

Interaktion und neuronanatomische Grundlagen  
des elektrosensorischen und visuellen Systems  
während der multimodalen Objekterkennung:  
Die dynamische Gewichtung der einzelnen Sinne  
in Abhängigkeit ihrer Verlässlichkeit und  
sensorischer Vorerfahrungen beim schwach  
elektrischen Fisch *Gnathonemus petersii*

Dissertation  
zur  
Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)  
der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der  
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

**Malou Zeymer**

aus  
Koblenz

Bonn, 2022



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

1. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard von der Emde

2. Gutachter: PD Dr. Vera Schlüssel

Tag der Promotion: 09.03.2023

Erscheinungsjahr: 2023



## Erklärung

Hiermit erkläre ich, die vorliegende Arbeit persönlich, selbstständig und nur unter Zuhilfenahme der angegebenen Mittel angefertigt zu haben. Inhaltliche und wörtliche Übernahmen anderer Werke wurden durch Zitate als solche gekennzeichnet.

Bonn, den 28. Oktober 2022

Malou Zeymer



Teile dieser Arbeit sind veröffentlicht:

1. Zeymer, M., von der Emde, G., und Wullimann, M. F. (2018). The mormyrid optic tectum is a topographic interface for active electrolocation and visual sensing. *Frontiers in Neuroanatomy*, 12: Artikel 79.

<https://doi.org/10.3389/fnana.2018.00079>



## Zusammenfassung

Während der Interaktion mit der Umwelt nehmen alle Organismen über die Sinnessysteme unterschiedlichste sensorische Informationen wahr und kombinieren bzw. integrieren diese um eine möglichst verlässliche Wahrnehmung zu garantieren. Beim Menschen wurde gezeigt, dass der multimodale Eingang während der Integration dynamisch in Abhängigkeit von der relativen Verlässlichkeit der einzelnen Sinne gewichtet wird und dabei von dominierenden Effekten verschiedener Sinne, Kalibrierungsprozessen oder vorherigen Erfahrungen beeinflusst werden kann. Der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* nutzt ebenfalls multimodal den aktiv elektrischen und visuellen Sinn während verschiedener Verhaltensweisen. Ziel dieser Arbeit war eine nähere Untersuchung der dynamischen Gewichtung während der multimodalen Objekterkennung, sowie eine mögliche Identifizierung der daran beteiligten neuronalen Strukturen.

Im ersten Projekt dieser Arbeit wurde unter Verwendung einer neuen Methode untersucht, ob der Elefantenrüsselfisch quantitativ dynamisch zwischen dem elektrosensorischen und visuellen System gewichtet. Dafür wurde die Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung isoliert manipuliert und nicht indirekt durch die Änderung mehrerer Parameter wie in vorherigen Studien. Dabei war eine Erhöhung des Wasserleitwerts mit einer Verringerung des elektrosensorischen Informationsflusses korreliert, was wiederum in einer Verringerung der Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung resultierte. Die Ergebnisse zeigten nach den Leitwerterhöhungen eine schrittweise Gewichtung hin zum anfänglich weniger dominanten visuellen Sinn. *G. petersii* gewichtete dynamisch von Durchgang zu Durchgang anhand der Verlässlichkeit zwischen den Sinnen.

Im zweiten Projekt wurde diese Gewichtung näher in Bezug auf Einflüsse vorheriger Erfahrungen oder des Stimulustyps untersucht. Dafür wurden die Tiere einerseits bei unterschiedlichen sensorischen Bedingungen und mit verschiedenen Objekten trainiert. Sowohl das Schwierigkeitslevel der verschiedenen Objektbedingungen als auch die vorherigen sensorischen Informationen hatten einen Einfluss auf die gemessenen Schwellenwerte, bis zu denen eine Unterscheidung noch möglich war. Die Ergebnisse zeigten, dass je schwieriger die Aufgabe, umso geringer war die Distanz, bis zur der die Fische die Objekte unterscheiden konnten. Außerdem resultierte ein größerer elektrosensorischer Einfluss während des Trainings

in einer größeren Dominanz der aktiven Elektroortung über das visuelle System. Dadurch wurde das visuelle System überschrieben oder blockiert und eine visuelle Unterscheidung war nicht möglich, selbst dann nicht wenn auf weite Entfernungen der elektrische Sinn weniger verlässlich wurde. War der Einfluss des visuellen Systems während des Trainings erhöht, konnten die Fische dynamisch zwischen den Sinnen in Abhängigkeit von ihrer jeweiligen Verlässlichkeit wählen.

Im dritten Projekt wurden verschiedene neuronale Strukturen unter Zuhilfenahme von Tracer-Injektionen näher auf topographische Verbindungen untersucht. Die Ergebnisse zeigten unter anderem deutliche übereinstimmende topographische Anordnungen der elektrosensorischen und visuellen Mappen im lateralen Nucleus des Torus semicircularis. Es kann vermutet werden, dass dieser Nucleus des Mittelhirns eine erste Schnittstelle der beiden sensorischen Systeme und möglicherweise den Ort des crossmodalen Informationsaustausches darstellt.

Zusammengefasst zeigt diese Arbeit, dass der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* vergleichbar zum Menschen, multisensorischen Eingang dynamisch anhand der Verlässlichkeit gewichtet und dabei diesen Vorgang flexibel in Abhängigkeit von den vorherigen Erfahrungen oder der Aufgabe anpassen kann. Auch in der neuronalen Verarbeitung konnten Gemeinsamkeiten zwischen dem Menschen und Elefantenrüsselfisch gefunden werden, sei es angefangen mit topographisch organisierten neuronalen Karten bis hin zu einem möglichen crossmodalen Transfer auch auf niederen Hirnebenen.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Zusammenfassung</b>	<b>IX</b>
<b>1 Generelle Einleitung</b>	<b>5</b>
1.1 Sinneswahrnehmung . . . . .	5
1.1.1 Sinnessysteme bei Fischen . . . . .	6
1.1.1.1 Visueller Sinn . . . . .	7
1.1.1.2 Auditiver Sinn . . . . .	8
1.1.1.3 Seitenlinienorgan . . . . .	9
1.1.1.4 Taktile Sinn . . . . .	10
1.1.1.5 Chemosensorische Sinne . . . . .	11
1.1.1.6 Elektrischer Sinn . . . . .	13
1.2 Multisensorische Wahrnehmung . . . . .	17
1.2.1 Multisensorische Integration . . . . .	19
1.2.1.1 Dynamische Gewichtung multisensorischer Infor- mationen . . . . .	20
1.2.1.2 Sensorische Hierarchie . . . . .	23
1.2.1.3 Modulierende crossmodale Effekte . . . . .	23
1.2.1.4 Einfluss vorheriger Erfahrungen auf die multisen- sorische Integration . . . . .	25
1.2.1.5 Ontogenie der Fähigkeit zur multisensorischen In- tegration . . . . .	26
1.2.1.6 Crossmodaler Transfer sensorischer Informationen	28
1.2.2 Rekalibrierung multisensorischer Eingänge . . . . .	29
1.2.3 Statistische Modelle . . . . .	33
1.2.4 Neuronale Grundlagen der multisensorischen Verarbeitung	35
1.3 Modellorganismus <i>Gnathonemus petersii</i> . . . . .	39
1.3.1 Sinnessysteme von Mormyriden . . . . .	41
1.3.1.1 Aktiver elektrischer Sinn . . . . .	42
1.3.1.2 Visueller Sinn . . . . .	53
1.3.2 Multisensorische Integration in Mormyriden . . . . .	58
1.3.3 Zentrales Nervensystem und neuronale sensorische Verar- beitung des elektrischen und visuellen Sinns . . . . .	60

---

1.4	Ziele der Arbeit . . . . .	63
<b>2</b>	<b>Multimodale Objekterkennung</b>	<b>65</b>
2.1	Projekt 1: Dynamische Gewichtung multisensorischer Informatio- nen in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit . . . . .	65
2.1.1	Einleitung . . . . .	65
2.1.2	Material und Methoden . . . . .	69
2.1.2.1	Versuchstiere und -aufbau . . . . .	69
2.1.2.2	Verhaltensversuche . . . . .	71
2.1.2.3	EOD-Messung . . . . .	75
2.1.2.4	Auswertung . . . . .	76
2.1.3	Ergebnisse . . . . .	77
2.1.3.1	EOD-Messungen . . . . .	77
2.1.3.2	Verhaltensversuche . . . . .	80
2.1.4	Diskussion . . . . .	84
2.1.4.1	EOD-Messung . . . . .	84
2.1.4.2	Verhaltensversuche . . . . .	86
2.2	Projekt 2: Der Einfluss sensorischer Vorerfahrungen und des Sti- mulustyps auf die multisensorische Integration bei <i>Gnathonemus</i> <i>petersii</i> . . . . .	90
2.2.1	Einleitung . . . . .	90
2.2.2	Material und Methoden . . . . .	93
2.2.2.1	Versuchstiere und -aufbau . . . . .	93
2.2.2.2	Training . . . . .	93
2.2.2.3	Transfertests . . . . .	96
2.2.2.4	Kontrollversuche . . . . .	96
2.2.2.5	Auswertung . . . . .	96
2.2.3	Ergebnisse . . . . .	98
2.2.3.1	Training . . . . .	98
2.2.3.2	Transfertests . . . . .	99
2.2.4	Diskussion . . . . .	108
2.2.4.1	Training . . . . .	109
2.2.4.2	Transfertests . . . . .	111

---

<b>3</b>	<b>Neuroanatomische Verbindungen</b>	<b>119</b>
3.1	Projekt 3: Das Tectum opticum der Mormyriden als Schnittstelle des aktiv elektrischen und visuellen Sinns . . . . .	119
3.1.1	Abkürzungsverzeichnis . . . . .	119
3.1.2	Einleitung . . . . .	120
3.1.3	Material und Methoden . . . . .	123
3.1.3.1	Versuchstiere . . . . .	123
3.1.3.2	Perfusion und Fixierung . . . . .	124
3.1.3.3	DiI-Tracing Methode . . . . .	124
3.1.3.4	Mikroskopie . . . . .	126
3.1.4	Ergebnisse . . . . .	127
3.1.4.1	Tektale Injektionen . . . . .	127
3.1.4.2	Injektionen in den lateralen Nucleus des Torus se- micircularis . . . . .	136
3.1.5	Diskussion . . . . .	141
3.1.5.1	Vergleiche mit anderen Studien . . . . .	141
3.1.5.2	Topographie . . . . .	146
<b>4</b>	<b>Generelle Diskussion</b>	<b>152</b>
4.1	Multimodale Objekterkennung . . . . .	152
4.2	Neuronale Verarbeitung multisensorischer Informationen . . . . .	164
4.3	Metagehirn . . . . .	169
	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>174</b>
<b>5</b>	<b>Anhang</b>	<b>230</b>
5.1	Zusammensetzung Lösungen . . . . .	230
5.1.1	Leitwertlösung . . . . .	230
5.1.2	Ringerlösung . . . . .	230
5.1.3	Sörensen Phosphatpuffer . . . . .	230
5.1.4	4 %-ige PFA-Lösung . . . . .	230
5.2	Spike2-Skript zur automatischen EOD-Analyse . . . . .	231
5.3	Zusätzliche Abbildungen . . . . .	232
<b>6</b>	<b>Danksagung</b>	<b>237</b>



# 1 Generelle Einleitung

## 1.1 Sinneswahrnehmung

Im Zusammenspiel mit der Umwelt wird jedes Lebewesen vor die Aufgabe gestellt, sensorische Eindrücke wahrzunehmen, zu verarbeiten und ein darauf angepasstes Verhalten auszubilden. Im Laufe der Evolution entwickelten sich sensorische Rezeptoren, welche externe physikalische oder chemische Reize in interne neuronale vergleichbare Signale überführen. Dabei führten stetig andauernde Selektionsprozesse hinsichtlich der besten Anpassung an das Habitat, Futterressourcen, Fortpflanzung und der Vermeidung gefressen zu werden zur Entwicklung von einfachsten sensorischen Zellen hin zu immer komplexeren Sinnessystemen. Diese können aus hunderten oder sogar tausenden einzelnen Rezeptorzellen aufgebaut sein, welche wiederum oft in speziellen Sinnesorganen angeordnet sind. In den Sinnesorganen zusätzlich enthaltene Strukturen tragen zu einer Verbesserung bei der Wahrnehmung von Sinnesreizen bei, wie z.B. die Linse im Auge. In Abhängigkeit von den aufgenommenen physikalischen oder chemischen Reizen können die entsprechenden sensorischen Modalitäten verschiedenen Rezeptorgruppen zugeteilt werden. Dabei wird zwischen Photo- (Ebrey und Koutalos, 2001; Sanes und Zipursky, 2010), Chemo- (Chandrashekar et al., 2006; Firestein, 2001), Mechano- (French und Torkkeli, 2009) und Thermorezeptoren (Hensel, 1974; Hinz et al., 2018) unterschieden. Diese sensorischen Zellen bilden die Grundlage für eine Vielzahl an Sinnessystem, wie unter anderem die Mechanorezeptoren für den Vibrations- und Tastsinn in der Haut, Gehör, Gleichgewichtssinn und Seitenliniensystem der Fische und Amphibien. Neben diesen vier weit verbreiteten Rezeptortypen besitzen manche Tiere zusätzlich entweder Magneto- oder Elektrorezeptoren als Basis spezialisierter Modalitäten (Szabo, 1965; Wiltschko und Wiltschko, 2013).

Der Großteil dieser verschiedenen Sinne sind passive Systeme, d. h. die Empfänger nehmen unterschiedlichste Formen der Energie, wie Licht, Schallwellen, chemische Reize, etc., passiv aus der Umwelt wahr. Im Gegensatz zu der passiven Sinneswahrnehmung, gibt es Tiere, die zusätzlich selber aktiv eine Form der Energie aussenden und anhand Veränderungen der selbst-generierten Signale so die Umgebung erfassen können (Nelson und MacIver, 2006). Auch wenn diese Art der aktiven Wahrnehmung sehr kostenintensiv für den Organismus ist, stellt sie dennoch

einen Vorteil gegenüber der passiven dar. In diesem Fall haben die Organismen die Kontrolle über die Eigenschaften der ausgesendeten Signale und können z. B. die Intensität, Richtung oder spektrale Eigenschaften selbst bestimmen und den entsprechenden Bedingungen anpassen. Die bekannteste Form der aktiven Sinneswahrnehmung ist die Echoortung der Fledermäuse, mit der sie sich im Raum orientieren, Beute fangen und navigieren können. Die erzeugten Ultraschalllaute treffen auf die Beute oder Hindernisse und werfen Echos zum Tier zurück, welches diese wahrnehmen, anhand der Veränderungen analysieren und mit den entsprechenden Verhaltensweisen darauf antworten kann (Neuweiler, 1990). Auch einige andere Ortungssysteme wie die aktive Echoortung der Zahnwale (Madsen et al., 2004) oder die aktive Elektroortung in schwach elektrischen Fischen basieren auf einem vergleichbaren Prinzip (von der Emde und Engelmann, 2011).

### 1.1.1 Sinnessysteme bei Fischen

Wie alle Wirbeltiere besitzen auch Fische eine Vielzahl an komplexen Sinnessystemen, allerdings werden aquatische Organismen dabei durch das Umgebungsmedium Wasser vor andere Herausforderungen gestellt. Während Tiere an Land am Tag meist ungehindert ihr visuelles System nutzen können, verliert das Tageslicht unter Wasser schnell an Helligkeit mit zunehmender Tiefe. Ab etwa 1000 m dringt nicht mehr genug Licht vor um eine uneingeschränkte Sicht zu ermöglichen und Organismen sind auf eigens produziertes Licht angewiesen (Lythgoe, 1988). Zusätzlich fällt Tageslicht fast nur von oben von der Oberfläche des Wassers ein und auch nur in begrenzter Bandbreite des Spektrums. Zuletzt müssen sich aquatische Lebewesen auf visuell rauschende Lichtverhältnisse anpassen, da das Medium Wasser starke lichtstreuende Eigenschaften besitzt und dies zusätzlich durch Schwebstoffe verstärkt werden kann. Unter Wasser ist dadurch meist eine Sicht bis mehr als 100 m nicht mehr möglich (Lythgoe, 1988). Neben der visuellen Sicht ist auch die Erkennung von Druckwellen erschwert. Während in Landlebewesen Schallwellen ausschließlich vom Innenohr detektiert werden, besitzen Fische neben diesem zusätzlich auch noch ein Seitenlinienorgan zur Erkennung von Wasserströmungen. Da sich in der direkten Nähe von Unterwasserschallquellen die akustischen Felder allerdings wie inkompressible Strömungen verhalten, ist eine Unterscheidung sehr komplex (Kalmijn, 1988; Rogers und Cox, 1988). Auch

beim chemosensorischen System fallen die Unterscheidungen zwischen Geruch und Geschmack schwieriger aus als an Land, da alle chemischen Stimuli im Wasser gelöst sind. Nichtsdestotrotz ist die Diffusion chemischer Substanzen vergleichsweise langsam in Wasser, weswegen sich die chemosensorische Signale langsamer verflüchtigen und somit über weitere Entfernungen nachweisbar sind. Trotz dieser erschwerten Bedingungen unter Wasser, sind die Sinnessysteme aquatischer Organismen und ihre neuronale Verarbeitung bestens an das Medium angepasst und ermöglichen eine sehr gute sensorische Wahrnehmung.

#### 1.1.1.1 Visueller Sinn

Das visuelle System spielt vergleichbar zu Landlebewesen in Echten Knochenfischen eine große Rolle und bis auf wenige Ausnahmen, wie z. B. in Höhlenfischen, sind die Augen sehr gut entwickelt. Die subsphärische Kammer beinhaltet die invertierte Retina und eine fokussierbare Linse. Der Aufbau der Retina der meisten Teleostei zeigt viele Gemeinsamkeiten zu anderen Vertebraten mit drei oder mehr Zapfentypen und Stäbchen, zwei Typen von bipolaren Zellen, drei bis fünf verschiedene horizontale Zelltypen und sechs oder mehr unterschiedliche Ganglionzellen (Ali und Anctil, 1976). Nichtsdestotrotz gibt es auch Fische mit einem monochromatischen Pigmentsystem als Adaption an lichtschwache Umgebungen. Innerhalb der Gruppe der Echten Knochenfische sind eine große Bandbreite an verschiedenen Zapfenpigmenten und damit einhergehend große spektrale Variationen zu finden in Abhängigkeit von den ökologischen Eigenschaften der unterschiedlichen Habitate (Carleton et al., 2020; Levine et al., 1980; Loew und Lythgoe, 1978; Schweikert et al., 2018). Neben den für den Menschen sichtbaren Wellenlängen, wurde für einige Fischarten zusätzlich eine visuelle Sensitivität für kurzwelliges ultraviolettes (Losey et al., 1999) und langwelliges infrarotes Licht (Meuthen et al., 2012) gezeigt. Außerdem können verschiedene Spezies polarisiertes Licht unter anderem zum Beutefang, Tarnung oder Navigation nutzen (Roberts, 2014). Im Gegensatz zu der Akkommodation durch eine Veränderung der Linsenform in Säugetieren, kann in den Teleostei durch eine von externen Muskeln hervorgerufene Bewegung der Linse ein Objekt fokussiert werden (Guthrie, 1986). Auch die Pupille der meisten Echten Knochenfische unterscheidet sich zu anderen Wirbeltieren dadurch, dass unter natürlichen Bedingungen kaum Änderungen

des Pupillendurchmessers als Reaktion auf sich ändernde Lichtbedingungen gefunden werden konnte (Charman und Tucker, 1973). Trotzdem können Fische eine Vielzahl an verschiedenste Objekteigenschaften erkennen, sei es die Helligkeit, Textur, geometrische Form, Kontrast oder auch Farben und sogar Farbschattierungen vergleichbar mit visuell orientierten Vogel- oder Säugetierarten (Douglas und Hawryshyn, 1990; Fuss et al., 2014; Fuss und Schluessel, 2017; Northmore et al., 1978). Der sehr gut ausgebildete visuelle Sinn in Fischen ist an vielen Verhaltensweisen beteiligt, wie z. B. bei der Detektion von Beute (Confer et al., 1978; Hansen et al., 2013) oder bei der Kommunikation mit Artgenossen. Es wurde bereits gezeigt, dass visuelle Signale eine wichtige Rolle bei der Schwarmbildung und -zusammenhalt, territorialen Interaktionen und Fortpflanzungsverhalten spielen (Review: Guthrie, 1986).

#### **1.1.1.2 Auditiver Sinn**

Fische besitzen wie fast alle Organismen Ohren zur Erkennung von Schallwellen und das Innenohr teilt viele Merkmale mit anderen Vertebraten von kieferlosen Fischen bis hin zu den Säugetieren (Retzius, 1881). Es wird angenommen, dass Töne in zwei verschiedenen Wegen das Ohr von Fischen erreichen können (Fay und Popper, 1974, 1975). Während der Körper eine ähnliche Dichte wie das Wasser besitzt, weisen die Otolithen oder „Ohrsteinchen“ eine höhere Dichte als der Körper auf. Die Otolithen stehen mit dem sensorischen Epithelium in Kontakt und eine Bewegung des Fisches durch ein Schallfeld hindurch führt zu einer Abscherung der Zilienbündel in den Haarsinneszellen und somit zu einer direkten Stimulation. Zusätzlich kann eine Stimulation der Otolithen indirekt über die Schwimmblase erfolgen. Die Schwimmblase enthält Gase, welche weniger dicht als der Körper sind und Schallwellen können diese zum Vibrieren bringen. Allerdings wird dieses indirekte Hören über die Schwimmblase nur unter bestimmten anatomischen Bedingungen gefunden und zwar durch eine Kopplung des Innenohrs mit der Schwimmblase. Es wird angenommen, dass die Schwimmblase die Bandbreite und Sensitivität des Hörens erhöht und wird demnach eher den „Hör-Spezialisten“ als den „Generalisten“ zugesprochen (Review: Popper und Lu, 2000). Die Hörleistung von Fischen wurde bereits für mehr als 70 Arten experimentell gemessen und zeigt für Spezialisten eine Wahrnehmung von Tönen von unter 1000 bis meh-

rere Tausend Hertz, wohingegen bei einer fehlenden akustischen Kopplung der Schwimmblase mit dem Innenohr, können meist nur auditive Stimuli bis maximal 1000 Hz wahrgenommen werden (Fay und Wilber, 1989). Außerdem gibt es einige wenige Beispiele für die Erkennung von Infraschalllauten von bis zu 10 Hz (Knudsen et al., 1994) oder Ultraschalllauten in Bereichen von über 39 kHz (Astrup und Møhl, 1993). Auch wenn die Unterscheidungsleistungen bei Fischen nicht so gut sind wie bei Säugetieren, so spielt das auditive System trotzdem eine große Rolle z. B. in der Kommunikation mit Artgenossen durch die Erkennung von Individuen (Myrberg und Riggio, 1985).

### 1.1.1.3 Seitenlinienorgan

Zusätzlich besitzen Fische ein Seitenliniensystem, welches Druckwellenunterschiede, wie lokale Wasserströmungen, detektieren kann. In Echten Knochenfischen besteht dieses meist aus sogenannten „freien Organen“ und den Seitenlinien-Kanälen (Bleckmann, 1986). Sowohl die freien Neuromasten als auch die „Kanalorgane“ sind strömungssensitive Mechanorezeptoren. Die einzelnen Rezeptorzellen bestehen aus Bündeln von Haarsinneszellen, eingebettet in einer gallert-ähnlichen Substanz, der Kupula. Diese bilden als Cluster einen Neuromasten, wobei die freien Neuromasten meist in Gruben oder Furchen in der Haut liegen. In vielen freischwimmenden Fischarten haben sich aus diesen freien Organen zusätzliche Kanalorgane entwickelt. Diese liegen in sichtbaren Kanälen entlang des Kopfes und der Körperseite und sind durch Poren mit dem Umgebungsmedium verbunden. Die Kupula der Kanalorgane ragt in den Kanal hinein und ist entweder von Meerwasser oder einer speziellen Kanal-Endolymphe umgeben, um so vor dem direkten Einfluss passiver Strömungen durch die Schwimmbewegungen des Fisches geschützt zu sein (Bleckmann, 1986). Während die freien Neuromasten am besten Wellenbewegungen parallel zur Längsachse der Kupula detektieren können, reagieren die Kanalorgane am sensitivsten auf Wasserströmungen parallel zur Kanalachse. Dabei liegt die maximale Sensitivität für Strömungsreize bei den meisten Fischarten in dem Bereich von 30 – 150 Hz (Sand, 1981). Mit dem Seitenliniensystem sind Fische in der Lage lokale Wasserströmungen durch Druckunterschiede zu erkennen und somit z. B. Hindernisse in der nahen Umgebung zu vermeiden (Dijkgraaf, 1963). Es konnte bereits gezeigt werden, dass hydrodynamische sen-

sorische Informationen für die Beute Detektion, Vermeidung von Fressfeinden, Kommunikation, „Schooling“-Verhalten, Objekt Diskriminierung und Rheotaxis genutzt werden können (Bleckmann, 1986, 1994; Montgomery et al., 1997). Mit den Rezeptoren am Kopf können auch Wellenbewegungen an der Wasseroberfläche wahrgenommen werden und ermöglichen so an der Oberfläche fressende Fischen ihre Beute zu detektieren (Schwartz, 1965, 1971).

#### **1.1.1.4 Taktile Sinn**

Ein weiteres Sinnessystem basierend auf Mechanorezeptoren ist der Tastsinn, bei dem mechanischer Einfluss, wie Berührungen, Spannkraft, Druck, Verformung oder Vibrationen auf der Körperoberfläche oder mit Schleimhaut ausgekleideten Körperöffnungen (oral, nasal, etc.) wahrgenommen werden können. In höheren Wirbeltieren handelt es sich bei den Sinneszellen entweder um freie Faserendungen des trigeminalen Nervs und Rückenmarksnervs oder aber um Endkörperchen, bei denen die terminalen Ausläufer der freien Nervenendigungen mit Hilfs- oder Hüllstrukturen aus spezialisierten Bindegewebszellen umgeben sind. Je nach Art der Sinneszellen liegen diese in der Haut, Epidermis, anderem Gewebe oder an den Organen und lassen sich in unterschiedliche Typen anhand ihrer Struktur (Merkelzellen, Pacini-Körperchen, etc.) einteilen, wobei die jeweiligen Zelltypen dabei auch auf die Wahrnehmung spezifischer haptischer Stimuli spezialisiert sind (French und Torkkeli, 2009).

Auch wenn man davon ausgehen kann, dass auch Fische in der Lage sind mechanische Reize wahrzunehmen, ist bisher nur wenig über diesen Sinn bekannt. Die meist untersuchtesten taktilen Rezeptoren sind die Merkel-Zellen, welche vergleichbare morphologische Eigenschaften zu anderen Vertebraten besitzen und sich ebenfalls in allen Schichten der Haut, auf der gesamten Körperoberfläche und in der Mundhöhle befinden (Whitewar, 1989). Außerdem konnten in Fischen ebenfalls freie Nervenendigungen des trigeminalen Systems gefunden werden, wohingegen kaum Informationen über das mögliche Vorhandensein verkapselter taktiler Rezeptoren vorhanden sind (Kasumyan, 2011). Neben der Verwendung möglicher Mechanorezeptoren zur Erkennung taktiler Reize, wird bei Fischen einigen Strukturen des Seitenliniensystems dabei ebenfalls eine Rolle zugesprochen (Maruska und Tricas, 1998). Vergleichbar zu anderen Wirbeltieren sind die Rezeptoren des

Tastsinns über den gesamten Körper verteilt, aber insbesondere an den taktilen Organen wie Rostrum, Barteln, Flossen, freien Flossenstrahlen und anderen Auswüchsen. Dabei ist der taktile Sinn insbesondere bei Arten von Bedeutung, welche permanent oder zumindest ein Großteil der Zeit in Kontakt mit verschiedenen Oberflächen in Kontakt stehen, wie etwa unter anderem benthische oder bodennahe Arten, Bewohner von Korallenriffen oder etwa in Symbiose mit anderen aquatischen Organismen lebende Tiere (Review: Kasumyan, 2011). Außerdem wird davon ausgegangen, dass Mechanorezeptoren am Futtersuchverhalten, Kontrolle der Position und Bewegung benthischer Arten am Grund, Territorialverhalten, Fortpflanzungsverhalten oder anderen sozialen Verhaltensweisen wie etwa Putzerfisch-Klient-Interaktion beteiligt sind (Grutter, 2004; Kasumyan, 2004, 2011; Marchesan et al., 2000).

#### 1.1.1.5 Chemosensorische Sinne

Neben den erwähnten Sinnen besitzen Fische auch ein chemosensorisches System, bestehend aus der Olfaktorik und Gustatorik. Das olfaktorische Organ ist bei den meisten Fischarten eine gut entwickelte paarige Struktur und befindet sich an der dorsalen Oberfläche des Kopfes zwischen den Augen. Durch die Nasenöffnungen gelangt Wasser in die Nasenhöhle, in der sich am Grund die sogenannte olfaktorische Rosette befindet. Diese Struktur besteht aus olfaktorischen Lamellen, deren Oberfläche von dem olfaktorischen Epithelium bedeckt ist (Kasumyan, 2004). Diese generelle Struktur des olfaktorischen Organs existiert in unterschiedlichsten Modifikationen und Ausführungen innerhalb der taxonomischen Gruppen und ist abhängig von dem natürlichen Lebensraum und speziellen Verhaltensweisen (Kasumyan, 2004; Zeiske et al., 1992). Das olfaktorische Epithelium, mit einer Dicke von 20 bis 130  $\mu\text{m}$ , besteht hauptsächlich aus Rezeptorzellen, aber auch aus Schleim- und Basalzellen. Die absolute Anzahl an Rezeptoren unterscheidet sich stark zwischen den verschiedenen Taxa von nur einigen Dutzend bis zu Hunderttausenden (Review: Kasumyan, 2004). Für den Wels *Silurus glanis* wurde die höchste Dichte mit 155.000 Rezeptoren gefunden, was in etwa mit der Anzahl im Hund vergleichbar ist (Neuhaus und Müller, 1954). In den meisten Teleostei-Gruppen können die Rezeptorzellen in drei verschiedene Typen eingeteilt werden: den Mikrovilli-, Zilien- und Kryptenzellen. Es konnte gezeigt werden, dass diese

Zellen und die in Bündeln unterteilte Riechbahnen auf die Erkennung bestimmter Gruppen chemischer Stimuli spezialisiert sind (Hamdani et al., 2000, 2001a,b; Hamdani und Døving, 2002, 2003; Weltzien et al., 2003). Dabei können Fische unterschiedlichste chemische Substanzen, wie unter anderem Aminosäuren, Steroide, Nukleotide, Amine, aber auch Exometabolite von Pflanzen und Tieren, sowie verschiedenste Pheromone olfaktorisch wahrnehmen (Døving, 1986). Fische reagieren sehr sensitiv auf Gerüche und unterscheiden sich in den Konzentrationsschwellen nicht von Säugetieren. Elektrophysiologische Experimente zeigten Reaktion des olfaktorischen Systems auf Konzentrationen von nur  $10^{-9} - 10^{-13}$  mol/L (Hara, 1992), wobei der verhaltensauslösende Konzentrationsschwellenwert höher bei etwa  $10^{-6} - 10^{-9}$  mol/L liegt (Kasumyan, 2004).

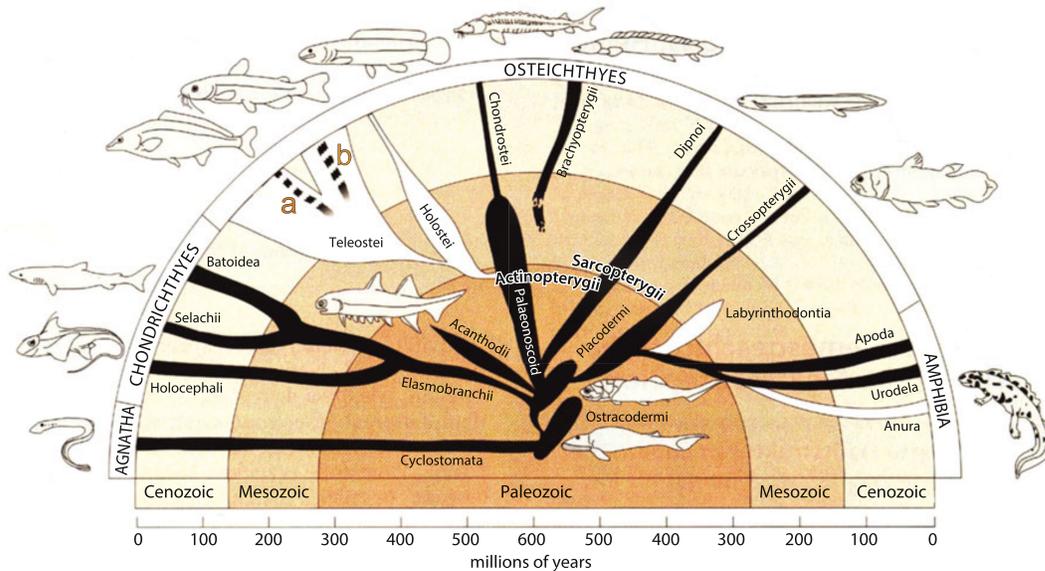
Neben der Olfaktorik sind Fische vergleichbar zu Landlebewesen ebenfalls in der Lage chemosensorische Signale mit den Geschmacksknospen als strukturelle Einheiten des gustatorischen Organs wahrzunehmen. Diese bestehen aus Stütz- und Basalzellen, sowie den gustatorischen Sinneszellen mit entweder einer einzelnen oder zwei apikalen Microvilli (Kapoor et al., 1975). In den Teleostei sind die gustatorischen Rezeptorzellen hauptsächlich an den Kiemenbögen und -reusendornen, an Fortsätzen wie Barbeln und innerhalb der Mundhöhle und im Rachenraum, aber auch als externe Geschmacksknospen auf der Hautoberfläche zu finden. Die knollenförmigen Gebilde können dabei in Form und Größe, aber auch in der Dichte und absoluten Anzahl stark zwischen den Arten variieren (Gomahr et al., 1992; Hara, 1994b; Kapoor et al., 1975). In Abhängigkeit von der Lage, ist jede Geschmacksknospe einzeln durch einen von drei gustatorischen Nerven, dem fazialen, glossopharyngealen oder vagalen, innerviert (Kanwal und Finger, 1992). Systematische Studien zeigten, dass das gustatorische System insbesondere sensitiv und artspezifisch auf verschiedenste Aminosäuren reagiert (Hara, 1994a; Hara et al., 1993), wobei auch vereinzelt Gallensalze (Hara et al., 1984, 1993), natürliche Toxine (Kitada und Hara, 1994; Yamamori et al., 1988), giftiges Kohlenstoffdioxid (Yamashita et al., 1989) oder Karbonsäuren und Nukleotide (Marui und Caprio, 1992) wahrgenommen werden können. Bei der Wahrnehmung von potenten Geschmackstoffen wie Aminosäuren oder Bitterstoffe, sind z. B. Lachse in der Lage Konzentrationen von bis zu  $10^{-8}$  mol<sup>-1</sup> wahrzunehmen, wohingegen Salze oder Zucker Verhaltensantworten nur bis zu einer Konzentration von  $10^{-2}$  mol<sup>-1</sup>

hervorrufen (Hara et al., 1993). Während die olfaktorische Wahrnehmung in Fischen der Erkennung von Individuen, Artgenossen und Populationen dient und am Fortpflanzungs-, Verteidigungs- und Revierverhalten, sowie bei der Migration, Schwarmbildung und Brutpflege beteiligt ist (Review: Kasumyan, 2004), liegt die Hauptaufgabe der Gustation beim Futtersuchverhalten. Dabei spielt der Geschmackssinn insbesondere eine große Rolle bei der nachfolgenden eigentlichen Erkennung des Futters, nachdem das olfaktorische, visuelle und/oder auditive System zuvor an der Suche auf weiteren Distanzen und anschließenden Aufnahme der Nahrung beteiligt sind (Review: Kapoor et al., 1975). Außerdem wird vermutet, dass der gustatorische Sinn an der Vermeidung von giftigen Stoffen im Wasser beteiligt ist (Hara, 1994b; Kitada und Hara, 1994; Yamashita et al., 1989).

#### 1.1.1.6 Elektrischer Sinn

Der elektrische Sinn ist in aquatischen Lebewesen weit verbreitet, wobei er hauptsächlich bei den Nicht-Teleostei vorkommt, wie etwa Haien, Rochen und einigen andere Arten wie z. B. Löffelstören (Baker et al., 2013; Bullock, 1982; Bullock et al., 1982, 1983; Kalmijn, 1971, 1974; Wilkens et al., 1997) (Abb. 1). Diese können mit Elektrozeporen, in den Elasmobranchii sogenannte Lorenzinischen Ampullen (Kalmijn, 1971, 1974), schwach elektrische Felder detektieren (Murray, 1960, 1962). Die ampullären Organe reagieren sensitiv auf schwache Signale ( $< 1$  mV) mit niederen Frequenzen in einem Bereich von etwa 0,1 – 20 Hz (Bullock, 1982; Kalmijn, 1974). Während der passiven Elektroortung können z. B. Haie niederfrequente elektrische Spannungen detektieren, welche durch Kiemenbewegungen, den Mund und die Haut von Beutefischen erzeugt werden (Butsuk und Bessonov, 1981; Kalmijn, 1974). Bei Knorpelfischen wird der passive elektrische Sinn aber auch zur Orientierung genutzt, indem sowohl lokale elektromagnetische Felder als auch große homogene Felder, wie das von der Erde, erkannt werden können (Review: Crampton, 2019). Die meisten abiotischen Felder sind durch geochemische und seismische Prozesse, durch die Atmosphäre aufladende magnetische Stürme oder in Ozeanen durch den Fluss des Wassers durch das Magnetfeld begründet. In Verbindung mit der eigenen Ausrichtung zu diesen Feldern, können elektro-sensorische Informationen als ein elektromagnetischer Kompass genutzt werden (Kalmijn, 1981). Innerhalb der Fische besitzen etwa 16% der Arten die Fähig-

keit der passiven Elektroortung und etwa 1,5% der gesamten Fischarten zusätzlich noch ein elektrisches Organ als Grundlage für den aktiven elektrischen Sinn (Crampton, 2019). Dieser unabhängig voneinander evolvierte Sinn konnte bisher



**Abbildung 1: Die phylogenetische Verbreitung der Elektrorezeption innerhalb der Fische in den vergangenen 600 Millionen Jahren.** Neben den Amphibien besaßen wahrscheinlich fast alle basalen Entwicklungslinien der Fische einen elektrischen Sinn (**schwarze Äste**) aus denen sich später alle rezenten Fisch- und höheren Wirbeltierarten entwickelten. Während der Evolution der Neuflosser (Neopterygii), welche die Holostei und Teleostei beinhalten, ging die Elektrorezeption verloren (**weiße Äste**). Erst innerhalb der Teleostei entstand in zwei Linien unabhängig voneinander der elektrische Sinn erneut (**schwarz gestrichelte Äste**): (a) in den Osteoglossomorpha, bestehend aus den Xenomystinae und den afrikanischen Mormyriden, sowie (b) den Ostariophysii, welche die Siluriformen und südamerikanischen Gymnotiformen beinhalten. Verändert nach von der Emde (2013).

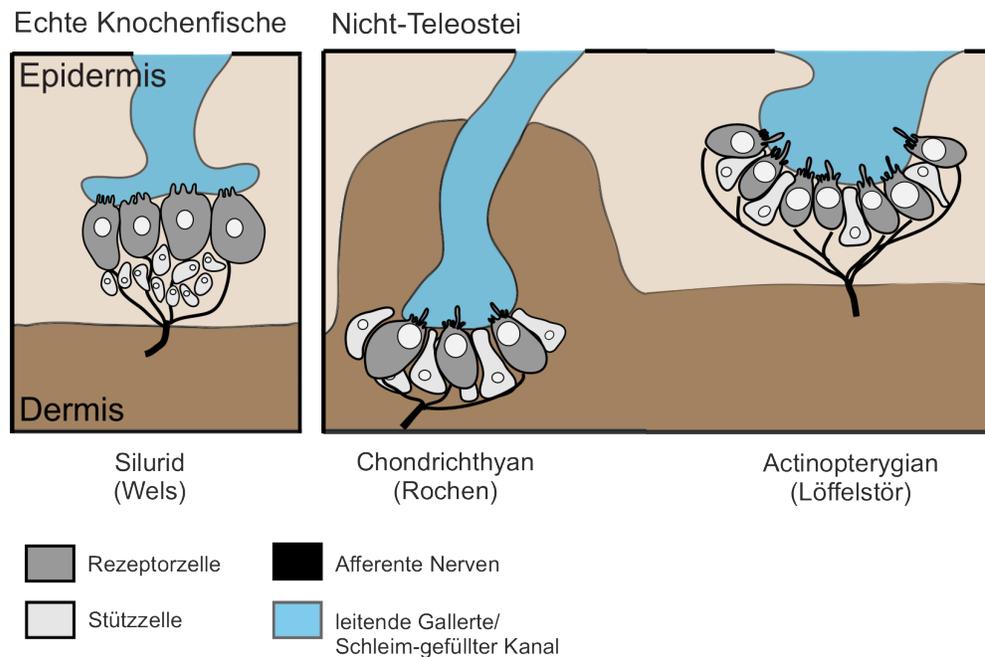
in 6 Großgruppen innerhalb der Elasmobranchii und Teleostei beschrieben werden und lässt sich zum einen in die stark elektrischen und in die schwach elektrischen Fische unterteilen (Caputi et al., 2005; Crampton, 2019).

Die stark elektrischen Fische, wie etwa die Zitteraale *Electrophorus*, Zitterwelse aus der Familie der Malapteruridae oder manche elektrische Rochen, erzeugen Entladungen von bis zu Hunderten von Volt pro Zentimeter und nutzen diese

zur Tötung oder Lähmung der Beute oder zur Abschreckung von Feinden (Bauer, 1979; Belbenoit et al., 1979; Crampton, 2019). Im Gegensatz dazu generieren schwach elektrische Arten, innerhalb der südamerikanischen Gymnotiformen oder der afrikanischen Mormyroformen, schwache Signale von bis zu maximal 10 V (Caputi et al., 2005).

Bei den Echten Knochenfischen sind aus etwa 33 Ordnungen nur vier dafür bekannt einen elektrischen Sinn zu besitzen: Zwei Gruppen der Welse Siluriformen, die Gymnotiformen und die Mormyroformen (Abb. 1). Es wird angenommen, dass der elektrische Sinn bei den Vorfahren der Teleostei sekundär verloren gegangen ist und sich dann unabhängig voneinander in der Überordnung der Ostariophysie, bestehend aus den Siluriformen und Gymnotiformen, und nochmals in den direkten Vorfahren der Mormyroformen entwickelt hat (Baker et al., 2013; Bullock et al., 1982). Während die Siluriformen als Elektrozeporen nur die neu entwickelten ampullären Organe der Teleostei besitzen, haben sich in den schwach elektrischen Fischen zusätzlich eine neue Klasse der Elektrozeporen evolviert, die tuberösen Organe (Bullock et al., 1982). Aufgrund der strukturellen und funktionellen Gemeinsamkeiten geht man davon aus, dass sich die Elektrozeporen der Echten Knochenfische aus den mechanosensitiven Haarsinneszellen der Seitenlinie entwickelt haben (Bleckmann, 1986). Dabei verloren diese die mechanische Sensitivität und erhöhten gleichzeitig die elektrische, welche bereits an der basalen Oberfläche präsent war (Bullock et al., 1982). Der Aufbau der neu entstandenen ampullären Organe der Echten Knochenfische ähnelt stark dem der Lorenzini-schen Ampullen in Knorpelfischen (Abb. 2). Die ampullären Rezeptoren bestehen aus einem mit leitender Gallerte gefülltem Kanal, der zu einer Öffnung in der Haut führt. Bei den Echten Knochenfischen ist die Anzahl auf einen intraepidermalen Kanal begrenzt (Franz, 1921), welcher geradlinig und im Verhältnis länger als die Dicke der Epidermis ist (Szabo, 1974). Am Grund des Kanals in der terminalen Kammer befindet sich das sensorische Epithelium mit einer variablen Anzahl an sensorischen Zellen. Bis zu 12 oder 13 dieser Ampullen bilden zusammen eine funktionelle Einheit, das ampulläre Organ, welches durch eine einzelne afferente Nervenfasern innerviert ist (Abb. 2). Vergleichbar mit den Knorpelfischen können schwach elektrische Fische passive elektrische Felder mit ihren ampullären Organen detektieren und so Beute lokalisieren oder sich orientieren (Bennett,

1971; Bodznick und Montgomery, 2005; Roth, 1972). Als Adaption an den natürlichen Lebensraum sowie die Dämmerungs- und Nachtaktivität entwickelte sich zusätzlich ein aktiver elektrischer Sinn. Mit Hilfe eines elektrischen Organs können schwach elektrische Fische elektrische Felder von kleinen Spannungen (wenige mV bis 5 V) und geringer Stromstärke erzeugen, die wiederum von den tuberösen Organen in der Haut detektiert werden können. Während der sogenannten aktiven Elektroortung können sich schwach elektrische Fische anhand von Änderungen des selbstgenerierten elektrischen Feldes im Raum orientieren und verschiedenste Objekte erkennen (Lissmann und Machin, 1958).



**Abbildung 2: Aufbau der ampullären Organe der Echten Knochenfische und Nicht-Teleostei im Vergleich.** Der Aufbau der ampullären Organe der Nicht-Teleostei, wie exemplarisch für den Rochen oder Löffelstör dargestellt, unterscheiden sich kaum zu den neu evolvierten ampullären Organen der Echten Knochenfische, wie etwa im Wels. Gelegentlich in der Dermis oder Epidermis, befinden sich die Rezeptorzellen (dunkelgrau) am Grund eines mit leitender Gallerte/Schleim-gefüllten Kanals (blau). Eine variable Anzahl an Rezeptorzellen oder Ampullen, sowie den dazugehörigen Stützzellen (hellgrau), bilden eine funktionelle Einheit, das ampulläre Organ, und werden durch eine einzelne afferente Nervenfasern innerviert (schwarz). Verändert nach Baker et al. (2013).

## 1.2 Multisensorische Wahrnehmung

Jahrelang wurden in Studien über die Sinnesorgane nur die verschiedenen Sinnessysteme einzeln in ihrer Reizwahrnehmung, neuronalen Verarbeitung und den daraus resultierenden Verhaltensweisen betrachtet und nicht in Kombination mit anderen Modalitäten. Allerdings ist die multimodale Erkennung der Umwelt die Norm und nicht die Ausnahme, da in allen Lebewesen, vom einfachsten Organismus bin hin zum Menschen, die verschiedenen Sinne auf unterschiedlichste Art und Weise miteinander und zu jeder Zeit interagieren (Buehlmann et al., 2020; Ernst und Bühlhoff, 2004; Goller et al., 2017; Ghosh et al., 2017; Harley et al., 2011; Jones und Moss, 2021; Kaczorowski et al., 2012; Kugler et al., 2019; Lombardo et al., 2008; Metaxakis et al., 2018; Montgomery et al., 2002; Narins et al., 2003, 2005; New und Kang, 2000; New, 2002; Page et al., 2012; Piep et al., 2008). Da jedes Sinnesorgan auf die Erkennung bestimmter physikalischer Energien spezialisiert ist, zeigen die Sinne bei unterschiedlichen Bedingungen und Reichweiten ihre optimale Arbeitsweise. Dabei können sensorische Signale kombiniert werden, wenn diese unterschiedliche bzw. komplementäre Informationen über ein Ereignis liefern oder integriert, wenn die Informationen redundant sind. Dabei wird die multisensorische Integration als *„neural process by which unisensory signals are combined to form a new product. It is operationally defined as a multisensory response (neural or behavioral) that is significantly different from the responses evoked by the modality specific component stimuli“* definiert (Colonus und Diede- rich, 2020).

Die multisensorische Integration und Kombination sind mit offensichtlichen Vorteilen verbunden, bei denen durch eine erhöhte Anzahl an sensorischen Informationen eine verlässlichere und vollständigere Wahrnehmung der externen Umwelt garantiert wird, was wiederum zu einer erhöhten Wahrscheinlichkeit der Erkennung und Identifizierung von Objekten oder Ereignissen führt (Review: Rowe, 1999). Eine Vielzahl von Verhaltensstudien konnte bereits zeigen, dass eine generelle Verbesserung der Leistung in nahezu allen Bereichen auftritt, wenn mehrere Sinne zur Verfügung stehen. Dieser sogenannte Synergie-Effekt ist weit verbreitet im Tierreich und wurde nicht nur beim Menschen (Alais und Burr, 2004), sondern auch bei anderen Säugetieren (Fetsch et al., 2012; Gingras et al., 2009; Jones und Moss, 2021; Piep et al., 2008; Stein et al., 1988), Vögeln (Lombardo et al.,

2008; Partan et al., 2005; Verhaal und Luksch, 2016), Fischen (Kasurak et al., 2012) und sogar Insekten (Balkenius und Dacke, 2010; Leonard und Masek, 2014; Zhang et al., 2014) gezeigt.

Betrachtet man diese multisensorische Verbesserung etwas genauer, ergeben sich verschiedene Vorteile. So kann etwa mit steigender Anzahl der Komponenten eines Signals die Detektions- und Reaktionsgeschwindigkeit (Diederich und Colonius, 2004; Hecht et al., 2008; Miller, 1982) als auch die Genauigkeit z. B. bei der Objekterkennung (Newell et al., 2001, 2003) deutlich erhöht werden. Auch Lernvorgänge können durch multisensorische Stimuli beschleunigt und verbessert werden im Vergleich zu unimodalem Training (Eninger, 1952; Hultsch et al., 1999; Kehoe, 1986). Ein weiterer Vorteil der multisensorischen Wahrnehmung ist eine deutlich erhöhte Absicherung gegenüber Hintergrundrauschen, welches auf jedem Level der Signalverarbeitung entsteht (Faisal et al., 2008; Rowe, 1999). In unserer Umwelt wird die Wahrnehmung immer wieder durch Rauschen erschwert, sei es z. B. durch verminderte Sicht an nebligen Tagen oder durch das Tragen von Handschuhen bei Tastvorgängen. Redundante multisensorische Signale können so dem Organismus trotzdem die nötigen Informationen liefern, wie in dem beliebten Beispiel des Cocktailparty-Phänomens. Befinden wir uns in einem Raum mit vielen sich unterhaltenden Gästen, also mit einem großen auditiven Hintergrundrauschen, ist es für uns einfacher unseren Gegenüber zu verstehen, wenn wir ihn gleichzeitig hören und die Lippenbewegungen sehen können (Sumbly und Pollack, 1954). Der Organismus profitiert aber nicht nur von den multimodalen redundanten Informationen wenn leichtes sensorisches Rauschen die Wahrnehmung erschwert, sondern auch wenn es beispielsweise durch sehr starkes Hintergrundrauschen oder anatomische Verletzungen zu einem kompletten sensorischen Ausfall eines Sinnes kommt. Wurden über ein Ereignis oder Objekt Informationen multimodal identifiziert, so kann ein Sinn für einen anderen als Backup dienen (Ghahramani et al., 1997). So ist z. B. die Nahrungssuche bei Lemuren hauptsächlich visuell geprägt, allerdings kann der olfaktorische und auditive Sinn Backup-Funktionen bei schlechten Lichtverhältnissen übernehmen (Piep et al., 2008). Ein gleicher Backup-Mechanismus zwischen dem olfaktorischen und visuellen Sinn konnte in beide Richtungen auch bei Hummeln gefunden werden, bei dem entweder olfaktorisches oder visuelles Rauschen hinzugefügt wurde (Kaczorowski et al., 2012; Lawson et al., 2017). Bei

der Verarbeitung multimodaler Reize können zusätzlich auch Ungenauigkeiten bei der Bewertung der Stimuli auftreten. Wenn einzelne sensorische Systeme mehrdeutige Informationen liefern, kann dieses Problem durch eine zusätzliche Modalität gelöst werden. Ein sehr anschauliches Beispiel hierfür ist das Phänomen des losfahrenden Zuges. Man befindet sich in einem Zug und beobachtet z. B. an einem Bahnhof einen anderen stehenden Zug. Jetzt setzt sich der eigene Zug in Bewegung und man ist sich erst nicht sicher, ob es der eigene oder der gegenüberliegende Zug ist, der nun losfährt. Man bleibt so lange im Ungewissen bis das Gehirn durch zusätzliche Informationen, wie die Erkennung der eigenen Bewegung durch das Vestibularsystem, diese Zweideutigkeit der Stimuli lösen kann (Ernst und Bühlhoff, 2004). Sensorische Informationen können aber nicht nur redundant, sondern auch komplementär sein wenn diese von verschiedenen Sinnessystemen detektiert werden. Findet eine Kombination zwischen den Modalitäten statt, ermöglicht dies dem Organismus Informationen zu erhalten, die mit den anderen Sinnen nicht wahrnehmbar sind (Ghahramani et al., 1997).

### 1.2.1 Multisensorische Integration

Bevor jedoch multisensorische Informationen integriert werden können, müssen die verschiedenen Sinne allgemeingültige Informationen über dasselbe Objekt oder Ereignis liefern und auch als zusammengehörend identifiziert werden. Dies ist am wahrscheinlichsten, wenn Signale entweder räumlich oder zeitlich simultan, also ohne große Diskrepanzen auftreten (Ernst und Bühlhoff, 2004). Wenn hingegen Anzeichen bestehen, dass die Quelle der Informationen nicht vom selben Objekt bzw. Ereignis stammt, kann es schnell zu einem Einbruch der Integration kommen, der sogenannten Segregation. Das findet zumeist statt, wenn zeitliche (Bresciani et al., 2005; Jack und Thurlow, 1973; Shams et al., 2002) oder räumliche Unstimmigkeiten (Gepshtein und Banks, 2003; Recanzone, 2003) zwischen den Stimuli bestehen. Die Segregation ist dabei stark kontext- und modalitätsabhängig. So erscheint z. B. die bimodale Sprache deutlich toleranter gegenüber Asynchronien, bei der audio-visuelle Reize in einem Fenster von 200 ms noch als synchron beschrieben werden (van Wassenhove et al., 2007). Generell wurde der Großteil der multimodalen Forschung bisher vermehrt in Humanversuchen durchgeführt und

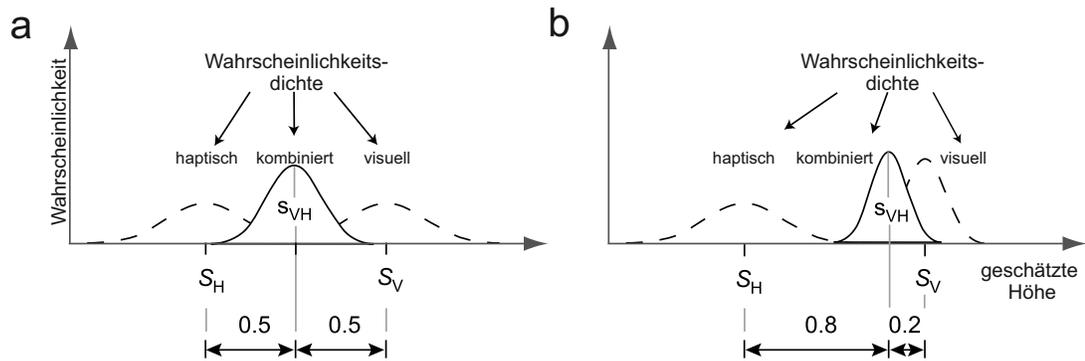
die verschiedene beschriebene Prozesse während der multisensorischen Integration werden deswegen beispielhaft zunächst am Menschen erklärt.

### **1.2.1.1 Dynamische Gewichtung multisensorischer Informationen**

Jeder Organismus ist durchgängig einer immensen Anzahl an unterschiedlichsten Reizen ausgesetzt und zusätzliche Fehler bei der Bewertung von Stimuli, Mehrdeutigkeiten der Signale und die Existenz von Rauschen führen innerhalb jedes sensorischen Kanals zu weniger akkuraten oder verlässlichen Einschätzungen. Doch woher weiß ein Beobachter welches Signal verlässliche Informationen liefert und welches eher unverlässliche? Die Verlässlichkeit eines Stimulus wird meist als umgekehrte Varianz der möglichen Verteilung beschrieben, also inwieweit die sensorische Information eines Signals an dem Einschätzungsprozess der Wahrnehmung beteiligt ist (Ernst und Di Luca, 2011). Dabei gewinnt ein Signal stetig an Verlässlichkeit, je weniger mehrdeutige Informationen es enthält (Jacobs, 2002). Außerdem wird ein Reiz verlässlicher, wenn die finale Schlussfolgerung basierend auf diesem Reiz mit den Einschätzungen der anderen Stimuli übereinstimmt. Es wird angenommen, dass diese Konsistenz in den Einschätzungen verschiedener Modalitäten nicht zufällig passiert, sondern weil die sensorischen Signale vermutlich die physikalischen Eigenschaften der Umwelt darstellen. Die Genauigkeit eines Stimulus ist als Wahrscheinlichkeit definiert, mit welcher das sensorische Signal die reale physikalische Eigenschaft repräsentiert (Ernst und Di Luca, 2011).

Genauigkeit und Verlässlichkeit der verschiedenen Stimuli sind stark kontextabhängig und die Wahrnehmungen derselben Objekteigenschaften mit unterschiedlichen Modalitäten unterscheiden sich meist voneinander. Geht man davon aus, dass beide Sinne, z. B. haptisch und visuell, gleich verlässlich sind während der Einschätzung von Objektgrößen, wird die finale Einschätzung des integrierten Produkts genau mittig zwischen den beiden unisensorischen Einschätzungen liegen (Abb. 3a; Ernst und Banks 2002). Da aber in Abhängigkeit von den Bedingungen und den unterschiedlichen Wahrnehmungsbereichen der sensorischen Systeme meist einzelne Sinne verlässlichere Informationen liefern als andere, wird der multisensorische Eingang sehr effizient anhand der modalitätsspezifischen Verlässlichkeit gewichtet (Ernst und Bühlhoff, 2004; Ernst und Di Luca, 2011). Um die Varianz so gering wie möglich zu halten, wird während der dynamischen Gewich-

tung der Sinn oder Stimulus mehr gewichtet der verlässlicher in der jeweiligen Bedingung ist und hat somit einen größeren Einfluss auf die finale Einschätzung. Spiegelt, wie in unserem Beispiel, basierend auf dem vorherrschenden Kontext, der visuelle Sinn das wahrgenommene Signal besser wider als der haptische, verschiebt sich die multimodale Einschätzung hin zum dominanten visuellen Sinn (Abb. 3b). Das integrierte Endprodukt der sensorischen Wahrnehmung beinhaltet demnach einen deutlich größeren Anteil der dominanten visuellen Einschätzung.



**Abbildung 3: Dynamische Gewichtung multisensorischer Informationen.** Dargestellt ist die schematische Integration haptischer und visueller Informationen während der experimentellen Einschätzung von Objektgrößen. Dabei stellen die gestrichelten Gaußschen Glockenkurven die Wahrscheinlichkeitsdichten der haptischen ( $S_H$ ) und visuellen ( $S_V$ ) Einschätzung dar und die durchgezogene Gaußsche Glockenkurve der kombinierten Einschätzung ( $S_{VH}$ ). **(a)** Bei einer gleichen Varianz des haptischen und visuellen Eingangs ist die Gewichtung beider Sinne 0,5 und die Wahrscheinlichkeitsdichte der kombinierten Einschätzung ist gleich dem Mittelwert der visuellen und haptischen Dichte. **(b)** Unterscheiden sich die Varianzen, wie in diesem Beispiel eine vierfach haptische Varianz im Vergleich zur visuellen Varianz, resultiert daraus eine ebenfalls unterschiedliche Gewichtung. Dies führt zu einer Verschiebung der kombinierten Einschätzung in Richtung der verlässlicheren und somit dominanten visuellen Einschätzung. Verändert nach Ernst und Banks (2002).

Dieser Prozess der dynamischen Gewichtung ist dabei kein starres System, sondern einer kontinuierlichen Regulierung und Bewertung unterworfen (Ernst und Bühlhoff, 2004; Hillis et al., 2002, 2004). Grundsätzlich gilt hier, dass wenn die Verlässlichkeit z. B. innerhalb eines Experiments künstlich manipuliert wird, sich auch die Gewichtung entsprechend ändert (Young et al., 1993). In dem Beispiel der Diskriminierung von Objektgrößen von Ernst und Banks (2002), besteht zunächst eine visuelle Dominanz über den haptischen Sinn, wie in der Abbildung 3b

dargestellt. Wird nun aber experimentell visuelles Rauschen eingeführt, verändert sich die kombinierte Einschätzung in die andere Richtung mehr hin zur haptischen Einschätzung (Ernst und Banks, 2002).

Auch die visuell-propriozeptive Wahrnehmung ist generell eher visuell geprägt, wenn die Position der Hand im Raum eingeschätzt wird (Hay et al., 1965; Pick Jr. et al., 1969). Wird aber die Hand aktiv vom Probanden selbst und nicht passiv durch den Experimentator bewegt, erhalten die propriozeptiven Stimuli mehr Bedeutung als vorher. In kompletter Dunkelheit aber mit einem kleinen Licht am Finger, wird die Dominanz zwischen den beiden Sinnen sogar umgedreht (Mon-Williams et al., 1997; Plooy et al., 1998). Andere Studien konnten zeigen, dass die Integration visuell-propriozeptiver Informationen stark mit der Richtung der Bewegung variiert. Aufgrund des Armaufbaus ist die Propriozeption präziser in der Erkennung einer Armbewegung in der radialen Richtung, während die visuelle Erkennung in der Horizontalen leichter fällt. Basierend auf diesen unterschiedlichen richtungsabhängigen Vorteilen, gewichtet der Mensch sehr effizient zwischen den beiden Sinnen (van Beers et al., 1999, 2002). Auch bei einem bestehenden bimodalen Konflikt zwischen Informationen, dominiert das sensorische System, welches die größere Genauigkeit für den zu erkennenden Stimulus besitzt (Recanzone, 2003). Diese Strategie der dynamischen Gewichtung verschiedener Reize konnte im Menschen bereits in vielen Studien sowohl innerhalb eines sensorischen Systems, z. B. dem visuellen (Backus et al., 1999; Landy und Kojima, 2001; Young et al., 1993) oder haptischen Sinn (Robles-De-La-Torre und Hayward, 2001), als auch crossmodal (Ghahramani et al., 1997; Pick Jr. et al., 1969; Rock und Victor, 1964) nachgewiesen werden.

Dabei ergeben sich in Abhängigkeit vom Kontext und den zu integrierenden Modalitäten unterschiedlichste Mechanismen während der Verarbeitung multisensorischer Signale. In der extremen Variante, der konkurrierenden Integration, wird nach dem „Winner-take-it-all“-Prinzip gewichtet. Während sich dabei bei Unstimmigkeiten nur auf den dominanten Sinn verlassen wird und die anderen ignoriert werden, hat bei der kooperierenden multimodalen Integration der nicht dominante Sinn trotz weniger Gewichtung einen Einfluss auf die Wahrnehmung (Ghahramani et al., 1997).

### 1.2.1.2 Sensorische Hierarchie

Zusätzlich zur sehr effizienten Gewichtung zwischen den sensorischen Signalen und gewissen dominierenden Effekten verschiedener Sinne bei bestimmten Bedingungen, kann auch eine „sensory capture“ oder sensorische Hierarchie beim Menschen gezeigt werden (Alais und Burr, 2004; Ernst und Banks, 2002; Sheppard et al., 2013; Young et al., 1993). Dabei führt ein Konflikt zwischen den sensorischen Informationen verschiedener Sinne zu einer Verschiebung hin zum dominanten Sinn. So tritt z. B. eine „visual capture“ bei dem Ventriloquismus-Phänomen auf, bei dem die Illusion der sprechenden Bauchrednerpuppe erschaffen wird (Bertelson, 1999). Durch den dominanten Einfluss des visuellen Systems auf den auditiven Sinn nehmen die Zuhörer trotz der räumlichen Diskrepanz zwischen auditiven und visuellen Stimulus eine sprechende Puppe wahr. Diesen dominierenden Effekt des visuellen Sinns konnte auch bei Kitagawa und Ichihara (2002) gezeigt werden, bei der ein stationärer akustischer Reiz als sich mit dem visuellen Reiz mitbewegend wahrgenommen wurde. Wenn hingegen Versuchsteilnehmer kurze, aufblitzende visuelle Stimuli in Kombination mit ein, zwei oder mehr Pieptönen präsentiert werden, wurde ein klarer Einfluss der Anzahl der Töne auf die wahrgenommene Anzahl der Lichtreize beobachtet. Wurden mehr Töne gehört, so wurden mehr Lichtreize als eigentlich vorhanden, wahrgenommen (Shams et al., 2000, 2002). Verallgemeinert kann man sagen, dass beim Menschen meist räumliche Aufgaben visuell und zeitliche auditiv dominiert sind (Rock und Victor, 1964; Shams et al., 2000, 2002; Welch und Warren, 1980). Dabei kann durch eine sensorische Hierarchie auch eine gewisse Überrepräsentation des dominanten Sinns auftreten. Aufgrund vorheriger Erfahrungen und Anpassungen wird das dominante sensorische System stärker als nach berechneter Verlässlichkeit gewichtet und führt so zu einer nicht ganz optimalen Übergewichtung während der Integration (Battaglia et al., 2003).

### 1.2.1.3 Modulierende crossmodale Effekte

Der Mensch ist ein sehr visuell geprägter Organismus, weswegen viele Wahrnehmungsprozesse deutlich von dem sensorischen Eingang der Augen dominiert werden (Hay et al., 1965; Pick Jr. et al., 1969; Rock und Victor, 1964). Nichtsdestotrotz stehen verschiedenste crossmodale Ereignisse auch unter dem Einfluss anderer Sinnessysteme. Bei der Orientierung im Raum oder Bewertung von For-

men und Größen bzw. Längen dominiert generell der visuelle Sinn über die anderen Sinne, trotzdem kann die visuelle Intensität durch die Präsenz von auditiven Signalen beeinflusst werden (Stein et al., 1996). Wenn sich projizierte Objekte aufeinander zubewegen, können diese entweder als vorbei gleitend erkannt werden oder aufeinanderprallend. Ist ein Ton bei Kontakt beider Objekte zu hören, wird zumeist ein Aufprall wahrgenommen und ohne Ton ein aneinander vorbei gleiten, auch wenn beide visuellen Projektionen gleich sind (Sekuler et al., 1997). Gleiche Effekte konnten ebenfalls bei der Kombination von Tönen mit taktilen Reizen gezeigt werden, bei der das auditive über das haptische System dominiert (Bresciani et al., 2005; Hötting und Röder, 2004). Auch bei der Interaktion des visuellen und auditiven Sinnessystems während des Sprechens kann nicht nur eine allgemeine Verbesserung durch den Synergieeffekt beschrieben werden (Sumbly und Pollack, 1954), sondern auch bei einer Konfliktsituation der Stimuli der sogenannte McGurk-Effekt gezeigt werden. Dabei wurden Probanden in Videosequenzen Menschen gezeigt, die *ga-ga* sagten aber hörten dazu *ba-ba*. Im Anschluss daran berichteten die Probanden ein *da-da* oder das Wort *gagba* gehört zu haben (McGurk und MacDonald, 1976). Der nicht übereinstimmende visuelle Stimulus hatte die auditive Wahrnehmung und somit die multisensorische Integration deutlich verändert.

Aber auch wenn kein direkter Einfluss verschiedener Modalitäten auf die Reizwahrnehmung zu finden ist, werden z. B. Gerüche intensiver wahrgenommen, wenn sie mit kongruenten Farben oder Geschmäckern kombiniert werden oder auch Farben z. B. roter beschrieben bei passenden Formen wie Herzen oder Lippen (Dalton et al., 2000; Delk und Fillenbaum, 1965; Zellner und Kautz, 1990). Es wird angenommen, dass durch kongruente Reize eine erhöhte Aufmerksamkeit erreicht werden kann und somit die sensorische Sensibilität verbessert wird (Mudrik et al., 2014). So kann beispielsweise die Detektionsleistung eines rein visuellen Stimulus verbessert werden, wenn zwar ein irrelevanter aber aufmerksamkeitserregender auditiver Reiz zusätzlich vorher abgespielt wird (McDonald et al., 2000). Dieser Effekt ermöglicht, dass eine modulierende Modalität die Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Bereich in Raum und/oder Zeit lenkt und somit die modalitätsspezifische Verarbeitung in einem anderen Sinn für diesen Raum oder Zeit vereinfacht (Review: Driver und Noesselt, 2008).

#### 1.2.1.4 Einfluss vorheriger Erfahrungen auf die multisensorische Integration

Während der Integration hängt die Gewichtung des multimodalen Eingangs aber nicht nur von der aktuellen Verlässlichkeit des jeweiligen Sinnessystems ab, sondern auch von früher erworbenen Erfahrungen und Wissen, um eine möglichst optimale Einschätzung der Umwelt zu gewährleisten (Ernst und Bühlhoff, 2004; Ernst und Di Luca, 2011). Es wird angenommen, dass je weniger verlässlich ein Signal ist (also je mehrdeutiger), desto mehr wird die endgültige Einschätzung von vorherigen Erfahrungen dominiert als von den aktuellen sensorischen Signalen (Kersten und Yuille, 2003). Dieser Zusammenhang wurde bereits bei einigen



**Abbildung 4: Einfluss vorheriger Erfahrungen auf die visuelle Wahrnehmung** Abgebildet ist eine optische Illusion, bei der die Wahrnehmung durch die Erfahrung des natürlichen Lichteinfalls von oben dominiert wird. Das linke und rechte Bild zeigen die gleiche Fotografie von Fußabdrücken im Sand, wobei das rechte Bild umgekehrt präsentiert ist. Während im linken Bild die Abdrücke im Sand durch die natürliche Belichtungsszenarie mit Licht von oben korrekterweise wahrgenommen werden, erscheinen diese im rechten Bild als „heraustretende“ Spuren. Diese Wahrnehmung wird durch die falsche Interpretation der Schattenbildung durch unnatürlich einfallendes Licht von unten hervorgerufen. (Ernst und Di Luca, 2011).

visuellen Phänomenen gezeigt, wie etwa der immense Einfluss unserer Erfahrung des natürlichen Lichteinfalls von oben auf verschiedene optische Illusionen (Mamassian und Goutcher, 2001). In Abbildung 4 ist ein Beispiel solch einer optischen Illusion abgebildet (Ernst und Di Luca, 2011). Das linke Bild erscheint als normale

Fußabdrücke im Sand, da die Schattenbildung mit der natürlichen Beleuchtungsszenarie von oben übereinstimmt. Bei dem rechten Bild handelt es sich um dasselbe Bild von der linken Seite, nur mit dem Unterschied, dass es kopfüber präsentiert wird und somit der Lichteinfall unnatürlicherweise von unten kommt. Anders als auf der linken Seite, erweckt das rechte Bild deshalb den Eindruck als würden die Abdrücke aus dem Sand „heraustreten“. Dieser Effekt wird durch unsere Erfahrung des natürlichen Lichteinfalls von oben hervorgerufen, der dementsprechend die Schattenbildung interpretiert (Dror et al., 2004; Ernst und Di Luca, 2011). Neben diesem Beispiel existieren viele andere sensorische Präferenzen oder Dominanzen, welche im Laufe des Lebens erlernt werden und großen Einfluss auf die sensorische Integration haben (Atkins et al., 2001; Knill, 2007).

#### **1.2.1.5 Ontogenie der Fähigkeit zur multisensorischen Integration**

Auch wenn beim Menschen die Fähigkeit der multimodalen Verarbeitung grundsätzlich ab Geburt vorhanden zu sein scheint und viele Strategien der Reizwahrnehmung vermeintlich in unseren Genen verwurzelt sind (Fiser und Aslin, 2002; Wallach, 1985), sind diese zu Beginn oft nur eingeschränkt oder unvollständig nutzbar und müssen zunächst erlernt werden. So zeigen z. B. 6 Monate alte Babys keinen crossmodalen Transfer zwischen visuellem und haptischem Sinn während der Objekterkennung, nach einem Jahr hingegen schon (Rose, 1994). Diese Fähigkeit der multisensorischen Integration entwickelt sich in Heranwachsenden über viele Jahre (Gori et al., 2012; Stoltz-Loike und Bornstein, 1987) und erreicht erst in 8-10-jährigen Kindern in etwa das Niveau von Erwachsenen (Gori et al., 2008). Während Erwachsene fast optimal multimodale Informationen integrieren, bestehen in jüngeren Kindern zunächst starke unisensorische Dominanzen bei der Bewertung verschiedener Stimuli (Gori et al., 2008). Ein Grund dafür könnte sein, dass sich die verschiedenen Sinne unterschiedlich schnell nach der Geburt entwickeln. So kann ein Neugeborenes bereits recht früh auditive Reize zuordnen, wohingegen der visuelle Sinn erst relativ spät als verlässlicher Sinn nutzbar ist (Gottlieb, 1971). Es wird angenommen, dass während des Heranwachsens kontinuierlich ein Prozess der cross-sensorischen Kalibrierung stattfindet, bei der sich im entwickelnden Gehirn die robusteste Modalität genutzt wird um die anderen Sinne zu kalibrieren (Burr und Gori, 2012; Gori et al., 2012). Während die-

ser Kalibrierungsprozesse treten immer wieder Asymmetrien beim Transfer von sensorischen Informationen auf, welche durch eine Dominanz eines Sinnes über die Anderen beschrieben werden kann und stark von der jeweiligen Bedingung und Modalität abhängt (Burr und Gori, 2012). Diese Verschiebungen hin zum dominanten Sinn können sich im Laufe der Entwicklung immer wieder ändern, basierend auf der jeweiligen Präzision in gewissen Situationen. So benötigt z. B. die räumliche Wahrnehmung immer wieder Rekalibrierungen um sich nach dem Wachstum der Extremitäten, Augäpfel (Beeinflussung der retinalen Größe) oder des Augenabstandes (Beeinflussung der räumlichen Tiefe) auf die neuen Gegebenheiten einzustellen. Dabei wird angenommen, dass bei heranwachsenden Kindern das Rekalibrieren von größerer Bedeutung als die Optimierung der Wahrnehmung durch Integration ist (Gori et al., 2008; Jacobs, 2002).

Es gibt viele Beispiele in denen sich die optimale sensorische Integration erst spät im Kindesalter entwickelt, wie z. B. zwischen visuellem und vestibularem Sinnesystem während der Navigation in nahen Distanzen (Nardini et al., 2008) oder bei der Objekterkennung durch visuelle und haptische Reize (Gori et al., 2008, 2012). Auch während der Integration von visuell-räumlicher Reize können Kleinkinder schlechter auf Hintergrundrauschen reagieren und integrieren weniger optimal als Erwachsene (Kovács et al., 1999). Aber auch wenn kleine Kinder eventuell noch nicht in der Lage sind multisensorische Signale zu integrieren, können sie trotzdem von multimodaler Redundanz profitieren. Trotz fehlender crossmodaler Erfahrungen sind Kinder fähig zu erkennen, ob Reize zu demselben Objekt gehören oder ob sie synchron sind, auch wenn der genaue neuronale Hintergrund noch nicht bekannt ist (Stein et al., 2020).

Um eine normale multisensorische Reifung zu gewährleisten, sind vorherige Erfahrungen mit insbesondere crossmodalen Ereignissen von großer Bedeutung. Versuche von Stein et al. (2014) zeigten, dass in Katzen die entweder im Dunkeln oder im ständigen Lärm aufgezogen wurden, die Neuronen im multimodalen superioren Kollikulus nicht die Fähigkeit entwickelten visuell-auditive Reize zu integrieren. Auch beim Menschen gibt es eine Reihe an beschriebenen Störungen, in denen die multimodale Verarbeitung unterbrochen oder anomal sein kann, wie etwa bei Autismus, Dyslexie, Schizophrenie, Posttraumatische Angststörungen oder traumatische Gehirnverletzungen. In manchen Fällen, wie etwa bei Autismus, repräsen-

tieren möglicherweise die Verarbeitungsstörungen eine Verzögerung der normalen Entwicklung, die unter Umständen mit steigendem Alter nachgebessert werden kann (Beker et al., 2018).

Für das Erlernen der Integration und Kombination multisensorischen Eingangs sind insbesondere die ersten Lebensjahre von großer Bedeutung als eine höchst sensitive Periode (Knudsen et al., 1984). Stehen wie beim bereits beschriebenen McGurk-Effekt auditive und visuelle Sprechinformationen in Konflikt, kann die auditive Wahrnehmung von dem visuellen Stimulus beeinflusst werden. Bei tauben Kindern, die jedoch in frühen Lebensjahren ein Cochlea-Implantat eingesetzt bekommen haben, wird vergleichbar zu Kontrollen vermehrt der McGurk-Effekt beobachtet. Ein Einsetzen des Implantats bei älteren Kindern, führte zu einer auffälligen Dominanz des visuellen Sinns durch das Fehlen auditiver Informationen in der sensitiven Phase. Doch auch wenn die Fähigkeit der multimodalen Integration durch die Einführung von Cochlea-Implantaten verspätet erlernt werden kann, so ist diese möglicherweise immer, insbesondere in komplexen Situationen, durch gewisse Defizite oder Verzerrungen der dynamischen Gewichtung geprägt (Stevenson et al., 2017). Gleiche Effekte konnten bei nonverbalen audio-visuellen Versuchen beobachtet werden, in denen angeborene Sehdefizite zu einer schwächeren Assoziation multimodaler Stimuli führten. So zeigten die Probanden der Versuchsgruppe trotz einer operativen Entfernung der Defizite 2 oder 3 Monate nach Geburt, auch noch nach 14 Jahren visueller Erfahrung verminderte Kapazitäten multisensorischer Integration verglichen mit der Kontrollgruppe (Putzar et al., 2007).

Auch wenn die sensorische Plastizität mit steigendem Alter und somit im Gegensatz zu den sensitiven Perioden in den ersten Lebensjahren die Fähigkeit neue multimodale Kombinationen zu erlernen deutlich abnimmt, ist die multisensorische Integration im Erwachsenenalter kein starres System, sondern ständiger Anpassung unterworfen. Um Mehrdeutigkeiten oder Unklarheiten durch Rauschen bei sensorischen Stimuli zu minimieren oder zu lösen, nutzt das Gehirn permanent Wissen basierend auf bereits erworbenen Informationen (siehe Abschnitt 1.2.1.4).

#### **1.2.1.6 Crossmodaler Transfer sensorischer Informationen**

Die nächste Stufe der multisensorischen Integration stellt der spontane crossmo-

dale Transfer dar, der eine noch flexiblere Verarbeitung sensorischer Signale ermöglicht. Im Gegensatz zu der einfachsten Form des Transfers von crossmodalen Informationen durch eine direkte Assoziation zwischen zwei spezifischen Stimuli (Guo und Guo, 2005; Proops et al., 2009; Seragianian und Popova, 1976; Yehle und Ward, 1969), benötigt spontane Objekterkennung zusätzliche und komplexere Strukturen. Dabei werden sensorische Informationen, die zuvor nur von einer Modalität erfasst wurden, zentral abgespeichert und können auch von anderen Sinnessystemen sogar nachträglich abgerufen werden. So kann man z. B. blind ein Objekt ertasten und dieses später nur mit dem visuellen Sinn wieder erkennen oder auch andersrum (Ernst und Banks, 2002). Um diesen Transfer zu ermöglichen, müssen gewisse neuronale Prozesse und Strukturen vorhanden sein. Zum ersten müssen die Informationen der verschiedenen Sinne inhaltlich zusammenpassen und die gleichen Objekteigenschaften beschreiben, wie z. B. die Form oder Oberflächenstruktur. Zum zweiten muss der sensorische Eingang so kodiert sein, dass die Informationen der verschiedenen Sinne als identisch erkannt werden können, auch wenn diese zeitlich oder räumlich zusammenhangslos präsentiert sind. Letztens müssen die charakteristischen Objekteigenschaften repräsentativ in einem Gehirnareal gespeichert sein, welches zugänglich für die entsprechenden Sinnessysteme ist (Magosso et al., 2008; Ursino et al., 2009). Dabei könnte es entweder eine einzelne multimodale Repräsentation geben, abgespeichert in einer multisensorischen Gehirnregion, oder aber durch den Vergleich oder Austausch der einzelnen modalitätsspezifischen Gehirnbereichen (Amedi et al., 2005; Ettliger und Wilson, 1990; Herman et al., 1998; Lacey et al., 2007; Stein und Meredith, 1990; Stein und Stanford, 2008; Winters und Reid, 2010).

Diese spontane crossmodale Objekterkennung konnte bisher neben Menschen und Primaten bzw. Affen (Cowey und Weiskrantz, 1975; Davenport und Rogers, 1970; Gaydos, 1956), auch bei Delfinen (Herman et al., 1998), Ratten (Winters und Reid, 2010) oder sogar Insekten, wie der Hummel (Solvi et al., 2020) gezeigt werden.

### **1.2.2 Rekalibrierung multisensorischer Eingänge**

Wie bereits in Abschnitt 1.2.1.5 beschrieben, werden beim Menschen während des Heranwachsens verschiedene sensorische Informationen herangezogen um die Wahrnehmung mit anderen sensorischen Systemen zu kalibrieren. Nichtsdesto-

trotz behält das zentrale Nervensystem diese Fähigkeit des kontinuierlichen sensorischen Abgleichs mit der Umwelt die ganze Lebenszeit bei (Review: King, 2009). Während der Interaktion mit der Umwelt werden Organismen immer wieder vor die Aufgabe gestellt auf sich ständig ändernde Bedingungen zu reagieren. Dabei können bei natürlichen multisensorischen Stimuli oft Asynchronien sowohl räumlich als auch zeitlich auftreten, wie etwa durch unterschiedliche physikalische Übertragungs- oder sensorische Verarbeitungszeiten (King und Palmer, 1985; Harrar und Harris, 2005). So breiten sich beispielsweise Lichtreize in der Luft wesentlich schneller aus als Töne, wohingegen die physiologische Verarbeitungszeit des auditorischen Systems sehr viel schneller ist verglichen mit dem visuellen System. Außerdem können auch Änderungen in den Kapazitäten sensorischer Organe z. B. aufgrund des Alterns Unstimmigkeiten hervorrufen, die eine Integration oder Kombination crossmodaler Stimuli erschweren. Es wurde gezeigt, dass das menschliche Gehirn fähig ist, sich an diese relativ kleinen crossmodalen Asynchronien anzupassen, um ein kohärentes Bild der Umwelt während der Wahrnehmung aufrecht zu erhalten (Fujisaki et al., 2004; Navarra et al., 2005; Vroomen et al., 2004). Ein adaptiver Mechanismus der kompensatorischen Regulierung, die Rekalibrierung, ermöglicht dem Organismus Diskrepanzen zwischen den verschiedenen sensorischen oder sensorisch-motorischen Systemen zu minimieren (Bruns et al., 2011; Bruns und Röder, 2015; Vroomen et al., 2004). Hierbei ist die Rekalibrierung nicht wie bei der dynamischen Gewichtung von der relativen Verlässlichkeit abhängig, sondern von den täglichen Erfahrungen multimodaler Ereignisse (Lüttke et al., 2018).

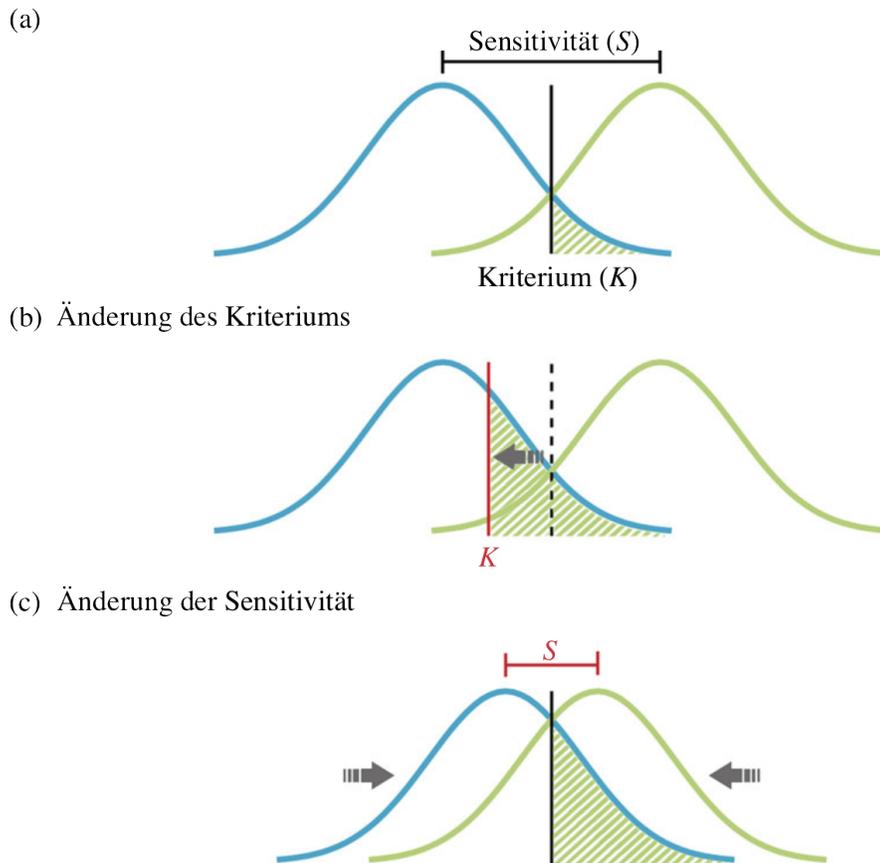
Die meisten Studien zur Rekalibrierung beschreiben diesen adaptiven Prozess anhand des Bauchredner-Nacheffekts („Ventriloquism aftereffect“) mit asynchronen audio-visuellen Stimuli (Bruns et al., 2011; Kopčo et al., 2009; Recanzone, 1998). Während der Integration des Ventriloquismus-Phänomens verschiebt sich Lokalisierung von Tönen hin zum simultan präsentierten visuellen Stimulus (Alais und Burr, 2004). Werden den Probanden hingegen audio-visuelle Stimuli mit räumlichen Diskrepanzen präsentiert, treten Verschiebungen in der unimodalen Tonlokalisierung auf (Frissen et al., 2005; Kopčo et al., 2009). Dabei spiegeln die Verschiebungen die entsprechende zuvor erfahrene Abweichung wider. Wird der auditive Stimulus durchgängig links vom visuellen Stimulus präsentiert, neh-

men Probanden den auditiven Stimulus von weiter rechts kommend wahr als er eigentlich präsentiert wird (Recanzone, 1998). Nach mehrmaliger Präsentation der audio-visuellen Diskrepanz tritt dieser Nacheffekt auch bei unimodalen rein auditiven Durchgängen auf, was für eine erfolgreiche Rekalibrierung spricht. Während der Bauchredner-Effekt eine Beeinflussung zweier Modalitäten voneinander während der Integration eines multimedialen Stimulus widerspiegelt, ist der Ventriloquismus-Nacheffekt ein Indikator für einen Lernprozess, bei dem unisensorische räumliche Repräsentation unter Verdacht durch crossmodalen Eingang verändert wird (Bruns et al., 2011).

Dabei werden verschiedene Mechanismen vermutet, welche zur Rekalibrierung führen (Abb. 5). Eine wiederholte Präsentation asynchroner Stimuli kann zu einer Verschiebung des Kriteriums oder zu einer Veränderung der Sensitivität führen (Lüttke et al., 2018) (Abb. 5b und c). Diese beiden Änderungen oder eine Kombination aus beiden Mechanismen wiederum resultieren in einem vergrößerten „Wahrnehmungs-Fenster“, indem die Stimuli als synchron wahrgenommen werden (Lüttke et al., 2018; Navarra et al., 2005, 2007). Dabei findet der Prozess der Rekalibrierung wahrscheinlich eher über Änderungen der sensorischen Verarbeitung statt und nicht durch kognitive Verschiebungen, wobei dieser adaptive Mechanismus trotz alledem auch durch Aufmerksamkeit moduliert werden kann (Eramudugolla et al., 2011; Fujisaki et al., 2004). Bisher wurden Rekalibrierungsmechanismen bei temporalen (Fujisaki et al., 2004; Vroomen et al., 2004) oder zeitlichen Diskrepanzen (Bruns und Röder, 2015; Van der Burg et al., 2018) beobachtet und für eine Vielzahl von multisensorischen Stimuli (Hanson et al., 2008; Harrar und Harris, 2008). Dabei wurde die flexibelste Adaption zwischen dem auditiven und visuellen System beschrieben, wohingegen im Vergleich der taktilen Sinn relativ starr ist (Harrar und Harris, 2008). Wird zwischen den visuell-haptischen Systemen rekalibriert, wird diese Adaption nicht auf andere Signale übertragen. Im Gegensatz dazu, ist nach audio-visueller Rekalibrierung eine Generalisation auf andere audio-visuelle Stimuli üblich (Fujisaki et al., 2004; Navarra et al., 2005).

Früher ist man davon ausgegangen, dass die crossmodalen Unstimmigkeiten über einen längeren Zeitraum bestehen müssen um einen adaptiven Rekalibrierungsprozess auszulösen (Zwiers et al., 2003). Heutzutage wird allerdings eher ver-

mutet, dass dieser Mechanismus auch direkt nach einer einzelnen Präsentation falsch ausgerichteter crossmodaler Stimuli passieren kann (Van der Burg et al., 2013; Wozny und Shams, 2011). Dabei konnte eine schnelle Rekalibrierung bereits für audio-visuelle (Van der Burg et al., 2013) als auch visuell-taktile Reize (Lange et al., 2018) gefunden werden und benötigt dabei keine besonderen Adaptionsverfahren. Zusammengefasst konnte eine erfolgreiche Rekalibrierung nach



**Abbildung 5: Schematische Mechanismen der Rekalibrierung** (a) Während der Signaldetektion leicht überlappender multimodaler Reize (Modalität 1= blau; Modalität 2= grün) wird die Synchronität (grün schraffiert) anhand eines Kriteriums und einer Sensitivität bewertet. Die Distanz beider Modalitätskurven beschreibt die Sensitivität ( $S$ ). Das Kriterium ( $K$ ; vertikale schwarze Linie) bestimmt die Wahrnehmungsmarkierung. (b) Eine Verschiebung des Kriteriums oder (c) der Sensitivität führt zu einem vergrößerten Fenster, indem die zwei Stimuli als synchron wahrgenommen werden können. Verändert nach Lüttke et al. (2018).

unterschiedlichsten Zeiträumen beobachtet werden, angefangen nach einem ein-

zelenen Durchgang (Wozny und Shams, 2011), über eine kurzfristige Präsentation von wenigen Minuten (Bruns und Röder, 2015; Kopčo et al., 2009) bis hin zu Training über Tage und Wochen (Zwiers et al., 2003). Es wird angenommen, dass eine sehr kurze Präsentation von wenigen Minuten ausreicht um die crossmodalen Signale zur Simultanität zu kalibrieren. Für eine wesentlich längere und stärkere Adaptionsleistung hingegen wird vermutlich auch eine deutlich längere Präsentation der asynchronen Stimuli, insbesondere während bestimmter Phasen in der Entwicklung, benötigt (Fujisaki et al., 2004). Infolge langfristiger Rekalibrierungsprozesse kann auch ein sogenanntes „Remapping“ auftreten, bei dem sensorische Repräsentationen dauerhaft verändert werden können. So führten beispielsweise bei Schleiereulen experimentelle Rekalibrierungen unter der Verwendung von Prismen und/oder Ohrstöpseln zu einer langfristigen Veränderung der räumlichen Karten im Gehirn (Knudsen und Knudsen, 1985; Pouget et al., 1994).

Bei all diesen gleichzeitig nebeneinander herlaufenden Prozessen während der Verarbeitung multimodaler Reize ist bisher immer noch nicht sicher, inwieweit multisensorische Integration und crossmodale Rekalibrierung zusammenarbeiten. Während einerseits Studien eine unabhängige Arbeitsweise dieser zwei Prozesse beschreiben (Rand und Heuer, 2019, 2020), konnte für den McGurk-Effekt eine Abhängigkeit der phonetischen Rekalibrierung von einer zuvor erfolgreichen audio-visuellen Integration gezeigt werden (Lüttke et al., 2018).

### 1.2.3 Statistische Modelle

Nicht nur die Erzeugung von Signalen in aktiven Sinnessystemen, sondern auch die Aufnahme und anschließende neuronale Verarbeitung passiver Signale sind kostenintensiv für den Organismus und müssen so gering wie möglich gehalten werden. Gleichzeitig soll aber trotzdem die verlässlichste Einschätzung der Umwelt gegeben sein, um geeignet darauf reagieren zu können. Allerdings ist jedes sensorische Signal einem gewissen Hintergrundrauschen unterworfen, angefangen von neuronalem Rauschen im eigenen System (Faisal et al., 2008) bis hin zu sich ständig ändernden Umweltbedingungen. Dabei ist die effizienteste Weise sensorische Informationen zu integrieren, die Varianz der finalen Entscheidung so klein wie möglich zu halten. Wenn man davon ausgeht, dass das Rauschen der einzelnen

unimodalen Einschätzungen unabhängig und normalverteilt und jede einzelne Einschätzung ungewichtet ist, kann die multimodale Integration mit dem sogenannten „Maximum Likelihood Estimation“-Modell (MLE) beschrieben werden (Ernst und Bühlhoff, 2004). Bei dieser berechneten „optimalen“ Strategie, handelt es sich um eine lineare Reizkombination, bei der die Gewichtung proportional zur Verlässlichkeit gewählt wird und somit die kombinierte Einschätzung die minimal mögliche Varianz aufweist (Landy et al., 1995; Oruç et al., 2003). Das MLE-Modell betrachtet allerdings dabei jedes sensorische Signal unabhängig von den anderen und schließt damit vorherige Erfahrungen und Wissen als Teil der Einschätzung aus. Wie aber bereits erwähnt, ist die beste Strategie die Nutzung aller vorhandenen Informationen und eine Verbindung der sensorischen Einschätzungen mit bereits erworbenem Wissen. Das klassische Bayessche Modell oder die Bayessche Regel versucht genau diese natürliche Interaktion mit der Umwelt basierend auf den sensorischen Daten zu beschreiben (Ernst und Di Luca, 2011). Dabei werden die observierten sensorischen Eingänge, beschrieben wie in der MLE, mit vorherigen Erfahrungen in Verbindung gebracht um eine möglichst genaue Interpretation der Umwelt zu erlangen (Kersten und Yuille, 2003; Mamassian und Goutcher, 2001). Verschiedene Studien belegen, dass die Bayessche Regel ein stabiles und robustes Modell zur Beschreibung von Reizintegrations-Verhalten sein kann (Knill, 2007; Landy et al., 1995). Aber diese Modelle sind relativ starr und jüngst entwickelte moderne Modelle versuchen biologische Einschränkungen der Sinne oder Möglichkeiten der flexibleren Verarbeitung mit einzubeziehen um empirische Ergebnisse zu erklären. So kommt es z. B. in der Natur immer wieder zu Rekalibrierungen der multimodalen Einschätzung, wenn sich die sensorischen Signale über einen gewissen Zeitraum unterscheiden. Das von der der Bayesschen Regel abgeleitete Kalman-Filter-Modell oder auch Bayessche Kalibrierung versucht genau diese Rate der Rekalibrierung mit einzubeziehen und bildet so ein noch realistischeres Modell der sensorischen Verarbeitung (Burge et al., 2008; Colonius und Diedrich, 2020; Ernst und Di Luca, 2011; Miyazaki et al., 2006). Außerdem wurden verschiedene andere Modelle entwickelt, welche z. B. eine Moment-zu-Moment-Berechnung der multisensorischen Integration bereitstellen oder Kreislauf- und ganze Gehirnmodelle, welche multimodale neuronale Kreisläufe mit den ausgebildeten Verhaltensweisen verbinden (Review: Stein et al., 2020).

### 1.2.4 Neuronale Grundlagen der multisensorischen Verarbeitung

Um mit der Umwelt interagieren zu können, antworten zunächst die sensorischen Zellen unserer Sinnessysteme auf Stimuli von außen mit der Umwandlung von physikalischer Energie in Aktionspotentiale. Dabei müssen die sensorischen Informationen in eine allgemeingültige neuronale Repräsentation transduziert werden, welche jeweils für spezifische Stimulus-Parameter kodieren. Die primären unimodalen Nuclei im zentralen Nervensystem erhalten diese neuronalen Signale der Sinneszellen und projizieren weiter zu sekundären sensorischen Nuclei in höheren Gehirnregionen für die weitere Verarbeitung. Bei Wirbeltieren ist der bisher meist untersuchteste multisensorische Gehirnbereich der obere Kollikulus (superior colliculus; SC) im Mittelhirn der Katze. Diese 7-lagige Struktur ist hauptsächlich an der Kontrolle der Kopf- und Augenbewegungen hin zu einem sensorischen Signal beteiligt und bildet zwei funktionelle Einheiten: eine superfiziale Einheit, welche hauptsächlich retinalen und visuell-kortikalen Eingang erhält und eine tiefliegende Einheit als ein Ort der Konvergenz multisensorischer Signale (Review: Sparks und Nelson, 1987). Die efferenten Neuronen in den tiefen Schichten initiieren zusätzlich die orientierenden Bewegungen zur Positionierung der peripheren Sinnesorgane im Raum, wie Augen, Kopf, Gliedmaßen, und auch wenn möglich die Ohren und Schnurrhaare (Harris et al., 1980; Sparks und Nelson, 1987; Stein und Meredith, 1993). Über 50 % der Neuronen in der tiefliegenden Einheit sind multisensorisch und erhalten neben somatosensorischen vermehrt audio-visuelle Informationen (Stein und Meredith, 1993). Dabei sind die rezeptiven Felder topographisch organisiert und formen mit ihren Überlappungen (audio-visuell überlappen etwa 86 % der Neuronenpopulationen) eine einzige multimodale Karte (Meredith und Stein, 1990, 1996; Meredith et al., 1991; Wallace et al., 1993). Dies bedeutet vereinfacht, dass ein Stimulus im Raum unabhängig von der Modalität Neuronen an der entsprechenden topographischen Stelle im SC aktiviert. Wird der Reiz visuell oder auditiv wahrgenommen, führt dies in den gleichen überlappenden rezeptiven Feldern zu einer Aktivierung (Stein, 2005).

Neben dem Eingang sensorischer Information erhalten die multisensorischen Neuronen im SC auch kortikalen Input, insbesondere von dem anterioren ektosylvischen Sulkus (anterior ectosylvian sulcus; AES) und dem rostralen Teil des lateralen suprasylvischen Sulkus (lateral suprasylvian sulcus; rLS), welche primär

visuelle, auditive und somatosensitive Regionen beinhalten (Stein et al., 1983; Wallace und Stein, 1994). Sowohl der AES als auch rLS üben einzeln und/oder auch in Kombination einen großen Einfluss auf die multisensorische Integration aus (Jiang et al., 2001). Eine Deaktivierung des AES führt z. B. bei Katzen zu einem Verlust der Fähigkeit kongruente crossmodale Reize zu kombinieren. Wichtig ist dabei zu sagen, dass die generelle sensorische Verarbeitung nicht gestört ist, da die unimodale Leistung der Tiere unverändert bleibt und nur die multisensorische Integration gestört ist (Stein et al., 2020; Wallace und Stein, 1994; Wilkinson et al., 1996). Zusätzlich gib es auch multisensorische Neuronen im SC, welche keinen kortikalen Input erhalten und somit unberührt von der AES Deaktivierung bleiben (Wallace und Stein, 1994). Da jedoch trotzdem kein crossmodaler Transfer stattfinden konnte, wird angenommen, dass diese Neuronenpopulationen nicht an dem speziellen Prozess beteiligt sind, sondern Teil anderer multimodaler neuronaler Kreisläufe sind, welche in hoher Anzahl und mit verschiedensten funktionalen Rollen existieren (Wallace et al., 1993).

Die Verbesserung der Verhaltensleistung von Organismen während der Verwendung mehrerer Sinnessysteme kann durch eine „multisensorische Steigerung“ auf neuronaler Ebene erklärt werden (Stein et al., 1988, 1989). Dabei lösen crossmodale Reize, die nah in Zeit und Raum beieinander liegen, signifikant mehr Impulse aus als die effektivsten individuellen Stimuli allein (King und Palmer, 1985; Meredith und Stein, 1996). Bei einer linearen additiven Steigerung ist die multimodale Antwort größer als die Summe aus zwei oder mehr unisensorischen Antworten. Generell kann ein Phänomen, die sogenannte „inverse effectiveness“ oder entgegengesetzte Wirksamkeit, während der multisensorischen Integration beobachtet werden (Stein und Meredith, 1993; Wallace und Stein, 1994). Dabei führen modalitätsspezifische Stimuli, welche in Isolation eine stärkere Antwort auslösen, typischerweise zu einem niedrigeren Ausmaß der multisensorischen Steigerung. Für die multisensorische Minderung gilt das Umgekehrte, je schwächer der modalitätsspezifische Stimulus ist, umso negativer ist die Minderung (Jiang und Stein, 2003; Meredith und Stein, 1986). Schwache unisensorische Stimuli produzieren somit größere Verstärkungen der Antwort in Kombination und können bis hin zur Superadditivität führen (Perrault Jr. et al., 2003; Stanford et al., 2005). Diese Assoziation von weniger effektiven Stimuli mit einer größeren proportio-

nenalen Steigerung der neuronalen Antwort bei multimodalen Reizen, hält einige Vorteile für den Organismus bereit. Je schwächer das unisensorische Signal über ein Ereignis oder Objekt ist, umso größer ist der Nutzen, den das Gehirn erhält beim Verbinden der Informationen mehrerer unabhängiger sensorischer Systeme. Dabei kann die größte Verstärkung gesehen werden, wenn individuelle Reize unter dem Schwellenwert bleiben um erfolgreich Neuronen zu aktivieren, aber kombinierte oder integrierte multimodale Signale eine verlässliche Antwort produzieren. Durch die multisensorische Integration wird sozusagen aus „Nichts“ die Wahrnehmung der Umwelt ermöglicht. Allerdings warnen einige Studien vor einer zu großen Bedeutung der Superadditivität (Beauchamp, 2005; Laurienti et al., 2005; Stanford und Stein, 2007). Auch Populin und Yin (2002) fanden wenig Beweise für die Superadditivität in nicht anästhesierten Katzen, sondern eher linear additive oder sogar subadditive neuronale Antworten, wie vom Bayesschen Modell vorhergesagt.

Eine fehlende Kongruenz zweier Stimuli im Raum hingegen führt zu einer „multisensorischen Minderung“ mit weniger Impulsen als Reaktion auf die Reize (Jiang und Stein, 2003; Kadunce et al., 1997; Meredith und Stein, 1996). Liegt ein sensorischer Stimulus außerhalb des modalitätsspezifischen exzitatorischen rezeptiven Feldes, in einer vermuteten inhibitorischen Region, degradiert oder eliminiert dieser die Neuronenantwort des anderen sensorischen Reizes, auch wenn dieser in seinem modalitätsspezifischen rezeptiven Feld liegt (Kadunce et al., 1997). Diese zwei Stimuli werden nun durch die fehlende räumliche Übereinstimmung zwei verschiedenen Events zugeordnet. Dadurch entsteht ein allgemeingültiges Prinzip, bei dem crossmodale Signale mit kongruenten Informationen integriert und eine erhöhte neuronale Antwort auslösen, während inkongruente Informationen eines Stimulus zu einer getrennten Wahrnehmung oder Segregation und somit geminderten neuronalen Aktivität führen (Stein et al., 2020). Die Eigenschaften oder Konfigurationen, die die Kongruenz bestimmen, können stark zwischen den funktionalen Wirkungsbereichen variieren, wobei Zeit und Raum die wichtigsten aber nicht die einzigen Bestimmungsgrößen sind (Review: Stein et al. 2020). Diese neuronalen Effekte konnten sowohl im SC von Katzen, aber auch in vergleichbaren Strukturen in vielen anderen Tieren, als auch in kortikalen multimodalen Regionen in Tieren und Menschen gezeigt werden (Calvert et al., 2000, 2001; Driver

und Noesselt, 2008; Laurienti et al., 2002; Macaluso et al., 2000; Satado et al., 1996; Stein et al., 2020; Wallace et al., 1992; Wilkinson et al., 1996).

Neben den Modellen, die eine optimale sensorische Integration basierend auf der dynamischen Gewichtung beschreiben, existieren auch mathematische Modelle, welche die neuronalen Vorgänge in multisensorischen Zellen im SC beschreiben (Ursino et al., 2009). Die Modelle beinhalten neuronale Netzwerke, welche über Synapsen in Verbindung stehen und mit diesem unter anderem die „inverse effectiveness“, multisensorische Steigerung, sowie Minderung beschreiben können. Trotz guter mathematischer Voraussagen mit diesen Modellen führt multisensorischer Eingang im SC teilweise zu höheren oder niedrigeren neuronalen Antworten als berechnet oder erwartet. Es muss also noch zusätzliche Faktoren geben, die einen Einfluss auf die multimodale Integration besitzen. Zum einen übernimmt der Kortex dabei eine große Rolle, da der AES und rLS sowohl an der multisensorischen Steigerung und als auch Minderung beteiligt sind (Jiang et al., 2001, 2002; Jiang und Stein, 2003). Dabei wird neben der Rückmeldung höherer Areale des Kortex, auch ein Einfluss subkortikaler Relaisstationen, wie etwa dem Claustrum, auf die neuronale Verarbeitung multimodaler Signale diskutiert (King und Calvert, 2001). Zum anderen besitzen die verschiedenen SC Neuronen unterschiedliche dynamische Reichweiten um auf physikalische Eigenschaften zu reagieren, sowie angeborene Unterschiede in der Kapazität crossmodale Informationen zu integrieren (Perrault Jr. et al., 2003).

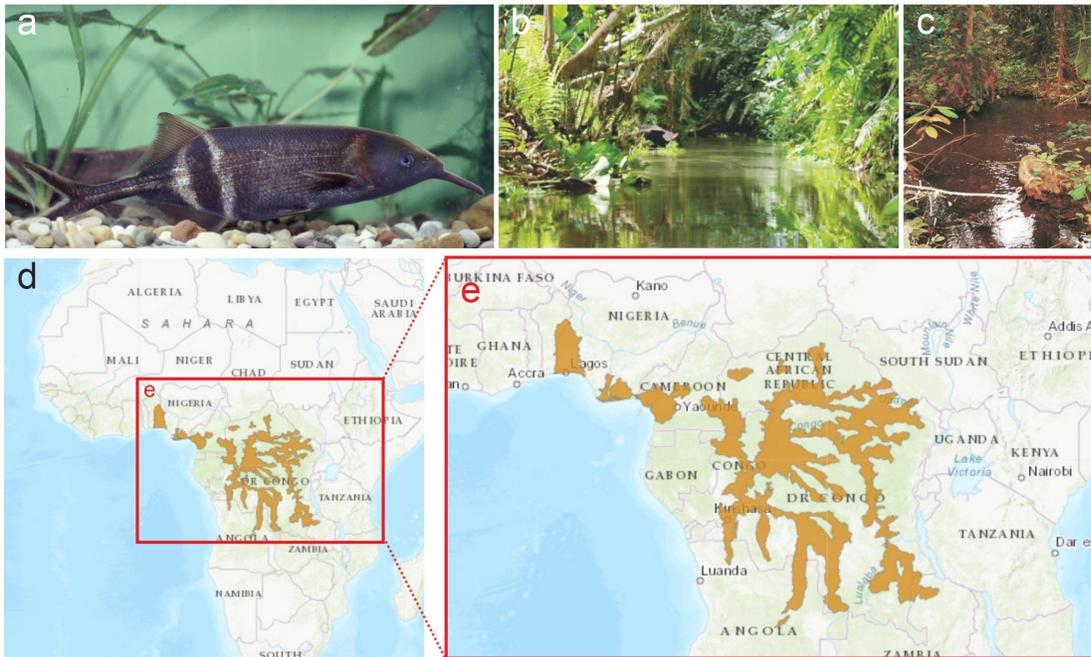
Neben der multisensorischen Integration wurden in einigen wenigen Studien auch der Rekalibrierung zu Grunde liegenden neuronalen Prozesse untersucht. So führten kurze Präsentationen von Diskrepanzen zu einer kompensatorischen Regulierung in der neuronalen Kodierung in frühen Stadien des Verarbeitungsstroms, wie etwa in niederen Leveln des auditorischen Kortex nach McGurk-Präsentationen (Bruns et al., 2011; Lüttke et al., 2016). Auch während des Ventriloquismus-Nacheffekts wurde nach der Präsentation asynchroner Stimuli eine erhöhte Aktivität im frühen auditorischen Kortex gezeigt (Bonath et al., 2007). Gleichzeitig konnte in der Studie von Bonath et al. (2007) aber auch relativ lange Verzögerungen in der neuronalen Verarbeitung während dieser Versuche beobachtet wer-

den, weswegen eine Feedback-Verbindung von höheren multimodalen assoziativen Arealen zum auditorischen Kortex vermutet wird. In einer jüngsten Studie vermuten Park und Kayser (2019) ein gemeinsames neuronales Substrat, welches sowohl für die sensorische Integration als auch die „trial-by-trial“-Rekalibrierung zuständig ist. Während die Integration audio-visueller Signale beim Bauchredner-Effekt eine Aktivierung im superioren medialen parietalen Kortex hervorruft, wird für den Nacheffekt die Neujustierung im auditorischen Kortex wahrscheinlich durch höhere Level im parietalen Kortex vermittelt (Zierul et al., 2017). Auch wenn die langfristige Rekalibrierung andere Auswirkungen haben kann, so wird trotzdem auch für diesen Prozess ein ähnlicher Ursprung im parietalen Kortex vermutet (Bonath et al., 2007; Bruns et al., 2011). Generell existieren kontroverse Ergebnisse, ob die verschiedenen Rekalibrierungsvorgänge im frühen sensorischen Kortex (Recanzone, 1998, 2009) oder aber in multisensorischen assoziativen kortikalen Arealen stattfinden (Kopčo et al., 2009).

### 1.3 Modellorganismus *Gnathonemus petersii*

Der afrikanische schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* (Günther, 1862) aus der Familie der Nilhechte (Mormyridae), ist ein bräunlich-grauer Fisch mit zwei weißen sichelförmigen Querbinden zwischen der Rücken- und Afterflosse. Seine Populärbezeichnung Elefantenrüsselfisch verdankt er seinem auffälligsten Merkmal, dem Schnauzenorgan (Stendell, 1916). Dieser Fortsatz ist im Gegensatz zu seinem Namen nicht oberhalb des Mundes zu finden, sondern ein bewegliches verlängertes Kinn (Abb. 6a). Das geografische Vorkommen von *G. petersii* ist auf Zentral- und Westafrika beschränkt. Diese Art wurde bisher in zehn Süßwasser-Ökoregionen in Benin, Zentralafrikanische Republik, Kamerun, Nigeria, Demokratische Republik Kongo, und Republik Kongo nachgewiesen (Arimoro und Osakwe, 2006; Moritz, 2010; Ogbeibu und Ezeunara, 2002; Ogbeibu und Oribhabor, 2002; Paugy et al., 1994; Sullivan et al., 2000; Wuraola und Adetola, 2011) (Abb. 6d, e). Dabei zeichnet sich der natürliche Lebensraum meist durch trübe, sedimentreiche Süßwasserflüsse mit hoher Fließgeschwindigkeit in dichten Feuchtwäldern aus (Moritz, 2010; Wuraola und Adetola, 2011) (Abb. 6b, c). Allerdings ist er auch in Sumpf- oder Überschwemmungsgebieten, großen Seen oder kleinen teilweise sai-

sonal begrenzten Süßwasserbecken zu finden (Arimoro und Osakwe, 2006; Paugy et al., 1994). Auch am Tag sind die Lichtverhältnisse in den Flüssen oder Seen meist gering, hervorgerufen von der üppigen Vegetation am Ufer. Die natürlichen Leitwerte des Wassers liegen zwischen 5 und 250  $\mu\text{S}/\text{cm}$  und können innerhalb des Jahres durch Regenzeiten stark variieren (Bénech und Quensière, 1983; Hopkins, 1980; Hopkins und Heiligenberg, 1978; Moller et al., 1976, 1979). Während sich



**Abbildung 6: Geografisches Vorkommen und Habitat von *Gnathonemus petersii***  
**(a)** Der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* aus der Familie der Mormyridae ist ein bräunlich-grauer Fisch und besitzt ein verlängertes Kinn, das Schnauzenorgan. **(b und c)** Der natürliche Lebensraum von *G. petersii* sind trübe, sedimentreiche Süßwasserflüsse in dichten Feuchtwäldern, welche auch am Tag durch geringe Lichtverhältnisse charakterisiert sind. **(d und e)** Das geografische Vorkommen (orange hinterlegt) beschränkt sich auf Zentral- und Westafrika. a, b und c: arbeitsgruppeninterne Fotografien © Gerhard von der Emde; d und e: IUCN red list.

die Fische tagsüber hauptsächlich in der Ufervegetation versteckt aufhalten, sind sie in der Dämmerung und Nacht sehr aktiv und können große Strecken zurücklegen (Moller et al., 1979). Die Hauptnahrungsquelle von *Gnathonemus petersii* sind Insektenlarven (Chironomidae), welche meist im Sediment vergraben in den Flussläufen leben (Nwani et al., 2011).

### 1.3.1 Sinnessysteme von Mormyriden

Auch wenn schwach elektrische Fische hauptsächlich wegen ihres einzigartigen aktiven elektrischen Sinns bekannt sind, besitzen sie wie andere Teleostei die üblichen Sinne. Basierend auf Mechanorezeptoren sind Mormyriden in der Lage durch außergewöhnliche Strukturen im Innenohr, wie spezielle Orientierungsmuster der Haarsinneszellen und die Verbindung einer kleinen Gasblase zum Sakkulus innerhalb des Labyrinths, gut Schallwellen zu detektieren (Popper, 1981). *Gnathonemus petersii* reagiert auf Frequenzen von 100 – 2500 Hz, wobei die höchste Sensitivität zwischen 300 und 600 Hz liegt (McCormick und Popper, 1984). Crawford et al. (1997) beschrieben, dass *Pollimyrus* akustisch zwischen verschiedenen Spezies und sogar Individuen unterscheiden kann. Außerdem wurde gezeigt, dass einige wenige Mormyriden-Arten sogar selber Töne produzieren können, wovon noch weniger selbst generierte Muster als Fortpflanzungssignale nutzen (Bratton und Kramer, 1989; Crawford et al., 1986). Auch *G. petersii* erzeugt klickende Töne sowohl während des Kampfverhaltens mit Artgenossen, als auch bei der Präsentation von Plastikmodellen verschiedener Fischarten, was eine mögliche kommunikative Funktion sinnvoll erscheinen lässt (Rigley und Marshall, 1973).

Zusätzlich besitzen Mormyriden einen Tastsinn und ein Seitenlinienorgan, welche ebenfalls Stimuli mit spezialisierten Mechanorezeptoren wahrnehmen. Der Tastsinn ist bei der Erkundung von Objekten (Cain et al., 1994) und bei sozialen Rankämpfen involviert (Bratton und Kramer, 1989). Bei *Gnathonemus petersii* kommt dabei dem Schnauzenorgan eine besondere Bedeutung zu, indem dieser Kopffortsatz während der Futtersuche im Sediment oder der Untersuchung von Objekten als eine Art Finger benutzt werden kann. Auch wenn am Schnauzenorgan die höchste Dichte an Elektrorezeptoren zu finden ist und deshalb insbesondere bei der aktiven Elektroortung von großer Bedeutung ist, neigen auch elektrisch stumme Tiere dazu mit ihrem verlängerten Kinn die Umgebung zu erkunden (Cain et al., 1994). Auch wenn bisher z. B. weder Merkelzellen oder Muskelspindeln als Grundlage des Tastsinns bzw. der Propriozeption im Schnauzenorgan gefunden wurden, ist die Struktur trotzdem durch eine auffallend starke trigeminale Innervation charakterisiert, in etwa vergleichbar zur elektrosensorischen Innervation (Amey-Özel et al., 2015; Harder, 1968). Trotz fehlender bisheriger Funde taktiler Rezeptoren wird angenommen, dass freie Nervenendigungen als Basis verschiede-

ner Modalitäten im Schnauzenorgan vorhanden sind. Zusätzlich können die ampullären Elektrozepthororgane, insbesondere im Schnauzenorgan, von *G. petersii* durch passive oder aktive Bewegungen des Fortsatzes stimuliert werden (Szabo und Wersäll, 1970). Auch wenn diese Ergebnisse nicht weiter untersucht wurden, kann angenommen werden, dass die ampullären Organe an einer möglichen Propriozeption beteiligt sind.

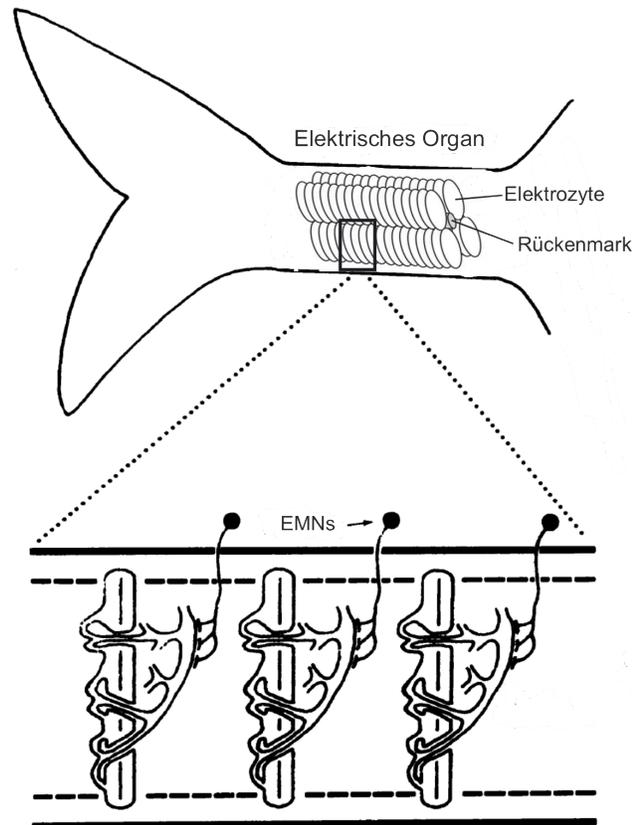
Das Seitenlinienorgan ist auch bei schwach elektrischen Fischen gut ausgebildet, auch wenn es durch eine reduzierte Anzahl von Superfizial-Neuromasten charakterisiert ist (Szabo, 1965). Während *G. petersii* weniger als 100 dieser Zellen besitzt, sind es im Vergleich im blinden Höhlenfisch als Seitenlinien-Spezialist bis zu 2000 (Bensouilah und Denizot, 1991). Trotz der geringeren Anzahl an Neuromasten reagieren diese auch in Mormyriden sensitiv auf hochfrequente und kurzlebige Wasserbewegungen, hervorgerufen von sich bewegenden Tieren oder Hindernissen (Bleckmann, 1986; Bleckmann et al., 1991). So sind auch schwach elektrische Fische in der Lage sich bewegende Objekten anhand der Strömungsunterschiede mit dem Seitenliniensystem zu erkennen (Bleckmann und Zelick, 1993).

Zusätzlich können schwach elektrische Fische chemische Reize nutzen, um Futter zu detektieren (von der Emde und Bleckmann, 1998), auch wenn das olfaktorische Epithelium um einiges kleiner ist verglichen mit anderen Teleostei (Moller, 1995). Weiterhin sind Mormyriden in der Lage hydrostatische Druckunterschiede zu erkennen (Cain, 1995; Cain et al., 1994; Cain und Malwal, 2002). Zusätzlich zu diesen üblich vorkommenden Sinnen bei Fischen besitzt *Gnathonemus petersii* einen passiven und aktiven elektrischen Sinn, sowie einen höchst spezialisierten, an das natürliche Habitat angepassten, visuellen Sinn.

### **1.3.1.1 Aktiver elektrischer Sinn**

Neben dem bereits erwähnten passiven elektrischen Sinn, der hauptsächlich zur Orientierung genutzt wird, ist *G. petersii* in der Lage ein selbst-generiertes schwach elektrisches Feld zu erzeugen. Mit diesem aktiven elektrischen Sinn kann der Elefantenrüsselfisch Elektroortung und Elektrokommunikation betreiben (Lissmann und Machin, 1958; Moller, 1995). Für die Erzeugung der Spannungsfelder besitzen schwach elektrische Fische ein elektrisches Organ, welches bei Mormyriden im Schwanzstiel lokalisiert ist und aus umgewandelten Muskelzellen besteht, die ihre

Fähigkeit zur Kontraktion verloren haben (Paul et al., 2015; Bruns, 1971). Das elektrische Organ bei *G. petersii* besitzt eine relative Länge von etwa 12% der Standardlänge (Harder et al., 1964) und besteht aus je zwei Säulen von Elektroplaxen, die symmetrisch auf jeder Seite der Wirbelsäure zwischen der Caudal-, Dorsal- und Afterflosse liegen (Abb. 7). Jede Säule besteht aus einer Serie von



**Abbildung 7: Aufbau des elektrischen Organs von *Gnathonemus petersii*** In Mormyriden ist das elektrische Organ im Schwanzstiel lokalisiert und besteht aus je zwei Säulen von Elektroplaxen, die symmetrisch auf jeder Seite der Wirbelsäure liegen. Dabei besteht jede Säule aus einer Serie von etwa 100 flachen, scheibenförmigen Elektrozyten, die miteinander in Reihe geschaltet sind. Jede einzelne Elektrozyte wird durch eine entsprechende Elektromotoneurone (EMN) innerviert und eine synchrone Aktivierung aller Elektrozyten führt zu einem elektrischen Signal. Verändert nach Carlson und Gallant (2013); Westby (1984).

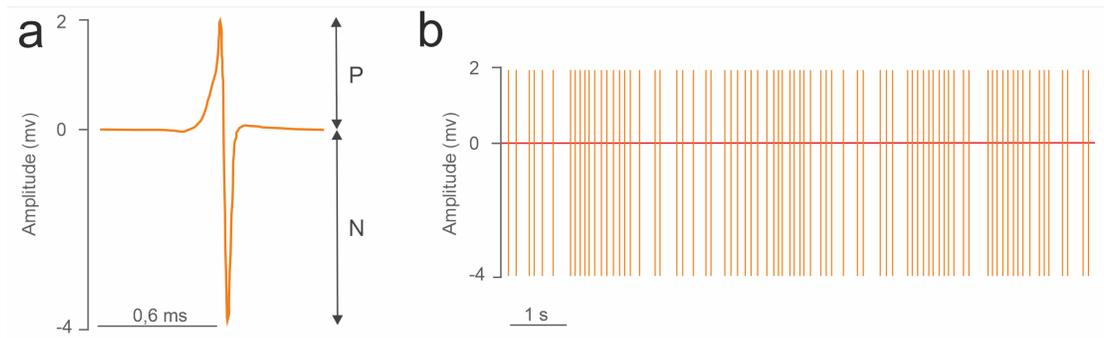
etwa 100 flachen, scheibenförmigen Elektrozyten, die miteinander in Reihe ge-

schaltet sind (Bruns, 1971; Westby, 1984) (Abb. 7). Eine Erregung einer einzelnen Elektrozyte durch die entsprechende Elektromotoneurone (EMN; Abb. 7) führt zu einer Änderung des Membranpotenzials. Eine synchrone Aktivierung aller Elektrozyten führt zu einer Entladung wie in einer in-Reihe-geschalteten Batterie und die so erzeugten elektrischen Signale werden „electric organ discharges“ (EODs) genannt.

Anhand der Charakteristika dieser EODs können innerhalb der Gymnotiformen und Mormyroformen die verschiedenen Spezies wiederum den Puls- oder Wellenfischen zugeordnet werden. Die elektrischen Signale der Wellenfische sind sehr regelmäßig und kontinuierlich, wobei die Wellenform an eine Sinuskurve erinnert. Der Modellorganismus dieser Studie, *Gnathonemus petersii*, wird den Pulstyp-Fischen zugeordnet mit kurzen Entladungen von nur Zehntel von Mikrosekunden bis einige wenige Millisekunden. Die Pulsfrequenz ist sehr unregelmäßig und kann zwischen 5 und 50 Hz variieren. Die EODs der verschiedenen Arten der Pulsfische können sehr unterschiedlich sein, sowohl in der Wellenform (1-4 Phasen), Dauer (60  $\mu$ s bis zu 20 ms) oder Polarität. Während in einigen Mormyriden-Arten ein sexueller Dimorphismus der EOD Wellenform gezeigt wurde (Hopkins, 1981; Westby und Kirschbaum, 1982), konnten diese Geschlechtsunterschiede bei in Gefangenschaft gehaltenen Elefantenrüsselfischen nicht festgestellt werden (Kramer und Westby, 1985). Trotz dieser möglichen Unterschiede zwischen den Geschlechtern, sind die EOD Wellenformen der Mormyriden eine verlässliche Spezies-Eigenschaft. An verschiedenen Merkmale können die EODs den verschiedenen Arten zugeordnet werden (Hopkins, 1981) und sogar die Erkennung von Individuen ist so möglich (Crawford, 1992; Friedman und Hopkins, 1996). Das liegt daran, dass eine große Variabilität der EOD-Eigenschaften zwischen den Individuen besteht, sowohl bei *G. petersii* (Kramer und Westby, 1985) als auch in anderen Spezies (Crawford, 1992; Friedman und Hopkins, 1996). In Abhängigkeit vom Alter, Fortpflanzungsstadium oder Dominanz-Beziehungen können sich diese individuellen Wellenformen langfristig verändern (Carlson et al., 2000; Terleph und Moller, 2003; Zakon, 1987).

Während die EODs in einer konstanten, spezies-spezifischen, manchmal auch geschlechterspezifischen Wellenform produziert werden, können die Intervalle zwischen den einzelnen Pulsen, den „inter-discharge intervals“ (IDIs), stark variieren

(Abb. 8b). Im Gegensatz zu den langfristigen Veränderungen der Wellenform, können die IDIs schnell, sogar zwischen jedem einzelnen EOD, geändert werden. Diese variablen Muster der IDIs können Informationen über den aktuellen Zustand des Senders in verschiedenen Verhaltenssituationen (Fressen, Ruhen, etc.) oder Interaktionen (Aggression, Fortpflanzung, Gruppeninteraktion, etc.) liefern (Baier und Kramer, 2007; Bratton und Kramer, 1989; Carlson und Hopkins, 2004; Kramer, 1974; Moller, 1970).



**Abbildung 8: EOD-Wellenform und Entladungsmuster von *Gnathonemus petersii***

(a) Die typische Wellenform der „electric organ discharges“ (EODs) von *G. petersii* ist ein biphasisches Signal mit einer kleineren positiven Phase (P) zu Beginn, gefolgt von einem größeren negativen Ausschlag (N). Ein Puls hat eine durchschnittliche Dauer von 0,4 ms und bei dieser individuellen Messung eine peak-to-peak Amplitude von 6 mV. (b) Zeitreihe einer individuellen Messung von EODs über einen gewissen Zeitraum von einigen Sekunden. Die Bereiche zwischen den einzelnen EODs (orangene Ausschläge) stellen die „interdischarge intervals“ (IDIs) dar, welche sich schnell, teilweise sogar zwischen jedem einzelnen EOD als Reaktion auf sensorische Reize aus der Umwelt ändern können. Verändert nach von der Emde und Zeymer (2020).

*Gnathonemus petersii* erzeugt biphasische EODs mit einem kleineren positiven Ausschlag (P-Phase; P) zu Beginn, gefolgt von einer größeren negativen Phase (N-Phase; N) (Abb. 8a). Ein Puls dauert etwa 0,4 ms und die IDIs können zwischen 8 ms bei aggressiven Rankämpfen, 13 ms während der aktiven Elektroortung bis hin zu 300 ms beim Ruhen betragen (Kramer, 1990). Die elektrische Erkundung der Umgebung geht mit einer regelmäßigen und schnellen (etwa 80 Hz) EOD Rate einher, während des Schwimmens oder der Futtersuche hingegen kann die Entladungsfrequenz sehr unregelmäßig und gemittelt geringer sein (von der Emde und Schwarz, 2001). Auf unerwartete sensorische Stimulationen verschiedener Moda-

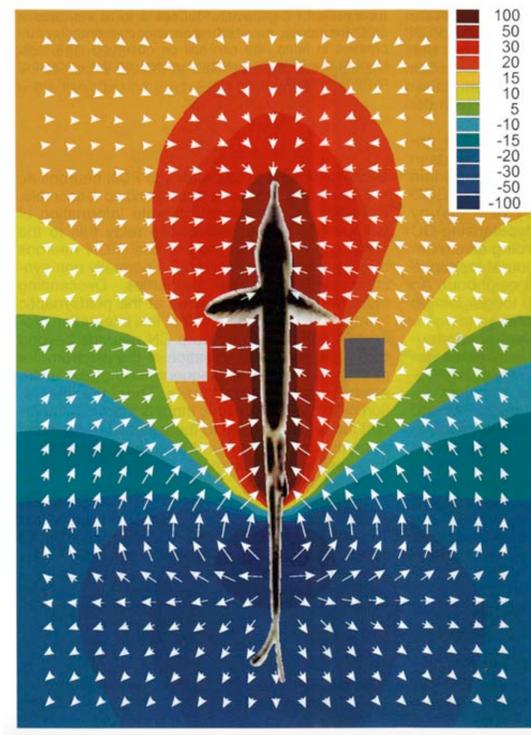
litäten, reagieren Mormyriden mit einer sprunghaft ansteigenden EOD Frequenz, der „Novelty Response“ (Post und von der Emde, 1999). Die erhöhte Entladungsrates vergrößert den Fluss an sensorischen Informationen und hilft so, die Quelle des Stimulus zu analysieren.

Die EOD Produktion wird von einem sogenannten zentralen elektromotorischen Kommandonetzwerk kontrolliert, welches aus dem Kommandonucleus („command nucleus“; CN), dem medullären Relais-Nucleus („medullary relay Nucleus“; MRN) und dem bulbären kommandoassoziierten Nucleus („bulbar command-associated nucleus“; BCA) besteht (Bell et al., 1983; Carlson, 2002b,a; Carlson und Hopkins, 2004; Grant et al., 1986; von der Emde et al., 2000). Der MRN projiziert zu den Elektromotoneuronen im Rückenmark, welche wiederum die Elektrozyten im elektrischen Organ innervieren (Bennett et al., 1967; Grant et al., 1986). Die Elektromotoneuronen, sowie die Neuronen des CN und MRN sind durch „Gap Junctions“ miteinander verbunden um eine synchrone Aktivierung der Elektrozyten zu gewährleisten. Die so gebildeten Wellenformen der EODs sind eine direkte Konsequenz der morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Elektrozyten (Paul et al., 2015).

*G. petersii* kann durch seine elektrischen Entladungen ein drei-dimensionales asymmetrisches Dipolfeld, mit einem kleineren Pol am Schwanzende und einem größeren Pol um den restlichen Körper, um sich herum aufbauen (Bennett, 1971) (Abb. 9). Objekte innerhalb dieses Feldes führen zu Feldlinienkrümmungen, welche wiederum eine lokale Änderung der transepidermalen Spannung hervorrufen und somit die Basis der aktiven Elektroortung bilden (Lissmann und Machin, 1958; von der Emde, 1990; von der Emde und Prechtel, 1999). Dabei führen Objekte mit leitenden Eigenschaften zu einer Bündelung der Feldlinien auf der elektrosensorischen Körperoberfläche des Fisches, was wiederum in einer Erhöhung der lokalen Spannung resultiert. Durch einen Nicht-Leiter, wie etwa Steine oder Plastik, ergibt sich eine Streuung der Feldvektoren und somit eine lokale Verringerung der Spannung (Abb. 9).

Neben den bereits erwähnten ampullären Rezeptororganen für die passive Elektroortung, detektieren die tuberösen Elektrosensoren aktiv erzeugte hochfrequente elektrische Signale in einem Bereich von 100 - 100.000 Hz. Tuberöse Organe besitzen einen interepidermalen Hohlraum, ausgekleidet mit sensorischen Rezep-

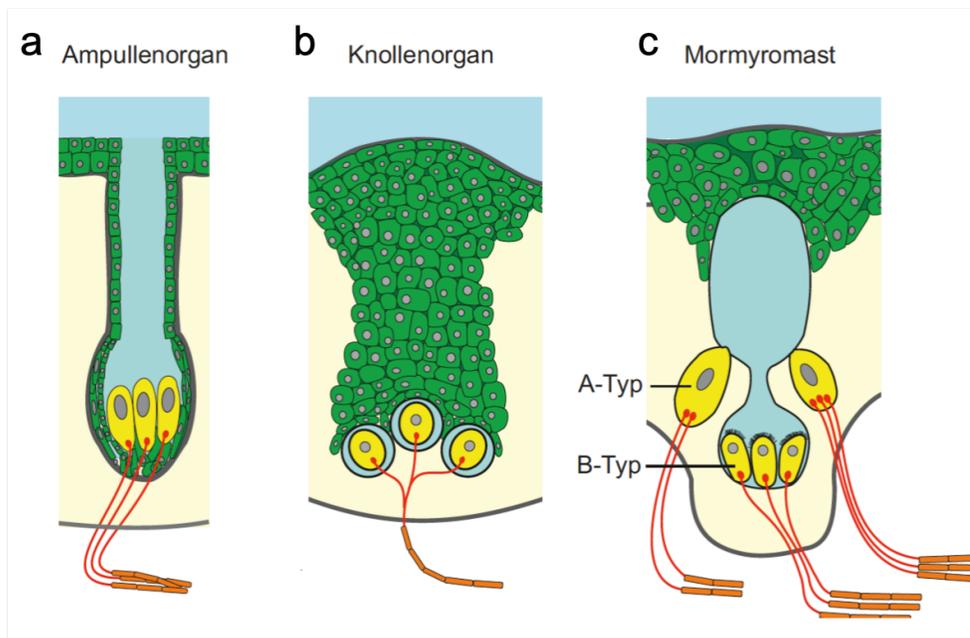
torzellen, der im Gegensatz zu den ampullären Organen aber nicht durch einen offenen Kanal Verbindung nach außen hat. Stattdessen fungieren lose Epithelzellen als eine Art Stopfen, welche die Rezeptorzellen verdecken und sich als Kondensator verhalten, indem sie direkten Einfluss der Ladungen verhindern (Szabo, 1974) (Abb. 10). Dabei kann die Anzahl der Rezeptorzellen pro Organ zwischen 1 und 35 variieren (Szabo, 1974). Bei Mormyriden teilen sich die tuberösen Organe in



**Abbildung 9: Elektrisches Dipolfeld von *G. petersii*** Dargestellt ist das selbstgenerierte Dipolfeld von *Gnathonemus petersii* mit den entsprechenden Feldvektoren (Pfeile) von oben betrachtet. Die Äquipotentiallinien sind farblich codiert mit positiven Spannungen (mV) in rot und negative Spannungen in blau. Auftretende Objekte in diesem Feld verändern die Ausrichtung der Feldlinien und führen zu einer lokalen Änderung der transepidermalen Spannung. Während ein guter Leiter, wie ein Metallwürfel (weißer Würfel), die Feldlinien auf die elektrosensitive Oberfläche des Fisches bündelt und somit die Spannung erhöht, resultiert ein Nicht-Leiter wie Plastik (grauer Würfel) in einem Streuen der Feldlinien und einer Verringerung der lokalen Spannung. (von der Emde und Schwarz, 2001).

zwei unterschiedliche Typen auf: die Knollenorgane für die Elektrokommunikation und Mormyromasten für die aktive Elektroortung. Bei den Knollenorganen ist

jede der 1-10 Rezeptorzellen unterhalb der Epidermis in einer eigenen Kammer eingelagert, welche alle durch eine einzelne myelinisierte affarente Faser innerviert sind (Franz, 1921; Harder, 1968; Szabo, 1965) (Abb. 10b). Es wurde gezeigt, dass die Organe sensitiv für Stimulationen bis zu einer Frequenz von 500 Hz und IDIs von 2 ms sind (Bell und Grant, 1989; Derbin und Szabo, 1968) und der neuronale Pfad der Knollenorgane darauf spezialisiert ist, ausschließlich die EODs anderer Fische wahrzunehmen und nicht die eigenen (Xu-Friedman und Hopkins, 1999). Dabei senden die motorischen Areale, die auch das fischeigene EOD generieren,



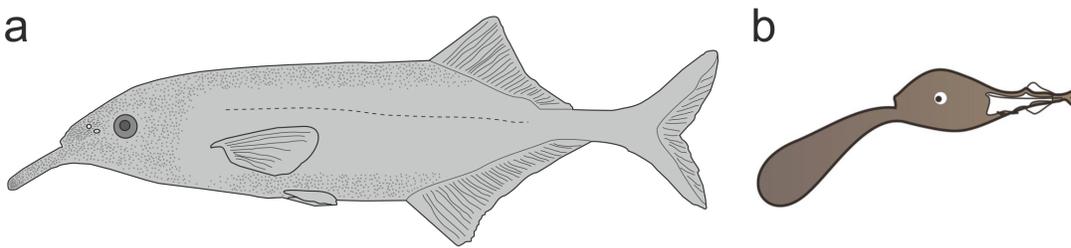
**Abbildung 10: Elektrosinnesorgane der Mormyriden** Während die Ampullenorgane (a) durch einen mit Gallerte gefüllten Kanal eine direkte Verbindung zum Außenmedium haben, fungieren in den tuberösen Organen (Mormyromasten und Knollenorganen) lose Epithelzellen (grün) als eine Art Stopfen um einen direkten Kontakt zum Wasser zu verhindern. Die Knollenorgane (b) bestehen aus Rezeptorzellen (gelb), welche einzeln in einer eigenen Kammer (blau) eingelagert und durch eine einzelne myelinisierte affarente Faser (orange) innerviert sind. Die Mormyromasten (c) bauen sich aus einer äußeren Kammer, welche eingebettet in der Epidermis liegt, und einer inneren Kammer auf. Diese Kammern sind durch einen engen Kanal miteinander verbunden. Die Rezeptorzellen lassen sich in die A-Zellen, welche rund um die äußere Kammer liegen und die B-Zellen in der inneren Kammer unterscheiden. Dabei detektieren diese beiden Rezeptortypen unterschiedliche elektrische Eigenschaften während der aktiven Elektroortung. Verändert nach Frings (2021).

einen starken inhibitorischen Eingang zu den primären sensorischen Bereichen im Rhombencephalon (Bell und Grant, 1989). Das bedeutet, dass die primären Afferenten der Knollenorgane zwar auf die eigenen EODs antworten, aber diese Antwort nicht über das Rhombencephalon hinaus den „electrical lateral line lobe“ (ELL) erreicht und der Fisch somit „taub“ gegenüber den eigenen Signalen ist. Während der Kommunikation mit anderen Individuen, kann *Gnathonemus petersii* mit einem einfachen Prinzip der Berechnung von Zeitunterschieden zeitliche Muster erkennen. Kommt ein elektrisches Signal von einer Körperseite, sprechen die Knollenorgane hier zuerst an, während das Knollenorgan auf der anderen Körperseite erst später oder gar nicht angeregt wird (Hopkins und Bass, 1981).

Neben den Knollenorganen, besitzt *G. petersii* als zweiten Typ der tuberösen Organe die Mormyromasten für die aktive Elektroortung (Bell, 1989, 1990). Die etwa 2000 Mormyromasten bestehen aus einer äußeren Kammer, welche eingebettet in der Epidermis liegt und mit einer inneren Kammer durch einen engen Kanal verbunden ist. Vergleichbar mit den Knollenorganen, steht die äußere Kammer nur indirekt durch einen lose mit Zellen gefüllten „Kanal“ mit dem Umgebungsmedium in Verbindung (Bell et al., 1989; Szabo, 1974). Außerdem besitzen Mormyromasten zwei verschiedene Rezeptorzellen: die A- und B-Zellen (Abb 10c). Während die A-Zellen rund um die äußere Kammer liegen, sind die B-Zellen in der inneren Kammer eingeschlossen (Bell und Russell, 1978a; Szabo, 1974). Es konnte gezeigt werden, dass die durch Objekte mit resistiven Eigenschaften hervorgerufene lokale EOD Amplitudenänderung von den A-Zellen detektiert werden kann. Der B-Typ hingegen kodiert sowohl für die Amplituden- als auch die Wellenformänderung, welche durch Objekte mit kapazitiven Merkmalen ausgelöst werden (von der Emde und Bleckmann, 1992).

Die verschiedenen Elektrorezeptoren sind fast am gesamten Körper von *Gnathonemus petersii* zu finden, wobei die höchste Dichte am Kopf ist, während der Schwanz und der seitliche Körper um das Seitenliniensystem frei von Elektrorezeptoren ist (Harder, 1968; Hollmann et al., 2008; Lissmann, 1958). Dabei variieren die Dichten und Verteilungen der drei verschiedenen Elektrorezeptortypen stark voneinander (Bacelo et al., 2008). Die Anzahl der Mormyromasten in *G. petersii* ist sehr hoch und insbesondere die Bereiche am Schnauzenorgan und in der Nasalregion zwischen der Mundöffnung und den Nasenlöchern sind durch eine sehr hohe Dichte

charakterisiert (Harder, 1968; Hollmann et al., 2008) (Abb. 11a). Aufgrund der hohen Dichte, die sogar 20-mal höher ist als am Rumpf, werden diese Areale als „elektrosensorische Foveae“, also die Bereiche des schärfsten „Sehens“ bezeichnet (Bacelo et al., 2008; von der Emde und Schwarz, 2002). Außerdem zeichnen sich die Foveae durch eine Überrepräsentation im ELL des Elefantenrüsselfischgehirns aus (Bacelo et al., 2008; von der Emde und Schwarz, 2002) (Abb. 11b).

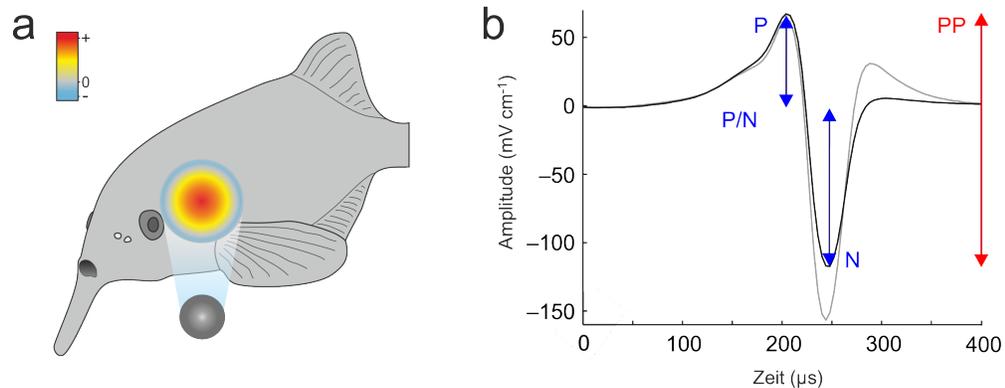


**Abbildung 11: Verteilung der Mormyromasten auf der Körperoberfläche und ihre Repräsentation im Gehirn (a)** Dargestellt ist die schematische Verteilung der Mormyromasten bei *Gnathonemus petersii* auf der elektrosensitiven Körperoberfläche. Dabei stellt jeder Punkt eine Pore in der Haut dar, in der sich jeweils ein Mormyromast befindet (nachgezeichnet von Hollmann et al., 2008). Die seitliche Körperfläche um das Seitenlinienorgan (gestrichelte Linie) und der Schwanz sind weitestgehend frei von Elektrorezeptoren. Die größte Dichte an Mormyromasten befindet sich am Schnauzenorgan und in der Nasalregion und werden deshalb als „elektrosensorische Foveae“ bezeichnet. **(b)** Zusätzlich sind diese Areale der Bereich des schärfsten „Sehens“ und im Mormyridengehirn überrepräsentiert. Verändert nach von der Emde und Engelmann (2011); von der Emde und Zeymer (2020).

Auch die ampullären Organe haben ihre höchste Dichte in der nasalen Region, welche caudal immer weiter abnimmt (Harder, 1968). Die Knollenorgane hingegen sind in geringster Dichte und ungleichmäßig über den Kopf, Rücken und Bauch verteilt, aber nicht am Schnauzenorgan zu finden (Bacelo et al., 2008; Carlson et al., 2011; Harder, 1968). Trotz dieser unregelmäßigen Verteilung, sind die Knollenorgane einer gewissen Symmetrie unterworfen. Ein individuelles Knollenorgan hat ein korrespondierendes Organ auf der anderen Körperseite um die Berechnung von zeitlichen Mustern zu gewährleisten (Harder, 1968).

Während der Erkundung der Umgebung erscheinen unterschiedlichste Elemente im elektrischen Feld von *Gnathonemus petersii*. Der dabei auf die Haut des Fi-

sches geworfene „Schatten“ eines Objektes, wird als „elektrisches Bild“ bezeichnet und als Änderung der lokalen EOD Parameter relativ zur Situation ohne Objekt definiert (Assad et al., 1999; Rasnow, 1996; Rasnow und Bower, 1997). Die typische Form eines elektrischen Bildes wird als „Mexican hat“ beschrieben und ist direkt von dem elektrischen Widerstand des Objekts abhängig (Caputi et al., 1998; Gottwald et al., 2017; von der Emde et al., 1998). Ein guter Leiter projiziert ein Bild mit großem Zentrum in der Mitte auf die Körperoberfläche, bei dem die lokale EOD Amplitude erhöht ist, und mit einem äußeren Ring mit einer verringerten Amplitude (Abb. 12a). Nichtleiter erzeugen ein umgekehrtes Bild mit



**Abbildung 12: Elektrisches Bild und Änderungen der lokalen EODs infolge einer Objektpräsentation (a)** Das hervorgerufene elektrische Bild auf der Haut von *G. petersii* durch ein Objekt (Kugel), welches seitlich präsentiert wird. Die Amplitudenmodulation des lokalen EODs durch das Objekt ist farbcodiert mit einer erhöhten Amplitude in gelb und rot und einer Verringerung in blau. Das Objekt aus leitendem Material führt zu einem typischen „Mexican hat“-Profil mit einer erhöhten Amplitude im Zentrum und einer abfallenden Amplitude in den äußeren Bereichen. **(b)** Dargestellt ist die lokale EOD-Änderung (graue Kurve) bei der Präsentation eines kapazitiven Dipol-Objekts im Vergleich zum lokalen EOD ohne Objekt (schwarze Kurve) (Messung aus Gottwald et al., 2017). Dies führt zu einer Modulierung der „peak-to-peak“(PP) Amplitude (roter Pfeil) und des Verhältnisses der Peak-Amplituden (blaue Pfeile) der positiven (P) und negativen (N) Phasen. Verändert nach Gottwald et al. (2017); von der Emde und Zeymer (2020).

einer verringerten Amplitude im Inneren, umgeben von einem äußeren Ring mit einer Amplitudenerhöhung. Während z. B. nicht lebende Objekte wie Steine als Widerstand ausschließlich die Amplitude verändern, verzerren lebende Objekte, wie andere Fische, Pflanzen oder Beutetiere, mit ihren kapazitiven Eigenschaften

zusätzlich auch die Wellenform des lokalen EODs (Heiligenberg, 1973; von der Emde, 1990; von der Emde und Bleckmann, 1992; von der Emde et al., 2010). Um die Veränderung der Wellenform auf der Haut zu quantifizieren, benutzt *G. petersii* das absolute Verhältnis vom positiven (P) zum negativen (N) Ausschlag des EODs, das sogenannte P/N-Verhältnis (von der Emde, 1990) (Abb. 12b). Die Wellenformänderung kann dabei unabhängig von der Amplitudenänderung durch die jeweiligen A- und B-Rezeptorzellen detektiert werden (von der Emde und Bleckmann, 1992; von der Emde und Ronacher, 1994), vergleichbar zum Farben-Sehen des visuellen Systems. Auch hier können die verschiedenen Parameter, wie die Farbe (Frequenz) und die Helligkeit (Amplitude) getrennt voneinander bestimmt werden. Die Wahrnehmung von „elektrischen Farben“ (von der Emde, 1993) ist dabei unabhängig von der Objektgröße oder -distanz und auch verschiedenen elektrischen „Blickwinkeln“ und ermöglicht so eine schnelle und genaue Erkennung der elektrischen Farbe von Objekten, wie etwa spezifische Beutetiere (Gottwald et al., 2018).

Anhand der elektrischen Bilder ist *Gnathonemus petersii* in der Lage unterschiedlichste Objekteigenschaften, wie Größe, Form und Material zu erkennen und kann sogar die Distanz bestimmen (Rasnow und Bower, 1997). Wenn sich ein Objekt vom Fisch wegbewegt und die Distanz größer wird, passieren drei Dinge mit dem elektrischen Bild: das Bild wird größer, die Amplitude im Inneren des Bildes wird geringer und es wird unschärfer (von der Emde und Engelmann, 2011). Dabei ist das Gefälle der Amplitudenänderung von niedrig im Außenbereich des Bildes hin zu hohen Werten im Zentrum von großer Bedeutung. Die Distanzmessung im Elefantenrüsselfisch basiert auf diesem Steigungs-Amplitudenverhältnis, benötigt nur eine einzelne zwei-dimensionale Oberfläche und ist unabhängig von der Größe und den elektrischen Eigenschaften des Objektes (Gottwald et al., 2017; Schwarz und von der Emde, 2001; von der Emde et al., 1998).

Während der aktiven Elektroortung können zusätzlich zu den typischen Entladungsmustern spezielle Bewegungsmuster bei *Gnathonemus petersii* beobachtet werden. So bewegt *G. petersii* sein Schnauzenorgan während des Beutefangs in einem Winkel von  $110 \pm 44^\circ$  nach links und rechts und einer Geschwindigkeit von bis zu  $800^\circ/\text{s}$  über den Boden (von der Emde et al., 2008). Diese Scanbe-

wegung oder auch „Schnauzenorgan-Antwort“ genannt, wird durch eine plötzliche lokale Änderung der elektrosensorischen Umwelt hervorgerufen und geht meist mit einer hohen EOD Frequenz von 55-80 Hz einher (Engelmann et al., 2009; von der Emde et al., 2008). Auch beim „Betrachten“ von Objekten werden spezielle stereotypische Schwimmuster durchgeführt um eine perfekte Ausrichtung der elektrosensorischen Oberfläche des Fisches zum zu untersuchenden Objekt zu gewährleisten (Fujita und Kashimori, 2019; Schumacher et al., 2016b; Toerring und Moller, 1984; von der Emde, 1992; von der Emde und Ruhl, 2016).

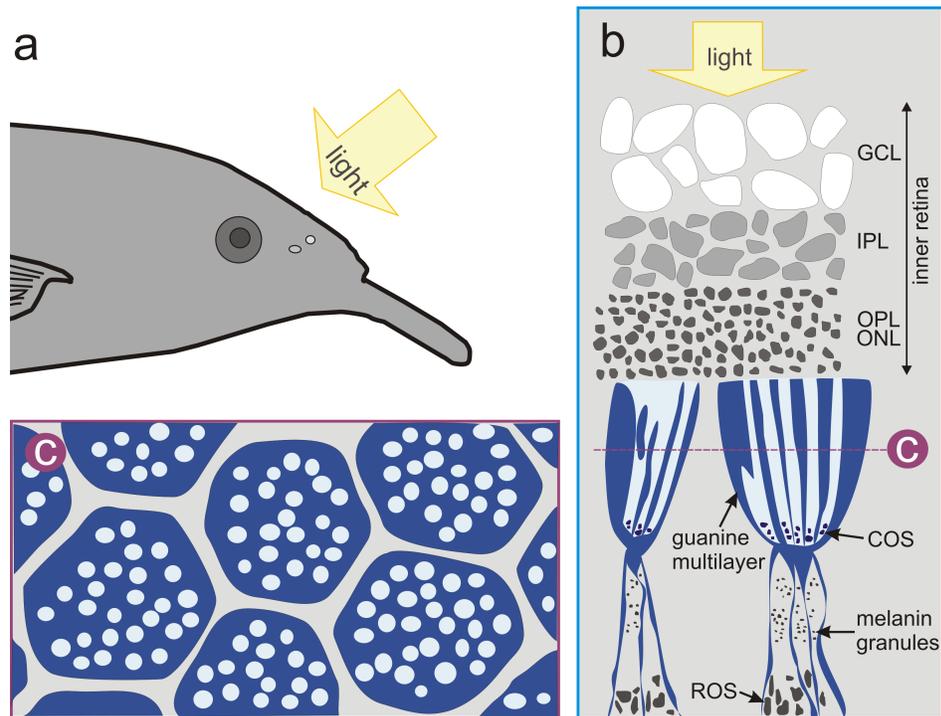
Die Verarbeitung lokaler EOD Änderungen im selbst-generierten elektrischen Feld ermöglicht *Gnathonemus petersii* unterschiedlichste Objekteigenschaften zu erkennen. Neben der Unterscheidung von Objekten anhand der elektrischen Eigenschaften (von der Emde, 1990; von der Emde und Bleckmann, 1992), ist der Elefantenrüsselfisch ebenfalls in der Lage die Größe, Form oder Material eines Objektes zu erkennen (Bell et al., 1989; von der Emde, 2006; von der Emde et al., 2010). Nach erfolgreicher Dressur, kann *G. petersii* verschiedenste 3D-Formen elektrisch unterscheiden und sogar komplexe Objekterkennungsaufgaben mit optischen Illusionen lösen (von der Emde und Fetz, 2007). Außerdem ist der Elefantenrüsselfisch fähig Objekte zu diskriminieren, auch wenn diese vor einem großen Hintergrund aus verschiedenen Materialien präsentiert werden (Fechler und von der Emde, 2013). Wird *Gnathonemus petersii* darauf trainiert, zwei nebeneinander liegende Objekte als getrennt wahrzunehmen gegenüber einem einzelnen Objekt derselben Länge, so kann er Lücken von nur 1-2 mm erkennen (Fechler et al., 2012). Dabei ist der Wahrnehmungsbereich des elektrischen Sinns nur auf wenige Zentimeter beschränkt. Während die Detektion von Objekten bis etwa 15 cm möglich ist, fällt die Diskriminierungsleistung ab ca. 3 - 4 cm schnell ab (bei einer Standardlänge von 12 cm) (Fechler und von der Emde, 2013; Fechler et al., 2012; Moller, 1995; Schumacher et al., 2016a; von der Emde und Schwarz, 2002; von der Emde et al., 2010).

### 1.3.1.2 Visueller Sinn

Lange Zeit wurde angenommen, dass der visuelle Sinn bei schwach elektrischen Fischen schlecht entwickelt sei und aufgrund ihrer Nacht- und Dämmerungsaktivi-

tät eher eine untergeordnete Rolle spielen. Auch neuroanatomische Studien zeigten deutlich reduzierte visuelle Areale im Gehirn (Wullimann und Northcutt, 1990). Allerdings weisen viele Mormyriden vergleichsweise große und gut entwickelte Augen auf und bereits frühe anatomische Arbeiten beschreiben einen speziellen Aufbau der Retina mit gebündelten Photorezeptoren, welche in becherartigen Strukturen angeordnet sind (Franz, 1921; McEwan, 1938). Charakteristisch für Wirbeltiere zeigt die Retina der Mormyriden einen typischen fünf-lagigen Aufbau (Kreysing et al., 2012; Landsberger et al., 2008), allerdings gibt es auch große anatomische Besonderheiten verglichen mit anderen Teleostei (Francke et al., 2014). Die innere Retina von *Gnathonemus petersii* besteht aus der granularen Zellschicht (granular cell layer; GCL), der dünnen inneren plexiformen Schicht (inner plexiform layer; IPL), sowie der zu der äußeren Retina gelegenen äußeren plexiformen Schicht (outer plexiform layer; OPL). Diese Schicht besteht sowohl aus den Nuclei der Photorezeptoren (outer nuclear layer; ONL), als auch den inneren und lichtsensitiven äußeren Segmenten der Photorezeptoren (Kreysing et al., 2012) (Abb. 13b). Eine Besonderheit des Aufbaus der Mormyriden-Retina beinhaltet die Gruppierung der Photorezeptoren in Bündeln aus etwa 330 Stäbchen und 25 Zapfen, die sogenannte „gruppierte Retina“ (Locket, 1977). Jedes Bündel aus Stäbchen und Zapfen liegt in einer hexagonalen becherartigen Struktur (Abb. 13b, c), welche jeweils aus sechs großen retinalen Pigment-Epithelzellen besteht (Kreysing et al., 2012; Landsberger et al., 2008). Die innere Oberfläche dieser Becher besteht aus einer mehrlagigen Schicht aus Guanin-Kristallen, welche durch ihre reflektierende Eigenschaft als Spiegel fungieren. Die äußeren Segmente der Zapfen (cone outer segment; COS) sind am Boden jeden Bechers lokalisiert und können hier durch die spiegelnde Kristallschicht einer Lichtintensität von bis zu 500% ausgesetzt sein (Kreysing et al., 2012) (Abb. 13b). Im Gegensatz dazu, liegen die äußeren Segmente der Stäbchen (rod outer segment; ROS) unter den Bechern in einem mit lichtstreuenden Guanin-Kristallen und Melanin-Granulat gefülltem Medium, welches die Stäbchen vor dem einfallenden Licht schützt (Abb. 13b). Diese spezielle Anordnung der Photorezeptoren führt dazu, dass gleichzeitig die weniger sensitiven Zapfen einer verstärkten Lichtintensität ausgesetzt sind und die sehr sensitiven Stäbchen ein reduziertes Maß an Licht erhalten. Dadurch wird eine simultane Verarbeitung beider Photorezeptortypen bei gedimmten Lichtverhält-

nissen ermöglicht (Francke et al., 2014; Kreysing et al., 2012). Zusätzlich zu diesem besonderen Aufbau, verändern die Stäbchen ihre Position mit sogenannten retinomotorischen Bewegungen als Reaktion auf sich verändernde Lichtverhältnisse von Tag zu Nacht (Burnside und Nagle, 1983). Am Tag sind die Becher am Boden fast geschlossen und formen einen schmalen Flaschenhals (Abb. 13b), sodass sich die ROS in den lichtgeschützten Arealen befinden. Unter diesen Lichtverhältnissen sind die ROS und COS voneinander räumlich getrennt. Unter gedimmten



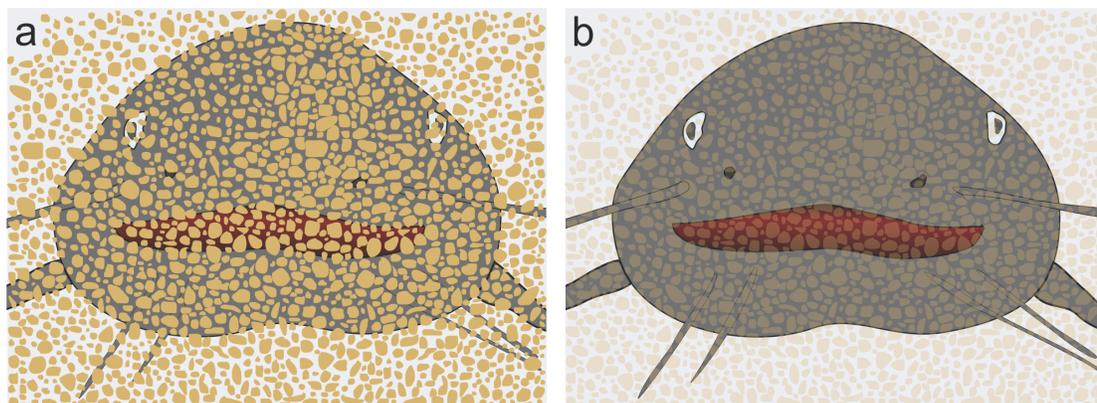
**Abbildung 13: Aufbau der gruppierten Retina von *Gnathonemus petersii*** (a) Das Licht trifft von oben auf die Retina. (b) Die innere Retina, bestehend aus der granularen Zell-Schicht (granular cell layer; GCL), der dünnen inneren plexiformen Schicht (inner plexiform layer; IPL), sowie der zu der äußeren Retina gelegenen äußeren plexiformen Schicht (outer plexiform layer; OPL) und äußeren nuklearen Schicht (outer nuclear layer; ONL), bedeckt die kristallinen Becher. Die Wände der Becher sind mit mehrschichtigen Guanin-Kristallen ausgekleidet und an deren Grund befinden sich die äußeren lichtsensitiven Segmente der Zapfen (cone outer segment; COS). Die äußeren Segmente der Stäbchen (rod outer segment; ROS) liegen unter den Bechern in einem mit lichtstreuenden Guanin-Kristallen und Melanin-Granulat gefülltem Medium. (c) Dargestellt ist ein Querschnitt durch die hexagonalen Becher aus (b) mit den inneren Segmenten der Zapfen (hellblaue Kreise). (von der Emde und Zeymer, 2020).

Lichtverhältnissen, öffnet sich der Flaschenhals und die Becher formen stattdessen einen Zylinder, welcher eine Ausrichtung der ROS innerhalb des Bechers hin zur inneren Retina ermöglicht.

Der spezielle Aufbau der Retina und die retinomotorischen Bewegungen ermöglichen eine gute Sicht insbesondere bei geringen Lichtverhältnissen. Mormyriden reagieren auf visuelle Stimuli in einem Bereich zwischen 1 und 60 lux, wobei die beste visuelle Wahrnehmung bei maximal 10 lux liegt (Schuster und Amtsfeld, 2002; von der Emde und Bleckmann, 1998). Bei Lichtintensitäten von über 540 lux, was in etwa der normalen Zimmerbeleuchtung entspricht, bleiben die optomotorischen Reaktionen aus (Teyssedre und Moller, 1982). Der Elefantenrüsselfisch besitzt nur einen Typ Zapfen mit einem elektrophysiologisch nachgewiesenem Absorptions-Maximum bei einer Wellenlänge von 615 nm (rot), während das der Stäbchen bei 536 nm (grün) liegt (Kreysing et al., 2012). Jeder einzelne Becher stellt eine Makrorezeptor-Einheit mit einem Durchmesser von rund 50  $\mu\text{m}$  dar, was dazu führt, dass *G. petersii* einen Sehwinkel von nur 2,5° besitzt (Francke et al., 2014). Daraus resultiert eine sehr geringe räumliche Auflösung verglichen mit anderen Teleostei (Kreysing et al., 2012; Pusch et al., 2013b), wie z. B. dem Goldfisch mit einem Sehwinkel von bis zu 0,14° (Land und Nilsson, 2012).

Auch wenn der visuelle Sinn durch die geringe räumliche Auflösung weniger für die Erkennung kleinster Details verwendet wird, kann *G. petersii* visuelle Muster wiedererkennen oder schwarz-weißen Mustern eines rotierenden Zylinders visuell folgen (Schuster und Amtsfeld, 2002; Teyssedre und Moller, 1982). Zusätzlich konnte ebenfalls bereits gezeigt werden, dass Elefantenrüsselfische rein visuell Objekte anhand ihrer Form unterscheiden können (Schumacher et al., 2016a). Außerdem reagiert *Gnathonemus petersii* mit Fluchtreaktionen, wenn präsentierte visuelle Stimuli schnell größer werden und somit einen Umriss eines Fressfeindes symbolisieren. Während im Tageslicht kein Unterschied in der Ausprägung der Schreckreaktion zwischen Goldfisch und *G. petersii* gefunden werden konnte, war in gedimmtem Licht die Reaktion beim Elefantenrüsselfisch deutlich ausgeprägter (Kreysing et al., 2012). Ebenfalls Landsberger et al. (2008) beschrieben Unterschiede bei der visuellen Erkennung von einem Würfel zwischen einem visuellen Spezialisten, dem Sonnenbarsch, und *Gnathonemus petersii*. War der Würfel

scharfkantig und mit hohem Kontrast gegenüber dem Hintergrund, zeigte der Sonnenbarsch eine wesentlich bessere Erkennungsleistung. Nach dem Entfernen der scharfen Kanten allerdings, konnte *G. petersii* den Würfel besser erkennen. Auch zusätzlich künstlich zugeführtes visuelles Rauschen durch Partikel beeinträchtigte den Elefantenrüsselfisch deutlich weniger als den Sonnenbarsch oder Goldfisch (Kreysing et al., 2012; Landsberger et al., 2008). Auch wenn die geringe räumliche Auflösung zunächst als nachteilig betrachtet werden kann, so beinhaltet sie auch den Vorteil, dass visuelles Rauschen besser herausgefiltert werden kann. Der natürliche Lebensraum ist durch sedimentreiches und schlammiges Wasser mit hoher Fließgeschwindigkeit charakterisiert, was zu einer hohen Dichte an schwimmenden Partikeln führt (Moritz, 2010). *Gnathonemus petersii* kann somit trotz vermehrtem Rauschen durch Partikel oder erhöhter Lichtstreuung besser visuelle Reize wahrnehmen (Abb. 14). Zusätzlich konnte von Pusch et al. (2013a) mit



**Abbildung 14: Vorteile der geringen räumlichen Auflösung bei rauschenden Sichtverhältnissen** Schematische Zeichnung wie ein (a) nicht-elektrischer Fisch und (b) *G. petersii* einen Fressfeind in trübem Gewässern wahrnimmt. Das natürliche Habitat in West- und Zentralafrika ist durch eine hohe Anzahl an Schwebestoffen charakterisiert und erschwert durch die rauschenden Sichtverhältnissen die Sicht für ein normales Fischeauge. Aufgrund der geringen räumlichen Auflösung des Auges von *Gnathonemus petersii* können diese kleinen Partikel visuell herausgefiltert werden und ermöglichen eine gute Sicht auf den Raubfisch. Verändert nach von der Emde und Zeymer (2020).

„Flicker Fusion Frequency“-Experimenten gezeigt werden, dass der spezielle Aufbau der gruppierten Retina eine bessere zeitliche Auflösung als z. B. der Goldfisch aufweist. Zusammenfassend kann man sagen, dass der Elefantenrüsselfisch eine

hoch spezialisierte und komplexe Augenstruktur besitzt. Die augenscheinlichen Nachteile des retinalen Aufbaus, wie teilweise dünne reduzierte retinale Schichten oder eine geringe räumliche Auflösung, sind möglicherweise vorteilhaft hinsichtlich des Habitats. So kann *Gnathonemus petersii* extrem effektiv große, sich schnell bewegende Objekte, wie Predatoren, in dämmrigen Licht und unter rauschenden Lichtbedingungen wahrnehmen.

### 1.3.2 Multisensorische Integration in Mormyriden

Generell ist die sensorische Wahrnehmung bei schwach elektrischen Fischen meist vom elektrosensorischen Sinn dominiert. Dieser bietet einen großen Vorteil im Umgebungsmedium Wasser, da die elektrischen Signale weniger als andere Reize beeinflusst werden. Während akustische oder visuelle Signale oft durch Reflexion, Streuung, Brechung, etc. verändert werden, können elektrische Felder fast ungehindert das Wasser durchdringen. Auch bei rauschenden Bedingungen, wie bei einer hohen Anzahl an Schwebestoffen, werden die elektrischen Signale, wenn überhaupt nur abgeschwächt und erlauben somit eine stabile Möglichkeit der aktiven Elektroortung und Kommunikation (Hopkins, 2009). Trotzdem besitzen schwach elektrische Fische, wie bereits in Abschnitt 1.3.1 beschrieben, die Teleostei-typischen Sinne und können diese sehr effizient in Kombination nutzen (Moller, 1995, 2002; von der Emde und Bleckmann, 1998).

Auch wenn multisensorische Integration in der Natur und teilweise bereits experimentell belegt zwischen den verschiedensten Sinnen stattfindet (Cain, 1995; von der Emde und Bleckmann, 1998), fokussiert sich der Großteil der multimodalen Forschung auf die Interaktion vom visuellen und elektrosensorischen System. Dabei konnte sowohl bei südamerikanischen Gymnotiformen als auch afrikanischen Mormyroformen eine elektrosensorische Dominanz über das visuelle System innerhalb der sensorischen Hierarchie z. B. während der Verfolgung eines sich bewegenden Unterschlupfs oder aber während der Objekterkennung gefunden werden (Dangelmayer et al., 2016; Sutton et al., 2016; Schumacher et al., 2017a). Aber auch wenn der visuelle Sinn bei den meisten Verhaltensweisen eine dem elektrischen Sinn eher untergeordnete Rolle spielt, so ist er trotz alledem beispielsweise an dem sogenannten „Schooling“-Verhalten beteiligt und wird zusätzlich zu dem elektrischen Sinn benötigt, um einen optimalen Gruppenzusammenhalt zu gewähr-

leisten. Dabei wurde der dominanteste visuelle Einfluss unter dämmerigen Lichtverhältnissen beobachtet (Moller und Serrier, 1986; Moller et al., 1982). Während der elektrische Sinn eine geringe Reichweite von nur einigen Zentimetern besitzt, ist der visuelle Sinn durch den großen Sehwinkel eher ein Fernsinn. So konnte bereits nachgewiesen werden, dass das visuelle System bei dem Erlernen von entfernten Landmarken während der Navigation von Bedeutung sein kann (Schumacher et al., 2017b). Und auch bei der experimentellen Objektunterscheidung wird die visuelle Leistung in *Gnathonemus petersii* mit steigender Entfernung besser (Schumacher et al., 2016a). Somit ist die multimodale Interaktion des aktiv elektrischen und visuellen Systems insbesondere durch die unterschiedlichen Reichweiten der Sinne charakterisiert. Während die aktive Elektroortung auf nahe Distanzen wertvolle Informationen über kleine Objekte, wie etwa Futtertiere, liefert, erhält der Fisch vom visuellen System eher Informationen über große, sich schnell bewegende Objekte auf weiterer Entfernung, als sogenannter „Fressfeinde-Detektor“ (von der Emde und Zeymer, 2020)(Abb. 15).



**Abbildung 15: Multimodale Interaktion zwischen dem aktiv elektrischem und visuellem System** Die Schematische Zeichnung veranschaulicht die unterschiedlichen Arbeitsbereiche der sensorischen Systeme in *G. petersii*. Während die aktive Elektroortung (orange) für die Erkennung und Identifizierung kleiner, nah gelegener Objekte, wie etwa Beutetieren (Chironomid-Larve) am Grund verwendet wird, ist der Fisch mit dem visuellen Sinn (blau) in der Lage große Objekte auf weiterer Entfernung, wie Fressfeinde, zu erkennen. (von der Emde und Zeymer, 2020).

Basierend auf den unterschiedlichen Arbeitsbereichen des aktiv elektrischen und visuellen Systems ändert sich auch dementsprechend die Verlässlichkeit der gelieferten sensorischen Informationen während *G. petersii* seine Umwelt wahrnimmt. Vergleichbar zu Human-Studien (Ernst und Banks, 2002; Rock und Victor, 1964; Young et al., 1993) wurde von Schumacher et al. (2016a) in Verhaltensexperi-

menten ebenfalls eine dynamische Gewichtung anhand der Verlässlichkeit zwischen elektrischem und visuellem Sinn im Elefantenrüsselfisch beschrieben. Dabei verlässt sich *G. petersii* während der Objektunterscheidung auf nahe Distanzen hauptsächlich auf die aktive Elektroortung und bei weiteren Objektdistanzen auf den visuellen Sinn. Nichtsdestotrotz stehen diese Versuche unter dem Einfluss der Dominanz des elektrosensorischen Systems insbesondere auf nahe Distanzen, was im Zuge der „electrosensory capture“ zu einer Blockierung oder einem Überschreiben der visuellen Informationen führt (Schumacher et al., 2017a). Zusätzlich konnte ein crossmodaler Transfer von elektrischen und visuellen Informationen bei einer spontanen Objekterkennung beim Elefantenrüsselfisch gezeigt werden, was bisher hauptsächlich bei höheren Säugetieren beschrieben worden ist (Cowey und Weiskrantz, 1975; Davenport und Rogers, 1970; Gaydos, 1956; Schumacher et al., 2016a).

### **1.3.3 Zentrales Nervensystem und neuronale sensorische Verarbeitung des elektrischen und visuellen Sinns**

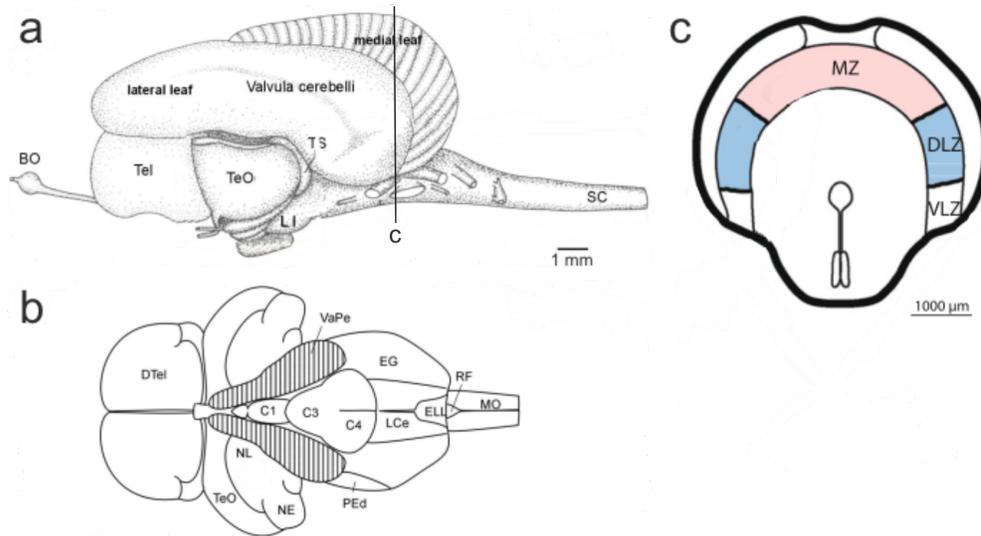
Mormyriden besitzen ein vergleichbares Gehirn-Körpergewicht Verhältnis zu Säugetieren und Vögeln (Jerison, 2001), welches größtenteils, aber nicht ausschließlich auf die immense Größe des Cerebellums zurückzuführen ist. Bereits 1846 von dem deutschen Neuroanatomisten Erdl entdeckt, beschrieb dieser die Struktur der cerebralen Valvula als Telencephalon. Erst Anfang des 20. Jahrhunderts wurde von einer Reihe von Neuroanatomen wie zB. Franz (1912, 1913, 1921), Stendell (1914), Berkelbach van Der Sprenkel (1915) und Suzuki (1932) die wahre Natur der cerebralen Valvula festgestellt. Weitere histologische Studien folgten von Rudolf Nieuwenhuys und verschiedenen Mitarbeitern, während gleichzeitig auch die funktionale Neuroanatomie des Mormyriden Gehirns von Curtis Bell, Thomas Finger, Thomas Szabo, Johannes Meek und Mario Wullimann untersucht wurde (Bell und Szabo, 1986; Bell, 1990; Finger et al., 1981; Meek et al., 1986a, 1999, 1986b; Nieuwenhuys und Nicholson, 1969b; Nieuwenhuys et al., 1974; Szabo, 1974; Wullimann und Northcutt, 1990; Wullimann und Rooney, 1990). Diese gesammelten Studien beschreiben den generellen aufsteigenden elektrosensorischen Pfad vom elektrosensorischen Seitenlinien Lobus („electrosensory lateral line lobe“; ELL) des Rhombencephalons durch den Torus semicircularis des Mittelhirns

bis in die diencephalen und letztendlich in die pallialen Ebenen des Telencephalons. So wurde für diesen aufsteigenden Pfad bereits eine immense Beteiligung der cerebralen Valvula beschrieben (Finger et al., 1981; Meek et al., 1986a,b).

Es wird angenommen, dass die extreme Vergrößerung des neuronalen Gewebes mit der Entwicklung des elektrosensorischen Systems einherging, um die extensive Integration der sensorischen und motorischen Systeme während der aktiven Elektroortung zu gewährleisten (Nieuwenhuys et al., 1998; Nilsson, 1996). Dabei wird dem vergrößerten Cerebellum, auch Valvula cerebelli (Va) genannt, eine große Rolle bei der elektrosensorischen Verarbeitung zugesprochen, wobei auch Verbindungen zu anderen neuronalen Substraten wie etwa dem Telencephalon gefunden wurden (Finger et al., 1981; Russell und Bell, 1978; Wullimann und Rooney, 1990). Für den elektrosensorischen Seitenlinien Lobus sind als primäre elektrosensorische Gehirnregion bereits viele Verbindungen beschrieben worden. Während der aktiven Elektroortung projizieren die afferenten Fasern der A-Zellen der Mormyromasten in die mediale Zone des ELLs (MZ), wohingegen die dorso-laterale Zone des ELLs (DLZ) Informationen der afferenten Fasern der B-Zellen erhält (Bell et al., 1989) (Abb. 16c). Das ampulläre passiv elektrische System leitet den sensorischen Eingang zur ventrolateralen Zone des ELLs (VLZ; Abb. 16c) (Bell und Russell, 1978b). Der Nucleus vom ELL (nELL) ist für die Elektrokommunikation zuständig, indem er Projektionen von den Knollenorganen erhält (Bell et al., 1981). Nach dem Eingang der primären elektrosensorischen Informationen im ELL, projiziert dieser unter anderem weiter in die Valvula cerebelli, den Torus semicircularis des Mittelhirns sowie den preglomerularen Komplex für die weitere Verarbeitung (Bell et al., 1981; Meek et al., 1999; von der Emde und Bell, 1996).

Während die Valvula cerebelli stark vergrößert ist, macht das Tectum opticum (TeO) der Mormyriden im Vergleich zu anderen Teleostei nur einen kleinen Teil des gesamten Gehirns aus (Abb. 16a, b). Auch wenn es vergleichbar zu anderen Echten Knochenfischen eine 7-lagige Schichtung aufweist, unterscheidet es sich in Form und Lage im Gehirn (Meek, 1983; Pusch et al., 2013b). Der ebenfalls stark vergrößerte Torus semicircularis des Mittelhirns drückt die zwei tektalen Hälften weiter rostral und ventral, wobei die beiden Seiten des Tectums über die intertektale Kommissur verbunden sind. Das TeO der Echten Knochenfische und auch

der Mormyriden ist der Ort des primären retinalen Eingangs. Auch wenn *Gnathonemus petersii* relativ große Augen besitzt, ist der optische Nerv (ON) verhältnismäßig dünn, bedingt durch eine geringe Anzahl der retinalen Ganglionzellen. Nach der sogenannten Sehnervkreuzung unter dem Diencephalon, endet der ON



**Abbildung 16: Gehirnanatomie von *G. petersii*** (a) Seitliche Sicht auf das Gehirn von *G. petersii*. Dieses ist durch eine enorme Vergrößerung der Valvula cerebelli charakterisiert, welche kortexartig die komplette dorsale Oberfläche des Gehirns bedeckt. (b) Dorsale Sicht auf das Gehirn mit schematischer Entfernung der Valvula cerebelli, welche unter anderem den Torus semicircularis (TS) und den elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) zeigt. (c) Schematischer Querschnitt durch den ELL mit der medialen (MZ), dorsolateralen (DLZ) und ventrolateralen Zone (VLZ), welche jeweils von den verschiedenen Zelltypen der Elektrosensoren primäre elektrosensorische Informationen erhalten. BO: bulbus olfactorius; C1, C3, C4: Lappen des Corpus cerebelli; DTel: dorsales Telencephalon; EG: Eminentia granularis; ELL: elektrosensorischer Seitenlinien Lobus; LCe: caudaler cerebraller Lobus; LI: inferiorer Lobus; MO: Medulla oblongata; NE: exterolateraler Nucleus des Torus semicircularis; NL: lateraler Nucleus des Torus semicircularis; ON: optischer Nerv; PED: dorsaler pre-eminentialer Nucleus; RF: rhomboide Fossa; SC: Rückenmark; TeO: Tectum opticum; TS: Torus semicircularis; VaPe: Valvularstiel (beschnitten). Verändert nach von der Emde (2013); Zeymer et al. (2018).

im Sehstrang (Lázár et al., 1984). Detaillierte Analysen von Mario Wullimann und Glenn Northcutt (1988; 1990) zeigen, dass die retinofugalen Verbindungen im Diencephalon von *G. petersii* extrem reduziert sind und teilweise sogar fehlen. So erhalten primäre visuelle Regionen teils nur begrenzte visuelle Informationen

und sind stattdessen an der aktiven Elektroortung beteiligt. Der visuelle Eingang ins TeO ist nur schwach entwickelt und retinale Fasern enden ausschließlich in einem schmalen Streifen des Stratum fibrosum et griseum, wohingegen bei der Mehrheit der Echten Knochenfische diese in drei oder vier tieferen Schichten des Tectums enden (Lázár et al., 1984; Stuermer und Easter Jr., 1984; Wullimann, 1998). Zusätzlich zu den Projektionen ins TeO, konnten retinale Verbindungen zum suprachiasmatischen Nucleus (SNC) im Hypothalamus gefunden werden, welcher am Tagesrhythmus beteiligt ist. Außerdem wurden große terminale Felder im Thalamus und im periventricularen prätektalem Nucleus (PPN) im Elefantenrüsselfisch gefunden. In anderen Teleostei-Arten wurde ebenfalls retinale Efferenten im prätektalen Komplex (zentraler prätektaler Nucleus; CPN) und im superfiziellen prätektalen Nucleus (SPN) beschrieben, wohingegen in *G. petersii* der CPN nur reduzierten und der SPN, sowie daran angeschlossene visuelle Nuclei, gar keinen visuellen Eingang erhalten (Lázár et al., 1984; Northcutt und Wullimann, 1988; Rupp et al., 1996; Vanegas und Ito, 1983; Wullimann und Northcutt, 1990).

## 1.4 Ziele der Arbeit

In den letzten Jahren rückte die Untersuchung der multimodalen Signalverarbeitung immer mehr in den Fokus der Wissenschaft. Die beim Menschen und höheren Säugetieren aufgedeckten Mechanismen während der multisensorischen Integration, Kombination und Kalibrierung, wie unter anderem die dynamische Gewichtung multisensorischen Eingangs, sensorischen Hierarchie oder crossmodaler Transfer, konnten in den letzten Jahren auch vereinzelt in verschiedenen Tierklassen wie unter anderem Fischen und Insekten identifiziert werden (Balamurali et al., 2020; Danilovich und Yovel, 2019; Ernst und Banks, 2002; Ernst und Di Luca, 2011; Gardiner et al., 2014; Heuschele et al., 2009; Schumacher et al., 2016a; Sheppard et al., 2013; Solvi et al., 2020; Wilgers und Hebets, 2011). Beim Menschen sind diese Prozesse aber nicht starr, sondern höchst flexibel und werden in Abhängigkeit von vorherigen Erfahrungen oder dem Kontext verändert (Ernst und Bühlhoff, 2004; Ernst und Di Luca, 2011; Kersten und Yuille, 2003; Kuhnke et al., 2020; Lebois et al., 2015; Pulvermüller, 2018). Auch für den schwach elektrischen Fisch *Gnathonemus petersii* konnten bereits erste Ergebnisse zeigen, dass diese Prinzipien der dynamischen Gewichtung und des crossmodalen

Transfers auch vorherrschen. In dieser Arbeit sollte die multisensorische Integration bei *G. petersii* noch genauer hinsichtlich der Vergleichbarkeit zu Säugetieren und dem Menschen untersucht werden. Zu diesem Zweck wurden folgende Fragen aufgestellt:

1. **Ist *Gnathonemus petersii* in der Lage quantitativ zwischen dem aktiv elektrischen und visuellem System in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit zu gewichten?**
2. **Ist die dynamische Gewichtung dabei ein starres System oder kann sie wie beim Menschen flexibel auf den Kontext oder den Stimulustyp angepasst werden?**
3. **Haben wie bei Säugetieren vorherige Erfahrungen einen Einfluss auf die multisensorische Integration?**

Zusätzlich sollten in einem weiteren Projekt die neuronalen Grundlagen der multimodalen Integration untersucht werden. Es konnte bereits gezeigt werden, dass der Elefantenrüsselfisch in der Lage ist, spontan crossmodale Informationen zwischen dem elektrischen und visuellen System während der Objekterkennung auszutauschen. Deshalb wurde in diesem Projekt die Frage gestellt:

4. **Wo befindet sich eine mögliche neuronale Schnittstelle zwischen dem aktiv elektrischen und visuellen Sinn, die für einen crossmodalen Informationsaustausch in Frage käme?**

## 2 Multimodale Objekterkennung

### 2.1 Projekt 1: Dynamische Gewichtung multisensorischer Informationen in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit

#### 2.1.1 Einleitung

Wie die meisten Organismen integriert auch der afrikanische schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* eine Vielzahl an sensorischen Informationen verschiedenster Sinnessysteme und bringt diese in eine einheitliche Form der Wahrnehmung um ein verlässliches Bild seiner Umwelt zu erlangen. Die Kombination von komplementären oder Integration redundanter multisensorischer Informationen ermöglicht den Lebewesen eine Vielzahl an Vorteilen um die schnelllebigere Umgebung wahrzunehmen und das Verhalten darauf anzupassen. Generell zeigen Organismen verbesserte Verhaltensleistungen wenn ihnen mehrere Sinne zur Verfügung stehen, dem sogenannten Synergie-Effekt (Alais und Burr, 2004; Kasurak et al., 2012; Lombardo et al., 2008; Partan et al., 2005). Dieser Effekt geht meist einher mit einer verbesserten Reaktionsgeschwindigkeit, Genauigkeit der Antworten und generellen erhöhten Wahrscheinlichkeit Objekte zu erkennen und zu identifizieren (Diederich und Colonius, 2004; Hecht et al., 2008; Jones und Moss, 2021; McGowan und Kloepper, 2020; Rowe, 1999). Gleichzeitig ist die multimodale Wahrnehmung toleranter gegenüber sensorischem Rauschen auf jeder Ebene der Wahrnehmung und Verarbeitung oder auch gegenüber Ungenauigkeiten bzw. Mehrdeutigkeiten der Signale (Ernst und Bühlhoff, 2004; Faisal et al., 2008; Rowe, 1999). Auch bei einem kompletten sensorischen Ausfall eines Sinns, können andere Modalitäten als „Back-Up“ Aufgaben übernehmen (Kaczorowski et al., 2012; Piep et al., 2008; Lawson et al., 2017). Um die Auswirkungen des Rauschens und der Mehrdeutigkeiten zwischen den Stimuli zu minimieren und somit die Verlässlichkeit zu erhöhen, gewichten z. B. Menschen dynamisch zwischen den Modalitäten. Dabei wird verstärkt das Sinnessystem genutzt, welches die verlässlichsten Informationen über das jeweilige Objekt oder Ereignis in der entsprechenden Situation liefert (Ernst und Banks, 2002; Ernst und Di Luca, 2011; Sheppard et al., 2013). Während dieses Prozesses der dynamischen sensorischen Gewichtung wird der sensorische Eingang ununterbrochen bewertet, neu kalibriert und von Durchgang

zu Durchgang entsprechend der Verlässlichkeit gewichtet (Ernst und Banks, 2002; Ernst und Bühlhoff, 2004; McGowan und Kloepper, 2020; Young et al., 1993). Diese Strategie ermöglicht den Organismen einen flexiblen und spontanen Wechsel zwischen den sensorischen Systemen und somit eine perfekte Anpassung an den jeweiligen Kontext.

Der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* aus der Familie der Mormyridae stellt dabei einen guten Modellorganismus für die Untersuchung multisensorischer Prozesse dar. Vergleichbar zu anderen Teleostei besitzt der Elefantenrüsselfisch die üblichen Sinne, welche an verschiedensten Verhaltensweisen beteiligt sind. So übernehmen etwa das auditorische System Funktionen in der sozialen Kommunikation (Crawford et al., 1997), der taktile Sinn bei der Exploration oder sozialen Interaktion (Bratton und Kramer, 1989; Cain et al., 1994), das chemosensorische System bei der Futtersuche (von der Emde und Bleckmann, 1998) oder aber das Seitenliniensystem bei der Detektion von Wasserdruckunterschieden (Bleckmann et al., 1991; Bleckmann, 1986). Dennoch hat sich zusätzlich als Adaption an den nachtaktiven Lebensstil ein aktiver elektrische Sinn entwickelt, der viele der Verhaltensweisen deutlich dominiert. Dafür besitzt *G. petersii* im Schwanzstiel ein elektrisches Organ, welches pulsartigen Entladungen („electric organ discharges“; EODs) produziert. Generell besteht ein elektrischer Puls beim Elefantenrüsselfisch aus einem ersten schwächeren positiven Peak und einem zweiten größeren negativen Peak. Permanente Entladungen des elektrischen Organs führen zu einem Aufbau eines drei-dimensionalen bipolaren Feldes um den Körper der Fische. Auftauchende Objekte modulieren die lokalen Spannungsamplituden der EODs und werfen so ein „elektrisches Bild“, wie ein Schatten auf die elektrosensitive Körperoberfläche (Caputi et al., 1998; Rasnow, 1996). Während der sogenannten aktiven Elektroortung nutzt der Elefantenrüsselfisch seinen aktiv elektrischen Sinn insbesondere bei der Beutesuche und -detektion, generellen Objekterkennung oder Kurzstrecken-Navigation (Cain et al., 1994; von der Emde und Bleckmann, 1998; Walton und Moller, 2010). Auch der höchst spezialisierte visuelle Sinn ist durch die Entwicklung einer sogenannten gruppierten Retina bestens an das natürliche Habitat angepasst. Dabei sind die gebündelten Photorezeptoren in hexagonalen Bechern mit lichtreflektierenden, spiegelartigen Wänden angeordnet (Francke et al., 2014; Kreysing et al., 2012). In Verbindung

mit retinomotorischen Bewegungen als Reaktion auf sich verändernde Lichtverhältnisse wird so eine optimale Arbeitsweise in Dämmerlicht ermöglicht (Kreysing et al., 2012). Und auch wenn durch den retinalen Aufbau ein vergleichsweise geringer Sehwinkel von nur  $3^\circ$  zu einer schlechten räumlichen Auflösung führt, stellt dieser vermeintliche Nachteil im natürlichen Lebensraum von *G. petersii* einen Vorteil dar (Pusch et al., 2013a). Das Habitat ist meist durch sedimentreiche, trübe Gewässer charakterisiert. Die geringe räumliche und gute zeitliche Auflösung (Pusch et al., 2013a,b) ermöglicht dem Fisch insbesondere sich schnell bewegende, kontrastarme Objekte in rauschenden Sichtverhältnissen bei Dämmerlicht wahrzunehmen (Review: von der Emde und Zeymer, 2020).

Aufgrund der speziellen Eigenschaften dieser beiden sensorischen Systeme, ermöglicht der aktiv elektrische Sinn insbesondere auf nahe Distanzen von etwa 1-2 Fischlängen eine detailgenaue Erkennung von Objekten, während das visuelle System eher als Fernsinn mit der Erkennung von Fressfeinden oder Landmarken während der Navigation fungiert (Moller, 1995; Schumacher et al., 2017b; von der Emde et al., 2010; von der Emde und Zeymer, 2020). Diese unterschiedlichen Arbeitsbereiche nahmen sich Schumacher et al. (2016a) in ihrer Studie zur Hilfe um beim Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* auf eine mögliche dynamische Gewichtung während der multisensorischen Integration zu testen. Zunächst wurden die Versuchstiere in einer Zweifachwahl-Dressur darauf trainiert zwei unterschiedlich geformte Objekte von einander zu unterscheiden. Nach einem erfolgreichen Training wurden die Tiere auf unterschiedlichen Objektdistanzen (von 0,5 - 9 cm) mit einzelnen Modalitäten (entweder nur aktiv elektrisch, nur visuell oder in Kombination) getestet. Schumacher et al. (2016a) fanden heraus, dass mit steigender Objektdistanz die aktive Elektroortung aufgrund der geringen Reichweite des Arbeitsbereichs weniger verlässliche Informationen über das Objekt bereitstellte und somit diesen Sinn mit steigender Distanz weniger stark gewichtete. Für den visuellen Sinn ergab sich ein umgekehrtes Bild. Wurde dieser weniger stark gewichtet bei nahen Distanzen, stieg die Unterscheidungsleistung mit steigender Distanz kontinuierlich an. Ab einer weiten Distanz von etwa 5 cm fiel auch die visuelle Diskriminationsleistung unter die Wahrnehmungsschwelle. Mithilfe dieser Methode konnte gezeigt werden, dass *G. petersii* dynamisch zwischen diesen beiden sensorischen System gewichtet und zwar in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit.

Allerdings muss erwähnt werden, dass in der Studie von Schumacher und Kollegen (2016a) eine indirekte Methode gewählt wurde, bei der die Verlässlichkeit durch mehrere Parameter (Modalität und Distanz) verändert wurde. Es kann also nicht ausgeschlossen werden, dass die vergrößerte Objektdistanz nicht nur die Verlässlichkeit des aktiv elektrischen, sondern möglicherweise auch die Leistungsfähigkeit des Sehens ab einem spezifischen Punkt veränderte.

Eine andere in der Verhaltenswissenschaft übliche Technik die multisensorische Wahrnehmung zu untersuchen, ist die Einführung von sensorischem Rauschen, was den Organismus ebenfalls zu einer Wahl des verlässlichsten Stimulus zwingt (Ernst und Banks, 2002; Fetsch et al., 2012; Kugler et al., 2019). In *Gnathone-mus petersii* resultierten die Zuführung von künstlichem elektrischem Rauschen in einem fast kompletten Ausfall des elektrosensorischen Systems in Verhaltensexperimenten (von der Emde und Bleckmann, 1998) oder aber elektrisches Rauschen wie Artgenossen-Playbacks beeinträchtigten die aktive Elektroortung kaum wesentlich (Schumacher et al., 2016b).

Um unnatürliche Situationen wie etwa künstliches elektrisches Rauschen oder unvorteilhafte Bedingungen für beide Sinne zu vermeiden, musste nach einer neuen Methode gesucht werden. Basierend auf dem natürlichen Phänomen der sich ändernden Wasserleitwerte während der Regen- und Trockenzeiten in Afrika wurde eine neue Technik ausgearbeitet. Im natürlichen Lebensraum kann der Wasserleitwert zwischen 85 und 150  $\mu\text{S}/\text{cm}$  über das Jahr gesehen variieren, wodurch die Fische in der Lage sein müssen, sich an die sich ändernden Bedingungen anzupassen (Moller et al., 1976, 1979). So haben die Wassereigenschaften wie etwa die Temperatur (Dunlap et al., 2000; Harder et al., 1964) oder insbesondere der Leitwert einen Einfluss auf die produzierten elektrischen Signale. Es wurde bereits mehrfach in verschiedenen schwach elektrischen Fischarten beschrieben, dass die Steigerung des Wasserleitwerts mit einer Verringerung der Amplitude (Bell et al., 1976; Harder et al., 1964; MacIver et al., 2001; Squire und Moller, 1982; von der Emde, 1993) oder auch Änderung der Wellenform der lokal wahrgenommenen EODs einhergeht (Bratton und Kramer, 1988; Kramer und Kuhn, 1993). Zusätzlich zu der verringerten absoluten Amplitude der EODs sind ebenfalls die afferenten Antworten der Elektrorezeptoren in höheren Leitwerten gehemmt (Bell und Russell, 1978a), sodass der Fisch zusammengenommen weniger sensorische

Information während der aktiven Elektroortung (MacIver et al., 2001; von der Emde, 1993) oder Kommunikation erhält (Squire und Moller, 1982). Bereits frühere Studien in Gymnotiformen beschrieben, dass *Eigenmannia virescens* sich normalerweise während der Positions-Aufrechterhaltung in einem sich bewegendem Unterschlupfs hauptsächlich auf die aktive Elektroortung verlässt. Nachdem jedoch der Wasserleitwert angehoben wurde, übernahm der visuelle Sinn nachdem die Dominanz des elektrischen Sinns reduziert war (Sutton et al., 2016).

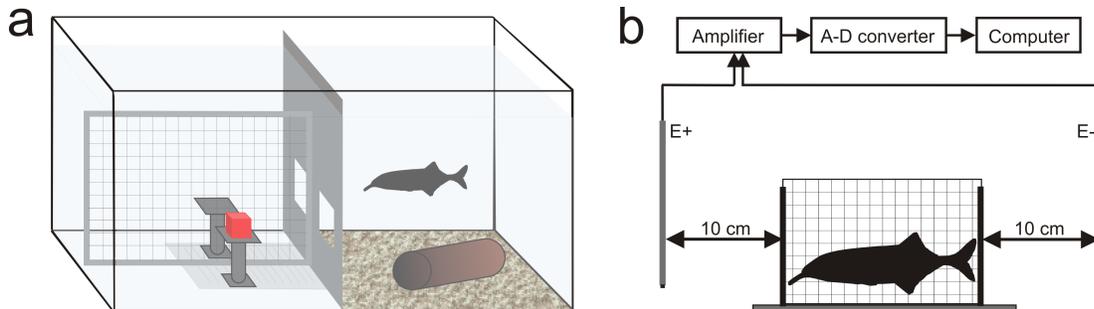
Basierend auf diesen Erkenntnissen, wurde in dem ersten Projekt zunächst auf eine mögliche quantitative dynamische Gewichtung zwischen den Sinnen getestet. Auch wenn bereits erste Ergebnisse aus vorherigen Studien (Schumacher et al., 2016a) Hinweise darauf geben, dass *Gnathonemus petersii* in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung und des visuellen Sinns auf verschiedenen Distanzen zwischen den Sinnen gewichtet, so sollte hier dies noch näher untersucht werden. In der vorherigen Studie von Schumacher et al. (2016a) wurden mehrerer Parameter verändert und somit die dynamische Gewichtung nur indirekt gemessen. Durch die Wahl ein neuen Methode, der isolierten Manipulation der Verlässlichkeit des aktiv elektrischen Sinns durch die Erhöhung des Wasserleitwerts, konnte die dynamische Gewichtung gezielt und besser untersucht werden.

## 2.1.2 Material und Methoden

### 2.1.2.1 Versuchstiere und -aufbau

Für die Versuche wurden 10 naive Individuen der Spezies *Gnathonemus petersii* von einem lokalen Händler geordert (Aquarium Glaser, Rodgau, Deutschland). Die Tiere hatten eine Durchschnittsgröße von etwa 11 – 17 cm. Das Alter, sowie das Geschlecht der Tiere war nicht bekannt, da es sich um Wildfänge handelte. Vor den Versuchen wurden die Fische in Gruppen von mindestens 6 Tieren in großen Becken mit 200l Fassungsvermögen gehalten um sich an die neue Umgebung in der Tierhaltung zu gewöhnen. Nach dieser Habituation wurden sie in den Experimentierraum umgesetzt. Hier wurden die Fische einzeln in ihren Becken (75 cm x 40 cm x 40 cm) gehalten, die gleichzeitig einen Wohn- (40 cm x 40 cm) und einen Versuchsbereich (35 cm x 40 cm) besaßen (Abb. 17a). Der hintere Wohnbereich enthielt Kies, Versteckmöglichkeiten, sowie eine Pumpe und einen Heizstab. Der Wohnbereich war durch eine Barriere aus PVC von dem Versuchsbereich ge-

trennt, der wiederum nochmals in zwei gleich große Kompartimente unterteilt war. Durch zwei Tore in der Barriere konnten die Fische von dem Wohnbereich



**Abbildung 17: Versuchsaufbau** (a) Dargestellt ist das Versuchsbecken (75 cm x 40 cm x 40 cm), welches in einen Wohn- und Versuchsbereich eingeteilt war. Der Wohnbereich (rechts) enthielt unter anderem Kies und Versteckmöglichkeiten. Der Versuchsbereich (links) war in zwei gleich große Kompartimente unterteilt, in die der Fisch jeweils durch ein verschließbares Tor schwimmen konnte. Während der Experimente wurde im Versuchsbereich das Objekt (roter Würfel) auf einem der beiden PVC-Ständer auf einer bestimmten Distanz (Messskala am Grund des Beckens) präsentiert. (b) Die Messung der elektrischen Signale wurde in einer eigens entworfenen Apparatur durchgeführt. Diese bestand aus mehreren Plastikstäben (dicke schwarze Linien), welche mit feinmaschigen Fliegengitter bespannt waren und für jeden Fisch individuell an die Größe angepasst werden konnten. Sowohl in 10 cm Entfernung vom Schnauzenorgan als auch vom Schwanzende befanden sich zwei Graphit-Elektroden (E+ und E-). Diese wiederum leiteten das aufgenommene elektrische Signal weiter an den Verstärker (Amplifier), welcher wiederum mit einem Analog-Digital Umwandler (A-D converter) verbunden war. Der A-D Umwandler war dann mit dem Computer gekoppelt, der mit Hilfe der Software Spike2 die elektrischen Signale aufzeichnete und speicherte.

in den vorderen Versuchsbereich schwimmen. Mit Hilfe zweier beweglicher Türchen, konnten die Tore verschlossen und geöffnet werden. Das Wasser wurde auf  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  gehalten und der Tag-Nacht-Zyklus auf 12:12 eingestellt. Um den Leitwert zunächst konstant bei  $100 \pm 5 \mu\text{S}/\text{cm}$  zu halten, stand eine Leitwertlösung (Wolf, 1963, Zusammensetzung siehe Anhang) zur Verfügung. Die Lichtintensität in den Versuchsräumen wurde mit Hilfe von Glühfadenlampen (40 W) auf 3 - 7 lux an der Wasseroberfläche justiert um eine optimale visuelle Wahrnehmung zu garantieren (Schuster und Amtsfeld, 2002; Schumacher et al., 2016a). Einmal wöchentlich wurde ein Wasserwechsel durchgeführt und die Wasserwerte regelmäßig kontrolliert. Die Fische wurden täglich unter der Woche mit aufgetauten

roten Zuckmückenlarven (Chironomiden; Stoffels International, Belfeld, Niederlande) gefüttert, wobei die Tiere später nur noch während der Versuche gefüttert wurden, um die Motivation beizubehalten.

### 2.1.2.2 Verhaltensversuche

#### **Andressur**

Nach der Habituation an die Versuchsbecken folgte zunächst die Andressur, in der die Versuchstiere an die generelle Prozedur während der Versuche gewöhnt werden sollten. Diese war in verschiedene Schritte unterteilt, die in Abhängigkeit von den Individuen unterschiedlich lang Zeit in Anspruch nahmen und somit speziell an jeden Fisch angepasst wurde. Erst nach erfolgreicher Durchführung ohne ängstliche Verhaltensweisen wurde der nächste Schritt in der Reihenfolge begonnen.

1. Als erstes sollten die Fische erlernen durch die Törchen in den Versuchsbecken zu schwimmen und dort tagsüber zu fressen. Dafür wurden die Mückenlarven am Morgen jeden Tages nur vorne auf beiden Seiten des Versuchsbereichs gegeben. Nachdem die Fische die ersten Tage den gesamten Tag, inklusive Nacht, Zeit hatten zu fressen, wurde nach einigen Tagen das Futter spät nachmittags abgesaugt.
2. Nachdem die Fische erlernt hatten tagsüber zu fressen, wurden sie darauf trainiert nicht am Boden nach Futter zu suchen, sondern an der Wasseroberfläche direkt aus der Pipette zu fressen. Während dieses Schrittes wurde zunächst die mit Larven gefüllte Pipette tief ins Wasser gehalten, um eine Assoziation von Futter und Pipette herzustellen. Nachdem die Fische keine Angst mehr vor der Pipette hatten, wurde diese stückchenweise immer weiter oben präsentiert bis am Ende ein Fressen aus der Pipette direkt an der Wasseroberfläche erfolgreich war.
3. Im nächsten Schritt wurde das gesamte Futter nicht einmalig in einem Durchgang gegeben, sondern über mehrere Durchgänge verteilt. Dadurch sollten die Fische lernen mehrmals hintereinander nach vorne zu schwimmen um zu fressen. Gleichzeitig wurden die Fische in diesem Schritt an den

Vorgang des Öffnens und Schließens der Tore gewöhnt. Dafür wurden vor jedem neuen Durchgang die Törchen zunächst für einige Sekunden geschlossen. Nach erfolgreichem Absolvieren dieses Schrittes warteten die Fische bereits vor den Toren und schwammen nach dem Öffnen direkt an die Wasseroberfläche zum Fressen aus der Pipette.

4. Darauf folgte das Einführen der Abstandsgitter, einem Rahmen aus PVC, welcher mit einer Schnur netzartig bespannt war. In den späteren Versuchen wurden diese Abstandsgitter direkt vor die Tore gehangen um den richtigen Abstand zu den eingesetzten Objekten zu gewährleisten. Die Fische mussten dieses Abstandsgitter beiseite schieben um in den Experimentierbereich zu schwimmen. Dieser Vorgang ermöglichte eine genaue Definition einer Entscheidung des Fisches, nämlich wenn er komplett am Abstandsgitter vorbei auf eine Seite des Experimentierbereichs geschwommen war. Um die Fische an diese Prozedur zu gewöhnen, wurden feinmaschige mit Fliegennetz bespannte Gitter über Nacht auf weitere Entfernung in die Becken gehangen. Zunächst mussten die Fische an den Gittern vorbei schwimmen und wurden dann belohnt. Tag für Tag wurden die Gitter näher an die Tore herangeschoben bis sie direkt davor hingen. Waren die Fische an diese Prozedur des Vorbeischwimmens habituiert, wurden die feinmaschigen durch die groben ersetzt (Maschengröße: 1 cm). Diese grobmaschigen Abstandsgitter ermöglichten trotz der Bespannung eine ungehinderte visuelle Sicht auf die Objekte.
5. Als letzter Schritt vor dem eigentlichen Training folgte die Präsentation der positiven Objekte. Zunächst wurden die S+ Stimuli auf beiden Seiten des Versuchsbereichs über Nacht präsentiert um eine ungehinderte Erkundung der neuen Objekte zu ermöglichen. Ab dem darauffolgenden Tag wurde die Tore geöffnet und der Fisch wurde unabhängig von der Seite nach dem Vorbeischwimmen an den Abstandsgittern im Versuchsbereich in Anwesenheit des positiven Objekts belohnt. Diese Prozedur wurde für 1 - 3 Tage etwa 40-mal täglich durchgeführt bis die Fische komplett an die gesamte Prozedur und die S+ Stimuli gewöhnt waren.

### **Training**

Während des Trainings sollten die Tiere lernen einen Metallwürfel ( $3 \times 3 \times 3 \text{ cm}^3$ ), den S+ Stimulus, auf einer Seite zu detektieren, während auf der anderen Seite als S- Stimulus kein Objekt präsentiert wurde. Auf beiden Seiten wurde ein Objekt-Ständer auf die entsprechende Trainingsdistanz gestellt und die Stimuli in pseudorandomisierter Reihenfolge nach Gellermann (1933) auf den beiden Seiten präsentiert, um eine antrainierte Seitenpräferenz zu vermeiden. Dabei wurde der S+ Stimulus jeden Tag in gleicher Anzahl auf der linken und rechten Seite präsentiert und niemals mehr als dreimal hintereinander auf der gleichen Seite. Eine richtige Wahl der Seite mit dem Metallwürfel wurde durch Futtergabe belohnt, wohingegen eine falsche Wahl der Seite ohne Objekt leicht bestraft wurde. Dafür wurde mit einem Metallstab vorsichtig gegen die Innenseite der Aquariumwand geschlagen und der Fisch zurück in den Wohnbereich geschoben. Die Tiere hatten in jedem Durchgang 2 min Zeit sich für eine Seite zu entscheiden. Wurde keine Entscheidung in dieser Zeit getroffen, wurden die Tore geschlossen und nach kurzer Zeit ein neuer Versuch gestartet. Jeder Fisch absolvierte etwa 20 - 50 Trainingsdurchgänge am Tag, bis es sich zum Ende des erfolgreichen Trainings bei etwa 40 - 60 Durchgängen am Tag einpendelte. Um einen möglichen Einfluss der Trainingsdistanz auf die darauffolgenden Transfertests zu untersuchen, wurden die 10 Fische in zwei Gruppen mit je 5 Individuen eingeteilt. Eine Gruppe wurde auf einer nahen Distanz von 1 cm trainiert, wohingegen die andere Gruppe eine weite Trainingsdistanz von 3 cm hatte. Die Objekte wurden auf der entsprechenden Distanz während des gesamten Trainings präsentiert. Zum Erlernen der Aufgabe standen den Fischen alle Sinne zur Verfügung.

Während des Trainings wurde für jeden Fisch die Anzahl der richtigen Entscheidungen notiert und der Anteil in % für jeden Tag bestimmt ( $\text{Anzahl richtige Entscheidungen} / \text{Gesamtzahl Durchgänge} * 100$ ). Ein erfolgreiches Training, das Lernkriterium, wurde als 75 % oder mehr richtige Entscheidungen an drei aufeinanderfolgenden Tagen definiert. Wurde dieses Kriterium erreicht, konnte davon ausgegangen werden, dass die Fische in der Lage waren, das Objekt erfolgreich zu detektieren.

### Transfertests

Nach einem erfolgreichen Training wurden die Versuchstiere unter verschiedenen Bedingungen getestet, indem Transfertests zwischen 2 - 3 normalen Trainingsdurchgängen eingestreut wurden. Die Transfertests wurden weder belohnt noch bestraft, um weitere Trainingseffekte ausschließen zu können. Es wurden verschiedene sensorische Modalitäten getestet, indem den Fischen entweder alle Sinne zur Verfügung standen, nur der aktiv elektrische oder nur der visuelle Sinn. Wenn die Tiere alle Sinne nutzen konnten, waren die Bedingungen identisch zu denen im Training. Der Metallwürfel wurde im Licht präsentiert und konnte somit visuell und elektrisch wahrgenommen werden. Sollte der Fisch das Objekt nur elektrisch orten, wurde der Metallwürfel in kompletter Dunkelheit präsentiert um den visuellen Sinn auszuschalten. Der Experimentator nutzte dabei ein Nachtsichtgerät (NightSpy 3x42, Bresser) um die Entscheidung des Fisches beobachten zu können. Für die Untersuchung des rein visuellen Sinns, wurden spezielle „elektrisch transparente“ Agaroseobjekte angefertigt. Dafür wurde Agarose (2 g/100 ml; Agarose BP 160-100, Fisher Scientific, Fair Lawn, New Jersey, Vereinigte Staaten) zusammen mit roter Lebensmittelfarbe (Lebensmittelpaste Rot, Deko Back, Waibstadt, Deutschland) in destilliertes Wasser gegeben und unter Erwärmen aufgelöst. In Förmchen gefüllt, kühlte die Lösung zum Erstarren ab. Mithilfe der Leitwertlösung (Zusammensetzung siehe Anhang) konnte der Leitwert der Agaroseobjekte entsprechend des Umgebungswassers in den Becken eingestellt werden. Somit konnten die Objekte nur durch die rote Farbe visuell aber nicht elektrisch wahrgenommen werden.

Zusätzlich zu den Tests mit den verschiedenen Modalitäten, wurden die Fische in unterschiedlichen Leitwerten getestet. Beginnend mit Transfertest in  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ , vergleichbar zu den Bedingungen während des Trainings, wurde der Leitwert auf  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  und  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  mit Hilfe der Leitwertlösung erhöht. Dieser Vorgang wurde jeweils kontinuierlich über zwei Wochen durchgeführt, um eine Habituation der Fische an die neuen Wasserbedingungen zu ermöglichen. Die Transfertests im neuen Leitwert wurden 5 - 7 Tage nach Einstellen des gewünschten Leitwerts durchgeführt, um eine komplette Anpassung an die geänderten Leitwerte zu gewährleisten.

Alle Transfertests wurden auf einer Entfernung von 2 cm durchgeführt. Es wurde

diese Distanz gewählt, da vorherige Ergebnisse zeigten, dass bei dieser Entfernung der aktiv elektrische Sinn für eine Diskriminierung noch genutzt werden kann, aber schon deutlich an Verlässlichkeit eingebüßt hat im Vergleich zu den ganz nahen Distanzen von 0,5 oder 1 cm (Schumacher et al., 2016a). Alle Testbedingungen wurden jeweils 30-mal pro Fisch wiederholt, wobei die Objekte 15-mal links und 15-mal rechts präsentiert wurden. Aus den 30 Wiederholungen jeder Testbedingung wurden für jeden Fisch ein Mittelwert für nachfolgende Analysen erstellt.

### **Kontrollversuche**

Schlussendlich wurden in den verschiedenen Leitwerten Kontrollversuche durchgeführt um auszuschließen, dass die elektrisch unsichtbaren Agaroseobjekte doch entweder elektrisch oder mit dem Seitenlinienorgan erkannt werden konnten. Dafür wurden die rotgefärbten Agaroseobjekte in kompletter Dunkelheit präsentiert und wie in den Dunkelversuchen die Entscheidungen der Fisch mit dem Nachsichtgerät überprüft. Auch hier wurde diese Testbedingung für jeden Fisch und Leitwert 30-mal wiederholt und ein Mittelwert für jeden Fisch berechnet.

#### **2.1.2.3 EOD-Messung**

Nach Beenden der Verhaltensversuche wurden von neun Versuchstieren (Fisch 3 ist vor der Messung verstorben) in allen Leitwerten die elektrischen Signale gemessen. Dafür wurden die Fische aus ihrem Heimatbecken in eine selbst entworfenen Apparatur in einem zusätzlichen Versuchsbecken gesetzt. Diese Apparatur (Abb. 17b) bestand aus mehreren Plastikstäben, die mit einem feinmaschigen Fliegengitter aus Kunststoff umspannt waren und für jeden Fisch individuell der Größe entsprechend eingestellt werden konnten. Die eingesetzten Tiere konnten weder nach vorne noch nach hinten schwimmen, wodurch eine genaue Messung der peak-to-peak Amplituden der „electric organ discharges“ (EODs) ermöglicht werden konnte. Die beiden Graphit-Elektroden (E+ und E-) wurden in jeweils 10 cm Entfernung vom Schnauzenorgan, sowie vom Schwanzende befestigt. Diese waren mit dem Verstärker (Brownlee Precision Model 440, NeuroPhase LLC, Santa Clara, CA) verbunden, der mit einem Analog-Digital Umwandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Milton, Cambridge, UK), gekoppelt

war (Abb. 17b). Der A-D Umwandler gab sein Signal weiter an den Computer, auf dem mit der Software Spike2 v.5.12a (Cambridge Electronic Design, Milton, Cambridge, England) die elektrischen Signale mit einer Samplingrate von 303 kHz für 120 sek aufgezeichnet und gespeichert wurden.

#### **2.1.2.4 Auswertung**

Während der Verhaltensversuche wurde die Anzahl der richtigen Entscheidungen sowohl während des Trainings als auch der Transfertests in Microsoft Excel 2019 (Microsoft Corporation, Redmond, Washington, USA) notiert. Alle statistischen Analysen wurden mit der Software SPSS25 für Microsoft (IBM Corporation, Armonk, NY, USA) erstellt, sowie die Grafiken mit den Softwares Microsoft Excel 2019 und CorelDraw Graphics Suite 2021 (Corel Corporation, Ottawa, Ontario, Kanada). Alle Daten waren normalverteilt (Kolmogorov-Smirnov-Test) und ermöglichten so eine ein- oder zweifaktorielle Varianzanalyse mit dazugehörigen paarweisen Vergleichen mit Bonferroni Post-hoc Tests. Um auf einen möglichen Unterschied der Lerngeschwindigkeit zwischen den Trainingsgruppen zu testen wurde zunächst mit einem Levene-Test Varianzgleichheit festgestellt und dann ein t-Test für ungepaarte Stichproben durchgeführt.

Individuell für jeden Fisch wurden die richtigen Entscheidungen in Prozent für jeden Trainingstag notiert und in individuellen Lernkurven gegen die Trainingstage aufgetragen. Außerdem wurde die absolute Anzahl an Trainingsdurchgängen für jedes Individuum ermittelt, um eventuelle Lernunterschiede zwischen den Trainingsgruppen feststellen zu können. Nach dem Erreichen des Lernkriteriums wurden verschiedene Bedingungen getestet und für jeden Fisch die richtigen Entscheidungen in Prozent für einen späteren Vergleich notiert. Aus allen individuellen prozentualen gemittelten Werten aus den 30 Wiederholungen der einzelnen Testbedingungen wurden Mittelwerte für alle Fische berechnet und in Balkendiagrammen zusammengefasst, bei der jeweils die Wahrnehmungsschwelle bei 70 % richtiger Entscheidungen als Marker (gestrichelte Linie) zu sehen ist. Bei der gewählten Anzahl von jeweils 30 Wiederholungen der Testbedingungen sind 70 % oder mehr richtige Entscheidungen signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50 % und erlauben die Annahme, dass die Fische in der Lage sind die Objekte korrekt zu detektieren.

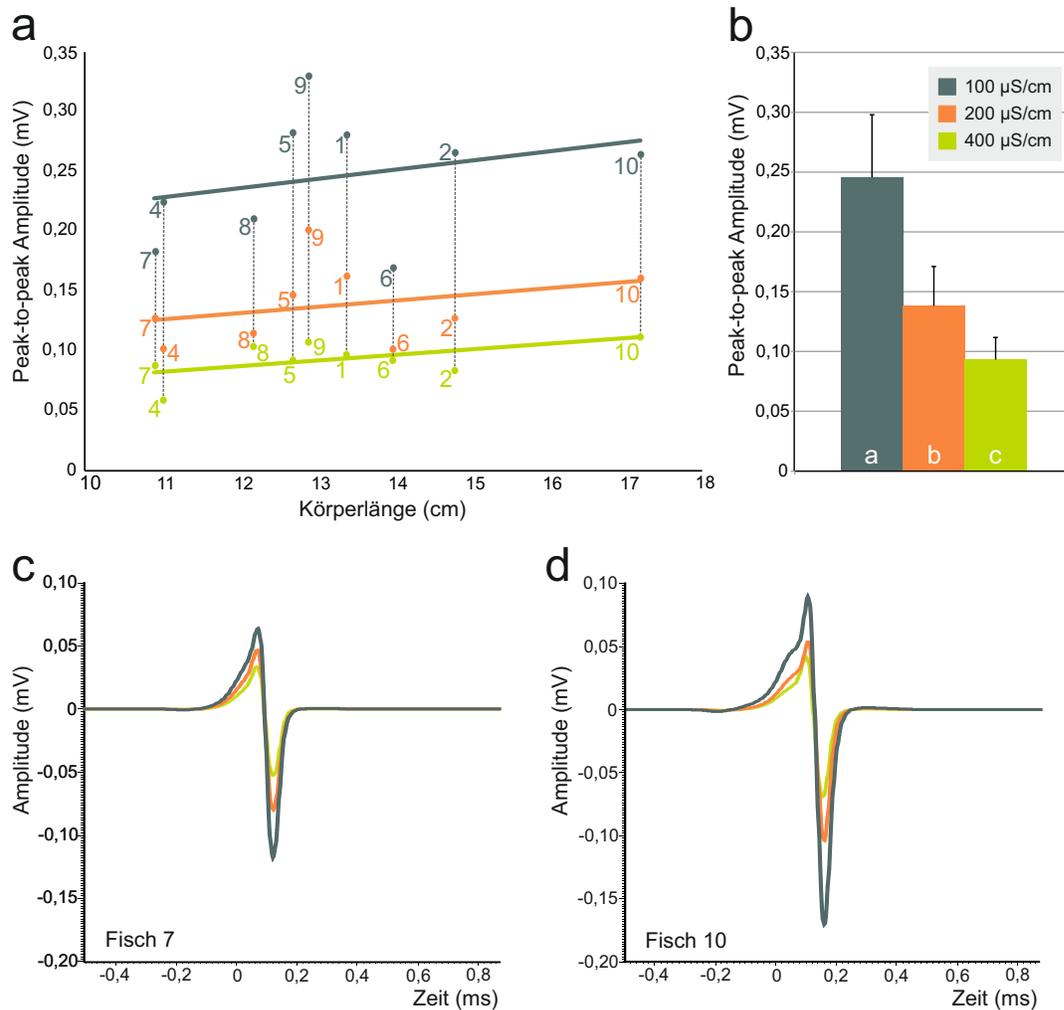
Die Ergebnisse der EOD Messungen wurden nach der Aufnahme in der Software CED Spike2 v.5.12a (Cambridge Electronic Design Limited, Milton, Cambridge, England) bearbeitet und analysiert. Mithilfe eines eigens entworfenen Spike2 Skripts (Herzog, 2019; siehe Anhang 5.2) wurden die Peak-to-peak Amplituden (Summe der absoluten Werte vom ersten positiven Peak und dem darauffolgenden negativen Peak in mV) der EODs in mV von den neun Fischen in den drei verschiedenen Leitwerten gemessen, gemittelt und jeweils ein Durchschnitts-EOD mit gemittelter Wellenform erstellt.

### 2.1.3 Ergebnisse

#### 2.1.3.1 EOD-Messungen

Basierend auf der Annahme, dass die Verlässlichkeit des aktiv elektrischen Sinns durch Leitwertveränderungen des Wassers manipuliert werden kann, wurde zunächst überprüft ob die Änderungen der Wasserbedingungen einen Einfluss auf die elektrischen Signale besaßen. Dafür wurden die Fische unterschiedlich hohen Leitwerten beginnend mit  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ ,  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  und zuletzt  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  ausgesetzt und die elektrischen Signale (EODs) der einzelnen Individuen aufgezeichnet, gemittelt und hinsichtlich der Peak-to-peak Amplitude (Summe aus den absoluten Werte des negativen und positiven Peaks) und Wellenform untersucht.

Zunächst wurden direkt vor den EOD-Messungen die Körperlängen der Fische notiert und einzeln gegen die Amplituden in den drei verschiedenen Leitwerten aufgetragen (Abb. 18a). Dabei konnte ein positiver Zusammenhang von höheren Amplituden mit größeren Körperlängen der Fische gefunden werden. Bei Fisch 7 (Abb. 18c) handelte es sich um den kleinsten Fisch von knapp 11 cm, welcher durch eine generell geringere Amplitude von etwa 0,18 mV in  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  bis 0,08 mV in  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  charakterisiert war. Fisch 10 (Abb. 18d) hingegen war der deutlich größte Fisch mit etwa 17 cm und produzierte EODs mit größeren Amplituden von etwa 0,24 mV in  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  bis 0,09 mV in  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$ . Korrelationen nach Pearson stellten verschieden starke positive Korrelationen bei den unterschiedlichen Leitwerten fest. Während in  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  eine starke Korrelation gefunden wurde ( $r = 0,635$ ;  $p = 0,048$ ), waren diese Wechselwirkungen in  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $r = 0,310$ ;  $p = 0,417$ ) und  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $r = 0,287$ ;  $p = 0,454$ ) schwächer ausgebildet.



**Abbildung 18: Einfluss des Wasserleitwerts auf die elektrischen Signale** (a) Aufgetragen ist die Körperlänge in cm gegen die gemessene Peak-to-peak Amplitude der elektrischen Signale (EOD) in mV für alle neun Fische (1-10; Fisch 3 ist vor der Messung verstorben) in den drei unterschiedlichen Leitwerten (dunkelgrün:  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ ; orange:  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$ ; hellgrün:  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$ ). (b) Dargestellt sind die Mittelwerte der Peak-to-peak Amplituden in mV der EODs aller Fische in den drei unterschiedlichen Leitwerten. Die Buchstaben in den Balken stellen die Ergebnisse einer einfaktoriellem ANOVA und der dazugehörigen paarweisen Vergleiche dar (unterschiedliche Buchstaben bedeuten einen signifikanten Unterschied von  $p < 0,05$ ). (c) und (d) zeigen jeweils exemplarisch ein durchschnittliches biphasisches EOD mit den entsprechenden Änderungen in den unterschiedlichen Wasserbedingungen (Farbkodierung entsprechend der Legende in (b)).

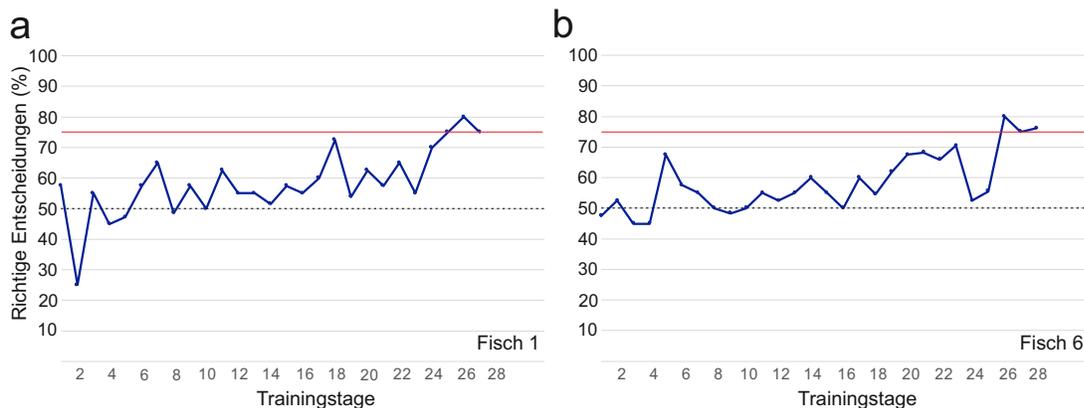
Vergleichbar mit vielen früheren Studien konnte auch in diesen Experimenten eine einfaktorielle ANOVA nachweisen, dass mit steigendem Leitwert des Wassers, die gemittelten Werte der Amplitudenspannung der EODs schrittweise signifikant geringer wurden ( $F(2,24) = 40,514$ ;  $p < 0,001$ ) (Abb. 18a und b). Dieser Effekt der signifikant sinkenden Amplitudenspannung konnte sowohl für die Erhöhung des Leitwerts von  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $p < 0,001$ ), als auch von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $p = 0,049$ ) mit Post-hoc Tests nach Bonferroni beschrieben werden. Dabei fällt auf, dass obwohl bei beiden Erhöhungen der Leitwert jeweils verdoppelt wurde, die Veränderungen der Amplitude in allen Fischen wesentlich geringer bei dem Wechsel von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  waren (Abb. 18a und b). Trotz dieser allgemeinen Verringerung der Spannung der EODs nach den Leitwerterhöhungen, kann man in Abb. 18a große individuelle Unterschiede in den Verhältnissen der Veränderungen der elektrischen Signale erkennen. Während Fisch 6 oder 8 kaum Änderungen der Amplitude nach der Erhöhung des Leitwerts von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  zeigten, sind bei den anderen Individuen deutlichere Unterschiede erkennbar. Außerdem konnten in manchem Versuchstieren (1, 2, 4, 5, 9, und 10) insgesamt deutlich größere Amplitudenänderungen festgestellt werden als in anderen (6, 7 und 8), wobei diese individuellen Unterschiede unabhängig von der Körperlänge waren.

Neben der Messung der verringerten Peak-to-peak Amplituden, konnten auch in einigen Fischen Wellenformveränderungen in den verschiedenen Wasserbedingungen beobachtet werden (Abb. 18d), während andere Fische nicht mit einer Änderung der Wellenform reagierten (Abb. 18c). Wellenformänderungen beinhalteten sowohl veränderte Peak-Verhältnisse, einzelne Peak-Dauern als auch die Gesamtdauer der EODs. Da unser Augenmerk in diesem Versuch insbesondere auf den Änderungen der Amplitudenspannungen als Grundlage für die Manipulation der Verlässlichkeit des elektrischen Sinns lag, wurden die Wellenformänderungen rein subjektiv ohne Berechnungen verschiedener Verhältnisse und deren Auswertung bewertet.

### 2.1.3.2 Verhaltensversuche

#### Training

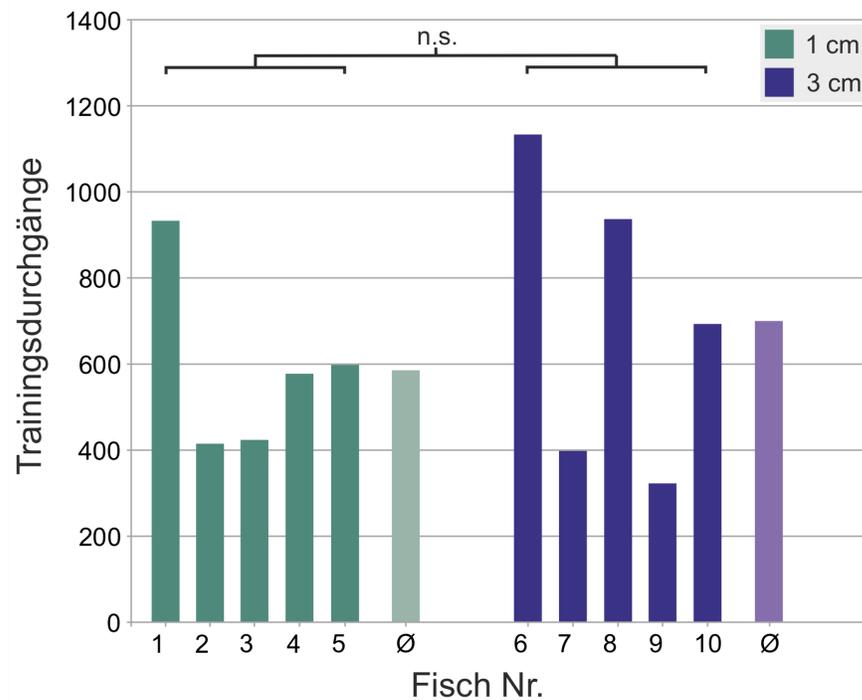
Bevor die Versuchstiere getestet werden konnten, wurden die Fische in einer Andressur und darauffolgenden Zweifachwahl-Dressur mit allen Sinnen darauf trainiert ein Metallobjekt (Würfel) als positiven Stimulus gegenüber einer leeren Seite als S- Stimulus zu detektieren. Dabei wurden die 10 Individuen in zwei Trainingsgruppen eingeteilt mit jeweils 5 Fischen. Gruppe 1 wurde bei einer nahen Distanz von 1 cm trainiert, während bei Gruppe 2 das Metallobjekt im Training auf einer weiteren Distanz von 3 cm präsentiert wurde. Alle Fische konnten an die generelle Prozedur während der Andressur gewöhnt werden und im Training das zuvor definierte Lernkriterium von mindestens 75 % richtige Entscheidungen an drei aufeinanderfolgenden Tagen erreichen. Die hier exemplarisch abgebildeten Lernkurven



**Abbildung 19: Exemplarische Lernkurven** Dargestellt sind zwei individuelle Lernkurven von jeweils einem Fisch der Gruppe 1 mit einer Trainingsdistanz von 1 cm (**a**) und der Gruppe 2 mit 3 cm Trainingsdistanz (**b**). Dabei sind die prozentualen richtigen Entscheidungen, der Wahl des S+ Stimulus, gegen die Trainingstage aufgetragen. Zunächst schwanken beide Fische bis etwa Tag 10 um das Zufallsniveau von 50 % (gestrichelte Linie). Danach steigt die Leistung kontinuierlich an bis beide Fische nach 28 Tagen das Lernkriterium mit mindestens 75 % richtigen Entscheidungen (rote Linie) an drei aufeinanderfolgenden Tagen erreichen. Die übrigen individuellen Lernkurven sind im Anhang Abb. 5.3 abgebildet.

zeigen einen Fisch der Gruppe 1 mit einer Trainingsdistanz von 1 cm (Abb. 19a)

und einen Fisch, der auf der weiten Distanz von 3 cm trainiert wurde (Abb. 19b) (übrige individuelle Lernkurven sind im Anhang Abb. 5.3 dargestellt). Beide Tiere



**Abbildung 20: Dauer bis zum Erreichen des Lernkriteriums** Dargestellt sind die benötigten Trainingsdurchgänge aus allen Trainingstagen bis zum Erreichen des Lernkriteriums. Dabei sind alle individuellen Werte der Fische aus Gruppe 1 mit einer Trainingsdistanz von 1 cm (**grün**) und aus Gruppe 2, welche auf einer Distanz von 3 cm trainiert wurden (**lila**), präsentiert. Außerdem ist der gemittelte Wert (Ø) aller Individuen für jede Gruppe in hellerer Farbe angegeben.

schwankten zunächst um das Zufallsniveau von 50% während der ersten 10 Tage, bis die richtigen Entscheidungen in Prozent langsam anstiegen und bei beiden Fischen das Lernkriterium nach 28 Trainingstagen erreicht war. Bei den summierten Trainingsdurchgängen von allen Trainingstagen zeigten die Versuchstiere große individuelle Unterschiede in der Dauer bis zum Erreichen des Lernkriteriums (Abb. 20). Auch wenn der gemittelte Wert an benötigten Trainingsdurchgängen um das Lernkriterium zu erreichen in Gruppe 2 (Abb. 20, lila Balken) leicht erhöht war im Vergleich zu Gruppe 1 (Abb. 20, grüne Balken), war dieser Trend nicht signifikant (t-Test für ungepaarte Stichproben:  $p = 0,559$ ). Auch auf die darauffolgenden Transfertests hatte die Trainingsdistanz in keinem der getesteten

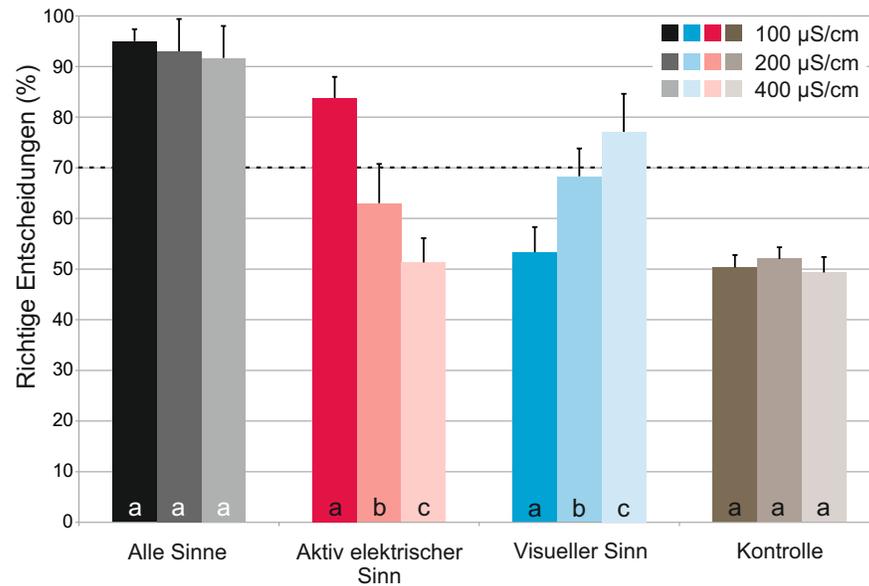
Leitwerte einen Einfluss auf die Verhaltensleistung mit den verschiedenen Modalitäten (zweifaktorielle ANOVA:  $F(2,29) = 0,084$ ,  $p = 0,919$ ; Abb. 41 im Anhang). Aufgrund des fehlenden Unterschiedes zwischen den Gruppen mit verschiedenen Trainingsdistanzen, wurden die Ergebnisse aller Fische für die weiteren Ergebnisse und statistischen Analysen zusammengefasst. Im Rahmen einer von mir betreuten Bachelorarbeit wurden Andressur und Training von 6 Fischen (Fisch Nr. 1, 4, 5, 7, 8, 9) von einer Studentin durchgeführt (Brands, 2018)

### **Transfertests**

Im Gegensatz zu den Trainingsbedingungen, bei denen den Tieren alle Sinne zur Verfügung standen und das Wasser einen natürlichen Leitwert von  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  besaß, wurden die Fische während der darauffolgenden Transfertests zusätzlich nur mit dem isolierten aktiv elektrischen oder visuellen Sinn getestet. Außerdem wurden die Tests unter unterschiedlichen Wasserbedingungen durchgeführt: in  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ ,  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  und  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$ . Die Ergebnisse aller 10 Individuen wurden als Mittelwerte zusammengefasst und die Detektionsleistungen mit den verschiedenen Modalitäten bei den unterschiedlichen Leitwerten miteinander verglichen. Aufgrund der Wiederholungsanzahl von 30 Durchgängen jeder einzelnen Testbedingung kann die Unterscheidungsschwelle bei 70 % statistisch berechnet werden. Somit sind 70 % oder mehr richtige Entscheidungen in der jeweiligen Testbedingung signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50 % und es kann eine korrekte Detektionsleistung angenommen werden (gestrichelte Linie in Abb. 21 kennzeichnet die Unterscheidungsschwelle).

In allen Transfertests konnte beobachtet werden, dass die Fische die beste Detektionsleistung mit beiden Sinnen zeigten. Standen ihnen sowohl der aktiv elektrische als auch der visuelle Sinn zur Verfügung, vergleichbar zu den Trainingsbedingungen, konnten die Versuchstiere in allen Wasserbedingungen das Objekt mit über 90 % richtiger Entscheidungen erkennen (Abb. 21, schwarze Balken). Dabei hatte die Erhöhung des Leitwerts keinen Einfluss auf die Leistung der Tiere (einfaktorielle ANOVA:  $F(2,28) = 0,978$ ,  $p = 0,389$ ). Konnten die Fische hingegen nur ihren aktiv elektrischen Sinn benutzen, war die Leistung stark abhängig von den Wasserleitwerten. In Wasser mit dem niedrigsten Leitwert von  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  konnten die Versuchstiere das Objekt signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau mit

über 80 % richtigen Entscheidungen auf einer Seite erkennen, auch wenn ihnen nur die aktive Elektroortung zur Verfügung stand. Eine Erhöhung des Leitwer-



**Abbildung 21: Detektionsleistungen mit den verschiedenen Modalitäten in Abhängigkeit vom Wasserleitwert** Gezeigt sind die gemittelten richtigen Entscheidungen in Prozent aller Tiere mit den verschiedenen Sinnen während der Transfertests (**schwarz**: alle Sinne; **rot**: aktiv elektrischer Sinn; **blau**: visueller Sinn) in den unterschiedlichen Wasserbedingungen (dunkel:  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ , mittel:  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$ , hell:  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$ ). Zusätzlich wurden Kontrollversuche (**braun**) durchgeführt, bei denen die elektrisch unsichtbaren Agarseobjekte im Dunkeln präsentiert wurden um einen möglichen Einfluss anderer Sinne bei den visuellen Transfertests auszuschließen. Für jede getestete Modalität wurde eine einfaktorische ANOVA und paarweise Vergleiche mit post-hoc Tests nach Bonferroni angewendet. Dabei repräsentieren die Buchstaben in den Balken die Post-hoc Tests innerhalb der getesteten Modalität, wobei ein gleicher Buchstabe keine signifikanten und unterschiedliche Buchstaben signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) bedeuten. Die gestrichelte Linie bei 70 % markiert die Detektionsschwelle, da alle Werte über 70 % signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50 % sind und so eine erfolgreiche Detektion der Objekte angenommen werden kann.

tes hatte eine schrittweise signifikante Verschlechterung der Detektionsfähigkeit von nur noch 60 % richtigen Entscheidungen in  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf 50 % in  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  zur Folge (einfaktorische ANOVA:  $F(2,2682) = 79,279$ ,  $p < 0,001$ ; Abb. 21, rote Balken). Post-hoc Tests nach Bonferroni zeigten, dass sowohl nach einem Wech-

sel von  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $p < 0,001$ ) als auch nach der Erhöhung des Leitwerts von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $p < 0,001$ ), *Gnathonemus petersii* signifikant schlechter wurde das Objekt aktiv elektrisch zu orten. Somit waren die Fische nicht mehr in der Lage in den höheren Leitwerten von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  und  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  das Objekt das Objekt signifikant unterschiedlich zum Zufall zu detektieren. Bei den Ergebnissen der visuellen Transfertests kann man eine gespiegelte Version der aktiv elektrosensorischen Tests erkennen (Abb. 21, blaue Balken). Im niedrigsten Leitwert konnten die Versuchsfische das Objekt nicht auf einer Seite detektieren, wenn sie nur den visuellen Sinn zur Verfügung hatten. In Leitwerten von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  hingegen erreichten die Fische fast das Signifikanzniveau von 70 % mit 68 % richtige Entscheidungen. Das bedeutet, dass die Versuchstiere einen sehr starken Trend zeigten, das Objekte rein visuell erkennen zu können. Nach einer weiteren Erhöhung des Leitwerts auf  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  zeigte *G. petersii* eine erfolgreiche Detektion des Objekts mit etwa 77 % richtige Entscheidungen. Auch eine einfaktorielle ANOVA konnte eine signifikante Verbesserung der visuellen Leistung mit steigendem Leitwert nachweisen ( $F(2,1434) = 38,116$ ,  $p < 0,001$ ). Dabei zeigten die Fische eine schrittweise Zunahme der richtigen Entscheidungen von  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  (Post-hoc Test:  $p < 0,001$ ) und auch von  $200 \mu\text{S}/\text{cm}$  auf  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  ( $p < 0,001$ ).

Zusätzlich zu den Transfertests wurden Kontrollversuche in den jeweiligen Wasserleitwerten eingestreut um auszuschließen, dass die roten Agaroseobjekte für die Fische doch elektrisch oder mit dem Seitenliniensystem erkennbar waren. Die Ergebnisse der Kontrollversuche zeigten, dass die Tiere nicht in der Lage waren die Agaroseobjekte mit einem anderen Sinn als dem visuellen zu erkennen (Abb. 21, braune Balken). Die Detektionsleistung befand sich unter allen Wasserbedingungen auf Zufallsniveau und unterschied sich nicht zwischen den Leitwerten (einfaktorielle ANOVA  $F(2,18) = 2,609$ ;  $p = 0,092$ ).

## 2.1.4 Diskussion

### 2.1.4.1 EOD-Messung

Wie in mehreren Publikationen bereits gezeigt, ändern sich die elektrischen Signale schwach elektrischer Fische unter unterschiedlichen Wasserbedingungen (Baier, 2008; Bratton und Kramer, 1988; Kramer und Kuhn, 1993; Squire und Moller,

1982; von der Emde, 1993). Vergleichbar mit früheren Ergebnissen, hat der Leitwert auch in unserer Studie einen Einfluss auf die Amplitudenspannung und sogar in manchen Individuen zusätzlich auf die Wellenform der elektrischen Signale („electric organ discharges“; EODs). Die Wellenform der EODs in *Gnathonemus petersii* ist durch eine erste schwächere positive Phase und eine zweite größere negative Phase charakterisiert. Die Wellenform kann durch das Amplitudenverhältnis dieser beiden Phasen beschrieben werden und ermöglicht eine Zuordnung bis hin zum Individuum (Bratton und Kramer, 1988). Sowohl nach einer Erhöhung als auch nach einer Verringerung des Leitwerts, konnten in verschiedenen Mormyriden-Spezies veränderte Peak-Verhältnisse gezeigt werden (Baier, 2008; Bratton und Kramer, 1988; Kramer und Kuhn, 1993). Da unser Augenmerk insbesondere auf den Amplitudenveränderungen lag, wurden die Wellenformänderungen rein subjektiv ohne Berechnungen verschiedener Verhältnisse und deren Auswertung bewertet. Aber auch aus diesen Betrachtungen ergab sich, dass es Versuchstiere gab, die deutliche Wellenformänderungen, wie veränderte Peak-Verhältnisse oder Dauer der Phasen, zeigten, wohingegen in anderen kaum bis gar keine Änderungen der Wellenform erkennbar waren. Wurden Unterschiede in der Wellenform festgestellt, so führten niedrigere Leitwerte in unseren Fischen zu einer Erhöhung der Dauer der negativen Phase vergleichbar zu anderen Studien in Mormyriden (Bell et al., 1976; Kramer und Kuhn, 1993). Die großen individuellen Unterschiede sind möglicherweise auf die Habituations-Dauer zurückzuführen. Die größten Wellenformänderungen wurden in früheren Studien zumeist direkt nach Änderung des Leitwertes beobachtet und waren teilweise sogar nicht mehr artspezifisch. Erst nach einer Habituation von mindestens 2 Tagen (Kramer und Kuhn, 1993) oder 3 - 7 Tagen (Bratton und Kramer, 1988) konnten wieder typische Wellenformen aufgezeichnet werden. In einer anderen Studie wurden ebenfalls in *Gnathonemus petersii* EOD Messungen nach Leitwertänderung durchgeführt und nach einer Akklimatisationsdauer von 3 Wochen wurden außer der Spannungsamplitude keine Veränderungen der EOD Eigenschaften mehr festgestellt (von der Emde, 1993). In unserer Studie hatten die Tiere 5 - 7 Tage Zeit sich an die geänderten Wasserbedingungen anzupassen. Möglicherweise war die Wahl dieses Zeitraums noch zu kurz um eine vollständige Regeneration an die ursprüngliche Wellenform zu garantieren. Auch bei *Pollimyrus isidori* wurden nach einer vergleichbaren Re-

generationszeit bei den neuen Leitwerten sehr große individuelle Unterschiede bei den Wellenformänderungen festgestellt (Bratton und Kramer, 1988).

Neben den teils vorkommenden Veränderungen der Wellenform, zeigten durchweg alle Versuchstiere eine reduzierte Amplitudenspannung der EODs auf die Leitwerterhöhungen, vergleichbar zu vielen anderen Studien (Bratton und Kramer, 1988; Kramer und Kuhn, 1993; MacIver et al., 2001; Squire und Moller, 1982; von der Emde, 1993). Zusätzlich wiesen die EOD-Messungen eine positive Korrelation von größerer Körperlänge der Fische und erhöhter Amplitudenspannung unabhängig von den Wasserbedingungen nach. Diese Wechselwirkung deckt sich mit vielen Beobachtungen unserer Arbeitsgruppe (unveröffentlichte Daten) und auch in Gymnotiden wurde diese Korrelation bereits beschrieben (Hagedorn und Heiligenberg, 1985).

#### **2.1.4.2 Verhaltensversuche**

##### **Training**

Vor den EOD-Messungen wurden die Fische in einer Zweifach-Wahldressur darauf trainiert mit allen Sinnen ein Objekt auf einer Seite zu detektieren. Dabei wurden die Fische in zwei Gruppen eingeteilt mit jeweils unterschiedlichen Trainingsbedingungen. Die erste Gruppe wurde bei einer nahen Distanz von 1 cm trainiert, während der zweiten Gruppe das Objekt auf einer Distanz von 3 cm präsentiert wurde. Es sollte untersucht werden, ob die Trainingsbedingung einen Einfluss erstens auf die Lerngeschwindigkeit und zweitens auf die dynamische Gewichtung zwischen den Sinnen in den späteren Transfertests hat. Da der aktive elektrische Sinn im Gegensatz zu dem visuellen Sinn eine wesentlich geringere Reichweite besitzt, wurde vermutet, dass eine längere Distanz das Training erschweren könnte oder aber durch den größeren visuellen Einfluss in den Transfertests anders gewichtet werden könnte. Allerdings konnten beide Gruppen erfolgreich die Aufgabe erlernen und auch wenn ein leichter Anstieg bei den benötigten Trainingsdurchgängen bei der weiteren Distanz zu erkennen war, unterschieden sich die Gruppen nicht signifikant voneinander. Auch bei den späteren Transfertests unterschieden sich die Gruppen nicht in ihrer Detektionsleistung voneinander, weswegen die Da-

ten aller Fische zusammengefasst wurden.

### Transfertests

Die EOD-Messungen zeigten eine deutlich verringerte Peak-to-peak Amplitude in den höheren Leitwerten und ermöglichten so eine Verwendung dieser Methode zur Manipulation der Verlässlichkeit des elektrischen Sinns. Aufgrund der verringerten Amplitudenspannung kann ein reduzierter sensorischer Informationsfluss während der Elektroortung angenommen werden. Außerdem wird vermutet, dass sich bei höheren Leitwerten die Objekterkennung zusätzlich durch einen fehlenden elektrischen Kontrast verschlechtern kann (MacIver et al., 2001). Die Stärke eines elektrischen Stimulus hängt von dem Grad ab, inwiefern sich das Objekt anhand des elektrischen Widerstandes vom Umgebungsmedium unterscheidet. Bei höheren Leitwerten ähnelt der Widerstand des Metallobjekts womöglich zu sehr dem umgebenden Wasser und die Detektion ist erschwert. All das zusammen mit den geminderten afferenten Antworten der Elektrorezeptoren in hohen Leitwerten (Bell und Russell, 1978a) zeigt, dass die Verlässlichkeit der aktiven Elektroortungen in höheren Leitwerten deutlich reduziert sein muss. Verschiedene Studien zeigten bereits eine auffällige Verschlechterung der Verhaltensleistung sowohl während der Kommunikation (Squire und Moller, 1982), als auch bei der Objektdetektion und -diskriminierung in höheren Leitwerten zwischen 300 und 600  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (MacIver et al., 2001; von der Emde, 1993) bis hin zu einem kompletten Ausfall der Elektroortung bei sehr hohen Leitwerten von 800  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (von der Emde, 1993). Auch in unserer Studie zeigte sich eine deutliche schrittweise Verschlechterung der Detektionsleistung nur mit dem aktiv elektrischen Sinn bei steigenden Wasserleitwerten. Waren die Fische in 100  $\mu\text{S}/\text{cm}$  noch eindeutig in der Lage nur mit der Elektroortung das Objekt zu detektieren, brach die Leistung in 200  $\mu\text{S}/\text{cm}$  schon deutlich ein mit nur noch 60 % richtigen Entscheidungen und in 400  $\mu\text{S}/\text{cm}$  war keinerlei Unterschied zum Zufallsniveau mehr erkennbar. Unter normalen Bedingungen ist der aktive elektrische Sinn das deutlich dominierende sensorische System in *Gnathonemus petersii* während der Futtersuche, Navigation und Erkundung. Aufgrund der kaum veränderungsanfälligen elektrischen Signale liefert die aktive Elektroortung insbesondere auf nahe Distanzen sehr verlässliche Informationen, was wiederum diese deutliche Dominanz oder auch “electrosensory

capture” erklärt (Schumacher et al., 2017a). Bestehen gute Bedingungen für die Elektroortung, wie in unseren Versuchen bei einem natürlich vorkommenden Leitwert von  $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ , wird das elektrosensorische System während der multisensorischen Integration stark gewichtet und der visuelle Sinn somit “ausgeschaltet”. Durch diese deutliche elektrosensorische Dominanz war eine Detektion nur mit dem visuellen Sinn bei dem niedrigen Leitwert für *G. petersii* nicht möglich. Dennoch kann im Zuge der dynamischen Gewichtung der Elefantenrüsselfisch spontan neu gewichten, wenn die Verlässlichkeit des aktiven elektrischen Sinns durch eine Manipulation der Bedingungen abnimmt. Dies kann entweder durch die Vergrößerung der Objektdistanz wie in einer früheren Studie von Schumacher et al. (2016a) oder aber besser noch wie hier durch die Erhöhung der Wasserleitfähigkeit erzielt werden. So konnte in unseren Versuchen gezeigt werden, dass mit steigendem Wasserleitwert sich die Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung Schritt-für-Schritt verringerte und quantitativ durch den visuellen Sinn ersetzt wurde. Verringerte sich die Dominanz des elektrosensorischen Systems, konnte der visuelle Sinn übernehmen und eine Detektion des Objekts rein visuell wurde möglich.

Zusätzlich konnte ein deutlicher Synergie-Effekt zwischen diesen beiden Sinnen beobachtet werden, wenn man die Leistungen mit beiden Sinnen und den einzelnen Sinnen betrachtete. Schaut man sich exemplarisch die Leistungen in  $400 \mu\text{S}/\text{cm}$  an, so fällt auf, dass die Tiere in der Lage waren die Objekte nur mit dem visuellen Sinn zu detektieren, nur mit der aktiven Elektroortung hingegen nicht. Trotz alledem war die Leistung der Fische mit beiden Sinnen deutlich besser als nur mit dem visuellen Sinn, was auf eine Beteiligung des aktiv elektrischen Sinns auf den multisensorischen Eingang schließen lässt, auch wenn das elektrische System alleine die Aufgabe nicht lösen konnte. Außerdem war es ebenfalls interessant zu beobachten, dass die Leistung mit allen Sinnen nicht von dem Wechsel der Wasserbedingungen betroffen war. Obwohl in Abhängigkeit von den Wasserbedingungen die einzelnen sensorischen Systeme stark in der Verlässlichkeit variierten, konnten bei der Detektionsleistung mit allen Sinnen, also dem eigentlichen Normalzustand der Tiere, keinerlei Unterschiede festgestellt werden. Übertragen auf das natürliche Habitat ermöglicht diese allgemeine gute Leistung mit allen Sinnen in jeder Bedingung eine konstante Wahrnehmung und daraus resultierenden Verhaltensweisen in einer sich schnell ändernden Umwelt, unabhängig davon, welches sensorische System

mehr oder verlässlichere Informationen liefert.

Zusammengefasst kann man sagen, dass die Ergebnisse einer dynamischen Gewichtung zwischen aktiv elektrischem und visuellem System aus der Studie von Schumacher et al. (2016a) mit unseren Versuchen bestätigt werden konnten. Dabei ist die hier präsentierte Methode möglicherweise die natürlichere und bessere Technik für die Untersuchung multisensorischer Integration insbesondere mit Hinblick auf das visuelle System. Die Erhöhung der Objektdistanz in einer Diskriminierungsaufgabe aus der früheren Studie (Schumacher et al., 2016a) beeinträchtigte möglicherweise auch die Leistung des Sehens zu einem spezifischen Punkt weswegen in unseren Experimenten dieser Parameter nicht verändert wurde. Anhand unserer Ergebnisse konnte verifiziert werden, dass *Gnathonemus petersii* während der multisensorischen Integration quantitativ in einer dynamischen Weise zwischen dem aktiv elektrischen und visuellen System anhand der Verlässlichkeit gewichtet und dies von Durchgang zu Durchgang immer wieder neu bewerten und an die Gegebenheiten anpassen kann.

## 2.2 Projekt 2: Der Einfluss sensorischer Vorerfahrungen und des Stimulustyps auf die multisensorische Integration bei *Gnathonemus petersii*

### 2.2.1 Einleitung

Die Integration sensorischer Informationen verschiedener Modalitäten spielt eine Schlüsselrolle in der spontanen und flexiblen Reaktion auf die sich ständig verändernde Umwelt. Dabei stehen die Organismen kontinuierlich unter der Herausforderung das immense Ausmaß der sensorischen Eingänge in eine allgemeingültige verlässliche Wahrnehmung zu bringen. Auch wenn die verschiedenen sensorischen Systeme natürlich auch widersprüchliche Informationen über dasselbe Ereignis oder Objekt liefern können, zeigen Tiere und Menschen meist verbesserte Verhaltensantworten wenn ihnen mehrere Sinne zur Verfügung stehen als nur bei einzelnen Sinnen. Dieser sogenannte Synergie-Effekt ist weit verbreitet im Tierreich (Alais und Burr, 2004; Balkenius und Dacke, 2010; Gingras et al., 2009; Partan et al., 2005) und wurde für verschiedenste Verhaltensweisen beschrieben (Jones und Moss, 2021; Kasurak et al., 2012; Piep et al., 2008).

Die Grundlage für den Synergismus ist eine flexible und jederzeit an die Bedingungen angepasste Integration oder Kombination des multisensorischen Eingangs, um die ausgebildeten Verhaltensweisen zu optimieren. Die Modalitäten können dabei unterschiedlichste sensorische Informationen zur Verfügung stellen, einerseits beeinflusst durch neuronales und sensorisches Rauschen aus der Umwelt oder aber verschiedene Arbeitsbereiche der Sinne. Durch die dynamische Gewichtung des multimodalen Eingangs in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit der einzelnen Sinne wird eine bestmögliche Integration angestrebt und ermöglicht einen flexiblen Wechsel zwischen den Sinnen (Ernst und Bühlhoff, 2004; Sheppard et al., 2013). Neben der sehr flexiblen Integration multisensorischer Informationen gibt es zusätzlich permanente adaptive Rekalibrierungsprozesse, welche sowohl eine schnelle Anpassung an vorherrschende Asynchronien zwischen verschiedenen Stimuli als auch langfristig ein sogenanntes „Remapping“ hervorrufen können (Fujisaki et al., 2004; Knudsen und Knudsen, 1985; Pouget et al., 1994; Vroomen et al., 2004). Dieser Mechanismus ermöglicht den Organismen auch bei bestehenden sensorischen Diskrepanzen ein kohärentes Bild der Wahrnehmung aufrecht zu erhalten und

ist im Gegensatz zur dynamischen Gewichtung nicht abhängig von der relativen Verlässlichkeit, sondern von den täglichen Erfahrungen multimodaler Ereignisse (Lüttke et al., 2018; Navarra et al., 2005).

Verschiedene statistische Modelle, wie etwa das Bayessche Modell oder die „Maximum Likelihood Estimation“ (MLE) beschreiben mathematische Berechnungen der optimalen Integration in Abhängigkeit von der relativen Verlässlichkeit, bei der eine möglichst geringe Varianz angestrebt wird (Ernst und Banks, 2002; Ernst und Bühlhoff, 2004; van Dam et al., 2014). Auch neuere Modelle versuchen mit dem von dem Bayesschen Modell abgeleitete Kalman-Filter-Modell die Rate der Rekalibrierung mit einzubeziehen, um eine noch realistischere Berechnung der sensorischen Verarbeitung zu erlangen (Colonius und Diederich, 2020; Ernst und Di Luca, 2011). Bei Menschen konnte in einigen Studien bereits gezeigt werden, dass eine fast optimale multimodale Verarbeitung sensorischer Signale basierend auf diesen mathematischen Modellen möglich ist (Alais und Burr, 2004; Helbig und Ernst, 2007; Knill und Pouget, 2004; Parise et al., 2012). Nichtsdestotrotz sind alle diese Modelle theoretische Berechnungen und auch wenn der Mensch in einer Verlässlichkeit-sensitiven Weise dynamisch zwischen den Sinnen gewichtet, ist dieses häufig nicht ganz statistisch optimal (Battaglia et al., 2003; Debats et al., 2017; Rosas et al., 2005). Auch bei Affen wird während der Richtungswahrnehmung der Selbstbewegung durch den visuellen und vestibularen Sinn der sensorische Eingang dynamisch anhand der Verlässlichkeit gewichtet, aber nicht so optimal wie im Bayesschen Modell beschrieben (Fetsch et al., 2009). Trotzdem konnte gezeigt werden, wenn beide Sinne zusammen an der Wahrnehmung beteiligt sind, Affen näher an die statistisch optimale Integration heran kommen als mit den einzelnen Sinnen (Fetsch et al., 2012), vergleichbar zum Menschen (Parise et al., 2012). Auch wenn dynamisch zwischen den Sinnen gewichtet wird, so ist die Verarbeitung multimodaler Signale trotzdem oft durch einen dominanten Sinn deutlich beeinflusst, was letztendlich zu einer Übergewichtung des speziellen Reizes oder aber zu einer Verschiebung in einer bestimmten Situation oder Aufgabe führen kann (Battaglia et al., 2003). Basierend auf dieser „sensory capture“ oder auch sensorischen Hierarchie kann ich einer hierarchischen Weise zwischen den Modalitäten in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen oder der zu lösenden Aufgabe gewichtet werden. Trotzdem sind die Dominanzen gewisser Sinne

oder präferierten Strategien während der multisensorischen Integration nicht starr, sondern können durch vorherige Erfahrungen oder Kontextbedingungen verändert werden. Bisher wurden diese flexiblen Verschiebungen während der dynamischen Gewichtung multimodaler Informationen hauptsächlich im Menschen beschrieben (Adams et al., 2004; Jacobs und Fine, 1999; Petrini et al., 2020; van Atteveldt et al., 2014). In Humanexperimenten z. B. beeinflusst die natürliche Erfahrung des Lichteinfalls von oben stark die Wahrnehmung der Krümmung (konvex oder konkav) eines Objekts. Wird hingegen während des visuell-haptischen Trainings vermehrt Licht von der Seite präsentiert, hat dies signifikante Auswirkungen auf die Einschätzung der Objektkrümmung (Adams et al., 2004).

Unser Modellorganismus, der afrikanische schwach elektrische Fisch *Gnathone-mus petersii*, nutzt in seinem natürlichen Habitat verschiedene sensorische Systeme während der Interaktion mit der Umwelt. Neben den allgemeinen Sinnen der Echten Knochenfische, wie etwa Fühlen, Hören, Riechen, Schmecken und dem Seitenlinienorgan, besitzt *G. petersii* zusätzlich einen aktiv elektrischen Sinn und ein höchst spezialisiertes visuelles System als Adaption an den dämmerungs- und nachtaktiven Lebensstil. Unter natürlichen Bedingungen wird die aktive Elektroortung überwiegend zur Futtersuche, Navigation und der Orientierung auf nahe Distanzen verwendet (Cain et al., 1994; von der Emde und Bleckmann, 1998; von der Emde et al., 2010), während der visuelle Sinn mehr ein „Fressfeind-Detektor“ durch die Erkennung großer sich bewegender Objekte im Hintergrund ist (von der Emde und Zeymer, 2020). Verschiedene Studien konnten bereits einen bestehenden Synergie-Effekt während der Verarbeitung multimodaler Eingänge im Elefantenrüsselfisch beschreiben (Moller et al., 1982; Rojas und Moller, 2002; von der Emde und Bleckmann, 1998). Darüber hinaus konnten jüngste Studien belegen, dass *G. petersii* anhand der Verlässlichkeit der Signale dynamisch zwischen dem aktiv elektrischen und visuellen System wechseln und sogar spontaner crossmodaler Transfer stattfinden kann (Schumacher et al., 2016a; Abschnitt 2.1). Außerdem konnte eine sensorische Dominanz des elektrischen Sinns während der Objekterkennung insbesondere auf nahe Distanz festgestellt werden (Schumacher et al., 2017a). Aus diesen Gründen stellt *G. petersii* einen guten Kandidaten für die Untersuchung der Verarbeitung multimodaler Signale dar.

Beim Menschen finden permanente Kalibrierungsprozesse und Anpassungen der

multimodalen Systeme an die sensorischen Bedingungen statt. Dabei spielen insbesondere sensorische Vorerfahrungen und der Kontext oder Stimulustyp eine dominante Rolle. Neben Studien beim Menschen existieren, soweit mir bekannt, nur wenige in höheren Säugetieren bis vereinzelte in anderen Taxa, bei denen diese flexiblen Integrationsmechanismen nachgewiesen werden konnten. Deshalb sollte in diesem Projekt der Einfluss vorheriger sensorischer Erfahrungen und des Stimulustyps auf die multisensorische Integration beim schwach elektrischen Fisch *G. petersii* untersucht werden. Davon ausgehend, dass vergleichbar zum Menschen auch in *G. petersii* sensorischen Adaptionsprozesse stattfinden, kann angenommen werden, dass unterschiedliche sensorische Bedingungen während des Trainings die multimodale Integration beeinflussen können.

## 2.2.2 Material und Methoden

### 2.2.2.1 Versuchstiere und -aufbau

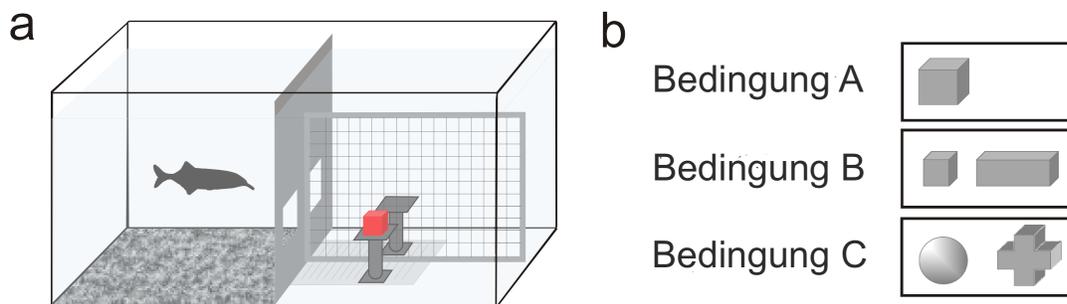
Für diesen Versuch wurden 30 naive Individuen der Art *Gnathonemus petersii* aus der Familie der Mormyridae von einem lokalen Händler (Aquarium Glaser, Rodgau, Deutschland) bestellt und zunächst in der Tierhaltung in großen Gruppenhaltungsbecken (200l Fassungsvermögen) mit mindestens 6 Tieren gehalten. Die Tiere besaßen eine Durchschnittsgröße von etwa 11 - 17 cm und das Geschlecht, sowie Alter der Fische war nicht bekannt. Nach einer ersten Habituation wurden die Tiere einzeln in die Versuchsbecken eingesetzt. Der Aufbau der Becken (Abb. 22), Wasserbedingungen und Haltung der Versuchstiere waren gleich wie im ersten Experiment und können in Abschnitt 2.1.2.1 nachgelesen werden.

### 2.2.2.2 Training

In diesem Experiment sollten die Fische nach der erfolgreichen Andressur (genaue Durchführung siehe Abschnitt 2.1.2.2) in einer Zweifachwahl-Dressur lernen, verschiedene Objekte mit allen Sinnen zu unterscheiden. Dafür wurden für jeden Trainingsdurchgang die Tore geöffnet und der Fisch musste sich für eine der beiden Seiten des Versuchsereichs entscheiden (Abb. 22a). Wurde die Seite mit dem richtigen, dem S+ Stimulus gewählt, folgte eine Futterbelohnung mit roten Zuckmückenlarven (Chironomiden; Stoffels International, Belfeld, Niederlande). Bei einer falschen Wahl wurde der Fisch leicht bestraft, indem mit einem Metallstab

leicht gegen die Innenseite des Aquariums geschlagen wurde. Die genaue Anleitung des Trainings ist im Abschnitt 2.1.2.2 im Detail erklärt und wurde hier so übernommen.

Um den Einfluss vorheriger sensorischer Erfahrungen oder des Stimulustyps auf die multisensorische Integration zu untersuchen, wurden verschiedene Gruppen mit unterschiedlichen Trainingsbedingungen (Trainingsdistanz und Objektbedingung) gebildet. Zunächst wurden zwei verschiedene Trainingsdistanzen gewählt um unterschiedliche sensorische Erfahrungen während des Trainings zu erzwingen. Basierend auf den unterschiedlichen Reichweiten der Modalitäten wurde ver-



**Abbildung 22: Versuchsaufbau und Trainingsbedingungen** (a) Dargestellt ist das Versuchsbecken (75 cm x 40 cm x 40 cm), welches in einen Wohn- und Versuchsbereich eingeteilt war. Der Wohnbereich (links) enthielt unter anderem Kies und Versteckmöglichkeiten. Der Versuchsbereich (rechts) war wiederum in zwei gleich große Kompartimente unterteilt, in die der Fisch jeweils durch ein verschließbares Tor schwimmen konnte. Während der Experimente wurde im Versuchsbereich das Objekt (roter Würfel) auf einem der beiden PVC-Ständer auf einer bestimmten Distanz (Messskala am Grund des Beckens) präsentiert. (b) Es standen drei verschiedenen Objektbedingungen (A, B und C) zur Verfügung, wobei jeder Fisch einer Bedingung zugeordnet wurde. Die vermeintlich einfachste Aufgabe war Bedingung A mit der Detektion eines großen Metallwürfels gegenüber einer leeren Seite. Bedingung B, mit der Unterscheidung von zwei volumenunterschiedlichen Objekten, sollte den Fischen etwas leichter fallen. Bei der schwierigsten Bedingung C sollten die Fische volumengleiche Objekte nur anhand der Form, wie in diesem Fall die Kugel und das Kreuz, voneinander unterscheiden.

mutet, dass eine nähere Trainingsdistanz zu einer elektrosensorischen Dominanz führt, während bei weiterer Entfernung der visuelle Sinn einen größeren Einfluss besitzt. Dafür wurde Gruppe 1 ( $n = 15$ ) auf einer nahen Distanz von 1 cm und die Fische der Gruppe 2 ( $n = 15$ ) auf einer weiten Distanz von 3 cm trainiert (siehe

Tabelle 1). Zusätzlich sollte untersucht werden, ob die zu lösende Aufgabe bzw. der Stimulustyp eine Rolle bei der späteren dynamische Gewichtung spielt. Dafür wurden drei Objektbedingungen mit verschiedenen Schwierigkeitsgraden gewählt, die jeweils 10 Fische zu erlernen hatten (Abb. 22b; siehe Tabelle 1). Bedingung A ( $n = 10$ ) war die vermeintlich leichteste Aufgabe, bei der die Fische einen Metallwürfel ( $3 \times 3 \times 3 \text{ cm}^3$ ; Länge x Höhe x Breite) als positiven Stimulus gegenüber einer leeren Seite als negativen Stimulus detektieren mussten. Die Unterscheidung zweier volumenunterschiedlicher Objekte, ein Würfel ( $2 \times 2 \times 2 \text{ cm}^3$ ) als S+ Stimulus und ein Quader ( $6 \times 2 \times 2 \text{ cm}^3$ ) als S-, sollte einen mittleren Schwierigkeitsgrad bei Bedingung B ( $n = 10$ ) darstellen. Als schwierigste Aufgabe wurde Bedingung C ( $n = 10$ ) angesehen, bei der zwei volumengleiche Objekte nur anhand der Form unterschieden werden sollten. Dabei wurde eine Kugel ( $\emptyset 3 \text{ cm}$ ) als positiver Stimulus und ein Kreuz ( $4 \times 4 \times 1,7 \text{ cm}^3$ ) als negativer Stimulus präsentiert. Eine frühere Studie konnte zeigen, dass eine Unterscheidung nur anhand der Form für *Gnathonemus petersii* schwerer erscheint als wenn deutliche Volumenunterschiede vorhanden sind (Schumacher et al., 2016b).

Jeder Fisch absolvierte in der Regel 30 - 44 Trainingsdurchgänge pro Tag unter

**Tabelle 1:** Dargestellt sind die Trainingsbedingungen mit den entsprechenden Gruppen, in welche die Fische eingeteilt wurden. Die eine Hälfte der Fische ( $n = 15$ ) wurde in Gruppe 1 mit einer nahen Trainingsdistanz von 1 cm und die andere Hälfte in eine weite Trainingsdistanz von 3 cm eingeteilt. Außerdem wurden die Gruppe 1 und 2 ihrerseits in die drei Objektbedingungen A, B und C unterteilt. Dabei sind die Anzahl der Fische in Bedingung A übertragbar auf Bedingung B und C.

Trainingsdistanz	Bedingung A ( $n = 10$ )	Bedingung B	Bedingung C
1 cm ( $n = 15$ )	Gruppe 1A ( $n = 5$ )	Gruppe 1B	Gruppe 1C
3 cm ( $n = 15$ )	Gruppe 2A ( $n = 5$ )	Gruppe 2B	Gruppe 2C

der Woche. Dabei wurde die Anzahl der richtigen Entscheidungen notiert und für jeden Tag der prozentuale Anteil der richtigen Entscheidungen berechnet. Die Aufgabe war erlernt und somit das Lernkriterium erfüllt, wenn der Fisch 75 % oder mehr richtige Entscheidungen an drei aufeinanderfolgenden Tagen zeigte.

### **2.2.2.3 Transfertests**

Nach erfolgreichem Erreichen des Lernkriteriums wurden an den normalen Tagen zusätzlich jeweils alle 2 - 3 Trainingsdurchgängen ein Transfertest eingestreut. Während der Transfertests wurden die Fische mit verschiedenen Modalitäten (alle Sinne, nur der aktiv elektrische oder nur der visuelle Sinn) auf unterschiedlichen Distanzen getestet und dabei weder belohnt noch bestraft, um weitere Trainingseffekte auszuschließen. Hatten die Fische alle Sinne zur Verfügung konnten die Fische vergleichbar zum Training die Metallobjekte elektrisch orten und visuell erkennen. Die aktiv elektrosensorischen Transfertests wurden in kompletter Dunkelheit durchgeführt, um den visuellen Sinn auszuschalten. Um die Entscheidung des Fisches beobachten zu können, stand dem Experimentator dafür ein Nachtsichtgerät (NightSpy 3x42, Bresser) zur Verfügung. Für die rein visuellen Transfertests wurden rot angefärbte Agaroseobjekte angefertigt, die denselben Leitwert wie das umgebende Wasser besaßen und somit elektrisch unsichtbar für den Fisch waren (genaue Anleitung für die Herstellung der Agaroseobjekte siehe Abschnitt 2.1.2.2). Außerdem wurden alle Fische mit den drei Modalitäten auf verschiedenen Objektdistanzen getestet: 0,5 cm, 1 cm, 2 cm, 3 cm, 4 cm, 5 cm, 6 cm, 7 cm, 9 cm. Fische der Objektbedingung A und B wurden zusätzlich bei 12 cm getestet. Jede Testbedingung wurde 30-mal wiederholt mit jeweils 15-mal auf der linken und 15-mal auf der rechten Seite und Mittelwerte der richtigen Entscheidungen für jede Bedingung in Prozent mit Standardabweichungen erstellt.

### **2.2.2.4 Kontrollversuche**

Zusätzlich zu den Transfertests wurden ebenfalls Kontrollversuche mit den Agaroseobjekten auf der entsprechenden Trainingsdistanz durchgeführt, um eine mögliche Erkennung dieser durch den elektrischen Sinn oder Seitenliniensystem auszuschließen. Dafür wurden die elektrisch unsichtbaren Objekte im Dunkeln präsentiert, die Entscheidungen mithilfe des Nachtsichtgeräts beobachtet und notiert. Auch diese Testbedingung wurde zwischen den normalen Trainingstagen 30-mal eingestreut und ein Mittelwert für jedes Individuum berechnet.

### **2.2.2.5 Auswertung**

Während des Trainings wurde prozentual die Anzahl der richtigen Entscheidungen

gen jedes Versuchstages in Microsoft Excel 2019 (Microsoft Corporation, Redmond, Washington, USA) notiert. Auch die Ergebnisse der Transfertests wurden für jedes Individuum einzeln in Microsoft Excel 2019 festgehalten. Alle statistischen Analysen wurden mit der Software SPSS25 für Microsoft (IBM Corporation, Armonk, NY, USA), sowie die Grafiken mit den Softwares Microsoft Excel 2019, Origin8 (OriginLab Corporation, Northhampton, MA, USA) und CorelDraw Graphics Suite 2021 (Corel Corporation, Ottawa, Ontario, Kanada) erstellt. Alle Daten waren normalverteilt und ermöglichten die Verwendung einer ein- oder zweifaktoriellen Varianzanalyse mit zusätzlichen paarweisen Vergleichen durch Bonferroni Post-hoc Tests zum Vergleich der Daten.

Zunächst wurde für jede Transferbedingung (Modalitäten und Objektdistanzen) der Gruppe 1 und 2 (unterschiedlichen Trainingsdistanzen) aus den 30 Wiederholungen ein Mittelwert berechnet. Zusätzlich wurden für verschiedene Vergleiche gemittelte Werte aus den jeweils 5 Individuen einer Trainingsbedingung (Trainingsdistanz und Objektkondition; siehe Tabelle 1) auf den getesteten Objektdistanzen und zusätzlich die dazugehörige Standardabweichung berechnet. Mithilfe der Software Origin8 wurden die prozentualen Werte der richtigen Entscheidungen in den entsprechenden Transfertests jedes Individuums gegen die Objektdistanz aufgetragen. In der gleichen Software wurden für die erstellten Punktdiagramme Kurvenanpassungen erstellt. In Abhängigkeit von den Kurvenverläufen wurden unterschiedliche Formeln für die Kurvenangleichungen verwendet. Für die Transfertests mit allen Sinnen und nur dem aktiv elektrischen Sinn wurden sigmoidale Kurvenanpassungen und für die visuellen Tests entweder eine lineare (Gruppe 1) oder Gaussche Funktion (Gruppe 2) erstellt. Dabei sind in allen Abbildungen die Transfertests mit allen Sinnen in schwarz, nur mit dem aktiv elektrischen in rot und nur mit dem visuellen Sinn in blau dargestellt. Außerdem ist in jedem Diagramm die Unterscheidungsschwelle bei 70% als gestrichelte Linie eingetragen. Bei unserer gewählten Anzahl von jeweils 30 Wiederholungen der Testbedingung sind 70% oder mehr richtige Entscheidungen signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50% und erlauben die Annahme, dass die Fische in der Lage sind die Objekte korrekt zu unterscheiden.

Zusätzlich wurden mithilfe der in Origin8 erstellten Kurvenanpassungen die Schwellenwerte einer Objektunterscheidung für die verschiedenen Modalitäten und Ob-

jektbedingungen berechnet. Dafür wurde der Schnittpunkt der einzelnen Kurven mit  $y=70$  (die 70 %-Marke ist die Grenze für einen signifikanten Unterschied zum Zufallsniveau von 50 %) ermittelt und sind in Tabelle 2 dargestellt.

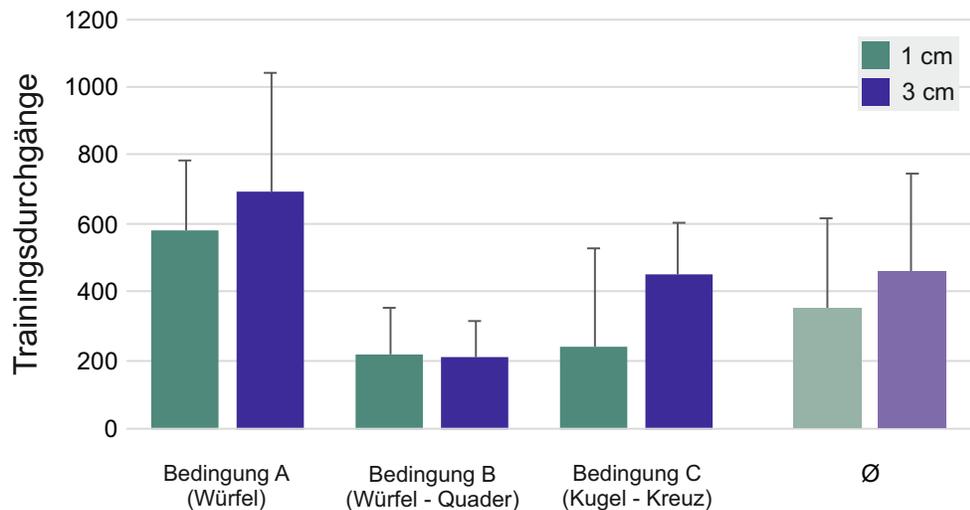
### 2.2.3 Ergebnisse

#### 2.2.3.1 Training

Alle Fische konnten erfolgreich auf ihre jeweilige Aufgabe trainiert werden und waren nach dem Training in der Lage die Objekten mit gleicher Leistung zu unterscheiden. Um den Einfluss der verschiedenen Trainingsbedingungen auf die Schnelligkeit des Lernens zu untersuchen, wurden die summierten Trainingsdurchgänge aller Versuchstage bis zum Erreichen des Lernkriteriums miteinander verglichen. Insgesamt konnte eine zweifaktorielle ANOVA keinen Einfluss der Trainingsbedingung (Trainingsdistanz \* Objektbedingung) auf die Dauer bis zum Erreichen des Lernkriteriums finden ( $F(2, 30492) = 0,615, p = 0,549$ ). Nichtsdestotrotz konnten beim reinen Vergleich der verschiedenen Objektbedingungen signifikante Unterschiede festgestellt werden ( $F(2, 466438) = 9,406, p = 0,001$ ; Abb. 23). Erstaunlicherweise benötigten die Fische für die vermeintlich leichteste Aufgabe, die Detektion des großen Würfels (Bedingung A), die meisten Trainingsdurchgänge mit einer Anzahl von 582 bei Gruppe 1 (1 cm Trainingsdistanz) und 692 bei Gruppe 2 (3 cm Trainingsdistanz). Post-hoc-Tests nach Bonferroni zeigten eine signifikant erhöhte Anzahl an benötigten Durchgängen verglichen mit den Objektbedingungen B und C ( $p < 0,023$ ). Die Fische der Bedingung B und C benötigten weniger Durchgänge mit einer Anzahl von etwa 200 bei Bedingung B und gemittelten 350 beider Trainingsdistanzgruppen bei Bedingung C, wobei sich diese beiden Gruppe nicht in der Lerngeschwindigkeit voneinander unterschieden ( $p = 0,583$ ).

Auch beim Vergleich der zwei Trainingsdistanzen konnten in Abhängigkeit von der Objektbedingung unterschiedliche Trends beobachtet werden. Während bei Bedingung B die unterschiedlichen Trainingsdistanzen keinerlei Einfluss auf die Dauer bis zum Erreichen des Lernkriterium hatte, konnte bei Bedingung A ein leichter Trend für ein langsames Lernen in Gruppe 2 gefunden werden, welcher bei Bedingung C noch stärker ausfiel. Betrachtet man die Anzahl der Durchgänge bis zum Erlernen der Aufgabe unabhängig von den Objektbedingungen (Abb. 23)

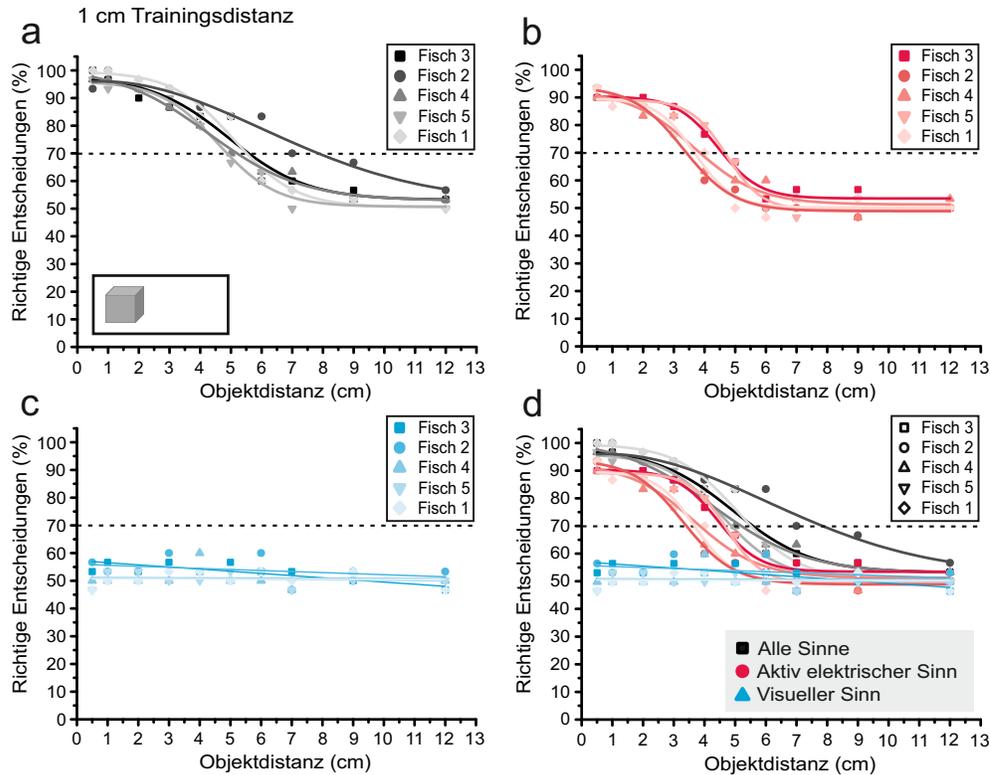
kann zwar immer noch eine leichte Tendenz für eine höhere Anzahl benötigter Durchgänge in Gruppe 2 beobachtet werden, wobei dies allerdings nicht signifikant war ( $F(1, 77114) = 1,555, p = 0,224$ ). Neben den Unterschieden zwischen den verschiedenen Trainingsgruppen konnte man auch innerhalb einer Gruppe deutliche individuelle Schwankungen in der benötigten Anzahl Trainingsdurchgänge erkennen (siehe Abb. 42 im Anhang). Im Rahmen verschiedener von mir betreuten Bachelor- und Masterarbeiten wurden die Andressur und Training von insgesamt 17 Fischen (Fisch Nr. 1, 4, 5, 7, 8, 9, 11,12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 24, 29) von verschiedenen Studentinnen durchgeführt (Antreou, 2020; Brands, 2018; Brockmann, 2017; Claßen, 2018; Jarysz, 2022).



**Abbildung 23: Der Einfluss der Trainingsbedingung auf die Schnelligkeit des Lernens** Dargestellt sind die benötigten Trainingsdurchgänge aller Trainingstage bis zum Erreichen des Lernkriteriums für die verschiedenen Trainingsbedingungen. Die Ergebnisse der Gruppe 1 mit einer kurzen Trainingsdistanz von 1 cm sind in **grün** dargestellt und die der Gruppe 2 mit der langen Trainingsdistanz von 3 cm in **lila**. Außerdem sind die verschiedenen Objektbedingungen (Bedingung A: Detektion eines Würfels; Bedingung B: Unterscheidung von Würfel und Quader; Bedingung C: Unterscheidung von Kugel und Kreuz.), sowie für die zwei Trainingsdistanzen gemittelte Werte aller Objektbedingungen dargestellt. Die Fehlerbalken zeigen die Standardabweichung.

**2.2.3.2 Transfertests** Um den Einfluss von vorherigen Erfahrungen bzw. Trainingsbedingungen auf die multisensorische Integration zu untersuchen, wurde die

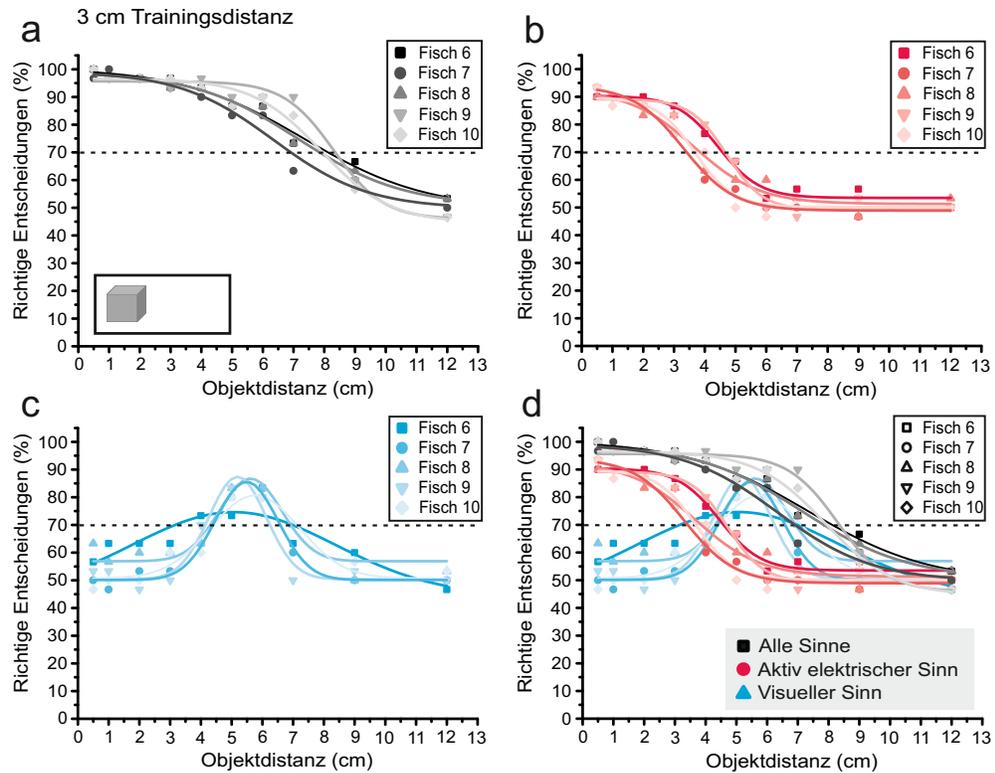
eine Hälfte der Fische auf eine nahe Distanz von 1 cm trainiert (Gruppe 1) und die andere auf eine weite Distanz von 3 cm (Gruppe 2). Zunächst wurden jeweils die



**Abbildung 24: Individuelle Ergebnisse der Transfertests von Gruppe 1 nach Erlernen der Objektbedingung A bei einer Trainingsdistanz von 1 cm** Es sind die richtigen Entscheidungen in Prozent (Mittelwert aus 30 Wiederholungen) gegen die Objektdistanz in cm aufgetragen, welche mit sigmoidalen oder linearen Kurvenanpassungen verbunden sind. Tests, bei denen die Fische alle Sinne zur Verfügung hatten sind in schwarz (a), nur der aktiv elektrische Sinn in rot (b) und nur der visuelle Sinn in blau (c) markiert. (d) Zusammenfassende Kurven mit den verschiedenen Modalitäten aus (a), (b) und (c). Die Individuen sind durch unterschiedliche Symbole und Farbkontraste kenntlich gemacht. Die gestrichelte Linie bei 70 % markiert die Unterscheidungsschwelle. Für alle Werte ab 70 % kann angenommen werden, dass die Fische in der Lage sind das Objekt erfolgreich zu detektieren, da ein signifikanter Unterschied zum Zufallsniveau besteht.

5 Individuen einer Trainingsbedingung (Trainingsdistanz und Objektbedingung; siehe Tabelle 1) anhand ihrer Verhaltensergebnisse in den Transfertests miteinander verglichen. Exemplarisch für alle Objektbedingungen sind die individuellen Ergebnisse der Objektbedingung A einmal für die kurze Trainingsdistanz von

1 cm (Gruppe 1) in Abb. 24) und für die lange Distanz von 3 cm (Gruppe 2) in Abb. 25 dargestellt. Weder für die Gruppe 1A konnte eine zweifaktorielle ANOVA signifikante Unterschiede zwischen den 5 Individuen in den Ergebnissen der Transfertests mit den verschiedenen Modalitäten feststellen ( $(F(8,22) = 0,112, p = 0,999)$ ), noch für die Gruppe 2A ( $F(8,29) = 0,116, p = 0,999$ ).



**Abbildung 25: Individuelle Ergebnisse der Transfertests von Gruppe 2 nach Erlernen der Objektbedingung A bei einer Trainingsdistanz von 3 cm** Es sind die richtigen Entscheidungen in Prozent (Mittelwert aus 30 Wiederholungen) gegen die Objektdistanz in cm aufgetragen, welche mit sigmoidalen, Gausschen oder linearen Kurvenanpassungen verbunden sind. Tests, bei denen die Fische alle Sinne zur Verfügung hatten sind in schwarz (a), nur der aktiv elektrische Sinn in rot (b) und nur der visuelle Sinn in blau (c) markiert. (d) Zusammengefasste Kurven mit den verschiedenen Modalitäten aus (a), (b) und (c). Die Individuen sind durch unterschiedliche Symbole und Farbkontraste kenntlich gemacht. Die gestrichelte Linie bei 70% markiert die Unterscheidungsschwelle. Für alle Werte ab 70% kann angenommen werden, dass die Fische in der Lage sind das Objekt erfolgreich zu detektieren, da ein signifikanter Unterschied zum Zufallsniveau besteht.

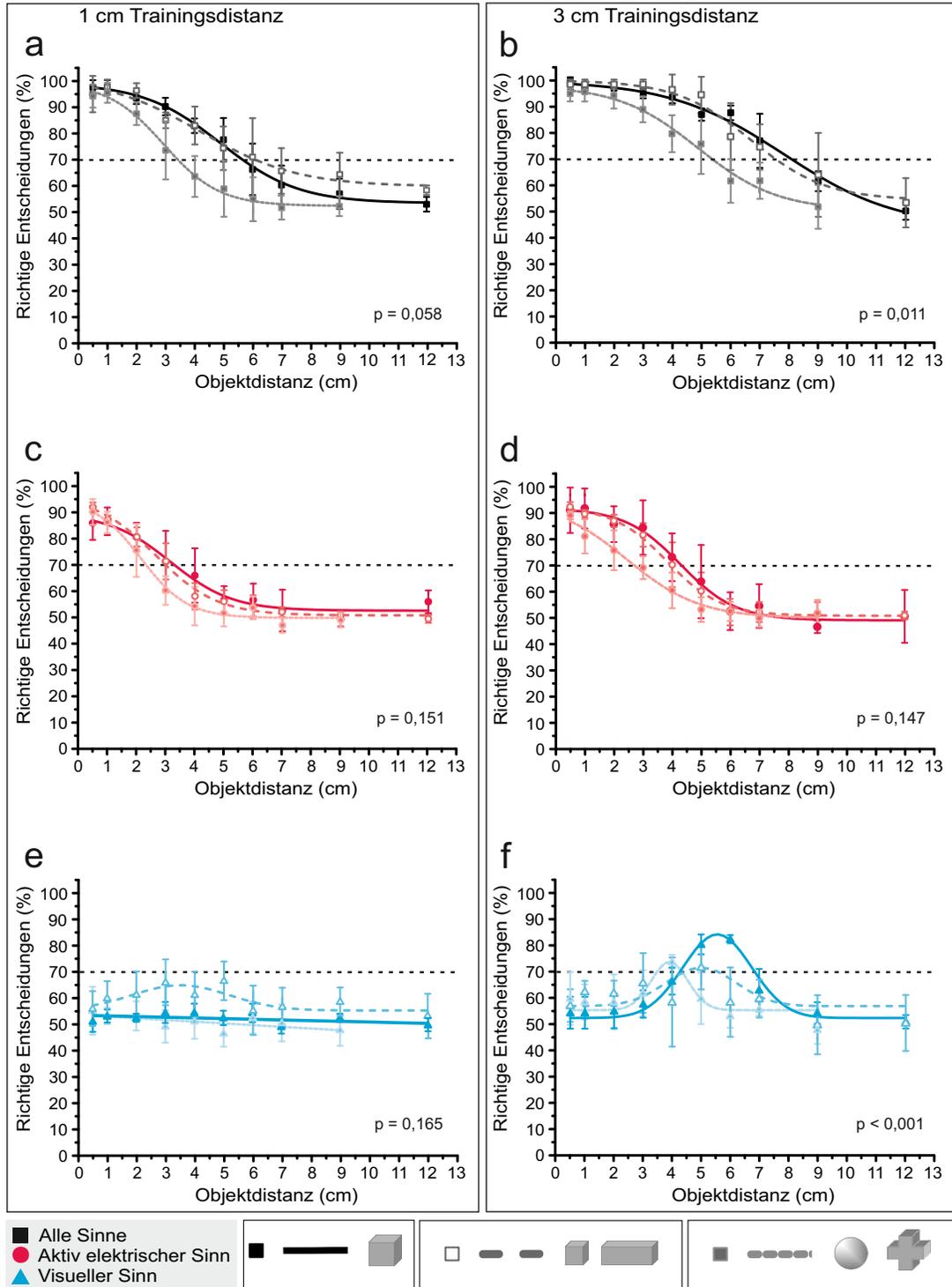
Betrachtet man die Detektionsleistung mit allen Sinnen (schwarze Kurven, Abb. 24a

und 25a), nur dem aktiv elektrischen (rote Kurven, Abb. 24b und 25b) oder nur dem visuellen Sinn (blaue Kurven, Abb. 24c und 25c) zeigten alle fünf Individuen der jeweiligen Trainingsdistanz vergleichbare Tendenzen auf den unterschiedlichen Objektdistanzen während der Transfertests. Vergleichbare Ergebnisse konnten auch für die Objektbedingung B und C während den Diskriminierungsaufgaben gezeigt werden und sind im Anhang zu finden (Abb. 5.3 und 5.3). Aufgrund übereinstimmender Ergebnisse der fünf Individuen jeder Trainingsbedingung wurden die Daten zusammengefasst und die Mittelwerte aller 5 Individuen mit der Standardabweichung für die weiteren Analysen und Abbildungen verwendet.

Zusätzlich zu den Transfertests wurden auch Kontrollversuche durchgeführt um eine mögliche Detektion der rotgefärbten Agaroseobjekte durch das Seitenliniensystem oder der aktiven Elektroortung auszuschließen. Dafür wurden die Agaroseobjekte in kompletter Dunkelheit präsentiert. Keiner der Fische war in der Lage die Objekte richtig zu unterscheiden, da die Leistung bei allen Fischen zwischen 47 und 56 % lag und sich somit nicht vom Zufallsniveau unterschied. Es kann also angenommen werden, dass die roten Agaroseobjekte von *G. petersii* nur visuell wahrgenommen werden können.

### **Einfluss der Objektbedingung**

Die Ergebnisse der Transfertests zeigten, dass das Schwierigkeitslevel der Aufgaben einen Einfluss auf die multisensorische Integration hatte. Zunächst ist erkennbar, dass unabhängig von den zu nutzenden Modalitäten kein Unterschied in den Schwellenwerten (Tabelle 2) und der generellen Leistung in den Transfertests zwischen Objektbedingung A und B gefunden werden konnte. Die Kurven von Bedingung A (Abb. 26; durchgezogene Linie) und Bedingung B (weit gestrichelte Linie) verlaufen insbesondere in den Transfertests mit allen Sinnen (schwarze Kurven) und nur dem elektrischen Sinn (rote Kurven) bei beiden Trainingsgruppen fast identisch. Ganz anders zu den Kurven der Bedingung A und B verhält sich der Kurvenverlauf der vermeintlich schwierigsten Aufgabe bei Bedingung C. Es fällt auf, dass die Leistung während der Tests mit allen Sinnen und nur mit der aktiven Elektroortung wesentlich schneller abfällt und bei deutlich geringeren Objektdistanzen keine Unterscheidung mehr möglich ist. So sind die Fische der Bedingung A und B mit allen Sinnen in der Lage bis etwa 6 cm (Gruppe 1) bzw.



**Abbildung 26: Einfluss der Objektbedingung auf die multisensorische Integration** Dargestellt sind die Ergebnisse der Transfertests mit den verschiedenen Modalitäten und Objektbedingungen. Dabei stellen die durchgezogene Linie die Objektbedingung A, die weit gestrichelte Linie Bedingung B und die eng gestrichelte Linie Bedingung C dar.

**Abbildung 26:** Die Graphen auf der linken Seite (**a**, **c**, **e**) zeigen die Ergebnisse der Fische von Gruppe 1, die bei einer nahen Distanz von 1 cm trainiert wurden, während die Gruppe 2 auf einer weiten Distanz von 3 cm trainiert wurden (rechte Seite; **b**, **d**, **f**). Aufgetragen sind gemittelten Werte der richtigen Entscheidungen in Prozent aller 5 Individuen der jeweiligen Trainingsbedingung (Trainingsdistanz und Objektkondition) gegen die Objektdistanz. Die Transfertests mit allen Sinnen sind in schwarz aufgetragen (**a**, **b**), die aktiv elektrischen in rot (**c**, **d**) und die visuellen in blau (**e**, **f**). Es wurden in Abhängigkeit von den Daten sigmoidale, lineare oder Gaussche Kurvenanpassungen erstellt und die Fehlerbalken zeigen die Standardabweichungen. Die gestrichelte Linie bei 70 % markiert die Unterscheidungsschwelle, da alle Werte über 70 % signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50 % sind und so eine erfolgreiche Unterscheidung der Objekte angenommen werden kann. Die gezeigten p-Werte sind die Ergebnisse zweifaktorieller Varianzanalysen.

7,5 - 8 cm (Gruppe 2) die Objekte zu erkennen oder zu unterscheiden, während die Fische bei Bedingung C dies nur bis 3,4 cm (Gruppe 1) bzw. 5,4 cm (Gruppe 2) konnten (Tabelle 2). Auch der rein elektrosensorische Schwellenwert bis zu dem eine Unterscheidung möglich war, fiel mit 2,3 cm (Gruppe 1) bzw. 2,7 cm (Gruppe 2) deutlich geringer aus als bei den Bedingungen A und B. Trotz dieser zu beobachtenden Tendenzen konnte nur für Gruppe 2 mit allen Sinnen auch ein signifikanter Unterschied zwischen den Objektbedingungen durch eine zweifaktorielle ANOVA gefunden werden ( $F(17, 93) = 2,110$ ,  $p = 0,011$ ; Abb. 26b). Dabei wurden vergleichbar zu den anderen Transfertests keine Unterschiede zwischen Bedingung A und B gefunden ( $p = 0,955$ ), wobei diese Schwellenwerte aber signifikant höher waren als bei Bedingung C ( $p < 0,001$ ). Auch wenn dieser Trend auch für die auf 1 cm trainierten Fische beobachtet werden konnte, wurde dies nicht durch eine zweifaktorielle ANOVA bestätigt ( $F(17,81) = 1,671$ ,  $p = 0,058$ ; Abb. 26a). Bei den aktiv elektrischen Transfertests konnten ebenfalls trotz der Tendenz zu geringeren Schwellenwerten bei Bedingung C keine signifikanten Unterschiede zwischen den Objektbedingungen durch eine zweifaktorielle ANOVA gefunden werden (Gruppe 1:  $F(17, 45) = 1,397$ ,  $p = 0,151$ ; Gruppe 2:  $F(17, 61) = 1,405$ ,  $p = 0,147$ ; Abb. 26c, d). Bei den visuellen Transfertests der Gruppe 1 konnten kaum Unterschiede zwischen den Objektbedingungen gefunden werden (zweifaktorielle ANOVA:  $F(17, 53) = 1,369$ ,  $p = 0,165$ ; Abb. 26e). Auch wenn ein leichter Anstieg auf 65 % bei Bedingung B gefunden werden konnte, so blieb er

trotzdem unter der Unterscheidungsschwelle von 70 % und unterschied sich somit nicht signifikant von den anderen Objektbedingungen. Bei Gruppe 2, die auf

**Tabelle 2:** Dargestellt sind die gemessenen Schwellenwerte (in cm) bis zu welcher Entfernung die Objekte der unterschiedlichen Objektbedingungen (A, B und C) noch erkannt bzw. unterschieden werden konnten. Dabei standen den zwei Gruppen (Gruppe 1: 1 cm Trainingsabstand; Gruppe 2: 3 cm Trainingsabstand) verschiedene Modalitäten zur Verfügung.

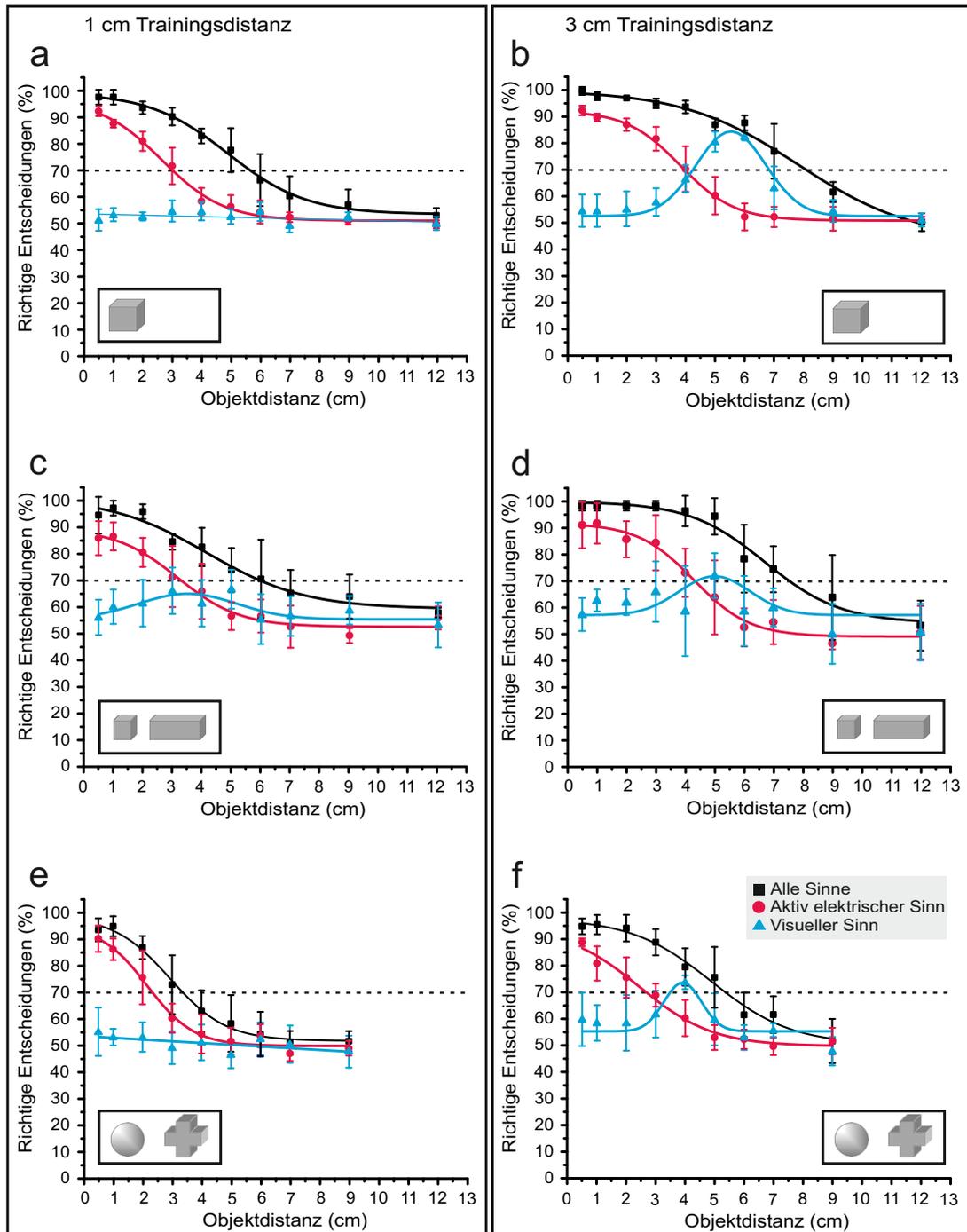
Modalität	Objektbedingung	Gruppe 1	Gruppe 2
Alle Sinne	Bedingung A	5,62	7,91
	Bedingung B	5,99	7,56
	Bedingung C	3,4	5,42
Aktiv elektrischer Sinn	Bedingung A	2,99	3,99
	Bedingung B	3,31	4,35
	Bedingung C	2,36	2,72
Visueller Sinn	Bedingung A	-	4,32 - 6,59
	Bedingung B	-	4,45 - 5,74
	Bedingung C	-	3,49 - 4,5

einer weiten Distanz von 3 cm trainiert wurden, konnten größere Unterschiede zwischen den berechneten Schwellenwerten gezeigt werden (Tabelle 2; Abb. 26f). Fische der Objektbedingung A konnten das Objekt rein visuell in einem Bereich von 4,3 - 6,6 cm erkennen und lagen somit in einer vergleichbaren Distanz wie bei Fischen der Bedingung B mit 5 - 6 cm. Hier konnte nur ein Unterschied in der Leistung anhand der richtigen Entscheidungen gefunden werden. Während die Fische, die einen Würfel detektieren mussten eine Detektionsleistung von knapp 85 % zeigten, konnten die Fische der Bedingung B nur zu etwas mehr als 70 % die Objekte rein visuell unterscheiden. Fische, welche die schwierigste Diskriminierungsaufgabe bei Bedingung C lösen mussten, konnten dies bei einer Distanz zwischen 3,5 und 4,5 cm. Diese Unterschiede in der visuellen Leistung zwischen den verschiedenen Schwierigkeitsleveln der Objektbedingungen waren signifikant (zweifaktorielle ANOVA:  $F(17,260) = 3,955$ ,  $p < 0,0001$ ), wobei die paarweisen Vergleiche mit Bonferroni Post-hoc Tests keine signifikanten Unterschiede beim genaueren Vergleich zeigen konnten ( $p > 0,376$ ).

### **Einfluss der Trainingsdistanz**

Neben dem Einfluss der Objektbedingung hatte auch die Trainingsdistanz einen Einfluss auf die dynamische Gewichtung. Standen den Fischen während der Transfertests nur der aktive elektrische Sinn zur Verfügung, zeigten alle Fische gute Diskriminierungsleistungen von um die 90 % bei nahen Entfernungen unabhängig von der Trainingsdistanz (Abb. 27; rote Kurven). Mit steigender Objektdistanz zeigten die Fische schnell ein Einbrechen der Verhaltensleistung bis unter die Unterscheidungsschwelle ab Distanzen von 2 - 4 cm (genauen Schwellenwerte sind in Tabelle 2 angegeben). Betrachtet man bei den elektrischen Transfertests die Ergebnisse der Gruppe 1 (1 cm Trainingsabstand) und Gruppe 2 (3 cm Trainingsabstand) ist eine Tendenz von weiteren Schwellenwerten bei den auf 3 cm trainierten Fischen erkennbar. Die Fische der Gruppe 2 konnten etwa 0,4 cm weiter bei Objektbedingung C und 1 cm bei Bedingung A und B die Objekte noch voneinander unterscheiden. Eine einfaktorielle ANOVA konnte aber nur für Objektbedingung A (Abb. 27a, b) eine signifikante bessere Detektionsleistung für Gruppe 2 gegenüber Gruppe 1 feststellen ( $F(9,53) = 2,997$ ,  $p = 0,004$ ), während sowohl für die Diskriminierung des Würfels von dem Quader (Bedingung B:  $F(9, 86) = 1,328$ ,  $p = 0,236$ ; Abb. 27c, d), sowie der Kugel von dem Kreuz (Bedingung C:  $F(8,44) = 1,489$ ,  $p = 0,176$ ; Abb. 27e, f) keine signifikanten Unterschiede in der Leistung mit dem aktiven elektrischen Sinn zwischen den Trainingsgruppen festgestellt werden konnten.

Während der Transfertest mit den elektrisch unsichtbaren Agaroseobjekten, zeigten die auf 1 cm trainierten Fische der Gruppe 1 nahezu keine Fähigkeit die Objekte rein visuell zu detektieren oder zu diskriminieren (Abb. 27a, c, e; blaue Kurven). Allein bei der Objektbedingung B, zeigten die Fische eine Tendenz von fast 65 % richtige Entscheidungen den Würfel und Quader voneinander unterscheiden zu können (Abb. 27c). Allerdings lag dieser Wert unter dem Schwellenwert von 70 %, der einen signifikanten Unterschied zu dem Zufallsniveau von 50 % und somit die Unterscheidungsschwelle repräsentiert. Im Gegensatz dazu, waren alle Fische der Gruppe 2 (3 cm Trainingsdistanz) in der Lage die Diskriminierungsaufgabe nur mit dem visuellen Sinn zu lösen. Mit der schrittweise abnehmenden Leistung der aktiven Elektroortung bis hin zum Zufallsniveau, übernahm der visuelle Sinn und die visuelle Leistung wurde besser bis zu einem Wert von über 70 % bei



**Abbildung 27: Einfluss der Trainingsdistanz auf die multisensorische Integration**  
 Dargestellt sind die Ergebnisse der Transfertestes für die zwei Gruppen mit den verschiedenen Trainingsdistanzen. Die Graphen auf der linken Seite (a, c, e) zeigen die Ergebnisse der Fische von Gruppe 1, die bei einer nahen Distanz von 1 cm trainiert wurden, während die Gruppe 2 auf einer weiten Distanz trainiert wurden (rechte Seite; b, d, f). Außerdem sind in jedem Kasten, die unterschiedlichen Objektbedingungen gezeigt. a, b: Bedingung A; c, d: Bedingung B; e, f: Bedingung C.

**Abbildung 27:** In den Graphen sind die gemittelten Werte der richtigen Entscheidungen in Prozent aller 5 Individuen der jeweiligen Trainingsbedingung (Trainingsdistanz und Objektbedingung) gegen die Objektdistanz aufgetragen. Außerdem sind in jedem einzelnen Diagramm die Ergebnisse der Transfertests mit allen Sinnen (schwarz), nur dem aktiv elektrischen (rot) und nur dem visuellen Sinn gezeigt (blau). Es wurden in Abhängigkeit von den Daten sigmoidale, lineare oder Gaussche Kurvenanpassungen erstellt und die Fehlerbalken zeigen die Standardabweichungen. Die gestrichelte Linie bei 70 % markiert die Unterscheidungsschwelle, da alle Werte über 70 % signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50 % sind und so eine erfolgreiche Unterscheidung der Objekte angenommen werden kann.

weiteren Entfernungen zwischen etwa 3,5 und 6 cm in Abhängigkeit von den Objektbedingungen (Abb. 27b, d, f; genaue Schwellenwerte in Tabelle 2). Es konnten signifikante Unterschiede zwischen den Trainingsgruppen 1 und 2 sowohl für die Objektbedingung A ( $F(9,284) = 13,869$ ,  $p < 0,001$ ) und C ( $F(8,130) = 2,608$ ,  $p = 0,015$ ), aber nicht für B ( $F(9,41) = 0,478$ ,  $p = 0,885$ ) gefunden werden.

Wenn den Fischen wie im Training während der Transfertests alle Sinne zur Verfügung standen, zeigten alle Individuen die besten Leistungen, sowohl die auf 1 cm als auch auf 3 cm trainierten Fische (Abb. 27; schwarze Kurven). Dabei waren nicht nur die richtigen Entscheidungen mit teilweise fast 100 % deutlich besser, sondern die Fische zeigten auch höhere Schwellenwerte von bis zu 8 cm, in denen eine Unterscheidung der Objekte noch möglich war (Tabelle 2). Vergleichbar zu den anderen unisensorischen Transfertests, zeigten auch die Tests mit allen Sinnen, dass bei allen Objektbedingungen die Fische der Gruppe 2 auf weitere Distanzen die Objekte unterscheiden konnten als die der Gruppe 1 (A:  $F(9,142) = 0,6154$ ,  $p < 0,001$ ; B: ( $F(9,149) = 2,4$ ,  $p = 0,018$ ; C: ( $F(8,123) = 2,477$ ,  $p = 0,020$ ). In Abhängigkeit von der Objektbedingung konnten die Fische der Gruppe 2 die Objekte etwa 1,5 - 2,3 cm weiter unterscheiden als die der Gruppe 1.

#### 2.2.4 Diskussion

Mit diesen Versuchen des zweiten Projekts sollte der mögliche Einfluss vorheriger Erfahrungen und/oder des Stimulustyps auf die dynamische Gewichtung multimodaler Informationen während der Integration näher untersucht werden. Dafür wurden die Tiere in Gruppen mit unterschiedlichen Trainingsbedingungen (Trainingsdistanz und Objektbedingung) eingeteilt. Erstens wurden die Fische

entweder bei einer nahen (1 cm) oder weiten Distanz (3 cm) trainiert und zweitens wurden drei verschiedenen Objektbedingungen getestet: Detektion eines großen Metallwürfels (A), Diskriminierung zwischen einem Metallwürfel und Metallquader (B) und Diskriminierung zwischen volumengleicher Kugel und Kreuz (C), die sich nur anhand der Form unterscheiden ließen. Diese verschiedenen Objektbedingungen sollten unterschiedliche Schwierigkeitslevel symbolisieren, nämlich die Detektion eines großen Objekts als vermeintlich leichteste Aufgabe, die Unterscheidung zweier Objekte mit großen Volumenunterschieden als mittleres Level und die Unterscheidung zweier volumengleicher Objekte nur anhand der Form als schwierigste Aufgabe.

#### 2.2.4.1 Training

Vor den Transfertests wurden die Fische zunächst in einer Zweifachwahl-Dressur darauf trainiert in den entsprechenden Trainingsbedingungen zwei Objekte zu unterscheiden oder aber ein Objekt zu detektieren. Die Ergebnisse der Trainingsdurchgänge zeigen, dass alle Fische in der Lage waren die entsprechende Aufgabe zu erlernen und die zusammengenommenen Trainingsbedingungen (Trainingsdistanz und Objektbedingung) dabei keinen signifikanten Einfluss auf die Dauer bis zum Erreichen des Lernkriteriums besaßen. Nichtsdestotrotz konnte bei Betrachtung der benötigten Trainingsdurchgänge der verschiedenen Objektbedingungen unabhängig von der Trainingsdistanz festgestellt werden, dass die Fische unterschiedlich lange benötigten. Unter der Annahme eines Einflusses des Schwierigkeitslevels auf die Lerngeschwindigkeit wäre zu erwarten gewesen, dass die Gruppen mit Bedingung A am schnellsten lernen müssten, gefolgt von den Fischen mit Bedingung B und dann C. Allerdings benötigen die Tiere mit der vermeintlich leichtesten Aufgabe, nämlich der Detektion eines Würfels, die meisten Trainingsdurchgänge. Beim Erlernen der Aufgabe von Bedingung B benötigten die Fische am wenigsten Durchgänge. Dies könnte eventuell daran liegen, dass die gesamten Fische der Bedingung A von einer anderen Experimentatorin trainiert worden sind als die der Bedingung B und C. Jede\*r Experimentator\*in verfährt leicht anders bei der Dressur und möglicherweise führt eine schwächere Bestrafung zu einem langsameren Lernen. In früheren Studien wurden die Fische zunächst nur mit positiven Futterbelohnungen trainiert (Fechler et al., 2012; Fechler und von der

Emde, 2013). Die später eingeführten zusätzlichen Bestrafungen bei falschen Entscheidungen gingen mit einer wesentlichen Verkürzung der Trainingsdauer einher (Schumacher et al., 2017a). Es wird vermutet, dass *Gnathonemus petersii* schneller und besser das Vermeiden des S- Stimulus lernt als die Wahl des S+ Stimulus (Schumacher, unveröffentlichte Daten). So könnte eine schwächere Bestrafung zu längeren Trainingsdauern führen.

Außerdem konnte ein Trend einer längeren Trainingsdauer bei weiten Trainingsdistanzen beobachtet werden. Bei Bedingung A und insbesondere C benötigten die Fische von Gruppe 2 (weite Trainingsdistanz von 3 cm) mehr Durchgänge bis zum Erreichen des Lernkriteriums. Basierend auf der geringen Reichweite des aktiv elektrischen Sinns von etwa einer halben Fischlänge, kann vermutet werden, dass bei einer weiteren Trainingsentfernung die Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung bereits geringer war als bei der kurzen Trainingsdistanz. Dadurch könnte der Einfluss des visuellen Sinns auf das Training größer sein. In einer früheren Studie wurde beschrieben, dass ein rein visuelles Lernen deutlich schwerer für den Elefantenrüsselfisch ist und somit länger dauert (Schumacher et al., 2017a). Angenommen die weitere Trainingsdistanz resultiert in einer Verschiebung des sensorischen Eingangs hin zum visuellen System, da der aktiv elektrische an Verlässlichkeit verliert, könnte ein erhöhte Trainingsdauer die Folge sein.

Ebenfalls interessant zu beobachten war, dass unabhängig von den Trainingsbedingungen auch innerhalb der gleichen Trainingsgruppen große individuelle Unterschiede zwischen den Fischen zu finden waren. Diese Ergebnisse decken sich mit jahrelangen Erfahrungen unserer Arbeitsgruppe, dass basierend auf den Persönlichkeiten jedes Individuums große Unterschiede im Umgang mit dem Prozedere und entsprechenden Leistungen in den Experimenten bestehen (unveröffentlichte Daten). Dabei konnten Tendenzen beobachtet werden, dass weniger ängstliche Fische schneller die generelle Prozedur und die Aufgabe erlernten. Ebenfalls einige andere Studien in Fischen beschrieben verschiedene Zusammenhänge zwischen der Persönlichkeit eines Individuums und der Kognition. Während im Bachsaibling gezeigt wurde, dass „schüchterne“ Individuen bessere Lernfähigkeiten besitzen (White et al., 2017), lernen vergleichbar zu unseren Ergebnissen bei Guppies die „mutigen“ Tiere schneller und mit höherer Genauigkeit (Trompf und Brown, 2014). Auch in einer anderen Studie am Elefantenrüsselfisch zeigten die mutigen

Individuen eine schnellere Lernfähigkeit und auch eine bessere Leistung in einer Raumgedächtnis-Aufgabe (Kareklas et al., 2017).

#### 2.2.4.2 Transfertests

Um den Einfluss vorheriger Erfahrungen und Stimulustypen auf die multisensorische Integration zu untersuchen, wurden verschiedene Trainingsbedingungen getestet. Dabei unterschieden sich einerseits die Trainingsdistanzen und andererseits der Schwierigkeitsgrad der zu erlernenden Aufgabe. Als erstes wurde auf einen möglichen Effekt des Schwierigkeitslevels bzw. des Stimulustyps auf die dynamische Gewichtung getestet. Dafür wurden die Fische in drei verschiedene Objektbedingungen eingeteilt. Es wurde zunächst angenommen, dass Bedingung A mit der Detektion eines großen Objekts die leichteste Aufgabe darstellte. Die Diskrimination zweier volumenunterschiedlicher Objekte bei Bedingung B sollte die nächst schwierigere Aufgabe sein und die Unterscheidung zweier volumengleicher Objekte nur anhand der Form bei Bedingung C die vermeintlich schwierigste Aufgabe. Lässt man mögliche Effekte der unterschiedlichen Experimentatoren\*innen während des Trainings außen vor (siehe Abschnitt 2.2.4.1), fällt anhand der Ergebnisse der Transfertests auf, dass Bedingung A und B in etwa das gleiche Schwierigkeitslevel besaßen und Bedingung C deutlich schwerer fiel. So wurden zwischen Bedingung A und B keine Unterschiede in den gemessenen Schwellenwerten in allen getesteten Modalitäten gefunden. Die Fische der Bedingung C hingegen zeigten deutlich niedrigere Schwellenwerte in der Fähigkeit die Objekte unterscheiden zu können. Dies deckt sich teilweise mit den Vermutungen anhand vorheriger Ergebnisse von Schumacher et al. (2016b), dass eine Unterscheidung nur anhand der Form *Gnathonemus petersii* deutlich schwerer fällt als wenn Unterschiede beim Volumen bestehen. In *G. petersii* führen also die unterschiedlichen Schwierigkeitslevel der Objektbedingungen in ein „je leichter die Aufgabe ist, umso größer sind die Schwellenwerte“. Wobei hier deutlich auffällt, dass diese Korrelation vermutlich nur von der Reichweite des elektrosensorischen Systems abhängt. Bei den beiden leichten Aufgaben waren die Fische auch noch bei weiteren Entfernungen von 3 - 4 cm in der Lage die Objekte elektrisch zu orten, da eine Detektion oder große Volumenunterschiede leicht elektrisch erkennbar waren. Bei Bedingung C hingegen, war die rein elektrische Unterscheidung deutlich schwerer, da sich die elektrischen

Bilder vermutlich mehr ähnelten. Dadurch waren die Fische schon bei maximal 2,7 cm nicht mehr in der Lage die Objekte elektrisch zu unterscheiden. Auch die visuellen Schwellenwerte der Tiere der weiten Trainingsdistanz (Gruppe 2) unterschieden sich deutlich zwischen den verschiedenen Objektbedingungen. Während die Fische der Bedingung A und B Werte zwischen 4,3 und 6,6 cm zeigten, waren die Tiere der Bedingung C zwischen 3,5 und 4,5 cm in der Lage die Objekte visuell zu unterscheiden. Aufgrund der leichteren elektrosensorischen Erkennbarkeit der Objekte bei Bedingung A und B, sank die Verlässlichkeit des elektrosensorischen Systems erst auf weiteren Entfernungen ab. Dies führte zu einer Gewichtung hin zum visuellen Sinn ebenfalls erst auf einer weiteren Objektdistanz als bei Bedingung C. Basierend auf vorherigen Ergebnissen ist anzunehmen, dass die geringeren visuellen Schwellenwerte nicht auf ein mögliches Fehlen der visuellen Fähigkeit auf nähere Entfernungen Objekte zu erkennen, zurückzuführen ist. Verschiedene andere Versuche in *Gnathonemus petersii* beschreiben eine visuelle Unterscheidung verschiedener Objekte auf nahen Entfernungen wenn die Verlässlichkeit des elektrischen Sinns durch eine Erhöhung des Leitwerts manipuliert wurden (siehe Abschnitt 2.1) oder wenn den Fischen der elektrische Sinn operativ genommen wurde (Schumacher et al., 2016a). Vielmehr kann vermutet werden, dass die visuellen Schwellenwerte ausschließlich von der Reichweite des elektrosensorischen Systems für die Erkennung der verschiedenen Objekte abhängig sind.

Auch für Menschen wurde bereits beschrieben, dass multisensorische Integration aufgaben- und stimuluussensitiv sein kann, wobei sich die Ergebnisse teils stark voneinander unterscheiden. Während einerseits eine komplett aufgabenunabhängige Verarbeitung multimodaler Informationen beschrieben wurde (Love et al., 2013, 2018; Pulvermüller, 2005), ist auch eine Modulation über den Kontext möglich (Lebois et al., 2015), bis hin zu einer jüngst beschriebenen flexiblen aufgabenabhängigen Verarbeitung (Kuhnke et al., 2020; Pulvermüller, 2018). Auch während der Verarbeitung audiovisueller Information zeigen Probanden Verhaltens- und auch neuronale Unterschiede in Abhängigkeit von der Methode und dem Stimulustyp (van Eijk et al., 2008). Zusätzlich konnte auch Binder (2015) Unterschiede in der Wahrnehmung bei unterschiedlichen Schwierigkeitsleveln beobachten. Neben den menschlichen Studien, zeigten auch jüngste Studien an Fledermäusen Einflüsse verschiedener sensorischer Bedingungen auf die Wahl der Modalität

(McGowan und Kloepper, 2020). Während einer komplexen Aufgabe, wie etwa der Suche nach einem Schlafplatz in einer sensorisch überladenen Umgebung, nutzen Fledermäuse unterstützend zum dominanten akustischen auch den visuellen Sinn. Im Gegensatz dazu haben zusätzliche visuelle Reize in einer einfachen Bodenerkennung eines „Open-field“-Versuchs keinen positiven Einfluss auf das ausgebildete Verhalten.

Davon ausgehend, dass das elektrosensorische und visuelle System unterschiedliche Arbeitsbereiche besitzen, konnte angenommen werden, dass sich der sensorische Eingang während des Trainings bei den unterschiedlichen Trainingsdistanzen stark unterschied. Da der elektrische Sinn insbesondere auf nahe Distanzen verlässlich ist, führt eine nahe Trainingsdistanz möglicherweise zu einer Verstärkung der bereits nachgewiesenen Dominanz der aktiven Elektroortung (Schumacher et al., 2016b). Andersrum könnte eine längere Trainingsdistanz zu einer Verringerung der ebendiesigen Dominanz führen und eine vermehrte Integration auch visueller Informationen ermöglichen.

Diese Annahmen konnten mit unseren Ergebnissen bestätigt werden, da ein Einfluss der Trainingsdistanzen auf die dynamische Gewichtung des multisensorischen Eingangs in den späteren Transfertests unabhängig von den Objektbedingungen gezeigt werden konnte. Die Fische der weiten Trainingsdistanz zeigten eine dynamische Gewichtung zwischen dem visuellen und aktiv elektrischen System in Abhängigkeit von der Objektdistanz. Vergleichbar zu anderen Verhaltensexperimente im Elefantenrüsselfisch (Schumacher et al., 2016a), war die Unterscheidung der Objekte in unserer Studie auf nahe Distanzen von der aktiven Elektroortung dominiert. Sank die Verlässlichkeit des elektrosensorischen Systems aufgrund der geringen Reichweite auf weiterer Distanz ab, wurde der visuelle Sinn stärker gewichtet und eine unisensorische Unterscheidung wurde möglich. Die Fische, die auf 1 cm trainiert wurden, zeigten ebenfalls die Fähigkeit auf nahe Distanz die Objekte elektrisch zu unterscheiden, rein visuell auf weite Distanz hingegen nicht. Im natürlichen Lebensraum liefert das elektrosensorische System insbesondere auf nahe Entfernungen sehr verlässliche sensorische Informationen (Hopkins, 2009), was in einer ausgeprägten Dominanz gegenüber der anderen Sinne innerhalb der sensorischen Hierarchie resultiert (Schumacher et al., 2017a). Durch die nahe Trai-

ningsdistanz könnte es somit zu einem Blockieren oder Überschreiben der anderen Sinne durch die aktive Elektroortung kommen. Aufgrund dessen waren die Fische der Gruppe 1 möglicherweise nicht in der Lage visuelle Informationen während der Transfertests abzurufen, auch nicht wenn sich die Verlässlichkeit des elektrischen Sinns durch eine steigende Objektdistanz verringerte. Bei einer weiten Trainingsdistanz hingegen könnte die geringere Dominanz des aktiv elektrischen Sinns ein Überschreiben nicht nur verhindern, sondern eventuell sogar mehr visuelle Informationen über die Objekte integriert werden. Dies ermöglichte eine spätere rein visuelle Unterscheidung der Objekte während der Transfertests, sobald die Verlässlichkeit der Elektroortung nachließ.

Diese Theorie des Blockierens oder Überschreibens durch den dominanten Sinn während des Trainings kann ebenfalls durch die Ergebnisse einer früheren Studie unterstützt werden. Schumacher und Kollegen (2017a) zeigten ebenfalls nach einem bimodalen Training mit dem aktiv elektrischen und visuellen System eine fehlende Unterscheidungsleistung rein mit dem visuellen Sinn auf nahen Distanzen. Nichtsdestotrotz konnten sie in einer anderen Studie zeigen, dass interessanter Weise trotz einer nahen Trainingsdistanz von 1 cm *Gnathonemus petersii* in der Lage war die Objekte auf weite Distanz visuell zu unterscheiden Schumacher et al. (2016a). Dabei war der methodische Aufbau komplett identisch zu unserer Studie, die einzige Ausnahme bestand in der Trainingsbedingung. Während unsere Fische für das Training alle Sinne zur Verfügung standen, trainierten Schumacher et al. (2016a) die Versuchstiere rein elektrisch. Möglicherweise verhinderte die Isolierung des elektrosensorischen Systems während des Trainings ein Überschreiben anderer Sinne. Ähnliche Ergebnisse konnten auch bei Fledermäusen während der Objektunterscheidung beschrieben werden. In der Studie führte ein Training mit akustischen und visuellen Stimuli zu einem „Überschatten“ der auditiven Wahrnehmung durch die visuelle Reize und eine Unterscheidung nur mit dem auditiven Sinn war nicht möglich (Danilovich und Yovel, 2019). Wurden die Tiere hingegen rein akustisch trainiert, konnten sie die Aufgabe auch nur mit dem auditiven Sinn lösen. Hier führte ein bimodales Training ebenfalls dazu, dass der dominanteren Sinn den anderen überschrieb und eine spätere alleinige Nutzung verhinderte.

Ungeachtet des Einflusses der Trainingsdistanz auf die multisensorische Integration, konnte insgesamt in allen Versuchen die beste Leistung mit allen Sinnen fest-

gestellt werden. Dieser beobachtete Synergie-Effekt deckt sich mit nahezu allen multimodalen Verhaltensstudien, die eine verbesserte multisensorische gegenüber einer unisensorischen Antwort beschreiben. Interessanterweise zeigt sich dieser Effekt sogar bei den Fischen, die auf nahen Distanzen trainiert wurden. Auch wenn die Fische nicht in der Lage waren rein visuell die Objekte voneinander zu unterscheiden, konnte trotzdem eine signifikant bessere Leistung mit beiden Sinnen als nur mit der aktiven Elektroortung gefunden werden. Das lässt vermuten, dass auch wenn die visuellen Informationen nicht ausreichend genug waren, eine visuelle Diskriminierung zu gewährleisten, diese trotz alledem einen Einfluss auf die Integration besaßen. Dies ermöglicht die Annahme, dass die fehlende Fähigkeit der visuellen Unterscheidung nicht nur ein reines Blockieren durch den dominanten aktiven elektrischen Sinn darstellt, sondern es sich dabei auch/oder um einen Trainingseffekt handeln könnte. In Abhängigkeit von der Trainingsdistanz könnten die Fische gelernt haben, den Sinn zu nutzen, der in dieser spezifischen Aufgabe die verlässlichsten Informationen liefert. Ebenfalls dafür sprechend sind die Ergebnisse der nachgewiesenen weiteren Schwellenwerte bei den Transfertests mit allen Sinnen oder nur der Elektroortung bei den Fischen, die auf der längeren Trainingsdistanz trainiert wurden. Obwohl der elektrosensorische Einfluss bei der nahen Distanz größer hätte sein müssen als bei der Trainingsdistanz von 3 cm, waren die Tiere der weiten Trainingsdistanz trotz alledem in der Lage die Objekte mit der aktiven Elektroortung auf weiterer Entfernung zu unterscheiden. Es kann also angenommen werden, dass diese weiteren Schwellenwerte eher auf einen reinen Trainingseffekt zurückzuführen sind. Die Tiere der Gruppe 2 haben möglicherweise während der Trainings gelernt, sich auch auf weiter weg entfernte Objekte zu fokussieren, was zu einem höheren Schwellenwert für die Unterscheidung führte. Vergleichbare Effekte der Erfahrungsabhängigkeit konnten in neuronalen Studien sowohl bei Mäusen und beim Menschen (Cohen et al., 2011; Yu et al., 2009), als auch in einer Vielzahl von humanen Verhaltensexperimenten gezeigt werden. So wurden z. B. in Verhaltensversuchen verschiedene Stimuli immer wieder verändert, während andere immer gleich blieben. Die Probanden lernten sich auf den konsistenten Stimulus zu verlassen, auch wenn sich die relative Verlässlichkeit zwischen den Stimuli nicht unterschied (Triesch et al., 2002). In einem anderen Beispiel untersuchten Atkins et al. (2001) die Tiefenerkennung in menschlichen Proban-

den. Während des Trainings waren entweder der haptische oder der visuelle Reiz relevant für die jeweilige Aufgabe und in darauffolgenden Tests, verließen sich die Versuchspersonen immer auf den vorher relevanten Reiz während des Trainings. Es scheint, dass auch wenn die dynamische Gewichtung hauptsächlich von der Verlässlichkeit der spezifischen Signale abhängig ist, auch durch Training beeinflusst werden kann. Beim Menschen sind diese Kombinationsstrategien höchst flexibel, werden kontinuierlich aktualisiert und angepasst (Ernst und Bühlhoff, 2004; Triesch et al., 2002; Sheppard et al., 2013).

Neben verschiedener Prozesse der Neu-Gewichtung multisensorischer Eingänge, könnten möglicherweise auch Rekalibrierungs-Vorgänge einen Einfluss auf die sensorische Integration besitzen. Dabei sind die permanenten Rekalibrierungen nicht von der Verlässlichkeit, sondern von den multimodalen Erfahrungen abhängig (Lüttke et al., 2018; Navarra et al., 2005). So können länger anhaltende Veränderungen des sensorischen Eingangs, wie etwa durch spezielle Trainingsbedingungen, zuerst zu Rekalibrierungen und dann zu sogenanntem längerfristigem „Remapping“ führen (Ernst und Di Luca, 2011). Für *Gnathonemus petersii* konnte bereits gezeigt werden, dass ein langfristiges rein visuelles Training zu Remapping-Prozessen führen konnte, bei denen die Tiere vermehrt visuelle Informationen auch auf näheren Distanzen nutzten (Schumacher et al., 2017a). Möglicherweise führte in unseren Experimenten die längere Trainingsdistanz ebenfalls zu einem Remapping durch vermehrt visuellen Eingang während des Trainings verglichen mit den Tieren, die auf nahe Distanz trainiert wurden. Somit könnte eine erfahrungsabhängige Fähigkeit der visuellen Unterscheidung in den späteren Transfertests die Folge sein.

Zusätzlich zu dem Einfluss der Trainingsdistanz und der Objektbedingung auf die dynamische Gewichtung, konnten in den jeweiligen Trainingsgruppen auch kleine individuelle Unterschiede gefunden werden. Bereits während des Trainings konnten Unterschiede in der Schnelligkeit des Erreichens des Lernkriteriums beobachtet werden, was möglicherweise auf verschiedenen Persönlichkeiten der Individuen zurückzuführen ist. Des Weiteren könnte aufgrund unterschiedlicher Körperlängen die Reichweite der elektrischen Signale von Fisch zu Fisch variieren (Korrelation gezeigt in Abschnitt 2.1), was wiederum zu verschiedenen Schwellenwerten

führen könnte. Möglicherweise könnten auch individuelle Präferenzen und/oder verschiedene vorherige Erfahrungen vor den Versuchen zu leichten Veränderungen der sensorischen Hierarchien und somit zu individuellen Unterschieden in der Diskriminierungsleistung während der Transfertests führen (van Atteveldt et al., 2014). In Egelns konnte z. B. gezeigt werden, dass sich die Dominanzen oder präferierten Sinne im Laufe der Ontogenese ändern (Harley et al., 2011). Basierend auf möglichen Unterschieden innerhalb der individuellen Entwicklung (keine Altersbestimmung der Wildfänge möglich), könnten ebenfalls hier unterschiedliche sensorische Präferenzen vorliegen. Da jedoch keine großen individuellen Unterschiede zu finden waren, kann dieser Ansatz in den Hintergrund rücken.

Zusammenfassend zeigen unsere Ergebnisse, dass *Gnathonemus petersii* in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit zwischen der aktiven Elektroortung und dem visuellen Sinn gewichtet, wobei dieser Mechanismus stark erfahrungsabhängig ist. Man kann vermuten, dass die Fische nicht nur die eigentlich Diskriminierungs- oder Detektionsaufgabe lernen, sondern gleichzeitig auch, welcher sensorische Strom in diesem speziellen Fall verlässlicher ist und mehr Informationen liefert. Über die Jahre wurden verschiedenste Theorien oder Modelle aufgestellt um eine möglichst optimale Weise zu beschreiben multimodalen Eingang zu integrieren. Von sensorischer Hierarchie, bei der typischerweise der verlässlichste Sinn über die anderen Sinne dominiert, über das Bayssche Modell, welches eine Gewichtung sensorischer Signale in Abhängigkeit ihrer relativen Verlässlichkeit beschreibt. Vergleichbar zu unseren Ergebnissen, zeigten Battaglia et al. (2003), dass beide Theorien in Kombination auftreten können. Dabei veränderte die relative Verlässlichkeit der Signale signifikant die Bewertung, wobei diese Einschätzungen zusätzlich durch eine allgemeine Verschiebung hin zu dem spezifischen dominanten Reiz charakterisiert waren. Gleiche Effekte wurden in unseren Ergebnissen gezeigt. Generell verlässt sich *G. petersii* auf den meist informativen sensorischen Strom während der Objekterkennung. Diese dynamische Gewichtung war aber einer allgemeinen Dominanz oder Verschiebung hin zum elektrischen Sinn unterworfen, insbesondere bei nahen Distanzen. War diese Dominanz während des Trainings gegeben, wurde der visuelle Sinn vom elektrischen Sinn überschrieben oder blockiert. Dies wiederum führte dazu, dass während der Transfertests keine visuellen Informationen

abgerufen werden konnten, selbst dann nicht, wenn die Verlässlichkeit des elektrischen Sinns mit steigender Objektdistanz abnahm. Allerdings führten veränderte sensorische Erfahrungen, in dem Fall ein größerer visueller Einfluss aufgrund der weiteren Trainingsdistanz, zu einer Verschiebung hin zum visuellen Sinn und einem Remapping. Als Konsequenz verließen sich die Fische mehr auf die visuellen Stimuli und wechselten zu diesem sensorischen System, wenn der elektrische Sinn auf weite Distanz weniger verlässlich wurde. Außerdem führten Veränderungen in der Komplexität der Objektbedingungen zu unterschiedlichen Schwellenwerten mit den einzelnen Modalitäten. Je einfacher die Aufgabe war, umso größer waren die Schwellenwerte der Modalitäten. Die gemessenen Schwellenwerte waren dabei hauptsächlich abhängig von der elektrosensorischen Unterscheidungsleistung und waren dadurch ein erneuter Hinweis auf eine dynamische Gewichtung basierend auf der relativen Verlässlichkeit der verschiedenen Modalitäten.

## 3 Neuroanatomische Verbindungen

### 3.1 Projekt 3: Das Tectum opticum der Mormyriden als Schnittstelle des aktiv elektrischen und visuellen Sinns

#### 3.1.1 Abkürzungsverzeichnis

<b>A</b> anterior thalamischer Nucleus	<b>iELL</b> ipsilateraler ELL
<b>BC</b> Basalzelle	<b>cFL2</b> contralateraler lateral funikulärer Nucleus
<b>BO</b> olfaktorischer Bulbus	<b>fl</b> lateral longitudinaler Faszikel
<b>C1, C3, C4</b> Loben des Corpus cerebelli	<b>flm</b> medial longitudinaler Faszikel
<b>CCe</b> Korpus cerebelli	<b>fr</b> Fasciculus retroflexus
<b>iCCe</b> ipsilateraler CCe	<b>GL</b> cerebellare Granularschicht
<b>CPN</b> zentral prätektaler Nucleus	<b>H</b> Habenula
<b>cPF</b> contralateraler funicularer Teil des absteigenden trigeminalen Nucleus	<b>LC</b> Locus coeruleus
<b>Dcd, Dcm</b> dorsaler, medialer Teil der zentralen Zone des dorsalen Telencephalons	<b>LCe</b> Lobus caudalis cerebelli
<b>Dd</b> dorsale Zone des dorsalen Telencephalons	<b>iLCe</b> ipsilateraler LCe
<b>Dlc</b> zentraler Zeil der lateralen Zone des dorsalen Telencephalons	<b>lfb</b> laterales Vorderhirnbündel
<b>DLZ</b> dorsolaterale Zone des ELL	<b>LI</b> inferiorer Lobus
<b>Dm</b> mediale Zone des dorsalen Telencephalons	<b>MD</b> mediodorsaler Nucleus des TS
<b>DP</b> dorsal posteriorer thalamischer Nucleus	<b>ML</b> cerebellare Molekularschicht
<b>DR</b> rostr dorsaler tegmentaler Nucleus	<b>mlf</b> medial longitudinaler Faszikel
<b>cDR</b> contralateraler DR	<b>MO</b> Medulla oblongata
<b>DTel</b> dorsales Telencephalon	<b>MON</b> medialer Nucleus octavolateralis
<b>dV</b> aufsteigender trigeminaler Pfad	<b>MV</b> medioventraler Nucleus des TS
<b>EG</b> Eminentia granularis	<b>MZ</b> mediale Zone des ELL
<b>ELL</b> elektrosensorischer Seitenlinienlobus	<b>NE</b> exteriolateraler Nucleus des TS
<b>cELL</b> contralateraler ELL	<b>NI</b> Nucleus Isthmi
	<b>iNI</b> ipsilateraler NI
	<b>Nln</b> Nucleus interpeduncularis
	<b>NL</b> lateraler Nucleus des TS
	<b>cNL</b> contralateraler NL
	<b>NPC</b> Nucleus paracommissuralis

<b>iNPC</b> ipsilateraler NPC	<b>SRF</b> superior retikuläre Formation
<b>iNPC</b> ipsilateraler NPC	<b>Tel</b> Telencephalon
<b>oc</b> optisches Chiasma (Sehnervkreuzung)	<b>TeO</b> Tectum Opticum
<b>ON</b> optischer Nerv	<b>TH</b> tuberaler Hypothalamus
<b>pc</b> posteriore Kommissur	<b>TLo</b> Torus longitudinalis
<b>PD</b> dorsaler perilemniskaler Teil der Nucleus lateralis valvulae	<b>tmc</b> mesencephalo-cerebellärer Trakt
<b>PEd</b> dorsaler präemientialer Nucleus	<b>tp</b> tekto-präemientialer Trakt
<b>PGc, PGd, PGr, PGv</b> caudal, dorsal, rostral, ventral präglomerulärer Nucleus	<b>TS</b> Torus semicircularis
<b>cPGc</b> contralateraler PGc	<b>tt</b> toro-präemientialer Trakt
<b>Po</b> präoptische Region	<b>Va</b> Valvula cerebelli
<b>poC</b> postoptische Kommissur	<b>VaPe</b> Valvula-Stummel (abgetragen)
<b>PPd</b> dorsal periventricular prätektaler Nucleus	<b>VLL</b> Valvula-Blatt
<b>RF</b> Rhomboid Fossa	<b>cVaLo</b> contralateraler Vagallappen
<b>RT</b> rostral tegmentaler Nucleus (Grover und Sharma, 1981)	<b>VL, VM</b> ventrolateral, ventromedial thalamischer Nucleus
<b>cRT</b> contralateraler RT	<b>VLZ</b> ventrolaterale Zone des ELL
<b>SC</b> Rückenmark	<b>VP</b> ventroposteriorer Nucleus des TS
<b>SR</b> superiore Raphe	<b>X</b> Vagalnerv
	<b>3V</b> dritter Ventrikel
	<b>4V</b> vierter Ventrikel

### 3.1.2 Einleitung

Die afrikanischen Mormyriden gehören neben den südamerikanischen Gymnotiden zu den schwach elektrischen Fischen innerhalb der Echten Knochenfische. Angepasst an ihren dämmerungs- und nachtaktiven Lebensstil können sie mit Hilfe eines elektrischen Organs im Schwanzstiel ein elektrisches Feld um sich aufbauen, welches wiederum durch Elektrozeporen auf der Körperoberfläche wahrgenommen werden kann (Bell und Szabo, 1986; Wullimann und Grothe, 2013; von der Emde et al., 1998). Während der sogenannten aktiven Elektroortung können sich schwach elektrische Fische im drei-dimensionalen Raum orientieren oder Objekte erkennen und unterscheiden (von der Emde und Prechtel, 1999; von der Emde,

2004, 2006; von der Emde et al., 2008, 2010). Nichtsdestotrotz, anders als lange angenommen, können sie für die Objekterkennung z. B. während der Landmarken-Navigation oder einer Diskriminierungsaufgabe auch den visuellen Sinn nutzen (Landsberger et al., 2008; Pusch et al., 2013a; Schumacher et al., 2016a, 2017b). Für den Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* konnte bereits gezeigt werden, dass das elektrosensorische und visuelle System während der Interaktion mit der Umwelt eng zusammenarbeiten. Nach einem erfolgreichen Training zur Objekterkennung gewichtet *G. petersii* dynamisch zwischen diesen zwei sensorischen Systemen in Abhängigkeit von der Verlässlichkeit (Schumacher et al., 2016a, Abschnitt 2). Sogar ein crossmodaler Transfer zwischen den Modalitäten konnte beschrieben werden, bei dem Objekte spontan mit einem der Sinne erkannt werden konnten, auch wenn die sensorischen Informationen nur mit dem anderen Sinn zuvor erlernt worden waren (Schumacher et al., 2016a). Dabei sind die genauen neuronalen Strukturen, die dieser Interaktion zu Grunde liegen, bisher in schwach elektrischen Fischen nicht bekannt.

In Säugetieren wird die crossmodale Objekterkennung mit kortikalen Strukturen wie etwa dem präfrontalen Kortex (Fuster et al., 2000), dem perirhinalen oder posterioren parietalen Kortex in Verbindung gebracht (Taylor et al., 2006; Winters und Reid, 2010). Da jedoch der spontane Austausch von modalitätsspezifischen Informationen auch unter anderem in Fischen und Insekten gezeigt wurde und diese keinen Isokortex aufweisen, müssen möglicherweise auch noch andere Bereiche daran beteiligt sein (Schumacher et al., 2016a; Solvi et al., 2020). So wird beispielsweise für Bienen angenommen, dass vergleichbar zum Kortex in Säugetieren, die sogenannten Pilzkörper der Ort der multisensorischen Repräsentation sind (Peng und Chittka, 2017). Für schwach elektrische Fische wird basierend auf verschiedenen Verhaltensstudien und der Organisation das dorsolaterale Pallium des Telecephalons als homologe Struktur zum Säugetierkortex vermutet (Trinh et al., 2016). Für *Gnathonemus petersii* wurde bereits der Eingang von Projektionen des auditiven, visuellen, elektrosensorischen und Seitenliniensystems in dieses Areal beschrieben (Prechtel et al., 1998). Auch wenn man davon ausgehen kann, dass die multisensorische Verarbeitung und insbesondere der spontane crossmodale Transfer unter einem gewissen Einfluss höherer Hirnregionen steht, wird zusätzlich ein Austausch zwischen den Modalitäten auch in unteren Hirnleveln, wie etwa dem

Mittelhirn oder Diencephalon vermutet (Sperdin et al., 2010; Stein et al., 2020). Dabei spielt insbesondere der vielfach in höheren Wirbeltieren untersuchte superiore Kollikulus im Mittelhirn und seine homologen Strukturen eine große Rolle während der multimodalen Integration, wie etwa bei Fischen dem Tectum opticum (TeO) als wahrscheinliches Homolog (Stein et al., 2020). Das TeO der Echten Knochenfische integriert multisensorischen Eingang und ist das Hauptareal der visuellen Verarbeitung.

Ebenfalls muss erwähnt werden, dass sich das Gehirn der schwach elektrischen Fische in seinem Aufbau enorm von anderen Teleostei-Arten unterscheidet. Während die Valvula cerebelli (Va) als Ort der elektrosensorischen Verarbeitung in Mormyriden stark vergrößert ist, zeichnet sich das TeO durch eine verringerte Größe aus. Neben Projektionen vom TeO in den periventricularen prätektalen Nucleus (PPN), zentralen prätektalen Nucleus (CPN) und Thalamus, wurden nur wenige tektale Endungen in der preglomerularen Region (PG) gefunden. Dafür erhält der PG Informationen von verschiedenen Arealen des elektrosensitiven Torus semicircularis (Bell, 1981; Finger et al., 1981). Während in den meisten Arten der Echten Knochenfische der PG eine Funktion als Relaisstation für aufsteigende visuelle Informationen übernimmt, wird für Mormyriden vermutet, dass der PG vermutlich mehr an der Elektrorezeption als am Sehen beteiligt ist und möglicherweise andere Funktionen übernimmt als bisher für Teleostei beschrieben wurde (Wullimann und Northcutt, 1990). Außerdem wird aufgrund der limitierenden Projektionen des TeO in den PG spekuliert, dass der visuelle Pfad, aufsteigend zum dorsalen Telencephalon einen anderen Weg nimmt, möglicherweise über den Torus semicircularis (Precht et al., 1998; Wullimann und Northcutt, 1990).

Auch wenn der Pfad der visuellen Verarbeitung bisher nicht im Fokus der Studien stand, wurde der generelle aufsteigende Pfad der elektrosensorischen Verarbeitung schon früh von einer Großzahl an Histologen wie Rudolf Nieuwenhuys und Kollegen und Neuroanatomen wie Curtis Bell, Thomas Finger, Thomas Szabo, Johannes Meek und Mario Wullimann beschrieben, beginnend beim primären elektrosensorischen Seitenlinienlobus (electrical lateral line lobe; ELL) des Rhombencephalons, über den Torus semicircularis des Mittelhirns ins Diencephalon und endend im Pallium des Telencephalons. Außerdem konnte bereits ein großer Einfluss der Valvula cerebelli auf diesen aufsteigenden Kreislauf gezeigt werden

(Finger et al., 1981; Meek et al., 1986a,b).

Basierend auf der Annahme, dass das elektrosensorische und visuelle System während der Objekterkennung crossmodal Informationen austauschen können, stellt sich die Frage, welche Struktur daran beteiligt sein könnte. Die neuronale Repräsentation der sensorischen Peripherie liegt zum einen visuell im Tectum opticum des Mittelhirns vor (Lázár et al., 1984) und elektrosensorisch im lateralen Nucleus des Torus semicircularis (NL) (Hollmann et al., 2016). Das als Grundlage macht diese beiden Strukturen zu den primären Kandidaten für eine weitere Untersuchung als Schnittstelle der zwei sensorischen Systeme, wo crossmodale Objekterkennung stattfinden könnte. Auch die Valvula cerebelli besitzt reziproke Verbindungen mit dem NL, wohingegen zum Optic Tectum nur efferente Verbindungen bestehen. Auch der dorsale präglomeruläre Nucleus (PGd) projiziert topographisch sowohl zum Tectum opticum als auch zum NL, was ihn ebenfalls zu einer interessanten Struktur und Ziel der Untersuchungen macht. Die Rolle des TeO im elektrosensorischen Kreislauf, insbesondere im Pfad der Elektroortung, wurde bisher in den Mormyriden nicht untersucht. Bell und Szabo (1986) erwähnten zwar eine topographische Projektion vom NL zum ipsilateralen TeO, allerdings ohne ins Detail zu gehen. Da vermutet werden kann, dass das Mittelhirn der Ort ist, an dem visuelle und elektrosensorische Information zusammen kommen und verarbeitet werden, wurden diese beiden Strukturen auf eine mögliche Topographie untersucht. Um detaillierte neuroanatomische Verbindungen zu beschreiben, wurden Tracer Injektionen in verschiedene tektale Quadranten und zwei in den NL durchgeführt. Es konnte gezeigt werden, dass zwischen diesen beiden Strukturen im Mittelhirn eine Topographie vorherrscht und deshalb als möglicher Ort der cross-modalen sensorischen Interaktion in Frage kommt. Des Weiteren wurde ein Model entwickelt, wie die sensorische Peripherie, wahrgenommen vom elektrosensorischen und visuellen System, möglicherweise im NL zusammenläuft .

### 3.1.3 Material und Methoden

#### 3.1.3.1 Versuchstiere

Für diesen Versuch wurden 16 Individuen der Art *Gnathonemus petersii* mit unbekanntem Alter und Geschlecht und einer Standardlänge von 7 - 12 cm von einem lokalen Händler erworben (Aquarium Glaser, Rodgau, Deutschland). Vor den Expe-

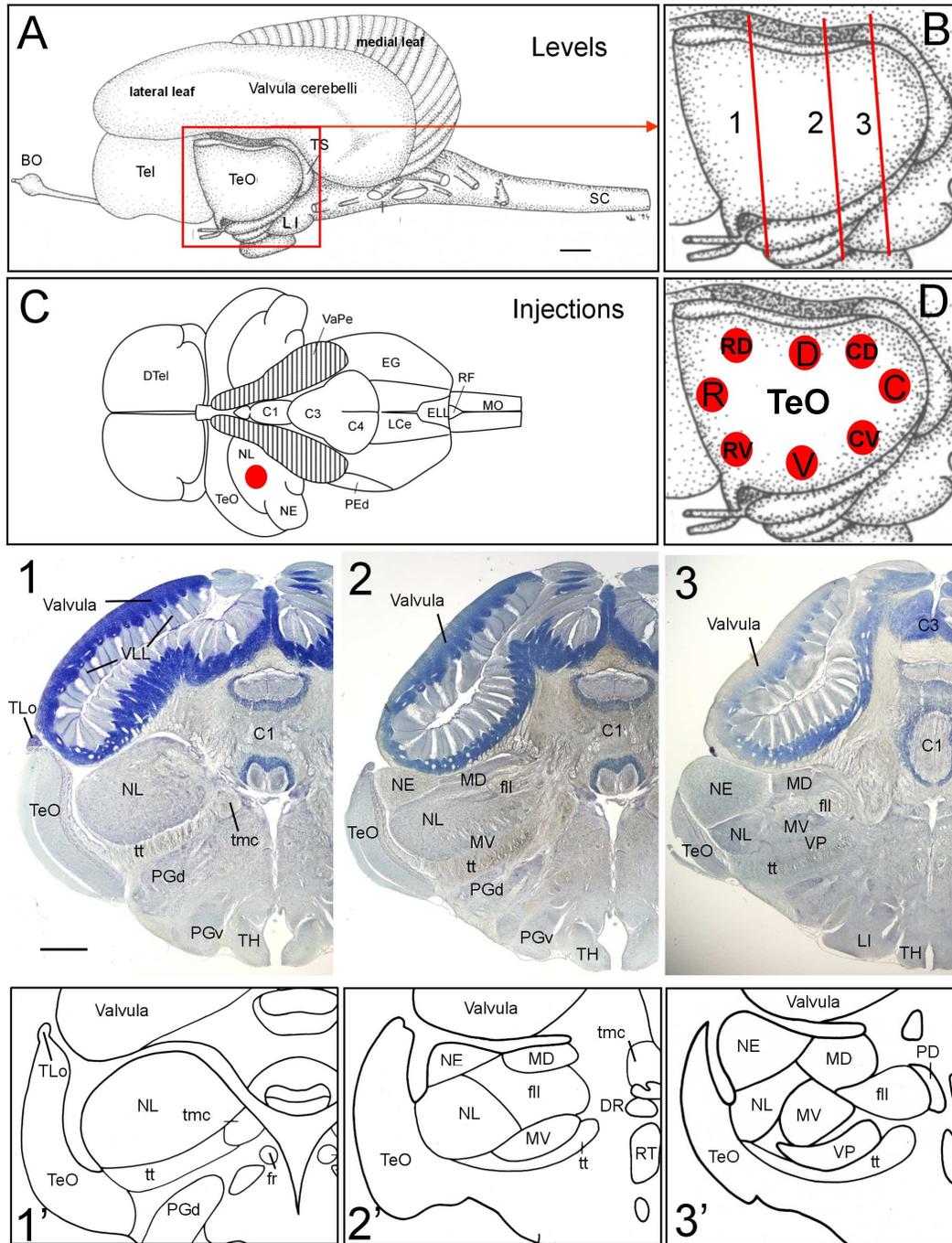
rimenten, wurden die Fische in Gruppen von 5 - 15 Individuen in Becken mit 200 l Wasservolumen gehalten. Der Tag-Nacht-Rhythmus wurde konstant auf 12:12 eingestellt, sowie die Temperatur auf  $25 \pm 1$  °C und der Leitwert auf  $100 \pm 5$   $\mu$ S/cm. Die Tiere wurden täglich unter der Woche mit aufgetauten roten Mückenlarven (Chironomiden; Stoffels International, Belfeld, Niederlande) gefüttert. Die Experimente wurden unter der Betreuung von Mario F. Wullmann an der LMU München durchgeführt und genehmigt durch das Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (LANUV, 84-02.04.2015.A444).

### **3.1.3.2 Perfusion und Fixierung**

Vor der Fixierung wurden die Fische zunächst in einer 0,2 g/l Tricain-Methansulfonat-Lösung (MS-222; Acros Organics, Geel, Belgien) betäubt und auf einer Präparierschale befestigt. Dann wurden die Tiere durch den Mund mit einer MS-222 Lösung von 0,1 g/l beatmet bis sie eingeschläfert waren. Darauf folgte die Perfusion durch das Herz zuerst mit 50 ml Ringerlösung (Wolf, 1963, Zusammensetzung siehe Anhang 5.1.2) und dann mit 50 ml 4% Paraformaldehyd (PFA; Roth, Karlsruhe, Deutschland) in Sörensen Phosphat-Puffer (pH 7,38; Zusammensetzungen siehe Anhang 5.1.3 und 5.1.4) zur Fixierung. Nachdem die Gehirne entnommen worden waren, wurden diese für 48 Stunden in einer 4 %-igen PFA-Lösung bei 4 °C fixiert.

### **3.1.3.3 DiI-Tracing Methode**

Nach der Fixierung wurden möglichst feine Kristalle des Carbocyanine Farbstoffs, 1,12'-dioctadecyl-3,3,32,32-tetramethylindo-carbocyanine Perchlorat (D282, „DiI“; DiI C18(3), invitrogen, Molecular Probes, Inc., Eugene, OR, Vereinigte Staaten) in verschiedene Areale des Tectum opticums (TeO), sowie in den lateralen Nucleus des Torus semicircularis (NL) mit einer sehr feinen Nadel injiziert. Für die Injektionen im TeO wurden ringsum 8 verschiedene Stellen gewählt: rostral (R), caudal (C), ventral (V), dorsal (D), sowie rostradorsal (RD), rostroventral (RV), caudodorsal (CD) und caudoventral (CV) (Abb. 28D). Hierfür wurden insgesamt 12 Gehirne verwendet, wobei vier Injektionsstellen aufgrund von Kontaminationen wiederholt werden mussten. Zwei weitere Gehirne wurden genutzt um Injektionen im NL zu setzen (Abb. 28C). Vor dem Injizieren in den NL wurden entweder Teile der ipsilateralen Valvula cerebelli (Va) oder vom TeO entfernt um den NL frei



**Abbildung 28: Injektionsstellen in verschiedene tektale Quadranten, sowie in den Torus semicircularis und die drei Betrachtungslevel (A)** Seitliche Sicht auf das Gehirn von *Gnathonemus petersii*. **(B)** Die Vergrößerung des Tectum opticum (TeO) zeigt die drei Betrachtungslevel (1-3) der tektal-toralen Verbindungen. **(C)** Dorsale Sicht auf das Gehirn von *G. petersii* mit der entfernten Valvula cerebelli, um den Torus semicircularis und die Injektionsstellen in den lateralen Nucleus (NL; roter Punkt) zu zeigen.

**Abbildung 28:** (D) Positionen der DiI-Injektionen in einerseits allen vier Quadranten des TeO (R: rostral; C: caudal; D: dorsal; V: ventral), sowie in einer zweiten Serie in allen um 45° gedrehten vier Quadranten (RV: rostroventral; RD: rostrodorsal; CV: caudoventral; CD: caudodorsal). (1, 2, 3) Mit Bodian-Kresyl angefärbte Schnitte des (1) anterioren Levels des Torus semicircularis mit nur dem lateralen Nucleus, (2) dem mittleren toralen Level mit zusätzlich dem medioventral toralen und exolateral toralen Nucleus und (3) dem caudalen Level mit dem zusätzlichen ventroposterioren toralen Nucleus. (1', 2', 3') Zeichnungen der toralen Nuclei aus den Bodian-Kresyl-Schnitten auf den entsprechenden Betrachtungsleveln. Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. Maßstab von 1 mm in (A) gilt auch für (C) und der Maßstab von 1 mm in (1) gilt auch für (2) und (3). (Zeymer et al., 2018).

zulegen. Nach den Injektionen wurden die Stellen mit 4 %-igen Agar-Agar (Roth, 5210) verschlossen um zu gewährleisten, dass die DiI-Kristalle an den entsprechenden Stellen verblieben. Dann wurden die Gehirne in einer Inkubationskammer in einer 4 %-igen PFA-Lösung bei 37 °C für 37 - 43 oder 69 - 72 Tage inkubiert. Nach der Inkubation wurde der Agar-Agar-Tropfen entfernt und das Gehirn in einem 4 %-igen Agar-Agar-Block eingebettet. Dieser Block wurde mit Sekundenkleber auf einer Basis befestigt und mithilfe eines Vibratoms (Leica VT1000S) in 60 - 80 µm dicke Schnitte geschnitten. Diese Schnitte wiederum wurden auf Objektträger (Diagonal, Münster; 02 1102) übertragen, welche mit Gelatine beschichtet waren um eine bessere Haftung zu gewährleisten. Abschließend wurden die Objektträger mit dem Eindeckmedium Vectashield (Vector Laboratories Inc.) eingedeckelt und im Kühlschrank bei 4 °C gelagert.

#### 3.1.3.4 Mikroskopie

Unter einem Licht/Fluoreszenz-Mikroskop (Nikon Eclipse 80i; Nikon Instruments Incorporation, Melville, New York, Vereinigte Staaten) wurde mithilfe einer Nikon DSU1 (Nikon Instruments Inc.) und der Software LUCIA-G5 Aufnahmen von den Schnitten erstellt. Das Mikroskop war ausgestattet mit Nikon Plan UW 0,06 (2x Vergrößerung), Plan Fluor 109/0,30 (10x) und Plan Fluor 209/0,50 (20x) Objektiven. Zusätzlich wurden Nahaufnahmen mit einem Leica TCS SP-5 konfokalen Laser-Scanning Mikroskop (Leica Microsystems, Wetzlar, Deutschland) erstellt. Die Fotos wurden von anterior bis caudal gehend auf drei verschiedenen Leveln des Tectum opticums und des Torus semicircularis erstellt (Abb. 28B; 1, 2, 3): (1) das anteriore Level des Torus semicircularis mit nur dem NL; (2) das middle-

re torale Level mit zusätzlich den medioventral toralen und exterolateral toralen Nuclei, sowie (3) dem caudalen Level mit zusätzlich dem ventroposterior toralen Nucleus. Alle Bilder wurden als monochrome Bilder erstellt, bei denen leicht die Helligkeit und der Kontrast entweder mit Corel PHOTO-PAINT 9.0 (Corel Corporation, Ottawa, Ontario, Kanada) oder mit ImageJ (Wayne Rasband, National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, Vereinigte Staaten) angepasst wurde. Mit Corel DRAW 9.0 (Corel Corporation) wurden die Einzelbilder zu Abbildungen zusammengefügt.

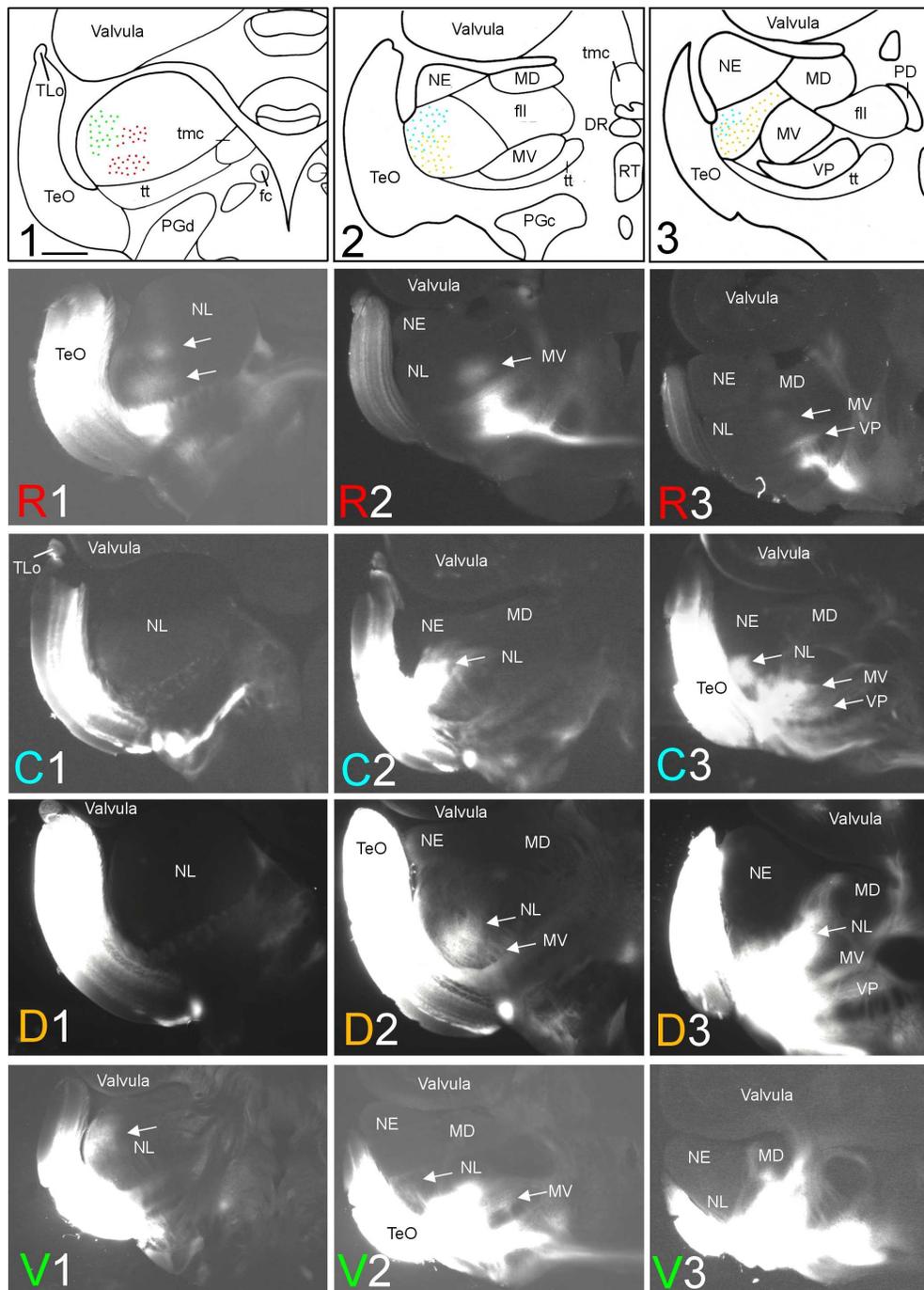
### **3.1.4 Ergebnisse**

#### **3.1.4.1 Tektale Injektionen**

Um Projektionen zum Tectum opticum (TeO) oder ausgehend von diesem zu identifizieren, wurde der Tracer DiI in alle tektalen Quadranten injiziert: rostral (R), caudal (C), dorsal (D) und ventral (V) (Abb. 28D, 29). Desweiteren wurden Injektionen in vier um 45° gedrehte tektale Quadranten gesetzt: rostroventral (RV), caudoventral (CV), rostr dorsal (RD) und caudodorsal (CD) (Abb. 28D, 30). Auf drei unterschiedlichen Leveln von rostral zu caudal (Abb. 28B; 1-3) wurden die Verbindungen zum lateralen Nucleus des Torus semicircularis (NL), den restlichen toralen Nuclei und der Valvula cerebelli (Va) untersucht, sowie zusätzliche auffällige tektale Verbindungen beschrieben. Zusätzlich muss erwähnt werden, dass nur ipsilaterale und keine contralateralen Projektionen in den toralen Nuclei gefunden wurden.

#### **Verbindungen mit dem lateralen toralen Nucleus**

Nach rostralen DiI-Injektionen wurden antero- und retrograde Projektionen nur im anteroventralen Bereich des NL gefunden (Abb. 29R1). Im Gegensatz dazu führten caudale Injektionen zu einer Markierung in den mittleren und caudolateralen Arealen des lateralen toralen Nucleus (Abb. 29C2, C3). Injektionen des Tracers in das dorsale TeO führten zu einer ventralen Markierung im mittleren und caudalen Teil des NL (Abb. 29D2, D3), aber nicht im vordersten Level (Abb. 29D1). Nach ventral tektalen Injektionen wurden Verbindungen zum anterolateralen NL gefunden, wobei diese leicht dorsaler lagen als bei den ros-

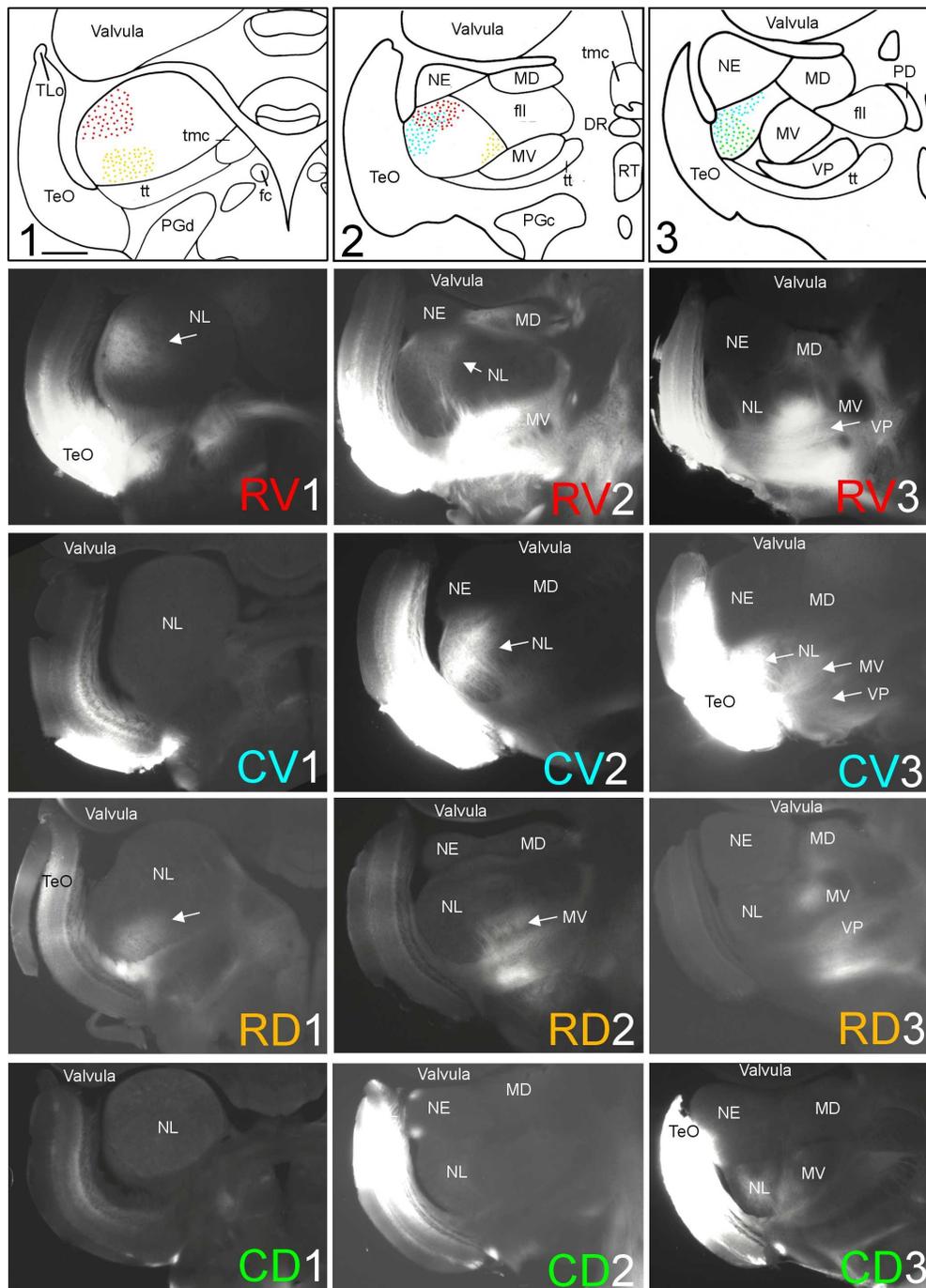


**Abbildung 29: Topographie der teкто-toralen Verbindungen der ersten Versuchsreihe (1-3)** Zeichnungen der drei Level des Torus semicircularis, welche in den vier Reihen darunter fotografisch abgebildet sind. Dabei zeigt jede Reihe die toralen Verbindungen nach einer der vier tektalen DiI-Injektionen (**R**: rostral; **C**: caudal; **D**: dorsal; **V**: ventral). Pfeilspitzen zeigen auf die markierten Felder. Alle gezeigten Verbindungen wurden ipsilateral gefunden. Offensichtliche topographische Verbindungen zwischen dem NL und TeO sind schematisch in den Zeichnungen 1-3 in den entsprechenden Farben visualisiert. Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. Der Maßstab von 0,5 mm in (1) trifft auf alle anderen Einzelbilder zu. (Zeymer et al., 2018).

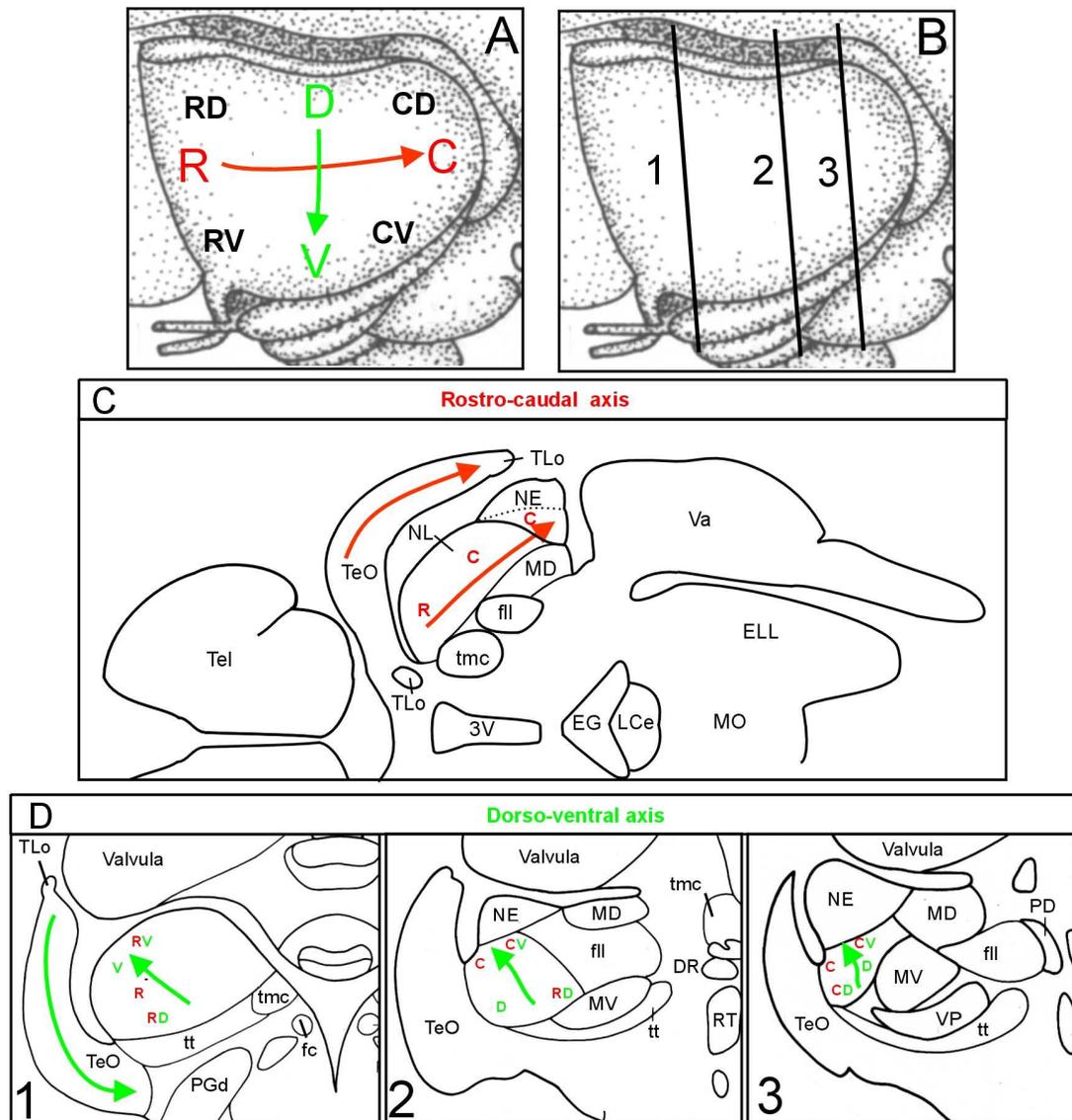
tralen Injektionen (Abb. 29V1). Zusätzlich waren einige wenige Markierungen in den intermediären Leveln des NL und keine in den caudalen Leveln zu finden (Abb. 29V2, V3). Die tektalen Injektionen in die vier unterschiedlichen Quadranten resultierten in großen nicht-überlappenden Markierungen im lateralen toralen Nucleus, welche schematisch in Abb. 29 in der oberen Reihe dargestellt sind (rostral: rot; caudal: blau; dorsal: gelb; ventral: grün).

Die zweite Serie, bei denen der Tracer in die um 45° gedrehten Quadranten des TeO injiziert wurde (Abb. 28D), konnten diese Ergebnisse größtenteils bestätigen. Nach rostroventralen Injektionen wurden Verbindungen zum dorsalen NL im rostralen und mittleren, aber nicht caudalen Level gefunden (Abb. 30RV1-RV3). Caudoventrale Injektionen hingegen führten zu einer starken Markierung des intermediären und caudalen NL (Abb. 30CV2, CV3), während der anteriore Teil des Nucleus frei von Projektionen blieb. Ventrale Markierungen im vorderen und mittleren Level des lateralen toralen Nucleus konnte nach einer rostr dorsalen Injektion gezeigt werden (Abb. 30RD1, RD2). Abschließend konnten starke Verbindungen zum ventralen NL auf caudalem Level gefunden werden, aber nicht im vorderen oder mittleren Teil des lateralen Nucleus (Abb. 30CD1-CD3). Auch hier sind alle Verbindungen zwischen TeO und NL nach den tektalen Injektionen schematisch in verschiedenen Farben in der oberen Reihe der Abb. 30 dargestellt (rostroventral: rot; caudoventral: blau; rostr dorsal: gelb; caudodorsal: grün).

Anhand dieser Tracer-Versuche kann eine klare reziproke topographische Beziehung zwischen dem Tectum opticum und dem lateralen toralen Nucleus vermutet werden. Dabei ist die tektale rostrocaudale Achse ebenfalls rostrocaudal im NL repräsentiert (Abb. 31A, C, rote Pfeile). So führen rostrale Injektionen ebenfalls zu Tracer Markierungen im rostralen lateral toralen Nucleus (Abb. 31D, rotes ‚R‘), sowie caudale Injektionen zu caudalen Markierungen des NL (Abb. 31D, rotes ‚C‘). Die tektale dorsoventrale Achse verläuft orthogonal zur rostrocaudalen Achse (Abb. 31A, grüne Pfeile) und zwar vom caudoventralen hin zum anterodorsalen Level innerhalb des NL (Abb. 31D, grüne Pfeile zwischen V und D). Dabei wird die tektale dorsoventrale Achse im NL verkehrtherum abgebildet, d. h. eine dorsale Injektion führt zu einer Markierung des ventralen Bereichs im NL und umgekehrt (Abb. 31D). Einfachheitshalber wird dabei die Bezeichnung ventral und dorsal für das Gehirn von der generellen Körperachse übernommen (Herget et al., 2014).



**Abbildung 30: Topographie der tekto-toralen Verbindungen der zweiten Versuchsreihe (1-3)** Zeichnungen der drei Level des Torus semicircularis, welche in den vier Reihen darunter fotografisch abgebildet sind. Dabei zeigt jede Reihe die toralen Verbindungen nach einer der vier um 45° gedrehten tektalen DiI-Injektionen (**RV**: rostroventral; **CV**: caudoventral; **RD**: rostradorsal; **CD**: caudodorsal). Pfeilspitzen zeigen auf die markierten Felder. Alle gezeigten Verbindungen wurden ipsilateral gefunden. Offensichtliche topographische Verbindungen zwischen dem NL und TeO sind schematisch in den Zeichnungen 1-3 in den entsprechenden Farben visualisiert. Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. Der Maßstab von 0,5 mm in (1) trifft auf alle anderen Einzelbilder zu. (Zeymer et al., 2018).



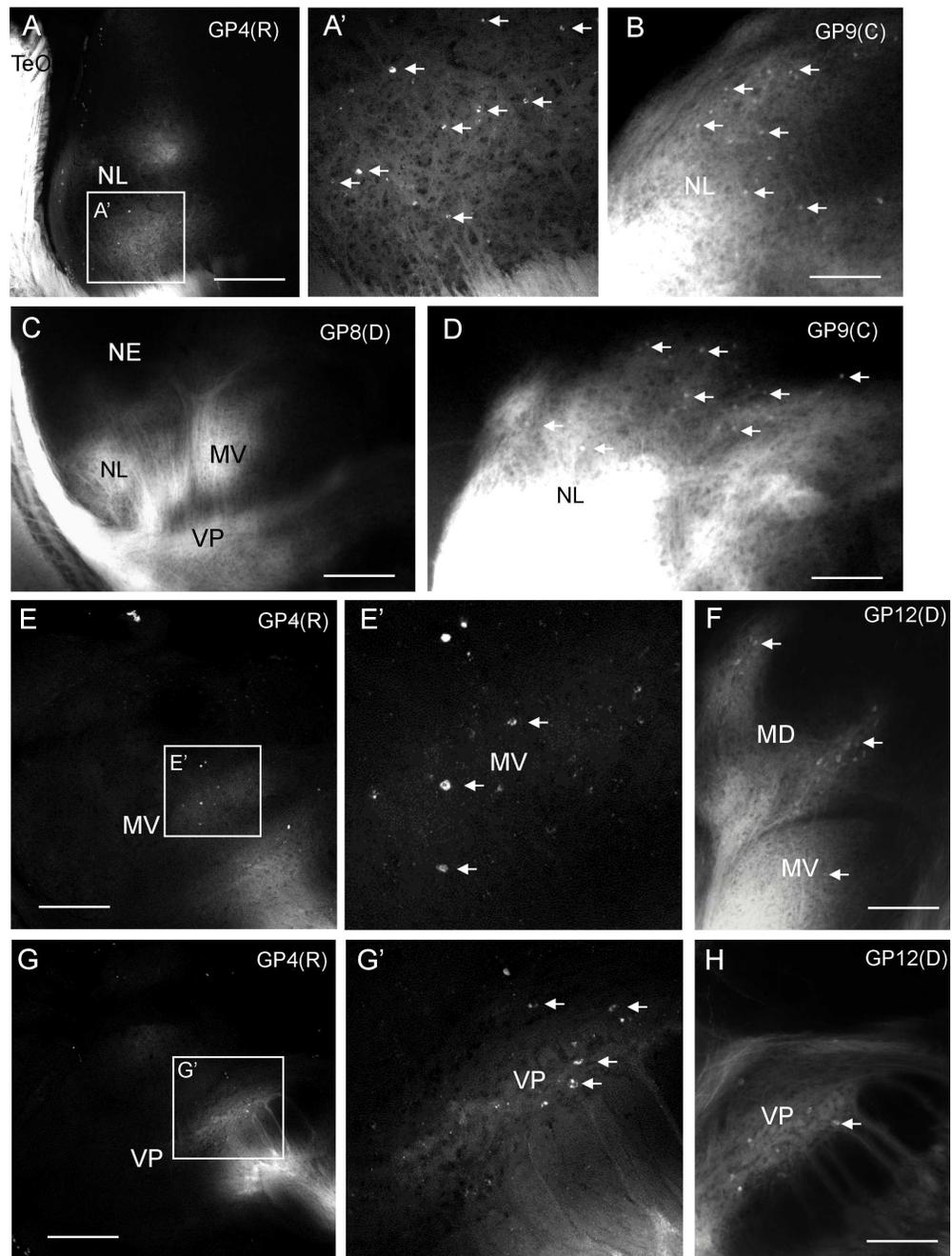
**Abbildung 31: Topographische Achsen im Tectum opticum und Torus semicircularis** Schematische Darstellung der tectalen rostrocaudalen (R-C, rot) und dorsoventralen (D-V, grün) Achse und die entsprechende topographische Repräsentation im lateralen toralen Nucleus nach zwei Versuchsreihen tectaler DiI-Injektionen (A) Die Hauptachse entspricht der ersten Versuchsreihe, während in der zweiten Serie die Injektionsstellen um 45° gedreht wurden (schwarze kleinere Buchstaben in A). (B) Die drei Betrachtungslevel (1-3) im Mittelhirn für die Untersuchung der tectal-toralen Verbindungen. (C) Horizontaler Schnitt durch das Gehirn von *G. petersii* auf Höhe des NL zeigt, dass die rostrocaudale tectale Achse auch rostrocaudal innerhalb des NL verläuft und dabei nicht invertiert ist. (D) Die untersuchten Querschnitte zeigen, dass die dorsoventrale tectale Achse (grün) innerhalb des NL von caudoventral zu anterodorsal verläuft und somit umgekehrt zu tectalen Achse verläuft. Die zweite Versuchsreihe unterstreicht die Ergebnisse der ersten, bei der das ventrale Tectum im dorsalen NL repräsentiert ist und umgekehrt, wobei die rostrocaudale Achse nicht invertiert ist. Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. (Zeymer et al., 2018)

### **Verbindungen mit den restlichen toralen Nuclei**

Zusätzlich zu den topographischen Verbindungen mit dem lateralen Nucleus des Torus semicircularis konnten nach allen tektalen Injektionen Markierungen im medioventralen (MV) und ventroposterioren toralen (VP) Nucleus gefunden werden, aber nie im extrolateralen Nucleus (NE) (Abb. 29; 30). Eindeutige Verbindungen zum mediodorsalen toralen Nucleus (MD) konnten nur nach ventralen Injektionen ins TeO gefunden werden. In allen vier mit DiI markierten toralen Nuclei (NL, MD, MV, VP) konnten sowohl antero- als auch retrograde Projektionen gezeigt werden. Trotz der starken Anfärbungen mit DiI in den toralen Nuclei konnten mit dem Epifluoreszenz-Mikroskop retrograd markierte Zellkörper an den Grenzen der gelabelten Felder identifiziert werden (Abb. 32B, D, F; Pfeile). Um diese Ergebnisse zu verifizieren, wurden teilweise zusätzlich Aufnahmen mit dem Konfokal-Mikroskop wiederholt. Dabei konnten deutlich die retrograd gefärbten Zellkörper im lateralen (Abb. 32A, A'), medioventralen (Abb. 32E, E') und ventroposterioren Nucleus (Abb. 32G, G') visualisiert werden.

### **Tektale Verbindungen mit der Valvula cerebelli**

In der Valvula cerebelli (Va) konnten nach tektalen Injektionen in einer ziemlich großen Ausbreitung (Abb. 33A, siehe Level E) retrograd markierte efferente Zellen gefunden werden. Diese Zellen in der Valvula werden Basalzellen genannt und entsprechen funktionell den eurydendroiden Zellen im Corpus cerebelli der Echten Knochenfische (Nieuwenhuys und Nicholson, 1969a). Sie können einfach identifiziert werden, da sie typischerweise an der Basis eines Valvulablattes mittig zwischen der Molekular- und Granularschicht liegen (Abb. 33F; exemplarische Zeichnung). Eine retrograd markierte tektopetal valvulare efferente Basalzelle mit ihrem ausgedehnten Dendritenbaum ist exemplarisch in Abb. 34E3 und in Abb. 33G und H dargestellt. Die tektalen Injektionen führten zu einer strikten Markierung ausschließlich der ipsilateralen Seite (im Gegensatz zu den Injektionen in den lateralen toralen Nucleus, siehe Abschnitt 3.1.4.2). Während im vordersten Teil der Va keine Anfärbungen der Basalzellen zu finden waren, wurden sowohl im medialen als auch lateralen Valvulablatt (Abb. 33B-E) Tracer Markierungen nach tektalen Injektionen gefunden. Da keinerlei anterograde Markierungen in der Granularzellenschicht zu finden waren, kann vermutet werden, dass das TeO nur



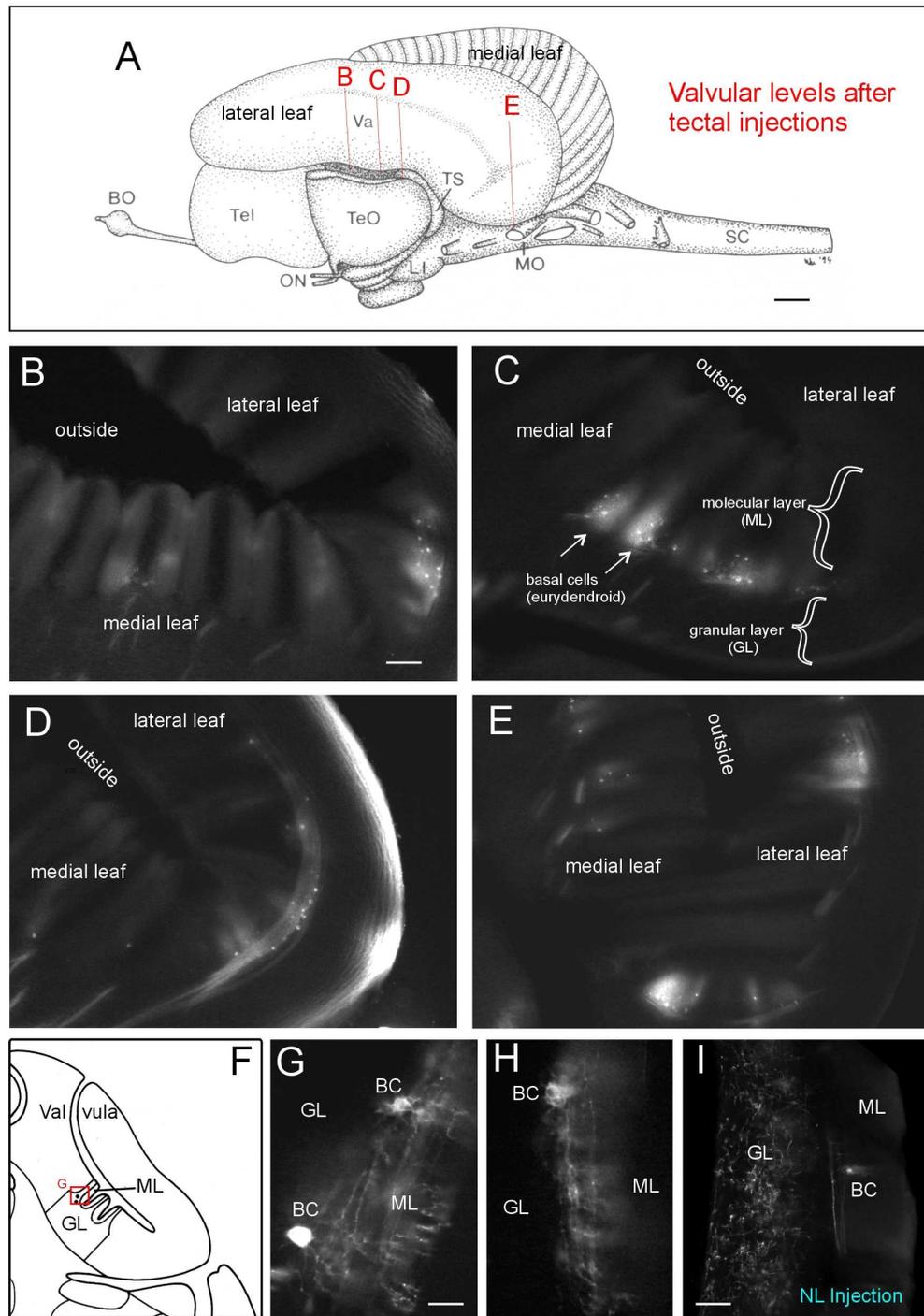
**Abbildung 32: Darstellung der ipsilateralen retrograden und anterograden Projektionen in den Torus semicircularis nach tektalen DiI-Injektionen**  
 Die weißen Pfeile weisen auf retrograd markierte Zellen in einerseits den Epifluoreszenz-Mikroaufnahmen (B, C, D, F, H) als auch in den konfokalen optischen Schnitten (A, E, G) hin. (A) Konfokale Übersicht des lateralen toralen Nucleus nach einer rostralen Injektion ins TeO und (A') eine detaillierte Vergrößerung, welche markierte Endigungen und Zellkörper zeigt. (B, D) Zwei Beispiele von Epifluoreszenz-Mikroaufnahmen, welche retrograd markierte Zellen am Rand eines markierten Feld im NL nach einer caudal tektalen Injektion zeigen.

**Abbildung 32:** (C) Epifluoreszenz-Mikroaufnahme einer Übersicht von markierten Feldern im lateralen, medioventralen und ventroposterioren toralen Nucleus nach einer dorsal tektalen Injektion. (E) Konfokale Übersicht des medioventralen Nucleus des Torus semicircularis nach einer rostralen Injektion ins Tectum und (E') eine detaillierte Vergrößerung, welche markierte Endigungen und Zellkörper zeigen. (F) Anterograde und retrograde Tracer Markierungen im mediodorsalen und medioventralen toralen Nucleus nach einer dorsal tektalen Injektion in einer Epifluoreszenz-Mikroaufnahme. (G) Konfokale Übersicht des ventroposterioren toralen Nucleus nach einer rostralen Injektion und (G') eine detaillierte Vergrößerung, welche markierte Endigungen und Zellkörper zeigen. (H) Epifluoreszenz-Mikroaufnahme zeigt antero- und retrograde Markierungen im ventroposterioren toralen Nucleus nach einer dorsalen Injektion im TeO. Maßstab von 0,5 mm in A, C, E, G und von 0,25 mm in B, D, F, H. GP4(R): Fisch Nr. 4 mit einer rostral tektalen Injektion; GP8(D): Fisch Nr. 8 mit einer dorsal tektalen Injektion; GP9(C): Fisch Nr. 9 mit einer caudal tektalen Injektion; GP12(D): Fisch Nr. 12 mit einer dorsal tektalen Injektion. Weitere Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. (Zeymer et al., 2018).

afferente Projektionen der Valvula erhält und nicht umgekehrt dahin projiziert.

### Zusätzliche tektale Verbindungen

Auch außerhalb des Torus semicircularis konnten nach DiI Injektionen ins Tectum opticum Verbindungen gefunden werden. Generell wurden stärkere Färbungen auf der ipsilateralen als auf der contralateralen Seite gefunden. Nach einer Inkubationszeit von 10 Wochen konnten retrograd markierte Neuronen im zentralen Bereich des dorsalen Telencephalons posterior von der anterioren Kommissur (Dcm, Dcd) gefunden werden (Abb. 34A-A3). Auch im Diencephalon waren retrograde und vermutlich anterograde Markierungen erkennbar. Dabei handelte es sich um den dorsalen periventricularen prätektalen (PPd) und zentralen prätektalen Nucleus (CPN), als auch den ventromedialen und ventrolateralen thalamischen Nucleus (VM, VL) sowie dem ipsilateralen Torus longitudinalis (Abb. 34B-B2; B3; B4). Zusätzlich konnten antero- und retrograde Verbindungen zum ipsilateralen dorsal posterioren thalamischen Nucleus (DP) und nur anterograde Markierungen im dorsalen präglomerularen Nucleus (PGd) gefunden werden (Abb. 34C-C2). Weiter caudal führten tektale Injektionen zu retrograden bilateralen Markierungen im dorsorostral tegmentalem Nucleus (DR) und im rostral tegmentalem Nucleus von Grover und Sharma (1981) (RT) (Abb. 34D-D2), sowie nur contralateral im caudalen präglomerularen Nucleus (PGc) (Abb. 34D3). Auch im Locus



**Abbildung 33: Projektionen von der Valvula cerebelli zum Tectum opticum (A)** Seitliche Sicht auf das Gehirn von *G. petersii*, in der die Ausbreitung der retrograden Markierungen in der Valvula nach tektalen Injektionen anhand der Level hervorgehoben ist. **(B-E)** Level von rostral zu caudal, auf deren Höhe retrograd markierte efferente Basalzellen gefunden wurden (Pfeile). Es muss angemerkt werden, dass keine Endigungen in der Granularschicht und somit keine anterograden Verbindungen gefunden wurden. **(F)** Zeichnung eines Querschnitts durch die Valvula cerebelli, welche die Position der retrograd markierten Basalzellen erklärt.

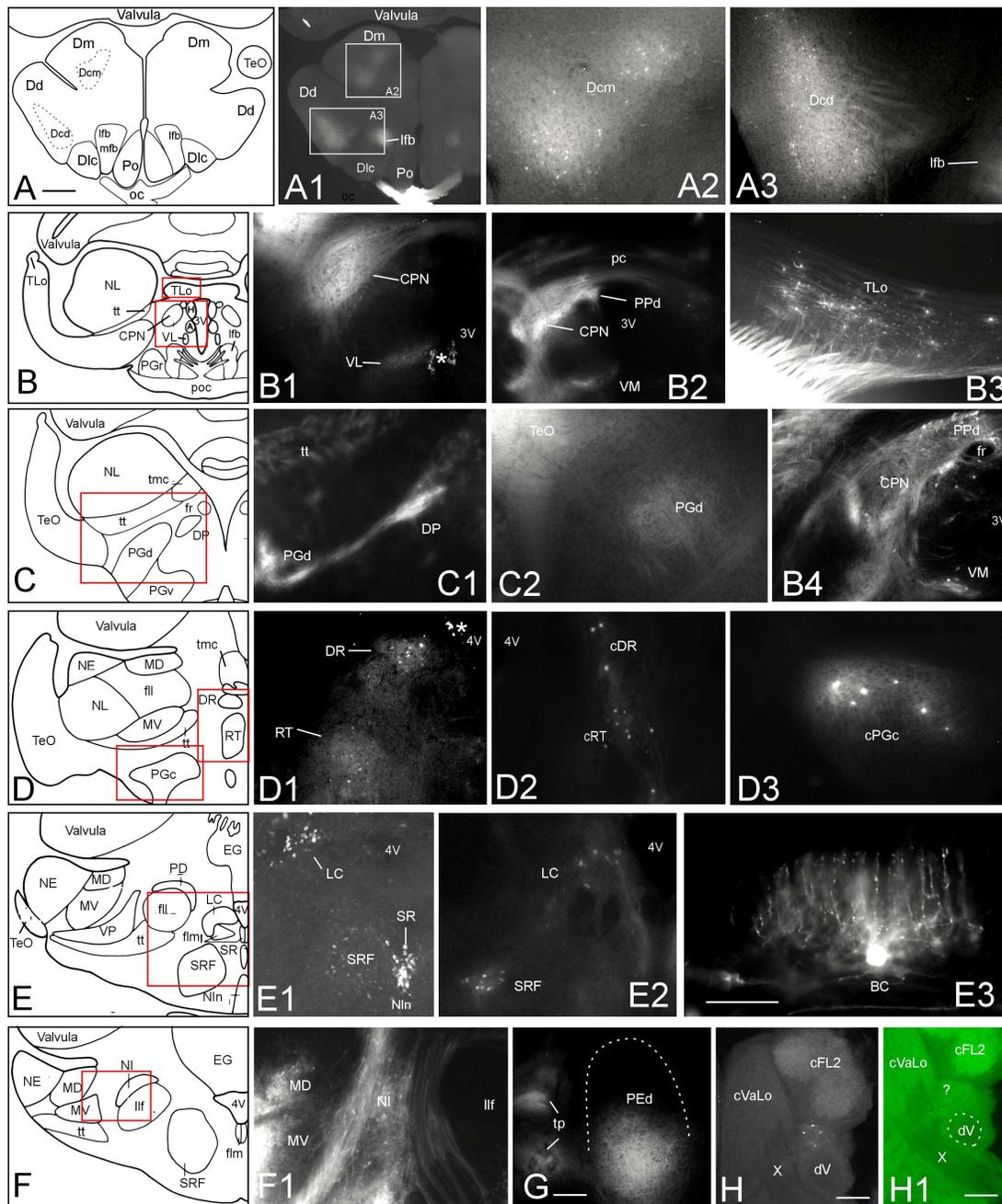
**Abbildung 33:** (G, H) Zwei Beispiele von retrograd markierten Basalzellen nach einer tektalen DiI-Injektion, die durch einen weit ausgedehnten Dendritenbaum bis in die Molekularschicht charakterisiert sind. (I) Beispiel für sowohl retro- als auch anterograde Markierungen in der Valvula nach Injektionen in den lateralen toralen Nucleus. In diesem Fall waren zusätzlich zu den Basalzellen auch Fasern in der Granularschicht gefärbt. Maßstab von 1 mm in A, von 0,2 mm in B, C und E, von 0,05 mm in G und H, sowie von 0,1 mm in I. Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. (Zeymer et al., 2018).

coeruleus (LC), superioren Raphe (SR) und in der superioren retikularen Formation (SRF) waren Zellkörper markiert (Abb. 34E-E2). Zusätzlich wurden nach den tektalen Injektionen sowohl Zellkörper als auch Fasern im ipsilateralen Nucleus isthmi (NI) gefunden (Abb. 34F, F1) und weiter caudal in Teilen des ipsilateralen dorsalen präeminenten Nucleus (PEd) (Abb. 34G). Darüber hinaus waren einige wenige retrograd gelabelte Zellen im lateralen Teil des medialen Nucleus octavolateralis (MON, nicht gezeigt). Desweiteren waren nach den tektalen Injektionen einige vereinzelte retrograd markierte Verbindungen zum contralateralen anterioren Rhombencephalon zu finden, welche möglicherweise Teil des absteigenden trigeminalen nuklearen Komplexes sind (Abb. 34H, H1). Diese Zellen waren zwischen dem lateralen funikularen Nucleus auf der dorsalen Seite, dem absteigenden trigeminalen Stamm ventral und auf dem Level des Eingangs des Vagalnervens (Level ist angegeben in Abb. 35Q, nach Lázár et al. 1992) lokalisiert (siehe Amey-Özel et al., 2015). All diese Ergebnisse neben den gefundenen Verbindungen zum caudalen präglomerularen, präeminenten und medialen Nucleus octavolateralis, sowie zum absteigenden trigeminalen nuklearen Komplexes wurden ebenfalls in einer früheren Tracer-Studie unter Benutzung von Meerrettichperoxidase („horseradishperoxidase“; HRP) gezeigt (Wullimann und Northcutt, 1990).

#### 3.1.4.2 Injektionen in den lateralen Nucleus des Torus semicircularis

Zusätzlich zu den tektalen Injektionen wurde der Tracer DiI auch in den lateralen toralen Nucleus injiziert. Dafür wurde entweder die Valvula cerebelli dorsal zum Torus gelegen, entnommen oder alternativ den größten Teil des linken Tectum opticums. In beiden Fällen wurde der Tracer in die Mitte des dorsalen NL appliziert

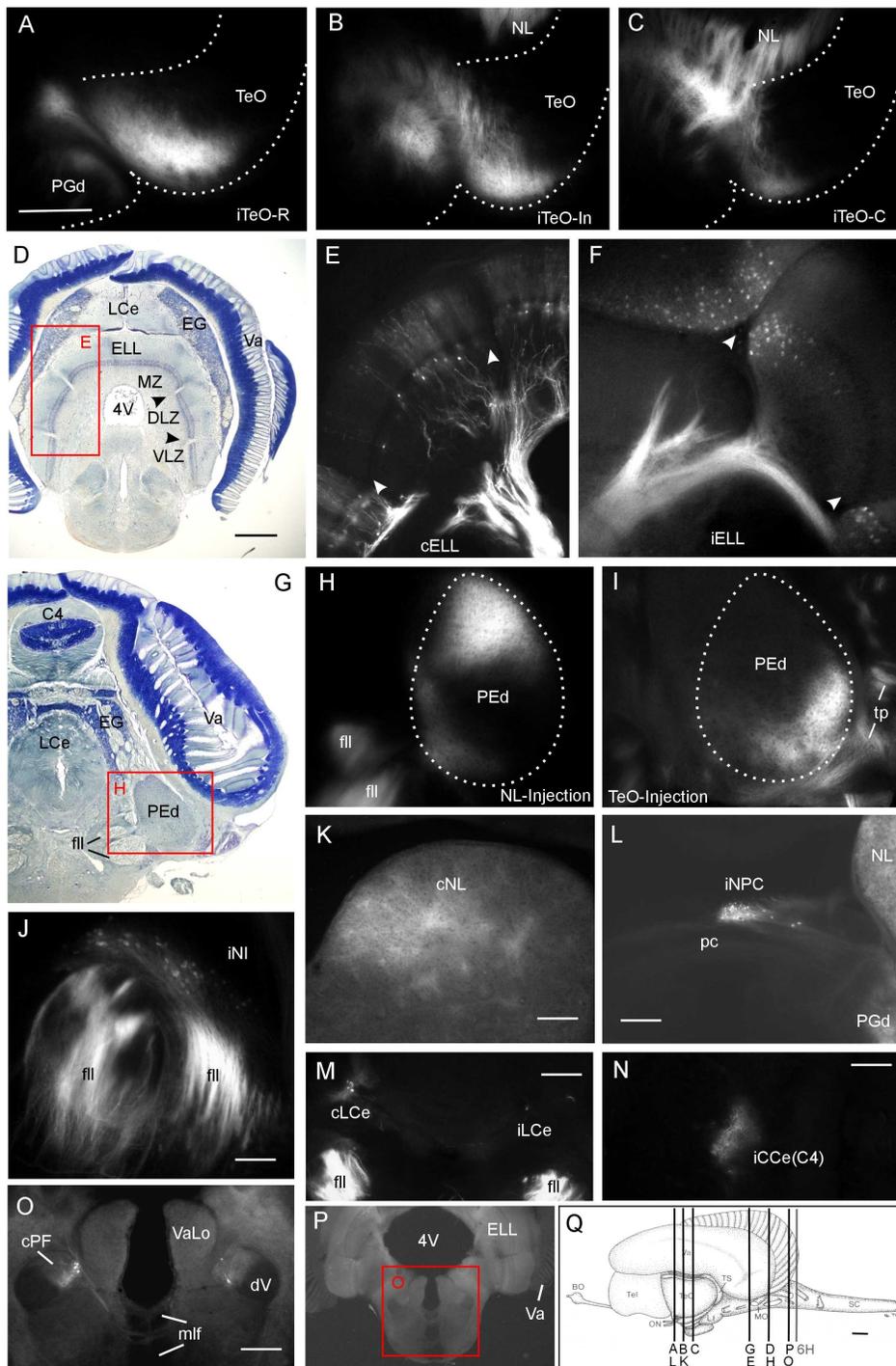
(Abb. 28C). Da der der anterodorsale Teil des NL nur nach der rostroventralen tektalen Injektion angefärbt war (Abb. 29; 30), war insbesondere die Verbindung zum TeO von Interesse nach einer Injektion genau in diesen Teil des NL. Es konnten starke ipsilaterale (und ganz schwache contralaterale) antero- und retrograd markierte Zellen ausschließlich im rostroventralsten Teil des TeO gefunden werden (Abb. 35A-C). Dabei überschritt die Markierung nicht die caudale Hälfte des TeO (Vergleich zwischen Abb. 35A-C mit 35Q). Die NL-Injektionen bestätigen somit die Ergebnisse der tektalen Injektionen, wobei es rätselhaft bleibt, dass keine contralateralen Verbindungen nach tektalen Injektionen gefunden werden konnten. Wie erwartet, waren im elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) in allen drei getrennten Zonen, der ventrolateralen (VLZ), dorsolateralen (DLZ) und medialen Zone (MZ), Markierungen nach den toralen Injektionen zu erkennen, welche jeweils für die Verarbeitung der elektrosensorischen Informationen der ampullären Organe (VLZ), der A-Zellen (MZ) und B-Zellen der Mormyromasten (DLZ) verantwortlich sind (Abb. 35D-F). Die markierten Zellen in den einzelnen Zonen des ELLs repräsentieren die ventrale Seite des Fischkörpers (dorsoventrale Körperachse ist umgedreht in DLZ und VLZ, aber bleibt bestehen im MZ, siehe Abb. 37B). Dabei war die contralaterale Seite des ELL stärker angefärbt als die ipsilaterale. Der weiter anterior liegende dorsale präeminente Nucleus (PEd) war ebenfalls ipsilateral durch den Tracer markiert (Abb. 35G, H). Aufgrund einer dorsalen Tracer Markierung im PEd nach einer dorsalen NL-Injektion und einer ebenfalls teilweisen Anfärbung des PEds nach einer tektalen caudalen Injektion (Abb. 35H, I) kann vermutet werden, dass durch dieses fleckenförmige Muster sowohl der laterale torale Nucleus als auch das Tectum opticum topographisch mit dem PEd verbunden sind. Zusätzlich konnten retrograd markierte eurydendroide Zellen in begrenzten Bereichen des caudalen cerebellaren Lobus (stärker contralateral) und des Corpus cerebelli (C4; stärker ipsilateral) gefunden werden (Abb. 35M, N). Ebenfalls retrograd markierte Zellen traten bilateral im funikularen Teil des absteigenden trigeminalen Pfads (Abb. 35O, P) nach toralen Injektion auf. Auf der Höhe des Querschnitts (siehe Abb. 35Q) ist bereits der Vagallappen vorhanden, wobei dieser eindeutig anteriorer in der vermuteten absteigenden trigeminalen Säule war, als in den markierten Zellen nach einer tektalen Injektion (siehe Level 6H in Abb. 35Q). Außerdem konnten Verbindungen zum contralateralen NL



**Abbildung 34: Zusätzliche tectale Verbindungen nach DiI-Injektionen ins Tectum opticum** Die gefundenen Verbindungen waren hauptsächlich ipsilateral, wobei lateral die linke Seite der Abbildungen bedeutete. Wurden zusätzlich einige wenige contralaterale Verbindungen gefunden, sind diese mit einem „c“ im Präfix angegeben. **(A-F)** Zeichnungen der Gehirnquerschnitte mit den durch rote oder weiße Kästchen hervorgehobene Areale, welche in den Mikroaufnahmen **(A1-F1)** dargestellt sind. **(A1, A2)** Palliale Areale caudal zur anterioren Kommissur. **(A2)** Medialer Teil der zentralen Zone des dorsalen Telencephalons. **(A3)** Dorsaler Teil der zentralen Zone des dorsalen Telencephalons. **(B1)** Zentraler prätektaler Nucleus und ventrolateraler thalamische Nucleus.

**Abbildung 34:** **(B2)** Zentraler und dorsaler periventrikular prätektaler und ventromedial thalamischer Nucleus. **(C2)** Dorsaler präglomerularer Nucleus. **(D1)** Dorsaler retikulärer und rostral tegmentaler Nucleus. **(D2)** Die gleichen Nuclei wie in D1 aber contralateral. **(D3)** Contralateraler caudaler präglomerularer Nucleus. **(E1)** Superiore Raphe, superiore retikuläre Formation und der Locus coeruleus. **(E2)** Locus coeruleus und die superiore retikuläre Formation. **(E3)** Efferente Basalzellen in der Valvula cerebelli mit einem weit ausgedehnten Dendritenbaum. **(F1)** Nucleus Isthmi und der mediodorsale und medioventrale toraler Nucleus. **(G)** Dorsaler präemintialer Nucleus. **(H)** Markierte Neuronen ventral zum cFL2 und lateral zum Vagallappen. Es ist anzumerken, dass die Höhe des Querschnitts in Abb. 35Q angegeben ist. **(H1)** Die gleiche Mikroaufnahme wie in (H) gezeigt, allerdings unter grüner Epifluoreszenz um dem Eingang des Vagalnerven hervorzuheben. Sternchen markieren Artefakte. Maßstab von 0,5 mm in (A) und (A1) und von (B) bis (F). Maßstab von 0,25 mm in (E3, G, H). Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. (Zeymer et al., 2018).

im anterodorsalen Bereich gefunden werden, welches die Position der ipsilateralen Injektionsstelle reflektiert (Abb. 35K). Eine NL-Injektion führte zusätzlich zu einer Markierung mit dem Tracer DiI von retrograden Zellen in der ipsilateralen zentralen Zone des dorsalen Telencephalons und von anterograden Zellen im ipsilateralen dorsalen präglomerularen Nucleus (nicht gezeigt). Etwas unerwartet konnten ebenfalls retrograde Zellen im ipsilateralen Nucleus Isthmi (Abb. 35J) und im von uns als diencephalischen parakommissuralen identifizierten Nucleus (NPC) (Abb. 35J, L) gefunden werden. Schlussendlich konnten auch umfangreiche Verbindungen vom NL zur Valvula cerebelli (stark ipsilateral und schwächer contralateral) gezeigt werden. Dabei erschreckten sich die Tracer Anfärbungen bis zum Telencephalon und überschritten somit das rostrocaudale Ausmaß des TeO. Ebenfalls war eine eindeutige retrograde Markierung der valvularen Basalzellen zu erkennen. Außerdem konnten zusätzlich anterograd gefärbte Fasern visualisiert werden, welche in der Granularschicht endeten (Abb. 33I). Im Gegensatz zum TeO, welches ausschließlich afferente Projektionen von der Valvula erhält, ist der NL anscheinend reziprok mit der Valvula cerebelli verbunden. Die genauen Markierungen in der Valvula nach einer toralen Injektion sind in der Literatur bereits gut beschrieben und werden hier deshalb nicht weiter ausgeführt.



**Abbildung 35: Verbindungen des lateralen toralen Nucleus nach einer toralen dorsalen DiI-Injektion.** (A-C) Retro- und anterograde Markierungen des ipsilateralen rostroventralen Tectum opticum (Pfeilspitzen zeigen auf retrograd markierte Zellen). (D) Mit Bodian-Kresyl angefarbter Querschnitt auf Höhe des elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL).

**Abbildung 35:** (E, F) Retrograd angefärbte Zellen in der medialen (MZ), dorsolaterale (DLZ) und ventrolaterale Zone (VLZ) des ELLs. Auffällig ist eine stärkere contralaterale (E) und schwächere ipsilaterale (F) Färbung im ELL. Pfeilspitzen in (D-F) zeigen auf die Grenzen zwischen den drei Zonen. (G) Bodian-Kresyl angefärbter Querschnitt auf Höhe des dorsalen präeminenten Nucleus. (H) Nach einer NL-Injektion ist nur der dorsale Teil des PED markiert. (I) Im Vergleich dazu ist nach einer caudal tektalen Tracer-Injektion der ventrale Teil des PED markiert. Dies bedeutet, dass sowohl der NL und das TeO reziprok mit dem dorsalen präeminenten Nucleus verbunden sind. (J) Retrograde Markierungen im Nucleus Isthmi. (K) Der dorsale Teil des NL ist contralateral markiert, was einem gedrehten Bild der ipsilateralen Injektionsstelle entspricht. (L) Retrograde Markierung im ipsilateralen Nucleus paracomissuralis. (M, N) Retrograde Markierungen im caudalen cerebellaren Lappen und im cerebellaren Korpus. (O) Retrograde Markierung eines Nucleus des Rhombencephalons, welcher zur trigeminalen Säule gehört (funikulare Teil des absteigenden trigeminalen Nucleus; nach Amey-Özel et al. 2015). (P) Überblick zeigt die Stelle von (O). (Q) Zeichnung zeigt die verschiedenen Level der Querschnitte in dieser Abbildung und Abbildung 34H. Maßstab von 0,5 mm in (A) gilt auch für (B, C), Maßstab von 0,5 mm in (D) gilt für (G), Maßstab von 0,25 mm in (K) bis (N) und (P) und Maßstab von 1 mm in (Q). Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. (Zeymer et al., 2018).

### 3.1.5 Diskussion

#### 3.1.5.1 Vergleiche mit anderen Studien

##### Tektale Verbindungen

Bis zu diesem Zeitpunkt sind für Mormyriden die tektalen Verbindungen in nur wenigen Studien beschrieben worden. So wurden reziproke Verbindungen des dorsalen posterioren thalamischen Nucleus und des ventroposterioren toralen Nucleus mit dem Tectum opticum (TeO) (Carlson, 2002b), sowie Projektionen vom mediodorsalen toralen Nucleus zum TeO gefunden (Kozloski und Crawford, 1998). Für die Mormyridenart *Gnathonemus petersii* sind die tektalen Verbindungen bisher nur in einer anderen Studie beschrieben worden (Wullimann und Northcutt, 1990). Die hier präsentierten Ergebnisse mit dem Tracer DiI stimmen eng mit den Markierungsmustern der früheren auf Meerrettichperoxidase („horseradishperoxidase“; HRP) basierenden Tracer-Studie überein. Auch wenn die Projektionsmuster vergleichbar zu der HRP-Studie waren, so wurde dort nicht die Topographie zwi-

schen dem Torus semicircularis, genauer dem lateralen Nucleus (NL), und dem TeO untersucht, auf welche hier der Hauptfokus gerichtet war. Trotzdem wurden auch Projektionen vom TeO zum NL in der HRP-Studie gefunden, welche vergleichbar zu unseren Ergebnissen waren. Eine ventrale tektale Injektion führte zu markierten retrograden Zellen im mediodorsalen toralen Nucleus (Wullimann und Northcutt, 1990). Auch die Ergebnisse der Markierungen in den anderen toralen oder restlichen Nuclei und der Valvula cerebelli waren gleich mit den Visualisierungen in der HRP-Studie. Allerdings wurden in dieser Studie im Gegensatz zu den HRP-Ergebnissen auch retrograde Tracer-Markierungen im ipsilateralen präeminentialen Nucleus, in wenigen Zellen des medialen Nucleus octavolateralis (MON) und contralateral in wenigen anterioren rhombencephalischen Zellen zugehörig zum trigeminalen sensorischen System und im caudalen präglomerularen Nucleus gefunden. Es muss jedoch erwähnt werden, dass in der Studie von Wullimann und Northcutt (1990) das Augenmerk posterior nicht über die Höhe des Torus semicircularis hinaus ging und somit nicht wirklich als Unterschied angesehen werden kann.

Die Muster des afferenten Eingangs ins TeO in *G. petersii* stimmt generell gut überein mit dem was für Cypriniden (Grover und Sharma, 1981; Luiten, 1981) und Percomorpha (Northcutt, 1982) bereits beschrieben wurde. In diesen Teleostei wurden Afferente vom Nucleus Isthmi, Locus coeruleus, der Raphe, retikularen Formation, Torus semicircularis, Torus longitudinalis, rostralen tegmentalen Nucleus von Grover und Sharma (1981) und auf Höhe des Vorderhirns von dem dorsal posterioren und ventralen thalamischen Nucleus, sowie periventrikularen und zentralen pretektalen Nucleus und von der zentralen Zone des dorsalen Telencephalons beschrieben. Charakteristisch für das Mormyriden TeO ist einerseits der starke Eingang der Valvula cerebelli, was bisher in keiner anderen Art der Echten Knochenfische beschrieben worden ist, und auf der anderen Seite die Reduzierung des superfizialen Prätektums und des untergeordneten optischen System zusammen mit den dazugehörigen tektalen Verbindungen (Wullimann und Northcutt, 1990). Auch die zusätzlich berichteten tektalen Eingänge des somatosensorischen Systems in den Percomorpha, wie etwa der primären sensorischen Nuclei und absteigenden trigeminalen Nuclei (Northcutt, 1982; Xue et al., 2006), sowie des lateralen funikularen Nucleus (Finger, 2000) waren in *G. petersii* weniger

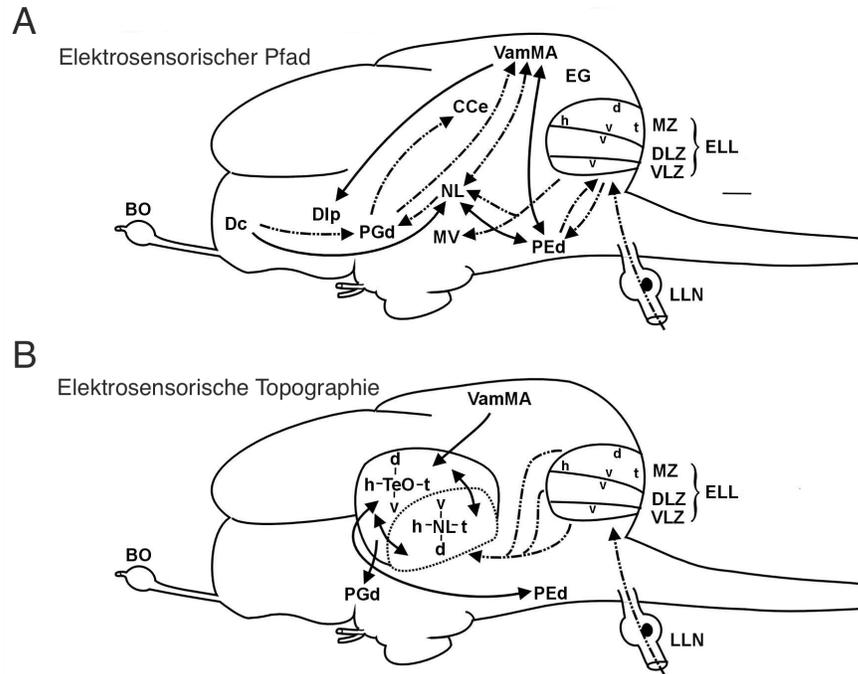
umfangreich. Außerdem war der tektale Eingang der mechanosensorischen Seitenlinie (primärer sensorischer MON), wie etwa im Getüpfelten Gabelwels (Finger und Tong, 1984) oder im Goldfisch berichtet (McCormick und Hernandez, 1996), weniger auffällig oder sogar fehlend in *Gnathonemus petersii*. Gleiche Ergebnisse wurden über den perilemniskalen Nucleus im Knochenhecht, sowie dem Nucleus profundus mesencephali im Karpfen berichtet, die ebenfalls im Elefantenrüssel-fisch keine große Bedeutung spielen (Luiten, 1981; Northcutt, 1982). Auch neuere Studien in verschiedenen Teleostei-Arten konnten zeigen, dass verschiedene Nuclei oder aber die zentrale Zone des dorsalen Telencephalons mit dem TeO in Verbindung stehen, wie etwa in der Regenbogenforelle (Folgueira et al., 2005; Kinoshita et al., 2006). Außerdem konnte ein Eingang ins Tectum der Salmoniden von der Region des Nucleus subglomerulosus (deren NRLm) beschrieben werden. Für diesen NRLm konnte später gezeigt werden, dass er wahrscheinlich ein chemosensorischer Relais-Nucleus ist und zum posterioren Tuberculum gehört (Folgueira et al., 2002, 2005). Auch im afrikanischen Buntbarsch *Tilapia* projizieren Zellen, die direkt dorsal und lateral zum hypothalamischen Corpus mamillare liegen, zum TeO (Sawai et al., 2001). Wir vermuten, dass diese tektopetalen Zellen deutlich außerhalb des Corpus mamillare liegen und wahrscheinlicher als Nucleus subglomerulosus identifiziert werden können. Diese subglomerulo-tektale Projektion ist konform mit dem generellen funktionellen Kontext einer diencephalischen Relais-Station aufsteigender sensorischer Informationen, bei dem das posteriore Tuberculum (insbesondere der präglomerulare Bereich) involviert ist (Northcutt, 2006; Vernier und Wullimann, 2009; Wullimann und Northcutt, 1990; Wullimann und Mueller, 2004). In einer kürzlich erschienene Studie zeigten Heap et al. (2018) in einer Gal4-verstärkten Zebrabräbling-Linie sehr rostral gelegene tektopetale hypothalamische Neuronen und berichteten von einem inhibitorischen Einfluss in die tiefen tektalen Schichten nach einer optogenetischen Stimulation. Diese Zellen liegen in dem präoptischen-hypothalamischen Bereich, welcher jüngst in Zebrabräblingen durch Neuropeptide und Transkriptionsfaktorexpression charakterisiert wurde (Herget et al., 2014). Tktopetale präoptische Zellen wurden vorher schon in Karpfen (Luiten, 1981), Welsen (Striedter, 1990) und in der Regenbogenforelle (Kinoshita et al., 2006), aber nicht im Goldfisch (Grover und Sharma, 1981) oder im Knochenhecht (Northcutt, 1982) beschrieben. Für den posterior an-

grenzenden tuberalen Hypothalamus wurde nur im Wels *Ictalurus punctatus* eine Projektion zum Tectum berichtet (Striedter, 1990). Allerdings wurde bisher in keiner Teleostei-Studie das Vorhandensein von tektopetalen Zellen in dem deutlich posterioren, intermedialen oder caudalen Hypothalamus gezeigt. Diese zusammengekommen Ergebnisse lassen die Vermutung zu, dass der subglomerulare sowie der präoptische und tuberale hypothalamische Eingang ins Tectum opticum keine universelle Eigenschaft der Echten Knochenfische ist. Dies wird außerdem durch den Fakt bekräftigt, dass solche tektalen Eingänge nicht im Knochenhecht *Lepisosteus osseus* zu finden sind, der aber ein Ahne der Strahlenflosser ist (Northcutt, 1982). Unabhängig von Vermutungen über die Entstehung und Verbreitung der tektalen Verbindungen innerhalb der Teleostei, konnte für *Gnathonemus petersii* gezeigt werden, dass das TeO weder Projektionen vom subglomerularen Nucleus noch von irgendeinem Bereich der präoptischen Region oder dem Hypothalamus erhält. Hinsichtlich der efferenten tektalen Projektionen in *G. petersii* bestehen ebenfalls beträchtliche Übereinstimmungen der Verbindungsmuster in anderen Teleostei, wie etwa in den Karpfen, Percomorpha und Lachsen (Kinoshita et al., 2006). So konnten z. B. unter anderem tektale Efferenten zum dorsalen und ventralen Thalamus, periventricularen und zentralen prätektalen Nucleus, Torus semicircularis, retikularen Formation und dem Nucleus Isthmi gezeigt werden. Tektopräglomerulare Projektionen wurden bereits beim Goldfisch (Northcutt, 2006) und der Forelle (Folgueira et al., 2005; Kinoshita et al., 2006) beschrieben, vergleichbar zur Situation in *Gnathonemus petersii*.

### **Verbindungen mit dem lateralen toralen Nucleus**

Bereits in frühen Jahren war der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* Studienobjekt verschiedener Neuroanatomen wie etwa Curtis Bell und Kollegen (Bell et al., 1981; Bell und Szabo, 1986; Finger et al., 1981). Vergleichbar zu den tektalen Verbindungen, replizieren unsere DiI Experimente die Ergebnisse toraler Verbindungen früherer HRP-Studien und dienen als Kontrolle der Tracer Genauigkeit. Die Zusammenfassung der NL Verbindungen von vorherigen Studien (Abb. 36A) kann genutzt werden um unsere Ergebnisse zu beschreiben. In unseren Ergebnissen konnte ein Haupteingang von allen drei (ventrolateral, dorsolateral und medial) Zonen des ELL in den contralateralen (stärker ausgeprägt)

und ipsilateralen (schwächer ausgeprägt) NL beobachtet werden. Dabei repräsen-



**Abbildung 36: Zusammenfassendes Schema des aufsteigenden elektrosensorischen Pfads in Mormyriden (A)** Dargestellt ist der elektrosensorische Pfad der Mormyromasten und ampullären Organe in *Gnathonemus petersii*. Anzumerken ist, dass jede der drei Zonen im ELL eine komplette Karte der elektrosensorischen Haut-Peripherie besitzt (ampulläre Organe sind repräsentiert in der ventrolateralen Zone; die A-Typ-Zellen der Mormyromasten in der medialen und die B-Typ-Zellen in der dorsolateralen Zone). Dabei unterscheiden sie sich in der Orientierung der dorsoventralen Achsen, wie in der Abbildung angegeben. **(B)** Dargestellt ist die Topographie zwischen dem ELL und dem TeO. Zusätzlich sind die ausschließlich afferenten tektalen Verbindungen mit der Valvula cerebelli, die efferenten tektalen Verbindungen mit dem dorsalen präglomerularen Nucleus, sowie die reziproke Verbindung mit den präeminentialen Nucleus gezeigt. Abkürzungen sind im Verzeichnis 3.1.1 aufgelistet. Verändert nach Zeymer et al. (2018).

tieren diese jeweils den Eingang der A- und B-Zellen der Mormyromasten, sowie der ampullären Organe. Der NL wiederum projiziert zum dorsalen präglomerularen Nucleus und auch reziproke Verbindungen mit dem präeminentialen Nucleus konnten nachgewiesen werden. Zusätzlich wurden mehr im Detail die anterograden Projektionen vom NL zur Granularschicht der Valvula cerebelli, sowie das Fehlen von Afferenten vom Tectum opticum (TeO) zur Valvula belegt. Im Gegen-

satz dazu, erhalten sowohl das TeO als auch der NL Eingang von den efferenten Basalzellen der Valvula. Zusätzlich konnten retrograde Markierungen im Corpus cerebelli und im caudalen cerebellaren Lobus sowie in dem funikularen Teil des absteigenden trigeminalen Nucleus (Amey-Özel et al., 2015) gefunden werden. Darüber hinaus, wurde in unserer Studie eine strikte ipsilaterale und retrograde Tracer-Markierung eines kleinen Nucleus dorsal von der posterioren Kommissur gefunden, welche von uns zaghaft als Nucleus paracommissuralis identifiziert wurde. Allerdings wurde dieser Nucleus bisher nur in einer abgeleiteten Taxa der Echten Knochenfische gezeigt, wo dieser typischerweise pallialen Eingang erhält und der Ausgang im Cerebellum endet (Wullimann und Meyer, 1993). Für *G. petersii* wurde bisher kein Beweis für diese beiden Verbindungen prätektalen Neuronenpopulation gefunden (Meek et al., 1986a,b; Wullimann und Northcutt, 1990), und somit verbleibt diese Identifizierung zweifelhaft. Überraschenderweise wurde in unseren Experiment ebenfalls der tektopetale Nucleus Isthmi (NI) nach einer NL Tracer Injektion retrograd markiert, was bisher in früheren Studien nicht beschrieben worden ist. Im Gegensatz zu dem Markierungsmuster im NI nach den tektalen Injektionen, waren nach den NL-Injektionen sehr viele Fasern im lateral longitudinalen Faszikel markiert. Dies ist in Übereinstimmung mit dem Fakt, dass Fasern vom ELL in diesem nur nach den toralen Injektionen und nicht nach tektalen aufsteigen. Angenommen, dass keine Kontamination des TeO während der Tracer Applikation stattgefunden hat, vermuten wir, dass der NI wirklich auch zum NL projiziert.

Unsere NL-Injektionen wurden in den dorsalen Bereich des Nucleus gesetzt und die resultierenden antero- und retrograden Markierungen waren auf den rostroventralsten Teil des TeO begrenzt. Dies ist konform mit den Ergebnissen der tektalen DiI Injektionen in die zuvor definierten Quadranten, welche die toro-tektale topographische Beziehung beschreiben und welche nach der rostroventralen tektalen Injektion eine Markierung im dorsalen NL zeigten. Die rostroventrale tektale Injektion in der früheren HRP-Studie berichtete bereits antero- und retrograde Markierungen nur im dorsalen Teil des NL (Wullimann und Northcutt, 1990).

### **3.1.5.2 Topographie**

Dieser Abschnitt befasst sich mit der Frage, wie die sensorische Peripherie des visu-

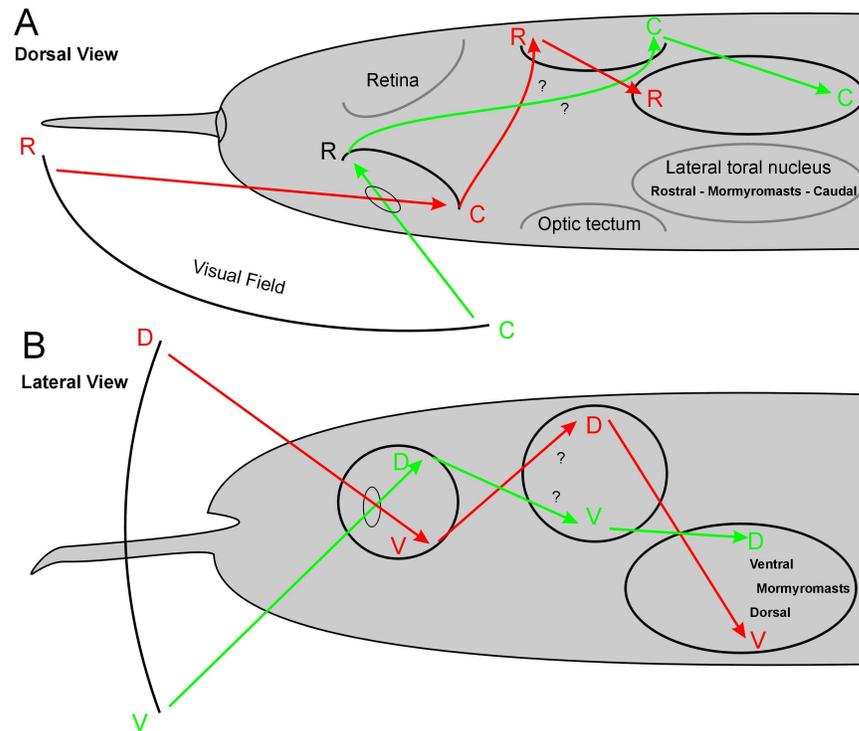
ellen und elektrosensorischen Systems möglicherweise im zentralen Nervensystem des Elefantenrüsselfisches zusammenläuft. Die gruppierte Retina von *Gnathonemus petersii* besitzt über 300 Stäbchen und 25 Zapfen als funktionelle Einheiten. Die retinalen Rezeptorzelltypen von *G. petersii* haben eigenständige intraretinale Verbindungen, welche die Zapfen (Schärfe) und Stäbchen (Sensitivität) und die Kombination dieser beiden (Bewegungsdetektion) ergänzend unterstützen um Kontrast und sich bewegende Objekte in trüben lichtschwachen Gewässern zu detektieren (Kreysing et al., 2012; Landsberger et al., 2008; Wagner, 2007). Lázár et al. (1984) berichtete, dass retinale Projektionen in *G. petersii* die gesamte Oberfläche des contralateralen TeO innerhalb des Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) erreichen, wobei diese Projektionen caudal einen kleineren Ausmaß zeigen als rostral. Rostral war ein fleckiges Markierungsmuster zu erkennen, welches regelmäßige wiederholte Flecken ohne retinalen Eingang innerhalb des SFGS zeigte. In elektrophysiologischen extrazellulären Studien konnten keine lokalen Überrepräsentationen von retinalen Arealen als Antwort auf Art, Form und Größe der rezeptiven Felder in tektalen Einheiten gefunden werden (Pusch et al., 2013b).

Aber existiert denn nun eine retino-tektale Topographie und wenn ja, wie ist diese strukturiert? Auch wenn dies in Mormyriden bisher nicht untersucht wurde, konnten umfassende elektrophysiologische Studien in verschiedenen Süßwasserfischen, wie etwa Cypriniden oder Sonnenbarschen zeigen, dass das visuelle Feld topographisch im TeO des Mittelhirn repräsentiert ist (Schwassmann und Kruger, 1965). Die Autoren kamen zu dem Ergebnis, dass ein generelles Muster in allen Teleostei besteht: „Die Ergebnisse zeigen eine präzise Organisation der visuellen Projektionen in das contralaterale Tektum, in welchem die anterioren visuellen Felder anterior im Tektum liegen, die temporalen Felder posterior, das dorsale Feld medio-dorsal und das ventrale Feld im latero-ventralen Teil des Tektums“ (Schwassmann und Kruger, 1965). Diese Aussage konnten klassische neuroanatomische Studien über retino-tektale Verbindungen in Fischen bekräftigen (Akert, 1949; Leghissa, 1955; Lubsen, 1921). Deshalb kann angenommen werden, dass so eine topographische Beziehung auch in *G. petersii* vorhanden ist. Zu beachten ist dabei, dass in Mormyriden das Tectum durch das vergrößerte Cerebellum versetzt lateroventral liegt, sodass das mediodorsale das dorsale und das lateroventrale das

ventrale Tectum wird. Außerdem werden in unserer Abbildung 37 das anteriore und temporale Feld der Einfachheit halber ebenfalls rostral und caudal genannt. Im Gegensatz zu den retinalen Rezeptorzellen, sind die Mormyromasten ungleichmäßig über die Körperoberfläche verteilt (Bacelo et al., 2008; Hollmann et al., 2008). Dabei ist die höchste Dichte an Elektrorezeptoren im Vergleich zum restlichen Körper am Schnauzenorgan und der nasalen Region zu finden, weswegen diese Bereiche auch als elektrische Fovea bezeichnet werden (Pusch et al., 2008; von der Emde und Schwarz, 2001). Die elektrosensorischen Informationen über die Umwelt treten im contralateralen NL über die drei separaten Karten des primär sensorischen ELL ein, welcher die beiden Zelltypen der Mormyromasten und die ampullären Organe repräsentiert (Hollmann et al., 2016). Diese Autoren beschrieben zusätzlich, dass der NL eine zusammengefasste Karte der Elektrorezeptoren auf der Körperoberfläche beinhaltet, welche die rostrocaudale Körperachse aufrechterhält, aber die dorsoventrale Achse umgekehrt repräsentiert (Abb. 36B; 37). Die retinalen Ganglionzellen leiten eine topographische Punkt-zu-Punkt Repräsentation des visuellen Felds weiter über die Retina zum contralateralen TeO. Dazu vergleichbar, verlaufen die entsprechenden Informationen der elektrosensorischen Peripherie über die Elektrorezeptoren und den ELL bis zum primär contralateralen NL des Mittelhirns.

Der Hauptfokus liegt nun darin zu bewerten, ob eine topographische Beziehung zwischen NL und TeO besteht und wie unsere Ergebnisse der tekto-toralen Schnittstelle in das bisher beschriebene Bild passt. Es konnte gezeigt werden, dass die tektale dorsoventrale Achse, anders als die rostrocaudale Achse, anatomisch umgedreht ist im NL (Abb. 31; 37). Basierend auf den physikalischen Gründen des Lichteinfalls ins Auge, wird das dorsale visuelle Feld auf die ventrale Retina projiziert und das ventrale visuelle Feld auf die dorsale Retina. Außerdem kann in Übereinstimmung mit bereits diskutierten Studien über das generelle Muster der retino-tektalen Topographie in den Echten Knochenfischen angenommen werden, dass in Mormyriden die ventrale und dorsale Retina in einer gespiegelten Weise zum contralateralen dorsalen und ventralen Tectum projiziert. Angenommen, dass die visuellen Felder größtenteils monokular sind (geringe überlappende visuelle Felder beider Augen), kann man weiter vermuten, dass das rostrale visuelle Feld auf die caudale (temporale) Retina projiziert wird und das caudale visu-

elle Feld auf die rostrale (nasale) Retina. Auch anhand verschiedener Teleostei-Studien, kann man annehmen, dass die rostrale und caudale Mormyriden-Retina dann zum caudalen bzw. rostralen Tectum projiziert (Abb. 37). Somit „sieht“



**Abbildung 37: Hypothetische Topographie des visuellen Felds und der elektrorezeptiven Körperoberfläche im Mittelhirn von *G. petersii*** (A) Dorsale und (B) laterale Sicht auf die schematische neuronale Verschaltung. Das Schema zeigt, dass die Wahrnehmung des visuellen Felds auf einer Körperseite größtenteils mit der der elektrorezeptiven Körperoberfläche auf der selben Körperseite im lateralen toralen Nucleus überlappt. Das liegt daran, dass beide sensorischen Peripherien die Gehirnseite kreuzen. Die elektrosensorische Topographie im lateralen Nucleus des Torus semicircularis in von Hollmann et al. (2016) beschrieben. (Zeymer et al., 2018).

das ventrale Tectum das contralaterale ventrale visuelle Feld und stimmt mit der topographischen Repräsentation im dorsalen NL (welche auch hauptsächlich contralateral ist) der ventralen Körperperipherie überein (Hollmann et al., 2016). In anderen Worten: ein Objekt im ventralen visuellen Feld, wird auf der ipsilateralen dorsalen Retina, dem ventralen contralateralen Tectum und schlussendlich in contralateralen dorsalen Teil des NL „gesehen“. Dort kommt es zusammen mit den

Informationen der Elektroortung von der contralateralen ventralen Körperseite, welche dasselbe Objekt wie die Retina wahrnimmt. Ähnlich verhält sich dies wenn die ventrale Retina ein Objekt im dorsalen visuellen Feld „sieht“ und dann zum contralateralen dorsalen Tectum projiziert, die rostrale Retina („sieht“ ein caudales Objekt) projiziert zum contralateralen caudalem Tectum usw. (Abb. 37). Alle vier tektalen Quadranten sind so reziprok in einer topographischen Weise mit dem NL derselben Seite verbunden um zu einer Überlappung mit der contralateralen elektrosensorischen Karte zu führen (Hollmann et al., 2016). In dieser Weise, kann ein Objekt, welches sich nah genug befindet sowohl visuell als auch elektrisch wahrgenommen zu werden und in jedem Bereich sowohl visuell als auch elektrisch (Mormyromasten) in der entsprechenden gleichen Stelle im NL repräsentiert sein (Abb. 37). Da reziproke Verbindungen in dieser Studie gezeigt wurden, kann außerdem davon ausgegangen werden, dass dies auch auf die entsprechenden Stellen im TeO gilt.

In Bezug auf die Frage, wo möglicherweise der crossmodale Transfer bei einer spontanen multimodalen Objekterkennung stattfindet, kann uns diese nachgewiesene retino-tektale Topographie weiterhelfen. In den bereits erwähnten Verhaltensversuchen von Schumacher et al. (2016a) wird der Fisch vor die Aufgabe gestellt ein bekanntes Objekt mit einer sensorischen Modalität zu erkennen (in diesem Fall visuell), welches bisher nicht während des Lernens benutzt werden konnte. Möglicherweise, bewegt der Fisch seine Augen oder den Körper in einer Weise, um das Objekt in den Bereich des NLs zu bringen, wo es zu Beginn mit dem elektrischen Sinn erlernt wurde. Dieser hypothetische Teil des neuronalen Prozesses ist involviert am Verhalten und könnte in Versuchen in der Zukunft noch getestet werden. Es wurden bereits typische motorische Muster im Elefantenrüsselfisch bei der Untersuchung verschiedener Objekte gezeigt, wobei bisher immer davon ausgegangen wurde, dass dies rein dem Fokussieren elektrischer Eigenschaften auf die elektrischen Foveae während der Elektroortung dient (Fujita und Kashimori, 2019; Schumacher et al., 2016b; Toerring und Moller, 1984; von der Emde und Ruhl, 2016). Hier könnte natürlich auch das visuelle Feld möglicherweise einen Einfluss auf diese Schwimmuster haben, um das Objekt auch visuell auf dem entsprechenden Bereich im NL abzubilden. Die Ergebnisse dieser Studie sind ein erster Hinweis auf eine Beteiligung des lateralen Nucleus des Torus semicircularis

an einem crossmodalen Informationsaustausch während der visuellen und elektro-sensorischen Wahrnehmung der Umwelt von *Gnathonemus petersii*.

## 4 Generelle Diskussion

### 4.1 Multimodale Objekterkennung

Auch wenn früher zumeist einzelne isolierte Sinne in ihrer Reizwahrnehmung, neuronalen Verarbeitung und der daraus resultierenden Verhaltensweisen untersucht wurden, ist die multimodale Wahrnehmung der Umwelt die Norm und nicht die Ausnahme. Dabei werden Reize ununterbrochen mit den verschiedenen Sinnessystemen wahrgenommen, kombiniert und integriert. Der Mechanismus der multisensorischen Integration ist weit verbreitet im Tierreich, angefangen beim einfachen Fadenwurm *C. elegans* oder dem Egel, über verschiedenste Insekten, Amphibien, Fische, Vögel, Säugetiere bis hin zum Menschen (Buehlmann et al., 2020; Ernst und Bühlhoff, 2004; Goller et al., 2017; Ghosh et al., 2017; Harley et al., 2011; Jones und Moss, 2021; Kaczorowski et al., 2012; Kugler et al., 2019; Lombardo et al., 2008; Metaxakis et al., 2018; Montgomery et al., 2002; Narins et al., 2003, 2005; New und Kang, 2000; New, 2002; Page et al., 2012; Piep et al., 2008). Neben einer verbesserten Toleranz gegenüber sensorischem Rauschen und/oder Mehrdeutigkeiten der Signale oder Back-up-Funktionen bei einem kompletten Ausfall eines Sinns ermöglicht die multisensorische Reizwahrnehmung eine generelle Verbesserung der Leistung gegenüber der Verwendung isolierter Sinne. Auch diese Prozesse konnten bereits in verschiedensten Tierklassen vergleichbar zum Menschen beschrieben werden (Balkenius und Dacke, 2010; Kasurak et al., 2012; Lombardo et al., 2008; Montgomery et al., 2002; New und Kang, 2000; New, 2002; Piep et al., 2008; Satou et al., 1994; Tavalga, 1956; Wilgers und Hebets, 2011).

Während der Integration redundanter multisensorischer Informationen finden verschiedene Prozesse statt, um eine möglichst verlässlichste Wahrnehmung der Umwelt zu garantieren. Am Menschen wurde bereits gezeigt, dass der multimodale Eingang während der Integration dynamisch in Abhängigkeit von der relativen Verlässlichkeit der einzelnen Sinne fast optimal wie in statistischen Modellen berechnet, gewichtet wird (Ernst und Banks, 2002; Ernst und Bühlhoff, 2004; Ernst und Di Luca, 2011; Young et al., 1993). Dabei wird, um die Varianz so gering wie möglich zu halten, der Sinn oder Stimulus mehr gewichtet der verlässlicher in der jeweiligen Bedingung ist und somit einen größeren Einfluss auf die finale Einschätzung hat (Ernst und Banks, 2002). Zusätzlich zu der sehr effizienten Gewichtung

zwischen den sensorischen Signalen und gewissen dominierenden Effekten verschiedener Sinne bei bestimmten Bedingungen, konnten in Humanexperimenten auch sensorische Hierarchien nachgewiesen werden (Alais und Burr, 2004; Ernst und Banks, 2002; Sheppard et al., 2013; Young et al., 1993). Dabei führt ein Konflikt zwischen modalitätsspezifischer Informationen zu einer Verschiebung hin zum dominanten Sinn, wobei es auch zu einer Überpräsentation kommen kann, bei der das dominante System stärker als nach der relativen Verlässlichkeit gewichtet wird (Battaglia et al., 2003).

Neben dem direkten Einfluss crossmodaler Informationen auf die multisensorische Integration wird beim Menschen auch eine sogenannte „Co-Stimulation“ diskutiert, bei der eine traditionell modalitätsspezifische Region durch eine Steigerung der Aufmerksamkeit vermehrt crossmodal stimuliert werden kann (Review: Driver und Noesselt, 2008). Zusätzlich wurde lange angenommen, dass multisensorische Integration und insbesondere crossmodaler Transfer beim Menschen von dem geistigen Vorstellungsvermögen abhängig ist (Stoltz-Loike und Bornstein, 1987). Dabei handelt es sich um eine innere Repräsentation, welche in Abwesenheit sensorischer Stimulation auftritt und als schwache Form der Wahrnehmung funktioniert (Nanay, 2018; Pearson et al., 2015). Trotz fehlender sensorischer Stimuli sind jedoch vergleichbare neurophysiologische Prozesse während der Akquisition mechanischer Fertigkeiten und während der Beobachtung und Vorstellung der gleichen Bewegungen aktiv (Lewis et al., 2013). Aber auch wenn Probanden mit „gutem“ Vorstellungsvermögen bessere crossmodale Leistungen in Versuchen zeigen (Cairns und Coll, 1977), kann man nicht davon ausgehen, dass es die alleinige Bedingung ist. Sowohl bei dem geistigen Vorstellungsvermögen, als auch der gesteigerten bewussten Wahrnehmung durch Co-Stimulation bestehen sehr kontroverse Meinungen ob diese wirklich Voraussetzung für die multimodale Verarbeitung sind (DeLong et al., 2018). Da crossmodaler Transfer auch in unteren Ebenen der Signalverarbeitung stattfinden kann (Sperdin et al., 2010; Stein et al., 2020; Zeymer et al., 2018) und neben höheren Säugetieren auch bei Fischen und Hummeln gezeigt werden konnte (Schumacher et al., 2016a; Solvi et al., 2020), kann ein bewusstes Wahrnehmen als Grundvoraussetzung eher ausgeschlossen werden.

Perfekt angepasst an das natürliche Habitat und den dämmerungs- und nacht-

aktiven Lebensstil evolvierte in schwach elektrischen Fischen neben den gängigen sensorischen Systemen in den Echten Knochenfischen ein aktiv elektrischer Sinn. Dieser stellt die Grundvoraussetzung für die Elektrokommunikation mit Artgenossen und der aktiven Elektroortung dar. Mithilfe des elektrosensorischen Systems sind schwach elektrische Fische in der Lage unterschiedlichste Objekte und deren Eigenschaften zu erkennen und bildet somit die Grundlage für die Nahrungssuche, Navigation und Orientierung. Vergleichbar zu anderen aktiven sensorischen Systemen werden auch für die Elektrogenese erhöhte Energiekosten benötigt. Während die Produktion elektrischer Signale in den südamerikanischen Gymnotiformen in Abhängigkeit vom Geschlecht bis etwa 22 % des täglichen Energiehaushalts ausmachen kann, wird für die afrikanischen Mormyriden nur ein Anteil von etwa 3 % vermutet (Salazar und Stoddard, 2008; Stoddard und Salazar, 2011). Nichtsdestotrotz ist auch in unserem Modellorganismus, der Mormyriden-Art *Gnathonemus petersii*, die aktive Elektroortung mit erhöhten Energiekosten verbunden. Aufgrund der enormen Vergrößerung des Gehirns werden etwa 60 % des Energiehaushalts für die neuronale Auswertung elektrosensorischer Informationen verwendet, was im Vergleich deutlich die 20 % beim Menschen und 8 % bei anderen Säugetieren überschreitet (Nilsson, 1996).

Auch wenn das aktiv elektrosensorische System in *G. petersii* die deutlich dominierende Modalität in fast allen ausgebildeten Verhaltensweisen darstellt, so unterstützen trotz alledem die anderen Sinne die Wahrnehmung um ein kohärentes Bild der Umwelt zu erlangen (Moller et al., 1982; Moller, 2002; von der Emde und Bleckmann, 1998). So gewinnen z. B. andere Modalitäten, wie das visuelle oder Seitenliniensystem, in bereits bekannten Situationen und Umgebungen mehr an Bedeutung, wenn der kostenintensive aktive elektrische Sinn nicht mehr zur genauen Erkundung benötigt wird (Cain et al., 1994; Cain, 1995; Rojas und Moller, 2002). Auch wenn einige wenige Studien sich unter anderem mit dem chemosensorischen oder aber dem Seitenliniensystem in Verbindung mit der aktiven Elektroortung befassen, so sind bisher die meisten multisensorischen Ergebnisse über die Interaktion des visuellen und elektrischen Sinns zu finden (Cain et al., 1994; Cain, 1995; Dangelmayr et al., 2016; Moller et al., 1982; Moller und Serrier, 1986; Rojas und Moller, 2002; Schumacher et al., 2016a, 2017a; Sutton et al., 2016; von der Emde und Bleckmann, 1998; Walton und Moller, 2010). Dabei konnten

vergleichbar zu Studien beim Menschen und anderen Wirbeltieren bereits synergetische Effekte, Back-Up Funktionen und sogar spontaner crossmodaler Transfer zwischen diesen beiden sensorischen Systemen gezeigt werden (Moller et al., 1982; Moller, 2002; Rojas und Moller, 2002; Pluta und Kawasaki, 2008; Schumacher et al., 2016a; von der Emde und Bleckmann, 1998). Zusätzlich konnten ebenfalls gängige Mechanismen wie die dynamische Gewichtung und sensorische Hierarchie während der Verarbeitung von bimodalen Eingängen beschrieben werden (Schumacher et al., 2016a, 2017a). All diese bereits bewiesenen Grundlagen ermöglichen uns die Verwendung von *Gnathonemus petersii* als Modellorganismus um die Verarbeitung multimodaler Informationen näher zu untersuchen.

Im ersten Projekt dieser Arbeit wurden die Ergebnisse einer vorheriger Studie von Schumacher et al. (2016a) mit einer natürlicheren und verlässlicheren Methode verifiziert. Schumacher et al. (2016a) konnte zeigen, dass *Gnathonemus petersii* während der Objekterkennung dynamisch zwischen dem aktiv elektrischen und dem visuellen Sinn in Abhängigkeit von der Objektdistanz gewichtet. Während auf nahe Distanz die aktive Elektroortung bei dieser Aufgabe dominierte, sank mit steigender Objektdistanz die Verlässlichkeit des elektrosensorischen Systems. Gleichzeitig wurde der visuelle Sinn verlässlicher und auf weite Entfernungen konnten die Tiere rein visuell die Objekte unterscheiden. Bei dieser Verhaltensstudie wurden allerdings während der Versuche mehrere Parameter, in dem Fall Modalität und Distanz, gleichzeitig verändert. Dabei kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Erhöhung der Objektdistanz nicht möglicherweise auch die Leistung des Sehens zu einem spezifischen Punkt veränderte. Aus diesem Grund wurde eine verfeinerte Technik ausgearbeitet, bei der durch Veränderungen der Wasserbedingungen gezielt nur ein Parameter manipuliert werden konnte. So führt eine Erhöhung des Wasserleitwerts zu einer Verringerung des elektrosensorischen Informationsflusses basierend auf geringeren Amplitudenspannungen der elektrischen Signale und Hemmungen der Elektrorezeptoren (Bell et al., 1976; Bell und Russell, 1978a; MacIver et al., 2001; von der Emde, 1993). Dies ermöglichte uns die Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung während der Objektunterscheidung gezielt zu manipulieren ohne den Einfluss einer sich ändernden Objektdistanz mit einzubeziehen. Anhand unserer Ergebnisse konnte verifiziert werden, dass *Gna-*

*thonemus petersii* während der multisensorischen Integration quantitativ in einer dynamischen Weise zwischen dem aktiv elektrischen und visuellen System anhand der Verlässlichkeit gewichtet. Sank mit steigendem Wasserleitwert die Verlässlichkeit des elektrosensorischen Systems, wurde Schritt-für-Schritt der visuelle Sinn verlässlicher und eine Detektion des Objekts auch rein visuell auf nähere Distanz möglich. Obwohl die Verlässlichkeit der einzelnen sensorischen Systeme in Abhängigkeit von den Leitwerten stark variierte, war die Leistung mit allen Sinnen nicht von den Änderungen betroffen. Übertragen auf das natürliche Habitat ermöglicht diese allgemeine gute Leistung mit allen Sinnen in jeder Bedingung eine konstante Wahrnehmung in einer sich schnell ändernden Umwelt, unabhängig davon, welches sensorische System verlässlichere Informationen liefert.

Diese Fähigkeit multimodalen Eingang sehr flexibel zu verarbeiten und bei sensorischem Rauschen oder verringertem Informationsfluss in einem sensorischen System auf ein anderes zu wechseln, wurde größtenteils in früheren Jahren nur beim Menschen beschrieben (Ernst und Banks, 2002; Ghahramani et al., 1997; Pick Jr. et al., 1969; Plooy et al., 1998; Rock und Victor, 1964; van Beers et al., 2002; Young et al., 1993). Neuere, über das gesamte Tierreich reichende, Studien hingegen konnten diese dynamische Gewichtung als einen möglicherweise üblichen Mechanismus der multimodalen Integration beschreiben. Beispielsweise konnten bei verschiedenen Arten der Wolfsspinne gezeigt werden, dass diese ihre bimodalen Fortpflanzungssignale an die entsprechenden Gegebenheiten anpassen um eine Wahrnehmung der Signale von Artgenossen zu garantieren. Die Wolfsspinnen wechseln sehr flexibel zwischen vibratorischen und visuellen Signalen in Abhängigkeit von den Lichtverhältnissen und der Leitfähigkeit des Substrats für Schwingungen (Gordon und Uetz, 2011; Scheffer et al., 1996; Wilgers und Hebets, 2011). Auch Ameisen gewichten während der Navigation dynamisch zwischen den verschiedenen Kompassstimuli basierend auf den relativen Verlässlichkeiten (Wystrach et al., 2014). Ebenfalls konnte bei anderen nichtelektrischen Fischarten wie dem Dreistachligen Stichling *Gasterosteus aculeatus* gezeigt werden, dass sich die Tiere während des Fortpflanzungsverhalten in klarem Wasser mehr auf den visuellen Sinn verlassen, in trübem Wasser hingegen der olfaktorische Sinn mehr an Bedeutung gewinnt (Heuschele et al., 2009). Vergleichbare Ergebnisse konnten auch bei verschiedenen Säugetierarten gefunden werden, von Nagetieren

(Partan et al., 2010; Sheppard et al., 2013) über Fledermäuse (McGowan und Kloepper, 2020; Danilovich und Yovel, 2019) bis zum Affen (Fetsch et al., 2009). Auch im Zuge der sensorischen Hierarchie wechseln z. B. Haie (Gardiner et al., 2014), Fledermäuse (Danilovich und Yovel, 2019; Page et al., 2012) oder Fruchtfliegen (Agrawal et al., 2014) zwischen den Modalitäten in einer hierarchischen Weise in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Aber nicht nur abiotische Faktoren können die dynamische Verwendung multimodaler Signale beeinflussen, sondern auch biotische Bedingungen spielen eine große Rolle z. B. während der Fortpflanzungs- und Räuber-Beute-Interaktionen. So erhöhen multimodale Signale den Erfolg während der Paarung bei Vögeln (Ota et al., 2018) oder aber auch die Vermeidung von Fressfeinden bei Fischen (Ward und Mehner, 2010).

Diese bereits beschriebene dynamische Gewichtung, aber auch die Dominanzen gewisser Sinne im Zuge der sensorischen Hierarchie oder präferierte Strategien während der multisensorischen Integration sind beim Menschen nicht starr, sondern werden im Zuge der Ontogenese der multisensorischen Integration immer wieder neu kalibriert und die integrierenden Mechanismen in Abhängigkeit von der Reife angepasst. Während z. B. die Erfahrungsabhängigkeit bereits im Kindesalter vorhanden ist, entwickelt sich die Aufgabenabhängigkeit meist erst im Erwachsenenalter (Petrini et al., 2020). Generell verbessert sich die multisensorische Integration immer weiter mit steigendem Alter, wobei es sich ab dem Teenageralter meist nur noch um Feinabstimmungen handelt (Brandwein et al., 2011; Downing et al., 2015; Petrini et al., 2020). Aber nicht nur im Abhängigkeit vom Alter werden Anpassungen durchgeführt, sondern auch durch vorherige Erfahrungen oder aber durch die entsprechende Aufgabe oder des Stimulustyps. Durch spezifische Trainingsbedingungen in Verhaltensexperimenten können diese gezielt manipuliert werden und erlauben so eine Untersuchung des Einflusses auf die multisensorische Integration. Bisher wurden diese flexiblen Verschiebungen hauptsächlich beim Menschen (Adams et al., 2004; Alais und Burr, 2004; Ernst und Banks, 2002; Jacobs und Fine, 1999; Petrini et al., 2020; van Atteveldt et al., 2014) oder bei Affen beschrieben (Fetsch et al., 2009, 2012). Beim zweiten Projekt dieser Arbeit sollte untersucht werden, ob und inwieweit beim schwach elektrischen Fisch *Gnathonemus petersii* vorherige Erfahrungen oder die zu erlernende Auf-

gabe Einfluss auf die multisensorische Integration hat. Dafür wurden die Fische in unterschiedliche Trainingsbedingungen eingeteilt, da angenommen wurde, dass langanhaltendes Training einer geänderten sensorischen Erfahrung in der Natur entspricht. Zunächst wurden die Fische Objektbedingungen mit unterschiedlichen Schwierigkeitsstufen zugeordnet, um einen möglichen Effekt des Stimulustyps auf die dynamische Gewichtung zu testen. Es konnte eine Korrelation zwischen den jeweiligen Schwellenwerten mit den verschiedenen Modalitäten, bei der eine Unterscheidung noch möglich war, und dem Schwierigkeitslevel gefunden werden: Je schwieriger die Aufgabe war, umso geringer war der Schwellenwert. Während die Detektion eines Würfels und die Unterscheidung zweier Objekte mit großem Volumenunterschied sehr einfach zu erlernen schien und die Leistung in etwa gleich ausfiel, war die Unterscheidung zweier volumengleicher Objekte nur anhand der Form deutlich schwieriger. Diese Ergebnisse decken sich mit Vermutungen vorheriger Ergebnisse, dass *G. petersii* besser Volumenunterschiede diskriminieren kann als reine Formunterschiede (Schumacher et al., 2016b). Diese möglicherweise schwierigere Unterscheidbarkeit der volumengleichen Objekte resultierte in einem schnellen Abfall der elektrosensorischen Leistung. Dementsprechend war auch die visuelle Unterscheidung bei näheren Distanzen möglich, da sich die Verlässlichkeit der aktiven Elektroortung schnell verringerte. In Abhängigkeit von dem Schwierigkeitslevel der Aufgabe bzw. den präsentierten Stimulustypen verändern sich die gemessenen Schwellenwerte in *Gnathonemus petersii*, wobei die generellen Mechanismen der dynamischen Gewichtung, auch unter dem Einfluss vorheriger Erfahrungen (siehe unterer Abschnitt), bestehen bleiben. In Human-Studien wurden zum Teil sehr kontroverse Ergebnisse hinsichtlich einer aufgaben- und stimulus-sensitiven multisensorischen Integration beschrieben. Von einerseits einer kompletten aufgabenunabhängigen Verarbeitung multimodaler Informationen (Love et al., 2013, 2018; Pulvermüller, 2005), über eine Modulation über den Kontext (Lebois et al., 2015), bis hin zu einer jüngst beschriebenen flexiblen aufgabenabhängigen Verarbeitung (Kuhnke et al., 2020; Pulvermüller, 2018). Auch während der Verarbeitung audiovisueller Information zeigen Probanden Verhaltens- und auch neuronale Unterschiede in Abhängigkeit von der Methode und dem Stimulustyp (van Eijk et al., 2008).

Neben den unterschiedlichen Objektbedingungen wurden die Fische außerdem

auf zwei verschiedenen Distanzen (1 cm und 3 cm) trainiert, um mögliche Unterschiede im multisensorischen Fluss zu erzwingen. Aufgrund der unterschiedlichen Reichweiten des visuellen und aktiv elektrischen Sinns, wurde vermutet, dass eine kurze Trainingsdistanz möglicherweise in einer stärkeren Dominanz des elektro-sensorischen Systems resultieren könnte. Gleichzeitig wurde erwartet, dass bei einer weiteren Distanz von 3 cm durch die bereits gesunkene Verlässlichkeit des elektrischen Sinns, der visuelle Einfluss während des Trainings größer sein müsste. Die Ergebnisse zeigten deutliche Unterschiede in der dynamischen Gewichtung des sensorischen Eingangs. Während in den auf 1 cm trainierten Fischen das visuelle durch das dominante elektrische System blockiert oder überschrieben wurde und somit keine visuelle Unterscheidung auch auf weiten Distanzen möglich war, konnten die auf 3 cm trainierten Fische vergleichbar zu vorherigen Ergebnissen (Abschnitt 2.1; Schumacher et al., 2016a) dynamisch zwischen diesen beiden Systemen gewichten. Trotz der fehlenden Fähigkeit der auf 1 cm trainierten Fische die Objekte rein visuell zu unterscheiden, zeigten die Tiere mit allen Sinnen einen deutlichen Synergie-Effekt. Auch wenn die visuellen Informationen in den visuellen Tests alleine nicht ausreichten oder abgerufen wurden, besaßen diese trotz alledem einen Einfluss auf die Integration. Möglicherweise handelt es sich somit nicht ausschließlich um ein komplettes Blockieren, sondern auch/oder um einen Trainingseffekt. In Abhängigkeit von der Trainingsdistanz könnten die Fische gelernt haben, den Sinn zu nutzen, der in dieser spezifischen Aufgabe die verlässlichsten Informationen liefert.

Auch beim Menschen wurden bereits in verschiedenen Studien reine Trainingseffekte auf die späteren Verhaltensantworten gezeigt. So lernen Menschen sich in dem jeweiligen Versuchskontext auf den entsprechenden relevantesten Stimulus aus dem Training zu verlassen (Atkins et al., 2001; Triesch et al., 2002). Auch gewisse Dominanzen innerhalb der sensorischen Hierarchie können mithilfe langanhaltender Trainings verschoben oder sogar umgedreht werden. Beispielsweise konnten Newell et al. (2003) zeigen, dass während der visuell-haptischen Objekterkennung zunächst eine Dominanz des visuellen Sinns vorherrschte. In einem zweiten Experiment wurden die Trainingsbedingungen angepasst, indem die Zeit für die haptische Untersuchung des Objekts erhöht wurde. Dies wiederum führte bei den Probanden zum Abspeichern von mehr haptischen Informationen während

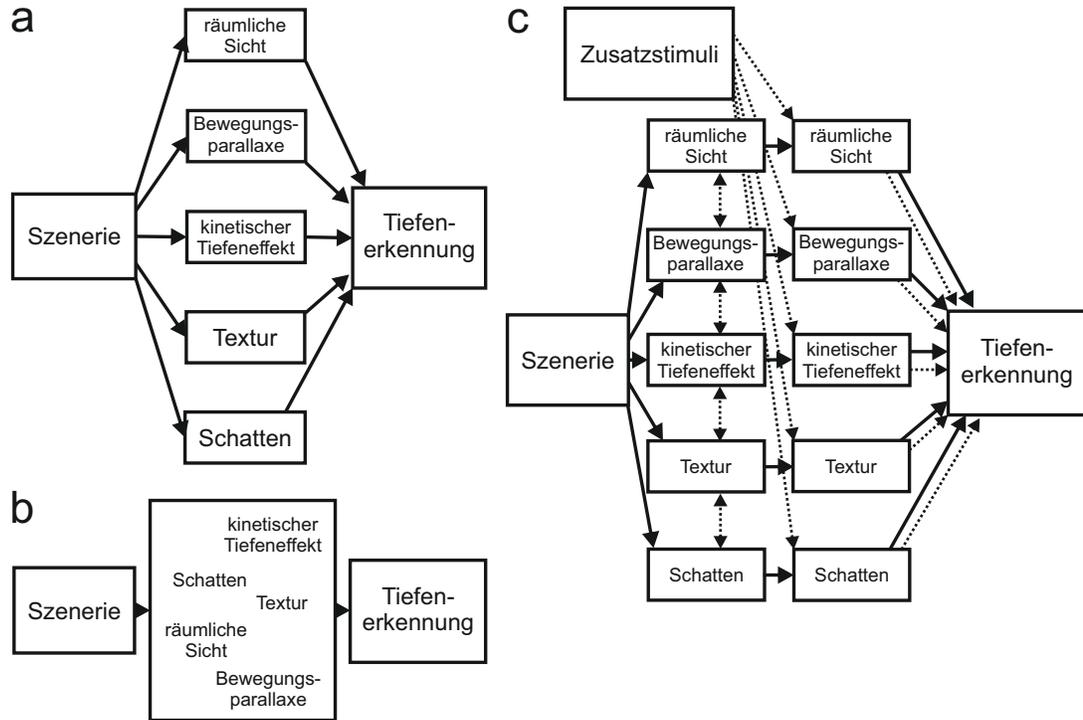
des Trainings, vergleichbar zu *G. petersii* bei denen möglicherweise die verlängerte Trainingsdistanz zu einem erhöhten sensorischen Fluss des visuellen Systems führte. Nach dem angepassten Training zeigten die Probanden mit beiden Sinnen die gleiche Unterscheidungsleistung und konnten somit Defizite des haptischen Sinns beseitigen (Newell et al., 2003). Auch die generelle Wahrnehmung kann sich durch gezieltes Training verändert haben. So ist z. B. bei Menschen die Formen-Wahrnehmung meist hin zu Kreisen verschoben im Vergleich zu Ellipsen aufgrund der größeren natürlich vorkommenden Anzahl an Kreisen. Werden in Versuchen hingegen den Probanden in anderen Umgebungsbedingungen vermehrt Ellipsen oder irreguläre Formen präsentiert, kann diese Dominanz hinsichtlich der Wahrnehmung, verändert oder sogar umgedreht werden (Knill, 2007). Ähnliches wurde auch bei Schatteninterpretation beobachtet, bei der diese unter normalen Umständen durch einen natürlichen Lichteinfall von oben dominiert wird. Im Zuge veränderter Kontextbedingungen in Verhaltensexperimenten mit vermehrtem Lichteinfall von der Seite kann diese Einschätzung der Schattenbildung verändert werden (Adams et al., 2004). Diese Veränderungen der Wahrnehmung aufgrund veränderter Trainingsbedingungen sind aber nicht nur innerhalb einer Modalität zu beobachten, sondern z. B. kann auch haptisches Training die visuelle Wahrnehmung einer Steigung von 3-dimensionalen Objekten verändern (Ernst et al., 2000).

Durch die geänderten sensorischen Bedingungen während spezifischer Trainingsbedingungen treten möglicherweise neben Lerneffekten auch zusätzliche Rekalibrierungsprozesse auf, bei denen sensorische Asynchronien angepasst werden. Dabei können wiederholte Repräsentationen eigentlich asynchroner crossmodaler Reize durch Kalibrierung zu einer erhöhten Synchronie führen und die Fähigkeit zur Erkennung winziger Änderungen in der Synchronität schärfen. Findet dieses über einen längeren Zeitraum statt, kann es sogar in einem sogenannten Remapping der sensorischen Karten im Gehirn resultieren. In *G. petersii* wurde bereits gezeigt, dass ein rein visuelles Training zu einem Remapping führen kann und in späteren Tests der visuelle Sinn verlässlicher eingeschätzt wurde (Schumacher et al., 2017a). Auf unsere Ergebnisse bezogen wäre es ebenfalls möglich, dass eine weitere Trainingsdistanz zusätzliche Rekalibrierungsprozesse begünstigt, ein Remapping stattfindet und die Fische somit später besser die visuellen Informationen nutzen

können. Auch andere Versuche im Elefantenrüsselfisch zeigten, dass auftretende Defizite in der Erkennung eines sich bewegendes Verstecks mit einzelnen Sinne (aktiv und passiv elektrisch, sowie visuell) durch vermehrtes Präsentieren der Aufgabe komplett kompensiert werden konnte (Rojas und Moller, 2002). Basierend auf den vorherigen Ergebnissen kann vermutet werden, dass diese unimodalen Verbesserungen auf Lern- und/oder Kalibrierungsprozesse zurückzuführen sein können. Auch wenn nicht klar zwischen diesen verschiedenen Mechanismen differenziert werden kann, zeigen unsere Ergebnisse eine flexible Anpassung der Fische auf die sensorischen Gegebenheiten. Um Fehler während der Objekterkennung zu vermeiden, kann angenommen werden, dass angepasst an die Situation entweder der aktiven Elektroortung oder dem visuellen Sinn mehr Bedeutung zugesprochen und entsprechend neu justiert wird, vergleichbar zu Ergebnissen in Humanversuchen (Atkins et al., 2001; Ernst und Bühlhoff, 2004; Ernst und Di Luca, 2011; Triesch et al., 2002). Bei anderen Tieren wurden bisher wenige Versuche hinsichtlich des Einflusses von vorherigen Erfahrungen oder Trainingsbedingungen auf die multisensorische Integration beschrieben. Neben reinen Trainingseffekten auf die bimodale Navigation bei Ameisen, konnte in Schmetterlingen ein Einfluss des Trainings auf die multisensorische Hierarchie bei der Wahrnehmung von Blütenfarben gezeigt werden (Balamurali et al., 2020; Flanigan et al., 2021; Steck et al., 2011).

Diese auftretenden Mechanismen während der multisensorischen Integration ermöglichen es den Organismen während der multimodalen Wahrnehmung in jeglichen Verhaltenskontexten ein kontinuierliches kohärentes Bild der sich ständig ändernden Umgebung zu erhalten und entsprechend flexibel darauf zu reagieren. Doch wie kann eine solche Fülle an verschiedenen sensorischen Reizen basierend auf den unterschiedlichsten Energien und Rezeptortypen in eine für den Organismus einheitliche Form gebracht, kombiniert und integriert werden? Betrachtet man einfachheitshalber zunächst die Integration verschiedener sensorischer Stimuli innerhalb eines sensorischen Systems, wurden bereits in frühen Jahren verschiedene Integrationsmodelle beschrieben (Landy et al., 1995; Mulligan und Shaw, 1980). Dabei stellt sich die Frage, wie die einzelnen Stimuli bewertet werden und zu einer finalen Einschätzung der sensorischen Peripherie führen. Die beim Menschen aufgestellten Modelle zur Integration von visuellen Stimuli zur Tiefe-

nerkennung lassen sich ebenfalls auf die elektrosensorische Objekterkennung in *Gnathonemus petersii* übertragen (Landy et al., 1995). Zur exakten Objekterkennung kann man davon ausgehen, dass dem Elefantenrüsselfisch verschiedene Informationen, wie Material, Form, Impedanz, Größe und Distanz, während der aktiven Elektroortung zur Verfügung stehen. In den frühen Modellen ging man davon aus, dass alle elektrosensorischen Informationen unabhängig voneinander betrachtet werden (Abb. 38a). Dabei wird jeweils eine isolierte Einschätzung anhand des jeweiligen Reizes erstellt und dann die einzelnen Einschätzungen für eine umfassende Einschätzung der Szenerie gemittelt. Dieses Modell bietet den Vorteil einer sehr einfachen Berechnung durch das Bausteinprinzip. Allerdings entspricht dieses Modell nicht ansatzweise der Wahrnehmung im natürlichen Lebensraum, da die verschiedenen Reize sich immer qualitativ und in der Verlässlichkeit unterscheiden. Bezogen auf die dynamische Gewichtung des multimodalen Eingangs müssen die verschiedenen Reize also vor der endgültigen Einschätzung miteinander verglichen werden. Für eine starke Interaktion zwischen den verschiedenen elektrosensorischen Signalen wurde dann ein zweites Modell angenommen (Abb. 38b). In diesem Modell werden alle Signale in eine „Blackbox“ eingespeist und nicht nachvollziehbar verarbeitet. Aber auch dieses zweite Modell lässt komplett außen vor, dass gewisse Signale möglicherweise zunächst einzeln verarbeitet werden oder auch Einflüsse zusätzlicher Reize z. B. von anderen Sinnessystemen erhalten. Dies führte zu einem dritten Modell (Abb. 38c), welches eine Kombination aus beiden vorherigen Modellen darstellt. Dabei werden alle Reize zunächst unabhängig voneinander betrachtet, lassen aber bereits gewisse Interaktionen auch auf der ersten Stufe der Verarbeitung zu. In einer zweiten Stufe können die verschiedenen Einschätzungen durch zusätzliche Stimuli, wie z. B. durch andere Sinne, moduliert werden. Somit ist die endgültige Einschätzung der Objekterkennung sehr flexibel und kann durch verschiedene Größen verändert und angepasst werden. Heutzutage geht man davon aus, dass dieses dritte Modell die Situation am ehesten darstellt (Landy et al., 1995). Davon ausgehend, dass *Gnathonemus petersii* vergleichbar zum Menschen den multisensorischen Eingang gewichtet und diese Gewichtung wiederum flexibel an die entsprechenden Bedingungen oder Erfahrungen angepasst werden kann, ist dieses Modell auch auf die Verarbeitung multimodaler Reize in *G. petersii* übertragbar.



**Abbildung 38: Modelle der multisensorischen Integration während der elektrosensorischen Objekterkennung** Dargestellt sind drei verschiedene Modelle, wie verschiedene elektrosensorische Signale zu einer Einschätzung während der Objekterkennung führen. **(a)** Das erste Modell zeigt eine komplett unabhängige Verarbeitung der Stimuli. Die isolierten Einschätzungen der einzelnen Reize werden danach gemittelt um eine Einschätzung der Szenerie zu erhalten. **(b)** Im zweiten Modell wird eine starke Interaktion zwischen den einzelnen Stimuli angenommen, bei der diese nicht nachvollziehbar in einer „Blackbox“ miteinander in Verbindung stehen. **(c)** Das dritte Modell stellt in gewisser Weise eine Kombination aus den ersten beiden Modellen dar. Dabei werden zwar die verschiedenen Signale zunächst einzeln betrachtet, stehen aber gleichzeitig flexibel miteinander in Verbindung. Außerdem kann auf einer zweiten Stufe der Verrechnung auch ein Einfluss gewisser Zusatzstimuli, z. B. von anderen Sinnesystemen, angenommen werden. Die endgültige Einschätzung während der Objekterkennung ist somit sehr flexibel und kann durch verschiedene Größen moduliert und angepasst werden. Verändert nach Landy et al. (1995).

## 4.2 Neuronale Verarbeitung multisensorischer Informationen

Neben Untersuchungen der ausgebildeten Verhaltensleistungen in multimodalen Versuchen, standen auch immer wieder die neuronalen Grundlagen im Fokus der Wissenschaft. Im bereits früh untersuchten superioren Kollikulus (SC) der Säugetiere konnten verschiedene neuronale Prozesse identifiziert werden, welche mit den entsprechenden ausgebildeten Verhaltensweisen übereinstimmten (Gil-Guevara et al., 2022; Pluta und Kawasaki, 2008; Stein und Stanford, 2008; Verhaal und Luksch, 2016). So führen z. B. zeitlich und räumlich kongruente Reize zu einer multisensorischen Steigerung, bei der mehr neuronale Impulse ausgelöst werden als bei den effektivsten isolierten Stimuli (King und Palmer, 1985; Meredith und Stein, 1996). Dabei kann ein Prinzip der sogenannte „inverse effectiveness“ beobachtet werden, bei dem schwache unisensorische Stimuli in Kombination größere Verstärkungen der neuronalen Antwort hervorrufen (Perrault Jr. et al., 2003; Stanford et al., 2005; Stein und Meredith, 1993; Wallace und Stein, 1994). Im Gegensatz zu der crossmodalen Steigerung kann eine fehlende Kongruenz in Raum und Zeit zu einer multisensorischen Minderung mit weniger Impulsen als Reaktion auf die Reize führen (Jiang und Stein, 2003; Meredith und Stein, 1996). Diese neuronalen Prozesse auf Reaktion multimodalen Eingangs konnten aber nicht nur im SC gefunden werden, sondern auch in kortikalen multimodalen Regionen, sowie vergleichbaren Strukturen bei verschiedenen Tieren und beim Menschen (Calvert et al., 2000, 2001; Driver und Noesselt, 2008; Laurienti et al., 2002; Macaluso et al., 2000; Satado et al., 1996; Stein et al., 2020; Wallace et al., 1992; Wilkinson et al., 1996). Dennoch stellt sich die Frage, wie und wo genau die multimodale Verarbeitung stattfindet. Beim Menschen und beim Affen werden verschiedenen Arealen im Kortex eine Funktion bei der Interaktion von verschiedenen Modalitäten zugesprochen (Schroeder und Foxe, 2002). So sind der temporale, parietale, frontale und insulare Kortex unter anderem an der crossmodalen Bindung von objektbezogenen audio-visuellen oder taktil-visuellen Reizen beteiligt (Amedi et al., 2005; Banati et al., 2000; Lacey und Sathian, 2015). Auch der genaue Prozess des spontanen crossmodalen Transfers steht immer wieder im Fokus der Wissenschaft (Ettlinger und Wilson, 1990; Herman et al., 1998; Lacey et al., 2007; Stein und Meredith, 1990; Stein und Stanford, 2008; Winters und Reid, 2010). Obgleich die

Integration oder Kombination multimodaler Informationen ein allgemeingültiger Mechanismus und über das gesamte Tierreich verbreitet ist, stellt der crossmodale Informationsaustausch den Organismus vor erschwerte Bedingungen. Dabei werden sensorische Informationen verschiedener Sinnessysteme ausgetauscht und ermöglichen so eine noch flexiblere Verarbeitung. Dies geschieht entweder über eine allgemeingültige Kodierung der Informationen über die charakteristischen Objekteigenschaften, ungeachtet der sensorischen Systeme oder aber durch Lernvorgänge sensorische Eingänge anhand grundlegender Features zu assoziieren. Findet der Prozess über eine Repräsentation unabhängig von den Modalitäten statt, so würde dies dem Tier ermöglichen, spontan Objekte crossmodal ohne vorherige Erfahrungen zu erkennen und wäre somit angeboren. Alternativ würden generalisierte Assoziationen über Objekteigenschaften auf neue Objekte oder Situation übertragen werden und wären somit abhängig von vorherigen sensorischen Erfahrungen und nicht angeboren.

Auch wenn bereits gezeigt wurde, dass multisensorische Neuronen im gesamten Kortex zu finden sind (Stein und Stanford, 2008), konnte bei Ratten kein spontaner crossmodaler Transfer zwischen visuellem und taktilem Sinn nach einer Schädigung bestimmter kortikaler Areale stattfinden. Winters und Reid (2010) zeigten außerdem, dass die an der Informationsverarbeitung beteiligte perirhinale und posteriore parietale Kortex bei der crossmodalen Objekterkennung von großer Bedeutung ist. Aber auch hier stellt sich wieder die Frage, ist es eher die Kommunikation dieser beiden Areale oder die Existenz eines polymodalen Bereichs, indem die Informationen zentral abgespeichert sind, was den Grundstein für den crossmodalen Transfer legt. Vergleichbar zu den Ergebnisse bei Ratten wird beim Menschen und bei Affen angenommen, dass der präfrontale Kortex ein möglicher Kandidat ist (Banati et al., 2000; Fuster et al., 2000). Nachgewiesen wurde der spontane crossmodale Transfer bisher hauptsächlich bei Menschen und höheren Säugetieren (Cowey und Weiskrantz, 1975; Davenport und Rogers, 1970; Gaydos, 1956; Herman et al., 1998), aber auch bei Ratten (Winters und Reid, 2010) und sogar Insekten (Solvi et al., 2020). Neben diesen wenigen Studien, konnte auch für den Modellorganismus *Gnathonemus petersii* ein spontaner crossmodaler Austausch zwischen aktiver Elektroortung und visuellem System während der Objektunterscheidung gefunden werden (Schumacher et al., 2016a). Bisher sind

die neuronalen Grundlagen dieses Mechanismus nicht bekannt, aber man geht davon aus, dass entweder eine einzelne multimodale Repräsentation existieren muss, abgespeichert in einer multisensorischen Gehirnregion, oder aber durch den Vergleich oder Austausch der einzelnen modalitätsspezifischen Gehirnbereiche (Amedi et al., 2005; Ettliger und Wilson, 1990; Herman et al., 1998; Lacey et al., 2007; Stein und Meredith, 1990; Stein und Stanford, 2008; Winters und Reid, 2010). Doch wo genau interagieren diese beiden sensorischen Systeme im Gehirn von *G. petersii* und wie sind die sensorischen Informationen allgemeingültig für die verschiedenen Sinne erkennbar.

Eine Möglichkeit einer allgemeingültigen Repräsentation von Informationen verschiedener Sinne kann über die Verwendung multisensorischer topographisch organisierter Karten laufen. Die ersten Ergebnisse über die Existenz solcher Karten wurden ebenfalls im superioren Kollikulus (SC), einer multisensorischen Region im Mittelhirn von Katzen, beschrieben. Dabei überlappen die rezeptiven Felder der verschiedenen Modalitäten (hauptsächlich audio-visuell) und formen so eine multimodale organisierte Mappe für die Orientierung im Raum (Meredith und Stein, 1990, 1996; Meredith et al., 1991; Middlebrooks und Knudsen, 1984; Wallace et al., 1993). Weitere Studien in den darauffolgenden Jahren erweiterten die Liste der Säugetierarten, bei denen ebenfalls im SC dieses Organisationsprinzip vorherrscht (Jen et al., 1987; King und Palmer, 1983; King und Hutchings, 1987; Stein et al., 2020). Aber auch in Nichtsäugern wie Schlangen und Eulen konnten in der zum SC angenommenen homologen Struktur, dem Tectum opticum (TeO), multimodale Karten vergleichbar zu Säugetieren gefunden werden (Hartline et al., 1978; Kass et al., 1978; Knudsen, 1982).

Es stellt sich nun die Frage, ob eine Topographie auch beim schwach elektrischen Fisch *Gnathonemus petersii* als Grundlage einer neuronalen Interaktion zwischen dem elektrosensorischen und visuellen System vorherrscht. Basierend auf vorherigen Studien kann bereits eine topographische Anordnung der elektrosensorischen Peripherie angenommen werden. Mormyriden nehmen ihre selbst-generierten elektrischen Signale über die Elektrorezeptoren auf der Haut wahr, welche wiederum vom elektrosensorischen Seitenlinienlobus (electrosensory lateral line lobe; ELL) des Rhombencephalons als primäre elektrosensorische Nerveneingänge empfangen

werden (Bell et al., 1981; Bell, 1981; Bell und Russell, 1978b). In der Körperperipherie besitzen Mormyriden die ampullären Organe und zwei verschiedene Typen der tuberösen Organe, die Mormyromasten und die Knollenorgane (Bell und Russell, 1978b; Bell und Szabo, 1986). Der ELL beinhaltet topographisch organisierte Mappen der elektrosensorischen Peripherie, bei der die Kopf-bis-Schwanz Repräsentation immer in der gleichen Richtung orientiert ist, während die dorsoventrale Achse umgekehrt ist. Dabei sind die sensorischen Eingänge der ampullären Organe in der ventrolateralen Zone des ELLs (VLZ) repräsentiert (Bell und Russell, 1978b; Bell und Szabo, 1986). Die mediale Zone des ELL (MZ) erhält Projektionen der A-Zellen der Mormyromasten und die dorsolaterale Zone des ELL (DLZ) von den B-Zellen der Mormyromasten (Bell et al., 1989). Im Gegensatz dazu sind die eingehenden Informationen der Knollenorgane für die Elektrokommunikation nicht topographisch im Nucleus des ELL (nELL) organisiert. Diese drei topographischen Mappen des ELLs in den entsprechenden Zonen sind an der Lokalisierung und Identifizierung von Objekten beteiligt und laufen in einer Mappe im Mittelhirn zusammen. Der Torus semicircularis des Mittelhirns ist über verschiedene eigenständige Nuclei organisiert, für die unterschiedlichste Verbindungen gefunden werden konnten. Während die Informationen der Elektroortung (Mormyromasten, ampulläre Organe) den lateralen Nucleus des Torus semicircularis (NL) erreichen, werden die sensorische Eingänge der Elektrokommunikation (Knollenorgane) in einem anderen parallelen Pfad bearbeitet (Bell et al., 1981; Bell und Szabo, 1986; Grant et al., 1996; Meek et al., 1999). Der dorsale präeminente Nucleus (PEd) ist reziprok sowohl mit dem ELL als auch dem NL in einer topographischen Weise verbunden (Bell et al., 1981; Bell und Szabo, 1986; Finger et al., 1981; Grant et al., 1996; Meek et al., 1999; von der Emde und Bell, 1996), wobei die ELL-Mappen auch im PEd schon zu einer einzelnen Karte zusammengefügt werden. Zusätzlich ist auch das Mormyriden TeO in einer offenbar topographischen Weise mit dem PEd gekoppelt. Viel wichtiger aber ist die hier gezeigte reziproke topographische Wechselbeziehung des NL und des TeO und somit eine gemeinsame Aufrechterhaltung der toralen Elektroortung und tektalen visuellen Mappe in der jeweiligen anderen Struktur. Es bestehen außerdem aufsteigende elektrosensorische Kreisläufe über das Mittelhirn hinaus, aber bisher konnte kein Nachweis für Topographie auf Höhe des Vorderhirns gefunden werden. So konnten z. B. im Pallium dezente Felder

verschiedener sensorischer Repräsentationen gefunden werden, aber eine überlappende topographische Anordnung wurde nicht beschrieben (Prechtl et al., 1998; von der Emde und Prechtl, 1999). Der Hauptpfad der aufsteigenden elektrosensorischen Informationen vom Mittelhirn läuft über den präglomerularen Komplex bis hin zum Telencephalon. Hervorzuheben ist ebenfalls die immense Bedeutung der Valvula cerebelli in dem elektrosensorischen Pfad, insbesondere hinsichtlich der vielmehr indirekt aufsteigenden Bahn vom NL, über den PEd, zur Valvula und endend im Pallium (Review: Wullimann und Grothe, 2013). Außerdem konnte in dieser Studie gezeigt werden, dass zum einen zusätzlich zum toralen Eingang auch tektale Projektionen den PEd erreichen (Bell und Szabo, 1986; Finger et al., 1981) und zum anderen diese tektalen und toralen Eingänge möglicherweise topographisch organisiert sind aufgrund ihres fleckigen Eingangsmusters. Auch wenn dies auf eine mögliche Aufrechterhaltung der Topographie im PEd sowohl für die tektalen als auch toralen Projektionen hindeutet, wurden diese nicht weiter im Detail untersucht. Dies und eine mögliche Topographie der sensorischen Peripherie im pallialen Telencephalon könnte in der Zukunft untersucht werden.

Diese topographische Anordnung bimodaler Eingänge konnten vergleichbar zu unseren Ergebnissen auch in anderen Tierarten mit außergewöhnlichen Sinnesystemen gefunden werden. So konnte z. B. für echoortende Fledermäuse sowohl eine topographische unisensorische Anordnung des auditiven Raums als auch eine kongruente Repräsentation des visuellen und akustischen Raums als Karte im inferioren Kollikulus nachgewiesen werden (Hoffmann et al., 2016; Jen et al., 1987). Auch im TeO von Klapperschlangen besteht eine Repräsentation der Infrarotsignale, welche durch die Grubenorgane wahrgenommen werden können, und visueller Reize. Bimodale Neuronen, zeigen teilweise kongruente topographische Anordnungen, auch wenn die Achsen leicht verschoben sind und nicht eine vollständige räumliche Kongruenz beschrieben wurde (Hartline et al., 1978; Kass et al., 1978). Außerdem konnte bei Eulen eine vergleichbare audio-visuell topographische Karte im TeO identifiziert werden (Knudsen, 1982). Zusammengefasst mit unseren Ergebnissen, bei dem ebenfalls eine topographische Schnittstelle zwischen dem aktiv elektrischen und visuellem System gefunden werden konnte, unterstützt dies die These multimodaler Mappen als konserviertes Organisationsprinzip in Wirbeltiergehirnen (Stein et al., 2020).

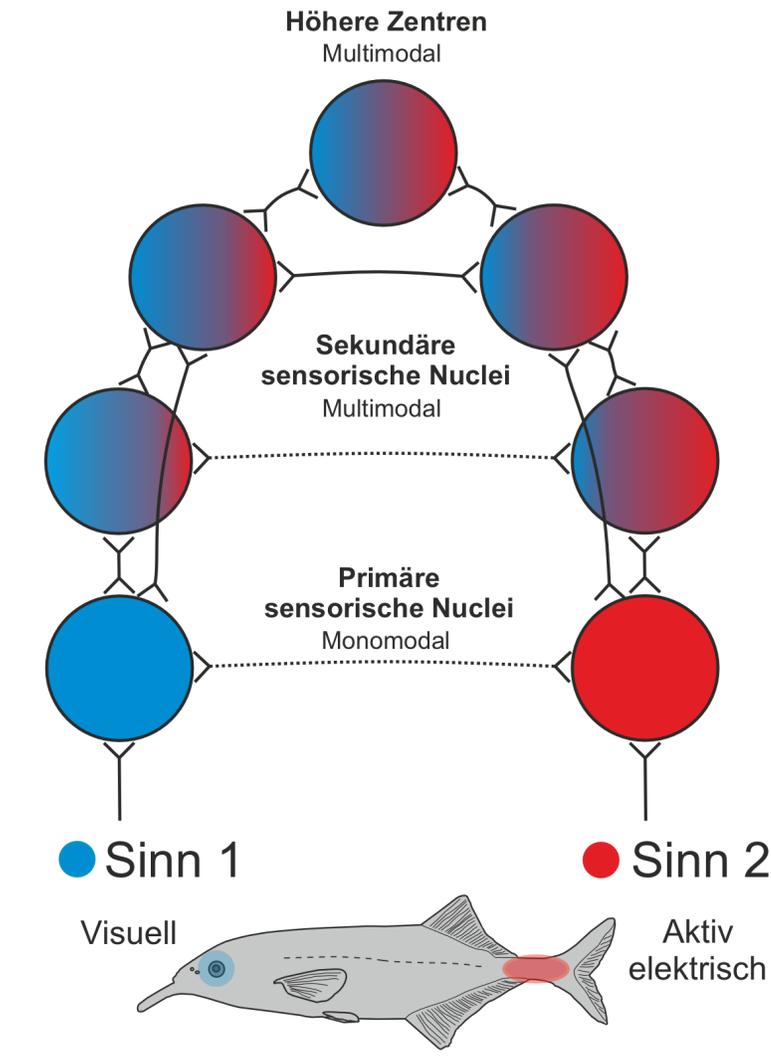
### 4.3 Metagehirn

Viele Jahre lang wurde die multisensorische Integration als ein einfacher aufsteigender Pfad der Signalverarbeitung über zunächst sensorische Zellen, primäre sensorische Areale bis hin zu multisensorischen Bereichen in höheren kortikalen Gehirnleveln beschrieben. Aufgrund verschiedener Studien entstand der Konsens, dass multisensorische Regionen nur in höheren Ordnungen der sensorischen Verarbeitungshierarchie liegen können, keine anatomischen crossmodalen Verbindungen in früheren Stadien der Signalverarbeitung bestehen und somit multisensorische Integration ein Prozess höherer Ordnung sein muss (Calvert et al., 1999; Jones und Powell, 1970; Lewis et al., 2000; Seltzer und Pandya, 1980). Unter diesem Gesichtspunkt werden Informationen einer einzelnen Modalität über verschiedene Ebenen innerhalb des unisensorischen Pfads und simultan die kongruenten Informationen anderer Modalitäten in einem anderen Pfad vergleichbar verarbeitet. Diese beiden verarbeiteten modalitätsspezifischen Signale werden dann in höheren Arealen kombiniert bzw. integriert. Auch wenn bereits früh multisensorische Aktivitäten in Gehirnarealen niedriger Ordnung, die zuvor immer als unisensorisch beschrieben worden sind, beobachtet wurden, ging man davon aus, dass es sich hierbei um „Feedback“ Informationen aus höheren kortikalen Regionen handeln musste (Calvert et al., 1999; King und Calvert, 2001; Lewis et al., 2000; Macaluso et al., 2000). Und auch wenn kortikale „Feedback“ Informationen in diese Regionen zu Beginn der Signalverarbeitung von großer Bedeutung sind, spielen auch die lateralen und die „Feedforward“-Verbindungen eine signifikante Rolle (Schroeder et al., 2001; Schroeder und Foxe, 2002). So beschreiben Foxe und Schroeder (2005) und Eck et al. (2013) eine nach Sinnen isolierte Verarbeitung nur auf ganz unteren neuronalen Leveln und gleichzeitig eine hohe Sensitivität der Areale niedriger Ordnung für kongruente Informationen anderer sensorischer Systeme.

Zusätzlich geriet auch das Konzept der einzelnen sensorischen rezeptiven Felder immer wieder an seine Grenzen. So wurde beispielsweise der inferotemporale Kortex bisher als rein visuelles Areal angesehen, welches an der Bildung von Objektkategorien beteiligt sein soll. Es konnte aber jüngst gezeigt werden, dass bei blinden Probanden auch der haptische Sinn diesen Bereich aktivieren kann und eine visuelle Erfahrung der Objekte nicht nötig ist um eine Repräsentation zu erreichen (Pietrini et al., 2004). Auch andere Versuche mit blinden Versuchspersonen zeigten

eine Aktivierung des z. B. primären visuellen Kortex durch nicht-visuelle Stimuli vergleichbar zu sehenden Probanden, denen visuelle Reize zur Verfügung standen (Lacey und Sathian, 2015; Murphy et al., 2016). Diese und weitere Beispiele bei unter anderem Menschen, Primaten und Nagetieren zeigten verschiedenste multimodale Interaktionen, bei denen zunächst modalitätsspezifische Regionen sensitiv gegenüber anderen Sinnessystemen sind (Bizley et al., 2007; Calvert et al., 1999; Foxe und Schroeder, 2005; Ghazanfar et al., 2005; Giard und Peronnet, 1999; Kayser et al., 2007; Molholm et al., 2002; Schroeder und Foxe, 2002; Wallace et al., 2004). Mittlerweile geht man also eher davon aus, dass nach den rein monomodalen primären sensorischen Nuclei crossmodaler sensorischer Transfer auf allen Stufen der multisensorischen Verarbeitung stattfinden kann und der Anteil an Multimodalität mit aufsteigenden Hirnleveln stetig zunimmt (Solvi et al., 2020; Stein et al., 2020; von der Emde und Burt de Perera, 2020).

Überträgt man dieses generelle Schema auf unseren Modellorganismus *Gnatho-nemus petersii* werden während der bimodalen Objekterkennung zunächst in den primären sensorischen Nuclei die modalitätsspezifischen Stimuli getrennt voneinander verarbeitet (Abb. 39). So erreichen z. B. die Informationen der elektrosensorischen Peripherie als ersten Schritt die verschiedenen Zonen des elektrischen Seitenlinienlobus, wo diese monomodal ausgewertet werden. Dann auf der nächst höheren Stufe in den sekundären sensorischen Nuclei kann bereits erster multimodaler reziproker Austausch mit anderen sensorischen Nuclei oder auch von höheren Hirnleveln vermutet werden. Diese reziproken Verbindungen können anhand unserer Ergebnisse ebenfalls angenommen werden, da bereits im lateralen Nucleus des Torus semicircularis des Mittelhirns eine topographische Übereinstimmung der visuellen und elektrosensorischen Peripherie gezeigt werden konnte. Davon ausgehend, dass dies keine zufällige Anordnung widerspiegelt, kann dies als erste neuronale Schnittstelle zwischen diesen sensorischen Systemen und als möglicher Ort des spontanen crossmodalen Transfers vermutet werden. Außerdem geht man in dem Modell davon aus, dass der Anteil der Multimodalität in den Neuronen mit aufsteigenden Hirnleveln zunimmt. Auch in *G. petersii* konnten bereits aufsteigende elektrosensorische und visuelle Kreisläufe über das Mittelhirn hinaus bis zum Vorderhirn gefunden werden, wobei diese bisher nicht näher untersucht wurden (Wullimann und Northcutt, 1990). Und auch wenn im Pallium nur



**Abbildung 39: Generelles Schema des crossmodalen Transfers nach von der Emde und Burt de Perera (2020).** Während der multimodalen Wahrnehmung nehmen die Sinnesorgane verschiedene physikalische Stimuli wahr und leiten diese an die spezifischen monomodalen Nuclei weiter (**blau**: visuell; **rot**: aktiv elektrisch). Diese Nuclei kommunizieren reziprok mit multimodalen sensorischen Nuclei höherer Hirnregionen. Prinzipiell wird angenommen, dass auf allen Stufen Signalverarbeitung nach den ersten monomodalen Nuclei crossmodaler Transfer stattfinden kann. Verändert nach von der Emde und Burt de Perera (2020).

dezente Felder verschiedener sensorischer Repräsentationen ohne überlappende topographische Anordnung beschrieben wurden (Prechtl et al., 1998; von der Emde und Prechtl, 1999), ist zu vermuten, dass trotz alledem eine gewisse zu-

sammenhängende multisensorische Verarbeitung in den höheren Hirnzentren von *Gnathonemus petersii* basierend auf den generell sonst stark übereinstimmenden Mechanismen der multimodalen Signalverarbeitung vergleichbar zum Menschen vorherrschend ist.

All diese bisherigen Ergebnisse unterstützten die These, dass es eventuell nicht einzelne unabhängige Bereiche gibt, die jeweils eine Modalität kodieren, sondern vielmehr eine multisensorische Repräsentation der Umwelt im Gehirn existiert (Lacey et al., 2007). Neuere Konzepte gehen sogar noch weiter und beschreiben das menschliche Gehirn als „metamodal“, bei der die Organisation eher auf der zu lösenden Aufgabe als strikt auf den Modalitäten basiert (James et al., 2011; Lacey et al., 2009; Pascual-Leone und Hamilton, 2001). Durch die teilweise schwierige Trennung der einzelner Sinne während der multisensorischen Verarbeitung spricht man hier von einem multimodalen geistigen Vorstellungsvermögen, bei dem die kortikalen Regionen höchst flexible multimodale statt starre unisensorische Maschinerien sind. Auch im Review von Driver und Noesselt (2008) wird die provokante Frage diskutiert, ob der Neokortex im Gegensatz zu der früheren Meinung nicht sogar komplett multisensorisch ist (Ghazanfar und Schroeder, 2006). Diese extreme Sicht beinhaltet eine Gleichheit aller Gehirnregionen. Viele Studien hingegen zeigen Präferenzen verschiedener Areale für eine Modalität gegenüber einer anderen (Macaluso et al., 2000; Van Essen et al., 1992) oder aber für eine Paarung von zwei Modalitäten verglichen mit zwei anderen (Ghazanfar und Schroeder, 2006). Als weniger extreme Variante folgerten deshalb Beauchamp et al. (2004), Wallace et al. (2004) und Stein et al. (2020) auf eine Existenz von multisensorischen Übergangsregionen angrenzend an die modalitätsspezifischen kortikalen Areale.

Außerdem stehen die neuronalen Kreisläufe bei diesen Konzepten immer wieder im Fokus der Untersuchungen. Auch wenn angenommen wird, dass multisensorische Einflüsse auf unisensorische Areale vermutlich Feedback-Verbindungen von multimodalen Konvergenzzonen reflektieren, ist keine strikte in Serie geschaltete Verarbeitung über viele Schritte realistisch, sondern beinhaltet viel mehr parallele und rekursive Schleifen (Review: Driver und Noesselt, 2008). Im Zuge der fortschreitenden Untersuchungen wächst seit Jahren die Anzahl der identifizierten

multisensorischen Kreisläufe konstant an und es konnten bereits verschiedenste kortikale Regionen, wie etwa temporale, parietale, frontale und insulare Kortex oder der superior temporale Sulkus, intraparietale Sulkus, Claustrum/Insula, anterior kingulate Kortex, sowie auch vorher typischerweise unisensorisch angesehene Regionen als multimodal identifiziert werden (Amedi et al., 2005; Banati et al., 2000; Bonath et al., 2007; Lacey und Sathian, 2015; Laurienti et al., 2005; Schroeder und Foxe, 2002). Die Diversität der Wege kombiniert mit dem Spektrum verschiedenster multisensorischer Regionen auf allen Leveln der kortikalen Hierarchie, unterstützt die Annahme einer extrem komplexen und flexiblen Struktur für die Verarbeitung multisensorischen Eingangs. Auch wenn das menschliche Gehirn eine Besonderheit in seinem Aufbau und seiner Funktionsweise im Tierreich darstellt, können einige der Prozesse und Mechanismen ebenfalls auf den Modellorganismus *Gnathonemus petersii* übertragen werden. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen deutlich, dass der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* vergleichbar zum Menschen, multisensorischen Eingang dynamisch anhand der Verlässlichkeit gewichten und dabei diesen Vorgang flexibel in Abhängigkeit von den vorherigen Erfahrungen oder der Aufgabe anpassen kann. Auch in der neuronalen Verarbeitung konnten Gemeinsamkeiten zwischen dem Menschen und Elefantenrüsselfisch gefunden werden, sei es angefangen mit topographisch organisierten Mappen bis hin zu einem möglichen crossmodalen Transfer auch auf niederen Hirnleveln. Zusammenfassend lässt dies die Vermutung zu, dass multimodale Mappen und eine komplexe Verschaltung multisensorischer Informationen ein gängiges Organisationsprinzip in Wirbeltiergehirnen ist.

## Literatur

- Adams, W. J., Graf, E. W., und Ernst, M. O. (2004). Experience can change the 'light-from-above' prior. *Nature Neuroscience*, 7:1057–1058.
- Agrawal, S., Safarik, S., und Dickinson, M. (2014). The relative roles of vision and chemosensation in mate recognition of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, 217:2796–2805.
- Akert, K. (1949). Experimenteller Beitrag betreffs die zentrale Netzhautrepräsentation im Tectum opticum. *Schweizer Archiv für Neurologie, Neurochirurgie und Psychiatrie*, 64:1–16.
- Alais, D. und Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Current Biology*, 14:257–262.
- Ali, M. A. und Anctil, M. (1976). *Retinas of Fishes: an Atlas*. Springer.
- Amedi, A., von Kriegstein, K., van Atteveldt, N. M., Beauchamp, M. S., und Naumer, M. J. (2005). Functional imaging of human crossmodal identification and object recognition. *Experimental Brain Research*, 166:559–571.
- Amey-Özel, M., von der Emde, G., Engelmann, J., und 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 Journal of Comparative Neurology*, 523:769–789.
- Antreou, A. (2020). Objektunterscheidung mit verschiedenen Sinnen nach multimodalem Training in unterschiedlichen Entfernungen bei *Gnathonemos petersii*. B. Sc., Universität Bonn.
- Arimoro, F. O. und Osakwe, E. I. (2006). The influence of sawmill wood wastes on the distribution and population of macroinvertebrates at Benin River, Niger Delta Area, Nigeria. *Chemistry and Biodiversity*, 3:578–592.
- Assad, C., Rasnow, B., und Stoddard, P. K. (1999). Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *The Journal of Experimental Biology*, 202:1185–1193.

- Astrup, J. und Møhl, B. (1993). Detection of intense ultrasound by the cod *Gadus morhua*. *The Journal of Experimental Biology*, 182:71–80.
- Atkins, J. E., Fiser, J., und Jacobs, R. A. (2001). Experience-dependent visual cue integration based on consistencies between visual and haptic percepts. *Vision Research*, 41:449–461.
- Bacelo, J., Engelmann, J., Hollmann, M., von der Emde, G., und Grant, K. (2008). Functional foveae in an electrosensory system. *The Journal of Comparative Neurology*, 511:342–359.
- Backus, B. T., Banks, M. S., van Ee, R., und Crowell, J. A. (1999). Horizontal and vertical disparity, eye position, and stereoscopic slant perception. *Vision Research*, 39:1143–1170.
- Baier, B. (2008). Effect of conductivity changes on the stability of electric signal waveforms in dwarf stonebashers (Mormyridae; *Pollimyrus castelnaui*, *P. marianne*). *Journal of Comparative Physiology A*, 194:915–919.
- Baier, B. und Kramer, B. (2007). Electric communication during courtship and spawning in two sibling species of dwarf stonebasher from southern Africa, *Pollimyrus castelnaui* and *P. marianne* (Mormyridae, Teleostei): evidence for a non species-specific communication code? *Behaviour*, 144:115–142.
- Baker, C. V. H., Modrell, M. S., und Gillis, J. A. (2013). The evolution and development of vertebrate lateral line electroreceptors. *The Journal of Experimental Biology*, 216:2515–2522.
- Balamurali, G. S., Rose, S., Somanathan, H., und Kodandaramaiah, U. (2020). Complex multi-modal sensory integration and context specificity in colour preferences of a pierid butterfly. *The Journal of Experimental Biology*, 223:jeb223271.
- Balkenius, A. und Dacke, M. (2010). Flight behaviour of the hawkmoth *Manduca sexta* towards unimodal and multimodal targets. *Journal of Experimental Biology*, 213:3741–3747.

- Banati, R. B., Goerres, G. W., Tjoa, C., Aggleton, J. P., and Grasby, P. (2000). The functional anatomy of visual-tactile integration in man: a study using positron emission tomography. *Neuropsychologia*, 38:115–124.
- Battaglia, P. W., Jacobs, R. A., and Aslin, R. N. (2003). Bayesian integration of visual and auditory signals for spatial localization. *Journal of Optical Society of America A*, 20:1391–1397.
- Bauer, R. (1979). Electric organ discharge (EOD) and prey capture behaviour in the electric eel, *Electrophorus electricus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4:311–319.
- Beauchamp, M. S. (2005). Statistical criteria in fMRI studies of multisensory integration. *Neuroinformatics*, 3:93–113.
- Beauchamp, M. S., Argall, B. D., Bodurka, J., Duyn, J. H., and Martin, A. (2004). Unraveling multisensory integration: patchy organization within human STS multisensory cortex. *Nature Neuroscience*, 7:1190–1192.
- Beker, S., Foxe, J. J., and Molholm, S. (2018). Ripe for solution: delayed development of multisensory processing in autism and its remediation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 84:182–192.
- Belbenoit, P., Moller, P., Serrier, J., and Push, S. (1979). Ethological observations on the electric organ discharge behaviour of the electric catfish, *Malapterurus electricus* (Pisces) \* \*\*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4:321–330.
- Bell, C. C. (1981). Central distribution of octavolateral afferents and efferents in a teleost (Mormyridae). *The Journal of Comparative Neurology*, 195:391–414.
- Bell, C. C. (1989). Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *The Journal of Experimental Biology*, 146:229–253.
- Bell, C. C. (1990). Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish. III. Physiological differences between two morphological types of fibers. *The Journal of Neurophysiology*, 63:319–332.

- Bell, C. C., Bradbury, J., und Russell, C. J. (1976). The electric organ of a mormyrid as a current and voltage source. *Journal of Comparative Physiology A*, 110:65–88.
- Bell, C. C., Finger, T. E., und Russell, C. J. (1981). Central connections of the posterior lateral line lobe in mormyrid fish. *Experimental Brain Research*, 42:9–22.
- Bell, C. C. und Grant, K. (1989). Corollary discharge inhibition and preservation of temporal information in a sensory nucleus of mormyrid electric fish. *The Journal of Neuroscience*, 9:1029–1044.
- Bell, C. C., Libouban, S., und Szabo, T. (1983). Pathways of the electric organ discharge command and its corollary discharges in mormyrid fish. *The Journal of Comparative Neurology*, 216:327–338.
- Bell, C. C. und Russell, C. J. (1978a). Effect of electric organ discharge on ampullary receptors in a mormyrid. *Brain Research*, 145:85–96.
- Bell, C. C. und Russell, C. J. (1978b). Termination of electroreceptor and mechanical lateral line afferents in the mormyrid acousticolateral area. *The Journal of Comparative Neurology*, 182:367–382.
- Bell, C. C. und Szabo, T. (1986). Electroreception in mormyrid fish: central anatomy. In Bullock, T. H. und Heiligenberg, W., Herausgeber, *Electroreception*, Seiten 375–421. John Wiley Sons, Inc.
- Bell, C. C., Zakon, H., und Finger, T. E. (1989). Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish I. Morphology. *The Journal of Comparative Neurology*, 286:391–407.
- Bénech, V. und Quensièrè, J. (1983). Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Camerou. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 16:79–101.
- Bennett, M. (1971). Electroreception. In Hoar, W. S. und Randall, D. J., Herausgeber, *Fish physiology*, Band 5, Seiten 493–574. Academic Press Elsevier.

- Bennett, M. V. L., Pappas, G. D., Aljure, E., und Nakajima, Y. (1967). Physiology and ultrastructure of electrotonic junctions. II Spinal and medullary electromotor nuclei in mormyrid fish. *Journal of Neurophysiology*, 30:180–208.
- Bensouilah, M. und Denizot, J.-P. (1991). Taste buds and neuromasts of *Astyanax jordani*: distribution and immunochemical demonstration of co-localized substance p and enkephalins. *European Journal of Neuroscience*, 3:407–414.
- Berkelbach van Der Sprenkel, H. (1915). The central relations of the cranial nerves in *Silurus glanis* and *Mormyrus caschive*. *The Journal of Comparative Neurology*, 25:5–63.
- Bertelson, P. (1999). Ventriloquism: a case of crossmodal perceptual grouping. In Aschersleben, G., Bachmann, T., und Müsseler, J., Herausgeber, *Advances in psychology: cognitive contributions to the perception of spatial and temporal events*. Elsevier Science.
- Binder, M. (2015). Neural correlates of audiovisual temporal processing - Comparison of temporal order and simultaneity judgments. *Neuroscience*, 300:432–447.
- Bizley, J. K., Nodal, F. R., Bajo, V. M., Nelken, I., und King, A. J. (2007). Physiological and anatomical evidence for multisensory interactions in auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 17:2172–2189.
- Bleckmann, H. (1986). Role of the lateral line in fish behaviour. In Pitcher, T. J., Herausgeber, *The behaviour of teleost fishes*, Seiten 177–202. Springer.
- Bleckmann, H. (1994). *Reception of Hydrodynamic Stimuli in Aquatic and Semi-aquatic Animals*. Gustav Fischer Stuttgart, Jena, New York, 1. Auflage.
- Bleckmann, H., Breithaupt, T., Blickhan, R., und Tautz, J. (1991). The time course and frequency content of hydrodynamic events caused by moving fish, frogs, and crustaceans. *The Journal of Comparative Physiology A*, 168:749–757.
- Bleckmann, H. und Zelick, R. (1993). The responses of peripheral and central mechanosensory lateral line units of weakly electric fish to moving objects. *The Journal of Comparative Physiology A*, 172:115–128.

- Bodznick, D. und Montgomery, J. C. (2005). The physiology of low-frequency electrosensory systems. In Bullock, T. H., Hopkins, C. D., Popper, A. N., und Fay, R. R., Herausgeber, *Electroreception*, Seiten 132–153. Springer.
- Bonath, B., Noesselt, T., Martinez, A., Mishra, J., Schwiecker, K., Heinze, H.-J., und Hillyard, S. A. (2007). Neural basis of the ventriloquist illusion. *Current Biology*, 17:1697–1703.
- Brands, K. (2018). The influence of training conditions on multimodal object-detection performance in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. B.Sc., Universität Bonn.
- Brandwein, A. B., Foxe, J. J., Russo, N. N., Altschuler, T. S., Gomes, H., und Molholm, S. (2011). The development of audiovisual multisensory integration across childhood and early adolescence: A high-density electrical mapping study. *Cerebral Cortex*, 21:1042–1055.
- Bratton, B. . und Kramer, B. (1988). Intraspecific variability of the pulse-type discharges of the African electric fishes, *Pollimyrus isidori* and *Petrocephalus bovei* (Mormyridae, Teleostei), and their dependence on water conductivity. *Experimental Biology*, 47:227–238.
- Bratton, B. O. und Kramer, B. (1989). Patterns of the electric organ discharge during courtship and spawning in the mormyrid fish, *Pollimyrus isidori*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24:349–368.
- Bresciani, J. P., Ernst, M. O., Drewing, K., Bouyer, G., Maury, V., und Kheddar, A. (2005). Feeling what you hear: auditory signals can modulate tactile tap perception. *Experimental Brain Research*, 162:172–180.
- Brockmann, N. (2017). Multisensory object discrimination: Influence of perceptual reliability in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. M.Sc., Universität Bonn.
- Bruns, P., Liebnau, R., und Röder, B. (2011). Cross-modal training induces changes in spatial representations early in the auditory processing pathway. *Psychological Science*, 22:1120–1126.

- Bruns, P. und Röder, B. (2015). Sensory recalibration integrates information from the immediate and the cumulative past. *Scientific Reports*, 5:Article 12739.
- Bruns, V. (1971). Elektrisches Organ von *Gnathonemus* (Mormyridae). *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 122:538–563.
- Buehlmann, C., Aussel, A., und Graham, P. (2020). Dynamic multimodal interactions in navigating wood ants: what do path details tell us about cue integration? *Journal of Experimental Biology*, 223:jeb221036.
- Bullock, T. H. (1982). Electroreception. *Annual Review Neuroscience*, 5:121–170.
- Bullock, T. H., Bodznick, D. A., und Northcutt, R. G. (1983). The phylogenetic distribution of electroreception: evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. *Brain Research Reviews*, 6:25–46.
- Bullock, T. H., Northcutt, R. G., und Bodznick, D. A. (1982). Evolution of electroreception. *Trends in Neurosciences*, 5:50–53.
- Burge, J., Ernst, M. O., und Banks, M. S. (2008). The statistical determinants of adaptation rate in human reaching. *Journal of Vision*, 8:1–19.
- Burnside, B. und Nagle, B. (1983). Retinomotor movements of photoreceptors and retinal pigment epithelium: mechanisms and regulation. *Progress in retinal research*, 2:67–109.
- Burr, D. und Gori, M. (2012). Multisensory integration develops late in humans. In Murray, M. M. und Wallace, M. T., Herausgeber, *The neural bases of multisensory processes*. CRC Press/Taylor Francis.
- Butsuk, S. V. und Bessonov, B. I. (1981). Direct current electric field in some teleost species: effect of medium salinity. *The Journal of Comparative Physiology A*, 141:277–282.
- Cain, P. (1995). Navigation in familiar environments by the weakly electric elephantnose fish, *Gnathonemus petersii* L. (Mormyriiformes, Teleostei). *Ethology*, 99:332–349.

- Cain, P., Gerin, W., und Moller, P. (1994). Short-range navigation of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* L. (Mormyridae, Teleostei), in novel and familiar environments. *Ethology*, 96:33–45.
- Cain, P. und Malwal, S. (2002). Landmark use and development of navigation behaviour in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae; Teleostei). *The Journal of Experimental Biology*, 205:3915–3923.
- Cairns, E. und Coll, P. (1977). The role of visual imagery in visual, tactual and cross-modal matching. *British Journal of Psychology*, 68:213–214.
- Calvert, G. A., Brammer, M. J., Bullmore, E. T., Campbell, R., Iversen, S. D., und David, A. S. (1999). Response amplification in sensory-specific cortices during crossmodal binding. *NeuroReport*, 10:2619–2623.
- Calvert, G. A., Campbell, R., und Brammer, M. J. (2000). Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Current Biology*, 10:649–657.
- Calvert, G. A., Hansen, P. C., Iversen, S. D., und Brammer, M. J. (2001). Detection of audio-visual integration sites in humans by application of electrophysiological criteria to the BOLD effect. *NeuroImage*, 14:427–438.
- Caputi, A. A., Budelli, R., Grant, K., und Bell, C. C. (1998). The electric image in weakly electric fish: physical image of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Experimental Biology*, 201:2115–2128.
- Caputi, A. A., Carlson, B. A., und Macadar, O. (2005). Electric organs and their control. In Bullock, T. H., Hopkins, C. D., Popper, A. N., und Fay, R. R., Herausgeber, *Electroreception*, Seiten 410–451. Springer.
- Carleton, K. L., Escobar-Camacho, D., Stieb, S. M., Cortesi, F., und Marshall, N. J. (2020). Seeing the rainbow: mechanisms underlying spectral sensitivity in teleost fishes. *Journal of Experimental Biology*, 223:jeb193334.
- Carlson, B. A. (2002a). Electric signaling behavior and the mechanisms of electric organ discharge production in mormyrid fish. *The Journal of Physiology Paris*, 96:405–419.

- Carlson, B. A. (2002b). Neuroanatomy of the mormyrid electromotor control system. *The Journal of Comparative Neurology*, 454:440–455.
- Carlson, B. A. und Gallant, J. R. (2013). From sequence to spike to spark: evo-devo-neuroethology of electric communication in mormyrid fishes. *Journal of Neurogenetics*, 27:106–129.
- Carlson, B. A., Hasan, S. M., Hollmann, M., Miller, D. B., Harmon, L. J., und Arnegard, M. E. (2011). Brain evolution triggers increased diversification of electric fishes. *Science*, 332:583–586.
- Carlson, B. A. und Hopkins, C. D. (2004). Stereotyped temporal patterns in electrical communication. *Animal Behaviour*, 68:867–878.
- Carlson, B. A., Hopkins, C. D., und Thomas, P. (2000). Androgen correlates of socially induced changes in the electric organ discharge waveform of a mormyrid fish. *Hormones and Behavior*, 38:177–186.
- Chandrashekar, J., Hoon, M. A., Ryba, N. J. P., und Zuker, C. S. (2006). The receptors and cells for mammalian taste. *Nature*, 444:288–294.
- Charman, W. N. und Tucker, J. (1973). The optical system of the goldfish eye. *Vision Research*, 13:1–8.
- Claßen, A. (2018). Multisensorische Unterscheidung von Metallobjekten bei dem schwach elektrischen Fisch *Gnathonemus petersii*. B.Sc., Universität Bonn.
- Cohen, L., Rothschild, G., und Mizrahi, A. (2011). Multisensory integration of natural odors and sounds in the auditory cortex. *Neuron*, 72:357–369.
- Colonus, H. und Diederich, A. (2020). Formal models and quantitative measures of multisensory integration: a selective overview. *European Journal of Neuroscience*, 51:1161–1178.
- Confer, J. L., Howick, G. L., Corzette, M. H., Kramer, S. L., Fitzgibbon, S., und Landesberg, R. (1978). Visual predation by planktivores. *Oikos*, 31:27–37.
- Cowey, A. und Weiskrantz, L. (1975). Demonstration of cross-modal matching in rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Neuropsychologia*, 13:117–120.

- Crampton, W. G. R. (2019). Electroreception, electrogenesis and electric signal evolution. *The Journal of Fish Biology*, 95:92–134.
- Crawford, J. D. (1992). Individual and sex specificity in the electric organ discharges of breeding mormyrid fish (*Pollimyrus isidori*). *The Journal of Experimental Biology*, 164:79–102.
- Crawford, J. D., Cook, A. P., und 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*, 102:1200–1212.
- Crawford, J. D., Hagedorn, M., und Hopkins, C. D. (1986). Acoustic communication in an electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae). *The Journal of Comparative Physiology A*, 159:297–310.
- Dalton, P., Doolittle, N., Nagata, H., und Breslin, P. A. S. (2000). The merging of the senses: integration of subthreshold taste and smell. *Nature Neuroscience*, 3:431–432.
- Dangelmayer, S., Benda, J., und Grewe, J. (2016). Weakly electric fish learn both visual and electrosensory cues in a multisensory object discrimination task. *Journal of Physiology Paris*, 110:182–189.
- Danilovich, S. und Yovel, Y. (2019). Integrating vision and echolocation for navigation and perception in bats. *Science Advances*, 5:eaaw6503.
- Davenport, R. K. und Rogers, C. M. (1970). Intermodal equivalence of stimuli in apes. *Science*, 168:279–280.
- Debats, N. B., Ernst, M. O., und Heuer, H. (2017). Perceptual attraction in tool use: evidence for a reliability-based weighting mechanism. *The Journal of Neurophysiology*, 117:1569–1580.
- Delk, J. L. und Fillenbaum, S. (1965). Differences in perceived color as a function of characteristic color. *The American Journal of Psychology*, 78:290–293.

- Delong, P., Aller, M., Giani, A. S., Rohe, T., Conrad, V., Watanabe, M., und Noppeney, U. (2018). Invisible flashes alter perceived sound location. *Scientific Reports*, 8:Article 12376.
- Derbin, C. und Szabo, T. (1968). Ultrastructure of an electroreceptor (Knollenorgan) in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii*. I. *The Journal of Ultrastructure Research*, 22:469–484.
- Diederich, A. und Colonius, H. (2004). Bimodal and trimodal multisensory enhancement: effects of stimulus onset and intensity on reaction time. *Perception and Psychophysics*, 66:1388–1404.
- Dijkgraaf, S. (1963). The functioning and significance of the lateral-line organs. *Biological reviews*, 38:51–105.
- Douglas, R. H. und Hawryshyn, C. W. (1990). Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. In Douglas, R. und Djamgoz, M., Herausgeber, *The visual system of fish*, Seiten 373–418. Springer.
- Døving, K. B. (1986). Functional properties of the fish olfactory system. In Autrum, H., Ottoson, D., Perl, E. R., Schmidt, R. F., Shimazu, H., und Willis, W. D., Herausgeber, *Progress in sensory physiology*, Band 6, Seiten 39–104. Springer.
- Downing, H. C., Barutchu, A., und Crewther, S. G. (2015). Developmental trends in the facilitation of multisensory objects with distractors. *Frontiers in Psychology*, 5:Articel 1559.
- Driver, J. und Noesselt, T. (2008). Multisensory interplay reveals crossmodal influences on 'sensory-specific' brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron*, 57:11–23.
- Dror, R. O., Willsky, A. S., und Adelson, E. H. (2004). Statistical characterization of real-world illumination. *Journal of Vision*, 4:821–837.
- Dunlap, K. D., Smith, G. T., und Yekta, A. (2000). Temperature dependence of electrocommunication signals and their underlying neural rhythms in the

- weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 55:152–162.
- Ebrey, T. und Koutalos, Y. (2001). Vertebrate photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20:49–94.
- Eck, J., Kaas, A. L., und Goebel, R. (2013). Crossmodal interactions of haptic and visual texture information in early sensory cortex. *NeuroImage*, 75:123–135.
- Engelmann, J., Nöbel, S., Röver, T., und von der Emde, G. (2009). The Schnauzenorgan-response of *Gnathonemus petersii*. *Frontiers in Zoology*, 6:Artikel 21.
- Eninger, M. U. (1952). Habit summation in a selective learning problem. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45:604–608.
- Eramudugolla, R., Kamke, M. R., Soto-Faraco, S., und Mattingley, J. B. (2011). Perceptual load influences auditory space perception in the ventriloquist aftereffect. *Cognition*, 118:62–74.
- Erdl, M. P. (1846). Über das Gehirn der Fischgattung Mormyrus. *Gelehrte Anzeigen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 23:403–407.
- Ernst, M. O. und Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415:429–433.
- Ernst, M. O., Banks, M. S., und Bühlhoff, H. H. (2000). Touch can change visual slant perception. *Nature Neuroscience*, 3:69–73.
- Ernst, M. O. und Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8:162–169.
- Ernst, M. O. und Di Luca, M. (2011). Multisensory perception: from integration to remapping. In Trommershäuser, J., Körding, K. P., und Landy, M. S., Herausgeber, *Sensory cue integration*, Seiten 224–250. Oxford University Press.
- Ettlinger, G. und Wilson, W. A. (1990). Cross-modal performance: behavioural processes, phylogenetic considerations and neural mechanisms. *Behavioural Brain Research*, 40:169–192.

- Faisal, A. A., Selen, L. P. J., und Wolpert, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*, 9:292–303.
- Fay, R. R. und Popper, A. N. (1974). Acoustic stimulation of the ear of the goldfish (*Carassius auratus*). *The Journal of Experimental Biology*, 61:243–260.
- Fay, R. R. und Popper, A. N. (1975). Modes of stimulation of the teleost ear. *The Journal of Experimental Biology*, 62:379–387.
- Fay, R. R. und Wilber, L. A. (1989). Hearing in vertebrates: a psychophysics databook. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 86:2044–2044.
- Fechler, K., Holtkamp, D., Neusel, G., Sanguinetti-Scheck, J. I., Budelli, R., und von der Emde, G. (2012). Mind the gap: the minimal detectable separation distance between two objects during active electrolocation. *Journal of Fish Biology*, 81:2255–2276.
- Fechler, K. und von der Emde, G. (2013). Figure-ground separation during active electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology Paris*, 107:72–83.
- Fetsch, C. R., Pouget, A., DeAngelis, G. C., und Angelaki, D. E. (2012). Neural correlates of reliability-based cue weighting during multisensory integration. *Nature Neuroscience*, 15:146–154.
- Fetsch, C. R., Turner, A. H., DeAngelis, G. C., und Angelaki, D. E. (2009). Dynamic reweighting of visual and vestibular cues during self-motion perception. *The Journal of Neuroscience*, 29:15601–15612.
- Finger, T. E. (2000). Ascending spinal systems in the fish, *Prionotus carolinus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 422:106–122.
- Finger, T. E., Bell, C. C., und Russell, C. J. (1981). Electrosensory pathways to the valvula cerebelli in mormyrid fish. *Experimental Brain Research*, 42:23–33.
- Finger, T. E. und Tong, S.-L. (1984). Central organization of eighth nerve and mechanosensory lateral line systems in the brainstem of ictalurid catfish. *The Journal of Comparative Neurology*, 229:129–151.

- Firestein, S. (2001). How the olfactory system makes sense of scents. *Nature*, 413:211–218.
- Fiser, J. und Aslin, R. N. (2002). Statistical learning of new visual feature combinations by infants. *PNAS*, 99:15822–15826.
- Flanigan, K. A. S., Wiegmann, D. D., Hebets, E. A., und Bingman, V. P. (2021). Multisensory integration supports configural learning of a home refuge in the whip spider *Phrynos marginemaculatus*. *Journal of Experimental Biology*, 224:jeb238444.
- Folgueira, M., Anadón, R., und Yáñez, J. (2005). Experimental study of the connections of the preglomerular nuclei and corpus mamillare in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Brain Research Bulletin*, 66:361–364.
- Folgueira, M., Huesa, G., Anadón, R., und Yáñez, J. (2002). The nucleus subglomerulosus of the trout hypothalamus is a link between chemosensory and visual systems: A DiI study. *Brain Research Bulletin*, 57:427–430.
- Foxe, J. J. und Schroeder, C. E. (2005). The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *NeuroReport*, 16:419–423.
- Francke, M., Kreysing, M., Mack, A., Engelmann, J., Karl, A., Makarov, F., Guck, J., Kolle, M., Wolburg, H., Pusch, R., von der Emde, G., Schuster, S., Wagner, H.-J., und Reichenbach, A. (2014). Grouped retinæ and tapetal cups in some Teleostian fish: occurrence, structure, and function. *Progress in Retinal and Eye Research*, 38:43–69.
- Franz, V. (1912). Das Mormyridenhirn. *Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Anatomie und Ontogenie*, 32:465–492.
- Franz, V. (1913). Faseranatomie des Mormyridengehirns. *Anatomischer Anzeiger*, 45:271–279.
- Franz, V. (1921). Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 42:91–148.

- French, A. und Torkkeli, P. (2009). Mechanoreceptors. In Squire, L. R., Herausgeber, *Encyclopedia of Neuroscience*, Seiten 689–695. Elsevier.
- Friedman, M. A. und Hopkins, C. D. (1996). Tracking individual mormyrid electric fish in the field using electric organ discharge waveforms. *Animal Behaviour*, 51:391–407.
- Frings, S. (2021). Der aktive Elektrosinn der Nilhechte und Messeraale. In *Die Sinne der Tiere*, Seiten 478–484. Springer Spektrum.
- Frissen, I., Vroomen, J., de Gelder, B., und Bertelson, P. (2005). The aftereffects of ventriloquism: Generalization across sound-frequencies. *Acta Psychologica*, 118:93–100.
- Fujisaki, W., Shimojo, S., Kashino, M., und Nishida, S. (2004). Recalibration of audiovisual simultaneity. *Nature Neuroscience*, 7:773–778.
- Fujita, K. und Kashimori, Y. (2019). Representation of object’s shape by multiple electric images in electrolocation. *Biological cybernetics*, 113:239–255.
- Fuss, T., Bleckmann, H., und Schluessel, V. (2014). Visual discrimination abilities in the gray bamboo shark (*Chiloscyllium griseum*). *Zoology*, 117:104–111.
- Fuss, T. und Schluessel, V. (2017). The Ebbinghaus illusion in the gray bamboo shark (*Chiloscyllium griseum*) in comparison to the teleost damselfish (*Chromis chromis*). *Zoology*, 123:16–29.
- Fuster, J. M., Bodner, M., und Kroger, J. K. (2000). Cross-modal and cross-temporal association in neurons of frontal cortex. *Nature*, 405:347–351.
- Gardiner, J. M., Atema, J., Hueter, R. E., und Motta, P. J. (2014). Multisensory integration and behavioral plasticity in sharks from different ecological niches. *PLoS ONE*, 9:e93036.
- Gaydos, H. F. (1956). Intersensory transfer in the discrimination of form. *The American Journal of Psychology*, 69:107–110.

- Gellermann, L. W. (1933). Chance Orders of Alternating Stimuli in Visual Discrimination Experiments. *Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology*, 42:206–208.
- Gepshtein, S. und Banks, M. S. (2003). Viewing geometry determines how vision and haptics combine in size perception. *Current Biology*, 13:483–488.
- Ghahramani, Z., Wolpert, D. M., und Jordan, M. I. (1997). Computational models of sensorimotor integration. In Pietro, M. und Sanguineti, V., Herausgeber, *Advances in psychology: Self-organization, computational maps, and motor control*, Band 119, Seiten 117–147. Elsevier Science.
- Ghazanfar, A. A., Maier, J. X., Hoffman, K. L., und Logothetis, N. K. (2005). Multisensory integration of dynamic faces and voices in rhesus monkey auditory cortex. *Journal of Neuroscience*, 25:5004–5012.
- Ghazanfar, A. A. und Schroeder, C. E. (2006). Is neocortex essentially multisensory? *Trends in Cognitive Sciences*, 10:278–285.
- Ghosh, D. D., Nitabach, M. N., Zhang, Y., und Harris, G. (2017). Multisensory integration in *C. elegans*. *Current Opinion in Neurobiology*, 43:110–118.
- Giard, M. H. und Peronnet, F. (1999). Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 11:473–490.
- Gil-Guevara, O., Bernal, H. A., und Riveros, A. J. (2022). Honey bees respond to multimodal stimuli following the principle of inverse effectiveness. *Journal of Experimental Biology*, 225:jeb243832.
- Gingras, G., Rowland, B. A., und Stein, B. E. (2009). The differing impact of multisensory and unisensory integration on behavior. *Journal of Neuroscience*, 29:4897–4902.
- Goller, B., Segre, P. S., Middleton, K. M., Dickinson, M. H., und Altshuler, D. L. (2017). Visual sensory signals dominate tactile cues during docked feeding in hummingbirds. *Frontiers in Neuroscience*, 11:Artikel 622.

- Gomahr, A., Palzenberger, M., und Kotrschal, K. (1992). Density and distribution of external taste buds in cyprinids. *Environmental Biology of Fishes*, 33:125–134.
- Gordon, S. D. und Uetz, G. W. (2011). Multimodal communication of wolf spiders on different substrates: evidence for behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 81:367–375.
- Gori, M., Sandini, G., und Burr, D. (2012). Development of visuo-auditory integration in space and time. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 6:Artikel 77.
- Gori, M., Viva, M. D., Sandini, G., und Burr, D. C. (2008). Young children do not integrate visual and haptic form information. *Current Biology*, 18:694–698.
- Gottlieb, G. (1971). Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. In Tobach, E., Aronson, L. R., und Shaw, E., Herausgeber, *The biopsychology of development*, Band 4, Seiten 67–128. Academic Press.
- Gottwald, M., Bott, R. A., und von der Emde, G. (2017). Estimation of distance and electric impedance of capacitive objects in the weakly electric fish *Gnathopetersonus petersii*. *The Journal of Experimental Biology*, 220:3142–3153.
- Gottwald, M., Singh, N., Haubrich, A. N., Regett, S., und von der Emde, G. (2018). Electric-color sensing in weakly electric fish suggests color perception as a sensory concept beyond vision. *Current Biology*, 28:3648–3653.
- Grant, K., Bell, C. C., Clause, S., und Ravaille, M. (1986). Morphology and physiology of the brainstem nuclei controlling the electric organ discharge in mormyrid fish. *The Journal of Comparative Neurology*, 245:514–530.
- Grant, K., Meek, J., Sugawara, Y., Veron, M., Denizot, J. P., Hafmans, T. G. M., Serrier, J., und Szabo, T. (1996). Projection neurons of the mormyrid electro-sensory lateral line lobe: morphology, immunohistochemistry, and synaptology. *The Journal of Comparative Neurology*, 375:18–42.

- Grover, B. G. und Sharma, S. C. (1981). Organization of extrinsic tectal connections in goldfish (*Carassius auratus*). *The Journal of Comparative Neurology*, 196:471–488.
- Grutter, A. S. (2004). Cleaner fish use tactile dancing behavior as a preconflict management strategy. *Current Biology*, 14:1080–1083.
- Guo, J. und Guo, A. (2005). Crossmodal interactions between olfactory and visual learning in *Drosophila*. *Science*, 309:307–310.
- Guthrie, D. M. (1986). Role of vision in fish behaviour. In Pitcher, T. J., Herausgeber, *The behaviour of teleost fishes*, Seiten 75–113. Springer.
- Hagedorn, M. und Heiligenberg, W. (1985). Court and spark: electric signals in the courtship and mating of gymnotoid fish. *Animal Behaviour*, 33:254–265.
- Hamdani, E. H., Alexander, G., und Døving, K. B. (2001a). Projection of sensory neurons with microvilli to the lateral olfactory tract indicates their participation in feeding behaviour in crucian carp. *Chemical Senses*, 26:1139–1144.
- Hamdani, E. H. und Døving, K. B. (2002). The alarm reaction in crucian carp is mediated by olfactory neurons with long dendrites. *Chemical Senses*, 27:395–398.
- Hamdani, E. H. und Døving, K. B. (2003). Sensitivity and selectivity of neurons in the medial region of the olfactory bulb to skin extract from conspecifics in crucian carp, *Carassius carassius*. *Chemical Senses*, 28:181–189.
- Hamdani, E. H., Kasumyan, A., und Døving, K. B. (2001b). Is feeding behaviour in crucian carp mediated by the lateral olfactory tract? *Chemical Senses*, 26:1133–1138.
- Hamdani, E. H., Stabell, O. B., Alexander, G., und Døving, K. B. (2000). Alarm reaction in the crucian carp is mediated by the medial bundle of the medial olfactory tract. *Chemical Senses*, 25:103–109.
- Hansen, A. G., Beauchamp, D. A., und Schoen, E. R. (2013). Visual prey detection responses of piscivorous trout and salmon: effects of light, turbidity, and prey size. *Transactions of the American Fisheries Society*, 142:854–867.

- Hanson, J. V. M., Heron, J., und Whitaker, D. (2008). Recalibration of perceived time across sensory modalities. *Experimental Brain Research*, 185:347–352.
- Hara, T. J. (1992). Mechanisms of olfaction. In *Fish chemoreception*, Seiten 150–170. Chapman und Hall.
- Hara, T. J. (1994a). The diversity of chemical stimulation in fish olfaction and gustation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4:1–35.
- Hara, T. J. (1994b). Olfaction and gustation in fish: an overview. *Acta Physiologica Scandinavica*, 152:207–217.
- Hara, T. J., Macdonald, S., Evans, R. E., Marui, T., und Arai, S. (1984). Morpholine, bile acids and skin mucus as possible chemical cues in salmonid homing: electrophysiological re-evaluation. In McCleave, J. D., Arnold, G. P., Dodson, J. J., und Neill, W. H., Herausgeber, *Mechanisms of migration in fishes*, Seiten 363–378. Springer.
- Hara, T. J., Sveinsson, T., Evans, R. E., und Klapprat, D. A. (1993). Morphological and functional characteristics of the olfactory and gustatory organs of three *Salvelinus* species. *Canadian Journal of Zoology*, 71:414–423.
- Harder, W. (1968). Die Beziehungen zwischen Elektrozepptoren, Elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 59:272–318.
- Harder, W., Schief, A., und Uhlemann, H. (1964). Zur Funktion des elektrischen Organs von *Gnathonemus petersii* (GTHR. 1862) (Mormyriiformes, Teleostei). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 48:302–331.
- Harley, C. M., Cienfuegos, J., und Wagenaar, D. A. (2011). Developmentally regulated multisensory integration for prey localization in the medicinal leech. *Journal of Experimental Biology*, 214:3801–3807.
- Harrar, V. und Harris, L. R. (2005). Simultaneity constancy: detecting events with touch and vision. *Experimental Brain Research*, 166:465–473.

- Harrar, V. und Harris, L. R. (2008). The effect of exposure to asynchronous audio, visual, and tactile stimulus combinations on the perception of simultaneity. *Experimental Brain Research*, 186:517–524.
- Harris, L. R., Blakemore, C., und Donaghy, M. (1980). Integration of visual and auditory space in the mammalian superior colliculus. *Nature*, 288:56–59.
- Hartline, P. H., Kass, L., und Loop, M. S. (1978). Merging of modalities in the optic tectum: infrared and visual integration in rattlesnakes. *Science*, 199:1225–1229.
- Hay, J. C., Jr., H. L. P., und Ikeda, K. (1965). Visual capture produced by prism spectacles. *Psychonomic Science*, 2:215–216.
- Heap, L. A., Vanwallegem, G. C., Thompson, A. W., Favre-Bulle, I., Rubinsztein-Dunlop, H., und Scott, E. K. (2018). Hypothalamic projections to the optic tectum in larval zebrafish. *Frontiers in Neuroanatomy*, 11:Article 135.
- Hecht, D., Reiner, M., und Karni, A. (2008). Enhancement of response times to bi- and tri-modal sensory stimuli during active movements. *Experimental Brain Research*, 185:655–665.
- Heiligenberg, W. (1973). Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *The Journal of Comparative Physiology*, 87:137–164.
- Helbig, H. B. und Ernst, M. O. (2007). Optimal integration of shape information from vision and touch. *Experimental Brain Research*, 179:595–606.
- Hensel, H. (1974). Thermoreceptors. *Annual Review of Physiology*, 36:233–249.
- Herget, U., Wolf, A., Wullimann, M. F., und Ryu, S. (2014). Molecular neuroanatomy and chemoarchitecture of the neurosecretory preoptic-hypothalamic area in zebrafish larvae. *The Journal of Comparative Neurology*, 522:1542–1564.
- Herman, L. M., Pack, A. A., und Hoffmann-Kuhnt, M. (1998). Seeing through sound: dolphins (*Tursiops truncatus*) perceive the spatial structure of objects through echolocation. *The Journal of Comparative Psychology*, 112:292–305.

- Heuschele, J., Mannerla, M., Gienapp, P., und Candolin, U. (2009). Environment-dependent use of mate choice cues in sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 20:1223–1227.
- Hillis, J. M., Ernst, M. O., Banks, M. S., und Landy, M. S. (2002). Combining sensory information: mandatory fusion within, but not between, senses. *Science*, 298:1627–1630.
- Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., und Banks, M. S. (2004). Slant from texture and disparity cues: optimal cue combination. *Journal of Vision*, 4:967–992.
- Hinz, M., Klein, A., Schmitz, A., und Schmitz, H. (2018). The impact of infrared radiation in flight control in the Australian “firebeetle” *Merimna atrata*. *PLoS ONE*, 13:e0192865.
- Hoffmann, S., Vega-Zuniga, T., Greiter, W., Krabichler, Q., Bley, A., Matthes, M., Zimmer, C., Firzlaff, U., und Luksch, H. (2016). Congruent representation of visual and acoustic space in the superior colliculus of the echolocating bat *Phyllostomus discolor*. *European Journal of Neuroscience*, 44:2685–2697.
- Hollmann, M., Engelmann, J., und von der Emde, G. (2008). Distribution, density and morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical investigations of a receptor mosaic. *The Journal of Zoology*, 276:149–158.
- Hollmann, V., Hofmann, V., und Engelmann, J. (2016). Somatotopic map of the active electrosensory sense in the midbrain of the mormyrid *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Comparative Neurology*, 524:2479–2491.
- Hopkins, C. D. (1980). Evolution of electric communication channels of mormyrids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7:1–13.
- Hopkins, C. D. (1981). On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fish in West Africa. *American Zoologist*, 21:211–222.
- Hopkins, C. D. (2009). Electrical perception and communication. In Squire, L. R., Herausgeber, *Encyclopedia of neuroscience*, Band 3, Seiten 813–831. Academic Press.

- Hopkins, C. D. und Bass, A. H. (1981). Temporal coding of species recognition signals in an electric fish. *Science*, 212:85–87.
- Hopkins, C. D. und Heiligenberg, W. F. (1978). Evolutionary designs for electric signals and electroreceptors in gymnotoid fishes of Surinam. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3:113–134.
- Hötting, K. und Röder, B. (2004). Hearing cheats touch, but less in congenitally blind than in sighted individuals. *Psychological science*, 15:60–64.
- Hultsch, H., Schleuss, F., und Todt, D. (1999). Auditory-visual stimulus pairing enhances perceptual learning in a songbird. *Animal Behaviour*, 58:143–149.
- Jack, C. E. und Thurlow, W. R. (1973). Effects of degree of visual association and angle of displacement on the „ventriloquism“ effect. *Perceptual and Motor Skills*, 37:967–979.
- Jacobs, R. A. (2002). What determines visual cue reliability? *Trends in Cognitive Sciences*, 6:345–350.
- Jacobs, R. A. und Fine, I. (1999). Experience-dependent integration of texture and motion cues to depth. *Vision Research*, 39:4062–4075.
- James, T. W., Stevenson, R. A., Kim, S., VanDerKlok, R. M., und James, K. H. (2011). Shape from sound: evidence for a shape operator in the lateral occipital cortex. *Neuropsychologia*, 49:1807–1815.
- Jarysz, I. (2022). Unterscheidung von verschiedenen Objekten in unterschiedlichen Entfernungen bei *Gnathonemus petersii*. B.Sc., Universität Bonn.
- Jen, P. H.-S., Sun, X., Chen, D., und Teng, H. (1987). Auditory space representation in the inferior colliculus of the FM bat, *Eptesicus fuscus*. *Brain Research*, 419:7–18.
- Jerison, H. (2001). The evolution of neural and behavioral complexity. In Roth, G. und Wullimann, M. F., Herausgeber, *Brain evolution and cognition*, Seiten 523–553. Spektrum Akademischer Verlag/Wiley.

Jiang, W., Jiang, H., und Stein, B. E. (2002). Two corticotectal areas facilitate multisensory orientation behavior. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 14:1240–1255.

Jiang, W. und Stein, B. E. (2003). Cortex controls multisensory depression in superior colliculus. *The Journal of Neurophysiology*, 90:2123–2135.

Jiang, W., Wallace, M. T., Jiang, H., Vaughan, J. W., und Stein, B. E. (2001). Two cortical areas mediate multisensory integration in superior colliculus neurons. *The Journal of Neurophysiology*, 85:506–522.

Jones, E. G. und Powell, T. P. S. (1970). An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain*, 93:793–820.

Jones, T. K. und Moss, C. F. (2021). Visual cues enhance obstacle avoidance in echolocating bats. *Journal of Experimental Biology*, 224:jeb241968.

Kaczorowski, R. L., Leonard, A. S., Dornhaus, A., und Papaj, D. R. (2012). Floral signal complexity as a possible adaptation to environmental variability: a test using nectar-foraging bumblebees, *Bombus impatiens*. *Animal Behaviour*, 83:905–913.

Kadunce, D. C., Vaughan, J. W., Wallace, M. T., Benedek, G., und Stein, B. E. (1997). Mechanisms of within-and cross-modality suppression in the superior colliculus. *The Journal of Neurophysiology*, 78:2834–2847.

Kalmijn, A. J. (1971). The electric sense of sharks and rays. *The Journal of Experimental Biology*, 55:371–383.

Kalmijn, A. J. (1974). The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In Bullock, T. H. und et al., Herausgeber, *Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates*, Seiten 147–200. Springer.

Kalmijn, A. J. (1981). Biophysics of geomagnetic field detection. *IEEE Transactions on magnetics*, 17:1113–1124.

- Kalmijn, A. J. (1988). Hydrodynamic and acoustic field detection. In Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N., und Tavolga, W. N., Herausgeber, *Sensory biology of aquatic animals*, Seiten 83–130. Springer.
- Kanwal, J. S. und Finger, T. E. (1992). Central representation and projections of gustatory systems. In Hara, T. J., Herausgeber, *Fish chemoreception*, Seiten 79–102. Springer.
- Kapoor, B. G., Evans, H. E., und Pevzner, R. A. (1975). The gustatory system in fish. *Advances in Marine Biology*, 13:53–108.
- Kareklas, K., Elwood, R. W., und Holland, R. A. (2017). Personality effects on spatial learning: Comparisons between visual conditions in a weakly electric fish. *Ethology*, 123:551–559.
- Kass, L., Loop, M. S., und Hartline, P. H. (1978). Anatomical and physiological localization of visual and infrared cell layers in tectum of pit vipers. *Journal of Comparative Neurology*, 182:811–820.
- Kasumyan, A. O. (2004). The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior. *The Journal of Ichthyology*, 44:180–223.
- Kasumyan, A. O. (2011). Tactile reception and behavior of fish. *The Journal of Ichthyology*, 51:1035–1103.
- Kasurak, A. V., Zielinski, B. S., und Higgs, D. M. (2012). Reproductive status influences multisensory integration responses in female round gobies, *Neogobius melanostomus*. *Animal Behaviour*, 83:1179–1185.
- Kayser, C., Petkov, C. I., Augath, M., und Logothetis, N. K. (2007). Functional imaging reveals visual modulation of specific fields in auditory cortex. *The Journal of Neuroscience*, 27:1824–1835.
- Kehoe, E. J. (1986). Summation and configuration in conditioning of the rabbit's nictitating membrane responses to compound stimuli. *Journal of Experimental Psychology*, 12:186–195.

- Kersten, D. und Yuille, A. (2003). Bayesian models of object perception. *Current Opinion in Neurobiology*, 13:150–158.
- King, A. J. (2009). Visual influences on auditory spatial learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364:331–339.
- King, A. J. und Calvert, G. A. (2001). Multisensory integration: perceptual grouping by eye and ear. *Current Biology*, 11:322–325.
- King, A. J. und Hutchings, M. E. (1987). Spatial response properties of acoustically responsive neurons in the superior colliculus of the ferret: a map of auditory space. *The Journal of Neurophysiology*, 57:596–624.
- King, A. J. und Palmer, A. R. (1983). Cells responsive to free-field auditory stimuli in guinea-pig superior colliculus: distribution and response properties. *The Journal of Physiology*, 342:361–381.
- King, A. J. und Palmer, A. R. (1985). Integration of visual and auditory information in bimodal neurones in the guinea-pig superior colliculus. *Experimental Brain Research*, 60:492–500.
- Kinoshita, M., Ito, E., Urano, A., Ito, H., und Yamamoto, N. (2006). Periventricular efferent neurons in the optic tectum of rainbow trout. *The Journal of Comparative Neurology*, 499:546–564.
- Kitada, Y. und Hara, T. J. (1994). Effects of diluted natural water and altered ionic environments on gustatory responses in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, 186:173–186.
- Kitagawa, N. und Ichihara, S. (2002). Hearing visual motion in depth. *Nature*, 416:172–174.
- Knill, D. C. (2007). Robust cue integration: a Bayesian model and evidence from cue-conflict studies with stereoscopic and figure cues to slant. *Journal of Vision*, 7:1–24.
- Knill, D. C. und Pouget, A. (2004). The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends in Neurosciences*, 27:712–719.

- Knudsen, E. I. (1982). Auditory and visual maps of space in the optic tectum of the owl. *The Journal of Neuroscience*, 2:1177–1194.
- Knudsen, E. I., Esterly, S. D., und Knudsen, P. F. (1984). Monaural occlusion alters sound localization during a sensitive period in the barn owl. *The Journal of Neuroscience*, 4:1001–1011.
- Knudsen, E. I. und Knudsen, P. F. (1985). Vision guides the adjustment of auditory localization in young barn owls. *Science*, 230:545–548.
- Knudsen, F. R., Enger, P. S., und Sand, O. (1994). Avoidance responses to low frequency sound in downstream migrating Atlantic salmon smolt, *Salmo salar*. *The Journal of Fish Biology*, 45:227–233.
- Kopčo, N., Lin, I.-F., Shinn-Cunningham, B. G., und Groh, J. M. (2009). Reference frame of the ventriloquism aftereffect. *The Journal of Neuroscience*, 29:13809–13814.
- Kovács, I., Kozma, P., Fehér, Á., und Benedek, G. (1999). Late maturation of visual spatial integration in humans. *PNAS*, 96:12204–12209.
- Kozloski, J. und Crawford, J. D. (1998). Functional neuroanatomy of auditory pathways in the sound-producing fish *Pollimyrus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 401:227–252.
- Kramer, B. (1974). Electric organ discharge interaction during interspecific agonistic behaviour in freely swimming mormyrid fish. *The Journal of Comparative Physiology*, 93:203–235.
- Kramer, B. (1990). *Electrocommunication in teleost fishes*, Band 29. Springer.
- Kramer, B. und Kuhn, B. (1993). Electric signaling and impedance matching in a variable environment. *Naturwissenschaften*, 80:43–46.
- Kramer, B. und Westby, G. W. M. (1985). No sex difference in the waveform of the pulse type electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). *Experientia*, 41:1530–1531.

- Kreysing, M., Pusch, R., Haverkate, D., Landsberger, M., Engelmann, J., Ruiter, J., Mora-Ferrer, C., Ulbricht, E., Grosche, J., Franze, K., Streif, S., Schumacher, S., Makarov, F., Kacza, J., Guck, J., Wolburg, H., Bowmaker, J. K., von der Emde, G., Schuster, S., Wagner, H.-J., Reichenbach, A., und Francke, M. (2012). Photonic crystal light collectors in fish retina improve vision in turbid water. *Science*, 336:1700–1703.
- Kugler, K., Luksch, H., Peremans, H., Vanderelst, D., Wiegrebe, L., und Firzlaff, U. (2019). Optic and echo-acoustic flow interact in bats. *Journal of Experimental Biology*, 222:jeb195404.
- Kuhnke, P., Kiefer, M., und Hartwigsen, G. (2020). Task-dependent recruitment of modality-specific and multimodal regions during conceptual processing. *Cerebral Cortex*, 30:3938–3959.
- Lacey, S., Campbell, C., und Sathian, K. (2007). Vision and touch: multiple or multisensory representations of objects? *Perception*, 36:1513–1521.
- Lacey, S. und Sathian, K. (2015). Crossmodal and multisensory interactions between vision and touch. *Scholarpedia Journal*, 10:7957.
- Lacey, S., Tal, N., Amedi, A., und Sathian, K. (2009). A putative model of multisensory object representation. *Brain Topography*, 21:269–274.
- Land, M. F. und Nilsson, D.-E. (2012). *Animal eyes*. OUP Oxford, 2.. Auflage.
- Landsberger, M., von der Emde, G., Haverkate, D., Schuster, S., Gentsch, J., Ulbricht, E., Reichenbach, A., Makarov, F., und Wagner, H.-J. (2008). Dim light vision - morphological and functional adaptations of the eye of the mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology Paris*, 102:291–303.
- Landy, M. S. und Kojima, H. (2001). Ideal cue combination for localizing texture-defined edges. *The Journal of the Optical Society of America A*, 18:2307–2320.
- Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., und Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: in defense of weak fusion. *Vision Research*, 35:389–412.

- Lange, J., Kapala, K., Krause, H., Baumgarten, T. J., und Schnitzler, A. (2018). Rapid temporal recalibration to visuo-tactile stimuli. *Experimental Brain Research*, 236:347–354.
- Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Wallace, M. T., Yen, Y.-F., Field, A. S., und Stein, B. E. (2002). Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14:420–429.
- Laurienti, P. J., Perrault Jr., T. J., Stanford, T. R., Wallace, M. T., und Stein, B. E. (2005). On the use of superadditivity as a metric for characterizing multisensory integration in functional neuroimaging studies. *Experimental Brain Research*, 166:289–297.
- Lawson, D. A., Whitney, H. M., und Rands, S. A. (2017). Colour as a backup for scent in the presence of olfactory noise: testing the efficacy backup hypothesis using bumblebees (*Bombus terrestris*). *Royal Society Open Science*, 4:Artikel 170996.
- Lázár, G., Libouban, S., und Szabo, T. (1984). The mormyrid mesencephalon. III. Retinal projections in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Comparative Neurology*, 230:1–12.
- Lázár, G., Szabo, T., Libouban, S., Ravaille-Veron, M., Toth, P., und Brändle, K. (1992). Central projections and motor nuclei of the facial, glossopharyngeal, and vagus nerves in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Comparative Neurology*, 325:343–358.
- Lebois, L. A. M., Wilson-Mendenhall, C. D., und Barsalou, L. W. (2015). Are automatic conceptual cores the gold standard of semantic processing? The context-dependence of spatial meaning in grounded congruency effects. *Cognitive Science*, 39:1764–1801.
- Leghissa, S. (1955). La struttura microscopica e la citoarchitettura del tetto ottico dei pesci teleostei. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 118:427–463.

- Leonard, A. S. und Masek, P. (2014). Multisensory integration of colors and scents: insights from bees and flowers. *Journal of Comparative Physiology A*, 200:463–474.
- Levine, J. S., Lobel, P. S., und Jr., E. F. M. (1980). Visual communication in fishes. In Ali, M. A., Herausgeber, *Environmental physiology of fishes*, Seiten 447–475. Springer.
- Lewis, D. E., O'Reilly, M. J., Khuu, S. K., und Pearson, J. (2013). Conditioning the mind's eye: associative learning with voluntary mental imagery. *Clinical Psychological Science*, 1:390–400.
- Lewis, J. W., Beauchamp, M. S., und DeYoe, E. A. (2000). A comparison of visual and auditory motion processing in human cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 10:873–888.
- Lissmann, H. W. (1958). On the function and evolution of electric organs in fish. *The Journal of Experimental Biology*, 35:156–191.
- Lissmann, H. W. und Machin, K. E. (1958). The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *The Journal of Experimental Biology*, 35:451–486.
- Locket, N. A. (1977). Adaptations to the deep-sea environment. In Crescitelli, F. und et al., Herausgeber, *The visual system in vertebrates*, Seiten 67–192. Springer.
- Loew, E. R. und Lythgoe, J. N. (1978). The ecology of cone pigments in teleost fishes. *Vision Research*, 18:715–722.
- Lombardo, S. R., MacKey, E., Tang, L., Smith, B. R., und Blumstein, D. T. (2008). Multimodal communication and spatial binding in pied currawongs (*Strepera graculina*). *Animal Cognition*, 11:675–682.
- Losey, G. S., Cronin, T. W., Goldsmith, T. H., Hyde, D., Marshall, N. J., und McFarland, W. N. (1999). The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology*, 54:921–943.

- Love, S. A., Petrini, K., Cheng, A., und Pollick, F. E. (2013). A psychophysical investigation of differences between synchrony and temporal order judgments. *PLoS ONE*, 8:e54798.
- Love, S. A., Petrini, K., Pernet, C. R., Latinus, M., und Pollick, F. E. (2018). Overlapping but divergent neural correlates underpinning audiovisual synchrony and temporal order judgments. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12:Article 274.
- Lubsen, J. (1921). Over de projectie van het netvlies op het tectum opticum bij een beenvisch. *Nederlands Tijdschrift Voor Geneeskunde*, 65:1258–1261.
- Luiten, P. G. M. (1981). Afferent and efferent connections of the optic tectum in the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Brain Research*, 220:51–65.
- Lüttke, C. S., Ekman, M., van Gerven, M. A. J., und de Lange, F. P. (2016). McGurk illusion recalibrates subsequent auditory perception. *Scientific Reports*, 6:Artikel 32891.
- Lüttke, C. S., Pérez-Bellido, A., und de Lange, F. P. (2018). Rapid recalibration of speech perception after experiencing the McGurk illusion. *Royal Society Open Science*, 5:Artikel 170909.
- Lythgoe, J. N. (1988). Light and vision in the aquatic environment. In Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N., und Tavolga, W. N., Herausgeber, *Sensory biology of aquatic animals*, Seiten 57–82. Springer.
- Macaluso, E., Frith, C. D., und Driver, J. (2000). Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science*, 289:1206–1208.
- MacIver, M. A., Sharabash, N. M., und Nelson, M. E. (2001). Prey-capture behavior in electric fish: Motion analysis and effects of water conductivity. *Journal of Experimental Biology*, 204:543–557.
- Madsen, P. T., Kerr, I., und Payne, R. (2004). Echolocation clicks of two free-ranging, oceanic delphinids with different food preferences: false killer whales *Pseudorca crassidens* and Risso’s dolphins *Grampus griseus*. *The Journal of Experimental Biology*, 207:1811–1823.

- Magosso, E., Cuppini, C., Serino, A., Pellegrino, G. D., und Ursino, M. (2008). A theoretical study of multisensory integration in the superior colliculus by a neural network model. *Neural Networks*, 21:817–829.
- Mamassian, P. und Goutcher, R. (2001). Prior knowledge on the illumination position. *Cognition*, 81:B1–B9.
- Marchesan, M., Ota, D., und Ferrero, E. A. (2000). The role of mechanical stimulation during breeding in the grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* (Teleostei, Gobiidae). *Italian Journal of Zoology*, 67:25–30.
- Marui, T. und Caprio, J. (1992). Teleost gustation. In Hara, T. J., Herausgeber, *Fish chemoreception*, Seiten 171–198. Springer Netherlands.
- Maruska, K. P. und Tricas, T. C. (1998). Morphology of the mechanosensory lateral line system in the atlantic stingray, *Dasyatis sabina*: the mechanotactile hypothesis. *The Journal of Morphology*, 238:1–22.
- McCormick, C. A. und Hernandez, D. V. (1996). Connections of octaval and lateral line nuclei of the medulla in the goldfish, including the cytoarchitecture of the secondary octaval population in goldfish and catfish. *Brain, Behavior and Evolution*, 47:113–137.
- McCormick, C. A. und Popper, A. N. (1984). Auditory sensitivity and psychophysical tuning curves in the elephant nose fish, *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Comparative Physiology A*, 155:753–761.
- McDonald, J. J., Teder-Sälejärvi, W. A., und Hillyard, S. A. (2000). Involuntary orienting to sound improves visual perception. *Nature*, 407:906–908.
- McEwan, M. R. (1938). A comparison of the retina of the mormyrids with that of various other teleosts. *Acta Zoologica*, 19:427–465.
- McGowan, K. A. und Kloepper, L. N. (2020). Different as night and day: wild bats modify echolocation in complex environments when visual cues are present. *Animal Behaviour*, 168:1–6.

- McGurk, H. und MacDonald, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature*, 264:746–748.
- Meek, J. (1983). Functional anatomy of the tectum mesencephali of the goldfish. An explorative analysis of the functional implications of the laminar structural organization of the tectum. *Brain Research Reviews*, 6:247–297.
- Meek, J., Grant, K., und Bell, C. C. (1999). Structural organization of the mormyrid electrosensory lateral line lobe. *The Journal of Experimental Biology*, 202:1291–1300.
- Meek, J., Nieuwenhuys, R., und Elsevier, D. (1986a). Afferent and efferent connections of cerebellar lobe C1 of the mormyrid fish *Gnathonernus petersi*: an HRP study. *The Journal of Comparative Neurology*, 245:319–341.
- Meek, J., Nieuwenhuys, R., und Elsevier, D. (1986b). Afferent and efferent connections of cerebellar lobe C3 of the mormyrid fish *Gnathonemus petersi*: an HRP study. *The Journal of Comparative Neurology*, 245:342–358.
- Meredith, M. A., Clemo, H. R., und Stein, B. E. (1991). Somatotopic component of the multisensory map in the deep laminae of the cat superior colliculus. *The Journal of Comparative Neurology*, 312:353–370.
- Meredith, M. A. und Stein, B. E. (1986). Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *The Journal of Neurophysiology*, 56:640–662.
- Meredith, M. A. und Stein, B. E. (1990). The visuotopic component of the multisensory map in the deep laminae of the cat superior colliculus. *The Journal of Neuroscience*, 10:3727–3742.
- Meredith, M. A. und Stein, B. E. (1996). Spatial determinants of multisensory integration in cat superior colliculus neurons. *The Journal of Neurophysiology*, 75:1843–1857.
- Metaxakis, A., Petrato, D., und Tavernarakis, N. (2018). Multimodal sensory processing in *Caenorhabditis elegans*. *Open Biology*, 8:Artikel 180049.

- Meuthen, D., Rick, I. P., Thünken, T., und Baldauf, S. A. (2012). Visual prey detection by near-infrared cues in a fish. *Naturwissenschaften*, 99:1063–1066.
- Middlebrooks, J. C. und Knudsen, E. I. (1984). A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. *The Journal of Neuroscience*, 4:2621–2634.
- Miller, J. (1982). Divided attention: evidence for coactivation with redundant signals. *Cognitive Psychology*, 14:247–279.
- Miyazaki, M., Yamamoto, S., Uchida, S., und Kitazawa, S. (2006). Bayesian calibration of simultaneity in tactile temporal order judgment. *Nature Neuroscience*, 9:875–877.
- Molholm, S., Ritter, W., Murray, M. M., Javitt, D. C., Schroeder, C. E., und Foxe, J. J. (2002). Multisensory auditory-visual interactions during early sensory processing in humans: a high-density electrical mapping study. *Cognitive Brain Research*, 14:115–128.
- Moller, P. (1970). 'Communication' in weakly electric fish, *Gnathonemus niger* (Mormyridae) 1. Variation of electric organ discharge (EOD) frequency elicited by controlled electric stimuli. *Animal Behavior*, 18:768–786.
- Moller, P. (1995). *Electric fishes: history and behavior*, Band 17. Chapman and Hall.
- Moller, P. (2002). Multimodal sensory integration in weakly electric fish: a behavioral account. *The Journal of Physiology Paris*, 96:547–556.
- Moller, P. und Serrier, J. (1986). Species recognition in mormyrid weakly electric fish. *Animal Behaviour*, 34:333–339.
- Moller, P., Serrier, J., und Belbenoit, P. (1976). Electric organ discharges of the weakly electric fish *Gymnarchus niloticus* (Mormyriiformes) in its natural habitat. *Experientia*, 32:1007–1008.
- Moller, P., Serrier, J., Belbenoit, P., und Push, S. (1979). Notes on ethology and ecology of the Swashi River mormyrids (Lake Kainji, Nigeria). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4:357–368.

- Moller, P., Serrier, J., Squire, A., und Boudinot, M. (1982). Social spacing in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (pisces): a multisensory approach. *Animal Behaviour*, 30:641–650.
- Mon-Williams, M., Wann, J. P., Jenkinson, M., und Rushton, K. (1997). Synaesthesia in the normal limb. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264:1007–1010.
- Montgomery, J. C., Baker, C. F., und Carton, A. G. (1997). The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature*, 389:960–963.
- Montgomery, J. C., Macdonald, F., Baker, C. F., und Carton, A. G. (2002). Hydrodynamic contributions to multimodal guidance of prey capture behavior in fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 59:190–198.
- Moritz, T. (2010). Fishes of Iguidi River - a small forest stream in South-East Benin. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 21:9–26.
- Mudrik, L., Faivre, N., und Koch, C. (2014). Information integration without awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, 18:488–496.
- Mulligan, R. M. und Shaw, M. L. (1980). Multimodal signal detection: independent decisions vs. integration. *Perception Psychophysics*, 28:471–478.
- Murphy, M. C., Nau, A. C., Fisher, C., Kim, S.-G., Schuman, J. S., und Chan, K. C. (2016). Top-down influence on the visual cortex of the blind during sensory substitution. *NeuroImage*, 125:932–940.
- Murray, R. W. (1960). Electrical sensitivity of the ampullae of Lorenzini. *Nature*, 187:957.
- Murray, R. W. (1962). The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to electrical stimulation. *The Journal of Experimental Biology*, 39:119–128.
- Myrberg, A. A. und Riggio, R. J. (1985). Acoustically mediated individual recognition by a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*). *Animal Behaviour*, 33:411–416.
- Nanay, B. (2018). Multimodal mental imagery. *Cortex*, 105:125–134.

- Nardini, M., Jones, P., Bedford, R., und Braddick, O. (2008). Development of cue integration in human navigation. *Current Biology*, 18:689–693.
- Narins, P. M., Grabul, D. S., Soma, K. K., Gaucher, P., und Hödl, W. (2005). Cross-modal integration in a dart-poison frog. *PNAS*, 102:2425–2429.
- Narins, P. M., Hödl, W., und Grabul, D. S. (2003). Bimodal signal requisite for agonistic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. *PNAS*, 100:577–580.
- Navarra, J., Soto-Faraco, S., und Spence, C. (2007). Adaptation to audiotactile asynchrony. *Neuroscience Letters*, 413:72–76.
- Navarra, J., Vatakis, A., Zampini, M., Soto-Faraco, S., Humphreys, W., und Spence, C. (2005). Exposure to asynchronous audiovisual speech extends the temporal window for audiovisual integration. *Cognitive Brain Research*, 25:499–507.
- Nelson, M. E. und MacIver, M. A. (2006). Sensory acquisition in active sensing systems. *The Journal of Comparative Physiology A*, 192:573–586.
- Neuhaus, W. und Müller, A. (1954). Das Verhältnis der Riechzellenzahl zur Riechschwelle beim Hund. *Naturwissenschaften*, 41:237.
- Neuweiler, G. (1990). Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Reviews*, 70:615–641.
- New, J. G. (2002). Multimodal integration in the feeding behaviors of predatory teleost fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 59:177–189.
- New, J. G. und Kang, P. Y. (2000). Multimodal sensory integration in the strike-feeding behaviour of predatory fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 355:1321–1324.
- Newell, F. N., Bühlhoff, H. H., und Ernst, M. . (2003). Cross-modal perception of actively explored objects. In *EuroHaptics*, Seiten 291–299.

- Newell, F. N., Ernst, M. O., Tjan, B. S., und Heinrich H, B. (2001). Viewpoint dependence in visual and haptic object recognition. *Psychological Science*, 12:37–42.
- Nieuwenhuys, R. und Nicholson, C. (1969a). Aspects of the histology of the cerebellum of mormyrid fishes. In Llinás, R. R., Herausgeber, *Neurobiology of cerebellar evolution and development*, Seiten 135–169. American Medical Association.
- Nieuwenhuys, R. und Nicholson, C. (1969b). A survey of the general morphology, the fiber connections, and the possible functional significance of the gigantocerebellum of mormyrid fishes. In Llinás, R. R., Herausgeber, *Neurobiology of cerebellar evolution and development*, Seiten 107–134. American Medical Association.
- Nieuwenhuys, R., Pouwels, E., und Smulders-Kersten, E. (1974). The neuronal organization of cerebellar lobe C1 in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Teleostei). *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 144:315–336.
- Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J., und Nicholson, C. (1998). *The central nervous system of vertebrates*, Band 1. Springer.
- Nilsson, G. E. (1996). Brain and body oxygen requirements of *Gnathonemus petersii*, a fish with an exceptionally large brain. *The Journal of Experimental Biology*, 199:603–607.
- Northcutt, R. G. (1982). Localization of neurons afferent to the optic tectum in longnose gars. *The Journal of Comparative Neurology*, 204:325–335.
- Northcutt, R. G. (2006). Connections of the lateral and medial divisions of the goldfish telencephalic pallium. *Journal of Comparative Neurology*, 494:903–943.
- Northcutt, R. G. und Wullimann, M. F. (1988). The visual system in teleost fishes: morphological patterns and trends. In Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N., und Tavolga, W. N., Herausgeber, *Sensory biology of aquatic animals*, Seiten 515–552. Springer.

- Northmore, D., Volkmann, F. C., und Yager, D. (1978). Vision in Fishes: Colour and Pattern. In Mostofsky, D. I., Herausgeber, *Behaviour in fish and other aquatic animals*, Seiten 79–136. Academic Press.
- Nwani, C. D., Odoh, G. E., Ude, E. F., und Okogwu, O. I. (2011). Food and feeding habits of *Gnathonemus petersii* (Osteichthyes: Mormyridae) in Anambra River, Nigeria. *International Aquatic Research*, 3:45–51.
- Ogbeibu, A. E. und Ezeunara, P. U. (2002). Ecological impact of brewery effluent on the Ikpoba River, Nigeria, using the fish communities as bio-indicators. *The Journal of Aquatic Sciences*, 17:35–44.
- Ogbeibu, A. E. und Oribhabor, B. J. (2002). Ecological impact of river impoundment using benthic macro-invertebrates as indicators. *Water Research*, 36:2427–2436.
- Oruç, I., Maloney, L. T., und Landy, M. S. (2003). Weighted linear cue combination with possibly correlated error. *Vision Research*, 43:2451–2468.
- Ota, N., Gahr, M., und Soma, M. (2018). Couples showing off: Audience promotes both male and female multimodal courtship display in a songbird. *Science Advances*, 4:eaat4779.
- Page, R. A., Schnelle, T., Kalko, E. K., Bunge, T., und Bernal, X. E. (2012). Sequential assessment of prey through the use of multiple sensory cues by an eavesdropping bat. *Naturwissenschaften*, 99:505–509.
- Parise, C. V., Spence, C., und Ernst, M. O. (2012). When correlation implies causation in multisensory integration. *Current Biology*, 22:46–49.
- Park, H. und Kayser, C. (2019). Shared neural underpinnings of multisensory integration and trial-by-trial perceptual recalibration in humans. *eLife*, 8:e47001.
- Partan, S., Yelda, S., Price, V., und Shimizu, T. (2005). Female pigeons, *Columba livia*, respond to multisensory audio/video playbacks of male courtship behaviour. *Animal Behaviour*, 70:957–966.

- Partan, S. R., Fulmer, A. G., Gounard, M. A. M., und Redmond, J. E. (2010). Multimodal alarm behavior in urban and rural gray squirrels studied by means of observation and a mechanical robot. *Current Zoology*, 56:313–326.
- Pascual-Leone, A. und Hamilton, R. (2001). The metamodal organization of the brain. In Casanova, C. und Ptito, M., Herausgeber, *Progress in brain research*, Band 134, Seiten 427–445. Elsevier Science.
- Paugy, D., Traoré, K., und Diouf, P. S. (1994). Faune ichthyologique des eaux douces d’Afrique de l’Ouest. *Annales du Musée Royal d’Afrique Centrale. Sciences Zoologiques*, 275:35–66.
- Paul, C., Mamonekene, V., Vater, M., Feulner, P. G. D., Engelmann, J., Tiedemann, R., und Kirschbaum, F. (2015). Comparative histology of the adult electric organ among four species of the genus *Campylomormyrus* (Teleostei: Mormyridae). *The Journal of Comparative Physiology A*, 201:357–374.
- Pearson, J., Naselaris, T., Holmes, E. A., und Kosslyn, S. M. (2015). Mental imagery: functional mechanisms and clinical applications. *Trends in Cognitive Sciences*, 19:590–602.
- Peng, F. und Chittka, L. (2017). A simple computational model of the bee mushroom body can explain seemingly complex forms of olfactory learning and memory. *Current Biology*, 27:224–230.
- Perrault Jr., T. J., Vaughan, J. W., Stein, B. E., und Wallace, M. T. (2003). Neuron-specific response characteristics predict the magnitude of multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*, 90:4022–4026.
- Petrini, K., Denis, G., Love, S. A., und Nardini, M. (2020). Combining the senses: the role of experience- and task-dependent mechanisms in the development of audiovisual simultaneity perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 46:1105–1117.
- Pick Jr., H. L., Warren, D. H., und Hay, J. C. (1969). Sensory conflict in judgments of spatial direction. *Perception Psychophysics*, 6:203–205.

- Piep, M., Radespiel, U., Zimmermann, E., Schmidt, S., und Siemers, B. M. (2008). The sensory basis of prey detection in captive-born grey mouse lemurs, *Microcebus murinus*. *Animal Behaviour*, 75:871–878.
- Pietrini, P., Furey, M. L., Ricciardi, E., Gobbini, M. I., Wu, W.-H. C., Cohen, L., Guazzelli, M., und Haxby, J. V. (2004). Beyond sensory images: object-based representation in the human ventral pathway. *PNAS*, 101:5658–5663.
- Plooy, A., Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., und Wann, J. P. (1998). The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Experimental Brain Research*, 118:415–420.
- Pluta, S. R. und Kawasaki, M. (2008). Multisensory enhancement of electromotor responses to a single moving object. *The Journal of Experimental Biology*, 211:2919–2930.
- Popper, A. N. (1981). Comparative scanning electron microscopic investigations of the sensory epithelia in the teleost sacculus and lagena. *The Journal of Comparative Neurology*, 200:357–374.
- Popper, A. N. und Lu, Z. (2000). Structure-function relationships in fish otolith organs. *Fisheries Research*, 46:15–25.
- Populin, L. C. und Yin, T. C. T. (2002). Bimodal interactions in the superior colliculus of the behaving cat. *The Journal of Neuroscience*, 22:2826–2834.
- Post, N. und von der Emde, G. (1999). The „novelty response“ in an electric fish: response properties and habituation. *Physiology and Behavior*, 68:115–128.
- Pouget, A., Deffayet, C., und Sejnowski, T. J. (1994). Reinforcement learning predicts the site of plasticity for auditory remapping in the barn owl. In Tesauero, G., Touretzky, D., und Leen, T., Herausgeber, *Advances in Neural Information Processing Systems*, Band 7, Seiten 125–132. MIT Press.
- Prechtl, J. C., von der Emde, G., Wolfart, J., Karamürsel, S., Akoev, G. N., Andrianov, Y. N., und Bullock, T. H. (1998). Sensory processing in the pallium of a mormyrid fish. *The Journal of Neuroscience*, 18:7381–7393.

- Proops, L., McComb, K., und Reby, D. (2009). Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*). *PNAS*, 106:947–951.
- Pulvermüller, F. (2005). Brain mechanisms linking language and action. *Nature Reviews Neuroscience*, 6:576–582.
- Pulvermüller, F. (2018). Neurobiological mechanisms for semantic feature extraction and conceptual flexibility. *Topics in Cognitive Science*, 10:590–620.
- Pusch, R., Kassing, V., Riemer, U., Wagner, H.-J., von der Emde, G., und Engelmann, J. (2013a). A grouped retina provides high temporal resolution in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology Paris*, 107:84–94.
- Pusch, R., von der Emde, G., Hollmann, M., Bacelo, J., Nöbel, S., Grant, K., und Engelmann, J. (2008). Active sensing in a mormyrid fish: electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation. *The Journal of Experimental Biology*, 211:921–934.
- Pusch, R., Wagner, H.-J., von der Emde, G., und Engelmann, J. (2013b). Spatial resolution of an eye containing a grouped retina: ganglion cell morphology and tectal physiology in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Comparative Neurology*, 521:4075–4093.
- Putzar, L., Goerendt, I., Lange, K., Rösler, F., und Röder, B. (2007). Early visual deprivation impairs multisensory interactions in humans. *Nature Neuroscience*, 10:1243–1245.
- Rand, M. K. und Heuer, H. (2019). Visual and proprioceptive recalibrations after exposure to a visuomotor rotation. *European Journal of Neuroscience*, 50:3296–3310.
- Rand, M. K. und Heuer, H. (2020). A condition that produces sensory recalibration and abolishes multisensory integration. *Cognition*, 202:Artikel 104326.
- Rasnow, B. (1996). The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 178:397–411.

- Rasnow, B. und Bower, J. M. (1997). Imaging with electricity: how weakly electric fish might perceive objects. In Bower, J. M., Herausgeber, *Computational neuroscience*, Seiten 795–800. Springer.
- Recanzone, G. H. (1998). Rapidly induced auditory plasticity: the ventriloquism aftereffect. *PNAS*, 95:869–875.
- Recanzone, G. H. (2003). Auditory influences on visual temporal rate perception. *The Journal of Neurophysiology*, 89:1078–1093.
- Recanzone, G. H. (2009). Interactions of auditory and visual stimuli in space and time. *Hearing Research*, 258:89–99.
- Retzius, G. (1881). *Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien*. Stockholm: Zentraldruckerei.
- Rigley, L. und Marshall, J. A. (1973). Sound production by the elephant-nose fish, *Gnathonemus petersi* (Pisces, Mormyridae). *Copeia*, 1973:134–135.
- Roberts, N. W. (2014). Polarisation vision of fishes. In Horváth, G., Herausgeber, *Polarized light and polarization vision in animal sciences*, Seiten 225–248. Springer, 2. Auflage.
- Robles-De-La-Torre, G. und Hayward, V. (2001). Force can overcome object geometry in the perception of shape through active touch. *Nature*, 412:445–448.
- Rock, I. und Victor, J. (1964). Vision and touch: An experimentally created conflict between the two senses. *Science*, 143:594–596.
- Rogers, P. H. und Cox, M. (1988). Underwater sound as a biological stimulus. In Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N., und Tavolga, W. N., Herausgeber, *Sensory biology of aquatic animals*, Seiten 131–149. Springer.
- Rojas, R. und 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*, 59:211–221.

- Rosas, P., Wagemans, J., Ernst, M. O., und Wichmann, F. A. (2005). Texture and haptic cues in slant discrimination: reliability-based cue weighting without statistically optimal cue combination. *Journal of Optical Society of America A*, 22:801–809.
- Rose, S. A. (1994). From hand to eye: Findings and issues in infant cross-modal transfer. In Lewkowicz, D. J. und Lickliter, R., Herausgeber, *The development of intersensory perception: Comparative perspectives*, Seiten 265–284. Lawrence Erlbaum Associates.
- Roth, A. (1972). Wozu dienen die Elektrozepatoren der Welse? *The Journal of Comparative Physiology*, 79:113–135.
- Rowe, C. (1999). Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Animal Behaviour*, 58:921–931.
- Rupp, B., Wullimann, M. F., und Reichert, H. (1996). The zebrafish brain: a neuroanatomical comparison with the goldfish. *Anatomy and Embryology*, 194:187–203.
- Russell, C. J. und Bell, C. C. (1978). Neuronal responses to electrosensory input in mormyrid valvula cerebelli. *The Journal of Neurophysiology*, 41:1495–1510.
- Salazar, V. L. und Stoddard, P. K. (2008). Sex differences in energetic costs explain sexual dimorphism in the circadian rhythm modulation of the electrocommunication signal of the gymnotiform fish *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *The Journal of Experimental Biology*, 211:1012–1020.
- Sand, O. (1981). The lateral line and sound reception. In Tavolga, W. N., Popper, A. N., und Fay, R. R., Herausgeber, *Hearing and sound communication in fishes*, Seiten 459–480. Springer.
- Sanes, J. R. und Zipursky, S. L. (2010). Design principles of insect and vertebrate visual systems. *Neuron*, 66:15–36.
- Satado, N., Pascual-Leone, A., Grafman, J., Ibanez, V., Deiber, M.-P., Dold, G., und Hallett, M. (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature*, 380:526–528.

- Satou, M., Takeuchi, H.-A., Takei, K., Hasegawa, T., Matsushima, T., und Okumoto, N. (1994). Characterization of vibrational and visual signals which elicit spawning behavior in the male himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *The Journal of Comparative Physiology A*, 174:527–537.
- Sawai, N., Imura, K., Yamamoto, N., und Ito, H. (2001). The telencephalon of teleosts: the area dorsalis pars centralis (Ds) is well developed in tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Neuroscience Research*, 25:88.
- Scheffer, S. J., Uetz, G. W., und Stratton, G. E. (1996). Sexual selection, male morphology, and the efficacy of courtship signalling in two wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38:17–23.
- Schroeder, C. E. und Foxe, J. J. (2002). The timing and laminar profile of converging inputs to multisensory areas of the macaque neocortex. *Cognitive Brain Research*, 14:187–198.
- Schroeder, C. E., Lindsley, R. W., Specht, C., Marcovici, A., Smiley, J. F., und Javitt, D. C. (2001). Somatosensory input to auditory association cortex in the macaque monkey. *The Journal of Neurophysiology*, 85:1322–1327.
- Schumacher, S., de Perera, T. B., Thenert, J., und von der Emde, G. (2016a). Cross-modal object recognition and dynamic weighting of sensory inputs in a fish. *PNAS*, 113:7638–7643.
- Schumacher, S., de Perera, T. B., und von der Emde, G. (2016b). Object discrimination through active electrolocation: shape recognition and the influence of electrical noise. *The Journal of Physiology Paris*, 110:151–163.
- Schumacher, S., de Perera, T. B., und von der Emde, G. (2017a). Electrosensory capture during multisensory discrimination of nearby objects in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Scientific reports*, 7:43665.
- Schumacher, S., von der Emde, G., und de Perera, T. B. (2017b). Sensory influence on navigation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Animal Behaviour*, 132:1–12.

- Schuster, S. und Amtsfeld, S. (2002). Template-matching describes visual pattern-recognition tasks in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Experimental Biology*, 205:549–557.
- Schwartz, E. (1965). Bau und Funktion der Seitenlinie des Streifenhechtlings (*Aplocheilichthys lineatus* cuvieri u. val.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 50:55–87.
- Schwartz, E. (1971). Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 74:64–80.
- Schwarz, S. und von der Emde, G. (2001). Distance discrimination during active electrolocation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 186:1185–1197.
- Schwassmann, H. O. und Krüger, L. (1965). Organization of the visual projection upon the optic tectum of some freshwater fish. *The Journal of Comparative Neurology*, 124:113–126.
- Schweikert, L. E., Fitak, R. R., Caves, E. M., Sutton, T. T., und Johnsen, S. (2018). Spectral sensitivity in ray-finned fishes: diversity, ecology and shared descent. *The Journal of Experimental Biology*, 221:jeb189761.
- Sekuler, R., Sekuler, A. B., und Lau, R. (1997). Sound alters visual motion perception. *Nature*, 385:308.
- Seltzer, B. und Pandya, D. N. (1980). Converging visual and somatic sensory cortical input to the intraparietal sulcus of the rhesus monkey. *Brain Research*, 192:339–351.
- Seragianian, P. und Popova, Y. I. (1976). Cross modal transfer of a conditional flexion response in dogs. *The Pavlovian journal of biological science*, 11:162–174.
- Shams, L., Kamitani, Y., und Shimojo, S. (2000). What you see is what you hear. *Nature*, 408:788.
- Shams, L., Kamitani, Y., und Shimojo, S. (2002). Visual illusion induced by sound. *Cognitive Brain Research*, 14:147–152.

- Sheppard, J. P., Raposo, D., und Churchland, A. K. (2013). Dynamic weighting of multisensory stimuli shapes decision-making in rats and humans. *The Journal of Vision*, 13:Artikel 4.
- Solvi, C., Al-Khudhairy, S. G., und Chittka, L. (2020). Bumble bees display cross-modal object recognition between visual and tactile senses. *Science*, 367:910–912.
- Sparks, D. L. und Nelson, J. S. (1987). Sensory and motor maps in the mammalian superior colliculus. *Trends in Neurosciences*, 10:312–317.
- Sperdin, H. F., Cappe, C., und Murray, M. M. (2010). The behavioral relevance of multisensory neural response interactions. *Frontiers in Neuroscience*, 4:9–18.
- Squire, A. und Moller, P. (1982). Effects of water conductivity on electrocommunication in the weak-electric fish *Brienomyrus niger* (Mormyriiformes). *Animal Behavior*, 30:375–382.
- Stanford, T. R., Quessy, S., und Stein, B. E. (2005). Evaluating the operations underlying multisensory integration in the cat superior colliculus. *Journal of Neuroscience*, 25:6499–6508.
- Stanford, T. R. und Stein, B. E. (2007). Superadditivity in multisensory integration: putting the computation in context. *NeuroReport*, 18:787–792.
- Steck, K., Hansson, B. S., und Knaden, M. (2011). Desert ants benefit from combining visual and olfactory landmarks. *Journal of Experimental Biology*, 214:1307–1312.
- Stein, B. E. (2005). The development of a dialogue between cortex and midbrain to integrate multisensory information. *Experimental Brain Research*, 166:305–315.
- Stein, B. E., Huneycutt, W. S., und Meredith, M. A. (1988). Neurons and behavior: the same rules of multisensory integration apply. *Brain Research*, 448:355–358.

- Stein, B. E., London, N., Wilkinson, L. K., und Price, D. D. (1996). Enhancement of perceived visual intensity by auditory stimuli: a psychophysical analysis. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 8:497–506.
- Stein, B. E. und Meredith, M. A. (1990). Multisensory integration: neural and behavioral solutions for dealing with stimuli from different sensory modalities. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608:51–70.
- Stein, B. E. und Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. MIT Press.
- Stein, B. E., Meredith, M. A., Huneycutt, W. S., und McDade, L. (1989). Behavioral indices of multisensory integration: orientation to visual cues is affected by auditory stimuli. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 1:12–24.
- Stein, B. E., Spencer, R. F., und Edwards, S. B. (1983). Corticotectal and corticothalamic efferent projections of SIV somatosensory cortex in cat. *The Journal of Neurophysiology*, 50:896–909.
- Stein, B. E. und Stanford, T. R. (2008). Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews Neuroscience*, 9:255–266.
- Stein, B. E., Stanford, T. R., und Rowland, B. A. (2014). Development of multisensory integration from the perspective of the individual neuron. *Nature Reviews Neuroscience*, 15:520–535.
- Stein, B. E., Stanford, T. R., und Rowland, B. A. (2020). Multisensory integration and the society for neuroscience: then and now. *The Journal of Neuroscience*, 40:3–11.
- Stendell, W. (1914). Einige Bemerkungen zum Aufsatz von V. Franz „Faseranatomie des Mormyridengehirns“. *Anatomischer Anzeiger*, 46:30–32.
- Stendell, W. (1916). Die Schnauzenorgane der Mormyriden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Abt. A*, 115:650–670.
- Stevenson, R., Sheffield, S. W., Butera, I. M., Gifford, R. H., und Wallace, M. (2017). Multisensory integration in cochlear implant recipients. *Ear Hear*, 38:521–538.

- Stoddard, P. K. und Salazar, V. L. (2011). Energetic cost of communication. *The Journal of Experimental Biology*, 214:200–205.
- Stoltz-Loike, M. und Bornstein, M. H. (1987). The roles of imagery, language, and metamemory in cross-modal transfer in children. *Psychological Research*, 49:63–68.
- Striedter, G. F. (1990). The diencephalon of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Brain, Behaviour and Evolution*, 36:355–377.
- Stuermer, C. A. O. und Easter Jr., S. S. (1984). A comparison of the normal and regenerated retinotectal pathways of goldfish. *Journal of Comparative Neurology*, 223:57–76.
- Sullivan, J. P., Lavoué, S., und Hopkins, C. D. (2000). Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. *The Journal of Experimental Biology*, 203:665–683.
- Sumby, W. H. und Pollack, I. (1954). Visual contribution to speech intelligibility in noise. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 26:212–215.
- Sutton, E. E., Demir, A., Stamper, S. A., Fortune, E. S., und Cowan, N. J. (2016). Dynamic modulation of visual and electrosensory gains for locomotor control. *The Journal of the Royal Society Interface*, 13:20160057.
- Suzuki, N. (1932). A contribution to the study of the mormyrid cerebellum. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 31:219–234.
- Szabo, T. (1965). Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. *The Journal of Morphology*, 117:229–250.
- Szabo, T. (1974). Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. In Bullock, T. H. und et al., Herausgeber, *Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates*, Seiten 13–58. Springer.
- Szabo, T. und Wersäll, J. (1970). Ultrastructure of an electroreceptor (mormyromast) in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. II. *The Journal of Ultrastructure Research*, 30:473–490.

- Tavolga, W. N. (1956). Visual, chemical and sound stimuli as cues in the sex discriminatory behavior of the gobiid fish *Bathygobius soporator*. *Zoologica*, 41:49–64.
- Taylor, K. I., Moss, H. E., Stamatakis, E. A., und Tyler, L. K. (2006). Binding crossmodal object features in perirhinal cortex. *PNAS*, 103:8239–8244.
- Terleph, T. A. und Moller, P. (2003). Effects of social interaction on the electric organ discharge in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei). *The Journal of Experimental Biology*, 206:2355–2362.
- Teyssevre, C. und Moller, P. (1982). The optomotor response in weak electric mormyrid fish: can they see? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 60:306–312.
- Toerring, M.-J. und Moller, P. (1984). Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behavior in mormyrid fish. *Behavioural Brain Research*, 12:291–306.
- Triesch, J., Ballard, D. H., und Jacobs, R. A. (2002). Fast temporal dynamics of visual cue integration. *Perception*, 31:421–434.
- Trinh, A.-T., Harvey-Girard, E., Teixeira, F., und Maler, L. (2016). Cryptic laminar and columnar organization in the dorsolateral pallium of a weakly electric fish. *Journal of Comparative Neurology*, 524:408–428.
- Trompf, L. und Brown, C. (2014). Personality affects learning and trade-offs between private and social information in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 88:99–106.
- Ursino, M., Cuppini, C., Magosso, E., Serino, A., und di Pellegrino, G. (2009). Multisensory integration in the superior colliculus: a neural network model. *The Journal of Computational Neuroscience*, 26:55–73.
- van Atteveldt, N., Murray, M. M., Thut, G., und Schroeder, C. E. (2014). Multisensory integration: flexible use of general operations. *Neuron*, 81:1240–1253.
- van Beers, R. J., Sittig, A. C., und van Der Gon, J. J. D. (1999). Integration of proprioceptive and visual position-information: an experimentally supported model. *The Journal of Neurophysiology*, 81:1355–1364.

- van Beers, R. J., Wolpert, D. M., und Haggard, P. (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Current Biology*, 12:834–837.
- van Dam, L. C. J., Parise, C. V., und Ernst, M. O. (2014). Modeling multisensory integration. In Bennett, D. J. und Hill, C. S., Herausgeber, *Sensory integration and the unity of consciousness*, Seiten 209–229. The MIT Press.
- Van der Burg, E., Alais, D., und Cass, J. (2013). Rapid recalibration to audiovisual asynchrony. *The Journal of Neuroscience*, 33:14633–14637.
- Van der Burg, E., Alais, D., und Cass, J. (2018). Rapid recalibration to audiovisual asynchrony follows the physical-not the perceived-temporal order. *Attention, Perception, and Psychophysics*, 80:2060–2068.
- van Eijk, R. L., Kohlrausch, A., Juola, J. F., und van De Par, S. (2008). Audiovisual synchrony and temporal order judgments: Effects of experimental method and stimulus type. *Perception and Psychophysics*, 70:955–968.
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H., und Felleman, D. J. (1992). Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science*, 255:419–423.
- van Wassenhove, V., Grant, K. W., und Poeppel, D. (2007). Temporal window of integration in auditory-visual speech perception. *Neuropsychologia*, 45:598–607.
- Vanegas, H. und Ito, H. (1983). Morphological aspects of the teleostean visual system: a review. *Brain Research Reviews*, 6:117–137.
- Verhaal, J. und Luksch, H. (2016). Multimodal integration in the chicken. *Journal of Experimental Biology*, 219:90–95.
- Vernier, P. und Wullimann, M. F. (2009). Evolution of the posterior tuberculum and preglomerular nuclear complex. In *Encyclopedia of neuroscience*, Seiten 1404–1413. Springer Berlin Heidelberg.
- von der Emde, G. (1990). Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 167:413–421.

- von der Emde, G. (1992). Electrolocation of capacitive objects in four species of pulse-type weakly electric fish II. Electric signalling behaviour. *Ethology*, 92:177–192.
- von der Emde, G. (1993). The sensing of electrical capacitances by weakly electric mormyrid fish: effects of water conductivity. *Journal of Experimental Biology*, 181:157–173.
- von der Emde, G. (2004). Distance and shape: perception of the 3-dimensional world by weakly electric fish. *Journal of Physiology Paris*, 98:67–80.
- von der Emde, G. (2006). Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology A*, 192:601–612.
- von der Emde, G. (2013). Electroreception. In Galizia, C. G. und Lledo, P.-M., Herausgeber, *Neurosciences - From molecule to behavior: a university textbook*, Seiten 409–425. Springer, Berlin, Heidelberg.
- von der Emde, G., Amey, M., Engelmann, J., Fetz, S., Folde, C., Hollmann, M., Metzen, M., und Pusch, R. (2008). Active electrolocation in *Gnathonemus petersii*: behaviour, sensory performance, and receptor systems. *Journal of Physiology Paris*, 102:279–290.
- von der Emde, G., Behr, K., Bouton, B., Engelmann, J., Fetz, S., und Folde, C. (2010). 3-Dimensional scene perception during active electrolocation in a weakly electric pulse fish. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 4:Artikel 26.
- von der Emde, G. und Bell, C. C. (1996). Nucleus preeminentialis of mormyrid fish, a center for recurrent electrosensory feedback. I. Electrosensory and Corollary discharge responses. *The Journal of Neurophysiology*, 76:1581–1596.
- von der Emde, G. und Bleckmann, H. (1992). Differential responses of two types of electroreceptive afferents to signal distortions may permit capacitance measurement in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 171:683–694.

- von der Emde, G. und Bleckmann, H. (1998). Finding food: senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Experimental Biology*, 201:969–980.
- von der Emde, G. und Burt de Perera, T. (2020). Cross-modal sensory transfer: Bumble bees do it. *Science*, 367:850–851.
- von der Emde, G. und Engelmann, J. (2011). Active electrolocation. In Farrell, A. P., Herausgeber, *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, Band 1, Seiten 375–386. Academic Press.
- von der Emde, G. und Fetz, S. (2007). Distance, shape and more: recognition of object features during active electrolocation in a weakly electric fish. *Journal of Experimental Biology*, 210:3082–3095.
- von der Emde, G. und Precht, J. C. (1999). Anatomical connections of auditory and lateral line areas of the dorsal telencephalon (Dm) in the osteoglossomorph teleost, *Gnathonemus petersii*. *Brain Research*, 818:355–367.
- von der Emde, G. und Ronacher, B. (1994). Perception of electric properties of objects in electrolocating weakly electric fish: two-dimensional similarity scaling reveals a City-Block metric. *The Journal of Comparative Physiology A*, 175:801–812.
- von der Emde, G. und Ruhl, T. (2016). Matched filtering in African weakly electric fish: two senses with complementary filters. In von der Emde, G. und Warrant, E., Herausgeber, *The Ecology of Animal Senses*, Seiten 237–264. Springer International Publishing.
- von der Emde, G. und Schwarz, S. (2001). How the electric fish brain controls the production and analysis of electric signals during active electrolocation. *Zoology*, 103:112–124.
- von der Emde, G. und Schwarz, S. (2002). Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology Paris*, 96:431–444.

- von der Emde, G., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R., und Grant, K. (1998). Electric fish measure distance in the dark. *Nature*, 395:890–894.
- von der Emde, G., Sena, L. G., Niso, R., und Grant, K. (2000). The midbrain precommand nucleus of the mormyrid electromotor network. *The Journal of Neuroscience*, 20:5483–5495.
- von der Emde, G. und Zeymer, M. (2020). Multisensory object detection in weakly electric fish. In Fritsch, B., Herausgeber, *The senses: A comprehensive reference*, Seiten 281–297. Elsevier, 2. Auflage.
- Vroomen, J., Keetels, M., de Gelder, B., und Bertelson, P. (2004). Recalibration of temporal order perception by exposure to audio-visual asynchrony. *Cognitive Brain Research*, 22:32–35.
- Wagner, H.-J. (2007). Bipolar cells in the „grouped retina“ of the elephantnose fish (*Gnathonemus petersii*). *Visual Neuroscience*, 24:355–362.
- Wallace, M. T., Meredith, M. A., und Stein, B. E. (1992). Integration of multiple sensory modalities in cat cortex. *Experimental Brain Research*, 91:484–488.
- Wallace, M. T., Meredith, M. A., und Stein, B. E. (1993). Converging influences from visual, auditory, and somatosensory cortices onto output neurons of the superior colliculus. *The Journal of Neurophysiology*, 69:1797–1809.
- Wallace, M. T., Ramachandran, R., und Stein, B. E. (2004). A revised view of sensory cortical parcellation. *PNAS*, 101:2167–2172.
- Wallace, M. T. und Stein, B. E. (1994). Cross-modal synthesis in the midbrain depends on input from cortex. *The Journal of Neurophysiology*, 71:429–432.
- Wallach, H. (1985). Learned stimulation in space and motion perception. *American Psychologist*, 40:399–404.
- Walton, A. G. und Moller, P. (2010). Maze learning and recall in a weakly electric fish, *Mormyrus rume probosciostris boulenger* (Mormyridae, Teleostei). *Ethology*, 116:904–919.

- Ward, A. J. und Mehner, T. (2010). Multimodal mixed messages: the use of multiple cues allows greater accuracy in social recognition and predator detection decisions in the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*. *Behavioral Ecology*, 21:1315–1320.
- Welch, R. B. und Warren, D. H. (1980). Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychological Bulletin*, 88:638–667.
- Weltzien, F.-A., Höglund, E., Hamdani, E. H., und Døving, K. B. (2003). Does the lateral bundle of the medial olfactory tract mediate reproductive behavior in male crucian carp? *Chemical Senses*, 28:293–300.
- Westby, G. W. M. (1984). Electroreception and communication in electric fish. *Science Progress*, 69:291–313.
- Westby, G. W. M. und Kirschbaum, F. (1982). Sex differences in the waveform of the pulse-type electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae). *The Journal of Comparative Physiology A*, 145:399–403.
- White, S. L., Wagner, T., Gowan, C., und Braithwaite, V. A. (2017). Can personality predict individual differences in brook trout spatial learning ability? *Behavioural Processes*, 141:220–228.
- Whitewar, M. (1989). Merkel cells in lower vertebrates. *Archives of Histology and Cytology*, 52:415–422.
- Wilgers, D. J. und Hebets, E. A. (2011). Complex courtship displays facilitate male reproductive success and plasticity in signaling across variable environments. *Current Zoology*, 57:175–186.
- Wilkins, L. A., Russell, D. F., Pei, X., und Gurgens, C. (1997). The paddlefish rostrum functions as an electrosensory antenna in plankton feeding. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264:1723–1729.
- Wilkinson, L. K., Meredith, M. A., und Stein, B. E. (1996). The role of anterior ectosylvian cortex in cross-modality orientation and approach behavior. *Experimental Brain Research*, 112:1–10.

- Wiltshko, R. und Wiltshko, W. (2013). The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation. *The Journal of Comparative Physiology A*, 199:89–98.
- Winters, B. D. und Reid, J. M. (2010). A distributed cortical representation underlies crossmodal object recognition in rats. *Journal of Neuroscience*, 30:6253–6261.
- Wolf, K. (1963). Physiological salines for fresh-water teleosts. *Progressive Fish-Culturist*, 25:135–140.
- Wozny, D. R. und Shams, L. (2011). Recalibration of auditory space following milliseconds of cross-modal discrepancy. *Journal of Neuroscience*, 31:4607–4612.
- Wullmann, M. F. (1998). The central nervous system. In Evans, D. H., Herausgeber, *The physiology of fishes*, Seiten 245–282. CRC Press, 2. Auflage.
- Wullmann, M. F. und Grothe, B. (2013). The central nervous organization of the lateral line system. In Coombs, S. und et al., Herausgeber, *The lateral line*, Seiten 195–251. Springer.
- Wullmann, M. F. und Meyer, D. L. (1993). Possible multiple evolution of indirect telencephalo-cerebellar pathways in teleosts: studies in *Carassius auratus* and *Pantodon buchholzi*. *Cell Tissue Research*, 274:447–455.
- Wullmann, M. F. und Mueller, T. (2004). Teleostean and mammalian forebrains contrasted: evidence from genes to behavior. *The Journal of Comparative Neurology*, 475:143–162.
- Wullmann, M. F. und Northcutt, R. G. (1990). Visual and electrosensory circuits of the diencephalon in mormyrids: an evolutionary perspective. *The Journal of Comparative Neurology*, 297:537–552.
- Wullmann, M. F. und Rooney, D. J. (1990). A direct cerebello-telencephalic projection in an electrosensory mormyrid fish. *Brain Research*, 520:354–357.
- Wuraola, O. B. und Adetola, J.-O. (2011). Assessment of fish biodiversity in Oni River, Ogun State, Nigeria. *International Journal of Agricultural Management Development*, 1:107–113.

- Wystrach, A., Schwarz, S., Schultheiss, P., Baniel, A., und Cheng, K. (2014). Multiple sources of celestial compass information in the Central Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Comparative Physiology A*, 200:591–601.
- Xu-Friedman, M. A. und Hopkins, C. D. (1999). Central mechanisms of temporal analysis in the knollenorgan pathway of mormyrid electric fish. *The Journal of Experimental Biology*, 202:1311–1318.
- Xue, H.-G., Yamamoto, N., Yang, C.-Y., Kerem, G., Yoshimoto, M., Sawai, N., Ito, H., und Ozawa, H. (2006). Projections of the sensory trigeminal nucleus in a percomorph teleost, tilapia (*Oreochromis niloticus*). *The Journal of Comparative Neurology*, 495:279–298.
- Yamamori, K., Nakamura, M., Matsui, T., und j. Hara, T. (1988). Gustatory responses to tetrodotoxin and saxitoxin in fish: a possible mechanism for avoiding marine toxins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45:2182–2186.
- Yamashita, S., Evans, R. E., und Hara, T. J. (1989). Specificity of the gustatory chemoreceptors for  $CO_2$  and  $H^+$  in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46:1730–1734.
- Yehle, A. L. und Ward, J. P. (1969). Cross-modal transfer of a specific discrimination in the rabbit. *Psychonomic Science*, 16:269–270.
- Young, M. J., Landy, M. S., und Maloney, L. T. (1993). A perturbation analysis of depth perception from combinations of texture and motion cues. *Vision Research*, 33:2685–2696.
- Yu, L., Stein, B. E., und Rowland, B. A. (2009). Adult plasticity in multisensory neurons: short-term experience-dependent changes in the superior colliculus. *The Journal of Neuroscience*, 29:15910–15922.
- Zakon, H. H. (1987). Hormone-mediated plasticity in the electrosensory system of weakly electric fish. *Trends in Neurosciences*, 10:416–421.

- Zeiske, E., Theisen, B., und Breucker, H. (1992). Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system. In Hara, T. J., Herausgeber, *Fish chemoreception*, Seiten 13–39. Springer, 1st. Auflage.
- Zellner, D. A. und Kautz, M. A. (1990). Color affects perceived odor intensity. *The Journal of Experimental Psychology*, 16:391–397.
- Zeymer, M., von der Emde, G., und Wullimann, M. F. (2018). The mormyrid optic tectum is a topographic interface for active electrolocation and visual sensing. *Frontiers in Neuroanatomy*, 12:Article 79.
- Zhang, L.-Z., Zhang, S.-W., Wang, Z.-L., Yan, W.-Y., und Zeng, Z.-J. (2014). Cross-modal interaction between visual and olfactory learning in *Apis cerana*. *Journal of Comparative Physiology A*, 200:899–909.
- Zierul, B., Röder, B., Tempelmann, C., Bruns, P., und Noesselt, T. (2017). The role of auditory cortex in the spatial ventriloquism aftereffect. *NeuroImage*, 162:257–268.
- Zwiers, M. P., Van Opstal, A. J., und Paige, G. D. (2003). Plasticity in human sound localization induced by compressed spatial vision. *Nature Neuroscience*, 6:175–181.

## 5 Anhang

### 5.1 Zusammensetzung Lösungen

#### 5.1.1 Leitwertlösung

72,5 g NaCl + 3,8 g KCl + 1,62 g CaCl<sub>2</sub> + 2,3 g MgSO<sub>4</sub> \* 7 H<sub>2</sub>O + 10 g NaHCO<sub>3</sub>  
+ 4,1 g NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> \* 2H<sub>2</sub>O in 1 L Aqua<sub>dest</sub> (Wolf, 1963)

#### 5.1.2 Ringerlösung

7,25 g NaCl + 0,38 g KCl + 0,16 g CaCl<sub>2</sub> + 0,233 g MgSO<sub>4</sub> \* 7 H<sub>2</sub>O + 1 g NaHCO<sub>3</sub>  
+ 0,41 g NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> \* 2H<sub>2</sub>O in 1 L Aqua<sub>dest</sub> (Wolf, 1963)

#### 5.1.3 Sörensen Phosphatpuffer

**Stammlösung A:** 9,078 g KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> in 1 L Aqua<sub>dest</sub>

**Stammlösung B:** 11,87 g Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> in 1 L Aqua<sub>dest</sub>

Etwa 22 ml Stammlösung A mit 78 ml Stammlösung B vermengen und den pH-Wert auf 7,38 einstellen.

#### 5.1.4 4 %-ige PFA-Lösung

4 g Paraformaldehyd (PFA) in 100 ml Sörensen Phosphat-Puffer geben und unter Rühren erhitzen. Sobald die Lösung klar wird die Reaktion stoppen, filtern und auf 4 °C lagern.

## 5.2 Spike2-Skript zur automatischen EOD-Analyse

```
'import data file
var viewhand%; 'holds the viewhandle of the opened timeview
viewhand% := Fileopen(,0,1,Sselect file to analyse");
ToolbarVisible(1); 'toolbar is now always visible
Toolbarset(1,"Quit|0x1b");
var Datei$;
Datei$:= Ämp» + FileName$(3) + ".txt";
var AverageWave$;
AverageWave$:= ÄWF" + FileName$(3) + ".srf";

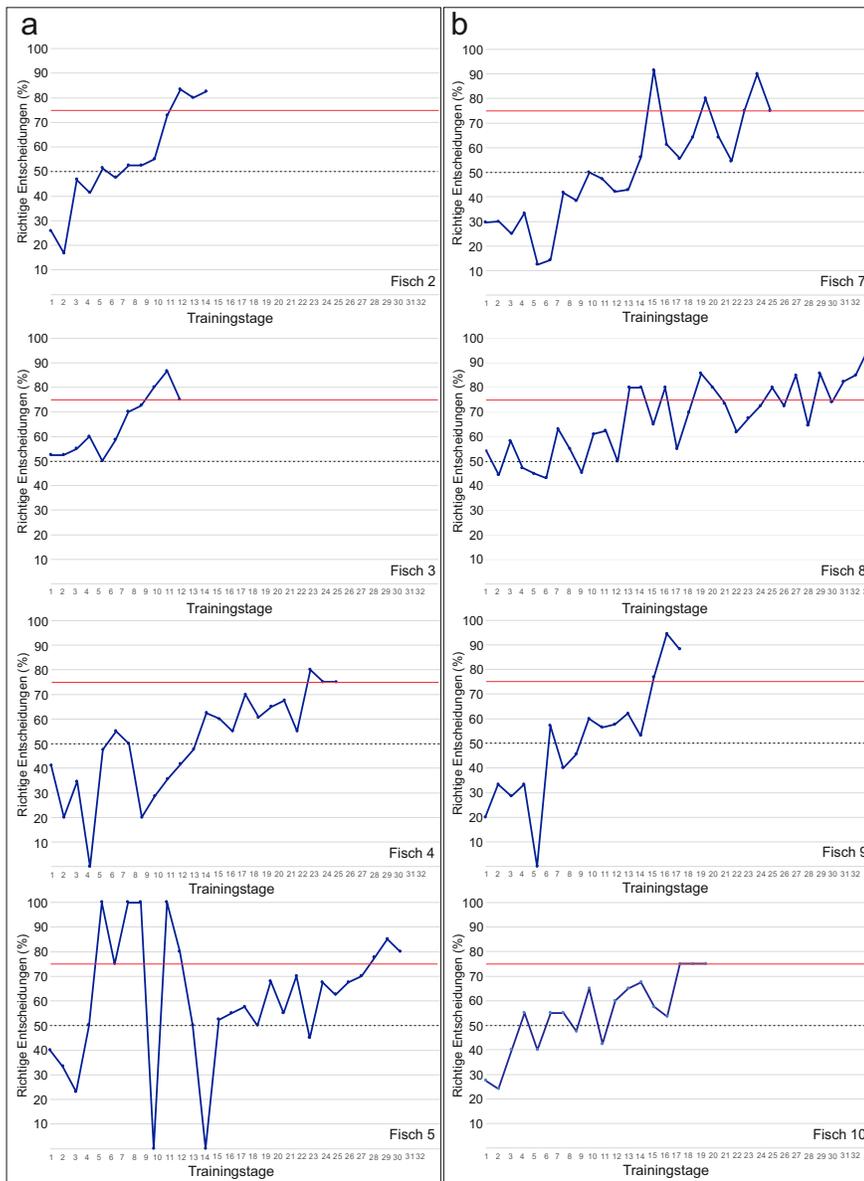
'eod times
ChanShow(VirtualChan(0, )); 'Created new virtual channel 0
VirtualChan(701, äbs(Ch(1))", 1); 'Edit virtual channel
HCursorNew(701);
HCursor(1, 0.276036, 701);
ChanShow(MemChan(2,0,0,0));
MemImport(401,701,0.0,MaxTime(),2,0.0049995,HCursor(1));
ChanSave(401,2); 'Save to unused channel

'positive peak
MeasureX(102,1,"Cursor(0)","0",0);
MeasureY(8,1,"Cursor(0)","Cursor(0)+0.005",0);
MeasureToChan(0,"Channel 1",7,14,2,0,1,0,1);
Process(0.0, MaxTime(), 1, 1, 402);

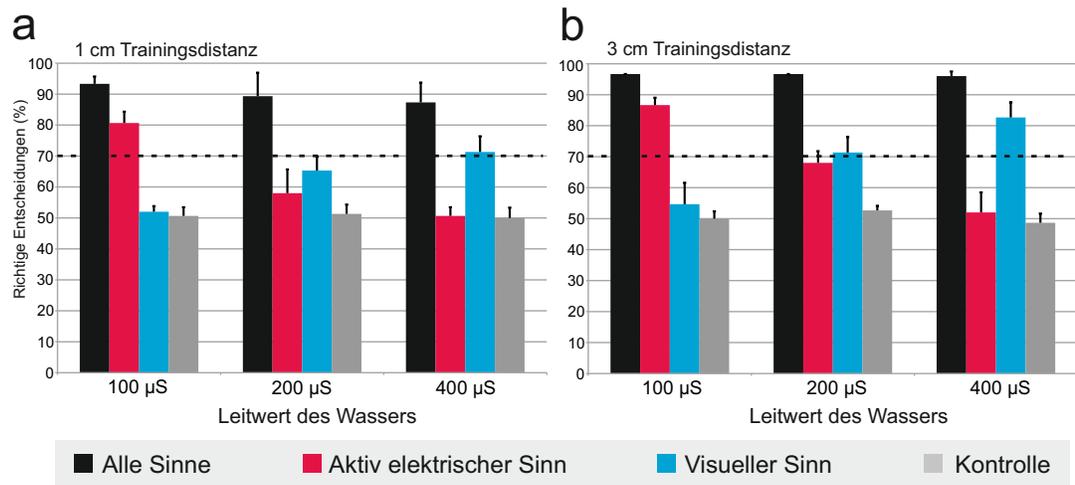
'negative peak
MeasureX(102,1,"Cursor(0)","0",0);
MeasureY(9,1,"Cursor(0)","Cursor(0)+0.005",0);
MeasureToChan(0,"Channel 1",7,14,2,0,1,0,1);
Process(0.0, MaxTime(), 0, 1, 403);
```

**erstellt von Hendrik Herzog, 2019**

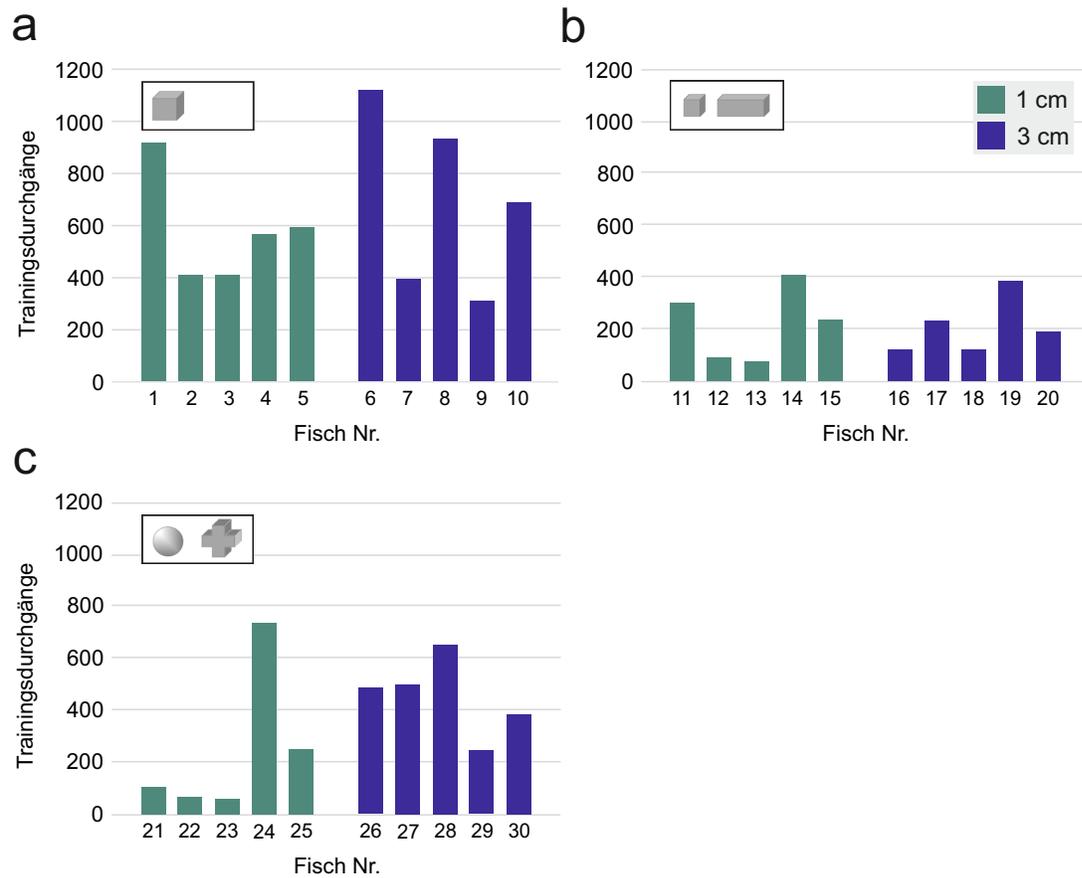
### 5.3 Zusätzliche Abbildungen



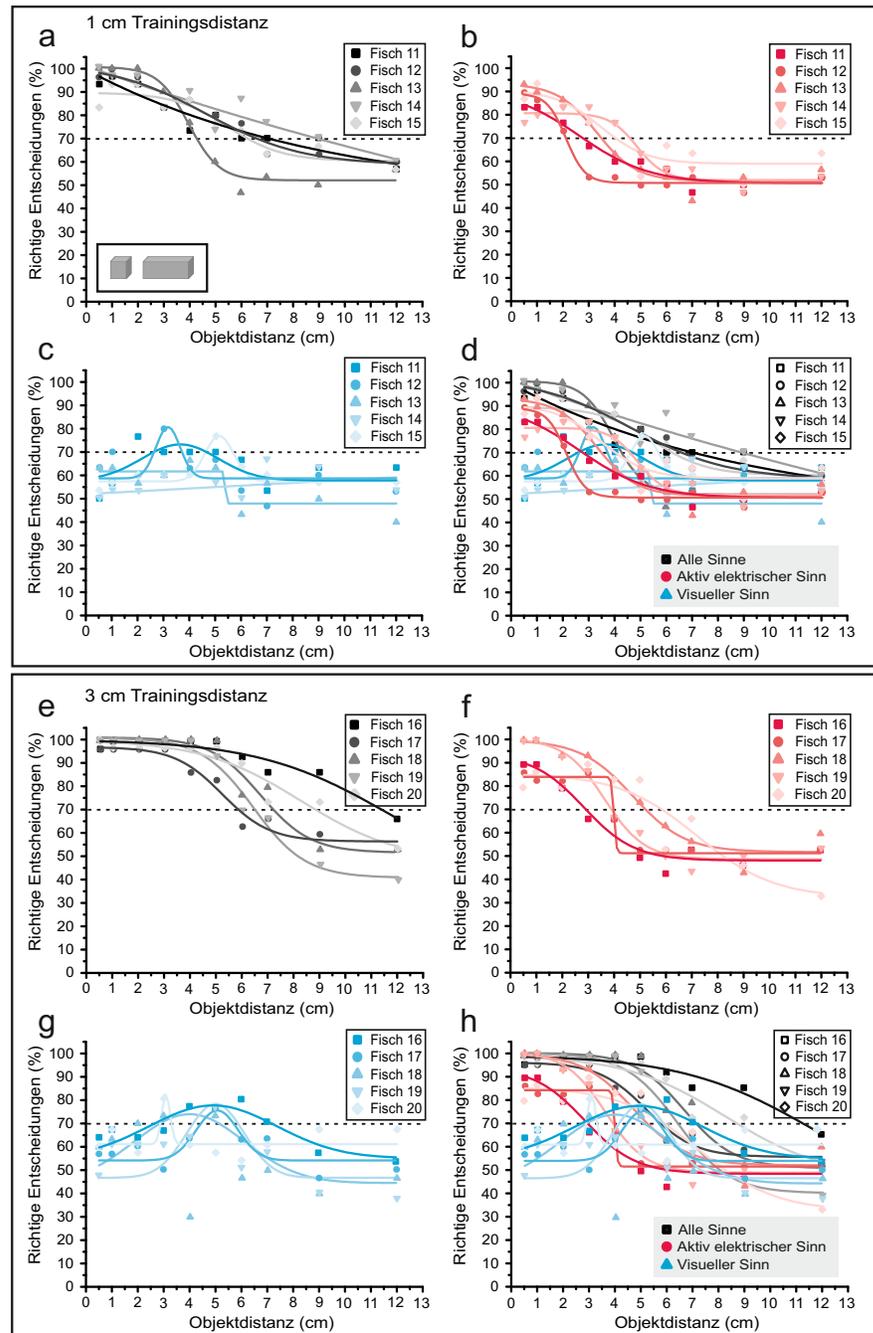
**Abbildung 40: Zusätzliche individuelle Lernkurven aus Projekt 1** Dargestellt sind die restlichen individuellen Lernkurven der Fische aus Gruppe 1 (a) mit einer Trainingsdistanz von 1 cm und aus Gruppe 2 (b) mit einer Distanz von 3 cm. Dabei sind die richtigen Entscheidungen (%) gegen die Trainingstage aufgetragen. Die gestrichelte Linie repräsentiert die Zufallsschwelle von 50 % und die rote Linie das Lernkriterium mit 75 % richtige Entscheidungen.



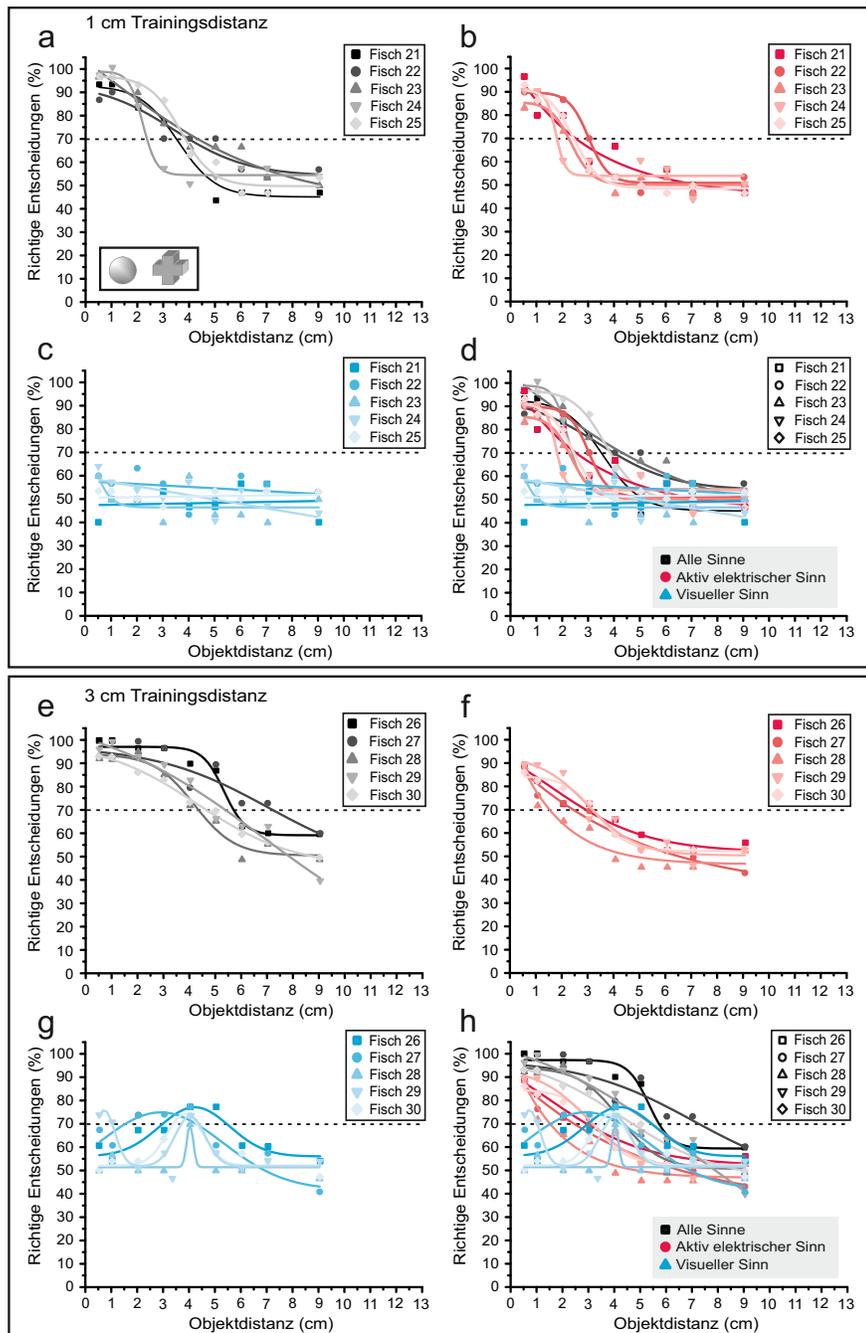
**Abbildung 41: Vergleich der Detektionsleistung während der Transfertests zwischen den Trainingsgruppen aus Projekt 1** Dargestellt sind die gemittelten Werte der richtigen Entscheidungen (%) mit den verschiedenen Modalitäten. Im Vergleich stehen die Daten der Fische aus (a) Gruppe 1 (1 cm Trainingsdistanz;  $n = 5$ ) und (b) Gruppe 2 (3 cm Trainingsdistanz;  $n = 5$ ). Es wurde in jedem Wasserleitwert (100, 200 und  $400 \pm 5 \mu\text{S}/\text{cm}$ ) die Detektionsleistung mit entweder allen Sinnen (schwarz), nur dem aktiv elektrischen (rot) oder nur dem visuellen Sinn (blau) gemessen. Die gestrichelte Linie bei 70 % markiert die Detektionsschwelle, da alle Werte über 70 % signifikant unterschiedlich zum Zufallsniveau von 50 % sind.



**Abbildung 42: Benötigte Trainingsdurchgänge jedes Individuums bis zum Erreichen des Lernkriteriums aus Projekt 2** Dargestellt sind die absolute Anzahl der Trainingsdurchgänge aller Trainingstage für jeden einzelnen Fisch der verschiedenen Objektbedingungen: **(a)** Detektion eines Würfels; **(b)** Diskriminierung von Würfel und Quader; **(c)** Diskriminierung von Kugel und Kreuz. Außerdem sind in **grün** die Fische der 1 cm Trainingsdistanz und in **lila**, die der Trainingsdistanz von 3 cm, dargestellt.



**Abbildung 43: Individuelle Ergebnisse der Transfertests aller Fische nach Erlernen der Objektbedingung B** Dabei wurde die eine Hälfte der Fische bei einer kurzen Trainingsdistanz von 1 cm trainiert (a-d) und die andere Hälfte bei einer weiten Distanz von 3 cm (e-h). Es sind die richtigen Entscheidungen in % gegen die Objektdistanz in cm aufgetragen, welche mit sigmoidalen, Gauschen oder linearen Kurvenanpassungen verbunden sind. Tests, bei denen die Fische alle Sinne zur Verfügung hatten sind in schwarz, nur der aktive elektrische Sinn in rot und nur der visuelle Sinn in blau markiert. Die Individuen sind durch unterschiedliche Symbole und Farbkontraste kenntlich gemacht. Die gestrichelte Linie bei 70 % markiert die Unterscheidungsschwelle. Für alle Werte ab 70 % kann angenommen werden, dass die Fische in der Lage sind das Objekt erfolgreich zu detektieren, da ein signifikanter Unterschied zum Zufallsniveau besteht.



**Abbildung 44: Individuelle Ergebnisse der Transfertests aller Fische nach Erlernen der Objektbedingung C** Dabei wurde die eine Hälfte der Fische bei einer kurzen Trainingsdistanz von 1 cm trainiert (a-d) und die andere Hälfte bei einer weiten Distanz von 3 cm (e-h). Es sind die richtigen Entscheidungen in % gegen die Objektdistanz in cm aufgetragen, welche mit sigmoidalen, Gaußschen oder linearen Kurvenanpassungen verbunden sind. Tests, bei denen die Fische alle Sinne zur Verfügung hatten sind in schwarz, nur der aktiv elektrische Sinn in rot und nur der visuelle Sinn in blau markiert. Die Individuen sind durch unterschiedliche Symbole und Farbkontraste kenntlich gemacht. Die gestrichelte Linie bei 70% markiert die Unterscheidungsschwelle. Für alle Werte ab 70% kann angenommen werden, dass die Fische in der Lage sind das Objekt erfolgreich zu detektieren, da ein signifikanter Unterschied zum Zufallsniveau besteht.

## 6 Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Gerhard von der Emde für die Möglichkeit der Anfertigung meiner Arbeit in Ihrer Arbeitsgruppe, sowie die hilfreiche und freundliche Betreuung während all der Jahre bedanken. Des weiteren bedanke ich mich bei PD Dr. Vera Schlüssel für die Übernahme des Zweitgutachtens und die freundliche Zusammenarbeit im Institut.

Bei Prof. Dr. Lukas Schreiber und Prof. Dr. Florian Grundler bedanke ich mich für Ihre Bereitschaft der Teilnahme an meiner Prüfungskommission.

Ein besonderer Dank gilt PD Mario F. Wullimann für die bereichernde Zusammenarbeit in München während des Tracer-Projekts. Ebenfalls möchte ich mich bei Dr. Hendrik Herzog und Dr. Ingolf Rick bedanken, die mir stets mit Rat und Tat zur Seite standen.

Bedanken möchte ich mich außerdem bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft, sowie der Arbeitsgruppe für die Bereitstellung der finanziellen Mittel zur Anfertigung meiner Arbeit.

Ganz herzliche möchte ich mich bei der gesamten Arbeitsgruppe Neuroethologie/Sensorische Ökologie für die tolle Zusammenarbeit über all die Jahre bedanken. Insbesondere gilt mein Dank Sarah Pannhausen und Lisa Knechtges, die mir meine Arbeit durch fachliche und sehr unterhaltsame fachfremde Gespräche erleichterten. Außerdem gilt mein Dank all den Studentinnen für die unterstützende Durchführung von Versuchen im Zuge ihrer Abschlussarbeiten und besonders den Technischen Assistentinnen Bärbel Bauch und Ute Grundtner, die mir stets mit Rat zur Seite standen.

Ebenso möchte ich mich bei meinem tollen Freundeskreis bedanken, der immer für mich da ist und stets ein offenes Ohr hat.

Zu guter Letzt gilt mein größter Dank meiner wunderbaren Familie, ohne die das alles nicht möglich gewesen wäre. Ich danke meinen Brüdern Joel und Mika, weil ihr einfach die besten Brüder seid, die man sich wünschen kann. Meinen großartigen Eltern, die mich immer unterstützen und mir das Selbstvertrauen geschenkt haben alle meine Ziele zu erreichen. Und natürlich meinem Mann Christian und meinem Sohn Karl, die mir immer den Rücken stärken und mich zu einem glücklichen Menschen machen. Vielen Dank!