

Kommunikation mittels selbst generierter
elektrischer Signale innerhalb sozialer Gruppen
des schwach elektrischen Fisches *Mormyrus rume*

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Kristina Gebhardt

aus

Siegen

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. Wolfgang Alt

Tag der Promotion: 23. November 2012

Erscheinungsjahr: 2012

Erklärung:

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

Bonn, den 28.08.2012

Teile dieser Arbeit sind veröffentlicht oder zur Veröffentlichung eingereicht:

1. Gebhardt, K., Böhme, M. & von der Emde, G. (2013): Electrocommunication behaviour during social interactions in two species of pulse-type weakly electric fish (Mormyridae); *Journal of Fish Biology*, accepted.
2. Gebhardt, K., Alt, W. & von der Emde, G. (2012): Electric discharge patterns in group-living weakly electric fish, *Mormyrus rume* (Mormyridae, Teleostei); *Behaviour* 149, pp.: 623-644.
3. von der Emde, G., Gebhardt, K. & Behr, K. (2012): Non-visual orientation and communication by fishes using electrical fields: A model system for underwater robotics; *ICRA 2012*, pp.: 1143-1148.

Inhaltsverzeichnis

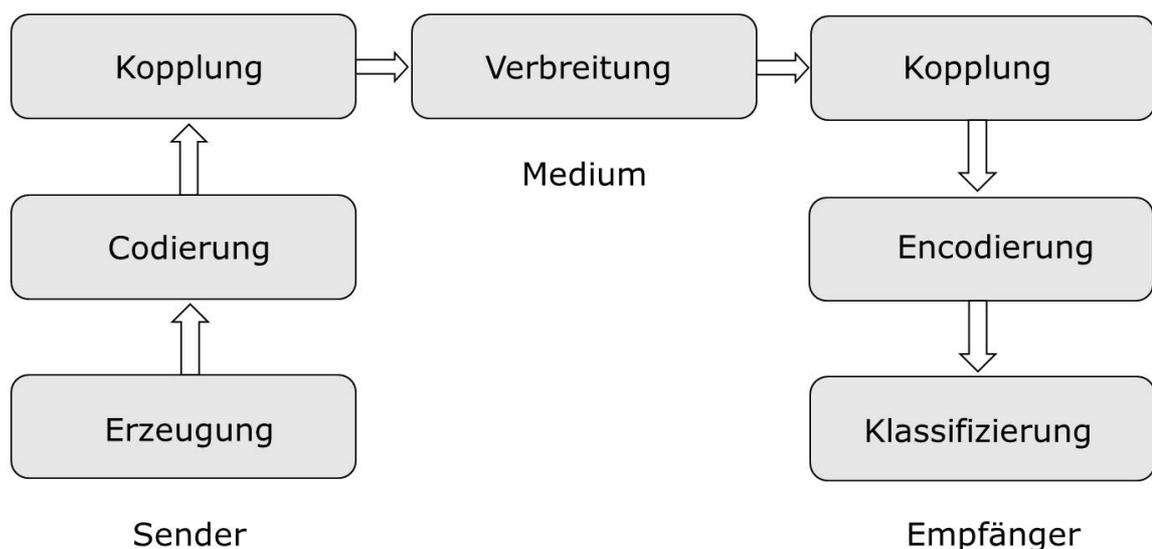
1.	Allgemeine Einleitung.....	01
1.1	Kommunikation.....	01
1.2	Kommunikation bei Fischen.....	02
1.3	Elektrokommunikation bei schwach elektrischen Fischen.....	07
1.4	Ziel dieser Arbeit.....	12
2.	Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster bei <i>Mormyrus rume</i>	13
2.1	Einleitung.....	13
2.2	Material und Methoden.....	14
2.2.1	Versuchstiere und ihre Haltung.....	14
2.2.2	Bestimmung des elektrischen Kommunikationsradius.....	15
2.2.2.1	Versuchsaufbau.....	15
2.2.2.2	Versuchsdurchführung.....	17
2.2.2.3	Versuchsauswertung.....	18
2.2.3	Elektrische Entladungsmuster isolierter <i>M. rume</i>	19
2.2.3.1	Versuchsaufbau.....	19
2.2.3.2	Versuchsdurchführung.....	20
2.2.3.3	Versuchsauswertung.....	21
2.2.4	Elektrische Entladungsmuster einer 5er Gruppe <i>M. rume</i>	21
2.2.4.1	Versuchsaufbau.....	21
2.2.4.2	Versuchsdurchführung.....	22
2.2.4.3	Versuchsauswertung.....	23
2.2.4.4	Kontrollen.....	26
2.3	Ergebnisse.....	27
2.3.1	Elektrischer Kommunikationsradius.....	27
2.3.2	Elektrische Entladungsmuster isolierter <i>M. rume</i>	31
2.3.3	Elektrische Entladungsmuster einer 5er Gruppe <i>M. rume</i>	36
2.3.4	Kontrollen.....	54
2.4	Diskussion.....	55

3.	Elektrokommunikation mit Playbacksignalen bei <i>Mormyrus rume</i>	64
3.1	Einleitung.....	64
3.2	Material und Methoden.....	65
3.2.1	Versuchstiere und ihre Haltung.....	65
3.2.2	Erstellung von Playbacksignalen.....	66
3.2.2.1	Versuchsaufbau.....	66
3.2.2.2	Versuchsdurchführung.....	67
3.2.2.3	Versuchsauswertung.....	67
3.2.3	Elektrische Kommunikation über Playbacksignale.....	68
3.2.3.1	Versuchsaufbau.....	68
3.2.3.2	Versuchsdurchführung.....	69
3.2.3.3	Versuchsauswertung.....	71
3.3	Ergebnisse.....	75
3.3.1	Playbacksignale.....	75
3.3.2	Elektrische Kommunikation über Playbacksignale.....	76
3.4	Diskussion.....	91
4.	Kommunikationsstrategien schwach elektrischer Fische.....	99
4.1	Vergleich: <i>Mormyrus rume</i> vs. <i>Marcusenius altisambesi</i>	99
4.1.1	Vergleich elektrischer Kommunikationsradien.....	100
4.1.2	Vergleich elektrischer Entladungsmuster isolierter Fische.....	101
4.1.3	Vergleich elektrischer Entladungsmuster von Gruppenfischen...107	
4.1.4	Vergleich mit weiteren Mormyriden.....	117
4.2	Elektrische Entladungsmuster der Gymnotiformes.....	119
4.2.1	Südamerikanische Pulsfische.....	119
4.2.2	Südamerikanische Wellenfische.....	121
5.	Zusammenfassung.....	123
6.	Literatur.....	125
7.	Anhang.....	140
8.	Danksagung.....	152

1. Allgemeine Einleitung

1.1 Kommunikation

Paul Watzlawick behauptete bereits 1969 „Man kann nicht *nicht* kommunizieren“ und schien damit Recht zu behalten, betrachtet man die diversen, manchmal jedoch nur bestimmten Lebewesen zugänglichen Kommunikationswege. Dabei ist die akustische, wie auch die visuelle Kommunikation für uns Menschen sicherlich am offensichtlichsten, stellt aber neben der chemischen und elektrischen Kommunikation nur einen möglichen Weg dar, Informationen zu vermitteln. Das Prinzip bleibt immer dasselbe: Der Sender übermittelt dem Empfänger codierte Informationen in Form von Signalen, die dieser entschlüsselt, interpretiert und je nach Botschaft mit unterschiedlichen Verhaltensweisen beantwortet. Bradbury & Vehrencamp (2011) definierten dabei sieben Schritte, welche den Signalprozess genau beschreiben (Figur 1). Im ersten Schritt wird ein Signal vom Sender erzeugt, dessen Codierung im zweiten Schritt erfolgt. Im dritten Schritt wird das codierte Signal an das übertragende Medium gekoppelt, über das es im vierten Schritt verbreitet wird. Der fünfte Schritt beschreibt die Kopplung des Signals an die Sensoren des Empfängers, worauf im sechsten Schritt die Encodierung des Signals erfolgt. Im siebten und letzten Schritt wird das empfangene Signal klassifiziert und eine Verhaltensentscheidung auf Seiten des Empfängers getroffen.



Figur 1: Sieben Schritte der Signalübertragung (nach Bradbury & Vehrencamp, 2011).

Die Beschaffenheit der Signale kann sehr variabel sein, abhängig vom übertragenden Medium, dem Lebensraum und der Artzugehörigkeit, wobei auch die zu übermittelnde Botschaft eine Rolle spielt. Werden mehrere Botschaften, zum Beispiel Spezies, Geschlecht und Größe, über ein einziges Signal übertragen, spricht man von multimodalen Signalen (Breed & Moore, 2012). Dabei beinhaltet ihr Effekt Vorteile für den Sender, ohne den die Kosten für Kommunikation untragbar wären (Falls, 1992). Bei „ehrlichen“ Signalen wie beispielsweise der Körpergröße (Zahavi, 1987), zieht auch der Empfänger Vorteile aus der übermittelten Information, was bei „falschen“ Signalen nicht der Fall ist. Dies tritt insbesondere bei der Partnerwahl und Brutpflege auf, wo die Interessen des Senders nicht automatisch denen des Empfängers entsprechen (Breed & Moore, 2012). Dennoch haben sich durch Koevolution zwischen Sender und Empfänger in allen Ebenen der belebten Natur Kommunikationssignale evolviert, ohne die das Sozialverhalten vieler Organismen unvorstellbar wäre.

1.2 Kommunikation bei Fischen

Aristoteles (384 - 322 v. Chr.) beschrieb bereits in seiner *Historia animalium* die Fähigkeit von Fischen Lautäußerungen von sich zu geben (Gohlke, 1957), doch erst über 2000 Jahre später wurde ein systematischer Überblick über lauterzeugende Fische veröffentlicht (Müller, 1857). Heute sind mehr als 50 solcher Familien bekannt (Hawkins, 1993), das Hörvermögen dieser Tiere wurde allerdings erst Anfang des 20. Jahrhunderts durch Karl von Frisch nachgewiesen (Ladich et al., 2006). Er war es auch, der sowohl die akustische Kommunikation in *Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift* (1923) als auch die chemische Kommunikation bei Fischen beschrieb (von Frisch, 1941). Da diese Tiergruppe aber durchaus noch andere Wege zur Signalübertragung nutzt, soll im Folgenden ein Überblick über die Kommunikation bei Fischen gegeben werden.

Akustische Kommunikation

Je nach Art erfolgt die Lauterzeugung bei Fischen auf ganz unterschiedliche Weise, wobei spezielle Trommelmuskeln, die die Schwimmblase in Schwingung versetzen, am häufigsten auftreten. So entstehen beispielsweise die brummenden Geräusche der Knurrhähne (Triglidae), Tigerbarsche (Datnioididae) und Raubwelse (Clarias), die bellenden Laute der Piranhas (Pygocentrus) wie auch die quakenden Töne der Krötenfische (Batrachoididae).

Doch auch über Stridulationsorgane oder knirschende Zähne können Geräusche erzeugt werden, wobei manche Fische wie beispielsweise Welse (Siluriformes) mehrere Wege zur Tonwiedergabe nutzen. Im Wasser fehlt allerdings die Möglichkeit, mittels Luftstromänderungen Töne zu variieren, sodass die Anzahl der durch Fische erzeugten Geräusche mit maximal fünf Lauten gegenüber denen von Amphibien, Vögeln und Säugetieren stark reduziert ist (Ladich & Fine, 2006).

Um Geräusche wahrnehmen zu können, besitzen die meisten Fische Hörsteine (Otolithen), welche aus Kalkgebilden hoher Dichte bestehen und sich im Innenohr der Tiere befinden. Treffen Schallwellen auf den Fisch, wird dieser aufgrund seiner wasserähnlichen Dichte in Schwingung versetzt, wobei die träge Masse der Hörsteine unbewegt bleibt. Da die Hörsteine mit Haarsinneszellen in Verbindung stehen, wird die Schwingung zwischen ihnen übertragen, wodurch ein Sinnesreiz entsteht (Ladich et al., 2006).

Doch auch die Schwimmblase kann über Schallwellen in Schwingung versetzt werden, da sie durch ihre Gasfüllung eine geringere Dichte als Wasser aufweist. Allerdings besitzen nur wenige Fische eine Verbindung zwischen Schwimmblase und Innenohr (z.B. Cyprinidae), was ihr Hörvermögen im Gegensatz zu Arten, die diese Verbindung nicht aufweisen (z.B. Mormyridae), erheblich steigert (Moller, 1995). Der Hörbereich von Fischen erstreckt sich dabei über sehr niedrige Frequenzen (Infraschall < 16 Hz) bis hin zu extrem hohen Schallwellen (Ultraschall > 16 kHz), wie sie zum Beispiel von Heringen (Clupeidae) wahrgenommen werden können (Magnhagen et al., 2008). Angepasst an ihre selbst erzeugten Töne, liegt der ideale Hörbereich von Mormyriden zwischen 100 Hz und 300 Hz, jedoch kann beispielsweise *Gnathonemus petersii* auch Laute von bis zu 8 kHz erzeugen (Rigley & Marshall, 1973). Aber auch *Pollimyrus isidori* und *Brienomyrus niger* zählen zu den lautgebenden Fischen, wobei diese Arten ebenfalls Töne basierend auf einer schwingenden Schwimmblase produzieren (Crawford et al., 1986). Dabei haben sich Abkömmlinge der Schwimmblase bei Mormyriden zusätzlich zu drucksensitiven, gasgefüllten Mittelohrblasen umgewandelt, welche mit dem Sacculus in Verbindung stehen (Stipetić, 1939; Fletcher & Crawford, 2001). Dies steigert das Hörvermögen der Fische, was beispielsweise für das Paarungsverhalten von *Pollimyrus isidori* oder *Pollimyrus marianne* von Vorteil ist. Bei beiden Arten basiert die Paarung auf insgesamt fünf knurrenden und grunzenden Tönen von Artgenossen (Crawford et al., 1986; Lamml & Kramer, 2005).

Der akustische Sinn wird allerdings nicht nur zur innerartlichen Kommunikation und zur Partnerwahl verwendet, er übermittelt auch wichtige Informationen über mögliche Gefahren, dient zur Feindabwehr oder Koordination von Schwärmen (Ripley & Lobel, 2004).

Chemische Kommunikation

Um die im Wasser gelösten chemischen Substanzen wahrnehmen zu können, besitzen Fische Nasenlöcher, die das einströmende Wasser zu den auf der Riechschleimhaut befindlichen olfaktorischen Rezeptoren weiterleiten. Diesen Rezeptoren besitzen Zilien und Microvilli und senden Aktionspotentiale an den *Bulbus olfactorius*, der wiederum über Neurone mit dem Vorderhirn (Prosencephalon) in Verbindung steht. Insgesamt reagieren die olfaktorischen Rezeptoren auf fünf Klassen chemischer Reize: Aminosäuren, Gallensäuren, gonadale Steroide, Prostaglandine und Polyamine (Magnhagen et al., 2008). Dabei dienen gerade die innerartlichen Pheromone der biochemischen Kommunikation. Sie werden zur Auffindung von Geschlechtspartnern (Milinski et al., 2005), zur Suche nach Nest- und Futterplätzen (Mitamura et al., 2005) und zur Feindabwehr (Wisenden, 2000) genutzt und stellen somit einen wichtigen Teil der Fischkommunikation dar. Allerdings ist nur wenig über den chemischen Sinn der Mormyriden bekannt, wohingegen keine Versuche zur chemischen Kommunikation dieser Tiere vorliegen. Lediglich Jäger (1974) studierte das Verhalten von *Gnathonemus petersii* bei sich ändernder Verdünnung von Futterextrakten, konnte bei unterschiedlichen Konzentration aber keine Verhaltensunterschiede feststellen. Dies stimmt mit persönlichen Beobachtungen überein, wonach der elektrische Sinn auch für die Futtersuche eher von Bedeutung zu sein scheint.

Visuelle Kommunikation

Die Linsenaugen der Fische sind invers und bei allen Vertebraten annähernd einheitlich aufgebaut. Das Licht wird durch eine Linse fokussiert und trifft dabei durch eine durchsichtige Cornea auf die Retina, die Teil des zentralen Nervensystems ist. In ihr befinden sich Photorezeptoren, welche das lichtabsorbierende Sehpigment Rhodopsin beinhalten. Dieses wird durch die Absorption von einfallendem Licht aktiviert und löst eine Enzymkaskade aus, was zur Produktion elektrischer Signale führt (Phototransduktion) (Campbell, 2009).

Insgesamt gibt es zwei Typen von Photorezeptoren: Die lichtempfindlichen Stäbchen ermöglichen skotopisches Sehen, die Zapfen sind für photopisches Sehen verantwortlich

(Chichilinsky, 1999). Da die meisten Fische ihre Pupillenweite nicht variieren können, setzen sie durch Retinomotorik die Photorezeptoren in Bewegung, um sich der vorhandenen Lichtintensität anzupassen. Dabei strecken oder verkürzen sich die Zapfen und die Stäbchen wandern in das Pigmentepithel (Magnhagen et al., 2008).

Abhängig von der Spezies gibt es jedoch deutliche Unterschiede im Aufbau der Augen, verursacht durch die Anpassung an die jeweiligen Lichtverhältnisse. So besitzen beispielsweise die meisten nachtaktiven Mormyriden ein *Tapetum lucidum* basierend auf Guaninkristallen, welche das einfallende Licht reflektieren und so als Restlichtverstärker dienen (Somiya, 1988; Landsberger et al., 2008). *Gnathonemus petersii* besitzt zusätzlich eine spezialisierte Retina die Rauschempfindlichkeit reduziert, weshalb die Tier im Wasser befindliche Trübstoffe ausblenden, größere Objekte wie z.B. Räuber aber deutlich erkennen können. Dies stellt eine Anpassung an die in Schwarzwassern herrschenden Licht- und Wasserverhältnisse dar (Kreysing et al., 2012). Aber auch die Augengröße von Fischen kann sich anpassen und steigt mit abnehmender Lichtintensität (z.B. Sternoptychidea), bei völliger Dunkelheit können die Augen ganz reduziert werden (Montgomery & McDonald, 1998). Im Mesopelagial (200 - 1000 m Tiefe) ist bereits nicht mehr genügend Licht vorhanden, um visuelle Kommunikation nur mit Hilfe von Sonnenlicht zu ermöglichen, was manche Fische zur Biolumineszenz veranlasst (z.B. Ceratiidae, Myctophidae und Phosichthyidae). Dieses oft durch Symbionten erzeugte Licht wird zur Kommunikation, Jagd oder Verteidigung genutzt. Die Fische selbst sind meist schwarz oder transparent (Hering, 1985). Dagegen ist die Farbgebung der Tiere im Epipelagial (0 - 200 m Tiefe) wesentlich vielfältiger, speziell bei in klaren Gewässern lebenden Arten. So findet man bei ihnen Signalfarben zur Feindabwehr, Brutpflege oder Partnersuche, aber auch Tarnfarben, die sich innerhalb kurzer Zeitabschnitte ändern können (z.B. Hemiodontidae). Oftmals sind die Männchen dieser Gewässer stärker gefärbt als die Weibchen, wobei es auch innerhalb der einzelnen Altersstufen zu Farbunterschieden kommen kann (Pitcher, 1993). Allerdings sind nicht alle Fische fähig, Farben wahrzunehmen, was insbesondere auf die Knorpelfische (Chondrichthyes) zutrifft. Doch unabhängig davon, ob visuelle Kommunikation über Farbe oder Lichtintensität verläuft, spielt sie bei Fischen sowohl bei der inner- als auch der zwischenartlichen Kommunikation eine wichtige Rolle.

Elektrische Kommunikation

Die Existenz von elektrischen Organen ist bereits seit der Antike bekannt, doch die Bedeutung der Elektrokommunikation bei Mormyriden beschrieb erstmals Hans Lissmann (1951). Sowohl die elektrischen Organe der Chondrichthyes, der Mormyriden, der Siluriformes, der Gymnotiformes und die mancher Perciformes als auch die Elektrorezeptoren der Agnatha, der Mormyriden, der Siluriformes und der Gymnotiformes haben sich mehrmals unabhängig voneinander entwickelt. Dabei sind die Elektrorezeptoren mit den Neuromasten des Seitenlinienorgans verwandt (Lissmann, 1958; Moller, 2006). Während ein Großteil der Tiere (z.B. stark elektrische Fische wie *Torpedo panthera*, *Electrophorus electricus* und *Malapterurus electricus*) elektrische Entladungen jedoch lediglich zur Verteidigung oder zur Jagd nutzt (Bauer, 1968), sind es vor allem die schwach elektrischen Fische (Mormyriden und Gymnotiformes), welche aktiv Elektrokommunikation betreiben (Hopkins, 1977). Die Elektrokommunikation bei schwach elektrischen Fischen wird in Kapitel 1.3 näher beschrieben.

Kommunikation über das Seitenliniensystem und über Lauschen

Fische besitzen Seitenlinienorgane, welche hydromechanische Reize empfangen. Das Seitenliniensystem besteht einerseits aus in der Haut versenkten Kanälen, welche über Poren mit dem Außenwasser in Verbindung stehen und andererseits aus Neuromasten, die frei auf der Haut in Reihen angeordnet sind. Die Neuromasten beinhalten Haarsinneszellen, welche zusammen mit Stützzellen und der aus ihnen hervorgehenden Cupula ein reizaufnehmendes Organ formen. Dabei verbinden hauptsächlich drei Seitenliniennerven die freistehenden Neuromasten und die Neuromasten in den Kanälen mit dem *Lobus lateralis* der *Medulla oblongata*, wobei die Ausgänge der *Medulla* im Mesencephalon ein somatotopes Abbild der auf der Fischhaut wahrgenommenen Wasserbewegung bilden (Heldmaier & Neuweiler, 2003). Die Tiere können dadurch Richtungsinformationen über im Wasser bewegte Quellen erhalten, aktiv aber kein Signal aussenden. Deshalb ist das alleinige Seitenliniensystem als Kommunikationsmittel umstritten und wird oftmals nur im Zusammenhang mit dem akustischen Sinn als Informationsübertragendes-System beschrieben.

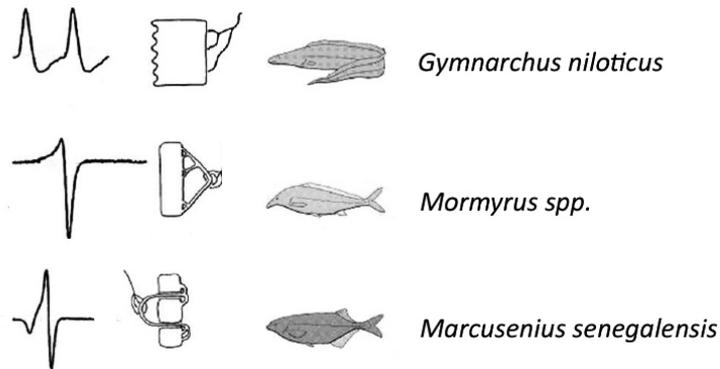
Gleiches gilt für das Lauschen, bei dem ein Dritter die Kommunikation zwischen Sender und Empfänger abhört oder ein Empfänger „unfreiwillig“ abgegebene Informationen eines

Senders empfängt. Die Informationen sind dabei nicht für den Zuhörenden bestimmt und können beim Sender zu Nachteilen führen (McGregor, 2005). So können beispielsweise Weibchen Informationen über die Fitness kämpfender Männchen erhalten, deren morphologische Signale auf Rivalen abzielen (Earley & Dugatkin, 2005). Da aber sowohl das Seitenliniensystem als auch das Lauschen zur Informationserweiterung führen, sollten sie im Zusammenhang mit Fischkommunikation kurz Erwähnung finden.

1.3 Elektrokommunikation bei schwach elektrischen Fischen

Schwach elektrische Süßwasserfische haben sich unabhängig voneinander in Südamerika (Gymnotiformes) und Afrika (Mormyriiformes) entwickelt (Bullock et al., 1983; Alves-Gomes, 1999), wobei man zwischen Puls- und Wellenfischen unterscheidet (Kramer, 1990). Je nach Spezies erzeugen die Tiere temporäre (Pulse) oder permanente (Wellen) elektrische Organentladungen, wobei Pulsfische hauptsächlich unter den afrikanischen Arten und Wellenfische mehrheitlich unter den südamerikanischen Arten zu finden sind. Ausnahmen bilden die zu den Gymnotiformes zählenden Arten der Gymnodidae, Hypopomidae, Electrophoridae und Rhamphichthyidae (Pulsfische) und der zu den Mormyriiformes gehörende *Gymnarchus* (Wellenfisch) (Moller, 2006).

Doch unabhängig von der Signaldauer werden alle Entladungen über elektrische Organe generiert, die aus umgewandelten Muskelzellen oder Nervenzellen (Elektrozyten) bestehen. Bei Mormyriden sitzt dieses Organ, welches einen Dipol bildet, im Schwanzstiel, wobei die Elektrozyten in Reihe geschaltet insgesamt vier Säulen bilden (Bennett, 1971). Sie entladen sich nach Eingang eines Kommandosignals synchron, doch haben sie die Fähigkeit zur Kontraktion verloren. Dabei summieren sich die jeweiligen Aktionspotenziale der einzelnen Elektrozyten auf, wodurch ein den Fisch umgebendes elektrisches Feld entsteht (Babineau et al., 2006; von der Emde et al., 2010). Je nach Spezies ist der Aufbau beziehungsweise die Anzahl der Elektrozyten leicht verändert, was zu unterschiedlichen Refraktärzeiten und zu artspezifischen Signalen führt (Westby, 1984; Kramer, 1997; Hopkins, 1999) (Figur 2). Zusätzlich können sich die elektrischen Signale auch innerhalb der Geschlechter unterscheiden, abhängig von der Jahreszeit und dem Hormonhaushalt der Tiere (Zakon, 2003).



Figur 2: Beispielhafte Auswahl verschiedener artspezifischer Elektrozyten (mittig) mit ihren entsprechenden elektrischen Organentladungen (EODs; links) (geändert nach Hopkins, 2009).

Ampulläre Organe und tuberöse Organe dienen als Elektrozeporen und befähigen die Fische, elektrische Felder wahrzunehmen. Stammesgeschichtlich sind ampulläre Organe die älteren, die bei allen elektrosensitiven Tieren in der Haut versenkt über schleimgefüllte Kanäle mit dem Wasser in Verbindung stehen (Bennett, 1965). Sie dienen ausschließlich der Elektrolokation von niederfrequenten schwachen elektrischen Feldern, wie sie von allen lebenden Organismen u.a. durch Zellaktivität erzeugt werden (Heldmaier & Neuweiler, 2003).

Die tuberösen Organe der schwach elektrischen Fische werden dagegen neben der Elektrolokation zusätzlich zur Elektrokommunikation genutzt: bei Mormyriden werden sie außerdem in Mormyromasten (Amplituden- und Wellenformkodierer) und Knollenorgane (Zeitkodierer) unterteilt (Szabo, 1965). Bei Gymnotiden differenziert man dagegen zwischen T-units (Zeitkodierern) und P-Rezeptoren (Amplitudenkodierern). Sie ermöglichen den Tieren die Unterscheidung zwischen ohmschen und kapazitiven Widerständen, was gerade bei der Futtersuche in trüben Gewässern von enormer Bedeutung ist. Beide dienen zusätzliche der Kommunikation, basierend auf der Analyse verschiedener Entladungsfrequenzen. So variiert beispielsweise die Frequenz von *Eigenmannia* zwischen 150 und 600 Hz, wobei Männchen niedrigere Entladungsfrequenzen als Weibchen aufweisen. Diese Frequenzunterschiede dienen der innerartlichen Kommunikation und dem Auffinden möglicher Geschlechtspartner (Heldmaier & Neuweiler, 2003).

Bei Mormyriden werden lediglich die Knollenorgane zur elektrischen Kommunikation genutzt (Hopkins, 2009). Sie funktionieren wie die T-units der Gymnotiden als Zeitkodierer,

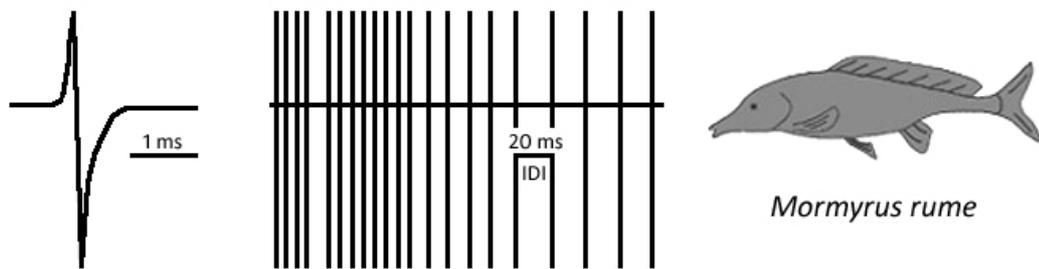
wodurch der Fisch die Wellenform elektrischer Signale anderer Individuen analysieren kann. Dadurch erhält er Informationen über die Art, das Geschlecht und gegebenenfalls über den Fortpflanzungsstatus des Senders. Doch auch die Mormyromasten besitzen neben amplitudenkodierenden Einheiten (A-Zellen) zeitkodierende Zellen (B-Zellen), die allerdings ausschließlich zur Elektroortung verwendet werden (von der Emde, 1990). So nutzten Mormyriden sowohl Amplituden- als auch Wellenformveränderungen zur Unterscheidung kapazitiver und ohmscher Widerstände (von der Emde & Bleckmann, 1992; Heldmaier & Neuweiler, 2003).

Dass die Knollenorgane der Mormyriden zur Kommunikation dienen, bewies erstmals Hopkins 1981. Zuvor hatten u.a. Möhres (1957), Moller (1970), Heiligenberg (1976) und Kramer (1978) diese Vermutung geäußert. Doch beschrieben wurden diese Rezeptoren bereits von Franz 1920, wobei sie zeitweise auch als Typ C Rezeptoren (Szabo, 1965) bezeichnet wurden. Um zu erläutern, wie Knollenorgane eigene von artfremden Signalen unterscheiden, soll kurz ihre neuronale Verschaltung beschrieben werden.

Eine elektrische Organentladung (electric organ discharge = EOD) wird durch den in der *Medulla* befindlichen Kommandokern ausgelöst, der wiederum vom Mesencephalon kontrolliert wird (Bell, 1986). Der Kommandokern steht mit einem zweiten Nukleus in Verbindung, der das initiierte EOD zu dem so genannten Delay-Kern leitet. Von dort aus innervieren Nerven die Elektrozyten des elektrischen Organs und lösen durch simultanes Depolarisieren das EOD aus (Hopkins, 2009). Dadurch entsteht um den Fisch ein elektrisches Dipol-Feld (Lissmann, 1958). Reagierten die Knollenorgane auf das eigene EOD, würden afferente Nerven das Signal von den Rezeptoren über den Seitenliniennerv in den im Metencephalon befindlichen Kern des elektrosensorischen Seitenlinienlobus (nELL) leiten. Davon ausgehend würde es in den *Nucleus extero-lateralis pars anterior* (nELA) im Mesencephalon projiziert (Bell et al., 1995). Da aber direkt nach dem Feuern des Kommandokerns eine so genannte „corollary discharge“ ins Metencephalon gesendet wird, kommt es bereits dort zur Hemmung dieses Signalweges (Grand et al., 1999), wodurch der Fisch über Knollenorgane nicht auf eigene EODs reagieren kann. Empfängt das Tier jedoch artfremde EODs bleibt das Feuern des Kommandokerns und die darauf basierende „corollary discharge“ aus, wodurch der Signalweg wie beschrieben fortgesetzt werden kann. Dadurch können Mormyriden elektrosensorische Informationen differenzieren und zwischen Elektroortung und Elektrokommunikation unterscheiden (Bell, 1986).

Die Knollenorgane befinden sich wie die ampullären Organe in der Haut der Fische und stehen über einen Kanal mit dem sie umgebenden Wasser in Verbindung (Szabo, 1974). Sie sind über den gesamten Körper verteilt und speziell im Kopfbereich zu finden, wohingegen sie an den Flanken und am kaudalen Pedunculus ausgespart sind (Kramer, 1990). Harder (1968) zählte bei einem 13 cm großen *Gnathonemus petersii* 986 dieser Rezeptoren, was ungefähr der Anzahl der ampullären Organe entsprach. Sie ergaben zusammen etwa die Hälfte aller Elektrozeporen, während die Mormyromasten nach Harder 54,80 % ausmachten.

Trifft ein fremdes EOD auf einen Mormyriden, reagieren die Knollenorgane auf der einen Körperseite mit einem phasen-gekoppelten Spike auf den Beginn des elektrischen Stimulus, während die Rezeptoren der anderen Körperseite auf das Ende des fremden EODs antworten. Der Fisch hat so die Möglichkeit das zeitliche Muster der von den Knollenorganen generierten Spikes zu vergleichen und analysiert so die zeitliche Struktur des Stimulus (Xu-Friedman & Hopkins, 1999). Die Reichweite der Elektrokommunikation ist dabei im Gegensatz zur Elektrolokation erhöht (Bennett, 1965). Je nach Art, EOD-Stärke und Leitwert des Wassers kann sie sich bei einem 20 cm großen Mormyriden auf bis zu einen Meter erstrecken (Heldmaier & Neuweiler, 2003). Dabei vermitteln die Fische über zwei Parameter Informationen: Zum einen dient das artspezifische EOD der Übermittlung von Arten-, Geschlechts- und Fortpflanzungsinformationen (Hopkins, 1999). Es ist über längere Zeiträume stabil und verändert sich nur langsam durch Wachstums- oder Hormonänderungen (Carlson et al., 2000). Zum anderen können Mormyriden den Rhythmus ihrer Organentladungen verändern und so Informationen über ihr aktuelles Befinden äußern (Carlson, 2002; Wong & Hopkins, 2007). Der zeitliche Abstand zwischen den EODs (inter discharge interval = IDI) ist innerhalb von Millisekunden variabel, allerdings durch die arteigene Refraktärzeit (bei *Mormyrus rume* ca. 5 ms) begrenzt (Figur 3).



Figur 3: Links: EOD eines 10 cm großen *Mormyrus rume* (rechts). Mitte: zeitliche Abfolge mehrerer EODs mit variierenden Intervalllängen (IDIs).

Die Tiere können so über verschiedene IDI-Rhythmen mit Artgenossen kommunizieren, um beispielsweise Aggressions-, Ruhe- oder Fressverhalten zu signalisieren (Kramer, 1974), wobei Landsman & Moller bereits 1988 herausgefunden haben, dass Testosteron die Entladungsrate elektrischer Signale steigert.

Da die Fische hauptsächlich in trüben Gewässern leben und zusätzlich nachtaktiv sind (Moller, 1976; Westby, 1988; Hagedorn & Zelick, 1989), bietet elektrische Kommunikation eine gute Alternative zu anderen Kommunikationswegen. Allerdings ist zu betonen, dass kein Unterschied zwischen den erzeugten EODs zur Elektroortung und zur Elektrokommunikation existiert, weshalb die Tiere mit jedem ausgesandten elektrischen Signal sowohl Informationen vermitteln (über Spezies, Standort, Befinden etc.) als auch Informationen über ihre unmittelbare Umgebung (z.B. nahegelegene kapazitive bzw. ohmsche Widerstände) erhalten. Dabei ist ein ähnliches Verhalten bisher nur von Fledermäusen (Microchiroptera) bekannt. Die zu den Fledertieren zählenden Säugetiere nutzen ihre eigens erzeugten Echoortungslaute ebenfalls zur Orientierung und Navigation, wobei neuere Studien den hochfrequenten Ultraschalllauten auch kommunikative Funktionen zuteilen. Fledermäuse nutzen somit neben ihren Kommunikationslauten zusätzlich noch Echoortungslaute um beispielsweise Familienmitglieder zu identifizieren (Voigt-Heucke et al., 2010).

1.4 Ziel dieser Arbeit

Die Vermutung, dass schwach elektrische Fische Knollenorgane zur innerartlichen Kommunikation nutzen, äußerte Möhres bereits 1957, doch bis heute ist nur wenig über die verschiedenen elektrischen Kommunikationsmuster und deren Bedeutung bekannt. Auch gibt es kaum Studien über soziales Kommunikationsverhalten in frei schwimmenden Gruppen (> 3 Individuen) elektrischer Fische unter nahezu natürlichen Bedingungen.

Das Ziel dieser Arbeit liegt daher in der Analyse verschiedener elektrischer Kommunikationsmuster im Zusammenhang mit wechselndem Verhalten innerhalb einer frei agierenden homogenen Gruppe (> 3 Individuen) von Mormyriden. Dabei stellte sich die Frage, ob Mormyriden elektrische Kooperationen miteinander eingehen und ob diese Einfluss auf das Sozialverhalten der Tiere nehmen. Dafür galt es eine Spezies zu finden, die neben aggressivem Verhalten auch kollektive Gruppeninteraktionen aufweist, um auch soziale elektrische Kommunikationsmuster analysieren zu können. Diese, auf arteigenen EODs basierende Muster sollten den Tieren in einem zweiten Schritt über Playbackversuche wiedergegeben werden. So sollte getestet werden, ob es möglich ist, bei den Fischen nur aufgrund elektrischer Entladungen bestimmte soziale Verhaltensweisen auszulösen. Der Frage, ob es sich bei den beschriebenen elektrischen Kommunikationsmustern um arteigene oder um basale Muster der Mormyriden handelt, wurde in einem dritten Schritt nachgegangen. Dabei wurden die analysierten Rhythmen mit denen einer zweiten sozial agierenden elektrischen Mormyriden-Art verglichen.

Diese Arbeit soll das bisherige Wissen über elektrische Kommunikation um den Aspekt der elektrischen Informationsübermittlung innerhalb sozial agierender Gruppen von Mormyriden erweitern. Sie soll Ingenieuren und Robotikern elektrokommunikative Strategien aufzeigen, die im Rahmen des durch die Europäische Union finanzierten ANGELS-Projekt (ANGUILLIFORM ROBOT WITH ELEKTRIC SENSE) auf Unterwasserroboter übertragen werden sollen. Das übergreifende Ziel des Projektes ist die Entwicklung eines schwimmenden, aalförmigen Prototyps, der aus kleineren autonomen Einheiten mit elektrischen Sinnessystemen besteht. Diese Einheiten sollen nach biologischem Vorbild Elektrokommunikation in trüben Gewässern betreiben, in denen Sonarsysteme oder videobasierte Techniken an ihre Grenzen stoßen.

2. Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster bei *Mormyrus rume*

2.1 Einleitung

Mormyrus rume (Valenciennes, In: Cuvier & Valenciennes, 1847) gehört zur Familie der Nilhechte (Mormyridae), von denen es 18 Gattungen mit ca. 200 verschiedenen Arten gibt, und ist somit ein in Afrika beheimateter Süßwasserfisch (Moller, 1995; Kramer & van der Bank, 2000). Sein Verbreitungsgebiet umfasst alle tropischen Regionen des subsaharischen Raums sowie den Nil (Marshall, 2011). Der Lebensraum weist geringe Leitwerte ($10 - 150 \mu\text{S cm}^{-1}$), hohe Wassertemperaturen ($25 - 35 \text{ }^\circ\text{C}$) und niedrige pH-Werte auf (von der Emde, 2001).

Wie alle Mormyriden ist auch diese Art zur Elektrokommunikation befähigt, wobei es eine Besonderheit gibt: Im Gegensatz zu den meisten schwach elektrischen Fischen leben diese Tiere, insofern sie nicht vollständig ausgewachsen sind, in kleinen Gruppen, ohne erhöhtes Aggressionsverhalten zu zeigen (Khait et al., 2009). Bisherige Arbeiten haben sich jedoch hauptsächlich mit dem elektrischen Verhalten isolierter Mormyriden (Kramer, 1978; Crockett, 1986; Graff, 1989; Moller, 1995; Carlson, 2002; Carlson & Hopkins, 2004), gepaarter Fische während aggressiver Auseinandersetzungen (Möhres, 1957; Kramer, 1974; Moller et al., 1989; Werneyer & Kramer, 2002; Hanika & Kramer, 2005) oder während der Balz (Bratton, 1988; Kramer, 1994; Baier & Kramer, 2006; Wong & Hopkins, 2007), beziehungsweise mit elektrischen Entladungsmustern heterogener Kleingruppen elektrischer Fische (< 3 Individuen) (Scheffel & Kramer, 2000) beschäftigt. *Mormyrus rume* bot daher die Möglichkeit, erstmals elektrische Kommunikationsmuster innerhalb einer sozial interagierenden Gruppe (> 3 Individuen), bestehend aus nur einer Art mit gleichen EODs, zu beschreiben.

Zu Beginn der Untersuchungen war allerdings wenig über die Tiere bekannt, daher musste in einem ersten Schritt der elektrische Kommunikationsradius von *Mormyrus rume* bestimmt werden, um die maximale Distanz einer möglichen elektrischen Interaktion zu definieren. Außerdem galt es in Gruppen entladene IDI-Muster von in Isolation generierten Entladungsmustern zu differenzieren, zumal die Tiere ihren elektrischen Sinn sowohl zur Kommunikation als auch zur Elektrolokation nutzen. Dazu wurden Pulsmuster isolierter Fische während Ruhe-, Schwimm- und Fressverhalten aufgezeichnet, welche mit

elektrischen Verhaltensweisen von Fischen in Gruppen verglichen wurden, die in ähnlichen Situationen entstanden sind. Die Umgebungsparameter blieben konstant; den Fischen wurde eine uneingeschränkte Bewegung gewährleistet, um ein nahezu natürliches elektrisches Ortungs- und Kommunikationsverhalten zu dokumentieren. Zur Charakterisierung möglicher Kommunikationsmuster wurden die aufgezeigten Unterschiede und die innerhalb der Gruppenmitglieder ausgesendeten elektrischen Interaktionen den verschiedenen Situationen zugeordnet. Im Folgenden werden die genauen Bedingungen, der Aufbau und die Durchführung sowie die Auswertung der Versuche im Einzelnen beschrieben.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Versuchstiere und ihre Haltung

Die in den Experimenten verwendete Versuchstierart *Mormyrus rume* stammt aus der Nachzucht von Herrn Prof. Dr. Kirschbaum, Humboldt Universität Berlin. Zu Beginn der Versuchsreihe hatten die Fische ein Alter von 18 Monaten und galten bis zum Ende der Experimente als juvenil. Insgesamt bestand die Nachzucht aus 20 Individuen, aus denen zufällig fünf Tiere für die Versuche ausgewählt wurden. Die Fische hatten eine Standardlänge von 7 - 11 cm, ihr Geschlecht war unbekannt. Es konnte keine festgelegte Rangordnung zwischen den Fischen beobachtet werden. Sie wurden zusammen in einem 160 l fassenden Aquarium mit den Maßen 100 cm x 40 cm x 40 cm gehalten, das gleichzeitig als Versuchsbecken diente. Darin befanden sich eine Aquariumpumpe, ein Heizstab und ein Sprudelstein, um die für die Fischhaltung nötigen Umweltbedingungen zu gewährleisten. Das Becken war auf drei von vier Seiten mit schwarzer Pappe abgeklebt, so dass nur eine Längsseite zur frontalen Beobachtung einsehbar blieb. Der Tag/Nacht-Rhythmus lag bei 12:12 Stunden, die Wassertemperatur wurde auf 25 ± 1 °C gehalten, der pH-Wert auf 7 ± 1 und der Leitwert auf 100 ± 5 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Combo pH & EC waterproof by HANNA). Das Aquarium war in einen offenen Bereich und einen Wohnbereich unterteilt; Versteckmöglichkeiten in Form von Tonscherben und Plastikrohren befanden sich nur im Wohnbereich (Figur 4). Der offene, lediglich mit Kies ausgelegte Bereich diente als Futterort, an dem die Fische täglich, außer an Wochenenden, Chironomiden-Larven erhielten.

2.2.2 Bestimmung des elektrischen Kommunikationsradius

2.2.2.1 Versuchsaufbau

Berechnung des elektrischen Kommunikationsradius basierend auf Literaturwerten

Aus der entsprechenden Fachliteratur (Bennett, 1965) geht hervor, dass die für die Elektrokommunikation genutzten Knollenorgane eine Reaktionsschwelle von 0,2 - 0,4 mV/cm besitzen und diese 10 - 25 Mal niedriger ist als bei den für die Ortung zuständigen Mormyromasten (literarischer Schwellenwert: 2 - 10 mV/cm). Um den auf diesen Werten basierenden Kommunikationsradius zu ermitteln, befand sich ein 9,21 cm großer *Mormyrus rume* in einem 30 cm x 20 cm x 19 cm Aquarium, auf dessen Boden eine Messskala abgebildet war. Das im Becken befindliche Wasser hatte eine Temperatur von 25 °C, der pH-Wert lag bei 7,11 und der Leitwert betrug $101 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Combo pH & EC waterproof by HANNA). Da die exakte Amplitudenveränderung des vom Fisch ausgesendeten EODs in Abhängigkeit zum Messabstand bestimmt werden sollte, wurde das Versuchstier mit Etomidat (Hypnomidate^R, 2 mg/ml Injektionslösung) betäubt und im Aquarium mit Hilfe von Mikrofaserbändern fixiert. Die Entladungstätigkeit des Tieres blieb durch die Betäubung erhalten, so dass die EODs mit zwei Silberelektroden (Plus- und Minuspol), jeweils bestehend aus einem isolierten Silberdraht mit 0,2 mm Durchmesser (Science Products GmbH, Hofheim) verbunden mit einem mehrfaserigen Kupferkabel (LappKabel, U.I. Lapp GmbH, Stuttgart), aufgenommen werden konnten. Dazu wurde die Isolierung des Silberdrahtes über eine Länge von 0,5 cm entfernt. Das Kupferkabel wurde durch ein Plastikröhrchen (Durchmesser: 5 mm) vom umgebenden Wasser abgeschirmt. Die Elektroden hatten einen Abstand von 10 cm zueinander und wurden über einen Differenzverstärker (Elektronikwerkstatt, Universität Bonn) mit einem Analog/Digital-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) verbunden, der die aufgezeichneten Signale digitalisierte. Der Analog/Digital-Wandler wurde über die zugehörige Software Spike2 (Version 5.00) eingestellt, über die auch die EOD-Aufnahmen gesteuert werden konnten.

Verhaltensexperiment

Zusätzlich zu diesem Versuch wurde ein Verhaltensexperiment als Kontrolle für den zuvor ermittelten Kommunikationsradius im Rahmen eines Laborpraktikums (Löwe, 2011) durchgeführt. Dazu befanden sich über vier Wochen zwei *Mormyrus rume* mit den

Standardlängen 7,92 cm und 9,21 cm in einem 54 l Wasser fassenden Aquarium der Kantenlängen 60 cm x 30 cm x 30 cm, welches eine Aquariumpumpe, einen Heizstab und einen Sprudelstein beinhaltete. Der Tag/Nacht-Rhythmus betrug 12:12 Stunden, die Wassertemperatur lag bei 25 ± 1 °C, der pH-Wert bei 7 ± 1 und der Leitwert wurde auf $100 \pm 5 \mu\text{S cm}^{-1}$ gehalten. Das Becken war an drei von vier Seiten mit schwarzer Pappe beklebt und konnte von der vorderen Längsseite eingesehen werden. Auf dem Boden des Aquariums befanden sich neben Kies vier Plastikrohre, die jeweils 7 cm lang, 2 mm dick und 4 cm breit waren. Diese dienten den Fischen als Versteckmöglichkeiten. Zwischen den einzelnen Rohren lag ein Abstand von 2 cm, 26 cm beziehungsweise 56 cm. Da die Versuchstiere größer als 7 cm waren, konnten die Positionen der Fische auch innerhalb der Rohre bestimmt werden. Gefüttert wurden die Tiere einmal täglich, außer an Wochenenden, mit Chironomiden-Larven.

Die von *Mormyrus rume* ausgesendeten elektrischen Signale wurden mit drei Elektrodenpaaren aufgezeichnet, welche an den Innenwänden des Aquariums 8 cm über dem Boden fixiert waren und einen seitlichen Abstand von 20 cm beziehungsweise 25 cm zur jeweiligen Nachbarelektrode einhielten. Sie bestanden aus isoliertem Silberdraht mit einem Durchmesser von 0,2 mm (Science Products GmbH, Hofheim) verbunden mit einem mehrfaserigen Kupferkabel (LappKabel, U.I. Lapp GmbH, Stuttgart), welches durch ein Plastikröhrchen (Durchmesser: 5 mm) vom umgebenden Wasser abgeschirmt war. Die Spitze der Elektroden war 0,5 cm lang, wobei die Isolierung des Silberdrahtes entfernt wurde. Die Elektroden waren paarweise über Differenzverstärker (Elektronikwerkstatt, Universität Bonn) mit einem A/D-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) verbunden, welcher mit der Software Spike2 (Version 5.00) kontrolliert wurde. Die Abtastrate pro Elektrodenpaar betrug 208,30 kHz.

Um zusätzlich das motorische Verhalten der Tiere während den Aufzeichnungen zu erfassen, befand sich 100 cm oberhalb des Aquariums eine Digitalkamera (Sony Digital Video Recorder DCR-HC30E/HC40E, Sony Minota, Tokio), die über den Computer mit der Software Microsoft Windows Movie Maker 2003 kontrolliert wurde.

2.2.2.2 Versuchsdurchführung

Berechnung des elektrischen Kommunikationsradius basierend auf Literaturwerten

Um den Kommunikationsradius zu ermitteln wurde das Versuchstier vom Haltebecken in das mit 4,50 l Wasser gefüllte Versuchsaquarium überführt. Nach einer Eingewöhnungszeit von 5 Minuten wurde 1 ml Etomidat ins Wasser gegeben, wodurch der Fisch nach 20 Minuten betäubt war, aber selbstständig atmen und pulsen konnte. Das dadurch unbewegliche Tier wurde längsseits mit Hilfe von Mikrofaserbändern an der Breitseite des Beckens fixiert, dabei blieben die Kiemen und das elektrische Organ frei. Die Silberelektroden wurden an Kopf und Schwanz positioniert, so dass sich zwischen Plus- und Minuspol ein Abstand von 10 cm befand. Zusätzlich befand sich eine Erdungselektrode im Wasser, um elektrische Störsignale gering zu halten. Mittels Spike2 wurde die Abtastrate des A/D-Wandlers auf 625 kHz gestellt und zehn EODs aufgezeichnet, bevor das Elektrodenpaar manuell in 2 cm Schritten seitlich vom Fisch wegbewegt wurde. Der Abstand zwischen den Polen blieb dabei konstant, wobei in jeder Position zehn weitere EODs aufgezeichnet wurden. Der Verstärkungsfaktor stieg mit der Distanz und lag zwischen 5facher und 20facher Verstärkung. So konnten insgesamt zwölf Messungen mit 120 EODs durchgeführt werden. Die maximale Distanz zwischen Elektrodenpaar und Versuchstier betrug 22 cm. Nach Beendigung des Experiments wurde der noch betäubte Fisch für 30 Minuten in einen Behälter mit Frischwasser gesetzt, wodurch die Betäubung nachließ und das Tier wieder bewegungsfähig wurde. Für weitere 24 Stunden verblieb der Fisch in einem Quarantänebecken, bevor er ins Haltebecken zurückgesetzt wurde.

Verhaltensexperiment

In den zur Kontrolle des ermittelten Kommunikationsradius durchgeführten Verhaltensexperimenten sollten die elektrischen Entladungsmuster zweier Versuchstiere während Versteck- und Fresssituationen analysiert werden. Die Distanz der Tiere zueinander variierte dabei. Vor jedem Versuch wurde die Aquarienabdeckung samt Beleuchtung, der Heizstab, die Pumpe und der Sprudelstein entfernt und eine Erdungselektrode im Becken platziert, um elektrische Störsignale gering zu halten. Die Wasserwerte wurden mittels Combo pH & EC waterproof by HANNA eingestellt und die Elektrodenpaare über Spike2 angesteuert. Für die insgesamt drei Differenzverstärker wurde eine Verstärkung gewählt, die die von den Tieren ausgehenden EODs vollständig und gut sichtbar in Spike2 abbildete,

wobei der Faktor zwischen den einzelnen Elektrodenpaaren zwischen 10facher und 50facher Verstärkung variierte.

Alle Versuche wurden bei Tageslicht durchgeführt und starteten mit der Aktivierung der über dem Becken befindlichen Kamera. Um deren Bild mit der EOD-Aufnahme zu synchronisieren, wurde ein akustisches Signal auf der Videospur erzeugt, sobald die EOD-Aufnahme begann. Es wurden nur dann Aufnahmen gemacht, wenn sich beide Tiere in getrennten Röhren befanden. Die so definierten Verstecksituationen wurden insgesamt achtzehnmal aufgenommen, dabei wiesen die Versuchstiere jeweils sechsmal die drei möglichen Distanzen von 2 cm, 26 cm und 56 cm zueinander auf. Zusätzlich wurden 18 Aufnahmen durchgeführt (wieder sechsmal drei unterschiedliche Distanzen), in denen die in den Röhren befindlichen Tiere Futter in Form von Chironomiden-Larven direkt vor dem Rohrausgang präsentiert bekamen. So konnten die Fische fressen, ohne die definierten Abstände aufzugeben. Verließ einer der beiden *Mormyrus rume* das Versteck galt der Versuch als beendet, blieben beide Tiere über einen längeren Zeitraum in den Röhren, endete die Aufnahme nach 20 Sekunden. Nach Abschluss der Datenerhebung wurden die verschiedenen EODs den jeweiligen Fischen zugeordnet, indem die auf dem Video ersichtliche Fischposition mit der EOD-Stärke und der EOD-Ausrichtung der in Spike2 aufgezeichneten Signale abgeglichen wurde (siehe Kapitel 2.2.4.3). Nach Beendigung der Experimente wurden die Versuchstiere in ihr ursprüngliches Haltebecken zurück zu ihren Artgenossen gesetzt.

2.2.2.3 Versuchsauswertung

Berechnung des elektrischen Kommunikationsradius basierend auf Literaturwerten

An insgesamt zwölf Positionen wurden jeweils zehn EODs aufgezeichnet, wobei die maximale Distanz zwischen Versuchstier und Messelektroden 22 cm betrug. Die Peak to Peak Amplitude eines jeden EODs wurde in Spike2 abgelesen, notiert und über die Gesamtzahl von zehn EODs pro Messposition gemittelt, wobei der Verstärkungsfaktor an jeder Position herausgerechnet werden musste. Da sich die so erhaltenen mV Angaben auf einen Elektrodenabstand von 10 cm bezogen (siehe Kapitel 2.2.2.1), wurden die Werte auf 1 cm heruntergerechnet, so dass pro Messpunkt ein gemittelter mV/cm-Wert verblieb. Diese Werte (y-Achse) wurden gegen die Messpositionen (x-Achse) in Form eines Punktediagramms grafisch aufgetragen. Basierend auf den ermittelten Werten wurde zur

Kalkulation eines Schwellenbereiches eine Regressionsgleichung berechnet, da sich die gemessene EOD-Stärke in 22 cm Entfernung zum Fisch noch innerhalb des literarischen Kommunikationsradius befand.

Verhaltensexperiment

Die Zeiten (s) der während des Verhaltensexperiments in Spike2 aufgezeichneten EODs wurden in Microsoft Office Excel 2003 kopiert und den einzelnen Versuchstieren zugeordnet (siehe Kapitel 2.2.4.3). Von den individuellen Entladungszeiten eines jeden Fisches wurden die IDIs (ms) pro Fisch und Versuch errechnet und gegen die Zeit (s) in einem Punktediagramm aufgetragen. Um einen besseren Überblick über die Muster zu erhalten, wurden die einzelnen Punkte mit Linien verbunden.

Eine mögliche Echo-Antwort der Tiere wurde mit Hilfe des für diese Versuche entwickelten Programms echo.bat (entwickelt von C. Loock, Universität München) grafisch dargestellt und mittels Chi²-Test ($p < 0,05$) auf Signifikanz getestet. Um mögliche synchrone Entladungsmuster zu erkennen, wurden zusätzlich - unter Berücksichtigung der verschiedenen Abstände der Tiere zueinander - die IDI-Muster beider Versuchstiere pro Versuch in einer Grafik abgebildet. „Synchron“ bezieht sich dabei allerdings nicht auf exakt gleichzeitig generierte EODs zweier Fische, vielmehr bezeichnet dieser Ausdruck eine zeitliche Abfolge, in der zwei Fische mehrere EODs phasengekoppelt miteinander verbinden.

2.2.3 Elektrische Entladungsmuster isolierter *M. rume*

2.2.3.1 Versuchsaufbau

Um die Entladungseigenschaften einzelner *Mormyrus rume* zu untersuchen befand sich während dieser Versuchsreihe jeweils nur ein Tier im Versuchsaufbau. Die Versuche wurden in dem für die Haltung verwendeten Becken der Maße 100 cm x 40 cm x 40 cm durchgeführt, der Tag/Nacht-Rhythmus lag bei 12:12 Stunden, die Wassertemperatur betrug 25 ± 1 °C, der pH-Wert 7 ± 1 und der Leitwert wurde auf 100 ± 5 $\mu\text{S cm}^{-1}$ gehalten. Um die elektrischen Entladungen des Fisches aufzuzeichnen, befanden sich zwei Elektrodenpaare an den Innenwänden des Aquariums, 10 cm oberhalb des Bodens mit einem jeweiligen seitlichen Abstand von 53,85 cm zur Nachbarelektrode. Sie bestanden aus isoliertem Silberdraht mit einem Durchmesser von 0,2 mm (Science Products GmbH, Hofheim), wovon eine 0,5 cm abisolierte Spitze die elektrischen Signale aufnahm. Verbunden wurde der

Silberdraht mit einem mehrfaserigen Kupferkabel (LappKabel, U.I. Lapp GmbH, Stuttgart), das durch ein Plastikröhrchen (Durchmesser: 5 mm) vom umgebenden Wasser abgeschirmt wurde. Die Elektroden waren paarweise an Differenzverstärker (Elektronikwerkstatt, Universität Bonn) angeschlossen, die wiederum mit einem A/D-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) in Verbindung standen. Dieser wurde über einen Computer mittels der zugehörigen Software Spike2 (Version 5.00) angesteuert und kontrolliert.

2.2.3.2 Versuchsdurchführung

Nachdem sich das Versuchstier 24 Stunden allein im Aquarium befunden hatte, starteten bei Tageslicht die Versuche. Dazu wurde die Beckenabdeckung, der Heizstab, die Pumpe und der Sprudelstein entfernt und eine Erdungselektrode im Wasser platziert, wodurch elektrische Störsignale gering gehalten werden sollten. Die Wasserwerte wurden kontrolliert (Combo pH & EC waterproof by HANNA) und gegebenenfalls neu eingestellt, worauf in Spike2 die Abtastrate von 250 kHz pro Elektrodenpaar festgelegt wurde. Die Differenzverstärker wurden auf einen angemessenen Verstärkungsfaktor eingestellt, der die in Spike2 abgebildeten EODs gut sichtbar und möglichst vollständig wiedergab. Dabei konnte der Faktor zwischen den einzelnen Verstärkern und den jeweiligen Versuchen variieren (10fache bis 50fache Verstärkung).

Sobald das Tier Ruhe-, Schwimm- oder Fressverhalten zeigte, wurden EOD-Aufnahmen durchgeführt, die - abhängig vom Verhalten des Tieres - bis zu einer Minute dauerten. Ruhesituationen waren dadurch gekennzeichnet, dass sich der Fisch auf dem Boden liegend in einer der Versteckmöglichkeiten befand und dabei lediglich Kiemenbewegungen ohne Flossenschläge zeigte. Schwamm er dagegen im gesamten Becken umher, ohne längere Pausen einzulegen, wurde dies als Schwimmverhalten definiert, wohingegen die Suche und Aufnahme von auf dem Boden befindlicher Nahrung als Fressverhalten galt. Um elektrische Entladungsmuster während der Nahrungsaufnahme aufzuzeichnen, wurden dem Fisch im offenen Bereich des Aquariums Chironomiden-Larven präsentiert. Die Versuche endeten, sobald der Fisch alle drei Verhaltensweisen mindestens fünfmal zeigte. Das Versuchstier wurde im Anschluss zurück zu seinen Artgenossen gesetzt und ein weiteres Individuum für 24 Stunden in das Versuchsbecken überführt, bevor eine neue Datenerhebung startete. So

wurde das Ortungsverhalten von insgesamt fünf *Mormyrus rume* in drei verschiedenen Situationen über zehn Tage aufgezeichnet.

2.2.3.3 Versuchsauswertung

Die Zeitpunkte (s) der in Spike2 aufgezeichneten EODs wurden in Microsoft Office Excel 2003 kopiert, wo die IDs (ms) pro Fisch und Versuch berechnet wurden. Diese wurden jeweils gegen die Versuchszeit (s) in einem Punktediagramm dargestellt, wobei die durchschnittliche Frequenz (Hz) und das längste bzw. kürzeste Pulsintervall notiert wurden. Um einen besseren Überblick über die erhaltenen Muster zu bekommen, wurden die Punkte innerhalb der Diagramme mit Linien verbunden. So wurden insgesamt drei Situationen in 128 Versuchen mit fünf Fischen untersucht und ausgewertet. Außerdem wurden pro aufgenommener Situation und Fisch IDI-Histogramme erstellt, in denen die relative Häufigkeit der IDs mit einer Klassenbreite von 4 ms dargestellt wurde. Sowohl die Anzahl der dabei belegten Klassen als auch die Modes (höchster Ausschlag im Histogramm) wurden festgehalten.

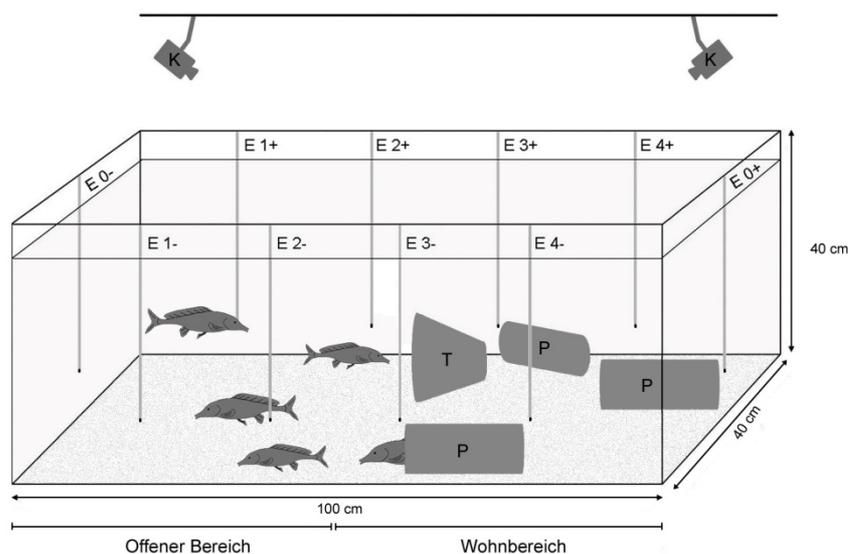
2.2.4 Elektrische Entladungsmuster einer 5er Gruppe *M. rume*

2.2.4.1 Versuchsaufbau

Um die elektrischen Entladungsmuster von in Gruppen lebenden *Mormyrus rume* zu erfassen, befanden sich insgesamt zehn Elektroden an den Innenwänden des Versuchsbeckens. Da das Versuchsbecken gleichzeitig als Haltebecken genutzt wurde, waren die experimentellen Bedingungen gleich den Haltungsbedingungen (siehe Kapitel 2.2.1). Die in dem Becken befindlichen Elektroden hatten einen seitlichen Abstand von 20 cm bzw. 28,28 cm zur Nachbarelektrode und bestanden jeweils aus einem frei stehenden isoliertem Silberdraht mit einem Durchmesser von 0,2 mm (Science Products GmbH, Hofheim) verbunden mit einem mehrfaserigen Kupferkabel (LappKabel, U.I. Lapp GmbH, Stuttgart), welches durch ein Plastikröhrchen (Durchmesser: 5 mm) vom umgebenden Wasser abgeschirmt war. Die Isolierung der Silberdrahtenden war über eine Länge von 0,5 cm entfernt. Die Elektroden wurden 10 cm oberhalb des Bodens platziert und jeweils mit der gegenüberliegenden Elektrode paarweise an einen Differenzverstärker (Elektronikwerkstatt, Universität Bonn; Brownlee Precision Model 440, Palo Alto) angeschlossen. Die insgesamt

fünf Verstärker wurden mit einem A/D-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) verbunden, welcher die EODs der Fische mit einer Abtastrate von 100 kHz digitalisierte. Der A/D-Wandler und die durch ihn aufgenommenen Daten wurden über einen Computer mit der zugehörigen Software Spike2 (Version 5.00) kontrolliert.

Zusätzlich befanden sich 100 cm oberhalb des Aquariums zwei Kameras (Sony Digital Video Recorder DCR-HC30E/HC40E, Sony Minota, Tokio; Sony Digital HD Video Recorder HDR-HC3E, Sony Minota, Tokio), welche das motorische Verhalten der Tiere aufzeichneten (Figur 4).



Figur 4: Versuchsaufbau zur Bestimmung elektrischer Kommunikationsmuster von fünf frei schwimmenden *Mormyrus rume*. E0 - E4: Fünf Elektrodenpaare (+ und – Pol) zur Aufnahme der elektrischen Pulse; T: Tontopf; P: Plastikrohr; K: Kamera (Figur ist nicht maßstabsgetreu).

2.2.4.2 Versuchsdurchführung

Für diese Versuchsreihe wurde eine 5er Gruppe *Mormyrus rume* über mehrere Monate bei Tageslicht beobachtet. Dabei wurden beim Ruhen, Schwimmen, Fressen und bei aggressiven Auseinandersetzungen sowohl Videoaufnahmen als auch elektrische Aufzeichnungen durchgeführt. Während Ruhesituationen befanden sich alle fünf Tiere einzeln in Verstecken und bewegten auf dem Boden liegend lediglich ihre Kiemen. Dagegen schwammen während des Schwimmverhaltens alle Gruppenmitglieder ohne längere Pausen im gesamten Becken umher, während die Tiere in Fressituationen Nahrung suchten und aufnahmen. Dabei

wurden vor jeder Fressaufnahme Chironomiden-Larven in den offenen Bereich des Aquariums gegeben. Bei aggressiven Auseinandersetzungen wurde dagegen mindestens ein Fisch durch einen anderen verjagt oder es kam zu Bissversuchen, bei denen die Fische antiparallel zueinander standen. Solche Interaktionen endeten bereits nach wenigen Sekunden durch das Wegschwimmen des subdominanten Tieres.

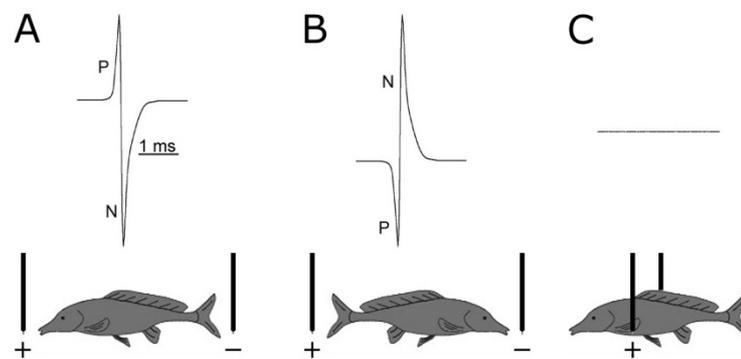
Zu Beginn eines Versuchs wurde die Aquarienabdeckung, der Heizstab, die Pumpe und der Sprudelstein entfernt und eine Erdungselektrode im Wasser platziert, um elektrische Störsignale so gering wie möglich zu halten. Die Wasserwerte wurden mittels Combo pH & EC waterproof by HANNA kontrolliert und gegebenenfalls neu eingestellt. In Spike2 wurden die insgesamt fünf Elektrodenkanäle auf die entsprechende Abtastrate gebracht, worauf die Justierung der Verstärker folgte. Die Verstärkungsfaktoren variierten zwischen den verschiedenen Verstärkern, lagen aber im Mittel bei einem Faktor von 10 - 50.

Um die EOD- und Videoaufzeichnungen zu synchronisieren wurde ein Stock verwendet, der beim Start der EOD-Aufzeichnung aus dem Videobild entfernt wurde. So konnte der Start der EOD-Aufnahmen zeitlich mit den Videobildern gekoppelt werden. Die Aufnahmen erfolgten über mehrere Minuten, aus denen im Anschluss die für diese Versuchsreihe relevanten Szenen ausgewählt wurden. Waren keine geeigneten Sequenzen dabei, wurden neue Aufnahmen durchgeführt. Dabei wurden die Videos mit der Software Microsoft Windows Movie Maker 2003 in den Computer eingelesen und bearbeitet.

2.2.4.3 Versuchsauswertung

Zur Auswertung der individuellen Entladungsmuster und Identifizierung möglicher elektrischer Kommunikationsmuster wurden die Zeitpunkte (s) der in Spike2 aufgezeichneten EODs in Microsoft Office Excel 2003 kopiert. Abhängig von der beobachteten Situation dauerten die zu analysierenden Szenen 3 - 31 Sekunden. Bevor das individuelle Pulsverhalten eines jeden Tieres bestimmt werden konnte, mussten die Videoaufzeichnung der ausgewählten Sequenzen Bild für Bild analysiert werden, um basierend auf folgenden Begebenheiten, die in Spike2 aufgezeichneten Signale ihren Sendern zuzuordnen: Entfernte sich ein Tier von einer bestimmten Elektrode, zeichnete diese das von dem Fisch ausgesendete EOD schwächer auf, näherte sich ein Fisch dem Empfänger, stieg die auf dem entsprechenden Kanal aufgezeichnete Amplitude des EODs an. Stand ein Fisch im 90°-Winkel zu einem der Elektrodenpaare befand er sich im „elektrischen

Schatten“, weshalb über diese Elektroden kein Signal aufgezeichnet werden konnte (Figur 5 C). Die Verteilung von insgesamt zehn Elektroden über das gesamte Becken stellte jedoch sicher, dass ein Fisch in jeder Position von mindestens einem Elektrodenpaar erfasst wurde. Zusätzlich diente die Wellenform des EODs als Indikator, die aufgezeichneten Pulse zielgenau zuzuordnen. Positionierte sich *Mormyrus rume* mit dem Kopf zum Pluspol eines Elektrodenpaares und mit dem Schwanz zum Minuspol, wurde das EOD mit einer positiven Wellenform-Phase, gefolgt von einer negativen Wellenform-Phase, aufgezeichnet (Figur 5 A). Stand der Fisch mit dem Kopf zum Minuspol und dem Schwanz zum Pluspol, war das EOD umgekehrt auf dem jeweiligen Kanal abgebildet und startete mit einer negativen Wellenform-Phase (Figur 5 B).



Figur 5 A - C: Biphasische EOD-Wellenform von *Mormyrus rume* mit einer positiven (P) und einer negativen (N) Phase. Abhängig von der Position des Fisches zu den Elektroden kommt es zu unterschiedlichen Wellenausrichtungen (A & B), wobei bei einem 90°-Winkel zu den Elektroden kein Signal aufgezeichnet werden kann (C).

Auf diese Weise konnte jedes aufgezeichnete EOD den einzelnen Fischen zugeordnet werden.

Die Effizienz der Methodik wurde mit Hilfe von Playbackexperimenten getestet (siehe Kapitel 3.2.3). Dazu wurden zusätzlich zu den Fisch-EODs künstlich generierte EODs gleicher Wellenform wie die von *Mormyrus rume* aufgezeichnet. Die künstlichen EODs mussten aus der Gesamtheit der Signale herausgelesen werden; der dadurch festgelegte Rhythmus wurde mit dem computergenerierten Rhythmus verglichen. Der Zuordnungsfehler lag in insgesamt drei Kontrollversuchen, bei denen 5633 Signale fünf Fischen und einem Playbacksender zugeordnet wurden, zwischen 3,40 und 4,64 %, was sich auf die Anzahl der

falsch zugeordneten Playbacksignale bezieht. Dies musste aufgrund mangelnder Alternativen akzeptiert werden, zumal bisher keine automatische Trennmethode existiert. Somit wurde, basierend auf der beschriebenen Methodik, das individuelle Pulsverhalten der Tiere analysiert und die IDIs (ms) eines jeden Fisches berechnet. Diese wurden pro Versuch und Fisch gegen die Zeit (s) in einem Punktediagramm grafisch dargestellt, wobei die durchschnittliche Frequenz (Hz) und das längste beziehungsweise kürzeste Intervall notiert wurden. Die einzelnen IDI-Punkte wurden für einen besseren Überblick mit Linien verbunden. Zusätzlich wurden in Histogrammen mit einer Klassenbreite von 4 ms die relativen Häufigkeiten der jeweiligen IDIs dargestellt. Um mögliche synchrone Entladungsmuster zweier Tiere zu erkennen, wurden die IDI-Muster zusätzlich paarweise in eine Grafik eingelesen, wobei für die Darstellung Stufengrafiken gewählt wurden.

Synchronität bezieht sich in diesem Zusammenhang auf einen Zeitabschnitt, in dem zwei Fische ihre EODs phasengekoppelt zueinander generieren, wobei es zu einer kurzen Latenzzeit zwischen den einzelnen EODs kommt. Zur Ermittlung einer gepaarten Interaktion wurden die Zeitreihen (a_i, a_j) zweier Fische (i und j) auf Kreuzkorrelationen untersucht, wozu mittels MATLAB R2009a ein für diese Versuche entwickeltes Skript seine Anwendung fand (entwickelt von W. Alt, Universität Bonn). In diesem Skript wurden die jeweiligen IDI-Muster der Fische durch einen Exponentialfilter ($T = 20$ ms, signifikant kleiner als die aufgenommenen IDIs) in eine hochauflösende Zeitserie ($a = a(t)$) umgewandelt, so dass für einen Zeitabschnitt dt ($dt = 0,001$ s) der Zuwachs durch $da = \delta_t \cdot a \cdot dt / T$ gegeben war, wobei $\delta_t = 1$ ist, wenn ein EOD im $[t, t + dt]$ vorkommt, sonst ist $\delta_t = 0$. Danach wurde zur Datenverarbeitung ein zweiter Exponentialfilter ($T_m = 100$ ms, signifikant größer als die aufgenommenen IDIs) angewandt, der die Kreuzkorrelation $c_{ij}(t, \tau)$ für zurückliegende Zeitpunkte basierend auf Pearson's Kreuzkorrelationskoeffizient ($\rho[a_i(s - \tau), a_j(s)]_{s \leq t, T_m}$) berechnet und die Zeitreihen der beiden Fische exponential gewichtet. Die dabei entstandenen farbcodierten Grafiken zeigen Konturlinien, welche in 0,5er Schritten positive (rot) bzw. negative (blau) Kreuzkorrelationskoeffizienten (0,45 bis -0,45) abbilden. Diese Grafiken wurden ausgewertet und auf Regelmäßigkeiten innerhalb der verschiedenen Versuchssituationen untersucht.

Des Weiteren wurden die Entladungszeitpunkte aller Fische gegen die Zeit (s) aufgetragen, um visuell mögliche wiederholende Entladungsreihenfolgen (Fixed Order) innerhalb der Individuen zu erkennen. Dabei waren die Intervalllängen zwischen den einzelnen EODs

irrelevant, die Fixed Order musste lediglich von drei bis fünf Individuen mindestens viermal wiederholt werden. Zusätzlich untersucht wurden mögliche Echo-Antworten zwischen zwei Fischen, wobei der antwortende Fische, anders als bei synchronen Entladungen, immer die Position des antwortenden Fisches beibehielt. Allerdings konnte es durchaus sein, dass die Echo-Ereignisse nicht alle nacheinander, sondern innerhalb der analysierten Szene verteilt auftraten. Das für diese Versuche entwickelte Programm echo.bat (entwickelt von C. Loock, Universität München) stellte die Antwortzeiten grafisch dar, der Chi²-Test ($p < 0,05$) diente zur Unterscheidung zufällige Echo-Antworten, von nicht-zufällig auftretenden Antwortzeiten. Dazu wurde das Pulsverhalten des voran pulsierenden Fisches analysiert, worauf die Verteilung von zufälligen Echo-Antworten seitens des antwortenden Fisches berechnet wurde. Unterschieden sich die tatsächlich auftretenden Echo-Antworten von den zufällig erwarteten, wurde dieser Unterschied als „beabsichtigtes“ Echo-Verhalten definiert.

Bei den Echo-Analysen stellte sich die Frage, ob die Fische aktiv EOD-Überlagerungen vermeiden oder beabsichtigen. Daher wurden zusätzlich die bei einer Aufnahme erwarteten EOD-Überlagerungen berechnet, um sie mit der Anzahl der tatsächlich gezählten gleichzeitig auftretenden EODs zu vergleichen. Dazu wurde eine speziell programmierte Software (overlap_3.1; entwickelt von C. Loock, Universität München) genutzt, die die Länge der analysierten Situation, die Anzahl der Fische mit der Summe ihrer jeweiligen EODs, die Dauer eines EODs und die Refraktärzeit der Tiere berücksichtigte.

2.2.4.4 Kontrollen

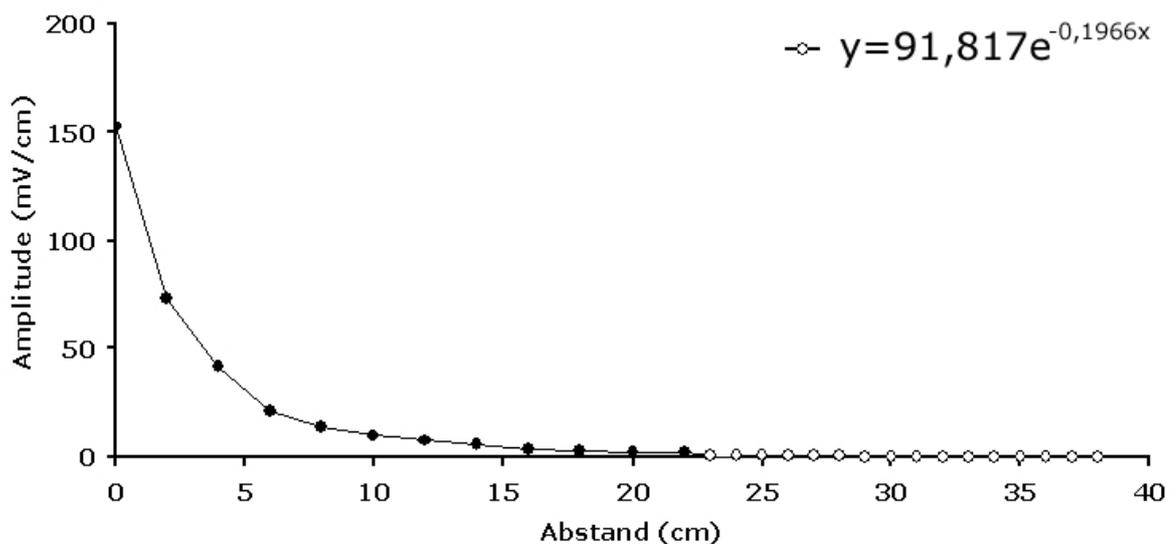
Um zu testen, ob vermeintliche Kommunikationsmuster nicht auch zufällig bei isolierten Ortungsmustern entstehen, wurden die von den isolierten *Mormyrus rume* generierten IDI-Rhythmen künstlich übereinander gelegt: So entstand der Eindruck, sie seien zeitgleich mit den elektrischen Rhythmen anderen Individuen aufgezeichnet worden. Dazu wurde pro Situation (Ruhen, Schwimmen, Fressen) und Fisch (1 - 5) willkürlich je ein isolierter IDI-Rhythmus gleicher Dauer ausgewählt, der zusammen mit den isolierten IDI-Rhythmen anderer Fische in ähnlichen Situationen über einen gemeinsamen Zeitstrahl dargestellt wurde. Die Entladungsmuster der so generierten künstlichen Fischgruppen wurden hinsichtlich Synchronität, Fixed Order, Echo-Antworten und Pulsüberlagerungen wie in Kapitel 2.2.4.3 untersucht.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Elektrischer Kommunikationsradius

Berechnung des elektrischen Kommunikationsradius basierend auf Literaturwerten

Zur Ermittlung des literarischen Kommunikationsradius wurde mit steigendem Abstand zum Versuchstier (Größe: 9,21 cm) an insgesamt zwölf Messpunkten die Stärke des vom Fisch ausgesendeten EODs aufgezeichnet. Basierend auf diesen Werten wurde eine Regressionsgleichung ermittelt ($y = 91,817e^{-0,1966x}$), durch die die EOD-Stärke in weiteren Distanzen kalkuliert werden konnte (Figur 6; genaue Daten siehe Anhang Tabelle 10). Demnach betrug die EOD-Intensität in 27 - 31 cm Entfernung zum Fisch 0,45 - 0,21 mV/cm, was dem Schwellenbereich der Knollenorgane (0,4 - 0,2 mV/cm) entspricht (Bennett, 1965). Der ermittelte elektrische Kommunikationsradius für *Mormyrus rume* umfasst daraus folgernd annähernd die 3fache Fischlänge.



Figur 6: Erhobene EOD-Amplitudenänderung in Abhängigkeit zum Messabstand (schwarz); ermittelte EOD-Amplitudenänderung (weiß) mit zugehöriger Regressionsgleichung.

Verhaltensexperiment

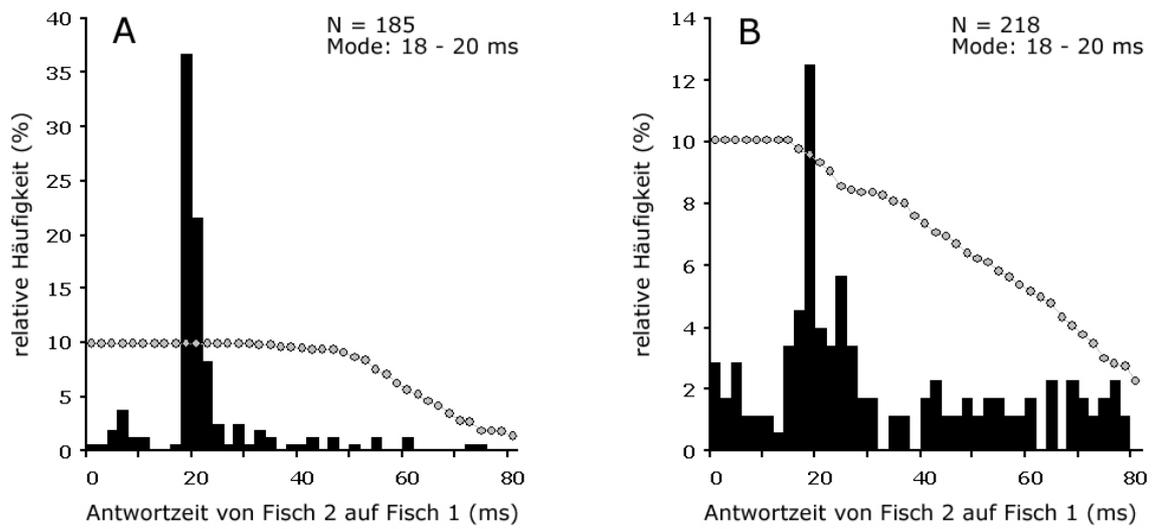
Das mit zwei *Mormyrus rume* durchgeführte Verhaltensexperiment sollte testen, ob die Literaturschwelle der Verhaltensschwelle entspricht. Dabei zeigten die Tiere während den Futtersuchen eine höhere durchschnittliche EOD-Frequenz (13,01 Hz - 13,94 Hz) gegenüber den Verstecksituationen ohne Futter (7,75 Hz - 9,26 Hz). Ein signifikanter

Frequenzunterschied innerhalb der drei getesteten Distanzen (2 cm, 26 cm und 56 cm) war nicht festzustellen (Tabelle 1).

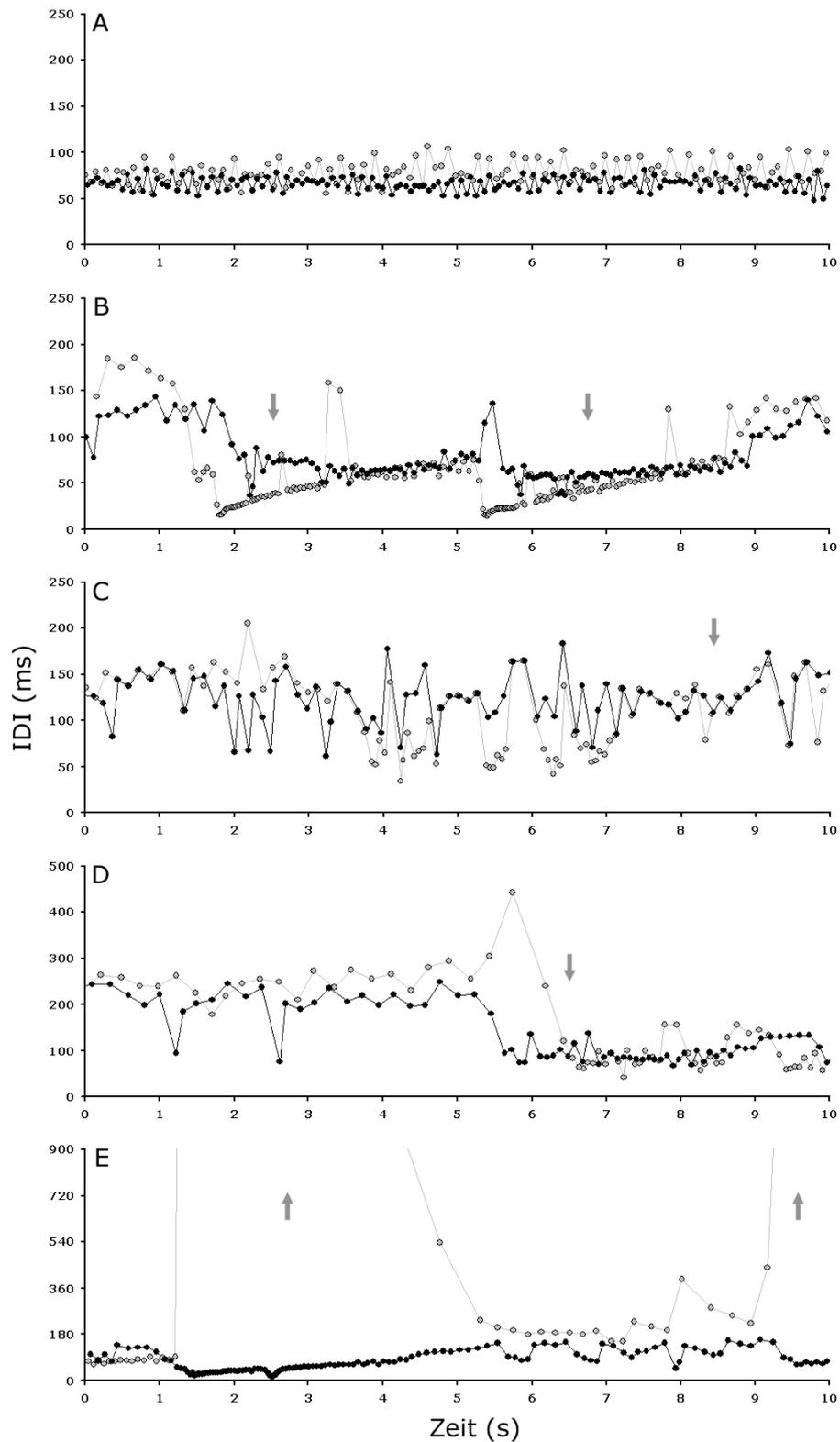
Distanz	2 cm		26 cm		56 cm	
Situation	verstecken	fressen	verstecken	fressen	verstecken	fressen
# Versuche	6	6	6	6	6	6
∅ Frequenz (Hz)	9,26	13,15	8,19	13,94	7,75	13,01
Interaktionen (%)	66,60	50	50	83,30	-	-
Echo (%)	16,66	66,66	-	-	-	-

Tabelle 1: Vergleich elektrischer Interaktionen im Zusammenhang mit steigender Distanz zwischen zwei *Mormyrus rume* in Versteck- und Fresssituationen.

Hatten die Tiere einen Abstand von 2 cm zueinander, kam es während Verstecksituationen in 66,66 % der Versuche zu einer elektrischen Interaktion in Form von Doppelpulsen (abwechselnd kurze und lange IDs), aggressiven EOD-Entladungen auf Seiten des subdominanten Fisches, synchronen Pulsrhythmen oder gleichzeitiger Frequenzerhöhung von 4,17 Hz auf 10,44 Hz bzw. von 4,99 Hz auf 10,04 Hz (Figur 8 A - D). Zusätzlich konnte in 16,66 % der Versuche eine signifikante Echo-Antwort des subdominanten Fisches, der gleichzeitig das kleinere Individuum darstellte, auf das EOD des dominanten Fisches beobachtet werden. Dabei trat die präferierte Antwortzeit von 18 - 20 ms mit einer relativen Häufigkeit von bis zu 36,7 % auf (Figur 7 A). Bei einem Abstand von 26 cm zwischen den Tieren konnten noch in 50 % der Versteckversuche EOD-Interaktionen in Form von Doppelpulsen, aggressiven Pulsmustern und Entladungspausen (Figur 8 E) seitens des subdominanten Fisches gemessen werden. Bei einem Abstand von 56 cm konnte dagegen keines der beschriebenen elektrischen Muster zwischen den beiden Fischen beobachtet werden. Dies bestätigte sich auch in den Futtermessungen, bei denen bei einer Distanz von 2 cm und 26 cm insgesamt acht (50 und 83,30 %) aggressive elektrische Interaktionen aufgezeichnet wurden (Tabelle 1). Zusätzlich kam es beim 2 cm Abstand in 66,66 % der Futtermessungen zu einer Echo-Antwort, bei der der subdominante Fisch abermals eine präferierte Antwortzeit von 18 - 20 ms mit einer relativen Häufigkeit von bis zu 12,50 % zeigte (Figur 7 B). Bei 26 cm und 56 cm konnte dagegen auch bei den Futtermessungen keine Echo-Antwort mehr gemessen werden.



Figur 7: Echo-Histogramme von *Mormyrus rume* während einer Versteck- (A) und Fresssituation (B), in der die Tiere einen Abstand von 2 cm zueinander aufwiesen (Binbreite = 2 ms). Die x-Achse zeigt die zeitliche Verzögerung zwischen den EODs von Fisch 2 (subdominantes Tier), welcher denen von Fisch 1 (dominantes Tier) folgt. Die gepunktete Linie definiert die Signifikanzschwelle (Chi²-Test p < 0,05).



Figur 8: Elektrische Interaktionen in Form von Doppelpulsen (A), aggressiven Entladungsmustern (B, siehe Pfeile), synchronen Pulsrhythmen (C, siehe Pfeil), gleichzeitiger Frequenzerhöhung (D, siehe Pfeil) und Pulspausen (E, siehe Pfeile) zweier *Mormyrus rume* über einen Zeitraum von 10 Sekunden, welche sich in einem Abstand von 2 cm (A - D) und 26 cm (E) zueinander in Plastikrohren versteckten. Der dominante Fisch (Länge: 9,21 cm) ist in schwarz und der subdominanter Fisch (Länge: 7,92 cm) in grau dargestellt.

2.3.2 Elektrische Entladungsmuster isolierter *M. rume*

Um elektrische Entladungsmuster isolierter *Mormyrus rume* von denen in Gruppen lebenden Tieren zu unterscheiden, wurden die elektrischen Entladungen von insgesamt fünf *Mormyrus rume* in drei verschiedenen Situationen (Ruhe, Schwimmen, Fressen) aufgezeichnet. Dabei befanden sich die Tiere einzeln im Versuchsbecken. So wurden insgesamt 33 Ruheaufnahmen (1.519 Sekunden), 42 Schwimmaufnahmen (2.494 Sekunden) und 53 Fressaufnahmen (486 Sekunden) ausgewertet (Tabelle 2).

Situationen	Ruhe	Schwimmen	Fressen
# Versuche	33	42	53
Analysierte Zeit (s)	1.519	2.494	486
∅ Frequenz (Hz)	6,72	15,16	24,15
Kürzestes IDI (ms)	13,96	11,96	10,03
Längstes IDI (ms)	803,91	459,49	297,20
∅ Histogramm-Mode (ms)	102 - 104	62 - 64	28 - 30
∅ Histogramm-Klassenanzahl	163,60	100,60	65,40

Tabelle 2: Vergleich von Entladungsmustern isolierter *Mormyrus rume* in verschiedenen Situationen (Ruhe, Schwimmen, Fressen).

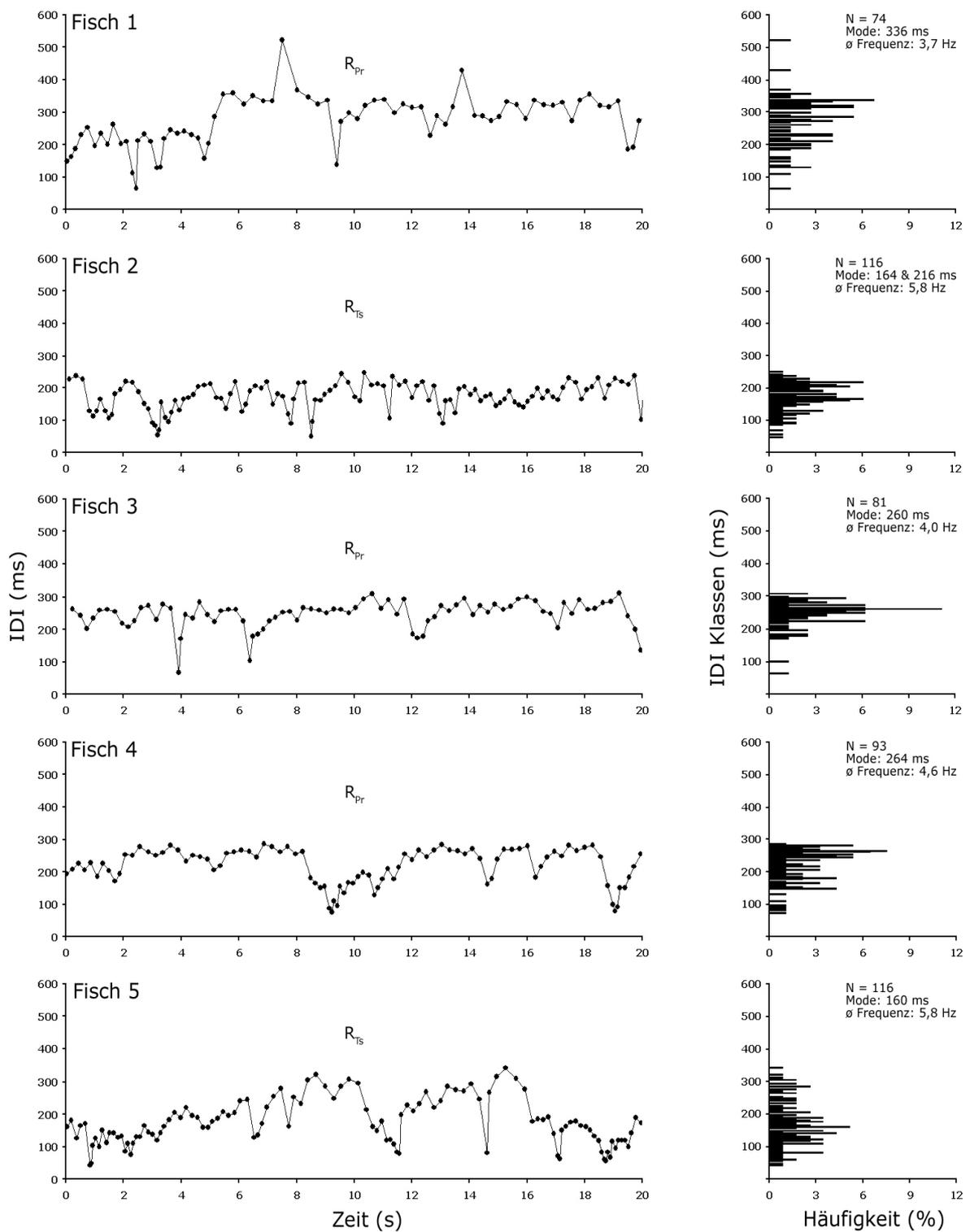
Die durchschnittliche Frequenz stieg mit zunehmender Aktivität von 6,72 Hz in Ruhesituationen über 15,16 Hz während des Schwimmverhaltens auf 24,15 Hz in Fresssituationen, wobei sich die Dauer des kürzesten und längsten IDIs von Ruhe über Schwimmen bis hin zu Fressen auf 10,03 ms bzw. 297,20 ms verkleinerte. Das gesteigerte Pulsverhalten wird auch durch die Modi der zugehörigen IDI-Histogramme verdeutlicht, die mit zunehmender Aktivität bei kürzeren IDIs (ms) auftraten (Tabelle 2). Während Ruhesituationen wiesen die meisten IDIs im Durchschnitt eine Länge von 100 - 104 ms auf, in Schwimmsituationen befand sich der durchschnittliche Mode bei 62 - 64 ms. Bei Fresssituationen war die durchschnittliche Frequenz am höchsten, so dass die Intervalle zwischen den elektrischen Organentladungen im Mittel nicht länger als 28 - 30 ms dauerten. Doch auch die Entladungsrhythmen wurden mit zunehmender Aktivität regelmäßiger, was durch die geringere Anzahl der belegten IDI-Klassen von durchschnittlich 163,60 während des Ruheverhaltens auf durchschnittlich 65,40 während des Fressverhaltens verdeutlicht wird. Dabei spiegeln die belegten Histogramm-Klassen die Variabilität der IDIs wider. Desto

mehr Klassen belegt sind, desto unregelmäßiger waren die elektrischen Rhythmen. Die hier analysierten Histogramme, welche alle aufgezeichneten IDIs pro Fisch und Situation zusammenfassen, wurden von Ruhen bis hin zu Fressen jedoch schmalere und spitzere, dabei lag die Klassenbreite bei 4 ms.

Da es sich bei den Entladungsmustern jedoch nicht um einen statischen Ablauf handelt, variierten die IDI-Muster bei vergleichbaren Situationen, sowohl innerhalb eines Individuums als auch zwischen den einzelnen Tieren. Figur 9 A - C gibt einen Überblick über die Unterschiede zwischen den einzelnen *Mormyrus rume*. Pro Fisch und Situation ist ein charakteristisches IDI-Muster mit den dazugehörigen Histogrammen dargestellt (weitere Beispiele siehe Anhang Figur 32 A - C). Dabei lag die durchschnittliche Frequenz während der dargestellten, 20 Sekunden dauernden Ruhesituationen (Figur 9 A) zwischen 3,70 Hz und 5,80 Hz, wobei die häufigsten IDIs, je nach Individuum, eine Dauer von 160 - 336 ms aufwiesen. Die Histogramme zeigen ein breites Verteilungsmuster. Dies ist auf das leicht wellenförmige IDI-Muster zurückzuführen, das unregelmäßig zwischen langen und kurzen Intervallen wechselte.

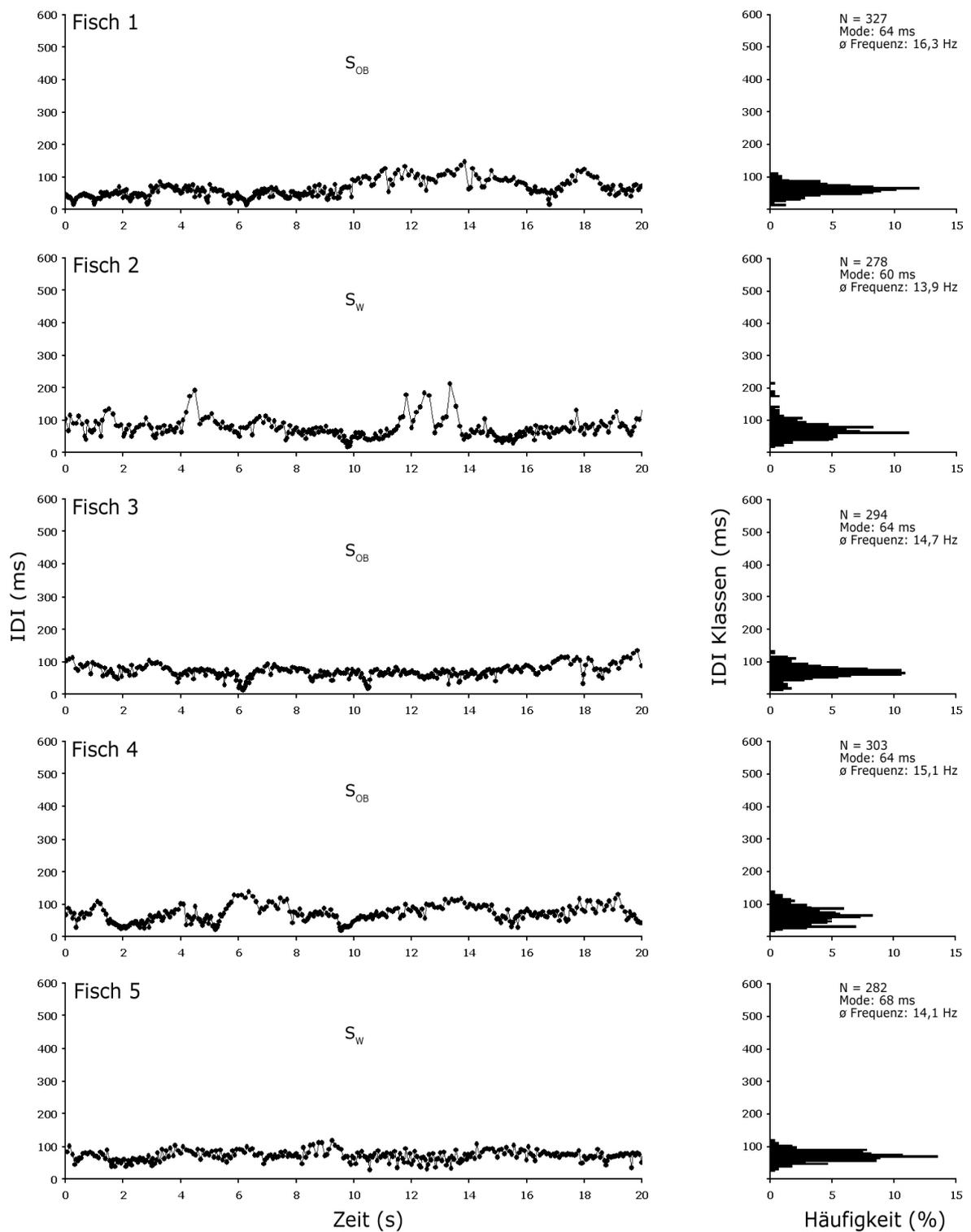
Die durchschnittliche Frequenz während des in Figur 9 B abgebildeten Schwimmverhaltens lag dagegen zwischen 13,90 Hz und 16,30 Hz. Die Histogramme waren mit einem Mode zwischen 60 ms und 68 ms schmalere und spitzere als beim Ruheverhalten, was auf das regelmäßiger Pulsverhalten der Fische zurückzuführen ist. Noch regelmäßiger war das in Figur 9 C dargestellte Pulsverhalten, welches die Tiere während der Nahrungsaufnahme aussendeten. Die durchschnittliche Frequenz lag dabei zwischen 19,90 Hz und 30,70 Hz, lediglich nach Beendigung des Fressverhaltens produzierten die Tiere IDIs über 100 ms. Dies führt zu extrem schmalen und spitzen Histogrammen mit einer relativen Häufigkeit von bis zu 30,90 %, die Modi lagen dabei zwischen 24 ms und 52 ms.

A

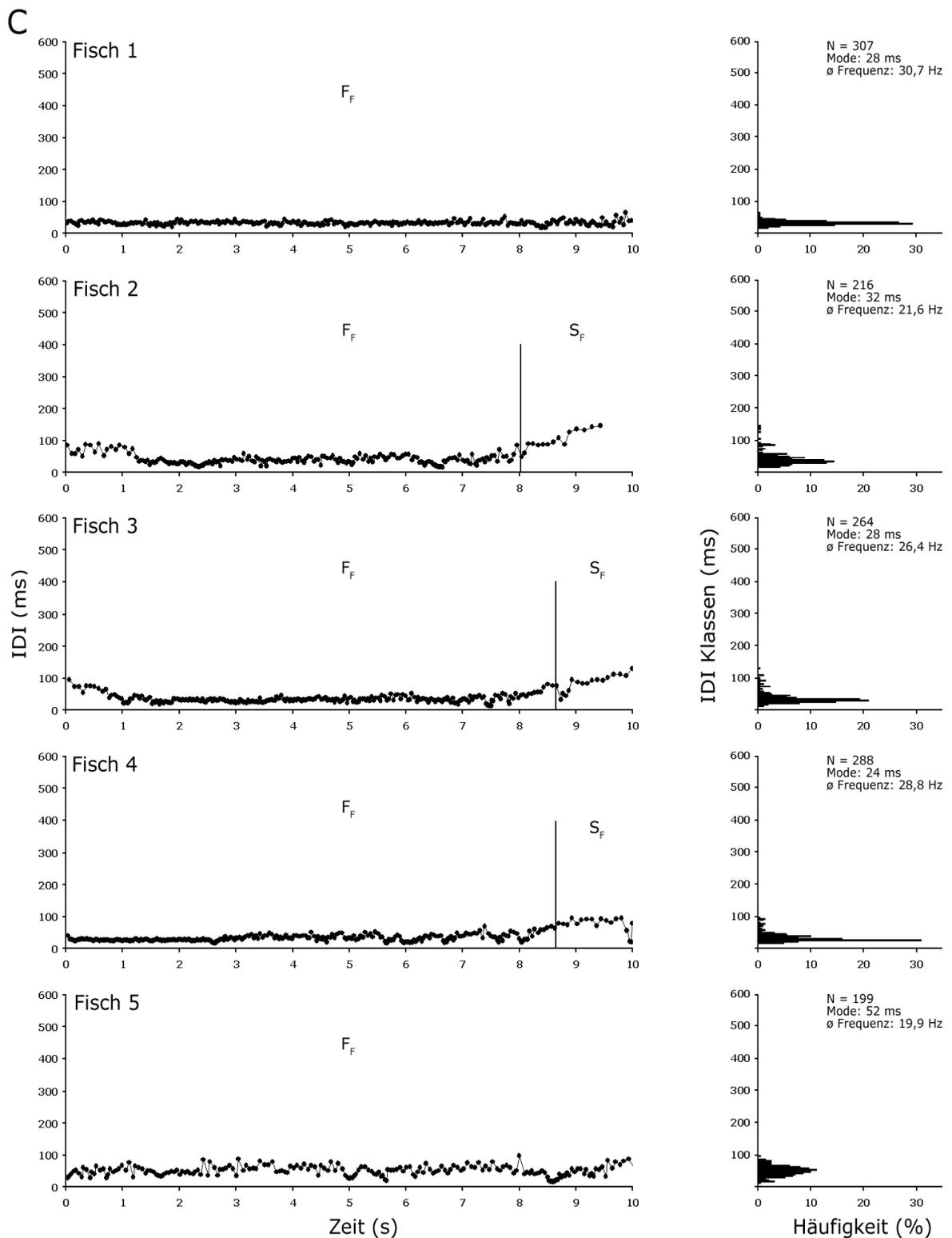


Figur 9 A: Elektrische IDI-Muster fünf isolierter *Mormyrus rume* während des Ruheverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. R_{Pr} : Ruhen in Plastikröhre; R_{TS} : Ruhen unter Tonscherbe.

B



Figur 9 B: Elektrische IDI-Muster fünf isolierter *Mormyrus rume* während des Schwimmverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. S_{OB} : Schwimmt im offenen Bereich; S_W : Schwimmt im Wohnbereich.



Figur 9 C: Elektrische IDI-Muster fünf isolierter *Mormyrus rume* während des Fressverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. Die vertikalen Striche markieren einen Verhaltenswechsel. F_F : Futter finden und fressen; S_F : Suche nach Futter.

2.3.3 Elektrische Entladungsmuster einer 5er Gruppe *M. rume*

Um elektrische Interaktionen mit Artgenossen zu identifizieren, wurden die Entladungsmuster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* innerhalb vier verschiedener Situationen (Ruhesituationen, Schwimmen, Fressen, aggressives Verhalten) untersucht. Dabei konnten den einzelnen Fischen insgesamt 14.466 EODs zugeordnet werden, die über einen Zeitraum von 242 Sekunden aufgezeichnet wurden. Abhängig vom Verhalten der Tiere stieg die durchschnittliche Frequenz mit zunehmender Aktivität von 6,60 Hz während Ruhesituationen über 26,57 Hz beim Schwimmverhalten bis auf 27,85 Hz während Fresssituationen, bei agonistischen Situationen verringerte sich die durchschnittliche Frequenz dagegen auf 16,47 Hz, was vermutlich an den Pulspausen der subdominanten Fische lag. Das kürzeste und längste IDI von 4,89 ms bzw. 2.260,25 ms wurde dabei während des Ruheverhaltens gemessen, wobei die Tiere mit maximal 32,98 cm den größten Abstand zueinander aufwiesen. Die durchschnittlich am häufigsten auftretenden Intervalllängen sanken von 162 - 164 ms in Ruhesituationen über 60 - 62 ms während aggressiven Verhaltens und 28 - 30 ms in Fresssituationen, sowie auf 22 - 24 ms während des Schwimmverhaltens. Während die Tiere schwammen, produzierten sie mit durchschnittlich 22,80 belegten Klassen auch die gleichmäßigsten Entladungsmuster. Am variabelsten erschienen die Ruherhythmen mit durchschnittlich 74,90 belegten IDI-Klassen. Das Fressverhalten und aggressive Verhalten lagen dagegen mit 46,10 und 47,40 belegten Histogramm-Klassen im mittleren Bereich der Mustervariabilität (Tabelle 3).

Situationen	Ruhen	Schwimmen	Fressen	Aggressiv
Analysierte Zeit (s)	171	7	46	18
# EODs	5646	930	6407	1483
∅ Frequenz (Hz)	6,60	26,57	27,85	16,47
Kürzestes IDI (ms)	4,89	6,97	5,86	7,66
Längstes IDI (ms)	2.260,25	394,98	211,33	1.153,33
∅ Histogramm-Mode (ms)	162 - 164	22 - 24	28 - 30	60 - 62
∅ Histogramm-Klassenanzahl	74,90	22,80	46,10	47,40
Synchronität (%)	-	50,60	26,50	37
Fixed Order (%)	0,35	9,67	4,69	-
Echo (%)	19,16	2,50	15	2,50
Echo-Latenzzeit (ms)	14 - 20	10 - 14	16 - 20	16 - 20
# EOD-Überlagerungen	247	142	1115	170
Erwartete EOD-Überlagerungen	224,9 ± 35,9	162,6 ± 14,2	1071 ± 40,6	153,1 ± 15,3

Tabelle 3: Vergleich elektrischen Gruppenverhaltens von insgesamt fünf *Mormyrus rume* in verschiedenen Situationen (Ruhen, Schwimmen, Fressen, aggressives Verhalten).

Da aber auch während Gruppeninteraktionen elektrische Organentladungen keinem statischen Ablauf unterliegen, variierten die IDI-Muster bei vergleichbaren Situationen, sowohl innerhalb eines Individuums als auch zwischen den einzelnen Tieren. Figur 10 A - D verdeutlicht die Variationen der einzelnen Fische untereinander, dabei ist jeweils ein charakteristisches Beispiel pro analysierter Situation dargestellt (weitere Beispiele siehe Anhang Figur 33 A - D). Die einzelnen IDI-Muster aller fünf Fische während der einzelnen Sequenzen sind mit den dazugehörigen Histogrammen abgebildet. Dabei betragen die durchschnittlichen Entladungsfrequenzen der Tiere, während sie einzeln unter Tonscherben oder in Plastikröhren ruhten, 4,70 Hz bis 8,40 Hz, wobei die häufigsten IDIs je nach Individuum 52 ms bis 260 ms dauerten. Während vier der fünf Tiere innerhalb der 30 Sekunden langen Aufnahme ein homogenes Verhalten zeigten, indem sie auf dem Bauch liegend ihre Kiemen bewegten, schwamm nur Fisch 5 zeitweise auf der Stelle (4. - 7. Sekunde). Dies zeigte sich durch schnell beginnende und allmählich langsamer werdende IDIs auch in seinem Pulsverhalten. Jedoch schwankten die Entladungsrhythmen bei allen fünf Fischen zwischen schnellen und langsamen Intervallen von bis zu 511 ms, was zu einem

charakteristischen wellenförmigen Ruherhythmus mit breitem IDI-Histogramm führte (Figur 10 A).

Dagegen erwies sich das Pulsverhalten aller fünf Fische während der in Figur 10 B abgebildeten drei Sekunden dauernden Schwimmszene im offenen Bereich des Aquariums als sehr regelmäßig, was sich in schmalen Histogrammen mit starken Modes von bis zu 54,70 % (Fisch 4) widerspiegelt. Die bevorzugte IDI-Länge der Fische betrug dabei 24 ms, wobei die durchschnittliche Frequenz leicht zwischen 32,60 Hz und 39 Hz schwankte.

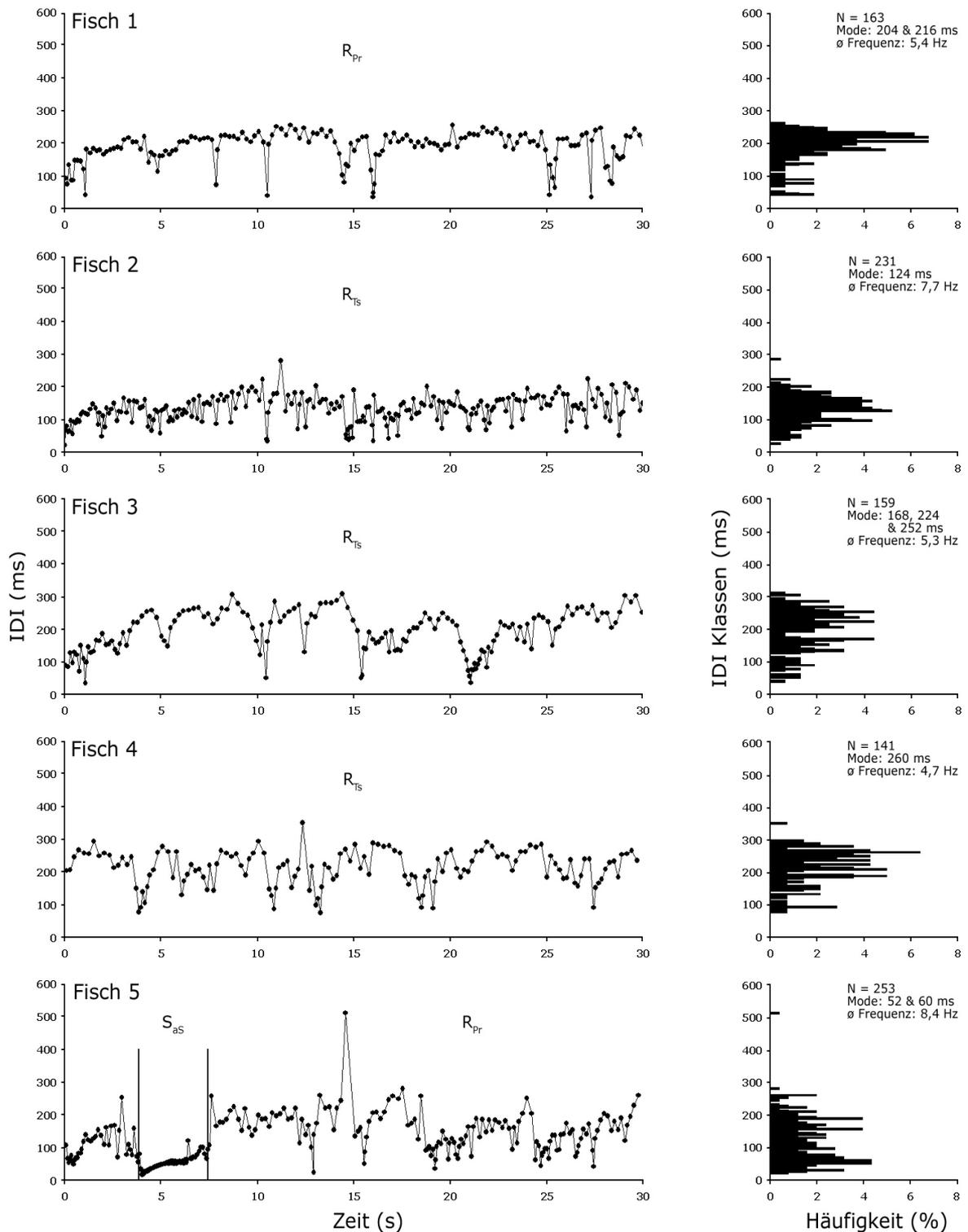
Während der in Figur 10 C dargestellten Fresssituation lagen die durchschnittlichen Frequenzen dagegen zwischen 24,80 Hz und 32,20 Hz. Dabei waren die IDI-Muster im Allgemeinen variabler als während der zuvor gezeigten Schwimmsituation: Das Verhalten wechselte innerhalb der 30 Sekunden dauernden Szene von Schwimmen, über Futter suchen bis hin zu Futter finden und Fressen, wobei keine elektrischen Entladungsunterschieden mit wechselndem Verhalten erkennbar waren. Außerdem kam es am Ende der Szene zu einer aggressiven Auseinandersetzung zwischen Fisch 2 und Fisch 3 was aber ebenfalls zu keinen offensichtlichen elektrischen Veränderungen der IDI-Muster führte. Die IDI-Histogramme waren dabei mit Modi zwischen 20 ms und 32 ms breiter aufgestellt als während der Schwimmphase, wobei sie schmaler waren als während der in Figur 10 A dargestellten Ruhesituation.

Figur 10 D zeigt dagegen eine aggressive Auseinandersetzung zwischen Fisch 1, Fisch 3 und Fisch 4, bei der Fisch 2 und Fisch 5 im offenen Bereich bzw. unter Tonscherben ruhten. Dieses Ruheverhalten spiegelt sich auch in ihren IDI-Mustern wider. Wie in Figur 10 A dargestellt überstieg ihre durchschnittliche Ruhefrequenz nicht mehr als 8 Hz, und auch die am häufigsten auftretenden Intervalllängen befanden sich mit 124 ms bzw. 164 ms im zuvor beschriebenen Ruhebereich. Dagegen verjagte zwischen der 1. und 3. Sekunde Fisch 3 Fisch 1, der ebenso wie sein Angreifer die EOD-Frequenz erhöhte und erst nach der Attacke wieder langsamere elektrische Endladungen generierte. Fisch 4 befand sich währenddessen ruhend in einer Plastikröhre und machte dabei eine längere Pulspause, bevor er sie verließ, um den Angreifer von Fisch 1 zu verjagen. Dabei erhöhte er seine Frequenz wie zuvor Fisch 3, um dann allmählich bis hin zu einem typischen Ruherhythmus langsamer zu werden, was mit seinem motorischen Verhalten einherging. Aufgrund der unterschiedlichen Verhaltensweisen innerhalb der zehn Sekunden andauernden Szene zeigten die IDI-Muster und ihre dazugehörigen IDI-Histogramme starke Variationen, was sich auch in den breit

aufgestellten IDI-Histogrammen widerspiegelt. Dennoch konnte das schnell beginnende und allmählich langsamer werdende agonistische Pulsverhalten noch in weiteren Aufnahmen beobachtet werden, nur konnte aufgrund des elektrischen Verhaltens keine Differenzierung zwischen Angreifer und verjagtem Fisch vorgenommen werden.

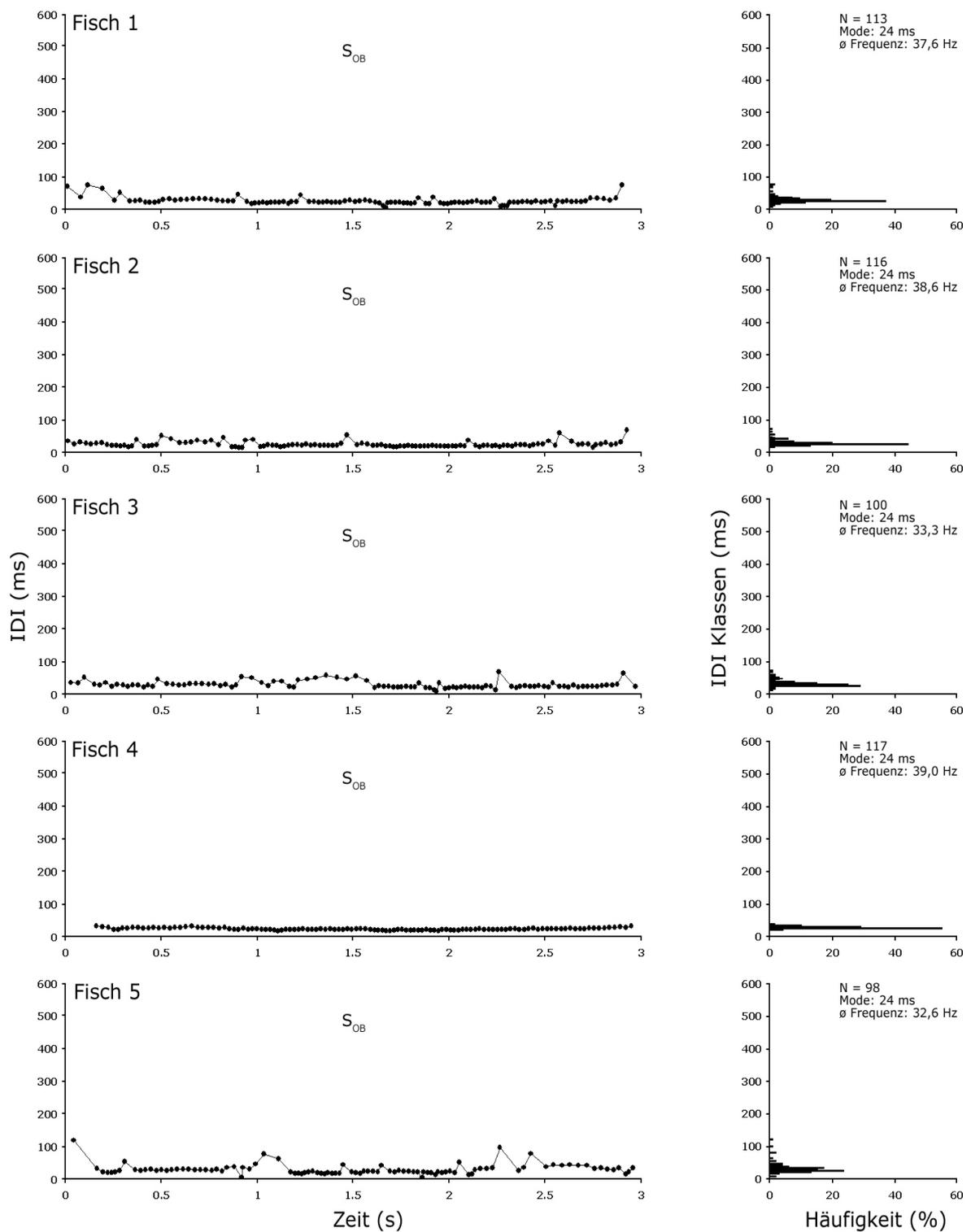
Anzumerken ist, dass sich die in Figur 10 A - D auftretenden Fischnummern nicht auf dieselben Individuen beziehen, da die Fische auf den Videoaufnahmen nicht zu unterscheiden waren. Allerdings beziehen sich die Buchstaben A, B, C, D der Figuren 11, 13 und 14 auf die in Figuren 10 A - D dargestellten Situationen, dabei steht A immer für Ruheverhalten, B immer für Schwimmverhalten, C immer für Fressverhalten und D immer für aggressives Verhalten.

A



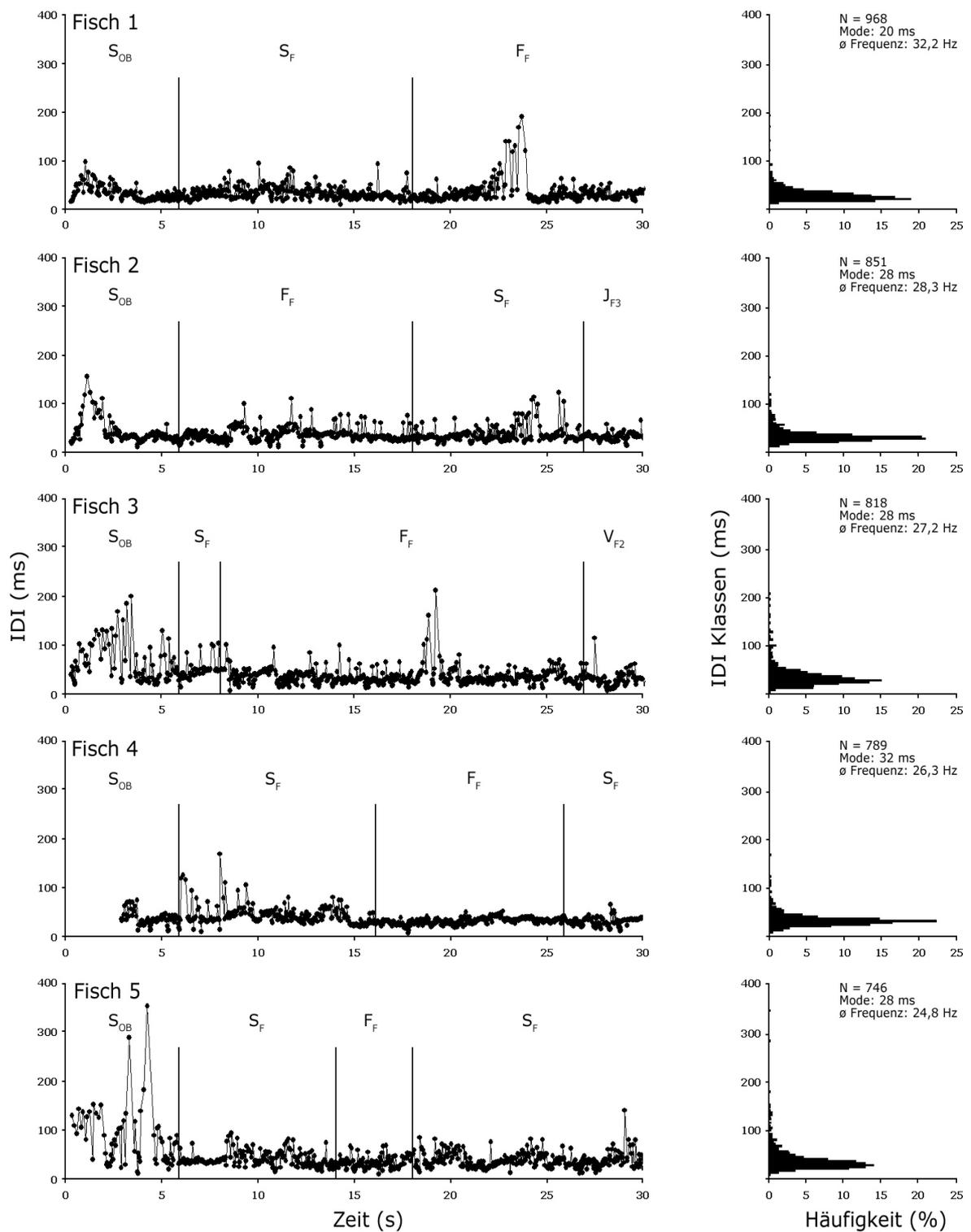
Figur 10 A: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 30 Sekunden andauernden Ruheverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. Die vertikalen Striche markieren einen Verhaltenswechsel. R_{Pr} : Ruhen in Plastikröhre; R_{TS} : Ruhen unter Tonscherbe; S_{aS} : Schwimmen auf der Stelle.

B



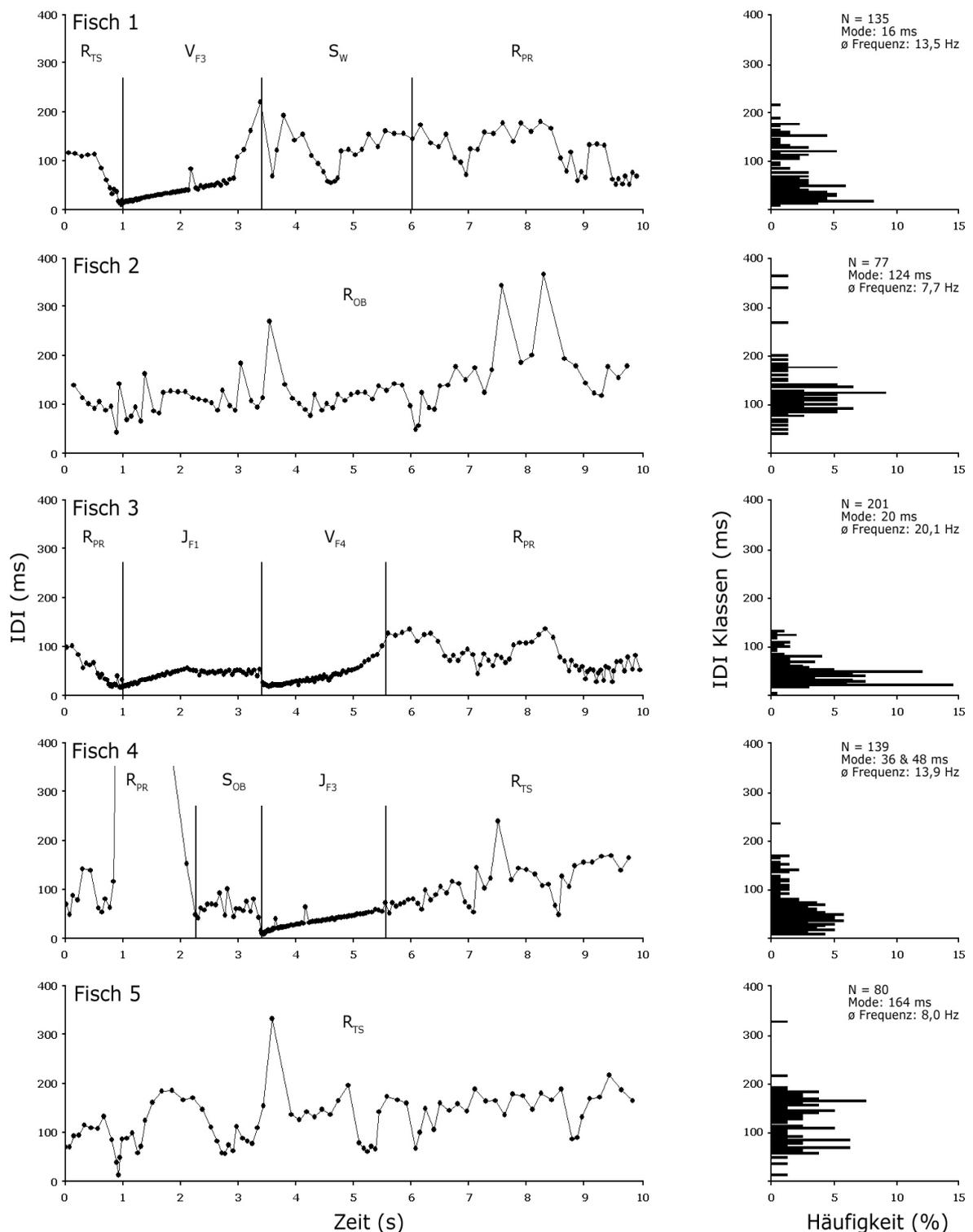
Figur 10 B: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 3 Sekunden andauernden Schwimmverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. S_{OB}: Schwimmen im offenen Bereich.

C



Figur 10 C: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 30 Sekunden andauernden Fressverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. Die vertikalen Striche markieren einen Verhaltenswechsel. F_F : Futter finden und fressen; J_{F3} : Jagen von Fisch 3; S_F : Suche nach Futter; S_{OB} : Schwimmen im offenen Bereich; V_{F2} : Verjagt von Fisch 2.

D



Figur 10 D: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 10 Sekunden andauernden aggressiven Verhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. Die vertikalen Striche markieren einen Verhaltenswechsel. J_{F1} : Jagen von Fisch 1; J_{F3} : Jagen von Fisch 3; R_{OB} : Ruhen im offenen Bereich; R_{PR} : Ruhen in Plastikröhre; R_{TS} : Ruhen unter Tonscherbe; S_{OB} : Schwimmen im offenen Bereich; S_W : Schwimmen im Wohnbereich; V_{F3} : Verjagt von Fisch 3; V_{F4} : Verjagt von Fisch 4.

Synchronität

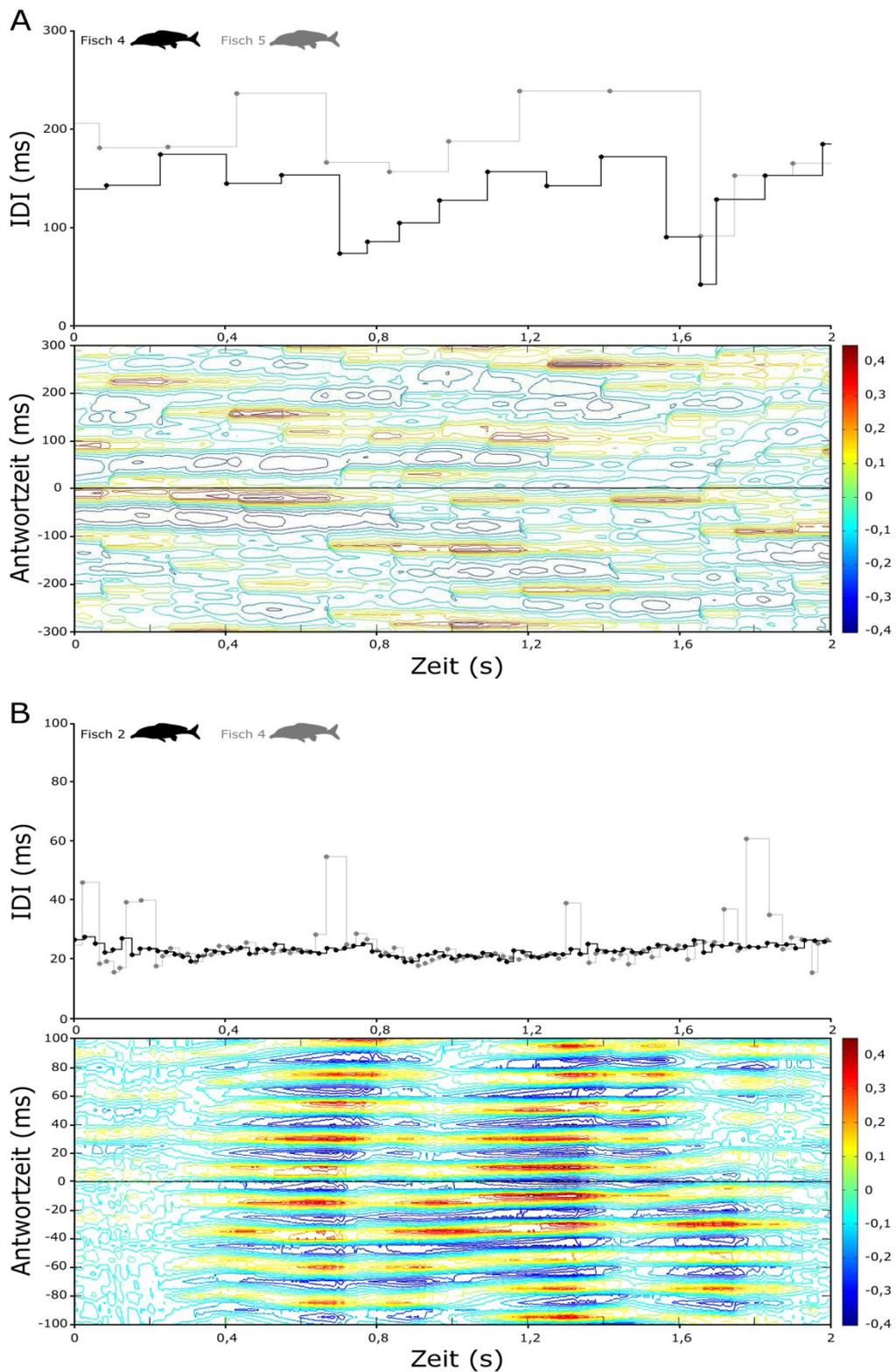
Um herauszufinden, ob die analysierten Szenen synchrone Entladungsmuster zweier Fische beinhalten, wurden Kreuzkorrelationsanalysen mit jedem Fischpaar pro Szene durchgeführt, wobei hier die IDI-Muster beider Fische als Stufengrafiken dargestellt wurden. So konnten 50,60 % der ausgesendeten EODs während Schwimmverhalten, 26,50 % während Fresssituationen und 37 % während aggressiver Auseinandersetzungen synchronen Interaktionen zugeordnet werden (Tabelle 3), wobei die Kreuzkorrelationskoeffizienten grafisch codiert gegen die Versuchszeit (s) aufgetragen wurden (Figur 11 und 12). Der negative Bereich beschreibt dabei die Antwortzeit des ersten Fisches auf die EODs des zweiten Fisches, während der positive Teil die Antwortzeiten des zweiten Fisches auf die EODs des ersten Fisches widerspiegelt. Die Dauer korrelierender Pulsmuster war in Abhängigkeit vom Verhalten der Tiere sehr variabel, überschritt in allen untersuchten Sequenzen jedoch nie drei Sekunden.

In Figur 11 A - D ist jeweils ein Beispiel pro analysierter Situation zu sehen (weitere Beispiele siehe Anhang Figur 34 A - D). Während Ruhesituationen waren keine längeren (> 1 Sekunde) synchronen Entladungen feststellbar (Tabelle 3) und somit lässt auch die beispielhafte Kreuzkorrelation keinen klaren Zusammenhang erkennen (Figur 11 A). Die einzeln auftretenden roten Bereiche ergaben sich rein zufällig, und auch die Stufengrafik macht deutlich, dass hier kein synchrones Entladungsmuster auftrat. Dagegen zeigt die zwei Sekunden dauernde Aufnahme während des bereits in Figur 10 B dargestellten Schwimmverhaltens eine hohe Synchronität mit nahezu gleichen IDI-Frequenzen der Fische 2 und 4 (Figur 11 B). Dies spiegelt sich neben der Stufengrafik auch in den zusammenhängenden roten Bereichen zwischen 0,40 und 1,60 Sekunden der Kreuzkorrelation wider, was für einen hohen Kreuzkorrelationskoeffizienten von 0,45 steht. Hierbei handelt es sich um eine alternierende Korrelation beider Fische mit nahezu identischen Antwortzeiten (ca. 10 ms), welche am stärksten bei 1,20 Sekunden auftrat. Alle fünf Individuen hatten in dieser Szene geringe Abstände zueinander, wohingegen Fisch 2 und Fisch 4 nach 1,20 Sekunden benachbarte antiparallele Positionen aufwiesen.

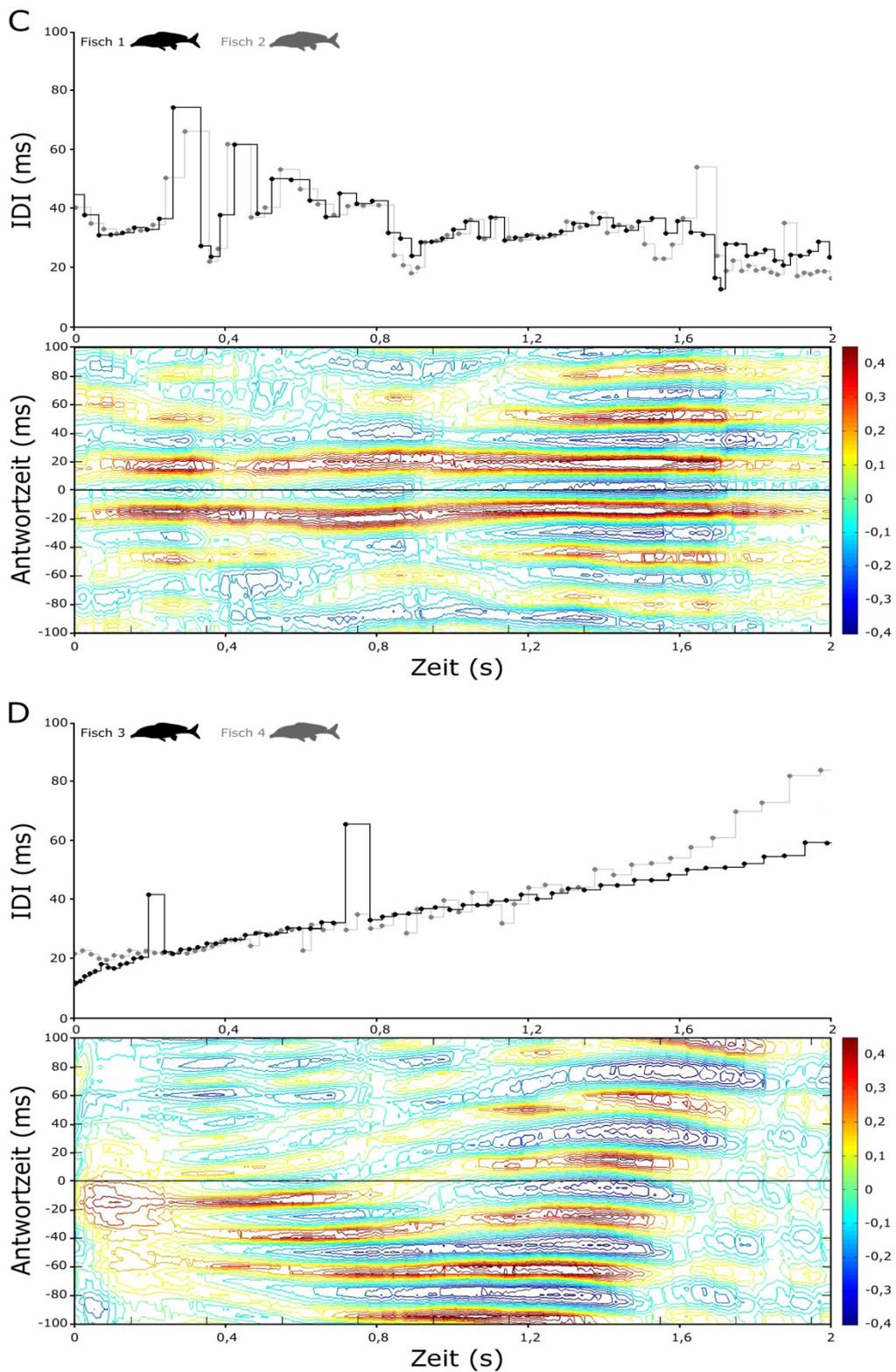
Während der Nahrungssuche konnten ebenfalls mehrere synchrone IDI-Muster beobachtet werden, wovon ein besonders komplexer Entladungsrhythmus in Figur 11 C dargestellt ist. In dieser Situation sendeten beide Fische sehr variable Entladungsmuster aus, während sie hintereinander zum Futter schwammen. Die verbleibenden drei anderen Fische schwammen

Fisch 1 und Fisch 2 in einer Linie aufgereiht hinterher. Die Kreuzkorrelationsgrafik zeigt auf, dass es sich um ein alternierendes Pulsverhalten handelte, welches eineinhalb Sekunden anhielt. Dabei wiesen beide Tiere zu Beginn ähnliche Antwortzeiten von 20 ms auf, nach 0,80 Sekunden trat eine kurze Verschiebung auf 23 ms seitens Fisch 1 auf, bevor er auf 10 ms Antwortzeit beschleunigte. Ein einseitiges Antwortverhalten ist dagegen in Figur 11 D zu beobachten, als Fisch 3 von Fisch 4 verjagt wurde. Die Stufengrafik zeigt das charakteristische aggressive, schnell startende IDI-Muster, welches allmählich langsamer wird. Dabei standen die beiden Fische dicht hintereinander, während die übrigen *Mormyrus rume* in unterschiedlichen Versteckmöglichkeiten ruhten. Die Kreuzkorrelation macht dabei deutlich, dass Fisch 3 erst mit einer Antwortzeit von 15 ms auf die EODs von Fisch 4 reagiert (bei 0,40 Sekunden), um dann auf 40 ms zu erhöhen. Nach ca. einer Sekunde wandelte sich jedoch das einseitige Antwortverhalten in ein beiderseitiges Korrelationsmuster, wonach Fisch 3 mit ca. 30 ms Verzögerung Fisch 4 folgt, während dieser mit 15 Sekunden Latenzzeit wiederum Fisch 3 folgt. Nach einer halben Sekunde verlor sich diese Interaktion und beide Fische pulsten einhergehend mit dem Ende der aggressiven Auseinandersetzung unabhängig voneinander weiter.

Die Beispiele machen deutlich, dass synchrone Entladungsmuster nicht zwangsweise bei benachbarten Fischen auftreten, die korrelierenden Fischpaare aber in allen gezeigten Situationen nahe beieinander standen. Dabei wiesen sie antiparallele oder hintereinander stehende Positionen auf.

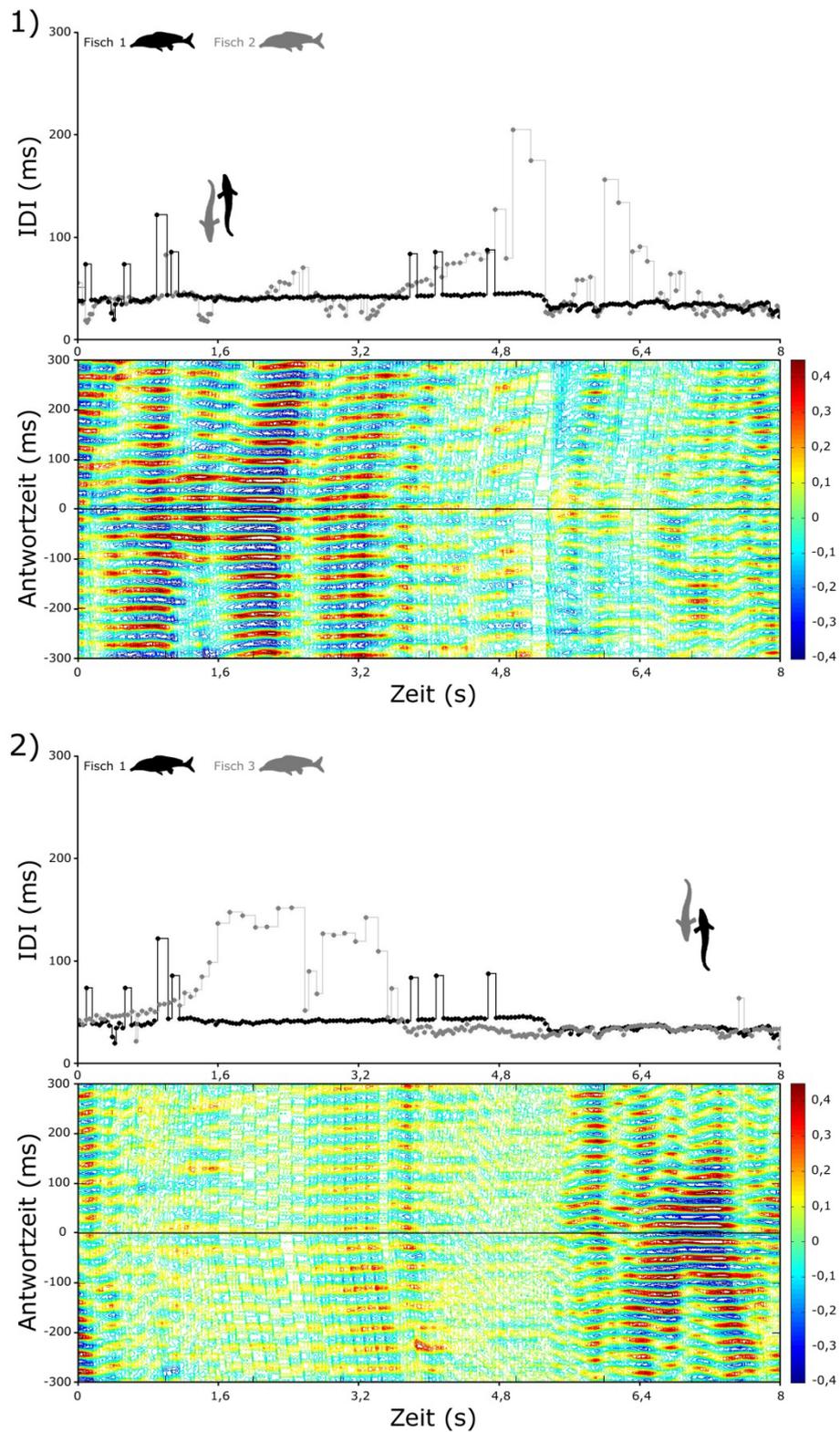


Figur 11 A - B: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zweier *Mormyrus rume* während Ruhe- (A) und Schwimmverhalten (B). Die Beispiele zeigen Ausschnitte aus Figur 10 A - B, die Fische besitzen dieselbe Nummerierung.



Figur 11 C - D: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zweier *Mormyrus rume* während Fressverhalten (C) und aggressiven Auseinandersetzungen (D). Die Beispiele zeigen Ausschnitte aus Figur 10 C - D, die Fische besitzen dieselbe Nummerierung.

Neben den beschriebenen, maximal zwei Sekunden dauernden Kreuzkorrelationen konnten zusätzlich noch sich verlagernde Korrelationsmuster beobachtet werden. Figur 12 zeigt, dass ein Fisch wechselnde Interaktionspartner besitzen kann. Während der dargestellten acht Sekunden befanden sich alle beteiligten Fische in unmittelbarer Nachbarschaft auf Futtersuche, wobei Fisch 1 mit Fisch 2 eine alternierende Kreuzkorrelation einging (Figur 12_1). Dabei standen die Fische antiparallel zueinander, während beide Tiere eine elektrische Antwortzeit von 20 ms auf das EOD des anderen Fisches zeigten. Die hohe Regelmäßigkeit beider Entladungsmuster erklärt die starke periodische Wiederholung der Antwortzeiten. Nach drei Sekunden der aufeinander abgestimmten elektrischen Entladungen verließ Fisch 2 seine Position und die bestehende Kreuzkorrelation, während Fisch 1 seine Stellung hielt. Fisch 3 nahm darauf den Platz von Fisch 2 ein, worauf Fisch 1 seine Frequenz erhöhte und so mit Fisch 3 synchron pulste (Figur 12_2). Wieder waren beide Frequenzen sehr regelmäßig, und beide Tiere reagierten mit einer Antwortzeit von abermals 20 ms aufeinander. Auch hier handelte es sich um alternierende Korrelationsmuster, bei denen die beteiligten Individuen antiparallele Positionen zueinander aufwiesen. Die übrigen Fische hatten zwar auch gelegentlich ähnliche Positionen zu Fisch 1, wobei es nicht zu einer Kreuzkorrelation kam.



Figur 12: Kreuzkorrelationen zwischen *Mormyrus rume* während einer Fresssituation:

1) Fisch 1 zeigt synchrone Entladungsmuster mit Fisch 2, die dazugehörigen Fischpositionen sind innerhalb der IDI-Muster abgebildet. 2) Nachdem Fisch 3 den Platz von Fisch 2 eingenommen hat erhöht Fisch 1 seine Frequenz, wodurch er mit Fisch 3 synchrone Entladungsrhythmen generiert. Die dazugehörigen Fischpositionen sind abermals innerhalb der IDI-Muster abgebildet.

Fixed Order

Neben synchronen Entladungen konnten zusätzlich Fixed Order-Muster zwischen den einzelnen *Mormyrus rume* beobachtet werden, wobei die Tiere in einer festen Reihenfolge ihre EODs wiederholten. Mit 9,67 % der in Fixed Order involvierten EODs zeigte sich dieses Entladungsmuster am stärksten während des Schwimmverhaltens, gefolgt von 4,96 % während Fresssituationen. Bei ruhenden Verhaltensweisen konnte dagegen nur eine sehr geringe Anzahl Fixed Order beteiligter EODs gezählt werden (0,35 %), während bei aggressiven Situationen dieses spezielle elektrische Verhalten ganz ausblieb (Tabelle 3). Kam es zu Fixed Order, waren drei bis fünf Fische Teil der festen Reihenfolge, bei der vier bis zwölf Wiederholungen gezählt werden konnten (Tabelle 4).

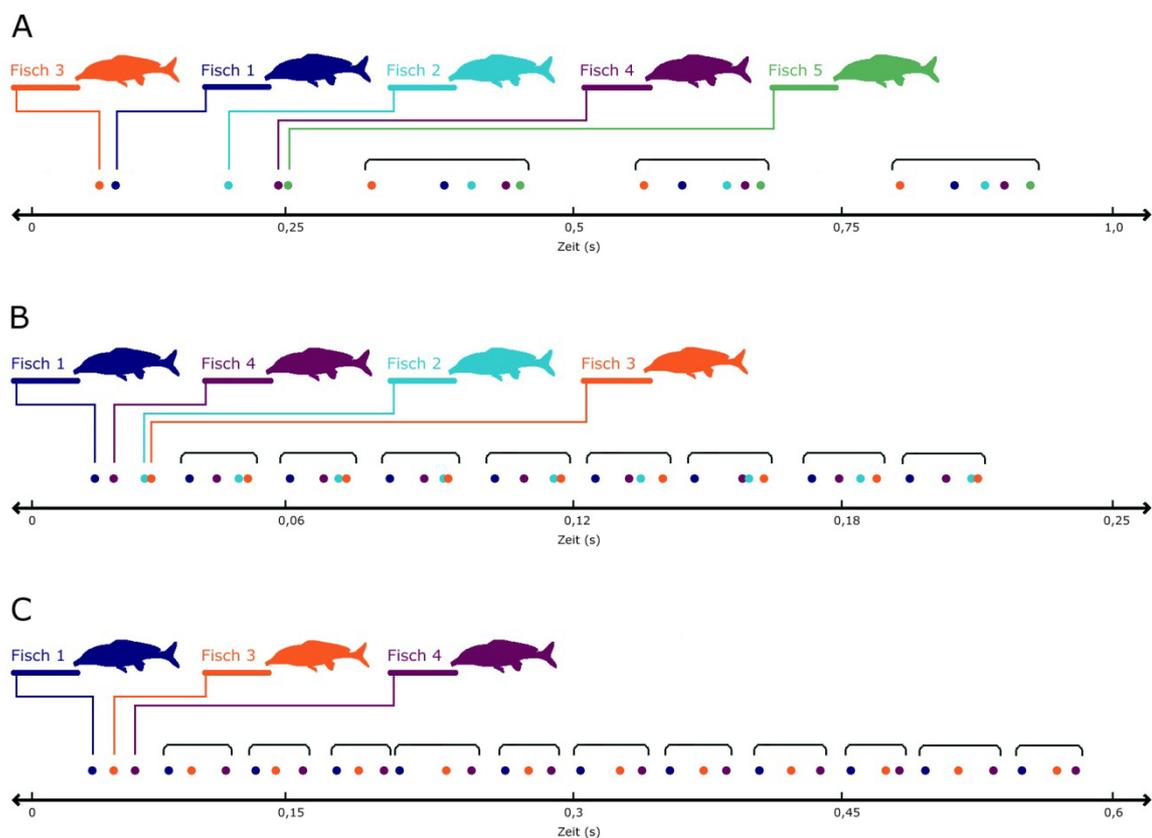
Situationen	# Beteiligter Fische	Häufigkeit Fixed Order	Wiederholungen	# EODs
Ruhen	3	-	-	-
	4	-	-	-
	5	1	1x4	20
Schwimmen	3	1	1x6	18
	4	2	1x9; 1x4	52
	5	1	1x4	20
Fressen	3	3	1x12; 1x6; 1x4	66
	4	5	2x6; 1x5; 2x4	100
	5	6	1x7; 5x4	135
Aggressiv	3	-	-	-
	4	-	-	-
	5	-	-	-

Tabelle 4: Absolute Häufigkeit von Fixed Order Entladungen innerhalb der analysierten Situationen Ruhen, Schwimmen, Fressen und aggressive Situation.

Die EOD-Intervalle zwischen den einzelnen Tieren und auch die IDIs eines einzelnen Individuums waren sehr variabel, was sich jedoch nicht auf die Beständigkeit der Fixed Order auswirkte. Die Muster traten temporär und innerhalb kurzer Zeitabschnitte auf, in denen bis zu 36 EODs enthalten sein konnten. Dabei befanden sich die Tiere immer nahe beieinander, standen parallel, antiparallel oder schwammen dicht hintereinander. Das in Figur 13 A dargestellte Fixed Order-Muster war allerdings das einzige, das in einer Ruhesituation aufgenommen werden konnte, in der sich die Tiere einzeln in Röhren oder unter Tonscherben befanden. Sie hatten währenddessen einen maximalen Abstand von 32,98 cm

zueinander, während der maximale Abstand bei der dargestellten Schwimmszenen (Figur 13 B) 18,82 cm betrug und der maximale Abstand bei der in Figur 13 C gezeigten Fresssituation 19,91 cm groß war.

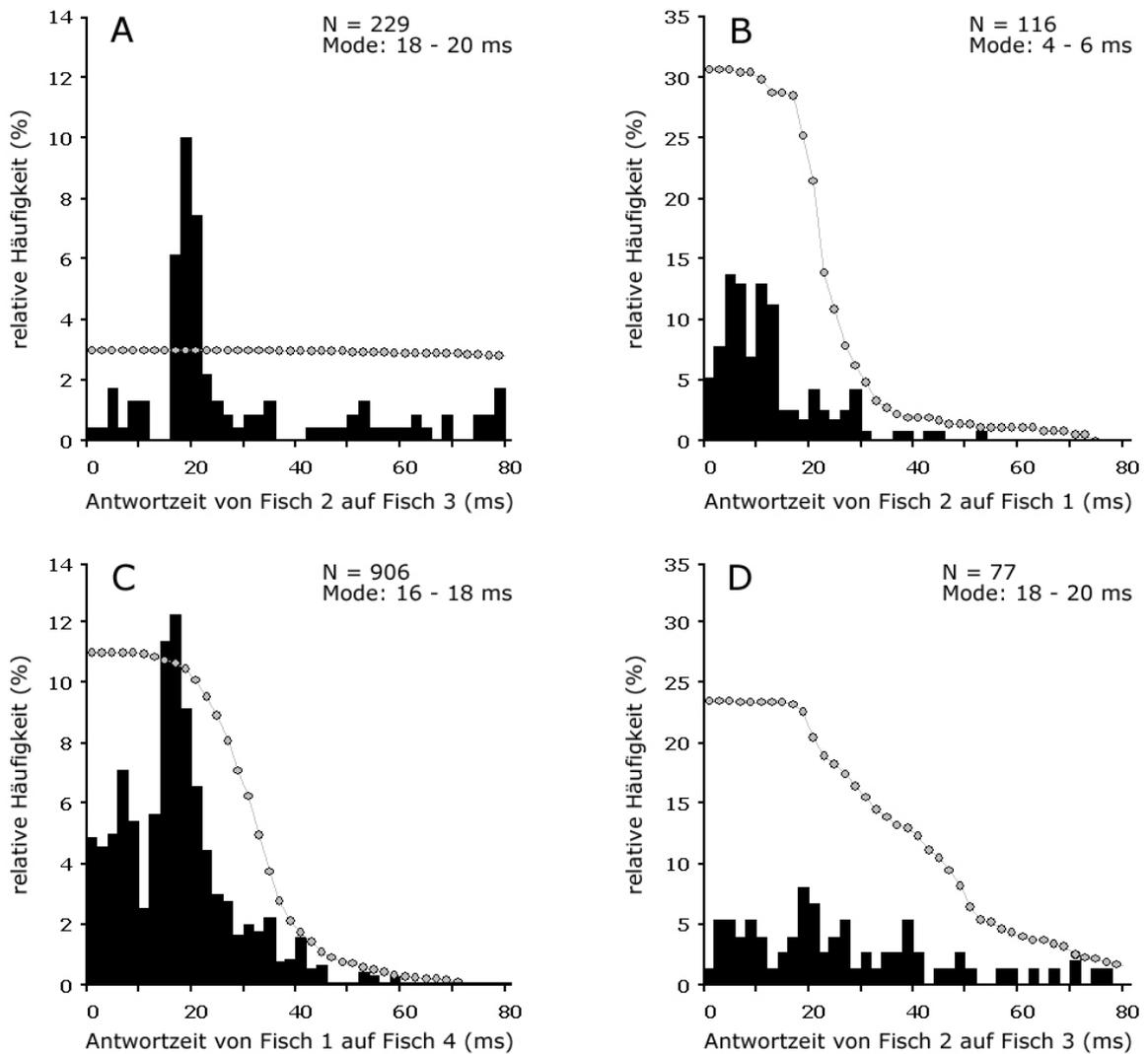
Aufgrund der Tatsache, dass die Tiere nicht voneinander zu unterscheiden waren, war es unmöglich festzustellen, ob immer derselbe Fisch eine Fixed Order startete. Einzig Fisch 4 war wegen seiner Größe in allen analysierten Szenen zu identifizieren. Da er unterschiedliche Positionen innerhalb verschiedener Fixed Order-Szenen einnahm, ist jedoch stark von wechselnden Reihenfolgen der Tiere auszugehen. Figur 13 A - C zeigt pro analysierter Situation ein Beispiel von Fixed Order-Mustern, in der drei bis fünf Fische mit bis zu 36 EODs involviert waren. Bei aggressiven Auseinandersetzungen konnten keine Fixed Order-Entladungen beobachtet werden (weitere Beispiele siehe Anhang Figur 35 A - C).



Figur 13 A - C: Fixed Order-Beispiele für Ruhe- (A), Schwimm- (B) und Fresssituationen (C), in denen drei bis fünf *Mormyrus rume* Teil des Musters waren. Die Beispiele zeigen Ausschnitte aus den IDI-Mustern von Figur 10 A - C, in beiden Abbildungen besitzen die Tiere dieselbe Nummerierung. Jeder Punkt steht für ein EOD und jede Farbe für einen Fisch, dabei beziehen sich die Fischnummern in unterschiedlichen Szenen auf unterschiedliche Individuen.

Echo-Antworten

In Form von Echo-Antworten konnte ein weiteres aufeinander abgestimmtes Pulsverhalten beobachtet werden; *Mormyrus rume* produzierte mit einer festgelegten Latenzzeit seine EODs nach den EODs eines Artgenossen. Dabei konnten die einzelnen Echo-Ereignisse, anders als bei synchronen Entladungen, über die gesamte Länge der analysierte Szenen verteilt auftreten, ohne dass die Position des voran pulsierenden Fisches und des antwortenden Fisches wechselte. So wurden während Ruhesituationen zwar keine synchronen Entladungen über einen zusammenhängenden Zeitraum registriert, vereinzelte Echo-Antworten zeigten dennoch 19,16 % der analysierten Fischpaare mit einer bevorzugten Latenzzeit von 14 - 20 ms, während in Fresssituationen dieses elektrische Verhalten bei 15 % der Fischpaare zu beobachten war. Dabei betrug die am häufigsten auftretende Latenzzeit 16 - 20 ms, was auch für aggressives Verhalten zutrif, nur das hier lediglich 2,50 % der Fischpaare eine Echo-Antwort zeigten. Gleiches gilt auch für das Schwimmverhalten, bei dem ebenfalls nur 2,50 % der Fischpaare mit einer Latenzzeit von 10 - 14 ms eine Echo-Antwort generierten (Tabelle 3). In Figur 14 A - D ist pro analysierte Szene je ein Beispiel dieses elektrischen Antwortverhaltens dargestellt. Beim Schwimmverhalten und agonistischem Verhalten wird aufgrund des seltenen Auftretens von Echo-Antworten ein Negativbeispiel gezeigt (weitere Beispiele siehe Anhang Figur 36 A - D). Dabei antwortete in Figur 14 A Fisch 2 mit 10,04 % seiner EODs und einer Latenzzeit 18 - 20 ms den EODs von Fisch 3. Dies unterscheidet sich signifikant vom Zufallsniveau und kann somit als Echo-Antwort definiert werden. Beim Schwimmverhalten (Figur 14 B) antwortete dagegen Fisch 2 mit 13,79 % seiner EODs und einer Latenzzeit von 4 - 6 ms auf die EODs von Fisch 1. Da sich die Daten jedoch nicht signifikant vom Zufallsniveau unterscheiden, kann man hier - anders als bei der in Figur 14 C dargestellten Echo-Antwort während der Nahrungsaufnahme - nicht von einem „beabsichtigten“ Pulsverhalten sprechen. Bei der dargestellten Fresssituation in Figur 14 C generiert Fisch 1 mit einer bevorzugten Latenzzeit von 16 - 18 ms seine EODs nach denen von Fisch 4, und richtet dabei 12,20 % seiner elektrischen Entladungen darauf aus. Die Antwortzeiten unterscheiden sich dabei signifikant vom Zufallsniveau, was bei dem in Figur 14 D dargestellten agonistischen Verhalten nicht der Fall ist. Dabei zeichnet sich jedoch ein leichter Mode von 18 - 20 ms ab, der aufgrund des von Fisch 3 vorgegebenen Pulsverhaltens jedoch nicht signifikant ist. Deshalb kann hier nicht von einer Echo-Antwort von Fisch 2 auf Fisch 3 gesprochen werden.



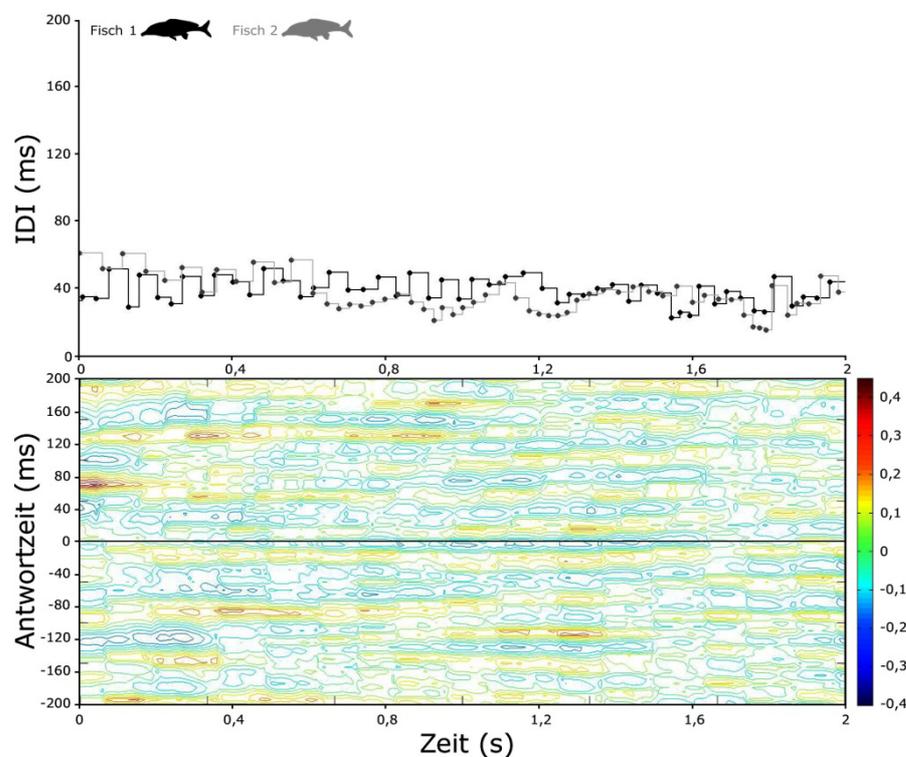
Figur 14 A - D: Echo-Histogramme von *Mormyrus rume* während Ruhe- (A), Schwimm- (B), Fress- (C) und aggressivem Verhalten (D) (Binbreite = 2 ms). Die x-Achse zeigt die zeitliche Verzögerung zwischen den EODs des einen Fisches auf die EODs des anderen Fisches. Die gepunktete Linie definiert die Signifikanzschwelle (Chi²-Test $p < 0,05$). Alle Beispiele beziehen sich auf die in Figur 10 A - D dargestellten Szenen. Die Nummerierung der Fische blieb unverändert.

EOD-Überlagerungen

Um herauszufinden, ob die Fische EOD-Überlagerungen aktiv vermeiden oder sogar beabsichtigen, wurden die erwarteten EOD-Überlagerungen mit denen der tatsächlich aufgetretenen verglichen. Dabei konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Werten festgestellt werden, die alle im Bereich der errechneten EOD-Überlagerungen ± 2 facher Standardabweichung lagen (Tabelle 3). Das lässt darauf schließen, dass die tatsächlich auftretenden EOD-Überlagerungen rein zufällig auftraten.

2.3.4 Kontrollen

Auch bei künstlich übereinander gelegten IDI-Rhythmen isolierter Fische kam es zu synchronen Pulsmustern, die sich jedoch im Zuge der Kreuzkorrelation nie periodisch wiederholten, wie es beispielsweise in Figur 12 dargestellt ist. Auch verliefen mögliche Kreuzkorrelationen nicht über zusammenhängende Zeiträume. Vielmehr kam es punktuell zu mathematischen Beziehungen, die sich in den Grafiken als rötliche Flecken zeigten (Figur 15). Dabei konnte kein Unterschied zwischen den verschiedenen Situationen Ruhen, Schwimmen und Fressen beobachtet werden. Allerdings traten in allen analysierten Situationen sporadisch Wiederholungen von Entladungsreihenfolgen (Fixed Order) auf, die jedoch nicht über drei Wiederholungen hinausgingen – unabhängig davon ob drei oder vier Fische in eine Fixed Order involviert waren. Bei einer künstlichen Fixed Order von fünf Fischen konnte nur eine 2fache Wiederholungsrate beobachtet werden. Dagegen kam es innerhalb der Kontrolldaten bei keinem Fischpaar zu signifikanten Echo-Antworten, und auch die Pulsüberlagerungen lagen im erwarteten Bereich.



Figur 15: Beispiel von IDI-Mustern zweier isoliert voneinander aufgenommener *Mormyrus rume* während Fressverhalten, zwischen denen keine Kreuzkorrelation auftrat.

2.4 Diskussion

Kommunikationsradius

Die Ermittlung des literarischen Kommunikationsradius ergab in etwa die 3fache Fischlänge als Reichweite für elektrische Interaktionen bei *Mormyrus rume*, insofern die Wassertemperatur wie auch der Leitwert des Wassers um 25 °C bzw. um 100 $\mu\text{S cm}^{-1}$ lag. Da die Versuchstiere eine Standardlänge von 7 - 12 cm hatten, befand sich ihr elektrischer Kommunikationsradius somit zwischen 21 - 36 cm. Würden sich die Wasserwerte hin zu niedrigeren Leitwerten ändern oder es sich bei den Versuchstieren um ausgewachsene Fische mit stärkeren EODs handeln, ist jedoch davon auszugehen, dass sich der elektrische Kommunikationsradius noch auf bis zu 3 m erhöhen kann, wie es bereits von Knudsen (1975) und Westby (1984) für Mormyriden beschrieben wurde.

In Ruhepositionen wiesen die Fische den größten Abstand zueinander auf, der sich mit maximal 32,98 cm innerhalb des elektrischen Kommunikationsradius befand. Es ist daher anzunehmen, dass sich während der Versuche alle fünf Individuen der Art *Mormyrus rume* innerhalb der elektrischen Reichweite von mindestens einem Artgenossen befanden, so dass zu jedem Zeitpunkt ein aktiver elektrischer Informationsaustausch stattfinden konnte.

Vergleich elektrischer Entladungsmuster: isolierte Fische vs. Gruppenfische

Vergleicht man die Entladungsmuster isolierter Fische mit denen von Gruppenfischen, lassen sich bestimmte IDI-Muster nur bei Gruppenfischen finden, wobei die in unterschiedlichen Situationen auftretenden Pulsrhythmen klar voneinander zu unterscheiden waren. Somit konnte Ruheverhalten, Schwimmverhalten, Fressverhalten und aggressives Verhalten allein auf Basis der IDI-Muster identifiziert werden, sowohl bei isolierten Fischen als auch in der Fischgruppe. Dabei ist anzumerken, dass die durchschnittliche Frequenz während des Schwimm- und Fressverhaltens bei Gruppenfischen höher war als bei isolierten Tieren, was sich auch in den Werten der kürzesten und längsten IDIs widerspiegelt (vgl. Tabelle 2 & 3). Dies könnte einerseits auf erhöhter Ortungsaktivität basieren, um beispielsweise motorische Kollisionen mit Artgenossen zu vermeiden, Futterplätze aufgrund höherer Konkurrenz schneller auffinden zu können oder die Aktivität von Gruppenmitgliedern zu erfassen. Andererseits könnte die erhöhte Frequenz auch ein Indiz kommunikativer elektrischer Entladungen sein, die zusätzlich zu den Ortungsmustern ausgesendet wurden. Dagegen kam es während Ruheverhalten zu keinen signifikanten Frequenzunterschieden zwischen

isolierten Tieren und Gruppenfischen. Die, im Vergleich zu isolierten Fischen, geringere durchschnittliche Histogramm-Klassenanzahl lässt jedoch auf einen regelmäßigeren Entladungsrhythmus von ruhenden Gruppenfischen schließen. Dies gilt auch für Schwimm- und Fresssituationen, was zu der Annahme führt, dass in Gruppen lebende *Mormyrus rume* im Gegensatz zu isolierten Fischen regelmäßiger Entladungsmuster aussenden. Ein möglicher Grund dafür könnte die gesteigerte Vorhersehbarkeit eines solchen Verhaltens darstellen, was einen beruhigenden Effekt auf Artgenossen haben könnte. Dadurch würden aggressive Auseinandersetzungen vermieden und Gruppenmitgliedern die Möglichkeit geboten, sich in regelmäßige Rhythmen einzugliedern.

Aggressives Verhalten

Tatsächlich zeigten die fünf Versuchstiere im Vergleich zu anderen Mormyriden, wie beispielsweise *Gnathonemus petersii* oder *Pollimyrus marianne*, ein geringeres Aggressionspotenzial, was sich durch die Abwesenheit von Bisswunden und Territorialverhalten, aber auch durch gemeinsame Futtersuche und Schwimmszenen äußerte. Kam es dennoch zu aggressiven Interaktionen, gekennzeichnet durch antiparalleles Schwimmen verbunden mit Beißversuchen und Jagdszenen, dauerten diese nie mehr als zehn Sekunden. Dabei produzierten die involvierten Tiere extrem kurze IDIs, die allmählich langsamer wurden. Dieses elektrische Verhalten spiegelte sich in annähernd linearen IDI-Mustern wider, welche jedoch keine Unterscheidung zwischen Angreifer und verjagtem Fisch zulassen (siehe beispielsweise Figur 10 D Fisch 3). Vielmehr zeigten alle beteiligten *Mormyrus rume* einer aggressiven Interaktion agonistische Pulsmuster. Das lässt darauf schließen, dass alle Individuen unabhängig von Körpergröße und Fitness die Fähigkeit zu diesen elektrischen Entladungsmustern besitzen und dieses Potenzial unabhängig vom sozialen Status auch voll ausschöpfen. Dennoch konnten diese IDI-Muster nicht bei isolierten Fischen beobachtet werden, was die Annahme verstärkt, dass es sich hier um rein kommunikative Entladungsmuster handelt. Vergleichbares Verhalten ist dabei bereits von *Apteronotus leptorhynchus* bekannt, wobei Hupé und Lewis (2008) herausfanden, dass die „chirps“ zweier Individuen während aggressiven Auseinandersetzungen korreliert sind und ebenfalls als elektrokommunikative Entladungen zu deuten sind. Allerdings konnten auch, unabhängig von motorischen Auseinandersetzungen, aggressive IDI-Muster bei in Gruppen lebenden *Mormyrus rume* vereinzelt beobachtet werden (siehe Figur 10 A Fisch 5). Sie

könnten als zusätzliches Warnsignal fungieren, um Artgenossen über den aktuellen Gemütszustand zu informieren, was beispielsweise auch von Großen Tümmlern (*Tursiops truncatus*) bekannt ist. Diese generieren in entsprechenden Situationen vermehrt Laute hoher Frequenzen, was Artgenossen aggressives Verhalten signalisiert (Blomqvist & Amundin, 2004). Die durchschnittliche Entladungsfrequenz bei kämpferischen *Mormyrus rume* lag mit 16,46 Hz deutlich höher als bei ruhenden Gruppenfischen, allerdings wesentlich niedriger als während des Schwimm- und Fressverhaltens, was vermutlich an den auftretenden Pulspausen der subdominanten Tiere während aggressiven Auseinandersetzungen liegt. Die durchschnittliche Histogramm-Klassenanzahl als Zeichen für regelmäßige Entladungsmuster ist dagegen mit 47,40 vergleichbar mit derer bei Fressverhalten.

Synchronität

Die bereits geäußerte Vermutung, dass höhere Regelmäßigkeit im IDI-Muster Artgenossen die Möglichkeit bietet, Entladungsrhythmen vorherzusagen und sich mit dem eigenen Rhythmus an den des anderen Fisches anzupassen, wird durch die prozentuale Anzahl an synchron entladenen EODs verstärkt. Dabei variierte, anders als bei Echo-Antworten, die Reihenfolge der voran pulsierenden Fische innerhalb eines Fischpaares, was jedoch keinen Einfluss auf die Interaktion hatte. Einzelne synchrone Entladungen dauerten 1 - 3 Sekunden und beinhalteten immer eine Vielzahl an EODs. Dagegen können einzelne Echo-Ereignisse über den gesamten Zeitraum der analysierten Szene verstreut auftreten, wodurch sie in Kreuzkorrelationsanalysen unerkannt bleiben. Treten Echo-Antworten dagegen vermehrt auf zeitlich folgende EODs auf, würde man sie auch in den Grafiken der Kreuzkorrelationsanalysen erkennen können. Das macht deutlich, dass durch die gewählte Darstellungsmethode von synchronen Entladungsrhythmen die Dynamik der elektrischen Kommunikation über einen längeren Zeitraum veranschaulicht wird, während durch Echo-Histogramme alle auch einzeln auftretende Ereignisse, in denen EODs zweier Fische gekoppelt auftreten, zusammengefasst werden.

Bei aggressiven Auseinandersetzungen produzierten Angreifer und verjagter Fisch nahezu gleiche IDI-Muster, wodurch es in diesen Szenen zu 37 % synchronen elektrischen Entladungen kam. Allerdings sind in diesem Fall synchrone Entladungsmuster nicht als friedliches Signal zu deuten, da das motorische Verhalten eindeutig Kampfeigenschaften

widerspiegelt. Sie entstehen vielmehr durch gleichzeitiges aggressives elektrisches Entladen. Jedoch scheinen die synchronen IDI-Muster während des Schwimm- und Fressverhaltens als friedliche Signale zu verstehen zu sein, welche nur ausgesendet wurden, hatten die Tiere einen sehr geringen Abstand zueinander. Durch solch ein synchrones Pulsen könnten aggressive Absichten widerlegt werden, weshalb auch bei gemeinsamer Futtersuche erhöhtes Aggressionsverhalten ausblieb. Dadurch könnten Gruppenzusammenhalte gestärkt werden und die mögliche Detektion durch Feinde erschwert werden, wie es beispielsweise auch von synchron rufenden Anuren, wie *Kassina kuvangensis* berichtet wird (Grafe, 2003). Die männlichen Frösche dieser Art generieren ihre Rufe ebenfalls synchron, um ihre Lautintensität zu erhöhen, Räuber das Auffinden einzelner Tiere zu erschweren und Weibchen anzulocken. Bei *Mormyrus rume* konnten allerdings keine synchronen elektrischen Muster in Ruhesituationen beobachtet werden, in denen sich die Tiere einzeln in Verstecken befanden.

Die speziell entwickelte Kreuzkorrelationsdarstellung bot die Möglichkeit auch komplexe Zusammenhänge über längere Zeiträume zu identifizieren. Durch diese Analysemethode konnte die Dauer und Intensität synchroner Entladungsmuster zweier Fische visualisiert werden und zusätzlich die Latenzzeit zwischen den EODs der Tiere abgelesen werden. Dadurch konnte demonstriert werden, dass Elektrokommunikation ein schneller und dynamischer Prozess ist, welcher sich innerhalb von Sekunden ändert, wie beispielsweise Figur 12 zeigt (siehe auch Gebhardt et al., 2012).

Fixed Order

Doch auch Fixed Order-Entladungen wurden lediglich über kurze Zeiträume von maximal einer Sekunde generiert, wobei innerhalb der analysierten Szenen bis zu 36 EODs und bis zu fünf Fische involviert waren. Dieses besondere Entladungsmuster konnte im Zuge der vorliegenden Arbeit erstmals beschrieben werden. Die festgelegte Reihenfolge der EODs war dabei unabhängig von den sich ändernden IDIs. Trat das Muster auf, standen die teilnehmenden Fische parallel, antiparallel oder nahe hintereinander; die Positionen dieser einzelnen Individuen innerhalb von Fixed Order-Mustern variierte zwischen einzelnen Aufnahmen. Am häufigsten konnte das Muster bei Schwimmszenen beobachtet werden, da die Tiere gerade in diesen Situationen die regelmäßigsten Muster aussendeten, was wiederum die Vorhersage des elektrischen Verhaltens von Artgenossen begünstigte. Bei sehr

variablen Entladungsmustern wie beim Ruheverhalten kam es dagegen kaum zu Fixed Order-Mustern, während es bei aggressivem Verhalten vollständig ausblieb. Wie auch bei synchronen elektrischen Interaktionen könnte demnach auch Fixed Order als friedliches Signal fungieren, das aufgrund der Regelmäßigkeit *Mormyrus rume* die Vorhersage des elektrischen Verhaltens von Artgenossen, und somit eventuell auch das des motorischen Verhaltens, erleichtert. Dabei liegt der Gedanke nahe, dass geordnete Kommunikationsmuster zur Vermeidung von Signalüberlagerungen dienen, wie es beispielsweise bei Froschchören der Fall ist (Schwarz, 1987; Brush & Narins, 1989). Männliche Anuren bemühen sich durch solche Sangesstrukturen ihren Paarungserfolg zu maximieren, indem sie durch alternierende Rufe für weibliche Anuren erkennbar bleiben (Grafe, 1999). Dagegen würden sich den Mormyriden Vorteile in der Detektionsleistungen nahegelegener Gegenstände und möglicher Futterquellen ergeben. Dies konnte in dieser Versuchsreihe jedoch nicht bestätigt werden. In allen getesteten Situationen entstanden ebenso viele EOD-Überlagerungen wie zufällig erwartet wurden. Doch dadurch kommt es auch zu keinen bewusst hervorgerufenen Störungen, wie sie beispielsweise von Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) oder Kohlmeisen (*Parus major*) zwecks agonistischem Verhalten produziert werden, um den Paarungserfolg von Artgenossen zu verringern (Brindly, 1991; Dabelsteen et al., 1996).

Echo-Antworten

Während bei ruhendem Verhalten elektrische Kommunikation mittels synchroner Entladungsmuster und Fixed Order-Reihenfolgen komplett ausblieb oder nur sehr gering auftrat, konnten Echo-Antworten dagegen vermehrt beobachtet werden. Dieses elektrische Antwortverhalten wurde bereits in früheren Studien als mögliches Kommunikationsmuster der Mormyriden gedeutet (z.B. Russel et al., 1974) und oft als aggressives Muster beschrieben (Bell et al., 1974; Kramer, 1990). Im Rahmen dieser Arbeit zeigten allerdings 19,16 % der analysierten Fischpaare während Ruhesituationen Echo-Antworten. Dies widerspricht einem aggressiven Entladungsmuster, zumal kaum Echo-Antworten im Zuge von aggressiven Interaktionen gemessen wurden. Aber auch bei Schwimmszenen war der prozentuale Anteil an echogenerierenden Fischpaaren gering, wohingegen beim Fressverhalten 15 % der möglichen Fischpaare Echo-Antworten produzierten (Tabelle 3). Unabhängig welches motorische Verhalten die Tiere zeigten, die präferierte Antwortzeit

innerhalb der einzelnen Echo-Ereignisse lag allerdings immer zwischen 10 und 20 ms, wobei die Fische ihre Positionen als voran pulsender Fisch und antwortender Fisch - anders als bei synchronen Entladungen - innerhalb einer Situation nicht änderten. Diese Latenzzeit entspricht den bevorzugten Antwortzeiten weiterer Mormyriden wie beispielsweise *Gnathonemus petersii* (Bauer & Kramer, 1974; Russel et al., 1974), *Pollimyrus isidori* (Lücker & Kramer, 1981) und *Brienomyrus niger* (Heiligenberg, 1976). Deshalb ist sie als eventuelles Charakteristikum für echoantwortende schwach elektrische Fische festzuhalten. Weshalb dieses elektrische Verhalten in bestimmten Situationen vermehrt auftrat, bleibt dabei Spekulation: Eventuell hat es während Ruhesituationen einen positiven Effekt auf den Gruppenzusammenhalt, wie es bereits von Arnegard & Carlson (2005) für in Gruppen jagende *Mormyrops anguilloides* angenommen wurde. Bei Ruheverhalten stünden die Tiere zumindest mit einem Artgenossen elektrisch in Verbindung, während sie weiterhin regenerieren könnten, da bei niedrigen Entladungsfrequenzen auch die in Echo-Interaktionen entladenen EODs gering bleiben. Dieses Verhalten könnte aber auch im Zuge territorialer Abgrenzung eingesetzt werden, was sowohl in Ruhesituationen als auch während der Nahrungsaufnahme von Bedeutung wäre. Dies käme den Gesangsduetten von Fraserzaunkönigen (*Pheugopedius euophrys*) nahe, wobei die Vögel zwecks Revierverteidigung abwechselnd akustische Signale produzieren und dabei eng zusammenarbeiten (Mann et al., 2006; Fortune et al., 2011). Zwar konnte bei *Mormyrus rume* keine Revierabgrenzung aufgrund motorischen Verhaltens beobachtet werden, während es auf elektrischer Ebene durchaus denkbar wäre. Bei aggressiven Auseinandersetzungen wären dagegen Revierabgrenzungen bereits gescheitert, wodurch andere Kommunikationsmuster zum Tragen kämen. Und auch in Schwimmsituationen scheint solch ein elektrisches Verhalten wenig Sinn zu ergeben, da sich die Fischpositionen schnell ändern und die Tiere so auch kein bestimmtes Terrain in Anspruch nehmen. Die in der Vergangenheit geäußerte Vermutung, Echo-Antworten dienten Mormyriden zur Vermeidung von Pulsüberlagerungen (Bauer & Kramer, 1974; Heiligenberg, 1976, 1977), konnte dagegen nicht bestätigt werden, da die Anzahl der zeitlich überlappende EODs - wie bereits erwähnt - dem Zufallsniveau entsprach. Die genaue Bedeutung bleibt demnach ungewiss, wobei Echo-Antworten in Form von Wechselgesängen bereits von vielen Tiergruppen bekannt sind. So generieren beispielsweise Heuschrecken alternierende akustische Signale im Zuge territorialem Wettbewerbs (z.B. Greenfield & Minckley, 1993),

Amphibien nutzen diese Form der Kommunikation um ihren Reproduktionserfolg zu maximieren, indem sie akustische Überlagerungen mit Artgenossen vermeiden, um so von Weibchen besser wahrgenommen zu werden (z.B. Forester & Harrison, 1987), Vögel versuchen durch Duette den bestmöglichen Partner zu finden (z.B. Mann et. al., 2006) und Säugetiere, wie beispielsweise der Nacktmull, stärken durch Wechselgesänge ihren Gruppenzusammenhalt (z.B. Yosida & Okanoya, 2009).

*Verhaltensexperiment zum Kommunikationsradius mit einer 2er Gruppe *M. rume**

Die innerhalb des Verhaltensexperiments zur Kontrolle des auf den Literaturwerten berechneten Kommunikationsradius analysierten elektrischen Entladungen zweier *Mormyrus rume* zeigten ebenfalls die beschriebenen IDI-Muster wie synchrone Entladungen, aggressive IDI-Rhythmen und Echo-Antworten mit einer präferierten Latenzzeit von 18 - 20 ms, sofern sich die Tiere in 2 cm bzw. in 26 cm Abstand zueinander befanden. Zusätzlich konnten sowohl Doppelpulsmuster beobachtet werden, bei denen beide Tiere abwechselnd langsame und schnelle IDIs generierten, als auch längere Pulspausen von bis zu vier Sekunden seitens des subdominanten Fisches. Doppelpulse und Pulspausen könnten als Kommunikationsstrukturen klassifiziert werden, da auch diese Muster bei isolierten Fischen nicht vorhanden waren. Während der Versuchsreihe traten Doppelpulsmuster jedoch nur in Verstecksituationen ohne Nahrungsaufnahme auf, wobei diese Muster bis heute nur von *Campylomormyrus tamandua* und *Pollimyrus castelnaui* bekannt sind. *Campylomormyrus tamandua* generierte während Playbackexperimenten Doppelpulsmuster, bei denen den Fischen IDI-Sequenzen von nahen Verwandten vorgespielt wurden (Kramer, 1996). Leider gibt es keine genauen Angaben zu dem motorischen Verhalten dieser Tiere und auch eine Interpretation des elektrischen Musters blieb aus. Bei *Pollimyrus castelnaui* ist dagegen bekannt, dass dominante Fische Doppelpulsmuster während territorialen Konflikten und Nest-Patrouillen generierten (Baier & Kramer, 2006). Die Doppelpulsmuster von *Mormyrus rume* besaßen eine höhere durchschnittliche Frequenz als in Ruhesituationen, wobei die IDIs im Durchschnitt länger waren als bei in Gruppen schwimmenden *Mormyrus rume*. Demnach könnten Doppelpulse hier einen elektrischen Zwischenzustand signalisieren, in dem die Tiere ihre Ortungseigenschaften gegenüber Ruheverhalten steigern, diese jedoch nicht so stark ausprägen wie während des Schwimmverhaltens. Durch die Regelmäßigkeit des Musters zeigen die Fische elektrische

Präsenz, durch die ihr Pulsverhalten für Artgenossen vorhersagbar bleibt. Demnach scheinen auch Doppelpulse keine aggressiven Signale darzustellen, was weitere Studien jedoch noch bestätigen müssten.

Längere Pulspausen, von Moller et al. (1989) als „social silence“ bezeichnet könnten dagegen als subdominantes Verhalten gedeutet werden, wobei sich der jeweilige Fisch auf elektrischer Ebene zu verbergen versucht. Anders als bei *Pollimyrus castelnaui* (Baier & Kramer, 2006), *Gymnotus carapo* (Black-Cleworth, 1970) und *Eigenmannia virescens* (Hopkins, 1974a) dienten diese Pausen nicht dem „Anschleichen“, um aus näherer Entfernung EODs mit einer extrem hohen Frequenz auszusenden. Vielmehr scheint sich das subdominante Tier zu verstecken, was allerdings Nachteile für sein Ortungsvermögen mit sich bringt.

Dass die Tiere während Fresssituationen durchschnittlich mehr EODs erzeugten als in reinen Verstecksituationen, ist hingegen vorteilhaft für das Ortungsverhalten. Dabei gab es keine signifikanten Frequenzunterschiede zwischen den drei analysierten Fischdistanzen (2 cm, 26 cm und 56 cm), neben Echo-Antworten kam es jedoch in 2 cm und 26 cm Entfernung zu aggressiven Entladungsrhythmen, was auf die Verteidigung der Nahrung zurückzuführen ist. Dagegen sind die beobachteten Echo-Antworten auch in diesem Fall mit einem möglichen Territorialverhalten erklärbar, das aufgrund von Nahrungskonkurrenz auftreten könnte. Unabhängig davon, welche IDI-Rhythmen generiert wurden, konnten elektrische Interaktionen jedoch nicht in 56 cm Abstand beobachtet werden. Dadurch wird die Annahme verstärkt, dass sich die Fische bei einer Entfernung von 56 cm zueinander außerhalb ihres Kommunikationsradius befanden. Dies steht in Übereinstimmung mit dem errechneten Kommunikationsradius (21 - 36 cm) basierend auf der in der Literatur angegebenen Reizschwelle der Knollenorgane. Verhaltensversuche zur Bestimmung des exakten Schwellenwerts müssten jedoch noch durchgeführt werden, da durch diese Methodik nicht geklärt wurde, ob die Fische sich tatsächlich außerhalb des elektrischen Kommunikationsradius befanden oder freiwillig nicht auf die EODs von Artgenossen reagierten, da ihnen diese beispielsweise zu weit entfernt waren. Zusätzlich könnte eine Beeinträchtigung der Feldlinien bei der Ermittlung der EOD-Reichweite eine Rolle gespielt haben, da der Wasserstand in dem Versuchsbecken mit 4,50 l verhältnismäßig gering war und die Verteilung der Messelektroden nicht geändert wurde (siehe Kapitel 2.2.2.2).

Kontrollen

Die Kontrollversuche zu den Ortungs- und Kommunikationsmustern widerlegen, dass die beschriebenen Muster zufällig durch natürliches Ortungsverhalten einzelner *Mormyrus rume* entstanden sind. Wäre dies der Fall, würde man synchrone EOD-Entladungen, Fixed Order-Rhythmen und Echo-Antworten auch bei künstlich generierten Gruppen, basierend auf isolierten IDI-Rhythmen, beobachten, was jedoch den Ergebnissen der Kontrollversuche widerspricht. Zwar können einzelne Echo-Antworten und auch Fixed Order-Wiederholungen zufällig entstehen, jedoch nicht in dem bei Gruppenfischen beobachteten Maße. Demnach scheinen die beschriebenen Entladungsrhythmen als elektrische Kommunikationsmuster im Zusammenhang mit wechselndem Verhalten innerhalb einer frei schwimmenden Gruppe von bis zu fünf *Mormyrus rume* zu fungieren.

3. Elektrokommunikation mit Playbacksignalen bei *Mormyrus rume*

3.1 Einleitung

In der Erforschung tierischer Kommunikationssysteme sind Playbacksignale spätestens seit Mitte der 70er Jahre, einhergehend mit der Weiterentwicklung von Tonträgern, unverzichtbar. Die zur Erzeugung der Signale nötige Technik bietet die Möglichkeit, natürliche oder synthetische Signale zu replizieren, um ein bestimmtes Verhalten beim Versuchstier auszulösen (McGregor et al., 1992). Der Vorteil dieser Methodik liegt in der Reduktion verschiedener Kommunikationssignale auf einen bestimmten Parameter, dessen Bedeutung dadurch bestmöglich untersucht werden kann. Während sich in der Vergangenheit Playbackexperimente jedoch hauptsächlich mit akustischer Kommunikation bei Säugetieren (z.B. Espmark, 1971; Hauser, 1998; Sayigh et al., 1999), Vögeln (z.B. Brindley, 1991; Lambrecht, 1990; Dabelsteen & McGregor, 1996; Otter et al., 1999), Amphibien (z.B. Wells & Schwartz, 1984; Bee & Perrill, 1995; Lindquist & Hetherington, 1996), Insekten (z.B. Blondheim & Shulov, 1972; Kirchner, 1997) und Fischen (z.B. Fish, 1972; Crawford, 1997; Remage-Healey & Bass, 2005) beschäftigten, ist es der Weiterentwicklung der Technik zu verdanken, dass heute die Aufzeichnung und Wiedergabe elektrischer Signale möglich ist. Dadurch entstand u.a. auch die Möglichkeit, elektrische Kommunikation schwach elektrischer Fische zu untersuchen (z.B. Moller & Bauer, 1973; Hopkins, 1974b; Kramer, 1990, Scheffel & Kramer, 2006), und mithilfe von Playbackexperimenten deren Verhalten zu beschreiben (z.B. Teyssèdre & Serrier, 1986, Machnik & Kramer, 2008). Früher lag das Augenmerk hauptsächlich auf der Unterscheidung verschiedener elektrischer Signale sowohl durch Gymnotiden (Westby, 1974; Westby, 1981; McGregor et al., 1992; Fugère & Krahe, 2009) als auch Mormyriden (Hopkins & Bass, 1981; Graff & Kramer, 1992; Machnik & Kramer, 2008, Machnik et al., 2010), wobei relativ wenig über die Reaktion von Mormyriden auf verschiedene Playbackrhythmen bekannt war. Lediglich Kramer (1979) und Kramer & Kuhn (1994) untersuchten das Verhalten von *Gnathonemus petersii* und *Campylomormyrus* auf unterschiedliche elektrische Entladungsrhythmen, die jedoch mit Rechteckpulsen erzeugt wurden, was nicht der natürlichen EOD-Wellenform der Tiere entspricht.

In der vorliegenden Arbeit sollten erstmals natürliche elektrische Entladungsmuster basierend auf arteigenen EODs einer Gruppe von *Mormyrus rume* vorgespielt werden, um zu

testen, ob dadurch Gruppenverhalten ausgelöst werden kann und ob die Tiere auch mit den Playbacksignalen elektrische Interaktionen eingehen. Dazu wurden die zuvor charakterisierten situationsbedingten elektrischen Entladungsmuster (Ruhen, Fressen, aggressive Rhythmen; siehe Kapitel 2) in Form von Playbackexperimenten den Tieren wiedergegeben. Dabei stellte sich die Frage, ob und wie die Fische auf die durch den Menschen erzeugten elektrischen Signale reagieren und ob die Tiere unterschiedliche Verhaltensweisen - sowohl motorischer als auch elektrischer Natur - auf variierende Playbackrhythmen zeigen. Um dies zu klären, mussten im ersten Schritt geeignete Playbacksequenzen erzeugt werden, die einerseits das artspezifische EOD von *Mormyrus rume* in adäquater Intensität beinhalteten, andererseits zur Simulation eines vermeintlichen Artgenossen die arteigenen situationsspezifischen Rhythmen widerspiegelten. In einem zweiten Schritt wurden diese künstlich erzeugten Entladungsrhythmen zunächst einzelnen Tieren vorgespielt, bevor getestet wurde, ob in einem dritten Schritt auch eine Fischgruppe, bestehend aus fünf Individuen der Art *Mormyrus rume*, einen zusätzlichen elektrischen Entladungsrhythmus wahrnimmt und darauf reagiert.

Die für die Versuche verwendeten Tiere, die genauen Versuchsbedingungen sowie die Reaktion der Tiere auf die Playbacksequenzen sind im Folgenden beschrieben.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Versuchstiere und ihre Haltung

Für diese Versuchsreihe wurden die fünf *Mormyrus rume* Individuen verwendet, die zuvor in den Experimenten zur Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster genutzt wurden. Demnach waren Herkunft, Alter, Geschlecht, Größe, Haltung und Futtergabe wie in Kapitel 2.2.1 beschrieben. Allerdings war ein zusätzliches sechstes Tier für die Generierung der Playbacksequenzen erforderlich, welches sich in einem 126 l fassenden Aquarium der Maße 75 cm x 42 cm x 40 cm zusammen mit weiteren Individuen der Art *Mormyrus rume* befand. Die Tiere stammten ebenfalls aus der Nachzucht von Herrn Prof. Dr. Kirschbaum und hatten das gleiche Alter wie die übrigen Versuchstiere (siehe Kapitel 2.2.1). Der für die Playbacksequenzen genutzte Fisch maß eine Länge von 11,50 cm, das Geschlecht war unbekannt. Er befand sich seit zwei Jahren in dem Haltebecken, in dem sich neben einem Heizstab, einer Aquariumpumpe und Sprudelsteinen mehrere Versteckmöglichkeiten in Form

von Tonscherben, Plastikrohren und Pflanzen (*Taxiphyllum barbieri*) befanden. Der Boden des Beckens war mit Kies bedeckt, der Tag/Nacht-Rhythmus lag bei 12:12 Stunden. Die Wassertemperatur wurde auf 25 ± 2 °C gehalten, der pH-Wert lag bei $7 \pm 1,5$ und der Leitwert betrug 100 ± 10 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (kontrolliert und eingestellt mittels Combo pH & EC waterproof by HANNA). Damit sich die Tiere nicht an wechselnden Gegenständen im Versuchsraum störten, war das Becken auf drei von vier Seiten mit schwarzer Pappe beklebt, so dass es nur von der vorderen Längsseite eingesehen werden konnte. Unter diesen Bedingungen wurden die Fische einmal täglich, außer an Wochenenden, mit Chironomiden-Larven gefüttert. Für die Playbackexperimente wurde jedoch das in Kapitel 2.2.1 beschriebene Versuchsbecken verwendet, indem die 5er Gruppe *Mormyrus rume* gehalten wurde.

3.2.2 Erstellung von Playbacksignalen

3.2.2.1 Versuchsaufbau

Damit den fünf Versuchstieren elektrische Signale eines vermeintlich fremden Fisches präsentiert werden konnten, wurden die EODs eines sechsten Fisches aufgezeichnet und deren elektrische Spannung vermessen. Dazu wurde der Fisch von den übrigen Fischen im Haltebecken isoliert (siehe Kapitel 3.2.1) und in ein 30 cm x 20 cm x 19 cm großes Aquarium überführt, auf dessen Boden eine Messskala abgebildet war. Die in dem Becken befindlichen 7 l Wasser hatten eine Temperatur von 25°C, der Leitwert lag bei 103 $\mu\text{S cm}^{-1}$ und der pH-Wert betrug 7,41. In dem Aquarium befand sich längsseits eine Halterung zur Fixierung des Versuchstieres, welches durch Etomidat (Hypnomidate^R, 2 mg/ml Injektionslösung) betäubt wurde. Die durch die Betäubung nicht beeinträchtigten EODs des Fisches wurden über zwei Silberelektroden (Plus- und Minuspol) aufgezeichnet, die über einen Differenzverstärker (Brownlee Precision Model 440, Palo Alto) mit einem A/D-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) in Verbindung standen. Letzterer wurde über einen Computer mittels der Software Spike2 (Version 5.00) angesteuert und kontrolliert. Die Silberelektroden befanden sich am Kopf- und am Schwanzende des Tieres.

3.2.2.2 Versuchsdurchführung

Nachdem sich das Versuchstier zur Akklimatisierung für 30 Minuten in dem Versuchsbecken befunden hatte, wurden 1,10 ml Etomidat ins Wasser gegeben, so dass der Fisch nach weiteren 20 Minuten betäubt und eingeschlafen war. Das dadurch unbewegliche Tier wurde längsseits mit Hilfe von Mikrofaserbändern an der Seite des Beckens fixiert, wobei die Kiemen und das elektrische Organ frei blieben. Danach wurden die Silberelektroden, welche einen Abstand von 5 mm zwischen Plus- und Minuspol hatten, in 2 cm Entfernung parallel zur Körpermitte des Fisches positioniert, der Winkel betrug 90°. Nachdem in Spike2 eine Abtastrate von 625 kHz für das Elektrodenpaar festgelegt und der Verstärkungsfaktor auf 10 gestellt worden war, wurden insgesamt 20 EODs aufgezeichnet.

3.2.2.3 Versuchsauswertung

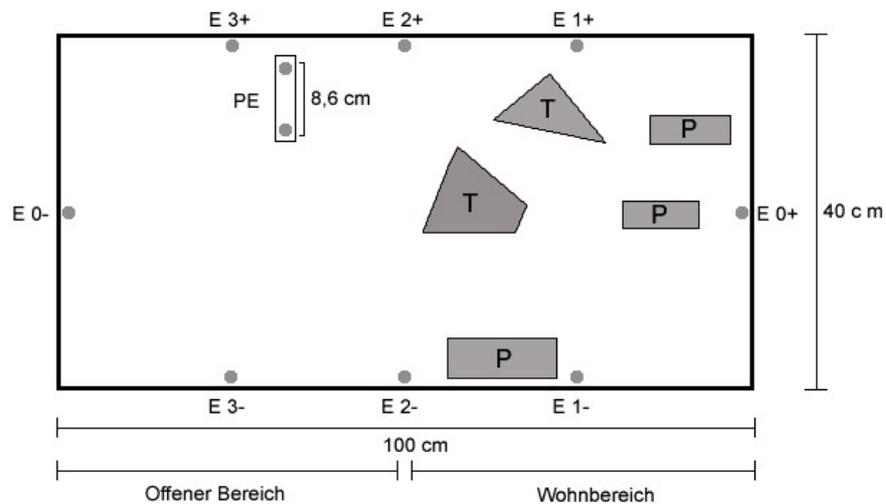
Die Peak to Peak-Amplituden (V) der insgesamt 20 aufgenommenen EODs wurden mittels Spike2 notiert und gemittelt. Dabei war darauf zu achten, dass der zehnfache Verstärkungsfaktor herausgerechnet wurde. Der so erhaltene Wert zur elektrischen Spannung wurde auf einen Elektrodenabstand (Distanz zwischen Plus- und Minuspol) von 1 cm hochgerechnet und galt in den folgenden Versuchen zur elektrischen Kommunikation über Playbacksignale als Maß für die Intensität der Playback-EODs. Diese sollten in 2 cm Entfernung zur Playbackelektrode dieselbe Spannung aufweisen wie die EODs des echten Fisches. Um diesen bestmöglich zu imitieren, mussten zuvor jedoch noch geeignete Playbackrhythmen programmiert werden. Dazu wurde eines der insgesamt 20 aufgenommenen EODs ausgewählt, als Textdatei gespeichert und mittels MATLAB R2009s in ein Audiodateienerstellendes Skript (ladedaseod.m) eingelesen. Zusätzlich wurden IDI-Rhythmen (Ruhem, Fressen, aggressiver Rhythmus), die im Rahmen der Experimente zur Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster aufgezeichnet wurden, in Textdateien umgewandelt und ebenfalls in einzelne Matlab-Skripte (ladespi2.m) eingelesen. Diese hatten eine Dauer von jeweils 30 bzw. 14 Sekunden. Der EOD-Datensatz und die einzelnen IDI-Rhythmen wurden in einem dritten Skript (writewave.m) verrechnet (alle Matlab-Skripte wurden von J. Engelmann, Universität Bielefeld, bereitgestellt). So konnten sowohl drei verschiedene Audiodateien mit einem original aufgezeichneten *Mormyrus rume* EOD und original aufgezeichneten IDI-Rhythmen (Ruhem, Fressen, aggressiver Rhythmus) von jeweils 30 Sekunden Dauer als auch drei Rhythmen (Ruhem, Fressen, aggressiver Rhythmus) mit

einer Länge von 14 Sekunden erstellt werden. Diese wurden im Anschluss in Spike2 importiert und standen so für die anstehenden Playbackexperimente zur Verfügung.

3.2.3 Elektrische Kommunikation über Playbacksignale

3.2.3.1 Versuchsaufbau

Die Playbackexperimente fanden in demselben Becken statt, wie die Versuche zur Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster. Das Becken war wie in Kapitel 2.2.4.1 beschrieben mit Elektroden ausgestattet, wobei die Anzahl von insgesamt zehn auf acht Elektroden reduziert wurde. So befand sich zwischen allen Nachbarelektroden ein Abstand von 25 cm bzw. 32 cm. Die Elektroden wurden jeweils mit den gegenüberliegenden Elektroden paarweise über Differenzverstärker (Brownlee Precision Model 440, Palo Alto) mit einem A/D-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) verbunden, der wiederum über den Computer mittels Spike2 (Version 5.00) angesteuert und kontrolliert werden konnte. Sowohl die Beckenausstattung und -aufteilung als auch die Wasserwerte blieben unverändert und sind Kapitel 2.2.1 bzw. 2.2.4.1 zu entnehmen. Es wurde lediglich ein Playbackelektrodenpaar, bestehend aus zwei Kohlestiften (Durchmesser: 6 mm, Höhe: 1,50 cm), welche einen Abstand von 8,60 cm zwischen Plus- und Minuspol aufwiesen, zusätzlich auf dem Beckenboden platziert. Dabei waren die Kohlestifte jeweils über ein mehrfaseriges Kupferkabel (LappKabel, U.I. Lapp GmbH, Stuttgart) mit einem Symmetrieüberträger (Elektronikwerkstatt, Universität Bonn) verbunden, der wiederum über einen Differenzverstärker (Brownlee Precision Model 440, Palo Alto) mit dem A/D-Wandler (CED Power 1401, Cambridge Electronic Design, Cambridge) in Verbindung stand und über Spike2 angesteuert werden konnte. Um die Drähte der Playbackelektrode vor dem sie umgebenden Wasser zu schützen, wurde eine Plastikrohr-Plastikschlauch-Konstruktion erstellt, die einerseits die Drähte abschirmte, andererseits auch die Kohlestifte mittels Saugnäpfen am Boden hielt. Die Abschirmung wurde im offenen Bereich des Versuchsbeckens, parallel zur kurzen Seite des Aquariums, zwischen dem Pluspol der zweiten und dritten Silberelektroden platziert und unter Kies versteckt, so dass nur die Kohlestifte herausragten (Figur 16). Zusätzlich wurde eine Kamera (Sony Digital Video Recorder DCR-SR55, Sony Minota, Tokio) in 100 cm Abstand oberhalb des Aquariums positioniert, um das motorische Verhalten der Fische während der Experimente zu dokumentieren.



Figur 16: Versuchsaufbau zur Elektrokommunikation über Playbacksignale. E0 - E3: Vier Elektrodenpaare (+ und - Pol) zur Aufnahme der elektrischen Pulse; PE: Playbackelektrode; T: Tontopf; P: Plastikrohr (Figur ist nicht maßstabsgetreu).

3.2.3.2 Versuchsdurchführung

Playbackversuche mit isolierten M. rume

Bevor die Playbackversuche mit der gesamten Gruppe von fünf *Mormyrus rume* durchgeführt wurden, wurden den einzelnen Individuen die zuvor generierten Playbackrhythmen präsentiert. Dazu befand sich jeder Fisch für jeweils 24 Stunden alleine im Versuchsbecken, bevor das Experiment bei Tageslicht startete. Zu Beginn wurde die Beckenabdeckung, der Heizstab, die Pumpe und der Sprudelstein entfernt sowie eine Erdungselektrode im Wasser platziert, um elektrische Störsignale zu minimieren. Die Wasserwerte wurden kontrolliert und gegebenenfalls neu eingestellt (Combo pH & EC waterproof by HANNA), darauf folgte die Einstellung der Elektrodenkanäle auf eine Abtastrate von 104,17 kHz in Spike2. In Spike2 wurde ebenfalls die Einstellung der Playbackausgabe auf eine Frequenz von 208,30 kHz vorgenommen, bevor im nächsten Schritt die Verstärker justiert wurden. Dabei war darauf zu achten, dass die aufgezeichneten elektrischen Signale gut sichtbar und möglichst vollständig in Spike2 abgebildet wurden und die ausgegebenen Playbacksignale in ihrer Intensität denen eines echten Fisches entsprachen. Dies war bei 1,3-facher Verstärkung der Fall; die Verstärkungsfaktoren bei der

EOD-Aufzeichnung lagen je nach Elektrodenpaar zwischen 20facher bis 50facher Verstärkung.

Um die Video- und EOD-Aufnahmen zu synchronisieren, wurde ein Stock verwendet, der beim Start der EOD-Aufzeichnung aus dem Videobild entfernt wurde. Dies geschah, sobald sich der Fisch für mindestens 60 Sekunden ruhend in einer der Versteckmöglichkeiten befand. Lief die EOD-Aufzeichnung bereits 30 Sekunden, wurden dem Tier in einem Abstand von fünf Minuten Ruhe-, Fress- und schließlich aggressive Playbackrhythmen von jeweils 30 Sekunden Dauer eines vermeintlich fremden Fisches vorgespielt. Die Ausgabe der verschiedenen Playbackrhythmen wurde über Spike2 gesteuert und kontrolliert. Darauf folgte eine zwanzigminütige Pause, bevor ein zweiter Durchgang mit gleicher Reihenfolge und Dauer der Playbackrhythmen startete, der Fisch zeigte unmittelbar davor Ruheverhalten. Nach einer weiteren Pause von 20 Minuten wurde ein dritter Durchgang durchgeführt, so dass innerhalb von eineinviertel Stunden dem Versuchstier jeweils dreimal Ruhe-, Fress- und aggressive Playbackrhythmen präsentiert wurden. Nach Beendigung der Versuche wurde der Fisch in ein Haltebecken gesetzt und ein weiteres Individuum für 24 Stunden in das Versuchsaquarium gegeben, bevor ihm dieselbe Playbackreihe (Ruhem, Fressen, aggressiver Rhythmus) wie oben beschrieben dreimal vorgespielt wurde.

Playbackversuche mit Fischgruppe

Nachdem mit allen Individuen der 5er Gruppe *Mormyrus rume* einzeln Playbackversuche durchgeführt wurden, wurden nun der gesamten Gruppe drei verschiedene Playbackrhythmen präsentiert (Ruhem, Fressen, aggressiver Rhythmus). Dazu befand sich die Gruppe bereits zehn Tage im Versuchsbecken, in dem auch die Playbauelektrode permanent platziert war. Zu Beginn jeder einzelnen bei Tageslicht durchgeführten Versuchsreihe wurde die Aquarienabdeckung, der Heizstab, der Sprudelstein und die Pumpe entfernt und die Wasserwerte neu eingestellt (Combo pH & EC waterproof by HANNA). Nach der Platzierung einer Erdungselektrode im Wasser wurde die Abtastrate pro Elektrodenpaar mittels Spike2 auf 104,17 kHz eingestellt und ein geeigneter Verstärkungsfaktor pro Paar gewählt. Dieser variierte zwischen den einzelnen Verstärkern, lag aber bei allen vier Geräten zwischen 20facher und 50facher Verstärkung. Die Frequenz der Playbackausgabe wurde durch Spike2 auf 208,30 kHz eingestellt und der Verstärkungsfaktor der Playbacksignale auf

1,30 festgelegt, so dass die elektrische Spannung des künstlichen EODs der eines echten Fisches entsprach.

Auch bei dieser Versuchsreihe wurde das Verschwinden eines Stocks zur Synchronisation der EOD- und Videoaufnahmen verwendet, der bei Beginn der EOD-Aufnahmen aus dem Videobild entfernt wurde. Die Aufnahmen starteten, sobald sich alle fünf Fische für mindestens 60 Sekunden in Ruhepositionen befanden, welche dadurch charakterisiert waren, dass sich die Tiere einzeln in den im Wohnbereich befindlichen Verstecken befanden. Drei Sekunden nach Beginn der Aufzeichnung wurde den Fischen mittels Spike2 ein 14 Sekunden dauernder Ruherhythmus eines vermeintlich im Futterbereich befindlichen sechsten *Mormyrus rume* vorgespielt, wonach die EOD- und Videoaufzeichnungen noch für weitere drei Sekunden fortgeführt wurden. Das Playbackexperiment wiederholte sich, sobald die gesamte Gruppe abermals für mindestens 60 Sekunden Ruheverhalten zeigte, indem den Tieren ein 14 Sekunden andauernder Fress- oder Aggressionsrhythmus präsentiert wurde. Die Reihenfolge der verwendeten Playbackrhythmen wurde dabei zufällig festgelegt, jedoch wiederholte sich der gleiche Rhythmus nicht mehr als dreimal hintereinander. So wurden innerhalb einer Woche 48, jeweils 20 Sekunden dauernde Playbackexperimente durchgeführt, bei denen der gesamten Gruppe von *Mormyrus rume* insgesamt 16 Ruhe-, 16 Fress- und 16 aggressive Rhythmen vorgespielt wurden.

3.2.3.3 Versuchsauswertung

Playbackversuche mit isolierten M. rume

Die Playbackversuche mit isolierten *Mormyrus rume* dauerten je eine Minute und setzten sich aus 15 Sekunden langen EOD- und Videoaufzeichnungen ohne Playbackrhythmus, 30 Sekunden langen Aufnahmen mit Playbackrhythmus und weiteren 15 Sekunden langen Sequenzen ohne Playback zusammen. Für die EOD-Auswertung wurden die Zeiten (s) aller aufgezeichneten Signale aus Spike2 in eine Microsoft Office Excel-Datei kopiert, worauf die Trennung der Playback-EOD-Zeiten von denen der Fisch-EOD-Zeiten folgte. Dabei wurden die in Kapitel 2.2.4.3 beschriebenen Regeln beachtet.

Von den separierten Signalzeiten (Fisch und Playback) wurden die einzelnen Intervalllängen (IDs) in ms berechnet und gegen die Versuchszeit (s) grafisch mittels Punktediagrammen dargestellt. Um eine eventuelle elektrische Interaktion der *Mormyrus*-EODs mit denen des

Playbacks zu erkennen, wurden beide Rhythmen in eine gemeinsame Grafik eingelesen und dazu insgesamt fünf Kriterien definiert:

1. Kommt es während oder nach Abspielen des Playbackrhythmus zu längeren Entladungspausen auf Seiten des Fisches?
2. Erhöht das Tier während der Versuche seine EOD-Frequenz?
3. Sendet der Fisch in Abhängigkeit von den Playbacksignalen Doppelpulse aus?
4. Passt sich *Mormyrus rume* elektrisch an den Playbackrhythmus an, so dass es zu synchronen Pulsmustern kommt?
5. Zeigt das Tier eine Echo-Antwort auf die elektrischen Entladungen der Playbackelektrode?

Zur Beantwortung von Punkt 5 wurde abermals die Software echo.bat (entwickelt von C. Loock, Universität München) verwendet, die die Antwortzeiten des echten Fisches auf die EODs des Playbacks grafisch darstellte. Zur Unterscheidung von zufälligen Echos basierend auf dem individuellen Pulsverhalten des Fisches, und nicht-zufällig auftretenden Antwortzeiten wurde ein χ^2 -Test ($p < 0,05$) durchgeführt, der die Signifikanz der Antwortzeiten ermittelte. Außerdem wurden Kreuzkorrelationsanalysen zwischen den einzelnen Fischen und dem Playback durchgeführt, um mögliche synchrone Entladungsmuster zu visualisieren (siehe Kapitel 2.2.4.3). Die bei einer Aufnahme erwarteten EOD-Überlagerungen wurden ebenfalls berechnet, um sie mit der Anzahl der tatsächlich eingetroffenen Pulsüberlappungen zu vergleichen. Dazu wurde die Software overlap_3.1 genutzt (entwickelt von C. Loock, Universität München), die die Länge der analysierten Situation, die Anzahl der Fisch- und Playback-EODs, die Dauer eines EODs und die Refraktärzeit des Tieres berücksichtigte.

Da aber nicht nur das elektrische Verhalten, sondern auch die motorische Reaktion des Fisches auf das Playbacksignal untersucht werden sollte, wurden zusätzlich die aufgezeichneten Videosequenzen hinsichtlich folgender Kriterien analysiert:

1. Verbleibt der Fisch während des Versuches in seiner Ruheposition?
2. Schwamm *Mormyrus rume* zur Playbackelektrode?
3. Zeigte *Mormyrus rume* aggressives Verhalten (z.B. Beißversuche) gegenüber der Elektrode?

Insgesamt konnten so per Videoanalyse pro Fisch jeweils neun EOD-Sequenzen mit jeweils drei Ruhe-, Fress- und aggressiven Playbackrhythmen ausgewertet werden.

Playbackversuche mit Fischgruppe

Nachdem den einzelnen Tieren elektrische Playbackrhythmen vorgespielt worden waren, wurden im Anschluss mit der gesamten 5er Gruppe *Mormyrus rume* Playbackversuche durchgeführt. Dabei dauerte jeder der insgesamt 48 Versuche 30 Sekunden, von denen die EODs der Fische drei Sekunden lang ohne Playback, 14 Sekunden lang mit Playbackrhythmus und weitere drei Sekunden ohne Playback aufgezeichnet wurden.

Zur Analyse der elektrischen Antworten der einzelnen Gruppenmitglieder auf die verschiedenen Playbackrhythmen wurde exemplarisch je ein Ruhe-, ein Fress- und ein aggressiver Playbackversuch aus den insgesamt 48 durchgeführten Experimenten ausgewählt und hinsichtlich elektrischer Entladungsmuster untersucht. Dazu mussten alle aufgezeichneten Signale ihren Sendern zugeordnet werden, wozu die in Spike2 erfassten EOD-Zeiten (s) in Microsoft Office Excel 2003 kopiert wurden. Die Zuordnung erfolgte wie in Kapitel 2.2.4.3 beschrieben, worauf jeweils die IDIs (ms) pro Fisch und Playback berechnet wurden. Die IDIs wurden in Form von Punktediagrammen dargestellt: In jedem Diagramm wurden die Datensätze eines Fisches mit denen des Playbackrhythmus abgebildet, um so bereits einen möglichen elektrischen Zusammenhang zu erkennen. Dafür wurden insgesamt drei Kriterien definiert:

1. Kommt es während oder nach Abspielen des Playbackrhythmus zu längeren Entladungspausen auf Seiten der Fische?
2. Erhöhen einzelne Tiere ihre EOD-Frequenzen während des Versuches?
3. Senden die Fisch Doppelpulse in Abhängigkeit von den Playbacksignalen aus?

Außerdem wurden die IDIs pro Fischpaar gegen die Zeit aufgetragen, um eventuelle synchrone Entladungsmuster innerhalb der Fischgruppe zu visualisieren. Zusätzlich wurden Kreuzkorrelationsanalysen zwischen den einzelnen Fischen und dem Playback wie auch zwischen den einzelnen Fischen untereinander durchgeführt (siehe Kapitel 2.2.4.3). Das Ergebnis wurde in farbcodierten Grafiken wiedergegeben. Um mögliche sich wiederholende Entladungsreihenfolgen (Fixed Order) zu visualisieren, wurden alle EOD-Zeiten - sowohl die der Fische als auch die des Playbacks - gegen die Versuchszeit aufgetragen und visuell

analysiert. Dabei spielten die Intervalllängen zwischen den einzelnen elektrischen Signalen keine Rolle.

Die erhobenen Daten wurden zusätzlich hinsichtlich Echo-Antworten der Fische untereinander wie auch von den Fischen auf das Playbacksignal untersucht. Dazu wurde das Programm echo.bat verwendet (entwickelt von C. Loock, Universität München), worauf ein Chi²-test ($p < 0,05$) zur Festlegung der Signifikanz folgte (siehe Kapitel 2.2.4.3). Zusätzlich wurden die bei der Aufnahme erwarteten EOD-Überlagerungen berechnet, um sie mit der Anzahl der tatsächlich überlagernden EODs zu vergleichen. Dazu wurde die bereits in Kapitel 2.2.4.3 erwähnte Software overlap_3.1 (entwickelt von C. Loock, Universität München) genutzt. Des Weiteren wurden die insgesamt 48 aufgezeichneten Videos hinsichtlich folgender Kriterien analysiert:

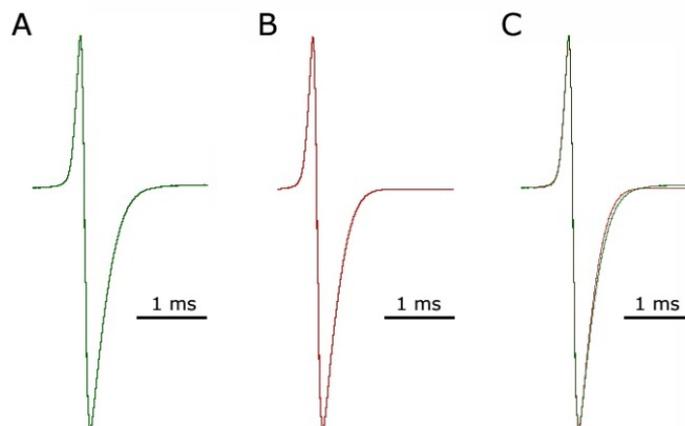
1. Verbleiben ein oder mehrere Fische während des Versuches in ihren Ruhepositionen?
2. Schwammen ein oder mehrere *Mormyrus rume* zur Playbackelektrode?
3. Welches Verhalten zeigten die Tiere gegenüber der Playbackelektrode?

So konnte in insgesamt drei Playbackexperimenten das elektrische Verhalten einer freischwimmenden Gruppe von fünf *Mormyrus rume* auf wechselnde Playbackrhythmen untersucht und in insgesamt 48 Versuchen das motorische Verhalten der Tiere während der Ausgabe von Playbackrhythmen analysiert werden.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Playbacksignale

Um geeignete Playbacksignale zu generieren, wurde ein EOD eines einzelnen *Mormyrus rume* über Spike2 aufgezeichnet, welches mit ausgewählten IDI-Rhythmen in Audiodateienerstellende MATLAB-Skripte eingelesen wurde. Die so entstandenen Audiodateien (Ruhem, Fressen, Aggression) wurden in Spike2 importiert, von wo aus die Playbackrhythmen, basierend auf dem natürlichen Fisch-EOD, über einen Digital-Analog-Wandler, einen Verstärker und einen Symmetrieüberträger zur Playbackelektrode geleitet wurden. Dabei war sicherzustellen, dass das originale EOD durch die gesamte Prozedur kaum Veränderungen erlitt, so dass den Versuchstieren ein vermeintlich echter elektrischer Entladungsrhythmus präsentiert werden konnte. Wie Figur 17 zeigt, erfährt lediglich das Ende der negativen Playback-EOD-Phase eine leichte Verschiebung hin zur positiven Phase, was durch die MATLAB-Umwandlung des digitalen EODs zur Audiodatei verursacht wird. Da aber diese Verschiebung minimal war, ist davon auszugehen, dass das Playback-EOD das natürliche EOD in adäquater Weise widerspiegelt, weshalb es in dieser Form für die gesamte Versuchsreihe verwendet wurde.



Figur 17: Vergleich des natürlichen *Mormyrus rume* EODs (A, grün) mit dem Playbacksignal (B, rot). Legt man beide EODs übereinander erkennt man eine leichte zeitliche Verschiebung seitens des Playbacksignals am Ende der negativen Phase hin zur positiven Phase (C).

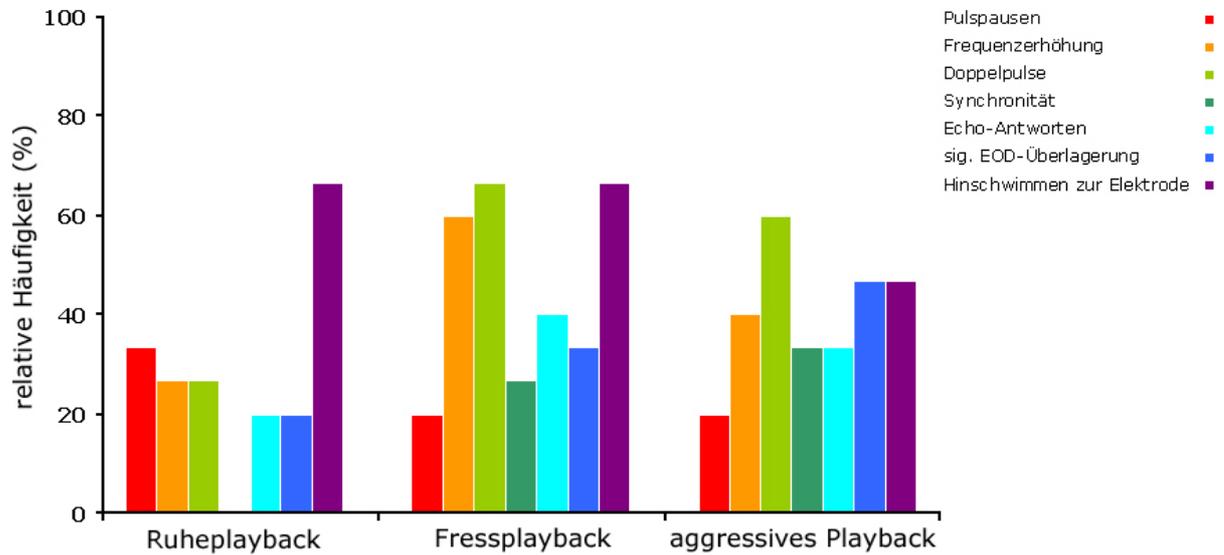
3.3.2 Elektrische Kommunikation über Playbacksignale

Playbackversuche mit isolierten M. rume

Präsentierte man isolierten *Mormyrus rume* verschiedene Playbackrhythmen (Ruhem, Fressen, aggressiver Rhythmus) basierend auf einem arteigenen EOD, reagierten die Tiere sowohl lokomotorisch als auch elektrisch auf den vermeintlich fremden Fisch. Alle Versuchstiere schwammen, ausgehend von verschiedenen Versteckpositionen im Wohnbereich des Beckens, mindestens zweimal zur Playbackelektrode, die sie spätestens nach Beendigung der Signalausgabe wieder verließen. Fisch 5 zeigte dabei in allen Versuchen diese motorische Reaktion. Dabei kam es gegenüber der Playbackelektrode von verschiedenen Tieren gelegentlich zu Flossenschlägen und Beißversuchen aber auch zu Suchverhalten in der unmittelbaren Nähe der Kohleelektroden, was durch Graben mit der Schnauze im Kies gekennzeichnet war. Zusätzlich konnten elektrische Reaktionen aller fünf Individuen auf das Playback beobachtet werden, was sich durch Pulspausen, Frequenzerhöhungen, Doppelpulsmuster, synchronen Entladungsrhythmen und/oder Echo-Antworten widerspiegelte (Tabelle 5). Fisch 2 reagierte hauptsächlich mit Pulspausen, sobald der Playbackrhythmus ausgesendet wurde, wohingegen vor allem die Fische 1, 4 und 5 ihre Entladungsfrequenz nach Start des Playbacks erhöhten. Des Weiteren produzierten diese Fische am häufigsten Doppelpulsmuster, bei denen jeweils zwei EODs kurz nacheinander generiert wurden. Alle Individuen imitierten den vorgespielten Entladungsrhythmus mindestens einmal, wobei das Versuchstier seine EODs unmittelbar nach den Playbacksignalen generierte und so einen identischen elektrischen Rhythmus produzierte. Fisch 4 zeigte dieses Verhalten insgesamt fünf Mal, allerdings konnte, ähnlich wie bereits bei synchronen Entladungsmustern unter echten Fischpaaren (Tabelle 3), dieses elektrische Verhalten nicht bei vorgespielten Ruherhythmen beobachtet werden.

Welche Verhaltensweisen isolierte *Mormyrus rume* bei den verschiedenen Playbackrhythmen (Ruhem, Fressen, Aggression) am häufigsten zeigten ist in Figur 18 dargestellt. Dabei wird deutlich, dass Doppelpulsmuster und Hinschwimm-Reaktionen, gefolgt von Frequenzerhöhungen die prominentesten Reaktionen auf die verschiedenen Playbacks darstellen. Insgesamt reagierten die Tiere vermehrt auf vorgespielte Fressrhythmen, wohingegen die Reaktionen auf wiedergegebene Ruherhythmen am geringsten ausfielen. In Figur 19 A - C ist jeweils eine Beispielreaktion von Pulspausen, Frequenzerhöhungen und Doppelpulsmustern verschiedener Tiere auf die Playbacksignale

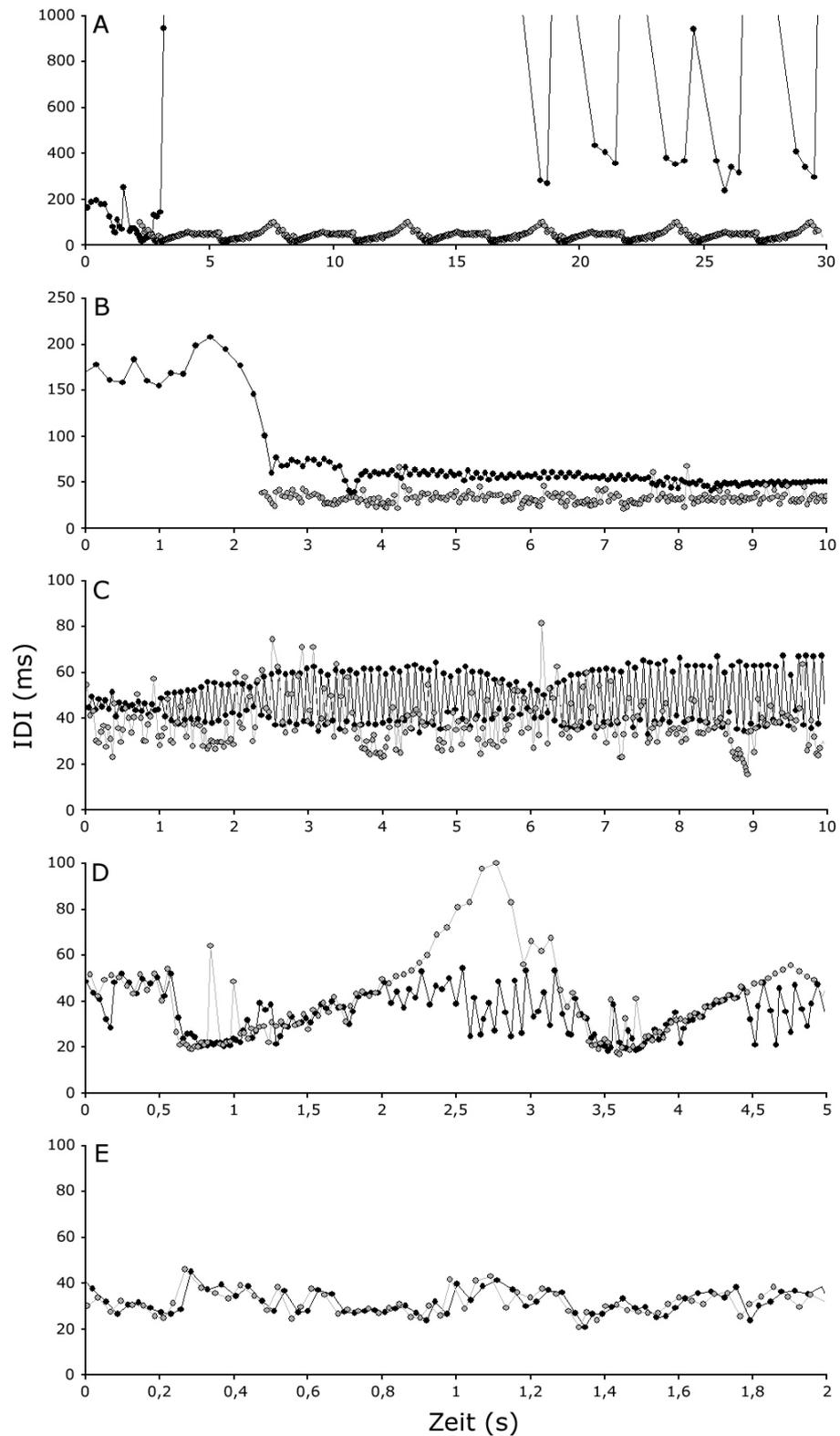
zu sehen, wogegen Figur 19 D und E exemplarisch synchrone Pulsmuster auf die verschiedenen Playbackrhythmen zeigen.



Figur 18: Relative Häufigkeit elektrischer und motorischer Reaktionen auf unterschiedliche Playbackrhythmen von insgesamt fünf isolierten *Mormyrus rume*. Jeder Playbackrhythmus wurde 15 Mal wiedergegeben.

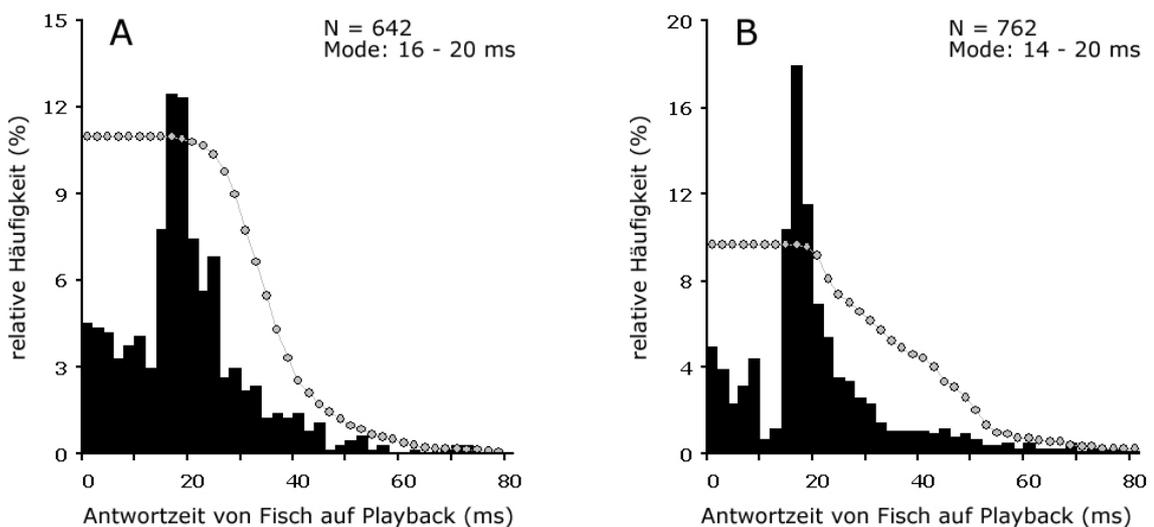
		Fischreaktionen							
	Playbackrhythmus	Pulspause	Frequenzerhöhung	Doppelpulse	Synchronität	Echo	Schwamm zu Playback	sig. EOD-Überlagerung	
Fisch 1	Ruhen	1							
		2	x				x		
		3	x				x		
	Fressen	1		x	x			x	
		2		x	x			x	
		3		x	x	x	x	x	
	Aggressiv	1		x	x		x	x	
		2	x	x	x			x	x
		3		x	x			x	x
Fisch 2	Ruhen	1						x	
		2	x					x	
		3							
	Fressen	1	x						x
		2	x						
		3	x	x	x			x	
	Aggressiv	1							
		2	x						
		3			x	x		x	
Fisch 3	Ruhen	1	x				x		
		2							x
		3	x					x	
	Fressen	1							x
		2							
		3							
	Aggressiv	1							
		2				x			
		3							
Fisch 4	Ruhen	1		x	x		x	x	
		2		x	x		x	x	
		3		x	x		x	x	
	Fressen	1		x	x	x	x	x	
		2		x	x	x		x	x
		3		x	x	x	x	x	
	Aggressiv	1			x				x
		2	x			x			x
		3			x	x	x	x	x
Fisch 5	Ruhen	1						x	
		2						x	
		3		x	x			x	
	Fressen	1			x		x	x	
		2		x	x		x	x	x
		3		x	x		x	x	x
	Aggressiv	1		x	x		x	x	
		2		x	x	x	x	x	x
		3		x	x		x	x	x

Tabelle 5: Übersicht über die individuellen Fischreaktionen auf verschiedene Playbackrhythmen von insgesamt fünf isolierten *Mormyrus rume*.



Figur 19: Beispiele elektrischer Reaktionen in Form von Pulsaussetzungen (A), gleichzeitiger Frequenzerhöhung (B), Doppelpulsmustern (C) und synchronen Pulsmustern (D & E) isolierter *Mormyrus rume* (schwarz) auf verschiedene Playbackrhythmen (grau; A & D = aggressives Playback, B, C & E = Fressplayback).

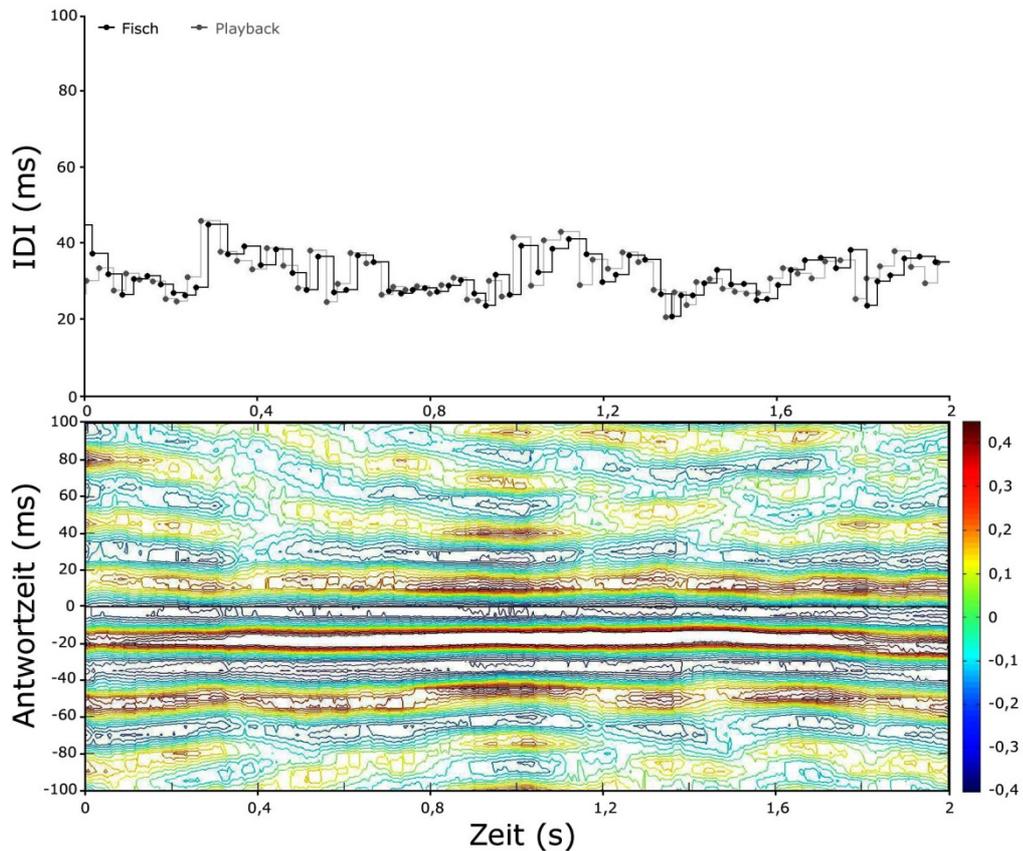
Die synchronen Entladungsrhythmen machen deutlich, dass durch verschiedene Playbacksequenzen verschiedene Entladungsmuster auf Seiten des Fisches hervorgerufen werden können. Dass *Mormyrus rume* seine EODs unmittelbar nach den Playbacksignalen generierte, ist dabei nicht nur aus den IDI-Grafiken in Figur 19 D & E gut zu erkennen, es wird auch in Form von Echo-Antworten deutlich, welche die Fische 1, 4 & 5 auf die Playbacksignale generierten (siehe Tabelle 5). Dabei lag die präferierte Latenzzeit bei 14 - 26 ms, was einen etwas längeren Bereich umfasst, als die zuvor ermittelten präferierten Latenzzeiten auf natürliche Fisch-EODs (14 - 20 ms; siehe Kapitel 2.3.3). Figur 20 zeigt exemplarisch Echo-Antworten von zwei verschiedenen *Mormyrus rume* auf einen Fressrhythmus (A) und auf einen aggressiven Playbackrhythmus (B), wobei die Fische mit bis zu 18 % ihrer generierten EODs und einer Latenzzeit von 14 - 20 ms den Signalen des Playbacks folgten.



Figur 20: Echo-Histogramme von isoliertem Fisch 4 auf ein Fress-Playback (A) und von isoliertem Fisch 5 auf ein aggressives Playback (B) (Binbreite = 2 ms). Die x-Achse zeigt die zeitliche Verzögerung der EODs des Fisches auf die Playbacksignale. Die gepunktete Linie definiert die Signifikanzschwelle (χ^2 -Test $p < 0,05$).

Doch auch durch Kreuzkorrelationsanalysen wird das Zusammenspiel zwischen Fisch- und Playback-Signalen deutlich: Figur 21 zeigt klar, dass lediglich der echte Fisch mit einer Latenzzeit von 16 - 20 ms auf den vorgespielten Fressrhythmus reagiert (unterer negativer Abschnitt). Der obere positive Abschnitt der Korrelationsabbildung stellt dagegen den

Antwortbereich des Playbacks auf die EODs des Fisches dar, wobei nur wenige Bereiche von kurzer Dauer positive Kreuzkorrelationskoeffizienten markieren. Dies ist allerdings dem Zufall zuzuschreiben.



Figur 21: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zwischen einem isolierten *Mormyrus rume* und Playbacksignalen, die einen Fressrhythmus wiedergeben. Der obere Bereich der Kreuzkorrelation stellt das Antwortverhalten des Playbacks auf den Fischrhythmus dar, der untere Bereich das Antwortverhalten des Fisches auf den Playbackrhythmus.

Interessanterweise kamen EOD-Überlagerungen in 15 von 45 Fällen (33,33 %) signifikant häufiger vor als zufällig erwartet, und das unabhängig von dem vorgespielten Playbackrhythmus (siehe Tabelle 5). Dies steht im Gegensatz zu den EOD-Überlagerungen der homogenen 5er Gruppe *Mormyrus rume*, bei denen alle Überlagerungen dem Zufallsniveau entsprachen (siehe Kapitel 2.3.3).

Playbackversuche mit 5er Gruppe M. rume

Nachdem isolierten *Mormyrus rume* elektrische Playbackrhythmen vorgespielt worden waren, befanden sich für diese Testreihe alle fünf Fische gemeinsam im Versuchsbecken. Sobald sich die Fische einzeln in unterschiedlichen Versteckmöglichkeiten befanden wurden der Gruppe jeweils 16 Ruhe-, Fress- und aggressive Playbackrhythmen präsentiert, auf die die Tiere Hinschwimm-Reaktionen zeigten. Dabei reagierten entweder alle Gruppenmitglieder mit diesem motorischen Verhalten oder nur einzelne, während in 14 von insgesamt 48 Versuchen (29,16 %) keines der Tiere seine Versteckposition verließ. In 10 von 48 Fällen (20,83 %) schwammen dagegen einzelne Fische zur Playbaeklektrode, wobei diese motorische Reaktion von gleichzeitig drei Tieren am seltensten beobachtet wurde. Insgesamt war die Anzahl der Fische an der Playbaeklektrode bei ausgegebenen aggressiven Playbackrhythmen am höchsten, wohingegen die wenigsten Hinschwimm-Reaktionen auf Ruherhythmen gezeigt wurden (Tabelle 6). Wenn mehrere Tiere zu der Playbaeklektrode schwammen taten sie dies jedoch nicht zeitlich sondern nacheinander, allerdings erkundeten sie den Sendeort gemeinsam, bevor sie ebenfalls nacheinander zurück in den Wohnbereich schwammen. In dieser Versuchsreihe blieben Flossenschläge und Beißversuche gegenüber der Elektrode jedoch aus, einzelne Tiere zeigten allerdings das bereits für isolierte Fische beschriebene Suchverhalten (siehe oben).

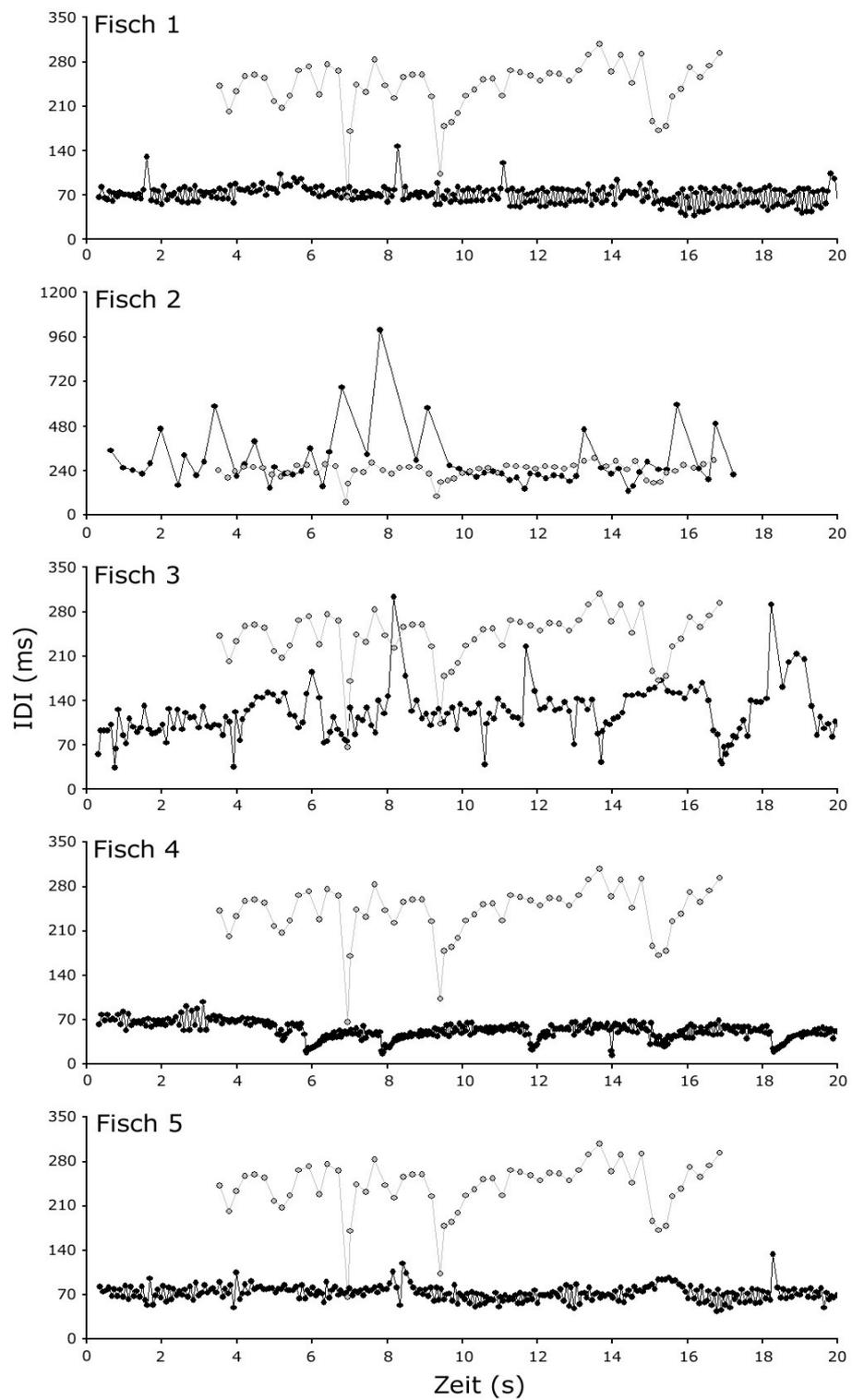
		Anzahl der Fische die gleichzeitig an der Playbaeklektrode waren					
		Null	Einer	Zwei	Drei	Vier	Fünf
Playbackrhythmus	Ruhen (N = 16)	8	2	4	1	1	0
	Fressen (N = 16)	4	3	3	0	2	4
	Aggressiv (N = 16)	2	5	1	3	4	1

Tabelle 6: Übersicht über die Anzahl der Fische, welche sich gleichzeitig an der Playbaeklektrode befanden, während verschiedene Playbackrhythmen wiedergegeben wurden.

Auch die elektrischen Reaktionen der Fischgruppe auf verschiedene Playbackrhythmen (Figur 22 A - C) waren bei ausgesendetem Ruherhythmus am geringsten, Fisch 3 zeigte dabei keine Antwort auf das ausgegebene IDI-Muster (Tabelle 7). Allerdings generierten Fisch 1, 4 und 5 Doppelpulsmuster während der Playbackausgabe, wohingegen Fisch 2 längere Pulspausen produzierte (Figur 22 A).

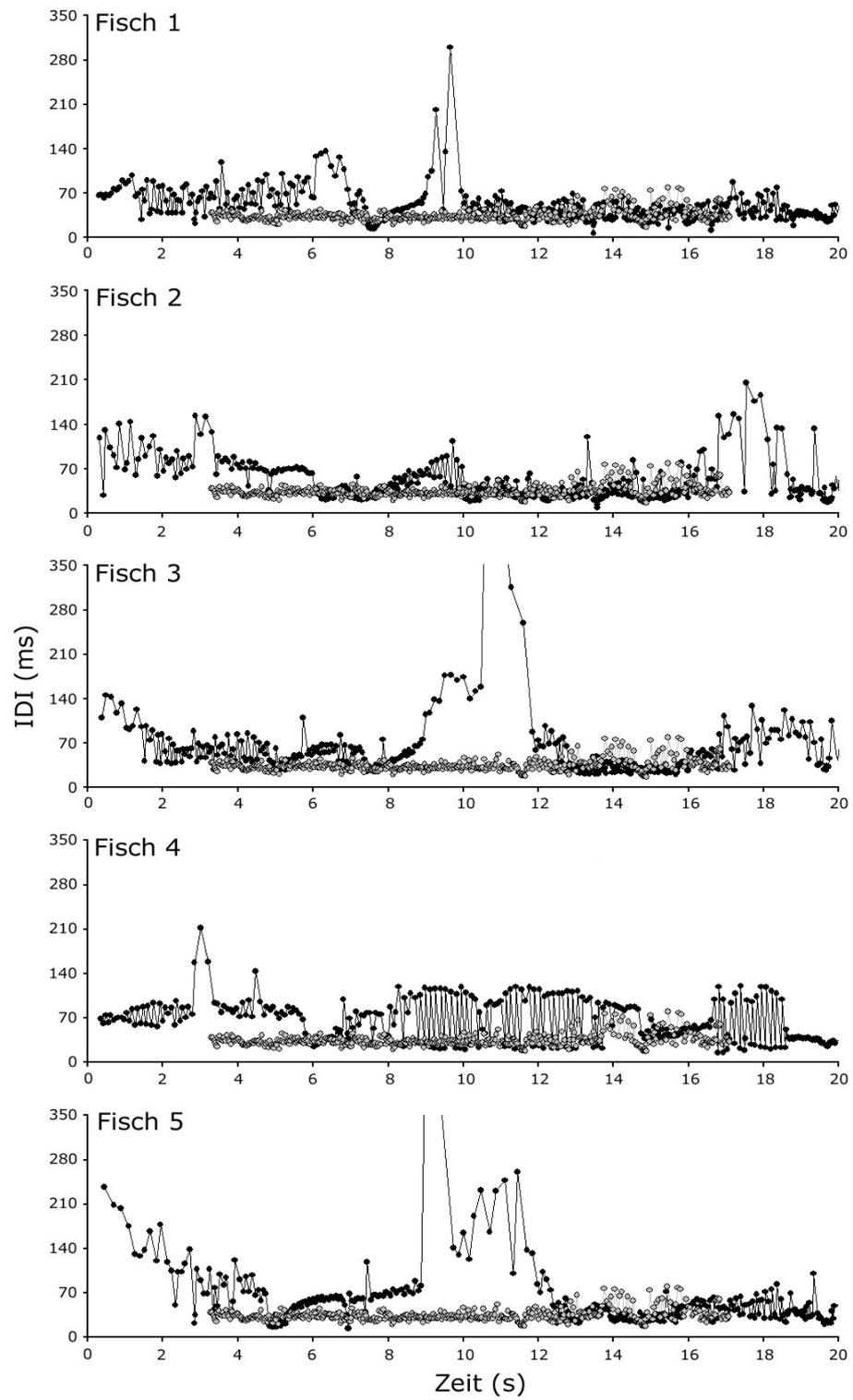
Bei ausgegebenem Fressrhythmus wiesen dagegen alle Fische starke IDI-Schwankungen mit zum Teil langen Pulspausen auf, Fisch 5 generierte sogar von der 5. bis zur 9. Sekunde Ansätze eines aggressiven elektrischen Entladungsmusters (Figur 22 B). Während dem ausgesendetem aggressivem Playback konnte solch eine Reaktion seitens der Fische jedoch nicht beobachtet werden, wobei auch hier die IDI-Rhythmen aller Fische stark schwankten (Figur 22 C).

A

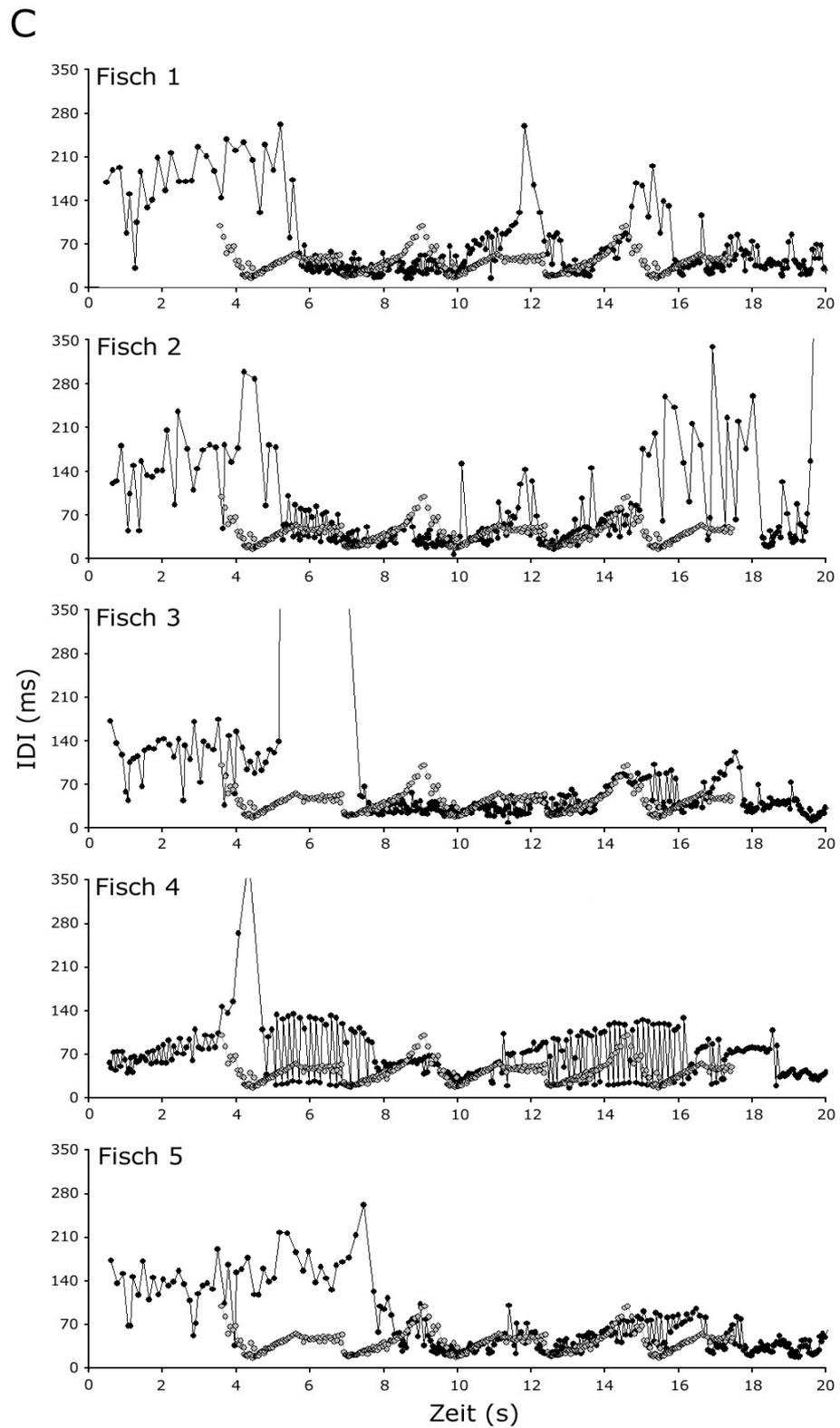


Figur 22 A: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* (schwarz) bei gleichzeitig ausgesendetem Ruheplayback (grau).

B

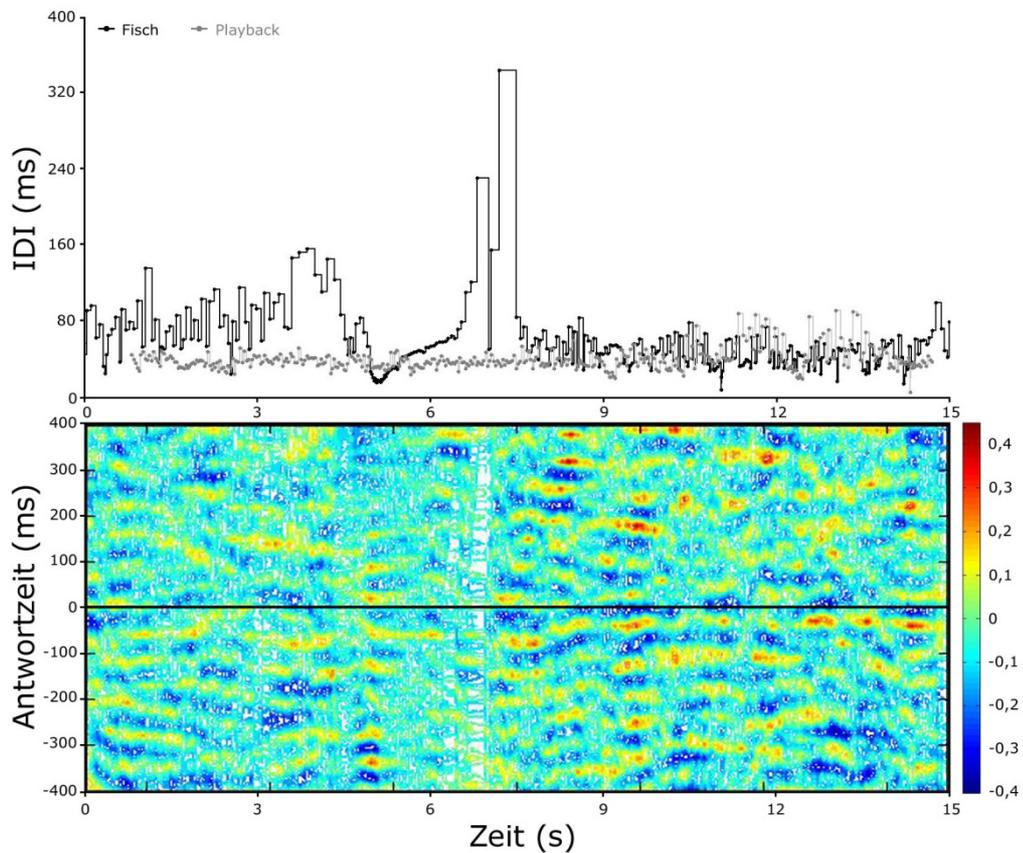


Figur 22 B: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* (schwarz) bei gleichzeitig ausgesendetem Fressplayback (grau).



Figur 22 C: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* (schwarz) bei gleichzeitig ausgesendetem aggressivem Playback (grau).

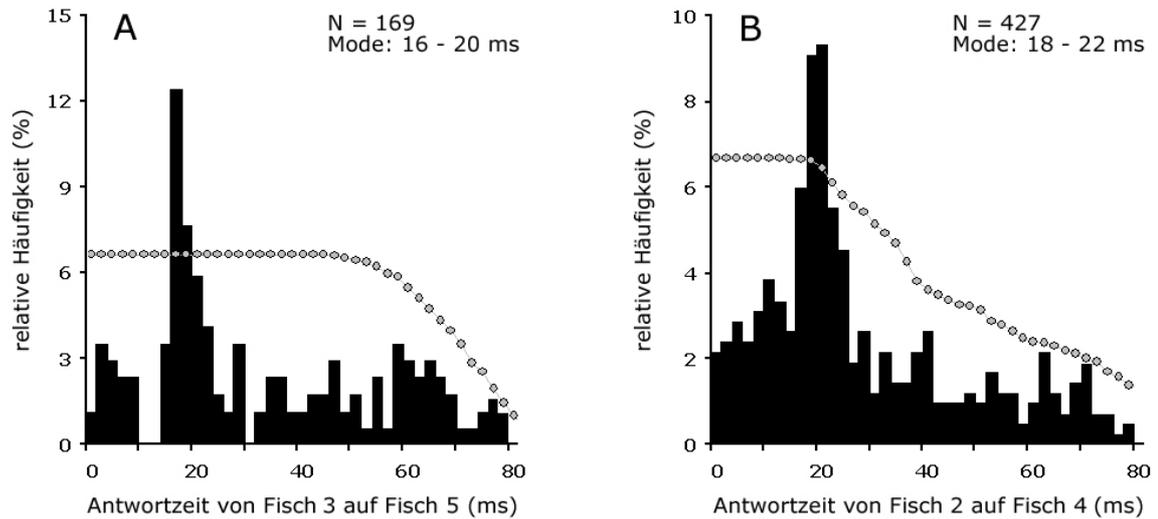
Insgesamt generierten die Tiere bei allen Playbackrhythmen - wie isolierte *Mormyrus rume* - vereinzelt Pulspausen, Doppelpulse und Frequenzerhöhungen. Letztere konnten jedoch ausschließlich bei ausgegebenem aggressiven Playbackrhythmus beobachtet werden. Allerdings zeigten die durchgeführten Kreuzkorrelationsanalysen, dass keiner der Fische zusammen mit den Playbacksignalen synchrone Entladungen produzierte (Beispiel: Figur 23), und auch Echo-Antworten auf Playbacksignale waren in den analysierten Beispielszenen nicht zu finden (Tabelle 7).



Figur 23: Beispiel einer Kreuzkorrelationsanalyse zwischen dem IDI-Muster eines in der Gruppe befindlichen *Mormyrus rume* und den Playbacksignalen eines Fressrhythmus. Der obere Bereich der Kreuzkorrelationsanalyse würde das Antwortverhalten des Playbacks auf den Fischrhythmus darstellen, der untere Bereich das Antwortverhalten des Fisches auf den Playbackrhythmus. Allerdings kommt es hier zu keiner Korrelation.

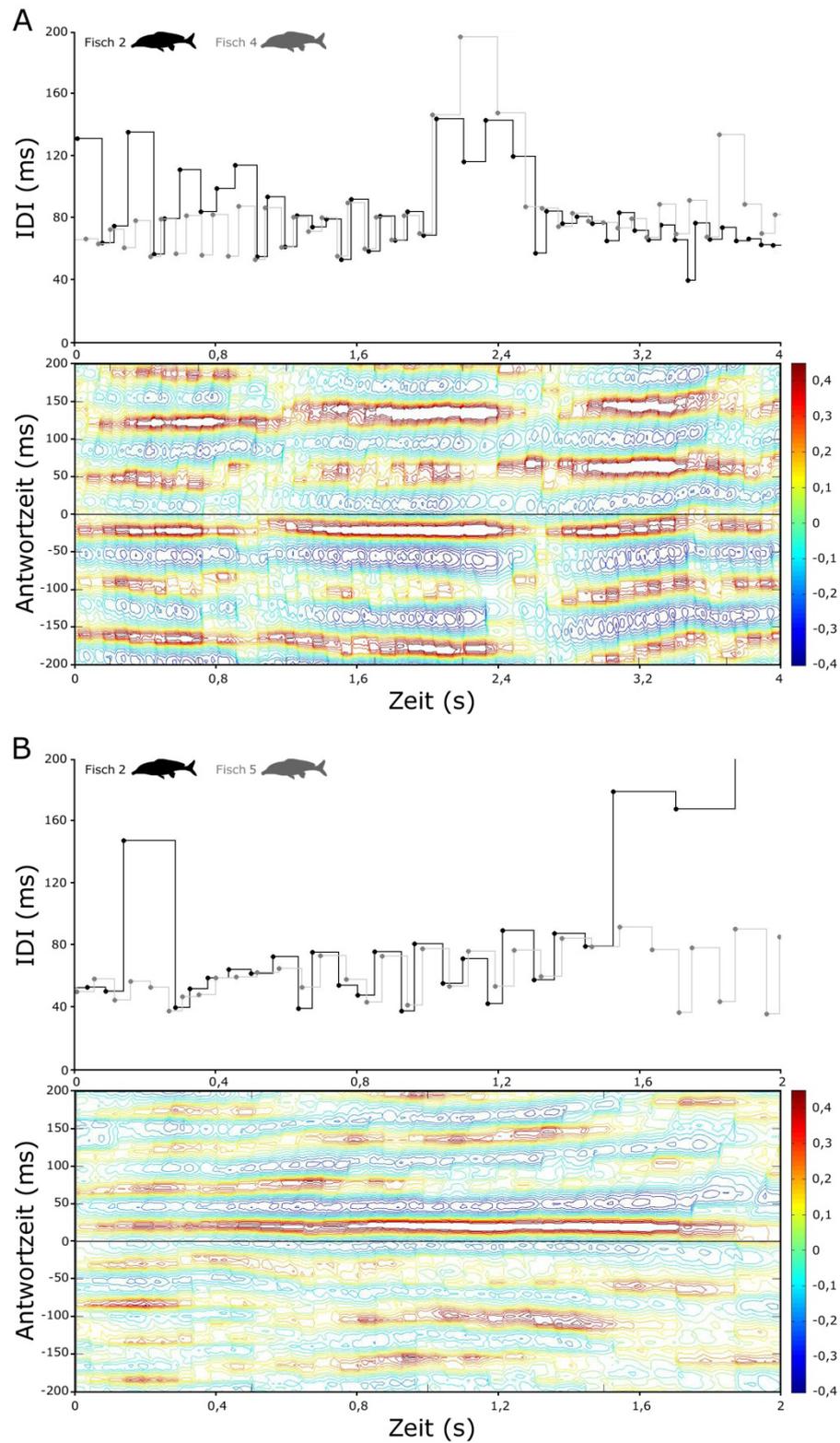
Dagegen konnten Echo-Antworten bei insgesamt sechs Fischpaaren beobachtet werden, bei denen die Tiere mit einer präferierten Antwortzeit von 16 - 22 ms elektrisch den EODs eines Artgenossen folgten (Beispiel Figur 24). In Figur 24 A generiert Fisch 3 ein elektrisches Echo

auf die EODs von Fisch 5 mit einer Latenzzeit von 16 - 20 ms, während gleichzeitig ein Fressrhythmus von der Playbackelektrode wiedergegeben wurde. In Figur 24 B folgte dagegen Fisch 2 den EODs von Fisch 4 mit einer präferierten Latenzzeit von 18 - 22 ms, während die Playbackelektrode elektrisch einen aggressiven Fisch imitierte.



Figur 24: Echo-Histogramme von Fisch 3 auf Fisch 5, während ein Fressplayback wiedergegeben wurde (A) und von Fisch 2 auf Fisch 4 während ein aggressives Playback (B) vorgespielt wurde (Binbreite = 2 ms). Die x-Achse zeigt die zeitliche Verzögerung der EODs des einen Fisches auf die EODs des anderen Fisches. Die gepunktete Linie definiert die Signifikanzschwelle (χ^2 -Test $p < 0,05$).

Und auch synchrone Entladungsmuster tauchten bei insgesamt 14 Fischpaaren in den drei analysierten Situationen auf. Zwei Beispielszenen sind in Figur 25 dargestellt. In Teil A folgt Fisch 2 über einen Zeitraum von vier Sekunden den EODs von Fisch 4, während gleichzeitig ein Fressrhythmus über die Playbackelektrode wiedergegeben wurde (siehe auch Figur 21 B). Der Fisch zeigte eine präferierte Latenzzeit von 25 ms, so dass sein zu Fisch 4 synchrones IDI-Muster um diesen Zeitraum verschoben ist. In Teil B folgt Fisch 5 den EODs von Fisch 2 über einen Zeitraum von zwei Sekunden mit einer präferierten Latenzzeit von ebenfalls 25 ms, während ein aggressiver Playbackrhythmus eines vermeintlich fremden Fisches vorgespielt wurde (siehe auch Figur 21 C). Das von Fisch 5 zu Fisch 2 synchrone IDI-Muster ist somit um 25 ms verschoben.



Figur 25 A - B: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zweier in der Gruppe befindlicher *Mormyrus rume*, während ein Fressplayback (A) und ein aggressives Playback (B) wiedergegeben wurde. Die Beispiele beziehen sich auf die gleichen Daten wie Figur 21 B - C, die Fische besitzen dieselbe Nummerierung. Der obere Bereich der Kreuzkorrelation zeigt das Antwortverhalten von Fisch 4 bzw. Fisch 5 auf die EODs von Fisch 2, der untere Bereich zeigt das Antwortverhalten von Fisch 2 auf die EODs von Fisch 4 bzw. Fisch 5.

Zusätzlich wurden bei ausgegebenem Ruhe- und Fressplayback signifikante Erhöhungen von EOD-Überlagerungen beobachtet (Tabelle 7). Fixed Order-Muster konnten dagegen in den elektrisch analysierten Playbackexperimenten nicht nachgewiesen werden, weder zwischen der homogenen Fischgruppe noch zwischen den Fischen und dem Playback, unabhängig davon, ob drei, vier oder fünf Fische involviert waren.

Playbackrhythmus	Fisch	# EODs	Fischreaktionen						Sig. EOD-Überlagerung
			Puls-pause	Frequenz-erhöhung	Doppel-pulse	Synchronität	Echo	Schwamm zu Playback	
Ruhem	1	284			X				erwartet: 88,43 ± 9,55 gezählt: 94
	2	60	X						
	3	172							
	4	392			X				
	5	274			X				
Fressen	1	418	X					X	erwartet: 327,13 ± 16,55 gezählt: 405
	2	428						X	
	3	360	X					X	
	4	323			X			X	
	5	352	X					X	
Aggressiv	1	362		X				X	erwartet: 276,67 ± 17,24 gezählt: 339
	2	320		X				X	
	3	393	X	X				X	
	4	316	X		X			X	
	5	350		X				X	

Tabelle 7: Übersicht der individuellen motorischen und elektrischen Reaktionen der in der Gruppe befindlichen Fische auf insgesamt drei verschiedene Playbackrhythmen. Die Fischnummerierungen wechseln pro Versuch und beziehen sich somit auf unterschiedliche Individuen.

3.4 Diskussion

Mit der in Kapitel 3.2.2 verwendeten Technik war es möglich, Playbackrhythmen mit arteigenen elektrischen Entladungsmustern basierend auf arteigenen EODs zu erstellen. Dadurch konnten elektrische Signale eines vermeintlich fremden *Mormyrus rume* simuliert werden. Dass die einzelnen Versuchstiere die Playbacksignale wahrnahmen, wurde dabei durch ihr motorisches und elektrisches Verhalten bestätigt.

Playbackversuche mit isolierten M. rume

Bei den durchgeführten Versuchen mit isolierten *Mormyrus rume* verließen alle Individuen unabhängig vom wiedergegebenen Rhythmus ihre Versteckpositionen mindestens zweimal, um zur Playbaquelektrode zu schwimmen, sobald diese elektrische Signale aussendete. Zusätzlich reagierten alle Fische elektrisch auf die ausgesendeten EODs, indem sie zeitweise Pulspausen, Frequenzerhöhungen und/oder Doppelpulsmuster generierten, sobald das Playback startete (Figur 18, Figur 19, Tabelle 5). Dabei scheinen Pulspausen subdominantes Verhalten zu signalisieren, was Moller (1995) bereits für *Brienomyrus niger* beschrieb. Die Tiere sind so für kurze Momente elektrisch unsichtbar, was einer Verstecksituation ähnelt. Dadurch könnten sie Zeit gewinnen, neue Reize wahrzunehmen und einzuschätzen, bevor sie selbst elektrisch reagieren und für vermeintliche Feinde wieder wahrnehmbar wären. Abrupte Frequenzerhöhungen deuten dagegen auf eine erhöhte Aufmerksamkeit hin, ausgelöst durch plötzlich auftretende Playbackreize. Ähnliche Reaktionen wurden bereits als so genannte „novelty responses“ beschrieben, bei der Mormyriden ihre EOD-Rate vorübergehend nach Einsetzen eines neuen Stimulus zwecks Elektrolokation erhöhen (z.B. Hall et al., 1995; von der Emde & Zelick, 1995; Post & von der Emde, 1999). Die erhöhte Frequenz steigert dabei das elektrische Ortungsvermögen der Tiere, wodurch Veränderungen im unmittelbaren Umfeld besser wahrgenommen werden können. Vergleichbares Verhalten ist von Fledermäusen (Microchiroptera) bekannt, die während der Jagd die Wiederholungsrate von Echolauten steigern, um ein besseres Bild ihrer Beute zu erhalten (z.B. Schnitzler et al., 1987; Schnitzler & Kalko, 2001; Chiu et al., 2009). Aber auch Delphine (Delphinidae) generieren vermehrt hochfrequente Töne zwecks Echo-Ortung im Nahbereich von Beute (z.B. Cranford, 2000).

Traten Frequenzerhöhungen bei *Mormyrus rume* auf, zeigten die Tiere ebenfalls Doppelpulsmuster, bei denen die einzelnen Fische abwechselnd lange und kurze IDIs

produzierten. Auch diese könnten zur Steigerung der Elektrolokation beitragen, wobei die Entladungseigenschaften der Tiere durch regelmäßige Pulsmuster vorhersagbar bleiben. Aufgrund dieser Regelmäßigkeit könnten Doppelpulsmuster als friedliches Signal gedeutet werden, welches Artgenossen die Möglichkeit bietet sich in den Rhythmus einzugliedern. Dennoch würden neu einsetzende Reize besser wahrgenommen werden, ohne dass andere elektrische Fische sich durch die gegenüber Ruheverhalten erhöhte Frequenz bedroht fühlen. Solch ein elektrisches Verhalten wurde bereits in früheren Playbackexperimenten für *Campylomormyrus tamandua* gezeigt, allerdings blieb eine Interpretation, bezogen auf das motorische Verhalten der Tiere aus (Kramer, 1996).

Zusätzlich zu Frequenzerhöhungen und Doppelpulsmustern konnten synchrone Entladungsmuster beobachtet werden, bei denen der Fisch Playbackrhythmen imitierte, indem er den wahrgenommenen Rhythmus zeitversetzt selbst generierte (siehe Figur 21). Dieses Verhalten zeigten alle Individuen, allerdings kam es lediglich zu einer Nachahmung von Fress- und aggressiven Playbackrhythmen, während bei ausgegebenem Ruherhythmus solch eine elektrische Reaktion ausblieb (Tabelle 5). Ähnliche Beobachtungen konnten zuvor bei einer homogenen Fischgruppe gemacht werden, die bei Schwimm-, Fress- und aggressivem Verhalten synchrone Pulsmuster generierte, nicht jedoch in Ruhesituationen (siehe Kapitel 2.3.3). Demnach scheint kein besonderes Interesse an kommunikativer Interaktion mit einem vermeintlich ruhenden *Mormyrus rume* zu bestehen. Dagegen könnten Fressrhythmen für das Versuchstier durchaus von Bedeutung sein: Eine Nachahmung der elektrischen Entladungen könnte friedliches Verhalten signalisieren, um eine gemeinsame Futtersuche hervorzurufen, ohne jedoch aggressives Verhalten auszulösen. Dass aufeinander abgestimmte Signale soziale Bande stärken können, ist beispielsweise auch von Pottwalen (*Physeter macrocephalus*) bekannt, die ebenfalls synchrone Rufmuster produzieren (z.B. Schulz et al., 2008). Aber auch Primaten wie Zwergseidenäffchen (*Cebuella pygmaea*) oder Siamangs (*Hylobates syntactylus*) generieren aufeinander abgestimmte Laute um friedfertigen Gruppenkontakt zu halten (z.B. Snowdon & Cleveland, 1984; Geissmann & Orgeldinger, 1999).

Kam es seitens der Playbackelektrode zu aggressiven Entladungen, zeigten manche Fische ebenfalls aggressive elektrische Pulsrhythmen, was durch ihr motorisches Verhalten stellenweise verstärkt wurde. So konnten je nach Individuum Beißversuche und Flossenschläge gegenüber der Playbackelektrode beobachtet werden, die jedoch

unmittelbar nach Beendigung der Signalausgabe endeten. Vergleichbares Verhalten konnte bereits bei *Marcusenius macrolepidotus* während Playbackexperimenten nachgewiesen werden, bei denen insgesamt fünf Individuen die Playbackelektrode angriffen und mittels Kopfstößen attackierten (Hanika & Kramer, 2005). Ebenso war es bei *Mormyrus rume* möglich, durch Playbacksignale aggressives Verhalten bei den eigentlich in Isolation befindlichen Tieren hervorzurufen. Zusätzlich konnte die Erzeugung von in Fresssituationen charakteristischen elektrischen Rhythmen durch entsprechende Playbacksequenzen bei den Tieren ausgelöst werden.

Darüber hinaus generierten drei der fünf Versuchstiere neben synchronen Entladungsmustern Echo-Antworten (siehe Figur 20 & Tabelle 5) auf die Playbacksignale, unabhängig davon welcher Rhythmus ausgegeben wurde. Die präferierte Antwortzeit lag bei 14 - 26 ms, was - wie die Antwortzeiten auf natürliche Artgenossen - in den Echo-Bereich weiterer Mormyriden fällt (Russel et al., 1974; Heiligenberg, 1976; Lücker & Kramer, 1981; Kramer, 1990). Dass sich die Tiere in keiner Ruheposition befanden und während allen Echo-Antworten aktiv zur Playbackelektrode schwammen, bekräftigt die Theorie der Revierverteidigung (siehe Kapitel 2.4). Diese steht nicht nur im Einklang mit den Gesängen der Fraserzaunkönige (*Pheugopedius euophrys*) (Fortune et al., 2011), sondern auch mit den Wechselgesängen der Weißscheidenrötel (*Cossypha niveicapilla*), bei denen weibliche und männliche Vögel ebenfalls zwecks Revierverteidigung Echo-Antworten auf das Signal des Gesangspartners generieren (Thorpe, 1972). Zwar kann man bei den hier durchgeführten Versuchen keine Aussage über Geschlechter treffen, jedoch könnte der Fisch einen durch die Playbacksignale simulierten Eindringling wahrgenommen haben, was ein revierverteidigendes Echo-Verhalten ausgelöst haben könnte.

Die Versuche zeigen demnach, dass eine elektrische Reaktion von isolierten *Mormyrus rume* allein durch Playbacksignale ausgelöst werden kann, was darauf schließen lässt, dass die Tiere aufgrund der wahrgenommenen elektrischen Entladungen die Anwesenheit eines Artgenossen annahmen.

Playbackversuche mit Fischgruppe

Dass auch ganze Fischgruppen einen zusätzlichen elektrischen Sender wahrnehmen, konnte dagegen in den Versuchen gezeigt werden, in denen einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* verschiedene elektrische Rhythmen präsentiert wurden. Dabei schwamm in 70,83 % der durchgeführten Experimente mindestens ein Tier zur Senderelektrode, während in 10,41 % die gesamte Fischgruppe dieses motorische Verhalten zeigte (Tabelle 6). Bei ausgegebenem aggressivem Pulsmuster konnte das Hinschwimmen am häufigsten beobachtet werden, wogegen dieses Verhalten bei präsentiertem Ruherhythmus reduziert war. Es ist demnach davon auszugehen, dass zwar alle Tiere das Playback registrierten und die verschiedenen Rhythmen (Ruhen, Fressen und Aggression) voneinander unterscheiden konnten, das Interesse für Ruherhythmen jedoch geringer war. Ähnliche Ergebnisse konnten bereits Kramer und Kuhn (1994) für *Campylomormyrus rhynchophorus* erzielen: Sie bewiesen, dass diese Art generell in der Lage ist, unterschiedliche elektrische Entladungen voneinander zu unterscheiden, es aber durchaus präferierte IDI-Rhythmen gibt. Dabei spielten sie den Tieren IDI-Rhythmen eines Artgenossen und eines nahen Verwandten vor, wobei *Campylomormyrus rhynchophorus* den Arteigenen Rhythmus klar bevorzugte.

Wie zuvor bei isolierten *Mormyrus rume* konnten auch innerhalb der Fischgruppe Pulspausen, Frequenzerhöhungen und/oder Doppelpulsmuster als Reaktionen auf Playbacksignale beobachtet werden (Tabelle 7). Dabei ist auch in diesen Fällen davon auszugehen, dass Pulspausen subdominantes Verhalten widerspiegeln, wodurch die Tiere für Artgenossen zumindest elektrisch zeitweise nicht wahrnehmbar sind. Insgesamt trat dieses Pulsverhalten häufiger bei ausgegebenem Fressrhythmus auf, wobei drei der insgesamt fünf Individuen längere elektrische Entladungspausen aufwiesen. Demnach scheinen Pulspausen kein universelles Verhalten darzustellen, das von allen Gruppenmitgliedern auf Playbacksignale gezeigt wird. Vielmehr macht es den Anschein, dass diese Reaktionen mit der Individualität eines einzelnen Tieres in Verbindung stehen. Dass verschiedene Individuen gleicher Spezies unterschiedliches Verhalten auf gleiche Stimuli zeigen, ist dabei bereits von diversen Tierarten bekannt, wie beispielsweise von Murmeltieren (*Marmota*) (Armitage, 1986), Schimpansen (*Pan*) (Buirski et al., 1978), Sonnenbarschen (*Centrarchidae*) (Beachman, 1988; Coleman & Wilson, 1997) und Elritzen (*Phoxinus phoxinus*) (Magurran & Girling, 1986). Leider war es bei den hier durchgeführten Versuchen nicht möglich, die einzelnen Versuchstiere über mehrere Aufnahmen hinweg zu

identifizieren, weshalb keine Aussagen über individuelle elektrische Reaktionen innerhalb einer Fischgruppe getroffen werden können. Allerdings war die Anzahl der Pulspausengenerierenden Fische während der jeweiligen Versuche unterschiedlich, was zu der Feststellung führt, dass einzelne *Mormyrus rume* differenziert auf wechselnde Playbackrhythmen reagieren können.

Das unterschiedliche Reaktionsverhalten der Tiere wird auch durch plötzliche Frequenzerhöhungen seitens vier von fünf Fischen, während ausgesendeten aggressiven Playbacksignalen deutlich, zumal diese Reaktion bei wiedergegebenem Ruhe- und Fressrhythmus ausblieb. Frequenzerhöhungen bieten dabei Vorteile für die zeitliche Auflösung während der Elektrolokation, wodurch ein vermeintlich kampfbereiter Artgenosse von in Gruppen befindlichen *Mormyrus rume* besser geortet werden könnte. Frequenzerhöhungen können auch hier als Antwort auf neue Reize verstanden werden, wodurch die Tiere vermehrt Informationen über fremde Objekte erhalten, wie es bereits für „novely responses“ beschrieben wurde (z.B. Harder et al., 1967; Meyer, 1981). In dieser Versuchsreihe ist allerdings kein Zusammenhang zwischen Frequenzerhöhungen und Doppelpulsmustern zu erkennen, wie es bei den Playbackversuchen mit isolierten Fischen der Fall war. Unabhängig von dem ausgegebenem Playbackrhythmus zeigte jedoch mindestens ein Tier Doppelpulsmuster, während des wiedergegebenen Ruherhythmus erbrachten sogar drei von fünf Fischen diese Reaktion auf einen neu wahrgenommenen Reiz, wie bereits *Camylomormyrus tamandua* in früheren Playbackexperimenten (Kramer, 1996). Interessanterweise generierte jedoch keines der Gruppenmitglieder synchrone Entladungsmuster, abgestimmt auf die Playbackrhythmen (siehe Figur 23), und auch Echo-Antworten auf Playbacksignale blieben in den elektrisch analysierten Versuchen aus. Dennoch konnten synchrone Entladungsmuster zwischen echten Fischpaaren beobachtet werden (Figur 25), bei denen ebenfalls Echo-Antworten unabhängig von den Playbacksignalen zu finden waren (Figur 24). Demnach scheint *Mormyrus rume*, insofern die Möglichkeit besteht, natürliche Artgenossen und somit dynamische Signale zwecks elektrokommunikativer Interaktionen zu bevorzugen. Das würde aber auch bedeuten, dass die Fischgruppe auf einen neu einsetzenden Entladungsrhythmus entspannter reagiert, wodurch ebenfalls die fehlende Revierverteidigung in Form von Echo-Verhalten erklärt würde. Die fehlende Revierverteidigung deutet wiederum auf einen hohen Gruppenzusammenhalt hin, durch den sich einzelne Individuen geschützt und eventuell

gestärkt fühlen könnten, was verringerte Aggressivität zur Folge hätte. Bestätigt wird diese Vermutung durch das Ausbleiben von Flossenschlägen und Beißversuchen gegenüber der Playbackelektrode, wohingegen Suchverhalten von den Gruppenmitgliedern durchaus gezeigt wurde. Die Gruppengröße scheint demnach auch bei *Mormyrus rume* eine wichtige Rolle im Bezug auf aggressives Verhalten gegenüber Artgenossen zu spielen, wie es beispielsweise bereits von Bienen (*Trigona spinipes*) (z.B. Nieh et al., 2005), Hirschmäusen (*Peromyscus maniculatus*) (z.B. Healey, 1966) und Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) (z.B. Bernstein & Ehardt, 1985) bekannt ist.

Vergleich elektrisches Verhalten: Fisch-Fisch vs. Fisch-Playback

Die durchgeführten Playbackversuche zeigen, dass arteigene Entladungsrhythmen basierend auf arteigenen EODs sowohl elektrische als auch motorische Reaktionen bei den Versuchstieren auslösen können. Allerdings reagieren isoliert gehaltenen *Mormyrus rume* gegenüber Gruppenfischen intensiver auf plötzlich einsetzende Playbackreize (vgl. Tabelle 5 & 7). Vergleicht man das elektrische Verhalten der Fische mit und ohne Playbacksignalen ist zusätzlich festzustellen, dass EOD-Überlagerungen in Playbackexperimenten signifikant häufiger auftreten: in 17 der insgesamt 48 elektrisch analysierten Playbackversuche lag die Anzahl der zeitlich überlappenden EODs über dem erwarteten Zufallswert (siehe Tabelle 5 & 7), bei homogenen Fischgruppen kam es in keiner der analysierten Sequenzen zu solchen Abweichungen (Tabelle 3). Dies lässt darauf schließen, dass einzelne Tiere ihre elektrischen Entladungen aufeinander abstimmen, starre Playbacksignale dieses Zusammenspiel jedoch stören und die Tiere in solchen Situationen eventuell absichtlich ihre EODs zeitgleich generieren. Dabei verschlechtern EOD-Überlagerungen die elektrolokative Fähigkeiten der Fische und auch die Informationsübertragung mittels elektrischer Signale wird so beeinträchtigt. Dennoch kommt es auch bei natürlichen EODs verschiedener Individuen zu EOD-Überlagerungen, allerdings sind diese geringer und weichen nicht vom Zufallsniveau ab (Tabelle 3). Dem Anschein nach bricht dieses empfindliche System jedoch zusammen, sobald ein elektrischer Sender unflexibel das eigene Entladungsmuster generiert.

Dies könnte auch erklären, warum die Tiere keine Fixed Order zusammen mit dem Playback eingingen. Vermutlich kommt es auch bei diesem Pulsmuster auf die Zusammenarbeit der beteiligten Individuen an, zumal die Intervalle zwischen den einzelnen EODs stark variieren können. Demnach entscheiden die Tiere immer wieder neu, ob sie der eingegangenen

Fixed Order folgen. Allerdings wurden in den Playbackversuchen auch keine Fixed Order-Reihenfolgen innerhalb der durch die Fische generierten EODs beobachtet, was durch die geringe Anzahl an elektrisch analysierten Versuchen, basierend auf dem erheblichen zeitlichen Aufwand, erklärt werden kann.

Vergleicht man das elektrische Verhalten zwischen echten Fischen mit den elektrischen Reaktionen von *Mormyrus rume* auf Playbackrhythmen, kommt es in beiden Gruppen jedoch zu Pulspausen, wogegen plötzliche Frequenzerhöhungen nur während den Playbackversuchen beobachtet werden konnten. Und auch Doppelpulsmuster seitens *Mormyrus rume* konnten hauptsächlich während der Wiedergabe von Playbackrhythmen aufgezeichnet werden, wobei sie während den Verhaltensversuchen zur Bestimmung des elektrischen Kommunikationsradius ebenfalls auftraten. Dass Pulspausen bei beiden Vergleichsgruppen zu finden waren spricht für ein subdominantes Verhalten gegenüber Artgenossen und neu einsetzenden Reizen, insbesondere wenn die Hierarchie zwischen den Sendern noch nicht geklärt werden konnte. Die während Playbackexperimenten häufig auftretenden Frequenzerhöhungen und Doppelpulse scheinen dagegen der verbesserten Elektrolokation von neu einsetzenden Reizen, wie einem Playbacksignal zu dienen, zumal sie in einer gewohnten Gruppenkonstellation nicht oder nur selten auftraten.

Echo-Antworten und synchrone Entladungsmuster wurden dagegen bei beiden Gruppen vermehrt gefunden, wobei die Fische sowohl untereinander als auch auf Playbacksignale abgestimmte EODs generierten. Die bevorzugte Latenzzeit während Echo-Antworten war zwischen echten Fischpaaren mit 10 - 20 ms jedoch etwas kürzer als zwischen Playback- und Fisch-EODs, wobei die präferierte Latenzzeit 14 - 26 ms betrug. Kommt es zu diesen gepaarten elektrischen Interaktionen scheinen die Tiere allerdings kein Problem zu haben, ihren IDI-Rhythmus anzupassen, egal ob es sich bei dem Partner um einen echten Fisch oder um Playbacksignale handelt.

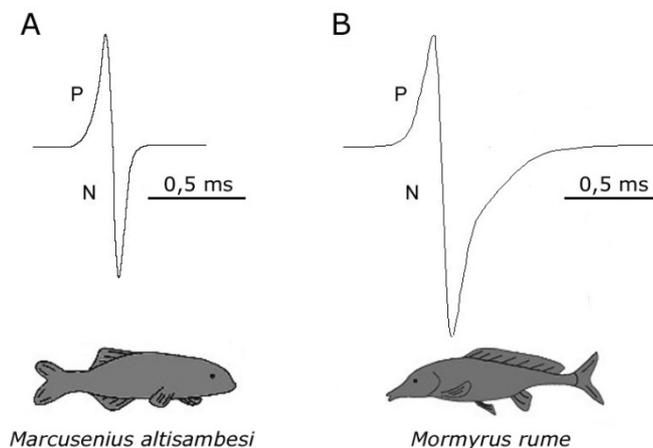
Sendete die Playbackelektrode keine elektrischen Signale aus, blieben Hinschwimm-Reaktionen, Pulspausen, abrupte Frequenzerhöhungen und Doppelpulsmuster aus, was bekräftigt, dass dieses Verhalten durch Playbackrhythmen hervorgerufen wurde. Dabei ist nicht zu differenzieren, ob der generierte IDI-Rhythmus oder das arteigene EOD als Anreiz für die Fische von größerer Bedeutung war, zumal die dazu erschienenen Arbeiten zweigeteilter Meinung sind (z.B. Hopkins & Bass, 1981; Graff & Kramer 1989; Kramer & Kuhn, 1994). Da diese Studie jedoch zum Ziel hatte, elektrische Entladungsrhythmen eines

natürlichen *Mormyrus rume* zu imitieren, wurden Playbackexperimente mit artfremden Signalen von vornherein ausgeschlossen. Ob die Tiere ähnliche Reaktionen beispielsweise auf Rechteckpulse oder EODs artfremder Tiere gezeigt hätten, bleibt daher nur Spekulation und bedarf weiterer Untersuchungen.

4. Kommunikationsstrategien schwach elektrischer Fische

4.1 Vergleich: *Mormyrus rume* vs. *Marcusenius altisambesi*

Marcusenius altisambesi (Kramer, Skelton, van der Bank & Wink, 2007) gehört wie *Mormyrus rume* zur Familie der Nilhechte (Mormyridae), sein Verbreitungsgebiet ist mit dem oberen Sambesi Fluss und dem Okavango Delta jedoch wesentlich kleiner als das seines nahen Verwandten (Machnik et al., 2010). Tritt der Fluss in der Regenzeit über die Ufer, vergrößert sich das Gebiet, weshalb *Marcusenius altisambesi* neben Flussläufen temporär auch in weitläufigen Auengebieten zu finden ist (Kramer et al., 2007). Wie *Mormyrus rume* generiert auch diese Art schwach elektrischer Fische biphasische EODs, die pulsartig von dem im Schwanzstiel sitzenden elektrischen Organ erzeugt werden. Die einzelnen EODs haben eine Länge von ca. 1 ms und sind damit etwa halb so lang wie die von *Mormyrus rume* (Figur 26 A - B). Sie besitzen im Gegensatz zu den elektrischen Signalen ihrer Verwandten ein annähernd ausgeglichenes P/N-Verhältnis: Die positive Phase macht 47,50 % der gesamten EOD-Amplitude aus, die negative Phase 52,50 % (Gebhardt et al., 2013).



Figur 26 A - B: EOD-Vergleich zwischen *Marcusenius altisambesi* (A) und *Mormyrus rume* (B). P bezeichnet die positive Phase, N bezeichnet die negative Phase des EODs.

Ausgewachsene *Marcusenius altisambesi* leben wie juvenile *Mormyrus rume* in sozialen Gruppen, verstecken sich tagsüber allerdings in geschützten, gut durchlüfteten Unterschlupfen und werden erst in der Dämmerung aktiv (Machnik & Kramer, 2011). Dabei zeigen sie gemeinsames Schwimmverhalten und auch die Suche nach Futter gestalten die Tiere in Gruppen (Gebhardt et al., 2013). Um zu testen, ob *Marcusenius altisambesi* ähnliche

elektrische Kommunikationsmuster wie *Mormyrus rume* nutzt, wurden beide Arten einander gegenübergestellt, indem der Kommunikationsradius, die elektrischen Entladungen isolierter Fische und die Entladungsmuster von Fischgruppen verglichen wurden. Da *Marcusenius altisambesi* zu einer neu entdeckten und erst kürzlich beschriebenen Art gehört (Kramer et al, 2007), konnten die Daten im Rahmen einer Diplomarbeit (Böhme, 2011) erstmals erfasst werden. In der Vergangenheit wurden die Fische fälschlicherweise *Marcusenius macrolepidotus* zugeordnet, was durch Kramer et al. (2007) widerlegt wurde. Das Wissen über soziale Kommunikationsstrukturen dieser Art ist bisher sehr gering, zumal sich frühere Arbeiten lediglich mit sexuellem Selektionsdruck (Machnik et al., 2010) und elektrosensorischer Partnerwahl (Machnik & Kramer, 2011) beschäftigten.

Durch den Vergleich der IDI-Muster von *Marcusenius altisambesi* mit denen von *Mormyrus rume* soll dagegen erörtert werden, ob es sich bei den in Kapitel 2 charakterisierten elektrischen Mustern um generelle Kommunikationsstrukturen der Mormyriden handelt oder um spezifische, nur innerhalb einer Art auftretende Interaktionswege. Dazu wurden die EODs von *Marcusenius altisambesi* vermessen und während Ruhe-, Schwimm-, Fress- und aggressiven Situationen, sowohl bei isolierten Tieren als auch bei einer Fischgruppe (vier Individuen), aufgezeichnet. Vor der Analyse der individuellen und zusammenhängenden Entladungsmuster der Tiere wurden die elektrischen Signale den einzelnen Sendern zugeordnet.

4.1.1 Vergleich elektrischer Kommunikationsradien

Glaubt man den Schwellenwertberechnungen von Bennett (1965) für die Knollenorgane der Mormyriden, reagieren diese elektrosensitiven Rezeptoren noch bei 0,2 - 0,4 mV. Demnach würde der elektrische Kommunikationsradius eines 9,21 cm großen *Mormyrus rume* 27 - 31 cm betragen, was ungefähr der 3fachen Fischlänge entspricht (siehe Kapitel 2.3.1). Wie in Kapitel 2.2.2 beschrieben, wurde auch für *Marcusenius altisambesi* die Reichweite des elektrischen Signals basierend auf den Literaturwerten ermittelt. Dazu wurden die EOD-Stärken eines 16 cm großen Fisches mit steigendem Abstand vermessen, was zu folgender Regressionsgleichung führte: $y = 4,5647e^{-0,1102x}$ (Böhme, 2011). Basierend auf dieser mathematischen Formel und dem Schwellenwert von Bennett (1965), der allerdings nicht für genau diese Art bestimmt wurde, beträgt der elektrische Kommunikationsradius des Tieres 85 - 91 cm, wenn die Wasserwerte denen im Versuchsaufbau entsprechen. Dieser Wert

kommt annähernd der 5,5fachen Fischlänge gleich, wobei davon ausgegangen wird, dass er für Artgenossen ähnlicher Größe übereinstimmt.

Für die Versuche zur Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster bei *Marcusenius altisambesi* befanden sich insgesamt vier Individuen in einem 200 cm x 50 cm x 50 cm großen Aquarium, die Fische maßen eine Standardlänge von 16 - 18 cm. Nach dem berechneten Interaktionsradius hätten die Tiere durchaus die Möglichkeit gehabt, sich außerhalb der elektrischen Reichweite ihrer Artgenossen aufzuhalten. Die Fische bevorzugten jedoch kleinere Abstände, wodurch sie in allen analysierten Sequenzen von ihren Nachbarn elektrisch wahrnehmbar waren und somit neben akustischer, visueller und chemischer Kommunikation auch die Möglichkeit zu elektrischen Interaktionen besaßen. Dies steht im Einklang mit den Versuchen zur Identifizierung elektrischer Kommunikationsmuster bei *Mormyrus rume*, bei denen sich ebenfalls alle Individuen in elektrischer Reichweite von mindestens einem Artgenossen befanden. Vergleicht man die beiden Arten, ist jedoch festzuhalten, dass der Kommunikationsradius von *Marcusenius altisambesi* ungefähr dreimal weiter reicht als der von *Mormyrus rume*. Dies ist vermutlich der gesteigerten Körpergröße und somit auch einem größeren elektrischen Organ zuzuschreiben.

Somit unterschieden sich die beiden Arten: Während der elektrische Kommunikationsradius von *Mormyrus rume* etwa die 3fache Fischlänge ausmacht, umfasst der Kommunikationsradius von *Marcusenius altisambesi* ungefähr die 5,5fache Fischlänge.

4.1.2 Vergleich elektrischer Entladungsmuster isolierter Fische

Um die elektrischen Entladungsmuster von insgesamt vier isolierten *Marcusenius altisambesi* mit denen von isolierten *Mormyrus rume* zu vergleichen, befand sich, wie in Kapitel 2.2.3 beschrieben, jeweils nur ein Tier im Versuchsaufbau. Sobald der Fisch Ruhe-, Schwimm- oder Fressverhalten zeigte, wurden EOD- und Videoaufnahmen durchgeführt, die - abhängig vom Verhalten des Tieres - bei Tageslicht oder während Dunkelheit aufgezeichnet wurden. Lag *Marcusenius altisambesi* auf dem Boden und bewegte lediglich die Kiemen, wurde dies als Ruhesituation definiert, schwamm er dagegen parallel zum Untergrund im gesamten Becken umher, galt es als Schwimmverhalten. Suchte das Tier im offenen Bereich nach Futter, während es sich in einem ca. 45° Winkel über dem Boden bewegte und dabei zusätzlich Nahrung aufnahm, wurde das Verhalten als

Fressverhalten definiert. So konnten insgesamt drei Situationen in 61 Versuchen (20 Ruheaufnahmen, 16 Schwimmaufnahmen und 25 Fressaufnahmen) mit vier Fischen ausgewertet und untersucht werden (Böhme, 2011) (Tabelle 8).

Situationen	Ruhen	Schwimmen	Fressen
# Versuche	20	16	25
Analysierte Zeit (s)	1.380	324	105,42
∅ Frequenz (Hz)	8,43	28,38	42,88
Kürzestes IDI (ms)	10,43	10,35	15,07
Längstes IDI (ms)	661,48	3.393,54	101,11
∅ Histogramm-Mode (ms)	14 - 16 & 88 - 90	30 - 32	20 - 22
∅ Histogramm-Klassenanzahl	138,40	51,00	12,14

Tabelle 8: Vergleich von Entladungsmustern isolierter *Marcusenius altisambesi* in verschiedenen Situationen (Ruhen, Schwimmen, Fressen) (Böhme, 2011).

Bei *Marcusenius altisambesi* stieg die mittlere Entladungsfrequenz - wie bei isolierten *Mormyrus rume* - mit steigender Aktivität, allerdings zeigten die Fische in allen drei analysierten Situationen eine durchschnittlich höhere Frequenz als ihre nahen Verwandten. Dies wird auch durch die Histogramm-Modi verdeutlicht, die stark von denen *Mormyrus rumes* abweichen. Bei allen drei analysierten Verhaltensweisen befanden sich die Histogramm-Modi von *Marcusenius altisambesi* bei niedrigeren Intervalllängen verglichen mit denen isolierter *Mormyrus rume* in vergleichbaren Situationen. Außerdem zeigt die durchschnittliche Histogramm-Klassenanzahl, dass die Tiere bei den untersuchten Verhaltensweisen regelmäßiger IDI-Muster generierten, verglichen mit *Mormyrus rume*. Allerdings ist kein Zusammenhang des kürzesten und längsten IDIs, bezogen auf die unterschiedlichen Situationen, zu erkennen. Wie bereits in Kapitel 2.3.2 erwähnt, handelt es sich bei den elektrischen Entladungsrhythmen jedoch nicht um statische Abläufe, weshalb die IDI-Muster in vergleichbaren Situationen zwischen den einzelnen Tieren variierten. Figur 27 A - C gibt einen Überblick über die Unterschiede in den einzelnen Entladungsmustern von verschiedenen *Marcusenius altisambesi*, bezogen auf die drei analysierten Situationen Ruhen, Schwimmen, Fressen. Pro Fisch und Verhalten ist ein charakteristisches IDI-Muster mit dazugehörigen Histogrammen dargestellt.

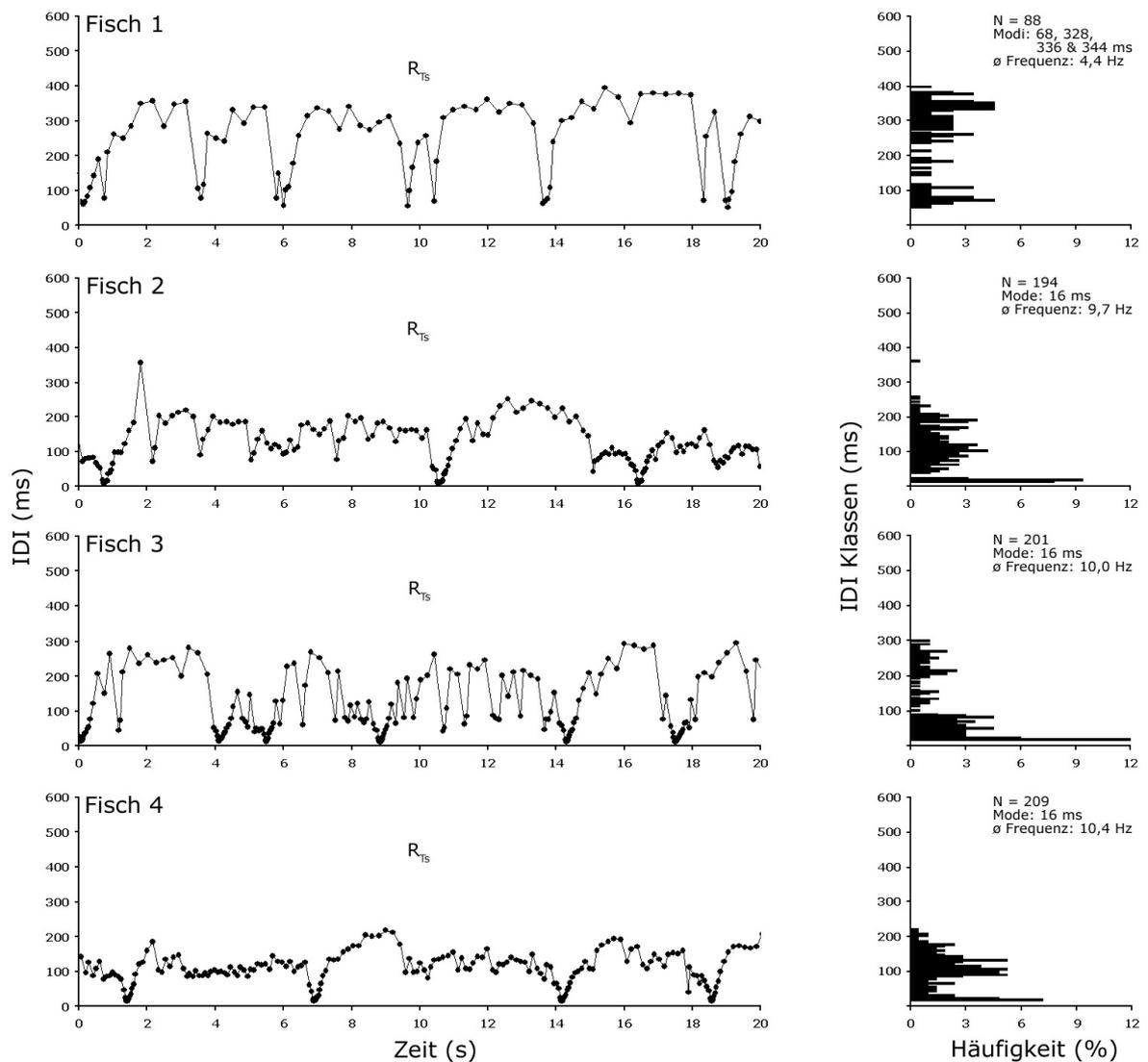
Ebenso wie *Mormyrus rume* generierte auch *Marcusenius altisambesi* während des Ruheverhaltens einen wellenförmigen IDI-Rhythmus, wie beispielsweise Fisch 1 in Figur 27 A.

Dieses Pulsverhalten wurde bereits für *Brienomyrus niger* als so genannte „scallops“ bezeichnet (Serrier & Moller, 1989). Allerdings kommt es bei *Marcusenius altisambesi* in unregelmäßigen Abständen zu sehr kurzen Intervallen, welche schnell ansteigen. Dies führt zu optischen „Haken“ innerhalb der IDI-Muster (siehe Figur 27 A, Fisch 4, Sekunde 7), die bei *Mormyrus rume* nicht zu finden waren. Dadurch entstehen Histogramm-Modi bei wesentlich kleineren IDIs, die die gegenüber *Mormyrus rume* gesteigerte Frequenz widerspiegeln.

Vergleicht man dagegen das Schwimmverhalten der beiden Arten ist festzustellen, dass *Marcusenius altisambesi* regelmäßiger IDI-Muster generierte, was ebenso durch die im Vergleich zu *Mormyrus rume* schmalere Histogramme verdeutlicht wird. Somit gleichen die Schwimmmuster von *Marcusenius altisambesi* den Fressrhythmen von *Mormyrus rume*. Dagegen sind die Fressrhythmen von *Marcusenius altisambesi* im Vergleich zu den arteigenen Schwimmmustern noch regelmäßiger, was dazu führt, dass extrem schmale Histogramme entstehen, bei denen IDIs von 20 - 24 ms bis zu 83,64 % der gesamten Intervalle ausmachen können (Figur 27 C, Fisch 2). Zwar wurden die IDI-Rhythmen von *Mormyrus rume* mit steigender Aktivität ebenfalls regelmäßiger, *Marcusenius altisambesi* übertrifft dies jedoch, und auch die Entladungsfrequenzen erreichten während des Fressverhaltens bei diesen Mormyriden ein zuvor nicht beobachtetes Maximum.

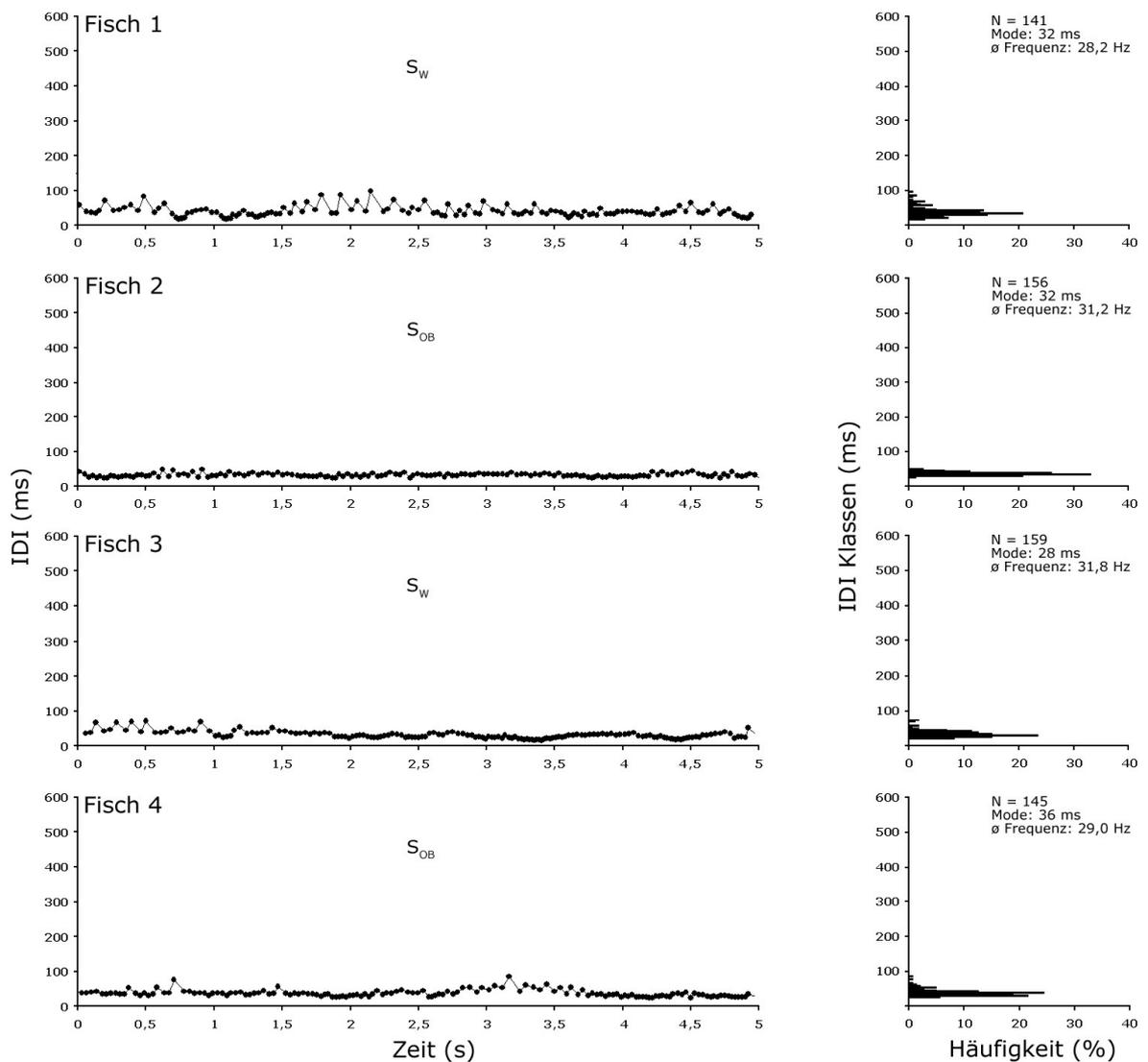
Weshalb es zu solchen Frequenzunterschieden kommt, bleibt dabei nur Spekulation. Unterschiedliche IDI-Muster könnten der Identifizierung von Artgenossen dienen, wie es bereits von Kramer & Kuhn (1994) vermutet wurde. Zwar ist solch eine Differenzierung für *Mormyrus rume* und *Marcusenius altisambesi* nicht nötig, da diese Arten in unterschiedlichen Verbreitungsgebieten zu finden sind. Für sympatrisch lebende Mormyriden wäre solch eine elektrische Anpassung aber durchaus von Vorteil. Vielleicht steigert *Marcusenius altisambesi* durch höhere Entladungsfrequenzen aber auch sein elektrisches Ortungsvermögen. Da diese Tiere temporär auch in Auengebieten zu finden sind, wäre solch ein Verhalten aufgrund des vermehrten Pflanzenwuchses in Überschwemmungsgebieten gegenüber Flussbetten durchaus sinnvoll. Durch gesteigerte und regelmäßiger Frequenzen könnte der Fisch vermehrt sensorische Informationen sammeln, was die Aktivität der Elektrorezeptoren auf einem konstanten Level hielte. Dies würde wiederum die Detektionsleistung von Beutestücken erhöhen (von der Emde, 2006), deren Dichte in weitläufigeren Gewässern reduziert sein kann. Somit würde ein solches Pulsverhalten dem Nahrungserwerb von *Marcusenius altisambesi* dienen.

A



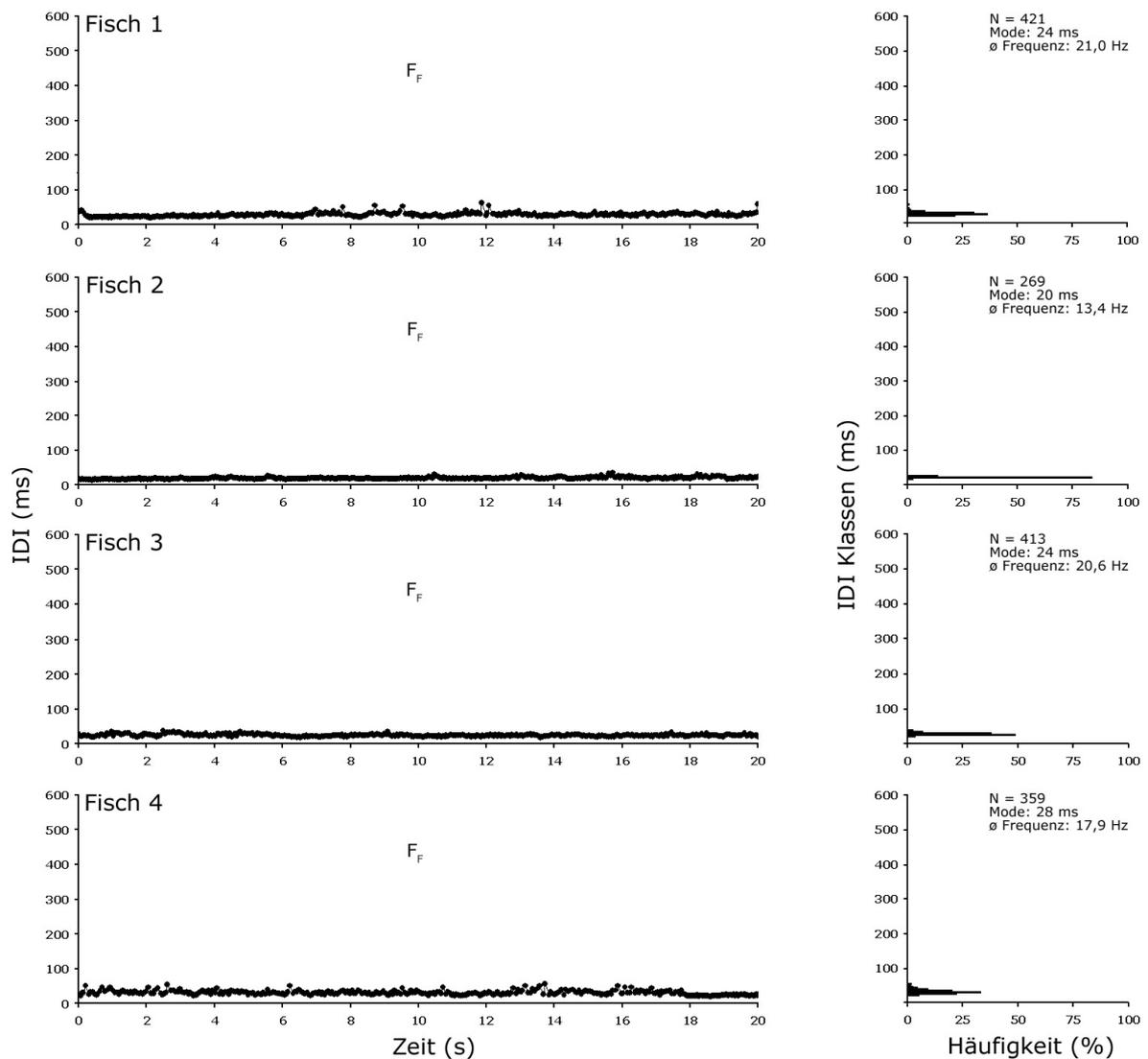
Figur 27 A: Elektrische IDI-Muster vier isolierter *Marcusenius altisambesi* während des Ruheverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. R_{TS} : Ruhen unter Tonscherbe.

B



Figur 27 B: Elektrische IDI-Muster vier isolierter *Marcusenius altisambesi* während des Schwimmverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. S_{OB} : Schwimmt im offenen Bereich; S_W : Schwimmt im Wohnbereich.

C



Figur 27 C: Elektrische IDI-Muster vier isolierter *Marcusenius altisambesi* während des Fressverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. F_F: Futter finden und fressen.

4.1.3 Vergleich elektrischer Entladungsmuster von Gruppenfischen

Die elektrischen Entladungsmuster einer Gruppe *Marcusenius altisambesi* wurden - wie bereits bei einer Gruppe *Mormyrus rume* - in vier verschiedenen Situationen (Ruhen, Schwimmen, Fressen, aggressives Verhalten) untersucht. Dazu befanden sich insgesamt vier Individuen gleichzeitig im Versuchsbecken, das, wie in Kapitel 2.2.4.1 beschrieben, mit insgesamt zehn Elektroden ausgestattet war. Um das motorische Verhalten der Gruppe aufzuzeichnen, befanden sich zusätzlich zu den Elektroden vier Kameras mit Infrarotscheinwerfern 100 cm oberhalb des Beckens, um auch unter geringen Lichtverhältnissen Aufnahmen zu gewährleisten. Sobald die Fische Ruhe-, Schwimm-, Fress- oder aggressives Verhalten zeigten, wurden EOD- und Videoaufnahmen durchgeführt, die - abhängig vom Verhalten der Tiere - bei Tageslicht oder während der Dunkelheit aufgezeichnet wurden. Ruhe-, Schwimm- und Fressverhalten entsprachen dabei den zuvor definierten Verhaltensweisen (siehe Kapitel 4.3). Bei aggressivem Verhalten jagte dagegen ein Fisch mindestens einen Artgenossen, wobei es zu Beißversuchen kommen konnte. Insgesamt wurden, wie in Kapitel 2.2.4.3 beschrieben, den einzelnen *Marcusenius altisambesi* 23.090 EODs zugeordnet, die in vier Situationen (Ruhen, Schwimmen, Fressen, aggressives Verhalten) über einen Zeitraum von 283 Sekunden aufgezeichnet wurden (Böhme, 2011) (Tabelle 9).

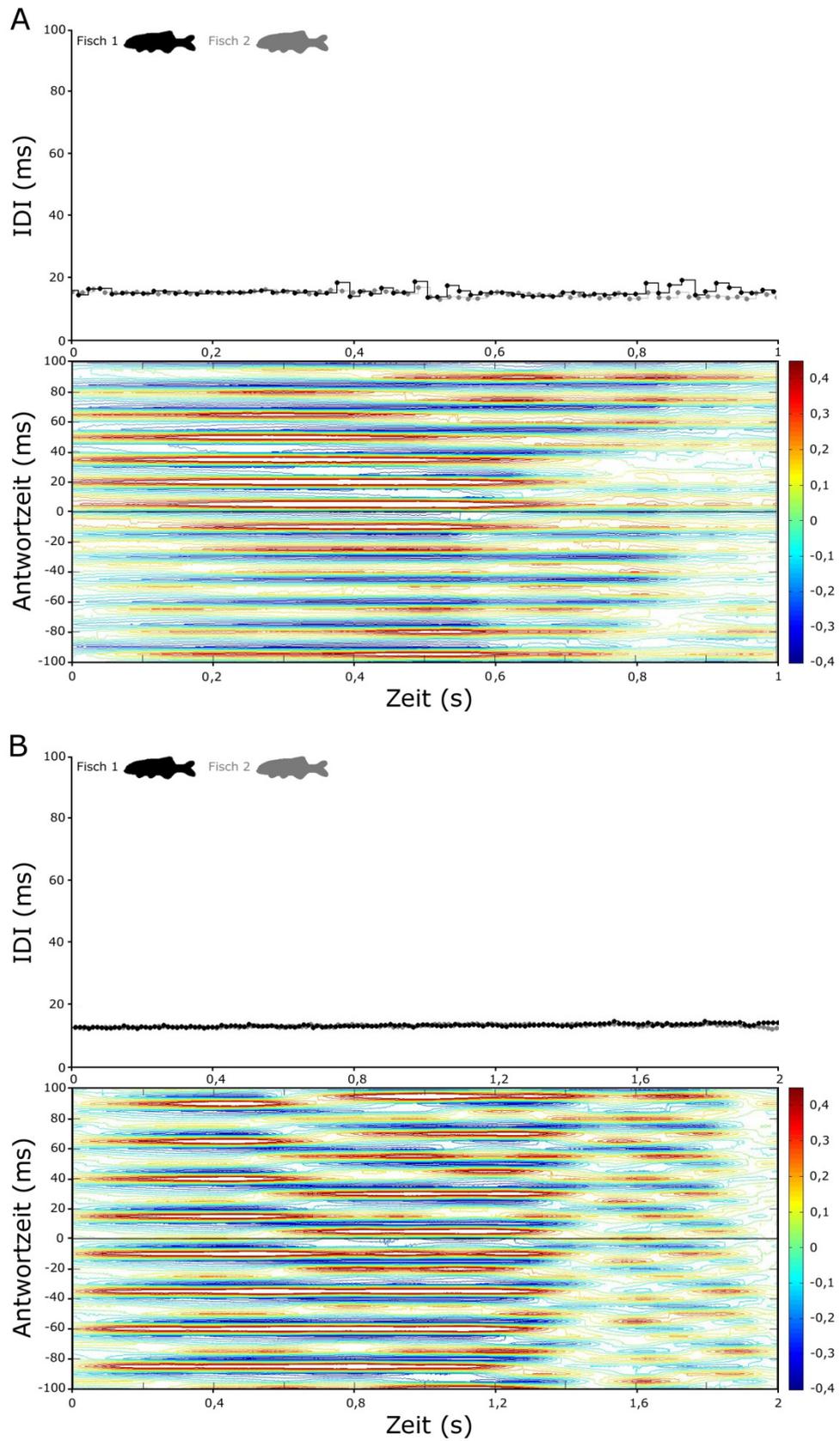
Situationen	Ruhen	Schwimmen	Fressen	Aggressiv
Analysierte Zeit (s)	200	8	46,5	28,5
# EODs	7.629	1.778	10.639	3.044
∅ Frequenz (Hz)	9,45	63,85	60,49	33,44
Kürzestes IDI (ms)	13,60	11,68	11,90	9,81
Längstes IDI (ms)	289,40	767,90	30,60	3.788,39
∅ Histogramm-Mode (ms)	90 - 92	18 - 20	16 - 18	18 - 20
∅ Histogramm-Klassenanzahl	81,75	14,00	14,25	16,14
Synchronität (%)	-	12,71	5,85	-
Fixed Order (%)	0,01	43,69	22,87	-
Echo (%)	8,33	22,22	13,89	-
Echo-Latenzzeit (ms)	10 - 12	10 - 12	6 - 12	-
# EOD-Überlagerungen	94	93	735	160
Erwartete EOD-Überlagerungen	76,77 ± 15,1	95,93 ± 15,0	659,55 ± 45,6	132,63 ± 19,8

Tabelle 9: Vergleich elektrischen Gruppenverhaltens von insgesamt vier *Marcusenius altisambesi* in verschiedenen Situationen (Ruhen, Schwimmen, Fressen, aggressives Verhalten) (Böhme, 2011).

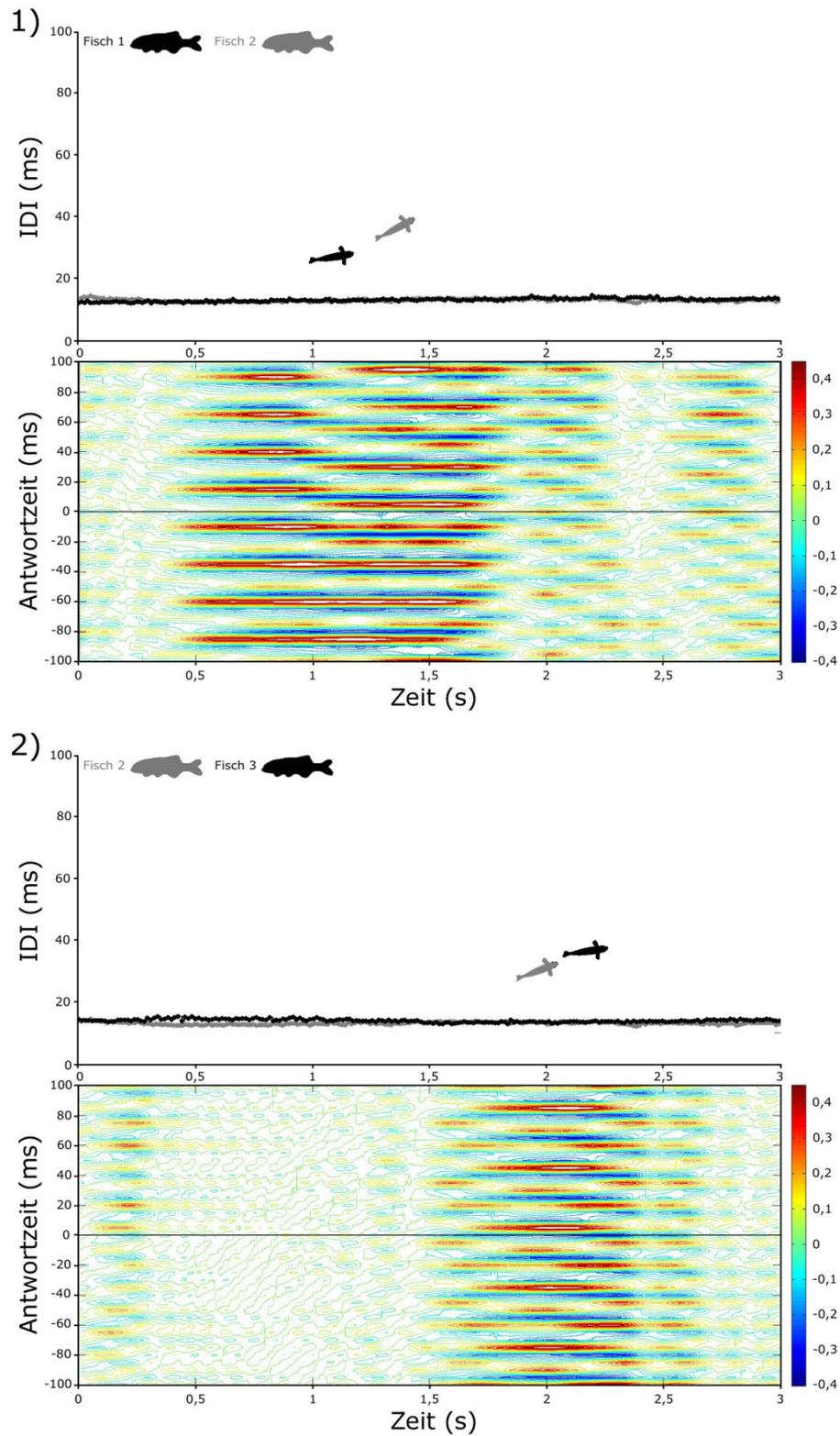
Wie bereits *Mormyrus rume* wies auch *Marcusenius altisambesi* während Ruhesituationen die niedrigste durchschnittliche Entladungsfrequenz auf, wobei sich die Frequenzen während des Schwimm- und Fressverhaltens ebenfalls ähnelten und gegenüber denen beim Ruheverhalten stark erhöht waren. Bei aggressivem Verhalten konnte eine niedrigere durchschnittliche Frequenz gegenüber Schwimm- und Fressverhalten gemessen werden, was den Ergebnissen der Messungen bei *Mormyrus rume* entspricht. Insgesamt lagen jedoch in vergleichbaren Situationen alle durchschnittlichen Frequenzen von *Marcusenius altisambesi* über denen von *Mormyrus rume*, was sich auch in den Histogramm-Modi widerspiegelt. Zusätzlich generierte *Marcusenius altisambesi* in Schwimm-, Fress- und aggressiven Situationen regelmäßigerer IDI-Muster als *Mormyrus rume*, was durch die durchschnittliche Histogramm-Klassenanzahl verdeutlicht wird. Das kürzeste und längste EOD konnte bei *Marcusenius altisambesi* während aggressiver Auseinandersetzungen gemessen werden, wohingegen *Mormyrus rume* die kürzesten und längsten EODs während des Ruheverhaltens generierte (siehe Kapitel 2.3.3.) Vergleicht man die elektrischen Interaktionen beider Arten innerhalb der Gruppe, findet man bei *Marcusenius altisambesi* - ebenfalls wie bei *Mormyrus rume* - synchrone Entladungsmuster, allerdings in unterschiedlicher Ausprägung. So konnte Synchronität bei *Marcusenius altisambesi* innerhalb aggressiver Situationen nicht beobachtet werden, in Ruhesituationen fehlt dieses elektrische Verhalten dagegen bei beiden Arten. Während des Schwimm- und Fressverhaltens kam es bei beiden Gruppen zu synchronen Entladungsmustern, der prozentuale Anteil war bei *Marcusenius altisambesi* jedoch geringer. In Fresssituationen wurde zusätzlich weniger Synchronität gemessen als in Schwimmsituationen (Tabelle 9).

Figur 28 A - B zeigt zwei Beispiele synchroner Entladungsmuster von *Marcusenius altisambesi* in einer Schwimm- und Fresssituation. In der dargestellten Schwimmsituation (Figur 28 A) folgt hauptsächlich Fisch 2 mit einer Latenzzeit von annähernd 10 ms den EODs von Fisch 1, die periodische Wiederholung ist dem regelmäßigen IDI-Muster zuzuschreiben. Zwischen 0,2 - 0,7 Sekunde kommt es allerdings zu einer alternierenden Kreuzkorrelation, in der Fisch 2 zusätzlich mit einer Latenzzeit von 10 ms den EODs von Fisch 1 folgt. Die dargestellte Fresssituation in Figur 28 B zeigt ebenfalls eine alternierende Kreuzkorrelation über annähernd zwei Sekunden, in der Fisch 2 mit einer Latenzzeit von ca. 18 ms den EODs von Fisch 1 folgt, dann jedoch auf ca. 10 ms Latenzzeit beschleunigt. Fisch 1 folgt dagegen mit ca. 10 ms Latenzzeit den EODs von Fisch 2 über einen

Zeitraum von 0 - 1,3 Sekunden. Die periodischen Wiederholungen basieren auf den starken Regelmäßigkeiten der IDI-Muster beider Fische, was im Gegensatz zu den unregelmäßigen IDI-Rhythmen von *Mormyrus rume* in vergleichbaren Situationen steht. (siehe Kapitel 2.3.3). Wie bereits bei *Mormyrus rume* konnten auch bei *Marcusenius altisambesi* sich verlagernde Kreuzkorrelationen beobachtet werden. In dem dargestellten Beispiel (Figur 29) wechselten die elektrischen Interaktionspartner von Fisch 2, der zu Anfang mit Fisch 1 eine alternierende Korrelation einging (Figur 29_1). Nach eineinhalb Sekunden erhöhte jedoch Fisch 3 seine Frequenz, was dazu führte, dass Fisch 2 mit Fisch 3 alternierend korrelierte, die Interaktion mit Fisch 1 jedoch auflöste (Figur 29_2). Dabei standen alle beteiligten Fische schräg hintereinander, Fisch 1 an letzter Stelle, Fisch 2 in der Mitte und Fisch 3 vor Fisch 2. Die hohe Regelmäßigkeit der Entladungsmuster erklärt die starke periodische Wiederholung der Antwortzeiten. Dies steht im Einklang mit den Ergebnissen von *Mormyrus rume* (siehe Kapitel 2.3.3), die allerdings andere Positionen zueinander aufwiesen: Die Individuen von *Mormyrus rume* standen während der sich verlagernden Kreuzkorrelation antiparallel zueinander, *Marcusenius altisambesi* wies hier hintereinander stehende Positionen auf. Und auch die Dauer der sich verlagernden Kreuzkorrelation war bei *Marcusenius altisambesi* mit drei Sekunden gegenüber *Mormyrus rume* (acht Sekunden) reduziert.

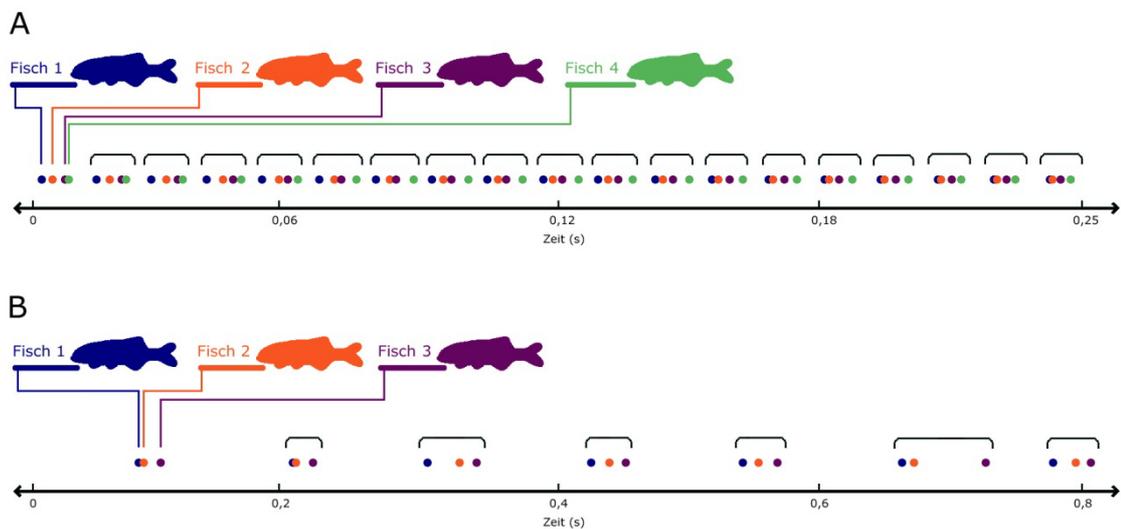


Figur 28 A - B: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zweier *Marcusenius altisambesi* während Schwimmverhalten (A) und Fressverhalten (B).



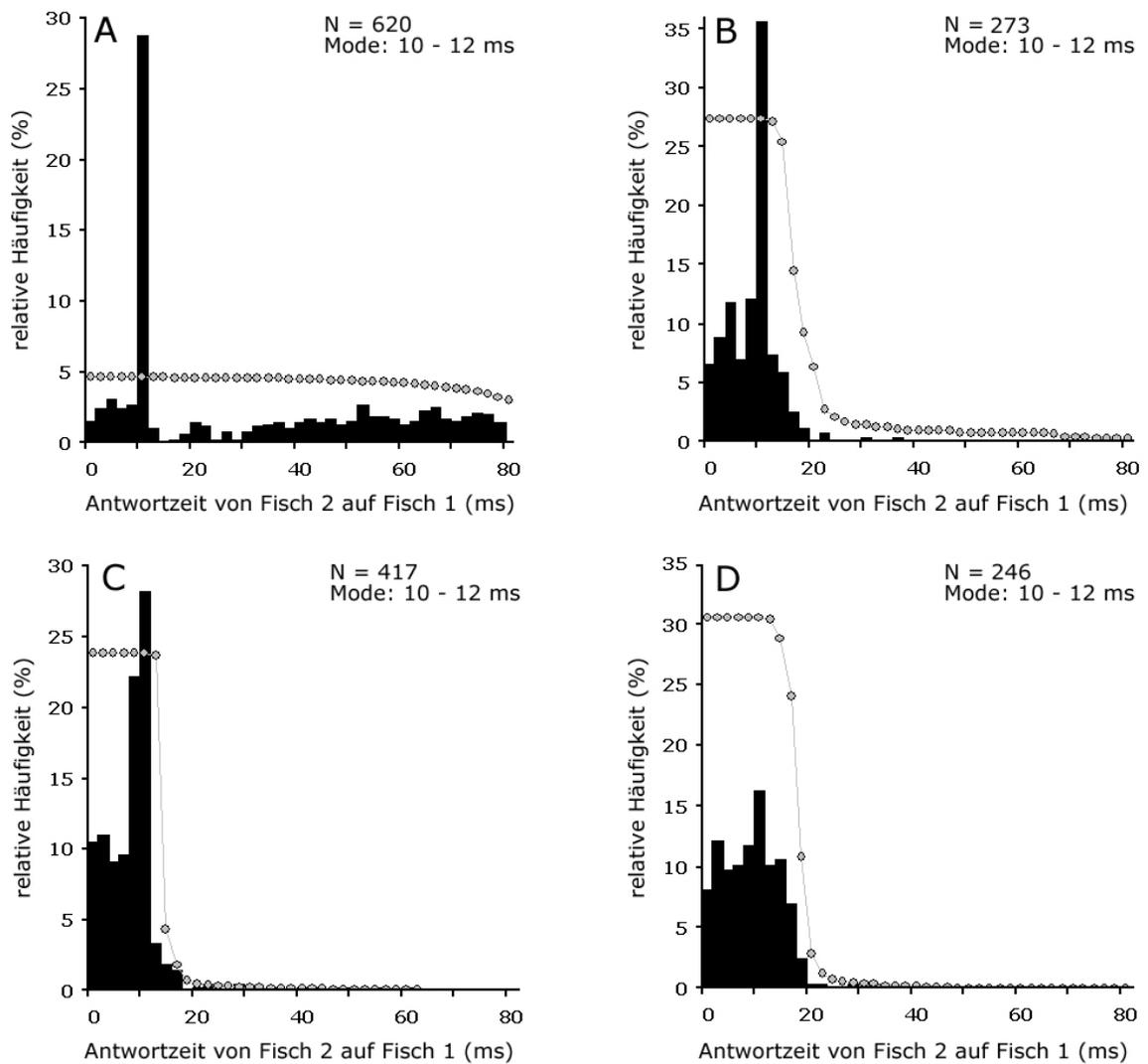
Figur 29: Kreuzkorrelationen zwischen *Marcusenius altisambesi* während einer Fresssituation:
 1) Fisch 1 zeigt synchrone Entladungsmuster mit Fisch 2, die dazugehörigen Fischpositionen sind innerhalb der IDI-Muster abgebildet. 2) Fisch 3 erhöht seine Frequenz, wodurch er mit Fisch 2 synchrone Entladungsrhythmen generiert. Die dazugehörigen Fischpositionen sind abermals innerhalb der IDI-Muster abgebildet.

Neben synchronen Entladungen konnten auch bei *Marcusenius altisambesi* Fixed Order-Muster beobachtet werden. Mit 43,69 % der in Fixed Order involvierten EODs zeigte sich dieses Muster am stärksten während Schwimmsituationen, gefolgt von 22,87 % während Fressituationen. Bei ruhenden Verhaltensweisen konnte, wie bei *Mormyrus rume*, nur ein geringer Anteil an Fixed Order beteiligter EODs gezählt werden (0,01 %), während dieses elektrische Verhalten bei aggressiven Auseinandersetzungen ebenfalls wie bei *Mormyrus rume* ausblieb (Tabelle 9). Kam es zu Fixed Order, waren drei oder vier Fische Teil der festen Reihenfolge, die bis zu 19 bzw. 64 Wiederholungen zählen konnte. Dabei waren die Intervalle zwischen den EODs variabel, die Muster traten nur dann auf, wenn die Tiere nahe beieinander standen. Die einzelnen Fische waren über mehrere Versuche nicht zu unterscheiden, weshalb bei diesen Versuchen ebenfalls keine Aussage über die individuellen Positionen der einzelnen Tiere über mehrere Fixed Order-Ereignisse getroffen werden kann. Es ist jedoch festzuhalten, dass *Marcusenius altisambesi* im Gegensatz zu *Mormyrus rume* wesentlich häufiger dieses elektrische Verhalten zeigt. In Figur 30 A - B ist jeweils ein Beispiel dargestellt, in der vier bzw. drei Fische eine Fixed Order eingingen.



Figur 30 A - B: Fixed Order-Beispiele für eine Fress- (A) und Ruhesituation (B), in der drei bis vier *Marcusenius altisambesi* involviert waren. Jeder Punkt steht für ein EOD und jede Farbe für einen Fisch, dabei beziehen sich die Fischnummern in unterschiedlichen Szenen auf unterschiedliche Individuen.

Zusätzlich zu synchronen Entladungsmustern und Fixed Order-Reihenfolgen konnten bei *Marcusenius altisambesi* ebenfalls Echo-Antworten beobachtet werden. Diese zeigten sich mit 22,22 % am häufigsten während Schwimmsituationen mit einer bevorzugten Latenzzeit von 10 - 12 ms, gefolgt von Fresssituationen (13,89 %) mit einer bevorzugten Latenzzeit von 6 - 12 ms. Am wenigsten konnten Echo-Antworten während Ruhesituationen mit einer Latenzzeit von 10 - 12 ms beobachtet werden (8,33 %), während sie bei aggressiven Interaktionen komplett ausblieben (Tabelle 9). *Marcusenius altisambesi* zeigt somit - verglichen mit *Mormyrus rume* - nicht nur eine verkürzte Latenzzeit, auch die Häufigkeitsverteilung auf die drei untersuchten Situationen Ruhen, Schwimmen und Fressen weist Unterschiede auf. Lediglich die Abwesenheit bzw. das sehr geringe Auftreten von Echo-Antworten während aggressiver Auseinandersetzungen stimmt bei beiden Arten überein. In Figur 31 A - D ist jeweils ein Beispiel pro analysierter Situation dargestellt. Dabei antwortete während der dargestellten Ruhesituation (Figur 31 A) Fisch 2 mit 28,73 % seiner EODs und einer Latenzzeit von 10 - 12 ms denen von Fisch 1, was sich vom Zufallsniveau signifikant unterschied und somit als Echo-Antwort definiert werden kann. Beim Schwimmverhalten (Figur 31 B) antwortete Fisch 2 mit 35,53 % seiner EODs und abermals einer Latenzzeit von 10 - 12 ms auf die EODs von Fisch 1, ebenfalls signifikant häufiger als zufällig erwartet. Während des Fressverhaltens (Figur 31 C) konnte ein ähnliches Bild beobachtet werden, bei dem Fisch 2 mit einer Latenzzeit von abermals 10 - 12 ms 28,16 % seiner EODs nach denen von Fisch 1 generierte. Während aggressiver Auseinandersetzungen konnten dagegen keine Echo-Antworten beobachtet werden. Figur 31 D zeigt zum Vergleich ein Negativbeispiel, in dem sich keine der generierten Latenzzeiten vom Zufallsniveau abhebt und somit auch keine Echo-Antwort definiert werden konnte.



Figur 31 A - D: Echo-Histogramme von *Marcusenius altisambesi* während Ruhe- (A), Schwimm- (B), Fress- (C) und aggressivem Verhalten (D) (Binbreite = 2 ms). Die x-Achse zeigt die Latenzzeit zwischen den EODs von Fisch 2 auf die EODs von Fisch 1. Die gepunktete Linie definiert die Signifikanzschwelle (Chi²-Test p < 0,05).

Um herauszufinden, ob *Marcusenius altisambesi* im Gegensatz zu *Mormyrus rume* aktiv EOD-Überlagerungen zu vermeiden versucht, wurde auch für diese Art die Anzahl der erwarteten EOD-Überlagerungen mit den tatsächlich auftretenden verglichen. Dabei konnte, wie bereits bei *Mormyrus rume*, kein signifikanter Unterschied zwischen den Werten festgestellt werden, unabhängig von den unterschiedlichen Situationen (Tabelle 9). Alle Werte lagen im Bereich der errechneten EOD-Überlagerung \pm 2fache Standardabweichung.

Bei der Zusammenfassung dieser Ergebnisse ist festzuhalten, dass in Gruppen lebende *Marcusenius altisambesi*, verglichen mit in Gruppen lebenden *Mormyrus rume*, in allen analysierten Situationen höhere durchschnittliche Entladungsfrequenzen mit regelmäßigeren Pulsmustern zeigten. Synchrone Entladungen traten bei *Mormyrus rume* häufiger auf, während Fixed Order-Reihenfolgen vermehrt bei *Marcusenius altisambesi* zu finden waren. Bei aggressiven Auseinandersetzungen fehlte diese elektrische Interaktion jedoch bei beiden Arten. Echo-Antworten wurden vermehrt von *Mormyrus rume* generiert, traten bei *Marcusenius altisambesi* aber mit Ausnahme von aggressiven Situationen ebenfalls auf, jedoch zeigten die Tiere eine im Vergleich zu *Mormyrus rume* geringere Latenzzeit. Doppelpulsmuster und spezifische agonistische Entladungsrythmen konnten bei *Marcusenius altisambesi* nicht nachgewiesen werden. Längere Pulspausen zeigten dagegen beide Mormyriden, und auch die fehlende Vermeidungsstrategie von EOD-Überlagerungen ist bei beiden Arten gleich.

Die Interpretation dieser Ergebnisse lässt aufgrund der mangelnden Informationen über das natürliche elektrische Verhalten von wild lebenden Mormyriden allerdings viel Platz für Spekulationen. Dass auch in Gruppen lebende *Marcusenius altisambesi*, ebenso wie isolierte Fische, regelmäßige elektrische Entladungsrythmen hoher Frequenzen aussenden, ist sehr wahrscheinlich artspezifisch und auf die besonderen Umweltbedingungen des natürlichen Lebensraumes zurückzuführen (Kapitel 4.3). Dieses Verhalten scheint angeboren zu sein, zumal die Tiere es auch nach mehreren Jahren in Gefangenschaft zeigten. Dabei scheint es bei Mormyriden generell eine Tendenz zu höheren EOD-Raten zu geben, je kürzer die EOD-Länge ist (von der Emde, 1992), was auf *Marcusenius altisambesi* zuzutreffen scheint. Beide Vergleichsgruppen zeigten in Ruhesituationen allerdings die niedrigsten Entladungsfrequenzen, gekennzeichnet durch einen wellenförmigen Rhythmus mit unregelmäßig auftretenden kurzen Intervallen, was ein generelles elektrisches Verhalten von ruhenden Mormyriden widerzuspiegeln vermag. Dabei reduzieren die Tiere ihre EOD-Rate und somit auch ihren Energieverbrauch, was jedoch ebenfalls zu einer Reduktion der sensorischen Information führt. Um dies zu kompensieren und das elektrische Bild der Umgebung zu aktualisieren, erhöht der Fisch in unregelmäßigen Abständen temporär seine EOD-Rate (Caputi et al., 1998; von der Emde, 1998). Dass während Ruhesituationen generell wenig Interesse an kommunikativen Interaktionen besteht, wird durch das Fehlen synchroner elektrischer Entladungen bei beiden Arten verstärkt. Synchrone Pulsrythmen

können bei *Marcusenius altisambesi* jedoch ebenfalls als friedliches Signal gedeutet werden, um aggressive Auseinandersetzungen während des Schwimm- und Fressverhaltens zu reduzieren. Dadurch könnte der Gruppenzusammenhalt gestärkt werden. Da dieses elektrische Verhalten bei beiden Vergleichsarten innerhalb ähnlicher Situationen beobachtet wurde, könnte es als generelles Kommunikationsmuster sozial lebender Mormyriden fungieren. Dies gilt ebenso für Fixed Order-Muster, die bei beiden Arten als friedliche, den Gruppenzusammenhalt stärkende Signale gedeutet werden könnten, da sie in aggressiven Situationen ausblieben. Da *Marcusenius altisambesi* dieses Muster jedoch deutlich häufiger zeigte und auch über längere Zeiträume aufrechterhielt, scheint diese Art verglichen mit *Mormyrus rume* intensivere soziale Bände zwischen den einzelnen Individuen zu besitzen. Somit ist es auch nicht verwunderlich, dass *Marcusenius altisambesi* im Gegensatz zu *Mormyrus rume* weniger Echo-Antworten auf die EODs von Artgenossen generierte, vor allem wenn dieses elektrische Verhalten tatsächlich der Reviermarkierung dienen sollte (siehe Kapitel 2.4). Die mit der von *Mormyrus rume* verglichene verkürzte Latenzzeit der Echos ist dabei sehr wahrscheinlich der geringeren EOD-Dauer zuzuschreiben. Diese könnte auch den starken Gruppenzusammenhalt erklären, da Arten mit kürzeren EODs im Gegensatz zu Arten mit längeren elektrischen Signalen in ihrer natürlichen Umgebung vermehrt in Gruppen beobachtet wurden (Moller et al., 1979). Dabei ist davon auszugehen, dass kürzere EODs die Wahrscheinlichkeit einer EOD-Überlagerung verringern, zumal diese Wahrscheinlichkeit proportional zu der EOD-Rate steht (Heiligenberg & Bastian, 1978). Zwar scheinen die hier untersuchten Mormyriden keine zusätzliche Strategie zu verfolgen, mehr als die zufällig erwarteten elektrischen Signal-Überlagerungen zu vermeiden, es kommt aber auch nicht zu bewusst hervorgerufenen Störungen der Elektrolokation von Artgenossen, was wiederum ein Zeichen sozialen Verhaltens darstellen könnte.

Dass *Marcusenius altisambesi* im Vergleich zu *Mormyrus rume* friedfertiger zu sein scheint, wird durch das Fehlen spezifischer agonistischer elektrischer Rhythmen bekräftigt, weshalb auch in größeren Gruppen (> 4 Individuen) nur eine geringe Aggressivität zu beobachten ist (Böhme, 2011). Dies mag auf den Lebensraum der Art zurückzuführen sein, welcher sich in regelmäßigen Abständen durch Überschwemmungsgebiete stark vergrößert (Kramer et al., 2007). Durch ein größeres Habitat werden die Territorien einzelner Fische ausgebreitet, wodurch die Konkurrenz von Laichplätzen sinkt. Die verringerte Konkurrenz könnte das Aggressionsverhalten reduzieren, wohingegen erweiterte Lebensräume die Gefahr erhöhen,

mögliche Geschlechtspartner zu verlieren. Elektrische Kommunikationsmuster wie Fixed Order könnten durch das Stärken sozialer Verbände einem solchen Verlust entgegen wirken. Zusätzlich könnte das Zusammenleben in Gruppen das Auffinden möglicher Futterquellen erhöhen, die Feindabwehr stärken und den Paarungserfolg maximieren (vgl. Kramer & Ruxton, 2002; Dyer et al., 2009; Khait et al., 2009). Dagegen wäre eine solche Anpassung für *Mormyrus rume* nicht zu erwarten: Sehr wahrscheinlich leben diese Mormyriden in Flussläufen mit begrenzteren Lebensräumen, weshalb die Konkurrenz um Territorien, Paarungspartner und Futterquellen höher sein mag als bei *Marcusenius altisambesi*, während die Gefahr des sich Verlierens kleiner sein könnte. Das würde erklären, weshalb *Mormyrus rume* ein etwas höheres Aggressionspotenzial besitzt und der Gruppenzusammenhalt ein wenig geringer zu sein scheint. Nichtsdestotrotz handelt es sich bei beiden Gruppen um sozial lebende Arten, die Grundprinzipien elektrokommunikativer Interaktionen sozialer Mormyriden aufweisen.

4.1.4 Vergleich mit weiteren Mormyriden

Die in dieser Arbeit analysierten wellenförmigen IDI-Muster während Ruhesituationen sind bereits von weiteren Mormyriden bekannt, allerdings konnten sie für *Mormyrus rume* und *Marcusenius altisambesi* erstmals beschrieben werden. Doch auch *Pollimyrus marianne*, *Pollimyrus castelnaui*, *Marcusenius macrolepidotus* und *Brienomyrus niger* generieren in Ruhesituationen ähnliche elektrische Muster (Serrier & Moller, 1989; Werneyer & Kramer, 2002; Baier & Kramer, 2006), die von Serrier und Moller (1989) als „scallops“ bezeichneten wurden. Diese Übereinstimmung bekräftigt die Vermutung, dass es sich hierbei um einen generellen elektrischen Entladungsrhythmus ruhender Mormyriden handelt, der durch temporäre Erhöhung der EOD-Rate ein aktuelles elektrisches Bild der Umwelt vermittelt.

Die bei *Mormyrus rume* und *Marcusenius altisambesi* beobachteten erhöhten Entladungsfrequenzen gegenüber Ruhesituationen bei Anwesenheit neuer Objekte (Fresssituationen) wurden ebenfalls in früheren Studien für *Marcusenius cyprinoides*, *Gnathonemus petersii*, *Pollimyrus isidori* und *Mormyrus caschive* beschrieben (Toerringer & Moller, 1984; Kramer, 1990; von der Emde, 1992). Es ist anzunehmen, dass die gesteigerte EOD-Rate die Elektrolokation der Tiere verbessert, wodurch beispielsweise Futter zielsicher geortet werden kann. Ein solches elektrisches Verhalten wäre auch für weitere Mormyriden

zu erwarten, da der Effekt einer erhöhte Entladungsfrequenz für alle schwach elektrischen Fische gelten wird.

Echo-Antworten konnten ebenfalls bei weiteren Arten schwach elektrischer Fische beobachtet werden, wobei sie auch als „preferred latency response“ bekannt sind (Lücker & Kramer, 1981). Dieses elektrische Verhalten wurde für *Pollimyrus adspersus*, *Marcusenius senegalensis*, *Mormyrops anguilloides*, *Brienomyrus niger* und *Gnathonemus petersii* beschrieben (z.B. Bell et al., 1974; Heiligenberg, 1976; Lücker & Kramer, 1981; Schuster, 2001; Arnegard & Carlson, 2005), jedoch variieren die Interpretation dieses Zusammenspiels von EODs je nach Art und Autor. Dennoch scheinen alle bisher untersuchten Arten eine bevorzugte Latenzzeit von 10 - 20 ms zu besitzen, was demzufolge als Charakteristikum für Echo-antwortende Mormyriden festzuhalten ist. Diese Latenzzeit bietet eventuell das ideale Zeitfenster, um auf fremde EODs zu reagieren. Eine geringere Latenzzeit könnte dagegen aus physiologischen Gründen nicht zu finden sein, da die Fische einen Mindestzeitraum benötigen, um fremde EODs aufzunehmen, zu verarbeiten und eine elektrische Antwort darauf zu generieren. Eine längere Latenzzeit wäre wiederum ungünstig, da der Artgenosse, auf dessen EODs Echo-Antworten generiert werden, in seinem Rhythmus fortfährt und schon ein neues elektrisches Signal aussendet, bevor der Fisch eine Antwort auf das vorherige EOD geben kann. Mit der bei Mormyriden zu findenden Latenzzeit scheinen die Fische jedoch das perfekte Zeitfenster gefunden zu haben, ihre EODs an die eines Artgenossen zu koppeln.

Längere Pulspausen sind dagegen bereits von *Pollimyrus castelnaui*, *Pollimyrus marianne*, *Pollimyrus catostoma*, *Gymnotus carapo* und *Brienomyrus niger* bekannt (Black-Cleworth, 1970; Hopkins, 1981; Moller et al., 1989; Scheffel & Kramer, 2000; Baier & Kramer, 2006), die - wie *Mormyrus rume* - zum Verbergen ein elektrisches Verstummen nutzen. Ob dies aus subdominanten Gründen geschieht oder aufgrund bevorstehender aggressiver Auseinandersetzungen mit anderen schwach elektrischen Fischen, ist dabei von Art zu Art unterschiedlich. *Pollimyrus castelnaui* und *Pollimyrus marianne* scheinen dieses elektrische Verhalten zum „Anschleichen“ zu nutzen, um aus geringerer Distanz mögliche Feinde zu verjagen, was mit plötzlich einsetzenden hohen Entladungsfrequenzen einhergeht (Baier & Kramer, 2006).

Mormyrus rume zeigt dagegen ein anderes, speziell in aggressiven Situationen generiertes elektrisches Pulsmuster, das bisher noch für keine weiteren Mormyriden beschrieben wurde.

Die extrem schnell hintereinander generierten EODs, die nur langsam längere IDs zulassen, scheinen demnach ein speziell für diese Art geltendes elektrisches Kommunikationsmuster zu sein. Für *Marcusenius altisambesi* konnte dagegen kein explizit in agonistischen Interaktionen auftretendes Entladungsmuster beobachtet werden. Und auch Doppelpulsmuster fehlen bei *Marcusenius altisambesi*, während sie bereits für *Campylomormyrus tamandua* und *Pollimyrus castelnaui* bekannt sind (Kramer, 1996; Baier & Kramer, 2006). Die Bedeutung dieser Muster ist dabei unklar. Es scheint allerdings, dass die verschiedenen Arten Doppelpulsmuster in unterschiedlichen Kontexten generieren. So konnte dieses Verhalten bei *Mormyrus rume* in Verstecksituationen beobachtet werden (siehe Kapitel 2.3.1), während es bei *Pollimyrus castelnaui* im Zusammenhang mit Paarungsverhalten stand (Baier & Kramer, 2006).

Zu synchronen elektrischen Pulsmustern und Fixed Order-Entladungen von in Gruppen lebenden Mormyriden gibt es bisher keine vergleichbare Literatur. Die im Rahmen dieser Arbeit erstmals analysierten elektrischen Muster konnten jedoch für *Mormyrus rume* und *Marcusenius altisambesi* als friedliche Signale gedeutet werden, die den Gruppenzusammenhalt dieser sozial lebenden Mormyriden stärken und aggressive Auseinandersetzungen verringern könnten (siehe Kapitel 2.4).

4.2 Elektrische Entladungsmuster der Gymnotiformes

4.2.1 Südamerikanische Pulsfische

Zu den in den Flüssen Südamerikas lebenden schwach elektrischen Fischen (Gymnotiformes) zählen sieben Familien mit ca. 173 Arten, von denen die Mitglieder der Electrophoridae, Hypopomidae, Rhamphichthyidae und Gymnotidae den Pulsfischen angehören (Albert & Crampton, 2005). Diese Arten haben sich unabhängig von den in Afrika beheimateten Mormyriden entwickelt, nutzen aber ebenfalls schwach elektrische Signale zur Elektrolokation und Elektrokommunikation (Bullock et al., 1983). Je nach Spezies generieren die Fische mono-, bi- oder triphasische EODs, die sich in ihrer Dauer unterscheiden können (Moller, 1995).

Die Entladungsrhythmen neotropischer Pulsfische sind fast immer extrem regelmäßig, jedoch kommt es vor allem während aggressiver Auseinandersetzungen zu starken, kurz andauernden Frequenzerhöhungen, den sogenannten „bursts“. Diese treten auch in Ruhesituationen auf, sind aber während aggressiver Auseinandersetzungen vermehrt zu

beobachten (Black-Cleworth, 1970). Sehr wahrscheinlich dienen sie der Informationssteigerung, um Veränderungen in der Umwelt und mögliche Feinde zu identifizieren (Moller, 1995), vergleichbar mit „novelty responses“ bei Mormyriden. Während agonistischer Interaktionen kommt es zusätzlich zu längeren Pulspausen (100 ms - 30 min), die im Zusammenhang mit hierarchischen Auseinandersetzungen stehen (Box & Westby, 1970). Subdominante Tiere zeigen dieses elektrische Verhalten nach aggressiven Interaktionen, während der Entladungsrhythmus des dominanten Tieres unverändert bleibt (Moller, 1995). Dieses Muster ist nach Black-Cleworth (1970) und Westby (1975) als versöhnliches Signal zu deuten, durch das das subdominante Tier seine Unterlegenheit einräumt.

Dass die bei elektrischen Interaktionen erwarteten EOD-Überlagerungen der Pulsfische deutlich höher sind als die tatsächlich auftretenden erkannte Heiligenberg (1977) wodurch klar wurde, dass die Tiere eine Strategie zur Vermeidung von Pulsüberlagerungen besitzen (jamming avoidance). Die Fische reagieren dabei auf EODs von Artgenossen, indem sie ihre eigene Frequenz temporär erhöhen oder verringern und so elektrische Kollisionen vermeiden. Welche Strategie - Erhöhung oder Verringerung - verfolgt wird, ist von der Frequenz des Partners abhängig und unterscheidet sich von Spezies zu Spezies (Moller, 1995). Sie dienen jedoch in allen Fällen der Verbesserung elektrolokativer Leistungen (Heiligenberg, 1974).

Um Pulsüberlagerungen zu vermeiden, generieren die Fische zusätzlich noch phasengekoppelte Entladungsrhythmen, was den synchronen Pulsmustern der Mormyriden entspricht. Speziell *Hypopomus artedi* scheint dieses elektrische Verhalten zu nutzen (Moller, 1995); erstmals beschrieben wurde es allerdings für *Gymnotus carapo* während Rankämpfen (Valone, 1970). Nach Westby (1972) treten diese Muster speziell dann auf, wenn die Tiere antiparallel mit einem Abstand von 10 - 25 cm zueinander stehen.

4.2.2 Südamerikanische Wellenfische

Zu den südamerikanischen Wellenfischen zählen drei Familien: Die Sternopygidae, Eigenmanniidae und Apterontidae, welche permanent sinusähnliche elektrische Entladungen zwecks Elektroortung und Elektrokommunikation generieren (Crampton, 1998). Ausnahmen bilden kurze Pausen, die akustisch gesehen zu zirpenden Entladungsrhythmen führen. Deshalb wird dieses Verhalten auch als „chirping“ bezeichnet. Wellenfische produzieren „chirps“ als Antwort auf fremde EODs, einhergehend mit aggressiven Auseinandersetzungen oder mit Balzverhalten. Sie können aber auch spontan während Ruhesituationen auftreten (Metzner, 1999). Im Gegensatz dazu stehen Frequenzsteigerungen, die sogenannten „rises“. Sie werden in lange und kurze Steigerungen untergliedert und haben ebenfalls kommunikative Funktionen (Hupé, 2012): Kommt es zu langen Steigerungen (> zwei Sekunden) gilt dies als unterwürfiges Verhalten, das mit einem Rückzug des Tieres einhergeht. Kurze Steigerungen (< zwei Sekunden) spiegeln dagegen dominantes Verhalten wider, das mit Angriffen oder Androhungen gegenüber Artgenossen korreliert ist (Hopkins, 1974a).

Treffen zwei Artgenossen ähnlicher Entladungsfrequenzen in friedlichen Situationen aufeinander, verschieben sie ihre Frequenzen, so dass die Frequenzdifferenz zwischen beiden Tieren ca. 20 Hz beträgt (Moller, 1995). Dieses Verhalten wurde erstmals von Watanabe und Takeda (1963) für *Eigenmannia spp.* beschrieben und ist als „jamming avoidance response“ (JAR) bekannt (Bullock, 1969). Bestätigt wurde es durch Larimer und McDonald (1968), die den Zweck dieses Verhalten in der gesteigerten Elektroortungseigenschaft sehen. Und auch Heiligenberg (1973) kam zu dem Schluss, dass JAR bei Wellenfischen der Verbesserung individueller Detektionsleistungen in Anwesenheit von Artgenossen dient, ähnlich wie bei südamerikanischen Pulsfischen (siehe Kapitel 4.2.1). Kramer (1987, 1990, 1999) vermutet zusätzlich eine kommunikative Funktion dieses Verhaltens, da er für *Eigenmannia lineata* einen sexuellen Dimorphismus bezüglich JAR-Verhalten beobachten konnte, was einer sozialen Identifikation dienen könnte.

Aber unabhängig davon, ob südamerikanische Wellenfische dieses Verhalten ausschließlich zur Elektroortung oder zusätzlich zur elektrischen Kommunikation nutzen, die Fische erhöhen dabei die eigene Frequenz über eine Dauer von mehreren Sekunden, sobald sich ein Partner mit einer leicht niedrigeren Frequenz in der Nähe befindet. Ist die Frequenz des Artgenossen dagegen etwas höher, verringert der Fisch seine eigene Frequenz, um ein

ungestörtes Frequenzband zu generieren (Bullock et al., 1972). Befinden sich mehrere Individuen auf engem Raum, verlagern die Tiere ihre Frequenzen, sodass zwischen jedem Tier ein Frequenzunterschied von mindestens 20 Hz besteht (Kramer, 1988; Tan et al., 2005). Die EOD-Frequenzen der Fische ändern sich zusätzlich in Abhängigkeit von der Wassertemperatur, die ebenfalls Einfluss auf das JAR-Verhalten hat: Bei höheren Temperaturen ist dieses Verhalten vermehrt zu beobachten (Feng, 2003). Durch ständige Anpassung halten die Tiere allerdings ihre eigene elektrische Ortungsleistung aufrecht, ohne Artgenossen zu beeinträchtigen.

5. Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit war die Analyse verschiedener elektrischer Kommunikationsmuster im Zusammenhang mit wechselndem Verhalten innerhalb einer frei schwimmenden homogenen Gruppe von Mormyriden. Dazu wurden die elektrischen Entladungsmuster von insgesamt fünf isolierten und fünf in Gruppen lebenden *Mormyrus rume* aufgezeichnet und verschiedenen Verhaltensweisen (Ruhe, Schwimmen, Fressen, aggressives Verhalten) zugeordnet. Zusätzlich wurde der Kommunikationsradius der Versuchstiere definiert, um die Reichweite elektrischer Interaktionen festzuhalten. Es konnte nachgewiesen werden, dass sich die Tiere während der Experimente zu jedem Zeitpunkt innerhalb der elektrischen Reichweite von mindestens einem Artgenossen befanden. Die Fische waren so in der Lage mit einem oder mehreren *Mormyrus rume* elektrische Interaktionen einzugehen, was sich in Form von synchronen Entladungsrhythmen, Fixed Order-Entladungen und Echo-Antworten äußerte. Fixed Order-Entladungen wurden im Zuge dieser Arbeit erstmals beschrieben und auch die Darstellungsweise von synchronen Entladungsrhythmen basierend auf Kreuzkorrelationsanalysen konnte während der Versuchsreihe erstmals ihre Anwendung finden. Des Weiteren konnten von Artgenossen unabhängige situationsspezifische Entladungsrhythmen beschrieben werden, die das motorische Verhalten der Tiere widerspiegeln.

Die in verschiedenen Situationen aufgezeichneten, typischen elektrischen Entladungsrhythmen (Ruhe, Fressen, Aggression) wurden den Tieren anschließend in Form von Playbackexperimenten so vorgespielt, dass sie einen im Versuchsbecken befindlichen Artgenossen imitierten. Gleichzeitig wurden die motorischen und elektrischen Reaktionen der Fische auf diesen vermeintlich fremden Fisch aufgezeichnet. Die Versuche zeigten, dass es allein aufgrund arteigener EODs und IDI-Muster möglich ist, mit den Tieren elektrische Interaktionen einzugehen und bestimmte Verhaltensweisen auszulösen. Die Fische reagierten dabei differenziert auf unterschiedlichen Playbackrhythmen und waren in der Lage diese zu imitieren und auch in Anwesenheit mehrere Artgenossen wahrzunehmen.

Um herauszufinden ob es sich bei den charakterisierten elektrischen Kommunikationsmustern um basale Entladungsrhythmen von Mormyriden oder um arteigene elektrische Muster von *Mormyrus rume* handelt, wurden die elektrischen Muster mit den Entladungsrhythmen einer weiteren Gruppe von Mormyriden

(*Marcusenius altisambesi*) verglichen. Auch bei dieser Art konnten elektrische Interaktionen in Form von Synchronität, Fixed Order-Entladungen und Echo-Antworten nachgewiesen werden, die abhängig vom Verhalten der Tier bei beiden Arten in unterschiedlicher Ausprägung auftraten. Ein Grund könnten die verschiedenen Habitate sein, in denen die Tiere natürlicherweise zu finden sind. Dennoch scheint es sich bei den beschriebenen Mustern um typische elektrische Kommunikationsstrategien sozial lebender Mormyriden zu handeln.

Insgesamt konnten die gesammelten Ergebnisse im Rahmen des ANGELS-Projekt an Ingenieure und Robotiker weitergeleitet werden, wodurch die beschriebenen elektrischen Kommunikationsstrategien auf den durch die EU geförderten Unterwasserroboter übertragen werden können.

6. Literatur

Albert, J. S. & Crampton, W. G. R. (2005): Diversity and phylogeny of neotropical electric fish (Gymnotiformes) – In: *Electroreception*, edited by T. H. Bullock, C. D. Hopkins, A. N. Popper & R. R. Fay; Springer-Science + Business Media, Inc., pp.: 360-409.

Alves-Gomes, J. (1999): Systematic biology of gymnotiform and mormyrid electric fishes: phylogenetic relationships, molecular clocks and rates of evolution in the mitochondrial rRNA genes; *The Journal of Experimental Biology* 202, pp.: 1167-1183.

Armitage, K. B. (1986): Individuality, social behavior and reproductive success in yellow-bellied marmots; *Ethology* 65, pp.: 1186-1193.

Arnegard, M. E. & Carlson, B. A. (2005): Electric organ discharge patterns during group hunting by a mormyrid fish; *Proceedings of the Royal Society B* 272, pp.: 1305-1314.

Babineau, D., Longtin, A. & Lewis, J. E. (2006): Modeling the electric field of weakly electric fish; *The Journal of Experimental Biology* 209, pp.: 3636-3651.

Baier, B. & Kramer, B. (2006): Electric communication during courtship and spawning in two sibling of dwarf stonebasher from southern africa, *Pollimyrus castelnaui* and *P. marianne* (Mormyridae, Teleostei): evidence from a non species-specific communication code?; *Behaviour* 144, pp.: 115-142.

Bauer, R. (1968): Untersuchungen zur Entladungstätigkeit und zum Beutefangverhalten des Zitterwelses *Malapterurus electricus* Gemlin 1789 (Siluroidea, Malapteruridae Lacep. 1803); *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 59, pp.: 371-402.

Bauer, R. & Kramer, B. (1974): Agonistic behavior in mormyrid fish: Latency-relationship between the electric discharges of *Gnathonemus petersii* and *Mormyrus rume*; *Cellular and Molecular Life Science* 30, pp.: 51-52.

Beachman, J. (1988): The relative importance of body size and aggressive experience as determinants of dominance in pumpkinseed sunfish; *Animal Behaviour* 36, pp.: 623-624.

Bee, M. A. & Perrill, S. A. (1995): Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana clamitans*) and their role in male-male communication; *Behaviour* 133, pp.: 283-301.

Bell, C. C., Myers, J. P. & Russel, C. J. (1974): Electric organ discharge patterns during dominance related behavioral displays in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae); *Journal of Comparative Physiology* 92, pp.: 201-228.

Bell, C. C. (1986): Electroreception in mormyrid fish: Central physiology – In: *Electroreception*, edited by T. H. Bullock & W. Heiligenberg; John Wiley & Sons New York, pp.: 423-451.

- Bell, C., Hall, C. & Caputi, A. (1995): Electric organ corollary discharge pathways in mormyrid fish: I. The mesencephalic command associated nucleus; *Journal of Comparative Physiology* 177, pp.: 449-462.
- Bennett, M. V. L. (1965): Electroreceptors in Mormyrids; *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 30, pp.: 245-262.
- Bennett, M. V. L. (1971): Electric organs – In: *Fish Physiology Vol. V*, edited by W. S. Hoar & D. J. Randall; Academic Press London, pp.: 347-491.
- Bernstein, I. S. & Ehardt, C. L. (1985): Intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*); *International Journal of Primatology* 6(3), pp.: 209-226.
- Black-Cleworth, P. (1970): The role of electrical discharges in the none-reproductive social behavior of *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Pisces); *Animal Behaviour* 3, pp.: 1-77.
- Blomqvist, C. & Amundin, M. (2004): High-frequency burst-pulse sounds in agonistic/aggressive interactions in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* – In: *Echolocating in Bats and Dolphins*, edited by J. A. Thomas, C. F. Moss & M. Vater; The University of Chicago Press, pp.: 425-431.
- Blondheim, S. A. & Shulov, A. S. (1972): Acoustic communication and differences in the biology of two sibling species of grasshoppers, *Acrotylus insubricus* and *A. patruelis*; *Entomological Society of America* 65(1), pp.: 17-24, Lanham.
- Böhme, M. (2011): Elektrokommunikation und Sozialverhalten des schwach elektrischen Fisches *Marcusenius altisambesi* (Mormyridae, Teleostei); Diplomarbeit, Universität Bonn.
- Box, H. O. & Westby, G. W. M. (1970): Behaviour of electric fish (*Gymnotus carapo*) in a group membership experiment; *Psychonomic Science* 21, pp.: 161-169.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (2011): *Principles of animal communication*; Sinauer Associates, Inc.; 2 edition.
- Bratton, B. O. (1988): Signalling with the electric organ discharge in the teleost fish *Pollimyrus isidori* before and after reproductive behaviour; Dissertation, Universität Regensburg, Abstract.
- Breed, M. D. & Moore, J. (2012): *Animal Behaviour*; Academic Press, Elsevier, London.
- Brindley, E. L. (1991): Response of european robins to playback of song: neighbor recognition and overlapping; *Animal Behaviour* 41, pp.: 503-512.
- Brush, J. S. & Narins P. M. (1989): Chorus dynamics of a neotropical amphibian assemble: comparison of computer simulation and natural behaviour; *Animal Behaviour* 37, pp.: 33-44.

Buirski, P., Plutchnik, R. & Kellermann, H. (1978): Sex differences, dominance, and personality in chimpanzee; *Animal Behaviour* 26, pp.: 123-129.

Bullock, T. H. (1969): Species differences in effect of electroreceptor input on electric organ pacemakers and other aspects of behavior in electric fish; *Brain Behaviour and Evolution* 2, pp.: 85-118.

Bullock, T. H., Hamstra, R. H. & Scheich, H. (1972): The jamming avoidance response of high frequency electric fish I. General features; *Journal of Comparative Physiology* 77, pp.: 23-48.

Bullock, T. H., Bodznick, D. A. & Northcutt, R. G. (1983): The phylogenetic distribution of electroreception: Evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality; *Brain Research Reviews* 6, pp.: 25-46.

Campbell, N. A. (2009): *Biologie*; Pearson Studium München.

Caputi, A. A., Budelli, R., Grant, K. & Bell, C. C. (1998): The electric image in weakly electric fish: Physical images of restive objects in *Gnathonemus petersii*; *The Journal of Experimental Biology* 201, pp.: 2155-2128.

Carlson, B. A., Hopkins, C. D. & Thomas, P. (2000): Androgen correlates of socially induced changes in the electric organ discharge waveform of a mormyrid fish; *Hormones and Behavior* 38, pp.: 177-186.

Carlson, B. A. (2002): Electric signaling behavior and the mechanisms of electric organ discharge production in mormyrid fish; *Journal of Physiology* 96, pp.: 405-419.

Carlson, B. A. & Hopkins, C. D. (2004): Stereotyped temporal patterns in electrical communication; *Animal Behaviour* 68, pp.: 867-878.

Chichilinsky, E. J. (1999): *Retina*; MIT Encyclopedia of the Cognitive Science, MIT Press.

Chiu, C., Xian, W. & Moss, C. F. (2009): Adaptive echolocating behavior in bats for the analysis of auditory scenes; *The Journal of Experimental Biology* 212, pp.: 1392-1404.

Coleman, K. & Wilson, D. S. (1997): Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific; *Animal Behaviour* 56, pp.: 927-936.

Crampton, W. G. R. (1998): Effects of anoxia on the distribution, respiratory strategies and electric signal diversity of gymnotiform fishes; *Journal of Fish Biology* 53, pp.: 307-330.

Cranford, T. W. (2000): In search of impulse sound sources in Odontocetes – In: *Hearing by Whales and Dolphins*, edited by W. W. L. Au, A. N. Popper & R. R. Fay; Springer Verlag New York, pp.: 109-155.

Crawford, J. D., Hagedorn, M. & Hopkins, C. D. (1986): Acoustic communication in an electric fish *Pollimyrus isidori* (Mormyridae); *Journal of Comparative Physiology* 159 A, pp.: 297-310.

- Crawford, J. D. (1997): Feature-detecting auditory neurons in the brain of a sound-producing fish; *Journal of Comparative Physiology A* 180, pp.: 439-450.
- Crockett, D. P. (1986): Agonistic behavior of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Osteoglossomorpha); *Journal of Comparative Physiology A* 100, pp.: 3-14.
- Cuvier, G. & Valenciennes, A. (1847): Histoire Naturelle des Poissons. Tome dix-neuvième. Suite du livre dix-neuvième. Brochetes ou Lucioïdes. Livre vingtième. De quelques familles de Malacoptérygiens, intermédiarias entre les Brochetes et les Clupes 19, Paris.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Shepherd, M., Whittaker, X. & Pedersen, S. B. (1996): Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in great tits?; *Journal of Avian Biology* 27, pp.: 186-194.
- Dabelsteen, T. & McGregor, P. K. (1996): Dynamic acoustic communication and interactive playback – In: Ecology and evolution of acoustic communication among birds, edited by D. E. Kroodsma & E. H. Miller; Cornell University Press, New York, pp.: 398-408.
- Dyer, J., Croft, D., Morrel, L. & Krause, J. (2009): Shoal composition determines foraging success in the guppy, *Behavioral Ecology* 20, pp.: 165-171.
- Earley, R. L. & Dugatkin, L. A. (2005): Fighting, mating and networking: pillars of poeciliid sociality – In: Animal communication networks, edited by P. K. McGregor; Cambridge University Press, pp.: 84-113.
- Espmark, Y. (1971): Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship. Field observation and playback experiments; *Behaviour* 40, pp.: 295-301.
- Falls, J. B. (1992): Playback: a historical perspective – In: Playback and Studies of Animal Communication, edited by P. K. McGregor; Plenum Press, New York, pp.: 11-33.
- Feng, A. S. (2003): The effect of temperature on a social behavior of weakly electric fish *Eigenmannia virescens*; *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 55, pp.: 99-102.
- Fish, J. F. (1972): The effect of sound playback on the toadfish – In: Behaviour of Marine Animals Vol. 2, edited by H. E. Winn; Plenum Press, New York, pp.: 368-434.
- Flechter, L. B. & Crawford, J. D. (2001): Acoustic detection by sound-producing fishes (Mormyridae): the role of gas-filled tympanic bladders; *The Journal of Experimental Biology* 204, pp.: 175-183.
- Forester, D. C. & Harrison, W. K. (1987): The significance of antiphonal vocalization by the spring peeper, *Pseudacris crucifer* (Amphibia, Anura); *Behaviour* 103, pp.: 1-15.
- Fortune, E. S., Rodríguez, C., Li, D., Ball, G. F. & Coleman, M. J. (2011): Neural Mechanisms for the coordination of duet singing in wrens; *Science* 334, pp.: 666-670.

- Franz, V. (1920): Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden; Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie 42, pp.: 91-148.
- Fugère, V. & Krahe, R. (2009): Electric signals and species recognition in the wave-type gymnotiform fish *Apteronotus leptorhynchus*; The Journal of Experimental Biology 213, pp.: 225-236.
- Gebhardt, K., Alt, W. & von der Emde, G. (2012): Electric discharge patterns in group-living weakly electric fish, *Mormyrus rume* (Mormyridae, Teleostei); Behaviour 149, pp.: 623-644.
- Gebhardt, K., Böhme, M. & von der Emde, G. (2013): Electrocommunication behaviour during social interactions in two species of pulse-type weakly electric fish (Mormyridae); Journal of Fish Biology; accepted.
- Geissmann, T. & Orgeldinger, M. (1999): The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs, *Hylobates syntactylus*; Animal Behaviour 60, pp.: 805-809.
- Gohlke, P. (1957): Aristoteles: Tierkunde; Ferdinand Schöningh, Paderborn.
- Grafe, T. U. (1999): A function of synchronous calling and a novel female preference shift in an anuran; Proceeding of the Royal Society of London B 226, pp.: 2331-2336.
- Grafe, T. U. (2003): Synchronized interdigitated calling in the Kuvangu running frog (*Kassina kuvangensis*); Animal Behaviour 66, pp.: 127-136.
- Graff, C. (1989): Firing activity of the weakly electric fish *Marcusenius macrolepidotus* (Mormyridae, Teleostei): Logarithmic repartition of inter-pulse intervals, and sequential inequality testing; Behaviour 109, pp.: 258-284.
- Graff, C. & Kramer, B. (1989): Conditioned discrimination of the E.O.D. waveform by *Pollimyrus isidori* and *Gnathonemus petersii* – In: Neural Mechanisms of Behavior, edited by J. Erber, R. Menzel, H. J. Pflüger & D. Todt; Georg Thieme Verlag Stuttgart, p.: 94.
- Graff, C. & Kramer, B. (1992): Trained weakly-electric fishes *Pollimyrus isidori* and *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei) - Discrimination between waveforms of electric pulse discharges; Ethology 90, pp.: 279-292.
- Grand, K., von der Emde, G., Sena, L. G. & Mohr, C. (1999): Neural command of electromotor output in mormyrids; The Journal of Experimental Biology 202, pp.: 1399-1407.
- Greenfield, M. D. & Minckley, R. L. (1993): Acoustic dueling in tarbush grasshoppers: settlement of territorial contests via alternation of reliable signals; Ethology 95(4), pp.: 309-326.
- Hagedorn, M. & Zelick, R. (1989): Relative dominance among males is expressed in the electric organ discharge characteristics of a weakly electric fish; Animal Behaviour 38, pp.: 520-525.

- Hall, C., Bell, C. & Zelick, R. (1995): Behavioral evidence of a latency code for stimulus intensity in mormyrid electric fish; *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp.: 29-39.
- Hanika, S. & Kramer, B. (2005): Intra-male variability of its communication signal in the weakly electric fish, *Marcusenius macrolepidotus* (South African form), and possible functions; *Behaviour* 142, pp.: 145-166.
- Harder, W., Schief, A. & Uhlmann, H. (1967): Zur Empfindlichkeit des schwachelektrischen Fisches *Gnathonemus petersii* (Gthr. 1862) (Mormyriformes, Teleostei) gegenüber elektrischen Feldern; *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 54, pp.: 89-108.
- Harder, W. (1968): Die Beziehung zwischen Elektrozepptoren, elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces); *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 59, pp.: 272-318.
- Hauser, M. D. (1998): Functional referents and acoustic similarity: field playback experiments with rhesus monkeys; *Animal Behaviour* 55, pp.: 1647-1658.
- Hawkins, A. D. (1993): Underwater sound and fish behavior – In: *Behaviour of Teleost Fishes*, edited by T. J. Pitcher; Chapman & Hall London, pp.: 129-169.
- Healey, M. C. (1966): Aggression and self-regulation of population size in deer mice; Master Thesis, The University of British Columbia.
- Heiligenberg, W. (1973): Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei); *Journal of Comparative Physiology* 87, pp.: 137-164.
- Heiligenberg, W. (1974): Electrolocation and jamming avoidance in *Hypopygus* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei); *Nature* 243, pp.: 301-302.
- Heiligenberg, W. (1976): Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish, *Brienomyrus*; *Journal of Comparative Physiology* 109, pp.: 357-372.
- Heiligenberg, W. (1977): Principles of echolocation and jamming avoidance in electric fish. A neuroethological approach; Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Heiligenberg, W. & Bastian, J. (1978): The jamming avoidance response in Gymnotoid pulse-species: a mechanism to minimize the probability of pulse-train coincidence; *Journal of Comparative Physiology A* 124, pp.: 211-224.
- Heldmaier, G. & Neuweiler, G. (2003): *Vergleichende Tierphysiologie Band 1*; Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hering, P. J. (1985): How to survive in the dark: bioluminescence in the deep sea; *Symposia Society for Experimental Biology* 39, pp.: 323-350.

- Hopkins, C. D. (1974a): Electric communication: Function in the social behavior of *Eigenmannia virescens*; Behaviour 50, pp.: 270-304.
- Hopkins, C. D. (1974b): Electric communication in fish; American Scientist 62, pp.: 426-437.
- Hopkins, C. D. (1977): Electric communication – In: How animals communicate, edited by T. A. Sebeok; Indiana University Press, Bloomington & London, pp.: 263-289.
- Hopkins, C. D. (1981): The neuroethology of electric communication; Trends in Neurosciences 4, pp.: 4-6.
- Hopkins, C. D. & Bass, A. H. (1981): Temporal coding of species recognition signals in an electric fish; Science 212, pp.: 85-87.
- Hopkins, C. D. (1999): Design features for electric communication; The Journal of Experimental Biology 202, pp.: 1217-1228.
- Hopkins, C. D. (2009): Electrical perception and communication; Encyclopedia of Neuroscience 3, pp.: 813-831.
- Hupé, G. J. & Lewis, J. E. (2008): Electrocommunication signals in free swimming brown ghost knifefish, *Apteronotus leptorhynchus*; The Journal of Experimental Biology 211, pp.: 1657-1667.
- Hupé, G. J. (2012): Electrocommunication in species of weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*: Signal patterning and behaviour; PHD Thesis University of Ottawa, Canada.
- Jäger, U. (1974): Geruchsrezeption und Entladungsaktivität bei dem schwach elektrischen Fisch *Gnathonemus petersii* (Gthr., 1862) (Mormyridae, Teleostei); Doktorarbeit, Universität Saarbrücken Deutschland, p.: 90.
- Khait, V., Tahiraj, E., Seemungal, N., Breakstone, S. & Moller, P. (2009): Group cohesion in juvenile weakly electric fish *Mormyrus rume probosciostris*; Journal of Fish Biology 75, pp.: 490-502.
- Kirchner, W. H. (1997): Acoustical communication in social insects – In: Orientation and Communication in Arthropods, edited by M. Lehrer; Birkenhäuser Verlag, Basel, pp.: 273-300.
- Knudsen, E. I. (1975): Spatial aspects of the electric fields generated by weakly electric fish; Journal of Comparative Physiology 99, pp.: 103-118.
- Kramer, B. (1974): Electric organ discharge interaction during interspecific agonistic behaviour in freely swimming Mormyrid fish; Journal of Comparative Physiology 93, pp.: 203-235.

- Kramer, B. (1978): Spontaneous discharge rhythms and social signalling in weakly electric fish *Pollimyrus isidori* (Cuvier et Valenciennes) (Mormyridae, Teleostei); *Behavioural Ecology and Sociobiology* 4, pp.: 61-74.
- Kramer, B. (1979): Electric and motor responses of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae), to Play-back of social signals; *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6, pp.: 67-79.
- Kramer, B. (1987): The sexually dimorphic jamming avoidance response in the electric fish, *Eigenmannia*; *Journal of Experimental Biology* 130, pp.: 39-62.
- Kramer, B. (1988): Schwach elektrische Fische: Ausweichreaktionen auf Störsender; *Praxis der Naturwissenschaften* 7(37), pp.: 1-10.
- Kramer, B. (1990): *Electrocommunication in teleost fishes*; Springer Verlag, Berlin.
- Kramer, B. (1994): Communication behavior and sensory mechanism in weakly electric fishes; *Advances in the study of behavior* 23, pp.: 233-270.
- Kramer, B. & Kuhn, B. (1994): Species recognition by the sequence of discharge intervals in weakly electric fishes of the genus *Campylomormyrus* (Mormiridae, Teleostei); *Animal Behaviour* 48, pp.: 435-445.
- Kramer, B. (1996): *Electroreception and Communication in Fishes*; *Progress in Zoology* 42; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Kramer, B. (1997): Electric organ discharges and their relation to sex in mormyrid fishes; *Naturwissenschaften* 84, pp.: 119-121.
- Kramer, B. (1999): Waveform discrimination, phase sensitivity and jamming avoidance in a wave-type electric fish; *Journal of Experimental Biology* 202, pp.: 1387-1398.
- Kramer, B. & van der Bank, H. (2000): The southern churchill, *Petrocephalus wesselsi*, a new species of mormyrid from South Africa defined by electric organ discharge, genetics, and morphology; *Environmental Biology of Fishes* 59, pp.: 393-413.
- Kramer, B. & Ruxton, G. (2002): *Living in groups*; Oxford University Press, USA.
- Kramer, B., Skelton, P., van der Bank, H. & Wink, M. (2007): Allopatric differentiation in the *Marcusenius macrolepidotus* species complex in southern and eastern Africa: the resurrection of *M. pongolensis* and *M. angolensis*, and the description of two new species (Mormyridae, Teleostei); *Journal of Natural History* 41, pp.: 647-708.
- Kreysing, M., Pusch, R., Haverkate, D., Landsberger, M., Engelmann, J., Ruitter, J., Mora-Ferrer, C., Ulbricht, E., Grosche, J., Franze, K., Streif, S., Schumacher, S., Makarov, F., Kacza, J., Guck, J., Wolburg, H., Bowmaker, J., von der Emde, G., Schuster, S., Wagner, H. - J.,

Reichenbach, A. & Francke, M. (2012): Photonic crystal light collectors in fish retina improve vision in turbid water; *Science* 336, pp.: 1700-1703.

Ladich, F. & Fine, M. L. (2006): Sound-generating mechanisms in fishes: A unique diversity in vertebrates – In: *Communication in Fishes*; Science Publisher, Enfield.

Ladich, F., Collin, S. P., Moller, P. & Kapoor, B. G. (2006): *Communication in Fishes*; Science Publisher, Enfield.

Lambrecht, M. M. (1990): Male quality and playback in the great tit – In: *Playback and Studies of Animal Communication*, edited by P. K. McGregor; Plenum Press, New York, pp.: 135-152.

Lamml, M. & Kramer, B. (2005): Sound production in the reproductive behavior of the weakly electric fish *Pollimyrus marianne* Kramer et al. 2003 (Mormyridae, Teleostei); *The International Journal of animal Sound and its Recordings* 15, pp.: 51-78.

Landsberger, M., von der Emde, G., Haverkate, D., Schuster, S., Gentsch, J., Ulbricht, E., Reichenbach, A., Markarov, F. & Wagner, H. - J. (2008): Dim light vision - Morphological and functional adaptations of the eye of the mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*; *Journal of Physiology Paris* 102, pp.: 291-303.

Landsman, R. E. & Moller, P. (1988): Testosterone changes the electric organ discharge and external morphology of the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Mormyriiformes); *Cellular and Molecular Life Science* 44, pp.: 900-903.

Larimer, J. L. & McDonald, J. A. (1968): Sensory feedback from electroreceptors to electromotor pacemaker centers in gymnotids; *American Journal of Physics* 214, pp.: 1253-1261.

Lindquist, E. D. & Hetherington, T. E. (1996): Field studies on visual and acoustic signaling in the "Earless" Panamanian Golden Frog, *Atelopus zeteki*; *Journal of Herpetology* 30, pp.: 347-354.

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

Lissmann, H. W. (1958): On the function and evolution of electric organs in fish; *The Journal of Experimental Biology* 35, pp.: 156-191.

Löwe, S. (2011): Elektrokommunikation von *Mormyrus rume* bei unterschiedlichen Distanzen; Wahlpflichtmodul WP 27, Universität Bonn, pp.: 1-16.

Lücker, H. & Kramer, B. (1981): Development of sex difference in the preferred latency response in the weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* (Cuvier et Valenciennes) (Mormyridae, Teleostei); *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9, pp.: 103-109.

- Machnik, P. & Kramer, B. (2008): A male's playback signal turns female *Marcusenius ponogolensis* receivers on or off depending on his behavioural state; *Communicative & Integrative Biology* 1:2, pp.: 1-4.
- Machnik, P., Markowski, B. & Kramer, B. (2010) Intra- versus inter-sexual selection in the dimorphic electric organ discharges of the snoutfish *Marcusenius altisambesi* (Mormyridae, Teleostei); *Behaviour* 147, pp.: 677-704.
- Machnik, P. & Kramer, B. (2011): Novel electrosensory advertising during diurnal resting period in male snoutfish, *Marcusenius altisambesi* (Mormyridae, Teleostei); *Journal of Ethology* 29, pp.: 131-142.
- Magnhagen, C., Braithwaite, V. A., Forsgren, E. & Kapoor, B. G. (2008): *Fish Behaviour*; Science Publisher, Enfield.
- Magurran, A. E. & Girling, S. L. (1986): Predator model recognition and response habituation in shoaling minnows; *Animal Behaviour* 35, pp.: 510-518.
- Mann, N. I., Dingess, K. A., Barker, F. K., Graves, J. A. & Slater, P. J. B. (2006): A comparative study of song form and duetting in neotropical *Thryothorus* wrens; *Behaviour* 146, pp.: 1-43.
- Marshall, B. (2011): *The Fishes of Zimbabwe and their Biology*; Smithiana Monograph 3, South African Institute for Aquatic Biodiversity, Paarl.
- McGregor, P. K., Catchpole, C. K., Dabelsteen, T., Falls, J. B., Fusani, L., Gerhardt, H. C., Gilberts, F., Horn, A. G., Klump, G. M., Kroodsma, D. E., Lambrechts, M. M., McComb, K. E., Nelson, D. A., Pepperberg, I. M., Ratcliffe, L., Searcy, W. A. & Weary, D. M. (1992): Design of Playbackexperiments: The Thornbridge Hall Nato ARW Consensus – In: *Playback and Studies of Animal Communication*, edited by P. K. McGregor; Plenum Press, New York, pp.: 1-9.
- McGregor, P. K. (2005): *Animal Communication Networks*; Cambridge University Press, United Kingdom.
- Metzner, W. (1999): Neural circuitry for communication and jamming avoidance in gymnotiform electric fish; *The Journal of Experimental Biology* 202, pp.: 1365-1375.
- Meyer, J. H. (1981): Behavioral response of weakly electric fish to complex impedances; *Journal of Comparative Physiology A* 145, pp.: 459-470.
- Milinski, M., Griffiths, S., Wegner, K. M., Reusch, T. B. H., Haas-Assenbaum, A. & Boehm, T. (2005): Mate choice decisions of stickleback females predictably modified by MHC peptide ligands; *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, pp.: 4414-4418.
- Mitamura, H., Arai, N., Sakamoto, W., Mitsunaga, Y., Tanaka, H., Mukai, Y., Nakamura, K., Sasaki, M. & Yoneda, Y. (2005): Role of olfaction and vision in homing behavior of black

rockfish *Sebastes inermis*; Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 322, pp.: 123-134.

Möhres, F. P. (1957): Elektrische Organe im Dienste der Revierabgrenzung; Naturwissenschaften 44, pp.: 431-432.

Moller, P. (1970): Communication in weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). I Variation of electric organ discharge frequency elicited by controlled electric stimuli; Animal Behaviour 18, pp.: 768-786.

Moller, P. & Bauer, R. (1973): "Communication" in weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). II Interaction of electric organ discharge activities of two electric fish; Animal Behaviour 21, pp.: 501-512.

Moller, P. (1976): Electric signals and schooling behavior in a weakly electric fish, *Marcusenius cyprinoides* L. (Mormyriiformes); Science 193, pp.: 697-699.

Moller, P., Serrier, J., Belbenoit, P. & Push, S. (1979): Notes on ethology of the Swasi river mormyrids (Lake Kainji, Nigeria); Behavioral Ecology and Sociobiology 4, pp.: 357-368.

Moller, P., Serrier, J. & Bowling, D. (1989): Electric organ discharge displays during social encounters in the weakly electric fish *Brienomyrus niger* (Mormyridae); Ethology 82, pp.: 177-191.

Moller, P. (1995): Electric fish: history and behavior; Chapman & Hall Fish and Fisheries Series 17.

Moller, P. (2006): Electrocommunication: History, Insights and New Questions – In: Communication in Fishes, edited by F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller and B. G. Kapoor; Science Publishers Enfield, Jersey.

Montgomery, J. C. & McDonald, J. A. (1998): Evolution of sensory systems: a comparison of Antarctic and deep-sea Ichthyofauna – In: Fishes of Antarctica. A Biological Overview, edited by G. di Prisco & A. Clarke; Springer Verlag, Italia, pp.: 329-338.

Müller, J. (1857): Über die Fische, welche Töne von sich geben und die Entstehung dieser Töne; Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin 1857, pp.: 249-279.

Nieh, J. C., Kruizinga, K., Barreto, L. S., Contrera, F. A. L. & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2005): Effect of group size on the aggression strategy of an extirpating stingless bee, *Trigona spinipes*; Insectes Sociaux 52, pp.: 1-8.

Otter, K., McGregor, P. K., Terry, A. M., Burford, F. R. L., Peake, T. M. & Dabelsteen, T. (1999): Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback; Proceedings of the Royal Society B 266, pp.: 1305-1309.

Pitcher, T. J. (1993): Behaviour of Teleost Fishes; Chapman and Hall, London.

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

Remage-Healey, L. & Bass, A. H. (2005): Rapid elevations in both steroid hormones and vocal signaling during playback challenge: a field experiment in Gulf toadfish; *Hormones and Behaviour* 47, pp.: 297-305.

Rigley, L. & Marshall, J. (1973): Sound production by the elephant nose fish, *Gnathonemus petersii* (Pisces, Mormyridae); *Copeia* 1973, pp.: 134-135.

Ripley, J. L. & Lobel, P. S. (2004): Correlation of acoustic and visual signals in the cichlid fish, *Tramitichromis intermedius*; *Environmental Biology of Fishes* 71, pp.: 389-394.

Russel, C. J., Myers, J. P. & Bell, C. C. (1974): The echo response in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae); *Journal of Comparative Physiology* 92, pp.: 181-200.

Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Solow, A. R., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1999): Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments; *Animal Behaviour* 57, pp.: 41-50.

Scheffel, A. & Kramer, B. (2000): Electric signals in the social behavior of sympatric Elephantfish (Mormyridae, Teleostei) from the Upper Zambezi River; *Naturwissenschaften* 87, pp.: 142-147.

Scheffel, A. & Kramer, B. (2006): Intra- and interspecific electrocommunication among sympatric Mormyrids in the Upper Zambesi River – In: *Communication in Fishes*, edited by F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller and B. G. Kapoor; Science Publishers Enfield, Jersey, Plymouth, pp.: 733-751.

Schnitzler, H. - U., Kalko, E., Miller, L. & Surlykke, A. (1987): The echolocating and hunting behavior of the bat, *Pipistrellus kuhli*; *Journal of Comparative Physiology A* 161, pp.: 267-274.

Schnitzler, H. - U. & Kalko, E. (2001): Echolocating by insect-eating bats; *BioScience* 51 (7), pp.: 557-569.

Schulz, T. M., Whitehead, H., Gero, S. & Rendell, L. (2008): Overlapping and matching of codas in vocal interactions between sperm whales: insights into communication function; *Animal Behaviour* 76(6), pp.: 1977-1988.

Schuster, S. (2001): Count and Speak? The echo response of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* to series of pulses; *The Journal of Experimental Biology* 204, pp.: 1401-1412.

Schwarz, J. J. (1987): The function of call alternation in anuran amphibians: a test of three hypotheses; *Evolution* 41, pp.: 113-126.

- Serrier, J. & Moller, P. (1989): Patterns of electric organ discharge activity in the weakly electric fish *Brienomyrus niger* L. (Mormyridae); *The Journal of Experimental Biology* 48 5, pp.: 235-244.
- Snowdon, C. T. & Cleveland, J. (1984): "Conversation" among Pygmy Marmosets; *American Journal of Primatology* 7, pp.: 15-20.
- Somiya, H. (1988): Guanine-type retina tapetum of three species of Mormyrid fishes; *Japanese Journal of Ichthyology* 36(2), pp.: 220-226.
- Stipetić, E. (1939): Über das Gehörorgan der Mormyriden; *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 26, pp.: 740-752.
- Szabo, T. (1965): Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae; *Journal of Morphology* 177, pp.: 229-250.
- Szabo, T. (1974): Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception – In: *Handbook of sensory physiology* 3, edited by A. Fessard; Springer Verlag Berlin Heidelberg New York, pp.: 13-58.
- Tan, E. W., Nizar, J. M., Carrera, E. & Fortune, E. S. (2005): Electrosensory interference in naturally occurring aggregates of a species of weakly electric fish, *Eigenmannia virescens*; *Behavioural Brain Research* 164, pp.: 83-92.
- Teyssèdre, C. & Serrier, J. (1986): Temporal spacing of signals in communication, studied in weakly-electric mormyrod fish (Teleostei, Pisces); *Behavioural Processes* 12, pp.: 77-98.
- Toerringer, M. J. & Moller, P. (1984): Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behavior in mormyrid fish; *Behavioural Brain Research* 12, pp.: 291-306.
- Torpe, W. H. (1972): *Duetting and antiphonal song in birds*; E. J. Brill, Leiden, Netherlands.
- Valone, J. A. (1970): Electric emissions in *Gymnotus carapo* and their relation to social behavior; *Behaviour* 37, pp.: 1-14.
- Voigt-Heucke, S. L., Taborsky, M. & Dechmann, D. K. N. (2010): A dual function of echolocation: bats use echolocation calls to identify familiar and unfamiliar individuals; *Animal Behaviour* 80, pp.: 59-67.
- von der Emde, G. (1990): Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*; *Journal of Comparative Physiology A* 167, pp.: 413-421.
- von der Emde, G. (1992): Electrolocation of capacitive objects in four species of pulse-type weakly electric fish. II. Electric signaling behavior; *Ethology* 92, pp.: 177-192.

- von der Emde, G. & Bleckmann, H. (1992): Differential responses of two types of electroreceptive afferents to signal distortions may permit capacitance measurement in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*; *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp.: 683-694.
- von der Emde, G. & Zelick, R. (1995): Behavioral detection of electric signals waveform distortion in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*; *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp.: 493-501.
- von der Emde, G. (1998): Electroreception – In: *The Physiology of Fishes*, edited by D. H. Evans; CRC Press Boca Raton Florida, pp.: 313-343.
- von der Emde, G. (2001): Electric fields and electroreception: How electrosensory fish perceive their environment – In: *Ecology of Sensing*, edited by F. G. Barth and A. Schmid; Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, pp.: 313-329.
- von der Emde, G. (2006): Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish; *Journal of Comparative Physiology A* 192, pp.: 601-612.
- von der Emde, G., Behr, K., Bouton, B., Engelmann, J., Fetz, S. & Folde, C. (2010): 3-Dimensional scene perception during active electrolocation in a weakly electric puls fish; *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 4(26), pp.: 1-13.
- von Frisch, K. (1923): Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift – In: *Biologisches Zentralblatt* 43, pp.: 439-446.
- von Frisch, K. (1941): Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung - In: *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 29, pp.: 46-145.
- Watanabe, A. & Takeda, K. (1963): The change of discharge frequency by A. C. stimulus in a weak electric fish; *The Journal of Experimental Biology* 40, pp.: 57-66.
- Watzlawick, P.; Bavelas, J. B. & Jackson, D. D. (1969): *Menschliche Kommunikation*; Huber Verlag, Bern.
- Wells, K. D. & Schwartz, J. J. (1984): Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla Ebraccata*: aggressive calls; *Behaviour* 91, pp.: 128-145.
- Wernerer, M. & Kramer, B. (2002): Intraspecific agonistic interactions in freely swimming mormyrid fish, *Marcusenius macrolepidotus* (South African form); *Journal of Ethology* 20, pp.: 107-121.
- Westby, G. W. M. (1972): *Electric signaling and social behavior in gymnotid fish*; PHD Thesis, University of Reading, UK.

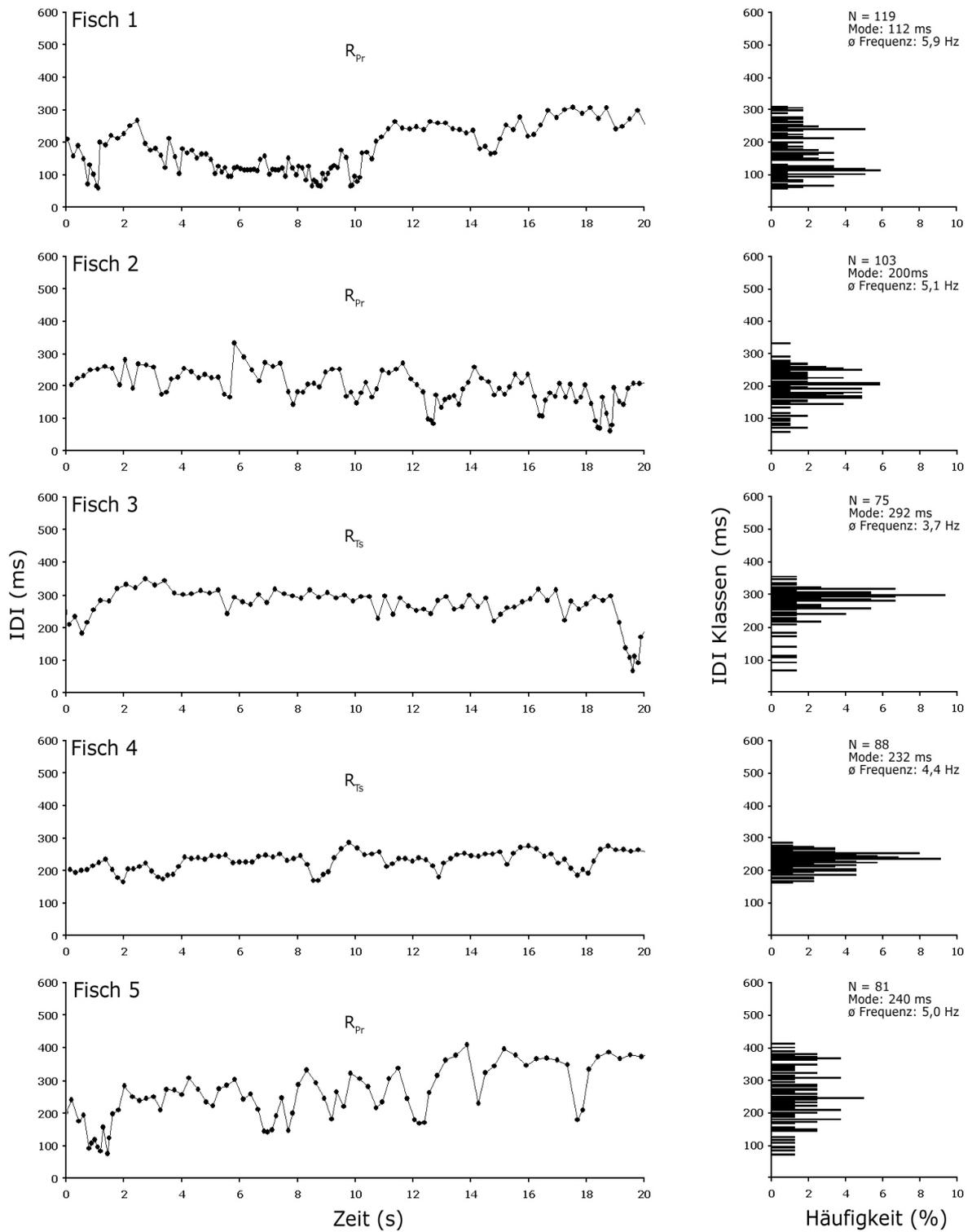
- Westby, G. W. M. (1974): Assessment of the signal value of certain discharge patterns in the electric fish, *Gymnotus carapo*, by means of playback; *Journal of Comparative Physiology* 92, pp.: 327-341.
- Westby, G. W. M. (1975): Has the latency dependent response of *Gymnotus carapo* to discharge-triggered stimuli a bearing on electric fish communication?; *Journal of Comparative Physiology* 96, pp.: 307-341.
- Westby, G. W. M. (1981): Communication and jamming avoidance in electric fish; *Trends in Neurosciences* 4, pp.: 205-210.
- Westby, G. W. M. (1984): Electroreception and communication in electric fish; *Science Progress Oxford* 69, pp.: 291-313.
- Westby, G. W. M. (1988): The ecology, discharge diversity and predator behavior of gymnotiform electric fish in the coastal streams of French Guiana; *Behavioural Ecology and Sociobiology* 22, pp.: 341-354.
- Wisenden, B. D. (2000): Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment; *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 355, pp.: 1205-1208.
- Wong, R. Y. & Hopkins, C. D. (2007): Electrical and behavioral courtship displays in the mormyrid fish *Brienomyrus brachyistius*; *The Journal of Experimental Biology* 210, pp.: 2244-2252.
- Xu-Friedman, M. A. & Hopkins, C. D. (1999): Central mechanisms of temporal analysis in the knollenorgan pathway of mormyrid electric fish; *The Journal of Experimental Biology* 202, pp.: 1311-1318.
- Yosida, S. & Okanoya, K. (2009): Naked mole rat is sensitive to social hierarchy encoded in antiphonal vocalization; *Ethology* 115(9), pp.: 823-831.
- Zahavi, A. (1987): The theory of signal selection and some of its implications – In: *International Symposium of biological Evolution*, edited by U. P. Delfino; Adriatica Editrice, Bari, Italy.
- Zakon, H. H. (2003): Hormone-mediated plasticity in the electrosensory system of weakly electric fish; *Trends in Neurosciences* 10, pp.: 416-421.

7. Anhang

Abstand Elektrode - Fisch (cm)	EOD-Stärke Fisch (mV/cm)
0	152,48
2	72,88
4	41,80
6	21,05
8	14,01
10	9,56
12	7,81
14	5,63
16	3,68
18	2,54
20	1,96
22	1,83
23	1,00
24	0,82
25	0,67
26	0,55
27	0,45
28	0,37
29	0,31
30	0,25
31	0,21
32	0,17
33	0,14
34	0,11
35	0,09
36	0,08
37	0,06
38	0,05

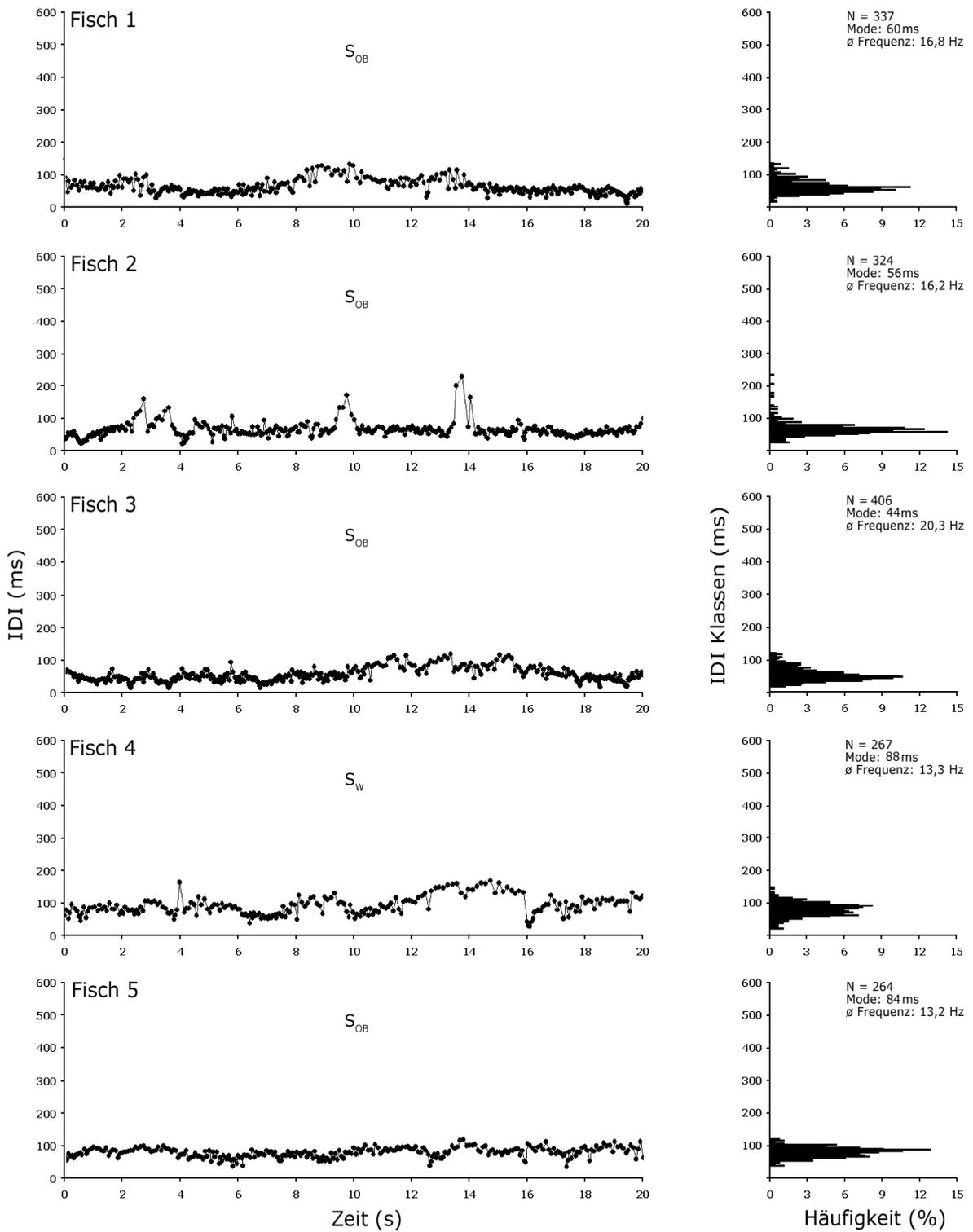
Tabelle 10: Sinkende EOD-Stärke mit zunehmendem Messabstand, zwecks Ermittlung des literarischen Kommunikationsradius. Ab 22 cm Entfernung zum Fisch erfolgte die Datenkalkulation mittels der folgenden Regressionsgleichung: $y = 91,817e^{-0,1966x}$.

A



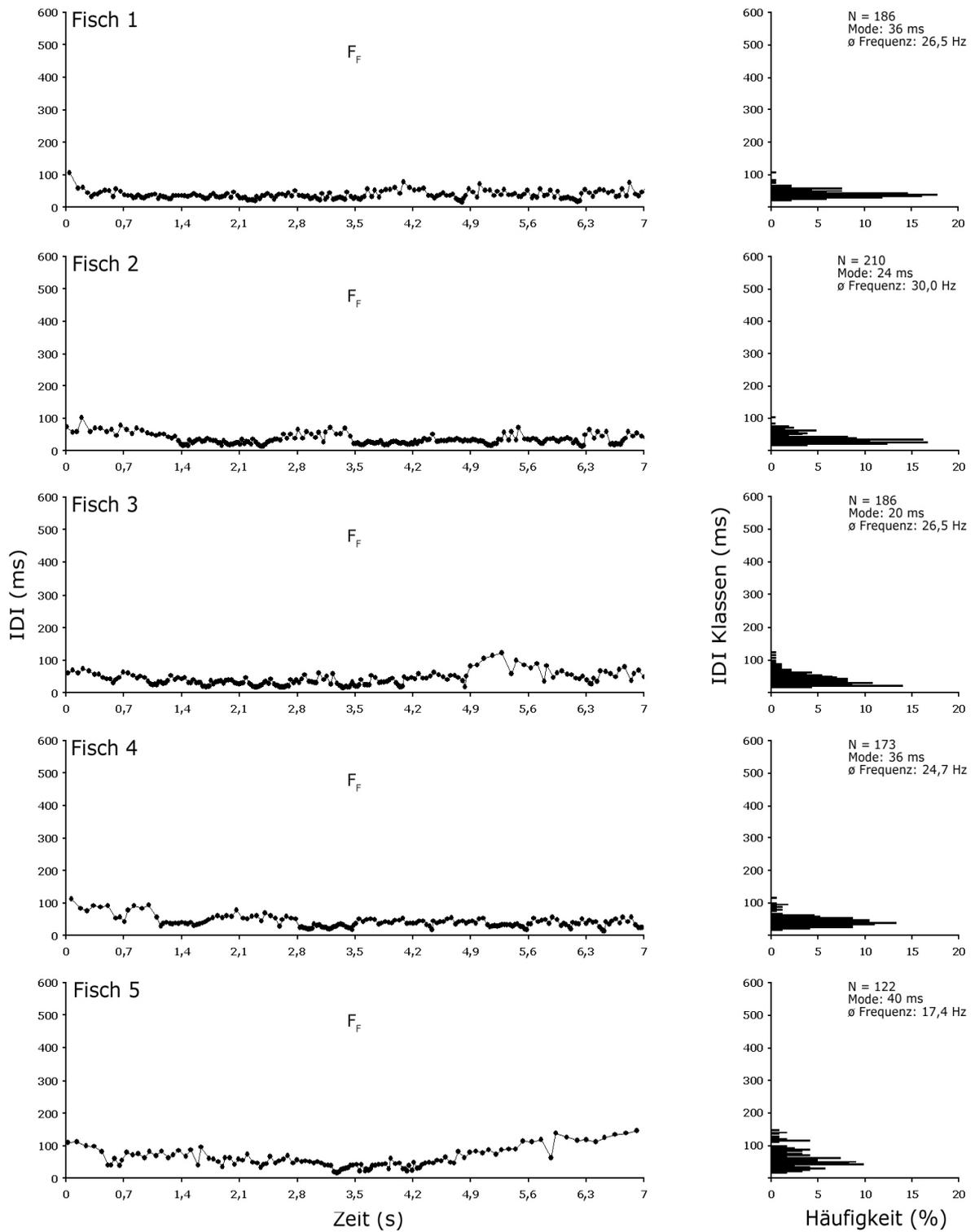
Figur 32 A: Elektrische IDI-Muster fünf isolierter *Mormyrus rume* während des Ruheverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. R_{Pr} : Ruhen in Plastikröhre; R_{TS} : Ruhen unter Tonscherbe.

B

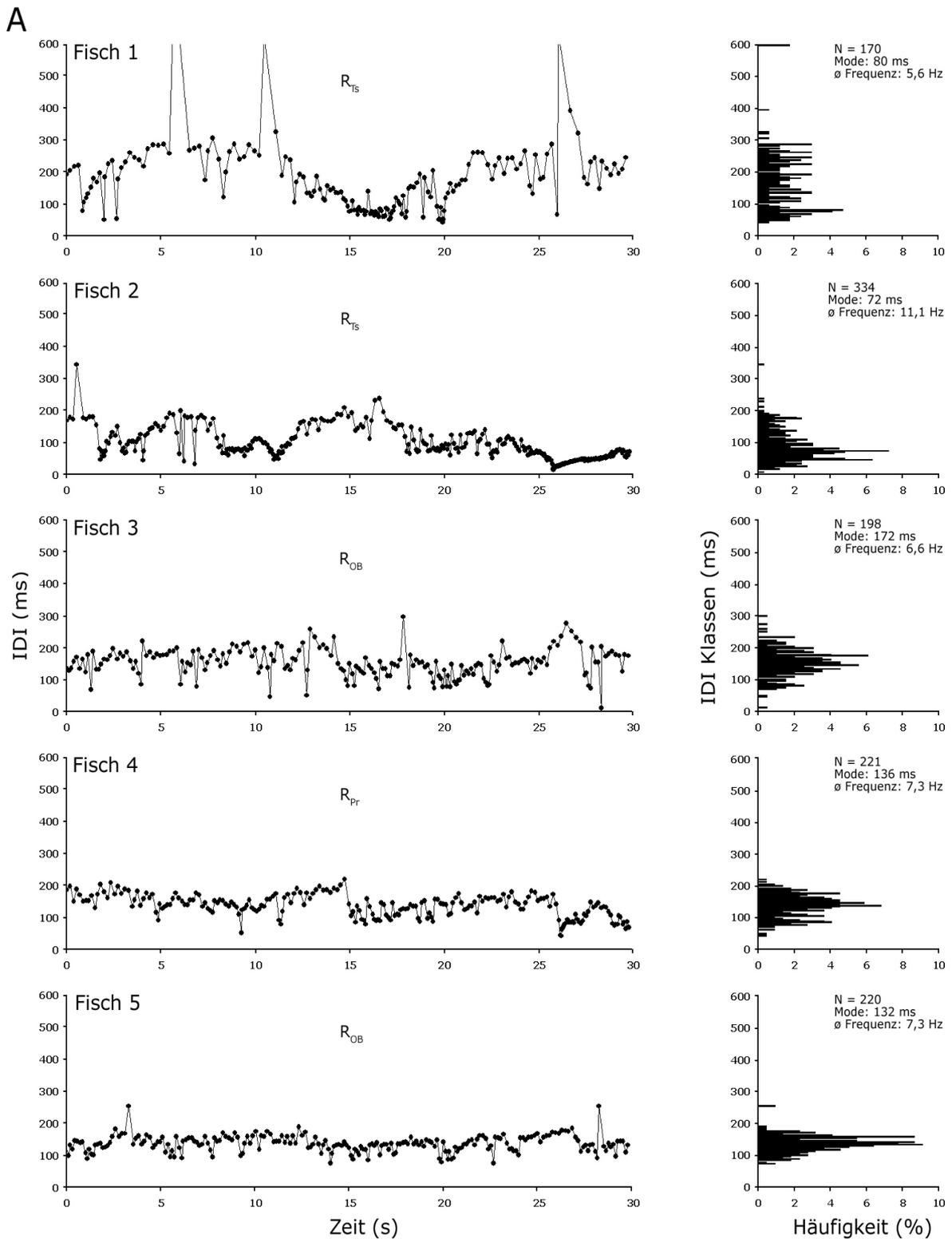


Figur 32 B: Elektrische IDI-Muster fünf isolierter *Mormyrus rume* während des Schwimmverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. S_{OB} : Schwimmt im offenen Bereich; S_W : Schwimmt im Wohnbereich.

C

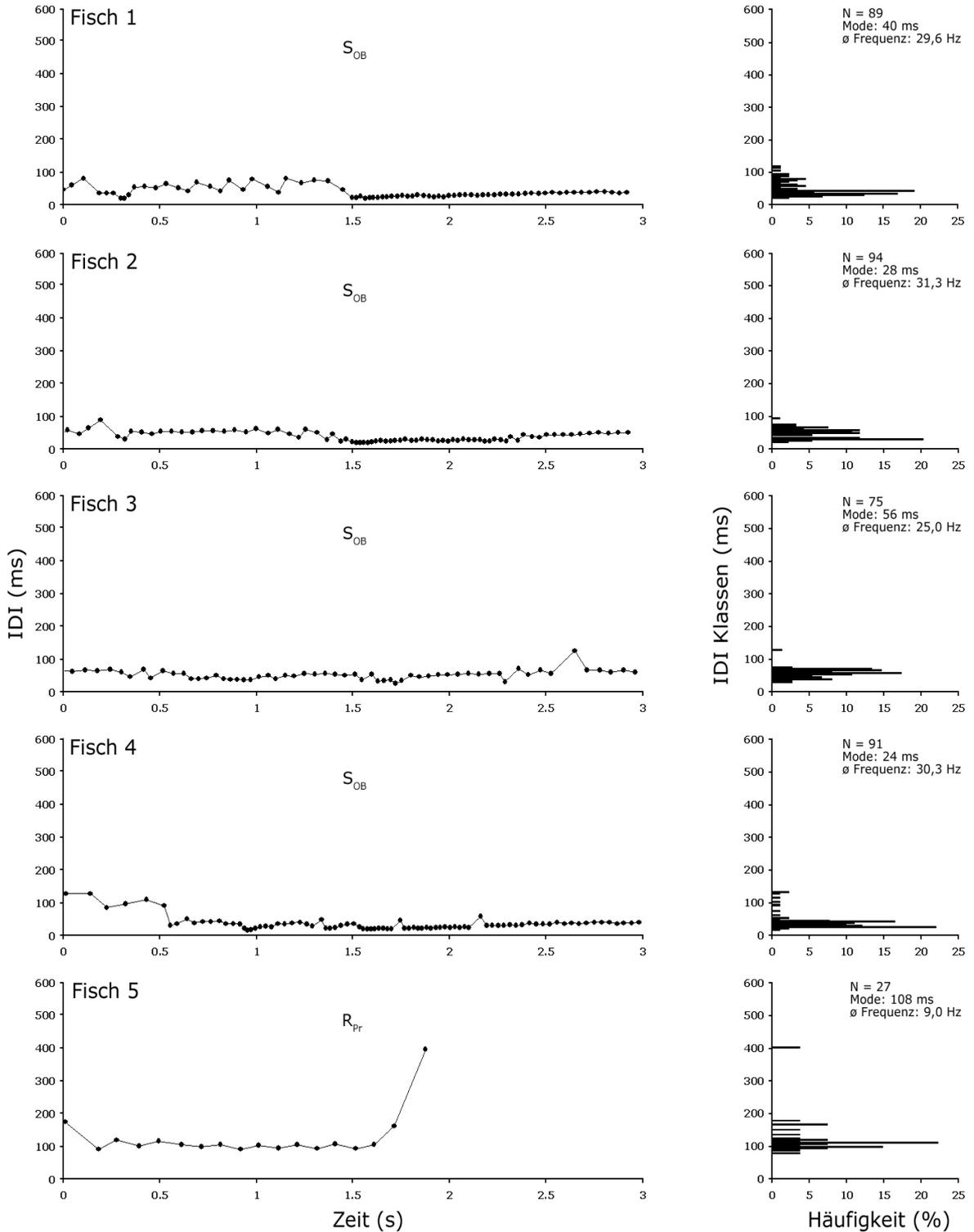


Figur 32 C: Elektrische IDI-Muster fünf isolierter *Mormyrus rume* während des Fressverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. F_F: Futter finden und fressen.

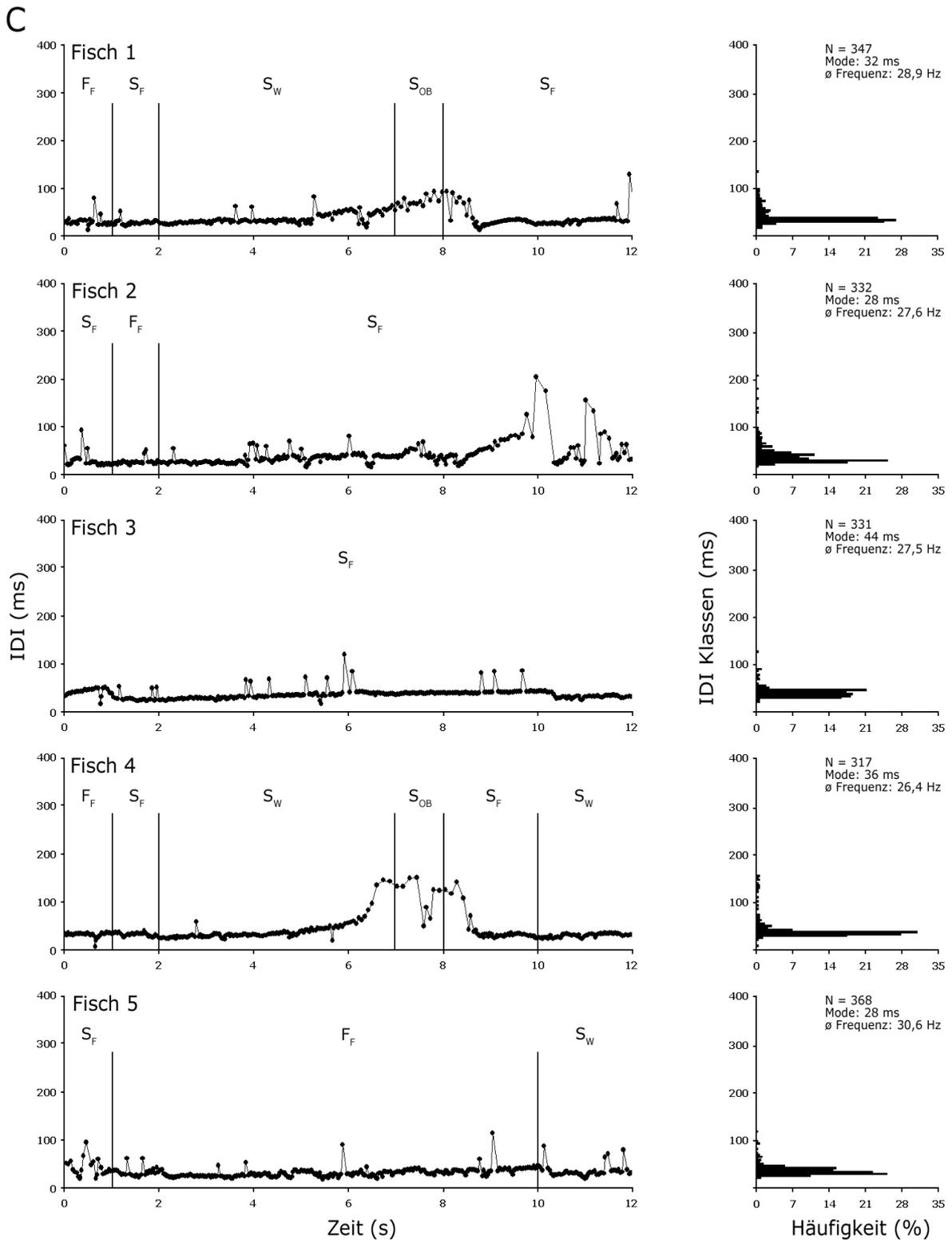


Figur 33 A: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 30 Sekunden andauernden Ruheverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. R_{Pr} : Ruhen in Plastikröhre; R_{TS} : Ruhen unter Tonscherbe; R_{OB} : Ruhen im offenen Bereich.

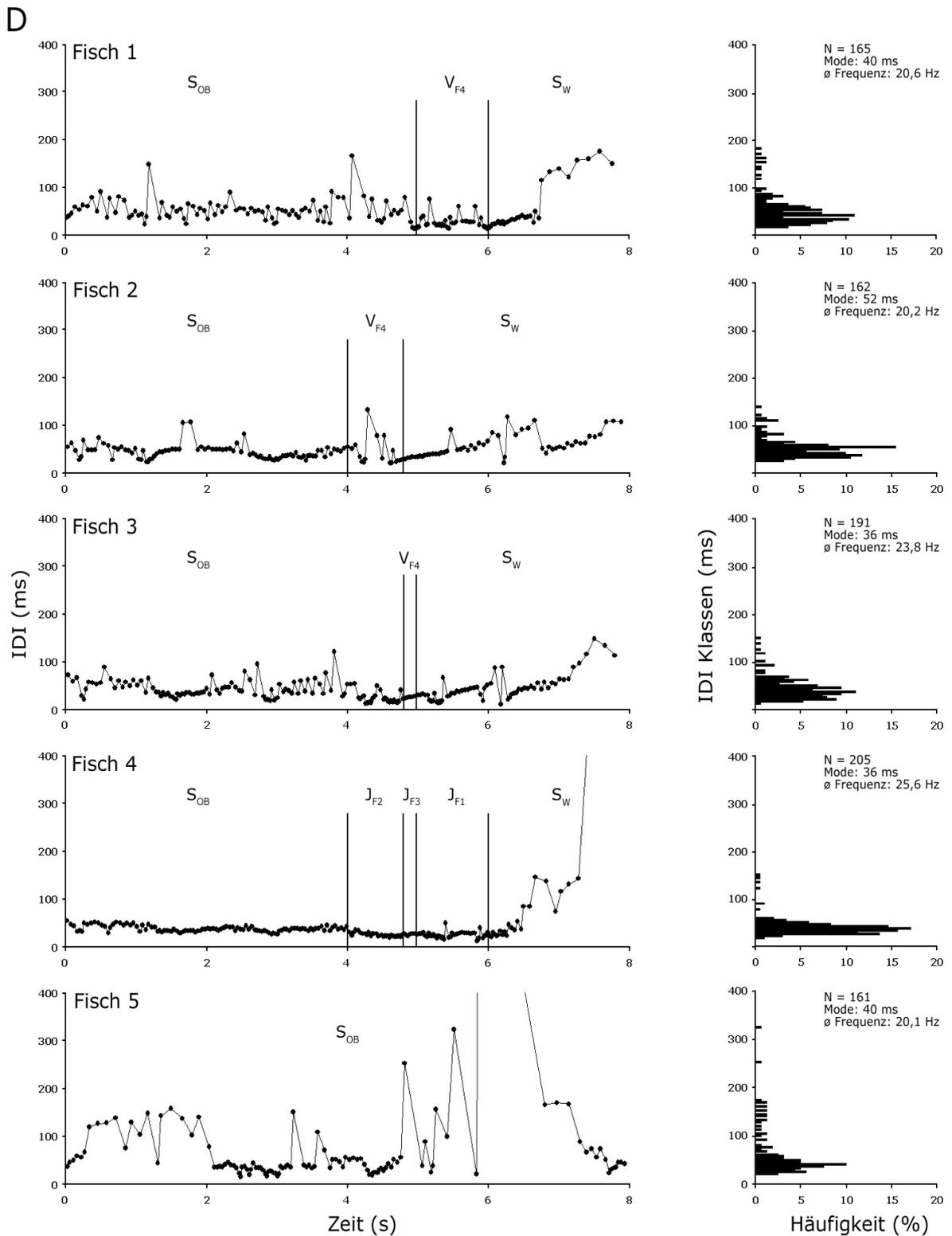
B



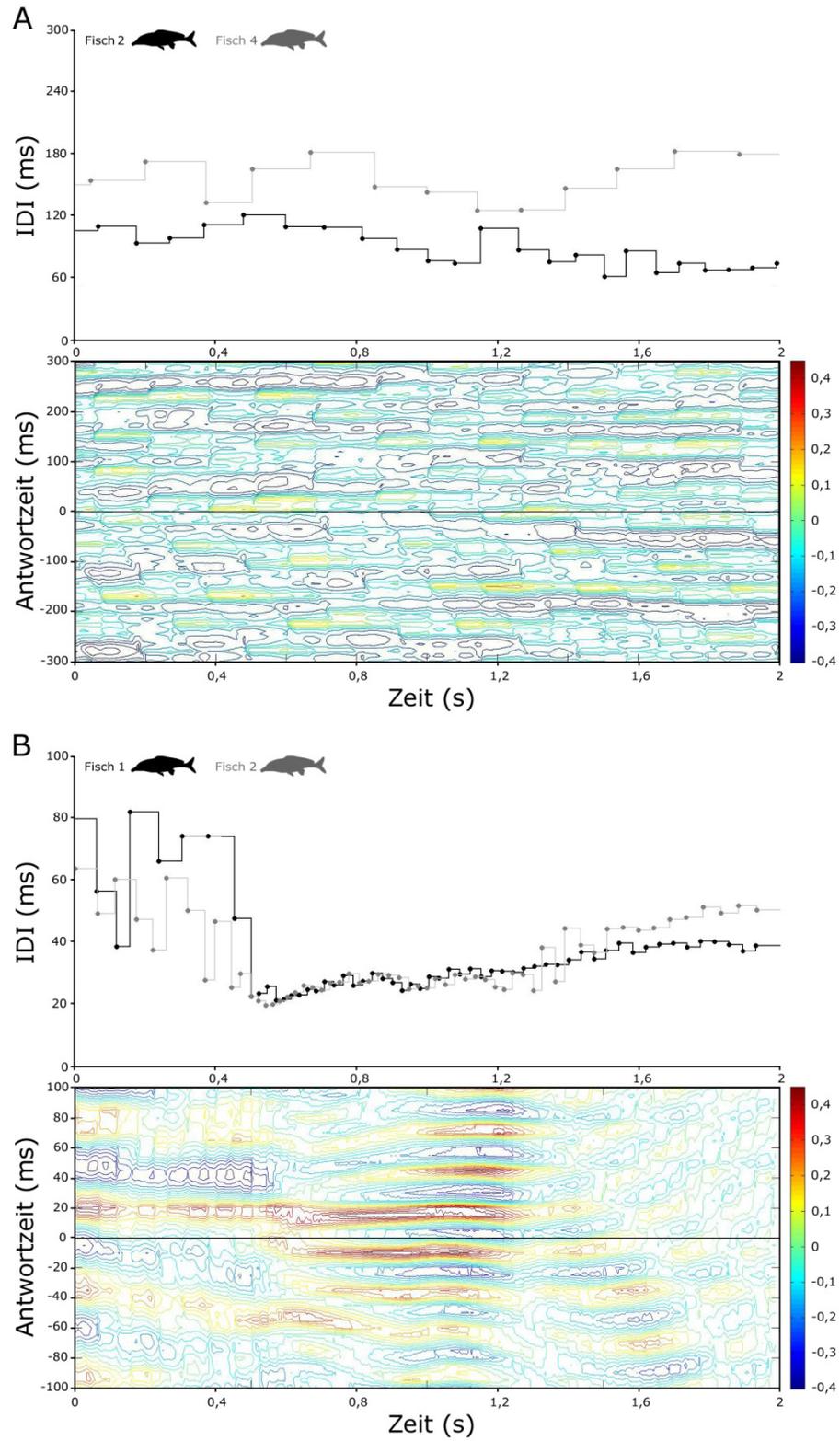
Figur 33 B: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 3 Sekunden andauernden Schwimmverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. R_{Pr} : Ruhens in Plastiktöhre; S_{OB} : Schwimmen im offenen Bereich.



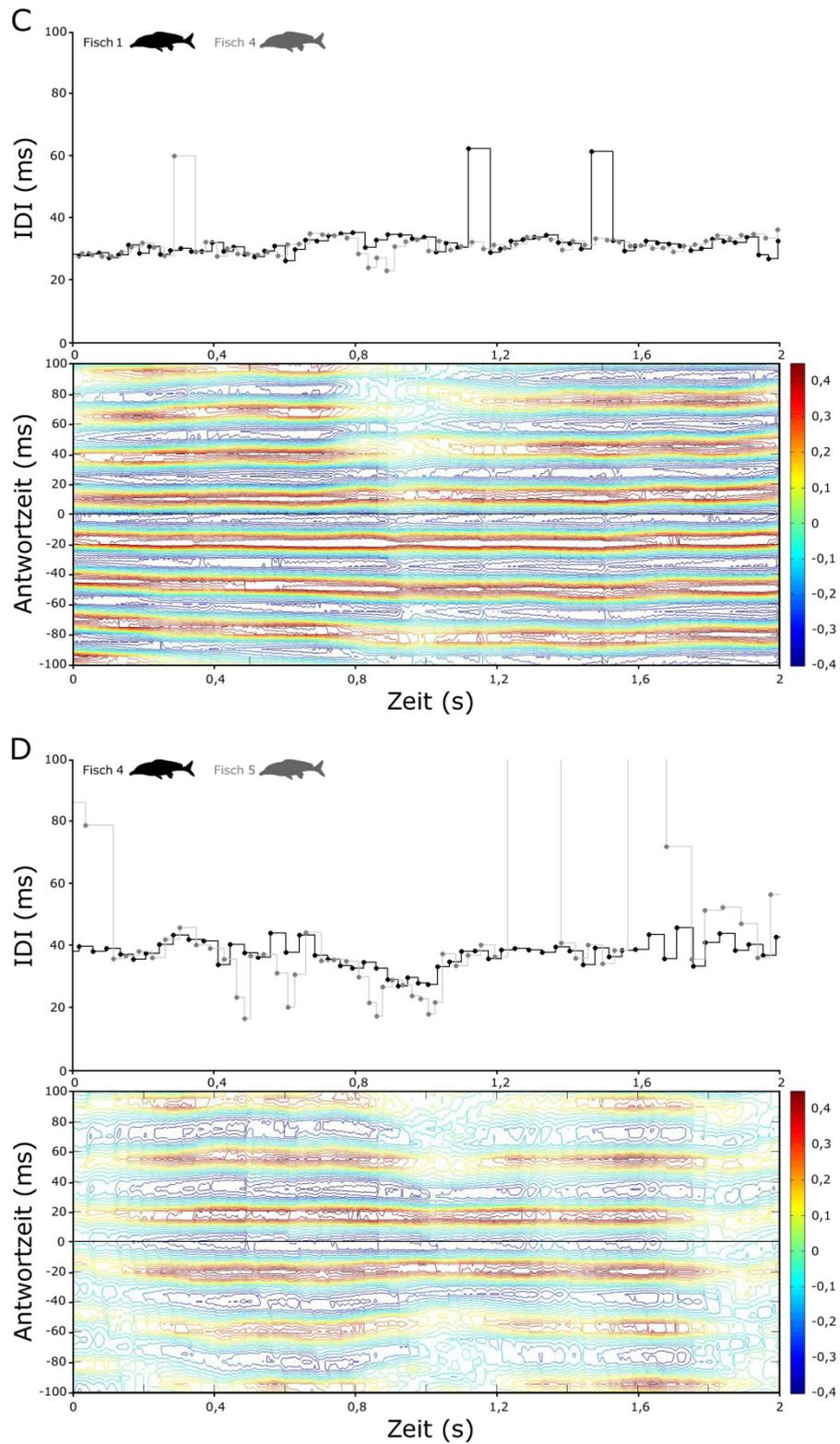
Figur 33 C: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 12 Sekunden andauernden Fressverhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. Die vertikalen Striche markieren einen Verhaltenswechsel. F_F: Futter finden und fressen; S_F: Suche nach Futter; S_{OB}: Schwimmen im offenen Bereich; S_W: Schwimmen im Wohnbereich.



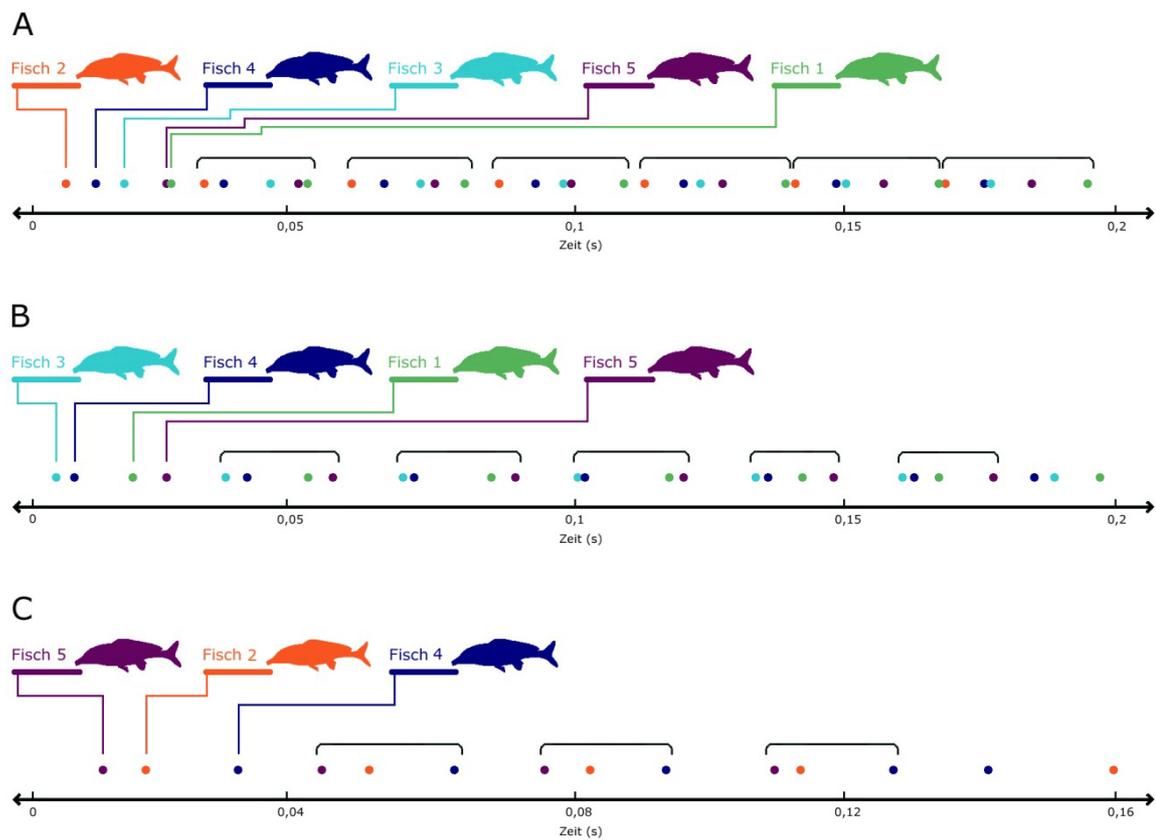
Figur 33 D: Elektrische IDI-Muster einer 5er Gruppe *Mormyrus rume* während eines 8 Sekunden andauernden aggressiven Verhaltens mit dazugehörigen IDI-Histogrammen. Der Mode beschreibt die am häufigsten auftretende Intervalllänge (ms), die Klassenbreite beträgt dabei 4 ms. Die vertikalen Striche markieren einen Verhaltenswechsel. J_{F1}: Jagen von Fisch 1; J_{F2}: Jagen von Fisch 2; J_{F3}: Jagen von Fisch 3; S_{OB}: Schwimmen im offenen Bereich; S_W: Schwimmen im Wohnbereich; V_{F4}: Verjagt von Fisch 4.



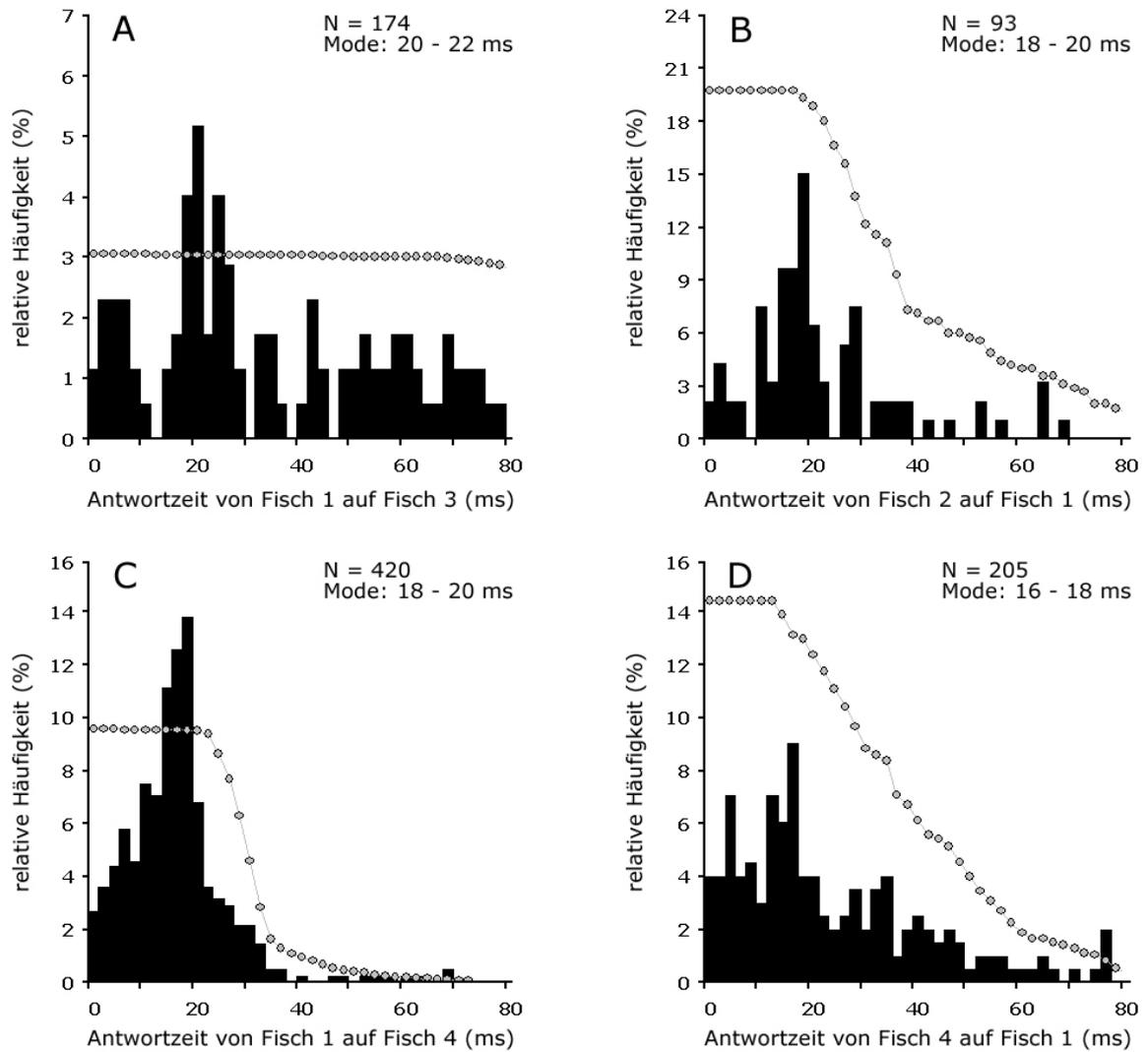
Figur 34 A - B: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zweier *Mormyrus rume* während Ruhe- (A) und Schwimmverhalten (B). Die Beispiele zeigen Ausschnitte aus Figur 33 A - B, die Fische besitzen dieselbe Nummerierung.



Figur 34 C - D: Kreuzkorrelation der IDI-Muster zweier *Mormyrus rume* während Fressverhalten (C) und aggressiven Auseinandersetzungen (D). Die Beispiele zeigen Ausschnitte aus Figur 33 C - D, die Fische besitzen dieselbe Nummerierung.



Figur 35 A - C: Fixed Order-Beispiele für Fresssituationen, in der fünf (A), vier (B) und drei (C) *Mormyrus rume* Teil des Musters waren. Die Beispiele zeigen Ausschnitte aus den IDI-Mustern von Figur 33 C, in beiden Abbildungen besitzen die Tiere dieselbe Nummerierung. Jeder Punkt steht für ein EOD und jede Farbe für einen Fisch.



Figur 36 A - D: Echo-Histogramme von *Mormyrus rume* während Ruhe- (A), Schwimm- (B), Fress- (C) und aggressivem Verhalten (D) (Binbreite = 2 ms). Die x-Achse zeigt die zeitliche Verzögerung zwischen den EODs des einen Fisches auf die EODs des anderen Fisches. Die gepunktete Linie definiert die Signifikanzschwelle (χ^2 -Test $p < 0,05$). B und D stellen ein Negativbeispiel dar, indem es keine signifikante Echo-Antwort gab. Alle Beispiele beziehen sich auf die bereits in Figur 33 A - D dargestellten Szenen. Die Nummerierung der Fische blieb unverändert.

8. Danksagung

Mein erster Dank gilt Herrn Prof. Dr. von der Emde für die Bereitstellung des Themas, die freundliche Aufnahme in seine Arbeitsgruppe und die sehr gute Betreuung und Unterstützung.

Des Weiteren möchte ich mich sehr herzlich bei Herrn Prof. Dr. Alt für seine Mitarbeit und Hilfe bei mathematischen Problemen und für die Übernahme des Zweitgutachtens bedanken.

Bei Herrn Prof. Dr. Galinski und Herrn Prof. Dr. Langer bedanke ich mich ausdrücklich für die Vervollständigung meiner Prüfungskommission.

Außerdem gilt mein Dank der gesamten Arbeitsgruppe Neuroethologie und sensorische Ökologie für ihre Hilfsbereitschaft und die freundliche Arbeitsatmosphäre. Ohne Euch hätte ich diese Arbeit nicht anfertigen können!

Spezieller Dank gilt dabei Bärbel Bauch und Ute Grundner für ihre wertvolle und herzliche Unterstützung in allen Bereichen.

Christina Loock, Ruben Berthé und Konstantin Startchev danke ich für die Entwicklung und Bereitstellung versuchsspezifischer Software, ohne die die Datenauswertung nicht möglich gewesen wäre.

Herrn Prof. Dr. Kirschbaum danke ich an dieser Stelle für die zur Verfügung gestellten Versuchstiere.

Außerdem danke ich dem durch die EU geförderten ANGELS-Project (FET, ANGELS, contract 231845; www.theangelsproject.eu), das die Finanzierung dieser Arbeit ermöglichte.

Und nicht zuletzt bedanke ich mich besonders bei meiner Familie und Freunden für ihre grenzenlose Unterstützung, den hilfreichen Diskussionen und die Möglichkeit, durch sie über den Tellerrand zu schauen.

Vielen Dank!