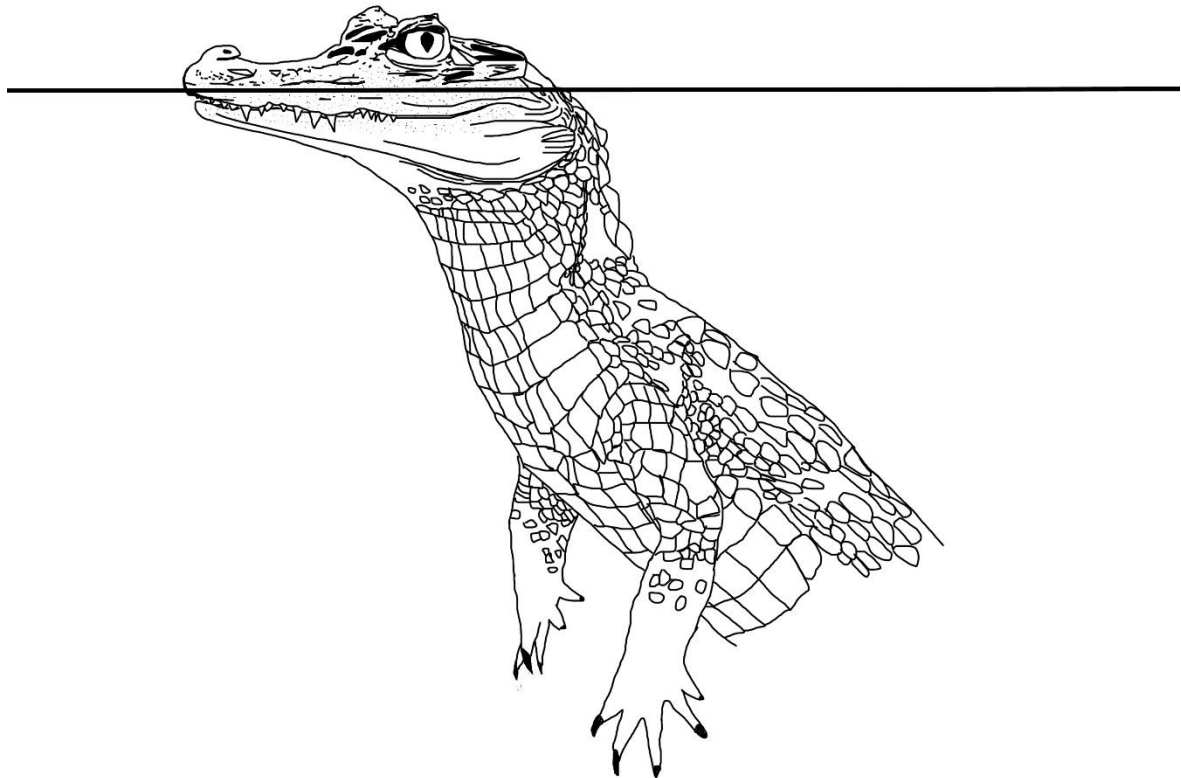


Ethologische Untersuchungen der Wahrnehmung von Oberflächenwellen des Wassers bei Krokodilen



(Machts, 2016)

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

vorgelegt von

Nadja Janina Grap

aus

Düren

Bonn, September 2017

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

1. Gutachter: Prof. Dr. Horst Bleckmann
2. Gutachter: PD Dr. Joachim Mogdans

Tag der Promotion: 10.01.2018

Erscheinungsjahr: 2018

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung.....	1
1.1	Rezeption von Oberflächenwellen des Wassers bei Tieren	1
1.2	Biologie von Krokodilen	8
1.2.1	Jagdverhalten und Kognitive Fähigkeiten.....	8
1.2.2	Sinnessysteme	9
1.3	Ziele der Doktorarbeit	13
2	Material & Methoden	14
2.1	Material.....	14
2.1.1	Versuchstiere.....	14
2.1.2	Versuchsaufbau.....	15
2.1.3	Messgeräte	18
2.2	Methoden.....	19
2.2.1	Produktion & Messung der Oberflächenwasserwellen.....	19
2.2.2	Konditionierung	24
2.2.3	Versuchsdurchführung.....	26
2.2.4	Videoauswertung.....	30
2.3	Statistische Analyse.....	32
3	Ergebnisse	33
3.1	Natürliche Stimuli.....	33
3.2	Kontrollversuche	38
3.2.1	Kontrollversuch 1.....	38
3.2.2	Kontrollversuch 2.....	38
3.2.3	Kontrollversuch 3.....	39
3.2.4	Kontrollversuch 4.....	40
3.3	Sensitivität auf Oberflächenwasserwellen	42
3.3.1	Monofrequente Stimuli.....	42

3.3.2	Sensitivitätsschwellen.....	43
3.4	Diskriminierung von Oberflächenwellen.....	51
3.4.1	Polyfrequente und amplitudenmodulierte Stimuli.....	51
3.4.2	Diskriminierung amplitudenmodulierter monofrequenter Stimuli und polyfrequenter Rauschstimuli.....	52
3.4.3	Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (variable Zahl von S-)	53
3.4.4	Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	63
3.4.5	Diskriminierung von frequenzmodulierten Stimuli.....	68
3.4.6	Unterschied Reaktionszeit frequenzmodulierter und monofrequenter Diskriminierung.....	75
3.5	Gedächtnis.....	77
3.6	Lokalisation.....	78
3.6.1	Verwendete überlagerte Stimuli	78
3.6.2	Winkellokalisation	80
3.6.3	Entfernungslokalisation.....	82
3.6.4	Stimulus und Reaktionsbereitschaft.....	88
3.6.5	Wellenamplitude und Reaktionsbereitschaft.....	89
3.6.6	Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft.....	89
3.6.7	Reaktionszeiten.....	90
3.6.8	Geschwindigkeit der Bewegung.....	93
3.6.9	Reizquellenberührung und Schnappverhalten	95
4	Diskussion.....	96
4.1	Natürliche Stimuli.....	96
4.2	Kontrollversuche	97
4.3	Sensitivität auf Oberflächenwasserwellen	99
4.3.1	Sensitivitätsschwellen.....	99
4.3.2	Reizquellenentfernung bzw. Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft	102
4.3.3	Reaktionszeiten, Berührung der Reizquelle, Schnappverhalten	103
4.4	Diskriminierung	104

4.4.1	Diskriminierungsschwellen von verschiedenen Reizen	104
4.4.2	Diskriminierung bei variabler Zahl von S-	107
4.4.3	Reaktionszeiten	108
4.4.4	Berührung der Pipette und Schnappverhalten	109
4.5	Lernen & Gedächtnis	109
4.6	Lokalisation	111
4.6.1	Winkellokalisation	111
4.6.2	Entfernungslokalisierung	113
4.6.3	Lokalisation bei gestörter Wasseroberfläche	116
4.6.4	Reaktionsbereitschaft und Art des Stimulus, Wellenamplitude, Abstand zur Reizquelle bzw. Reizwinkel	118
4.6.5	Reaktionszeiten & Geschwindigkeiten	120
4.6.6	Berührung der Reizquelle und Schnappverhalten	121
4.7	Ausblick	123
5	Zusammenfassung	124
	Literaturverzeichnis	- 1 -
	Anhang Abbildungen und Tabellen	- 17 -
	Sensitivität auf Oberflächenwellen	- 17 -
	Diskriminierung amplitudenmodulierter monofrequenter Stimuli und polyfrequenter Rauschstimuli	- 19 -
	Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (variable Zahl von S-)	- 20 -
	Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (Verhältnis 1:1)	- 24 -
	Diskriminierung von frequenzmodulierten Stimuli	- 31 -
	Lokalisation	- 39 -
	Ehrenwörtliche Erklärung zu meiner Dissertation	a
	Danksagung	b

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Wasseroberflächenwellen verursacht durch die Kaulquappe von <i>Bufo bufo</i> , den Frosch <i>X.laervis</i> , den Goldfisch <i>Carassius auratus</i> und der Fliege <i>Calliphora vicina</i>	2
Abb. 2 Frösche produzieren neben akustischen Stimuli bei der innerartlichen Kommunikation Oberflächenwellen	3
Abb. 3 Dämpfung von monofrequenten Oberflächenwellen in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle.....	4
Abb. 4 Verteilung der Integumentary Sensory Organs (ISOs) bei <i>Caiman crocodilus</i> und <i>Crocodylus niloticus</i>	10
Abb. 5 Histologischer Querschnitt eines Integumentary Sensory Organs (ISO)	11
Abb. 6 Schematische Darstellung des runden Versuchsaufbaus.....	16
Abb. 7 Sensor des Messgeräts	18
Abb. 8 Quadratischer Versuchsaufbau mit Verschaltung der verwendeten Geräte.....	20
Abb. 9 Wegamplitude von Oberflächenwellen in Abhängigkeit vom Abstand der Pipettenspitze von der Wasseroberfläche.....	22
Abb. 10 Gemessene und berechnete Dämpfung von Oberflächenwellen der Frequenz 15, 30 und 40 Hz.....	23
Abb. 11 Phasengeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Reizfrequenz.....	24
Abb. 12 Zeit der Gabe des Klick-Stimulus und dem Auftreten der ungerichteten Reaktion bei verschiedenen Versuchen.....	25
Abb. 13 Ermittlung der Reaktionskoordinaten für die Videoauswertung	31
Abb. 14 Frequenzspektren der von einer Fliege produzierten Oberflächenwelle.....	33
Abb. 15 Durch Schwimmbewegungen von <i>C.niloticus</i> und <i>C.crocodilus</i> ausgelöste Oberflächenwellen mit der jeweiligen Maximalamplitude und den dazugehörigen Frequenzspektren.....	34
Abb. 16 Durch abiotische Faktoren und das Auffüllen einer Flasche ausgelöste Oberflächenwellen des Wassers mit der jeweiligen Maximalamplitude und den dazugehörigen Frequenzspektren	35
Abb. 17 Durch verschiedene Insekten ausgelöste Oberflächenwellen des Wassers mit der jeweiligen Maximalamplitude und den dazugehörigen Frequenzspektren.....	36
Abb. 18 Durch Vertebraten (schwimmend, trinkend und springend) ausgelöste Oberflächenwellen des Wassers mit der jeweiligen Maximalamplitude und den dazugehörigen Frequenzspektren ...	37
Abb. 19 Reaktionszeiten ohne akustische Maskierung.....	39
Abb. 20 Reaktionszeiten mit akustischer Maskierung	40
Abb. 21 Reaktionszeiten bei eingeschaltetem Licht.....	41

Abb. 22 Beispiele gemittelter monofrequenter Oberflächenwellen mit ihren jeweiligen Frequenzspektren	42
Abb. 23 Positive Reaktionen von <i>C.crocodilus</i> und <i>C.niloticus</i> in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle (Sensitivitätsschwelle)	44
Abb. 24 Verhaltensschwellen von <i>C.niloticus</i> und <i>C.crocodilus</i> in Abhängigkeit von der Reizfrequenz (Sensitivitätsschwelle).....	44
Abb. 25 Positive Reaktionen auf den 15 Hz Reiz bzw. 30 Hz Reiz in verschiedenen Abständen zur Reizquelle (Sensitivitätsschwelle)	46
Abb. 26 Reaktionszeiten von <i>C. niloticus</i> und <i>C.crocodilus</i> in Abhängigkeit von der Reizfrequenz (Sensitivitätsschwelle).....	47
Abb. 27 Berührung der Reizquelle in Abhängigkeit vom Abstand zur Reizquelle für verschiedenen Reizfrequenzen (Sensitivitätsschwelle).....	49
Abb. 28 Schnappverhalten in Abhängigkeit zum Abstand der Reizquelle und der Reizfrequenz (Sensitivitätsschwelle).....	50
Abb. 29 Rauschstimuli mit den quadratischen Mitteln der Amplituden und den zugehörigen Frequenzspektren.....	51
Abb. 30 Amplitudenmoduliertes Wellenstimulus mit der maximalen Amplitude und zugehörigem Frequenzspektrum.....	52
Abb. 31 Diskriminierung in Abhängigkeit von der Trainingseinheit	53
Abb. 32 Positive Reaktionen auf monofrequente Wellenreize in Abhängigkeit von der Reizfrequenz und der jeweiligen Trainingseinheit (variable Zahl von S-)	55
Abb. 33 Durchschnittliche Frequenzdiskriminierung in Abhängigkeit von ΔF (variable Zahl von S-).....	55
Abb. 34 Die Wahrscheinlichkeit des Fehlers α für die Diskriminierungsfähigkeit der Krokodile in Abhängigkeit von ΔF (variable Zahl von S-)	56
Abb. 35 Positive Reaktionen in Abhängigkeit von der Reiznummer und der Reizfrequenz für Nilkrokodil 1 und 2 (variable Zahl von S-)	57
Abb. 36 Positive Reaktionen auf auf S+ und S- (beide 15 Hz) in Abhängigkeit von der Reiznummer für Nilkrokodil 1 und 2 (variable Zahl von S-).....	57
Abb. 37 Positive Reaktionen auf belohnte und unbelohnte Stimuli in Abhängigkeit von der Reiznummer für den Brillenkaiman (variable Zahl von S-).....	58
Abb. 38 Positive Reaktionen auf S+ und S- (gleiche Frequenz) in Abhängigkeit von der Reiznummer für den Brillenkaiman (variable Zahl von S-).....	58
Abb. 39 Reaktionszeiten in Abhängigkeit von der Frequenz für Nilkrokodil 1 (A) und 2 (B). S+ 15 Hz (variable Zahl von S-).....	60

Abb. 40 Reaktionszeiten in Abhängigkeit von der Frequenz für den Brillenkaiman. S+ 15 Hz und 40 Hz (variable Zahl von S-)	61
Abb. 41 Pipettenberührung in Abhängigkeit von ΔF und der Art des Stimulus (S+, S-) (variable Zahl von S-)	62
Abb. 42 Schnappen in Abhängigkeit von ΔF und der Art des Stimulus (S+, S-) (variable Zahl von S-)	62
Abb. 43 Frequenzdiskriminierung in Abhängigkeit von der Frequenzdifferenz (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	64
Abb. 44 Fehlerwahrscheinlichkeit α als Funktion von ΔF (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	64
Abb. 45 Reaktionszeiten von Nilkrokodilen bei der Diskriminierung von S+ 15 Hz und S+ 40 Hz (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	66
Abb. 46 Berührung der Reizquelle in Abhängigkeit von ΔF (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	67
Abb. 47 Schnappverhalten in Abhängigkeit von ΔF (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	67
Abb. 48 Ausgangsreize des CED-Systems mit den dazugehörigen monofrequente und frequenzmodulierte Wellenreizen	69
Abb. 49 Frequenzdiskriminierung in Abhängigkeit von ΔF (frequenzmodulierte Stimuli)	70
Abb. 50 Fehlerwahrscheinlichkeit α als Funktion von ΔF (frequenzmodulierte Stimuli)	71
Abb. 51 Reaktionszeiten der Nilkrokodile und des Kaimans in Abhängigkeit von der Frequenz (frequenzmodulierte Stimuli)	73
Abb. 52 Pipettenberührung der Nilkrokodile in Abhängigkeit von ΔF (frequenzmodulierte Stimuli)	74
Abb. 53 Schnappen der Nilkrokodile in Abhängigkeit von ΔF (frequenzmodulierte Stimuli)	74
Abb. 54 Reaktionszeiten bei Darbietung von monofrequenten bzw. frequenzmodulierten Reizen	76
Abb. 55 Frequenzdiskriminierung in den verschiedenen Trainingseinheiten (Gedächtnis)	77
Abb. 56 Mit 10 Hz gestörte 40 Hz Reize, aufgenommen in verschiedenen Entfernungen zur Reizquelle S+	79
Abb. 57 Mit einem polyfrequenten Reiz gestörter 40 Hz Reiz	79
Abb. 58 Beziehung zwischen dem Winkel zur Reizquelle und dem Drehwinkel des Tieres (Lokalisation)	80
Abb. 59 Boxplots der absoluten Fehlwinkel von Nilkrokodilen in Abhängigkeit vom Stimulus (Lokalisation)	81
Abb. 60 Schwimmdistanz der Nilkrokodile in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung (Lokalisation)	83
Abb. 61 Relativer Distanzfehler in Abhängigkeit vom Reiz-Rauschverhältnis (Lokalisation)	84

Abb. 62 Relative Distanzfehler der Nilkrokodilen auf monofrequente, polyfrequente und gestörte Stimuli (Lokalisation)	85
Abb. 63 Median der relativen Distanzfehler für verschiedene Abstandscluster von Nilkrokodilen (Lokalisation).....	87
Abb. 64 Positive Reaktionen von Nilkrokodilen in Abhängigkeit von der Art des Stimulus. (Lokalisation).....	88
Abb. 65 Reaktionszeiten der Nilkrokodile auf ungestörte monofrequente, polyfrequente und gestörte Wellenreize (Lokalisation).....	91
Abb. 66 Geschwindigkeiten der Bewegungen von Nilkrokodilen auf ungestörte monofrequente, polyfrequente und gestörte Wellenreize (Lokalisation)	93
Abb. 67 Pipettenberührung und Schnappverhalten in Abhängigkeit vom Stimulus (Lokalisation)	95
Abb. 68 Auge von <i>Caiman crocodilus</i> bei verschiedenen Beleuchtungsstärken	98
Abb. 69 Verhaltensschwellenwerte von <i>A.lineatus</i> , <i>D.triton</i> , <i>N.glanca</i> , Gerridae, <i>C.crocodilus</i> und <i>C.niloticus</i> in Abhängigkeit von der Frequenz der Oberflächenwelle	99
Abb. 70 Positive Reaktionen auf Wellenreize (15 Hz, 30 Hz) von <i>C.crocodilus</i> und <i>C.niloticus</i> in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle (Sensitivitätsschwelle)	17 -
Abb. 71 Positive Reaktionen auf Wellenreize (40 Hz, 60 Hz, 80 Hz) von <i>C.crocodilus</i> und <i>C.niloticus</i> in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle (Sensitivitätsschwelle).....	18 -
Abb. 72 Positive Reaktionen auf amplitudenmodulierte und „reine“ 15 Hz Reize von Nilkrokodilen in Abhängigkeit zur Trainingseinheit.....	19 -
Abb. 73 Positive Reaktionen auf Rauschstimuli von Nilkrokodilen in Abhängigkeit zur Trainingseinheit	20 -
Abb. 74 Positive Reaktionen auf verschiedene Wellenreize (S+ 15 Hz) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit (Verhältnis S+ zu S- 1:1).....	24 -
Abb. 75 Positive Reaktionen auf verschiedene Wellenreize (S+ 40 Hz) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit (Verhältnis S+ zu S- 1:1).....	25 -
Abb. 76 Reaktionszeiten der einzelnen Nilkrokodile auf verschiedenen Stimuli bei S+ 15 Hz (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	29 -
Abb. 77 Reaktionszeiten der einzelnen Nilkrokodile auf verschiedenen Stimuli bei S+ 40 Hz (Verhältnis S+ zu S- 1:1)	30 -
Abb. 78 Positive Reaktionen auf verschiedene Wellenreize (S+ 15 Hz) der einzelnen Krokodile in Abhängigkeit zur Trainingseinheit (frequenzmodulierte Stimuli)	31 -
Abb. 79 Positive Reaktionen auf verschiedene Wellenreize (S+ 40 Hz) der einzelnen Krokodile in Abhängigkeit zur Trainingseinheit (frequenzmodulierte Stimuli)	32 -

Abb. 80 Reaktionszeiten der einzelnen Tiere auf verschiedene Reize bei S+ 15 Hz (frequenzmodulierte Stimuli)	- 37 -
Abb. 81 Reaktionszeiten der einzelnen Tiere auf verschiedene Reize bei S+ 40 Hz (frequenzmodulierte Stimuli)	- 38 -
Abb. 82 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile bei einer Reizfrequenz von 15 Hz (Lokalisation).....	- 39 -
Abb. 83 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile bei einer Reizfrequenz von 40 Hz (Lokalisation).....	- 40 -
Abb. 84 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile bei einer Reizfrequenz von 40 Hz mit einem 10 Hz Störreiz (Lokalisation)	- 41 -
Abb. 85 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile bei einer Reizfrequenz von 40 Hz mit einem polyfrequentem Störreiz (Lokalisation)	- 42 -
Abb. 86 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile bei einem polyfrequentem Reiz (Lokalisation)	- 43 -
Abb. 87 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 15 Hz (Lokalisation)	- 44 -
Abb. 88 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 40 Hz (Lokalisation)	- 45 -
Abb. 89 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 40 Hz mit einem 10 Hz Störreiz. (Lokalisation).-	- 46 -
Abb. 90 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 40 Hz mit einem polyfrequentem Störreiz (Lokalisation).....	- 47 -
Abb. 91 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei einem polyfrequentem Stimulus (Lokalisation)	- 48 -

Tabellenverzeichnis

Tab. 1 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen und einem Brillenkaiman. Reizfrequenzen 15, 30, 40, 60 und 80 Hz.....	19 -
Tab. 2 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Frequenzen (variable Zahl von S-)	20 -
Tab. 3 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft von einem Brillenkaiman auf verschiedenen Frequenzen (variable Zahl von S-)	21 -
Tab. 4 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Frequenzen (variable Zahl von S-)	21 -
Tab. 5 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft von einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (variable Zahl von S-).....	22 -
Tab. 6 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Frequenzen (variable Zahl von S-).....	22 -
Tab. 7 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von einem Kaiman auf verschiedene Frequenzen (variable Zahl von S-).....	23 -
Tab. 8 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Frequenzen (Verhältnis S+ zu S- 1:1).....	26 -
Tab. 9 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Frequenzen (Verhältnis S+ zu S- 1:1).....	27 -
Tab. 10 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Frequenzen (Verhältnis S+ zu S- 1:1).....	28 -
Tab. 11 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen und einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (frequenzmodulierte Stimuli)	33 -
Tab. 12 Korrelationen zwischen der Reaktionsbereitschaft auf verschiedene S- von Nilkrokodilen und einem Brillenkaiman und der Amplitudendifferenz bzw. dem Amplitudenverhältnis innerhalb von S- (frequenzmodulierte Stimuli)	34 -
Tab. 13 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen und einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen(frequenzmodulierte Stimuli)	35 -
Tab. 14 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen und einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (frequenzmodulierte Stimuli)	36 -
Tab. 15 Korrelation zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Stimuli (Lokalisation).....	48 -

Tab. 16 Korrelationen zwischen der Reizquellenentfernung des belohnten Stimulus und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Stimuli (Lokalisation)	- 49 -
Tab. 17 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen auf verschiedene Stimuli (Lokalisation).....	- 49 -
Tab. 18 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionszeiten auf verschiedene Stimuli (Lokalisation)	- 49 -
Tab. 19 Korrelationen zwischen der Reizquellenentfernung und der Reaktionszeit auf verschiedene Stimuli (Lokalisation)	- 50 -
Tab. 20 Korrelation zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionszeiten auf verschiedene Stimuli (Lokalisation).....	- 50 -
Tab. 21 Korrelation zwischen der Wellenamplitude und der Geschwindigkeiten der Bewegungen auf verschiedene Stimuli (Lokalisation).....	- 50 -
Tab. 22 Korrelation zwischen der Reizquellenentfernung und der Geschwindigkeiten der Bewegungen auf verschiedene Stimuli (Lokalisation).....	- 51 -
Tab. 23 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Geschwindigkeiten der Bewegungen auf verschiedene Stimuli (Lokalisation)	- 51 -

1 Einleitung

1.1 Rezeption von Oberflächenwellen des Wassers bei Tieren

Viele aquatische und semi-aquatische Tierarten sind an ein Leben an oder auf der Wasseroberfläche angepasst. So nutzen zum Beispiel in diesem Lebensraum ansässige Tiere (unter anderem der Krallenfrosch *Xenopus laevis*, der Oberflächenfisch *Aplocheilichthys lineatus*, der Rückenschwimmer *Notonecta glauca*, die semiaquatische Spinne *Dolomedes triton* und der Blutegel *Hirudo medicinalis*) spezielle Mechanosensoren zur Perzeption von Oberflächenwellen des Wassers. Mit Hilfe dieser Rezeptoren können die räumlichen und temporalen Muster der absoluten und relativen Bewegung zwischen dem umgebenen Wasser und der Körperoberfläche wahrgenommen werden. Die Wellen an der Wasseroberfläche können zur Detektion und Lokalisation von Beutetieren, Fressfeinden und Artgenossen genutzt werden (Bleckmann, 1994). Oftmals ordnen sich die Rezeptoren zu sensorischen Feldern zusammen, die aus bis zu einigen tausend einzelnen Sinneszellen bestehen können. Die Rezeptoren sind meist über den gesamten Körper und - in einigen Fällen - auch über die Körperanhänge verbreitet (Bleckmann, 1994).

Der Egel *H. medicinalis* besitzt Gruppen von Zellen mit Zilien, die über die Körperoberfläche verteilt sind (Friesen, 1981; Young et al., 1981; Phillips und Friesen, 1982). Zwei verschiedene Typen von Sensoren (Scolopidien und sensorische Haare) weist der Rückenschwimmer *N. glauca* auf (Wiese, 1972; Murphey und Mendenhall, 1973; McVean et al., 1991). Einige Insekten wie der Taumelkäfer (Gyrinidae) und vermutlich die Moskitolarve (Nematocera) verwenden das Johnston-Organ zur Wahrnehmung von Oberflächenwellen des Wassers (Rudolph, 1967; Markl und Hauff, 1973). Der Wasserläufer *Aquarius remigis* nimmt mit Hilfe von tibitorsalen Gelenk-Rezeptoren und mechanosensorischen Haaren Oberflächenwellen des Wassers wahr (Murphey, 1971; Lawry, 1973). Zur Detektion von Oberflächenwellen besitzt die semiaquatische Spinne *D. triton* auf ihren Beinen lyraförmige Organe und Trichobothrien. Bei ihren terrestrischen Verwandten werden diese Organe hauptsächlich zur Wahrnehmung von Bodenvibrationen (lyraförmige Organe) sowie zur Erfassung von Luftbewegungen genutzt (Trichobothrien) (Barth und Geethabali, 1982; Bleckmann und Barth, 1984). Der Krallenfrosch *X. laevis* verfügt, wie die Oberflächenfische *Pantodon buchholzi* und *A. lineatus*, über Seitenlinienneuromasten (Schwartz, 1965; Elepfandt, 1984; Bleckmann et al., 1989).

Hydrodynamikrezeptoren werden von unterschiedlichen morphologischen Strukturen umgeben. Diese Strukturen können die Sensitivität, die Frequenzantwort, den Amplitudendynamikbereich und die Richtcharakteristik des Rezeptors beeinflussen (Bleckmann, 1994). So besitzt der Schmetterlingsfisch *P.buchholzi* zur Wahrnehmung von Oberflächenwellen neben epidermalen Rezeptoren im Kopfbereich Neuromasten, die sich in großen Hohlräumen zwischen der Epidermis und den Kopfknochen befinden. Im Gegensatz dazu besitzt *A.lineatus* auf dem Kopf nur epidermale Neuromasten. Diese sind von leistenartigen Vorwölbungen der Epidermis umgeben (Schwarz, 1965; Hoin-Radkovsky et al., 1984; Bleckmann et al., 1989). Die Vorwölbungen beeinflussen das rezeptive Feld durch Veränderung der wirksamen Strömung am Neuromast (Schwarz et al., 2011). Alle an der Wasseroberfläche jagenden Arten wie z.B. der Wasserläufer (Gerridae), Oberflächenfische (*A.lineatus*, *P.buchholzi*) der Rückenschwimmer (*N.glauca*) oder die semiaquatische Spinne (*D.triton*) haben eine erhöhte Sensitivität (bezogen auf die Spitze-Spitze-Wegamplitude) zwischen 40 bis 100 Hz (Bleckmann, 1994). Die präferierte Beute dieser Arten - auf das Wasser gefallene Insekten - produzieren Oberflächenwellen mit Frequenzinhalten, die in diesem Frequenzbereich liegen (Abb. 1) (Lang, 1980 a; Bleckmann, 1985 b). Fische, Frösche und Kaulquappen erzeugen im Gegensatz dazu Wasserwellen an der Oberfläche mit einer oberen Frequenzgrenze von 50 Hz (Abb. 1) (Bleckmann, 1994). Durch abiotische Ereignisse, wie fallende Blätter, Regentropfen oder Stöcke verursachte Oberflächenwellen haben vorwiegend Frequenzen unterhalb von 40 Hz (Lang, 1980 a; Bleckmann, 1985 b). Die Verhaltenschwellen für Oberflächenwellen bei den untersuchten Spezies sind in diesem niederfrequenten Bereich höher.

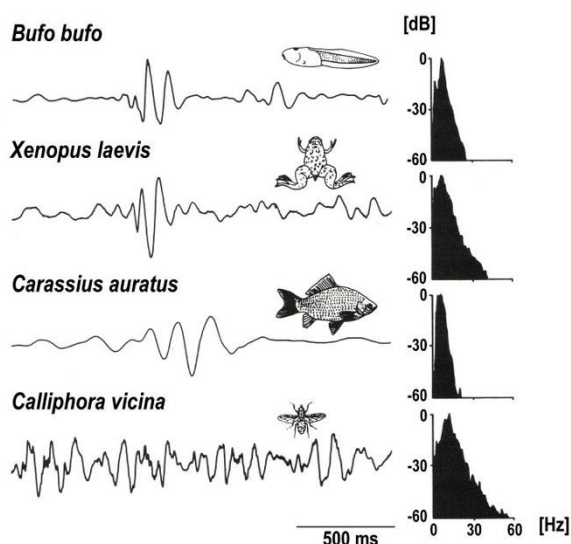


Abb. 1 Wasseroberflächenwellen verursacht durch die Kaulquappe von *Bufo bufo*, den Frosch *X.laevis*, den Goldfisch *Carassius auratus* und der Fliege *Calliphora vicina*. Rechts: dazugehörige Frequenzspektren der Wellen (verändert nach Bleckmann 1994)

Diese meist abiotisch erzeugten Frequenzinhalte werden stark herausgefiltert (Bleckmann, 1994). Eine Ausnahme bildet der aquatische Krallenfrosch *X.laevis*. Elektrophysiologische Ableitungen zeigen einen Anstieg der Sensitivität auf Oberflächenwellen mit sinkender Frequenz (Elepfandt, 1987). Im Gegensatz zu den oben genannten Arten ernährt sich *X.laevis* hauptsächlich von Zooplankton und zu einem geringeren Anteil auch von Insekten auf der Wasseroberfläche (Measey, 1998). Die durch Zooplankton ausgelösten Oszillationen im Wasser liegen innerhalb des sensitiven Frequenzspektrums von *X.laevis* zwischen 10 bis

45 Hz (Montgomery und Macdonald, 1987; Bleckmann, 1994).

Ein weiterer Grund für die Anpassung an niederfrequente Stimuli kann die innerartliche Kommunikation sein (Abb. 2). Die Rotbauchunken *Bombina bombina* und *Bombina orientalis* erzeugen zur Verteidigung ihres Territoriums Oberflächenwellen der Frequenz 5 bis 10 Hz (Walkowiak und Münz, 1985). Neben den Unken nutzen auch die semiaquatische Spinne *D. triton*, die Riesenwanze *Abedus indentatus* und der Siamesische Kampffisch *Betta splendens* Oberflächenwellen zur Kommunikation (Kaus und Schwartz, 1986; Bleckmann und Bender, 1987; Lema und Kelly, 2002). Der australische Wasserläufer *Rhagadotarsus kraepelini* produziert verschiedene Arten von Oberflächenwellen zur Kommunikation. Rufsignale bestehen aus Gruppen von 7 bis 15 Wellenzyklen, relativ hohen Amplituden und niedrigen Frequenzen. Während Paarungssignale in unmittelbarer Nähe zu einem Weibchen aus bis zu 30 Wellenzyklen, geringeren Amplituden und höheren Frequenzen bestehen (Wilcox, 1972; Bleckmann, 1985 b). Auch der Wasserläufer *A. remigis* verwendet Oberflächenwellen zur Kommunikation. In Abhängigkeit des Geschlechts und des Abstands vom Artgenossen ändert sich die Frequenz der Wasserwellen. Adulte männliche Wasserläufer können das Geschlecht eines Artgenossen anhand dieser Oberflächenwellen feststellen (Wilcox, 1979; Bleckmann, 1985 b).

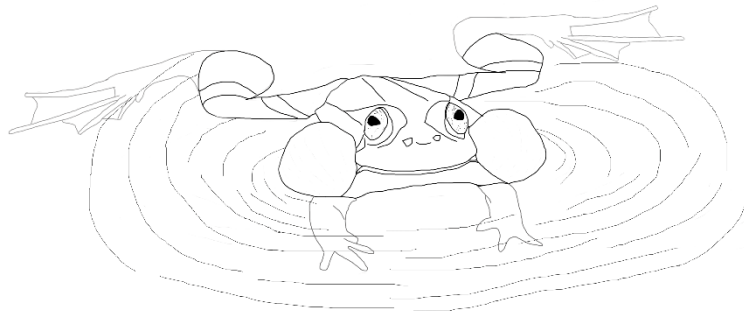


Abb. 2 Frösche produzieren neben akustischen Stimuli bei der innerartlichen Kommunikation Oberflächenwellen (Wellen nur skizziert, physikalisch nicht korrekt dargestellt, eigene Abbildung)

Krallenfrösche und Oberflächenfische (*P. buchholzi* und *A. lineatus*) können Beutewellen von abiotisch erzeugten Wellen diskriminieren (Bleckmann et al., 1981; Elepfandt, 1985; Elepfandt, 1986). Ebenfalls unterscheiden Rückenschwimmer, Wasserläufer und Steinfliegenlarve Oberflächenwellen unterschiedlicher Frequenz (Wilcox, 1972; Lang, 1980 a; Peckarsky und Wilcox, 1989). Neben dem Frequenzgehalt gibt die Dauer, die Wiederholrate und die Regelmäßigkeit des Stimulus Aufschluss über die Art der Reizquelle. Fallende abiotische Objekte, an der Wasseroberfläche atmende Fische und Frösche produzieren Oberflächenwellen von einer Reizdauer die selten 1,5 s (Klick-Reiz) übersteigt. Demgegenüber produzieren aufs Wasser

gefallene Insekten irreguläre Stimuli von meist über einer Minute Reizdauer. Lösen Insekten mehr als einen Wellenstimulus aus, so erfolgt dies meist vom selben Ursprungsort. Das resultierende Zeitintervall zwischen den Wellenzügen ist meist kürzer als die Reizdauer (Lang, 1980 a; Bleckmann und Lotz, 1987; Bleckmann, 1988). Bei konditionierten Streifenhechtlingen hat die Reizdauer keinen Einfluss auf ihre Diskriminierungsfähigkeit, jedoch reagiert *A.lineatus* erst nach 8 bis 10 Wellenzyklen. Stimuli mit 4,5 Wellenzyklen bewirken eine Reduzierung der Reaktion auf den Reiz (Bleckmann, 1980; Mogdans et al., 2002). Bei *D.triton* und *D.okefinokensis* beeinflusst die Reizdauer ihre Reaktionshäufigkeit (Bleckmann, 1985 a; Bleckmann et al., 1994). Die semiaquatische Spinne ist bei gleicher Reizdauer jedoch in der Lage, breitbandige Wellenreize von schmalbandigen Wellenreizen zu diskriminieren. Zudem beeinflusst die Form (Amplitudenmodulationen im Reiz) der Oberflächenwelle ihre Reaktionsbereitschaft (Bleckmann, 1985 a). Im Gegensatz dazu kann der Fisch *A.lineatus* Amplitudenmodulationen innerhalb eines Wellenstimulus nicht wahrnehmen (Vogel und Bleckmann, 1996).

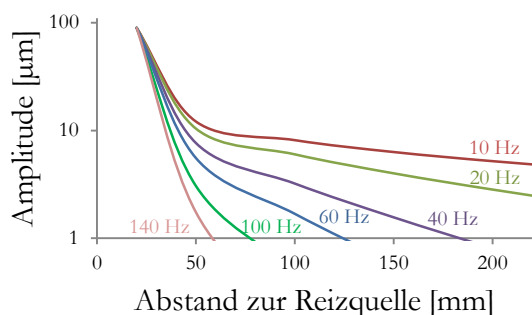


Abb. 3 Dämpfung von monofrequenten Oberflächenwellen in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle (verändert nach Bleckmann, 1994; berechnete, interpolierte Werte nach Formel 1 Material und Methoden)

Aufgrund der Abnahme der Wellenamplitude mit zunehmender Laufstrecke könnten die Amplitude und die Amplitudenmodulation zur Lokalisation verwendet werden (Abb. 3) (Bleckmann, 1994). Ableitungen an freistehenden Seitenlinienorganen bei *X.laervis* zeigen eine neuronale Kodierung der Reizintensität (Elepfandt und Wiedemer, 1987). Mit erhöhter Reizamplitude und

Anstiegsgeschwindigkeit steigt auch die Antwort primärer Seitenlinienafferenzen von *A.lineatus* (Topp, 1983; Bleckmann, 1988; Mohr und Bleckmann, 1998). Die Wellenamplitude, vorausgesetzt sie liegt über dem Schwellenwert, weist keinen Einfluss auf die Reaktionshäufigkeit und die Lokalisationsgenauigkeit von *D.triton* auf (Bleckmann, 1985 a; Bleckmann et al., 1994). Die Dämpfung von Oberflächenwellen des Wassers ist abhängig von der Frequenz. Oberflächenwellen mit hohen Frequenzen werden stärker abgeschwächt (Abb. 3). Aufgrund dieser Eigenschaft verringert sich die Bandbreite einer Oberflächenwelle während der Ausbreitung. *N.glauca* verwendet vermutlich die spektrale Zusammensetzung einer Welle zur Reizortbestimmung (Wiese, 1972). Die Reaktion auf einen Wellenstimulus bei *X.laervis* wird nicht durch eine spezielle Frequenz in der Welle ausgelöst (Claas und Münz, 1996). Sowohl Amplituden- als auch Frequenzinhalte sind abhängig vom Initialstimulus und geben keine eindeutige Auskunft über den Abstand zur Reizquelle. Unabhängig von diesen Parametern können *P.buchholzi* und *A.lineatus* bei Klick-Reizen

(kurze, frequenzabwärts modulierte Oberflächenwellen) den Abstand zur Reizquelle bestimmen. (Bleckmann und Schwartz, 1982; Hoin-Radkovsky et al., 1984).

Die Ausbreitung der Oberflächenwellen des Wassers werden je nach Wellenlänge bzw. Frequenz stärker durch die Gravitation oder die Oberflächenspannung beeinflusst. Bis 13 Hz ist die Gravitationskraft die bestimmende Größe. Die so genannten Schwerewellen bewegen sich bei niedrigen Frequenzen (größeren Wellenlängen) schneller fort. Bei Wellen über 13 Hz, den Kapillarwellen, liegt eine anormale Dispersion vor. Wellen mit höheren Frequenzen breiten sich schneller aus (Bleckmann, 1994). Aufgrund der Dispersion verändert sich die Distanz benachbarter Extrema eines polyfrequenten Stimulus um einen geringen Betrag während der Wellenausbreitung. Die einzelnen Frequenzanteile einer Oberflächenwelle bewegen sich während der Ausbreitung somit auseinander bzw. zueinander je nach Frequenzgehalt bzw. Wellenlängen. Die anormale Dispersion verursacht eine abfallende Frequenzmodulation im initialen Teils der Kapillarwelle (Bleckmann und Schwartz, 1982). Die lokale Frequenz und die relative Frequenzänderung des initialen Teils des Wellenstimulus hängen eindeutig von der Distanz ab, die der Stimulus zurückgelegt hat (Käse und Bleckmann, 1987). Die Dispersion bewirkt neben der Frequenzmodulation im Stimulus eine Veränderung der Länge bzw. Reizdauer des Stimulus. Die Reizdauer ist abhängig vom Initialstimulus und somit kein geeigneter Parameter zur Entfernungsbestimmung. Wenn die lokale Frequenz und die Frequenzmodulation um die lokale Frequenz bekannt sind, kann die Reizquellenentfernung unabhängig vom Initialstimulus bestimmt werden (Hoin-Radkovsky et al., 1984; Käse und Bleckmann, 1987; Bleckmann, 1994). Die an der Oberfläche jagenden Fische und Krallenfrösche nutzen hauptsächlich diese Frequenzmodulation, um den Abstand zur Reizquelle zu ermitteln (Bleckmann und Schwartz, 1982; Buschmann, 1984; Hoin-Radkovsky et al., 1984). *P.buchholzi*, kann bei Darbietung von monofrequenten Wellenreizen den Abstand zur Reizquelle nicht mehr exakt bestimmen (Hoin-Radkovsky et al., 1984). Der Krallenfrosch weist demgegenüber keine Veränderung der Genauigkeit der Entfernungslokalisation bei monofrequenten Wellen auf (Elepfandt et al., 2016). Unabhängig vom Frequenzinhalt und der Frequenzmodulation ist auch die Fähigkeit der Entfernungsbestimmung bei *D.triton* und *D.okefnokensis*. Die fischfangenden Spinnen nutzen die Krümmung der Wellenfront zur Ermittlung des Abstandes zur Reizquelle (Bleckmann et al., 1994). Neben der Frequenzmodulation ist die Krümmung der Wellenfront ein weiterer, vom Initialstimulus unabhängiger Parameter, zur Entfernungsbestimmung. Mit zunehmendem Abstand zur Reizquelle nimmt die die Wellenkrümmung kontinuierlich ab.

Zur Bestimmung der Reizquellenentfernung kann auch die Zeitdifferenz zwischen den Ankunftszeiten von Schall und Oberflächenwelle genutzt werden. Jede lokale Störung der

Wasseroberfläche verursacht sowohl Schall- als auch Oberflächenwellen. Schall ist dabei um 10^2 bis 10^3 Größenordnungen schneller als die Oberflächenwelle (Görner, 1976; Hoin-Radkovsky et al., 1984). Der Streifenhechtling reagiert auf Kapillarwellen sogar nach Beseitigung aller Seitenlinienneuromasten. Der Krallenfrosch zeigt dieses Verhalten nach Beseitigung des Seitenliniensystems nicht mehr (Elepfandt, 1982). Die Teilnahme des Labyrinthorgans von *A.lineatus* bei der Wahrnehmung von Oberflächenwellen kann nicht ausgeschlossen werden. Jedoch gibt es keine Hinweise dafür, dass der Schall zur Entfernungslokalisation genutzt wird (Müller und Schwartz, 1982; Hoin-Radkovsky et al., 1984; Bleckmann, 1988).

Neben der Entfernungsbestimmung können alle untersuchten Arten die Richtung zur Reizquelle bestimmen (Zusammenfassung: Bleckmann, 1994). Zur Ermittlung des Reizwinkels könnten die Eingänge von wenigstens zwei unterschiedlich orientierten richtungsempfindlichen Rezeptoren genutzt werden. Mit nur einem intakten Neuromasten können *A.lineatus* und *X.laevis* den Reizwinkel nicht mehr bestimmen. Der Drehwinkel des Tieres ist in diesem Fall abhängig von der Lage des intakten Neuromasts auf der Körperoberfläche (Müller und Schwartz, 1982; Görner et al., 1984). *X.laevis* zeigt mit ein oder zwei intakten Neuromasten in bestimmten Reizwinkelbereichen keine Veränderung der Verhaltensantwort auf Oberflächenwellen. Allerdings korrelieren die Reizwinkelbereiche mit der Position der intakten Neuromasten auf der Körperoberfläche (Claas und Münz, 1996). Eine mögliche Erklärung ist, dass der Ort des ersten aktivierten Rezeptors auf der Körperoberfläche entscheidend für die Richtungslokalisation ist. Bei zwei oder mehr Sensoren könnten theoretisch Zeit- und/oder Phasenunterschiede Aufschluss über die Richtung zur Reizquelle geben. Phasenunterschiede können meist ausgeschlossen werden, da die Wellenlängen der Oberflächenwellen in vielen Fällen zu kurz sind (z.B. 4,2 mm bei 80 Hz), um eindeutige Phasenunterschiede zu erhalten (Bleckmann, 1994). Die Dauer des Zeitunterschieds ist abhängig vom Abstand zwischen den Sensoren sowie der Richtung und Ausbreitungsgeschwindigkeit des Stimulus. Aufgrund der geringen Ausbreitungsgeschwindigkeit von Oberflächenwellen (z.B. 338 mm/s bei 80 Hz) kann die Ankunft der Wellenfront an den verschiedenen Rezeptoren zur Bestimmung des Reizwinkels genutzt werden (Bleckmann, 1994). So verwendet der Rückenschwimmer zur Richtungslokalisation den Zeitunterschied zwischen der Aktivierung von zwei Rezeptoren (Wiese, 1974). Zudem nutzen auch *D.triton* und *A.lineatus* den Zeitunterschied zur Richtungsbestimmung (Tittel et al., 1984; Tittel, 1985; Bleckmann et al., 1994). Aufgrund der starken Dämpfung der Oberflächenwellen (Abb. 3) kann der Amplitudengradient ebenfalls zur Richtungslokalisation verwendet werden. Am höchsten ist der Amplitudengradient in radialer Richtung. Die Tiefpasseigenschaft der Wasseroberfläche bewirkt, dass besonders hohe Frequenzen zur Richtungslokalisation geeignet sind (Bleckmann, 1994). Streifenhechtlinge und semiaquatische Spinnen zeigen allerdings weder eine erhöhte Genauigkeit der

Richtungslokalisierung bei hoher Frequenz noch eine Verringerung der Präzision mit steigendem Abstand zur Reizquelle (Bleckmann et al., 1989; 1994). Eine Beteiligung des Amplitudengradienten an der Richtungslokalisierung ist bei diesen Tieren daher unwahrscheinlich (Bleckmann, 1994).

Unter natürlichen Bedingungen befinden sich auf der Wasseroberfläche oft gleichzeitig mehrere Wellen aus verschiedenen Quellen. Treffen diese Oberflächenwellen aufeinander, so überlagern sie sich, und es entsteht eine Schwingung, deren Auslenkung sich zu jedem Zeitpunkt durch Addition der Einzelauslenkungen ergibt. Die Amplitude (nach der Überlagerung), Frequenz und Phase der einzelnen Wellen werden durch die Überlagerung (Interferenz) nicht verändert (Trautwein et al., 2000). *X.laevis* konnte unter regnerischen Bedingungen und den daraus resultierenden überlagerten Wellen Beute auf der Wasseroberfläche lokalisieren (Gutsche und Elepfandt, 2006). In der Akustik wird die Fähigkeit, gleichzeitig aktive Reizquellen zu identifizieren und zu lokalisieren, als auditorische Szenenanalyse bezeichnet (Bregman, 1994). Ein Minimalmodell von Fransosch et al. (2003) zeigt, dass die Wellenrekonstruktion es *X.laevis* erlauben sollte, zwischen der Richtung und der Art des Stimulus zu diskriminieren sowie zwischen zwei simultanen Wellenquellen zu unterscheiden. Verhaltensversuche haben dies bestätigt (Elepfandt et al., 2016). Auch *P.buchholzii* kann bei drei simultan gebotenen Wellen die Richtung und Entfernung zum belohnten Reizursprung bestimmen (Kraemer, 2015; Lindenmeier, 2016).

1.2 Biologie von Krokodilen

1.2.1 Jagdverhalten und Kognitive Fähigkeiten

Krokodile sind die Top-Prädatoren in tropischen bis subtropischen Gewässern (Davenport et al., 1990). Sie sind opportunistische Jäger, die sowohl oberhalb, als auch unterhalb der Wasseroberfläche und an Land jagen. Alle Crocodylia jagen hauptsächlich an der Grenzfläche zwischen Wasser und Land (Grigg und Kirshner, 2015). Je nach Alter und Größe erstreckt sich ihr Beutespektrum von Insekten bis zu großen Paarhufern (Cott, 1961; Thorbjarnarson, 1993 a; Kevin und Leslie, 2008; Whiting und Whiting, 2011; Westheide und Rieger, 2014). In Abhängigkeit von ihrer Beute, sowie dem Aufenthaltsort der Krokodile und der Beute haben Krokodile verschiedene Jagdstrategien (Davenport et al., 1990; Thorbjarnarson, 1993 b; Marioni et al., 2008; Somaweera et al., 2011; Whiting und Whiting, 2011; Kerfoot et al., 2016). Der Gangesgavial *Gavialis gangeticus*, der Sunda-Gavial *Tomistoma schlegelii* und das Panzerkrokodil *Mecistops cataphractus* haben eine an die Jagd von aquatischer Beute angepasste Kopfform (Thorbjarnarson, 1990; Westheide und Rieger, 2014). Terrestrische Jagden wurde vorwiegend bei großen omnivoren Krokodilen beobachtet und wird voraussichtlich nicht von den hauptsächlich piscivoren (fischfressenden) Arten praktiziert (Dinets, 2010). Krokodile zeigen Jagdstrategien zur aktiven Anlockung der Beute durch Verwendung ihrer vorderen Gliedmaßen, von Nistmaterial und möglicherweise von Fischresten (Olmos und Sazima, 1990; Whitehead, 1990; Thorbjarnarson, 1993 b; Dinets et al., 2013). Ihr Jagdverhalten passen Krokodile auch ihrer direkten Umwelt an. In Fließgewässern liegen sie meist quer zur Strömung, da ihr Körper stromaufwärts positionierten Beutetieren als Blockade dient (Thorbjarnarson, 1993 b). Verschiedene Arten von Krokodilen verwenden ihren Körper sogar um Fische zwischen dem Ufer und ihrem Körper zusammenzutreiben (Pooley und Gans, 1976; Schaller und Crawshaw, 1982; Thorbjarnarson, 1993 b; Marioni et al., 2008). Manche Krokodilarten zeigen koordinierte Gruppenjagdtechniken (Schaller und Crawshaw, 1982; Campos et al., 2003; Dinets, 2010; Westheide und Rieger, 2014). Dabei werden die Rollen bei der Jagd aufgeteilt (Dinets et al., 2013; Doody et al., 2013). Diese Rollenaufteilung ist nicht sehr häufig innerhalb der Vertebraten und für wenige Mammalia, Vögel und zwei Fischarten bekannt (Doody et al., 2013). Des Weiteren zeigen Krokodile eine schnelle Anpassung ihres Verhaltens bei Konfrontation mit giftigen invasiven Beutetieren und möglichen Prädatoren (Bustard, 1968; Somaweera et al., 2011).

Komplexes Jagdverhalten und schnelles Vermeidungs-Lernen lassen vermuten, dass Krokodile hochentwickelte kognitive Fähigkeiten besitzen. Historisch werden Krokodile allerdings als lethargisch, dumm und langweilig betrachtet (Wilkinson und Huber, 2012; Doody et al., 2013).

Krokodile besitzen - mit Ausnahme von Vögeln - die größten Gehirne (auch relativ zum Gewicht) innerhalb der lebenden Reptilien (Northcutt, 2013). *Caiman crocodilus*, *Alligator mississippiensis* und *Crocodylus acutus* können visuelle und räumliche Diskriminierungsaufgaben lösen (Nickel, 1960; Davidson, 1966; Williams 1967 a, b, c; Williams und Robertson, 1970; Burghardt, 1977). Bei sich widersprechenden visuellen und räumlichen Hinweisen verwenden Krokodile bevorzugt räumliche Informationen (Williams 1967 a, b, c). Zudem zeigten die untersuchten Arten ein Umkehrlernen (Williams, 1968; Gosette und Hombach, 1969; Northcutt und Heath, 1971; Burghardt, 1977; Yowell, 2011). Die Lernleistung der Krokodile bei einer visuellen Diskriminierungsaufgabe mit Umkehrlernen ist vergleichbar mit Säugetieren (z.B. Ratten) und Vögeln (z.B. Tauben und Hühner) (Yowell, 2011). Zudem können Kaimane eine erlernte Aufgabe für wenigstens einen Tag behalten (Williams, 1968, Burghardt, 1977). Weiterführende Studien zu Gedächtnisleistungen von Krokodilen fehlen. Jedoch finden Krokodile selbst bei einer Entfernung von 400 km auch nach 20 Tagen noch zu ihrem Revier zurück (Read et al., 2007). Reptilien besitzen keinen Hippocampus, ein Gehirngbiet das bei Säugetieren an Gedächtnisprozessen und der Navigation beteiligt ist (Wilkinson und Huber, 2012). Das Gehirn der Krokodile zeigt deutliche Abweichungen zum Gehirn der anderen Reptiliengruppen (Testudina, Lepidosauria). Insbesondere das Telencephalon (Vorderhirn) und das Cerebellum (Kleinhirn) sind höher differenziert. Dabei bildet das Corpus striatum den größten Teil des Telencephalons (Trutnau und Sommerlad, 2006). Corpus striatum und Cerebellum sind beide am impliziten Gedächtnis beteiligt (Hanser, 2005). Aktiviert wird das implizite Gedächtnis durch die sensorischen und motorischen Systeme, die am Lernprozess beteiligt waren (Kandel und Hawkins, 1992). Möglicherweise ist die implizite Gedächtnisfähigkeit der Krokodile aufgrund der höheren Differenzierung des Gehirns im Vergleich zu den anderen Reptiliengruppen verbessert. Jedoch fehlen ebenfalls Studien zu den Gedächtnisleistungen der anderen Reptiliengruppen und ob die betreffenden Strukturen im Gehirn der Krokodile überhaupt am impliziten Gedächtnis beteiligt sind.

1.2.2 Sinnessysteme

Die Sinnessysteme der Krokodile haben sich im Laufe ihrer 200 Millionen Jahre dauernden Entwicklungsgeschichte an den Lebensraum Wasseroberfläche angepasst. Krokodile besitzen ein ausgeprägtes Seh- und Hörvermögen sowie einen guten Geruchs- und Tastsinn (Grigg und Gans, 1993; Soares, 2002). An der Wasseroberfläche liegen die Augen, die Nasenöffnungen und das äußere Ohr an der Luft, so dass ihr restlicher Körper unter der Oberfläche verborgen bleibt (Heric und Kruger, 1965; Westheide und Rieger, 2014). Untersuchungen bei Kaimanen zeigen, dass die

Jagderfolgsrate nicht von der Sicht unter Wasser beeinflusst wird (Schaller und Crawshaw, 1982). Krokodile sind zudem auch nachtaktive Jäger (Fleishman et al., 1988, Soares, 2002). Mit Hilfe von Mechanorezeptoren können die Krokodile durch Detektion von Oberflächenwellen in absoluter Dunkelheit ohne akustische Hinweise jagen (Soares, 2002). Die Wellen werden über Strukturen wahrgenommen, die als dunkle Flecken auf der Haut zu erkennen sind (Soares, 2002; Leitch und Catania, 2012). Im Laufe von wissenschaftlichen Untersuchungen wurden den Strukturen divergente Aufgaben und Namen zugeteilt. So wurden sie als „follicle pores“ (King und Brazaitis, 1971), „touch papillae“ (von Düring, 1973), „Poren“ (Wermuth und Fuchs, 1978), „follicle glands“ (Brazaitis, 1987), „Integumentary sensory organs (ISOs)“ (Jackson et al., 1996; Leitch und Catania, 2012; Di-Poi und Milinkovitch, 2013) und „Dome pressure receptors (DPRs)“ (Soares, 2002) bezeichnet. Diese Strukturen, im folgenden „Integumentary sensory organs (ISOs)“ genannt, werden als taxonomisches Kennzeichen genutzt, da sie bei Alligatoriden nur im cranialen Bereich vorhanden sind (Abb. 4) (Wermuth und Fuchs, 1978; Brazaitis, 1987). Bei den Echten Krokodilen und Gavialen sind die ISOs auch im post-cranialen Teil des Tieres zu finden (Abb. 4). Die cranialen ISOs unterscheiden sich in der Anzahl pro Hautschuppe und im Durchmesser von den post-cranialen ISOs. Im Kopfbereich weist eine Hautschuppe mehrere, kleinere ISOs auf. Im post-cranialen Bereich befindet sich ein ISO pro Hautschuppe, selten bis zu drei ISOs (Jackson et al., 1996; Di-Poi und Milinkovitch, 2013). Der Mississippi-Alligator *A.mississippiensis* besitzt im cranialen Bereich mehr ISOs als das Nilkrokodil *C.niloticus* (Leitch und Catania, 2012).

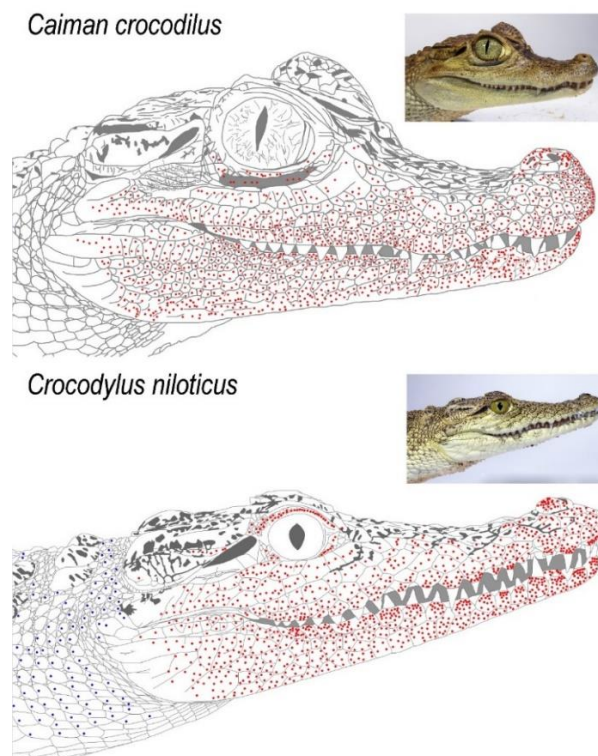


Abb. 4 Verteilung der Integumentary Sensory Organs (ISOs) bei *Caiman crocodilus* und *Crocodylus niloticus*. rote Punkte: craniale ISOs; blaue Punkte: post-craniale ISOs (eigene Aufnahmen)

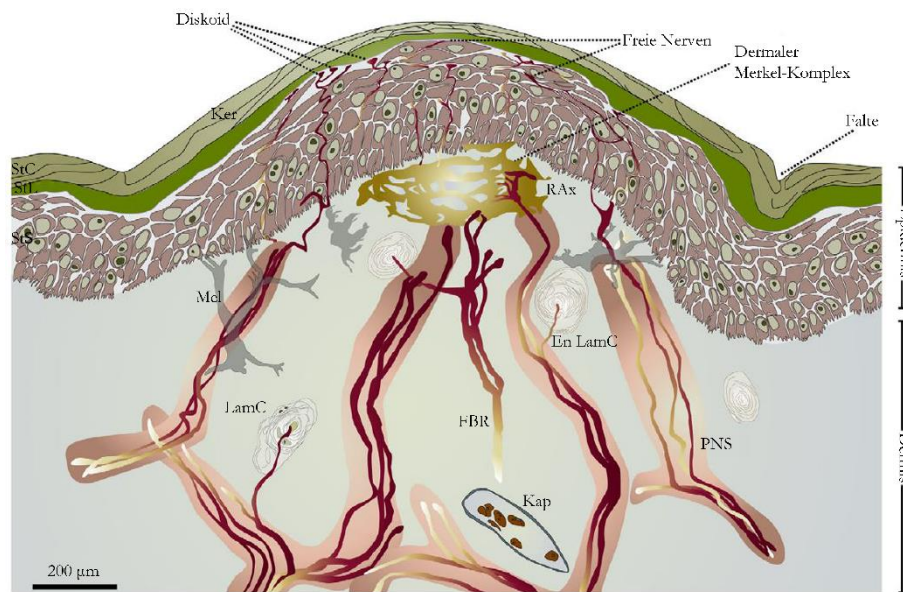


Abb. 5 Histologischer Querschnitt eines Integumentary Sensory Organs (ISO) (verändert nach Leitch und Catania, 2012)

Diskoid: Diskoide Nervenendigungen; **En LamC:** Einkapselte Lamellierte Korpuskel; **FBR:** Freier verzweigter Rezeptor des Bindegewebes; **Freie Nerven:** Freie Nervenendigungen; **Kap:** Kapillargefäß; **Ker:** β -Keratinocyten; **LamC:** Lamellierte Korpuskel; **Mel:** Melanocyte; **PNS:** Perineuralscheide **RAx:** verzweigte Rezeptoraxone des ISO-Bindegewebe; **StC:** Stratum corneum; **StL:** Stratum lucidum; **StS:** Stratum spinosum

Die Morphologie der ISOs unterscheidet sich jedoch nicht zwischen den Arten und den cranialen und post-cranialen ISOs (Di-Poi und Milinkovitch, 2013). Auf der Hautoberfläche ist ein ISO als eine kreisförmige, konvexe Wölbung zu erkennen und enthält eine Vielzahl von Sinneszellen (von Düring, 1973; Leitch und Catania, 2012; Di-Poi und Milinkovitch, 2013). Im Vergleich zur restlichen Haut ist das Stratum corneum und Stratum lucidum an diesen Stellen dünner (~60 %), während das Stratum germinativum (Stratum spinosum und Stratum basale) dicker ist (Abb. 5). Im äußeren Stratum spinosum befinden sich mehrere unmyelinisierte freie Nervenendigungen und myelinisierte, diskoidale Rezeptoren. Direkt unterhalb des Stratum basale befinden sich Melanocyten, die den Strukturen ihre dunkle Pigmentierung verleihen (von Düring, 1973; Leitch und Catania, 2012; Schneider et al., 2016). Im Zentrum der Auswölbung unterhalb der Epidermis konvergieren viele Axone und bilden mit den vorliegenden Merkel-Zellen eine hohe Anzahl von Merkel-Scheiben. Das Auftreten dieser Sinneszellen ist auf das Zentrum begrenzt. Außerdem befinden sich in der Dermis lamellierte Nervenendigungen, die den Pacini Körperchen in der Haut der Säugetiere ähneln und freie lanzettförmige Nervenendigungen (von Düring, 1973; von Düring und Miller, 1979; Leitch und Catania, 2012). Innerviert werden die cranialen Rezeptoren über den Trigeminierv. Aufgrund der Verteilung der ISOs sind die maxillaren und mandibularen Äste des Trigemini stark ausgeprägt. Im Vergleich ist der ophthalmische Ast geringer ausgeprägt, da in diesem Bereich kaum ISOs vorkommen. Die höchste Konzentration der ISOs liegt im Bereich der Zähne. In der Mundhöhle sind die ISOs auf dem Gaumen und Zahnfleisch verteilt (Leitch und Catania, 2012). Molekulare Analysen zeigen, dass die Sinneszellen der ISOs verschiedene

Transduktionskanäle besitzen, die mechano- thermo- und chemosensorische Funktionen aufweisen. Elektrophysiologische Ableitungen zeigen eine Sensitivität auf mechanische und thermische Reize (Leitch und Catania, 2012; Di-Poï und Milinkovitch, 2013). Thermische Stimuli werden jedoch nur bei $<15^{\circ}\text{C}$ und $>43^{\circ}\text{C}$ beantwortet. Vermutungen, dass mit Hilfe der ISOs der hyperosmotische Salzgehalt von Wasser wahrgenommen wird, wurde mit Hilfe von elektrophysiologischen Ableitungen ausgeschlossen (Jackson und Brooks, 2007, Leitch und Catania, 2012; Di-Poï und Milinkovitch, 2013). Jedoch zeigen die ISOs eine schwache und verzögerte Reaktion auf Säuren (HCl) und Basen (NaOH) (Di-Poï und Milinkovitch, 2013). Eine kontinuierliche, starke Reaktion findet bei mechanischer Reizung statt (Soares, 2002; Leitch und Catania, 2012; Di-Poï und Milinkovitch, 2013). Die Ableitungen zeigen keinen Unterschied zwischen Alligatoridae und Crocodylidae, jedoch zwei verschiedene Arten von Mechanorezeptoren: langsam und schnell adaptierende Rezeptoren. Die mechanische Sensitivität der ISOs ist größer als die der menschlichen Fingerspitze und lag teilweise außerhalb des Messbereichs. Bei Vibrationen liegt die höchste Sensitivität zwischen 20 und 30 Hz (Leitch und Catania, 2012; Di-Poï und Milinkovitch, 2013). Die konzentrierte Verteilung der ISOs außerhalb der Mundhöhle und entlang der Wassergrenze bei einem halb eingetauchten Tier zeigt ihre Bedeutung zur Wahrnehmung von Oberflächenwellen, die ebenfalls elektrophysiologisch nachgewiesen ist (Soares, 2002). Neben der Beutewahrnehmung mit Hilfe von Oberflächenwellen besitzen ISOs vermutlich die Funktion der taktilen Diskriminierung von Objekten im Maul und zeigen an, wann zugeschnappt werden kann, basierend auf dem direkten Kontakt mit der Beute (Leitch und Catania, 2012; Schneider et al., 2016). Untersuchte Tastrezeptoren, die auf direkten Kontakt der Haut spezialisiert sind, besitzen um einige Größenordnungen höhere Schwellenwerte auf hydrodynamische Stimuli als Hydrodynamikrezeptoren (Bleckmann, 1994). Studien, wie empfindlich und in welchem Frequenzbereich Krokodile auf Oberflächenwellen reagieren, fehlen. Krokodile produzieren bei verschiedenen Paarungsritualen Vibrationen und Oberflächenwellen (Brazaitis und Watanabe, 2011). Neben einer Anpassung an den Frequenzgehalt von Beutewellen könnte auch eine Anpassung an die zur Kommunikation verwendeten Wellenreize vorliegen. Bisher wurde ebenfalls nicht untersucht, ob bzw. wie genau Krokodile Oberflächenwellen des Wassers diskriminieren können. Krokodile orientieren sich selbst in absoluter Dunkelheit und ohne Zuhilfenahme von auditiven Signalen in Richtung zur Reizquelle einer Oberflächenwelle. Dieses Verhalten zeigen die Tiere nicht, wenn die cranialen ISOs abgeklebt sind oder der Kopf des Krokodils nicht an die Wasseroberfläche grenzt (Soares, 2002; Leitch und Catania, 2012). Technische Nachbildungen der ISOs zeigen, dass die konvexe Form eines ISO eine Richtungslokalisierung in drei Dimensionen prinzipiell ermöglicht (Kanhere et al., 2015; 2016). Eine genaue Untersuchung der Lokalisationsfähigkeit fehlt jedoch.

1.3 Ziele der Doktorarbeit

Die vorliegende Arbeit untersucht wie empfindlich juvenile Nilkrokodile (*C.niloticus*) und juvenile Krokodilkaimane (*C.crocodilus*) auf Oberflächenwellen des Wassers reagieren, ob sie Wellen unterscheiden können und ob bzw. wie genau sie das Zentrum einer Wasseroberflächenwelle lokalisieren können. Die genannten Arten wurden ausgewählt, da sie sich in der Verteilung der ISOs deutlich unterscheiden. Die Versuche wurden dafür genutzt, mehr über die Gedächtnis-Leistung von Krokodilen zu erfahren. Folgende konkrete Fragen sollten beantwortet werden:

1. Welche Frequenzen und Amplituden haben Oberflächenwellen, die durch verschiedene biotische und abiotische Ereignisse ausgelöst werden?
2. Wie sensitiv und in welchem Frequenzbereich reagieren Krokodile auf Oberflächenwellen des Wassers?
3. Können Krokodile monofrequente und polyfrequente Wellenreize diskriminieren, die sich in ihrer Frequenz bzw. im Frequenz- oder Amplitudenspektrum unterscheiden?
4. Erkennen Krokodile Frequenzänderungen innerhalb eines Wellenreizes?
5. Können Krokodile eine erfolgreich durchgeführte Diskriminierungsaufgabe über einen Zeitraum von 7 Wochen behalten?
6. Wie gut lokalisieren Krokodile den Reizursprung einer Oberflächenwelle? Hängt die Lokalisationsgenauigkeit vom Frequenzgehalt und/oder der Amplitude des Wellenreizes ab? Ist die Lokalisation einer Reizquelle auch bei Darbietung überlagerter Wellenreize möglich?

2 Material & Methoden

2.1 Material

2.1.1 Versuchstiere

Die Versuche wurden mit acht zwei- bis fünfjährigen juvenilen Nilkrokodilen (*Crocodylus niloticus*) und zwei ein bis vierjährigen juvenilen Krokodilkaimanen (*Caiman crocodilus*) durchgeführt. Die Nilkrokodile stammten aus einem deutschen Zoo und der Krokodilfarm Fermé aux Crocodiles, während die Krokodilkaimane aus Guyana importierte Wildfänge waren. Nilkrokodile werden bis zu 5,5 m lang. Sie tolerieren eine große Bandbreite von Habitaten inklusive Brackwasser, schnell fließende Flüsse, Sümpfe, tidenbeeinflusste Seen und Flussmündungen. Das Verbreitungsgebiet der Nilkrokodile erstreckt sich über nahezu ganz Afrika bis hin zur Sahara inklusive Madagaskar (Trutnau und Sommerlad, 2006). Krokodilkaimane kommen in langsam fließenden und stehenden Süßwassergewässern in Süd- und Mittelamerika vor. Sie tolerieren unter anderem einen erhöhten Salzgehalt des Wassers. Im Salzwasser wurden Krokodilkaimane noch nicht nachgewiesen (Velasco und Ayarzagüena, 2010).

Zwei Nilkrokodile und die vier Brillenkaimane wurden in einem Terrarium der Größe 198 cm x 100 cm x 60 cm [Länge x Breite x Höhe] gehalten. Vier Nilkrokodile lebten jeweils zu zweit in einem 140 cm x 70 cm x 65 cm großen Terrarium. Zwei Krokodile waren einzeln in Terrarien mit den Maßen 150 cm x 60 cm x 60 cm untergebracht.

Der Tag-Nacht-Rhythmus betrug 12 h:12 h. Zur Beleuchtung befanden sich eine bis zwei Glühbirnen (50 Watt bzw. 25 Watt) im Terrarium. Pro Tag wurde für vier Stunden zusätzlich eine UV-Leuchtstoffröhre (Reptisun 10.0 UVB T5 HO) eingeschaltet. Die Terrarien waren mit Sand und einem oder zwei Wasserbecken ausgestattet. Um eine höhere Luftfeuchtigkeit zu erreichen, befand sich neben dem Sand auf einer Seite des Kaiman-Terrariums ein Luftbefeuchter. Die Luftfeuchtigkeit variierte zwischen 70 bis 80 % (Kaimane) bzw. 60 bis 70 % (Nilkrokodile). Die Temperatur in den Terrarien schwankte zwischen 26 und 32,5 °C, die Wassertemperatur zwischen 24 und 30 °C. Die Wasser- und Lufttemperaturen wurden täglich überprüft. Mindestens einmal pro Woche (bei starker Verschmutzung bis zu dreimal pro Woche) wurden die Wasserbecken gesäubert und das Wasser ausgetauscht. Der Sand wurde einmal pro Tag mit einem Sandsieb vom Kot befreit.

Die Nilkrokodile und Brillenkaiman konnten mit Hilfe phänotypischer Merkmale individuell unterschieden werden.

Die Versuchstiere wurden mit Insekten (*Acheta domesticus*, *Gryllus bimaculatus*, *Schistocerca gregaria*), Insektenlarven (*Tenebrio molitor*), Fischen (*Salmo trutta*, *Pelvicachromis taeniatus*, Osmeridae), Mäusen *Mus musculus*, Eintagsküken *Gallus gallus domesticus*, Innereien von Hühnern und Rindern (*Bos primigenius*) und Hühnerflügeln aus dem Zoofachhandel und Supermarkt gefüttert. Des Weiteren wurden Calcium (ReptiCalcium, ZooMed) und Vitampulver (Nekton-Rep, Nekton Produkte) der Nahrung zugegeben.

2.1.2 Versuchsaufbau

Für die Experimente wurden zwei Versuchsaufbauten verwendet. Die Versuche mit den Kaimanen und zwei Nilkrokodilen fanden in einem runden Plexiglasbecken (RB, Durchmesser: 64 cm; Höhe: 27 cm, Wassertiefe: 25 cm) statt. Für die Versuche mit sechs Nilkrokodile wurde ein quadratisches Plexiglasbecken (QB, Maße: 120 cm x 120 cm x 60 cm [l x b x h], Wassertiefe: 30 cm) verwendet. Die Seitenwände waren bei beiden Becken von innen mit weißem Filz (b: 0,4 bis 0,5 cm) ausgekleidet. Die Wassertemperatur betrug $27\text{ °C} \pm 0,5\text{ °C}$. Die Becken standen auf einem Gestell aus Aluminiumkonstruktionsprofilen (RB: 59 cm x 59 cm 70 cm; QB: 120 cm x 120 cm 130 cm). Unter den Versuchsbecken war jeweils ein Spiegel (RB: 90 cm x 47 cm x 0,5 cm, QB: 150 cm x 120 cm x 0,7 cm) im Winkel von 45° befestigt. Die Versuche wurden mit einer Infrarot-Videokamera (RB: 44804 Rev D 148; Hauppauge Computer Works, QB: 8555 TV 2,9-8,2, Tag/Nacht Kamera Profiline, Abus), die auf den Spiegel gerichtet war, mit 25 Bildern pro Sekunde aufgezeichnet. Dadurch war ein Messfehler von bis zu 0,04 s bei der Messung der Reaktionszeiten möglich. Um die Aberration der Videoaufnahmen zu ermitteln, wurde eine Styrodur-Platte (h: 2 cm; RB: Ø: 64 cm; QB: l x b: 60 cm x 60 cm) mit einem Schachbrettmuster versehen. Das Muster wurde auf der Wasseroberfläche so ausgerichtet das es auf den Videoaufnahmen zu erkennen war. Die Längen und Breiten der einzelnen Kästchen in der Mitte des Versuchsbeckens und am Rand wurden bei verschiedenen Abständen der Videokamera zum Spiegel verglichen. Die Videokamera wurde so installiert, dass keine Aberration im Versuchsbereich auftrat. Bei Eintritt und Austritt ins Wasser wurde das Licht gebrochen und die aufgenommenen Abstände verzerrt. Durch Messungen der Längenabweichungen wurden Formeln

(RB: $d' = d - 6,056$; QB: $d' = d + \frac{d}{20} * 0,4$; d: verzerrter Abstand, d': realer Abstand) zur Bestimmung der realen Abstände aufgestellt.

Das Versuchsbecken war von einem zweiten, äußeren Aluminiumgestell (RB: 910 cm x 910 cm x 1090 cm; QB: 180 cm x 180 cm 258 cm) umgeben. Dieses Aluminiumgestell war vollständig von lichtundurchlässigem Theaterstoff umgeben. Oberhalb des Beckens wurde ein weißes Tuch (QB) bzw. weißes Papier (RB) zur besseren Kontrastierung der Videoaufnahmen befestigt. Zudem wurden oberhalb des Versuchsbeckens Infrarotlampen (Eneo MFL-I/LED5-12, 850 nm; Videor E. Hartig GmbH; RB: 3 x; QB: 4 x) an das äußere Aluminiumgestell angebracht. Vier weitere Infrarotlampen wurden unterhalb des quadratischen Versuchsbeckens am inneren Aluminiumgestell montiert. Zudem wurde jeweils eine Infrarot-LED (SFH 4546, 950 nm, 20°, Osram) im Kamerasichtfeld befestigt, die zeitgleich mit der Wellenproduktion für eine Sekunde aufleuchtete, um die Ausgabe des Reizes visuell zu markieren. Des Weiteren wurde eine Lampe (RB: NR50 40 Watt E 14, Phillips; QB: Tropfen E 27 60 Watt, Philips) auf das Versuchsbecken gerichtet.

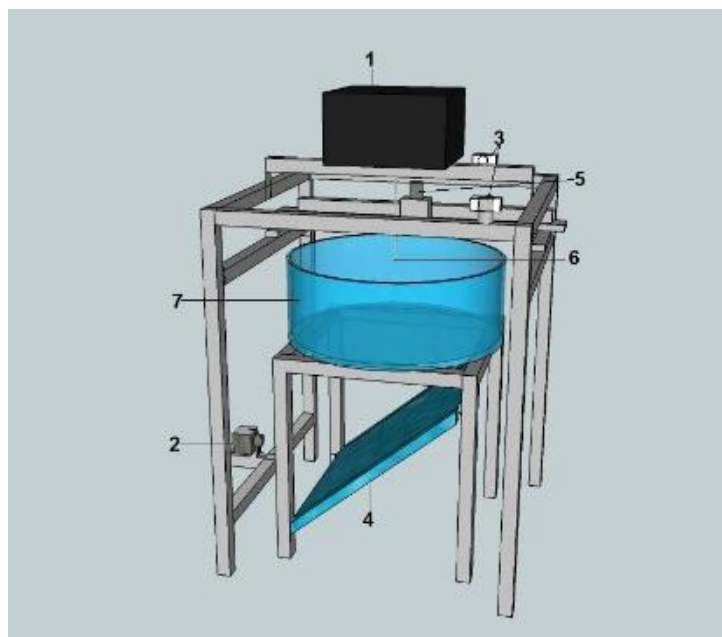


Abb. 6 Schematische Darstellung des runden Versuchsaufbaus. 1: Lautsprecherbox, 2: Videokamera, 3: Infrarotleuchten, 4: Spiegel, 5: Messgerät mit verschiebbarer Halterung, 6: Glaspipette, 7: Versuchsbecken

Beim runden Becken war das Messgerät am äußeren Aluminiumgestell befestigt. Es konnte mit Hilfe einer verschiebbaren Führungsschiene horizontal bewegt werden (Abb. 6). Am quadratischen Versuchsaufbau war ein Aluminiumkonstruktionsprofil im 90° Winkel zur Videokamera am Versuchsbecken installiert. Das Messgerät wurde an verschiedenen Positionen auf diesem Aluminiumprofil befestigt. Die Oberflächenwasserwellen wurden mithilfe von Subwoofern (RB:

Xpress 10, 70/100 W; Magnat Audio-Produkte GmbH, Ø: 25 cm; QB: 2 x Xpress 12, 70/100 W; Magnat Audio-Produkte GmbH, Ø 30 cm) erzeugt. Der Subwoofer war in eine Box eingebaut. Zur Verminderung akustischer Stimuli war die Box mit Dämmmaterial gefüllt. Zudem befand sich an der gegenüberliegenden Seite zum Subwoofer eine Öffnung (Ø: 10 cm). Eine Holzplatte wurde vor dem Subwoofer angebracht. In der Mitte der Holzplatte befand sich ein Loch, durch das ein Metallrohr senkrecht zur Wasseroberfläche geführt wurde. Beim runden Versuchsaufbau wurde am Ende des Metallrohrs (Ø:1 cm) eine Glaspipette (Ø: 0,5 cm) mit Hilfe eines Adapters befestigt. Im Laufe der Versuche wurde zur besseren Reizweiterleitung vor dem Subwoofer ein Plastiktrichter anstatt des Metallrohrs (RB: Ø: 25 cm) fixiert. Die Glaspipette wurde mit einem verjüngenden Adapter an dem Trichter installiert. Der Subwoofer war mittig am äußeren Aluminiumgestell montiert.

Über dem quadratischen Becken befanden sich zwei Subwoofer. Auf einer Hälfte des Beckens war ein Subwoofer horizontal (90° zur Videokamera) über eine Aluminiumschiene verschiebbar angebracht. Der zweite Subwoofer ließ sich über einer Hälfte des Beckens anhand eines Schwenkarms justieren. Die Halterungen der Subwoofer waren am äußeren Aluminiumgestell befestigt. Zunächst führte bei beiden Subwoofern ein verjüngendes Metallrohr (Ø:1,5 cm bis 0,5 cm) zur Wasseroberfläche. Vor dem horizontal verschiebbaren Subwoofer wurde während der Doktorarbeit ein Plastiktrichter (QB: Ø 30 cm) befestigt. Ein Adapter verband den Plastiktrichter mit einem verjüngenden Metallrohr.

2.1.3 Messgeräte

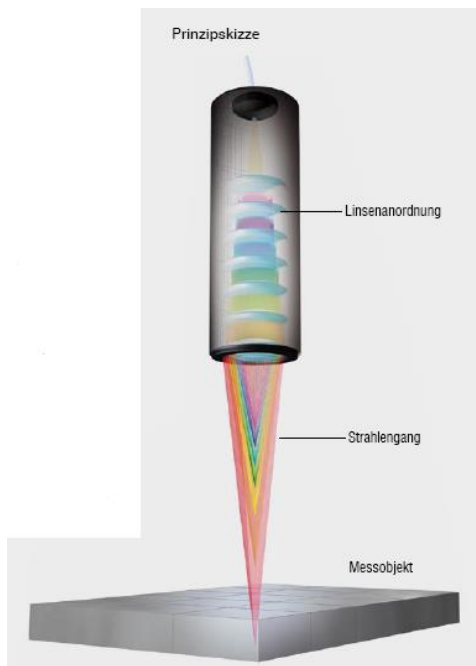


Abb. 7 Sensor des Messgeräts

Der Sensor des Messgeräts mit der Linsenanordnung und dem Strahlengang des Lichtes. Die Linsen zerlegen das polychromatische Licht in die monochromatischen Bestandteile (Betriebsanleitung Micro Epsilon OptoNCDT 2400)

Die Oberflächenwasserwellen wurden mit Hilfe eines konfokalen Messgeräts gemessen. Das Messgerät (Micro-Epsilon optoNCDT 2400) bestand aus einem Sensor und einem Controller. Aus dem Sensor strahlte polychromatisches Licht aus einer Halogenlampe auf die Wasseroberfläche. Durch die Linsenanordnung im Sensor wurde das Licht durch kontrollierte chromatische Aberration in abstandsabhängige, monochromatische Bestandteile aufgespalten (Abb. 7). Jeder Wellenlänge, die sich exakt auf dem Messobjekt fokussierte, konnte durch Kalibrierung ein bestimmter Abstand zum Sensor zugeordnet werden. Das ausgestrahlte Licht wurde vom Messobjekt reflektiert und über die optische Anordnung auf das eingebaute Sensorelement geleitet. Die spektralen Veränderungen wurden durch den Controller erkannt und aufbereitet, indem die fokussierten Lichtbestandteile Abstandswerten zugeordnet wurden. Das berechnete Signal wurde analog an das CED-System (CED 1401 micro, Cambridge ElectronicDesign Ltd) und ein Oszilloskop weitergeleitet. Das Signal wurde vom CED-System in ein digitales Signal umgewandelt und an den Computer übermittelt. Mit Hilfe der Software Spike 2 (Version 7.02) konnte das gemessene Signal ausgewertet werden. Die Messrate lag bei 2000 Hz. Die Auflösung betrug $0,7 \mu\text{m}$ und der Messfehler bei $0,06 \mu\text{m}$.

Zur Messung der Lichtstärke wurde ein Fiber-Optik-Spektrometer (AvaSpec-2048-USB2) verwendet. Das Messgerät misst einzelne Photonen im Spektralbereich von 340,13 bis 882,51 nm. Zudem wurde ein Lux-Meter (Digital Light Meter, PeakTech 5020; Messbereich: 0,1-50000 Lux) verwendet.

2.2 Methoden

2.2.1 Produktion & Messung der Oberflächenwasserwellen

Zur Wellenerzeugung wurden elektrische Signale (Anstieg 250 ms, Plateau 600 ms, Abfall 300 ms) mit Hilfe eines Computers (Betriebssystem: Windows 7 Professional, Microsoft GmbH; Arbeitsspeicher: 4 GB RAM; Prozessor: 2,5 GHz) und der Software Spike 2, Version 7.02 (Cambridge Electronic Design Ltd) generiert, AD gewandelt (CED 1401 micro, Cambridge Electronic Design Ltd.) und verstärkt (RB: KAF-1010; Kenwood; QB: AV 2-CD 508, Chal-Tec GmbH). Mit dem Ausgangssignal des Leistungsverstärkers wurde der Subwoofer betrieben (Abb. 8). Frequenzmodulierte und amplitudenmodulierte elektrische Signale wurden mit der Software Matlab (Version R2009b, The MathWorks GmbH) generiert und in Spike 2 konvertiert. Bei den frequenzmodulierten Reizen änderte sich die Frequenz nach 550 ms um 0,375 Hz bis maximal 15 Hz. Bei den amplitudenmodulierten Reizen verringerte sich die Amplitude nach 400 ms bis zu 75 % und stieg nach 700 ms wieder auf den Ursprungswert an. Mit Hilfe von Matlab wurden auch Rauschstimuli erzeugt, die ebenfalls eine Dauer von 1,15 s hatten. Während einiger Lokalisationsversuchen wurden im quadratischen Becken kontinuierlich Störreize (Oberflächenwellen der Frequenz 10 Hz bzw. polyfrequente Störreize) erzeugt. Gleichzeitig dargebotene akustische Reize dienten zur Maskierung der von den zur Oberflächenwellengenerierung verwendeten Subwoofer erzeugten Schallwellen. Zu diesem Zweck wurde einer der Subwoofer über dem quadratischen Versuchsbecken und ein separater Subwoofer (Xpress 12, 70/100 W; Magnat Audio-Produkte GmbH, Ø 30 cm) neben dem Becken direkt über einen Audio-Verstärker (KAF-1010, Kenwood Electronics GmbH) mit der Soundkarte des Computers verbunden. Während der Versuche wurde die Verbindung der zwei Subwoofer über dem Becken zum Laptop je nach Reiz gewechselt. Die Glaspipette wurde bei akustischer Verwendung mit Parafilm (Parafilm „M“, Bemis Company Inc.) verschlossen. Am runden Versuchsaufbau wurde zunächst ein separater Lautsprecher (A 215; Dell) zur akustischen Maskierung verwendet. Dieser wurde im Laufe der Arbeit durch einen Subwoofer (Magnat Monitor Supreme Sub 301A, Magnat Audio-Produkte GmbH) ersetzt.

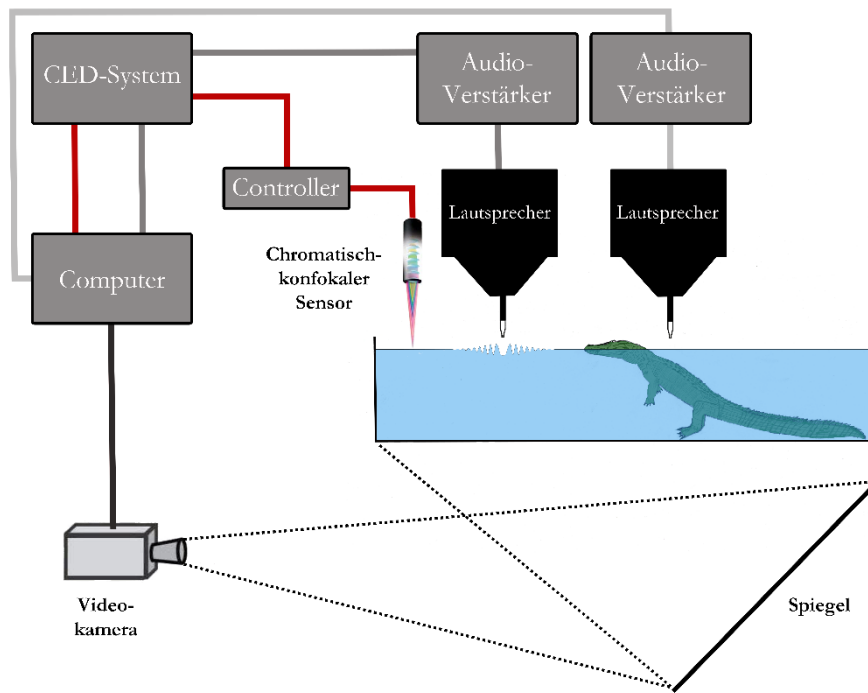


Abb. 8 Quadratischer Versuchsaufbau (nicht skaliert) mit Verschaltung der verwendeten Geräte

Das CED-System steuerte neben den Subwoofern bei Stimulus-Ausgabe zusätzlich eine Infrarot-LED an. Die Ausgabe bewirkte beim Subwoofer eine frequenzabhängige Bewegung der Membran. Die dadurch generierten Luftstöße wurden mit Hilfe der Glaskapillare auf die Wasseroberfläche gelenkt und erzeugten dort Oberflächenwellen. Die Zeitdifferenz zwischen dem Aufleuchten der LED und der Wellenproduktion wurde mit Hilfe von seitlich angebrachten Kameras (BC-700 976 x 582 Pixel 12 V/DC, Conrad Electronic SE) bestimmt. Die Oberflächenwellen wurden vor jedem Versuchstag in einem Abstand von 5 bis 7,5 cm zur Reizquelle gemessen. Die Messungen fanden ohne Versuchstiere im Becken statt. Um einen konstanten Abstand zwischen Spitze der Glaskapillare und der Wasseroberfläche (3 mm) zu gewährleisten, wurde der Anstieg des Wassers beim Einsetzen des Krokodils bestimmt. Vor den eigentlichen Versuchen wurde dem Versuchsbecken dann die vom jeweiligen Versuchstier verdrängte Wassermenge entnommen.

Zehn bis fünfzig Oberflächenwellen wurden jeweils mit Hilfe von Spike 2 gemittelt. Die Spitze-Spitze-Amplituden von sechs Schwingungszyklen wurden ermittelt und der Mittelwert gebildet. Die gemittelte Auslenkung wurde als Spitze-Spitze-Amplitude am Messpunkt verwendet. Bei den frequenzmodulierten Reizen wurden die Amplituden beider Frequenzanteile gemessen.

Mit Hilfe der Formel 1 (Bleckmann, 1988)

$$A = A_i * \sqrt{\frac{R_i}{R}} * e \left(16 * \nu * \frac{\pi^2}{\lambda^2} * cph \right) * (R_i - R)$$

(A: Wegamplitude der Verschiebung in der Entfernung R; A_i : Wegamplitude in der (Mess-) Entfernung R_i ; ν : kinematische Viskosität; λ : Wellenlänge; cph : Phasengeschwindigkeit)

wurde die Spitze-Spitze-Wegamplitude des Oberflächenwellenreizes am Tier bestimmt.

Für die Geschwindigkeitsamplitude u gilt nach Vogel und Bleckmann (1997):

$$u = 2 * \pi * f * d$$

(f: Frequenz; d: Spitze-Spitze-Wegamplitude am Versuchstier, Bezugspunkt Kopfmittle)

Die Beschleunigungsamplitude a wurde nach der Formel (Vogel und Bleckmann, 1997):

$$a = 4 * \pi^2 * f^2 * d$$

berechnet.

2.2.1.1 Einfluss des Abstandes zwischen Pipettenspitze von der Wasseroberfläche auf die Amplitude der erzeugten Oberflächenwellen

Es wurde geprüft, welchen Einfluss der Abstand der Pipettenspitze (Reizquelle) von der Wasseroberfläche auf die Amplitude der produzierten Wellenreize hat. Abb. 9 zeigt, dass im Bereich von 1 bis 2 mm der Einfluss weniger als 3 % beträgt. Erst bei einem Abstand von 1 cm fällt die Amplitude des 30 Hz bzw. 40 Hz Reizes deutlich ab. Da die Amplitude der durch die Schwimmbewegungen der Krokodile ausgelösten Oberflächenwellen teilweise größer als 1 mm war, wurde in allen Versuchen ein Abstand von 3 mm gewählt. Dadurch wurde ein Verstopfen der Pipette durch Wasser vermieden.

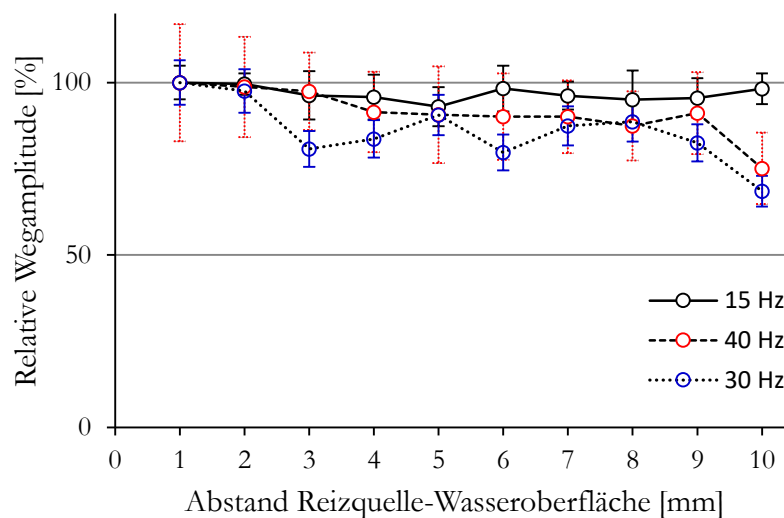


Abb. 9 Wegamplitude von Oberflächenwellen (%) in Abhängigkeit vom Abstand der Pipettenspitze von der Wasseroberfläche

2.2.1.2 Verdunstung des Wassers im Versuchsbecken

Aufgrund der Verdunstung des Wassers vergrößerte sich der Abstand zwischen Pipettenspitze und Wasseroberfläche während der Versuche. Die Verdunstung des Wassers wurde dreimal innerhalb einer Stunde (max. Versuchsdauer) bei einer Wassertemperatur von 26,6°C und einer Raumtemperatur von 28°C gemessen. Der Wasserspiegel sank um $100 \pm 1 \mu\text{m}$ (rundes Becken) bzw. um $80 \pm 1 \mu\text{m}$ (quadratisches Becken). Dies entspricht nach der Formel: $V = \Pi r^2 h$ (V : Volumen, r : Radius des Beckens, h : gemessene Veränderung des Abstandes im runden Becken) einem Volumen von 113,1 ml. Und nach der Formel: $V = abh$ (a : Länge, b : Breite) ein Volumen

von 115,2 ml im quadratischen Versuchsbecken. Die Änderung der Amplitude bei der gemessenen Veränderung des Abstandes ist in den Versuchen vernachlässigbar (siehe Kapitel 2.2.1.1). Der Unterschied zwischen den beiden Versuchsbecken liegt möglicherweise an einer unterschiedlichen Luftfeuchtigkeit. Diese wurde nicht gemessen. Der Beckenrand war beim quadratischen Versuchsbecken 30 cm oberhalb der Wasseroberfläche, während im runden Versuchsbecken der Rand 7 cm von der Oberfläche entfernt war. Dies könnte einen Unterschied der Luftfeuchtigkeit oberhalb der Wasseroberfläche bewirken.

2.2.1.3 Dämpfung

Zur Überprüfung der berechneten Werte wurde die Dämpfung der Oberflächenwellen ermittelt. Pro Frequenz und Reizquellenentfernung wurden 10 Messungen durchgeführt. Für den 15 Hz Reiz und 30 Hz Reiz lagen die gemessenen Werte bei den Reizquellenentfernungen 20 cm und 25 cm nicht mehr innerhalb der einfachen Standardabweichung der berechneten Werte (mit Formel 1 berechnet) (Abb. 10). Die Abweichung könnte an einer Verschmutzung der Wasseroberfläche und der daraus resultierenden Messfehler gelegen haben. Eine weitere Ursache könnten die geringen Reizamplituden und das damit verbundene schlechte Rauschverhältnis sein. Die Messwerte für den 30 Hz und 40 Hz Stimulus lagen innerhalb der berechneten Werte.

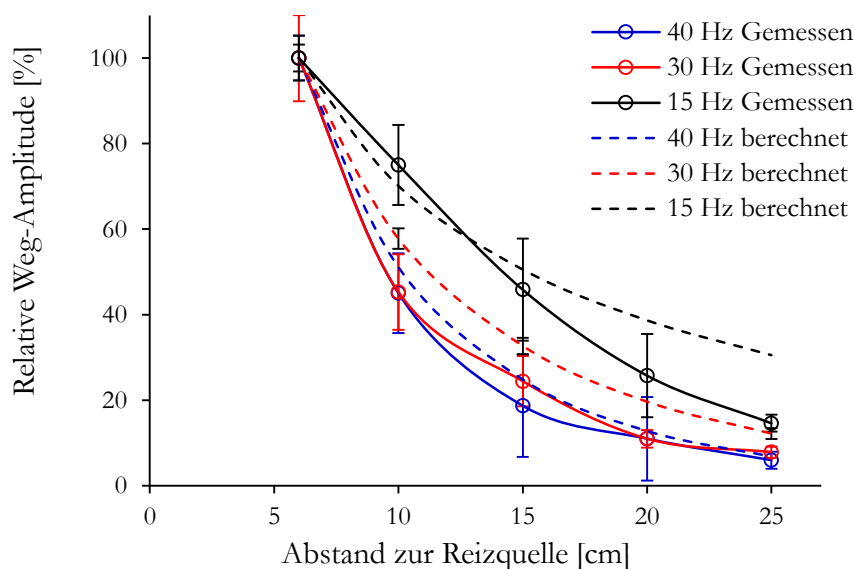


Abb. 10 Gemessene und berechnete Dämpfung von Oberflächenwellen der Frequenz 15, 30 und 40 Hz

2.2.1.4 Phasengeschwindigkeiten

Die Phasengeschwindigkeit wurde mit Hilfe der Zeit zwischen Stimulus-Ausgabe, Ankunft der Wellenfront am Messpunkt und Laufstrecke der Welle (6 cm) bis zum Messpunkt ermittelt. Die gemessenen Geschwindigkeiten lagen im Bereich der Literaturwerte und nahmen wie erwartet mit steigender Frequenz zu (Abb. 11). Sie lagen zwischen $231,9 \pm 0,5$ mm/s (15 Hz) bis $276 \pm 0,1$ mm/s (40 Hz).

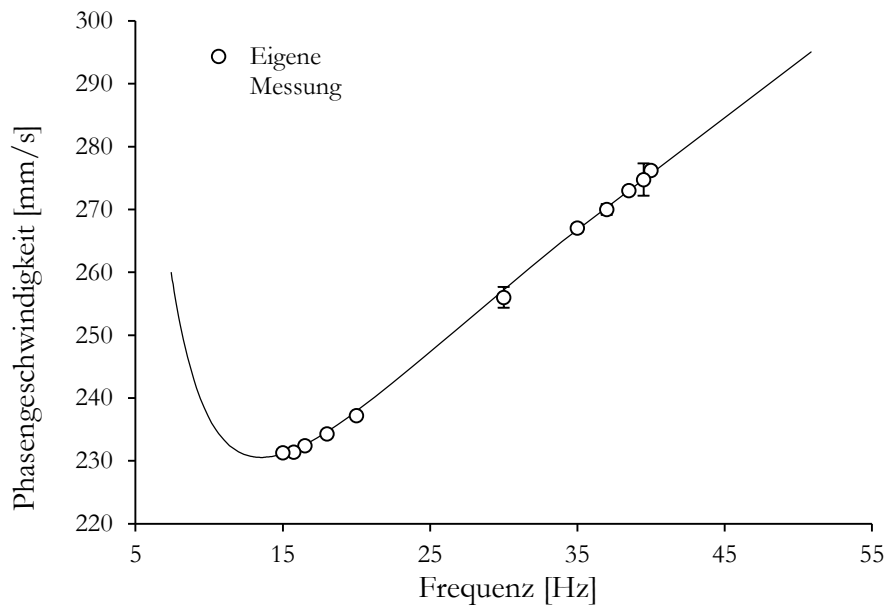


Abb. 11 Phasengeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Reizfrequenz. Die Mittelwerte der Messungen (jeweils $n=4$) sind als Punkte mit Standardabweichung gekennzeichnet. Die Kurve zeigt die Literaturwerte.

2.2.2 Konditionierung

Im ersten Schritt der Konditionierung wurden die Krokodile im Wohnterrarium mittels einer Pinzette mit lebenden Insekten gefüttert. Anschließend wurden auch tote Beutetiere zur Fütterung verwendet. Zunächst wurde die Pinzette am Rand des Wasserbeckens befestigt, so dass sich das Futter unmittelbar oberhalb des Wasserspiegels befand. Mit der Zeit gewöhnten sich die Tiere daran, die Pinzette mit Futter zu verknüpfen. Nachdem dies geschehen war, wurde die Futtergabe mit Hilfe der Pinzette vom Versuchsleiter durchgeführt. Bei Futteraufnahme wurde ein Klickgeräusch produziert. Im nächsten Schritt wurde die Wasseroberfläche mit der Pinzette berührt, sodass Oberflächenwellen entstanden. Der Abstand zwischen der Pinzette und den Tieren wurde stetig vergrößert. Bei Hinwendung der Krokodile zur Welle wurde der Klicker betätigt und das Futter gereicht. Nachdem die Krokodile zuverlässig auf die mit der Pinzette erzeugten

Oberflächenwellen reagierten, wurden sie in das Versuchsbecken überführt und ausschließlich dort gefüttert. Nach Gewöhnung an das Becken wurde der Abstand zwischen Krokodil und Pinzette stetig vergrößert. Danach wurde eine monofrequente Oberflächenwelle der Frequenz 15 Hz erzeugt. Auf diese Wellen reagierten die Versuchstiere im Allgemeinen nicht spontan, obwohl die Wellen bis zum Rand des Versuchsbeckens sichtbar waren. In unmittelbarer Nähe zur Reizquelle wurde nach der Reizproduktion Futter mit der Pinzette geboten. Später wurden die Krokodile nur noch gefüttert, wenn eine Bewegung in Richtung zur Reizquelle erfolgte. Die Fütterung fand auch in diesem Fall immer an der Reizquelle statt. Der Klicker wurde jedes Mal beim Erreichen der Reizquelle bzw. nach dem Beenden einer Reaktion betätigt. Im nächsten Schritt wurden die Versuche in Dunkelheit durchgeführt. Nach drei erfolgreichen Versuchstagen wurde ein akustischer Reiz, zur Maskierung der zur Oberflächenwellengenerierung verwendeten Subwoofer erzeugten Schallwellen, während der gesamten Dauer der Versuche hinzugefügt.

2.2.2.1 Klicker-Training

Bei zusätzlicher Verwendung eines Klickers reagierte die Krokodile zu 96 % ($N=4$, $n=52$) mit einer ungerichteten Bewegung nach der positiven Reaktion auf die Oberflächenwelle. Ohne Klicker erfolgte die ungerichtete Bewegung in 6,7 % ($n=15$) der Fälle. Um zu überprüfen, ob dieses Verhalten auf den Klicker zurückzuführen ist, wurde die Zeit zwischen ungerichteter Bewegung und Gabe des Klick-Stimulus gemessen und die Zeit der Gabe des Klick-Stimulus nach Beenden der positiven Reaktion variiert. Die Zeit zwischen Klick-Stimulus und ungerichteter Bewegung variierte zwischen 0,04 s (kleinste messbare Zeit) und 0,48 s ($\bar{\sigma}$:0,16 s; $N=4$, $n=49$) (Abb. 12). Die ungerichtete Bewegung trat dementsprechend immer unmittelbar nach dem Klicken und nicht vor Gabe des Klick-Stimulus auf und kann auf den Klick-Stimulus zurückgeführt werden.

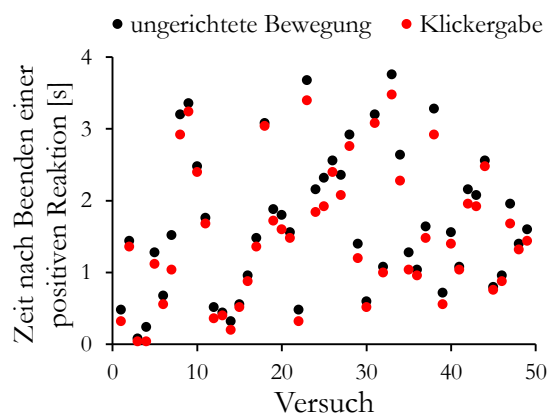


Abb. 12 Zeit der Gabe des Klick-Stimulus und dem Auftreten der ungerichteten Reaktion bei verschiedenen Versuchen

2.2.3 Versuchsdurchführung

Die Krokodile wurden unmittelbar vor einem Experiment in das Versuchsbecken überführt. Mit Hilfe von Theaterstoff wurde das Becken dann verdunkelt. Zudem wurde das Licht im Versuchsraum ausgeschaltet. Sobald im Infrarotbild der Kamera zu sehen war, dass sich die Tiere im Versuchsbecken bewegten, galt die Eingewöhnungszeit als beendet. Eine Eingewöhnungszeit > 15 Minuten wurde als fehlende Motivation gewertet. Die Tiere wurden deshalb für diesen Tag aus dem Versuch genommen. Auch bei Fluchtversuchen wurde ein Versuch abgebrochen. Bei ausreichender Motivation wurden die Versuche fünf bis sechsmal pro Woche durchgeführt. Die Versuchstiere konnten sich innerhalb des Versuchsbeckens frei bewegen. Eine Oberflächenwasserwelle wurde erzeugt, wenn der Abstand zwischen Tier und Reizquelle zwischen 2 und 45 cm betrug, der Winkel zwischen Längsachse des Kopfes und Reizquelle $\leq \pm 90^\circ$ war und der Kopf des Tieres Kontakt mit der Wasseroberfläche hatte. Des Weiteren durfte sich das Krokodil mindestens für drei Sekunden vor Wellenausgabe nicht bewegen. Alle Reaktionen des Tieres wurden mit Hilfe der Videokamera am Computer mit der Software VirtualDub (Version 1.10.4) aufgenommen und nach den Versuchen mit der Software VidAna ausgewertet. Als positive Reaktion wurden Kopfdrehungen oder Schwimmbewegungen in Richtung zur Reizquelle innerhalb einer Reaktionszeit von 3 s nach Ankunft der Wellenfront gewertet. Die Reaktionszeit war definiert als die Zeit zwischen Eintreffen der Wellenfront (Referenzpunkt Mitte des Kopfes zwischen den Augen des Tieres) am Tier und erster Bewegung des Versuchstieres. Das Eintreffen der Wellenfront am Tier wurde mit Hilfe der Wellenausbreitungsgeschwindigkeit (siehe Kapitel 2.2.1.4) bestimmt. Eine positive Reaktion galt bei Erreichen einer Gleitgeschwindigkeit von < 39 mm/s (in Vorversuchen minimalste gemessene Geschwindigkeit), Abbruch des Schwimmvorgangs durch seitliches Abspreizen der Vorderextremitäten oder Attackieren bzw. Erreichen der Pipette als beendet. Im direkten Anschluss an eine positive Reaktion auf S+ (belohnter Stimulus) wurde der Klicker betätigt und die Lampe am Versuchsbecken eingeschaltet. Die Videoaufzeichnung wurde bei positiver Reaktion 5 s nach Klicker-Gabe eingestellt. Bei nicht erfolgter Reaktion wurde die Videoaufzeichnung 10 s nach Stimulus-Ausgabe beendet. Zudem wurden immer wieder Aufnahmen von der Seite zur Bestimmung der seitlichen Kopfposition gemacht (QTH7211B, Q-See). Eine erneute Welle wurde frühestens 30 s nach der letzten Reizgabe erzeugt. Jede positive Reaktion auf S+ wurde mit Futter belohnt. Nach jeder Futtergabe wurde zwei Minuten gewartet bis ein neuer Oberflächenwellenstimulus produziert wurde.

2.2.3.1 Kontrollversuche

Spontane Bewegungen könnten irrtümlich als Reaktion gewertet werden. Um die Rate von Spontanreaktionen zu bestimmen, wurde der Audioverstärker ausgeschaltet (Kontrollversuch 1). Eine fiktive Reizgebung fand immer erst 30 s bzw. 2 min (siehe oben) nach dem letzten Reiz statt. Gleichzeitig konnte so überprüft werden, ob der Versuchsleiter oder andere Parameter dem Tier versteckte Hinweise gaben. Bei den Kontrollversuchen (2) war die Pipette mit Parafilm verschlossen, um mögliche reaktionsauslösende, akustische Signale des Subwoofers zu überprüfen. Bei den Kontrollversuchen 1 und 2 wurden keine Oberflächenwellen erzeugt. Die Auswertung erfolgte wie bei den richtigen Versuchen. Zusätzlich wurden weitere akustische (3) und visuelle (4) Kontrollversuche durchgeführt. Bei diesen Kontrollversuchen wurden Oberflächenwellen mit der Frequenz 40 Hz erzeugt. Während der akustischen Kontrollversuche (3) wurden keine zusätzlichen Geräusche zur akustischen Maskierung erzeugt, um mögliche Veränderungen der Reaktionen auf gleichzeitig dargebotene akustische und mechanosensorische Reize zu überprüfen. Bei den visuellen Kontrollversuchen (4) war das Licht im Versuchsraum bei geöffnetem Theaterstoff eingeschaltet. So konnte überprüft werden, ob die visuelle Wahrnehmung einer Oberflächenwelle einen Einfluss auf die Reaktion der Tiere hatte.

2.2.3.2 Sensitivität auf Oberflächenwellen

Bei den Versuchen zur Schwellenwertbestimmung wurden dem Versuchstier an jedem Versuchstag (Trainingseinheit) zehn Reize in verschiedenen Reizquellenentfernungen präsentiert. Jede positive Reaktion wurde mit Futter belohnt. Fand in direkter Nähe (2 bis 4 cm) keine Reaktion statt, wurde der Versuch abgebrochen in der Annahme, dass die Motivation des Versuchstieres zu gering war. Über die gesamte Versuchsdauer wurde ein akustischer Stimulus ausgegeben dessen Frequenz mit der Frequenz des jeweiligen Oberflächenwellenreizes identisch war. Am Leistungsverstärker wurde die initiale Amplitude der Oberflächenwelle vor jeder Trainingseinheit verändert. Durch diese Veränderung wurde der mögliche Einfluss der Reizquellenentfernung auf die Reaktionshäufigkeit minimiert. Die Amplitude am Tier (Bezugspunkt Kopfmitte) wurde mit Hilfe der an dem jeweiligen Tag gemessenen Wellenamplitude (Abstand 5 cm) und der Formel 1 (siehe Kapitel 2.2.1) berechnet. Mit dem Median aller gemessenen Amplituden (einer Frequenz) wurde mit Hilfe der Formel 1 der Amplitudenbereich für jedes Abstandscluster (Clusterbreite 1 cm, Entfernungsbereich 2 bis 30 cm) ermittelt. Die Daten wurden mittels der berechneten Amplituden am Tier den Abstandsclustern zugeordnet. Die Häufigkeit positiver Reaktionen pro Abstandscluster wurde ermittelt und graphisch aufgetragen. Eine Trendlinie wurde nur durch den Abfall (letztes Cluster mit Häufigkeit >80 % bis Cluster mit >20 %) der Funktion gebildet. Mit

Hilfe der Trendlinie (z.B. Abb. 23) wurde die Amplitude, bei der noch in 50 % der Fälle eine Reaktion erfolgte, berechnet. Diese Amplitude wurde als Schwellenwert definiert. Die Versuche wurden mit zwei Nilkrokodilen (Nadja Grap) und einem Brillenkaiman (Nadja Grap und studentische Hilfskraft Anna Monzel) im runden Versuchsbecken durchgeführt.

2.2.3.3 Diskriminierung von Rauschstimuli und monofrequenten, amplitudenmodulierten Reizen

Sechs Reize (3 belohnte, 3 unbelohnte) pro Trainingseinheit wurden bei diesen Versuchen präsentiert. Die Reihenfolge der Reize wurde mit einer Münze vor der Versuchsdurchführung festgelegt. Insgesamt 10 bis 15 Trainingseinheiten wurden durchgeführt. Eine positive Reaktion auf den breitbandigen Stimulus (1 bis 80 Hz) wurde belohnt (S+), eine Bewegung in Richtung der Reizquelle auf den schmalbandigen Stimulus (1 bis 40 Hz) wurde weder belohnt noch bestraft (S-). Bei den Versuchen zur Diskriminierung der Amplitudenmodulation wurde die Reaktion auf den modulierten Stimulus (75 % Unterschied in der Amplitude) nicht belohnt (S-). Die Diskriminierungsfähigkeit von zwei Nilkrokodilen (technische Assistentin: Ursula Dung) wurde im quadratischen Versuchsbecken untersucht. Während der gesamten Trainingseinheit wurde braunes Rauschen zur akustischen Maskierung abgespielt.

2.2.3.4 Diskriminierung von monofrequenten Oberflächenwellen (variable Zahl von S-)

Bei den Diskriminierungsversuchen mit einem variablen Verhältnis von S+ zu S- wurde jede positive Reaktion auf Oberflächenwellen der Frequenzen 15 Hz (Nilkrokodile, Kaiman) bzw. 40 Hz (Kaiman) mit Futter belohnt (S+). Innerhalb einer Trainingseinheit wurde ein weiterer Oberflächenwellenstimulus (S-) präsentiert. Eine Reaktion auf diese Welle wurde weder belohnt noch bestraft. Zeigte das Krokodil keine Reaktion auf zwei aufeinander folgende S+ Reize, wurde der Versuch abgebrochen. Zur Untersuchung der Diskriminierung von monofrequenten Stimuli wurde das Verhältnis von S+ zu S- zwischen 2:9 bis 2:11 (Nilkrokodile) bzw. 1:2 bis 1:5 (Kaiman) variiert. Die Reizanzahl pro Trainingseinheit wurde zwischen 11 bis 36 (Nilkrokodile) bzw. 9 bis 16 (Kaiman) verändert und vor den Versuchen festgesetzt. Es wurden maximal 30 Trainingseinheiten pro Frequenzdiskriminierung durchgeführt. Lag die Differenz der positiven Reaktionen auf S+ und S- in drei Trainingseinheiten über 50 %, wurde die nächste Frequenzdifferenz überprüft. Zur akustischen Maskierung wurde akustisches weißes bzw. braunes Rauschen während der gesamten Versuchsdauer produziert. Die Versuche fanden im runden

Versuchsbecken mit zwei Nilkrokodilen (Nadja Grap) und einem Brillenkaiman (studentische Hilfskräfte: Nicolas Brüning, Sarah Essert, Tobias Machts) statt.

2.2.3.5 Diskriminierung von monofrequente und frequenzmodulierten Oberflächenwellen (Verhältnis S+ zu S- 1:1)

Bei den Versuchen zur Diskriminierung von monofrequenten und frequenzmodulierten Oberflächenwellen wurden S+ und S- im Verhältnis 1:1 präsentiert. Die Reaktionen auf zwölf Reize pro Trainingseinheit und insgesamt zehn Trainingseinheiten pro Frequenzdifferenz wurden untersucht. Die Reihenfolge von S+ und S- wurde vor Versuchsbeginn mit Hilfe einer Münze zufällig festgelegt. In den Trainingseinheiten wurden maximal drei S+ bzw. S- hintereinander präsentiert. Zeigte das Krokodil keine Reaktion auf einen S+ Reiz aber eine Reaktion auf den nachfolgenden S- Reiz, wurden zwei weitere S+ Reize gegeben. Nur wenn eine Reaktion auf diese oder auf den letzten S+ Reiz erfolgte, wurde der Versuch fortgeführt. Die Diskriminierungsversuche wurden mit vier Nilkrokodilen (Nadja Grap) und einem Brillenkaiman (Versuche mit frequenzmodulierten Reizen; studentische Hilfskraft Tobias Machts) durchgeführt. Akustisches braunes Rauschen wurde über die gesamte Versuchsdauer erzeugt. Die Versuche wurden im runden und im quadratischen Versuchsbecken durchgeführt.

2.2.3.6 Gedächtnis

Zur Untersuchung der Gedächtnisleistungen wurden die Nilkrokodile (N=4), die eine 15 Hz-Welle (S+) sicher von einer 30 Hz-Welle (S-) unterschieden hatten, sieben Wochen später erneut getestet (innerhalb dieser sieben Wochen fanden keine Versuche mit den Tieren statt). Die Anzahl der Trainingseinheiten vor der Gedächtnisüberprüfung hing von der Höhe der Diskriminierungsfähigkeit ab. Die Tiere mussten dreimal eine Differenz von 50 % in der Reaktionshäufigkeit auf S+ und S- aufweisen, damit die Aufgabe als erlernt galt. Innerhalb einer Trainingseinheit wurden zwölf Reize (6 S+, 6 S-) erzeugt. Während der Versuche wurde akustisches braunes Rauschen abgespielt. Die Versuche (Nadja Grap) fanden sowohl im quadratischen als auch im runden Versuchsbecken statt.

2.2.3.7 Lokalisation

Während der Lokalisationsversuche wurde jede positive Reaktion (Drehung in Richtung zur Reizquelle) direkt an der Reizquelle belohnt. Die Versuche (studentische Hilfskraft Sarah Essert, technische Assistentin Ursula Dung) wurden im quadratischen Versuchsbecken durchgeführt. Als Reizquelle dienten zwei Lautsprecher, die alternierend betätigt wurden. Die Position der

Lautsprecher über dem Becken wurde zur Variation der Reizquellenposition ständig gewechselt. Zur Untersuchung der Lokalisationsfähigkeit bei Darbietung eines permanenten Störreizes (10 Hz bzw. polyfrequenter Reiz) wurden pro Trainingseinheit zunächst fünf Reize ausgegeben. Ab der 18. Trainingseinheit wurde die Anzahl auf acht Reize pro Trainingseinheit erhöht und eine positive Reaktion auf einen Reiz wurde nicht belohnt (S-) als intermittierende Verstärkung. Die Reiznummer von S- wurde willkürlich vor den Versuchen festgelegt. S- unterschied sich außer in der fehlenden Belohnungsgabe nicht von S+ (kein Unterschied in Frequenz, Frequenzinhalt, Wellenform, Reizdauer). Als Abbruchkriterium galten drei aufeinander nicht erfolgte Reaktionen auf einen Reiz. Zur Überdeckung akustischer Stimuli bei der Ausgabe der Oberflächenwelle wurde dauerhaft ein braunes akustisches Rauschen ausgegeben. Die Versuche wurden mit vier Nilkrokodilen in beiden Becken durchgeführt.

2.2.4 Videoauswertung

Alle Videoaufnahmen wurden mit der Software VidAna ausgewertet. Zunächst wurde der Abstand zwischen Krokodil und Reizquelle zum Zeitpunkt der Reizausgabe gemessen. Die Reizausgabe wurde durch die Infrarot-LED angezeigt. Bezugspunkt zur Bestimmung der Reizquellenentfernung war die Kopfmitte vom jeweiligen Versuchstier (Bezugspunkt BP 1) (Abb. 13). Zur Reizwinkelbestimmung wurden die Schnauzenspitze (BP 2), die Mitte zwischen den Schulterblättern (BP 3) und die Reizquelle (BP 4) verwendet (nach Görner et al., 1984) (Abb. 13). Bei einer positiven Reaktion wurde die Reaktionszeit bestimmt. Als Reaktionszeit wurde die Zeit definiert, die zwischen der Ankunft der Wellenfront am Bezugspunkt 1 und der ersten reizbezogenen Bewegung des Tieres verging. Die Ankunft der Wellenfront wurde mit Hilfe der Phasengeschwindigkeit des Stimulus bestimmt, indem die Zeit, die die Oberflächenwelle für das Zurücklegen der Strecke von der Reizquelle bis zum Tier benötigt, ermittelt wurde. Die benötigte Zeit zur Ankunft der Wellenfront wurde von der Zeit zwischen Reizausgabe und erster reizbezogener Bewegung des Tieres subtrahiert. Bei den Lokalisationsversuchen wurden die Geschwindigkeit der Bewegung, die Schwimmstrecke und der Drehwinkel ermittelt. Um die Geschwindigkeit zu messen, wurde mit Hilfe von VidAna ein Kreis mit dem Radius des Abstandes zwischen BP 1 und BP 2 gezogen. Der Mittelpunkt des Kreises lag auf BP 1. Die Zeit zwischen der ersten Bewegung des Krokodils bis zum Erreichen der Kreislinie (von der Kopfmitte BP 1) wurde gemessen. Zur Berechnung der Schwimmdistanz (SD) wurde der Abstand zwischen BP 1 und BP 4 und der Abstand zwischen Bezugspunkt 5 (BP 5, Mittelpunkt des Kopfes nach der positiven Reaktion) und BP 4 ermittelt. Die Schwimmdistanz wurde als Differenz zwischen den

Abständen definiert. Des Weiteren wurde der Drehwinkel des Krokodils bestimmt. Als Drehwinkel wird der Winkel zwischen den Körperachsen des Tieres zu Beginn der Reaktion und nach vollständiger Ausrichtung bestimmt. Zur Bestimmung des Drehwinkels wurde der Winkel zwischen der Längsachse des Tieres vor Reizausgabe und nach Reaktionsende gemessen. Die Position des Mittelpunktes vor (BP 1) und nach Reaktionsende (BP 5) und der Schnittpunkt der Längskörperachsen (BP 6) wurden zur Bestimmung des Drehwinkels verwendet (nach Görner et al., 1984, Bleckmann und Lotz, 1987; Claas und Münz, 1996).

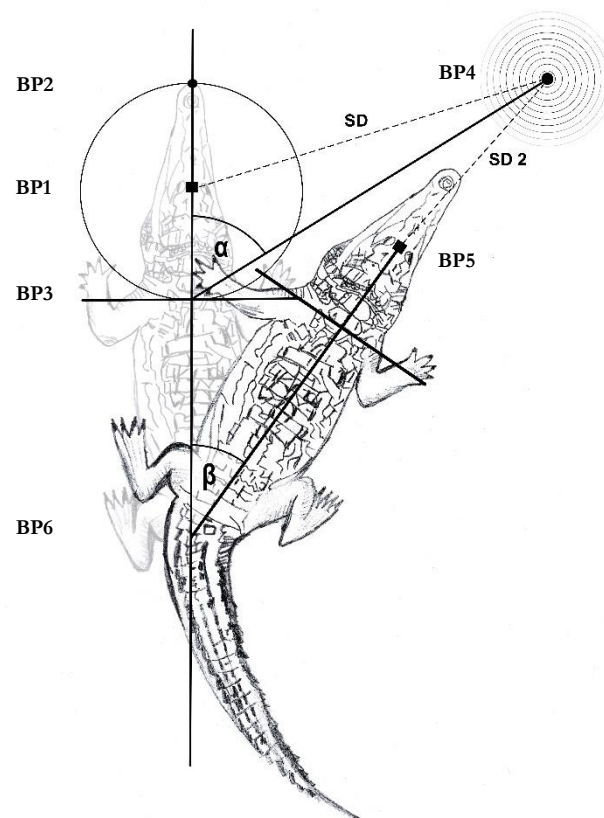


Abb. 13 Ermittlung der Reaktionskoordinaten für die Videoauswertung. Schwach gezeichnetes Krokodil: Position bei Reizausgabe; stark gezeichnetes Krokodil: Position unmittelbar nach dem Ende einer Reaktion. **BP1 (Bezugspunkt 1):** Mittelpunkt des Kopfes bei Reizausgabe; **BP2:** Schnauzenspitze; **BP3:** Punkt zwischen den Schulterblättern; **SD:** Reizquellenentfernung vor der Reaktion; **BP4:** Reizquelle; **BP5:** Mittelpunkt des Kopfes nach einer Reaktion; **BP6:** Schnittpunkt der Körperachsen vor und nach einer Reaktion; α : Körperwinkel; β : Drehwinkel; **Kreis mit Radius BP1-BP2:** Zur Berechnung der Reaktionsgeschwindigkeit

2.3 Statistische Analyse

Die statistische Analyse wurde mit Hilfe der Programme Origin (Version 8, OriginLab Corp.) und SPSS (Version 24, IBM) durchgeführt. Zur Überprüfung der Normalverteilung der Daten wurde der Shapiro-Wilk-Test verwendet.

Korrelationen wurden je nach Verteilung der Daten mit Hilfe der Pearson-Korrelation (Daten Normalverteilt) oder der Spearman-Korrelation (Daten Nicht Normalverteilt) durchgeführt. In den Ergebnissen bzw. im Anhang wird die verwendete Korrelation durch ein r (Pearson) oder ρ (Spearman) verdeutlicht. Wenn kein Test im Text angegeben wird, liegt eine Korrelation vor.

Der Einfluss der Reizamplitude, des Abstandes zur Reizquelle und des Reizwinkels auf die Reaktionshäufigkeit der Tiere wurde mit der punktbiserialen Korrelation überprüft. Einer positiven Reaktion wurde der Wert 1; keiner Reaktion der Wert 0 zugeordnet. Mit den so erzielten Daten wurde eine Pearson-Korrelation durchgeführt. Bei zusätzlicher Beeinflussung eines dritten Parameters wurde eine partielle Korrelation verwendet.

Zur Überprüfung der Diskriminierungsfähigkeit wurde die Häufigkeit der richtigen Reaktionen (positive Reaktion auf S+, keine Reaktion auf S-) mit dem einseitigen Binomialtest untersucht.

Um zu überprüfen, ob sich zwei Gruppen signifikant voneinander unterscheiden, wurde ein t-Test (Daten normalverteilt) oder ein Mann-Whitney-U-Test (Daten nicht normalverteilt) angewendet.

Ein Mittelwertvergleich von mehreren Gruppen wurde bei normalverteilter Varianz (Levene-Test) mit Hilfe einer einfachen ANOVA untersucht. Bei nicht normalverteilter Varianz wurde eine Kruskal-Wallis-ANOVA angewendet.

Bei einem Einfluss von zwei Faktoren (z.B. Krokodil und Frequenz) wurde zum Mittelwertvergleich bei normalverteilter Varianz eine zweifachen ANOVA verwendet.

Wenn die Anzahl von Versuchstieren und Versuchen nicht angegeben ist, sind es dieselben Werte wie in der zuvor genannten Untersuchung.

3 Ergebnisse

3.1 Natürliche Stimuli

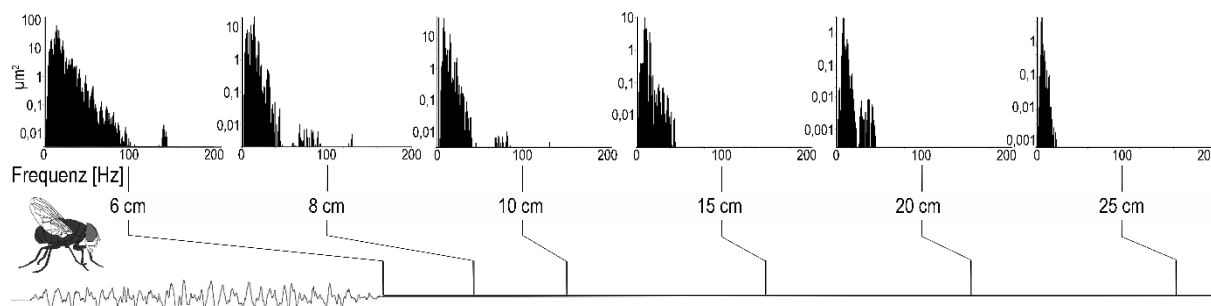


Abb. 14 Frequenzspektren der von einer Fliege produzierten Oberflächenwelle (Beispiele siehe unten) in Abhängigkeit vom Abstand zur Reizquelle (verändert nach Bleckmann, 1994; eigene Messungen)

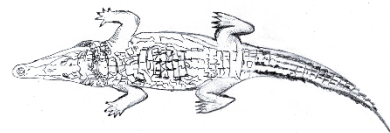
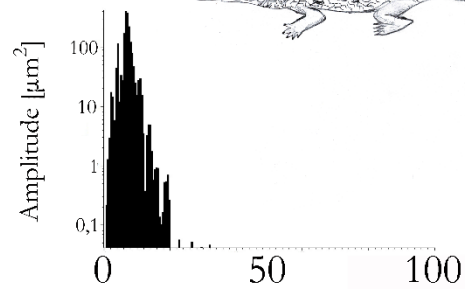
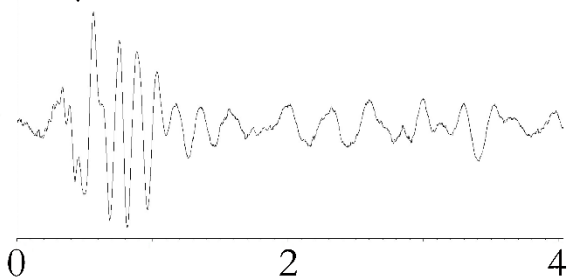
Der Frequenz-Amplitudengehalt von natürlichen Oberflächenwellen wurde bereits mehrmals untersucht (Lang, 1980 a; Bleckmann, 1985 b; Bleckmann et al., 1989; Bleckmann, 1994). Diese Untersuchungen liegen allerdings mehr als 20 Jahre zurück und die technischen Möglichkeiten zur Analyse von Oberflächenwellen haben sich seitdem verbessert. Neben den bereits untersuchten Stimuli (u.a. Insekten auf der Wasseroberfläche) wurden zusätzlich Oberflächenwellen, wie sie beim Auffüllen einer Wasserflasche und beim Schwimmen von Krokodilen entstehen, aufgenommen. Vor dem Auffüllen einer Wasserflasche wird an Gewässern, in denen Krokodile vorkommen, gewarnt, da dies einen Angriff der Krokodile provozieren kann. Das Auffüllen einer Wasserflasche erzeugte Oberflächenwellen, die in ihrer Zeitstruktur und Dauer sehr unregelmäßig waren (Abb. 16). Der Frequenzgehalt dieser Wellen bestand hauptsächlich aus niederfrequente Komponenten bis 45 Hz (Messabstand bei allen Wellen: 6 cm). Die Zeit bis zum Füllen einer 0,5 Liter Wasserflasche variierte zwischen 11,5 s und 15,8 s (n=5). *Caiman crocodilus* und *Crocodylus niloticus* erzeugten beim Schwimmen und Bewegen des Kopfes Wellen mit Frequenzen unterhalb von 40 Hz (1 bis 38 Hz) (n=14). Der Verlauf und die Dauer der Wellen waren sehr unregelmäßig und hingen von der Dauer und Intensität der Bewegung ab. Alle Wellenzüge hatten eine Dauer von mehr als einer Sekunde. Die Maximalamplitude variierte zwischen 216 und >5000 µm (Messabstand 6 cm). Die von *C.niloticus* verursachten Wellen hatten Frequenzen bis 20 Hz (Maximalamplitude bei 7 Hz), während *C.crocodilus* Oberflächenwellen mit bis zu 40 Hz produzierte (Maximalamplitude bei 5 Hz) (Abb. 15).

Von abiotischen Faktoren (fallende Blätter, Zweige und Wassertropfen) erzeugte Oberflächenwellen waren in ihrem Amplitudenverlauf (Maximalamplitude bei 5 bis 14 Hz) und ihrer Dauer (immer <1 s) sehr regelmäßig (n=15) (Abb. 16). Diese Wellen enthielten Frequenzen

bis 47 Hz. Durch Insekten verursachte Oberflächenwellen zeigten einen irregulären Amplitudenverlauf (Maximalamplitude bei 9 bis 21 Hz). Die Dauer der einzelnen Wellenzüge variierte erheblich (z.B. bei *Acheta domestica* zwischen 5,1 bis 9,1 s), jedoch lag die Dauer immer oberhalb von 1 s (Abb. 17). Durch Bewegung der Beine verursachten *A.domestica* und *Locusta migratoria* Oberflächenwellen die Frequenzen bis zu 73 Hz (n=22) enthielten. Der Flügelschlag von *L.migratoria* und *Lucilia sericata* erzeugte Wellen mit Frequenzen von bis zu 141 Hz. Der Hauptanteil der Frequenzen dieser Wellen lag jedoch unter 100 Hz (Abb. 14, 17). Die Bandbreite der ausgelösten Wellen nahm aufgrund der Filtereigenschaften der Wasseroberfläche mit steigendem Messabstand (6 cm: Bandbreite 42 Hz, 25 cm: 11 Hz) ab (Abb. 14). Die untersuchten Vertebraten (*C.niloticus*, *C.crocodilus*, *M.musculus*, *B.orientalis*) verursachten beim Schwimmen, Trinken und dem Sprung ins Wasser Oberflächenwellen unterschiedlicher Dauer und variierendem Amplitudenverlauf (Maximalamplitude bei 5 bis 7 Hz, n=26) (Abb. 15, 18). Die Dauer lag bei allen Wellenzügen im Bereich mehrerer Sekunden bis Minuten. Das Frequenzspektrum der produzierten Wellen bestand nur aus Frequenzen unterhalb von 54 Hz. Die durch eine schwimmende Rotbauchunke ausgelösten Oberflächenwellen wiesen höhere Amplituden im oberen Bereich des Frequenzspektrums auf als die von einer schwimmenden Maus verursachten Oberflächenwelle (Abb. 18).

Crocodylus niloticus

200 μm



Caiman crocodilus

600 μm

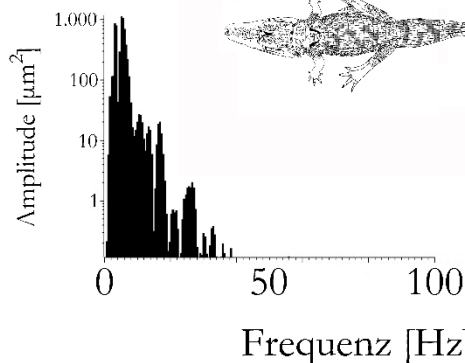
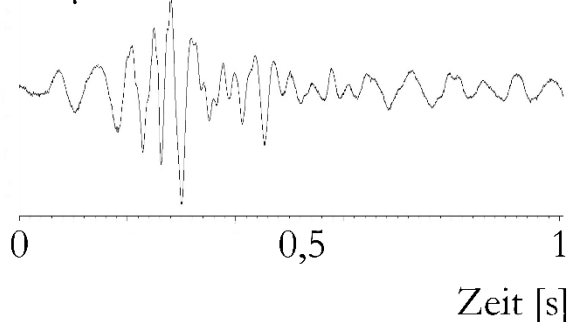
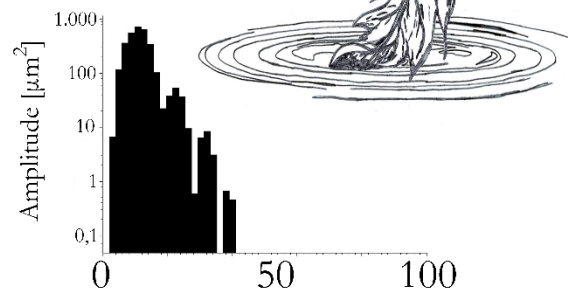
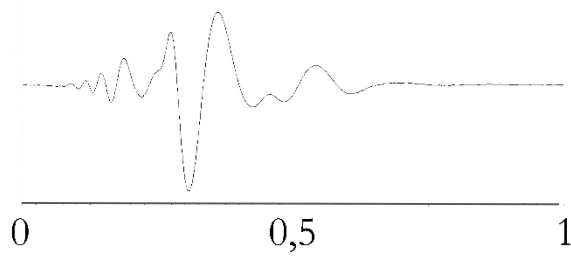


Abb. 15 Durch Schwimmbewegungen von *C.niloticus* und *C.crocodilus* ausgelöste Oberflächenwellen (links) mit der jeweiligen Maximalamplitude (in μm) und den dazugehörigen Frequenzspektralen (rechts; jeweils n=3). Messabstand 6 cm

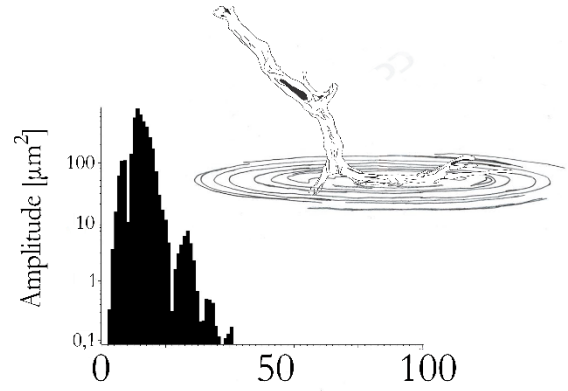
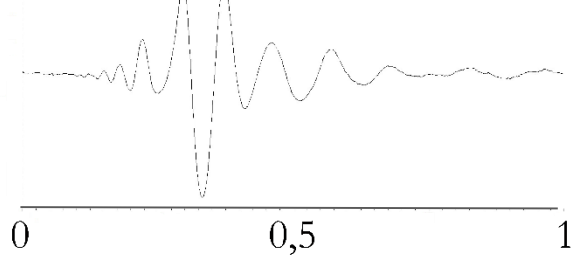
Blatt

800 μm



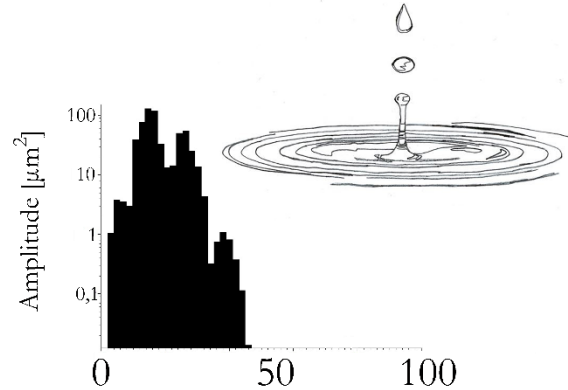
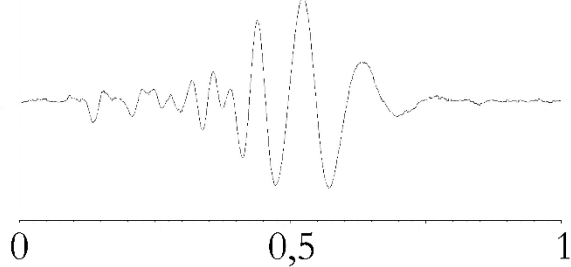
Zweig

350 μm



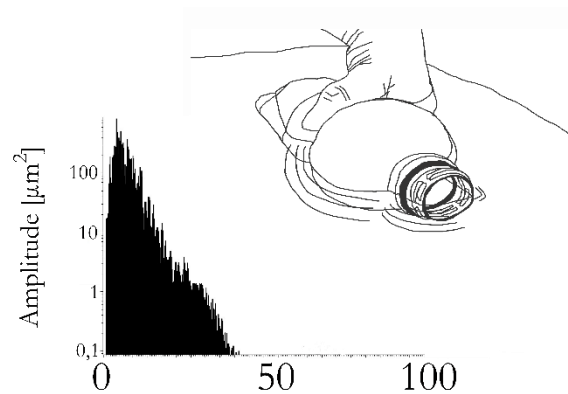
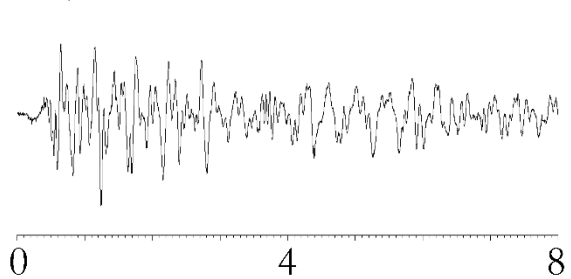
Wassertropfen

200 μm



Auffüllen einer Flasche

350 μm



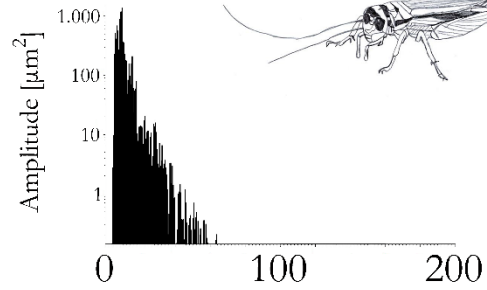
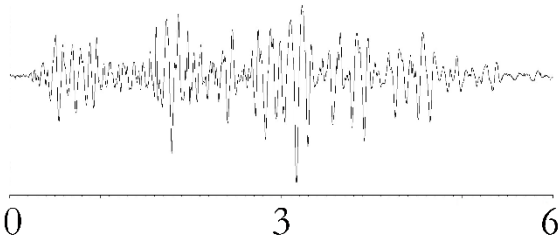
Zeit [s]

Frequenz [Hz]

Abb. 16 Durch abiotische Faktoren und das Auffüllen einer Flasche ausgelöste Oberflächenwellen des Wassers (links) mit der jeweiligen Maximalamplitude (in μm) und den dazugehörigen Frequenzspektren (rechts; jeweils $n=3$). Messabstand 6 cm

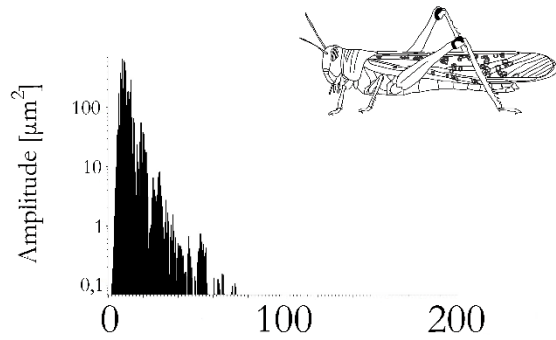
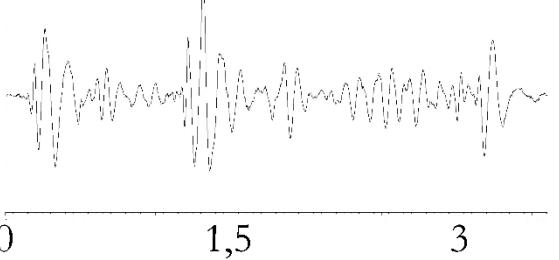
Acheta domesticus

800 μm



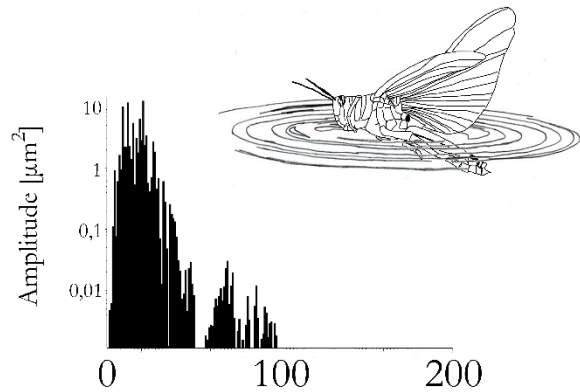
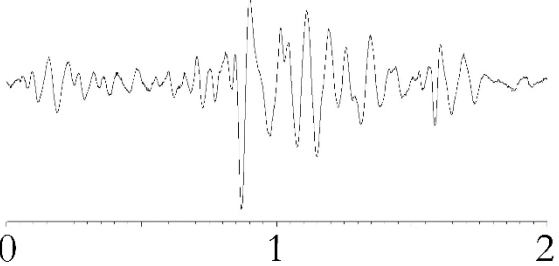
Locusta migratoria

600 μm



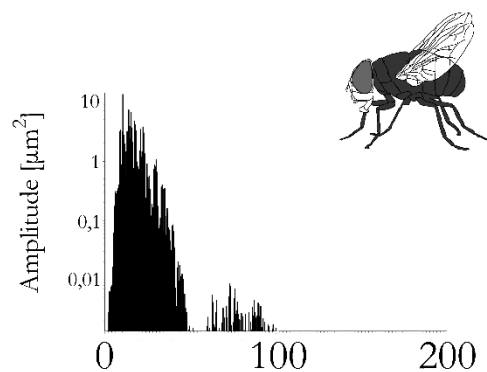
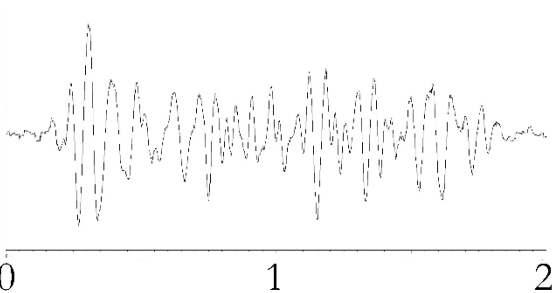
L. migratoria Flügelschlag

160 μm



Lucilia sericata

100 μm



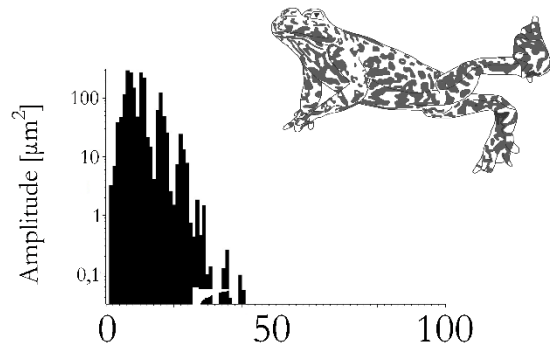
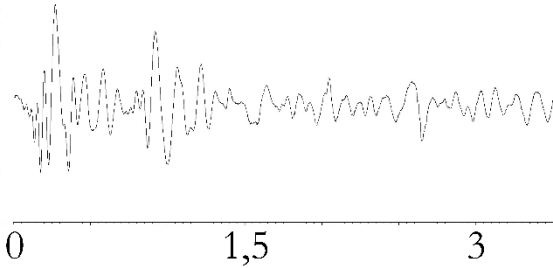
Zeit [s]

Frequenz [Hz]

Abb. 17 Durch verschiedene Insekten ausgelöste Oberflächenwellen des Wassers (links) mit der jeweiligen Maximalamplitude (in μm) und den dazugehörigen Frequenzspektren (rechts; jeweils $n=3$). Messabstand 6 cm

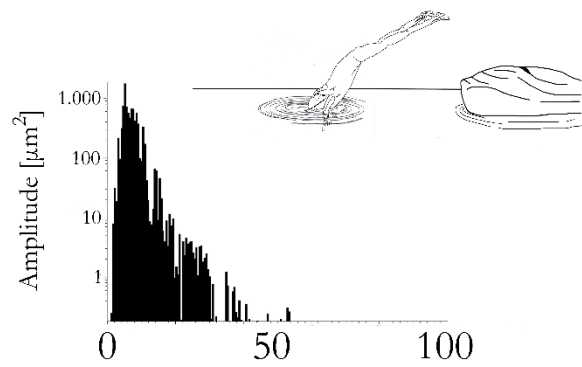
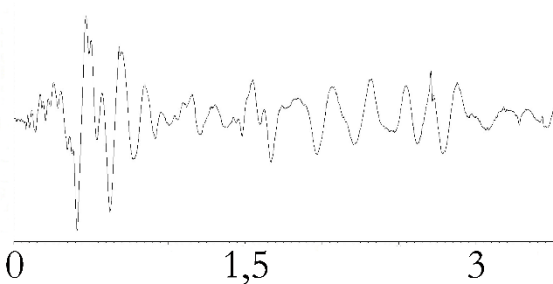
Bombina orientalis

350 μm



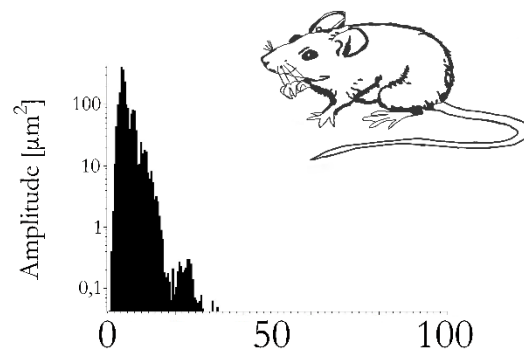
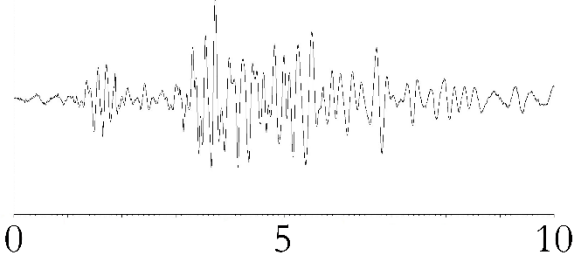
Bombina orientalis Sprung

700 μm



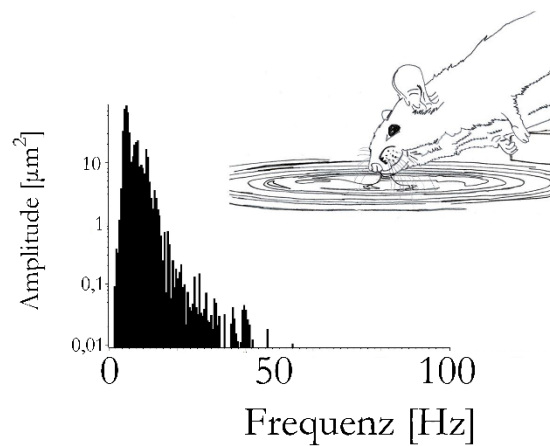
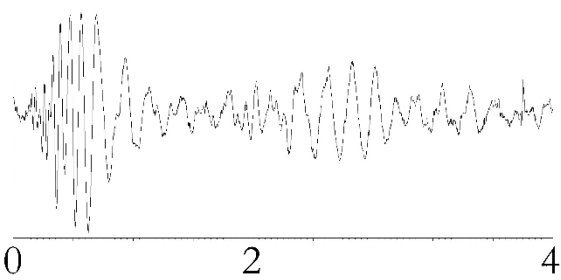
Mus musculus

500 μm



Mus musculus trinkend

160 μm



Zeit [s]

Frequenz [Hz]

Abb. 18 Durch Vertebraten (schwimmend, trinkend und springend) ausgelöste Oberflächenwellen des Wassers (links) mit der jeweiligen Maximalamplitude (in μm) und den dazugehörigen Frequenzspektren (rechts; jeweils $n=3$). Messabstand 6 cm

3.2 Kontrollversuche

3.2.1 Kontrollversuch 1

Sofern nicht ausschließlich erwähnt, fanden alle Versuchen in völliger Dunkelheit statt (im Wellenlängenbereich 340 bis 882 nm war keine elektromagnetische Strahlung nachweisbar). Wenn ein Krokodil nach Reizauslösung eine Hinwendung zur Reizquelle zeigt kann nicht ausgeschlossen werden, dass diese Reaktion spontan erfolgte. Um zu überprüfen, wie häufig spontane Reaktionen vorkommen, wurde der Verstärker ausgeschaltet und die Anzahl positiver Reaktionen nach fiktiver Reizauslösung gezählt. Die Zahl der positiven Reaktionen variierte bei den Krokodilen und dem Brillenkaiman unter diesen Bedingungen zwischen 1,8% und 13,3 % (N=3, n=179; Versuche zur Bestimmung der Reizschwelle), bzw. 0 % und 7,1 % (N=5, n=146; Versuche zur Reizdiskriminierung) und zwischen 0 % und 13,3 % (N=4, n=62; Lokalisationsversuche).

3.2.2 Kontrollversuch 2

Zur Untersuchung, ob die bei der Wellenproduktion auftretenden Geräusche des Lautsprechers trotz akustischer Maskierung eine positive Reaktion auslösen, wurde die am Lautsprecher angebrachte Pipette verschlossen und die Bewegung des jeweiligen Versuchstieres in Richtung zur Reizquelle (Zeitfenster bis 3 s nach Ankunft der Wellenfront am Versuchstier) nach Ausgabe des elektrischen Stimulus überprüft. Während der Versuche variierte die Zahl positiver Reaktionen zwischen 1,9% und 11,7 % (N=3, n=368; Versuche zur Bestimmung der Reizschwelle), bzw. 0 % bis 8 % (N=5; n=146; Versuche zur Reizdiskriminierung) sowie 0 % bis 7,1 %. (N=4, n=62; Lokalisationsversuche). Ohne akustischen Maskierung zeigten alle Tiere in diesen Versuchen nach Reizauslösung in 100 % der Fälle eine kurze Bewegung, die aber ungerichtet war.

3.2.3 Kontrollversuch 3

In den Kontrollversuchen 3 war das Hintergrundrauschen ausgeschaltet, sodass die Versuchstiere das Geräusch wahrnehmen konnten, das durch das Schwingen der Membran des Subwoofers entstand. Da sich Schallwellen schneller als Oberflächenwellen ausbreiten, wurden die Reaktionszeiten der Krokodile (N=4) auf eine 40 Hz Oberflächenwelle gemessen. Die Reaktionszeit in diesen Kontrollversuchen betrug ohne Abzug der Oberflächenwellenlaufzeit $1,23 \pm 0,66$ s (Bereich 0,12 s bis 3,12 s). Nach Abzug der Wellenlaufzeit variierten die Reaktionszeiten zwischen -0,75 s und +2,42 s (Durchschnitt \bar{x} : $0,62 \pm 0,65$ s). Die Reaktionszeiten ohne Abzug der Wellenlaufzeit stiegen mit dem Abstand zur Reizquelle (Abb. 19 A). Die Reaktionszeiten nach Abzug der Wellenlaufzeit nahmen mit zunehmender Reizquellenentfernung ab (Abb. 19 B); für die einzelnen Krokodile war dieser Zusammenhang aber nicht immer signifikant (ohne & mit Abzug: $0,96 \geq p \geq 0,01$). Die Reaktionszeiten ohne akustische Maskierung waren im Vergleich zu den Reaktionszeiten mit akustischer Maskierung (40 Hz Reize) hochsignifikant kürzer (Mann Whitney-U-Test: $p < 0,01$) (Abb. 19, 20). Die Reaktionszeiten mit akustischer Maskierung betragen ohne Abzug der Wellenlaufzeit im Mittel $2,3 \pm 0,8$ s (Bereich 0,76 s bis 3,92 s). Nach Abzug der Wellenlaufzeit lagen die Reaktionszeiten zwischen 0,17 s und 2,95 s (\bar{x} : $1,52 \pm 0,74$ s). Mit akustischer Maskierung steigt die Reaktionszeit ohne Abzug der Wellenlaufzeit bei drei Krokodilen (1,3,4) signifikant an ($0,05 \geq p \geq 0,01$) (Abb. 20 A), während die Reaktionszeiten der Krokodile mit Abzug der Wellenlaufzeit keinen Zusammenhang mit der Reizquellenentfernung besaßen ($0,96 \geq p \geq 0,39$) (Abb. 20 B). Die Nilkrokodile reagierten ohne akustische Maskierung teilweise nur auf den akustischen Stimulus (negative Reaktionszeiten mit Abzug) (Abb. 19 B), während bei akustischen Maskierung keine Reaktionen vor dem Eintreffen der Welle stattfanden (Abb. 20 B).

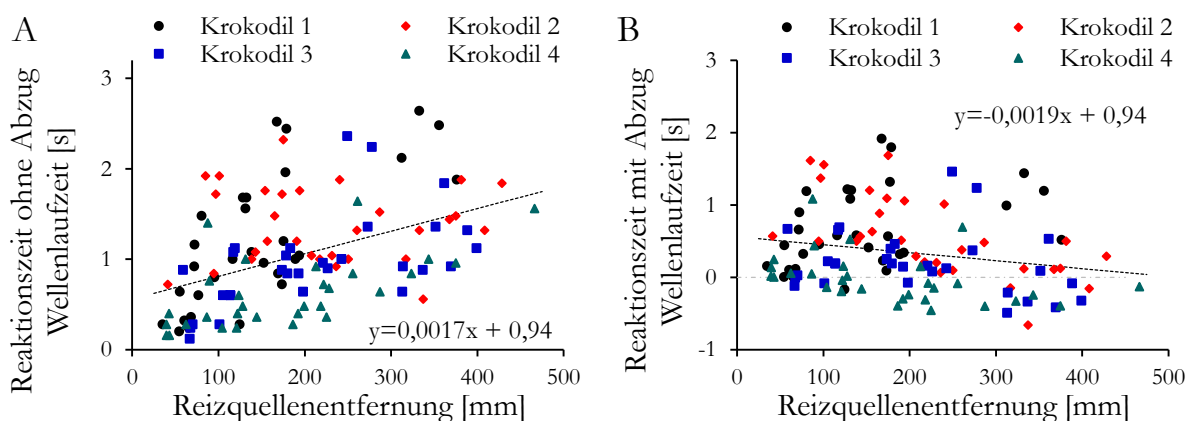


Abb. 19 Reaktionszeiten ohne akustische Maskierung. Reaktionszeiten ohne (A) und nach Abzug der Wellenlaufzeiten (B) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung. Gestrichelte Linie: Lineare Regressionsgerade (Geradengleichungen siehe jeweilige Abbildung); Graue Strich-Punkt-Linie: Null-Linie

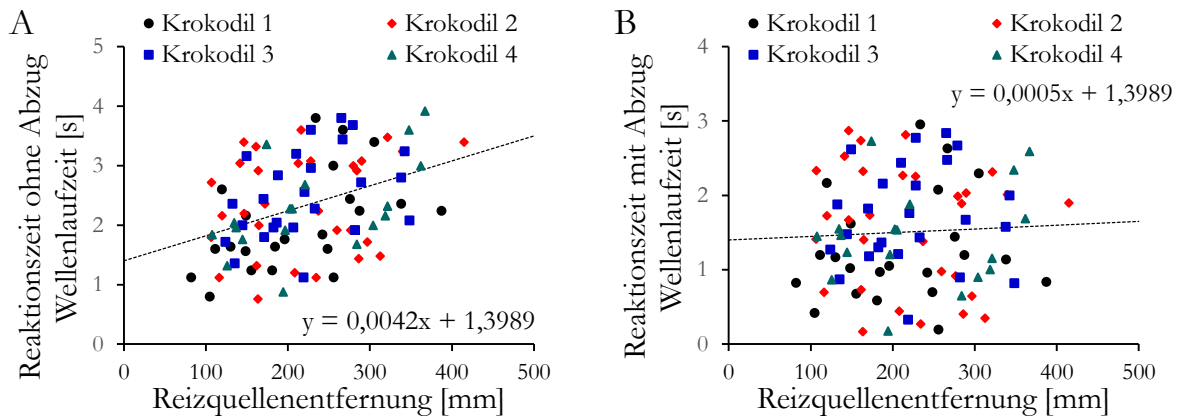


Abb. 20 Reaktionszeiten mit akustischer Maskierung. Reaktionszeiten ohne (A) und nach Abzug der Wellenlaufzeiten (B) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung. Gestrichelte Linie: Lineare Regressionsgerade (Geradengleichungen siehe jeweilige Abbildung)

3.2.4 Kontrollversuch 4

Zur Untersuchung, ob sich das Verhalten der Krokodile auf die Oberflächenwellen bei leichtem Lichteinfall verändert (z.B. könnten die Krokodile die Oberflächenwellen sehen), wurde das Licht im Versuchsraum eingeschaltet und der Theaterstoff um das Versuchsbecken an einer Stelle leicht geöffnet. Eine mögliche Fehlerquelle in den Versuchen könnte das nicht vollständige Verschließen des Theaterstoffs und dem daraus resultierenden Lichteinfall sein. Das akustische Hintergrundrauschen (braunes Rauschen) war bei diesen Kontrollversuchen eingeschaltet. Die Reaktionen der Nilkrokodile (N=4) auf einen 40 Hz Reiz wurden untersucht. Für den Fall, dass die Krokodile die Oberflächenwellen visuell wahrnehmen, sollten negative Reaktionszeiten nach Abzug der Wellenlaufzeiten, insbesondere bei größeren Reizquellenentfernung, auftreten. Die mittlere Reaktionszeit ohne Abzug der Wellenlaufzeit betrug $1 \pm 0,6$ s. Nach Abzug der Wellenlaufzeiten betrug die mittlere Reaktionszeit $0,35 \pm 0,55$ s (Bereich $-0,66$ s bis $+1,91$ s). Wie bei den Kontrollversuchen 3 waren die Reaktionszeiten nach Abzug der Wellenlaufzeiten mit steigender Entfernung im Trend negativ (Abb. 21 B), während die Reaktionszeiten ohne Abzug der Wellenlaufzeiten im Trend mit zunehmender Reizquellenentfernung zunahm (Abb. 21 A). Der Anstieg bzw. Abfall der Reaktionszeiten mit der Reizquellenentfernung war mit zwei Ausnahmen signifikant (ohne & mit Abzug der Wellenlaufzeit: $p \leq 0,01$). Die Reaktionszeiten von Krokodil 2 stiegen ohne Abzug der Wellenlaufzeiten nicht signifikant mit zunehmender Reizquellenentfernung an ($p=0,91$). Mit steigendem Abstand zur Reizquelle fielen die Reaktionszeiten von Krokodil 2 nach Abzug der Wellenlaufzeiten nicht signifikant ab ($p=0,15$). Die im Hellen ermittelten Reaktionszeiten waren signifikant kürzer als die Reaktionszeiten bei ausgeschaltetem Licht (Mann-Whitney-U-Test: $p < 0,01$) (Abb. 20, 21). Sowohl der akustische

Stimulus (Kontrollversuch 3) als auch der visuelle Stimulus (sichtbare Oberflächenwellen) waren demnach hinreichend, um eine Reaktion auszulösen. Da alle folgenden Versuche in völliger Dunkelheit und mit akustischer Maskierung durchgeführt wurden, kann ein Einfluss der akustischen und visuellen Reize auf die Reaktion der Krokodile bei allen folgenden Versuchen ausgeschlossen werden.

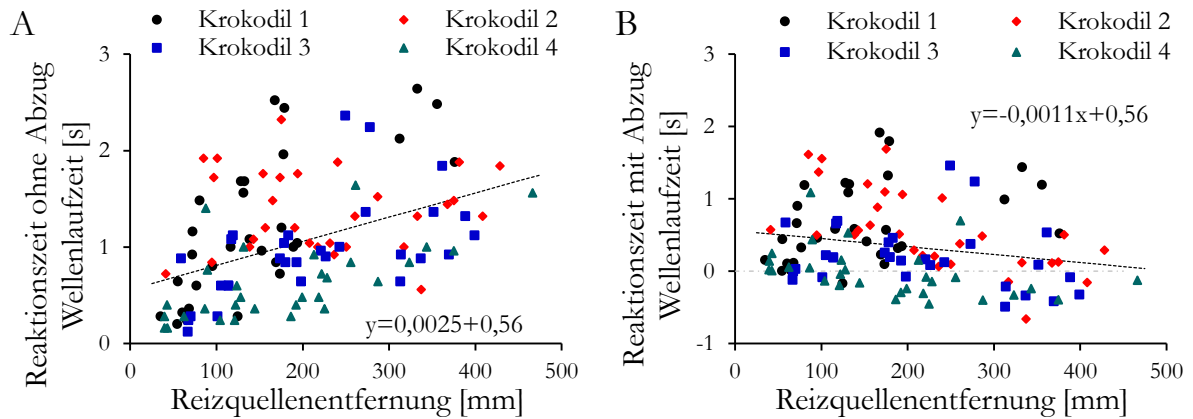


Abb. 21 Reaktionszeiten bei eingeschaltetem Licht. Reaktionszeiten ohne (A) und nach Abzug der Wellenlaufzeiten (B) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung. Gestrichelte Linie: Lineare Regressionsgerade (Geradengleichungen siehe jeweilige Abbildung); Graue Strich-Punkt-Linie: Null-Linie

3.3 Sensitivität auf Oberflächenwasserwellen

3.3.1 Monofrequente Stimuli

In einer ersten Versuchsserie wurde untersucht, wie empfindlich Krokodile auf monofrequente Oberflächenwellen des Wassers reagieren. Beispielhaft sind in Abb. 22 einige der verwendeten Wellenreize mit ihren Frequenzspektren dargestellt.

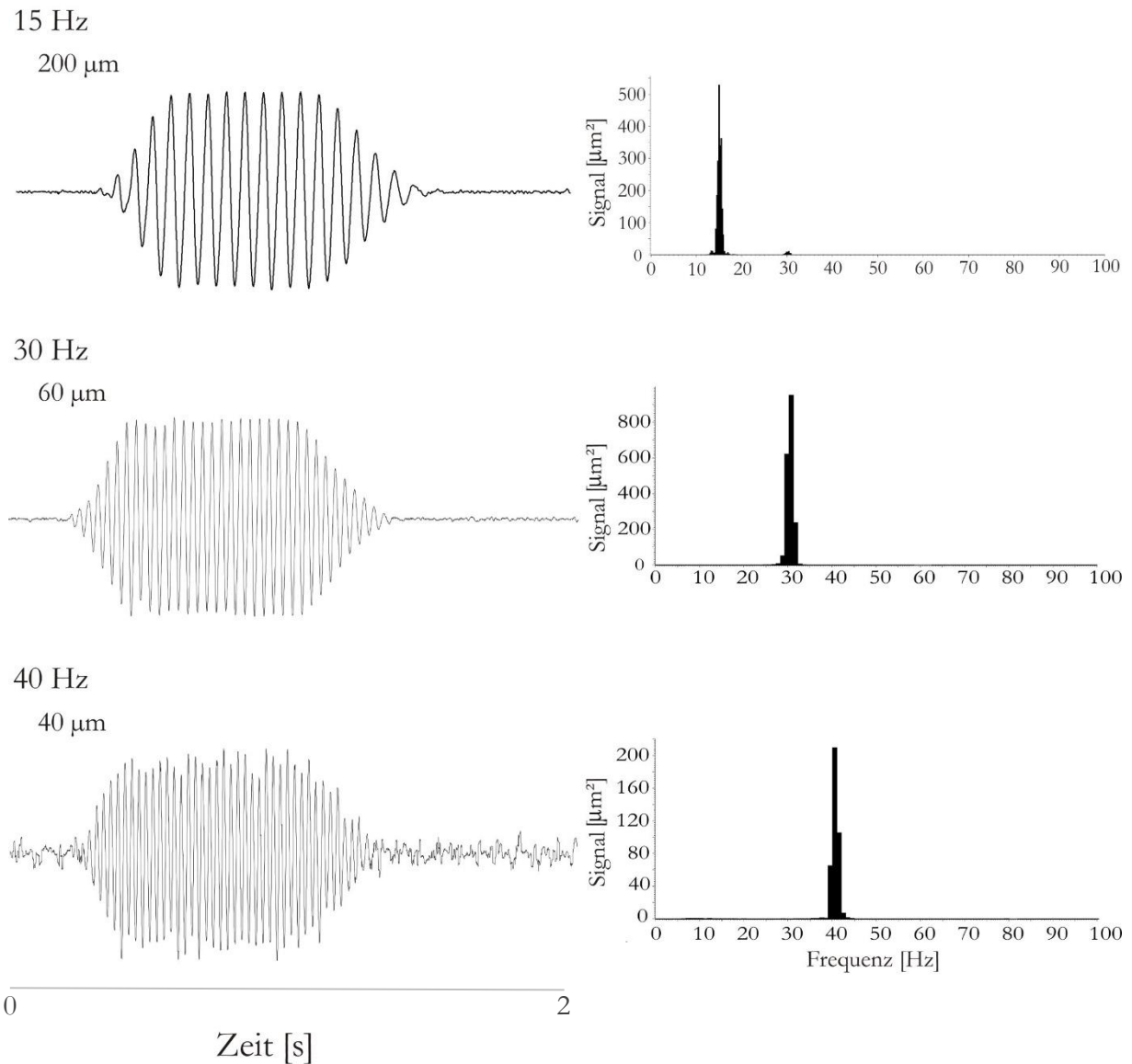


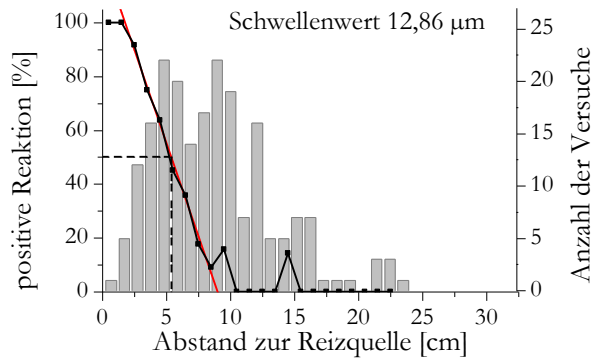
Abb. 22 Beispiele gemittelter ($n=10$) monofrequenter Oberflächenwellen (links) mit ihren jeweiligen Frequenzspektren (rechts). Die Reizquellenentfernung betrug 6 cm. In allen Fällen ist die mittlere Spitze-Spitze-Wegamplitude (Werte in µm) angegeben

3.3.2 Sensitivitätsschwellen

Die Verhaltensschwellen wurden im Frequenzbereich 15 bis 80 Hz (*C. niloticus*) bzw. 15 bis 30 Hz (*C. crocodilus*) erhoben, da der Frequenzgehalt der natürlichen Stimuli (siehe Kapitel 3.1) hauptsächlich in diesem Bereich lag (siehe oben). Die Ausgangsamplituden der Wellenreize wurden in jeder Trainingseinheit verändert, so dass gleiche Amplituden bei verschiedenen Reizquellenentfernungen vorkamen. So wurde der mögliche Einfluss der Reizquellenentfernung auf die Reaktionsbereitschaft minimiert.

Bei allen Reizfrequenzen sank die Häufigkeit positiver Reaktionen der Krokodile mit abnehmender Reizamplitude (Abb. 23, siehe auch Anhang Abb. 70, 71). Mit zunehmender Reizfrequenz nahm die zur Reaktionsauslösung notwendige Wegamplitude ab (Abb. 24 A). Die Schwellenwerte (Wegamplitude) der Nilkrokodile lagen zwischen $10,2 \pm 0,01 \mu\text{m}$ (15 Hz) und $0,5 \pm 0,03 \mu\text{m}$ (80 Hz; 15 bis 80 Hz: N=2, n=1639). Die entsprechenden Schwellenwerte des Brillenkaimans lagen zwischen $12,9 \mu\text{m}$ (15 Hz; n=76) und $1,8 \mu\text{m}$ (30 Hz; n=109). Da Krokodile möglicherweise auf die Geschwindigkeits- oder Beschleunigungsamplitude eines Wellenreizes reagieren, sind die Schwellenwerte zusätzlich als Geschwindigkeits- und Beschleunigungskurven angegeben (Abb. 24). Trägt man die Geschwindigkeitsamplitude auf der y-Achse auf, nehmen die Schwellenwerte zwischen 15 Hz und 30 Hz stark ab und bleiben danach weitgehend konstant (Abb. 24 B). Die geringste zur Reaktionsauslösung notwendige Beschleunigungsamplitude liegt bei 30 Hz, mit steigender Frequenz steigt die Beschleunigungsschwelle nach 30 Hz kontinuierlich an (Abb. 24 C).

Kaiman 15 Hz



Krokodil 1 80 Hz

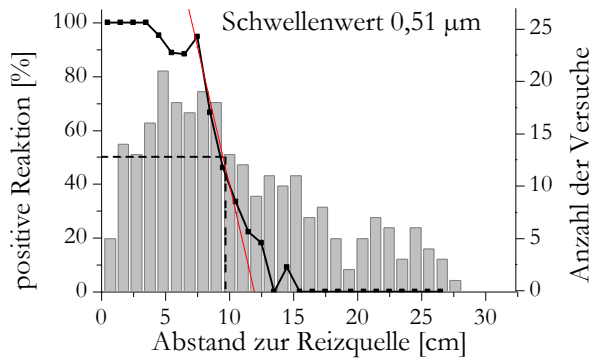
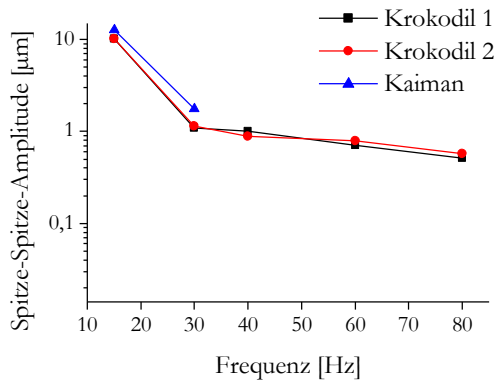
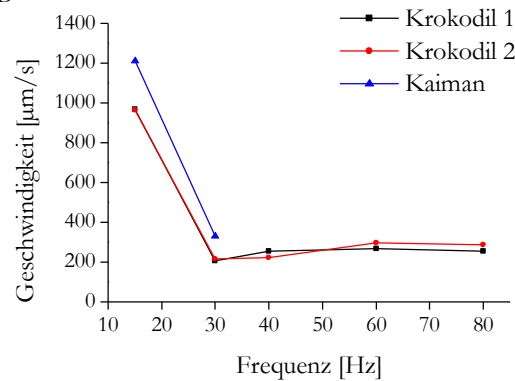


Abb. 23 Positive Reaktionen (%) von *C.crocodilus* und *C.niloticus* in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle. In jeder Trainingseinheit wurde die Ausgangsamplitude des Wellengenerators verändert und dann die Wellenamplitude in einer Reizquellenentfernung von 6 cm bestimmt. Die so erhaltenen Werte dienen zur Ermittlung der Wellenamplitude am Krokodil (Bezugspunkt Kopfmitte) zum Zeitpunkt des Eintreffens der Welle (Formel 1). Die ermittelten Amplituden am Tier wurden dann in die Abstandscluster (besitzen bestimmte Amplitudenreichweite) eingeteilt. Die Amplitudenreichweite der Abstandscluster wurde mit der mittleren Wellenamplitude über alle Trainingseinheiten berechnet (Formel 1). Der Schwellenwert wurde mit Hilfe der Reizquellenentfernung bestimmt, bei der die Krokodile noch in 50 % aller Fälle reagierten (gestrichelte senkrechte Linie). Diese Reizquellenentfernung wurde mit Hilfe der linearen Regression des steilsten Abfalls der Funktion (rote Linie; Kaiman 15 Hz: Regressionsgrade $y = -13,862x + 124,65$; Krokodil 1 80 Hz: $y = -20,472x + 244,47$) ermittelt. Für die so ermittelte Reizquellenentfernung wurde die Schwellenwertamplitude mit Hilfe der mittleren Wellenamplitude über alle Trainingseinheiten berechnet (Formel 1). Balken: Zahl der Versuche für den jeweiligen Datenpunkt

A



B



C

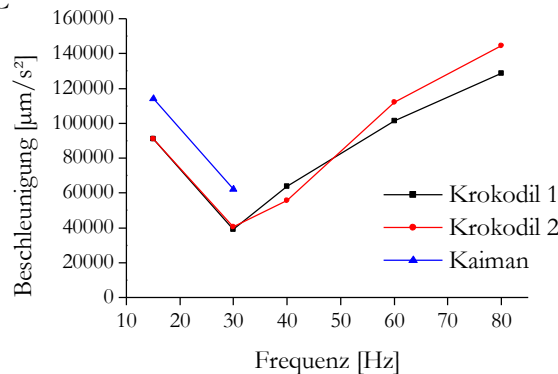


Abb. 24 Verhaltensschwellen von *C.niloticus* (N=2) und *C.crocodilus* (N=1) in Abhängigkeit von der Reizfrequenz. Auf der y-Achse aufgetragen sind die Spitze-Spitze-Wegamplitude (A), die Geschwindigkeitsamplitude (B) und die Beschleunigungsamplitude des Wellenreizes (C)

3.3.2.1 Reizquellenentfernung und Reaktionsbereitschaft

Die Amplitude der Wellenreize wurde bei den Versuchen zur Bestimmung der Reizschwelle so verändert, dass kein eindeutiger Zusammenhang zwischen Reizamplitude und Reizquellenentfernung bestand. Unabhängig von der Reizamplitude könnte auch die Reizquellenentfernung einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft der Krokodile haben. Die Krokodile könnten z.B. bei geringer Reizquellenentfernung häufiger reagieren. So werden Insekten auf der Wasseroberfläche nur in direkter Nähe von juvenilen Krokodilen attackiert (Somaweera et al., 2011). Bei der Bestimmung des Schwellenwertes reagierten die Krokodile unabhängig von der Reizquellentfernung (von 0,5 cm bis 5,5 cm bei 15 Hz und von 0,5 bis 8,5 cm bei 30 Hz) bei Amplituden $> 11 \mu\text{m}$ (15 Hz) und $> 1,5 \mu\text{m}$ (30 Hz) in 100 % aller Fälle auf den Reiz. Zur Untersuchung des Einflusses der Reizquellenentfernung (Bereich 1 bis 16 cm) auf die Reaktionshäufigkeit lag die Spitze-Spitze-Wegamplitude am Nilkrokodil immer über diesen Werten (N=2; 15 Hz: 11,12-106,28 μm , n=151; 30 Hz: 1,51-16,4 μm , n=152). Dennoch nahm mit steigendem Abstand zur Reizquelle die Häufigkeit positiver Reaktionen auf den 15 Hz Reiz (Krokodil 1: Korrelation $r=-0,59$, $p\leq 0,001$; Krokodil 2: $r=-0,59$, $p\leq 0,001$) bzw. 30 Hz Reiz (Krokodil 1: $r=-0,58$, $p\leq 0,001$; Krokodil 2: $r=-0,51$, $p<0,001$) signifikant ab. Dies zeigt, dass mit zunehmender Reizquellenentfernung auch bei Darbietung überschwelliger Reize die Reaktionsbereitschaft der Krokodile abnimmt (Abb. 25). Bei den Versuchen zur Bestimmung der Sensitivitätsschwellen unterschieden sich die mittleren Abstände zur Reizquelle bei den verschiedenen Reizfrequenzen signifikant (Krokodil 1: Kruskal-Wallis-ANOVA Chi-Quadrat(4)=62,18, $p<0,01$; Krokodil 2: ANOVA $F(4,851)=5,43$, $p<0,01$; Kaiman: Mann-Whitney-U-Test: $p<0,01$). Eine weiterführende statistische Analyse zeigte bei Krokodil 1 keinen Unterschied zwischen der mittleren Reizquellenentfernung bei den Frequenzen 30 Hz (\emptyset : 120 mm) und 40 Hz (\emptyset : 98 mm; Mann-Whitney-U-Test: $p\geq 0,05$) bzw. 60 Hz (\emptyset : 75 mm) und 80 Hz (\emptyset : 85 mm; Mann-Whitney-U-Test: $p=0,59$). Die mittleren Abstände zur Reizquelle von Krokodil 2 unterschieden sich nur bei der Frequenz 80 Hz (\emptyset : 97 mm; Bonferroni $p<0,05$) von den anderen Frequenzen (15 Hz bis 60 Hz \emptyset : 120-122 mm).

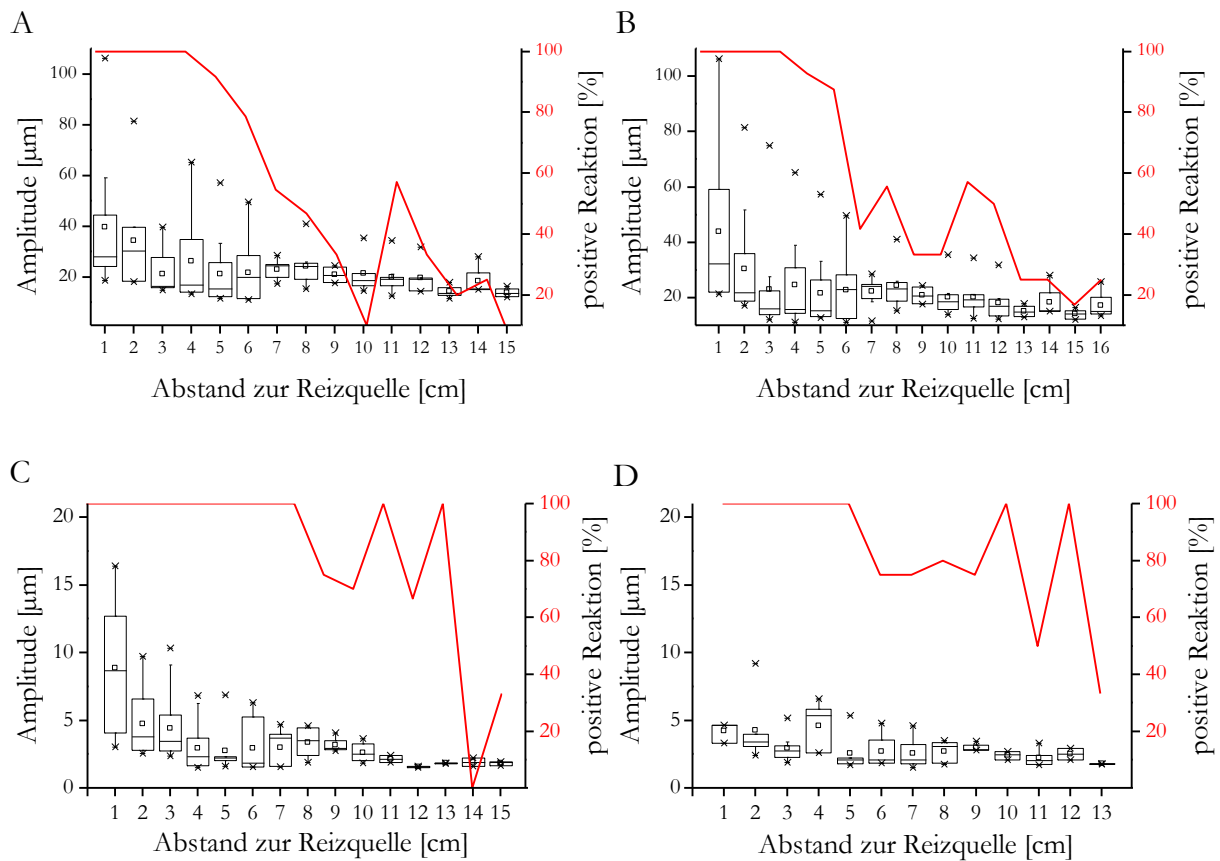


Abb. 25 Positive Reaktionen (%) (rechte y-Achse) auf den 15 Hz Reiz (A, B) bzw. 30 Hz Reiz (C, D) in verschiedenen Abständen zur Reizquelle. Unabhängig vom Abstand zur Reizquelle lagen die Reizamplituden (linke y-Achse) immer über den Sensitivitätsschwellen. Breite der Abstandscluster 1 cm. Die Amplitudenverteilung am Tier (A und C: Krokodil 1; B und D: Krokodil 2) im jeweiligen Cluster ist als Boxplot aufgetragen. Die Boxplots zeigen den Median und die 5, 25, 75 und 95 Perzentile. Maximale und minimaler Werte sind als Kreuze und der Mittelwert als Quadrat gekennzeichnet

3.3.2.2 Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft

Neben dem Abstand zur Reizquelle und der Wellenamplitude könnte auch der Reizwinkel (Testbereich -90° bis $+90^\circ$) einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft der Tiere haben. Um dies zu überprüfen, wurde die Reaktionsbereitschaft der Krokodile in Abhängigkeit vom Reizwinkel bestimmt. Mit einer Ausnahme (rot markiert in Tab. 1, siehe Anhang) hatte der Reizwinkel keinen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft der Tiere ($0,84 \geq p \geq 0,08$; $N=3$, $n=1639$).

3.3.2.3 Reaktionszeiten

Bei Oberflächenfischen hängt die Reaktionszeit maßgeblich von der Wellenfrequenz ab (siehe Kapitel 1.1). Die Reaktionszeiten nach Abzug der Wellenlaufzeit (im Folgenden als Reaktionszeit bezeichnet) der Krokodile auf Oberflächenwellen des Wassers variierten zwischen 0,16 s und 3 s, zeigten mit einer Ausnahme aber keine Abhängigkeit von der Reizfrequenz (Abb. 26) ($N=3$, $n=1728$). Die Reaktionszeiten auf den 60 Hz Reiz waren signifikant (Mann-Whitney-U-Test: $0,4 \geq p \geq 0,001$) kürzer (Ausnahme Krokodil 2: 15 Hz gegen 60 Hz; $p=0,167$) als die Reaktionszeiten bei allen anderen Reizfrequenzen (Abb. 26). Innerhalb des untersuchten Frequenz- und Amplitudenbereichs (15 bis 80 Hz, 0,14 bis 106 μm) waren die Reaktionszeiten unabhängig von der Wellenamplitude ($0,95 \geq p \geq 0,08$). Die Reaktionszeiten änderten sich auch nicht mit dem Abstand zur Reizquelle ($0,99 \geq p \geq 0,07$). Eine Ausnahme zeigte Krokodil 1 bei Darbietung des 40 Hz Reizes ($r=0,29$; $p=0,02$). Auch der Reizwinkel hatte keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionszeiten ($0,92 \geq p > 0$). Bei Krokodil 1 nahmen allerdings die Reaktionszeiten mit zunehmendem Reizwinkel bei den Reizfrequenzen 40 Hz ($\rho=-0,246$, $p=0,03$), 60 Hz ($\rho=-0,195$, $p=0,03$) und 80 Hz ($\rho=-0,357$, $p<0,01$) signifikant ab.

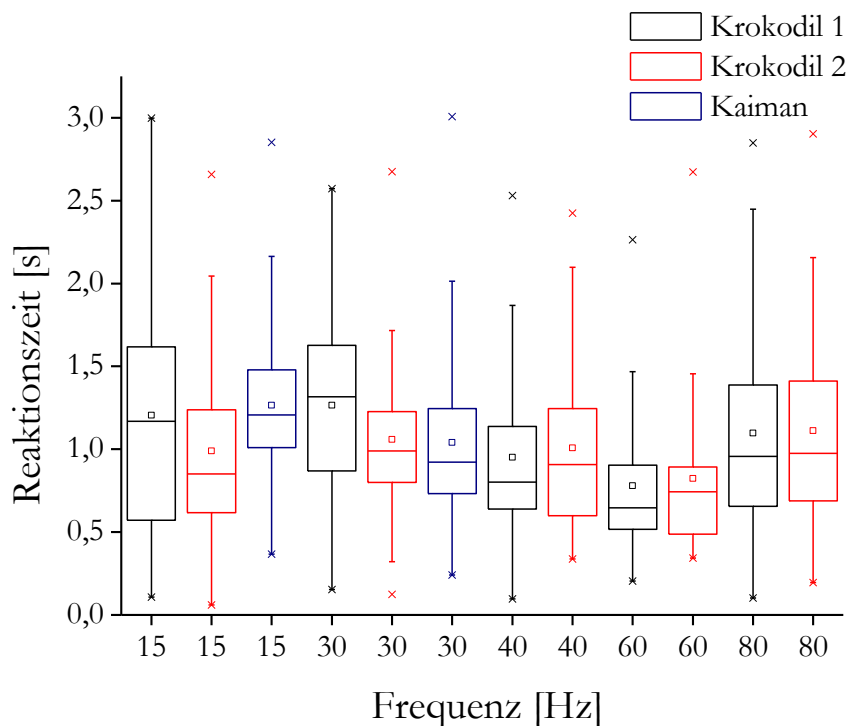


Abb. 26 Reaktionszeiten von *C. niloticus* ($N=2$) und *C. crocodilus* ($N=1$) in Abhängigkeit von der Reizfrequenz

3.3.2.4 Berührung der Reizquelle

Nach einer Reaktion berührten die Krokodile häufig die Reizquelle (Pipette). Oberflächenfische tun dies vor allem dann, wenn die Reizquellenentfernung gering ist oder hochfrequente Anteile in einem Wellenreiz aufgrund ihrer starken Dämpfung auf eine geringe Reizquellenentfernung schließen lassen (Bleckmann, 1979). Bei den Nilkrokodilen variierte die Häufigkeit einer Berührung der Pipette zwischen 54 % und 92 % (N=2, n=753). Bei den hohen Frequenzen (z.B. bei 60 Hz in 57 und 86 % aller Fälle) berührten die Krokodile die Pipette nicht häufiger als bei den tiefen Frequenzen (z.B. 15 Hz 81 und 92 %). Der Kaiman berührte bei den Frequenzen 15 Hz und 30 Hz in jeweils 55 % (n=185) der Fälle die Reizquelle.

Die Häufigkeit einer Berührung der Reizquelle könnte auch von der Wellenamplitude (Reizstärke) abhängen. Eine **systematische** Korrelation zwischen Reizamplitude und Berührung der Reizquelle lag jedoch nicht vor ($0,63 \geq p > 0$). Die Berührung der Reizquelle von Krokodil 1 stieg mit der Wellenamplitude bei der Reizfrequenz 40 Hz ($r=0,35$, $p=0,01$), 60 Hz ($r=0,48$, $p<0,01$) und 80 Hz ($r=0,329$, $p<0,01$), jedoch nicht bei 15 Hz ($r=0,11$, $p=0,52$) und 30 Hz ($r=0,18$, $p=0,051$). Krokodil 2 berührte die Reizquelle bei den Frequenzen 30 Hz ($r=0,39$, $p<0,01$), 60 Hz ($r=0,30$, $p=0,05$) und 80 Hz ($r=0,36$, $p=0,01$) mit steigender Wellenamplitude signifikant häufiger, während keine Korrelation zwischen Berührung der Reizquelle und Wellenamplitude bei 15 Hz ($r=0,075$, $p=0,63$) und 40 Hz ($r=0,29$, $p=0,2$) vorlag. Der Kaiman berührte mit steigender Wellenamplitude bei beiden Reizfrequenzen die Reizquelle signifikant häufiger (15 Hz: $r=0,41$, $p<0,01$; 30 Hz: $r=0,52$, $p<0,01$).

Bei Krokodil 1 und dem Kaiman fiel bei jeder untersuchten Reizfrequenz die Häufigkeit der Pipettenberührungen mit steigendem Abstand zur Reizquelle signifikant ab (Krokodil 1: $p \leq 0,001$; Kaiman: $p \leq 0,001$) (Abb. 27 A). Krokodil 2 berührte bei der Reaktion auf den 30 Hz Reiz ($r=-0,39$, $p=0,001$), 60 Hz Reiz ($r=0,30$, $p=0,048$) und 80 Hz Reiz ($r=0,36$; $p=0,006$) mit steigender Reizquellenentfernung die Pipette signifikant seltener (Abb. 27 B).

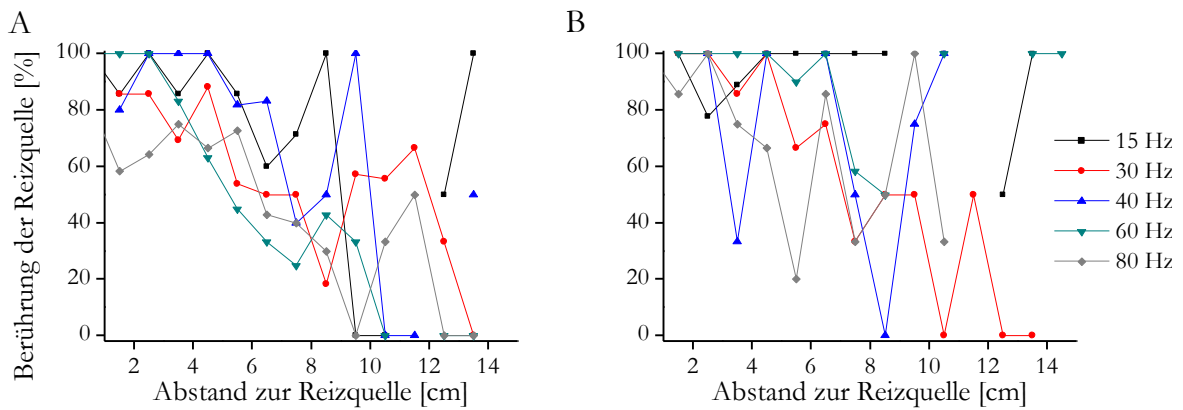


Abb. 27 Berührung der Reizquelle (%) in Abhängigkeit vom Abstand zur Reizquelle für verschiedenen Reizfrequenzen.
A: Krokodil 1, B: Krokodil 2

3.3.2.5 Schnapp-Verhalten

Oftmals berührten die Krokodile die Reizquelle nicht nur, sondern schnappten nach ihr (bzw. nach der Pipette). Auch dieses Verhalten zeigten Oberflächenfische häufiger, wenn die Reizquellenentfernung gering war bzw. wenn ihnen Wellenreize mit hohen Frequenzen geboten wurden (Bleckmann, 1979). Bei den Nilkrokodilen wurde Schnappverhalten bei allen Reizfrequenzen in 3,2 % bis 25,4 % aller Fälle ($N=2$, $n=753$) beobachtet. Der Kaiman zeigte Schnappverhalten in 8,2 % (15 Hz) bzw. 1,9 % (30 Hz) aller Reaktionen ($n=185$). Das Schnappverhalten nahm bei Krokodil 2 mit zunehmender Reizfrequenz signifikant ab ($r=-0,94$, $p=0,02$). Bei Krokodil 1 hatte die Reizfrequenz keinen Einfluss auf die Häufigkeit des Schnappverhaltens ($p=0,14$).

Krokodil 1 und 2 schnappten unabhängig von der Reizfrequenz mit steigender Reizquellenentfernung signifikant seltener ($0,01 \geq p > 0$), außer bei 40 Hz (Krokodil 1 $r=0,24$, $p=0,07$; 2: $r=0,39$, $p=0,08$) (Abb. 28 A, B). Bei den Reizfrequenzen 60 und 80 Hz trat bei Krokodil 2 das Schnappverhalten zu selten auf ($n=3$), um eine statistische Aussage zu machen. Dies galt auch für den Kaiman bei den Reizfrequenzen 15 und 30 Hz ($n=7$).

Mit einer Ausnahme (Krokodil 2: 40 Hz, $r=0,37$, $p=0,1$) nahm die Häufigkeit des Schnappverhaltens mit zunehmender Wellenamplitude zu ($0,03 \geq p > 0$). Die Daten von dem Kaiman (Reizfrequenzen 15 und 30 Hz) und von Krokodil 2 (Reizfrequenzen 60 und 80 Hz) wurden aufgrund einer zu geringen n -Zahl ($n=10$) statistisch nicht untersucht.

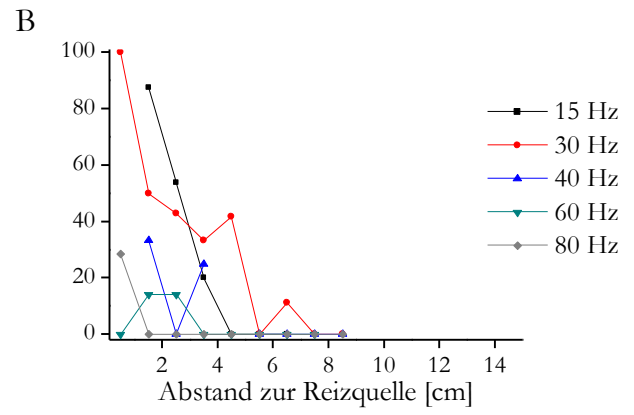
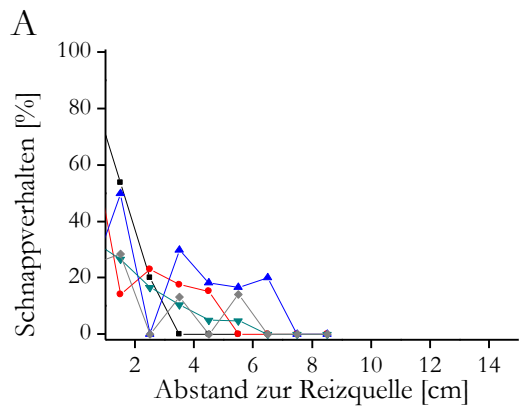


Abb. 28 Schnappverhalten (%) in Abhängigkeit zum Abstand der Reizquelle und der Reizfrequenz. A: Krokodil 1, B: Krokodil 2

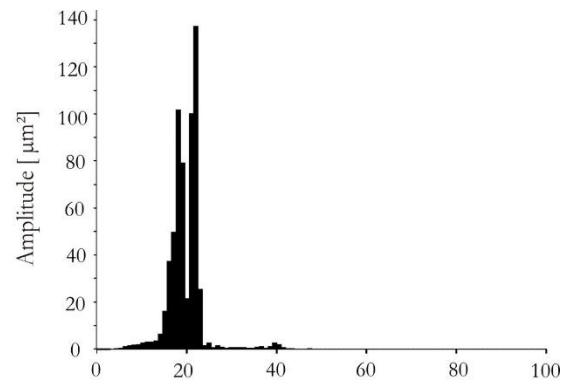
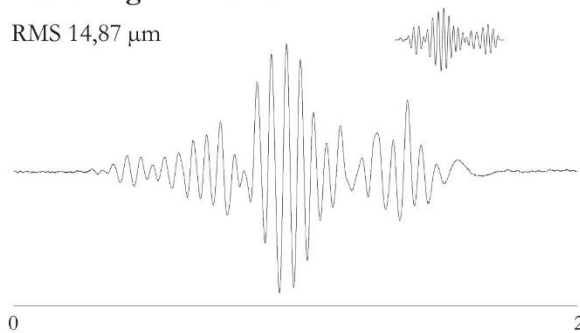
3.4 Diskriminierung von Oberflächenwellen

3.4.1 Polyfrequente und amplitudenmodulierte Stimuli

Um zu überprüfen, ob Krokodile Oberflächenwellen an Hand ihres Frequenzgehalts diskriminieren können, wurden sechs schmalbandige und sechs breitbandige Rauschstimuli erzeugt. Die schmalbandigen Rauschstimuli enthielten Frequenzen im Bereich 1 bis 40 Hz, der Hauptanteil lag zwischen 17 und 25 Hz (Abb. 29). Die breitbandigen Stimuli enthielten Frequenzen im Bereich 1 bis 80 Hz, die Hauptanteile lagen zwischen 30 und 60 Hz (Abb. 29). Um zu prüfen, ob Krokodile reine Wellenzüge von amplitudenmodulierten Wellenzügen unterscheiden können, wurde ein Reiz erzeugt, dessen Amplitude eine 75 % Modulation aufwies (Abb. 30).

Schmalbandiges Rauschen

RMS 14,87 μm



Breitbandiges Rauschen

RMS 5,64 μm

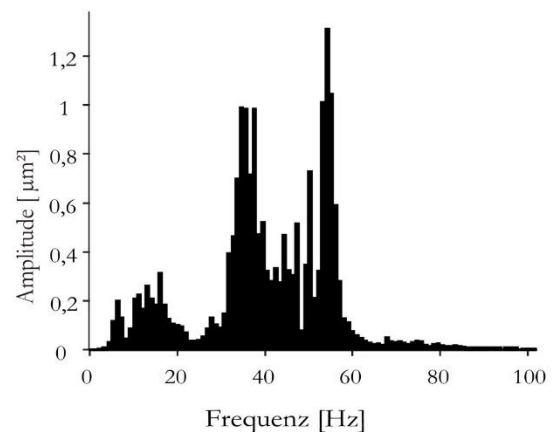
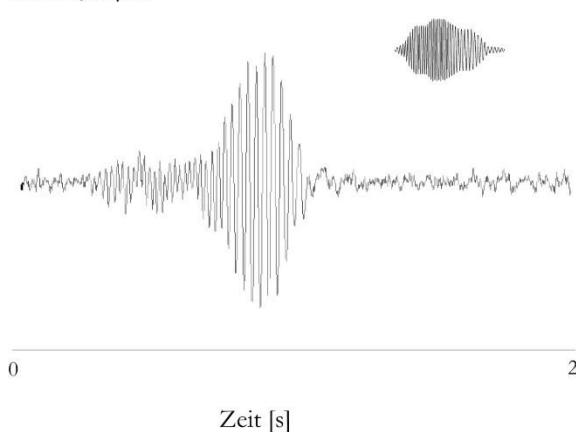


Abb. 29 Rauschstimuli (links) mit den quadratischen Mitteln der Amplituden (RMS, Werte in μm) und den zugehörigen Frequenzspektren (rechts). Insets: Die zur Erzeugung der Oberflächenwellen ausgegebenen elektrischen Signale. Dauer der elektrischen Signale 1,15 s. Messabstand 6 cm

Amplitudenmoduliertes Signal

157 μm

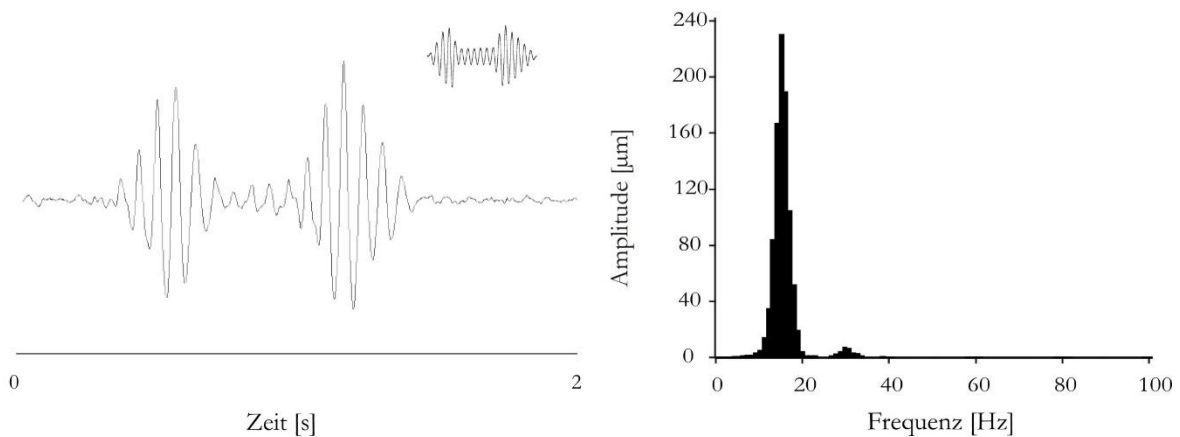


Abb. 30 Amplitudenmoduliertes Wellenstimulus (links) mit der maximalen Amplitude (Werte in μm) und zugehörigem Frequenzspektrum (rechts). Inset: Das zur Erzeugung der Oberflächenwelle ausgegebene elektrische Signal. Dauer des elektrischen Signal 1,15 s. Messabstand 6 cm

3.4.2 Diskriminierung amplitudenmodulierter monofrequenter Stimuli und polyfrequenter Rauschstimuli

Um zu testen, ob die Tiere einen amplitudenmodulierten Wellenreiz von einem reinen Sinusreiz unterscheiden können, wurde Ihnen drei „reine“ 15 Hz Reize (S+) (Abb. 22) und drei amplitudenmodulierte 15 Hz Reize (S-) (Abb. 30) pro Trainingseinheit geboten. Die Reihenfolge der Reize wurde vor den Versuchen zufällig festgelegt. S+ wurden nach Konditionierung signifikant häufiger mit einer Hinwendung zur Reizquelle beantwortet als S- (Binomial-Test: $p \leq 0,01$; $N=2$, $n=240$) (Abb. 31 A). Es wurde geprüft, ob Krokodile auch polyfrequente Oberflächenwellen an Hand ihres Frequenzgehalts unterscheiden können. Pro Trainingseinheit wurden drei unterschiedliche breitbandige (S+) und drei unterschiedliche schmalbandige (S-) Rauschstimuli dargeboten (Abb. 29). Die Reihenfolge der Wellenreize wurde vor den Versuchen zufällig festgelegt. Nach der Konditionierung reagierten die Tiere signifikant häufiger auf S+ als auf S- (Binomial-Test: $p \leq 0,001$; $N=2$, $n=360$) (Abb. 31 B).

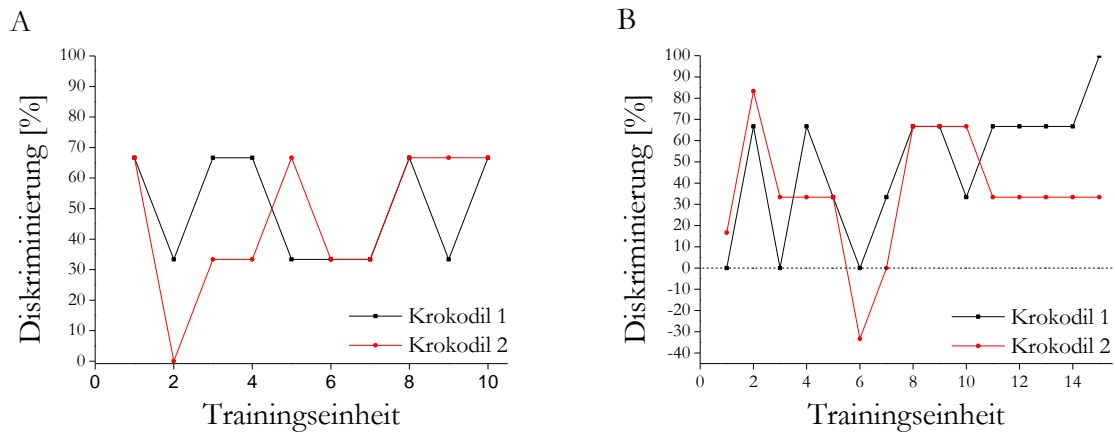


Abb. 31 Diskriminierung (prozentualer Unterschied der positiven Reaktionen auf S+ und S-) in Abhängigkeit von der Trainingseinheit. Bei Darbietung eines „reinen“ (S+) und eines amplitudenmodulierten (S-) Wellenstimulus (A) bzw. eines schmalbandigen (S-) und breitbandigen (S+) Rauschstimulus (B). Positive Diskriminierungswerte: Häufigere positive Reaktion auf S+; Negative Diskriminierungswerte: Häufigere positive Reaktion auf S-

3.4.3 Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (variable Zahl von S-)

3.4.3.1 Diskriminierungsschwellen

In diesen Experimenten wurde geprüft, ob bzw. wie gut Nilkrokodile und Kaimane monofrequente Oberflächenwellen unterschiedlicher Frequenz unterscheiden können. Belohnt wurde bis auf die Kontrollversuche jede Reaktion auf den 15 Hz Reiz (bzw. ebenfalls den 40 Hz Reiz bei dem Kaiman), Reaktionen auf alle anderen Reize (25, 20, 18 und 16 Hz bzw. 30, 35, 37, 38,5 und 39,25 Hz) wurden nicht belohnt. Der 15 Hz und der 40 Hz Reiz waren die niedrigste bzw. höchste Frequenz, die ohne unbeabsichtigte Frequenz- und Amplitudenmodulationen im gewünschten Amplitudenbereich produziert werden konnte. Da in früheren Versuchen (siehe Kapitel 3.3) jede Reaktion auf den 15 Hz Reiz zu einer Belohnung führte, reagierten die Tiere schon zu Beginn der Diskriminierungsversuche sowie während der gesamten Versuchsserie in fast 100 % aller Fälle auf den 15 Hz Reiz (Abb. 32 A, B, C). Mit zunehmender Zahl an Trainingseinheiten nahm die Häufigkeit positiver Reaktionen auf den unbelohnten 30 Hz Reiz (der in den Versuchen zur Ermittlung der Sensitivitätsschwellen ebenfalls belohnt worden war, siehe Kapitel 3.3) demgegenüber ab (Abb. 32 A, B, C). Die Tiere konnten nach mehreren Trainingseinheiten den 15 Hz Reiz von dem 30 Hz Reiz unterscheiden. In den folgenden Versuchen wurde die Frequenzdifferenz zwischen S+ (15 Hz bzw. 40 Hz) und S- (alle anderen Frequenzen) systematisch verringert. Die Häufigkeit einer positiven Reaktion auf den 25 Hz Reiz war bei beiden Nilkrokodilen und dem Kaiman im Mittel geringer als die Reaktionshäufigkeiten auf den 30 Hz Reiz. Die Anzahl positiver Reaktionen auf den 20, 18 und 16 Hz Stimulus variierte zwischen den Trainingseinheiten stark (Abb. 32 A, B, C).

Die durchschnittliche Differenz der Reaktionshäufigkeiten des Kaimans auf S+ und S- nahm mit sinkender Frequenzdifferenz (ΔF) ab (Abb. 33). Sie lag bei 8 bis 63 % (S+ 15 Hz) bzw. -0,8 bis 58 % (S+ 40 Hz). Die Häufigkeiten positiver Reaktionen auf S+ bzw. S- unterschieden sich bis zu einem ΔF von 1 Hz (S+ 15 Hz; Binomial-Test: $p \leq 0,01$) bzw. 1,5 Hz (S+ 40 Hz; Binomial-Test: $p < 0,001$) signifikant (Abb. 33). Zur Bestimmung der Diskriminierungsschwellen wurde zwischen den beiden p-Werten ober- und unterhalb des Signifikanz-Levels ($p = 0,05$) eine Gerade gebildet und der Schnittpunkt dieser Geraden mit dem Signifikanz-Level bestimmt (siehe auch Bleckmann et al., 1981) (Abb. 34). Diese Methode ergab Schwellenwerte von 0,85 Hz (S+ 15 Hz; Limen $\Delta F/F$: 6 %) bzw. 1,22 Hz (S+ 40 Hz; Limen: 3 %).

Ein starker Abfall in der Differenz der Reaktionshäufigkeiten auf S+ und S- (wie beim Kaiman) bestand mit abnehmendem ΔF bei den Nilkrokodilen nicht (Abb. 33 A). Die Zahl positiver Reaktionen auf S+ und S- waren bis zu einem ΔF von 1 Hz (Krokodil 1) bzw. 3 Hz (Krokodil 2) signifikant verschieden (Binomial-Test: $p < 0,001$ bzw. $p \leq 0,02$) (Abb. 34). Der Schwellenwert betrug 0,88 Hz (Krokodil 1; Limen: 6 %) bzw. 2,72 Hz (Krokodil 2; Limen: 18,1 %).

Aufgrund des unerwartet geringen noch unterscheidbaren ΔF wurde in Kontrollversuchen (Kontrollversuch 5) geprüft, ob die Krokodile auch dann noch S+ von S- unterscheiden können, wenn beide Reize die gleiche Frequenz haben. Die Tiere könnten z.B. die Annahme machen, dass nach einem belohnten Stimulus immer mehrere unbelohnte Stimuli folgen und deshalb nach einem S+ seltener reagieren. Zudem könnte es sein, dass die Krokodile vom Versuchsleiter unbeabsichtigt gegebene Hinweise benutzt haben, um S+ von S- zu unterscheiden. Krokodil 2 reagierte erneut signifikant häufiger auf S+ als auf S- (Binomial-Test: $p < 0,0001$), obwohl beide Reize in diesen Versuchen die gleiche Frequenz hatten. Die durchschnittliche Differenz der positiven Reaktionen auf S+ und S- lag bei 90 % (Krokodil 2). Der entsprechende Wert für Krokodil 1 war 37 % (Abb. 33 A). Anders als die Nilkrokodile konnte der Kaiman S+ von S- bei einer Frequenzdifferenz von 0 Hz nicht unterscheiden (Binomial-Test: $p > 0,05$) (Abb. 33 A, B; Abb. 34). Unklar bleibt, woran die Nilkrokodile S+ in dem Kontrollversuch erkannt haben.

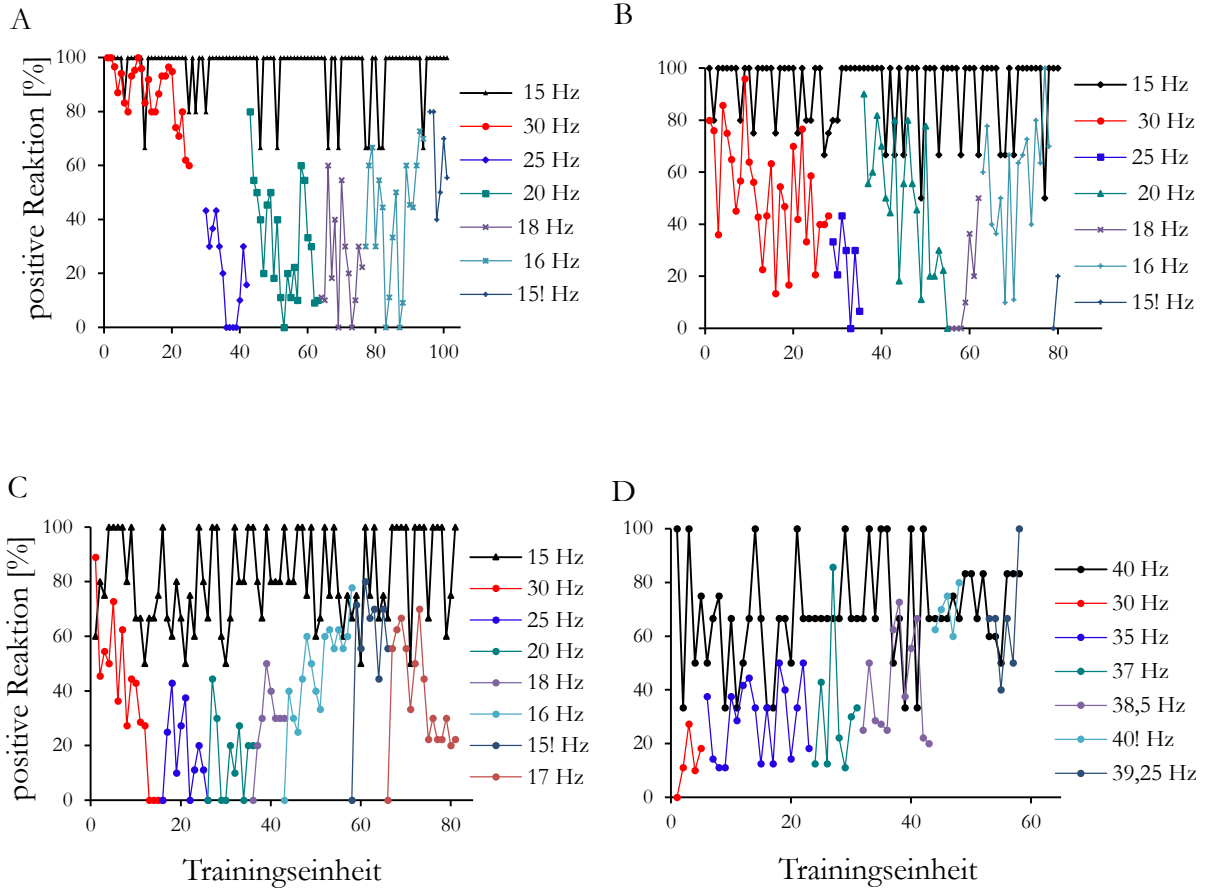


Abb. 32 Positive Reaktionen (%) auf monofrequente Wellenreize in Abhängigkeit von der Reizfrequenz und der jeweiligen Trainingseinheit. Belohnt wurden nur Reaktionen auf den 15 Hz Reiz (A, B, C) bzw. den 40 Hz Reiz (D). A: Nilkrokodil 1; B: Nilkrokodil 2; C, D: Brillenkaiman

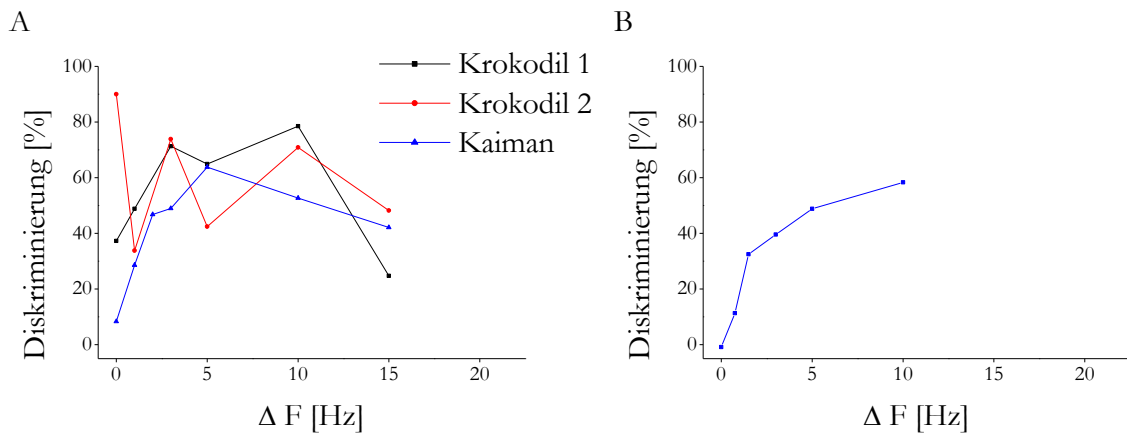


Abb. 33 Durchschnittliche Frequenzdiskriminierung (%) (y-Achse) in Abhängigkeit von ΔF . S+ 15 Hz (A) bzw. 40 Hz (B; Kaiman)

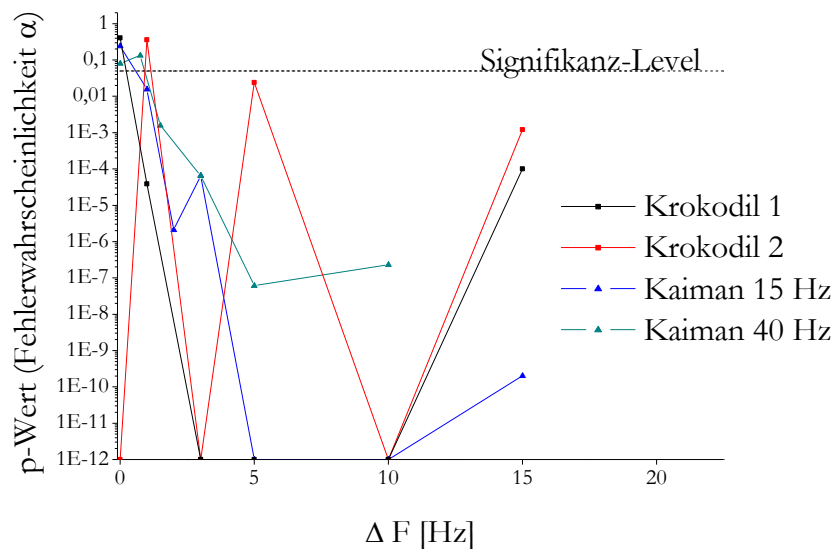


Abb. 34 Die Wahrscheinlichkeit des Fehlers α (y-Achse, Binomial-Test) für die Diskriminierungsfähigkeit der Krokodile in Abhängigkeit von ΔF (x-Achse). S+ war 15 Hz (Nilkrokodile, Kaiman) bzw. 40 Hz (Kaiman). Signifikanz-Level 0,05 (gestrichelte Linie).

3.4.3.2 Reaktionshäufigkeit als Funktion der Reiznummer innerhalb einer Session

Wie schon weiter oben erwähnt könnten die Nilkrokodile gelernt haben, dass auf einen belohnten Stimulus immer 9 bis 11 unbelohnte Stimuli folgen. Um dies zu überprüfen, wurden in Abb. 35 die Reaktionshäufigkeiten in Abhängigkeit von der Reiznummer (Nummer 1: erste Reaktion auf S- nach S+ usw.) aufgetragen. Die Reaktionshäufigkeiten auf die Reize mit den Frequenzen 16 bis 30 Hz zeigen keinen **systematischen** Zusammenhang zwischen der Nummer des Reizes und der Reaktionshäufigkeit (Abb. 35). Bei den Diskriminierungsversuchen 15 gegen 15 Hz reagierten beide Tiere auf den 10. Reiz nach S+ in 100% der Fälle mit einer Hinwendung zur Reizquelle (Abb. 36). Dies lässt vermuten, dass die Tiere in den bisherigen Versuchen (Abb. 35) in der Tat gelernt hatten, dass nach 9 bis 11 S- Reizen eine Hinwendung zur Reizquelle belohnt wird, also ein S+ Reiz folgt.

In den Kaiman-Versuchen wurde ein S+ Reiz manchmal direkt nach einem S+ Reiz, spätestens aber nach der Präsentation von fünf S- Reizen präsentiert. Auf S- (16 bis 30 Hz; S+ 15 Hz bzw. 30 bis 38,5 Hz; S+ 40 Hz) reagierte das Tier unabhängig von der Versuchsnummer im Durchschnitt immer seltener als auf den S+ Reiz (Abb. 37). Die Reiznummer hatte demnach keinen Einfluss auf die Reaktionshäufigkeit des Tieres. Die Versuche 15 gegen 15 Hz bzw. 40 gegen 40 Hz zeigten erwartungsgemäß keine **systematische** Veränderung der Reaktionshäufigkeit mit der Reaktionsnummer (Abb. 38)

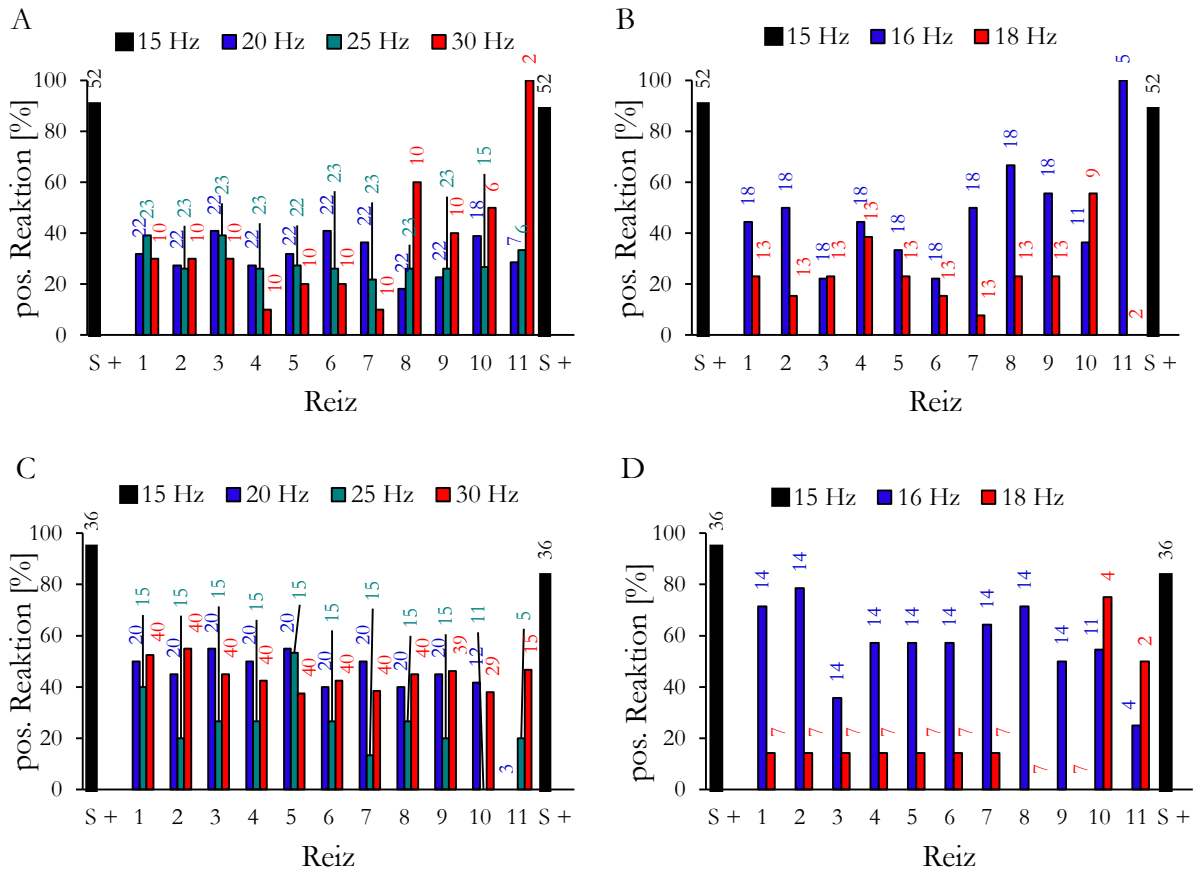


Abb. 35 Positive Reaktionen (%) in Abhängigkeit von der Reiznummer (1 bis 11) und der Reizfrequenz. Nilkrokodil 1 (A, B) und 2 (C, D). Der zweite S+ Reiz wurde nach der Präsentation von 9 bis 11 S- Reizen gegeben. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

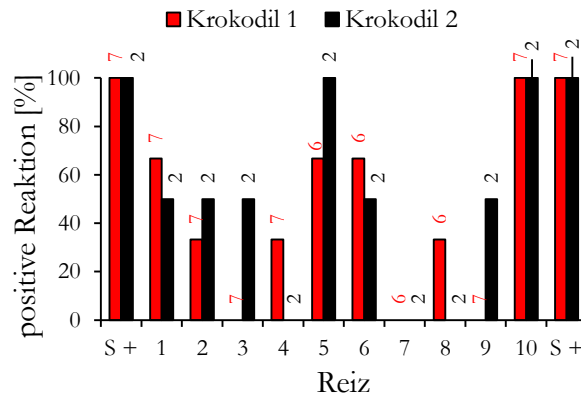


Abb. 36 Positive Reaktionen auf S+ und S- (beide 15 Hz) in Abhängigkeit von der Reiznummer für Nilkrokodil 1 und 2. Der zweite S+ Reiz wurde immer nach 10 S- Reizen gegeben. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

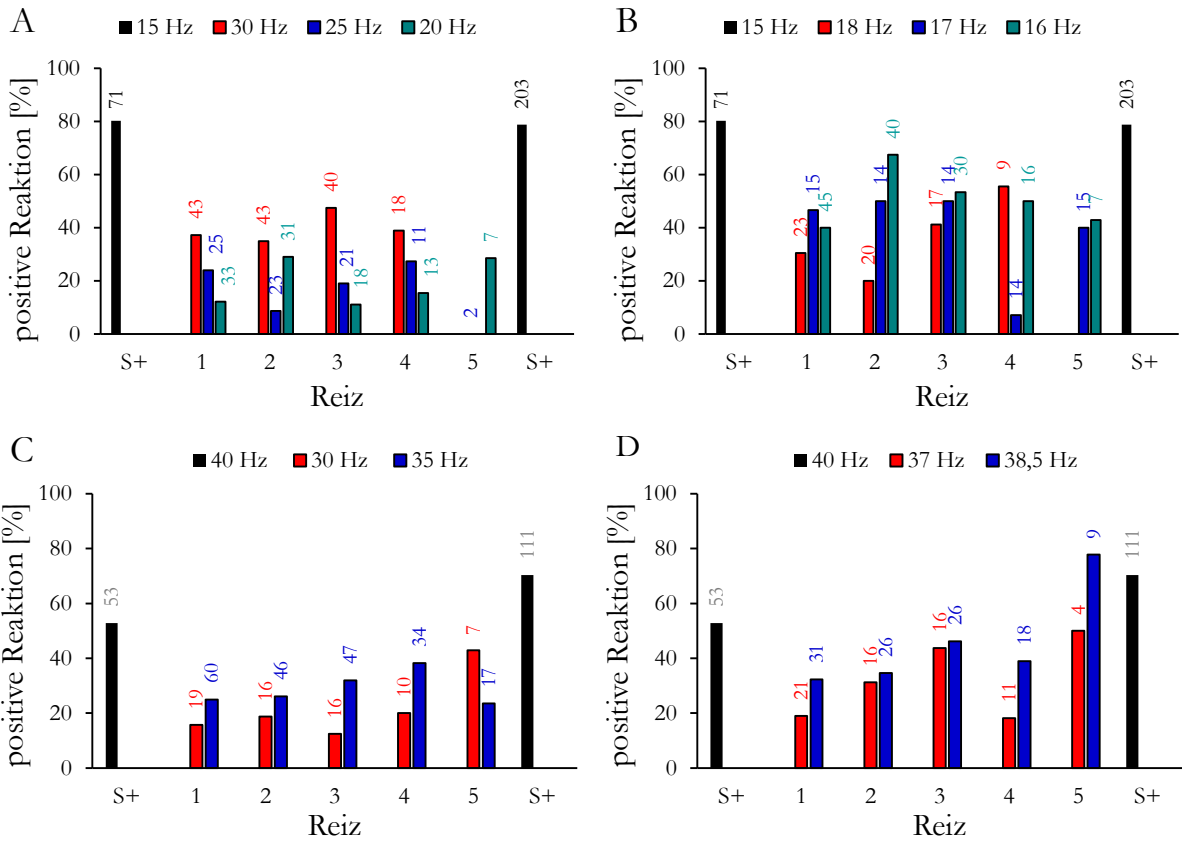


Abb. 37 Positive Reaktionen (%) auf belohnte (15 Hz in A und B, 40 Hz in C und D) und unbelohnte Stimuli (alle anderen Frequenzen) in Abhängigkeit von der Reiznummer für den Brillenkaiman. Der zweite S+-Reiz wurde unmittelbar nach S+, spätestens aber nach 5 S- Reizen gegeben. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

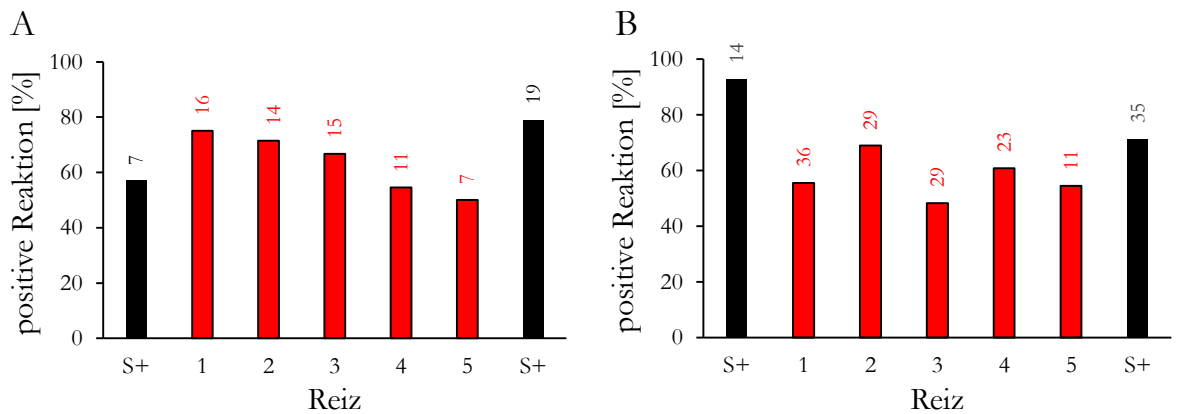


Abb. 38 Positive Reaktionen (%) auf S+ und S- (gleiche Frequenz) in Abhängigkeit von der Reiznummer für den Brillenkaiman (A: 15 Hz; B: 40 Hz). Belohnt wurden alle Reaktionen auf den ersten 15 bzw. auf den ersten 40 Hz Reiz (S+-Reiz). Auf den ersten S+ Reiz folgte direkt bis maximal fünf S- Reize (Frequenz ebenfalls 15 bzw. 40 Hz) später der zweite S+ Reiz. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.4.3.3 Wellenamplitude und Reaktionsbereitschaft

Neben der Frequenz und der Reiznummer könnte auch die Wellenamplitude zur Reizdiskriminierung verwendet werden, denn amplitudengleiche Reize unterschiedlicher Frequenz lassen sich nur im Hinblick auf ihre Wegamplitude, ihre Geschwindigkeitsamplitude oder ihre Beschleunigungsamplitude herstellen. So hat ein 40 Hz Reiz, dessen Wegamplitude identisch mit der Wegamplitude eines 30 Hz Reizes ist, eine wesentlich höhere Geschwindigkeits- und Beschleunigungsamplitude (siehe Formeln 2 und 3). Da die Schwellenkurven (Abb. 24) nicht eindeutig gezeigt haben, auf welchen der oben genannten Reizparameter (Weg, Geschwindigkeit, Beschleunigung) die Krokodile reagieren, wurde während der Versuche die Wellenamplituden so variiert, dass eine Diskriminierung der Wellen anhand ihrer Amplitude kaum möglich war. Die Auswertung der Versuche zeigte dann auch, dass die Reaktionshäufigkeit auf S+ und S- keine **systematische** Abhängigkeit von der Reizamplitude hatte (siehe Anhang, Tab. 2, 3).

3.4.3.4 Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft

Da sich die Krokodile im Versuchsbecken frei bewegen konnten, variierte ihr Abstand und ihr Winkel zur Reizquelle während der Versuche. Es ist deshalb z.B. nicht auszuschließen, dass bei Reizung mit S+ die Reizquellenentfernung immer größer war als bei Reizung mit S-. Eine Diskriminierung von S+ und S- könnte in diesem Fall nicht auf der unterschiedlichen Frequenz der Wellenreize, sondern auf den unterschiedlichen Reizquellenentfernungen bzw. Reizwinkeln beruhen (siehe Kapitel 3.2.3). Eine **systematische** Korrelation zwischen Reizquellenentfernung und Reaktionshäufigkeit bestand nicht ($0,89 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 4, 5). Es bestand auch keine **systematische** Korrelation zwischen Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft ($0,95 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 6, 7). Dementsprechend haben mögliche unterschiedliche mittlere Reizwinkel bzw. Reizquellenentfernungen von S+ und S- keinen Einfluss auf die Diskriminierungsschwelle.

3.4.3.5 Reaktionszeiten

Bei Wahrnehmung von S+ könnten die Krokodile im Mittel schneller reagiert haben, da dieser Reiz immer mit einer Belohnung verknüpft war. Die Reaktionszeiten (gemittelt über alle S+ und S-) von Nilkrokodil 1 und 2 (1 Ø: 1,22 s; 2 Ø: 1,12 s) unterschieden sich nicht signifikant (zweifache ANOVA $F(1,724)=3,71$, $p=0,06$), zeigten aber zwischen den einzelnen Reizfrequenzen

signifikante Unterschiede ($F(9,724)=2,7$; $p=0,004$). Die zweifache ANOVA prüft gleichzeitig, ob eine Interaktion zwischen den einzelnen Frequenzen erzielten Reaktionszeiten und dem jeweiligen Versuchstier (Krokodil 1 und 2) besteht. Dies war der Fall ($F(10,724)=2,81$; $p=0,002$). Bei gegebenen ΔF bestand in keinem Versuch eine signifikante Abhängigkeit der Reaktionszeit von S+ oder S- (Bonferroni: $p>0,05$) (Abb. 39). Neben der Belohnung eines Reizes könnte auch die Schwierigkeit der Diskriminierung (schwieriger je kleiner ΔF) einen Einfluss auf die Reaktionszeiten gehabt haben. ΔF hatte jedoch keinen Einfluss auf die Reaktionszeit der Nilkrokodile ($0,32 \geq p \geq 0,24$) (Abb. 39).

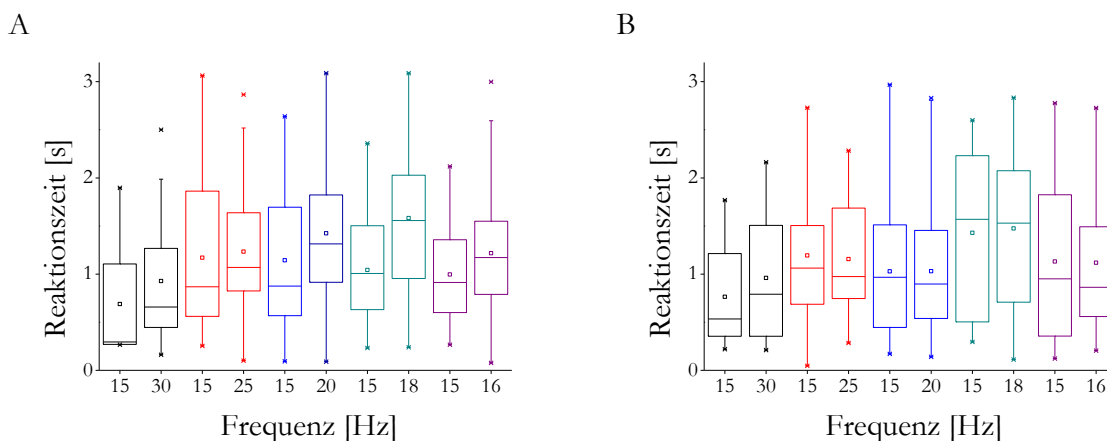


Abb. 39 Reaktionszeiten in Abhängigkeit von der Frequenz für Nilkrokodil 1 (A) und 2 (B). S+ 15 Hz

In den Versuchen, in denen S+ die Frequenz 15 Hz hatte, zeigten die Reaktionszeiten vom Kaiman keine Abhängigkeit von der Reizfrequenz (ANOVA: $F(13,507)=1,51$, $p=0,11$) (Abb. 40 A). Betrug die Frequenz von S+ 40 Hz, waren die in den einzelnen Versuchen ermittelten Reaktionszeiten signifikant verschieden (ANOVA: $F(11,420)=5,61$, $p<0,01$) (Abb. 40 B). Die Reaktionszeiten auf den 39,25 Hz Reiz bei dem Diskriminierungsversuch 40 Hz gegen 39,25 Hz (40 Hz: \bar{O} : 1,43 s; 39,25 Hz \bar{O} : 1,5 s) waren signifikant länger als die Reaktionszeiten auf die S+ Reize in allen anderen Versuchen (Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 40 B). Die Reaktionszeiten auf S+ bei ΔF 5 Hz, 3 Hz und 0 Hz unterschieden sich von den Reaktionszeiten auf S+ in dem Versuch 40 gegen 39,25 Hz (Bonferroni: $p<0,05$). Des Weiteren unterschieden sich die Reaktionszeiten auf S- 35 Hz (\bar{O} : 1,22 s) und S- 40 Hz (\bar{O} : 0,81 s) signifikant (Bonferroni: $p<0,05$). Die Reaktionszeiten zwischen S+ und S- in den einzelnen Diskriminierungsversuchen unterschieden sich nicht signifikant (Bonferroni: $p>0,05$). ΔF hatte sowohl bei S+ 15 Hz als auch bei S+ 40 Hz keinen Einfluss auf die Reaktionszeit des Kaimans ($0,88 \geq p \geq 0,72$).

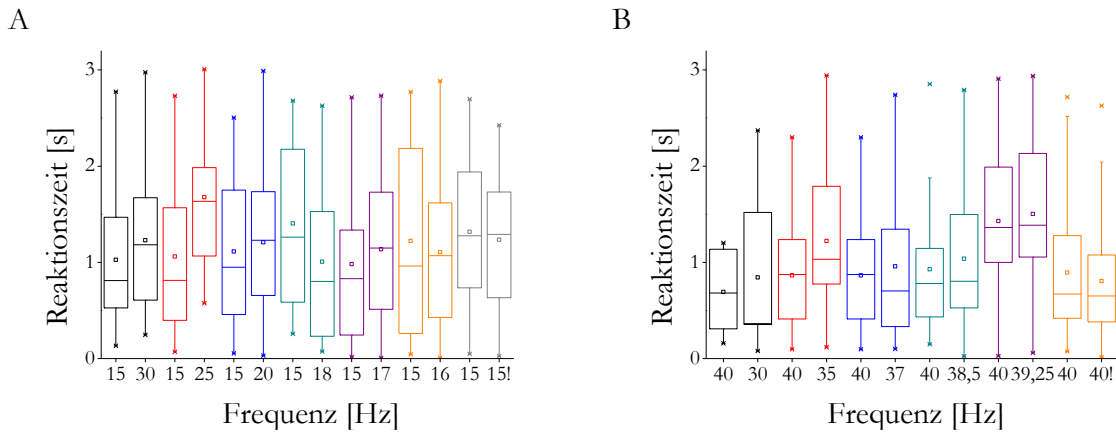


Abb. 40 Reaktionszeiten in Abhängigkeit von der Frequenz für den Brillenkaiman (N=1). S+ 15 Hz (A) und 40 Hz (B)

3.4.3.6 Berührung der Reizquelle und Schnappverhalten

Die prozentuale Häufigkeit einer Berührung der Reizquelle oder des Schnappens nach der Reizquelle könnte ebenfalls ein Hinweis dafür sein, ob bzw. wie gut die Krokodile Stimuli unterschiedlicher Frequenz diskriminieren konnten. So könnten z.B. ein Schnappen oder eine Berührung der Reizquelle bei Präsentation von S+ häufiger vorkommen, da S+ mit Futter verknüpft war. Krokodil 1 berührte die Reizquelle bei Darbietung von S+ häufiger (in 58,48 % aller Fälle) als bei Darbietung von S- (44,32 %). Ein ähnlich großer Unterschied lag bei Krokodil 2 nicht vor (S+: 64,9 %, S-: 60,63 %). Schnappen trat bei Krokodil 1 bei Darbietung von S+ in 12,87 % aller Fälle und bei Darbietung von S- in 7,65 % aller Fälle auf. Die entsprechenden Werte für Krokodil 2 sind 15,23% und 21,52%. Die Art des Stimulus hatte also keinen Einfluss auf das Schnappen oder die Berührung der Reizquelle. Die Frequenzdifferenz ΔF zwischen S+ und S- könnte einen Einfluss auf die Berührung der Reizquelle haben, da eine Reizdiskriminierung bei kleinem ΔF schwieriger wird. Mit abnehmendem ΔF veränderte sich die Häufigkeit der Berührung der Reizquelle aber nicht signifikant ($0,47 \geq p \geq 0,09$) (Abb. 41). Auch die Häufigkeit des Schnappens zeigte bei den Nilkrokodilen keine Abhängigkeit von ΔF ($0,97 \geq p \geq 0,09$) (Abb. 42). Die Verhaltensweisen Berühren und Schnappen wurden für den Kaiman nicht quantifiziert.

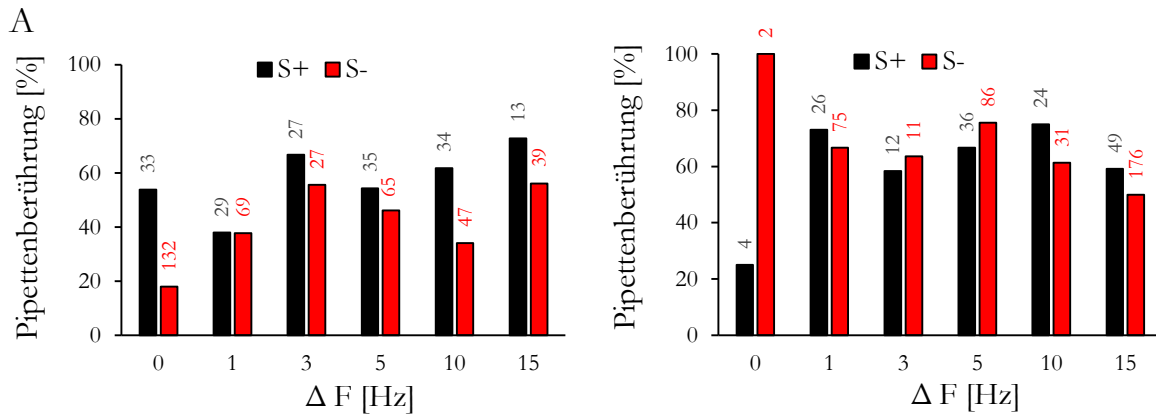


Abb. 41 Pipettenberührung (%) in Abhängigkeit von ΔF und der Art des Stimulus (S+, S-). S+ 15 Hz. A: Nilekrokodil 1
B: Nilekrokodil 2. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

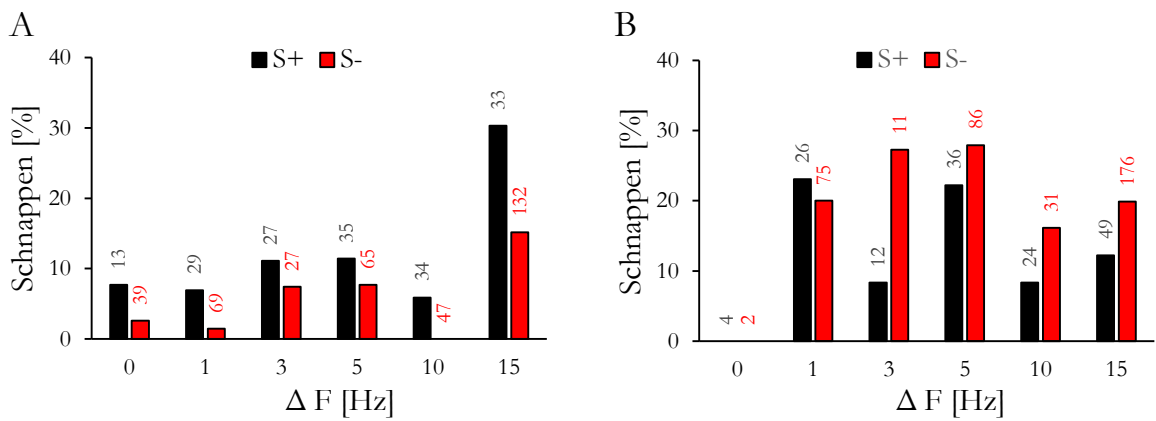


Abb. 42 Schnappen (%) in Abhängigkeit von ΔF und der Art des Stimulus (S+, S-). S+ 15 Hz. A: Nilekrokodil 1,
B: Nilekrokodil 2. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.4.4 Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (Verhältnis S+ zu S- 1:1)

3.4.4.1 Diskriminierungsschwellen

In diesen Experimenten wurde erneut geprüft, ob bzw. wie gut Nilkrokodile (N=4) monofrequente Wellen verschiedener Frequenz unterscheiden können. Die Frequenz von S+ war entweder 15 Hz oder 40 Hz. Da die Reiznummer innerhalb jeder einzelnen Trainingseinheit möglicherweise einen Einfluss auf die Reaktionshäufigkeit hatte (siehe Kapitel 3.4.2.1-2), wurde den Krokodilen in diesen Versuchen immer die gleiche Anzahl von S+ und S- Reizen (jeweils sechs Reize pro Trainingseinheit) geboten. Die Reihenfolge wurde vor den Versuchen festgelegt und variierte zwischen den Versuchseinheiten. Ein Einfluss der Reiznummer auf die Diskriminierungsschwelle kann in diesen Versuchen somit ausgeschlossen werden. Die Differenz der positiven Reaktionen auf S+ und S- nahm mit sinkender Frequenzdifferenz ΔF ab und variierte zwischen – 8 und 70 % (Abb. 43, siehe auch Anhang Abb. 74, 75). Die Häufigkeit positiver Reaktionen auf S+ und S- (z.B. 15 gegen 18 Hz) unterschieden sich bei S+ 15 Hz und 40 Hz bis zu einem ΔF von 1,5 Hz (Binomial-Test: $0,04 \geq p > 0$). Lediglich Krokodil 4 zeigte bei 15 gegen 20 Hz keinen signifikanten Unterschied in der Reaktionshäufigkeit ($p=0,13$), jedoch bei den Diskriminierungsversuchen 15 gegen 18 Hz bis 15 gegen 15,75 Hz (Binomial-Test: $0,006 \geq p > 0$). Krokodil 1 reagierte bis zu einer Frequenzdifferenz von 3 Hz (S+ 40 Hz) signifikant häufiger auf S+ als auf S- (ΔF 3 Hz: $p=0,01$; ΔF 1,5 Hz: $p=0,14$). Zur Bestimmung der Diskriminierungsschwelle wurde zwischen den beiden p-Werten ober- und unterhalb des Signifikanz-Levels (gewähltes $p=0,05$) eine Gerade gebildet und der Schnittpunkt dieser Geraden mit dem Signifikanz-Level errechnet (Abb. 44, Insets; siehe auch Bleckmann et al., 1981). Die Diskriminierungsschwellen variierten bei den Nilkrokodilen zwischen 0,65 und 0,95 Hz (S+ 15 Hz, \emptyset 0,8 Hz) bzw. 0,89 und 2,45 Hz (S+ 40 Hz, \emptyset 1,5 Hz). Die Frequenzunterscheidungsschwelle (Limen) variierte zwischen 4 und 6 % (S+ 15 Hz, \emptyset 5 %) bzw. 2 und 6 % (S+ 40 Hz, \emptyset 4 %). Bei einem ΔF von 0 Hz (Kontrollversuch 6) wurden die Reize nicht mehr diskriminiert (Binomial-Test: $p > 0,05$) (Abb. 44).

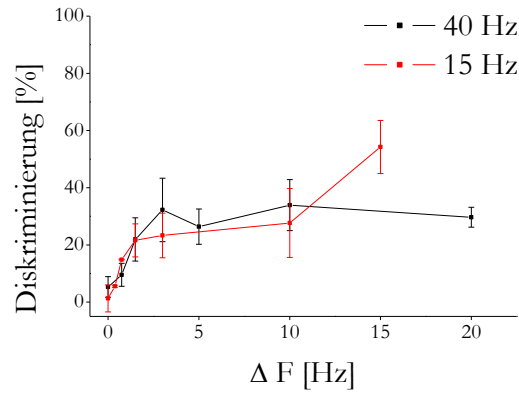


Abb. 43 Frequenzdiskriminierung (%) (y-Achse) in Abhängigkeit von der Frequenzdifferenz. S+ 15 Hz und 40 Hz

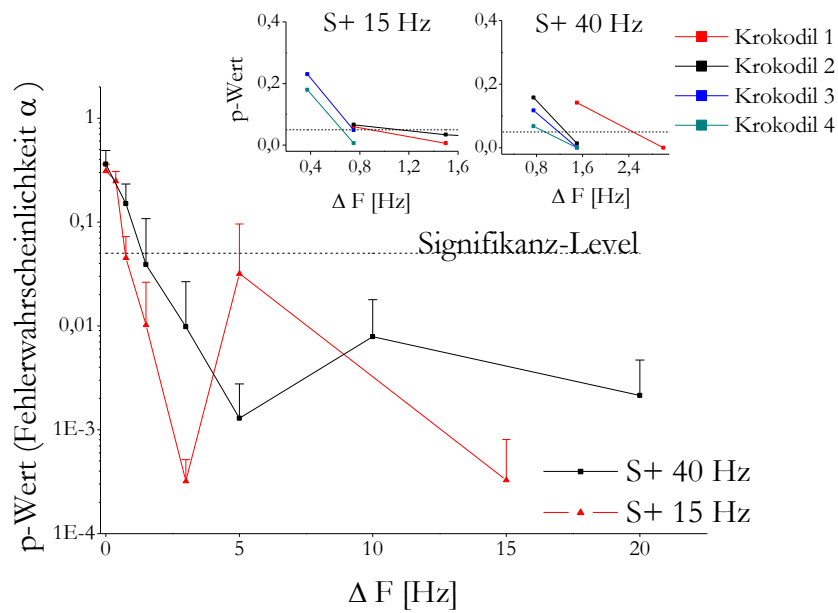


Abb. 44 Fehlerwahrscheinlichkeit α (y-Achse, Binomial Test) als Funktion von ΔF (x-Achse). S+ 15 Hz und 40 Hz. Signifikanz-Level 0,05 (gestrichelte Linie). Inset: Fehlerwahrscheinlichkeit α der einzelnen Krokodile (1 bis 4) oberhalb und unterhalb des Signifikanz-Level (gestrichelte Linie) als Funktion von ΔF . Linear aufgetragen zur Bestimmung der Diskriminierungsschwelle. Inset 1: S+ 15 Hz Inset 2: S+ 40 Hz

3.4.4.2 Wellenamplitude und Reaktionsbereitschaft

Auch in diesen Frequenz-Diskriminierungsexperimenten könnten die Tiere statt der Frequenz die Wellenamplitude zur Reizdiskriminierung verwendet haben (siehe auch Kapitel 3.4.2.3). Um dies auszuschließen, wurde die Wellenamplitude auch in diesen Versuchen während der Trainingseinheiten so variiert, dass eine Diskriminierung der Wellen mit Hilfe der Wellenamplitude kaum möglich war. Die Reaktionsbereitschaft auf Oberflächenwellen zeigte dann auch erwartungsgemäß keinen **systematischen** Zusammenhang mit der Weg- bzw. Geschwindigkeits- oder Beschleunigungsamplitude des Wellenreizes ($N=4$, $n=4385$; $0,99 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 8).

3.4.4.3 Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft

Die Häufigkeit einer positiven Reaktion auf eine Oberflächenwelle zeigte auch in diesem Versuch keine **systematische** Korrelation mit der Reizquellenentfernung ($n=4385$; $0,99 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 9). Die Häufigkeit positiver Reaktionen auf eine Oberflächenwelle korrelierte auch nicht **systematisch** mit dem Reizwinkel ($0,99 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 10).

3.4.4.4 Reaktionszeiten

Die Reaktionszeiten ($S+ 15$ Hz) der einzelnen Krokodile ($N=4$) waren signifikant verschieden (zweifache ANOVA: $F(3,2255)=12,24$, $p < 0,05$). Krokodil 2 (\bar{O} : 1,09 s) reagierte signifikant schneller als die anderen drei Krokodile (Bonferroni-Test: $p < 0,05$). Die Reaktionszeiten von Krokodil 1 (\bar{O} : 1,19 s) unterschieden sich signifikant von den Reaktionszeiten des Krokodils 3 (\bar{O} : 1,36 s; Bonferroni: $p < 0,05$), jedoch nicht von den Reaktionszeiten des Krokodils 4 (\bar{O} : 1,31 s; Bonferroni: $p > 0,05$). Die Reaktionszeiten auf Oberflächenwellen unterschiedlicher Frequenz waren ebenfalls verschieden (zweifache ANOVA: $F(13,2255)=6,23$, $p < 0,05$) (Abb. 45 A, einzelne Krokodile siehe Anhang Abb. 76), jedoch bestanden innerhalb eines Frequenzdiskriminierungsversuchs keine Unterschiede zwischen den Reaktionszeiten auf $S+$ und $S-$ (Bonferroni: $p < 0,05$; Interaktion: $F(16,2255)=7,96$, $p < 0,05$) (Abb. 45 A). Die Reaktionszeiten änderten sich bei drei Nilkrokodilen (1 bis 3) schwach mit ΔF ($+0,09 \geq \rho \geq -0,17$, $0,02 \geq p > 0$). ΔF hatte keinen Einfluss auf die Reaktionszeiten von Krokodil 4 ($p=0,46$) (siehe Anhang Abb. 76).

In den S+ 40 Hz Versuchen bestand ebenfalls ein signifikanter Unterschied zwischen den Reaktionszeiten der einzelnen Krokodile (Zweifache ANOVA: $F(4,2060)=22,92$, $p<0,05$). Die Reaktionszeiten von Krokodil 3 (\bar{O} : 1,71 s) waren signifikant länger als die der anderen Krokodile (\bar{O} 1: 1,46 s; \bar{O} 2: 1,43 s; \bar{O} 4: 1,46 s; Bonferroni: $p<0,05$; Interaktion: $F(17,2060)=7,41$, $p<0,05$). Die Reaktionszeiten auf Oberflächenwellen verschiedener Frequenz unterschieden sich ebenfalls (Zweifache ANOVA: $F(13,2060)=2,06$, $p=0,02$) (Abb. 45 B, einzelne Krokodile siehe Anhang Abb. 77), jedoch gab es keine Unterschiede in den Reaktionszeiten auf S+ und S- innerhalb der einzelnen Diskriminierungsversuche (Bonferroni: $p>0,05$). Die Reaktionszeiten der einzelnen Krokodile änderten sich nicht **systematisch** mit ΔF ($0,67 \geq p > 0$) (siehe Anhang Abb. 77).

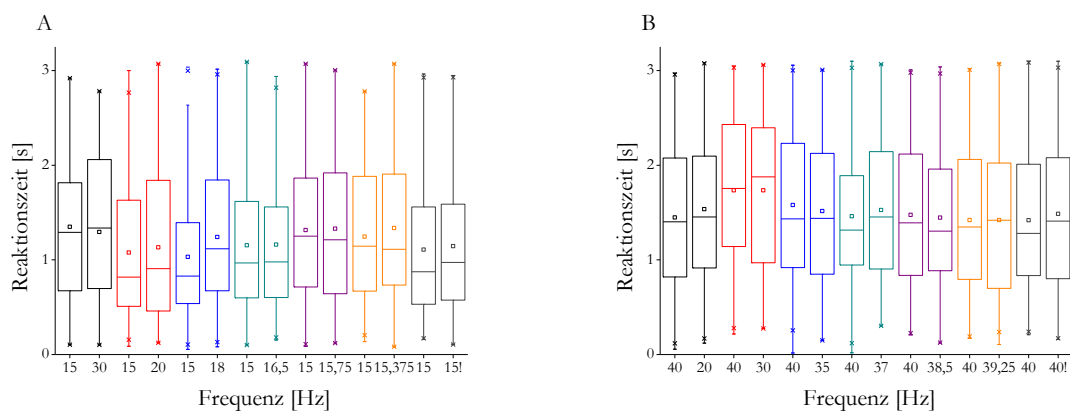


Abb. 45 Reaktionszeiten von Nilkrokodilen (N=4) bei der Diskriminierung von S+ 15 Hz (A) und S+ 40 Hz (B)

3.4.4.5 Berührung der Reizquelle

Die Nilkrokodile berührten die Reizquelle bei den Frequenzdiskriminierungsversuchen bei Darbietung des S+ Reizes zwischen 1,5 % und 3,7 % häufiger als bei Darbietung der S- Reizes (N=4; n=4385). Zudem könnte mit steigender Schwierigkeit der Diskriminierung (abnehmendem ΔF) eine Berührung der Reizquelle häufiger auftreten (siehe auch Kapitel 3.4.2.6). Die Häufigkeit der Berührung der Reizquelle korrelierte nicht **systematisch** mit ΔF ($0,94 \geq p > 0$) (Abb. 46 A, B). Neben ΔF könnte auch die Frequenz einen Einfluss auf die Häufigkeit der Berührung der Pipette gehabt haben, da das Frequenzspektrum von Oberflächenwellen einen Hinweis auf den Abstand zur Reizquelle geben kann (siehe Kapitel 1.1; 2.2.1.2; 3.3.2.4). Bei den Frequenzdiskriminierungsversuchen berührten die Tiere die Pipette in 39 bis 67 % (S+ 15 Hz)

bzw. 49 bis 64 % (S+ 40 Hz) aller Fälle. Krokodil 4 berührte in einem Fall (S+ 15 Hz, S- 30 Hz) bei Darbietung von S- in 100 % aller positiven Reaktionen die Reizquelle.

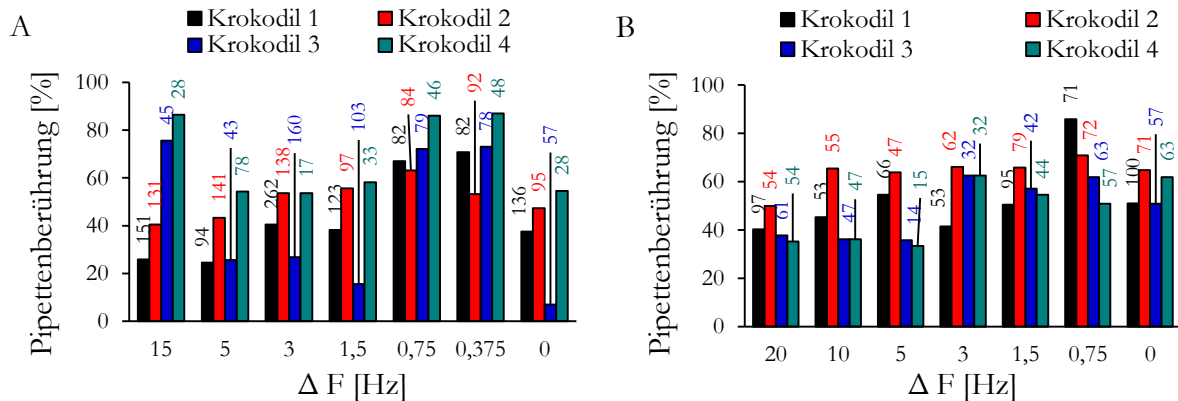


Abb. 46 Berührung der Reizquelle (%) in Abhängigkeit von ΔF. S+ 15 Hz (A) und 40 Hz (B). Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.4.4.6 Schnappverhalten

Die Häufigkeit des Schnappverhaltens war bei Darbietung von S+ bzw. S- nicht **systematisch** verschieden (S+ 15 Hz: -1 bis 3,8 %; S+ 40 Hz: -1,6 bis 4,4 %). Zudem zeigte die Häufigkeit des Schnappverhaltens keine Abhängigkeit von ΔF (S+ 15 Hz: $0,76 \geq p \geq 0,07$; S+ 40 Hz: $0,94 \geq p \geq 0,06$) (Abb. 47). Die einzelnen Tiere zeigten das Schnappverhalten unterschiedlich häufig (S+ 15 Hz: 4 bis 20,5 %; S+ 40 Hz: 2,8 bis 18,4 %). Neben ΔF könnte die Reizfrequenz einen Einfluss auf die Häufigkeit des Schnappens haben. Die mittlere Häufigkeit des Schnappverhaltens war für 3 Tiere bei Darbietung des S+ 15 Hz Reizes höher ($\bar{\emptyset}$: 15,81 %) als bei Darbietung des S+ 40 Hz Reizes ($\bar{\emptyset}$: 9,21 %). Bei einem Tier war dies nicht der Fall (Krokodil 4: 15 Hz: 18,29 %; 40 Hz: 18,37 %).

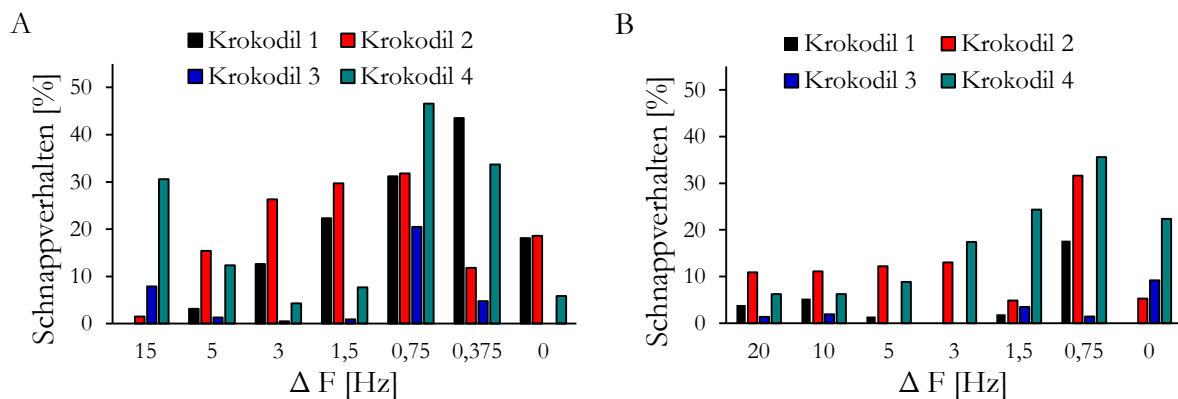


Abb. 47 Schnappverhalten (%) in Abhängigkeit von ΔF. S+ 15 Hz (A) und 40 Hz (B). Gleiche Zahl der Versuche (n) der verschiedenen Balken wie in Abb. 46

3.4.5 Diskriminierung von frequenzmodulierten Stimuli

3.4.5.1 Frequenzmodulierte Stimuli

Um zu überprüfen, ob Krokodile Frequenzänderungen in einem Wellenreiz erkennen, wurden Oberflächenwellen (S-) produziert, die eine Frequenzänderung aufwiesen. Als Referenzreize dienten monofrequente Wellen (S+ 15 oder 40 Hz). In allen Fällen war die Frequenz zu Beginn des S- Reizes identisch mit der Frequenz des jeweiligen S+ Reizes. Aufgrund der frequenzabhängigen Phasengeschwindigkeit von Oberflächenwellen des Wassers (siehe Kapitel 2.2.1.4) veränderte sich die Reizdauer der frequenzmodulierten Stimuli mit der Reizquellenentfernung. Damit könnten die Krokodile auch die Reizdauer zur Reizunterscheidung verwenden. Die Veränderungen der Reizdauer waren im Testbereich allerdings sehr gering (maximal 0,02 s). Zudem verändert sich auch die Reizdauer von monofrequenten Wellen (maximal 0,1 s), aufgrund ihrer Dämpfung während der Ausbreitung (siehe Kapitel 2.2.1.3), so dass eine Diskriminierung mit Hilfe der Reizdauer ausgeschlossen werden kann.

Hochfrequente Oberflächenwellen des Wassers werden während ihrer Ausbreitung stärker gedämpft als niederfrequente Wellen (siehe Kapitel 1.1, 2.2.1.3). In einem polyfrequenten Wellenreiz nimmt demnach während der Wellenausbreitung die Amplitude der hochfrequenten Wellenanteile schneller ab als die Amplitude der niederfrequenten Anteile. In verschiedenen Reizquellenentfernungen entstehen so bei den frequenzmodulierten Reizen unterschiedliche Amplitudenverhältnisse im Reiz, die ebenfalls für eine Unterscheidung von S+ und S- genutzt werden könnten. Die elektrischen Signale wurden mit Hilfe des CED Systems so generiert, dass die Spitze-Spitze-Wegamplituden der erzeugten Oberflächenwellen in der Reizquellenentfernung 6 cm annähernd gleich waren (Abb. 48). Die Standardabweichung der Wegamplituden variierte bei diesem Messabstand zwischen 4,5 und 75,6 μm (15 zu 30 Hz in einem Wellenreiz geändert: 15/30 Hz Reiz) bzw. zwischen 1,7 bis 20,3 μm (40/30 Hz Reiz). Die maximale Differenz zwischen den Wegamplituden **am Tier** variierte in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung zwischen 0,5 und 214,5 μm (15/30 Hz Reiz) bzw. 0,01 und 60,5 μm (40/30 Hz Reiz). Die monofrequenten Reize (S+) wiesen ebenfalls Amplitudenmodulationen auf, diese waren aber gering. So variierte die Standardabweichung der Spitze-Spitze-Amplituden innerhalb eines monofrequenten Reizes (6 cm Messabstand) zwischen 0,7 und 18,9 μm (15 Hz, mittlere Amplitude 130 μm) bzw. zwischen 0,6 und 13,6 μm (40 Hz, mittlere Amplitude 46 μm). Je geringer die Frequenzunterschiede in einem Reiz waren, desto weniger veränderte sich die Reizdauer. Das gleiche gilt für die Standardabweichungen der Amplituden. Die Standardabweichungen der frequenzmodulierten Reize 15/18 Hz (4,6 bis 19,5 μm) bzw. 40/35 Hz (1,1 bis 14,2 μm) lagen im Bereich der

68

Standardabweichungen der monofrequenten Wellen (Messabstand 6 cm). Eine Diskriminierung der frequenzmodulierten Stimuli von den monofrequenten Reizen aufgrund unterschiedlicher Amplitudenmodulationen kann ab diesen Frequenzen ausgeschlossen werden.

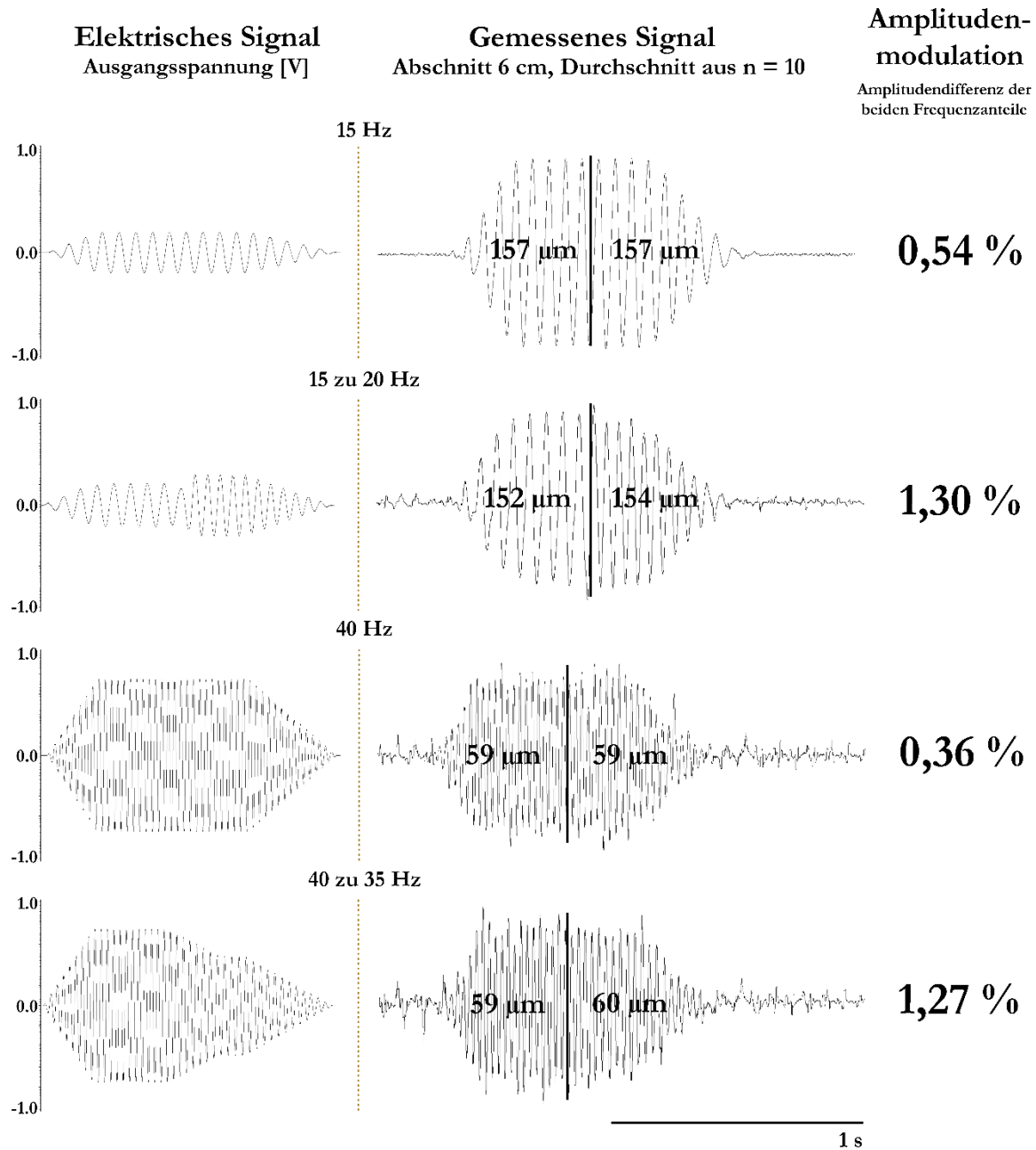


Abb. 48 Ausgangsreize des CED-Systems (links) mit den dazugehörigen monofrequenten und frequenzmodulierten Wellenreizen (rechts). Messabstand 6 cm

3.4.5.2 Diskriminierungsschwellen

In diesen Versuchen wurde überprüft, ob bzw. wie gut Krokodile (Nilkrokodile N=4, Brillenkaiman N=1) frequenzmodulierte Reize von monofrequenten Wellenreizen unterscheiden können. Die Wahrnehmung der Frequenzänderung in einem Wellenreiz kann zur Diskriminierung verschiedener Reize und zur Entfernungslokalisation verwendet werden. Die Frequenz von S+ war 15 Hz oder 40 Hz. Um einen Einfluss der Reiznummer auf die Reaktionshäufigkeit auszuschließen, wurden in einer Trainingseinheit erneut sechs S+ und sechs S- Reize präsentiert und die Reihenfolge jeweils vor den Versuchen willkürlich festgelegt. Die Differenz der Häufigkeiten einer positiven Reaktion auf S+ und S- nahm mit sinkendem ΔF ab und variierte im Durchschnitt zwischen -7 bis $+40$ % (N=5, n=5716) (Abb. 49, siehe Anhang Abb. 78, 79). Die Häufigkeit der richtigen Reaktionen auf S+ und S- in den einzelnen Diskriminierungsversuchen (z.B. 40 gegen 40/35 Hz) unterschieden sich signifikant sowohl für den S+ Reiz 15 Hz als auch für den S+ Reiz 40 Hz bis zu einem ΔF von 1,5 Hz (Binomial-Test: $0,049 \geq p > 0$). Krokodil 3 unterschied sogar noch ein ΔF von 0,75 Hz (S+ 15 Hz, Binomial-Test: $p=0,02$). Nur Krokodil 2 reagierte bei der Diskriminierung 15 gegen 15/20 Hz (Binomial-Test: $p=0,1$) und 15 gegen 15/16,5 Hz (Binomial-Test: $p=0,07$) nicht signifikant häufiger auf S+ als auf S-. Zur Bestimmung der Diskriminierungsschwelle wurde zwischen den beiden p-Werten ober- und unterhalb des Signifikanz-Niveaus (gewähltes $p=0,05$) eine Gerade gebildet und der Schnittpunkt dieser Geraden mit dem Signifikanz-Level errechnet (Abb. 50 Insets, siehe auch Bleckmann et al., 1981). Die Verhaltensschwellen lagen zwischen 0,6 und 2 Hz (S+ 15 Hz, $\bar{\Delta F}$ 1,4 Hz) bzw. 1 und 1,4 Hz (S+ 40 Hz, $\bar{\Delta F}$ 1,2 Hz). Das Limen variierte zwischen 4 und 13 % (S+ 15 Hz, $\bar{\Delta F}$ 9 %) bzw. 2 und 4 % (S+ 40 Hz, $\bar{\Delta F}$ 3 %). Die Diskriminierungsschwelle des Kaimans lag sowohl bei S+ 15 Hz als auch bei S+ 40 Hz bei 1,4 Hz (S+ 15 Hz Limen: 9 %, S+ 40 Hz Limen: 4 %).

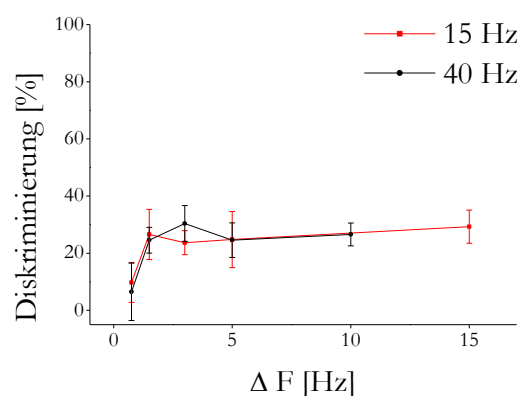


Abb. 49 Frequenzdiskriminierung (%) (y-Achse) in Abhängigkeit von ΔF . S+ 15 Hz und 40 Hz

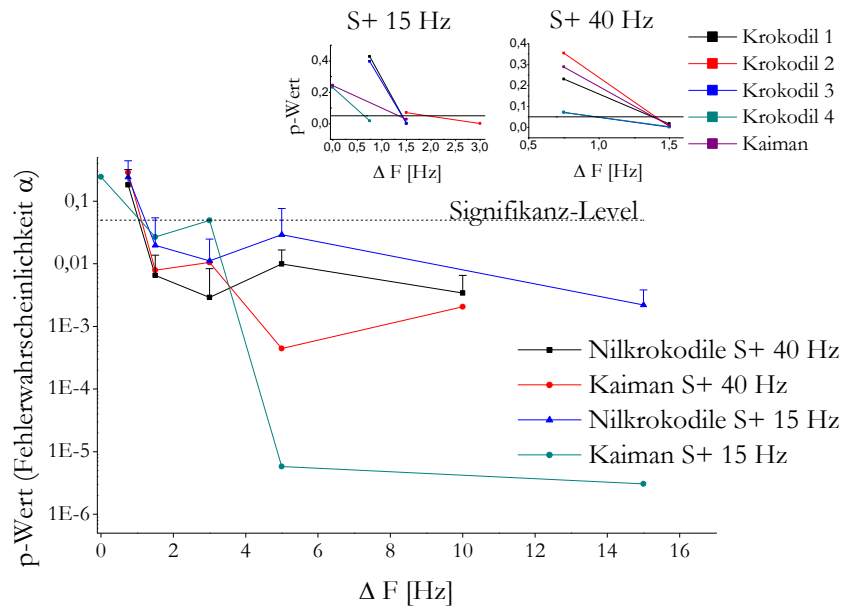


Abb. 50 Fehlerwahrscheinlichkeit α (y-Achse, Binomial Test) als Funktion von ΔF (x-Achse), S+ 15 Hz und 40 Hz. Signifikanz-Level 0,05 (gestrichelte Linie). Inset: Fehlerwahrscheinlichkeit α der einzelnen Krokodile (1-4) und des Kaimans oberhalb und unterhalb des Signifikanz-Levels (gestrichelte Linie) als Funktion von ΔF . Linear aufgetragen zur Bestimmung der Diskriminierungsschwelle. Inset 1: S+ 15 Hz Inset 2: S+ 40 Hz

3.4.5.3 Wellenamplitude und Reaktionsbereitschaft

Neben der Frequenz könnten die Krokodile auch die Wellenamplitude zur Diskriminierung der Wellen verwendet haben. Um auch in diesen Versuchen die Wellenamplitude (sowohl Weg-, Geschwindigkeits- und Beschleunigungsamplitude) als Diskriminierungsparameter auszuschließen, wurde die Wellenamplitude während der Versuche variiert. Erwartungsgemäß hatte die Wellenamplitude dann auch keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft der Krokodile ($0,9 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 11).

3.4.5.4 Amplitudenverhältnis bzw. Amplitudendifferenz von S- und Reaktionsbereitschaft

Durch die Frequenzänderungen innerhalb des S- Reizes kommt es während der Ausbreitung des Wellenzuges zu einer unerwünschten geringfügigen Amplitudenmodulation innerhalb des Reizes (siehe Kapitel 3.4.4.1). Amplitudenmodulationen innerhalb eines Wellenreizes können von Krokodilen wahrgenommen werden (siehe Kapitel 3.4.1). Um zu überprüfen, ob die Amplitudenmodulation von S- zur Diskriminierung genutzt wurde, wurden das Verhältnis der Spitze-Spitze-Wegamplituden zueinander und die absolute Differenz zwischen den

durchschnittlichen Wegamplituden der beiden Frequenzanteile am Tier auf die Reaktionsbereitschaft untersucht. Das Verhältnis sowie die absolute Differenz der Amplituden hatten keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft ($0,99 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 12).

3.4.5.5 Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft

Die Häufigkeit einer positiven Reaktion auf Oberflächenwellen korrelierte auch in diesem Versuch weder **systematisch** mit der Reizquellenentfernung ($0,69 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 13) noch mit dem Reizwinkel ($0,95 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 14).

3.4.5.6 Reaktionszeiten

Bei den S+ 15 Hz Versuchen unterschieden sich die Reaktionszeiten der einzelnen Krokodile signifikant (zweifache ANOVA: $F(4,1564)=33,57$; $p < 0,001$). Die Reaktionszeiten von Krokodil 2 (\bar{O} : 1,15 s) waren signifikant kürzer als die Reaktionszeiten von Krokodil 1 (\bar{O} : 1,54 s), 3 (\bar{O} : 1,69 s), 4 (\bar{O} : 1,62 s) und des Kaimans (\bar{O} : 1,34 s; Bonferroni: $p < 0,05$). Der Kaiman reagierte signifikant schneller als die Krokodile 1, 3 und 4 (Bonferroni: $p < 0,05$). Nach der zweifachen ANOVA bestand ein signifikanter Unterschied der Reaktionszeiten auf die verschiedenen Reizfrequenzen ($F(9,1564)=2,62$; $p < 0,05$). Diese Signifikanz beruht vermutlich auf der Interaktion der beiden Faktoren (Krokodil und Frequenz) (zweifache ANOVA: $F(13,1564)=11,21$; $p < 0,001$). Eine weiterführende statistische Analyse nach Bonferroni ergab keinen signifikanten Unterschied der Reaktionszeiten auf die einzelnen Frequenzen ($p > 0,05$). Die Reaktionszeiten auf S+ und S- innerhalb eines Frequenzdiskriminierungsversuches (z.B. 15 Hz gegen 15/18 Hz) unterschieden sich demnach nicht signifikant (Bonferroni: $p > 0,05$) (Abb. 51 A, einzelne Krokodile im Anhang Abb. 80). ΔF hatte keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionszeiten der einzelnen Krokodile ($0,8 \geq p > 0$).

Bei den S+ 40 Hz Versuchen bestand gemäß der zweifachen ANOVA ebenfalls ein signifikanter Unterschied zwischen den Reaktionszeiten bei den einzelnen Frequenzen ($F(9,1886)=2,16$, $p < 0,05$). Die Reaktionszeiten bei den verschiedenen Frequenzen sind nach dem nachgeschalteten Bonferroni Test allerdings nicht signifikant verschieden (Bonferroni: $p > 0,05$) (Abb. 51 B, einzelne Krokodile im Anhang Abb. 81). Dementsprechend reagierten die Tiere auf S+ nicht schneller als auf S- (Bonferroni: $p > 0,05$). Die mit der zweifachen ANOVA festgestellte Signifikanz wird

vermutlich erneut durch die signifikante Interaktion der Faktoren Krokodil und Frequenz ausgelöst (zweifache ANOVA: $F(13,1886)=4,43$, $p<0,001$). Die einzelnen Krokodile reagierten auch bei diesen Versuchen unterschiedlich schnell auf die Oberflächenwellen (zweifache ANOVA: $F(4,1886)=21,29$, $p<0,001$). Krokodil 4 ($\bar{\varnothing}$: 1,72 s) reagierte signifikant langsamer als Krokodil 1 ($\bar{\varnothing}$: 1,26 s), 2 ($\bar{\varnothing}$: 1,27 s), 3 ($\bar{\varnothing}$: 1,42) und der Kaiman ($\bar{\varnothing}$: 1,44; Bonferroni: $p<0,05$). Zudem waren die Reaktionszeiten von Krokodil 1 signifikant schneller als die Reaktionszeiten von Krokodil 3 und des Kaimans (Bonferroni: $p<0,05$). Krokodil 2 reagierte ebenfalls signifikant schneller als der Kaiman (Bonferroni: $p<0,05$). Auch in diesen Versuchen hatte ΔF keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionszeiten der einzelnen Krokodile ($0,56 \geq p \geq 0,003$).

In 15,43 % (S+ 15 Hz; N=5, n=1564) bzw. 15,77 % (S+ 40 Hz; N=5, n=1886) aller Fälle (S+ und S-) waren die Reaktionszeiten $\leq 0,55$ s, d.h. die Tiere reagierten bevor die Frequenzänderung im Reiz S- erfolgte. Die Reaktionszeiten auf S+ unterschieden sich in diesen Fällen nicht signifikant von den Reaktionszeiten auf S- (Mann-Whitney-U-Test: $0,56 \geq p \geq 0,08$).

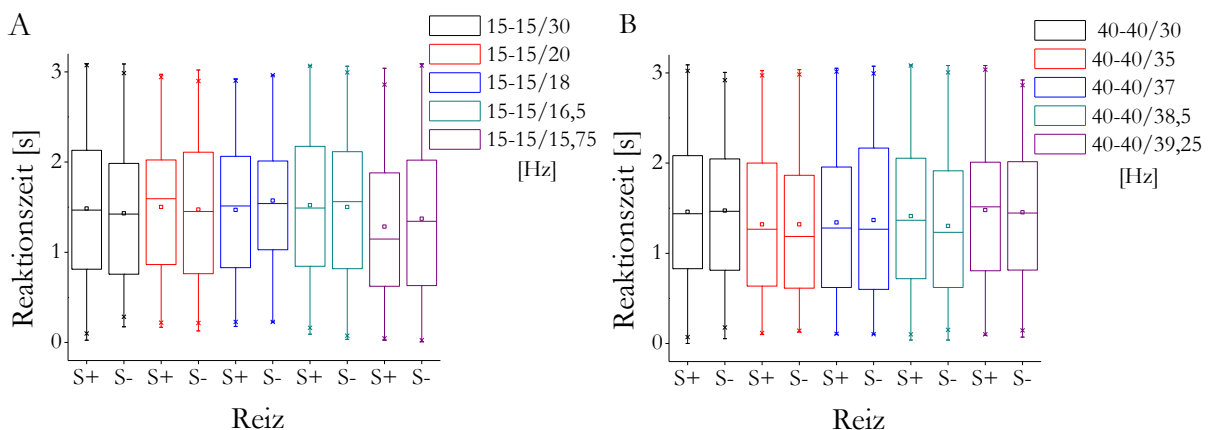


Abb. 51 Reaktionszeiten der Nilkrokodile (N=4) und des Kaimans in Abhängigkeit von der Frequenz. S+ 15 Hz (A) und S+ 40 Hz (B)

3.4.5.7 Berührung der Reizquelle

Drei der vier Nilkrokodile berührten die Pipette bei Darbietung von S+ nicht häufiger als bei Darbietung von S- (Differenz zwischen 0,4 % und 5,3 %). Krokodil 4 berührte bei dem Versuch S+ 15 Hz die Reizquelle zu 19,7 % häufiger auf S+ als auf S-. Die Häufigkeit einer Berührung der Reizquelle zeigte keine **systematische** Abhängigkeit von ΔF ($0,8 \geq p > 0$) (Abb. 52 A, B). Die Pipette wurde bei den Versuchen mit S+ 40 Hz (58 bis 89 %) häufiger berührt als bei den Versuchen mit S+ 15 Hz (43 bis 47 %).

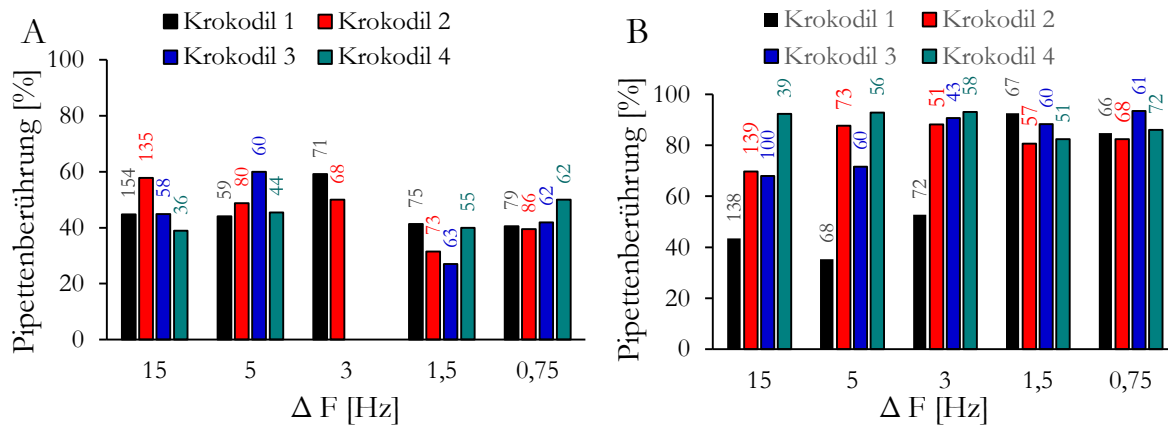


Abb. 52 Pipettenberührung (%) der Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von ΔF . S+ 15 Hz (A) und 40 Hz (B). Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.4.5.8 Schnappverhalten

Das Schnappverhalten auf S+ und S- variierte zwischen 0,6 und 8,3 % (N=4, n=3001). ΔF hatte keinen **systematischen** Einfluss auf die Häufigkeit des Schnappens ($0,7 \geq p > 0$) (Abb. 53 A, B). Jedoch stieg das Schnappverhalten von Krokodil 4 (S+ 15 Hz) bei dem nicht mehr diskriminierten ΔF von 0,75 Hz deutlich an (Abb. 53 A).

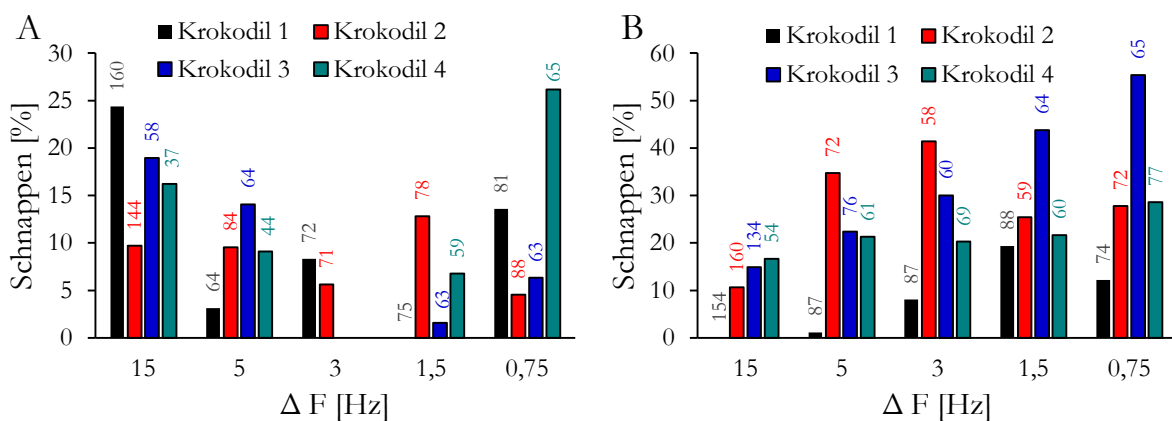


Abb. 53 Schnappen (%) der Nilkrokodile in Abhängigkeit von ΔF . S+ 15 Hz (A) und 40 Hz (B). Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.4.6 Unterschied Reaktionszeit frequenzmodulierter und monofrequenter Diskriminierung

Bei Darbietung von monofrequenten Reizen reagierten die Krokodile im Mittel nach 1,19 s (S+ 15 Hz) bzw. 1,46 s (S+ 40 Hz). Da bei den Versuchen mit den frequenzmodulierten Reizen die Frequenzänderung im Wellenreiz nach 550 ms erfolgte, reagierten die Krokodile im Mittel erst nach der Frequenzänderung im Reiz. Dennoch wurde überprüft, ob sich die Reaktionszeiten in den Versuchen mit den frequenzmodulierten Reizen signifikant von den Reaktionszeiten in den Versuchen mit den monofrequenten Reizen unterschieden. Die Reaktionszeiten auf S+ 15 Hz bei den Versuchen zur monofrequenten Diskriminierung waren signifikant kürzer (\bar{X} : 1,19 s) als die Reaktionszeiten bei den Versuchen mit den frequenzmodulierten Reizen (\bar{X} : 1,43 s; zweifache ANOVA: $F(1,2421)=65,87$, $p<0,001$; Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 54 A). Die einzelnen Krokodile (N=5) reagierten in diesen Versuchen ebenfalls unterschiedlich schnell (zweifache ANOVA: $F(4,2421)=18,09$, $p<0,001$; Interaktion zwischen Krokodil und Diskriminierung: $F(5,2421)=27,12$, $p<0,001$). Die Reaktionszeiten von Krokodil 2 (\bar{X} : 1,09 s) waren signifikant kürzer als die der Krokodile 1 (\bar{X} : 1,28 s), 3 (\bar{X} : 1,45 s), 4 (\bar{X} : 1,39 s) und des Kaimans (\bar{X} : 1,34 s; Bonferroni $p<0,05$). Krokodil 1 reagierte zudem signifikant schneller als Krokodil 3 (Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 54 A).

Bei S+ 40 Hz unterschieden sich zwar die Reaktionszeiten der einzelnen Krokodile (zweifache ANOVA: $F(4,2346)=13,13$, $p<0,001$), jedoch gab es keine Unterschiede zwischen den Versuchen mit monofrequenten bzw. frequenzmodulierten Reizen (zweifache ANOVA: $F(2,2346)=0,47$, $p=0,49$; Interaktion zwischen Krokodil und Diskriminierung: $F(5,2346)=10,95$, $p<0,001$) (Abb. 54 B). Die Krokodile 3 (\bar{X} : 1,58 s) und 4 (\bar{X} : 1,58 s) reagierten signifikant langsamer als Krokodil 1 (\bar{X} : 1,35 s), 2 (\bar{X} : 1,34 s) und der Kaiman (\bar{X} : 1,33 s, Bonferroni: $p<0,05$). Die Reaktionszeiten auf S+ 40 Hz betragen im Durchschnitt 1,46 s (monofrequente Diskriminierung) bzw. 1,41 s (frequenzmodulierte Reize) (Bonferroni: $p>0,05$) (Abb. 54 B).

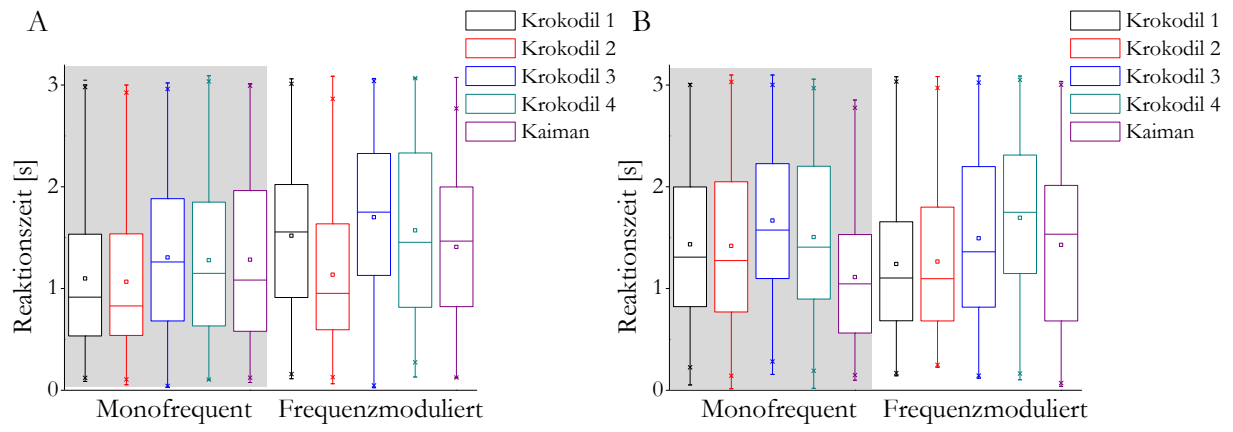


Abb. 54 Reaktionszeiten bei Darbietung von monofrequenten bzw. frequenzmodulierten Reizen. S+ 15 Hz (A) bzw. 40 Hz (B)

3.5 Gedächtnis

Um zu prüfen, ob Nilkrokodile eine erlernte Diskriminierungsaufgabe sieben Wochen behalten können, wurde ihnen ein 15 Hz Reiz (S+) bzw. 30 Hz Reiz (S-) geboten. Um einen möglichen Einfluss der Reiznummer auf die Reaktionsbereitschaft auszuschließen, wurde den Tieren die gleiche Anzahl von S+ und S- Reizen (jeweils sechs) pro Trainingseinheit präsentiert. Die Reihenfolge der Reize wurde vorher zufällig festgelegt. Die Tiere (N=4, n=480) mussten in drei Trainingseinheiten in 50 % aller Fälle häufiger auf S+ als auf S- reagiert haben, damit die Diskriminierungsaufgabe als erlernt galt (Binomialtest: $0,002 \geq p > 0$). Mit Ausnahme von Krokodil 4 stieg die Diskriminierungsfähigkeit mit der Zahl der Trainingseinheiten (Abb. 55). Nach einer siebenwöchigen Pause reagierten alle Krokodile sofort wieder auf die Oberflächenwellen der Frequenzen 15 und 30 Hz, obwohl die Reaktionen nicht belohnt wurden. Zudem reagierten alle Nilkrokodile auf den ursprünglich belohnten 15 Hz Reiz häufiger (Differenz 16,67 bis 50 %) als auf S-. Diese Versuche wurden aufgrund der geringen n-Zahl (jeweils n=12) statistisch nicht ausgewertet.

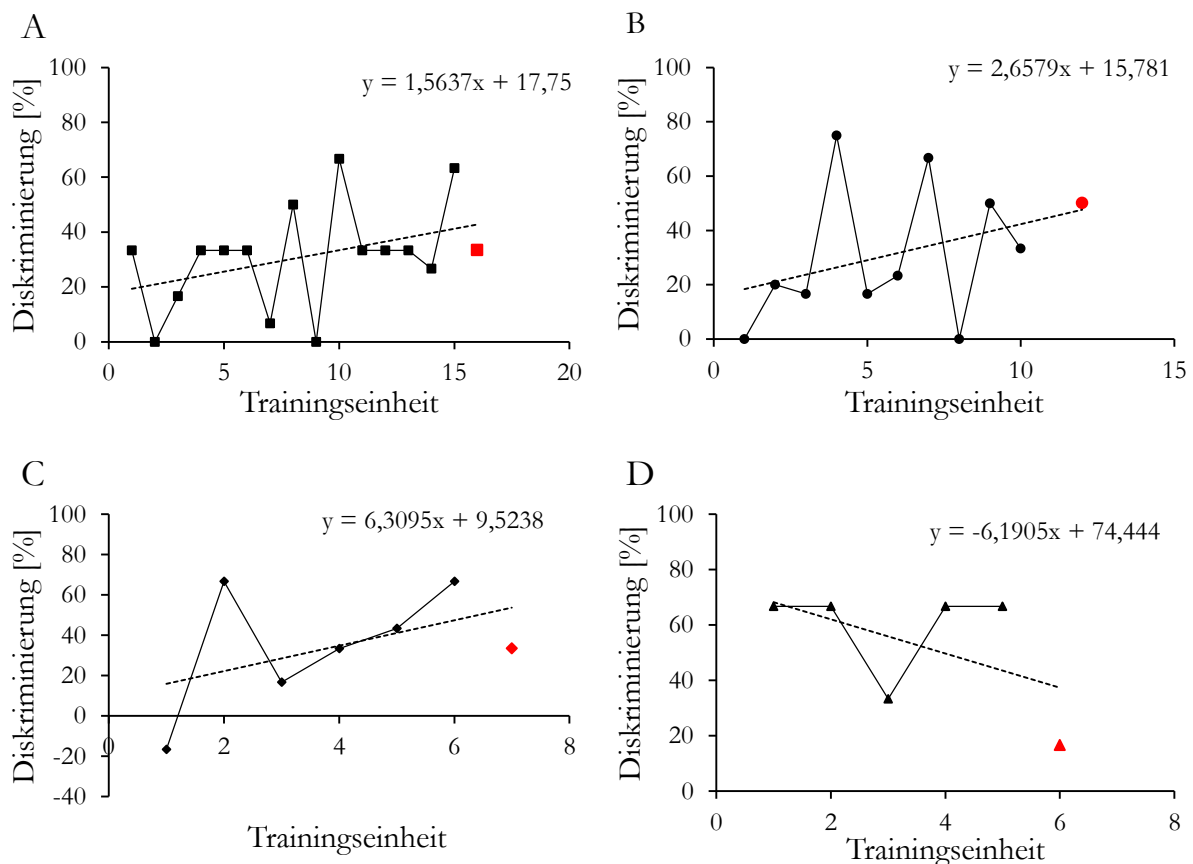


Abb. 55 Frequenzdiskriminierung (%) in den verschiedenen Trainingseinheiten. Nilkrokodil 1 (A), 2 (B), 3 (C) und 4 (D). Der letzte Versuch (rote Markierung) fand sieben Wochen nach der letzten Trainingseinheit statt. Gestrichelte Linie: Regressionsgerade (siehe Gleichung in der jeweiligen Abbildung)

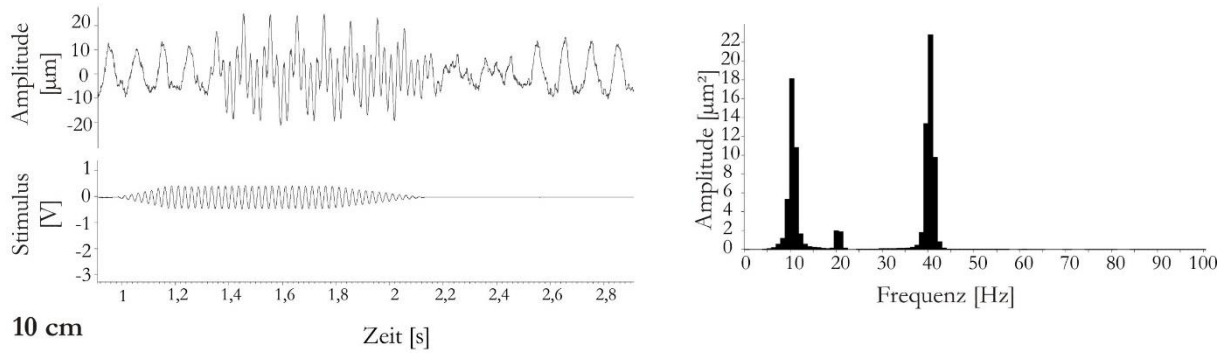
3.6 Lokalisation

In den folgenden Versuchen wurde geprüft, wie genau Krokodile eine Reizquelle lokalisieren können (Winkel und Entfernung) und ob bzw. wie die Lokalisationsgenauigkeit von der Art des Wellenreizes abhängt. Neben nichtgestörten monofrequenten und polyfrequenten Wellenreizen wurden auch gestörte Wellenreize geboten. Folgende Reize bzw. Reizkombinationen wurden den Krokodilen präsentiert: 15 Hz, 40 Hz oder polyfrequenter Stimulus (1 bis 40 Hz) ohne Störreize (Reize siehe Kapitel 3.3.1, 3.4.1); 40 Hz mit den überlagerten Störreizen 10 Hz oder 3 bis 60 Hz. Hypothese war (1), dass Krokodile unabhängig von der Art des Wellenreizes die Quelle eines Oberflächenreizes lokalisieren können und (2) dass sie dies auch dann können, wenn der Wellenreiz S+ von einem zweiten Reiz anderer Frequenz (Störreiz) überlagert wird.

3.6.1 Verwendete überlagerte Stimuli

In den Versuchen mit überlagerten Stimuli hatte S+ eine Frequenz von 40 Hz. S+ war in diesen Versuchen dauerhaft mit anderen Oberflächenwellen (Störreizen) überlagert. In Abhängigkeit von der Phasenbeziehung von zwei Wellen summieren oder subtrahieren sich die Amplituden dieser Wellen. Störreize waren ein monofrequenter 10 Hz Reiz (Abb. 56) oder ein polyfrequenter Reiz der Bandbreite 3 bis 60 Hz. Die Maximalamplitude dieses Reizes lag bei 25 Hz (Abb. 57). Während der Ausbreitung sinkt die Amplitude von S+ aufgrund der frequenzabhängigen Dämpfung schneller als die der Störwellen (bzw. bei dem polyfrequenten Reiz schneller als die dominante 25 Hz Komponente). Das Amplitudenverhältnis zwischen S+ und dem Störreiz (und damit die Amplitudenmodulation) hängt aber nicht nur vom Abstand des Versuchstieres zur S+ Reizquelle, sondern auch vom Abstand des Versuchstieres zur Quelle des Störreizes ab (Abb. 56).

5 cm



10 cm

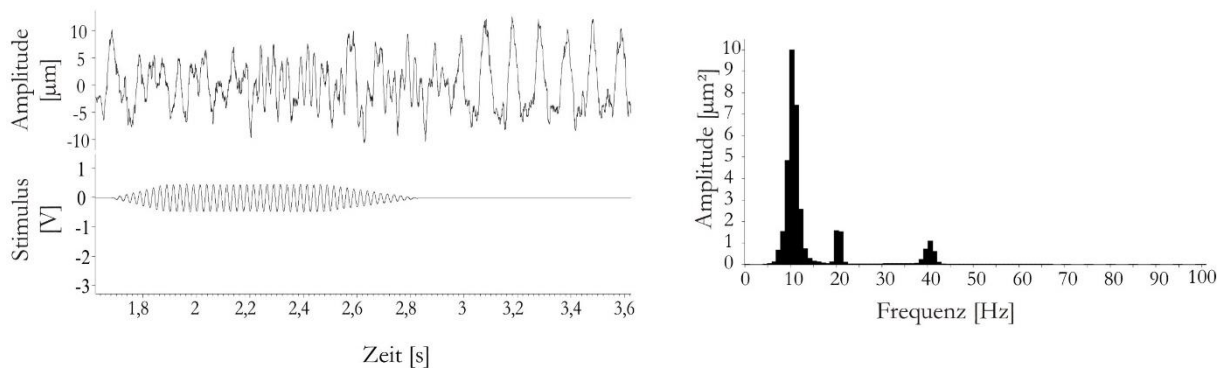


Abb. 56 Mit 10 Hz gestörte 40 Hz Reize, aufgenommen in verschiedenen Entfernungen zur Reizquelle S+. Rechts: Zugehörige Frequenzspektren

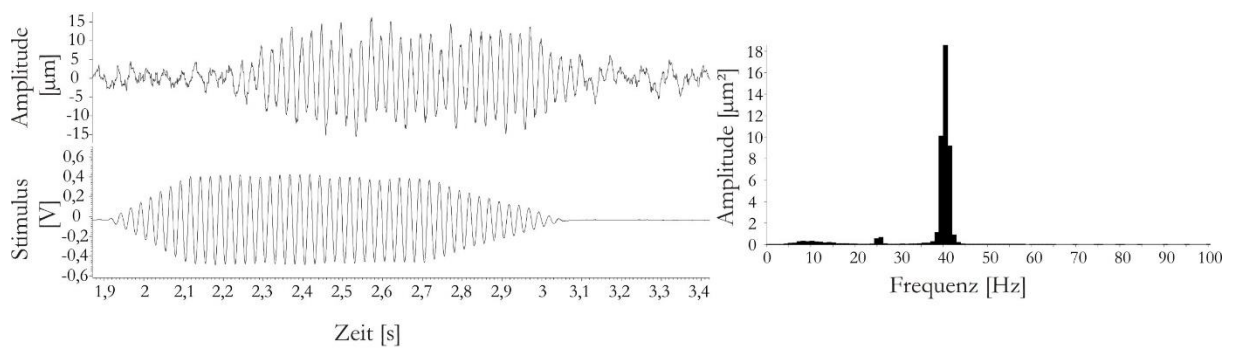


Abb. 57 Mit einem polyfrequenten Reiz gestörter 40 Hz Reiz. Entfernung zur S+ Reizquelle 5 cm. Rechts: Zugehöriges Frequenzspektrum

3.6.2 Winkellokalisierung

Abb. 58 zeigt den Zusammenhang zwischen Reizwinkel und Drehwinkel für die Nilkrokodile (N=4; n=1528). Die Korrelationen zwischen Reizwinkel und Drehwinkel war, unabhängig von den gebotenen Reizen, in allen Versuchen signifikant ($0,95 \geq \rho \geq 0,62$, $0,003 \geq p > 0$) (Abb. 58; einzelne Krokodile siehe Anhang Abb. 82 bis 86).

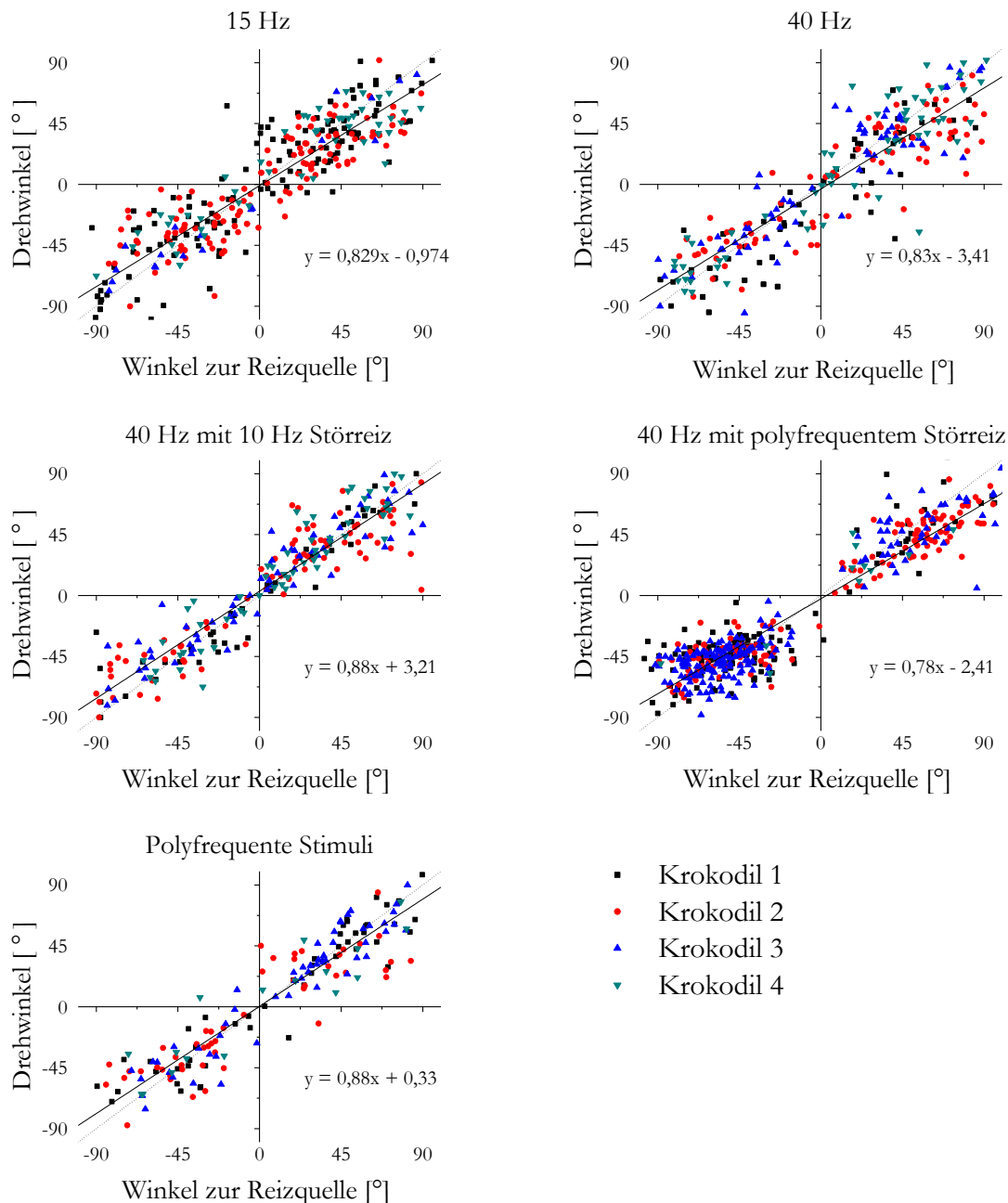


Abb. 58 Beziehung zwischen dem Winkel zur Reizquelle und dem Drehwinkel des Tieres. Reizfrequenz war 15 Hz (oben links) oder 40 Hz (oben rechts). Mitte: Antworten auf 40 Hz Reiz der von einem 10 Hz (links) bzw. polyfrequentem Reiz (rechts) überlagert war. Unten: Drehwinkel von *C. niloticus* auf polyfrequente Stimuli in Abhängigkeit vom Reizwinkel. 0° ist direkt vor, -90° rechts und 90° links vom Krokodil. Schwarze Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildungen). Gepunktete Linie ideale Winkellokalisierung

Allerdings hatte die Art des Stimulus einen signifikanten Einfluss auf den Fehlwinkel (zweifache ANOVA: $F(4,1528)=4,78$, $p<0,05$). Der absolute Fehlwinkel (nicht in Prozent verändert) auf den gestörten 40 Hz Reiz (Frequenz des Störreizes 10 Hz) (Abb. 59 c) war signifikant geringer ($\bar{\varnothing}$: $12,23^\circ$) als der absolute Fehlwinkel auf den ungestörten 40 Hz Reiz ($\bar{\varnothing}$: $16,02^\circ$) (Abb. 59 b) bzw. den 40 Hz Reiz, der von einem polyfrequenten Störreiz überlagert war ($\bar{\varnothing}$: $15,74^\circ$) (Abb. 59 d). Zudem war der absolute Fehlwinkel auf den gestörten 40 Hz Reiz (Störreiz 10 Hz) signifikant geringer als der Fehlwinkel auf den ungestörten 15 Hz Reiz ($\bar{\varnothing}$: $16,63^\circ$) (Abb. 59 a), jedoch nicht von dem absoluten Fehlwinkel auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus ($\bar{\varnothing}$: $13,77^\circ$; Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 59 e). Die absoluten Fehlwinkel der einzelnen Krokodile unterschieden sich ebenfalls signifikant (zweifache ANOVA: $F(3,1528)=4,16$, $p<0,05$; Interaktion: $F(7,1528)=4,84$, $p<0,05$). Eine weiterführende statistische Betrachtung zeigte, dass der absolute Fehlwinkel sich nur zwischen Krokodil 2 ($\bar{\varnothing}$: $16,7^\circ$) und Krokodil 3 signifikant unterschied ($\bar{\varnothing}$: $13,4^\circ$; Bonferroni $p<0,05$) (Abb. 59). Krokodil 1 wies einen durchschnittlichen Fehlwinkel von $15,4^\circ$ und Krokodil 4 von $14,7^\circ$ auf.

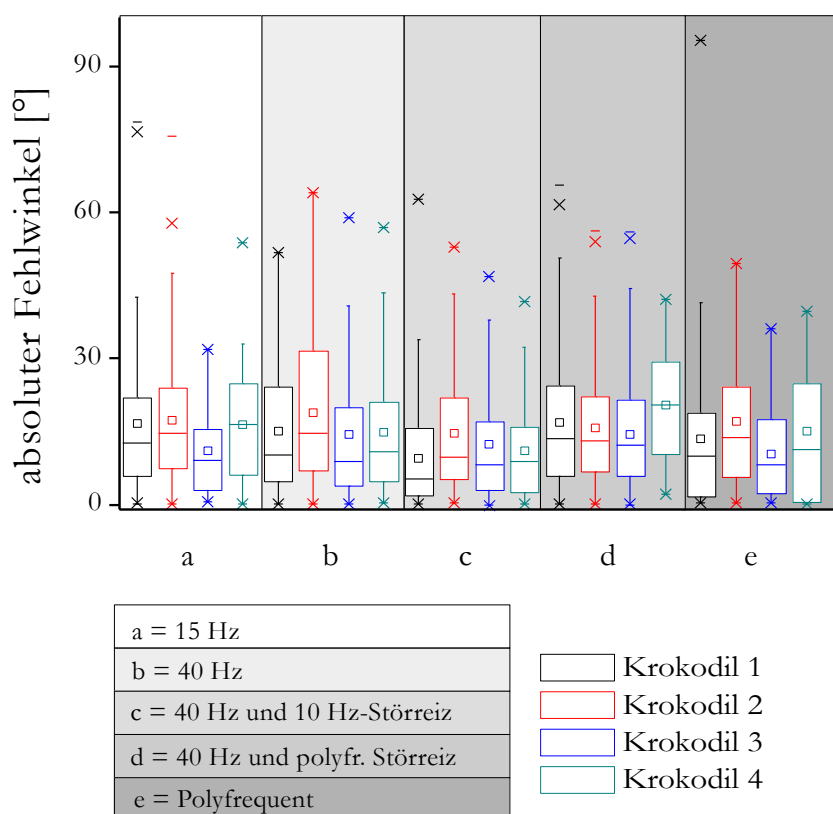


Abb. 59 Boxplots der absoluten Fehlwinkel von Nilkrokodilen ($N=4$) in Abhängigkeit vom Stimulus

Neben der Art des Reizes könnte der Reizwinkel einen **systematischen** Einfluss auf die Genauigkeit der Lokalisation haben. Die statistische Auswertung zeigt, dass dies nicht der Fall war ($0,95 \geq p > 0$). Auf den ungestörten 40 Hz Reiz bestand bei Krokodil 2 eine schwache signifikante

Korrelation ($\rho=0,23$, $p=0,04$) zwischen Reizwinkel und absolutem Fehlwinkel. Der absolute Fehlwinkel nahm mit steigendem Körperwinkel bei zwei Krokodilen auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörten 40 Hz Reiz signifikant ab (3: $\rho=-0,27$, $p<0,01$; 4: $r=-0,44$, $p=0,04$).

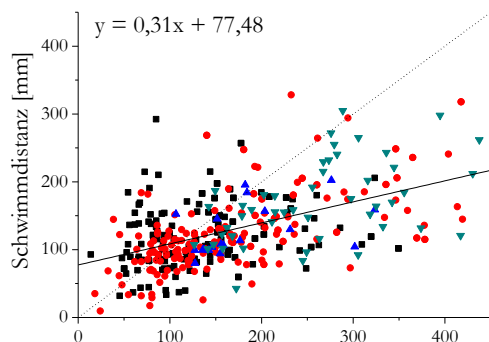
Um zu überprüfen, ob der Amplitudengradient einen Einfluss auf die Winkellokalisierung hat, wurde der Zusammenhang zwischen den absoluten Fehlwinkeln und dem Amplitudengradient bzw. der Reizquellenentfernung untersucht (aufgrund der Dämpfungseigenschaften der Wasseroberfläche nimmt der Amplitudengradient mit zunehmender Reizquellenentfernung ab). Ein **systematischer** Einfluss des Amplitudengradienten (der Reizquellenentfernung) auf den absoluten Fehlwinkel bestand nicht ($0,97 \geq p \geq 0,01$). Der Fehlwinkel von drei Krokodilen stieg jedoch signifikant mit dem Abstand zur Reizquelle bei der Reaktion auf die ungestörten polyfrequenten Stimuli an (Krokodil 1: $\rho=0,35$, $p=0,03$; 3: $\rho=0,27$, $p=0,049$; 4: $\rho=0,57$, $p=0,01$).

Auch das Verhältnis zwischen der Amplitude von S+ und den Störreizen hatte keinen Einfluss auf die Genauigkeit der Winkellokalisierung (Polyfrequenter Störreiz: $0,93 \geq p \geq 0,57$; 10 Hz Störreiz: $0,67 \geq p \geq 0,34$).

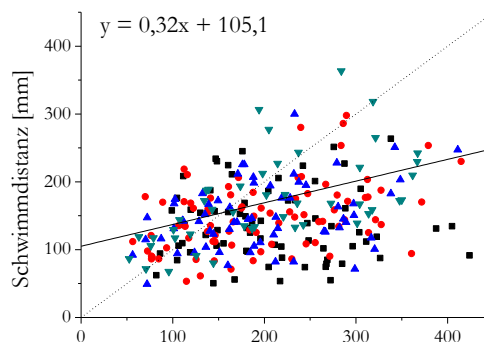
3.6.3 Entfernungslokalisation

Um zu überprüfen, ob Krokodile ($N=4$, $n=1558$) die Reizquellenentfernung ermitteln können, wurde ihre Schwimmdistanz mit dem Abstand zur Reizquelle verglichen. Mit zwei Ausnahmen nahm die Schwimmdistanz mit zunehmender Reizquellenentfernung signifikant zu ($0,71 \geq \rho$ bzw. $r \geq 0,25$; $0,04 \geq p > 0$) (Abb. 60; Daten für die einzelnen Krokodile siehe Anhang Abb. 87 bis 91). Jeweils ein Krokodil zeigte auf den ungestörten 40 Hz Reiz (Krokodil 1: $\rho=-0,038$, $p=0,75$) (siehe Anhang Abb. 88) und auf den mit dem polyfrequenten Reiz gestörten 40 Hz Reiz (Krokodil 4: $\rho=0,4$, $p=0,22$) (siehe Anhang Abb. 90) keine Korrelation zwischen Schwimmdistanz und Reizquellenabstand.

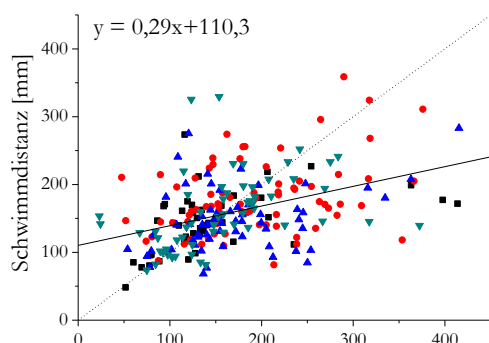
15 Hz



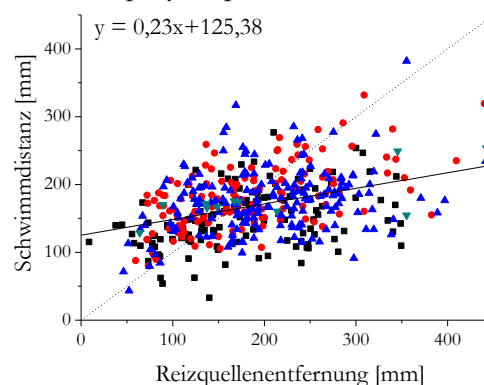
40 Hz



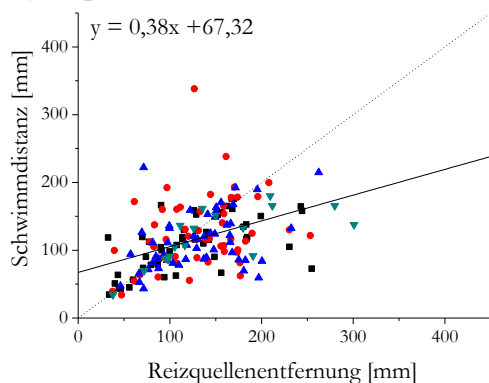
40 Hz mit 10 Hz Störreiz



40 Hz mit polyfrequentem Störreiz



Polyfrequent



- Krokodil 1
- Krokodil 2
- ▲ Krokodil 3
- ▼ Krokodil 4

Abb. 60 Schwimmstanz der Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung. Oben: Schwimmstanz auf den ungestörten 15 Hz Reiz (links) und den ungestörten 40 Hz Reiz (rechts). Mitte: Schwimmstanz auf den 40 Hz Reiz, der von einem 10 Hz Reiz (links) bzw. polyfrequentem Reiz (rechts) überlagert war. Unten: Schwimmstanz auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus. Schwarze Linie: Regressionsgerade aller Krokodile (Geradengleichung siehe Abbildungen); Gepunktete Linie: Ideale Lokalisation

Zur Entfernungslokalisierung könnten die Krokodile die Abnahme der Wellenamplitude mit steigender Reizquellenentfernung nutzen (siehe Kapitel 1.1, 2.2.1.3). Die Wellenamplitude hatte allerdings keinen **systematischen** Einfluss auf die Schwimmdistanz ($0,97 \geq p > 0$). Drei Krokodile schwammen bei geringen Amplituden von S+ (40 Hz) signifikant weiter, wenn S+ von einem polyfrequenten Reiz überlagert war (1: $\rho = -0,31$, $p = 0,02$; 2: $\rho = -0,31$, $p < 0,01$; 3: $\rho = -0,18$, $p = 0,01$). Die Wellenamplitude des polyfrequenten Störreizes hatte im Testbereich demgegenüber keinen Einfluss auf die Schwimmdistanz ($0,97 \geq p \geq 0,28$). Die Schwimmdistanz von Krokodil 4 war signifikant kürzer mit steigender Wellenamplitude von S+ ($\rho = -0,31$, $p = 0,02$) sowie sinkender Wellenamplitude des 10 Hz Störreizes ($\rho = 0,35$, $p = 0,01$).

Dieser Zusammenhang zwischen Wellenamplitude und Schwimmdistanz bei den gestörten 40 Hz Reizen könnte auch durch das veränderte Reiz-Rauschverhältnis mit dem Abstand zur Reizquelle verursacht worden sein (siehe Kapitel 3.6.1). Je größer die Amplitude von S+ im Vergleich zur Amplitude des Störreizes war, desto kleiner war der relative Distanzfehler in den Versuchen mit dem polyfrequenten Störreiz (Abb. 61 B) (1: $\rho = -0,46$, $p < 0,01$; 2: $\rho = -0,34$, $p = 0,01$; 3: $\rho = -0,32$, $p < 0,01$; 4: $\rho = -0,82$, $p = 0,03$). Auch bei den Versuchen mit dem 10 Hz Störreiz zeigte sich dieser Zusammenhang bei drei Krokodilen (Abb. 61 A) (1: $\rho = -0,41$, $p = 0,04$; 2: $\rho = -0,57$, $p < 0,01$; 3: $\rho = -0,37$, $p = 0,01$). Krokodil 4 wies keine signifikante Korrelation zwischen dem relativen Abstandsfehler und dem Reiz-Rauschverhältnis bei der Störung mit 10 Hz auf ($\rho = -0,05$, $p = 0,76$).

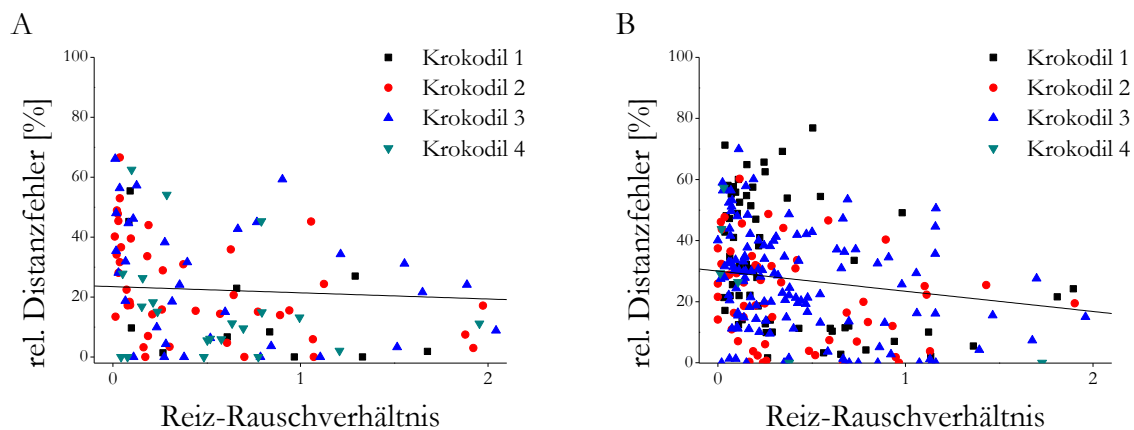


Abb. 61 Relativer Distanzfehler in Abhängigkeit vom Reiz-Rauschverhältnis (A: S+ 40 Hz, Störreiz 10 Hz, B: S+ 40 Hz, Störreiz polyfrequent Rauschen). **Reiz-Rauschverhältnis > 1: Amplitude von S+ > Amplitude Störreiz.** Schwarze Linie: Lineare Regressionsgerade (A: $y = -2,063x + 23,51$; B: $y = -6,615x + 30,04$)

Neben dem Reiz-Rauschverhältnis könnte auch die Art des Stimulus die Entfernungslokalisierung beeinflussen. So werden z.B. hohe Frequenzen schneller gedämpft als niedrige Frequenzen und sind deshalb in der Natur fast immer nur in der unmittelbaren Nähe zur Reizquelle vorhanden (siehe Kapitel 1.1; 3.1). Bei Darbietung von monofrequenten Wellenreizen (15 Hz und 40 Hz) unterschieden sich die relativen Distanzfehler allerdings nicht signifikant (Bonferroni $p > 0,05$; 15 Hz: \bar{x} 36 %; 40 Hz: \bar{x} 37 %). Ein signifikanter Unterschied in den relativen Distanzfehlern und der Art des Stimulus lag in einigen Fällen trotzdem vor (zweifache ANOVA $F(4,1558) = 40,36$, $p < 0,05$) (Abb. 62). Der relative Distanzfehler auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörten 40 Hz Reiz (\bar{x} 62 %) unterschied sich von den relativen Distanzfehlern bei allen anderen Stimuli (Bonferroni: $p < 0,05$; 40 Hz mit 10 Hz: \bar{x} 30 %, ungestörter polyfrequenter Stimulus: \bar{x} 25 %). Zudem unterschieden sich die relativen Distanzfehler auf den ungestörten 40 Hz Reiz und den ungestörten polyfrequenten Stimulus signifikant (Bonferroni: $p < 0,05$) (Abb. 62 b, e). Ein Unterschied zwischen den einzelnen Krokodilen lag nicht vor (zweifache ANOVA: $F(3,1558) = 2,14$, $p = 0,09$; Interaktion: $F(7,1558) = 24,96$, $p < 0,05$) (Abb. 62).

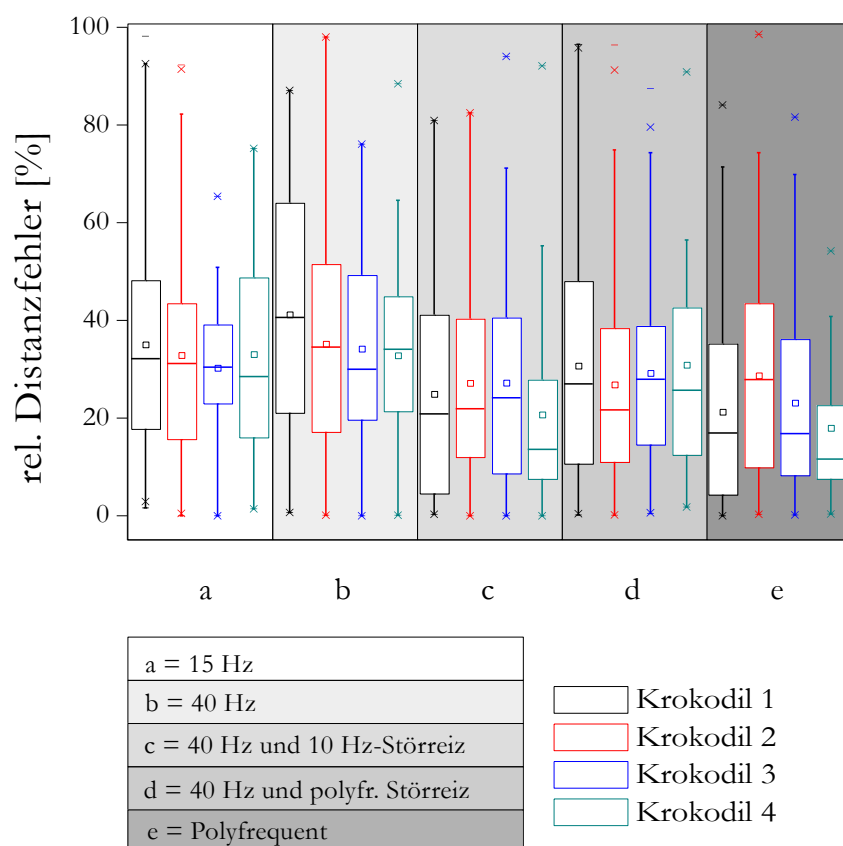
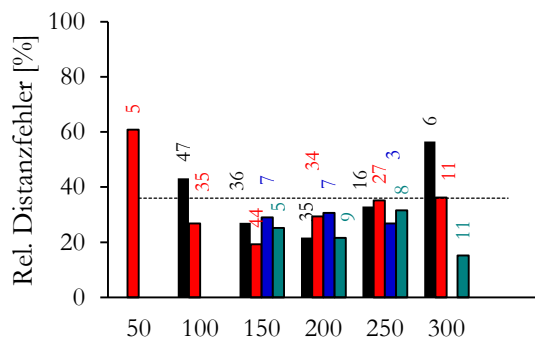


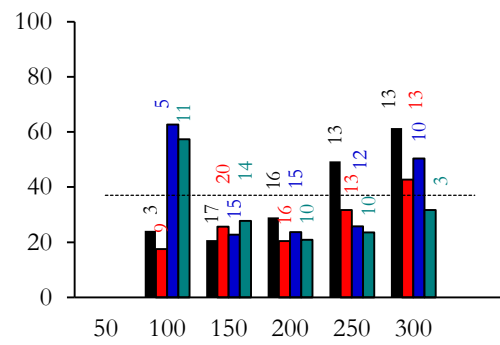
Abb. 62 Relative Distanzfehler der Nilkrokodilen (N=4) auf monofrequente, polyfrequente und gestörte Stimuli

Möglicherweise beruhen die signifikanten Unterschiede zwischen den relativen Distanzfehlern und der Art des Stimulus auf unterschiedlichen mittleren Abständen zur Reizquelle während der Versuche. Sofern die Krokodile das Frequenzspektrum zur Entfernungslokalisation nutzen, müssten die Distanzfehler mit steigender Frequenz größer werden, da die Tiere im Mittel kürzer schwimmen. Die relativen Distanzfehler bei der Entfernungslokalisation korrelierten jedoch nicht **systematisch** mit dem Abstand zur Reizquelle ($0,97 \geq p > 0$). Die Distanzfehler auf die ungestörten 15 Hz und 40 Hz Reize von jeweils zwei Krokodilen waren mit steigendem Abstand zur Reizquelle signifikant größer (Krokodil 2 15 Hz: $\rho=0,27$, $p<0,01$; Krokodil 4 15 Hz: $\rho=0,35$, $p=0,02$; Krokodil 1 40 Hz: $\rho=0,46$, $p<0,01$; Krokodil 2 40 Hz: $\rho=0,24$, $p=0,03$) (Abb. 63). Die Krokodile schwammen im Durchschnitt bei einem 40 Hz Reiz nicht kürzer als bei einem 15 Hz Reiz (Abb. 61, 62, 63). Die Distanzfehler von Krokodil 4 stiegen mit dem Abstand zur Reizquelle bei einem ungestörten polyfrequenten Stimulus signifikant ($\rho=0,64$, $p=0,01$). Bei dem mit dem polyfrequenten Reiz gestörten 40 Hz Stimulus stieg der Distanzfehler bei drei Krokodilen mit steigender Reizquellenentfernung (Krokodil 1: $\rho=0,66$, $p<0,01$; 2: $\rho=0,5$, $p<0,01$; 3: $\rho=0,66$, $p<0,01$) (Abb. 63).

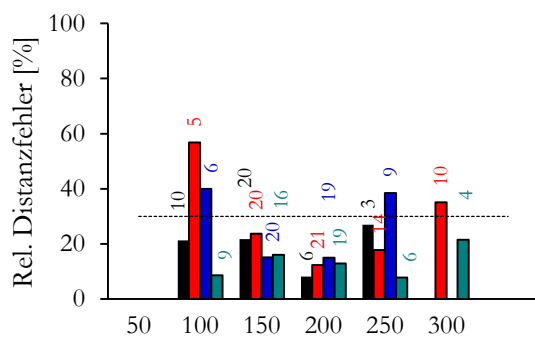
15 Hz



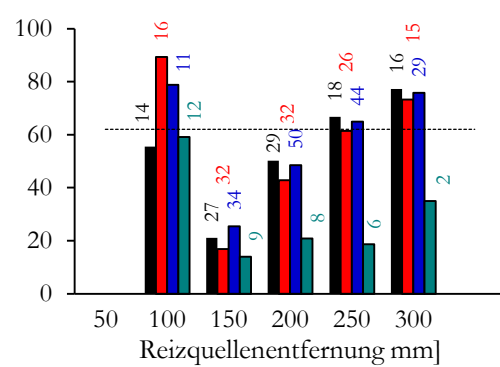
40 Hz



40 Hz mit 10 Hz Störreiz



40 Hz mit polyfrequentem Störreiz



Polyfrequent

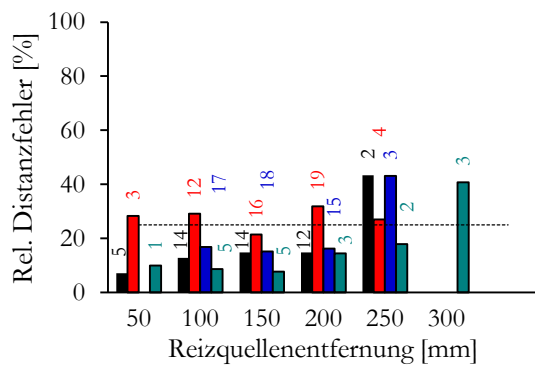


Abb. 63 Median der relativen Distanzfehler (%) für verschiedene Abstandscluster (50 mm breit) von Nilkrokodilen (N=4). Gestrichelte Linie: Durchschnittlicher Fehler. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.6.4 Stimulus und Reaktionsbereitschaft

Die Art des Reizes könnte einen Einfluss auf die Häufigkeit positiver Reaktionen haben. So könnten z.B. die gestörten Reize schwieriger wahrnehmbar sein und dementsprechend die Reaktionshäufigkeit verringern. Hohe Frequenzen sind in der Natur nur in Reizquellennähe vorhanden und könnten beim Lauerjäger Krokodil häufiger eine Reaktion auslösen, als niedrige Frequenzen (siehe Kapitel 1.1, 1.2.1, 3.1). Zudem ähnelt ein polyfrequenter Stimulus einem natürlichen Reiz und könnte dementsprechend häufiger eine Reaktion auslösen. Die prozentuale Reaktionsbereitschaft der einzelnen Tiere (N=4) variierte in diesen Versuchen bei den verschiedenen Stimuli sehr stark (Abb. 64). Krokodil 2, 3 und 4 reagierten auf den mit 10 Hz gestörten S+ Reiz (40 Hz) am häufigsten (55 bis 70 %). Krokodil 1 reagierte auf den ungestörten 40 Hz Reiz mit 46% am häufigsten, während Krokodil 4 bei diesem Reiz mit 36% am seltensten reagierte. Die Krokodile 1 bis 3 antworteten auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus am geringsten (26 bis 34 %).

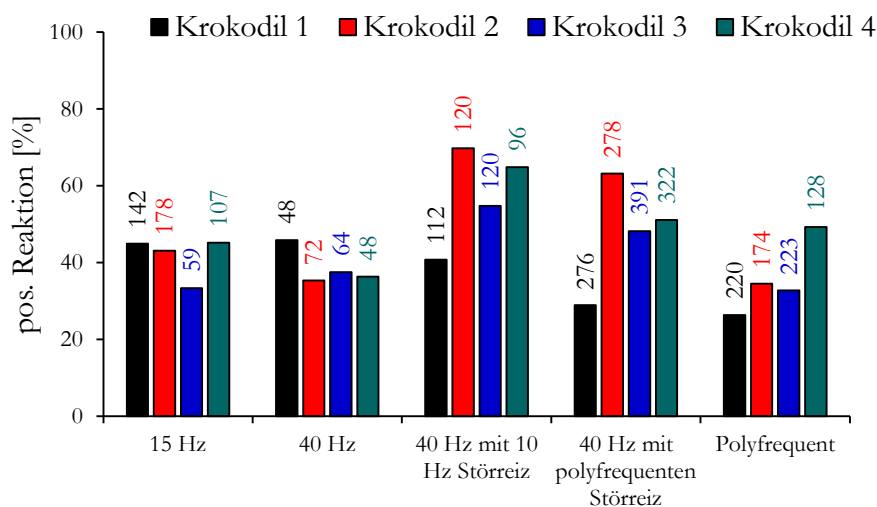


Abb. 64 Positive Reaktionen (%) von Nilkrokodilen (N=4) in Abhängigkeit von der Art des Stimulus. Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

3.6.5 Wellenamplitude und Reaktionsbereitschaft

Um zu überprüfen, ob die Amplitude bei überschwelligen Reizen einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft hat, wurde der Zusammenhang zwischen Wellenamplitude und Reaktionsbereitschaft überprüft. Ein **systematischer** Zusammenhang zwischen Reaktionsbereitschaft und Wellenamplitude bestand nicht (siehe Anhang Tab. 15) ($0,98 \geq p > 0$).

Bei den gestörten Reizen (S+ 40 Hz) könnte das Reiz-Rauschverhältnis einen Einfluss auf die Häufigkeit positiver Reaktion haben. Zum Beispiel könnte bei einer großen Amplitude des Störreizes S+ nicht mehr wahrnehmbar sein. Das Reiz-Rauschverhältnis korrelierte jedoch nicht mit der Reaktionsbereitschaft bei dem mit 10 Hz gestörtem S+ Reiz ($0,97 \geq p \geq 0,11$). Bei Störung mit dem polyfrequenten Reiz reagierten drei Nilkrokodile mit höherer Amplitude von S+ im Vergleich zum Störreiz zunehmend häufiger (Krokodil 1: $r=0,152$, $p=0,01$; 3: $r=0,12$, $p=0,04$; 4: $r=0,4$, $p<0,01$, Ausnahme Krokodil 2: $r=-0,074$ $p=0,28$).

3.6.6 Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft

Neben der Amplitude könnte der Abstand zur Reizquelle und der Reizwinkel einen Einfluss auf die Häufigkeit positiver Reaktionen haben. Krokodile sind Lauerjäger und greifen meist erst an, wenn die Beute in unmittelbarer Nähe ist (siehe Kapitel 1.2.1). Der Abstand zur Reizquelle hatte in diesen Versuchen allerdings keinen **systematischen** Einfluss auf die Häufigkeit positiver Reaktionen ($0,9 \geq p > 0$) (siehe Anhang Tab. 16). Drei Krokodile reagierten auf den mit 10 Hz gestörten S+ Reiz mit steigendem Abstand zur Reizquelle seltener (siehe Anhang Tab. 16). Alle vier untersuchten Nilkrokodile reagierten mit steigender Reizquellenentfernung auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus sowie auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörtem S+ Reiz seltener. Zudem reagierten Krokodil 2 und 3 auf den ungestörten 15 Hz Reiz mit steigendem Reizquellenabstand seltener (siehe Anhang Tab. 16).

Ein **systematischer** Einfluss des Reizwinkels auf die Reaktionsbereitschaft bestand nicht ($0,91 \geq p \geq 0,02$) (siehe Anhang Tab. 17).

3.6.7 Reaktionszeiten

3.6.7.1 Art des Stimulus und Reaktionszeit

Die Frequenz einer Oberflächenwelle könnte einen Einfluss auf die Reaktionszeit haben, da eventuell eine minimale Anzahl von Wellenzyklen zur Auslösung einer Reaktion benötigt werden (siehe Kapitel 1.1). Zudem könnte ein gestörter Reiz schwieriger wahrnehmbar sein und dadurch zu einer Verlängerung der Reaktionszeit führen. Die Reaktionszeiten auf die verschiedenen Stimuli unterschieden sich signifikant (zweifache ANOVA: $F(4,1284)=43,21$, $p<0,05$). Die Reaktionszeiten auf den mit 10 Hz oder mit dem polyfrequenten Wellenreiz gestörten S+ Reiz (Reaktionszeiten in beiden Fällen \bar{X} 0,93 s) waren, anders als erwartet, signifikant kürzer als die Reaktionszeiten auf die ungestörten Reize (15 Hz: \bar{X} 1,47 s; 40 Hz: \bar{X} 1,42 s; polyfrequenten Stimulus: \bar{X} 1,63 s; Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 65). Demgegenüber waren die Reaktionszeiten auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus signifikant länger als die Reaktionszeiten auf den ungestörten 40 Hz Reiz (Bonferroni: $p<0,05$), jedoch nicht länger als die Reaktionszeiten auf den ungestörten 15 Hz Reiz (Bonferroni: $p>0,05$). Die Reaktionszeiten der Krokodile unterschieden sich zum Teil ebenfalls signifikant (zweifache ANOVA: $F(3,1284)=11,54$, $p<0,05$; Interaktion: $F(12,1284)=2,4$, $p<0,05$; Bonferroni: $p\leq 0,01$), außer die Reaktionszeiten von Krokodil 1 und 4 (Krokodil 1: \bar{X} 1,06 s, 4: \bar{X} 1,02 s; Bonferroni: $p>0,05$), sowie 2 und 3 (Krokodil 2: \bar{X} 1,3 s, 3: \bar{X} 1,44 s, Bonferroni: $p>0,05$) (Abb. 65).

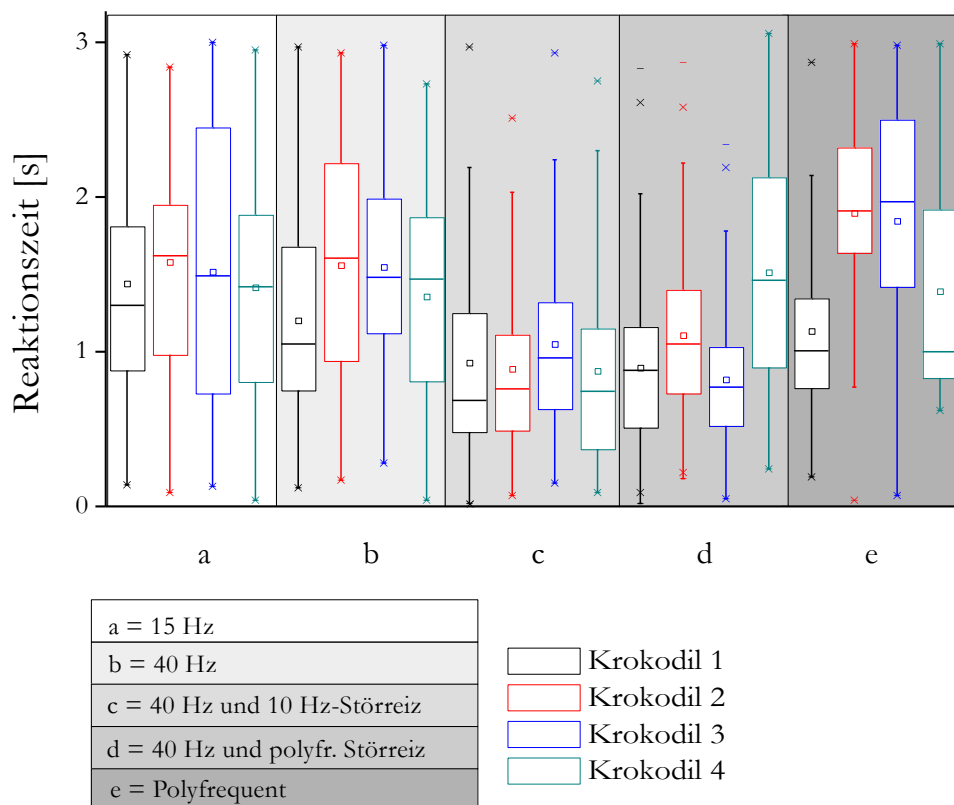


Abb. 65 Reaktionszeiten der Nilkrokodile (N=4) auf ungestörte monofrequente, polyfrequente und gestörte Wellenreize

3.6.7.2 Wellenamplitude und Reaktionszeit

Um zu überprüfen, ob die Wellenamplitude einen Einfluss auf die Reaktionszeit hatte, wurden die Wellenamplitude mit der Reaktionszeit korreliert. Mit steigender Amplitude von S+ stieg die Reaktionszeit hochsignifikant ($p \leq 0,01$) bei drei Krokodilen auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörtem S+ Reiz (siehe Anhang Tab. 18). Die Wellenamplitude des Störreizes hatte mit einer Ausnahme (Krokodil 3: $\rho = -0,22$, $p < 0,01$) keinen Einfluss auf die Reaktionszeit ($0,74 \geq p \geq 0,11$). Bei allen anderen Stimuli hatte die Wellenamplitude keinen signifikanten Einfluss auf die Reaktionszeiten ($0,93 \geq p \geq 0,06$).

Je mehr sich die Amplituden von S+ und Störreiz gleichen bzw. je größer die Amplitude des Störreizes ist, desto schwieriger ist möglicherweise das Erkennen von S+. Dies könnte einen Einfluss auf die Reaktionszeit haben. Wurde S+ mit einem 10 Hz Reiz gestört, hatte das Reiz-Rauschverhältnis keinen Einfluss auf die Reaktionszeit ($0,77 \geq p \geq 0,06$). Demgegenüber stiegen die Reaktionszeiten bei drei Krokodilen mit zunehmendem Reiz-Rauschverhältnis (S+ 40 Hz, Störreiz polyfrequenten Wellenreiz) signifikant (1: $\rho = 0,31$, $p < 0,01$; 2: $\rho = 0,51$, $p < 0,01$; 3: $\rho = 0,49$, $p < 0,01$). Bei Krokodil 4 bestand diese Zusammenhang nicht ($p = 0,67$).

3.6.7.3 Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Reaktionszeit

Neben der Art des Stimulus könnte auch die Reizquellenentfernung und der Reizwinkel einen Einfluss auf die Reaktionszeit haben, denn je weiter die Beute entfernt ist, desto schneller müssen die Krokodile reagieren, um die Beute zu bekommen. Der Abstand zur Reizquelle hatte jedoch keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionszeit. Drei Krokodilen reagierten mit steigendem Abstand zur Reizquelle schneller auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörtem S+ Reiz (Krokodil 1, 2, 3: $p < 0,01$) (siehe Anhang Tab. 19). Auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus reagierte Krokodil 1 mit steigender Reizquellenentfernung signifikant ($q = 0,34$, $p = 0,02$) langsamer (siehe Anhang Tab. 19).

Die Reaktionszeiten korrelierten nicht **systematisch** mit dem Winkel zur Reizquelle ($0,995 \geq p \geq 0,009$) (siehe Anhang Tab. 20).

3.6.8 Geschwindigkeit der Bewegung

3.6.8.1 Art des Stimulus und Geschwindigkeit der Bewegung

Die Art des Stimulus könnte einen Einfluss auf die Geschwindigkeit einer Bewegung gehabt haben. Bei einer Störung des Reizes könnte z.B. eine langsamere Bewegung erfolgen, da die Krokodile Schwierigkeiten hatten, die Wellen zu erkennen und zu lokalisieren. Die Krokodile bewegten sich bei den verschiedenen Stimuli unterschiedlich schnell auf die Reizquelle zu (zweifache ANOVA: $F(4,1267)=4,34$, $p<0,05$). Auf den mit 10 Hz gestörten 40 Hz Reiz bewegten sich die Tiere signifikant schneller (\bar{O} 133,75 mm/s) (Abb. 66 c) als auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörten 40 Hz Reiz (\bar{O} 118,75 mm/s; Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 66 d), sowie auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus (\bar{O} 107,15 mm/s; Bonferroni: $p<0,05$) (Abb. 66 e). Die Geschwindigkeiten der einzelnen Krokodile ($N=4$) unterschieden sich ebenfalls signifikant (Zweifache ANOVA: $F(3,1267)=13,2$, $p<0,05$; Interaktion: $F(7,1267)=8,11$, $p<0,05$). Die Krokodile 2 (\bar{O} 114,86 mm/s) und 3 (\bar{O} 108,25 mm/s) bewegten sich signifikant langsamer (Bonferroni: $p<0,05$) als die Krokodile 1 (\bar{O} 134,28 mm/s) und 4 (\bar{O} 136,33 mm/s) (Abb. 66).

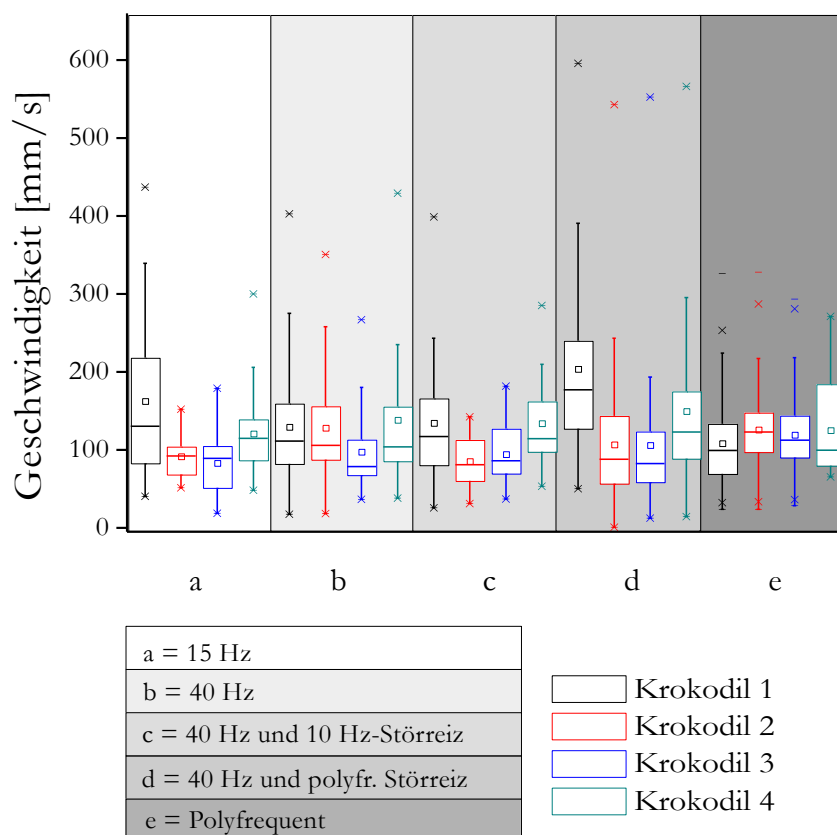


Abb. 66 Geschwindigkeiten der Bewegungen von Nilkrokodilen ($N=4$) auf ungestörte monofrequente, polyfrequente und gestörte Wellenreize

3.6.8.2 Wellenamplitude und Geschwindigkeit der Bewegung

Die Wellenamplitude hatte keinen **systematischen** Einfluss auf die Geschwindigkeit der Bewegung ($0,99 \geq p \geq 0,0002$). Die Geschwindigkeiten der Bewegungen von zwei Krokodilen (Krokodil 2, 3) zeigten auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörtem S+ Reiz eine signifikante aber schwache Korrelation (sowohl pos. als auch neg.) mit der Wellenamplitude von S+ (siehe Anhang Tab. 21). Jeweils ein Krokodil bewegte sich mit steigender Wellenamplitude schneller auf den ungestörten monofrequenten 15 Hz (Krokodil 2) und 40 Hz Reiz (siehe Anhang Tab. 21).

Das Reiz-Rauschverhältnis könnte ebenfalls die Geschwindigkeit der Bewegung beeinflussen. Je größer das Reiz-Rauschverhältnis, desto leichter können die Reize erkannt und lokalisiert werden (siehe Kapitel 1.1). Die Geschwindigkeit der Hinwendung zur Reizquelle korrelierte nicht **systematisch** mit dem Reiz-Rauschverhältnis. Bei der Reaktion auf den mit 10 Hz gestörten 40 Hz Reiz bestand bei keinem Tier ein Zusammenhang zwischen Reiz-Rauschverhältnis und Bewegungsgeschwindigkeit ($0,83 \geq p \geq 0,13$). Bei den Krokodilen 1, 3 und 4 bestand ebenfalls kein Zusammenhang zwischen dem Reiz-Rauschverhältnis (S+ 40 Hz mit polyfrequentem Störreiz) und der Reaktionsgeschwindigkeit ($0,81 \geq p \geq 0,16$). Krokodil 2 bewegte sich langsamer je höher die Wellenamplitude von S+ (40 Hz) im Vergleich zum polyfrequenten Störreiz war ($\rho = -0,2$, $p = 0,03$).

3.6.8.3 Reizquellenentfernung, Reizwinkel und Geschwindigkeit der Bewegung

Neben der Art des Stimulus könnte auch der Abstand zur Reizquelle einen Einfluss auf die Reaktionszeit gehabt haben. Je weiter die Tiere von einer Beute entfernt sind, desto schneller müssen sie sich bewegen um an die Beute zu gelangen. Der Abstand zur Reizquelle hatte mit zwei Ausnahmen (Krokodil 1: 40 Hz; 3: 40 Hz/Polyfrequenten Störreiz) keinen Einfluss auf die Geschwindigkeit der Bewegung ($0,99 \geq p \geq 0,001$) (siehe Anhang Tab. 22).

Neben Abstand zur Reizquelle und der Art des Stimulus ist auch ein Einfluss des Reizwinkels möglich. Der Winkel hatte aber keinen **systematischen** Einfluss auf die Geschwindigkeit der Bewegung ($0,96 \geq p \geq 0,01$) (siehe Anhang Tab. 23).

3.6.9 Reizquellenberührung und Schnappverhalten

Die Häufigkeit der Berührung einer Reizquelle könnte ebenfalls Aufschluss darüber geben, ob bzw. wie genau Krokodile eine Reizquelle identifizieren und lokalisieren können. Krokodil 1 und 4 zeigten die höchste Berührungshäufigkeit (Krokodil 1: 54,4 %; 4: 46,5 %) auf den mit 10 Hz gestörten 40 Hz Reiz, während Krokodil 2 bei den mit einem polyfrequentem Reiz gestörten 40 Hz Reiz die höchste Häufigkeit der Berührung aufwies (44,8 %) (Abb. 67 A). Krokodil 3 berührte die Reizquelle bei der Reaktion auf den ungestörten 15 Hz Reiz am häufigsten (39,1 %) und auf den ungestörten 40 Hz Reiz am wenigsten (29 %). Bei der Reaktion auf den ungestörten 40 Hz Reiz berührte Krokodil 2 die Reizquelle ebenfalls am seltensten (20,4 %), während Krokodil 1 und 4 auf den mit einem polyfrequenten Reiz gestörtem 40 Hz Reiz die Reizquelle nur in 32,5 % (Krokodil 1) bzw. 0 % (Krokodil 4) berührten. Ein Zusammenhang zwischen der Häufigkeit der Reizquellenberührung und der Art des Stimulus bestand dementsprechend nicht (Abb. 67 A).

Neben der Berührung der Pipette kann auch das Schnappen einen Hinweis auf die Genauigkeit der Entfernungslokalisierung bzw. auf die Attraktivität des Stimulus geben (siehe Kapitel. 3.3.2.5). Das Schnappen trat im Durchschnitt bei den Versuchen (N=4, n=1409) mit dem ungestörten 15 Hz Reiz (\bar{O} : 7,8 %) und den mit einem 10 Hz gestörten 40 Hz Reiz (\bar{O} : 6,6 %) am häufigsten auf. Bei den ungestörten 40 Hz Reizen trat das Verhalten im Durchschnitt in 0,6 % aller Reaktionen auf. Die Häufigkeit des Schnappverhaltens auf die ungestörten polyfrequenten Stimuli lag bei 2,1 % und auf den mit einem polyfrequentem Reiz gestörten S+ Reiz bei 2,4 %. Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen der Häufigkeit des Schnappverhaltens und Art des präsentierten Reizes bestand nicht (Abb. 67 B). Die Zahl der Schnappreaktionen war zu gering, um einen möglichen Einfluss der Reizamplitude und der Reizquellenentfernung auf diesen Parameter zu untersuchen.

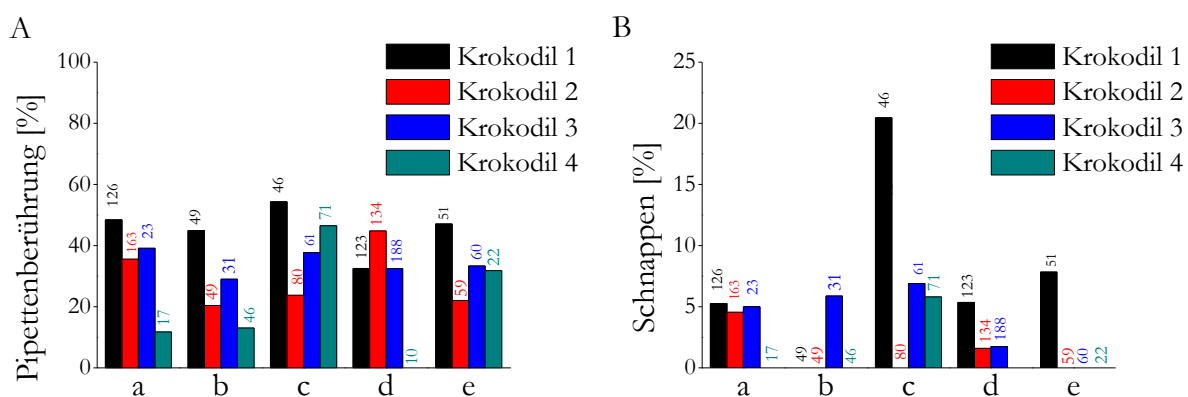


Abb. 67 Pipettenberührung (% A) und Schnappverhalten (% B) in Abhängigkeit vom Stimulus (a: ungestörter 15 Hz Reiz, b: ungestörter 40 Hz Reiz, c: mit 10 Hz gestörter 40 Hz Reiz, d: mit polyfrequentem Rauschen gestörter 40 Hz Reiz, e: ungestörter polyfrequenten Stimulus). Die Zahl der Versuche (n) ist jeweils oberhalb der Balken angegeben

4 Diskussion

4.1 Natürliche Stimuli

Die untersuchten natürlichen Stimuli hatten Frequenzen von 1 bis 141 Hz. Jedoch beinhalteten nur durch Insekten erzeugte Oberflächenwellen Frequenzen über 55 Hz. Bei diesem Wellentyp wurden in anderen Studien ebenfalls Frequenzen bis 140 Hz aufgezeichnet (Lang, 1980 a). Aufgrund der Tiefpasseigenschaft des Wassers werden diese hohen Frequenzen jedoch schnell herausgefiltert und die Bandbreite der Oberflächenwelle verringert sich mit der Laufstrecke der Welle (siehe Kapitel 1.1, 2.2.1.3) (Abb. 14). Frequenzen über 100 Hz können durch ein Insekt produziert werden, allerdings liegt der Hauptanteil der Frequenzen unter 100 Hz. Die Frequenzbandbreite der durch abiotischen und biotischen Erzeuger (außer Insekten) ausgelösten Wellen unterscheidet sich nicht voneinander (beide Typen hatten eine Bandbreite < 22 Hz). Der Anteil (Amplitude, Häufigkeit) der einzelnen Frequenzen innerhalb einer Welle variierte jedoch zwischen den verschiedenen Wellenarten (Abb. 15 bis 18). Mit Hilfe ihres Frequenzgehalts können die Wellen also unterschieden werden. Auch waren abiotisch ausgelöste Wellen deutlich kürzer (< 1 s) und wiesen im Gegensatz zu den biotischen Wellen (Dauer > 2 s) eine starke Regelmäßigkeit auf. Dies bestätigt bereits durchgeführte Untersuchungen von Oberflächenwellen (Zusammenfassung: Bleckmann, 1994). Eine Ausnahme bilden durch Wind erzeugte Wellen. Dieser Wellentyp weist ein Frequenzspektrum bis maximal 10 Hz (Windgeschwindigkeit bis $12 \pm 2,8$ km/h) auf (Bleckmann und Rovner, 1984). Die Dauer und Regelmäßigkeit bei den biotisch erzeugten Wellen variierte von Messung zu Messung sehr stark und hing von der Bewegung des Wellenerzeugers ab. Die durch Insekten erzeugten Wellenamplituden lagen bei anderen Studien zwischen $2,2 \pm 0,4$ μm und $80,6 \pm 17,9$ μm (Lang, 1980 a; Bleckmann und Rovner, 1984). Die in dieser Studie durch Insekten ausgelösten Wellenamplituden erreichten bis zu 800 μm , während Krokodile sogar Wellen mit Amplituden von über 5000 μm produzierten. *Mus musculus* und *Bombina orientalis* lösten Oberflächenwellen mit Amplituden bis zu 700 μm aus. Walkowiak und Münz (1985) haben bei *Bombina bombina* und *B.orientalis* erzeugten Wellen Amplituden bis zu 280 μm gemessen. Fische lösten in früheren Studien Wellen Amplituden von bis zu 750 μm aus (Bleckmann und Lotz, 1987). Die höchsten Amplituden lagen bei allen untersuchten Wellen im niederfrequenten Bereich des Frequenzspektrums (5 bis 21 Hz) (Abb. 15 bis 18). Die Amplitude einer mit Hilfe eines Stabes künstlich erzeugten Welle ist abhängig von der Größe, Eintauchtiefe und Eintauchgeschwindigkeit des Stabes (Bleckmann, 1985 b). Dementsprechend können Wellenamplituden auch aufgrund der Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung nicht zur Reizdiskriminierung verwendet werden

(Lang, 1980). Deshalb können auch die Form und Dauer einer Welle je nach Erzeugungsart stark variieren.

4.2 Kontrollversuche

Die Kontrollversuche 1 zeigt, dass die Krokodile auch spontan reagierten (max. zu 13,3 %). Die Häufigkeit der Spontanreaktionen erklärt jedoch nicht die Häufigkeit positiver Reaktionen bei den Versuchen zur Sensitivität, Reizdiskriminierung und Lokalisation. Die Krokodile reagierten z.B. bei der Sensitivitätsbestimmung auf überschwellige Wellen in $89,2 \pm 3,9$ % (*Crocodylus niloticus*) bzw. $77,6 \pm 0,8$ % (*Caiman crocodilus*) aller Fälle. Eine Auslösung positiver Reaktionen durch versteckte Hinweise des Versuchsleiters kann somit ausgeschlossen werden. Bei abgeklebter Pipette lag die Häufigkeit der Reaktionen in Richtung Reizquelle bei maximal 11,7 % und damit im Bereich der Spontanreaktionen. Mississippi-Alligatoren reagieren auf Töne im Bereich 40 bis 8000 Hz (Higgs et al., 2002). Angepasst an die Kontaktrufe der Jungtiere weisen Krokodile ihre höchste akustische Sensitivität im Frequenzbereich 300 bis 2000 Hz auf (Manley, 1970; Wever, 1978; Higgs et al., 2002; Carr et al., 2009; Vergne et al., 2009; Vergne et al., 2011; Bierman und Carr, 2015). Die akustischen Geräusche bei der Wellenproduktion (15 bis 80 Hz) lagen demnach nicht im Bereich der höchsten akustischen Sensitivität bzw. teilweise außerhalb des akustisch nachgewiesenen Wahrnehmungsvermögens von Krokodilen. Die geringe Anzahl von positiven Reaktionen (max. zu 11,7 %) bei abgeklebter Pipette (Kontrollversuch 2) lässt auf eine erfolgreiche akustische Maskierung während der Versuche zur Sensitivität, Diskriminierung und Lokalisation schließen. Ein Abschalten der akustischen Maskierung bewirkte zunächst keine Reaktion in Richtung zur Reizquelle, sondern nur eine kurze ungerichtete Bewegung, die bei akustischer Maskierung nicht auftrat. Wurde eine Oberflächenwelle erzeugt, reagierten die Nilkrokodile mit einer Hinwendung zur Reizquelle. Die Reaktionszeiten waren bei diesen Versuchen (Kontrollversuch 3) signifikant niedriger und nach mehrmaliger Präsentation beider Stimuli (Geräusch und Welle) reagierten die Tiere sogar häufig schon vor dem Eintreffen der Welle. Möglicherweise fanden bei verschlossener Pipette ohne akustische Maskierung keine Reaktionen in Richtung zur Reizquelle statt, da die Tiere das Geräusch nicht mit einer Wellenreizgebung in Verbindung brachten. Diesen Zusammenhang lernten sie vermutlich erst bei Präsentation beider Stimuli (Geräusch und Welle).

Reaktionen im Hellen (Kontrollversuche 4) erfolgten signifikant schneller als die Reaktionen im Dunkeln. Teilweise reagierten die Tiere im Hellen schon vor dem Eintreffen der Welle. *Aplocheilus lineatus* zeigte bei gleichzeitiger visueller Wahrnehmung von Oberflächenwellen keine Veränderung der Reaktionszeit (Bleckmann, 1980; Mogdans et al., 2002). Visuelle Reize können bei *A. lineatus* und *Dolomedes triton* nicht alleine zur Identifikation und Lokalisation von Beute genutzt werden



Abb. 68 Auge von *Caiman crocodilus* bei verschiedenen Beleuchtungsstärken. Beleuchtungsstärke von links nach rechts; 10 lx, 70 lx, 140 lx und 500 lx (eigene Aufnahmen)

(Bleckmann und Lotz, 1987; Mogdans et al., 2002). Die Messungen der Lichtverhältnisse während der Versuche zur Sensitivität, Diskriminierung und Lokalisation zeigen eine Beleuchtungsstärke von null Lux im Spektralbereich von 340 bis 882 nm. Neben Stäbchen hat die Retina der Krokodile drei Einzel-Zapfen und einen Doppel-Zapfen (Nagloo et al., 2016). Untersuchungen zeigen beim Süßwasser-Krokodil *Crocodylus johnstoni* und Salzwasserkrokodil *Crocodylus porosus* einen geringfügigen Unterschied zwischen den Absorptionsmaxima der Photorezeptoren als Anpassung an ihren Lebensraum. Im Vergleich zu dem Süßwasserkrokodil sind die Maxima der Salzwasserkrokodile zu kürzeren, in Salzwasser häufiger vorkommenden Wellenlängen hin verschoben. Der gemessene Spektralbereich der Beleuchtungsstärke deckt jedoch den gesamten Bereich der visuellen Wahrnehmung von Krokodilen ab (Dartnall und Lythgoe, 1965; Nagloo et al., 2016). Eine mögliche Fehlerquelle bei den Versuchen könnte das unvollständige verschließen des Theaterstoffs gewesen sein. Krokodile können ihre Beute auch bei schlechten Lichtverhältnissen jagen (Fleishman et al., 1988; Soares, 2002). Aufgrund einer hohen Anzahl von Stäbchen, einem Tapetum lucidum, einer pigmentierten Retina und einer starken Variation der Pupillengröße wird die Sehkraft bei schwachen Lichtverhältnissen maximiert (Laurens und Detwiler, 1921; Kalberer und Pedler, 1963; Underwood, 1970; Dieterich und Dieterich, 1978; Grigg und Gans, 1993; Smith et al., 1995; Whiting und Whiting., 2011; Grigg und Kirshner, 2015) (Abb. 68). Zudem bewirkt die hohe Regenerationsrate des Rhodopsins mitunter eine schnelle Adaptation an die Dunkelheit (Wald et al., 1957; Smith et al., 1995). Die Unterschiede in den Reaktionszeiten, das wiederholte Messen der Beleuchtungsstärke und die Verdunkelung des gesamten Versuchsraums machen eine Beteiligung des visuellen Systems bei den Versuchen zur Sensitivität, Diskriminierung und Lokalisation sehr unwahrscheinlich. Die Mehrheit der Reaktionen in Richtung zur Reizquelle wurde demzufolge durch die Oberflächenwellen und nicht durch visuelle oder akustische Reize ausgelöst.

4.3 Sensitivität auf Oberflächenwasserwellen

4.3.1 Sensitivitätsschwellen

Die ISOs der Krokodile reagieren schon auf schwache mechanische Stimuli (Leitch und Catania, 2012). Folglich führte ein Abdecken der ISOs mit Elastomeren dazu, dass Alligatoren (*Alligator mississippiensis*) auf Wasseroberflächenwelle keine Reaktion mehr zeigten (Soares, 2002). Die in der vorliegenden Untersuchung beobachteten Reaktionen der Krokodile und des Kaimans auf Oberflächenwellen des Wassers wurden wahrscheinlich durch die ISOs vermittelt. Wellenstimuli mit einem Frequenzgehalt zwischen 5 und 100 Hz sind relevant für die Wahrnehmung von Insekten (siehe Kapitel 4.1; Lang, 1980 a; Bleckmann, 1985 b; Bleckmann, 1994). Folgerichtig können an der Wasseroberfläche jagende Arten wie der Wasserläufer, der Rückenschwimmer oder der Streifenhechtling Oberflächenwellen im Frequenzbereich 5 bis 100 Hz wahrnehmen (Zusammenfassung: Bleckmann, 1994). Die meisten an der Wasseroberfläche jagenden Tiere zeigen einen Anstieg der Sensitivität mit steigender Reizfrequenz (Abb. 69). Dies bedeutet, dass auch kleine Wegamplituden der hochfrequenten Wellenkomponenten (50 bis 100 Hz), die typisch für Insektenstimuli sind (siehe Kapitel 3.1, 4.1), von den Tieren detektiert werden können. Eine Ausnahme bildet die Mückenlarve *Aedes aegypti*, die ebenfalls auf Oberflächenwellen des Wassers reagiert. Ihr niedrigster Schwellenwert liegt zwischen 10 Hz und 20 Hz. Die Mückenlarven nutzen die Oberflächenwellen nicht zur Beutelokalisation, sondern zum Schutz vor Insekten, die auf der Wasseroberfläche jagen. Die jagenden Insekten produzieren hauptsächlich Oberflächenwellen mit

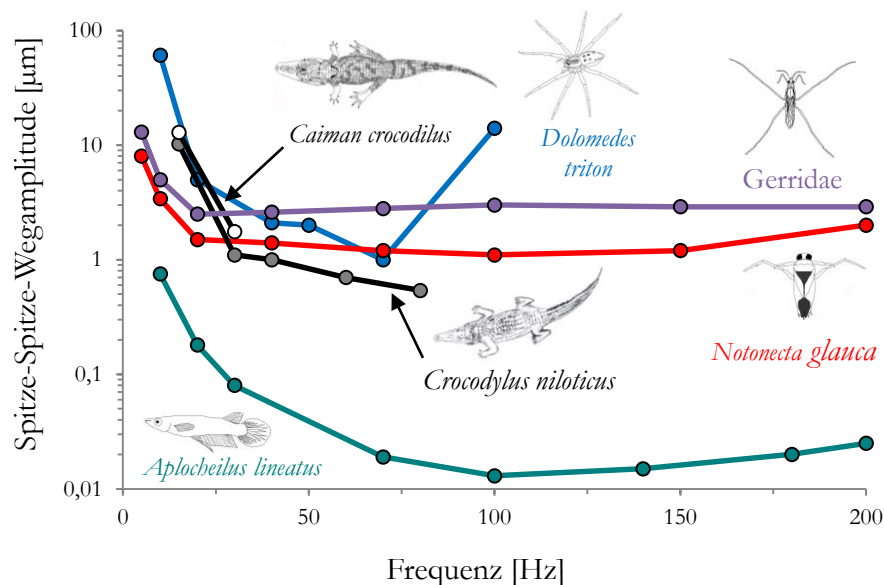


Abb. 69 Verhaltensschwellenwerte (Wegamplitude) von *A.lineatus*, *D.triton*, *N.glauca*, *Gerridae*, *C.crocodilus* und *C.niloticus* in Abhängigkeit von der Frequenz der Oberflächenwelle. Zur Bestimmung des Schwellenwertes wurden bei den aufgelisteten Tierarten sinusförmige Oberflächenwellen als Stimulus verwendet (verändert nach Bleckmann, 1994)

Frequenzen zwischen 10 Hz und 30 Hz (Markl und Hauff, 1973). Innerhalb der hier präsentierten Frequenzbreite (15 bis 80 Hz) können auch juvenile Nilkrokodile und Brillenkaimane Oberflächenwellen wahrnehmen. Ebenso wie die anderen an der Wasseroberfläche jagenden Arten

reagieren die Krokodile – im Hinblick auf die Wegamplitude – am sensitivsten auf Wellenfrequenzen größer 15 Hz. Zudem ist die Sensitivität der Krokodile ähnlich (z.B. 0,5 μm Spitze-Spitze-Wegamplitude bei 80 Hz) zu der Sensitivität von den an der Wasseroberfläche jagenden Insekten (z.B. *Notonecta glauca*: 1 μm bei 100 Hz und 150 Hz; Markl und Wiese, 1969; Wiese, 1972; Markl und Hauff, 1973; Lang, 1980 b) und semiaquatischen Spinnen (*D. triton*: 1 μm bei 70 Hz; Bleckmann und Barth, 1984) (Abb. 69). Nur die Oberflächenfische *A. lineatus* und *Pantodon buchholzi* weisen bei Verhaltensversuchen minimalere Schwellenwerte auf (z.B. *A. lineatus*: 0,01 μm bei 100 Hz) (Abb. 69). Diese beiden Arten detektieren Oberflächenwellen mit ihren Kopfseitenlinien-Neuromasten (Schwartz, 1970), einem hydrodynamisch-sensorischem System, dass für seine extreme Sensitivität bekannt ist (Bleckmann, 1994). Wie die oben genannten Jäger fressen juvenile Krokodile hauptsächlich Insekten, die auf die Wasseroberfläche gefallen sind (Cott, 1961). Ihre Sensitivität auf Oberflächenwellenstimuli ist somit an die Detektion von Insekten angepasst. Möglicherweise verändern die Krokodile im Laufe ihres Lebens mit der bevorzugten Beute ihre Sensitivität. Mit steigender Körpergröße präferieren Krokodile Fische, Amphibien oder Säugetiere als Beute (Gans, 1989; Davenport et al., 1990). Bei Kontakt mit der Wasser-Luft-Grenzfläche, z.B. um zu atmen oder zu fressen, produzieren Fische und aquatische Amphibien Oberflächenwellen der Frequenz 5 bis 50 Hz (siehe Kapitel 3.1, 4.1; Bleckmann, 1985 b). Diese Frequenzen können nach unseren Ergebnissen von Krokodilen wahrgenommen werden.

Bei Stimulation mit einem Messfühler antworteten die die ISOs innervierenden, schnell adaptierenden Afferenzen maximal auf Vibrationen der Frequenz 20 bis 25 Hz. Bei diesen Frequenzen waren die niedrigsten Schwellenwerte $< 0,08 \text{ mN}$ (Leitch und Catania, 2012), ein Wert, der nicht direkt mit den Schwellenwerten dieser Studie verglichen werden kann. Die Gründe für die Diskrepanz in der Form der physiologischen- und der Verhaltensschwellenkurve sind nicht bekannt. Ableitungen vom Nervus trigeminus zeigen, dass ISOs zwei Typen von langsam adaptierenden und einen Typ von schnell adaptierenden Mechanorezeptoren enthalten (Leitch und Catania, 2012). Ob die ISOs proportional zur Weg- oder Geschwindigkeitskomponente einer Welle reagieren ist aus den Daten nicht ersichtlich (Abb. 24). Im Bereich 30 bis 80 Hz verändern sich die im Durchschnitt von den Krokodilen gerade noch wahrnehmbaren Wegamplituden um 24 bis 28 %, während die Geschwindigkeitsamplituden nur um 10 bis 15 % variieren. Dies deutet auf einen Geschwindigkeitsrezeptor hin. Zur genaueren Untersuchung müssten aber Ableitungen von den ISOs vorgenommen werden. Beschleunigungsrezeptoren können vermutlich aufgrund der starken frequenzabhängigen Änderung der Beschleunigungsamplituden (41 bis 48 %) ausgeschlossen werden (Abb. 24 C).

Die Verteilung der ISOs ist bei Nilkrokodilen (*C.niloticus*) und Brillenkaimanen (*C.crocodilus*) unterschiedlich (Jackson et al., 1996; Leitch und Catania, 2012; Di-Poi und Milinkovitch, 2013). Während bei *C.niloticus* die ISOs auf dem ganzen Körper verteilt sind, fehlen *C.crocodilus* post-craniale ISOs. Die Brillenkaimane besitzen im cranialen Bereich allerdings mehr ISOs als Nilkrokodile (Abb. 4). Dennoch sind die Verhaltensschwellen bei beiden Arten nahezu gleich (Abb. 69). Die wahrscheinlichste Erklärung dafür ist, dass bei *C.niloticus* – aufgrund ihrer im Wasser eingenommenen Körperposition – nur die cranialen ISOs direkten Kontakt mit der Wasseroberfläche hatten. Da Oberflächenwellen mit zunehmender Wassertiefe stark gedämpft werden (Bleckmann, 1994), werden die post-cranialen ISOs kaum stimuliert. Möglicherweise können die Nilkrokodile beim Lauern an der Wasseroberfläche mit den post-cranialen ISOs besser Bewegungen unterhalb der Wasseroberfläche detektieren als Kaimane. Ableitungen an den Vorderextremitäten von Nilkrokodilen und Mississippi-Alligatoren ergaben keinen Sensitivitätsunterschied bei direkter Hautreizung (Leitch und Catania, 2012).

Die Zahl der ISOs bleibt bei Krokodilen während der gesamten Lebenszeit konstant, ungeachtet ihrer steigenden Körper- und Kopfgröße. Dies führt zu einem Abfall der ISO-Dichte mit steigender Größe (Di-Poi und Milinkovitch, 2013). Ob die Verlagerung des Beutespektrums und die Vergrößerung des Abstandes der ISOs die Oberflächenwellensensitivität verändert, ist nicht bekannt. Studien zeigen, dass die Sensitivität mechanischer Sinnessysteme proportional zur Rezeptordichte ist (Dehnhardt und Kaminski, 1995; Nicoletti et al., 1997; George und Holliday, 2013). Ableitungen zeigen, dass bei den ISOs die höchste Sensitivität in Bereichen der höchsten Rezeptordichte vorlag (Leitch und Catania, 2012). Der Brillenkaiman wies trotz einer, im Vergleich zu den Nilkrokodilen, höheren Zahl von ISOs keine Veränderung der Sensitivität auf. Die unterschiedliche Anzahl von ISOs bei den verschiedenen Arten und die Veränderung des Abstandes zwischen den ISOs mit dem Lebensalter resultiert möglicherweise in einer schlechteren räumlichen Auflösung. Die beiden untersuchten Arten leben in Habitaten mit geringer Wasserströmung und ernähren sich omnivor. Die Zahl und Verteilung der ISOs bei Krokodilarten, die sich hauptsächlich piscivor ernähren oder in turbulenten Strömungen leben, muss noch untersucht werden, um mögliche Anpassungen zu entdecken.

Auf die mechanische Sensitivität der Rezeptoren scheint die Temperatur und die Feuchtigkeit der Haut eine entscheidende Rolle zu haben (Necker, 1974; Leitch und Catania, 2012). Die Temperatur beeinflusst bei den poikilothermen Krokodilen die Sensitivität der Mechanorezeptoren in der Haut (Necker, 1974). Die maximale Antwort auf einen mechanischen Stimulus erfolgte bei einer Temperatur von 30°C. Die Temperatur im natürlichen Lebensraum der Krokodile variiert zwischen 25° und 36°C (Johnson et al., 1976). Eine detaillierte Untersuchung, ob und wie stark die

Hauttemperatur bei natürlichen Bedingungen (zwischen 25° bis 36°C) einen Einfluss auf die Sensitivität der Mechanosensoren hat, ist nicht bekannt. Bei feuchter Hautoberfläche waren die mechanischen Schwellen geringer als bei trockenerer Hautoberfläche (Leitch und Catania, 2012). Da die vorliegenden Versuche im Wasser durchgeführt wurden, war die Haut der Versuchstiere in einer idealen Kondition, um die sensitivsten Schwellen zu erhalten.

4.3.2 Reizquellenentfernung bzw. Reizwinkel und Reaktionsbereitschaft

Die Reizquellenentfernung hatte bei den Versuchen zur Sensitivitätsbestimmung unabhängig von der Amplitude des Wellenreizes einen Einfluss auf die Reaktionshäufigkeit (siehe Kapitel 3.3.2.1). Durch Variation der Ausgangsamplitude des Wellenreizes (Versuche zur Sensitivitätsbestimmung) wurde der Einfluss der Reizquellenentfernung verringert. Zudem reagierten die Krokodile bei den Versuchen mit überschwelligem Reizen nach Erreichen des Schwellenkriteriums (50 % positive Reaktionen) bei größeren Abständen zur Reizquelle erneut häufiger (bis zu 100 %) als dies durch Spontanreaktionen erklärbar wäre. Bei der Bestimmung der Sensitivität war dies bei keiner Frequenz der Fall (Abb. 23; siehe Anhang Abb. 70, 71). Bei Krokodil 2 unterschieden sich die mittleren Abstände zur Reizquelle bei den Versuchen zur Sensitivitätsbestimmung (15 Hz bis 60 Hz) nicht, jedoch wichen die Sensitivitätsschwellen bzw. die Abstände zur Reizquelle, bei denen die Tiere noch in 50 % aller Fälle reagierten, deutlich voneinander ab (z.B. 15 Hz: 6 cm, 60 Hz: 9 cm) (siehe Anhang Abb. 70, 71). Krokodil 1 zeigte die gleichen Schwellenwerte wie Krokodil 2, trotz unterschiedlicher mittlerer Reizquellenentfernungen. Dementsprechend kann der Abstand zur Reizquelle als Ursache der Abnahme der Reaktionsbereitschaft bei der Sensitivitätsbestimmung ausgeschlossen werden.

Ein möglicher Grund für die Abnahme der Reaktionshäufigkeit bei Reizquellenentfernungen > 4,5 cm (15 Hz) bzw. 7,5 cm (30 Hz) könnte auf Lernvorgängen beruhen. Die Wellenamplituden waren auch bei geringen Ausgangsamplitude in der Nähe der Reizquelle für die Krokodile immer überschwellig. Die Tiere könnten gelernt haben, dass sie bei Hinwendung zur Reizquelle nur in der Nähe der Reizquelle belohnt werden. Deutlich überschwellige Amplituden wurden bei großen Reizquellenentfernungen (z.B. 25 cm) zuvor nicht erzeugt. Die Krokodile wussten möglicherweise in diesem Entfernungsbereich nicht, ob sie Futter bekommen und reagierten nicht zu 100 %. Bei den Lokalisationsversuchen wurden überschwellige Wellenamplituden im gesamten Testbereich erzeugt und jede Hinwendung zur Reizquelle wurde belohnt (siehe Kapitel 3.6.6). Trotzdem bestand für jedes Nilkrokodil unabhängig vom Reiz (15 Hz, 40 Hz, polyfrequenter Stimulus, 40 Hz mit 10 Hz Störreiz, 40 Hz mit polyfrequentem Störreiz) bei zwei bis vier der fünf Reize ein

signifikanter Zusammenhang zwischen der Reaktionshäufigkeit und der Reizquellenentfernung. Dieser Zusammenhang setzt eine Entfernungslokalisation der Krokodile voraus. Grob können Krokodile auch bei Darbietung von monofrequenten Oberflächenwellen den Abstand zur Reizquelle bestimmen (siehe Kapitel 4.6.2).

Eine weitere Begründung des Einflusses der Reizquellenentfernung auf die Reaktionsbereitschaft ist das Jagdverhalten der juvenilen Krokodile. Ein Jäger, der ein Beutetier aus dem Hinterhalt angreift, initiiert einen Angriff nur, wenn die Beute nah genug ist (Bleckmann, 1994). Juvenile Salzwasserkrokodile (*C. porosus*) bevorzugen Beute, die am nächsten zu ihnen auf der Wasseroberfläche schwimmen. Wenn nur ein Beutetier (Schabe) dargeboten wird, schwimmen Krokodile jedoch bis zu 60 cm weit, um zur Beute zu gelangen (Davenport et al., 1990). Oberflächenfische reagieren noch in einem Abstand von 1 m zur Beute (Schwartz, 1965; 1971). In Versuchen mit Salzwasserkrokodilen wurden lediglich Beutetiere gefangen, die sich aktiv im Wasser bewegten, d.h. Oberflächenwellen wurden über einen längeren Zeitraum produziert (Davenport et al., 1990). Die Dauer eines Reizes könnte auch einen Einfluss auf die Reaktionshäufigkeit von Krokodilen haben sowie auf die Reizquellenentfernung, bis zu der sie noch reagieren. Die Dauer einer Oberflächenwelle beeinflusst die Reaktionshäufigkeit von semiaquatischen Spinnen (*D. triton* und *D. okefinokensis*). Mit zunehmender Reizdauer steigt die Reaktionsbereitschaft. Auf kurze Klick-Stimuli reagieren die Spinnen nur in 15 % aller Fälle (Bleckmann, 1985 a; Bleckmann et al., 1994). Eventuell bewirkt ein bimodaler Reiz (z.B. mechanosensorischer und visueller Reiz), dass Krokodile auch bei größeren Reizquellenentfernungen reagieren. Ein visueller und auditorischer Reiz kann bei Verknüpfung mit einer Oberflächenwelle ebenfalls eine Reaktion auslösen (siehe Kapitel 3.2.3-4). Die Auswertung der Kopfpositionen der Krokodile ergab, dass der Reizwinkel (Bereich $\leq \pm 90^\circ$) keinen Einfluss auf die Reaktion der Tiere hatte.

4.3.3 Reaktionszeiten, Berührung der Reizquelle, Schnappverhalten

Zusammengefasst mit Ergebnissen der Lokalisation (siehe 4.6)

4.4 Diskriminierung

4.4.1 Diskriminierungsschwellen von verschiedenen Reizen

Viele aquatische und semi-aquatische Tiere können Wellenstimuli diskriminieren (z.B. verschiedene Stimuli von Artgenossen oder die durch unterschiedliche Beutetypen verursachten Wellen). Die Diskriminierung basiert hauptsächlich auf dem Frequenzgehalt eines Wellenzuges, obwohl auch weitere Parameter zur Diskriminierung genutzt werden können, z.B. die Änderungsgeschwindigkeit (Amplitudenabnahme mit der Zeit), Wellenform, Frequenzmodulation und/oder Reizdauer (siehe Kapitel 4.1; Zusammenfassung: Bleckmann, 1994). *N.glauca* und *D.triton* diskriminieren Wellen vermutlich anhand ihres Frequenzgehalts (Lang, 1980 b; Bleckmann, 1985 a). Auch die Nilkrokodile konnten polyfrequente Oberflächenwellen mit Hilfe des Frequenzinhalts unterscheiden (siehe Kapitel 3.4.2). Neben der Abhängigkeit vom Erzeuger ändert sich der Frequenzgehalt einer Oberflächenwelle mit der Reizquellenentfernung (Abb. 14) (siehe Kapitel 2.2.1.3, 3.1, 4.1). Eine Wahrnehmung des Frequenzgehalts kann demnach zur Bestimmung der Reizquellenentfernung genutzt werden, wie für *N.glauca* vermutet wird (Wiese, 1972).

Streifenhechtlinge, Krallenfrösche und Wasserläufer diskriminieren monofrequente Wellen, sofern der Frequenzunterschied wenigstens 10 bis 15 % beträgt (Wilcox, 1972; Bleckmann et al., 1981; Elepfandt et al., 1985; Elepfandt, 1986; Vogel und Bleckmann, 1997). Die höchste Diskriminierungsfähigkeit liegt bei *A.lineatus* und *X.laervis* im Bereich der jeweiligen Sensitivitätsmaxima. Der Krallenfrosch besitzt die niedrigste Diskriminierungsschwelle bei 14 Hz (Limen 4 %), während der Streifenhechtling *A.lineatus* diese bei 80 Hz aufweist (Limen 7 %) (Bleckmann et al., 1981; Elepfandt et al., 1985; Elepfandt, 1986; Vogel und Bleckmann, 1997). Die Nilkrokodile konnten bei Darbietung eines 15 Hz Reizes Frequenzunterschiede von 4 bis 6 % (Ø 5 %) und bei 40 Hz von 2 bis 6 % (Ø 4 %) diskriminieren (siehe Kapitel 3.4.4). Die Diskriminierungsschwellen des Brillenkaimans lagen im selben Bereich (15 Hz: 6 %; 40 Hz: 3 %; siehe Kapitel 3.4.3). Mit steigender Wellenfrequenz und damit auch mit steigender Sensitivität (siehe Kapitel 4.3) scheinen auch Krokodile Frequenzen besser unterscheiden zu können. Nur ein Nilkrokodil zeigte bei 15 Hz und 40 Hz die gleiche Diskriminierungsschwelle (6 %).

Möglicherweise ist die Diskriminierungsfähigkeit von Krokodilen noch besser, wenn die Reize in kürzeren Zeitintervallen (< 30 s) dargeboten werden. Bei akustischen Diskriminierungsversuchen mit *Xenopus* hatte der zeitliche Abstand von Reizen einen Einfluss auf die Diskriminierungsschwelle (Bachem, 1964; Elepfandt et al., 1985). Auch bei Darbietung von Oberflächenwellen scheint die

zeitliche Komponente einen Einfluss zu haben. So weist der Krallenfrosch bei gleichzeitiger Präsentation zweier Stimuli eine niedrigere Schwelle auf, als bei aufeinanderfolgenden Reizpräsentationen (Elepfandt et al., 2016). Möglicherweise liegt diese schlechtere Diskriminierungsschwelle bei aufeinander folgenden Stimuli an der Beteiligung des Gedächtnisses. Wie gut das Gedächtnis von Krokodilen ist, ist nicht bekannt. Jedoch zeigen die in dieser Doktorarbeit durchgeführten Gedächtnisversuche, dass Krokodile eine Diskriminierungsaufgabe bis zu sieben Wochen behalten (siehe Kapitel 3.5, 4.5). Zudem können Nilkrokodile simultan eintreffende Wellen diskriminieren (siehe Kapitel 3.6). Bei simultaner Präsentation von monofrequenten Reizen kann man die Reize nicht nur an ihrer Frequenz, sondern auch mit Hilfe ihrer Amplitude und Richtung unterscheiden (Rahne, 2008). Dies könnte eine Reizunterscheidung erleichtern.

A.lineatus diskriminiert Frequenzänderungen im Reiz bei Darbietung von hochfrequenten Reizen besser als die gleichen Frequenzunterschiede bei sukzessiver Darbietung von zwei monofrequenten Reizen. Der Streifenhechtling nutzt die Frequenzmodulation von Oberflächenwellen u.a. zur Bestimmung der Reizquellenentfernung. Deshalb ist der Streifenhechtling vermutlich besonders an die Erkennung von Frequenzmodulationen angepasst (Bleckmann, 1985 b; Vogel und Bleckmann, 1997). *C.niloticus* und *C.crocodilus* unterscheiden Wellen, die eine Frequenzänderung aufweisen, von monofrequenten Stimuli selbst dann noch, wenn der Frequenzunterschied nur 2 bis 13 % (S+ 15 Hz) bzw. 2 bis 4 % beträgt (S+ 40 Hz; siehe Kapitel 3.7.2). Im Durchschnitt diskriminierte der Brillenkaiman und die Nilkrokodile die frequenzmodulierten Wellen bei S+ 15 Hz (Ø 9 %) deutlich schlechter als bei den monofrequenten Stimuli (Ø 5 %). Jedoch diskriminierte eins der Nilkrokodile eine monofrequente 15 Hz Welle genauso gut (4 %) von einem frequenzmodulierten Reiz als von einem monofrequenten Reiz. Die Diskriminierungsschwelle bei S+ 40 Hz war bei den frequenzmodulierten Reizen geringfügig besser (Ø 3 %) als bei der Diskriminierung von monofrequenten Reizen (Ø 4 %). Die Untersuchung von weiteren Frequenzen ist nötig um eine genaue Aussage treffen zu können, ob bei Darbietung von hochfrequenten Reizen Frequenzänderungen im Wellenreiz besser diskriminiert werden, als die gleichen Frequenzunterschiede bei sukzessiver Darbietung von zwei monofrequenten Reizen.

Neben dem Frequenzgehalt und der Frequenzänderung konnten die Krokodile Amplitudenveränderungen in einer Oberflächenwelle wahrnehmen (siehe Kapitel 3.4.2). Ableitungen am Nervus trigeminus der Krokodile ergaben eine Zunahme der Aktionspotentialfrequenz mit steigender Wellenamplitude (Soares, 2002). Zusammen mit der Wahrnehmung von Frequenzinhalt und -modulation kann also auch die Form einer Welle wahrgenommen und zur Diskriminierung verwendet werden. Die Amplituden einer Welle

verringern sich zudem frequenzabhängig während der Wellenausbreitung. Die Wahrnehmung der Amplitudenmodulation ermöglicht den Krokodilen vermutlich auch den Abstand zu einer Reizquelle zu bestimmen (siehe Kapitel 4.6.2). Bei Darbietung von monofrequenten Stimuli schwimmt der Streifenhechtling mit fallender Wellenamplitude zunehmend kürzer (Bleckmann, 1980). Jedoch ist die Amplitude in jeder Reizquellenentfernung von der Amplitude des Ausgangsstimulus abhängig und deshalb nicht zur exakten Bestimmung der Reizquellenentfernung geeignet (Bleckmann, 1994). Die Spinne *D.triton* wägt den Amplituden-Frequenzgehalt einer Oberflächenwelle in Abhängigkeit zur Reizquellenentfernung ab (Bleckmann, 1985 b). Krokodile sind in der Lage den Frequenzgehalt, Frequenzänderungen und Amplitudenänderungen in einer Oberflächenwelle wahrzunehmen und für eine Diskriminierung und möglicherweise auch für eine Bestimmung der Reizquellenentfernung zu nutzen.

Die Frequenzdiskriminierungsfähigkeit von Krokodilen war deutlich besser (Ø 3 bis 9 %) als die anderer an der Wasseroberfläche jagenden Arten (10 bis 15 %) (Zusammenfassung: Bleckmann, 1994). Die Diskriminierungsschwellen der Krokodile lagen jedoch im selben Bereich wie die akustischen Diskriminierungsschwellen von anderen Tieren (Elefandt et al., 1985; Fay, 1988, Vogel und Bleckmann, 1997). Da sowohl *C.niloticus* als auch *C.crocodilus* omnivor sind (Trutnau und Sommerlad, 2006), ist eine Spezialisierung auf bestimmte Wellenreize, die eine genaue Diskriminierung erforderlich machen würde, nicht wahrscheinlich. Zudem haben juvenile Krokodile viele Feinden (Fische, Reptilien, Vögel, Säugetiere) (Trutnau und Sommerlad, 2006), so dass auch hier eine Spezialisierung auf bestimmte hydrodynamische Reize unwahrscheinlich ist. Während sozialer Verhaltensweisen produzieren Krokodile Oberflächenwellen unbekannter Frequenz (Garrick und Lang, 1977; Vliet, 1989; Lema und Kelly, 2002; Wang et al., 2007; Senter, 2008; Braziaty und Watanabe, 2011; Dinets, 2013). Von Mississippi-Alligatoren während der Balz im Wasser produzierte Vibrationen (Schalldruckwellen) haben dominante Frequenzen im Bereich 20 bis 100 Hz, der Schalldruckpegel dieser Reize beträgt 120 bis 125 db (re 20 µPa; 1 m Abstand zum Krokodil) (Todd, 2007). Mississippi-Alligatoren können unter Wasser mit Hilfe ihres Gehörsinns akustische Reize im Bereich 100 Hz bis 2000 Hz wahrnehmen (Higgs et al., 2002.). Zur Wahrnehmung der Druckwellen nutzen Krokodile möglicherweise ihre ISOs. Um innerartlichen Kommunikationssignale zu unterscheiden, benötigen Krokodile vermutlich bessere Fähigkeiten zur Frequenzdiskriminierung als bei der Jagd an der Wasseroberfläche.

Prinzipiell besteht die Möglichkeit, dass unbeabsichtigt Reiz A immer bei kurzen Reizquellenentfernungen (kleinen Reizwinkeln, kleinen Amplituden) und Reiz B immer bei großen Reizquellenentfernungen (großen Reizwinkeln, großen Amplituden) geboten wurde. In diesem Fall könnten die Tiere nicht die Frequenz, sondern die Reizquellenentfernung, den Reizwinkel oder die

Reizamplitude zur Diskriminierung verwendet haben. Bei den Versuchen zur Frequenzdiskriminierung (monofrequente und frequenzmodulierte Reize) bestand keine **systematische** Korrelation zwischen der Wellenamplitude (Weg-, Geschwindigkeits- und Beschleunigungsamplitude), der Reizquellenentfernung, dem Reizwinkel und der prozentualen Häufigkeit positiver Reaktionen. Deshalb können die Krokodile keinen der genannten Parameter zur Reizdiskriminierung verwendet haben. Auch das Amplitudenverhältnis der beiden Frequenzanteile in einem frequenzmodulierten Wellenreiz (bzw. die absolute Frequenzdifferenz innerhalb eines frequenzmodulierten Wellenreizes) kann als alleiniger Diskriminierungsfaktor ausgeschlossen werden. Zum einen lag kein **systematischer** Einfluss des Verhältnisses der Amplituden der beiden Frequenzanteile zueinander bzw. der absoluten Differenz vor. Zum anderen sank mit abnehmendem ΔF der Amplitudenunterschied innerhalb eines frequenzmodulierten Wellenreizes und kann ab 15/18 Hz bzw. 40/35 Hz vermutlich nicht mehr zur Reizdiskriminierung genutzt werden (siehe Kapitel 3.6.1).

4.4.2 Diskriminierung bei variabler Zahl von S-

Die beiden Nilkrokodile zeigten bei der Diskriminierung von monofrequenten Reizen mit einem variablen Verhältnis von S+ zu S- eine signifikante Fähigkeit zur Frequenzdiskriminierung von 1 bis 3 Hz. Bei gleicher Frequenz von S+ und S- (Kontrollversuch 5) unterschied Krokodil 2 jedoch erneut signifikant S+ von S-. Krokodil 1 reagierte bei den Kontrollversuchen noch in 37 % aller Fälle bevorzugt auf S+. Der Abstand zur Reizquelle, der Reizwinkel und die Wellenamplitude hatten bei diesen Versuchen keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionshäufigkeit.

Eine Möglichkeit zur Reizdiskriminierung sind unbeabsichtigte Hinweise durch den Versuchsleiter. Bei den Kontrollversuchen 1 zeigten die Krokodile keine Zunahme an Spontanreaktionen (siehe Kapitel 3.2). Zur weiteren Kontrolle wurde eine Trainingseinheit von einer anderen Person durchgeführt. Die Tiere waren auch jetzt noch in der Lage, S+ von S- trotz gleicher Frequenz zu unterscheiden. Bei Änderung des Versuchsprotokolls (gleiche Anzahl von S+ und S- Reizen) konnte die Reiznummer nicht mehr zur Reizunterscheidung genutzt werden (siehe Kapitel 3.4.4). Die Nilkrokodile waren in diesen Versuchen nicht mehr in der Lage, S+ und S- bei gleicher Frequenz (Kontrollversuch 6) zu unterscheiden. Der Kaiman diskriminierte bei gleicher Frequenz von S+ und S- (variable Anzahl von S-) die beiden Reize nicht mehr. Die Differenz der positiven Reaktionen auf S+ und S- war $< 10\%$. Ein erneuter belohnter Reiz erfolgte bei den Versuchen mit dem Kaiman teilweise direkt im Anschluss auf S+. Die Reiznummer konnte in diesen Versuchen also keinen Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit einer Belohnung geben. Dies schließt

unbeabsichtigte Hinweise vom Versuchsleiter aus und lässt bei den Versuchen mit den Nilkrokodilen eine Beteiligung der Reiznummer auf die Reaktionsbereitschaft vermuten.

Bei den Diskriminierungsversuchen mit variabler Anzahl von S- Reizen (siehe Kapitel 3.4.2) wurde den Nilkrokodilen ein S+ Reiz frühestens nach neun S- Reizen präsentiert. Die Reaktionshäufigkeit der beiden Nilkrokodile stieg bei den Kontrollversuchen 5 nach neun S- Reizen auf 100 % an. Krokodil 2 zeigte bei der Reiznummer 5 ebenfalls eine Reaktionshäufigkeit von 100 % (Abb. 36). Eine Erklärung dafür kann nicht gegeben werden. Jedoch wurden mit Krokodil 2 nur zwei Kontrollversuche (5) durchgeführt, so dass dieses Ergebnis vorsichtig interpretiert werden muss. Bei den Diskriminierungsversuchen 15 gegen 16 Hz bestand kein Zusammenhang zwischen Reiznummer und Reaktionshäufigkeit (Abb. 35). Voraussichtlich konnten die Nilkrokodile 16 Hz von 15 Hz diskriminieren, eine Beteiligung der Reiznummer ist aber nicht ausgeschlossen. Zur Verwendung der Reiznummer müssen die Krokodile zählen können. Untersuchungen zum Zählvermögen der Krokodile fehlen. Es gibt nur anekdotische Beobachtungen zum Zählvermögen der Krokodile (Grigg und Kirshner, 2015). Warane können vermutlich bis sechs zählen (King und Green, 1999; Grigg und Kirshner, 2015). Auch Vögel, die Schwestertaxa der Krokodile, können zählen (Marler und Terrace, 1984; Agrillo, 2015).

4.4.3 Reaktionszeiten

Die Reaktionszeiten der Krokodile zeigten keine systematische Abhängigkeit von der Reizfrequenz (siehe Kapitel 3.4.3.5, 3.4.4.4, 3.4.5.6). Beim Streifenhechtling *A. lineatus* sinkt die Reaktionszeit mit steigender Reizfrequenz, weil er vermutlich die ersten 8 bis 10 Wellenzyklen zur Bestimmung der Reizquellenentfernung benötigt (Bleckmann, 1980). Die mittleren Reaktionszeiten der Krokodile variierten zwischen 1,0 s und 1,7 s (monofrequente Reize) bzw. 1,2 s bis 1,7 s (frequenzmodulierte Reize) und liegen deutlich über der durchschnittlichen maximalen Reaktionszeit von *A. lineatus* (0,58 s bei 14 Hz). Bei direktem Hautkontakt mit Futter reagierten juvenile Mississippi-Alligatoren und Nilkrokodile innerhalb von 50 bis 200 ms auf den Reiz (Leitch und Catania, 2012). Möglicherweise warteten die Krokodile in den Diskriminierungsversuchen häufig das Ende der Wellen ab (Dauer bei Reizausgabe: 1,15 s), bevor sie reagierten. Beim Streifenhechtling hatte die Reizdauer keinen Einfluss auf die Reaktionszeit (Lindenmeier, 2016). Bei den Frequenzdiskriminierungsversuchen reagierten die Krokodile auf S+ und S- gleich schnell, obwohl nur S+ mit Futter verknüpft war. Auch mit abnehmendem ΔF veränderten sich die Reaktionszeiten nicht **systematisch**, obwohl die Diskriminierung schwieriger wurde.

Bei den Diskriminierungsversuchen mit frequenzmodulierten Reizen erfolgte die Frequenzänderung (S-) nach 550 ms, so dass die Tiere zur Unterscheidung der Wellen mindestens diese Zeit abwarten mussten. Dies könnte die Reaktionszeiten bei den Versuchen mit frequenzmodulierten Reizen im Vergleich zu den Versuchen, in denen nur monofrequente Reize geboten wurden, verlängert haben. Die Reaktionszeiten der Krokodile bei Darbietung der frequenzmodulierten Reize (S+ 15 Hz) waren signifikant verlängert, nicht jedoch, wenn der S+ Reiz eine Frequenz von 40 Hz hatte. In den Diskriminierungsversuchen mit frequenzmodulierten Reizen reagierten die Krokodile in 15,4 % (S+ 15 Hz) bzw. 15,7 % (S+ 40 Hz) vor einer möglichen Frequenzänderung (< 550 ms) im Reiz. Dies war unabhängig davon, ob ihnen S+ oder S- geboten wurde. Die Anzahl an Reaktionen, die vor Beginn der Frequenzänderung erfolgten, liegt im Bereich der Spontanreaktionen (siehe Kapitel 4.2).

4.4.4 Berührung der Pipette und Schnappverhalten

Der Unterschied in der Berührung der Pipette bei Darbietung von S+ und S- lag zwischen 0,4 und 19,7 %. Die Pipette wurde bei Darbietung von S+ zwar häufiger berührt als bei Darbietung von S-, der Unterschied war aber meist < 5 % (in zwei Fällen über 10 %). Auch die Häufigkeit des Schnappverhaltens hing nicht davon ab, ob S+ oder S- geboten wurde. ΔF hatte ebenfalls keinen **systematischen** Einfluss auf die Häufigkeit des Berührens oder Schnappens.

4.5 Lernen & Gedächtnis

Über die kognitiven Fähigkeiten von Reptilien (Schildkröten, Brückenechsen, Schuppenkriechtiere, Krokodile) ist im Vergleich zu Säugetieren und Vögeln wenig bekannt (Wilkinson und Huber, 2012). Die meisten kognitiven Untersuchungen wurden mit Schildkröten durchgeführt, die wenigsten mit Krokodilen (Burghardt, 1977; Wilkinson und Huber, 2012). Die Fähigkeit zu lernen erhöht die Wahrscheinlichkeit eines Erfolges, z.B. beim Beutefang, und bedeutet einen selektiven Vorteil (White, 2001; Fuss und Schlüssel, 2015). Krokodile erlernen visuelle und räumliche Diskriminierungsaufgaben. Auch Umkehrlernen und eine Gedächtnisleistung von einem Tag wurden festgestellt (Nickel, 1960; Davidson, 1966; Williams, 1967 a, b, c; Williams und Robertson, 1970; Burghardt, 1977; Yowell, 2011). Bei unseren Gedächtnisversuchen lernten die Nilkrokodile, eine Oberflächenwelle (15 Hz) mit einer Belohnung zu verknüpfen. Die Krokodile erinnerten sich noch nach sieben Wochen an die erlernte Aufgabe (Abb. 54). Weitere Studien zur

Gedächtnisleistung von Krokodilen und anderen Reptilien fehlen. Fische behalten eine erlernte Aufgabe über einen Zeitraum von drei bis sieben Monaten (Fuss und Schlüssel, 2015). Der Frosch *X.laevis* konnte die Frequenz einer Oberflächenwelle über mehrere Tage behalten (Elepfandt, 1986). Innerhalb der Wirbeltiere sinkt die Rate, mit der die Tiere eine erlernte Aufgabe erinnern, exponentiell mit der Zeit (White, 2001; Fuss und Schlüssel, 2015). Neu erworbene Informationen sind üblicherweise wichtiger und werden dementsprechend besser erinnert (Cuthill et al., 1990; Fuss und Schlüssel, 2015). Zwei Krokodile (1, 2) (Abb. 54 A, B) waren sowohl an den Versuchen zur Sensitivität als auch an den Diskriminierungsversuchen beteiligt. Bei den Versuchen zur Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (variable Zahl von S-) fand ein Umkehrlernen statt, da sowohl die beiden Nilkrokodile als auch der Brillenkaiman bei den Versuchen zur Sensitivität zuvor bei einem 30 Hz Reiz belohnt worden waren. Spätestens nach der dritten Trainingseinheit nahm die Reaktionshäufigkeit auf den 30 Hz Reiz im Vergleich mit dem 15 Hz Reiz ab (Abb. 32 A, B, C). Die Gedächtnisleistung von Krokodil 2 unterschied sich nicht von der von Krokodil 3. Krokodil 3 hatte auf den 30 Hz Reiz nie Futter erhalten. Die zuletzt erlernte Aufgabe wurde also nach den sieben Wochen von den Tieren erinnert. Krokodil 4 zeigte eine schlechtere Diskriminierungsleistung bei der Gedächtnisüberprüfung als die anderen Krokodile. Dies könnte zum einen daran liegen, dass das Tier insgesamt weniger Trainingseinheiten bis zum Lernkriterium aufwies als die anderen Tiere. Zum anderen reagierte Krokodil 4 bei der Überprüfung der Gedächtnisleistung in einem Fall um 0,1 s zu spät auf S+, deshalb wurde dieser Versuch als negative Reaktion gewertet. Würde diese Reaktion als positiv bewertet, läge kein Unterschied zu den anderen Krokodilen vor. Die maximale Gedächtnisleistung von Krokodilen liegt vermutlich oberhalb von 7 Wochen. So erinnern sich weibliche Krokodile über ein Jahr an einen vorher genutzten Nistplatz und schwimmen bis zu 20 km zu diesem Nistplatz. *C.porosus* schwimmt jedes Jahr vor Australien liegende Inseln, um adulte Schildkröten bei der Eiablage und frisch geschlüpfte Schildkröten zu fressen (Whiting und Whiting, 2011; Grigg und Kirshner, 2015). Bis zu 45 km wandern Salzwasserkrokodile zur Königstide im Mary River stromaufwärts, um Fische im flachen Gewässer einer überschwemmten Querstraße zu fangen. Ein instinktives und über Generationen erworbenes Verhalten kann in diesem Fall ausgeschlossen werden, da die von den Krokodilen verwendete Querstraße erst 1988 fertiggestellt wurde (Grigg und Kirshner, 2015). Genauere Untersuchungen, wie lange Krokodile eine erlernte Aufgabe behalten können und welche Kerngebiete im Gehirn für das Gedächtnis verantwortlich sind, fehlen.

4.6 Lokalisation

4.6.1 Winkellokalisation

Alle an der Wasseroberfläche jagende Arten (z.B. Frösche, Oberflächenfische, aquatische und semi-aquatische Insekten) können den Winkel zum Wellenzentrum bestimmen. Der durchschnittliche Fehlwinkel liegt abhängig vom Reizwinkel unter 20° . Die Winkellokalisation mit Hilfe von hydrodynamischen Rezeptoren ist vergleichbar mit dem Richtungshören bei Fischen. Die akustische Lokalisationsgenauigkeit liegt z.B. beim Kabeljau, *Gadus morhua*, bei 22° (Horizontalebene) bzw. 16° (Vertikalebene) (Zusammenfassung Bleckmann, 1994). Die Richtungslokalisationsleistung des Blutegels *Hirudo medicinalis* ist geringfügig schlechter (Fehlwinkel 30°) (Young et al., 1981; Dickinson und Lent, 1984; Bleckmann, 1994). Der Fehlwinkel der Krokodile variierte zwischen $13,4^\circ$ und $16,7^\circ$ und ist dementsprechend vergleichbar mit den Fehlwinkeln der anderen Arten. Der Reizwinkel ($\leq 90^\circ$) hatte keinen **systematischen** Einfluss auf den Lokalisationsfehler. Die Winkellokalisation ist also bei intakten ISOs unabhängig davon, auf welche Kopfreion des Krokodils (im Bereich -90° bis $+90^\circ$ zur Reizquelle) die Welle zuerst trifft. Bei der Spinne *D.triton* hat der Reizwinkel ebenfalls keinen oder nur einen geringen Einfluss auf den Lokalisationsfehler, während große Reizwinkel bei *D.okefinokensis* zu geringen Drehbewegungen führt (Bleckmann und Barth, 1984; Bleckmann et al., 1994).

Der Reizwinkel kann mit Hilfe von direktionalen und/oder Amplituden-sensitiven Rezeptoren und/oder via Zeit- und Phasenunterschieden kalkuliert werden (Zusammenfassung: Bleckmann, 1994). Bei Verwendung der Reizamplituden zur Winkelbestimmung müsste mit steigendem Abstand zur Reizquelle und sinkender Wellenfrequenz die Winkellokalisation schlechter werden, da die Amplitude insbesondere von hochfrequenten Wellen mit zunehmender Reizquellenentfernung schneller abnimmt (siehe Kapitel 1.1, 2.2.1.3) (Abb. 3, 10). Die Winkellokalisationsfehler der Krokodile waren jedoch nicht **systematisch** vom Abstand zur Reizquelle abhängig. Auch bei Darbietung der monofrequenten Reize (15 Hz Ø Fehler: $16,6^\circ$, 40 Hz Ø Fehler: 16°) bestand kein frequenzabhängiger Unterschied in der Lokalisationsfähigkeit. Eine Winkelbestimmung mit Hilfe von Amplitudengradienten kann demnach ausgeschlossen werden. Auch eine Winkellokalisation mit Hilfe von Phasenunterschieden kann ausgeschlossen werden. Zum einen, weil die Wellenlänge häufig so kurz ist (z.B. 15 mm bei 15 Hz, 6,9 mm bei 40 Hz), dass beim gleichen Reizwinkel je nach Frequenz alle möglichen Phasenunterschiede an den Rezeptoren vorkommen können. Zum anderen würde bei Verwendung der Phasenbeziehung die Genauigkeit der Winkellokalisation mit steigender Frequenz schlechter werden (Bleckmann et al.,

1994). Auch die Fische *P.buchholzi* und *A.lineatus*, sowie die Spinne *D.triton* zeigen keine Abhängigkeit der Winkellokalisierung von der Wellenfrequenz oder der Reizquellenentfernung (Bleckmann et al., 1989; Bleckmann, 1994; Bleckmann et al., 1994).

Eine unilaterale Ausschaltung der Kopfseitenlinienrezeptoren bewirkt bei *A.lineatus* eine partielle Fehleinschätzung des Zielwinkels. Erreicht eine Oberflächenwelle zuerst die intakte Körperseite, erfolgt eine korrekte Drehbewegung. Im umgekehrten Fall dreht sich der Fisch von der Reizquelle weg (Müller und Schwartz, 1982). Nach Entfernung aller Trichobothrien oder einer unilateralen Entfernung der Metatarsalorgane steigt der Fehlwinkel von *D.triton* signifikant (Bleckmann und Barth, 1984). Voraussichtlich ist der Ort des ersten aktivierten Rezeptors und die zeitliche Abfolge der Aktivierung verschiedener Rezeptoren entscheidend für die Richtungslokalisierung, obwohl die Neuromasten der Fische und Frösche richtungssensitiv sind (Bleckmann, 1994). Der kuppelförmige Aufbau der ISOs und die verschiedenen Sinneszellen ermöglichen eine Winkellokalisierung mit Hilfe nur eines ISOs (Kanhere et al., 2015; 2016). Ob Krokodile den Reizwinkel mit nur einem ISO oder nur mit Hilfe von Zeitunterschieden zwischen den ISOs bestimmen, kann anhand der durchgeführten Versuche nicht geklärt werden.

Leitch und Catania (2012) hatten statt einer direkten Fixierung auf die Reizquelle laterale Kopfbewegungen zur genauen Lokalisation der Beute nach dem Eintreffen der Oberflächenwellen beobachtet. Weder bei den Lokalisationsversuchen noch bei den Diskriminierungsversuchen oder Sensitivitätsversuchen konnte dieses Verhalten festgestellt werden. Jedoch zeigte sich das Verhalten, wenn ein Insekt auf der Wasseroberfläche nicht direkt beim ersten Zuschnappen erbeutet wurde. Ein weiteres Zuschnappen erfolgte dann erst bei direkter Berührung mit der Beute.

4.6.2 Entfernungslokalisation

Die Krokodile zeigten nur eine geringe Entfernungslokalisationsleistung (Distanzfehler 25 bis 62 %). Eine genauere Entfernungslokalisation scheint möglich, da die Krokodile die Reizquelle nicht erreichen mussten, um Futter zu bekommen. Ein Futterautomat wurde nicht verwendet, da die Krokodile in Vorversuchen das Futter wahrnahmen und nur noch den Automaten angriffen, um an das Futter zu gelangen. Alligatoren können Futter nur mit Hilfe von chemischen Stoffen an Land und unter Wasser lokalisieren (Weldon et al., 1990; Grigg und Gans, 1993). Vermutlich fand auch die Lokalisierung des Futters im Futterautomaten mit Hilfe des chemosensorischen Systems statt.

Der Frosch *X.laavis* besitzt ebenfalls nur eine geringe Fähigkeit zur Entfernungslokalisation, während Oberflächenfische und fischende Spinnen Abstände zur Reizquelle bis zu 15 cm exakt ermitteln können (Schwartz, 1971; Bleckmann 1988; Bleckmann et al., 1989; Buschmann und Görner, 1990; Class, 1993; Bleckmann et al., 1994; Bleckmann, 1994; Claas und Münz, 1996). Zur Bestimmung der Reizquellenentfernung können verschiedene physikalische Parameter genutzt werden. So sinkt mit steigender Ausbreitung der Welle die Wellenamplitude. Bei monofrequenten Stimuli schwimmt der Streifenhechtling mit fallender Wellenamplitude kürzer (Bleckmann, 1980). *P.buchholzi* kann die Reizquellenentfernung bei Darbietung eines Klick-Stimulus unabhängig von der Amplitude und der Amplitudenmodulation bestimmen, während die Entfernungsbestimmung bei Darbietung von monofrequenten Wellen beeinträchtigt ist (Hoin-Radkovsky et al., 1984). Die Schwimmdistanz der Krokodile hing nicht **systematisch** von der Wellenamplitude ab, weder bei den monofrequenten noch bei den polyfrequenten Stimuli, obwohl Krokodile Amplitudenmodulationen wahrnehmen können (siehe Kapitel 3.4.2, 4.4.1). Auch die Spinne *D.triton* änderte bei gegebener Entfernung nicht die durchschnittliche Laufdistanz, trotz einer fünffach größeren Wellenamplitude (Bleckmann et al., 1994).

Hochfrequente Oberflächenwellen werden während ihrer Ausbreitung stärker abgeschwächt als niederfrequente Wellen. In größeren Reizquellenentfernungen fehlen deshalb hohe Frequenzen (Abb. 14). *A.lineatus* und *P.buchholzi* schwimmen bei Darbietung von monofrequenten Oberflächenwellen mit hohen Frequenzen demzufolge kürzer als bei Darbietung von niederfrequenten Reizen (Bleckmann, 1980; Hoin-Radkovsky et al., 1984). *N.glauca* verwendet vermutlich ebenfalls das Frequenzspektrum einer Oberflächenwelle zur Entfernungslokalisation (Lang, 1980 b). Das Frequenzspektrum eines Klick-Stimulus hatte jedoch keinen Einfluss auf die Lokalisationsfähigkeit von *P.buchholzi* und *A.lineatus* (Bleckmann und Schwartz, 1982; Hoin-Radkovsky et al., 1984). Bei der Darbietung von monofrequenten Wellen bestand bei den

Krokodilen kein Zusammenhang zwischen Reizfrequenz und der Fähigkeit zur Entfernungslokalisation. Die relativen Distanzfehler bei den verschiedenen Frequenzen waren nahezu identisch (15 Hz Ø: 36 %, 40 Hz Ø: 37 %). Zudem schwammen die Tiere bei Präsentation eines hochfrequenten Reizes (40 Hz) nicht deutlich kürzer als bei einem niederfrequenten Reiz (15 Hz) (Abb. 63). Die Tiere konnten zwar die verschiedenen Frequenzen unterscheiden (siehe Kapitel 3.4.3, 3.4.4, 4.4.1), nutzen dies aber nicht zur Entfernungslokalisation. Auch bei *D.triton* (Bleckmann et al., 1994) und *X.laervis* (Buschmann, 1984; Elepfandt et al., 2016) hat die Reizfrequenz fast keinen Einfluss auf die Entfernungslokalisation. Bei *Dolomedes* war die Laufstrecke im Durchschnitt etwas geringer (< 15 %), wenn eine Welle hohe Frequenzen enthielt (Bleckmann et al., 1994). Sowohl die Amplitude als auch der Frequenzgehalt eines Wellenreizes sind vom Ausgangsstimulus abhängig. Dementsprechend lassen sich diese beiden Parameter nur sinnvoll nutzen, wenn ein Vergleich mit einer üblich wahrgenommenen Welle durchgeführt wird (Bleckmann, 1994).

Semiaquatische Spinnen nutzen hauptsächlich die Krümmung der Wellenfront zur Bestimmung der Reizquellenentfernung. *D.triton* und *D.okefinokensis* können die Reizquellenentfernung nicht ermitteln, wenn polyfrequente Stimuli mit einer geraden Wellenfront präsentiert werden (Bleckmann et al., 1994). Krokodile scheinen ebenfalls die Krümmung der Wellenfront zur Entfernungsschätzung zu nutzen, da ihre Fähigkeit zur Schätzung der Reizquellenentfernung bei Darbietung von monofrequenten Wellen unabhängig von der Frequenz und Amplitude der Reize war. Zudem waren die relativen Distanzfehler der Krokodile unabhängig von der Reizquellenentfernung. Der Schmetterlingsfisch *P.buchholzii* und der Krallenfrosch *X.laervis* nutzen zu einem gewissen Grad die Krümmung der Wellenfront zur Entfernungsschätzung. Jedoch ist die Entfernungslokalisation des Schmetterlingsfisches bei Darbietung von monofrequenten Wellen deutlich verschlechtert (Hoin-Radkovsky et al., 1984; Elepfandt et al., 2016). Bei *X.laervis* hat die Wellenkrümmung einer polyfrequenten Welle keinen Einfluss auf die Entfernungslokalisation (Buschmann, 1984; Elepfandt et al., 2016), obwohl im Hirnstamm und Mittelhirn des Frosches Neurone vorhanden sind, die ausschließlich auf die Wellenkrümmung antworten (Behrend et al. 2006; Elepfandt et al., 2016). Zur Bestimmung der Krümmung einer Wellenfront werden mindestens drei Rezeptoren benötigt (Hoin-Radkovsky et al., 1984; Bleckmann, 1985 b). Im Gegensatz zur Winkellokalisierung kann *A.lineatus* die Reizquellenentfernung mit nur einem Kopfnervomasten unabhängig vom Zielwinkel bestimmen (Müller und Schwartz, 1982).

Die Fische *A.lineatus* und *P.buchholzii* verwenden hauptsächlich die Frequenzmodulation zur Entfernungslokalisation (Bleckmann, 1980; Bleckmann und Schwartz, 1982; Hoin-Radkovsky et al., 1984). Bei Darbietung von Klick-Stimuli mit einer unnatürlichen Frequenzabwärtsmodulation

lokalisiert der Streifenhechtling die Reizquellenentfernung nicht mehr (Bleckmann und Schwartz, 1982; Hoin-Radkovsky et al., 1984; Bleckmann, 1988). Der Krallenfrosch nutzt sowohl die Frequenzmodulation als auch die Krümmung der Wellenfront zur Entfernungslokalisation (Elepfandt et al., 2016). Die Nilkrokodile und der Brillenkaiman waren ebenfalls in der Lage, Frequenzänderungen innerhalb eines Wellenzuges wahrzunehmen (siehe Kapitel 3.4.5, 4.4.1). Die Krokodile könnten demnach neben der Krümmung auch die Frequenzmodulation zur Entfernungslokalisation verwenden. Die relativen Distanzfehler bei Darbietung von polyfrequenten Stimuli (\emptyset : 25 %) waren dementsprechend geringer als die bei der Darbietung von monofrequenten Wellen (15 Hz: 36 %, 40 Hz: 37 %), allerdings unterschieden sich die relativen Distanzfehler nur zwischen dem polyfrequenten Stimulus und dem 40 Hz Reiz signifikant. Im Vergleich zu den Krokodilen wie *A.lineatus* bei Darbietung eines Klick-Stimulus nur relative Distanzfehler zwischen 12 bis 14 % auf, und zwar unabhängig von der Reizquellenentfernung (Hoin-Radkovsky et al., 1984; Bleckmann, 1985 b). Da die Entfernungslokalisation der Krokodile sehr schlecht war (Distanzfehler \emptyset 25 bis 62 %), müssen weitere Untersuchungen durchgeführt werden, die zeigen, ob Krokodile bei einer unnatürlich steigenden Frequenzmodulation oder bei einer geraden Wellenfront die Abstände zur Reizquelle noch lokalisieren können. *A.lineatus* und vermutlich auch *D.triton* weisen eine dynamische Gewichtung der verschiedenen Wellenparameter auf. Abhängig vom physikalischen Parameter (z.B. Frequenzspektrum, Krümmung der Wellenfront, Frequenzmodulation) hat ein einzelner Faktor einen stärkeren und oder geringeren Effekt auf das Lokalisationsverhalten (Bleckmann, 1988; Bleckmann, 1994; Bleckmann et al. 1994). Bei den Krokodilen müssen noch weitere Versuche zu einer möglichen Gewichtung zwischen Krümmung der Wellenfront oder der Frequenzmodulation für die Entfernungslokalisation durchgeführt werden.

Neben der Krümmung der Wellenfront und der Frequenzmodulation könnten auch die Ankunftszeiten zwischen den Schallwellen und den Oberflächenwellen von den Krokodilen zur Lokalisation der Reizquelle genutzt werden. Jede lokale Störung der Wasseroberfläche verursacht sowohl Oberflächenwellen als auch Schallwellen (Hoin-Radkovsky et al., 1984; Görner, 1976). Das Ohr der Krokodile zeigt anatomische Anpassungen zur Lautlokalisierung. Die hohe Pneumatisierung, Kopplung und Ventilisierung der beiden Mittelohren bewirken eine Veränderung der Übertragung. Neben einer Erhöhung der Sensitivität bei niedrigen Frequenzen resultiert die Kopplung der beiden Mittelohrhöhlen in einem Druckdifferenz-Mechanismus (Bierman et al., 2014; Bierman und Carr, 2015). Zudem legen elektrophysiologische Versuche nahe, dass Alligatoren interaurale Zeitdifferenzen wahrnehmen können. Diese Fähigkeit sollte ihnen die Lokalisation einer Schallquelle ermöglichen (Carr et al., 2009; Bierman und Carr, 2015). Ein Verhalten, das auf eine Lautlokalisierung bei der Jagd hindeutet, ist bisher allerdings noch nicht

beschrieben (Carr et al., 2009; Whiting und Whiting, 2011). Jedoch lokalisieren Weibchen mit Hilfe von Kontaktrufen ihre Jungtiere (Hunt und Watanabe, 1982; Passek und Gillingham, 1999). Zudem zeigen Verhaltensversuche, dass juvenile Alligatoren in Luft die Richtung, aus der Töne kommen, ermitteln können (Bierman und Carr, 2015). Auch die Lokalisation einer Unterwasserreizquelle ist möglich (Dinets, 2013; Bierman und Carr, 2015). Aufgrund des in diesen Versuchen verwendeten Versuchsaufbaus kann nicht gesagt werden, ob die Lokalisation mit Hilfe des auditorischen oder mechanosensorischen Systems stattgefunden hat. In den Lokalisationsversuchen wurden die vom Reizgeber erzeugten Schallwellen erfolgreich maskiert und können deshalb für die Lokalisation der Reizquelle nicht von den Krokodilen verwendet worden sein (siehe Kapitel 3.2, 4.2). Unter natürlichen Bedingungen ist eine Beteiligung des auditorischen Systems an der Winkel- und Entfernungslokalisation möglich. In Vorversuchen konnten die Krokodile bei akustischer Maskierung und unter Infrarotlicht Insekten auf der Wasseroberfläche lokalisieren und erbeuten. Dies deutet auf eine deutlich bessere Entfernungslokalisation ohne akustische Beteiligung hin, als dies in den Lokalisationsversuchen der Fall war.

4.6.3 Lokalisation bei gestörter Wasseroberfläche

Um zwei gleichzeitig eintreffende Stimuli unterscheiden zu können, wird ein Vergleich der überlagerten Muster an verschiedenen Körperpositionen benötigt. Die Intensität (Amplitude), der Frequenzgehalt und die Richtung können zur Separation zweier Stimuli genutzt werden (Rahne, 2008). Die Krokodile sind in der Lage, die genannten Parameter wahrzunehmen (siehe Kapitel 4.4.1; 4.6.1). Der Mensch nimmt bei zwei simultan präsentierten Tönen der gleichen Frequenz einen Ton aus der intermediären Richtung der beiden Töne wahr (Rahne, 2008). Der limitierende Faktor bei der Separation zweier Stimuli kann die Anzahl von Rezeptoren im Verhältnis zur Anzahl der Stimuli sein. Der Mensch hat zur Lokalisation einer Schallquelle zwei Ohren, während z.B. der Krallenfrosch zur Detektion von Oberflächenwellen 180 Seitenlinienorgane besitzt. Die Krokodile konnten die Richtung einer Reizquelle selbst bei Störung mit einer anderen Welle lokalisieren. Der Fehlwinkel (\emptyset 12°) bei den Versuchen mit einem 10 Hz Störreiz war sogar im Durchschnitt geringer als in den Versuchen ohne Störreize. Bei den Versuchen, bei denen S+ (40 Hz) mit einem polyfrequenten Reiz gestört wurde, war der Winkellokalisationsfehler (\emptyset 16°) der Krokodile nicht größer als bei den Versuchen, bei denen den Krokodilen monofrequente Reize ohne Störreiz (15 Hz: \emptyset 16,6°, 40 Hz: \emptyset 16°) geboten wurde, obwohl der Störreiz auch Frequenzanteile im Bereich 40 Hz aufwies. Da das Reiz-Rauschverhältnis und der Abstand zur Reizquelle keinen Einfluss auf den Winkelfehler der Krokodile hatten, wurde die Reizintensität (Amplitude)

voraussichtlich auch bei Störung der Welle nicht zur Richtungslokalisierung verwendet (siehe Kapitel 4.6.1). Das zeitliche Intervall der überlagerten Muster an den reizaufnehmenden Organen könnte auch bei überlagerten Wellen zur Richtungsbestimmung verwendet werden (Elepfandt et al., 2016). Der Krallenfrosch *X.laevis* kann relevante Oberflächenwellen bei Störung auch mit anderen Wellen (z.B. durch Regen verursacht) lokalisieren (Gutsche und Elepfandt, 2006). Juvenile Mississippi-Alligatoren sind in der Lage auch bei Störung der Wasseroberfläche mit Luftblasen Oberflächenwellen zu lokalisieren (Soares, persönliche Mitteilung). *X.laevis* kann die Richtung bei acht oder möglicherweise mehr simultan präsentierten Wellen gleicher Frequenz bestimmen (Elepfandt et al., 2016). Der Streifenhechtling bestimmt den Reizwinkel selbst wenn zwei bis drei Reizquellen simultan aktiv sind (Lindenmeier, 2016). Bei *Xenopus* verzweigt sich jeder afferente Seitenliniennerv nach dem Eintritt in den medialen oktavolateralen Nukleus (MON; Projektionsnukleus der Seitenlinienafferenzen). Der Nervus trigeminus der Krokodile weist ebenfalls eine Verzweigung auf. Dadurch eignet sich die neuronale Struktur gut für einen Vergleich der Eingänge von verschiedenen afferenten Neuronen (Franosch et al., 2003). Dies würde für eine voraussichtliche Beteiligung des Zeitunterschieds zwischen den aktivierten ISOs bei der Richtungslokalisierung sprechen.

Krokodile nutzen voraussichtlich bei monofrequenten Reizen die Krümmung der Wellenfront zur Entfernungslokalisierung (siehe Kapitel 4.6.2). Zur Bestimmung der Krümmung müssen entweder die Differenz der Ankunftszeiten an mindestens drei Rezeptoren und/oder die Ausgangsaktivität verschiedener Rezeptoren verglichen werden (Hoin-Radkovsky et al., 1984). Auch dies wäre aufgrund der Verzweigung des Nervus trigeminus bei Krokodilen möglich (Franosch et al., 2003). Die Nilkrokodile konnten bei gestörtem S+ Reiz den Abstand zur Reizquelle grob bestimmen. Der relative Distanzfehler war bei Darbietung eines mit 10 Hz gestörten 40 Hz Reizes nicht signifikant verschieden von dem relativen Distanzfehler bei Darbietung eines ungestörten monofrequenten oder polyfrequenten Reizes (Abb. 62). Jedoch waren die relativen Distanzfehler bei dem mit einem polyfrequenten Reiz gestörten 40 Hz Reiz deutlich größer als in allen anderen Versuchen. Außerdem wich die Regressionsgerade der Reizquellenentfernung als Funktion der Schwimmdistanz stärker von einer idealen Lokalisationsgeraden ab (Abb. 60). Je größer die Amplitude von S+ (40 Hz) im Vergleich zum polyfrequenten Störreiz war, desto kleiner war der relative Distanzfehler. Bei drei Krokodilen wurde dies auch bei der Störung mit dem 10 Hz Reiz festgestellt. Das vierte Tier zeigte zwar keinen signifikanten Zusammenhang zwischen dem Reiz-Rauschverhältnis und dem relativen Distanzfehler, der Distanzfehler sank aber mit steigender Amplitude von S+ (40 Hz) und stieg mit steigender Amplitude des Störreizes (10 Hz). Dies deutet auf eine Verwendung der Rezeptoraktivitätsdifferenz zur Bestimmung der Krümmung der Wellenfront hin (Hoin-Radkovsky et al., 1984). Dieser Mechanismus ist jedoch von den

Sensitivitätsschwellen und der Amplitudenkennlinie der Rezeptoren abhängig. Ableitungen vom Nervus trigeminus ergaben, dass verschiedene ISOs unterschiedliche Schwellenwerte haben (Leitch und Catania, 2012).

Durch Kalkulation der Ankunftszeit an drei Rezeptoren kann die Krümmung der Wellenfront ebenfalls ermittelt werden. Die Ermittlung der Reizquellenentfernung wäre in diesem Fall bei steigender Ausbreitungsgeschwindigkeit der Welle (Zunahme ab 13 Hz) und mit steigender Reizquellenentfernung (Abnahme der Zeitdifferenzen) schlechter. *P.buchholzii* berechnet vermutlich die Krümmung der Wellenfront mit Hilfe des Zeitdifferenzmechanismus, da der relative Fehler bei monofrequenten Wellen mit steigender Reizquellenentfernung und steigender Reizfrequenz zunimmt (Hoin-Radkovsky et al., 1984). Bei drei Nilkrokodilen hatte die Reizquellenentfernung in den Versuchen mit einem polyfrequenten Störreiz einen Einfluss auf die Entfernungslokalisierung, nicht jedoch bei einem Störreiz von 10 Hz. Da mit steigendem Abstand zur Reizquelle das Reiz-Rauschverhältnis sinkt (Amplitude Störreiz > Amplitude S+ Reiz), kann dies auf das ungünstigere Reiz-Rauschverhältnis zurückzuführen sein. Mit sinkendem Reiz-Rauschverhältnis ist möglicherweise die Fähigkeit die Ankunftszeit zu ermitteln erschwert. Zudem müssten die Tiere aber auch bei Darbietung von ungestörten monofrequenten Oberflächenwellen einen **systematischen** Zusammenhang zwischen Reizquellenentfernung und relativem Distanzfehler zeigen, wenn nur der Zeitdifferenzmechanismus zur Bestimmung der Krümmung genutzt würde. Auch ein Zusammenhang zwischen Reizfrequenz und relativem Distanzfehler war nicht vorhanden, so dass vermutlich die Aktivitätsdifferenz der einzelnen Rezeptoren und nicht die Ankunftszeit der Welle an verschiedenen Rezeptoren zur Bestimmung der Krümmung verwendet wurde. Möglicherweise werden auch beide Mechanismen verwendet.

4.6.4 Reaktionsbereitschaft und Art des Stimulus, Wellenamplitude, Abstand zur Reizquelle bzw. Reizwinkel

Die Art des Stimulus hatte keinen allgemeinen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft (Ø 35,7 bis 57,5 %) der Krokodile und variierte bei den einzelnen Krokodilen sehr stark (Ø 26 bis 70 %). Demgegenüber reagierte *D.triton* in Abhängigkeit vom Stimulus. Bei irregulären Wellenzügen mit großer Frequenzbandbreite reagierte die Spinne doppelt so häufig (Ø 68 %) wie bei Darbietung schmalbandiger (Ø 26 %) oder monofrequenter Stimuli (max. Ø 38,2 %). Oberflächenwellen mit breitem Frequenzspektrum werden von Insekten erzeugt und sind attraktiver für semiaquatische Spinnen (siehe Kapitel 3.1, 4.1; Bleckmann und Barth, 1984). Auf monofrequente Wellen der

Frequenzen 40 und 50 Hz reagierte *D. triton* häufiger als auf alle andere monofrequenten Reize (Testbereich 10 bis 100 Hz) (Bleckmann und Barth, 1984). Jedoch kommen hochfrequente monofrequente Wellen in der Natur nicht vor (Lang, 1980 a, siehe Kapitel 3.1, 4.1). Die Krokodile reagierten auf den monofrequenten 40 Hz Reiz (Ø 38,7 %) nicht häufiger als auf den 15 Hz Reiz (Ø: 41,6 %) oder schmalbandige Stimuli (Ø 35,7 %). Beim Vorhandensein von Störreizen stieg die Reaktionsbereitschaft der Krokodile an (40 Hz mit 10 Hz Störreiz: Ø 57,5 %; 40 Hz mit polyfrequentem Störreiz: Ø 47,8 %). Erwartet wurde jedoch eine Abnahme der Reaktionshäufigkeit. Mit abnehmendem Reiz-Rauschverhältnis (Amplitude des Störreizes größer Amplitude S+) sank jedoch die Reaktionshäufigkeit von drei Krokodilen (Versuch 40 Hz mit polyfrequentem Störreiz). Außerdem hatte die Amplitude von S+ sowie des Störreizes bei zwei (40 Hz/10 Hz Störreiz) bzw. drei Tieren (40 Hz/polyfrequenter Störreiz) einen Einfluss. Dieser Zusammenhang ist vermutlich aufgrund der leichteren Separation von S+ und Störreiz (mit Hilfe der Parameter Intensität, Frequenz und Richtung) zurückzuführen. Der Krallenfrosch kann zwei monofrequente simultan gebotene Oberflächenwellen bis zu einem Frequenzunterschied von 3,4 % (16 bis 20 Hz) unterscheiden. Die Diskriminierungsschwellen bei simultan gebotenen Reizen sind kleiner als die bei hintereinander präsentierten Reizen (10 bis 15 %; Elepfandt et al. 2016). Nach Elepfandt et al. (2016) ist eine mögliche Erklärung dafür, dass bei sukzessiver Reizung die Frequenz von S+ erinnert werden muss. Ob sich die Diskriminierungsschwelle der Krokodile bei sich überlagernden Wellenreizen verändert, muss noch untersucht werden. Die allgemein erhöhte Reaktionsbereitschaft bei simultaner Darbietung von zwei Wellenreizen ist möglicherweise entweder auf eine gesteigerte Aufmerksamkeit der Tiere aufgrund der schwierigeren Wahrnehmung oder auf die intermittierende Verstärkung (eine Reaktion auf den Reiz wurde willkürlich nicht belohnt) zurückzuführen. Insgesamt war die Reaktionsbereitschaft der einzelnen Nilkrokodile sehr niedrig (26 bis 70 %) (Abb. 64). Nilkrokodile benötigen nur wenig Energie und besitzen vermutlich kein Hungergefühl, weshalb sie trotz Wahrnehmung eines Reizes nicht reagieren (Burghardt, 1977; Trutnau und Sommerlad, 2006).

Je weiter die Tiere von der Reizquelle S+ entfernt waren, desto seltener reagierten sie bei überlagerten Wellenreizen (3 Tiere 40/10 Hz, alle Tiere bei 40 Hz/polyfrequenter Reiz). Dies liegt vermutlich an dem mit steigender Reizquellentfernung schlechter werdenden Reiz-Rauschverhältnis und der Ansitzjagdtechnik der Krokodile (Grigg und Kirshner, 2015). Auch bei der Reaktion auf den ungestörten polyfrequenten Stimulus hatte der Abstand zur Reizquelle einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft der Tiere, während diesbezüglich kein **systematischer** Zusammenhang bei der Darbietung von monofrequenten Wellen vorhanden war. Bei der Bestimmung der Reizschwelle sank die Reaktionsbereitschaft auf einen monofrequenten 15 Hz Reiz und 30 Hz Reiz (siehe Kapitel 3.3.2.1; 4.3.2) ebenfalls mit steigendem Abstand zur Reizquelle.

Bei der Darbietung der ungestörten polyfrequenten Stimuli war die Entfernungslokalisation besser als bei der Darbietung von monofrequenten Reizen (siehe Kapitel 3.6.3, 4.6.2). Möglicherweise hatte die bessere Entfernungslokalisation einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft, da Ansitzjäger erst einen Angriff initiieren, wenn die Beute nah genug ist (Bleckmann, 1994). Die Wellenamplitude und der Reizwinkel hatten, wie bei der Spinne *Dolomedes* (Bleckmann et al., 1994), keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft der Krokodile.

4.6.5 Reaktionszeiten & Geschwindigkeiten

Innerhalb der Amplitudenbandbreite (0,14 bis 475 μm), bei der die Tiere auf Oberflächenwellen reagierten, hingen die Reaktionszeiten nicht **systematisch** von der Wellenamplitude ab. Die Reaktionszeit des Streifenhechtling *A.lineatus* wurde ebenfalls nicht von der Wellenamplitude beeinflusst, jedoch war die Reaktionszeit von der Reizfrequenz abhängig. Im Durchschnitt reagiert der Streifenhechtling auf einen Wellenzug, nachdem die ersten 8 bis 10 Wellenzyklen den Kopf passiert hatten (Bleckmann, 1980). Zurückzuführen ist dies darauf, dass der Fisch die Frequenzmodulation zu Beginn eines Wellenreizes zur Entfernungslokalisation nutzt (Bleckmann und Schwartz, 1982; Hoin-Radkovsky et al., 1984). Offenbar benötigt der Fisch eine bestimmte Anzahl von Wellenzyklen, um die Frequenzmodulation zu bestimmen. *C.niloticus* kann ebenfalls bis zu einem gewissen Grad den Abstand zur Reizquelle bestimmen und nutzt möglicherweise auch die Frequenzmodulation zur Entfernungsabschätzung (siehe Kapitel 3.6.3; 4.6.2). Die Reizfrequenz beeinflusst jedoch nicht **systematisch** die Reaktionszeit, obwohl die Reaktionszeiten auf den 60 Hz Reiz und die gestörten 40 Hz Reize kleiner waren als die bei allen anderen Frequenzen. Die durchschnittliche Reaktionszeit variierte zwischen 0,7 s und 1,6 s (Abb. 26, 65). Der Streifenhechtling benötigt bei Klick-Stimuli weniger als 200 ms, um den Reizwinkel und den Abstand zur Reizquelle zu bestimmen (Bleckmann, 1980). Hingegen benötigt der Egel *H.medicinalis* mehrere Sekunden zur Orientierung (Young et al., 1981; Dickinson und Lent, 1984; Bleckmann, 1994). Anders als bei Oberflächenfischen (Bleckmann, 1980) hatte der Winkel zur Reizquelle keinen **systematischen** Einfluss auf die Reaktionszeit der Krokodile.

Die geringeren Reaktionszeiten auf den gestörten 40 Hz Reiz sind möglicherweise auf eine erhöhte Aufmerksamkeit der Tiere, aufgrund der gesteigerten Schwierigkeit zurückzuführen. Mit steigender Amplitude des mit einem polyfrequenten Reiz gestörtem 40 Hz Reizes bzw. bei zunehmenden Reiz-Rauschverhältnis nahm die Reaktionszeit von drei von vier getesteten Nilkrokodile signifikant zu und mit zunehmenden Abstand zur Reizquelle von S+ signifikant ab. Die Krokodile reagierten in den Versuchen insgesamt mit langen Reaktionszeiten (s.o.), so dass den Unterschieden in den

Reaktionszeiten bei den verschiedenen Versuchen nicht zu viel Bedeutung beigemessen werden sollte. Wenn die Krokodile bei den Versuchen meist das Ende der Welle abwarteten (Reizdauer bei Ausgabe: 1,15 s), kann die kürzere Reaktionszeit auf die gestörten Reize auch auf eine schlechtere Wahrnehmung der Anfangs- und Endzeit von S+ zurückzuführen zu sein. Der Streifenhechtling reagierte bei Erhöhung der simultanen Reizquellen langsamer. Die vorhandenen Störreize und die somit entstehenden komplexen Interferenzmuster auf neuronaler Ebene benötigen vermutlich eine längere Verarbeitungsdauer für die Diskriminierung und Identifikation des positiven Reizes (Lindenmeier, 2015).

Die Geschwindigkeit der Bewegung veränderte sich nicht **systematisch** mit der Frequenz, dem Abstand zur Reizquelle, der Wellenamplitude und dem Winkel zur Reizquelle. Auch das Reiz-Rauschverhältnis bei den gestörten Reizen beeinflusste die Geschwindigkeit der Bewegung nicht signifikant. Der Schmetterlingsfisch bewegte sich ohne Störreiz langsamer als mit einem Störreiz (Kraemer, 2015; Lindenmeier, 2015). Bei einem Störreiz von 10 Hz bewegten sich auch die Krokodile schneller. Jedoch war die Bewegungsgeschwindigkeit bei dem polyfrequenten Störreiz deutlich langsamer. Möglicherweise konnten die Krokodile bei dem 10 Hz Störreiz die beiden Stimuli deutlicher voneinander diskriminieren und bewegten sich deshalb schneller. Ein Zusammenhang zwischen Bewegungsgeschwindigkeit und ob ein Störreiz vorhanden ist, kann also nicht gezogen werden.

4.6.6 Berührung der Reizquelle und Schnappverhalten

Das Schnappen oder die Berührung der Reizquelle traten nicht **systematisch** in Abhängigkeit zur Frequenz auf. Wenn die Frequenz zur Bestimmung der Reizquellenentfernung genutzt würde, müsste die Berührung insbesondere bei 80 Hz niedriger sein. Die hohen Frequenzen kommen in der Natur nur in direkter Reizquellennähe vor (siehe Kapitel 4.1; Bleckmann, 1994). Jedoch konnte kein Unterschied festgestellt werden. Die Entfernungslokalisation der Krokodile bei den monofrequenten 15 Hz und 40 Hz Reizen zeigten ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen der Reizfrequenz und der geschwommenen Distanz (siehe Kapitel 4.6.2). Auch bei den Diskriminierungen zeigte sich kein **systematischer** Unterschied der Verhaltensweisen zwischen S+ 15 Hz und S+ 40 Hz (siehe Kapitel 3.4.4-5). Im Gegensatz dazu verwenden *A.lineatus* und vermutlich *N.glauca* die Frequenzen zur Entfernungslokalisation (Bleckmann, 1980; Lang, 1980 b). Das Auftreten des Schnappens ist mit einer Ausnahme abhängig von der Höhe der Amplitude. Je höher die Amplitude ist, desto näher und entsprechend höher wäre die Wahrscheinlichkeit in der Natur Beutetiere zu fangen. Auf die Entfernungslokalisation und die Berührung der Reizquelle

hatte die Amplitude jedoch keinen Einfluss. Die Wellenamplitude ist vom Initialstimulus abhängig und deshalb ungeeignet zur Entfernungslokalisierung (Bleckmann, 1985 b; Bleckmann, 1994). Sehr hohe Amplituden, besonders der hohen Frequenzen, kommen in der Natur trotzdem nur in direkter Reizquellennähe vor (siehe Kapitel 4.1). Deshalb wirken hohe Amplituden vermutlich besonders interessant und lösen eher ein Schnappverhalten aus. An der Wasseroberfläche zeigen Krokodile meist ein Ansitz-Verhalten bei Insekten. In direkter Nähe zur Beute schnappen die Krokodile plötzlich zu (Somaweera et al., 2011). Der Abstand zur Reizquelle hatte auch einen Einfluss auf das Schnappverhalten (Abb. 28). Dies setzt eine Entfernungseinschätzung der Krokodile mit Hilfe der Oberflächenwellen voraus. Die Lokalisationsversuche zeigten, dass eine Entfernungslokalisierung der Versuchstiere vorhanden ist (siehe Kapitel 4.6.2). Die Reizquelle wurde mit steigendem Abstand zur Reizquelle meist seltener berührt. Eine mögliche Erklärung ist, dass die Berührung der Reizquelle in der Nähe wahrscheinlicher ist und bei größerem Abstand zur Reizquelle entsprechend seltener vorkommt.

4.7 Ausblick

Die Versuche dieser Doktorarbeit werfen weitere Fragen für zukünftige Untersuchungen auf. So ist die Bedeutung der post-cranialen ISOs der Krokodile noch nicht geklärt. Möglicherweise ist die Sensitivität auf hydrodynamische Reize in der Wassersäule durch diese Rezeptoren erhöht und ermöglicht eine bessere Wahrnehmung von aquatischer Beute. Keine Art der Alligatoridae, im Gegensatz zu den Crocodylidae und dem Ganges-Gavial, hat sich im Laufe der Evolution auf den Fang von Fischen spezialisiert. Möglicherweise ist dies auf das Fehlen der post-cranialen Rezeptoren zurückzuführen. Zudem könnten auch Unterschiede in der Sensitivität bzw. der räumlichen Auflösung in verschiedenen Altersstufen der Tiere oder zwischen den Arten in verschiedenen Lebensräumen (z.B. *Paleosuchus trigonatus* lebt in schnell fließenden Gewässern) oder aufgrund der Ernährung (z.B. piscivor oder omnivor) vorkommen (Trutnau und Sommerlad, 2006). Die Diskriminierungsversuche zeigen, dass Krokodile Oberflächenwellen von unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung oder unterschiedlicher Amplitudenmodulation diskriminieren können, allerdings wurden die Schwellen nicht bestimmt. Auch die spektrale Zusammensetzung der von Krokodilen zur Kommunikation genutzten Oberflächenwellen ist nicht bekannt, so dass eine mögliche Anpassung der Hydrodynamiksensoren der Krokodile an ihre Kommunikationssignale nicht untersucht werden kann. Bei der Winkellokalisierung ist nicht geklärt, ob Krokodile den Reizwinkel mit Hilfe nur eines ISOs oder nur mit mehreren ISOs bestimmen können. Die Verzweigung des Nervus trigeminus und die Verwendung von Zeitunterschieden bei anderen an der Wasseroberfläche jagenden Arten lässt auch eine Verwendung von Zeitunterschieden für die Winkellokalisierung bei Krokodilen vermuten (Franosch et al., 2003; Bleckmann, 1994). Verhaltensversuche, in denen den Krokodilen von Insekten generierte Oberflächenwellen geboten wurden, zeigten selbst unter Infrarotbeleuchtung eine genauere Entfernungslokalisierung als bei den Versuchen mit künstlichen Wellenreizen. Genauere Untersuchungen zur Entfernungslokalisierung bei gerader Wellenfront und veränderter Frequenzmodulation von Oberflächenwellen müssen noch durchgeführt werden, um eine genaue Beteiligung der Parameter auf die Entfernungslokalisierung zu untersuchen. Zudem könnte die Reizdauer einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft und die Reaktionszeit der Krokodile gehabt haben. Bei den Spinnen *D. triton* und *D. okefinokensis* hat die Dauer der Welle einen Einfluss auf die Reaktionsbereitschaft (Bleckmann, 1985 a; Bleckmann et al., 1994). Weitere Versuche mit unterschiedlichen Reizdauern müssen noch mit den Krokodilen durchgeführt werden.

5 Zusammenfassung

Krokodile nutzen zum Beutefang neben visuellen, auditorischen und olfaktorischen Reizen auch Oberflächenwellen des Wassers, die sie mit ihren Integumentary Sensory Organs (ISOs) wahrnehmen. ISOs befinden sich hauptsächlich in der cranialen Region, insbesondere in der Nähe der Zähne. Bei den Mitgliedern der Familie der Crocodylidae und Gavialidae liegen die ISOs auch auf den Körperschuppen. Ziel dieser Studie war herauszufinden, wie sensitiv Nilkrokodile und Kaimane auf Oberflächenwellen des Wassers reagieren und ob es Unterschiede in der Sensitivität zwischen den Alligatoridae und Crocodylidae gibt. Zudem wurde untersucht, ob bzw. wie genau Krokodile Oberflächenwellen des Wassers diskriminieren können und ob bzw. wie genau das Zentrum einer Oberflächenwelle lokalisiert wird. Darüber hinaus wurde überprüft, ob Krokodile eine erlernte Aufgabe über einen Zeitraum von sieben Wochen behalten.

Nilkrokodile reagieren auf Oberflächenwellen im Frequenzbereich 15 bis 80 Hz mit einer Hinwendung zur Reizquelle. Mit zunehmender Frequenz steigt die Sensitivität der Krokodile (12,8 μm bei 15 Hz und 0,5 μm bei 80 Hz Spitze-Spitze-Wegamplitude). Da die durch Insekten erzeugten Oberflächenwellen hohe Frequenzen aufweisen, sind juvenile Krokodile an die Wahrnehmung von Insekten (bevorzugte Beute) erzeugten Oberflächenwellen angepasst. Nilkrokodile können amplitudenmodulierte Reize sowie breitbandige und schmalbandige Wellenreize unterscheiden. Bei Präsentation von monofrequenten Wellen lag die Diskriminierungsschwelle der Nilkrokodile und des Brillenkaimans zwischen 2 und 6 % (S+ 40 Hz) bzw. 4 bis 6 % (S+ 15 Hz). Frequenzänderungen innerhalb eines Wellenzuges wurden ebenfalls wahrgenommen. Die Fähigkeit, Frequenzänderungen im Reiz zu diskriminieren, betrug bei den Krokodilen 2 bis 13%. Das ist besser als bei allen anderen an der Wasseroberfläche jagenden Arten (10 bis 15%). Nilkrokodile konnten auch nach sieben Wochen noch einen 15 Hz Reiz von einem 30 Hz Reiz unterscheiden. Die Nilkrokodile bestimmten den Reizwinkel mit einem Fehler von 13,4° bis 16,7°. Ein simultan gebotener Störreiz hatte keinen Einfluss auf die Winkellokalisationsgenauigkeit. Die Krokodile bestimmten nur ungefähr den Abstand zur Reizquelle (\emptyset rel. Distanzfehler 25 bis 62 %). Bei Darbietung eines polyfrequenten Wellenreizes war die Entfernungslokalisierung besser als bei Darbietung von monofrequenten Wellenreizen. Bei Störung mit einem 10 Hz Reiz wurde der Abstand zur Reizquelle unverändert lokalisiert, während sich die Lokalisationsfähigkeit bei Störung mit einem polyfrequenten Reiz verschlechterte. In beiden Versuchen nahm mit abnehmenden Reiz-Rauschverhältnis der relative Distanzfehler zu.

Literaturverzeichnis

Agrillo, C. (2015): Numerical and arithmetic abilities in non-primate species. In: Kadosh, R.C.; Dowker, A. (eds.): The handbook of numerical cognition. Oxford University Press, Oxford: doi:10.1093/oxfordhb/9780199642342.013.002

Bachem, A. (1964): Time factors in relative and absolute pitch discrimination. J Acoust Soc Am 26: 751-753

Barth, F.G. und Geethabali (1982): Spider vibration receptors: Threshold curves of individual slits in the metatarsal lyriform organ. J Comp Physiol 148: 175-185

Behrend, O.; Branoner, F.; Zhivkov, Z.; Ziehm, U. (2006): Neural responses to water surface waves in the midbrain of the aquatic predator *Xenopus laevis laevis*. Euro J Neuro 23: 729-744

Biermann, H.S. und Carr, C.E. (2015): Sound localization in the alligator. Hear Res 329: 11-20

Bierman, H.S.; Thornton, J.L.; Jones, H.G.; Koka, K.; Young, B.A.; Brandt, C.; Christensen-Dalsgaard, J.; Carr, C.E.; Tollin, D.J. (2014): Biophysics of directional hearing in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). J Exp Biol 217: 1094-1107

Bleckmann, H. (1979): Die Bedeutung der Reizfrequenz und der Latenzzeit für die Beutelokalisation des Oberflächenfisches *Aplocheilus lineatus*. Dissertation, Universität Gießen

Bleckmann, H. (1980): Reaction time and stimulus frequency in prey localization in the surface-feeding fish *Aplocheilus lineatus*. J Comp Physiol A 140: 163-172

Bleckmann, H. (1985 a): Discrimination between prey and non-prey wave signals in the fishing spider *Dolomedes triton* (Pisauridae). In: Kalmring, K.; Elsner, N. (eds): Acoustic and vibrational communication in insects, Paul Parey, Berlin: 215-222

Bleckmann, H. (1985 b): Perception of water surface waves: how surface waves are used for prey identification, prey localization, and intraspecific communication. In: Autrum, H.; Ottoson, D.; Perl, E.R.; Schmidt, R.F.; Shimazu, H.; Willis, W.D. (eds): Progress in sensory physiology 5. Springer-Verlag, New York: 147-166

- Bleckmann, H.** (1988): Prey identification and prey localization in surface-feeding fish and fishing spiders. In: Atema, J.; Fay, R.R.; Popper, A.N.; Tavolga, W.N. (eds): Sensory biology of aquatic animals, Springer, New York: 619-641
- Bleckmann, H.** (1994): Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- Bleckmann, H. und Barth, F.G.** (1984): Sensory ecology of a semi-aquatic spider. II. The release of predatory behavior by water surface waves. Behav Ecol Sociobiol 14: 303-312
- Bleckmann, H. und Bender, M.** (1987): Water surface waves generated by the male pisaurid spider *Dolomedes triton* (Walckenaer) during courtship behavior. J Arachnol 15: 363-369
- Bleckmann, H.; Borchardt, M.; Horn, P.; Görner, P.** (1994): Stimulus discrimination and wave source localization in fishing spiders (*Dolomedes triton* and *Dolomedes okefinokensis*). J Comp Physiol A 174: 305-316
- Bleckmann, H. und Lotz, T.** (1987): The vertebrate-catching behaviour of the fishing spider *Dolomedes triton* (Araneae, Pisauridae). Anim Behav 35: 641-651
- Bleckmann, H. und Rovner, J.S.** (1984): Sensory ecology of a semiaquatic spider. I. Roles of vegetation and wind-generated waves in site selection. Behav Ecol Sociobiol 14: 297-301
- Bleckmann, H. und Schwartz, E.** (1982): The functional significance of frequency modulation within a wave train for prey localization in the surface-feeding fish *Aplocheilus lineatus* (Cyprinodontidae). J Comp Physiol 145: 331-339
- Bleckmann, H.; Tittel, G.; Blübaum-Gronau, E.** (1989): The lateral line system of surface-feeding fish: Anatomy, physiology, and behavior. In: Coombs, S.; Görner, P.; Münz, H. (eds): The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution. Springer, New York: 501-526
- Bleckmann, H. und Topp, G.** (1981): Surface wave sensitivity of the lateral line organs of the topminnow *Aplocheilus lineatus*. Naturwiss 68: 624-625
- Bleckmann, H.; Waldner, I.; Schwartz, E.** (1981): Frequency discrimination of the surface-feeding fish *Aplocheilus lineatus* – a prerequisite for prey localization? J Comp Physiol A 143: 485-490
- Braziatis, P.** (1987): Identification of crocodilian skins and products. In: Webb, G.J.; Manolis, S.C.; Whitehead, P.J. (eds): Wildlife management: Crocodiles and alligators. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia: 373-386

- Brazaitis, P. und Watanabe, M.E.** (2011): Crocodilian behaviour: a window to dinosaur behaviour? *Hist Biol* 23 (1): 73-90
- Bregman, A.S.** (1994): Auditory scene analysis. In: Smelzer, N.J.; Bates, P.B. (eds): International encyclopedia of the social and behavioral sciences. Pergamon, Amsterdam
- Britton, A.R.C.** (2001): Review and classification of call types of juvenile crocodilians and factors affecting distress calls. In: Grigg, G.C.; Seebacher, F.; Franklin, C.E. (eds): Crocodilian biology and evolution. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia: 364-377
- Burghardt, G.M.** (1977): Learning processes in reptiles. In: Gans, C.; Tinkle, D.W. (eds): Biology of the reptilia, Vol. 7. Academic Press, London: 555-668
- Buschmann, H.P.** (1984): Untersuchungen zur Entfernungslokalisation beim Krallenfrosch *Xenopus laevis* D. Staatsexamensarbeit, Universität Bielefeld
- Buschmann, P. und Görner, P.** (1990): Distance localization of the center of a surface wave in the clawed toad *Xenopus laevis* Daudin. In: Elsner, N.; Roth, G. (eds): Brain, perception, cognition. Thieme, Stuttgart: 165
- Bustard, H.R.** (1968): Rapid learning in wild crocodiles *Crocodylus porosus*. *Herpetol* 24: 173-175
- Campbell, H.W.** (1973): Observations on the acoustic behavior of crocodilians. *Zool* 58: 1-11
- Campos, Z.; Coutinho, M.; Magnusson, M.** (2003): Terrestrial activity of caiman in the Pantanal, Brazil. *Copeia*: 628-634
- Carr, C. E.; Soares, D.; Smolders, J.; Simon, J. Z.** (2009): Detection of interaural time differences in the Alligator. *J Neurosci* 29 (25): 7978-7982
- Claas, B.** (1993): Wie analysiert das Seitenliniensystem die Laufrichtung von Oberflächenwellen? Untersuchungen am Krallenfrosch *Xenopus laevis*. Habilitation Thesis, University of Bielefeld: 1-125
- Claas, B. und Münz, H.** (1996): Analysis of surface wave direction by the lateral line system of *Xenopus*: source localization before and after inactivation of different parts of the lateral line. *J Comp Physiol A* 178: 253-268.
- Cloudsley-Thompson, J.L.** (1963): Diurnal rhythm of activity in the Nile crocodile. *Anm Behav* 12 (1): 98-100

- Cott, H.B.** (1961): Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans Zool Soc Lond* 29: 211-358
- Cuthill, I.C.; Kacelnik, A.; Krebs, J.R.; Haccou, P.; Iwasa, Y.** (1990): Starlings exploiting patches: The effect of recent experience on foraging decisions. *Anim Behav* 40: 625-640
- Dartnall, H.J.A. und Lythgoe, J.N.** (1965): The spectral clustering of visual pigments. *Vision Res* 5: 81-100
- Da Silveira, R.; Abundance, W.E.; Campos, Z.** (1997): Monitoring the distribution, abundance and breeding areas of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Melanosuchus niger* in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. *J Herpetol* 31: 514-520
- Da Silveira, R.; Ramalho, E.E.; Thorbjarnarson, J.B.; Magnusson, W.E.** (2010): Depredation by jaguars on caimans and importance of reptiles in the diet of jaguar. *J Herpetol* 44 (3): 418-424
- Davenport, J.; Grove, D.J.; Cannon, J.; Ellis, T.R.; Stables, R.** (1990): Food capture, appetite, digestion rate and efficiency in hatchling and juvenile *Crocodylus porosus*. *J Zool* 220 (4): 569-592
- Davidson, R.S.** (1966): Operant stimulus control applied to maze behavior behaviour: heat escape conditioning and discrimination reversal in *Alligator mississippiensis*. *J Exp Anal Behav* 9: 671-676
- Dehnhardt, G. und Kaminski, A.** (1995): Sensitivity of the mystacial vibrissae of harbour seals (*Phoca vitulina*) for size differences of actively touched objects. *J Exp Biol* 198: 2317-2323
- Dickinson, M.H. und Lent, C.M.** (1984): Feeding behavior of the medicinal leech, *Hirudo medicinalis* L. *J Comp Physiol A* 154: 449-455
- Dieterich, C.E. und Dieterich, H.J.** (1978): Electron microscopy of retinal tapetum (*Caiman crocodilus*). *Arch Klin Exp Ophthalmol* 208: 159-168
- Dinets, V.** (2010): On terrestrial hunting by crocodilians. *Herpetol Bull* 114: 15-18
- Dinets, V.** (2011): Effects of aquatic habitat continuity on signal composition in crocodilians. *Anim Behav* 82: 191-201
- Dinets, V.** (2013): Do individual crocodilians adjust their signaling to habitat structure? *Ethol Ecol Evol* 25 (2): 174-184

- Dinets, V.; Brueggen, J.C.; Brueggen, J.D.** (2013): Crocodilians use tools for hunting. *Ethol Ecol Evol* 27 (1): 74-78
- Di-Poi, M. und Milinkovitch, M.C.** (2013): Crocodylians evolved scattered multi-sensory micro-organs. *EvoDevo* 4 (19): doi:10.1186/2041-9139-4-19
- Doody, J.S.; Burghardt, G.M.; Dinets, V.; Hauber, M.** (2013): Breaking the social-non-social dichotomy: A role for reptiles in vertebrate social behavior research? *Ethol* 119: 95-103
- Elepfandt, A.** (1982): Accuracy of taxis response to water waves in the clawed toad (*Xenopus laevis* Daudin) with intact or with lesioned lateral line system. *J Comp Physiol* 148: 535-545
- Elepfandt, A.** (1984): The role of ventral lateral line organs in water wave localization in the clawed toad (*Xenopus laevis*). *J Comp Physiol A* 154: 773-780
- Elepfandt, A.** (1985): Water wave frequency discrimination in the clawed frog *Xenopus laevis*. *J Comp Physiol A* 157 (2): 255-261
- Elepfandt, A.** (1986): Wave frequency recognition and absolute pitch for water waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J Comp Physiol A* 158: 235-238
- Elepfandt, A.** (1987): Lateral-line responses to water surface waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J Comp Physiol A* 160:667-682
- Elepfandt, A.** (1989): Wave analysis by amphibians. In: Coombs, S.; Görner, P.; Münz, H. (eds) *The Mechanosensory Lateral Line. Neurobiology and Evolution*. Springer, New York: 527-541
- Elepfandt, A.; Lebrecht, S.; Schroedter, K.; Brudermanns, B.; Hillig, R.; Schuberth, C.; Fliess, A.** (2016): Lateral line scene analysis in the purely aquatic frog *Xenopus laevis* Daudin (Pipidae). *Brain Behav Evol* 87: 117-127
- Elepfandt, A.; Seiler, B.; Aicher, B.** (1985): Water wave frequency discrimination in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J Comp Physiol A* 157: 255-261
- Elepfandt, A. und Wiedemer, L.** (1987): Lateral-line response to water surface waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J Comp Physiol A* 160: 667-682
- Elsley, R.M.; Trosclair, P.L.; Glenn, T.C.** (2008): Nest-site fidelity in American alligators in a Louisiana coastal marsh. *Southeast Natur* 7: 737-743.

Fay, R.R. (1988): Hearing in vertebrates: a psychophysics databook. Hill-Fay Associates, Winnetka, Illinois

Fleishman, L.J.; Howland, H.C.; Howland, M.J.; Rand, A.S.; Davenport, M.L. (1988): Crocodile don't focus underwater. *J Comp Physiol A* 163: 441-443

Franosch, J.M.P.; Sobotka, M.C.; Elepfandt, A.; van Hemmen, J.L. (2003): Minimal model of prey localization through the lateral-line system. *Phys Rev Lett* 91: 158101

Friesen, W.O. (1981): Physiology of water movement detection in the medicinal leech. *J Exp Biol* 92: 255-275

Frühbeis, B. (1984): Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Frequenzunterscheidung und Empfindlichkeit durch das Seitenlinienorgan des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani*. Dissertation, Universität Mainz: 1-73

Fuss, T. und Schlüssel, V. (2015): Something worth remembering: visual discrimination in sharks. *Anim Cog* 18 (2): 463-471

Galeotti, R.; Sacchi, R.; Fasola, M.; Pellitteri, R.D.; Marchesi, M.; Ballasina, D. (2005): Courtship displays and mounting calls are honest, condition-dependent signals that influence mounting success in Hermann's tortoises. *Can J Zool* 83: 1306-1313

Gans, C. (1989): Crocodilian in Perspective! *Amer Zool* 29: 1051-1054

Garrick, L.D. und Lang, J.W. (1977): Social signals and behaviors of adult alligators and crocodiles. *Am Zool* 17: 225-239

Garrick, L.D.; Lang, J.W.; Herzog, H.A. (1982): Social signals of adult American alligators. *Bull Am Mus Nat Hist* 160: 53-192

George, I.D. und Holliday, C.M. (2013): Trigeminal nerve morphology in *Alligator mississippiensis* and its significance for crocodyliform facial sensation and evolution. *Anat Rec* 296 (4): 670-680

Görner, P. (1976): Source localization with labyrinth and lateral line in the clawed toad (*Xenopus laevis*). In: Schuijf, A.; Hawkins, A.D. (eds): Sound reception in fish. Elsevier, Amsterdam: 171-184

Görner, P.; Moller, P.; Weber, W. (1984): Lateral-line input and stimulus localization in the African clawed toad *Xenopus* sp. *J Exp Biol* 108: 315-328

- Gossette, R.L. und Hombach, A.** (1969): Successive discrimination reversal (SDR) performances of American alligators and American crocodiles on a spatial task. *Perc Motor Skills* 28: 63-67
- Gorzula, S.J.** (1978): An ecological study of *Caiman crocodilus crocodilus* inhabiting savanna lagoons in the Venezuelan Guayana. *Oecol* 35: 21-34
- Grigg, G. und Gans, C.** (1993): Morphology & Physiology of the Crocodylia. *Fauna Austr Amphib Reptil* 2 A: 326-336
- Grigg, G. und Kirshner, D.** (2015): Biology and Evolution of Crocodylians. CSIRO Publishing, Clayton, Australia
- Gutsche, A. und Elepfandt, A.** (2006): *Xenopus laevis* (African clawed frog) surface prey capture. *Herpetol Rev* 37: 452
- Hansen, A.** (2007): Olfactory and solitary chemosensory cells: two different chemosensory systems in the nasal cavity of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *BMC Neurosc* 8: 64 doi:10.1186/1471-2202-8-64
- Hanser, H.** (2005): Lexikon der Neurowissenschaft. Springer Spektrum Verlag, Heidelberg
- Herzog, H.A. und Burghardt, G.M.** (1977): Vocalization in juvenile crocodylians. *Herpetol* 44: 294-303
- Heldmaier, G.; Neuweiler, G.; Rössler, W.** (2012): Vergleichende Tierphysiologie. Springer Spektrum Verlag, Heidelberg
- Heric, T.M. und Kruger, L.** (1965): Organization of the visual projection upon the optic tectum of a reptile (*Alligator mississippiensis*). *J Comp Neurol* 124: 101-112
- Higgs, D.M.; Brittan-Powell, E.F.; Soares, D.; Souza, M.J.; Carr, C.E.; Dooling, R.J.; Popper, A.N.** (2002): Amphibious auditory responses of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *J Comp Physiol A* 188: 217-233
- Hunt, R.H. und Watanabe, M.E.** (1982): Observations on maternal behavior of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *J Herpet* 16: 235-239
- Hoin-Radkovsky, I.; Bleckmann, H.; Schwartz, E.** (1984): Determination of source distance in the surface-feeding fish *Pantodon buchholzi* Pantodontidae. *Anim Behav* 32: 840-851

IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) (1989):
Crocodile: Their Ecology. Management and Conservation. Gland, Schweiz

Jackson, K.; Butler, D.G.; Youson, J.H. (1996): Morphology and ultrastructure of possible integumentary sense organs in the estuarine crocodile (*Crocodylus porosus*). *J Morphol* 229: 315-324

Jackson, K. und Brooks, D.R. (2007): Do crocodiles co-opt their sense of “touch” to “taste”? A possible new type of vertebrate sensory organ. *Amphib Reptil* 28: 277-285

Johnson, C.R.; Webb, G.J.W.; Tanner, C. (1976): Thermoregulation in Crocodylians. II. A telemetric study of body temperature in the Australian crocodiles *Crocodylus johnstoni* und *Crocodylus porosus*. *Comp Biochem Physiol* 53 A: 143-146

Kalberer, M. und Pedler C. (1963): The visual cells of the alligator: An electron microscopic study. *Vision Res* 3: 323-329

Kandel, E.R. und Hawkins, R.D. (1992): The biological basis of learning and individuality. *Sci Amer* 267: 78-86

Kanhere, E.; Wang, N.; Asadnia, M.; Kottapalli, A.G.P.; Miao, J. (2015): Crocodile-inspired dome-shaped pressure receptors for passive hydrodynamic sensing. *Transduc*: 1199-1202

Kanhere, E.; Nan, W.; Kottapalli, A.G.P.; Asadnia, M.; Miao, J.M.; Triantafyllou, M.S. (2016): Crocodile-inspired dome-shaped pressure receptors for passive hydrodynamic sensing. *Bioinsp Biomim* 11 (5): 056007 doi:10.1088/1748-3190/11/5/056007

Käse, R.H. und Bleckmann, H. (1987): Prey localization by surface wave ray-tracing: fish track bugs like oceanographers track storms. *Exper* 43: 290-293

Kaus, S. und Schwartz, E. (1986): Reaction of young *Betta splendens* to surface waves of the water. In: Barth F.G.; Seyfarth E.A. (eds): *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. Gustav Fischer, Stuttgart: 218-219

Kerfoot, J.R.; Easter, E.; Elsey, R.M. (2016): How doth the little Crocodylian: Analyzing the influence of environmental viscosity on feeding performance of juvenile *Alligator mississippiensis*. *Biology* 5 (4): doi:10.3390/biology5040036

- Kevin, M.W. und Leslie, A.** (2008): Diet of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in the Okavango Delta, Botswana. *J Herpetol* 42 (2): 361-368
- King, F.W. und Braziatis, P.** (1971): Species identification of commercial crocodilian skins. *Zool* 57: 15-69
- King, D. und Green, B.** (1999): Goannas: the biology of varanid lizards. University of New South Wales Press, Sydney
- Kraemer, J.** (2015): Frequenzdiskriminierung bei Interferenz von Oberflächenwellen beim Afrikanischen Schmetterlingsfisch *Pantodon buchholzi*. Bachelorarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
- Lang, H.H.** (1980 a): Surface wave discrimination between prey and nonprey by the back swimmer *Notonecta glauca* L. (Hemiptera, Heteroptera). *Behav Ecol Sociobiol* 6: 233-246
- Lang, H.H.** (1980 b): Surface wave sensitivity of the back swimmer *Notonecta glauca*. *Naturwiss* 67: 204-205
- Laurens, H. und Detwiler, S.W.** (1921): The structure of the retina of *Alligator mississippiensis* and its photomechanical changes. *J Exp Zool* 32: 207-234
- Lawry, J.V.** (1973): A scanning electron microscopic study of mechanoreceptors in the walking leg of the water strider, *Gerris remigis*. *J Anat* 116: 25-30
- Lema, S.C. und Kelly, J.T.** (2002): The production of communication signals at the air-water and water-substrate boundaries. *J Comp Physiol* 116: 145-150
- Leitch, D.B.** (2010): At the edge: Neuroethological approaches to reptilian mechanoreception. *Neurosci* 2: 41-47
- Leitch, D.B. und Catania, K.C.** (2012): Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodylians. *J Exp Biol* 215: 4217-4230.
- Lindenmeier, M.** (2016): Frequenzdiskriminierung bei Interferenz von Oberflächenwellen beim Afrikanischen Schmetterlingsfisch *Pantodon buchholzi*. Bachelorarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

- Manley, G.A.** (1970): Frequency sensitivity of auditory neurons in the caiman cochlear nucleus. *Z Vergl Physiol* 66: 251-256
- Marioni, B.; Da Silveira, R.; Magnusson, W.E.; Thorbjarnarson, J.** (2008): Feeding behavior of two sympatric caiman species, *Melanosuchus niger* and *Caiman crocodilus*, in the Brazilian Amazon. *J Herpetol* 42 (4): 768-772
- Markl, H. und Hauff, J.** (1973): Die Schwellenkurve des durch Vibration ausgelösten Fluchttauchens von Mückenlarven. *Naturwiss* 60: 432-433
- Markl, H.; Lang, H.; Wiese, K.** (1973): Die Genauigkeit der Ortung eines Wellenzentrums durch den Rückenschwimmer *Notonecta glauca* L. *J Comp Physiol* 86: 359-364
- Markl, H. und Wiese, K.** (1969): Die Empfindlichkeit des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. für Oberflächenwellen des Wassers. *J Comp Physiol A* 62 (4): 413-420
- Marler, P. und Terrace, H.S.** (1984): The biology of learning: Report of the Dahlem workshop on the biology of learning, Berlin, October 23-28. Springer Verlag, Heidelberg
- McVean, A.; Gascoigne, L.; Page, A.** (1991): The external structure and distribution of sensilla in the medicinal leech. *Acta Zool* 71: 161-167
- Measey, G.J.** (1998): Diet of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. *J Zool* 246: 287-298
- Micro-Epsilon Messtechnik** (2008): Betriebsanleitung optoNCDT 2400. Micro-Epsilon, Ortenburg: 1-61
- Modha, M.L.** (1967): The ecology of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus laurenti*) on central island, Lake Rudolf. *Afri J Ecol* 5 (1): 74-95
- Mogdans, J.; Barenbrock, J.; Bleckmann, H.** (2002): Sighted topminnows, *Aplocheilichthys lineatus*, use the lateral line for surface wave discrimination. *Copeia* 1: 190-194
- Mohr, C. und Bleckmann, H.** (1998): Electrophysiology of the cephalic lateral line of the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus*. *Comp Biochem Physiol* 3: 807-815
- Montgomery, J.C. und Macdonald, J.A.** (1987): Sensory tuning of lateral line receptors in antarctic fish to the movements of planktonic prey. *Science* 235 (4785): 195-196
- Müller, U.** (1983): Anatomische und physiologische Anpassungen des Seitenliniensystems von *Pantodon buchholzi* an den Lebensraum Wasseroberfläche. Dissertation, Universität Gießen

- Müller, U. und Schwartz, E.** (1982): Influence of single neuromasts on prey-localizing ability of surface-feeding fish. *J Comp Physiol B* 149: 399-408
- Murphey, R.K.** (1971): Sensory aspects of the control of orientation to prey by the waterstrider, *Gerris remigis*. *Z Vergl Physiol* 72: 168-185
- Murphey, R.K. und Mendenhall, B.** (1973): Localization of receptors controlling orientation to prey by the back swimmer *Notonecta undulata*. *J Comp Physiol* 84: 19-30
- Nagloo, N.; Collin, S.P.; Hemmi, J.M.; Hart, N.S.** (2016): Spatial resolving power and spectral sensitivity of the saltwater crocodile, *Crocodylus porosus*, and the freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*. *J Exp Biol* 219: 1394-1404
- Necker, R.** (1974): Dependence of mechanoreceptor activity on skin temperature in sauropsids. I. Caiman. *J Comp Physiol* 92: 65-73
- Nickel, E.** (1960): Untersuchungen über den Farbensinn junger Alligatoren. *Z Vergl Physiol* 43: 37-47
- Nicolelis, M.A.; Lin, R.C.; Chapin, J.K.** (1997): Neonatal whisker removal reduces the discrimination of tactile stimuli by thalamic ensembles in adult rats. *J Neurophysiol* 78: 1691-1706
- Northcutt, R.G. und Heath, J.E.** (1971): Performance of caimans in a T-maze. *Copeia*: 557-560
- Northcutt, R.G.** (2013): Variation in reptilian brains and cognition. *Brain Behav Evol* 82: 45-54
- Olmos, F. und Sazima, I.** (1990): A fishing tactic in floating Paraguayan caiman: the cross-posture. *Copeia*: 875-877
- Ouboter, P.E. und Nanhoe, L.M.R.** (1987): Notes on nesting and parental care in *Caiman crocodilus* in Northern Suriname and an analysis of crocodylian nesting habitats. *Amphib Reptil* 8: 331-348
- Passek, K.M. und Gillingham, J.C.** (1999): Absence of kin discrimination in hatchling American alligators, *Alligator mississippiensis*. *Copeia* 3: 831-835

Peckarsky, B.L. und Wilcox, R.S. (1989): Stonefly nymphs use hydrodynamic cues to discriminate between prey. *Oecol* 79 (2): 265-270

Phillips, C.E. und Friesen W.O. (1982): Ultrastructure of the water-movement-sensitive sensilla in the medicinal leech. *J Neurophysiol* 13: 473-486

Pooley, A.C. und Gans, C. (1976): The Nile crocodile. *Scient Amer* 234: 114-124

Rahne, T. (2008): Beeinflussung von auditorischer Objektbildung durch visuelle Stimulation. Dissertation, Universität Magdeburg

Read, M.A.; Grigg, G.C.; Irwin, S.R.; Shanahan, D.; Franklin, C.E. (2007): Satellite tracking reveals long distance coastal travel and homing by translocated estuarine crocodiles, *Crocodylus porosus*. *PLOS ONE* 2 (9): doi:10.1371/journal.pone.0000949

Rudolph, P. (1967): Zum Ortungsverfahren von *Gyrinus substriatus* Steph. *Z Vergl Physiol* 56: 341-375

Schaller, G.B. und Crawshaw, P.G. (1982): Fishing behavior of Paraguayan caiman (*Caiman crocodilus*). *Copeia*: 66-72

Schneider, E.R.; Gracheva, E.O.; Bagriantsev, S.N. (2016): Evolutionary specialization of tactile perception in vertebrates. *Physiol* 31: 193-200

Schwartz, E. (1965): Bau und Funktion der Seitenlinie des Streifenhechtlings (*Aplocheilichthys lineatus*). *Z Vergl Physiol* 50: 55-87

Schwartz, E. (1970): Ferntastsinnesorgane von Oberflächenfischen. *Z Morph Tiere* 67: 40-57

Schwartz, E. (1971): Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische. *Z Vergl Physiol* 74: 64-80

Schwarz, J.S.; Reichenbach, T.; Hudspeth, A.J. (2011): A hydrodynamic sensory antenna used by killifish for nocturnal hunting. *J Exp Biol* (214): 1857-1866

Schwenk, K. (2008): Comparative anatomy and physiology of chemical senses in nonavian aquatic reptiles. In: Thewissen, J.G.M.; Nummela, S. (eds): Sensory evolution on the threshold. adaptations in secondarily aquatic vertebrates. University of California Press, Berkley: 65-82

- Senter, P.** (2008): Homology between and antiquity of stereotyped communicatory behaviours of crocodilians. *J Herp* 42 (2): 354-360
- Sillman, A.J.; Ronan, S.J.; Loew, E.R.** (1991): Histology and microspectrophotometry of the photoreceptors of a Crocodilian, *Alligator mississippiensis*. *Proceed Royal Soc* 243: 93-98
- Smith, W.C.; Adamus, G.; Van Der Wel, H.; Timmers, A.; Palczewski, K.; Ulshafer, R.J.** (1995): Alligator rhodopsin: sequence and biochemical properties. *Exp Eye Res* 61: 569-578
- Soares, D.** (2002): An ancient sensory organ in Crocodilians. *Nature* 417: 241-242
- Somaweera, R.; Webb, J.K.; Brown, G.P.; Shine, R.** (2011): Hatchling Australian freshwater crocodiles rapidly learn to avoid toxic invasive cane toads. *Behav* 148: 501-517
- Staton, M.A. und Dixon, J.R.** (1977): Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus* in the Venezuelan Llanos. *Wildlife Research Report* 5, Fish and Wildlife Service, USA
- Tittel, G.** (1985): Determination of stimulus direction by the topminnow, *Aplocheilus lineatus*. A model of two-dimensional orientation with the lateral line system. *Verh Dtsch Zool Ges* 78: 242
- Tittel, G.; Müller, U.; Schwartz, E.** (1984): Determination of stimulus direction by the topminnow *Aplocheilus lineatus*. In: Varjue, D.; Schnitzler, H.U. (eds): *Localization and orientation in biology and engineering*. Springer Verlag, Berlin: 69-72
- Thorbjarnarson, J.B.** (1990): Notes on the feeding behavior of the gharial (*Gavialis gangeticus*) under semi-natural conditions. *J Herpetol* 24: 99-100
- Thorbjarnarson, J.B.** (1993 a): Diet of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the central Venezuelan llanos. *Herpetol* 49: 108-117
- Thorbjarnarson, J.B.** (1993 b): Fishing behavior of spectacled caiman in Venezuelan Llanos. *Copeia* 4: 1166-1171
- Todd, N.P.** (2007): Estimated source intensity and active space of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) vocal display. *J Acoust Soc Am* 122 (5): 2906-2915
- Topp, G.** (1983): Primary lateral line response to water surface waves in the topminnow *Aplocheilus lineatus* (Pisces, Cyprinodontidae). *Pflug Arch* 397: 62-67

Trautwein, A.; Kreibitz, U.; Oberhausen, E. (2000): Physik für Mediziner, Biologen, Pharmazeuten. de Gruyter Verlag, Berlin

Trutnau, L. und Sommerlad, R. (2006): Krokodile. Biologie und Haltung. Chimaira Buchhandels-gesellschaft mbH, Frankfurt am Main

Underwood, G. (1970): The eye. In: Gans, C. (ed): Biology of the reptilia, Vol 2. Academic Press, New York: 1-79

Velasco, A. und Ayarzagüena, J. (2010): Spectacled *Caiman crocodilus*. In: Manolis, S.C.; Stevenson, C. (eds): Crocodiles. Status survey and conservation action plan. Croc Spec Group 3: 10-17

Vergne, A.L.; Avril, A.; Martin, S.; Mathevon, N. (2007): Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: Do newborns' calls show an individual signature? Naturwiss 94: 49-54

Vergne, A.L.; Pritz, M.B.; Mathevon, N. (2009): Acoustic communication in crocodilians: From behaviour to brain. Biol Rev 84: 391-411

Vergne, A.L.; Aubin, T.; Taylor, P.; Mathevon, N. (2011): Acoustic signals of baby black caimans. Zool 114: 313-320

Vliet, K.A. (1989): Social Displays of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). Amer Zool 29: 1019-1031

Vogel, D. und Bleckmann, H. (1997): Water wave discrimination in the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus*. J Comp Physiol A 180: 671-681

Von Düring, M. (1973): The ultrastructure of lamelled mechanoreceptors in the skin of reptiles. Z Anat Entwickl Gesch 143: 81-94

Von Düring, M. und Miller, M.R. (1979): Sensory nerve endings of the skin and deeper structures. In: Gans, C.; Northcutt, R.G.; Ulinski, P. (eds): Biology of the reptilia, Vol. 9. Academic Press, New York: 407-441

- Wald, G.; Brown, P.K.; Kennedy, D.** (1957): The visual system of the alligator. *J Gen Physiol* 40 (5): 703-713
- Walkowiak, W. und Münz, H.** (1985): The significance of water surface-waves in the communication of fire-bellied toads. *Naturwiss* 72: 49-50
- Wang, X.; Wang, D.; Wu, X.; Wang, R.; Chaolin, W.** (2007): Acoustic signals of Chinese alligators (*Alligator sinensis*): Social communication. *J Acoust Soc Am* 121: 2984-2989
- Wang, X.; Wang, D.; Wu, X.; Wang, C.; Wang, R.; Xia, T.** (2009): Response specificity to advertisement vocalization in the Chinese alligator (*Alligator sinensis*). *Ethol* 115: 832-859
- Weldon, P.J.; Demeter, B.J. Walsh, T.S.; Kleister, J.S.E.** (1994): Chemoreception in the feeding behavior of reptiles: Considerations for maintenance and management. In: Murphy, J.B.; Adler K.; Collins, J.T. (eds): *Captive management and conservation of amphibians and reptiles*. Soc Study Amphib Reptiles, Contrib Herpetol 11: 61-70
- Weldon, P.J.; Swenson, D.J.; Olson, J.K.; Brinkmeier, W.G.** (1990): The American alligator detects food chemicals in aquatic and terrestrial environments. *Ethol* 85: 191-198
- Westheide, W. und Rieger, G.** (2014): *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg (2): 376-383
- Wever, E.G.** (1971): Hearing in the Crocodilia. *Proc Nat Acad Sci USA* 68(7): 1498-1500
- Wever, E.G.** (1978): *The reptile ear: its structure and function*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Wever, E.G. und Vernon, J.A.** (1957): Auditory responses in the spectacled caiman. *J Cell Comp Physiol* 50 (2): 333-339
- Wermuth, H. und Fuchs, K.** (1978): *Bestimmung von Krokodilen und ihrer Häute: Eine Anleitung zum Identifizieren der Art- und Rassen-Zugehörigkeit der Krokodile*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- White, K.G.** (2001): Forgetting functions. *Anim Learn Behav* 29 (3): 193-207
- Whitehead, P.J.** (1990): A fishing tactic in floating paraguayan caiman: The cross-posture. *Copeia* 3: 875-877
- Whiting, S.D. und Whiting, A.U.** (2011): Predation by the saltwater crocodile (*Crocodylus porosus*) on sea turtle adults, eggs, and hatchlings. *Chel Cons Biol* 10 (2): 198-205

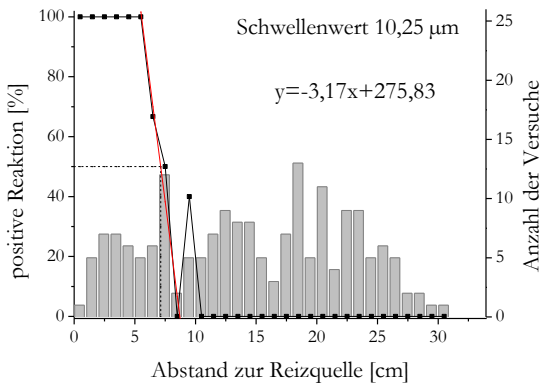
- Wiese, K.** (1972): Das mechanorezeptorische Beuteortungssystem von *Notonecta*. I. Die Funktion des tarsalen Scolopodialorgans. *J Comp Physiol A* 78: 83-102
- Wiese, K.** (1974): The mechanoreceptive system of prey localization in *Notonecta* II. The principle of prey localization. *J Comp Physiol* 92: 317-325
- Wilcox, R.S.** (1972): Communication by surface waves: mating behavior of a water strider (Gerridae). *J Comp Physiol A* 80: 255-266
- Wilcox, R.S.** (1979): Sex discrimination in *Gemis remigis*: Role of a surface wave signal. *Science* 206 (4424): 1325-1327
- Wilkinson, A. und Huber, L.** (2012): Cold-blooded cognition: reptilian cognitive abilities. In: Vonk, J.; Shackelford, T.K. (eds): *The Oxford handbook of comparative evolutionary psychology*. Oxford University Press, Oxford: 129-143
- Williams, J.T.** (1967 a): A test for dominance of cues in the spectacled caiman. *Psycho Sci* 8: 280
- Williams, J.T.** (1967 b): Comparison of maze learning on spatial and confounded discriminations by caimans and toads. *Perc Motor Skills* 25: 585-588
- Williams, J.T.** (1967 c): Efficient motivation for studying crocodilian learning. *Psycon Sci* 8: 279
- Williams, J.T.** (1968): Reversal-learning in the spectacled caiman. *Amer J Psychol* 81: 258-261
- Williams, J.T. und Robertson, S.G.** (1970): Brightness discrimination learning in caimans. *Perc Motor Skills* 30: 259-262
- Wilkinson, A. und Huber, L.** (2012): Cold-blooded cognition: reptilian cognitive abilities. In: Vonk, J.; Shackelford, T.K. (eds): *The Oxford handbook of comparative evolutionary psychology*. Oxford University Press, Oxford: 129-143
- Young, S.R.; Dedwylder R.D.; Friesen W.O.** (1981): Responses of the medicinal leech to water waves. *J Comp Physiol A* 144: 111-116
- Yowell, J.L.** (2011): Aptitude in American alligators: ecological factors affecting cognition and behavior. Dissertation, University of Utah.

Anhang Abbildungen und Tabellen

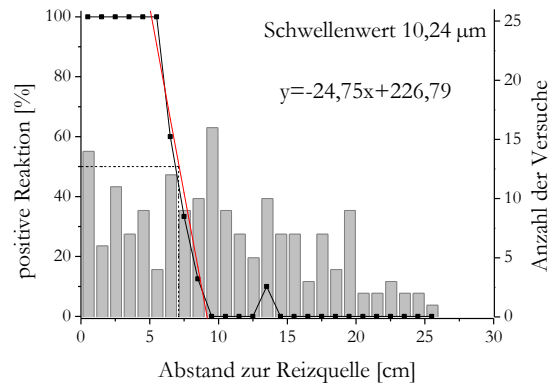
Sensitivität auf Oberflächenwellen

Kapitel 3.3.2

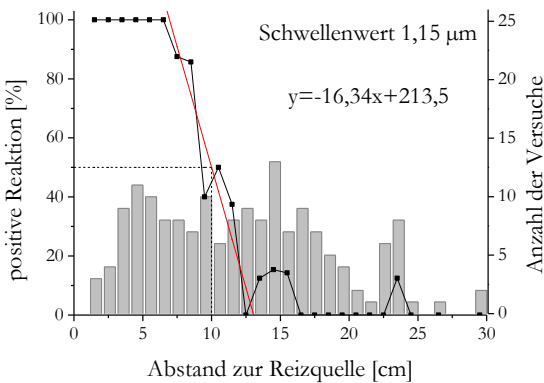
Krokodil 1 15 Hz



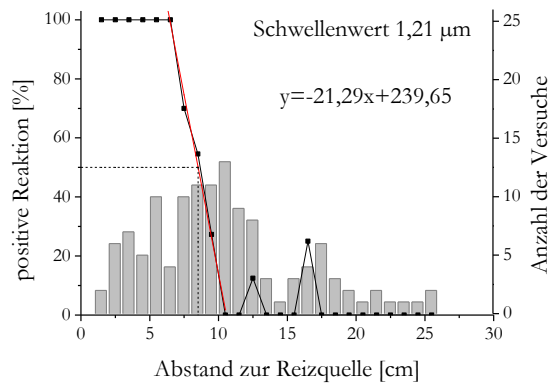
Krokodil 2 15 Hz



Krokodil 1 30 Hz



Krokodil 2 30 Hz



Kaiman 30 Hz

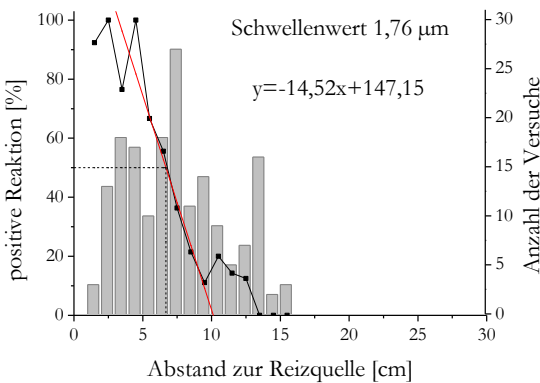
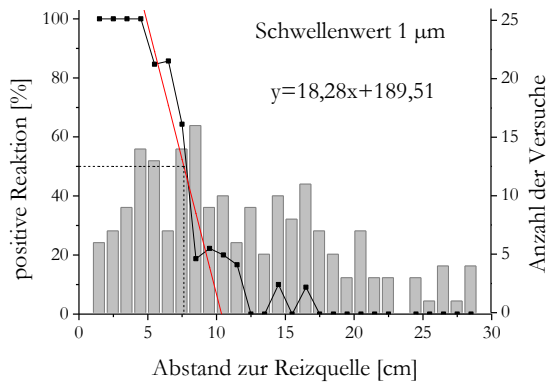
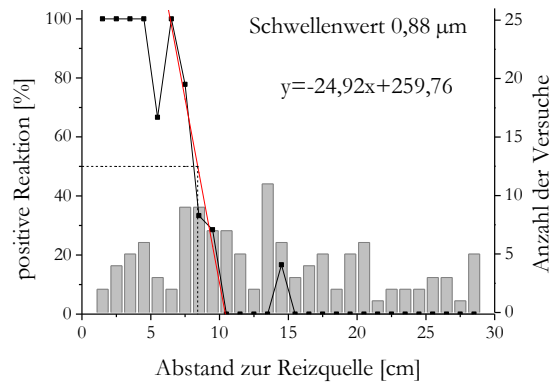


Abb. 70 Positive Reaktionen (%) auf Wellenreize (15 Hz, 30 Hz) von *C. crocodilus* und *C. niloticus* in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle. Weitere Beschreibung siehe Abb. 71

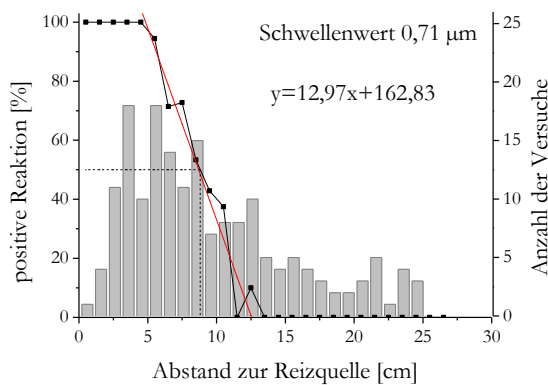
Krokodil 1 40 Hz



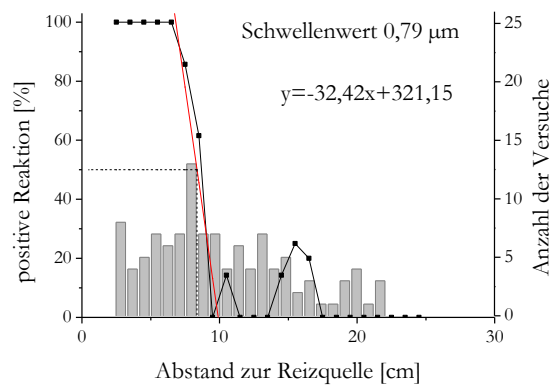
Krokodil 2 40 Hz



Krokodil 1 60 Hz



Krokodil 2 60 Hz



Krokodil 2 80 Hz

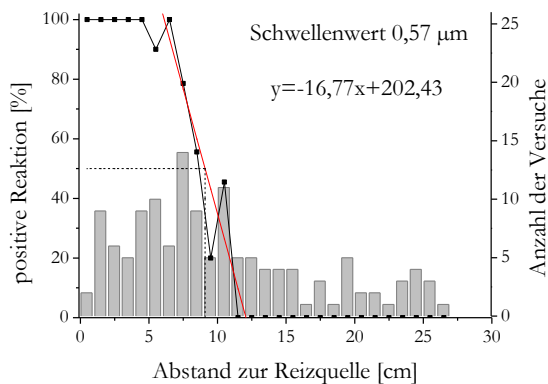


Abb. 71 Positive Reaktionen (%) auf Wellenreize (40 Hz, 60 Hz, 80 Hz) von *C.crocodilus* und *C.niloticus* in Abhängigkeit zum Abstand zur Reizquelle. In jeder Trainingseinheit wurde die Ausgangsamplitude des Wellengenerators verändert und dann die Wellenamplitude in einer Reizquellenentfernung von 6 cm bestimmt. Die so erhaltenen Werte dienten zur Ermittlung der Wellenamplitude am Krokodil (Bezugspunkt Kopfmitte) zum Zeitpunkt des Eintreffens der Welle (Formel 1). Die ermittelten Amplituden am Tier wurden dann in die Abstandscluster (besitzen bestimmte Amplitudenreichweite) eingeteilt. Die Amplitudenreichweite der Abstandscluster wurde mit der mittleren Wellenamplitude über alle Trainingseinheiten berechnet (Formel 1). Der Schwellenwert wurde mit Hilfe der Reizquellenentfernung bestimmt, bei der die Krokodile noch in 50 % aller Fälle reagierten (gestrichelte senkrechte Linie). Diese Reizquellenentfernung wurde mit Hilfe der linearen Regression des steilsten Abfalls der Funktion (rote Linie: Regressionsgleichung in der Abbildung) ermittelt. Für die so ermittelte Reizquellenentfernung wurde die Schwellenwertamplitude mit Hilfe der mittleren Wellenamplitude über alle Trainingseinheiten berechnet (Formel 1). Balken: Zahl der Versuche für den jeweiligen Datenpunkt

Kapitel 3.3.2.2

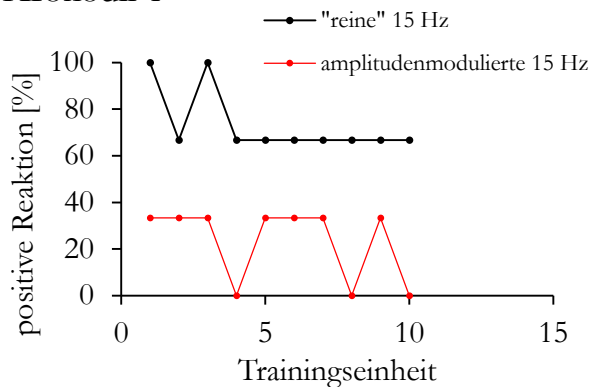
Tab. 1 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft (punkt-biseriale Korrelation) von Nilkrokodilen (N=2) und einem Brillenkaiman. Reizfrequenzen 15, 30, 40, 60 und 80 Hz.

	15 Hz	30 Hz	40 Hz	60 Hz	80 Hz
Krokodil 1	r=0,039 p=0,614	r=-0,015 p=0,808	r=-0,042 p=0,534	r=-0,019 p=0,797	r=0,163 p=0,008
Krokodil 2	r=0,087 p=0,239	r=-0,063 p=0,37	r=0,018 p=0,844	r=0,084 p=0,347	r=0,136 p=0,108
Kaiman	r=-0,074 p=0,294	r=0,09 p=0,248	-	-	-

Diskriminierung amplitudenmodulierter monofrequenter Stimuli und polyfrequenter Rauschstimuli

Kapitel 3.4.2

Krokodil 1



Krokodil 2

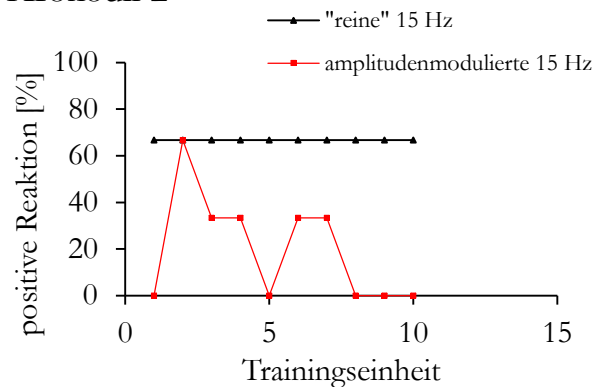


Abb. 72 Positive Reaktionen (%) auf amplitudenmodulierte und „reine“ 15 Hz Reize von Nilkrokodilen (N=2) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit

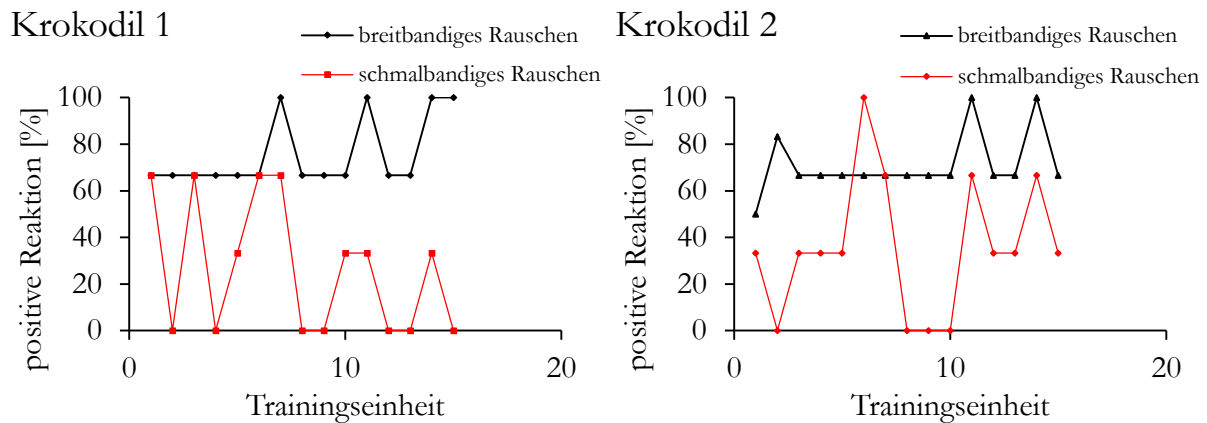


Abb. 73 Positive Reaktionen (%) auf Rauschstimuli von Nilkrokodilen (N=2) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit

Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (variable Zahl von S-)

Kapitel 3.4.3.3

Tab. 2 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft (punkt-biseriale Korrelationen) von Nilkrokodilen (N=2) auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert.

Frequenz	Krokodil 1		Krokodil 2	
	S+	S-	S+	S-
15-30	r=0,06 p=0,301	r=-0,203 p=0,215	r=0,248 p=0,086	r=0,208 p<0,01
15-25	r=-0,046 p=0,48	r=0,305 p=0,044	r=0,297 p=0,118	r=0,025 p=0,764
15-20	r=0,162 p=0,294	r=0,055 p=0,412	r=0,206 p=0,214	r=0,318 p<0,01
15-18	r=0,25 p=0,199	r=0,066 p=0,459	r=0,364 p=0,166	r=0,055 p=0,651
15-16	r=0,391 p=0,025	r=0,009 p=0,913	r=0,181 p=0,329	r=0,265 p=0,002
15-15!	-	r=0,094 p=0,453	r=-0,818 p=0,091	r=-0,023 p=0,924

Tab. 3 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft (punktbiseriale Korrelationen) von einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz [Hz]	Kaiman 15 Hz		Frequenz [Hz]	Kaiman 40 Hz	
	S+	S-		S+	S-
15-30	r=0,251 p=0,049	r=-0,167 p=0,043	40-30	r=0,504 p=0,047	r=0,135 p=0,352
15-25	r=0,264 p=0,084	r=-0,264 p=0,019	40-35	r=0,41 p=0,001	r=0,304 p<0,01
15-20	r=0,003 p=0,984	r=0,102 p=0,317	40-37	r=0,16 p=0,337	r=0,498 p<0,01
15-18	r=0,177 p=0,341	r=0,012 p=0,923	40-38,5	r=-0,149 p=0,401	r=0,458 p<0,01
15-17	-	r=0,305 p=0,08	40-39,25	r=0,264 p=0,024	r=0,285 p=0,015
15-16	r=0,031 p=0,821	r=0,08 p=0,349	40-40!	r=0,152 p=0,303	r=0,128 p=0,151
15-15!	r=0,036 p=0,766	r=-0,149 p=0,449			

Kapitel 3.4.3.4

Tab. 4 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft (punktbiseriale Korrelationen) von Nilkrokodilen (N=2) auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz [Hz]	Krokodil 1		Krokodil 2	
	S+	S-	S+	S-
15-30	r=-0,08 p=0,63	r=-0,108 p=0,062	r=-0,318 p=0,022	r=-0,222 p<0,01
15-25	r=-0,279 p=0,067	r=-0,091 p=0,163	r=-0,333 p=0,077	r=-0,191 p=0,02
15-20	r=-0,137 p=0,365	r=-0,137 p=0,041	r=-0,287 p=0,059	r=-0,336 p<0,01
15-18	r=-0,379 p=0,036	r=0,013 p=0,886	r=-0,697 p=0,003	r=-0,222 p=0,067
15-16	r=-0,428 p=0,008	r=0,111 p=0,143	r=-0,078 p=0,675	r=-0,206 p=0,015
15-15!	-	r=-0,154 p=0,218	r=0,749 p=0,145	r=-0,077 p=0,754

Tab. 5 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft (punktbiseriale Korrelationen) von einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz [Hz]	Kaiman 15 Hz		Frequenz [Hz]	Kaiman 40 Hz	
	S+	S-		S+	S-
15-30	r=-0,111 p=0,388	r=0,066 p=0,428	40-30	r=-0,494 p=0,052	r=-0,031 p=0,832
15-25	r=-0,292 p=0,052	r=0,264 p=0,087	40-35	r=-0,515 p=0,000	r=-0,359 p=0,000
15-20	r=-0,1 p=0,536	r=-0,077 p=0,449	40-37	r=-0,174 p=0,295	r=0,461 p<0,01
15-18	r=-0,193 p=0,297	r=-0,307 p=0,01	40-38,5	r=-0,053 p=0,756	r=-0,484 p<0,01
15-17	r=-0,22 p=0,151	r=-0,354 p<0,01	40-39,25	r=-0,328 p=0,005	r=-0,393 p=0,001
15-16	r=-0,19 p=0,166	r=-0,154 p=0,072	40-40!	r=-0,188 p=0,202	r=-0,216 p=0,015
15-15!	r=-0,08 p=0,504	r=0,123 p=0,533			

Tab. 6 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft (punktbiseriale Korrelation) von Nilkrokodilen (N=2) auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz [Hz]	Krokodil 1		Krokodil 2	
	S+	S-	S+	S-
15-30	r=0,26 p=0,215	r=0,267 p<0,01	r=0,073 p=0,609	r=0,313 p<0,01
15-25	r=0,028 p=0,856	r=0,349 p<0,01	r=-0,284 p=0,135	r=0,36 p<0,01
15-20	r=0,271 p=0,069	r=0,234 p<0,01	r=0,23 p=0,134	r=0,331 p<0,01
15-18	r=0,034 p=0,855	r=0,122 p=0,169	r=-0,048 p=0,86	r=0,295 p=0,014
15-16	r=0,101 p=0,552	r=0,056 p=0,458	r=0,401 p=0,025	r=0,246 p=0,003
15-15!	-	r=0,238 p=0,054	r=0,05 p=0,937	r=0,308 p=0,199

Tab. 7 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft (punkt-biseriale Korrelationen) von einem Kaiman auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert.

Frequenz	Kaiman 15 Hz		Frequenz	Kaiman 40 Hz	
	[Hz]	S+ S-		[Hz]	S+ S-
15-30	r=-0,111 p=0,388	r=0,066 p=0,428	40-30	r=0,568 p=0,022	r=-0,034 p=0,812
15-25	r=-0,01 p=0,948	r=0,155 p=0,144	40-35	r=-0,134 p=0,278	r=-0,08 p=0,273
15-20	r=-0,276 p=0,081	r=-0,089 p=0,386	40-37	r=0,042 p=0,804	r=0,1 p=0,419
15-18	r=0,068 p=0,717	r=-0,15 p=0,218	40-38,5	r=-0,124 p=0,464	r=-0,083 p=0,388
15-17	r=0,036 p=0,818	r=0,017 p=0,849	40-39,25	r=0,028 p=0,817	r=0,268 p=0,023
15-16	r=0,184 p=0,178	r=0,138 p=0,105	40-40!	r=0,155 p=0,294	r=-0,044 p=0,621
15-15!	r=0,072 p=0,546	r=0,032 p=0,871			

Kapitel 3.4.3.5

Bei beiden Versuchstieren waren die mittleren Reaktionszeiten auf den 18 Hz Reiz ($\bar{\mu}$ 1,55 s) signifikant länger als die mittleren Reaktionszeiten auf den 30 Hz Reiz ($\bar{\mu}$ 1,01 s), 16 Hz Reiz ($\bar{\mu}$ 1,17 s) sowie auf den S+ Reiz in den Diskriminierungsversuchen 15 gegen 30 Hz ($\bar{\mu}$ 0,56 s); 15 gegen 20 Hz ($\bar{\mu}$ 1,09 s) und 15 gegen 16 Hz ($\bar{\mu}$ 1,06 s; Bonferroni: $p < 0,05$) (Abb. 40).

Diskriminierung von monofrequenten Stimuli (Verhältnis 1:1)

Kapitel 3.4.4.1

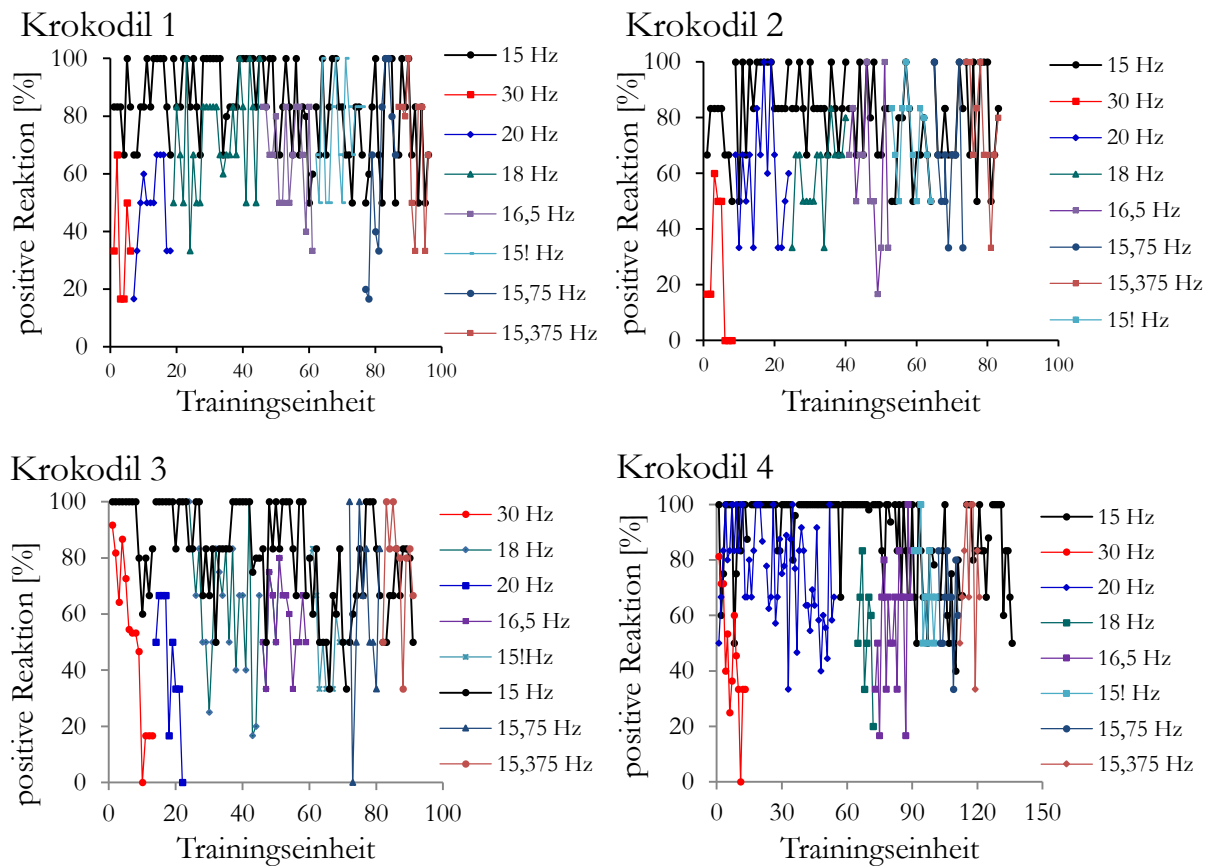
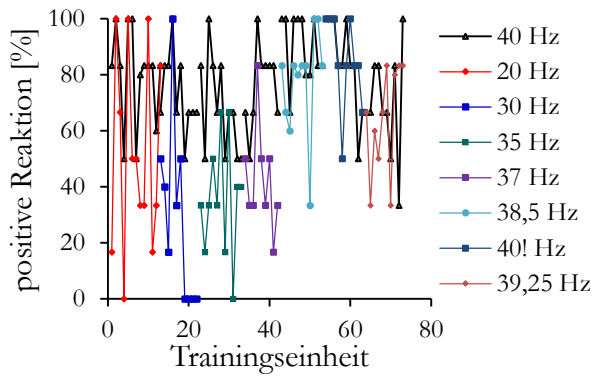
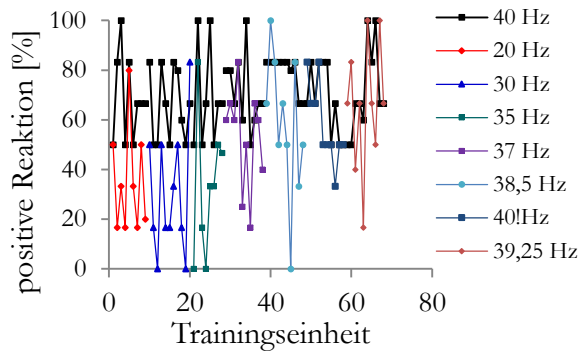


Abb. 74 Positive Reaktionen (%) auf verschiedene Wellenreize (S+ 15 Hz) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit

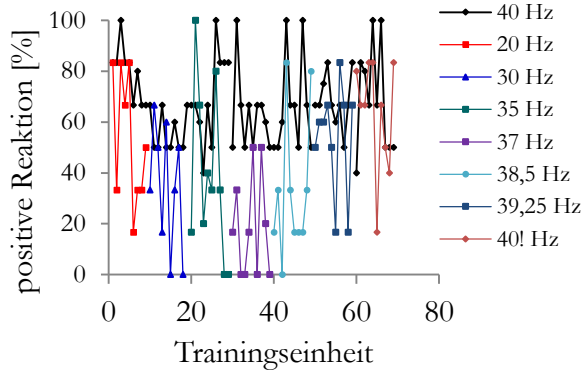
Krokodil 1



Krokodil 2



Krokodil 3



Krokodil 4

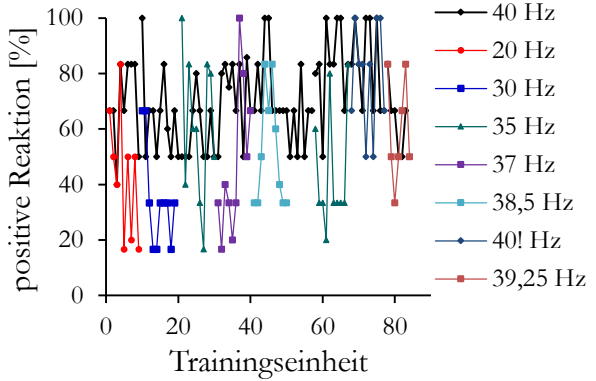


Abb. 75 Positive Reaktionen (%) auf verschiedene Wellenreize (S+ 40 Hz) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit

Kapitel 3.4.4.2

Tab. 8 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft (punkt-biseriale Korrelationen) von Nilkrokodilen (N=4) auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet. (-): Reaktionen von Krokodil 4 bei der Diskriminierung von 15 gegen 20 Hz waren auf S+ zu 100 % positiv und konnten nicht untersucht werden.

Frequenz [Hz]	Krokodil 1		Krokodil 2		Krokodil 3		Krokodil 4	
	S+	S-	S+	S-	S+	S-	S+	S-
40-20	r=0,21 p=0,083	r=0,082 p=0,498	r=0,377 p=0,009	r=0,569 p<0,01	r=0,29 p=0,077	r=0,354 p=0,029	r=-0,186 p=0,178	r=0,245 p=0,128
40-30	r=0,268 p=0,4	r=0,0467 p<0,01	r=0,395 p=0,002	r=0,38 p=0,003	r=0,029 p=0,079	r=-0,059 p=0,647	r=0,106 p=0,406	r=0,054 p=0,669
40-35	r=0,308 p=0,012	r=0,307 p=0,013	r=0,62 p<0,01	r=0,0046 p=0,788	r=0,0096 p=0,505	r=-0,168 p=0,221	r=-0,009 p=0,929	r=0,206 p=0,031
40-37	r=0,296 p=0,084	r=0,065 p=0,709	r=0,178 p=0,271	r=-0,007 p=0,966	r=0,19 p=0,227	r=0,169 p=0,303	r=0,071 p=0,598	r=0,085 p=0,53
40-38,5	r=-0,018 p=0,915	r=-0,103 p=0,499	r=0,115 p=0,389	r=0,12 p=0,363	r=0,235 p=0,081	r=0,191 p=0,174	r=0,161 p=0,231	r=0,193 p=0,147
40-39,25	r=0,245 p=0,053	r=0,192 p=131	r=0,206 p=0,128	r=0,498 p<0,01	r=0,028 p=0,845	r=-0,129 p=0,333	r=0,358 p=0,005	r=0,2 p=0,125
40-40!	r=0,252 p=0,196	r=0,196 p=0,137	r=0,015 p=0,907	r=0,335 p=0,01	r=0,031 p=0,818	r=-0,138 p=0,301	r=0,252 p=0,052	r=0,248 p=0,07
15-30	r=-0,039 p=0,656	r=-0,136 p=0,119	r=-0,079 p=0,406	r=-0,213 p=0,033	r=0,281 p=0,097	r=0,286 p=0,091	r=0,08 p=0,623	r=0,08 p=0,961
15-20	r=0,09 p=0,458	r=-0,282 p=0,017	r=0,004 p=0,969	r=0,183 p=0,08	r=-0,317 p=0,005	r=0,98 p=0,387	-	r=0,16 p=0,489
15-18	r=0,159 p=0,045	r=0,233 p=0,004	r=0,093 p=0,367	r=0,177 p=0,086	r=-0,151 p=0,444	r=0,285 p=0,177	r=0,7 p=0,44	r=0,153 p=0,094
15-16,5	r=0,294 p=0,004	r=0,349 p=0,001	r=0,264 p=0,028	r=0,169 p=0,155	r=0,196 p=0,133	r=0,202 p=0,078	r=-0,4 p=0,73	r=0,102 p=0,395
15-15,75	r=0,065 p=0,628	r=0,286 p=0,034	r=0,41 p=0,756	r=0,046 p=0,731	r=0,133 p=0,319	r=0,303 p=0,021	r=0,156 p=0,243	r=0,136 p=0,14
15-15,375	r=-0,54 p=0,761	r=0,111 p=0,318	r=0,006 p=0,965	r=.0,06 p=0,655	r=0,25 p=0,057	r=0,314 p=0,014	r=0,182 p=0,167	r=0,284 p=0,005
15-15!	r=0,268 p=0,011	r=0,336 p<0,01	r=0,127 p=0,299	r=0,034 p=0,782	r=0,035 p=0,806	r=0,001 p=0,994	r=0,161 p=0,24	r=0,233 p=0,075

Kapitel 3.4.4.3

Tab. 9 Korrelationen zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft (punktseriale Korrelationen) von Nilkrokodilen (N=4) auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet. (-): Die Reaktionen von Krokodil 4 bei der Diskriminierung von 15 gegen 20 Hz waren auf S+ zu 100 % positiv und konnten nicht untersucht werden.

Frequenz [Hz]	Krokodil 1		Krokodil 2		Krokodil 3		Krokodil 4	
	S+	S-	S+	S-	S+	S-	S+	S-
40-20	r=-0,164 p=0,082	r=0,082 p=0,308	r=-0,418 p=0,002	r=-0,384 p=0,005	r=-0,18 p=0,242	r=-0,364 p=0,013	r=0,207 p=0,116	r=0,042 p=0,755
40-30	r=-0,297 p=0,022	r=-0,279 p=0,041	r=-0,383 p=0,003	r=-0,151 p=0,253	r=-0,08 p=0,535	r=0,111 p=0,386	r=-0,047 p=0,712	r=-0,094 p=0,454
40-35	r=-0,344 p=0,005	r=-0,314 p=0,011	r=-0,626 p<0,01	r=-0,141 p=0,344	r=0,008 p=0,954	r=0,296 p=0,028	r=-0,182 p=0,055	r=-0,102 p=0,289
40-37	r=-0,429 p=0,001	r=-0,356 p=0,009	r=-0,417 p=0,001	r=-0,187 p=0,176	r=-0,1 p=0,451	r=-0,26 p=0,051	r=-0,123 p=0,359	r=-0,177 p=0,189
40-38,5	r=-0,151 p=0,257	r=-0,062 p=0,63	r=-0,155 p=0,345	r=-0,321 p=0,012	r=-0,15 p=0,268	r=0,003 p=0,983	r=-0,214 p=0,109	r=-0,349 p=0,007
40-39,25	r=-0,234 p=0,065	r=-0,28 p=0,026	r=0,248 p=0,066	r=-0,526 p<0,01	r=0 p=0,999	r=0,175 0,188	r=-0,221 p=0,021	r=-0,337 p<0,01
40-40!	r=-0,42 p=0,001	r=-0,306 p=0,017	r=0,329 p=0,01	r=-0,295 p=0,022	r=-0,13 p=0,334	r=0,025 p=0,85	r=-0,304 p=0,018	r=-0,166 p=0,23
15-30	r=0,158 p=0,072	r=0,17 p=0,052	r=0,203 p=0,033	r=0,173 p=0,078	r=0,191 p=0,265	r=-0,192 p=0,262	r=-0,058 p=0,724	r=-0,196 p=0,213
15-20	r=0,009 p=0,94	r=0,322 p=0,006	r=-0,127 p=0,222	r=-0,124 p=0,236	r=0,247 p=0,018	r=-0,075 p=0,465	-	r=-0,311 p=0,078
15-18	r=-0,134 p=0,091	r=-0,308 p<0,01	r=-0,084 p=0,414	r=-0,195 p=0,058	r=0,009 p=0,962	r=-0,251 p=0,227	r=0,067 p=0,46	r=-0,45 p=0,62
15-16,5	r=-0,27 p=0,009	r=-0,483 p<0,01	r=-0,356 p=0,003	r=-0,232 p=0,051	r=-0,01 p=0,465	r=-0,182 p=0,113	r=0,036 p=0,755	r=-0,191 p=0,11
15-15,75	r=0,202 p=0,098	r=-0,49 p=0,703	r=-0,1 p=0,449	r=0,216 p=0,098	r=-0,26 p=0,045	r=-0,293 p=0,026	r=-0,21 p=0,114	r=-0,179 p=0,051
15-15,375	r=0,017 p=0,923	r=-0,007 p=0,949	r=0,174 p=0,183	r=0,098 p=0,464	r=-0,31 p=0,016	r=-0,513 p<0,01	r=-0,262 p=0,045	r=-0,294 p=0,025
15-15!	r=-0,412 p<0,01	r=-0,393 p<0,01	r=-0,126 p=0,302	r=-0,074 p=0,545	r=-0,17 p=0,215	r=-0,13 p=0,384	r=-0,101 p=0,461	r=-0,098 p=0,459

Tab. 10 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft (punktbiseriale Korrelation) von Nilkrokodilen (N=4) auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet. (-): Die Reaktionen von Krokodil 4 bei der Diskriminierung von 15 gegen 20 Hz waren auf S+ zu 100 % positiv und konnten nicht untersucht werden.

Frequenz [Hz]	Krokodil 1		Krokodil 2		Krokodil 3		Krokodil 4	
	S+	S-	S+	S-	S+	S-	S+	S-
40-20	r=0,21 p=0,084	r=0,053 r=0,658	r=-0,188 p=0,178	r=0,1 p=0,483	r=-0,075 p=0,628	r=-0,23 p=0,124	r=0,176 p=0,182	r=0,034 p=0,799
40-30	r=-0,232 p=0,077	r=0,007 p=0,961	r=-0,213 p=0,109	r=-0,079 p=0,552	r=0,156 p=0,22	r=-0,086 p=0,504	r=-0,188 p=0,137	r=0,072 p=0,567
40-35	r=-0,19 p=0,882	r=-0,184 p=0,146	r=-0,222 p=0,135	r=0,064 p=0,669	r=0,137 p=0,337	r=0,113 p=0,412	r=-0,141 p=0,138	r=0,128 p=0,18
40-37	r=0,221 p=0,112	r=0,021 p=0,879	r=-0,028 p=0,839	r=-0,048 p=0,729	r=0,186 p=0,163	r=0,124 p=0,356	r=-0,075 p=0,575	r=0,263 p=0,048
40-38,5	r=0,087 p=0,518	r=0,265 p=0,036	r=0,024 p=0,86	r=-0,092 p=0,484	r=0,18 p=0,184	r=-0,94 p=0,484	r=0,033 p=0,806	r=0,011 p=0,933
40-39,25	r=-0,203 p=0,11	r=-0,253 p=0,045	r=-0,319 p=0,017	r=-0,386 p=0,003	r=0,002 p=0,991	r=0,137 p=0,307	r=0,127 p=0,191	r=-0,042 p=0,666
40-40!	r=-0,151 p=0,25	r=-0,053 p=0,689	r=0,128 p=0,328	r=-0,072 p=0,583	r=-0,042 p=0,757	r=-0,009 p=0,946	r=0,029 p=0,829	r=-0,244 p=0,075
15-30	r=0,203 p=0,033	r=0,12 p=0,894	r=-0,186 p=0,05	r=-0,211 p=0,03	r=0,166 p=0,332	r=0,218 p=0,201	r=0,201 p=0,377	r=0,377 p=0,014
15-20	r=0,065 p=0,589	r=0,103 p=0,394	r=0,397 p<0,01	r=0,279 p=0,007	r=0,112 p=0,289	r=-0,139 p=0,178	-	r=0,132 p=0,472
15-18	r=0,139 p=0,079	r=0,112 p=0,156	r=0,217 p=0,034	r=0,169 p=0,102	r=0,096 p=0,625	r=-0,106 p=0,614	r=0,014 p=0,877	r=0,031 p=0,733
15-16,5	r=0,324 p=0,002	r=0,294 p=0,004	r=0,71 p=0,562	r=0,241 p=0,042	r=-0,154 p=0,239	r=0,044 p=0,705	r=0,055 p=0,634	r=0,042 p=0,726
15-15,75	r=0,289 p=0,006	r=0,262 p<0,01	r=0,109 p=0,375	r=0,136 p=0,261	r=-0,062 p=0,662	r=0,181 p=0,192	r=-0,022 p=0,873	r=0,135 p=0,309
15-15,375	r=-0,127 p=0,304	r=-0,346 p=0,006	r=0,089 p=0,501	r=-0,074 p=0,575	r=0,154 p=0,249	r=0,189 p=0,156	r=-0,131 p=0,328	r=0,084 p=0,364
15-15!	r=-0,276 p=0,115	r=-0,344 p=0,001	r=-0,181 p=0,166	r=-0,18 p=0,177	r=0,266 p=0,042	r=0,298 p=0,021	r=-0,069 p=0,602	r=0,172 p=0,198

Kapitel 3.4.4.4

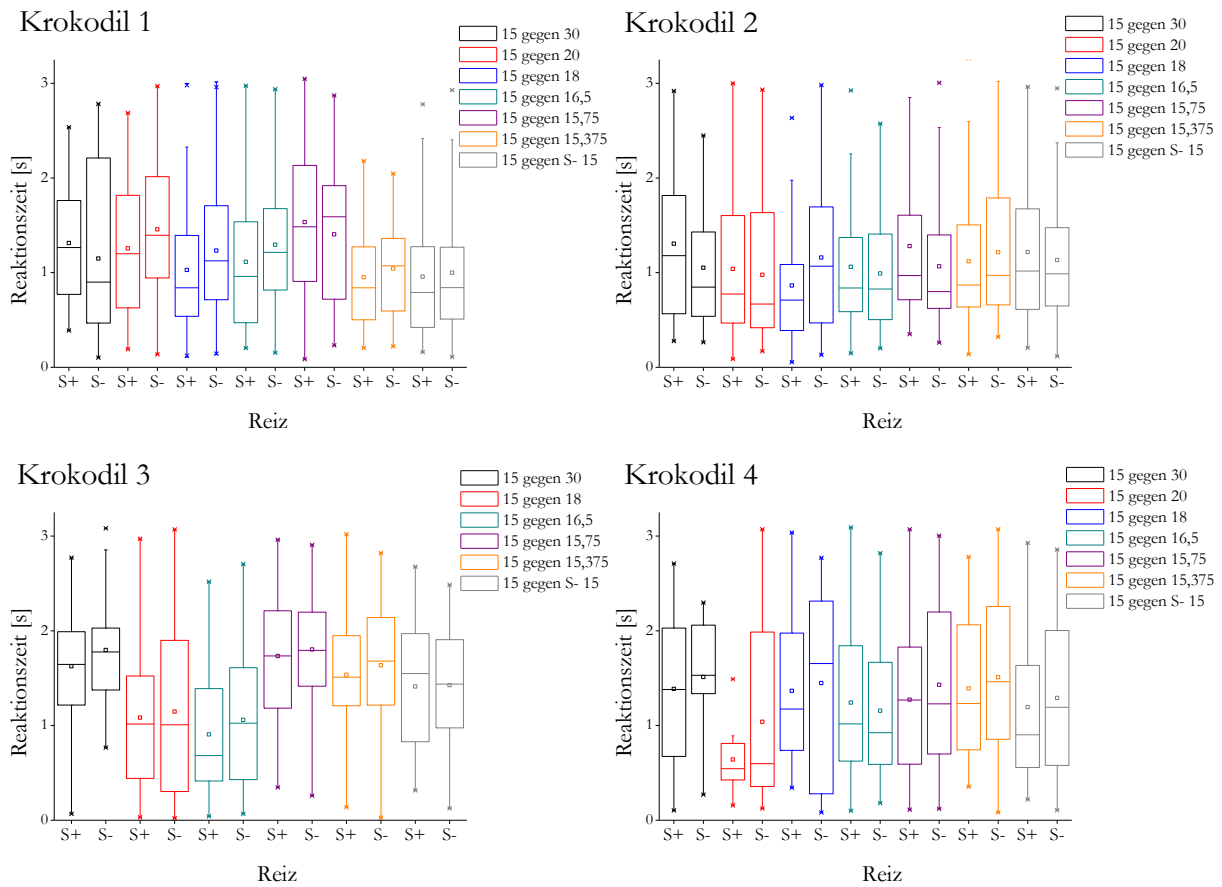


Abb. 76 Reaktionszeiten der einzelnen Nilkrokodile (N=4) auf verschiedenen Stimuli bei S+ 15 Hz

Die Untersuchung der Reaktionszeiten bei verschiedenen Frequenzdiskriminierungen zeigte das die Reaktionszeiten bei der Diskriminierung 15 (15(15,75 Hz)) gegen 15,75 Hz signifikant länger waren als die Reaktionszeiten auf S+ bei verschiedenen Frequenzdifferenzen (15(15,75) Hz unterschiedlich zu 15(20) Hz, 15(18) Hz, 15(16,5) Hz, 15(15) Hz; 15,75 Hz unterschiedlich zu 15(20) Hz, 15(18) Hz, 15(16,5) Hz und den Reaktionszeiten auf S- 16,5 Hz; Bonferroni: $p < 0,05$) (Abb. 45 A, 76). Zudem waren die Reaktionszeiten auf S+ bei der Diskriminierung zwischen 15 gegen 30 Hz signifikant länger als die Reaktionszeiten auf S+ bei der Diskriminierungen 15 gegen 18 Hz und 15 gegen 16,5 Hz (Bonferroni: $p < 0,05$). Die Reaktionszeiten auf den Stimulus mit der Frequenz 15,375 Hz war signifikant länger als die Reaktionszeiten auf S+ bei 15 gegen 20 Hz, 15 gegen 18 Hz und 15 gegen 16,5 Hz. Die Reaktionszeiten des positiven Stimulus bei der Diskriminierung 15 gegen 15,375 Hz wichen nur von den Reaktionszeiten auf S+ bei 15 gegen 18 Hz ab.

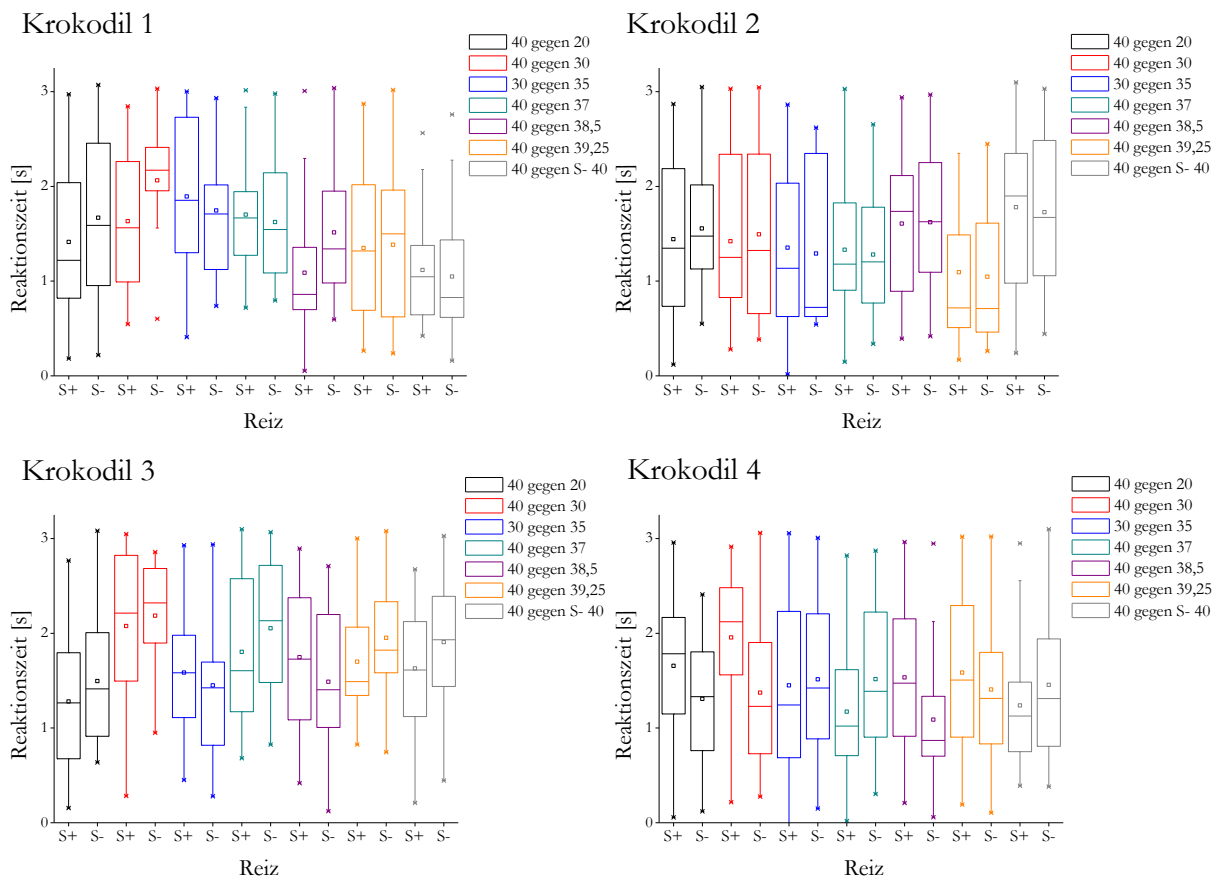


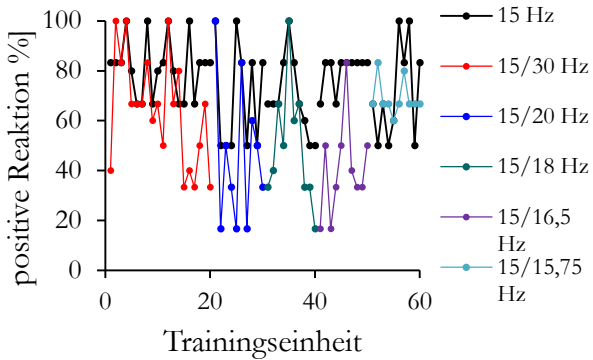
Abb. 77 Reaktionszeiten der einzelnen Nilkrokodile (N=4) auf verschiedenen Stimuli bei S+ 40 Hz

Nach Bonferroni lag ein signifikanter Unterschied der Reaktionszeiten auf S+ bei den verschiedenen Frequenzdifferenzen nur zwischen S+ bei der Diskriminierung 40 gegen 30 Hz und S+ bei 40 gegen S- 40 Hz vor (Abb. 45 B, 77).

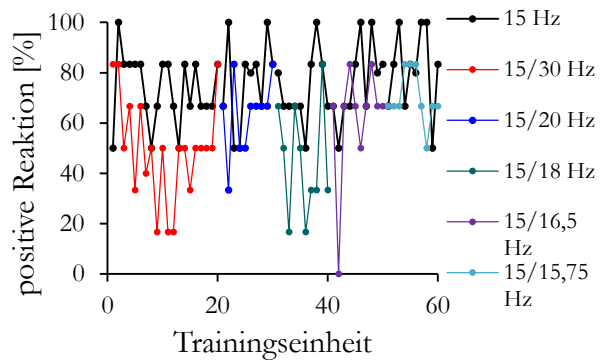
Diskriminierung von frequenzmodulierten Stimuli

Kapitel 3.4.5.2

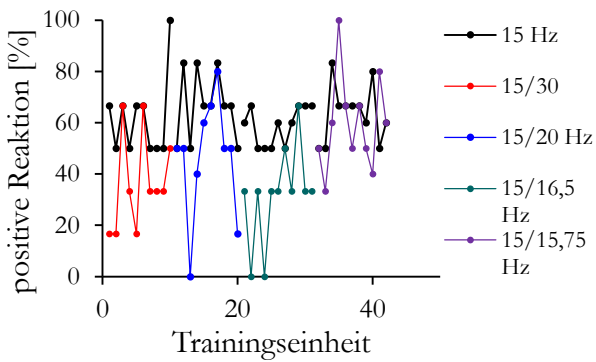
Krokodil 1



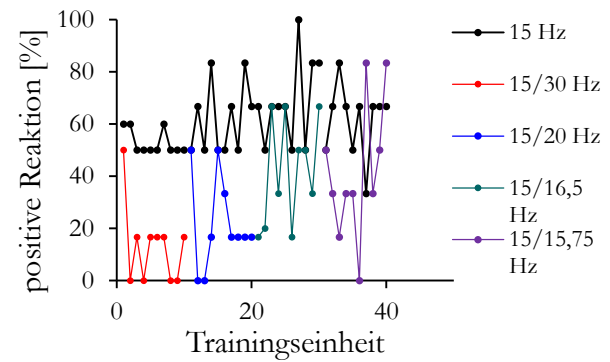
Krokodil 2



Krokodil 3



Krokodil 4



Kaiman

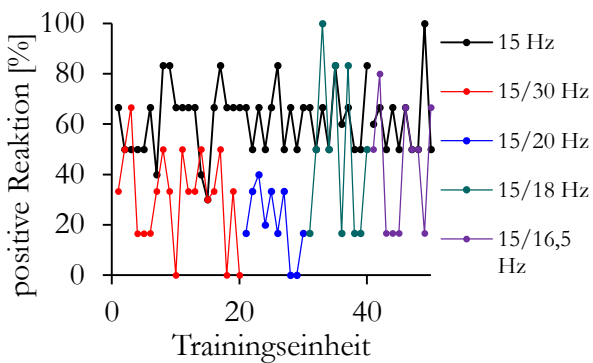
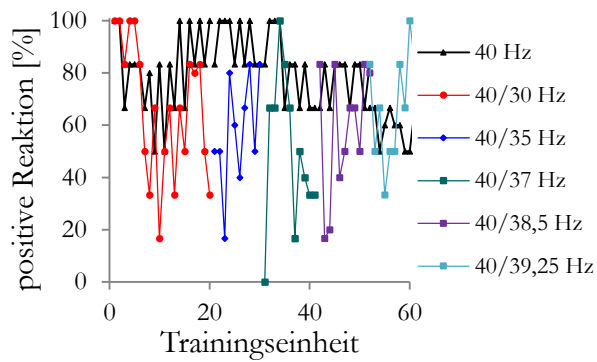
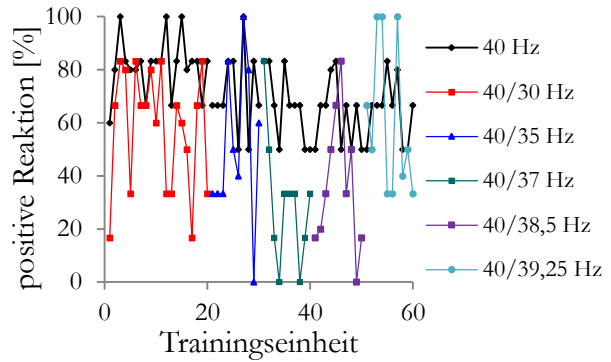


Abb. 78 Positive Reaktionen (%) auf verschiedene Wellenreize (S+ 15 Hz) der einzelnen Krokodile (N=5) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit

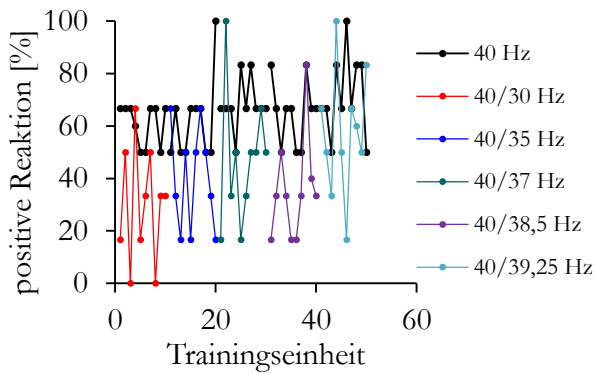
Krokodil 1



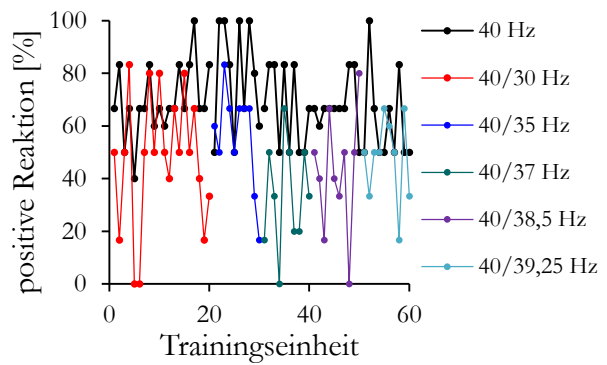
Krokodil 2



Krokodil 3



Krokodil 4



Kaiman

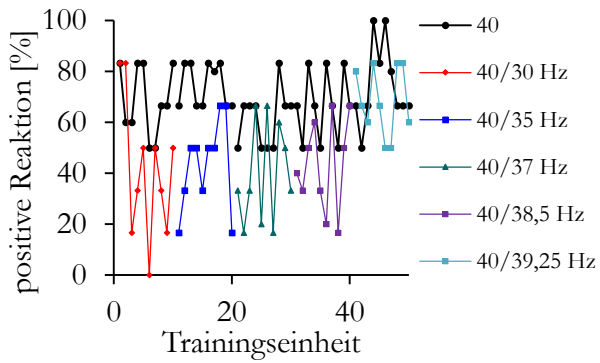


Abb. 79 Positive Reaktionen (%) auf verschiedene Wellenreize (S+ 40 Hz) der einzelnen Krokodile (N=5) in Abhängigkeit zur Trainingseinheit

Kapitel 3.4.5.3

Tab. 11 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft (punkt-biseriale Korrelationen) von Nilkrokodilen (N=4) und einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz	[Hz]	40-40/30	40-40/35	40-40/37	40-40/38,5	40-40/39,25
Krokodil 1	S+	r=0,197 p=0,034	r=0,084 p=0,529	r=0,079 p=0,511	r=0,32 p=0,01	r=0,309 p=0,02
	S-	r=0,226 p=0,014	r=0,065 p=0,633	r=0,242 p=0,052	r=0,253 p=0,062	r=0,276 p=0,036
Krokodil 2	S+	r=0,07 p=0,458	r=0,391 p=0,001	r=0,523 p<0,01	r=0,382 p=0,003	r=0,317 p=0,013
	S-	r=0,21 p=0,024	r=0,481 p<0,01	r=0,628 p<0,01	r=0,273 p=0,046	r=0,15 p=0,26
Krokodil 3	S+	r=-0,03 p=0,746	r=0,23 p=0,091	r=-0,109 p=0,474	r=0,126 p=0,34	r=0,312 p=0,015
	S-	r=0,192 p=0,041	r=0,139 p=0,292	r=0,217 p=0,122	r=0,396 p=0,002	r=0,237 p=0,071
Krokodil 4	S+	r=0,223 p=0,101	r=0,213 p=0,094	r=0,21 p=0,113	r=0,167 p=0,202	r=0,247 p=0,057
	S-	r=0,173 p=0,189	r=0,062 p=0,639	r=0,044 p=0,741	r=0,346 p=0,007	r=-0,088 p=0,506
Kaiman	S+	r=0,196 p=0,073	r=0,196 p=0,088	r=0,22 p=0,078	r=0,266 p=0,035	r=0,219 p=0,037
	S-	r=0,051 p=0,701	r=0,007 p=0,623	r=0,003 p=0,98	r=0,383 p=0,003	r=0,142 p=0,293

Frequenz	[Hz]	15-15/30	15-15/20	15-15/18	15-15/16,5	15-15/15,75
Krokodil 1	S+	r=0,132 p=0,161	r=0,184 p=0,166	r=-0,06 p=0,636	r=-0,1 p=0,435	r=-0,18 p=0,184
	S-	r=0,047 p=0,618	r=-0,22 p=0,103	r=-0,05 p=0,718	r=-0,19 p=0,14	r=-0,21 p=0,116
Krokodil 2	S+	r=-0,059 p=0,524	r=-0,224 p=0,092	r=-0,102 p=0,448	r=-0,352 p=0,01	r=-0,051 p=0,709
	S-	r=0,097 p=0,298	r=-0,211 p=0,109	r=-0,065 p=0,623	r=-0,394 p=0,002	r=-0,2 p=0,128
Krokodil 3	S+	r=0,018 p=0,895	r=0,250 p=0,056	-	r=-0,047 p=0,712	r=0,16 p=0,211
	S-	r=0,318 p=0,013	r=0,291 p=0,028	-	r=0,086 p=0,852	r=0,158 p=0,224
Krokodil 4	S+	r=0,019 p=0,888	r=0,224 p=0,114	-	r=0,067 p=0,613	r=0,261 p=0,044
	S-	r=0,047 p=0,725	r=-0,039 p=0,782	-	r=0,155 p=0,24	r=0,31 p=0,017
Kaiman	S+	r=0,065 p=0,492	r=0,161 p=0,218	r=0,105 p=0,428	r=-0,15 p=0,248	-
	S-	r=-0,14 p=0,14	r=-0,17 p=0,207	r=0-,19 p=0,155	r=0,134 p=0,312	-

Kapitel 3.4.5.4

Tab. 12 Korrelationen zwischen der Reaktionsbereitschaft auf verschiedene S- von Nilkrokodilen (N=4) und einem Brillenkaiman und der Amplitudendifferenz bzw. dem Amplitudenverhältnis innerhalb von S- (punktbiseriale Korrelationen). Signifikante Korrelationen sind rot markiert.

Frequenz	[Hz]	40/30	40/35	40/37	40/38,5	40/39,25
Krokodil 1	Verhältnis	r=0,076 p=0,414	r=0,195 p=0,147	r=0,321 p=0,009	r=0,101 p=0,463	r=0,249 p=0,059
	Differenz	r=0,398 p<0,01	r=0,129 p=0,338	r=0,216 p=0,084	r=0,209 p=0,126	r=0,122 p=0,36
Krokodil 2	Verhältnis	r=0,283 p=0,002	r=0,32 p=0,015	r=0,364 p=0,005	r=0,179 p=0,195	r=-0,243 p=0,067
	Differenz	r=0,107 p=0,251	r=0,416 p=0,001	r=0,281 p=0,031	r=0,042 p=0,764	r=0,32 p=0,014
Krokodil 3	Verhältnis	r=0,055 p=0,563	r=0,162 p=0,219	r=0,053 p=0,708	r=0,248 p=0,063	r=-0,012 p=0,931
	Differenz	r=0,185 p=0,049	r=-0,032 p=0,807	r=0,224 p=0,11	r=0,353 p=0,007	r=0,07 p=0,596
Krokodil 4	Verhältnis	r=0,216 p=0,101	r=0,038 p=0,772	r=-0,02 p=0,879	r=0,368 p=0,004	r=0,009 p=0,944
	Differenz	r=0,099 p=0,455	r=0,021 p=0,871	r=-0,016 p=0,906	r=0,441 p<0,01	r=0,133 p=0,314
Kaiman	Verhältnis	r=0,039 p=0,768	r=0,009 p=0,948	r=-0,217 p=0,105	r=0,082 p=0,542	r=0,08 p=0,556
	Differenz	r=0,262 p=0,045	r=0,243 p=0,077	r=-0,117 p=0,386	r=0,301 p=0,023	r=0,016 p=0,905

Frequenz	[Hz]	15/30	15/20	15/18	15/16,5	15/15,75
Krokodil 1	Verhältnis	r=0,156 p=0,096	r=0,098 p=0,473	r=-0,307 p=0,02	r=-0,092 p=0,49	r=-0,024 p=0,859
	Differenz	r=0,051 p=0,587	r=-0,093 p=0,497	r=0,147 p=0,274	r=-0,012 p=0,926	r=-0,024 p=0,859
Krokodil 2	Verhältnis	r=-0,075 p=0,419	r=-0,002 p=0,99	r=-0,086 p=0,514	r=-0,241 p=0,064	r=-0,153 p=0,249
	Differenz	r=0,079 p=0,396	r=-0,047 p=0,725	r=-0,044 p=0,737	r=0,09 p=0,496	r=-0,136 p=0,304
Krokodil 3	Verhältnis	r=0,039 p=0,768	r=0,259 p=0,052	-	r=-0,031 p=0,808	r=0,124 p=0,343
	Differenz	r=0,303 p=0,019	r=0,143 p=0,289	-	r=0,07 p=0,588	r=0,108 p=0,408
Krokodil 4	Verhältnis	r=0,256 p=0,051	r=-0,001 p=0,994	-	r=-0,178 p=0,177	r=-0,135 p=0,308
	Differenz	r=-0,054 p=0,686	r=-0,047 p=0,738	-	r=-0,191 p=0,148	r=-0,032 p=0,807
Kaiman	Verhältnis	r=-0,1 p=0,282	r=-0,299 p=0,023	r=-0,095 p=0,47	r=0,206 p=0,236	-
	Differenz	r=0,005 p=0,958	r=0,189 p=0,154	r=-0,019 p=0,888	r=0,116 p=0,383	-

Kapitel 3.4.5.5

Tab. 13 Korrelationen (punktbiserial Korrelationen) zwischen dem Abstand zur Reizquelle und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen (N=4) und einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz	[Hz]	40-40/30	40-40/35	40-40/37	40-40/38,5	40-40/39,25
Krokodil 1	S+	r=-0,242 p=0,009	r=-0,167 p=0,206	r=-0,152 p=0,203	r=-0,437 p<0,01	r=-0,288 p=0,031
	S-	r=-0,219 p=0,018	r=-0,054 p=0,689	r=-0,238 p=0,056	r=-0,227 p=0,096	r=-0,258 p=0,051
Krokodil 2	S+	r=-0,317 p=0,001	r=-0,501 p<0,01	r=-0,603 p<0,01	r=-0,35 p=0,007	r=-0,241 p=0,061
	S-	r=-0,333 p<0,01	r=-0,507 p<0,01	r=-0,511 p<0,01	r=-0,25 p=0,068	r=-0,123 p=0,358
Krokodil 3	S+	r=0,034 p=0,71	r=-0,237 p=0,081	r=-0,19 p=0,185	r=-0,116 p=0,382	r=-0,335 p=0,009
	S-	r=-0,096 p=0,309	r=-0,265 p=0,043	r=-0,372 p=0,004	r=-0,408 p=0,002	r=-0,237 p=0,071
Krokodil 4	S+	r=-0,22 p=0,107	r=-0,237 p=0,061	r=-0,156 p=0,242	r=-0,084 p=0,524	r=-0,268 p=0,039
	S-	r=0,268 p=0,04	r=-0,238 p=0,068	r=-0,087 p=0,508	r=-0,214 p=0,103	r=-0,088 p=0,506
Kaiman	S+	r=-0,263 p=0,016	r=0,313 p=0,006	r=-0,233 p=0,062	r=0,319 p=0,01	r=0,306 p=0,003
	S-	r=-0,058 p=0,661	r=-0,172 p=0,215	r=-0,401 p=0,002	r=-0,419 p=0,001	r=-0,214 p=0,110
Frequenz	[Hz]	15-15/30	15-15/20	15-15/18	15-15/16,5	15-15/15,75
Krokodil 1	S+	r=-0,242 p=0,01	r=-0,208 p=0,117	r=0,371 p=0,003	r=0,177 p=0,176	r=0,268 p=0,04
	S-	r=-0,237 p=0,011	r=0,112 p=0,413	r=0,223 p=0,096	r=0,18 p=0,173	r=0,217 p=0,106
Krokodil 2	S+	r=0,2 p=0,03	r=-0,423 p=0,001	r=0,231 p=0,067	r=-0,365 p=0,008	r=0,318 p=0,016
	S-	r=0,101 p=0,278	r=-0,305 p=0,019	r=0,099 p=0,452	r=0,368 p=0,004	r=0,475 p<0,01
Krokodil 3	S+	r=-0,24 p=0,067	r=0,42 p=0,001	-	r=-0,055 p=0,669	r=-0,218 p=0,086
	S-	r=-0,265 p=0,041	r=-0,385 p=0,003	-	r=-0,094 p=0,465	r=-0,237 p=0,065
Krokodil 4	S+	r=-0,181 p=0,181	r=-0,426 p=0,002	-	r=-0,13 p=0,317	r=-0,412 p=0,001
	S-	r=-0,048 p=0,715	r=-0,027 p=0,85	-	r=0,095 p=0,475	r=-0,291 p=0,025
Kaiman	S+	r=-0,08 p=0,401	r=-0,195 p=0,135	r=0,169 p=0,201	r=0,086 p=0,52	-
	S-	r=0,072 p=0,440	r=0,311 p=0,017	r=0,282 p=0,029	r=-0,187 p=0,156	-

Tab. 14 Korrelationen (punktbiseriale Korrelationen) zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen (N=4) und einem Brillenkaiman auf verschiedene Frequenzen (S+ 15 Hz und 40 Hz). Signifikante Korrelationen sind rot markiert. Signifikante Korrelationen sowohl bei S+ und S- bei einer Frequenzdiskriminierung sind dreifach umrandet.

Frequenz	[Hz]	40- 40/30	40- 40/35	40- 40/37	40- 40/38,5	40- 40/39,25
Krokodil 1	S+	r=0,063 p=0,503	r=-0,119 p=0,368	r=0,159 p=0,182	r=-0,087 p=0,495	r=-0,264 p=0,049
	S-	r=-0,083 p=0,376	r=-0,073 p=0,592	r=-0,003 p=0,982	r=-0,389 p=0,003	r=-0,27 p=0,046
Krokodil 2	S+	r=0,077 p=0,421	r=0,426 p<0,01	r=0,003 p=0,979	r=-0,039 p=0,767	r=0,036 p=0,783
	S-	r=-0,151 p=0,105	r=-0,26 p=0,05	r=-0,09 p=0,496	r=0,061 p=0,66	r=-0,159 p=0,234
Krokodil 3	S+	r=0,061 p=0,506	r=0,123 p=0,369	r=0,227 p=0,114	r=0,251 p=0,055	r=0,139 p=0,289
	S-	r=-0,088 p=0,354	r=-0,052 p=0,697	r=0,306 p=0,021	r=-0,078 p=0,564	r=0,142 p=0,282
Krokodil 4	S+	r=-0,005 p=0,971	r=-0,473 p<0,01	r=-0,001 p=0,993	r=-0,264 p=0,041	r=-0,193 p=0,139
	S-	r=0,194 p=0,142	r=-0,233 p=0,074	r=-0,247 p=0,057	r=-0,241 p=0,066	r=0,111 p=0,402
Kaiman	S+	r=-0,159 p=0,148	r=0,097 p=0,401	r=0,055 p=0,666	r=-0,02 p=0,878	r=-0,128 p=0,228
	S-	r=-0,06 p=0,645	r=-0,08 p=0,578	r=0,062 p=0,649	r=-0,14 p=0,318	r=0,066 p=0,623

Frequenz	[Hz]	15- 15/30	15- 15/20	15- 15/18	15- 15/16,5	15- 15/15,75
Krokodil 1	S+	r=0,206 p=0,028	r=0,102 p=0,446	r=0,158 p=0,213	r=-0,319 p=0,001	r=-0,112 p=0,399
	S-	r=0,205 p=0,028	r=-0,269 p=0,045	r=-0,276 p=0,037	r=-0,061 p=0,645	r=-0,224 p=0,093
Krokodil 2	S+	r=-0,103 p=0,268	r=-0,428 p=0,001	r=-0,226 p=0,072	r=-0,136 p=0,337	r=0,038 p=0,782
	S-	r=-0,153 p=0,099	r=-0,356 p=0,006	r=-0,255 p=0,049	r=-0,228 p=0,08	r=-0,427 p=0,001
Krokodil 3	S+	r=-0,14 p=0,292	r=0,079 p=0,553	-	r=0,101 p=0,428	r=-0,015 p=0,905
	S-	r=0,078 p=0,553	r=0,102 p=0,449	-	r=-0,118 p=0,357	r=0,118 p=0,366
Krokodil 4	S+	r=0,181 p=0,183	r=0,349 p=0,012	-	r=0,033 p=0,804	r=0,309 p=0,016
	S-	r=0,227 p=0,084	r=-0,008 p=0,954	-	r=0,154 p=0,245	r=0,13 p=0,328
Kaiman	S+	r=-0,224 p=0,017	r=-0,386 p=0,002	r=-0,097 p=0,465	r=-0,198 p=0,133	-
	S-	r=-0,14 p=0,119	r=0,254 p=0,055	r=0,157 p=0,231	r=-0,39 p=0,002	-

Kapitel 3.4.5.6

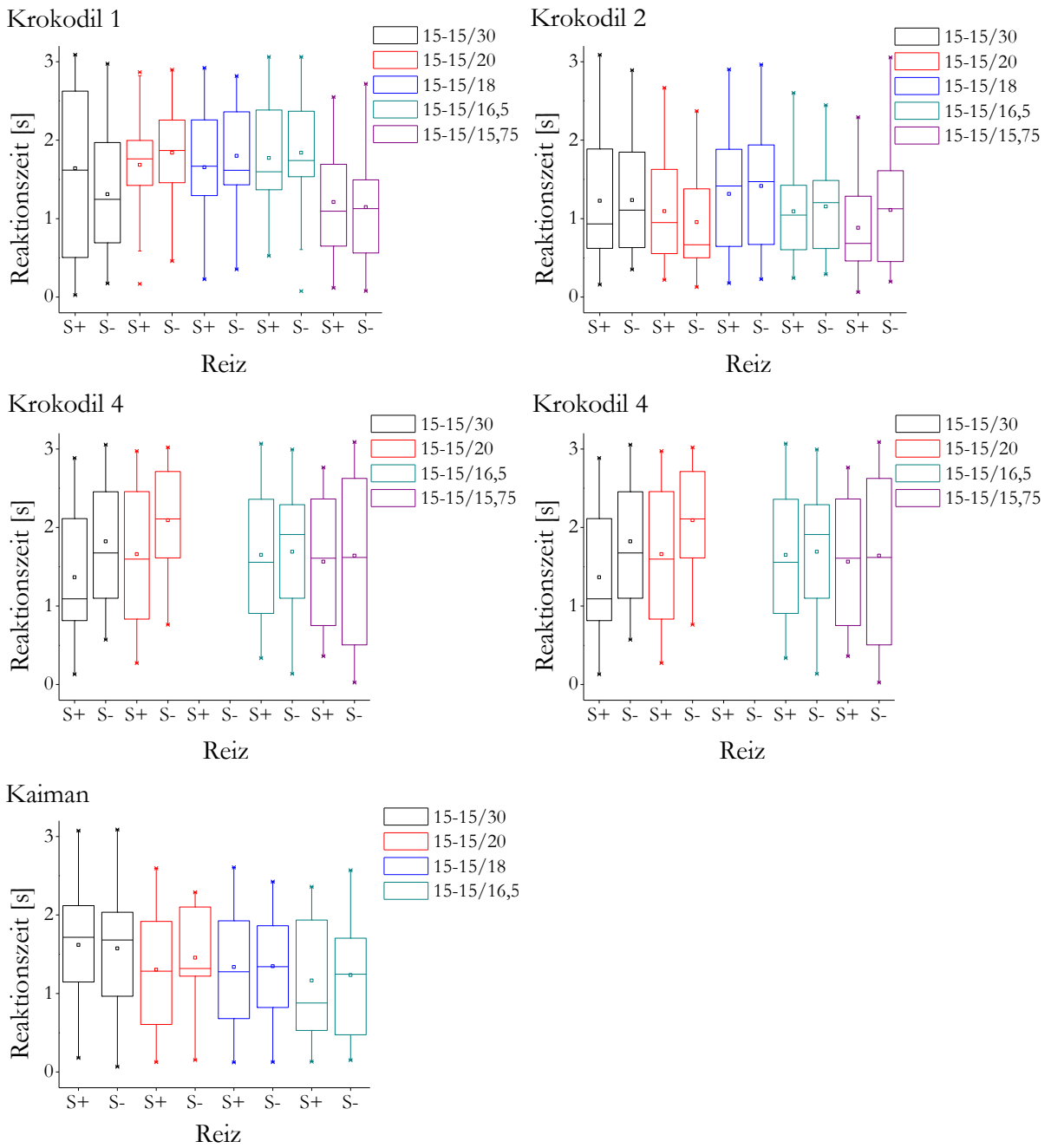


Abb. 80 Reaktionszeiten der einzelnen Tiere (N=5) auf verschiedene Reize bei S+ 15 Hz

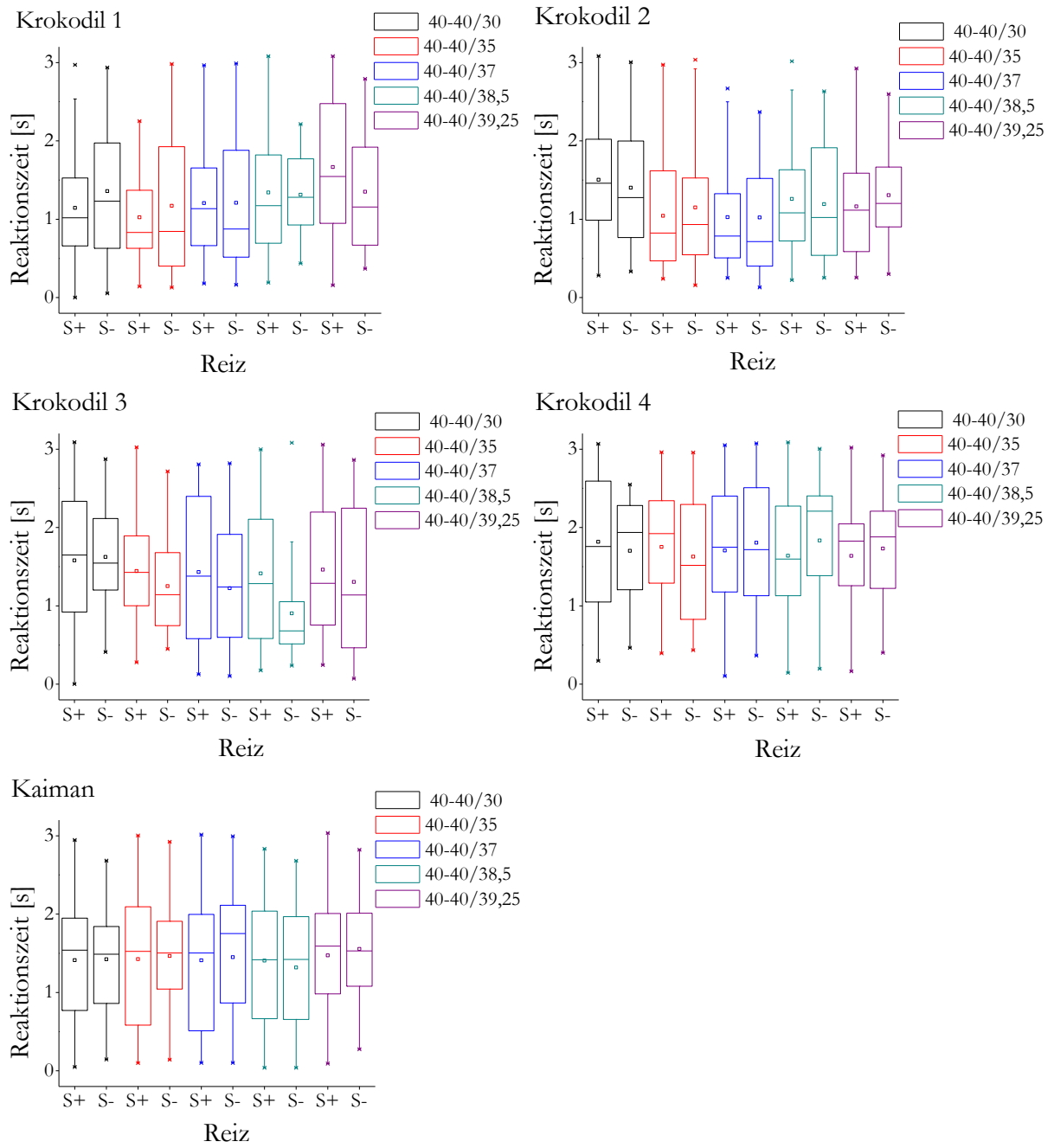


Abb. 81 Reaktionszeiten der einzelnen Tiere (N=5) auf verschiedene Reize bei S+ 40 Hz

Lokalisation

Kapitel 3.6.2

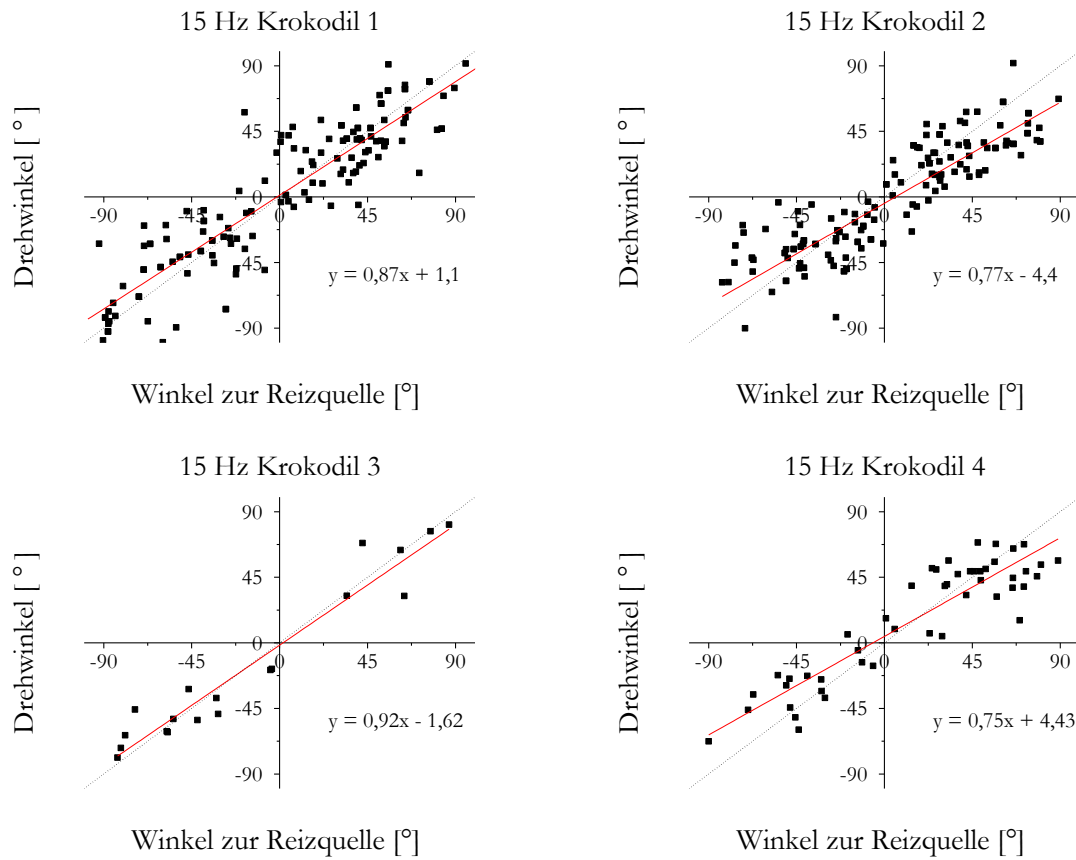


Abb. 82 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile (N=4) bei einer Reizfrequenz von 15 Hz. 0° ist in der Front des Krokodils, -90° auf der rechten Seite des Kopfes und 90° auf der linken Seite. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Idealer Zusammenhang

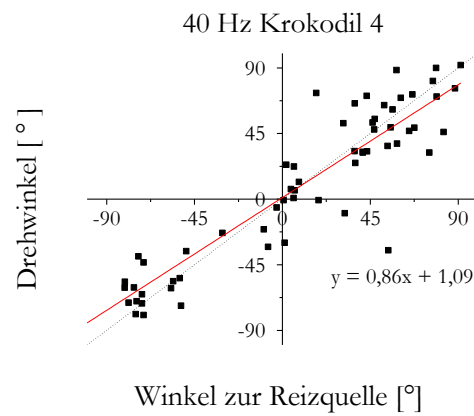
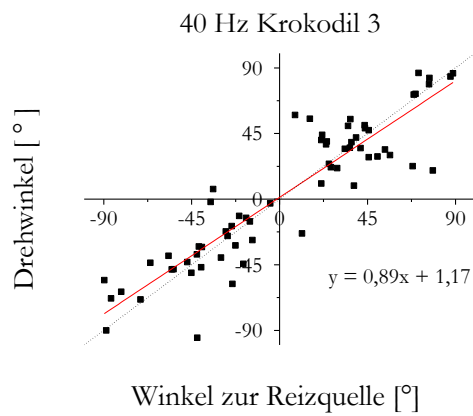
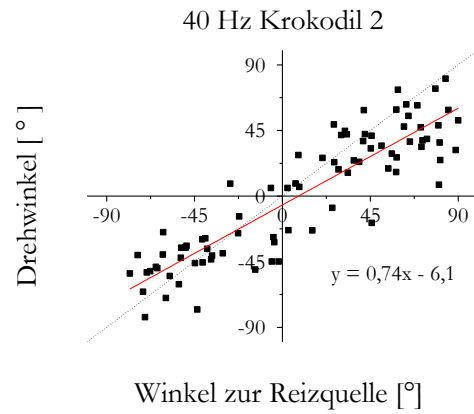
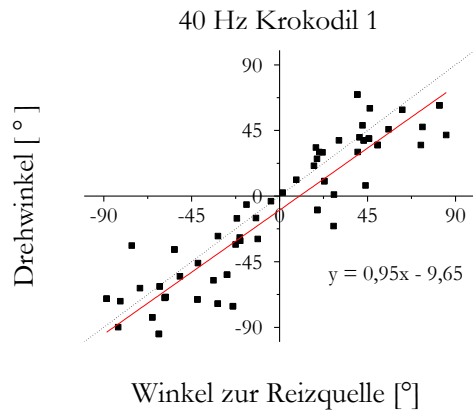


Abb. 83 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile (N=4) bei einer Reizfrequenz von 40 Hz. 0° ist in der Front des Krokodils, -90° auf der rechten Seite des Kopfes und 90° auf der linken Seite. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Idealer Zusammenhang

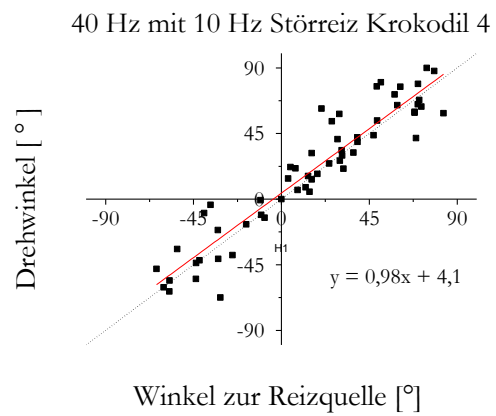
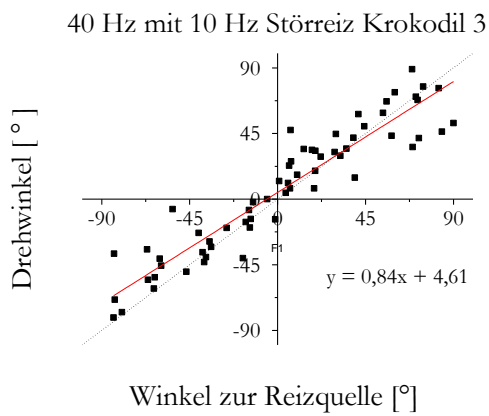
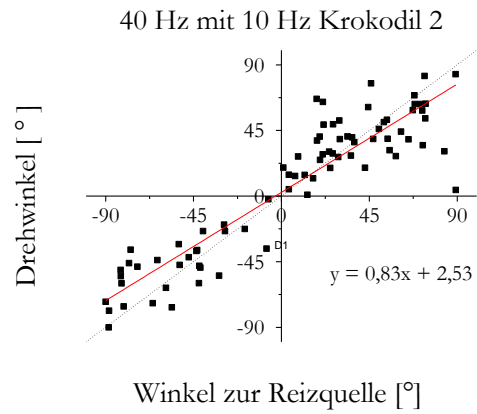
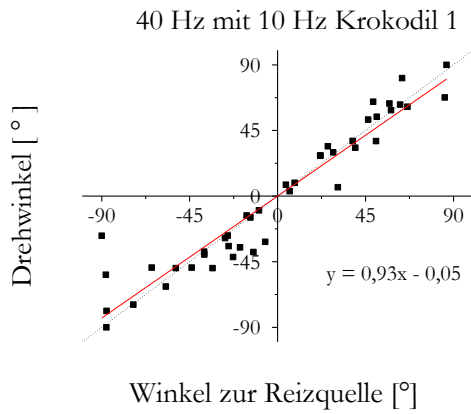
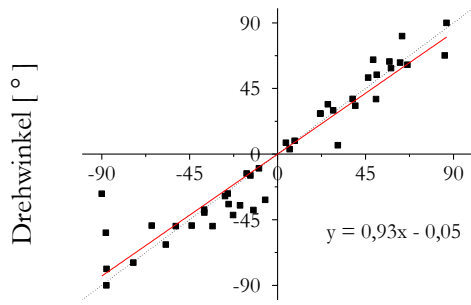


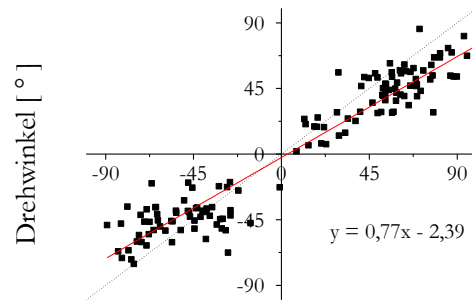
Abb. 84 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile (N=4) bei einer Reizfrequenz von 40 Hz mit einem 10 Hz Störreiz. 0° ist in der Front des Krokodils, -90° auf der rechten Seite des Kopfes und 90° auf der linken Seite. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Idealer Zusammenhang

40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 1



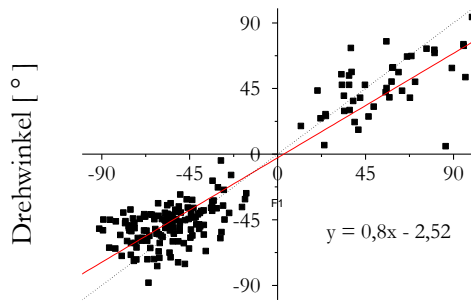
Winkel zur Reizquelle [°]

40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 2



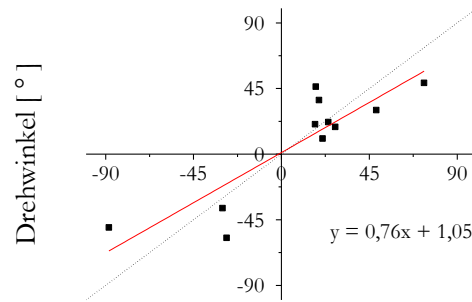
Winkel zur Reizquelle [°]

40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 3



Winkel zur Reizquelle [°]

40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 4



Winkel zur Reizquelle [°]

Abb. 85 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile (N=4) bei einer Reizfrequenz von 40 Hz mit einem polyfrequentem Störreiz. 0° ist in der Front des Krokodils, -90° auf der rechten Seite des Kopfes und 90° auf der linken Seite. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Idealer Zusammenhang

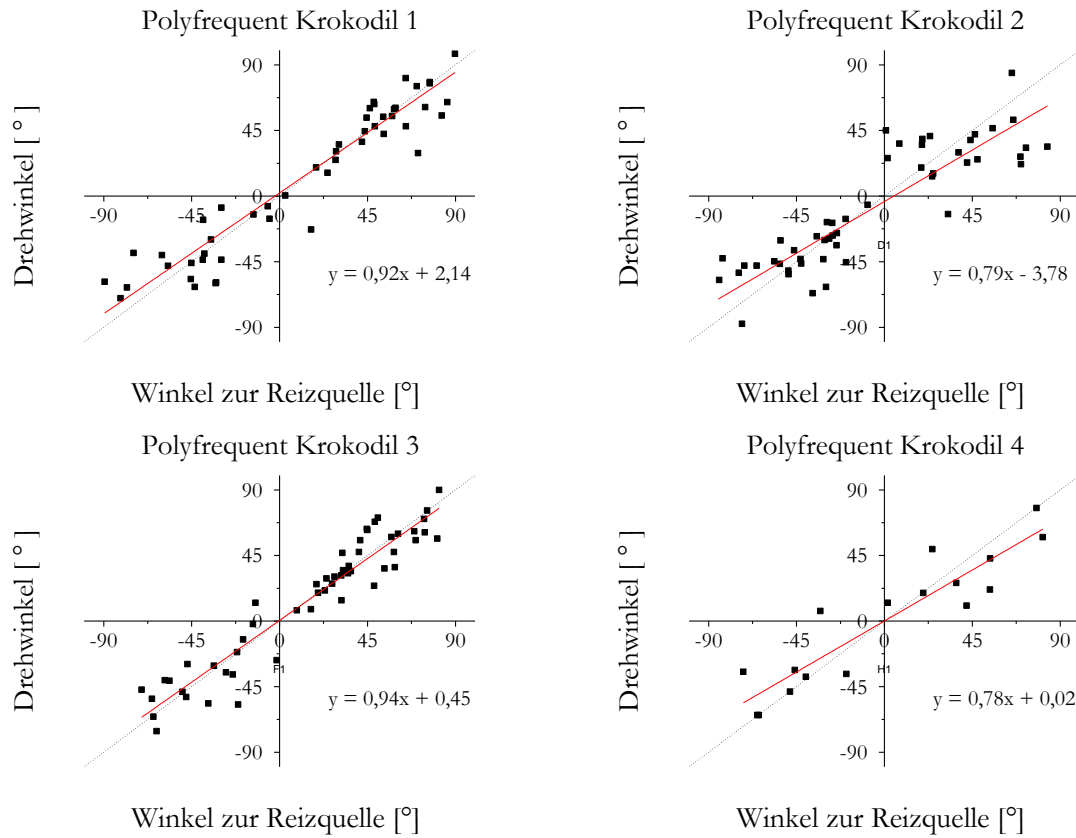
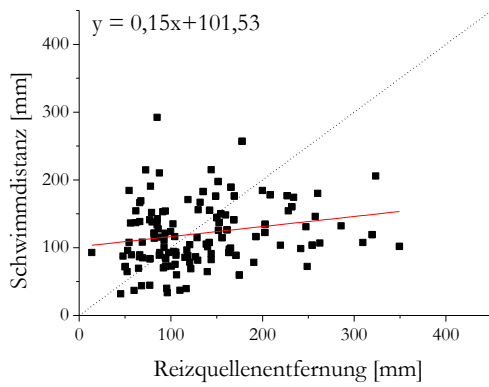


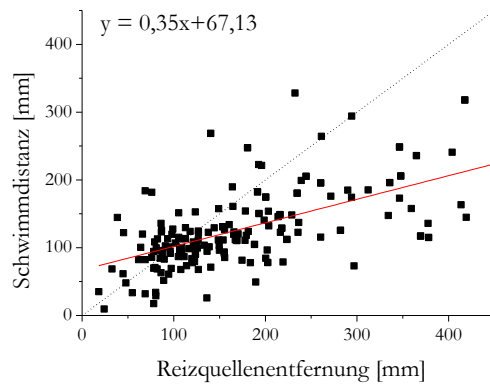
Abb. 86 Beziehung zwischen Körperwinkel und Drehwinkel zur Reizquelle der einzelnen Nilkrokodile (N=4) bei einem polyfrequentem Reiz. 0° ist in der Front des Krokodils, -90° auf der rechten Seite des Kopfes und 90° auf der linken Seite. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Idealer Zusammenhang

Kapitel 3.6.3

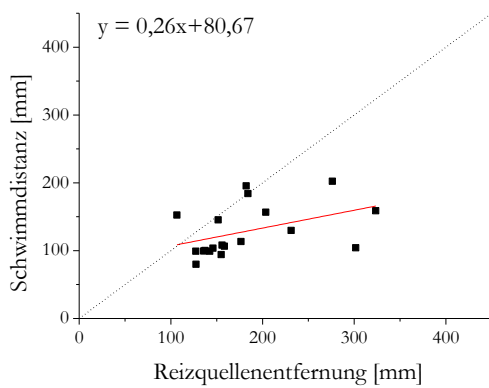
15 Hz Krokodil 1



15 Hz Krokodil 2



15 Hz Krokodil 3



15 Hz Krokodil 4

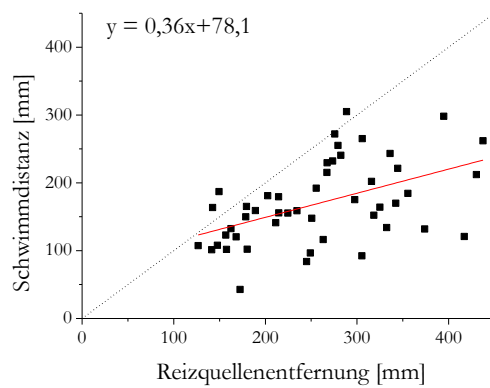
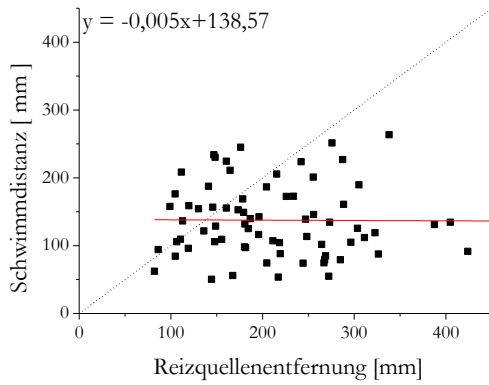
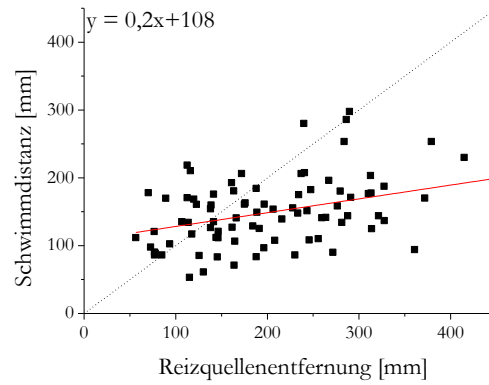


Abb. 87 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 15 Hz. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Ideale Lokalisation

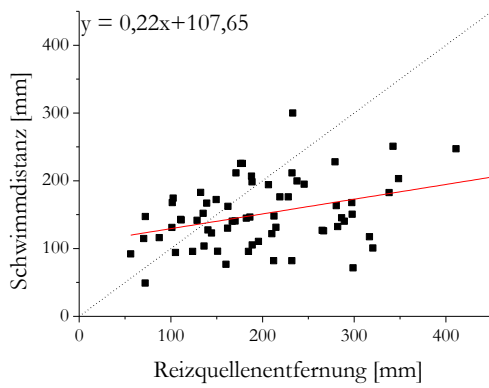
40 Hz Krokodil 1



40 Hz Krokodil 2



40 Hz Krokodil 3



40 Hz Krokodil 4

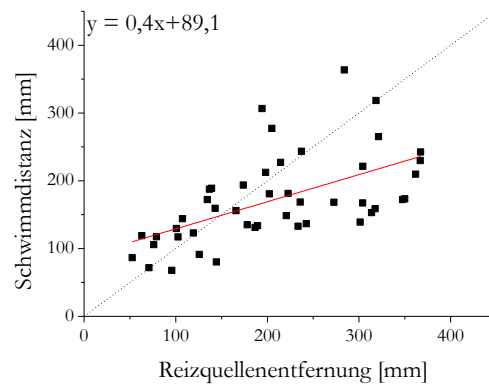
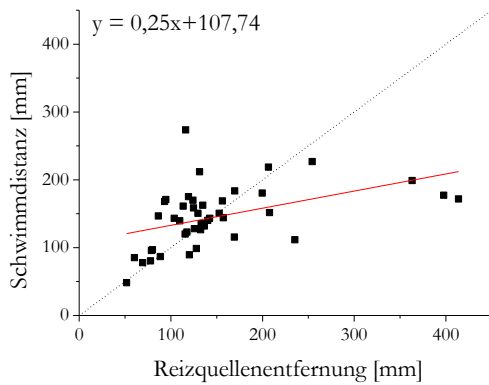
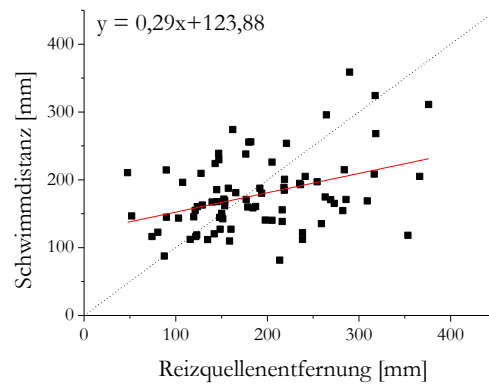


Abb. 88 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 40 Hz. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Ideale Lokalisation

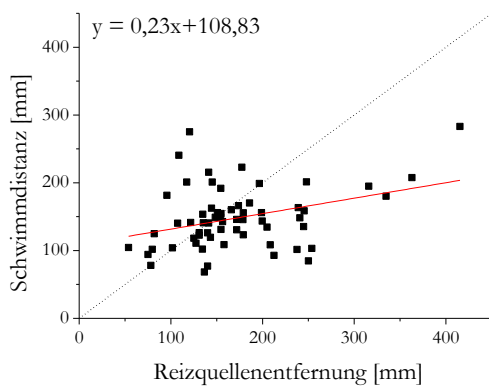
40 Hz mit 10 Hz Störreiz Krokodil 1



40 Hz mit 10 Hz Störreiz Krokodil 2



40 Hz mit 10 Hz Störreiz Krokodil 3



40 Hz mit 10 Hz Störreiz Krokodil 4

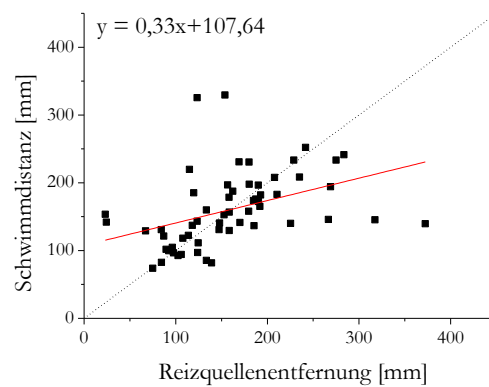
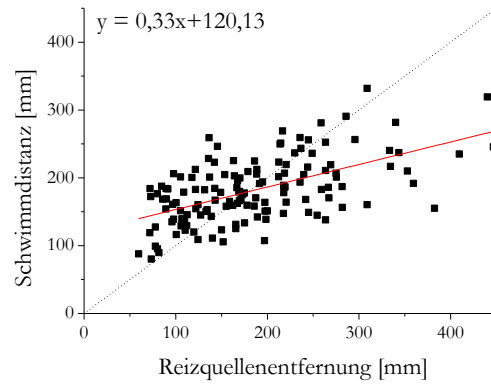
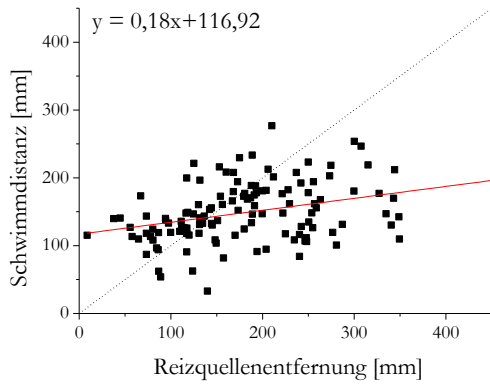


Abb. 89 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 40 Hz mit einem 10 Hz Störreiz. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Ideale Lokalisation

40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 1 40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 2



40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 3 40 Hz mit polyfrequentem Störreiz Krokodil 4

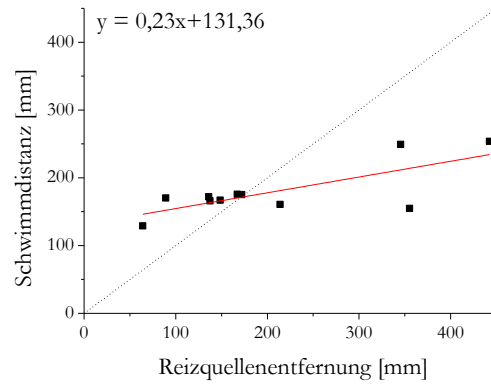
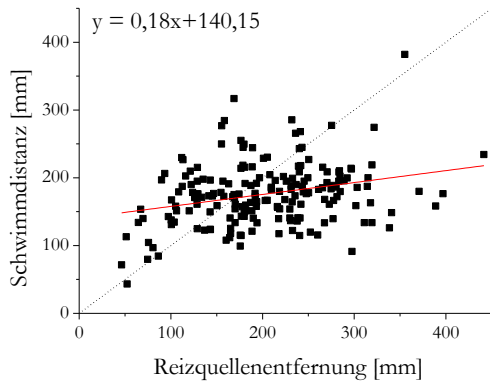
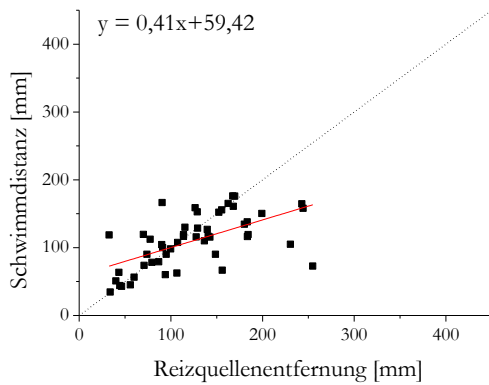
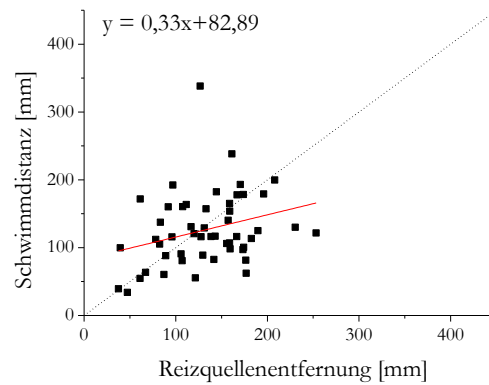


Abb. 90 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei der Reizfrequenz 40 Hz mit einem polyfrequentem Störreiz. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Ideale Lokalisation

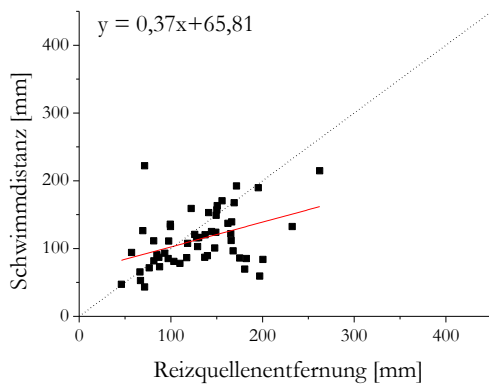
Polyfrequent Krokodil 1



Polyfrequent Krokodil 2



Polyfrequent Krokodil 3



Polyfrequent Krokodil 4

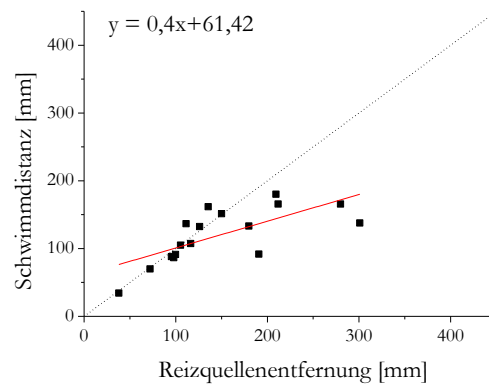


Abb. 91 Schwimmdistanz der einzelnen Nilkrokodile (N=4) in Abhängigkeit von der Reizquellenentfernung bei einem polyfrequentem Stimulus. Rote Linie: Lineare Regression der Daten (Geradengleichung siehe Abbildung). Gepunktete Linie: Ideale Lokalisation

Kapitel 3.6.5

Tab. 15 Korrelation zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen (N=4) (punktseriale Korrelationen) auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert.

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	r=0,16, p=0,22	r=0,19, p=0,16	r=0,19, p=0,18	r=-0,04, p=0,66
40 Hz	r=-0,004, p=0,98	r=0,3, p=0,01	r=0,01, p=0,95	r=0,15, p=0,33
40/10 Hz – 40	r=0,03, p=0,73	r=0,14, p=0,13	r=0,28, p=0,003	r=-0,06, p=0,56
40/10 Hz – 10	r=-0,09, p=0,37	r=-0,23, p=0,01	r=-0,36, p=1e-4	r=-0,02, p=0,87
40/Poly. – 40	r=0,25, p<0,01	r=0,29, p<0,01	r=0,02, p=0,98	r=0,38, p<0,01
40/Poly. – Poly.	r=0,01, p=0,89	r=-0,04, p=0,523	r=-0,2, p<0,01	r=-0,07, p=0,26
Polyfrequent	r=0,66, p<0,01	r=0,48, p<0,01	r=0,75, p<0,01	r=0,26, p=0,05

Kapitel 3.6.6

Tab. 16 Korrelationen zwischen der Reizquellenentfernung des belohnten Stimulus und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen (N=4) (punkt-biseriale Korrelationen) auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$r=0,06, p=0,53$	$r=-0,46, p=3,3e^{-4}$	$r=-0,43, p=7,6e^{-4}$	$r=-0,07, p=0,61$
40 Hz	$r=-0,06, p=0,68$	$r=-0,07, p=0,62$	$r=0,03, p=0,82$	$r=-0,14, p=0,24$
40 Hz/10 Hz	$r=-0,01, p=0,9$	$r=-0,43, p=3,3e^{-6}$	$r=-0,39, p=2,2e^{-5}$	$r=-0,28, p=0,002$
40 Hz/Poly.	$r=-0,3, p<0,01$	$r=-0,37, p<0,01$	$r=-0,19, p=0,001$	$r=-0,26, p<0,01$
Polyfrequent	$r=-0,46, p<0,01$	$r=-0,4, p<0,01$	$r=-0,58, p<0,01$	$r=-0,27, p=0,01$

Tab. 17 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionsbereitschaft von Nilkrokodilen (N=4) (punkt-biseriale Korrelationen) auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert.

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$r=0,26, p=0,07$	$r=0,07, p=0,6$	$r=0,19, p=0,15$	$r=0,01, p=0,91$
40 Hz	$r=0,18, p=0,22$	$r=0,18, p=0,19$	$r=-0,08, p=0,56$	$r=0,28, p=0,06$
40 Hz/10 Hz	$r=0,01, p=0,91$	$r=0,07, p=0,45$	$r=-0,02, p=0,86$	$r=0,24, p=0,02$
40 Hz/Poly.	$r=0,00, p=0,998$	$r=-0,07, p=0,28$	$r=-0,08, p=0,16$	$r=0,1, p=0,09$
Polyfrequent	$r=0,16, p=0,04$	$r=0,1, p=0,21$	$r=-0,03, p=0,69$	$r=0,2, p=0,06$

Kapitel 3.6.7.2

Tab. 18 Korrelationen zwischen der Wellenamplitude und der Reaktionszeiten auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert (Spearman-Korrelation: ρ ; Pearson-Korrelation: r).

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$\rho=-0,03, p=0,75$	$\rho=-0,26, p=0,2$	$r=-0,2, p=0,5$	$\rho=-0,19, p=0,22$
40 Hz	$\rho=0,02, p=0,88$	$\rho=0,10, p=0,2$	$\rho=0,02, p=0,93$	$\rho=-0,23, p=0,2$
40 mit 10 Hz	$\rho=0,22, p=0,15$	$\rho=0,04, p=0,72$	$\rho=0,09, p=0,56$	$\rho=0,03, p=0,83$
Störreiz 10 Hz	$\rho=-0,2, p=0,2$	$\rho=-0,12, p=0,29$	$\rho=-0,06, p=0,7$	$\rho=-0,17, p=0,19$
40 mit Poly.	$\rho=0,31, p=4,1e^{-4}$	$\rho=0,41, p=7,5e^{-7}$	$\rho=0,5, p=1,7e^{-13}$	$r=0,28, p=0,4$
Störreiz Poly.	$\rho=-0,15, p=0,11$	$\rho=-0,04, p=0,62$	$\rho=-0,22, p=2,1e^{-3}$	$\rho=0,11, p=0,74$
Polyfrequent	$\rho=-0,02, p=0,82$	$\rho=-0,09, p=0,59$	$\rho=-0,22, p=0,14$	$\rho=-0,38, p=0,28$

Kapitel 3.6.7.3

Tab. 19 Korrelationen zwischen der Reizquellenentfernung und der Reaktionszeit auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert (Spearman-Korrelation: ρ ; Pearson-Korrelation: r).

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$\rho=-0,07, p=0,4$	$\rho=0,02, p=0,76$	$\rho=0,11, p=0,65$	$r=0,11, p=0,44$
40 Hz	$\rho=0,05, p=0,69$	$\rho=-0,12, p=0,29$	$r=-0,02, p=0,83$	$\rho=-0,05, p=0,68$
40 Hz/10 Hz	$\rho=0,22, p=0,15$	$\rho=0,05, p=0,64$	$r=0,13, p=0,3$	$\rho=0,13, p=0,33$
40 Hz/Poly.	$\rho=-0,37, p=2,6e^{-5}$	$\rho=-0,46, p=1e^{-8}$	$r=-0,45, p=8e^{-11}$	$r=-0,27, p=0,42$
Polyfrequent	$\rho=0,34, p=0,02$	$\rho=0,34, p=0,42$	$\rho=0,25, p=0,07$	$\rho=0,38, p=0,14$

Tab. 20 Korrelation zwischen dem Reizwinkel und der Reaktionszeiten auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert (Spearman-Korrelation: ρ ; Pearson-Korrelation: r).

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$\rho=0,12, p=0,2$	$\rho=-0,05, p=0,52$	$\rho=-0,35, p=0,02$	$r=0,06, p=0,6$
40 Hz	$\rho=-0,02, p=0,83$	$\rho=0,04, p=0,69$	$r=-0,16, p=0,15$	$\rho=-0,07, p=0,61$
40 Hz/10 Hz	$r=-0,02, p=0,91$	$\rho=-0,14, p=0,16$	$r=-0,11, p=0,33$	$\rho=-0,1, p=0,34$
40 Hz/Poly.	$r=-0,05, p=0,57$	$\rho=-0,12, p=0,19$	$r=-0,19, p=0,01$	$\rho=0,44, p=0,18$
Polyfrequent	$\rho=0,37, p=0,01$	$\rho=-0,01, p=0,92$	$r=-0,09, p=0,52$	$\rho=0,002, p=0,99$

Kapitel 3.6.8.2

Tab. 21 Korrelation zwischen der Wellenamplitude und der Geschwindigkeiten der Bewegungen auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert (Spearman-Korrelation: ρ ; Pearson-Korrelation: r).

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$\rho=0,12, p=0,2$	$\rho=0,17, p=0,04$	$r=-0,2, p=0,49$	$\rho=0,25, p=0,1$
40 Hz	$\rho=0,45, p=2e^{-3}$	$\rho=9e^{-4}, p=0,99$	$\rho=0,3, p=0,09$	$\rho=0,29, p=0,11$
40 mit 10 Hz	$\rho=0,03, p=0,87$	$\rho=-0,06, p=0,6$	$\rho=-0,02, p=0,9$	$\rho=0,12, p=0,35$
Störreiz 10 Hz	$\rho=-0,19, p=0,22$	$\rho=-2,2e^{-4}, p=0,99$	$\rho=-0,15, p=0,24$	$\rho=-0,2, p=0,12$
40 mit Poly.	$\rho=-0,03, p=0,71$	$\rho=-0,21, p=0,01$	$\rho=0,15, p=0,04$	$\rho=0,02, p=0,96$
Störreiz Poly.	$\rho=-0,02, p=0,82$	$\rho=-0,09, p=0,28$	$\rho=0,05, p=0,58$	$\rho=-0,03, p=0,94$
Polyfrequent	$\rho=-0,52, p=0,05$	$\rho=0,11, p=0,53$	$r=0,01, p=0,99$	$r=-0,58, p=0,1$

Kapitel 3.6.8.3

Tab. 22 Korrelation zwischen der Reizquellenentfernung und der Geschwindigkeiten der Bewegungen auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert (Spearman-Korrelation: ϱ ; Pearson-Korrelation: r).

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$\varrho=0,02, p=0,81$	$\varrho=-0,1, p=0,24$	$\varrho=-4e^{-3}, p=0,99$	$\varrho=-0,25, p=0,09$
40 Hz	$\varrho=-0,36, p=1e^{-3}$	$\varrho=-0,11, p=0,32$	$\varrho=-0,05, p=0,66$	$\varrho=0,11, p=0,39$
40 Hz/10 Hz	$\varrho=0,27, p=0,09$	$\varrho=0,15, p=0,19$	$\varrho=0,16, p=0,23$	$\varrho=0,19, p=0,16$
40 Hz/Poly.	$\varrho=0,06, p=0,51$	$\varrho=0,12, p=0,15$	$\varrho=-0,15, p=0,03$	$\varrho=0,18, p=0,59$
Polyfrequent	$\varrho=0,08, p=0,25$	$\varrho=-0,03, p=0,08$	$\varrho=-0,12, p=0,39$	$\varrho=-0,06, p=0,83$

Tab. 23 Korrelationen zwischen dem Reizwinkel und der Geschwindigkeiten der Bewegungen auf verschiedene Stimuli. Signifikante Korrelationen sind rot markiert (Spearman-Korrelation: ϱ ; Pearson-Korrelation: r).

Frequenz	Krokodil 1	Krokodil 2	Krokodil 3	Krokodil 4
15 Hz	$\varrho=0,02, p=0,8$	$\varrho=-0,11, p=0,19$	$r=0,14, p=0,4$	$r=0,31, p=0,01$
40 Hz	$\varrho=0,12, p=0,28$	$\varrho=0,2, p=0,07$	$\varrho=0,17, p=0,15$	$\varrho=0,22, p=0,08$
40 Hz/10 Hz	$r=-0,28, p=0,06$	$\varrho=0,23, p=0,037$	$\varrho=0,34, p=0,01$	$\varrho=0,19, p=0,12$
40 Hz/Poly.	$r=-0,05, p=0,61$	$r=0,21, p=0,02$	$r=-0,07, p=0,34$	$\varrho=-0,19, p=0,57$
Polyfrequent	$\varrho=0,29, p=0,05$	$\varrho=-0,1, p=0,47$	$r=-0,09, p=0,52$	$\varrho=0,002, p=0,99$

Ehrenwörtliche Erklärung zu meiner Dissertation

hiermit erkläre ich, dass ich die beigefügte Dissertation selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel genutzt habe. Alle wörtlich oder inhaltlich übernommenen Stellen habe ich als solche gekennzeichnet.

Im Rahmen von Hilfskraftstellen waren folgende Studenten an der Arbeit beteiligt:
Anna Monzel, Nicolas Brüning, Sarah Essert und Tobias Machts.

Ich versichere außerdem, dass ich die beigefügte Dissertation nur in diesem und keinem anderen Promotionsverfahren eingereicht habe und, dass diesem Promotionsverfahren keine endgültig gescheiterten Promotionsverfahren vorausgegangen sind.

Ort, Datum

Unterschrift

Danksagung

Ich möchte mich insbesondere bei Herrn Prof. Dr. Horst Bleckmann bedanken für die Möglichkeit diese Doktorarbeit zu verfassen und die spannende Thematik zu verfolgen. Ebenfalls möchte ich mich für seine Mühe, Arbeit und Zeit bedanken. Auch bei Herrn PD Dr. Joachim Mogdans möchte ich mich bedanken für die Übernahme des Zweitgutachten und die konstruktive Kritik über die Jahre an dieser Arbeit. Bedanken möchte ich mich auch bei Herrn PD Dr. Gregor Kirfel und Herrn Prof. Dr. Dieckkrüger für die Begutachtung dieser Arbeit.

Meinen Eltern und Geschwistern, sowie Arne Borrmann, Mira Gast, Melanie Grabmüller, Christiane Passon, Martina Keller und Julia Herding möchte ich danken. Ohne ihre Unterstützung auch vor dieser Doktorarbeit wäre das Ziel deutlich schwieriger gewesen.

Ich möchte mich bei meinen Bachelorn, insbesondere bei Anna Monzel, Sarah Essert und Tobias Machts bedanken für ihre Arbeit und Mühe. Ich konnte persönlich sehr viel von Ihnen lernen und hoffe ich konnte ihnen ebenfalls etwas beibringen.

Zum Schluss möchte ich mich noch bei der gesamten AG Bleckmann bedanken insbesondere bei Ursula Dung, Felix Kaldenbach, Simon Kranz, Hendrik Herzog und Adrian Klein für ihre Hilfe, die netten Gespräche und guten Ideen. Bei Herrn Slawa Braun und Herrn Klaus Völker für ihre Unterstützung und Hilfe bei alltäglichen Fragen und Problemen.