

**Ein mathematisches Modell zur
Beutelokalisation
des Krallenfrosches
*Xenopus laevis***

Diplomarbeit
von
Marion Sobotka

Zentrum Mathematik
16. Januar 2002

Aufgabensteller: Prof. Scheurle/Prof. van Hemmen
Betreuer: Moritz Fransch

Ich erkläre hiermit, dass ich die Diplomarbeit selbstständig und nur mit den angegebenen Hilfsmitteln angefertigt habe.

München, 21. Dezember 2001

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	3
2	Wasserwellen	13
2.1	Formulierung des Problems	13
2.2	Eulergleichungen	13
2.2.1	Massenerhaltung	14
2.2.2	Impulserhaltung	15
2.2.3	Einführung der Potentialfunktion	17
2.2.4	Randbedingungen	17
2.2.5	Linearisierung	18
2.3	Viskose Medien	19
2.4	Lösungen des linearisierten Systems	20
2.4.1	Ebene Wellen	21
2.4.2	Dämpfung durch Viskosität	24
2.4.3	Ringwellen	29
3	Lineares Modell	31
3.1	Herleitung des Modells	31
3.1.1	Berechnung des Wellenfeldes am Frosch	31
3.1.2	Rekonstruktion der Wellenform	35
3.1.3	Modell zur Richtungsbestimmung	37
3.2	Numerische Durchführung	38
3.2.1	Lösung des Gleichungssystems im Fourierbereich	38
3.2.2	Modell im Fourierbereich	41
3.3	Elementare geometrische Eigenschaften	41
3.3.1	Abstand	42
3.3.2	Tiefe	43
3.3.3	Auftreffwinkel	43
4	Ergebnisse	45
4.1	Analytische Lösung	46
4.2	Numerische Analyse	57
4.2.1	Rauschen	60

4.2.2	Vergleich zwischen Modell und Verhaltensexperimenten mit Läsionen	62
4.2.3	Diskriminierung von zwei Quellen	70
4.2.4	Wachsender Frosch	71
5	Erweiterungen	73
5.1	Allgemeinere Rekonstruktion der Erregung	73
5.2	Erweiterte Übertragungsfunktion	74
5.2.1	Grenzschicht	74
5.2.2	Mechanik der Cupula	77
5.3	Spike Response Modell	77
	Danksagung	83
	Literaturverzeichnis	85

Kapitel 1

Einleitung

Der Krallenfrosch (*Xenopus laevis*), ein ursprünglicherweise südafrikanischer Frosch, lebt rein aquatisch in Süßwasserseen, langsamen Flüssen und Tümpeln. Ein Exemplar wiegt, je nach Geschlecht, zwischen 60 g (männlich) und 100 g (weiblich) und ist im ausgewachsenen Zustand etwa 8 cm lang [12]. Seine Nahrung erbeutet der Krallenfrosch nachtaktiv, hauptsächlich kleine Fische und Insekten [29].

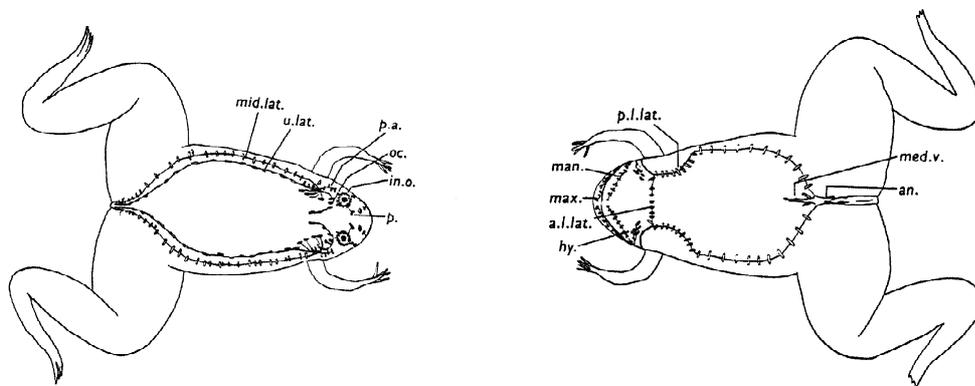


Abbildung 1.1: Lage der Seitenlinienorgane.

Links: dorsale Ansicht. Rechts: ventrale Ansicht. Die Richtung der maximalen Sensitivität eines Organs ist senkrecht zu den als Strichen dargestellten Seitenlinienorganen. Wichtigste Bezeichnungen: mid.lat. Mittlere Seitenlinie, u.lat. Obere Seitenlinie, o.c. Occipitale Seitenlinie, p.l.lat. Posteriore untere Seitenlinie, a.l.lat. Anteriore untere Seitenlinie. Nach [31].

Insekten, die auf die Wasseroberfläche gefallen sind, erregen durch die Bewegung ihrer Gliedmaßen Oberflächenwellen, meist Wellen mit großer Bandbreite und hohen Frequenzanteilen. Aquatische Lebewesen wie z.B. kleine Fische erregen Wellen, die eher tiefe Frequenzanteile haben [29]. Die Quelle eines derart erregten Wellenfeldes kann der Frosch orten, das heißt, er dreht sich in Richtung der Quelle und schwimmt

einige Zentimeter darauf zu.

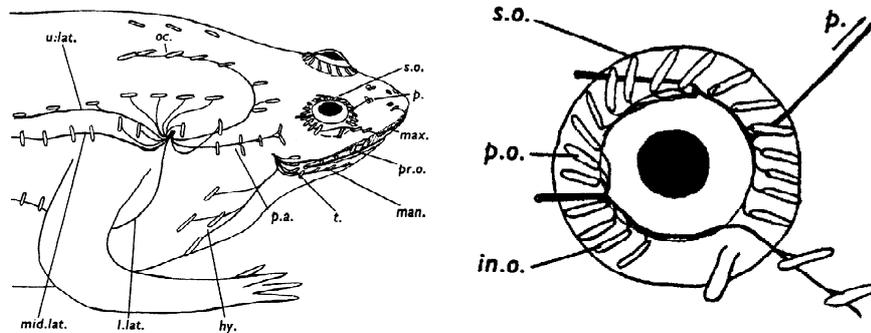


Abbildung 1.2: Lage der Seitenlinienorgane.

Links: Seitenansicht. Rechts: Vergrößerung der Augenpartie. Bezeichnungen wie in Abbildung 1.1. Nach [31].

Zu solch einer Beutedetektion ist der Frosch mit einem System von Seitenlinienorganen ausgestattet. Circa 180 dieser Mechanorezeptoren sind an seinem Körper angeordnet, einige befinden sich am Kopf, die weiteren laufen linienförmig und symmetrisch am Körper entlang, vier Linien am Rücken und zwei am Bauch [31]. Skizzen der Anordnung eines Seitenliniensystems sind in Abbildung 1.1 und Abbildung 1.2 dargestellt. Viele aquatische Lebewesen besitzen ein System von Mechanorezeptoren zur Beutedetektion, Orientierung oder Kommunikation mit Artgenossen. Untersucht wurde z.B. die gefleckte Groppe (*Cottus bairdi*), ein im Michigansee heimischer Fisch [8], oder der „topminnow“ (*Aplocheilichthys lineatus*), ein „surface feeding“ Fisch. Auch andere Froscharten als *Xenopus* haben Seitenliniensysteme, oft bildet es sich aber beim ausgewachsenen Frosch zurück.

Jedes einzelne Seitenlinienorgan - in der englischsprachigen Literatur werden sie oft als „stitch“ bezeichnet - leitet Informationen über die Partikelgeschwindigkeit des Wassers am Ort des Seitenlinienorgans an das zentrale Nervensystem des Frosches weiter. Dabei wird Information in Form von elektrischen Impulsfolgen kodiert und durch so genannte Afferenzen übertragen. Afferenzen nennt man die zum Gehirn führenden Nervenbahnen, das Gegenstück dazu sind Efferenzen. Diese übermitteln Information vom Gehirn zur Sensorik. Im Allgemeinen sind jedem Seitenlinienorgan des Frosches zwei Afferenzen zugeordnet, eine reagiert auf positive Geschwindigkeitsanteile, die andere überträgt negative Geschwindigkeiten am Ort des Rezeptors [29]. Unter den Organen in der Kopfregion wurden allerdings Rezeptoren mit bis zu zehn Afferenzen gefunden [38].

Die Umsetzung des mechanischen Reizes in die neuronale Kodierung funktioniert dabei folgendermaßen: Jedes Seitenlinienorgan besteht aus 3 bis 12 Untereinheiten

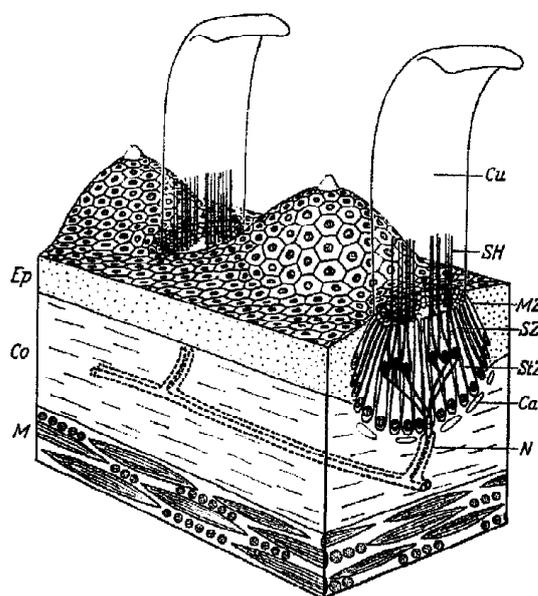


Abbildung 1.3: Schematische Skizze eines Neuromasten.

Cu: Cupula, SH: Sinneshaare der Haarzellen, N: Nerv, SZ: Sinneszellen/Haarzellen. Nach [15].

ten, den Neuromasten. Ein Neuromast wiederum setzt sich aus der Cupula, das ist ein zartes, gallertartiges, ins Wasser ragendes Fähnchen, den Haarzellen, das sind spezialisierte Nervenzellen, und unterschiedlichen Stützzellen zusammen [15] (siehe Abbildung 1.3). Die Cupula wird durch die an ihrer Breitseite vorbeiströmenden Wasserteilchen geschert, die Scherung ist also Folge der Reibung zwischen Cupula und Wasserteilchen. Da die Reibungskraft theoretisch proportional zur Geschwindigkeitsdifferenz zwischen Cupula und Wasserteilchen ist, sind die Seitenlinienorgane in erster Linie Geschwindigkeitsdetektoren [31]. Die Cupula gibt ihre Auslenkung an die feinen Härchen der Haarzellen weiter, denn diese Härchen ragen in die Cupula hinein, und werden durch eine Scherung der Cupula mit ausgelenkt.

Haarzellen sind spezialisierte Neuronen, also Zellen des Nervensystems, die im Ruhezustand eine Potentialdifferenz zwischen dem Inneren des Zellkörpers (Soma) und dem Äußeren aufrechterhalten. Eine Haarzelle wird hyperpolarisiert, d.h. ihr Potential wird erhöht und damit auch die Spikewahrscheinlichkeit, wenn ihre feinen Härchen durch Auslenkung der Cupula in die Vorzugsrichtung der einzelnen Haarzelle ausgelenkt werden [29]. Durch Erzeugung von Spikes wird Information im Nervensystem übertragen. Spike nennt man dabei ein durch das Axon, der Verbindung zu den nachfolgenden Einheiten, übertragenes Aktionspotential. Wird ein Neuron von den präsynaptischen (vorhergehenden) Neuronen, oder wie in diesem Fall von einer sensorischen Einheit bis zu einem Schwellenwert depolarisiert, gibt es diese Information in Form eines Aktionspotentials (oder Spikes) weiter.

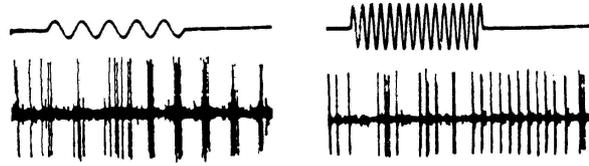


Abbildung 1.4: Vergleich von Anregung und gemessenem Spiketrain.

Links oben: Auslenkung der Wasseroberfläche mit 5 Hz Anregung. Rechts oben: 15 Hz Anregung. Unten: Entsprechende Ableitung einer Afferenz. Nach [13].

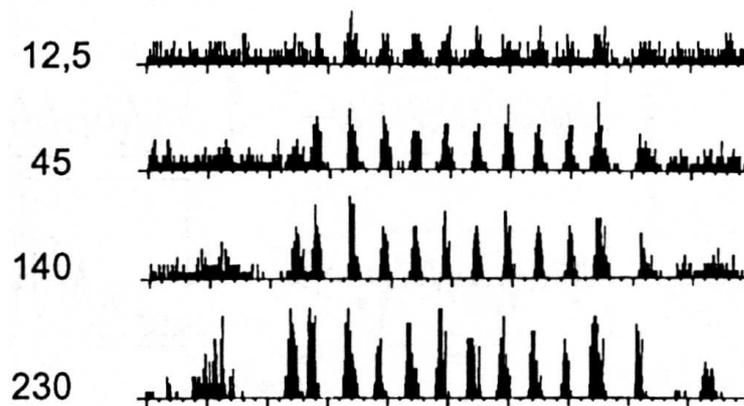


Abbildung 1.5: Post-Stimulus-Time Histogramm.

Post-Stimulus-Time Histogramme (PSTH) bei Anregung mit einer 5 Hz Welle verschiedener Amplitude. Nach [13].

In Experimenten wurden Ableitungen der afferenten Nervenbahnen genommen und hinsichtlich des gegebenen Reizes analysiert. [13, 15, 29]. Mit Ableitung bezeichnet man die Messung und Aufzeichnung der Aktivität einer Nervenfasern, also eine Potentialmessung, wie in Abbildung 1.4 dargestellt. Diese Ableitungen werden sowohl von den Afferenzen lebender intakter Tiere genommen, als auch von Afferenzen von Hautpräparaten. Dabei werden verschiedene Reize erzeugt und gleichzeitig die Aktivität einer ausgesuchten Afferenz aufgezeichnet. Zur Auswertung zieht man oft so genannte Post-Stimulus-Time Histogramme (PSTH) heran. Dafür werden mehrere Ableitungen bei identischer Reizform übereinandergelegt, es entsteht ein Histogramm der Spikezeitpunkte. Abbildung 1.5 zeigt das PSTH der Ableitung bei der Anregung mit Wellen unterschiedlicher Amplitude.

Es zeigte sich, dass auch ohne Vorhandensein eines Reizes Aktionspotentiale in den Afferenzen erzeugt werden, und zwar mit einer durchschnittlichen Frequenz zwischen

5 Hz und 35 Hz [13]. Das variiert nicht nur von Tier zu Tier, sondern auch in einem Tier variiert diese Spontanfeuerrate.

Görner [15] zeichnete den Spiketrain bei Reizung des Seitenlinienorgans mit einer Wasserströmung konstanter Geschwindigkeit auf. Es ergab sich eine Amplitudenkodierung mittels der Feuerrate, die in weiten Bereichen logarithmisch ist. Am Rand des getesteten Geschwindigkeitsbereichs tritt eine Sättigung ein. Desweiteren ist eine Anpassung der Afferenz bei länger andauernden Reizen zu beobachten, die Feuerrate fällt dann ab. Ein weiteres Ergebnis der Untersuchungen von Görner ist die in etwa cosinusförmige Richtcharakteristik eines Seitenlinienorgans. Die Afferenz feuert mit maximaler Frequenz bei Reizung aus der Vorzugsrichtung eines Organs, bei Reizungen aus anderen Richtungen ist die Feuerrate in etwa mit dem Cosinus des Reizwinkels gedämpft.

Werden zur Stimulation monofrequente Reize verwendet, so ist die neuronale Ableitung eine Modulation der Spontanfeuerrate mit der entsprechenden Frequenz [13, 29]. Wieder ist die Amplitude durch die Feuerrate kodiert, aber auch die so genannte „silent period“ und die Synchronisation spielen eine Rolle. Silent period wird der Anteil einer Periode der harmonischen Reizschwingung genannt, in dem keine Spikes auftreten. Die Dauer der „silent period“ verhält sich bei kleinen Amplituden logarithmisch, sättigt dann aber und liegt dann bei etwa 60% der Periode. Ähnlich verhält sich die Synchronisation, sie ist ein Maß für die Gleichzeitigkeit von Stimulusmaximum und Feuerzeitpunkten.

In weiteren Experimenten werden frequenzabhängige Schwellen der Wellenbewegungswahrnehmung ermittelt, oder auch experimentelle Daten zur Phasenverschiebung und zur Dämpfung des Stimulus durch den Wellenschatten des Frosches [13] ermittelt.

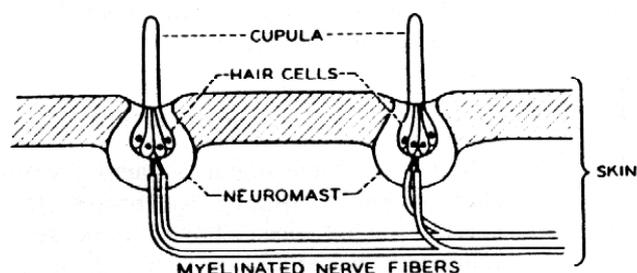


Abbildung 1.6: Schematische Skizze der Verschaltung zweier Neuromasten.
Nach [18].

Die durch die Haarzellen in elektrische Impulse umgewandelte Information über das Wellenfeld wird dann durch die Afferenzen ins Gehirn des Frosches geleitet, wo

die Weiterverarbeitung stattfindet. Die Afferenzen benachbarter oder auf einer Linie angeordneter Rezeptoren werden dabei zu Nervenfasern gebündelt. Es entstehen Nerven wie der Nervus occipitalis, Nervus aoticus, Nervus lateralis dorsalis, medialis und ventralis. Diese Nervenbahnen werden vor dem Eintritt ins Gehirn nochmal zum Nervus lateralis posterior (Nlp) zusammengefasst. Der zweite ins Gehirn eintretende Nerv wird als Nervus lateralis anterior (Nla) bezeichnet, in ihm sind die Nervenbahnen des Kopfes gebündelt, wie z.B. der Nervus supraorbitalis, infraorbitalis und hyomandibularis [26]. Diese beiden Nervenstränge treten in die Medulla des Froschgehirns ein, wie in Abbildung 1.7 dargestellt. Dort verzweigen sie sich, separat voneinander, großflächig. Eng begrenzte Projektionsgebiete einzelner Seitenlinienorgane konnten allerdings nicht festgestellt werden [1].

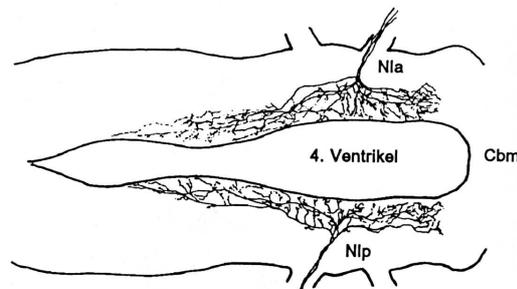


Abbildung 1.7: Schematische Darstellung der Verzweigung der Afferenzen in der Medulla.

Nach [38].

Zentral bei der Erörterung sensorischer Fähigkeiten ist die Frage nach der Existenz einer Karte, das heißt einem neuronalen Abbild der Umgebung. Im Fall der räumlichen Beuteortung werden also neuronale Einheiten im Gehirn gesucht, die richtungsselektiv in Bezug auf Wellenreize reagieren. Tatsächlich wurden solche Einheiten im Tectum opticum des Frosches gefunden und untersucht [42]. Im Tectum gibt es neben Neuronen die auf optische Reize in Kombination mit mechanischen Wellenreizen reagieren, Neuronen die ausschließlich aktiv sind bei Reizung des Seitenliniensystems mit Wellen einer bestimmten Reizrichtung. Von diesen richtungsselektiven Neuronen wurde eine große Anzahl in geordneter räumlicher Anordnung gefunden, wobei es fast für jede Reizrichtung ein diese Richtung kodierendes Neuron im Tectum gibt. Eine schematische Skizze des Tectums und der Anordnung der in der Untersuchung ausgemachten richtungsselektiven Einheiten ist in Abbildung 1.9 dargestellt.

Untersucht wurde dann weiterhin, ob in früheren Ebenen der Verarbeitung schon derart selektive Einheiten vorkommen. Ableitungen wurden aus dem Torus semicircularis genommen. Dort wurden aber weder richtungsselektive Einheiten gefunden,

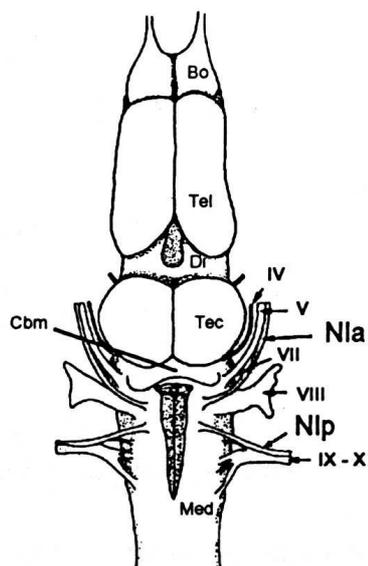


Abbildung 1.8: Schematische Dorsalansicht des Gehirns eines Krallenfrosches. Man kann erkennen, an welchen Stellen der Nervus lateralis anterior (Nla) und der Nervus lateralis posterior (Nlp) in das Gehirn eintreten, genauer in die Medulla (Med). Die neuronale Karte befindet sich im Tectum (Tec). Nach [29].

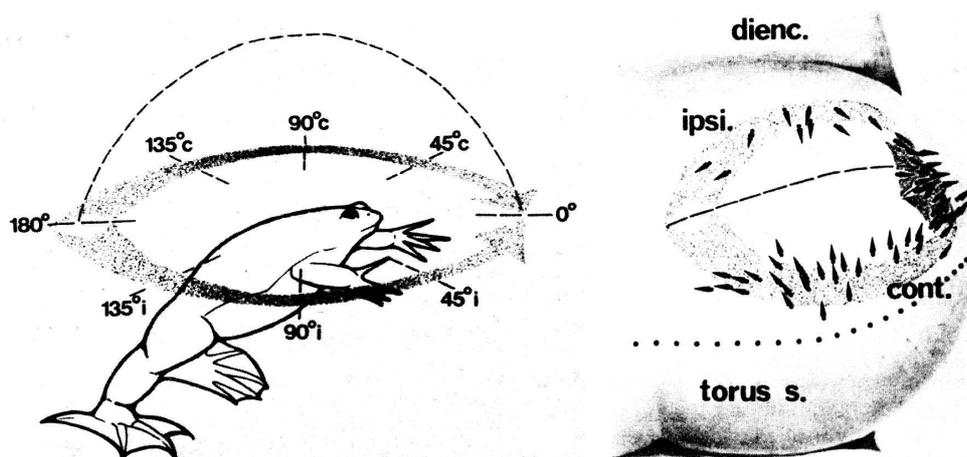


Abbildung 1.9: Neuronale Karte im Tectum opticum des Krallenfrosches. Die Pfeile im rechten Bild markieren die Lage der richtungsselektiven Einheiten und deren kodierte Richtung. Nach [42].

noch ist die Feuerrate ein Abbild der Wellenform der Erregung, wie das bei den Afferenzen der Fall gewesen ist. Gleichwohl findet im Torus semicircularis eine Verarbeitung der Information aus den Afferenzen der Seitenlinienorgane statt. Zwei Möglichkeiten gibt es, das zu zeigen: Einerseits kann man Ableitungen an verschiedenen Orten des Torus semicircularis bei zeitgleicher Reizung mit einer Wasserwelle nehmen. Neuronen des Torus semicircularis zeigen dann erhöhte Aktivität. Zum anderen ist es möglich, die präsynaptischen Neuronen der Einheiten im Tectum zu bestimmen. Es zeigt sich eine deutliche Verbindung zwischen Tectum und Torus semicircularis [42].

Ziel dieser Diplomarbeit ist es, ein mathematisches bzw. neuronales Modell für die Beuteortung des Krallenfrosches herzuleiten. Dies schließt eine mathematische Beschreibung der zu detektierenden Wellen ein. Ringwellen, die durch punktförmige Anregung entstehen, werden hierbei durch ebene Wellen approximiert. Ein wichtiger Unterschied zwischen ringförmiger und ebener Wellenausbreitung liegt im Dämpfungsverhalten. Bei Vernachlässigung der Reibung breitet sich eine ebene Welle ungedämpft aus, die Amplitude einer Ringwelle jedoch ist mit dem Abstand r vom Erregungszentrum durch $r^{-1/2}$ gedämpft. Diese Dämpfung kann allerdings als klein im Vergleich zur Dämpfung durch den Wellenschatten des Frosches angenommen werden. Als mathematisches Modell zur Richtungsortung einer gegebenen Anregung werden so genannte Karten berechnet. Dafür berechnet man in jeder möglichen Richtung eine Rekonstruktion der Anregung an der Quelle aus dem vorhandenen Wellenfeld an den Rezeptoren durch lineare Ausgleichsrechnung. Dann werden die Normen oder Amplitudenmaxima dieser Rekonstruktionen bestimmt und als Karte aufgetragen. Die zu bestimmende Richtung der Quelle erhält man schließlich als Richtung des Maximum dieser Karte.

Zu Beginn der Einleitung wurde bereits das zu modellierende, biologische Problem eingeführt und erläutert. Die weiteren Kapitel sind inhaltlich wie folgt gegliedert: Kapitel 2 befasst sich mit der Beschreibung der Wellenausbreitung. Als Grundlage dazu dienen die Navier-Stokes-Gleichungen zur mathematischen Beschreibung inkompressibler viskoser Flüssigkeiten. Zur Bestimmung der Dispersionsrelation und der Dämpfung mit der Wassertiefe werden die Gleichungen vorerst durch die Eulergleichungen approximiert, Randbedingungen werden spezifiziert und die Gleichungen werden mit der Einschränkung auf kleine Amplituden linearisiert. Für die linearen Gleichungen bestimmt man einfach harmonische Lösungen unter Vernachlässigung einer Raumdimension. Diese Näherungslösungen werden mit einem geeigneten Dämpfungsfaktor multipliziert.

Die Herleitung des mathematischen Modells zur Ortung einer Anregung folgt im dritten Kapitel. Mit systemtheoretischen Methoden wird das Übertragungsverhalten des Wassers beschrieben. Somit kann das Wellenfeld an den Orten der Rezeptoren bei gegebener, beliebiger Anregung berechnet werden. Die Rekonstruktion am Ort der vermeintlichen Quelle ist eine Invertierung dieser Berechnung durch li-

neare Ausgleichsrechnung. Die Lösung des Ausgleichsproblems allerdings erfordert die Lösung großer Gleichungssysteme. Zur Steigerung der Effizienz wird das Ausgleichsproblem deshalb im Fourierbereich gelöst. Im vorliegenden Fall läßt sich das Gleichungssystem im Fourierbereich analytisch lösen. Ferner wird erläutert wie die bereits erwähnten Karten und ihre Maxima berechnet werden. Schließlich werden in diesem Kapitel noch elementargeometrische Berechnungen für Quellenabstand und Wellenauffreffwinkel eines Rezeptores in einer festen Anordnung von Rezeptoren durchgeführt.

In Kapitel 4 werden die Ergebnisse der Implementierungen des Modells zusammengestellt. Der erste Abschnitt des Kapitels soll dabei grundsätzliche Eigenschaften des Modells verdeutlichen. Die dort skizzierten Karten sind symbolisch mit Maple [27] berechnet. Der zweite Absatz dient zur Anpassung der Parameter des Modells durch den Vergleich mit biologischen Daten. Hier wurden die Karten numerisch mit Matlab [28] berechnet. Die numerische Berechnung, im Gegensatz zur symbolischen Berechnung, erlaubt weiterhin eine größere Anzahl an Rezeptoren, eine detailliertere Beschreibung der Geometrie und die Einführung eines normalverteilten Rauschens zur Modellierung der Stochastik der neuronalen Kodierung.

Kapitel 5 ist eine ausführliche Zusammenstellung von Erweiterungsmöglichkeiten des Modells. Zentral ist der Übergang vom bisherigen Modell zu einem äquivalenten Modell, das die biologische Realität besser beschreibt. Es basiert auf dem Spike Response Modell für ein Neuron. Auch hier werden Karten durch das in der Programmiersprache C implementierte Modell berechnet, allerdings mit einer mehr oder weniger willkürlichen Wahl der Parameter. Letztere müssten noch an biologische Sachverhalte angepasst werden.

Kapitel 2

Wasserwellen

2.1 Formulierung des Problems

Wasserwellen mathematisch zu beschreiben, ist ein sehr komplexes Problem. Die Bewegungsgleichungen der Wasserpartikel sind nichtlinear, mehrdimensional, und für eine genaue Beschreibung sind zahlreiche physikalische Eigenschaften zu berücksichtigen. Wünschenswert wäre eine analytische Lösung des nichtlinearen Problems in den drei Raumdimensionen für beliebige Rand- und Anfangsbedingungen unter Berücksichtigung der Oberflächenspannung und der leichten Viskosität des Wassers.

Im folgenden wird zwar die nichtlineare Problemstellung hergeleitet, verwendet wird dann aber nur noch dessen linearisierte Form mit der Einschränkung auf „kleine Auslenkungen“.

Betrachtet man die Wellenausbreitung nur in einer Raumrichtung, ergeben sich erhebliche Vereinfachungen gegenüber der Lösung bei radialer Ausbreitung. Allerdings verhält sich eine ringförmige Welle anders als die durch eine äquivalente Erregung erzeugte ebene Welle. Hervorzuheben ist die Dämpfung der Ringwelle im Gegensatz zur ungedämpften Ausbreitung der ebenen Welle.

2.2 Eulergleichungen

In hydrodynamischen Fragestellungen gibt es zwei Ansätze zur mathematischen Beschreibung des Problems. Die Bewegungsgleichungen in der Lagrangeschen Formulierung beschreiben den Ort eines Teilchens als Funktion der Zeit und des ursprünglichen Ortes. Hält man in einer Lösung der Differentialgleichung den ursprünglichen Ort fest, so folgt man der Bewegung eines einzelnen Teilchens mit der Zeit. Die dazu äquivalente Eulersche Formulierung wird von einer Funktion gelöst, die an einem Ortspunkt den ursprünglichen Ort des Teilchens beschreibt, bzw. dem Geschwindig-

keitsprofil an einem festen Ort in Abhängigkeit von der Zeit.

In der Literatur ist es üblich, für Wasserwellen, oder allgemeiner für hydrodynamische Probleme, die Eulerbeschreibung zu benutzen. In dieser Beschreibung sind die Randbedingungen leichter zu handhaben [9]. Hier wird der Spezialfall der Eulergleichungen für inkompressible Medien hergeleitet, denn Flüssigkeiten sind, im Gegensatz zu Gasen, in erster Näherung inkompressibel, das heißt, die Dichte ist druckunabhängig und damit konstant in Zeit und Raum.

Die Eulergleichungen basieren auf den physikalischen Erhaltungsgesetzen der Masse und des Impulses.

2.2.1 Massenerhaltung

In einem festem Teilvolumen V Wasser, das weder Quellen noch Senken enthält, muss gelten, dass der gesamte Fluss durch die geschlossene Oberfläche O des Volumens V zu einem festen Zeitpunkt gleich Null ist.

$$\int_O \rho \mathbf{v} \cdot d\mathbf{O} = 0$$

Hierbei ist \mathbf{v} die Partikelgeschwindigkeit, ρ ist die Dichte der Wassers. (Bei 20 Grad Celsius gilt $\rho_{H_2O} = 998.2 \text{ kg/m}^3$.) Anwendung des Satzes von Gauß wandelt das Oberflächenintegral in ein Volumenintegral um:

$$0 = \int_O \rho \mathbf{v} \cdot d\mathbf{O} = \int_V \nabla \cdot (\rho \mathbf{v}) dV.$$

Der Nablaoperator ist dabei definiert als $\nabla = \left(\frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y}, \frac{\partial}{\partial z}\right)^T$.

Das Volumenintegral muss folglich für beliebige Teilvolumina V verschwinden. Deshalb gilt

$$\nabla \cdot (\rho \mathbf{v}) = 0.$$

Schreibt man $\mathbf{v} = (u, v, w)^T$ komponentenweise und verwendet, dass die Dichte ρ aufgrund der Inkompressibilität konstant und natürlich ungleich null ist, vereinfacht sich obige Formel zu

$$\nabla \cdot \mathbf{v} = u_x + v_y + w_z = 0.$$

Hierbei ist u_x eine Abkürzung für die partielle Ableitung von u nach x , es ist also $u_x = \frac{\partial u}{\partial x}$.

Die Eulergleichung der Massenerhaltung nennt man im Allgemeinen auch Kontinuitätsgleichung oder speziell bei konstanter Dichte Inkompressibilitätsbedingung.

2.2.2 Impulserhaltung

Die Herleitung der Formel für die Impulserhaltung basiert auf dem Newtonschen Gesetz „Kraft gleich Masse mal Beschleunigung“. Die äußere Kraft, die auf ein Volumen V , begrenzt durch die Oberfläche O , wirkt, berechnet sich als

$$-\int_O p d\mathbf{O} = -\int_V (\nabla p) dV$$

unter Verwendung des Satzes von Gauß. Der Druck p ist eine skalare Größe und wirkt senkrecht an der Oberfläche O . Die Beschleunigung eines Wasserpartikels in diesem Volumen in den drei Koordinatenrichtungen x , y und z ist:

$$\begin{aligned} a_{(x)} &= \frac{du}{dt} = u_t + u_x \frac{dx}{dt} + u_y \frac{dy}{dt} + u_z \frac{dz}{dt} \\ a_{(y)} &= \frac{dv}{dt} = v_t + v_x \frac{dx}{dt} + v_y \frac{dy}{dt} + v_z \frac{dz}{dt} \\ a_{(z)} &= \frac{dw}{dt} = w_t + w_x \frac{dx}{dt} + w_y \frac{dy}{dt} + w_z \frac{dz}{dt} \end{aligned}$$

Gleichsetzten der Kräfte ergibt also

$$-\int_V (\nabla p) dV = \int_V \rho \frac{d\mathbf{v}}{dt} dV.$$

Diese Gleichheit gilt für beliebige Volumina V , daher erhält man die Differentialgleichung

$$-\nabla p = \rho \frac{d\mathbf{v}}{dt},$$

in die man komponentenweise die Beschleunigung einsetzen kann. Berücksichtigt man, dass $dx/dt = u$, $dy/dt = v$ und $dz/dt = w$, ergibt sich die so genannte Gleichung der Impulserhaltung in Eulerform:

$$\begin{aligned} u_t + u_x u + u_y v + u_z w &= -\frac{1}{\rho} p_x \\ v_t + v_x u + v_y v + v_z w &= -\frac{1}{\rho} p_y \\ w_t + w_x u + w_y v + w_z w &= -\frac{1}{\rho} p_z \end{aligned}$$

Im Wasser wirkt desweiteren die Schwerkraft auf die Partikel. Die y-Achse des Koordinatensystems sei normal zur Wasseroberfläche und zeige aus dem Wasser heraus.

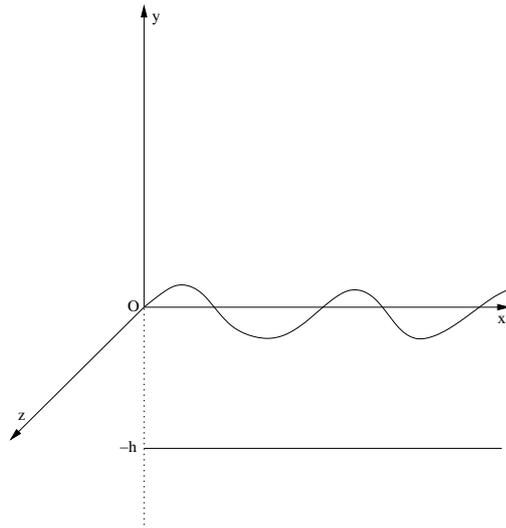


Abbildung 2.1: Koordinatensystem der Eulergleichungen.

Im folgenden hat das Wasser konstante Tiefe h , die x - z -Ebene spannt die Wasseroberfläche auf, die y -Achse steht senkrecht auf der Wasseroberfläche.

Die Schwerkraft ($g = 9.81\text{m/s}^2$) wirkt in entgegengesetzter Richtung der Teilchenbeschleunigung und wird demnach der y -Komponente obiger Gleichung hinzugefügt:

$$\begin{aligned} u_t + u_x u + u_y v + u_z w &= -\frac{1}{\rho} p_x \\ v_t + v_y u + v_y v + v_z w &= -\frac{1}{\rho} p_y - g \\ w_t + w_y u + w_y v + w_z w &= -\frac{1}{\rho} p_z \end{aligned}$$

Die Massenerhaltungsgleichung und die Impulserhaltungsgleichung bilden nun ein Differentialgleichungssystem aus vier Gleichungen für die vier Unbekannten u , v , w und p .

In der äquivalenten Vektorschreibweise lauten die Gleichungen:

$$\begin{aligned} \nabla \cdot \mathbf{v} &= 0 \\ \mathbf{v}_t + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} &= -\frac{1}{\rho} \nabla p + \mathbf{F}, \end{aligned}$$

wobei $\mathbf{F} = (0, -g, 0)^T$.

Es wurde immer angenommen, dass die Funktionen, z.B. \mathbf{v} oder p , genügend glatt seien und damit bedenkenlos differenzierbar. Ist dies nicht der Fall, kann man die Integralform der Erhaltungsgleichungen verwenden, die keine Differenzierbarkeit voraussetzt [5].

2.2.3 Einführung der Potentialfunktion

Nimmt man an, dass in einem Gebiet G die Rotation der Geschwindigkeit $\operatorname{rot} \mathbf{v} = 0$ ist (Wirbelfreiheit), so folgt die Existenz eines Geschwindigkeitspotentials Φ mit $\nabla\Phi = \mathbf{v}$ in G . (G heißt Gebiet, wenn G offen und zusammenhängend ist.) Die Begründung dieser Annahme folgt aus einem Theorem von Helmholtz [34]: Ist die Strömung in einer nicht viskosen Flüssigkeit zu einem Zeitpunkt wirbelfrei, so bleibt sie für alle Zeiten wirbelfrei. Speziell gilt dann für Wasserwellen in nicht viskosen Medien, die aus dem Ruhezustand wirbelfrei erregt wurden, dass diese Wellenausbreitung niemals Turbulenzen aufweisen kann.

Die Eulerschen Bewegungsgleichungen können dann auch mit Hilfe der Potentialfunktion Φ ausgedrückt werden. Die Kontinuitätsgleichung transformiert sich in

$$\Delta\Phi = \Phi_{xx} + \Phi_{yy} + \Phi_{zz} = 0 \quad (2.1)$$

Das Potential Φ ist also eine harmonische Funktion. Die Impulserhaltung transformiert sich zu

$$\begin{aligned} \Phi_t + \frac{1}{2}(u^2 + v^2 + w^2) + \frac{p}{\rho} + gy &= 0 \\ \Phi_t + \frac{1}{2}(\Phi_x^2 + \Phi_y^2 + \Phi_z^2) + \frac{p}{\rho} + gy &= 0 \end{aligned} \quad (2.2)$$

Hier geht die Annahme der Wirbelfreiheit $\operatorname{rot} \mathbf{v} = 0$ ein, desweiteren wurde einmal integriert und die Integrationskonstante null gesetzt, was man ohne Beschränkung der Allgemeinheit tun kann. Diese Gleichung ist bekannt als modifizierte Bernoulli-gleichung.

Es sind nun zwei Gleichungen für die zwei unbekanntenen Größen Φ und p zu lösen. Dabei bestimmt Gleichung (2.1) die Potentialfunktion Φ und Gleichung (2.2) den Druck p , wenn man schon eine Potentialfunktion bestimmt hat.

2.2.4 Randbedingungen

Zur eindeutigen Lösung von partiellen Differentialgleichungen müssen sowohl Randbedingungen als auch Anfangsbedingungen vorgegeben werden. Hier sei das Wasservolumen begrenzt durch einen festen Boden konstanter Tiefe $y = -h$ (der Nullpunkt der y -Achse liege auf der Höhe der ruhenden Wasseroberfläche) und durch die freie Oberfläche $y = \eta(x, z; t)$. In Richtung der x - und z -Achse gebe es keine Begrenzungen.

Es wird angenommen, dass Teilchen, die sich einmal in der Grenzschicht befinden, dort für alle Zeiten bleiben. Eine Randbedingung ist dann, dass die Geschwindigkeit

der Randschicht gleich der Geschwindigkeit der einzelnen Partikel ist. Speziell an einem festen Grund konstanter Tiefe h folgt aus $v(x, -h, z; t) = 0$

$$\Phi_y = 0 \text{ für } y = -h. \quad (2.3)$$

Die anderen beiden Geschwindigkeitskomponenten u und w müssen am Boden nicht verschwinden. Diese Bedingung wäre nur im viskosen Fall relevant, denn dann kann die Reibung der Partikel mit dem Boden nicht vernachlässigt werden. Für die freie Oberfläche erhält man durch Differentiation von $y = \eta(x, z; t)$ nach t

$$\frac{dy}{dt} = v = \Phi_y = \frac{d\eta(x, z, t)}{dt} = \eta_t + \eta_x u + \eta_z w.$$

Mit der Definition der Potentials folgt diese äquivalente Schreibweise:

$$\Phi_x \eta_x - \Phi_y + \Phi_z \eta_z + \eta_t = 0 \text{ für } y = \eta(x, z; t). \quad (2.4)$$

Diese beiden Randbedingungen sind kinematischer Art. An der freien Oberfläche muss noch eine Bedingung kinetischer Art erfüllt werden, und zwar muss auch dort die Bernoulligleichung gelten, allerdings mit einem durch die Randbedingungen spezifizierten Druck.

$$\Phi_t + \frac{1}{2}(\Phi_x^2 + \Phi_y^2 + \Phi_z^2) + \frac{p_{Rand}}{\rho} + g\eta = 0 \text{ für } y = \eta(x, z; t) \quad (2.5)$$

Ein konstanter Druck $p_{Rand} = 0$, der konstante atmosphärische Druck ist hier bereits subtrahiert, ist der einfachst mögliche Fall. Berücksichtigt man die Oberflächenspannung, gilt in erster Näherung

$$p_{Rand} = -T(\eta_{xx} + \eta_{zz}).$$

Die Oberflächenspannung T ist $72.7 \times 10^{-3} \text{N/m}$ bei 20 Grad Celsius.

2.2.5 Linearisierung

Zur analytischen Behandlung der Gleichungen (2.1) und (2.3)-(2.5) für Φ und η wird eine Linearisierung durchgeführt. Man beschränkt sich im folgenden auf kleine Auslenkungen η und Geschwindigkeiten \mathbf{v} und kann dann die quadratischen Terme vernachlässigen. Die Gleichung der Massenerhaltung (2.1) ist bereits linear:

$$\Phi_{xx} + \Phi_{yy} + \Phi_{zz} = 0$$

Diese Gleichung bestimmt das Geschwindigkeitspotential und damit das Geschwindigkeitsprofil u, v, w . Auch die Randbedingung am festen Boden (2.3) ist linear:

$$\Phi_y = 0 \text{ für } y = -h$$

Die anderen beiden Randbedingungen werden durch Vernachlässigung der quadratischen Terme linearisiert.

Die linearen Terme der kinematischen Randbedingung (2.4) sind:

$$\eta_t - \Phi_y = 0 \text{ für } y = 0$$

Die Linearisierung der kinetischen Randbedingung für die freie Oberfläche (2.5) ist:

$$\Phi_t + \frac{p_{rand}}{\rho} + g\eta = 0 \text{ für } y = 0$$

2.3 Erweiterung der Eulergleichungen für viskose Medien

Die Lösungen der Eulergleichungen für nichtviskose Medien sind bei der Betrachtung von Wasser zwar eine gute Näherung, denn Wasser ist nur sehr schwach viskos, es gibt aber Phänomene der Wellenausbreitung im Wasser, die aus der bisherigen Beschreibung nicht ableitbar sind. Es handelt sich dabei speziell um das Dämpfungs- und Grenzschichtverhalten.

Viskosität ist ein Maß für die innere Reibung eines Mediums, auf molekularer Ebene das Aneinanderhaften der einzelnen Moleküle.

Der Unterschied zum nicht viskosen Fall ist also eine weitere Kraft, die die Bewegung der Wasserpartikel beeinflusst, die nicht normal zur betrachteten Oberfläche ist. Galt bisher, dass die Kraft, die auf ein Oberflächenstück O wirkt, gleich

$$-\int_O p d\mathbf{O} = -\int_O p\mathbf{n} dO = -\int_V \nabla p dV$$

ist (vergleiche Abschnitt 2.2.2), so gelte nun für diese Kraft:

$$-\int_O \boldsymbol{\tau} \cdot \mathbf{n} dO = -\int_V \nabla \cdot \boldsymbol{\tau} dV.$$

Der Vektor \mathbf{n} ist normal zur Oberfläche O . Das Matrix-Vektor-Produkt $\boldsymbol{\tau} \cdot \mathbf{n}$ steht nicht mehr notwendigerweise senkrecht auf O , wird aber die senkrechten Komponenten beinhalten.

Der so genannte Spannungstensor $\boldsymbol{\tau}$ für inkompressible Fluide ist

$$\boldsymbol{\tau} = \begin{pmatrix} \tau_{xx} & \tau_{yx} & \tau_{zx} \\ \tau_{xy} & \tau_{yy} & \tau_{zy} \\ \tau_{xz} & \tau_{yz} & \tau_{zz} \end{pmatrix}$$

mit den Einträgen

$$\tau_{xx} = p + 2\mu u_x$$

$$\begin{aligned}\tau_{yy} &= p + 2\mu v_y \\ \tau_{zz} &= p + 2\mu w_z \\ \tau_{xy} &= \tau_{yx} = \mu (u_y + v_x) \\ \tau_{xz} &= \tau_{zx} = \mu (u_z + w_x) \\ \tau_{zy} &= \tau_{yz} = \mu (w_y + v_z).\end{aligned}$$

Hierbei ist μ die dynamische Viskositätskonstante, τ_{xy} ist die y-Komponente der Scherspannung, die in x-Richtung wirkt. Die Werte der Matrixeinträge sind die Folge einiger Annahmen, wie zum Beispiel der Symmetrie des Tensors oder der linearen Abhängigkeit der Einträge vom Geschwindigkeitsgradienten $\nabla \mathbf{v}$ [5].

In der Eulergleichung der Impulserhaltung

$$\mathbf{v}_t + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} = -\frac{1}{\rho} \nabla p + \mathbf{F}$$

setzt man nun statt p den Tensor τ ein. Zu berechnen ist also die Divergenz des Tensors τ . Es ergibt sich

$$\nabla \cdot \tau = \nabla p + \mu \Delta \mathbf{v}.$$

Hier wurde die Inkompressibilitätsbedingung verwendet, um das Ergebnis der Vektor-Matrix Multiplikation $\nabla \cdot \tau$ zu vereinfachen. Damit lautet die Eulergleichung der Impulserhaltung

$$\mathbf{v}_t + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} = -\frac{1}{\rho} \nabla p + \nu \Delta \mathbf{v} + \mathbf{F},$$

wobei gilt: $\nu = \frac{\mu}{\rho}$. Diese Gleichung ist auch bekannt unter dem Namen Navier-Stokes-Gleichung für inkompressible Medien. Desweiteren nennt man ν die kinematische Viskositätskonstante. Bei 20 Grad Celsius gilt $\nu_{H_2O} = 1.004 \times 10^{-6} \text{m}^2/\text{s}$.

Die Berücksichtigung der Viskosität führt zu weiteren Randbedingungen. War bisher nur $\mathbf{v} \cdot \mathbf{n} = 0$ an festen Grenzflächen gefordert, anschaulich heißt das, keine Flüssigkeit durchdringt die Begrenzung, so muss man nun fordern: $\mathbf{v} = 0$ an der Grenzfläche. Diese so genannte „no-slip“ Bedingung ist die Grundlage für das Entstehen von Grenzschichten.

2.4 Lösungen des linearisierten Systems

Es ist wesentlich einfacher, Lösungen für die Wellenausbreitung in einer Richtung, also ebene Wellen analytisch zu berechnen, als Lösungen für die räumliche Ausbreitung, die man bei einer punktförmigen Anregung auch Ringwellen nennt. Daher beschränkt man sich im folgenden zunächst auf ebene Wellen.

2.4.1 Ebene Wellen

Die Betrachtung von ebenen Wellen ($\Phi, \eta = \text{konst.}$ in z-Richtung) erlaubt es, eine Dimension, hier sei es die z-Richtung, wegzulassen. Die Wasseroberfläche wird jetzt nur durch die x-Richtung dargestellt, wobei die y-Achse weiterhin senkrecht zur Wasseroberfläche steht.

Das zu lösende linearisierte Gleichungssystem (2.1), (2.3)-(2.5) lautet in zwei Dimensionen wie folgt:

$$\begin{aligned} \Phi_{xx} + \Phi_{yy} &= 0 & -h < y < 0, & & -\infty < x < \infty, & & t > 0 \\ \Phi_y &= 0 & y = -h, & & -\infty < x < \infty, & & t > 0 \\ \eta_t - \Phi_y &= 0 & y = 0, & & -\infty < x < \infty, & & t > 0 \\ \Phi_t + g\eta - \frac{T}{\rho}\eta_{xx} &= 0 & y = 0, & & -\infty < x < \infty, & & t > 0 \end{aligned}$$

für $x \rightarrow \pm\infty$ seien $\Phi(x, y; t)$ und $\eta(x; t)$ beschränkt.

Es wurde dabei der Druck durch die Oberflächenspannung $p_{Rand} = -T\eta_{xx}$ in die Randbedingung (2.5) eingesetzt. Die Annahme der Beschränktheit im Unendlichen der Lösung folgt aus der physikalischen Anschauung: Eine Lösung, die ins Unendliche wächst, ist aus Gründen der Energieerhaltung nicht sinnvoll.

Ein erster Ansatz ist eine Potentialfunktion, die harmonisch in der Zeit ist. Für Wasser endlicher Tiefe erfüllt

$$\Phi = Ae^{i\omega t} \cosh(k(y+h))e^{ikx}$$

die Potentialgleichung, die Bedingung $\Phi_y = 0$ für $y = -h$, und auch die Forderung, dass Φ beschränkt sei für große x . Eine Annahme ist dabei nur das harmonische Zeitverhalten, die anderen Terme folgen aus einem Ansatz durch Trennung der Variablen und der Notwendigkeit der Erfüllung der Randbedingungen. Die Beziehung zwischen ω und k und η müssen nun derart bestimmt werden, dass auch die beiden Randbedingungen $\eta_t - \Phi_y = 0$ und $\Phi_t + g\eta - \frac{T}{\rho}\eta_{xx} = 0$ erfüllt werden. Aus der ersten Bedingung folgt:

$$\eta_t = \Phi_y|_{y=0} = 0 \Rightarrow \eta(x) = \int \Phi_y dt|_{y=0}$$

Setzt man Φ_y ein und integriert über t ergibt sich

$$\eta = \frac{Ak}{i\omega} e^{i\omega t} \sinh(kh) e^{ikx}.$$

Der räumliche Mittelwert der Oberflächenauslenkung η ist 0, da das Wasservolumen konstant ist. Also folgt, dass die Integrationskonstante 0 ist. Setzt man dann η und

Φ bzw. deren Ableitungen in die Randbedingung $\Phi_t + \frac{p_{rand}}{\rho} + g\eta = 0$ ein, und setzt man $y = 0$, dann gilt:

$$Ai\omega e^{i\omega t} \cosh(kh)e^{ikx} + \left(\frac{Akg}{i\omega} + \frac{ATk^3}{i\omega\rho} \right) (e^{i\omega t} \sinh(kh)e^{ikx}) = 0$$

Gekürzt:

$$-\omega \cosh(kh) + \left(\frac{kg}{\omega} + \frac{Tk^3}{\omega\rho} \right) \sinh(kh) = 0$$

und vereinfacht:

$$\omega^2 = \left(kg + \frac{Tk^3}{\rho} \right) \tanh(kh),$$

als Dispersionsrelation für endlich tiefes Wasser.

Ist die Wellenlänge klein gegenüber der Wassertiefe, kann man das Wasser theoretisch als unendlich tief modellieren. Die Randbedingung für die untere Begrenzung der Flüssigkeit lautet dann:

$$\Phi_y = 0 \quad y \rightarrow \infty$$

Eine Lösung mit harmonischem Zeitverhalten ist hier

$$\Phi = Ae^{i\omega t} e^{ky} e^{ikx}.$$

Die Dispersionsrelation ergibt sich analog obiger Berechnungen zu

$$\omega^2 = \left(kg + \frac{Tk^3}{\rho} \right).$$

Abbildung 2.2 zeigt die Dispersionsrelation, genauer den funktionalen Zusammenhang zwischen ω und k , einmal bei unendlicher Wassertiefe und einmal bei einer Wassertiefe von 8 cm. (Viele Verhaltensversuche mit *Xenopus* finden bei Wassertiefen dieser Größenordnung statt.) Man kann erkennen, dass eine Abweichung der exakten Dispersionsrelation für Wasser endlicher Tiefe von der Dispersionsrelation für unendlich tiefes Wasser bei diesen Parametern nur für Frequenzen unterhalb von $\omega = 15$, das sind weniger als 3 Hz, relevant ist. Derart kleine Frequenzen werden in den Verhaltensexperimenten selten verwendet.

Abbildung 2.3 zeigt die verbreitetste Darstellung der Dispersionsrelation, hier für Wasser unendlicher Tiefe. Sie stellt die Ausbreitungsgeschwindigkeit $c = \frac{\omega}{k}$ in Abhängigkeit der Wellenlänge $\lambda = \frac{2\pi}{k}$ dar. Bemerkenswert ist die Existenz einer minimalen Ausbreitungsgeschwindigkeit von $c = 23$ cm/s.

Signifikant ist auch die Dämpfung der Amplitude mit der Wassertiefe. Die Welle wird gedämpft mit dem Faktor $e^{k(\omega)y}$. Das bedeutet eine Zunahme der Dämpfung

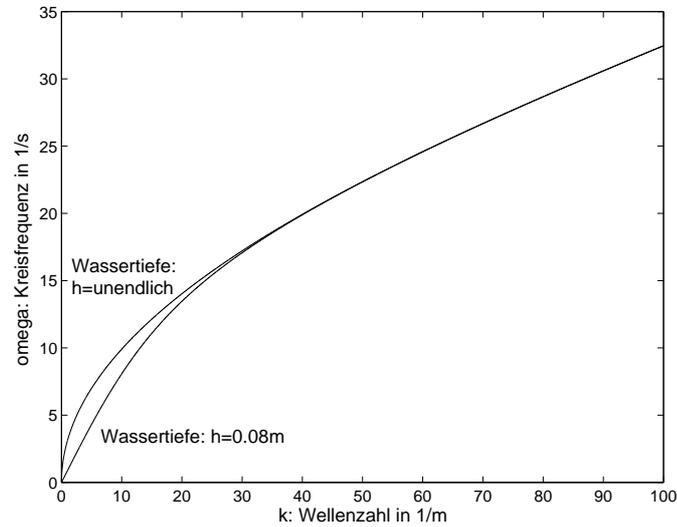


Abbildung 2.2: Dispersionsrelation.

Vergleich der Dispersionsrelation bei unendlicher Wassertiefe und bei fester Wassertiefe von 8 cm. Auf der y-Achse ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit c aufgetragen, auf der x-Achse die Wellenzahl k .

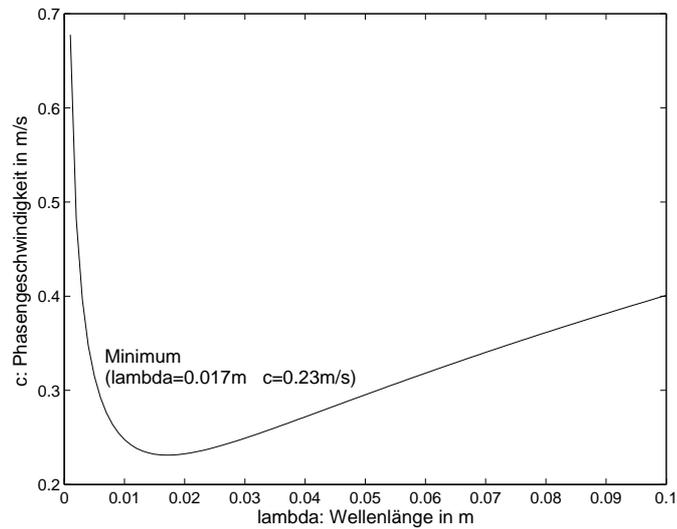


Abbildung 2.3: Dispersionsrelation.

Auf der y-Achse ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit c aufgetragen, auf der x-Achse die Wellenlänge λ .

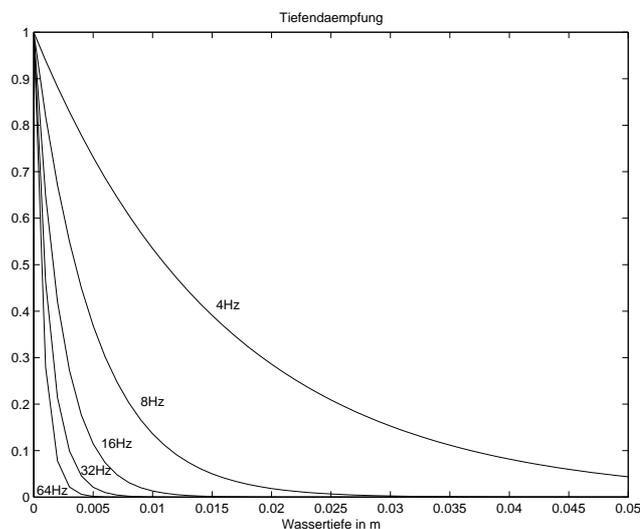


Abbildung 2.4: Tiefendämpfung.

Dämpfung der Amplitude mit der Wassertiefe für einige Frequenzen.

sowohl mit der Wassertiefe als auch mit der Wellenzahl und somit der Frequenz.

Zur Veranschaulichung der Wellenausbreitung kann man das Geschwindigkeitsfeld in einem Wasservolumen und die daraus resultierenden Stromlinien und die Bahnen einzelner Partikel betrachten. Sei mit

$$\Phi = A \sin(kx - \omega t) e^{ky}$$

die Potentialfunktion einer ebenen, fortschreitenden Welle gegeben, dann folgt

$$u = \Phi_x = Ak \cos(kx - \omega t) e^{ky},$$

$$v = \Phi_y = Ak \sin(kx - \omega t) e^{ky}.$$

Das Vektorfeld der Geschwindigkeit zu einem festen Zeitpunkt zeigt Abbildung 2.5. Nur bei stationären Strömungen, also Strömungen mit zeitunabhängigem Geschwindigkeitsfeld, stimmen die Stromlinien, die ein Integral über das Geschwindigkeitsfeld sind, mit den Teilchenbahnen überein. Die Teilchenbahnen einer Oberflächenwelle sind kreisförmig bei Wasser unendlicher Tiefe oder ellipsenförmig bei Wasser konstanter Tiefe [33].

2.4.2 Dämpfung durch Viskosität

Bisher wurden nur ebene Lösungen der Eulergleichungen ohne Viskositätsterm berechnet. Das heißt, die Wellenausbreitung wurde als reibungslos angenommen. Keine Energie geht bei der Ausbreitung verloren, demnach sind die Wellenamplituden einer

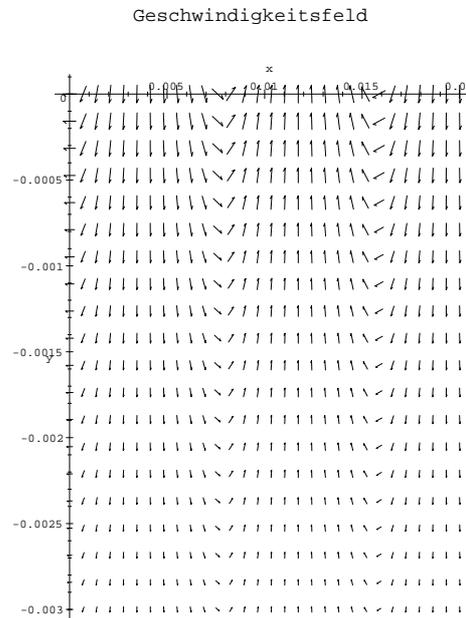


Abbildung 2.5: Geschwindigkeitsfeld.

ebenen Welle mit der Zeit nicht gedämpft. In realen Flüssigkeiten treten verschiedene Dämpfungsphänomene auf. Wichtig sind hier Grenzschichtphänomene und innere Reibung. Die Auswirkung der inneren Reibung auf die Gesamtenergie und damit auf die Amplituden kann mit einer Methode von Stokes berechnet werden. Man geht davon aus, dass durch innere Reibung Anteile der Gesamtenergie verloren gehen. Betrachtet man dann ein Wasservolumen, muss ausgeschlossen werden, dass weitere Energie verloren geht. Dafür nimmt man an, dass der Boden des Wasservolumens sich der Teilchenbewegung des Wassers anpasst, er soll also sozusagen mitschwingen. Am Boden geht dann keine Energie durch Reibung verloren. Berechnet wird schließlich die Arbeit, die aufgebracht werden muss, um das Wasservolumen in einer Schwingung konstanter Amplitude zu halten. Diese Energie ist genau die, die durch Reibung verlorengeht.

Energie

Zur Vereinfachung wird die Oberflächenspannung vernachlässigt. Man berechnet die Gesamtenergie einer sich reibungslos ausbreitenden Wasserwelle. In jedem nichtdissipativen physikalischen System setzt sich die Gesamtenergie aus kinetischer und potentieller Energie zusammen. Der allgemeine Ansatz der kinetischen Energie in

einem Volumen V lautet:

$$E_{kin} = \frac{1}{2}\rho \int_V (\nabla\Phi)^2 dV,$$

wobei $\nabla\Phi = \mathbf{v}$ die Geschwindigkeit ist. Berücksichtigt man, dass die Kontinuitätsgleichung $\Delta\Phi = 0$ erfüllt ist, und wendet man den Satz von Gauß an, kann man wie folgt umformen:

$$\begin{aligned} E_{kin} &= \frac{1}{2}\rho \int [(\nabla\Phi)^2 + \Phi\Delta\Phi] dV \\ &= \frac{1}{2}\rho \int \nabla \cdot (\Phi\nabla\Phi) dV \\ &= \frac{1}{2}\rho \oint \Phi\nabla\Phi d\mathbf{O} \\ &= \frac{1}{2}\rho \oint \Phi\nabla_n\Phi dO \end{aligned}$$

Hier ist $\nabla_n\Phi = \nabla\Phi \cdot \mathbf{n}$, und \mathbf{n} ist ein Vektor, der senkrecht auf der Oberfläche steht. Es ist also $\nabla_n\Phi$ die Richtungsableitung in Normalenrichtung. Das Oberflächenintegral hat in diesem Fall zwei Anteile. Der Anteil der unteren Begrenzung des Wasservolumens verschwindet, denn $\nabla_n\Phi = 0$ für $y = -h$. An der freien Wasseroberfläche gilt $\nabla_n\Phi|_{y=\eta} = \Phi_y|_{y=0} = \eta_t$. Es ergibt sich für die kinetische Energie pro Einheitsvolumen V

$$\frac{E_{kin}}{V} = \frac{\rho}{2}\Phi\eta_t. \quad (2.6)$$

Benutzt man die Lösung der stehenden Welle der Eulergleichung, weiß man, dass $\Phi = \frac{1}{k}\Phi_y$ gilt, und aus der linearisierten Eulergleichung folgt $\Phi_y|_{y=0} = \eta_t$. Die kinetische Energie pro Einheitsvolumen kann somit umgeformt werden zu

$$\frac{E_{kin}}{V} = \frac{\rho}{2k}\eta_t^2$$

Ähnlich leitet man die potentielle Energie her. Allgemein gilt

$$E_{pot} = \rho \int_V gy dV.$$

Es wird hier die potentielle Energie pro Einheitsvolumen V berechnet und dann die Ruheenergie $E_{pot,0}$ abgezogen:

$$\begin{aligned} \frac{E_{pot}}{V} &= \rho \int_{-h}^{\eta} gy dy = \frac{1}{2}\rho g(\eta^2 - h^2) \\ \frac{E_{pot,0}}{V} &= \rho \int_{-h}^0 gy dy = -\frac{1}{2}\rho gh^2 \end{aligned}$$

Durch Integration ergibt sich für die potentielle Energie pro Einheitsvolumen

$$\frac{E_{pot}}{V} = \frac{1}{2}\rho g\eta^2.$$

Nun kann man die beiden Energieanteile zur Gesamtenergie pro Einheitsvolumen addieren.

$$\frac{E}{V} = \frac{1}{2}\rho g\eta^2 + \frac{\rho}{2k}\eta_t^2$$

Wieder verwendet man eine einfache Lösung der linearisierten Eulergleichung für die Oberflächenauslenkung. Eine Lösung für harmonische fortschreitende Wellen ist $\eta = a \sin(\omega t - kx)$. Setzt man diese in die Energieformel ein und nutzt die Dispersionsrelation für Schwerewellen $\omega^2 = kg$, gilt für die mittlere Gesamtenergie pro Einheitsvolumen

$$\left\langle \frac{E}{O} \right\rangle = \frac{1}{2}\rho g a^2.$$

Amplitudendämpfung

Wieder werden die linearen Eulergleichungen für ebene Wellen verwendet, allerdings die erweiterte Form für viskose Medien.

$$\begin{aligned} u_t &= -\frac{1}{\rho}p_x - \nu\Delta u \\ v_t &= -\frac{1}{\rho}p_y - \nu\Delta v \end{aligned}$$

In nichtviskosen Medien tritt theoretisch keine Amplitudendämpfung auf, und zwar wegen der fehlenden inneren Reibung. Die Dämpfung soll ausschließlich aus der inneren Reibung resultieren, es wird deshalb eine vereinfachende Annahme gemacht. Diese wurde von Stokes vorgeschlagen, um die Reibung am Boden verschwinden zu lassen: Der Boden bewege sich mit den Partikeln mit. Es stellt sich nun die Frage, wieviel Kraft auf die Oberfläche ausgeübt werden muss, um den Energieverlust durch Reibung zu kompensieren. Die aufzuwendende Kraft pro Einheitsfläche erhält man aus den Tensoreinträgen:

$$\begin{aligned} \tau_{yy} &= p + 2\mu v_y = p + 2\mu\Phi_{yy} \\ \tau_{yx} &= \mu(u_y + v_x) = 2\mu\Phi_{xy} \end{aligned}$$

Die Tensoreinträge τ_y sind die Komponenten der Scherkraft, die in y-Richtung wirken. Um eine konstante, ungedämpfte Amplitude beizubehalten, muss genau dieser Kraft entgegengewirkt werden. Es muss also eine Kraft auf die Einheitsoberfläche aufgebracht werden, nämlich

$$\frac{\mathbf{F}}{O} = (2\mu\Phi_{xy}, 2\mu\Phi_{yy}, 0).$$

Das Potential Φ existiert nicht für rotatorische Geschwindigkeitsfelder. Das Geschwindigkeitsfeld wird hier durch die Anwendung der Kraft wirbellos gehalten, deshalb kann man die Existenz von Φ annehmen. Durch Anwenden dieser Kraft wird Leistung, also Arbeit pro Zeiteinheit, auf der Einheitsoberfläche erbracht

$$\frac{P}{O} = \mathbf{v} \cdot \frac{\mathbf{F}}{O} = \nabla \Phi \cdot \frac{\mathbf{F}}{O} \Big|_{y=0} = 2\mu \Phi_x \Phi_{xy} + 2\mu \Phi_y \Phi_{yy} \Big|_{y=0}$$

Der Durchschnitt dieser Leistung wird gebraucht, um eine ungedämpfte Ausbreitung zu erreichen. Die Idee von Stokes ist, dass bei einer gedämpften Ausbreitung genau diese Energie pro Zeiteinheit verloren geht.

Verwendet man die bekannte Lösungsstruktur, speziell $\Phi_{yy} = k^2 \Phi$ und $\langle \Phi_x \rangle = k \langle \Phi \rangle$, so vereinfacht sich der Durchschnitt $\langle P \rangle$ der Leistung P zu

$$\left\langle \frac{P}{O} \right\rangle = \left\langle \frac{4\mu k^2 (\Phi \Phi_y) \Big|_{y=0}}{O} \right\rangle = 8\nu k^2 \left\langle \frac{E_{kin}}{O} \right\rangle = 4\nu k^2 \left\langle \frac{E_{ges}}{O} \right\rangle.$$

Hierfür wurde Formel (2.6) für die Energie verwendet und ausgenutzt, dass die kinetische Energie im Mittel die Hälfte der Gesamtenergie ausmacht. Führt man eine zeitabhängige Energie $E(t)$ ein, erfüllt diese die Differentialgleichung

$$E'(t) \approx - \langle P(t) \rangle = -4\nu k^2 E(t),$$

die gelöst wird durch

$$E(t) = e^{-4\nu k^2 t} E_0$$

Man nehme nun näherungsweise an, dass sich die Zeitabhängigkeit der Energie auf die Oberflächenauslenkung, und zwar nur auf die Oberflächenauslenkung, nicht etwa auf die Struktur der Lösung, überträgt, dann ist $E(t) = 1/2 \rho g a(t)^2$. Durch Gleichsetzen erhält man

$$a(t) = a_0 e^{-2\nu k^2 t}$$

Man kann noch einige Umformungen an $a(t)$ vornehmen. Es gilt $t = r/c$ und $k = 2\pi/\lambda$, und damit:

$$a(t) = a_0 e^{-\frac{8\nu\pi^2 r}{\lambda^2 c}}$$

In dieser Form wird die Oberflächendämpfung von Bleckmann [3] zitiert. Durch Vergleich mit experimentellen Daten hält er allerdings

$$a(t) = a_0 e^{-\frac{16\nu\pi^2 r}{\lambda^2 c}}$$

für wirklichkeitsnäher. Abbildung 2.6 zeigt die Dämpfung für ausgewählte Frequenzen in Abhängigkeit von der Entfernung von der Quelle.

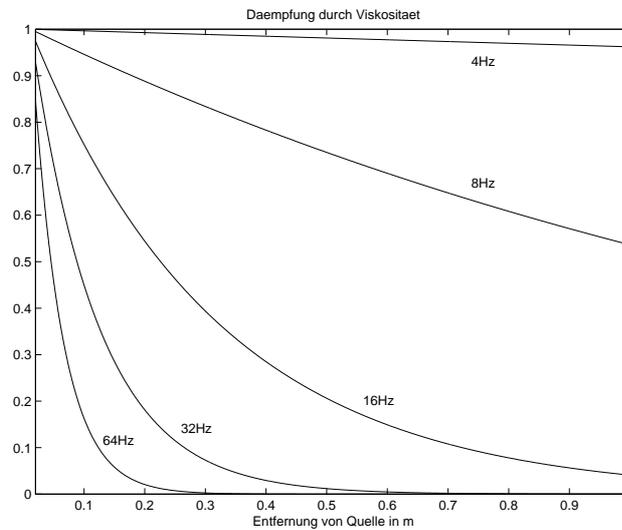


Abbildung 2.6: Dämpfung durch innere Reibung.
für einige Frequenzen. Hochfrequente Wellen werden sehr stark gedämpft.

2.4.3 Ringwellen

Von Ringwellen spricht man bei einer punktförmigen Anregung und der daraus resultierenden ringförmigen, radialsymmetrischen Ausbreitung der Welle. Analytische Lösungen können nur mit Bessel-Funktionen ausgedrückt werden. Einfach abzuschätzen ist lediglich die Dämpfung der Amplitude, bedingt durch die Verteilung der Energie, die anfangs auf einen Punkt konzentriert war, auf einen Kreisbogen. Man erkennt, dass die Amplitude wie $r^{-1/2}$ abfallen muss, denn eine Energie E_0 in einem Punkt verteilt sich auf den Kreisbogen der Länge $2\pi r$, wobei die Energie quadratisch in der Amplitude ist. Abbildung 2.7 erweitert Abbildung 2.6 um die Dämpfung durch die radiale Ausbreitung.

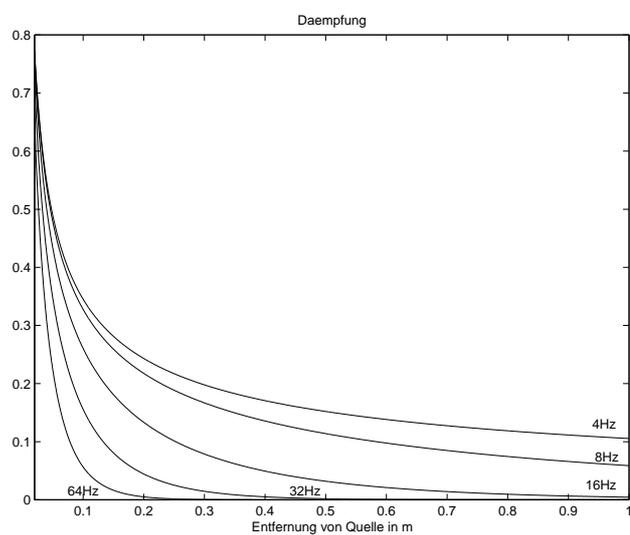


Abbildung 2.7: Dämpfung.
für einige Frequenzen durch räumliche Ausbreitung und innere Reibung.

Kapitel 3

Lineares Modell

3.1 Herleitung des Modells

3.1.1 Berechnung des Wellenfeldes am Frosch

Der erste Schritt der Modellierung ist die Berechnung der Wellenform, das heißt entweder die Auslenkung der Wasseroberfläche oder die Partikelgeschwindigkeit der Wasserteilchen am Ort der Seitenlinienorgane des Frosches bei vorgegebenem Abstand, Winkel und Art der Erregung, basierend auf einer ebenen Wellenausbreitung. In den Experimenten wird eine Oberflächenwelle durch die Auf- und Abbewegung eines kleinen Zylinders oder einem Luftstrom, der die Wasseroberfläche deformiert, erzeugt. Der Abstand der Erregung von der Körpermitte des Frosches liegt im Bereich von 2 bis 14 Zentimetern. Es werden dabei sowohl einfache sinusförmige Wellen mit vorgegebener Amplitude und Frequenz erzeugt, als auch Überlagerungen von zwei Sinusschwingungen, einer hochfrequenten und einer niederfrequenten. Im natürlichen Umfeld des Frosches haben Wellen, die durch ein Beutetier ausgelöst werden, ein breites Spektrum und vor allem hochfrequente Anteile. Niederfrequente Anteile einer Oberflächenwelle entstehen durch Wind, Regen oder aquatische Lebewesen und überlagern die hochfrequenten Beutewellen.

Um die Wellenform in einer Entfernung r einer Erregung beliebiger Form zu berechnen, wird das Wasser als lineares, zeitinvariantes System modelliert. Dies ist zulässig, solange die Auslenkungen klein sind, denn in diesem Fall gelten die linearisierten Eulergleichungen. Man sucht die Übertragungsfunktion bzw. die Impulsantwort dieses Systems. Die Impulsantwort $h(t, r) =: h(t)$ ist definiert als die Antwort eines linearen, zeitinvarianten Systems bei Anregung mit einem Dirac-Impuls $\delta(t)$. Die Übertragungsfunktion $H(\omega, r) =: H(\omega)$ ist die Fouriertransformierte dieser Impulsantwort $h(t)$. Das heißt

$$H(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} h(t) e^{-i\omega t} dt.$$

Mit Hilfe der Übertragungsfunktion im Frequenzbereich $H(\omega)$ bzw. der Impulsantwort im Zeitbereich $h(t)$ ist das Verhalten eines linearen, zeitinvarianten Systems eindeutig beschrieben [37].

Um die Systemantwort bei beliebiger Anregung $x(t)$, also die Wellenform in einem Abstand r , zu berechnen, gibt es zwei Möglichkeiten: Hat man die Impulsantwort $h(t)$ vorliegen, so führt die Faltung des Eingangssignals mit der Impulsantwort zum Ausgangssignal $y(t)$.

$$y(t) = h(t) * x(t) = \int_{-\infty}^{\infty} h(t - \tau)x(\tau) d\tau$$

Andererseits entspricht die Faltung im Zeitbereich einer Multiplikation im Frequenzbereich, man kann also auch das Spektrum des Eingangssignals $X(\omega)$ mit der Übertragungsfunktion $H(\omega)$ multiplizieren und dann dieses Produkt $Y(\omega) = H(\omega)X(\omega)$ rücktransformieren, um die Antwort $y(t)$ im Zeitbereich zu erhalten. Die Definition der Rücktransformation ist:

$$y(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} Y(\omega)e^{i\omega t} d\omega$$

Allgemein, für jede komplexe Funktion, gilt

$$H(\omega) = |H(\omega)|e^{-i \arg(H(\omega))}.$$

Dabei wird $|H(\omega)|$ als Dämpfung bzw. Verstärkung interpretiert und $\arg(H(\omega))$ als Phasenverschiebung eines harmonischen Eingangssignals der Frequenz ω .

Eine sich ausbreitende, ebene Wasserwelle wird durch die Viskosität des Wassers gedämpft (siehe Abschnitt 2.4). Desweiteren ist die Erregung des Rezeptors mit dem Cosinus des Auftreffwinkels ξ der Welle gedämpft. Das wird berücksichtigt mit folgender Wahl von $|H|$:

$$|H(\omega)| = H_0 \cos(\xi)e^{-\frac{16\nu\pi^2}{\lambda^2 c}(r-r_0)}$$

Hierbei ist H_0 die Amplitude an einem Referenzort r_0 , λ die Wellenlänge, c die Ausbreitungsgeschwindigkeit, r der Abstand vom Erregungszentrum und ν die Viskositätskonstante.

Ein signifikanter Unterschied zwischen der ebenen Welle und der Ringwelle ist die Dämpfung der Ringwelle mit dem Abstand zur Erregung durch den Faktor $1/\sqrt{r}$, bedingt durch die Verteilung der Gesamtenergie auf den Kreisbogen. In der Übertragungsfunktion kann der Dämpfungsfaktor zur Approximation der Ringwelle eingefügt werden.

$$|H(\omega)| = H_0 \cos(\xi) \sqrt{\frac{r_0}{r}} e^{-\frac{16\nu\pi^2}{\lambda^2 c}(r-r_0)}$$

Diese Formel ist eine Approximation für genügend großes r ($r > 2$ cm, nach [3]). Die Phasenverschiebung einer sich ausbreitenden sinusförmigen Welle lautet:

$$\arg(H(\omega)) = k(r - r_0),$$

denn $\arg(H(\omega)) = \omega \Delta t = \omega \frac{r-r_0}{c} = k(r - r_0)$. Um sowohl die Oberflächendämpfung als auch die Phasenverschiebung frequenzabhängig zu schreiben, benötigt man den Zusammenhang zwischen der Wellenzahl k und der Kreisfrequenz ω . Dieser ist durch die Dispersionsrelation, wie sie in Abschnitt 2.4.1 hergeleitet wurde, gegeben.

$$c^2 = \frac{g}{k} + \frac{Tk}{\rho}$$

g ist die Gravitationskonstante, T die Oberflächenspannung und ρ die Dichte des Mediums. Verwendet man noch die Identität $k = \frac{2\pi}{\lambda}$, so kann man die Amplitudendämpfung und die Phasenverschiebung frequenzabhängig schreiben:

$$|H(\omega, r)| = H_0 \cos(\xi) \sqrt{\frac{r_0}{r}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r-r_0)} \quad (3.1)$$

$$\arg(H(\omega, r)) = k(\omega)(r - r_0), \quad (3.2)$$

wobei $k(\omega)$ implizit durch die Dispersionsrelation $\omega^2 = gk(\omega) + \frac{Tk(\omega)^3}{\rho}$ gegeben ist.

Die Übertragungsfunktion in dieser Form berechnet die Oberflächenauslenkung, gedämpft durch die Richtungspräferenz eines Rezeptors, bei Auslenkung der Oberfläche am Punkt der Erregung. Die Rezeptoren sind aber Geschwindigkeitsrezeptoren. Um aus der Oberflächenauslenkung der Welle am Ort des Rezeptors die Geschwindigkeit am selben Ort zu berechnen, folgen die Transformationen aus den Eulergleichungen:

$$u = \Phi_x = \frac{gk}{\omega}\eta$$

$$v = \Phi_y = \frac{-gk}{i\omega}\eta$$

In Gleichung (3.1) ist dann H_0 durch $h_0 \frac{gk}{\omega}$ bzw. $h_0 \frac{-gk}{i\omega}$ zu ersetzen.

Auch kann der Übertragungsfunktion ein weiterer Dämpfungsterm $e^{k(\omega)d}$ für die Tiefendämpfung hinzugefügt werden, wenn man Rezeptoren in unterschiedlichen Wassertiefen d betrachten möchte.

Dieser Ansatz der Übertragungsfunktion ist eine Approximation in vielerlei Hinsicht. Es werden Lösungen für ebene Wellen für ein Ringwellenproblem verwendet, und

diese Lösungen werden miteinander kombiniert. Desweiteren ist die Dämpfungsformel nur eine Approximation. Außerdem wurde in der Dispersionsrelation unendlich tiefes Wasser angenommen, in den Experimenten und im natürlichen Lebensraum des Frosches ist das Wasser aber oft relativ flach.

Eine weitere Vereinfachung ist die Vernachlässigung einer Grenzschicht zwischen Froschoberfläche und Wasser. Diese Grenzschicht ist in Experimenten wenig untersucht worden, hat aber theoretisch Einfluss auf Dämpfung und auf Phasenverschiebung einer sich ausbreitenden Welle.

Die oben hergeleitete Übertragungsfunktion beschreibt nun ausschließlich die Wellenausbreitung. Gegeben ist eine Anregung, durch die Übertragungsfunktion wird der am Seitenlinienorgan vorhandene Wellenreiz berechnet. Die Übertragungsfunktion kann aber erweitert werden, und dann nicht nur die Wellenausbreitung, sondern auch die mechanischen Eigenschaften des Rezeptors berücksichtigen. Eingangsfunktion ist dann wieder die Oberflächenauslenkung am Ort der Erregung, Ausgangsfunktion jetzt aber die Auslenkung der Cupula oder sogar die Auslenkung der Haarzellen des Rezeptors. Experimentelle Untersuchungen zur Cupulamechanik wurden von Kalmijn [21] durchgeführt. Er beschreibt die Cupula näherungsweise als harmonischen Oszillator.

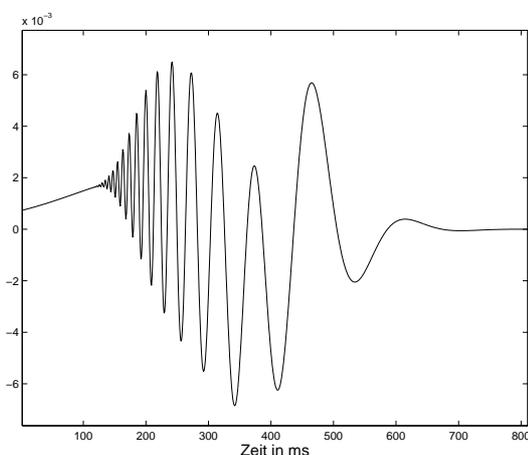


Abbildung 3.1: Impulsantwort $h(t, r)$ für $r = 12$ cm.

Die Fourierrücktransformation der Übertragungsfunktion $H(\omega, r)$ ist analytisch nicht mehr möglich, unter anderem deshalb, weil $k(\omega)$ Lösung eines Polynoms dritten Grades ist. Deshalb muss die Fourierrücktransformation $h(t, r)$ numerisch berechnet werden. Eine effiziente Möglichkeit ist der FFT-Algorithmus, der z.B. in Matlab [28] zur Verfügung steht. Eine Impulsantwort für $r = 12$ cm ist in Abbildung 3.1 dargestellt. Diese Impulsantwort $h(t_j, r)$ liege nun zeitdiskret vor. Diskretisiert man auch das Eingangssignal $x(t_j)$, kann man das Faltungsintegral als Faltungssumme

approximieren:

$$y(t) = \int_0^t h(t - \tau)x(\tau) d\tau$$

$$y(t_j) = \sum_i h(t_j - \tau_i)x(\tau_i)\Delta\tau$$

Die Schrittweiten der Diskretisierung seien äquidistant und $\Delta\tau = \Delta t$. In Matrix-Vektorschreibweise gilt

$$\mathbf{y} = \mathbf{H}\mathbf{x},$$

wobei $\mathbf{H} = \Delta t (h_{ij})_{i,j}$ eine im Allgemeinen nicht quadratische Matrix ist mit gleichen Einträgen in jeder Unterdiagonalen. Es gilt

$$h_{ij} = \Delta t h((i - j)\Delta t),$$

$$\mathbf{y} = (y(t_0), \dots, y(t_n))$$

und

$$\mathbf{x} = (x(t_0), \dots, x(t_m)).$$

Ist nun die die Eingangsgröße $x(t)$ bekannt, $x(t)$ ist z.B. die Oberflächenauslenkung am Wellenerregungspunkt, so kann man durch Diskretisierung und Multiplikation mit der Matrix \mathbf{H} eine Diskretisierung der Ausgangsgröße $y(t)$ berechnen, in diesem Fall die Oberflächenauslenkung an einem anderen Ort. Dabei berechnet man die Matrix \mathbf{H} aus der diskretisierten Impulsantwort $h(t_j, r)$, wobei r der Abstand zwischen Quelle und betrachtetem Punkt ist, hier also der Abstand zwischen der Quelle und dem betrachtetem Seitenlinienorgan des Frosches.

3.1.2 Rekonstruktion der Wellenform

Die Grundlage der nachfolgenden Modelle ist die Umkehrung des obigen Problems, die „Invertierung“ der Matrix \mathbf{H} . Im einfachsten Fall soll die Welle von einem Seitenlinienorgan rekonstruiert werden, bekannt ist also der Vektor der Diskretisierung $y(t)$ und gesucht ist der Vektor der Diskretisierung von $x(t)$. Vorausgesetzt wird ein bekannter Abstand r zwischen Erregung und Seitenlinienorgan. Desweiteren soll das Seitenlinienorgan so gedreht sein, dass es maximal empfindlich ist, im Allgemeinen also senkrecht zur auftreffenden Welle liegt. Gesucht ist eine Matrix \mathbf{S} mit $\hat{\mathbf{x}} = \mathbf{S}\mathbf{y}$, so dass $E(\|\mathbf{S}\mathbf{y} - \mathbf{x}\|^2)$, der Erwartungswert des quadratischen Fehlers, minimal ist, wobei $\mathbf{y} = \mathbf{H}\mathbf{x} + \mathbf{n}$ sei. Hierbei ist \mathbf{n} ein mittelwertfreies, gaußverteiltes, von \mathbf{x} unabhängiges Rauschen mit Standardabweichung σ_n . D.h. $\langle n_i \rangle = 0$, $\langle n_i n_j \rangle = \delta_{ij} \sigma$ und $\langle x_i n_j \rangle = 0$. Bei gaußverteiltem Rauschen ist die optimale Rekonstruktion linear. Es gilt

$$\begin{aligned} \mathbf{S} &= \underset{\mathbf{S}}{\operatorname{argmin}} E (\|\mathbf{S}(\mathbf{H}\mathbf{x} + \mathbf{n}) - \mathbf{x}\|^2) = \\ &= \underset{\mathbf{S}}{\operatorname{argmin}} E (\mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} + \mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{n} - \mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{x} + \mathbf{n}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} + \\ &\quad + \mathbf{n}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{n} - \mathbf{n}^T \mathbf{S}^T \mathbf{x} - \mathbf{x}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} - \mathbf{x}^T \mathbf{S} \mathbf{n} + \mathbf{x}^T \mathbf{x}) \end{aligned}$$

Wegen der Linearität des Erwartungswerts und der Mittelwertfreiheit und Unabhängigkeit des Rauschsignals \mathbf{n} fallen einige Terme weg:

$$\mathbf{S} = \underset{\mathbf{S}}{\operatorname{argmin}} E (\mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} - \mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{x} + \mathbf{n}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{n} - \mathbf{x}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} + \mathbf{x}^T \mathbf{x})$$

Äquivalent dazu ist:

$$\frac{d}{d\mathbf{S}} E (\mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} - \mathbf{x}^T \mathbf{H}^T \mathbf{S}^T \mathbf{x} + \mathbf{n}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{n} - \mathbf{x}^T \mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} + \mathbf{x}^T \mathbf{x}) = 0$$

Die Ableitung $\frac{d}{d\mathbf{S}}$ ist zu verstehen als die Ableitung nach jeder einzelnen Komponente von $\mathbf{S} = (s_{ij})$. Mit $\frac{d}{d\mathbf{S}} \mathbf{a}^T \mathbf{S} \mathbf{b} = \mathbf{a} \mathbf{b}^T$, $\frac{d}{d\mathbf{S}} \mathbf{a}^T \mathbf{S}^T \mathbf{b} = \mathbf{b} \mathbf{a}^T$ und $\frac{d}{d\mathbf{S}} \mathbf{a}^T \mathbf{S}^T \mathbf{S} \mathbf{b} = 2\mathbf{S} \mathbf{b} \mathbf{a}^T$ ergibt sich:

$$E (2\mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{x} \mathbf{x}^T \mathbf{H}^T - 2\mathbf{x} \mathbf{x}^T \mathbf{H}^T + 2\mathbf{S} \mathbf{n} \mathbf{n}^T) = 0$$

\mathbf{x} ist ein vorgegebenes Eingangssignal, die Varianz von \mathbf{x} ist also bekannt und wird mit σ_x^2 bezeichnet. Desweiteren ist x_i unabhängig, d.h. $\langle x_i x_j \rangle = \delta_{ij} \sigma_x$. Die Varianz von \mathbf{n} ist als σ_n^2 gegeben. Per Definition ist $\sigma := \frac{\sigma_n}{\sigma_x}$:

$$\mathbf{S} \mathbf{H} \mathbf{H}^T + \mathbf{S} \sigma^2 - \mathbf{H}^T = 0$$

oder äquivalent

$$(\mathbf{H} \mathbf{H}^T + \sigma^2 \mathbf{I}) \mathbf{S}^T = \mathbf{H}$$

ist zu lösen, um eine Matrix \mathbf{S} zu erhalten, die das verrauschte lineare Ausgleichsproblem optimal löst. Für $\sigma = 0$ und $\mathbf{H} \mathbf{H}^T$ invertierbar gilt

$$\mathbf{S} = \mathbf{H}^T (\mathbf{H} \mathbf{H}^T)^{-1} = \mathbf{H}^+,$$

wobei \mathbf{H}^+ die Pseudoinverse bezeichnet. Ist $\mathbf{H} \mathbf{H}^T$ nicht invertierbar, so ist die Lösung des linearen Ausgleichsproblem mehrdeutig. Die Pseudoinverse ist nicht mehr einzige Lösung.

Auf den Algorithmus zur numerischen Berechnung der Inversion \mathbf{S} wird im nächsten Abschnitt dieses Kapitels eingegangen. Eine explizite Berechnung der Inversen einer Matrix ist ineffizient ($O(\dim^3)$), und die Lösung des obigen Gleichungssystems für jede einzelne Zeile von \mathbf{S} ist zudem schlecht konditioniert. Eine Lösung \mathbf{S} kann aber

durch einen Umweg über den Frequenzbereich, ohne vorherige Bestimmung der Matrix \mathbf{H} aus den Übertragungsfunktionen berechnet werden.

Das Inversionsverfahren ist unabhängig von der Anzahl der Rezeptoren, die zur Rekonstruktion verwendet werden sollen. Soll die Rekonstruktion von einem Seitenlinienorgan durchgeführt werden, wird die Matrix \mathbf{H} , wie oben diskutiert, aus der Impulsantwort gebildet. Der Vektor \mathbf{x} ist eine zeitliche Diskretisierung der Erregungsauslenkung, der Vektor \mathbf{y} ist eine zeitliche Diskretisierung der Auslenkung am Ort des betrachteten Rezeptors. Sollen mehrere Rezeptoren zur Rekonstruktion verwendet werden, wird der Vektor \mathbf{y} aus Untervektoren \mathbf{y}_i zusammengesetzt. Diese Untervektoren beschreiben den zeitlichen Verlauf der Wellenform am i -ten Seitenlinienorgan. Es ist

$$\mathbf{y} = \begin{pmatrix} \mathbf{y}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{y}_n \end{pmatrix},$$

wobei $\mathbf{y}_i = \mathbf{H}_i \mathbf{x}$. Es ist \mathbf{H}_i die Matrix, die aus der i -ten Impulsantwort gebildet wird. Die Impulsantworten unterscheiden sich durch die Wahl des Abstandes r_i , mit anderen Worten durch den unterschiedlichen Abstand der Rezeptoren von der Reizquelle. Definiert man die Matrix \mathbf{H} durch

$$\mathbf{H} = \begin{pmatrix} \mathbf{H}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{H}_n \end{pmatrix},$$

lässt sich die Berechnung des Wellenfeldes am Frosch am Ort mehrerer Rezeptoren ebenfalls als

$$\mathbf{y} = \mathbf{H}\mathbf{x}$$

schreiben und der Inversionsalgorithmus zur Rekonstruktion der Quelle wird auf die zusammengesetzte Matrix \mathbf{H} angewendet. Im Fall $\sigma = 0$:

$$\mathbf{S} = \begin{pmatrix} \mathbf{H}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{H}_n \end{pmatrix}^+.$$

3.1.3 Modell zur Richtungsbestimmung

Es sei nun angenommen, dass ein Wellenfeld an den Rezeptoren bekannt ist, unbekannt ist aber die ursprüngliche Richtung des Reizes und die ursprüngliche Form des Reizes. Formal ist also der Operator \mathbf{H} und der Vektor \mathbf{x} , auf den \mathbf{H} angewendet wurde, unbekannt, der Vektor \mathbf{y} ist gegeben. Es gibt also einen „richtigen“ Rekonstruktionsoperator \mathbf{S} , der aus der Inversion der Matrix \mathbf{H} entstanden ist und für den die Rekonstruktion $\hat{\mathbf{x}} = \mathbf{S}\mathbf{y}$ optimal ist. Schließt die Verbindung zwischen Erregung

und einem ausgezeichneten Punkt mit der Senkrechten durch diesen Punkt einen Winkel ψ^* ein und hat die Erregung einen Abstand r^* vom ausgezeichneten Punkt, so werden die Operatoren als \mathbf{H}_{ψ^*, r^*} und als \mathbf{S}_{ψ^*, r^*} bezeichnet.

Im Voraus wird nun ein Ensemble von Operatoren $\mathbf{S}_{\psi, r}$ berechnet $(\psi, r) \in \mathcal{H} \times \mathcal{R}$. Dafür werden zuerst die Matrizen $\mathbf{H}_{\psi, r}$ aus den Untermatrizen der einzelnen Rezeptoren zusammengesetzt. Dabei bestimmen ψ, r und die Geometrie der Rezeptoranordnung die Abstände $\mathbf{r} = (r_1 \dots r_n)$ der einzelnen Rezeptoren von der Erregungsquelle. Dann wird $\mathbf{S}_{\psi, r}$ aus $\mathbf{H}_{\psi, r}$ durch oben beschriebenes Inversionsverfahren berechnet und gespeichert.

Wendet man nun nacheinander (oder parallel) alle gespeicherten Rekonstruktionsoperatoren \mathbf{S} auf das gegebene Wellenmuster \mathbf{y} an, so berechnet man eine „Karte“ von Rekonstruktionen $\{\hat{\mathbf{x}}_{\psi, r} | (\psi, r)\}$. Die „beste“ Rekonstruktion muss nun ausgewählt werden, wobei „beste“ noch spezifiziert werden muss. Der Index (ψ^*, r^*) dieser ausgewählten Rekonstruktion ist dann Richtung und Abstand der Erregungsquelle.

Vernachlässigt man in der Übertragungsfunktion die Dämpfung und berücksichtigt nur die Phasenverschiebung, kann man bei gegebener Geometrie der Anordnung annehmen, dass die Rekonstruktion maximaler Amplitude die „beste“ Rekonstruktion ist, also die Rekonstruktion, die bei einer genügend großen Anzahl von Rezeptoren die richtige Reizrichtung bestimmt.

3.2 Numerische Durchführung

3.2.1 Lösung des Gleichungssystems im Fourierbereich

Ziel ist es, das Gleichungssystem $(\mathbf{H}\mathbf{H}^T + \sigma^2\mathbf{I})\mathbf{S}^T = \mathbf{H}$ für $\mathbf{S} = (s_{ij})$ effizient zu lösen, wobei die Matrix \mathbf{H} von bekannter Struktur ist. Zur Vereinfachung sei $\mathbf{H} = (h_{ij})$ vorerst nur ein Block einer Matrix für mehrere Rezeptoren bzw. eine Matrix zur Berechnung der Wellenform an einem Seitenlinienorgan. Das Gleichungssystem $(\mathbf{H}\mathbf{H}^T + \sigma^2\mathbf{I})\mathbf{S}^T = \mathbf{H}$ in komponentenweiser Schreibweise lautet

$$\sum_k \left(\sum_j h_{ij} h_{kj} + \delta_{ik} \sigma^2 \right) s_{lk} = h_{il} \quad i, l \text{ fest.}$$

Hierbei ist δ_{ik} als Kroneckerdelta zu verstehen. Aus der Definition von \mathbf{H} in Abschnitt 3.1.1 folgt $h_{ij} = \Delta t h((i-j)\Delta t) =: \Delta t h_{i-j}$, $h(t)$ ist die Impulsantwort. In das Gleichungssystem eingesetzt, ergibt sich:

$$\sum_k \left(\sum_j (\Delta t)^2 h_{i-j} h_{k-j} + \delta_{ik} \sigma^2 \right) s_{lk} = \Delta t h_{i-l} \quad i, l \text{ fest}$$

Zuerst wird gezeigt, dass auch \mathbf{S} eine Bandmatrix ist und demnach für die Komponenten gilt $s_{lk} = s_{l+f, k+f}$, für alle f , für die sowohl $l+f$ als auch $k+f$ in der Indexmenge der Matrix liegen. Es gilt:

$$\sum_k \left(\sum_j (\Delta t)^2 h_{i-j} h_{k+f-j} + \delta_{i, k+f} \sigma^2 \right) s_{l+f, k+f} = \Delta t h_{i-l-f} \quad i, l \text{ fest}$$

Nach Einführung neuer Indizes $j' := j - f$ und $i' := i - f$ gilt:

$$\sum_k \left(\sum_{j'} (\Delta t)^2 h_{i'-j'} h_{k-j'} + \delta_{i'+f, k+f} \sigma^2 \right) s_{l+f, k+f} = \Delta t h_{i'-l} \quad i', l \text{ fest}$$

Es ist $\delta_{i'+f, k+f} = \delta_{i', k}$. Damit ist $s_{l+f, k+f}$ Lösung des selben Gleichungssystems wie $s_{l, k}$, es folgt $s_{l+f, k+f} = s_{l, k}$ für alle l, k und f . Somit ist auch \mathbf{S} eine Bandmatrix und für die Elemente von \mathbf{S} gelte $s_{lk} = \Delta t s((l-k)\Delta t) =: \Delta t s_{l-k}$, was ins Gleichungssystem eingesetzt werden kann.

$$\sum_k \left(\sum_j (\Delta t)^2 h_{i-j} h_{k-j} + \delta_{ik} \sigma^2 \right) s_{l-k} = h_{i-l} \quad i, l \text{ fest}$$

Um den Ausdruck zu vereinfachen, werden wieder neue Indizes eingeführt. Es sei $\tau := i - l$ und $t := l - k$.

$$\sum_t \left(\sum_j (\Delta t)^2 h_{\tau+l-j} h_{l-t-j} + \delta_{\tau+l, l-t} \sigma^2 \right) s_t = h_\tau \quad \tau, l \text{ fest}$$

Und dann noch einmal $j^* := l - j$

$$\sum_t \left(\sum_{j^*} (\Delta t)^2 h_{\tau+j^*} h_{j^*-t} + \delta_{\tau+l, l-t} \sigma^2 \right) s_t = h_\tau \quad \tau, l \text{ fest}$$

Damit fällt l aus der Gleichung heraus.

$$\sum_t \left(\sum_{j^*} (\Delta t)^2 h_{\tau+j^*} h_{j^*-t} + \delta_{\tau, -t} \sigma^2 \right) s_t = h_\tau \quad \tau \text{ fest}$$

Man sieht, dass $\Delta t \sum_{j^*} h_{\tau+j^*} h_{j^*-t} = \text{corr}_{hh}((\tau+t))$ eine Diskretisierung der Autokorrelationsfunktion $\text{corr}_{hh}(t)$ von $h(t)$ an der Stelle $(\tau+t)\Delta t$ ist. Daraufhin kann man $\Delta t \sum_t \text{corr}_{hh}((\tau+t)) s_t = \text{corr}_{\text{corr}_{hh}((t+\tau)), s_t}(\tau)$ als Kreuzkorrelationsfunktion der Autokorrelationsfunktion mit s identifizieren.

Desweiteren ist $\sum_t \sigma^2 \delta_{\tau, -t} s_t = \Delta t \sum_t \sigma^2 \frac{\delta_{\tau+t}}{\Delta t} s_t$ eine Diskretisierung der Kreuzkorrelationsfunktion $\sigma^2 \text{corr}_{\delta_{t+\tau}, s_t}(\tau)$. Man erhält dann

$$\text{corr}_{\text{corr}_{hh}(t+\tau), s_t}(\tau) + \sigma^2 \text{corr}_{\delta_{t+\tau}, s_t}(\tau) = h_\tau$$

Diese Zeile wird fouriertransformiert und ergibt

$$(H(\omega)\bar{H}(\omega) + \sigma^2)\bar{S}(\omega) = H(\omega),$$

wobei \bar{H} das komplex konjugierte von H ist. Das Gleichungssystem für einen Rezeptor lässt sich somit im Frequenzbereich einfach lösen. Für $\sigma \neq 0$ gilt

$$S(\omega) = \frac{\bar{H}(\omega)}{H(\omega)\bar{H}(\omega) + \sigma^2}.$$

Ist $\sigma = 0$, ergeben sich wiederum Mehrdeutigkeiten in der Lösung, denn für $H(\omega) = 0$ ist $S(\omega)$ frei wählbar. Nach Rücktransformation von $S(\omega)$ in den Zeitbereich wird die Bandmatrix \mathbf{S} aus der Funktion $s(t)$ gebildet. Es gilt $s_{lk} = \Delta t s((l - k)\Delta t)$.

Im Fall von mehreren Rezeptoren ist die Struktur der Matrix

$$\mathbf{H} = \begin{pmatrix} \mathbf{H}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{H}_n \end{pmatrix}$$

komplizierter. Es galt für das Wellenfeld am Frosch

$$\mathbf{y} = \begin{pmatrix} \mathbf{y}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{y}_n \end{pmatrix} = \mathbf{H}\mathbf{x},$$

\mathbf{H} ist aus Untermatrizen aufgebaut, das Produkt der beiden Matrizen \mathbf{H} und \mathbf{H}^T ist eine Blockmatrix, mit Blöcken $\mathbf{H}_i\mathbf{H}_j^T$. Das Gleichungssystem $(\mathbf{H}\mathbf{H}^T + \sigma^2\mathbf{I})\mathbf{S}^T = \mathbf{H}$ komponentenweise zu schreiben, ist dann aufwendiger, die Rechnung ist aber analog zum obigen Fall. Als Lösung erhält man aber nun Gleichungssysteme für jedes ω , mit der Dimension der Anzahl der Seitenlinienorgane für $S(\omega)$ im Frequenzbereich:

$$\sum_{i=1}^n (H_k(\omega)\bar{H}_i(\omega) + \sigma^2\delta_{ik})\bar{S}_i(\omega) = H_k(\omega) \quad k = 1 \dots n$$

Das Gleichungssystem ist analytisch lösbar. Durch Einsetzen kann man verifizieren, dass

$$S_k(\omega) = \frac{\bar{H}_k(\omega)}{\sum_{i=1}^n |H_i(\omega)|^2 + \sigma^2} \quad (3.3)$$

das Gleichungssystem lösen. Für die Rekonstruktion $\hat{\mathbf{x}}$ gilt dann

$$\hat{\mathbf{x}} = \mathbf{S}\mathbf{y}$$

mit $\mathbf{S} = (\mathbf{S}_1 \dots \mathbf{S}_n)$. Dabei bezeichnen \mathbf{S}_i die Matrizen, die aus $S_i(\omega)$, durch Rücktransformation in den Zeitbereich zu $s_i(t)$, gebildet wurden.

3.2.2 Modell im Fourierbereich

Zur Steigerung der Effizienz des numerischen Modells (zeitaufwendig sind die Matrix-Vektor Multiplikationen, die bei der Faltung von z.B. Erregungsfunktion und Impulsantwort notwendig sind) können die Berechnungen im Fourierbereich durchgeführt werden. Der erste Schritt ist wieder die Wellenform am Ort der Seitenlinienorgane des Frosches zu berechnen. Transformiert wird jetzt jedoch schon die Eingangserregung $x(t)$ in den Frequenzbereich zu $X(\omega)$ und nicht die Übertragungsfunktion $H(\omega)$ in den Zeitbereich. Die Faltung, die in der ursprünglichen Methode im Zeitbereich durchgeführt wurde, entspricht im Frequenzbereich einer skalaren Multiplikation. Es gilt also für das i -te Seitenlinienorgan

$$Y_i(\omega) = H_i(\omega)X(\omega).$$

Zur Rekonstruktion der Quelle werden zuerst die Funktionen $S_i(\omega)$ nach Formel (3.3) berechnet. Dafür benötigt man $H_i(\omega)$ aus (3.1) und (3.2). Es gilt dann für die Transformation der Rekonstruktion:

$$\hat{X}(\omega) = \sum_{i=1}^n S_i(\omega)Y_i(\omega)$$

Die Rekonstruktion im Zeitbereich $\hat{x}(t)$ wird durch inverse Fouriertransformation ermittelt.

3.3 Elementare geometrische Eigenschaften

Die Seitenlinienorgane des Krallenfrosches *Xenopus laevis* sind, wie eingangs bereits erwähnt, in Linien auf der Oberfläche der Haut angeordnet. Vier Linien befinden sich auf dem Rücken des Tieres, zwei am Bauch und diverse kürzere Linien oder Organgruppen nahe des Kopfes und am Kopf, speziell um die Augen.

Für die numerische Modellierung sind Vereinfachungen dieser komplizierten Geometrie hilfreich. Eine einfache Möglichkeit, die analytisch gut zu handhaben ist, ist es, die gleichmäßige Anordnung der Seitenlinienorgane auf einem Kreis anzunehmen. Dies stellt in etwa die tatsächliche Anordnung der Seitenlinien auf dem Rücken des Frosches dar, und die benötigten Abstände und Winkel sind relativ leicht zu berechnen.

Im Weiteren sei der Abstand r vom Frosch zur Erregung vom Mittelpunkt dieses Kreises gemessen, der Stimuluswinkel ψ sei der Winkel zwischen der y-Achse des Koordinatensystems und der Verbindungsgerade zwischen Mittelpunkt des Kreises und Erregungspunkt, und werde positiv im Uhrzeigersinn gezählt. R sei der Radius des Kreises. Die Seitenlinienorgane liegen auf der Kreisbahn und schließen mit der

y-Achse einen Winkel α_i ein. Gesucht wird der Abstand r_i eines einzelnen Seitenlinienorgans von der Quelle, die Tiefe d_i eines Organs, wenn man eine Neigung des Kreises mit festem Neigewinkel γ annimmt, und der Winkel ξ_i , den die Verbindung von Seitenlinienorgan und Quelle mit der Richtung der maximalen Erregung einschließt.

3.3.1 Abstand

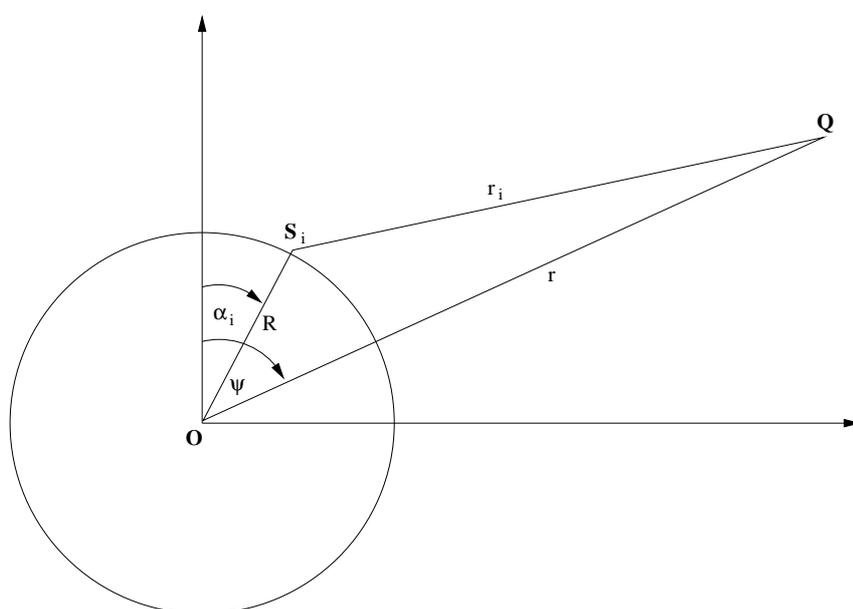


Abbildung 3.2: Geometrie des Modells.

Die Seitenlinienorgane S_i seien auf dem Kreis angeordnet. Der Ort der Quelle ist Q .

Die Länge der Strecke r_i berechnet sich aus dem Cosinussatz zu

$$r_i^2 = R^2 + r^2 - 2Rr \cos(\psi - \alpha_i).$$

Eine alternative Möglichkeit der Berechnung, die vor allem bei komplizierteren Geometrien zu Vereinfachungen führt, ist die vektorielle Berechnung:

$$r_i = \|\vec{OQ} - \vec{OS}_i\|$$

mit

$$\begin{aligned} \vec{OQ} &= (r \cos(\pi/2 - \psi), \quad r \sin(\pi/2 - \psi)) \\ \vec{OS}_i &= (R \cos(\pi/2 - \alpha_i), \quad R \sin(\pi/2 - \alpha_i)) \end{aligned}$$

3.3.2 Tiefe

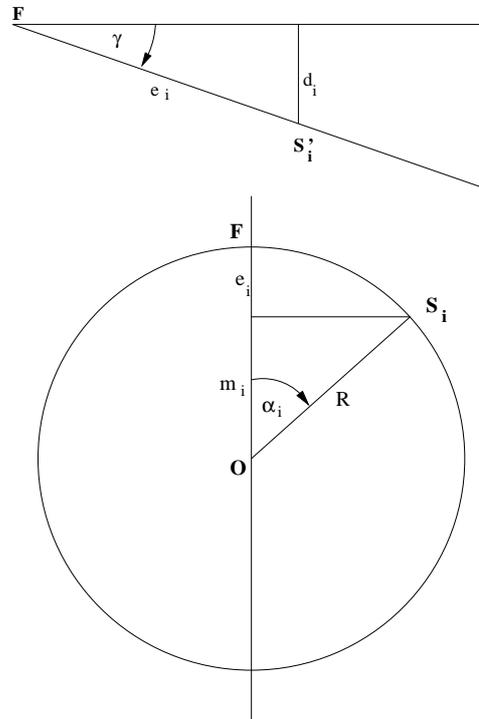


Abbildung 3.3: Geometrie des Modells.

zur Berechnung der Tiefe eines Organs. Oben: Seitenansicht. Unten: Draufsicht.

Der Kreis, auf dem die Seitenlinienorgane liegen, sei nun, wie in Abbildung 3.3 oben gezeigt, um den Winkel γ geneigt. Die Wassertiefe des betrachteten i -ten Rezeptors sei mit d_i bezeichnet. Es gilt

$$d_i = e_i \sin(\gamma),$$

wobei e_i der Abstand zwischen den Punkten F und der Projektion von S_i auf die y -Achse ist. Dann gilt

$$e_i = R - m_i$$

mit

$$m_i = R \cos(\alpha_i).$$

Es gilt also für die Tiefe d_i unter der Wasseroberfläche eines Rezeptors in Abhängigkeit des Kreisradius R und des Neigungswinkels γ ,

$$d_i = R \sin(\gamma)(1 - \cos(\alpha_i)).$$

3.3.3 Auftreffwinkel

Jedes Seitenlinienorgan hat eine Vorzugsrichtung. Bei Wellen, die das Seitenlinienorgan aus dieser Richtung reizen, werden die Cupula und damit die Haarzellen maximal ausgelenkt und Feuerwahrscheinlichkeit ist, im Vergleich zu Wellen aus anderen

Richtungen, maximal. Untersuchungen von Görner [15] ergaben ein cosinusförmiges Dämpfungsverhalten für Wellen aus anderen Anströmrichtungen. Benötigt wird also der Cosinus des Winkels zwischen Vorzugsrichtung des Organs und tatsächlicher Richtung des Reizes.

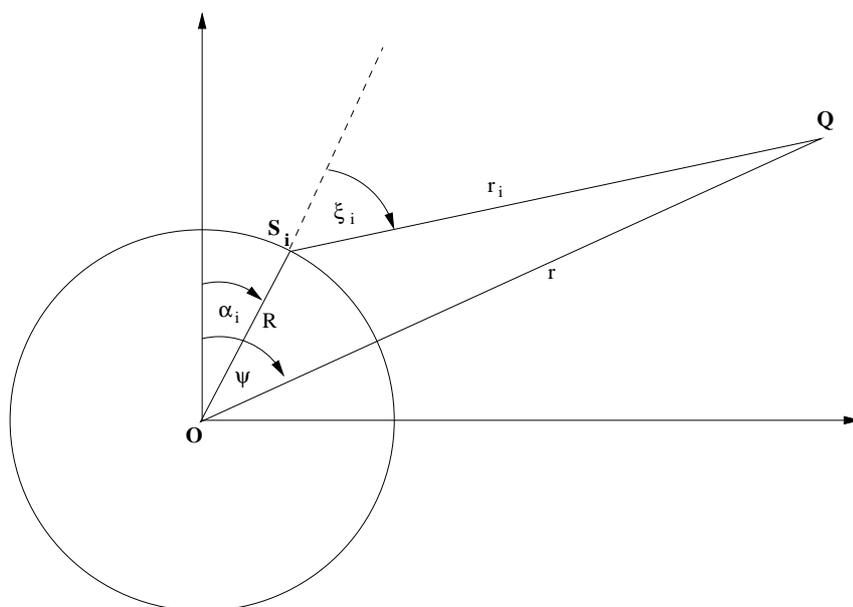


Abbildung 3.4: Geometrie des Modells.

zur Berechnung des Winkels ξ_i zwischen Erregung Q und Richtung maximaler Empfindlichkeit. Die Richtung maximaler Empfindlichkeit ist hier radial.

Im einfachsten Fall sei die Vorzugsrichtung der Seitenlinienorgane radial. Dann folgt wieder aus dem Cosinussatz:

$$\cos(\xi_i) = \frac{1}{2r_i R}(r^2 - r_i^2 - R^2)$$

Alternativ, und allgemeiner die vektorielle Berechnung:

$$\cos(\xi_i) = \frac{\vec{OS}_i \cdot \vec{S}_i Q}{\| \vec{OS}_i \| \| \vec{S}_i Q \|}$$

Der Vektor \vec{OS}_i ist bereits definiert, für $\vec{S}_i Q$ gilt: $\vec{S}_i Q = \vec{OQ} - \vec{OS}_i$.

Legt man eine beliebige Vorzugsrichtung durch den Winkel β_i , den die Vorzugsrichtung mit der Senkrechten einschließt fest, muss die Cosinusformel nur leicht modifiziert werden. Statt \vec{OS}_i wird der Vektor, dessen Orientierung durch den Winkel β_i festgelegt ist, in die vektorielle Cosinusformel eingesetzt.

Kapitel 4

Ergebnisse

Schon das lineare Modell hat eine große Anzahl von Parametern und Möglichkeiten. Offensichtlich kann die Anzahl der Rezeptoren variiert werden. Die einzelnen Rezeptoren können die Eigenschaft der Richtungssensitivität haben, die Richtung der maximalen Sensitivität ist dabei für jedes einzelne Organ der gewählten vereinfachten Geometrie variabel. Entscheidend ist die Anordnung der Rezeptoren. Dies beinhaltet nicht nur ihre relative Lage zueinander, sondern auch die Lage des Rezeptorensembles in Verhältnis zur Wasseroberfläche. Im einfachsten betrachteten Fall liegen die Rezeptoren auf einem Kreis an der Oberfläche des Wassers. Der Radius des Kreises, kann unter Berücksichtigung biologischer Sachverhalte frei gewählt werden.

Relativ viele Freiheiten gibt es auch bei der Wahl der Übertragungsfunktion des Wassers. Die hergeleitete Übertragungsfunktion ist bereits eine Näherung, weitere Vereinfachungen sind möglich durch Fortlassen der frequenzabhängigen Dämpfungsterme. Aber auch eine detailliertere Beschreibung des Übertragungsvorgangs ist möglich. Letztendlich kann auch noch die Eigenschaft des Mediums Wasser durch Variation von Dichte und Oberflächenspannung verändert werden.

Veränderlich sind auch die Eigenschaften der Anregung. Frequenzspektrum, Dauer und Ort der Anregung kann man festlegen, um so einen natürlichen Stimulus zu imitieren.

Ein Modellparameter des linearen, numerischen Modells ist das Rauschniveau. In diesem Fall die Varianz σ_n^2 des weißen Rauschens, das auf alle $y_i(t)$ aufaddiert wird, um die stochastische Komponente anzudeuten, im Vergleich zur Intensität des Eingangssignals. In Verbindung mit dem Rauschniveau kann auch der Rekonstruktionsparameter σ^2 festgelegt werden.

Weiterhin muss über die Art der Auswertung des Modells entschieden werden. Die numerisch berechnete Karte kann durch Vektorsummenbildung oder durch Maxi-

mumsuche ausgewertet werden. Für die Karte selbst muss eine Diskretisierung festgelegt werden. Errechnet man Rekonstruktionen auf einer Kreisbahn, muss man festlegen, wie viele Rekonstruktionspunkte auf dieser Kreisbahn liegen.

Mit einem solchen Modell können dann Verhaltensexperimente simuliert werden. Ausgangspunkt dafür ist immer ein auf bestimmte Rahmenbedingungen angepasstes Modell. Diesem Modell werden dann unter anderen Bedingungen erzeugte Reize präsentiert und die Ergebnisse ausgewertet. Beispiele dafür sind Simulation von Läsionsexperimenten, Simulation eines wachsenden Frosches, der sein neuronales Grundgerüst beibehält, Simulation eines Frosches, der sich in Wasser mit für ihn unbekanntem Eigenschaften aufhält usw.

4.1 Analytische Lösung

Das beschriebene lineare Modell wird vorwiegend numerisch ausgewertet. In sehr einfachen Fällen ist eine analytische Auswertung allerdings noch möglich. Die dafür notwendigen vereinfachenden Annahmen betreffen die Anzahl der Seitenlinienorgane und deren Geometrie sowie die Komplexität der Übertragungsfunktion.

Zuerst wird ein Modell mit nur zwei Rezeptoren betrachtet. Für die Fouriertransformierte der Wellenform am Ort der Rezeptoren gilt (siehe auch Kapitel 3.2.2):

$$\begin{aligned} Y_1(\omega) &= H_1(\omega)X(\omega) \\ Y_2(\omega) &= H_2(\omega)X(\omega) \end{aligned}$$

Die beiden Rezeptoren liegen sich auf dem Kreis gegenüber, ihre Verbindung stehe senkrecht im Koordinatensystem. Die Rekonstruktionsfunktionen $S_1(\omega)$ und $S_2(\omega)$ sind Lösungen des Gleichungssystems aus Kapitel 3.2.1, es gilt also

$$\begin{aligned} S_1(\omega) &= \frac{\bar{H}_1(\omega)}{|H_1(\omega)|^2 + |H_2(\omega)|^2 + \sigma^2} \\ S_2(\omega) &= \frac{\bar{H}_2(\omega)}{|H_1(\omega)|^2 + |H_2(\omega)|^2 + \sigma^2} \end{aligned}$$

Eine Rekonstruktion der Quelle mit S_1 und S_2 ergibt eine optimale Rekonstruktion der Quelle im Sinne des kleinsten quadratischen Fehlers. Benennt man mit $\hat{X}(\omega)$ die Transformierte der Rekonstruktion so gilt

$$\hat{X} = S_1 Y_1 + S_2 Y_2 = S_1 H_1 X + S_2 H_2 X$$

Das Prinzip der Karte beruht darauf, dass Rekonstruktionseinheiten für diverse Richtungen auf ein Wellenfeld aus einer bestimmten Richtung angewendet werden. Es wird also oft mit einem falschen Rekonstruktionsparameter rekonstruiert. Falsch

heißt in diesem Fall die falsche Wahl der H_i . Diese falschen Rekonstruktionsübertragungsfunktionen bezeichne man mit \hat{H}_i . Es gilt dann für die Rekonstruktion

$$\hat{X}(\omega) = \left(\frac{\hat{H}_1(\omega)H_1(\omega)}{|\hat{H}_1(\omega)|^2 + |\hat{H}_2(\omega)|^2 + \sigma^2} + \frac{\hat{H}_2(\omega)H_2(\omega)}{|\hat{H}_1(\omega)|^2 + |\hat{H}_2(\omega)|^2 + \sigma^2} \right) X(\omega).$$

Man sieht, dass für $\hat{H} = H$ und $\sigma = 0$ gilt: $\hat{X} = X$.

Es sei der Fall $\sigma = 0$ und $\hat{X} \neq X$ betrachtet. Die Übertragungsfunktion habe nur den Anteil, der die frequenz- und entfernungsabhängige Phasenverschiebung modelliert. Die Dämpfung wird zunächst vernachlässigt (siehe Abschnitt 3.1).

$$H_i(\omega) = e^{-ik(\omega)(r_i - r_0)}$$

Damit ergibt sich für den Zusammenhang zwischen Quelle und Rekonstruktion

$$\hat{X}(\omega) = \frac{1}{2}(e^{ik(\hat{r}_1 - r_1)} + e^{ik(\hat{r}_2 - r_2)})X(\omega),$$

wobei \hat{r}_i der falsche Rekonstruktionsabstand ist. Für $\hat{r}_1 = r_1$ und $\hat{r}_2 = r_2$ gilt wiederum $\hat{X} = X$. Wählt man \hat{r}_1 und \hat{r}_2 anders, so gilt immer $|\frac{1}{2}(e^{ik(\hat{r}_1 - r_1)} + e^{ik(\hat{r}_2 - r_2)})| \leq 1$. Die Wahl der Parameter zur richtigen Rekonstruktion ergibt also ein Betragsmaximum der Funktion $\frac{1}{2}(e^{ik(\hat{r}_1 - r_1)} + e^{ik(\hat{r}_2 - r_2)})$.

Eine weitere Bedingung wird nun an die Geometrie gestellt. Man legt fest, dass der Abstand der Erregung zum Kreismittelpunkt r sei, der Radius des Kreises auf dem die Rezeptoren liegen R . Dann ist $r_1 = r - R$ und $r_2 = r + R$. Aus den geometrischen Berechnungen im Abschnitt 3.3.1 folgt für den Abstand zwischen einer Erregung gleicher Entfernung zum Mittelpunkt des Kreises, aber unterschiedlichem Stimuluswinkel ψ

$$\hat{r}_1 = \sqrt{r^2 + R^2 - 2Rr \cos(\psi)}$$

$$\hat{r}_2 = \sqrt{r^2 + R^2 + 2Rr \cos(\psi)}.$$

Für festes r und R ist der Betrag der Funktion $|T(\omega)|$, mit $\hat{X}(\omega) = T(\omega)X(\omega)$ an der x-Koordinate der richtigen Rekonstruktion gleich 1. Die Funktion $T(\omega)$ werde im weiteren als Karte bezeichnet. Man kann $|T(\omega)|$ als Funktion der Stimuluswinkel ψ oder des Abstandes r betrachten. Parameter dieser Funktion sind die Frequenz ω und der Radius R des Frosches.

Analog zum Fall mit zwei Rezeptoren kann die Funktion $|T(\omega)|$ auch für mehrere Rezeptoren berechnet und mit Maple [27] als Funktion von ψ gezeichnet werden. In den Abbildungen 4.1, 4.2 und 4.3 kann man eine Verbesserung mit der Anzahl der Rezeptoren ablesen. Je höher die Frequenz der Anregung, desto schwieriger wird die Bestimmung der Reizrichtung. Eine Karte wird schwerer auszuwerten, wenn es viele Maxima gibt, die sich in ihrer Höhe wenig unterscheiden oder wenn das Maximum

im Vergleich zum Minimum nicht sehr groß ist.

Als nächstes wird untersucht, welchen Einfluss die Dämpfung auf die Form der Karten hat. Die Übertragungsfunktion werde nun wieder mit dem Dämpfungsterm ergänzt, so dass gilt:

$$H_i(\omega) = \sqrt{\frac{r_0}{r_i}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r_i-r_0)} e^{-ik(\omega)(r_i-r_0)}$$

Wie man in den Abbildungen 4.4 und 4.5 erkennen kann, hat die Dämpfung nur wenig Einfluss auf die Form der Karten.

Zu einer genaueren Untersuchung des Einflusses der Dämpfung bei der Rekonstruktion sei nun angenommen, nur die Dämpfung stünde dem Frosch als Information zur Verfügung, er hat also kein Wissen über die Phasen- und Zeitunterschiede der Rezeption in den einzelnen Seitenlinienorganen. Die Abbildungen 4.6 und 4.7 zeigen die berechneten Karten mit der Übertragungsfunktion

$$H_i(\omega) = \sqrt{\frac{r_0}{r_i}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r_i-r_0)}.$$

Der Unterschied der Amplituden in Abbildung 4.6 wird hier sicher nicht ausreichen, um die Richtung des Reizes zu erraten. Der Grund dafür ist, dass der Dämpfungsunterschied zwischen den Rezeptoren zu klein ist. Das Ergebnis verbessert sich (siehe dazu Abbildung 4.7), wenn man den Radius der Rezeptoren vergrößert, denn dann ist der Amplitudenunterschied zwischen zwei gegenüberliegenden Rezeptoren größer. Ein Rezeptorenabstand von 16 cm ist aber außerhalb jeglicher biologischer Relevanz und deshalb von rein theoretischem Interesse.

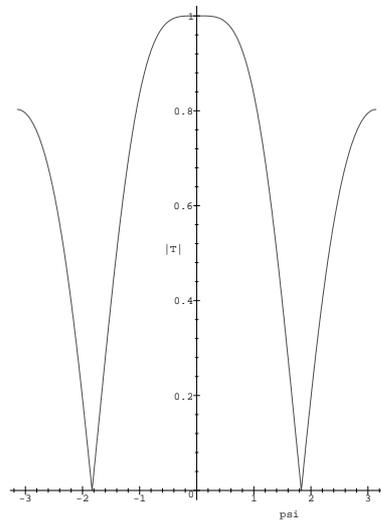
Eine andere, bisher noch nicht diskutierte Dämpfungskomponente ist die Dämpfung durch die Richtungspräferenz der Cupula. Resultat dieser Dämpfung ist ein großer Intensitätsunterschied zwischen zwei Rezeptoren unterschiedlicher Richtungspräferenz. Abbildung 4.8 soll veranschaulichen, ob nur die Information der Richtungspräferenz reicht, um die Reizrichtung zu bestimmen. Die Übertragungsfunktion in diesem Fall lautet

$$H_i(\omega) = \cos(\xi_i)$$

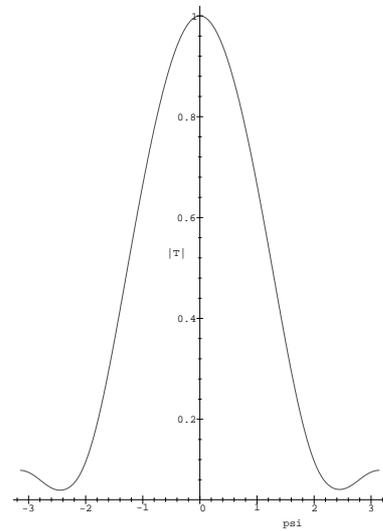
mit ξ_i wie in Abschnitt 3.3.3 bestimmt.

In der Abbildung erkennt man die Zweideutigkeit einer solchen Karte. Nur die Information über die richtungssensitive Dämpfung reicht also nicht aus, um die Richtung der Erregung eindeutig zu bestimmen. Bei Berechnung der Karte mit kompletter Übertragungsfunktion kann es sein, dass die Richtungssensitivität das Maximum unterstützt, es ist aber auch denkbar, dass ein Maximum in entgegengesetzter Reizrichtung entsteht.

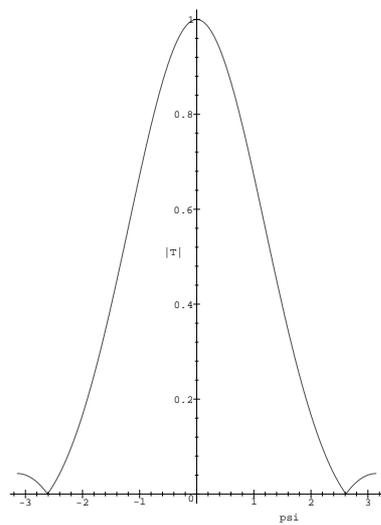
2 Seitenlinienorgane, 4Hz Anregung



4 Seitenlinienorgane, 4Hz Anregung



8 Seitenlinienorgane, 4Hz Anregung



16 Seitenlinienorgane, 4Hz Anregung

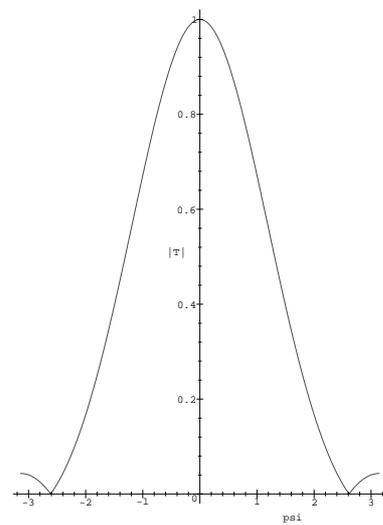
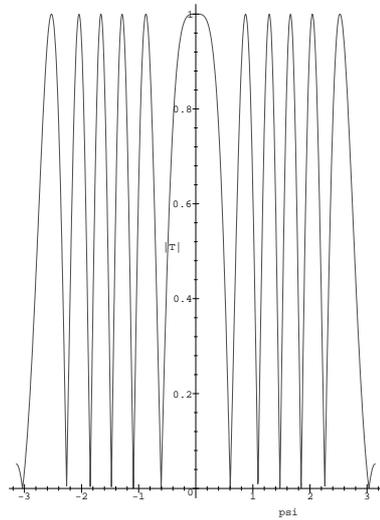


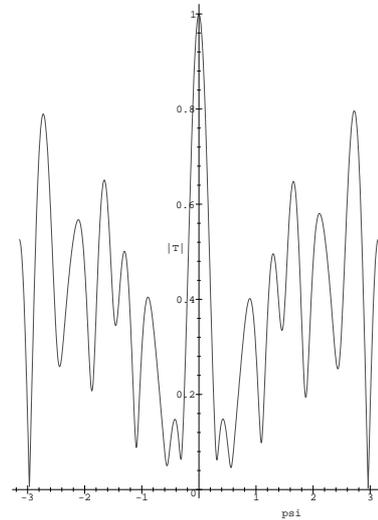
Abbildung 4.1: Übertragungsfunktion beschreibt nur die Zeitverschiebung bei einer Anregung von 4 Hz.

Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 4 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Seitenlinienorganen. Der Radius des Kreises ist 2 cm, die Erregung kommt von vorne $\psi = 0$ mit einem Abstand von $r = 12$ cm zum Mittelpunkt des Kreises.

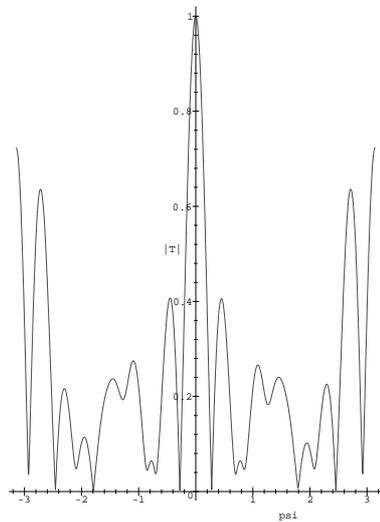
2 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung



4 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung



8 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung



16 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung

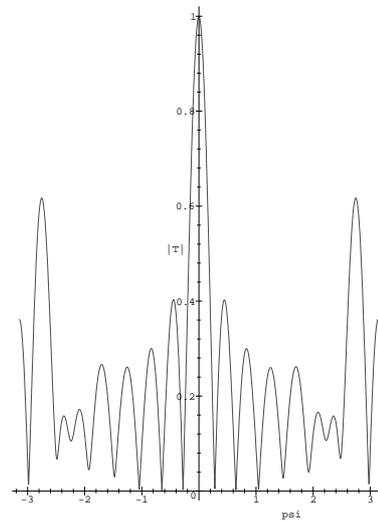
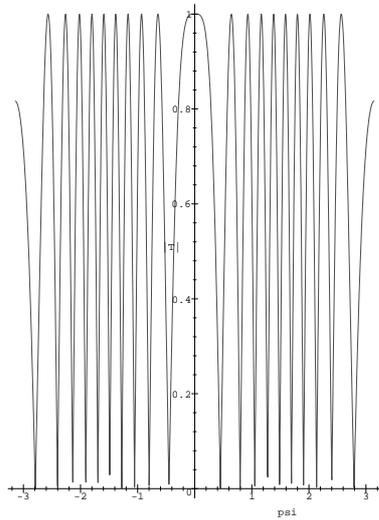


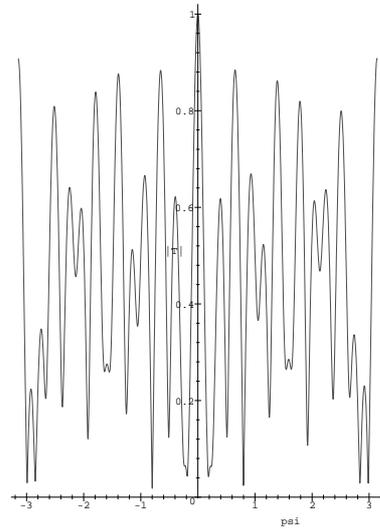
Abbildung 4.2: Übertragungsfunktion beschreibt nur die zeitliche Verschiebung bei einer Anregung von 16 Hz.

Graph der Karten $T(\omega)$ bei einer 16 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Seitenlinienorganen. Parameter wie in Abbildung 4.1.

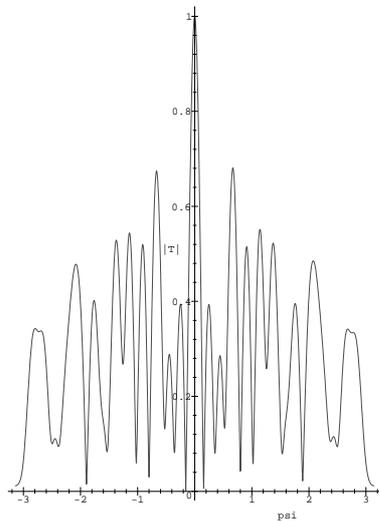
2 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung



4 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung



8 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung



16 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung

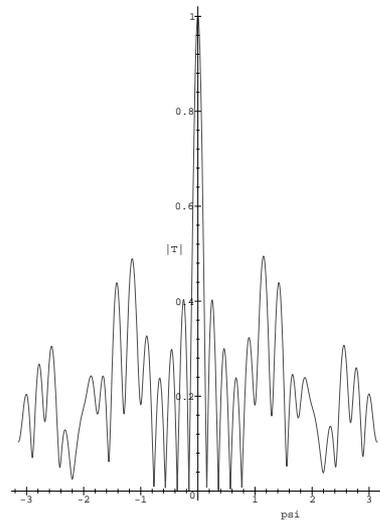
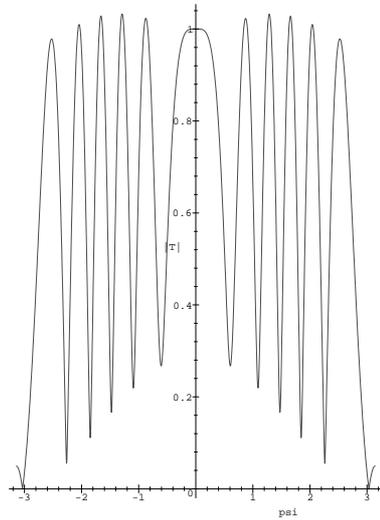


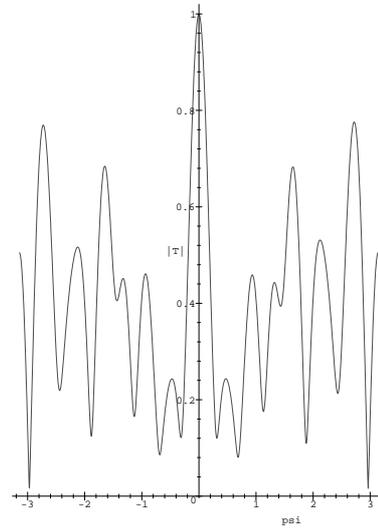
Abbildung 4.3: Übertragungsfunktion beschreibt nur die Zeitverschiebung bei einer Anregung von 32 Hz.

Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 32 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Seitenlinienorganen. Parameter wie in Abbildung 4.1.

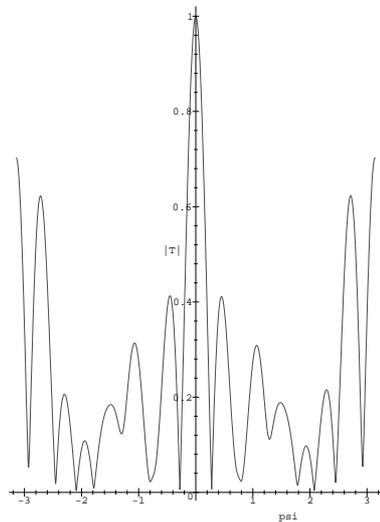
2 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung



4 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung



8 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung



16 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung

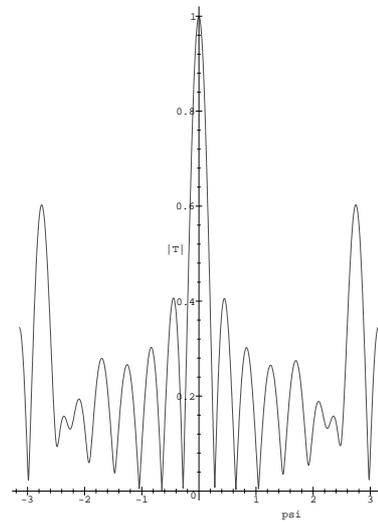
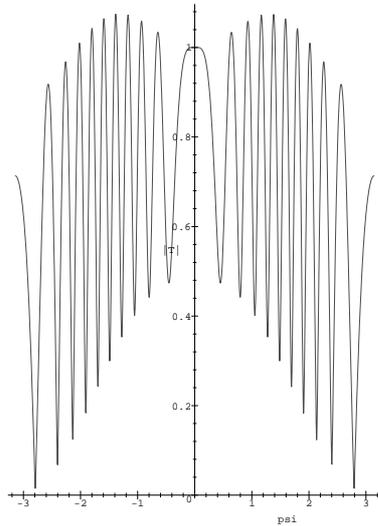


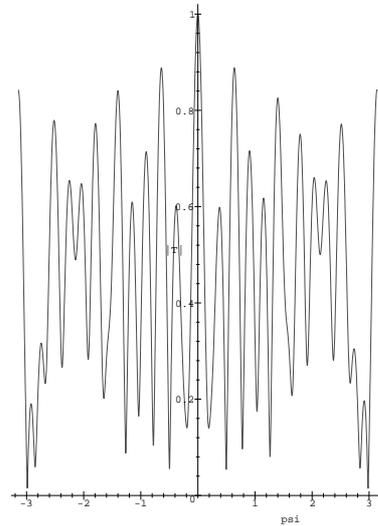
Abbildung 4.4: Übertragungsfunktion beschreibt Dämpfung und Zeitverschiebung bei einer Anregung von 16 Hz.

Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 16 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Rezeptoren. Parameter wie in Abbildung 4.1.

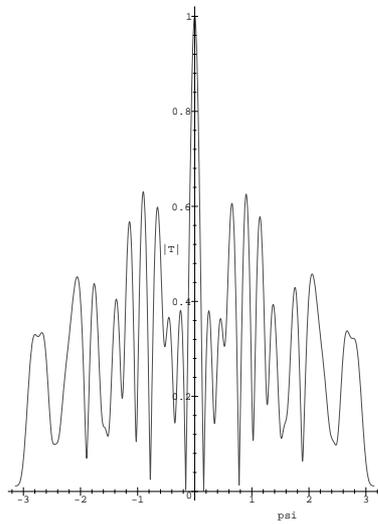
2 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung



4 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung



8 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung



16 Seitenlinienorgane, 32Hz Anregung

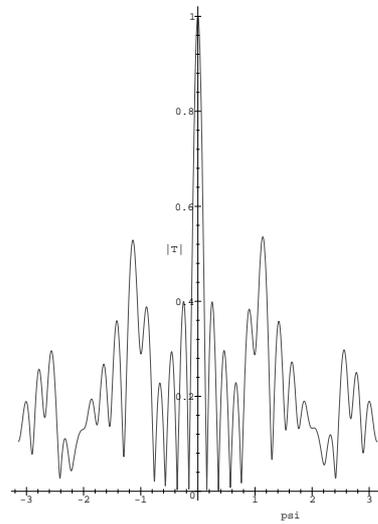
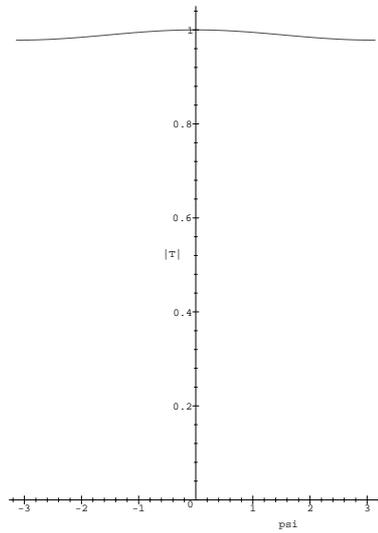


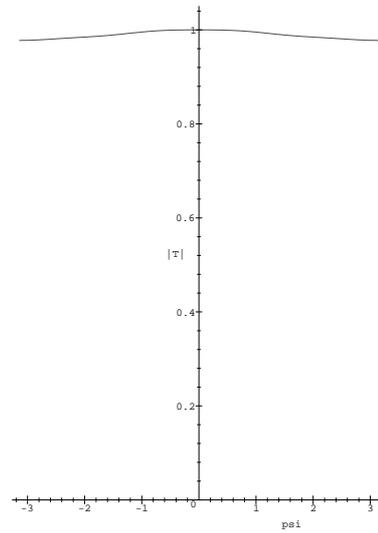
Abbildung 4.5: Übertragungsfunktion beschreibt Dämpfung und Zeitverschiebung bei einer Anregung von 32 Hz.

Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 32 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Rezeptoren. Parameter wie in Abbildung 4.1.

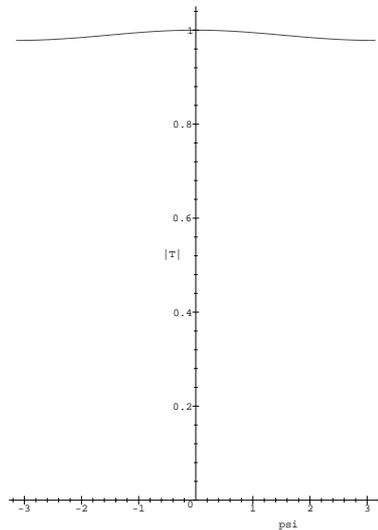
8 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,



4 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,



8 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,



4 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,

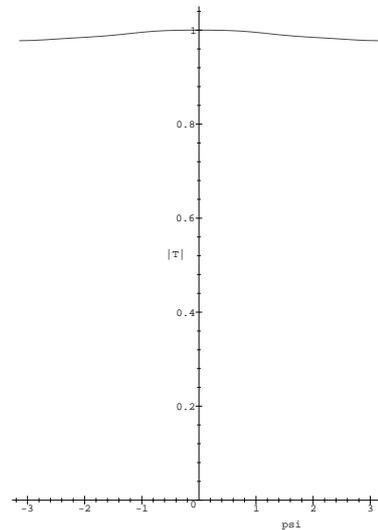
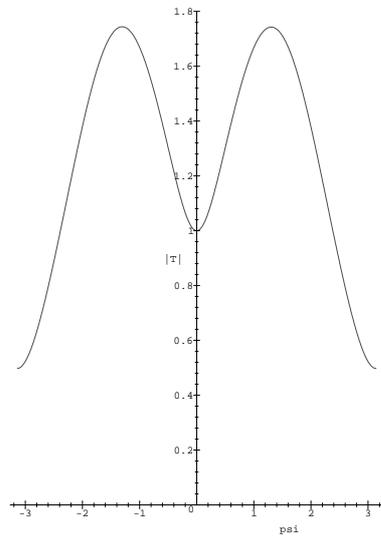


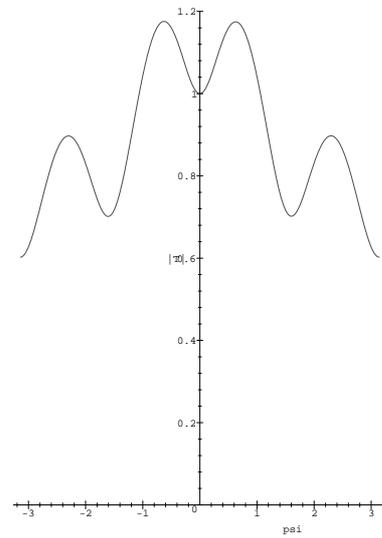
Abbildung 4.6: Übertragungsfunktion beschreibt nur die Dämpfung bei einer Anregung von 16 Hz, $R = 2$ cm.

Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 16 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Rezeptoren. $R = 2$ cm. $\psi = 0$. $r = 12$ cm.

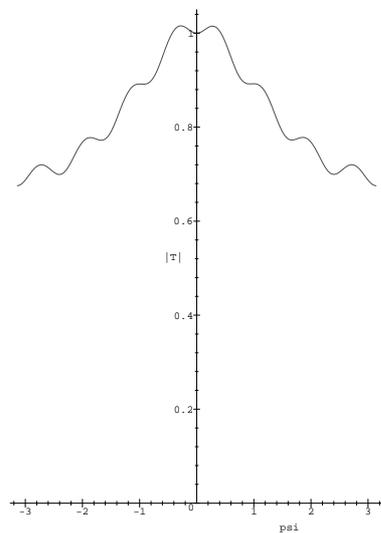
2 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,



4 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,



8 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,



16 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung,

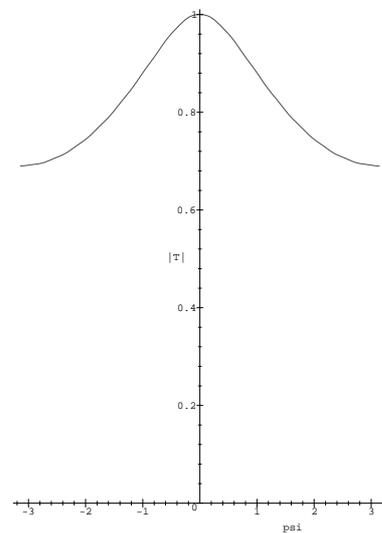


Abbildung 4.7: Übertragungsfunktion beschreibt nur die Dämpfung bei einer Anregung von 16 Hz, $R = 8$ cm.

Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 16 Hz Anregung mit unterschiedlicher Anzahl von Rezeptoren. $R = 8$ cm, $\psi = 0$, $r = 12$ cm.

16 Seitenlinienorgane, 16Hz Anregung

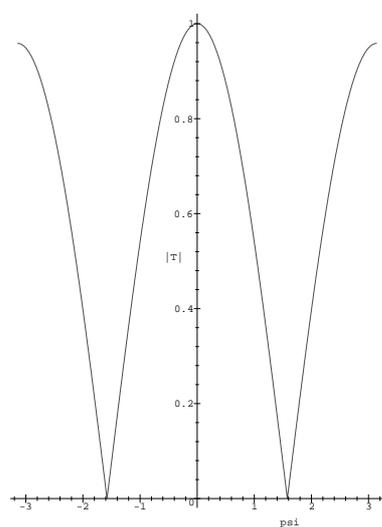


Abbildung 4.8: Übertragungsfunktion beschreibt nur die Richtungspräferenz bei einer Anregung von 16 Hz

Graph $|T(\omega)|$ der Karte unter ausschließlicher Berücksichtigung der Richtungspräferenz. Parameter wie in Abbildung 4.1.

Bisher wurde immer angenommen, dass die Rezeptoren auf einem Kreis mit dem Radius $R = 2$ cm liegen, in Anlehnung an die tatsächliche Geometrie der Seitenlinien des Froschkörpers. Um das Auge des Frosches befinden sich jedoch auch kreisförmig angeordnete Rezeptoren, die auf einem Kreis mit wesentlich kleineren Radius liegen. Die Abbildungen 4.9 und 4.10 zeigen die Rekonstruktionskarte einer 16 Hz Anregung, die mit 8 Seitenlinienorganen bestimmt wurde. Der Radius des Kreises, auf dem die Rezeptoren liegen, wurde dabei variiert.

Es stellt sich heraus, dass die Größe des Radius einen Einfluss auf die Anzahl der Nebenmaxima hat. Zu beachten ist allerdings, dass in Abbildung 4.9 für $R = 1$ mm der Wertebereich der rekonstruierten Amplituden nicht sehr groß ist.

Als letztes soll untersucht werden, ob das Detektionsverfahren auch die Entfernung der Erregung vom Froschmittelpunkt aus bestimmen kann. Hier gibt es entscheidende Unterschiede zwischen der ungedämpften Wellenausbreitung und der gedämpften Wellenausbreitung. Abbildung 4.10 illustriert diese Unterschiede.

Bei ungedämpfter Ausbreitung wäre es möglich, die Entfernung der Erregung durch Rekonstruktionsversuche in unterschiedlichen Abständen zu bestimmen. Bei gedämpfter Ausbreitung ist dies nicht möglich. Die Karte hat kein Maximum an der x -Koordinate der richtigen Entfernung. Zur Verdeutlichung des Maximums in Abbildung 4.10 links zeigt Abbildung 4.11 einen Ausschnitt daraus.

4.2 Numerische Analyse

Der vorangehende Abschnitt diente hauptsächlich dazu, die elementaren Eigenschaften der hergeleiteten Methode zur Richtungsbestimmung zu erkennen und zu analysieren. Dazu gehören der Einfluss der Rezeptoranzahl, die Unterschiede der Karten bei verschiedenen Übertragungsfunktionen, die Frequenzabhängigkeit der Karten und grundsätzliche geometrische Einflüsse.

Die numerische Untersuchung bietet noch mehr Variationsmöglichkeiten in den Parametern, der Geometrie und den Modellkonstanten. Ziel ist, ein vorerst lineares Modell zur theoretischen Reizrichtungsbestimmung zu finden, das durch die experimentellen Daten bestätigt wird. Aus diesem linearen Modell soll dann auf ein neuronales, weitgehend äquivalentes Modell geschlossen werden.

Wie auch im analytischen Fall werden bei der numerischen Betrachtung aus einem vorgegebenen Wellenfeld \mathbf{y} an den Rezeptoren Rekonstruktionen in verschiedenen potentiellen Reizrichtungen berechnet und verglichen. Es ist nun aber auch möglich, ein z.B. normalverteiltes Rauschen \mathbf{n} auf den Wellenreiz an den Seitenlinienorganen zu addieren. Dann ist $\mathbf{y} + \mathbf{n}$ der so entstandene Reiz. Dieser ist eine Annäherung an das dem Frosch tatsächlich bekannte Reizmuster in den Afferenzen, denn dieses ist nicht kontinuierlich, sondern der Reiz wird in Spiketrains kodiert. Die Erzeugung

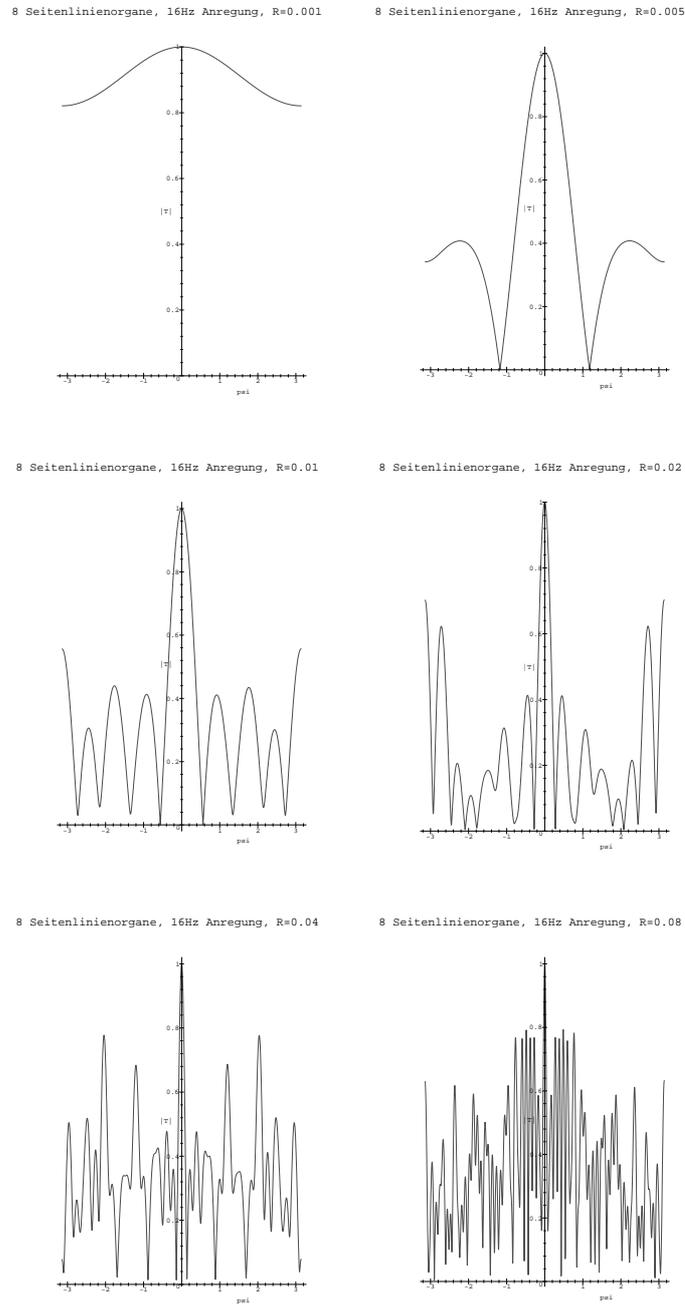


Abbildung 4.9: Karten bei einer 16 Hz Anregung und verschiedenen Radien. Graph $|T(\omega)|$ der Karten bei einer 16 Hz Anregung mit 8 Rezeptoren. Oben links: $R = 1$ mm. Oben rechts: $R = 5$ mm. Mitte links: $R = 1$ cm. Mitte rechts: $R = 2$ cm. Unten links: $R = 4$ cm. Unten rechts: $R = 8$ cm. Richtung des Reizes: $\psi = 0$, Entfernung des Reizes: $r = 12$ cm.

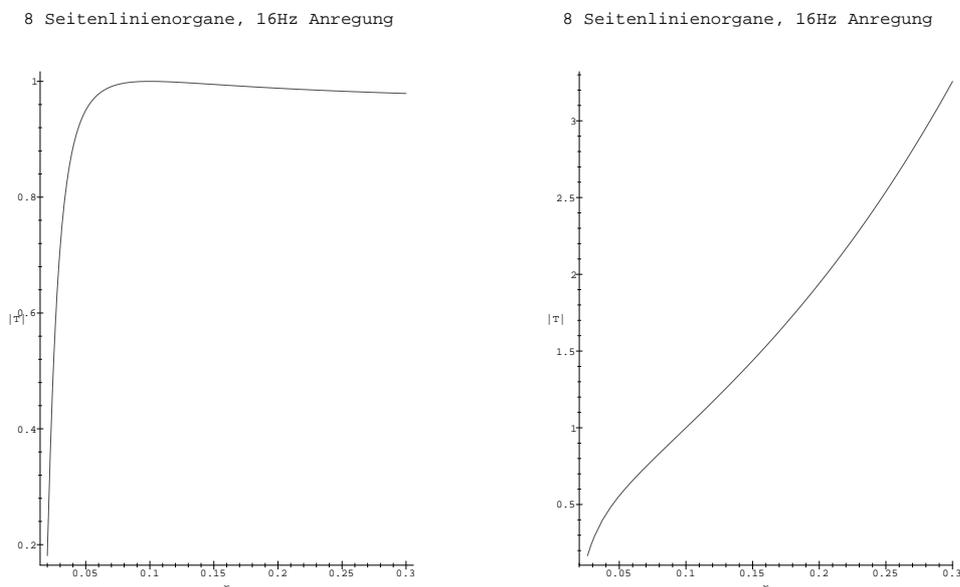


Abbildung 4.10: Rekonstruktion $|T(\omega)|$ in verschiedenen Entfernungen.
 Links: Übertragungsfunktion ohne Dämpfungsterm. Rechts: Übertragungsfunktion mit Dämpfungsterm. Richtung des Reizes: $\psi = 0$. Entfernung des Reizes: $r = 10$ cm.

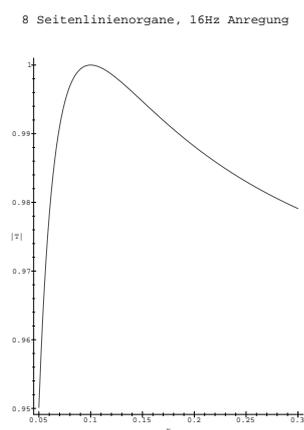


Abbildung 4.11: Rekonstruktion $|T(\omega)|$ in verschiedenen Entfernungen.
 Vergrößerung eines Ausschnitts aus Abbildung 4.10 links.

von Spikes ist nichtdeterministisch, es liegt ein stochastischer Prozess zugrunde. Desweiteren kann eine komplexere Anordnung der Rezeptoren betrachtet werden. Im Folgenden werde eine Geometrie aus mehreren Teilsystemen wie in Abbildung 4.12 dargestellt betrachtet. Das ist immer noch eine starke Vereinfachung der tatsächlichen Rezeptorenanordnung, berücksichtigt aber bereits die Anordnung von vier der wichtigsten Seitenlinien. Die Rezeptoren auf dem großen Kreis modellieren die Seitenlinienorgane der posterioren oberen Seitenlinie am Rücken des Frosches, die Rezeptoren auf den zwei kleinen Kreisen modellieren die Seitenlinienorgane an den Augen des Frosches, die orbitalen Seitenlinien.

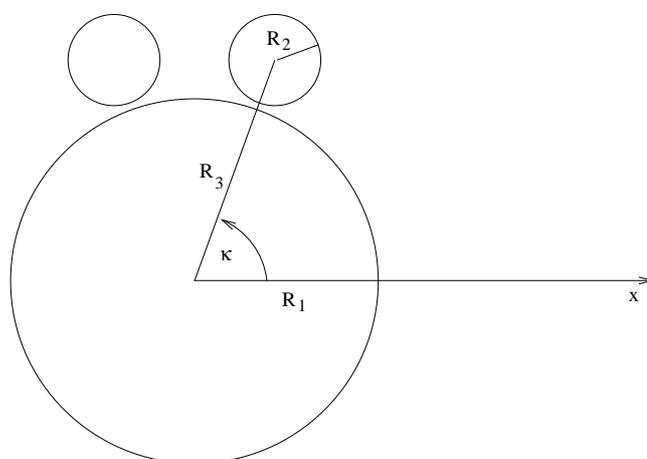


Abbildung 4.12: Geometrie der Rezeptorenanordnung.

Die Seitenlinienorgane seien kreisförmig angeordnet. Die Anzahl der Rezeptoren auf den einzelnen Linien ist noch festzulegen. Die Anordnung ist durch die Radien R_1 und R_2 , den Abstand R_3 und den Winkel κ bestimmt und ist symmetrisch.

Karten werden nun durch Auftragen von potentieller Reizrichtung gegen Norm der Rekonstruktion in dieser Richtung berechnet und graphisch dargestellt. Die Auswertung dieser numerisch berechneten Karten erfolgt im weiteren ausschließlich über die Bestimmung des Maximums der Karte. Die Richtung dieser Rekonstruktion maximaler Norm wird als Antwortrichtung der Simulation ausgegeben. Weitere Auswertmechanismen sind denkbar unter Berücksichtigung der Größe des Wertebereichs oder der Differenz zwischen Maximum der Karte und Nebenmaxima. Vielleicht können Aussagen über die Reaktivität des Frosches auf diese Weise in das lineare Modell integriert werden.

4.2.1 Rauschen

Aus der Herleitung der Rekonstruktionsformel folgt für ein normalverteiltes Rauschen mit Varianz σ_n^2 und ein unabhängiges, normalverteiltes Eingangssignal $x(t)$

mit Varianz σ_x^2 die Existenz eines optimalen Rekonstruktionsparameters $\sigma = \frac{\sigma_n}{\sigma_x}$. Optimalität ist definiert als Minimalität des quadratischen Fehlers zwischen Eingangssignal und Rekonstruktion. Die realen Eingangssignale sind aber weder unabhängig, noch normalverteilt. Trotzdem kann numerisch für jede mit fester Varianz σ_n^2 verrauschte Eingangsfunktion der Varianz σ_x^2 ein optimales σ bestimmt werden, nämlich der Wert von σ , der den quadratischen Fehler minimiert. In Abbildung 4.13 ist beispielhaft die Abhängigkeit des quadratischen Fehlers von σ bei einem Rauschen mit $\sigma_n = 0.1$ aufgetragen, das entspricht einem Zehntel der Amplitude der Anregung.

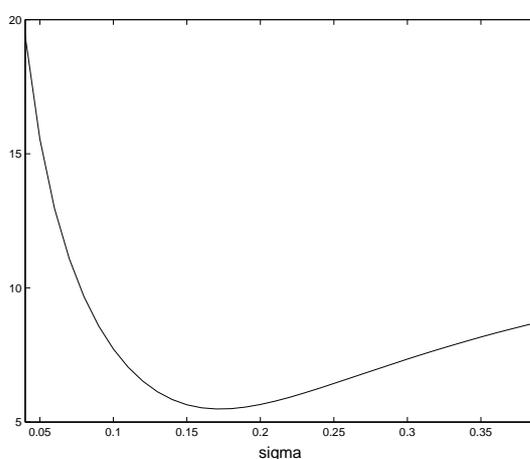


Abbildung 4.13: Fehlernorm bei verschiedenen σ -Werten.

Rekonstruktion einer 16 Hz Welle der Amplitude 1. Die Amplitude am Rezeptor ist etwa ein Drittel und ist mit normalverteiltem Rauschen der Standardabweichung 0.1 verrauscht.

Ist σ bei der Rekonstruktion kleiner als das optimale σ , so verschlechtert sich die Rekonstruktion in größerem Maße, als wenn σ zu groß gewählt wurde. Bei natürlichen Reizen schwankt σ_x , es ist also nicht möglich, ein optimales, immer gültiges σ zu bestimmen und zu verwenden. Deshalb wähle man in den numerischen Experimenten ein großes σ , um für Anregungen unterschiedlicher Varianz das optimale σ nicht zu unterschreiten.

Betrachtet man nun ein Ensemble von Rezeptoren und berechnet Rekonstruktionen für alle Richtungen, dann hat das Rauschen Auswirkungen auf die Genauigkeit der Bestimmung der Reizrichtung. Ohne Rauschen ist die berechnete Karte deterministisch, lässt man σ_n langsam wachsen, so variiert das Maximum bei Karten verschiedener Rauschrealisationen. Die Richtungsbestimmung wird zunächst ungenauer. Ist das Rauschen zu hoch, so wird die Richtungsbestimmung sogar unmöglich. Abbildung 4.14 zeigt Karten zur Richtungsbestimmung bei einer Anregung aus der Richtung 0 Grad bei verschiedenen Rauschniveaus für eine qualitative Betrachtung. Zur genaueren Untersuchung wäre auch der Wertebereich miteinzubeziehen. Die Zufälligkeit der Karten ist ferner auch vom Rekonstruktionsparameter σ , wie oben

beschrieben, abhängig.

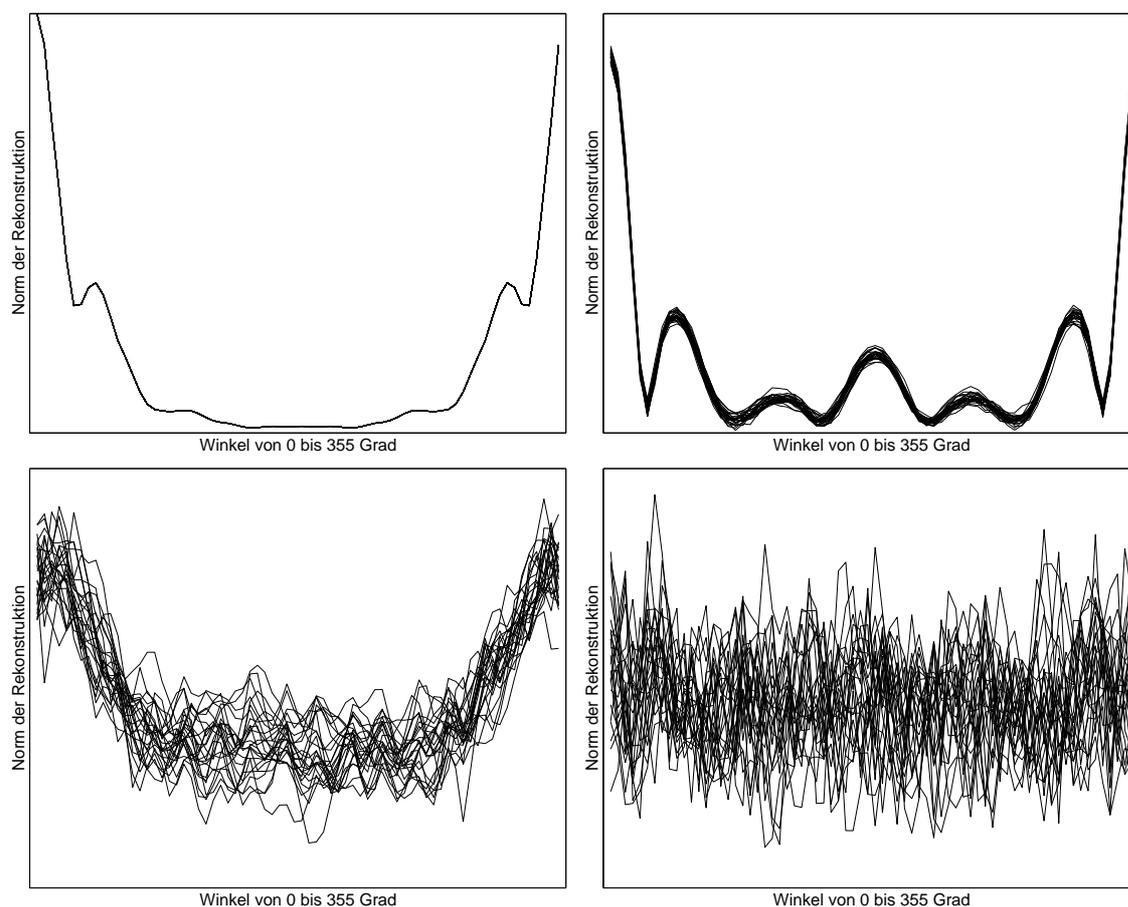


Abbildung 4.14: Karten bei verschiedenen Rauschniveaus.

Karten bei einer Anregung der Richtung 0 Grad. Von links oben nach rechts unten: steigendes Rauschniveau. In jeder Graphik sind 25 Realisierungen übereinandergelegt.

4.2.2 Vergleich zwischen Modell und Verhaltensexperimenten mit Läsionen

In verschiedensten Verhaltensexperimenten wurde gezeigt, dass der Frosch aus einer Ruhestellung auf eine Störung der Wasseroberfläche durch Zuwenden und darauf Zuschwimmen mit großer Exaktheit reagiert [7, 12, 16]. Eine Erweiterung dieses Experimenttyps stellt die simultane Reizung mit zwei Wellen aus unterschiedlichen Richtungen dar: Der Frosch ist in der Lage, die beiden Reizquellen zu unterscheiden und bei Konditionierung auf eine bestimmte Frequenz die Reizquelle dieser Frequenz zu bevorzugen [14].

Um Hinweise auf den Mechanismus der Richtungsdetektion zu bekommen, wurden eben beschriebene Detektionsversuche an Fröschen mit nicht intaktem Seitensliniensystem wiederholt [7, 12]. Einzelne Seitenslinienorgane werden entweder durch Strom oder Hitze irreversibel zerstört oder durch Blockierung mit Kobaltionen temporär ausgeschaltet. Die Ergebnisse sind recht unterschiedlich: Einige Frösche sind auch nach einer totalen Läsion noch in der Lage, die Reizrichtung zu bestimmen. Es wird angenommen, dass ein Ersatzsystem, z.B. das Labyrinth, die Funktion des Seitensliniensystems übernimmt. Andere Frösche verlieren die Detektionsfähigkeit und sind nie mehr in der Lage, Reizrichtungen zu bestimmen. Auch die Ergebnisse bei partiellen Läsionen unterscheiden sich, nicht zuletzt aufgrund der unterschiedlichen Art der Zerstörung der Seitenslinienorgane. Es wird angenommen, dass manche Frösche, die einer irreversiblen Läsion unterzogen wurden, das erwähnte Ersatzsystem ausbilden, was die Ergebnisse über die Genauigkeit der Antwort nach einer Läsion natürlich verfälscht.

Aus experimentellen Daten ist ersichtlich, dass für eine realistische Beschreibung ein weiterer Dämpfungsterm eingeführt werden muss. Diese Dämpfung entsteht durch den Wellenschatten des Frosches. Die Dämpfung ist groß, wenn die Welle auf ihrem Weg von der Erregung zum Seitenslinienorgan über den Froschkörper läuft oder vom herausragenden Kopf abgeschirmt wird. Abbildung 4.15 zeigt diesen Zusammenhang für ein Organ der posterioren Seitenslinie und verschiedenen Anregungsfrequenzen.

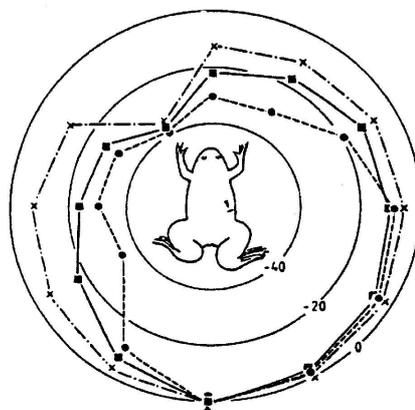


Abbildung 4.15: Richtungsabhängige Dämpfung für ein ausgewähltes Seitenslinienorgan.

Der Pfeil markiert das betrachtete Seitenslinienorgan und dessen Vorzugsrichtung. Die Sensitivität des Organs für Wellen aus verschiedenen Richtungen wird gemessen und relativ zur maximalen Sensitivität in dB auf den Ringen aufgetragen. Nach [13].

Eine grobe Approximation des realen Dämpfungsterms für einen Rezeptor des als Kreis approximierten Froschkörpers ist

$$d(\Delta) = 100^{-\frac{\Delta}{\pi}},$$

wobei Δ der Betrag der Differenz zwischen Erregungswinkel ψ und Lagewinkel α des Rezeptors in $[0, \pi]$ ist. Für Rezeptoren, die der Erregung zugewandt sind, ist der Dämpfungsfaktor eins, bei den der Erregung abgewandten Rezeptoren ist der Dämpfungsfaktor $1/100$. Die Dämpfung an den Rezeptoren der posterioren Teilsysteme an den Augen wird der Dämpfung des nächstgelegenen Körperteilsystems gleichgesetzt. Erst die Einführung dieser Dämpfung führt dann im linearen Modell zu ähnlich charakteristischen Ergebnissen, wie in den Verhaltensexperimenten.

Zuerst wird immer das Wellenfeld an den Orten der Rezeptoren berechnet. Die dafür verwendete Übertragungsfunktion

$$H_i(\omega) = d_i \sqrt{\frac{r_0}{r_i}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r_i - r_0)} e^{-ik(\omega)(r_i - r_0)}$$

beschreibt die Zeitverschiebung, die frequenzabhängige Dämpfung, die Ringwellendämpfung und zusätzlich die Dämpfung durch den Wellenschatten. Die Richtungs sensitivität der Rezeptoren bleibt unberücksichtigt, da sie nicht in allen in vivo Experimenten bestätigt werden konnte [42]. Abbildung 4.16 zeigt eine graphische Darstellung der Ergebnisse von Verhaltensexperimenten mit *Xenopus*, dessen Seitenliniensystem temporär läsiert ist, d.h. festgelegte Rezeptoren sind chemisch blockiert und tragen nicht zur Richtungsbestimmung bei.

Verwendet man im linearen Modell zur Rekonstruktion die Übertragungsfunktion, die auch zur Berechnung des Wellenfeldes verwendet wurde, so sind die Ergebnisse wie in Abbildung 4.17 den experimentell ermittelten unähnlich. Die Parameter bei der Berechnung der numerischen Karten sind: Standardabweichung des Rauschens $\sigma_n = 0.1$, das ist etwa ein Drittel der maximalen Wellenamplitude an den Organen. Der Rekonstruktionsparameter $\sigma = 0.75$ erlaubt eine gute Rekonstruktion. Der Richtungsdetektionsalgorithmus wird für jede Wellenrichtung 25 mal berechnet, und das Ergebnis, also das Tupel (*Stimulusrichtung*, *Antwortrichtung*) in der Graphik durch einem Punkt markiert. Die Geometrie, wie in Abbildung 4.12 dargestellt, ist bestimmt durch $R_1 = 2$ cm, $R_2 = 0.5$ cm, $R_3 = 2.5$ cm und $\kappa = 67,5$ Grad. Die Gesamtanzahl der Rezeptoren ist 32, die Hälfte dieser Rezeptoren sei gleichmäßig auf dem Körperkreis angeordnet, je ein Viertel auf den kleinen Kreisen. Läsionen werden durch Nullsetzen der Funktionen $y_i(t)$, den Wellenformen am i -ten Seitenlinienorgan, simuliert.

Der Grund für dieses Verhalten lässt sich durch separate Betrachtung der einzelnen Untersysteme veranschaulichen. Abbildung 4.18 zeigt die Karten von Untergruppen der Rezeptorenmenge und die Summe dieser Teilkarten. Ist der Wellenreiz an den Rezeptoren durch die Dämpfung schwach, wird die Information durch die Addition des Rauschens zerstört. Zu erwarten wäre eine Karte, dessen Maximum weit streut, auch die Ausgabe eines solchen Subsystems soll also Rauschen sein. Tatsächlich haben Rezeptorengruppen ohne Wellenreiz aber eine ausgeprägte Richtungspräferenz

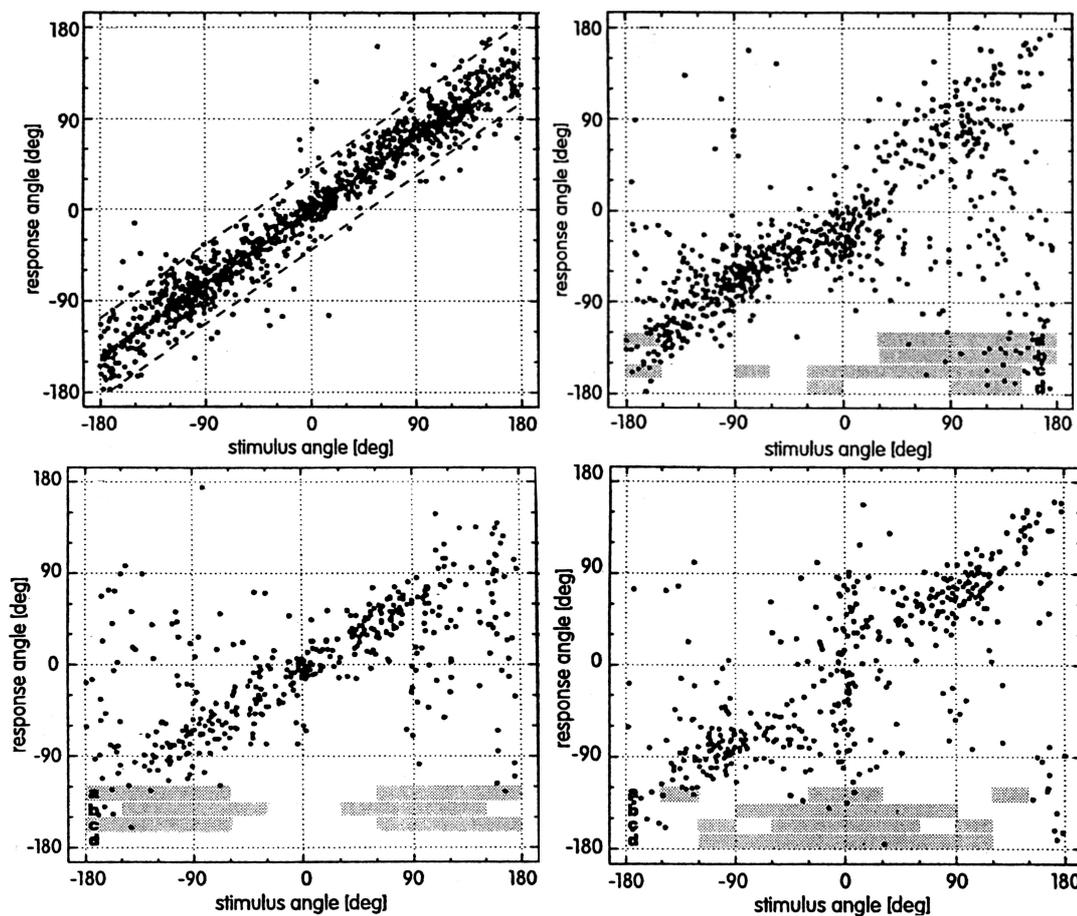


Abbildung 4.16: Drehrichtung von *Xenopus* bei gegebenen Reizen mit unterschiedlichen Läsionen.

Auf der x-Achse ist die Richtung des Reizes aufgetragen, auf der y-Achse die Drehrichtung des Froschs bei gegebenem Reiz. Es wurden polyfrequente, aber konstante Reize verwendet. Der Abstand des Reizes vom Frosch war zufällig gewählt. Links oben: Frösche ohne Läsionen. Rechts oben: Frösche mit läsionierter rechter Seite. Links unten: Frösche mit läsionierten posterioren Seitenlinien (Kopf). Rechts unten: Frösche mit läsionierten anterioren Seitenlinienorganen (Körper). Die Graphiken erfassen jeweils die Ergebnisse der Experimente mit mehreren Fröschen, dabei bezeichnet jeder Punkt das Ergebnis eines Experiments. Nach [7].

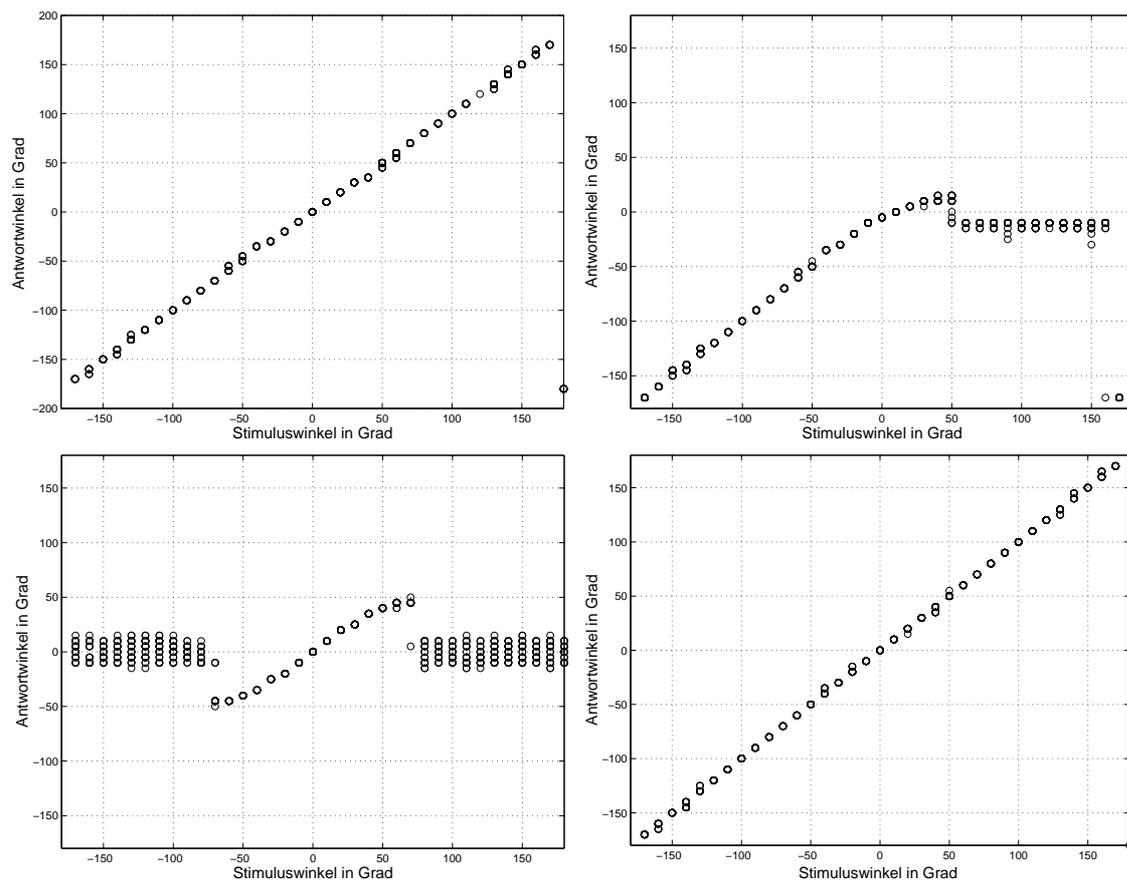


Abbildung 4.17: Numerisch ermittelte Drehrichtung bei gegebenen Reizen und mit unterschiedlichen Läsionen.

Auf der x-Achse ist die Richtung des Reizes aufgetragen, auf der y-Achse die berechnete Drehrichtung bei gegebenem Reiz (Frequenz 12 Hz, Abstand 10 cm). Läsionen wie in Abbildung 4.16. Standardabweichung des Rauschens $\sigma_n = 0.1$, Rekonstruktionsparameter $\sigma = 0.75$, $R_1 = 2$ cm, $R_2 = 0.5$ cm, $R_3 = 2.5$ cm und $\kappa = 67,5$ Grad. Die Gesamtanzahl der Rezeptoren ist 32, die Hälfte dieser Rezeptoren sei gleichmäßig auf dem Körperkreis angeordnet, je ein Viertel auf den kleinen Kreisen.

in der Karte. Als Beispiel seien die Untergruppen vorne rechts und vorne links bei Reizung mit Wellen von 135 Grad oder 180 Grad genannt.

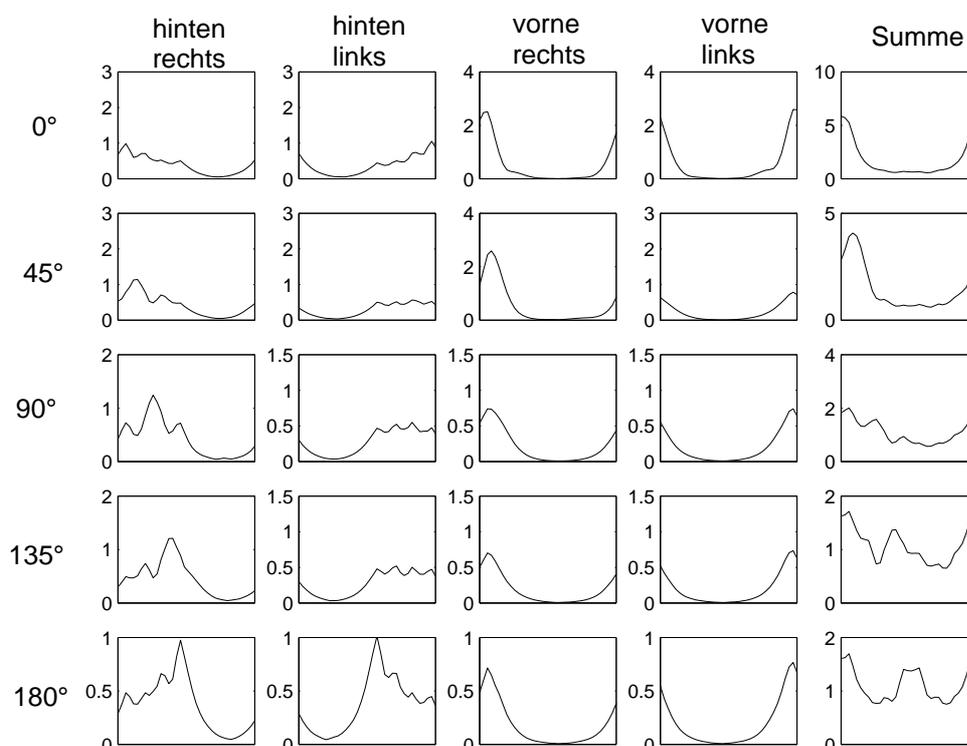


Abbildung 4.18: Karte der einzelnen Subsysteme.

Links sind die Richtungen der erregenden Wellenreize aufgetragen. Oben sind die betrachteten Subsysteme aufgetragen. Die Graphiken zeigen die berechnete Karte eines Subsystems bei einem Reiz aus der aufgetragenen Richtung in 10 Grad Schritten.

Abhilfe schafft eine Modifikation der Übertragungsfunktion bei der Rekonstruktion. Verwendet man statt der vollen Übertragungsfunktion nur den die Zeitverschiebung beschreibenden Faktor

$$H_i(\omega) = e^{-ik(\omega)(r_i - r_0)}, \quad (4.1)$$

so sind die numerischen Ergebnisse qualitativ den experimentellen ähnlicher, wie in Abbildung 4.19 zu sehen ist.

Eine Rekonstruktion nur mit Information über die Zeitunterschiede lässt jedoch σ einflusslos werden. Eine Rekonstruktion mit Berücksichtigung der Dämpfung führt aber zu Abweichungen vom Experiment. Ein Kompromiss ist die Wiedereinführung des frequenzabhängigen Dämpfungsterms in der Übertragungsfunktion, allerdings seien die Abstände $r_i = r_{konst}$ im Dämpfungsterm konstant.

$$H_i(\omega) = \sqrt{\frac{r_0}{r_{konst}}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r_{konst} - r_0)} e^{-ik(\omega)(r_i - r_0)} \quad (4.2)$$

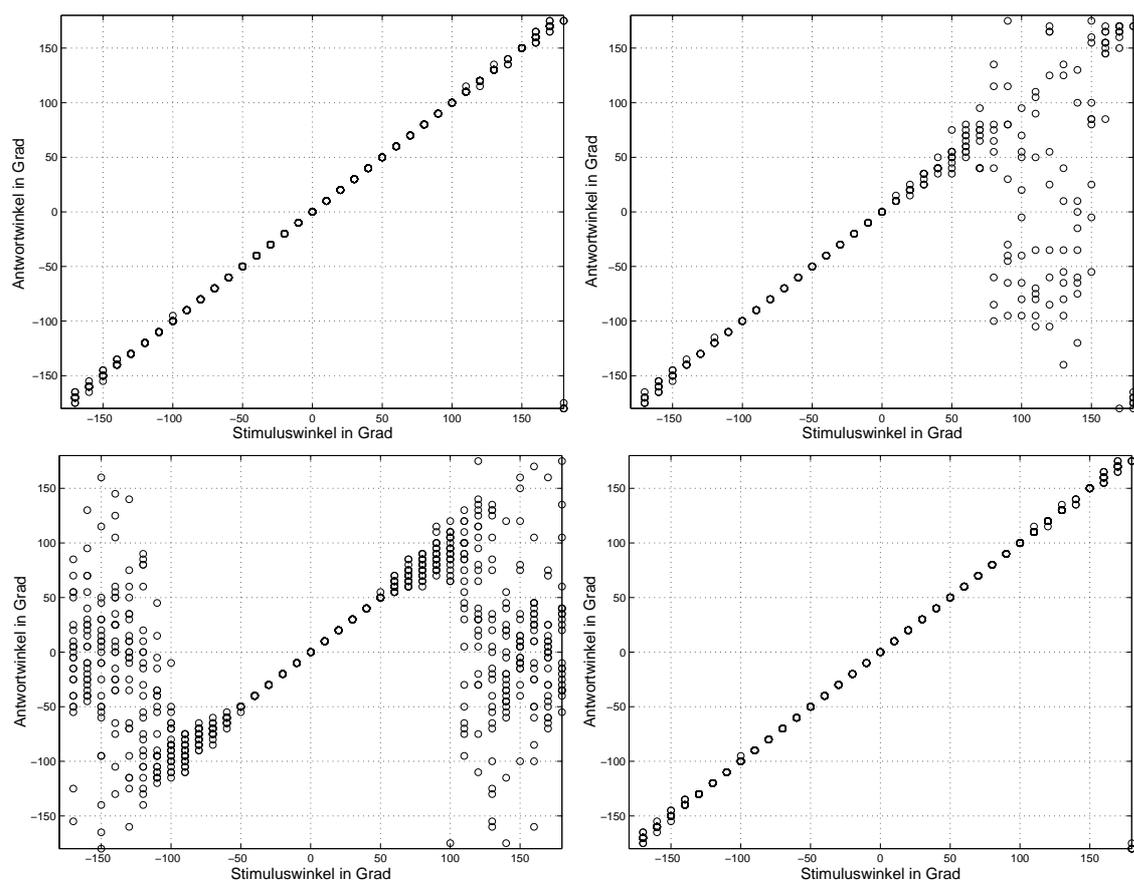


Abbildung 4.19: Numerisch ermittelte Drehrichtung bei gegebenen Reizen und mit unterschiedlichen Läsionen mit reduzierter Übertragungsfunktion (4.1). Auf der x-Achse ist die Richtung des Reizes aufgetragen, auf der y-Achse die berechnete Drehrichtung bei gegebenem Reiz. Läsionen wie in Abbildung 4.16. Parameter wie in Abbildung 4.17.

Die Ergebnisse sind dann vergleichbar mit den Ergebnissen in Abbildung 4.19, und der Parameter σ steht weiterhin zur Rauschfilterung zur Verfügung.

Die numerischen Ergebnisse bei der Läsion der anterioren Teilsysteme stimmen noch nicht mit den experimentellen Ergebnissen überein (vgl. Abbildung 4.17 und Abbildung 4.19 rechts unten mit Abbildung 4.16 rechts unten). Eine Modifikation des Dämpfungsterms durch Verstärkung der Dämpfung an den vorderen Körperrezeptoren bei Anregungen von vorne verbessert die qualitativen Resultate im Vergleich zu Abbildung 4.16. Das Ergebnis ist in Abbildung 4.20 dargestellt.

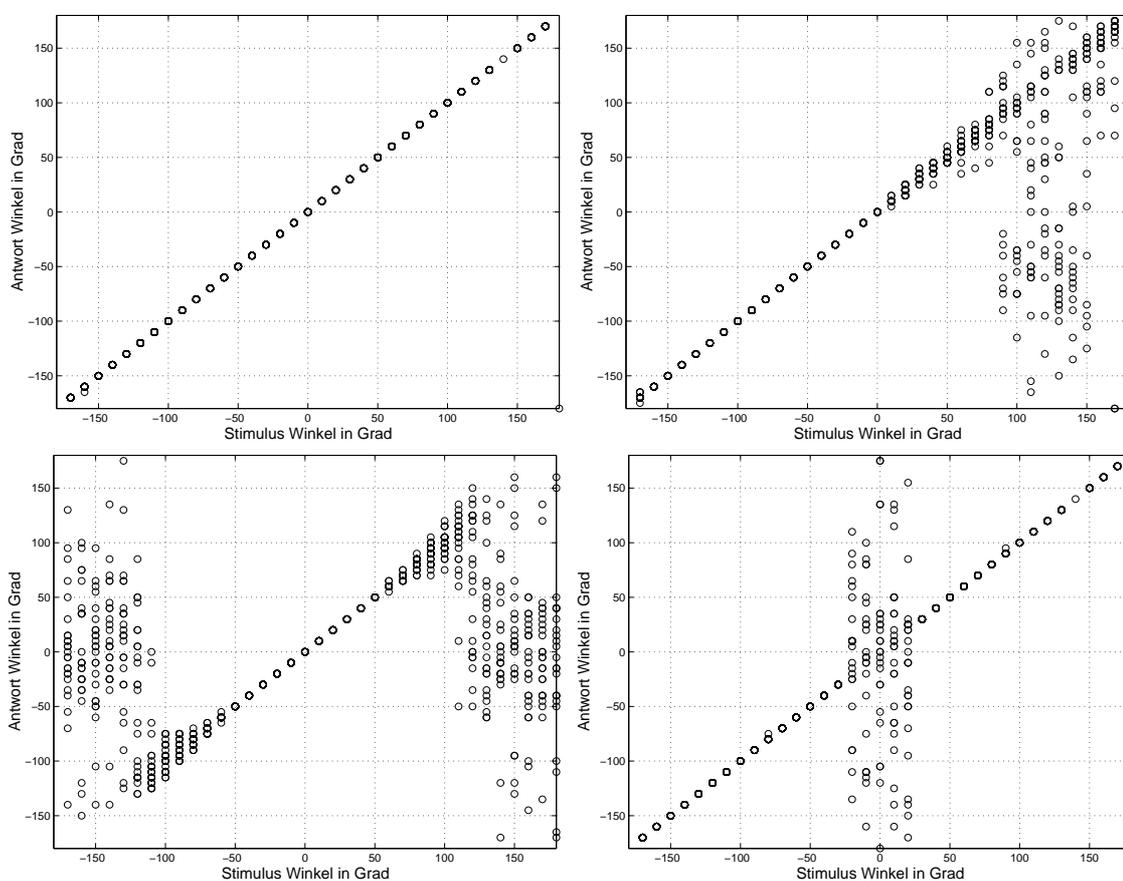


Abbildung 4.20: Numerisch ermittelte Drehrichtung bei gegebenen Reizen und mit unterschiedlichen Läsionen mit reduzierter Übertragungsfunktion (4.2) und verbesserter Dämpfungsfunktion.

Auf der x-Achse ist die Richtung des Reizes aufgetragen, auf der y-Achse die berechnete Drehrichtung bei gegebenem Reiz. Läsionen wie in Abbildung 4.16. Die Bereiche starker Streuung stimmen qualitativ mit dem Experiment von Abbildung 4.16 überein. Parameter wie in Abbildung 4.17.

Eine genaue experimentelle und analytische Untersuchung der unter anderem fre-

quenzabhängigen Dämpfung durch den Wellenschatten ist notwendig, um realistischere Modelle zu konstruieren. Desweiteren kann dann auch die genaue Lage der Organe zueinander berücksichtigt werden. Allerdings variieren sowohl die Lage der Seitenlinienorgane als auch die Ergebnisse von Läsionsexperimenten von Tier zu Tier [7].

4.2.3 Diskriminierung von zwei Quellen

Aus Verhaltensversuchen ist die Fähigkeit von *Xenopus* zur Frequenzdiskriminierung bekannt [14]. Dabei wird der Frosch auf eine Frequenz konditioniert. Werden ihm dann zwei Reize mit festem Abstand und festem Frequenzverhältnis präsentiert, so bevorzugt er den Reiz der erlernten Frequenz. Eine Forderung an das Modell ist demnach eine frequenztreue Rekonstruktion in der Richtung jedes Reizes.

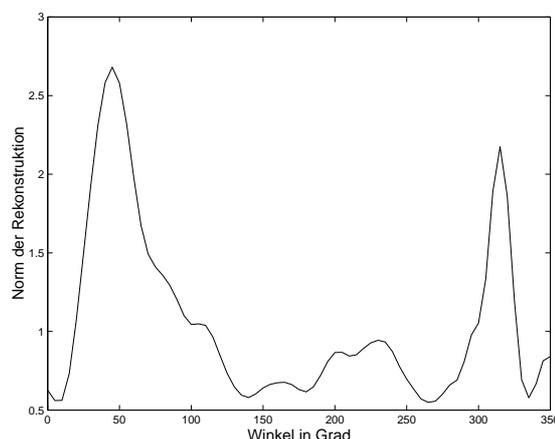


Abbildung 4.21: Karte der Normen bei Überlagerung von zwei Reizen.

Das Wellenfeld am Frosch entsteht durch Überlagerung einer 10 Hz Anregung von 45 Grad und einer 20 Hz Anregung von -45 Grad. Der Abstand vom Froschmittelpunkt ist 10 cm. Geometrie der Rezeptoren wie in Abbildung 4.17. Es ist kein Rauschen addiert. Der Rekonstruktionsparameter ist $\sigma = 1$. Übertragungsfunktion zur Rekonstruktion aus Formel (4.2).

Berechnet wird erst die Überlagerung zweier Anregungen unterschiedlicher Reizrichtung an den Orten der Rezeptoren. Dieses Wellenfeld steht der neuronalen Verarbeitung als Ausgangsgröße zur Verfügung und eine Karte, wie in Abbildung 4.21 beispielhaft dargestellt, wird aus den Normen der Rekonstruktionen aufgebaut. Die Karte hat zwei Maxima in den Richtungen der Anregungen. Betrachtet man aber direkt die einzelnen Rekonstruktionen in den Reizrichtungen, so ist in jeder Rekonstruktion auch die Frequenz der Anregungen kodiert, wie in Abbildung 4.22, dargestellt. In Verhaltensexperimenten wurde sogar nachgewiesen, dass *Xenopus* noch Frequenzdifferenzen bis zu 0.5 Hz, optimale Konditionierungsfrequenz ist dabei 14 Hz, unterscheiden kann [14].

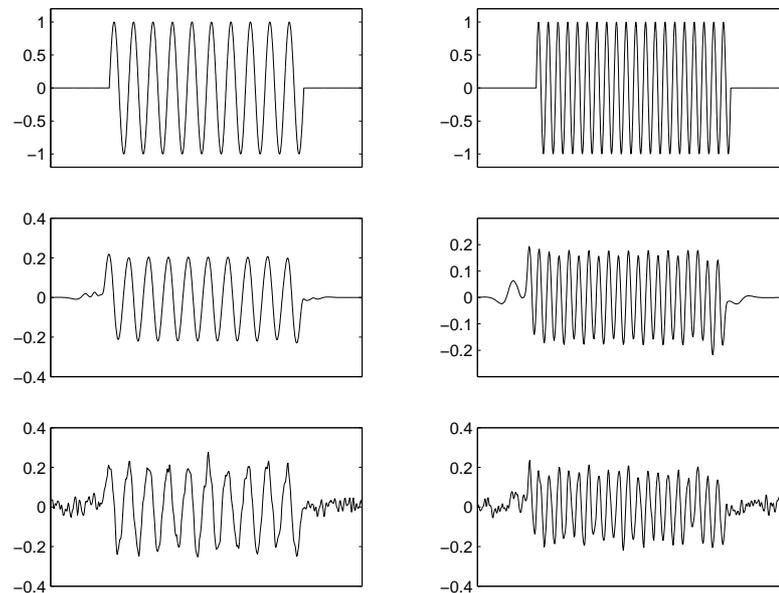


Abbildung 4.22: Vergleich zwischen Reiz und Rekonstruktionen.

Links: Rekonstruktion der 10 Hz Anregung. Rechts: Rekonstruktion der 20 Hz Anregung. Oben: Anregung. Mitte: ohne Rauschen, $\sigma_n = 0$, $\sigma = 1$. Unten: $\sigma_n = 0.1$, $\sigma = 1$. Parameter wie in Abbildung 4.21.

4.2.4 Wachsender Frosch

Es soll am linearen Modell untersucht werden, wie sich das Detektionsverhalten verhält, wenn sich die Körpergeometrie verändert, die Rekonstruktionsparameter aber unverändert bleiben. Ein realistisches Beispiel ist das Wachsen des Frosches. Kann ein Frosch, dessen zentrale Verarbeitung dem linearen Modell äquivalent ist, und der im Laufe seiner Entwicklung wächst, sein neuronales Gerüst beibehalten oder muss er umlernen, um Reize weiterhin genau zu detektieren?

Ausgangslage ist ein optimal parametrisiertes lineares Rekonstruktionsmodell mit einer Geometrie, die festgelegt ist durch die Radien der Rezeptorenkreise. Die Bestimmung der Drehrichtung ist sehr genau möglich. Dann wird ein Reizfeld berechnet, das auf einer neuen Geometrie basiert. Hier sei die Modifikation der Geometrie eine Verdoppelung der Radien.

In Abbildung 4.23 links ist die Berechnung der Drehrichtung bei sehr einfacher Geometrie, nämlich einem Rezeptorkreis, dargestellt. Das Modell ist optimal für den Radius $R = 1$ cm konfiguriert, die Wellenreize wurden aber mit $R = 2$ cm berechnet. Die Drehrichtung kann nicht mehr genau bestimmt werden, es gibt eine konstante Abweichung von ± 25 Grad. Abbildung 4.23 rechts zeigt das Ergebnis unter Annahme der komplexeren Geometrie aus Abbildung 4.12. Optimal rekonstruiert werden Wellen, die mit den Parametern $R_1 = 1$ cm, $R_2 = 0.25$ cm und $R_3 = 1.25$ cm

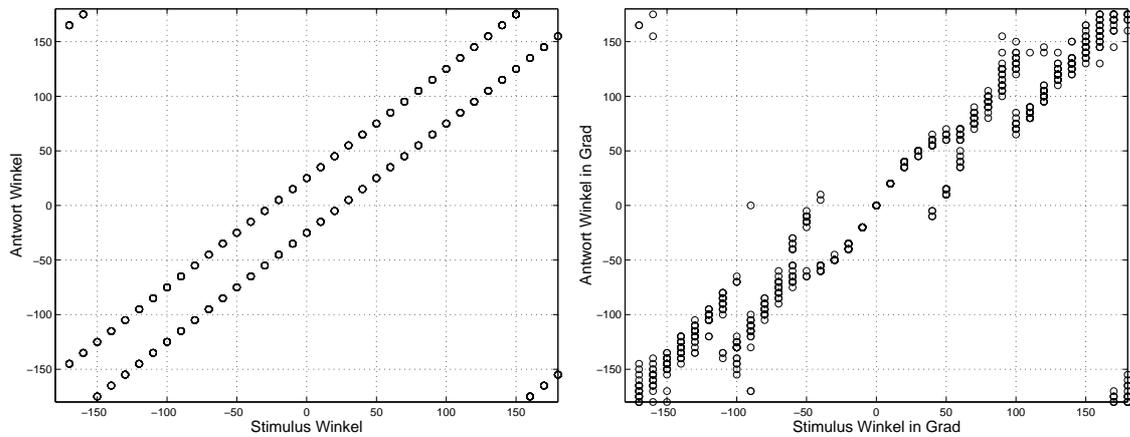


Abbildung 4.23: Numerisch ermittelte Drehrichtung bei Verdoppelung der Rezeptorradien.

Auf der x-Achse ist die Richtung des Reizes aufgetragen, auf der y-Achse die berechnete Drehrichtung bei gegebenem Reiz. Links: Geometrie wie in Abbildung 3.2. Rechts: Geometrie wie in Abbildung 4.12.

berechnet wurden. Das Wellenfeld wird aber mit verdoppelten Parametern errechnet. Wieder ist ein Umlernen, bzw. Neuparametrisieren notwendig, um Anregungen weiterhin genau zu detektieren.

Kapitel 5

Erweiterungen

5.1 Allgemeinere Rekonstruktion der Erregung

In den Abschnitten 3.1.2 und 3.2.1 wurden Rekonstruktionen $\hat{\mathbf{x}}$ an festgelegten Punkten des zweidimensionalen Raumes berechnet, unter der Bedingung, dass die Rekonstruktion der Erregung optimal ist. Eine Erweiterung dieses Ansatzes ist die optimale Rekonstruktion des gesamten erregenden Wellenfeldes.

Bisher war die Anregung auf einen Punkt beschränkt und wurde durch $x(t)$, $X(\omega)$ oder \mathbf{x} beschrieben. Zu minimieren, um eine optimale Rekonstruktion zu erhalten, war $\|\hat{\mathbf{x}} - \mathbf{x}\|$ mit $\hat{\mathbf{x}} = \sum_{i=1}^n \mathbf{S}_i \mathbf{y}_i$ und $\mathbf{y}_i = \mathbf{H}_i \mathbf{x} + \mathbf{n}_i$. Äquivalent zu dieser Schreibweise sind Schreibweisen im Zeitbereich oder Frequenzbereich. Im Zeitbereich z.B. gilt $y_i(t) = h_i(t) * x(t) + n_i(t)$ und $\hat{x}(t) = \sum_{i=1}^n s_i(t) * y_i(t)$.

Nun sei die Anregung nicht nur an einem Punkt bekannt, sondern ein anregendes Wellenfeld $x^{(p)}(t)$ sei für eine Diskretisierung des Raumes, also an allen Punkten p , vorgegeben. Die Wellenform an den Orten der Rezeptoren ist dann eine Überlagerung aller Anregungen:

$$y_i(t) = \sum_p h_i(t)^{(p)} * x^{(p)}(t) + n_i(t)$$

Zur Bestimmung der Reizrichtung wird das ganze erregende Wellenfeld rekonstruiert:

$$\hat{x}^{(p)}(t) = \sum_{i=1}^n s_i^{(p)}(t) * y_i(t)$$

Die Bedingung für eine optimale Rekonstruktion des Wellenfeldes ist die Minimalität von

$$\sum_p \|\hat{x}^{(p)}(t) - x^{(p)}(t)\|,$$

oder äquivalent nach dem Satz von Plancherel-Parseval die Minimalität von

$$\sum_p \|\hat{X}^{(p)}(\omega) - X^{(p)}(\omega)\|.$$

Diese Minimalitätsbedingung bestimmt die Funktionen $s_i^{(p)}(t)$ bzw. $S_i^{(p)}(\omega)$ für alle i und alle p durch die Gleichungssysteme (ohne Beweis)

$$\sum_{i=1}^n \left(\sum_q \bar{H}_j^{(q)}(\omega) H_i^{(q)}(\omega) + \sigma \delta_{ij} \right) S_i^{(p)}(\omega) = \bar{H}_j^{(p)}(\omega).$$

Hier ist σ wie in Abschnitt 3.1.2 als $\sigma = \frac{\sigma_n}{\sigma_x}$ definiert, also als der Quotient der Standardabweichungen des Rauschens und des Eingangssignals.

5.2 Erweiterte Übertragungsfunktion

In Abschnitt 3.1.1 wurde die Übertragungsfunktion eingeführt und auf deren Ergänzungsmöglichkeiten für eine genauere Modellierung hingewiesen. Die einfachste Form der Übertragungsfunktion ist:

$$H(\omega, r) = H_0 \sqrt{\frac{r_0}{r}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r-r_0)} e^{-ik(\omega)(r-r_0)}$$

Der erste Term beschreibt die frequenzabhängige Dämpfung einer Oberflächenwelle, der zweite Term beschreibt die frequenzabhängige Phasenverschiebung. Desweiteren wurden ein Faktor $\cos(\xi)$ zur Beschreibung der Richtungssensitivität eines Rezeptors, ein Faktor $e^{k(\omega)d}$, $d < 0$ als Modellierung der Tiefendämpfung und die Faktoren $\frac{gk}{\omega}$ bzw. $\frac{-gk}{i\omega}$ zur Berechnung der Partikelgeschwindigkeit eingeführt. Eine erweiterte Übertragungsfunktion lautet dann

$$H(\omega, r) = H_0 \frac{gk(\omega)}{\omega} \cos(\xi) \sqrt{\frac{r_0}{r}} e^{-\frac{4\nu k^3(\omega)}{\omega}(r-r_0)} e^{k(\omega)d} e^{-ik(\omega)(r-r_0)}$$

Eine genauere Beschreibung der Strömungsgeschwindigkeit am Ort des Seitenlinienorgans macht die Berücksichtigung der Grenzschicht notwendig. Eine weitere Frage ist, wie die Rezeptoren die Information über die Partikelgeschwindigkeiten in den neuronalen Code umsetzen. Ein erster Schritt ist die Betrachtung der Mechanik der Cupula. Voraussetzung für die Berücksichtigung in der Übertragungsfunktion ist die Linearität des Systems, durch das das Grenzschichtverhalten oder die Cupulamechanik beschrieben wird.

5.2.1 Grenzschicht

Breitet sich eine Wasserwelle entlang einer festen Oberfläche aus, so entsteht eine Grenzschicht an der festen Oberfläche, in der die Welle gedämpft wird. Der Grund hierfür ist die neu hinzugekommene Randbedingung: An der festen Oberfläche muss die Partikelgeschwindigkeit null sein, bedingt durch die Reibungskräfte. Das macht es notwendig, die Eulergleichungen mit Viskositätsterm heranzuziehen, denn nur in viskosen Medien spielt Reibung überhaupt eine Rolle. Bei der Wellenausbreitung

in Wasser geht man davon aus, dass eine freie Wellenausbreitung näherungsweise nichtviskos ist, bei der Beschreibung der Wellenausbreitung in Grenzschichten aber die Viskosität nicht zu vernachlässigen ist.

Es wird hier der einfachste Fall einer Grenzschichtbildung diskutiert, die Welle sei nur eindimensional und nicht ortsabhängig. Ein Wasservolumen sei begrenzt durch eine feste Fläche bei $y = 0$ eines xy -Koordinatensystems. Das Wasservolumen schwinde gleichförmig mit konstanter Frequenz in x -Richtung. Die Geschwindigkeitskomponente $u = u(t, y)$ in x -Richtung ist also von der Zeit t und vom Abstand y von der Oberfläche abhängig. Die Geschwindigkeitskomponente v in y -Richtung sei 0. Damit lauten die Eulergleichungen

$$u_x = 0$$

und

$$u_t = -\frac{1}{\rho}p_x + \nu(u_{xx} + u_{yy}). \quad (5.1)$$

In der Gleichung der Impulserhaltung (5.1) fällt also der Term u_{xx} durch die Kontinuitätsbedingung heraus. Die Randbedingung lautet

$$u = 0 \quad \text{für} \quad y = 0.$$

Eine Lösung von (refgrenz1), die harmonisch in der Zeit ist und die Randbedingung erfüllt, ist [25]

$$u(t, y) = \frac{1}{\rho i \omega} (-p_x) \left(1 - e^{-y \sqrt{i \omega / \nu}} \right). \quad (5.2)$$

Mit $D(y, \omega) = 1 - e^{-y \sqrt{i \omega / \nu}}$ sei der Dämpfungsterm bezeichnet, der die Lösung in einer Grenzschicht von der ungedämpften Lösung unterscheidet, denn eine harmonische Lösung des viskositätsfreien Problems lautet

$$u(t, y) = \frac{1}{\rho i \omega} (-p_x),$$

wie man leicht durch Einsetzen in die Differentialgleichung $u_t = -\frac{1}{\rho}p_x$ verifizieren kann. Die Dicke der Grenzschicht ist Definitionssache und variiert von Autor zu Autor. Lighthill [25] definiert die Dicke der Grenzschicht als

$$5 \left(\sqrt{\nu / \omega} \right).$$

Der Realteil des Dämpfungsterms $D(y, \omega)$ ist dann in einem 3% Intervall um 1, für $y \rightarrow \infty$ konvergiert dieser Term gegen eins, die Lösung konvergiert gegen die reibungsfreie Lösung.

D hängt sowohl vom Abstand von der festen Oberfläche ab, als auch von der Frequenz ω . Je höher die Frequenz, desto schmaler die Grenzschicht (vgl. Abbildung 5.1 links).

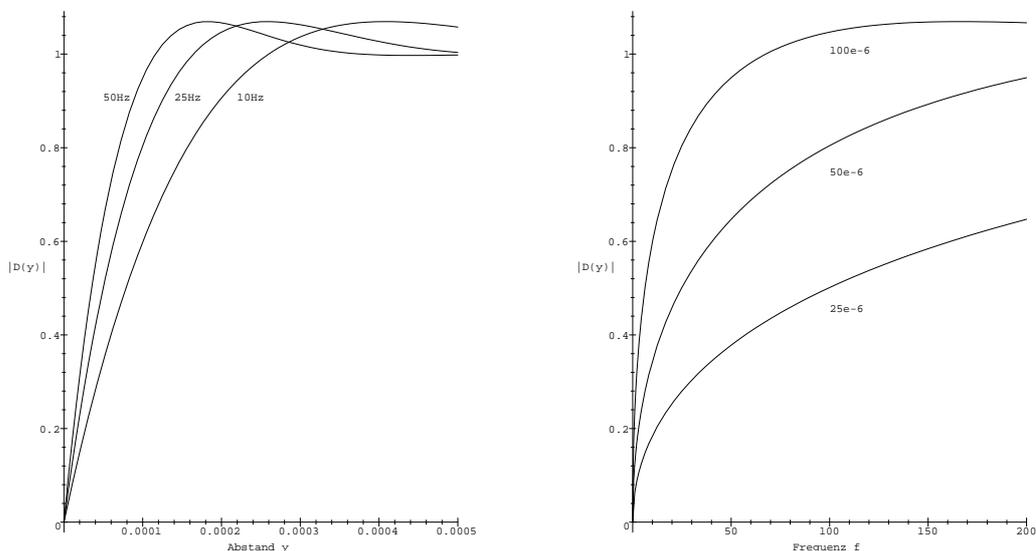


Abbildung 5.1: Dämpfung in der Grenzschicht.

Links: für drei verschiedene Frequenzen. Je höher die Frequenz, desto schmaler die Grenzschicht. Rechts: In verschiedenen Tiefen der Schicht. Je näher man der Begrenzung ist, desto stärker ist die Dämpfung.

Neben der Dämpfung der Welle in der Grenzschicht verschiebt sich auch die Phase in Abhängigkeit der Frequenz. Der Dämpfungsterm $D(y, \omega)$ kann umgerechnet werden in die Amplitudendämpfung $|D(y, \omega)|$ und die Phase $\arg(D(y, \omega))$.

Die Annahme, dass die Strömungsrichtung parallel zur Oberfläche ist, ist bei der realen, dreidimensionalen Ausbreitung nicht erfüllt. Die u -Komponente der Ausbreitung allerdings ist am Rücken des Frosches in etwa parallel zur Froschoberfläche. Die zweite Annahme der harmonischen Strömung ist in der linearen Systemtheorie keine Einschränkung. Nichtharmonische Wellen erhält man durch Überlagerung von harmonischen Wellen. Die frequenzabhängige Modifikation der sich frei ausbreitenden Lösung erhält man aus Formel (5.2) als

$$D(y, \omega) = 1 - e^{y\sqrt{i\frac{\omega}{\nu}}}.$$

Dabei ist y der Abstand des betrachteten Punktes der Cupula von der Oberfläche des Frosches, z.B. kann man für y die halbe Cupulalänge einsetzen. Die neue Übertragungsfunktion $H_{neu}(\omega)$ entsteht durch Erweiterung der bisherigen Übertragungsfunktion $H(\omega)$ durch $D(y, \omega)$:

$$H_{neu}(\omega) = D(y, \omega)H(\omega)$$

5.2.2 Mechanik der Cupula

In der Literatur über die Physik der Seitenlinienorgane wird eine Cupula näherungsweise als harmonischer Oszillator beschrieben, der angeregt wird durch die Geschwindigkeit der die Cupula umströmenden Wasserpartikel [21]. Die Differentialgleichung des harmonischen Oszillators für die Cupulaauslenkung z bei harmonischer Anregung lautet:

$$\ddot{z} + \gamma \dot{z} + \omega_0^2 z = \gamma v \cos(\omega t)$$

Dabei sind γ und ω_0 die Systemkonstanten, die anhand von Experimentdaten angepasst werden müssen und $v \cos(\omega t)$ ist eine harmonische Anregung der Amplitude v und beschreibt die Strömungsgeschwindigkeit. Nach dem Einschwingvorgang gilt für die Lösung im Frequenzbereich

$$Z(\omega) = \frac{\gamma}{\omega_0^2 - \omega^2 + i\gamma\omega} V(\omega).$$

$V(\omega)$ sei die Fouriertransformation der Anregung. Wieder kann die bisherige Übertragungsfunktion durch einen Faktor, der die Mechanik der Cupula beschreibt, ergänzt werden.

$$H_{neu}(\omega) = \frac{\gamma}{\omega_0^2 - \omega^2 + i\gamma\omega} H(\omega)$$

Für kleine Frequenzen der Erregung ($\omega \ll \omega_0$) kann die Übertragungsfunktion durch

$$H_{neu}(\omega) = \frac{\gamma}{\omega_0^2} H(\omega)$$

approximiert werden [21]. Der Einfluss der Mechanik der Cupula auf die Übertragungsfunktion ist im Bereich kleiner Frequenzen also näherungsweise eine frequenzunabhängige Skalierung.

5.3 Modellierung auf Basis des Spike Response Modells

Das diskutierte Modell lässt sich theoretisch in ein neuronales Modell, das die biologische Realität berücksichtigt, umsetzen. Grundlage dafür sei das Spike Response Modell [11], das das Eingangs-Ausgangs Verhalten eines Neurons beschreibt. Für das Potential eines Neurons, unter Vernachlässigung der Refraktärzeit, das ist die Erholungszeit des Neurons nach einem Aktionspotential, gilt

$$V(t) = \sum_k \sum_f J_k \varepsilon(t - t_k^f - \Delta_k).$$

Es wird hier über die Fasern k summiert, deren Spiket trains $\{t_k^f\}_{f=1,2,\dots}$ das betrachtete Neuron erregen. Es ist Δ_k die Verzögerungszeit der k -ten Faser, also die Zeit,

die zwischen der Erregung des Spikes am k -ten Rezeptor und der Rezeption dieses Aktionspotentials am betrachteten Neuron liegt. Das Gewicht J_k bezeichnet man als Synapsenstärke, $\varepsilon(t)$ als Responsekern. Die Gestalt des Responsekerns ist, wenn möglich mit experimenteller Verifikation, noch festzulegen.

Ziel ist es, aus dem linearen Modell Werte für die J_k und Δ_k zu gewinnen, so dass $V(t)$ das Potential eines eine bestimmte Richtung kodierenden Neurons beschreibt. Wie im linearen Modell werden dann Funktionen $V(t)$, die unterschiedliche Richtungen kodieren, berechnet und verglichen.

Als erste Erweiterung des linearen Modells müssen die Wellen, die an den Rezeptoren von den Cupulae gemessen werden, in eine neuronale Kodierung umgerechnet werden. Dieser Transfer ist nicht offensichtlich, und es bedarf noch genauerer Recherche und Überlegung bezüglich der Mechanismen und der zugrunde liegenden Wahrscheinlichkeiten.

Man betrachte nun nochmal die Rekonstruktion einer Erregung in der Matrix-Vektor Schreibweise.

$$\hat{\mathbf{x}} = \sum_k \mathbf{S}_k \mathbf{y}_k \quad (5.3)$$

Die Matrizen \mathbf{S}_k sind Bandmatrizen, auf den einzelnen Bändern stehen die zeitlichen Diskretisierungen der Funktionen $s_k(t)$ wie folgt:

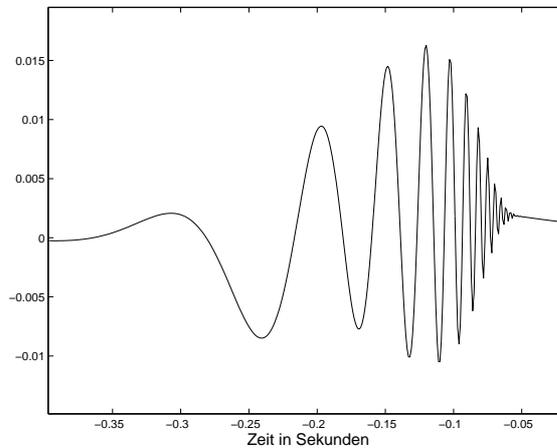
$$\mathbf{S}_k \mathbf{y}_k = \begin{pmatrix} s_k(0 \text{ ms}) & s_k(-1 \text{ ms}) & s_k(-2 \text{ ms}) & s_k(-3 \text{ ms}) & \dots \\ 0 & s_k(0 \text{ ms}) & s_k(-0.001 \text{ ms}) & s_k(-2 \text{ ms}) & \dots \\ 0 & 0 & s_k(0 \text{ ms}) & s_k(-1 \text{ ms}) & \dots \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_k(0 \text{ ms}) \\ y_k(1 \text{ ms}) \\ y_k(2 \text{ ms}) \\ \vdots \end{pmatrix}$$

wobei s_k in Abständen von 1 ms diskretisiert ist. Die Funktionen $s_k(t)$ hängen in erster Linie vom Abstand r und dem Rekonstruktionsparameter σ ab. Ein Beispiel einer solchen Funktion ist in Abbildung 5.2 dargestellt.

Durch numerische Versuche kann nun ermittelt werden, ob zur Rekonstruktion und Richtungsbestimmung ein Ausschnitt der Funktionen $s_k(t)$ genügt. Versucht wird, sich auf eine Anzahl von Maxima und Minima zu beschränken. Die Funktionen \hat{s}_k sind dann überall 0, außer an den Stellen der betragsgrößten Maxima und Minima. In der Bandmatrix \mathbf{S}_k bleiben nach dieser Transformation also nur wenige Bänder übrig. Reduziert man $s_k(t)$ für jedes k auf einen Punkt, d.h.

$$\hat{s}_k(t) = s_{k,max} \delta(t - t_{k,max}),$$

wobei $s_{k,max}$ der Wert $s_k(t_{k,max})$ des Maximums von s_k ist, und $t_{k,max} < 0$ der Zeitpunkt dieses Maximums, so ergibt sich bei Einsetzen der \hat{s}_k in Gleichung (5.3) für die Rekonstruktion $\hat{\mathbf{x}}$ zur Zeit t

Abbildung 5.2: Graph der Funktion $s_k(t)$.

$$\hat{x}(t) = \sum_k s_{k,max} y_k(t + |t_{k,max}|).$$

Man braucht also zur Rekonstruktion der Erregung zur Zeit t Information aus der Zukunft, zu den Zeiten $t + |t_{k,max}|$. In der Realität muss also zur Rekonstruktion abgewartet werden, bis die benötigte Information gesammelt ist. Ist $T > t_{k,max}$ ein derartiger Zeitpunkt, so gilt:

$$\hat{x}(t) = \sum_k s_{k,max} y_k(t + T - t_{k,max}^*),$$

mit $t_{k,max}^* = T - |t_{k,max}|$. Erst zum Zeitpunkt $t + T$ kann die Rekonstruktion der Zeit t berechnet werden. Analog ist der Fall der Berücksichtigung mehrerer Maxima und Minima $s_{k,j}$:

$$\hat{x}(t - T) = \sum_k \sum_j s_{k,j} y_k(t - t_{k,j}^*). \quad (5.4)$$

Die Potentialformel der Spike-Response-Modellierung eines Neurons, wobei nun jeder Rezeptor k durch mehrere Fasern j mit dem Neuron verbunden ist, lautet

$$V(t) = \sum_k \sum_j \sum_f J_{k,j} \varepsilon(t - t_k^f - \Delta_{k,j}).$$

In Analogie zu Formel (5.4) werden dann die Parameter $J_{k,j} = s_{k,j}$ und $\Delta_{k,j} = t_{k,j}^*$ gesetzt. In Abbildung 5.3 ist die Verschaltung graphisch dargestellt.

Die Berechnung der $V(t)$ für verschiedene Richtungen ist aus Effizienzgründen in C [23] programmiert und nur ansatzweise getestet. Parameter und Variationsfreiheiten

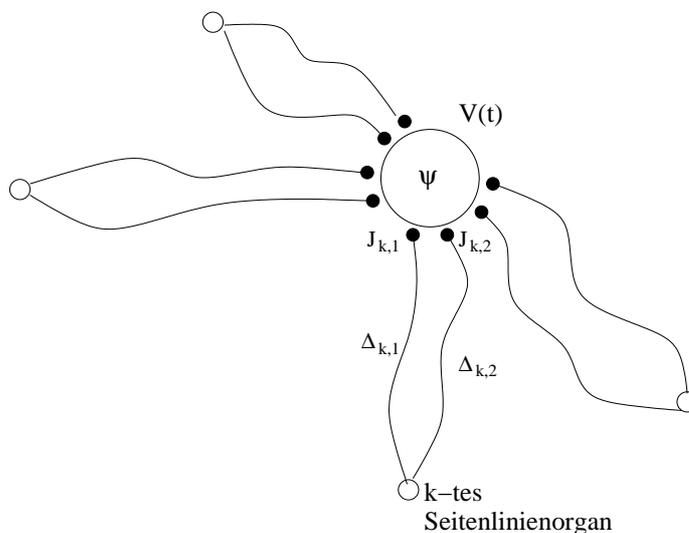


Abbildung 5.3: Skizze der Verschaltung eines die Richtung ψ kodierenden Neurons.

dieses Algorithmus sind die Parameter des linearen Modells, wie der Rekonstruktionsparameter σ , die Geometrie und Anzahl der Seitenlinienorgane und die Wahl der Übertragungsfunktion. Neu hinzugekommen ist die Art der Erzeugung der Spikes, der verwendete Responsekern ε und die Anzahl der Minima und Maxima, die der Anzahl der Fasern zwischen Rezeptor und kodierendem Neuron entsprechen.

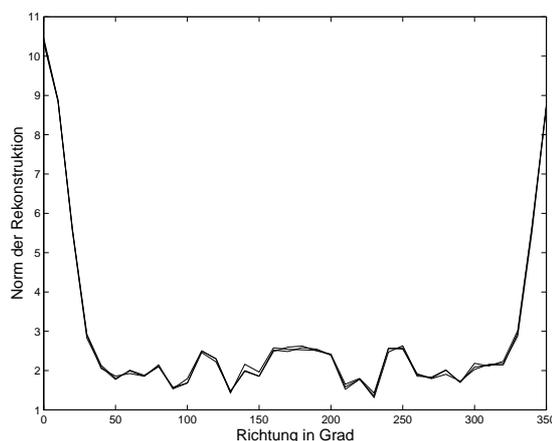


Abbildung 5.4: Mit dem Spike-Response Modell berechnete Karten. Karten bei einer Anregung aus der Richtung 0 Grad. Parameter siehe Text.

In Abbildung 5.4 ist eine numerisch berechnete Karte dargestellt. Die Beschreibung der Geometrie ist analog zu Abschnitt 4.2, jedes richtungskodierende Neuron ist hier nur durch zwei Fasern (Maximum und Minimum von $s_k(t)$) mit jedem Rezeptor

verbunden. Der Rekonstruktionsparameter ist $\sigma = 5$. Aus der kontinuierlichen Welle wird jede Millisekunde ein Spike mit maximaler Wahrscheinlichkeit $1/4$ erzeugt. Die Wahrscheinlichkeit hängt linear von der Wellenauslenkung am Rezeptor zu diesem Zeitpunkt ab.

$$P(\text{Spike zur Zeit } t) = 0.25 \frac{y(t)}{y_{max}}$$

Das ist eine erstbeste Näherung des tatsächlichen Spikegenerierungsmechanismus. Der Responsekern ist als

$$\varepsilon(t) = te^{-\frac{t}{\tau}}$$

mit $\tau = 10$ ms gewählt.

Verbesserungen der Richtungsbestimmungen sind durch Hinzunahme weiterer Fasern, also Maxima und Minima der Funktionen $s_k(t)$, zu erreichen. Der Rekonstruktionsparameter σ kann dann kleiner gewählt werden. Variation von τ hat wenig Einfluss auf das quantitative Ergebnis, τ ist aber eine wichtige biologische Konstante. Nach Verbesserung des Spikegenerierungsmechanismus kann eventuell die Wellenkodierung in zwei Afferenzen, positive und negative Geschwindigkeiten, miteinbezogen werden. Eine zentrale Frage ist die biologische Realisierbarkeit der Verzögerungszeiten. Experimentell ist zu ermitteln, welche maximalen Verzögerungszeiten möglich sind. Das Modell ist dann so zu parametrisieren und zu modifizieren, dass die Verzögerungszeiten im Modell realistisch sind. Dafür ist vielleicht auch eine Zerlegung in Teilsysteme und separate neuronale Verarbeitung sinnvoll, wie sie experimentell vermutet wird [38].

Danksagung

Diese Diplomarbeit ist als interdisziplinäre Arbeit mit dem Lehrstuhl Theoretische Biophysik entstanden. Deswegen möchte ich in erster Linie Professor van Hemmen und Professor Scheurle für diese Möglichkeit und für ihre Anregungen und ihre Hilfe danken.

Desweiteren danke ich Professor Elepfandt für den einmonatigen Einblick in die experimentelle Komponente des Themas, für das Heraussuchen von Literatur, und vorallem für die Betreuung bei ihm am Institut.

Besonders danke ich Moritz Fransch für seine Hilfe von der Einarbeitung, über die täglichen Diskussionen, bis zum Korrekturlesen.

Mein weiterer Dank gilt Christian, Joachim, Oliver und nochmal Moritz für die Lösung von Rechnerproblemen, Tischtennis und Unterhaltung.

Nicht zu vergessen vielen Dank meinen Eltern, die mich das ganze Studium hindurch unterstützt haben.

Literaturverzeichnis

- [1] Altman J.S., Dawes E.A. (1983). A Cobalt Study of Medullary Sensory Projections From Lateral Line Nerves, Associated Cutaneous Nerves, and the VIIIth Nerve in Adult *Xenopus*. *The Journal of Comparative Neurology* 213. S.310-326.
- [2] Bleckmann H. (1985). Perception of Water Surface Waves: How Surface Waves Are Used for Prey Identification, Prey Localization, and Intraspecific Communication. In: Ottoson O. (Ed.) *Progress in Sensory Physiology* 5. Springer. New York. S.147-166.
- [3] Bleckmann H. (1988). Prey Identification and Prey Localization in Surface-feeding Fish and Fishing Spiders. In: Atema J., Fay R.R., Popper A.N., Tavolga W.N. (Ed.) *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Springer. New York. S.619-641.
- [4] Bleckmann H. (1994). Reception of Hydrodynamic Stimuli in Aquatic and Semiaquatic Animals. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- [5] Chorin A.J., Marsden J.E. (1993). *A Mathematical Introduction to Fluid Mechanics*. Springer. New York.
- [6] Claas B., Münz H., Görner P. (1993). Reaction to surface waves by *Xenopus laevis* Daudin. Are sensory systems other than the lateral line involved?. *J Comp Physiol* 172. S.759-765.
- [7] Claas B., Münz H. (1996). Analysis of surface wave direction by the lateral line system of *Xenopus*: Source localization before and after inactivation of different parts of the lateral line. *J Comp Physiol A* 178. S.253-268.
- [8] Coombs S., Montgomery J.C. (1998). The Enigmatic Lateral Line System. In: Fay R., Popper A.N. (Ed.) *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*. Springer. New York. S.319-362.
- [9] Davis, J.L. (2000). *Mathematics of Wave Propagation*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

- [10] Denton E.J., Gray J.A.B. (1989). Some Observations on the Forces Acting on Neuromasts in Fish Lateral Line Canals. In: Coombs S., Görner P., Münz H. (Ed.) *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer. New York. S.229-246.
- [11] Domany E., van Hemmen J.L., Schulten K. (1994). *Models of Neural Networks II*. Springer. New York.
- [12] Elepfandt A. (1982). Accuracy of Taxis Response to Water Waves in the Clawed Toad (*Xenopus laevis* Daudin) with Intact or with Lesioned Lateral Line System. *J Comp Physiol* 148. S.535-545.
- [13] Elepfandt A. (1987). Lateral-line responses to water surface waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J Comp Physiol* 160. S.667-682.
- [14] Elepfandt A. (1989). Wave Analysis by Amphibians. In: Coombs S., Görner P., Münz H. (Ed.) *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer. New York. S.527-541.
- [15] Görner P. (1963). Untersuchungen zur Morphologie und Elektrophysiologie des Seitenlinienorgans vom Krallenfrosch. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 47. S.316-338.
- [16] Görner P., Moller P., Weber W. (1983). Lateral-line Input and Stimulus Localization in the African Clawed Toad *Xenopus* Sp. *J Exp Biol* 108. S.315-328.
- [17] Görner P., Mohr C. (1989). Stimulus Localization in *Xenopus*: Role of Directional Sensitivity of Lateral Line Stitches. In: Coombs S., Görner P., Münz H. (Ed.) *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer. New York. S.543-560.
- [18] Harris G.G., Milne D.C. (1966). Input-Output Characteristics of the Lateral-Line Sense Organs of *Xenopus laevis*. *J Acoust Soc Am* 40. S.32-42.
- [19] Harris G.G., Flock A. (1967). Spontaneous and Evoked Activity from the *Xenopus laevis* Lateral Line. In: Cahn C. (Ed.) *Lateral Line Detectors*. Indiana University Press, Bloomington. S.135-161.
- [20] Heuser, H. (1989). *Gewöhnliche Differentialgleichungen*. Teubner. Stuttgart.
- [21] Kalmijn Ad. J. (1988). Hydrodynamic and Acoustic Field Detection. In: Atema J., Fay R.R., Popper A.N., Tavolga W.N. (Ed.) *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Springer. S.83-130.
- [22] Kalmijn Ad. J. (1989). Functional Evolution of Lateral Line and Inner Ear Sensory Systems. In: Coombs S., Görner P., Münz H. (Ed.) *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer. New York. S.187-215.

- [23] Kernighan B.W., Ritchie D.M. (1990). Programmieren in C. 2. Ausgabe. Prentice-Hall. London.
- [24] Kopka, H. (1996). Latex. Einführung Band 1. 2. Auflage. Addison-Wesley. Bonn.
- [25] Lighthill, J. (1980). Waves in Fluids. Cambridge University Press. Cambridge.
- [26] Lowe R., Russel I.J. (1982). The central projections of lateral line and cutaneous sensory fibres (VII and X) in *Xenopus laevis*. Proc R Soc Lond 216. S.279-297.
- [27] Maple V Release 4. Version 4.00h. (1997). Waterloo Maple Inc.
- [28] MATLAB. Version 5.3.1.29215a. (1999). The MathWorks, Inc.
- [29] Oed K. (1995). Afferente Kodierung von Wellenparametern im Seitenliniensystem des Krallenfrosches *Xenopus laevis*. Dissertation. Konstanz.
- [30] Rade L., Westergren B. (1996). Springers Mathematische Formeln. Springer. Berlin.
- [31] Russel I.J. (1976). Amphibian Lateral Line Receptors. In: Llinas R., Precht W. (Ed.) Frog Neurobiology. A Handbook. Springer. Berlin. S.513-550.
- [32] Segel L.A. (1977). Mathematics applied to Continuum Mechanics. Macmillan Publishing Co. New York.
- [33] Sommerfeld, A. (1978) Vorlesungen über Theoretische Physik. Band 2. Mechanik der deformierbaren Medien. Verlag Harri Deutsch. Thun.
- [34] Stoker, J.J. (1992). Water waves. John Wiley and Sons. New York.
- [35] Strelhoff D., Sokolich W.G. (1988). Stimulation of Lateral Line Sensory Organs. In: Atema J., Fay R.R., Popper A.N., Tavolga W.N. (Ed.) Sensory Biology of Aquatic Animals. Springer. New York. S.481-503.
- [36] Thompson R.F. (1985). The Brain. W.H. Freeman and Company. New York.
- [37] Unbehauen R. (1990). Systemtheorie. Oldenburg. München.
- [38] Will U., Luhede G., Görner P. (1985). The area octavo-lateralis in *Xenopus laevis*, I. The primary afferent projections. Cell Tissue Res 239. S.147-161.
- [39] Will U., Luhede G., Görner P. (1985). The area octavo-lateralis in *Xenopus laevis*, II. Second order projections and cytoarchitecture. Cell Tissue Res 239. S.163-175.
- [40] Will U. (1989). Central Mechanosensory Lateral Line in Amphibians. In: Coombs S., Görner P., Münz H. (Ed.) The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution. Springer. New York. S.365-386.

- [41] Zeidler E., Bronstejn I.N., Grosche G. (1996). Teubner-Taschenbuch der Mathematik. Teubner. Leipzig.
- [42] Zittlau K.E., Claas B., Münz H. (1986). Directional sensitivity of lateral line units in the clawed toad *Xenopus laevis* Daudin. *J comp Physiol A*. S.469-477.
- [43] Zittlau K.E., Claas B., Münz H. (1988). Horseradish Peroxidase Study of Tectal Afferents in *Xenopus laevis* with Special Emphasis on Their Relationship to the Lateral-Line System. *Brain Behaviour Evolution* 32. S.208-219.