

Die Erkennung von Eigenschaften und
Kontrasten virtueller Objekte bei
Gnathonemus petersii

DISSERTATION

zur

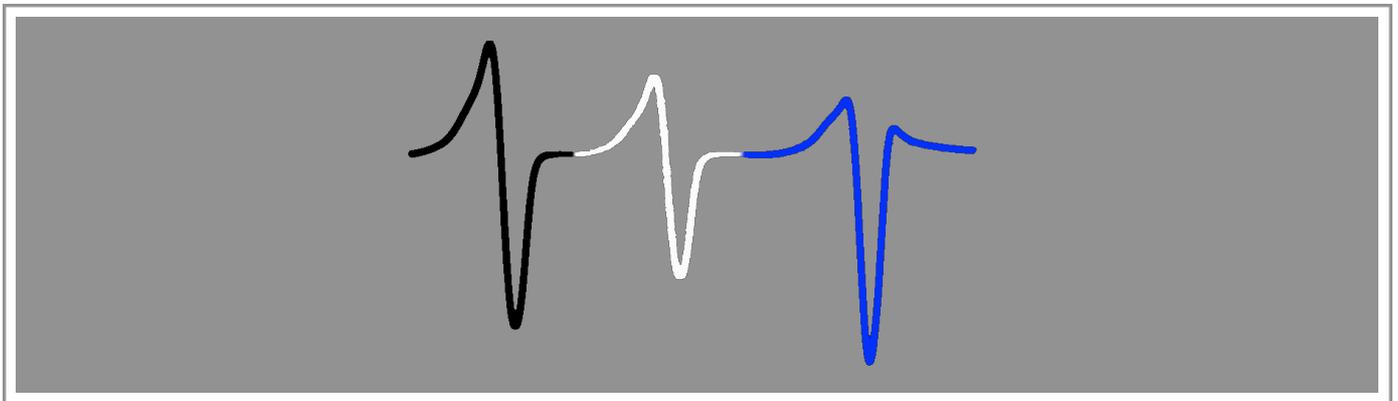
Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn



vorgelegt von

Timo Röver

aus

Dinslaken

Bonn 2012

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

1. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard von der Emde
2. Gutachter: Prof. Dr. Jacob Engelmann

Tag der Promotion: 19.10.2012

Erscheinungsjahr: 2012

Teile dieser Dissertation sind veröffentlicht oder zur Veröffentlichung eingereicht:

The Schnauzenorgan-Response of *Gnathonemus petersii*; Engelmann J., Nöbel S., Röver T. & von der Emde G.; *Frontiers in Zoology* 2009, 6:21 doi:10.1186/1742-9994-6-21

Zusammenfassung

Der schwach elektrische Fisch *Gnathonemus petersii* orientiert sich in seiner Umwelt mittels eines elektrischen Sinnes. Dazu erzeugt er elektrische Pulse von geringer Spannung, deren Veränderung durch Objekte er mit Rezeptoren auf seiner Hautoberfläche wahrnehmen kann. Diese Veränderungen wirken sich in den elektrischen Pulsen (Electric Organ Discharges, EOD) in zwei verschiedenen Parametern aus: der Amplitude des Signals und seiner Wellenform. Zwei verschiedene Rezeptortypen, welche der aktiven Elektroortung dienen, nehmen diese beiden Parameter wahr und ermöglichen es dem Tier so, Informationen über die elektrischen Eigenschaften seiner Umwelt zu gewinnen.

Von verschiedenen Sinnen ist es bekannt, dass in ihren Systemen Unterschiede zwischen zwei Reizzuständen nach dem Weber-Fechner-Gesetz bestimmt werden. Dabei werden die Dynamikbereiche dieser Sinne vergrößert, indem Unterschiede relativ zueinander wahrgenommen werden. Absolute Stimulusunterschiede sind nicht der ausschlaggebende Parameter. In der vorliegenden Arbeit wurde für den elektrischen Sinn *Gnathonemus petersii* bestimmt, ob er ebenfalls dieser Vorgehensweise folgt. Dazu wurden dem Tier unter Ausnutzung einer natürlichen Reaktion auf neue Reize, der Novelty Response, verschiedene elektrische Objektzustände präsentiert und anhand der Stärke der Reaktion auf die Wahrnehmungsleistung geschlossen. Die Ergebnisse zeigen, dass *Gnathonemus petersii* bei der Unterscheidung von elektrischen Widerständen dem Weber-Fechner-Gesetz folgt.

Weiter wurde bestimmt, wie viele elektrische Pulse einem Reizwechsel vorausgehen müssen, damit die Tiere einen Wechsel des Objektzustandes wahrnehmen können. Vorliegende Daten zeigen, dass bereits einzelne EODs genügen, um eine Unterschied zwischen zwei Objekten zu erkennen. Je mehr EODs jedoch zur Verfügung standen, bevor es zum Wechsel der Objekteigenschaften kam, umso stärker reagierten die Fische. Dies lässt auf einen sensorischen Speicher schließen, der aus den zurückliegenden EODs gebildet und nach und nach erneuert wird.

Ferner wurde eine Hypothese getestet, wonach die Tiere Veränderungen, die von bestimmten Kombinationen aus Widerständen und Kapazitäten erzeugt werden, nicht unterscheiden können, weil es verschiedene Kombinationen gibt, die gleichartige Effekte erzeugen können. Diese Möglichkeit einer elektrischen Farbe und der Verwechslung „gleichfarbiger“ Objekte konnte experimentell verworfen werden.

1. Einleitung	9
1.1 Aktive und passive Sinnessysteme	9
1.2 Der elektrische Sinn	10
1.3 Die schwach elektrischen Fische	12
1.3.1 Der Elefantenrüsselfisch, <i>Gnathonemus petersii</i>	13
1.4 Der elektrische Sinn	14
1.4.1 Ein spezielles Organ erzeugt das elektrische Feld	14
1.4.2 Die Elektrorezeptoren	15
1.4.2.1 Ampulläre Organe	16
1.4.2.2 Tuberöse Organe	17
1.4.3 Objekte verursachen Modifikationen im elektrischen Feld der Tiere	18
1.5 Der Wahrnehmungsraum von <i>Gnathonemus petersii</i>	20
1.6 Die elektrische Farbe	22
1.7 Das Weber-Fechner-Gesetz.....	25
1.8 Der zeitliche Zusammenhang zwischen Reiz und Wahrnehmung	25
1.9 Hypothesen	26
1.9.1 Die Wahlversuche.....	27
1.9.2 Die Novelty Response.....	27
1.9.3 Die Novelty Response als Orientierungsreaktion	28
1.9.4 Die Novelty Response der elektrischen Fische zur Messung ihrer Wahrnehmung	29
2. Material und Methoden	32
2.1 Der Wahrnehmungsraum und virtuelle Objekte.....	32
2.2 Die Präsentation verschiedener virtueller Objekte.....	35
2.2.1 Wahlversuche	36
2.2.1.1 Versuchsfische und Haltung	36
2.2.1.2 Unbelohnte Tests virtueller Objekte im Vergleich zu S+	38
2.2.1.3 Unbelohnte Tests virtueller Objekte im Vergleich zu S-	39

2.2.1.4	Belohnte Tests virtueller Objekte im Vergleich mit S+ und S-.....	39
2.2.2	Die Novelty Response als Indikator für wahrgenommene Stimuli.....	40
2.2.2.1	Die Reizung	41
2.2.2.2	Messung des lokalen EODs.....	42
2.2.2.3	Versuchsablauf der verschiedenen Novelty-Response-Versuche	42
2.2.2.3.1	Base-Line-Abhängigkeit	42
2.2.2.3.2	Zeitabhängigkeit	43
2.2.2.3.3	Virtuelle Objekte in der Novelty Response	44
2.2.3	Auswertung der Versuche zur Novelty Response	44
3.	Ergebnisse	46
3.1.1	Die Novelty Response in Abhängigkeit von der Stimuluskondition	46
3.1.2	Amplitude und Wahrscheinlichkeit der Novelty Response in Abhängigkeit von der Größe des Reizwiderstands	47
3.1.3	Der Widerstand beeinflusst die Modulation des lokalen EODs.....	50
3.1.4	Abhängigkeit der der Novelty Response von der Modulation und dem Grundwert.....	52
3.1.4.1	Abhängigkeit der Novelty Response vom Grundwert	52
3.1.5	Die Anzahl der EODs beeinflusst die Wahrnehmung der Tiere	58
3.1.5.1	Der Einfluss des Reizintervalls auf die Novelty Response	58
3.1.5.2	Der Einfluss der Reizdauer	61
3.1.6	Zusammenfassung der Versuche zur Wahrnehmung von Objekt-contrasten anhand der Novelty Response.....	66
3.2	Schnauzenorganresponse und Novelty Response.....	67
3.3	Die Novelty Response bei der Perzeption verschiedener Objekte gleicher „elektrischer Farbe“	72
3.3.2	Virtuelle Objekte mit konstanten Amplituden- und P/N-Modulationen	78
3.3.3	Abhängigkeit der Novelty Response vom Winkel zwischen den Objekten	79
3.4	Wahlversuche zur Theorie der elektrischen Farbe	82
3.4.1	Virtuelle Objekte und der S+ in unbelohnten Versuchen	84
3.4.2	Virtuelle Objekte und der S+ in belohnten Versuchen	93

3.4.3 Analyse der Versuche nach Dimension im Wahrnehmungsraum	96
3.4.4 Wahlversuche mit Objekten mit einer konstanten Dimension im Wahrnehmungsraum	99
3.4.5 Virtuelle Objekte verglichen mit S- in unbelohnten Versuchen	101
3.5 Novelty Response und Dressurversuche im Vergleich	103
3.6 Fazit	105
4. Diskussion	107
4.1 Der Elektrische Sinn und das Weber-Fechner-Gesetz	107
4.1.2 Fehlerdiskussion der Versuche zum Weber-Fechner-Gesetz.....	111
4.2 Die Anzahl der EODs beeinflusst die Wahrnehmung der Tiere.....	112
4.2.2 Fehlerdiskussion zu den Versuchen zur Zeitabhängigkeit	117
4.3 Schnauzenorganresponse und Novelty Response bei virtuellen Objekten.....	118
4.3.2 Fehlerdiskussion zur Schnauzenorganresponse	120
4.4 Virtuelle Objekte gleicher „elektrischer Farbe“ und die Novelty Response	120
4.4.2 Fehlerdiskussion zur Novelty Response bei gleicher elektrischer Farbe ..	126
4.5 Wahlversuche zur Theorie der elektrischen Farbe.....	126
4.5.1 Virtuelle Objekte im Vergleich zum S+	126
4.5.2 Virtuelle Objekte im Vergleich zum S-.....	132
4.5.3 Fehlerdiskussion zu den Wahlversuchen	133
4.6 Die Novelty Response und die Wahlversuche.....	134
4.7 Fazit	135
5. Literaturverzeichnis	140
6. Anhang A	153
6.1 Kontrollversuche zur Novelty Response	154
6.2 Einzelversuche zu ohmschen Grundwiderständen	155
6.3 Einzelversuche zur Zeitabhängigkeit	158
6.4 Detektion von Kapazitätsunterschieden und die Novelty Response	162
6.5 Einzelversuche zur elektrischen Farbe	167

8. Anhang B.....172
 7.1 Erklärung172

7. Danksagung.....173

1. Einleitung

Die Frage, wie es einigen Tieren möglich ist, sich auch in Umgebungen sicher zu orientieren, welche für den Menschen kaum zu erschließen sind, beschäftigt die Zoologie seit jeher. Die durch die eigenen Sinne geprägte menschliche Wahrnehmung machte es schwierig, sich andere, unbekannte Sinnessysteme vorzustellen. Zwar war von einigen Tierarten bekannt, dass sie sich auch in Dunkelheit sicher orientieren und jagen können, jedoch war lange Zeit unklar, welches System diese Orientierung ermöglichen könnte. Selbst bei scheinbar vertrauten Tierarten wie Katzen oder Ratten stellte sich die Frage, ob die offensichtlichen Leistungen bei schlechten Lichtverhältnissen sich alleine durch den optischen Sinn, wie der Mensch ihn von sich selber kannte, erklären lassen. Die Beobachtung und Erforschung dieser Sinnesleistungen führte zu Erkenntnissen über die besonderen Eigenschaften der Schnurrhaare der Katzen (Schmidberger 1932), des Tapetum lucidum als natürlichem Restlichtverstärker (Murr 1927) oder auch der olfaktorischen Fähigkeit des Hundes (Neuhaus und Müller 1954).

So erstaunlich diese Sinnessysteme dem Menschen auch erschienen, hatten sie aber doch eines gemeinsam: Der Mensch konnte sich diese Wahrnehmung vorstellen, sind seine eigenen Sinne doch prinzipiell gleicher Natur. Daher waren die Erklärungsversuche für scheinbar unerklärliche Sinnesleistungen auch an die Fähigkeiten des Menschen angelehnt. Noch im 18. Jahrhundert wurde für die Orientierung der Fledermäuse bei Nacht vermutet, dass sie besonders gute Augen haben müssten. Als dann geblendete Tiere immer noch problemlos navigieren konnten, vermutete Maxim (1912), dass sie mit ihren Flügeln Schall erzeugen und dessen Reflexionen wahrnehmen, womit er der Echoortung der Fledermäuse schon recht nahe kam.

1.1 Aktive und passive Sinnessysteme

Generell kann man bei Sinnessystemen zwischen aktiven und passiven Systemen unterscheiden. Bei passiven Systemen muss der Träger der Information von außen kommen. So wird z.B. der Reiz, den das Auge auswertet, also das Licht, von der Sonne oder einer künstlichen Lichtquelle erzeugt. Deren Lichtstrom wird dabei durch ein Objekt abgeändert und diese Änderung wird dann von den Photorezeptoren im

Auge des Empfängers wahrgenommen. Ähnlich verhält es sich mit Sinnen wie dem Geruchssinn, bei dem die Duftmoleküle vom gerochenen Objekt ausgehen. Ein weiteres Beispiel stellt der Magnetsinn dar, wo elektromagnetische Felder der Träger der Information sind, welche vom Erdkern ausgehen. Beim akustischen Sinn wiederum gibt es passive Systeme, bei denen das Schallereignis vom beobachteten Objekt erzeugt wird, genauso kann es aber auch - wie oben beschrieben - ein aktives System sein. Bei diesem erzeugen die Fledermäuse selbst den Träger der Information, dessen Ausgangswert sie mit dem eintreffenden veränderten Wert vergleichen. Ähnlich dem technischen System des Radars, bei dem elektromagnetische Wellen aktiv ausgesandt und ihre zurückkehrende Echos mit dem Ausgangswert verglichen werden. Auch hier kommt als Träger der Information ein eigentlich bekanntes Medium ins Spiel. Denn das passiv wahrgenommene Licht stellt prinzipiell nichts anderes dar, sondern weicht nur in der Frequenz ab.

1.2 Der elektrische Sinn

Ähnlich wie bei den o.g. Beispielen, verhält es sich bei einem anderen Sinn, der erst in den letzten Jahrzehnten genauer erforscht werden konnte: Die Elektrolokalisation von Beutetieren oder Prädatoren. Auch hier stand der Mensch Sinnesleistungen von Tieren gegenüber, die ihm erst einmal unerklärlich waren.

Die Poren in der Haut von Haien und anderen Knorpelfischen waren lange Zeit Objekt zahlreicher Spekulationen. Dass es sich um Sinnesorgane handeln könnte, wurde zwar diskutiert, aber welcher Art diese seien, war unklar. So diskutierten Parker und van Heusen 1917 die Wahrnehmung von galvanischen Strömen durch Haie. Aber erst durch die Entdeckung der Elektrosensitivität wurde klar, welcher Natur die Rezeptoren waren (Dijkgraaf und Kalmijn 1962). Kalmijn (1971) beschrieb Verhaltensversuche, in denen Haie Objekte und Beutetiere nur anhand der Elektroortung wahrnehmen konnten. In der Folge wurden auch bei Knochenfischen, Amphibien und sogar bei Säugern Elektrorezeptoren entdeckt (Scheich, Langner et al. 1986; Czech-Damal, Liebschner et al. 2011).

Einige Vertreter der genannten Gruppen sind zwar in der Lage, passiv Ströme wahrzunehmen; sie sind jedoch darauf angewiesen, dass diese aus fremden Quellen erzeugt werden. Der adäquate Reiz für diese Rezeptoren ist ein Strom, der z.B. durch

die Muskelzellen der Beutetiere selbst erzeugt wird. Dabei sind die Elektrozepstorsysteme der Haie und Rochen mit Schwellen von 5 nV/cm (Murray 1962; Montgomery und Bodznick 1999) zwar hochsensibel - gerne wird auf die theoretische Fähigkeit verwiesen, dass der Hai eine Batterie, deren einer Pol in Europa in den Atlantik gehalten wird, während der andere 3000 km weiter vor New York liegt, noch spüren könnte (Paulin 1995) - aber trotzdem ist der Hai auf die Erzeugung der Spannung durch die Beute angewiesen.

Heute sind verschiedene Tierarten bekannt, die in der Lage sind, sich mittels elektrischer Felder zu orientieren oder Beute wahrzunehmen. Dabei ist dieser Sinn nicht auf die Fische beschränkt, sondern findet sich bei vielen Tierarten, solange sie zumindest einen Teil ihres Lebens im Wasser bzw. einem feuchten Medium verbringen, welches als leitender Träger für den elektrischen Sinn nötig ist. Bekannt ist die passive Elektroortung bei verschiedenen Knorpel- und Knochenfischen, bei Amphibien (Himstedt, Kopp et al. 1981), aber auch bei Säugetieren, wie dem Schnabeligel und dem Schnabeltier (Scheich, Langner et al. 1986; Gould, McShea et al. 1993).

Gleichzeitig war schon seit der Antike bekannt, dass manche Fische fähig sind, auch über größere Entfernungen und ohne direkte Berührung Beute zu lähmen. Die Schockwirkung, die von diesen Tieren ausging, war derartig prägnant, dass sie bereits im alten Ägypten erkannt wurde, was zur Verehrung dieser Fische führte (Moller 1980). Auch ihr Einsatz als Anästhetikum der Antike wird diskutiert (Keyser 1993). Auf Zeichnungen in Tempelanlagen und Pyramiden sind Tiere wie der Zitterwels (*Malapteruridae*) oder der Zitterrochen (*Torpedinidae*) abgebildet, wenn sich hier aber auch schon Darstellungen schwach elektrischer Fische finden (Sullivan, Lavoue et al. 2000). Der Ursprung der schockenden und lähmenden Wirkung war der antiken Welt freilich nicht bekannt. Erst nachdem der Mensch die Elektrizität entdeckt und erforscht hatte, wurde klar, wie diese Fische ihre Beute jagen. Durch selbst produzierte Entladungen von mehr als 500 Volt Spannung sind Zitteraale fähig, ihre Beute zu betäuben (Heldmaier und Neuweiler 2003; Caputi 2006). Genauso aber nutzen sie sie als Verteidigung gegen potentielle Bedrohungen. Die stark elektrischen Fische benutzen elektrischen Strom also als eine Art Fernwaffe.

1.3 Die schwach elektrischen Fische

Die starken Ströme wahrzunehmen, die Zitterrochen und andere stark elektrische Fische abgeben, war nicht problematisch. Aber die Kombination der passiven Elektroortung und der aktiven Stromerzeugung sollte erst 1958 von Lissmann und Machin erstmals beschrieben werden. In den folgenden Jahren wurde sie bei diversen Arten von Süßwasserfischen in Südamerika und Afrika entdeckt. Obwohl stammesgeschichtliche Befunde darauf hindeuten, dass sich der aktive elektrische Sinn, also die Produktion elektrischer Pulse und die Detektion ihre Veränderungen, bei ihnen unabhängig voneinander entwickelt hat (Zakon, Lu et al. 2006; Brodie 2010), gibt es erstaunliche Gemeinsamkeiten zwischen den beiden Gruppen von schwach elektrischen Fischen.

Die Gymnotiformes Südamerikas und die Mormyriiformes Afrikas sind zwar nicht unmittelbar verwandt, teilen aber viele Eigenschaften, die ihre Lebensweise und Sinnesleistungen betreffen. Zwar ist über die Ökologie gerade der afrikanischen Vertreter noch immer vieles unbekannt, aber man geht davon aus, dass sie, wie auch einige der südamerikanischen Arten, in zeitweise trüben Schwarzwasserflüssen leben, wo sie ihre Beute jagen, welche oft aus Mückenlarven besteht (Corbet 1961; Okedi 1971). Auch eine Dämmerungs- und Nachtaktivität liegt vor (Hagedorn 1988; Westby 1988). Eine derartige Lebensweise mit nur geringen Lichtstärken fördert die Ausbildung eines weiteren Sinnes für die Fernwahrnehmung von Landmarken und Beuteobjekten. Sei es eines mechanosensitiven, wie ihn die Blinden Höhlenfische Mexikos ausgebildet haben (Campenhausen, Riess et al. 1981), sei es die Echoortung der Fledermäuse oder die aktive Elektroortung.

1.3.1 Der Elefantenrüsselfisch, *Gnathonemus petersii*

Gnathonemus petersii, oder auch als Elefantenrüsselfisch (Abb. 1.1) bezeichnet, lebt in den Schwarzwasserflüssen Westafrikas (Abb. 1.2). Seinen deutschen Beinamen verdankt er seinem charakteristischen Schnauzenorgan, einem beweglichen Fortsatz des Kinns, weswegen der oft benutzte Begriff ‚Rüssel‘ eigentlich nicht korrekt ist.



Abb. 1.1) *Gnathonemus petersii*. Der charakteristische „Rüssel“ ist eigentlich ein Kinnfortsatz. Der Kasten markiert den Schwanzstiel, in dem sich das Elektrische Organ befindet.



Abb. 1.2) Der afrikanische Kontinent. Gekennzeichnet ist der ungefähre Lebensraum von *Gnathonemus petersii* in Zentral-Westafrika. (verändert nach Autor Local_Profil, Wikimedia Commons, Lizenz Public Domain)

Gnathonemus petersii lebt wahrscheinlich dämmerungs- und nachtaktiv. Zu seinem Habitat und seine Lebensweise ist allerdings noch ebenso viel zu ermitteln, wie auch zu seinen Beutetieren. Aufgrund der bisherigen Erkenntnisse (s.o.) und seines Verhaltens in Gefangenschaft kann man jedoch davon ausgehen, dass er sich hauptsächlich von Mückenlarven (*Chironomiden*) und anderen Insekten ernährt.

Bei Versuchen in Gefangenschaft hat *G. petersii* die Larven entdecken können, auch wenn sie im Sediment vergraben waren (von der Emde und Bleckmann 1998). Dabei ‚scant‘ er mit seinem Rüssel den Boden ab, was an Bewegungen erinnert, wie man sie mit einem Staubsauger machen würde, um eine möglichst große Fläche abzudecken. Findet er seine Beute, wühlt er den Untergrund auf und saugt die Larve mit dem Maul ein. Diese Beutesuche funktioniert bei völliger Dunkelheit und wenn das Futtertier vollständig im Untergrund versteckt ist. Der optische Sinn und visuelle Wahrnehmung können also, wenn der Elefantenrüsselfisch seine Beute sucht, ausscheiden, bzw. je nach Situation einen geringeren Einfluss haben.

1.4 Der elektrische Sinn

Gnathonemus findet seine Beute bei Dunkelheit indem er einen weiteren Sinn nutzt, die Elektrolokation. Bei dieser aktiven Elektroortung erzeugt der Elefantenrüsselfisch schwache elektrische Felder, deren Feldlinien durch Objekte, die in das Feld eintreten, geändert werden. Elektrorezeptoren auf der Haut registrieren die Änderungen im Feld und geben den Tieren so eine Information über das Objekt. Abhängig von dessen elektrischen Eigenschaften wird das elektrische Feld geändert.

1.4.1 Ein spezielles Organ erzeugt das elektrische Feld

Das elektrische Feld erzeugen die Fische mittels eines „elektrischen Organs“, welches aus aneinandergereihten, geldrollenförmig angeordneten sogenannten Elektrozyten besteht, welche evolutiv bei fast allen Gruppen schwach elektrischer Fische aus Muskelzellen hervorgegangen sind. Diese Muskelzellen haben ihre Fähigkeit zu kontrahieren verloren, sind jedoch immer noch in der Lage, synchron zu agieren (Bruns 1971). Dabei depolarisieren sie auf ein vom Zentralen Nervensystem, genauer gesagt dem Motorkern, ausgesendetes und über Motorneurone weitergeleitetes Kommandosignal zeitgleich (Westby 1984).

Durch diese Depolarisation entsteht ein elektrisches Wechselfeld rund um den Fisch, ausgehend vom elektrischen Organ, welches sich z.B. bei den südamerikanischen Messerfischen *Eigenmannia spec.* durch nahezu den gesamten Fisch zieht, während es sich beim afrikanischen *Gnathonemus petersii* in der Schwanzwurzel befindet.

Stark elektrische Fische erreichen durch den Einsatz tausender in Reihe geschalteter Elektrozyten Spannungen von bis zu 800 Volt. Die schwach elektrischen Fische hingegen erzeugen Spannungen von ca. 1 Volt (Lissmann 1951), wobei Caputi (mdl. Mitteilung) von 10 bis 20 Volt an Luft berichtet. Dabei nutzen sie einige hundert Elektrozyten zur Generierung der Pulse.

Diese Entladungen, die sogenannten Electric Organ Discharges (EOD) werden von den Fischen auf prinzipiell zwei Arten ausgelöst. Dabei unterscheidet man zwischen den Wellenfischen oder „Summern“, die kontinuierliche wellenförmige EODs aussenden und dabei Frequenzen von mehreren hundert Hertz erreichen können und den Pulsfischen, oder auch „Knatterern“, die die Aussendung von Pulsen aktiv steuern können. Bei den afrikanischen Vertretern liegt die Frequenz dabei niedriger und ist situations- und somit verhaltensabhängig (von der Emde 1992).

Während die Wellenfische ihre EOD-Frequenz nur in wenigen speziellen Situationen ändern - beispielsweise weichen sich zwei Fische mit sehr ähnlichen Frequenzen ($\Delta F < 10$ Hz) mittels einer Jamming Avoidance Response aus - pulsen die afrikanischen Knatterer selten mit konstanter Frequenz (Bullock, Hamstra et al. 1972). In Ruhe tasten sie mit nur wenigen EODs pro Sekunde die Umgebung ab, können die Entladungsrate des elektrischen Organs jedoch in Ortungssituationen wie der Futtersuche oder Objekterkennung auf bis zu 80 Hertz erhöhen (Röver 2006). Mit solch hohen Abtastraten verbessern die Fische die zeitliche Auflösung des elektrischen Bildes, das sie von ihrer Umwelt haben. Die Genauigkeit des Bildes wiederum hängt von den Elektrorezeptoren ab, mit denen die Fische ihr selbst erzeugtes Feld wahrnehmen.

1.4.2 Die Elektrorezeptoren

Betrachtet man das Versuchstier dieser Arbeit, den Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii*, näher, erkennt man auf seiner Haut viele kleine Poren, die sich in unterschiedlichen Dichten über den Fisch verteilen. Dabei sind auf den Flanken des Tieres keine Poren vorhanden, im Bauch- und Rückenbereich hingegen schon, wenn auch dort die Dichte gering ist. Im Kopfbereich nimmt die Anzahl der

Poren stark zu. An der Stirn und vor allem auf dem beweglichen „rüsselartigen“ Fortsatz des Kinns, dem Schnauzenorgan, finden sich extrem hohe Dichten von Poren (Hollmann, Engelmann et al. 2008) mit bis zu 65 Mormyromasten/mm².

Hinter jeder Pore stecken Elektrorezeptoren, die dazu dienen, das elektrische Feld, das der Fisch erzeugt, lokal zu messen. Stammesgeschichtlich stammen sie vom mechanosensitiven Seitenliniensystem ab (Szabo 1965). Darauf wurde anhand der Ähnlichkeit der Rezeptoren zu Haarsinneszellen geschlossen, wie sie in der Seitenlinie vorkommen. Auch die zentralnervöse Repräsentation in Bereichen der Verarbeitung von Informationen der Seitenlinie spricht für diese Entwicklung (Blundell und Modrell 2009). Betrachtet man die verschiedenen Poren, kann man zwischen verschiedenen Rezeptortypen unterscheiden, die in zwei Typen eingeteilt werden können, ampulläre und tuberöse Organe.

1.4.2.1 Ampulläre Organe

Zu den Ampullären Organen zählen u.a. die Lorenzinischen Ampullen der Haie und die Ampullenorgane der schwach elektrischen Fische. Sie dienen der passiven Elektroortung. Dabei reagieren sie auf die schwachen, durch nur niedrige Frequenzen ausgezeichneten, elektrischen Felder, wie sie z.B. von lebenden Organismen erzeugt werden. In einem klassischen Experiment wurde gezeigt, wie Haie eingegrabene Fische orten konnten, indem sie Ströme wahrnehmen konnten, die deren Muskeln und Kiemen erzeugten (Kalmijn 1971).

Ampulläre Organe sind von allen elektrosensitiven Fischen bekannt. Dabei handelt es sich um in die Epidermis eingelassene Strukturen, bei denen die Rezeptorzellen über einen gallertgefüllten Kanal mit dem den Fisch umgebenden Wasser verbunden sind (Lissmann, Mullinger et al. 1968; Heldmaier und Neuweiler 2003). Die Gallerte wirkt hierbei als Widerstand (25-30 Ω/cm²), der niedriger als der der Haut (3 kΩ/cm²) ist, wodurch Ströme an die Rezeptorzellen geleitet werden. Sie befinden sich am Grund des ampullenförmigen Kanals. Ihre Anzahl schwankt zwischen mindestens vier Zellen bei einigen Gymnotiformen bis hin zu hunderten bei Knorpelfischen.

1.4.2.2 Tuberöse Organe

Bei Gymnotiformen finden sich tuberöse Organe, welche den ampullären ähneln, jedoch noch von einem mit locker gepackten Zellen gefüllten Kanal überlagert sind. Durch diese Kanalstrukturen sind sie, einem Kondensator ähnlich, mit dem Wasser gekoppelt. Dadurch reagieren sie auf Wechselfelder, die von den elektrischen Organen der Gymnotiformen erzeugt werden, wie ein Kondensator, welcher für Wechselstrom durchlässig ist.

Auch die Mormyromasten (Stendell 1916) und Knollenorgane (Harder 1968) der Mormyriformen zählen zu den tuberösen Organen. Mormyromasten sind folglich ebenfalls mittels eines Kanals mit dem umgebenden Wasser verbunden. In diesem Kanal finden sich auch locker gepackte Epithelzellen, welche den Kontakt zum umgebenden Medium vermitteln (Denizot 1971).

In den Mormyromasten finden sich innerhalb zweier Kammern zwei verschiedene Typen von Rezeptorzellen (Szabo und Wersäll 1970). Zum einen am Grunde der sogenannten äußeren Kammer die A-Zellen, die mit ihrer apikalen Membran mit dem Kammerlumen verbunden sind. Sie kodieren die Amplitude eines eingehenden Signals. Ihre Afferenzen terminieren in der medialen Zone des elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL), als erster Verarbeitungsstufe des elektrischen Sinnes im Gehirn (von der Emde und Bleckmann 1992).

Die sogenannten B-Zellen befinden sich in der inneren Kammer, wo sie mit ihrer gesamten Oberfläche im Kontakt mit dem Kammerlumen stehen. So sind sie kapazitiv mit dem Wasser gekoppelt, wodurch sie die Amplitude und die Wellenform und die Phasenverschiebung des EODs kodieren. Ihre Afferenzen terminieren in der dorsolateralen Zone des ELL (Bell, Zakon et al. 1989).

Mit ihren Detektoreigenschaften für eigenproduzierte Wechselfelder und der nachfolgenden neuronalen Verschaltung, die auf den Empfang und die Auswertung des eigenen EODs ausgerichtet ist, dienen die Mormyromasten der aktiven Elektroortung.

Der letzte Typus von Rezeptororganen der Mormyriformen, die Knollenorgane, kodieren zeitliche Komponenten des Signals und dienen der intraspezifischen Elektrokommunikation (Xu-Friedman und Hopkins 1999). Hauptsächlich reagieren sie auf hochfrequente, aber schwache Signale (Bennett 1965). Sie nehmen zwar die

eigenproduzierten EODs noch wahr, aber bereits ab der ersten Verarbeitungsstation im elektrosensorischen Seitenlinienlobus (ELL) wird ihre Antwort darauf unterdrückt. Durch diesen Mechanismus der *Corollary Discharge*, einer Reafferenzkopie des eigenen EOD-auslösenden Kommandosignals, ist die Verarbeitung der Informationen der Knollenorgane darauf ausgelegt, die EODs anderer Fische wahrzunehmen (Bell 1981).

Mit den beiden Zelltypen, welche in den Mormyromasten beherbergt sind, den A- und den B-Zellen ist *Gnathonemus* somit in der Lage, zwei verschiedene Parameter eines EOD auszuwerten. Die reine Amplitudeninformation stellt einen Parameter dar, über den die Tiere über beide Zelltypen Informationen gewinnen. Die B-Zellen liefern darüber hinaus aber auch noch den Parameter der Wellenform eines lokalen EODs (von der Emde und Bleckmann 1992; von der Emde 1993; von der Emde und Bell 1994).

1.4.3 Objekte verursachen Modifikationen im elektrischen Feld der Tiere

Objekte im elektrischen Feld des Fisches können das lokale EOD in zwei verschiedenen „Dimensionen“ beeinflussen (Bastian 1986). Resistive Objekte bewirken eine Verringerung oder Steigerung der lokalen EOD-Amplitude. Unter Berücksichtigung des Widerstands des umgebenden Wassers, ändert sich die Amplitude des EODs. Die Wellenform hingegen ändert sich dabei nicht. Das elektrische Bild auf der Haut des Tieres ändert sich bei Widerständen, welche größer sind als der des Wassers insofern, als dass zwischen Objekt und Tier die Feldliniendichte verringert wird, die Feldlinien werden gestreut. Neben dem Objekt hingegen wird die Dichte der Feldlinien erhöht, lokal auf der Haut empfangen die dort liegenden Rezeptoren also höhere Feldliniendichten und somit eine höhere Amplitude. Ein gut leitendes Objekt bewirkt das Gegenteil, hier nimmt die Amplitude des lokalen EODs auf der Haut zwischen Objekt und Tier zu, rund um das Objekt verringert sich die Feldliniendichte. Daraus resultierend ergibt sich bei Messungen elektrischer Bilder der von Caputi et al. (1998) beschriebene ‚Mexican Hat Effect‘.

Kapazitive Objekte hingegen haben auch eine Auswirkung auf die Wellenform des EODs. Neben einer resistiven Komponente sorgt ihr kapazitiver Anteil für eine

Phasenverschiebung des EODs (s.a. Kapazitäten in der Elektrotechnik, welche Phasenverschiebungen bewirken (Harten 1995)) und eine Änderung der Wellenform. Hierbei kann z.B. eine dritte Phase des EODs auftreten.

Abbildung 1.3 zeigt die verschiedenen Einflüsse von im Feld vorhandenen Objekten auf das EOD. In schwarz gezeigt ist das normale unveränderte EOD des Fisches. Rot dargestellt ist der durch einen reinen Widerstand veränderte elektrische Puls. Das grüne EOD wurde durch eine reine Kapazität modifiziert. Deutlich zu erkennen ist die auftretende dritte Phase, welche durch den Speichereffekt eines Kondensators und die dadurch bedingte Entladung entsteht.

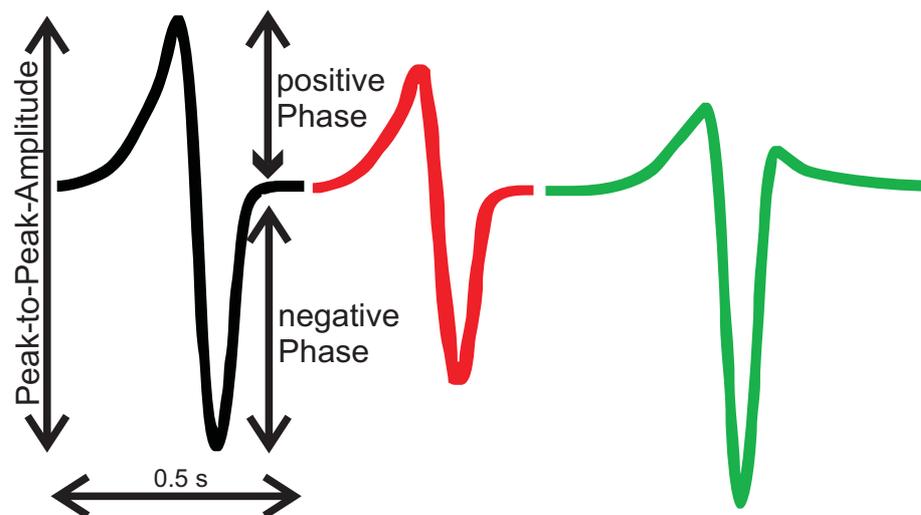


Abb. 1.3) Electric Organ Discharges (EOD). Elektrische Pulse von *Gnathonemus petersii*. Schwarz: das unveränderte EOD, rot: durch einen reinen Widerstand, bzw. grün: durch eine Kapazität beeinflusst. Widerstände wirken sich auf die Peak-to-Peak-Amplitude aus, Kapazitäten auch auf die Wellenform.

Resistive ohmsche Effekte sind charakteristisch für viele unbelebte Objekte, wie beispielsweise Steine, welche sich im Umfeld der Tiere befinden können. Lebende Objekte dagegen können durch die Membranen ihrer Zellen starke kapazitive Effekte im lokalen EOD bewirken (von der Emde 1990; von der Emde und Bell 1994). Dieser kapazitive Anteil macht Beuteinsekten somit für den Fisch elektrisch unterscheidbar. Allerdings ist dies nicht zwingend nötig, da sich lebende Beute auch wie oben beschrieben passiv durch die eigenen Muskelpotentiale verraten würde, welche die ampullären Organe der elektrischen Fische wahrnehmen (Gertz 2007).

Ferner sind die Tiere in der Lage, neben den elektrischen Eigenschaften, auch die Entfernung zu einem Objekt (Schwarz und von der Emde 1998; Schwarz und von der Emde 2001), dessen Form (von der Emde 2004), sowie seine Größe (von der Emde

und Schwarz 2000) wahrzunehmen. Sogar abstrakte Formen können erkannt und unterschieden werden (von der Emde und Fetz 2007).

1.5 Der Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii*

Ein Objekt kann das lokale EOD in zweierlei Hinsicht verändern: in der Amplitude und in der Wellenform. Letztere wird durch das P/N-Verhältnis, also dem Verhältnis zwischen positiver und negativer Phase des EODs ausgedrückt. Trägt man diese beiden Variablen des EODs gegeneinander auf, bekommt man einen zweidimensionalen Raum. Dieser sogenannte Wahrnehmungsraum (s. Abb. 1.4) definiert die potentiell unterscheidbaren elektrischen Eigenschaften (von der Emde 1990; von der Emde 1993). Diese Veränderungen der lokalen Feldeigenschaften auf der Haut stellt das elektrische Bild dar, wenn sich ein Objekt davor befindet. Abhängig von den elektrischen Eigenschaften eines Objektes resultiert daraus eine

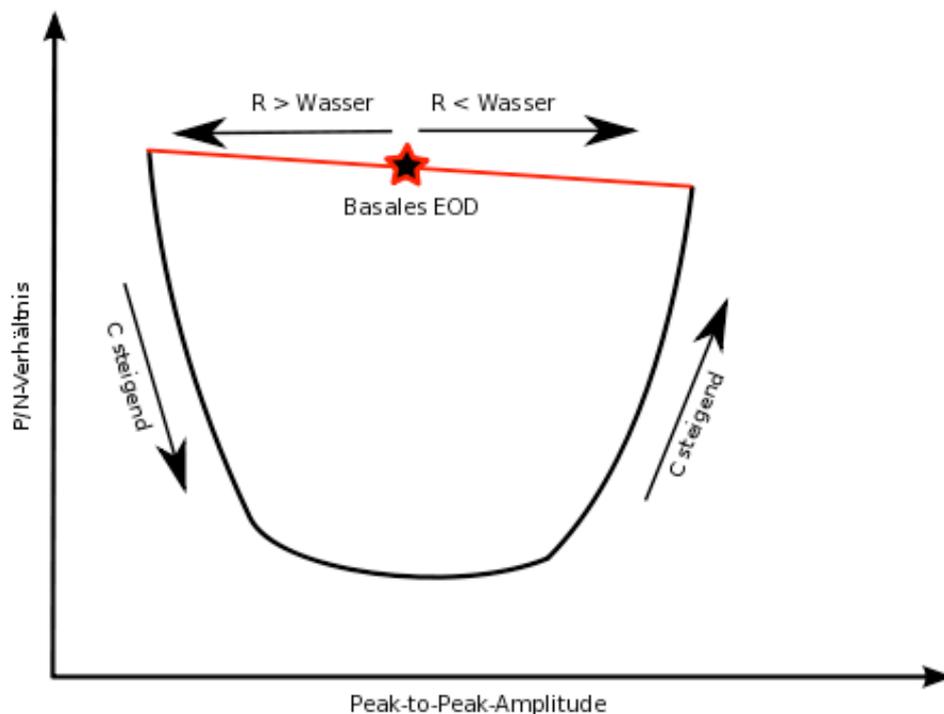


Abb. 1.4) Der Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii*. Mit steigendem Widerstand ändert sich die Peak-to-Peak-Amplitude. Kapazitäten bewirken zusätzlich Änderungen im P/N-Verhältnis.

objekt- und entfernungspezifische Veränderung des basalen EODs, die genau einem Punkt innerhalb des Wahrnehmungsraumes entspricht. Betrachtet man Abb. 1.5, sieht man, dass die objektbasierte Veränderung des lokalen EODs vom Abstand zum

Objekt abhängt. Der Wahrnehmungsraum wird dadurch entfernungsabhängig (Budelli und Caputi 2000). Er verkleinert sich systematisch mit zunehmendem Abstand.

In Abbildung 1.4 ist eine annähernde Abszissenparallel zu erkennen, die durch rein ohmsche Widerstände bedingt ist. Rein ohmsche Widerstände erzeugen die Amplitudenänderungen, die diese Linie bilden. Ein lokales EOD ändert seine Gesamtamplitude, aber nahezu gar nicht die Wellenform, abhängig von der Stärke des Widerstands. Der rote Punkt auf der Widerstandslinie stellt die Lage des unveränderten (basalen) EODs dar. Widerstände, die kleiner sind, als der des umgebenden Wassers bewirken eine größere Amplitude des lokalen EODs, stärkere Widerstände reduzieren die Gesamtamplitude.

Die u-förmige Linie wird durch lokale EODs definiert, welche ausschließlich von Kapazitäten geändert werden (von der Emde 1993). Dadurch, dass diese nicht nur die Amplitude ändern, sondern auch die Wellenform, ergibt sich die typische u-artige Form.

Betrachtet man nun den Raum zwischen der Widerstands- und der Kapazitätlinie für einen bestimmten Abstand zwischen Objekt und Fisch (Abb. 1.5), so muss jede mögliche Änderung der Repräsentation des lokalen EODs zwingend innerhalb dieser Fläche liegen. Sie bildet folglich den Wahrnehmungsraum für diese Entfernung.

Ein Objekt, welches sich im elektrischen Feld von *G. petersii* befindet, erzeugt ein lokales EOD im Wahrnehmungsraum des Fisches. Es bildet somit einen Punkt

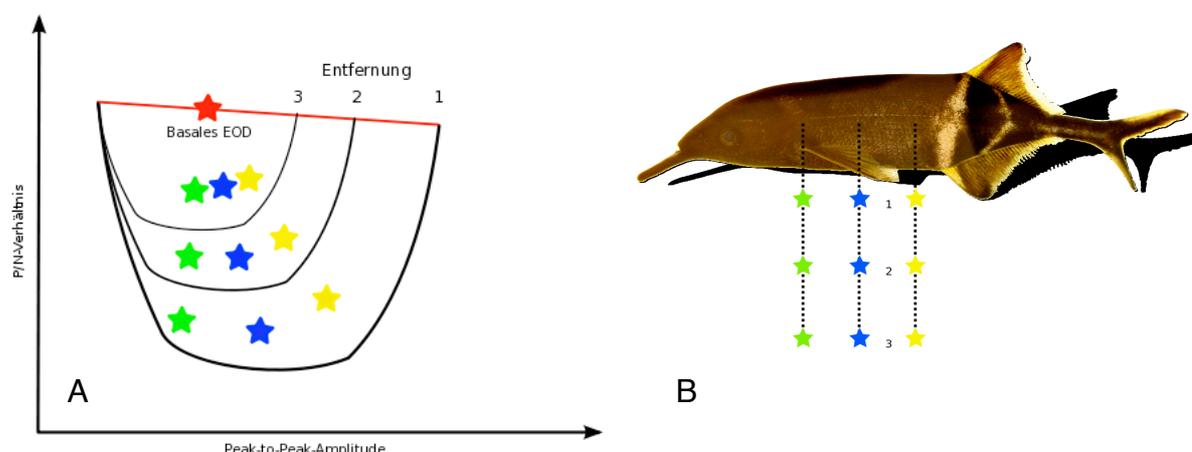


Abb. 1.5) Entfernungsabhängigkeit des Wahrnehmungsraumes. Mit zunehmender Entfernung verkleinert sich der Wahrnehmungsraum (A). Drei verschiedene Objekte, welche sich vor dem Fisch befinden (B), erzeugen Veränderungen des LEOD, welche sich an den gezeigten Positionen innerhalb des Wahrnehmungsraumes befinden. Mit zunehmender Entfernung zwischen Fisch und den Objekten, rücken diese im Wahrnehmungsraum immer näher zum basalen EOD.

innerhalb der oben beschriebenen Fläche. Entfernt sich nun das Objekt senkrecht zur Hautoberfläche vom Fisch, wandert dieser Punkt innerhalb des Wahrnehmungsraums.

Der gesamte Wahrnehmungsraum ändert sich ebenfalls abhängig von der Entfernung des Objektes vom Fisch. Man kann sich die verschiedenen Wahrnehmungsräume aneinandergereiht für die verschiedenen Entfernungen wie ein antikes Trinkhorn vorstellen, das sich zunehmend verjüngt. Die maximale Änderung, welche ein Objekt auslösen kann, nimmt mit seiner Entfernung ab.

Da die Position des lokalen EODs im Wahrnehmungsraum entfernungsabhängig ist, nimmt es innerhalb des Wahrnehmungsraums bei unterschiedlichen Entfernungen unterschiedliche Stellen ein. Dadurch wandert das Objekt abhängig von seiner Entfernung innerhalb des Wahrnehmungsraumes über eine Linie (s. in Abb. 1.5 die farbigen Sterne). Dies bedeutet, dass ein Objekt unterschiedliche EOD-Änderungen verursachen kann.

Dies bedeutet, dass verschiedene Objekte gleichartige EOD-Änderungen verursachen können und so lokale EODs bewirken können, deren Positionen im Wahrnehmungsraum auf Positionen liegen, auf denen auch lokale EODs anderer Objekte liegen können. Auf der entfernungsabhängigen Linie des einen Objekts kann also auch ein ganz anderes liegen.

1.6 Die elektrische Farbe

Auf Grund der Abhängigkeit von der Objektdistanz stellt sich die Frage, ob es möglich ist, dass die Fische diese Objekte anhand der Position des Objekts innerhalb des Wahrnehmungsraumes nicht auseinander halten können. Theoretisch bestünde die Möglichkeit, dass nicht eindeutig erkennbar ist, ob es sich um ein - beispielsweise - nahes Objekt handelt, welches sich entfernt hat, oder um ein anderes Objekt, das neu im elektrischen Feld erschienen ist.

Abbildung 1.5 illustriert diesen Zusammenhang. Mit der Entfernung im Wahrnehmungsraum wandernde Punkte können nicht von Punkten unterschieden werden, welche von anderen Objekten erzeugt werden, die bei einer anderen Entfernung zum Fisch den gleichen Ort innerhalb des Wahrnehmungsraumes

einnehmen. Die Objekte wandern entlang einer durch eine Reihe von Amplituden und P/N-Verhältnissen bestimmten Linie, die durch dieselbe Funktion definiert ist.

Diese Linien innerhalb des Wahrnehmungsraumes kann man jeweils als Linie einer „elektrischen Farbe“ bezeichnen (Budelli und Caputi 2000). Die Objekte, deren Positionen des lokalen EODs aufgetragen im Wahrnehmungsraum auf diesen Linien liegen, wären somit ‚gleichfarbig‘. Budelli et al. verglichen dies mit Kerzen unterschiedlicher chemischer Zusammensetzung, welche trotzdem Licht gleicher Wellenlänge aussenden. Das Kerzenlicht hat also die gleiche Farbe, obwohl die Kerzen aus unterschiedlichen Materialien bestehen, was unterschiedliche Flammen bewirkt, deren Mischung aber dasselbe Gesamtspektrum ergibt. Einem Beobachter erschließt sich jedoch dieser Unterschied nicht. Er kann die Materialien der Kerzen nicht anhand ihrer Flammen unterscheiden.

Für *G. petersii* besteht das Problem dieser elektrischen Farbe darin, dass er Objekte nur anhand zweier Parameter unterscheiden kann, der Amplituden- und der P/N-Information. Die Frage, die sich so stellt, ist, ob der Fisch die Objekte verwechselt, welche ihm theoretisch „gleichfarbig“ erscheinen, weil ihre elektrischen Eigenschaften das EOD in ähnlicher Weise modifizieren.

Die Möglichkeit einer Verwechslung zweier Objekte mit gleicher elektrischer Farbe wurde in der vorliegenden Arbeit untersucht. Hierzu wurden verschiedene Eigenschaften der Objektunterscheidung durch *G. petersii* innerhalb des Wahrnehmungsraumes geprüft.

Um die Diskriminierungsleistung der Tiere zu untersuchen, wurden verschiedene Fragestellungen bearbeitet. Zum einen sollte geprüft werden, welcher Parameter bei unterschiedlichen Objekten für deren Diskriminierung ausschlaggebend ist. Diese können sich im Wahrnehmungsraum in bis zu zwei Dimensionen unterscheiden. Unklar jedoch war, welche Eigenschaften für die Detektion entscheidend sind. Generell sind verschiedene Optionen denkbar. Von der Emde und Ronacher (1994) haben gezeigt, dass eine City-Block-Metrik für die Diskriminierungsleistung herangezogen wird. Im Gegensatz zu einer euklidischen, also direkten Verbindung zwischen zwei Punkten im Wahrnehmungsraum, werden beide Parameter, also die Entfernung in P/N-Richtung und die Entfernung in Amplitudenrichtung, ausgewertet.

Hierbei wird der Unterschied zwischen zwei Objekten durch die beiden Dimensionen getrennt wahrgenommen. Diese City-Block- oder auch Minkowski-Metrik innerhalb des Wahrnehmungsraumes definiert einen Unterschied zwischen verschiedenen Objekten also nicht in einem direkten linearen Vergleich beider Punkte im Wahrnehmungsraum, sondern vielmehr über die getrennten Dimensionen Amplitude und P/N-Verhältnis. Hierbei folgt *Gnathonemus* bei der Berechnung des Abstands c zwischen zwei Objekten a und b der folgenden Formel:

Formel 1.1:
$$c = (a^r + b^r)^{1/r}$$

Wobei für *G. petersii* durch von der Emde und Ronacher $r=0,98$ bestimmt wurde. Dies kommt dem Wert von $r=1$ für die City-Block-Metrik sehr nahe. Für eine euklidische Metrik gälte $r=2$.

Ein derartiger Zusammenhang ist für verschiedene Sinnessysteme beschrieben. So auch für die Wahrnehmung von Mustern verschiedener Strukturen und Größen bei Honigbienen (Ronacher 1992) oder zur Unterscheidung optischer Reize in Größe und Inklination (Shepard 1964). Backhaus, Menzel und Kreißl (1987) fanden den gleichen Zusammenhang bei der Feststellung von Farbunterschieden bei der Honigbiene. Beim Menschen und seine Farbwahrnehmung hingegen fand Torgerson (1951) einen euklidischen Zusammenhang.

Generell steht eine city-block-metrische Unterschiedsbestimmung nicht im Gegensatz zu der von Budelli und Caputi (2000) geäußerten Möglichkeit der Objektverwechslung. Dazu muss aber auch die Frage gestellt werden, welche Parameter bei der Objektdetektion von *Gnathonemus* herangezogen werden.

Caputi et al. (2003) beschrieben für *Gymnotus carapo* keinen Zusammenhang zwischen dem Grundwert von Kontrastunterschieden und ihrer Wahrnehmung anhand der Novelty Response, einer Verhaltensantwort auf neue und sich plötzlich ändernde Reize. Dabei werden die beiden durch Objekte erzeugten elektrischen Bilder direkt anhand ihres absoluten Kontrastes unterschieden. Somit folgte die Verhaltensantwort der Tiere nicht dem Weber-Fechner-Gesetz.

1.7 Das Weber-Fechner-Gesetz

Bei der Unterscheidung unterschiedlicher Objekte können verschiedene Eigenschaften eine Rolle spielen. Für die visuelle Wahrnehmung (Hecht 1929) und die Mechanorezeption (Cowdrick 1917) ist bekannt, dass zwei verschiedene Reize nicht linear miteinander verglichen werden. Es ist nicht alleine der absolute Kontrast zwischen ihren Werten, sondern der Bereich innerhalb des Dynamikumfangs des Rezeptors, in dem der Reiz sich befindet. Dieser Zusammenhang wurde bereits 1834 von Weber erkannt. Er beschrieb das Phänomen, dass die Wahrnehmung einer Differenz zwischen zwei Reizen nicht vom absoluten Unterschied abhängt, sondern vom relativen Abstand.

Bekannt ist dies zum Beispiel von der Wahrnehmung von Gewichtsunterschieden. Hält man ein Gewicht von nur wenigen Gramm, so fällt eine Steigerung des Gewichts um einige weitere Gramm sofort auf. Die gleiche absolute Steigerung wird nicht bemerkt, fügt man sie einem Gewicht von einigen Kilogramm hinzu. Erweitert durch den Physiker Fechner (1860) wurde dieser Zusammenhang als Weber-Fechner-Gesetz zusammengefasst:

Formel 1.2 :

$$E = c \cdot \log \frac{R}{R_0}$$

Hierbei wird die Empfindung E eines Reizes definiert durch den Logarithmus des Reizes R bezogen auf die Reizschwelle R_0 multipliziert mit einer sinnesabhängigen Konstante c . Daraus folgt, wie oben beschrieben, dass die Empfindung der Reizstärke linear mit dem Logarithmus der Reizdifferenz zunimmt.

Bezogen auf die Wahrnehmung elektrischer Eigenschaften durch *Gnathonemus* stellt sich die Frage, wie der Zusammenhang zwischen Reizunterschieden innerhalb des Wahrnehmungsraumes und der Empfindung der Tiere ist.

1.8 Der zeitliche Zusammenhang zwischen Reiz und Wahrnehmung

Zur Beantwortung dieser Frage ist es weiterhin von Bedeutung, zu untersuchen, welchen zeitlichen Rahmen *Gnathonemus* für eine die Wahrnehmung eines

Unterschieds benötigt. Hierbei ist zu erwarten, dass für eine eindeutige Wahrnehmung eines Unterschieds zwischen zwei Objekten die Anzahl der EODs, die zur Untersuchung herangezogen werden kann, eine Rolle spielt. Generell sollte aber schon ein einzelnes EOD, bildlich ausgedrückt also ein einzelnes Aufblitzen mit einer Taschenlampe in der Dunkelheit, für das Erkennen einer Differenz ausreichen. Denn bereits hier sollte ein Rezeptor eine Veränderung messen. Für *Gymnotus carapo* wurde gezeigt (Caputi, Aguilera et al. 2003), dass einzelne EODs ausreichen, um Unterschiede zwischen zwei elektrischen Objekten wahrzunehmen. Diese Wahrnehmung wird beschrieben als Mechanismus, bei dem das jeweils letzte EOD als Kopie zentralnervös abgespeichert wird, um es ein EOD später mit seinem Nachfolge-EOD zu vergleichen (Heiligenberg 1980).

Ein solcher Mechanismus von zentraler Speicherung und der Vergleich aktueller Wahrnehmungen mit dem Speicherabbild muss verschiedene Bedingungen erfüllen. Zum einen muss er eine Sensitivität gewährleisten, mit der relevante Veränderungen erkannt werden können. Zum anderen muss dies auch schnell geschehen. Des Weiteren sollte die Wahrnehmung aber auf wirklich relevante Informationen beschränkt sein. Unterhalb dieser Schwelle sollten die Tiere Änderungen des lokalen EODs ignorieren können. Wie viele EODs jedoch nötig sind, um diese Bedingungen zu realisieren, soll in der vorliegenden Studie untersucht werden.

1.9 Hypothesen

Im Rahmen der Untersuchungen des Wahrnehmungsraumes von *Gnathonemus petersii* sollten folgende Hypothesen geprüft werden:

1. *G. petersii* detektiert Unterschiede anhand des Weber-Fechner-Gesetz.
2. Es besteht ein positiver Zusammenhang zwischen Anzahl der zur Unterscheidung zur Verfügung stehenden EODs und der Wahrnehmungsstärke.
3. Objekte gleicher elektrischer Farbe sind nicht unterscheidbar

Mittels zweier Versuchsansätze sollten diese Hypothesen in der vorliegenden Arbeit untersucht werden. Neben Versuchen mit einer Wahldressur werden auch verhaltensphysiologische Daten aus Versuchen mit der „Novelty Response“ von *Gnathonemus* herangezogen.

1.9.1 Die Wahlversuche

In den Wahlversuchen nach der ‚Two-Alternative Forced-Choice‘-Methode wurden den Tieren virtuelle Objekte präsentiert. Die Tiere sollten hierbei eine Wahl treffen, welche für sie mit einer Futterbelohnung verbunden war. Der Vorteil solcher Versuche liegt in der Motivation der Versuchstiere. Ein Vergleich verschiedener Objekte ist somit möglich, solange die Tiere die Grundaufgabe gelernt haben.

Um die Möglichkeit der Existenz von elektrischen Farben zu testen, wurden nach einer Grunddressur verschiedene virtuelle Objekte in die Versuchsabläufe eingestreut, die sich vom mit der Belohnung verknüpften Objekt unterschieden. Ferner näherten sie sich in beiden Dimensionen des Wahrnehmungsraumes an ihn an und waren zum Teil elektrisch ‚gleichfarbig‘.

1.9.2 Die Novelty Response

Ein zweiter Ansatz, die Fähigkeit auf Unterscheidung der virtuellen Objekte und generelle Grundlagen der elektrischen Wahrnehmung zu testen, war die Nutzung der Novelty Response von *Gnathonemus petersii*.

Hierbei handelt es sich um ein reflexartiges Verhalten, welches die Tiere bei plötzlich auftretenden Ereignissen zeigen, eine Reaktion auf neu auftretende Reize. Dabei kann es sich um visuelle, mechanische, akustische und auch elektrische Reize, also plötzlich auftauchende Objekte im elektrischen Feld, handeln (Meyer 1982; Barrio, Caputi et al. 1991; Post und von der Emde 1999). *Gnathonemus* reagiert hierauf mit einer Steigerung oder, wenn auch seltener, Verringerung seiner EOD-Frequenz.

Die Steigerung der Frequenz dient hierbei der Verbesserung der zeitlichen Auflösung. Durch die Erhöhung auf bis zu 80 Hz kann das Tier in derselben Zeit wesentlich mehr Wahrnehmungsmomente unterbringen. Eine Verringerung der Frequenz wurde ebenfalls beschrieben (Meyer 1982) und kann in Versuchen mit geringerer Häufigkeit beobachtet werden. Der Grund für ihr Auftreten könnten z.B. elektrosensitive Raubfische sein, die grundsätzlich eine Gefahr für den Fisch darstellen (Hanika und Kramer 1997; Hanika und Kramer 1999), und vor denen der Fisch sich durch Absenken der Pulshäufigkeit verbergen könnte. Der Fisch steht hier vor der Wahl, sich zwischen verbesserter Wahrnehmung und Tarnung entscheiden zu müssen.

1.9.3 Die Novelty Response als Orientierungsreaktion

Orientierungsreaktionen sind für verschiedene Tiere beschrieben. Nicht nur bei den schwach elektrischen Fischen, wo sich die Novelty Response sowohl bei den südamerikanischen Pulsfischen, wie auch bei den afrikanischen unabhängig voneinander entwickelt hat. Auch bei anderen aktiven Sinnessystemen haben sich ähnliche Verhaltensformen evolviert. Von Fledermäusen ist z.B. bekannt, dass deren aktive Echoortung auch hier Parallelen zu den schwach-elektrischen Fischen aufweist (Pèrez-Gonzalez, Malmierca et al. 2005).

Die Novelty Response als Reaktion auf neuartige Reize kann im Kontext von Orientierungsreaktionen gesehen werden, wie Sokolov (1963; 1990) sie beschrieb. Er definierte zwei Typen von Orientierungsreaktionen, die im wesentlichen von der Reizstärke abhängen. Die „Orienting Response“ stellt eine Hinwendereaktion dar, welche nach dem Auftreten eines Reizes ausgeführt wird. Sie geht einher mit physiologischen Effekten wie einer Senkung der Pulsfrequenz, einer elektrodermalen Antwort, also Änderung des Hautwiderstands und einer Vasostriktion. Vor allem aber wird die Wahrnehmungsschwelle der Sinne gesenkt, während die Spannung der Muskeln verstärkt wird.

Eine andere Form der Reaktion beschrieb Sokolov mit dem „Defense Reflex“, also einer abwehrenden Antwort auf einen neuen Stimulus. Parallelen zur Orientierungsreaktion sind hier durch Hinwendebewegungen und Senkung der Wahrnehmungsschwellen gegeben. Und ähnlich wie die Orientierungsreaktion zeigt auch die Abwehrreaktion eine elektrodermale Reaktion. Sie unterscheidet sich jedoch in ihrer physiologischen Ausprägung, in der es bei ihr zur Vasostriktion kommt, der bei der Orientierungsreaktion die Vasodilatation gegenübersteht. Der Hauptunterschied ist jedoch in der Habituation zu sehen, die bei Orientierungsreaktionen auftritt, bei Abwehrreaktionen jedoch, wenn überhaupt, nur langsam.

Graham und Clifton (1966) führten zusätzlich zu diesen beiden Reaktionen noch die „Startle Response“ oder Schreckreaktion ein. Diese tritt bei sehr starken Reizen auf, zeigt der Abwehrreaktion ähnliche physiologische Reaktionen, habituiert jedoch sehr schnell (Turpin 1986).

In diesem Rahmen stellt die Novelty Response von *Gnathonemus petersii* eine Reaktion dar, die situationsabhängig als Teil der Orientierungs- oder der Abwehrreaktion betrachtet werden kann (von der Emde und Zelick 1995).

1.9.4 Die Novelty Response der elektrischen Fische zur Messung ihrer Wahrnehmung

Durch die Reflexhaftigkeit der Novelty Response auf neue Reize bzw. Änderungen der Reizeigenschaften kann diese Verhaltensantwort der Elefantenrüsselfische genutzt werden, um Wahrnehmungsleistungen der Tiere zu bestimmen. Denn reagieren die Tiere auf einen Reiz mit einer Novelty Response, so müssen sie ihn wahrgenommen haben.

In meinen Versuchen wurden den Tieren verschiedene virtuelle Objekte präsentiert, die nacheinander plötzlich gewechselt haben. Als Maß für die Erkennung des Objektwechsels wurde dann die Novelty Response herangezogen. Reagierten die Tiere hingegen nicht, so kann man davon ausgehen, dass sie keinen Unterschied erkennen konnten.

Post und von der Emde (1999) haben gezeigt, dass die Novelty Response bei *G. petersii* durch verschiedene Sinnesmodalitäten und auch durch Kombination verschiedener Reize ausgelöst werden kann. Hierbei erzeugte eine Kombination aus visuellem und akustischem Reiz sogar eine längere Reaktion der Tiere, als in Versuchen mit separat präsentierten Reizen. Allerdings habituieren die Tiere schnell auf wiederkehrende Stimuli. Sie können zwar erneut dishabituiert werden, jedoch erfolgt im Anschluss recht schnell eine erneute Gewöhnung. Post und von der Emde haben des Weiteren festgestellt, dass länger anhaltende Reize bei einem Ausschalten bzw. einem Wechsel zurück zum Ursprungsreiz eine Off-Reaktion auslösen, also eine erneute Novelty Response, welche jedoch in der Regel schwächer ausfällt, als die On-Reaktion. Ab einer Reizlänge von ca. 2 Sekunden traten die off-Reaktionen regelmäßiger auf. Innerhalb dieser Zeitspanne muss folglich eine Habituation erfolgt sein.

Eine weitere Novelty Response kann relativ schnell mit einem neuen Reiz ausgelöst werden (Siddle 1991). Dieser Stimulus aus derselben oder einer anderen Sinnesmodalität kann für eine erneute Novelty Response sorgen. Im Falle eines elektrosensorischen Reizes stellt sich dabei die Frage, wie viele EODs der Zeitraum des neuen Reizes umfassen muss, damit der Fisch erneut mit einer Novelty Response antwortet. Die gängige Vorstellung geht davon aus, dass die Fische die Information eines EODs, das die Rezeptoren registrieren, mit einem Muster des vorhergehenden vergleichen und so im Falle eines Unterschieds zwischen beiden lokalen EODs die Veränderung im elektrischen Feld registrieren (s.o.). Die aktuelle Wahrnehmung würde also ständig mit einem gespeicherten Muster der sensorischen Vergangenheit verglichen werden.

Der eigentliche neuronale Mechanismus, welcher letztlich die Auslösung einer Novelty Response auf einen neuen Reiz hin steuert, ist jedoch noch nicht geklärt. Befunde an *Gymnotus carapo*, einem Vertreter der südamerikanischen Pulsfische, deuten jedoch daraufhin, dass schnell habituierende Neurone im Torus Semicircularis, einem Teil der elektrosensorischen Verarbeitungsbahn im Mittelhirn, für den sensorischen Teil der Reaktion eine Rolle spielen (Grau und Bastian 1986). Durch die schnelle Habituation reagieren sie verstärkt auf plötzliche Änderungen in der Elektrosensorik.

Falconi et al. (1995) haben - ebenfalls für *Gymnotus carapo* - einen Zusammenhang zwischen der Auslösung der Novelty Response und den Mauthnerzellen gefunden. Diese sind bei Fischen für Fluchtreaktionen verantwortlich, bei denen Muskelzellaktivität und Schwanzflossenbewegung ausgelöst werden. Bei Reizung der Mauthnerzelle wird eine beschleunigte EOD-Rate ausgelöst.

Oft wurde außerdem beobachtet, dass die Novelty Response Hand in Hand geht mit einer Bewegung des Schnauzenorgans, der sogenannten Schnauzenorgan-Response, wenn der Reiz vor dem Rüssel des Tieres auftritt. Dabei handelt es sich um ein schnelles Zucken oder Abklappen des Schnauzenorgans als Reaktion auf den elektrischen Reiz (Engelmann, Nöbel et al. 2009). Dieses Verhalten wurde bei verschiedenen Reizstärken beobachtet und kann in Beziehung zum Abstand zwischen Objekt und Schnauzenorgan und zur Stärke der Reizänderung gesetzt werden. Dabei reagieren die Tiere sowohl auf Änderungen des Widerstands eines Objekts, als auch auf kapazitive Differenzen. Daher kann die Schnauzenorgan-Response der Novelty

Response vergleichbar zur Bestimmung von Wahrnehmungsunterschieden bei *Gnathonemus petersii* herangezogen werden. Allerdings wurde eine hohe Schwelle für dieses Verhalten beschrieben, was die Nutzung nur eingeschränkt zulässt.

Die beschriebenen Verhaltensmuster von *Gnathonemus petersii* wurden als Indikator für seine Wahrnehmung ausgenutzt. In Versuchsreihen wurden dazu verschiedene Widerstände und Kapazitäten präsentiert. Hierbei wurden immer zwei Werte gegeneinander getestet, indem von einer Schaltung plötzlich zur nächsten gewechselt wurde. Den Tieren wurden so sich plötzlich ändernde elektrische Eigenschaften präsentiert, auf die sie, sofern sie sie wahrnehmen würden, reagieren sollten. Ihre Reaktionen wurden aufgezeichnet und als Maß der Wahrnehmung von Reizqualitäten ausgewertet.

2. Material und Methoden

Die Fähigkeit von *Gnathonemus petersii*, Objekte im Wahrnehmungsraum zu diskriminieren, sollte mit zwei Methoden untersucht werden. Zum einen wurden Verhaltensversuche mit dressierten Tieren durchgeführt, in denen die Fische verschiedene Objekte unterscheiden mussten. Zum anderen wurden verhaltensphysiologische Versuche benutzt, in denen untrainierte Tiere unter Ausnutzung der Novelty Response an den Objekten auf ihre Wahrnehmungsfähigkeiten getestet wurden.

Für alle Versuche waren die Bedingungen, aus denen die Tiere stammten, gleich. Die Individuen von *Gnathonemus petersii* wurden von einem Fachhändler (Aquarium Glaser, Frankfurt/M.) bezogen. Es handelte sich dabei um Wildfänge aus nicht näher bekannten Gebieten Westafrikas; Nachzuchten sind bisher nicht gelungen. Die Tiere wurden in Gruppen von bis zu 15 Tieren in Gemeinschaftsbecken von ca. 100 bis 120 Litern gehalten. Der Leitwert des Wassers betrug 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ ($\pm 10 \mu\text{S}/\text{cm}$), die Temperatur 26°C ($\pm 2^\circ\text{C}$). Die Aquarien unterlagen einem kontrollierten Tag/Nacht-Rhythmus von 12:12 Stunden. Als Futter wurden gefrorene und wieder aufgetaute Chironomidenlarven benutzt, welche lokal bezogen wurden.

2.1 Der Wahrnehmungsraum und virtuelle Objekte

Um die Möglichkeit der Verwechslung gleichartiger Objekte zu prüfen, wurde zu Beginn der Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii* vermessen und Objekte bestimmt, welche gleichartige Kombinationen aus Amplitudenänderung und P/N-Modulation am lokalen EOD (LEOD) bewirken. Dazu wurde ein Fisch mit Etomidate (Hypnomidate®, Janssen-Cilag, 2 ml/1l Wasser) betäubt und in einem Versuchsbecken (20 x 20 x 30 cm, 123 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 26°C $\pm 2^\circ\text{C}$) fixiert. Diese Form der Betäubung verursacht eine Ruhigstellung des Tieres, die Generierung der elektrischen Pulse wird jedoch nicht unterbunden (Amend, Goven et al. 1982; Engelmann, Bacelo et al. 2006). Die Erhaltung des eigenen EOD bei gleichzeitiger Betäubung des Tieres ermöglicht es, die Eigenschaften lokaler EODs auszumessen, ohne dass sich die Entfernung zwischen Objekt und Fisch ändert, würde sich der Fisch bewegen.

Im Abstand von ca. 0,5 cm wurde ein Dipolobjekt vor dem Schnauzenorgan des Fisches positioniert, des weiteren eine Messelektrode zwischen Fisch und Dipol. Bei den Dipolobjekten handelte es sich um zwei Kohleplättchen, welche in einem T-förmigen Plexiglasstab an beiden Enden des Querbalkens des T Kontakt zum Wasser hatten. Die Plättchen waren mit Kabeln verbunden, die durch das Stäbchen geleitet wurden. An ihren Enden befanden sich Bananenstecker, mit denen die Kohleplättchen mit elektrischen Schaltungen verbunden wurden.

Die Messelektrode war mit einem Vorverstärker (20fache Verstärkung, Smart Probes, Axon Instruments) verbunden. Dieser war wiederum an einen Analog-Digital/Digital-Analog-Wandler (Digidata 1322A) gekoppelt, welcher an einen PC angeschlossen wurde. Mit der Software Elphy (Gérard Sadoc, CNRS-UNIC, V. 3.0.0.71) wurden die EODs dargestellt und ihre Amplitude und das P/N-Verhältnis ausgemessen.

Abbildung 2.1 zeigt einen gemessenen Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii*, gemessen in 1 cm Abstand zum Fisch. Die roten Datenpunkte bilden dabei den typischen u-förmigen Verlauf, welcher durch kapazitiv modifizierte LEODs gebildet wird. Die blauen Punkte stellen den Verlauf der durch Widerstände veränderten LEODs dar.

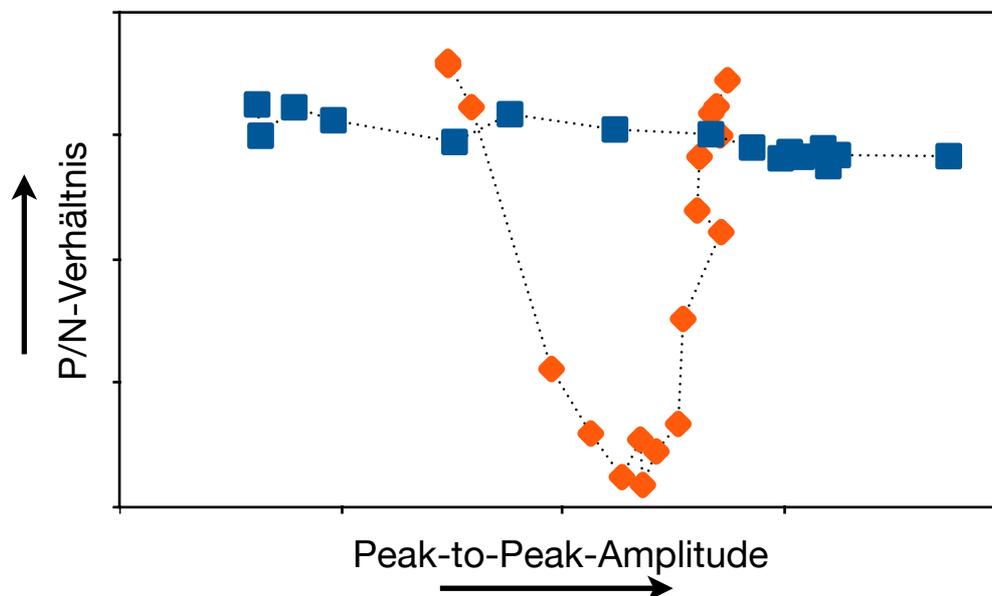


Abb. 2.1) Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii*. Der Abstand zwischen Dipolobjekt und Schnauzenorgan des Fisches betrug 1 cm. Blau: Widerstände, rot: Kapazitäten.

Anhand der von Budelli und Caputi (2000) beschriebenen Parameter P/N-Verhältnis

und Peak-to-Peak-Amplitude, wurden Objekte vorhergesagt, welche auf einer Farblinie liegen.

Um R/C-Kombinationen¹ zu finden, welche derartige Veränderungen im EOD hervorrufen, deren Kombination aus P/N-Verhältnis und Amplitude auf einer Linie innerhalb des Wahrnehmungsraumes lagen, wurden nun mittels seriell geschalteter Widerstands- und Kapazitäts-Dekaden (R-Dekade: Resistance Box 211-159, RS-Components; C-Dekade: Mini-C-Dekade C1-250 SAB) Kombinationen ausprobiert und das resultierende EOD ausgemessen. Kombinationen, bei denen das zutraf wurden notiert und als „virtuelle Objekte“ fixiert. Insgesamt 12 virtuelle Objekte wurden so in einem Schaltkasten verbaut (s. Tabelle 6.1 im Anhang). Eines wurde für die Wahlversuche als positiver Stimulus S+ (blau) definiert. Ferner wurde eines als negatives S- (rot) definiert. Einige Objekte hatten Positionen auf einer Farblinie zwischen dem basalen, unveränderten EOD und dem S+ (Objekte F1 bis F4, hellblau) inne, andere waren horizontal, bzw. vertikal zum S+ im Wahrnehmungsraum verschoben (NF1 bis 6).

Abbildung 2.1 zeigt diese ermittelten Objekte aufgetragen nach ihrer EOD-Modulation, also dem Verhältnis von basalem EOD zu verändertem, und ihrem P/N-Verhältnis. Dabei bilden die hellblauen Objekte innerhalb des markierenden Rechtecks eine Farblinie mit dem S+ (dunkelblaues Quadrat). Der S- (rot) als negatives Objekt für die Wahlversuche ist in beiden Dimensionen unterschiedlich zum S+, die anderen Objekte variieren in ihren Positionen.

¹ R: Widerstand, C: Kapazität

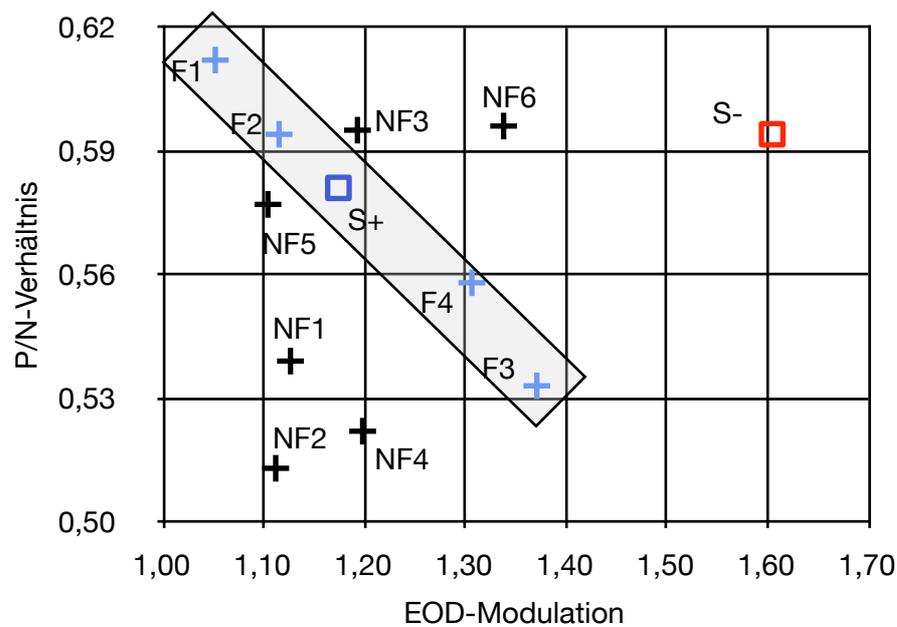


Abb. 2.2) Die verschiedenen Testobjekte. Aufgetragen nach ihrer Amplitudenmodulation und dem P/N-Verhältnis. Die blauen Objekte liegen auf der selben elektrischen Farbe wie der S+ (Blaues Quadrat). Rotes Quadrat: der S-. Er unterscheidet sich vom S+ in beiden Dimensionen.

Weitere später bestimmte Objekte, die in weiteren Tests genutzt wurden, lagen in jeweils nur einer Dimension verschoben zum S+. Sie unterschieden sich also nur in der Gesamtamplitude des resultierenden lokalen EODs, bzw. im P/N-Verhältnis. Tabelle 6.2 im Anhang zeigt diese Objekte. Durch gezielte Suche mittels der Schaltdekaden konnten diese Objekte unter Messung ihrer jeweiligen Auswirkungen auf das lokale EOD „online“, also im laufenden Experiment bestimmt werden. Der Fisch wurde dabei konstant unter Betäubung gehalten. Der S+ wurde mehrfach neu ausgemessen, um Messfehler durch Veränderung von Abständen möglichst gering zu halten.

Diese virtuellen Objekte wurden definiert, um zu testen, inwiefern die Dimension der Entfernung von Objekten im Wahrnehmungsraum für die Tiere eine Rolle spielt. Dazu waren Objekte nötig, deren Unterschiede sich auf einen der beiden Parameter beschränkten.

2.2 Die Präsentation verschiedener virtueller Objekte

Die oben gezeigten virtuellen Objekte wurden den Fischen in verschiedenen Versuchsansätzen auf prinzipiell die gleiche Art und Weise präsentiert. Da die Objekte generell nur aus in Reihe geschalteten Kapazitäten und Widerständen

bestanden, konnten sie mittels Schaltdekaden reproduziert werden. Dazu wurden die Dekaden kombiniert und mit einem Dipolobjekt verbunden, welches dann dem Fisch präsentiert wurde. Die Eigenschaften der Dipole waren konstant, so dass die elektrischen Änderungen des lokalen EODs des Fisches nur durch die Schaltdekaden verursacht wurden. Die unterschiedlichen Objekte wurden in den Versuchen durch unterschiedliche R/C-Kombinationen erzeugt. Dazu wurden auch selbstgebaute Schaltkästen (Elektronikwerkstatt des IZMB der Universität Bonn) mit fest verdrahteten Objekten benutzt. Hierzu wurden die in den Tabellen 2.1 und 2.2 genannten Objekte herangezogen.

2.2.1 Wahlversuche

2.2.1.1 Versuchsfische und Haltung

Für den ersten Teil der Versuche wurden insgesamt sechs Versuchsfische gehalten, welche vor Beginn der Versuchsreihe aus den o.g. Gemeinschaftsbecken gefangen wurden. Für die Dauer der Versuchsreihe waren die Tiere in Einzelaquarien von 125 l (Maße 74 x 40 x 42 cm) Fassungsvermögen untergebracht, deren Raum in zwei separate Abschnitte aufgeteilt war (s. Abb. 2.3). In einem Teil, dem sogenannten Wohnbereich, wurden sämtliche Installationen untergebracht, die für den Betrieb des Aquariums nötig waren. Außerdem waren dort Versteckmöglichkeiten und Pflanzen für die Fische vorhanden, der Boden war mit Kies bedeckt. In diesem Teil des Beckens hielten sich die Tiere zwischen den Versuchen auf.

Im anderen Bereich des Beckens war der sogenannte Versuchsbereich eingerichtet. Dieser Bereich war leer, der Boden war unbedeckt. Er wurde vom Wohnbereich durch eine Wand aus Fliegendraht getrennt, welcher auf einen PVC-Rahmen geklebt war. Ungefähr auf halber Höhe waren zwei nebeneinanderliegende Törchen in die Wand eingelassen, welche mit hochklappbaren Toren aus Plastikgittern geschlossen werden konnten. Dies konnte der Experimentator von außen machen, indem er an Schnüren zog, die mit den Toren verbunden waren.

Die Haltungsbedingungen entsprachen denen der Gemeinschaftsbecken. Allerdings fand die Fütterung nur im Versuchsbereich statt, um sicherzustellen, dass die Tiere

ausreichend motiviert waren, während des Versuchs in diesen herüberzuschwimmen. Nach einer Eingewöhnungszeit von einer Woche begannen die Versuche.

In diesem Aufbau wurden die einzelnen Fische nach der ‚Two-Alternative Forced-Choice‘-Methode trainiert. Hierbei befanden sich hinter den Törchen zwei Alternativen, von denen das Tier eine wählen musste. Dabei wurde es auf einen Stimulus in Form eines Wahlobjektes positiv trainiert.

Ein Versuchsdurchgang begann dabei mit dem Öffnen beider Törchen. Der Fisch

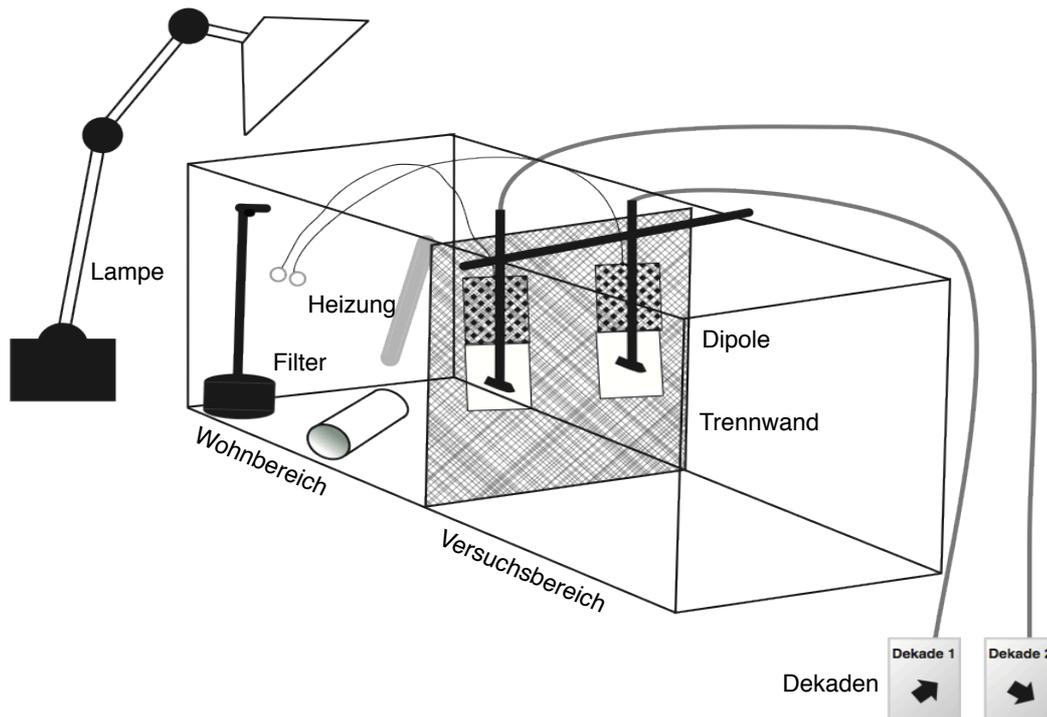


Abb. 2.3) Der Aufbau der Verhaltensversuche. Links der Wohnbereich des Fisches, rechts der Versuchsbereich. Vor den Törchen sind die Dipole zu erkennen, mit denen virtuelle Objekte simuliert werden können.

schwamm beide Törchen an und entschied sich für eines von beiden, indem er hindurchschwamm. Bei der Wahl des positiven Objektes S+ wurde das Tier belohnt, in diesem Fall mit einer Mückenlarve als Futter, welche direkt aus einer Fütterpipette angeboten wurde. Als Alternative stand dem ein negativer Stimulus gegenüber. Wurde dieser S- gewählt, wurde das Tier bestraft, in diesem Versuch durch das Verjagen aus dem Versuchsbereich mit Hilfe einer Fliegenklatsche sofort nach der Entscheidung.

Wenn das Tier nach der Wahl, ob positiv oder negativ, wieder in den Wohnbereich zurückgeschwommen war, wurden die beiden Wahlobjekte einer Pseudozufallsliste (Gellermann 1933) folgend vertauscht und der nächste Durchgang wurde gestartet.

Bei dieser Zufallsliste wurde beachtet, dass nie mehr als drei Durchgänge auf einer Seite durchgeführt wurden, um eine Seitenpräferenz zu vermeiden. Ferner wurde ein Austausch der Objekte auch dann angedeutet, wenn ihre Position eigentlich nicht verändert werden musste.

Pro Versuchstier wurden im Training zwischen 40 und 80 Durchgänge pro Tag durchgeführt. Die genaue Anzahl war abhängig von der Menge aufgenommenen Futters, also der Anzahl richtiger Wahlen und somit letztlich von der Motivation der Fische.

Nachdem die Fische den Zusammenhang zwischen virtuellem Objekt und Belohnung, bzw. Bestrafung, hergestellt hatten und an drei aufeinanderfolgenden Versuchstagen einen Schwellenwert von 70% richtigen Entscheidungen überschritten hatten, wurde mit den Testdurchgängen begonnen. Von den in die Versuche genommenen Individuen lernten die meisten es nicht innerhalb dreier Monate, die Aufgabe auszuführen. Im Anschluss daran wurden sie durch andere Tiere ausgetauscht. Aus Platzgründen war es nicht möglich, mehr als fünf Tiere gleichzeitig zu trainieren. Daher konnten am Ende lediglich die Daten zweier Fische in die Auswertung genommen werden.

2.2.1.2 Unbelohnte Tests virtueller Objekte im Vergleich zu S+

In dieser Reihe wurde dem Fisch statt der Kombination S+/S- eine Zusammenstellung aus dem S+ und verschiedener anderer virtueller Objekte präsentiert. Der Fisch hatte folglich die Wahl zwischen dem S+ und Objekten, welche entweder auf der Farblinie von S+, oder in horizontaler und vertikaler Richtung versetzt im Wahrnehmungsraum positioniert waren. Die Testobjekte wurden gegen den S- eingetauscht und für jeweils einen einzigen Durchgang präsentiert. Die Tiere wurden bei ihrer Wahl nicht belohnt oder bestraft. Der nächste Durchgang wurde erst gestartet, wenn der Fisch den Versuchsbereich wieder verlassen hatte. Maximal 20% der Durchgänge waren Testdurchgänge, alle anderen waren normale belohnte oder bestrafte Trainingsdurchgänge. Die getesteten Versuchsobjekte variierten im Laufe eines Versuchstages. Jedoch wurde jedes Objekt pro Versuch nur maximal zweimal benutzt.

2.2.1.3 Unbelohnte Tests virtueller Objekte im Vergleich zu S-

Analog zu den Versuchen mit dem Vergleich zwischen S+ und den virtuellen Objekten wurden Versuche durchgeführt, bei denen der Fisch zwischen dem S- und den Testobjekten wählen sollte. Auch hier wurde der Fisch nicht belohnt oder bestraft. Des Weiteren wurden auch hier 20% Testdurchgänge eingestreut.

2.2.1.4 Belohnte Tests virtueller Objekte im Vergleich mit S+ und S-

Als letzte Versuchsreihe wurde in den letzten 60 Versuchstagen ein Tier (Fisch1) in diesen Versuchen sowohl mit S+ im Vergleich zu den virtuellen Objekten, als auch mit S- und den Testobjekten konfrontiert. Zufallsbasiert wurden hier die Testobjekte entweder gegen den S+ oder den S- präsentiert. Allerdings wurden der Fisch nun auch belohnt, wenn er bei einem Objekt/(S+)-Vergleich den S+ gewählt hat, bzw. bestraft, wenn er bei einem Objekt/(S-)-Vergleich den S- angeschwommen hat. Wie in den vorherigen Versuchen wurden 20% der Durchgänge für Tests genutzt.

Zur Auswertung wurden die jeweiligen Wahlen des Tieres notiert und die Wahlhäufigkeiten berechnet.

2.2.2 Die Novelty Response als Indikator für wahrgenommene Stimuli

In einer zweiten Versuchsreihe wurden Verhaltensversuche mit der Novelty Response der Tiere durchgeführt. Der Vorteil dieser Versuche lag in der reflexartigen Ausführung der Novelty Responses, mit der die Fische wahrgenommene Reizänderungen anzeigen.

Für die Versuche wurden die Tiere aus dem Gemeinschaftsaquarium gefangen und mit MS-222 betäubt (0,2%ige Lösung, 40 ml/l Wasser). Nach Eintreten der Betäubung wurden die nun ruhigen Tiere in den sogenannten „Grill“ eingespannt. Dabei handelte es sich um einen Halter aus PVC-Platten und Moosgummi, in dem die Fische fixiert werden konnten. In ihm wurden die Tiere zwischen beiden Platten eingeklemmt und die Platten dann mit Schrauben aneinander befestigt. Dieser Grill wurde auf einem Ständer aus PVC im Versuchsbecken eingesetzt. Die Tiere waren hierbei vom Schwanz bis zu den Kiemendeckeln eingeklemmt. Auf diese Art waren keine Körperbewegungen mehr möglich, eine selbständige Atmung hingegen schon.

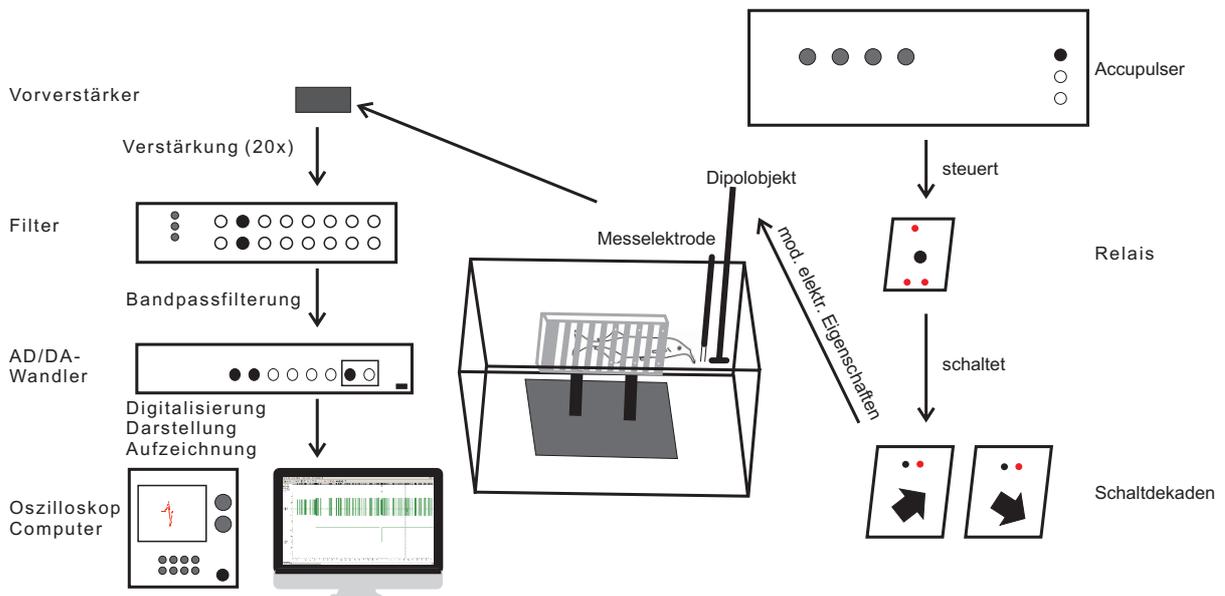


Abb. 2.4) Der Aufbau der Novelty-Response-Versuche. Der Fisch befindet sich fixiert im Versuchsbecken. Vor seinem Schnauzenorgan sind der Dipol und die Ableitelektrode positioniert.

Der gesamte Aufbau befand sich in einem Faradaykäfig (Eigenbau). Das Versuchsbecken (20 x 20 x 30 cm, 100 μ S/cm \pm 1 , 26°C \pm 1) war rundherum abgedunkelt, um zu vermeiden, dass Lichtreize eine Novelty Response auslösen. Der Fisch befand sich etwa in der Mitte des Beckens, etwa 2 cm unter der Wasseroberfläche. Im hinteren Bereich des Beckens sorgte eine Membranpumpe (Zoobeko Total Typ 300) mit einem Sprudelstein für eine ausreichende Versorgung

mit Sauerstoff, ein Heizstab (Juwel Aquarium Heater) hielt die Temperatur konstant. Nach Abklingen der Betäubung wurde mit den Versuchen begonnen.

Die Reizung erfolgte passiv mit einem Dipolobjekt (Eigenbau). Wie in den Wahlversuchen handelt es sich dabei um einen umgedrehten T-förmigen Plexiglasstab, bei dem im Querbalken des T zwei Kohleplättchen den Kontakt mit dem Wasser herstellen. Über Kupferdrähte, welche durch den Stab nach außen geleitet werden, waren diese beiden Pole mit Steckern verbunden, die an Schaltungen angeschlossen werden konnten.

Der Dipol war während der Versuche neben dem Schnauzenorgan des Fisches positioniert. Dabei wurde er auf einem Abstand von 0,5 cm gehalten.

2.2.2.1 Die Reizung

Ziel der Novelty-Versuche war, mit dem Dipol dem Fisch nacheinander zwei verschiedene elektrische Zustände zu präsentieren und zu messen, ob der Fisch auf einen Wechsel reagiert. Dabei ist anzumerken, dass es sich nicht um eine aktive Reizung handelt. Der Reiz, auf den der Fisch reagiert, ist sein eigenes selbstproduziertes EOD, welches jedoch durch den Dipol abgeändert wird, abhängig davon, welche elektrische Schaltung an ihm anliegt.

Eine manuelle Umschaltung wäre auch aufgrund des dabei entstehenden Artefakts nicht exakt genug. Der Fisch würde die Zwischenzustände wahrnehmen, die entstehen, wenn man von Reiz A zu Reiz B umschaltet. Aus diesem Grund wurden zwei verschiedene Schaltkreise konstruiert, welche aus Widerstands- und Kapazitätsdekaden bestanden. Beide konnten elektrische Eigenschaften erzeugen, welche als virtuelle Objekte in der Position innerhalb des Wahrnehmungsraumes lagen. Das artefaktfreie Wechseln zwischen den Schaltkreisen wurde über ein Relais (Eigenbau, Jacob Engelmann) realisiert, welches durch einen Pulsgenerator (Accupulser A310, World Precision Instruments) per TTL-Puls gesteuert wurde.

Ein Wechsel lief somit wie folgt ab: An Schaltkreis A wurde eine definierte Kapazität und ein definierter Widerstand eingestellt. Der Pulsgenerator wurde manuell gestartet, wodurch ein zuvor eingestelltes Programm ablief. Nach beispielsweise 10 Sekunden schaltet der Generator das TTL-Signal und das Relais wechselt daraufhin von Schaltung A zu Schaltung B, die andere elektrische Eigenschaften besitzt. Nach

einer vorher definierten Zeit schaltet der Generator das Signal wieder ab und das Relais wechselt wieder zu Schaltkreis A.

Auf diese Art wurden dem Fisch nun verschiedene Kombinationen aus Reizen im Wechsel miteinander präsentiert.

2.2.2.2 Messung des lokalen EODs

Eine Novelty Response des Fisches wurde über die Ableitung des lokalen EODs registriert. Dazu befand sich zwischen Fisch und Dipol eine Ableitelektrode (Eigenbau), deren beide Pole in einem Abstand von 2 mm zueinander und je ca. 2 mm zu Dipol und Fisch entfernt die lokalen EODs aufzeichnete. Über einen Vorverstärker (20fache Verstärkung, SmartProbes, Axon Instruments) wurde die Ableitung an einen Bandpassfilter (1 Hz - 30 kHz, Cyberamp A380, Axon Instruments) geleitet. Endgültig aufgezeichnet wurde sie dann an einem Rechner (Proton; Windows XP; Spike2 V5.21, Cambridge Electronic Design), an dem die Ableitung über einen AD/DA-Wandler (250kHz, CED Micro 1401, Cambridge Electronic Design) wiedergegeben wurde (s. Abb. 2.4). Ein Oszilloskop diente der zusätzlichen Überprüfung der Ableitung.

2.2.2.3 Versuchsablauf der verschiedenen Novelty-Response-Versuche

2.2.2.3.1 Base-Line-Abhängigkeit

In einem ersten Versuch sollte geklärt werden, ob die Wahrnehmung von elektrischen Eigenschaften von *Gnathonemus* von der Base Line des ursprünglichen Reizes abhängt. Als Base Line war der Grund- oder Ausgangswert des Reizes definiert. Von diesem wurde dann zu einem Kontrastwert gewechselt, dessen Differenz zum Ausgangswert wiederum in den Versuchen gleich war. Also wurde beispielsweise von 1 k Ω zu 6 k Ω geschaltet. Danach von 10 k Ω zu 15 k Ω . Die Differenz war folglich konstant, die Base Line (1 k Ω oder 10 k Ω) variierte jedoch (Abb. 2.5 zeigt dies schematisch). Dazu wurden verschiedene Base Lines gewählt, von denen dann zu Kontrastwerten geschaltet wurde. Hierbei wurden Werte gewählt, deren Differenz zwar konstant war, sich aber in der absoluten Größe unterschieden.

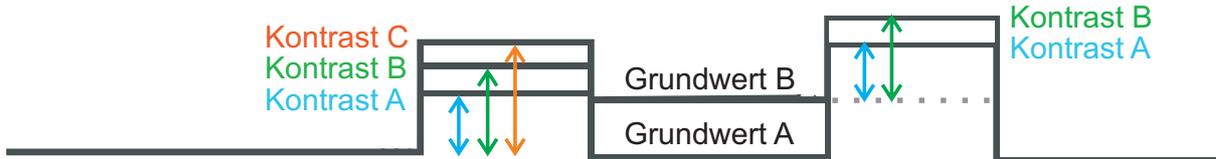


Abb. 2.5) Schematische Darstellung des Versuchsablaufs zur Base-Line-Abhängigkeit. Ausgehend von verschiedenen Grundwiderständen werden dieselben Kontrastwiderstände geschaltet.

Der Ausgangswert der Base Line kann dabei variieren, genauso daraus resultierend der Kontrastwiderstand.

2.2.2.3.2 Zeitabhängigkeit

Für den folgenden Versuch wurden verschiedene Base Lines mit verschieden langen Reizwechseln kombiniert. Dabei wurde die Dauer des Kontrastreizes immer weiter verkürzt. Das Maximum der Länge lag bei 15 Sekunden und war somit genauso lang wie der Initialreiz. Der kürzeste Wechsel dauerte nur ein einziges EOD lang. Um das zu realisieren, musste der Versuchsaufbau allerdings modifiziert werden. Um exakt ein EOD, welches eine Länge von 400µs hat, Umschaltdauer zu erreichen, musste man wissen, wann das EOD ausgesendet wird. Hierzu kann man das sogenannte Kommandosignal nutzen.

Das Kommandosignal ist ein von einem zentralen Motorkern produzierter Schaltbefehl an die Elektrozyten im Schwanz des Fisches. Es kann mittels einer einfachen Elektrode an der Schwanzwurzel abgeleitet werden und diente somit als konstant dem EOD vorausgehendes Triggersignal für den Wechsel zur Kontrastschaltung. Nach einem EOD folgte in diesem Versuchsablauf also ein Schaltsignal, das den Schaltkreis für die Dauer eines einzigen EODs umschalten ließ. Die weitere Vorgehensweise unterschied sich nicht von den vorhergehenden Versuchen.

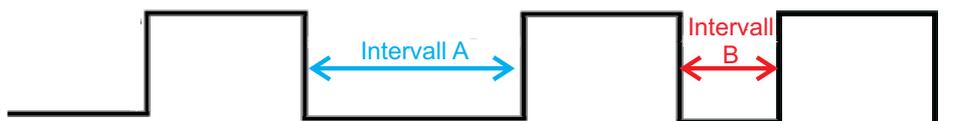


Abb. 2.6) Schematische Darstellung des Versuchsablaufs zur Intervalldauer. Die Intervalle zwischen den Schaltereignissen werden variiert.

Wie in Abbildung 2.6 dargestellt, konnte das Intervall zwischen den Schaltereignissen beeinflusst werden. Dadurch wurde indirekt auch die Anzahl der

elektrischen Pulse der Tiere verändert, die ihnen zur Detektion eines virtuellen Objektes zur Verfügung standen. Die Anzahl der EODs wurde später in der Auswertung ausgezählt.

2.2.2.3.3 Virtuelle Objekte in der Novelty Response

In diesem Versuchsteil wurden den Fischen die virtuellen Objekte aus dem Wahrnehmungsraum präsentiert (s. Tabellen 2.1 und 2.2). Die Objekte lagen dabei sowohl auf einer gemeinsamen Farblinie, als auch horizontal und vertikal verschoben. Um zu testen, ob die Objekte dem Fisch gleichartig erscheinen und er sie verwechselt, wurden nun die einzelnen Punkte im Wahrnehmungsraum gegen den Wert geschaltet, der in den Wahlversuchen als S+ gedient hat. Wenn der Fisch diese Objekte voneinander trennen konnte, sollte er mit einer Novelty Response auf den Wechsel reagieren. Die verschiedenen virtuellen Objekte wurden so gegen den S+ geschaltet und entsprechend die Reaktion der Fische aufgezeichnet.

2.2.3 Auswertung der Versuche zur Novelty Response

Die Auswertung der Daten aus den Novelty-Response-Versuchen erfolgte halbautomatisch mittels Skripten und Makros. Im ersten Schritt wurde in der Software Spike2 (V. 5, Cambridge Electronic Design) die Amplitude und das P/N-Verhältnis für die innerhalb eines Versuchsdurchgangs angefallenen EODs ermittelt. Dies geschah mittels eines Skripts, welches als Trigger für die On-Reaktion den Beginn des Rechtecksignals benutzte, für die Off-Reaktion entsprechend die abfallende Flanke des Signals. Für jeweils 20 EODs vor dem Trigger und nach dem Trigger wurden nun die EOD-Eigenschaften, sowie der Zeitpunkt in eine Textdatei ausgegeben.

Diese Werte wurden nun mittels der Tabellenkalkulation MS Excel eingelesen und in eine Tabelle eingefügt. Ein Makro berechnete aus den Zeiten unter Subtraktion der jeweiligen Werte deren Intervall und in einem zweiten Subtraktionsschritt eine eventuelle Beschleunigung der EOD-Frequenz. Mittels der Z-Transformation konnten aus diesen Werten diejenigen bestimmt werden, welche signifikante

Beschleunigungen bzw. Verringerungen der Frequenz darstellten. Dies geschah nach der Formel:

Formel 2.1:
$$Z = \frac{X - \mu}{\sigma}$$

Der Z-Wert ergab sich also aus dem Intervallwert X, von dem der Mittelwert μ subtrahiert wurde. Das Ergebnis wurde durch die Standardabweichung σ dividiert. Die sich daraus ergebenden Abweichungen des Wertes von Mittelwert, anhand der Standardabweichung gemessen, dienen nun als Maßeinheit der EOD-Frequenzbeschleunigungen. Die Quantile der Standardnormalverteilung dieser Werte können nun Angaben über die Position der errechneten Werte innerhalb der Standardnormalverteilung geben. So stellen Werte von unter -1,96 oder über 1,96 signifikante Beschleunigungen, bzw. Verringerungen der Frequenz dar, da sie außerhalb des 95%-Quantils der Werte liegen.

Der Z-Wert diente als Maßstab für die Auslösung einer Novelty Response. Nur Werte $< -1,96$ wurden als Novelty Response betrachtet. Hierbei erhöhte sich die Frequenz der Fische signifikant. So konnte die Novelty Response als Maßstab für die Wahrnehmung der Objekte durch *Gnathonemus* herangezogen werden. Wurde ein Objektwechsel mit einer EOD-Frequenzerhöhung mit einem Z-Wert $< -1,96$ beantwortet, hat der Fisch den Wechsel eindeutig erkannt. Niedrigere Z-Werte bedeuten so auch stärkere Verhaltensantworten durch den Fisch. Als Maßstab wurde hierbei der stärkste aufgetretene Beschleunigungswert der ersten 20 EODs nach Umschalten des Stimulus herangezogen.

3. Ergebnisse

Im ersten Teil dieser Arbeit wurde untersucht, inwieweit die Fähigkeit von *Gnathonemus petersii*, Unterschiede in den elektrischen Eigenschaften von Objekten wahrzunehmen, dem Weber-Fechner-Gesetz folgt. Eine solche Form der Wahrnehmung würde von relativen Reizstärken abhängen und somit dem Sinnessystem ermöglichen, einer Reizintensität auch über mehrere Potenzen zu folgen, ohne dabei in Sättigung zu gelangen.

3.1.1 Die Novelty Response in Abhängigkeit von der Stimulusbedingung

Mit Hilfe der Novelty Response wurde der Zusammenhang zwischen Reizstärke und Wahrnehmung untersucht. Das Auftreten einer solchen Novelty Response wurde hierbei als Hinweis für die Wahrnehmung der Änderung der Reizparameter durch die Tiere eingestuft.

Wie in Abschnitt 2.2.2ff beschrieben, wurden die elektrischen Eigenschaften des Dipolobjekts variiert. Das Objekt befand sich in allen Versuchen 0,5 cm von der Haut entfernt zwischen Mundöffnung und Auge des Fisches. Eine Elektrode zwischen Haut und Objekt maß die Änderungen im elektrischen Feld.

Abbildung 3.1 zeigt exemplarisch, wie die Tiere auf Änderungen der elektrischen Eigenschaften des Dipolobjekts reagierten. In diesem Fall wurde von 1 k Ω auf 100 k Ω gewechselt. Dieser Wechsel bewirkte eine Reduktion der lokalen EOD-Amplitude und eine Novelty Response, also eine Beschleunigung der EOD-Frequenz von ca. 2 Hz auf knapp 25 Hz. Die Dauer, über die der Widerstand vom basalen Widerstand abweicht, wird im Folgenden als Reizzeitraum bezeichnet.

Die erste Antwort wird im Folgenden als On-Antwort bezeichnet. Auf den erneuten Wechsel, diese Mal von 100 k Ω auf 1k Ω , erfolgte eine zweite Antwort, im Folgenden als Off-Antwort bezeichnet. Diese z-transformierten Beschleunigungen der EOD-Frequenz wurden genutzt, um Wahrnehmungsleistungen in Abhängigkeit von definierbaren Änderungen im elektrischen Feld zu quantifizieren. Als Signifikanzmaß wurde das 5%-Kriterium gewählt. Entsprechend wurden Z-Wert $>1,96$, bzw. $<-1,96$ als signifikante Novelty Responses gewertet.

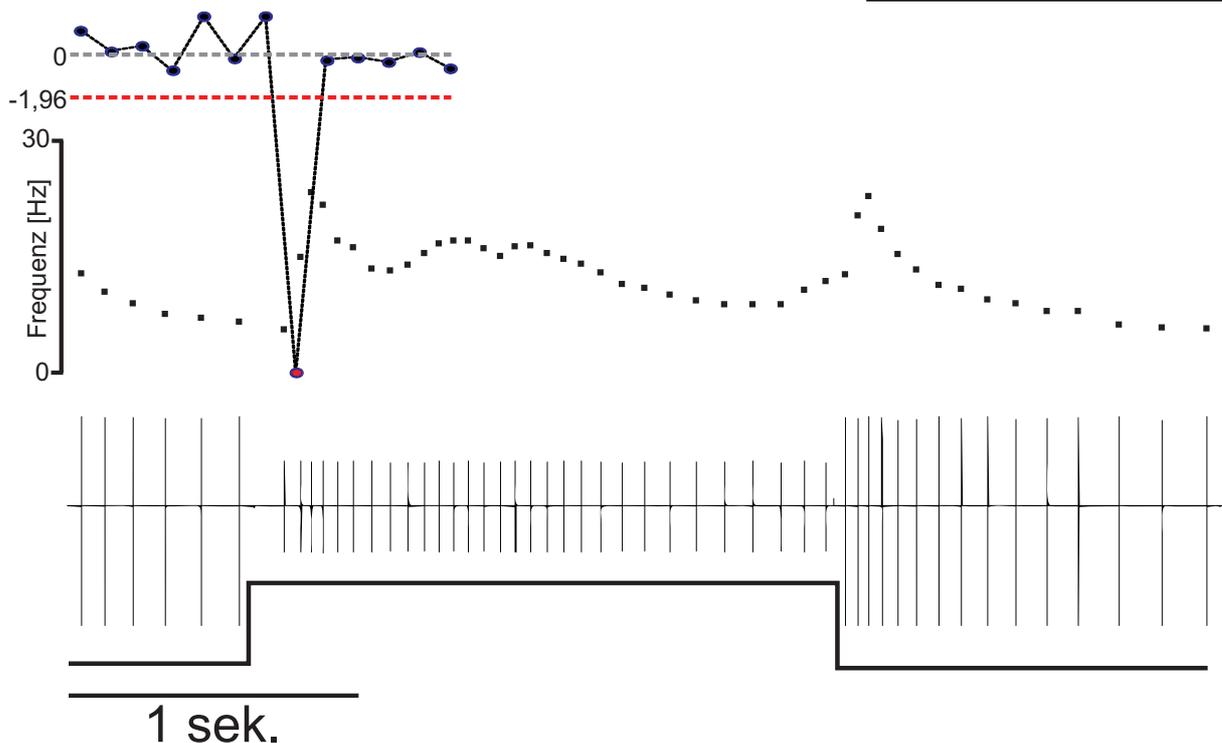


Abb. 3.1) Originalableitung einer Novelty-Response. Die untere Spur zeigt die Ableitung der EODs, die Pfeile geben den An- und Ausschaltzeitpunkt des Reizes an. In diesem versuch wurde von 1 k Ω auf 100 k Ω geschaltet. Die Amplitude der EODs nimmt deutlich sichtbar ab. Die mittlere Spur zeigt die Frequenz der EODs. Beim Einschalten des Reizes, wie auch bei Ausschalten, reagiert das Tier mit einer Erhöhung der Frequenz. In der oberen Spur sind die z-transformierten EOD-Intervalle gezeigt. Liegen sie vor dem Einschalten des Reizes um 0, sinken sie mit dem Reiz unter die Schwelle von -1,96. Anschließend liegen sie wieder um 0.

Dies trägt dem unterschiedlichen Muster im EOD-Pulsverhalten der Individuen Rechnung. Insgesamt (N=20) zeigte sich, dass die Tiere recht gleichmäßig pulsten. Einige Tiere (N=15) haben eine hohe Grundfrequenz, andere hingegen pulsen mit wiederkehrenden Mustern (N=5). So konnten im Verlauf der Untersuchungen Tiere beobachtet werden, die grundsätzlich Doppelpulse von sich gaben, also immer zweimal hintereinander pulsten und dann eine längere Pause einlegten.

3.1.2 Amplitude und Wahrscheinlichkeit der Novelty Response in Abhängigkeit von der Größe des Reizwiderstands

Zunächst wurde der Zusammenhang zwischen der Größe der Widerstandsänderung im Reiz und der erfolgenden Novelty Response untersucht.

Hierzu wurde von verschiedenen Grundwiderständen zu Widerständen im Reiz geschaltet. Dabei ergab sich für die Novelty Response ein sigmoider Zusammenhang zwischen der Widerstandsänderung und der Wahrscheinlichkeit ihrer Auslösung. In Abbildung 3.2a ist dies für den Grundwert 0 Ω gezeigt. Die Wahrscheinlichkeit steigt

hier für Widerstände bis 300 Ω nur leicht, bevor sie anschließend in einen linearen Anstieg bis ca. 10 kΩ übergeht und danach nicht mehr steigt. Hier reagierten die Fische in mindestens 60% der Versuchsdurchgänge mit einer signifikanten Beschleunigung der EOD-Frequenz. Dieser Zusammenhang ist bei den anderen Grundwerten ebenfalls zu erkennen (Abbildung 3.2b). Hier sind die Ergebnisse für verschiedene Grundwerte eingezeichnet. Dabei sieht man, dass der Zusammenhang zwischen Wahrscheinlichkeit und Widerstandsdifferenz für alle Grundwerte ähnlich ist. Zwischen 0,1 und 1 kΩ geht die Zunahme der Wahrscheinlichkeit in eine lineare Steigung über und erreicht bei 10kΩ ein Plateau mit ca. 60 bis 70%. Der Fit zum Grundwert 100 kΩ variiert dabei als einziger. Hier tritt der Übergang in die Plateauphase etwas verzögert bei knapp 20 kΩ auf.

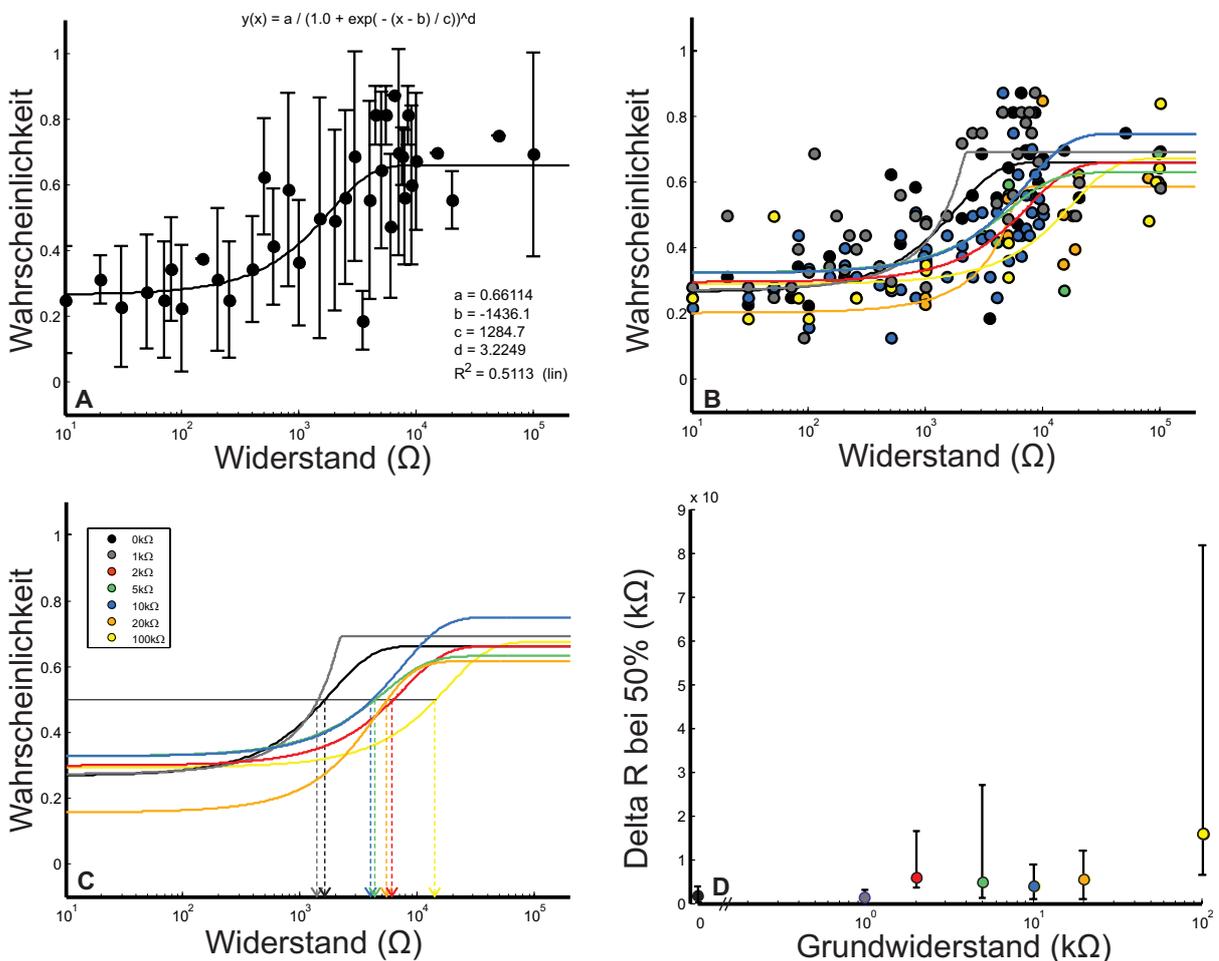


Abb. 3.2) Gemittelte Wahrscheinlichkeit der Novelty Response in Abhängigkeit vom Widerstand. In A: Gemittelte Wahrscheinlichkeit der Auslösung einer Novelty Response in Abhängigkeit vom Widerstand für den Grundwert 0 Ω. Mit zunehmendem Widerstand steigt die Wahrscheinlichkeit einer Novelty Response. In B sind die Wahrscheinlichkeiten für die getesteten Grundwerte gemeinsam eingetragen. In C ist der Widerstand markiert, bei dem es in 50% der Versuchsdurchgänge zu einer Novelty Response kam, in D ist diese Widerstandsdifferenz gegen den Grundwert aufgetragen.

In Abbildung 3.2c und d ist der Schwellenwert des Widerstands bestimmt, ab dem es in 50% der Durchgänge zu Novelty Responses kommt. Liegt der Schwellenwert bei

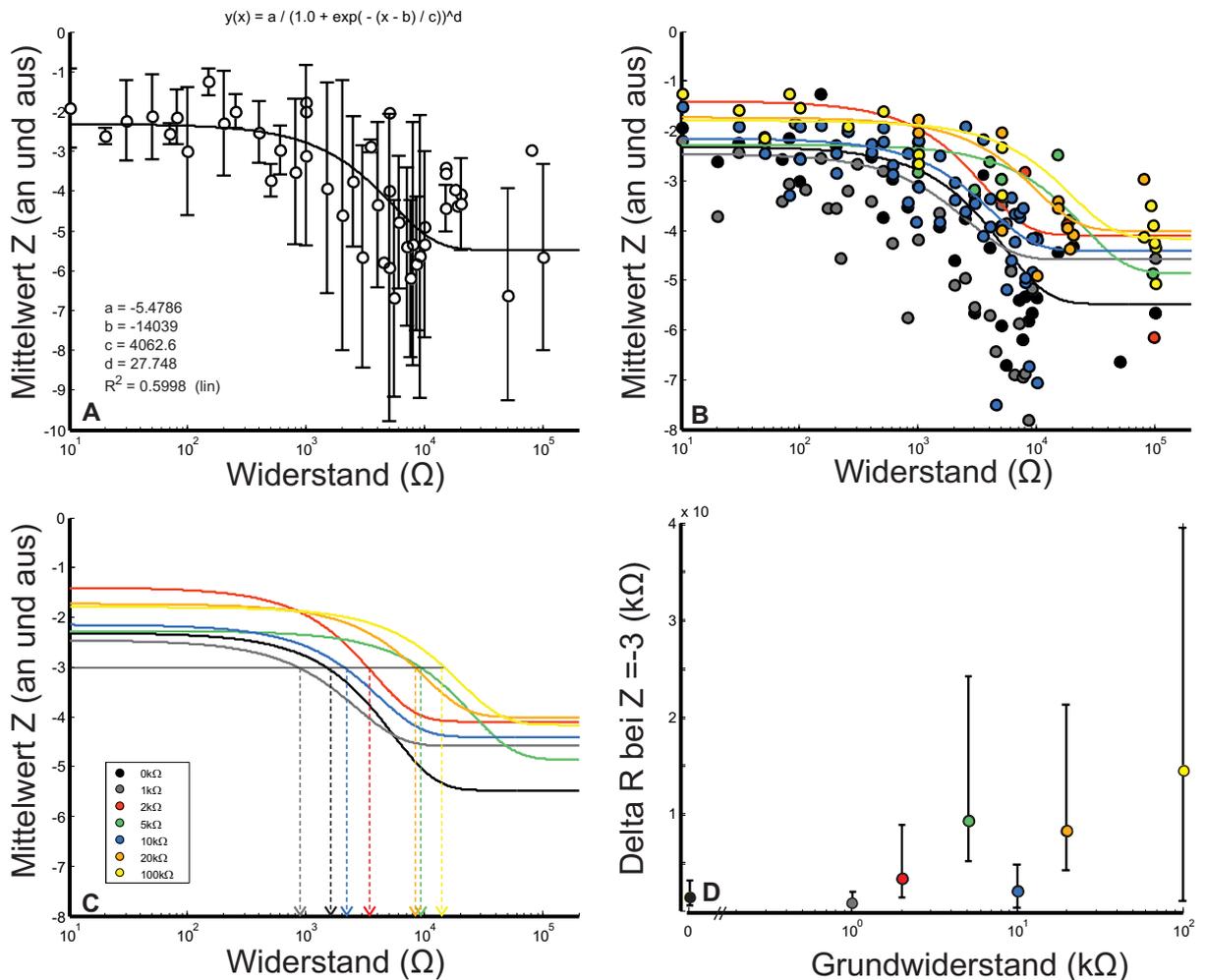


Abb. 3.3) Amplitude der Novelty Response in Abhängigkeit vom Widerstand. In A: Amplitude der Novelty Response in Abhängigkeit vom Widerstand für den Grundwert 0 Ω . Mit Zunehmendem Widerstand steigt die Amplitude einer Novelty Response. In B sind die Amplituden für die getesteten Grundwerte gemeinsam eingetragen. In C ist der Widerstand markiert, bei dem sie einen Wert von -3 unterschreitet, in D der Widerstand, der diese Schwelle setzt aufgetragen über den Widerstand der Grundwerte.

Grundwerten von 0 bzw. 1 k Ω bei ca. 1,5 bis 1,8 k Ω , liegt er beim Grundwiderstand 100 k Ω bei 15 k Ω . Allerdings verbunden mit einer starken Standardabweichung. Der Schwellenwert für die Auslösung einer Novelty Response nimmt somit abhängig vom Grundwert zu (Abbildung 3.2d)

In Abb. 3.3a wurden für den Grundwert 0 Ω die Z-Werte über den Widerstand im Reiz aufgetragen. Der Z-Wert nimmt zunächst nur wenig zu, bis er ab ca. 1 k Ω in einen linearen Abfall übergeht, der bis ungefähr 10 k Ω reicht. Ab hier sinkt der Z-Wert auch bei höheren Widerständen nicht mehr wesentlich. In Abbildung 3.3b

ist dies für alle Grundwerte gezeigt, von denen aus zu den Widerständen im Reiz gewechselt wurde. Die einzelnen Fits verlaufen dabei ähnlich. In Abbildung 3.3c wurde jeweils für die Grundwerte der Widerstand im Reiz bestimmt, bei dem ein Z-Wert von -3 erreicht wurde. Dabei steigt dieser mit Zunahme des Grundwiderstands an. Dies ist noch einmal in 3.3d gezeigt, wo diese Schwellenwerte über den Grundwiderstand aufgetragen sind. Auf den Zusammenhang zwischen Grundwert und den analysierten Werten wird in Kap. 3.1.5 weiter eingegangen.

3.1.3 Der Widerstand beeinflusst die Modulation des lokalen EODs

Der für die Tiere messbare Parameter ist die durch die Widerstandsänderungen bewirkte Veränderung der lokalen EOD-Amplituden. Wie in Abb. 3.1 zu sehen ist, führt eine Erhöhung des Widerstands des Dipolobjektes zu einer Abnahme der EOD-Amplitude. Die Änderung der EOD-Amplitude wird als EOD-Modulation ausgedrückt, welche durch folgende Formel berechnet wird:

Formel 3.1:
$$\text{Modulation} = \frac{(\text{Amplitude bei Widerstand im Reiz})}{(\text{Amplitude bei Grundwiderstand})}$$

Ein Wechsel zu einem höheren Widerstand führt zu einer Modulation geringer als 1; ist der Widerstand niedriger steigt die Amplitude und die Modulation ist größer als 1. Für die verwendeten Grundwerte ist dies in Abbildung 3.4 dargestellt.

Abbildung 3.4a zeigt exemplarisch für die gemittelten Werte bei einem Grundwert von 0Ω , dass ein sigmoider Zusammenhang zwischen der Modulation des lokalen EODs und dem Widerstand des Dipolobjektes im elektrischen Feld des Fisches besteht. Bei geringen Widerständen liegt sie um 1 und ist nahezu unverändert. Ab ungefähr 100Ω nimmt die Veränderung des lokalen EODs zu und die Modulation sinkt annähernd linear. Ab ungefähr $10 \text{ k}\Omega$ wird sie nicht mehr stark verändert und ab $100 \text{ k}\Omega$, wo sie bei ca. 0,5 liegt, auch von höheren Widerständen nur noch wenig beeinflusst.

In Abbildung 3.4b ist die Modulationsänderung in Abhängigkeit vom Widerstand im Reiz für verschiedene Grundwerte gezeigt. Um die verschiedenen Grundwerte besser vergleichen zu können, wurde die resultierende Modulation normiert. Die relativen Modulationen, die sich aus den Widerstandsänderungen ergeben, sind in den

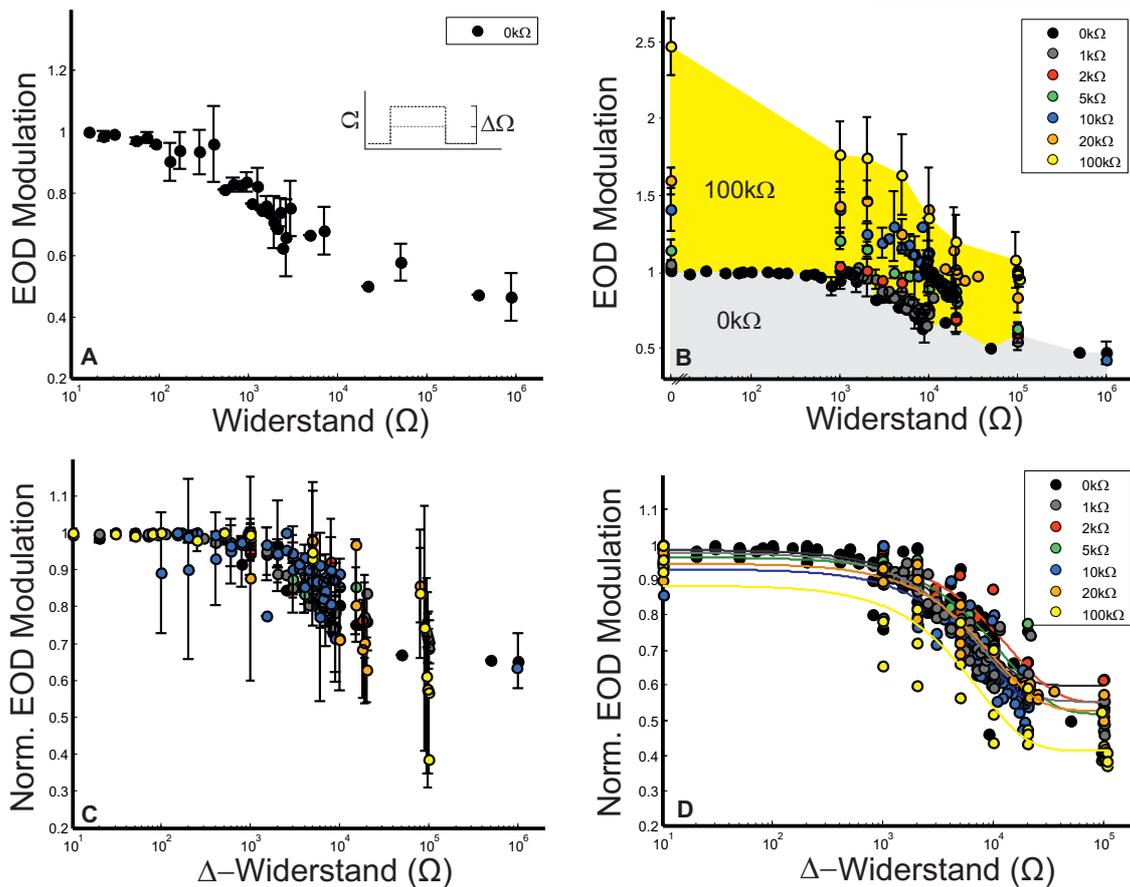


Abb. 3.4) Zusammenhang zwischen EOD-Modulation und Widerstand. Die Modulation ändert sich abhängig vom Widerstand im elektrischen Feld. In A: Modulation über den Widerstand für den Grundwert 0 kΩ. Mit zunehmendem Widerstand verringert sich die Modulation des lokalen EODs. In B: Modulationen über die Widerstände ausgehend von verschiedenen Grundwerten. Abhängig vom Grundwert, von dem aus zu den Widerständen gewechselt wird, verändert sich die Modulation verschiedenartig. Normiert man die Modulation für jeden Grundwert ergeben sich die Abbildungen C und D. In C ist die normierte Modulation

Abbildungen 3.4c und d gezeigt. Im Gegensatz zu den absoluten Modulationen in 3.4b verlaufen die Daten für die einzelnen Grundwerte relativ ähnlich. So führen gleiche Widerstände im Reiz bei verschiedenen Grundwerten zu verschiedenen Modulationen. Normiert auf die jeweils stärkste Modulation einer zu einem Grundwert gehörigen Reihe sind die Ergebnisse zwischen den Grundwerten vergleichbar. Die normierte Modulation ist in Abbildung 3.4d bezogen auf die Differenz zwischen Grundwiderstand und Widerstand im Reiz gezeigt. Die Fits zu den einzelnen Datenpunkten der jeweiligen Grundwerte verlaufen bei allen Grundwerten verhältnismäßig ähnlich.

3.1.4 Abhängigkeit der der Novelty Response von der Modulation und dem Grundwert

Die zuvor dargestellten Zusammenhänge zwischen dem basalen Widerstand, dem Widerstand im Reiz und der EOD-Modulation zeigen, dass die Modulation von der Differenz zwischen basalem Widerstand und Widerstand im Reiz abhängt. Im Folgenden wird die Abhängigkeit der Novelty Response von der Modulation des lokalen EOD untersucht. In den Abb. 6.2.1 bis 5 im Anhang sind einige Versuche exemplarisch gezeigt.

3.1.4.1 Abhängigkeit der Novelty Response vom Grundwert

Die Abhängigkeit der Wahrnehmung von Reizunterschieden, also Unterschieden in der Modulation von der Ausgangsamplitude des EODs wurde untersucht, indem für festgelegte basale Widerstände die Novelty Response erfasst wurde. Bei einer Abhängigkeit vom Grundwert hingegen würden sich unterscheidbare Kurven für jeden einzelnen basalen Widerstand ergeben.

In Abbildung 3.5 sind die gemittelten Z-Werte und Wahrscheinlichkeiten der Novelty Responses zu den jeweiligen Grundwerten aufgetragen. Insgesamt wurden 20 Tiere getestet, pro Grundwert flossen zwischen 2 und 16 Messwerte ein.

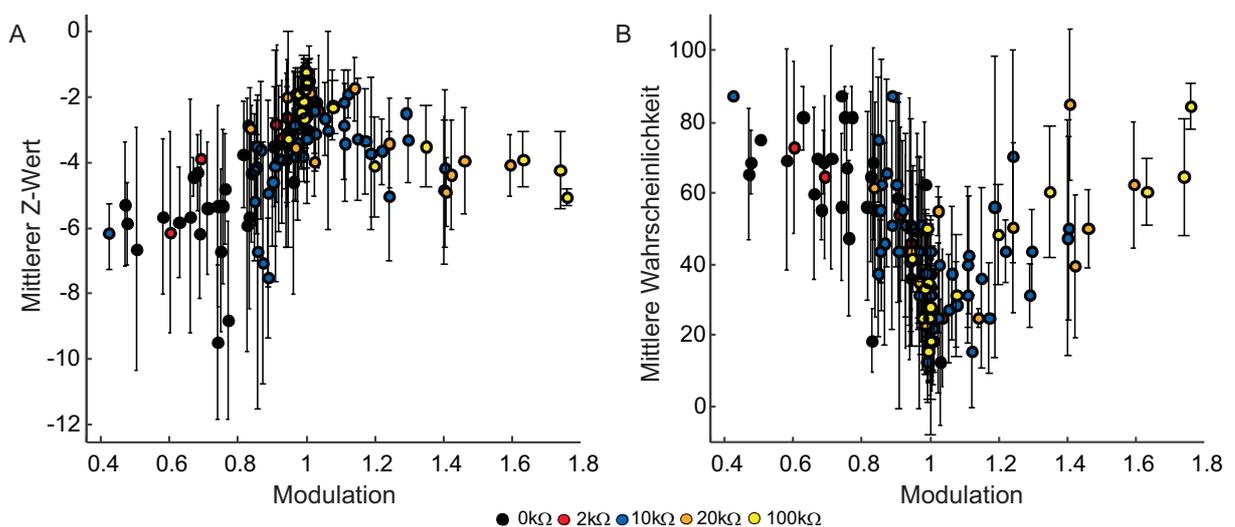


Abb. 3.5) Stärke der Novelty Response (A) und Wahrscheinlichkeit (B) in Abhängigkeit von der Modulation des EODs. Die Legende zeigt den Wert des Ausgangswiderstands an. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichung der jeweiligen Mittelwerte an ($2 < n < 16$, $N = 20$).

Sowohl bei Verringerung, wie auch Steigerung der Modulation, wird die Amplitude der Novelty Response verändert.

Die Wahrscheinlichkeit der Auslösung einer Novelty Response steigt ebenfalls mit ab-, bzw. zunehmender Modulation. Die Daten lassen vermuten, dass es keine Abhängigkeit der untersuchten Parameter von dem basalen Zustand gibt, quantitativ lässt sich das aber an Hand der Auftragung noch nicht ausmachen.

Hierzu wurden die Steigungen der einzelnen Kurven berechnet und statistisch miteinander verglichen. Hierzu wurden die Z-Werte eines Grundwerts logarithmisch aufgetragen und anschließend logarithmisch transformiert (s. Abb. 3.6). Dann wurde getestet, ob es einen Unterschied macht, in welche Richtung (aufwärts/abwärts) von einem Grundwert aus geschaltet wurde, anschließend, ob der Grundwert selbst einen Einfluss auf die Novelty Response hat.

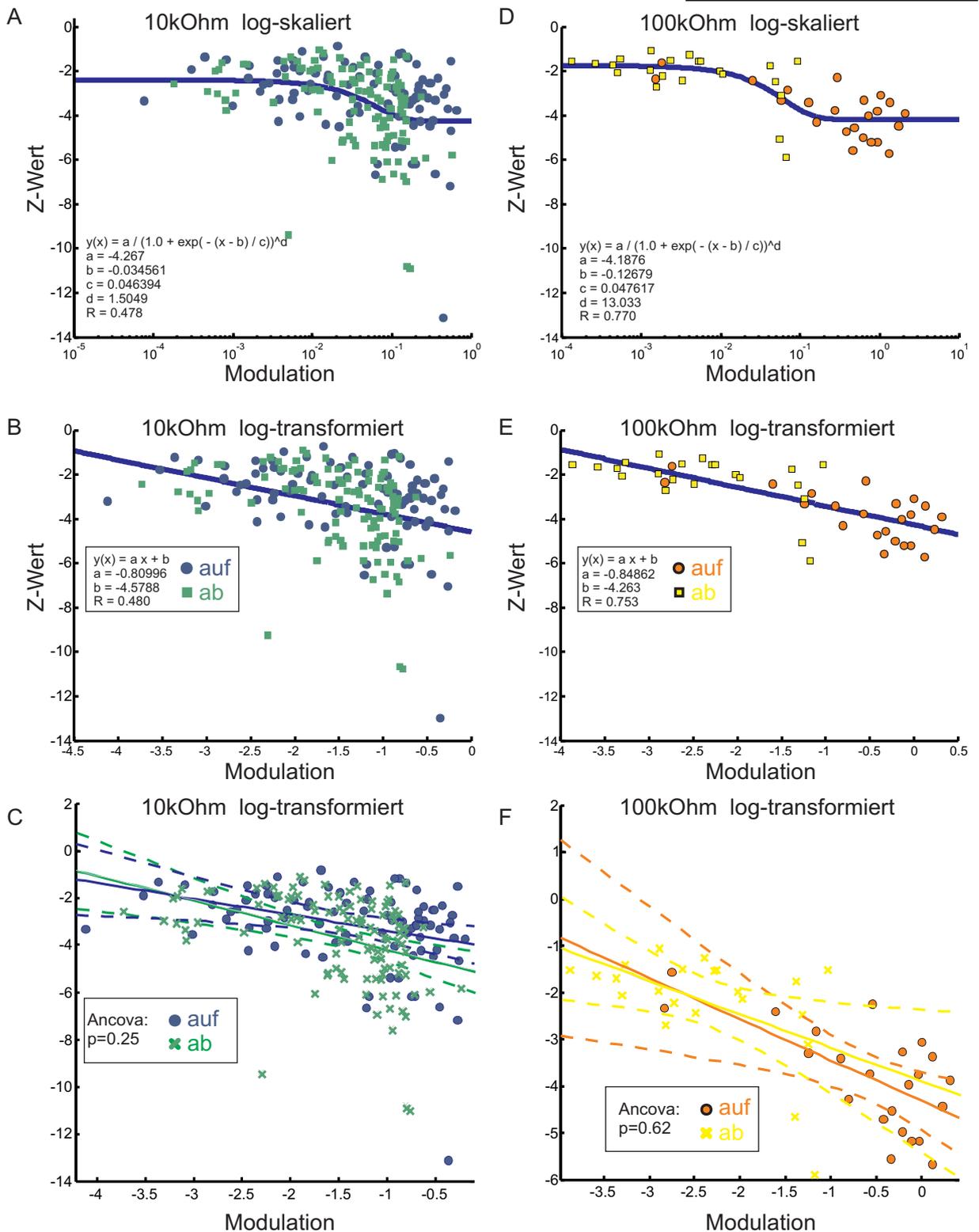


Abb. 3.6) Analyse des Zusammenhangs von Modulation und Z-Wert für die Grundwerte 10 und 100 kΩ. A: Auftragung der Z-Werte für 10 kΩ über die logarithmierte Modulation. In B sind die Z-Werte über die logarithmisch transformierte Modulation aufgetragen. Abb. C zeigt die Ausgleichsgeraden. In D bis F dieselben Darstellungen für 100 kΩ.

Die Analyse ergab zum einen, dass die Richtung, in die geschaltet wurde, also aufwärts oder abwärts, keinen Unterschied bei den Z-Werten bewirkt (ANCOVA, $p \geq 0,2965$; s.a. Tabelle 3.2). Eine Änderung von einem Grundwert um eine bestimmte

Differenz ist also in beide Richtungen gleich. Die Fische reagieren auf diese Differenz gleich, egal, ob sie dem Grundwert hinzugefügt oder abgezogen wird.

Tab. 3.2) Ergebnisse der Kovarianzanalyse der beiden Schaltrichtungen der einzelnen Grundwerte (ANCOVA). Berechnet für die Amplitude der Novelty Response.

Grundwert	1 kΩ	2 kΩ	5 kΩ	10 kΩ	15 kΩ	20 kΩ	100 kΩ
p=	0,2965	0,8205	0,9254	0,622	0,4879	0,5685	0,9378

Bei gleichen Modulationsänderung ist es also unbedeutend, ob von einem Grundwert zu einem höheren oder zu einem niedrigeren Widerstand im Reiz gewechselt wird. Daher wurden diese Datenpunkte für den jeweiligen Grundwerte gleichgerichtet. Anschließend wurden durch die logarithmisch transformierten Daten die Ausgleichsgeraden gelegt und deren Steigungen mittels Kovarianzanalyse verglichen. Diese ergab, dass es keinen signifikanten Unterschied der Steigungen gibt (ANCOVA, $p=0,2955$). Die Steigungen der zu den einzelnen Grundwerten gehörenden Geraden unterscheiden sich nicht.

Analog zu den Amplituden der Novelty Responses wurden auch ihre Wahrscheinlichkeiten untersucht. In Abbildung 3.5B ist die Wahrscheinlichkeit für die Auslösung einer Novelty Response in Abhängigkeit von der EOD-Modulation dargestellt. Ähnlich wie die Amplitude der Novelty Response steigt sie mit zunehmender Modulation.

Der Unterschied zwischen den einzelnen Grundwerten wurde für die Wahrscheinlichkeiten getestet wie für Amplituden beschrieben (Abb. 3.7). Auch hier wurde zuerst auf einen Unterschied zwischen aufsteigendem und absteigenden Wechsel zwischen den Widerständen getestet (s. Tabelle 3.3). Einzig für 1kΩ ergab sich hier eine signifikante Abweichung. Insgesamt jedoch war kein Unterschied ersichtlich.

Tab. 3.3) Ergebnisse der Kovarianzanalyse der beiden Schaltrichtungen der einzelnen Grundwerte (ANCOVA). Berechnet für die Wahrscheinlichkeit der Novelty Response.

Grundwert	1 kΩ	2 kΩ	5 kΩ	10 kΩ	15 kΩ	20 kΩ	100 kΩ
p=	0,0433	0,132	0,9101	0,4869	0,553	0,4759	0,1164

Auch für die Wahrscheinlichkeiten wurden die Ausgleichsgeraden durch die logarithmisch transformierten Daten gelegt und ihre Steigungen miteinander verglichen. Auch hier ergibt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Steigungen der einzelnen Geraden (ANCOVA, $p=0,4901$). Es ist keine Abhängigkeit vom Grundwert nachzuweisen.

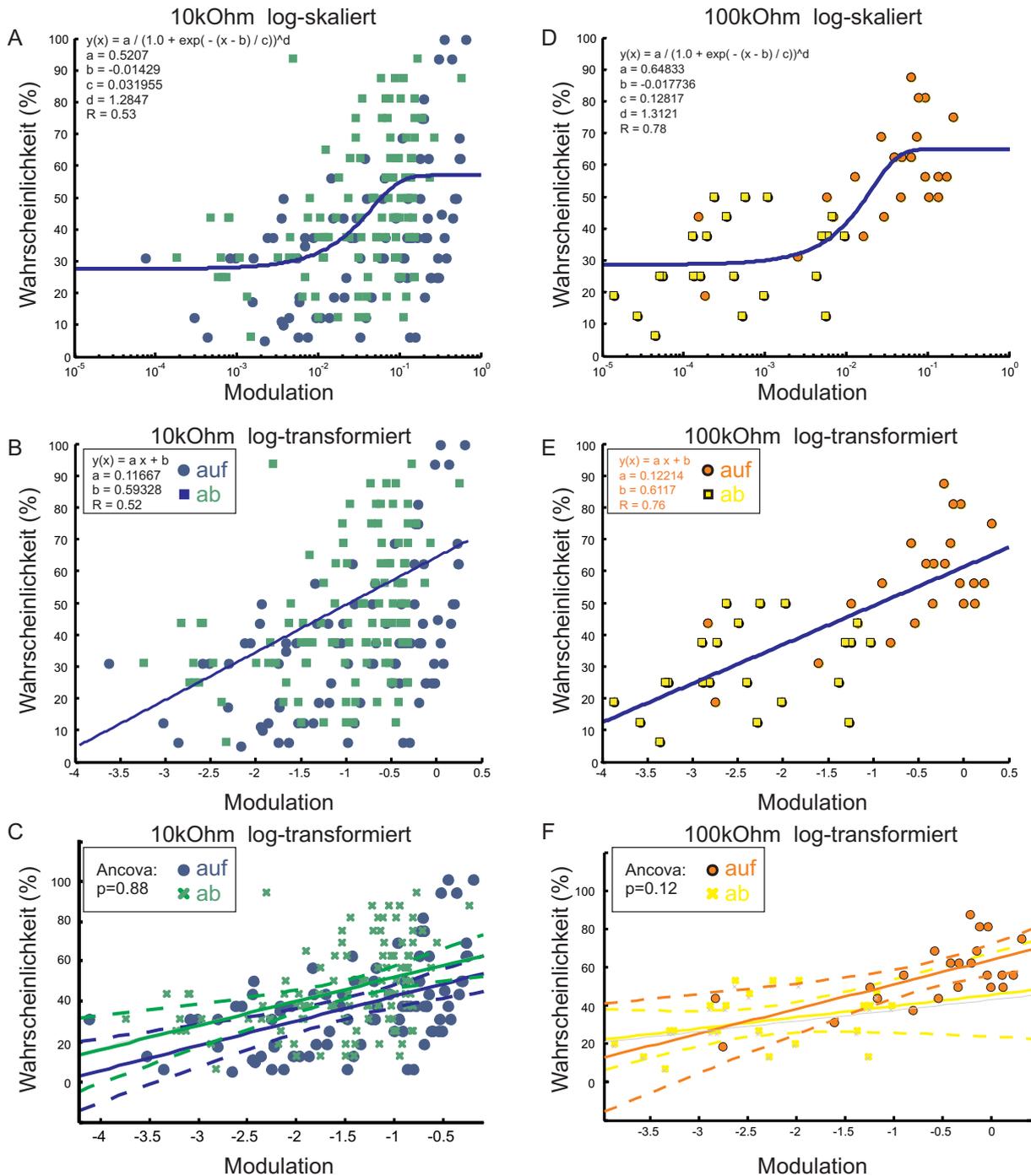


Abb. 3.7) Analyse des Zusammenhangs von Modulation und Wahrscheinlichkeit für die Grundwerte 10 und 100 kΩ. A: Auftragung der Wahrscheinlichkeiten für 10 kΩ über die logarithmierte Modulation. In B sind diese über die logarithmisch transformierte Modulation aufgetragen. Abb. C zeigt die Ausgleichsgeraden. In D bis F dieselben Darstellungen für 100 kΩ.

Insgesamt hängen Amplitude und Wahrscheinlichkeit von Novelty Responses von der Modulation der Amplitude des lokalen EODs ab. Dabei ist der Zusammenhang zwischen der Novelty-Response-Amplitude und ihrer Wahrscheinlichkeit annähernd linear. In Abbildung 3.8 ist der Z-Wert im Zusammenhang mit der Wahrscheinlichkeit dargestellt.

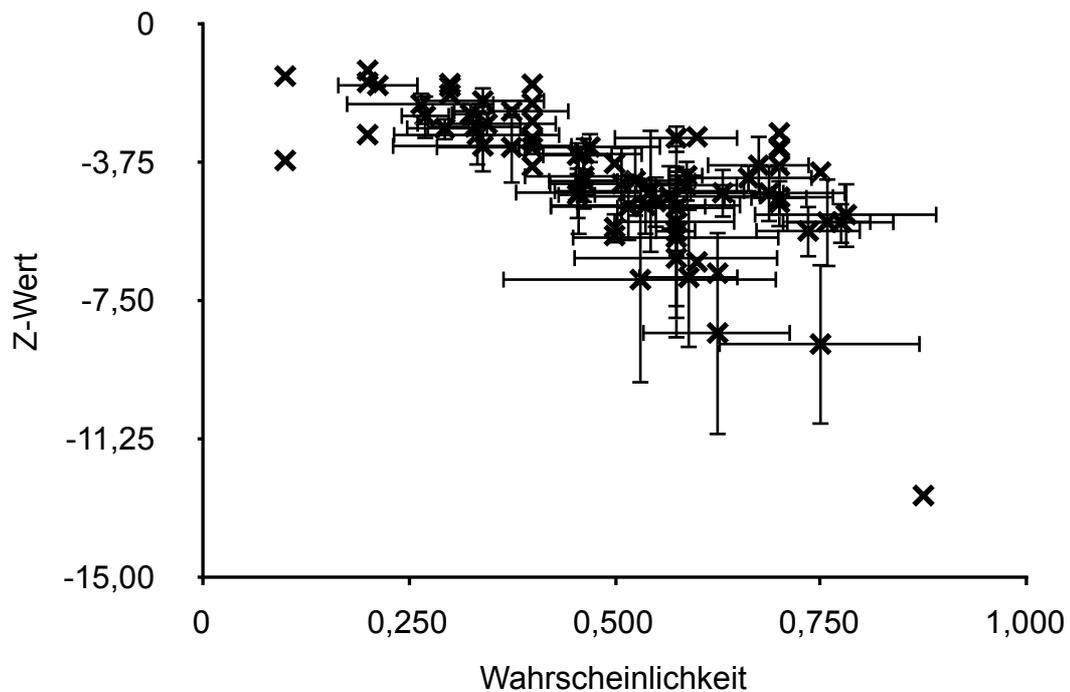


Abb. 3.8) Die Amplitude der Novelty Responses aufgetragen über die Wahrscheinlichkeit. Aufgetragen sind die Mittelwerte der Z-Werte jedes Grundwerts über die Mittelwerte der Wahrscheinlichkeiten.

Die Amplitude der Novelty Responses korreliert mit ihrer Wahrscheinlichkeit (Pearson, $n=76$, $r=-0,681$, $p<0,01$). Dieser Umstand ist jedoch auf die jeweilige Abhängigkeit der Amplitude (Pearson, $n=78$, $r=0,635$, $p<0,01$) und Wahrscheinlichkeit (Pearson, $n=78$, $r=0,605$, $p<0,01$) der Novelty Response von der EOD-Modulation zurückzuführen (Test auf partielle Korrelation, $p<0,01$).

Die Untersuchung der Novelty Responses im Zusammenhang mit Widerstandsdifferenzen und den jeweiligen basalen Widerständen ergibt keinen Zusammenhang zwischen der Stärke und Wahrscheinlichkeit der Novelty Response mit dem basalen Widerstand. Die Reaktionen richten sich vielmehr unabhängig davon nur nach der jeweiligen Modulation des lokalen EODs.

3.1.5 Die Anzahl der EODs beeinflusst die Wahrnehmung der Tiere

3.1.5.1 Der Einfluss des Reizintervalls auf die Novelty Response

Um zu untersuchen, wie die Anzahl der EODs die Wahrnehmung der Tiere beeinflusst, wurde diese manipuliert. Dazu wurden die Intervalle zwischen zwei Reizen verändert und die Zahl der im Reizzeitraum auftretenden EODs gemessen. Die Intervalle zwischen den Reizen wurden bis auf auf 30 Mikrosekunden verkürzt. Bei dieser Dauer stand dem Tier nur ein einziges EOD zur Verfügung, das virtuelle Objekt zu untersuchen und die Reizänderung wahrzunehmen.

Abbildung 3.9 zeigt die Zahl der EODs, die in einem Intervall liegen, aufgetragen über die Intervalldauer.

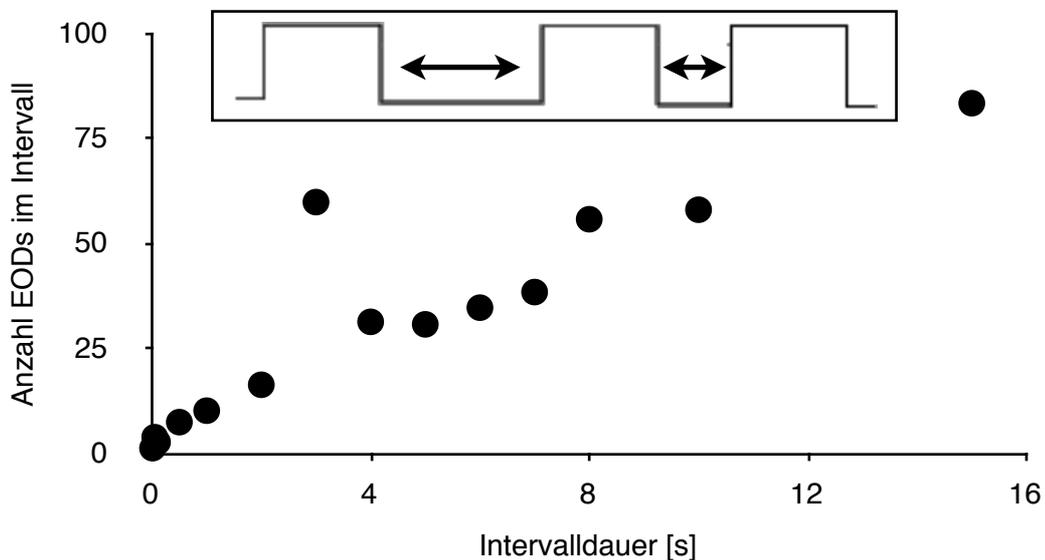


Abb. 3.9) Die mittlere Anzahl der EODs in einem Intervall gegen die Intervalldauer (n=11). Je länger die Zeit zwischen Aus- und Einschalten, umso mehr EODs fallen in diesen Bereich. Das eingefügte Schema zeigt den Ablauf eines Versuchs. Das Intervall zwischen zwei Reizänderungen wird systematisch einer Zufallstabelle folgend verändert.

Die Intervalldauern wurden einer Zufallstabelle folgend verändert. Die Anzahl der EODs in den Intervallen vor dem Umschaltzeitpunkt wurde bestimmt und gegen die Stärke der Novelty Response aufgetragen. Dabei wurden verschiedene Grundwerte und Widerstandsdifferenzen berücksichtigt.

Abbildung 3.10 zeigt, dass im Durchschnitt mit zunehmender Zahl der EODs die Fische stärker auf eine Veränderung des virtuellen Objekts reagieren. Der Zusammenhang ist hierbei annähernd linear. Zwischen 150 und 200 EODs erreicht die Novelty Response einen maximalen Z-Wert von knapp -6 bis -10. Bei einer Anzahl

von EODs unter 100 Pulsen hingegen liegt die Amplitude der Novelty Response wesentlich niedriger bei Z-Werten von -2 bis -5

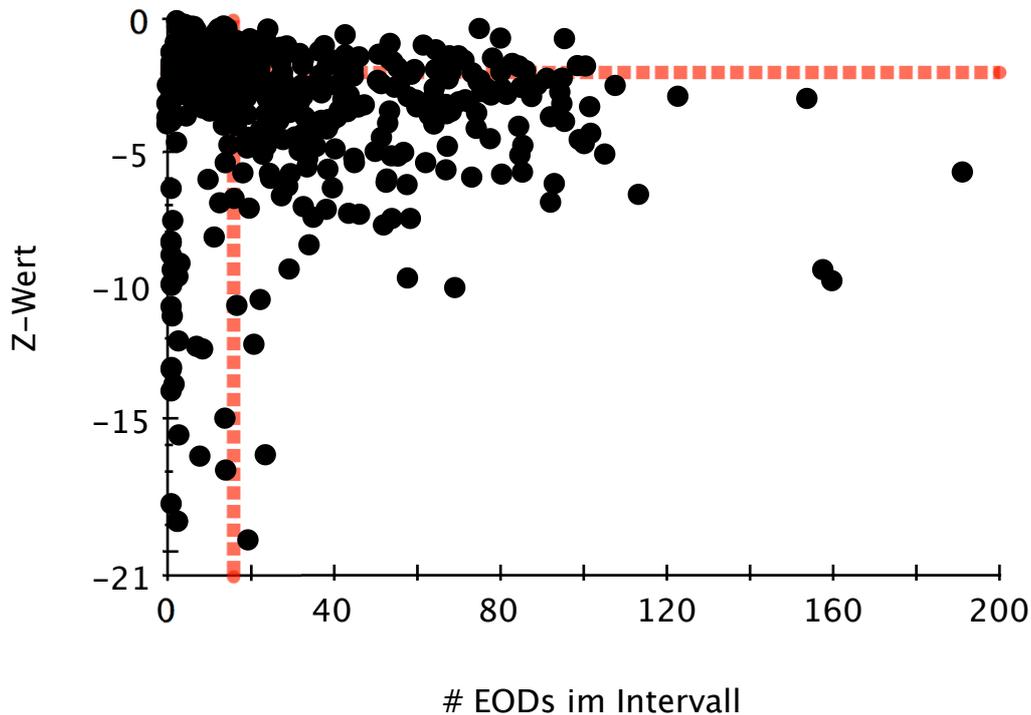


Abb. 3.10) Die Amplitude der Novelty Responses in Abhängigkeit von der Anzahl der EODs im Intervall vor dem Umschaltzeitpunkt (N=11, n=411). Mit zunehmender Zahl der EODs steigt die Stärke der Reaktion. Die vertikale rote Linie markiert die Zahl der EODs im Intervall, ab der eine Trennung von Off- und On-Antwort möglich ist.

Für die Intervalle mit mehr als 16 EODs korreliert die Amplitude der Novelty Response mit der Anzahl der EODs, die die Fische vor dem Wechseln der virtuellen Objekte integrieren konnten (Pearson, $n=243$, $r=-0,244$, $p<0,01$). Für EOD-Anzahlen unter 16 besteht diese Korrelation ebenfalls (Pearson, $n=158$, $r=-0,253$, $p<0,01$).

Ähnlich wie für die Amplitude der Novelty Response, ergibt sich auch bei den Wahrscheinlichkeiten eine Abhängigkeit von der Anzahl der EODs (Abb. 3.11). Je mehr die Fische aussenden konnten, umso wahrscheinlicher wird eine Verhaltensantwort, wenn es zu einem Wechsel dieser elektrischen Eigenschaften kommt. Dabei korreliert - wie schon bei den Z-Werten - die Wahrscheinlichkeit bei Intervallen mit mehr als 16 EODs mit der Anzahl der EODs (Pearson, $n=56$, $r=0,698$, $p<0,01$). Bei weniger EODs ergibt sich kein direkter Zusammenhang mehr zwischen der Anzahl der EODs und der Wahrscheinlichkeit (Pearson, $n=20$, $r=0,056$, $p>0,05$).

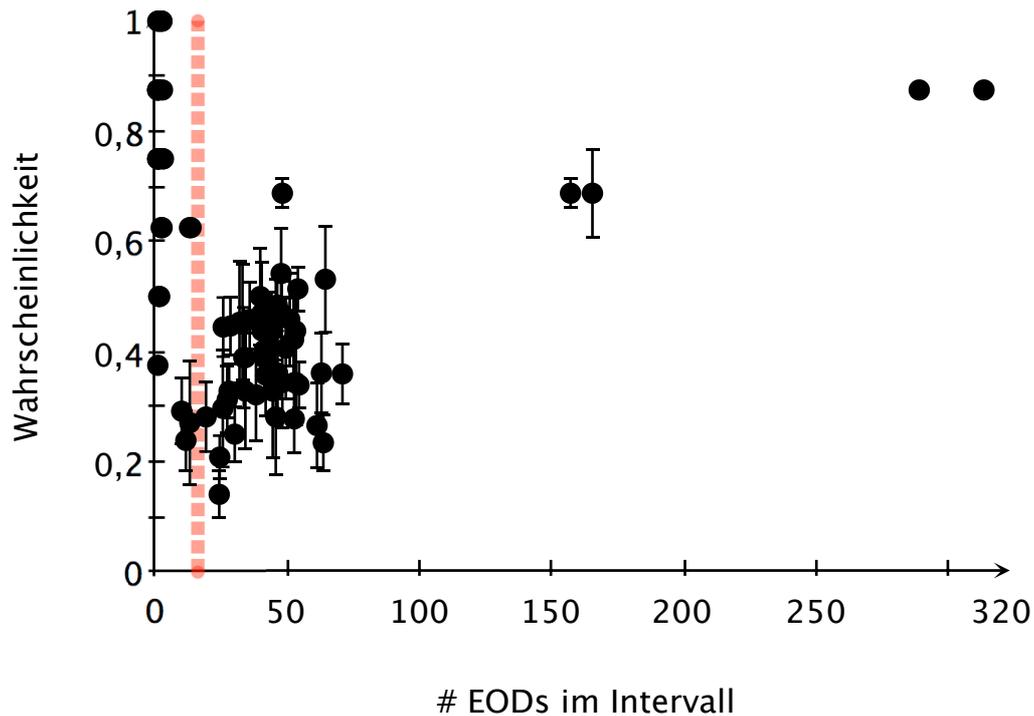


Abb. 3.11) Die gemittelte Wahrscheinlichkeit der Novelty Responses in Abhängigkeit von der Anzahl der EODs im Intervall vor dem Umschaltzeitpunkt (n=11). Wie die Amplitude der Novelty Response steigt auch die Wahrscheinlichkeit für eine Verhaltensantwort auf das Umschaltereignis mit der Anzahl EODs, die die Tiere zuvor zur Untersuchung des Ursprungsreizes integrieren konnten. Auch hier markiert der rote Balken die Zahl der EODs, ab der die On-Antwort von der vorhergehenden Off-Antwort klar getrennt werden kann.

Sie stieg ebenfalls mit der Anzahl der EODs (Abb. 3.19). Treten bei den niedrigeren Anzahlen von EODs im Intervall Novelty Responses mit einer Wahrscheinlichkeit von knapp 25% auf, so nimmt diese zu, bis sie bei 250 und mehr EODs vor der Änderung 85% erreicht.

Die Grenze von 16 EODs wurde gewählt, da bei einzelnen EODs pro Intervall starke Novelty Responses auftreten können. Bei kurzen Intervallen kann die Off-Antwort, die der ausgewerteten On-Reaktion vorausgeht, einen Einfluss auf diese haben kann. Aus diesem Grund wurde bestimmt, ab welcher Intervalllänge On- und Off-Reaktion wieder getrennt voneinander auftreten. An dieser Stelle ist die Grenze der zeitlichen Auflösung der Methode erreicht. In Abbildung 3.10 ist sie als rote Markierung eingezeichnet. Die Grenze der Auflösung von Off- und On-Antwort lag bei ca. 16 EODs. Liegen weniger EODs zwischen dem Aus- und dem Anschalten des Reizes, verschwimmen beide Reaktionen in einander. Sind es mehr EODs werden sie eindeutig trennbar.

In Abbildung 3.12 ist dieser Zusammenhang dargestellt. Im oberen Raster sind die einzelnen EODs der jeweiligen Versuchsdurchläufe gezeigt, darunter in einem Peri-Stimulus-Zeit-Histogramm die Verteilung der EODs.

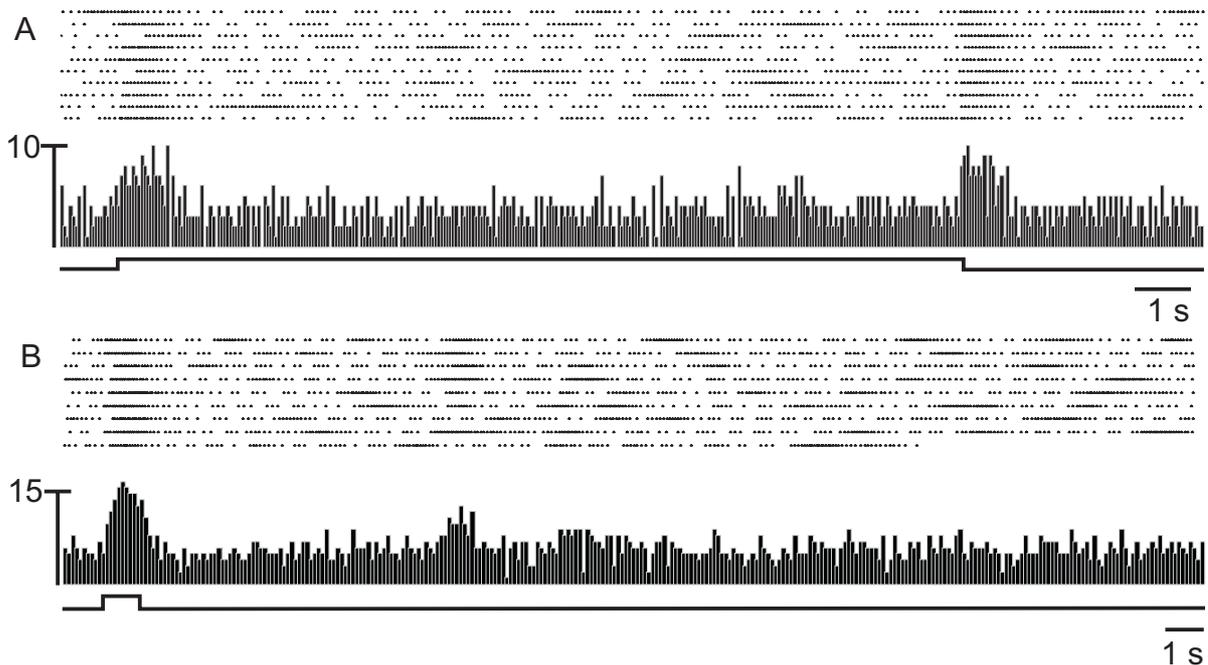


Abb. 3.12 Raster (oben) und PSTH (unten) für zwei verschiedene Base-Line-Längen. In A ist deutlich zu erkennen, dass der Zeitraum zwischen An- und Ausschalten so lang ist, dass sich sowohl On-, als auch Off-Reaktion zeigen (Binweite 50ms). In B ist der Reiz so kurz, dass die Reaktionen ineinander verschwimmen (Binweite 100ms).

Bei längeren Intervallen zwischen Einschalten des Reizes und dem Ausschalten, sind klar getrennte On- und Off-Reaktionen erkennbar. Wenn die Zeit dazwischen verkürzt wird, rücken beide Reaktionen zusammen, bis sie irgendwann in einander verschwimmen (Abb. 3.12 B).

3.1.5.2 Der Einfluss der Reizdauer

Da die Versuche gezeigt haben, dass bereits bei einzelnen EODs pro Intervall eindeutige Reaktionen ausgelöst werden können, wurde im folgenden untersucht, ob diese sich ebenfalls nach der Reizstärke richten.

Wie die Abbildung 3.13 zeigt, sind Amplitude und Wahrscheinlichkeit der Novelty Response auch bei einzelnen EODs von der Differenz zwischen dem basalen Widerstand und dem Widerstand im Reiz abhängig. Dabei korrelieren die Amplitude der Novelty Response und die Widerstandsdifferenz (Pearson, $n=18$, $r=-0,493$, $p<0,05$). Mit zunehmendem Widerstand stieg die Amplitude der Novelty Response. Für die Wahrscheinlichkeiten ist dieser Zusammenhang nicht statistisch signifikant.

Eine Tendenz jedoch ebenfalls erkennbar. Im Gegensatz zur Amplitude ist aber die Streuung innerhalb der Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Versuchsdurchgänge größer. Während bei 10 k Ω relativ konstant mit hoher Wahrscheinlichkeit auf das

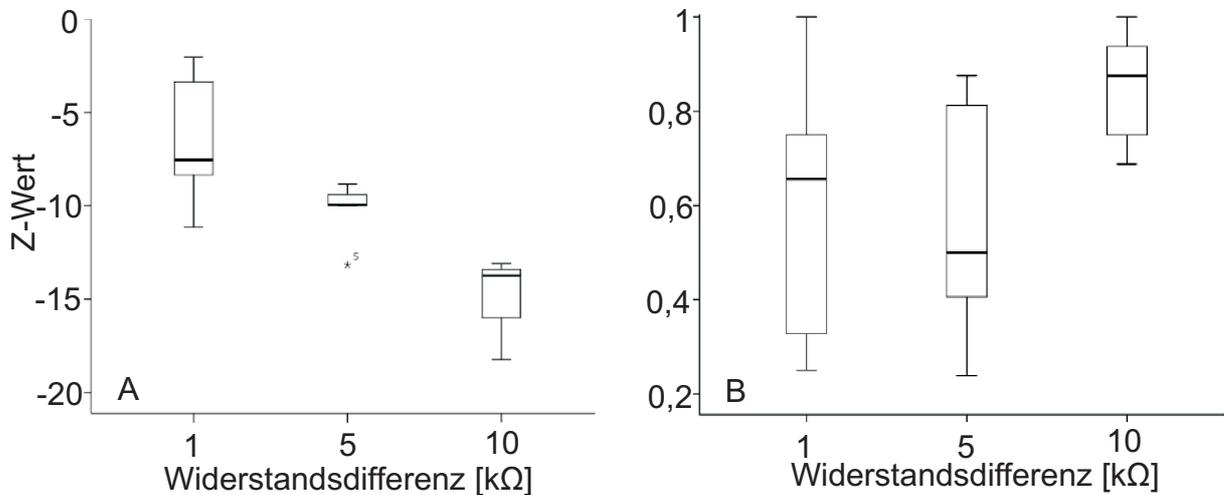


Abb. 3.13) Amplitude (A) und Wahrscheinlichkeit (B) der Novelty Responses bei Einzel-EOD-Durchgängen abhängig von der Widerstandsdifferenz. Die Boxplots geben dabei die Verteilung der Daten an. 50% der Messwerte liegen innerhalb der Quartile.

Umschalten des Reizes geantwortet wird, war die Antwortwahrscheinlichkeit bei 1 k Ω variabler. Auch bei 5 k Ω ist eine Novelty Response nicht konstant wahrscheinlich für die einzelnen Versuchsdurchgänge.

3.1.5.3 Der Einfluss der Reizstärke auf den Zeitpunkt der Novelty Response

Im Anschluss wurden für die Base-Line-Tests bestimmt, mit welchem EOD nach dem Schaltereignis die Novelty Response ausgelöst wurde. Nachdem die Tiere bereits auf einzelne EODs hin mit einer Novelty Response reagieren können, sollte bestimmt werden, ab welchem EOD im Reiz in den Versuchen zu Grundwerten die Novelty Responses auftraten. Abbildung 3.14 zeigt die Position der auslösenden EODs aufgetragen über die Widerstandsdifferenz.

Während bei geringeren Widerstandsunterschieden die Novelty Response erst mit dem dritten bis vierten EOD ausgelöst wird, tritt sie bei hohen Widerständen von über 7,5 k Ω bereits nach dem zweiten EOD auf. Hierbei besteht zwischen den gemittelten EOD-Positionen und der Widerstandsdifferenz eine Korrelation (Pearson, $n=53$, $r=-0,324$, $p<0,05$).

In Abbildung 3.15 ist die relative Häufigkeit der ersten EODs, die zu einer Novelty Response gehören, gezeigt. Während diese mit dem ersten EOD nur in knapp 10% der Fälle beginnt, nimmt die Häufigkeit bis zum dritten EOD stark zu. Später setzt

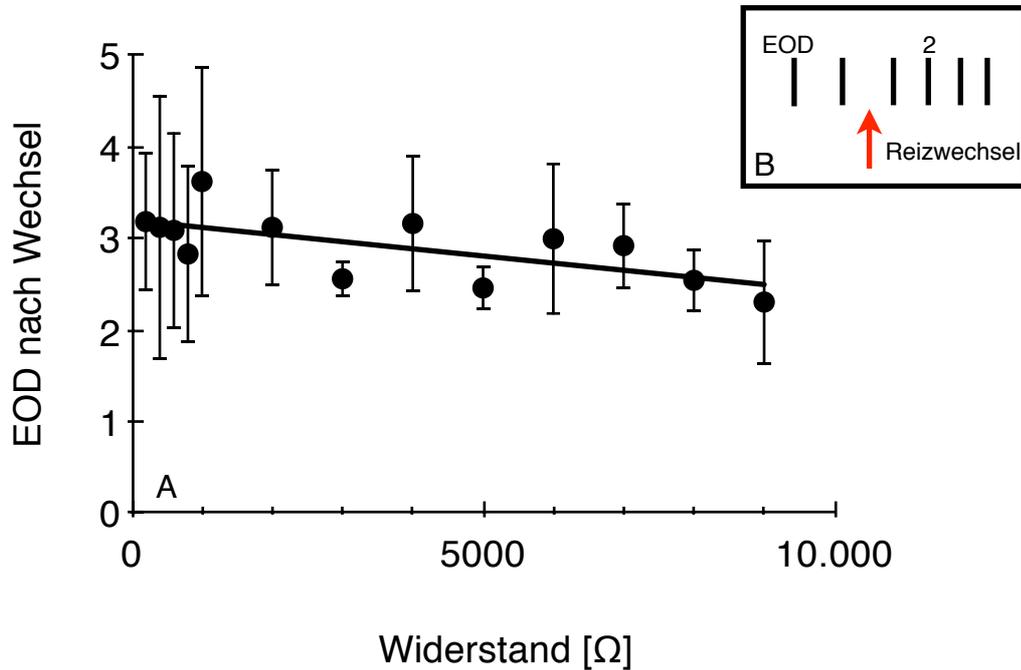


Abb. 3.14) Position des Novelty-Response-auslösenden EODs nach dem Umschaltereignis (gemittelt, n=6). Dargestellt in Abhängigkeit von der Differenz zwischen Ausgangs- und Kontrastwiderstand (A). Die Daten wurden für vier verschiedene basale Widerstände von 0Ω, 1kΩ, 10kΩ aufwärts und 10kΩ abwärts gewonnen. Es wurden nur die Differenzen berücksichtigt. Abbildung b zeigt schematisch, welche EODs nach dem Reiz herangezogen wurden.

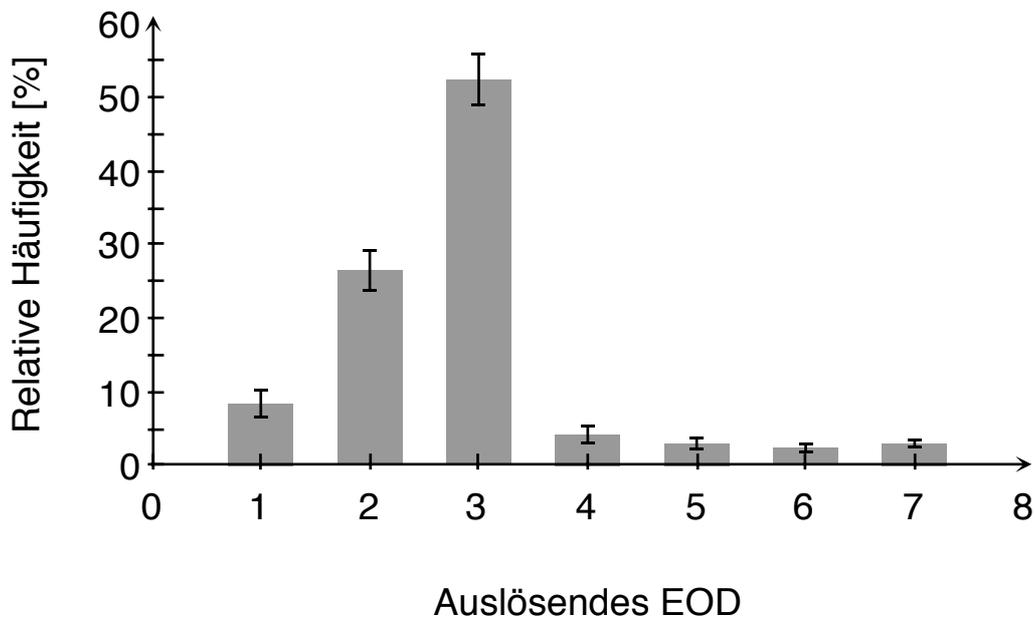


Abb. 3.15) Relative Häufigkeiten der Positionen der ersten Novelty-Response-EODs (n=6). Basierend auf allen Base Lines. Die Position gibt dabei an, um das wievielte EOD nach dem Schaltereignis es sich handelt.

die Novelty Response nur selten ein.

Knapp 90% der Novelty Responses beginnen innerhalb der ersten drei EODs nach dem Wechsel der virtuellen Objekte im elektrischen Feld der Tiere. Innerhalb der ersten sieben EODs beginnen alle Reaktionen.

Die Position des auslösenden EOD in Relation zur EOD-Modulation ist in Abbildung 3.16 nach Grundwerten getrennt gezeigt. In der Abbildung sind die Daten getrennt für die vier getesteten basalen Widerstände aufgetragen. Die Ausgleichsgeraden geben dabei die Entwicklung über den Wert der EOD-Modulation an. Auffällig ist, dass bei 10k Ω -abwärts (in grün) die Position des auslösenden EODs generell näher am Schaltereignis ist, als bei den anderen untersuchten Grundwiderständen.

Bei den drei aufwärtsgeschalteten Durchgängen, wo von einem basalen Widerstand

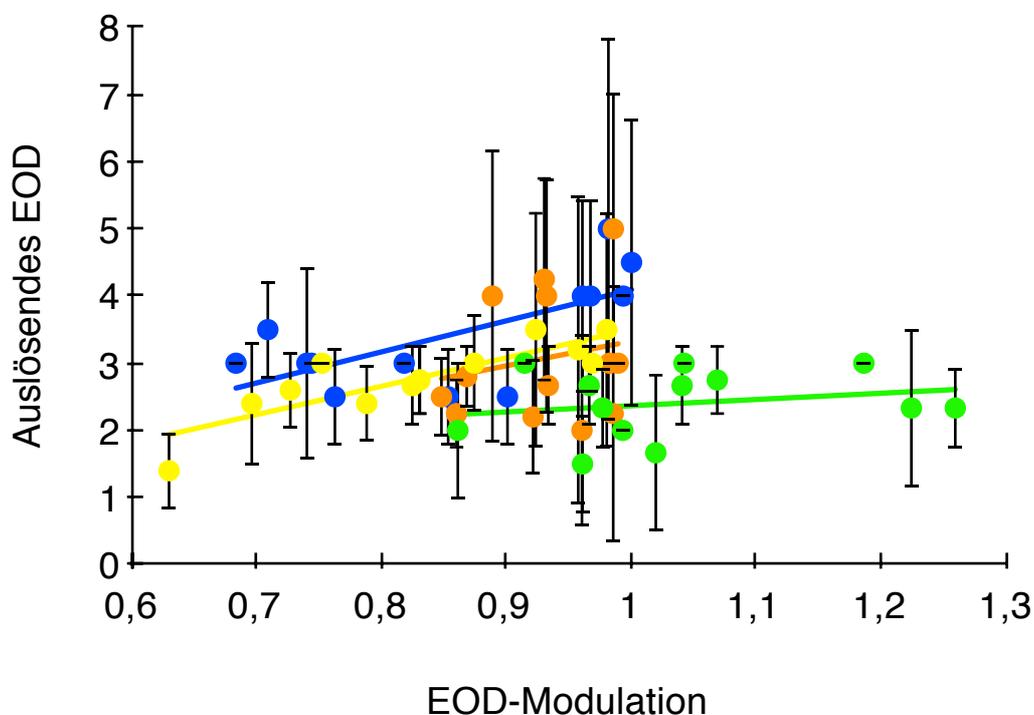


Abb. 3.16) Gemittelte Position des Novelty-Response-auslösenden EODs nach dem Umschaltereignis (n=6). In Abhängigkeit von der EOD-Modulation zwischen Ausgangs- und Kontrastwiderstand. Die Daten wurden aus vier verschiedenen Base Lines von 0 (gelb), 1k Ω (blau), 10k Ω aufwärts (orange) und 10k Ω (grün) abwärts gewonnen.

auf einen höheren Widerstand im Reiz gewechselt wurde, ergibt sich ein Zusammenhang von Position des EODs und der Modulation des LEODs. Hier wird die Novelty Response früher ausgelöst, wenn die Modulation des elektrischen Signals stärker ist. Ist sie in einem Bereich um 1 benötigen die Tiere mehr Pulse, bis sie eine Novelty Response zeigen. Dabei korrelieren die Position und die Modulation für die

Grundwerte 0Ω (Pearson, $n=53$, $r=0,412$, $p<0,01$) und $1 \text{ k}\Omega$ (Pearson, $n=25$, $r=0,512$, $p<0,01$) (jeweils über die einzelnen Versuchswerte berechnet).

Die beiden $10\text{-k}\Omega$ -Reihen hingegen korrelieren nicht mit der Modulation (abwärts: Pearson, $N=37$, $r=-0,052$, $p>0,05$; aufwärts: Pearson, $n=47$, $r=0,163$, $p>0,05$).

Insgesamt reagieren die Tiere bei stärkeren Kontrasten schneller als bei geringeren Beträgen. Allerdings reagieren sie allgemein sehr schnell auf einen Objektwechsel. Eine Reaktion bereits nach dem ersten EOD nach dem Schaltzeitpunkt kann dabei zwar beobachtet werden, ist jedoch seltener.

Einen Zusammenhang zwischen der Position des ersten Novelty-Response-EODs und der Amplitude der Reaktion (Abb. 3.17) kann man hingegen nur tendenziell erkennen. Zwar erkennt man schon, dass stärkere Antwortamplituden auch bei früheren Auslöse-EODs auftreten. Jedoch kann dies indirekt auf die EOD-Modulation zurückgeführt werden. Wie in Abbildung 3.5 gezeigt, hängt die Amplitude der Novelty Response von der EOD-Modulation ab. Daher ergibt sich nach Abbildung 3.17 auch ein Zusammenhang zwischen der Position des EODs und

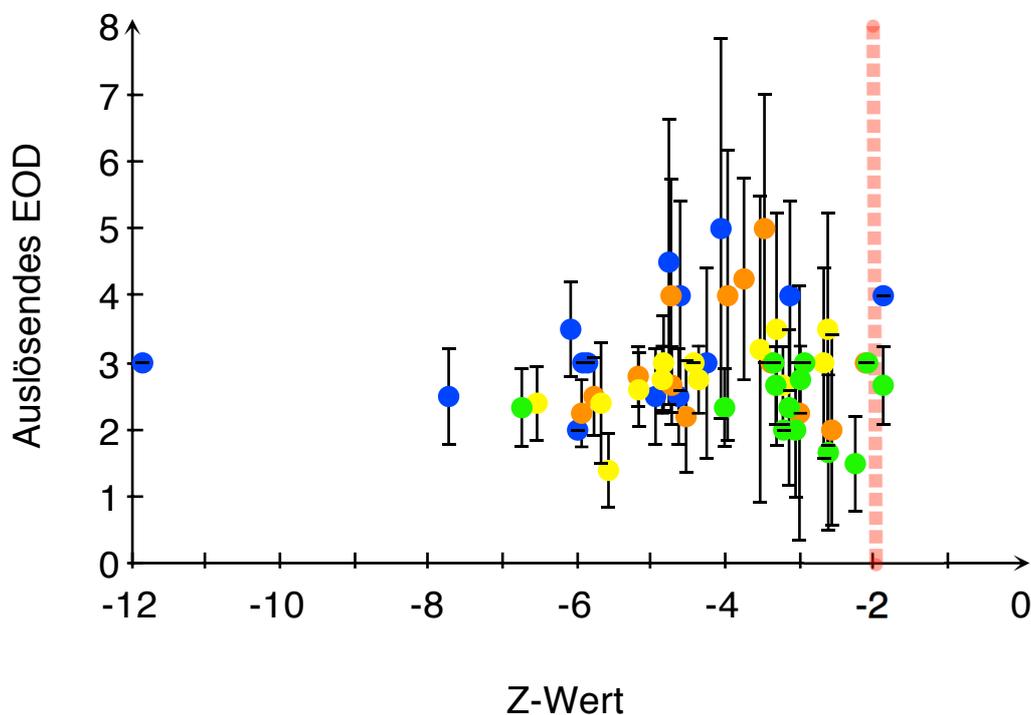


Abb. 3.17) Position der ersten NR-EODs abhängig von der Amplitude der Novelty Response (n=6). (Farbgebung wie in Abb. 3.21)

der Novelty-Response-Stärke. Eine signifikante Korrelation zwischen der Position

des auslösenden EODs und dem Z-Wert konnte für keinen Grundwert nachgewiesen werden.

Die Tiere benötigen für die Wahrnehmung von Änderungen eines Objektes bis zu drei EODs. Bei geringeren Kontrasten sind es tendenziell mehr EODs, bei stärkeren Kontrasten weniger EODs bis eine Verhaltensantwort ausgelöst wird. Einzelne EODs können jedoch ausreichend sein, eine Novelty Response hervorzurufen.

3.1.6 Zusammenfassung der Versuche zur Wahrnehmung von Objektkontrasten anhand der Novelty Response

Betrachtet man die Zusammenhänge zwischen der Novelty Response, ihrer Wahrscheinlichkeit und dem Kontrast zwischen zwei virtuellen Objekten, so kann man festhalten, dass die Stärke der Novelty Response zum einen durch die Stärke der Widerstandsdifferenz beeinflusst wird. Ausgehend von verschiedenen Grundwerten nimmt die Schwelle für eine 50-prozentige Wahrscheinlichkeit einer Novelty Response zu. Die Widerstandsdifferenz wirkt sich abhängig vom Grundwert und dem Widerstand im Reiz in unterschiedlichen Modulationen aus. Auf gleichartige Modulationen wiederum reagieren die Tiere unabhängig vom Grundwert mit gleichartigen Novelty Responses.

Die Reaktion auf Objektunterschiede hing in den Versuchen außerdem von der Anzahl EODs ab, die einem Reiz vorangingen. Zwar reichten bereits einzelne EODs als singuläre Wahrnehmungsmomente, um Novelty Responses auszulösen. Generell nahmen aber Stärke und Wahrscheinlichkeit für eine Novelty Response mit der Anzahl der EODs zu.

3.2 Schnauzenorganresponse und Novelty Response

Ein charakteristisches Merkmal von *Gnathonemus petersii* ist ohne Zweifel sein verlängerter Kinnfortsatz, der zudem beweglich ist. Bei der Futtersuche bewegen die Tiere dieses sogenannte Schnauzenorgan häufig hin und her und scannen so den Boden nach Beutetieren ab. Dazu kommt, dass sich an der Spitze des Schnauzenorgans eine stark erhöhte Anzahl an Elektrorezeptoren befindet, was zusammen mit den elektrischen Eigenschaften des Schnauzenorgans, die Feldlinien in seiner Spitze zusammenlaufen zu lassen, für die Fovea-Hypothese spricht (von der Emde et al. 2008, Pusch et al. 2008). Vieles spricht also dafür, dass das Schnauzenorgan aktiv bei der Untersuchung von Objekten eingesetzt wird (von der Emde et al. 2008).

In den Versuchen zeigte sich, dass einige der untersuchten Fische auf eine Veränderung des Dipolobjektes in ihrem elektrischen Feld nicht nur mit elektrischem Verhalten geantwortet haben, sondern auch eine motorische Reaktion zeigten. Besonders bei einer Platzierung des Objektes vor dem Schnauzenorgan der Tiere konnte die von Engelmann et al. (2009) beschriebene Schnauzenorganresponse (SOR) beobachtet werden. Bei dieser reflexartigen Bewegung des „Rüssels“ handelt es sich um eine Reaktion auf plötzliche Veränderungen des elektrischen Feldes im Bereich des Schnauzenorgans.

In den Tests reagierten einige der Versuchsfische mit einer Schnauzenorganresponse auf die Reize, die dem Einschalten des Reizes im Abstand von ca. 0,5 Sekunden folgte. In der Abbildung 3.18 ist eine per Videokamera aufgenommene Schnauzenorganresponse in Einzelbildern dargestellt. Die dort abgebildete Reaktion dauerte ca. eine halbe Sekunde. Mit Reizbeginn kam es hierbei zu einer Novelty Response und einer Bewegung des Schnauzenorgans, die sowohl zum Objekt, als auch vom Objekt weg erfolgen konnte.

In Novelty-Response-Versuchen (N=5) wurden die Schnauzenorganresponses beobachtet und ausgewertet. In Abbildung 3.19 ist der Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Häufigkeit der Schnauzenorganreaktionen pro Versuchsdurchgang und der Differenz der beiden Testwiderstände dargestellt. Insgesamt wurden fünf Versuche durchgeführt, in deren Verlauf wiederum jeder Wert fünfmal getestet wurde. Die Häufigkeit der Schnauzenorganreaktionen steigt

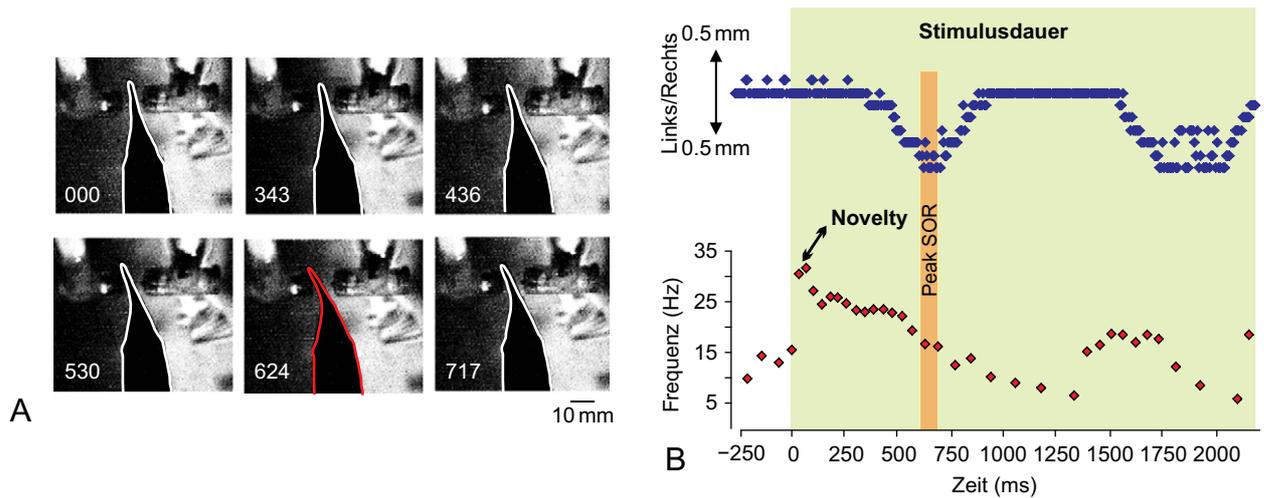


Abb. 3.18) Ablauf einer Schnauzenorganresponse. In A Videosequenz der Bewegung des Schnauzenorgans. Der rote gefärbte Fisch zeigt die maximale Auslenkung. In B Darstellung des Verlaufs von SOR (oben) und Novelty Response (unten). Die SOR folgt der Novelty Response mit einer gewissen Latenz und erreicht ihr Maximum ca. 600 ms nach Aktivierung des Reizes. Die Novelty Response folgt dem Reiz in wenigen Millisekunden Abstand. (Abbildung verändert nach Engelmann, Nöbel, Röver & von der Emde, 2009)

mit zunehmendem Widerstand an. Reagieren die Tiere bei niedrigen Differenzen nur selten auf den Wechsel, erreicht die Reaktion bei Werten zwischen 50 k Ω und 100 k Ω den Maximalwert. Zwischen dem Widerstand und der Anzahl Schnauzenorganresponses besteht dabei eine Korrelation (Pearson, $r=0,906$, $n=50$, $p<0,01$).

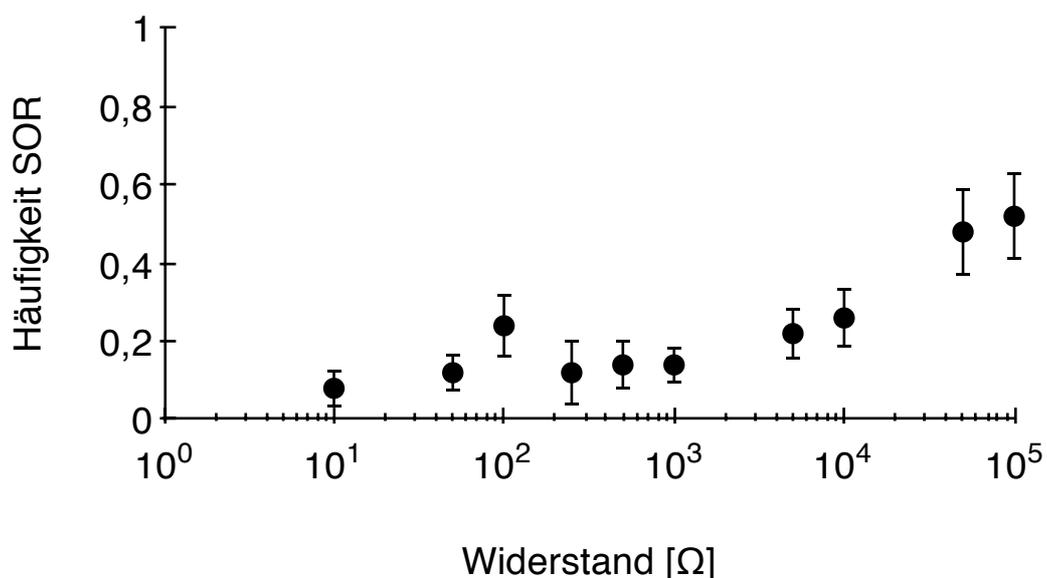


Abb. 3.19) Wahrscheinlichkeit der Schnauzenorganresponses, $n=5$. Aufgetragen gegen den Kontrast des Widerstandes. Mit zunehmendem Widerstand nimmt die Anzahl Schnauzenorganresponses zu.

Zwar war generell auffällig, dass einige der Fische überhaupt nicht auf die Schaltung reagieren, während andere sehr stark antworteten. Jedoch hängt die Häufigkeit der Response vom Kontrast zwischen den beiden virtuellen Objekten ab. Auf starke Unterschiede zwischen den Objekten antworten die Tiere häufiger mit einer Bewegung des Schnauzenorgans.

In Abbildung 3.20 ist die durchschnittliche Anzahl der Schnauzenorganantworten auf Veränderungen der Kapazität des Dipols aufgetragen, wobei hier ausgehend von 0 nF auf bis zu 1 μ F gewechselt wurde. In diesen Versuchen war zu beobachten, dass die Fische nahezu gar nicht auf Kapazitätsänderungen reagiert haben. Eine ähnliche Korrelation wie bei ohmschen Widerständen war dabei nicht zu beobachten (Pearson, $r=-0,359$, $n=45$, $p>0,05$).

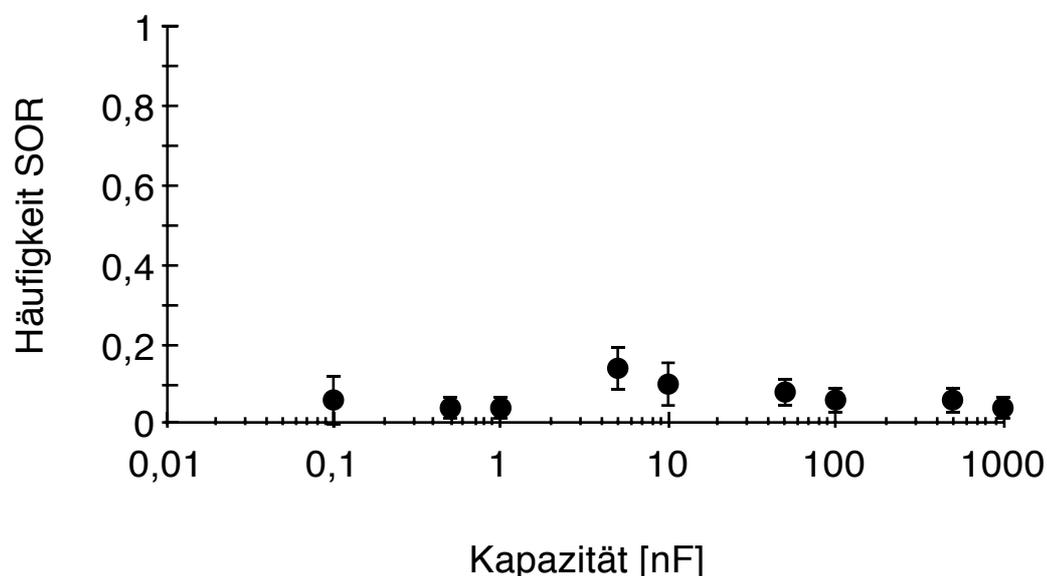


Abb. 3.20) Durchschnittliche Wahrscheinlichkeit der Schnauzenorganresponses (SOR), $n=5$, aufgetragen gegen den Kontrast der Kapazität in Nano-Farad.

Für die Versuche zur Schnauzenorganresponse wurden auch die auftretenden Novelty Responses ausgewertet. Diese verlaufen, wie in den Abbildungen 3.21 und 3.22 gezeigt, zum Teil ähnlich.

Abbildung 3.21 zeigt die Amplitude der Novelty Response. Die Tiere reagieren stärker auf größere Unterschiede zwischen beiden Widerständen. Dabei korreliert die Stärke der Novelty Response mit der Widerstandsdifferenz (Pearson, $r=-0,645$, $n=45$, $p<0,05$).

Dies geht einher mit der Anzahl von Schnauzenorganantworten. Bei ungefähr der Hälfte der Tiere wirkte die Schnauzenorganresponse, als wäre sie direkt durch den

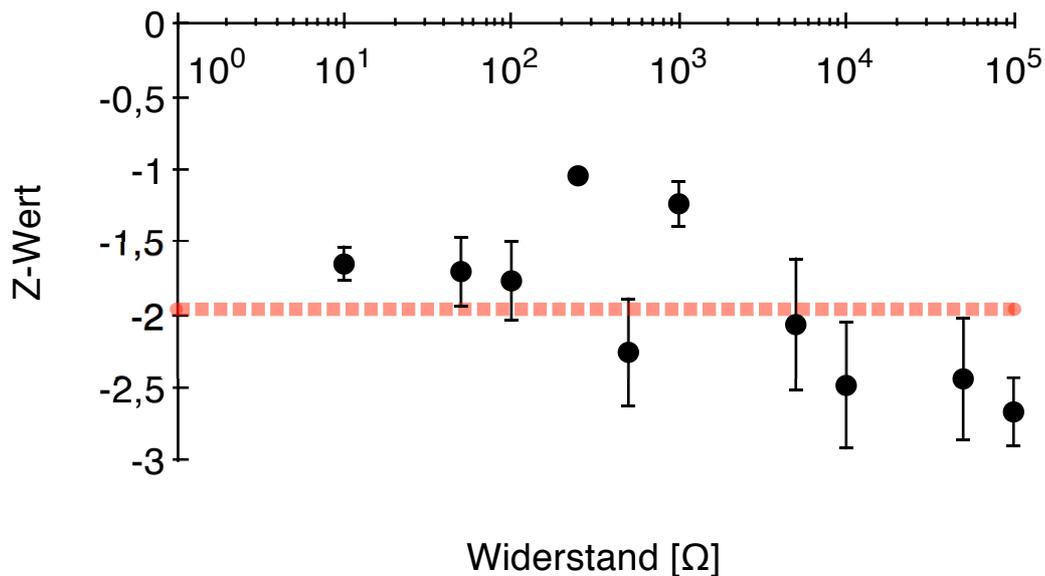


Abb. 3.21) Durchschnittliche Amplitude der Novelty Response, n=5. Aufgetragen gegen den Kontrast des Widerstands.

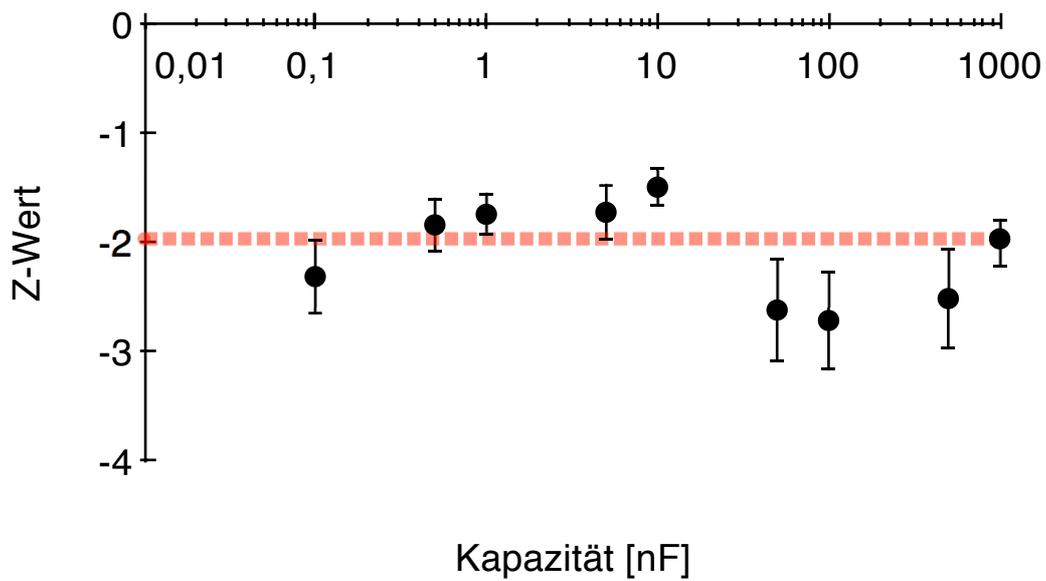
Experimentator gesteuert. Die Fische reagierten auf einen Wechsel der Objekteigenschaften sehr zuverlässig. Genauso antworteten die Fische verlässlich mit einer Beschleunigung ihrer EOD-Rate. Eine Verhaltensweise, welche nicht nur bei Widerstandsänderungen beobachtet werden konnte.

Bei den Durchgängen mit Kapazitätsunterschieden als Reiz zeigte sich ein nicht linearer Zusammenhang, wobei die NR hier nur im Bereich zwischen $>10\text{nF}$ und $<1\mu\text{F}$ signifikante Werte erreicht (Abb. 3.22). Der Verlauf der Novelty Response unterscheidet sich folglich vom Verlauf der Schnauzenorganresponses. Eine elektrische Reaktion der Fische ist vorhanden, eine Korrelation mit der Kapazitätsdifferenz statistisch jedoch nicht nachweisbar (Pearson, $r=-0,146$, $n=45$, $p>0,05$). Mit steigender Stärke des Kapazitätsunterschiedes reagieren die Tiere stärker auf einen Wechsel zwischen den virtuellen Objekten. Bei Kapazitätsdifferenzen zwischen 100 und 500 nF antworten sie außerdem vergleichsweise stärker als bei $1\mu\text{F}$.

Die Abbildungen 3.23a und b zeigen die Häufigkeit der Schnauzenorganresponses für Widerstands- und Kapazitätsdetektionen gegen die Z-Werte aufgetragen. In Abbildung 3.23a besteht ein annähernd linearer Zusammenhang zwischen beiden Verhaltensantworten (Pearson, $r=-0,738$, $n=45$, $p<0,05$).

Bei starken Novelty Responses kommt es auch zu mehr Schnauzenorganresponses. Sinkt der Z-Wert, sinkt auch die Häufigkeit der SOR. Bei den Kapazitäten hingegen

besteht kein solcher Zusammenhang (Pearson, $r=0,256$, $n=45$, $p>0,05$). Z-Wert und



3.22) Durchschnittliche Amplitude der Novelty Response, aufgetragen gegen den Kontrast der Kapazität, $n=5$.

Häufigkeit der Schnauzenorganresponses verlaufen ungleichmäßig (Abb. 3.24b). Die geringere Anzahl kapazitätsinduzierter Schnauzenorganresponses weicht hier von den teils signifikanten Amplituden der Novelty Responses ab.

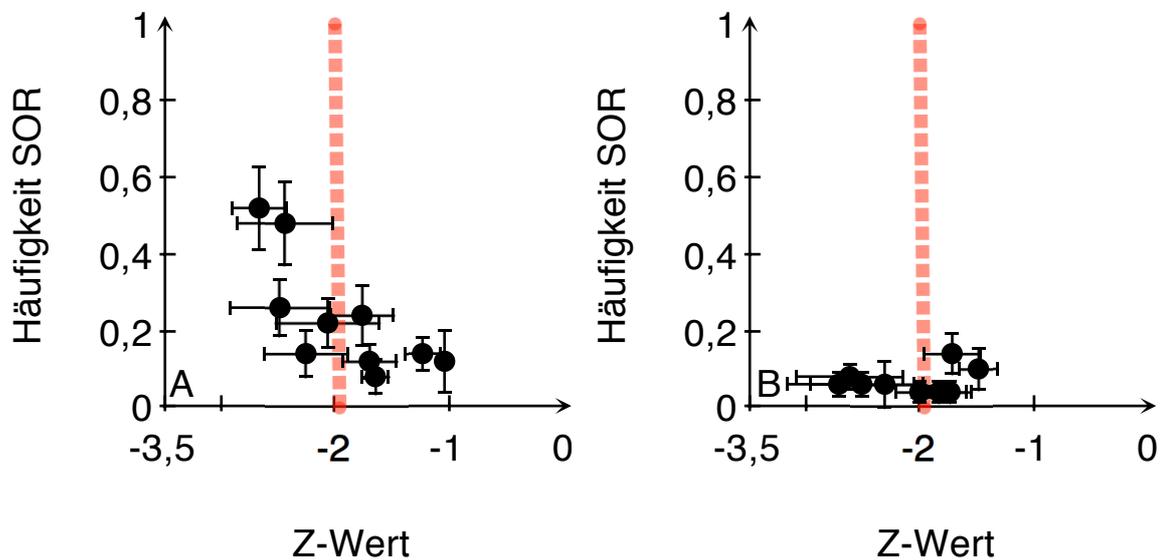


Abb. 3.23) SOR und Novelty Response für Widerstände (A) und Kapazitäten (B). Die Wahrscheinlichkeiten der Schnauzenorganresponses sind gegen den Z-Wert der Novelty Responses.

3.3 Die Novelty Response bei der Perzeption verschiedener Objekte gleicher „elektrischer Farbe“

In einer weiteren Versuchsreihe wurden den Fischen verschiedene virtuelle Objekte präsentiert, welche in *Gnathonemus*' Wahrnehmungsraum an unterschiedlichen Positionen liegen. Dabei wurde die Frage untersucht, ob die Tiere Objekte, die auf einer Linie gleicher elektrischer Farbe liegen, noch unterscheiden können.

Berücksichtigt man die Entfernungsabhängigkeit des Wahrnehmungsraumes (Budelli & Caputi 2000), wäre es möglich, dass Objekte, die das lokale EOD in Gesamtamplitude und Wellenform ändern, Veränderungen hervorrufen, welche sich auf einer Linie innerhalb des Wahrnehmungsraumes anordnen lassen. Solche Objekte könnten verwechselt werden, weil die beiden Parameter, die den Wahrnehmungsraum definieren, in gleicher Art abgeändert werden, wie bei einem einzigen, sich entfernenden Objekt. Objekte, die solche Phänomene bewirken, besäßen laut Definition dieselbe elektrische Farbe.

Um herauszufinden, inwieweit die elektrische Farbe bei der Unterscheidung zweier Objekte eine Rolle spielt, wurden den Tieren in Novelty-Response-Versuchen verschiedene virtuelle Objekte präsentiert, zwischen denen plötzlich gewechselt wurde. Der Versuchsaufbau und -ablauf entsprachen also den vorhergehenden Versuche. Die einzelnen getesteten Objekte lagen dabei entweder auf einer Farblinie oder an Positionen neben dieser Linie. Sie hatten also entweder unterschiedliche Amplituden des lokalen EODs zur Folge oder verschiedene Wellenformänderungen. Diese unterschiedlichen Objekte wurden nun wie beschrieben präsentiert, indem von einem Objekt auf der Farblinie zu einem daneben liegenden geschaltet wurde. Je größer der Abstand der Objekte im Wahrnehmungsraum, umso größer ist die Änderung des lokalen EODs, welches die Rezeptoren wahrnehmen. Auf diesen Objektwechsel sollten die Tiere je nach Objektabstand reagieren.

Außerdem wurde zwischen Objekten gewechselt, welche zwar einen gewissen Abstand zu einander hatten, aber auf derselben Farblinie lagen. Sollte die elektrische Farbe von den Tieren als eigenständige Qualität wahrgenommen werden, sollten die Fische nicht in der Lage sein, gleichfarbige Objekte zu unterscheiden. Dies sollte sich anhand der Reaktion auf wechselnde Objekte erkennen lassen. Für den Fall dass die Wahrnehmung von den Farblinien abhängt, sollten Reize die auf einer Farblinie liegen, zu keiner, oder nur zu geringen Novelty Responses führen. Für die Versuche wurden die in Tabelle 6.1 gezeigten virtuellen Objekte benutzt.

Die darin hellblau gekennzeichneten Objekte lagen dabei auf der Farblinie zwischen dem basalen EOD und dem (S+)-Objekt, würden also der Farbtheorie nach nicht von diesem unterschieden werden können (s.a. Abb. 2.2). Das „rote“ Objekt ist der S-, der auch in den Wahlversuchen verwendet wurde. Die nicht farbunterlegten Objekte liegen neben der Farblinie.

Um den Unterschied zwischen den einzelnen virtuellen Objekten zu bestimmen, wurde ihr Abstand zum S+ innerhalb des Wahrnehmungsraumes errechnet. Dabei wurde von der Emde und Ronacher (1994) zufolge die City-Block-Metrik zugrunde gelegt. Die beiden unterschiedlichen Parameter des lokalen EODs, also P/N-Verhältnis und Amplitude, werden dabei einzeln gewertet. Für beide wurden die Abstände bestimmt und addiert. Die einzelnen Abstände sind ebenfalls in Tabelle 6.1 eingetragen. Als Alternative zu den CBM-Entfernungen wurde desweiteren der Winkel zwischen den Objekten bezogen auf die Linie zwischen basalem EOD und S+ bestimmt.

Der Zusammenhang zwischen der Stärke der gemittelten On-Antworten und der Wahrscheinlichkeit, mit der eine Novelty Response auftrat, ist in Abbildung 3.24 in Abhängigkeit von der Entfernung der Reize von S+ dargestellt. Die Entfernung ist als relativer Wert angegeben, bezogen auf die Veränderung des EODs in den beiden Parametern Amplitude und P/N-Verhältnis im Vergleich zu S+. Beide Richtungen innerhalb des Wahrnehmungsraumes sind addiert in die Bestimmung eingeflossen. Anzumerken ist dabei, dass die in der Tabelle 6.1 gezeigten negativen Entfernungen für die Darstellung in den vorliegenden Abbildungen als Beträge dargestellt werden.

Bei der On-Antwort ist eine Tendenz erkennbar, dass die Stärke der Novelty Response mit zunehmender Entfernung zum S+ zunimmt. Dabei korreliert die Stärke der Novelty Response jedoch nicht signifikant mit der Entfernung (Pearson, $r=-0,109$, $n=184$, $p>0,05$). Die einzelnen Objekte rufen allesamt Reaktionen hervor, welche mit Werten unterhalb $-1,96$ signifikant sind. Die Fische reagieren bei allen Objekten. Dabei bewegen sich die einzelnen Z-Werte zwischen $-2,41$ für ein Objekt auf der Farblinie (Objekt F5) und $-3,8$ für den S-.

Die Objekte auf der Farblinie des S+ (hellblaue Datenpunkte) rufen keine anderen Reaktionen hervor, als die Objekte neben der Farblinie (schwarze Datenpunkte) (T-Test, $p>0,05$). Einzig der S-, in rot dargestellt, ruft eine stärkere Reaktion hervor.

Anzumerken ist jedoch, dass die für die Novelty Response eingesetzten Tiere keine negative Assoziation mit dem diesem Objekt hatten, weshalb es für sie ein Objekt wie jedes andere darstellt, sieht man von der größeren Entfernung ab.

Wie man erkennen kann, haben die Fische unterschiedlich auf die verschiedenen virtuellen Objekte reagiert. Die Objekte auf der Farblinie wurden nicht anders beantwortet, als die anderen Objekte. Eine Abhängigkeit von der Entfernung kann

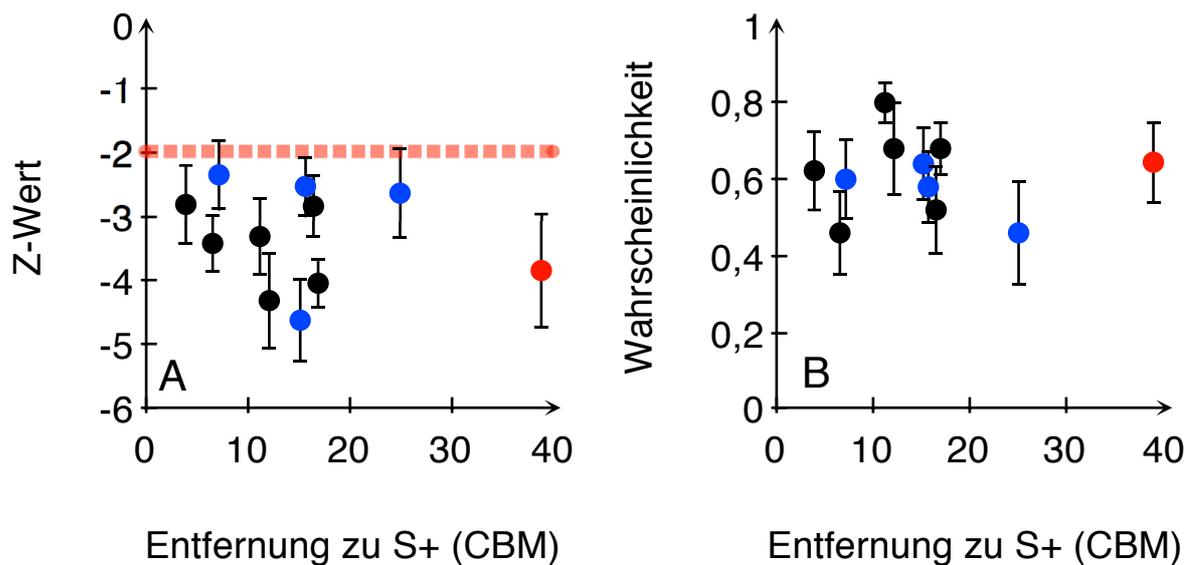


Abb. 3.24) Amplitude (A) und Wahrscheinlichkeit (B) der On-Antwort der Novelty Response in Abhängigkeit von der Entfernung der Objekte zu S+ (nach City-Block-Metrik). Gezeigt sind die durchschnittlichen Daten aller Fische (n=20). Schwarz markiert: die virtuellen Objekte neben der Linie der selben elektrischen Farbe wie der S+, hellblau die darauf. In rot: der S-.

nicht immer als gegeben angenommen werden. Vielmehr haben einige (3 der untersuchten 20) Fische stärker auf Objekte reagiert, welche sich in negativer Richtung vom S+ entfernt haben, andere (insgesamt 4) wiederum auf Objekte, die sich in positiver Richtung entfernen s.a. Abbildungen 6.3.1 bis 6.3.7 im Anhang). Vier Fische haben sogar jeden Objektwechsel nahezu gleich beantwortet. Bei ihnen konnte - wie in dem Beispiel 6.4.3 dargestellt - keine Abhängigkeit von Farbe oder Entfernung gefunden werden. Dies ist zwar ein Ausnahmefall, konnte aber durchaus beobachtet werden.

In Abbildung 3.25 ist die Off-Antwort, also die Antwort auf den Wechsel vom Kontrastobjekt zurück zum Ausgangsobjekt, gezeigt. Es verhält sich hier ähnlich wie bei der On-Antwort, mit dem Unterschied, dass sie generell etwas geringer ausfällt. Ein Zusammenhang mit der Entfernung ist für die Stärke der Off-Antwort nicht nachweisbar (Pearson, $r=-0,03$, $n=195$, $p>0,05$). Hier wird auch der S- nicht stärker

beantwortet, als die anderen Objekte. Objekte auf der Farblinie werden ebenfalls nicht anders beantwortet, als die Objekte neben der Linie (T-Test, $p > 0,05$).

Für die Wahrscheinlichkeit der Off-Antwort lässt sich keine signifikante Abhängigkeit vom Winkel erkennen. Die höchste Wahrscheinlichkeit liegt eher in der Nähe des S+ als von ihm entfernt.

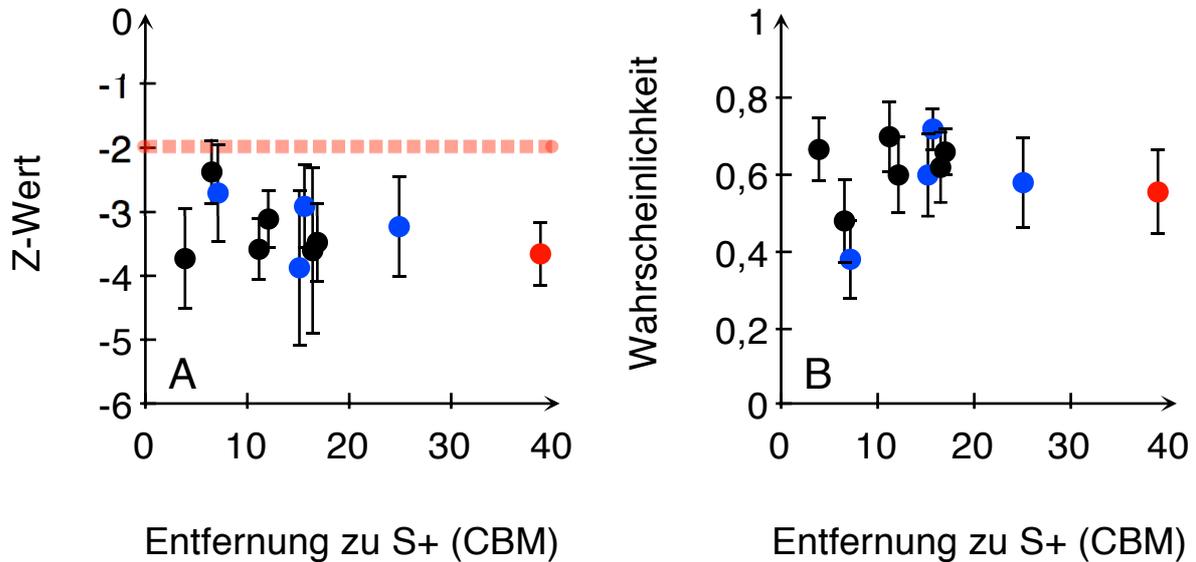


Abb. 3.25) Amplitude (A) und Wahrscheinlichkeit (B) der Off-Antwort der Novelty Response in Abhängigkeit von der Entfernung der Objekte zu S+ (nach City-Block-Metrik). N=20.

In der Abbildung 3.26 sind die Wahrscheinlichkeit und Amplitude der Novelty Response als Gesamtantwort gemittelt über die On- und die Off-Antwort dargestellt. Auch hier ist zwischen den Objekten auf der Farblinie und den Objekten neben der Farblinie kein Unterschied zu erkennen. Das negative Objekt des S- wird zwar am stärksten beantwortet, wenn zu diesem geschaltet wird, was jedoch nicht mit dessen negativer Bedeutung in den Wahlversuchen zusammenhängt. Insgesamt ist hier keine signifikante Korrelation zwischen der Amplitude der Novelty Response und der Entfernung der Objekte vorhanden (Pearson, $r = -0,124$, $n = 11$, $p > 0,05$).

Die Amplitude der Novelty Response hängt nicht von der city-block-metrischen Entfernung zwischen den beiden Objekten ab. Die Tiere reagieren bei allen Objekten mit einer signifikanten Beschleunigung ihrer EOD-Rate.

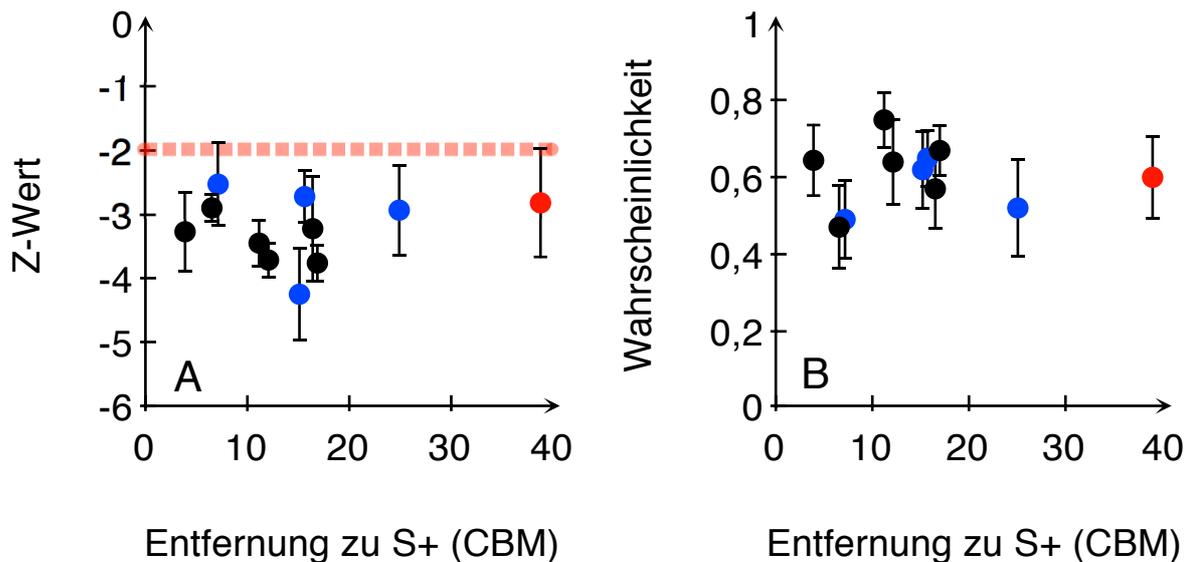


Abb. 3.26) Amplitude (A) und Wahrscheinlichkeit (B) der Gesamtantwort der Novelty Response in Abhängigkeit von der Entfernung der Objekte zu S+ (nach City-Block-Metrik). n=20.

Bei den jeweils in Abbildung B dargestellten Wahrscheinlichkeiten ist analog zu den Daten für die Stärke der Novelty Response kein Zusammenhang zwischen der Wahrscheinlichkeit und der Entfernung zwischen den Objekten erkennbar.

Auch mit zunehmender Entfernung wird somit eine Antwort der Tiere auf den Wechsel der virtuellen Objekte nicht wahrscheinlicher. Die Tiere reagierten vielmehr unabhängig von der Entfernung mit annähernd gleicher Wahrscheinlichkeit auf Stimulusänderungen (On-Antwort: Pearson, $r=-0,15$, $n=108$, $p>0,05$). Bei der Off-Antwort verhält es sich ebenso (Pearson, $r=0,027$, $n=108$, $p>0,05$), wie auch bei der Gesamtantwort (Pearson, $r=0,12$, $n=11$, $p>0,05$). Wie Abbildung 3.26b zeigt, sinkt die Wahrscheinlichkeit zwar tendenziell, aber diese Beobachtung ist nicht statistisch nachweisbar.

Ein Unterschied bezüglich der „Farbigkeit“ der Objekte ist nicht ersichtlich (T-Test, $p>0,05$). Objekte gleicher elektrischer Farbe werden nicht wahrscheinlicher mit einer Novelty Response beantwortet, als die Objekte anderer Farbe, neben der Farblinie des S+. Der Theorie der elektrischen Farbe zufolge würde die Wahrscheinlichkeit einer Verhaltensantwort mit zunehmender Ähnlichkeit zum Referenzobjekt abnehmen. Umso ähnlicher ein virtuelles Objekt dem S+ ist, desto geringer sollte, den Ergebnissen aus den vorhergehenden Versuchen zufolge, eine Novelty Response ausfallen und umso unwahrscheinlicher sollte sie sein. Eine geringere Stärke der Novelty Responses für die Objekte auf einer Farblinie konnte nicht beobachtet

werden. Ebenso verhält es sich für die Wahrscheinlichkeiten für die Auslösung der Novelty Responses nach einem Objektwechsel. Sie sind bei gleichfarbigen virtuellen Objekten nicht anders, als wenn plötzlich zu andersfarbigen Objekten gewechselt wird. Dies wird auch für die Off-Reaktion (Abb. 3.25) deutlich (T-Test, $p > 0,05$). Hier verhält es sich analog zur zuvor gezeigten On-Reaktion.

Auch bei der Gesamtantwort, also dem Durchschnitt aus On- und Off-Reaktion kann man keinen Zusammenhang zwischen der Wahrscheinlichkeit und der elektrischen Farbe erkennen (T-Test, $p > 0,05$). Vielmehr gibt es auch hier eine Tendenz, nach der die Wahrscheinlichkeit für eine Novelty Response als Reaktion auf den Wechsel vom Referenzobjekt S+ zum Kontrastobjekt von der Entfernung zwischen beiden Objekten abhängt.

3.3.2 Virtuelle Objekte mit konstanten Amplituden- und P/N-Modulationen

Um zu prüfen, ob ein Amplituden- oder P/N-Änderungen stärkere Auswirkungen auf die Novelty Response haben, wurden Objekte generiert, welche sich nur in einer einzigen Dimension vom S+ unterscheiden. Dazu wurde entweder die Peak-to-Peak-Amplitude des lokalen EODs (bei gleichem P/N-Verhältnis) oder das P/N-Verhältnis (bei gleicher Peak-to-Peak-Amplitude) geändert. Diese Objekte wurden wie zuvor im Wechsel mit dem S+ präsentiert und die Reaktionen der Tiere ausgewertet.

In den Abbildungen 3.27 A und B ist die Amplitude der Novelty-Response für On- und Off-Antworten über die Entfernung der virtuellen Objekte aufgetragen.

Anhand des Z-Werts ergab sich kein direkter Zusammenhang zwischen der Stärke der Novelty Responses und der Entfernung in der Amplitudendimension (3.27A).

Bei konstanter Amplitude (3.27B) ergibt sich ein anderes Bild. Hier werden Objekte, welche weiter entfernt vom S+ liegen, mit größeren Novelty-Response-Amplituden

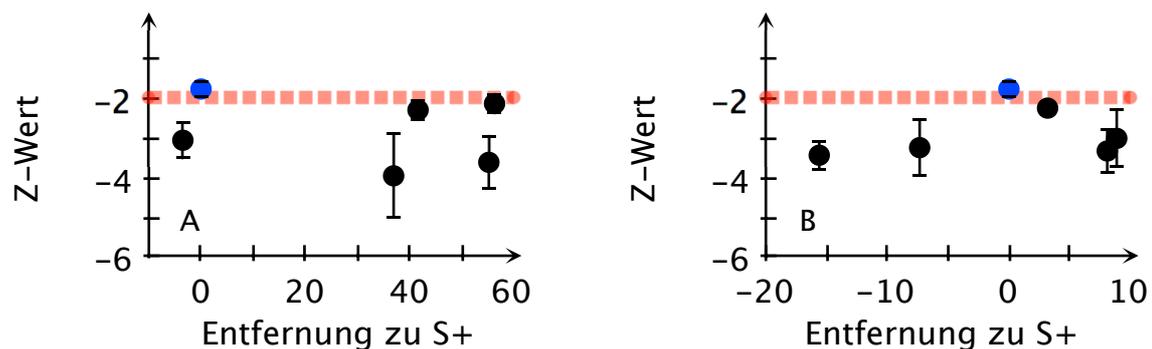


Abb. 3.27) Amplitude der Novelty Response aufgetragen gegen die Entfernung zum S+. Dargestellt für Objekte mit Änderungen in der Dimension der Amplitude (A) und des P/N-Verhältnisses (B). Blau: S+ als Kontrolle. n=5.

beantwortet, als die Objekte in der Nähe des Nullpunktes. Dies gilt für beide Richtungen. Auch bei negativen Entfernungen, also Objekten, die in Richtung des basalen EOD verschoben sind, gibt es eine Tendenz zu negativeren Z-Werten. Es besteht hier eine signifikante Korrelation zwischen der Amplitude der Novelty Response und der Entfernung zum S+ (Pearson, $r=-0,891$, $n=5$, $p<0,05$). Dabei sind die einzelnen Entfernungen als Betrag in die Tests eingeflossen.

Die Antwortwahrscheinlichkeit bei einem Wechsel der elektrischen Eigenschaften eines virtuellen Objektes kann nicht nur mit dessen Distanz im Wahrnehmungsraum erklärt werden. Die Daten der Novelty-Response-Versuche zeigen hier keinen

direkten Zusammenhang. Ebenfalls gibt es keinen Zusammenhang mit der Position eines Objektes auf der Farblinie, bzw. neben einer solchen. Auch die virtuellen Objekte F1 bis F4, welche auf der theoretischen Farblinie des positiven Stimulus liegen, unterscheiden sich in ihrem Einfluss auf die Werte der Novelty Response nicht von anderen Objekten im Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii*. Sie werden genauso häufig und genauso stark mit einer Novelty Response beantwortet wie die anderen getesteten Objekte.

Auch werden die ‚gleichfarbigen‘ Objekte nicht mit einer geringeren Amplitude beantwortet, wenn zwischen dem S+ und ihnen gewechselt wird. Auf sie wird genauso reagiert wie auf andere elektrische Eigenschaften. Eine Verwechslung gleichfarbiger Objekte durch die Tiere konnte so nicht beobachtet werden.

Wie die Abbildungen zeigen, reagieren die Fische eindeutig auch auf Objekte gleicher Farbe. Sie unterscheiden sie vom initialen virtuellen Objekt, dem positiven Stimulus.

3.3.3 Abhängigkeit der Novelty Response vom Winkel zwischen den Objekten

Als Alternative zur oben analysierten Beziehung zwischen CBM und der NR wird im Folgenden der Winkel zwischen den einzelnen Objekten innerhalb des Wahrnehmungsraumes von *Gnathonemus* bestimmt. Dazu wurde die Linie zwischen dem basalen EOD und dem S+ als Nulllinie definiert. Der Winkel zwischen dieser Nulllinie und der Linie für die übrigen Objekte, erneut definiert zwischen Objekt und basalem EOD, wurde bestimmt und alle darum herumliegenden Objekte basierend auf der Linie zwischen ihnen und dem basalen EOD vermessen. Diese Methode hat des weiteren die Eigenschaft, dass sie wie die relative Entfernung im Wahrnehmungsraum eine Bestimmung von Objektunterschieden ermöglicht, welche sich nicht nach der Entfernung zwischen Dipol und Fisch richtet.

In den Abbildungen 3.28 und 3.29 sind die Z-Werte gegen die Winkel der Objekte aufgetragen. 3.28 zeigt dabei die On-Antwort, 3.29 die Off-Antwort und das Mittel aus beiden.

Die Abbildungen zeigen den Verlauf der Novelty-Response-Amplituden über den Winkel. Bei 0° Abweichung gegenüber dem S+, sowie im negativen Bereich erhöht

sich die Novelty-Response-Amplitude nicht. Bei Winkeln über 10° sind die Novelty Responses am stärksten. Bei ca. 25° sinken sie allerdings noch einmal leicht gegenüber den Durchschnittswerten. Dies kann sowohl bei der On-Antwort, als auch bei der Off-Reaktion beobachtet werden. Es besteht dabei für negative Winkel keine Korrelation mit der Amplitude der Novelty Responses (On-Antwort: Pearson, $r=0,313$, $n=68$, $p>0,05$; Off-Antwort: Pearson, $r=-0,142$, $n=72$, $p>0,05$; Gesamt: Pearson, $r=0,86$, $n=4$, $p>0,05$).

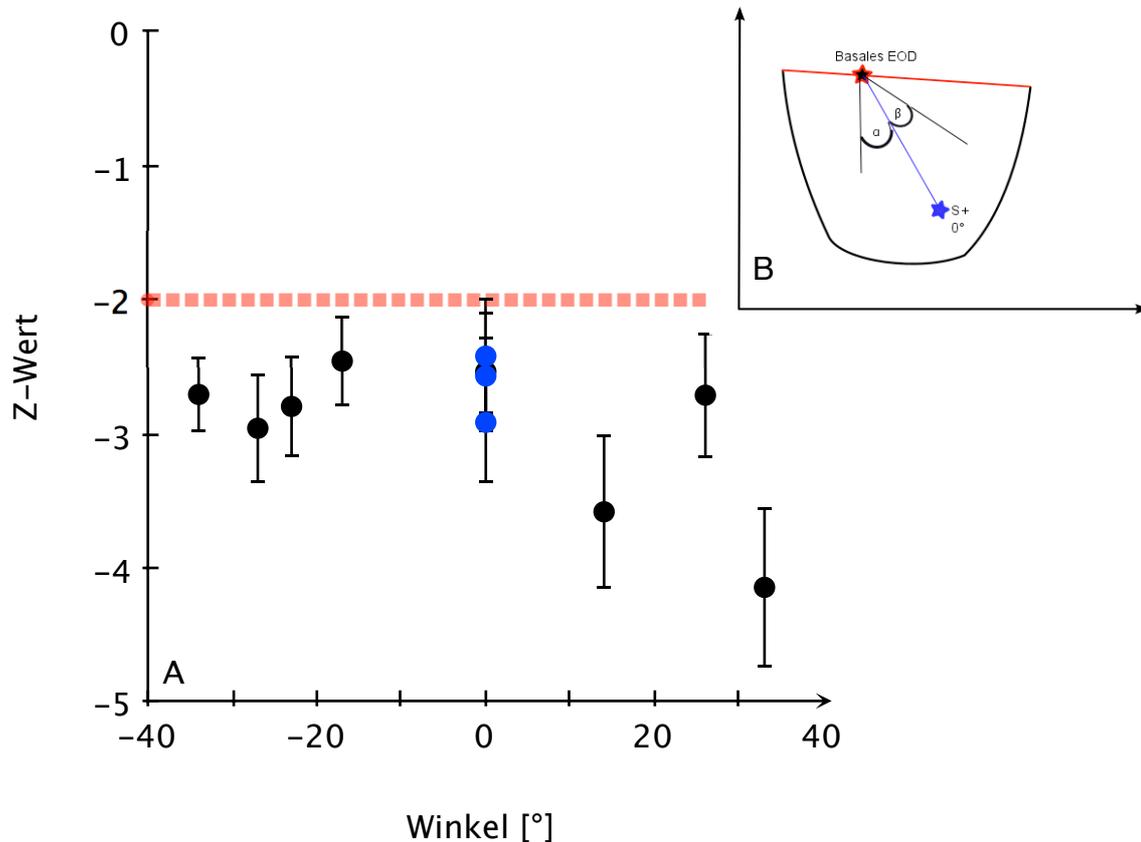


Abb. 3.28) Amplitude der On-Antwort der Novelty Response aufgetragen gegen den Winkel der Objekte zu $S+$. In A die Darstellung der Amplitude der Novelty Responses in Abhängigkeit vom Winkel. In B ist die Bestimmung der Winkel im Wahrnehmungsraum schematisch gezeigt. $n=20$.

Für positive Winkel korreliert die Stärke der On-Antwort der Novelty Response (Pearson, $r=-0,221$, $n=116$, $p<0,05$).

Bei der Off-Antwort (Abb. 3.29A) ergibt sich für die positiven Winkel an dieser Stelle keine Korrelation (Pearson, $r=-0,138$, $n=117$, $p>0,05$). Bei der durchschnittlichen Reaktionsstärke aus On- und Off-Antwort (3.29B) verhält es sich genauso.

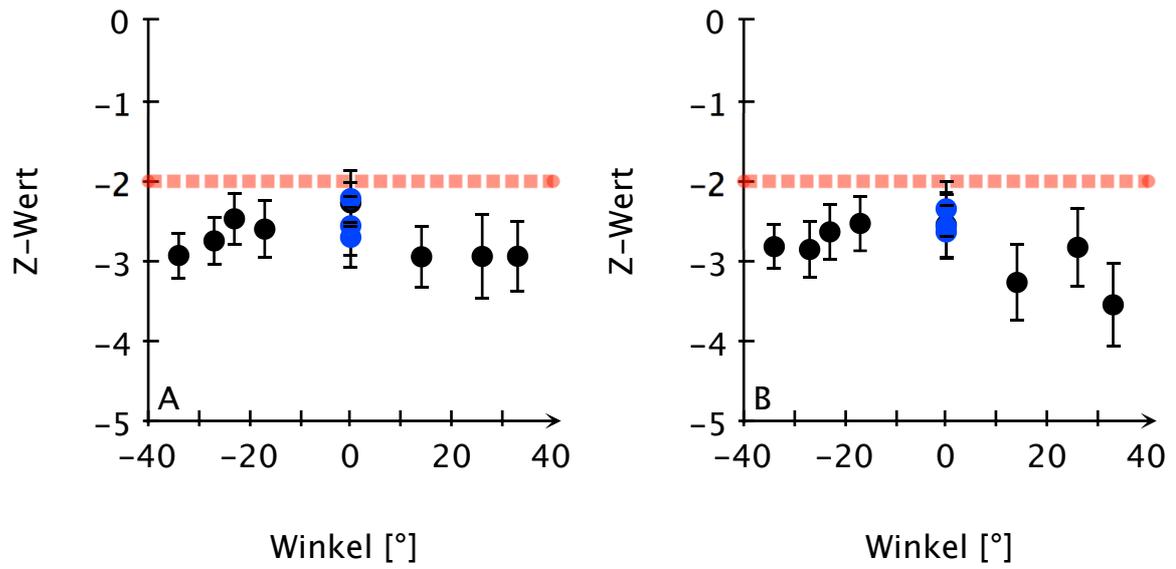


Abb. 3.29) Amplitude der Off- und Gesamtantwort der Novelty Response aufgetragen gegen den Winkel der Objekte zu S+. In A: Die Z-Werte für die Off-Antwort. In B: Die Z-Wert für die Gesamtantwort, ermittelt aus der On- und der Off-Antwort. n=20.

3.4 Wahlversuche zur Theorie der elektrischen Farbe

Wie in Kapitel 1.8 beschrieben, wurde von Budelli und Caputi (2000) die Theorie aufgeworfen, dass *Gnathonemus petersii* Objekte nicht nur an Hand der Impedanz unterscheiden kann, sondern dass dabei auch die sensorische Qualität der elektrischen Farbe zum Tragen kommen könnte. Zu diesem Thema wurden sowohl Dressur, wie auch Novelty-Response-Versuche durchgeführt. Nachfolgend gehe ich auf die Ergebnisse der Dressuren ein.

In diesen „Two-Alternative Forced-Choice“-Experimenten (siehe 2.2.1) mussten die Fische (N=6) zwischen jeweils 2 Objekten unterschiedlicher elektrischer Eigenschaften, aber gleicher physischer Erscheinung unterscheiden. Zunächst erfolgte eine Grunddressur, in der ein positive belohntes Objekt (S+) sowie ein negativ besetztes Objekt (S-) erlernt werden mussten. Die Belohnung war futterbasiert, die negative Assoziation wurde durch Verjagen aus dem Versuchsbereich erzielt. Erst wenn die Tiere diese Grunddressur mit 70% über drei aufeinander folgende Versuchstage erfolgreich absolviert hatten, wurde die eigentliche Testphase begonnen.

Von sechs Tieren haben lediglich zwei dieses Kriterium erreicht, was jeweils mehrere Monate Andressur erforderte (Abb.3.30). Wie man anhand der Auftragungen der korrekten Wahlen für die einzelnen Versuchstage erkennen kann, dauerte es 50 bis 70 Versuchstage bis die Tiere das Kriterium erreicht hatten. Wenn danach Testobjekte in die Versuche eingestreut wurden, brach die Leistung der Tiere wieder ein. Dadurch waren zum Teil zu Beginn erneute Trainingsphasen von Nöten.

Diese Testphase sah wie folgt aus. Zunächst wurde in den ersten zehn Durchgängen S- und S+ angeboten, um die Grundleistung zu überprüfen. Nur wenn hierbei S+ zu 70% richtig gewählt wurde, wurde mit den Tests weitergemacht. Im anderen Fall wurden keine Tests durchgeführt, sondern die Grunddressur wiederholt. In der Testphase wurden nun regelmäßig neue Objekte mit jeweils dem bekannten S+ oder S- präsentiert. Dieser Versuche wurden sowohl belohnt wie auch nicht belohnt durchgeführt, jedoch nicht beides in einem Versuch. Die neuen Objekte lagen entweder mit dem S+ auf einer gemeinsamen (hypothetischen) Farblinie, oder wichen von dieser ab. Dabei wurde drauf geachtet, dass es in beiden Fällen Objekte

gab, die metrisch den gleichen Abstand von S+ aufwiesen und entweder auf, oder neben der Linie lagen.

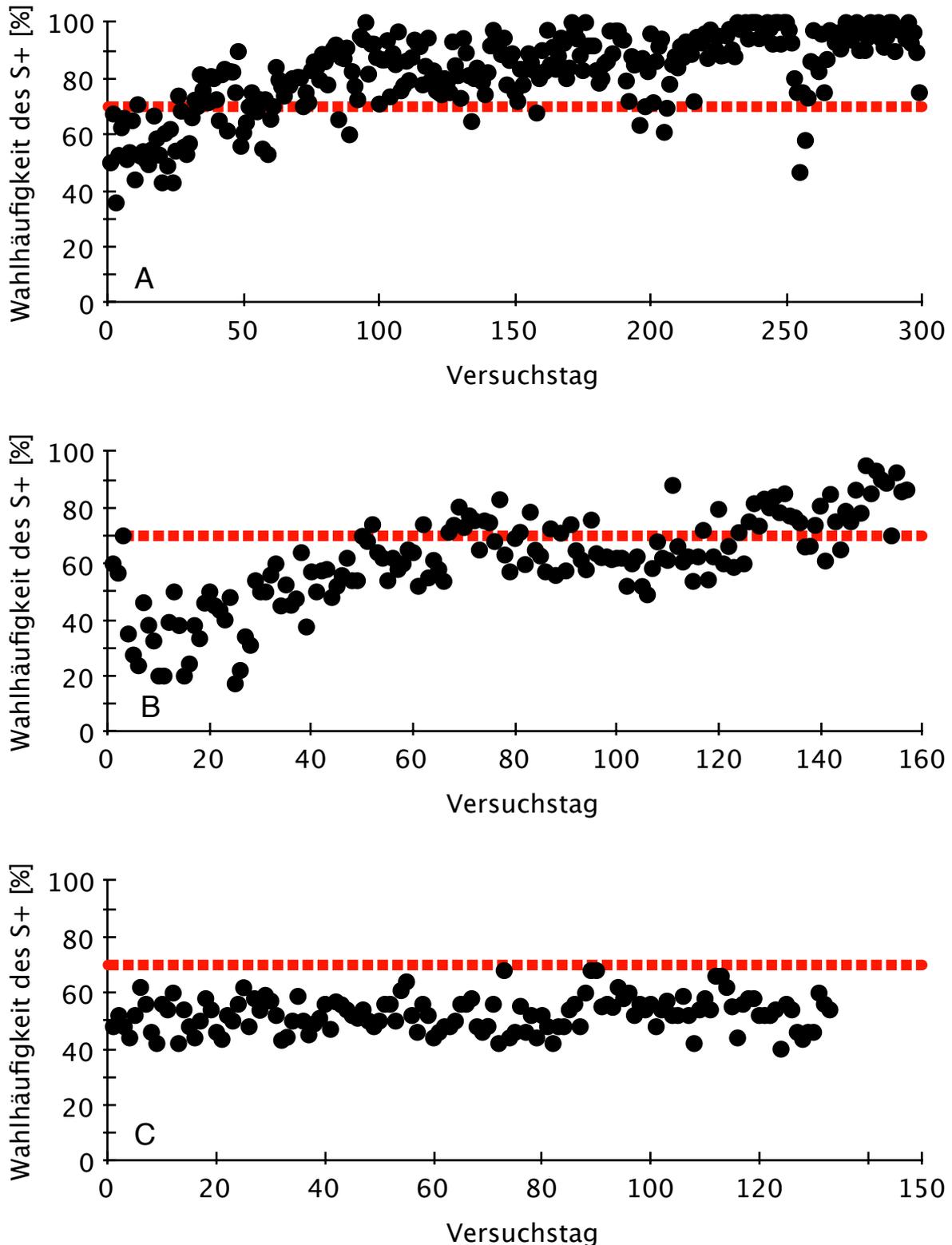


Abb. 3.30) Lernkurven von drei Versuchsfischen. A: Fisch1 hatte die Aufgabe nach knapp 60 Versuchstagen gelernt. Fisch2 in B nach gut 80 Tagen. Fisch3 in C ist als Beispiel für eine gescheiterte Andressur gezeigt. Auch nach über 130 Versuchstagen hatte er die Unterscheidung der Objekte nicht gelernt. Jeder Datenpunkt besteht aus einem Versuchstag mit mindestens 20, maximal 100 Durchgängen.

In den Versuchstagen wurden regelmäßig Testobjekte eingestreut, sofern der Versuchsfisch in den ersten zehn Durchgängen zu über 70% den S+ gewählt hatte. Dabei wurden sowohl belohnte, als auch unbelohnte Tests durchgeführt. Getestet wurde gegen den S+ und den S- um etwaige Präferenzen der Fische zu überprüfen. Anschließend wurden die jeweiligen Ergebnisse gegen die Entfernung zu S+, bzw. S- aufgetragen.

Sollte die Theorie der elektrischen Farbe zutreffen, wäre zu erwarten, dass die Tiere Objekte auf der Farblinie des S+ mit diesem bei der Wahl verwechseln und zu 50% wählen. Objekte neben der Farblinie sollten unterschieden werden und sich in ihrer Wahlhäufigkeit von den gleichfarbigen abheben.

3.4.1 Virtuelle Objekte und der S+ in unbelohnten Versuchen

In einer ersten Versuchsreihe erfolgte in den Testdurchgängen mit neuen Objekten, die zusammen mit S+ angeboten wurden, keine Belohnung. Abbildung 3.31 zeigt die in dieser Versuchsserie mit Fisch1 gewonnenen Ergebnisse. Hierbei sind, wie auch in den folgenden Abbildungen, die Wahlhäufigkeiten für die Objekte auf der Farblinie des S+ in Blau dargestellt, während die neben der Farblinie befindlichen Objekte in Schwarz, bzw. im Fall von S- in Rot, dargestellt werden.

Sowohl für Objekte auf der Farblinie, wie die neben der Farblinie liegenden Objekte zeigt sich, dass sie fast ausnahmslos gleich häufig gewählt wurden, wie der alternativ angebotene S+ Reiz. Einzig das virtuelle Objekt NF2, welches neben der Farblinie liegt, wurde auffällig (und signifikant) häufiger gewählt, als das eigentliche S+ Objekt.

Dass zwischen Objekten auf und neben der Farblinie kein kategorischer Unterschied in der Wahl des Fisches zu sehen ist, fasst auch Abb. 3.31B vergleichend über alle Objekte auf und neben der Linie zusammen. Statistisch lässt sich hier kein Unterschied festmachen (Mann-Whitney U-Test, $p > 0,05$).

Deutlich zu erkennen ist hier, dass der Fisch den S- (in Abb. 3.31A in rot) ablehnt und den S+ (in Abb. 3.31 nicht gezeigt) bevorzugt wählt. Das negativ belegte Objekt wird zu 15% gewählt, das positive dementsprechend zu 85%. Anzumerken ist dabei, dass diese beiden Objekte gegeneinander getestet wurden.

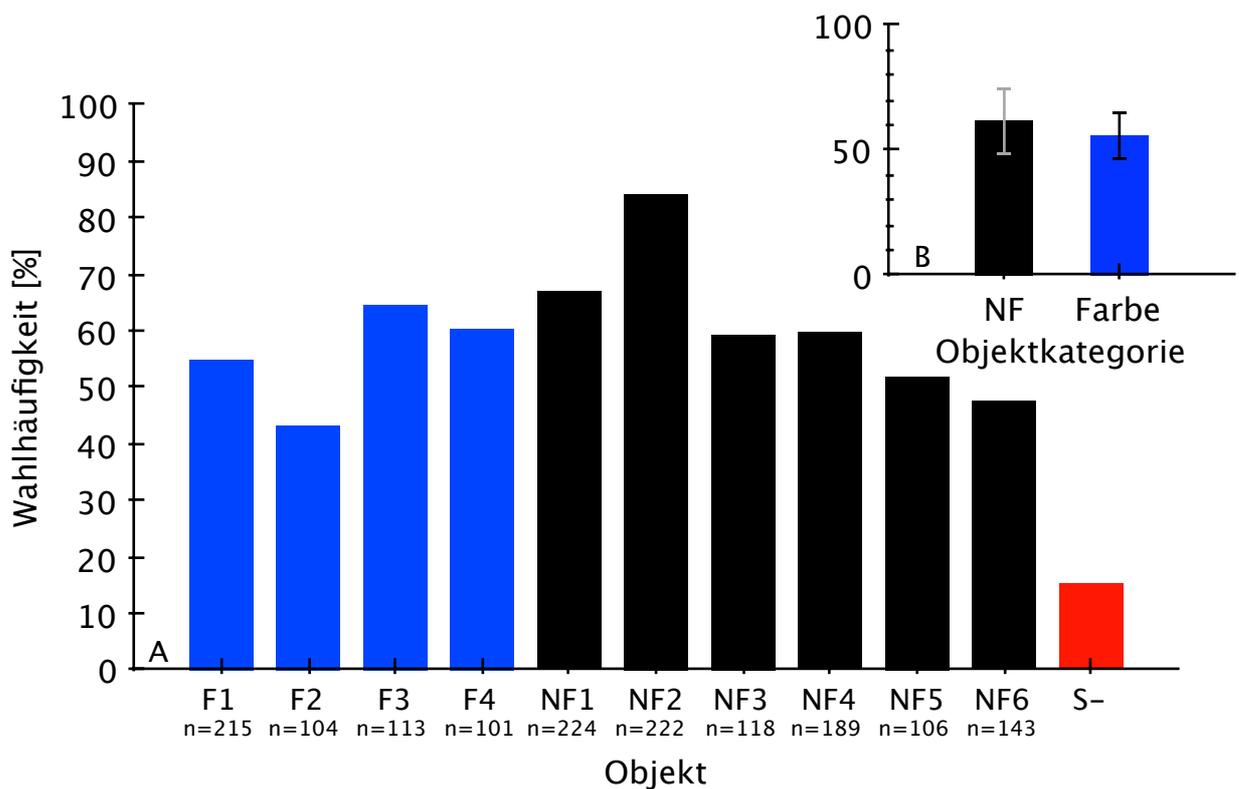


Abb. 3.31) Wahlhäufigkeiten von Fisch1 bei unbelohnten Tests. A: Hier wurden die virtuellen Testobjekte (schwarz: Objekte neben der Farblinie (NF1 bis 6), blau: Objekte auf der Farblinie (F1 bis 4)) mit dem S+ (nicht gezeigt) dargeboten. (In Rot: S-, in den Durchgängen gegen S+). B: Mittlere Häufigkeit der Wahl von Objekten neben der Linie (schwarz) und auf der Linie von S+ (blau).

Um die Grundlage für die Entscheidungen von Fisch1 zu bestimmen, wurde die Entfernung der einzelnen virtuellen Objekte innerhalb des Wahrnehmungsraumes von *Gnathonemus petersii* bestimmt. Abbildung 3.32 zeigt diesen Zusammenhang.

Mit zunehmendem Abstand zum Referenzobjekt S+ sinkt die Wahlhäufigkeit für die einzelnen Objekte. Es ist ersichtlich, dass die Lage auf oder neben der Farblinie dabei jedoch keinen Unterschied macht, sondern sich die Wahlhäufigkeit der Punkte auf der Farblinie in die Tendenz aller Objekte mit zunehmendem Abstand zu S+ nicht mehr so häufig gewählt zu werden, einordnen lässt.

Allerdings reduziert sich die Häufigkeit, mit der der Fisch die Objekte wählt, tendenziell mit zunehmendem Unterschied zum S+. Werden die nähere Objekte noch zu knapp 70% gewählt, sind es bei den weiter entfernten 50% Wahlhäufigkeit. Dabei korreliert die Wahlhäufigkeit des Fisches mit der Entfernung zum S+ (Pearson, $r=-0,805$, $n=11$, $p<0,05$). Dies trifft allerdings nur unter Berücksichtigung des S- zu. Lässt man diesen bei der Berechnung heraus, korrelieren Wahl und Entfernung nicht (Pearson, $r=-0,055$, $p>0,05$).

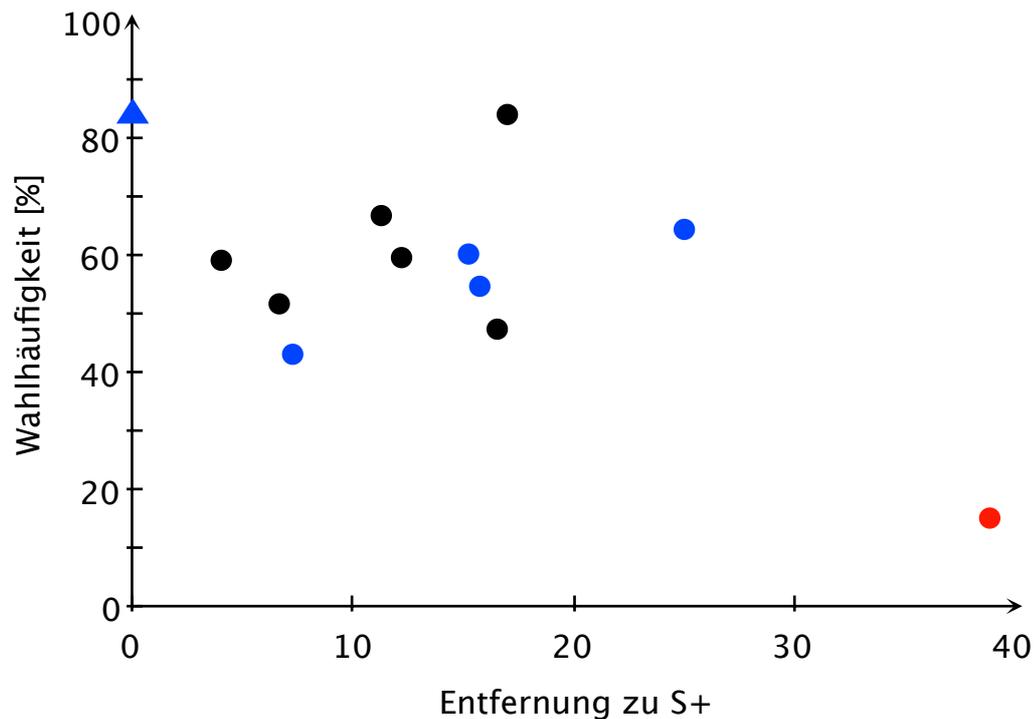


Abb. 3.32) Wahlhäufigkeiten von Fisch1 bei unbelohnten Tests gegen S+. Die city-block-metrische Entfernung der Objekte zum S+ wurde hier als Maßstab herangezogen. schwarz: Mittlere Häufigkeit der Wahl von Objekten neben der Linie, blau: auf der Linie von S+ (Dreieck). $101 < n < 224$.

Alternativ zur CBM Entfernung wurde auch untersucht, ob sich ein Zusammenhang zwischen der Wahlhäufigkeit des Tieres und der relativen Lage der virtuellen Testobjekte in einem radiären System zeigen. Dabei wurde der Winkel bestimmt, den eine Gerade zwischen dem basalen EOD und einem virtuellen Objekt im Wahrnehmungsraum zu einer Geraden zwischen basalem EOD und dem S+ einnimmt. Letztere ist die Farblinie des S+, auf der auch die anderen „gleichfarbigen“ Objekte liegen und wurde als 0° definiert. In Abbildung 3.33 ist dies für Fisch1 gezeigt.

Die Wahlhäufigkeit nimmt für negative Winkel zu, während sie bei positiven Winkeln in Richtung des S- abnimmt. Dabei korrelieren die Wahlhäufigkeiten mit der Zunahme des Winkels in negativer Richtung (Pearson, $r = -0,988$, $n = 4$, $p < 0,05$) und mit der Abnahme des Winkels in positiver Richtung (Pearson, $r = -0,916$, $n = 4$, $p < 0,05$). Die Objekte gleicher Farbe variieren in ihrer Wahlhäufigkeit.

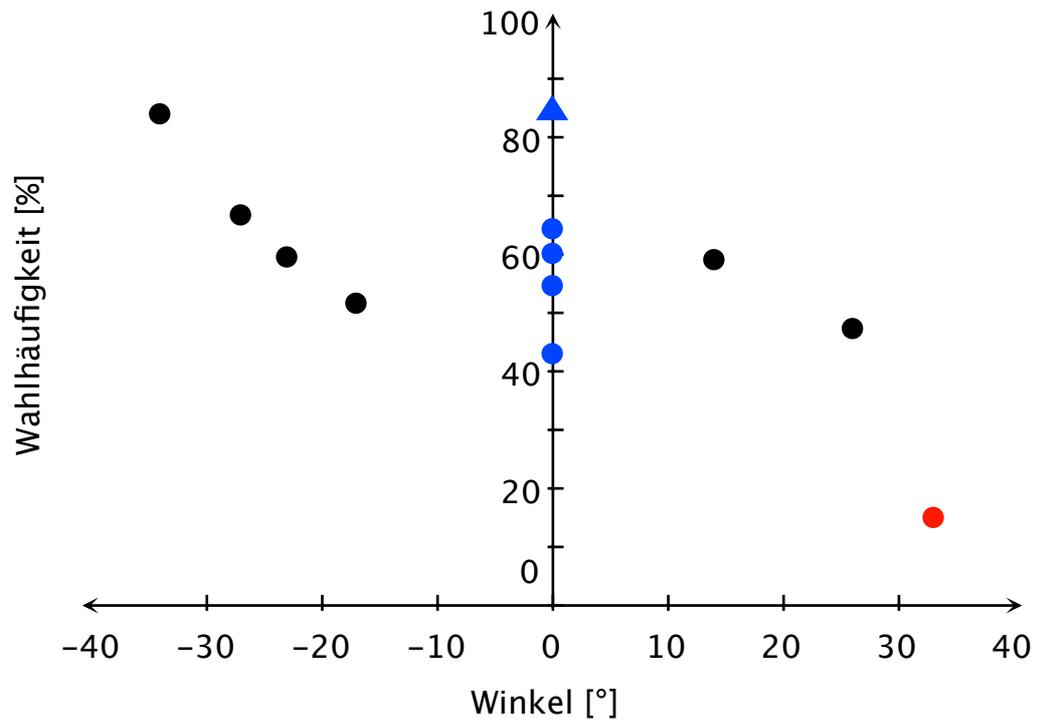


Abb. 3.33) Wahlhäufigkeiten von Fisch1 bei unbelohnten Tests gegen S+. Aufgetragen den Winkel der Objekte zur Linie zwischen basalem EOD und S+. Schwarz: Mittlere Häufigkeit der Wahl von Objekten neben der Linie, blau: auf der Linie von S+ (Dreieck). $101 < n < 224$.

Ebenso wie für Fisch1 wurden diese Versuche bei Fisch2 durchgeführt und ausgewertet. Es ergibt sich bezogen auf die Wahlhäufigkeit der neuen Objekte eine ähnliche Verteilung wie schon für Fisch1 gezeigt. Allerdings ist bei diesem Fisch das N je Objekt deutlich geringer und insgesamt wurde, mit Ausnahme von dem Objekt NF4 jedes neue Objekt dem eigentlichen S+ vorgezogen. Bei der Grunddressur war dieses Tier insgesamt etwas schlechter, als Fisch1 (siehe Abb 3.34B). Abbildung 3.34A zeigt die Wahlhäufigkeiten der einzelnen Objekte.

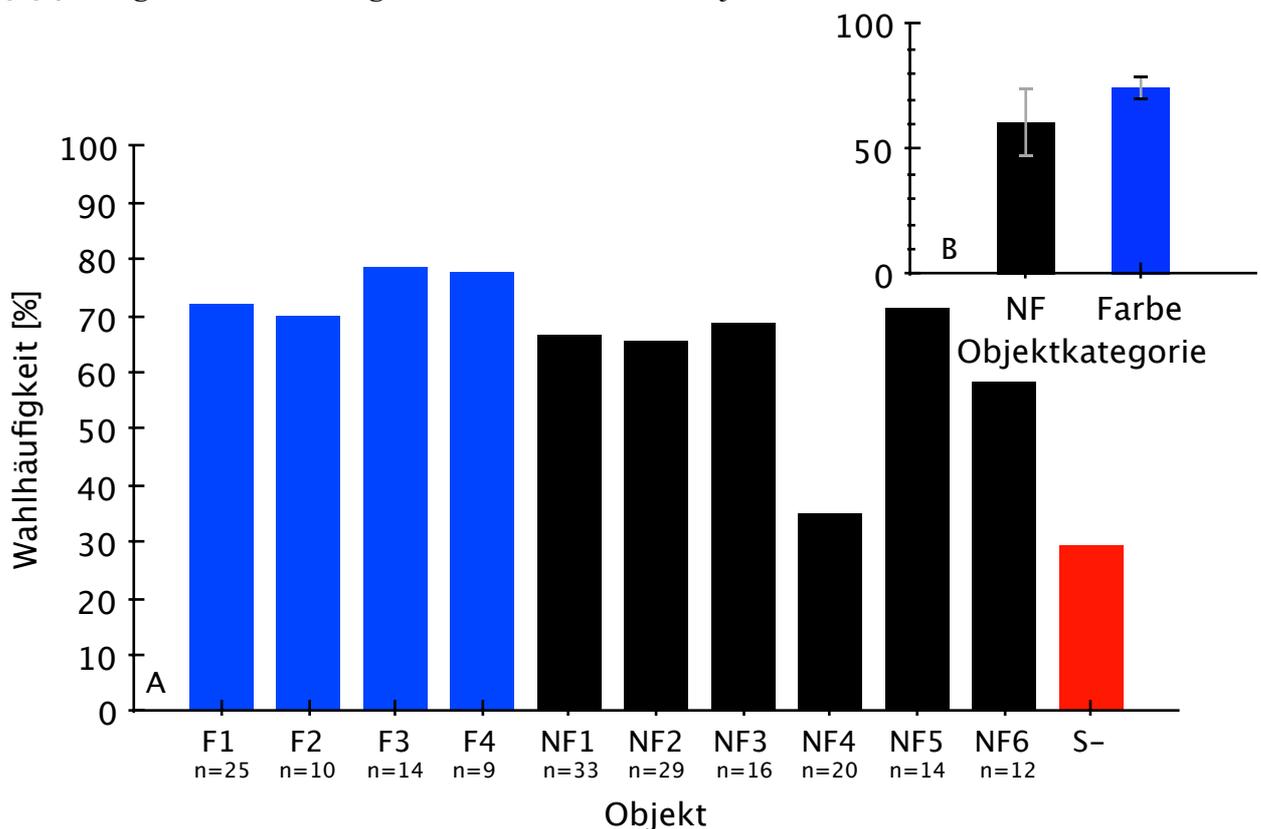


Abb. 3.34) Wahlhäufigkeiten von Fisch2 bei unbelohnten Tests. A: Hier wurden die virtuellen Testobjekte (schwarz: Objekte neben der Farblinie (NF1 bis 6), blau: Objekte auf der Farblinie (F1 bis 4)) mit dem S+ (nicht gezeigt) dargeboten. (In Rot: S-, in den Durchgängen gegen S+). B: Mittlere Häufigkeit der Wahl von Objekten neben der Linie (schwarz) und auf der Linie von S+ (blau).

Abbildung 3.34B zeigt, dass auch bei diesem Tier keine kategorialen Unterschiede zwischen Objekten auf und neben der Farblinie bestanden (Mann-Whitney U Test, $p > 0,05$).

Dies spricht auch bei Fisch2 gegen eine Abhängigkeit der Entscheidung des Tieres anhand der Objektkategorie. Die Objekte auf der Farblinie werden nicht signifikant anders gewählt, als die Objekte neben der Farblinie. Dies wird auch deutlich bei der Betrachtung der Einzelwahlhäufigkeiten in Abbildung 3.34A, wo außer dem Objekt NF4 alle Farbobjekte dem S+ vorgezogen wurden. Der Erwartungswert, dass die

Objekte auf der Farblinie mit dem S+ verwechselt werden und auf Zufallsniveau gewählt werden, konnte auch bei Fisch2 nicht beobachtet werden.

In Abbildung 3.35 sind die Wahlhäufigkeiten von Fisch2 über die Entfernung nach City-Block-Metrik zum S+ dargestellt. Erkennbar ist eine Tendenz zu geringeren Häufigkeiten bei steigender Entfernung. Vor allem aber fällt hier das virtuelle Objekt NF4 auf, welches nur selten gewählt wurde. Dieses Objekt liegt allerdings nicht in der Nähe des S-. Der Fisch hat den Daten zufolge den S- gelernt und das Objekt NF4 ebenso abgelehnt. Die anderen Objekte hingegen wurden unabhängig von ihrer Position im Wahrnehmungsraum dem S+ bei den Testdurchgängen vorgezogen.

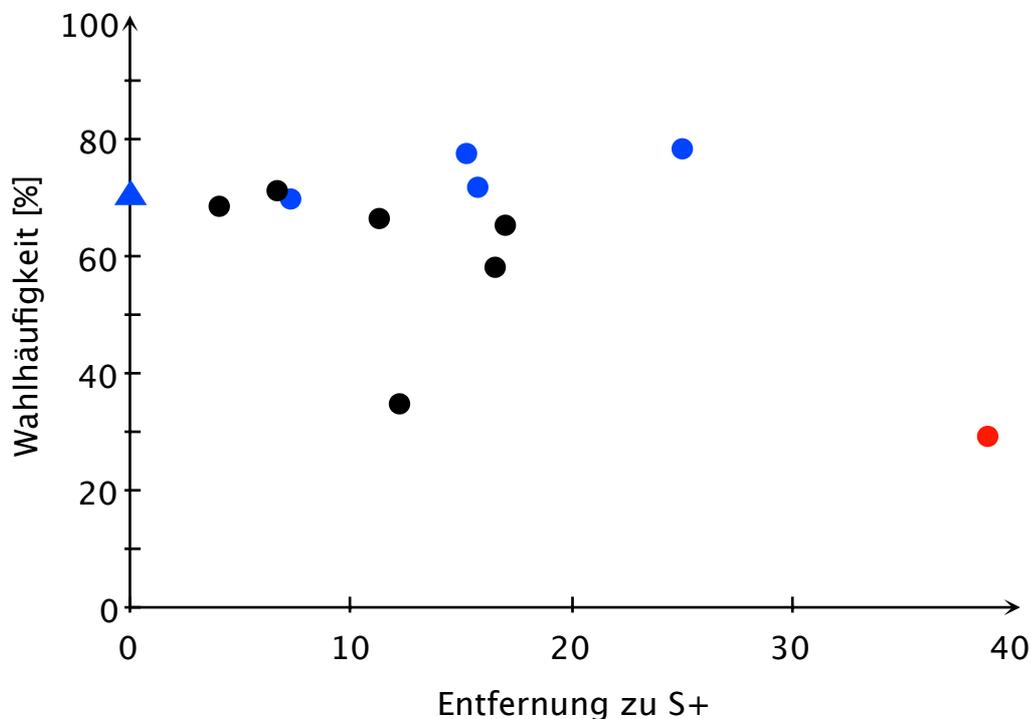


Abb. 3.35) Wahlhäufigkeiten von Fisch2 bei unbelohnten Tests gegen S+. Aufgetragen gegen die city-block-metrische Entfernung zum S+. Schwarz: Mittlere Häufigkeit der Wahl von Objekten neben der Linie, blau: auf der Linie von S+. (Dreieck: S+) $9 < n < 33$

Insgesamt korrelieren auch bei Fisch2 die Wahlhäufigkeiten der einzelnen Objekte negativ mit deren Entfernung zum S+ (Pearson, $r = -0,692$, $n = 11$, $p < 0,05$). Wie bei Fisch1 jedoch ist dieser Zusammenhang nicht mehr gegeben, wenn der S- bei der Berechnung nicht berücksichtigt wird (Pearson, $r = -0,067$, $p > 0,05$).

Anders als bei Fisch eins, ist der Zusammenhang zwischen der Wahlhäufigkeit und dem Winkel zwischen S+ und den einzelnen Objekten (Abb 3.36). Für negative Winkel findet man hier keinen signifikanten Anstieg, wie bei Fisch1 (Pearson, $r=-0,62$, $n=4$, $p>0,05$). Wie auch bei Fisch2 nimmt die Häufigkeit mit zunehmendem Winkel in positiver Richtung ab (Pearson, $r=-0,887$, $n=4$, $p<0,05$). Bei 0° ist die Wahlhäufigkeit am höchstens, an den Flanken fällt sie ab. Die Objekte mit einem Winkel von über 0° ändern sich dabei eher in der Amplitudendimension innerhalb des Wahrnehmungsraums. Ihre Linie wandern in Richtung der Linie, die reine Widerstände im Wahrnehmungsraum bilden. Sie unterscheiden sich also eher in der Peak-to-Peak-Amplitude vom positiven Objekt. Sinkt der Winkel unter 0° nimmt

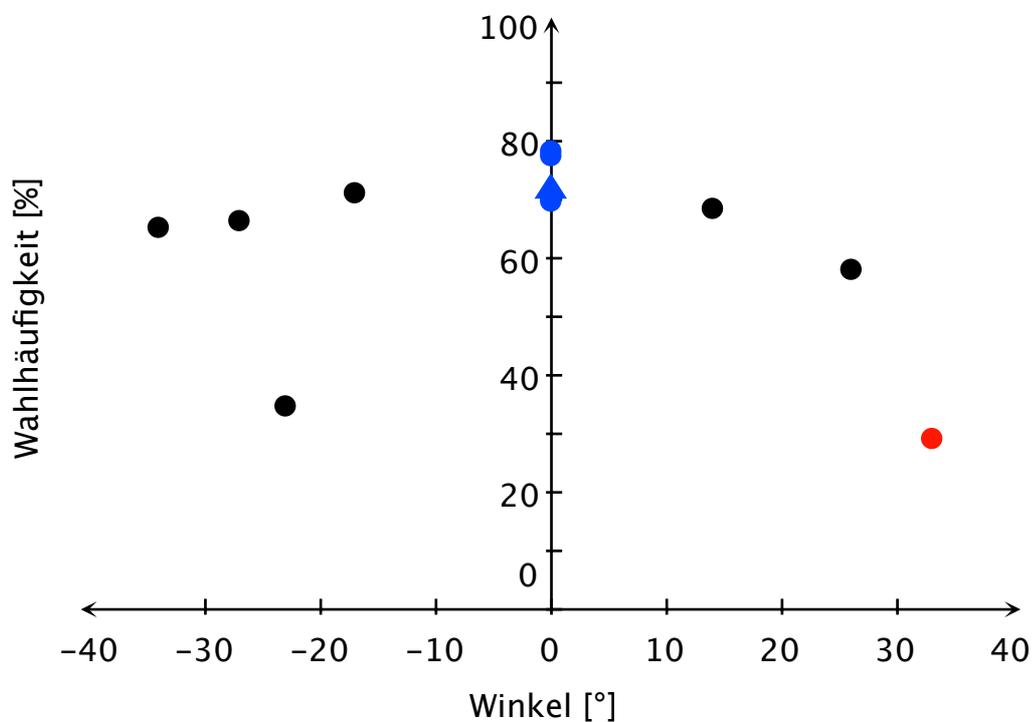


Abb. 3.36) Wahlhäufigkeiten von Fisch2 bei unbelohnten Tests gegen S+. Aufgetragen über den Winkel der Objekte zur Linie zwischen basalem EOD und S+. Schwarz: Objekte neben der Linie, blau: auf der Linie von S+. (Dreieck: S+). $9 < n < 33$.

auch die Entfernung in der zweiten Dimension zu und die Objekte unterscheiden sich auch im P/N-Verhältnis vom S+.

Fasst man die Daten beider Fische zusammen (Abbildungen 3.37 und 3.38), ergibt sich das Bild, dass die Wahlhäufigkeit mit zunehmender Entfernung zwischen S+ und Testobjekt abnimmt. So korreliert auch über beide Fische die durchschnittliche Wahlhäufigkeit mit der Entfernung nach City-Block-Metrik (Pearson, $r=0,625$, $n=11$,

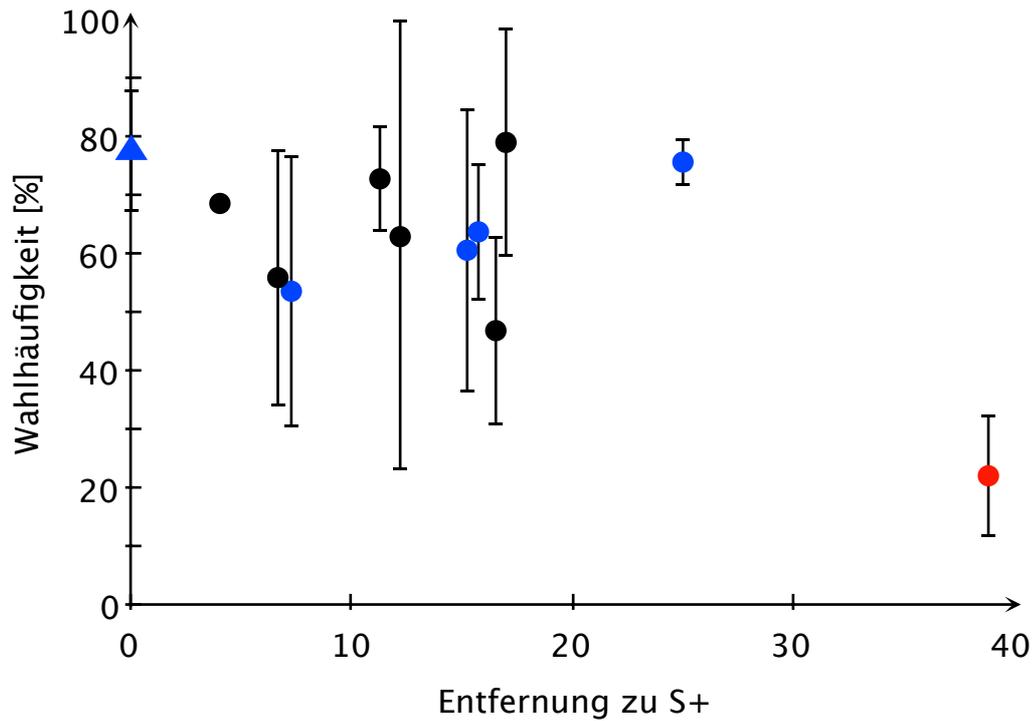


Abb. 3.37) Wahlhäufigkeiten beider Fische bei unbelohnten Tests gegen S+. Aufgetragen über die Entfernung der Objekte zum S+. Schwarz: Wahl von Objekten neben der Linie, blau: auf der Linie von S+ (Dreieck).

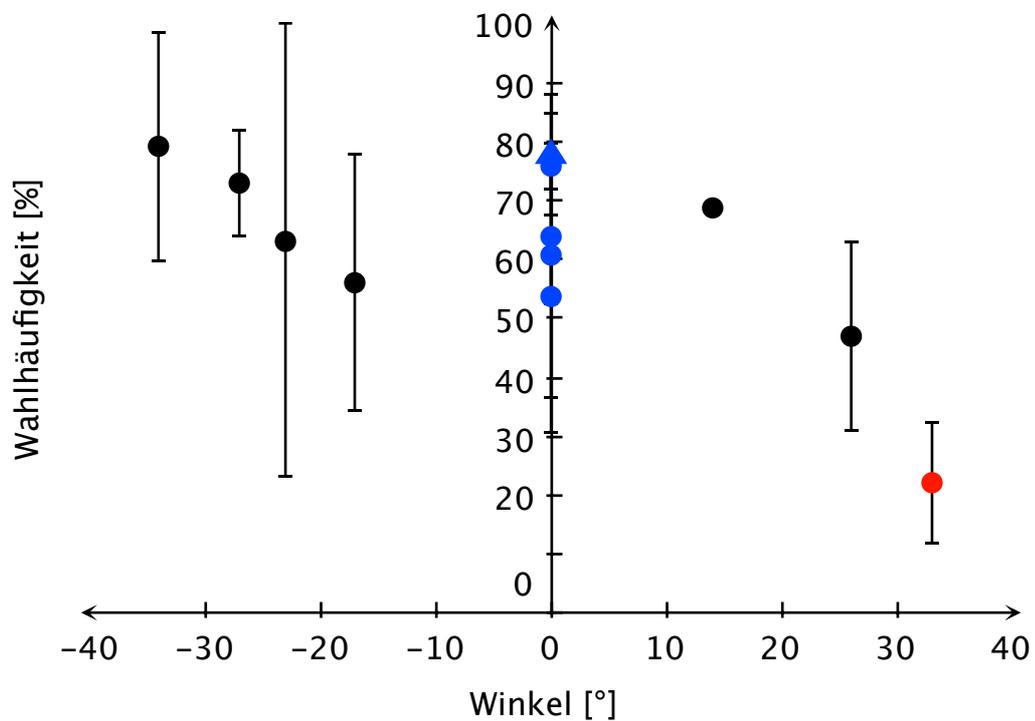


Abb. 3.38) Wahlhäufigkeiten beider Fische bei unbelohnten Tests gegen S+. Aufgetragen über den Winkel der Objekte zur (S+)-Linie Schwarz: Wahl von Objekten neben der Linie, blau: auf der Linie von S+ (Dreieck).

$p < 0,05$). Sie sinkt dabei von knapp über 70% auf ca. 50% bei der höchsten Entfernung. Die weit entfernten virtuellen Objekte werden also zufällig gewählt. Die näher am S+ gelegenen werden dem S+ vorgezogen. Bei der direkten Wahl zwischen dem eigentlich mit Futter (in den Trainingsdurchgängen) verbundenen positiven Stimulus und den Testobjekten wählen die Fische das Testobjekt öfter als den S+. Auch hier ergibt sich jedoch ein anderes Bild, wenn der S- nicht berücksichtigt wird (Pearson, $r = -0,07$, $p > 0,05$).

Die Zusammenfassung der Daten beider Fische bezogen auf den Winkel der Objekte im Wahrnehmungsraum zum S+ in Abbildung 3.38 zeigt ebenfalls eine Tendenz zu einer Abnahme der Wahlhäufigkeiten mit steigender Winkelgröße. Allerdings ist im Mittel bei negativen Winkeln keine signifikante Korrelation mehr zu erkennen (Pearson, $r = -0,634$, $n = 4$, $p > 0,05$). Bei positiven Winkeln hingegen besteht eine Korrelation (Pearson, $r = -0,709$, $n = 4$, $p < 0,05$).

3.4.2 Virtuelle Objekte und der S+ in belohnten Versuchen

Anders als in der unter 3.4.1 besprochenen Versuchsreihe, wurde in den hier besprochenen Daten auch in den Testdurchgängen mit neuen Objekten belohnt, wenn das Tier S+ gewählt hatte. Dadurch sollte erreicht werden, dass S+ auch gewählt und positiv assoziiert wurde, wenn er in einem neuen Kontext präsentiert wurde. Diese Versuchsserie konnte nur mit Fisch1 durchgeführt werden, und wurden in den letzten 60 Versuchstagen, also ausgehend von einem hochgradig trainierten Tier, durchgeführt.

Abbildung 3.39 zeigt die Wahlhäufigkeiten für die einzelnen virtuellen Objekte, deren Eigenschaften sich gegenüber den zuvor beschriebenen Versuchen nicht geändert hatten.

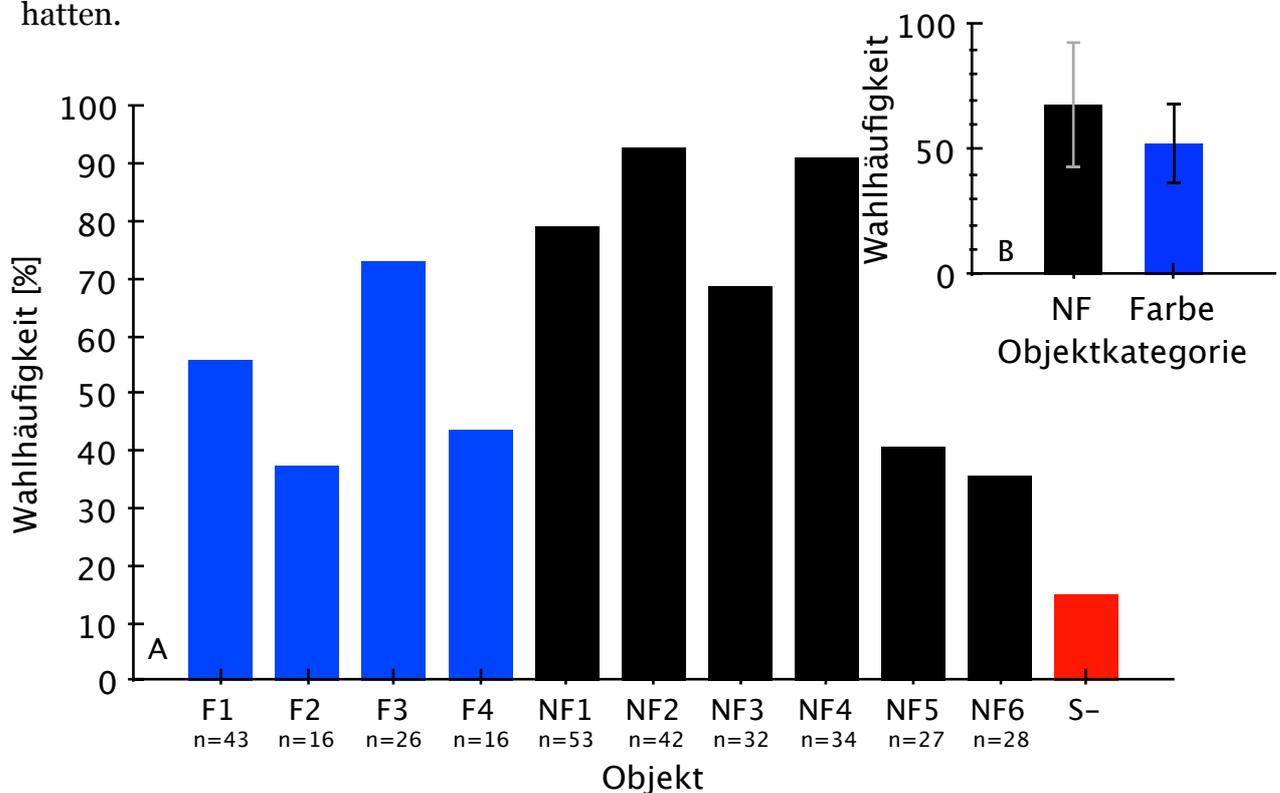


Abb. 3.39) Wahlhäufigkeiten von Fisch1 bei belohnten Tests. A: Hier wurden die virtuellen Testobjekte (Schwarz: Objekte neben der Farblinie (NF1 bis 6), blau: Objekte auf der Farblinie (F1 bis 4)) mit dem S+ (nicht gezeigt) dargeboten. (In Rot: S-, in den Durchgängen gegen S+). B: Mittlere Häufigkeit der Wahl von Objekten neben der Linie (Schwarz) und auf der Linie von S+ (blau).

Die Wahlhäufigkeiten der einzelnen Objekte (3.39A) unterscheidet sich gegenüber den unbelohnten Tests in einigen Punkten. Generell wurden die Objekte weniger häufig dem S+ vorgezogen. Dennoch hat der Fisch die Objekte F3, NF1, NF2, NF3

und NF4 häufiger gewählt als S+. Im direkten Vergleich wurden sie jeweils in über 50% der Wahlen vom Fisch angeschwommen.

Eine Abhängigkeit von der elektrischen Farbe ist aber nicht zu beobachten. Die in der Abbildung schwarz markierten Objekte auf der theoretischen Farblinie von S+ wurden nicht signifikant anders gewählt als die Objekte neben der Farblinie.

In 3.39B sind erneut die beiden Objektkategorien gezeigt. Die Objekte auf der Farblinie von S+ (schwarzer Balken) zeigen eine Tendenz weniger häufig gewählt zu werden, als die Objekte neben der Farblinie. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Ergebnisse von denen für die unbelohnten Testdurchgänge nicht. In diesen Versuchen wurden die „gleichfarbigen“ Objekte ebenfalls weniger häufig gewählt als in den belohnten Durchgängen. Jedoch ist auch in den Versuchen mit Belohnung kein signifikanter Unterschied in der Wahlhäufigkeit beider Objektkategorien erkennbar (Mann-Whitney-U-Test, $p > 0,05$).

Ordnet man die einzelnen Wahlhäufigkeiten nach ihrer city-block-metrischen Entfernung zum S+ an, so ergibt sich die Darstellung in Abbildung 3.40.

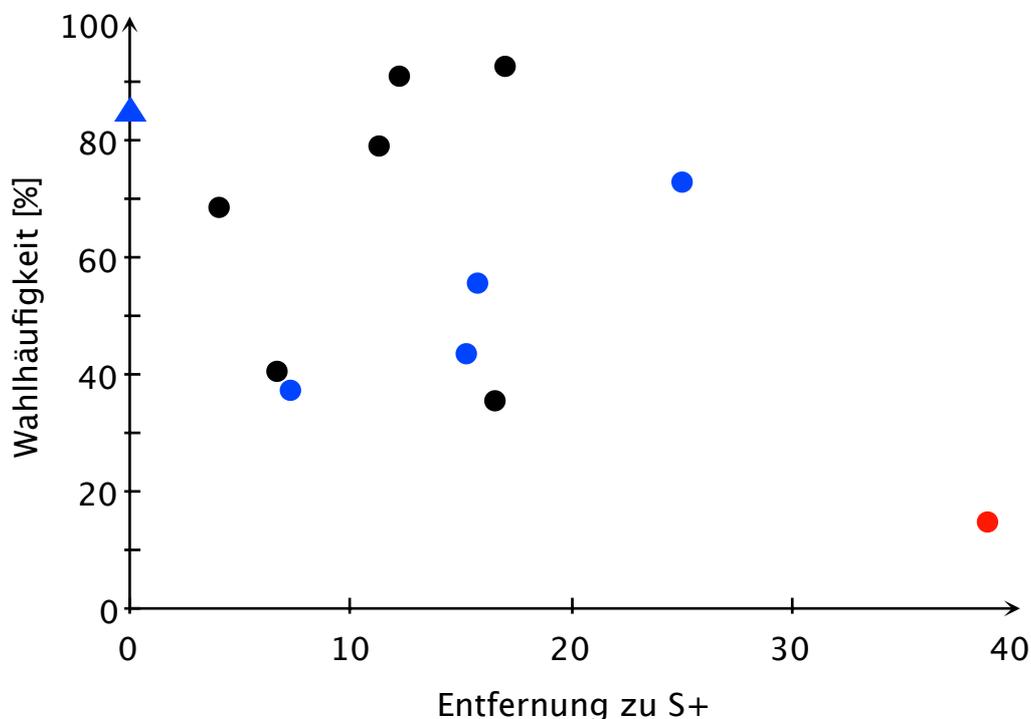


Abb. 3.40) Wahlhäufigkeiten von Fisch1 aufgetragen gegen die Entfernung nach City-Block-Metrik zum S+. Dreieck: S+, rot: S-, schwarz: Objekte neben der Farblinie, blau: Objekte auf der Farblinie des S+. $16 < n < 53$.

Die Wahlhäufigkeit der Objekte korreliert negativ mit der Entfernung zum S+ (Pearson, $r=-0,743$, $n=11$, $p<0,05$). Insgesamt ergibt sich eine Abhängigkeit der Objektwahl von der Entfernung zum S+. Diese besteht nicht mehr, wenn der S- nicht in der Berechnung berücksichtigt wird (Pearson, $r=-0,05$, $p>0,05$).

Ähnlich wie bei den unbelohnten Tests ist jedoch kein Zusammenhang zwischen Farbe und Wahlhäufigkeit zu ersehen, sondern die Wahlhäufigkeiten folgen dabei der Entfernung der virtuellen Objekte zum S+.

Analysiert mit diese Daten wieder in Bezug auf den Winkel der Objekte, nimmt die Wahlhäufigkeit mit zunehmendem Winkel ab (Abb. 3.41). Dabei werden die Objekte mit einem Winkel unter 0° , die Objekte also, die sich auch in ihrer Wellenform ändern (s.o.), häufiger gewählt, als die Objekte mit konstanterer Wellenform, welche Winkel über 0° einnehmen. Für positive Winkel ist eine Korrelation zwischen Winkel und Wahlhäufigkeit gegeben (Pearson, $r=-1$, $n=4$, $p<0,05$), genauso für negative Winkel (Pearson, $r=-0,789$, $n=4$, $p<0,05$).

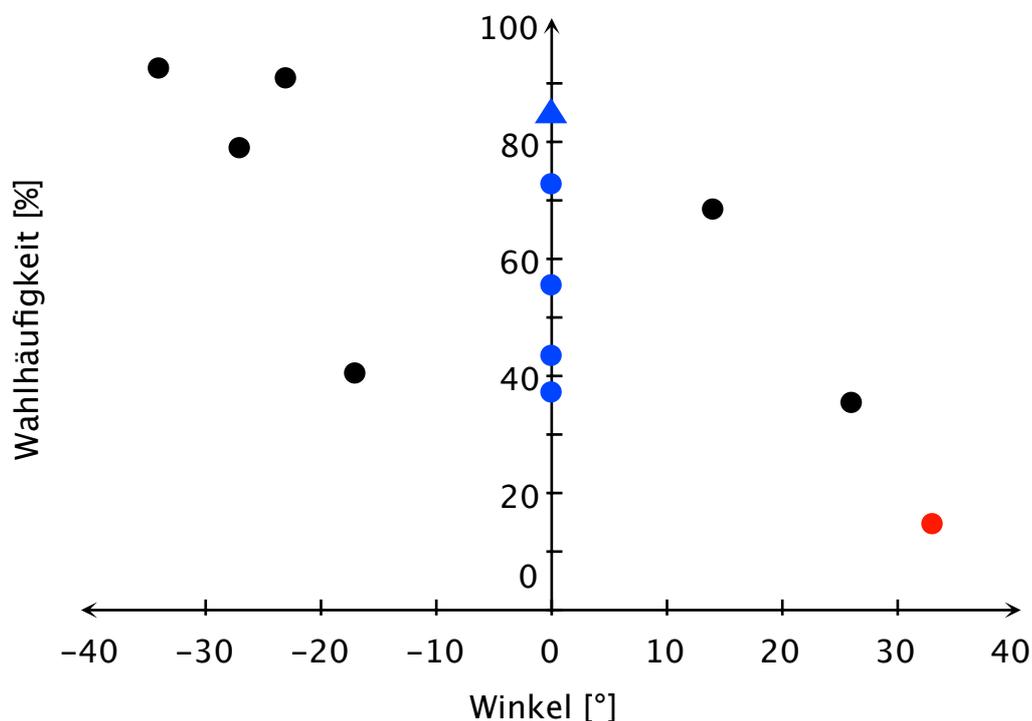


Abb. 3.41) Wahlhäufigkeiten von Fisch1 bei belohnten Tests gegen S+. Aufgetragen über den Winkel der Objekte zur Linie zwischen basalem EOD und S+. Schwarz: Wahl von Objekten neben der Linie, blau: auf der Linie von S+ (Dreieck). $16 < n < 53$.

Es ist wichtig anzumerken, dass die Objekte nicht nur Unterschiede bzgl. ihres Winkels innerhalb des Wahrnehmungsraumes besitzen. Sie unterscheiden sich

aufgrund ihrer Verteilung im Wahrnehmungsraum auch in den beiden bestimmenden Parametern Amplitude und P/N-Verhältnis. Dies drückt sich auch in den Winkeln aus. Objekte über 0° rücken sozusagen in Richtung der Widerstandslinie und ändern sich stärker in der (horizontalen) Amplituden-dimension. Objekte unter 0° hingegen liegen im Wahrnehmungsraum eher vertikal verschoben und ändern sich so eher in der P/N-Dimension.

3.4.3 Analyse der Versuche nach Dimension im Wahrnehmungsraum

In den Abbildungen 3.42 bis 3.43 wurde die Wahlhäufigkeit gegen verschiedene Parameter der Objektunterschiede innerhalb des Wahrnehmungsraumes aufgetragen. Dabei wurden beide „Richtungen“ im Wahrnehmungsraum getrennt voneinander aufgetragen, also die P/N-Komponente und die Peak-to-Peak-Amplitude als jeweils eigene Dimension, ohne die Entfernung in der jeweils anderen zu berücksichtigen.

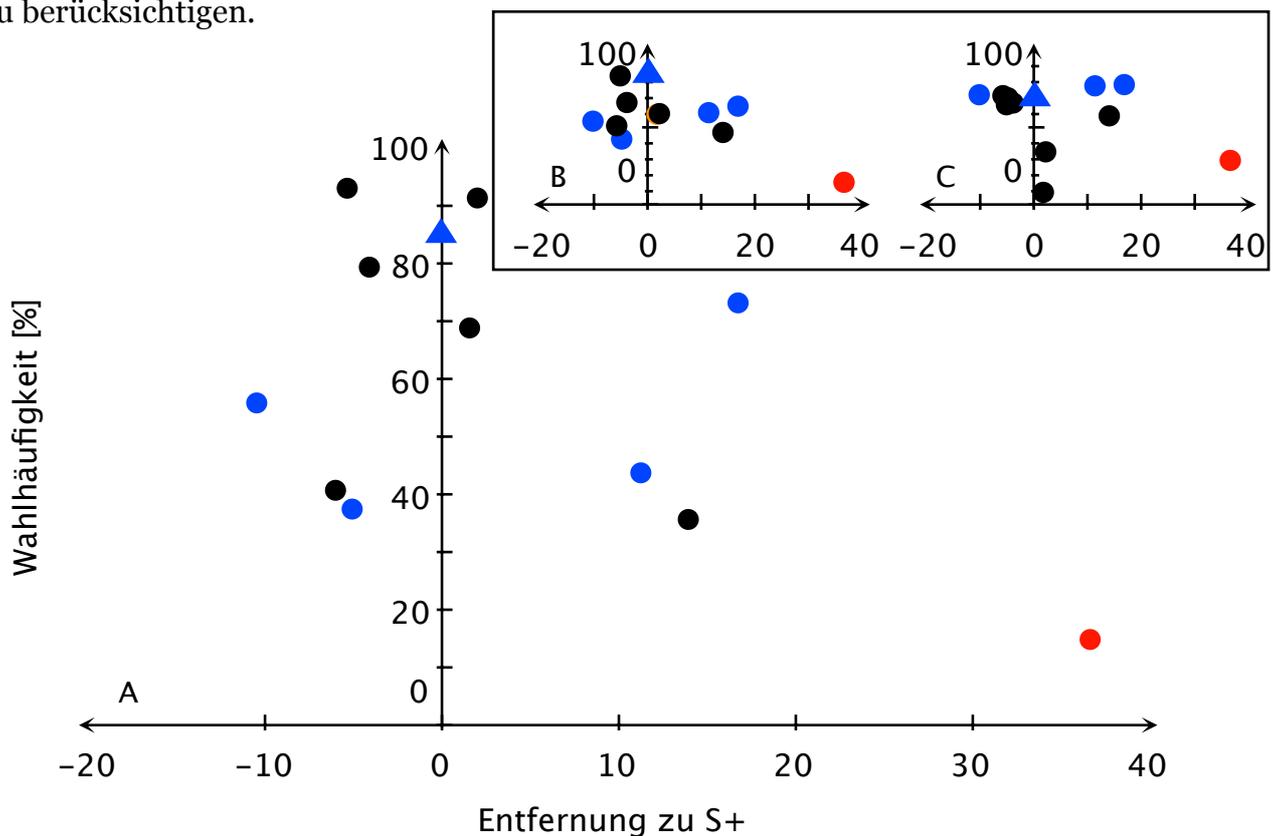


Abb. 3.42) Wahlhäufigkeiten aufgetragen gegen die Entfernung nach City-Block-Metrik (CBM) zum S+ in der Dimension der Gesamtamplitude. Dreieck: S+, rot: S-, schwarz: Objekte neben der Farblinie, blau: Objekte auf der Farblinie des S+. A: Fisch1 in belohnten Versuchen. B: Fisch1 in unbelohnten Versuchen. C: Fisch2 in unbelohnten Versuchen. $9 < n < 224$.

In Abbildung 3.42, welche die Wahlhäufigkeit der Fische über den Amplitudenunterschied der virtuellen Objekte zeigt, ist erkennbar, dass die Tiere mit zunehmender Entfernung, also zunehmendem Unterschied zu S+, die Objekte weniger häufig wählen. Diese Beobachtung kann für beide Dimensionen getroffen werden. Ebenfalls ist aus den Abbildungen ersichtlich, dass der S- separat gelernt wurde. Objekte, die sehr nahe an der Position des negativ belegten Objektes liegen, werden trotzdem häufiger gewählt, als dieses. So wurde der S- zwar nur zu knapp 15% bzw. 30% gewählt, die beiden nächstgelegenen Objekte aber schon zu 50% bzw. 60% in der Dimension der Amplitude und beide zu über 60% in der P/N-Richtung. Erwartet würde für diese beiden Objekte, wenn die Tiere sich nur am S+ orientieren würde, dass sie ähnlich oft gewählt würden, wie der S-. Fisch2 zeigte dies in etwa.

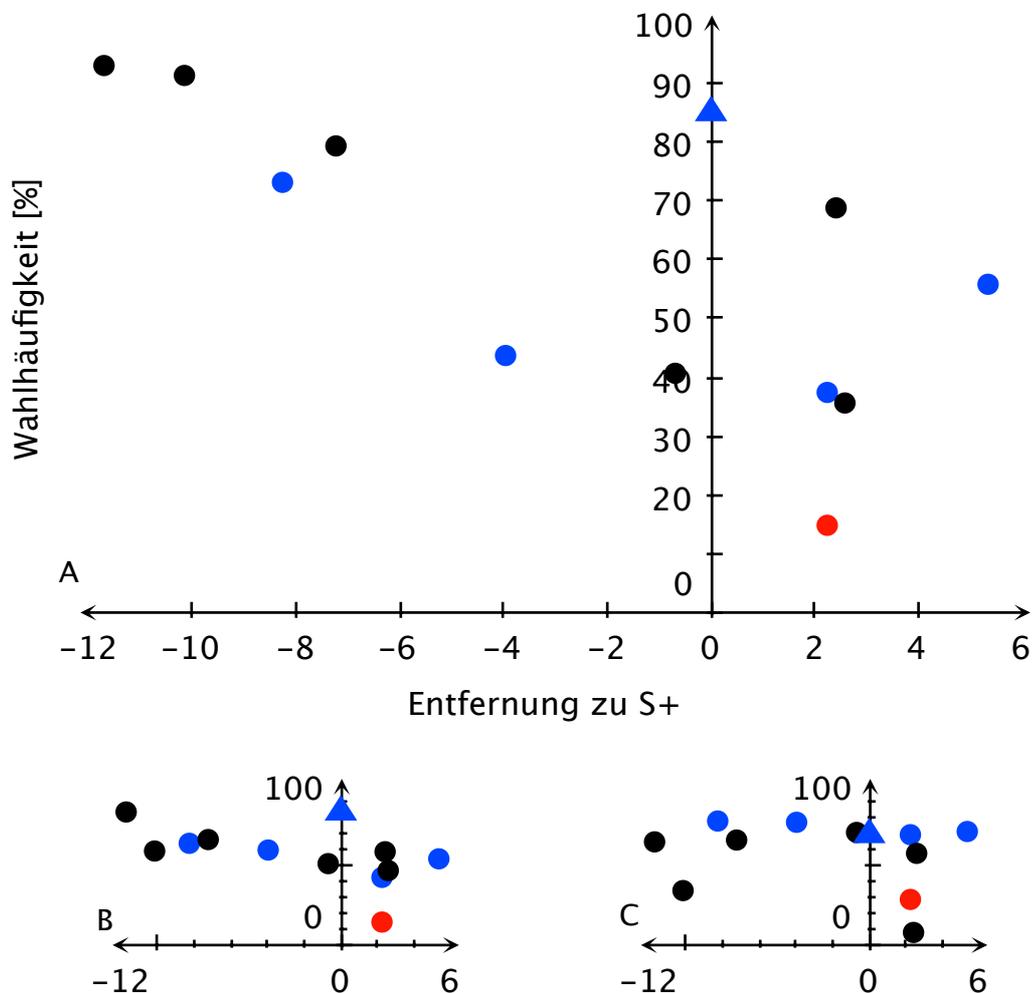


Abb. 3.43) Wahlhäufigkeiten aufgetragen gegen die Entfernung nach City-Block-Metrik (CBM) zum S+ in der Dimension des P/N-Verhältnisses. Dreieck: S+, rot: S-, schwarz: Objekte neben der Farblinie, blau: Objekte auf der Farblinie des S+. A: Fisch1 in belohnten Versuchen. B: Fisch1 in unbelohnten Versuchen. C: Fisch2 in unbelohnten Versuchen. $9 < n < 224$.

Für beide Dimensionen ergeben sich Korrelationen zwischen den Wahlhäufigkeiten und den Entfernungen. In der Dimension der Gesamtamplitude für positive Entfernungen (Fisch1 in belohnten Versuche: Pearson, $r=-0,828$, $n=7$, $p<0,05$; unbelohnte Versuche: Pearson $r=-0,862$, $n=7$, $p<0,05$; Fisch2: Pearson $r=-0,422$, $n=7$, $p>0,05$), jedoch nicht für negative Entfernungen (Fisch1 belohnt: Pearson, $r=0,238$ $n=5$, $p>0,05$; unbelohnt: Pearson $r=0,232$, $n=5$, $p>0,05$; Fisch2: Pearson $r=-0,665$, $n=5$, $p>0,05$). In der Dimension des P/N-Verhältnisses ergab sich bei negativen Entfernungen für Fisch1 eine signifikante Korrelation in belohnten Versuchen (Pearson, $r=-0,77$, $n=6$, $p<0,05$) und in unbelohnten Versuchen (Pearson, $r=-0,957$, $n=6$, $p<0,05$). Für Fisch2 hingegen nicht (Pearson, $r=0,472$, $n=6$, $p>0,05$). Für positive Entfernungen ergab sich bei beiden Tieren keine signifikante Korrelation (Fisch1 belohnt: Pearson, $r=-0,286$, $n=6$, $p>0,05$; unbelohnt: Pearson, $r=-0,327$, $n=6$, $p>0,05$; Fisch2: Pearson, $r=0,472$, $n=6$, $p>0,05$).

Bei beiden Dimensionen kann allerdings keine Präferenz der Wahl festgestellt werden. Objekte auf der Farblinie des S+ werden genauso gewählt wie die Objekte neben der Linie. Eine Verwechslung mit dem positiv verknüpften Objekt kann so ausgeschlossen werden. Generell ist nur erkennbar, dass mit zunehmendem Abstand zu S+ die virtuellen Objekte weniger häufig gewählt werden. Wesentlich unter das 50%-Niveau fällt die Wahlhäufigkeit dabei aber nicht.

3.4.4 Wahlversuche mit Objekten mit einer konstanten Dimension im Wahrnehmungsraum

In einer weiteren Versuchsreihe wurden Fisch1 Objekte präsentiert, welche sich nur in einer Dimension innerhalb des Wahrnehmungsraumes vom S+ unterschieden. Diese Objekte hatten also dasselbe P/N-Verhältnis, bzw. dieselbe Peak-to-Peak-Amplitude wie das Referenzobjekt S+. Tabelle 6.2 im Anhang zeigt die Objekte der beiden Testkategorien.

Die einzelnen Objekte wurden wie zuvor in die Dressuren eingestreut und dem Fisch im Vergleich zum S+ präsentiert. Die Ergebnisse der Versuche in Form der Wahlhäufigkeiten ist in Abbildung 3.44 dargestellt.

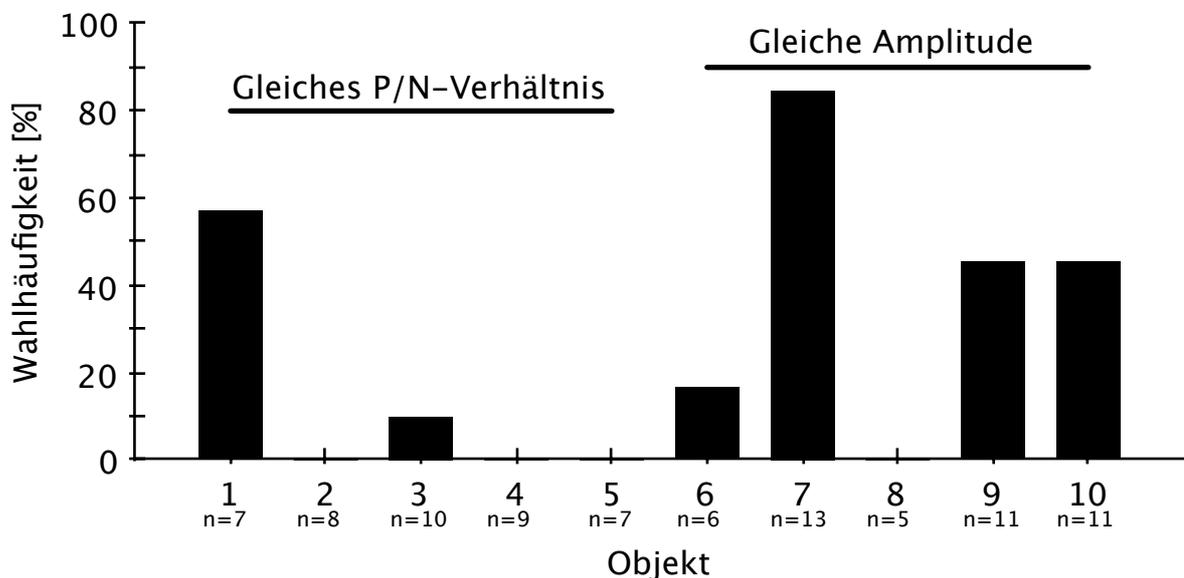


Abb. 3.44) Wahlhäufigkeiten bei Objekten mit gleichem P/N-Verhältnis, bzw. gleicher Amplitude wie der S+.

Die virtuellen Objekte, die das gleiche P/N-Verhältnis wie der S+ besitzen, werden im Vergleich mit diesem weniger häufig gewählt. Die Objekte 2, 4 und 5 wurden überhaupt nicht gewählt, das Objekt 3 nur in 10% der Fälle. Das Objekt 1 wurde zu 50% dem S+ vorgezogen.

Bei den Objekten mit gleicher Peak-to-Peak-Amplitude sieht das Ergebnis anders aus. Nicht gewählt wurde Objekt 8, Nummer 6 wurde nur zu einem knappen Sechstel angeschwommen. Die anderen Objekte wurden zu fast 50% gewählt, Objekt 7 wurde gegenüber dem S+ bevorzugt.

In Abbildung 3.45 ist die durchschnittliche Wahlhäufigkeit für die beiden Objektkategorien gezeigt. Objekte, die im P/N-Verhältnis variieren, werden zu knapp 15% gewählt und so vom Fisch abgelehnt.

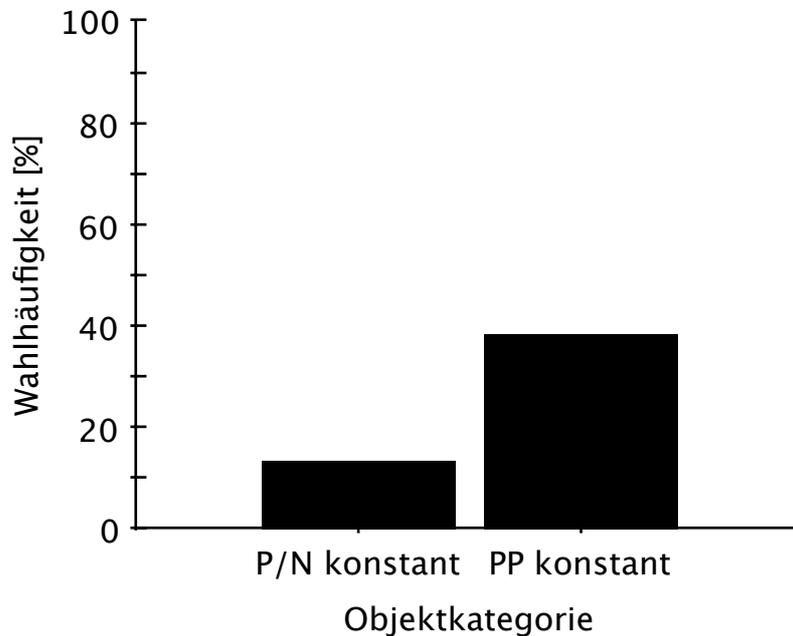


Abb. 3.45) Wahlhäufigkeiten gegenüber S+, summiert über die Objektkategorie.

Die Objekte, deren Auswirkungen auf das lokale EOD in derselben Amplitude resultieren, wie die des S+, wurden zu knapp 40% gewählt. Sie wurden eher mit dem S+ verwechselt. Amplitudenänderungen führen zu eindeutigeren Entscheidungen des Tieres, verglichen mit Wellenformänderungen. Allerdings lässt sich dieser Effekt statistisch nicht nachweisen (Mann-Whitney-U-Test, $p > 0,05$).

3.4.5 Virtuelle Objekte verglichen mit S- in unbelohnten Versuchen

In diesen Versuchen wurden die Testobjekte gegen den S- präsentiert. Fisch1 hatte also die Wahl zwischen dem negative besetzten Objekt und Objekten, die, sofern sie auf der Farblinie lagen, dem S+ ähnelten. In Abbildung 3.46 sind die Wahlhäufigkeiten von Fisch1 bei Tests mit virtuellen Objekten im Vergleich mit dem S- dargestellt. Entsprechend diesem Versuchsdesign, wurden diese Wahlversuche nicht belohnt.

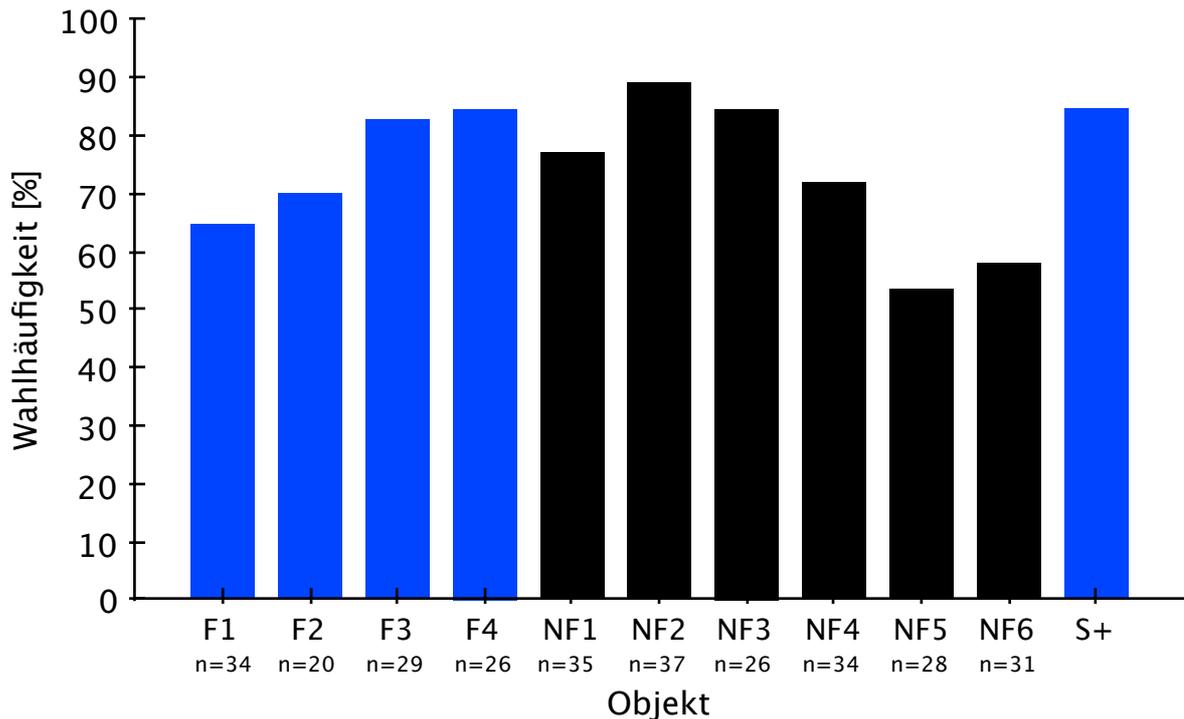


Abb. 3.46) Wahlhäufigkeiten von Fisch1. Aufgetragen sind die relativen Häufigkeiten bei Dressurtests gegen den S-. Rechts: S+, schwarz: Objekte neben der Farblinie, blau: Objekte auf der Farblinie des S+.

In diesen Versuchen wurden alle Objekte dem S- gegenüber bevorzugt. Der negativ belegte Stimulus wurde klar abgelehnt. Weder S+, noch die Objekte auf und neben der Farblinie weisen hier deutliche Abweichungen auf. Ausnahmen sind hier nur die virtuellen Farblinienobjekte 5 und 6, die gleichhäufig wie S- gewählt wurden.

Um zu testen, inwieweit diese Wahl mit der Entfernung der Objekte vom S- zusammenhängt, wurde in Abbildung 3.47 die Wahlhäufigkeit der Versuche S+ über die CBM-Distanz zum S- aufgetragen, basierend auf der Position des S-.

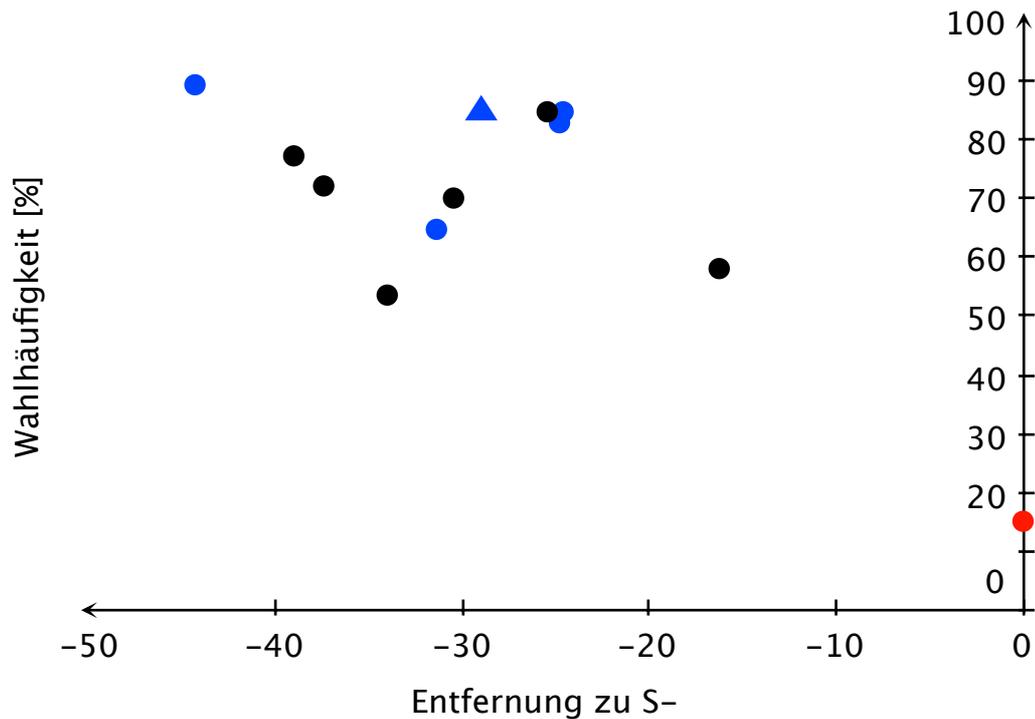


Abb. 3.47) Wahlhäufigkeiten von Fisch1. Aufgetragen sind die relativen Häufigkeiten bei Dressurtests gegen den S- über die Entfernung zum S-. Farben wie in Abb. 3.69. $20 < n < 37$.

Es ergibt sich eine Korrelation zwischen der Entfernung der Testobjekte und dem S- und der Wahl der Objekte (Pearson, $r = -0,705$, $n = 11$, $p < 0,05$). Allerdings scheint der gelernte S+ bei der Wahl des Fisches einen Einfluss auszuüben. Objekte in dessen Nähe werden nahezu genauso häufig gewählt, wie der S+ selber. Nimmt die Entfernung zum S+ wieder zu, so sinkt die Wahlhäufigkeit der betreffenden Objekte. Sehr weit entfernte Objekte werden dem S- gegenüber klar bevorzugt.

3.5 Novelty Response und Dressurversuche im Vergleich

Um festzustellen, inwieweit die Versuchsansätze der Dressurversuche und der Novelty-Response-Versuche mit einander vergleichbar sind, werden die Ergebnisse hier hinsichtlich der Ergebnisse zur Wahrnehmung von Objekteigenschaften gemeinsam betrachtet.

In den Dressurversuchen waren die Tiere auf zwei Objekte trainiert. Sie hatten gelernt, diese beiden zu diskriminieren und eines von beiden, dessen Wahl mit Futter belohnt wurde, zu bevorzugen. Die Unterschiede zwischen beiden Objekten betreffen sowohl das P/N- wie das PP-Verhältnis, also beide möglichen Parameter des Wahrnehmungsraums. Die Fragestellung in den Diskriminationsversuchen mit konditionierten Fischen unterscheidet sich grundsätzlich von der der verhaltensphysiologischen Versuche mit Versuchen zur Novelty Response. In letzteren kannten die Tiere die Objekte nicht und waren nicht auf ihre Unterscheidung konditioniert.

In diesem Abschnitt sollen beide Versuchsansätze verglichen werden, um einen eventuellen Zusammenhang zwischen der Stärke der Novelty Response und der Wahl der einzelnen Objekte zu bestimmen. Objekte, welche die Tiere gut in der Dressur vom S+ oder S- unterscheiden können, sollten sich in ihren elektrischen Eigenschaften stark unterscheiden, so dass sie auch eine starke Novelty Response auslösen sollten.

Die Abbildung 3.48 zeigt die Wahlhäufigkeiten der beiden Dressurfische jeweils über die durchschnittliche Novelty-Response-Amplitude. Bei beiden Tieren erkennt man eine Tendenz, dass virtuelle Objekte, die eine stärkere EOD-Beschleunigung auslösen auch weniger häufig gewählt werden. Für Fisch1 ergibt sich dabei eine signifikante Korrelation (Pearson, $r=0,718$, $n=11$, $p<0,05$), für Fisch2 hingegen nicht (Pearson, $r=0,282$, $n=11$, $p>0,05$).

Für beide Fische ergibt sich für die Stärke der Novelty Response eine ähnliche Gesamttendenz, welche in Abbildung 3.49 aufgeführt ist. Eine signifikante Korrelation ergibt sich nicht (Pearson, $r=0,526$, $n=11$, $p>0,05$).

Die Tendenz, dass die Wahlhäufigkeit der Dressurobjekte mit der Amplitude der virtuellen Objekte abnimmt, zeigt sich auch, wenn die Dressurtiere zusammengefasst

werden. Mit der Abnahme der Wahlhäufigkeiten über die Entfernung zum positiven Stimulus S+ und der Reaktion in der Novelty Response auf die einzelnen virtuellen Objekte ergibt sich ein Zusammenhang zwischen beiden Versuchen in der

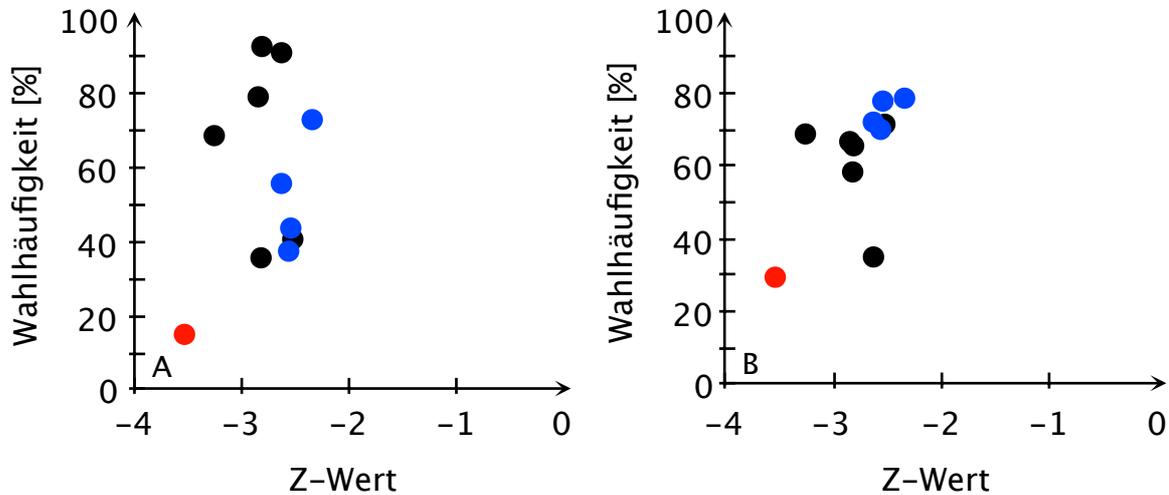


Abb. 3.48) Wahlhäufigkeiten der Dressurfische aufgetragen gegen die durchschnittliche Amplitude der Novelty Response (Z-Wert). A: Fisch1; B: Fisch2

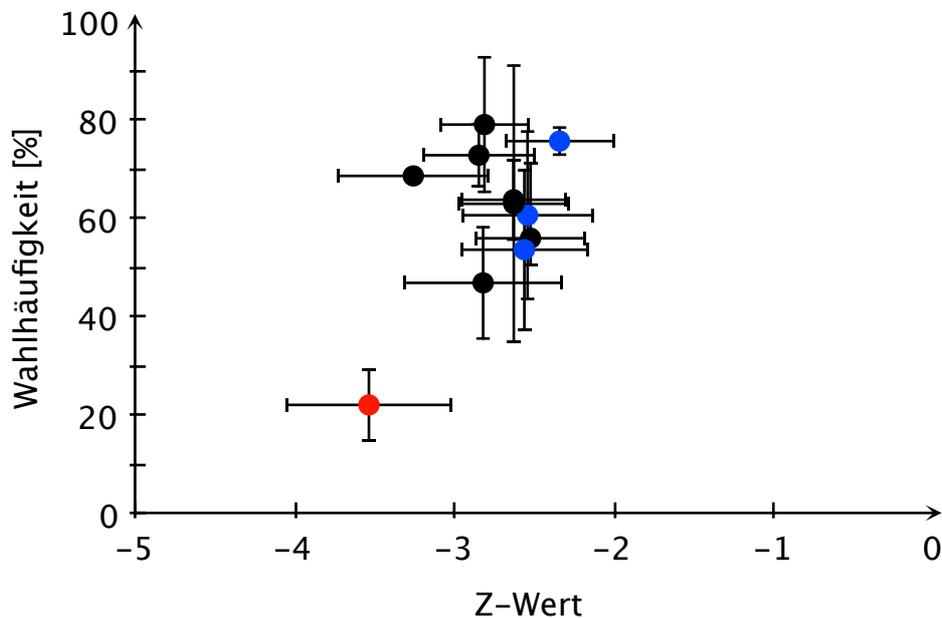


Abb. 3.49) Durchschnittliche Wahlhäufigkeit, aufgetragen gegen die durchschnittliche Amplitude der Novelty Response (Z-Wert).

Wahrnehmung der Objekte durch die Tiere. Im Vergleich gegen den S+ stärkere Novelty Responses auslösende Objekte werden im Vergleich mit dem S+ weniger oft gewählt.

3.6 Fazit

Die Tiere haben die virtuellen Objekte voneinander unterscheiden können. Ihre Unterschiede in den beiden Parametern, die den Wahrnehmungsraum und die Änderungen an den lokal rezipierten EODs bestimmen, konnten von den Fischen detektiert werden. Dafür sprechen sowohl die Versuche unter Ausnutzung der Novelty Response, als auch die Wahlversuche mit den dressierten Tieren. Die Daten der Versuchsreihen zur Reaktion auf Kontrastunterschiede zwischen virtuellen Objekten ergeben dabei, dass die Tiere die beiden Parameter (Amplitude und Wellenform) wahrnehmen und auswerten können. Eine Verwechslung von Objekten, die im Wahrnehmungsraum gleiche Positionen einnehmen können und sozusagen die gleiche elektrische Farbe besitzen, kommt nicht vor. Die Objekte werden unterschiedlich beantwortet und die Reaktionen auf diese Objekte unterscheiden sich statistisch nicht von den anderen Objekten. Sowohl in den Wahlversuchen, als auch in den Novelty-Response-Tests wurden die Objekte diskriminiert.

In den Wahlversuchen wurden sie mit anderen Wahlhäufigkeiten als der S+ gewählt und nicht mit ihm verwechselt. In den verhaltensphysiologischen Versuchen lösten sie klare Reaktionen der Fische aus. Die Tiere nahmen folglich einen Unterschied zwischen den virtuellen Objekten und dem Referenzobjekt S+ wahr. Die Wahl der Objekte gleicher Farbe unterschied sich nicht von der bei Objekten anderer Farbe. Eine Verwechslung dieser Objektgruppe konnte nicht beobachtet werden. Die Reaktion der Tiere in den Novelty-Response-Versuchen kam dabei zu anlogenen Ergebnissen. Auch hier unterschied sich das Verhalten der Fische bei Anwesenheit gleichfarbiger Objekte nicht von dem, das die Tiere zeigen, wenn ihnen andere virtuelle Objekte präsentiert werden. Statistisch ist keine unterschiedliche Reaktion der Tiere auf gleichfarbige Objekte nachweisbar. Vielmehr orientieren sich die Tiere anhand des Abstands nach City-Block-Metrik zwischen zwei Objekten. Je weiter das gelernte Objekte vom Alternativobjekt entfernt ist, umso weniger wählen die Tiere die anderen Objekte.

Auch der Winkel zwischen den Objekten kommt den Daten zufolge für die Bestimmung des Unterschieds zwischen beiden Objekten in Frage. Dabei zeigte sich eine Korrelation zwischen Winkel, seiner Richtung und der Wahlhäufigkeit durch die Fische.

Wenn es zu Veränderungen in der Amplituden des EODs kam, wurden die Objektveränderungen stärker beantwortet, als bei Änderungen in der Wellenform. Auch die Wahl der Objekte in den Dressurversuchen war durch diese Dimension innerhalb des Wahrnehmungsraumes beeinflusst. Reduzierte man die Unterschiede zwischen virtuellen Objekten auf die jeweiligen Komponenten des EODs, wurden die Objekte mit Amplitudenunterschieden in Wahlversuchen bevorzugt vom S+ gewählt.

4. Diskussion

Mit zwei verschiedenen Methoden wurden an Individuen von *Gnathonemus petersii* drei Fragestellungen untersucht. In den ersten Versuchen sollte mittels der Novelty Response geklärt werden, ob der elektrische Sinn von *Gnathonemus* dem Weber-Fechner-Gesetz folgt. Weiterhin wurde untersucht, ob es eine zeitabhängige Komponente der Wahrnehmung gibt. Drittens wurde untersucht, ob die Hypothese, dass die Wahrnehmung elektrischer Eigenschaften entlang von sogenannten Farblinien erfolgt.

4.1 Der Elektrische Sinn und das Weber-Fechner-Gesetz

Für die Diskriminierung von Objekteigenschaften sollte in dieser Arbeit bestimmt werden, ob sie dem Weber-Fechner-Gesetz folgt. Alternativ wäre davon auszugehen, dass sie von absoluten Reizdifferenzen abhinge. Um dieser Frage nachzugehen wurde die Novelty Response als natürliche Reaktion der Fische auf sich plötzlich ändernde Reize genutzt. Den Tieren wurden ausgehend von verschiedenen Grundwerten diverse Reizdifferenzen präsentiert. Eine signifikante Änderung der EOD-Rate eines Fisches auf eine Änderung der Reizbedingung zeigt an, dass das Tier diesen Wechsel wahrgenommen hat (Lissmann & Machin 1958). Treten reproduzierbare Antworten in einem zeitlich begrenzten Zusammenhang mit der Reizänderung auf, kann man davon ausgehen, dass der Fisch die Änderung wahrgenommen hat und die Reaktion kann als Maßstab herangezogen werden. Dementsprechend wurden Reize immer mehrfach präsentiert und gemittelte Daten analysiert. So wurde bestimmt, ob die Wahrnehmung der Unterschiede der elektrischen Eigenschaften verschiedener Objekte vom absoluten Kontrast beider Objektzustände abhängt, oder ob ein relativer Wert ausschlaggebend war.

Bei zunehmenden Widerstandsänderungen steigen, wie in den Abbildungen 3.2 und 3.3 gezeigt, die Amplitude und Wahrscheinlichkeit der Novelty Response. Dabei ergeben sich sigmoide Kurvenverläufe für die beiden Parameter der Novelty Response. Ab einem Wert von ca. 1 k Ω steigen Wahrscheinlichkeit und Amplitude und nehmen linear zu. Ab ungefähr 10 k Ω erreichen sie ein Plateau. In den

Versuchen erreichten die Fische kurzfristig EOD-Frequenzen von knapp 80 Hz. Damit befinden sie sich nahe am bisher beobachteten Maximum von ca. 100 Hz. Bezogen auf die verschiedenen Grundwerte ist der generelle Kurvenverlauf vergleichbar, es zeigen sich jedoch Unterschiede hinsichtlich der absoluten Werte, sowohl für die NR Wahrscheinlichkeiten wie deren Stärke. Die Werte nehmen mit zunehmendem Grundwert zu. So liegt der Wert für die Wahrscheinlichkeit bei einem Grundwert von 1 k Ω bei ca. 1,8 k Ω , bei einem Grundwert von 100 k Ω bei 15 k Ω . Das bedeutet, dass die Tiere, wenn ein Grundwert von 100 k Ω benutzt wurde, einen wesentlich größeren Reiz benötigen, als bei einem Grundwert von 1 k Ω . Der absolute Unterschied zwischen zwei Reizen führt bei kleineren Grundwerten zu stärkeren, bzw. wahrscheinlicheren, Reaktionen, als bei großen. Anders ausgedrückt reagieren die Tiere wenn man einem kleinen Widerstand einen bestimmten Wert hinzufügt, stärker, als fügte man diesen einem größeren hinzu. Eine Einschränkung dieser Aussage stellen jedoch die hohen Konfidenzintervalle dar (s. Fehlerdiskussion).

Post und von der Emde (1999) beschrieben für die Novelty Response von *Gnathonemus petersii* die Antwortintensitäten für verschiedene Reizmodalitäten. Für visuelle Reize stieg hierbei die Amplitude der Novelty Response erst ab sehr hohen Intensitäten. Für akustische Reize hingegen ergab sich eine direkte Korrelation zwischen der Stärke der Antwort und der Intensität der Reizstärke. Verglichen damit ergibt sich für die elektrosensorische Wahrnehmung von *Gnathonemus* ein klarer Zusammenhang zwischen der Stärke der Novelty Response und der Stärke der Änderung des elektrischen Widerstandes (s.a. Engelmann, Nöbel et al. 2009). Der geschaltete Widerstand, der den Tieren präsentiert wird, ist jedoch nicht der Reiz, den die Tiere direkt beantworten. Für sie ausschlaggebend ist vielmehr die Veränderung des lokalen EODs.

Um diese Veränderung darzustellen habe ich die Modulation des lokalen EODs bestimmt. Die Modulation des lokalen EODs wird dabei vom Wechsel auf den Widerstand im Reiz beeinflusst. Wie in Abbildung 3.4 gezeigt, steigt die Modulation, wenn der Widerstand im Reiz kleiner ist als der Grundwert. Dies ist vor allem bei hohen Grundwerten zu beobachten. Nimmt der Widerstand im Reiz zu, sinkt die Modulation. Daraus ergeben sich verschiedene Kurven für die einzelnen Grundwerte. Eine bestimmte Widerstandsdifferenz führt abhängig vom Grundwert zu einer anderen Modulation. Normiert man hingegen die Amplituden des lokalen EODs, so

ergeben sich für die einzelnen Grundwerte gleichartig verlaufende sigmoide Kurven. Dies ist in den Abbildungen 3.4 c und d dargestellt.

Die Eigenschaften eines Objektes werden bei der aktiven Elektroortung an Hand der Änderungen im EOD, hier als Modulation bezeichnet, ermittelt. Wie in Abbildung 3.5 dargestellt beeinflusst die Modulation die Stärke und Wahrscheinlichkeit der Novelty Response. Je stärker die Modulation von 1 abweicht, umso stärker wird die Novelty Response. Es lässt sich hier jedoch keine Abhängigkeit vom Grundwert erkennen. Die durchgeführten Kovarianzanalysen bestätigten dieses Bild.

Außerdem hatte sich aus der Auftragung der Novelty Response über den Widerstand ergeben, dass es unterschiedliche Schwellen für die einzelnen Grundwerte gibt. Dies bedeutet, dass die Modulation zwar zu einer Novelty Response einer bestimmten Stärke führt, dass aber nicht eindeutig ist, von welchem Grundwert zu welchem Widerstand im Reiz hier geschaltet wurde. Dieser Zusammenhang ist abhängig von der Kombination aus Grundwert und Widerstand im Reiz. Derselbe absolute Unterschied führt bei einem geringeren Grundwert zu einer stärkeren Reaktion als bei einem größeren Grundwert.

Diese Befunde, dass es vom Grundwert abhängige Schwellen und Reaktionsstärken gibt, führen zu dem Ergebnis, dass der Zusammenhang zwischen Reizstärke und Wahrnehmung in der Elektrosensorik von *Gnathonemus petersii* dem Weber-Fechner-Gesetz folgt. Analog zur Formel des Weber-Fechner-Gesetzes (s. Formel 1.2) kann für den Zusammenhang aus Novelty Response, mit ihrem Z-Wert als Maß der Wahrnehmung, und Reizverhältnis folgende Formel vorgeschlagen werden:

Formel 4.1:
$$Z = c \cdot \log(\text{Modulation})$$

Wobei die sinnesabhängige Konstante c hier durch die Steigung der Regressionsgeraden wie in Abb. 3.6 gebildet wird (-0,8). Die Modulation entspricht dem in Formel 1.2 beschriebenen Verhältnis aus Reiz und Anfangsreiz.

Die Wahrnehmung von Reizunterschieden nach dem Weber-Fechner-Gesetz erlaubt es, dass Messbereiche, die über mehrere Potenzen gehen, vom selben sensorischen System abgedeckt werden können. Dies ermöglicht zum Beispiel dem optischen Sinn, sowohl bei Dunkelheit leuchtschwache Lichtquellen auszumachen, als auch bei Tageslicht noch nicht überlastet zu sein. Gleichzeitig geht dem Auge jedoch die

Sensitivität verloren, die gleichen absoluten Helligkeitsunterschiede noch unterscheiden zu können, deren Diskriminierung bei Dunkelheit möglich ist. Diese Anpassung an den Tag/Nacht-Rhythmus verhindert einen Ausfall des optischen Sinnes über mehrere Stunden hinweg, wie er auftreten würde, wenn er den Reizstärken linear folgen würde. Da aber durch den Zusammenhang zwischen Reiz und Empfindung nach dem Weber-Fechner-Gesetz die Wahrnehmung weniger von der absoluten Reizstärke abhängt als vom Kontrast zwischen einem Reiz und der durchschnittlichen Helligkeit, wird der optische Sinn unabhängig von der aktuellen Beleuchtungssituation (Rushton 1977).

Ähnlich zu anderen Sinnessystemen wird also auch der dynamische Bereich des elektrischen Sinnes maximiert. Im Lebensraum der Fische können Objekte mit völlig unterschiedlichen Widerständen vorkommen. Während lebendes Gewebe wie Muskeln einen Widerstand im Bereich um $1 \text{ k}\Omega/\text{cm}$ (Schwan und Kay 1956) besitzt, können es bei Gestein, abhängig von der Zusammensetzung, zwischen $10^3 \text{ }\Omega$ und $10^9 \text{ }\Omega/\text{cm}$ (Löwy 1911) werden (wobei die Leitfähigkeiten von Gesteinen stark von der Porosität und dem Wassergehalt abhängen). Die Rezeptoren müssen einen relativ großen Bereich abdecken, wenn sie nicht frühzeitig in Sättigung geraten sollen. Daher ist ein Tuning gemäß dem Weber-Fechner-Gesetz eine effiziente Methode, Objekteigenschaften zu bestimmen. Ein Verlust an Feinabstimmung ist hinnehmbar, wenn die Unterschiede zwischen den Objektgruppen groß sind und diese relevanter sind, als mögliche geringe Unterschiede zwischen zwei Steinen in der Nähe des Fisches. Die Bestimmung eines größeren Unterschieds wie von lebenden Objekt, gerade von Futtertieren, in der Nähe von Gestein ist eine wichtigere Aufgabe für das Sinnessystem.

An *Gymnotus carapo*, einem Vertreter der südamerikanischen elektrischen Fische, fanden Caputi et al. (2003) keinen Weber-Fechner-Zusammenhang für dessen elektrosensorische Wahrnehmung von Widerstandsunterschieden. Vielmehr zeigte sich hier, dass unabhängig vom Grundwert dieselbe Amplitude der Novelty Response auftritt, wenn eine bestimmte Amplitudendifferenz zwischen den beiden lokalen EODs herrschte. Nun haben sich die südamerikanischen elektrischen Fische unabhängig von den afrikanischen entwickelt. Daher ist es denkbar, dass es zu unterschiedlichen Systemen bei der Unterscheidung von Kontrasten gekommen ist. Für *Gymnotus* schlossen die Autoren aus ihren Ergebnissen zwei Dinge. Zum einen,

„dass die Schwelle der Elektrozeporen nicht die Schwelle ihrer beobachteten Verhaltensantworten setzen“. Zum anderen, dass sie ein Hinweis darauf seien, dass es bei der Objektdiskriminierung nicht zu einem Vergleich des LEODs mit einem festen internen Muster käme, sondern vielmehr auf einem ständigen Vergleich zwischen aktuellem und vorhergehendem LEOD beruhe. Die vorliegenden Ergebnisse dieser Arbeit widersprechen diesen Schlussfolgerungen nicht. Die gefundenen Schwellen für die Auslösung der Novelty Response variierten mit den Grundwerten, was darauf hin deutet, dass hier ein soeben auf Basis des Grundwertes erzeugtes Bild mit dem nächsten verglichen wird. Die Wahrnehmung beruht dann auf einem relativen Vergleich zwischen dem Abbild des Grundwertes und dem Abbild des Widerstands im Reiz, bzw. auf einem Vergleich zwischen dem neuen Abbild des Widerstands im Reiz und einem gemittelten Abbild, entstanden aus einer Reihe vorhergehender LEODs. Denn gäbe es ein „fest verdrahtetes“ Standardbild im Zentralen Nervensystem würde die Reaktion auf einen Widerstand im Reiz nicht vom vorhergehenden Grundwert abhängen.

4.1.2 Fehlerdiskussion der Versuche zum Weber-Fechner-Gesetz

Wie die starke Streuung der Datenpunkte und die hohen Konfidenzintervalle zeigen, gab es bei den Messungen starke Rauscheffekte. Für die Messung lokaler EODs ist ein konstanter Abstand der Elektrode zur Haut und zum Dipolobjekt wichtig. Ebenso für die Wahrnehmung durch den Fisch ein konstanter Abstand zwischen Dipolobjekt und Haut. Diese Abstände wurden im Rahmen der Möglichkeiten konstant gehalten. Allerdings kann es im Verlauf eines Versuches zu Änderungen kommen, wenn der Fisch sich bewegt, wenn Halterungen nachgeben. Auch zwischen den Versuchen kann es zu Unterschieden kommen, auch wenn versucht wurde, diese zu vermeiden. Für weitere Versuche sollten nach Möglichkeiten fest montierte Komponenten benutzt werden. Auch die Fixierung der Tiere sollte verbessert werden. Denn dadurch, dass das Setup jedes Mal neu aufgebaut werden musste, wurden Abweichungen bei den Abständen der Komponenten erzeugt, die so verhindert werden könnten.

Ein weiteres Problem stellt auch die Reaktion der Tiere auf andere Reize als den elektrischen dar. Wie beschrieben kann eine Novelty Response durch optische und akustische Reize ausgelöst werden, die man nicht absolut unterbinden kann.

Geräusche außerhalb des Versuchsraumes und Bewegungen des Experimentators können bereits eine Novelty Response auslösen. Durch Verdunklung und geschlossene Fenster und Türen wurde dies, genau wie mechanische Störungen am Setup, zwar weitgehend vermieden, aber nicht absolut ausgeschlossen. Die Auswertmethode, bei einer Novelty Response nur den engen Zeitraum um den Wechsel vom Grundwert zum Widerstand zum Reiz auszuwerten, schloss nicht systematische Einflüsse zwischen den Schaltintervallen aus der Auswertung aus. Durch Kontrollversuche mit Schaltungen ohne verbundene Komponenten oder mit Widerstandsdifferenzen von 0Ω wurde sichergestellt, dass sich die Reaktionen der Tiere auf die elektrischen Reize bezogen. Die statistische Methode, anhand der Z-Transformation nur die EODs um ein Schaltereignis herum zu nutzen, schloss Ereignisse aus, die in keinem Zusammenhang zum Reiz standen, berücksichtigte aber auch die unterschiedlichen individuellen Pulsmuster der Tiere.

4.2 Die Anzahl der EODs beeinflusst die Wahrnehmung der Tiere

Die zweite Fragestellung war, ob die Anzahl an EODs, die einem Reiz vorausgehen, eine Rolle bei der Wahrnehmung von Reizunterschieden spielt. Ziel war es zu klären, ob die Novelty Response davon abhängt, wieviele EODs vor einem Wechsel während des Grundwertes ausgesandt wurden. Beruht die Wahrnehmung von Reizänderungen auf einem zentral und fest hinterlegten Abbild, sollte die Wahrnehmung von Unterschieden nicht von der Anzahl an einer Reizung vorhergehenden EODs abhängen. Wird zum Vergleich der aktuellen sensorischen Information mit der sensorischen Vergangenheit demgegenüber ein sich kontinuierlich veränderndes EOD Muster genutzt, müsste die Novelty Response von der Anzahl einem Reiz vorhergegangenen EODs abhängen.

Um dies zu testen, wurde die Dauer des Intervalls, in dem der Grundwert präsentiert wurde, systematisch verlängert. Die geringste Zeitspanne, in der der Grundwert präsentiert wurde, war dabei gerade noch lang genug, dass die Tiere diesen Grundwert mit einem einzigen EOD sensorisch erfassen konnten.

Allerdings zeigt sich an dieser Stelle auch die Grenze der Methode. Aufgrund des Versuchsablaufs, bei dem sich immer wieder Widerstand im Reiz und Grundwert

abwechseln, kommt es immer wieder zu On- und Off-Reaktionen der Fische. Entscheidend für die Auswertungsmethode der On-Reaktion ist aber die Menge der EODs während des Grundwerts, vor dem Einschalten des Reizes. Wenn dieses Intervall jedoch kürzer wird, als die Zeit, die die Tiere brauchen, um sich nach einer Off-Reaktion auf das Ausschalten des vorhergehenden Reizes zu beruhigen, beeinflusst die Amplitude dieser Off-Reaktion die nächste On-Antwort. Dieser Grenzbereich definiert die zeitlichen Grenzen der Methode.

Diese Problematik ist jedoch unvermeidbar. Nur durch die genaue Einteilung des Versuchsablaufs in die Zustände „Reiz an“ und „Reiz aus“ ist die Zahl der EODs bestimmbar. Für weiterführende Versuche wären dabei eventuell neurophysiologische Methoden zu empfehlen, bei denen aus dem Verhalten höherer Verarbeitungsstationen auf die Wahrnehmung geschlossen werden könnte.

Die Abbildung 3.10 zeigt die Daten zu dieser Versuchsreihe. Generell war ersichtlich, dass in den Versuchen die Stärke der Novelty Response mit zunehmender Anzahl EODs zunahm. Dabei sank der Z-Wert auf Werte bis -20, was zu den stärksten aufgetretenen Novelty Responses zählt.

Wie in Abbildung 3.11 dargestellt ist, ergeben sich grundsätzlich vergleichbare Zusammenhänge zwischen der Häufigkeit mit der Novelty Responses ausgelöst wurden und der Anzahl an einem Reiz vorausgehenden EODs. So liegt sie bei über 250 vorhergehenden EODs bei über 90%. Bei geringeren Zahlen nimmt sie ab und fällt unter 50%, jedoch fallen auch hier wieder die sehr geringen Anzahlen aus dem Rahmen.

Im Bereich der sehr niedrigen EOD-Zahlen vor dem Zurückschalten fällt auf, dass die Fische auch bei nur einem einzigen zur Verfügung stehenden EOD auf die Differenz zwischen beiden virtuellen Objekten reagieren. Dieser Effekt ist, wie oben beschrieben, auf den Einfluss der vorhergehenden Off-Reaktion zurückzuführen. Tatsächlich reagierten die Tiere bereits bei nur einem einzigen EOD. Die Abhängigkeit von der Reizstärke bleibt dabei bestehen. Auch bei den Einzel-EOD-Reaktionen sind die Novelty Responses von ihr abhängig. Es ist also keine unbestimmte Reaktion. Auch die Auswertung der Start-EODs der Novelty Response ergab, dass eine Novelty Response bereits mit dem ersten EOD nach dem Wechsel zum Widerstand im Reiz beginnen kann. Innerhalb der ersten drei EODs beginnen sogar 90% der untersuchten Novelty Responses.

Eine Möglichkeit, weshalb bereits einzelne EODs derartig starke Novelty Responses auslösen können, beschrieben Sokolov (1963) und Jackson (1974) anhand von Hautwiderstand und Herzschlag am Menschen. Sie fanden für schwellennahe Reizamplituden, dass stärkere Reaktionen ausgelöst werden können, als bei stärkeren Reizen. Diese Erscheinung wirkt sich derart aus, dass nach einer starken Reaktion auf schwellennahe Reize bei einer Erhöhung der Reizstärke die Antwortamplitude zunächst sinkt. Anschließend nimmt sie bei gesteigerter Reizstärke wieder zu. Die Autoren führten diesen Effekt auf eine Konkurrenzsituation zwischen Orientierungs- und Abwehrreaktion zurück. So würde bei schwellennahen Reizen zunächst eine Orientierungsreaktion ausgelöst, bei sehr starken Reizen hingegen eine Abwehrreaktion. Im Bereich zwischen diesen beiden Reizstärken hingegen würden beide Verhaltensformen miteinander konkurrieren und die Antwort auf den Reiz würde insgesamt schwächer ausfallen.

Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkt den Verlauf der Amplitude der Novelty Responses in Abhängigkeit von der Anzahl der EODs, erkennt man einen ähnlichen Verlauf. Bei einem einzigen EOD reagieren die Fische mit einer starken Novelty Response, danach nimmt diese wieder ab und anschließend bei längeren Intervallen wieder zu. Zwar kann man die von Sokolov und Jackson beschriebenen Abhängigkeiten der Antwortstärke von der Reizamplitude nur eingeschränkt mit einer Abhängigkeit von Wahrnehmungsmomenten vergleichen, jedoch ist ein ähnlicher Zusammenhang denkbar. Asafov (1965) fand bei ähnlichen Untersuchungen auch einen Zusammenhang zwischen diesem „Schwelleneffekt“ und verschiedenen Reizeigenschaften, wie dessen Stärke, aber auch dessen Präsentationsreihenfolge. Wie Jackson (1974) aber einschränkt, wurden die sowjetischen Untersuchungen nicht statistisch untermauert und konnte dieser Effekt auch von Leavy und Geer (1967) in einem Versuch, die Ergebnisse Sokolovs zu reproduzieren, nicht nachvollzogen werden.

Davis (1970) fand bei Untersuchungen zur Startle Response bei Ratten, dass bei verkürzten Inter-Stimulus-Intervallen, schwächere Reaktionen auftraten. Bei der Startle Response handelt es sich um eine Verhaltensreaktion auf einen plötzlich auftauchenden Reiz, wie z.B. Lichtblitze oder laute Geräusche. Davis verkürzte die Intervalle zwischen den Reizen und fand dabei schwächere Reaktionen der untersuchten Tiere. Bei längeren Reizintervallen hingegen nahm die Amplitude der Response zu. Da in der vorliegenden Arbeit jedoch nur das Intervall zwischen dem Ausschalten des vorhergehenden Reizes und dem Beginn des nächsten verkürzt

wurde, nicht jedoch die eigentlichen Intervalle zwischen den Reizen, sind die Ergebnisse von Davis nicht genau übertragbar.

Unter den genannten Gesichtspunkten wäre eine denkbare Erklärung der starken Novelty Responses auf sehr kurze Intervalle, die von Sokolov (1963) beschriebenen Schwelleneffekte. Bei längeren Intervallen hingegen, wenn die Tiere mehr EODs zur Untersuchung der Objektveränderung nutzen konnten, reduzierte sich die Amplitude der Novelty Response wieder. Hier kämen die von Davis beschriebenen Effekte bzgl. der Habituation an die kurzen Wechsel zum Tragen, bevor anschließend bei noch größeren EOD-Zahlen die Amplitude der Novelty Response wieder zunahm, da die Tiere nun stärker an den zuvor angelegten Reizzustand gewöhnt waren und auf dessen Änderung stärker reagierten.

Für die Theorie eines zentralen Speichers der sensorischen Vergangenheit würde dies bedeuten, dass die Reaktion am stärksten ist, wenn der Unterschied zwischen neuer Wahrnehmung und einem Speicherabbild am größten ist. Bei kurzen Intervallen, wenn das Speicherbild eine Mischung aus verschiedenen „alten“ LEODs ist, ist der Unterschied des ersten EODs nach dem Wechsel geringer, als wenn das Speicherabbild komplett aus einem Mittel der gleichartigen LEODs besteht, die bei langen Intervallen in den Speicher geschrieben wurden.

Wie die Daten jedoch zeigen, hing die Amplitude einer Novelty Response in diesen Versuchen von der Anzahl der EODs ab, die dem Wechsel der Objekte vorhergingen. Dies spricht dafür, dass die zentrale Kopie, die als Vergleichswert aus der sensorischen Vergangenheit dient, aus mehr als einem einzigen EOD besteht. Denn sonst wäre immer nur das letzte EOD abgelegt und die vorherigen wären vergessen. Dann dürfte jedoch die Zahl der EODs keinen Einfluss auf die Empfindung der Tiere haben. Dies ist jedoch eindeutig der Fall. Daraus kann geschlossen werden, dass zwar ein einziges EOD als Muster ausreicht, die Tiere jedoch über einen längeren Zeitraum hinweg die lokalen EODs „sammeln“ und immer wieder miteinander vergleichen. Je länger sich nichts an der Reizsituation ändert, umso mehr lokale EODs werden integriert und in das zentrale Muster übernommen. Kommt es dann zu einer Änderung im Feld an den Rezeptoren und ändert sich die Wahrnehmung des Tieres, reagiert dieses umso stärker auf diese Veränderung, je länger sich zuvor nichts geändert hat. Wobei „länger“ in diesem Falle mit der Anzahl EODs gleichzusetzen ist. Aufgrund des knatternden Pulsverhaltens und der damit variablen Zahl an Pulsen

pro Zeiteinheit ist die Intervalldauer weniger wichtig als die Anzahl der ausgesendeten elektrischen Pulse.

Heiligenberg (1980) beschrieb die Möglichkeit eines zentralen Speichers, der nach und nach mit EOD-Mustern befüllt wird und mit dem jedes neue EOD verglichen wird. Als Mechanismus wäre dabei eine Art zyklischer Speicher denkbar, bei dem immer eine Anzahl „abgelaufener“ EODs gespeichert wird, aus denen dann ein mittlerer Speicherpunkt der letzten unmittelbaren sensorischen Vergangenheit erzeugt wird. Jedes weitere einlaufende EOD wird nun mit diesem Speicherabbild verglichen und diesem anschließend hinzugefügt. Weicht das nächste EOD während des Widerstands im Reiz stark von den vorhergehenden ab, so erkennt der Fisch einerseits eine Veränderung, gleichzeitig wird es dem Gesamtabbild hinzugefügt. Das nächste EOD (also das erste nachdem wieder zum Grundwert zurückgeschaltet wurde) weicht ebenfalls wieder ab. Allerdings ist das mittlere Speicherabbild durch das eine abweichende EOD zuvor (also dem EOD während des Widerstands im Reiz) gegenüber dem übernächsten verändert. Dieses übernächste weicht somit wieder von der zentralen Erwartung, bzw. Kopie ab. Das Tier erkennt eine Veränderung der sensorischen Information und reagiert darauf. Durch diesen Mechanismus wäre zu erklären, wieso die Tiere einerseits auf einzelne abweichende EODs unterschiedlich stark reagieren, da dies auch von der Stärke des Widerstands im Reiz abhängt. Zum anderen würde der Zusammenhang mit der Anzahl vorhergehender EODs klar, für den das sensorische Speicherabbild über viele EODs gebildet werden muss. Denn umso mehr EODs nach einem Wechsel in das Abbild einfließen und den Ringspeicher füllen, desto eindeutiger ist auch der Unterschied zwischen Speicher und neuer Information.

Letztendlich würde ein solcher Mechanismus auf der einen Seite ständig vorkommende kleinere Unterschiede zwischen lokalen EODs herausfiltern und glätten, ohne dass diese direkt eine Verhaltensantwort auslösen. Auf der anderen Seite bewirkt diese Glättung des Speicherabbilds im Hirn, dass plötzliche Abweichungen nach längerer Unverändertheit wirklich herausstechen und wahrgenommen werden, wenn sie weniger gering wären.

Hinweise auf die Existenz eines solchen Mechanismus liefern Arbeiten, die am ELL als erster Verarbeitungsstufe der elektrosensorischen Informationen durchgeführt wurden. So weisen Sawtell et al. (2005) darauf hin, dass der Latenzcode, mit dem bei Afferenzen der Mormyromasten die Amplitude eines EOD kodiert wird, auch die

Zeitunterschiede zu vorhergehenden EODs dargestellt werden. Bell et al. (1993) beschrieben, dass im ELL vorhergehende Informationen des elektrosensorischen Systems mit neuen verglichen werden. Dabei kommt dem Mechanismus der Corollary Discharge eine besondere Bedeutung zu (s.a. 1.4.2.2). Dieses Signal bereitet nicht nur die Verarbeitungsstufen des elektrosensorischen Systems auf kommenden Input vor, sondern bewirkt hier im Zusammenspiel mit Synapsen des ELL eine sich plastisch ändernde Erwartung für die nächste einlaufende Information. Dabei steht dem aktuellen sensorischen Eingang eine invertierte Kopie des vorhergehenden gegenüber. Durch Additionsmechanismen kann so eine Neuheit herausgestellt werden. Diese an *G. petersii* erhobenen Daten wurden durch Caputi und Pereira (Caputi 2004) bestätigt, die mittels Feldpotentialmessungen an *Gymnotus carapo* zeigen konnten, dass deren Antworten auf künstlich erzeugte EODs abnahmen, wenn die Amplitude des EODs gesenkt wurde. Die Feldpotentiale kehrten zwar wieder auf ihr normales Niveau zurück, reagierten aber auf eine anschließende Erhöhung der EOD-Amplitude mit einer Steigerung ihrer Antwort. Sie bildeten also jeweils die Veränderung zum vorhergehenden Status ab. Der Autor kam zu dem Schluss, dass Novelty Responses so die zeitliche Auflösung des elektrosensorischen Systems verbessern. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit unterstützen diese Annahme.

4.2.2 Fehlerdiskussion zu den Versuchen zur Zeitabhängigkeit

Zusätzlich zu den unter 4.1.2 angeführten Fehlerquellen sind in dieser Versuchsserie zwei Parameter zu beachten. Zum einen die bereits beschriebene Schwierigkeit zwischen einer vorhergehenden Off-Reaktion und der nächsten On-Reaktion zu unterscheiden, wenn das Intervall des Grundwerts stark verkürzt wird. Auf diese Art wird die Auswertung sehr kurzer Intervalle erschwert. Zum anderen ist die Anzahl der EODs nicht direkt beeinflussbar. Fische, die mit hohen Frequenzen pulsen, senden dementsprechend im selben Intervall mehr Pulse, als Tiere, die weniger schnell pulsen. Dies macht es unmöglich, zuvor definierte Intervalldauern zu verwenden. Vielmehr muss für jeden Fisch neu untersucht werden, wie man am besten ein kurzes Intervall und entsprechend geringe EOD-Zahlen erreicht.

4.3 Schnauzenorganresponse und Novelty Response bei virtuellen Objekten

Bei den Versuchen mit virtuellen Objekten mit unterschiedlichen Widerständen zeigte sich bei *G. petersii* ein weiteres Verhalten, welches erstmalig von uns (Engelmann, Nöbel et al. 2009) beschrieben wurde: die Schnauzenorganresponse. Hierbei handelt es sich um eine motorische Reaktion der Tiere auf (virtuelle) Objekte, die kopfnah positioniert waren. Dabei reagierten die Tiere auf elektrische Änderungen mit einem Abklappen des Schnauzenorgan. Diese Bewegung kann dabei nach unten oder zur Seite erfolgen. Ebenso wie die Novelty Response zeigt diese Reaktion also die Wahrnehmung von elektrischen Eigenschaften an und ist eine weitere Form von Verhaltensreaktion auf plötzliche Ereignisse.

Wie dargestellt, bewegt der Versuchsfisch bei einem plötzlichen Wechsel des Reizes den Rüssel reflexartig. Diese Reaktion dauert etwa 500 ms und im Anschluss wird das Kinn meist sofort wieder zurückbewegt. Dabei stieg die Anzahl der Schnauzenorganresponses pro Versuchswert mit der Widerstandsdifferenz, die dem Fisch präsentiert wurde. Für Kapazitäten wiederum ließ sich dieses Verhalten nicht beobachten. Hier kam es nur selten zu Schnauzenorganresponses. Die gleichzeitig aufgezeichneten Novelty Responses nahmen in ihrer Amplitude ebenfalls mit dem Widerstand zu. Hier kam es auch bei Kapazitäten zu Reaktionen. Es besteht bei Tests mit Widerständen ein linearer Zusammenhang zwischen der Stärke der Novelty Response und der Anzahl der Schnauzenorganresponses.

Die Novelty Response stellt eine Verhaltensform dar, welche die zeitliche Auflösung des elektrischen Sinnes ändert, wenn ein Objekt plötzlich im elektrischen Feld auftaucht (Meyer 1982). Parallel dazu könnte die Schnauzenorganresponse hier als Hin- oder Abwendereaktion dazu dienen, ein Objekt vor dem Fisch näher zu untersuchen. Dafür spricht die große Anzahl von Elektrozeporen auf der Spitze des Schnauzenorgans. Diese „elektrische Fovea“ (von der Emde und Schwarz 2002) verbessert dabei die räumliche Auflösung am beweglichen Kinn der Tiere. Wie in 1.3.1 beschrieben wird das Schnauzenorgan bei der Futtersuche über dem Grund hin und her bewegt und „scannt“ dabei den Untergrund nach Beutetieren ab. Betrachtet man nun die Spitze des Kinns als der optischen Fovea entsprechend, könnte man eine Schnauzenorganresponse in gewisser Hinsicht als Analogon von Blickzielbewegungen bezeichnen, welche durchgeführt werden, um ein Objekt nicht

nur im Sichtfeld, sondern vielmehr im Punkt der höchstens optischen Auflösung zu behalten. Parallel dazu würden die Tiere bei einem auftauchenden Objekt ihr Schnauzenorgan aktiv bewegen, um das Objekt untersuchen zu können. Die Hinwendebewegung wäre als Verhalten zur Untersuchung eines Objektes zu bezeichnen. Ähnlich wie man den Kopf bewegt, wenn ein Geräusch erklingt oder ein Licht erscheint. Durch die Reflexhaftigkeit dieser Reaktion wäre gewährleistet, dass die Tiere schnell auf auftauchende Reize reagieren können.

Auch Abwendebewegungen können in diesem Kontext betrachtet werden. Sie sind weniger eine Schutzbewegung, die dazu dient, das Schnauzenorgan aus einem gefährdeten Bereich zu entfernen, weil ein möglicher Prädator auftaucht. Eine solche Reaktion wäre nur sinnvoll, wenn das gesamte Tier aus dem Einflussbereich des Räubers flieht. Auch ein Abwenden um eine Überlastung der Rezeptoren zu vermeiden erscheint nicht logisch, denn die Schnauzenorganresponse tritt auch bei geringen Stimulusamplituden auf. Vielmehr könnte dieses Verhalten dazu dienen, weitere Untersuchungen des frontalen Bereichs durchzuführen. Es hilft möglicherweise dabei, die Konturen eines Objekts zu untersuchen und die Größe einzuschätzen.

Die Schnauzenorganresponse kann als weitere Orientierungs- und Hinwendereaktion betrachtet werden, mit der die Tiere ihre Wahrnehmung verbessern können. Im Zusammenspiel mit der Novelty Response ergibt sich so beim Auftreten eines neuen Reizes oder Objektes in der Nähe des Fisches eine verbesserte räumliche Auflösung und eine gesteigerte zeitliche Auflösung des elektrischen Sinnes.

Auffällig ist, dass eine Schnauzenorganresponse bei kapazitiven Objekten wesentlich seltener auftritt, als bei ohmschen Eigenschaften. Im Gegensatz zur Novelty-Response-Amplitude, bei der es in denselben Versuchen zu signifikanten Antworten auf Kapazitätsänderungen kam. Nur bei den Tests mit Widerstandsänderungen ergab sich eine Korrelation zwischen der Amplitude der Novelty Response und der Zahl der Schnauzenorganresponses erkennen. Engelmann et al. (2009) erklären die fehlende Reaktion des Tieres mit dem Schnauzenorgan bei Kapazitätsänderungen durch den Einfluss von DC-Potentialen, also Gleichstromeinflüssen, welche die Tiere mit dem ampullären System wahrnehmen. Bei Wechseln zwischen Kapazitäten entfallen derartige Einflüsse, weswegen ein Einfluss des ampullären Systems bei der Schnauzenorganresponse angenommen werden kann. Allerdings kann dieser

Einfluss nicht alleine für die Auslösung einer Novelty Response verantwortlich sein. Nicht zuletzt, da diese ja auch durch nichtelektrische Reize ausgelöst werden kann.

4.3.2 Fehlerdiskussion zur Schnauzenorganresponse

Auch hier gelten die in 4.1.2 geschilderten Fehlerquellen. Hinzukommen Probleme, die mit dem spezifischen Aufbau für die Untersuchung der Schnauzenorganresponse zusammenhängen. Zum einen ist die videobasierte Aufnahme einer schnellen Reaktion, wie sie die SOR darstellt, schwierig. Aufnahmen wurden mit normalen Videokameras gemacht. Bei Auslenkungsgeschwindigkeiten um $90^\circ/\text{s}$ stösst man an die Grenzen der zeitlichen Auflösung einer Kamera und verpasst bei der Auswertung eventuell Spitzenauslenkungen. Ein weiteres Problem war die Auswahl des Versuchstiers, da wie beschrieben nicht alle Fische eine SOR zeigen.

4.4 Virtuelle Objekte gleicher „elektrischer Farbe“ und die Novelty Response

Die Frage nach der Existenz einer Wahrnehmungsqualität, die als elektrischen Farbe bezeichnet wird (Budelli & Caputi 2000), wurde in einer Reihe von Versuchen mit der Novelty Response und in Wahlversuchen untersucht.

In den Novelty-Response-Versuchen wurden den Tieren zuvor hinsichtlich ihrer Lage im Wahrnehmungsraum definierte virtuelle Objekte präsentiert. Diese Objekte lagen auf derselben Linie einer elektrischen Farbe. Diese Objekte, die auch in den Dressurversuchen benutzt wurden, wurden nun nacheinander über ein Relais präsentiert. Würden die virtuellen Objekte dem Fisch gleich oder ähnlich erscheinen, sollte keine oder eine schwächere Novelty Response als für Wechsel zu Objekten neben der virtuellen Farblinie zu registrieren sein.

Generell gibt es für die Wahrnehmung von Objekten innerhalb des Wahrnehmungsraumes verschiedene Möglichkeiten, anhand derer sich die Fische orientieren könnten. Zum Einen könnte der euklidische Abstand, also die kürzeste Distanz zwischen zwei Objekten, den Ausschlag geben. Andererseits haben von der Emde und Ronacher (1994) gezeigt, dass *Gnathonemus* sich bei der Unterscheidung zweier

Objekte an einer City-Block-Metrik orientiert. Denkbar wäre jedoch auch, dass der Winkel zwischen zwei Objekten, abhängig von der Farblinie, auf der sie liegen, einen Einfluss auf die Diskriminierung hat.

Zum einen wurden Objekte verwendet, welche sich in beiden Dimensionen (Amplitude und P/N-Verhältnis) des Wahrnehmungsraumes von einem Referenzobjekt unterscheiden und auf oder neben dessen Linie der elektrischen Farbe liegen. Außerdem wurden Objekte, die sich nur in jeweils einer vom Referenzobjekt unterscheiden, benutzt.

Die Objektwechsel in den Novelty-Response-Versuchen riefen alle eindeutige Verhaltensreaktionen hervor. Kein Objekt wurde dabei nicht mit Novelty Responses beantwortet, wenn es gegen den S+ ausgetauscht wurde. Nimmt man die Novelty Response als Maßstab für die Wahrnehmung wurde jedes Objekt als unterschiedlich zum S+ erkannt. Dies spricht gegen die These der „elektrischen Farbe“. Wenn die Tiere auf das Umschalten zwischen zwei gleichfarbigen Objekten reagieren, so müssen diese anhand eines Parameters unterschieden werden können. Ein denkbarer Hinweis für den Fisch könnte die reale Entfernung des Objekts darstellen.

Objektentfernungen können die Tiere erkennen, indem sie die Steigung des elektrischen Bildes auf ihrer Haut und die Amplitudenmodulation auswerten. Diese relative Steigung unterscheidet sich in ihrer Steilheit, je nachdem wie weit ein Objekt entfernt ist (Schwarz und von der Emde 2001). Dies hängt mit der Bildung des elektrischen Bildes auf der Haut zusammen. Das elektrische Bild stellt hierbei die Region auf der Haut dar, in der die Elektrozeporen bei Anwesenheit eines Objekts eine Veränderung registrieren (Caputi et al. 1998). Die Verteilung der Amplitudenänderungen wird dabei durch den „Mexican-Hat-Effekt“ beschrieben“. Bei der Detektion von Größenunterschieden ist rein anhand der Amplitude für einen Fisch jedoch erst einmal nicht ersichtlich, ob es sich um ein kleines nahes Objekt oder ein größeres weiter entferntes handelt (von der Emde und Schwarz 2001). Vielmehr kann er dies der relativen Steigung der Amplitude des elektrischen Bildes entnehmen. Je näher ein Objekt an der Rezeptorfläche liegt, umso schärfer sind die Ränder des elektrischen Bildes auf der Haut. Man kann sich dies mit Hilfe des Schattenwurfs eines Objektes auf einer Leinwand vorstellen, hinter dem eine Lichtquelle steht. Der Rand des Schattens wird diffuser, wenn die Lichtquelle sich vom Objekt entfernt, bzw. das Objekt sich von der Leinwand zum Objekt bewegt. Befindet sich das Objekt in der Nähe der Rezeptorfläche, wird der Schatten/Licht-

Übergangsbereich klarer und es ergibt sich ein schärferer Kontrast. Dazu kommt, dass die Amplitudenmodulation des lokalen EODs mit der Entfernung des Objektes verändert wird. Weiter entfernte Objekte verursachen geringere Modulationen. Aus diesen beiden Parametern können die Tiere die Entfernung eines Objektes bestimmen.

Es ist daher nicht auszuschließen, dass der Parameter der relativen Steigung bei den verschiedenen Objekten vom Fisch als unterschiedlich erkannt wird. Denn die Objekte liegen zwar alle auf der gleichen Farblinie, aber die Steigung könnte eine Detektion der virtuellen Objekte möglich machen, weil sie nicht zum jeweiligen lokalen EOD passt. Denn die virtuellen Objekte simulierten ja reale Objekte bei unterschiedlichen Entfernungen. Wenn das für die Versuche nötige Dipolobjekt, dessen Gehäuse einen nicht vermeidbaren Einfluss auf das EOD hat, konstant am Ort verbleibt, so kann seine reale Entfernung eventuell durch die relative Steigung als nicht zum virtuellen Objekt passend erkannt werden. Denn das echte Objekt „Dipol“ verbleibt ja immer in der gleichen Entfernung, sodass sich das elektrische Bild auf der Haut in seiner relativen Steigung nicht ändert. So wäre es den Tieren möglich mit Einflüssen, welche nicht durch die Versuchsschaltung verursacht werden, zu erkennen, dass es sich nicht wirklich um ein Objekt handelt, das sich weiter entfernt hat. Vielmehr um ein anderes Objekt, welches ähnliche elektrische Eigenschaften besitzt. Effekte, wie von der Emde et al. (1998) sie beschrieben haben, dass Objekte verschiedener Form bei verschiedenen Abständen verwechselt werden, können hier möglicherweise eine Rolle spielen. Weiterführende Versuche sind zu empfehlen, in denen die elektrischen Bilder eines sich wirklich entfernenden Referenzobjekts mit denen verschiedener virtueller Objekte verglichen werden. Es wäre anhand des Versuchsaufbaus, bei dem die Messelektrode genau zwischen Haut und Dipolobjekt platziert war, denkbar, dass die Flanken und die relative Steigung des elektrischen Bildes nicht erfasst wurde. Ähnlich dem beschriebenen Effekt, der möglichen Verwechslung kleiner naher und großer entfernter Objekte (von der Emde und Schwarz 2001).

Die Frage, woran sich die Tiere bei der Unterscheidung der Objekte orientieren kann nicht abschließend geklärt werden. In Bezug auf die city-block-metrische Entfernung konnte ein Zusammenhang zwischen der Entfernung und der Reaktion der Fische allenfalls tendenziell erkannt werden. Zwar zeigen die Tiere bei allen Objekten

eindeutige signifikante Novelty-Responses. Eine Abhängigkeit der Novelty Response von der city-block-metrischen Entfernung konnte aber nicht belegt werden.

Weiterführende Versuche wären nötig, um eine eventuelle Abhängigkeit von der Entfernung auch statistisch zu belegen. Zwar weisen die vorliegenden Daten auf einen Zusammenhang hin, der Nachweis konnte jedoch nicht erbracht werden und steht noch aus.

City-block- oder auch minkowskimetrische Zusammenhänge wurden für verschiedene Sinnessystem beschrieben, wie z.B. bei der Farbdiskriminierung der Biene. Für diese fanden Backhaus et al. (1987) einen Wahrnehmungsraum, der zweidimensional auf die Parametern Farbton und Sättigung zurückzuführen war. In diesem bestimmten die Tiere Unterschiede zwischen Farben in Verhaltensversuchen über die Unterschiede in beiden Wahrnehmungsdimensionen. Ebenfalls an Honigbienen fand Ronacher (1992) city-block-metrische Eigenschaften der Diskriminierung. Hier für den Zusammenhang aus dem Muster eines Objekts, welches in Wahlversuchen präsentiert wurde, und seiner Größe. Beide Parameter wurden dabei getrennt herangezogen und konnten die Wahrnehmung und Unterscheidung der Objekte getrennt erklären. Ein solcher Zusammenhang läge auch bei der Diskriminierung von virtuellen Objekten durch *Gnathonemus* nahe. Nicht nur aufgrund der Ergebnisse von von der Emde und Ronacher (1994). Die Fische unterschieden in den Wahlversuchen die Objekte anhand der beiden den Wahrnehmungsraum bildenden Parameter der Wellenformveränderung und der Gesamtamplitude des EODs. Und wie der nächste Versuchsabschnitt zeigte, beeinflussten beide Dimensionen innerhalb des Wahrnehmungsraumes auch für sich alleine die Tiere in ihrer Wahl eines Objektes. Daher spricht vieles für eine city-block-metrische Diskriminierung, auch wenn sie hier nicht belegt werden kann.

In einer weiteren Testreihe stand die Frage im Vordergrund, ob einer der beiden Parameter des lokalen EODs einen stärkeren Einfluss auf die Wahrnehmung von *Gnathonemus petersii* hat. Dazu wurden Objekte erzeugt, welche sich vom Referenzobjekt nur in einer Dimension des Wahrnehmungsraumes unterscheiden. Sie beeinflussten also das lokale EOD nur in seiner Gesamtamplitude oder dem P/N-Verhältnis. Dadurch war es möglich, den Einfluss des jeweils anderen Parameters auszuschließen.

Für diese Versuche wurden erneut die Entfernungen der Testobjekte zum S+ im Wahrnehmungsraum bestimmt. Bei beiden Dimensionen reagierten die Fische auf einen Objektwechsel. Sie nahmen also in beiden Dimensionen Änderungen wahr und reagierten darauf mit einer Novelty Response. Für beide Objektgruppen konnten Zusammenhänge mit der Entfernung erkannt werden. Allerdings ist diese bei nur bei konstanter Amplitude signifikant.

In dieser Versuchsreihe konnte somit festgestellt werden, dass die Tiere wahrscheinlich beide Dimensionen, auf jeden Fall jedoch die Amplitude, nutzen und auch bei Unterschieden in einzelnen Richtungen innerhalb des Wahrnehmungsraumes Abweichungen vom S+ wahrnehmen können. In dieser Hinsicht können die Ergebnisse von von der Emde und Ronacher (1994) nachvollzogen werden. Allerdings konnte eine Gleichbehandlung beider Richtungen im Wahrnehmungsraum nicht belegt werden. Trotzdem deutet dies auf eine Orientierung innerhalb des Wahrnehmungsraumes nach der City-Block-Metrik hin, bei der jede Dimension einzeln gewichtet wird, wenn es um die Bestimmung von Unterschieden zwischen zwei Objekten geht. Denkbar ist auch, dass die Position des Objekts im Wahrnehmungsraum über einen anderen Maßstab mit dem Referenzobjekt verglichen wird.

Als alternativer Weg der Objektdiskriminierung ist es denkbar, dass die Fische sich am Winkel orientieren, der zwischen zwei Objekten im Wahrnehmungsraum liegt. Dabei wäre nicht mehr der direkte Abstand oder der city-block-metrische Abstand das Maß für einen Unterschied zwischen zwei Objekten, sondern ihre Position bezogen auf eine Referenzlinie. Diese Referenzlinie wäre dabei die Farblinie des S+. Zwischen dieser und der Linie zwischen einem Objekt und dem basalen EOD existiert ein Winkel, den man bestimmen kann. Dies spräche auch für die Möglichkeit elektrischer Farben. Denn Objekte mit Winkeln von 0° zum S+ würden so ebenfalls nicht mit einer Novelty Response beantwortet. Eine ähnliche Situation wie in der Theorie der elektrischen Farbe, wo ebenfalls Objekte auf einer Linie zum S+ mit diesem verwechselt würden.

Dies wurde für die Daten der virtuellen Objekte aus den Novelty-Response-Versuchen untersucht. Der Winkel hat dabei keinen Einfluss auf die Stärke der Novelty Response. Allenfalls bei positiven Winkeln ergab sich in der On-Antwort eine signifikante Korrelation.

Die Theorie, dass der Winkel wirklich ein ausschlaggebendes Maß sein könnte, ist dabei zweifelhaft. Wäre dem so, ist es denkbar, dass Objekte mit einem großen Winkel, aber geringem Abstand im Wahrnehmungsraum, einen größeren Einfluss auf die Wahrnehmung und die Novelty Response haben, als ein Objekt mit geringem Winkel und großem Abstand. Genauso würde ein Objekt auf einer Geraden mit S+ nicht unterschieden, was der Situation bei Gleichfarbigkeit entspräche. Die Daten zeigen jedoch, dass dies nicht der Fall ist. Der Abstand zwischen den virtuellen Objekten spielt sehr wohl eine Rolle, wie schon die Versuche zur Weber-Fechner-Abhängigkeit gezeigt haben, wo größere Widerstände stärkere Verhaltensantworten hervorgerufen haben, was einem größeren Abstand im Wahrnehmungsraum entspricht. Aus diesem Grunde kann eine Abhängigkeit der Objektdiskriminierungsfähigkeiten von *Gnathonemus* vom Winkel der Objekte zueinander im Wahrnehmungsraum ausgeschlossen werden. Ein solcher Zusammenhang würde den beiden Dimensionen des Wahrnehmungsraumes, auf denen sich die lokalen EODs innerhalb des Wahrnehmungsraumes bewegen können, nicht Rechnung tragen. Vielmehr würden starke Widerstände unter Umständen (also bei gegebenem gleichen Winkel) genauso beantwortet werden, wie geringere Werte, ohne Rücksicht auf die tatsächliche Änderung des lokalen EODs. Ähnlich wäre es bei kapazitiven Effekten. Auch hier würden die in der Änderung des lokalen EODs enthaltenen Informationen über die elektrischen Eigenschaften eines Objekts gegebenenfalls nicht korrekt interpretiert werden und schon geringe Unterschiede könnten zu „Fehlalarmen“ führen.

Ein Vorteil, den eine winkelabhängige Bestimmung von Objektunterschieden jedoch böte, darf nicht unterschlagen werden. Sie würde die Entfernungsabhängigkeit des Wahrnehmungsraumes verringern. Auch wenn sich ein Objekt vom Fisch entfernte und so auf seiner Linie innerhalb des Wahrnehmungsraumes wanderte, würde sich sein Winkel nicht ändern. Es rief so immer denselben Eindruck hervor. Freilich jedoch unter einem Verlust an Unterscheidungsmöglichkeiten zwischen Objekten derselben Linie. Mit dieser Eigenschaft käme der Winkel der elektrischen Farbe schon recht nahe.

4.4.2 Fehlerdiskussion zur Novelty Response bei gleicher elektrischer Farbe

Neben den bekannten Fehlerquellen, könnte ein Hinweis für die Fische, dass es sich nicht um dasselbe Objekt handelt, sein, dass die Sensitivität der Fische empfindlicher sein kann, als die der verwendeten Messgeräte. Dadurch könnten die Objekte für die Versuchstiere unterschiedlicher gewesen sein, als bei der Generierung der Objekte erkennbar gewesen wäre. Die virtuellen Objekte zu erstellen, war verhältnismäßig schwierig, da die Position im Wahrnehmungsraum möglichst exakt gefunden werden musste. Dass durch leichte Verschiebungen von der Farblinie den Tieren ein Hinweis gegeben wurde, der für den Experimentator nicht erkennbar war, kann daher nicht ausgeschlossen werden.

4.5 Wahlversuche zur Theorie der elektrischen Farbe

Neben den Versuchen mit der Novelty Response als Indikator für die Wahrnehmungsleistung von *Gnathonemus petersii*, wurden auch Wahlversuche durchgeführt.

Hierbei wurden Fische auf ein Referenzobjekt, den S+, dressiert, welches positiv mit einer Futterbelohnung verknüpft war und mit dem dann die virtuellen Objekte verglichen wurden. Das Ziel dieser Versuche war es, herauszufinden, ob die Fische diesen S+ häufiger oder gleich oft wählen, wenn ein Testobjekt parallel angeboten wird, welches auf der Farblinie des S+ lag. Des Weiteren wurden Objekte neben der Farblinie in diversen city-block-metrischen Entfernungen zum S+ angeboten und getestet, ob diese Objekte gewählt wurden.

4.5.1 Virtuelle Objekte im Vergleich zum S+

Zu Beginn der Wahlversuche wurden die Testdurchgänge unbelohnt/unbestraft durchgeführt. Dies bedeutet, dass zwischen die Trainingsdurchgänge mit dem Angebot von positivem und negativem Objekt Versuchsdurchgänge gestreut wurden, bei denen statt des S- ein Testobjekt parallel zum S+ präsentiert wurde. Die Wahl im Testdurchgang hatte dabei keine Konsequenzen für den Fisch. Bei den Testobjekten handelte es sich um virtuelle Objekte auf der Farblinie des S+ und Objekte neben der

Linie des S+ in beiden Dimensionen des Wahrnehmungsraumes. Der Hypothese nach sollten Objekte auf der Farblinie mit dem S+ verwechselt werden und Objekte neben der Farblinie weniger oft als der S+ gewählt werden, bei mit zunehmendem Abstand geringerer Wahlhäufigkeit. Wenn nun alternativ ein gleichfarbiges Objekt angeboten wird, sollten die Tiere - wenn die Theorie der elektrischen Farbe stimmt - S+ und Testobjekt nicht trennen können und beide zu 50% wählen. Objekte, die nicht auf der Farblinie liegen, sollten als unterschiedlich erkannt werden und weniger oft als der S+ gewählt werden. Wenn diese anderen Objekte gegen den S+ angeboten werden, aber auch wenn die Theorie der elektrischen Farbe nicht stimmt, wäre zu erwarten, dass der S+ umso mehr bevorzugt und gewählt würde, je unterschiedlicher das Alternativobjekt dem Fisch erscheint. Im Wahrnehmungsraum wären diese Objekte also mehr oder weniger weit vom S+ entfernt und es sollten sich entfernungsabhängige Wahlhäufigkeiten ergeben. Genauso wäre die Erwartung für eine mögliche Winkelabhängigkeit der Wahlhäufigkeit.

Anhand der Wahlhäufigkeiten (Abb. 3.31, Abb. 3.34 und Abb. 3.39) für alle Objekte ist zu erkennen, dass der S- von den Fischen abgelehnt wurde und entsprechend S+ bevorzugt wurde. Die Testobjekte auf der Farblinie des S+ wurden dabei von Fisch1 mit Häufigkeiten von knapp 50% gewählt. Sie wurden also so oft gewählt wie der S+. Die Objekte neben der Farblinie wurden jeweils auf Zufallsniveau gewählt. Dies wird auch noch einmal in in der Übersicht der Objektkategorien deutlich, in der die beiden Objektgruppen summiert nebeneinander dargestellt sind (jeweils Abb. B). Hier sieht man, dass die Objekte neben der Farblinie nicht weniger häufig gewählt werden, als die Objekte, die theoretisch dieselbe elektrische Farbe haben wie der S+. Die gleichfarbigen Objekte scheinen also keine Eigenschaft zu haben, welche sie attraktiver oder unattraktiver macht, als die anderen virtuellen Objekte. Fisch2 zeigte ein gegenteiliges Verhalten und bevorzugte die Objekte auf der Farblinie gegenüber dem S+.

Eine mögliche Verwechslung der gleichfarbigen Objekte mit dem S+ kann ausgeschlossen werden. Dazu hätte nicht nur ihre Wahl auf 50%-Niveau liegen müssen, sondern auch die Wahl der anderen Objekte signifikant anders sein müssen. Die nicht unterschiedliche Wahl beider Objektkategorien belegt, dass die Tiere die Kategorien nicht wahrgenommen haben. Die Bevorzugung der gleichfarbigen Objekte gegenüber dem S+ durch Fisch2 zeigt, dass sie eindeutig von ihm unterschieden werden können. Auch wenn der Grund für die Bevorzugung unklar ist, wäre dies

nicht möglich, wenn der Fisch keinen Unterschied erkennen würde. Möglicherweise besitzt die gleichfarbige Gruppe auf der Farblinie des S+ Gemeinsamkeiten, die zu einer Wahl durch die Tiere führt. Als Nachweis für die Gültigkeit der Theorie der elektrischen Farbe kann dies jedoch nicht herangezogen werden. Denn statistisch ist kein Unterschied zu andersfarbigen Objekten nachweisbar. Die geringere Wahlhäufigkeit der gleichfarbigen Objekte verglichen mit den nicht gleichfarbigen Objekten deutet eine mögliche leichtere Verwechselbarkeit allenfalls an. Nachweisbar ist sie nicht.

Auf welcher Grundlage haben die Tiere bei ihrer Wahl nun entschieden? Eine mögliche Basis könnte die Entfernung eines Objekts zum positiv verknüpften S+ im Wahrnehmungsraum sein. Dabei würde ein Fisch, der auf S+ trainiert wurde, ein Objekt häufiger wählen, wenn sein Abstand zum S+ gering ist. Ein Objekt, das weit entfernt vom S+ im Wahrnehmungsraum liegt, würde hingegen vom Tier abgelehnt werden, bzw. der S+ wäre eindeutiger zu erkennen, sein Kontrast gegenüber diesem weiter entfernten Objekt wäre höher und er würde häufiger gewählt. Aus diesem Grunde wurden die Wahlhäufigkeiten der einzelnen Objekte in Abbildungen 3.32, 3.37 und 3.40 gegen die Entfernung nach City-Block-Metrik aufgetragen. Tatsächlich werden weiter entfernte Objekte seltener gewählt, als solche nahe an S+.

Dabei fällt das Wahlniveau aber auf minimal 50% und liegt so im Bereich des Zufalls. Dies ist insofern ein unerwartetes Ergebnis, als dass der S+ eigentlich gerade bei weit entfernten Objekten eindeutiger erkennbar sein müsste und es den Fischen dann nicht schwer fallen sollte, diesen zu wählen. Außerdem besteht der statistisch nachweisbare Zusammenhang nur, wenn in die Berechnung der S- einfließt. Lässt man dieses negativ verknüpfte Objekt, welches im Verlauf der Dressur auch gegen S+ präsentiert wurde, außen vor, besteht kein Zusammenhang zwischen Entfernung und Wahlhäufigkeit mehr.

In Abbildung 3.33, 3.36 und 3.41 wurde der Winkel der Objekte zur Linie des S+ als Maß für die Wahlhäufigkeiten aufgetragen. Bei negativen Winkeln nahm die Wahlhäufigkeit von Fisch1 zu, je größer der Winkel wurde. Bei positiven nahm sie ab. Für beide Richtungen ergaben sich Korrelationen. Es ist möglich, dass hier die gelernten Objekte eine Rolle spielen. Je größer der Winkel in der negativen Richtung wird, umso eindeutiger kann das Objekt vom S+ unterschieden werden und umso seltener werden beide verwechselt. In positiver Richtung nähern sich die Objekte dem Winkel des negativ verknüpften S- an. Je näher sie diesem kommen, umso

stärker werden die Objekte abgelehnt. Für Fisch2 ergab sich ein anderes Bild. Hier fällt auf, dass die einzelnen Wahlhäufigkeiten in positiver wie negativer Richtung fallen. Dabei sind die Wahlhäufigkeiten auf beiden Seiten der Achse, betrachtet man ihre absoluten Werte, vergleichbar. Wie bei Fisch1 nimmt die Wahlhäufigkeit ab, wenn Objekte mit positivem Winkel sich dem S- nähern. Auch hier ist denkbar, dass dieses negativ verknüpfte Objekt vermieden werden soll und so auch jedes Objekt vermieden wird, dass ihn ähnlich ist. Die Ergebnisse sind dabei anhand des Winkels eindeutiger als anhand der Entfernung, sodass einiges für eine Einschätzung von Objektunterschieden anhand des Winkels spricht.

Eine denkbare Erklärung für diese Ergebnisse wäre auch, dass die virtuellen Objekte durch die Eigenschaften des Dipolobjekts dem Fisch erkennbar werden. Wie in den Novelty-Response-Versuchen kann auch hier der Schlüssel zur Diskriminierungsfähigkeit von *Gnathonemus* eventuell in der realen Entfernung des Dipolobjektes liegen. In den Wahlversuchen haben die Fische die Möglichkeit, das Objekt aus verschiedenen Entfernungen zu untersuchen. Dies ermöglicht ihnen, den schon beschriebenen Steigung/Amplituden-Zusammenhang genauer zu explorieren und so anhand des elektrischen Bildes auf der Haut Informationen über das Objekt zu bekommen, die über das P/N-Verhältnis und die Peak-to-Peak-Amplitude hinausgehen. Beim Anschwimmen an das virtuelle Objekt bewegt sich das lokale EOD, welches die Fische wahrnehmen, innerhalb des Wahrnehmungsraumes. Das Objekt wandert auf der Farblinie. Gleichzeitig bekommen die Tiere aber eindeutige Informationen über das Objekt und seine Entfernung. Dies lässt sich nicht vermeiden, da das reale Objekt des Dipols nötig ist, um das virtuelle Objekt darzustellen. Dieses reale Objekt jedoch besitzt Eigenschaften, deren Detektion dem Fisch ebenfalls möglich sind.

Dazu kommen noch Informationen über andere Objekte im Aquarium und deren Positionen. Diese könnten im Zweifel Landmarken darstellen, zu denen das Tier die relative Position des Dipols bestimmen kann. Davon abgesehen lässt der Versuchsaufbau mit den beiden Törchen keine Wahl, wo ein Dipol platziert werden soll. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, dass die Fische bei den Wahlversuchen prinzipiell gleichfarbige Objekte anhand sekundärer Informationen unterscheiden können.

Wie zuvor geschrieben ergab die Auswertung der Winkelabhängigkeit Unterschiede. Daher wurden die Entfernungen der einzelnen Objekte in ihre beiden Komponenten geteilt: Die P/N-Verhältnis-Entfernung und die Amplituden-Entfernung wurden getrennt aufgetragen. Die Abbildungen 3.42 und 3.43 zeigen die Wahlhäufigkeiten. Für die Amplitudendimension ergibt sich, dass die Tiere mit zunehmender Entfernung zum S+ die Objekte weniger häufig wählen. Dies ist für Fisch1 in beiden Versuchsvarianten nachweisbar. In der P/N-Dimension steigt die Wahlhäufigkeit in negativer Richtung mit der Entfernung, während sich in positiver Richtung keine nachweisbaren Zusammenhänge herausstellten.

Objekte mit einer dem S+ vergleichbaren Amplitudenänderung wurden diesem also vorgezogen, während sie bei vergleichbaren P/N-Änderungen auf 50%-Niveau gewählt wurden. Ein Objekt, das dem S+ vorgezogen wird, hat also eine dem S+ ähnliche Amplitudenänderung und eine geringere P/N-Änderung. Dies deutet auf ein Verhalten hin, Objekte mit geringeren kapazitiven Änderungen zu wählen. Sind die Änderungen vergleichbar, ist es dem Fisch egal, welches Objekt er wählt. Möglicherweise spielen hier die kapazitiven Effekte lebender Organismen eine Rolle. Der Versuchsfisch meidet diese starken kapazitiven Einflüsse und wählt lieber stärkere ohmsche Widerstände, wie sie eher von totem Material ausgehen. Denkbar ist aber auch, dass der negativ verknüpfte S- vermieden werden sollte. Dieser hatte eine große Amplitudenentfernung, aber geringere P/N-Entfernung zum S+. So hätte das Tier dann Objekte bevorzugt, die weiter vom S- entfernt sind. In beiden Dimensionen träfe dies auf die häufiger gewählten Objekte zu.

Generell lässt sich zusammenfassen, dass eine Verwechslung von Objekten auf der Farblinie des S+ nicht auftritt. Die Tiere können diese eindeutig erkennen und wählen sie, wie Fisch2, sogar öfter als den positiv verknüpften Stimulus S+. Bei einer Verwechslung wäre es jedoch den Tieren nicht möglich, diese Objekte vom S+ zu unterscheiden und sie würden sie zu 50% wählen. Dies war nicht zu beobachten. Vielmehr scheinen sie zumindest für ein Versuchstier attraktiver als der S+ zu sein. Dieses Ergebnis ist zwar unerwartet, stützt aber die Behauptung, dass farbgleiche Objekte nicht verwechselt werden. Wie beschrieben, ist ein gewisser Farbeffekt zu beobachten. Diese geringfügige Bevorzugung von farbgleichen Objekten gegenüber nicht farbgleichen ist jedoch nicht signifikant. Daher kann letztlich nicht ausgeschlossen werden, dass die Tiere einen „gleichfarbigen“ Eindruck von diesen Objekten haben. Jedoch wäre dieser eventuell vergleichbar mit optischen Farben, wo

es auch Abstufungen gibt. So können zwei Objekte zwar grün sein. Wenn jedoch eines hellgrün und das andere dunkelgrün ist, ist eine Unterscheidbarkeit dennoch gegeben. Möglicherweise vermitteln elektrisch gleichfarbige Objekte den Fischen den gleichen Eindruck. Dann gehörten die Objekte auf der Farblinie des S+ zwar alle zur gleichen Farbe, wären aber dennoch voneinander gut zu unterscheiden.

Die Frage nach der Basis für die Wahlentscheidung der Fische wurde an Fisch1 mit einigen weiteren Objekten getestet. Dabei wurden virtuelle Objekte erzeugt, welche sich jeweils in nur einer der beiden Dimensionen des Wahrnehmungsraumes vom S+ unterschieden. Im Wahrnehmungsraum weichen sie senkrecht im P/N-Verhältnis oder waagrecht in der Amplitude des aus ihnen resultierenden lokalen EODs ab. Jeweils fünf weitere Objekte wurden so in die belohnten Tests eingestreut und dem Fisch gegen den S+ präsentiert.

Die Abbildung 3.44 zeigt die Wahlhäufigkeiten für diese Fälle. Bei konstantem P/N-Verhältnis und rein amplitudenmodulierten Objekten wählte der Fisch von den fünf Testobjekten drei überhaupt nicht mehr. Eines wurde zwar gewählt, aber tendenziell abgelehnt, eines zu 50% angenommen. Das Objekt, welches auf Zufallsniveau gewählt wurde, hatte dabei eine Entfernung von knapp 103,5 % der Standardentfernung (Basales EOD zu S+) im city-block-metrischen Maß im Wahrnehmungsraum und lag somit sehr nah am S+. Die anderen hatten alle resultierende lokale EOD-Amplituden, welche geringer waren, als die des S+.

Bei den P/N-modulierten Objekten wurde nur eines gar nicht gewählt. Eines wurde nur selten gewählt, eines bevorzugt, zwei wurden auf Zufallsniveau gewählt. Die drei häufiger gewählten Objekte hatten dabei P/N-Verhältnisse, welche kleiner waren, als die des S+.

Insgesamt wurden die Objekte, welche die Amplitude modulierten, wesentlich seltener gewählt, als die Objekte, die Einfluss auf das P/N-Verhältnis hatten und deren Wahlhäufigkeit auf Zufallsniveau lag. Dies deckt sich mit den Ergebnissen der zuvor gezeigten Auswertung der anderen Objekte, bei denen sich gezeigt hatte, dass Objekte, die eine dem S+ vergleichbare Amplitudenänderung hervorrufen, dem S+ vorgezogen werden, während Objekte mit ähnlicher P/N-Änderung eher verwechselt werden.

Offensichtlich bevorzugt *Gnathonemus* Objekte, welche möglichst geringe Auswirkungen auf seine EODs haben. Da sie ihm bei den Wahlversuchen auf dem

Weg zum Futter „im Weg stehen“, wählt er - vor die Entscheidung gestellt - lieber die Objekte, die sein EOD in der P/N-Dimension weniger modulieren. Die Objekte können dabei nach ihrer Entfernung angeordnet werden. Hierbei wählt er die Objekte mit geringer Entfernung häufiger, bevorzugt aber die Richtung hin zum Punkt des basalen EOD im Wahrnehmungsraum. Möglich ist, dass für den Fisch bei den Wahlversuchen eventuell weniger die Entfernung zum S+ eine Rolle spielt, als vielmehr die sich daraus zwangsläufig ergebende Entfernung zum basalen EOD. Objekte, die das EOD modulieren und stark in seiner Wellenform abändern, wählt er nur, wenn sich alternativ ein Objekt im anderen Törchen befand, welches noch stärkeren Einfluss hatte. Den Grund für diese Wahl kann die starke P/N-Komponente darstellen, die lebende Objekte innehaben. Eine starke Wellenformänderung kann dabei für ein großes lebendes Objekte stehen, wie z.B. Prädatoren. Diese zu vermeiden wäre dann eine sinnvolle Wahl.

Von der Emde und Fetz beschrieben 2007, dass in Wahlversuchen Individuen von *G. petersii* dazu neigten, bei einer Wahl zwischen Metall- und Plastikobjekten das Objekt der geringeren Leitfähigkeit zu wählen. Sie vermieden also Erhöhungen der EOD-Amplitude durch gute leitende Metallobjekte. Ein Verhalten, dass nach den vorliegenden Experimenten nachvollzogen werden kann. Auch in dieser Arbeit wurden Objekte mit starkem Einfluss auf die Amplitude seltener gewählt.

4.5.2 Virtuelle Objekte im Vergleich zum S-

Als alternative Wahlmöglichkeit wurden mit Fisch1 Dressurversuche mit der Objektkombination Test gegen S- durchgeführt. Hierbei wurden dem Tier die virtuellen Objekte im Vergleich zum S- präsentiert.

Wie Abbildung 3.46 zeigt, wurden die Objekte anders gewählt, als bei der Wahl gegen S+. Nahezu alle Objekte wurden dem S- vorgezogen. Eine farbabhängige Entscheidung ist nicht zu erkennen. Dazu hätten Objekte gleicher Farbe wie der S+ häufiger gewählt werden müssen als die Objekte neben dessen Farblinie.

Vielmehr ergibt sich aus der Auftragung der Entfernungen zu S- (Abbildung 3.47) das Bild, dass die beiden Objekte welche sich in stärker modulierende Richtung vom S- entfernen, gleich oft gewählt werden wie er selbst. Objekte, welche in Richtung S+ und basales EOD liegen, werden häufiger gewählt als der S-. Auch in dieser

Versuchsreihe bestätigt sich die Bevorzugung nahe gelegener Objekte, welche im Vergleich das EOD nicht stärker abändern, als das Alternativobjekt.

4.5.3 Fehlerdiskussion zu den Wahlversuchen

Die Andressur hat sich bei dieser Aufgabe als äußerst langwierig herausgestellt. Wie man anhand der Lernkurven (Abb. 3.30) sehen kann, dauerte es Monate bis die Tiere in der Lage waren, ihre Aufgabe zu lösen. Aus den prinzipiell gleich gestalteten Versuchen mit realen Objekten ist hingegen bekannt, dass eine Andressur sehr schnell möglich ist und *Gnathonemus* bereits nach mehreren Versuchstagen in der Lage sein kann, zum Beispiel einen Würfel von einer Pyramide zu unterscheiden (Fetz 2005; Folde 2006). Allerdings scheint der virtuelle Charakter der Aufgabe den Fischen eine Unterscheidung sehr zu erschweren. Denn alle anderen Sinne, die in die Entscheidung mit einbezogen werden können, registrieren hinter beiden Versuchstörchen das gleiche Objekt, da sich die Dipolobjekte einzig in ihren elektrischen Eigenschaften unterscheiden. Daher liegt die Vermutung nahe, dass sich die Fische an allen ersichtlichen Parametern orientieren und der elektrische Sinn dabei eine zwar sicher wichtige, aber nicht die einzige Hilfe darstellt, wie von der Emde und Bleckmann es 1998 bereits beschrieben. Aus diesem Grund könnte es den Fischen schwer gefallen sein, die Aufgabe zu verstehen. Dies würde die lange Andressurphase erklären.

Ebenfalls problematisch war, dass es die lange Trainingsphase zusätzlich erschwerte, Fische zu erkennen, welche lernfähig genug waren, die operante Konditionierung und vor allem die Verknüpfung aus Verhalten und Belohnung zu bilden. Aus diesem Grund, sowie durch den eingeschränkten zur Verfügung stehenden Platz im Versuchsraum und den hohen Zeitaufwand des Trainings konnten parallel nur drei Fische bearbeitet werden. Insgesamt haben dabei zwei Fische die Aufgabe zuverlässig gelernt und ausgeführt.

Die im Verlauf der Versuchsreihen veränderten Methoden führten keine Unterschiede zutage. Die Daten zeigen keine Unterschiede, abhängig davon, ob Testdurchgänge belohnt wurden oder nicht.

4.6 Die Novelty Response und die Wahlversuche

Um die Wahrnehmungsleistungen von *Gnathonemus petersii* zu untersuchen, wurden zwei verschiedene Versuchsansätze benutzt. In den Wahlversuchen mussten die Tiere zwei Objekte in einer Grunddressur zu unterscheiden lernen und anschließend in Testversuchen anhand des Gelernten eine Entscheidung für oder wider ein Testobjekt treffen. Hier waren die Fische also mittels operanter Konditionierung dazu gebracht worden, aktiv ihren elektrischen Sinn einzusetzen um eine Futterbelohnung zu bekommen und eine Strafe zu vermeiden. Anhand der von ihnen gezeigten Leistungen bei der Wahl von Testobjekten kann man anschließend ableiten, inwieweit sie fähig sind, die Unterschiede der Objekte zu erkennen. In Bezug auf die mögliche „Farbigkeit“ elektrischer Eigenschaften virtueller Objekte bedeutet dies, dass man anhand der Wahlversuche erkennen kann, ob die Tiere in der Lage sind, gleichfarbige Objekte zu unterscheiden.

Die Novelty Response als natürliches Verhalten der Fische stand im Mittelpunkt einer anderen Versuchsreihe. Die Tiere zeigen diese reflexartige Hinwende- und Orientierungsreaktion bei sich plötzlich ändernden oder neu auftretenden Reizen. Sie ist unabhängig von einer eventuellen Dressur und gelernten Objekten. Sie kann daher gut genutzt werden, um zu testen, ob *Gnathonemus* einen Unterschied zwischen zwei sich schnell abwechselnden Objekten erkennen kann.

In der Dressur ist dabei zu erwarten, dass Objekte, welche stärker vom S+ abweichen und so eine größere Entfernung zu ihm haben, seltener gewählt werden als Objekte nahe beim S+. In den verhaltensphysiologischen Versuchen mit der Novelty Response sollten wiederum beim direkten Umschalten vom S+ zu einem anderen Objekt eine stärkere Novelty Response zu erwarten sein, wenn dieses weiter entfernt vom S+ ist und somit unterschiedlicher, als andere Objekte.

Trägt man beide Versuchsdaten gegeneinander auf, so sollten die Beziehung zwischen Wahlhäufigkeit und Z-Wert, also dem Maß der Novelty-Response-Amplitude linear sein. Also je häufiger die Dressurfische ein Objekt wählen, umso größer sollten der Z-Wert und die Amplitude der Novelty Response sein.

Diese Auftragung wurde in den Abbildungen 3.48A und B einzeln für die beiden Dressurfische gegen die Z-Werte der Novelty-Response-Versuche gemacht. Ihnen

kann man entnehmen, dass die Wahlhäufigkeit in der Tat mit der Amplitude der Novelty Response abnimmt. Objekte, die starke Novelty Responses verursachen, werden also in den völlig unabhängigen Dressurversuchen seltener gewählt. Dies ist in Abbildung 3.49 noch einmal zusammengefasst. Die Unterschiede in den Wahlhäufigkeiten werden durch die Novelty Response bestätigt. Objekte, auf die dort stark reagiert wird, können auch in den Wahlversuchen besser auseinander gehalten werden.

Hier ist des weiteren noch einmal gezeigt, dass es keine Verwechslung von gleichfarbigen Objekten gibt. Die Farbobjekte gliedern sich in die Verteilung der Messpunkte ein und können weder in Hinsicht auf Wahlhäufigkeit, noch im Rahmen der Novelty Response isoliert werden. Die Fische waren in beiden Versuchsreihen in der Lage, sie vom S+ zu unterscheiden.

4.7 Fazit

Im Mittelpunkt dieser Arbeit stand die Frage nach den Wahrnehmungsleistungen von *Gnathonemus petersii* innerhalb seines Wahrnehmungsraumes. Dieser wird definiert durch Modulationen des EODs in Amplitude und Wellenform (letztere wird durch das P/N-Verhältnis definiert).

Dabei hängt die Modulation der Amplitude vom Reizwiderstand ab. Genauer ausgedrückt durch das Verhältnis zwischen der Amplitude vor und nach Reizänderung. Verschieden starke Modulationen wurden den Fischen nun präsentiert und dienten so als Maßstab für die Frage, inwieweit die Detektion von Widerständen dem Weber-Fechner-Gesetz folgen. Die dazu durchgeführten Versuche zeigen, dass *Gnathonemus petersii*s Wahrnehmung dieser Regel folgt. Er ist so in der Lage, den Dynamikbereich seiner Wahrnehmung zu vergrößern und sich auf unterschiedliche Kontraste einzustellen.

Somit kann die erste Hypothese dieser Arbeit bestätigt werden:

1. *Gnathonemus petersii* folgt in der Wahrnehmung von Unterschieden in seinem elektrosensorischen System dem Weber-Fechner-Gesetz.

In einer zweiten Versuchsreihe wurde untersucht, wie viele EODs nötig sind, damit das Tier in der Lage ist, einen Unterschied zwischen zwei Objekten wahrzunehmen. Dazu wurde der Zeitraum, der dem Fisch vor dem Auftreten eines veränderten Objektwiderstands reduziert bis nur noch ein einziges EOD lang der Grundwert bestand.

Es zeigte sich, dass die Fische hier noch Detektionsmöglichkeiten haben. Aufgrund der beschriebenen Einflüsse durch Off-Antworten, ist hier jedoch die Grenze der zeitlichen Auflösung dieser Methode erreicht.

Generell jedoch nimmt die Stärke seiner Novelty Response und seine Detektionsfähigkeit mit zunehmender Zahl EODs zu. Je mehr EODs ihm zur Verfügung stehen, umso stärker reagiert er auf einen Unterschied. Dies wird ihm durch einen zentralen Speicher ermöglicht, in dem die Eigenschaften der letzten lokalen EODs gespeichert sind und mit dem neue LEODs verglichen werden. Je mehr EODs ihm dazu zur Verfügung stehen, umso genauer wird das so abgelegte Bild des Objektes.

Die zweite Hypothese kann so ebenfalls bestätigt werden:

2. *Gnathonemus petersii* kann anhand eines einzigen EODs einen Unterschied zwischen zwei Objekten detektieren.

Die dritte Versuchsreihe beschäftigte sich mit der theoretischen Farbigkeit elektrischer Eigenschaften. Ähnlich der Farbe in der Optik wurde für elektrische Fische die Möglichkeit elektrischer Farben postuliert. Objekte derselben Farbe sollte der Fisch nicht voneinander unterscheiden können. In Wahlversuchen mit adressierten Tieren und verhaltensphysiologischen Tests anhand der Novelty Response konnte eine Verwechslung dieser Objekte ausgeschlossen werden. Die Tiere beider Versuchsreihen reagierten auf die farbgleichen Objekte.

Die dritte Hypothese muss somit verworfen werden. Denn:

3. Es kommt nicht zu Verwechslungen von elektrisch „gleichfarbigen“ Objekten. *Gnathonemus petersii* unterscheidet sie zuverlässig voneinander.

Vielmehr orientiert sich *Gnathonemus* wohl anhand der Distanz von Objekten im Wahrnehmungsraum. Hierbei nutzt er wahrscheinlich die City-Block-Metrik, auch wenn dieser Zusammenhang nicht experimentell nachgewiesen wurde. Objekte, welche sich näher am basalen EOD befinden, bevorzugt er dabei. Stärkere kapazitive Eigenschaften werden abgelehnt, ebenso auch bei ohmschen Objekten stärkerer Resistivität. Der Nachweis einer Orientierung an der City-Block-Entfernung konnte jedoch nicht erbracht werden. Auch der Winkel zwischen Objekten könnte der entscheidende Parameter sein.

Entfernung oder Winkel?

Innerhalb des Wahrnehmungsraumes scheint zwar den Tieren die city-block-metrische Entfernung den Maßstab für eine Entscheidung zwischen zwei Objekten vorzugeben. Jedoch deuten die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit auf einen anderen Zusammenhang zwischen Objektunterschied und Wahrnehmung.

Betrachtet man die Ergebnisse zu einer Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit vom Winkel zwischen den Objekten, so kann die Frage, woran die Tiere sich bei ihrer Wahl entschieden haben möglicherweise beantwortet werden. Die Ergebnisse zeigen, dass Objekte auf der Farblinie des S+ unterschiedlich häufig gewählt werden. Objekte, die in negativer Richtung davon abweichen, werden umso häufiger gewählt, desto stärker der Winkel abweicht. Objekte, die in positiven Winkeln abweichen, werden hingegen weniger stark gewählt. Der S-, als negativ verknüpftes Objekt, weicht dabei am stärksten ab und wird am wenigsten gewählt. Die anderen Objekte werden umso weniger gewählt, desto näher sie am S- liegen. Dies deutet darauf hin, dass der S- auf jeden Fall gelernt wurde und Objekte, die ihm ähnlicher werden, stärker abgelehnt werden. Auch in den Novelty-Response-Versuchen wurde ein signifikanter Zusammenhang zwischen Winkel und Antwortstärke gefunden. Daher ist der Winkel nach den vorliegenden Ergebnissen eine mögliche Erklärung für die Wahlhäufigkeiten, bzw. Reaktionsstärken der Tiere.

Der Winkel stünde auch nicht im Gegensatz zum Phänomen der elektrischen Farbe. Objekte gleicher Farbe hätten auch den gleichen Winkel. So wäre eine Verwechslung dieser Objekte auch denkbar. Jedoch konnte diese in den Versuchen nicht beobachtet werden.

Dass die Objekte auf der Farblinie unterschiedlich stark gewählt werden, und dass sie tendenziell weniger gewählt werden, als die Objekte neben der Farblinie in ihrer (Winkel-) Nähe, könnte ein Hinweis auf eine Verwechslung von gleichfarbigen Objekten sein. Statistisch jedoch konnte dieser Effekt niemals nachgewiesen werden. Daher wären weiterführende Versuche mit diesen Objektkategorien zu empfehlen. Auch wenn in der vorliegenden Arbeit die Objekte trotz möglicher Farbgleichheit vom S+ unterschieden werden konnten, ist dies kein schlussendlicher Beweis für die Nichtexistenz der elektrischen Farbe. Allerdings kann anhand der vorliegenden Daten auch kein Beweis für Relevanz der elektrischen Farbe im natürlichen Verhalten gefunden werden.

In ihrem Verhalten lassen sich die Tiere wie beschrieben nicht durch gleiche elektrische Farben täuschen. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass die Objekte klar getrennt und unterschieden werden. Die elektrische Farbe hat also auf Verhaltensebene keine nachweisbare Bedeutung für *Gnathonemus*. Sollte sich auf der Rezeptorebene und in den ersten Verarbeitungsstufen noch ein Verwechslungsproblem ergeben, so wird dies durch andere Informationen kompensiert. Die Wahlversuche zeigen dabei, dass die Tiere eventuell durch Anschwimmen eine Entfernungsbestimmung durchführen und so erkennen, dass es sich nicht um die gleichen Objekte handelt, sondern dass es unterschiedliche Objekte sind. Noch dazu lässt sich das Verhalten eines Tieres natürlich nicht auf einen einzigen seiner Sinne reduzieren. Auch wenn in Versuchen durch Verdunklung der Einfluss des optischen Sinnes so gut wie möglich reduziert wurde, lässt sich nie ausschließen, dass die Tiere Hinweise durch die Seitenlinie oder auch durch Reste optischer Informationen bekommen. Gerade die verschiedenen Formen des Anschwimmens, die auch in anderen Wahl- und Verhaltensversuchen beobachtet wurden (Toerring und Belbenoit 1979) deuten jedoch daraufhin, dass die Tiere eventuelle Störungen durch gleiche Farben durch zusätzliche Informationen ausgleichen können. Daher lässt sich zwar die theoretische Möglichkeit einer elektrischen Farbe und einer Verwechslung solcher Objekte nicht ausschließen, sie scheint aber im Verhalten der Tiere keine Rolle zu spielen und eine mögliche Verwechslung wird durch zusätzliche Untersuchungsstrategien umgangen. Soll also die Frage nach der elektrischen Farbe endgültig beantwortet werden, sind zusätzliche elektrophysiologische Versuche auf neuronaler Ebene unumgänglich. Wie zuvor

beschrieben, dürfte sich das Problem, wenn überhaupt, hier finden lassen. In Verhaltensversuchen zeigt das „Gesamtsystem Fisch“ keine Verwechslung.

Es zeigt sich, dass, auch wenn dieses Problem existieren mag, Tiere grundsätzlich dazu fähig sind, die Schwächen eines Sinnes durch angepasste Strategien und andere Sinne auszugleichen und sich auch dann noch sicher zu orientieren, wenn ein Sinn eventuell an die Grenzen seiner Wahrnehmungsfähigkeiten stösst. Die Flexibilität mit der Tiere sich an ihre Umwelt anpassen können und die die Evolution ihnen mitgegeben hat, verhindert so wohl auch bei der elektrischen Farbe ein mögliches Problem. Sichere Navigation und klare Unterscheidung von Objekten sind für die Gesamtheit der Sinne eines Lebewesens von enormer Bedeutung. Dass sich ein Sinn dabei einmal täuschen lässt, ist nicht auszuschliessen. Jedoch macht das Zusammenspiel mit den anderen Sinneskanälen die endgültige Wahrnehmung der Umwelt aus und ermöglicht so auch den elektrischen Fischen die Orientierung in dieser Umgebung, die dem Menschen eventuell zuerst einmal unzugänglich erscheint.

5. Literaturverzeichnis

Albright, T. D. (1991). "Color and the integration of motion signals." Trends in Neurosciences.

Amend, D. F., B. A. Goven, D.G. Elliot (1982). "Etomidate: effective dosages for a new fish anesthetic." Transactions of the American Fisheries Society **111**: 337-341.

Asafov, B. (1965). "Change in the dynamics of autonomic components of the orienting reflex with employment of sound stimuli of progressively increasing intensity." Orienting reflex and exploratory behavior. Washington, DC: American Institute of Biological Sciences: 155-162.

Backhaus, W., R. Menzel, S. Kreißl (1987). "Multidimensional scaling of color similarity in bees." Biological cybernetics **56**(5): 293-304.

Barrio, L. C., A. Caputi, L Crisping, W Buño (1991). "Electric organ discharge frequency modulation evoked by water vibration in *Gymnotus carapo*." Comparative Physiology and Biochemistry **100A**(3): 555-562.

Bastian, J. (1986). Electrolocation: behavior, anatomy, and physiology. Electoreception. T. H. Bullock and W. Heiligenberg. New York, John Wiley & Sons: 577-612.

Bell, C. C. (1981). "An efference copy which is modified by reafferent input." Science **214**: 450-453.

Bell, C.C., Grant, K. Serrier, J. (1993). „Storage of a sensory pattern by anti-Hebbian synaptic plasticity in an electric fish“. Proceedings of the National Academy of Science USA **90**: 4650-4654

Bell, C. C., H. Zakon, T. E. Finger (1989). "Mormyromast electroreceptor organs and their afferent fibers in mormyrid fish: I. Morphology." Journal of Comparative Neurology **286**: 391-407.

Bennett, M. V. L. (1965). "Electroreceptors in mormyrids." Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **30**: 245-262.

Blundell, J. & M. Modrell (2009). "Development and evolution of vertebrate electroreceptors." Mechanisms of Development **126**: S257.

Brodie, E. D. (2010). "How an ancient genome duplication electrified modern fish." Proceedings of the National Academy of Sciences **107**(51): 21953.

Bruns, V. (1971). "Elektrisches Organ von *Gnathonemus (Mormyridae)*." Zeitschrift für Zellforschung **122**: 538-563.

Bruns, V. & E. Schmieszek (1980). "Cochlear innervation in the greater horseshoe bat: demonstration of an acoustic fovea." Hearing Research **3**(1): 27-43.

Budelli, R. & A. A. Caputi (2000). "The electric image in weakly electric fish: perception of objects of complex impedance." Journal of experimental Biology **203**(3): 481-492.

Bullock, T. H., R. H. Hamstra, H. Scheich (1972). "The jamming avoidance response of high frequency electric fish. I. General features." Journal of Comparative Physiology **77**: 1-22.

Campenhausen, C., I. Riess, R. Weissert (1981). "Detection of stationary objects by the blind Cave Fish *Anoptichthys jordani* (Characidae)." Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **143**(3): 369-374.

Caputi, A. (2004) Contributions of electric fish to the understanding sensory processing by reafferent systems, Journal of Physiology-Paris **98**: 81-97

Caputi, A. (2006). "How do electric eels generate a voltage, and why don't they get shocked?" Scientific American **294**(3): 104.

Caputi, A. A., P. A. Aguilera, M. E. Castelló (2003). "Probability and amplitude of novelty responses as a function of the change in contrast of the reafferent image in *G. carapo*." *Journal of experimental Biology* **206**: 999-1010.

Caputi, A. A., R. Budelli, K. Grant, C.C. Bell (1998). "The electric image in weakly electric fish: Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*." *Journal of experimental Biology* **201**(14): 2115-2128.

Catania, K. & J. Kaas (1998). "Somatosensory fovea in the star-nosed mole: behavioral use of the star in relation to innervation patterns and cortical representation." *The Journal of Comparative Neurology* **387**(2): 215-233.

Corbet, P. S. (1961). "The food of non-cichlid fishes in the Lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions." *Proceedings of the Zoological Society of London* **136**: 1-101.

Cowdrick, M. (1917). "The Weber-Fechner law and Sanford's weight experiment." *The American Journal of Psychology* **28**(4): 585-588.

Czech-Damal, N. U., A. Liebschner, A. Liebschner, L. Miersch, G. Klauer, F. D. Hanke, C. Marshall, G. Dehnhardt, W. Hanke (2011). "Electroreception in the Guiana dolphin (*Sotalia guianensis*)." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, doi: 10.1098/rspb.2011.1127

Davis, M. (1970). "Effects of interstimulus interval length and variability on startle-response habituation in the rat." *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **72**(2): 177-192.

Denizot, J. (1971). "Etude histochemique des mucopolysaccharides du mormyromaste (type II de Cordier) chez *Gnathonemus petersii*, Mormyrides." *Histochemistry and Cell Biology* **28**(4): 305-315.

Dijkgraaf, S. & A. Kalmijn (1962). "Verhaltensversuche zur Funktion der Lorenzinischen Ampullen." *Naturwissenschaften* **49**(17): 400-400.

- Engelmann, J., J. Bacelo, E. van den Burg, K. Grant** (2006). "Sensory and motor effects of etomidate anesthesia." *Journal of neurophysiology* **95**(2): 1231.
- Engelmann, J., S. Nobel, T. Röver, G. von der Emde** (2009). "The Schnauzenorgan-response of *Gnathonemus petersii*." *Frontiers in Zoology* **6**: 21.
- Falconi, A., M. Borde, A. Hernández-Cruz, F. R. Morales**(1995). "Mauthner cell-initiated abrupt increase of the electric organ discharge in the weakly electric fish." *The Journal of Comparative Physiology A* **176**: 679-689.
- Fechner, G.** (1860). *Elemente der Psychophysik*, Breitkopf und Härtel.
- Fetz, S.** (2005). *Dreidimensionale Objekterkennung bei Gnathonemus petersii*. Institut für Zoologie. Bonn, Universität Bonn: 75.
- Findlay, J. & I. Gilchrist** (2003). *Active vision: The psychology of looking and seeing*, Oxford University Press New York.
- Folde, C.** (2006). *Erkennung der Form und Größe von Objekten durch aktive Elektroortung bei Gnathonemus petersii*. Institut für Zoologie. Bonn, Universität Bonn.
- Gellermann, L.** (1933). "Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments." *The Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology*.
- Gertz, S.** (2007). *Extrazelluläre Ableitungen an ampullären Rezeptoren bei Gnathonemus petersii*. Zoologisches Institut. Bonn, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität. **Dipl.-Biol.:** 88.
- Gould, E., W. McShea, T. Grand** (1993). "Function of the star in the star-nosed mole, *Condylura cristata*." *Journal of Mammalogy* **74**: 108-116.
- Graham, F. & R. Clifton** (1966). "Heart-rate change as a component of the orienting response." *Psychological Bulletin* **65**(5): 305-320.

Grau, H. J. & J. Bastian (1986). "Neural correlates of novelty detection in pulse-type weakly electric fish." *The Journal of Comparative Physiology A* **159**: 191-200.

Griffin, D. (1958). *Listening in the Dark*, Yale University Press New Haven.

Hagedorn, M. (1988). "Ecology and behavior of a pulse-type electric fish, *Hypopomus occidentalis* (Gymnotiformes, Hypopomidae), in a fresh-water stream in Panama." *Copeia* **1988**(2): 324-335.

Hanika, S. & B. Kramer (1997). "Predation on weakly electric fish by the African Sharptooth Catfish, *Clarias gariepinus*. Electrosensory detection distance." *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **90.1**: 351.

Hanika, S. & B. Kramer (1999). "Electric organ discharges of mormyrid fish as a possible cue for predatory catfish." *Naturwissenschaften* **86**: 286-288.

Harder, W. (1968). "Die Beziehungen zwischen Elektrozepatoren, elektrischen Organen, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces)." *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **59**: 272-318.

Harder, W., A. Schief, H. Uhlemann (1967). "Zur Empfindlichkeit des schwachelektrischen Fisches *Gnathonemus petersii* (Mormyridae; Teleostei) gegenüber elektrischen Feldern." *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **54**: 89-108.

Harten, H.-U. (1995). *Physik für Mediziner*, Springer-Verlag.

Hecht, S. (1929). "The nature of the sensitivity of animals to light." *Journal of the Optical Society of America* **18**(3): 264-283.

Heiligenberg, W. (1980). "The evaluation of electroreceptive feedback in a gymnotoid fish with pulse-type electric organ discharges." *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **138**(2): 173-185.

Heldmaier, G. & G. Neuweiler (2003). Vergleichende Tierphysiologie: Band 1
Neuro- und Sinnesphysiologie, Springer.

Himstedt, W., J. Kopp, W. Schmidt (1981). "Electroreception guides feeding
behaviour in amphibians." *Naturwissenschaften*. **69**: 552-553.

Hirsch, J. & C. Curcio (1989). "The spatial resolution capacity of human foveal
retina." *Vision research* **29**(9): 1095-1101.

Hollmann, M., J. Engelmann, G. von der Emde (2008). "Distribution, density and
morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical
investigations of a receptor mosaic." *Journal of Zoology* **in press**.

Hollmann, M. & G. von der Emde (2004). Two electrical foveae in the skin of the
weakly electric fish, *Gnathonemus persii* (Teleostei). 97. Jahresversammlung der
Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Rostock.

Jackson, J. C. (1974). "Amplitude and habituation of the orienting reflex as a
function of stimulus intensity." *Psychophysiology* **11**(6): 647-659.

Kalmijn, A. (1971). "The electric sense of sharks and rays." *Journal of Experimental
Biology* **55**(2): 371.

Keyser, P. T. (1993). "The purpose of the parthian galvanic cells: A first-century AD
electric battery used for analgesia." *Journal of Near Eastern Studies* **52**(2): 81-98.

Leavy, A. & J. H. Geer (1967). "The Effect of low Levels of Stimulus Intensity upon
the orienting Response." *Psychonomic science*.

Lissmann, H. W. (1951). "Continuous electric signals from the tail of a fish,
Gymnarchus niloticus Cuv." *Nature* **167**: 201-202.

Lissmann, H. W. & K. E. Machin (1958). "The mechanism of object location in
Gymnarchus niloticus and similar fish." *Journal of experimental Biology* **35**(2):
451-486.

Lissmann, H. W., F. R. S. Mullinger, A. M. Mullinger (1968). "Organization of ampullary electric receptors in Gymnotidae (Pisces)." *Proceedings of the Royal Society B* **169**: 345-378.

Löwy, H. (1911). "Dielektrizitätskonstante und Leitfähigkeit der Gesteine." *Annalen der Physik* **341**(11): 125-133.

Maxim, H. (1912). "The sixth sense of the bat. Sir Hiram Maxim's contention. The possible prevention of sea collisions." *Scientific American (Supplement, 7 September)*: 148-150.

Meyer, J. H. (1982). "Behavioral responses of weakly electric fish to complex impedances." *Journal of Comparative Physiology* **145**: 459-470.

Moller, P. (1980). "Electroreception and the behavior of mormyrid electric fish." *Trends in Neurosciences* **5**: 105-109.

Montgomery, J. & D. Bodznick (1999). "Signals and noise in the elasmobranch electrosensory system." *Journal of Experimental Biology* **202**: 1349-1355.

Murr, E. (1927). "Über die Entwicklung und den feineren Bau des Tapetum lucidum der Feliden." *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **6**: 315-336.

Murray, R. W. (1962). "The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to electric stimulation." *Journal of Physiology* **180**: 592-606.

Neuhaus, W. & A. Müller (1954). "Das Verhältnis der Riechzellenzahl zur Riechschwelle beim Hund." *Naturwissenschaften* **41**(10): 237-237.

Neuweiler, G. (1993). *Biologie der Fledermäuse*, Thieme.

Okedi, J. (1971). "The food and feeding habits of the small mormyrid fishes of Lake Victoria, East Africa." *The African Journal of Tropical Hydrobiology and Fisheries* **1**: 1-12.

Parker, G. & A. Van Heusen (1917). "The responses of the catfish, *Amiurus nebulosus*, to metallic and non-metallic rods." *American journal of physiology* **44**(3): 405.

Paulin, M. G. (1995). "Electroreception and the compass sense of sharks." *Journal of Theoretical Biology* **174**: 325-339.

Pèrez-Gonzalez, D., M. Malmierca, E. Covey (2005). "Novelty detector neurons in the mammalian auditory midbrain." *European Journal of Neuroscience* **22**(11): 2879-2885.

Post, N. & G. von der Emde (1999). "The "novelty response" in an electric fish: response properties and habituation." *Physiology & Behavior* **68**: 115-128.

Pumphrey, R. (1948). "The theory of the fovea." *Journal of Experimental Biology* **25**(3): 299.

Pusch, R., G. von der Emde, M. Hollmann, J. Bacelo, S. Nöbel, K. Grant, J. Engelmann (2008). "Active sensing in a mormyrid fish: electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation." *Journal of Experimental Biology* **211**(6): 921-934.

Roeder, K. (1962). "The behaviour of free flying moths in the presence of artificial ultrasonic pulses* 1." *Animal Behaviour* **10**(3-4): 300-304.

Ronacher, B. (1992). "Pattern recognition in honeybees: multidimensional scaling reveals a city-block metric." *Vision research* **32**(10): 1837-1843.

Röver, T. (2006). Das EOD-Sendeverhalten von *Gnathonemus petersii* bei der Ortung von Objekten. Institut für Zoologie. Bonn, Universität Bonn.

Rushton, W. (1977). "Visual adaptation." *European Biophysics Journal* **3**(2): 159-162.

Sawtell, N.B., Williams, A. & Bell, C.C. (2005) From sparks to spikes: information processing in the electrosensory systems of fish, *Current Opinion in Neurobiology*, **15**:437-443

Scheich, H., G. Langner, C. Tidemann, R. B. Coles, A. Guppy (1986). "Electroreception and electrolocation in platypus." *Nature* **319**: 401-402.

Schmidberger, G. (1932). "Über die Bedeutung der Schnurrhaare bei Katzen." *Journal of Comparative Physiology A* **17**(2): 387-402.

Schuller, G. & G. Pollak (1979). "Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of Doppler-compensating greater horseshoe bats: evidence for an acoustic fovea." *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **132**(1): 47-54.

Schwan, H. & C. Kay (1956). "Specific resistance of body tissues." *Circulation research* **4**(6): 664.

Schwarz, S. & G. von der Emde (1998). Distance discrimination in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *New neuroethology on the move. Proc. of the 26th Göttingen Neurobiology Conference 1998*. N. Elsner and R. Wehner. Stuttgart, New York, Thieme. **I**: 51.

Schwarz, S. & G. von der Emde (2001). "Distance discrimination during active electrolocation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*." *Journal of Comparative Physiology* **186**: 1185-1197.

Shepard, R. N. (1964). "Attention and the metric structure of the stimulus space." *Journal of Mathematical Psychology* **1**(1): 54-87.

Siddle, D. (1991). "Orienting, habituation, and resource allocation: An associative analysis." *Psychophysiology* **28**(3): 245-259.

Sokolov, E. (1963). "Higher nervous functions: The orienting reflex." *Annual review of physiology* **25**(1): 545-580.

Sokolov, E. N. (1990). "The orienting response, and future directions of its development." *Integrative Psychological and Behavioral Science* **25**(3): 142-150.

Sokolov, E. N. (1963). „Perception and the conditioned reflex“, Pergamon Press New York.

Stendell, W. (1916). "Die Schnauzenorgane der Mormyriden." *Zeitschrift f. wiss. Zoologie Abt.A* **115**: 650-670.

Sullivan, J. P., S. Lavoue, C. D. Hopkins (2000). "Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs." *Journal of Experimental Biology* **203**(4): 665.

Szabo, T. (1965). "Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae." *Journal of morphology* **117**(2): 229-249.

Szabo, T. & J. Wersäll (1970). "Ultrastructure of an electroreceptor (Mormyromast) in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. II." *Journal of Ultrastructure Research* **30**: 473-490.

Toerring, M. J. & P. Belbenoit (1979). "Motor programmes and electroreception in mormyrid fish." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **4**: 369-379.

Torgerson, W. S. (1951). A theoretical and empirical investigation of multidimensional scaling, Princeton University.

Turpin, G. (1986). "Effects of Stimulus Intensity on Autonomic Responding: The Problem of Differentiating Orienting and Defense Reflexes." *Psychophysiology* **23**(1): 1-14.

Vater, M. (1987). "Narrow-band frequency analysis in bats." *Recent advances in the study of bats* (MB Fenton, P. Racey, and JMV Rayner, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom: 200-225.

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 behavior." *Ethology* **92**: 177-192.

von der Emde, G. (1993). "Capacitance discrimination in electrolocating, weakly electric pulse fish." *Naturwissenschaften* **80**: 231-233.

von der Emde, G. (1993). "The sensing of electric 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., M. Amey, J. Engelmann, S. Fetz, C. Folde, M. Hollmann, M. Metzen, R. Pusch (2008). "Active Electrolocation in *Gnathonemus petersii*: Behaviour, Sensory Performance, and Receptor Systems." *Journal of Physiology (Paris)* **102**: 279-290.

von der Emde, G. & C. C. Bell (1994). "Responses of cells in the mormyrid electrosensory lobe to EODs with distorted waveforms: implications for capacitance detection." *Journal of Comparative Physiology A* **175**: 83-93.

von der Emde, G. & H. Bleckmann (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. & H. Bleckmann (1992). "Extreme phase sensitivity of afferents which innervate mormyromast electroreceptors." *Naturwissenschaften* **79**: 131-133.

- von der Emde, G. & H. Bleckmann** (1998). "Finding food: Senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish, *Gnathonemus petersii*." *Journal of Experimental Biology* **201**: 969-980.
- von der Emde, G. & S. Fetz** (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. & B. Ronacher** (1994). "Perception of electric properties of objects in electrolocating weakly electric fish: two-dimensional similarity scaling reveals a City-Block metric." *Journal of Comparative Physiology A* **175**: 801-812.
- von der Emde G., Schwartz S., Gomez L., Budelli R., Grant K.** (1998) „Electric fish measure distance in the dark“. *Nature* **395**:890–894
- von der Emde, G. & S. Schwarz** (2000). "Three-dimensional analysis of object properties during active electrolocation in mormyrid weakly electric fish." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **355**: 1143-1146.
- von der Emde, G. & S. Schwarz** (2002). "Imaging of Objects through active Electrolocation in *Gnathonemus petersii*." *Journal of Physiology (Paris)* **96(5-6)**: 431-444.
- von der Emde, G. & R. Zelick** (1995). "Behavioral detection of electric signal waveform distortion in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*." *Journal of Comparative Physiology A* **177**: 493-501.
- Weber, E.** (1834). "De pulsu, resorptione, auditu et tactu." *Annotationes anatomicae et physiologicae*. CF Köhler, Leipzig.
- Westby, G. W. M.** (1984). "Electroreception and communication in electric fish." *Science Progress (Oxford)* **69**: 291-313.

Westby, G. W. M. (1988). "The ecology, discharge diversity and predatory behaviour of gymnotiform electric fish in the coastal streams of French Guiana." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22**: 341-354.

Xu-Friedman, M. A. & C. D. Hopkins (1999). "Central mechanisms of temporal analysis in the knollenorgan pathway of mormyrid electric fish." *Journal of Experimental Biology* **202**(10): 1311-1318.

Zakon, H., Y. Lu, et al. (2006). "Sodium channel genes and the evolution of diversity in communication signals of electric fishes: convergent molecular evolution." *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**(10): 3675-3680.

6. Anhang A

Tab. 6.1) Die verschiedenen Testobjekte. Ihre Konfiguration und die Modulationen des lokalen EODs, welche sie bei einem Abstand von 0,5 cm hervorrufen.

Blau: der positive Stimulus, rot der negative. Hellblaue Objekte lagen auf der Farblinie des S+

Objekt	R [kΩ]	C [nF]	Ampl. [mV]	P/N	Relative Entfernung zum S+ [%]		
					Amplitude	P/N	Gesamt
S+	21	3,5	947	0,58	0	0	0
S-	60	1,2	693	0,59	36,65	2,24	38,89
F1	4	4,7	1057	0,61	-10,41	5,34	15,75
F2	7	4,2	997	0,59	-5,02	2,24	7,26
F3	50	2,4	811	0,53	16,77	-8,26	25,03
F4	27	2,4	851	0,56	11,28	-3,96	15,24
NF1	17	2,5	987	0,54	-4,05	-7,23	11,28
NF2	26	5,3	1000	0,51	-5,3	-11,7	17
NF3	10	3	932	0,6	1,61	2,41	4,02
NF4	30	3,9	928	0,52	2,05	-10,15	12,2
NF5	9	3,5	1007	0,58	-5,96	-0,69	6,65
NF6	18	1,8	831	0,6	13,96	2,58	16,54

Tab. 6.2) Die verschiedenen Testobjekte. Ihre Konfiguration und die Modulationen des lokalen EODs, welche sie bei einem Abstand von 0,5 cm hervorrufen.

Die Objekte 1 bis 5 unterscheiden sich in der Gesamtamplitude, die sie am lokalen EOD bewirken, die Objekte 6 bis 10 im P/N-Verhältnis.

Objekt Nr.	R [kΩ]	C [nF]	Entfernung	Entfernung
1	20	8	-3,49	0
2	10	0,3	36,98	0
3	100	0,2	41,67	0,63
4	1000		55,27	0,63
5	1	50	56,37	0,63
6	2		-0,87	-15,61
7	100	4	0,44	8,87
8	5	4	0	-7,35
9	50	4,5	0,15	3,18
10	1001	5	-0,58	8,1

Im folgenden werden einige Einzelversuche zu den im Ergebnisteil gezeigten Versuchen gezeigt. In Abbildung 6.1 sind einige Kontrollwerte zur Novelty Response gezeigt. Hierbei wurde genau wie bei echten Tests vorgegangen, jedoch kein unterschiedlicher Reiz geschaltet. Die Abbildungen unter 6.2 zeigen Versuche zur Abhängigkeit der Novelty Response vom Grundwert. In 6.3 sind Versuche zur Zeitabhängigkeit dargestellt. Im Abschnitt 6.2 wird ergänzend auf eine Versuchsreihe zur Novelty Response bei kapazitiven Widerständen eingegangen. Bei diesen Versuchen wurde analog zu den Versuchen zur Grundwertabhängigkeit bei ohmschen Widerständen vorgegangen. Die Besonderheit kapazitiver Widerstände, auch die Wellenform von EODs zu ändern und das P/N-Verhältnis zu beeinflussen, resultiert dabei in einigen Unterschieden. Abbildung 6.8 zeigt abschließend Einzeldaten aus Versuchen zur elektrischen Farbe.

6.1 Kontrollversuche zur Novelty Response

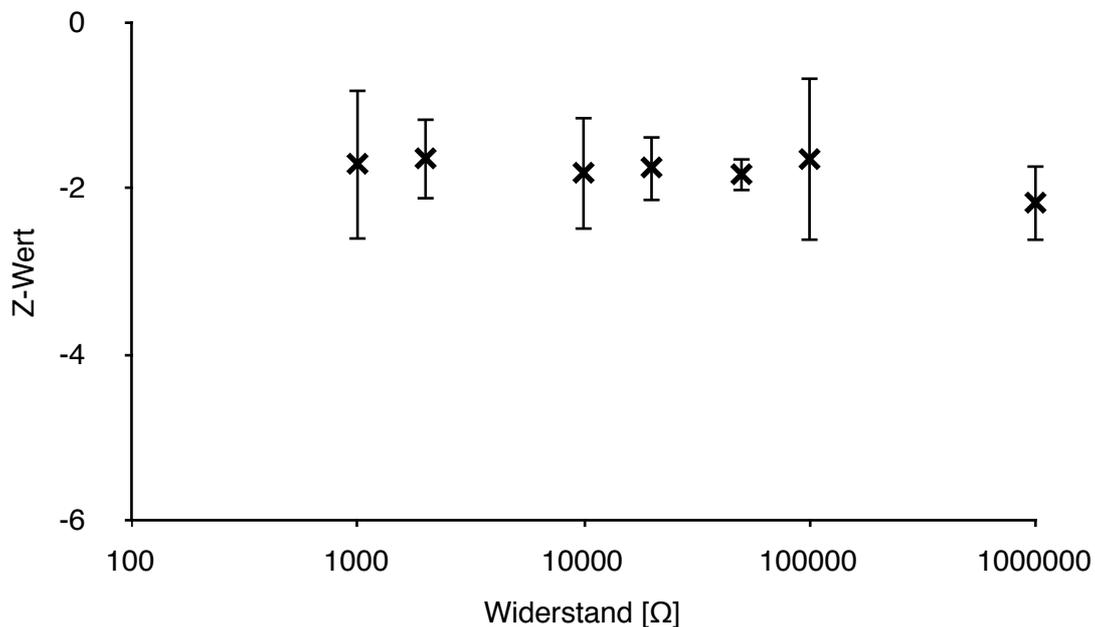


Abb. 6.1) Kontrollen der Novelty-Response-Versuche. In diesen Versuchen wurde bei jedem der gezeigten Widerstandswerte zum selben Wert auf der anderen Dekade geschaltet. Bei 1 MΩ unterschreitet der Z-Wert die Signifikanzgrenze.

6.2 Einzelversuche zu ohmschen Grundwiderständen

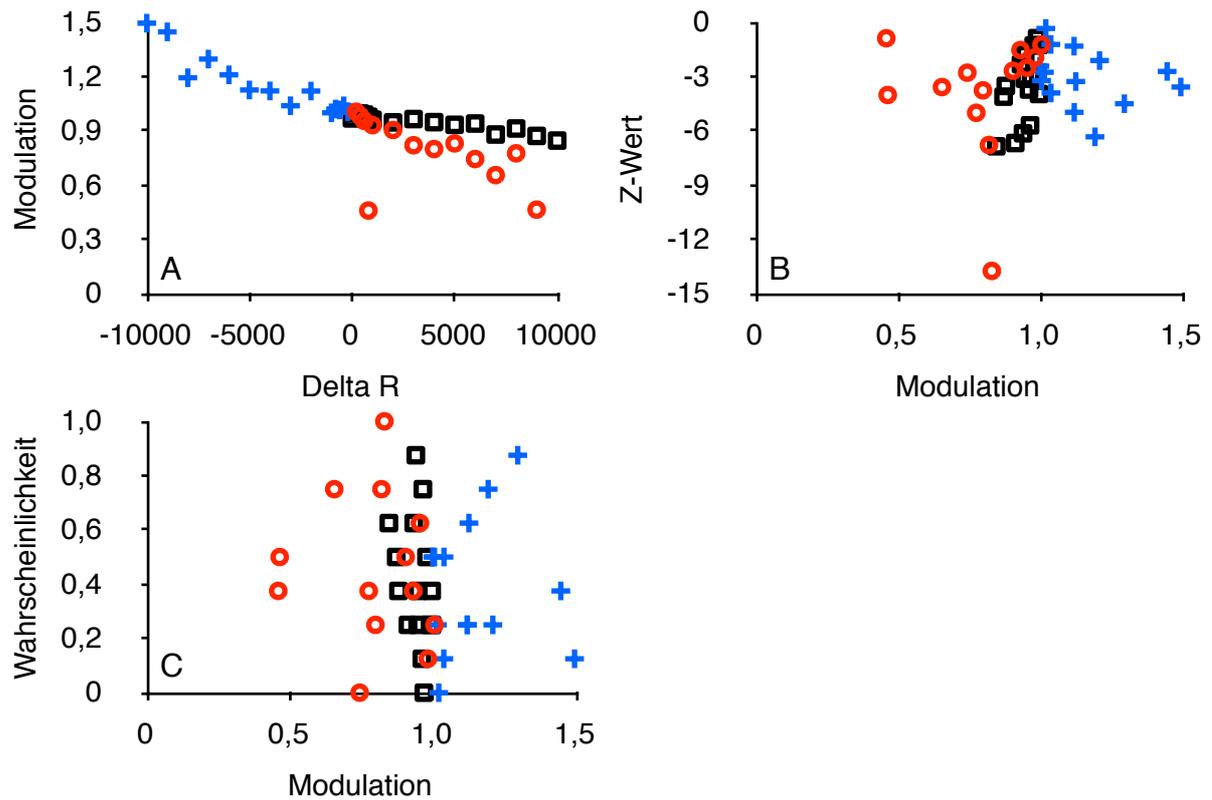


Abb. 6.2.1) Versuch mit den Base Lines 0 (rot), 10kΩ aufwärts (schwarz) und 10 kΩ abwärts (blau). A: EOD-Modulation über die Widerstandskontraste, B: die Amplitude der Novelty Response in Abhängigkeit von der EOD-Modulation, C: Die Wahrscheinlichkeit über die EOD-Modulation.

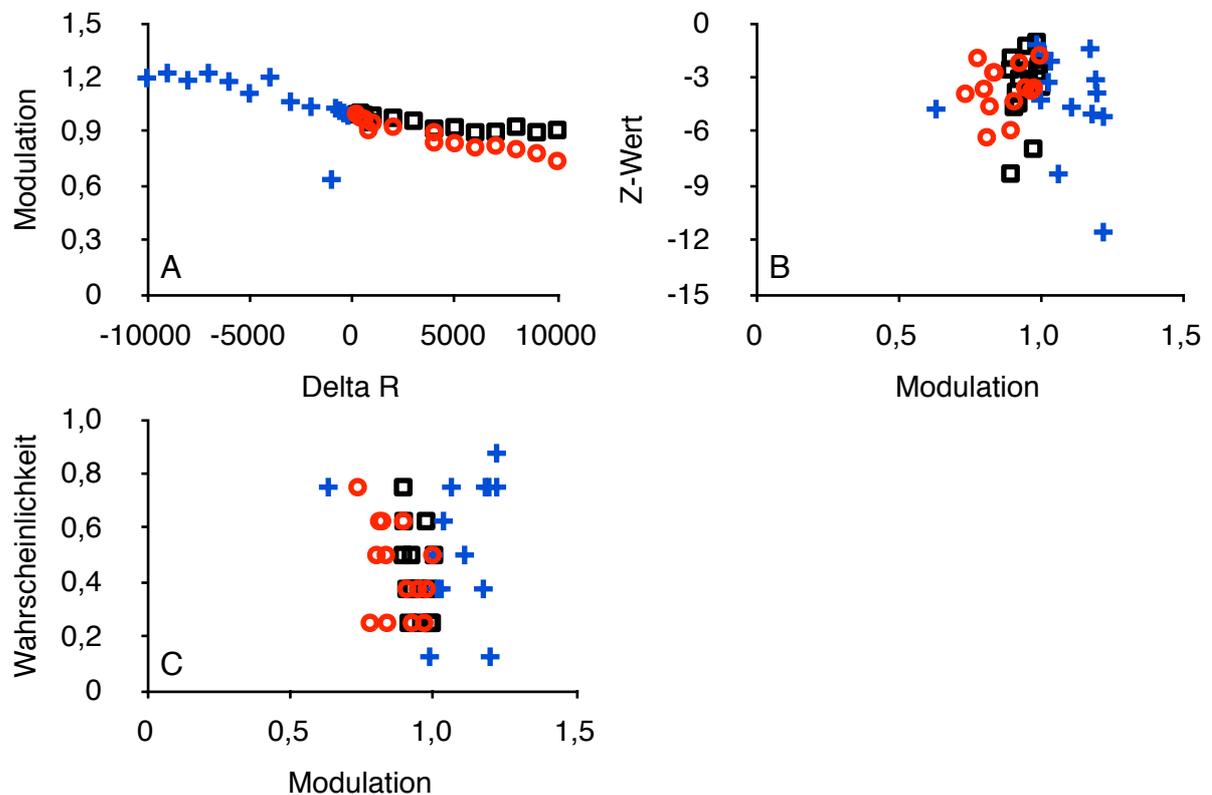


Abb. 6.2.2) Legende s. Abb. 6.2.1.

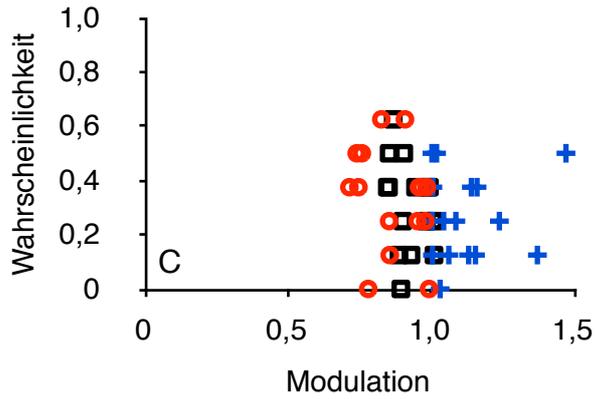
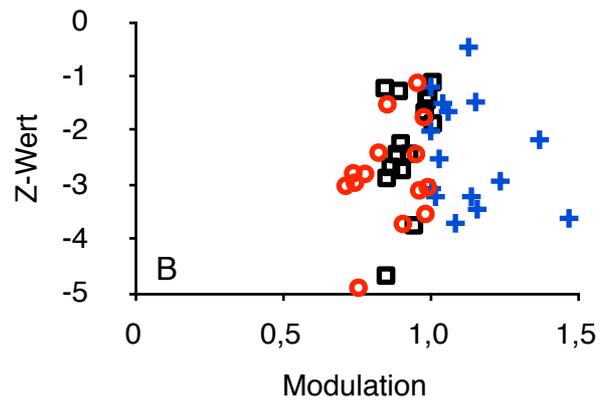
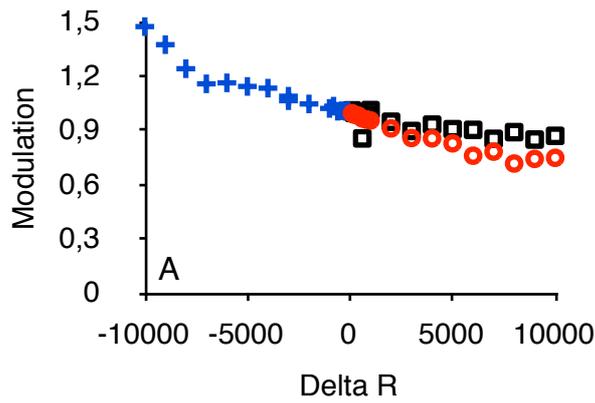


Abb. 6.2.3) Legende s. Abb. 6.2.1.

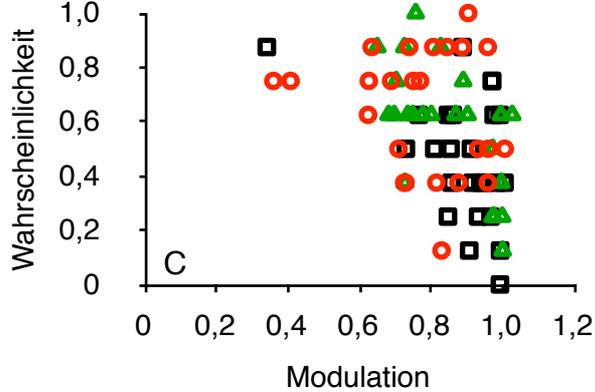
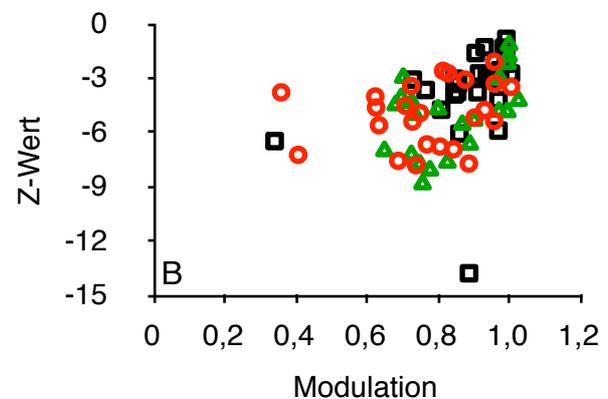
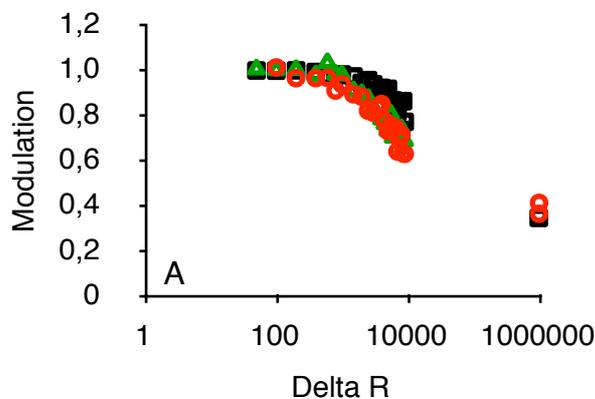


Abb. 6.2.4) Versuch mit den Base Lines 0 (rot), 1 kΩ (grün) und 10kΩ aufwärts (schwarz). A: EOD-Modulation über die Widerstandskontraste, B die Amplitude der Novelty Response in Abhängigkeit von der EOD-Modulation, C: Die Wahrscheinlichkeit über die EOD-Modulation.

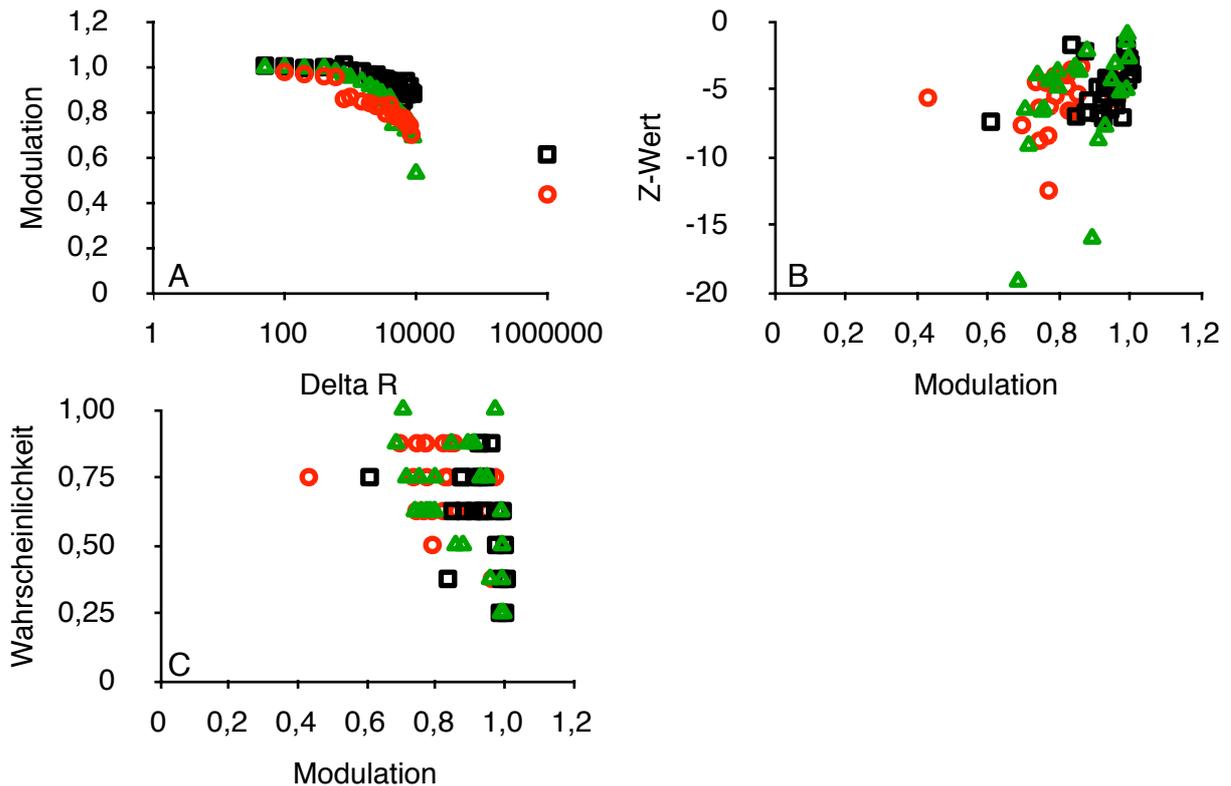


Abb. 6.2.5) Versuch mit den Base Lines 0 (rot), 1 kΩ (grün) und 10kΩ aufwärts (schwarz). A: EOD-Modulation über die Widerstandskontraste, B die Amplitude der Novelty Response in Abhängigkeit von der EOD-Modulation, C: Die Wahrscheinlichkeit über die EOD-Modulation.

Abbildungen 6.2.1 bis 5) Übersicht über verschiedene Grundwert-Versuche. Dargestellt ist jeweils das Verhältnis zwischen der EOD-Modulation und der Differenz zwischen Base Line und Kontrastwiderstand (Abbildungen A), die Abhängigkeit zwischen der Amplitude der Novelty Responses und der Modulation des lokalen EOD (Abbildungen B) und der Wahrscheinlichkeit für die Auslösung einer Novelty Response und der EOD-Modulation (Abbildungen C).

In A jeweils zu erkennen, die Abhängigkeit der Modulation von der Stärke der Widerstandsdifferenz. Mit zunehmendem Widerstand ändert sich die Modulation des lokalen EODs. Davon wiederum ist in B die Abhängigkeit der Amplitude der Verhaltensantwort der Tiere zu erkennen. Bei stärkeren Modulationen nimmt die Amplitude der Novelty Responses zu. Eine Abhängigkeit von der Base Line des jeweiligen Versuchsdurchgangs ist dabei nicht ersichtlich, ebenso wenig in der Auftragung der Wahrscheinlichkeiten in C. Zwar streuen die Wahrscheinlichkeiten für eine Auslösung der Novelty Response stark, jedoch nimmt sie mit der Veränderung der EOD-Modulation zu.

6.3 Einzelversuche zur Zeitabhängigkeit

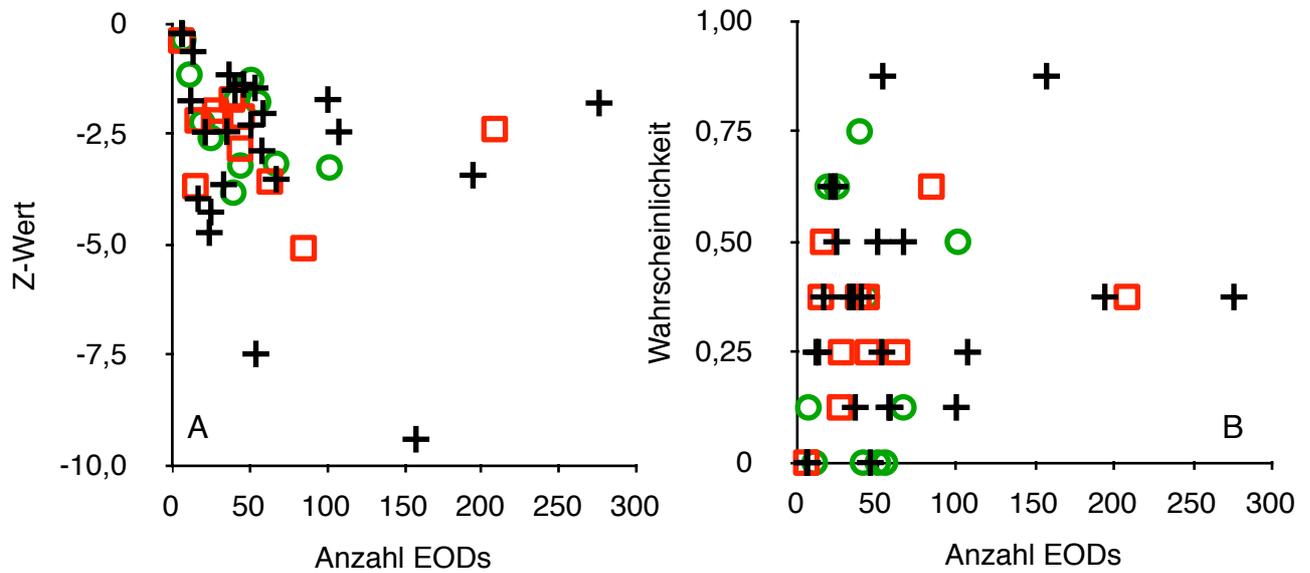


Abb. 6.3.1) Daten eines intervallvariierten Versuchs mit den Grundwerten 0 (schwarz), 100 Ω (rot) und 1 k Ω (grün). Dargestellt ist in A die Amplitude der Novelty Response (Z-Wert) gegen die Anzahl der EODs im Intervall vor dem Umschalten von Objekt 1 zu Objekt 2. Also die Zeit, in der der Fisch das erste Objekt untersuchen konnte.

In B: die Wahrscheinlichkeit für die Auslösung einer Novelty Response abhängig von der Anzahl der vorhergehenden EODs.

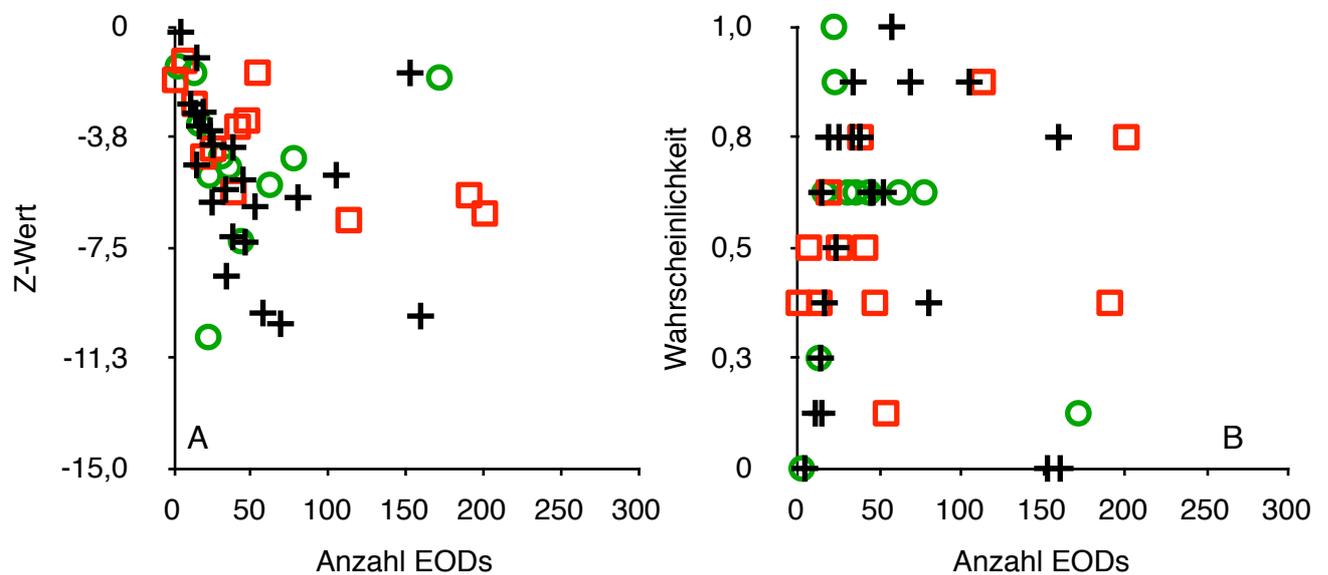


Abb. 2) Legende s. Abb. 6.3.1

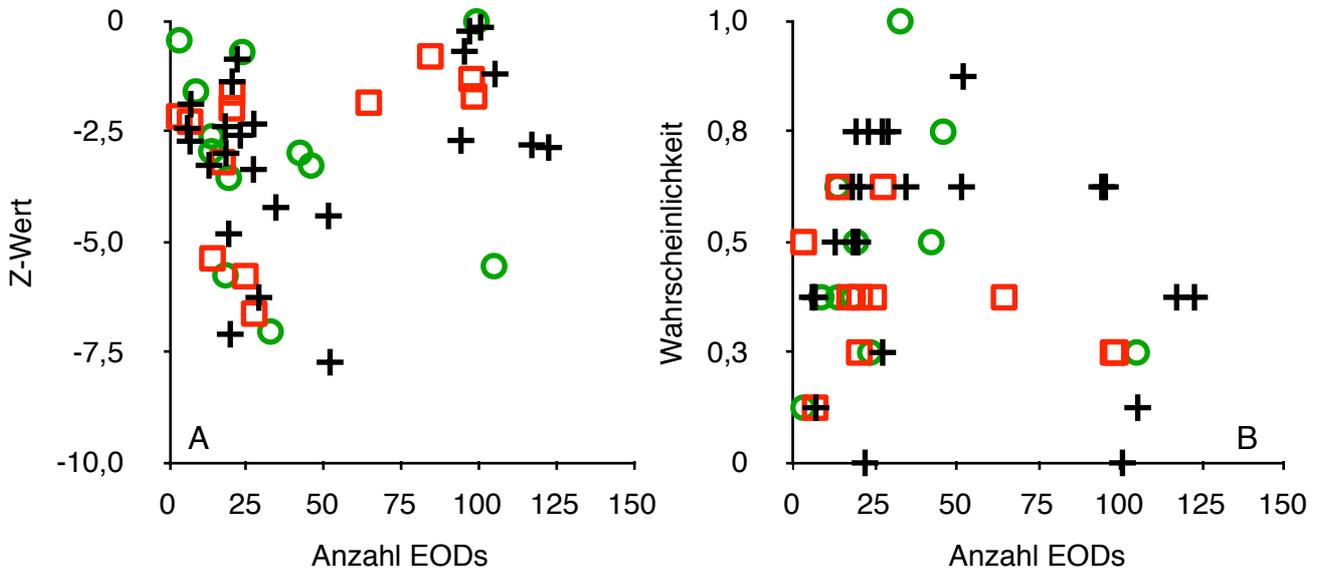


Abb. 3) Legende s. Abb. 6.3.1

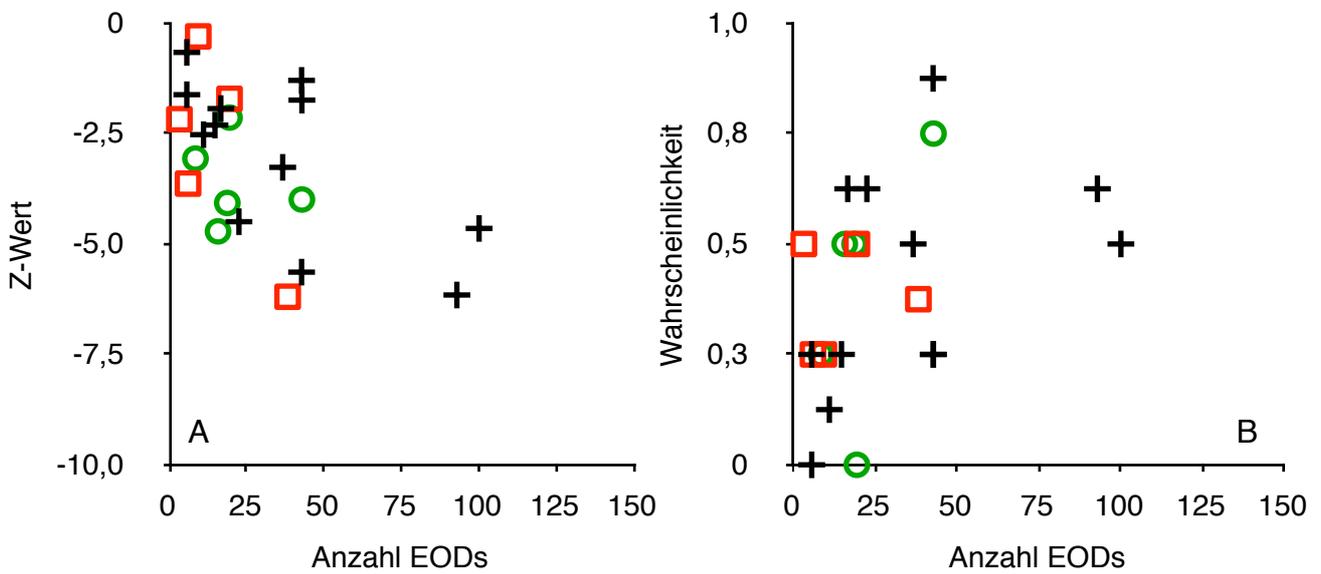


Abb. 4) Legende s. Abb. 6.3.1

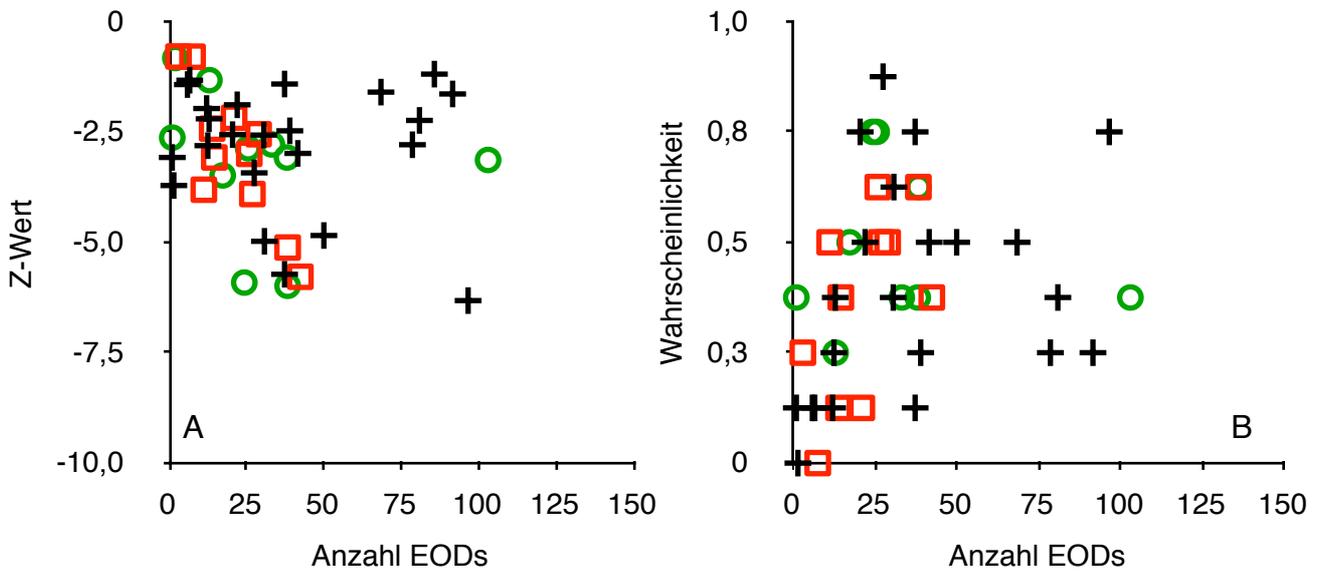


Abb. 5) Legende s. Abb. 6.3.1

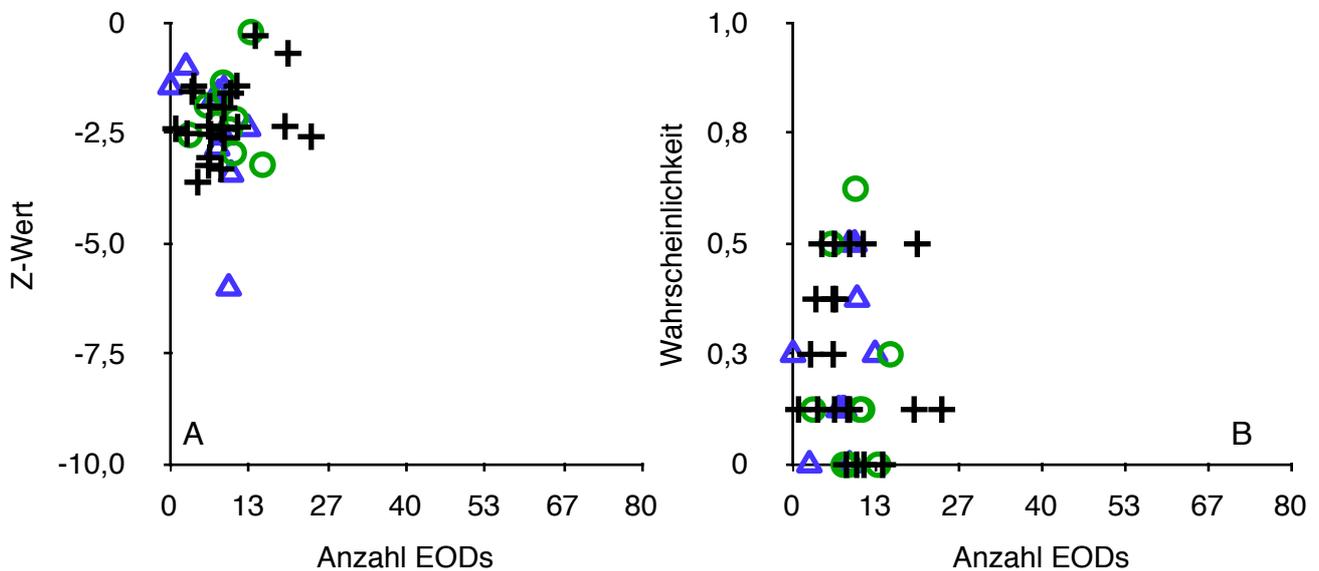


Abb. 6) Daten eines intervallvariierten Versuchs mit den Grundwerten 0 (schwarz), 1 k Ω (grün) und 10k Ω (blau). Dargestellt ist in A die Amplitude der Novelty Response (Z-Wert) gegen die Anzahl der EODs im Intervall vor dem Umschalten von Objekt 1 zu Objekt 2. Also die Zeit, in der der Fisch das erste Objekt untersuchen konnte.

In B: die Wahrscheinlichkeit für die Auslösung einer Novelty Response abhängig von der Anzahl der vorhergehenden EODs.

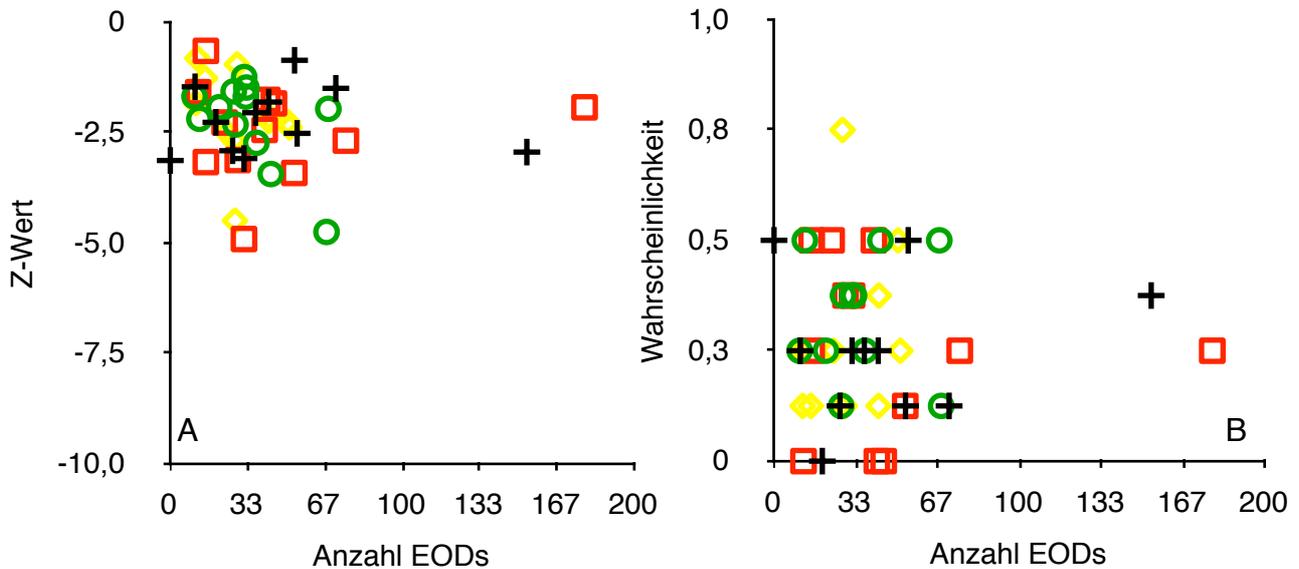


Abb. 7) Daten eines intervallvariierten Versuchs mit den Grundwerten 0 (schwarz), 100 Ω (rot), 1 k Ω (grün) und 10k Ω aufwärts (gelb). Dargestellt ist in A die Amplitude der Novelty Response (Z-Wert) gegen die Anzahl der EODs im Intervall vor dem Umschalten von Objekt 1 zu Objekt 2. Also die Zeit, in der der Fisch das erste Objekt untersuchen konnte.
In B: die Wahrscheinlichkeit für die Auslösung einer Novelty Response abhängig von der Anzahl der vorhergehenden EODs.

Abbildungen 6.3.1 bis 7) Übersicht über verschiedene zeitabhängige Versuche. Dargestellt ist jeweils die Amplitude der Novelty Response (A, als Z-Wert) und ihre Wahrscheinlichkeit (B) für verschiedene Base Lines über die Anzahl der EODs im Intervall vor dem Umschalten von Objekt 1 zu Objekt 2.

In A jeweils zu erkennen: die Abhängigkeit der Novelty Response von der Anzahl der EODs, die der Fisch zuvor zur Verfügung hatte, Objekt 1 zu untersuchen und in sein sensorisches Gedächtnis zu integrieren, bevor zum Kontrastobjekt geschaltet wurde. Dabei wurden verschiedene Base Lines herangezogen. Die Stärke der Novelty Response steigt mit der Anzahl der EODs (bzw. der Dauer der Untersuchung des Referenzobjektes) an. Je länger der Fisch Zeit hatte, sich das erste Objekt in seinem elektrischen Feld „anzusehen“, umso stärker reagiert er auf einen Wechsel des Objekts.

In B ist die Wahrscheinlichkeit für die Auslösung einer Novelty Response aufgetragen. Die Daten streuen stärker als bei der Amplitude der Verhaltensantwort. Dennoch ist zu erkennen, dass eine Novelty Response wahrscheinlicher wird, wenn die Zahl der EODs, die der Fisch als sensorische Vergangenheit zu Verfügung hat, ansteigt.

6.4 Detektion von Kapazitätsunterschieden und die Novelty Response

Wie in den Versuchen zur Abhängigkeit der Novelty Response vom ohmschen Widerstand des virtuellen Objektes wurden auch Versuche zum Antwortverhalten auf Kapazitätsunterschiede unternommen. Diese Versuche wurden nur ergänzend durchgeführt und sollen im Folgenden gezeigt werden.

Abbildung 6.4 zeigt die Änderung des P/N-Verhältnisses für verschiedene basale Kapazitäten, aufgetragen über die Differenz der kapazitiven Widerstände zur Kapazität im Reiz. Benutzt wurden die basalen Kapazitäten 0; 0,1; 0,5; 1; 5; 10 nF und die Kapazitätsdifferenzen 0; 0,1; 0,5; 1; 5; 10 nF.

Ähnlich wie bei den Widerstandsdifferenzen erzeugen auch unterschiedliche Kapazitätswerte zwischen dem basalen Wert und der Kapazität im Reiz unterschiedlich starke Veränderungen des lokalen EODs. Wie die Abbildung zeigt, nahm die Differenz zwischen den P/N-Verhältnissen der EODs vor bzw. im Reiz zu. Dies galt für alle getesteten basalen Kapazitätswerte. Auch die Amplitude des lokalen EODs wird verändert, wenn die Kapazität verändert wird. Den Einfluss der verschiedenen Werte zeigt Abbildung 6.5 anhand der EOD-Modulation. Dabei nimmt die Modulation mit zunehmendem Kapazitätsunterschied ab. Bei großen Differenzen nimmt sie wieder zu und nähert sich dem Wert von 1, also unveränderter Amplitude.

In Abbildung 6.6 ist die Abhängigkeit der Z-Werte der Novelty Responses von der Kapazitätsdifferenz gezeigt. Die Amplitude der Novelty Responses steigt dabei mit zunehmender Kapazität. Abhängigkeit vom basalen Wert der Kapazität konnten dabei nicht beobachtet werden. Für alle Base Lines nimmt der Z-Wert zu. Betrachtet man die Novelty Responses für die charakteristische Eigenschaft von Kapazitäten, die Wellenform zu verändern, ergeben sich die Diagramme der Abbildung 6.7. In Abbildung 6.7A ist dabei der Z-Wert aufgetragen, in B die Wahrscheinlichkeit einer Novelty Response. Auf der Abszisse wurde die P/N-Differenz zwischen dem lokalen EOD vor dem Reiz und dem lokalen EOD im Reiz aufgetragen. Für die Z-Werte ergibt sich hierbei eine lineare Abhängigkeit von der P/N-Differenz. Mit zunehmender Differenz der P/N-Verhältnisse vor und im Reiz nimmt auch die Stärke der Novelty Response zu. Ein Unterschied zwischen den verschiedenen Ausgangswerten kann hingegen nicht beobachtet werden. Für die Wahrscheinlichkeiten verhält es sich ähnlich. Nimmt die P/N-Differenz zu, steigt die Wahrscheinlichkeit für eine Novelty Response. Auch hier ist keine Abhängigkeit von der basalen Kapazität zu beobachten.

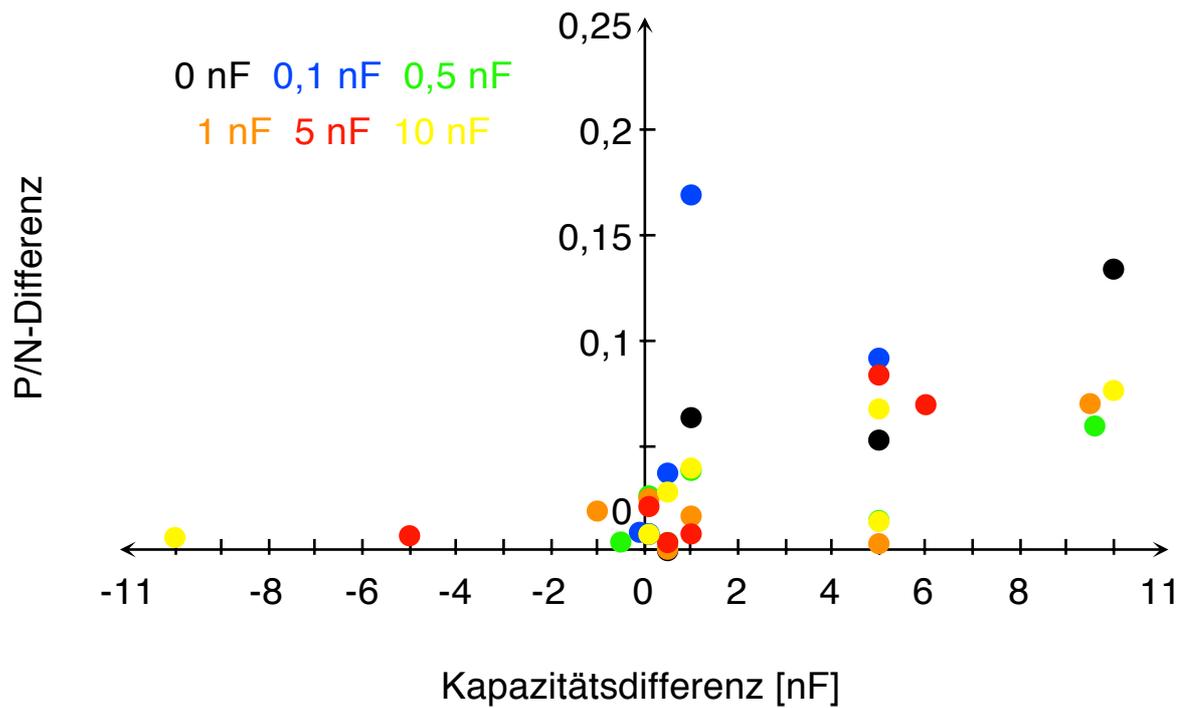


Abb. 6.4) Differenz im P/N-Verhältnis des lokalen EODs in Abhängigkeit von der Differenz der Kapazitäten. Dargestellt sind verschiedene Base Lines. Die Legende gibt die Ausgangskapazitäten wieder.

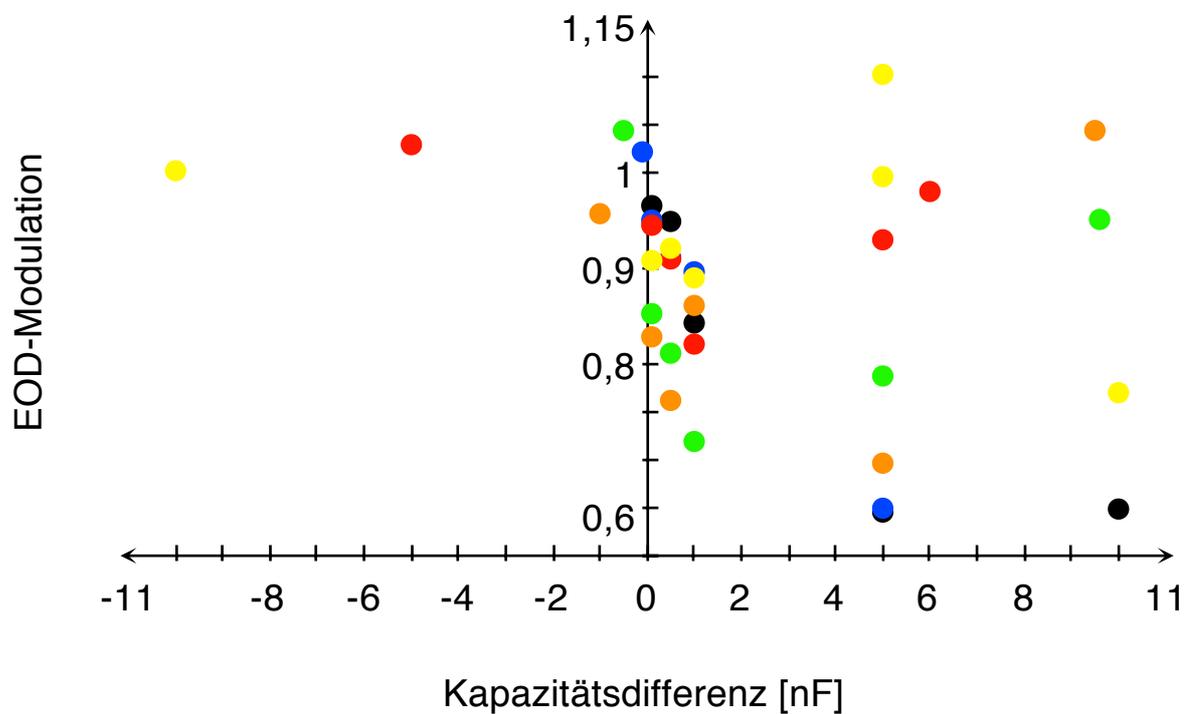


Abb. 6.5) Modulation des lokalen EODs in Abhängigkeit von der Differenz der Kapazitäten. Dargestellt sind verschiedene Base Lines. Farbgebung wie in Abb. 3.26.

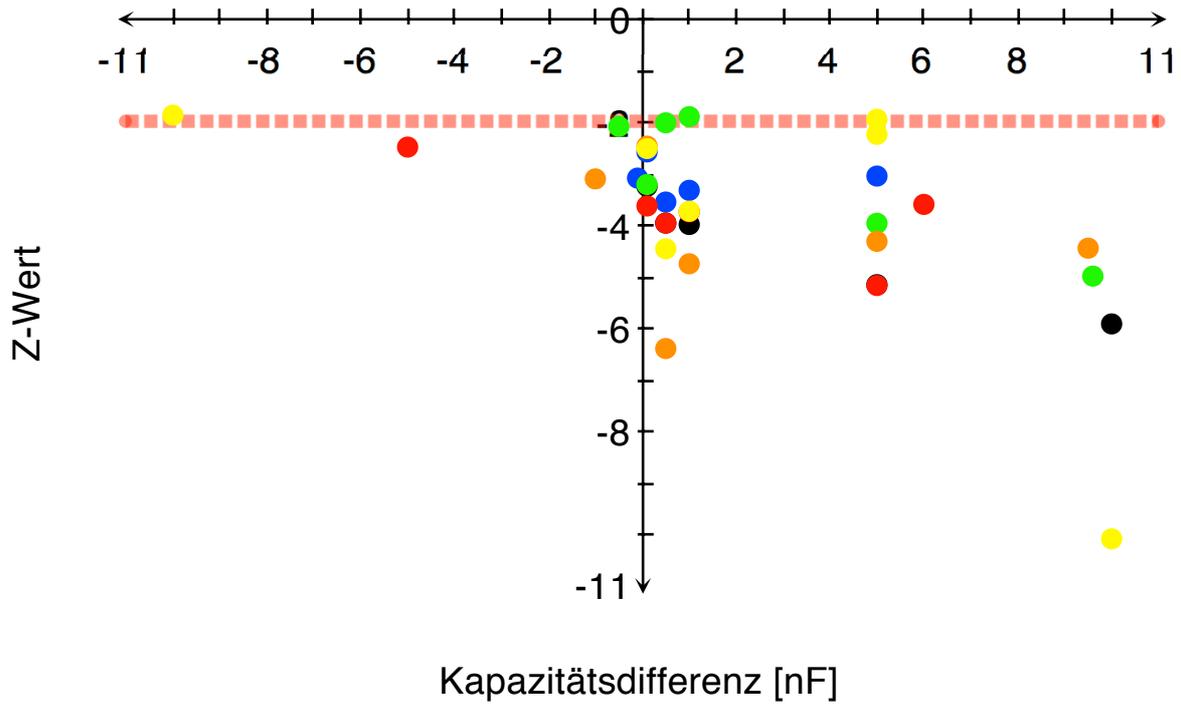


Abb. 6.6) Amplitude der Novelty Response in Abhängigkeit von der Kapazitätsdifferenz. Dargestellt sind verschiedene Base Lines. Farbgebung wie in Abb. 3.26.

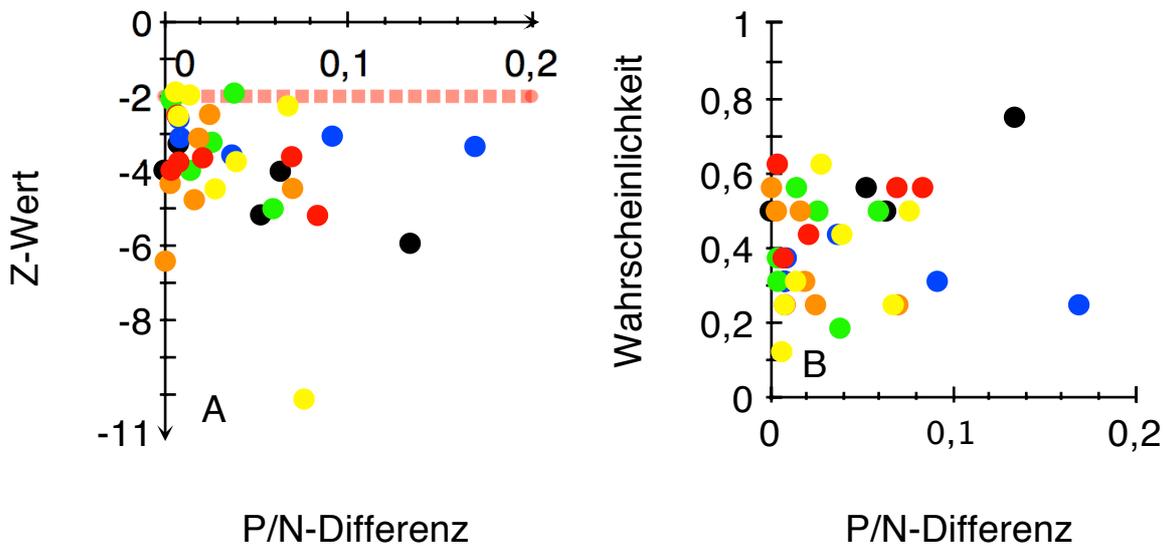


Abb. 6.7) Amplitude (A) und Wahrscheinlichkeit (B) der Novelty Response in Abhängigkeit von der Differenz des P/N-Verhältnisses. Dargestellt sind verschiedene Base Lines. Die Legende gibt die Ausgangskapazitäten wieder. Farbgebung wie in Abb. 3.26.

In beiden Fällen konnte keine Abhängigkeit der Wahrnehmung von einer basalen Kapazität beobachtet werden. Die Ausgleichsgeraden sind statistisch nicht signifikant unterschiedlich (Vergleich der Ausgleichsgeraden nach Zar, Student-t-Test, $p > 0,05$). Wie auch bei rein ohmschen Widerständen, hängt eine Verhaltensantwort also nicht von den Ausgangswerten des Reizes ab.

Das lokale EOD enthält für die Rezeptoren zwei entscheidende Parameter. Neben der Amplitude des EODs, welche auch durch ohmsche Widerstände geändert wird, nehmen die Tiere auch die Wellenformänderungen wahr. Hierbei werden Änderungen der Wellenform des lokalen EODs durch kapazitive Eigenschaften erzeugt (Welche aber ebenfalls die Amplitude des EODs beeinflussen).

Im Wahrnehmungsraum von *Gnathonemus petersii* nehmen die lokalen EODs, die durch Kapazitäten modifiziert wurden, eine Position ein, welche sich durch beide Dimensionen vom basalen EOD unterscheidet. Dadurch erhielten die Tiere eine zweite Dimension, in der sich das lokale EOD ändern kann, wenn ein Objekt anwesend ist.

Wie gezeigt, besteht ein Zusammenhang zwischen dem Kapazitätsunterschied und der Differenz der P/N-Verhältnisse. Mit zunehmender Kapazität nimmt auch die Differenz der P/N-Verhältnisse zu. Das bedeutet, dass die Kapazitäten die Wellenformen der lokalen EODs verändern, was sich in den P/N-Verhältnissen ausdrückt. Auch die Modulation der EODs ändert sich. Für die einzelnen Grundwerte ergeben sich annähernd u-förmige Verläufe des Zusammenhangs zwischen Kapazität und EOD-Modulation. Dies entspricht auch dem Verlauf innerhalb des Wahrnehmungsraumes. Auch dort kommt es zu Änderungen der EOD-Amplitude, die u-förmig abgebildet werden können.

Für die Novelty Response ergeben sich anhand der Z-Werte Zusammenhänge mit der Kapazität ansich, aber auch mit der Differenz der P/N-Verhältnisse. Bei beiden Auftragungen ist das Ansteigen der Novelty-Response-Amplitude (und ihrer Wahrscheinlichkeit) zu erkennen. Sowohl bei zunehmender Kapazität, als auch bei zunehmender P/N-Differenz steigen die Amplituden der Novelty Response. Die Tiere reagieren also auf stärkere Änderungen der Wellenform mit Novelty Responses. Ein Zusammenhang mit dem Grundwert der Kapazität ist jedoch nicht ersichtlich. Die Steigungen der jeweiligen Fits unterscheiden sich nicht.

Betrachtet man dabei natürliche Objekte, wie sie im Habitat der Tiere vorkommen dürften, so ist diese Umgebung geprägt durch zwei verschiedene Gruppen von elektrischen Eigenschaften. Lebende Objekte wie Beutetiere, aber auch Prädatoren haben nicht nur rein resistive Eigenschaften, sondern bedingt durch ihre

Zellmembranen auch kapazitive. Eine schnelle Reaktion auf plötzlich im elektrischen Feld auftauchende lebende Objekte ist somit eine sinnvolle Investition für ein Tier. So könnte es sich dabei schließlich auch um einen Räuber handeln, dem es schnell auszuweichen gilt. Auch wenn der elektrische Sinn in einer solchen Situation sicher nicht isoliert betrachtet werden sollte, dürften doch vor allem größere Räuber auch visuell gut erkannt werden können, stellt er doch eine wichtige Informationsquelle dar. Wenn er in diesem Sinne auch potentielle Beute oder Bedrohungen abbilden kann, auf die die Tiere schnell reagieren können, ist dies gerade in einer visuell unklaren Umgebung von großem Vorteil.

6.5 Einzelversuche zur elektrischen Farbe

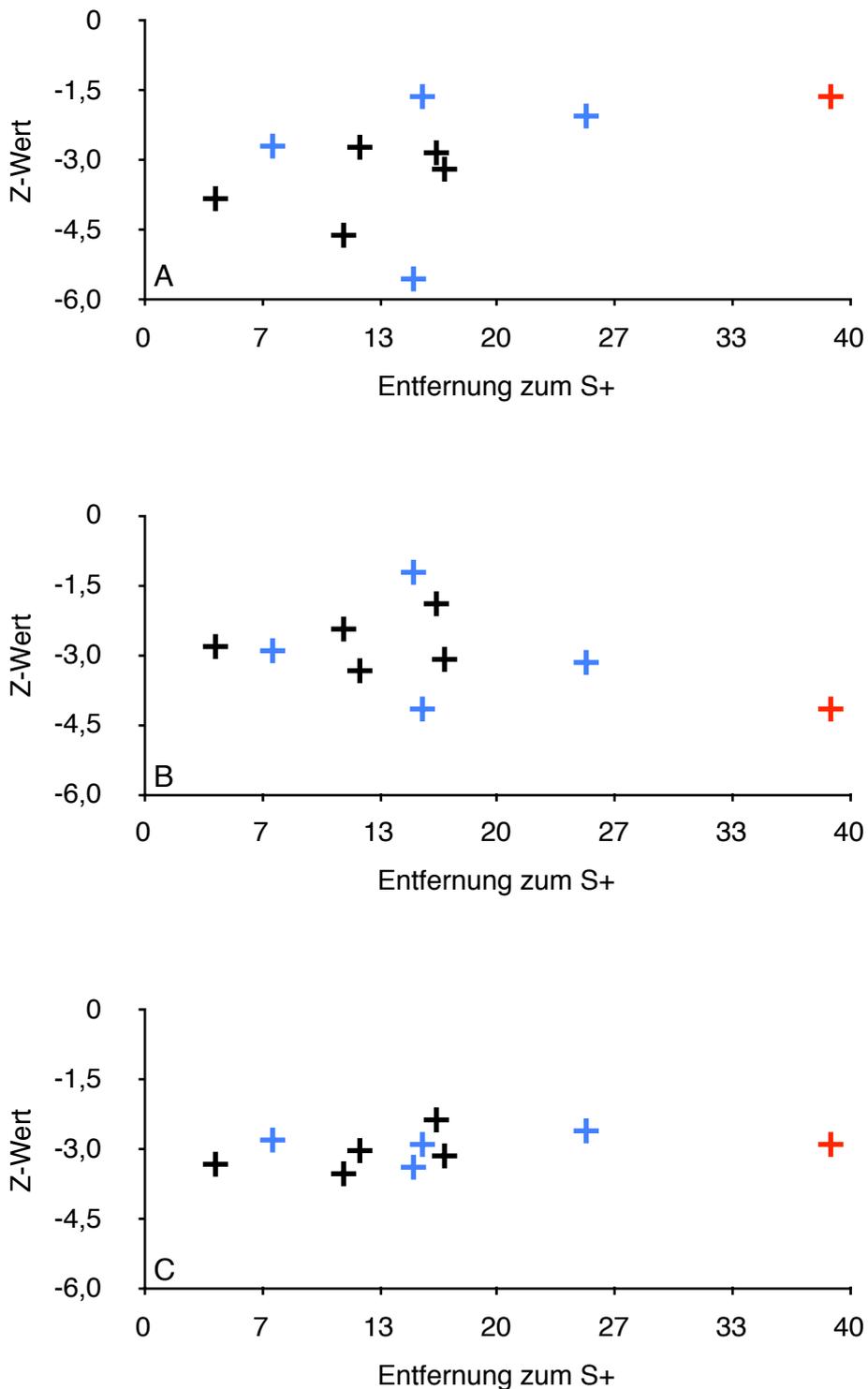


Abb. 6.4.1) Amplituden der Novelty Response abhängig von der Entfernung der virtuellen Objekte zum S+ als Referenzobjekt. In A die on-Reaktion, in B die off-Reaktion, in C die Gesamtreaktion. Objekte neben der Farblinie des S+ sind schwarz, Objekte auf der Farblinie hellblau dargestellt. In Rot: der S-. Die Entfernung wurde nach der City-Block-Metrik berechnet und ist relativ zur Position des S+ dargestellt.

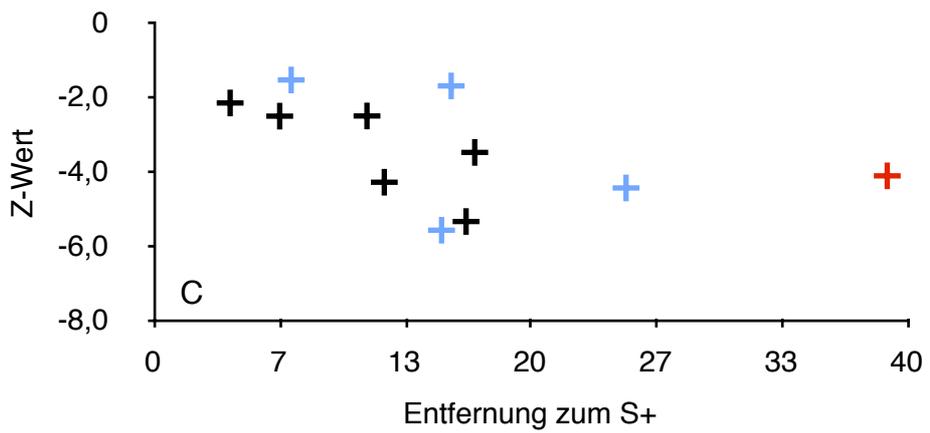
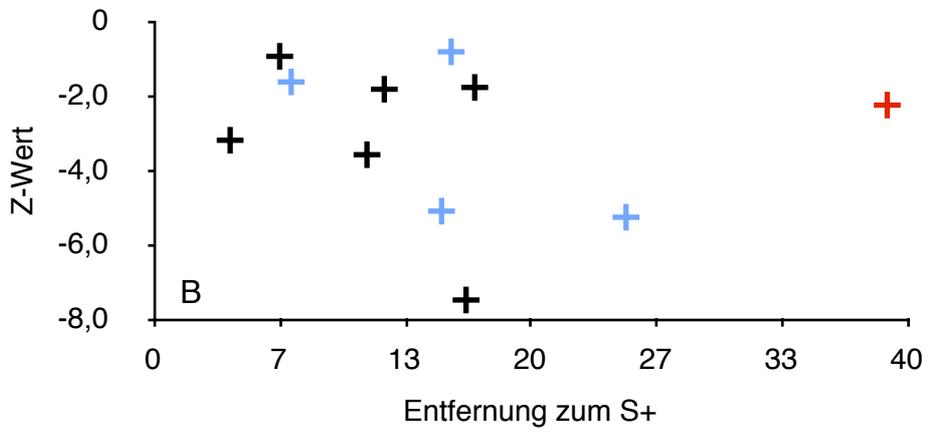
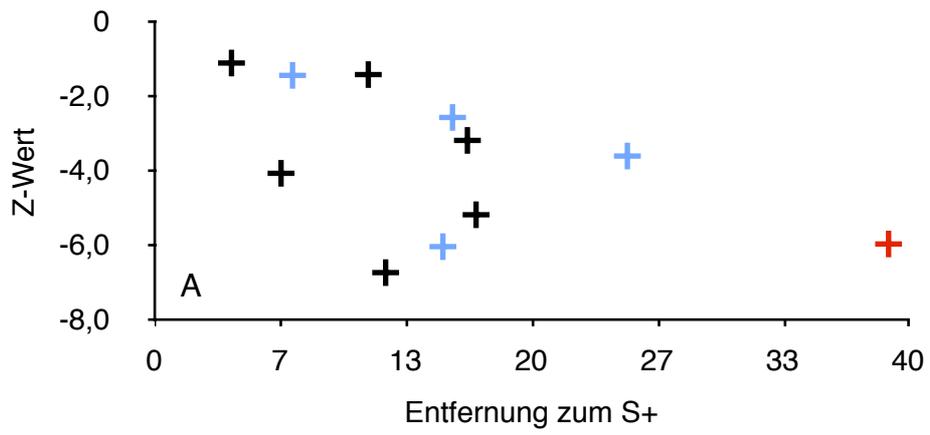


Abb. 2) Legende s. Abb. 1

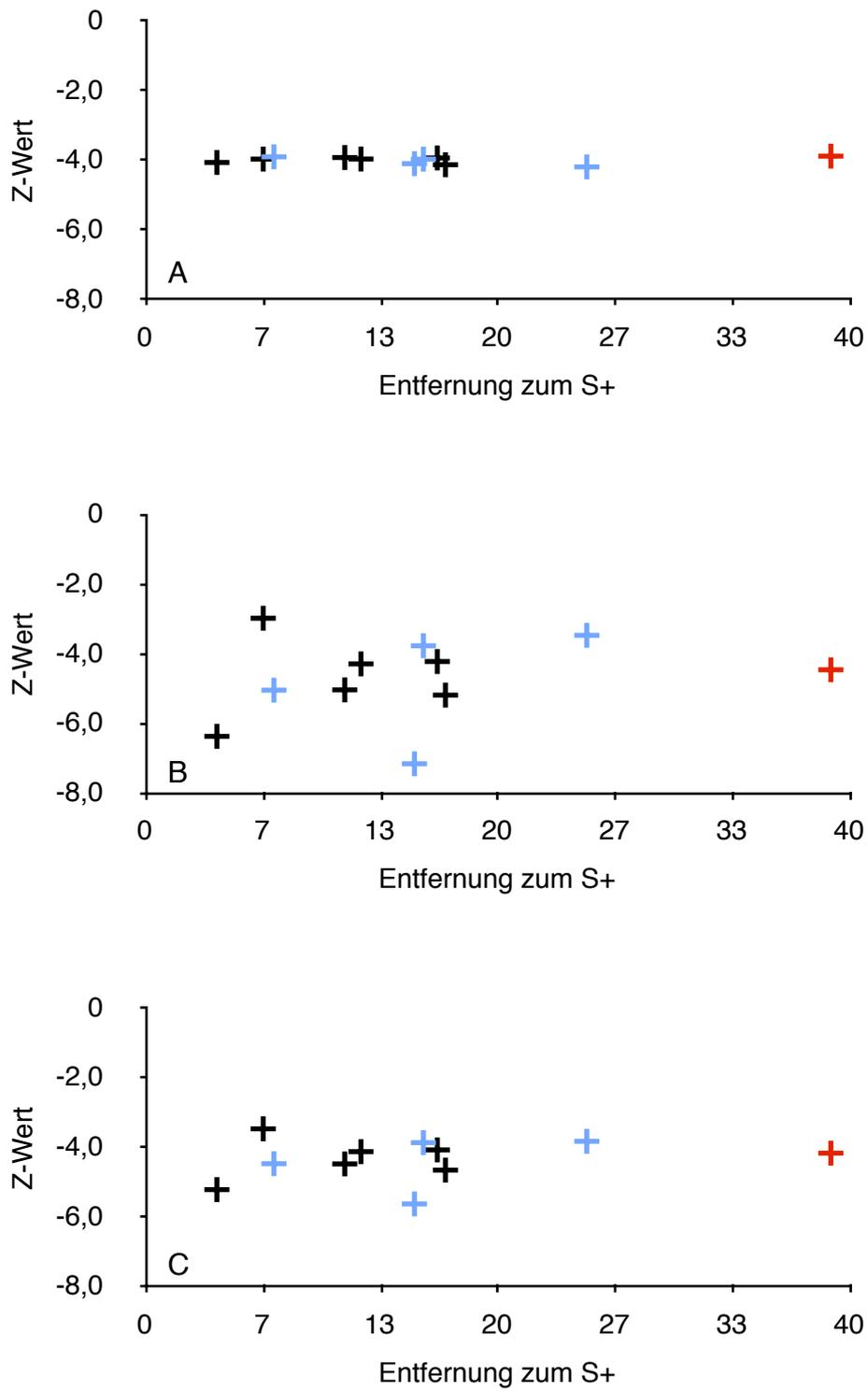


Abb. 3) Legende s. Abb. 1

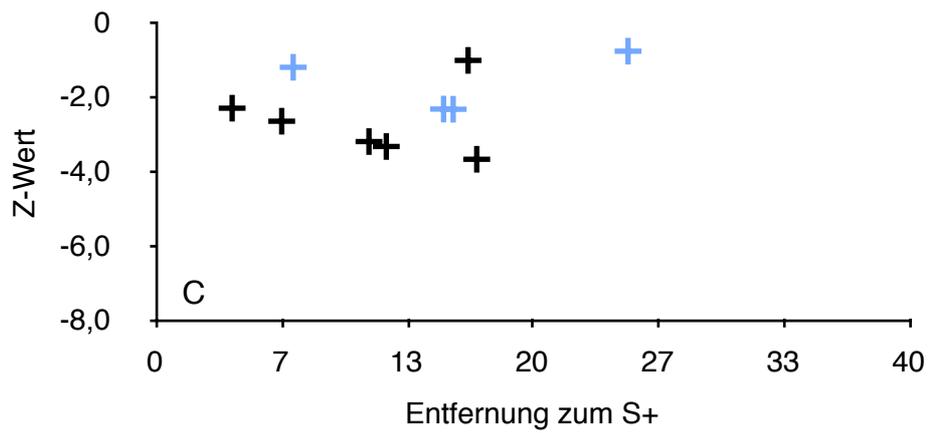
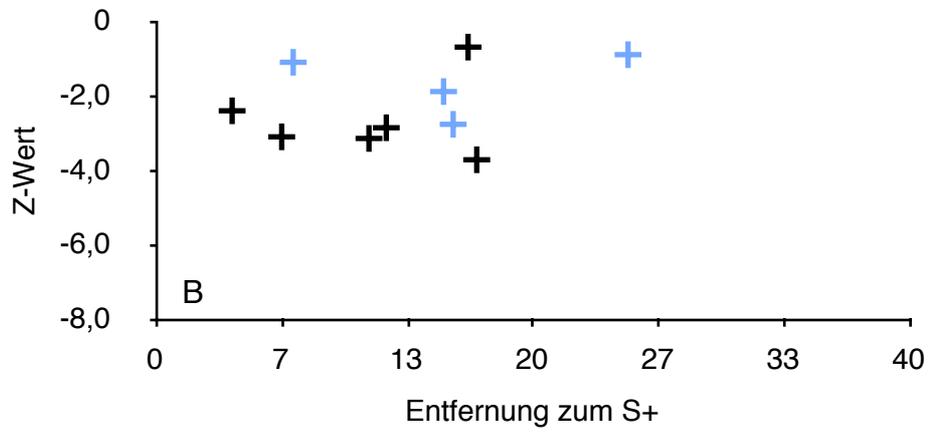
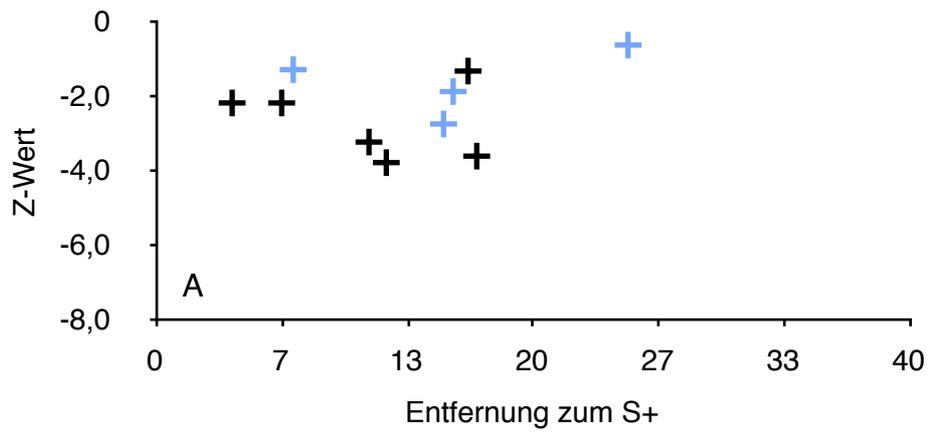


Abb. 4) Legende s. Abb. 1

Abbildungen 6.8.1 bis 4) Übersicht über verschiedene Novelty-Response-Versuche zur Farbtheorie. Dargestellt ist jeweils die Amplitude der Novelty Responses als Z-Werte aufgetragen über die Entfernung der virtuellen Objekte nach City-Block-Metrik. Dazu wurde die jeweilige Entfernung zum S+ als Referenzobjekt herangezogen. In A sind jeweils die On-Reaktionen der Tiere dargestellt. Also die Verhaltensantwort auf einen Wechsel vom S+ zu einem Kontrastobjekt auf (hellblau) oder neben (schwarz) der Farblinie des S+. In Rot die Reaktion auf den Wechsel zum S- aus den ‚Two-Alternative Forced-Choice‘-Versuchen. In B ist die jeweilige Off-Reaktion gezeigt. Hier wurde also nach Ablauf des Intervalls wieder zurück zum S+ gewechselt. In C ist die durchschnittliche Gesamtantwort der Fische aufgetragen.

Die virtuellen Objekte gleicher elektrischer Farbe wie der S+ werden von den Tieren nicht anders beantwortet, als die Objekte anderer Farbe. Sie werden nicht verwechselt und nicht anders beantwortet, als die anderen virtuellen Objekte.

Die einzelnen Versuche zeigen exemplarisch, dass die Stärke der Novelty Response sich nicht an der Entfernung der Objekte zum S+ orientiert. So konnte wie in Versuch 3 beobachtet werden, dass alle Objekte mehr oder weniger gleichstark beantwortet werden, aber genauso kann es zu starken Unterschieden kommen, wie in Versuch 4 dargestellt. In Versuch 2 ergibt sich ein Zusammenhang zwischen Entfernung und Verhaltensantwort, dies ist jedoch keine generell zutreffende Beobachtung. Denn während dort eine stärkere Reaktion bei positiven Entfernungen zu sehen ist, also bei Entfernungen vom S+ hin zu stärker modifizierten lokalen EODs weg vom basalen EOD, ergab sich beispielsweise in Versuch 4 ein gegenteiliger Effekt. Hier werden negative Entfernungen stärker beantwortet, wobei sich das lokale EOD in Richtung des basalen, also gänzlich unveränderten EODs, hin verändert.

8. Anhang B

Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität
Institut für Zoologie
Abt. Neuroethologie/Sensorische Ökologie
Endenicher Allee 11 – 13
53115 Bonn

7.1 Erklärung

Bonn im Juli 2012

Hiermit erkläre ich, dass ich für die Anfertigung der vorliegenden Arbeit keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind.

(Timo Röver)

7. Danksagung

Für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und die Betreuung in den vergangenen Jahren bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. von der Emde. In gleichem Maße gilt der Dank aber auch Herrn Prof. Dr. Engelmann, ohne dessen Betreuung, Unterstützung und Hilfe bei der Interpretation von Theorie und Ergebnissen diese Arbeit wohl nicht möglich gewesen wäre.

Herrn Prof. Langer und Herrn Prof. Quandt danke ich für die freundliche Bereitschaft, als Prüfer zur Verfügung zu stehen.

Ein großer Dank gebührt den Technischen Assistentinnen Frau Bärbel Bauch und Frau Ute Grundter für ihre tagtägliche Hilfe bei den vielen Kleinigkeiten, die im Rahmen eines Projektes anfallen. Ich weiß zwar immer noch nicht, wie man Hauspost richtig beschriftet, dank ihrer Hilfe ist aber trotzdem alles angekommen. Vor allem aber für ihre Hilfe bei der Dressur der Versuchsfische, die mir letztlich sehr viel Zeit gespart hat, sei den beiden gedankt.

Meinen Mitdoktoranden Michael Hollmann, Michael Metzen, Meik Landsberger, Roland Pusch, Katharina Behr, Monique Amey-Özel, Simone Gertz und Kristina Gebhardt danke ich für die ungezählten Diskussionen, Ratschläge und Tips, die ihren Teil zu dieser Arbeit beigetragen haben.

Meinen Freunden danke ich für ihre Geduld und Bereitschaft, sich mit meinem Thema auseinanderzusetzen. Auch wenn das eine oder andere Mal sicher unfreiwillig war.

Zuguterletzt möchte ich mich bei meinen Eltern bedanken, ohne deren Hilfe diese Arbeit nicht hätte erfolgen können.

Allen genannten meinen herzlichen Dank!