral-posterioren Thalamus die Antwortrate auf den zweiten Reiz fast gleich groß wie die Antwortrate auf den ersten Reiz (Abb. 23A, B). Dagegen betrug bei dem Neuron aus dem anterior-tuberalen Kern schon bei einem Reizintervall von 1800 ms die Antwort auf den zweiten Reiz nur ca. 50% der Antwort auf den ersten Reiz. Bei einem Reizintervall von 1300 ms war die Antwort auf den zweiten Reiz noch kleiner. Sie betrug weniger als 30% der Antwort auf den ersten Reiz (vergl. Abb. 23C, D).



**Abb. 23** Antworten eines CP- (links) und eines TA-Neurons (rechts) auf gepaarte visuelle Reize. Das Reizintervall betrug 1800 ms (A, C), 150 ms (B) und 1300 ms (D). In jeder Teilabbildung ist von oben nach unten eine Originalspur, ein das Rasterdiagramm mit 10 Spuren, das zugehörige PST-Histogramm über 10 Wiederholungen (blau) und die Reizspur (rot) dargestellt.

Abbildung 24 fasst die Ergebnisse aller mit Doppelreizen getesteten Neurone zusammen. Bei Reizung mit visuellen Doppelreizen antworteten 13 von 15 Neuronen aus dem zentral-posterioren Thalamus gleich stark auf den ersten und zweiten Reiz, auch bei Reizabständen von 300 ms. (Abb. 24A). Bei zwei Neuronen war eine Reduktion der Antwortstärke auf den zweiten Reiz schon bei einem Reizabstand von 2300 ms vorhanden und nahm mit abnehmendem Reizintervall weiter ab. Die Neurone aus dem anterior-tuberalen Kern, die mit visuellen Doppelreizen untersucht wurden, zeigten eine Reduktion der Antwortstärke auf den zweiten Reiz bei Reizabständen von 2300 ms oder kleiner (Abb. 24B). Drei Neurone aus dem zentral-posterioren Thalamus wurden mit akustischen Doppelreizen untersucht. Bei diesen Neuronen fiel die Antwort auf den zweiten Reiz umso kleiner aus, je kürzer der Reizabstand war (Abb. 24C). Drei Neurone aus dem anterior-tuberalen Kern wurden mit hydrodynamischen Doppelreizen untersucht. Bei zwei dieser Neurone nahm die Antwort auf den zweiten Reiz mit kleiner werdendem Reizabstand ab (Abb. 24D).



**Abb. 24** Antwortstärke von Neuronen im zentral-posterioren Thalamus (links) und Neuronen im anterior-tuberalen Kern (rechts) bei Doppelreizen. Die Antwortstärke auf den zweiten Reiz in Prozent der Antwort auf den ersten Reiz ist für alle untersuchten Reizintervalle dargestellt. Antwortabnahme bei gepaarten visuellen (A, B), akustischen (C) und hydrodynamischen (D) Reizen. Zur Kontrolle wurde nach einer Testserie noch einmal ein Reizintervall von 2300 ms eingestellt und die Amplitude der Antwort auf den zweiten Reiz ermittelt (siehe Kontrolle in A-D).

### 3.2.2 Experimente mit bewegten Objekten

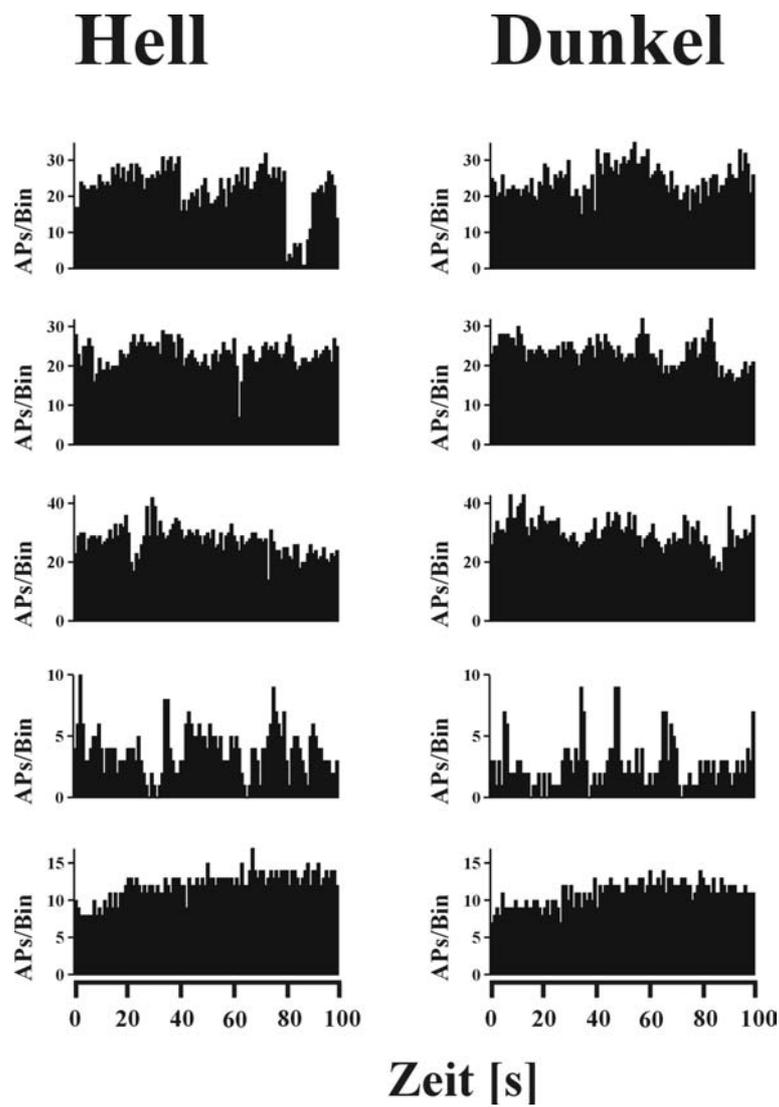
Bei diesen Experimenten wurden die Fische mit einem bewegten Objekt gereizt. Ableitungen wurden in verschiedenen Kerngebieten des Diencephalons, Mesencephalons und Cerebellums durchgeführt. Die untersuchten Areale waren das Posteriore Tuberkel, das Periventriculäre Pretectum, der Nucleus paracommissuralis, der zentrale posteriore thalamische Kern (Diencephalon) und das Tectum opticum (Mesencephalon). Die Ableitorte im Cerebellum lagen im Corpus cerebelli und in der Valvula cerebelli. Die Daten im Mesencephalon und Cerebellum wurden erhoben, um einen Vergleich zwischen dem Antwortverhalten diencephaler und mesencephaler Neurone anstellen zu können. Insgesamt wurde von 47 Neuronen abgeleitet.

#### 3.2.2.1 Spontanaktivität

Eine Beobachtung während der Experimente war, dass bei manchen Ableitungen die Spontanaktivität stark schwankte. Daher wurde die Spontanaktivität aufgenommen, um herauszufinden, wie stabil die Spontanaktivität über einen längeren Zeitraum war. Weiterhin wurde überprüft, ob Licht die Spontanaktivität der abgeleiteten Neurone beeinflusste, indem die Spontanaktivität der Neurone im Hellen und im Dunkeln aufgezeichnet wurde. Dazu wurde bei 33 Neuronen über einen Zeitraum von 100 Sekunden kontinuierlich die Spontanaktivität im Hellen und im Dunkeln gemessen und als Histogramm (Binweite 1 Sekunde) dargestellt (Abb. 25-31). Bei den restlichen neun Neuronen konnte die Spontanaktivität nicht über einen Zeitraum von 100 Sekunden gemessen werden, da die Aktionspotentiale während des Versuchs im Rauschen untergingen. Bei diesen Neuronen wurde die Spontanrate in den ersten 1000 ms vor Beginn der Objektfahrt gemessen und die mittlere Entladungsrate über diesen Zeitraum gehen in die Abbildung 31 ein.

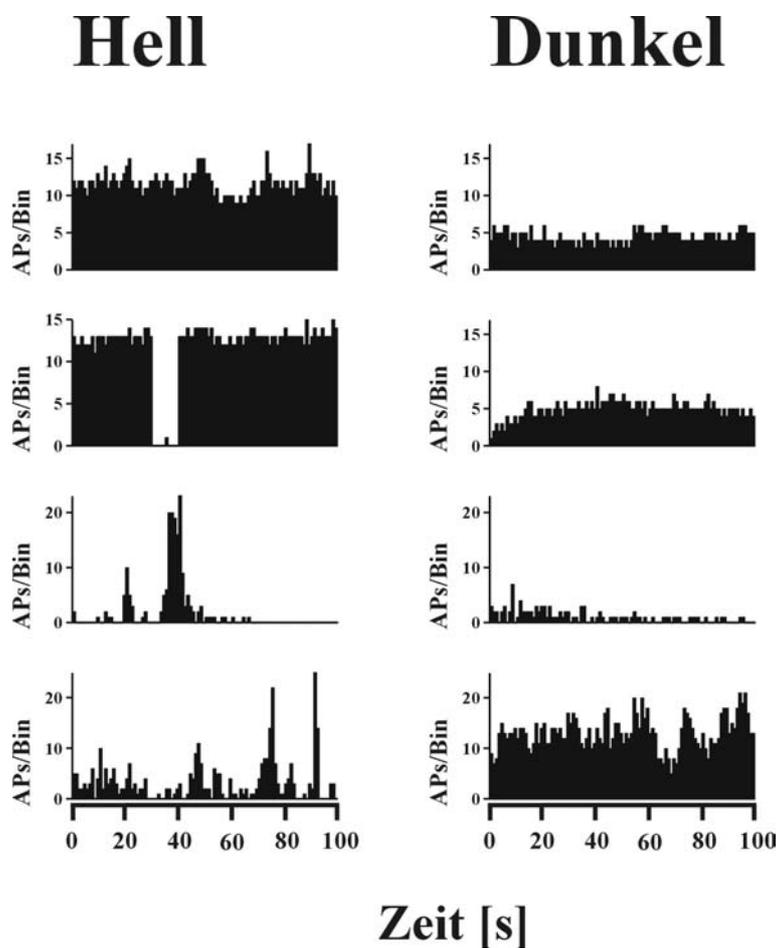
Ist im folgenden von „unregelmäßigen“ bzw. „variablen“ Spontanraten die Rede, so bezieht sich das auf die hohe Standardabweichung der mittleren Aktivität (s. Abb. 31).

Im **Posteriores Tuberkel** waren die Spontanraten im Hellen und im Dunkeln variabel. Abbildung 25 zeigt die aufgezeichneten Spontanaktivitäten von fünf im Posteriores Tuberkel abgeleiteten Neuronen. Das erste Neuron hatte im Hellen und im Dunkeln eine variable Spontanaktivität, im Hellen zeigte sich zwischen 80 und 90 Sekunden eine deutliche Reduktion der Entladungsrate. Allerdings konnte kein signifikanter (Wilcoxon-Test:  $p = 0,33$ ) Unterschied zwischen der Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln festgestellt werden. Das zweite Neuron war im Hellen und im Dunkeln unregelmäßig spontanaktiv, aber auch hier unterschieden sich die Entladungsraten im Hellen und im Dunkeln nicht ( $p = 0,57$ ). Auch das dritte Neuron hatte eine variable Spontanentladung und mit einem Wilcoxon-Test konnte ein signifikanter ( $p = 0,03$ ) Unterschied zwischen der Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln bestätigt werden. Das vierte Neuron hatte sowohl im Hellen als auch im Dunkeln sehr variable Entladungsraten und zeigte einen signifikanten ( $p = 0,03$ ) Unterschied zwischen Hell und Dunkel. Beim fünften Neuron stieg die Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln während der Messungen leicht an, aber die Entladungsraten im Hellen und im Dunkeln unterschieden sich signifikant ( $p = 0,007$ ).



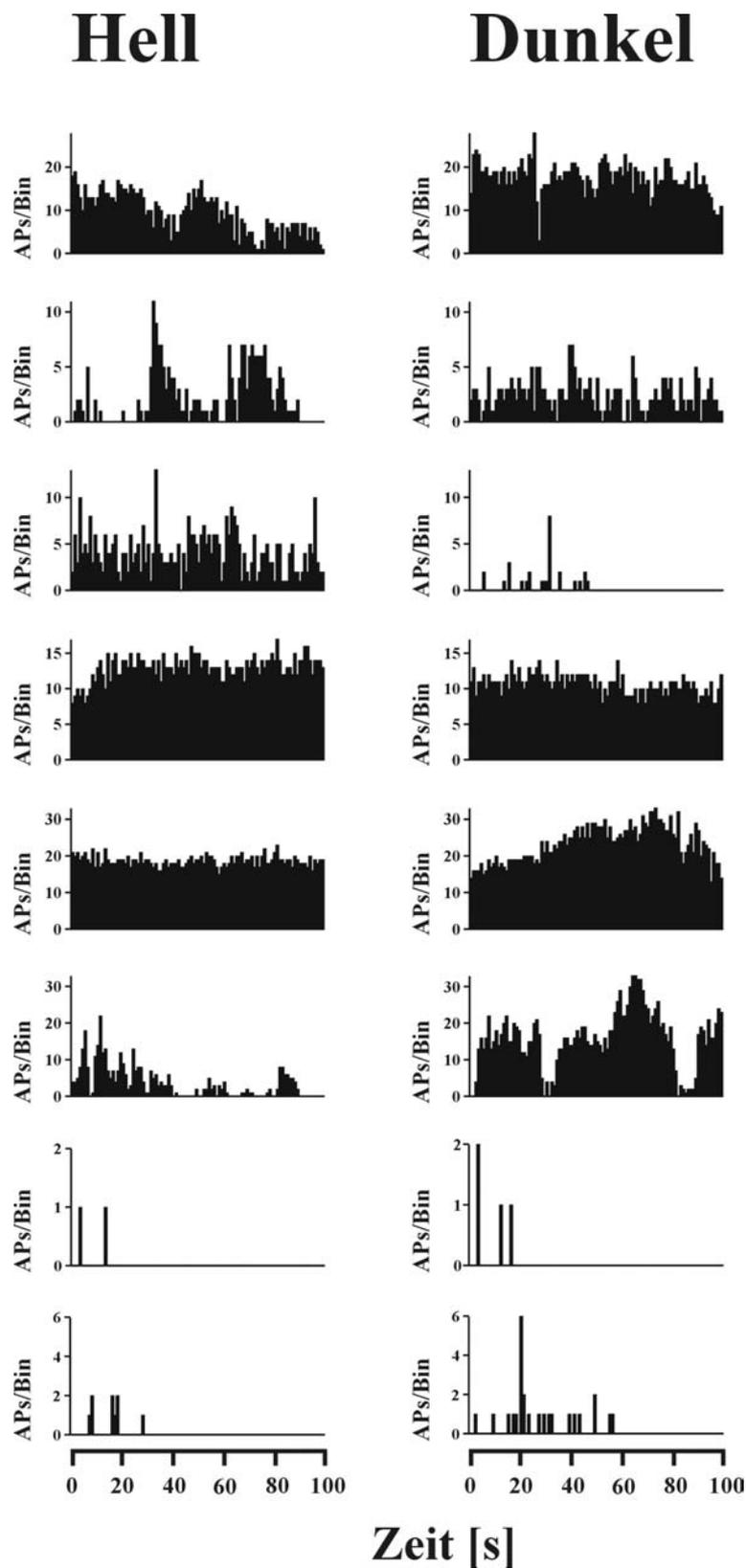
**Abb. 25** Spontanaktivitäten von 5 Neuronen aus dem Posterioren Tuberkel. Die linke Spalte zeigt die Daten, die im Hellen erhoben wurden, die rechte Spalte zeigt die Messungen im Dunkeln. Auf der x-Achse ist die Entladungsrate (Binweite 1 sec.), auf der y-Achse die Zeit dargestellt. Zuunterst ist die Zeitskala in Sekunden aufgetragen.

Im **Nucleus paracommissuralis** waren die spontanen Entladungen unregelmäßig. Abbildung 26 zeigt die aufgezeichneten Spontanaktivitäten von vier im Nucleus paracommissuralis abgeleiteten Neuronen. Das erste und zweite Neuron hatten im Hellen eine deutlich höhere mittlere Entladungsrate als im Dunkeln ( $p = 0,005$  bzw.  $0,007$ ). Das zweite Neuron wies eine vorübergehende Inaktivität im Bereich zwischen 30 und 40 Sekunden auf, in dem das Neuron nur ein einziges Aktionspotential erzeugte. Das dritte und vierte Neuron zeigten eine hohe Variabilität der Spontanentladung. Beim dritten Neuron war kein signifikanter ( $p = 0,798$ ) Unterschied zwischen Hell und Dunkeln festzustellen, wohingegen das vierte Neuron einen signifikanten ( $p = 0,005$ ) Unterschied aufwies.



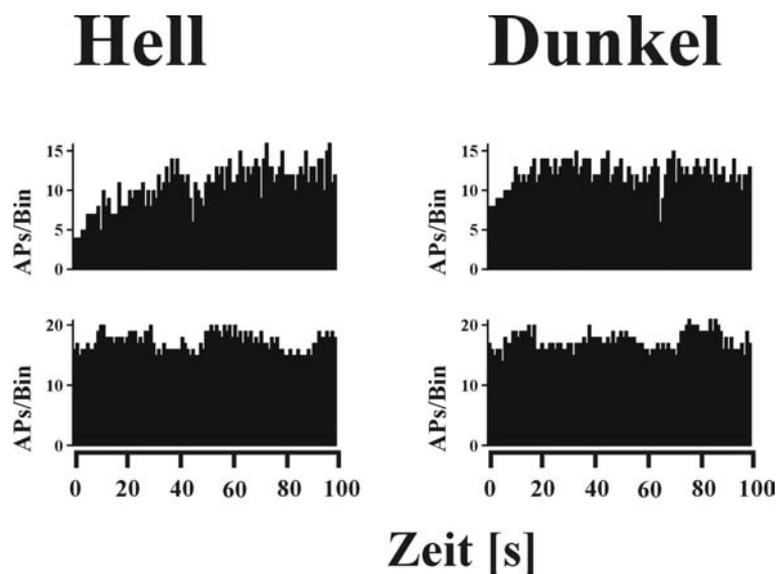
**Abb. 26** Spontanaktivitäten von 4 Neuronen aus dem Nucleus paracommissuralis. Die linke Spalte zeigt die Daten, die im Hellen erhoben wurden, die rechte Spalte zeigt die Messungen im Dunkeln. Auf der x-Achse ist die Entladungsrate (Binweite 1 sec.), auf der y-Achse die Zeit dargestellt. Zuunterst ist die Zeitskala in Sekunden aufgetragen.

Im **Periventriculären Pretectum** war die Spontanaktivität unregelmäßig. Abbildung 27 zeigt die aufgezeichneten Spontanaktivitäten von acht im Periventriculären Pretectum abgeleiteten Neuronen. Das erste Neuron hatte im Hellen und im Dunkeln eine unregelmäßige Spontanaktivität, die sich im Hellen und Dunkeln signifikant unterschied ( $p = 0,005$ ). Die Spontanaktivität des zweiten Neurons war im Hellen variabler als im Dunkeln, allerdings zeigte der Wilcoxon-Test keinen signifikanten Unterschied in der Entladungsrate ( $p = 0,68$ ). Auch das dritte Neuron hatte im Hellen eine unregelmäßige Entladungsrate und war im Dunkeln nahezu inaktiv ( $p = 0,005$ ). Die Spontanaktivität des vierten Neurons war nicht so variabel wie die der vorstehenden Neurone, allerdings war auch hier ein signifikanter Unterschied zwischen Hell und Dunkel zu messen ( $p = 0,009$ ). Das fünfte Neuron hatte im Hellen eine regelmäßige Spontanaktivität mit einer mittleren Entladungsrate von ca. 19 APs/s, im Dunkeln wurde die Spontanentladung unregelmäßiger und unterschied sich signifikant ( $p = 0,02$ ) von der Rate im Hellen. Beim sechsten Neuron war die Entladungsrate im Hellen unregelmäßig und signifikant niedriger ( $p = 0,005$ ) als die Rate im Dunkeln, die allerdings unregelmäßiger war als die Rate im Hellen. Das siebte und achte Neuron hatten sehr geringe Spontanraten, die sich im Hellen und Dunkeln nicht unterschieden ( $p = 0,68$  bzw.  $0,31$ ).



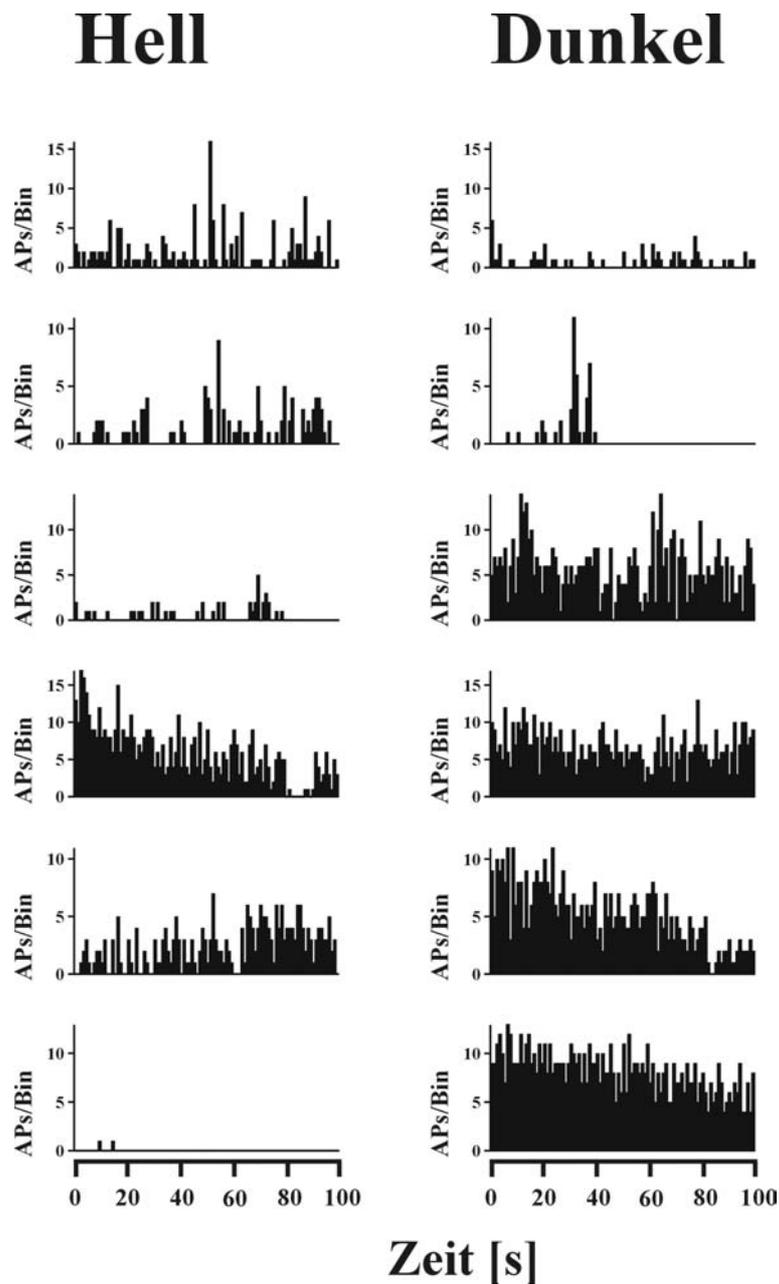
**Abb. 27** Spontanaktivitäten von acht Neuronen aus dem Periventriculären Pretectum. Die linke Spalte zeigt die Daten, die im Hellen erhoben wurden, die rechte Spalte zeigt die Messungen im Dunkeln. Auf der x-Achse ist die Entladungsrate (Binweite 1 sec.), auf der y-Achse die Zeit dargestellt. Zuunterst ist die Zeitskala in Sekunden aufgetragen.

Im **zentral-posterioren** Thalamus waren die Spontanraten im Hellen und im Dunkeln variabel. Abbildung 28 zeigt die aufgezeichneten Spontanaktivitäten von zwei im zentral-posterioren Thalamus abgeleiteten Neuronen. Das erste Neuron hatte im Hellen und im Dunkel eine variabel Spontanentladung, wobei sich die Raten im Hellen und im Dunkeln signifikant unterschieden ( $p = 0,008$ ). Auch das zweite Neuron hatte variable Spontanaktivität, aber die Raten unterschieden sich im Hellen und im Dunkeln nicht ( $p = 0,86$ ).



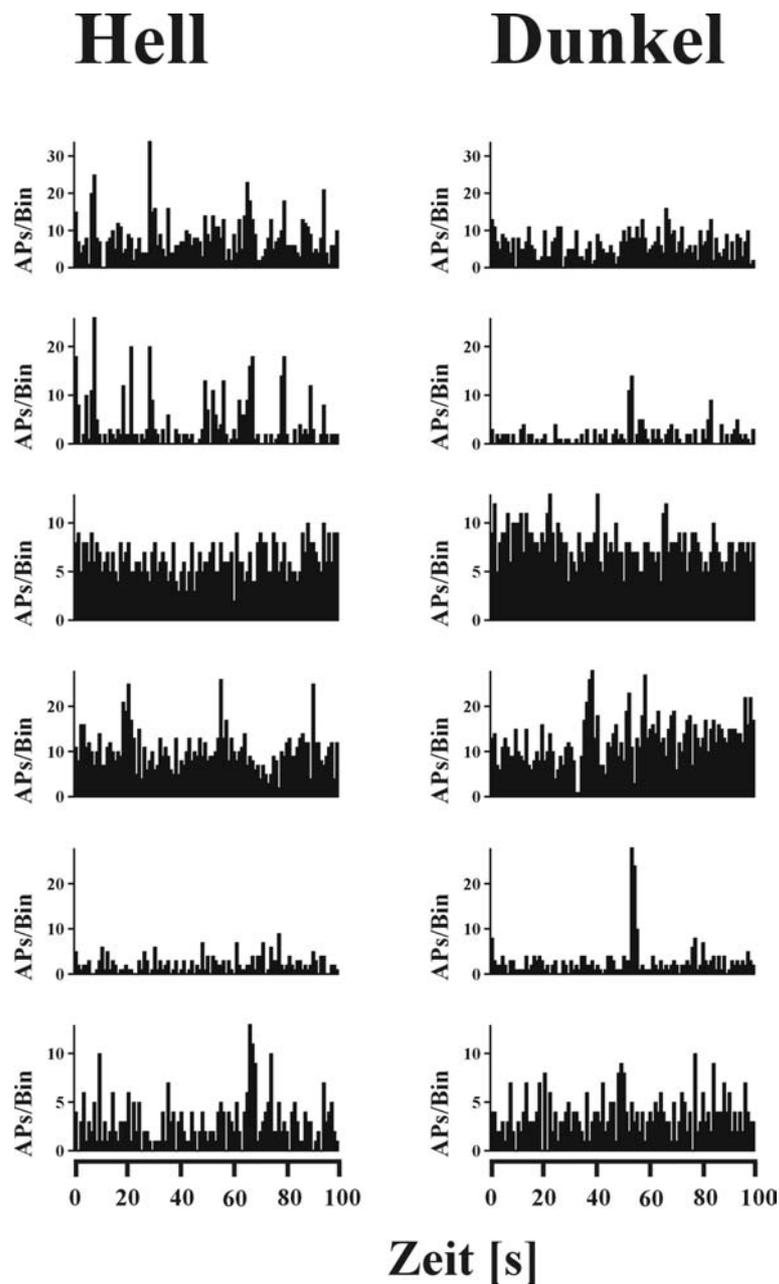
**Abb. 28** Spontanaktivitäten von zwei Neuronen aus dem zentral-posterioren Thalamus. Die linke Spalte zeigt die Daten, die im Hellen erhoben wurden, die rechte Spalte zeigt die Messungen im Dunkeln. Auf der  $x$ -Achse ist die Entladungsrate (Binweite 1 sec.), auf der  $y$ -Achse die Zeit dargestellt. Zuunterst ist die Zeitskala in Sekunden aufgetragen.

Im **Tectum opticum** waren die Spontanentladungen unregelmäßig. Abbildung 29 zeigt die aufgezeichneten Spontanaktivitäten von sechs im Tectum opticum abgeleiteten Neuronen. Das erste Neuron hatte im Hellen eine sehr variable Spontanaktivität, die sich signifikant von der Rate im Dunkeln unterschied ( $p = 0,009$ ). Das zweite Neuron hatte im Hellen und im Dunkeln eine unregelmäßige Spontanentladung, Im Dunkeln war es zwischen ca. 30 und 45 Sekunden aktiv, danach bis zum Ende der Messung inaktiv. Die Raten im Hellen und im Dunkeln unterschieden sich signifikant ( $p = 0,04$ ). Das dritte Neuron hatte im Hellen eine sehr niedrige spontane Entladungsrate, im Dunkeln ist sie signifikant höher ( $p = 0,005$ ) und sehr variabel. Beim vierten Neuron nahm die Entladungsrate während der Messung kontinuierlich von über 15 APs/s bis 0 APs/s ab. Im Dunkeln war dieser Trend nicht zu erkennen, die Rate war aber unregelmäßig und unterschied sich nicht signifikant von der Rate im Hellen ( $p = 0,17$ ). Das fünfte Neuron hatte im Hellen eine signifikant geringere Entladungsrate als im Dunkeln ( $p = 0,03$ ). Im Dunkeln nahm die Entladungsrate während der Messung kontinuierlich von über 10 APs/s bis 0 APs/s ab. Das sechste Neuron war im Hellen nahezu inaktiv und hatte im Dunkeln eine signifikant ( $p = 0,005$ ) höhere Rate, die variabel war.



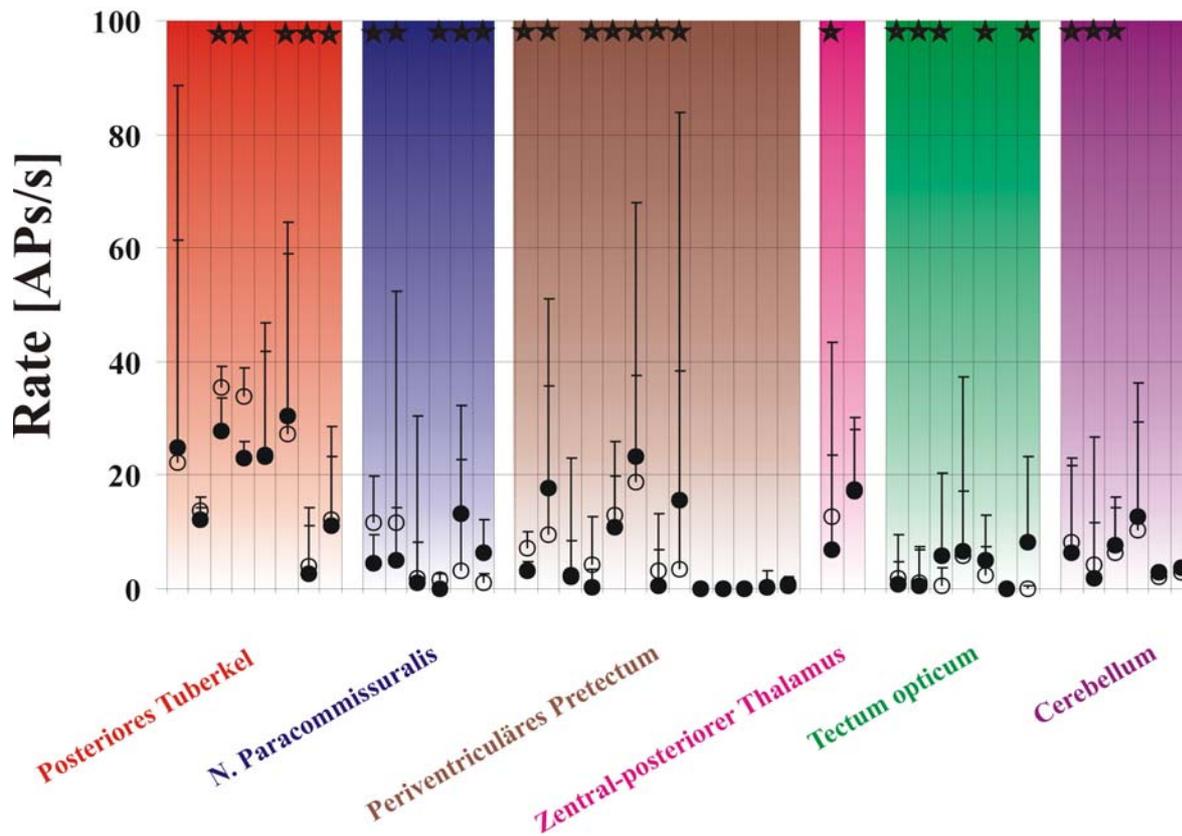
**Abb. 29** Spontanaktivitäten von sechs Neuronen aus dem Tectum opticum. Die linke Spalte zeigt die Daten, die im Hellen erhoben wurden, die rechte Spalte zeigt die Messungen im Dunkeln. Auf der x-Achse ist die Entladungsrate (Binweite 1 sec.), auf der y-Achse die Zeit dargestellt. Zuunterst ist die Zeitskala in Sekunden aufgetragen.

Auch im **Cerebellum** war die Spontanaktivität der Neurone unregelmäßig. Abbildung 30 zeigt die aufgezeichneten Spontanaktivitäten von sechs im Cerebellum abgeleiteten Neuronen. Das erste Neuron hatte im Hellen eine signifikant ( $p = 0,006$ ) höhere Entladungsrate als im Dunkeln und die Entladungen im Hellen waren unregelmäßiger als im Dunkeln. Auch das zweite Neuron hatte im Hellen eine höhere ( $p = 0,005$ ), unregelmäßigere Spontanaktivität als im Dunkeln. Beim dritten Neuron war die Spontanaktivität regelmäßiger als bei den ersten beiden Neuronen, aber auch hier unterschied sich die Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln signifikant ( $p = 0,008$ ). Das vierte Neuron hatte im Hellen und im Dunkeln eine unregelmäßige Spontanentladung, allerdings war kein signifikanter Unterschied festzustellen ( $p = 0,06$ ). Die spontanen Entladungen des fünften Neurons waren unregelmäßig und im Dunkeln war bei ca. 55 Sekunden eine temporäre Erhöhung der Entladungsrate festzustellen. Signifikant unterschiedlich waren die Spontanraten im Hellen und im Dunkeln nicht ( $p = 0,24$ ). Auch beim sechsten Neuron war kein signifikanter ( $p = 0,11$ ) Unterschied zwischen der Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln festzustellen, allerdings war auch hier die Spontanaktivität unregelmäßig.



**Abb. 30** Spontanaktivitäten von 6 Neuronen aus dem Cerebellum. Die linke Spalte zeigt die Daten, die im Hellen erhoben wurden, die rechte Spalte zeigt die Messungen im Dunkeln. Auf der x-Achse ist die Entladungsrate (Binweite 1 sec.), auf der y-Achse die Zeit dargestellt. Zuunterst ist die Zeitskala in Sekunden aufgetragen.

Abbildung 31 zeigt die im Hellen und im Dunkeln gemessenen Spontanaktivitäten von 42 Neuronen aus verschiedenen Kerngebieten. Bei 26 Neuronen unterschied sich die Spontanaktivität im Hellen von der Spontanaktivität im Dunkeln signifikant (Wilcoxon-Test,  $p < 0,05$ ). Diese Neurone sind in Abbildung 31 mit ★ gekennzeichnet.



**Abb. 31** Spontanaktivitäten von Neuronen aus verschiedenen Kerngebieten im Diencephalon, Mesencephalon und Cerebellum. Die offenen Kreise symbolisieren die Spontanaktivität im Hellen, die geschlossenen Kreise die derselben Neurone im Dunkeln. Die vertikalen Balken geben die Standardabweichung an. Die Sterne markieren die Neurone, bei denen der Unterschied zwischen der Spontanrate im Hellen und im Dunkeln signifikant verschieden war ( $p < 0,05$ ).

Die niedrigsten Spontanraten im Diencephalon ( $n=29$ ) betragen sowohl im Hellen als auch im Dunkeln 0 APs/s. Die meisten Neurone, die eine so niedrige Spontanaktivität hatten, lagen im Periventriculären Pretectum, aber auch in der Posterioren Kommissur. Die höchste Spontanrate betrug im Hellen 35,40 APs/s und im Dunkeln 30,36 APs/s und wurde im Posterioren Tuberkel gemessen. Der Median aus allen im Diencephalon abgeleiteten Spontanraten betrug 7,1 APs/s im Hellen und 6,4 APs/s im Dunkeln.

Im Tectum opticum (n=7) betrug die niedrigste Rate 0 APs/s im Hellen und im Dunkeln, die höchste Rate war 5,75 APs/s im Hellen und 8,18 APs/s im Dunkeln. Der Median im Tectum opticum betrug 1,09 APs/s im Hellen und 5 APs/s im Dunkeln.

Im Cerebellum (n=6) betrug die niedrigste Rate 2,19 APs/s im Hellen und 1,72 APs/s im Dunkeln, die höchste Rate betrug 10,25 APs/s im Hellen und 12,61 APs/s im Dunkeln. Der Median im Cerebellum betrug 5,23 im Hellen und 5,01 im Dunkeln.

Im Vergleich zum Tectum opticum und Cerebellum hatten die Neurone im Diencephalon im Mittel höhere Spontanraten. Bei 62% der diencephalen Neurone bestand ein signifikanter Unterschied in der Entladungsrates im Hellen und im Dunkeln, im Tectum bei 50% und im Cerebellum bei 71% ( $p < 0,05$ ).

### 3.2.2.2 Antworten auf das bewegte Objekt

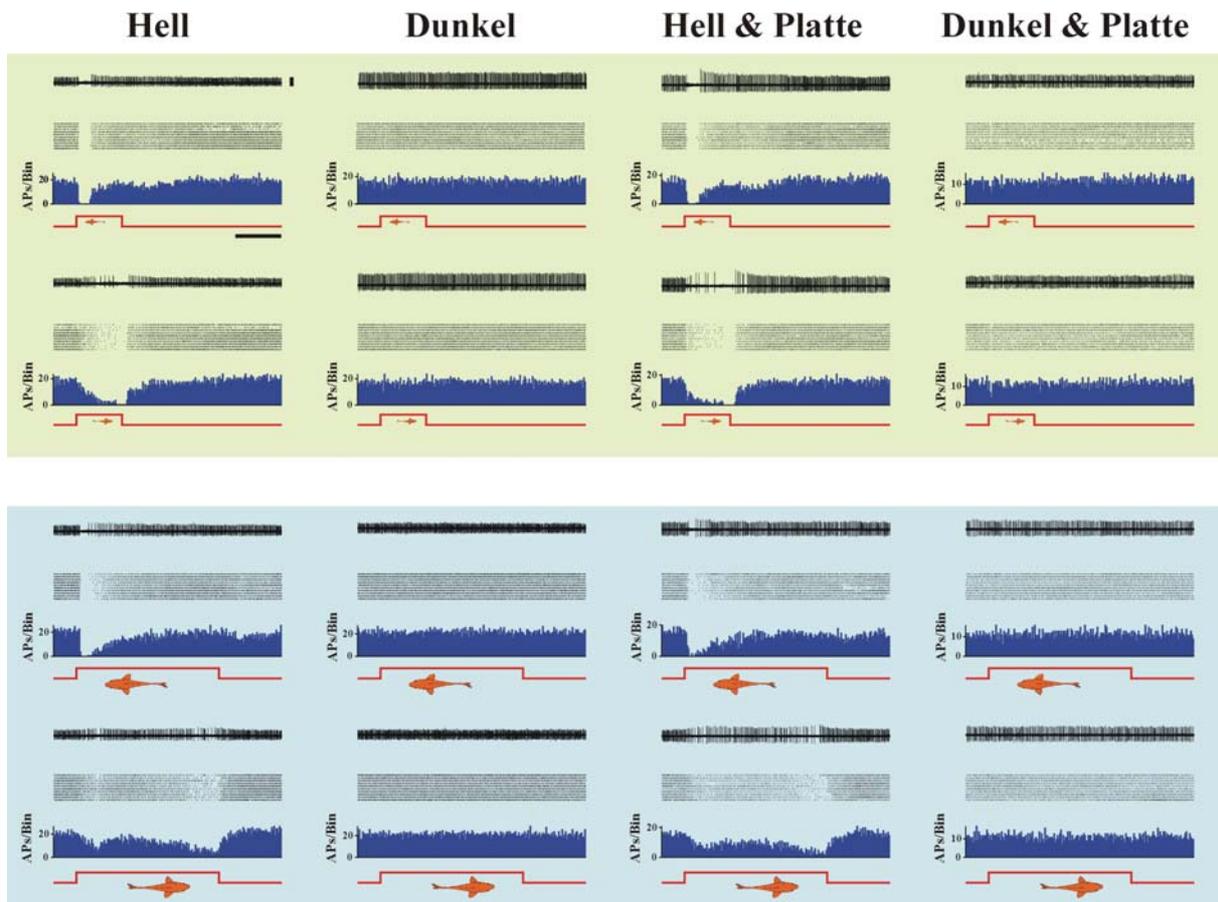
Diese Versuche wurden durchgeführt, um das Antwortverhalten diencephaler Neurone auf ein sich im Wasser bewegendes Objekt zu untersuchen. Um herauszufinden, welche Sinnesmodalitäten an der Wahrnehmung eines bewegten Objektes beteiligt sind, wurden die Versuche zusätzlich im Dunkeln (um einen Einfluss des visuellen Systems auszuschließen) und mit Trennplatte zwischen Objekt und Fisch (um einen Einfluss des Seitenliniensystems auszuschließen) durchgeführt. Zudem wurden die Antworten auf stationäre Reize untersucht, um die verarbeitende Modalität genauer zu bestimmen.

Im **Posterioren Tuberkel** wurden Aktionspotentiale von acht Neuronen abgeleitet. Die Antworten wurden wie folgt klassifiziert.

*Tabelle 2: Antwortverhalten und die daraus resultierende Klassifizierung der acht Neurone, von denen im Posterioren Tuberkel abgeleitet wurde. In der ersten Spalte ist die die Abbildung angegeben, in der das entsprechende Neuron zu finden ist. In der Kopfzeile sind die verwendeten Reizsituationen dargestellt, wobei sich „Hell, Dunkel, Hell Platte und Dunkel Platte“ auf die Situationen mit bewegtem Objekt beziehen. Die restlichen Reizsituationen sind stationäre Reize. + symbolisiert eine Antwort des Neurons, —symbolisiert, dass das Neuron nicht antwortete. In der letzten Spalte ist angegeben, welche Modalitäten diesem Neuron zugeordnet wurden. Die Legende gilt für diese Tabelle und für die Tabellen 3-7.*

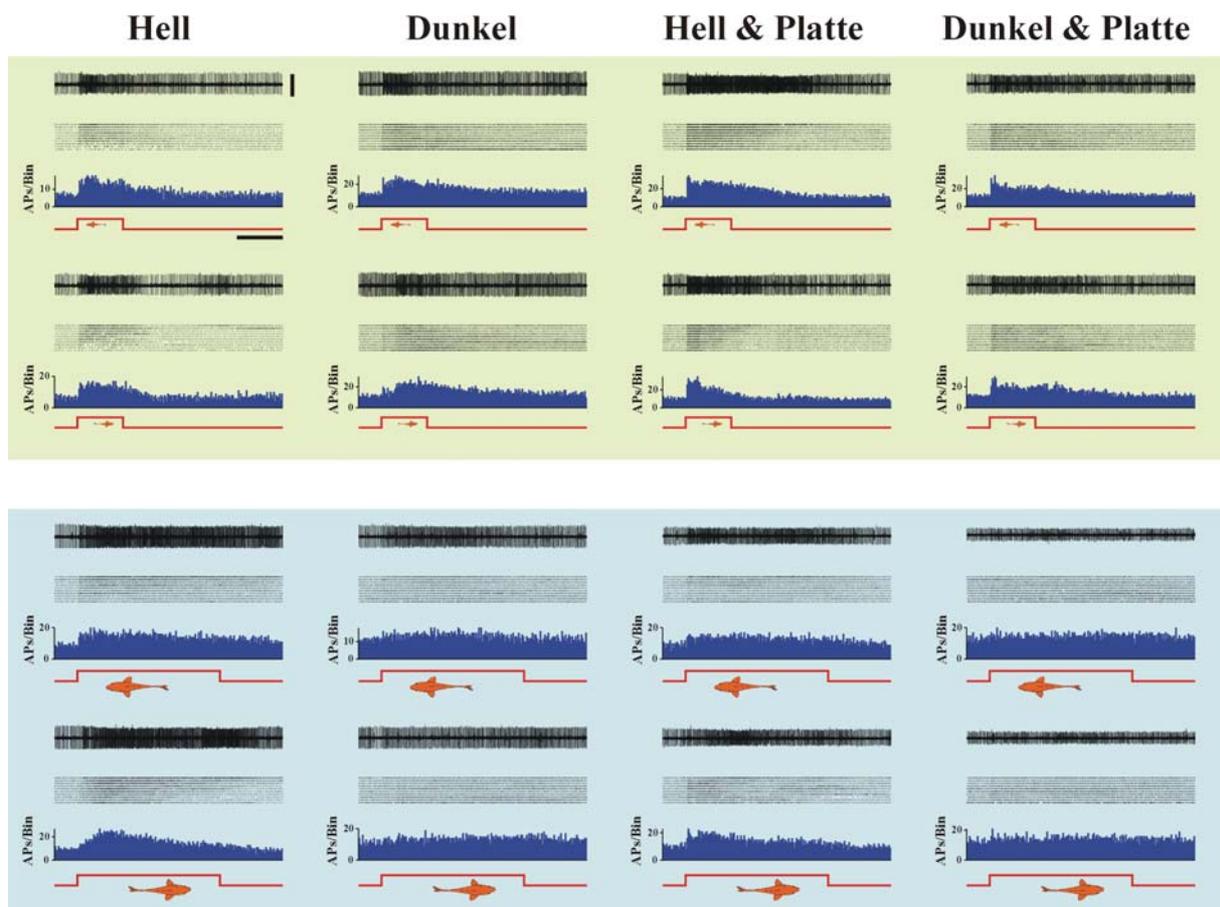
	Hell	Dunkel	Hell Platte	Dunkel Platte	LED	Akust. Klick	Klopfen	Tropfen Auftreffen	Tropfen Ankommen	Klasse
<b>Abb. 32</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	visuell
<b>ANH. Abb. 1</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	visuell
<b>ANH. Abb. 2</b>	+	-	+		+	-	-	-	-	visuell
<b>ANH. Abb. 3</b>	+	-	+		+	-	-	-	-	visuell
<b>Abb. 33</b>	+	+	+	+	-	-	+	+	+	audit. hydro.
<b>Abb. 34</b>	+	+	+		-	-	-	-	-	mecha.
<b>Abb. 35</b>	+	+	+		+	-	-	-	-	visuell mecha.
<b>ANH. Abb. 4</b>	+	+	+		+	-				visuell mecha.

1. Die vier als unimodal visuell eingestuften Neurone antworteten auf das bewegte Objekt im Hellen mit einer Erniedrigung der Entladungsrate (Abb. 32, ANHANG Abb. 1-3), im Dunkeln antworteten sie nicht. Die Neurone antworteten auch auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf einen akustischen Klick, ein Klopfen gegen die Aquarienwand oder auf einen auf die Wasseroberfläche fallenden Tropfen.



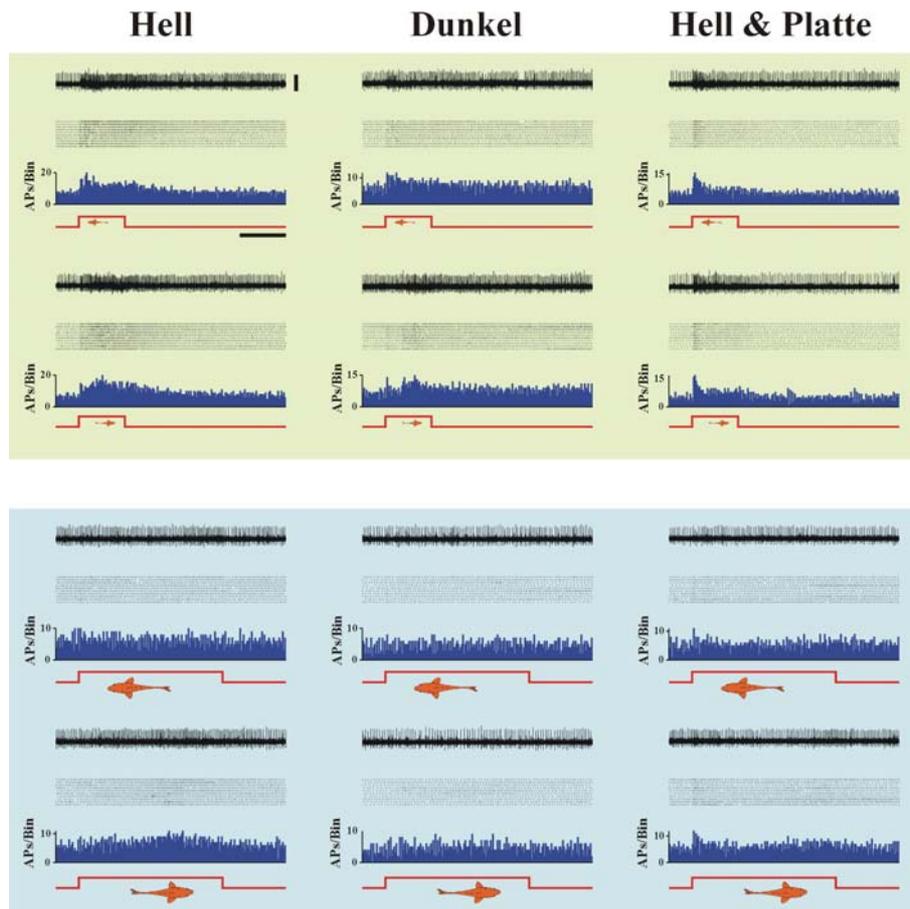
**Abb. 32** Antworten eines Neurons aus dem Posterioren Tuberkel auf das bewegte Objekt. Jede Einzelabbildung besteht von oben nach unten aus einer Originalspur (der oben links abgebildete Maßstab =  $140 \mu\text{V}$  gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung), dem Rasterdiagramm über 10 Spuren, dem PST-Histogramm (Binweite 50 ms) und der Reizspur rot, die die Dauer der Objektfahrt darstellt. Das Fischsymbol repräsentiert Position und Orientierung des Fisches relativ zur Objektbewegung. Der Maßstabsbalken repräsentiert 1 sec. Grün unterlegte Grafiken: 12 cm/s Objektgeschwindigkeit, Blau unterlegte Grafiken: 4 cm/s Objektgeschwindigkeit. Die erste Spalte beinhaltet jeweils die Messungen im Hellen ohne Trennplatte, die zweite Spalte im Dunkeln ohne Trennplatte, die dritte Spalte die Messungen im Hellen mit Trennplatte und die vierte Spalte die Messungen im Dunkeln mit Trennplatte.  
Diese Legende gilt auch für die Abbildungen 33-52.

2. Das als bimodal auditorisch/hydrodynamisch eingestufte Neuron antworteten sowohl im Hellen als auch im Dunkeln mit und ohne Trennplatte zwischen Objekt und Fisch mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 33). Das Neuron antwortete weder auf einen stationären Lichtreiz, noch auf einen akustischen Klick. Es antwortete aber auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und auf einen Wassertropfen, und zwar sowohl beim Auftreffen des Tropfens auf die Wasseroberfläche als auch beim Ankommen der durch den Wassertropfen erzeugten Oberflächenwellen beim Fisch.



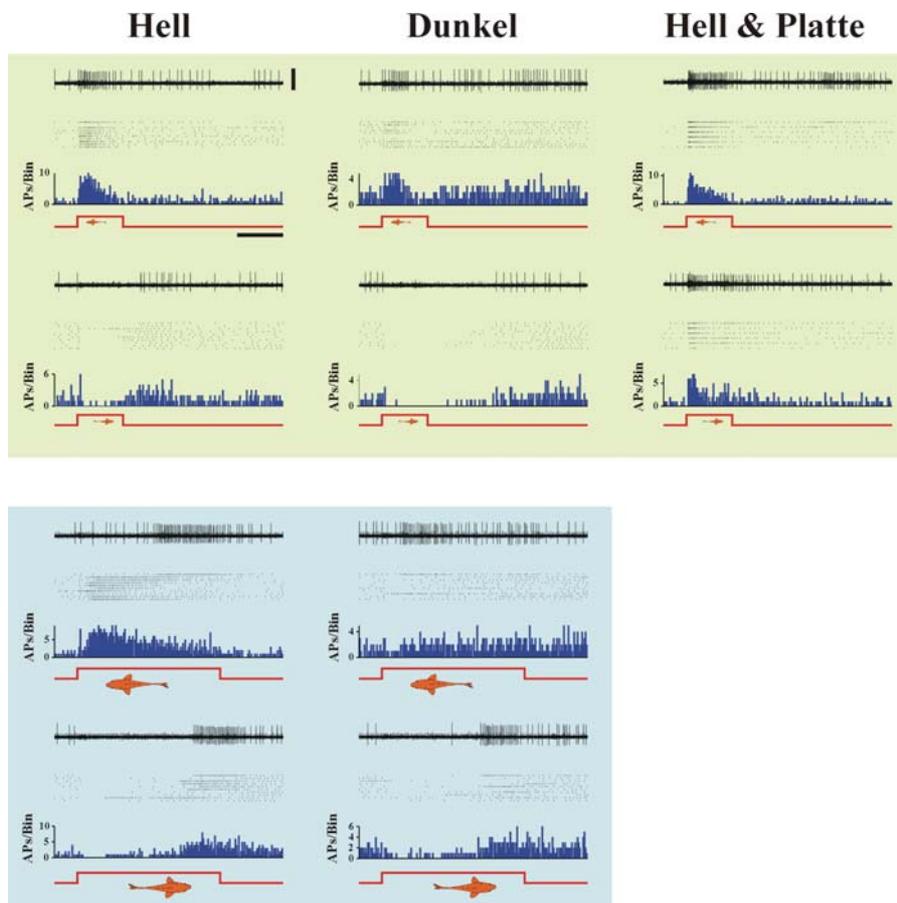
**Abb. 33** Antworten eines Neurons aus dem Posterioren Tuberkel auf das bewegte Objekt. Maßstab =  $350 \mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

3. Das als mechanosensorisch klassifizierte Neuron antwortete auf das bewegte Objekt im Hellen und im Dunklen ohne Trennplatte, sofern die Objektgeschwindigkeit 12 cm/s betrug. Mit Trennplatte war der Antwortbeginn bei einer Objektgeschwindigkeit von 12 cm/s steiler, bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit war die Antwort schwächer, aber dennoch vorhanden (Abb. 34). Dieses Neuron antwortete auf keinen der verwendeten stationären Reize.



**Abb. 34** Antworten eines Neurons aus dem Posterioren Tuberkel auf das bewegte Objekt. Maßstab = 120  $\mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

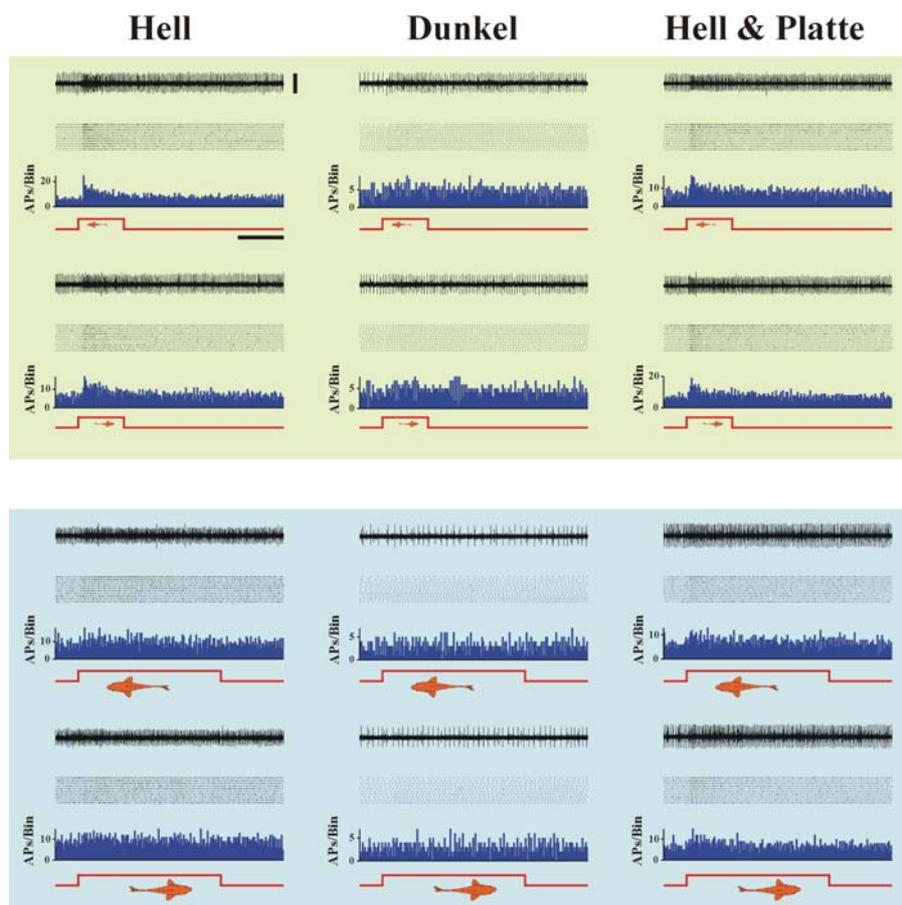
4. Ein als bimodal visuell/mechanosensorisch eingestuftes Neuron antworteten im Hellen, im Dunkeln und mit Trennplatte in antero-posteriorer Bewegungsrichtung des Objektes mit einer Erhöhung und in postero-anteriorer Bewegungsrichtung des Objektes mit einer Erniedrigung der Entladungsrate (Abb. 35). Das Neuron antwortete auch auf einen stationären Lichtreiz mit einer Erhöhung der Entladungsrate, auf alle anderen Kontrollreize antwortete es nicht. Das zweite als bimodal visuell/mechanosensorisch eingestufte Neuron antwortete im Hellen, im Dunkeln und mit Trennplatte mit einer Erniedrigung der Entladungsrate, im Dunkeln allerdings nur bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit (ANHANG Abb. 5). Zudem antwortete dieses Neuron auch auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf die anderen Testreize.



**Abb. 35** Antworten eines Neurons aus dem Posterioren Tuberkel auf das bewegte Objekt. Maßstab = 260  $\mu\text{m}$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32. Während der Messung ging die Ableitung verloren, so dass kein kompletter Datensatz erhoben werden konnte.

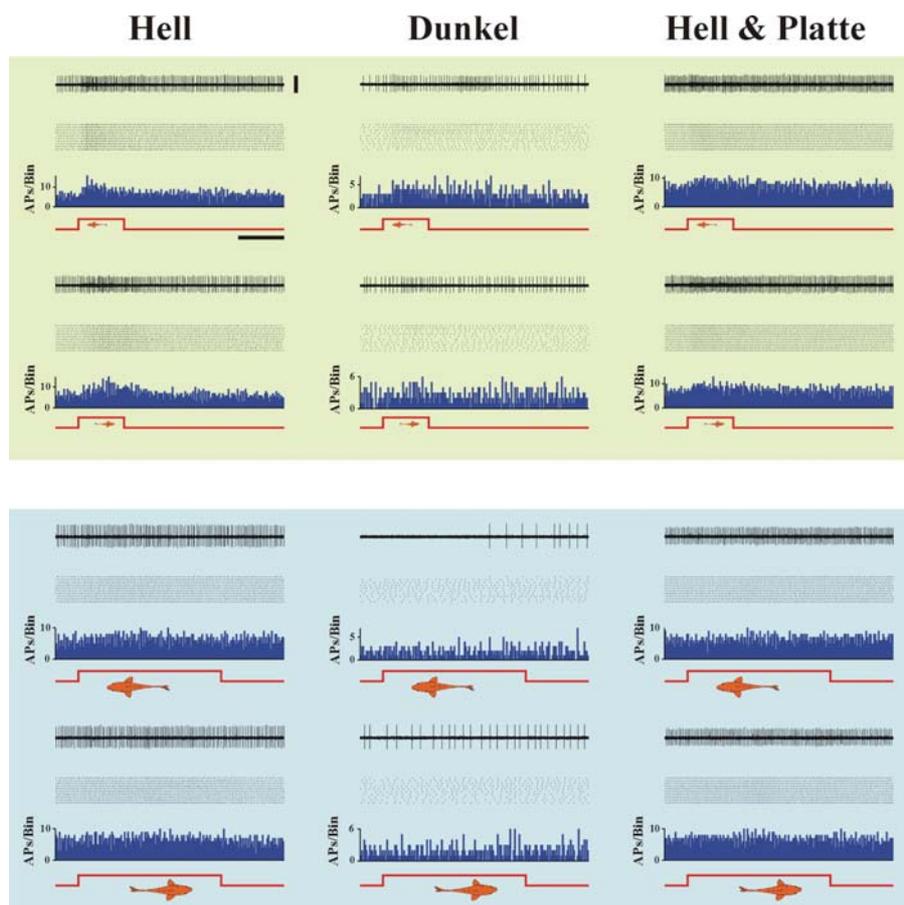


- Das als unimodal visuell eingestufte Neuron antwortete im Hellen mit einer Erhöhung der Entladungsrate auf das bewegte Objekt (Abb. 36). Bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit wurde die Antwort schwächer oder fehlte. Im Dunkeln antwortete das Neuron nicht. Dieses Neuron antwortete auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf einen akustischen Klick, auf Klopfen gegen die Aquarienwand oder auf einen Wassertropfen. Die Ruheaktivität dieses Neurons veränderte sich im Lauf der Ableitung (s. Abb. 36, Dunkel, 4 cm/s).



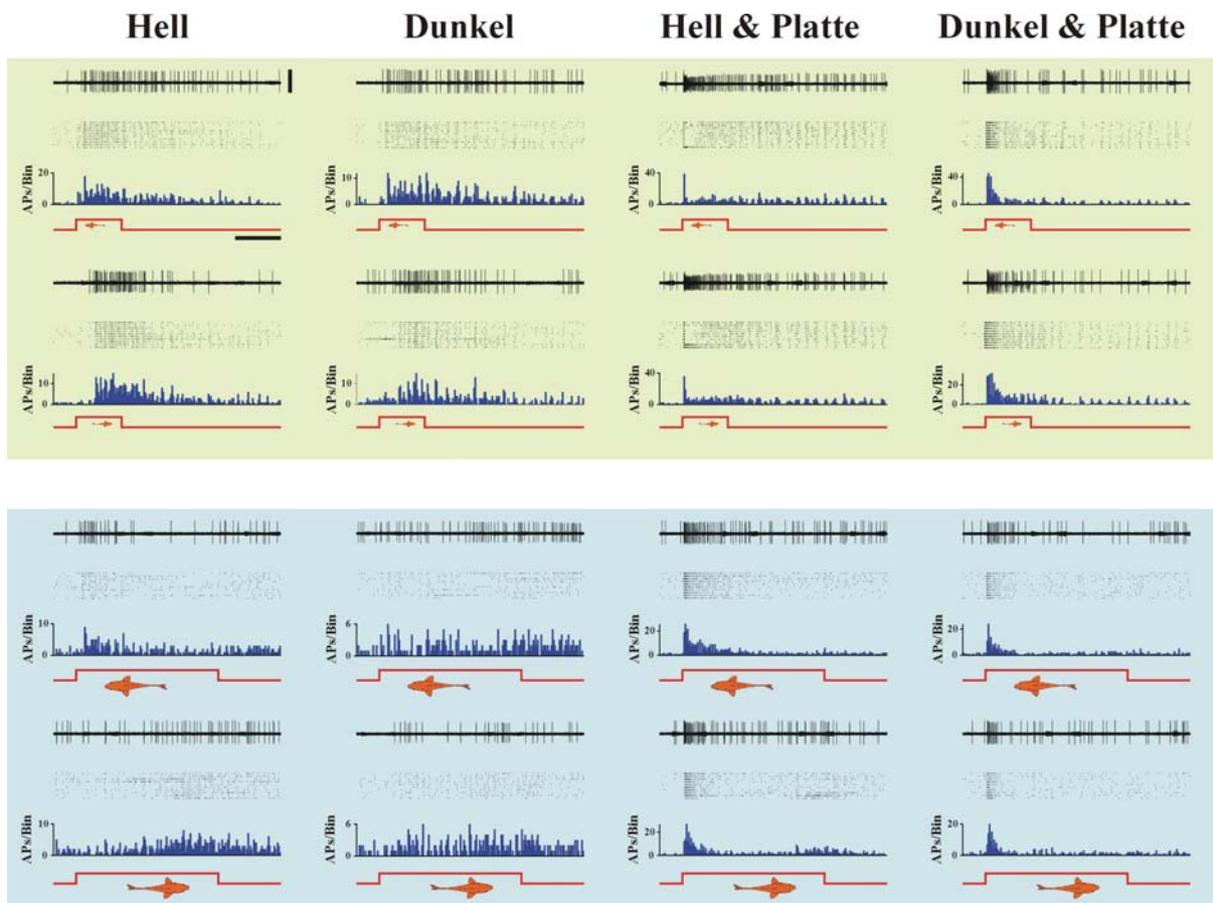
**Abb. 36** Antworten eines Neurons aus dem Nucleus paracommissuralis auf das bewegte Objekt. Maßstab = 125  $\mu$ V (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

2. Das als bimodal visuell/hydrodynamisch eingestufte Neuron antwortete im Hellen ohne Trennplatte zwischen Objekt und Fisch auf das bewegte Objekt, im Dunkeln ist kaum eine durch das bewegte Objekt evozierte Antwort zu erkennen (Abb. 37). Bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit ist im PST-Histogramm keine Antwort auf das bewegte Objekt zu erkennen. Dieses Neuron antwortete auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf einen akustischen Klick oder auf Klopfen gegen die Aquarienwand. Bei einem auf die Wasseroberfläche fallenden Tropfen antwortete das Neuron nur beim Ankommen der durch den Wassertropfen ausgelösten Oberflächenwellen am Fisch. Da eine Antwort im Dunkeln und im Hellen mit Trennplatte ausblieb, wird davon ausgegangen, dass das Neuron zwar Eingang aus dem visuellen und dem Seitenliniensystem erhielt, aber nur antwortete, wenn beide Sinnessysteme gleichzeitig gereizt wurden. Auch bei diesem Neuron war die Ruheaktivität im Hellen (11,4 APs/s) und im Dunkeln (4,3 APs/s) verschieden.



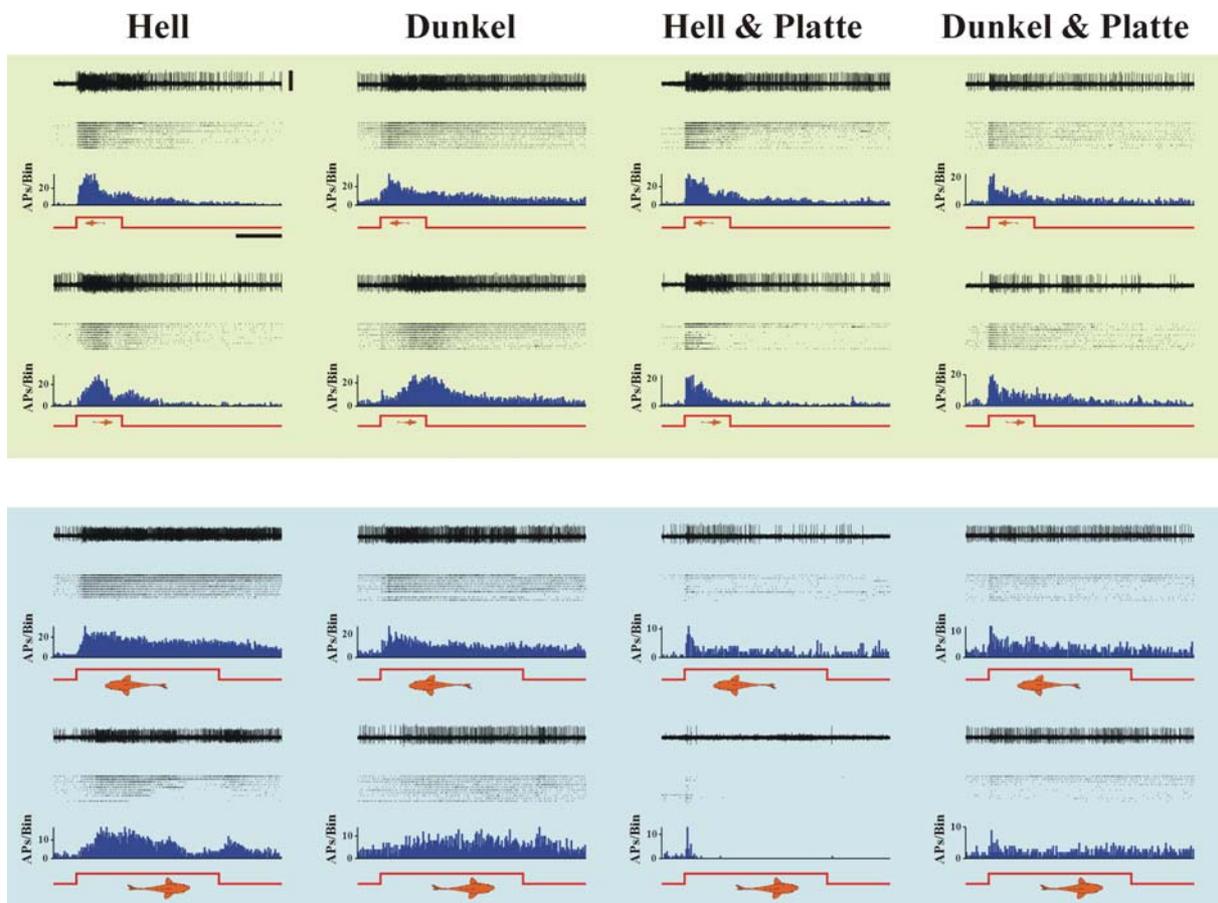
**Abb. 37** Antworten eines Neurons aus dem Nucleus paracommissuralis auf das bewegte Objekt. Maßstab = 285  $\mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

3. Das als bimodal auditorisch/hydrodynamisch eingestufte Neuron antwortete im Hellen, im Dunklen und mit einer Trennplatte zwischen Objekt und Fisch auf das bewegte Objekt mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 38). Das Neuron antwortete auch auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und bei Ankommen der Wellenfront eines Wassertropfens, nicht aber auf einen akustischen Klick oder einen stationären Lichtreiz. Dieses Neuron war nicht spontanaktiv ( $< 1$  AP/s). Die Antworten veränderten sich nach Einsetzen der Platte in das Aquarium, was auf einen Eingang aus dem Innenohr schließen lässt. Zudem zeigen die Antworten auf die stationären Reize, dass das Neuron zwar auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand, nicht aber auf einen akustischen Klick oder das Auftreffen eines Wassertropfens antworteten. Vermutlich ist der auditorische Eingang auf vibratorische Ereignisse zurückzuführen.



**Abb. 38** Antworten eines Neurons aus dem Nucleus paracommissuralis auf das bewegte Objekt. Maßstab =  $210 \mu\text{V}$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

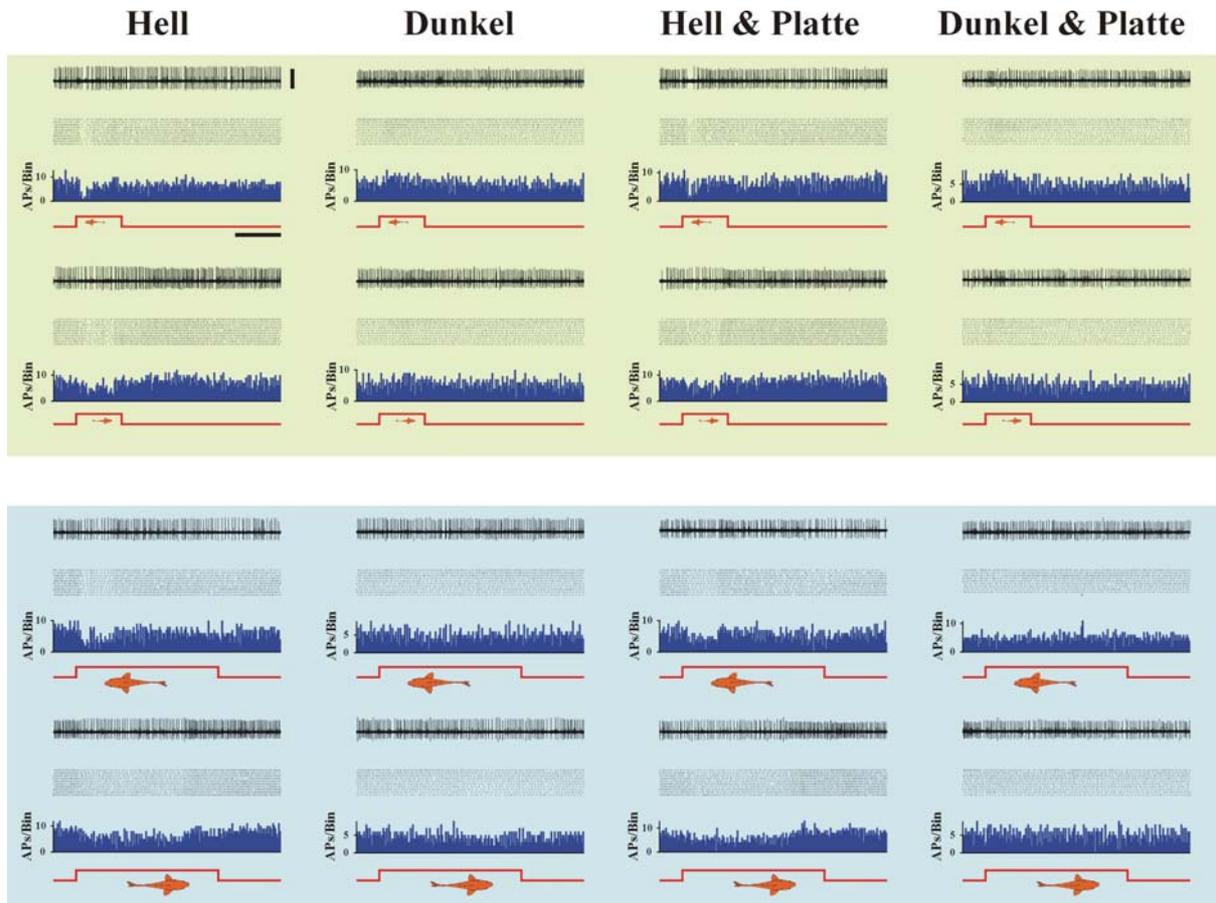
4. Die zwei als trimodal visuell/auditorisch/hydrodynamisch eingestuft Neurone antworteten auf das bewegte Objekt unter allen Testbedingungen mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 39 und Abb. 5 ANHANG). Beide Neurone antworteten zudem auf einen stationären Lichtreiz, auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und auf einen Wassertropfen, wobei das Neurone in ANHANG Abbildung 5 nur bei Ankommen der durch den Wassertropfen ausgelösten Oberflächenwellen am Fisch, aber zusätzlich auch auf einen akustischen Klick und das in Abbildung 39 gezeigte Neuron auch bei Auftreffen des Tropfens auf der Wasseroberfläche, nicht aber auf einen akustischen Klick antwortete. Die Ableitung des dritten Neurons aus dem Nucleus paracommissuralis ging während des Versuchs verloren, so dass bei diesem Neuron die Eingangsmodalitäten nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnten (Abb. 6 ANHANG).



**Abb. 39** Antworten eines Neurons aus dem Nucleus paracommissuralis auf das bewegte Objekt. Maßstab =  $160 \mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

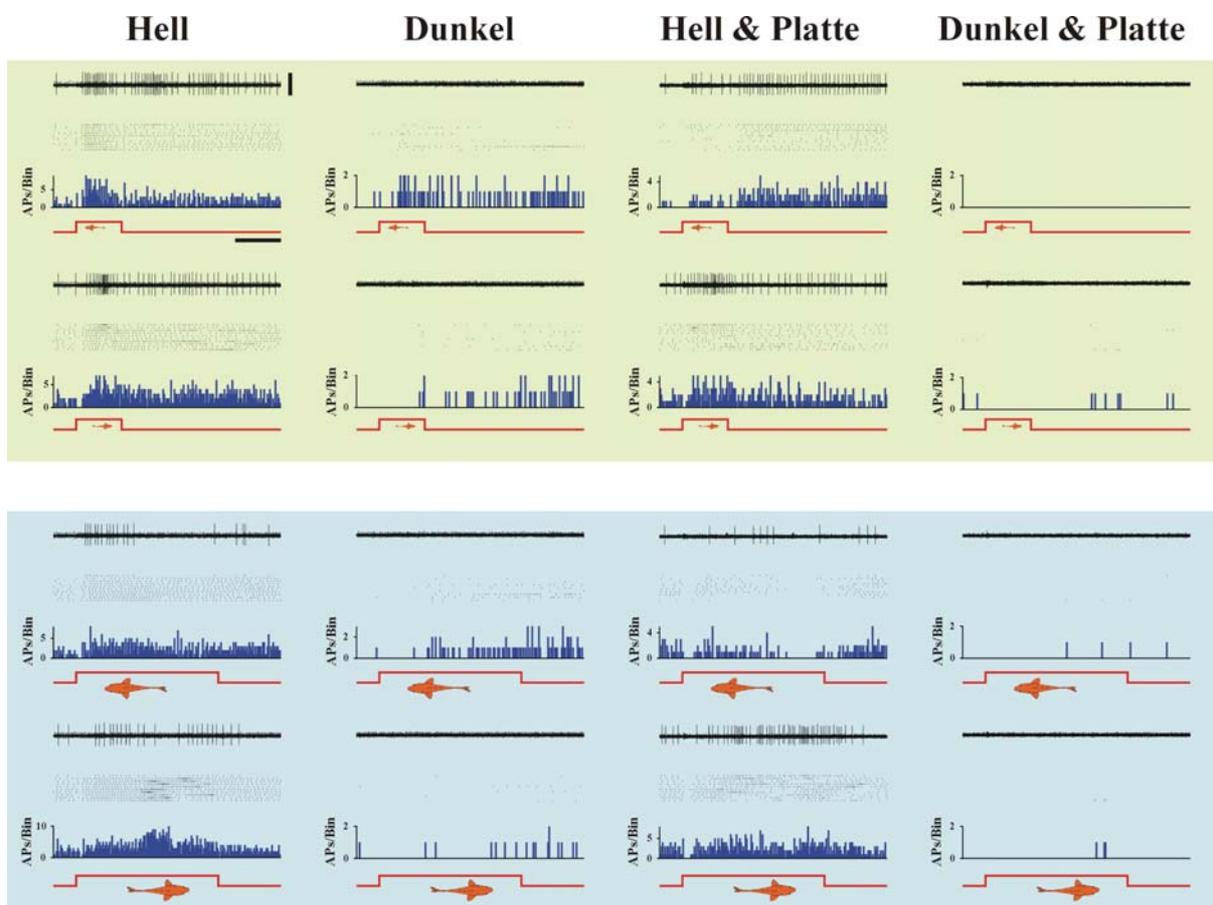


1. Zwei als unimodal visuell eingestufte Neurone antworteten auf das bewegte Objekt mit einer Erniedrigung der Entladungsrates (Abb. 40, ANHANG Abb. 7), im Dunkeln zeigten die Neurone keine Antwort. Sie antworteten zudem auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand, auf einen Wassertropfen, oder auf einen akustischen Klick.



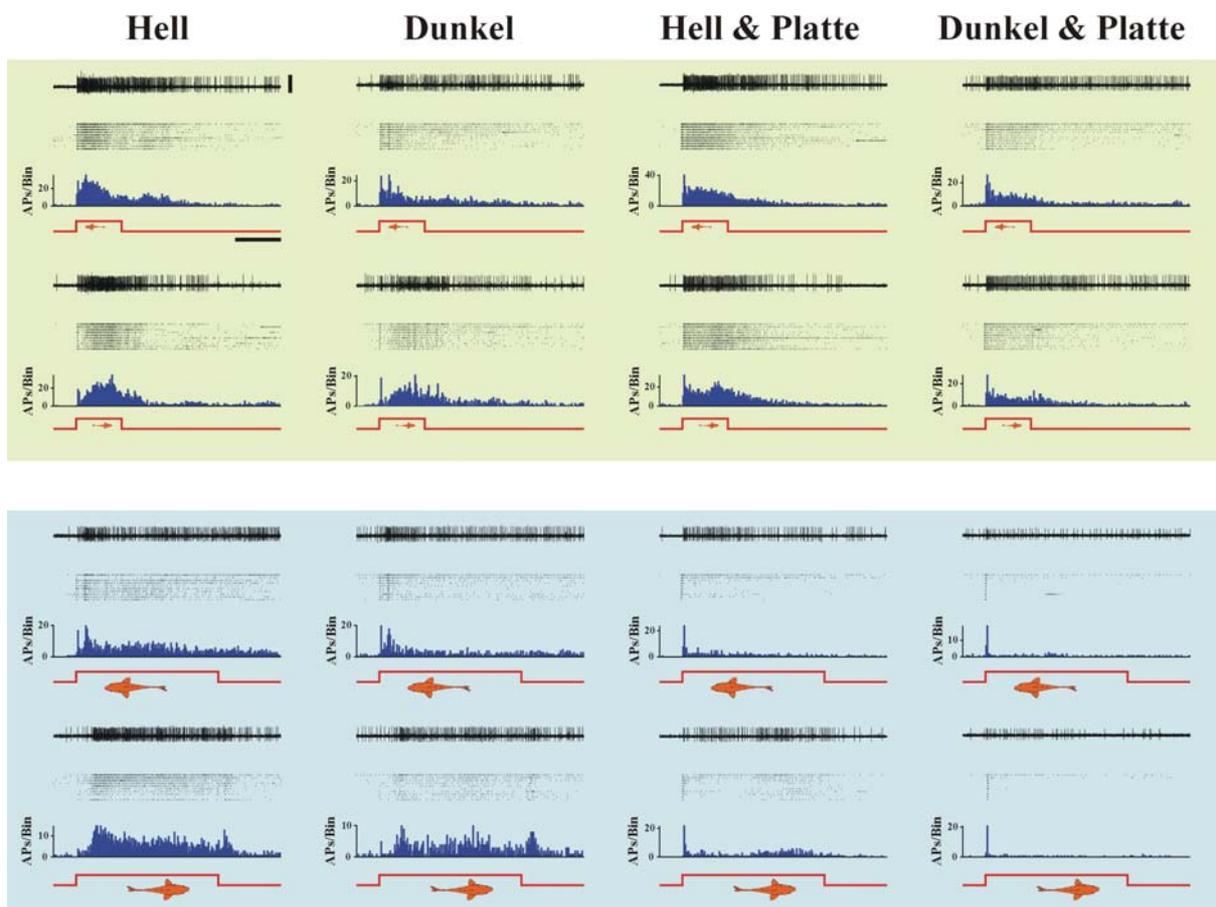
**Abb. 40** Antworten eines im Periventriculären Pretectum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 260  $\mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

2. Ein drittes als unimodal visuell eingestuftes Neuron antwortete auf das bewegte Objekt nur im Hellen mit einer Erhöhung der Entladungsrate, im Dunkeln konnte eine Erniedrigung der Entladungsrate beobachtet werden (Abb. 41). Auffallend ist, dass das Neuron im Hellen mit Platte bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit in antero-posteriorer Bewegungsrichtung mit einer Erniedrigung der Entladungsrate antwortete, in postero-anteriorer Bewegungsrichtung hingegen mit einer Erhöhung der Entladungsrate. Zudem antwortete es auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf einen akustischen Klick, leichtes Klopfen oder einen Wassertropfen. Das Neuron war im Dunkeln nicht spontanaktiv.



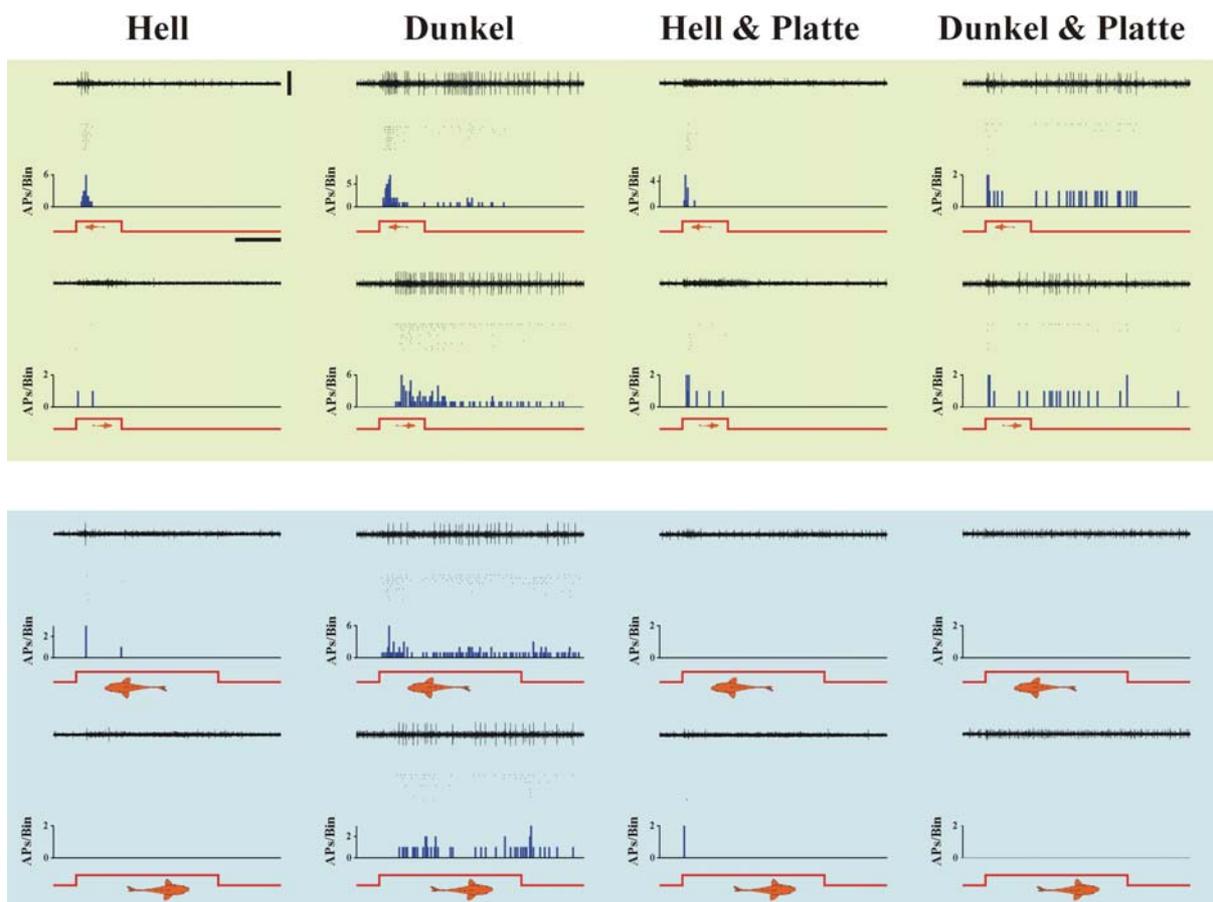
**Abb. 41** Antworten eines im Periventriculären Pretectum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 300  $\mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32. Die Amplitude der Aktionspotentiale nahm zwar im Lauf des Experiments ab, aber auch bei den letzten Messungen konnten sie noch klar vom Rauschen diskriminiert werden.

3. Drei als trimodal visuell/auditorisch/hydrodynamisch eingestuften Neurone aus dem Periventriculären Pretectum antworteten auf das bewegte Objekt unter allen Testbedingungen mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 42, ANHANG Abb. 8 und 9). Sie antworteten zudem auf einen stationären Lichtreiz, auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand, auf einen Wassertropfen (Aufreffen des Tropfens auf der Wasseroberfläche und Ankommen der Wellenfront am Fisch) und das Neuron in ANHANG Abbildung 8 auch auf einen akustischen Klick.



**Abb. 42** Antworten eines im Periventriculären Pretectum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 340  $\mu\text{m}$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32. Die Amplitude der Aktionspotentiale nahm zwar im Lauf des Experiments ab, aber auch bei den letzten Messungen konnten sie noch klar vom Rauschen diskriminiert werden.

4. Ein weiteres als trimodal visuell/auditorisch/hydrodynamisch eingestuftes Neuron aus dem Periventriculären Pretectum antwortete im Hellen und im Dunkeln in antero-posteriorer Bewegungsrichtung und bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit und im Dunkeln in beiden Bewegungsrichtungen mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 43). Mit Trennplatte zwischen Objekt und Fisch wurde die Antwort kleiner oder fehlte. Dieses Neuron antwortete außerdem auf einen stationären Lichtreiz, auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und auf das Ankommen der von einem Wassertropfen ausgelösten Oberflächenwellen am Fisch, nicht aber auf einen akustischen Klick. Da die Antwort des Neurons ohne Trennplatte (6 APs/Bin) größer war als mit Trennplatte (5 APs/Bin im Hellen und 2 APs/Bin im Dunkeln) und das Neuron zwar auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand, nicht aber auf einen akustischen Klick antwortete, wird davon ausgegangen, dass es keinen akustischen Eingang, sondern einen vibratorischen Eingang aus dem Innenohr erhielt.

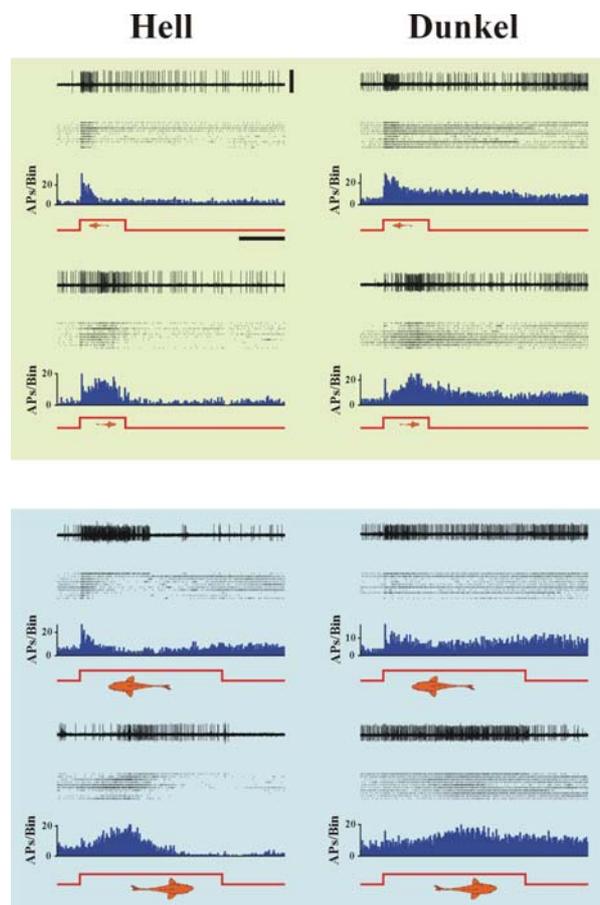


**Abb. 43** Antworten eines im Periventriculären Pretectum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 260  $\mu$ V (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32. Die Amplitude der Aktionspotentiale nahm zwar im Lauf des Experiments ab, aber auch bei den letzten Messungen konnten sie noch klar vom Rauschen diskriminiert werden.

5. Bei den restlichen sechs Neuronen aus dem Periventriculären Pretectum konnten nur die Messungen ohne Trennplatte durchgeführt werden, da beim Einsetzen der Platte die Ableitung verlorenging.

Alle sechs Neurone antworteten im Hellen und im Dunkeln mit einer Erhöhung der Entladungsrate auf das bewegte Objekt (Abb. 44, ANHANG Abb. 10-14).

Die Neurone in Abbildung 44 und ANHANG Abb. 10 antworteten zusätzlich auf einen stationären Lichtreiz, einen akustischen Klick, leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand auf das Auftreffen eines Wassertropfens und auf das Ankommen der Wellenfront beim Fisch. Daher wurden diese Neurone als trimodal visuell/auditorisch/hydrodynamisch klassifiziert. Die Neurone in ANHANG Abbildung 11 und 12 antworteten zusätzlich auf einen stationären Lichtreiz und wurden als bimodal visuell/mechanosensorisch eingestuft. Den Neurone in ANHANG Abbildung 13 und 14 konnte keine Modalität zugeordnet werden, da zusätzliche Kontrollen mit stationären Reizen nicht mehr durchgeführt werden konnten



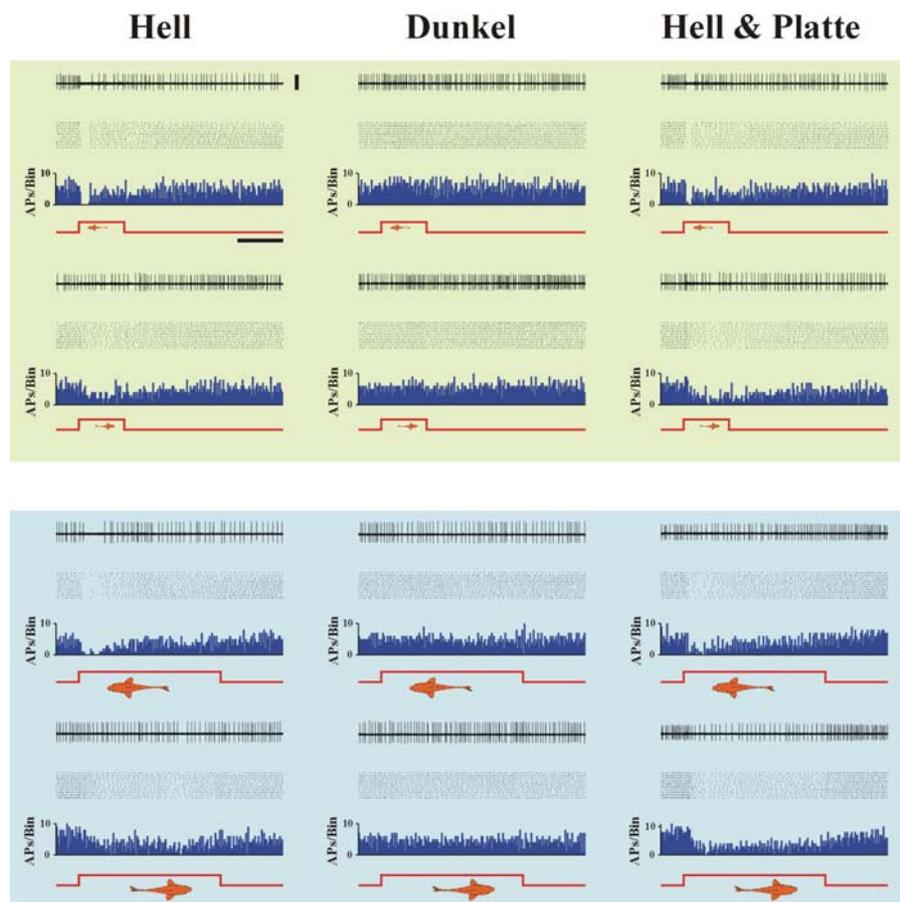
**Abb. 44** Antworten eines im Periventriculären Pretectum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 420  $\mu$ V (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

Im **zentral-posterioren thalamischen Kern** wurden Aktionspotentiale von zwei Neuronen abgeleitet. Die Antworten wurde wie folgt klassifiziert:

Tabelle 5: Antwortverhalten und die daraus resultierende Klassifizierung der zwei Neurone, von denen im zentral-posterioren thalamischen Kern abgeleitet wurde.

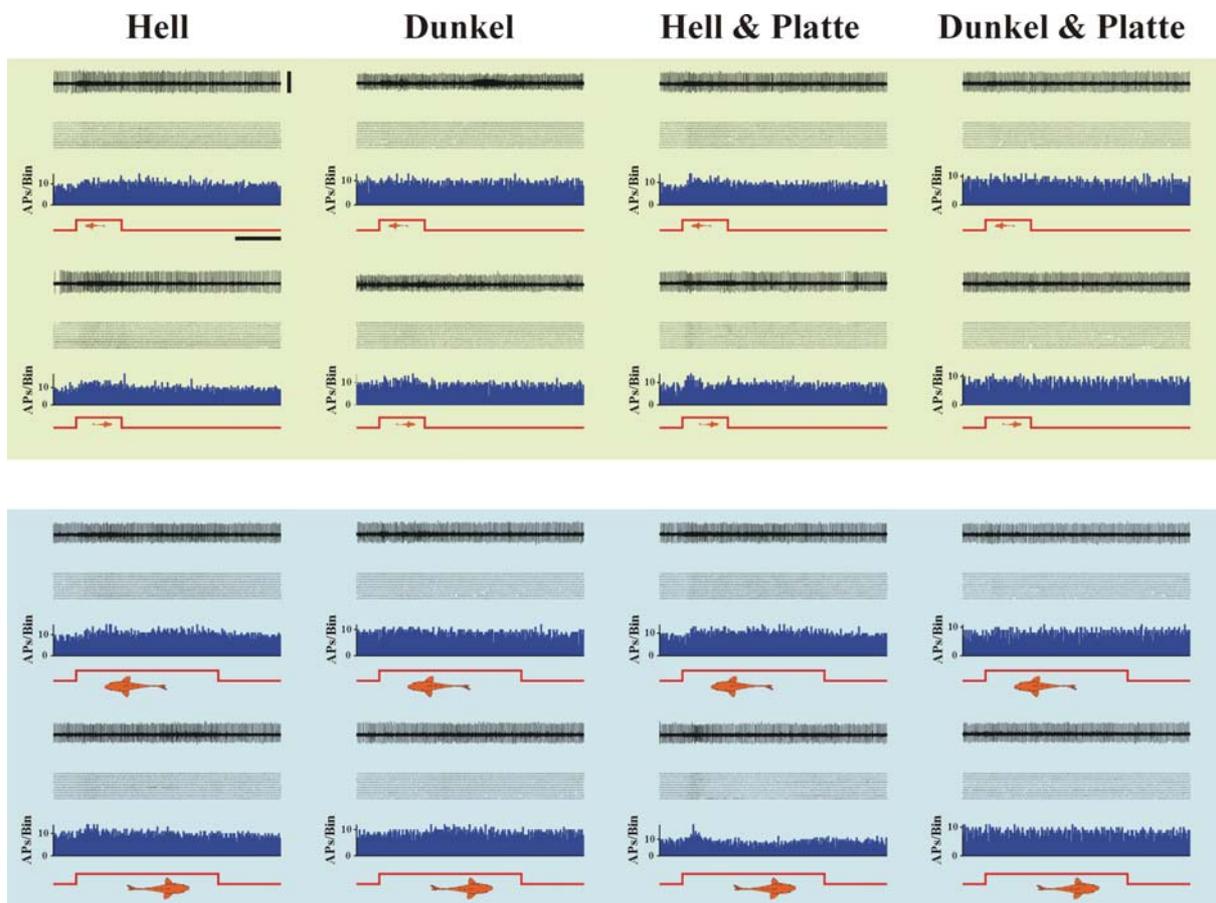
	Hell	Dunkel	Hell Platte	Dunkel Platte	LED	Akust. Klick	Klopfen	Tropfen Auftreffen	Tropfen Ankommen	Klasse
<b>Abb. 45</b>	+	-	+		+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>Abb. 46</b>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	<b>visuell audit.</b>

1. Das als unimodal visuell eingestufte Neuron antwortete auf das bewegte Objekt im Hellen richtungsspezifisch mit einer Erniedrigung der Entladungsrate, im Dunkeln antwortete es nicht (Abb. 45). Außerdem antwortete es auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf die anderen Testreize.



**Abb. 45** Antworten eines im zentral-posterioren Thalamus abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 330  $\mu$ V (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32. Da die Ableitung während des Versuchs verlorenging, konnten die restlichen Messungen nicht durchgeführt werden.

2. Das zweite Neuron antwortete nicht zuverlässig auf das bewegte Objekt (Abb. 46) und auch nicht auf die stationären Reize. Allerdings ist bei den Messungen im Hellen mit Trennplatte (Abb. 46 dritte Spalte) im Rasterdiagramm und im PST-Histogramm eine schwache Antwort zu erkennen. Möglicherweise antwortete dieses Neuron nur, wenn gleichzeitig ein visueller und ein auditorischer Reiz präsentiert wurde. Da die Schalldruckkomponente durch die Trennplatte verstärkt wurde (Abb. 4), antwortete das Neuron im Hellen ohne Trennplatte nicht. Dieses Neuron wurde als bimodal visuell/auditorisch eingestuft.



**Abb. 46** Antworten eines im zentral-posterioren Thalamus abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 200  $\mu$ V (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

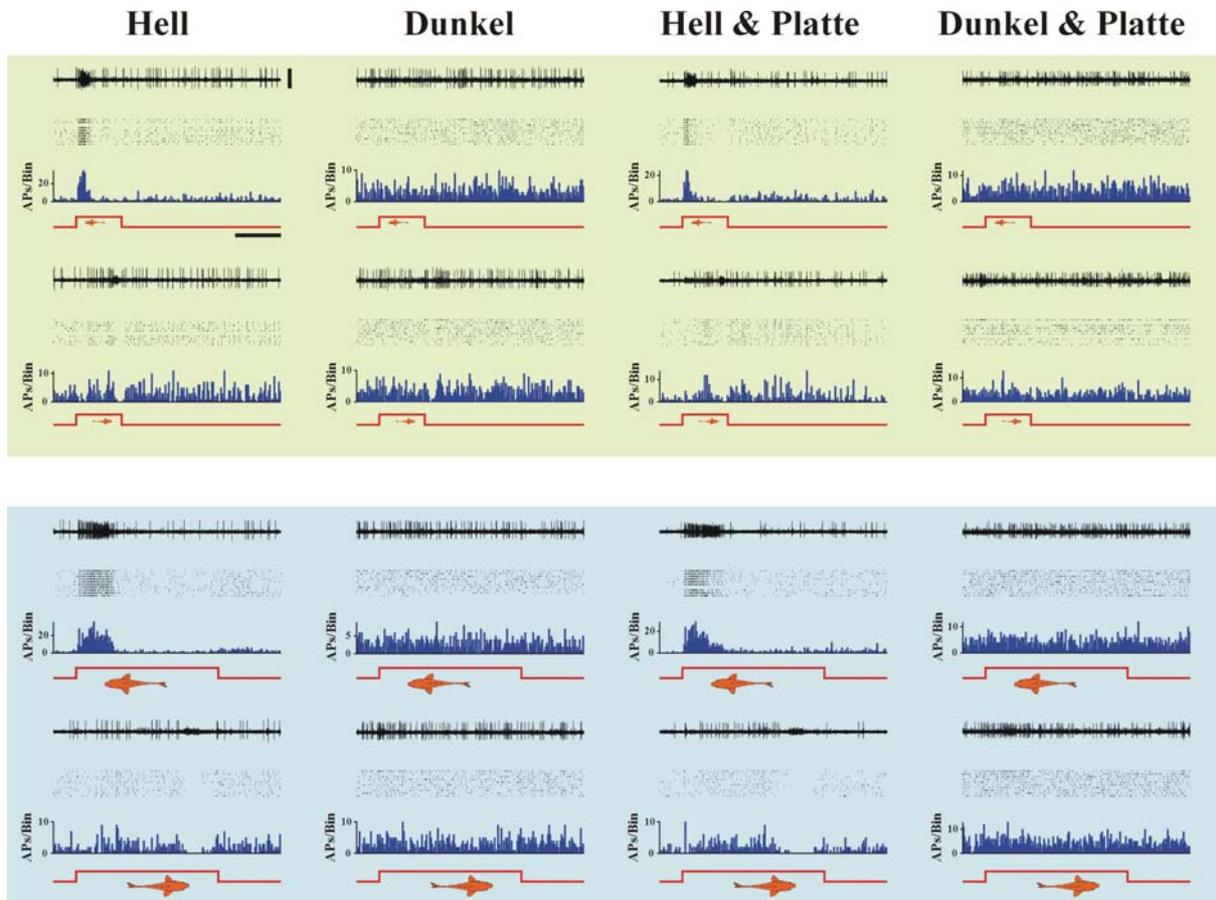
Die Ableitungen im Tectum opticum wurden durchgeführt, um als Vergleich zu den multimodalen diencephalen Neuronen unimodale visuelle Antworten aus dem Mesencephalon zu erhalten.

Im **Tectum opticum** wurden Aktionspotentiale von sieben Neuronen abgeleitet. Die Antworten wurde wie folgt klassifiziert:

*Tabelle 6: Antwortverhalten und die daraus resultierende Klassifizierung der sieben Neurone, von denen im Tectum opticum abgeleitet wurde.*

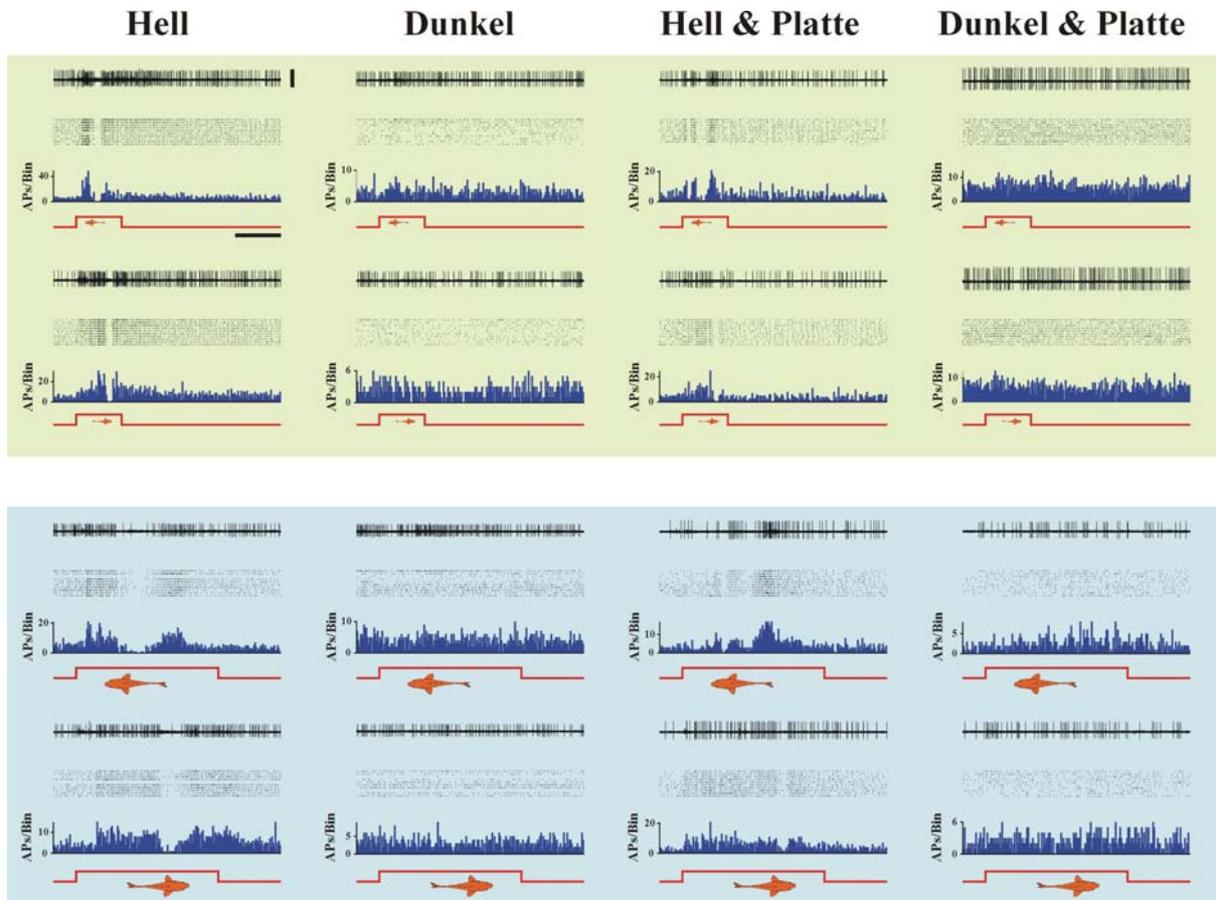
	Hell	Dunkel	Hell Platte	Dunkel Platte	LED	Akust. Klick	Klopfen	Tropfen Auftreffen	Tropfen Ankommen	Klasse
<b>Abb. 47</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>ANH. Abb. 15</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>ANH. Abb. 16</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>ANH. Abb. 17</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>ANH. Abb. 18</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>Abb. 48</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	<b>visuell</b>
<b>Abb. 49</b>	+	-	+	-	+	-	-	-	+	<b>visuell hydro.</b>

1. Fünf als unimodal visuell eingestufte Neurone antworteten auf das bewegte Objekt richtungssensitiv im Hellen mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 47, ANHANG Abb. 15-18). Diese Neurone antworteten zusätzlich auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf die anderen Kontrollreize.



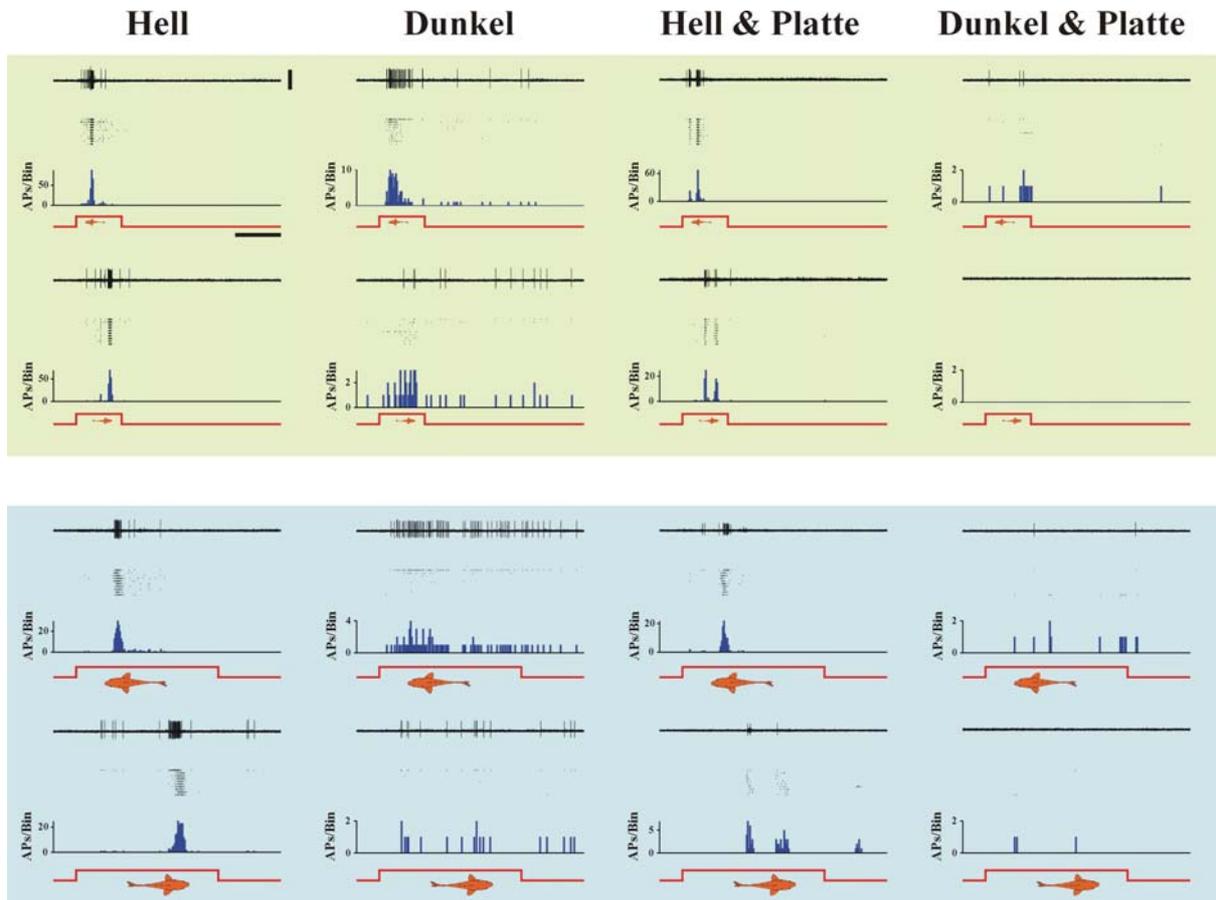
**Abb. 47** Antworten eines im Tectum opticum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 200  $\mu$ m (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

2. Das sechste als unimodal visuell eingestufte Neuron antwortete auf das bewegte Objekt im Hellen mit einem komplexen Antwortmuster, bestehend aus Erhöhung, Erniedrigung und anschließender Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 48). Bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit dauerten diese drei Phasen länger als bei 12 cm/s.



**Abb. 48** Antworten eines im Tectum opticum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 340  $\mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

3. Das als bimodal visuell/hydrodynamisch eingestufte Neuron antwortete auf das bewegte Objekt im Hellen, im Dunkeln und im Hellen mit Trennplatte, nicht aber im Dunkeln mit Trennplatte (Abb. 49). Dieses Neuron antwortete zusätzlich auf einen stationären Lichtreiz und auf einen Wassertropfen beim Ankommen der Wellenfront beim Fisch, nicht aber auf einen akustischen Klick oder leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand.



**Abb. 49** Antworten eines im Tectum opticum abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 300  $\mu\text{m}$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

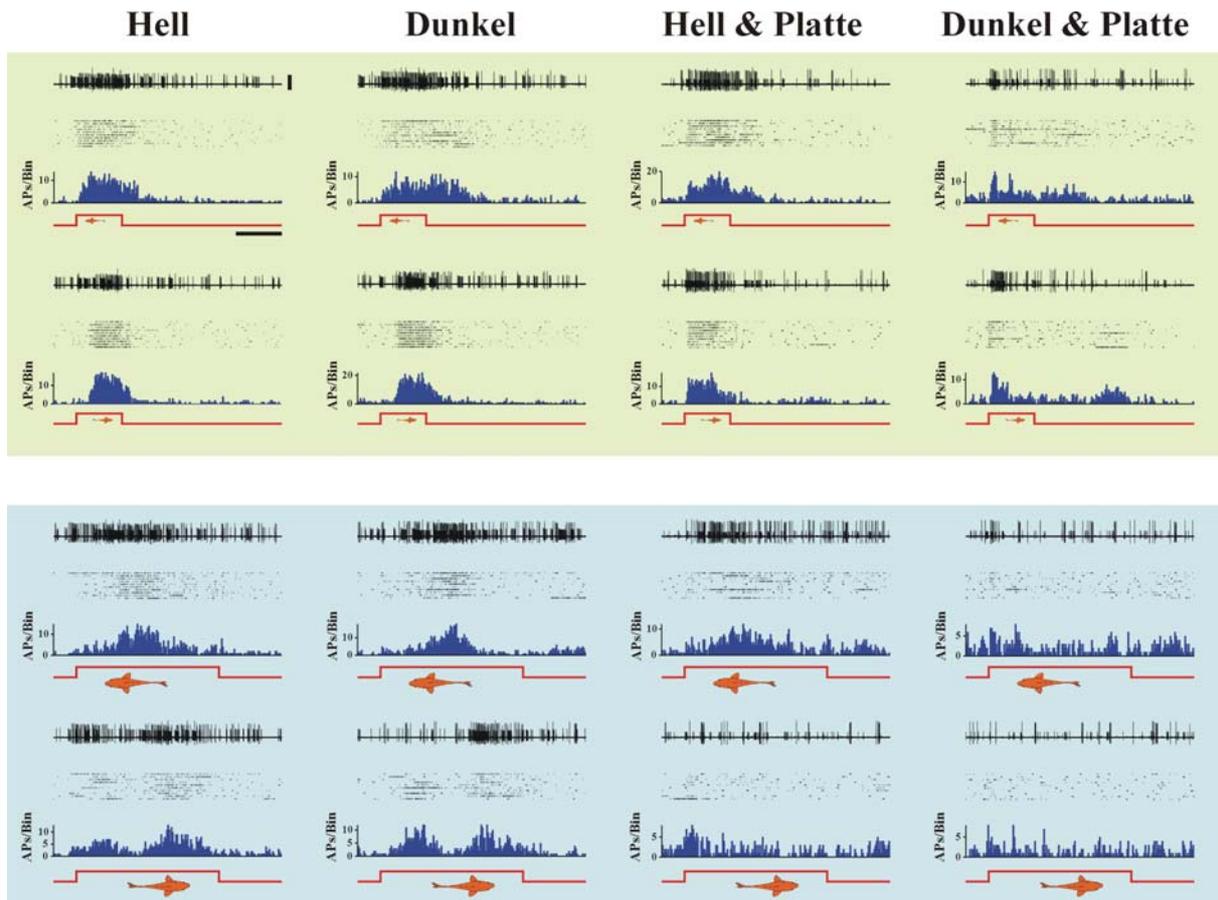
In einigen Experimenten lagen die Ableitorte nicht im Diencephalon, sondern in der Valvula cerebelli. Daher wurden sowohl diese Daten ausgewertet, als auch zusätzlich Ableitungen im Corpus cerebelli vorgenommen.

Im **Cerebellum** wurden Aktionspotentiale von drei Neuronen im Corpus und von drei Neuronen in der Valvula abgeleitet. Die Antworten wurden wie folgt klassifiziert:

*Tabelle 7: Antwortverhalten und die daraus resultierende Klassifizierung der sechs Neurone, von denen im Cerebellum abgeleitet wurde.*

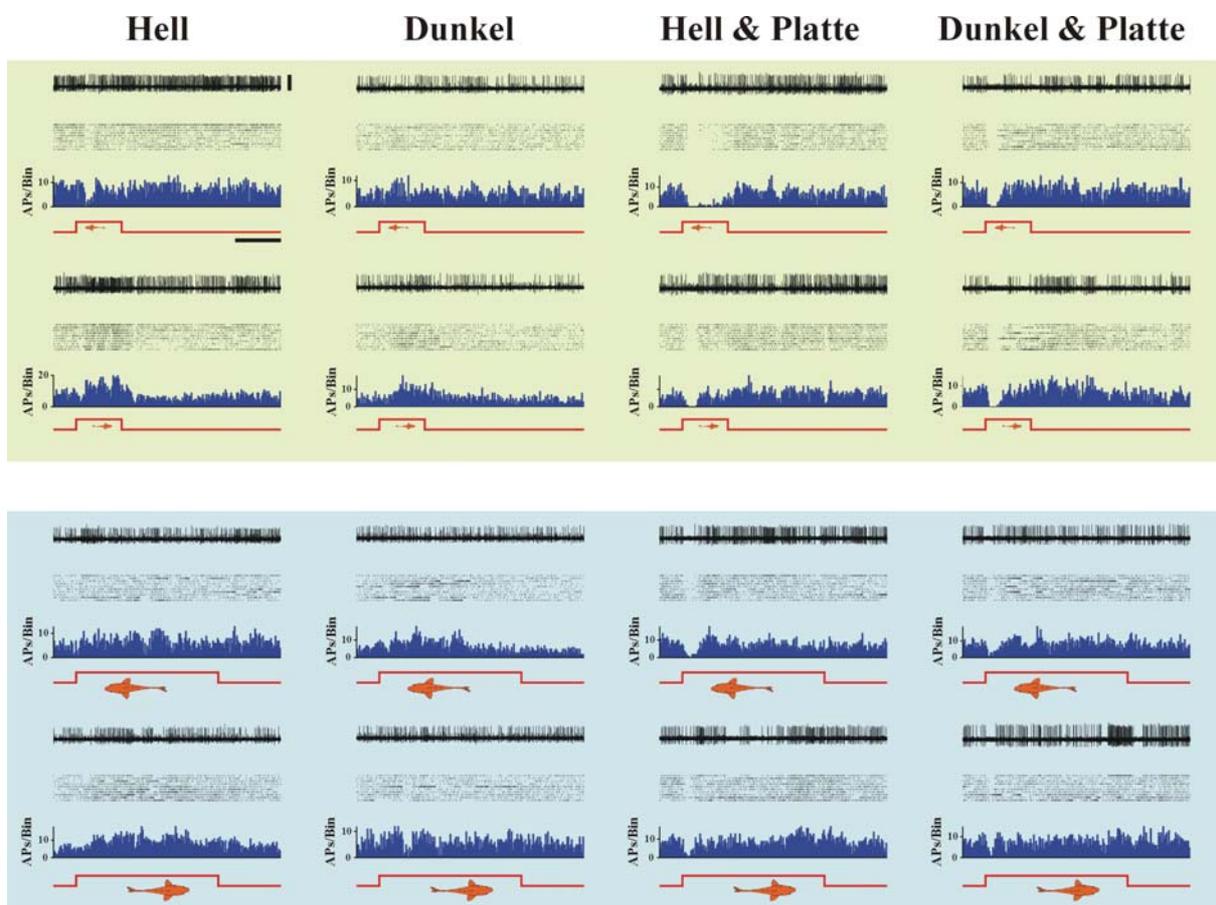
	Hell	Dunkel	Hell Platte	Dunkel Platte	LED	Akust. Klick	Klopfen	Tropfen Auftreffen	Tropfen Ankommen	Klasse
<b>Abb. 50</b>	+	+	+	+	-	+	+	+	-	<b>audit.</b>
<b>ANH. Abb. 19</b>	+	+	+	+	-	+	+	+	-	<b>audit.</b>
<b>Abb. 51</b>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	<b>visuell mecha.</b>
<b>Abb. 52</b>	+	+	+	+	-	+	-	+	-	<b>audit.</b>
<b>Abb. 53</b>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	<b>visuell audit. hydro.</b>
<b>ANH. Abb. 20</b>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	<b>visuell audit. hydro.</b>

1. Zwei als unimodal auditorisch eingestufte Neurone aus dem Corpus cerebelli antworteten auf das bewegte Objekt mit einer Erhöhung der Entladungsrate unter allen Testbedingungen (Abb. 50, ANHANG Abb. 19). Zusätzlich antworteten diese Neurone auf einen akustischen Klick, auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand und beim Auftreffen eines Wassertropfens auf die Wasseroberfläche, nicht aber auf einen stationären Lichtreiz. Diese Neurone wurden als unimodal auditorisch klassifiziert.



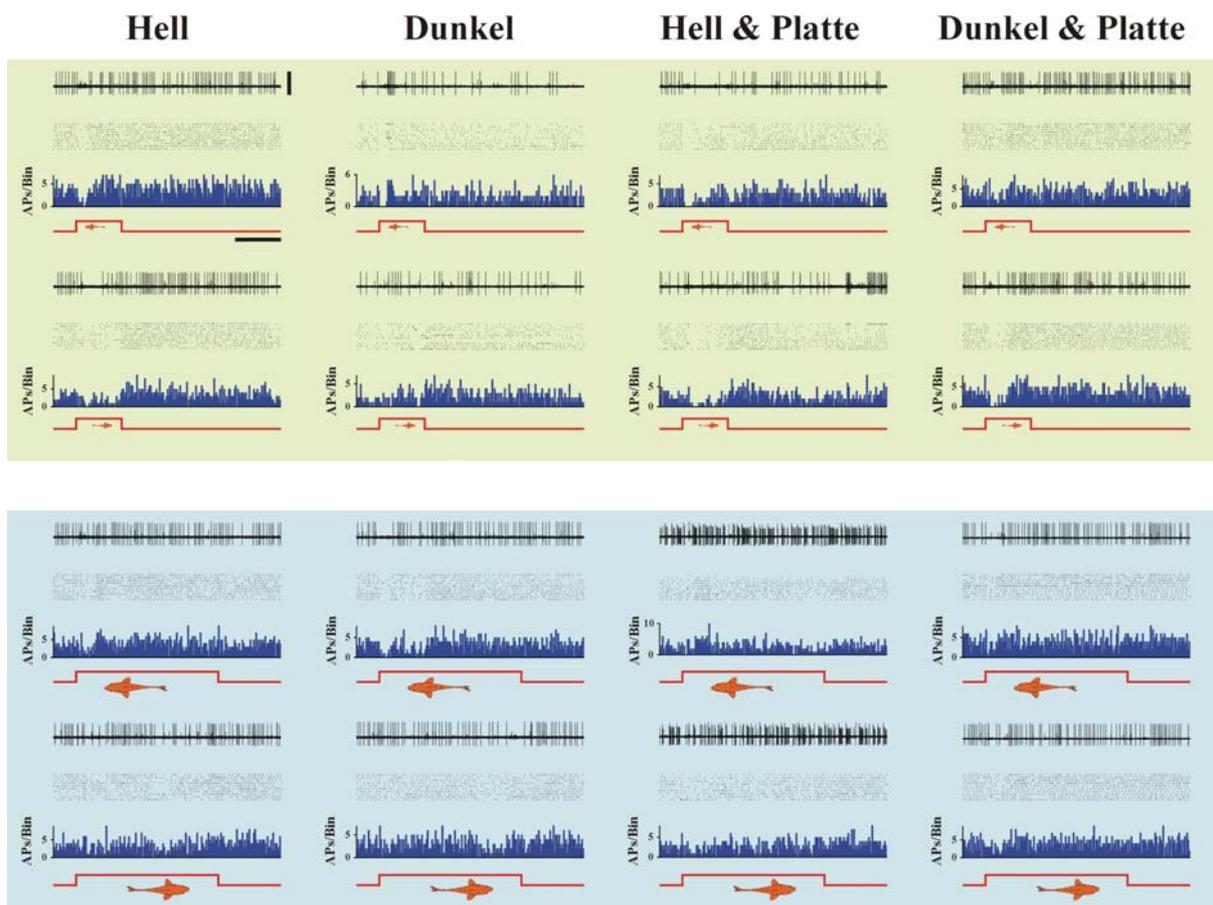
**Abb. 50** Antworten eines im Corpus cerebelli abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. In die Rasterdiagramme und die PST-Histogramme gehen nur die Daten des Neurons mit den großen Aktionspotentialen ein. Maßstab = 750  $\mu$ m (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

2. Das als bimodal visuell/mechanosensorisch eingestufte im Corpus cerebelli abgeleitete Neuron antwortete bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit in antero-posteriorer Bewegungsrichtung auf das bewegte Objekt im Hellen mit und ohne Trennplatte und im Dunkeln mit Trennplatte mit einer Erniedrigung der Entladungsrate, im Dunkeln ohne Trennplatte mit einer Erhöhung der Entladungsrate. Bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit in postero-anteriorer Bewegungsrichtung antwortete es ohne Trennplatte mit einer Erhöhung und mit Trennplatte mit einer Erniedrigung der Entladungsrate (Abb. 51). Zudem antwortete dieses Neuron auf einen stationären Lichtreiz, nicht aber auf die anderen Testreize.



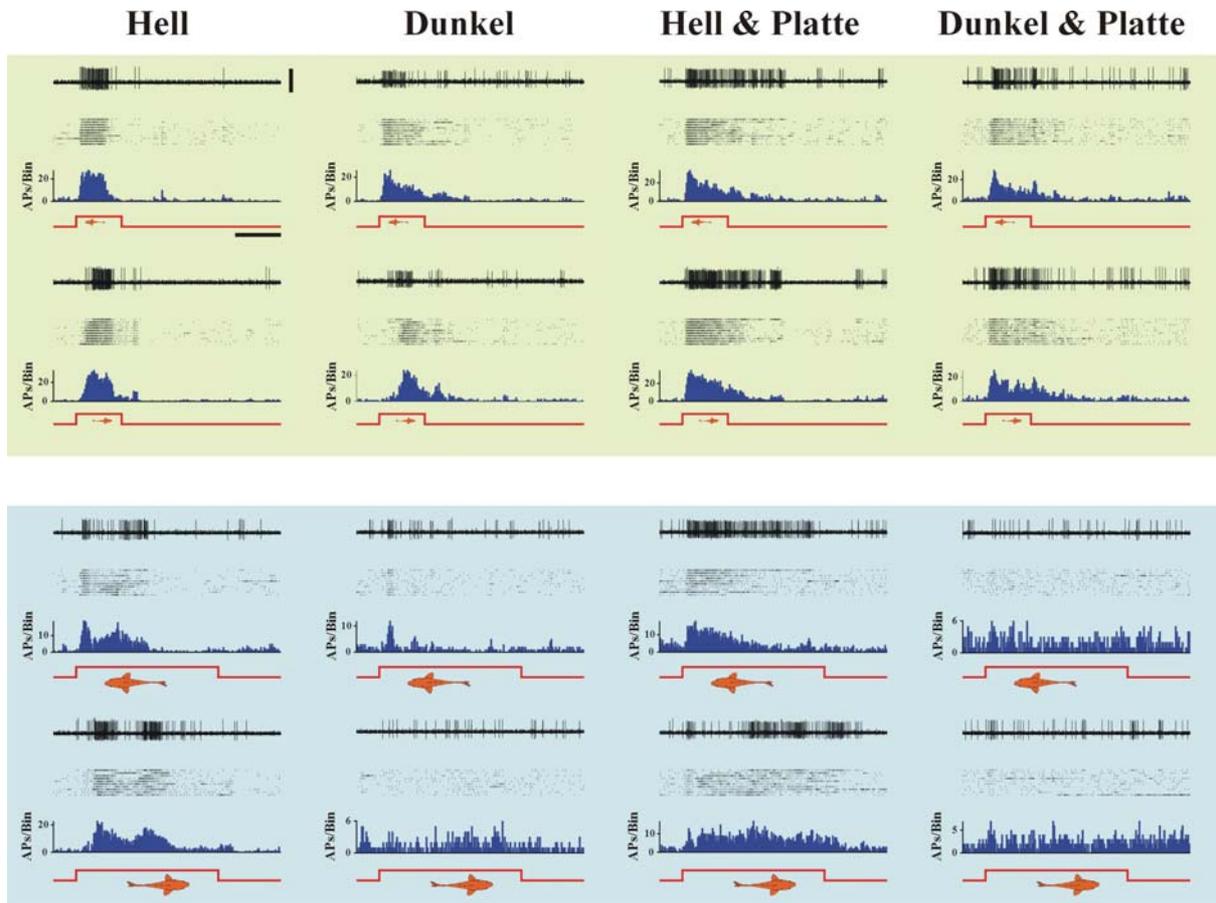
**Abb. 51** Antworten eines im Corpus cerebelli abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 240  $\mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

3. Das als unimodal auditorisch eingestufte Neuron in der Valvula antwortete unter allen Kontrollbedingungen mit einer Erniedrigung der Entladungsrate, aber bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit stärker als bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit (Abb. 52). Zudem antwortete das Neuron auf einen akustischen Klick und beim Auftreffen eines Wassertropfens auf die Wasseroberfläche, nicht aber auf einen stationären Lichtreiz, auf leichtes Klopfen gegen die Aquarienwand oder das Ankommen der durch einen Wassertropfen ausgelösten Oberflächenwellen am Fisch.



**Abb. 52** Antworten eines in der Valvula cerebelli abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab = 250  $\mu$ V (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

4. Die beiden als bimodal visuell/auditorisch klassifizierten Neurone in der Valvula antworteten unter allen Testbedingungen mit einer Erhöhung der Entladungsrate (Abb. 53 und ANHANG Abb. 20). Sie antworteten auch auf einen stationären Lichtreiz, einen akustischen Klick, Klopfen gegen die Aquarienwand und das Ankommen der durch einen Wassertropfen ausgelösten Oberflächenwellen am Fisch.



**Abb. 53** Antworten eines in der Valvula cerebelli abgeleiteten Neurons bei Reizung mit einem bewegten Objekt. Maßstab =  $330 \mu V$  (gilt für alle Originalspuren dieser Abbildung). Legende wie in Abb. 32.

### 3.2.2.3 Verteilung der Modalitäten

Ein Drittel der Neurone im Diencephalon waren unimodal, aber in allen untersuchten diencephalen Arealen kamen Neurone vor, die bi-, tri- oder multimodal waren. Im Cerebellum waren drei Neurone unimodal und drei Neurone multimodal. Die meisten tectalen Neurone waren unimodal visuell, es wurde aber auch tectale Neurone mit Seitenlinieneingang gefunden.

Neun Neurone im Diencephalon (Posteriore Tuberkel, Nucleus paracommissuralis, Periventriculäres Pretectum und zentral-posteriorer Thalamus) wurden als unimodal visuell klassifiziert. Im Periventriculären Pretectum wurden sechs Neurone gefunden, die neben einem visuellen Eingang auch Eingang vom Innenohr und der Seitenlinie erhielten. Ein Neuron aus dem Nucleus paracommissuralis wurde als bimodal visuell/hydrodynamisch eingestuft. Ein Neuron aus dem Posterioren Tuberkel und eines aus dem Nucleus paracommissuralis wurden als bimodal auditorisch/hydrodynamisch klassifiziert. Ein Neuron im Posterioren Tuberkel wurde als mechanosensorisch klassifiziert, wobei nicht genau bestimmt werden konnte, ob es akustischen, vibratorischen, hydrodynamischen oder somatosensorischen Eingang erhielt. Im Tectum opticum wurden sechs Neurone als unimodal visuell, ein Neuron wurde als bimodal visuell/hydrodynamisch klassifiziert. Cerebelläre Neurone wurden als unimodal auditorisch (n=3), trimodal visuell/auditorisch/hydrodynamisch (n=2) und als visuell/mechanosensorisch (n=1) klassifiziert (Abb. 54).

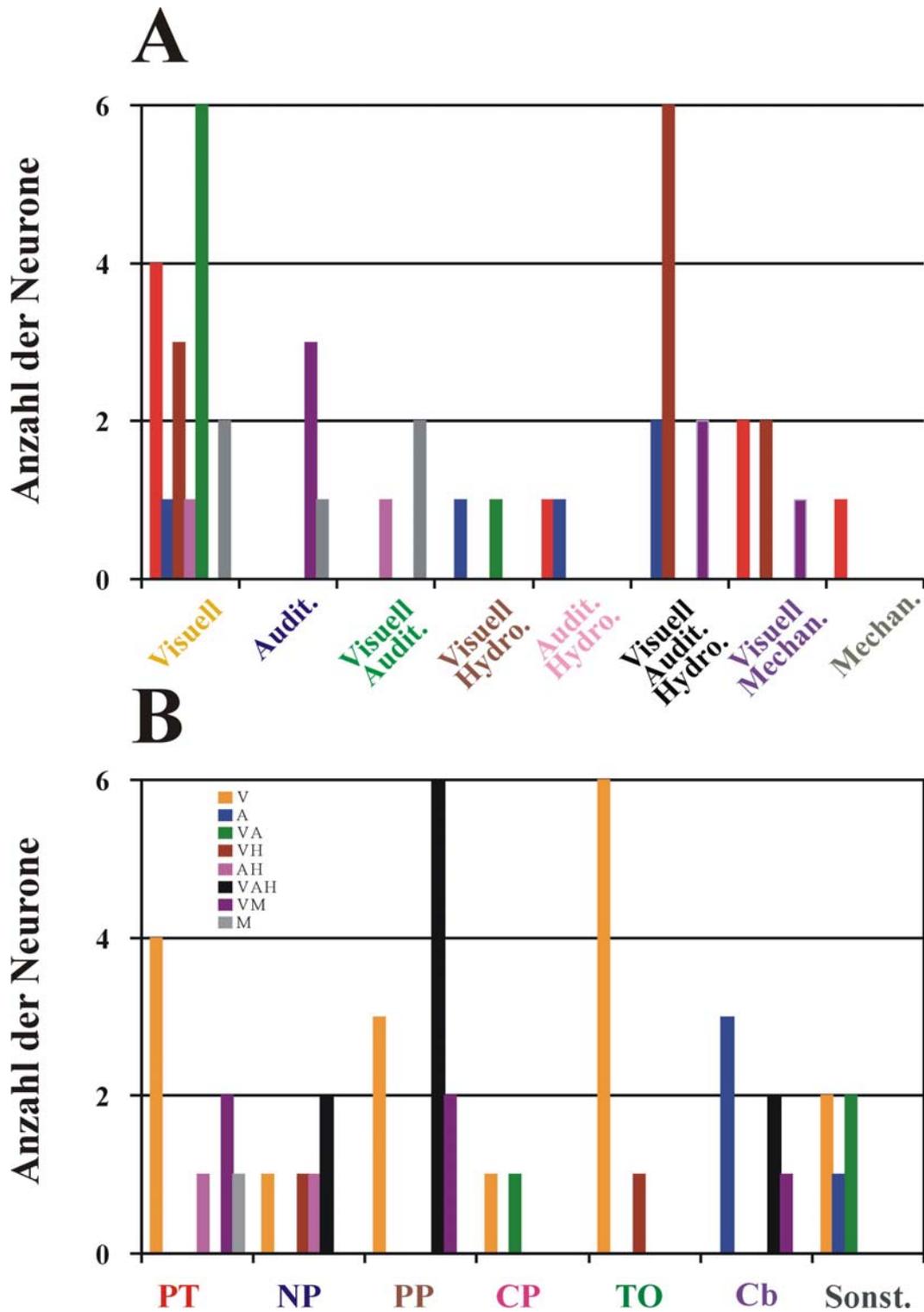


Abb. 54 Häufigkeit der verschiedenen Modalitäten und ihrer Kombinationen im Diencephalon, Tectum opticum und Cerebellum

(A) Rot = Posteriores Tuberkel, Blau = Nucleus paracommissuralis, Braun = Periventriculäres Pretectum, Rosa = zentral-posteriorer thalamischer Kern, Hellgrün = Tectum opticum, Violett = Cerebellum  
Grau = Sonstige Kerngebiete

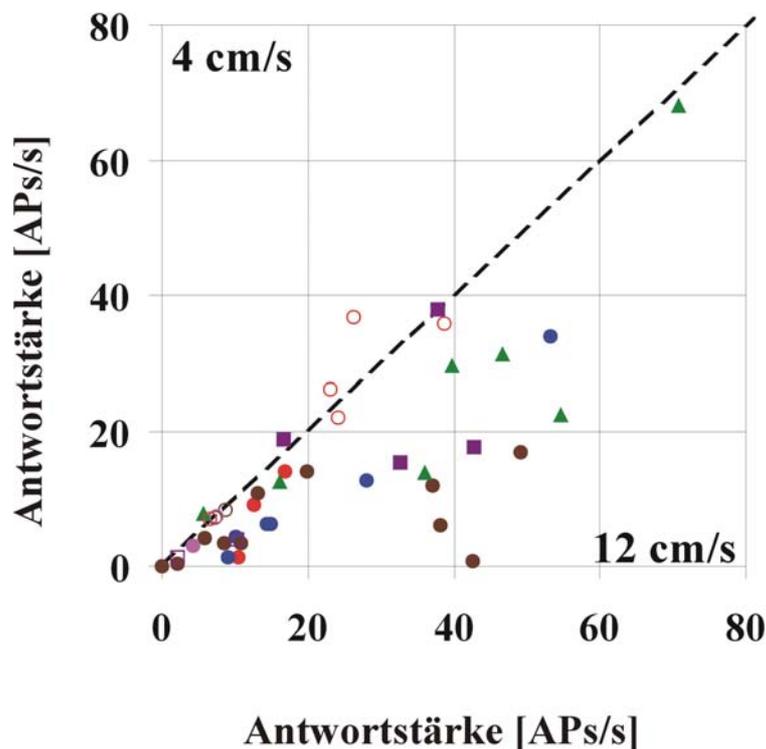
(B) Gelb = visuell, Blau = auditorisch, Grün = visuell / auditorisch, Braun = visuell / hydrodynamisch, rosa = auditorisch / hydrodynamisch, Schwarz = visuell / auditorisch / hydrodynamisch, Violett = visuell / mechanosensorisch, Grau = mechanosensorisch

PT = Posteriores Tuberkel, NP = Nucleus paracommissuralis, PP = Periventriculäres Pretectum, CP = zentral-posteriorer Thalamus, TO = Tectum opticum, Cb = Cerebellum.

### 3.2.2.4 Vergleich der Antwortstärken unter verschiedenen Kontrollbedingungen

#### Objektgeschwindigkeit:

Ein Großteil der Neurone aus dem Diencephalon antwortete stärker auf die schnelle als auf die langsame Objektfahrt (Abb. 55). Die tectalen Neurone antworteten ebenfalls stärker auf die schnelle Objektfahrt bzw. gleich gut auf beide getesteten Objektgeschwindigkeiten. Die cerebellären Neurone antworteten meist gleich stark auf beide Geschwindigkeiten, zwei cerebelläre Neurone stärker auf die schnelle Objektfahrt.



**Abb. 55** Antwortstärken der abgeleiteten Neurone auf verschiedene Objektgeschwindigkeiten.

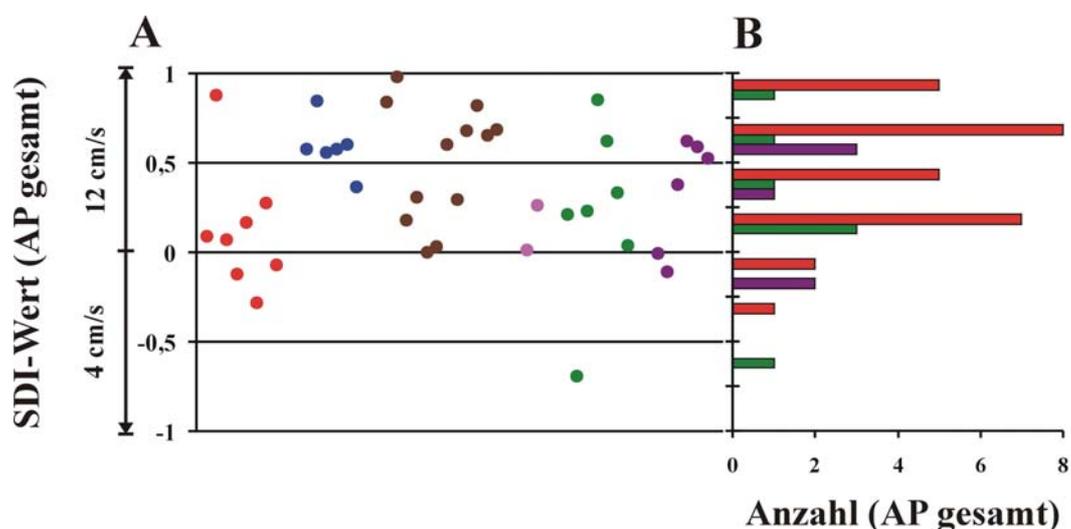
- = Posteriores Tuberkel, • = Nucleus paracommissuralis, • = Periventriculäres Pretectum, • = zentral-posteriorer thalamischer Kern, ▲ = Tectum opticum, ■ = Cerebellum.

Dargestellt sind die Antwortstärken bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit (x-Achse) gegenüber 4 cm/s Objektgeschwindigkeit (y-Achse). Die geschlossenen Kreise symbolisieren Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erhöhung der Entladungsrates, die offenen Kreise Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erniedrigung der Entladungsrates antworteten.

Die gestrichelte Linie symbolisiert eine Gerade mit der Steigung 1. Liegt ein Messpunkt unterhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron bei der Objektgeschwindigkeit 12 cm/s stärker als bei 4 cm/s. Liegt ein Messpunkt oberhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron bei 4 cm/s Objektgeschwindigkeit stärker als bei 12 cm/s Objektgeschwindigkeit.

Da die Antwortstärken der Neurone auf das bewegte Objekt eine große Variabilität aufwiesen, wurde zur genaueren Betrachtung der SDI-Wert der Antwortstärken bei verschiedenen Reizbedingungen ermittelt. Der SDI-Wert bildet den Quotienten zwischen den Antwortstärken bei zwei Bedingungen und erreicht somit normierte Werte zwischen  $-1$  und  $+1$ . SDI-Werte zwischen  $-0,5$  und  $+0,5$  bedeuten, dass das Neuron unter beiden untersuchten Bedingungen gleich stark antwortete. Werte oberhalb von  $0,5$  und unterhalb von  $-0,5$  bedeuten eine stärkere Antwort bei einer der untersuchten Bedingungen.

In Abbildung 56 sind die SDI-Werte für die Objektgeschwindigkeiten  $12\text{ cm/s}$  und  $4\text{ cm/s}$  aufgetragen. 13 von 28 diencephalen Neurone antworteten stärker bei  $12\text{ cm/s}$  Objektgeschwindigkeit als bei  $4\text{ cm/s}$ . Ebenso antworteten zwei von sieben tectalen und drei von sechs cerebellären Neuronen stärker bei  $12\text{ cm/s}$  Objektgeschwindigkeit. Ein tectales Neuron antwortete stärker bei  $4\text{ cm/s}$  Objektgeschwindigkeit. Ein nicht-parametrischer ANOVA Kruskal-Wallis Test ergab, dass nur zwischen den diencephalen Gebieten ein signifikanter Unterschied in der Antwortstärke bestand ( $p < 0,05$ ) wobei sich Posteriores Tuberkel und der zentral-posteriore Thalamus vom Nucleus paracommissuralis und dem Periventriculären Pretectum unterschieden (2. und 3. Kruska-Wallis-Test). Zwischen Diencephalon, Tectum und Cerebellum konnte kein signifikanter Unterschied in der Antwortstärke festgestellt werden (4. Kruska-Wallis-Test). Die Details der ANOVA-Analyse sind im ANHANG Tabelle 1 dargestellt.

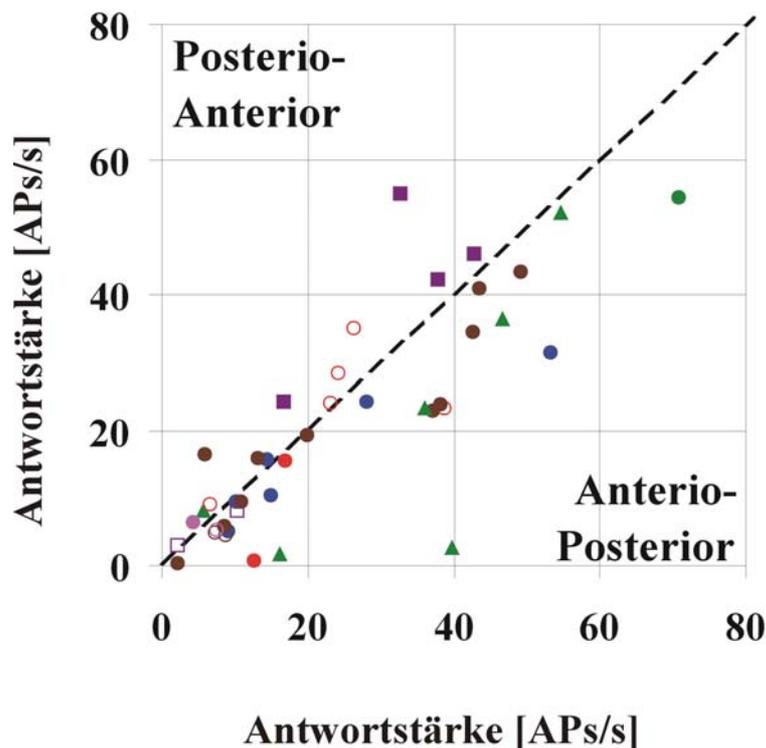


**Abb. 56 (A)** SDI-Werte für verschiedene Objektgeschwindigkeiten diencephaler (rot: Posteriores Tuberkel, blau: Nucleus paracommissuralis, braun: Periventriculäres Pretectum, rosa: zentral-posteriorer Thalamus), tectaler (grün) und cerebellärer (violett) Neurone für die Gesamtzahl der Aktionspotentiale. Positive SDI-Werte bedeuten, dass Neurone stärker bei  $12\text{ cm/s}$  Objektgeschwindigkeit, negative SDI-Werte, dass die Neurone stärker bei  $4\text{ cm/s}$  Objektgeschwindigkeit antworteten.

**(B)** Häufigkeitsverteilung der SDI-Werte für diencephale (rot), tectale (grün) und cerebelläre (violett) Neurone

**Bewegungsrichtung:**

Die meisten diencephalen und cerebellären Neurone antworteten in etwa gleich stark auf verschiedene Bewegungsrichtungen des Objekts. Zwei tectale Neurone antworteten stärker auf die antero-posteriore Bewegungsrichtung. Diese tectalen Neurone zeigten eine starke Richtungsspezifität (Abb. 57).



**Abb. 57** Antwortstärken der abgeleiteten Neurone auf verschiedene Bewegungsrichtungen.

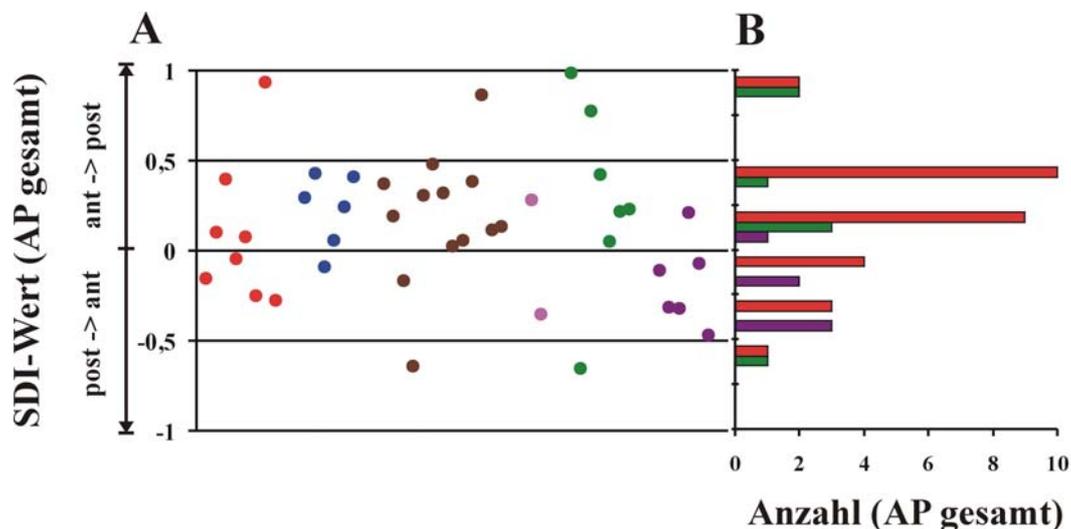
- = Posteriores Tuberkel, ● = Nucleus paracommissuralis, ● = Periventriculäres Pretectum, ● = zentral-posteriorer thalamischer Kern, ▲ = Tectum opticum, ■ = Cerebellum.

Dargestellt sind die Antwortstärken in antero-posteriorer Bewegungsrichtung (x-Achse) gegenüber posterior-anteriorer Bewegungsrichtung (y-Achse). Die geschlossenen Kreise symbolisieren Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erhöhung der Entladungsrates, die offenen Kreise die Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erniedrigung der Entladungsrates antworteten.

Die gestrichelte Linie symbolisiert eine Gerade mit der Steigung 1. Liegt ein Messpunkt unterhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron bei antero-posteriorer Bewegungsrichtung stärker als bei posterior-anteriorer Bewegungsrichtung. Liegt ein Messpunkt oberhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron bei posterior-anteriorer Bewegungsrichtung stärker als bei antero-posteriorer Bewegungsrichtung.

Die SDI-Werte für verschiedene Bewegungsrichtungen (Abb. 58) zeigen, dass zwei von 29 diencephalen Neuronen stärker in antero-posteriorer Objektbewegungsrichtung und ein diencephales Neuron stärker in postero-anteriorer Objektbewegungsrichtung antworteten. Ebenso antworteten zwei von acht tectalen Neuronen stärker in antero-posteriore und eines stärker in postero-anteriorer Objektbewegungsrichtung. Die untersuchten cerebellären Neurone zeigten keine Richtungsspezifität.

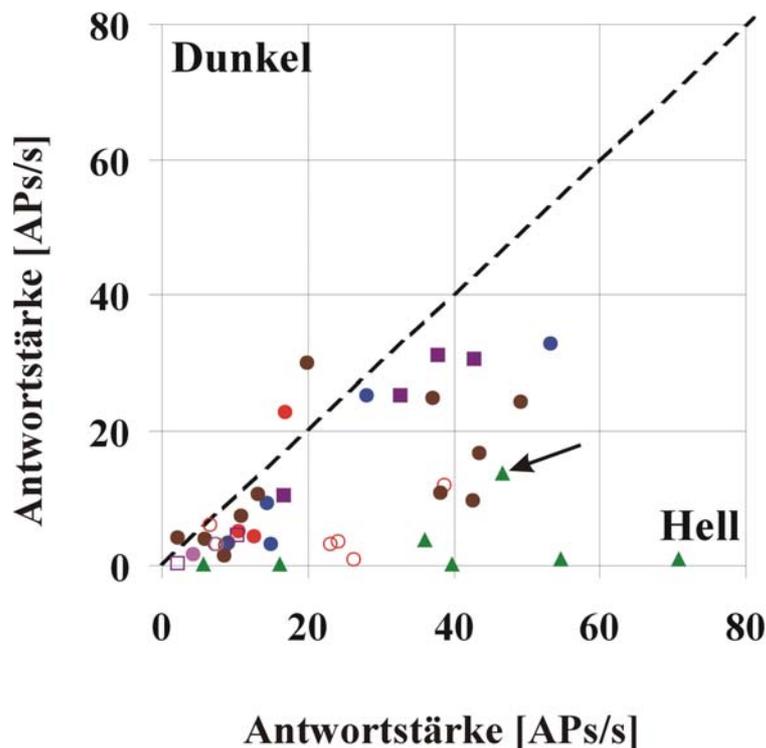
Die ANOVA-Signifikanzanalyse ergab einen signifikanten Unterschied in der Antwortstärke ( $p < 0,05$ ) lediglich beim Vergleich zwischen Diencephalon, Tectum und Cerebellum (4. Kruska-Wallis Test), bei der sich die cerebellären Antworten stärker von denen im Diencephalon und Tectum unterschieden. Die Details der ANOVA-Analyse sind im ANHANG Tabelle 2 dargestellt.



**Abb. 58** (A) SDI-Werte für verschiedene Bewegungsrichtungen diencephaler (rot: Posteriores Tuberkel, blau: Nucleus paracommissuralis, braun: Periventriculäres Pretectum, rosa: zentral-posteriorer Thalamus), tectaler (grün) und cerebellärer (violett) Neurone für die Gesamtzahl der Aktionspotentiale. Positive SDI-Werte bedeuten, dass Neurone stärker in antero-posteriorer Bewegungsrichtung, negative SDI-Werte, dass die Neurone stärker in postero-anteriorer Bewegungsrichtung antworteten. (B) Häufigkeitsverteilung der SDI-Werte für diencephale (rot), tectale (grün) und cerebelläre (violett) Neurone

**Hell vs. Dunkel:**

Die meisten diencephalen Neurone erhielten visuelle Eingänge, denn sie antworteten stärker im Hellen als im Dunkeln auf das bewegte Objekt (Abb. 59). Auch alle tectalen und cerebellären Neurone zeigten dieses Verhalten. Alle tectalen Neurone (mit einer Ausnahme: siehe Pfeil) antworteten im Dunkeln nicht auf das bewegte Objekt.



**Abb. 59** Antwortstärken der abgeleiteten Neurone im Hellen und im Dunkeln.

● = Posteriores Tuberkel, ● = Nucleus paracommissuralis, ● = Periventriculäres Pretectum, ● = zentral-posteriorer thalamischer Kern, ▲ = Tectum opticum, ■ = Cerebellum.

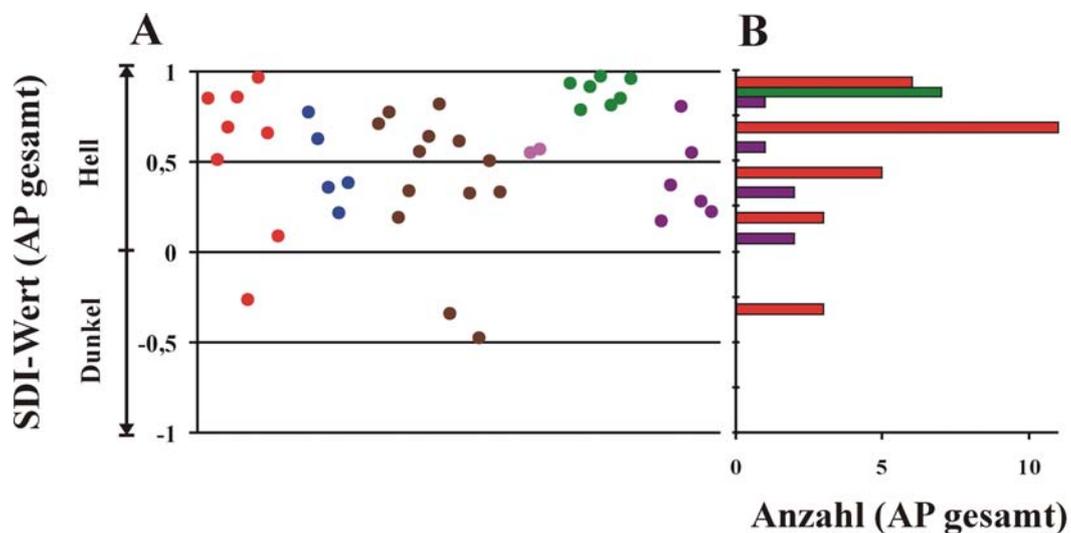
Dargestellt sind die Antwortstärken im Hellen (x-Achse) gegenüber der Antwortstärke im Dunkeln (y-Achse).

Die geschlossenen Kreise symbolisieren Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erhöhung der Entladungsrates antworteten, die offenen Kreise die Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erniedrigung der Entladungsrates antworteten. Die dicke gestrichelte Linie symbolisiert die Ideallinie, wenn das Neuron unter beiden Kontrollbedingungen gleich stark auf das bewegte Objekt antwortete.

Die gestrichelte Linie symbolisiert eine Gerade mit der Steigung 1. Liegt ein Messpunkt unterhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron im Hellen stärker als im Dunkeln. Liegt ein Messpunkt oberhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron im Dunkeln stärker als im Hellen.

Abbildung 60 zeigt die Verteilung der SDI-Werte für unterschiedliche Beleuchtungsverhältnisse. 17 von 28 diencephalen Neuronen antworteten im Hellen stärker als im Dunkeln. Auch alle tectalen und zwei von sechs cerebellären Neurone antworteten auf das bewegte Objekt stärker im Hellen. Keines der untersuchten Neurone antwortete im Dunkeln stärker als im Hellen auf das bewegte Objekt.

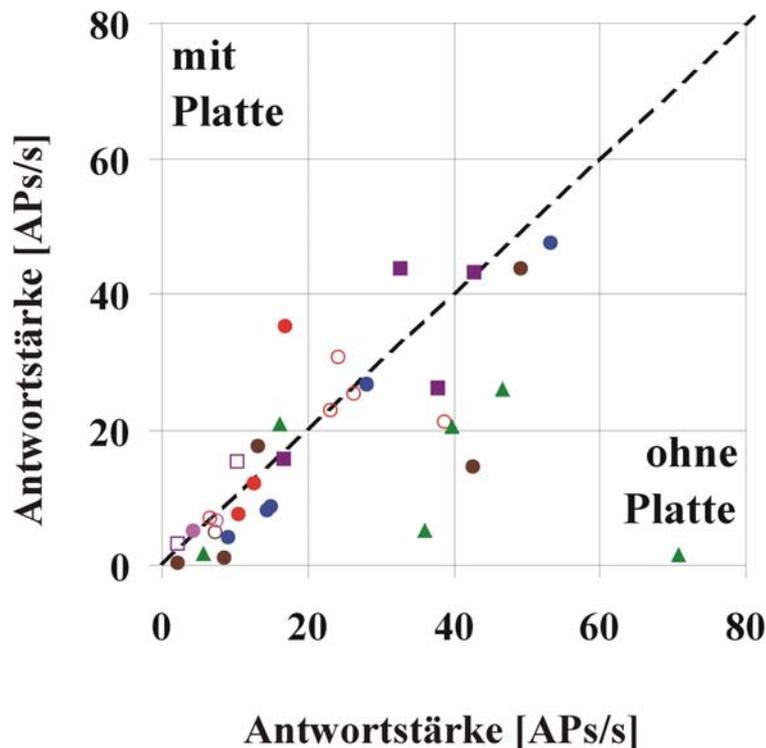
Die ANOVA-Analyse ergab, dass sowohl im Vergleich der einzelnen untersuchten Kerngebiete (1. Kruska-Wallis-Test) signifikante ( $p < 0,05$ ) Unterschiede in der Antwortstärke auftraten, als auch im Vergleich zwischen Diencephalon, Tectum und Cerebellum (4. Kruska-Wallis-Test), wobei sich diese drei Gehirnteile generell voneinander unterschieden. Die Details der ANOVA-Analyse sind im ANHANG Tabelle 3 dargestellt.



**Abb. 60** (A) SDI-Werte für Beleuchtungen diencephaler (rot: Posteriores Tuberkel, blau: Nucleus paracommissuralis, braun: Periventriculäres Pretectum, rosa: zentral-posteriorer Thalamus), tectaler (grün) und cerebellärer (violett) Neurone für die Gesamtzahl der Aktionspotentiale. Positive SDI-Werte bedeuten, dass Neurone stärker im Hellen, negative SDI-Werte, dass die Neurone stärker im Dunkeln antworteten. (B) Häufigkeitsverteilung der SDI-Werte für diencephale (rot), tectale (grün) und cerebelläre (violett) Neurone

**Trennplatte zwischen Objekt und Fisch:**

Über die Hälfte der diencephalen Neurone antworteten in etwa gleich stark mit und ohne Trennplatte auf das bewegte Objekt bzw. stärker, wenn keine Trennplatte zwischen Objekt und Fisch positioniert war (Abb. 61). Besonders fällt auf, dass alle tectalen Neurone (abgesehen von einem) stärker ohne Trennplatte auf das bewegte Objekt antworteten. Die cerebellären Neurone antworteten in etwa gleich gut mit und ohne Trennplatte.



**Abb. 61** Antwortstärken der abgeleiteten Neurone mit und ohne Trennplatte zwischen Objekt und Fisch.  
 ● = Posteriores Tuberkel, ● = Nucleus paracommissuralis, ● = Periventriculäres Pretectum, ● = zentral-posteriorer thalamischer Kern, ▲ = Tectum opticum, ■ = Cerebellum.

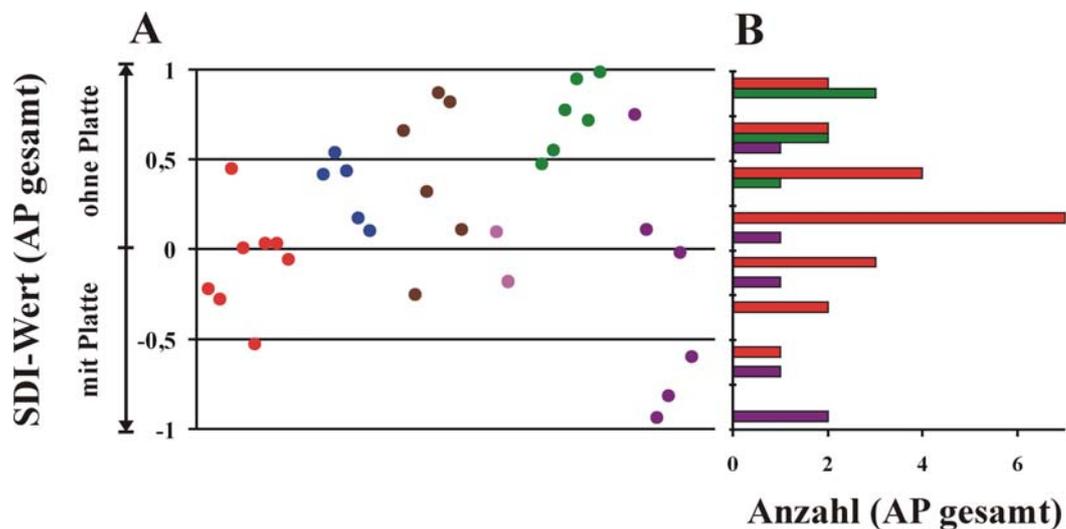
Dargestellt sind die Antwortstärken ohne Platte (x-Achse) gegenüber den Antwortstärken mit Platte (y-Achse).

Die geschlossenen Kreise symbolisieren Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erhöhung der Entladungsrates antworteten, die offenen Kreise die Neurone, die auf das bewegte Objekt mit einer Erniedrigung der Entladungsrates antworteten.

Die gestrichelte Linie symbolisiert eine Gerade mit der Steigung 1. Liegt ein Messpunkt unterhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron ohne Trennplatte stärker als mit Trennplatte. Liegt ein Messpunkt oberhalb dieser Geraden, so antwortete das Neuron mit Trennplatte stärker als ohne Trennplatte.

Die SDI-Werte für die Messungen mit und ohne Trennplatte zeigen, dass vier von 21 diencephalen Neurone stärker ohne Trennplatte als mit Trennplatte antworteten, wohingegen ein Neuron stärker mit Trennplatte auf das bewegte Objekt antwortete (Abb. 62). Die meisten (16 von 21) diencephalen Neurone antworteten gleich stark mit und ohne Trennplatte. Fünf von sechs tectalen Neurone antworteten ohne Trennplatte stärker als mit Trennplatte. Drei von sechs cerebellären Neuronen antworteten stärker mit Trennplatte, eines stärker ohne Trennplatte.

Die ANOVA-Analyse zeigt signifikante Unterschiede in der Antwortstärke zwischen den einzelnen untersuchten Kerngebieten (1. Kruska-Wallis-Test), aber auch zwischen Diencephalon, Tectum und Cerebellum (4. Kruska-Wallis-Test). Die Details der ANOVA-Analyse sind im ANHANG Tabelle 4 dargestellt.



**Abb. 62** (A) SDI-Werte mit und ohne Trennplatte diencephaler (rot: Posteriores Tuberkel, blau: Nucleus paracommissuralis, braun: Periventriculäres Pretectum, rosa: zentral-posteriorer Thalamus), tectaler (grün) und cerebellärer (violett) Neurone für die Gesamtzahl der Aktionspotentiale. Positive SDI-Werte bedeuten, dass Neurone stärker ohne Trennplatte, negative SDI-Werte, dass die Neurone stärker mit Trennplatte antworteten. (B) Häufigkeitsverteilung der SDI-Werte für diencephale (rot), tectale (grün) und cerebelläre (violett) Neurone

## 4 DISKUSSION

### 4.1 Fragestellung und Ergebnis der Arbeit

Dieser Arbeit lag die Fragestellung zugrunde, wie Neurone in diencephalen Arealen des Goldfischs, *Carassius auratus*, auf Reize verschiedener Modalitäten antworten. Dabei war ein wichtiger Untersuchungsaspekt, ob die Information uni- oder multimodal verarbeitet wird, wobei die Multimodalität einzelner Neurone und des gesamten Kerngebietes analysiert wurde. Zudem wurde das zeitliche Auflösungsvermögen zweier Areale (zentral-posteriorer Thalamus und anterior-tuberaler Kern des Hypothalamus) näher beleuchtet. Weiterhin wurde die Spontanaktivität im Hellen und im Dunkeln in verschiedenen Arealen, sowie die Latenzen von Einzelzellantworten bei stationärer Reizung bestimmt. Es hat sich gezeigt, dass in keinem der untersuchten Areale nur eine Modalität verarbeitet wurde. Alle Kerngebiete erhielten visuelle Eingänge, aber auch zusätzlich Information aus dem akustischen, dem vibratorischen und dem Seitenliniensystem. Das zeitliche Auflösungsvermögen im Thalamus war höher als im Hypothalamus, die Latenzen in diesen beiden Arealen waren nicht verschieden, streuten aber sehr. Bei Bestimmung der Spontanaktivität ergab, dass manche Neurone im Hellen eine andere Spontanaktivität hatten als im Dunkeln und dass die Spontanrate mancher Neurone variabel war.

### 4.2 Vergleich mit anderen elektrophysiologischen Studien

#### 4.2.1 Spontanraten

Die Spontanaktivität ist ein wichtiges Merkmal zur Charakterisierung von Neuronen. Zum einen steht die mittlere Entladungsrate im Vordergrund physiologischer Studien, zum anderen aber auch die Variabilität bzw. Regelmäßigkeit der Entladungsrate. Frühere Arbeiten haben gezeigt, dass im aufsteigenden Seitenliniensystem die spontane Entladungsrate abnimmt. KROESE UND SCHELLART [1992] dokumentierten 36 APs/s für primäre Afferenzen von Kanalneuromasten und 26 APs/s für Afferenzen von Oberflächenneuromasten bei Forellen. Bei MOGDANS UND BLECKMANN [1998] lagen die gemessenen Spontanentladungen primärer Seitenlinienafferenzen bei Goldfischen zwischen 1,4 und 63 APs/s (median 21,5 APs/s). ENGELMANN ET AL. [2002] bestimmten die Spontanaktivität primärer Afferenzen von Oberflächenneuromasten (Goldfisch: 30,1, Forelle: 45,4) und Kanalneuromasten (Goldfisch:

26,1, Forelle: 45,4). Deutlich niedrigere Spontanentladungen finden sich in der nachgeschalteten Station medialer oktavolateraler Kern in der Medulla oblongata der Goldfische [MOGDANS ET AL. 1997: 0-16 APs/s (median 1,1 APs/s), KRÖTHER ET AL. 2002: 0-24 APs/s (median 11,4 APs/s)]. Seitenlinienneurone im Torus semicircularis des Mittelhirns bei Goldfischen waren häufig nicht spontanaktiv bzw. hatten spontane Entladungsraten  $<1$  AP/s [WOJTENEK ET AL. 1998, PLACHTA ET AL. 1999]. Bei SCHELLART [1990] lag die mittlere Entladungsrate akustikolateraler Neurone im Torus semicircularis der Forelle bei 8,8 APs/s. Auch im akustischen System ist eine Verminderung der Spontanaktivität innerhalb der aufsteigenden Bahn zu erkennen. Sacculäre Fasern haben bei Goldfischen spontane Entladungsraten von 0-258 APs/s (median 38,1 APs/s) [FAY UND REAM 1986], Neurone im dorsalen oktavolateralen Kern der Medulla oblongata der Forelle haben mittlere Entladungsraten von 27 APs/s [WUBBELS ET AL. 1993] und im akustischen Teil des Torus semicircularis der Forelle finden sich spontane Entladungsraten von 11 APs/s [NEDERSTIGT UND SCHELLART 1986, SCHELLART ET AL. 1987, SCHELLART UND KROESE 1989], 0-57 APs/s (median 4,7 APs/s) [LU UND FAY 1993, Goldfisch]. WUBBELS UND SCHELLART [1997] konnten bei Forellen zudem zeigen, dass akustische richtungssensitive Neurone im Torus semicircularis geringere mittlere spontane Entladungsraten (2 APs/s) aufwiesen, als nicht-richtungssensitive Neurone (3,8 APs/s), wobei die meisten richtungssensitiven Neurone nicht spontanaktiv waren, d.h. Spontanraten  $<1$  AP/s hatten. 69% der visuellen Neurone im Torus semicircularis der Forelle waren spontanaktiv mit einer mittleren Entladungsrate von 4,7 APs/s [SCHELLART ET AL. 1987], wohingegen im Tectum opticum der Forelle nur 46% der visuellen Neuron mit einer mittleren Entladungsrate von 4,9 APs/s spontanaktiv waren [SCHELLART UND RIKKERT 1989]. Demgegenüber waren nur 23% der visuellen tectalen Neurone beim Goldfisch spontanaktiv [SCHELLART, UNPUBLISHED DATA]. Es ließen sich keine Unterschiede in der spontanen Entladungsrate zwischen Tectum und Torus der Forelle feststellen. In der vorliegenden Arbeit wurde zusätzlich zu den Daten von diencephalen Neuronen Spontanraten von tectalen Neuronen (1,09 APs/s) bestimmt. Aus diesen Daten stellt sich die Frage, ob der beschriebene Trend, dass die Spontanaktivität der Neurone innerhalb der aufsteigenden Bahnen eines Sinnensystems abnimmt, auch im Diencephalon fortgesetzt wird. Im zentral-posterioren Kern des Diencephalons bei Goldfischen lag bei 60% der Neurone lag die Spontanrate unter 5 APs/s oder die Neurone waren nicht spontanaktiv [LU UND FAY 1995]. Generell lag die Spontanaktivität zwischen 0 und 26 APs/s (median 2,85 APs/s).

In der vorliegenden Arbeit wurde die Spontanaktivität von Neuronen in unterschiedlichen Kerngebieten bestimmt. Die mittleren Entladungsraten betragen 22,63 APs/s (Posteriores Tuberkel), 2,53 APs/s (Nucleus paracommissuralis), 3,25 APs/s (Periventriculäres Pretectum) und 15,06 APs/s (zentral-posteriorer Thalamus). Im Diencephalon der Goldfische nimmt demnach die Spontanaktivität der Neurone im Vergleich zu medullären, tectalen und toralen Neuronen nicht weiter ab.

Über die Regelmäßigkeit der spontanen Entladungen ist wenig bekannt. Es wird allerdings dokumentiert, dass die spontanen Entladungen im Tectum und besonders im Torus im Gegensatz zur Medulla oblongata unregelmäßig sind [SCHELLART UND RIKKERT 1989]. Im zentral-posterioren Kern des Diencephalons bei Goldfischen wurden von LU UND FAY [1995] burstende oder unregelmäßig Spontanraten gemessen. Zudem zeigten viele diencephale Neurone der vorliegenden Arbeit eine unregelmäßige Spontanentladung. Daraus zeichnet sich ab, dass innerhalb der aufsteigenden Systeme die spontane Aktivität der Neurone unregelmäßiger und zum Teil auch burstartig wird.

Die Unterschiede in der Spontanentladung im Hellen und im Dunkeln wurden in der vorliegenden Arbeit erstmals behandelt. Fünf von sieben untersuchten tectalen Neuronen hatten signifikant unterschiedliche Entladungsraten im Hellen und im Dunkeln. Mehr als die Hälfte der untersuchten diencephalen Neurone hatten im Hellen und im Dunkeln eine signifikant unterschiedliche spontane Entladungsrate ( $p < 0,05$ ). Die mittleren Entladungsraten betragen jeweils im Hellen und im Dunkeln 22,63 bzw. 23,25 APs/s (Posteriores Tuberkel), 2,53 bzw. 4,74 APs/s (Nucleus paracommissuralis), 3,25 bzw. 0,90 APs/s (Periventriculäres Pretectum), 15,06 bzw. 12,2 APs/s (zentral-posteriorer Thalamus) und 1,09 bzw. 5 APs/s (anterior-tuberaler hypothalamischer Kern). Ein Vergleich der Modalitäten eines Neurons und der statistischen Unterschiede der Spontanrate zwischen Hell und Dunkel zeigt, dass 16 von 18 diencephalen Neuronen, die einen signifikanten Unterschied in der Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln aufwiesen, visuelle Eingänge erhielten. Bei den beiden anderen Neuronen konnte die Eingangsmodalität mit Sicherheit bestimmt werden. Sieben diencephale Neurone wurden zwar als visuell klassifiziert, zeigten aber keinen signifikanten Unterschied zwischen der spontanen Entladungsrate im Hellen und im Dunkeln. Fünf von sieben tectalen Neuronen zeigten signifikante Unterschiede der Entladungsrate, bei allen sieben Neuronen wurde ein visueller Eingang nachgewiesen. Bei drei cerebellären Neuronen wurde ein visueller Eingang dokumentiert, diese Neurone zeigten keine signifikanten Unterschiede in der Entladungsrate zwischen Hell und Dunkel. Die restlichen drei Neurone, die einen signifikanten Unterschied aufwiesen, erhielten, laut der verwendeten Klassifizierung, keinen

visuellen Eingang. Im Diencephalon gibt es demnach Neurone mit visuellem Eingang, die unterschiedliche Spontanaktivität je nach Hintergrundbeleuchtung haben, aber ein visueller Eingang beeinflusst die Spontanrate nicht in jedem Fall.

#### 4.2.2 Latenzen

Ein weiteres Charakteristikum von Zellgruppen ist die Latenzzeit, die zwischen Reizbeginn und der Antwort eines Neurons verstreicht [BLECKMANN 1994]. Bei zentralen Seitenliniennuronen übersteigen die Latenzen der Antworten auf elektrische Reizung des Seitenliniennerven oder auf quasi-natürliche hydrodynamische Reize mehrere Millisekunden und generell werden sie von der Medulla bis zum Telencephalon länger [BLECKMANN 1994]. Ein Vergleich der Latenzen reizinduzierter neuronaler Antworten könnte einen Aufschluss darüber geben, wie sich die Latenzen entlang der aufsteigenden Systeme (einschließlich ihrer Variabilität) verändern. Die Latenzen primärer Seitenlinienafferenzen der Forelle betragen 6-12 ms [KROESE ET AL. 1989, KROESE UND SCHELLART 1992, WUBBELS ET AL. 1993], die der akustikolateralen Neurone in der Medulla oblongata 4-36 ms [WUBBELS ET AL. 1993] und laut ECHELER [1985] im dorsalen oktavolateralen Kern von *Cyprinus carpio* bei elektrischer Reizung des akustischen Nerven 4-6 ms. Bei BLECKMANN [1994] betragen die Latenzen von evozierten Potentialen nach elektrischer Stimulation des Seitenliniennervs beim Goldfisch 6,5 ms. Im Torus semicircularis des Mittelhirns der Forelle betragen die Latenzen akustikolateraler Neurone 13 bis 100 und mehr ms bei Reizung mit hohen Frequenzen und 30-250 ms bei Reizung mit niedrigen Frequenzen [NEDERSTIGT UND SCHELLART 1986, SCHELLART UND KROESE 1989]. SCHELLART UND RIKKERT [1989] beschrieben Latenzen < 75 ms mit einer unteren Schwelle bei 40 ms bei 50% der akustikolateralen im Torus abgeleiteten Neurone. Zwei Neurone hatten Latenzen > 175 ms und laut ECHELER [1985] liegen die Latenzen akustischer Neurone im zentralen Torus von *Cyprinus carpio* auf elektrische Reizung des akustischen Nerven zwischen 7 und 8 ms. WUBBELS ET AL. [1993] dokumentierten die Hauptlatenz richtungssensitiver toraler Neurone bei 18 ms, die damit 4 ms länger sind als in der Medulla oblongata. Auch die tectalen Latenzen hatten eine große Variabilität mit 35 bis mehr als 75 ms, wobei die Latenzen in den oberflächlichen Schichten kürzer als die Latenzen in den tieferen Schichten des Tectums waren und sich somit nicht von toralen Latenzen unterscheiden [SCHELLART UND RIKKERT 1989] Die große Streuung der Latenzen ist typisch für Mittelhirnareale [PAGE 1970]. BULLOCK ET AL. [1991] beschrieben bei tectalen visuell evozierten Potentialen von *Cyprinus carpio* Latenzen von 28-32 ms. Die Latenzen neuronaler Antworten werden innerhalb der sensorischen aufsteigenden Bahnen demnach länger, aber

haben zudem eine größere Variabilität. Aus diesen Daten stellt sich die Frage, ob der beschriebene Trend, dass die Latenzzeiten der Neurone innerhalb der aufsteigenden Bahnen eines Sinnensystems zunimmt und eine größere Variabilität erlangt, auch im Diencephalon fortgesetzt wird.

FRIEDLANDER [1983] hat beim Teleosteer *Micropterus salmoides* die Latenzen neuronaler Antworten diencephaler Neurone auf elektrische Reizung des Sehnerven gemessen. Sie lagen im dorsomedialen Thalamus zwischen 4 und 12 ms, im Hypothalamus zwischen 9 und 16 ms. ECHELER [1985] maß Latenzen im zentral-posterioren Thalamus auf elektrische Reizung des akustischen Nerven von 18-23 ms (evozierte Potentiale) und von 17-19 ms (Einzelzelleableitungen) bei *Cyprinus carpio*. In der vorliegenden Arbeit lagen die häufigsten Latenzen im zentral-posterioren Thalamus auf visuelle Reizung zwischen 20 und 100 ms mit einem Maximum bei 21-40 ms und auf akustische Reizung zwischen 20 und 60 ms. Allerdings muss bemerkt werden, dass in der vorliegenden Arbeit die Latenzen von Reizbeginn bis zum maximalen Bin des PSTHs (Binweite 20 ms) gemessen wurden, bei ECHELER [1985] wurde ebenfalls der Zeitraum bis zum ersten maximalen Bin der Antwort gemessen. In der vorliegenden Arbeit konnte häufig der Beginn der Antwort nicht exakt bestimmt werden, da der Beginn der Antwort nicht klar von der Spontanaktivität zu diskriminieren war. FINGER UND BULLOCK [1982] haben die Latenzen des anterior-tuberalen Kerns bei *Ictalurus nebulosus* bestimmt und einen Wert von 30 ms erhalten. Allerdings wurde hier nur die Latenz der akustisch evozierten Potentiale ermittelt, die von den Latenzen der Einzelneuronen abweichen kann. In der vorliegenden Arbeit wurden im anterior-tuberalen Kern auf akustische Reizung Latenzen von weniger als 20 bis 80 ms gemessen, wobei die meisten Neurone Latenzen unterhalb von 20 ms hatten, auf visuelle Reizung wurden Latenzen zwischen 20 und 100 ms gemessen und auf hydrodynamische Reizung zwischen 20 und 120 ms, aber auch solche von 160 bis über 200 ms.

Aus den vorhandenen Daten ergibt sich kein Hinweis darauf, dass die Latenzen der Antworten diencephaler Neurone generell länger sind als die Latenzen aus vorgeschalteten Arealen, vielmehr scheinen in verschiedenen diencephalen Arealen unterschiedliche Latenzzeiten vorzuherrschen. Manche Gebiete haben erstaunlich kurze Latenzen mit nur geringer Variabilität, wohingegen in anderen Arealen große Variabilitäten und damit verbunden auch lange Latenzen vorkommen. Im Vergleich zu diencephalen und corticalen Arealen der Säuger, lassen sich gravierende Unterschiede erkennen. Retinale Ganglienzellen der Säuger haben ähnliche Latenzen wie Neurone im Corpus geniculatum mediale (15-29 ms) [DE RIBAUPIERRE 1984]. Zudem leitet der Corpus geniculatum (sowohl laterale als auch

mediale) bei Säugern sensorische Information in primäre corticale Areale und somit haben die Neurone im Corpus geniculatum ähnliche Eigenschaften wie retinale Ganglienzellen oder primäre Afferenzen des Innenohrs [KANDEL ET AL. 1996]. Die große Variabilität der Latenzzeiten im Diencephalon der Fische lassen darauf schließen, dass die Neurone Funktionen erfüllen, die nicht zwingend einer schnellen Aktualisierung sensorischer Information bedürfen.

#### 4.2.3 Zeitliches Auflösungsvermögen

Das zeitliche Auflösungsvermögen ist ein weiteres Mittel zur Charakterisierung sensorischer Neurone und ihrer Dynamik in Bezug auf zeitliche Änderungen der sensorischen Wahrnehmung.

Eine Möglichkeit, das zeitliche Auflösungsvermögen zu ermitteln, ist die Messung der Flickerfusionsfrequenz. BULLOCK ET AL. [1991] fanden beim Knorpelfisch *Platyrrhinoidis triseriata*, dass sich Neurone in Retina und Tectum in ihrer Flickerfusionsfrequenz nicht unterscheiden. Bei 10 Hz Reizwiederholrate konnten evozierte Potentiale jedem Einzelreiz folgen, bei 15 Hz nur noch jedem zweiten, bei 20 Hz konnten keine Einzelreize mehr diskriminiert werden, d.h. der Flickerreiz wurde als einzelne lange Antwort abgebildet.

Um das zeitliche Auflösungsvermögen der abgeleiteten Neurone zu bestimmen, wurden in der vorliegenden Arbeit gepaarte Reize (FINGER UND BULLOCK 1982, FRIEDLANDER 1983) mit Abständen von 150 bis 2300 ms verwendet. Es zeigte sich, dass bei einigen Neuronen im anterior-tuberalen Kern schon bei einem Reizintervall von 2300 ms eine deutliche Reduktion der Antwortstärke auf den zweiten Reiz auftrat. FRIEDLANDER [1983] fand beim Teleosteer *Micropterus salmoides*, dass im gemessenen Zeitraum (2-60 Sekunden) im ventromedialen Thalamus und Hypothalamus die Antworten auf den zweiten Reiz bei abnehmendem Reizabstand geringer wurden. Bei sechs von 14 Neuronen betrug die Antwort auf den zweiten Reiz schon bei einem Reizabstand von 15 Sekunden weniger als 50% der Antwort auf den ersten Reiz, bei einem Neuron bei 40 Sekunden und bei einem weiteren bei 60 Sekunden. In den anderen Arealen, in denen er abgeleitet hat, waren bei den gemessenen Reizintervallen keine Effekte zu beobachten. FINGER UND BULLOCK [1982] haben im anterior-tuberalen Kern des Welses *Ictalurus nebulosus* das zeitliche Auflösungsvermögen bestimmt, auch dort betrug die Antwortstärke auf den zweiten Reiz bei einem Reizabstand von 150 ms nur noch 37% der Antwortstärke auf den ersten Reiz. Größere Reizabstände wurden nicht verwendet.

ECHTELER [1985] untersuchte bei *Cyprinus carpio* die Veränderung der Antwort im zentral-posterioren Thalamus auf den zweiten Reiz bei gepaarten Reizen bei akustisch evozierten

Potentialen. Er stellte fest, dass die Antwort auf den zweiten Reiz bei einem Reizintervall von 60 ms um 50% reduziert war, bei Reizintervallen  $<20$  ms blieb die Antwort auf den zweiten Reiz aus. In der vorliegenden Arbeit wurde ermittelt, dass bei den meisten Neuronen im zentral-posterioren Thalamus bei 150 ms Reizintervall noch keine deutliche Reduktion der Antwortstärke auf den zweiten Reiz zu beobachten war.

Diese Daten deuten darauf hin, dass Neurone im Diencephalon der Fische, besonders in den tiefen hypothalamischen Arealen, ein geringes zeitliches Auflösungsvermögen haben. In diesen Gebieten scheint die Verarbeitung schnell aufeinanderfolgender sensorischer Reize weniger Bedeutung zu haben. Anders als bei Fischen ist z.B. im aufsteigenden visuellen System der Säuger auf dem Weg von der Retina über den Corpus geniculatum laterale bis zum Cortex keine Abnahme des zeitlichen Auflösungsvermögens nachzuweisen. Im Cortex können noch Wiederholraten von bis zu 40 Hz aufgelöst werden [KANDEL ET AL. 1996, S. 453].

#### 4.2.4 Modalitäten

In keiner vorangegangenen Studie, in denen die Antworten von Neuronen auf sensorische Reizung untersucht wurden, stand die Frage nach der Eingangsmodalität der Neurone im Vordergrund. Mit Ausnahme von FINGER UND BULLOCK [1982] beschäftigten sich die meisten Arbeiten mit der Verarbeitung visueller oder akustischer Information.

FINGER UND BULLOCK [1982] leiteten evozierte Potentiale im anterior-tuberalen Kern (sie nannten es „mechanoreceptive thalamic zone“) und im toro-thalamischen Trakt des Welses *Ictalurus nebulosus* bei elektrischer Stimulation des Seitenliniennerven ab. Zusätzlich untersuchten sie die akustischen Eingänge dieser Gebiete. Sie fanden im anterior-tuberalen Kern evozierte Potentiale auf beide Reize, manchmal allerdings auch nur auf eine der beiden Modalitäten. Es konnten keine evozierten Potentiale auf stationäre Lichtreize oder auf elektrische Felder abgeleitet werden. In der vorliegenden Arbeit wurden im anterior-tuberalen Kern Antworten auf visuelle, akustische und hydrodynamische Reizung abgeleitet. Im Vergleich zu FINGER UND BULLOCK [1982] konnten erstmals visuelle Antworten im anterior-tuberalen Kern registriert werden. Das mag zum einen daran liegen, dass das visuelle System bei Welsen nicht so gut entwickelt ist [STRIEDTER UND NORTHCUTT 1989, NORTHCUTT UND WULLIMANN 1988, STRIEDTER 1990B]. Andererseits ist es möglich, dass die Anzahl der visuell aktiven Neurone im anterior-tuberalen Kern der Welse so gering ist, dass evozierte Potentiale dieser Neurone nicht abgeleitet werden konnten.

FRIEDLANDER [1983] leitete von Einzelzellen in sechs diencephalen Kerngebieten, die direkten Eingang aus der Retina erhalten, beim Teleosteer *Micropterus salmoides* ab. Diese Gebiete waren der Nucleus pretectalis superficialis magnozellularis, der dorsomediale Thalamus, der ventromediale und ventrolaterale Thalamus, der tiefe ventromediale Thalamus und Hypothalamus und die pretectale Region. Bimodale visuelle / somatosensorische Neurone wurden nur in den ventromedialen thalamischen und hypothalamischen Gebieten gefunden. Der Vergleich der vorliegenden Arbeit mit der von FRIEDLANDER [1983] ist schwierig, da FRIEDLANDER [1983] zwar im dorsomedialen Thalamus (DMT) abgeleitet hat, das Kerngebiet aber nicht weiter spezifiziert. Auch bei der Bezeichnung VMTd-HT (tiefer ventromedialer Thalamus und Hypothalamus) beschreibt er kein distinktes Kerngebiet, sondern alle Areale, die ventral des ventromedialen Thalamus liegen, was das Posteriore Tuberkel und den anterior-tuberalen Kern beinhaltet. In der vorliegenden Studie wurde von den beiden letzteren Kerngebieten abgeleitet, sodass diese Daten mit denen FRIEDLANDERS [1983] aus dem VMTd-HT verglichen werden können. In der vorliegenden Arbeit wurden sowohl im Posterioren Tuberkel, als auch im anterior-tuberalen Kern Antworten auf visuelle, akustische und hydrodynamische Reize gefunden. Nur in den ventromedialen thalamischen und hypothalamischen Arealen wurden von FRIEDLANDER [1983] bimodale visuelle/somatosensorische Neurone gefunden, wobei nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Reizung des somatosensorischen Systems (Berühren der Flanke des Fisches mit einem feinen Draht) auch die Seitenlinie oder eventuell sogar das Innenohr stimulierte. Im dorsomedialen Thalamus, zu dem auch der zentral-posteriore thalamische Kern gehört, fand FRIEDLANDER [1983] nur Neurone, die auf den visuellen Reiz antworteten. In der vorliegenden Arbeit wurde im zentral-posterioren Thalamus Antworten auf visuelle, akustische und hydrodynamische Reize abgeleitet. FRIEDLANDER [1983] fand im Pretectum nur Neurone, die auf den visuellen Reiz antworteten. Zwar wurde in der vorliegenden Arbeit nicht direkt im Pretectum abgeleitet, dafür konnte im Periventriculären Pretectum, das den gleichen Ursprung hat wie das Pretectum, auch von Neuronen mit Eingang aus dem Innenohr abgeleitet werden.

ECHTELER [1985] leitete akustisch evozierte Potentiale im Hirnstamm, Mesencephalon, Diencephalon und Telencephalon bei *Cyprinus carpio* ab. Bimodale akustische und Seitenlinienneurone wurden nur in zwei pallialen Arealen gefunden. Es wurde nicht untersucht, ob sich auch evozierte Potentiale auf andere Reizmodalitäten ableiten ließen. Zusätzlich zu ECHELETERS [1985] Nachweis, dass der zentral-posteriore Thalamus akustische Eingänge erhielt, konnte in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, dass er auch Eingänge

aus dem visuellen und dem Seitenliniensystem erhielt. Auch hier besteht die Möglichkeit, dass die Anzahl der Neurone mit visuellem und Seitenlinieneingang zahlenmäßig sehr gering ist, sodass diese Modalitäten mit evozierten Potentialen nicht nachzuweisen sind.

LU UND FAY [1995] leiteten von Einzelneuronen im zentral-posterioren Thalamus auf akustische Reizung ab. Es wurde nicht getestet, ob diese Neurone Eingang von anderen Modalitäten erhielten. In der vorliegenden Arbeit konnten auch andere sensorische Eingänge in dieses Kerngebiet nachgewiesen werden. LU UND FAY [1995] fanden verschiedene Antworttypen, die mit denen vergleichbar sind, die in der vorliegenden Arbeit auf visuelle Reizung gefunden wurden.

ROWE UND BEAUCHAMPS [1982] untersuchten bei *Ambloplites rupestris rupestris* die Antworten von Neuronen im Nucleus corticalis, der entlang der medialen Grenze des Tectums lokalisiert ist und fanden einige Neurone, die sowohl auf einen visuellen, als auch auf einen somatosensorischen Reiz („Streicheln der Flanke“) antworteten. Es ist nicht auszuschließen, dass das Streicheln der Flanke (der genaue Vorgang wird nicht geschildert) ein Reiz für das Seitenliniensystem ist. Ein Nucleus corticalis ist bei Goldfischen nicht bekannt, so dass die vorliegende Arbeit keine zusätzliche Information über weitere Eingänge in dieses Kerngebiet liefern konnte. Eine Problematik bei der Bestimmung der Eingangsmodalität/en von Neuronen bei Fischen nicht nur in der vorliegenden Arbeit, sondern auch in vorangegangenen Studien besteht darin, dass die Sinnessysteme mechanosensorischer Art (Seitenlinie, akustisches und vibratorisches System aus dem Innenohr, Somatosensorik) nicht streng voneinander getrennt werden können. So können z.B. Schalldruckereignisse, die lokale Druckgradienten im Wasser erzeugen, auch von den Haarsinneszellen der Kanalneuromasten detektiert werden. Auch ist nicht auszuschließen, dass Wasserbewegungen nicht nur das Seitenliniensystem, sondern auch das somatosensorische System reizen. Durch Ausschaltexperimente, z.B. durch das Anbringen einer Trennplatte zwischen Reizgeber und Fisch, kann eine Reizung der Seitenlinie ausgeschlossen werden. Die eindeutige reversible Ausschließung einer Sinnesmodalität ist aber nicht immer möglich. Es ist z.B. nicht Kontrollen möglich, das akustische System reversibel auszuschalten, indem der Hörnerv durchtrennt oder die Schwimmblase perforiert wird. Ein Ausschalten der Somatosensorik ohne Beschädigung der Seitenlinie gestaltet sich ebenfalls als schwierig. Allerdings stellen die beschriebenen Schwierigkeiten die Ergebnisse dieser Arbeit nicht in Frage, denn mit Sicherheit konnten Eingänge des visuellen Systems ausgeschlossen werden, indem Kontrollen in absoluter Dunkelheit durchgeführt wurden. Zudem konnte gezeigt werden, dass einige Neurone auf die verschiedenen Testreize (Klopfen, Wassertropfen etc.) antworteten, andere

aber nicht. Daher kann davon ausgegangen werden, dass die verwendete Klassifizierung gerechtfertigt ist und die resultierenden Ergebnisse die tatsächlichen Verhältnisse im Diencephalon widerspiegeln.

Die vorliegende Arbeit zeigt anhand von Einzelzelleitungen, dass alle untersuchten diencephalen Kerngebiete Eingang von mehreren Sinnessystemen erhielten. Die nachstehende Tabelle zeigt, welche Modalitäten in welchen Kerngebieten aus vorangegangenen Studien erfasst wurden und welche Lücken durch die vorliegende Arbeit geschlossen werden konnten.

Tabelle 8: Die Tabelle zeigt, welche Modalitäten in den vorangegangenen Studien in verschiedenen Kerngebieten des Diencephalons und Mesencephalons bei Teleostern nachgewiesen werden konnten (+) und welche Lücken durch die vorliegende Arbeit geschlossen werden konnten (+). — bzw. — bezeichnen, dass keine Antwort auf die entsprechende Modalität registriert werden konnte. CP = zentral-posteriorer Thalamus, DMT = dorsomedialer Thalamus, TA = anterior-tuberaler Kern des Hypothalamus, VMT = ventromedialer Thalamus, VMTd-HT = tiefer ventromedialer Thalamus und Hypothalamus. Die Daten von Elasmobranchii werden hier nicht berücksichtigt.

Autor	Kern	Visuell	Seitenlinie	Akustik
<b>FINGER, BULLOCK [1982]</b>	TA	—	+	+
<b>FRIEDLANDER [1983]</b>	VMT, VMTd-HT	+		
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	TA	+	+	+
<b>FRIEDLANDER [1983]</b>	DMT	+		
<b>ECHTELER [1985]</b>	CP		—	+
<b>LU, FAY [1995]</b>	CP			+
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	CP	+	+	+
<b>FRIEDLANDER [1983]</b>	Pretectum	+		
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	Periv. Pretectum	+	+	+
<b>ROWE, BEAUCHAMPS [1982]</b>	Nucleus corticalis	+		
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	Posteriores Tuberkel	+	+	+
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	Nucleus paracomm.	+	+	+
<b>ECHTELER [1985]</b>	Torus		—	+
<b>SCHELLART [1983]</b>	Torus	+	+	+
<b>SCHELLART [1983]</b>	Tectum	+	+	+
<b>O'BENAR [1976]</b>	Tectum	+		
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	Tectum	+	+	—
<b>VORLIEGENDE ARBEIT</b>	Cerebellum	+	+	+

### 4.3 Informationsverarbeitung im Mittelhirn der Fische

Die in dieser Arbeit nachgewiesene Multimodalität vieler diencephaler Kerngebiete wirft die Frage auf, ob eine multimodale Informationsverarbeitung auch in den vorgeschalteten Stationen des Mittelhirns vorkommt. Aus dem Torus semicircularis des Mittelhirns ist bekannt, dass dort sowohl akustische Information (zentraler Torus), als auch Seitenlinieninformation (ventrolateraler Torus) verarbeitet werden [e.g. MCCORMICK 1989]. Bei elektrosensitiven Fischen werden im lateralen Torus zudem Information aus dem elektrosensorischen System verarbeitet [e.g. KNUDSEN 1977]. Somit scheint im Torus eine räumlich nach Modalitäten getrennte Informationsverarbeitung vorzuliegen. Allerdings finden sich in der Literatur auch Hinweise, dass visuelle Eingänge ebenfalls den Torus erreichen [PAGE 1970, PAGE UND SUTTERLIN 1970, SCHELLART 1983, NEDERSTIGT UND SCHELLART 1986, SCHELLART ET AL. 1987, SCHELLART UND RIKKERT 1989, COUGHLIN UND HAWRYSHYN 1994]. Weiterhin wurden Daten erhoben, die zeigen, dass die Modalitäten nicht streng getrennt sind, sondern sich überlappen, d.h. es gibt Neurone, die nur auf eine der genannten Modalitäten antworten, aber auch multimodale Neurone [SCHELLART 1983]. SCHELLART [1990] folgert in einem Übersichtsartikel, dass er es für unwahrscheinlich hält, dass der Torus eine wichtige Rolle bei der Farb- und Kontrastwahrnehmung und der Richtungsanalyse spielt, sondern dass ihm eher verhaltensrelevante Funktionen zukommen. Allerdings zeigen spätere Arbeiten, dass im Torus überwiegend auditorische richtungssensitive Neurone vorkommen [WUBBELS UND SCHELLART 1997] und dass die Neurone topographisch in Säulen nach ihren Vorzugsrichtungen sortiert angeordnet sind [WUBBELS ET AL. 1995, WUBBELS UND SCHELLART 1998].

Ein anderes mesencephales Areal ist bezüglich seiner multimodalen Informationsverarbeitung besser untersucht. Historisch galt das Tectum (opticum) bei Fischen lange Zeit als rein visuelles Areal. Heute wissen wir von anatomischen und elektrophysiologischen Studien, dass das Tectum nicht nur visuelle, sondern zusätzlich akustische [NIIDA 1973], taktile [GALAND UND LIÈGE 1975, O'BENAR 1976], elektrosensorische [BASTIAN 1982, BODZNICK 1991] und Seitenlinien- [GALAND UND LIÈGE 1975] Eingänge erhält. Ein weiterer Hinweis dafür, dass das Tectum nicht nur speziell an der Verarbeitung von visueller Information beteiligt ist, zeigen Daten vom blinden Höhlenfisch *Astyanax hubbsi*, der trotz fehlender Augen ein gut ausgeprägtes Tectum hat [VONEIDA UND FISH 1984]. Dem Tectum kommt daher wohl eher eine Funktion zu, die von der Modalität unabhängig ist.

#### 4.4 Anatomische Daten zur Multimodalität

In der Einleitung dieser Arbeit wurden die anatomischen Verbindungen der diencephalen Areale der Teleostee beschrieben. Multimodalität von Hirnarealen ist mit anatomischen Methoden allein nicht nachweisbar, da schon auf früheren Ebenen viele Modalitäten umgeschaltet werden können. Die Anatomie liefert dennoch wichtige Erkenntnisse, die dazu beitragen können, die funktionellen Unterschiede und Gemeinsamkeiten zwischen Fisch- und Säugergehirnen zu verstehen. Vom Seitenliniensystem ist bekannt, dass sich die aufsteigenden Projektionen aufspalten. So projizieren die Seitenlinienafferenzen in den medialen oktavolateralen Kern des Hirnstamms, von dort gibt es sowohl Verbindungen zum Torus semicircularis als auch zum Tectum [e.g. MCCORMICK 1989]. Außerdem existieren direkte Verbindungen vom medialen oktavolateralen Kern der Medulla ins Diencephalon [HOFMANN, persönliche Mitteilung]. Divergente sensorische Bahnen sind besonders gut beim visuellen System untersucht. Zwar laufen die Eingänge dieses Systems nicht über den Hirnstamm, aber die Retina projiziert direkt zur preoptischen Region, dem Hypothalamus, dem Thalamus, dem Pretectum und dem Tectum, hauptsächlich in contralateralen, aber auch in ipsilateralen Projektionen [SCHELLART 1990]. Beim visuellen System der Fische und Amphibien sind die Funktionen der direkten Zielgebiete der Retina zum Teil bekannt. So wurde im Pretectum der Fische ein Zusammenhang mit dem optokinetischen Nystagmus gefunden [KLAR UND HOFFMANN 2002], bei Amphibien mit Vermeidungsverhalten [e.g. FINKENSTÄDT UND EWERT 1983]. Im Tectum der Amphibien konnte Beutefangverhalten nachgewiesen werden [e.g. FINKENSTÄDT UND EWERT 1983]. SALAS ET AL. [1996] konnten das Tectum des Goldfisches mit Orientierungsverhalten in Verbindung bringen. Diese Arbeiten liefern zwar wertvolle Hinweise zur Funktion diencephaler und mesencephaler Kerngebiete, dennoch müssen weitere Untersuchungen angestellt werden, um mehr Informationen über die Funktion und die Bedeutung des Vorderhirns der Fische zu erhalten.

#### 4.5 Vergleich mit Säugergehirnen

Aus den Daten der vorliegenden Arbeit, sowie vorangegangener Studien lassen sich Unterschiede zwischen der Organisation von Fisch- und Säugergehirnen aufzeigen. Säuger verfügen über einen Thalamus, der sich von dem der Fische grundlegend unterscheidet. Weiterhin projiziert der Thalamus bei Säugern in das Pallium [DUDEL ET AL. 1996, KANDEL ET AL. 1996], bei Fischen dagegen hauptsächlich in das Subpallium [ECHTELER UND SAIDEL 1981, ECHTELER 1984, MURAKAMI ET AL. 1986A, B, STRIEDTER 1990A, B, STRIEDTER 1991, 1992, WONG 1997, ZUPANC 1997, WULLIMANN 1998]. Der Thalamus der Säuger ist nach Modalitäten getrennt (Corpus geniculatum laterale: visuell, Corpus geniculatum mediale: akustisch) [DUDEL, MENZEL, SCHMIDT 1996, KANDEL, SCHWARTZ, JESSEL 1996], bei Fischen sind die Modalitäten im Thalamus vermischt [vorliegende Arbeit]. Allerdings gibt es bei Fischen zusätzliche Projektionen vom Diencephalon ins Telencephalon, die nicht über den dorsalen Thalamus verlaufen. Die Kerne des ventralen Thalamus haben nur spärliche [ECHTELER 1984, MURAKAMI ET AL. 1986B, STRIEDTER 1990A] bzw. keine [NORTHCUTT 1981] ins Telencephalon aufsteigende Bahnen. Das posteriore Tuberkel hingegen projiziert stark ins Telencephalon, vor allem ins Pallium [BRAFORDE UND NORTHCUTT 1983, NORTHCUTT UND WULLIMANN 1988, STRIEDTER 1991].

Neben den Hauptprojektionen vom dorsalen Thalamus zum Cortex bestehen bei Tetrapoden auch thalamotelencephale Bahnen in das Striatum und in die Amygdala [JONES 1985, LEDOUX ET AL. 1990, TURNER UND HERKENHAM 1991]. Bei Reptilien projiziert der dorsale Thalamus ins Striatum und in den Nucleus accumbens [ULINSKI 1983, GONZÁLES ET AL. 1990]. Hauptterminationsgebiet des dorsalen Thalamus bei Amphibien ist das Striatum [NORTHCUTT UND KICLITER 1980, WILCZYNSKI UND NORTHCUTT 1983]. Andere Projektionen erreichen das Septum [NEARY 1990].

BRAFORDE [1995] kritisiert, dass in wissenschaftlichen Studien stets versucht wird, Projektionen vom Thalamus zum Telencephalon bei Fischen mit den lemniscalen thalamocorticalen Bahnen bei Säugern zu homologisieren, obwohl es auch andere ins Telencephalon aufsteigende Systeme gibt (s.o.). BRAFORDE UND MCCORMICK [1993] regen an, bei einem Vergleich der thalamotelencephalen Bahnen der Fische mit denen der Säuger auch ein Augenmerk auf thalamostriatale, thalamoamygdalare oder andere thalamotelencephale Bahnen der Säuger zu richten. Immunocytoologische Untersuchungen deuten darauf hin, dass die striatale Interpretation wenig wahrscheinlich ist [MEDINA UND REINER 1995]. Die Daten der vorliegenden Arbeit liefern erstmals physiologische Hinweise darauf, dass eine

Homologie der diencephalo-telencephalen Bahnen der Fische mit der thalamocorticalen Bahn der Säuger unwahrscheinlich ist. Dafür spricht die im Diencephalon der Fische weit verbreitete Multimodalität der Kerngebiete, wie auch das geringe zeitliche Auflösungsvermögen und die Latenzen. Multimodale aufsteigende Systeme finden sich aber auch bei Säugern. Das sind die nicht-spezifischen (d.h. nicht nach Modalitäten getrennte) intralaminaren Kerne, von denen der posteriore Teil an multimodaler Informationsverarbeitung beteiligt ist [GROENEWEGEN UND BERENDSE 1994, VAN DER WERF 2002]. Andere Gebiete des intralaminaren Systems erfüllen viszero-limbische, cognitive und limbische motorische Funktionen [GROENEWEGEN UND BERENDSE 1994, VAN DER WERF 2002]. BRAFORD [1995] vermutete, dass die Projektionen des dorsalen Thalamus zum dorsomedialen Telencephalon bei Fischen am ehesten mit den thalamoamygdalaren Projektionen bei Tetrapoden vergleichbar sind. Die von Säugern bekannten, nach Modalitäten getrennt über lemniscale Bahnen direkt ins Telencephalon aufsteigende Systeme sind bei Fischen physiologisch nicht nachweisbar.

Ein überraschendes Ergebnis der vorliegenden Arbeit ist, dass diencephale Kerngebiete sensorische Information, im Gegensatz zu primären Arealen, nicht nach Modalitäten getrennt verarbeiten. Daraus resultiert die Frage, welche Funktion diese Areale haben. Es muss geklärt werden, inwiefern sich die diencephalen Areale physiologisch unterscheiden, denn die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass die Unterschiede nicht in den Eingangsmodalitäten der Neurone liegen. Der Unterschied liegt wahrscheinlich in Funktionen, die von der Modalität unabhängig sind. Dazu sollte zur Reizung ein Spektrum biologisch relevanter, naturnaher und möglicherweise verhaltensrelevanter Reize verschiedener Modalitäten und Parameter verwendet werden. Darüber hinaus ist, gerade in Arealen, die durch mehrere Synapsen von den Rezeptoren der Sinnesorgane getrennt liegen, eine Verknüpfung von elektrophysiologischen und verhaltensphysiologischen Methoden und Läsionsexperimenten erforderlich, um Hinweise über die verhaltensrelevanten Funktionen diencephaler Gebiete der Fische zu bekommen.

## 5 LITERATUR

**ATEMA J (1969)** The chemical senses in feeding and social behaviour of the catfish, *Ictalurus natalis*. Thesis, Univ. of Michigan, Ann Arbor.

**BASTIAN J (1982)** Vision and electroreception: integration of sensory information in the optic tectum of the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*. J. Comp. Physiol. 147:287-297.

**BERNSTEIN JJ (1962)** Role of the telencephalon in color vision of fish. Exp. Neurol. 6: 173-185.

**BETHE A (1899)** Die Locomotion des Haifisches (*Scyllium*) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. Pflügers Arch. 76: 470-493.

**BLECKMANN H (1994)** Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. Progress in Zoology Vol. 41 Werner Rathmayer (ed.), Gustav Fischer Stuttgart, Jena, New York

**BLECKMANN H, BULLOCK TH, JØRGENSEN JM (1987)** The lateral line mechanoreceptive mesencephalic, diencephalic, and telencephalic regions in the thronback ray, *Platyrrhinoidis triseriata* (Elasmobranchii). J. Comp. Physiol. A 161: 67-84.

**BLECKMANN H, WEISS O, BULLOCK TH (1989)** Physiology of lateral line mechanoreceptive regions in the elasmobranch brain. J. Comp. Physiol. A 164: 459-474.

**BRAFORD MR JR. (1995)** Comparative aspects of forebrain organization in the ray-finned fishes: touchstones or not? Brain Behav. Evol. 46: 259-274.

**BRAFORD MR JR., MCCORMICK C (1993)** Brain organization in teleost fishes: lessons from the electrosense. J. Comp. Physiol. A 173:704-707.

**BRAFORD MR JR., NORTHCUTT RG (1983)** Organization of the diencephalon and pretectum of the ray-finned fishes. In: Davis RE, Northcutt RG (eds.) Fish neurobiology. 2. Higher brain areas and functions. University of Michigan Press, Ann Arbor, pp. 117-163.

**BODZNICK D (1991)** Elasmobranch vision: multimodal integration in the brain. J. Exp. Zool. Suppl. 5: 108-116.

**BULLOCK TH, HOFMANN MH, NEW JG, NAHM FK (1991)** Dynamic properties of visual evoked potentials in the tectum of cartilaginous and bony fishes, with neuroethological implications. J. Exp. Zool. Suppl. 5: 142-155.

**COUGHLIN DJ, HAWRYSHYN CW (1994)** Ultraviolet sensitivity in the torus semicircularis of the juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Vision Re. 34: 1407-1413.

**DERIBAUPIERRE F (1984)** In: Comparative physiology of sensory systems. Cambridge university press, Cambridge, 213-223.

**DUDEL J, MENZEL R, SCHMIDT RF (1996)** Neurowissenschaft – Vom Molekül zur Kognition. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

**ECHTELER SM (1984)** Connections of the auditory midbrain in a teleost fish, *Cyprinus carpio*. J. Comp. Neurol. 230: 536-551.

**ECHTELER SM (1985)** Organization of central auditory pathways in an teleost fish, *Cyprinus carpio*. J. Comp. Physiol. A 156: 267-280.

**ECHTELER SM, SAIDEL WM (1981)** Forebrain connections in the goldfish support telencephalic homologies with land vertebrates. Science 212: 683-685.

**ENGELMANN J, HANKE W, BLECKMANN H (2002)** Lateal line reception in still- and running water. J. Comp. Physiol. 188: 513-526.

**FARR EJ, SAVAGE GE (1978)** First- and second-order conditioning in the goldfish and their relation to the telencephalon. Behavioral Biology 22: 50-59.

**FAY RR, REAM TJ (1986)** Acoustic response and tuning in saccular nerve fibers of goldfish (*Carassius auratus*). J. Acoust. Soc. Am. 79: 1883-1895.

**FERNALD RD, SHELTON LC (1985)** The organization of the diencephalon and the pretectum in the fish *Haplochromis burtoni*. J. Comp. Neurol. 238: 202-217.

**FINGER TE (1980)** Nonolfactory sensory pathway to the telencephalon in a teleost fish. Science 210: 671-673.

**FINGER TE, BULLOCK TH (1982)** thalamic center for the lateral line system in the catfish *Ictalurus nebulosus*: evoked potential evidence. J. Neurobiol. 13: 39-47.

**FINKENSTÄDT R, EWERT J-P (1983)** Visual pattern discrimination through interactions of neural networks: a combined electrical brain stimulation, brain lesion, and extracellular recording study in *Salamandra salamandra*. J. Comp. Physiol. 153: 99-110.

**FLOOD NB (1975)** Effect of forebrain ablation on long-term retention of a food-reinforced shape discrimination. Psychol. Rep. 86: 783-786.

**FRANK AH, FLOOD NB, OVERMIER JB (1972)** Reversal learning in forebrain ablated and olfactory tract sectioned teleost, *Carassius auratus*. Psychon. Sci. 26: 149-151.

**FRIEDLANDER MJ (1983)** The visual prosencephalon of teleosts. In: Davis RE, Northcutt RG (eds.) Fish neurobiology. 2. Higher brain areas and functions. University of Michigan Press, Ann Arbor, pp. 91-115.

**GALAND G, LIÈGE B (1975)** Responses visuelles unitaires chez la truite. In: Ali Am (ed.) Vision of Fishes, New Approches in Research. New York: Plenum, pp. 127-135.

**GONZÁLEZ A, RUSSCHEN FT, LOHMAN AHM (1990)** Afferent connections of the striatum and the nucleus accumbens in the lizard *Gekko gekko*. Brain Behav. Evol. 36: 39-58.

**GORDON D (1979)** Effects of forebrain ablation on taste aversion in goldfish (*Carassius auratus*). Exp. Neurol. 63: 356-366.

**GROENEWEGEN HJ, BERENDSE HW (1994)** The specificity of the „nonspecific“ midline and intralaminar thalamic nuclei. Trends Neurosci. 17(2): 52-57.

**HAINSWORTH FR, OVERMIER JB, SNOWDON CT (1967)** Specific and permanent deficits in instrumental avoidance responding following forebrain ablation in the goldfish. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 63: 111-116.

**HOFMANN MH (2001)** The role of the telencephalon in sensory information processing. In: Kapoor BG and Hara TJ (eds.). *Sensory Biology of Jawed Fishes - New Insights*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, USA, pp. 255-274.

**HOLLIS KL, OVERMIER JB (1982)** The effect of telencephalon ablation upon the reinforcing and eliciting properties of species-specific events in *Betta splendens*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 96(4): 574-590.

**HOSCH L (1936)** Untersuchungen über Großhirn-Funktionen der Elritze (*Phoxinus laevis*) und des Grundlings (*Gobio fluviatilis*). *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere* 57: 57-98.

**ITO H, MURAKAMI T, MORITA Y (1982)** An indirect telencephalo-cerebellar pathway and its relay nucleus in teleosts. *Brain Res.* 249: 1-13.

**JANZEN W (1933)** Untersuchungen über Großhirn-Funktionen des Goldfisches (*Carassius auratus*). *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere* 52: 591-628.

**JONES EG (1985)** *The Thalamus*, Plenum Press, New York.

**KALMIJN AJ (1988)** Hydrodynamic and acoustic field detection. In: *Sensory biology of aquatic animals* (Atema J, Fay RR, Popper AN and Tavolga WN eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 83-130.

**KANDEL ER, SCHWARTZ JH, JESSEL TM (1996)** *Neurowissenschaften – Eine Einführung*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.

**KAPLAN H, ARONSON LR (1969)** Function of forebrain and cerebellum in learning in the teleost *Tilapia heudelotti macrocephala*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 142: 141-208.

**KHOLDOV YA (1960)** Simple and complex food obtaining conditioned reflexes in normal fish and in fish after removal of the forebrain. Works Inst. Higher Nerv. Act. Acad. Sci. USSR Physiol. Ser. 5: 194-201.

**KLAR M, HOFFMANN K-P (2002)** Visual direction-selective neurons in the pretectum of the rainbow trout. Brain Res. Bull. 57: 431-433.

**KNUDSEN EI (1977)** Distinct auditory and lateral line nuclei in the midbrain of catfishes. J. Comp. Neurol. 173: 417-432.

**KÖHLER B, HOFMANN MH, BLECKMANN H (1999)** The effect of telencephalic lesions on swimming behavior and object inspection in the teleost, *Carassius auratus*. In: Göttingen Neurobiology Report. Proceedings of the 26<sup>th</sup> Göttingen Neurobiology Conference 1999. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

**KOHLEN H, HOFMANN MH, BLECKMANN H (1999)** The effect of dopaminergic drugs and the role of the telencephalon in respiration in the teleost, *Carassius auratus*. In: Göttingen Neurobiology Report. Proc. 26<sup>th</sup> Göttingen Neurobiol. Conf. 1999. Thieme Verlag, Stuttgart.

**KROESE ABA, SCHELLART NAM (1992)** Velocity- and acceleration-sensitive units in the trunk lateral line of the trout. J. Neurophys. 68, 2212-2221.

**KROESE ABA, PRINS M, SCHELLART NAM (1989)** Regional differences in conduction velocity and fibre diameter in posterior lateral line afferent axons in the trout. J. Physiol., Lond. 418: 136P.

**KRÖTHER S, MOGDANS J, BLECKMANN J (2002)** Brainstem lateral line responses to sinusoidal wave stimuli in still and running water. J. Exp. Biol. 205: 1471-1484.

**LEDoux JE, FARB C, RUGGIERO DA (1990)** Topographic organization of neurons in the acoustic thalamus that project to the amygdala. J. Neurosci. 10: 1043-1054.

**LU Z, FAY RR (1995)** Acoustic response properties of single units in the central posterior nucleus of the thalamus of the goldfish, *Carassius auratus*. J. Comp. Physiol. A 176: 747-760.

**MCCORMICK CA (1989)** Central lateral line mechanosensory pathways in bony fish. In: Douglas RH, Djamgoz MBA (eds.) *The Visual System of Fish*. Chapman and Hall Ltd. London, pp. 341-364.

**MEDINA M, REINER A (1995)** Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: implications for the evolution of basal ganglia. *Brain Behav. Evol.* 46: 235-258.

**MEDINA M, REPÉRANT J, WARD R, RIO J-P, LEMIRE M (1993)** The primary visual system of flatfish: an evolutionary perspective. *Anat. Embryol. (Berl.)* 187: 167-191.

**MOGDANS J, BLECKMANN H (1998)** Responses of the goldfish trunk lateral line to moving objects. *J. Comp. Physiol. A* 182: 659-676.

**MOGDANS J, BLECKMANN H, MENGER N (1997)** Sensitivity of central units in the goldfish, *Carassius auratus*, to transient hydrodynamic stimuli. *Brain Behav. Evol.* 50: 261-283.

**MURAKAMI T, FUKUOKA T, ITO H (1986A)** Telencephalic ascendeing acousticolateral system in a teleost, *Sebasticus marmoratus*, with special reference to fiber connection of the nucleus preglomerulosos. *J. Comp. Neurol.* 247: 383-397.

**MURAKAMI T, FUKUOKA T, ITO H (1986B)** Telencephalic afferent nuclei in the carp diencephalon, with special reference to fiber connection of the nucleus preglomerulosus pars lateralis. *Brain Res.* 382: 97-103.

**NEARY TJ (1990)** The pallium of anuran amphibians. In: *Cerebral Cortex, Vol. 8A, Comparative structure and evolution of cerebral cortex, Part I* (Jones EG, Peters A, eds.), Plenum Press, New York, pp. 107-138.

**NEDERSTIGT LJA, SCHELLART NAM (1986)** Acousticolateral processing in the torus semicircularis of the trout *Salmo gairdneri*. *Pflugers Arch.* 406: 151-157.

**NIIDA A (1973)** Visual responses from ipsilateral optic tectum of crucian carp. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* 19: 50-57.

**NOBLE GK (1936)** The function of the corpus striatum in the social behaviour of fishes. *Anat. Rec. (Suppl.)* 64: 34.

**NOBLE GK (1937)** Effect of lesions of the corpus striatum of the brooding behaviour of cichlid fishes. *Anat. Rec.* 70: 58.

**NOBLE GK (1939)** Neural basis of social behaviour in vertebrates. *The collecting net.* 14: 121-124.

**NOBLE GK, BOURNE R (1941)** The effect of forebrain lesions on the sexual and fighting behaviour of *Betta splendens* and other fishes. *Anat. Rec. (Suppl.)* 79: 49.

**NORTHCUTT RG (1981)** Localization of neurons afferent to the telencephalon in a primitive bony fish, *Polypterus palmas*. *Neurosci. Lett.* 22: 219-222.

**NORTHCUTT RG, BUTLER AB (1993)** The diencephalon of the pacific herring, *Clupea harengus*: retinofugal projections to the diencephalon and optic tectum. *J. Comp. Neurol.* 328: 547-561.

**NORTHCUTT RG, KICLITER (1980)** Organization of the amphibian telencephalon. In: *Comparative neurology of the telencephalon.* (Ebbesson SOE ed.), Plenum, New York, pp. 203-255.

**NORTHCUTT RG, WULLIMANN MF (1988)** The visual system in teleost fishes: morphological patterns and trends. In: Atema J, Fay RR, Popper AN, Tavolga WN (eds.) *Sensory biology of aquatic animals.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 515-552.

**Oakey und Schaffer (1978)** *Experimental Neurobiology.* The University of Michigan Press, Ann Arbor.

**O'BENAR (1976)** Electrophysiology of neural units in goldfish optic tectum. *Brain Res. Bull.* 1: 529-541.

**OVERMIER JB, CURNOW PF (1969)** Classical conditioning, pseudoconditioning, and sensitization in „normal“ and forebrainless goldfish. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 68: 193-198.

**OVERMIER JB, FLOOD NB (1969)** Passive avoidance in forebrain ablated teleost fish (*Carassius auratus*). *Physiol. Behav.* 4: 791-794.

**OVERMIER JB, SAVAGE GE (1974)** Effects of telencephalic ablation on trace classical conditioning of heart rate in goldfish. *Exp. Neurol.* 42: 339-346.

**OVERMIER JB, STARKMAN N (1974)** Transfer of control of avoidance behaviour in normal and telencephalon ablated goldfish (*Carassius auratus*). *Physiol. Behav.* 12: 605-608.

**PAGE CH (1970)** Electrophysiological study of auditory responses in the goldfish brain. *J. Neurophysiol.* 33: 116-128.

**PAGE CH, SUTTERLIN AM (1970)** Visual-auditory responses in the goldfish tegmentum. *J. Neurophysiol.* 33: 129-136.

**PARKER GH (1910)** Olfactory reactions in fishes. *J. Exp. Zool.* 8: 535-542.

**PARKER GH (1911)** The olfactory reactions of the common Killifish, *Fundulus heteroclitus* (Linn.). *J. Exp. Zool.* 10: 1-5.

**PEEKE HV, PEEKE SC, WILLISTON JS (1972)** Longterm memory deficits for habituation of predatory behaviour in the forebrain ablated goldfish (*Carassius auratus*). *Exp. Neurol.* 36: 288-294.

**PLACHTA D, MOGDANS J, BLECKMANN H (1999)** Responses of midbrain lateral line units of the goldfish, *Carassius auratus*, to constant-amplitude and amplitude-modulated water wave stimuli. *J. Comp. Physiol. A* 185: 405-417.

**RIBBINK AJ (1972)** The behaviour and brain function of the cichlid fish *Hemihaplochromis philader*. *Zool. Afr.* 7: 21-41.

**RIZZOLO A (1929)** A study of equilibrium in the smooth dogfish (*Galeus canis* Mitchill) after removal of different parts of the brain. Biol. Bull. 57: 245-249.

**ROWE JS, BEAUCHAMPS RD (1982)** Visual responses of nucleus corticalis neurons in the perciform teleost, Northern Rock Bass (*Ambloplites rupestris rupestris*). Brain Res.236: 205-209.

**SALAS CF, RODRIGUEZ F, VARGAS JP, DURAN E, TORRES B (1996)** Spatial learning and memory deficits after telencephalic ablation in goldfish trained in place and turn maze procedures. Behav. Neurosci. 110: 965-980.

**SAVAGE GE (1968)** Function of the forebrain in the memory system of the fish. In D. Ingle (ed.) The central nervous system and fish behaviour. pp. 127-138. Univ. of Chicago Press, Chicago.

**SAVAGE GE (1969A)** Telencephalic lesions and avoidance behaviour in the goldfish (*Carassius auratus*). Anim. Behav. 17: 362-373.

**SAVAGE GE (1969B)** Some preliminary observations on the role of the telencephalon in food-reinforced behaviour in the goldfish *Carassius auratus*. Anim. Behav. 17: 760-772.

**SAVAGE GE, SWINGLAND IR (1969)** Positively reinforced behaviour and the forebrain in goldfish. Nature (Lond.) 221: 878-879.

**SCHELLART NAM (1983)** Acousticolateral and visual processing and their interaction in the torus semicircularis of the trout, *Salmo gairdneri*. Neurosci. Lett. 42: 39-44.

**SCHELLART NAM (1990)** The visual pathways and central non-tectal processing. In: Douglas RH, Djamgoz MBA (eds.) The Visual System of Fish. Chapman and Hall Ltd. London, pp. 421-443.

**SCHELLART NAM, KROESE ABA (1989)** Central interrelationship of the acousticolateral and visual system in fish. In: The mechanosensory lateral line, Neurobiology and Evolution (eds. Coombs S, Münz H, and Görner P), Springer Verlag Berlin, pp. 421-443.

**SCHELLART NAM, RIKKERT WEI (1989)** Response features of visual units in the lower midbrain of the rainbow trout. *J. Exp. Biol.* 144: 357-375.

**SCHELLART NAM, KAMERMANS M, NEDERSTIGT LJA (1987)** An electrophysiological study of the topographical organization of the multisensory torus semicircularis of the rainbow trout. *Comp. Biochem. Physiol.* 88A: 461-469.

**SEGAAR J (1965)** Behavioural aspects of degeneration and regeneration in fish brain: A comparison with higher vertebrates. *Prog. Brain. Res.* 14: 143-231.

**SHAW E, SHERMAN RA (1971)** The optomotor response of a forebrainless fish, *Tilapia mossambica*. *Am. Mus. Novit.* 2446: 1-16.

**STEINER F (1888)** Über das Großhirn der Knochenfische. *Ber. Berl. Akad. Wissensch.* 1:5; 2: 1133.

**STRIEDTER GF (1990A)** The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. I Nuclear organization. *Brain Behav. Evol.* 36: 329-354.

**STRIEDTER GF (1990B)** The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. II Retinal, tectal, cerebellar and telencephalic connections. *Brain Behav. Evol.* 36: 355-377.

**STRIEDTER GF (1991)** Auditory, electrosensory, and mechanosensory lateral line pathways through the forebrain of channel catfish. *J. Comp. Neurol.* 312: 311-331.

**STRIEDTER GF (1992)** Phylogenetic changes in the connections of the lateral preglomerular nucleus in ostariophysean teleosts: a pluralistic view of brain evolution. *Brain Behav. Evol.* 39: 329-357.

**STRIEDTER GF, NORTHCUTT RG (1989)** Two distinct visual pathways through the superficial pretectum in a percomorph teleost. *J. Comp. Neurol.* 283: 342-354.

**TURNER BH, HERKENHAM M (1991)** Thalamoamygdaloid projections in the rat: a test of the amygdala's role in sensory processing. *J. Comp. Neurol.* 313: 295-325.

**ULINSKI PS (1983)** Dorsal ventricular ridge: a treatise on forebrain organization in reptiles and birds. John Wiley and sons, New York.

**VAN DER WERF YD, WITTER MP, GROENEWEGEN HJ (2002)** The intralaminar and midline nuclei of the thalamus. anatomical and functional evidence for participation in processes of arousal and awareness. *Brain Res. Rev.* 39(2-3) 107-140.

**VONEIDA TJ, FISH SE (1984)** Central nervous system changes related to the reduction of visual input in a naturally blind fish (*Astyanax hubbsi*). *Amer. Zool.* 24: 775-782.

**WARREN JM (1961)** The effect of telencephalic injuries on learning by Paradise fish, *Macropodus opercularis*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 54: 130-132.

**WILCZYNSIKI W, NORTHCUTT RG (1983)** Connections of the bullfrog striatum: afferent organization. *J. Comp. Neurol.* 214: 321-332.

**WOJTENEK W, MOGDANS J, BLECKMANN H (1998)** The responses of midbrain lateral line units of the goldfish, *Carassius auratus*, to objects moving in the water. *Zoology* 101: 69-82.

**WONG CJ (1997)** Connections of the basal forebrain of the weakly electric fish, *Eigenmannia virescens*. *J. Comp. Neurol.* 389(1): 49-64.

**WUBBELS RJ, SCHELLART NAM (1997)** Neuronal encoding of sound detection in the auditory midbrain of the rainbow trout. *J. Neurophysiol.* 77: 3060-3074.

**WUBBELS RJ, SCHELLART NAM (1998)** An analysis of the relationship between the response characteristics and topography of directional- and non-directional auditory neurons in the torus semicircularis of the rainbow trout. *J. Exp. Biol.* 201: 1947-1958.

**WUBBELS RJ, KROESE ABA, SCHELLART NAM (1993)** Response properties of lateral line and auditory units in the medulla oblongata of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Exp. Biol.* 179: 77-92.

**WUBBELS RJ, SCHELLART NAM, GOOSSENS JHMLM (1995)** Mapping of sound direction in the trout lower midbrain. *Neurosci. Lett.* 199: 179-182.

**WULLIMANN MF (1998)** The central nervous system. In: *The Physiology of Fishes* (D.H. Evans, ed.). 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, pp. 245-282.

**WULLIMANN MF, MEYER DL (1993)** Possible multiple evolution of indirect telencephalo-cerebellar pathways in teleosts: studies in *Carassius auratus* and *Pantodon buchholzi*. *Cell Tiss. Res.* 274: 447-455.

**ZUPANC GKH (1997)** The preglomerular nucleus of gymnotiform fish relay station for conveying information between telencephalon and diencephalon. *Brain Res.* 761: 179-191.

6 ANHANG

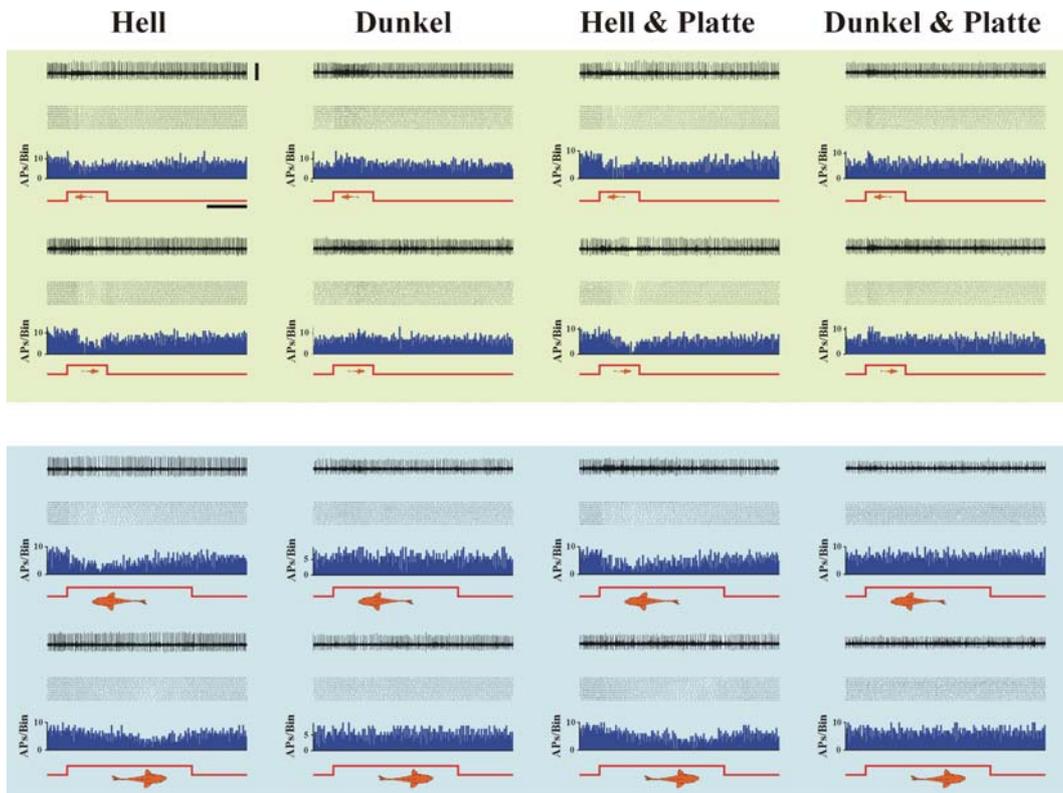


Abb. 1: Neuron des Typs 1 aus dem Posterioren Tuberkel (vergl. Abb. 32). Maßstabbalken = 210  $\mu V$

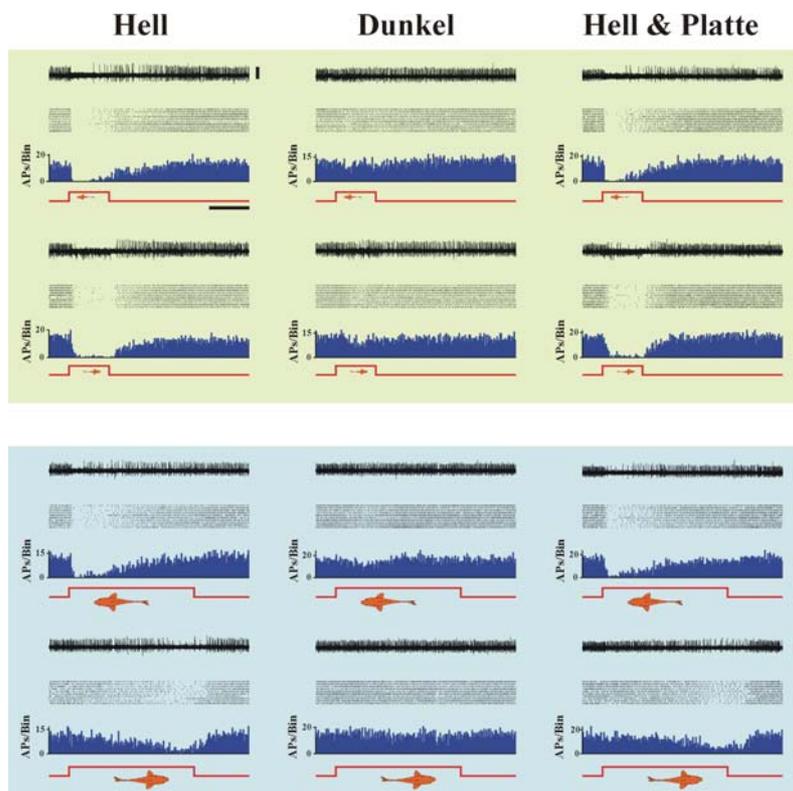


Abb. 2: Neuron des Typs 1 aus dem Posterioren Tuberkel (vergl. Abb. 32). Maßstabbalken = 90  $\mu V$

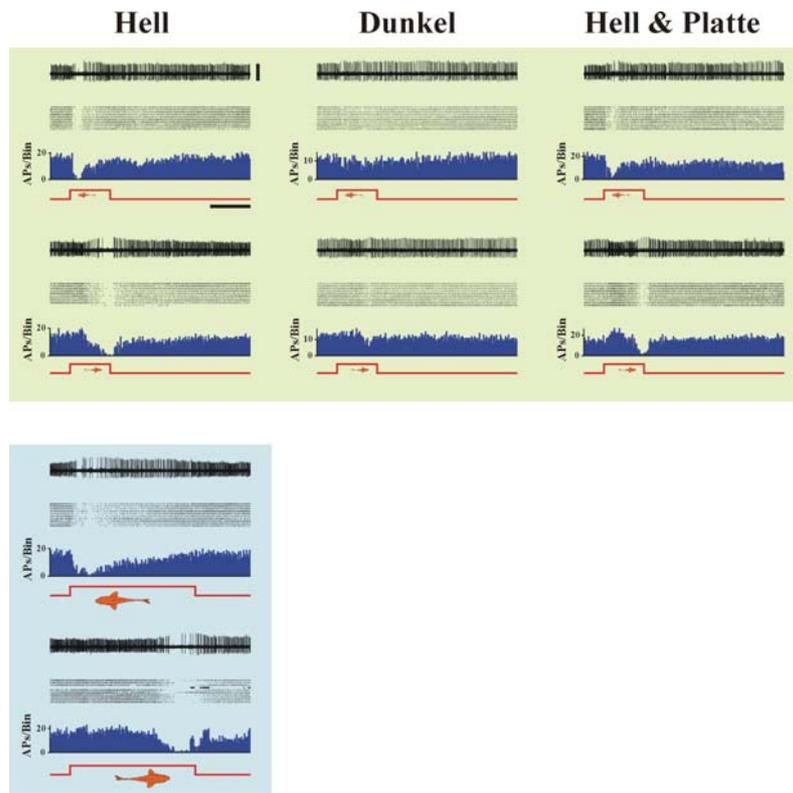


Abb. 3: Neuron des Typs 1 aus dem Posterioren Tuberkel (vergl. Abb. 33). Maßstabbalken = 150  $\mu V$

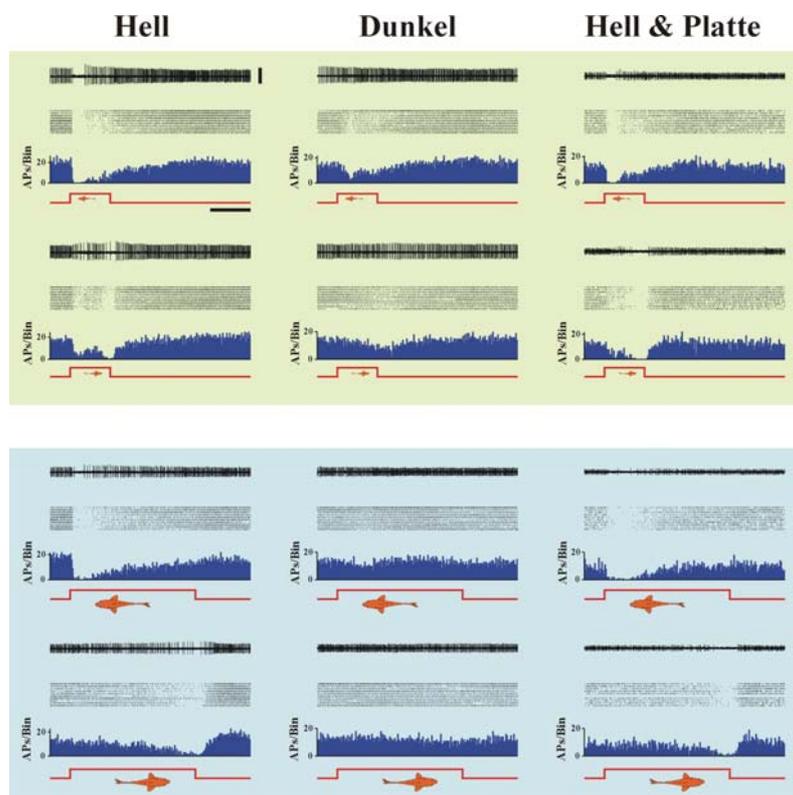


Abb. 4: Neuron des Typs 4 aus dem Posterioren Tuberkel (vergl. Abb. 35). Maßstabbalken = 325  $\mu V$

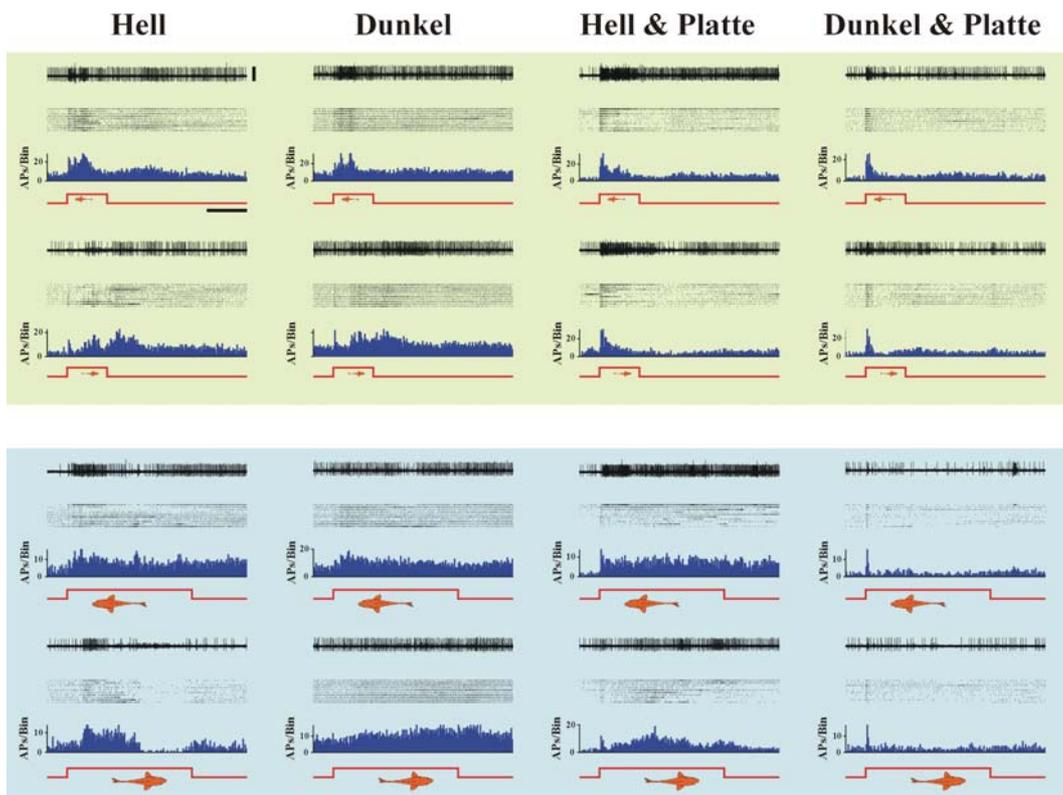


Abb. 5: Neuron des Typs 4 aus dem Nucleus paracommissuralis (vergl. Abb. 39). Maßstabbalken =  $295 \mu V$

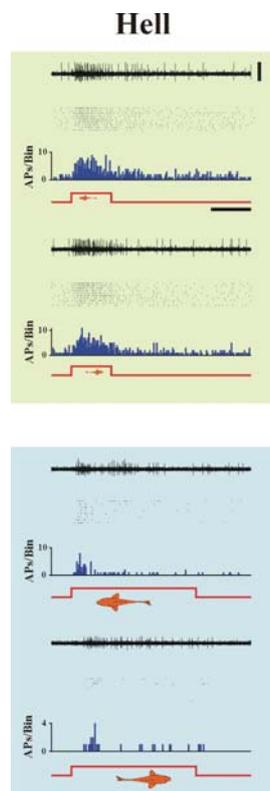


Abb. 6: Neuron des Typs 5 aus dem Nucleus paracommissuralis. Maßstabbalken =  $280 \mu V$   
Dieses Neuron ging während der Ableitung verloren, so dass nur die Daten im Hellen vorliegen.

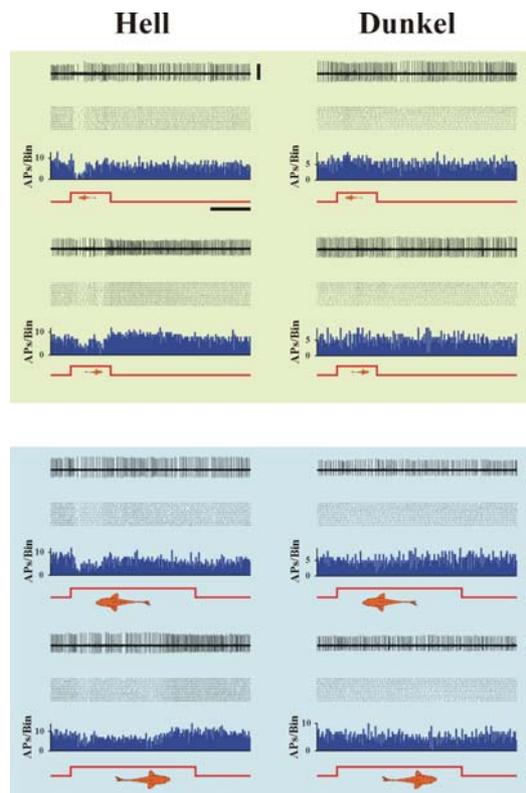


Abb. 7: Neuron des Typs 1 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 40). Maßstabbalken =  $260 \mu V$   
Dieses Neuron ging während der Ableitung verloren, so dass nur die Daten im Hellen vorliegen.

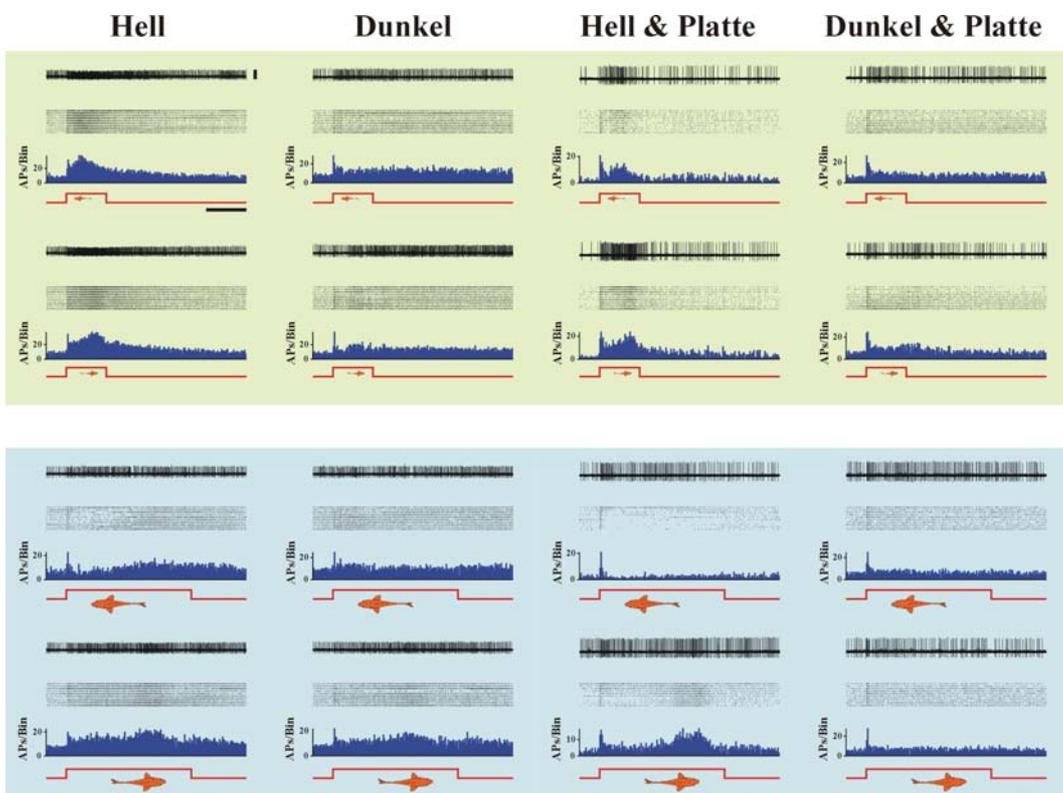


Abb. 8: Neuron des Typs 2 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 41). Maßstabbalken =  $170 \mu V$

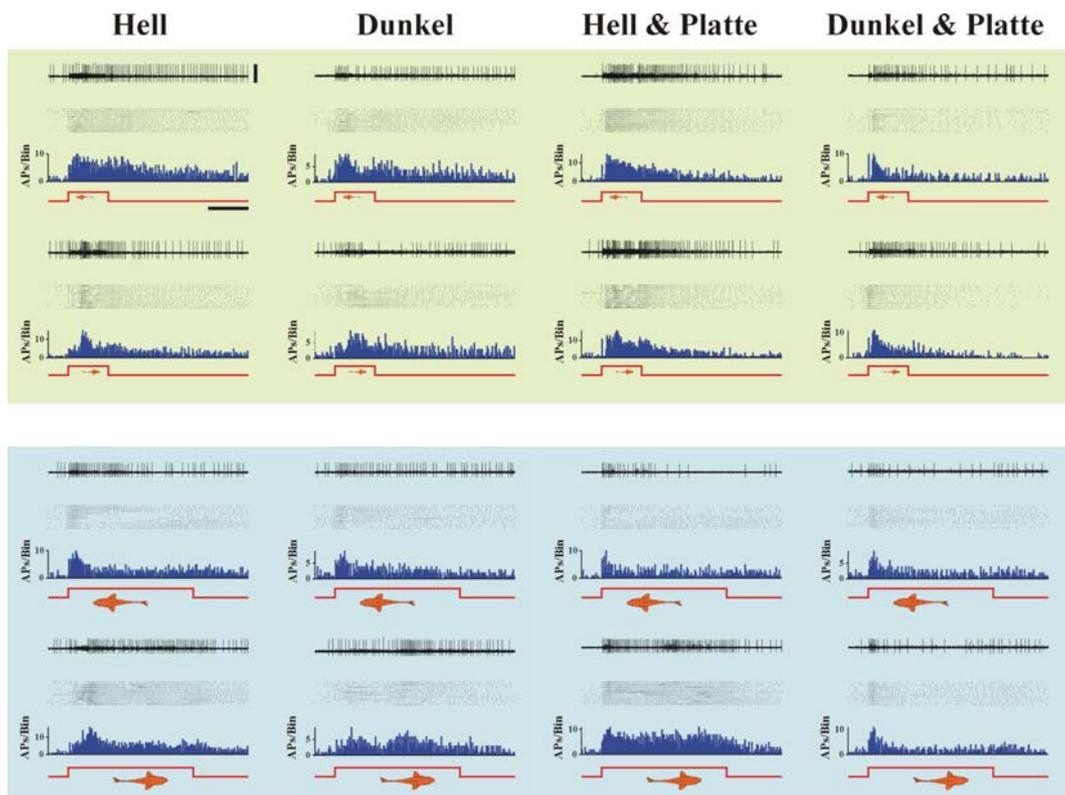


Abb. 9: Neuron des Typs 3 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 41). Maßstabbalken = 600  $\mu V$

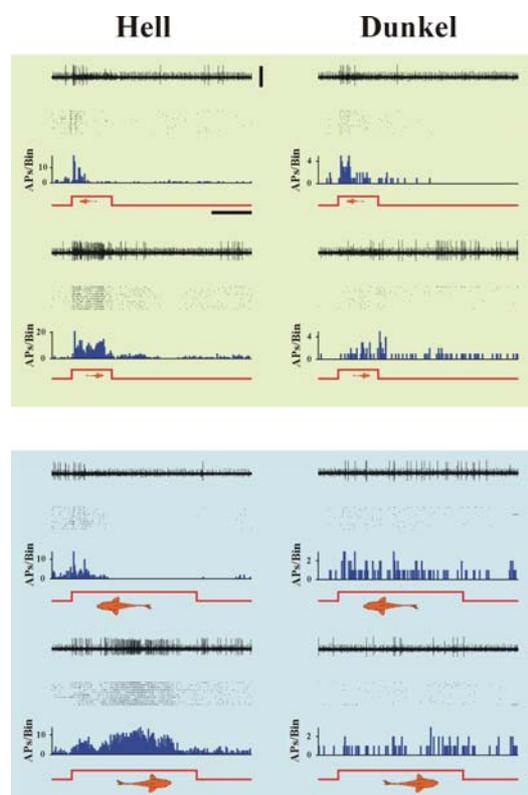


Abb. 10: Neuron des Typs 4 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 44). Maßstabbalken = 230  $\mu V$

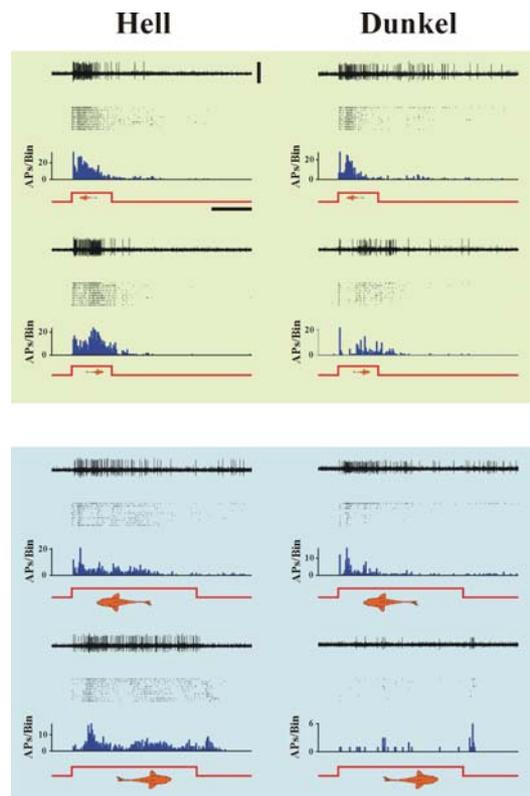


Abb. 11: Neuron des Typs 4 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 44). Maßstabbalken = 270  $\mu V$

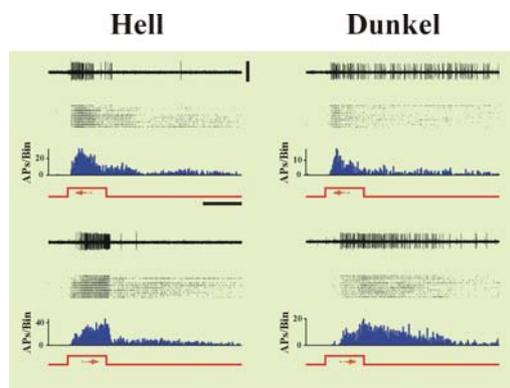


Abb. 12: Neuron des Typs 4 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 44). Maßstabbalken = 420  $\mu V$

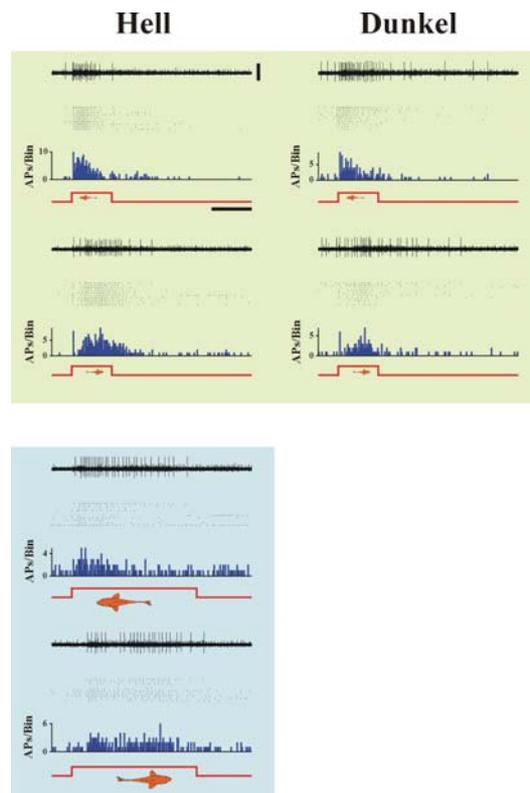


Abb.13: Neuron des Typs 4 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 44). Maßstabbalken = 170  $\mu V$

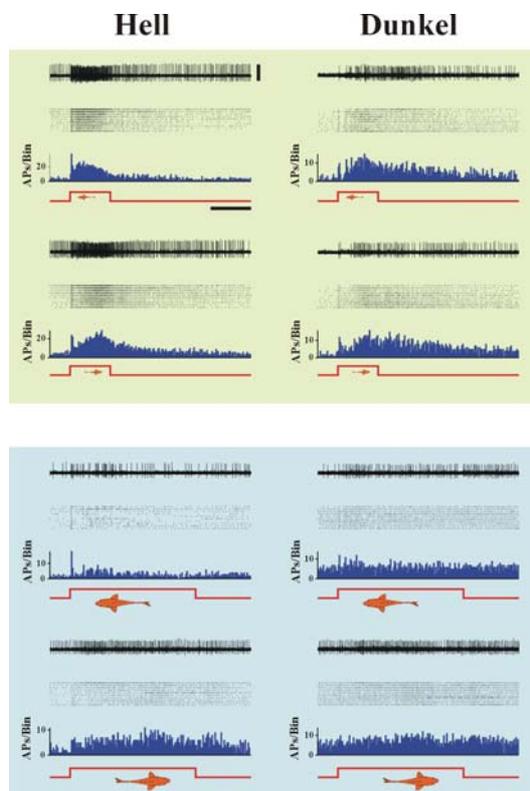


Abb. 14: Neuron des Typs 4 aus dem Periventriculären Pretectum (vergl. Abb. 44). Maßstabbalken = 210  $\mu V$

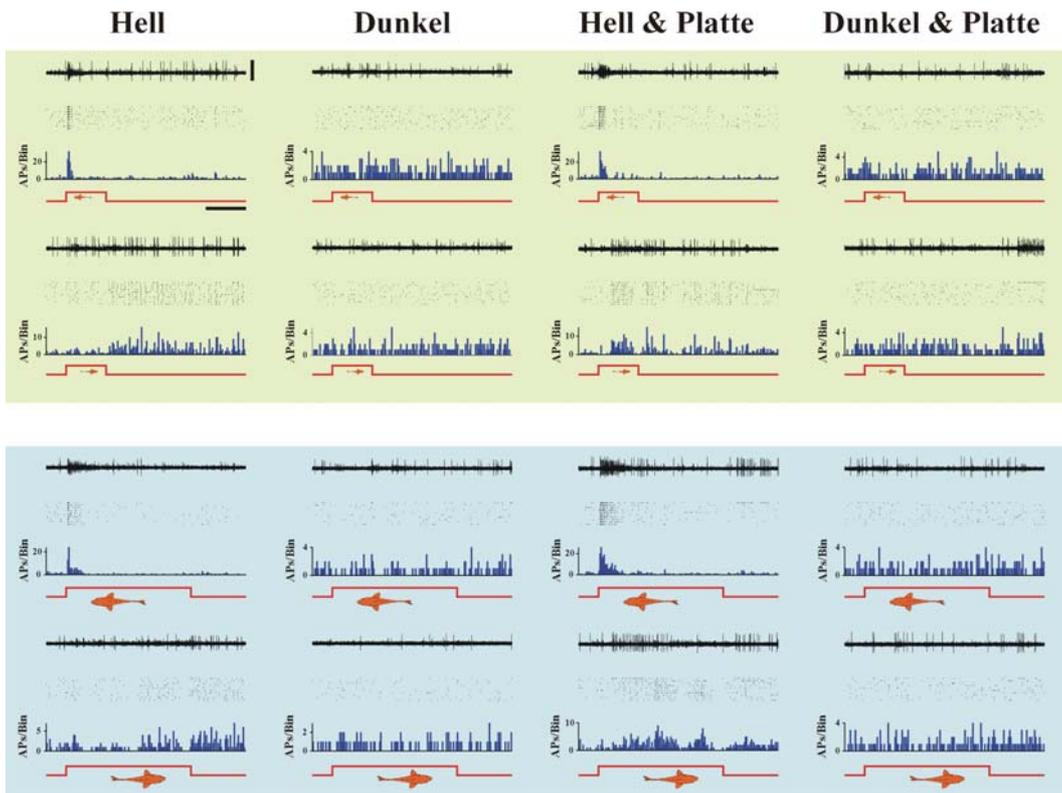


Abb. 15: Neuron des Typs 1 aus dem Tectum opticum (vergl. Abb. 47). Maßstab Balken = 250  $\mu$ V

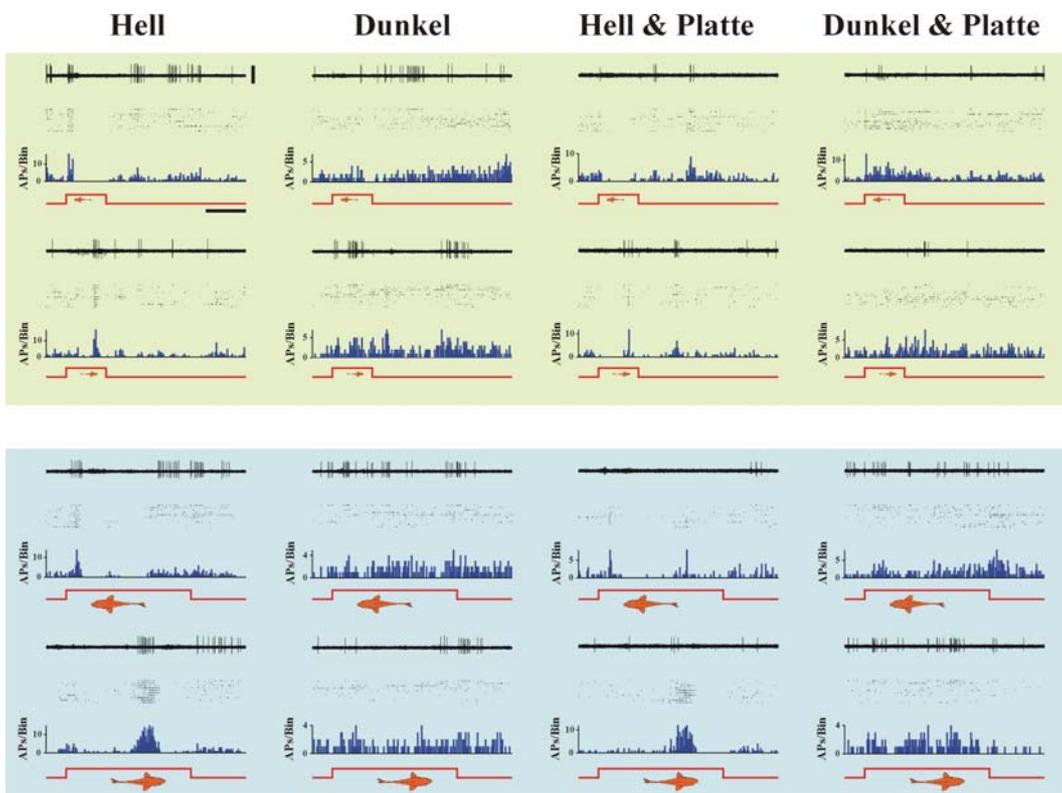


Abb. 16: Neuron des Typs 1 aus dem Tectum opticum (vergl. Abb. 47). Maßstab Balken = 200  $\mu$ V

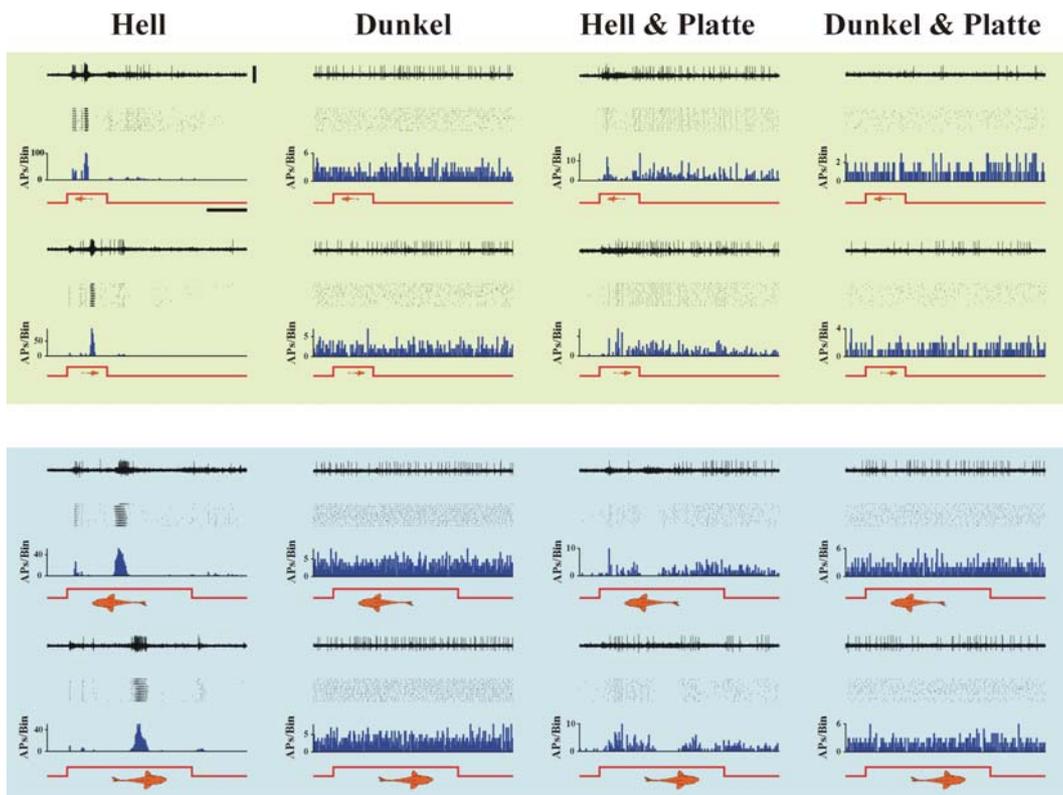


Abb. 17: Neuron des Typs 1 aus dem Tectum opticum (vergl. Abb. 47). Maßstabbalken = 200  $\mu$ V

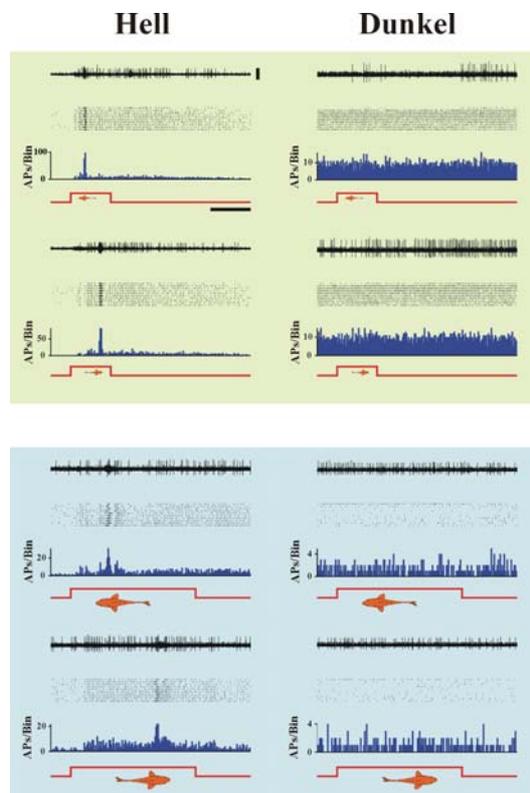


Abb. 18: Neuron des Typs 1 aus dem Tectum opticum (vergl. Abb. 48). Maßstabbalken = 170  $\mu$ V

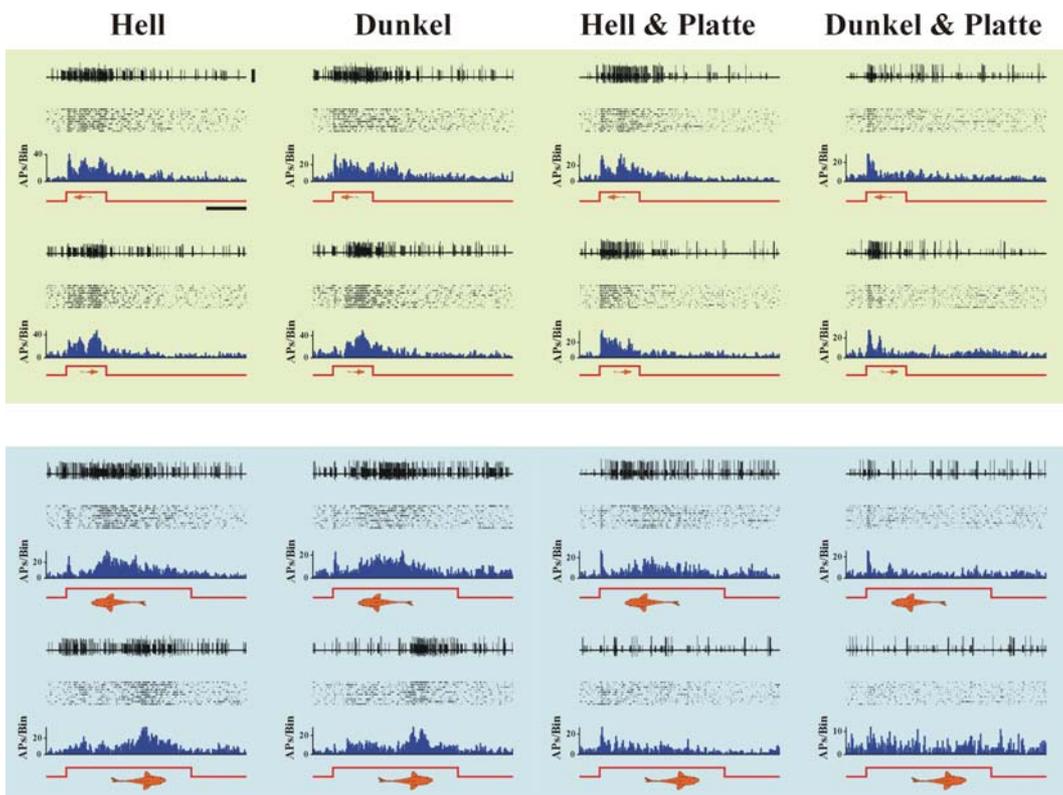


Abb. 19: Neuron des Typs 1 aus dem Cerebellum (vergl. Abb. 50). Maßstabbalken =  $750 \mu V$

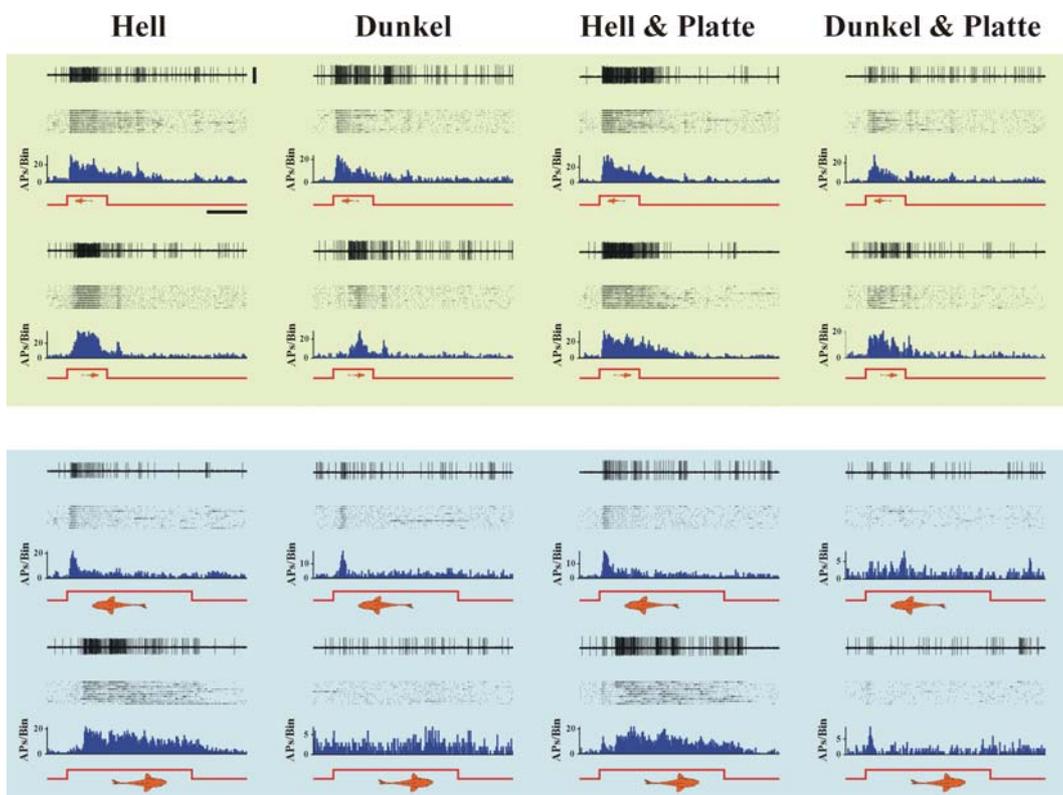


Abb. 20: Neuron des Typs 4 aus dem Cerebellum (vergl. Abb. 53). Maßstabbalken =  $470 \mu V$

Tabelle 1: Statistische Analyse der Antwortstärken bei 12 cm/s und 4 cm/s Objektgeschwindigkeit

<b>Statistik für Datensatz 12 cm/s versus 4 cm/s</b>			
<b><u>1. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	104	13
Nucleus paracommissuralis	6	168	28
Periventriculäres Pretectum	12	314	26,1667
zentral-posteriorer Thalamus	2	25	12,5
Tectum	7	134	19,1429
Cerebellum	6	116	19,3333
Chi-Square: 9.1404, DF: 5, Prob:			0,1036
<b><u>2. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	69	8,625
Nucleus paracommissuralis	6	112	18,6667
Periventriculäres Pretectum	12	209	17,4167
zentral-posteriorer Thalamus	2	16	8
Chi-Square: 8.3775, DF: 3, Prob:			<b>0,0388</b>
<b><u>3. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	62	7,75
Nucleus paracommissuralis	6	100	16,6667
Periventriculäres Pretectum	12	189	15,75
Chi-Square: 6.5883, DF: 2, Prob:			<b>0,0371</b>
<b><u>4. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Diencephalon	28	611	21,8214
Tectum	7	134	19,1429
Cerebellum	6	116	19,3333
Chi-Square: 0.416, DF: 2, Prob:			0,8122

Tabelle 2: Statistische Analyse der Antwortstärken bei antero-posteriorer und postero-anteriorer Objektbewegungsrichtung

<b>Statistik für Datensatz AP versus PA</b>			
<b><u>1. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	153	19,125
Nucleus paracommissuralis	6	158	26,3333
Periventriculäres Pretectum	13	313	24,0769
zentral-posteriorer Thalamus	2	32	16
Tectum	7	185	26,4286
Cerebellum	6	62	10,3333
Chi-Square: 8.3078, DF: 5, Prob:			0,1401
<b><u>2. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	99	12,375
Nucleus paracommissuralis	6	105	17,5
Periventriculäres Pretectum	13	211	16,2308
zentral-posteriorer Thalamus	2	20	10
Chi-Square: 2.2389, DF: 3, Prob:			0,5243
<b><u>3. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	89	11,125
Nucleus paracommissuralis	6	96	16
Periventriculäres Pretectum	13	193	14,8462
Chi-Square: 1.5783, DF: 2, Prob:			0,4542
<b><u>4. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Diencephalon	29	656	22,6207
Tectum	7	185	26,4286
Cerebellum	6	62	10,3333
Chi-Square: 6.343, DF: 2, Prob:			<b>0,0419</b>

Tabelle 3: Statistische Analyse der Antwortstärken im Hellen und im Dunkeln

<b>Statistik für Datensatz Hell versus Dunkel</b>			
<b><u>1. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	185	23,125
Nucleus paracommissuralis	5	87	17,4
Periventriculäres Pretectum	13	212	16,3077
zentral-posteriorer Thalamus	2	40	20
Tectum	7	252	36
Cerebellum	6	85	14,1667
Chi-Square: 15.6399, DF: 5, Prob:			<b>0,008</b>
<b><u>2. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	142	17,75
Nucleus paracommissuralis	5	69	13,8
Periventriculäres Pretectum	13	165	12,6923
zentral-posteriorer Thalamus	2	30	15
Chi-Square: 1.9202, DF: 3, Prob:			0,5891
<b><u>3. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	132	16,5
Nucleus paracommissuralis	5	65	13
Periventriculäres Pretectum	13	154	11,8462
Chi-Square: 1.86, DF: 2, Prob:			0,3946
<b><u>4. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Diencephalon	28	524	18,7143
Tectum	7	252	36
Cerebellum	6	85	14,1667
Chi-Square: 13.9474, DF: 2, Prob:			<b>0,0009</b>

Tabelle 4: Statistische Analyse der Antwortstärken ohne und mit Trennplatte

<b>Statistik für Datensatz Ohne Platte versus Mit Platte</b>			
<b><u>1. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	89	11,125
Nucleus paracommissuralis	5	100	20
Periventriculäres Pretectum	6	129	21,5
zentral-posteriorer Thalamus	2	21	10,5
Tectum	7	206	29,4286
Cerebellum	6	50	8,3333
Chi-Square: 20.6781, DF: 5, Prob:			<b>0,0009</b>
<b><u>2. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	60	7,5
Nucleus paracommissuralis	5	71	14,2
Periventriculäres Pretectum	6	87	14,5
zentral-posteriorer Thalamus	2	13	6,5
Chi-Square: 6.8364, DF: 3, Prob:			0,0773
<b><u>3. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Posteriore Tuberkel	8	52	6,5
Nucleus paracommissuralis	5	61	12,2
Periventriculäres Pretectum	6	77	12,8333
Chi-Square: 5.38, DF: 2, Prob:			0,0679
<b><u>4. KRUSKAL-WALLIS ONE-WAY ANOVA</u></b>			
<b>Name</b>	<b>Size</b>	<b>Rank Sum</b>	<b>Mean Rank</b>
Diencephalon	21	339	16,1429
Tectum	7	206	29,4286
Cerebellum	6	50	8,3333
Chi-Square: 15.5181, DF: 2, Prob:			<b>0,0004</b>