

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Kateřina Juhaňáková**

Chování a elektrická aktivita druhu *Gnathonemus petersii*  
Behaviour and electric activity of the *Gnathonemus petersii* species

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Veronika Langová  
Konzultant: Mgr. Zuzana Musilová Ph.D.

Praha, 2020



**Poděkování:**

Ráda bych poděkovala své školitelce Mgr. Veronice Langové za vstřícnost, trpělivost a cenné rady při psaní této bakalářské práce. Poděkování patří také mé konzultantce Mgr. Zuzaně Musilové, Ph.D. a panu prof. MUDr. Jiřímu Horáčkovi, Ph.D., FCMA za věcné připomínky k rukopisu mé práce. Velké díky patří také mé rodině za veškerou podporu a trpělivost během mého studia.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 8. 6. 2020

Kateřina Juhaňáková

**Abstrakt:**

*Gnathonemus petersii* (rypoun Petersův) je pozoruhodným zástupcem kostnatých ryb z čeledi Mormyridae. Jeho zajímavost spočívá nejen v jeho bizarním vzhledu, ale především v jeho biologii. Patří totiž mezi tzv. slabě elektrické ryby. Tyto ryby se vyznačují schopností vysílat a analyzovat elektrické pulzy tzv. EOD (electric organ discharges). Tyto pulzy jsou vysílány elektrickým orgánem v ocasní části a přijímány funkčně a anatomicky odlišnými elektroreceptivními orgány. Funkcemi EOD jsou pasivní a aktivní elektrolokace, při kterých je jedinec schopen získávat informace z okolního prostředí. Pasivní elektrolokací živočich vnímá elektrická pole blízkých objektů a živočichů. Slouží tak pro orientaci v prostředí a při hledání potravy. Na aktivní elektrolokaci se podílí samotný jedinec vysíláním pulsů, který touto schopností analyzuje prostředí. Umí rozpoznávat objekty v parametrech velikosti, tvaru a materiálu. EOD, jeho intervaly a sekvence těchto intervalů se uplatňují v elektrokomunikaci, kterou je jedinec schopen předávat informace o svém pohlaví, hierarchii, chování a prostředí. V sociální komunikaci se uplatňuje také široký repertoár zvukových projevů, mechanické, čichové a vizuální podněty. Tato práce poskytuje přehled informací o tomto druhu, jeho elektrické aktivitě a chování v různých situacích. Na závěr nastiňuji potenciál *G. petersii* jakožto modelového organismu v neurobiologických a neuroetologických vědách.

**Klíčová slova:** *Gnathonemus petersii*, elektrická aktivita, elektrolokace, elektroreceptivní orgány, elektrický obraz, EOD

**Abstract:**

Peter's elephantnose fish (*Gnathonemus petersii*) is a remarkable fish of the Mormyridae family. It is set apart by its bizarre appearance and, most of all, its biology. It is one of the weakly electric fish, which are characterised by emitting electric organ discharges (EOD) placed in their caudal peduncle. They receive and analyze EOD by other electroreceptive organs differing in function and anatomy. EOD provides active and passive electrolocation to the fish as it senses electric fields of nearby objects and animals. During active electrolocation mormyrids emit and simultaneously perceive electric signals, which enables them to analyse nearby objects. They are able to recognize an object's size, shape and material. EOD, intervals between discharges and sequences of intervals are essential in communication. Combined, they are able to transmit information about sex, hierarchy, behavioral status and environment. Other important parts of social communication are vision, olfactory, mechanosensory and auditory systems. This thesis provides an overview of existing knowledge of this species, its electric activity and behaviour. The potential of *Gnathonemus petersii* as a model organism in neurobiological and neuroethological studies is discussed.

**Key words:** *Gnathonemus petersii*, electric activity, electrolocation, electroreceptive organs, electric image, EOD

### **Seznam zkratek**

**EOD** – elektrické signály (electric organ discharges)

**ELL** – elektrosenzorický boční lalok (electrosensoryic lateral line lobe)

**G. petersii** – *Gnathonemus petersii*

**IPI** – intervaly mezi signály (inter-pulse intervals)

**SPI** – sekvence intervalů mezi signály (sequence of pulse intervals)

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Popis druhu.....	2
2.1 Stavba těla .....	2
2.2 Senzorický systém .....	3
2.2.1 Elektorecepce .....	3
2.2.1.1 Elektrický orgán .....	3
2.2.1.2 Elektoreceptivní orgány .....	4
2.2.1.2.1 Ampulární orgán.....	5
2.2.1.2.3 Mormyromast.....	5
2.2.2 Ostatní smysly.....	7
3. Chování a elektrická aktivita .....	8
3.1 Orientace v prostoru.....	9
3.1.1 Význam elektorecepce v prostorové orientaci .....	9
3.1.2 Orientace v novém a známém prostředí .....	11
3.1.3 Vyhledávání potravy .....	13
3.2 Komunikace.....	14
3.2.1 Význam elektorecepce v komunikaci.....	15
3.2.2 Agonistické chování.....	16
3.2.3 Páření.....	18
4. <i>G. petersii</i> jako modelový organismus neurobiologických studií.....	20
5. Závěr.....	22
6. Reference.....	23

# 1. Úvod

Druh *Gnathonemus petersii* (*G. petersii*) česky rypoun Petersův je zástupcem slabě elektrických ryb čeledi Mormyridae. Přírodním habitatem druhu jsou kalné řeky Afriky, nejhojněji se vyskytuje na území mezi státy Demokratická republika Kongo a Niger (Sterba, 1987).

Během dne se jedinci ukrývají v dutých kusech dřeva nebo ve vegetaci, vyšší aktivitu vykazují v noci, kdy dochází ke hledání potravy. Tu vyhledávají na dně a sestává především z predace larev čeledi *Chironomidae* (Corbet, 2009; Nwani *et al.*, 2011). Noční život v kalných vodách poskytuje omezené světelné podmínky pro vyhledávání potravy, orientaci v prostoru či komunikaci zrakem. Zrak tedy není jediným smyslem, na kterou druh se *G. petersii* jakožto noční predátor při shánění potravy a ostatních aktivitách spoléhá. Využita je také elektrorecepce, čich, chuť a jiné smysly (von der Emde and Bleckmann, 1998).

Elektrorecepce je zajišťována specializovanými elektroreceptivními orgány, které přijímají jak cizí, tak vlastní elektrické signály [*electric organ discharges* (EOD)] v procesech aktivní a pasivní elektrolokace a elektrokomunikace (von der Emde and Schwarz, 2002).

Na základě chování se u ryb druhu *G. petersii* předpokládá vysoká inteligence. Mezi její projevy patří hierarchie, komunikace mezi jedinci, ale také jejich schopnost se prostorově učit a rozpoznávat objekty.

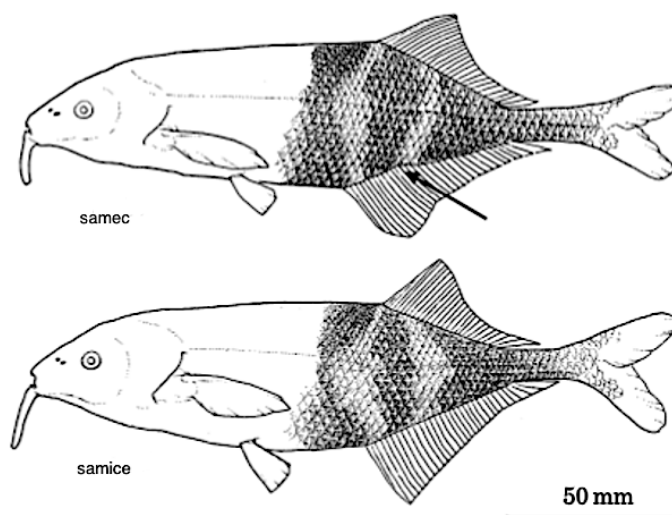


## 2. Popis druhu

### 2.1 Stavba těla

V přirozených podmínkách *G. petersii* dorůstá velikosti až 30 cm, v zajetí výrazně méně. Tělo má laterálně zploštělé. Délka těla u rypounovitých slouží jako spolehlivý indikátor stáří a reprodukční dospělosti a pravděpodobně souvisí i se schopností bojovat s ostatními jedinci. Jako reprodukčně dospělá ryba je u rypounů považována ta, která dorostla 160–180 mm (Pezzanite and Moller, 1998).

V období rozmnožování vykazují rypouni sezónní sexuální dimorfismus ve vnější morfologii. V důsledku maskulinizace dochází k rozšíření paprsků řitní ploutve a odsazení posteriorní ventrální stěny těla (Obr.1). Samci na rozdíl od samic mají rozšířené paprsky řitní ploutve a odsazení posteriorní ventrální stěny těla (Pezzanite and Moller, 1998). Samice sice mohou vykazovat mírné odsazení, které může také zcela chybět, avšak rozšíření paprsků u nich nenalzáme. Popsané projevy maskulinizace se začínají objevovat jako důsledek zvýšené produkce a sekrece androgenů na základě kombinace mnoha vnitřních faktorů v době, kdy ryba dorůstá do 120 mm. V tuto dobu pravděpodobně nastupuje reprodukční dospívání. Po podání androgenů samicím a juvenilním samcům též vykazují toto odsazení (Landsman and Moller, 1988; Landsman *et al.*, 1990). Tvar a morfologie těla se uplatňuje při rozmnožování (viz kapitola 3.2.3 Páření) (Greisman and Moller, 2005).



**Obr. 1** – Externí sexuální dimorfismus; u samce odsazení posteriorní tělní stěny (→) a oblá řitní ploutev, zdroj: Greisman and Moller, 2005

Významným společným rysem ryb druhu *G. petersii* je velikost mozku. Zvětšení mozku, konkrétně mozečku, se objevuje u všech elektrických ryb. U čeledi Mormyridae je toto zvětšení nejpatrnější (Nieuwenhuys and Nicholson, 1967). Mají vysoký stupeň encefalizace, srovnatelný k tomu, který nalézáme u primátů (Sukhum; 2018, Paulin, 1993). Velikost je dána zejména částí mozečku zvanou valvula. Při rozvinutí měří valvula asi 1 metr, což je úměrné délce rozvinutí celého mozečku u člověka (\*Paulin,1993). Mimo valvuly je zvětšená i další část mozečku – elektrosenzorický boční lalok [*electrosensoryic lateral line lobe* (ELL)]. ELL společně s valvulou a zadním lalokem mozečku spolupracují při elektrolokaci. Funkcí ELL je filtrování přijímaných signálů pomocí elektrosenzorických orgánů na cestě do středního mozku. U ostatních živočichů se mozeček uplatňuje v koordinaci a kontrole pohybů, u rypounů se díky senzoričným drahám uplatňuje také při sledování pohybů cílů (Paulin, 1993).

## **2.2 Senzorický systém**

### **2.2.1 Elektrorecepce**

Charakteristickým rysem pro tento druh rypouna je prodloužená brada nazývaná Schnauzenorgan (z němčiny die Schnauze – čenich), která na první pohled připomíná dlouhý nos (odtud odvozeno i anglické pojmenování Peter's elephantnose fish). Vzhledem k vysokému počtu elektrosenzorických orgánů je Schnauzenorgan důležitým orgánem elektrorecepce (Amey-Özel *et al.*, 2015). Slouží zejména k prohledávání terénu a vyhledávání potravy.

#### **2.2.1.1 Elektrický orgán**

Elektrický orgán je válcovitá struktura v ocasním násadci, která slouží k produkci EOD (Lissmann, 1958). Je složen z buněk zvaných elektrocyty odvozených od svalové tkáně. Jsou to krátké cylindrické buňky v počtu 100-200, které jsou na sebe poskládány ve čtyřech sloupcích vystlaných pojivovou tkání, nervy a cévami. Generují akční potenciál a díky uspořádání v sériích se jejich napětí sčítá a je tak dostatečně silné, aby vytvořilo silové pole okolo živočicha (Kramer, 1990; Dunlap *et al.*, 2017).

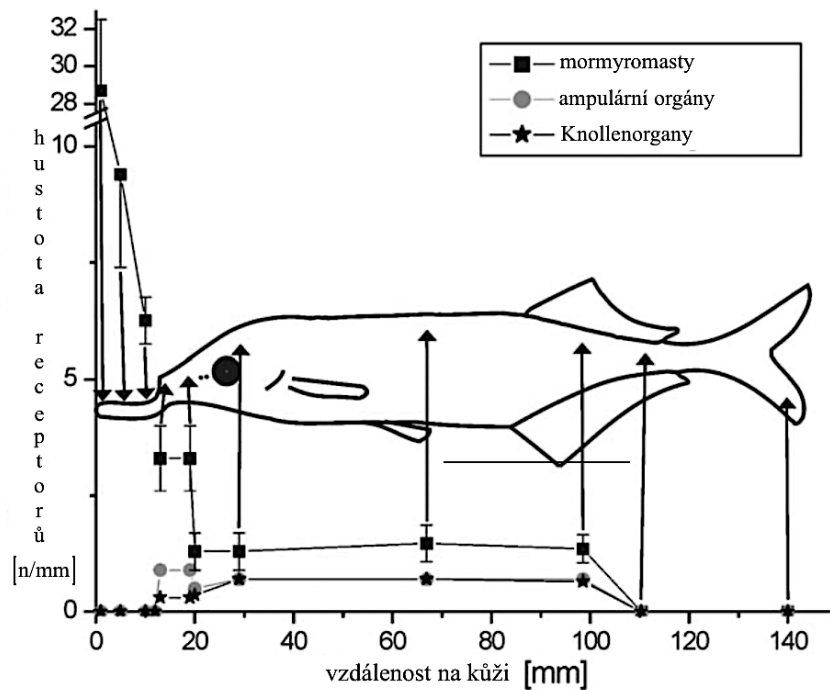
Elektrické pole vysílané v rámci každého EOD je na základě vzdálenosti od jedince možno rozdělit na vzdálené elektrické pole a blízké elektrické pole (Nelson, 2005). Jako blízké pole je definováno pole, které dosahuje do vzdálenosti, která je menší než délka jedince. Vzdálené je ve vzdálenosti větší, než je tato délka. Amplituda pole klesá se zvyšující

se vzdáleností, a proto je aktivní elektrolokace obecně omezena na rozmezí jedné délky zvířete (Schwarz and von der Emde, 2001). Ve vzdáleném poli magnituda elektrického pole klesá exponenciálně, a to  $r^{-3}$ , kdy  $r$  je magnituda. V blízkém poli nelze toto klesání přesně popsat zákonem s konstantním exponentem, obecně je však pomalejší (Nelson, 2005).

Doba trvání EOD je zhruba 400  $\mu$ s, v klidu je jich generováno 3-8 za sekundu (\*Engelmann *et al.*, 2009). Orgán je inervován míšními nervy (Bennett, 1971).

### 2.2.1.2 Elektroreceptivní orgány

Elektroreceptivní orgány čeledi Mormyridae rozlišujeme podle morfologie na ampulární a tuberózní, tuberózní se dále dělí na knollenorgany a mormyromasty. Množství a rozložení těchto elektroreceptorů v epidermis se od sebe značně liší (Obr.2). Harder (1968a) napočítal na těle ryby z této čeledi 2296 mormyromastů, 986 knollenorganů a 911 ampulárních orgánů.



**Obr. 2** – Hustota tří typů elektroreceptivních orgánů v závislosti na umístění na těle *G. petersii*, zdroj: von der Emde and Schwarz, 2002

### 2.2.1.2.1 Ampulární orgán

Ampulární orgány (Obr.3c) vnímají okolní elektrická pole o nízké frekvenci a slouží tak pro pasivní elektrolokaci (Bodznick and Montgomery, 2005). Ve vyšší koncentraci se nacházejí na hlavě, zejména v nosní části. Naopak na Schnauzenorganu ampulární orgány nalezeny nebyly (von der Emde and Schwarz, 2002).

Ampula leží poměrně hluboko v epidermis. Tvoří kanál, který je vyplněn materiálem podobným želé a ústí až na povrch epidermis. Délka kanálu je 150  $\mu\text{m}$  nebo méně a průměr 20  $\mu\text{m}$ . Stěnu obklopují zploštělé buňky, které pravděpodobně dávají epidermis velkou odolnost.

Smyslové buňky mají tvar vejce nebo hrušky, centrálně uložené jádro (Obr.4c). Nachází se na bázi ampule v počtu 3–8 a jsou odděleny velkým množstvím podpůrných buněk. Samotné smyslové buňky zasahují do lumen jen apikálním vrcholem, který je pokryt microvilli. Jedno aferentní nervové vlákno se dělí tak, aby se dotýkalo všech smyslových buněk ampulárního orgánu (Kramer, 1990; Jørgensen, 2005).

### 2.2.1.2.2 Knollenorgan

Knolleorgan elektroreceptory (Obr.3a) jsou rozptýleny po celém těle, reagují na vysoké frekvence EOD jiných jedinců a zajišťují komunikaci mezi jednotlivými rybami stejného druhu (Xu-Friedman and Hopkins, 1999).

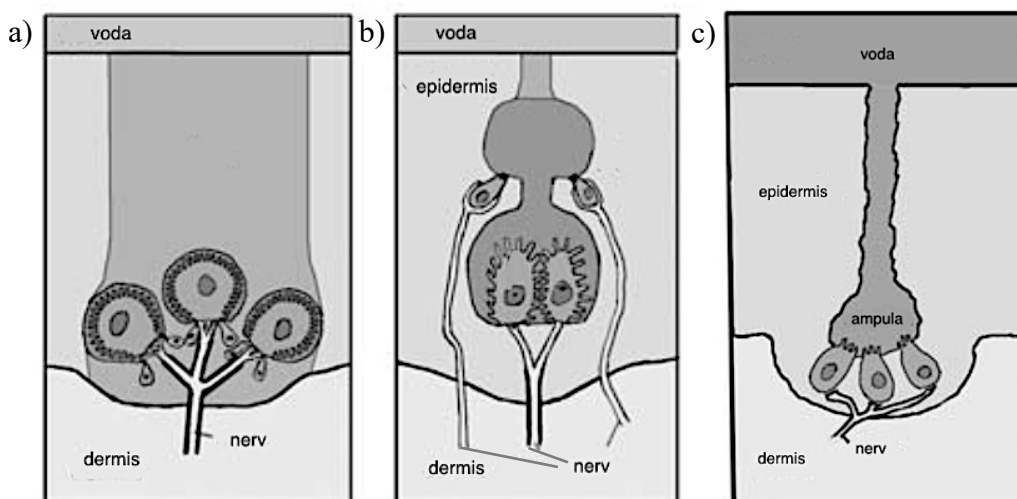
Tento orgán je složen ze 3–4 jednotek, přičemž každá z nich obsahuje smyslovou buňku připojenou na pevné vrstvě tvořené podpůrnými buňkami. Ta leží v epidermis ve smyslové komoře, jejíž stěnu tvoří zploštělé epidermální buňky. Vnitřní povrch komory je nerovnoměrně pokryt microvilli. Smyslová buňka zaujímá většinu prostoru komory, má apikálně nebo centrálně uložené jádro (Obr. 4a). Inervaci orgánu zajišťuje jedno aferentní nervové vlákno, které se dělí na několik dalších vláken pro připojení na jednotlivé smyslové buňky (Derbin and Szabo, 1968; Jørgensen, 2005).

### 2.2.1.2.3 Mormyromast

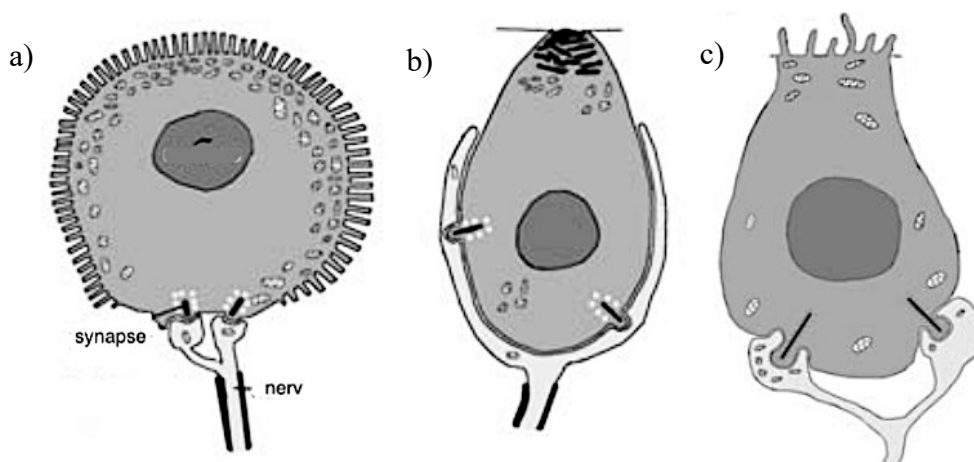
Mormyromasty (Obr.3b) jsou nejpočetnější typ elektroreceptorů, přijímají vlastní EOD a slouží k aktivní elektrolokaci. Hustotu receptorů v závislosti na umístění na těle ryby popsal Hollmann *et al.* (2008). Ti zjistili, že největší hustota mormyromastů oproti celému tělu je na špičce Schnauzenorganu. Na špičce Schnauzenorganu je hustota 28,7 orgánů/ $\text{mm}^2$ , na nosní části hlavy 3,3 orgánů/ $\text{mm}^2$ , na ventrální a dorzální straně těla 1,3 orgánů/ $\text{mm}^2$

(Harder, 1968b). Zajímavý je i fakt, že morfologie mormyromastů na Schnauzenorganu se liší od mormyromastů vyskytujících se na jiných částech těla.

Jsou tvořeny dvěma typy buněk, které se liší morfologií a inervací (Bell *et al.*, 1989). První typ se nachází ve vnější senzické komoře, kde na bázi tvoří kruh okolo kanálu (Obr. 4b). Tento typ buněk je zajímavý tím, že neobsahuje microvilli, které se běžně u tuberózních orgánů vyskytují. Buňky jsou inervovány dvěma aferentními nervovými vlákny. Druhý typ buněk tvoří shluk na dně vnitřní senzické komory a je inervován jen jedním aferentním vláknem. Zde už ale microvilli nacházíme. Obě komory jsou spojeny malým kanálem.



**Obr. 3** – a) knollenorgan, b) mormyromast, c) ampulární orgán, zdroj: Jørgensen, 2005, upraveno



**Obr. 4** – Senzorická buňka a) knollenorganu, b) mormyromastu, c) ampulárního orgánu, zdroj: Jørgensen, 2005, upraveno

K elektroreceptivním orgánům se vztahuje i hypotéza z roku 2001–2002 o výskytu dvou elektrických foveí u *G. petersii* (von der Emde and Schwarz, 2001, 2002). Fovea je primárně malá prohlubeň v sítnici oka, kde je zvýšená hustota čípků. Termín fovea se sémanticky přenesl a odkazuje na místo, kde je vysoká hustota receptorů na senzoričném epitheliu, které slouží pro detailnější detekci stimulů z okolí. Do tohoto pojetí tedy zapadá i použití termínu „akustická fovea“ u netopýrů sloužící k echolokaci ve vnitřním uchu (Schuller and Pollak, 1979), ale také například „mechanosenzoričká fovea“ u krtka hvězdonosého (Sachdev and Catania, 2002). K myšlence, že se u *G. petersii* jedná o „elektrickou foveu“, navedla mimo jiné i skutečnost, že u holubů se v očích vyskytují dvě plochy – jedna specializovaná na krátké vzdálenosti a druhá na dlouhé, což u *G. petersii* zastupuje nosní region jako systém na dlouhé vzdálenosti pro detekci objektů a Schnauzenorgan jako systém na krátké vzdálenosti (von der Emde, 2006). Hypotéza o „elektrické fovee“ tedy byla potvrzena (Bacelo *et al.*, 2008; Hollmann *et al.*, 2008; von der Emde *et al.*, 2008).

### 2.2.2 Ostatní smysly

zrak druhu *G. petersii* je uzpůsoben omezeným světelným podmínkám v přirozeném habitatu. Vyskytuje se u nich specializovaná sítnice (tzv. *grouped retina*), která je specifická seskupením fotoreceptorů do svazků (McEwan, 1938). Při provedení horizontálního řezu sítnicí tvoří tyto svazky seskupené z protáhlých čípků a tyčinek pravidelný hexagonální vzor (Locket, 1970). Svazky jsou od sebe odděleny pigmentovými buňkami, které obsahují světlo odrážející krystaly, a tak tvoří *tapetum lucidum*. Od sítnice jiných živočichů se tato specializovaná sítnice liší právě lokalizací *tapetum lucidum*. To se nachází mezi svazky (na rozdíl např. od kočky, jejíž *tapetum lucidum* se nachází až za světločivnými buňkami) (Landsberger *et al.*, 2008). V závislosti na světle či tmě jsou fotoreceptory u *G. petersii* schopny měnit svou organizaci. V tmavém prostředí se vnitřní segmenty svazků vzájemně přitáhnou, a tak změní svůj typický tvar. Změna organizace současně s postavením *tapetum lucidum* zvyšuje svou citlivost na světlo v prostředí s nízkou intenzitou světla (např. zakalená voda, stmívání, svítání). V dorzální části sítnice se nachází zvýšená hustota fotoreceptorů, a tak existuje předpoklad, že nejvyšší rozlišení oka u rypouna je směřováno směrem dolů, což by souhlasilo s jeho způsobem hledání kořisti na dně. (Landsberger *et al.*, 2008). Studie Pusch *et al.* (2013) a Kreysing *et al.* (2012) tvrdí, že celkové uspořádání fotoreceptorů ve svazky se uplatňuje v rozpoznání velkých a rychle se pohybujících objektů, např. predátorů.

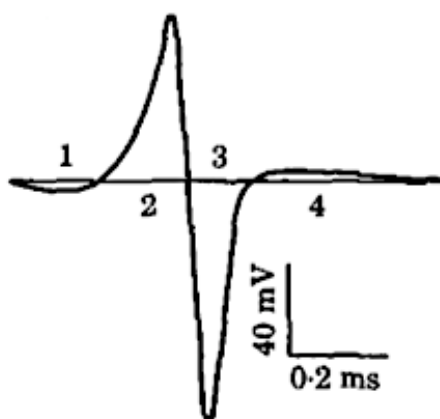
Pro jejich dobře vyvinutý sluch se řadí mezi tzv. *hearing specialists* (McCormick and Popper, 1984). „*Hearing specialists*“ (např. *Carassius auratus*; Ladich and Popper, 2004) se vyznačují schopností zaznamenat zvuky vyšší než 1000 Hz. Samotný *G. petersii* je schopen detekovat zvuky do cca 2500 Hz. Dolní hranice rozpoznání zvuku dosahuje k 10 Hz, které už řadíme mezi infrazvuky (Karlsen, 2016). Vnitřní ucho je specializováno jak anatomicky, tak i nervovým připojením. K potvrzení hypotézy o rypounech jako „*hearing specialists*“ přispělo studium významně diferencované mozkové oblasti u rypounovitých–*pallia* (Prechtel *et al.*, 1998).

*Pallium* reaguje na smyslové vstupy z od sebe velmi dobře oddělených oblastí. Nachází se zde oblast pro zrak, slabé elektrické pole, pohyb vody a sluch. Oblast pro sluch je nejvíce vyvinutá svou velikostí a schopností reagovat. V porovnání se zbylými třemi oblastmi mají odezvy právě z této oblasti nejvyšší napětí, nejkratší zpoždění a nejdelší dobu trvání (Prechtel *et al.*, 1998). Tyto výsledky podpořily hypotézu, že rypouni jsou „*hearing specialists*“ (McCormick and Popper, 1984).

### 3. Chování a elektrická aktivita

Pozorování chování a elektrické aktivity čeledi Mormyridae v přirozeném prostředí sice byla realizována (Moller *et al.*, 1979), ale hlavním zdrojem informací o *G. petersii* v této oblasti jsou doposud studie provedené v rámci chovu, resp. laboratorních podmínek (např. Schuster and Amtsfeld, 2002). V minulosti bylo jednou z překážek ve sledování elektrické aktivity zejména nemožnost oddělení či rozeznání EOD dvou jedinců. Tato překážka byla ale s rozvojem techniky překonána a nyní již přibývá studií na toto téma (např. Gebhardt *et al.*, 2012).

Elektrická aktivita je zajišťována elektrickým orgánem a prostřednictvím již zmiňovanými EOD (Obr.5). Čeď Mormyridae vysílá krátké jednotlivé pulsy s variabilními intervaly [*inter-pulse intervals* (IPI)].



*Obr. 5 – EOD G. petersii s rozdělením fází, zdroj: Landsman, 1993*

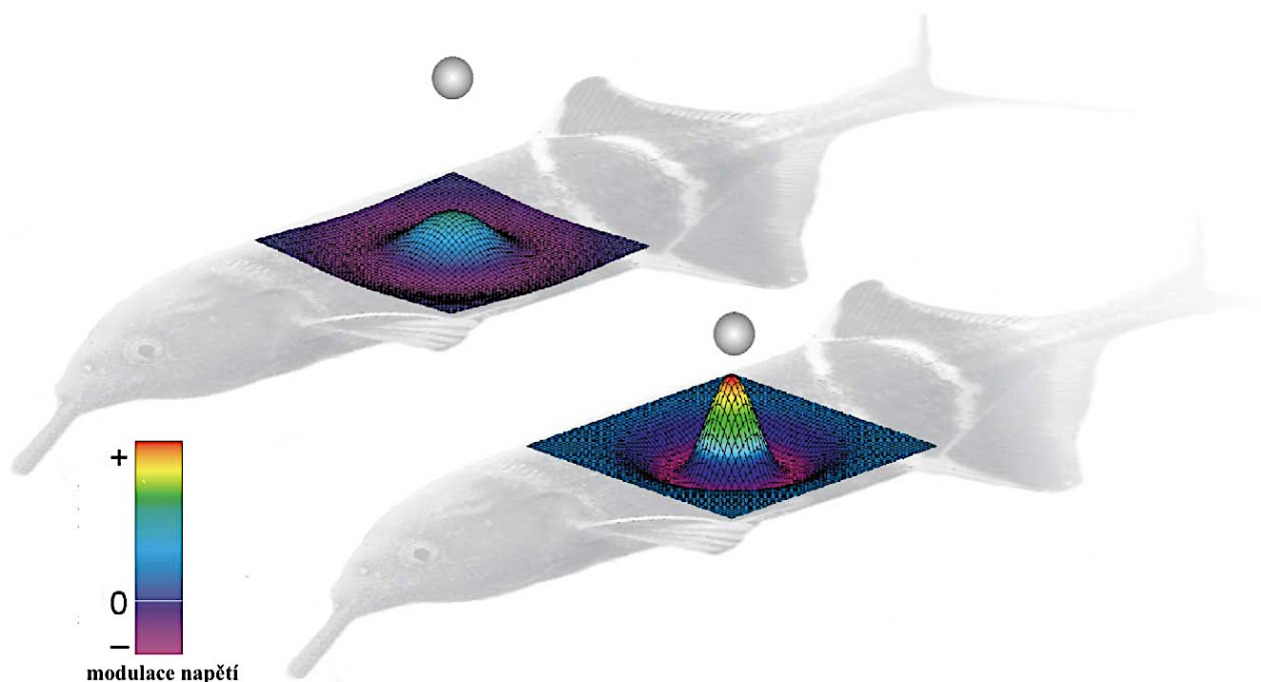
### 3.1 Orientace v prostoru

Orientace v prostoru je komplexní proces založený na zpracování multisenzorických zdrojů informací. U čeledi Mormyridae se pak současně uplatňuje elektrorecepce, zrak, chemorecepce a mechanorecepce. Různé kombinace těchto smyslů jsou využívány např. při výběru úkrytu (Rojas and Moller, 2002) nebo při hledání kořisti (von der Emde and Bleckmann, 1998).

#### 3.1.1 Význam elektrorecepce v prostorové orientaci

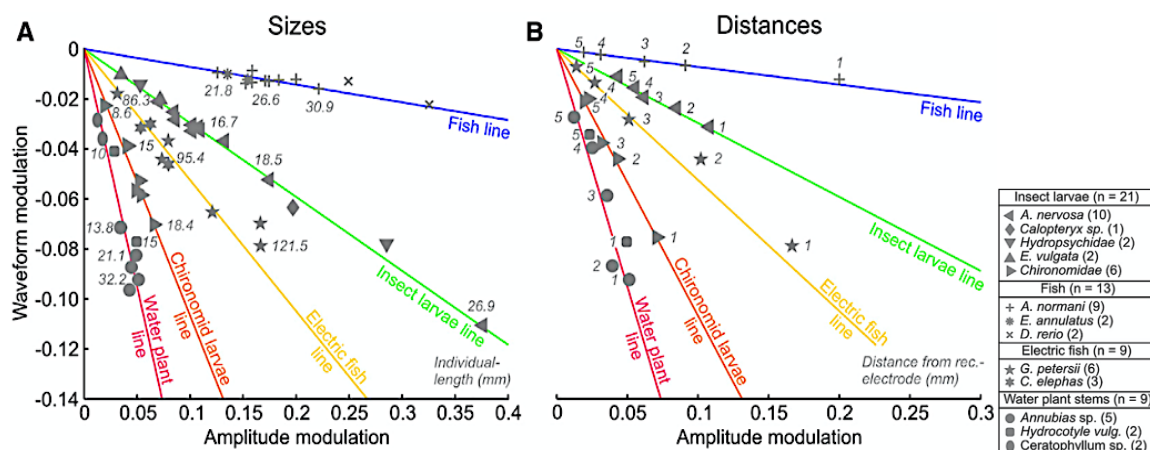
Pro orientaci v prostoru je pro *G. petersii* důležitá schopnost elektrolokace. Ta se rozlišuje na pasivní a aktivní. Při pasivní elektrolokaci je živočich schopen vnímat elektrická pole vysílaná ostatními živočichy či objekty. Slouží pak pro lokaci různých objektů v okolí (Zupanc and Bullock, 2005), ale uplatňuje se také při sledování pohybujících se objektů (Worm *et al.*, 2018). Pasivní elektrolokace se neúčastní elektrický orgán. To představuje rozdíl ve srovnání s aktivní elektrolokací, kdy jsou rozpoznávány vlastní elektrické signály. Aktivní elektrolokace umožňuje rybě detekci a analýzu objektů v okolí (Engelmann *et al.*, 2009). Předpokládá se, že tato adaptace slouží k prodloužení aktivity *G. petersii* během tmy, kdy je očekáváno, že se závislost na zraku sníží. Pro pochopení, jak je jedinec schopen analyzovat objekt, je však potřeba dekodovat vznik a charakteristiku elektrického obrazu.





**Obr.6** – Elektrický obraz koule na povrchu kůže *G. petersii*. Barevná stupnice kóduje změnu amplitudy. Na spodním obrázku je koule blíže k rybě než na svrchním. S větší vzdáleností objektu od ryby se tedy zvětší i elektrický obraz a sníží maximální změna amplitudy, zdroj: von der Emde and Schwarz, 2002

Elektrické pole produkované rybou vysíláním EOD představuje asymetrický dipól, kdy jeden menší pól obklopuje kaudální část a druhý zbytek těla (Caputi *et al.*, 1998). Díky fyzikálním vlastnostem vody jako je vodivost, protéká elektrický proud bez překážek přes elektroreceptorové orgány v kůži a zpět. Mormyromasty měří elektrické napětí na pomezí vody a těla. Tento rozdíl napětí je důležitý, jelikož tvoří na kůži jedince specifický vzor, který se díky velice konstantním EOD nemění, dokud pole nezkrasí okolní objekt. Tento objekt má jiné elektrické vlastnosti než voda, dojde tedy ke zkreslení elektrického pole a tím k změně specifického napěťového vzoru na povrchu kůže, který v tuto chvíli již obsahuje elektrický obraz objektu. Typický elektrický obraz má prostorový profil uprostřed a je tak díky svému tvaru nazýván „Mexický klobouk“ (Obr.6) (Caputi *et al.*, 1998). Elektrický obraz závisí na mnoha vlastnostech objektu, např. tvaru, velikosti, materiálu a vzdálenosti od ryby. Zajímavostí tedy je, že tyto ryby jsou schopny rozpoznat trojrozměrný objekt se všemi již vypsányými vlastnostmi díky jedné dvojrozměrné ploše (von der Emde *et al.*, 1998). Rozpoznání tvaru je mnohem náročnější než rozpoznání velikosti (Schumacher *et al.*, 2016). Zjišťování tvaru zahrnuje specifické vzorce chování (popsány níže, Obr. 8), kterými jedinec změnou tvaru a polohy těla mění i elektrické pole kolem sebe (*movement – induced modulations*)



**Obr. 7** – Elektrické barvy, barevné čáry zobrazují jednotlivé „elektrické barvy“, A – měření na základě různých velikostí, B – měření na základě rozdílných vzdáleností, zdroj: Gottwald et al., 2018, upraveno

Slabě elektrické ryby jsou schopny rozpoznávat kapacitní vlastnosti objektů (von der Emde and Ronacher, 1994), což doplnilo předchozí předpoklad, že rozeznávají jen odpor objektu (Lissmann and Machin, 1958). Rozeznání kapacity a odporu (amplituda) bychom mohli přirovnat k schopnosti rozeznávat barvu (frekvence) a jas (amplituda) okem u člověka (von der Emde et al., 2008). Kombinací frekvenčních a amplitudových modulací vnímá rypoun tzv. *electric colors* (elektrické barvy) (Obr.7). Elektrické barvy jsou stabilní, neovlivňuje je velikost (Gottwald et al., 2017), vzdálenost, ani poloha objektu (Gottwald et al., 2018). Výhodou těchto „barev“ je stálost, nejsou tak snadno ovlivnitelné (např. světlem a pigmentem) jako barvy zprostředkované vizuálním systémem.

### 3.1.2 Orientace v novém a známém prostředí

Při prohledávání nového prostředí se rypoun primárně spoléhá na aktivní elektrolokaci (Cain, Gerin and Moller, 1994). Při pokusech testujících nalezení otvoru ve stěně byl úspěšný vždy jedinec s aktivním elektrickým orgánem, a to jak vidící, tak i slepý. Na druhou stranu jedinec s odoperovaným elektrickým orgánem nenašel otvor vůbec. Současně s elektrolokací pracuje i postranní čára a tím tedy zpracování hydrostatického tlaku. Jakmile je jednou prostředí naučeno, primárním zdrojem informací se stávají vizuální podněty společně s hydrostatickým tlakem, který udává „výšku“ umístění v prostoru (Cain, 1995).

*G. petersii* je schopen naučit se vizuální vzory (Schuster and Amtsfeld, 2002). Tato schopnost mu společně s analýzou objektů zajišťovanou aktivní elektrolokací umožňuje pamatovat si orientační body. Orientační body hrají důležitou roli v orientaci a učení

prostoru (Cain and Malwal, 2002). Při změně výšky hladiny rypoun jako první směřoval k orientačním bodům, pak našel otvor. Juvenilním jedincům trvalo nalezení otvoru delší dobu (Cain and Malwal, 2002).

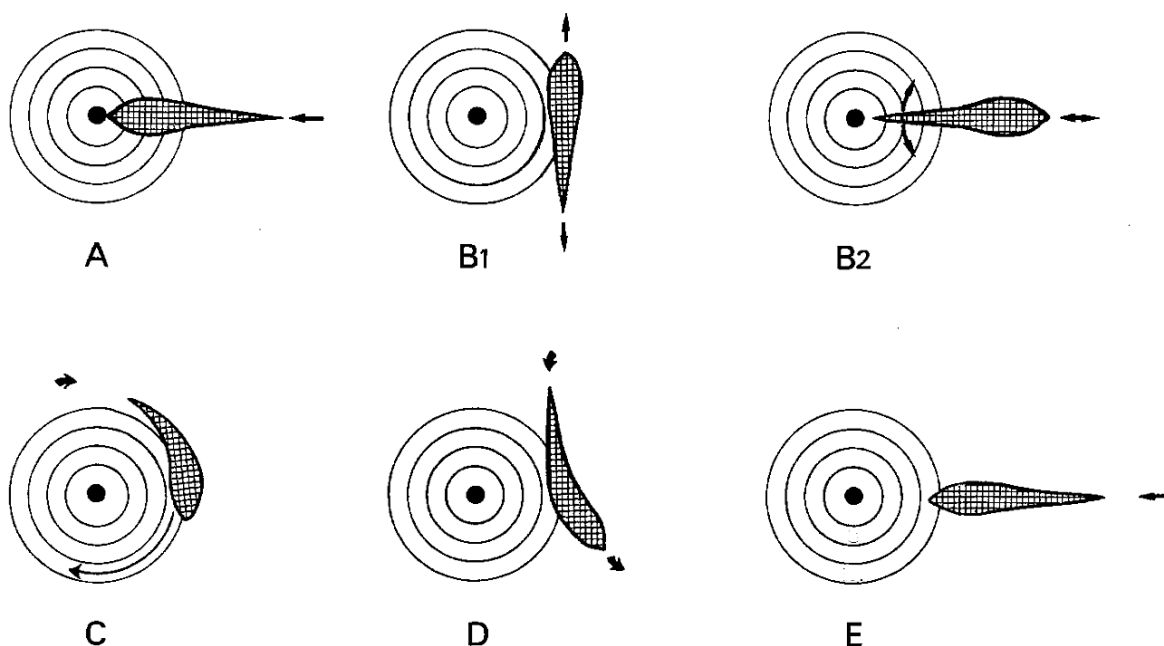
Dvěma komponenty prostorové orientace jsou egocentrická a alocentrické navigace. Egocentrická navigace je závislá na subjektu a reprezentuje prostor vůči vlastnímu tělu. Navigace alocentrická je na subjektu nezávislá a představuje prostor vůči objektům navzájem. *G. petersii* se dle studie Schumacher *et al.* (2017) v méně známém prostředí orientuje dle navigace alocentrické, ale ve známém podle egocentrické. Takové využívání egocentrické navigace by mohla být adaptace na život v řece, kde se orientační body přesouvají, a tak by alocentrická navigace nebyla účinná.

Při učení v prostoru je pro jedince důležitá také přítomnost ostatních ryb (Tomaszewicz, 2016). Při orientaci v bludišti se jedinec mnohem rychleji naučil orientovat, pokud byl při učení přítomen druhý jedinec, který bludiště znal. Ten měl tedy roli učitele a došlo k přenosu prostorových informací. Což je důkazem, že *G. petersii* má jakožto sociální zvíře vnitřní motivaci k přenosu důležitých informací.

Je logické, že v novém prostředí nachází jedinec i nové objekty. Reakce na nové objekty (a obecně na všechny nové stimuly) (tzv. *novelty response*) se projevuje zvýšením frekvence EOD (Post and von der Emde, 1999).

Při průzkumu takových objektů se objevují pohybové vzorce průzkumného chování (Obr.8) (Toerring and Belbenoit, 1979), které slouží k prozkoumání elektrosenzorickými orgány různých částí těla (Toerring and Moller, 1984). Mezi tyto vzorce patří průzkum Schnauzenorganem, laterální průzkum (či kroužení), *va-et-vient* (tzn. pohyb tam a zpět) laterální průzkum, *va-et-vient* radiální průzkum, tangenciální průzkum (níže jako přiblížení) a stacionární průzkum.

Vzdálenost nových objektů během aktivní elektrolokace je *G. petersii* schopen určit v okruhu do 12 cm (von der Emde and Schwarz, 2000). Rozpoznávání objektů rapidně klesá se vzdáleností větší než 4 cm (von der Emde *et al.*, 2010). Výzkum Fechler a von der Emde (2013) tvrdí, že rozlišení takových objektů ovlivňuje pozadí. Schopnost rozlišit objekt byla při stacionárním pozadí téměř stejná, a to do vzdálenosti 3–4 cm. Avšak při pohyblivém pozadí se tato vzdálenost zvětšila až na 5 cm.



**Obr. 8** – Vzorci průzkumného chování: A – průzkum Schnauzenorganem, B1 – va-et-vient laterální průzkum, B2 – va-et-vient radiální průzkum, C – laterální průzkum, D – tangenciální průzkum, E – stacionární průzkum, černý bod uprostřed značí nepohyblivý nový objekt, zdroj: Toerring and Belbenoit, 1979

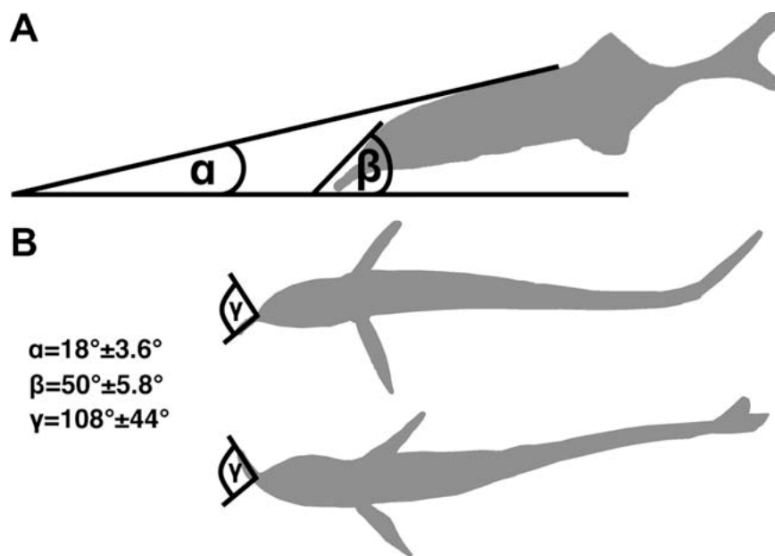
Důležitým aspektem v životě *G. petersii* je výběr úkrytu. Hledání úkrytu je multisenzorický proces a konečný výběr závisí na optických a elektrických vlastnostech přístřeší (Rojas and Moller, 2002). Při pokusech si rypoun vybral hliníkový úkryt raději než úkryt z plexiskla, což poukazuje na upřednostnění duté struktury vodivého materiálu. Tento výběr však může souviset i se skutečností, že v průhledném přístřeší z plexiskla se nelze řádně ukrýt.

Nesociální chování *G. petersii* sestává z klidného plavání vpřed a vzad. Během nesociálního chování rypoun též prozkoumává okolí Schnauzenorganem, skrývá se v úkrytech a „vznáší se“ ve vodním sloupci (Crockett, 1986).

### 3.1.3 Vyhledávání potravy

Při hledání potravy využívá rypoun elektrolokaci, avšak pro nalezení kořisti není nezbytná (von der Emde and Bleckmann, 1998). Operativním odstraněním elektroreceptivních orgánů se prodlužuje vyhledávání kořisti, jelikož elektrorecepce neslouží jen k nalezení kořisti, ale také k rozpoznání od podobných, ale nejedlých objektů. Využíván je také zrak, jedinci naleznou potravu rychleji při světle než při úplné tmě.

V případě mechanorecepce se ve studii von der Emde a Bleckmann (1998) ukázalo, že všechny z ryb našly mnohem rychleji kořist, která se pohybovala a tím vydávala hydrodynamické stimuly. V posledním případě byla použita uměle vytvořená kořist ze želatiny a glycerolu. Ta, která byla „ochucena“ (vyplněna vymáčkutou zmraženou larvou hmyzu), byla nalezena rychleji než ta „neochucená“ (vyplněna vodou). Uměle vytvořená kořist nebyla nikdy vzata do úst dvakrát, což může souviset s elektrolokací jako součástí systému pro rozpoznávání kořisti, díky které jedinec považoval objekt za nejedlý.



**Obr. 9** – Typické postavení *G. petersii* při hledání kořisti, úhel  $\alpha$  představuje úhel mezi osou těla a zem,  $\beta$  je úhel nosního regionu vůči zemi, při pohledu shora značí úhel  $\gamma$  skenování Schnauzenorganem, zdroj: von der Emde et al., 2008

Při hledání kořisti vykazuje jedinec charakteristické chování. Během ohledávání dna přejíždí Schnauzenorganem pravidelně zleva doprava, při tom se téměř dotýká země. Jeho tělo je vůči zemi neustále v konstantním úhlu  $18^\circ \pm 3,6^\circ$ . Schnauzenorgan kmitá v úhlu  $108^\circ \pm 44^\circ$  (Obr.9), zatímco vydává EOD o vysoké frekvenci (55–80 Hz). Toto skenování může probíhat rychlostí až  $800^\circ/\text{s}$ . Skenovací pohyby náhle ustanou po zbystření kořisti, která je následně nasáta (\*von der Emde et al., 2008).

### 3.2 Komunikace

*G. petersii* tvoří hejna, v kterých se nachází několik desítek jedinců. Např. v 1200 l akváriu vytvářely skupiny o 40-60 jedincích (Moller, 1980). Vznášeli se ve vodním sloupci a směřovali hlavou dolů ve úhlu  $45^\circ$ . V přirozených podmínkách jsou tyto hejna tvořena i jedinci z jiných, ale často příbuzných druhů rypouna. Koheze skupin *G. petersii* je ovlivňována vizuálními a elektrickým podněty, ačkoliv u většiny jiných druhů je uplatňován

spíše zrak s postranní čarou (Partridge and Pitcher, 1980). U slepých či elektricky neaktivních ryb je soudržnost skupiny narušena a to tak, že jedinci mezi sebou udržují větší vzdálenost a skupinu tvoří kratší dobu (Moller *et al.*, 1982).

Kromě elektrických podnětů se v sociální komunikaci uplatňují také podněty vizuální, mechanické, čichové (Moller *et al.*, 1982). Ve vizuální komunikaci mohou hrát roli charakteristické dva světlé vertikální pruhy umístěné na bocích těla *G. petersii* (Moller *et al.*, 1982). Pomocí mechanorecepce vnímají jedinci pohyb ostatních ryb, a tím udržují hejna (Popper, 2019).

Důležitým prvkem komunikace jsou zvukové projevy, tzv. vokalizace (Rigley and Marshall, 1973). Vokalizace však nejsou produktem elektrického orgánu, ale svalů obklopujících plynový měchýř (Crawford and Huang, 1999). Ačkoliv u rypounů byly zatím zaznamenány pouze jednotlivé zvuky připomínající klikání nebo jejich série, u čeledi Mormyridae je repertoár zvuků velmi široký, a to po zvuky připomínající sténání, houkání nebo vrčení (Crawford *et al.*, 1997). Rozsah těchto zvuků je od 85 Hz do 1400 Hz. Předpokládá se, že svou komunikační roli by mohly hrát při výběru partnera i ve vnitrodruhové komunikaci (Crawford, 1997).

### 3.2.1 Význam elektrorecepce v komunikaci

Aktivní emitace elektrického signálu slouží také k elektrokomunikaci, díky které je *G. petersii* schopen určit pohlaví druhého jedince i jeho postavení v hierarchii. Dále je schopen rozpoznávat individuální rozdíly v EOD, což naznačuje rozpoznávání samotných jedinců (Graff and Kramer, 1992).

Parametry EOD jsou druhově specifické, výboje se liší v amplitudě, v době trvání a průběhu signálu (Hopkins, 1980). Jedinci různých druhů reagují spíše na jedince s podobnou dobou trvání signálu, toto chování může bránit tvorbě mezidruhových skupin, v kterých by mohly probíhat boje o společné zdroje (Moller and Serrier, 1986).

Svou roli v komunikaci hraje rovněž sekvence intervalů [sequence of pulse intervals (SPI)] a IPI. IPI podává informaci o interakci jedince a prostředí, v klidu vykazuje jedinec delší EOD s delšími intervaly a při aktivní elektrolokaci či signalizaci ostatním jsou EOD s kratšími intervaly (Carlson, 2002). SPI je velice variabilní a předává informaci o chování vysílajícího jedince příjemci, např. agresivní chování (Kramer, 1976b), submisivní chování (Kramer, 1979), detekce jiné ryby (Kramer and Bauer, 1976).

Zvláštním případem komunikace je tzv. *echo response* (Gebhardt *et al.*, 2012; Bauer and Kramer, 1974; Russell *et al.*, 1974), která se objevuje ve skupině o dvou či více jedincích. V těchto skupinách dochází k jevu zvanému *jamming* (Hopkins, 1981). *Jamming* je situace, při které dochází k narušení elektrolokačních schopností jedné ryby vysílanými EOD rybou druhou. Při opakovaném vměšování externích pulsů dochází k zhoršení schopnosti orientace jedince. Tento problém by mohla řešit právě *echo-response* (Schuster, 2001), jejímž principem je vysílání EOD jednoho jedince s určitým zpožděním (asi 12 msec) tak, aby nebyl vysílán ve stejný čas jako EOD jedince druhého (Russell *et al.*, 1974). Vyhnutí se *jammingu* je jen jedna z možných funkcí *echo-response*, uplatňovat by se mohla i jako signál pro kohezi skupiny (Arnegard and Carlson, 2005) či jako neagresivní komunikační signál (Gebhardt *et al.*, 2012). Recentní studie Schumacher *et al.* (2016) tvrdí, že *G. petersii* je překvapivě vůči *jammingu* od jedince stejného druhu imunní a zároveň nepoužívá strategie vyhnutí se *jammingu* z důvodu stylu života dospělých jedinců. I v této studii se *echo-response* vyskytuje, ale její funkce je představena jakožto submisivní signál.

K uspořádání hierarchie dochází v každé skupině. Pozorování dominantního a submisivního jedince je hodnoceno především ve vztahu rezidenta a vetřelce. Předpoklad pro dominanci mají rezidenti nad vetřelci (Crockett, 1986), ale mnohem lepším indikátorem pro určení dominance je délka těla s tím, že ryba s větší délkou těla bude dominantní (Miller and Frey, 1972; Bell, Myers and Russell, 1974). Páry podobných délek vykazují více paralelních postavení, z čehož se dá vyvodit, že paralelní postavení louží jako signál délky (Terleph, 2004). Ačkoliv by se dalo očekávat, že zrak bude hrát roli v určení dominance, není tomu tak. I slepí jedinci se mohou stát dominantními nad vetřelci. Svou roli zde hraje i elektrosenzorický systém, dominantní jedinci vykazují delší trvání EOD a zvyšování amplitudy (Terleph, 2003). V ustanovení dominance nezáleží na pohlaví, dominantní samice však mohou během rozmnožovací doby svou dominanci potlačit, aby si získaly přístup do samčích teritorií (Terleph, 2003).

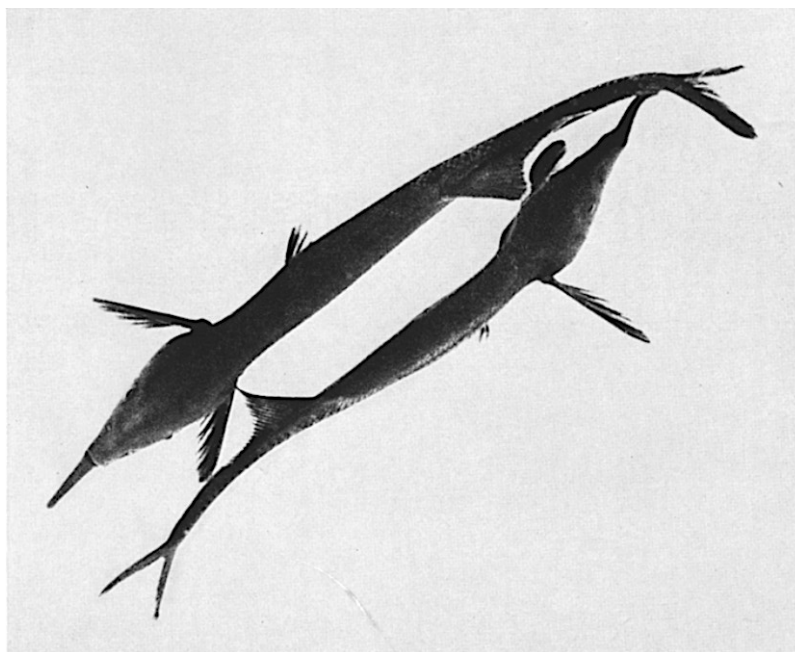
### 3.2.2 Agonistické chování

Za účelem zjištění chování a elektrické aktivity během případného agresivního chování byly provedeny pokusy, kdy do akvária osídleného rybou byl vložen druhý jedinec, tzv. vetřelec (Bell *et al.*, 1974). Bylo zde použito 21 párů *G. petersii*. U 11 z těchto 21 páru se objevilo chování, kdy vetřelec po vložení do akvária objevoval prostory a ohledával rohy Schnauzenorganem. První jedinec zatím sledoval druhého, následně rychle a bez fyzického

kontaktu plaval vstříc vetřelci, někdy byl tento útok doprovázen kousáním. Do dvou minut následoval hned nebo později paralelní display.

Při tomto koordinovaném pohybu nastávaly dvě situace, první, kdy se jedinci postupně snažili ze strany atakovat druhého, a druhý, při němž jedinci plavali v kruhu a vzájemnému kontaktu se vyhýbali. Aktivity odehrávané během paralelního postavení přestaly vždy náhle. Došlo totiž k ustanovení dominance jedné ryby, která dále atakovala submisivního jedince snažícího se uniknout.

Zbýlých 10 párů vykazovalo odlišné chování, 7 z nich vykazovalo jednostranný útok bez paralelního postavení, poslední 3 vykazovali jen minimální interakci (Bell *et al.*, 1974).



**Obr. 10** – Paralelní postavení, zdroj: Bell, Myers and Russell, 1974

I úprk od útočícího jedince vykazuje specifický vzorec chování (Kramer, 1976a). Vetřelec nejdříve zvyšuje výboje na 55 Hz, zatímco reguluje intervaly, které jsou nazývány jako „prchající signály“. Tyto prchající signály by mohly být důsledkem společensky relevantní komunikace (např. hrozba). Zvýšení výbojů vykazuje i útočný jedinec.

Při agonistickém chování vykazuje *G. petersii* sociální i nesociální (např. skrývání, ohledávání Schnauzenorganem) vzorce chování (Crockett, 1986). Uplatňuje také sociální průzkumné chování, které je podobné vzorcům průzkumného chování objektů (popsány výše, např. laterální průzkum) (Toerring and Belbenoit, 1979). Sociálním chováním se zabývalo více studií, a proto se pro jeden vzorec chování nachází i více názvů. Kramer a



Bauer (1976) jich popisují pět: přiblížení (*approach/ tangential probing*), trk hlavou (*head butt*), paralelní postavení, narovnání Schnauzenorganu a jeho srolování.

*Head butt* je charakterizován třemi stádii. První je spěšná plavba, v druhém stádiu je tato plavba směřována vůči oponentovi a ve třetím dochází ke kontaktu. Útočící ryba naráží hlavou do oponenta a způsobuje mu tak zranění (např. odírání či vytrhávání šupin). *Head butt* a paralelní postavení se obecně vyskytují častěji u rezidentů akvária než u vetřelců (Crockett, 1986).

Při přiblížení ryba rychle plave vstříc druhé, než dojde ke kontaktu, náhle změni směr. Někdy je popisováno, že tento vzorec je jen nedokončený *head butt*. Přiblížení je doprovázeno zvýšením frekvence EOD. Toto zvýšení by mohlo být vysvětleno zvýšením příjmu informací elektroreceptory, které jsou schopny informaci zpracovat jen v případě, že rypon sám signál vyšle (Lissmann and Machin, 1958).

Jako paralelní postavení (též paralelní display či antiparalelní display) je popsáno postavení ryb, kdy každá z nich má hlavu u ocasu druhé (Obr.10). Zvýšení frekvence EOD u předchozích vzorců chování je vnímáno jako předzvěst maximální frekvence EOD, které jsou vysílány během paralelního postavení. Tyto signály jsou označovány jako signály hrozby. Zajímavá je i skutečnost, že během vysílání těchto maximálních EOD je motorická aktivita utlumena na minimum. Pokud je jedinci vyoperován elektrický orgán, pak nevykazuje skoro žádný paralelní postavení a pokud ano, tak jen v přítomnosti jiného elektricky umlčeného jedince (Crockett, 1986).

Narovnání Schnauzenorganu se objevuje při útoku nebo paralelním postavení, srolování pak při přiblížení a úprku (Kramer and Bauer, 1976).

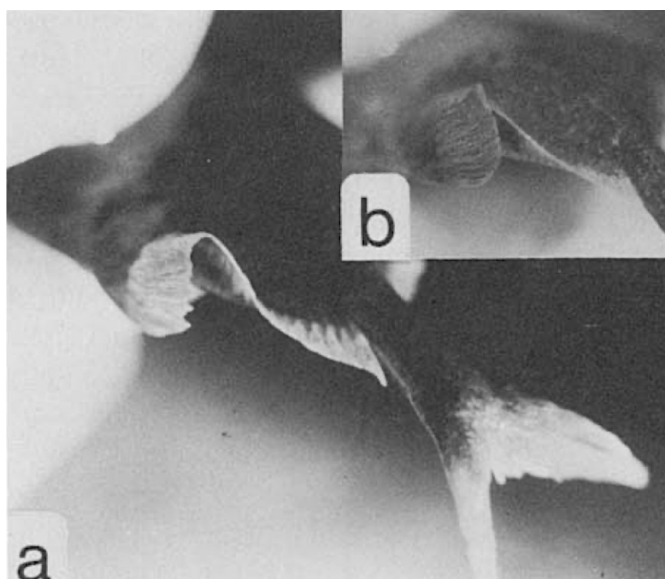
Toerring a Belbenoit (1979) popisují mimo tyto vzorce chování ještě další: průsmyk, pronásledování a úprk. Jsou využívány i vzorce průzkumného chování popisovány v předchozí kapitole. Průzkumné chování trvání trvá po delší dobu v přítomnosti elektricky umlčených ryb (Crockett, 1986).

### 3.2.3 Páření

Mnoho zástupců z čeledi Mormyridae v době páření migruje z velkých řek a jezer do menších toků, deštěm zatopených oblastí nebo bažin v okolí. K rozmnožování dochází v dobách záplav při období dešťů a v období sucha tato aktivita zcela ustává (Nawar, 1959). Jelikož se na různých místech doba období dešťů mění nebo jich je více, nachází se i rozdíly doby páření. Byly nalezeny i samice s několika velikostmi a stádii vajíček (Hopkins, 1986,

Kirschbaum and Schugardt, 2002). Páření tedy pravděpodobně probíhá během období dešťů opakovaně (Hopkins, 1986).

Předpokládá se, že odsazení posteriorní tělní stěny u samců je uplatňováno při samotném tření. Pravděpodobně je využito jako osteologická podpora při reflexu anální ploutve (Greisman and Moller, 2005). Reflex anální ploutve je jev, kdy se anální ploutev samce po lehkém dotknutí jejího kořene ohne (Obr.11a). Několikrát bylo pozorováno, že konec ploutve vytvořil malý váček (Obr.11b). Předpokládá se tedy, že umožňuje kontakt spermií a vajíček. Tento reflex se objevuje i u jiných druhů rypounů. U tohoto druhu rypouna byla ale pozorována podobná reakce anální ploutve u samice, mohli by tak společně vytvářet komoru a usnadňovat tření (Kirschbaum, 1987). Tuto teorii podporují poznatky studie z roku 1972, při níž se zkoumala spermatozoa pěti druhů z čeledi Mormyridae a zjistil, že všechna nemají ocas, což znamená, že je zapotřebí synchronizace uvolnění gamet v okamžiku páření (Mattei *et al.*, 1972).



**Obr. 11** – Reflex anální ploutve u *Pollimyrus isidori* (Mormyridae), a) ohnutí ploutve po dotyku, b) konce ploutevních paprsků tvořících váček, zdroj: Kirschbaum, 1987

Vajíčka jsou přilnavá jen lehce, což by naznačovalo, že jako potěrový substrát ryby druhu *G. petersii* využívají různé druhy kamenů. Následná rodičovská péče je ojedinělá. (Kirschbaum and Schugardt, 2002).

Kramer a Westby (1985) studovali sexuální dimorfismus EOD *G. petersii* a zjistili, že rozdíl v EOD mezi pohlavím není. Toto tvrzení bylo chybné. Během krátkého období dešťů (převážně v červnu) nastává období páření, kdy se na krátkou dobu pohlavní dimorfismus, rozdíl v chování a elektrické aktivitě objevují (Landsman, 1993). Po období páření

dimorfismus mizí. Studie byla prováděna na skupinách ryb rozdělených dle doby před obdobím dešťů, během něj a po něm (v Nigérii v 1998). Změny v EOD mezi pohlavími byly popsány převážně v červnu, a to ve dvou ze čtyř jeho fází (Obr. 5), ve fázi 2 a 3, kdy samci projevovali delší trvání těchto fází oproti samicím.

#### **4. *G. petersii* jako modelový organismus neurobiologických studií**

Používání zvířat v neurobiologických studiích je běžné. Cílem těchto studií je porozumění fungování nervového systému stejně tak jako porozumění mechanismů, které způsobují různé patologické stavy a nalezení nových přístupů k jejich léčbě.

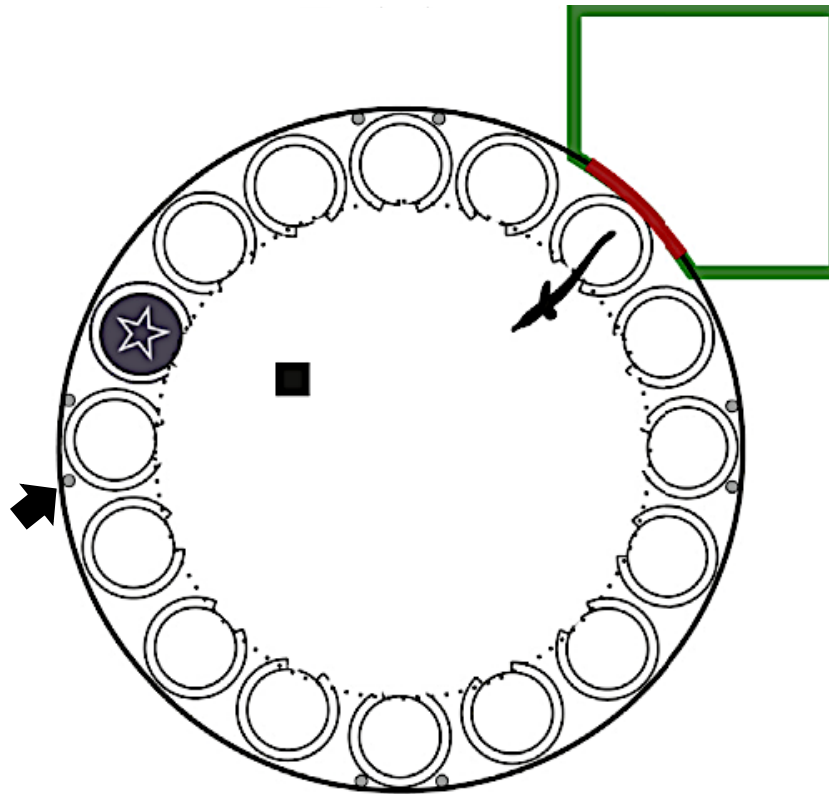
Při neurobiologických studiích je pozorována schopnost rozpoznání objektu, učení se v prostoru a chování jedince a následné pozorování těchto schopností v navozených pozměněných podmínkách, obvykle stresových. Často jsou jedinci pozorováni během agonistického chování, které je ovlivněno mnoha faktory (např. velikost skupiny nebo hormonální změna), které jsme schopni vytvořit. Studie, ve kterých je používán *G. petersii*, uplatňují několik metod.

Jednou z nich je test otevřeného pole využívaný pro studium prostorového chování. Jedinec je vypuštěn do akvária a je pozorováno jeho chování v novém prostředí. Pokud je do tohoto prostředí vkládán opakovaně, můžeme pozorovat případnou habituaci. V případě *G. petersii* jsou měřeny výkyvy v jeho EOD.

Další z nich je Barnesovo bludiště (Obr.12), jehož pomocí lze pozorovat prostorové učení a paměť. Bludiště je kruhové s otvory po obvodu. Důležitý je i orientační bod, podle kterého se jedinec orientuje. V jednom z otvorů je odměna a pozoruje se trajektorie a čas při jejím hledání (např. v Jung *et al.*, 2019).

Zkoumaná je i schopnost rozpoznávání objektů a tvarů. Při výběru správného objektu je jedinec odměněn formou potravy. Odměna slouží k samotnému naučení při zkušebních kolech, při testech už se nepoužívají (např. v Schumacher *et al.*, 2016).

Další prvkem používaným v těchto studiích je tzv. *dummy fish*, tato uměle vytvořená ryba může ovlivňovat chování, které je potřeba, např. vysílání různých výbojů, pohyby nebo trasa plavby (např. ve Worm *et al.*, 2018).



**Obr. 12-** Barnesovo bludiště, zelený čtverec určuje místo vypuštění *G. petersii*, černý čtverec je orientační bod, šipka značí elektrody, hvězdičkou označený otvor obsahuje odměnu, zdroj: Jung et al., 2019

## 5. Závěr

*G. petersii* vysílá elektrické pulsy svým elektrickým orgánem. Zpět je přijímá specializovanými elektrosenzitivními orgány, které se funkčně a anatomicky liší. Rozdělují se na ampulární orgány, mormyromasty, které se společně podílejí na elektrolokaci, a knollenorgany, které živočich využívá při elektrokomunikaci.

Pomocí elektrolokace probíhá vyhledávání kořisti, detekce, lokace a analýza různých objektu či jedinců. Analýzou objektů je jedinec schopen rozpoznávat objekty dle tvaru, velikosti, ale i materiálu. Elektrolokace zajišťuje prostorové učení, při kterém se uplatňuje i komunikace mezi jedinci. Jedinci jsou schopni si předávat široké spektrum údajů od prostorových informací, hierarchického postavení, chování až k pohlaví. Komunikace je zajišťována EOD, ale významným komunikačním prostředkem jsou zároveň i intervaly mezi nimi a sekvence těchto intervalů.

Parametry a funkce EOD jsou velmi intenzivně studovány a jsou tématem mnoha článků. Avšak značně méně studií se zabývá rozdíly v chování a elektrické aktivitě mezi samci a samicemi. Podrobnější poznání těchto aspektů by mohlo napomoci při rozmnožování *G. petersii* v zajetí, které zatím nebylo nikde úspěšně provedeno. Jediným druhem z čeledi Mormyridae, který se v zajetí množí, je *Pollimyrus isidori* (\*Graff and Kramer, 1992).

Všechny popisované schopnosti jako učení v prostoru, rozpoznávání objektů a v první řadě komunikace potvrzují možnosti jeho použití jako modelového organismu v neurobiologických a neuroetologických studiích. Komunikační schopnosti by mohly rozšířit pozorovací pole. Pro jeho využití jako modelového organismu by bylo nezbytné odhalit reprodukční biologii tohoto druhu a zvládnout jeho odchov v lidské péči. Pozorování v přirozených podmínkách by mohlo napomoci při řešení tohoto problému.

## 6. Reference

- Amey-Özel, M., von der Emde, G., Engelmann, J. and Grant, K. (2015)** ‘More a finger than a nose: The trigeminal motor and sensory innervation of the Schnauzenorgan in the elephant-nose Fish *Gnathonemus petersii*: The Schnauzenorgan: More a Finger than a Nose’, *Journal of Comparative Neurology*, 523(5), pp. 769–789.
- Arnegard, M. E. and Carlson, B. A. (2005)** ‘Electric organ discharge patterns during group hunting by a mormyrid fish’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1570), pp. 1305–1314.
- Bacelo, J., Engelmann, J., Hollman, M., von der Emde, G. and Grant, K. (2008)** ‘Functional foveae in an electrosensory system’, *The Journal of Comparative Neurology*, 511(3), pp. 342–359.
- Bauer, R. and Kramer, B. (1974)** ‘Agonistic behaviour in mormyrid fish: Latency-relationship between the electric discharges of *Gnathonemus petersii* and *Mormyrus rume*’, *Experientia*, 30(1), pp. 51–52.
- Bell, C. C., Myers, J. P. and Russell, C. J. (1974)** ‘Electric organ discharge patterns during dominance related behavioral displays in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae)’, *Journal of Comparative Physiology*, 92(2), pp. 201–228.
- Bell, C. C., Zakon, H. and Finger, T. E. (1989)** ‘Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish: I. Morphology’, *The Journal of Comparative Neurology*, 286(3), pp. 391–407.
- Bennett, M. V. L. (1971)** ‘Electric Organs’, in *Fish Physiology*. Elsevier, pp. 347–491.
- Bodznick, D. and Montgomery, J. C. (2005)** ‘The Physiology of low-frequency electrosensory systems’, in Bullock, T. H. et al., *Electroreception*. Springer New York, pp. 132–153.
- Cain, P. (1995)** ‘Navigation in familiar environments by the weakly electric elephantnose fish, *Gnathonemus petersii* L. (Mormyriiformes, Teleostei)’, *Ethology*, 99(4), pp. 332–349.
- Cain, P., Gerin, W. and Moller, P. (1994)** ‘Short-range navigation of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* L. (Mormyridae, Teleostei), in Novel and Familiar Environments’, *Ethology*, 96(1), pp. 33–45.
- Cain, P. and Malwal, S. (2002)** ‘Landmark use and development of navigation behaviour in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae; Teleostei)’, *The*

- Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 24), pp. 3915–3923.
- Caputi, A. A., Budelli, R., Grant, K. and Bell C. C. (1998)** ‘The electric image in weakly electric fish: physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*’, *Journal of Experimental Biology*, 201, pp. 2115–2128.
- Carlson, B. A. (2002)** ‘Electric signaling behavior and the mechanisms of electric organ discharge production in mormyrid fish’, *Journal of Physiology-Paris*, 96(5–6), pp. 405–419.
- Corbet, P. S. (2009)** ‘The food of non-cichlid fishes in the lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions’, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 136(1), pp. 1–101.
- Crawford, J. D. (1997)** ‘Hearing and acoustic communication in mormyrid electric fishes’, *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 29(1–4), pp. 65–86.
- Crawford, J. D., Cook, A. P. and Heberlein, A. S. (1997)** ‘Bioacoustic behavior of African fishes (Mormyridae): Potential cues for species and individual recognition in *Pollimyrus*’, *The Journal of the Acoustical Society of America*, 102(2), pp. 1200–1212.
- Crawford, J. D. and Huang, X. (1999)** ‘Mormyrid communication and sound production’, *Journal of Experimental Biology*, 202, pp. 1417–1426.
- Crockett, D. P. (1986)** ‘Agonistic behavior of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Osteoglossomorpha).’, *Journal of Comparative Psychology*, 100(1), pp. 3–14.
- Derbin, C. and Szabo, T. (1968)** ‘Ultrastructure of an electroreceptor (Knollenorgan) in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii*, in *Journal of ultrastructure research*, 22, pp. 469–484.
- Dunlap, K. D., Silva, A. C., Smith, G. T. and Zakon, H. (2017)** ‘Weakly electric fish: behavior, neurobiology, and neuroendocrinology’, in *Hormones, Brain and Behavior*. Elsevier, pp. 69–98
- von der Emde, G. Schwarz, S., Gomez, L. and Grant, K. (1998)** ‘Electric fish measure distance in the dark’, *Nature*, 395(6705), pp. 890–894.
- von der Emde, G. and Bleckmann, H. (1998)** ‘Finding food: senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*’, *The Journal of Experimental Biology*, 201 (Pt 7), pp. 969–980.
- von der Emde, G. and Ronacher, B. (1994)** ‘Perception of electric properties of objects in

- electrolocating weakly electric fish: two-dimensional similarity scaling reveals a City-Block metric', *Journal of Comparative Physiology A*, 175(6), pp. 801–812.
- von der Emde, G. and Schwarz, S. (2000)** 'Three-dimensional analysis of object properties during active electrolocation in mormyrid weakly electric fishes (*Gnathonemus petersii*)', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Edited by S. P. Collin and N. J. Marshall, 355(1401), pp. 1143–1146
- von der Emde, G. and Schwarz, S. (2001)** 'How the electric fish brain controls the production and analysis of electric signals during active electrolocation', *Zoology*, 103, pp. 112–124.
- von der Emde, G. and Schwarz, S. (2002)** 'Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*', *Journal of Physiology-Paris*, 96(5–6), pp. 431–444.
- von der Emde, G. (2006)** 'Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish', *Journal of Comparative Physiology A*, 192(6), pp. 601–612.
- von der Emde, G., Amey-Özel, M., Engelmann, J., Fetz, S., Folde, C., ...Pusch, R. (2008)** 'Active electrolocation in *Gnathonemus petersii*: Behaviour, sensory performance, and receptor systems', *Journal of Physiology-Paris*, 102(4–6), pp. 279–290.
- von der Emde, G., Behr, K., Bouton, B., Engelmann, J., Fetz, S. and Folde, C. (2010)** '3-Dimensional scene perception during active electrolocation in a weakly electric pulse fish', *Frontiers in Behavioral Neuroscience*.
- Engelmann, J., Nöbel, S., Röver, T. and von der Emde, G. (2009)** 'The Schnauzenorgan-response of *Gnathonemus petersii*', *Frontiers in Zoology*, 6(1), p. 21.
- Fehler, K. and von der Emde, G. (2013)** 'Figure-ground separation during active electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*', *Journal of Physiology-Paris*, 107(1–2), pp. 72–83.
- Gebhardt, K., Böhme, M. and von der Emde, G. (2012)** 'Electrocommunication behaviour during social interactions in two species of pulse-type weakly electric fishes (Mormyridae)', *Journal of Fish Biology*, 81(7), pp. 2235–2254.
- Gottwald, M., Bott, R. A. and von der Emde, G. (2017)** 'Estimation of distance and electric impedance of capacitive objects in the weakly electric fish *Gnathonemus*



- petersii*', *The Journal of Experimental Biology*, 220(17), pp. 3142–3153.
- Gottwald, M., Singh, N., Haubrich, A. N., Regett, S. and von der Emde, G. (2018)** 'Electric-color sensing in weakly electric fish suggests color perception as a sensory concept beyond vision', *Current Biology*, 28(22), pp. 3648-3653
- Graff, C. and Kramer, B. (1992)** 'Trained weakly-electric fishes *Pollimyrus isidori* and *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei) discriminate between waveforms of electric pulse Discharges', *Ethology*, 90(4), pp. 279–292.
- Greisman, L. and Moller, P. (2005)** 'The anal fin complex in a weakly discharging electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae)', *Journal of Fish Biology*, 66(1), pp. 266–275.
- Harder, W. (1968a)** 'Die Beziehungen zwischen Elektrozeporen, elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces)', *Springer-Verlag*, 59, p. 47.
- Harder, W. (1968b)** 'Zum Aufbau der epidermalen Sinnesorgane der Mormyridae (Mormyriiformes, Teleostei)', *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 89(2), pp. 212–224.
- Hollmann, M., Engelmann, J. and von der Emde, G. (2008)** 'Distribution, density and morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical investigations of a receptor mosaic', *Journal of Zoology*, 276(2), pp. 149–158.
- Hopkins, C. D. (1980)** 'Evolution of electric communication channels of mormyrids', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7(1), pp. 1–13.
- Hopkins, C. D. (1981)** 'On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fish in west Africa', *American Zoologist*, 21(1), pp. 211–222.
- Hopkins, C. D. (1986)** 'Behavior of Mormyridae', in *Electroreception*, pp. 527–576.
- Jørgensen, J. M. (2005)** 'Morphology of electroreceptive sensory organs', in Bullock, T. H. et al. (eds) *Electroreception*. Springer New York, pp. 47–67.
- Jung, S. N., Künzel, S. and Engelmann, J. (2019)** 'Spatial learning through active electroreception in *Gnathonemus petersii*', *Animal Behaviour*, 156, pp. 1–10.
- Karlsen, H. C. (2016)** *Effects of low frequency acoustic pulses on startle behaviour and EOD activity in elephantnose fish (Gnathonemus petersii)*. Master's thesis. Norwegian University of Life Sciences.
- Kirschbaum, F. (1987)** 'Reproduction and development of the weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) in captivity', *Environmental Biology of*

*Fishes*, 20(1), pp. 11–31.

- Kirschbaum, F. and Schugardt, C. (2002)** ‘Reproductive strategies and developmental aspects in mormyrid and gymnotiform fishes’, *Journal of Physiology-Paris*, 96(5–6), pp. 557–566.
- Kramer, B. (1976a)** ‘Flight-associated discharge pattern in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei)’, *Behaviour*, 59(1–2), pp. 88–94.
- Kramer, B. (1976b)** ‘The attack frequency of *Gnathonemus petersii* towards electrically silent (Denervated) and intact conspecifics, and towards another mormyrid (*Brienomyrus niger*)’, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1(4), pp. 425–446.
- Kramer, B. (1979)** ‘Electric and motor responses of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae), to play-back of social signals’, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(1), pp. 67–79.
- Kramer, B. (1990)** *Electrocommunication in Teleost Fishes*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg (Zoophysiology).
- Kramer, B. and Bauer, R. (1976)** ‘Agonistic behaviour and electric signalling in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*’, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1(1), pp. 45–61.
- Kramer, B. and Westby, G. W. M. (1985)** ‘No sex difference in the waveform of the pulse type electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae)’, *Experientia*, 41(12), pp. 1530–1531.
- Kreysing, M., Pusch, R., Haverkate, D., Landsberger, M., Engelmann, J., ... Francke, M. (2012)** ‘Photonic crystal light collectors in fish retina improve vision in turbid water’, *Science*, 336(6089), pp. 1700–1703.
- Ladich, F. and Popper, A. N. (2004)** ‘Parallel evolution in fish hearing organs’, in Manley, G. A., Fay, R. R., and Popper, A. N. (eds) *Evolution of the Vertebrate Auditory System*. New York, NY: Springer New York (Springer Handbook of Auditory Research), pp. 95–127.
- Landsberger, M., von der Emde, G., Haverkate, D., Schuster, S., Gentsch, J., ... Wagner, H. J. (2008)** ‘Dim light vision – Morphological and functional adaptations of the eye of the mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*’, *Journal of Physiology-Paris*, 102(4–6), pp. 291–303.
- Landsman, R. E., Harding, C. F., Moller, P. and Thomas, P. (1990)** ‘The effects of androgens and estrogen on the external morphology and electric organ discharge

- waveform of *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei)', *Hormones and Behavior*, 24(4), pp. 532–553.
- Landsman, R. E. (1993)** 'Sex differences in external morphology and electric organ discharges in imported *Gnathonemus petersii* (Mormyridae)', *Animal Behaviour*, 46(3), pp. 417–429.
- Landsman, R. E. and Moller, P. (1988)** 'Testosterone changes the electric organ discharge and external morphology of the mormyrid fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae)', *Experientia*, 44(10), pp. 900–903.
- Lissmann, H. W. (1958)** 'On the function and evolution of electric organs in fish', *Journal of Experimental Biology*, 35, pp. 156–191.
- Lissmann, H. W. and Machin, K. E. (1958)** 'The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish', *Journal of Experimental Biology*, 35, pp. 451–486.
- Locket, N. A. (1970)** 'Deep-Sea Fish Retinas', *British Medical Bulletin*, 26(2), pp. 107–111.
- Mattei, X., Mattei, C., Reitzer, C. and Chevalier, J. L. (1972)** 'Ultrastructure des spermatozoides aflagellés des Mormyres (Poissons Teleosteens)', 15, pp. 67–78.
- McCormick, C. A. and Popper, A. N. (1984)** 'Auditory sensitivity and psychophysical tuning curves in the elephant nose fish, *Gnathonemus petersii*', *Journal of Comparative Physiology A*, 155(6), pp. 753–761.
- McEwan, M. R. (1938)** 'A comparison of the retina of the mormyrids with that of various other Teleosts', *Acta Zoologica*, 19(3), pp. 427–465.
- Miller, R. J. and Frey, D. F. (1972)** 'The establishment of dominance relationships in the blue Gourami, *Trichogaster Trichopterus* (Pallas)', *Behaviour*, 42(1–2), pp. 8–60.
- Moller, P., Serrier, J., Belbenoit, P. and Pusch, S. (1979)** 'Notes on ethology and ecology of the Swashi River mormyrids (Lake Kainji, Nigeria)', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4(4), pp. 357–368.
- Moller, P. (1980)** 'Electroreception and the behaviour of mormyrid electric fish', *Trends in Neurosciences*, 3(5), pp. 105–109.
- Moller, P., Serrier, J., Squire, A. and Boudinot, M., (1982)** 'Social spacing in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Pisces): A multisensory approach', *Animal Behaviour*, 30(3), pp. 641–650.
- Moller, P. and Serrier, J. (1986)** 'Species recognition in mormyrid weakly electric fish', *Animal Behaviour*, 34(2), pp. 333–339.

- Nawar, G. (1959)** ‘Observations on breeding of six members of the Nile Mormyridae’, *Annals and Magazine of Natural History*, 2(20), pp. 493–504.
- Nelson, M. E. (2005)** ‘Target detection, image analysis, and modeling’, in Bullock, T. H. et al., *Electroreception*. Springer New York.
- Nieuwenhuys, R. and Nicholson, C. (1967)** ‘Cerebellum of Mormyrids’, *Nature*, 215(5102), pp. 764–765.
- Nwani, C. D., Odoh, G. E., Ude, E. F. and Iduma, O. (2011)** ‘Food and feeding habits of *Gnathonemus petersii* (Osteichthyes: Mormyridae) in Anambra River, Nigera’, *International Aquatic Research*, p. 8.
- Partridge, B. L. and Pitcher, T. J. (1980)** ‘The sensory basis of fish schools: Relative roles of lateral line and vision’, *Journal of Comparative Physiology? A*, 135(4), pp. 315–325.
- Paulin, M. G. (1993)** ‘The role of the cerebellum in motor control and perception’, *Brain, Behavior and Evolution*, 41(1), pp. 39–50.
- Pezzanite, B. and Moller, P. (1998)** ‘A sexually dimorphic basal anal-fin ray expansion in the weakly discharging electric fish *Gnathonemus petersii*’, *Journal of Fish Biology*, 53(3), pp. 638–644.
- Prechtl, J. C., von der Emde, G., Wolfart, J., Karamürsel, S., Akoev, G. N., Andrianov, Y. N. and Bullock, T. H. (1998)** ‘Sensory processing in the pallium of a mormyrid fish’, *The Journal of Neuroscience*, 18(18), pp. 7381–7393.
- Popper, A. N. (2019)** ‘Fish: Hearing, Lateral Lines (Mechanisms, Role in Behavior, Adaptations to Life Underwater)’, in *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Elsevier, pp. 270–276.
- Post, N. and Vonderemde, G. (1999)** ‘The “novelty response” in an electric fishresponse properties and habituation’, *Physiology & Behavior*, 68(1–2), pp. 115–128.
- Pusch, R., von der Emde, G., Hollmann, M., Bacelo, J., Nobel, S., Grant, K. and Engelmann, J. (2008)** ‘Active sensing in a mormyrid fish: electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation’, *Journal of Experimental Biology*, 211(6), pp. 921–934.
- Pusch, R., Kassing, V., Riemer, U., Wagner, H. J., von der Emde, G. and Engelmann, J. (2013)** ‘A grouped retina provides high temporal resolution in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*’, *Journal of Physiology-Paris*, 107(1–2), pp. 84–94.
- Rigley, L. and Marshall, J. A. (1973)** ‘Sound Production by the Elephant-Nose Fish,

- Gnathonemus petersi* (Pisces, Mormyridae)', *Copeia*, 1973(1), p. 134.
- Rojas, R. and Moller, P. (2002)** 'Multisensory Contributions to the Shelter-Seeking Behavior of a Mormyrid Fish, *Gnathonemus petersii* Günther (Mormyridae, Teleostei): The Role of Vision, and the Passive and Active Electrosenses', *Brain, Behavior and Evolution*, 59(4), pp. 211–221.
- Russell, C. J., Myers, J. P. and Bell, C. C. (1974)** 'The echo response in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae)', *Journal of Comparative Physiology*, 92(2), pp. 181–200.
- Sachdev, R. N. S. and Catania, K. C. (2002)** 'receptive fields and response properties of neurons in the star-nosed mole's somatosensory fovea', *Journal of Neurophysiology*, 87(5), pp. 2602–2611.
- Schuller, G. and Pollak, G. (1979)** 'Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of doppler-compensating Greater Horseshoe bats: Evidence for an acoustic fovea', *Journal of Comparative Physiology? A*, 132(1), pp. 47–54.
- Schumacher, S., Burt de Perera, T. and von der Emde, G. (2016)** 'Object discrimination through active electrolocation: Shape recognition and the influence of electrical noise', *Journal of Physiology*, 110(3), pp. 151–163.
- Schumacher, S., von der Emde, G. and Burt de Perera, T. (2017)** 'Sensory influence on navigation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*', *Animal Behaviour*, 132, pp. 1–12.
- Schuster, S. (2001)** 'Count and Spark? The echo response of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* to series of pulses', *Journal of Experimental Biology*, 204, pp. 1401–1412.
- Schuster, S. and Amtsfeld, S. (2002)** 'Pattern vision and template-matching in *Gnathonemus petersii*', *Journal of Experimental Biology*, (205), pp. 549–557.
- Schwarz, S. and von der Emde, G. (2001)** 'Distance discrimination during active electrolocation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*', *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 186(12), pp. 1185–1197.
- Sterba, G. (1987)** *Süßwasserfische der Welt*. Stuttgart: Urania-Verlag Leipzig.
- Sukhum, K. V. (2018)** *The Costs of a Big Brain: How Region Scaling and Energetic Costs Influence Brain Size Evolution in Weakly Electric African Fishes (Mormyridae)*. Dissertation thesis. Washington University, pp. 13-14
- Terleph, T. A. (2003)** 'Effects of social interaction on the electric organ discharge in a

- mormyrid fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei)', *Journal of Experimental Biology*, 206(14), pp. 2355–2362.
- Terleph, T. A. (2004)** 'The function of agonistic display behaviours in *Gnathonemus petersii*', *Journal of Fish Biology*, 64(5), pp. 1373–1385.
- Toerring, M. J. and Belbenoit, P. (1979)** 'Motor programmes and electroreception in mormyrid fish', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4(4), pp. 369–379.
- Toerring, M. J. and Moller, P. (1984)** 'Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behavior in mormyrid fish', *Behavioural Brain Research*, 12(3), pp. 291–306.
- Tomaszewicz, A. (2016)** 'Birds do it, bees do it, and even electric fish do it: Cultural transmission of maze learning in the african weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei)', p. 35.
- Worm, M., Kirschbaum, F. and von der Emde, G. (2018)** 'Disembodying the invisible: electrocommunication and social interactions by passive reception of a moving playback signal', *The Journal of Experimental Biology*, 221(5), p. jeb172890.
- Xu-Friedman, M. and Hopkins, C. D. (1999)** 'Central mechanisms of temporal analysis in the knollenorgan pathway of mormyrid electric fish', 202, pp. 1311–1318.
- Zupanc, G. K. H. and Bullock (2005)** 'From electrogenesis to electroreception: An overview', in Bullock, T. H. et al., *Electroreception*. Springer New York.