

Ein neuronales Modell zur
Beutelokalisation des Wüstenskorpions
Paruroctonus mesaensis

Diplomarbeit
von
Wolfgang Stürzl

Physik-Department der Technischen Universität München
Institut für Theoretische Physik
Prof. Dr. J. Leo van Hemmen
21. Dezember 1998



Die im UV-Licht fluoreszierende T35-Instituts-Skorpionin, Negativ.
(Photo: M. Reichert)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	7
1 Grundlagen	9
1.1 Ausbreitung von Wellen im Sand	9
1.2 Sinnesorgane für Sandwellen	11
1.3 Neuroanatomie der Arachniden	16
1.4 Verhaltensexperimente im Labor	18
2 Modell zur Beuteortung	21
2.1 Vereinfachungen und Näherungen	21
2.2 Auswertung von Laufzeitdifferenzen	23
2.3 Codierung des Stimuluswinkels	26
2.4 Modellierung defekter BCSS	27
2.5 Populationsvektormethode	28
2.5.1 Decodierung des Stimuluswinkels	28
2.5.2 Erwartungswert des Winkels	28
2.6 Vergleich mit Experimenten I	30
2.7 Modellerweiterung: Dreifache Inhibition	33
2.8 Vergleich mit Experimenten II	34
3 Realistische Anordnung der Beine	37
3.1 Wahl der Vorzugswinkel	38
3.1.1 Körperzentrum als Koordinatenursprung	38
3.1.2 Alternativer Koordinatenursprung	38
3.2 Ergänzungen zum Populationsvektor	40
3.2.1 Gewichtung der Neuronen	40
3.2.2 Konstanter Offset der Spikezahlen	43
3.3 Vergleich mit Experimenten III	44
3.3.1 Diskussion	49
3.3.2 Resümee	50

4 Genauigkeit der Winkelbestimmung	51
4.1 Näherung für unabhängige Spikezahlen	51
4.2 Anwendung auf das Modell	53
4.3 Gleichverteilte Winkel	57
5 Realistische Tuningkurven	61
5.1 Analytische Betrachtungen	61
5.2 Phasenkopplung	65
5.3 Hodgkin-Huxley Modell	67
5.4 Modellierung des Outputs der BCSS	69
5.5 Simulationen zur Winkelcodierung	70
5.5.1 Verbesserung der Genauigkeit	72
5.5.2 Variation der Leitfähigkeiten	73
5.5.3 Stimulusortung mit Simulationsdaten	75
Zusammenfassung und Ausblick	79
Anhang:	83
A Maximum Likelihood Decodierung	83
A.1 Näherung für konstante Varianzen	85
A.2 Vergleich der Resultate	86
B Wahrscheinlichkeitsdichten	89
B.1 Verteilungsdichte des Summenvektors	89
B.2 Wahrscheinlichkeitsdichte des Winkels	95
B.2.1 Näherung der Verteilungsdichte	97
B.2.2 Gleichverteilte Winkel	97
Literatur	101
Danksagung	107

Einleitung

oder die Wüste lebt — in der Nacht

Der Sandskorpion *Paruroctonus mesaensis* ist ein Bewohner der Mojave-Wüste in Kalifornien, einer der trockensten und heißesten Landschaften Nordamerikas, die nahezu ausschließlich von weiteren Arthropoden (Gliederfüßern) bevölkert wird, welche an die extremen klimatischen Verhältnisse optimal angepasst sind.

Infolge der hohen Temperaturen am Tag von bis zu 70 °C auf der Sandoberfläche verbringt der Skorpion diesen, wie fast alle Lebewesen, eingegraben im Sand, wo bereits in 10 cm Tiefe für diese Tiere erträgliche 40 °C herrschen und die Luftfeuchtigkeit etwa 90% beträgt (Brownell 1984). Im Ruhezustand ist sein Stoffwechsel auf das Notwendigste beschränkt und erreicht den niedrigsten Wert aller Arthropoden vergleichbarer Größe.

Erst wenn nach Sonnenuntergang mit etwa 6-stündiger Verzögerung die Temperatur in seiner Höhle ihren Höhepunkt erreicht und damit die inzwischen gefallene Außentemperatur übertrifft, wird *Paruroctonus* aktiv und begibt sich auf seine nächtliche „Jagd“ (Brownell 1998). Hierbei wartet er oft stundenlang bewegungslos in der Nähe seiner Behausung auf geeignete Beute.

Aufgrund seiner Größe von bis zu 8 cm inklusive Schwanz, die er im Laufe seiner Lebenszeit von etwa 5 – 6 Jahren erreicht, befindet er sich am Ende der Nahrungskette in der Mojave-Wüste und frisst nahezu alles, was er mit seinen Greifarmen, den Pedipalpen, festhalten und mit seinem Stachel betäuben kann — auch kleinere Artgenossen. Für Menschen ist der Stich von *Paruroctonus mesaensis* ungefährlich und weniger schmerzhaft als ein Bienenstich (Brownell, private Mitteilung).

Sein geringer Energieumsatz ermöglicht es ihm, mehrere Wochen und Monate ohne Nahrung zu überleben. Sobald sich jedoch ein fremdes Tier nähert, ändert sich sein träges Verhalten radikal: Die Pedipalpen werden geöffnet und der Körper angehoben, so daß er den Sand nicht mehr berührt (Abbildung 1). Jede weitere Regung der Beute ruft seitens des Skorpions eine

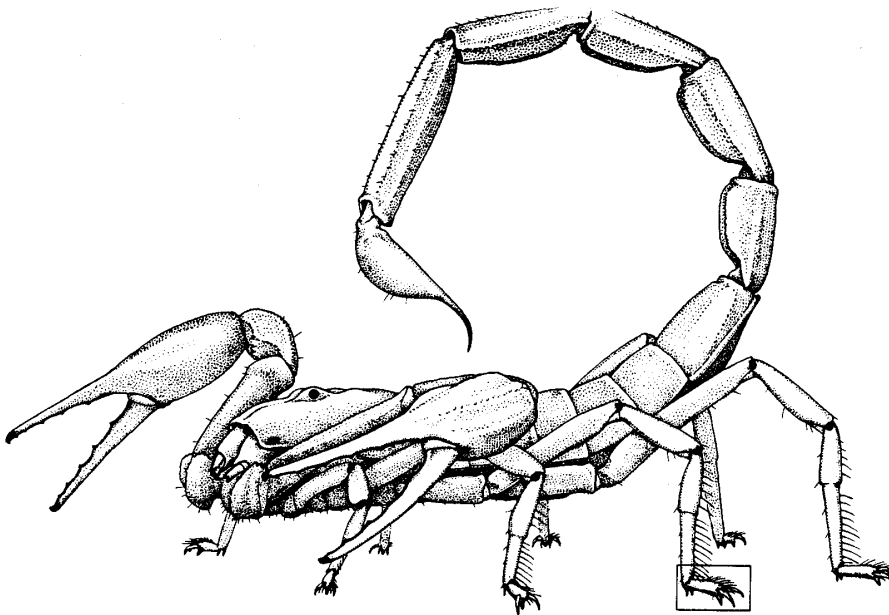


Abbildung 1: Sobald sich eine geeignete Beute im Abstand von wenigen Dezimetern befindet, hebt *Paruroctonus* seinen Körper an, so daß nur noch die „Füße“ den Sand berühren (aus Brownell 1984).

schnelle Drehung und anschließende Bewegung von mehreren Zentimetern in die entsprechende Richtung hervor. Ist es dabei nicht gelungen das Tier zu ergreifen, wartet er bewegungslos auf eine erneute Aktivität der Beute.

Eine weitere Besonderheit ist seine Fähigkeit, Schaben der Art *Arenivaga investigata*, welche sich von Wurzeln ernähren und sich direkt unterhalb der Sandoberfläche bewegen, zu orten und, nachdem er sich unmittelbar darüber in Position gebracht hat, mit den Pedipalpen auszugraben.

Kapitel 1

Grundlagen

Infolge des eigenartigen Jagdverhaltens stellt sich die Frage, mit welchen Sinnesorganen *Paruroctonus* seine Beute wahrnimmt. Optische Reize können nach obiger Beschreibung höchstens von untergeordneter Bedeutung sein, zumal der Beutefang in der Nacht stattfindet. Auch zeigen Skorpione, denen mittels schwarzer Farbe die Augen übermalt worden sind, keine Veränderung beim Jagdverhalten und -erfolg (Brownell 1984). Da *Paruroctonus* auf fliegende Insekten in unmittelbarer Nähe erst reagiert, wenn diese sich auf dem Sand niederlassen, spielen Schallwellen in Luft offenbar keine Rolle. Ebenso scheiden Gerüche infolge zu geringer Reichweite und Ausbreitungsgeschwindigkeit als zuverlässige Informationsquelle für die Beuteortung aus.

Als letzte und plausibelste Möglichkeit bieten sich Wellen an, die sich im Sand mit mäßiger Geschwindigkeit ausbreiten, und vom Skorpion mittels hoch sensibler Sinnesorgane an den Tarsen (den „Füßen“) detektiert werden können.

1.1 Ausbreitung von Wellen im Sand

Aufgrund von Reibungsverlusten für tiefe Frequenzen ($\lesssim 100$ Hz) und Streuung von Frequenzen oberhalb von etwa 1000 Hz durch die im Mittel $150\text{ }\mu\text{m}$ großen Körner des Wüstensandes, bleibt nur ein relativ schmaler Frequenzbereich, in welchem sich Wellen mehrere Dezimeter ausbreiten können. Genaue Messungen von Aicher und Tautz (1990) ergaben für (Meeres-)Sand einen Bereich von etwa 100-800 Hz mit einem ausgeprägten Intensitätsmaximum in der Nähe von 350 Hz (Abbildung 1.1).

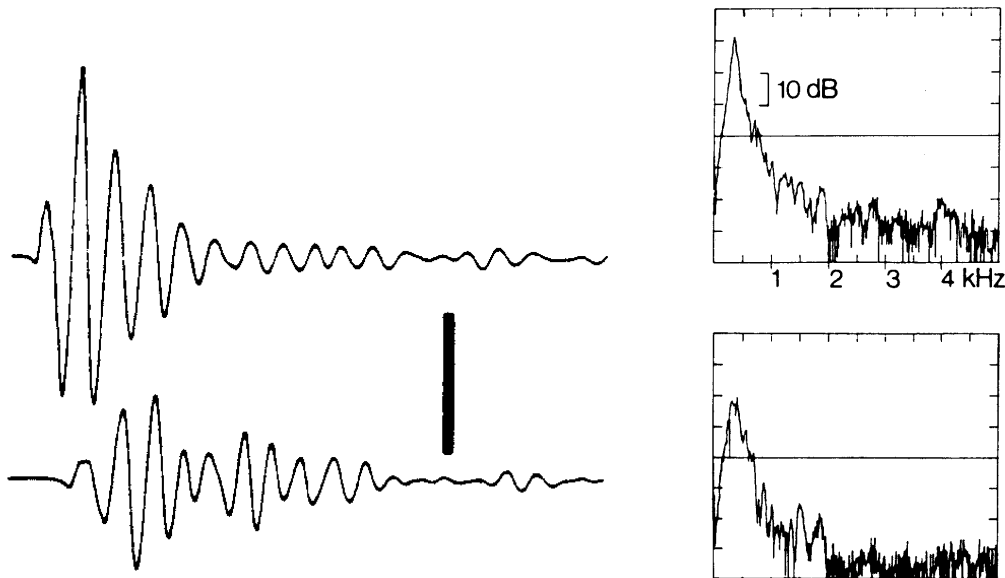


Abbildung 1.1: Frequenzspektrum von Rayleighwellen im trockenen Sand: Die Wellen wurden durch 6.3 g schwere, aus 15 cm Höhe in den Sand fallende Metallkugeln erzeugt und in den Abständen von 21.5 cm (oben) und 81.5 cm (unten) mit einem Beschleunigungsmesser aufgenommen (Skalenstrich 1 m/s^2). In den Fourierspektren ist ein deutlicher Peak bei ca. 350 Hz erkennbar. Man beachte dabei die logarithmische Skalierung in dB auf der Ordinate (aus Aicher und Tautz 1990).

Prinzipiell gibt es an der Grenzfläche Sand/Luft 4 verschiedene Wellentypen (siehe Abbildung 1.2):

1. longitudinale Volumen- bzw. Kompressions-(P-)Wellen
2. transversale Volumen- bzw. Scher-(S-)Wellen
3. Rayleigh-(R-)Oberflächenwellen, bei denen die Teilchenbewegung eine Ellipse mit Hauptachsen senkrecht zur Grenzfläche und Ausbreitungsrichtung beschreibt, was zu einer transversalen Auslenkung der Oberfläche führt.
4. Love-(L-)Oberflächenwellen; hierbei bewegen sich die Teilchen in der Grenzfläche senkrecht zur Ausbreitungsrichtung.

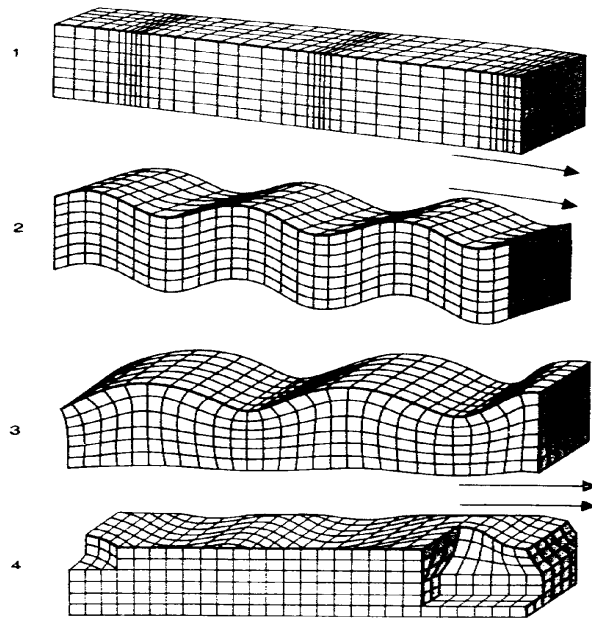
Im Gegensatz zu Festkörpern mit hohen Wellengeschwindigkeiten von mehreren 1000 m/s liegen diese im Sand bei wesentlich niedrigeren Werten von etwa $100\text{--}200 \text{ m/s}$ für P-Volumenwellen und ungefähr $40\text{--}70 \text{ m/s}$ für Oberflächenwellen. Wichtige Parameter sind dabei Feuchtigkeit, Teilchengröße und Packungsdichte.

Abbildung 1.2:

Wellentypen an der Grenzfläche eines 3-dimensionalen elastischen Mediums:

- (1) Kompressionswelle,
- (2) Scherwelle,
- (3) Rayleighwelle und
- (4) Lovewelle.

Pfeile zeigen die Ausbreitungsrichtung (aus Aicher und Tautz 1990).



Da sich Volumenwellen sphärisch ausbreiten und L- bzw. R-Wellen nur entlang der 2-dimensionalen Grenzfläche propagieren, folgt hieraus ein wesentlich stärkerer Intensitätsverlust für P- und S-Wellen mit zunehmendem Abstand r von der Quelle — zusätzlich zu Absorption und Streuung. Messungen haben ergeben, dass Rayleigh-Wellen etwa 70% der Wellenenergie transportieren und die weitaus größten Auslenkungen aufweisen, so dass — vor allem mit zunehmender Distanz — dieser Wellentyp die höchste Aufmerksamkeit des Skorpions genießen dürfte.

1.2 Sinnesorgane für Sandwellen

Wie Abbildung 1.3 zeigt, befindet sich in unmittelbarer Umgebung des Übergangs vom Tarsus zum Basitarsus das basitarsale Spaltsinnesorgan (BCSS: Basitarsal Compound Slit Sensillum). Dieses ist auch bei vielen anderen Arthropoden, z.B. der sehr gut untersuchten amerikanischen Laufspinne *Cupiennius salei*, anzufinden. Es besteht bei *Paruroctonus mesaensis* aus 6-8 Spalten, die nebeneinander auf einer Fläche von ungefähr $300\ \mu\text{m} \times 200\ \mu\text{m}$ fächerartig so angeordnet sind, dass die beiden längsten senkrecht zur Beinachse zu liegen kommen (Brownell und Farley 1979 a). Die einzelnen Spalte haben eine Länge von etwa $50\text{-}250\ \mu\text{m}$ und eine Breite von wenigen μm .

Die Auslenkung des Tarsus durch eine ankommende Rayleighwelle bewirkt eine Kompression der Spalte senkrecht zur Längsachse, die durch einen

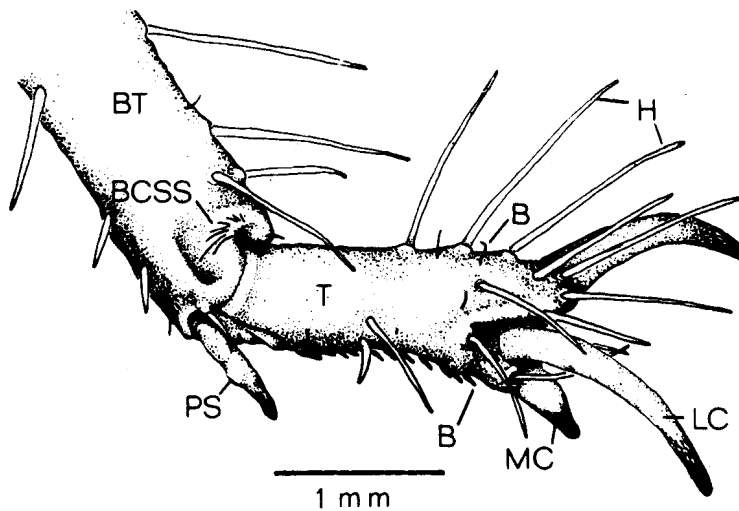


Abbildung 1.3: Vergrößerung des rechteckigen Ausschnitts aus Bild :
 Am unteren Ende des Basitarsus (**BT**) befindet sich das Spaltsinnesorgan (**BCSS**);
T: Tarsus, **H**: Tarsushaare, **LC** und **MC**: seitliche und mittlere Klaue, **PS**: Fußsporen, **B** kleine und große Borstenhaare (aus Brownell und Farley 1979 a).

mechano-elektrischen Wandler in Spikes umgesetzt wird (siehe Abbildung 1.4 b). Über den sogenannten Kopplungszyylinder wird dabei die Deformation auf einen in diesem befindlichen Dendriten übertragen (Abbildung 1.5 a und 1.7 b), was eine Öffnung von Ionenkanälen bewirkt. Die genauen physiologischen Vorgänge sind Gegenstand aktueller Forschung (z.B. Seyfarth und French 1994, Höger et al. 1997) und sollen hier nicht weiter beschrieben werden.

Beachtung verdient jedoch die Tatsache, dass nur eine Kompression der Spalte zu Aktionspotentialen führt und somit bei Sinus-förmiger Stimulation nur die positive Halbwelle erfasst wird (siehe Abbildung 1.5 b). Messungen (Bild 1.6 a) ergeben eine Schwellenempfindlichkeit von ca. 1 Å!

Auch sei erwähnt, dass zahlreiche Spaltsinnesorgane über alle Extremitäten verteilt als sogenannte Propriozeptoren verwendet werden, d.h. Information über Bewegung und Stellung der einzelnen Körperteile bereitstellen und somit nicht nur der Wahrnehmung äußerer Reize dienen.

Longitudinale P-Wellen können vom Skorpion ebenfalls wahrgenommen werden und zwar mittels der Tarsushaare (Bild 1.4). Die durch die Kompressionswelle verursachte Auslenkung wird gleichfalls in Aktionspotentiale gewandelt, welche allerdings erst bei Amplituden von etwa 10 Å auftreten. In extrazellulären Ableitungen an sensorischen Nervenfasern des Skorpionbeines können die Signale der beiden Rezeptoren gut unterschieden werden, da

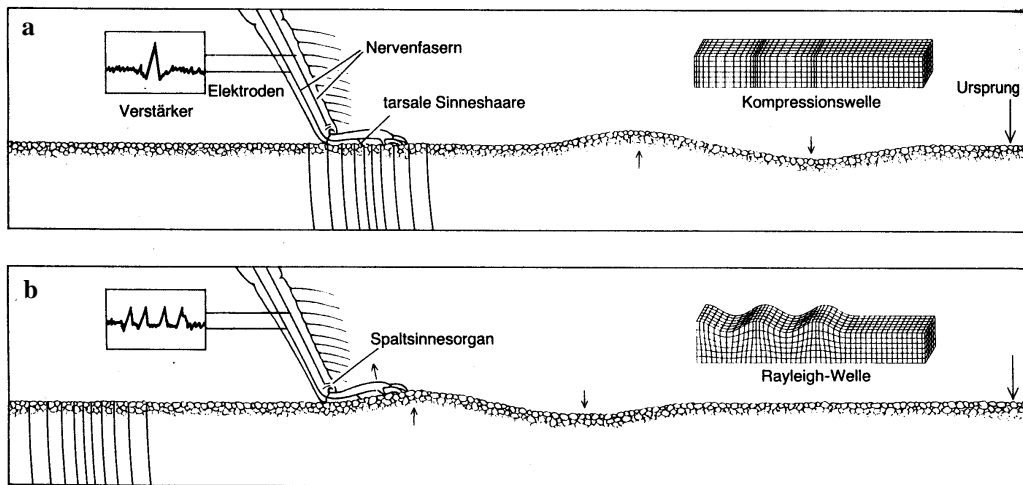


Abbildung 1.4: Infolge ihrer höheren Geschwindigkeiten treffen Kompressionswellen, durch welche die Tarsushaare eine Auslenkung in Ausbreitungsrichtung erfahren, vor den Rayleighwellen ein, die von *Paruroctonus* mit Hilfe der BCSS wahrgenommen werden (aus Brownell 1984).

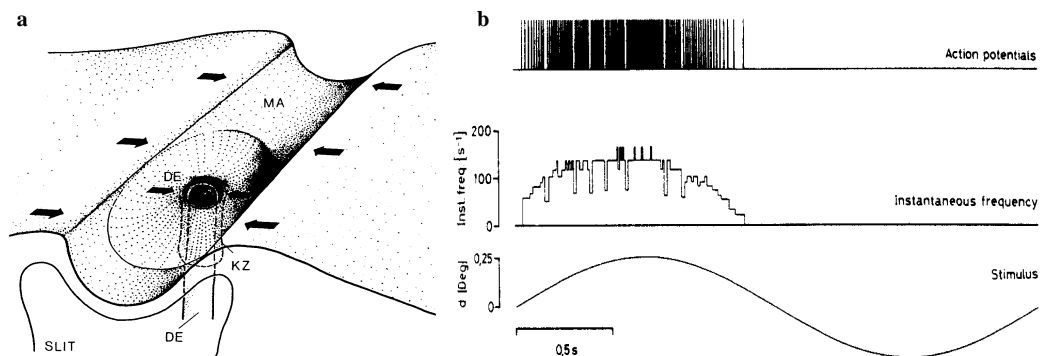


Abbildung 1.5: a Eine Kompression des Spalts (Pfeile) senkrecht zur Längsachse bewirkt eine Deformation der Dendritenspitze (DE), welche über den Koppelszylinder (KZ) mit der Außenmembran (MA) in Kontakt steht (aus Barth 1985 b). b Nur die positive Halbwelle des monofrequenten Stimulus ($f = 0.38 \text{ Hz}$) verursacht eine Kompression der Spalte und löst Aktionspotentiale aus (aus Bohnerberger 1981).

P-Wellen infolge ihrer höheren Ausbreitungsgeschwindigkeit deutlich früher eintreffen und eine überschwellige Auslenkung der Tarsushaare erkennbar größere Aktionspotentiale hervorruft (Abbildung 1.6 b). Bei geringer Amplitude, z.B. verursacht durch die Bewegung einer Grille in 20 cm Entfernung oder durch den „Aufprall“ eines einzelnen Sandkorns, sind nur die „kleinen“ Spikes der BCSS zu beobachten.

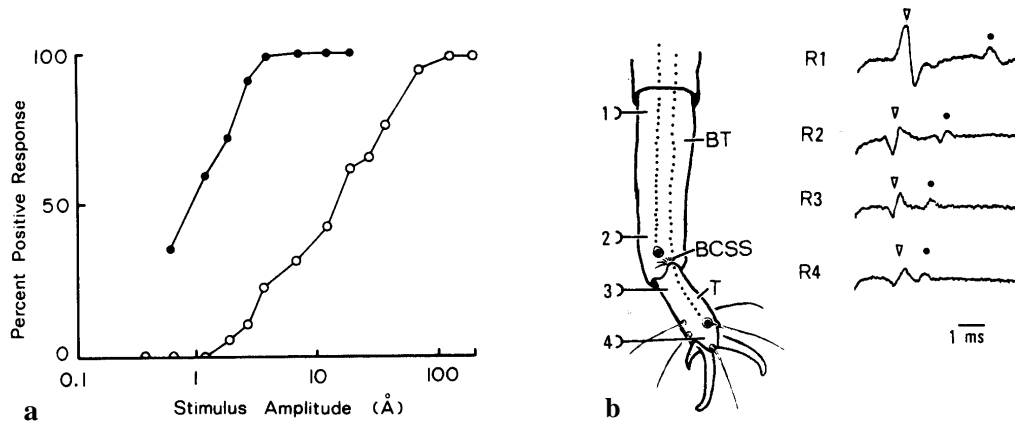


Abbildung 1.6: Empfindlichkeit der mechano-elektrischen Wandlung im BCSS und an den Tarsushaaren: **a** Stimulierung durch Pulse von 0.1 ms Dauer mit Hilfe eines Piezowandlers. Aufgetragen ist der Prozentsatz von Versuchen, die innerhalb von 20 ms ein Aktionspotential bewirkt haben. Die Spaltsinnesorgane (●) reagieren schon auf eine Stimulusamplitude von ca. 1 Å, die Tarsushaare (○) hingegen erst ab etwa 10 Å. **b** Extrazelluläre Ableitungen an den Positionen 1-4 des Tarsus (T) bzw. Basitarsus (BT) (links). Die entsprechenden Spannungsverläufe zeigen R1-R4. Die Aktionspotentiale der BCSS (markiert durch ●) unterscheiden sich deutlich von den größeren der Sinneszellen an den Tarsushaaren (▽) (aus Brownell und Farley 1979 a).

Jeder Spalt des BCSS wird, wie bei den Spaltsinnesorganen der Laufspinne *Cupiennius salei*, von einem Paar spindelförmiger, bipolarer Zellen innerviert, deren Soma einen Durchmesser von 20-30 μm und eine Länge von 40-50 μm aufweisen (Brownell 1979 a, vgl. Abbildung 1.7). In physiologischen Studien am lyraförmigen Spaltsinnesorgan VS3 (Bezeichnung nach Barth und Libera 1970) von *Cupiennius*, das sich in einer Vertiefung des mittleren (Patella-)Beinsegments befindet, konnten Seyfarth und French (1994) zeigen, dass die beiden Neuronen unterschiedliche Eigenschaften aufweisen. Wie in Abbildung 1.8 dargestellt, antwortet Zelltyp a auf Injektion eines Stromes mit stufenförmigen Verlauf mit einem einzelnen Aktionspotential, wohingegen Typ b (Bezeichnung gemäß Seyfarth und French 1994) einen langsam adaptierenden Spike-Burst zeigt. Phasenkopplung zu einem sinusförmigen Strom konnte für beide nachgewiesen werden.

Die elektrischen Signale des BCSS gelangen über die Beinnerven in das zentrale Nervensystem des Skorpions, wo eine Auswertung der codierten Information stattfindet.

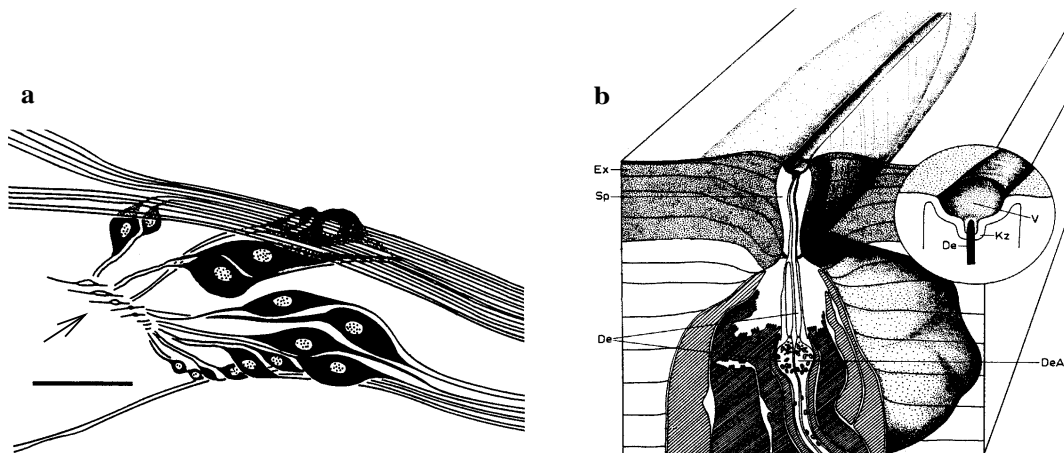


Abbildung 1.7: a Schematische Zeichnung des Spaltsinnesorgans VS3 von *Cupiennius*; jeder einzelne der 8 Spalte (Pfeil) wird von 2 spindelförmigen Zellen innerviert (aus Seyfarth und French 1994, Skalierungsbalken 20 µm), von denen allerdings nur eine in direktem dendritischen Kontakt mit dem Kopplungszyylinder (Kz) steht (b). Dies ist typisch für Spaltsinnesorgane von Spinnen und Skorpionen. De Dendrit, DeA mitochondrienreiche Anschwellung des Dendriten, Ex Exocuticula, Sp Spalt, V vertieftes Areal der Deckmembran (nach Barth 1972)

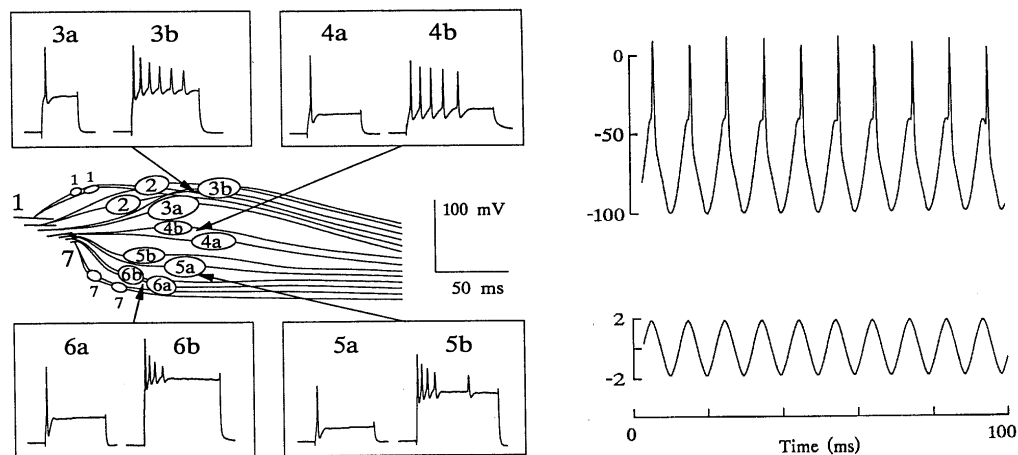


Abbildung 1.8: Unterschiedliches Verhalten der beiden, zu jedem Spalt gehörenden, spindelförmigen Zellen: **Links:** Auf einen intrazellulär injizierten Strompuls mit einer Amplitude von 5 nA reagiert Typ a mit einem einzelnen Aktionspotential, während Typ b eine Serie adaptierender Spikes erzeugt. Bei einem periodischen Stromverlauf von $f = 100$ Hz zeigen allerdings beide Typen phasengekoppelte Aktivität. **Rechts** ist dies für ein Neuron vom Typ a dargestellt (oben: Membranspannung in mV, unten: injizierter Strom in nA; aus Seyfarth und French 1994).

1.3 Neuroanatomie der Arachniden

Einen Überblick über die Nervensysteme der Skorpione und Spinnen, die beide zur Gruppe der Arachniden (Spinnentiere) gehören, geben Abbildungen 1.9 a und b. Trotz der engen Verwandtschaft erinnert nur noch das des Skorpions deutlich an das sogenannte Strickleiter-Nervensystem, wie man es z.B. bei Würmern vorfindet. Im vordersten Segment des Skorpions, dem Prosoma,

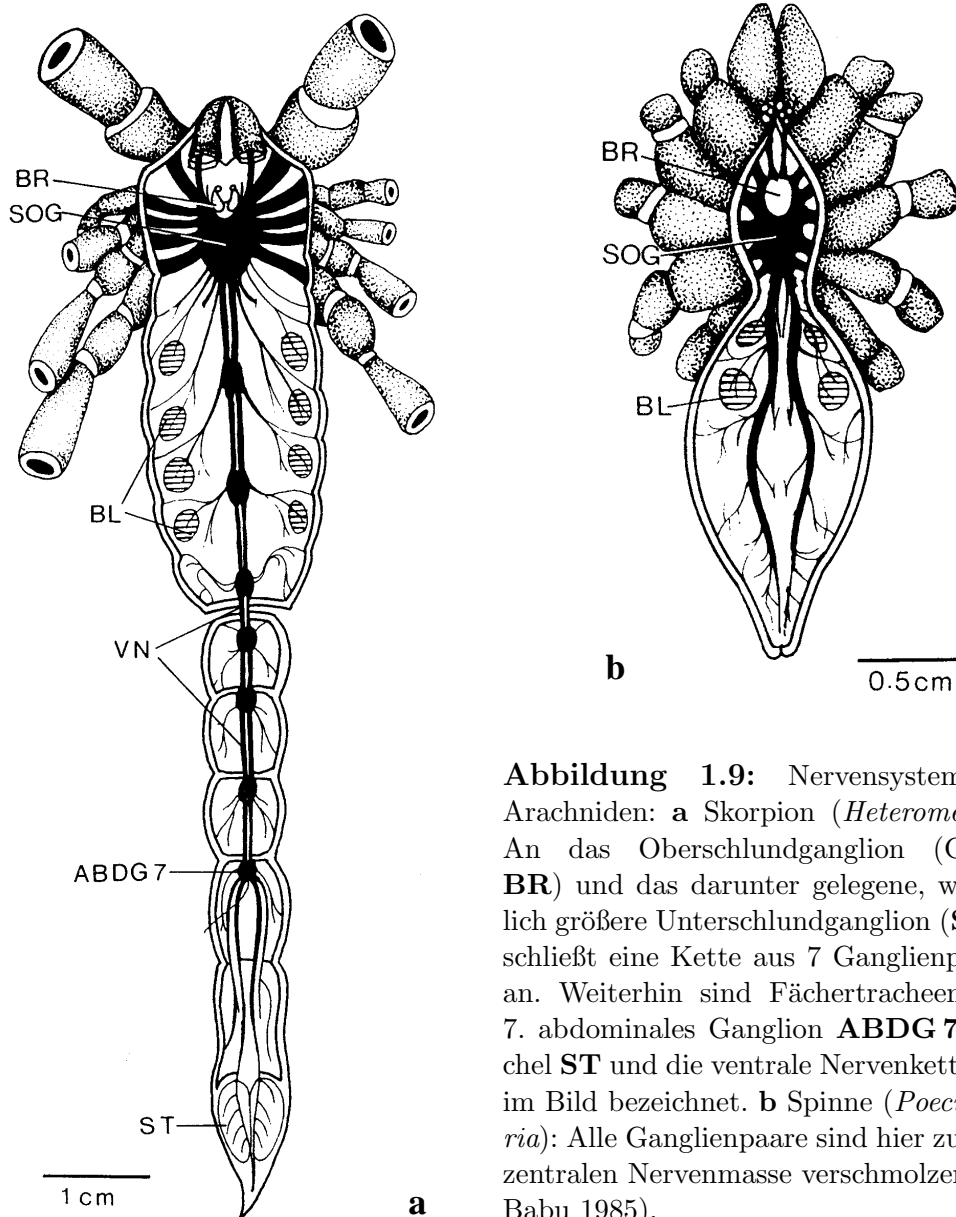


Abbildung 1.9: Nervensystem der Arachniden: **a** Skorpion (*Heterometrus*): An das Oberschlundganglion (Gehirn **BR**) und das darunter gelegene, wesentlich größere Unterschlundganglion (**SOG**) schließt eine Kette aus 7 Ganglienpaaren an. Weiterhin sind Fächertracheen **BL**, 7. abdominales Ganglion **ABDG 7**, Stachel **ST** und die ventrale Nervenketten **VN** im Bild bezeichnet. **b** Spinne (*Poecilotheria*): Alle Ganglienpaare sind hier zu einer zentralen Nervenmasse verschmolzen (aus Babu 1985).

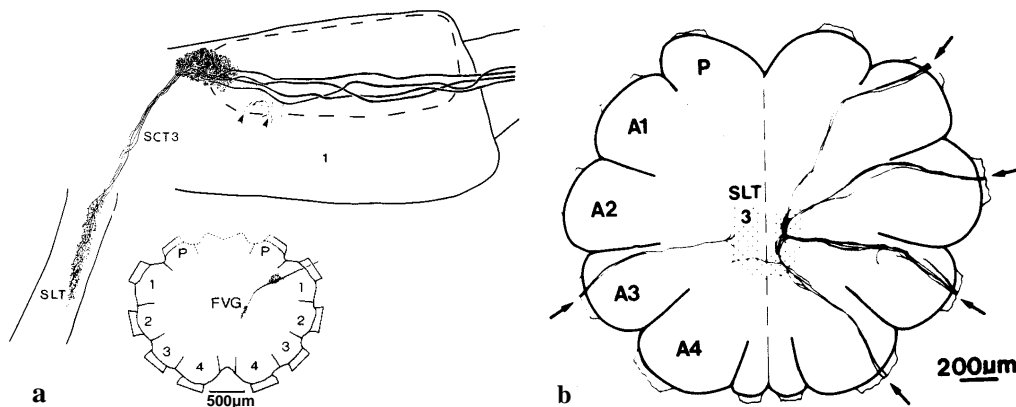


Abbildung 1.10: Sensorische Nervenfasern aus dem Metatarsalen Spaltsinnesorgan der Laufspinne *Cupiennius*: **a** (oben ist das 1. Segment aus dem unteren Teilbild vergrößert dargestellt) Die Axone weisen Verzweigungen im jeweiligen Beinganglion auf (Pfeilspitzen) und enden im SLT (aus Gronenberg 1989). **b** Die U-förmige Struktur des SLT 3 (punktiert) erhält neuronalen Input aus den Spaltsinnesorganen aller 8 Beine (im Bild sind allerdings nur Fasern aus 5 Spaltsinnesorganen eingefärbt, aus Anton und Barth 1993). **A1-A4** Ort des Beinganglions 1-4, **FVG** Ort des verschmolzenen Ventralganglions, **P** Ort des Pedipalpenganglions, **SCT** sensorisches Nervenfaserbündel, **SLT** sensorischer Longitudinaltrakt.

befindet sich im ventralen Bereich das Unterschlundganglion (SOG SubOesophageal Ganglion), das durch Nervenstränge, welche den Schlund umgeben, mit dem sogenannten Gehirn bzw. Oberschlundganglion verbunden ist (Babu 1985).

Da kaum etwas über die Informationsverarbeitung der Signale aus den BCSS im SOG von *Paruroctonus* bzw. der Skorpione allgemein bekannt ist, beziehen sich die folgenden Daten auf die weit besser untersuchte, etwa Handteller-große Laufspinne *Cupiennius salei*. Diese hat ähnliche Lokalisierungsaufgaben zu bewältigen. So spinnt *Cupiennius* kein Netz, sondern fängt ihre Beute durch einen gezielten Drehsprung hauptsächlich nachts.

Die von dem metatarsalen lyraförmigen Spaltsinnesorgan (vergleichbar dem BCSS des Skorpions) ausgehenden Nervenimpulse gelangen über den Beinernv in das Unterschlundganglion, das von ca. 49000 Neuronen gebildet wird (Babu und Barth 1984). Die sensorischen Fasern weisen kurze Verzweigungen im jeweiligen Beinganglion auf und enden im sensorischen longitudinalen Trakt 3 (SLT 3, Bezeichnung nach Babu und Barth 1984), der eine ringförmige Struktur bildet (Abbildung 1.10). Somit konvergieren bereits im SLT 3 die Informationen aus den metatarsalen Spaltsinnesorganen aller 8 Beine.

Genaue neurophysiologische Kenntnisse über die weitere Signalverarbeitung liegen jedoch auch für *Cupiennius* nicht vor. Allerdings konnten im SOG mehrere Interneuronen identifiziert werden, die auf Stimulation der Spaltsinnesorgane einzelner oder mehrerer Beine reagieren (Gronenberg 1989, Friedel und Barth 1995).

Desweiteren ist die Tatsache erwähnenswert, dass in den SLTs auch Nervenbündel von anderen Sinnesorganen enden. Hierbei ist vor allem die somatotopische Anordnung bemerkenswert. Die sensorischen Fasern von Sinnesorganen, die sich an den analogen Stellen auf allen 8 Beinen befinden, konvergieren im selben Trakt (Anton und Barth 1993). Auch verlaufen in unmittelbarer Nachbarschaft der SLTs eine große Zahl von Motorfaserbündeln, was bei geeigneten synaptischen Kontakten eine schnelle motorische Antwort ermöglicht.

1.4 Verhaltensexperimente im Labor

Da *Paruroctonus mesaensis* nur bei Dunkelheit aktiv wird, ist es ein glücklicher Umstand, dass seine Oberhaut bei Bestrahlung mit UV-Licht deutlich grün ($\lambda \approx 500$ nm, Absorptionsmaximum bei $\lambda \approx 400$ nm) fluoresziert, ohne das Verhalten entscheidend zu beeinträchtigen (Brownell 1984, Brownell 1998). (Die Frage, ob und welche biologische Funktion die UV-Floureszenz hat, ist noch unbeantwortet).

Obwohl Skorpione im Terrarium kein natürliches Beutefang-Verhalten (wie oben beschrieben) zeigen, ist es dennoch möglich, ihre Fähigkeit zu untersuchen, einen Stimulus zu orten. Denn bei ausreichend starkem Reiz nimmt *Paruroctonus* eine Verteidigungsstellung ein, wobei er sich mit einer schnellen Drehung in Richtung des „Feindes“ orientiert (siehe Abbildung 1.11).

Brownell (1979, 1984) verwendete hierzu häufig einen etwa 1 mm dicken Holzstab, der in einer ca. 0.5 s dauernden Bewegung 1 cm in den Boden gesteckt wurde. In mehreren Experimenten konnte er zeigen, dass die untersuchten Tiere fähig waren, den Winkel des Stimulus unterhalb einer Entfernung von ca. 50 cm und seinen Abstand unterhalb von ca. 15 cm zu bestimmen (Abbildung 1.12). Da diese Ergebnisse nur auf Beobachtungen des Verhaltens beruhen, ist nicht auszuschliessen, dass *Paruroctonus* auch grössere Abstände richtig abschätzt, er aber die volle Distanz nicht auf einmal zurücklegen möchte. Ein möglicher Grund hierfür könnte sein, dass der Skorpion während seiner Bewegungen, welche eine relativ starke Stimulation der Sinnesorgane bewirken dürften, die Beute bzw. den Angreifer nicht mehr „hört“.

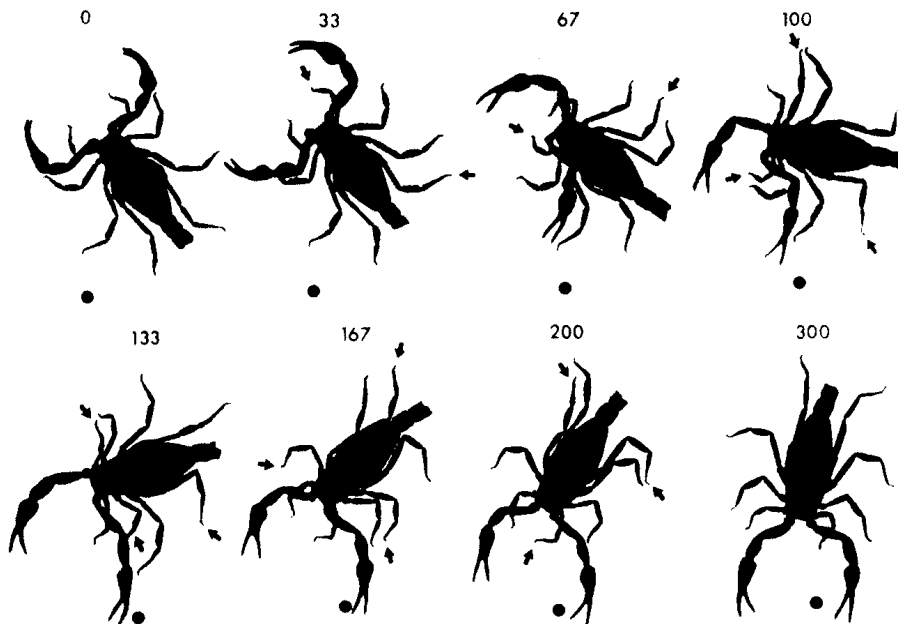


Abbildung 1.11: Abfolge von Bewegungen bei einer Drehung von *Paruroctonus*. Angegeben ist die Zeit in ms seit Beginn der Rotation; der Punkt symbolisiert den Ort des Stimulus; die Pfeile zeigen auf die Beine, deren Position sich ändert (aus Brownell und Farley 1979 c).

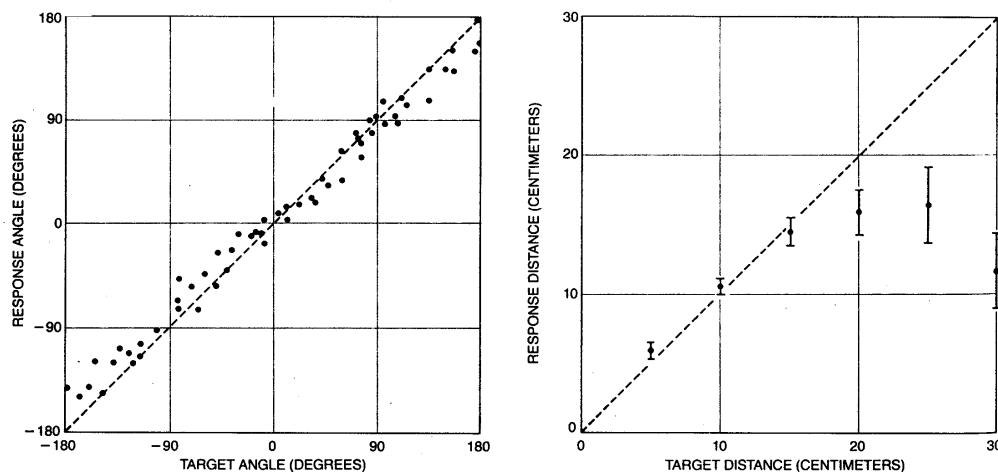


Abbildung 1.12: Stimuluslokalisation: **Links:** Der Drehwinkel des Skorpions entspricht ziemlich genau dem Winkel des Stimulus — ein in 8 – 10 cm Entfernung in den Boden gesteckter Stab. **Rechts:** Für Abstände unter 15 cm bewegt sich *Paruroctonus* bis zum Ort des Stimulus (aus Brownell 1984).

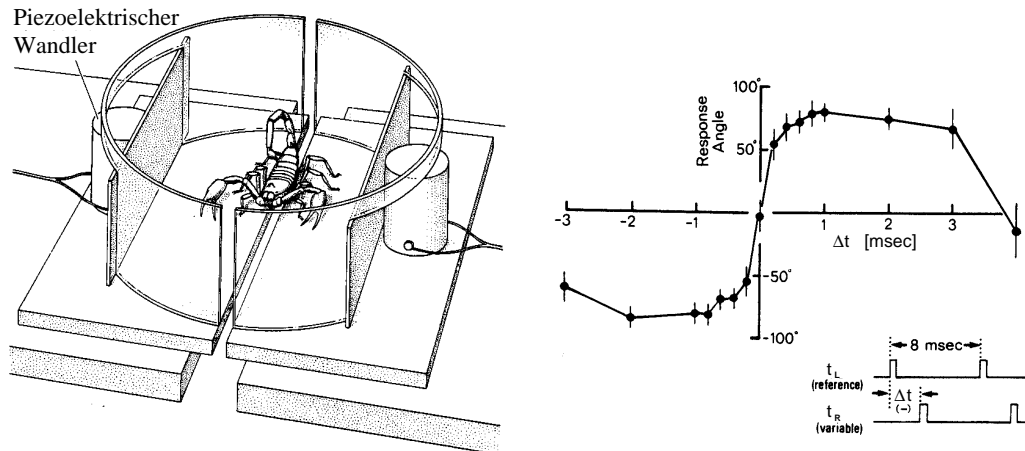


Abbildung 1.13: Links: Durch 2 Piezowandler, mit deren Hilfe Schwingungen auf die beiden akustisch entkoppelten Bodenplatten übertragen werden, können die BCSS an den linken und rechten Beinen unabhängig voneinander stimuliert werden (aus Brownell 1984). **Rechts:** *Paruroctonus* kann Zeitdifferenzen ab etwa 0.2 ms wahrnehmen und dreht sich in Richtung der zuerst stimulierten Seite. Im Experiment wurde eine Serie von Rechteckimpulsen von 0.5 ms Breite und 8 ms Abstand zeitversetzt um Δt auf die Wandler gegeben (aus Brownell und Farley 1979 b).

Von besonderer Wichtigkeit ist schließlich die Tatsache, dass zur Winkelbestimmung Laufzeitdifferenzen der Sandwellen zwischen den Beinen des Skorpions entscheidender sind als Intensitätsdifferenzen. Dies wurde durch Experimente belegt, in welchen die 4 Beine der linken und rechten Körperhälfte auf 2 verschiedenen, durch einen Luftspalt akustisch voneinander isolierten Bodenplatten standen, die somit einzeln zu Schwingungen angeregt werden konnten (Abbildung 1.13).

Paruroctonus orientiert sich nämlich immer in Richtung der zuerst stimulierten Platte — selbst bei geringerer Amplitude als auf der gegenüberliegenden Seite. Der von *Paruroctonus* sehr gut zu bestimmende Unterschied von $\Delta t = 1$ ms entspricht ziemlich genau der Zeit, die eine Rayleighwelle von 50 m/s benötigt, um von einem Bein zu dem etwa 5 cm entfernten, gegenüberliegenden zu gelangen.

Vor dem Hintergrund dieser Kenntnisse wird im nächsten Kapitel ein neuronales Modell entwickelt, das zur Klärung der Verhaltensleistungen von *Paruroctonus* beitragen soll.

Kapitel 2

Modell zur Beuteortung

In diesem Kapitel werden wir zeigen, wie es *Paruroctonus* gelingen kann, aus Laufzeitdifferenzen der Rayleighwellen zwischen seinen 8 Beinen den Winkel der Beute zu bestimmen. Hierfür wird ein neuronales Modell vorgeschlagen, das durch Zusammenwirken von Inhibition und Exzitation die Zeitcodierung des Stimuluswinkels in einen robusten Ratencode überträgt.

2.1 Vereinfachungen und Näherungen

Um die wesentlichen Aspekte der Modellbildung klarer darstellen zu können, werden im Folgenden verschiedene Vereinfachungen vorgenommen.

Anordnung der Beine

In der typischen „Lauerstellung“ bilden die Tarsen einen Kreis mit Durchmesser von ca. 5 cm, wobei sie den Boden bei den Winkeln $\pm 18^\circ$, $\pm 54^\circ$, $\pm 90^\circ$ und $\pm 140^\circ$ (relativ zu Körperachse und -zentrum) berühren (siehe Abbildung 2.1 und Fotografie auf Seite 3). Diese Anordnung der Beine approximieren wir für unser Modell durch eine Gleichverteilung, d.h. die 8 Tarsen kommen an den Winkeln

$$\gamma_k = 22.5^\circ + k 45^\circ, \quad k = 0, 1, \dots, 7 \quad (2.1)$$

zu liegen. In Abschnitt 3 werden wir diese Näherung aufgeben.

Die geringe Variation der Beinposition von etwa 5 mm selbst zwischen unterschiedlichen Individuen lässt vermuten, daß diese für eine genaue Stimuluslokalisation von Bedeutung ist. Für die Modellbildung gehen wir deshalb davon aus, dass die Beine sich immer in der beschriebenen (idealisierten) Standardposition befinden. Rückmeldungen über eine eventuell abweichende Stellung und damit verbundene Korrekturen finden keine Berücksichtigung.

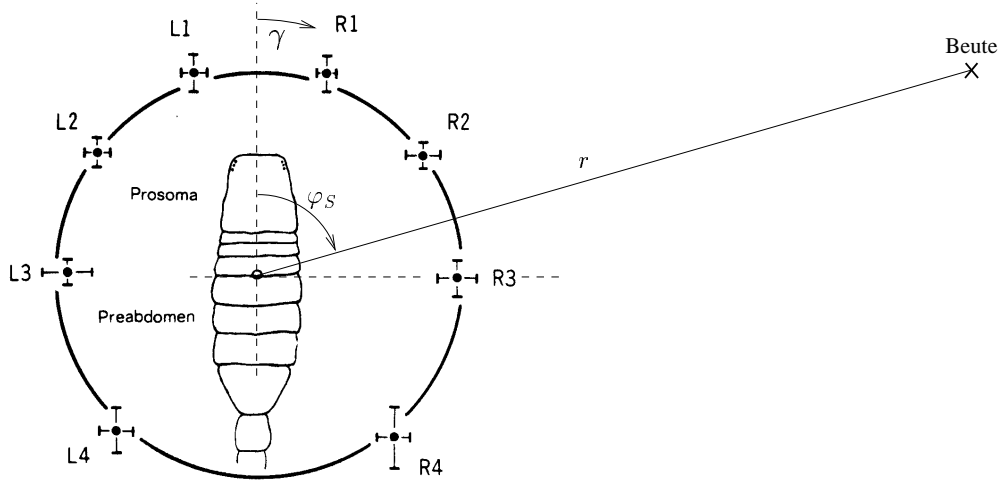


Abbildung 2.1: Die mittleren Positionen (●) der 8 Tarsen L1-L4 und R1-R4 liegen in etwa auf einem Kreis von ca. 5 cm Durchmesser mit Zentrum (○) auf der Körperachse (vertikale gestrichelte Linie). Horizontale und vertikale Balken kennzeichnen die Standardabweichung in den entsprechenden Richtungen. Die Werte wurden aus Photographien von 15 erwachsenen Tieren ermittelt. Der Ort der Beute bzw. des Stimulus wird durch Abstand r und Winkel φ_S beschrieben (aus Brownell und Farley 1979 b, modifiziert).

Laufzeitdifferenzen zwischen den Tarsen

Wir betrachten das Beutetier als punktförmige Quelle einer Rayleighwelle mit Abstand r vom Körperzentrum und Winkel φ_S bzgl. der Körperachse des Skorpions (Abbildung 2.1). Mit Hilfe des Cosinussatzes ergibt sich für die Differenz der Zeiten, an denen eine Wellenfront die Beine mit den Winkeln γ_k bzw. γ_l erreicht,

$$\Delta t(r, \varphi_S, \gamma_k, \gamma_l) = \frac{r}{v_R} \left[\sqrt{1 - 2\frac{R}{r} \cos(\varphi_S - \gamma_k) + \left(\frac{R}{r}\right)^2} - \sqrt{1 - 2\frac{R}{r} \cos(\varphi_S - \gamma_l) + \left(\frac{R}{r}\right)^2} \right] ; \quad (2.2)$$

$R \approx 2.5 \text{ cm}$ sei der Radius des von den Beinen gebildeten Kreises und v_R die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Rayleighwelle. Falls $\frac{R}{r} \ll 1$ kann (2.2) genähert werden als

$$\Delta t(\varphi_S, \gamma_k, \gamma_l) \approx \frac{R}{v_R} \left[\cos(\varphi_S - \gamma_l) - \cos(\varphi_S - \gamma_k) \right] \quad (2.3)$$

$$= -\Delta t_0 \sin\left(\frac{\gamma_l + \gamma_k}{2} - \varphi_S\right) \sin\left(\frac{\gamma_l - \gamma_k}{2}\right) , \quad (2.4)$$

wobei wir $\Delta t_0 := \frac{2R}{v_R}$ gesetzt haben. Dies entspricht einer Approximation der vom Ort (r, φ_S) ausgehenden Kugelwelle durch eine ebene Welle mit Einfallswinkel φ_S .

Bei einer Geschwindigkeit von $v_R \approx 50 \text{ m/s} = 5 \text{ cm/ms}$ trifft eine Wellenfront maximal $\Delta t_0 \approx 1 \text{ ms}$ früher oder später an einem Bein relativ zum etwa 5 cm entfernten, gegenüberliegenden ein, d.h.

$$\Delta t \in [-\Delta t_0, \Delta t_0] \approx [-1 \text{ ms}, 1 \text{ ms}] \quad . \quad (2.5)$$

Spaltsinnesorgane

In diesem einfachen Modell lassen wir die Komplexität des BCSS, das aus mehreren Spalten unterschiedlicher Orientierung, Länge und Empfindlichkeit besteht, unberücksichtigt. Wir betrachten es lediglich als einen mechano-elektrischen Wandler, der transversale Auslenkungen des Tarsus in Aktionspotentiale umsetzt.

2.2 Auswertung von Laufzeitdifferenzen

Wie anhand von Gleichung (2.4) deutlich wird, ermöglicht eine Bestimmung der Laufzeitdifferenzen die Ermittlung des Stimuluswinkels φ_S .

Für eine neuronale Realisierung schlagen wir in Anlehnung an Brownell und Farley (1979 b) eine einfache Verschaltung im SOG des Skorpions vor, wie sie in Abbildung 2.2 dargestellt ist: Jedem Bein wird eine Nervenzelle zugeordnet, welche von dessen BCSS mit exzitatorischem Input versorgt wird, während sie durch die Aktivität der sensorischen Neuronen im Spaltsinnesorgan des gegenüberliegenden Beines inhibiert wird. Durch die gewählte Anordnung wird der größtmögliche Bereich für Laufzeitdifferenzen (2.5) einer neuronalen Auswertung zugänglich.

Um zu verstehen, wie die beschriebene „Verdrahtung“ zu einer stimulus-abhängigen neuronalen Aktivität führen kann, betrachten wir exemplarisch die Nervenzelle, die vom BCSS des 2. linken Beines erregt werden kann. Δt ist dann die Zeit, welche ein einzelnes Amplitudenmaximum der Rayleighwelle benötigt, um vom gegenüberliegenden Bein R3 mit Winkel $\gamma_2 = 112.5^\circ$ zur Position L2 ($\gamma_6 = -67.5^\circ$) zu gelangen. Für den Extremfall $\Delta t = -\Delta t_0$, d.h. Stimuluswinkel $\varphi_S = \gamma_2$, nehmen wir an, dass die frühzeitige Inhibition die Wahrscheinlichkeit eines Aktionspotentials auf ein Minimum reduziert. Im Gegensatz dazu soll für $\Delta t = \Delta t_0$ ($\varphi_S = \gamma_6$) das Neuron aufgrund der zuerst erfolgenden Exzitation mit maximaler Wahrscheinlichkeit feuern. Für die „Feuerwahrscheinlichkeit je Amplitudenmaximum“ P_F setzen wir — auch

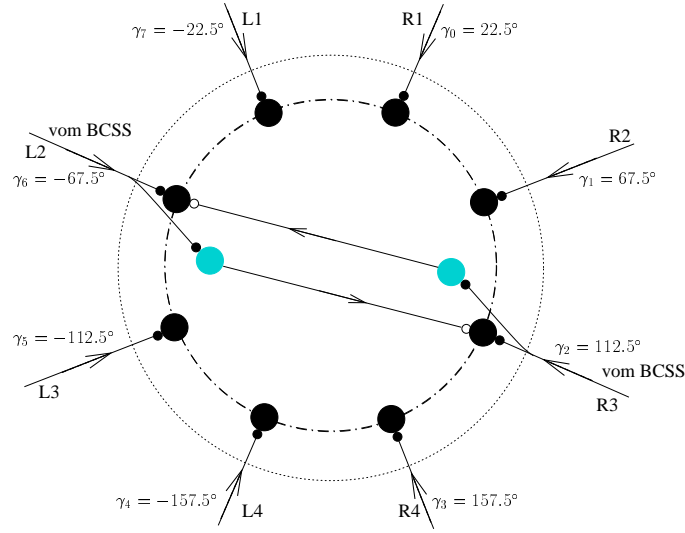


Abbildung 2.2: Schematisches Schaltbild zur Auswertung von Laufzeitdifferenzen im SOG von *Paruroctonus*: Jedes der winkelcodierenden Neuronen (große schwarze Kreisflächen) erhält exzitatorischen Input aus dem zugeordneten BCSS und wird durch Signale vom gegenüberliegenden BCSS inhibiert (der Übersicht wegen ist dies nur für die beiden dem 2. linken bzw. 3. rechten Bein zugeordneten Nervenzellen eingezeichnet; graue Kreisflächen symbolisieren inhibitorische Interneuronen, • kennzeichnet eine exzitatorische Synapse, ○ eine inhibitorische Synapse).

um eine einfache analytische Beschreibung zu ermöglichen — eine lineare Abhängigkeit von Δt zwischen den beschriebenen Grenzfällen an (siehe Abbildung 2.3):

$$P_F(\Delta t) = P_{\max} - \frac{P_{\max} - P_{\min}}{2\Delta t_0}(\Delta t + \Delta t_0) \quad (2.6)$$

$$= \frac{P_{\max} + P_{\min}}{2} - \frac{P_{\max} - P_{\min}}{2\Delta t_0}\Delta t \quad (2.7)$$

Weitergehende Überlegungen zu einem realistischen Verlauf von der Feuerwahrscheinlichkeit — unter Berücksichtigung der Einflüsse von Stimuluseigenschaften und verschiedenen neuronalen Parametern — werden in Kapitel 5 angestellt. Die wesentlichen Resultate sind jedoch davon unabhängig.

Entscheidend für die neuronale Codierung der Laufzeitdifferenz und damit des Stimuluswinkels ist die Zahl der Spikes einer Nervenzelle in einem Zeitintervall χ . Dieses steht stellvertretend für die Stimulusdauer bzw. das Zeitintervall, das *Paruroctonus* benötigt, um den Ort der Beute zu bestimmen, und sollte daher in einem biologisch sinnvollen Bereich von etwa 50 – 500 ms liegen. Für die erwartete Zahl der Aktionspotentiale in χ schreiben

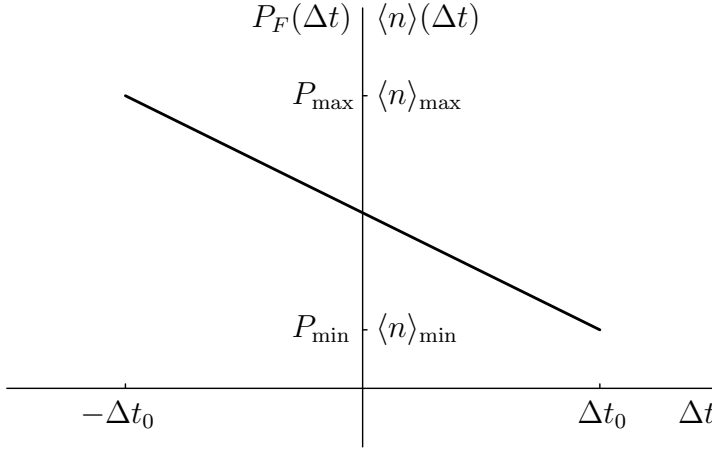


Abbildung 2.3: Feuerwahrscheinlichkeit $P_F(\Delta t)$ bzw. erwartete Zahl der Spikes $\langle n \rangle(\Delta t)$ des Modells: Wir postulieren eine lineare Abhängigkeit von der Laufzeitdifferenz $\Delta t \in [-\Delta t_0, \Delta t_0]$ der Rayleighwelle zwischen gegenüberliegenden Beinen ($\Delta t_0 := \frac{2R}{v_R} \approx 1 \text{ ms}$).

wir analog zu Gleichung (2.7),

$$\langle n \rangle(\Delta t) = \frac{\langle n \rangle_{\max} + \langle n \rangle_{\min}}{2} - \frac{\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min}}{2\Delta t_0} \Delta t \quad . \quad (2.8)$$

$\langle n \rangle_{\max} = \langle n \rangle(-\Delta t_0)$ bzw. $\langle n \rangle_{\min} = \langle n \rangle(\Delta t_0)$ ist dabei die maximale bzw. minimale (mittlere) Spikezahl. Da die Feuerrate ν durch $\langle n \rangle = \chi \nu$ unmittelbar mit der erwarteten Zahl der Spikes verknüpft ist, bezeichnen wir im Folgenden auch den Verlauf von $\langle n \rangle$ in Abhängigkeit von Δt bzw. φ_S (siehe nächster Abschnitt) als Tuningkurve. Diese gibt also die Aktivität der Neuronen als Funktion von Δt bzw. φ_S an. Desweiteren führen wir die relative Größe η ein,

$$\eta := \frac{\langle n \rangle}{\langle n \rangle_{\max}} = \frac{P_F}{P_{\max}} = \frac{1 + \eta_{\min}}{2} - \frac{1 - \eta_{\min}}{2\Delta t_0} \Delta t \in [\eta_{\min}, 1] \quad , \quad (2.9)$$

wobei

$$\eta_{\min} := \frac{\langle n \rangle_{\min}}{\langle n \rangle_{\max}} = \frac{P_{\min}}{P_{\max}} \quad (2.10)$$

für das Verhältnis von minimalem zu maximalem Wert der neuronalen Aktivität und damit der Tuningkurve steht.

Bemerkungen

1. Damit die Zeitdifferenzen, mit denen Amplitudenmaxima der Rayleighwelle gegenüberliegende Tarsen auslenken, gemäß dem beschriebenen Modell ausgewertet werden können, müssen die „neuronalen Laufzeiten“ entsprechend angepasst sein. Dies könnte z.B. durch eine geeignete Variation der Myelinhülle, welche die Axone umgibt, erreicht

werden, so dass längere Signalwege durch eine schnellere Leitungsgeschwindigkeit kompensiert werden, und/oder durch eine entsprechende Lernregel, die im Laufe der Entwicklung des Skorpions aus einer Vielzahl von synaptischen Kontakten die passenden ausselektiert (siehe Gerstner et al. 1996). Auch eine bereits genetisch festgelegte, optimale „Verdrahtung“ ist nicht auszuschließen. Auf diese Problematik soll hier jedoch nicht weiter eingegangen werden, zumal keinerlei experimentelle Daten vorliegen.

2. Die Tatsache, dass die Tarsen auf einem Kreis liegen, ist keine notwendige Voraussetzung für die vorgeschlagene Auswertung von Laufzeitdifferenzen, erleichtert jedoch die mathematische Beschreibung.
3. Die Zahl von 8 winkelcodierenden Neuronen stellt lediglich eine untere Grenze dar. Es ist natürlich gut möglich, dass jedes Spaltsinnesorgan eine Vielzahl gleichartiger Nervenzellen mit Input versorgt. Z.B. wäre eine Verschaltung nach Abbildung 2.2 für jeden einzelnen Spalt der BCSS denkbar.

2.3 Codierung des Stimuluswinkels

Setzen wir Δt aus (2.4) in (2.7) bzw. (2.8) ein, so erhalten wir die Aktivität des k -ten Neurons ($k = 0, 1, \dots, 7$) in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel,

$$\langle n_k \rangle(\varphi_S) := \langle n \rangle(\Delta t(\varphi_S, \gamma_k, \gamma_k + 180^\circ)) = a + b \cos(\gamma_k - \varphi_S) \quad (2.11)$$

$$\eta_k(\varphi_S) := \eta(\Delta t(\varphi_S, \gamma_k, \gamma_k + 180^\circ)) = \alpha + \beta \cos(\gamma_k - \varphi_S) \quad (2.12)$$

mit

$$a := \frac{\langle n \rangle_{\max} + \langle n \rangle_{\min}}{2} \quad b := \frac{\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min}}{2} \quad (2.13)$$

$$\alpha := \frac{1 + \eta_{\min}}{2} \quad \beta := \frac{1 - \eta_{\min}}{2} \quad (2.14)$$

Hierbei haben wir gleichartige Nervenzellen vorausgesetzt, die folglich identische Tuningkurven $\langle n \rangle(\Delta t)$ besitzen. Abbildung 2.4 zeigt den Graph von $\langle n_2 \rangle(\varphi_S)$.

Der Stimuluswinkel ist also nach Gleichung (2.11) in der neuronalen Aktivität einer (kleinen) Population von 8 Nervenzellen codiert. Im Folgenden bezeichnen wir diese deshalb als winkelcodierende Neuronen. Nervenzellen, deren Aktivität, wie durch Gleichung (2.11) bzw. (2.12) beschrieben, cosinusförmig vom Stimuluswinkel abhängt, sind z.B. bei der Grille (Miller et al. 1991) oder dem Blutegel (Lewis und Kristan 1998) gefunden worden.

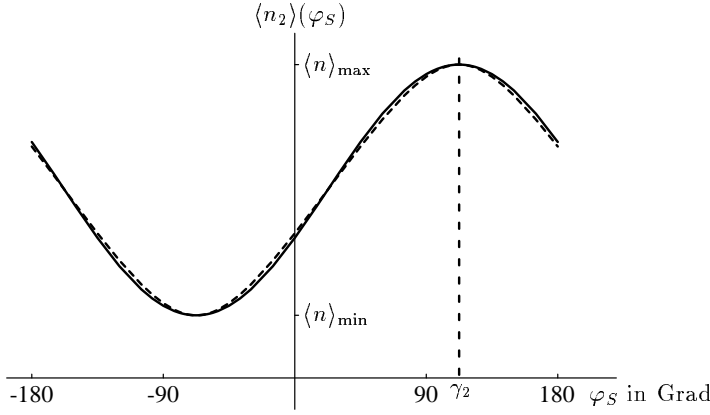


Abbildung 2.4: Tuningkurve $\langle n_2 \rangle(\varphi_S)$ des zum 3. rechten Bein gehörigen Neurons nach (2.11); die gestrichelte Kurve zeigt $\langle n \rangle(\Delta t(r = 5 \text{ cm}, \varphi_S, \gamma_2, \gamma_2 + 180^\circ))$, wobei für Δt die „Kugelwellen“-Gleichung (2.2) verwendet wurde. Wie man sieht, ist die Näherung durch eine ebene Welle unproblematisch (für $r = 8 \text{ cm}$ sind die Graphen in der gegebenen Auflösung bereits nicht mehr zu unterscheiden). Die mittlere Zahl der Spikes hat ihr Maximum für $\varphi_S = \gamma_2 = 112.5^\circ$.

2.4 Modellierung defekter BCSS

Durch geeignete Manipulation der BCSS, z.B. durch Setzen einer dünnen Nadel, ist es möglich, einzelne Beine gezielt „auszuschalten“, so daß dem ZNS des Skorpions keine Information über die entsprechenden Winkelbereiche vorliegt. In diesem Fall zeigt *Paruroctonus* (mit der Zahl zerstörter Spaltsinnesorgane zunehmende) Probleme bei der Stimulusortung.

Die Auswirkungen eines defekten BCSS berücksichtigen wir in unserem Modellansatz folgendermaßen:

1. Falls ein BCSS defekt ist, erhält die zugehörige winklocodierende Nervenzelle keinen exzitatorischen Input und feuert somit mit minimaler Rate (= spontane Aktivität). Um keine weitere Größe einführen zu müssen, setzen wir in diesem Fall für den Erwartungswert der Zahl der Spikes $\langle n_k \rangle(\varphi_S) = \langle n \rangle_{\min} = a - b$ bzw. $\eta_k(\varphi_S) = \eta_{\min} = \alpha - \beta$ an.
2. Falls nur das einer Nervenzelle gegenüberliegende Spaltsinnesorgan zerstört ist und deshalb inhibitorische postsynaptische Potentiale ausbleiben, feuert das Neuron bei jeder Auslenkung des Tarsus, unabhängig vom Stimuluswinkel. Dies beschreiben wir deshalb durch $\langle n_k \rangle(\varphi_S) = \langle n \rangle_{\max} = a + b$ bzw. $\eta_k(\varphi_S) = \alpha + \beta = 1$.

2.5 Populationsvektormethode

Um Aussagen des Modells mit dem Verhalten von *Paruroctonus* vergleichen zu können, ist es nötig, die in der Neuronenpopulation enthaltenen Information zu extrahieren.

Ein bewährtes und biologisch plausibles Verfahren ist hierbei die Berechnung codierter Größen mit Hilfe des Populationsvektors (z.B. Georgopoulos et al. 1986, Salinas und Abbot 1994). Im Anhang A werden wir alternativ die Maximum-Likelihood-Methode untersuchen, deren Anwendung jedoch einige Schwierigkeiten mit sich bringt.

2.5.1 Decodierung des Stimuluswinkels

Beim Populationsvektor-Verfahren nimmt man an, dass jedes der beteiligten Neuronen mit seiner Spikezahl n_k für seinen Vorzugsstimulus „stimmt“ (z.B. eine bestimmte Entfernung, Bewegungsrichtung, Orientierung etc.).

Im Falle der Winkelbestimmung beim Sandskorpion soll nun jede der $N = 8$ postulierten Nervenzellen für den Winkel $\varphi_k = \gamma_k$, genauer, die Richtung votieren, die durch die Position des Beines bestimmt wird, von dessen BCSS sie exzitatorischen Input erhält. Der in der Population codierte Winkel φ ergibt sich durch Summation über alle Neuronen:

$$n e^{i\varphi} = \sum_{k=0}^{N-1} n_k e^{i\varphi_k} \quad \text{bzw.} \quad \varphi = \arg \left(\sum_{k=0}^{N-1} n_k e^{i\varphi_k} \right) . \quad (2.15)$$

Die komplexe Größe $n e^{i\varphi}$ wird dabei als Populationsvektor bezeichnet. Abbildung 2.5 veranschaulicht die Bestimmung von φ in der komplexen Ebene.

2.5.2 Erwartungswert des Winkels

Als zu erwartenden decodierten Winkel $\langle \varphi \rangle$ bei gegebenen Stimuluswinkel φ_S definieren wir (siehe auch B.2)

$$\langle \varphi \rangle(\varphi_S) := \arg \left(\sum_{k=0}^{N-1} \langle n_k \rangle(\varphi_S) e^{i\varphi_k} \right) , \quad (2.16)$$

wobei $\langle n_k \rangle$ der Mittelwert der Zahl der Spikes gemäß Gleichung (2.11) ist. Aus (2.16) folgt, dass der Wert von $\langle \varphi \rangle$ nur von der relativen Größe $\eta = \frac{\langle n \rangle}{\langle n \rangle_{\max}}$

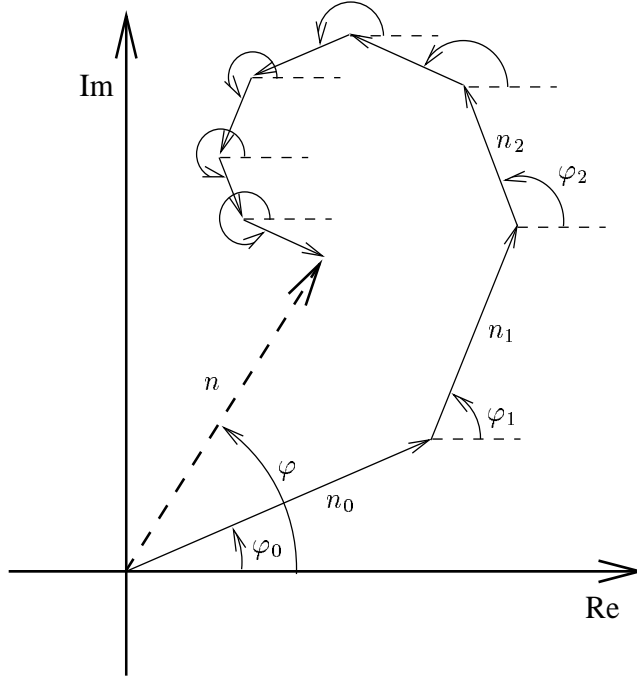


Abbildung 2.5: In der komplexen Ebene werden die Vorzugswinkel φ_k bzw. die durch φ_k gegebenen Vorzugsrichtungen der Neuronen mit der Spikezahl n_k gewichtet und vektoriell aufaddiert; φ ist dann der Winkel des Summen(= Populations)-vektors.

abhängt, die in (2.9) definiert worden ist, und wir somit

$$\langle \varphi \rangle = \arg \left(\langle n \rangle_{\max} \sum_{k=0}^{N-1} \eta_k(\varphi_S) e^{i\varphi_k} \right) \quad (2.17)$$

$$= \arg \left(\sum_{k=0}^{N-1} \eta_k(\varphi_S) e^{i\varphi_k} \right) \quad (2.18)$$

schreiben können.

Für gleichverteilte Winkel wie in Gleichung (2.1) und cosinusförmige Tuningkurven wie in (2.11) ist es möglich, den Erwartungswert $\langle \varphi \rangle$ explizit zu berechnen:

$$\langle \varphi \rangle(\varphi_S) \stackrel{(2.16)}{=} \arg \left(\sum_k \left(a + b \cos(\gamma_k - \varphi_S) \right) e^{i\gamma_k} \right) \quad (2.19)$$

$$= \arg \left(0 + b \frac{N}{2} (\cos \varphi_S + i \sin \varphi_S) \right) \quad (2.20)$$

$$= \varphi_S \quad (2.21)$$

Wie für eine sinnvolle Codierung erwartet, entspricht also $\langle \varphi \rangle$ dem Stimuluswinkel φ_S . Wegen (2.11) und $\varphi_k = \gamma_k$ ist die erwartete Spikezahl des k -ten Neurons genau dann maximal, wenn $\varphi_S = \varphi_k$ gilt (siehe Abbildung 2.4). Die $\{\varphi_k, k = 0, 1, \dots, N-1\}$ werden deshalb auch als Vorzugswinkel der Neuronen bezeichnet.

2.6 Vergleich mit Experimenten I

Nach diesen Betrachtungen ist es jetzt möglich, in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel φ_S den in der Neuronenpopulation codierten und mittels Gleichung (2.16) bzw. (2.18) extrahierten Winkel $\langle\varphi\rangle$ mit dem Rotationswinkel von *Paruroctonus* zu vergleichen.

In (Brownell und Farley 1979 a, b, c) und (Brownell 1984) wird letzterer folgendermaßen bestimmt (siehe Abbildung 2.6 B): Nach der Drehung des Skorpions wird eine Gerade ermittelt, die durch die Mitte der Spitzen der Pedipalpen, welche für das Ergreifen der Beute bzw. Attackieren des Feindes entscheidend sind, und durch das Körperzentrum verläuft. Der Winkel zwischen dieser und der Körperachse im Ausgangszustand ergibt dann den Rotationswinkel. Allerdings soll darauf hingewiesen werden, dass *Paruroctonus* keine reine Rotationsbewegung vollzieht, wie in Abbildung 1.11 z.B. durch

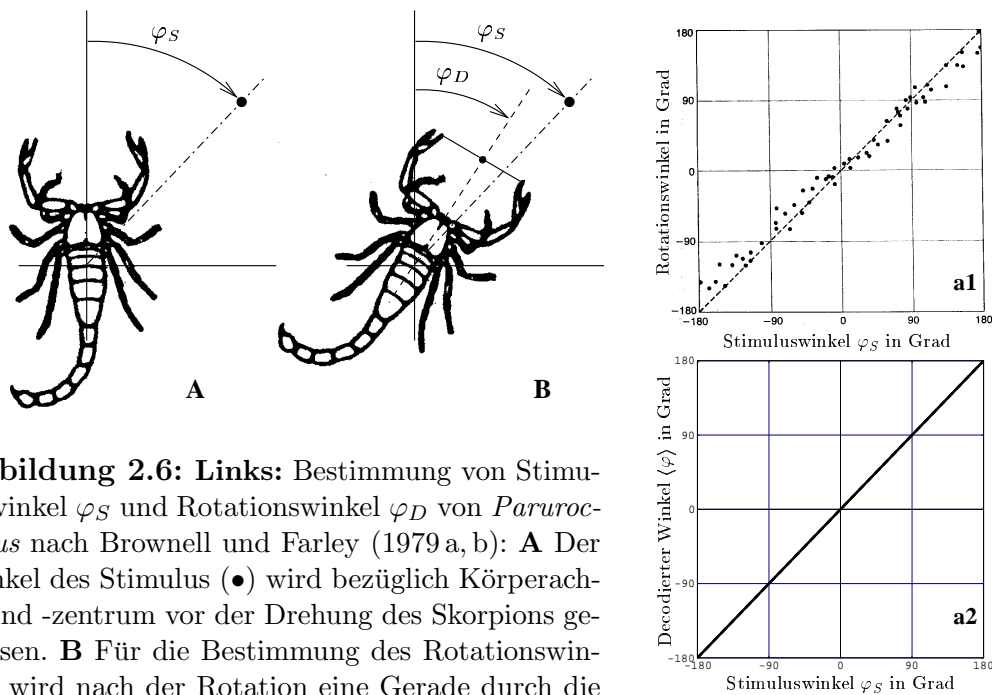


Abbildung 2.6: Links: Bestimmung von Stimuluswinkel φ_S und Rotationswinkel φ_D von *Paruroctonus* nach Brownell und Farley (1979 a, b): **A** Der Winkel des Stimulus (•) wird bezüglich Körperachse und -zentrum vor der Drehung des Skorpions gemessen. **B** Für die Bestimmung des Rotationswinkels wird nach der Rotation eine Gerade durch die Mitte der Pedipalpen und dem Körperzentrum ermittelt. Deren Winkel mit der Körperachse im Ausgangszustand ergibt φ_D . **Rechts:** Vergleich des beobachteten Rotationswinkels von *Paruroctonus* (**oben**, aus Brownell 1984) mit dem nach Gleichung (2.16) bzw. (2.18) ermittelten Erwartungswert $\langle\varphi\rangle$ (**unten**) in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel φ_S . Im Gegensatz zu den Abbildungen 2.7 und 2.8 sind die BCSS an allen Beinen intakt, so dass der Drehwinkel dem Stimuluswinkel entspricht.

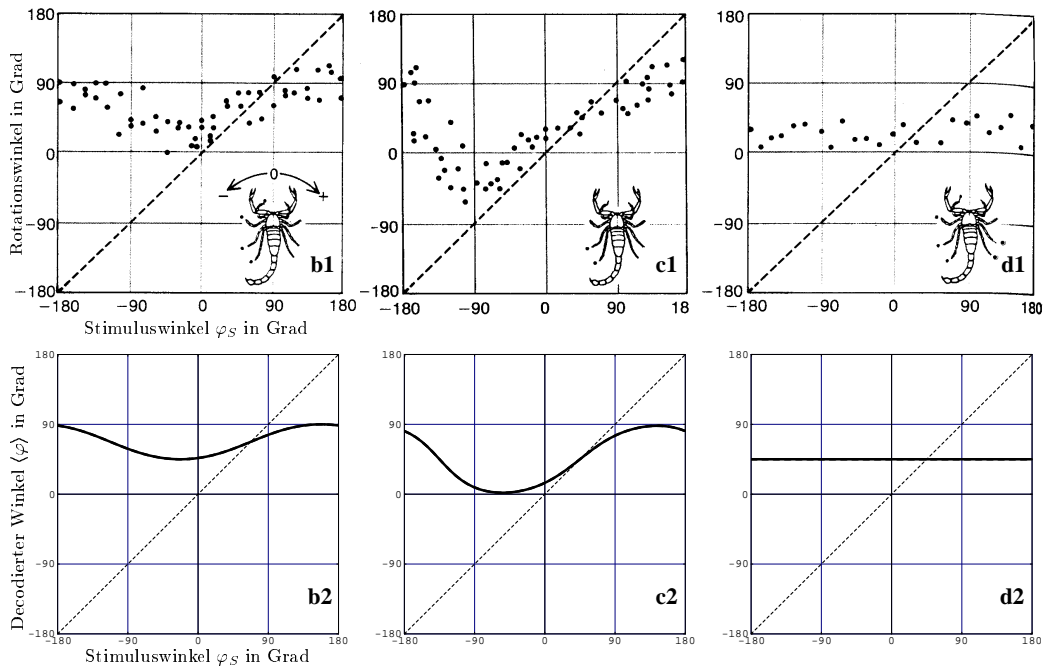


Abbildung 2.7: Vergleich des beobachteten Rotationswinkels von *Paruroctonus* (b1-d1, aus Brownell 1984) mit dem Erwartungswert des decodierten Winkels $\langle \varphi \rangle$ (b2-d2) für verschiedene Kombinationen zerstörter BCSS. Diese sind in den schematischen Skorpiondarstellungen durch Punkte markiert. Intakte Spaltsinnesorgane sind folglich an den Beinen L1, R1-R4 (b); L1, L2, R1-R4 (c) und R1, R2 (d). Für die jeweils dünn gestrichelte Linie gilt $\langle \varphi \rangle = \varphi_S$.

Vergleich der Körperpositionen relativ zum Stimulus bei 0 ms und 133 ms erkennbar ist.

Vergleiche mit Experimenten, bei denen die Reaktion von *Paruroctonus* für verschiedene Kombinationen intakter Spaltsinnesorgane untersucht wird, zeigen die Abbildungen 2.6 a, 2.7 und 2.8.

Diskussion

In den Abbildungen 2.6 a, 2.7 b, d und 2.8 f ist eine qualitativ gute Übereinstimmung von Experiment und Theorie erkennbar.

Für den Fall der Zerstörung aller linksseitigen Spaltsinnesorgane (Abbildung 2.8 g) zeigen jedoch die Modellberechnungen im Gegensatz zum beobachteten Drehwinkel des Skorpions keine Abhängigkeit vom Stimuluswinkel. Dies liegt darin begründet, dass die winkelcodierenden Neuronen der rechten Körperhälfte zwar von „ihren“ BCSS exzitatorischen Input erhalten, sie je-

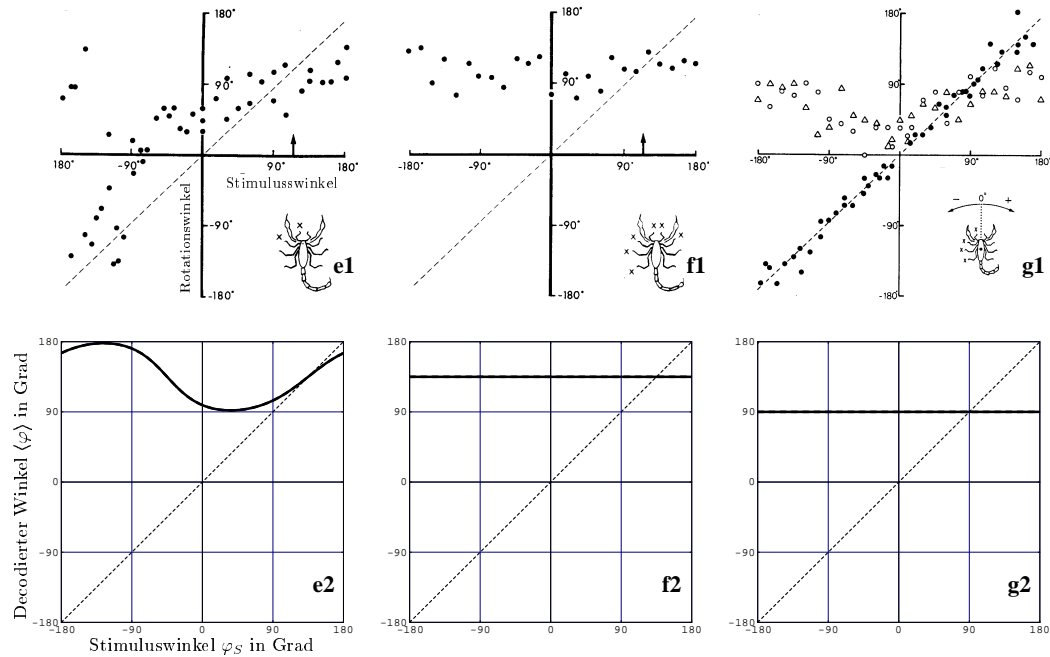


Abbildung 2.8: Wie Abbildung 2.7, jedoch mit intakten Spaltsinnesorganen an den Beinen L3, L4, R1-R4 (**e**, aus Brownell und Farley 1979 c); R3, R4 (**f**, aus Brownell und Farley 1979 c); R1-R4 (**g**, die Kreise und Dreiecke kennzeichnen unterschiedliche Versuchstiere, die Punkte entsprechen dem Zustand völlig intakter BCSS, siehe Bild 2.6; aus Brownell und Farley 1979 b). Zerstörte BCSS sind durch Kreuze markiert.

doch nicht inhibiert werden und folglich nach Abschnitt 2.4 Punkt 2 immer mit maximaler Rate feuern. Die noch deutlichere Abweichung in Abbildung 2.8 e für negative Stimuluswinkel ist ebenfalls mit eine Folge fehlender Inhibition der den defekten BCSS gegenüberliegenden Nervenzellen an den Beinen R3 und R4. Diese Neuronen „stimmen“ unabhängig von φ_S für die Winkel 112.5° bzw. 157.5°.

Wir versuchen deshalb im nächsten Abschnitt durch eine Erweiterung des „Schaltplans“ (Bild 2.2) das Modell zu verbessern.

2.7 Modellerweiterung: Dreifache Inhibition

Bereits in (Brownell und Farley 1979 b) wurde vorgeschlagen, dass ein BCSS inhibitorische Signale an 3 gegenüberliegende Beinsegmente sendet. In unserem Modell berücksichtigen wir das dadurch, dass nun jedes Neuron von 3 Spaltsinnesorganen inhibiert werden kann, wie in Abbildung 2.9 gezeigt.

Um die Beschreibung des Modells trotz der dreifachen Inhibition möglichst einfach zu halten, lassen wir Gleichungen (2.12) und (2.11) unverändert. Der Zeitpunkt der Inhibition wird also im Modell weiterhin durch das genau gegenüberliegende und somit durch das mittlere der 3 „inhibierenden“ Beine bestimmt. Ebenso lassen wir eine eventuell unterschiedliche Stärke der Inhibition infolge 1, 2 oder 3 funktionsfähiger Spaltsinnesorgane auf der Gegenseite unberücksichtigt.

Für den Fall vollständig intakter BCSS (Abbildung 2.6 rechts) ergibt sich folglich keine Veränderung. Bei den „Ausschallexperimenten“ wird jedoch diesmal ein Neuron nur dann keine Inhibition erfahren, wenn alle 3 gegenüberliegenden Spaltsinnesorgane defekt sind. Deshalb ändern wir Punkt 2 in Abschnitt 2.4 ab:

- 2'. $\langle n_k \rangle = \langle n \rangle_{\max} = a + b$ bzw. $\eta_k(\varphi_S) = \alpha + \beta = 1$, falls das zugehörige k -te BCSS intakt ist, aber **keines** der 3 gegenüberliegenden.

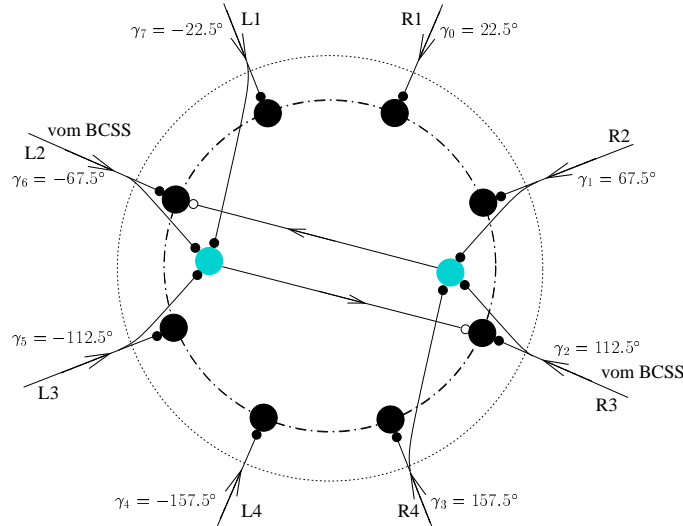


Abbildung 2.9: Erweitertes Schaltbild: Im Vergleich zu Bild 2.2 kann jetzt jedes der winkelcodierenden Neuronen durch Signale von den **3** gegenüberliegenden BCSS inhibiert werden. (der Übersicht wegen ist dies wiederum nur für die beiden dem 2. linken bzw. 3. rechten Bein zugeordneten Nervenzellen eingezeichnet).

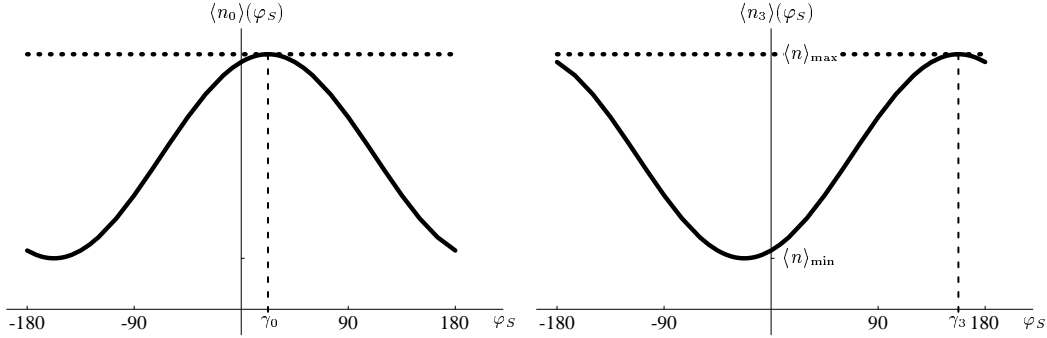


Abbildung 2.10: Veränderte Tuningkurven durch dreifache Inhibition: Für den Fall intakter BCSS an den Beinen R1-R4 sind die Tuningkurven $\langle n_0 \rangle(\varphi_S)$ (**links**) bzw. $\langle n_3 \rangle(\varphi_S)$ (**rechts**) der dem 1. bzw. 4. rechten Bein zugeordneten Neuronen geplottet. Für eine Verschaltung wie in Abbildung 2.2 erfahren die Neuronen keine Inhibition, da die gegenüberliegenden Spaltsinnesorgane an den Beinen L4 bzw. L1 defekt sind, und feuern demzufolge nach Abschnitt 2.4 Punkt 2 unabhängig vom Stimuluswinkel mit maximaler Rate (gepunktete Kurve links und rechts). Bei dreifacher Inhibition (Abbildung 2.9) hingegen erhalten die Neuronen inhibitorischen Input von den (intakten) BCSS an den Beinen R4 bzw. R1. Die durchgezogenen Kurven zeigen die daraus resultierenden, vom Stimuluswinkel abhängigen Tuningkurven.

2.8 Vergleich mit Experimenten II

Auch nach Berücksichtigung dreifacher Inhibition bleiben die Ergebnisse der Modellrechnungen für lediglich 2 funktionsfähige Spaltsinnesorgane an den Beinen R1, R2 bzw. R3, R4 (Abbildungen 2.7d und 2.8f) unverändert. Da die beiden zugeordneten Neuronen weiterhin nicht inhibiert werden, weisen sie eine vom Stimuluswinkel unabhängige Aktivität auf.

Wie Abbildung 2.11 zeigt, sind in den übrigen Fällen zum Teil deutliche Unterschiede auszumachen. Die Veränderungen in 2.11 g im Vergleich zu 2.8 g sind darauf zurückzuführen, dass jetzt die Neuronen des 1. und 4. rechten Beins Inhibition erfahren und damit eine vom Stimuluswinkel abhängige Aktivität zeigen: Für kleine Stimuluswinkel φ_S wird das dem Bein R1 zugeordnete Neuron, das für $\gamma_0 = 22.5^\circ$ „stimmt“, eine größere Zahl an Spikes produzieren als das zu Bein R4 (157.5°) gehörige, und umgekehrt für große Stimuluswinkel (siehe Abbildung 2.10). Dies führt nach Gleichung (2.16) zu kleineren Werten von $\langle \varphi \rangle$ für $|\varphi_S| < 90^\circ$ und zu größeren für $|\varphi_S| > 90^\circ$. Auch die deutlich bessere Übereinstimmung in Abbildung 2.11 e ist eine Folge zusätzlicher Inhibition, die nun im Gegensatz zu Abbildung 2.8 e alle winkelcodierenden Nervenzellen betrifft.

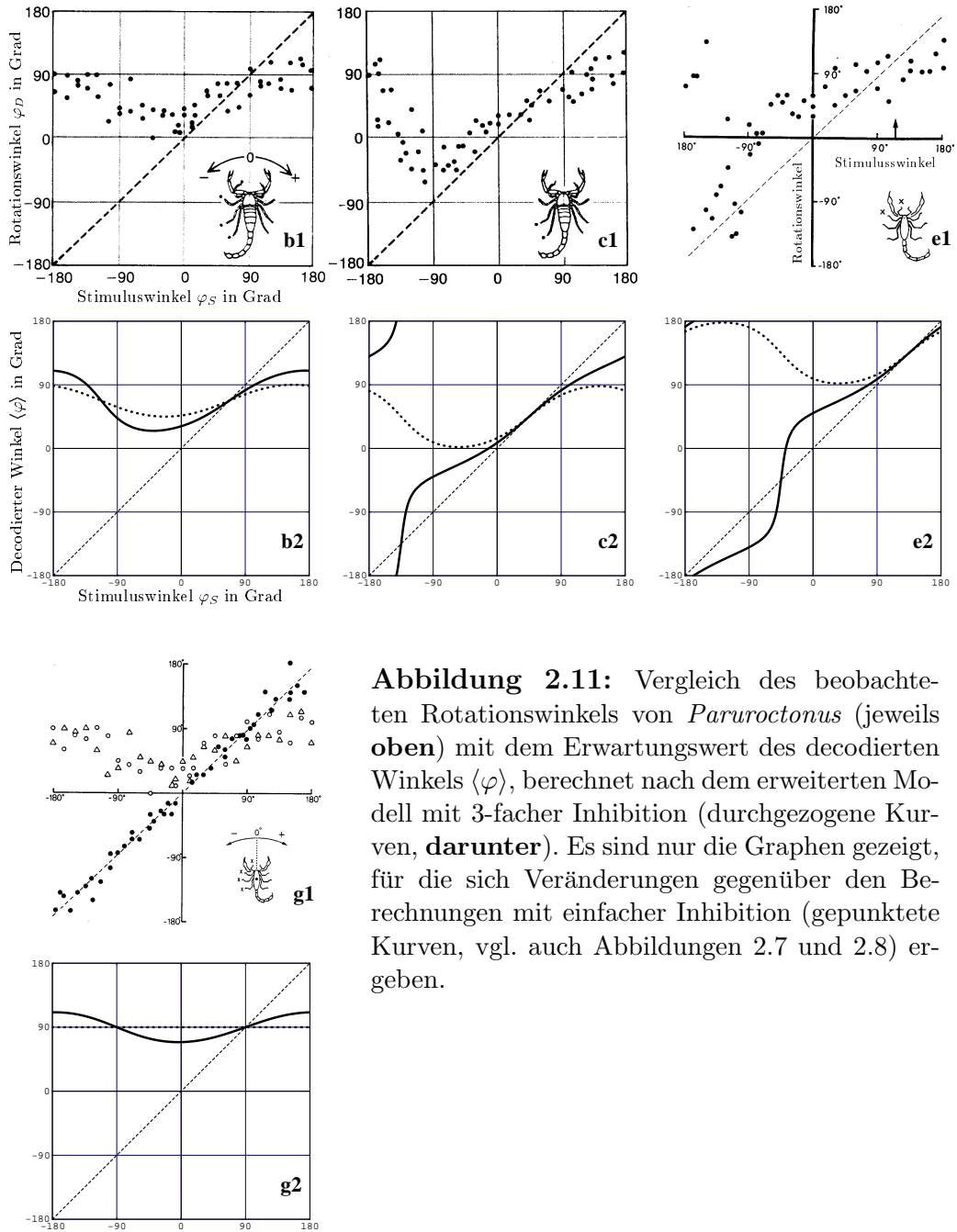


Abbildung 2.11: Vergleich des beobachteten Rotationswinkels von *Paruroctonus* (jeweils **oben**) mit dem Erwartungswert des decodierten Winkels $\langle \varphi \rangle$, berechnet nach dem erweiterten Modell mit 3-facher Inhibition (durchgezogene Kurven, **darunter**). Es sind nur die Graphen gezeigt, für die sich Veränderungen gegenüber den Berechnungen mit einfacher Inhibition (gepunktete Kurven, vgl. auch Abbildungen 2.7 und 2.8) ergeben.

Im Rahmen dieses einfachen Modells entspricht der decodierte Winkel $\langle \varphi \rangle$ dem Rotationswinkel von *Paruroctonus* erstaunlich gut — sofern wir einmal von Abbildung 2.11 c absehen. Wie sich im nächsten Kapitel herausstellen wird, können wir, indem wir die tatsächliche Anordnung der Beine berücksichtigen, auch für diesen Fall eine gute Übereinstimmung mit dem Experiment erreichen.

Kapitel 3

Realistische Anordnung der Beine

Bisher haben wir die Winkel, an denen die 8 Tarsen den Boden berühren, als äquidistant betrachtet, siehe Gleichung (2.1), was die Beschreibung der wesentlichen Aspekte des Modells erleichtert hat. In diesem Abschnitt werden wir die Bestimmung von $\langle \varphi \rangle$ mit der realistischen, ungleichmäßigen Verteilung der Beinwinkel (siehe Abbildung 2.1), d.h. $\gamma_0 = 18^\circ$, $\gamma_1 = 54^\circ$, $\gamma_2 = 90^\circ$, $\gamma_3 = 140^\circ$, $\gamma_4 = -140^\circ$, $\gamma_5 = -90^\circ$, $\gamma_6 = -54^\circ$ und $\gamma_7 = -18^\circ$, untersuchen. Für die mittlere Zahl der Spikes bzw. der Feuerwahrscheinlichkeit gilt in diesem Fall

$$\langle n_k \rangle(\varphi_S) = \langle n \rangle \left(\Delta t(\varphi_S, \gamma_k, \tilde{\gamma}_k) \right) \quad (3.1)$$

$$\stackrel{(2.4)}{=} a + b \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k + \gamma_k}{2} - \varphi_S\right) \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k - \gamma_k}{2}\right) \quad (3.2)$$

$$= a + \frac{b}{2} \left(\cos(\gamma_k - \varphi_S) - \cos(\tilde{\gamma}_k - \varphi_S) \right) \quad (3.3)$$

$$\eta_k(\varphi_S) := \eta \left(\Delta t(\varphi_S, \gamma_k, \tilde{\gamma}_k) \right) \quad (3.4)$$

$$\stackrel{(2.4)}{=} \alpha + \beta \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k + \gamma_k}{2} - \varphi_S\right) \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k - \gamma_k}{2}\right) \quad (3.5)$$

$$= \alpha + \frac{\beta}{2} \left(\cos(\gamma_k - \varphi_S) - \cos(\tilde{\gamma}_k - \varphi_S) \right) \quad (3.6)$$

Hierbei ist $\tilde{\gamma}_k := \gamma_{(k+4) \bmod 8}$ der Winkel des mittleren der 3 Beine, von denen BCSS das k -te winkeltcodierende Neuron inhibiert wird (nur für die in Kapitel 2 verwendeten Anordnung der Beine mit konstantem Winkelabstand gilt $\tilde{\gamma}_k = \gamma_k + 180^\circ$). a , b bzw. α , β sind die in (2.13) bzw. (2.14) definierten Größen.

Während es bei einer regelmäßigen Anordnung natürlich schien, für die Berechnung des Populationsvektors die Vorzugswinkel der Neuronen gleich den Winkeln der Beine zu setzen, also $\varphi_k = \gamma_k$, ist diese Eindeutigkeit nun nicht mehr gegeben.

3.1 Wahl der Vorzugswinkel

Weiterhin wollen wir davon ausgehen, dass die $\{\varphi_k\}$, für welche die winkelcodierenden Neuronen „votieren“, den Winkeln der zugehörigen Beine entsprechen. Allerdings ist unklar, wie der Bezugspunkt zu legen ist, von welchem aus die Vorzugswinkel zu bestimmen sind.

3.1.1 Körperzentrum als Koordinatenursprung

Zunächst bietet sich natürlich die Möglichkeit an, wie bisher das Körperzentrum (siehe Abbildungen 2.1 und 3.1) als Koordinatenursprung und damit $\varphi_k = \gamma_k$ zu wählen. Die Vorzugswinkel sind jedoch dann nicht mehr gleichverteilt, sondern liegen im vorderen Bereich ($|\varphi| \leq 90^\circ$) dichter. Dies führt bei der Berechnung von $\langle \varphi \rangle$ nach Gleichung (2.16) bzw. (2.18) zu deutlichen Abweichungen von $\langle \varphi \rangle = \varphi_S$ für Stimuluswinkel $|\varphi_S| \gtrsim 90^\circ$.

Wie im Abschnitt 3.2.1 gezeigt wird, kann dies durch eine stärkere Gewichtung der beiden Hinterbeine (R4, L4) kompensiert werden. Da jene einen etwa doppelt so großen Winkelbereich abdecken wie die vorderen 6 Beine, die im konstanten Abstand von 36° stehen, ist intuitiv verständlich, dass dies durch eine 2-fache Gewichtung erreicht werden kann.

3.1.2 Alternativer Koordinatenursprung

Jedes Bein soll zunächst gleich gewichtet werden. Um den Effekt der nichtgleichverteilten Beinwinkel abzumildern und eine gleichmäßigere Verteilung der Vorzugswinkel zu erreichen, verschieben wir den Bezugspunkt in Richtung Prosoma. Aus Symmetriegründen muss dieser weiterhin auf der Körperachse liegen. Wählen wir diese als Abszisse des Koordinatensystems, so erhält ein Punkt, der im ursprünglichen System durch

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \rho \cos \gamma \\ \rho \sin \gamma \end{pmatrix} \quad (3.7)$$

gegeben ist, die neuen Koordinaten

$$\begin{pmatrix} \rho' \cos \varphi \\ \rho' \sin \varphi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \rho \cos \gamma - d \\ \rho \sin \gamma \end{pmatrix} \quad (3.8)$$

Dabei sei d die Verschiebung des Koordinatenursprungs in (positive) x -Richtung.

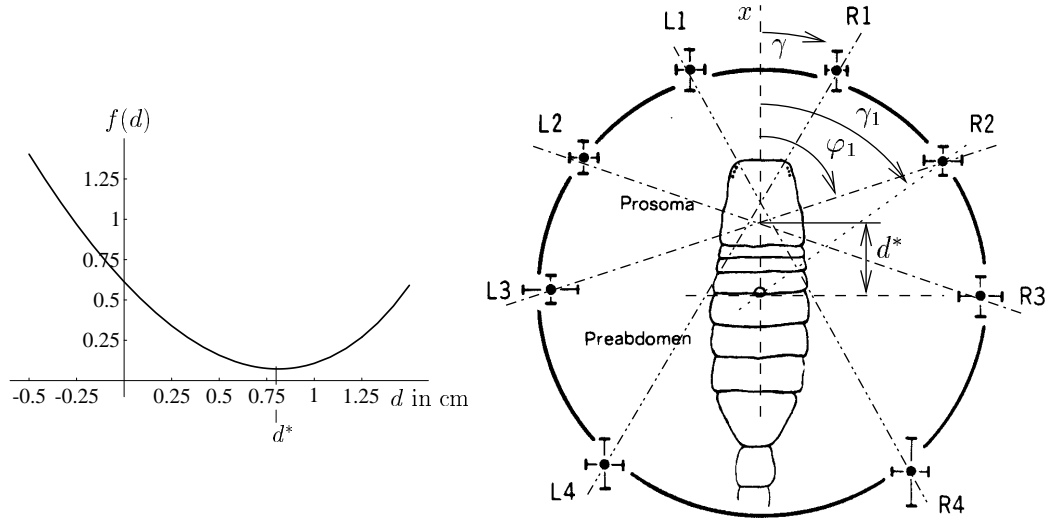


Abbildung 3.1: Links: Durch Minimieren der Funktion $f(d)$, die ein Maß für die Abweichung der Vorzugswinkel von der Gleichverteilung $\varphi_k = 22.5^\circ + k 45^\circ$ darstellt, erhalten wir eine Verschiebung des Koordinatenursprungs gegenüber dem Körperzentrum (\circ) um $d^* \approx 0.81$ cm. **Rechts:** Die mittels Gleichung (3.9) berechneten Vorzugswinkel $\{\varphi_k(d^*)\}$ weichen deutlich von den Winkeln der zugehörigen Beine $\{\gamma_k\}$ ab. Der neue Koordinatenursprung entspricht außerdem in etwa dem Punkt auf der Körperachse, von welchem aus das mittlere der 3 „inhibierenden Beine“ und das einer winkelcodierenden Nervenzelle zugeordnete Bein genau gegenüberliegen ($\varphi_{(k+4) \bmod 8} \approx \varphi_k + 180^\circ$).

Wir eliminieren ρ' aus (3.8) und setzen $\rho = R$. Für die Vorzugswinkel folgt dann bei gegebenem d ,

$$\cos \varphi_k(d) = \frac{\cos \gamma_k - \frac{d}{R}}{\sqrt{\left(\cos \gamma_k - \frac{d}{R}\right)^2 + \sin^2 \gamma_k}}, \quad (3.9)$$

wobei $R = 2.5$ cm den Radius des Kreises angibt, auf dem die Tarsen im Mittel liegen. Um eine möglichst gleichmäßige Verteilung der $\{\varphi_k\}$ zu erhalten, minimieren wir den quadratischen Abstand von der idealen Anordnung mit konstantem Winkelabstand, Gleichung (2.1). Das Minimum der Funktion

$$f(d) := \sum_{k=0}^7 \left| e^{i\varphi_k(d)} - e^{i(22.5^\circ + k 45^\circ)} \right|^2 \quad (3.10)$$

liegt bei $d^* \approx 0.81$ cm mit $f(d^*) \approx 0.07$. Wie man durch Vergleich der Abbildungen 3.1 und 1.9 a erkennt, befindet sich die entsprechende Stelle im SOG des Skorpions. Da gerade dort die Auswertung der Laufzeitdifferenzen

stattfinden soll, ist diese Wahl des Bezugspunkts für die Bestimmung der Vorzugswinkel auch aus neurobiologischer Sicht sinnvoll. Die entsprechenden Vorzugswinkel erhalten wir mit Hilfe von Gleichung (3.9),

$$\begin{aligned} \varphi_0 = 26.2^\circ, \quad \varphi_1 = 71.9^\circ, \quad \varphi_2 = 108.0^\circ, \quad \varphi_3 = 149.5^\circ, \\ \varphi_4 = -149.5^\circ, \quad \varphi_5 = -108.0^\circ, \quad \varphi_6 = -71.9^\circ, \quad \varphi_7 = -26.2^\circ \end{aligned} \quad (3.11)$$

Desweiteren liegen relativ zum neuen Koordinatenursprung $(d^*, 0)$ das einem winkelcodierenden Neuron zugehörige Bein und das mittlere der 3 „inhibierenden Beine“ ziemlich genau gegenüber (Abbildung 3.1). Dies hat zur Folge, dass die Vorzugswinkel (3.11) zusätzlich näherungsweise den Stimuluswinkeln $\varphi_S^{k, \max} \in \{\pm 29^\circ, \pm 72^\circ, \pm 108^\circ, \pm 151^\circ\}$ entsprechen, für welche nach Gleichung (3.2) die Aktivität der Neuronen ihren Maximalwert erreicht.

Bemerkung:

Bei der Wahl der $\{\varphi_k\} \neq \{\gamma_k\}$ müsste genau genommen der Stimuluswinkel auf ein um d verschobenes Koordinatensystem analog zu Gleichung (3.9) umgerechnet werden. Der anschließend berechnete mittlere Winkel $\langle \varphi \rangle$ sollte dann wiederum in das von Brownell und Farley gewählte Koordinatensystem rücktransformiert werden, mit dem Körperzentrum, das näherungsweise der Rotationsachse bei einer Drehung von *Paruroctonus* entspricht, als Ursprung. Für eine ebene Welle ($r \gg d$) ist dies allerdings ohne Belang und bleibt daher im Folgenden in den dargestellten Berechnungen unberücksichtigt.

3.2 Ergänzungen zum Populationsvektor

3.2.1 Gewichtung der Neuronen

Eine Ermittlung des neuronal codierten Winkels mit Hilfe der Populationsvektor-Methode kann bei einer ungleichmäßigen Verteilung der Vorzugswinkel $\{\varphi_k\}$ zu einer deutlichen Abweichung vom Stimuluswinkel führen.

Im Folgenden schlagen wir eine Korrekturmöglichkeit für cosinusförmige Tuningkurven vor. Wir erweitern dazu Gleichung (2.15) um die Gewichtungsfaktoren $\{g_k\}$ und schreiben

$$n e^{i\varphi} = \sum_k g_k n_k e^{i\varphi_k} . \quad (3.12)$$

Sei $\vec{e}_k := \begin{pmatrix} \cos \varphi_k \\ \sin \varphi_k \end{pmatrix}$ der Einheitsvektor in Vorzugsrichtung des k -ten Neurons

und $\vec{n} := n \begin{pmatrix} \cos \varphi \\ \sin \varphi \end{pmatrix}$ der Populationsvektor, so lässt sich (3.12) darstellen als

$$\vec{n} = \sum_k g_k n_k \vec{e}_k \quad . \quad (3.13)$$

Die Bestimmung der $\{g_k\}$ wird nun für den speziellen Fall des Skorpions durchgeführt. Die einzelnen Schritte sind jedoch leicht auf andere neuronale Systeme zu übertragen.

Nach Gleichung (3.3) gilt für den Erwartungswert der Zahl der Spikes des k -ten Neurons

$$\langle n_k \rangle(\varphi_S) \approx a + \frac{b}{2} \left(\cos(\gamma_k - \varphi_S) - \cos(\tilde{\gamma}_k - \varphi_S) \right) \quad . \quad (3.14)$$

Infolge der cosinusförmigen Winkelabhängigkeit können wir dies umformen in

$$\langle n_k \rangle(\varphi_S) \approx a + \frac{b}{2} \left(\vec{c}_k^T \vec{e}_S - \tilde{\vec{c}}_k^T \vec{e}_S \right) \quad , \quad (3.15)$$

wobei wir $\vec{c}_k := \begin{pmatrix} \cos \gamma_k \\ \sin \gamma_k \end{pmatrix}$ bzw. $\tilde{\vec{c}}_k := \begin{pmatrix} \cos \tilde{\gamma}_k \\ \sin \tilde{\gamma}_k \end{pmatrix}$ gesetzt haben und \vec{e}_S der Einheitsvektor in Richtung des Stimulus ist. Für den Mittelwert des decodierten Vektors erhalten wir damit

$$\langle \vec{n} \rangle = \sum_k g_k \langle n_k \rangle \vec{e}_k \quad (3.16)$$

$$= \sum_k g_k \left(a + \frac{b}{2} (\vec{c}_k^T \vec{e}_S - \tilde{\vec{c}}_k^T \vec{e}_S) \right) \vec{e}_k \quad (3.17)$$

$$= a \sum_k g_k \vec{e}_k + \frac{b}{2} \left(\sum_k g_k \vec{e}_k (\vec{c}_k^T - \tilde{\vec{c}}_k^T) \right) \vec{e}_S \quad . \quad (3.18)$$

Bei einer optimalen Winkelcodierung sollte $\langle \vec{n} \rangle$ ein Vielfaches des Stimulusvektors \vec{e}_S sein. Somit folgen aus (3.18) die Bedingungen für die $\{g_k\}$,

$$\sum_k g_k \vec{e}_k = \vec{0} \quad , \quad (3.19)$$

$$\sum_k g_k \vec{e}_k \left(\vec{c}_k^T - \tilde{\vec{c}}_k^T \right) = \lambda \hat{\mathbb{1}}_2 \quad . \quad (3.20)$$

Komponentenweise bedeutet dies

$$\sum_{k=0}^7 g_k \cos \varphi_k = 0 \quad , \quad (3.21)$$

$$\sum_{k=0}^7 g_k \sin \varphi_k = 0 \quad , \quad (3.22)$$

$$\sum_{k=0}^7 g_k \cos \varphi_k (\cos \gamma_k - \cos \tilde{\gamma}_k) = \lambda \quad , \quad (3.23)$$

$$\sum_{k=0}^7 g_k \cos \varphi_k (\sin \gamma_k - \sin \tilde{\gamma}_k) = 0 \quad , \quad (3.24)$$

$$\sum_{k=0}^7 g_k \sin \varphi_k (\cos \gamma_k - \cos \tilde{\gamma}_k) = 0 \quad , \quad (3.25)$$

$$\sum_{k=0}^7 g_k \sin \varphi_k (\sin \gamma_k - \sin \tilde{\gamma}_k) = \lambda \quad . \quad (3.26)$$

Infolge der Symmetrie zur Körperachse ($\varphi_k = -\varphi_{7-k}$, $\gamma_k = -\gamma_{7-k}$) gilt

$$\tilde{\gamma}_k = \gamma_{(k+4) \bmod 8} = \begin{cases} \gamma_{k+4} = -\gamma_{3-k} & k \in \{0, 1, 2, 3\} \\ \gamma_{k-4} & k \in \{4, 5, 6, 7\} \end{cases} \quad (3.27)$$

und die Gewichtungsfaktoren müssen $g_k = g_{7-k}$ genügen. Damit sind Gleichungen (3.22), (3.24) und (3.25) bereits erfüllt. Die restlichen Bedingungen reduzieren sich auf

$$\sum_{k=0}^3 g_k \cos \gamma_k = 0 \quad , \quad (3.28)$$

$$\sum_{k=0}^3 g_k \left(\cos \varphi_k (\cos \gamma_k - \cos \gamma_{3-k}) - \sin \varphi_k (\sin \gamma_k + \sin \gamma_{3-k}) \right) = 0 \quad . \quad (3.29)$$

Dies sind lediglich 2 Bedingungen für 4 Unbekannte (g_0, g_1, g_2, g_3).

Wir wollen für die in 3.1.1 beschriebene Möglichkeit, die Vorzugswinkel gleich den Winkeln der Beine und folglich $\varphi_k = \gamma_k$ zu setzen, die Gewichtungsfaktoren explizit bestimmen. Da die vorderen 6 Beine in konstantem Winkelabstand von 36° stehen, fordern wir zusätzlich zu den Gleichungen (3.28) und (3.29) eine annähernd gleichstarke Gewichtung — o.B.d.A. $g_k \approx 1$ für $k \in \{0, 1, 2\}$. Aus Gleichung (3.28) bzw. (3.29) erhalten wir dann für den Gewichtungsfaktor der Hinterbeine $g_3 \approx 2.0$ bzw. $g_3 \approx 2.3$.

Da die Berechnung des codierten Winkels nicht sehr sensibel auf kleine Variationen der Gewichtung reagiert, kann in guter Näherung

$$g_0 = g_1 = g_2 = g_5 = g_6 = g_7 = 1 \quad \text{und} \quad g_3 = g_4 = 2 \quad (3.30)$$

verwendet werden.

Interpretation

Es stellt sich natürlich die Frage nach der neuronalen Realisierung der Gewichtungsfaktoren.

Eine Möglichkeit ist, dass die mittlere Zahl der Spikes in Abhängigkeit von der Zeitdifferenz $\langle n \rangle(\Delta t)$ nicht für alle Neuronen gleich ist, sondern um die konstanten Faktoren $\{g_k\}$ differiert. In diesem Fall setzen wir anstelle von (3.1) $\langle n_k \rangle(\varphi_s) := g_k \langle n \rangle(\Delta t(\varphi_s, \gamma_k, \tilde{\gamma}_k))$, und Gleichung (2.15) gilt unverändert.

Im Falle identischer Nervenzellen, kann eine unterschiedliche Gewichtung der Spikezahlen z.B. durch eine variable Stärke der synaptischen Koppelung an die nachfolgende Neuronenschicht erreicht werden bzw. auch erst in späteren Verarbeitungsstufen erfolgen.

Die speziell für *Paruroctonus* ermittelten Werte (3.30) können allerdings auch direkt durch je ein zusätzliches Neuron an den beiden Hinterbeinen verwirklicht werden.

3.2.2 Konstanter Offset der Spikezahlen

Bei der Berechnung codierter Größen ist es durchaus üblich, von der mittleren Spikezahl $\langle n_k \rangle$ einen Wert n_0 abzuziehen, der z.B. einem konstanten Offset oder einer spontanen Aktivität entspricht und somit keine relevante Information enthält (Abbot und Salinas 1994). Im vorliegenden Modell kann offensichtlich $n_0 = \langle n \rangle_{\min}$ gewählt werden. In Gleichung (2.16) ist in diesem Fall $\langle n_k \rangle$ durch $\langle n_k \rangle - \langle n \rangle_{\min}$ zu ersetzen bzw. in Gleichung (2.18) η_k durch $\eta_k - \eta_{\min}$, d. h.

$$\langle \varphi \rangle = \arg \left(\sum_k \left(\langle n_k \rangle(\varphi_s) - \langle n \rangle_{\min} \right) e^{i\varphi_k} \right) \quad (3.31)$$

$$= \arg \left(\sum_k \left(\eta_k(\varphi_s) - \eta_{\min} \right) e^{i\varphi_k} \right) \quad (3.32)$$

Für näherungsweise gleichverteilte Winkel $\varphi_k \approx \varphi_0 + \frac{360^\circ}{N}k$, $k = 0, \dots, N-1$ ist dies jedoch ohne Bedeutung, da

$$\sum_k e^{i\varphi_k} \approx 0 \quad . \quad (3.33)$$

Gleiches gilt, falls, wie im vorangegangenen Abschnitt beschrieben, bei der Berechnung von $\langle \varphi \rangle$ eine ungleichmäßige Verteilung der $\{\varphi_k\}$ durch Gewichtungsfaktoren kompensiert wird. Diese werden nach Gleichung (3.19) gerade so gewählt, dass $\sum g_k e^{i\varphi_k} = 0$.

3.3 Vergleich mit Experimenten III

Nach diesen Überlegungen können wir nun auch für eine realistische Anordnung der Beine den Drehwinkel des Skorpions in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel φ_S mit dem mittels Gleichung (2.16) bzw. (2.18) berechneten Winkel $\langle\varphi\rangle$ vergleichen. Hierbei werden im Folgenden 4 Varianten berücksichtigt:

- I** Die Winkel $\{\varphi_k\}$ werden bezüglich des in Abbildung 2.1 dargestellten Kreismittelpunkts bestimmt, d.h. $\varphi_k = \gamma_k \in \{\pm 18^\circ, \pm 54^\circ, \pm 90^\circ, \pm 140^\circ\}$. Da somit die Winkel ungleichmäßig verteilt sind, kommt es auch für vollständig intakte BCSS zu Abweichungen des decodierten Winkels $\langle\varphi\rangle$ vom Stimuluswinkel φ_S .
- II** Wie **I**, jedoch werden die den beiden Hinterbeinen (L4, R4) zugeordneten Neuronen doppelt gewichtet, d.h. wir ersetzen $\langle n_k \rangle \rightarrow 2\langle n_k \rangle$ für $k = 3, 4$. Damit wird, wie in Abschnitt 3.2.1 begründet, eine Korrektur ermöglicht, so dass nun für voll funktionsfähige Spaltsinnesorgane $\langle\varphi\rangle \approx \varphi_S$ gilt.
- III** Verschiebung des Koordinatenursprungs um $d^* = 0.81$ cm. Wie in Abschnitt 3.1.2 beschrieben, erhalten wir damit die Vorzugswinkel $\varphi_k \in \{\pm 26.2^\circ, \pm 71.9^\circ, \pm 108.0^\circ, \pm 149.5^\circ\}$. Dadurch wird eine deutlich gleichmäßigere Winkelverteilung als in **I** erreicht.
- IV** Wahl der $\{\varphi_k\}$ entsprechend Gleichung (3.9) für eine Verschiebung um $d = 0.4$ cm, d.h. $\varphi_k \in \{\pm 22.4^\circ, \pm 64.4^\circ, \pm 101.3^\circ, \pm 146.4^\circ\}$. Dies ermöglicht einen Einblick in das Verhalten (d.h. den Verlauf) von $\langle\varphi\rangle(\varphi_S)$ im „Übergangsbereich“ zwischen **I** ($d = 0$ cm) und **III** ($d = 0.81$ cm); siehe vor allem Abbildung 3.3 unten.

Desweiteren sind in den folgenden Graphiken (Abbildungen 3.2 – 3.5) jeweils fett gestrichelt die Berechnungen für den um $\eta_{\min} = 0.2$ verminderten Wert von η , Gleichung (3.32), eingezeichnet. Dies sollte nur für **I** und **IV** eine erkennbare Veränderung bewirken (für **II** wird die ungleichmäßige Verteilung der $\{\varphi_k\}$ durch die doppelte Gewichtung ausgeglichen; **III** hingegen besitzt näherungsweise gleichverteilte Vorzugswinkel, so dass Gleichung (3.33) gilt). Unter **a1-g1** und **a2-g2** sind zum Vergleich nochmals die Ergebnisse der Experimente und der Berechnungen aus 2.6 mit $\varphi_k = \gamma_k = 22.5^\circ + k 45^\circ$ dargestellt.

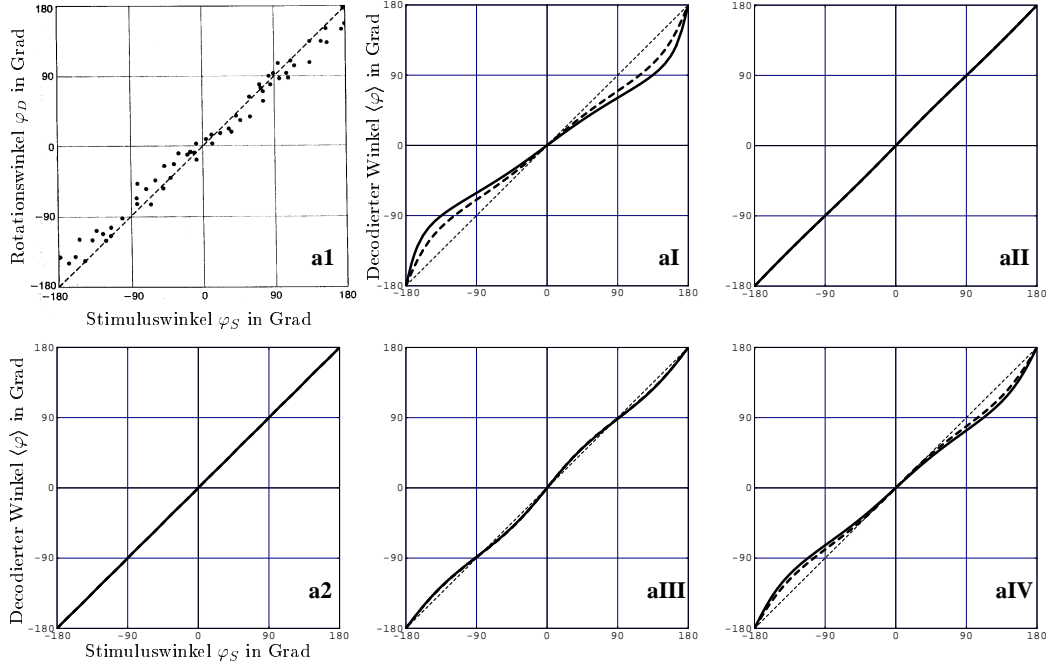


Abbildung 3.2: Vergleich des Rotationswinkels von *Paruroctonus* mit dem gemäß Gleichung (2.16) ermittelten Verlauf von $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$ bei realistischer Verteilung der Bein- und Vorzugswinkel für funktionsfähige BCSS an allen 8 Beinen. Gezeigt sind die Ergebnisse der verschiedenen Modellvarianten: **I** keine Verschiebung des Koordinatenursprungs, d.h. $d = 0$; somit entsprechen die Vorzugswinkel den Winkel der Tarsen, $\varphi_k = \gamma_k \in \{\pm 18^\circ, \pm 54^\circ, \pm 90^\circ, \pm 140^\circ\}$. Diese ungleichmäßige Verteilung führt zu deutlichen Abweichungen von $\langle \varphi \rangle = \varphi_S$ (dünn gestrichelte Linie). **II** doppelte Gewichtung der Neuronen an den Hinterbeinen ($\langle n_k \rangle \rightarrow 2\langle n_k \rangle$ für $k = 3, 4$), $\{\varphi_k = \gamma_k\}$. **III** Bestimmung der Vorzugswinkel bezüglich des um $d = d^* \approx 0.81$ cm verschobenen Koordinatenursprungs, $\varphi_k(d^*) \in \{\pm 26.2^\circ, \pm 71.9^\circ, \pm 108.0^\circ, \pm 149.5^\circ\}$. **IV** $\varphi_k(d = 0.4 \text{ cm}) \in \{\pm 22.4^\circ, \pm 64.4^\circ, \pm 101.3^\circ, \pm 146.4^\circ\}$. Fett gestrichelt sind jeweils Berechnungen nach Gleichung (3.32) eingezeichnet (nur erkennbar für die Varianten **I** und **IV**). Das experimentelle Ergebnis (aus Brownell 1984) ist in **a1** dargestellt, **a2** zeigt nochmals das Resultat für die idealisierte Verteilung $\varphi_k = 22.5^\circ + k 45^\circ$.

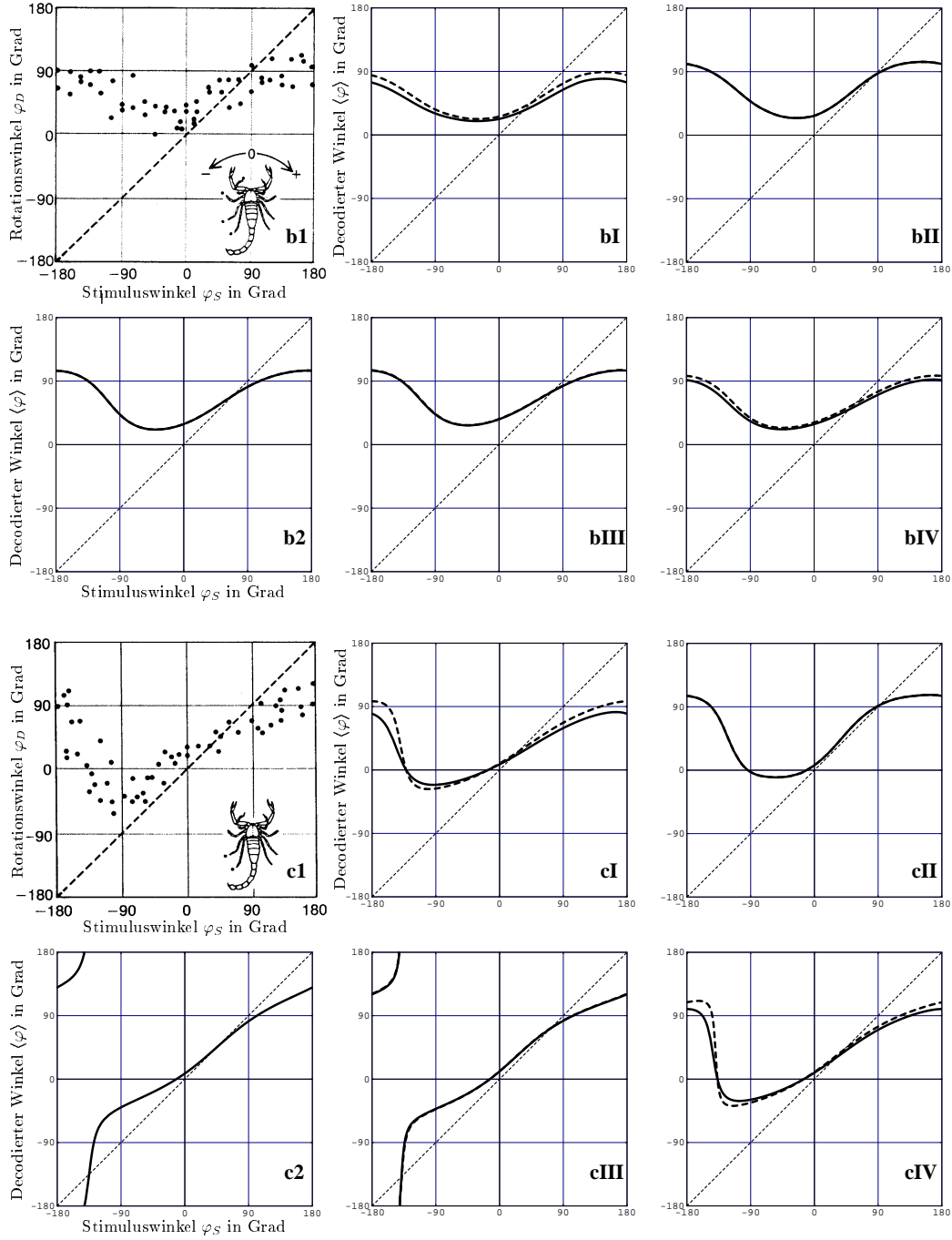


Abbildung 3.3: Vergleich des beobachteten Drehwinkels (**b1** bzw. **c1**, aus Brownell 1984) mit dem Erwartungswert des decodierten Winkels $\langle \varphi \rangle$ für die Modellvarianten **I-IV**, wie in Abbildung 3.2 beschrieben; jedoch befinden sich nur noch an den Beinen L1, R1-R4 (**oben**, **b1** - **bIV**) bzw. L1, L2, R1-R4 (**unten**, **c1** - **cIV**) funktionsfähige BCSS. Die Berechnungen **cI**, **cII** und **cIV** zeigen eine deutliche Abweichung von **c2** bzw. **cIII** mit exakt bzw. näherungsweise gleichverteilten Vorzugswinkeln und stimmen besser mit dem Experiment (**c1**, aus Brownell 1984) überein.

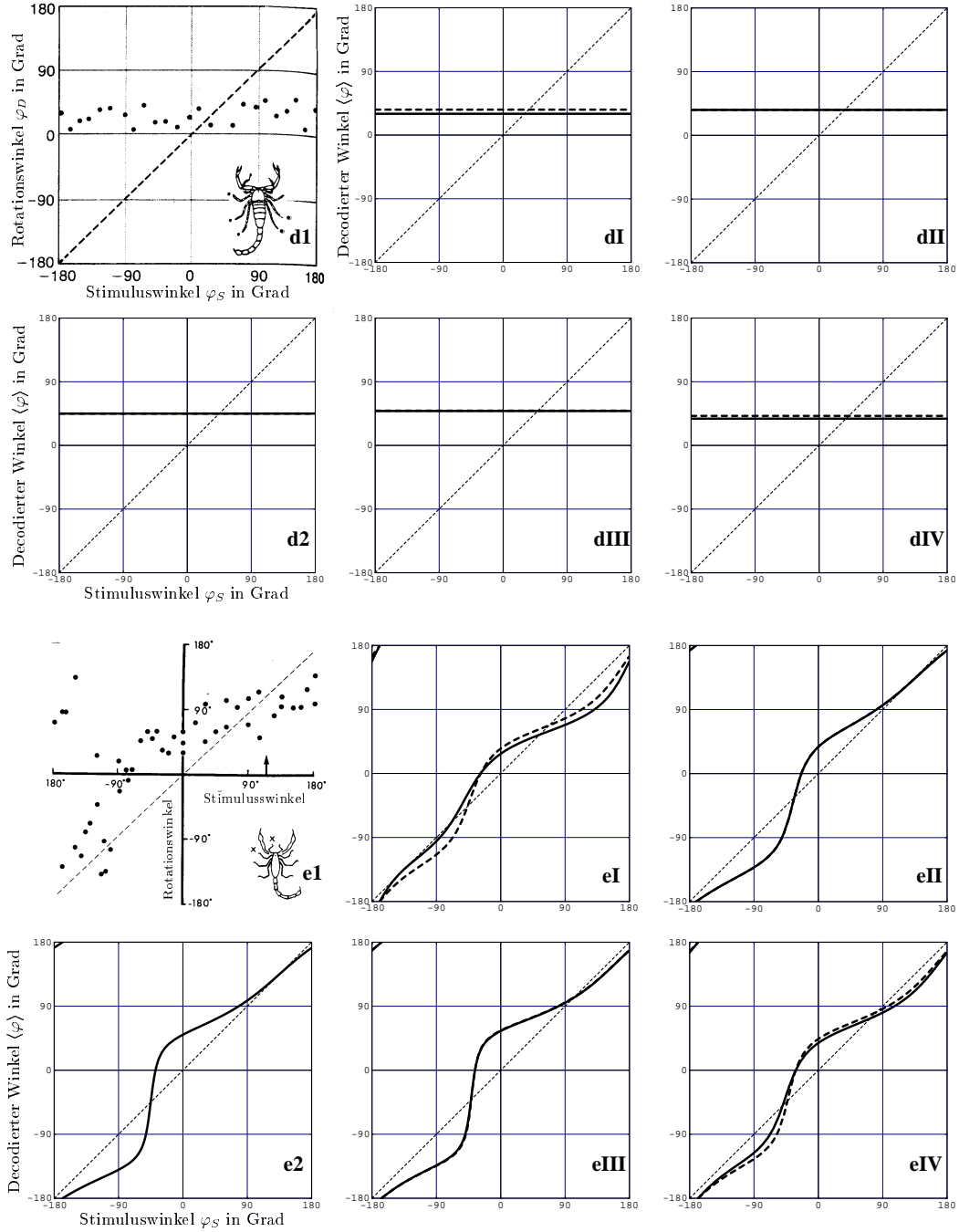


Abbildung 3.4: Intakte Spaltsinnesorgane an den Beinen L3, L4, R1-R4 (**oben**, d1 - dIV) bzw. L1, L2, R1-R4 (**unten**, e1 - eIV). Die experimentellen Resultate d1 und e1 sind (Brownell 1984) bzw. (Brownell und Farley 1979 b) entnommen.

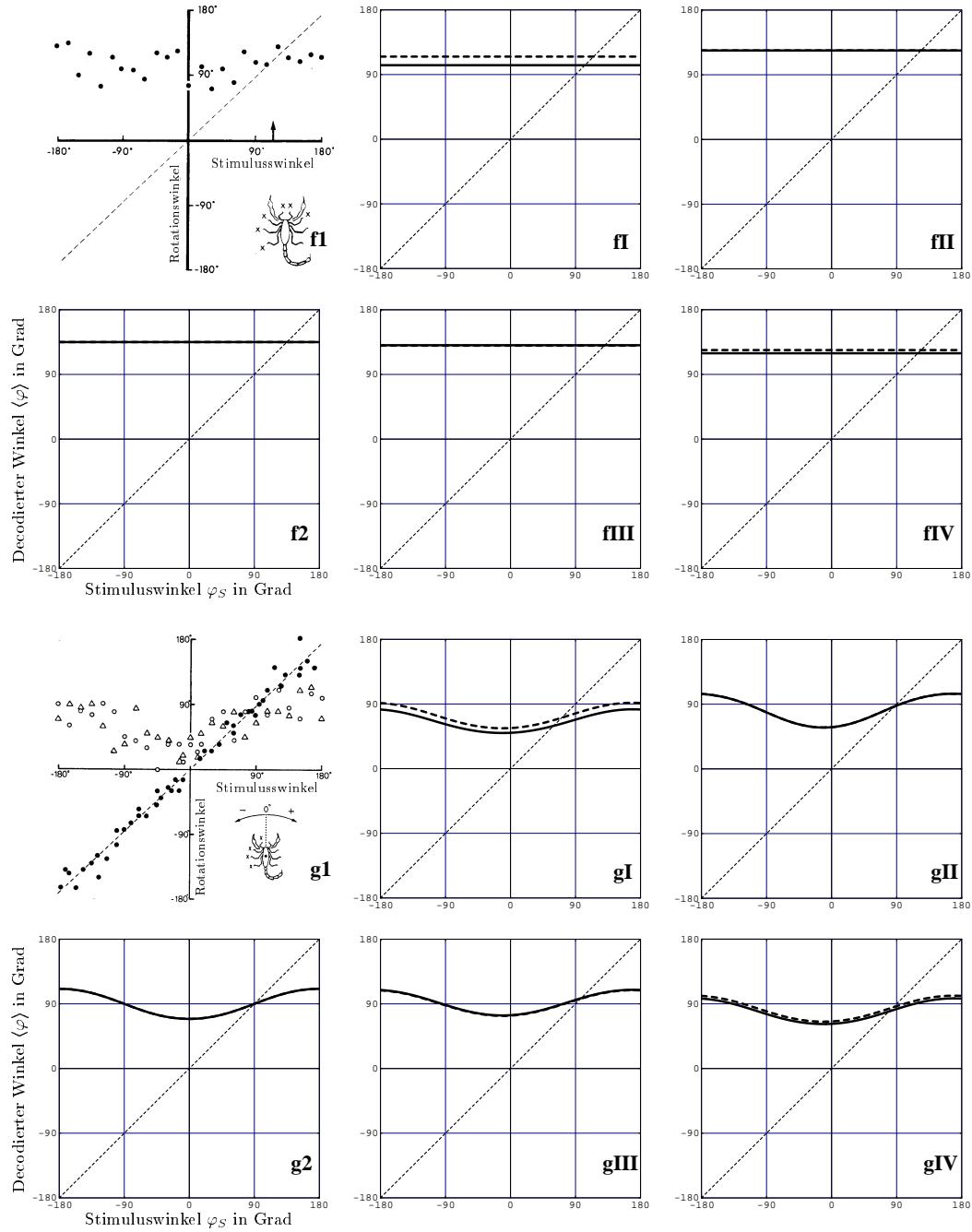


Abbildung 3.5: Intakte Spaltsinnesorgane an den Beinen R3, R4 (oben, f1 - fIV) bzw. R1-R4 (unten, g1 - gIV). Experimentelle Ergebnisse f1 (aus Brownell und Farley 1979 b) und g1 (aus Brownell und Farley 1979 a, hier sind wieder nur die durch Kreise und Dreiecke gekennzeichneten Werte zu beachten).

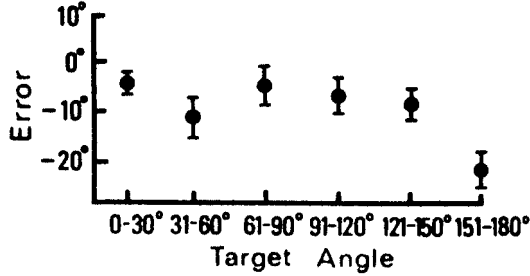


Abbildung 3.6: Abweichungen des Drehwinkels des Skorpions vom Stimuluswinkel (aus Brownell und Farley 1979 c).

3.3.1 Diskussion

Wie in Abbildung 3.6 dargestellt und auch in Abbildung 3.2 erkennbar, zeigt *Paruroctonus* die Tendenz, sich für große Stimuluswinkel nicht genau bis φ_S zu orientieren. Allerdings ist unklar, ob dies mit der komplexeren Bewegungsabfolge oder mit einer falschen Bestimmung des Stimuluswinkels zu begründen ist. Letzteres kann mit den Abweichungen bei den Varianten **I** und **IV** verglichen werden.

Variante **III** reproduziert infolge der relativ gleichmäßigen Verteilung der Beinwinkel im Wesentlichen die Ergebnisse des idealisierten Modells aus Kapitel 2 — auch das ungünstige Resultat für Fall c (Abbildung 3.3 unten). Die übrigen Varianten (**I**, **II** und **IV**) zeigen hier in Bezug auf das Experiment einen deutlich besseren Verlauf. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die den Beinen L3, L4, R3, R4 zugeordneten Neuronen für betragsmäßig kleinere Winkel „stimmen“. Der Betrag des Populationsvektors $|\sum_k \langle n_k \rangle \exp(i\varphi_k)|$ nimmt jedoch für **c1** und **cIII** bei $\varphi_S \approx -135^\circ$ seinen minimalen Wert an, so dass eine kleine Variation seines Realteils ein „Umklappen“ von $\langle \varphi \rangle \approx \pm 180^\circ$ auf $\langle \varphi \rangle \approx 0^\circ$ bewirken kann. Der stark unterschiedliche Verlauf ist also auch eine Folge der gewählten Darstellung, welche nur den Winkel des Populationsvektors berücksichtigt. Eine genaue Analyse dieses Sachverhalts und der Auswirkung auf die Präzision der Winkelcodierung wird im nachfolgenden Kapitel vorgenommen. In Hinblick auf das Verhalten von *Paruroctonus* besteht die durchaus plausible Möglichkeit, dass der Skorpion, falls der Betrag des resultierenden Summenvektors einen gewissen Wert unterschreitet, keine oder nur eine geringfügige Rotation ausführt.

3.3.2 Resümee

Eine besonders gute Übereinstimmung mit den experimentellen Ergebnissen zeigen vor allem Modellvariante **IV** und die gestrichelten Kurven von **I**. Dass der aus den Spike-Zahlen der postulierten Neuronenpopulation, also auf einer relativ niedrigen Verarbeitungsstufe decodierte Winkel ziemlich genau dem Drehwinkel des Skorpions, d.h. einer motorischen Antwort entspricht, ist erstaunlich. Dies ist nicht nur ein Hinweis auf die zumindest prinzipielle Richtigkeit des postulierten Modells, sondern zeigt auch die Ausschließlichkeit mit der *Paruroctonus* auf die Auswertung „akustischer“ Information, speziell von Laufzeitdifferenzen, mit Hilfe der BCSS vertraut.

An dieser Stelle soll allerdings darauf hingewiesen werden, dass im SOG von *Paruroctonus* der Stimuluswinkel wohl nicht gemäß Gleichung (2.16) bestimmt wird. Es wurde vielmehr nur gezeigt, wie die gesuchte Information in der Aktivität einer Population von Neuronen codiert sein könnte. Diese sollten fähig sein, über eine geeignete Verschaltung die verschiedenen Muskeln so zu steuern, dass eine $\langle \varphi \rangle$ entsprechende Reaktion erfolgt. Die gute Beschreibung durch das Modell legt dabei nahe, dass hierfür nur eine sehr geringe Zahl von weiteren neuronalen Verarbeitungsstufen nötig ist.

Es ist vorstellbar, dass die hier postulierten „Winkel-Neuronen“ im Bereich der SLTs lokalisiert sind, in deren Nachbarschaft eine große Anzahl von Motorfaserbündeln verlaufen, so dass aufgrund kurzer Signalwege eine rasche motorische Reaktion erfolgen kann.

Kapitel 4

Genauigkeit der Winkelbestimmung

Bis zu diesem Abschnitt wurde für die Berechnung des in der Neuronenpopulation codierten Winkels φ nur der Erwartungswert der Zahl der Spikes $\langle n_k \rangle$ eines Neurons berücksichtigt. Die tatsächliche Zahl n_k wird allerdings infolge verschiedener Einflüsse Schwankungen um diesen aufweisen, wodurch auch φ nach Gleichung (2.15) um den Mittelwert $\langle \varphi \rangle$ mit Varianz σ_φ streuen wird.

In Anhang B wird explizit die Wahrscheinlichkeitsdichte des Populationsvektors und des codierten Winkels φ für Gauß-verteilte n_k berechnet. Damit kann σ_φ mittels numerischer Integration exakt bestimmt werden.

Durch einfache Überlegungen ist es jedoch möglich, eine Näherungslösung zu erhalten.

4.1 Näherung für unabhängige Spikezahlen

Wir gehen hierbei davon aus, dass die nicht notwendig Gauß-verteilten Zufallsgrößen $\{n_k\}$ mit Erwartungswerten $\{\langle n_k \rangle\}$ und Varianzen $\{\text{Var}[n_k] = \sigma_k^2\}$ voneinander unabhängig sind. Dies sollte auch bei der für *Paruroctonus* vorgeschlagenen neuronalen Verschaltung eine realistische Annahme sein. So versorgt zwar ein Spaltsinnesorgan das zugehörige Neuron mit exzitatorischem und die 3 gegenüberliegenden mit inhibitorischem Input, jedoch tragen jeweils zwei weitere BCSS zur Inhibition bei. Desweiteren wirken EPSPs und IPSPs in unterschiedlicher Weise auf die Aktivität der winkelcodierenden Nervenzellen ein, so dass die Spikezahlen nicht stark korreliert sein dürften.

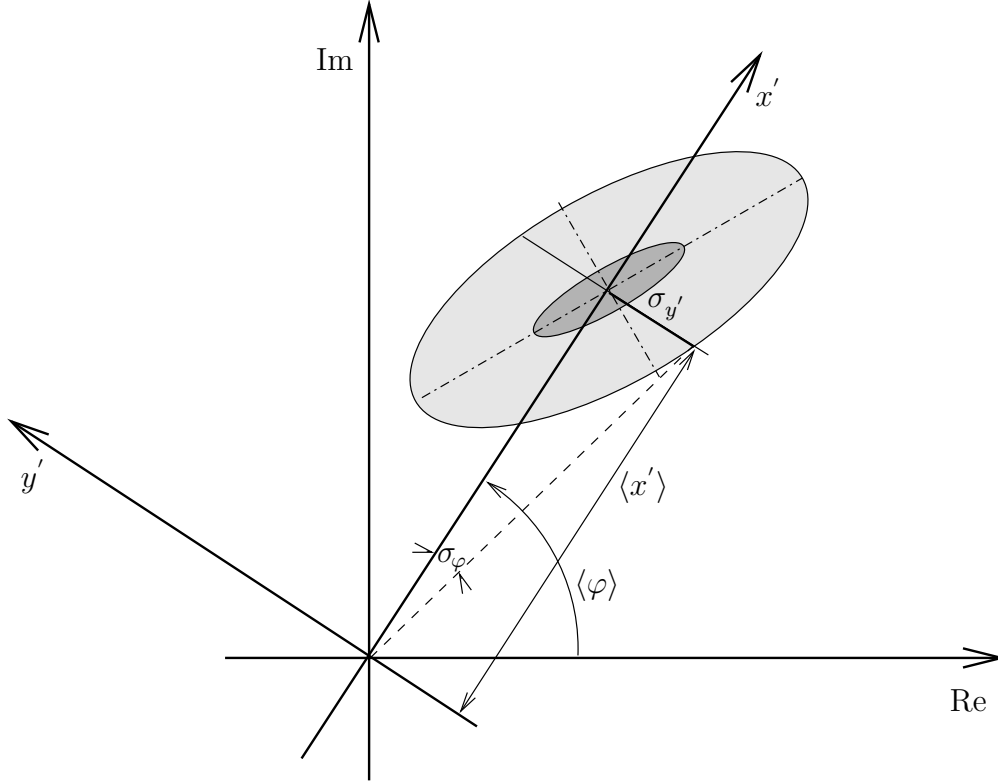


Abbildung 4.1: Das Koordinatensystem wird um $\langle \varphi \rangle$ gedreht, so dass der Erwartungswert des Imaginärteils des Populationsvektors in den neuen Koordinaten verschwindet. σ_φ ist die im Text berechnete Standardabweichung des decodierten Winkels φ vom Mittelwert $\langle \varphi \rangle$. Die grau unterlegten Flächen deuten Bereiche an, in denen der Populationsvektor mit hoher Wahrscheinlichkeit zu liegen kommt.

Für die Erwartungswerte des Real- bzw. Imaginärteils des Populationsvektors gilt

$$\langle x \rangle := \operatorname{Re} \left[\sum_{k=0}^{N-1} \langle n_k \rangle e^{i\varphi} \right] = \sum_{k=0}^{N-1} \langle n_k \rangle \cos(\varphi_k) \quad (4.1)$$

$$\langle y \rangle := \operatorname{Im} \left[\sum_{k=0}^{N-1} \langle n_k \rangle e^{i\varphi} \right] = \sum_{k=0}^{N-1} \langle n_k \rangle \sin(\varphi_k) \quad , \quad (4.2)$$

wodurch wir Gleichung (2.16) als

$$\langle \varphi \rangle = \arg(\langle x \rangle + i \langle y \rangle) \quad (4.3)$$

schreiben können.

Durch eine Rotation des Koordinatensystems um $\langle\varphi\rangle$ (siehe Abbildung 4.1) erhalten wir

$$\langle x' \rangle = \sum_{k=0}^{N-1} \langle n_k \rangle \cos(\varphi_k - \langle\varphi\rangle) \quad \text{und} \quad \langle y' \rangle = 0 \quad , \quad (4.4)$$

so dass $\langle x' \rangle$ dem (mittleren) Betrag des Populationsvektors entspricht. Für die Varianz in y' -Richtung gilt

$$\sigma_{y'}^2 = \text{Var}[y'] = \text{Var}\left[\sum_{k=0}^{N-1} n_k \sin(\varphi_k - \langle\varphi\rangle)\right] \quad (4.5)$$

$$= \sum_{k=0}^{N-1} \text{Var}[n_k \sin(\varphi_k - \langle\varphi\rangle)] \quad (4.6)$$

$$= \sum_{k=0}^{N-1} \sin^2(\varphi_k - \langle\varphi\rangle) \text{Var}[n_k] \quad (4.7)$$

$$= \sum_{k=0}^{N-1} \sin^2(\varphi_k - \langle\varphi\rangle) \sigma_k^2 \quad . \quad (4.8)$$

Hierzu haben wir die Unabhängigkeit der $\{n_k\}$ und $\text{Var}[aX] = a^2\text{Var}[X]$ verwendet.

Wie in Abbildung 4.1 dargestellt und in Anhang B eingehender begründet wird, kann die Streuung σ_φ des decodierten Winkels durch

$$\sigma_\varphi^2 \approx \left(\frac{\sigma_{y'}}{\langle x' \rangle} \right)^2 = \frac{\sum_k \sigma_k^2 \sin^2(\varphi_k - \langle\varphi\rangle)}{\left[\sum_k \langle n_k \rangle \cos(\varphi_k - \langle\varphi\rangle) \right]^2} \quad (4.9)$$

abgeschätzt werden. Dies ist vor allem dann eine sehr gute Näherung, wenn die Breite der Verteilung und damit $\sigma_{y'}$ deutlich geringer ausfällt als die erwartete Länge des Populationsvektors $\langle x' \rangle$.

Für den Fall, dass bei der Winkeldecodierung von der Zahl der Spikes ein konstanter Wert n_0 abgezogen wird (siehe Abschnitt 3.2.2), ist im Nenner $\langle n_k \rangle$ durch $\langle n_k \rangle - n_0$ zu ersetzen, die Varianz σ_k^2 bleibt jedoch unverändert.

4.2 Anwendung auf das Modell

Für die im Folgenden beschriebenen Berechnungen verwenden wir Poisson-verteilte Spikezahlen $\{n_k\}$, so dass gilt,

$$\sigma_k^2(\varphi_S) = \langle n_k \rangle(\varphi_S) \stackrel{(3.2)}{=} a + b \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k + \gamma_k}{2} - \varphi_S\right) \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k - \gamma_k}{2}\right) \quad . \quad (4.10)$$

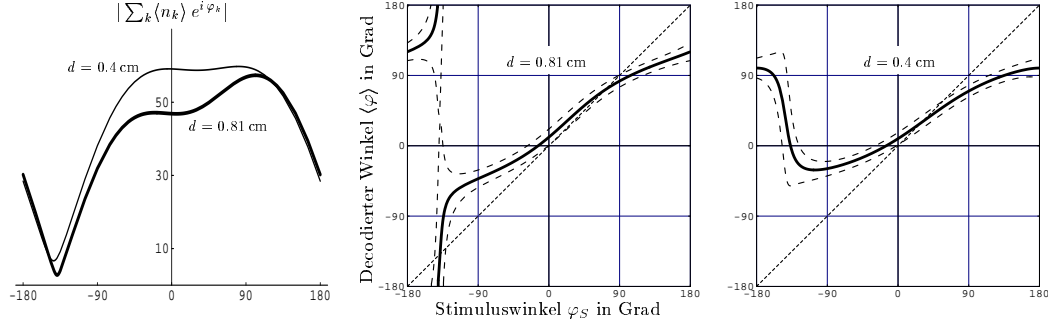


Abbildung 4.2: Einfluss des Betrags des Populationsvektors auf die Präzision der Stimulusortung, gezeigt für den Fall intakter BCSS an den Beinen L1, L2, R1-R4. **Links:** Der Betrag des Populationsvektors weist für die Modellvariante III (Verschiebung des Koordinatenursprungs gegenüber dem Kreismittelpunkt um $d = 0.81$ cm) ein ausgeprägtes Minimum bei einem Stimuluswinkel von etwa -135° auf. Dieses ist, wie im **mittleren** Bild gezeigt, nach Gleichung (4.9) korreliert mit einer starken Streuung des decodierten Winkels. Geplottet sind $\langle\varphi\rangle(\varphi_S)$ (durchgezogene Linie) sowie $\langle\varphi\rangle(\varphi_S) \pm \sigma_\varphi(\varphi_S)$ (dick gestrichelte Kurven). Zum Vergleich sind die entsprechenden Berechnungen für Variante IV ($d = 0.4$ cm) dargestellt (dünne Kurve **links** und **rechtes** Bild).

Wie in Kapitel 3.3 setzen wir $\eta_{\min} = 0.2$. Im Unterschied zur Ermittlung von $\langle\varphi\rangle(\varphi_S)$ gemäß Gleichung (2.18) ist zur Bestimmung der Standardabweichung $\sigma_\varphi(\varphi_S)$ die absolute Zahl der Spikes erforderlich. Als realistische Werte für ein Zeitintervall von $\chi = O(100 \text{ ms})$ verwenden wir $\langle n \rangle_{\max} = 30$ und $\langle n \rangle_{\min} = \eta_{\min} \langle n \rangle_{\max} = 6$. Aus Gleichung (2.14) erhalten wir somit $a = 18$ und $b = 12$.

Gleichung (4.9) verdeutlicht die in Abschnitt 3.3.1 erwähnte Tatsache, dass ein kleiner Betrag des Populationsvektors eine große Streuung des Winkels zur Folge hat. In Abbildung 4.2 ist für die Modellvarianten III (Verschiebung des Koordinatenursprungs um $d = 0.81$ cm) und IV ($d = 0.4$ cm) für den Fall defekter Spaltsinnesorgane an den Beinen L3 und L4 (vgl. Abbildung 3.3 c) die Genauigkeit der Winkelortung und der Betrag des Populationsvektors dargestellt.

In den Abbildungen 4.3 und 4.4 werden Resultate des Modells, die mit Hilfe von Gleichung (4.9) für Modellvariante I (Vorzugswinkel der winkelcodierenden Neuronen entsprechen den Winkeln der Beine) berechnet wurden, mit den Experimenten (jeweils links) verglichen. Da hierbei $n_0 = \langle n \rangle_{\min}$ gewählt wurde, entsprechen diese den gestrichelten Kurven in den Abbildungen 3.2 – 3.5 I. Zusätzlich ist jeweils rechts die im Anhang B bestimmte Wahrscheinlichkeitsdichte $p_\varphi(\varphi|\varphi_S)$ des decodierten Winkels in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel für Gauß-verteilte $\{n_k\}$ mit Varianz gemäß (4.10) dargestellt.

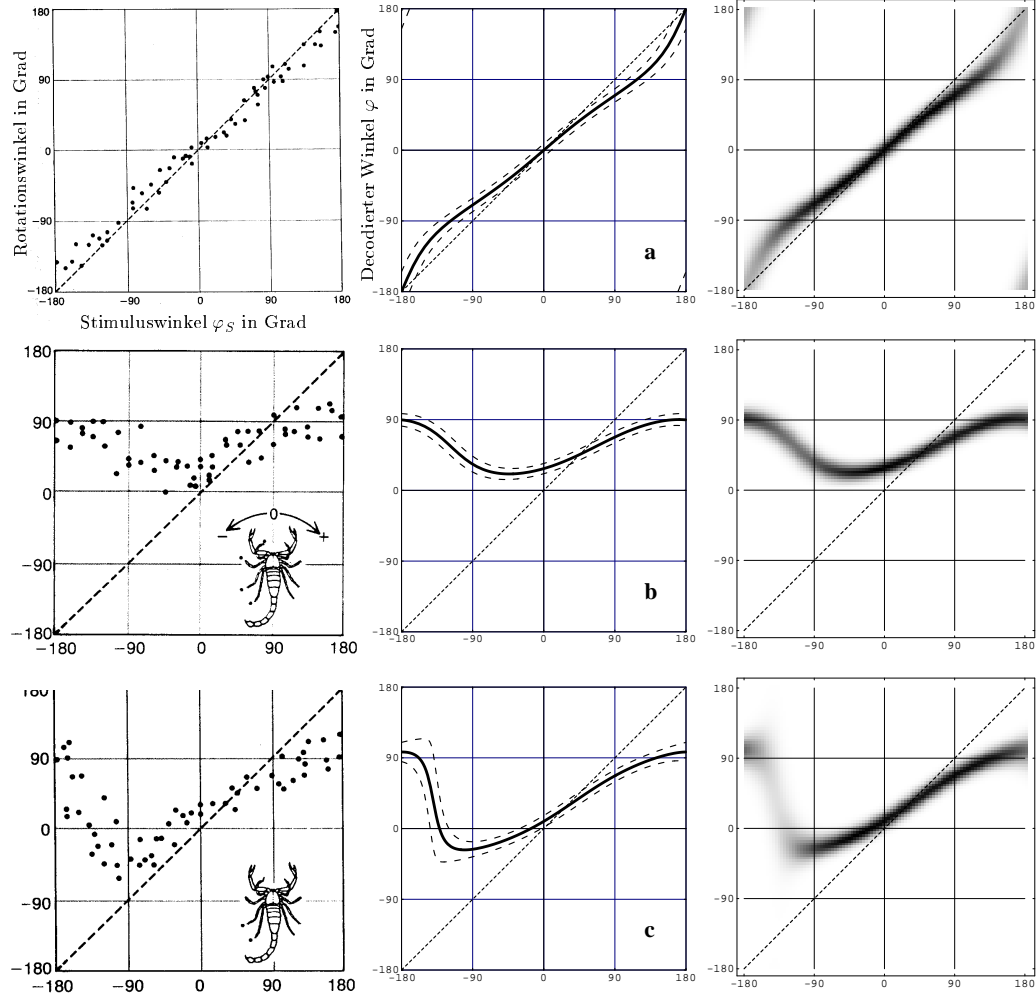


Abbildung 4.3: **Links:** Experimentell ermittelter Drehwinkel φ_D von *Paruroctonus* (aus Brownell 1984). **Mitte:** Mittelwert und Standardabweichung des decodierten Winkels φ in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel φ_S für Modellvariante I; angetragen ist jeweils $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$ (durchgezogene Kurven), sowie $\langle \varphi \rangle(\varphi_S) + \sigma_\varphi(\varphi_S)$ und $\langle \varphi \rangle(\varphi_S) - \sigma_\varphi(\varphi_S)$ (gestrichelte Kurven). Die Standardabweichung $\sigma_\varphi(\varphi_S)$ wurde dabei nach Gleichung (4.9) ermittelt. **Rechts:** Grauwertcodierte Höhenprofile der im Anhang berechneten Wahrscheinlichkeitsdichte $p_\varphi(\varphi | \varphi_S)$ des decodierten Winkels φ in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel φ_S für Gauß-verteilte $\{n_k\}$. **a:** Vollständig intakte BCSS, **b:** Intakte BCSS an den Beinen L1, R1-R4, **c:** Intakte BCSS an den Beinen L1, L2, R1-R4. (Für die Berechnungen wurde $\sigma_k^2(\varphi_S) = \langle n_k \rangle(\varphi_S)$, $\langle n \rangle_{\max} = 30$ gesetzt und von den Spikezahlen der Offset $n_0 = \langle n \rangle_{\min} = 0.2 \langle n \rangle_{\max}$ abgezogen).

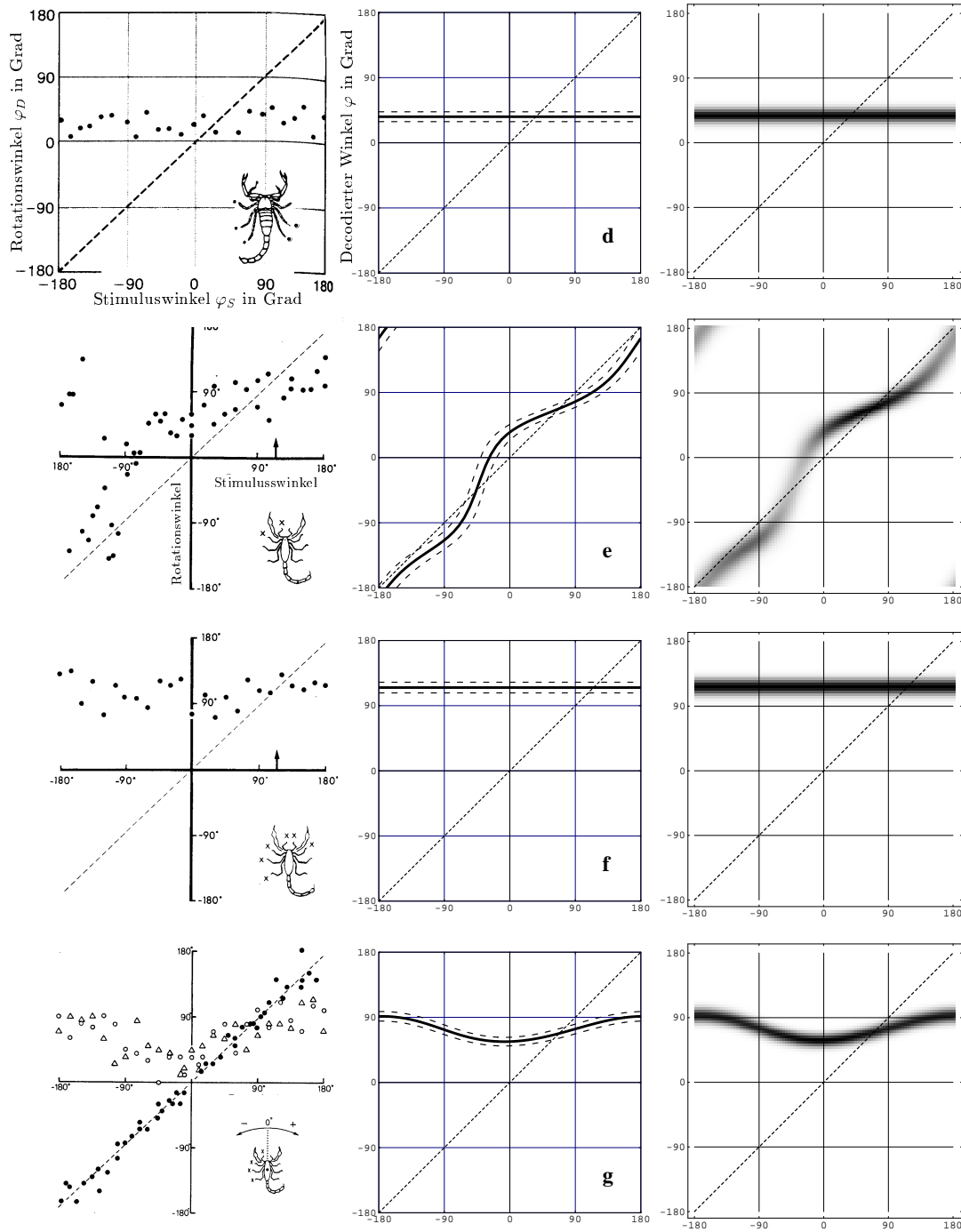


Abbildung 4.4: Wie Abbildung 4.3, jedoch für intakte BCSS an den Beinen R1, R2 (d), L3, L4, R1-R4 (e), R3, R4 (f) und R1-R4 (g).

4.3 Gleichverteilte Winkel

Im idealisierten Fall gleichverteilter Bein- und Vorzugswinkel, d.h. $\gamma_k = \varphi_k = \frac{\pi}{8} + \frac{2\pi}{N}k$, $k = 0, 1, \dots, N-1$ ist es möglich, das Ergebnis (4.9) kompakter zu schreiben, so dass eine direkte Interpretation erleichtert wird. Wählen wir zusätzlich die $\{n_k\}$ Poisson-verteilt, so gilt für den Fall vollständig intakter Spaltsinnesorgane,

$$\sigma_k^2 = \langle n_k \rangle \stackrel{(2.11)}{=} a + b \cos(\varphi_k - \varphi_S) \quad . \quad (4.11)$$

Wegen

$$\sum_{k=0}^{N-1} e^{im\varphi_k} = e^{im\frac{\pi}{8}} \frac{1 - e^{i\frac{2\pi}{N}mN}}{1 - e^{i\frac{2\pi}{N}m}} = 0 \quad \text{für } m \neq 0, \pm N, \dots \quad (4.12)$$

$$\text{folgt} \quad \sum_k \sin(\alpha + m\varphi_k) = \text{Im}\left(e^{i\alpha} \sum_k e^{im\varphi_k}\right) = 0 \quad (4.13)$$

$$\text{und} \quad \sum_k \cos(\alpha + m\varphi_k) = \text{Re}\left(e^{i\alpha} \sum_k e^{im\varphi_k}\right) = 0 \quad (4.14)$$

$$\text{für } m \neq 0, \pm N, \dots \quad . \quad (4.15)$$

Mit Hilfe von (4.13) und (4.14) lassen sich die Summen in Gleichung (4.9) berechnen,

$$\langle x' \rangle = \frac{Nb}{2} \cos(\varphi_S - \langle \varphi \rangle) = \frac{Nb}{2} \quad , \quad (4.16)$$

$$\sigma_{y'}^2 = \frac{Na}{2} \quad , \quad (4.17)$$

wobei wir in (4.16) berücksichtigt haben, dass für gleichverteilte Bein- und Vorzugswinkel nach Gleichung (2.21) $\langle \varphi \rangle = \varphi_S$ gilt. Für die Varianz des decodierten Winkels erhalten wir damit

$$\sigma_\varphi^2 \approx \frac{\frac{Na}{2}}{\left(\frac{Nb}{2}\right)^2} = \frac{2a}{Nb^2} \quad (4.18)$$

$$\stackrel{(2.14)}{=} \frac{4}{N} \frac{\langle n \rangle_{\max} + \langle n \rangle_{\min}}{(\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min})^2} \quad (4.19)$$

$$\stackrel{(2.10)}{=} \frac{4}{N \langle n \rangle_{\max}} \frac{1 + \eta_{\min}}{(1 - \eta_{\min})^2} \quad . \quad (4.20)$$

Dieses Ergebnis gilt, sofern die Zahl der Spikes Poisson-verteilt ist, allgemein für Neuronenpopulationen mit Cosinus-förmigen Tuningkurven und

annähernd gleichverteilten Vorzugswinkeln. Neben einer großen Neuronenzahl N und einem möglichst kleinen Verhältnis $\eta_{\min} = \frac{\langle n \rangle_{\min}}{\langle n \rangle_{\max}}$ ist also eine hohe maximale Aktivität für eine genaue Winkelbestimmung von Vorteil.

Bemerkung:

Falls die Varianzen unabhängig vom Stimuluswinkel für alle Neuronen den gleichen Wert annehmen, d.h. $\sigma_k^2 = \sigma_0^2 = \text{const.}$, gilt anstelle von (4.17) $\sigma_y^2 = \frac{N \sigma_0^2}{2}$ und damit

$$\sigma_\varphi^2 \approx \frac{2 \sigma_0^2}{N b^2} = \frac{8 \sigma_0^2}{N (\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min})^2} \quad . \quad (4.21)$$

Dauer der Stimulusortung

Die maximale Feuerrate der sensorischen Nervenzellen der Spaltsinnesorgane liegt bei $\nu_{\max}^{\text{BCSS}} \approx 200$ Hz (Brownell, private Mitteilung; siehe auch Kapitel 5). Dies könnte auch für die postulierten winkelcodierenden Neuronen ein realistischer Wert sein, so dass wir

$$\langle n \rangle_{\max} = \nu_{\max}^{\text{BCSS}} \chi \quad (4.22)$$

ansetzen. χ ist dabei die „Integrationszeit“, in welcher die Zahl der Aktionspotentiale zur Stimulusbestimmung beiträgt, und sollte in etwa dem Zeitabschnitt entsprechen, in welchem *Paruroctonus* bewegungslos verharret, bevor eine Drehung erfolgt. Setzen wir (4.22) in Gleichung (4.20) ein und lösen nach χ auf, so erhalten wir

$$\chi \approx \frac{4}{N \nu_{\max}^{\text{BCSS}} \sigma_\varphi^2} \frac{1 + \eta_{\min}}{(1 - \eta_{\min})^2} \quad . \quad (4.23)$$

In Abbildung 4.5 ist für $N = 8, 16, 32, 64$ in Abhängigkeit von η_{\min} das Zeitintervall χ aufgetragen, das benötigt wird, um eine Präzision der Winkelbestimmung von 10° ($\sigma_\varphi \approx 0.175$) zu erreichen. Wie man erkennt, liegt dieses, sofern wir — wie in den Berechnungen von Abschnitt 4.2 — $\eta_{\min} = 0.2$ annehmen wollen, für $N = 8$ bei etwa 150 ms. Da dies ein biologisch vernünftiger, d.h. ausreichend kleiner Wert ist, wäre folglich eine sinnvolle Winkelcodierung bereits mit 8 Neuronen möglich.

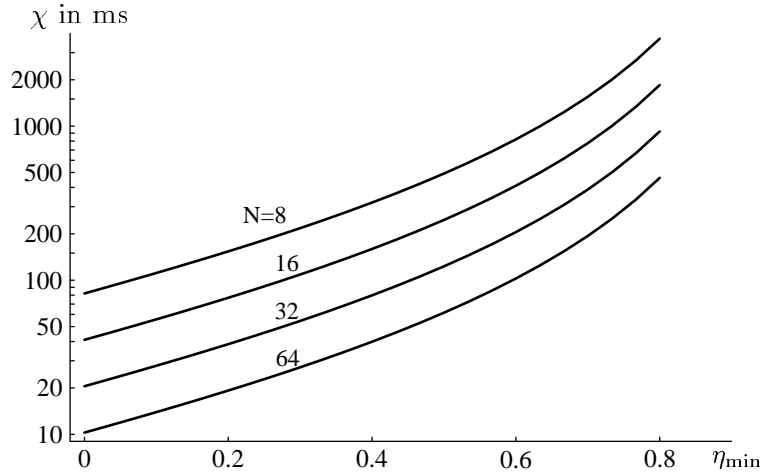


Abbildung 4.5: Zeitintervall χ , das für eine Genauigkeit der Winkelbestimmung von 10° benötigt wird, für eine unterschiedliche Zahl N winkelcodierender Neuronen. Deutlich ist die durch Gleichung (4.23) gegebene, empfindliche Abhängigkeit von $\eta_{\min} = \frac{\langle n \rangle_{\min}}{\langle n \rangle_{\max}}$ zu erkennen (man beachte die logarithmische Skalierung der Ordinate).

Kapitel 5

Realistische Tuningkurven

In den vorangegangenen Kapiteln wurde der Stimuluswinkel aus der Aktivität einer Gruppe von Neuronen bestimmt. Ein wesentliches Element des zugrundeliegenden Modells war hierfür die Tuningkurve der einzelnen Nervenzellen, welche die Feuerrate in Abhängigkeit des Stimuluswinkels beschreibt. Da wir vorausgesetzt haben, dass jedes winkelcodierende Neuron Input von den Spaltsinnesorganen gegenüberliegender Beinen erhält, lässt sich die Tuningkurve auch als Funktion der Zeitdifferenz Δt der Ankunftszeiten der Rayleighwellen an den entsprechenden Tarsen darstellen. Bisher wurde eine lineare Abhängigkeit angenommen; vgl. Abbildung 2.3. Im Folgenden sollen realistischere Tuningkurven betrachtet und Auswirkungen auf die Winkelcodierung untersucht werden.

5.1 Analytische Betrachtungen

Um das Verhalten eines winkelcodierenden Neurons zu beschreiben, betrachten wir zunächst die Wirkung von genau zwei Input-Spikes mit zeitlichem Abstand δt . Einer der beiden bewirke ein exzitatorisches postsynaptisches Potential (EPSP) der andere ein inhibitorisches (IPSP). Eine Nervenzelle zeigt gewöhnlich bei der Ausbildung eines Aktionspotentials ein starkes Schwellenverhalten. Im betrachteten Modell gehen wir deshalb davon aus, dass ein winkelcodierendes Neuron nur feuern wird, wenn der Zeitpunkt der Exzitation nicht in den Bereich der Inhibition fällt. Wir setzen dabei voraus, dass ein einzelnes EPSP zum Auslösen eines Spikes genügt und ein rechtzeitig auftretendes IPSP dies verhindern kann. Dies können wir durch eine Feuerwahrscheinlichkeit in Abhängigkeit der Zeitdifferenz $\delta t := t_E - t_I$ ausdrücken (t_E bezeichne den Beginn des EPSPs, t_I den des IPSPs):

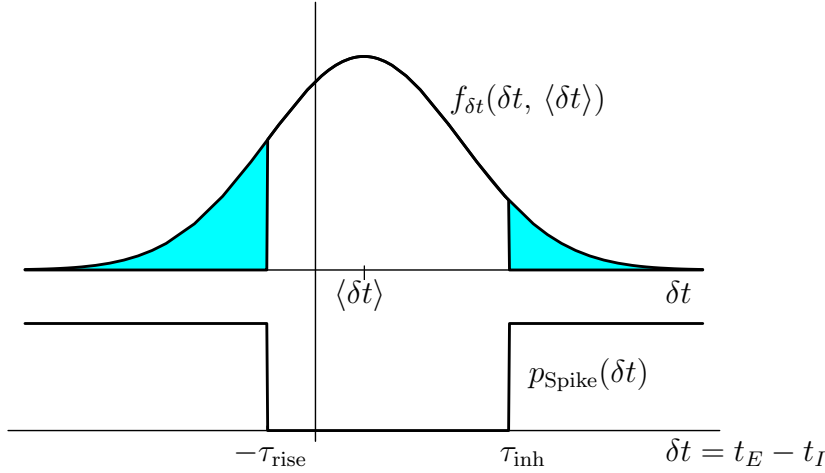


Abbildung 5.1: Anschauliche Darstellung des Faltungsintegrals (5.3): Je nach $\langle \delta t \rangle$ tragen nur die Teile von $p_{\delta t}$ bei, für die δt im „Feuerbereich“ ($p_{\text{Spike}} = 1$) liegt.

$$p_{\text{Spike}}(\delta t) = \begin{cases} 1 & \text{für } \delta t < -\tau_{\text{rise}} \\ 0 & \text{für } -\tau_{\text{rise}} \leq \delta t \leq \tau_{\text{inh}} \\ 1 & \text{für } \delta t > \tau_{\text{inh}} \end{cases} \quad (5.1)$$

τ_{rise} lässt sich als Zeitkonstante für den Anstieg des EPSPs auf ein überschwelliges Membranpotential interpretieren, wohingegen τ_{inh} die effektive Breite des IPSPs beschreibe.

Vor allem infolge der mechano-elektrischen Wandlung in den Spaltsinnesorganen werden die Zeitpunkte der postsynaptischen Potentiale Streuungen aufweisen. Nehmen wir diese Gauß-verteilt an, so folgt für die Verteilungsdichte der Zeitdifferenz

$$f_{\delta t}(\delta t, \langle \delta t \rangle) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\delta t}} e^{-\frac{(\delta t - \langle \delta t \rangle)^2}{2\sigma_{\delta t}^2}}, \quad (5.2)$$

wobei der Parameter $\langle \delta t \rangle := \langle t_E \rangle - \langle t_I \rangle$ für den mittleren Abstand zwischen EPSP und IPSP steht und $\sigma_{\delta t}^2 := \sigma_{t_E}^2 + \sigma_{t_I}^2$ sich aus der Summe der einzelnen Varianzen ergibt.

Die Feuerwahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von der mittleren neuronalen Zeitdifferenz $\langle \delta t \rangle$ berechnet sich dann, wie in Abbildung 5.1 veranschaulicht, durch Faltung von (5.1) mit (5.2),

$$\mathcal{P}_{\text{Spike}}(\langle \delta t \rangle) = \int_{-\infty}^{\infty} p_{\text{Spike}}(\delta t) f_{\delta t}(\delta t, \langle \delta t \rangle) d(\delta t) \quad (5.3)$$

$$= 1 + \frac{1}{2} \left(\operatorname{erf} \left[\frac{-\tau_{\text{rise}} - \langle \delta t \rangle}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}} \right] - \operatorname{erf} \left[\frac{\tau_{\text{inh}} - \langle \delta t \rangle}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}} \right] \right) \quad (5.4)$$

wobei wir die Fehlerfunktion verwendet haben,

$$\operatorname{erf}[x] := \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-t^2} dt \quad (5.5)$$

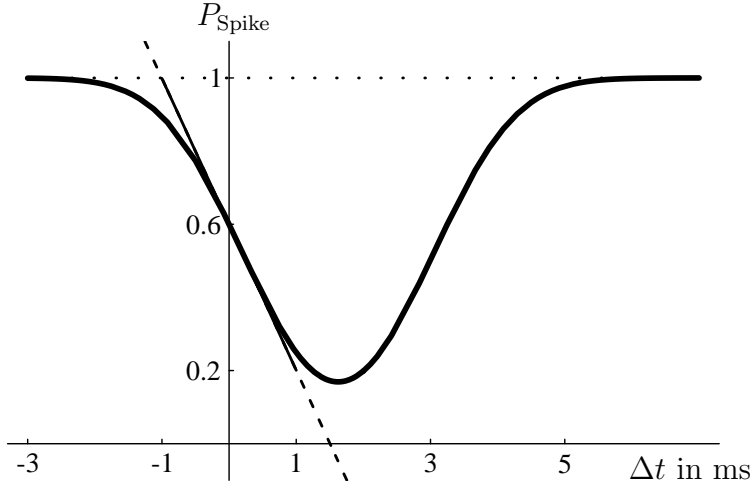


Abbildung 5.2: $P_{\text{Spike}}(\Delta t)$ für $\Delta t_1 = 0.25$ ms, $\Delta t_2 = 3$ ms und $\sigma_{\delta t} = 1.0$ ms nach (5.7); gemäß Gleichungen (5.11) und (5.12) entspricht damit die Linearisierung (5.9) der Geraden $P_F(\Delta t)$ in Gleichung (2.7) mit $P_{\min} = 0.2$ und $P_{\max} = 1$.

Zu beachten ist, dass die neuronale Größe $\langle \delta t \rangle$ nicht unbedingt mit der Laufzeitdifferenz Δt der Rayleighwelle zwischen den entsprechenden Beinen übereinstimmen muss. So kann z.B. die axonale Verzögerung Δ_I des inhibitorischen Signalwegs die des exzitatorischen (Δ_E) übertreffen. Die mittlere neuronale Zeitdifferenz $\langle \delta t \rangle$ zwischen der Ankunft der Spikes über den exzitatorischen und den inhibitorischen Signalweg ergibt sich aus der Laufzeitdifferenz Δt der Rayleighwelle und der Differenz $\Delta := \Delta_E - \Delta_I$ der axonalen Verzögerungen:

$$\langle \delta t \rangle = \Delta t + \Delta \quad (5.6)$$

Mit (5.6) gilt dann für die Feuerwahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von Δt ,

$$\begin{aligned} P_{\text{Spike}}(\Delta t) &\equiv \mathcal{P}_{\text{Spike}}(\Delta t + \Delta) \\ &= 1 + \frac{1}{2} \left(\operatorname{erf} \left[\frac{\Delta t_1 - \Delta t}{\sqrt{2} \sigma_{\delta t}} \right] - \operatorname{erf} \left[\frac{\Delta t_2 - \Delta t}{\sqrt{2} \sigma_{\delta t}} \right] \right) \end{aligned} \quad (5.7)$$

mit $\Delta t_1 := -\tau_{\text{rise}} - \Delta$ und $\Delta t_2 := \tau_{\text{inh}} - \Delta$. Abbildung 5.2 zeigt einen typischen Verlauf von P_{Spike} und der linearen Näherung um $\Delta t = 0$, die im Folgenden berechnet wird. Das Minimum liegt, infolge der Symmetrie der Fehlerfunktionen in (5.7), bei $\frac{1}{2}(\Delta t_1 + \Delta t_2) = \frac{1}{2}(-\tau_{\text{rise}} + \tau_{\text{inh}}) - \Delta$.

Die obigen Betrachtungen sind unter der Voraussetzung durchgeführt worden, dass Wechselwirkungen zwischen postsynaptischen Potentialen unterschiedlicher Stimulusperioden vernachlässigt werden können. Dies ist nur dann gegeben, falls die zeitliche Breite der EPSPs und IPSPs deutlich kleiner als die Periodendauer ist.

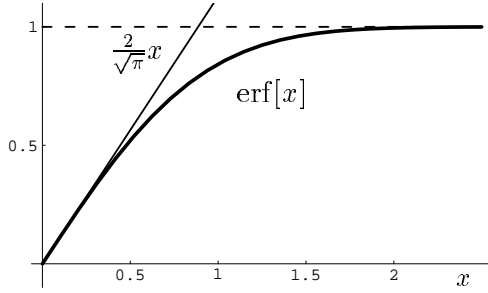


Abbildung 5.3: Die Fehlerfunktion lässt sich für kleine x durch $\text{erf}[x] \approx \frac{2}{\sqrt{\pi}}x$ und für $x > 1.5$ durch $\text{erf}[x] \approx 1$ nähern.

Linearisierung

Die Fehlerfunktion $\text{erf}[x]$ und ihre Näherungen sind in Abbildung 5.3 geplottet. Falls die Differenz aus der effektiven Breite der IPSPs und der neuronalen Verzögerung, $\Delta t_2 = \tau_{\text{inh}} - \Delta$, die Streuung der Zeitdifferenz $\sigma_{\delta t}$ deutlich übertrifft, können wir $\text{erf}\left[\frac{\Delta t_2 - \Delta t}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}}\right] \approx 1$ im Bereich $\Delta t \ll \Delta t_2$ nähern. Eine Taylor-Entwicklung von (5.7) um $\Delta t = 0$ ergibt dann

$$\begin{aligned} P_{\text{Spike}}(\Delta t) &\approx 1 + \frac{1}{2} \left(\text{erf}\left[\frac{\Delta t_1}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}}\right] - \text{erf}'\left[\frac{\Delta t_1}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}}\right] \frac{\Delta t}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}} - 1 \right) \\ &= \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \text{erf}\left[\frac{\Delta t_1}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}}\right] - \exp\left[-\left(\frac{\Delta t_1}{\sqrt{2}\sigma_{\delta t}}\right)^2\right] \frac{\Delta t}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\delta t}} \end{aligned} \quad (5.8)$$

Für $\Delta t_1 \ll \sigma_{\delta t}$ können wir (5.8) auch noch bis zur 1. Ordnung in Δt_1 entwickeln und es folgt

$$P_{\text{Spike}}(\Delta t) \approx \frac{1}{2} + \frac{\Delta t_1}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\delta t}} - \frac{\Delta t}{\sqrt{2\pi}\sigma_{\delta t}}, \quad (5.9)$$

wobei $\text{erf}[x] \approx \frac{2}{\sqrt{\pi}}x$ für $x < \frac{1}{2}$ verwendet worden ist (siehe Abbildung 5.2).

Vergleichen wir die Näherung (5.9) mit dem linearen Modellansatz aus Gleichung (2.7), $P_F(\Delta t) = \frac{P_{\text{max}} + P_{\text{min}}}{2} - \frac{P_{\text{max}} - P_{\text{min}}}{2\Delta t_0} \Delta t$, so erhalten wir

$$\Delta t_1 \approx \frac{P_{\text{max}} - 1 + P_{\text{min}}}{P_{\text{max}} - P_{\text{min}}} \Delta t_0, \quad \sigma_{\delta t} \approx \frac{2\Delta t_0}{\sqrt{2\pi}(P_{\text{max}} - P_{\text{min}})}. \quad (5.10)$$

Wie in Anschluss an Gleichung (2.4) definiert, ist dabei $\Delta t_0 := \frac{2R}{v_R} \approx 1$ ms die maximale Laufzeitdifferenz einer Rayleighwelle zwischen zwei gegenüberliegenden Beinen. Falls zusätzlich $P_{\text{max}} \approx 1$ gilt, folgt mit Gleichung (2.10), $\eta_{\text{min}} = \frac{P_{\text{min}}}{P_{\text{max}}} \approx P_{\text{min}}$,

$$\Delta t_1 = -\tau_{\text{rise}} - \Delta \approx \frac{\eta_{\text{min}} \Delta t_0}{1 - \eta_{\text{min}}} \quad (5.11)$$

$$\text{und} \quad \sigma_{\delta t} \approx \frac{2\Delta t_0}{\sqrt{2\pi}(1 - \eta_{\text{min}})}. \quad (5.12)$$

Gleichungen (5.11) und (5.12) stellen eine Beziehung her zwischen der Größe η_{min} , die das Verhältnis von minimalem zu maximalem Wert der Tuningkurve angibt, und den neuronalen Parametern τ_{rise} , Δ und $\sigma_{\delta t}$.

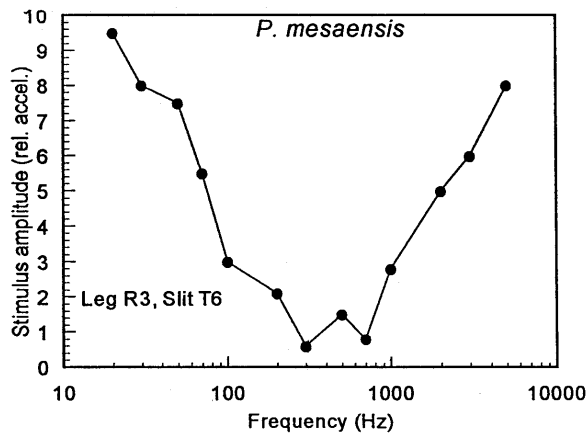


Abbildung 5.4: Frequenzabhängigkeit der Schwellenempfindlichkeit eines Spalts des BCSS. In den Bereich größter Sensitivität von ca. 250-700 Hz fällt auch das Intensitätsmaximum der Rayleighwelle im Wüstensand bei 300 Hz (aus Brownell 1998).

5.2 Phasenkopplung

Messungen von Aicher und Tautz (1990) im Meeressand ergaben, daß die maximale Intensität der Welle in einem schmalen Frequenzbereich um ca. 350 Hz angesiedelt ist (Abbildung 1.1). Für trockenen Wüstensand gilt dies analog, allerdings bei etwas niedrigeren Frequenzen um 300 Hz (Brownell, private Mitteilung). Da zudem die Spaltsinnesorgane von *Paruroctonus* ihre höchste Sensitivität bei 250 - 700 Hz aufweisen (Abbildung 5.4), sollen nun Überlegungen zu Stimuli in diesem Frequenzbereich angestellt werden.

Von Phasenkopplung spricht man, wenn die Spikezeitpunkte einer Nervenzelle mit ausgezeichneten Positionen des Stimulus, z.B. den Amplitudenmaxima, korreliert sind. Dies ist eine wichtige Voraussetzung für die Codierung zeitlicher Information. Bei einem monofrequenten Signal feuert das Neuron dann bevorzugt zu einer festen Phase, aber nicht notwendigerweise in jeder Periode. Aus Vibrationsexperimenten ist bekannt, daß Phasenkopplung in den sensorischen Zellen der BCSS bis zu Frequenzen von ungefähr 500 Hz auftritt. Daraus lässt sich eine grobe Abschätzung für die zeitliche Präzision der Spikeerzeugung ableiten. Um Phasenkopplung bis etwa 500 Hz zu erreichen, müssen die einzelnen Aktionspotentiale mit einer Genauigkeit, die mindestens der halben Periodendauer entspricht, auftreten. Die zeitliche Präzision ist also höher als 1 ms.

Allerdings wird nur bis maximal 200 Hz in jeder Stimulusperiode ein Spike erzeugt, wohingegen bei 500 Hz nur jedes 2-tes bis 3-tes Amplitudenmaximum eine Antwort hervorruft (Brownell, private Mitteilung). Das Neuron feuert dann offensichtlich mit seiner maximalen Feuerrate, der durch Refraktärprozesse Grenzen gesetzt sind. Für die Auswertung von Laufzeitdifferenzen bringt dies eine gewisse Problematik mit sich, denn es gibt folglich Perioden, in denen keine EPSPs auftreten und andere, in denen die winkelcodierenden Neuronen infolge fehlender IPSPs nicht inhibiert werden. Dadurch

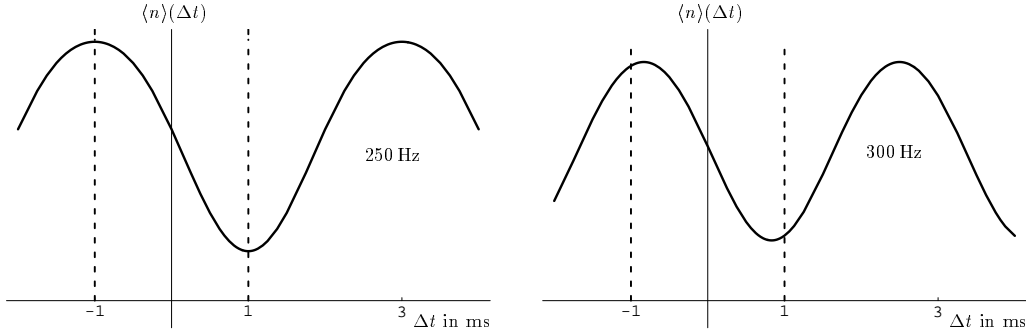


Abbildung 5.5: Nur bis $f = 250$ Hz, $T = 4$ ms ist es bei einer Tuningkurve mit symmetrischen Abfall und Anstieg möglich, dass $\langle n \rangle(-1 \text{ ms}) = \langle n \rangle_{\max}$ und $\langle n \rangle(1 \text{ ms}) = \langle n \rangle_{\min}$ gilt (**links**), aber auch für 300 Hz ist dies noch näherungsweise erreichbar (**rechts**).

wird sich die Differenz zwischen maximaler und minimaler Spikezahl verringern, was, wie wir in Kapitel 4 gesehen haben, eine reduzierte Genauigkeit der Winkelbestimmung zur Folge hat.

Ein weiterer Punkt erfordert ebenfalls Beachtung. Da bei den betrachteten Frequenzen die Periodendauer mit ca. 3 ms die Größenordnung der Laufzeitdifferenzen zwischen gegenüberliegenden Beinen erreicht, kann es hier zu Wechselwirkung von EPSP und IPSP aus benachbarten Stimulus-Perioden kommen, was sich auf die Auswertung der Zeitdifferenzen störend auswirkt. Geringe Breiten der EPSPs und IPSPs sind folglich vorteilhaft.

Auch sollte die mittlere Zahl der Spikes $\langle n \rangle$ eines winkelcodierenden Neurons über einen Bereich von $\Delta t = -1$ ms bis $\Delta t = +1$ ms abfallen, um zu ermöglichen, dass $\langle n_k \rangle(\varphi_S) = \langle n \rangle_{\max}$ und $\langle n_k \rangle(\varphi_S + \pi) = \langle n \rangle_{\min}$ gilt. Bei einem symmetrischen Verlauf von $\langle n \rangle(\Delta t)$ bzw. $P_{\text{Spike}}(\Delta t)$, wie z.B. durch Gleichung 5.7 gegeben, ist dies nur bis 250 Hz möglich (siehe Abbildung 5.5). Im Falle eines flachen Übergangs von Bereichen positiver zu negativer Steigung wird sich jedoch eine leichte Verschiebung des Maximums nur unwesentlich auf die Winkelcodierung auswirken.

Allerdings zeigt sich deutlich, dass das betrachtete Modell dem Abstand gegenüberliegender Beine Schranken setzt: Nach Gleichung (4.19) ist für eine hohe Präzision der Winkelbestimmung ein möglichst großer Wert für $\langle n \rangle_{\max}$ und ein möglichst kleiner für $\langle n \rangle_{\min}$ nötig. Da sowohl die Streuung der Zeitdifferenz der postsynaptischen Potentiale $\sigma_{\delta t}$, siehe Gleichung (5.2), als auch deren Breite in der Größenordnung von 1 ms liegen dürften, kann die Tuningkurve $\langle n \rangle(\Delta t)$ nicht beliebig steil von $\langle n \rangle_{\max} = \langle n \rangle(-\Delta t_0)$ auf $\langle n \rangle_{\min} = \langle n \rangle(\Delta t_0)$ abfallen. Ein möglichst großer „Übergangsbereich“ $2 \Delta t_0$ ist deshalb vorteilhaft, darf jedoch bei einer dominanten Stimulusfrequenz von etwa 300 Hz einen Wert von 2 ms nicht wesentlich übersteigen. Andernfalls führt die be-

reits erwähnte Wechselwirkung von postsynaptischen Potentialen, die verschiedenen Stimulusperioden zuzuordnen sind, zu einem deutlich geringeren „Hub“ $\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min}$ der Tuningkurve und damit zu einer ungenaueren Winkelbestimmung. Die Distanz gegenüberliegender Tarsen von etwa 5 cm bei *Paruroctonus*, die einer maximalen Laufzeitdifferenz der Rayleighwelle von $\Delta t_0 = 1$ ms entspricht, könnte somit als optimaler Kompromiss gedeutet werden. Größere Tiere hätten allerdings (bei gleichen sonstigen Voraussetzungen) die Möglichkeit, Laufzeitdifferenzen zwischen benachbarten Beinen auszuwerten.

Im nächsten Abschnitt sollen Simulationen Aufschluß über die genannten Punkte und deren Auswirkung auf die Tuningkurve $\langle n \rangle(\Delta t)$ bringen.

5.3 Hodgkin-Huxley Modell

Für die numerischen Berechnungen verwenden wir ein bekanntes Neuronen-Modell, die Hodgkin-Huxley-Gleichungen (Hodgkin und Huxley 1952). Diese bestehen aus 4 nichtlinear gekoppelten Differentialgleichungen, die das zeitliche Verhalten des Membranpotentials V und der Ionenkanäle (Parameter n , m , h) beschreiben,

$$\begin{aligned}
 C \frac{d}{dt} V &= g_{Na} m^3 h (V_{Na} - V) + g_K n^4 (V_K - V) \\
 &\quad + g_L (V_L - V) + I(V, t) \\
 \frac{d}{dt} n &= \zeta(T) \left(\alpha_n(V) (1 - n) - \beta_n(V) n \right) \\
 \frac{d}{dt} m &= \zeta(T) \left(\alpha_m(V) (1 - m) - \beta_m(V) m \right) \\
 \frac{d}{dt} h &= \zeta(T) \left(\alpha_h(V) (1 - h) - \beta_h(V) h \right) .
 \end{aligned} \tag{5.13}$$

$$\begin{aligned}
 \alpha_n(V) &= 0.01 \frac{-V+10}{e^{-0.1V+1}-1} & \beta_n(V) &= 0.125 e^{-\frac{1}{80}V} \\
 \alpha_m(V) &= 0.1 \frac{-V+25}{e^{-0.1V+2.5}-1} & \beta_m(V) &= 4.0 e^{-\frac{1}{18}V} \\
 \alpha_h(V) &= 0.07 e^{-\frac{1}{20}V} & \beta_h(V) &= \frac{1}{e^{-0.1V+3.0}+1} , \\
 \zeta(T) &= e^{\frac{\ln(3)}{10}(T-6.3)} \quad (T \text{ Temperatur in } ^\circ\text{C})
 \end{aligned} \tag{5.14}$$

Membrankapazität: $C = 1 [\mu\text{F}/\text{cm}^2]$

Leitfähigkeiten:

$$g_{Na} = 115 [\text{mS}/\text{cm}^2] \quad g_K = 36 [\text{mS}/\text{cm}^2] \quad g_L = 0.3 [\text{mS}/\text{cm}^2] \tag{5.15}$$

Nernstpotentiale:

$$V_{Na} = 120 [\text{mV}] \quad V_K = -12 [\text{mV}] \quad V_L = 10.6 [\text{mV}] .$$

V ist hierbei die Membranspannung relativ zum Ruhepotential (≈ -65 mV). Das Gleichungssystem (5.13) hat daher für $I(V, t) = 0$ den stabilen Fixpunkt

$$\bar{V} = 0, \quad \bar{x} = \frac{\alpha_x(0)}{\alpha_x(0) + \beta_x(0)}, \quad (5.16)$$

wobei x für n , m und h steht, welche die Ionenkanäle beschreiben.

Um das Verhalten des Neurons in Abhängigkeit von Inhibition und Exzitation untersuchen zu können, schreiben wir (siehe Anton et al. 1992, Segev 1995) den synaptischen Inputstrom als

$$I(V, t) = g_E \alpha(t - t_E, \tau_E)(V_E - V) + g_I \alpha(t - t_I, \tau_I)(V_I - V) \quad . \quad (5.17)$$

Dabei ist

$$\alpha(t, \tau_{\text{syn}}) = \begin{cases} 0 & \text{für } t < 0 \\ \frac{t}{\tau_{\text{syn}}} e^{\left(1 - \frac{t}{\tau_{\text{syn}}}\right)} & \text{für } t \geq 0 \end{cases} \quad (5.18)$$

die sogenannte Alphafunktion, deren Verlauf mit experimentell gemessenen, postsynaptischen Strömen gut übereinstimmt.

Für die Zeitkonstanten der postsynaptischen Ströme setzen wir $\tau_{\text{syn}} = \tau_E = \tau_I = 1$ ms an. Wie bereits oben gefordert, ist dies ein kleiner, aber für zeitcodierende Neuronen realistischer Wert. Das Umkehrpotential der exzitatorischen Synapse wird mit $V_E = +40$ mV betragsmäßig deutlich größer als $V_I = -5$ mV gewählt. Dies wird durch die im Normalfall wesentlich größere inhibitorische Leitfähigkeit kompensiert. Die synaptische Kopplung soll so stark sein, dass ein einzelner exzitatorischer Input ein Aktionspotential des Neurons auslösen kann, was durch die Wahl von $g_E = 1$ mS/cm² erreicht wird.

Numerische Integration des Systems (5.13) bei einer den Hodgkin-Huxley-Gleichungen angepassten Temperatur von $T = 18^\circ\text{C}$ ($\zeta \approx 3.6$) mit $g_I = 4$ g_E = 4 mS/cm² ergibt, dass bei je einem einzelnen inhibitorischen und exzitatorischen Puls — siehe Gleichung (5.17) — das Neuron nur feuert, falls $t_E - t_I < -\tau_{\text{rise}} \approx -0.518$ ms oder $t_E - t_I > \tau_{\text{inh}} \approx 1.108$ ms gilt (Abbildung 5.6). Dieses bereits hier deutlich sichtbare Schwellenverhalten wird im realen Neuron zusätzlich durch die aktive Leitung des Aktionspotentials entlang dem Axon verstärkt — ein Effekt, der durch die ortsunabhängigen Gleichungen (5.13) natürlich nicht beschrieben wird.

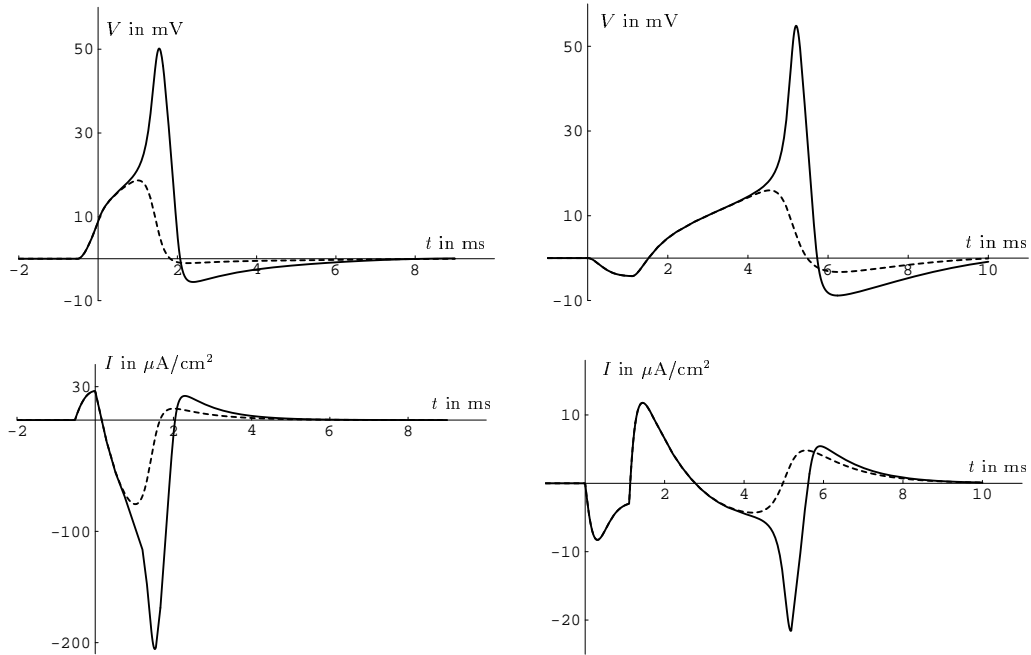


Abbildung 5.6: Schwellenverhalten des Hodgkin-Huxley-Neurons:

Oben links: Während bei einer Zeitdifferenz zwischen EPSP und IPSP von $\delta t = t_E - t_I = -0.518 \text{ ms}$ noch ein Aktionspotential auftritt (durchgezogene Kurve), ist bereits für $\delta t = -0.517 \text{ ms}$ nur unterschwelliges Verhalten erkennbar (gestrichelt). **Oben rechts:** Umgekehrtes Verhalten zeigt sich bei einem Übergang von $\delta t = +1.107 \text{ ms}$ (gestrichelt) nach $\delta t = +1.108 \text{ ms}$. Zusammen bedeutet dies, dass das Neuron für $-0.517 \text{ ms} \leq t_E - t_I \leq 1.107 \text{ ms}$ nicht feuert. **Unten** ist jeweils der zeitliche Verlauf des synaptischen Stroms dargestellt.

5.4 Modellierung des Outputs der BCSS

In den Simulationen soll die Rayleighwelle durch ein realistisches Spektrum modelliert werden. Dazu verwenden wir eine Gauß-förmige Frequenzverteilung mit Schwerpunkt bei 300 Hz und einer Standardabweichung von 50 Hz. Um Einschalt Effekte zu vermeiden und verschiedene realistische „Sandwellen“ generieren zu können, werden die Phasen der einzelnen Schwingungsanteile zufällig gewählt. Die so erzeugte Amplitude $y(t)$ bestimme die Feuerwahrscheinlichkeit $p_F(t)$ der sensorischen Neuronen der Spaltsinnesorgane, wobei, wie in Abbildung 1.5 b dargestellt, nur eine positive Auslenkung zu berücksichtigen ist. Für die im Folgenden beschriebenen Simulationen ist deshalb

$$p_F(t) = \begin{cases} 0 & \text{für } y(t) < 0 \\ A \ln(y(t) + 1) & \text{für } y(t) \geq 0 \end{cases} \quad (5.19)$$

angesetzt worden. Durch den Logarithmus wird die experimentell gemessene, hohe Empfindlichkeit der Spaltsinnesorgane bei niedriger Stimulusamplitude und die relative kleine Sensitivität bei höheren Amplituden modelliert. Für kleine Auslenkungen $0 \leq y \ll 1$ kann (5.19) durch

$$p_F(t) \approx A y(t) \quad (5.20)$$

genähert werden. Die Zeitpunkte der inhibitorischen und exzitatorischen Ströme $\{t_I^i\}$ und $\{t_E^i\}$ werden in zwei getrennten Poissonprozessen zu gleichem $y(t)$,

$$p_{F,E}(t) = p_F(t + \Delta t) \quad (5.21)$$

$$\text{und} \quad p_{F,I}(t) = p_F(t - \Delta) \quad , \quad (5.22)$$

ermittelt. Δt bezeichnet wiederum den Laufzeitunterschied der Rayleighwelle zwischen gegenüberliegenden Beinen, wohingegen $-\Delta$ eine neuronale Verzögerung des inhibitorischen relativ zum exzitatorischen Signalweg berücksichtigt; siehe Gleichung (5.6). Die Vernachlässigung von Intensitätsunterschieden ist infolge der geringen Dämpfung der Sandwelle über eine Distanz unterhalb von 5 cm und des bereits erwähnten großen dynamischen Bereichs der BCSS erlaubt. Der Verlauf des postsynaptischen Inputstromes ist damit durch

$$I(V, t) = \sum_i g_E \alpha(t - t_E^i, \tau_E)(V_E - V) + g_I \alpha(t - t_I^i, \tau_I)(V_I - V) \quad (5.23)$$

gegeben.

5.5 Simulationen zur Winkelcodierung

Für die Berechnungen wurde $g_I = 3 g_E = 3.0 \text{ mS/cm}^2$, $\tau_{\text{syn}} = \tau_E = \tau_I = 1 \text{ ms}$ und $\Delta = 0.7 \text{ ms}$ angesetzt. In Voruntersuchungen wurde die Größe A aus Gleichung (5.19) in mehreren Durchläufen so angepasst, dass die Zahl der EPSPs bzw. IPSPs für die Dauer des Stimulus in etwa der experimentell gemessenen maximalen Feuerrate der sensorischen Neuronen von ca. 200 Hz entspricht.

Ein Simulationsergebnis, d.h. die mittlere Zahl der Spikes, für welche zu jedem Δt 100-mal die Hodgkin-Huxley-Gleichungen über $\chi = 500 \text{ ms}$ integriert worden sind, zeigt Abbildung 5.7 a. Wie man deutlich erkennt, ist die Differenz $\langle n \rangle_{\text{max}} - \langle n \rangle_{\text{min}} \approx 11$ relativ gering. Dies ist auch eine Folge der Poissonprozesse zur Bestimmung der $\{t_E^i\}$ und $\{t_I^i\}$. Dadurch existieren Zeitintervalle, in denen mehrere EPSPs bzw. IPSPs dicht aufeinander folgen, und wiederum andere, in denen unterdurchschnittlich wenige auftreten.

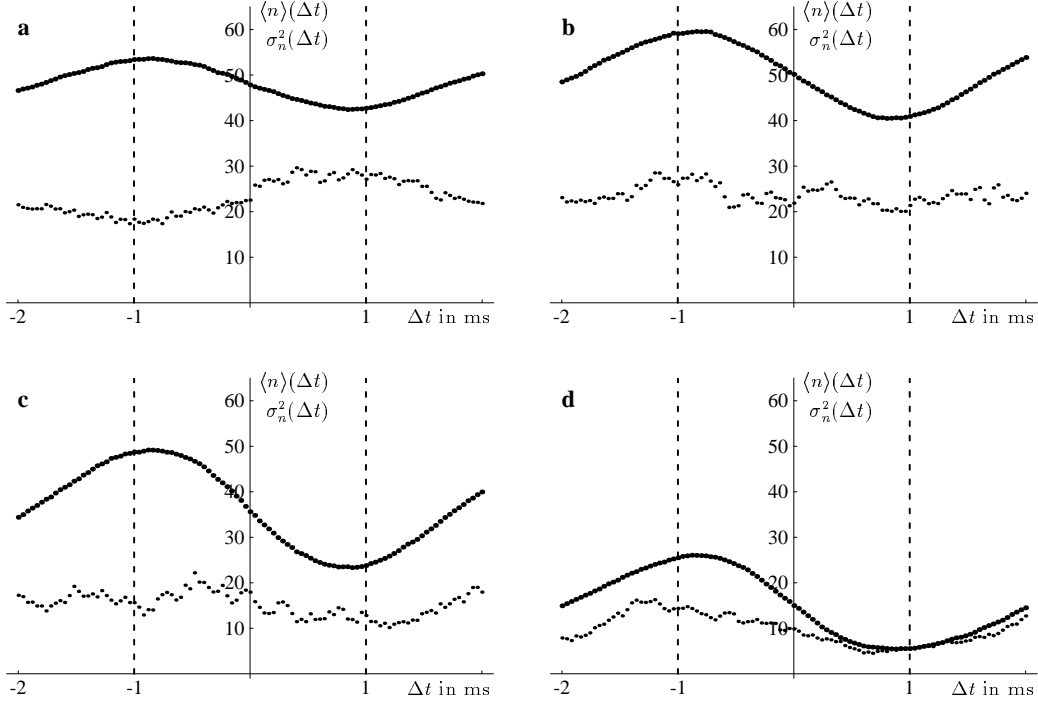


Abbildung 5.7: Ergebnisse der Simulationen für eine Gauß-förmige Frequenzverteilung um 300 Hz bei einer synaptischen Zeitkonstante von $\tau_{\text{syn}} = 1.0$ ms: In jedem Bild ist jeweils die Tuningkurve $\langle n \rangle(\Delta t)$ und darunter die Varianz der Spikezahlen $\sigma_n^2(\Delta t)$ angetragen. Die Laufzeitdifferenz wurde dazu in 100 Schritten von -2 ms bis 2 ms variiert. Zu jedem Δt wurden 10 verschiedene „Rayleighwellen“ $y(t)$ der Dauer $\chi = 500$ ms generiert, die wiederum je 10-mal zur Bestimmung des exzitatorischen bzw. inhibitorischen postsynaptischen Stroms nach Gleichung (5.21) bzw. (5.22) dienten. Variiert wurde die Zahl M sensorischer Nervenzellen je Spalt-sinnesorgan: **a** $M = 1$, **b** $M = 2$, **c** $M = 4$ und **d** $M = 8$. In allen Berechnungen betrugen die synaptischen Leitfähigkeiten $g_I = 3 g_E = 3.0$ mS/cm² und die Differenz der axonalen Verzögerung $\Delta = 0.7$ ms.

Auch ist die Zahl der Spikes offensichtlich nicht Poisson-verteilt, da der Verlauf der Varianz nicht dem des Erwartungswerts entspricht. Um eine grobe Abschätzung für die Präzision der Winkelbestimmung zu erhalten, verwenden wir Gleichung (4.21), $\sigma_\varphi^2 \approx \frac{8\sigma_0^2}{N(\langle n \rangle_{\text{max}} - \langle n \rangle_{\text{min}})^2}$, wobei wir σ_0^2 durch den Mittelwert von σ_n^2 (≈ 23 in Abbildung 5.7 a) nähern. Der damit ermittelte Wert von $\sigma_\varphi^2 \approx 0.19$ entspricht einer Genauigkeit von etwa 25°.

5.5.1 Verbesserung der Genauigkeit

Bis jetzt ist von jedem der 8 Spaltsinnesorgane nur jeweils eine sensorische Nervenzelle berücksichtigt worden. Da das BCSS jedoch aus 7 Spalten besteht, die ihrerseits von je 2 Neuronen innerviert werden (siehe Abschnitt 1.2), kann die Genauigkeit beträchtlich erhöht werden.

Eine Möglichkeit besteht darin, dass mehrere sensorische Nervenzellen der beiden gegenüberliegenden BCSS die winkelcodierenden Neuronen mit Input versorgen. Dadurch wird sich die Zahl der Zeitabschnitte erhöhen, in denen EPSPs auf die im Mittel um $\langle \delta t \rangle = \Delta t + \Delta$ (Gleichung (5.6)) verzögerten IPSPs treffen, und somit die Differenz $\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min}$ verstärken. In den Simulationen berücksichtigen wir eine größere Zahl ($M > 1$) sensorischer Nervenzellen je winkelcodierendes Neuron, in dem wir A aus Gleichung (5.19) um Faktor M erhöhen. Für die in Abbildung 5.7 a-d gezeigten Simulationsergebnisse sind in Tabelle 5.1 Abschätzungen für die Genauigkeit der Winkelbestimmung zusammengestellt. Wie ein Vergleich der Resultate für $M = 4$ und $M = 8$ verdeutlicht, bringt eine zu große Zahl ($M > 4$) sensorischer Nervenzellen je BCSS, die ein winkelcodierendes Neuron im SOG ansteuern, keine Steigerung der Präzision. Infolge verstärkter Inhibition sinkt vielmehr die absolute Zahl der Spikes erheblich.

Daher ist, wie bereits in Kapitel 2 erwähnt, als Alternative denkbar, dass für jeden der 7 Spalte der BCSS eine Abbildung 2.9 entsprechende Verschaltung im SOG von *Paruroctonus* realisiert ist. In Gleichung (4.21) erhöht sich damit die Zahl winkelcodierender Neuronen N um den Faktor 7. Mit Tabelle 5.1 erhalten wir in diesem Fall für $M = 1$ eine Präzision von $\sigma_\varphi \approx \frac{24.7^\circ}{\sqrt{7}} \approx 9.3^\circ$. Sollten zusätzlich die beiden sensorischen Neuronen eines Spalts Synapsen mit dem gleichen Populationsneuron bilden, was $M = 2$ entspricht, so würde sich die Winkelauflösung sogar auf $\frac{14.7^\circ}{\sqrt{7}} \approx 5.6^\circ$ verbessern.

Desweiteren können auch verschiedene neuronale Parameter optimiert werden, um eine Verbesserung der Tuningkurve, d.h. vor allem eine größere

M	$\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min}$	σ_0^2	σ_φ (in Grad)
1	11.1	23.0	24.7°
2	19.0	23.7	14.7°
4	25.9	15.2	8.6°
8	20.6	9.7	8.7°

Tabelle 5.1: Genauigkeit der Winkelbestimmung σ_φ in Abhängigkeit von der Zahl M sensorischer Nervenzellen eines Spaltsinnesorgans, die ein winkelcodierendes Neuron mit exzitatorischem bzw. inhibitorischem Input versorgen. Da die Varianzen $\sigma_n^2(\Delta t)$ in Abbildung 5.7 keine starken Schwankungen aufweisen, ist σ_φ mit Hilfe von Gleichung (4.21) aus den Simulationsergebnissen abgeschätzt worden. Hierfür haben wir jeweils σ_0^2 gleich dem Mittelwert von $\sigma_n^2(\Delta t)$ gesetzt.

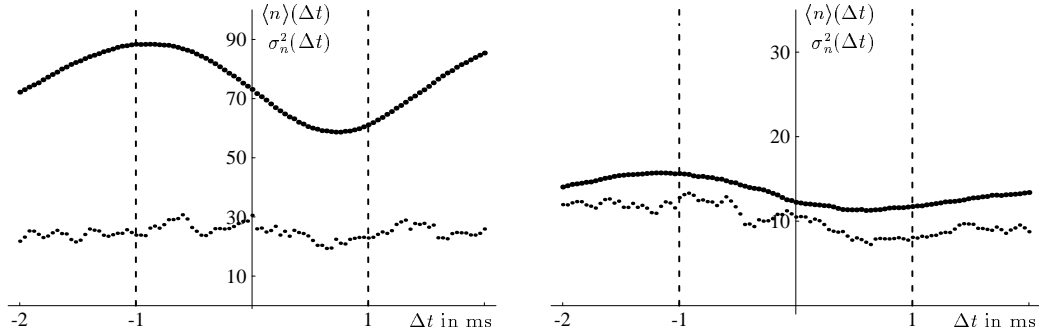


Abbildung 5.8: Einfluss der synaptischen Zeitkonstante $\tau_{\text{syn}} = \tau_E = \tau_I$, siehe (5.18), auf die Tuningkurve und damit auf die Genauigkeit σ_φ der Winkelbestimmung für $M = 2$ (vgl. Abbildung 5.7 b): **Links:** Für $\tau_{\text{syn}} = 0.5 \text{ ms}$ ermitteln wir aus den Simulationsergebnissen $\langle n \rangle_{\text{max}} - \langle n \rangle_{\text{min}} \approx 29.7$ und $\sigma_0^2 \approx 24.9$. Die Winkelauflösung verbessert sich demnach im Vergleich zu $\tau_{\text{syn}} = 1.0 \text{ ms}$ mit $\sigma_\varphi \approx 14.7^\circ$ (siehe Tabelle 5.1, $M = 2$) auf $\sigma_\varphi \approx 9.6^\circ$. **Rechts:** Eine Zeitkonstante von $\tau_{\text{syn}} = 2.0 \text{ ms}$ hingegen verschlechtert die Genauigkeit auf einen Wert von $\sigma_\varphi \approx 40.7^\circ$ ($\langle n \rangle_{\text{max}} - \langle n \rangle_{\text{min}} \approx 4.5$, $\sigma_0^2 \approx 10.2$, man beachte die unterschiedliche Skalierung der Ordinaten).

Differenz $\langle n \rangle_{\text{max}} - \langle n \rangle_{\text{min}}$, zu erzielen. Den Einfluss der synaptischen Zeitkonstante, welche die Breite der EPSPs und IPSPs bestimmt, ist in Abbildung 5.8 dargestellt. Der (allerdings sehr kleine) Wert $\tau_{\text{syn}} = 0.5 \text{ ms}$ bewirkt eine deutlich verbesserte Winkelauflösung. Im Gegensatz dazu liegt $\tau_{\text{syn}} = 2.0 \text{ ms}$ bereits im Bereich der Zeitabstände zwischen den Amplitudenmaxima, was eine sinnvolle Lokalisation verhindert.

5.5.2 Variation der Leitfähigkeiten

In diesem Abschnitt untersuchen wir die Genauigkeit der Winkelbestimmung σ_φ in Abhängigkeit der synaptischen Leitfähigkeiten g_E bzw. g_I des postsynaptischen Inputstroms, Gleichung (5.17). Für die einzelnen Punkte in Abbildung 5.9 haben wir jeweils die maximale und minimale mittlere Spikezahl $\langle n \rangle_{\text{max}}$ bzw. $\langle n \rangle_{\text{min}}$ der Tuningkurven für $M = 2$ und $\tau_{\text{syn}} = 1 \text{ ms}$ sowie die zugehörigen Varianzen σ_{max} bzw. σ_{min} ermittelt. Dazu sind für die entsprechenden Zeitdifferenzen $\Delta t = \Delta t_{\text{max}} \approx -1 \text{ ms}$ bzw. $\Delta t = \Delta t_{\text{min}} \approx 1 \text{ ms}$ jeweils 300-mal für eine Dauer von 500 ms (wie in 5.4 beschrieben) Inputspikes generiert und die Hodgkin-Huxley-Gleichungen integriert worden. Da näherungsweise $\sigma_{\text{min}} = \sigma_{\text{max}}$ gilt, erhalten wir wieder mit Hilfe von Gleichung (4.21) eine Abschätzung von σ_φ . Wie in Abbildung 5.9 gezeigt, ergibt sich aus den Simulationsdaten ein nur schwach ausgeprägtes Minimum von σ_φ (d.h. größte Genauigkeit der Winkelbestimmung) für $g_E^* \approx 1.5 \text{ mS/cm}^2$ und $g_I^* \approx 2.0 g_E \approx 3.0 \text{ mS/cm}^2$. (Die Tatsache, dass die inhibitorische synaptische Kopplung g_I etwa doppelt so groß angesetzt werden muss wie die exzitato-

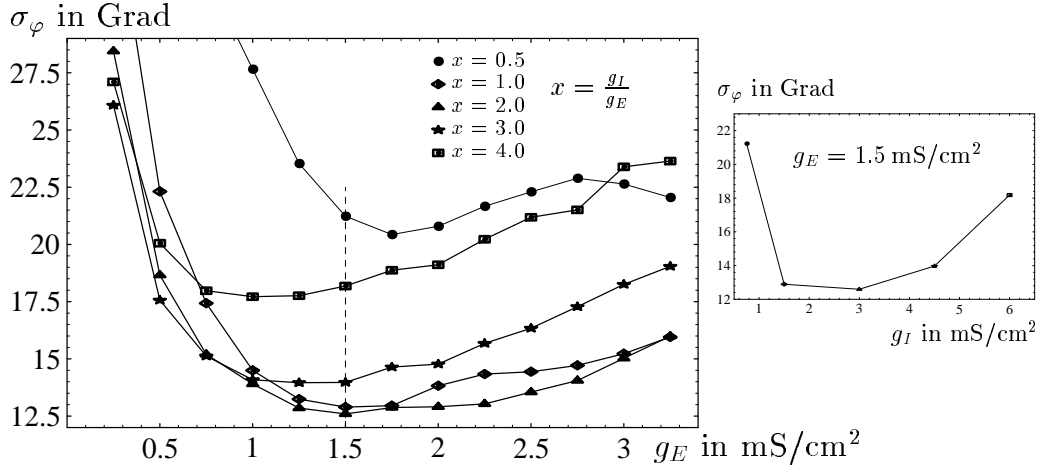


Abbildung 5.9: Präzision der Winkelbestimmung σ_φ in Abhängigkeit von der Wahl der exzitatorischen bzw. inhibitorischen synaptischen Kopplung g_E bzw. g_I . **Links** sind Kurven für konstantes Verhältnis $x := \frac{g_I}{g_E} \in \{0.5, 1.0, 2.0, 3.0, 4.0\}$ als Funktion von g_E geplottet. Das Minimum für $x = 1.0, 2.0, 3.0$ liegt in etwa bei $g_E = 1.5 \text{ mS/cm}^2$ (gestrichelte vertikale Linie). Für diesen Wert sind **rechts** nochmals die entsprechenden Punkte in Abhängigkeit von g_I eingezeichnet. Insgesamt erhalten wir ein (breites) Minimum von σ_φ bei $(g_E^*, g_I^*) \approx (1.5 \text{ mS/cm}^2, 3.0 \text{ mS/cm}^2)$.

rische, ist vor allem eine Folge des deutlich kleineren Betrags des inhibitorischen Umkehrpotentials $V_I = -5 \text{ mV}$ relativ zu $V_E = 40 \text{ mV}$). Da eine (nahezu) optimale Auflösung in einem relativ großen Bereich erzielt wird, erweist sich das Modell als robust gegenüber kleinen Variationen der Leitfähigkeiten.

Falls jedoch die exzitatorische Leitfähigkeit g_E deutlich kleiner als g_E^* gewählt wird, bewirken die auftretenden EPSPs nur selten ein überschwelliges Membranpotential und die Aktivität der winkelcodierenden Neuronen sinkt erheblich. Gleiches gilt, wenn eine zu starke Inhibition ($g_I \gg g_I^*$) eine ausreichend hohe Feuerrate verhindert. Für ein zu großes g_E und/oder zu kleines g_I hingegen erhalten wir eine zwar hohe, von der Laufzeitdifferenz Δt und damit vom Stimuluswinkel φ_S aber weitgehend unabhängige neuronale Aktivität. Bezogen auf Gleichung (4.21), $\sigma_\varphi^2 \approx \frac{8\sigma_0^2}{N(\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min})^2}$, bedeutet dies, dass die Differenz $\langle n \rangle_{\max} - \langle n \rangle_{\min}$ stark abnimmt und somit die Streuung σ_φ anwächst, was einer verminderten Winkelauflösung entspricht.

Die Amplituden der nach Gleichungen (5.21) und (5.22) stochastisch auftretenden postsynaptischen Inputströme müssen also so an die Feuerschwelle der Neuronen angepasst sein, dass die Fluktuationen der Membranspannung eine vom Stimuluswinkel abhängige Feuerrate ermöglichen. Dies ist vergleichbar dem als „Stochastische Resonanz“ (Wiesenfeld und Moss 1995) bekannten Phänomen, dass in bestimmten Systemen Rauschen geeigneter Stärke eine optimale Signaldetektion überhaupt erst ermöglicht.

5.5.3 Stimulusortung mit Simulationsdaten

Mit den Größen $\langle n \rangle(\Delta t)$ und $\sigma_n^2(\Delta t)$ aus Abbildung 5.7 können analog zu den Kapiteln 3.3 und 4 die Graphen von $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$ für unterschiedliche Kombinationen intakter BCSS bestimmt werden. Exemplarisch führen wir dies für $M = 2$ durch und zwar für Modellvariante I. Für winkelcodierende Neuronen ohne Inhibition wird dabei, analog zu Kapitel 2, $\langle n_k \rangle = \langle n \rangle_{\max} \approx 60$ gesetzt. Falls jedoch das zugehörige Spaltsinnesorgan defekt ist und somit exzitatorischer Input ausbleibt, berücksichtigen wir dies durch $\langle n_k \rangle = \langle n \rangle_{\min} \approx 40$. In beiden Fällen wird als Varianz $\sigma_k^2 = 23.7$ verwendet, was dem Mittelwert von σ_n^2 entspricht. Außerdem berechnen wir $\langle \varphi \rangle$ wiederum mit den um $\langle n \rangle_{\min}$ verringerten Spikezahlen gemäß Gleichung (3.31).

In den Abbildungen 5.10 und 5.11 werden die Ergebnisse (untere Reihe) mit den Experimenten (jeweils darüber) verglichen. Zusätzlich sind, durch Punkte markiert, einzeln simulierte „Ortungsversuche“ eingezeichnet. Hierfür ist für jedes der 8 winkelcodierenden Neuronen zu dem durch den Stimulus-

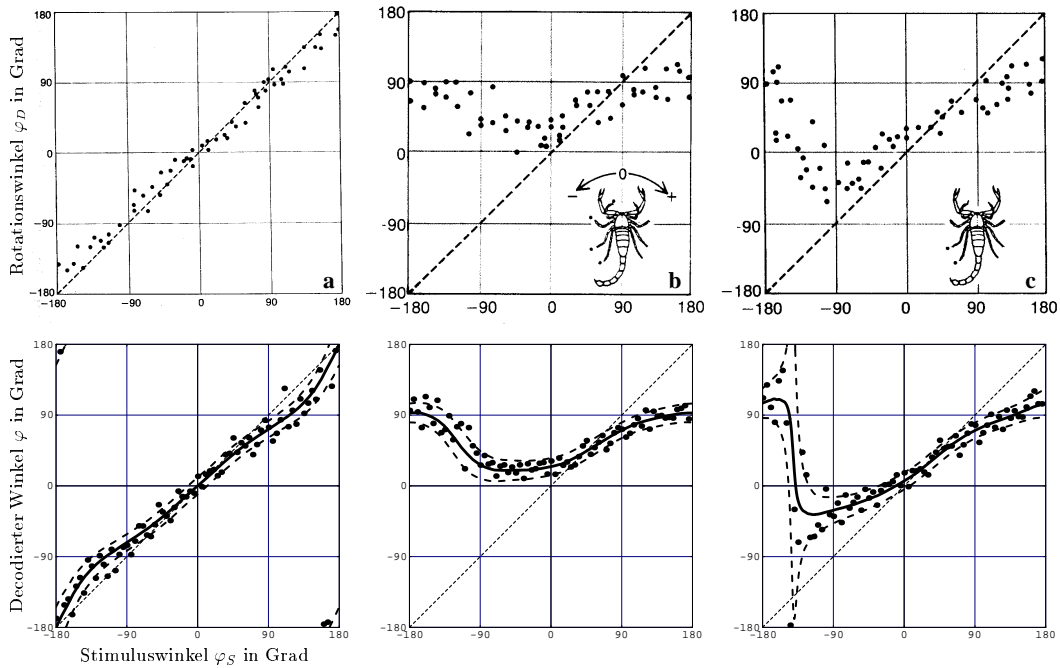


Abbildung 5.10: Vergleich der Experimente (**oben**, Brownell 1984) mit den Ergebnissen der Simulation (**unten**): Mit Hilfe der Gleichungen (2.16) und (4.9) werden jeweils aus den interpolierten Funktionen $\langle n \rangle(\Delta t)$ und $\sigma_n^2(\Delta t)$ der Erwartungswert $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$ (durchgezogene Kurve) und die Streuung $\pm \sigma_\varphi(\varphi_S)$ (gestrichelte Kurven) um diesen ermittelt. Die eingezeichneten Punkte sind Resultate der im Text beschriebenen, einzelnen Lokalisierungsversuche des „Modellskorpions“.

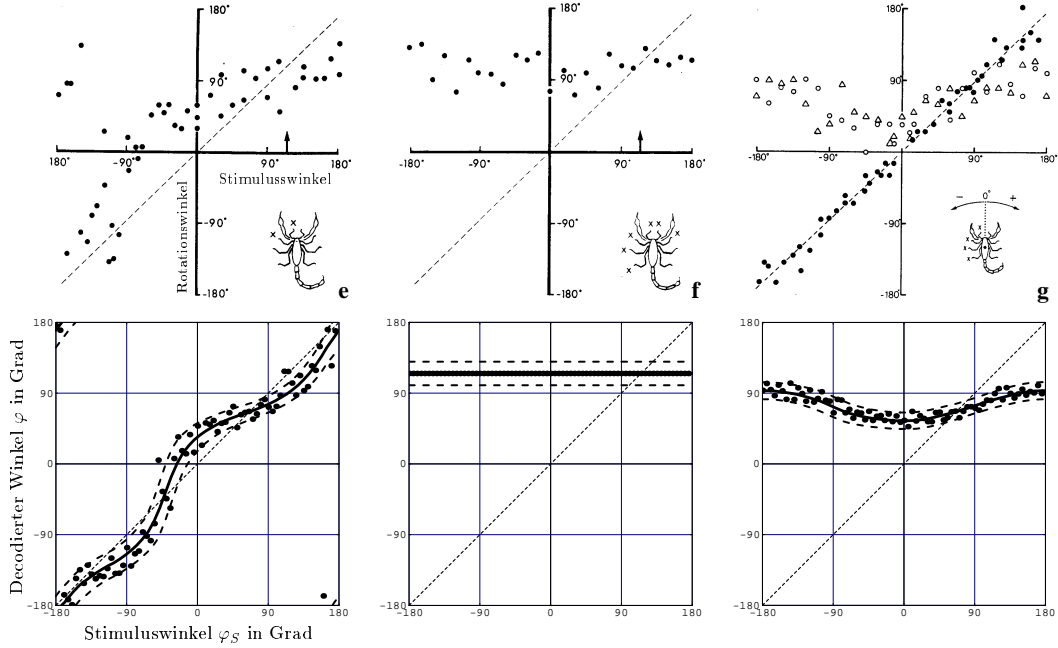


Abbildung 5.11: Vergleich der Experimente (**oben**, aus Brownell und Farley 1979 b, c) mit den Ergebnissen der Simulation (**unten**): Durchgezogene Kurve: $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$; gestrichelt: $\langle \varphi \rangle(\varphi_S) \pm \sigma_\varphi(\varphi_S)$; die Punkte kennzeichnen einzelne Simulationen zur Winkelbestimmung für ein Zeitintervall von 500 ms. (Dieses entspricht auch der Stimulusdauer im Experiment). Die fehlende Streuung für Bild **f unten** ist eine Folge der fest gewählten Werte für den Fall defekter Spaltsinnesorgane (keine IPSPs, aber EPSPs: $n_k(\varphi_S) = \langle n \rangle_{\max} \approx 60$, keine EPSPs: $n_k(\varphi_S) = \langle n \rangle_{\min} \approx 40$).

winkel nach Gleichung (2.4) gegebenen Laufzeitunterschied Δt eine Berechnung von 500 ms Dauer (wie in den Abschnitten 5.4 und 5.5 beschrieben) durchgeführt worden. Der Wert von 500 ms entspricht der Stimulusdauer in den Experimenten von Brownell und Farley (1979 a-c); siehe Abschnitt 1.4.

Die auf Basis der Simulationsdaten erzielten Ergebnisse bestätigen im Wesentlichen die Resultate aus Kapitel 2 und 3. Es muss jedoch erwähnt werden, dass das Hodgkin-Huxley-Neuron bei fehlender Inhibition eine Spikezahl produziert, die etwa beim Doppelten des in den Berechnungen verwendeten Werts von $\langle n \rangle_{\max} = 60$ liegt. Diese würde wegen der Dominanz der zugeordneten Winkel für die Graphen in den Abbildungen 5.10 e und 5.11 f zu ungünstigeren, d.h. flacheren Kurvenverläufen führen. Im vorgeschlagenen Modell könnten wir dies vermeiden, indem wir die inhibitorischen Interneuronen (siehe Abbildung 2.9) mit einer spontanen Feuerrate „versehen“. Da die winkelcodierenden Neuronen nun auch bei 3 defekten gegenüberliegenden Spaltsinnesorganen Inhibition erfahren, kann eine überhöhte Aktivität

verhindert werden. Ebenso ist es durch eine andere Wahl neuronaler Parameter möglich, $\langle n \rangle_{\max}$ zu vergrößern (vgl. Abbildung 5.8 links). Allerdings ist zu berücksichtigen, dass mangels genauer physiologischer Kenntnisse über zeitcodierende Neuronen bei *Paruroctonus* generell lediglich plausible Annahmen für das zugrundeliegende Neuronenmodell gemacht werden können. Auch wird in den Simulationen die komplexe mechano-elektrischen Wandlung in den BCSS stark vereinfacht durch einen Poissonprozess beschrieben. Schließlich soll noch einmal darauf hingewiesen werden, dass hier eine neuronal codierte Größe mit dem Rotationswinkel, d.h mit einem Verhalten des Sandskorpions verglichen wird. Es könnten sich also auch Eigenschaften der Motorik auf die Drehbewegung auswirken.

Dennoch unterstützen die bei realistischen Stimulusfrequenzen durchgeführten Berechnungen die prinzipiellen Annahmen und somit das in Kapitel 2 entwickelte Modell zur Winkelbestimmung.

Zusammenfassung und Ausblick

Wellen im Wüstensand — vor allem die langsamen und energiereichen Rayleighwellen — sind die wichtigste Informationsquelle des Wüstenskorpions *Paruroctonus mesaensis* bei der Beuteortung. Durch empfindliche Spaltsinnesorgane an den Tarsen werden sie in Nervenimpulse gewandelt.

Anhand eines neuronalen „Schaltplans“ ist gezeigt worden, wie Laufzeitdifferenzen zwischen den Beinen durch ein Wechselspiel von Inhibition und Exzitation ausgewertet werden können. Der Stimuluswinkel wird dabei in den Spikeraten einer Population von Neuronen codiert, indem diese eine vom Stimuluswinkel abhängige Aktivität aufweisen. Einen Vergleich mit dem experimentell ermittelten Drehwinkel ermöglicht die Populationsvektor-Decodierung: Den winkelcodierenden Neuronen werden Vorzugswinkel zugeordnet, für die sie mit ihrer Spikezahl „stimmen“.

Experimente, bei denen einzelne Spaltsinnesorgane „ausgeschaltet“ werden und somit bei *Paruroctonus* ein fehlerhafter Rotationswinkel zu beobachten ist, sind ein kritischer Test des Modells. Dabei konnte gezeigt werden, dass eine spezielle Verschaltung zwischen den sensorischen Nervenzellen der Spaltsinnesorgane und den winkelcodierenden Interneuronen notwendig ist — Exzitation von einem Bein und Inhibition von 3 gegenüberliegenden (siehe Abbildung 2.9) — und somit der Erklärungsansatz von Brownell und Farley (1979 b) bestätigt werden. Abbildungen 6.1 und 6.2 zeigen nochmals die gute Übereinstimmung des experimentell bestimmten Drehwinkels mit dem Mittelwert des decodierten Winkels in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel.

Auch die im Rahmen des Modells erreichbare Genauigkeit ist diskutiert worden. Neben Stimulusdauer und Zahl der winkelcodierenden Neuronen haben der maximale und minimale Wert der Tuningkurve, welche die vom Stimuluswinkel abhängige Feuerrate beschreibt, entscheidenden Einfluss auf die Präzision der Winkelbestimmung.

Auf der Basis des Neuronenmodells von Hodgkin und Huxley wurden Simulationen zu realistischen Sandwellen-Stimuli durchgeführt. Winkeldecodierung mit den dabei ermittelten Tuningkurven bestätigt die analytischen Berechnungen: Die gemäß dem postulierten Modell neuronal codierte Größe stimmt mit dem beobachteten Verhalten erstaunlich gut überein.

Das Phänomen der Winkelbestimmung beim Wüstenskorpion *Paruroctonus mesaensis* ist somit zumindest theoretisch erklärbar. Auch sollten die prinzipiellen Ansätze auf andere Arthropoden, wie der in Kapitel 1 erwähnten Laufspinne *Cupiennius salei*, übertragbar sein.

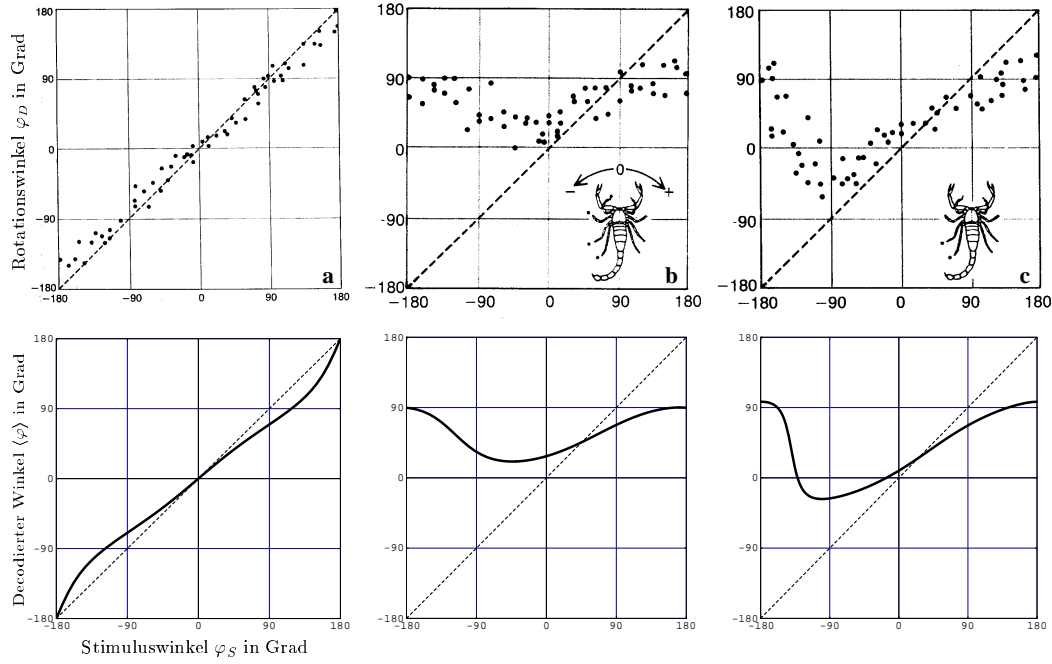


Abbildung 6.1: Vergleich des Drehwinkels φ_D von *Paruroctonus* (jeweils **oben**) mit dem nach Gleichung (3.31) ermittelten Erwartungswert $\langle\varphi\rangle$ für Modellvariante I (siehe Kapitel 3) und $\langle n\rangle_{\min} = 0.2 \langle n\rangle_{\max}$ (jeweils **unten**). Intakte Spaltsinnesorgane befinden sich an den Beinen **a**: R1-R4, L1-L4; **b**: R1-R4, L1 und **c**: R1-R4, L1, L2 (die gezeigten Kurven entsprechen den fett gestrichelten der Abbildungen 3.2 a1-3.5 g1).

Die für *Paruroctonus* ebenfalls wichtige Fähigkeit, die Entfernung einer potentiellen Beute abzuschätzen, wurde jedoch nicht betrachtet.

Ein Erklärungsansatz (siehe Brownell und Farley 1979 b und Brownell 1984) geht davon aus, dass die mittels der Tarsushaare detektierten Volumenwellen der Geschwindigkeit $v_V \approx 150 \text{ m/s}$ mit den später eintreffenden Rayleighwellen (Geschwindigkeit $v_R \approx 50 \text{ m/s}$ verglichen werden (siehe Abbildung 1.4). Deren zeitlicher Abstand Δ_t ist direkt proportional zur Entfernung r des Stimulus:

$$\Delta_t = r \left(\frac{1}{v_R} - \frac{1}{v_V} \right) \quad (6.1)$$

Es wäre also lediglich nötig, diese Zeitdifferenz neuronal zu codieren (für 15 cm liegt diese nach Gleichung (6.1) bei $\Delta_t = 2 \text{ ms}$). Hierfür bietet sich analog zu Kapitel 2 ein Zusammenspiel von Exzitation und Inhibition an. Volumenwellen werden durch die im Vergleich zu den Spaltsinnesorganen unempfindlicheren Tarsushaaren wahrgenommen (Abbildung 1.6 a). Da sie zusätzlich geringere Intensität aufweisen und mit zunehmenden Abstand schneller abklingen als die Oberflächenwellen, könnte dadurch gleichzeitig die beob-

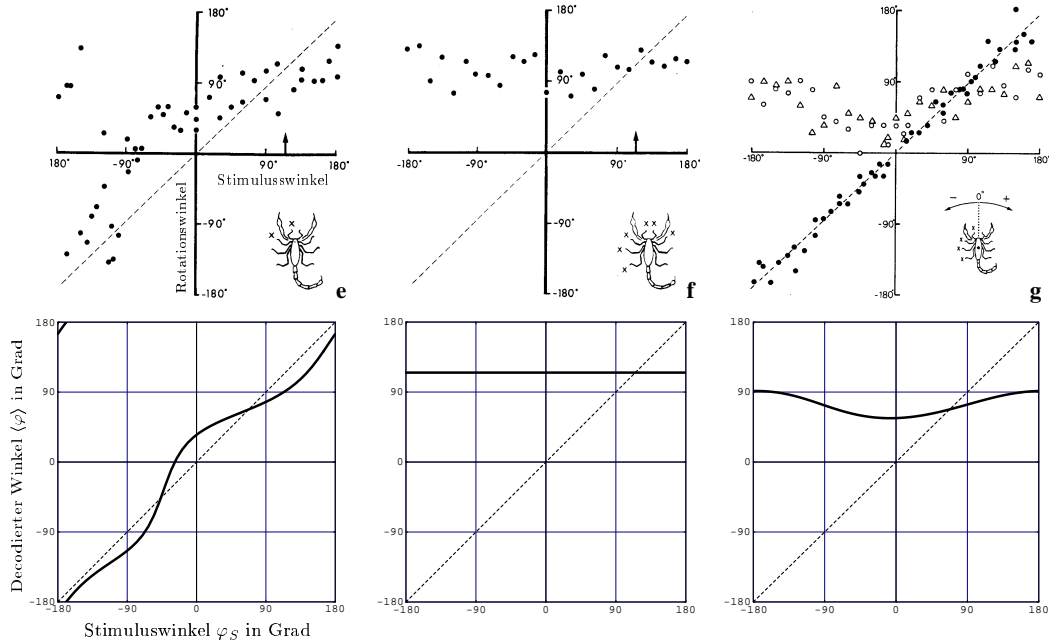


Abbildung 6.2: Wie Abbildung 6.1, jedoch für intakte Spaltsinnesorgane an den Beinen **e:** R1-R4, L3, L4; **f:** R3, R4 und **g:** R1-R4.

achtete Beschränkung der Entfernungsbestimmung auf Bereiche unterhalb von etwa 15 cm (Abbildung 1.12 rechts) erklärt werden.

Alternativ ist auch eine Auswertung von Intensitätsdifferenzen der Oberflächenwelle zwischen den Beinen möglich. Nehmen wir dazu an, dass die Stimulusintensität in einer Feuerrate bzw. Zahl der Spikes in einem gewissen Zeitintervall durch

$$n(r) \propto \ln I(r) \quad (6.2)$$

codiert ist. Für eine Rayleighwelle (=Oberflächenwelle) nimmt die Intensität gemäß $I(r) \propto I_0/r$ mit der Entfernung r des Stimulus ab. Für die Differenz der Spikezahlen zweier Neuronen, die Input von gegenüberliegenden Beinen im Abstand $2R \approx 5$ cm erhalten, gilt somit

$$n_1 - n_2 \propto \ln\left(\frac{I_0}{r-R}\right) - \ln\left(\frac{I_0}{r+R}\right) = \ln\left(\frac{r+R}{r-R}\right) \quad (6.3)$$

Infolge der logarithmischen Abhängigkeit in (6.2) ist die Kenntnis der Intensität I_0 am Ort des Stimulus nicht nötig. Auch dieses Verfahren dürfte nur für kleine Abstände $r = O(R)$ vom Körperzentrum zu verwertbaren Resultaten führen.

Somit könnte auch die Entfernungsbestimmung durch ein Zusammenwirken von hochsensiblen Sinnesorganen, die perfekt an die Übertragungseigenschaften des Mediums „Wüstensand“ angepasst sind, und relativ einfacher, aber robuster neuronaler Codierung erklärt werden.

Anhang A

Maximum Likelihood Decodierung

Um abschätzen zu können, inwieweit das gewählte Decodierungsverfahren Einfluß auf die Berechnung des Stimuluswinkels hat, soll nun alternativ zum Populationsvektor (Abschnitt 2.5) die ebenfalls häufig benutzte Maximum-Likelihood-Methode angewendet werden (siehe z.B. Salinas und Abbott 1994, Oram et al. 1998). Hierbei wird der codierte Stimuluswinkel, bzw. allgemeiner ein mehrdimensionaler Stimulusvektor, so bestimmt, dass dessen Wahrscheinlichkeitsdichte p bei gegebenen Spikezahlen $\{n_k\}$ (oder auch Feuerraten) ein Maximum annimmt. Der geschätzte Winkel φ wird folglich so gewählt, dass

$$p(\varphi | \{n_k\}) = \max! \quad . \quad (\text{A.1})$$

Ein Vorteil dieses Verfahrens ist, dass es unter bestimmten Umständen (z.B. asymmetrische Verteilung der Vorzugswinkel) den Stimuluswinkel besser als andere Decodierungsmethoden aus dem neuronalen Code extrahieren kann.

Gewöhnlich ist jedoch $p(\varphi | \{n_k\})$ nicht direkt bekannt. Im Experiment können höchstens die Spikezahlen der Neuronen in einem Zeitintervall in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel gemessen werden. Dadurch ist es möglich, $p(\{n_k\} | \varphi)$ näherungsweise zu ermitteln.

Aus der Relation für bedingte Wahrscheinlichkeiten,

$$p(\{n_k\}, \varphi) = p(\varphi | \{n_k\}) p(\{n_k\}) = p(\{n_k\} | \varphi) p(\varphi) \quad , \quad (\text{A.2})$$

folgt die zentrale Aussage des Bayes-Theorems,

$$p(\varphi | \{n_k\}) = \frac{p(\{n_k\} | \varphi) p(\varphi)}{p(\{n_k\})} \quad , \quad (\text{A.3})$$

welche eine Beziehung zwischen den beiden Wahrscheinlichkeitsdichten herstellt.

Für den Fall, dass alle Stimuluswinkel gleichwahrscheinlich sind, d.h. $p(\varphi) = \text{const.}$, gilt

$$p(\{n_k\}) = \int p(\{n_k\}|\varphi) p(\varphi) d\varphi = p(\varphi) \int p(\{n_k\}|\varphi) d\varphi \quad (\text{A.4})$$

und damit folgt aus (A.3)

$$p(\varphi|\{n_k\}) = \frac{p(\{n_k\}|\varphi)}{\int p(\{n_k\}|\varphi') d\varphi'} \quad (\text{A.5})$$

Um den decodierten Winkel φ als Funktion des Stimuluswinkels φ_S zu bestimmen, benötigen wir die bedingte Wahrscheinlichkeitsdichte

$$p(\varphi|\varphi_S) = \int p(\varphi|\{n_k\}) \check{p}(\{n_k\}|\varphi_S) d\{n_k\} \quad (\text{A.6})$$

$$\stackrel{(\text{A.5})}{=} \int \frac{p(\{n_k\}|\varphi)}{\int p(\{n_k\}|\varphi') d\varphi'} \check{p}(\{n_k\}|\varphi_S) d\{n_k\} \quad (\text{A.7})$$

$\check{p}(\{n_k\}|\varphi_S)$ ist hierbei die Verteilungsdichte der Spikezahlen $\{n_k\}$ in Abhängigkeit des Stimuluswinkels. Nehmen wir weiter an, dass die $\{n_k\}$ unabhängig und Gauß-verteilt sind, so gilt

$$p(\{n_k\}|\varphi) = \prod_{k=0}^{N-1} \frac{1}{\sigma_k} G\left(\frac{n_k - \langle n_k \rangle(\varphi)}{\sigma_k}\right) \quad (\text{A.8})$$

$$\text{bzw.} \quad \check{p}(\{n_k\}|\varphi_S) = \prod_{k=0}^{N-1} \frac{1}{\check{\sigma}_k} G\left(\frac{n_k - \langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S)}{\check{\sigma}_k}\right) \quad (\text{A.9})$$

wobei $G(t)$ für die standardisierte Normalverteilung steht.

Für das Modell der Beuteortung gehen wir in (A.8) und damit für den ersten Term des Integranden der Gleichungen (A.6) bzw. (A.7) von vollständig intakten Spaltsinnesorganen aus. Für eine realistische Anordnung der Beine bedeutet dies nach Gleichung (3.2), dass für den Mittelwert

$$\langle n_k \rangle(\varphi) \approx a + b \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k + \gamma_k}{2} - \varphi\right) \sin\left(\frac{\tilde{\gamma}_k - \gamma_k}{2}\right)$$

gilt, was dem erwarteten „Soll-Zustand“ der Neuronen entspricht. Im Falle defekter BCSS (siehe Abschnitte 2.4 und 2.7) können die tatsächlichen Spikezahlen $\{n_k\}$ — der „Ist-Zustand“ — jedoch davon abweichende Erwartungswerte aufweisen, die wir mit $\{\langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S)\}$ bezeichnen. Die zugehörige Wahrscheinlichkeitsdichte (A.9) ist deshalb ebenfalls mit dem Symbol „ $\check{\cdot}$ “ versehen worden.

Der mit Hilfe von (A.7) aus

$$p(\varphi | \varphi_S) = \max! \quad (\text{A.10})$$

bestimmte Winkel $\varphi(\varphi_S)$ entspricht der Größe $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$ der Populationsvektormethode. Wie man durch Vergleich mit Gleichung (2.16),

$$\langle \varphi \rangle(\varphi_S) := \arg \left(\sum_{k=0}^{N-1} \langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S) e^{i\varphi_k} \right) ,$$

erkennt, benötigt das Populationsvektor-Verfahren keine Annahmen über die genaue Form der Verteilungsdichte der Spikezahlen, ebenso wenig über die Standardabweichungen. Die Maximum Likelihood-Methode hingegen umgeht die in Kapitel 3 beschriebene Problematik bei der Wahl der Vorzugswinkel $\{\varphi_k\}$, ist jedoch infolge der Integration über die $\{n_k\}$ in Gleichung (A.7) numerisch aufwendig. Im Folgenden soll deshalb eine einfache Näherung beschrieben werden.

A.1 Näherung für konstante Varianzen

Da der Nenner in (A.5) nicht von φ abhängt, ist die Forderung (A.1) gleichbedeutend mit

$$p(\{n_k\} | \varphi) = \max! \quad . \quad (\text{A.11})$$

Wir nehmen wiederum an, dass die $\{n_k\}$ unabhängig und Gauß-verteilt sind. Falls darüber hinaus die Varianzen $\{\sigma_k^2\}$ konstant sind, d.h. unabhängig vom Stimuluswinkel, vereinfacht sich damit die Bedingung (A.11) auf

$$\sum_k \left(\frac{n_k - \langle n_k \rangle(\varphi)}{\sigma_k} \right)^2 = \min! \quad , \quad (\text{A.12})$$

was in der Literatur (z.B. Salinas und Abbott 1994) als ‘Least Square Estimator’ bezeichnet wird.

Ersetzen wir die Spikezahlen $\{n_k\}$ durch ihre Erwartungswerte $\{\langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S)\}$, so ist folglich φ so zu bestimmen, dass

$$\sum_k \left(\frac{\langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S) - \langle n_k \rangle(\varphi)}{\sigma_k} \right)^2 = \min! \quad (\text{A.13})$$

$$\text{bzw.} \quad \sum_k \left(\langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S) - \langle n_k \rangle(\varphi) \right)^2 = \min! \quad , \quad (\text{A.14})$$

falls wir zusätzlich gleiche Varianz $\sigma_k^2 = \sigma_0^2$ für alle Neuronen annehmen.

Gleichung (A.14) kann auch direkt aus (A.10) abgeleitet werden, indem in (A.7) $\check{p}(\{n_k\} | \varphi_S)$ durch $\prod_k \delta(n_k - \langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S))$ genähert und $\sigma_k = \sigma_0$ gesetzt wird.

A.2 Vergleich der Resultate

Im Folgenden werden Ergebnisse von Berechnungen nach der Maximum Likelihood Methode mit den Resultaten des Populationsvektorverfahrens und des Experiments für unterschiedliche Kombinationen intakter Spaltsinnesorgane verglichen.

Um die Auswertung von Gleichung (A.7) mittels numerischer Monte Carlo Integration (siehe z.B. Press et al. 1992) zu erleichtern, setzen wir $\langle n \rangle_{\max} = 5$ und $\langle n \rangle_{\min} = 0.2 \langle n \rangle_{\max} = 1$. (In Abschnitt (4.2) wurde $\langle n \rangle_{\max} = 30$ und $\langle n \rangle_{\min} = 6$ verwendet, was die „Breite“ der Gaußkurven in (A.8) und (A.9) deutlich reduzieren und somit die Integration erschweren würde). Wir nehmen konstante Varianzen der Größe $\sigma_k^2 = a = \frac{\langle n \rangle_{\max} + \langle n \rangle_{\min}}{2} = 3$ an, so dass die Näherung (A.14) möglich wird, und bestimmen φ für eine realistische Anordnung der Beine ($\gamma_k \in \{\pm 18^\circ, \pm 54^\circ, \pm 90^\circ, \pm 140^\circ\}$).

In den Abbildungen A.1 und A.2 sind jeweils links die Resultate des Experiments und rechts die nach (A.7) ermittelte Wahrscheinlichkeitsdichte $p(\varphi | \varphi_S)$ dargestellt. In der Mitte ist der mittels (A.14) bestimmte Winkel $\varphi(\varphi_S)$ geplottet (fett durchgezogene Kurven). Dieser entspricht in sehr guter Näherung dem Maximum von $p(\varphi | \varphi_S)$.

Zum Vergleich sind zusätzlich Ergebnisse $\langle \varphi \rangle(\varphi_S)$ der Populationsvektormethode eingezeichnet und zwar sowohl für eine realistische Anordnung der Beine (Modellvariante I, $\varphi_k = \gamma_k$, fett gestrichelte Kurven) als auch für die idealisierte Gleichverteilung aus Kapitel 2 ($\varphi_k = \gamma_k = 22.5^\circ + k 45^\circ$, $k = 0, 1, \dots, 7$, dünne durchgezogene Kurven).

Wie man erkennt, stimmen die Resultate der Maximum Likelihood Methode (berechnet für eine realistische Anordnung der Beine) in etwa mit den Ergebnissen für gleichverteilte Bein- und Vorzugswinkel überein. (Für den Fall vollständig intakter BCSS — siehe Abbildung A.1 a — gilt $\langle \check{n}_k \rangle(\varphi_S) = \langle n_k \rangle(\varphi_S)$ und aus (A.14) folgt $\varphi(\varphi_S) = \varphi_S$).

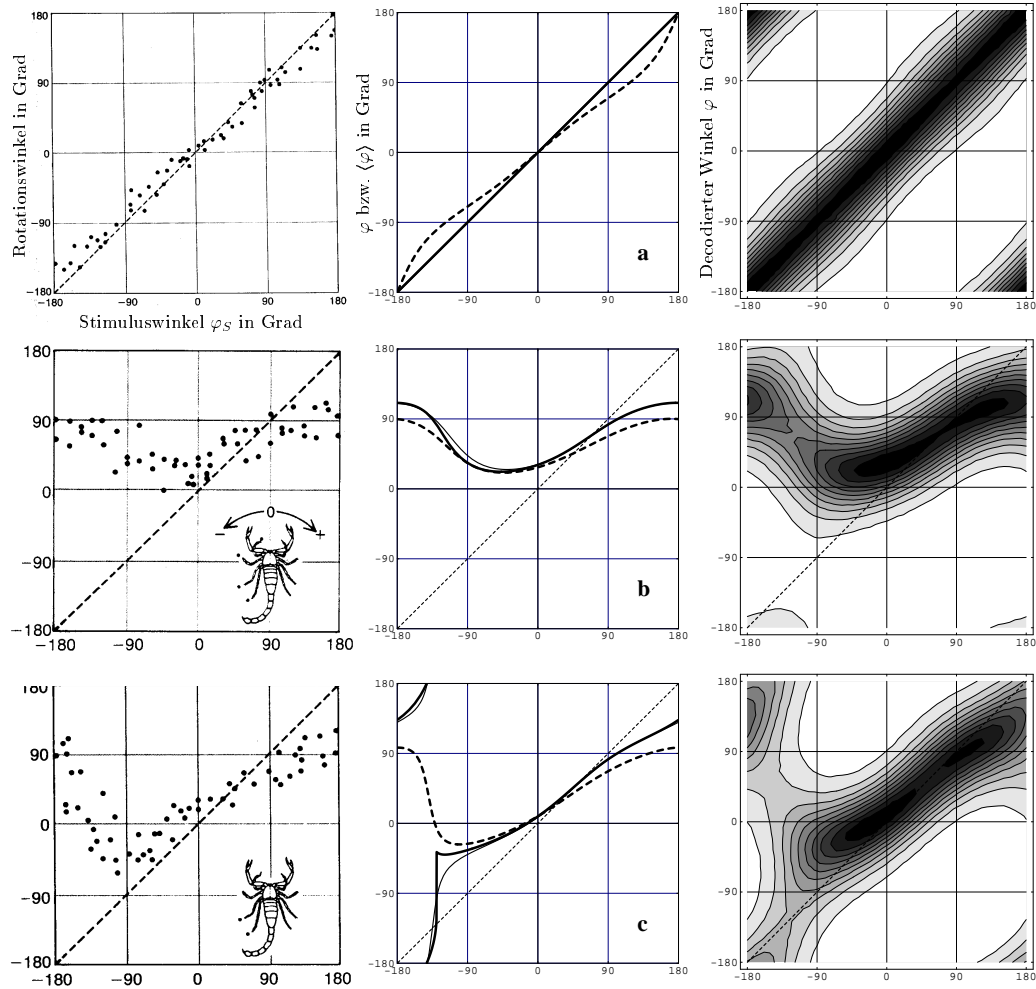


Abbildung A.1: Linke Spalte: Experimentell ermittelter Drehwinkel φ_D von *Paruroctonus*. Mittlere Spalte: Die fett-durchgezogenen Kurven zeigen jeweils den nach der Maximum-Likelihood-Methode mit Hilfe von Näherung (A.14) decodierten Winkel φ in Abhängigkeit vom Stimuluswinkel φ_S für eine realistische Verteilung der Beinwinkel ($\gamma_k \in \{\pm 18^\circ, \pm 54^\circ, \pm 90^\circ, \pm 140^\circ\}$). Als Vergleich dienen Populationsvektor-Berechnungen des Erwartungswerts $\langle \varphi \rangle$ für eine realistische Anordnung (fett, gestrichelt) und für die idealisierte Gleichverteilung der Beine (durchgezogen, dünn). Rechte Spalte: Höhenlinien der Wahrscheinlichkeitsdichte $p(\varphi|\varphi_S)$ (Gleichung (A.7)) für die Maximum Likelihood Methode (die Grauwerte sind in gleichgroße Bereiche zwischen Minimum und Maximum von $p(\varphi|\varphi_S)$ unterteilt).

a: Vollständig intakte BCSS; sowohl nach der Populationsvektor-Berechnung für gleichverteilte Beinwinkel als auch nach der Maximum Likelihood Methode entspricht der decodierte Winkel $\langle \varphi \rangle$ bzw. φ exakt dem Stimuluswinkel φ_S ; **b:** Intakte BCSS an den Beinen L1, R1-R4; **c:** Intakte BCSS an den Beinen L1, L2, R1-R4.

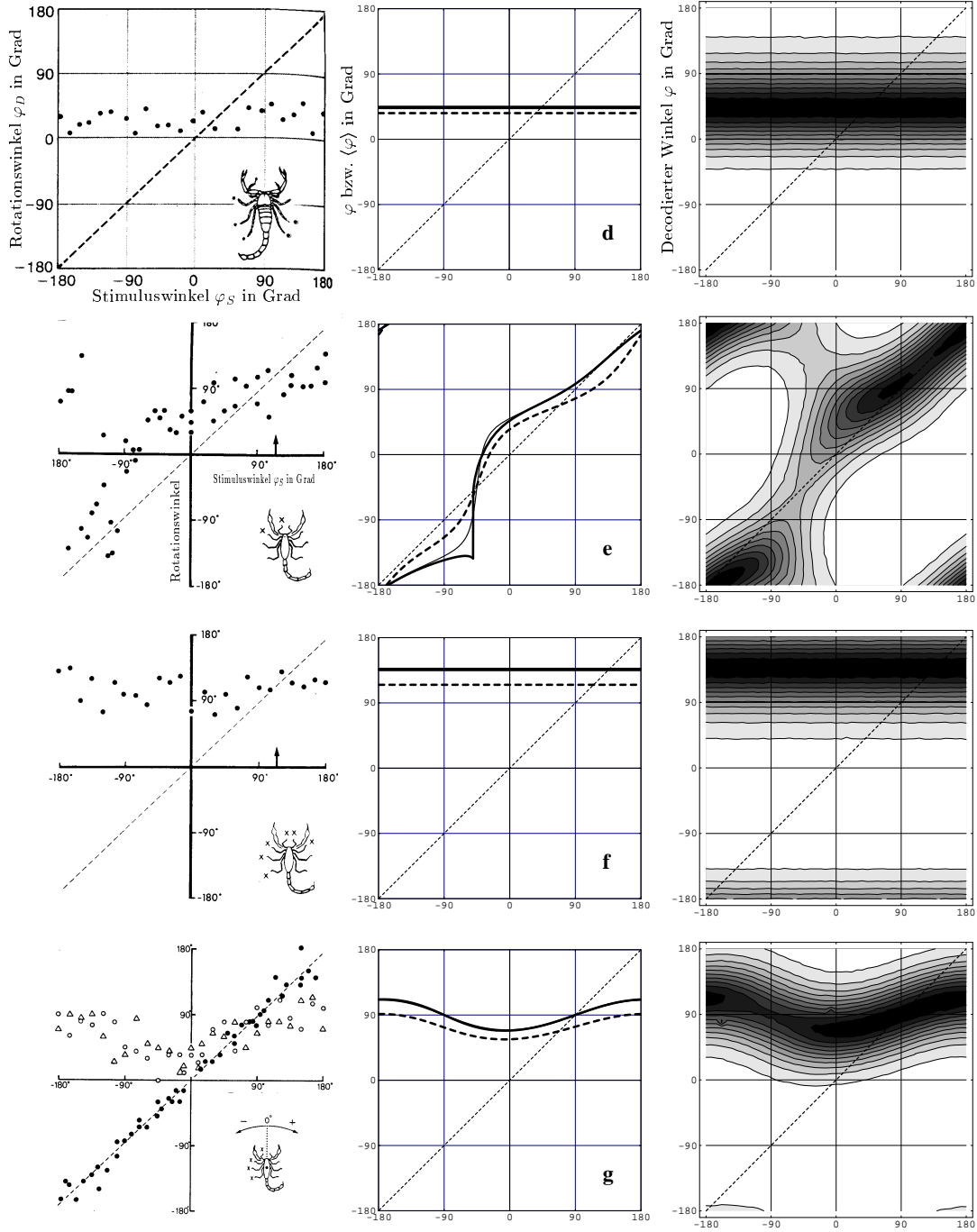


Abbildung A.2: Wie Abbildung A.1, jedoch für intakte BCSS an den Beinen R1, R2 (d); L3, L4, R1-R4 (e); R3, R4 (f) und R1-R4 (g). In der mittleren Spalte von d, f und g sind (in der gegebenen Auflösung) die Ergebnisse der Populationsvektor-Methode für gleichverteilte Winkel nicht von den fettgedruckten Kurven der Maximum-Likelihood-Decodierung zu unterscheiden.

Anhang B

Wahrscheinlichkeitsdichten

Für unabhängige Gauß-verteilte Spikezahlen $\{n_k\} := \{n_1, n_2, \dots, n_N\}$ einer Neuronenpopulation berechnen wir zunächst die zweidimensionale Wahrscheinlichkeitsdichte des Summenvektors (siehe Abschnitt 2.5). Darauf aufbauend bestimmen wir anschließend in B.2 die Dichte der Verteilung des decodierten Winkels φ .

B.1 Verteilungsdichte des Summenvektors

Wir betrachten Gleichung (2.15) in einem um $\bar{\varphi}$ gedrehten Koordinatensystem. In diesem ist der Populationsvektor bestimmt durch

$$n e^{i(\varphi - \bar{\varphi})} = \sum_k n_k e^{i(\varphi_k - \bar{\varphi})} . \quad (\text{B.1})$$

$\{n_k\}$ sind die Spikezahlen der betrachteten Neuronenpopulation (die winkelicodierenden Neuronen im Modell zur Beuteortung), $\{\varphi_k\}$ die den Neuronen zugeordneten (Vorzugs-)Winkel. Eine sinnvolle Wahl von $\bar{\varphi}$ wird weiter unten verschiedene Betrachtungen erleichtern (vgl. auch Kapitel 4, wo $\bar{\varphi} = \langle \varphi \rangle$ gesetzt wurde). Wir bezeichnen Winkel im gedrehten System mit ϕ_x (x steht hier für einen beliebigen Index):

$$\phi_x := \varphi_x - \bar{\varphi} . \quad (\text{B.2})$$

Mit (B.1) und (B.2) gilt für den Real- bzw. Imaginärteil des Populationsvektors

$$\text{Re}[n e^{i\phi}] = \text{Re}\left[\sum_k n_k e^{i\phi_k}\right] = \sum_k n_k \cos \phi_k , \quad (\text{B.3})$$

$$\text{Im}[n e^{i\phi}] = \text{Im}\left[\sum_k n_k e^{i\phi_k}\right] = \sum_k n_k \sin \phi_k . \quad (\text{B.4})$$

Im Allgemeinen gibt es mehrere Möglichkeiten die $\{n_k\}$ der N Neuronen so zu wählen, dass ein durch (x, y) bestimmter Punkt der komplexen Ebene erreicht wird. Für die gesuchte Wahrscheinlichkeitsdichte p_{xy} muss nun über alle diese Kombinationen summiert werden. Dies kann mit Hilfe zweier Delta-Funktionen ausgedrückt werden, welche die geforderten Bedingungen enthalten,

$$p_{xy}(x, y | \varphi_S) = \int d\{n_k\} \left(\delta \left[x - \sum_k n_k \cos \phi_k \right] \times \delta \left[y - \sum_k n_k \sin \phi_k \right] p_n(\{n_k\} | \varphi_S) \right) . \quad (\text{B.5})$$

φ_S bezeichnet hierbei die in den Spikezahlen codierte Größe. Im Modell zur Beuteortung ist dies der Stimuluswinkel. Die gemeinsame Verteilung der $\{n_k\}$ faktorisiert für unabhängige Zufallsgrößen und somit gilt

$$p_n(\{n_k\} | \varphi_S) d\{n_k\} = \prod_k G \left(\frac{n_k - \langle n_k \rangle(\varphi_S)}{\sigma_k} \right) \frac{dn_k}{\sigma_k} , \quad (\text{B.6})$$

$$\text{wobei} \quad G(t) := \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp \left(-\frac{t^2}{2} \right) \quad (\text{B.7})$$

die normierte und zentrierte Gaußverteilung darstellt. Wir führen die Mittelwerte in x - und y -Richtung,

$$\begin{aligned} \langle x \rangle &:= \sum_k \langle n_k \rangle \cos \phi_k \\ \langle y \rangle &:= \sum_k \langle n_k \rangle \sin \phi_k , \end{aligned} \quad (\text{B.8})$$

und die Vektoren

$$\begin{aligned} \vec{\sigma}_x &:= (\sigma_1 \cos \phi_1, \sigma_2 \cos \phi_2, \dots)^T \\ \vec{\sigma}_y &:= (\sigma_1 \sin \phi_1, \sigma_2 \sin \phi_2, \dots)^T \end{aligned} \quad (\text{B.9})$$

ein. Nach der Variablentransformation

$$u_k := \frac{n_k - \langle n_k \rangle}{\sigma_k} \quad \forall k \quad (\text{B.10})$$

lässt sich Gleichung (B.5) mit $\vec{u} := (u_1, u_2 \dots)^T$ schreiben als

$$p_{xy}(x, y | \varphi_S) = \int \delta \left[x - \vec{\sigma}_x^T \vec{u} - \langle x \rangle \right] \delta \left[y - \vec{\sigma}_y^T \vec{u} - \langle y \rangle \right] \prod_k G(u_k) du_k . \quad (\text{B.11})$$

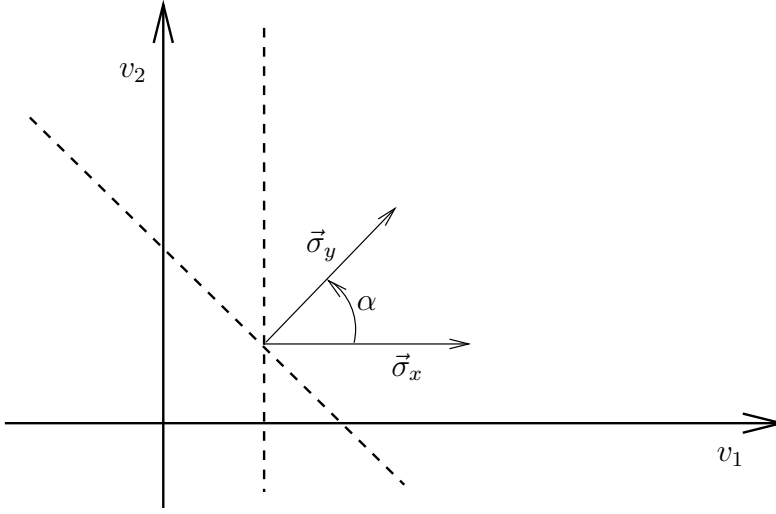


Abbildung B.1: Schnitt der Hyperebenen (gestrichelt), Gleichungen (B.12) und (B.13), mit der durch die Normalenvektoren $\vec{\sigma}_x$ und $\vec{\sigma}_y$ aufgespannten Ebene, in welcher die v_1 - und v_2 -Koordinatenachsen verlaufen.

Die Bedingungen in den Delta-Funktionen,

$$\vec{\sigma}_x^T \vec{u} = x - \langle x \rangle \quad (\text{B.12})$$

$$\vec{\sigma}_y^T \vec{u} = y - \langle y \rangle \quad , \quad (\text{B.13})$$

beschreiben jeweils eine Hyperebene im Raum der Vektoren $\vec{u} \in \mathbb{R}^N$.

Mit Hilfe einer geeigneten Rotation der Koordinaten, dargestellt durch die Matrix D ,

$$\vec{v} = D\vec{u} \quad \text{mit} \quad D^T D = 1 \quad \text{und} \quad \det(D) = 1 \quad (\text{B.14})$$

ist es möglich, die neue Orthonormalbasis so zu wählen, dass die v_1 -Achse in Richtung des Normalenvektors $\vec{\sigma}_x$ zeigt und die v_2 -Achse in einer Ebene, mit $\vec{\sigma}_x$ und $\vec{\sigma}_y$ als Richtungsvektoren, zu liegen kommt (siehe Abbildung B.1). Somit verlaufen die restlichen $N - 2$ Koordinatenachsen „parallel“ zu den beiden Hyperebenen, die nun durch

$$\sigma_x v_1 = x - \langle x \rangle \quad (\text{B.15})$$

$$\sigma_y (\cos \alpha v_1 + \sin \alpha v_2) = y - \langle y \rangle \quad (\text{B.16})$$

gegeben sind. Hierbei bezeichnet α den Winkel zwischen $\vec{\sigma}_x$ und $\vec{\sigma}_y$ sowie σ_x bzw. σ_y den Betrag des jeweiligen Vektors, d.h.

$$\sigma_x \sigma_y \cos \alpha := \vec{\sigma}_x^T \vec{\sigma}_y \quad . \quad (\text{B.17})$$

Wegen $\det(D) = 1$ und

$$\begin{aligned} \prod_k G(u_k) &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}^N} \exp\left(-\frac{1}{2} \sum_k u_k^2\right) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}^N} \exp\left(-\frac{1}{2} \vec{u}^T D^T D \vec{u}\right) \\ &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}^N} \exp\left(\frac{1}{2} \vec{v}^T \vec{v}\right) = \prod_k G(v_k) \end{aligned} \quad (\text{B.18})$$

können wir die Verteilungsdichte (B.11) in den neuen Koordinaten als

$$\begin{aligned} p_{xy}(x, y | \varphi_S) &= \int \delta\left[x - \sigma_x v_1 - \langle x \rangle\right] \\ &\quad \times \delta\left[y - \sigma_y (\cos \alpha v_1 + \sin \alpha v_2) - \langle y \rangle\right] \prod_k G(v_k) dv_k \end{aligned} \quad (\text{B.19})$$

schreiben. Da die Delta-Funktionen nur noch von v_1 und v_2 abhängen, sind die $N - 2$ Integrale $\int G(v_k) dv_k = 1$, $k = 3, 4, \dots, N$ trivial. Die Integration nach v_1 und v_2 unter Beachtung von $\delta(ax) = \frac{1}{|a|}\delta(x)$ ergibt schließlich:

$$\begin{aligned} p_{xy}(x, y | \varphi_S) &= \frac{1}{\sigma_x \sigma_y |\sin \alpha|} G\left(\frac{x - \langle x \rangle}{\sigma_x}\right) G\left(\frac{1}{\sin \alpha} \left(\frac{y - \langle y \rangle}{\sigma_y} - \cos \alpha \frac{x - \langle x \rangle}{\sigma_x}\right)\right) \\ &= \frac{\exp\left(-\frac{1}{2 \sin^2 \alpha} \left[\left(\frac{x - \langle x \rangle}{\sigma_x}\right)^2 - 2 \cos \alpha \frac{x - \langle x \rangle}{\sigma_x} \frac{y - \langle y \rangle}{\sigma_y} + \left(\frac{y - \langle y \rangle}{\sigma_y}\right)^2\right]\right)}{2\pi \sigma_x \sigma_y |\sin \alpha|} \end{aligned} \quad (\text{B.20})$$

Dabei hängen nach (B.8) die Größen $\langle x \rangle$ und $\langle y \rangle$ über $\langle n_k \rangle$ vom Stimulswinkel φ_S ab, und, sofern auch σ_k mit φ_S variiert, wegen (B.9) und (B.17) ebenso σ_x , σ_y und $\cos \alpha$ bzw. $\sin \alpha$.

Bemerkungen:

1. Die Berechnung der Kovarianz $\sigma_{xy}^2 := \langle (x - \langle x \rangle)(y - \langle y \rangle) \rangle$ ergibt

$$\begin{aligned} \sigma_{xy}^2 &= \langle xy \rangle - \langle x \rangle \langle y \rangle \\ &= \left\langle \sum_k \cos \phi_k \sin \phi_k n_k^2 \right\rangle + \left\langle \sum_{k \neq l} \cos \phi_k n_k \sin \phi_l n_l \right\rangle \\ &\quad - \sum_{k, l} \cos \phi_k \langle n_k \rangle \sin \phi_l \langle n_l \rangle \\ &= \sum_k \cos \phi_k \sin \phi_k \langle n_k^2 \rangle - \sum_k \cos \phi_k \sin \phi_k \langle n_k \rangle^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_k \cos \phi_k \sin \phi_k \sigma_k^2 \\
&= \vec{\sigma}_x^T \vec{\sigma}_y \stackrel{(B.17)}{=} \sigma_x \sigma_y \cos \alpha \quad .
\end{aligned} \tag{B.21}$$

Die Kovarianz ist also durch die in der Literatur (z.B. Karlin und Taylor 1975, Bronstein und Semendjajew 1989) auch als Korrelationskoeffizient bezeichnete Größe $\cos \alpha$ und damit durch den Winkel α bestimmt, den die durch die Gleichungen (B.12) und (B.13) beschriebenen Hyperbenen einschließen.

2. Mit Hilfe der Kovarianzmatrix

$$\hat{K} := \begin{pmatrix} \sigma_x^2 & \sigma_{xy}^2 \\ \sigma_{xy}^2 & \sigma_y^2 \end{pmatrix} \tag{B.22}$$

lässt sich Gleichung (B.20) kompakt formulieren:

$$p_{xy}(x, y | \varphi_S) = \frac{\exp \left[-\frac{1}{2} (x - \langle x \rangle, y - \langle y \rangle) \hat{K}^{-1} \begin{pmatrix} x - \langle x \rangle \\ y - \langle y \rangle \end{pmatrix} \right]}{2\pi \sqrt{\det \hat{K}}} \tag{B.23}$$

3. Durch eine geeignete Wahl des Drehwinkels $\bar{\varphi} = \bar{\varphi}^*$ ist es möglich, das Koordinatensystem in der komplexen Ebene so zu orientieren, daß der Korrelationskoeffizient $\cos \alpha$ und damit die Kovarianz verschwindet:

$$\begin{aligned}
\sigma_{xy}^2 &= \vec{\sigma}_x^T \vec{\sigma}_y \stackrel{(B.17)}{=} \sigma_x \sigma_y \cos \alpha = 0 \\
&\stackrel{(B.9)}{\iff} \sum_k \sigma_k^2 \cos(\varphi_k - \bar{\varphi}^*) \sin(\varphi_k - \bar{\varphi}^*) = 0 \\
&\iff \sum_k \sigma_k^2 \frac{1}{2} \sin[2(\varphi_k - \bar{\varphi}^*)] = \text{Im} \left[e^{-2i\bar{\varphi}^*} \sum_k \sigma_k^2 e^{2i\varphi_k} \right] = 0 \\
&\iff \bar{\varphi}^* = \frac{1}{2} \arg \left[\sum_k \sigma_k^2 e^{2i\varphi_k} \right] + n \frac{\pi}{2} \quad n \in \{0, \pm 1, \dots\} \tag{B.24}
\end{aligned}$$

Für die um $\bar{\varphi}^*$ gedrehten Koordinaten (x^*, y^*) fällt also der gemischte Term in der Exponentialfunktionen der Wahrscheinlichkeitsdichte (B.20) weg und es folgt

$$p_{xy}^*(x^*, y^* | \varphi_S) = \frac{e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{x^* - \langle x^* \rangle}{\sigma_{x^*}} \right)^2}}{\sqrt{2\pi} \sigma_{x^*}} \frac{e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{y^* - \langle y^* \rangle}{\sigma_{y^*}} \right)^2}}{\sqrt{2\pi} \sigma_{y^*}} \quad . \tag{B.25}$$

Die gewählten Koordinaten liegen also parallel zu den Hauptachsen der Ellipsen, welche Kurven konstanter Wahrscheinlichkeitsdichte darstellen. Dies ist in Abbildung B.2 veranschaulicht.

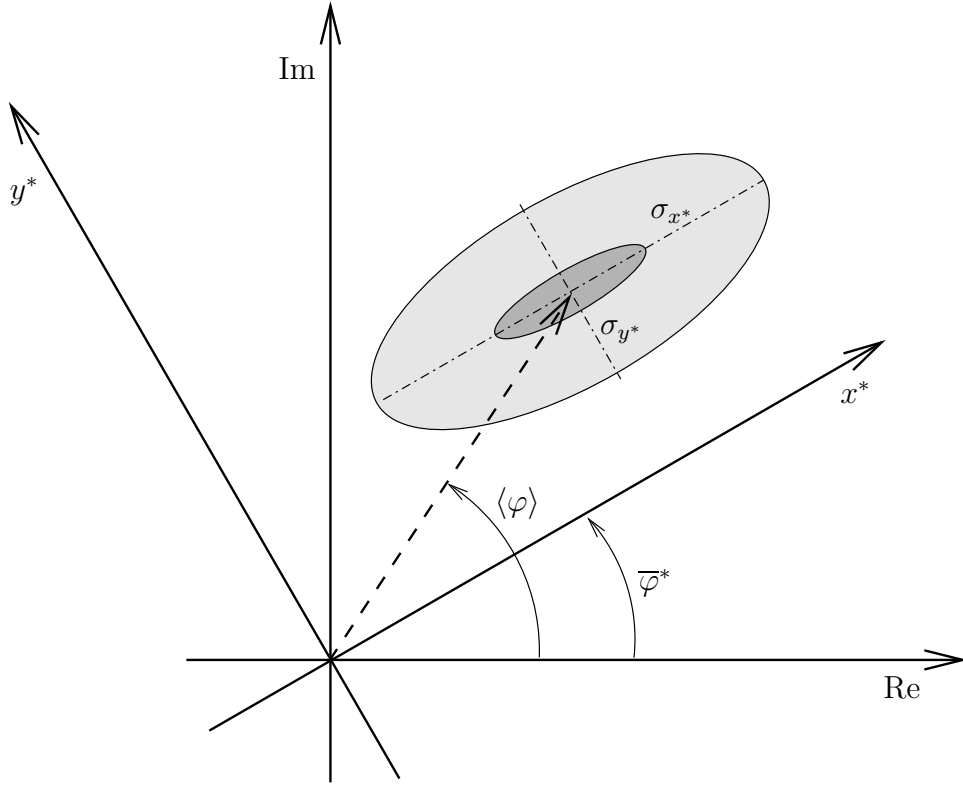


Abbildung B.2: Die um $\bar{\varphi}^*$ gedrehten Koordinaten (x^*, y^*) liegen parallel zum Hauptachsensystem der Ellipsen, auf denen die Wahrscheinlichkeitsdichte einen konstanten Wert annimmt.

4. Im Allgemeinen ($\sigma_x, \sigma_y \neq 0$) ist es jedoch nicht möglich, $\bar{\varphi}$ so zu wählen, dass für den Korrelationskoeffizienten $|\cos \alpha| = 1$ gilt, denn

$$\begin{aligned}
 |\cos \alpha| = 1 & \stackrel{(B.17)}{\iff} |\vec{\sigma}_x^T \vec{\sigma}_y| = \sigma_x \sigma_y \\
 & \iff \vec{\sigma}_y = \lambda \vec{\sigma}_x \quad \lambda \in \mathbb{R} \\
 & \stackrel{(B.9)}{\iff} \sin \phi_k = \lambda \cos \phi_k \quad \forall k \\
 & \iff \tan \phi_1 = \tan \phi_2 = \dots = \tan \phi_N \quad .
 \end{aligned}$$

In diesem Fall sind also alle ϕ_k bis auf $\pm\pi$ identisch und der Populationsvektor befindet sich in jedem Fall auf der Geraden $y = \tan \phi_1 x = \tan(\phi_1 - \bar{\varphi}) x$. Für die Verteilungsdichte bedeutet dies

$$p_{xy}(x, y) = \frac{e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x - \langle x \rangle}{\sigma_x}\right)^2}}{\sqrt{2\pi\sigma_x}} \delta(y - \tan(\phi_1 - \bar{\varphi}) x) \quad . \quad (B.26)$$

B.2 Wahrscheinlichkeitsdichte des Winkels

Durch die Koordinatentransformation $(x, y) \mapsto (n, \phi)$,

$$x = n \cos \phi \quad (\text{B.27})$$

$$y = n \sin \phi \quad (\text{B.28})$$

erhält man aus (B.20) die Verteilungsdichte des Populationsvektors in den neuen Koordinaten (n, ϕ) ,

$$\begin{aligned} p_{n\phi}(n, \phi | \varphi_S) &= p_{xy}(n \cos \phi, n \sin \phi | \varphi_S) \left| \frac{\partial(x, y)}{\partial(n, \phi)} \right| \\ &= p_{xy}(n \cos \phi, n \sin \phi | \varphi_S) n \quad . \end{aligned} \quad (\text{B.29})$$

Wir substituieren

$$A(\phi) := \frac{1}{\sin^2 \alpha} \left(\frac{\cos^2 \phi}{\sigma_x^2} - 2 \cos \alpha \frac{\cos \phi \sin \phi}{\sigma_x \sigma_y} + \frac{\sin^2 \phi}{\sigma_y^2} \right) \quad (\text{B.30})$$

$$\begin{aligned} B(\phi) &:= \frac{1}{\sin^2 \alpha} \left(\frac{\langle x \rangle}{\sigma_x^2} \cos \phi - \cos \alpha \frac{\langle y \rangle \cos \phi + \langle x \rangle \sin \phi}{\sigma_x \sigma_y} \right. \\ &\quad \left. + \frac{\langle y \rangle}{\sigma_y^2} \sin \phi \right) \end{aligned} \quad (\text{B.31})$$

$$C := \frac{1}{\sin^2 \alpha} \left(\frac{\langle x \rangle^2}{\sigma_x^2} - 2 \cos \alpha \frac{\langle x \rangle \langle y \rangle}{\sigma_x \sigma_y} + \frac{\langle y \rangle^2}{\sigma_y^2} \right) \quad (\text{B.32})$$

und erhalten, indem wir Gleichung (B.29) nach n integrieren, die gesuchte Wahrscheinlichkeitsdichte des Winkels:

$$\begin{aligned} p_\phi(\phi | \varphi_S) &= \int_0^\infty p_{n\phi}(n, \phi | \varphi_S) dn \\ &= \frac{\exp(-\frac{1}{2}C) \exp\left(\frac{B^2}{2A}\right)}{2\pi \sigma_x \sigma_y |\sin \alpha|} \int_0^\infty \exp\left(-\frac{A}{2}\left(n - \frac{B}{A}\right)^2\right) n dn \\ &= \frac{\exp(-\frac{1}{2}C)}{2\pi \sigma_x \sigma_y |\sin \alpha| A} \left[1 + B \sqrt{\frac{\pi}{2A}} \exp\left(\frac{B^2}{2A}\right) \left(\operatorname{erf}\left[\frac{B}{\sqrt{2A}}\right] + 1 \right) \right] \end{aligned} \quad (\text{B.33})$$

Mit

$$Q(\phi) := \frac{1}{2\pi \sigma_x \sigma_y |\sin \alpha| A(\phi)} \quad (\text{B.34})$$

$$R(\phi) := \frac{B(\phi)}{\sqrt{2A(\phi)}} \quad (\text{B.35})$$

$$S(\phi) := \frac{B^2(\phi) - A(\phi)C}{2A(\phi)} \quad (\text{B.36})$$

$$= -\frac{\left(\langle x \rangle \sin \phi - \langle y \rangle \cos \phi\right)^2}{2(\sigma_y^2 \cos^2 \phi - 2 \cos \alpha \sigma_x \sigma_y \cos \phi \sin \phi + \sigma_x^2 \sin^2 \phi)} \quad (\text{B.37})$$

schreiben wir dies als

$$p_\phi(\phi | \varphi_S) = Q(\phi) \left[\exp(-\tfrac{1}{2}C) + \sqrt{\pi} R(\phi) \left(\operatorname{erf}[R(\phi)] + 1 \right) \exp(S(\phi)) \right] . \quad (\text{B.38})$$

Wegen $\phi = \varphi - \bar{\varphi}$ gilt für die Verteilungsdichte des decodierten Winkels

$$p_\varphi(\varphi | \varphi_S) := p_\phi(\varphi | \varphi_S, \bar{\varphi} = 0) = p_\phi(\varphi - \bar{\varphi} | \varphi_S, \bar{\varphi}) . \quad (\text{B.39})$$

Erwartungswert $\langle \varphi \rangle$

Als Erwartungswert des decodierten Winkels bezeichnen wir — siehe auch Gleichungen (2.16) und (4.3) — den Winkel des Schwerpunkts der Verteilung $p_{xy}(x, y | \varphi_S, \bar{\varphi} = 0)$,

$$\langle \varphi \rangle := \arg \left[\int (x + i y) p_{xy}(x, y | \varphi_S, \bar{\varphi} = 0) dx dy \right] \quad (\text{B.40})$$

$$= \arg(\langle x \rangle + i \langle y \rangle) \Big|_{\bar{\varphi}=0} \in [-\pi, \pi[. \quad (\text{B.41})$$

Das Integral

$$\int_{-\pi}^{\pi} p_\varphi(\varphi | \varphi_S) \varphi d\varphi \quad (\text{B.42})$$

hingegen erweist sich für die Berechnung von $\langle \varphi \rangle$ (z.B. als Maß für den zu erwartenden Drehwinkel des Skorpions) als wenig sinnvoll. Man denke nur an eine Verteilung, die bei $\pm\pi$ ein Maximum hat — nach (B.42) ergäbe sich $\langle \varphi \rangle \approx 0$.

Varianz σ_φ^2

Setzt man nun $\bar{\varphi} = \langle \varphi \rangle$, also $\phi := \varphi - \langle \varphi \rangle$ (siehe Kapitel 4, Abbildung 4.1), so beschreibt $p_\phi(\phi | \varphi_S, \bar{\varphi} = \langle \varphi \rangle)$ die Verteilung der Abweichung von $\langle \varphi \rangle$. Die Varianz von φ definieren wir folglich

$$\sigma_\varphi^2 := \int_{-\pi}^{\pi} \phi^2 p_\phi(\phi | \varphi_S, \bar{\varphi} = \langle \varphi \rangle) d\phi = \int_{\langle \varphi \rangle - \pi}^{\langle \varphi \rangle + \pi} \varphi^2 p_\varphi(\varphi | \varphi_S) d\varphi . \quad (\text{B.43})$$

Dies kann im Allgemeinen nur numerisch berechnet werden (siehe Abbildung B.4). Für eine „schmale“ Verteilung $p_{xy}(x, y)$, d.h.

$$\sqrt{\langle x \rangle^2 + \langle y \rangle^2} \gg \text{Halbachsen } \sigma_{x^*}, \sigma_{y^*} \quad (\text{siehe Abbildung B.2}), \quad (\text{B.44})$$

ist jedoch die bereits in Kapitel 4 beschriebene Näherung (4.9) möglich, die nun aus (B.38) abgeleitet werden soll.

B.2.1 Näherung der Verteilungsdichte

Drehen wir wie in Kapitel 4 das Koordinatensystem um $\bar{\varphi} = \langle \varphi \rangle$, so folgt $\langle y \rangle = 0$ (man beachte, dass Größen im gedrehten System nicht eigens gekennzeichnet werden). Sind σ_x und σ_y von der gleichen Größenordnung so können wir die Gleichungen (B.30)-(B.32) und (B.34)-(B.37) im Bereich $\phi = \varphi - \langle \varphi \rangle \ll 1$ nähern. Mit $\sin \phi \ll \cos \phi \approx 1$ erhalten wir

$$\begin{aligned} A(\phi) &\approx \frac{1}{\sin^2 \alpha \sigma_x^2} & Q(\phi) &\approx \frac{|\sin \alpha| \sigma_x}{2\pi \sigma_y} \\ B(\phi) &\approx \frac{\langle x \rangle}{\sin^2 \alpha \sigma_x^2} & R(\phi) &\approx \frac{\langle x \rangle}{|\sin \alpha| \sigma_x \sqrt{2}} \\ C(\phi) &= \frac{\langle x \rangle^2}{\sin^2 \alpha \sigma_x^2} & S(\phi) &\approx -\frac{\langle x \rangle^2}{2\sigma_y^2} \sin^2 \phi \end{aligned} \quad (\text{B.45})$$

Falls für den Betrag des Populationsvektors $\langle x \rangle \gg \sigma_x \approx \sigma_y$ gilt, folgt $C(\phi) \gg 1$ und $R(\phi) \gg 1$. Wegen $\exp(-\frac{1}{2}C) \approx 0$, $\text{erf}[R] \approx 1$ und mit $\sin \phi \approx \phi \ll 1$ ergibt sich schließlich aus (B.38) und (B.39) für die Wahrscheinlichkeitsdichte

$$p_\varphi(\varphi | \varphi_S) \approx \frac{\langle x \rangle}{\sqrt{2\pi} \sigma_y} \exp\left(-\frac{\langle x \rangle^2}{2\sigma_y^2} (\varphi - \langle \varphi \rangle)^2\right) \quad (\text{B.46})$$

Da dies eine Normalverteilung darstellt, können wir wie in Gleichung (4.9) $\sigma_\varphi \approx \frac{\sigma_y}{\langle x \rangle}$ nähern.

B.2.2 Gleichverteilte Winkel

Nehmen wir analog zu Abschnitt 4.3 an, dass

$$\sigma_k^2 = \langle n_k \rangle = a + b \cos(\varphi_k - \varphi_S) \quad (\text{B.47})$$

$$\varphi_k = \varphi_0 + \frac{2\pi}{N}k, \quad k = 1, 2, \dots, N \quad (\text{B.48})$$

gelte, so vereinfachen sich mit Hilfe der Gleichungen (4.13) und (4.14) die in (B.8), (B.9) und (B.17) definierten Größen:

$$\langle x \rangle = \frac{Nb}{2} \cos(\varphi_S - \bar{\varphi}) \quad (\text{B.49})$$

$$\langle y \rangle = \frac{Nb}{2} \sin(\varphi_S - \bar{\varphi}) \quad (\text{B.50})$$

$$\sigma_x^2 = \sigma_y^2 = \frac{Na}{2} \quad (\text{B.51})$$

$$\cos \alpha = 0 \quad (\text{B.52})$$

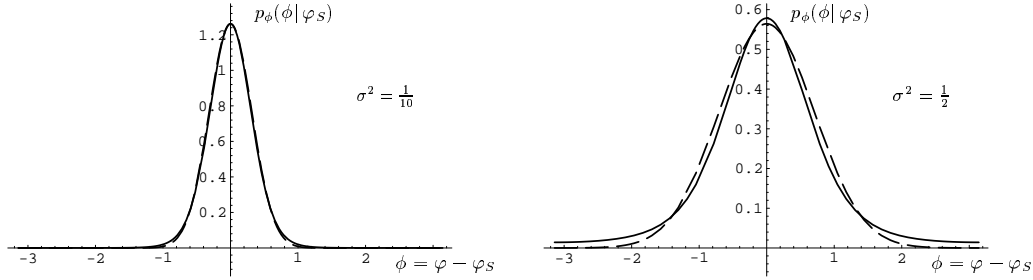


Abbildung B.3: Vergleich der Graphen von (B.55) und der Näherung (B.56) (gestrichelt) für $\sigma^2 = \frac{1}{10}$ und $\sigma^2 = \frac{1}{2}$.

Wegen (B.49) und (B.50) ist der erwartete decodierte Winkel gleich dem Stimuluswinkel, denn

$$\langle \varphi \rangle \stackrel{(B.41)}{=} \arg[\langle x \rangle + i\langle y \rangle] \Big|_{\bar{\varphi}=0} = \varphi_S . \quad (B.53)$$

Auch werden in diesem Fall, da $\sigma_x = \sigma_y$ und $\cos \alpha = 0$ gilt, die Kurven konstanter Wahrscheinlichkeitsdichte (des Populationsvektors) durch Kreise in der komplexen Ebene um $\langle x \rangle + i\langle y \rangle$ dargestellt und die Näherungen (B.45) gelten ohne Beschränkung von ϕ exakt. Wählen wir nun $\bar{\varphi} = \langle \varphi \rangle = \varphi_S$, so erhalten wir

$$\begin{aligned} C &= \frac{N b^2}{2a} & R(\phi) &= \sqrt{\frac{N b^2}{4a}} \cos \phi \\ Q &= \frac{1}{2\pi} & S(\phi) &= -\frac{N b^2}{4a} \sin^2 \phi . \end{aligned} \quad (B.54)$$

Für die Verteilungsdichte von $\phi = \varphi - \varphi_S$, Gleichung (B.38), folgt damit

$$\begin{aligned} p_\phi(\phi|\varphi_S) &= \frac{\exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2}\right)}{2\pi} + \frac{\cos \phi}{2\sqrt{2\pi}\sigma} \left(\operatorname{erf}\left[\frac{\cos \phi}{\sqrt{2}\sigma}\right] + 1 \right) \exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2} \sin^2 \phi\right) , \end{aligned} \quad (B.55)$$

wobei wir $\sigma := \frac{2a}{N b^2}$ definiert haben.

Für ($\sigma^2 \ll 1$) kann (B.55) analog zu Abschnitt B.2.1 mit der Normalverteilung

$$p_\phi(\phi|\varphi_S) \approx \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{\phi^2}{2\sigma^2}\right) \quad (B.56)$$

abgeschätzt werden. Abbildung B.3 zeigt Graphen der Gleichung (B.55) und ihrer Näherung (B.56) für $\sigma^2 = \frac{1}{10}$ und $\sigma^2 = \frac{1}{2}$. Wie man erkennt, ist diese Abschätzung nicht nur im Bereich $\phi \ll 1$ sinnvoll.

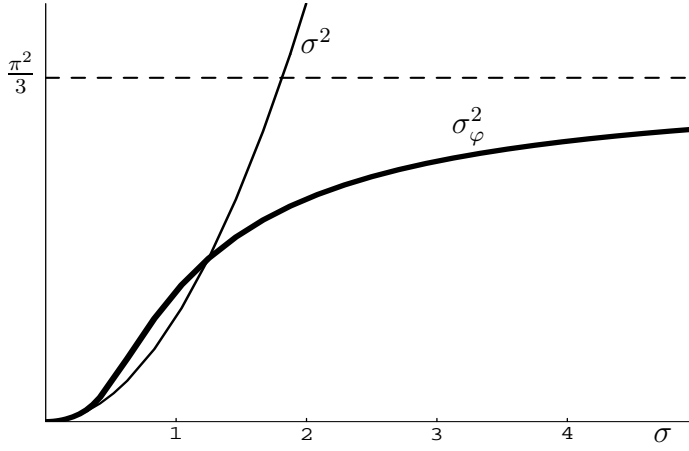


Abbildung B.4: σ_φ^2 , berechnet durch numerische Integration von (B.43) mit $p_\phi(\phi|\varphi_S)$ aus (B.55), und σ^2 in Abhängigkeit von σ .

Für das Grenzverhalten von σ_φ^2 folgt für die Verteilungsdichte (B.55) wegen (B.56) und $\lim_{\sigma \rightarrow \infty} p_\phi(\phi|\varphi_S) = \frac{1}{2\pi}$:

$$\sigma_\varphi^2 \stackrel{(B.43)}{=} \int_{-\pi}^{\pi} p_\phi(\phi|\varphi_S) \phi d\phi = \begin{cases} \sigma^2 & \text{für } \sigma \ll 1 \\ \frac{\pi^2}{3} & \text{für } \sigma \rightarrow \infty \end{cases} \quad (\text{B.57})$$

Das Ergebnis $\sigma_\varphi^2 \approx \sigma^2$ ist die bereits in Kapitel 4 gefundene Näherung (4.18). Wie Abbildung B.4 zeigt, ist sie bis $\sigma \lesssim 1.4$ ($\approx 80^\circ$) sinnvoll. Ebenso erkennbar ist das asymptotische Verhalten für $\sigma > 2$. Der endliche Grenzwert ergibt sich anschaulich aus der Tatsache, daß eine Schätzung des Stimuluswinkels einen maximalen Fehler von $\pm\pi$ aufweisen kann.

Literatur

- Aicher B., Tautz J. P., 1990, Vibrational communication in the fiddler crab, *Uca pugilator*. Signal transmission through the substratum. *J. Comp. Physiol. A*, 166:345–353.
- Anton Ph. S., Granger R., Lynch G., 1992, Temporal information processing in synapses, cells, and circuits. In McKenna Thomas, Davis Joel, Zornetzer Steven F., editors, *Single neuron computation*, Neural nets. Foundations to applications, pp. 291–313, London. Academic Press.
- Anton S., Barth F. G., 1993, Central nervous projection patterns of trichobothria and other cuticular sensilla in the wandering spider *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneida). *Zoomorphology*, 113:21–32.
- Av-Ron E., Parnas H., Segel L. A., 1991, A minimal biophysical model for an excitable and oscillatory. *Biol. Cybern.*, 65:487–500.
- Babu K. S., 1985, Patterns of arrangement and connectivity in the central nervous system of arachnids. In Barth F. G., editor, *Neurobiology of Arachnids*, pp. 3–19, Berlin. Springer.
- Babu K. S., Barth F. G., 1984, Neuroanatomy of the central nervous system of the wandering spider *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneida). *Zoomorphology*, 104:344–359.
- Babu K. S., Barth F. G., 1989, central nervous projections of mechanoreceptors in the spider *Cupiennius salei* Keys. *Cell Tissue Res.*, 258:69–82.
- Barth F. G., 1972, Die Physiologie der Spaltsinnesorgane: Ii Funktionelle Morphologie eines Mechanorezeptors. *J. Comp. Physiol. A*, 81:159–186.
- Barth F. G., 1985a, Neuroethology of the spider vibration sense. In Barth F. G., editor, *Neurobiology of Arachnids*, pp. 203–229, Berlin. Springer.
- Barth F. G., 1985b, Slit sensilla and the measurement of cuticular strains. In Barth F. G., editor, *Neurobiology of Arachnids*, pp. 162–187, Berlin. Springer.
- Barth F. G., 1986, Vibrationssinn und vibratorische Umwelt von Spinnen.

- Naturwissenschaften*, 73:519–530.
- Barth F. G., 1993, Sensory guidance of spider precopulatory behaviour. *Comp. Biochem. Physiol.*, 104A:717–733.
- Barth F. G., Bohnenberger J., 1978, Lyriform slit sense organ: Thresholds and stimulus of amplitude ranges in a multi-unit mechanoreceptor. *J. Comp. Physiol. A*, 125:37–43.
- Barth F. G., Gheethabali, 1982, Spider vibration receptors: Threshold curves of individual slits in the metatarsal lyriform organ. *J. Comp. Physiol. A*, 148:175–185.
- Barth F. G., Libera W., 1970, Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von *Cupienius salei* Keys. Chelicerata (Araneae). *Z. Morphol. Tiere*, 68:343–369.
- Barth F. G., Wadepuhl M., 1975, Slit sense organs of arachnids. A comparative study of their topography on the walking legs. *J. Morphol.*, 145:209–227.
- Baurecht D., Barth F. G., 1992, Vibratory communication in spiders. I. Representation of male courtship signals by female vibration receptor. *J. Comp. Physiol. A*, 171:231–243.
- Baurecht D., Barth F. G., 1993, Vibratory communication in spiders. II. Representation of parameters contained in synthetic male courtship signals by female vibration receptor. *J. Comp. Physiol. A*, 173:309–319.
- Bohnenberger J., 1981, Matched transfer characteristics of single units in a compound slit sense organ. *J. Comp. Physiol. A*, 142:391–402.
- Bowerman R.F., 1976, An electrophysiological survey of joint receptors in the walking legs of the scorpion, *Paruroctonus mesaensis*. *J. Comp. Physiol. A*, 105:353–366.
- Bowerman R.F., Burrows M., 1980, The morphology and physiology of some walking leg motor neurons in a scorpion. *J. Comp. Physiol. A*, 140:31–42.
- Bronstein I. N., Semendjajew K. A., 1989, *Taschenbuch der Mathematik*. Harri Deutsch Verlag, Frankfurt/Main, 24th edition.
- Brownell P. H., 1977, Compressional and surface waves in sand: used by desert scorpions to locate prey. *Science*, 197:497–482.
- Brownell P. H., December 1984, Prey detection by the sand scorpion. *Scientific American*, pp. 94–105.
- Brownell P. H., 1998, Sensory ecology and orientational behaviors. In Brownell P. H., Polis G., editors, *Scorpion biology and research*, Oxford. University Press. In press.
- Brownell P. H., Farley R. D., 1979a, Detection of vibrations in sand by tarsal sense organs of the nocturnal scorpion, *Paruroctonus mesaensis*. *J. Comp.*

- Physiol. A*, 131:23–30.
- Brownell P. H., Farley R. D., 1979b, Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*: Mechanism of target localization. *J. Comp. Physiol. A*, 131:31–38.
- Brownell P. H., Farley R. D., 1979c, Prey localizing behaviour of the nocturnal desert scorpion, *Paruroctonus mesaensis*: Orientation to substrate vibrations. *Animal Behaviour*, 27:185–193.
- Cronin J., 1987, *Mathematical Aspects of Hodgkin-Huxley Theory*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Domany E., van Hemmen J. L., Schulten K., editors, 1994, *Models of Neural Networks II*, New York. Springer.
- Foelix R. F., 1992, *Biologie der Spinnen*. Thieme-Verlag, Stuttgart, 2nd edition.
- French A. S., 1980, Sensory transduction in an insect mechanoreceptor: Linear and nonlinear properties. *Biol. Cybern.*, 38:115–123.
- Friedel T., Barth F. G., 1995, The response of interneurons in the spider CNS (*Cupiennius salei* Keyserling) to vibratory courtship signals. *J. Comp. Physiol. A*, 177:159–171.
- Friedel T., Barth F. G., 1997, Wind-sensitive interneurons in the spider CNS (*Cupiennius salei*): directional information processing of sensory inputs from trichobothria on the walking legs. *J. Comp. Physiol. A*, 180:223–233.
- Gaffin D. D., Brownell P. H., 1997a, Electrophysiological evidence of synaptic interactions within chemosensory sensilla the scorpion pectines. *J. Comp. Physiol. A*, 181:301–307.
- Gaffin D. D., Brownell P. H., 1997b, Response properties of chemosensory peg sensilla on the pectines of scorpions. *J. Comp. Physiol. A*, 181:291–300.
- Georgopoulos A., Schwartz A. B., Kettner R. E., 1986, Neuronal population coding of movement direction. *Science*, 233:1416–1419.
- Gerstner W., Kempter R., van Hemmen J. L., Wagner H., 1996, A neuronal learning rule for sub-millisecond temporal coding. *Nature*, 383:76–78.
- Glasius R., Komoda A., Gielen S. C. A. M., 1997, The population vector, an unbiased estimator for non-uniformly distributed neural maps. *Neural Networks*, 10:1571–1582.
- Goddard J. D., 1990, Nonlinear elasticity and pressure-dependent wave speed in granular media. *Proc. R. Soc. London. A*, 430:105–131.
- Gronenberg W., 1989, Anatomical and physiological observations on the organization of mechanoreceptors and local interneurons in the central ner-

- vous system of the wandering spider *Cupiennius salei*. *Cell Tissue Res.*, 258:163–175.
- Gronenberg W., 1990, The organization of plurisegmental mechanosensitive interneurons in the central nervous system of the wandering spider *Cupiennius salei*. *Cell Tissue Res.*, 260:49–61.
- Gruner H.-E., editor, 1993, *Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta)*, Jena. Gustav Fischer Verlag.
- Hartmann G., Wehner R., 1995, The ant's path integration system: a neural architecture. *Biol. Cybern.*, 73:483–497.
- Hergenröder R., Barth F. G., 1983a, The release of attack and escape behaviour by vibratory stimuli in a wandering spider (*Cupiennius salei* Keys.). *J. Comp. Physiol. A*, 152:347–359.
- Hergenröder R., Barth F. G., 1983b, Vibratory signals and spider behaviour: How do sensory inputs from the eight legs interact in orientation? *J. Comp. Physiol. A*, 152:361–371.
- Hodgkin A. L., Huxley A. F., 1952, A quantitative description of ion currents and its applications to conduction and excitation in nerve membranes. *J. Physiol. (London)*, 117:500–544.
- Höger U., Torkkeli P. H., Seyfarth E.-A., French A. S., 1997, Ionic selectivity of mechanically activated channels in spider mechanoreceptor neurons. *J. Neurophysiol.*, 78:2079–2085.
- Juusola M., Seyfarth E.-A., French A. S., 1994, Sodium-dependent receptor current in a new mechanoreceptor preparation. *J. Neurophysiol.*, 72:3026–3028.
- Kandel E. R., Schwartz J. H., Jessell T. M., 1995, *Neurowissenschaften: eine Einführung*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Karlin S., Taylor H. M., 1975, *A first course in stochastic processes*. Academic Press, New York.
- Kempter R., 1997, *Hebbsches Lernen zeitlicher Codierung: Theorie der Schallortung im Hörsystem der Schleiereule*. Naturwissenschaftliche Reihe, Vol. 17. DDD, Darmstadt. Dissertation, Technische Universität München.
- Kempter R., Gerstner W., van Hemmen J. L., Wagner H., 1998, Extracting oscillations: Neuronal coincidence detection with noisy periodic spike input. *Neural Comput.*, 10:1987–2017.
- Kistler W. M., Gerstner W., van Hemmen J. L., 1997, Reduction of the Hodgkin-Huxley equations to a single-variable threshold model. *Neural Comput.*, 9:1015–1045.
- Levine R. B., Murphey R. K., 1980, Pre- and postsynaptic inhibition of

- identified giant interneurons in the cricket (*Acheta domesticus*). *J. Comp. Physiol. A*, 135:269–282.
- Lewis J. E., Jr W. B. Kristan, 1998, A neuronal network for computing population vectors in the leech. *Nature*, 391:76–78.
- Milde J. J., Seyfarth E.-A., 1988, Tactile hairs and leg reflexes in wandering spiders: physiological and anatomical correlates of reflex activity in the leg ganglia. *J. Comp. Physiol. A*, 162:623–631.
- Miller J. P., Jacobs G. A., Theunissen F. E., 1991, Representation of sensory information in the cricket cercal sensory system. I. Response properties of the primary interneurons. *J. Neurophysiol.*, 66:1680–1689.
- Murphey R. K., 1973, Mutual inhibition and organization of a non-visual orientation in *Notonecta*. *J. Comp. Physiol.*, 84:31–40.
- Oram M. W., Földiák P., Perrett D. I., Sengpiel F., 1998, The ‘Ideal Homunculus’: decoding neural population signals. *Trends Neurosci.*, 21:259–265.
- Pouget A., Zhang K., Deneve S., Latham P. E., 1998, Statistically efficient estimation using population coding. *Neural Comput.*, 10:373–401.
- Press W. H., Teukolsky S. A., Vetterling W. T., Flannery B. P., 1995, *Numerical recipes in C*. Cambridge University Press, Cambridge, 2nd edition.
- Richart F. E. Jr., Woods R. D., Hall J. R., 1970, *Vibrations of soil and foundation*. Prentice-Hall.
- Rinzel J., 1985a, Bursting oscillations in an excitable membrane model. In Sleeman B. D., Jarvis R. J., editors, *Ordinary and partial differential equations*, volume 1151 of *Lecture Notes in Mathematics*, pp. 304–316, New York. Springer.
- Rinzel J., 1985b, Excitation dynamics: Insights from simplified membrane models. *Federation Proc.*, 44:2944–2946.
- Salinas E., Abbott L. F., 1994, Vector reconstruction from firing rates. *J. Comp. Neurosci.*, 1:89–107.
- Schüch W., Barth F. G., 1990, Vibratory communication in a spider: female responses to synthetic male vibrations. *J. Comp. Physiol. A*, 166:817–826.
- Segev I., 1995, Temporal interactions between post-synaptic potentials. In J. M. Bower D. Beeman, editor, *The book of GENESIS*, pp. 83–101, New York. Springer.
- Seyfarth E.-A., Eckweiler W., Hammer K., 1985, Proprioceptors and sensory nerves in the legs of a spider, *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneida). *Zoomorphology*, 105:190–196.
- Seyfarth E.-A., French A. S., 1994, Intracellular characterization of identified

- sensory cells in a new spider mechanoreceptor preparation. *J. Neurophysiol.*, 71:1423–1427.
- Theunissen F. E., Miller J. P., 1991, Representation of sensory information in the cricket cercal sensory system. II. Information theoretic calculation of system accuracy and optimal tuning-curve widths of four primary interneurons. *J. Neurophysiol.*, 66:1690–1703.
- Thompson R. F., 1994, *Das Gehirn. Von der Nervenzelle zur Verhaltenssteuerung*. Spektrum, Akad. Verl., Heidelberg.
- Wagner H., Kautz D., Poganiatz I., 1997, Principles of acoustic motion detection in animals and man. *Trends Neurosci.*, 20:583–588.
- Westheide W., Rieger R., editors, 1996, *Spezielle Zoologie. Erster Teil: Einzeller und wirbellose Tiere*, Stuttgart. Gustav Fischer Verlag.
- Wiesenfeld K., Moss F., 1995, Stochastic resonance and the benefits of noise: from ice ages to crayfish and SQUIDS. *Nature*, 373:33–36.
- Zemel R. S., Dayan P., Pouget A., 1998, Probabilistic interpretation of population codes. *Neural Comput.*, 10:403–430.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen bedanken, die zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen haben:

bei Professor Dr. J. Leo van Hemmen für seine Unterstützung bei einem außergewöhnlichem Thema, viele anregende Gespräche und Ideen, die wissenschaftlichen Kontakte zu Experimentatoren ... und natürlich für die Skorpionin;

bei Professor Ph. D. Philip H. Brownell vom Department of Zoology der Oregon State University, der durch seine Experimente die Basis für das Thema dieser Arbeit geschaffen und mir per E-Mail oft entscheidende Hinweise übermittelt hat;

bei Professor Dr. Friedrich G. Barth für die freundliche Aufnahme am Institut für Zoologie der Universität Wien und die Beantwortung wichtiger Fragen;

bei Dr. Richard Kempter, der mir nicht nur in der Einarbeitungsphase eine zuverlässige Hilfe war, sondern mich bis zum Ende meiner Arbeit durch Gespräche und Korrekturvorschläge betreut und für die Klärung offener Fragen gesorgt hat;

bei Armin, Berthold, Christian, Claudia, Julian, Michael, Moritz, Oliver, Uli, Richard und Werner, für zahlreiche Tips und Tricks, wertvolle Anregungen und die freundliche Team-Atmosphäre, die den wissenschaftlichen Ernst auf angenehme Weise aufgelockert hat;

bei meinen Eltern für ihre Liebe, Geduld und finanzielle Unterstützung.

