

---

# Absolute Objektunterscheidung bei dem schwach elektrischen Weißstirnmesserfisch *Apteronotus albifrons*

---

## Wissenschaftliche Arbeit im Fach Biologie

an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Eberhard Karls Universität Tübingen

vorgelegt von:

**Lena Isabel Lochmann**

Matrikelnummer: 3434877

Tübingen, im Januar 2014

**Betreuer:**

Prof. Dr. Jan Benda  
Institut für Neurobiologie, Abteilung Neuroethologie  
Eberhard Karls Universität Tübingen  
Auf der Morgenstelle 28 E  
72076 Tübingen

# Inhaltsverzeichnis

---

<b>Abstract.....</b>	<b>1</b>
<b>1. Einleitung.....</b>	<b>2</b>
1.1. Der elektrische Sinn.....	3
1.1.1. Das elektrische Organ und EOD.....	3
1.1.2. Elektrorezeptoren und passive Elektroortung.....	6
1.1.3. Aktive Elektroortung.....	8
1.1.4. Das elektrische Bild.....	10
1.2. Fähigkeiten des elektrischen Organs bei schwach elektrischen Fischen.....	13
1.2.1. Der Weißstirnmesserfisch ( <i>Apteronotus albifrons</i> ).....	13
1.2.1. Absolute Objektunterscheidung bei <i>Apteronotus albifrons</i> .....	14
1.2.2. Absolute elektrosensorische Objektunterscheidung bei <i>Apteronotus albifrons</i> .....	14
<b>2. Material und Methoden.....</b>	<b>16</b>
2.1. Die Fische.....	16
2.2. Experimenteller Aufbau des Versuchsbeckens und Apparatur.....	16
2.3. Experimentelle Durchführung, Prozedur.....	18
2.3.1. Eingewöhnungsphase.....	18
2.3.2. Trainingsphase.....	19
2.3.3. Testphase.....	20
2.3.4. Auswertung, Statistik.....	21
<b>3. Ergebnisse.....</b>	<b>23</b>
3.1. Eingewöhnungsphase.....	23
3.2. Trainingsphase.....	23
3.3. Testphase.....	28
<b>4. Diskussion.....</b>	<b>35</b>
<b>Danksagung.....</b>	<b>44</b>
<b>Literatur.....</b>	<b>45</b>
<b>Internetquellen.....</b>	<b>48</b>
<b>Antiplagiatserklärung.....</b>	<b>49</b>

## Abstract

---

Just like any weakly electric fish *Apteronotus albifrons* is equipped with a complex and sensitive electric sense which is capable of passive as well as active electrolocation and thus provides a useful measure for its nocturnal navigation and hunting activities. The ability of active electrolocation, is based on an electric field, continuously generated and sensed by the fish, which can be distorted by nearby objects. Depending on the object's conductivity this distortion causes various changes in the electric skin potential of the fish which are called "electric images". By analyzing these "electric images" weakly electric fish are able to detect and to discriminate different objects in their environment which is an indispensable basis for them to survive.

As absolute object discrimination has already been tested and proven in *Apteronotus albifrons*, the current study intends to deepen this knowledge. It should be observed whether the complex task of absolute object discrimination, which is based on the ability to remember and classify objects, can be accomplished by using the electric sense only. For this purpose, four fish of the species *Apteronotus albifrons* were initially conditioned on one out of two material cubes (two fish on plastic, two fish on metal). Later on these fish were trained to choose the branch of a Y-maze where their individual conditioning material (S+) was located in front of. Within the training period the fish were simultaneously presented to both cubes, allowing them to electrically compare the different materials before deciding for one Y-branch. During the subsequent testing period the absolute object discrimination should be investigated. Here, the fish were only faced to one cube (either plastic or metal) and again had to choose one Y-branch. A correct decision during the testing period could have looked as follows:

- a) If the present cube was the S+ of the fish it should have chosen the branch behind the cube
- b) If the present cube was the S- of the fish it should have chosen the opposite, "empty" branch where it could only rely on the imaginary S+

In the end of the experiment three out of four fish successfully learned to choose the branch behind their object S+ if both objects were presented in the training period. However, only two out of four fish were able to come to a significant number of correct decisions in the testing period.

# 1. Einleitung

---

Die Vielfalt der Sinnessysteme im Tierreich gehört bestimmt zu den beeindruckendsten Erscheinungen der Natur. Neben den uns Menschen vertrauten Sinneseindrücken Fühlen, Schmecken, Riechen, Sehen und Hören, sind einige Tierarten darüber hinaus in der Lage zusätzliche Sinnessysteme (je nach Lebensraum und Aktivitätsmuster) für das tägliche Überleben in ihrer Umwelt einzusetzen. Der Hintergrund für den Einsatz eines „6. Sinnes“ ist häufig der, einen potenziellen Ersatz für eines der „gängigen“ Sinnessysteme parat zu haben, welcher in einer bestimmten Umgebung keinen Vorteil bringt oder eingesetzt werden kann. Ein nachtaktives Tier beispielsweise sollte den visuellen Sinn adäquat ersetzen können, um entweder Beutetiere aufspüren oder sich in einer dunklen Umgebung orientieren zu können. Häufig geschieht dies durch einen sehr hoch entwickelten Geruchssinn oder die Fähigkeit zur Thermorezeption, wie man sie beispielsweise bei Schlangen finden kann (Eckert (a) 2002). Einer der faszinierendsten Sinne in diesem Zusammenhang ist jedoch der elektrische Sinn von nachtaktiven Fischen, welcher auch den Schwerpunkt dieser Arbeit darstellt.

Eine grobe Klassifizierung solch elektrischer Fische basiert auf der Intensität ihrer elektrischen Entladungen. Demnach kann man stark elektrische (mehrere hundert V) von schwach elektrischen (mehrere hundert mV) Fischen trennen (Zupanc und Bullock 2010). Der wohl populärste Vertreter der stark elektrischen Fische ist der Zitteraal (*Electrophorus electricus*), welcher mit seiner Fähigkeit tödliche Stromstöße zu erzeugen bereits Generationen von Menschen beeindruckt hat. Weniger populär, jedoch wissenschaftlich sehr begehrt, sind dagegen afrikanische Nilhechte (*Mormyriiformes*) und südamerikanische Messeraale (*Gymnotiformes*), die zu den schwach elektrischen Fischen zählen. Da ihre elektrischen Fähigkeiten nicht für das Töten von Beutetieren oder für die körperliche Verteidigung gegen Fressfeinde ausreichen, wurden diese lange Zeit als funktionslos und die Fische als „pseudoelektrisch“ angesehen (Zupanc und Bullock 2010). Durch intensive Forschungsarbeit konnte diese Theorie jedoch widerlegt werden und der schwach elektrische Sinn dieser Fische offenbarte eine Vielzahl von beeindruckenden Funktionen, wie die fischnahe Ortung von Objekten in der Umwelt oder die deutlich weiter ausgebreitete soziale Kommunikation (Lissmann und Machin 1958; Moller und Bauer 1973; Heiligenberg 1973; Knudsen 1975), die das tägliche Überleben der Fische ermöglichen.

Diese Arbeit gibt einen kurzen Einblick in die allgemeine Funktionsweise des elektrischen Sinnes bei schwachelektrischen Fischen. Anschließend wird sie mit der experimentellen Beschreibung explizit darauf eingehen, was er bei der Spezies *Apteronotus albifrons*, der zu

den *Gymnotiformes* gehört, bezüglich der absoluten Objektunterscheidung tatsächlich zu leisten vermag.

## 1.1. Der elektrische Sinn

---

### 1.1.1. Das elektrische Organ und EOD

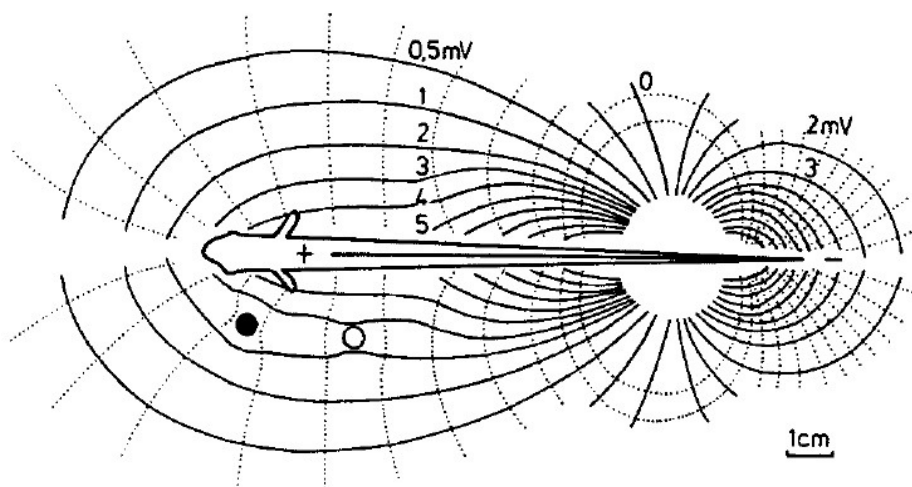
---

Eine wichtige Grundlage des elektrischen Sinnes bei schwach elektrischen Fischen ist ihre Fähigkeit elektrische Potenziale zu generieren, an die Umwelt abzugeben und anschließend wieder aufzunehmen. Diese Fähigkeit ist vor allem bei der sogenannten aktiven Elektroortung, die später noch näher beschrieben wird, von großer Bedeutung und wird durch das elektrische Organ ermöglicht, welches in unterschiedlichen Körperregionen des elektrischen Fisches liegen kann (Eckert (a) 2002) und in der Lage ist spezifische Entladungsmuster (EOD) zu produzieren. Diese artspezifischen EODs sind für artspezifische Verhaltensmuster, wie der Kommunikation und dem Balzverhalten, von großer Bedeutung (für weitere Details siehe Caputi et al. 2010). Im Folgenden werden nun der Aufbau des elektrischen Organs und die Entstehung eines EODs erläutert.

Bis auf Fische der Familie der *Apteronotidae*, deren elektrische Organe nervalen Ursprungs sind, gehen die elektrischen Organe bei der Mehrheit der schwach elektrischen Fische aus muskulären Strukturen hervor (Zupanc und Bullock 2010). Das Grundgerüst der elektrischen Organe wird demnach durch modifizierte Muskel- oder Nervenzellen, den sogenannten Elektrozyten, geformt, welche zu Säulen aneinandergereiht sind (Zupanc und Bullock 2010). Je nach Spezies entsteht das elektrische Organ dann durch parallele Anordnung von wenigen bis zu mehreren hundert dieser Elektrozytensäulen (Zupanc und Bullock 2010). Diese Anordnung ist maßgeblich an den Eigenschaften seines Entladungsmusters beteiligt, da die Anzahl hintereinanderliegender Zellen dessen Spannung bestimmt und die Stromstärke von der Anzahl parallel angeordneter Säulen beeinflusst (Zupanc und Bullock 2010) wird. Spezies wie beispielsweise der Zitteraal (*Electrophorus electricus*), die ihre elektrischen Fähigkeiten nicht nur zur Orientierung, sondern auch zum Töten von Beutetieren einsetzen, besitzen demnach lange dicke elektrische Organe (viele parallele, lange Elektrozytensäulen) um sowohl eine hohe Spannung, als auch eine hohe Stromstärke erzeugen zu können.

Um die Aktivität der Elektrozyten spezifisch steuern zu können, besitzen die elektrischen Organe der Fische spezifische Innervationsmuster. Sie werden demnach entweder von zentralen oder von spinalen Motoneuronen, die man auch als Elektromotoneurone bezeichnet, innerviert und gesteuert (Zupanc und Bullock 2010; Caputi et al. 2010). Genauso wie normale Motoneurone mehrere Fasern eines Muskels über motorische Endplatten erregen können, so

können Elektromotoneurone mehrere Untereinheiten eines einzelnen Elektrozyts aktivieren und somit die Intensität seiner Entladung beeinflussen. Werden die Elektrozyten des elektrischen Organs nun durch die Elektromotoneurone aktiviert, so entladen sie sich und erzeugen, je nach Fischgröße und Wasserleitfähigkeit (Knudsen 1975) ein elektrisches Feld, das in Form eines asymmetrischen elektrischen Dipols aus Isopotenziallinien und ihren orthogonalen Feldlinien, den gesamten Fischkörper umgibt (Abb. 1). Das Potenzial der Isopotenziallinien nimmt dabei mit zunehmender Entfernung vom Fischkörper ab (Knudsen 1975).



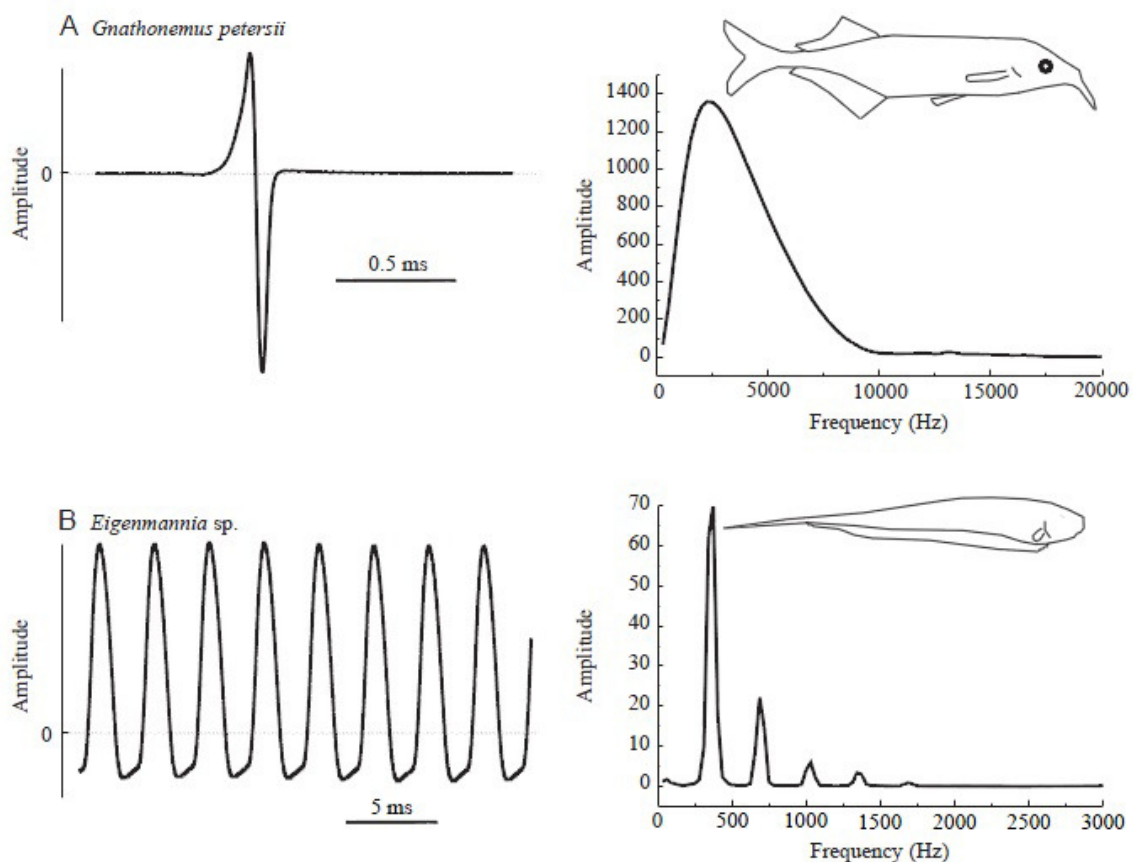
**Abbildung 1** zeigt das dipolförmige elektrische Feld eines schwachelektrischen Messerfisches. Man erkennt, dass das Potenzial der Isopotenziallinien mit zunehmendem Abstand vom Körper des Fisches abnimmt. Orthogonal zu den Isopotenziallinien (gestrichelt) verlaufen die Feldlinien des elektrischen Feldes. Kommt nun ein externes Objekt in den Bereich des elektrischen Feldes, so werden sowohl die Isopotenziallinien, als auch die Feldlinien abgelenkt. Durch diese Veränderungen des elektrischen Feldes kann der Fisch Objekte in seiner Umwelt wahrnehmen. (Abbildung aus Kramer 2002)

Betrachtet man dieses elektrische Feld nun über den Entladungszeitraum des kompletten elektrischen Organs eines schwach elektrischen Fisches, so kann man beobachten, dass es sowohl in seiner Amplitude als auch in seiner Form variiert (Bastian 1981). Diese Variationen werden durch das Entladungsmuster des elektrischen Organs (EOD) beschrieben, welches ein artspezifisches Erscheinungsbild hat und eine komplexe räumliche und zeitliche Zusammensetzung besitzt (Caputi 1999). Sein wellenförmiger Verlauf kann durch Spannungsmessungen des elektrischen Feldes zu unterschiedlichen Erregungszeitpunkten des elektrischen Organs beobachtet werden. Bei diesen Messungen wird eine positive Elektrode am Kopfende (oder ventral) und eine negative Elektrode am Schwanzende (oder dorsal) des Fisches positioniert. Die abgeleitete Differenz zwischen der Spannung der äußersten Isopotenziallinie vorne und der Spannung der äußersten Isopotenziallinie hinten ergibt dann

die Spannung an einem Ort des elektrischen Organs zu einem Zeitpunkt des EOD (Zupank und Bullock 2010).

Die Wellenformen der EODs sind hochgradig artspezifisch, weshalb sie in Kombination mit spezifischen Frequenzbereichen häufig zur näheren Definition einer Spezies herangezogen werden können und auch den Fischen selbst zu näheren Identifizierungen dienen (McGregor und Westby 1992; Hopkins 1999; Fugere und Krahe 2010).

Neben der EOD-Form kann auch die Frequenz der Entladungsmuster des elektrischen Organs zwischen einzelnen Spezies schwachelektrischer Fische variieren (Abb. 2). Bei sogenannten „Summern“ oder Wellenfischen ist das Entladungsintervall regelmäßig und für das EOD ergibt sich ein sinusförmiger Kurvenverlauf (Zakon 1986). Die Entladungsfrequenz von „Summern“ kann, je nach Spezies, zwischen 100 und 1000 Hz betragen (Caputi et al. 2010). Etwas anders verhält sich die EOD-Frequenz bei den sogenannten „Knatterern“ oder Pulsfischen. Bei ihnen ist das Entladungsintervall unregelmäßig, was bedeutet, dass die Pause zwischen EODs teilweise länger als die eigentliche EOD Dauer ist (Zokan 1986; Caputi et al. 2010).



**Abbildung 2** zeigt unterschiedliche Kurvenverläufe der EODs unterschiedlicher Fische. Im oberen Bild ist der Kurvenverlauf eines Pulsfisches (*Gnathonemus petersii*) zu erkennen und im unteren Bilder der eines Wellenfisches (*Eigenmannia sp.*). (Abb aus von der Emde 1999)

„Summer“ und „Knatterer“ kommen sowohl in der Gattung der *Mormyriiformes* als auch der *Gymnotiformes* vor, wobei die „Summer“ bei den *Gymnotiformes* ausschließlich der Familie der *Apteronotidae* angehören (Caputi et al 2010). Unterschiedliche EOD Frequenzen herrschen jedoch nicht nur zwischen unterschiedlichen Unterarten schwach elektrischer Fische, sondern werden vielmehr auch innerhalb der Arten vorgefunden. Hier dient die Modulierung unterschiedlicher EOD Frequenzen der kommunikativen Erkennung von Gruppenmitgliedern und potentiellen Sexualpartnern (Hopkins 1972; Feulner 2009). Auch der soziale Rang innerhalb der Gemeinschaft ist durch die EOD Frequenz des Fisches gekennzeichnet. Höhere Frequenzen kennzeichnen dabei einen hohen gesellschaftlichen Rang, während geringere Frequenzen die Aggressivität der Artgenossen steigert und niedrigeren Rängen zugeordnet wird (Fugere et al. 2011).

Das EOD Feld mit artspezifischen Wellenformen und Frequenzen wird bei schwach elektrischen Fischen konstant vom elektrischen Organ produziert und aufrecht erhalten, sodass es ein spezifisches räumliches Volt-Muster auf der Haut des Fisches widerspiegelt. Wird dieses spezifische elektrische Feld der EOD durch einen Gegenstand oder eine Unregelmäßigkeit unterbrochen, so kommt es zu einer lokalen Veränderung des spezifischen Hautpotenzials, was dem Fisch die Erkennung von Objekten in seiner Umwelt ermöglicht (von der Emde 2006). Wie diese Objekterkennung bei passiver und aktiver Elektroortung funktioniert wird nun im Folgenden erklärt.

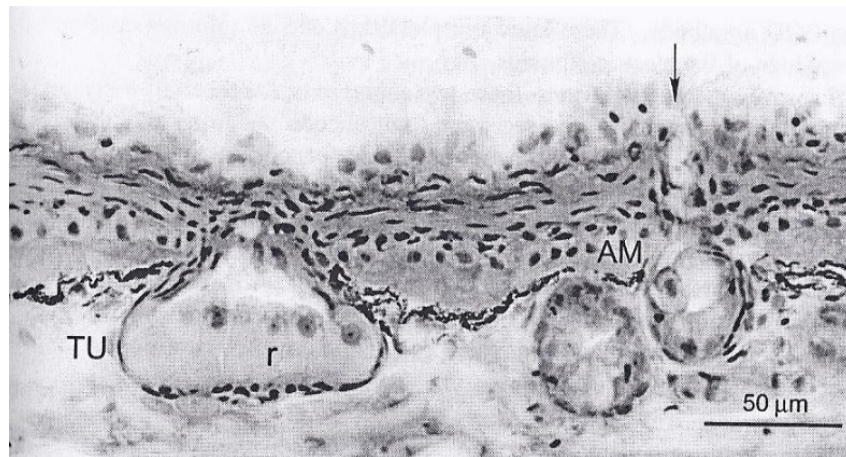
#### 1.1.2. Elektrorezeptoren und passive Elektroortung

Neben der Produktion von elektrischen Signalen stellt deren Wiederaufnahme eine weitere wichtige physikalische und perzeptorische Grundlage und Funktion des elektrischen Sinnes dar. Diese Wiederaufnahme wird durch die anatomische Struktur der Elektrorezeptoren ermöglicht, welche in epidermalen Einbuchtungen liegen und über die gesamte Körperoberfläche der schwach elektrischen Fische verteilt sind (Zupanc und Bullock, 2010; Carr et al 1982). Sie sind äußerst empfindlich (Eckert (a) 2002) und nehmen zum einen eigens produzierte Signale auf (aktive Elektroortung siehe unten), und verarbeiten zum anderen elektrische Signale aus der Umwelt, was auch als passive Elektroortung bezeichnet wird (von der Emde 2006, Jørgensen 2010, Hopkins 2010). Auf der Grundlage dieser zwei unterschiedlichen Reizaufnahmen trennt man zwei Hauptklassen von Elektrorezeptoren: ampulläre (Abb. 3 rechts) und tuberöse (Abb. 3 links), welche sich sowohl in ihrer anatomischen Struktur, als auch in ihrer physiologischen Funktion deutlich unterscheiden (Jørgensen 2010). Bei ampullären Rezeptororganen stehen die Elektrorezeptoren im Lumen



über einen schmalen, ampullenartigen Kanal, der mit sehr leitfähigem Schleim gefüllt ist und in einer Pore endet, mit der äußeren Oberfläche des Fisches in Kontakt (Zakon 1986; Jørgensen 2010). Sie registrieren externe, niederfrequente elektrische Felder, biologischen oder nicht-biologischen Ursprungs (für weitere Details siehe Zakon 1986; Zupanc und Bullock, 2010), was sie zu wichtigen Instrumenten bei der Jagd und Orientierung des Fisches innerhalb eines Lebensraumes macht. Ampulläre Rezeptoren sind bei nahezu allen elektrischen Fischen vorhanden und dienen der passiven Elektroortung.

Tuberöse Rezeptororgane unterscheiden sich von ampullären Rezeptororganen anatomisch darin, dass sie nicht über einen Kanal mit der Außenwelt verbunden sind, sondern durch einen Pfropf epidermaler Zellen verschlossen werden (Jørgensen 2010). Auch die Funktion der tuberösen Rezeptoren weicht von der der ampullären Rezeptoren ab. Während die Ampullenrezeptoren nur extern produzierte schwache elektrische Felder registrieren können (Zakon 1986), sind tuberöse Organe ausschließlich auf die Wahrnehmung des eigens produzierten elektrischen Feldes und dessen Veränderungen eingestellt (Heiligenberg 1973). Durch diese Voreinstellung ermöglichen die tuberösen Rezeptoren es dem Fisch soziale Kommunikation zu betreiben und Objekte, auch bei Anwesenheit elektrischer Felder von anderen Fischen, anhand der Veränderungen ihres eigens produzierten Potenzials gezielt zu detektieren (Heiligenberg 1973; Zakon 1986). Tuberöse Elektrorezeptoren sind ausschließlich bei *Gymnotiformen* und *Mormyriden* zu finden, welche selbst ein elektrisches Feld produzieren und damit aktive Elektroortung betreiben können (Zakon 1986; von der Emde 2006). Innerhalb der Gruppe des tuberösen Rezeptoren lassen sich je nach elektrischer Reaktion auf das EOD, zwei funktionelle Untergruppen unterscheiden: zeitlich modulierte Einheiten, die mit kurzen schnellen Ausschlägen auf die EOD Frequenz reagieren; und amplituden-modulierte Einheiten, deren Ausschlaganzahl von der Amplitude des EOD abhängt (Zakon 1986; Hopkins 1983). Scheich et al (1973) definierten bei *Eigenmannia* diesbezüglich T-Typ Rezeptoren und P-Typ Rezeptoren. P-Typ Rezeptoren sind Unterkategorien der amplituden-modulierten Einheiten, die Veränderungen der EOD Amplitude wahrnehmen während T-Typ Rezeptoren sind Unterkategorien der zeitlich modulierten Einheiten sind und auf Frequenzänderungen des EOD reagieren (Scheich et al 1973).



**Abbildung 3** zeigt einen tuberösen Elektrozepetor (TU, links) und einen ampullären Elektrozepetor (AM, rechts) in der Haut eines schwachelektrischen Fisches. Man kann deutlich die anatomischen Unterschiede erkennen, wonach der ampulläre Rezeptor, im Gegensatz zum tuberösen Rezeptor, über einen Kanal mit der Außenwelt verbunden ist. Gegenüber der jeweiligen Ausgänge (hier: Unterseite) liegt die reizaufnehmende und reizweiterleitende Membran. (Abbildung aus Zupank und Bullock 2010)

Die Dichte der Elektrozepetoren auf der Haut eines schwachelektrischen Fisches variiert stark zwischen unterschiedlichen Körperabschnitten. Dennoch lassen sich einige Regelmäßigkeiten in der Verteilung erkennen. Im Kopfbereich besitzen die Fische demnach am meisten Elektrozepetoren und somit die höchste Rezeptordichte (Carr et al 1982). In Richtung Schwanzflosse (rostrocaudale Richtung) nimmt die Rezeptordichte dagegen kontinuierlich ab (Carr et al. 1982). Auch in der dorsoventralen Verteilung gibt es Differenzen. Es fällt auf, dass sowohl dorsal als auch ventral eine höhere Dichte der Rezeptoren herrscht, als in der mittleren Region (Carr et al. 1982).

Durch die Aufnahme und Verarbeitung elektrischer Signale auf der Oberfläche des Fisches kreieren die Elektrozepetoren ein sogenanntes „elektrisches Bild“ (siehe unten), welches entsprechend der Verteilungsmuster und Dichte in unterschiedlicher räumlicher Auflösung vorliegen kann (Rasnow 1995). Wie dieses elektrische Bild bei der aktiven Elektroortung entsteht, wird nun im Folgenden erklärt.

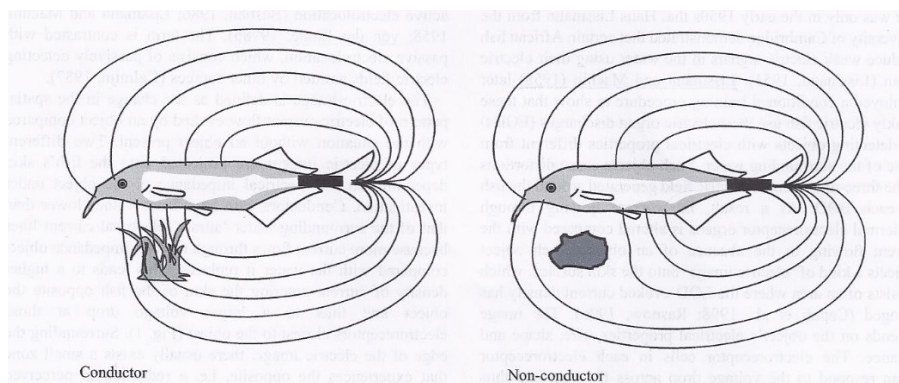
### 1.1.3. Aktive Elektroortung

Der adäquate Einsatz des elektrischen Organs und der Elektrozepetoren ermöglicht dem Fisch eine aktive, lichtunabhängige und detaillierte Wahrnehmung seiner Umwelt, was vor allem bei nachtaktiven Spezies von großer Bedeutung ist. Dieser adäquate Einsatz basiert darauf, dass die eigens (am elektrischen Organ) produzierten Signale an die Umwelt abgegeben und anschließend mit oder ohne umweltbedingte Veränderungen von den körpereigenen (tuberösen) Elektrozepetoren des Fisches wieder aufgenommen und verarbeitet werden (von der Emde 1999; von der Emde 2006). Da dieser Vorgang auf der

aktiven Produktion von körpereigenen elektrischen Signalen basiert, spricht man hier von aktiver Elektroortung, welche nur bei schwach elektrischen Fischen vorgefunden werden kann (von der Emde 2006).

Die Objektdetektion mittels aktiver Elektroortung geschieht nach dem folgenden Prinzip: Trifft ein schwach elektrischer Fisch in seiner Umwelt auf ein Objekt, das sich in seiner Leitfähigkeit deutlich von der des umgebenden Milieus unterscheidet (höhere oder niedrigere Leitfähigkeit), so werden die Isopotenzial- und die Feldlinien seines elektrischen Feldes umgelenkt oder gebündelt (Heiligenberg 1973) und somit sein elektrisches Hautpotenzial lokal verändert (Rasnow 1995). Diese Veränderung des elektrischen Feldes auf der Haut bezeichnet man als „elektrisches Bild“ (von der Emde 1999; Bastian 1981; Lissmann und Machin 1958). Entsprechend der Unterschiede in der Leitfähigkeit des Objekts sind dabei grundsätzlich zwei unterschiedliche Formen eines „elektrischen Bildes“ auf der Körperoberfläche möglich (Abb. 4): ein Objekt mit höherer Leitfähigkeit als die des umgebenden Milieus bündelt die Feldlinien des elektrischen Feldes und führt zu einer erhöhten Amplitude an den lokalen Elektrorezeptoren. Ein nicht-leitendes Objekt hingegen lenkt die Feldlinien um was zu einer geringeren Amplitude der Elektrorezeptoren führt (Heiligenberg 1973; von der Emde 1999). Durch diese Amplitudenänderung werden die tuberösen Elektrorezeptoren stimuliert. Je nachdem in welcher Körperregion die stimulierten Elektrorezeptoren dabei liegen, ist es dem Fisch über aktive Elektroortung möglich das Wahrgenommene Objekt im Verhältnis zu seinem Körper zu lokalisieren (Bastian 1981, von der Emde 1999).

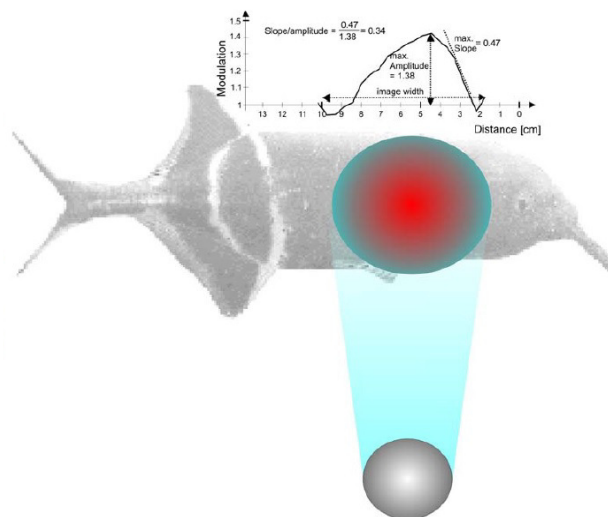
Das „elektrische Bild“ selbst birgt jedoch weitaus mehr Informationen für den Fisch als man auf den ersten Blick annehmen würde. Dieser Informationsreichtum wird nun im Folgenden näher betrachtet.



**Abbildung 4** zeigt den Verlauf der Feldlinien des EOD und den Einfluss unterschiedlich leitender Objekte in der Umwelt. Trifft der Fisch auf ein Objekt dessen Leitfähigkeit höher als die des umgebenden Mediums ist, so treffen die Feldlinien gebündelt auf die Fischeoberfläche auf. Besitzt das Objekt allerdings eine geringere Leitfähigkeit als das umgebende Medium werden die Feldlinien umgelenkt und es treffen weniger auf die Haut (Abbildung aus von der Emde 1999).

#### 1.1.4. Das elektrische Bild

Mithilfe der Elektrorezeptoren werden, wie oben beschrieben, sowohl körpereigene als auch externe elektrische Signale aufgenommen und verarbeitet. Körpereigene Signale, die vom elektrischen Organ kommen werden dann bei der aktiven Elektroortung (siehe oben) von den tuberösen Rezeptoren registriert, während bei der passiven Elektroortung der Einsatz der ampullären Rezeptoren gefragt ist. In beiden Fällen entsteht durch die elektrische Veränderung des Hautpotenzials ein sogenanntes „elektrisches Bild“ auf der Fischhaut (Rasnow 1995) welches sich nach dem Prinzip eines mexikanischen Huts in einen zentralen und einen den zentralen Bereich umgebenden peripheren Bereich unterteilen lässt (Caputi et al. 1998; von der Emde 1999). Das Hauptkriterium zur Unterteilung dieser beiden Bereiche ist das Ausmaß der Amplitude des lokalen elektrischen Potenzials. Im Zentrum des „elektrischen Bildes“ ist diese weitaus höher als in den Randbereichen (Abb. 5).



**Abbildung 5** zeigt die Veränderung des elektrischen Hautpotenzials bei Störungen des, den Fisch umgebenden, elektrischen Feldes. Störungen können durch Objekte ausgelöst werden. Ist das Objekt groß oder besitzt eine höhere Leitfähigkeit als das umgebende Medium, so werden die Strahlen des elektrischen Feldes gebündelt und die zentrale Amplitude des Hautpotenzials wird erhöht (roter Bereich). Im Randbereich des elektrischen Bildes nimmt die Amplitude dann zunehmend ab (blauer Bereich). (Abbildung aus von der Emde 2006)

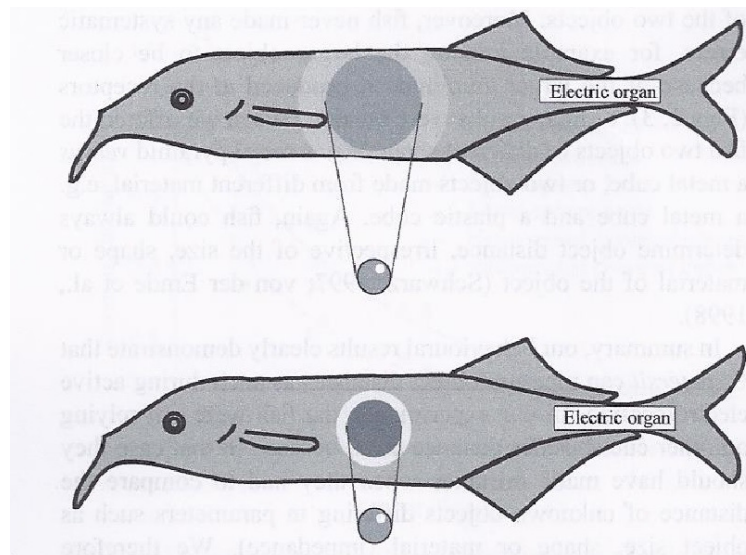
Durch differenzierte Auswertungsmethoden und Analyse des „elektrischen Bildes“, das ein Objekt über die Elektrorezeptoren auf der Fischhaut erzeugt, ist es dem Fisch jedoch nicht nur möglich ein Objekt in seiner Umwelt zu erkennen und zu lokalisieren, sondern auch spezifische Objekteigenschaften, wie Objektqualität (von der Emde und Fetz 2007; von der Emde 1999) und Objektdistanz (von der Emde et al. 1998) wahrzunehmen.

Die Wahrnehmung der qualitativen Beschaffenheit eines Objektes (organisch oder anorganisch) und seines Materials (leitend oder nicht leitend) basiert auf der Analyse der elektrischen Impedanz und der elektrischen Kapazität. Objekte unterschiedlich leitender

Materialien, wie beispielsweise Metall oder Plastik, unterscheiden sich maßgeblich in der elektrischen Impedanz und führen zu sehr unterschiedlichen Veränderungen der Amplitude des Hautpotenzials (von der Emde 1990; Caputi et al. 1998). Während Metall, als guter Leiter, die Amplitude stark erhöht, so wirkt sich ein Objekt aus Plastik eher reduzierend auf die Amplitude aus (von der Emde und Fetz 2007). Etwas komplexer ist die Unterscheidung zwischen organischen und anorganischen Objekten im Umfeld des Fisches. Hierbei spielt nicht nur die Veränderung der lokalen Amplitude eine Rolle, sondern auch die Veränderung der Wellenform durch unterschiedliche elektrische Kapazitäten von organischen und anorganischen Objekten (von der Emde 1990; von der Emde 2006). Lebende oder organische Objekte, wie beispielsweise Pflanzen, andere Fische oder Beutetiere, haben eine hohe elektrische Kapazität und wirken sich sowohl auf die lokale Amplitude als auch auf die Wellenform des elektrischen Signals aus (von der Emde 1990). Die elektrische Veränderung toter Objekte hingegen ähnelt der der Materialunterscheidung. Sie bewirken hauptsächlich eine Veränderung der Signalamplitude und haben nur geringen Einfluss auf die Wellenform (von der Emde 1990). Die Fähigkeit die materielle und qualitative Beschaffenheit von Objekten zu erkennen und zu differenzieren bringt den Fischen vor allem bei der Orientierung und bei der Jagd einen großen Vorteil, da sie so lichtunabhängig eine potentielle Beute von habituellen Bestandteilen unterscheiden können.

Auch die Abschätzungen der Objektdistanz vom Fischkörper basiert nach neueren Erkenntnissen hauptsächlich auf der Amplitude des elektrischen Signals das durch die Elektrorezeptoren wahrgenommen wird (von der Emde et al. 1998). Während die ersten Theorien davon ausgingen, dass die Distanzabschätzung allein dadurch geschieht, dass mit zunehmender Entfernung des Objektes vom Fisch, der Umfang dieses elektrosensorischen Bildes linear zunimmt (Heiligenberg 1975; Rasnow 1995), so brachten neuere Studien detailliertere Ergebnisse. Die Tatsache, dass ein naheliegendes Objekt ein kleineres „elektrisches Bild“ auf der Oberfläche des Fisches erzeugt als ein weiter entferntes Objekt (Abb. 6), ist dabei nach wie vor korrekt, jedoch kann eine solche Größenveränderung des „elektrischen Bildes“ nicht nur durch eine zunehmende Entfernung, sondern auch durch eine zunehmende Objektgröße bei gleichbleibender Entfernung hervorgerufen werden (von der Emde 1998). Aus diesem Grund müssen die Fische zusätzliche und eindeutige Methoden der Distanzabschätzung haben. Der Fokus neuer Erkenntnisse zur Distanzabschätzung bei schwachelektrischen Fischen lag folglich nicht mehr allein auf der Umfangbeschaffenheit des „elektrischen Bildes“, sondern zusätzlich auf der Amplitude im Zentrum des „elektrischen Bildes“. Danach schätzen Fische eine Objektentfernung nicht nur durch eine

Größenveränderung, sondern vielmehr durch das Verhältnis der maximalen Amplitude zum maximalen Amplitudenabfall (von der Emde et al. 1998) und damit dem Grad der Amplitudendifferenz (Klarheit der Grenze) zwischen Zentrum und Randbereich (Caputi et al. 1998) ein. Die maximale Amplitudenänderung (Grad der Amplitudendifferenz) nimmt dabei mit zunehmendem Objektabstand ab (Bastian 1981; von der Emde et al. 1998). Dies führt dazu, dass ein nahes, großes Objekt durch ein großes „elektrisches Bild“ mit hoher zentraler Amplitude und deutlich geringerer peripherer Amplitude dargestellt wird, während ein weiter entferntes Objekt durch ein großes elektrisches Bild mit geringerer zentraler Amplitude und geringerer Amplitudendifferenz zwischen Zentrum und Peripherie erscheint. Unabhängig von Objektform, -größe und -material ist diese Methode der Distanzabschätzung bei schwachelektrischen Fischen äußerst akkurat und verlässlich (von der Emde 1998).



**Abbildung 6** zeigt die Entwicklung des elektrischen Bildes auf der Fischhaut mit zunehmender Objektdistanz. Man kann erkennen, dass die Fläche der Veränderung des elektrischen Hautpotenzials mit zunehmender Objektdistanz größer wird. Die unterschiedlichen Graustufen des elektrischen Bildes weisen auf die Intensität der lokalen Amplitude und die Amplitudendifferenz zwischen Zentrum und Randbereich des elektrischen Bildes hin. Mit zunehmender Entfernung wird sowohl die lokale Amplitude, als auch die Amplitudendifferenz kleiner. (Abbildung aus von der Emde 1999)

Da „elektrische Bilder“ bei weitem nicht so genau wie optische Eindrücke sind, müssen sie durch entsprechende Schwimmbewegungen des Fisches optimiert werden, bei denen der Abstand zwischen Fisch zu Objekt strategisch verringert wird (Rasnow 1995). Dabei spielt auch die oben erwähnte Verteilung der Elektrorezeptoren auf der Fischhaut eine große Rolle, da die Fische meistens die Körperregionen mit hoher Rezeptordichte, also Kopf oder Dorsalseite, möglichst nahe an die Beute oder das Objekt heranbringen (Nelson und MacIver 1999). Dadurch wird eine höhere räumliche Auflösung des „elektrischen Bildes“ ermöglicht (Rasnow 1995).



Die Reichweite der Elektroortung hängt von der Ausbreitung des elektrischen Feldes und damit elementar von der Körperlänge des Fisches, der Leitfähigkeit des Wassers und der Objektgröße ab (Knudsen 1975; von der Emde 1999). Je größer der Fisch, je höher die Leitfähigkeit des Wassers und je größer das zu detektierende Objekt, desto größer ist die Reichweite der Elektroortung.

Ob die Eindrücke, die ein schwach elektrischer Fisch über die elektrosensorische Ortung von Objekten gewinnen kann, auch zur Lösung komplexerer kognitiver Aufgaben dienen können, ist Gegenstand des aktuellen Experiments. Als höhere kognitive Aufgabe wird dabei die absolute Objektunterscheidung betrachtet, für die der Fisch sich den elektrosensorischen Eindruck eines Objektes merken und ihn anschließend auch kategorisch einordnen können muss (Dangelmayer 2013).

## 1.2. Fähigkeiten des elektrischen Organs bei schwach elektrischen Fischen

---

### 1.2.1. Der Weißstirnmesserfisch (*Apteronotus albifrons*)

---

Um die Fähigkeiten der absoluten Objektunterscheidung bei schwach elektrischen Fischen näher zu untersuchen, wurden mehrere Weißstirnmesserfische (*Apteronotus albifrons*) trainiert und getestet (Abb. 7).



**Abbildung 7** zeigt einen 15-20 cm *Apteronotus albifrons* in seinem Aquarium. Man erkennt sehr schön die lange Analflosse, die sich über die gesamte ventral Seite des Fischkörpers erstreckt und kontinuierliche, wellenförmige Bewegungen ausführt. (eigens Foto aufgenommen in der Abteilung für Neuroethologie der Universität Tübingen)

Diese schwach elektrischen Fische sind nachtaktive Jäger von Insektenlarven (Nelson und McIver 1999; fishbase.org → Planquette, P., Keith, P. & Le Bail, P.-Y. 1996) und gehören zu den in Südamerika beheimateten *Gymnotiformes* oder Messeraalen (fishbase.org → Ortega,

H. & Vari, R.P. 1986) Sie besitzen einen einzigartig wendigen und beeindruckenden Schwimmstil, der vor allem auf dem komplexen Einsatz der Brustflossen und der, sich über die gesamte ventrale Körperseite erstreckenden, Analflosse basiert und es ihnen erlaubt in allen Ebenen vorwärts und rückwärts durch das Wasser zu gleiten (Lannoo und Lannoo 1993). Dank dieser lokomotorischen Fertigkeiten, ist es den Fischen möglich, sich auch auf kleinstem Raum zurechtzufinden und zu bewegen. Dies wurde in den folgenden Experimenten zur absoluten Objektunterscheidung genutzt, bei denen von den Fischen gefordert wurde durch, für ihre Körperverhältnisse, enge Gangsysteme zu schwimmen.

#### 1.2.1. Absolute Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons*

In einem vorherigen Konditionierungsversuch wurde bereits die absolute Objektunterscheidung bei schwach elektrischen Fischen der Art *Apteronotus albifrons* untersucht. Dabei wurden die Fische zunächst auf ein bestimmtes Material S+ (Plastik- oder Metallwürfel) trainiert und sollten sich später mit dieser Vorkonditionierung in einem Y-Gangsystem orientieren. Die Würfel wurden hierfür auf zwei umgedrehten Blumentöpfchen an der Gabelung eines Y-Ganges präsentiert. Jeder Fisch sollte anschließend in den Arm des Y-Ganges hinein schwimmen, der sich hinter diesem Material S+ befand. Diese Wahl sollten die Fische zunächst bei Anwesenheit beider Würfel (beider Materialien) und später bei Anwesenheit von nur einem Würfel bewerkstelligen. Dabei konnte sowohl nur S+ (ihr individuellen Trainingsmaterial) als auch nur S- (das Vergleichsmaterial) präsent sein, was dem Fisch die Fähigkeit zu absoluten Objektunterscheidung ohne einen direkten elektrischen oder optischen Vergleich abverlangte. Bei allen trainierten Fischen konnte in diesem Experiment ein Lernerfolg bezüglich der absoluten Objektunterscheidung beobachtet werden, da ihre korrekten Entscheidungen (Wahl des richtigen Ganges) am Ende des Experiments signifikant von der zufallsbasierten 50% Marke abwichen (Dangelmayer 2013).

#### 1.2.2. Absolute elektrosensorische Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons*

Im oben beschriebenen Experiment konnte bereits die Fähigkeit zur absoluten Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons* nachgewiesen werden. Demnach sind die Fische in der Lage eine objektgebundene Entscheidung auch dann zu treffen, wenn das betreffende Objekt, nach vorheriger Präsenz, abwesend und/oder kein Vergleichsobjekt geboten ist. Die Fische scheinen also zwei wichtige kognitive Eigenschaften zu besitzen: das Erinnern und kategorische Einordnen von vorher kennengelernten Objekten (Dangelmayer 2013). Ob diese Fähigkeit allein auf elektrosensorisch basierten Eindrücken basiert sein kann



und ob ein Hindernischarakter der Objekte dabei eine Rolle spielt, soll nun im folgenden Experiment definierter betrachtet werden.

Die Grundform des Versuchsaufbaus wurde aus dem vorherigen Experiment übernommen. Vier Fische der Spezies *Apteronotus albifrons* wurden ebenfalls vor die Aufgabe gestellt, sich mithilfe eines vorher antrainierten Materialwürfels S+ in einem Y-Gangsystem zu orientieren. Um den Einfluss und die Hilfe des optischen Sinn auszuschließen wurden die beiden Würfel unterschiedlichen Materials durch schwarze Stoffüberzüge verhüllt und auf dem Boden des Beckens platziert.

Die daraus abgeleitete Arbeitshypothese des Experiments war, dass *Apteronotus albifrons* allein unter Einsatz seiner elektrosensorischen Fähigkeiten zur absoluten Objektunterscheidung in der Lage ist.

## 2. Material und Methoden

---

### 2.1. Die Fische

---

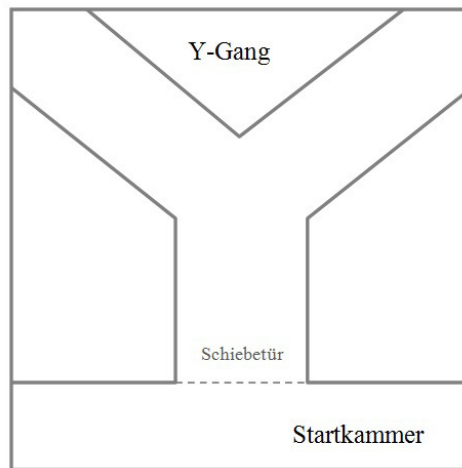
Um die absolute elektrisch basierte Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons* zu untersuchen, wurden vier schwach elektrische Fische dieser Art trainiert und getestet (Fisch 1, 2, 3, 4). Die 13-20 cm langen Fische, die natürlicherweise in Südamerika beheimatet sind, stammten aus einem Aquarium Großhandel und wurden zu zweit beziehungsweise zu viert in einem Becken (80x50x50 cm<sup>3</sup>) mit Filtersystem und einem hell-dunkel-Rhythmus von jeweils 12 Stunden gehalten. Fisch 1 und Fisch 4 lebten in Becken A, während Fisch 2 und Fisch 3 sich Becken B zusammen mit zwei weiteren Artgenossen, die nicht als Versuchssubjekte verwendet wurden, teilten. Die Wassertemperatur in beiden Becken lag zwischen 24 und 26°C. Für die Versuchsdurchgänge wurden die Fische mit einem Fangnetz gefangen und in haltungsentsprechender Paarung in einem 10 Liter Eimer, der mit circa 5 Litern aquariumseigenem Wasser gefüllt wurde, zum Versuchsbecken transportiert. Der Transport erstreckte sich über etwa 5 Gehminuten. Nach der ungefähr 50 minütigen Versuchsdurchführung (ca. 25 Minuten pro Fisch) wurden die Fische wieder in ihr Aquarium zurücktransportiert. Im Versuchszeitraum wurden die Fische ausschließlich während der Versuchsdurchgänge mit lebenden roten Jumbomückenlarven (*Daphnia*) gefüttert.

In vorangegangenen Versuchen (etwa 4 Wochen zuvor, siehe 1.2.1.) wurden die Fische 1 und 4 unter ähnlichen Versuchsbedingungen bereits auf ein Material (Plastik) konditioniert. Diese Materialkonditionierung wurde bei diesen Fischen auch im aktuellen Experiment beibehalten.

### 2.2. Experimenteller Aufbau des Versuchsbeckens und Apparatur

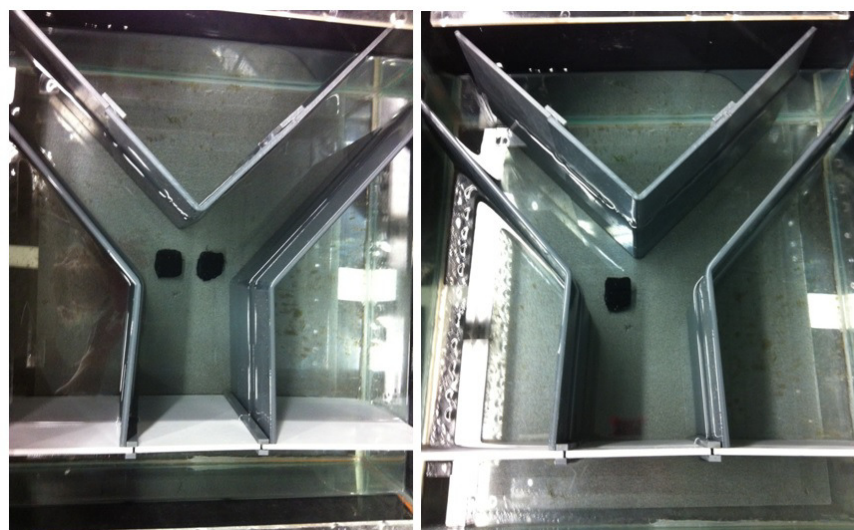
---

Es wurde ein quadratisches Versuchsbecken mit den Maßen 52x52x30 cm<sup>3</sup> verwendet (Abb. 8). Die Seitenwände des Beckens waren dabei mit schwarzer Folie lichtundurchlässig abgeklebt und es wurde zu etwa 2/3 mit Leitungswasser (50%) und Aquariumswasser (50%) gefüllt. Der elektrische Leitwert (330µS und 350µS) des Beckenwassers und dessen Temperatur (24-25°C) wurden den Aquariumsbedingungen der Fische angepasst und vor jedem Versuchsdurchgang auf ihre Richtigkeit und Konstanz überprüft. Zwischen den Trainingstagen wurde das Becken durch zwei Plastikplatten abgedeckt, um einer möglichen Verunreinigung entgegen zu wirken. Mithilfe einer Pumpe und eines Heizstabes wurden in dieser Zeit die Umwälzung des Wassers und eine konstante Wassertemperatur gewährleistet.



**Abbildung 8** zeigt den schematischen Aufbau des Y-Gang-Systems im Versuchsbecken. Vor Versuchsbeginn und zwischen den Versuchsdurchgängen hielten sich die Fische in der Startkammer auf und konnten dann durch eine vertikale Schiebetür in das Y-Gang-System geleitet werden.

Das Versuchsbecken wurde durch 24 cm hohe, dunkelgraue PVC-Wände in zwei Hauptkompartimente unterteilt: (1) die Startkammer und (2) der Y-Gang in der Hauptkammer (Abb. 8). Die flächenmäßig kleinere Startkammer erstreckte sich über die Länge einer Seitenwand und diente für alle Fische als Startort und als Aufenthaltsort zwischen den Versuchsdurchgängen. Die flächenmäßig größere Hauptkammer war in Form eines Y-Ganges unterteilt und direkt an die Startkammer angrenzend. Die Start- und Hauptkammer des Beckens waren durch eine vertikale Schiebetüre verbunden, durch welche die Fische bei Versuchsstart kontrolliert in die Hauptkammer geleitet werden konnten. An der Gabelung des Y-Ganges in der Hauptkammer wurden zwei Würfel, einer aus Plastik/PVC und einer aus Metall/Messing, auf dem Beckenboden platziert. Beide Würfel wurden mit jeweils einem schwarzen Stoffüberzug umhüllt (Abb. 9).



**Abbildung 9** zeigt den Aufbau des Versuchsbeckens während der Trainings- und Eingewöhnungsphase (links) und während der Testphase (rechts). In der Eingewöhnungs- und Trainingsphase wurden den Fischen zwei Würfel präsentiert, während in der Testphase nur ein Würfel platziert wurde. (Eigenes Bild der Autorin)

## 2.3. Experimentelle Durchführung, Prozedur

---

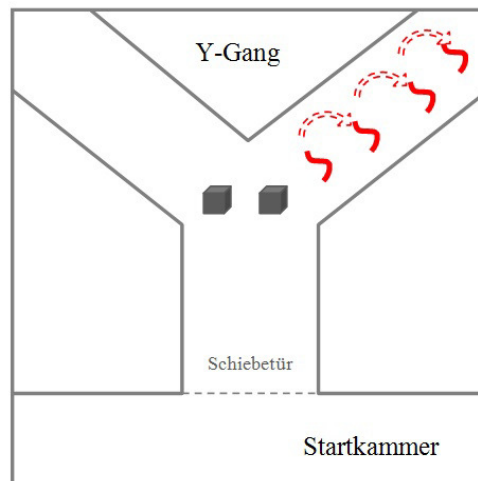
### 2.3.1. Eingewöhnungsphase

---

Die erste Phase des Trainingsexperiments war die Eingewöhnungsphase, während welcher die Fische auf die späteren Versuchsdurchläufe vorbereitet wurden. Sie sollten hier zunächst lernen zwei Würfel unterschiedlichen Materials und damit unterschiedlicher elektrischer Leitfähigkeit, zu erkennen, zu unterscheiden und eine positive Assoziation zwischen dem jeweiligen Würfel und dem dahinterliegenden Y-Arm aufbauen.

In jedem Durchgang dieser Eingewöhnungsphase wurde den Fischen, wie oben beschrieben, beide Würfel an der Gabelung des Y-Ganges der Hauptkammer präsentiert. Vor jedem Durchgang (während der Fisch sich in der Startkammer befand) wurden die Positionen der Würfel (rechts oder links) nach dem Zufallsprinzip (per Münzwurf) vertauscht. Dabei wurde darauf geachtet, dass pro Versuchstag und Fisch, jeder Würfel zu gleicher Anzahl rechts- und linksseitig positioniert wurde. Bei 10 Durchgängen pro Tag wurde der Würfel somit 5x rechts und 5x links positioniert. Diese Tauschprozedur wurde auch in der anschließenden Trainings- und Testphase beibehalten. Mit dem Öffnen der Schiebetür wurde ein Versuchsdurchgang gestartet, bei dem zu Beginn der Eingewöhnungsphase jeder Fisch direkt über dem Würfel (S+) des Materials (Plastik oder Metall), auf das er trainiert werden sollte, eine lebende rote Jumbomückenlarve erhielt. Die Larve wurde ihm dabei von der versuchsdurchführenden Person mit einer Einwegplastikpipette angeboten und verabreicht. Im Verlauf der Eingewöhnungsphase wurde diese Belohnung dann schrittweise vom Stimulus des Würfels (S+) räumlich distanziert, bis sie schließlich am äußersten Ende des Y-Armes hinter dem jeweiligen Würfel (S+) verabreicht werden konnte (Abb. 10). Durch dieses Vorgehen sollte der Fisch eine Assoziation mit seinem individuellen Material (S+) und dem damit verbundenen Gang aufbauen und festigen. Nach Erhalt der Belohnung wurde der Fisch mithilfe eines Fangnetzes wieder in die Startkammer zurück getrieben. Hatte ein Fisch das Stadium erreicht, in dem er die Belohnung am äußersten Ende des S+ Ganges erhalten konnte, wurde mit der eigentlichen Trainingsphase begonnen.

Alle Versuchsdurchgänge des Experiments fanden in einem abgedunkelten Raum statt. Dabei wurde die Raumbeleuchtung zwischen den Versuchsdurchgängen mit maximaler Dimmung eingeschaltet und während den Versuchsdurchgängen komplett ausgeschaltet.



**Abbildung 10** zeigt den schematischen Versuchsaufbau während der Eingewöhnungsphase. Rot dargestellt ist die Verabreichungsposition der Belohnung in Form einer roten Jumbomückenlarve. Im zeitlichen Verlauf der Eingewöhnungsphase wurde diese Position zunehmend an das Ende des jeweiligen Y-Ganges verlagert. Die schwarz dargestellten Würfel an der Gabelung des Y-Gang-Systems stellten einen Metall- und einen Plastikwürfel dar, die beide mit einem schwarzen Stoffüberzug umhüllt wurden.

Die Eingewöhnungsphase sollte den Fischen helfen sich auf das befremdliche Umfeld des Experiments sowie den festgelegten Handlungsablauf einzustellen. Ziel der Eingewöhnungsphase war es, dass die Fische die Materialien erkennen und unterscheiden lernten sowie sich mit ihrer Hilfe für den richtigen Gang zu entscheiden und auch in diesen hinein zu schwimmen. Pro Versuchstag wurden während der Eingewöhnungsphase 10-15 Durchgänge, nach dem oben beschriebenen Ablauf, pro Fisch durchgeführt.

### 2.3.2. Trainingsphase

Entsprechend dem letzten Stadium der Eingewöhnungsphase erhielten die Fische ihre Belohnung in der direkt daran anschließenden Trainingsphase am hinteren Ende des Y-Ganges. Zu der räumlichen Distanz zwischen Belohnung und Stimulus kam während der Trainingsphase jedoch auch noch eine zeitliche Distanzierung: Im Gegensatz zu der Eingewöhnungsphase wurde die Larve bei jedem Trainingsdurchgang erst mit der Pipette ins Wasser gehalten, nachdem der Fisch sich für die korrekte Abzweigung hinter S+ entschieden hatte und bereits in den Gang hinein geschwommen war. Entdeckte der Fisch die Larve trotz korrekter Gangentscheidung nicht sofort, so wurde sie so lange ins Wasser gehalten, bis er sie gefunden und gefressen hatte. Wählte der Fisch in einem Trainingsdurchgang zuerst den falschen Gang hinter dem falschen Objekt (S-) oder hatte sich nach 1 Minute noch nicht für einen Gang entschieden, wurde er mit einem Fangnetz umgehend und zügig zurück in die Startkammer getrieben. Nachdem die Schiebetür geschlossen war, konnte dann der nächste Trainingsdurchgang, im Sinne einer Seitenveränderung von S+ und S- (siehe

Eingewöhnungsphase), von der versuchsdurchführenden Person vorbereitet werden. Kam es durch Zufall zu der Situation, dass sich die Würfelposition in zwei aufeinanderfolgenden Trainingsdurchgängen nicht änderte, so wurde trotzdem ins Wasser gegriffen, beide Würfel kurz angehoben und wieder an der gleichen Position abgestellt. Trainiert wurde mit allen Fischen an 4-5 Tagen pro Woche, wobei jeder Fisch pro Tag 10-14 Trainingsdurchgänge durchlief.

Das Ziel der Trainingsphase bestand darin, dass sich die Materialerkennung und – Unterscheidung bei den Fischen festigte. Darüber hinaus sollten sie lernen allein diese Fähigkeit für die richtige Gangauswahl zu nutzen und bis ans Ende des gewählten Ganges zu schwimmen. Das ihnen individuell antrainierte Material S+ signalisierte dabei den korrekten Gang. Erzielte ein Fisch nach mindestens 10 Tagen in der Trainingsphase über mindestens drei aufeinanderfolgende Tage mindestens 70% korrekter Entscheidungen, wurde bei ihm mit der Testphase begonnen.

### 2.3.3. Testphase

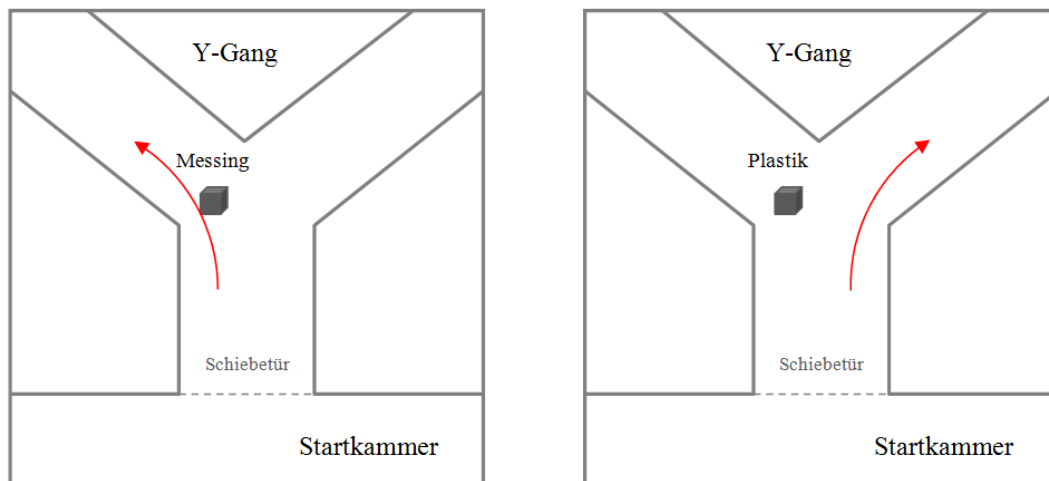
---

Während der Testphase des Experiments sollte die absolute und elektrisch basierte Objekterkennung und -unterscheidung der Fische ohne ein Vergleichsmaterial festgestellt werden. Ein erfolgreicher Testdurchgang wurde dabei wie folgt definiert: Wurde ein Fisch erfolgreich auf ein Material (S+) trainiert, so sollte es ihm möglich sein, dieses auch ohne Präsenz eines elektrisch anderen Vergleichsmaterials (S-) zu identifizieren. Darüber hinaus sollte er lernen, sich nicht nur zum antrainierten Material (S+) hin, sondern auch von dem nicht-antrainierten Material (S-) weg zu orientieren. In der Testphase wurden zwischen die Trainingsdurchgänge einzelne Testdurchgänge eingestreut. Diese Testdurchgänge unterschieden sich von den Versuchsdurchgängen in der Trainingsphase in zwei wesentlichen Punkten: erstens wurde dem jeweiligen Fisch in den Testdurchgängen nur ein Würfel (S+ oder S-) präsentiert und zweitens erhielt er nach einer Gang-Entscheidung weder Belohnung noch eine Bestrafung. Die Würfel wurden nach wie vor und in gleicher Anzahl vor dem rechten beziehungsweise linken Y-Arm präsentiert. Eine korrekte Entscheidung in der Testphase war, entsprechend der oben genannten Definitionen absoluter Objektunterscheidung, durch zwei unterschiedliche Verhaltensmuster definiert und bewertet (Abb. 11):

- a) S+ präsentiert: korrekte Entscheidung bei Wahl des Ganges hinter dem Würfel (S+ Präsenz)
- b) S- präsentiert: korrekte Entscheidung bei Wahl des „leeren“ Ganges (S+ Abwesenheit)

Nach jeder Gangauswahl, unabhängig davon ob richtig oder falsch, wurde der Fisch mit einem Fangnetz sehr behutsam zurück in die Startkammer geleitet.

Die Position der versuchsdurchführenden Person war in allen 3 Phasen (Eingewöhnungsphase, Trainingsphase, Testphase) des Experiments hinter der Startkammer. Es war wichtig, dass die Fische die Pipette nicht sehen konnten bevor sie sich für einen Gang entschieden.



**Abbildung 11** zeigt zwei unterschiedliche Möglichkeiten eines korrekten Testdurchlaufes. Im linken Bild ist der verkleidete Messingwürfel vor der linken Abzweigung des Y-Ganges platziert. Im rechten Bild ist der verkleidete Plastikwürfel an derselben Stelle positioniert. Für einen auf Messing trainierten Fisch bestand eine korrekte Entscheidung im linken Bild darin, in den linken Gang (zu S+ hin) zu schwimmen. In der Konstellation des rechten Bildes wurde die Wahl des rechten Ganges (von S- weg) als korrekt eingestuft.

Ziel der Testphase war es, die Festigung der Objektunterscheidung und den damit verbundenen Trainingserfolg der Fische auf ein spezielles Material unter erschwerten Bedingungen zu erkennen. Die erschwerten Bedingungen waren dabei durch die Tatsache gegeben, dass nur noch ein Würfel präsentiert wurde und die optische Kontrolle ausgeschlossen war.

Die Anzahl der Testdurchgänge, die während der Testphase zwischen die Trainingsdurchgänge eingestreut wurden, wurde nach und nach gesteigert. Dabei lag das Minimum zu Beginn der Testphase bei 2 Testdurchgängen pro 10 Trainingsdurchgänge und das Maximum bei 8 Testdurchgängen pro 10 Trainingsdurchgänge. Ein Fisch durchlief somit mindestens 12 und höchstens 18 Versuchsdurchgänge pro Tag während der Testphase.

#### 2.3.4. Auswertung, Statistik

Sobald die Fische die Trainingsphase erreicht hatten, wurde mit der Datensammlung begonnen. Als Daten wurden dabei der prozentuale Anteil korrekter/falscher Entscheidungen

der Fische, sowie der prozentuale Anteil ihrer Entscheidungen für die rechte/linke Seite verwendet. Die Fische erreichten den Startpunkt für die Datensammlung zu unterschiedlichen Zeitpunkten, was folglich zu einer unterschiedlichen Anzahl an Trainings- und Testtagen und damit auch an Datenpunkten der einzelnen Fische führte.

Die Diagramme, die sich aus den einzelnen Datenpunkten ergaben, wurden mithilfe von Excel 2007 und Python erstellt. Für die Untersuchung der Leistungsentwicklung der Fische wurde dabei der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen gegen den Trainings- oder Testtag aufgetragen. Während der Trainingsphase wurde diesbezüglich eine lineare Steigerung der Einzelleistungen und somit eine direkte Korrelation zwischen der Anzahl der Trainingstage und dem Leistungserfolg erwartet. Die statistische Signifikanz des Anstiegs wurde mit Python mit einem  $\alpha$ -Level von 0,05 (Werte  $>0,05$  galten als statistisch nicht-signifikant und Werte  $<0,05$  galten als statistisch signifikant) ermittelt und zur Ermittlung der Korrelation wurde der Pearson'sche Korrelationskoeffizient gebildet. In der Testphase sollten die Fische das erreichte Level der Trainingsphase halten. Es wurde kein Leistungszuwachs und somit weder eine Steigung der Trendgeraden noch eine Korrelation zwischen Testleistung und Anzahl der Testtage mehr erwartet. Im Zeitraum der Testphase sollte demnach sowohl mit zunehmender Testtaganzahl als auch mit zu-/abnehmender Testdurchgangszahl keine Leistungssteigerung oder -abnahme einher gehen. Dies wurde ebenfalls durch den Pearson'schen Korrelationskoeffizienten ermittelt.

Neben der Leistungsentwicklung der Fische wurde auch untersucht, ob sie bestimmte Seiten- oder Gangpräferenzen aufwiesen. Da in der Testphase immer nur ein Würfel präsentiert wurde und somit ein asymmetrisches Bild (eine Seite mit Würfel davor, eine Seite ohne Würfel) entstand, wurde untersucht, ob die Fische, unabhängig von S+, einen Gang präferieren. Die Seitenpräferenzen wurden in der Trainingsphase anhand des gesamten prozentualen Anteils der Seitenentscheidungen ermittelt und mit einem Binomialtest in Python auf ihre Signifikanz getestet. Um Seiten- und Gangpräferenzen während der Testphase zu erkennen, wurde der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen in Abhängigkeit der Position von S+/S- und der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen in Abhängigkeit der An- oder Abwesenheit von S+ analysiert. Um die statistische Signifikanz eventueller Seitenpräferenzen zu prüfen, wurde erneut ein Binomialtest in Python durchgeführt.



## 3. Ergebnisse

---

### 3.1. Eingewöhnungsphase

---

In der Eingewöhnungsphase sollten die Fische eine positive Assoziation mit ihrem Trainingsmaterial aufbauen und lernen, an das Ende des Ganges hinter dem Material zu schwimmen. Bereits während der Eingewöhnungsphase zeigten sich diesbezüglich charakteristische Unterschiede zwischen den Fischen, die sowohl verhaltenstechnisch als auch bezüglich ihrer Lernfähigkeit beobachtet werden konnten.

Fisch 1, Fisch 2 und Fisch 4 schwammen von Beginn des Experiments an recht zügig und zielstrebig in das Gangsystem. Fisch 3 hingegen zeigte sich tendenziell vorsichtig und benötigte mehr Zeit, um aus der Startkammer in den Y-Gang zu gelangen. Dieses Verhalten wurde im Verlauf des Experiments jedoch zunehmend seltener.

Auch bezüglich der Lernfähigkeit waren in der Eingewöhnungsphase Charakteristika der einzelnen Fische zu beobachten, welche sich in den unterschiedlichen Dauern der Eingewöhnungsphase widerspiegeln. Das Ende der Eingewöhnungsphase war erreicht, sobald ein Fisch die Belohnung am äußersten Ende des Y-Ganges hinter S+ erhalten konnte. Dieses Stadium wurde von den Fischen unterschiedlich schnell erreicht. Fisch 2 (Metall) startete nach 13 Tagen Eingewöhnung zusammen Fisch 1 (Plastik) als Erstes in die Trainingsphase. Fisch 3 (Metall) und 4 (Plastik) hingegen benötigten mit 22 Tagen eine deutlich längere Eingewöhnungsphase. Konnte die Belohnung in Form einer roten Jumbomückenlarve am Ende des Y-Ganges verabreicht werden, wurde mit dem eigentlichen Training des Konditionierungsexperiments begonnen.

### 3.2. Trainingsphase

---

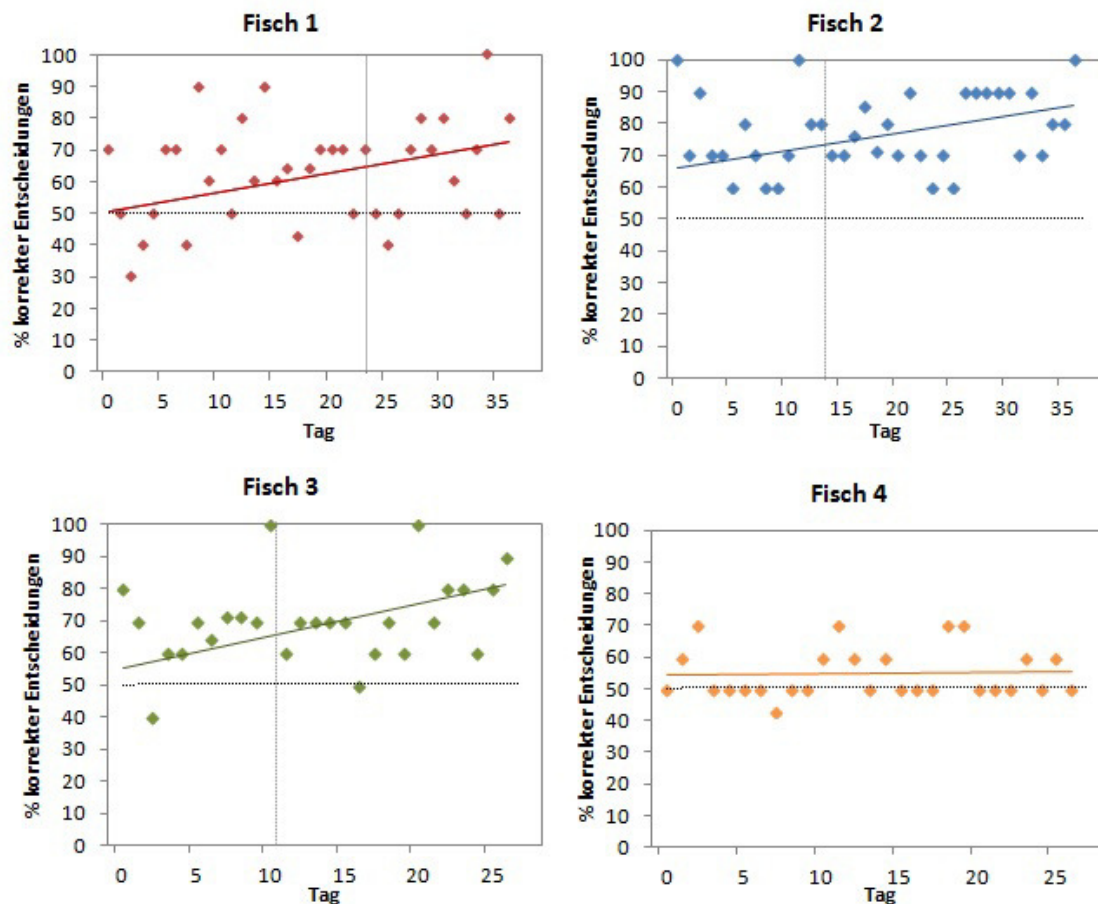
#### *Leistungen der Fische in der Trainingsphase*

Während der Trainingsphase sollten die Fische lernen zwei präsentierte Materialien (Plastik und Metall) zu erkennen, zu unterscheiden und sich mit Hilfe des ihnen individuell antrainierten Materials (siehe Eingewöhnungsphase) für den korrekten Gang zu entscheiden. Neben individuellen Unterschieden bezüglich der Startleistung zwischen allen Fischen, konnte bei drei von vier Fischen auch ein deutlicher Lernerfolg beobachtet werden, der unbeeinflusst von Trainingspausen blieb. Im Verlauf der Trainingsphase konnten zusätzlich gewisse Seitenpräferenzen der Fische beobachtet werden.

Die Wahl den Ganges bei Fisch 1 und Fisch 4 schien zu Beginn des Experiments (erste 5 Tage) eher zufallsbasiert zu sein, da ihre Erfolgsquote an 3 von 5 Tagen bei  $\leq 50\%$  lag. Bei

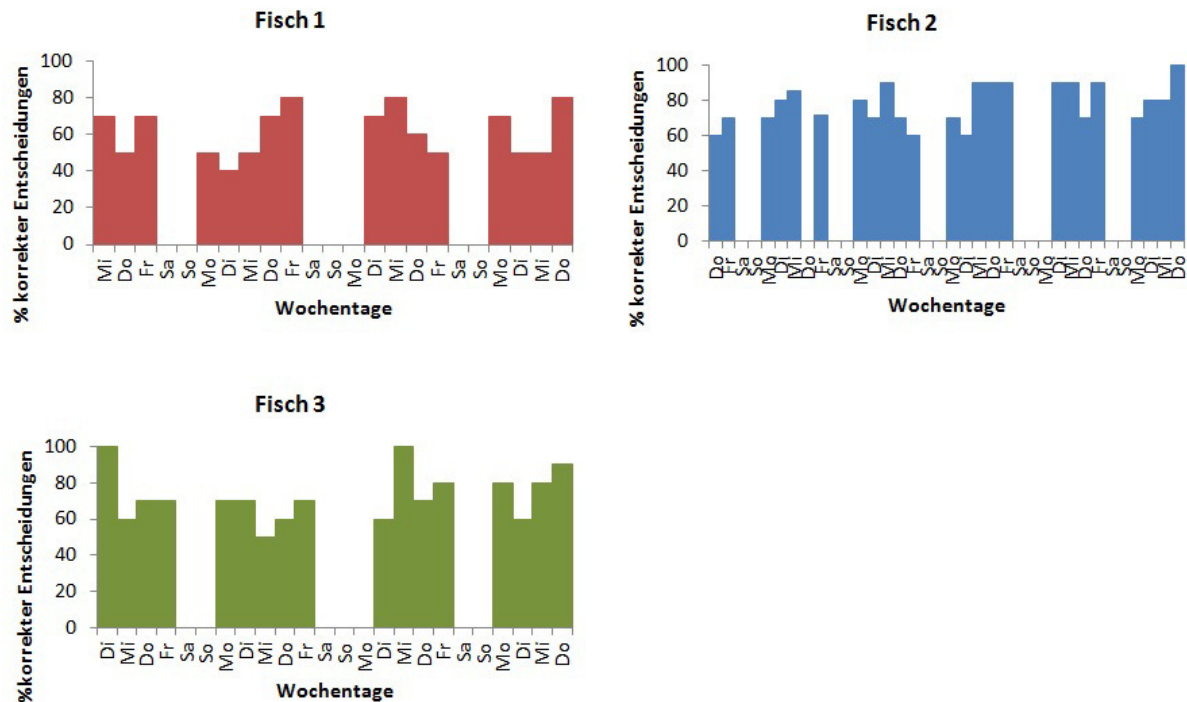
Fisch 2 und Fisch 3 hingegen zeigte sich bereits in den ersten 5 Tagen des Experiments ein sichereres Entscheidungsprofil. Fisch 2 lag dabei an 4 von 5 Tagen bei einer Erfolgsquote von 70% und mehr. Fisch 3 lag mit einer Erfolgsquote von 60% und mehr an 4 von 5 Tagen leicht darunter (Abb. 12).

Auch bezüglich des Lernerfolges ließen sich bei den getesteten Fischen Unterschiede beobachten (Abb. 12). Ein Lernerfolg wurde dabei durch einen positiven Trend des prozentualen Anteils korrekter Entscheidungen im Verlauf der Trainingsphase definiert. Diese Steigerung der Trainingsleistung, wenn auch nicht statistisch signifikant, konnte bei Fisch 1 ( $\phi = 0,26$ ;  $p = 0,1185$ ), Fisch 2 ( $\phi = 0,23$ ;  $p = 0,1617$ ) und Fisch 3 ( $\phi = 0,31$ ;  $p = 0,1113$ ) verzeichnet werden (Abb. 12). Alle drei trafen mit zunehmender Anzahl an Trainingstagen tendenziell mehr korrekte Entscheidungen, indem sie in den Y-Gang hinter S+ schwammen. Fisch 1 steigerte sich im Durchschnitt von anfänglichen 50% auf ungefähr 70% korrekter Entscheidungen und Fisch 2 steigerte sich von 65% korrekter Entscheidungen auf durchschnittlich 85%. Den größten Leistungszuwachs jedoch zeigte Fisch 3. Er erhöhte seinen durchschnittlichen Anfangswert von 55% korrekter Entscheidungen auf nahezu 80%. Fisch 4 ( $\phi = 0,045$ ;  $p = 0,824$ ) zeigte über den gesamten Verlauf der Trainingsphase keinen Lernerfolg. Des Weiteren gelang es ihm nicht die 70%ige Erfolgsquote über mindestens drei aufeinanderfolgende Trainingstage zu halten, was seinen Eintritt in die Testphase verhinderte. Neben den unterschiedlichen Leistungsentwicklungen wiesen die Fische auch unterschiedliche Streuungsstärken ihrer Einzelleistungen auf (Abb. 12). Fisch 1 bewegte sich zwischen 30% und 100% und Fisch 3 zwischen 40% und 100% korrekter Entscheidungen. Bei einer Erfolgsquote zwischen 60% und 100% zeigte Fisch 2 eine etwas geringere, jedoch trotzdem deutliche Leistungsstreuung. Die Leistungen von Fisch 4 bewegten sich zwischen 40 und 70%. Durch diese relativ hohen Leistungsschwankungen, konnte es dazu kommen, dass zwischen zwei Versuchstagen starke Leistungsunterschiede zu beobachten waren. Fisch 1 traf an Tag 8 beispielsweise nur 40% korrekte Entscheidungen, während er am darauffolgenden Tag in 90% der Durchgänge richtig lag (Abb. 12). Fisch 1 und Fisch 4 behielten ihre Streuungsstärke bis zum Ende des Experiments weitgehend bei.



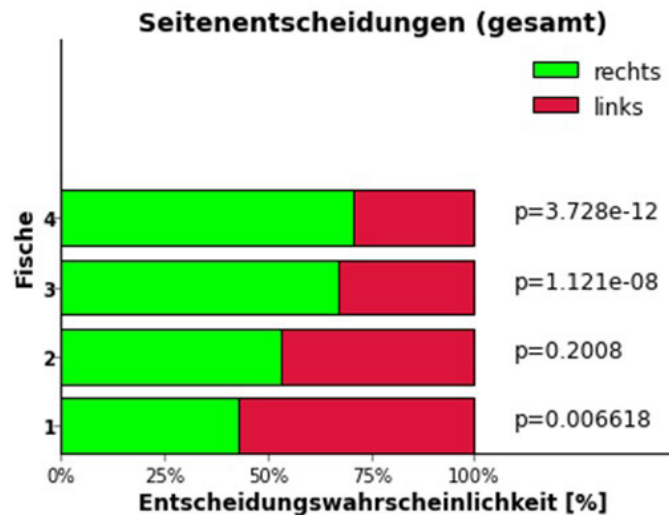
**Abbildung 12** zeigt die Erfolgsentwicklung in den Trainingsdurchgängen der während des Experiments getesteten Fische. Auf der x-Achse wurden dabei die Versuchstage und auf der y-Achse der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen pro Versuchstag aufgetragen. Die vertikalen Linien zeigen den jeweiligen Start der Testphase an, in die jeder Fisch nach 3 Tagen infolge  $\geq 70\%$  korrekter Entscheidungen kam. Bei drei von vier Fischen (Fisch 1, Fisch 2, Fisch 3) konnte dabei eine positive Tendenz in der Anzahl korrekter Entscheidungen verzeichnet werden, was auf einen Lernerfolg dieser Individuen hindeutet. Bei einem (Fisch 4) der vier Fische hingegen war keine Steigerung der korrekten Entscheidungen und somit auch kein Lernerfolg im Verlaufe des Experiments zu beobachten. Da er außerdem die Erfolgsquote von 70% korrekter Entscheidungen nicht über drei aufeinander folgende Tage halten konnte, wurde er nicht in die Testphase überführt.

Während der Trainings- und Testphase (siehe unten) wurden mit den Fischen an 4-5 Tagen pro Woche gearbeitet. Die sich daraus ergebenden Trainingspausen von 2-3 Tagen pro Woche übten jedoch keinen vorhersagbaren Einfluss auf die individuellen Trainingsleistungen aus. Die Fische zeigten nach einer Trainingspause weder einen stetig höheren noch einen stetig niedrigeren prozentualen Anteil korrekter Entscheidungen im Training. Ihre Leistung konnte sich demnach, nach einer Trainingspause von 2-3 Tagen, im Verlauf der Woche sowohl verbessern als auch verschlechtern (Abb. 13).



**Abbildung 13** zeigt die Erfolgsentwicklung über die Wochentage während der Trainingsphase. Es ist zu erkennen, dass die Trainingspausen an Samstag und Sonntag keinen signifikanten Einfluss auf die Erfolgsentwicklung haben. Die Fische starteten teils mit guter Leistung, teils mit weniger guter Leistung nach einer Trainingspause. Es wurden nur die wöchentlichen Aspekte von Fisch 1, 2 und 3 betrachtet, da Fisch 4 keine Entwicklungen zeigte.

Neben dem Einfluss der Trainingspausen auf die Trainingsleistungen wurde auch eine mögliche und individuelle Seitenpräferenz der Fische während der Trainingsphase untersucht (Abb. 14). Mit mehr als doppelt so vielen Entscheidungen für den rechten Y-Gang und sehr geringen p-Werten, zeigten Fisch 3 ( $p = 1,121e-08$ ) und Fisch 4 ( $p = 3,728e-12$ ) die am deutlichsten ausgeprägten und signifikantesten Seitenpräferenzen (rechte Seite) während des Experiments. Fisch 3 entschied sich demnach in 66,8% der Durchgänge für die rechte und in nur 33,2% für die linke Seite des Y-Gang-Systems. Ähnlich Werte zeigte auch Fisch 4, der in 71,6% der Durchgänge die rechte Seite und in nur 28,4% der Durchgänge die linke Seite wählte. Ein etwas ausgewogeneres, jedoch gleichzeitig umgekehrtes Seitenverhältnis (mehr links) zeigte Fisch 1. Er entschied sich in 42,4% für den rechten und in 57,6% für den linken Y-Gang, was mit  $p = 0,006618$  auf eine signifikante Linkstendenz hinwies. Das größte Gleichgewicht zwischen Entscheidungen für die rechte und die linke Seite konnte bei Fisch 2 beobachtet werden. Mit 53,9% Rechtsentscheidungen, 46,1% Linksentscheidungen und einem p-Wert von 0,2008, schien er keine der beiden Seiten signifikant zu bevorzugen. Seine Entscheidungen schienen also weniger auf einer präferierte Seite als auf einem Trainingseffekt zu basieren.



**Abbildung 14** zeigt den prozentualen Anteil der gewählten Seite der Fische in den Trainingsdurchgängen. Auf der x-Achse ist die Entscheidungswahrscheinlichkeit und auf der y-Achse sind die einzelnen Fische aufgetragen. Die sowohl deutlichste als auch signifikanteste Seitentendenz (nach rechts) konnte dabei bei Fisch 3 und Fisch 4 beobachtet werden. Fisch 1 zeigte ebenfalls eine signifikante Seitenpräferenz (nach links). Das größte Gleichgewicht zwischen den gewählten Seiten und damit keine signifikante Seitenpräferenz konnte bei Fisch 2 beobachtet werden.

Die Ergebnisse der Analyse der Trainingsdurchgänge lieferten einen ersten Eindruck über den Trainingserfolg und die Lernentwicklung der einzelnen Fische. Bei Fisch 1, 2 und 3 konnte eine positive, jedoch nicht signifikante, Entwicklung des Lernerfolges verzeichnet werden, die unbeeinflusst der Trainingspausen voranschritt. Diese positive Entwicklung der Trainingsleistung blieb bei Fisch 4 aus. Die Fische 1, 3 und 4 zeigten während der Trainingsdurchgänge deutlich oder weniger deutlich ausgeprägte Seitenpräferenzen, wobei Fisch 3 und 4 die rechte Seite bevorzugten und Fisch 1 mehr zur linken Seite tendierte. Das größte Gleichgewicht zwischen den Seitenentscheidungen, und damit die repräsentativsten Ergebnisse für einen Trainingserfolg, zeigte Fisch 2. Die am stärksten ausgeprägte Seitenpräferenz konnte Fisch 4 zugeordnet werden.

Im Anschluss an die Trainingsphase werden nun die Ergebnisse der Analyse der Testphase gezeigt. Da Fisch 4 das Kriterium einer 70%igen Erfolgsquote über mindestens 3 Tage der Trainingsphase nicht erfüllte, konnte er nicht in die Testphase übernommen werden. In den Graphiken der Testphase können die von ihm gelieferten Daten daher nicht mehr berücksichtigt werden.

#### *Verhalten der Fische in der Trainingsphase*

Während der Trainingsphase schwammen alle Fische ohne Probleme in das Gangsystem hinein. Dabei stoppten sie teilweise kurzzeitig oder verlangsamten ihr Tempo auf Höhe der Würfel, bevor sie sich für einen Gang entschieden. Während Fisch 1 und Fisch 4 diese

Prozedur tendenziell hektisch durchführten, traf Fisch 3 seine Entscheidungen mit mehr Bedacht und langsamer. Fisch 2 schwamm ebenso bedächtig, aber zielstrebig in den Gang hinter S+. In einigen Fällen jedoch stoppte er auf Höhe der Würfel und stupste sie an oder biss sogar hinein, bevor er sich für einen Gang entschied. Mit fortschreitender Dauer des Versuchs häufte sich dieses leicht aggressive Verhalten gegen die Würfel und auch gegen das Fangnetz, jedoch ohne negative Auswirkung auf seine Trainingsleistung.

Nach erfolgreicher Orientierung anhand der Würfel und richtiger Gang-Wahl kam es in einigen Fällen zu Auffälligkeiten in der Verabreichung und Annahme der Belohnung. Teilweise fand der Fisch die angebotene Belohnung am Ende des Ganges erst verzögert oder übersah sie ganz. Bei allen Fischen konnte jedoch häufig beobachtet werden, dass sie zunächst an der präsentierten Larve vorbei schwammen, sie möglichst nah an ihre dorsale Seite brachten, um sie dann mit einer rückwärtsgerichteten Schwimmbewegung von der Pipette zu schnappen.

Eine weitere Auffälligkeit in der Verabreichung der Belohnung war, dass die Fische sehr schnell lernten, dass die Larve am unteren Ende der Pipette positioniert war. Zu Beginn des Experiments stießen sie häufig mit der Schnauze gegen die Pipette und suchten dann unkoordiniert im näheren Umfeld der Pipette nach der Larve. Mit zunehmender Anzahl der Durchgänge jedoch fuhren sie, falls sie die Pipette zu hoch anschwammen, gezielt mit der Schnauze daran hinunter bis zur Larve.

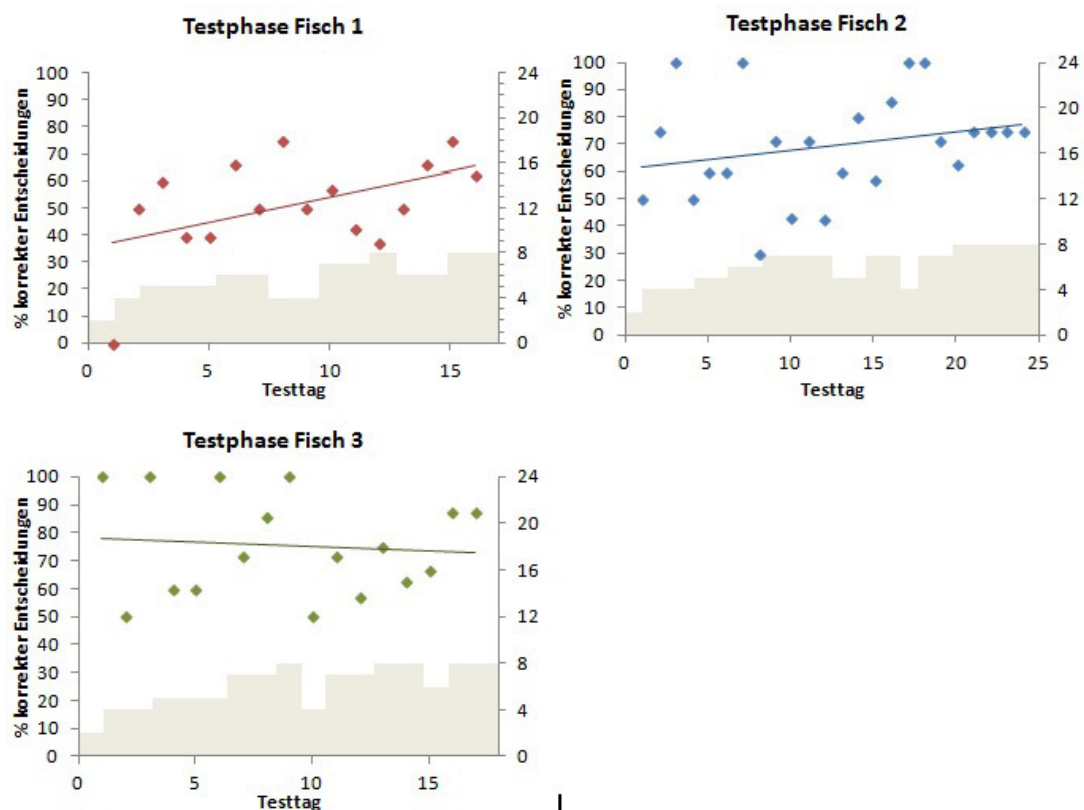
### 3.3. Testphase

---

In der Testphase sollte der antrainierte Materialbezug und die Fähigkeit der Fische die Materialien absolut zu unterscheiden getestet und beurteilt werden. Dies geschah, indem nur eines der Materialien (S+ oder S-) präsentiert wurde. Das antrainierte Material konnte also anwesend oder abwesend sein. Eine korrekte Entscheidung wurde dabei durch das Schwimmen zu S+ hin oder von S- weg definiert (siehe Material und Methoden). Im Verlauf der Testphase zeigten alle Fische unterschiedlich stark ausgeprägte Leistungen. Es gab sowohl Unterschiede in der Streuungsstärke ihrer einzelnen Leistungserfolge, als auch in der Erfolgsquote bei Präsenz und Abwesenheit des antrainierten Materials (S+). Des Weiteren wiesen die Fische teilweise erneut und unabhängig des präsentierten Materials unterschiedliche Seitenpräferenzen auf.

In der Testphase ließen sich die unterschiedlichen Leistungsschwankungen der Fische, sowie deren Leistungsentwicklung, im gesamten Verlauf der Testphase erkennen. Mit einer Leistungsstreuung zwischen 0% und 75% entschied sich Fisch 1 an 7 von 16 Testtagen in

über der Hälfte der Durchgänge pro Tag für den richtigen Y-Gang. Ein ähnliches Streuungsmaß, jedoch bei deutlich mehr korrekten Entscheidungen, zeigte auch Fisch 2. Seine Leistungsstreuung erstreckte sich über 30-100% korrekter Entscheidungen, wobei er sich an 19 von 24 Testtagen in mehr als der Hälfte der Durchgänge korrekt entschied. Die geringste Leistungsstreuung zeigte Fisch 3. Mit einer Leistungsstreuung zwischen 50% und 100% traf er an 15 von 17 Testtagen über 50% korrekte Entscheidungen (Abb. 15). Bei Fisch 2 und 3 konzentrierten sich die Leistungsstreuungen vor allem zu Beginn der Testphase (erste 10 Tage) und nahmen gegen Ende ab, sodass ihre Leistungen dann konstanter wurden.



**Abbildung 15** zeigt die Leistungsentwicklung der Fische 1, 2b und 3b während der Testphase. Auf der x-Achse wurden dabei die Testtage, auf der Primärachse wurde der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen und auf der Sekundärachse wurde die Anzahl der eingestreuten Testdurchgänge aufgetragen. Alle Fische wiesen eine starke Streuung der Leistungen auf. Fisch 1 und Fisch 2 zeigten einen leicht positiven Entwicklungstrend, während die Leistungen bei Fisch 3 leicht abnahmen.

Bezüglich der Leistungsentwicklung der einzelnen Fische in der Testphase konnte beobachtet werden, dass Fisch 1 ( $p=0,05209$ ) sich in der Anzahl seiner korrekten Entscheidungen leicht steigerte. Fisch 2 ( $p=0,2409$ ) und Fisch 3 ( $p=0,7338$ ) zeigten jedoch keine signifikante Steigerung ihrer Leistungen, sondern hielten sie konstant.

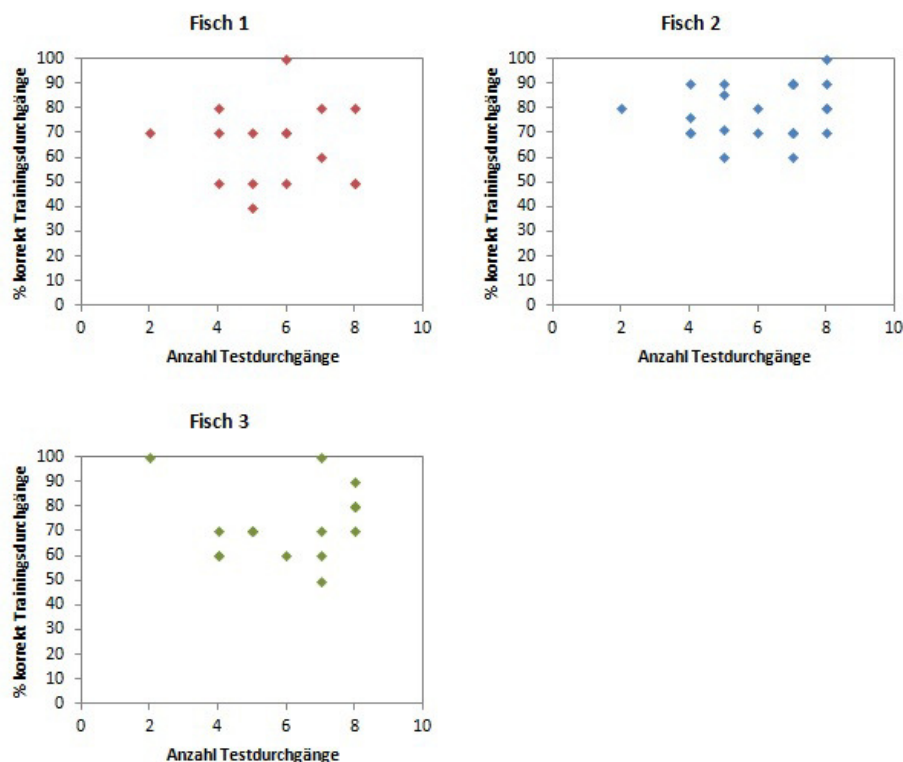
Der Zusammenhang zwischen der Anzahl der eingestreuten Testdurchgänge und der Anzahl an Testtagen auf die Testleistungen in % wurde anhand des Paeson'schen Korrelationskoeffizienten (PK) ermittelt (Tab.1). Laut diesem zeigte sich bei Fisch 1 sowohl

eine leichte Korrelation zwischen der Anzahl der Testtage und der Testleistung ( $PK = 0,49$ ) als auch zwischen der Anzahl der Testdurchgänge und der Testleistung ( $PK = 0,46$ ). Die Testleistungen von Fisch 2 und 3 hingegen blieben nahezu unbeeinflusst von der Anzahl der Testdurchgänge und Testtage. Ihr Korrelationskoeffizient entsprach nahezu 0 (Tab. 1).

**Tabelle 1** zeigt den Pearson'schen Korrelationskoeffizienten zwischen der Anzahl der Testdurchgänge so wie der Anzahl der Testtage und dem Prozentsatz korrekter Entscheidungen. Fisch 1 zeigte in beiden Fällen eine positive Korrelation, während die PKs von Fisch 2b und 3b nahezu gegen Null gingen.

	PK zwischen Anzahl der Testdurchgänge und % korrekter Testentscheidungen	PK zwischen Anzahl der Testtage und % korrekter Testentscheidungen
<b>Fisch 1</b>	0,46	0,49
<b>Fisch 2b</b>	0,02	0,25
<b>Fisch 3b</b>	0,03	0,09

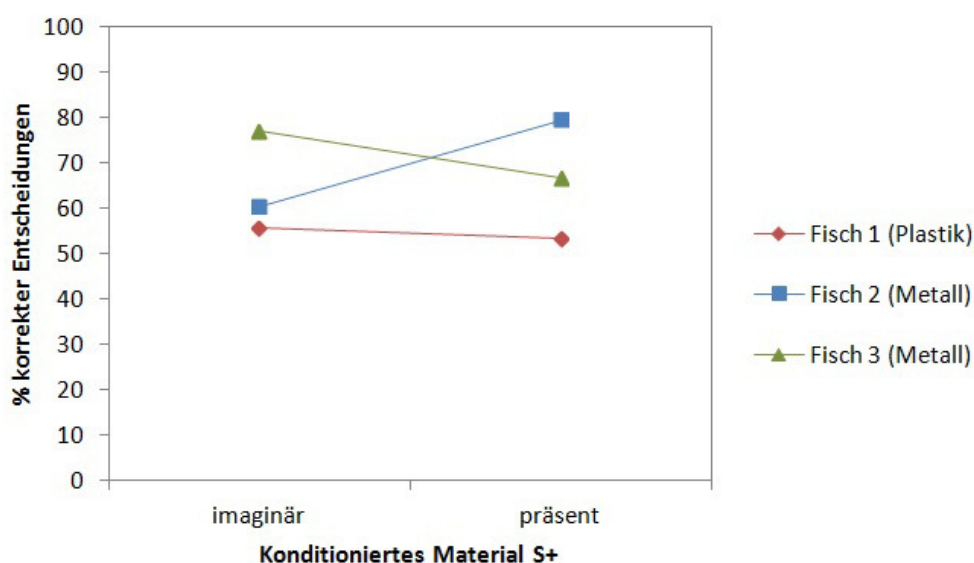
Zwischen der Anzahl der Testdurchgänge und der Leistung in den Trainingsdurchgängen schien bei allen 3 Fischen kein Zusammenhang zu bestehen (Abb. 16). Dies ergab sich auch aus dem Pearson'schen Korrelationskoeffizient, der bei Fisch 1  $-0,04$ , bei Fisch 2  $0,17$  und bei Fisch 3  $0,04$  betrug.



**Abbildung 16** zeigt die Korrelation zwischen der Anzahl der Testdurchgänge und der Leistung in den Trainingsdurchgängen. Auf der x-Achse wurde dabei die Anzahl der Testdurchgänge und auf der y-Achse der prozentuale Anteil korrekter Trainingsentscheidungen aufgetragen. Hierbei zeigt sich, dass es keine Korrelation zwischen den Komponenten gibt.



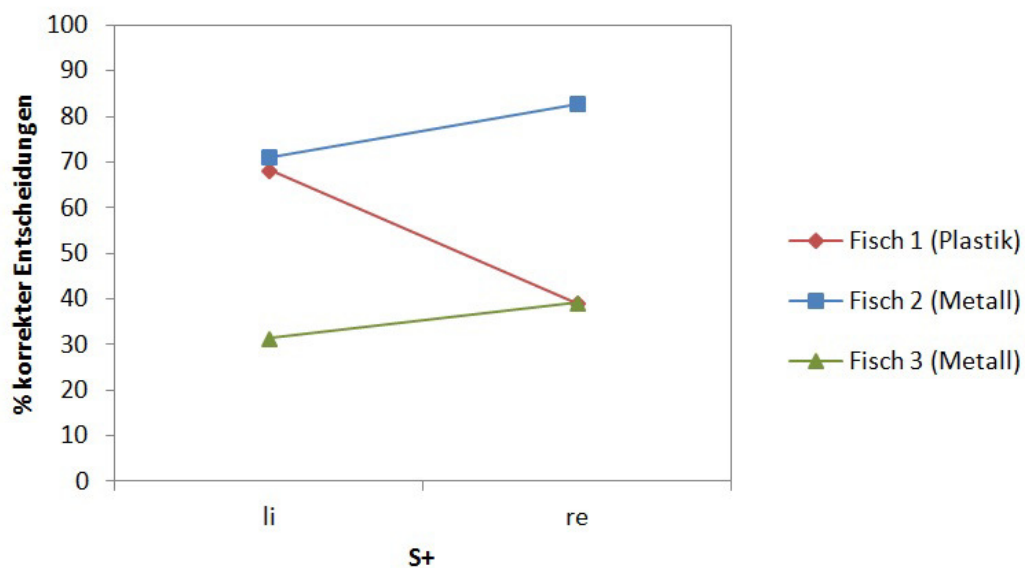
Ein weiterer Beobachtungspunkt während der Testphase war die Qualität der korrekten Entscheidungen. Da immer nur ein Würfel (S+ oder S-) präsentiert wurde, hatten die Fische zwei Möglichkeiten eine richtige Entscheidung zu treffen: bei Präsentation von S- (S+ imaginär) mussten sie in den leeren Gang schwimmen, währen bei Präsentation von S+ (S+ präsent) das Abbiegen in den Gang hinter dem Würfeln als korrekt gewertet wurde (Abb.17). Der größte Leistungsunterschied zwischen imaginärem und präsentem S+ konnte dabei bei Fisch 2 beobachtet werden ( $p = 0,007179$ ). Während er bei S+-Präsenz eine Erfolgsquote von 79,4% korrekter Entscheidungen aufwies, so sank diese auf nur noch 60,3% ab, wenn nicht S+ sondern nur S- präsentiert wurde (S+ Abwesenheit). Das bedeutet, dass er signifikant häufiger den Gang, vor dem ein Würfel platziert war, wählte. Bei Fisch 3 ( $p = 0,6495$ ) verhielt sich die Leistungsdifferenz genau umgekehrt. Seine Erfolgsquote war um etwa 10% höher wenn S+ imaginär vorlag (das heißt nur S- präsentiert wurde). Er traf 76,9% korrekte Entscheidungen bei Abwesenheit von S+ und nur 66,6% bei S+ Präsenz (Anwesenheit), was zeigt, dass er häufiger, jedoch nicht statistisch signifikant häufiger, in den leeren Gang schwamm. Die größte Leistungskonstanz, die unabhängig des präsentierten Materials und damit auch der Gangerscheinung erbracht wurde, zeigte Fisch 1 ( $p = 0,9118$ ). Er traf nahezu gleich viele korrekte Entscheidungen bei An- als auch bei Abwesenheit von S+ und schwamm demnach nahezu genausooft in den leeren Gang als auch in den Gang, vor dem ein Würfel positioniert war. Mit knapp über 50% korrekter Entscheidungen in beiden Fällen, konnte die Leistung von Fisch 1 jedoch weniger als Lernerfolg wie als zufallsbasiert eingestuft werden.



**Abbildung 17** zeigt die Erfolgsquote korrekter Entscheidungen bei Präsenz und Abwesenheit des konditionierten Materials S+. Fisch 1 weist eine ausgeglichene Leistung sowohl bei An- als auch bei Abwesenheit seines S+ (Plastik). Fisch 2b zeigt eine deutlich höhere Erfolgsquote wenn sein S+ (Metall) präsent war. Die Leistung von Fisch 3b war bei Abwesenheit seines S+ (Metall) etwas besser, als bei direkter Präsentation.

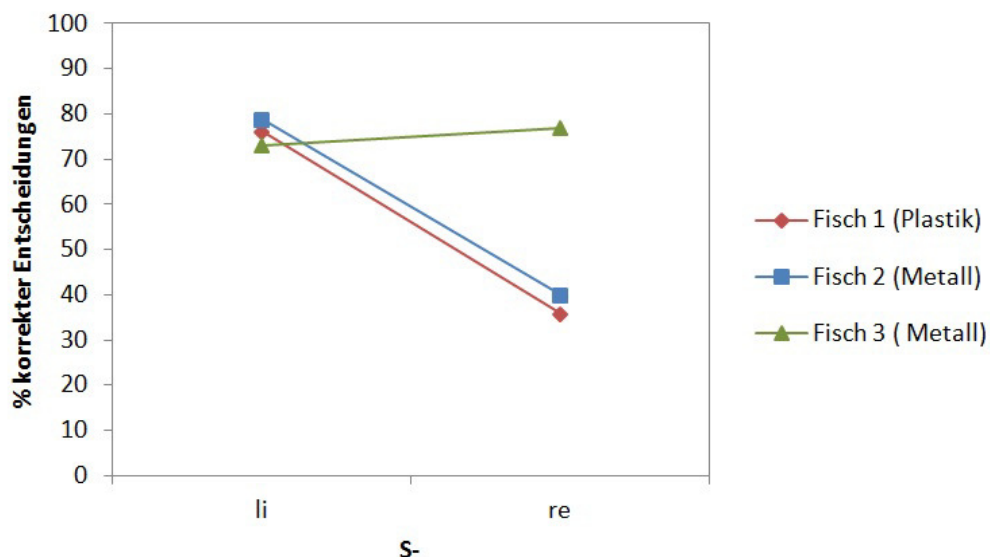
Die Tatsache, dass der Versuchsaufbau exakt zwei Wahlmöglichkeiten (rechter oder linker Gang) bot, legte die Vermutung nahe, dass es, zusätzlich zu den unterschiedlichen Leistungserfolgen in Abhängigkeit von An- oder Abwesenheit von S+, während der Testphase auch Seitenpräferenzen bei den einzelnen Fischen geben konnte. Diese Seitenpräferenzen wurden an dem Prozentsatz korrekter Entscheidungen in Abhängigkeit der Seitenposition von S+ beziehungsweise S- ermittelt (Abb. 18 + 19).

Mit einer Differenz von knapp 30% traf Fisch 1 ( $p = 0,05086$ ), der auf Plastik trainiert wurde, etwas mehr korrekte Entscheidungen wenn der Plastikwürfel auf der linken Seite positioniert wurde. Er lag in 68,2% richtig, wenn S+ linksseitig positioniert war und in nur 39,1% der Fälle wenn S+ rechts positioniert wurde. Bei Fisch 2 ( $p = 0,4895$ ) und Fisch 3 ( $p = 0,08524$ ), die auf Metall trainiert wurden, verhielten sich die Seitenpräferenzen mit geringerer Differenz als bei Fisch 1, exakt umgekehrt. Wurde S+ rechtsseitig angeboten, traf Fisch 2 in 82,8% der Fälle die richtige Entscheidung, bei einer Positionierung von S+ auf der linken Seite hingegen lag er in nur 71,1% der Durchgänge richtig. Seine Differenz betrug rund 9% und zeigt somit keine signifikante Seitenpräferenz. Auch bei Fisch 3 konnte mit einer Differenz von nur 7% keine statistisch signifikante Präferenz der rechten Seite festgestellt werden. Seine Erfolgsquote korrekter Entscheidungen lag bei 39,2% wenn S+ rechts positioniert wurde und bei 31,4% wenn S+ auf der linken Seite angeboten wurde. Sein prozentualer Anteil korrekter Entscheidungen lag jedoch weder rechts- noch linksseitig über der 50% Zufallsmarke.



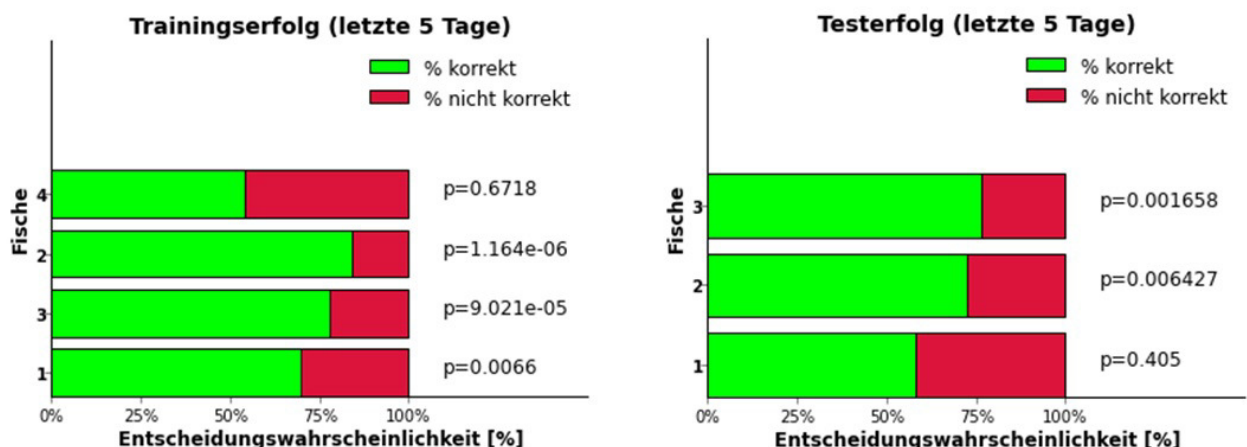
**Abbildung 18** zeigt die Seitenpräferenz der einzelnen Fische während der Testphase des Konditionierungsexperiments in Anwesenheit von S+. Dabei wurde der Zusammenhang der Seitenposition von S+ und der Prozentsatz korrekter Entscheidungen analysiert. Fisch 1 wies demnach eine deutliche Linkstendenz auf, während Fisch 2b und 3b eher zur rechten Seite tendierten.

Auch bei Abwesenheit von S+ (nur Anwesenheit von S-) konnten in der Testphase Seitenpräferenzen der Fische festgestellt werden (Abb. 19). Diese zeigten sich vor allem bei Fisch 1 und Fisch 2. Fisch 1 zeigte im Gegensatz zur S+ Präsenz bei der Präsentation seines S- (hier: Metall) eine deutliche Tendenz zur rechten Seite. Er traf bei einem p-Wert von 0,006414 signifikant mehr korrekte Entscheidungen (Wahl des „leeren“ Ganges), wenn S- links positioniert wurde und er demnach in den rechten Gang schwimmen musste. Der Prozentsatz seiner korrekten Entscheidungen bei linksseitiger Präsentation von S- lag bei 76,2% und bei rechtsseitiger Präsentation von S- bei 36%. Ein ähnliches Verhalten mit einer Tendenz zum rechten Y-Gang zeigte auch Fisch 2. Mit 78,9% korrekter Entscheidungen bei S- (hier: Plastik) Positionierung auf der linken Seite und nur 40% korrekter Entscheidungen bei S- Positionierung auf der rechten Seite, schwamm er mit einem p-Wert von 0,003151 signifikant häufiger in den rechten Y-Gang. Fisch 3 hingegen zeigte keine statistisch signifikante Präferenz der linken Seite. Mit einem p-Wert von 0,505 traf er 76,9% korrekte Entscheidungen wenn S- (hier: Plastik) rechts positioniert wurde und er in den linken („leeren“) Gang schwimmen sollte und 73,1% korrekte Entscheidungen wenn S- links positioniert wurde und er in den rechten Gang schwimmen sollte. Im Gegensatz zu der alleinigen Anwesenheit von S+ lag sein prozentualer Anteil korrekter Entscheidungen bei alleiniger Anwesenheit von S- deutlich über der 50% Zufallsmarke.



**Abbildung 19** zeigt die Seitenpräferenz der Fische während der Testphase des Konditionierungsexperiments in Anwesenheit von S-. dabei wurde der Zusammenhang der Seitenposition von S- und der Prozentsatz korrekter Entscheidungen analysiert. Fisch 1 und Fisch 2b wiesen eine deutliche Rechtstendenz auf. Sie lagen häufiger richtig wenn S- linksseitig positioniert wurde und somit der rechte Y-Gang als korrekt gewertet wurde. Fisch 3b hingegen war relativ ausgeglichen in seiner Seitenwahl.

Summiert man die letzten 5 Trainings- und die letzten 5 Testtage auf, so zeigt sich, dass die Leistungsentwicklungen der einzelnen Fische unterschiedlich stark waren (Abb. 20). Zwei von vier Fischen (Fisch 2 und Fisch 3) entschieden sich in den letzten 5 Tagen der beiden Phasen des Experiments deutlich häufiger für den richtigen Gang. Ihr prozentualer Anteil korrekter Entscheidungen lag in beiden Phasen deutlich über 70%. Sowohl Fisch 2 (Binomialtest Training  $p = 1,164 \times 10^{-6}$ ; Test  $p = 0,006427$ ) als auch Fisch 3 (Binomialtest Training  $p = 9,021 \times 10^{-5}$ ; Test  $p = 0,001658$ ) weichen damit signifikant von der 50%-Marke ab, was für nicht zufallsbasierte Entscheidungen spricht. Bei Fisch 1 konnte nur im Training eine statistisch signifikante positive Entwicklung verzeichnet werden (Binomialtest Training  $p = 0,0066$ ; Test  $p = 0,405$ ). Während der prozentuale Anteil seiner korrekten Entscheidungen am Ende der Trainingsphase deutlich über 70% lag, so lag er in der Testphase bei nur noch etwa 60%. Fisch 4 wählte bereits am Ende der Trainingsphase weniger oft den richtigen Gang. Sein prozentualer Anteil korrekter Entscheidungen betrug daher nur etwa 50% und wies keine statistische Signifikanz auf (Binomialtest Training  $p = 0,6718$ ).



**Abbildung 20** zeigt den Leistungsstand der trainierten Fische in den letzten fünf Tagen des Experiments. Am Ende der Trainingsphase haben drei von vier Fischen (Fisch 1, 2, 3) gelernt in den richtigen Gang hinter ihrem S+ zu schwimmen. Der prozentuale Anteil ihrer korrekten Entscheidungen lag signifikant über der 50% Zufallsmarke. Am Ende der Testphase waren zwei von drei Fischen (Fisch 2 und 3) in der Lage ihr Trainingsmaterial absolut wiederzuerkennen. Sie zeigten mit einem prozentualen Anteil korrekter Entscheidungen einen signifikanten Lernerfolg.

## 4. Diskussion

---

In früheren Konditionierungsexperimenten konnte bereits gezeigt werden, dass der Weißstirnmesserfisch *Apteronotus albifrons* sowohl auf die Unterscheidung bestimmter Materialien trainiert werden kann (Ender 2011), als auch in der Lage ist höhere kognitive Anforderungen, die an eine absolute Materialunterscheidung gekoppelt sind, zu bewältigen (Dangelmayer 2013).

In dieser Arbeit wurde nun, unter Ausschluss optischer Kontrollen, untersucht ob die Lösung solch kognitiv anspruchsvoller Aufgaben bei *Apteronotus albifrons* auf rein elektrosensorischer Basis ablaufen kann. Drei von vier trainierten Fischen haben dabei erfolgreich gelernt, den Y-Gang hinter ihrem jeweiligen S+ zu wählen, wenn beide Materialien (Plastikwürfel und Metallwürfel) präsentiert wurden. Ihr prozentualer Anteil korrekter Entscheidungen lag statistisch signifikant über der 50% Zufallsmarke. Wurde jedoch nur noch ein Material (Plastikwürfel oder Metallwürfel) präsentiert, so konnte bei nur zwei von vier Fischen ein statistisch signifikanter Lernerfolg verbucht werden.

Diese Ergebnisse zeigen, dass eine *Apteronotus albifrons* zur elektrosensorisch basierten Objektunterscheidung fähig ist, wenn zwei elektrisch unterschiedliche Materialien verglichen werden können. Bezüglich der absoluten, elektrosensorisch basierten Objektunterscheidung jedoch konnte keine eindeutige Aussage gemacht werden, da nur die Hälfte der Fische diese Aufgabe erfolgreich löste.

### *Experimenteller Aufbau und Trainingsvoraussetzungen*

Um Kenntnisse über tierische Verhaltensmuster zu erhalten, werden im Bereich der Bioethologie Tests unter möglichst naturgetreuen Bedingungen durchgeführt (Camhi 1984). Da die aktuell untersuchten Tiere der Spezies *Apteronotus albifrons* natürlicherweise in dunklen Gewässern leben und jagen, wurden die Trainings- und Testbedingungen durch die Abdunkelung des Raumes und lichtundurchlässige Beckenwände diesem Habitat angeglichen. Dadurch und durch die alleinige Fütterung während der Trainings- und Testdurchgänge sollte eine optimale Motivation und Mitarbeit der Fische erreicht werden. Die Abdunkelung des Raumes (Licht ausgeschaltet) war jedoch nicht nur dadurch begründet, die Fische möglichst naturgetreu zu testen, sondern auch dadurch, im Sinne der Arbeitshypothese, eine optische Kontrolle für ihre Gangentscheidungen möglichst gering zu halten. Obwohl die Augen von *Apteronotus albifrons* nur sehr schwach entwickelt sind, wäre es sonst nicht auszuschließen

gewesen, dass sie bei ausreichend Lichteinfall auch optische Eindrücke der Deckenstrahler und der Materialwürfel zur Orientierung und Reizintensivierung nutzen können (Bastian 1982; von der Emde und Bleckmann 1998). Um auch mechanische Wahrnehmungen auszuschließen, wurde nach jedem Versuchsdurchgang ins Wasser gegriffen und eine Veränderung der Würfelposition simuliert, auch wenn diese tatsächlich nicht durchgeführt wurde. So sollte gewährleistet werden, dass die Fische sich nicht nur daran orientieren ob ins Wasser gegriffen wurde oder nicht.

Für die experimentelle Durchführung sollten die Eigenschaften des Wassers im Versuchsbecken möglichst nicht von denen des Aquariumswassers der Fische abweichen, weshalb die Parameter der Temperatur und der Leitfähigkeit an jedem Versuchstag kontrolliert wurden. Diese Prozedur war notwendig, da die Fische sich in ihren elektrischen Fähigkeiten an die Bedingungen des Gewässers anpassen und starke Veränderungen somit eine „unsichtbare Barriere“ für eine erfolgreiche Elektroortung darstellen könnten (Hopkins 1999).

Dieser Ausschluss einer optischen Kontrolle war auch der Grund dafür, dass die präsentierten Materialwürfel, im Gegensatz zu vorangegangenen Experimenten (Dangelmayer 2013), mit schwarzen Stoffüberzügen umhüllt und somit einander optisch angeglichen wurden. Auch die gleiche Größe der Würfel spielte dabei eine wichtige Rolle, da die Fische sonst eventuell den Gang mit dem kleineren Würfel bevorzugen hätten können (von der Emde und Fetz 2007). Dass die Würfel auf dem Boden des Versuchsbeckens platziert wurden, lag darin begründet, den „Hindernis“-Charakter des Würfels an sich in der späteren Testphase zu reduzieren, da es im vorherigen Versuchsablauf (Dangelmayer 2013) den Eindruck gab, dass die Fische während der Testphase vermehrt den „leeren“ Gang anstatt den hinter S+ bevorzugen könnten.

Die konstant gleiche Position der versuchsdurchführenden Person war von großer Bedeutung, da die Fische nicht durch etwaige Positionsänderungen beeinflusst werden sollten. Auch die unauffällige Handhabung der Pipette war sehr wichtig, damit die Fische sich nicht für einen Gang entschieden, weil sie die Pipette bereits sehen konnten.

#### *Vorgehensweise in der Trainingsphase*

Aufgrund einer vorangegangenen Trainingspause der Fische 1 und 4 von 4-5 Wochen und des Neueinstiegs der Fische 2 und 3, war zu Beginn des Trainingsversuchs eine längere Eingewöhnungsphase notwendig um die Fische mit dem Versuchsaufbau, dem experimentellen Ablauf und auch mit der individuellen Handhabung der

versuchsdurchführenden Person vertraut zu machen. So konnte eine einheitliche und somit vergleichbare Ausgangssituation für den Konditionierungsversuch geschaffen werden.

Das Erlernen der absoluten, elektrosensorisch basierten Objektunterscheidung wurde in diesem Experiment, durch die Verabreichung von lebenden Larven als Belohnung, durch das Prinzip der operanten Konditionierung umgesetzt, bei der eine „Verhaltensweise mit der Verminderung eines Bedürfnisses (z.B. Stillen von Hunger oder Durst) assoziiert“ (Eckert (b) 2002) und damit bestärkt wird. Diese Art der Konditionierung wird als sehr erfolgreich eingestuft, da auch in der Natur viele tierische und menschliche Verhaltensmuster „auf solchen Konditionierungsphänomenen beruhen“ (Eckert (b) 2002). Um den Lerneffekt jedoch noch mehr zu unterstützen, wurde in dem hier durchgeführten Konditionierungsexperiment nicht nur eine positive Verstärkung (bei richtiger Gangauswahl) in Form von Futter, sondern zusätzlich die Methode der Bestrafung (bei falscher Gangauswahl) in Form des Zurücktreibens bei falscher Entscheidung, eingesetzt. Für das Zurücktreiben wurde dabei ein kleines Fangnetz verwendet, was sich auch schon in vorherigen Versuchen als hilfreich erwiesen hatte (Dangelmayer 2013; Ender 2011; von der Emde 1998; von der Emde und Fetz 2007). Diese Vorgehensweise schien auch bei den hier getesteten Fischen keine negativen Auswirkungen zu haben. Es wurde sowohl der Lerneffekt der Materialkonditionierung unterstützt, als auch zu bewirkt, dass die Fische lernten nach Erhalt der Belohnung ohne Eingreifen der versuchsdurchführenden Person wieder zurück in die Startkammer zu schwimmen. Im Verlauf des Experiments kam dies vor allem bei Fisch 4 immer häufiger vor. Dass vor allem Fisch 4 dieses Verhalten zeigte, könnte zum einen daran gelegen haben, dass er häufig den falschen Gang wählte und daher häufig zurückgetrieben werden musste, oder zum anderen daran, dass er den Versuchsablauf schon länger kannte.

Um die Einprägung von bestimmten Mustern zu verhindern, wurden die Würfel vor jedem Versuchsdurchgang vertauscht. Die Seite der Materialien wurde dabei per Münzwurf (2 Cent) entschieden. Jedoch wurde darauf geachtet, dass jedes Material pro Versuchstag zu gleicher Anzahl auf der rechten als auch auf der linken Seite positioniert wurde. Bei 10 Durchgängen wurde der Metall-/Plastikwürfel also 5x rechts und 5x links präsentiert. Diese Randomisierung ermöglichte es, dass ein Fisch trotz ausschließlicher Wahl der beispielsweise rechten Seite, eine 50%ige Erfolgsquote erzielen konnte. Eine solche Erfolgsquote konnte also in keinem Fall als Lernerfolg interpretiert und gewertet werden.

Die Larve wurde während der Trainingsphase erst ins Wasser gehalten, nachdem der Fisch sich bereits für den korrekten Gang entschieden hatte. Dadurch sollte verhindert werden, dass er aufgrund olfaktorischer oder dynamischer Reize der Larve (von der Emde und Bleckmann

1998) in seiner Entscheidung beeinflusst wurde. Die Anzahl der verabreichten Larven wurde in der Trainingsphase auf maximal 10 beschränkt, um die Motivation der Fische in den Gang zu schwimmen aufrecht zu erhalten.

Während der Testphase erfuhren die Fische weder Belohnung noch Bestrafung nach der Wahl eines Ganges. So sollte sichergestellt werden, dass sie ihre Entscheidungen einzig und allein aufgrund eines Lerneffektes trafen.

### *Verhaltensmuster der Fische*

Das Verhalten der Fische während der einzelnen experimentellen Phasen unterschied sich grundlegend. Fisch 1 und 4 zeigten bereits zu Beginn des Experiments (während der Eingewöhnungsphase) kaum Scheu beim Verlassen der Startkammer und Wählen eines Y-Ganges. Dies könnte dadurch begründet werden, dass sie sowohl den Versuchsaufbau als auch den experimentellen Ablauf bereits aus vorherigen Experimenten kannten. Auch Fisch 2 trat der unbekannten Situation forsch aber mit Bedacht entgegen, was sich auch in seinem schnellen Leistungsfortschritt widerspiegelte. Der Grund hierfür könnte seine Größe und seine dominierende Rolle im Heimataquarium sein. Die größte Scheu zeigte Fisch 3, was sowohl auf die ungewohnte Situation als auch auf seine untergeordnete Rolle in seinem Heimataquarium, und damit geringer ausfallenden EOD-Frequenzen (Fugere et al. 2011) zurückzuführen sein könnte. Die Überwindung der anfänglichen Scheu war von großer Bedeutung um objektive und aufschlussreiche Aussagen über das Verhalten im späteren Trainingsversuch tätigen zu können.

Die unterschiedlich schnellen Entscheidungsmuster der Fische blieben auch in der Trainingsphase bestehen. Fisch 1 und Fisch 4 trafen ihre Entscheidungen nach wie vor sehr schnell und tendenziell hektisch, während Fisch 2 und Fisch 3 ihre Entscheidungen etwas langsamer und mit mehr Bedacht trafen. Dieses Verhalten könnte durch zwei unterschiedliche Dinge begründet werden: erstens durch die bereits oben erwähnte Vorerfahrung der Fische oder zweitens durch das jeweilige Konditionierungsmaterial (S+). Fisch 1 und Fisch 4 kannten den Versuchsablauf bereits aus vorherigen Experimenten (Dangelmayer 2013) und konnten sich dementsprechend zügiger in der Umgebung bewegen. Zudem war das Konditionierungsmaterial von Fisch 1 und Fisch 4 ein Plastikwürfel, während Fisch 2 und 3 auf einen Metallwürfel trainiert wurden. Dieser Materialunterschied könnte auch Unterschiede im Verhalten bewirken, da schwachelektrische Fische gut leitende Objekte, wie Metall, tendenziell eher meiden oder mit Vorsicht behandeln (von der Emde und Fetz 2007). Die erhöhte Amplitude durch das gut leitende Objekt lässt es den Fisch für eine potentielle



Bedrohung wie beispielsweise Hitze halten (von der Emde und Fetz 2007). Das langsamere Schwimmen der auf Metall konditionierten Fische könnte also als ein Zeichen von Angst vor ihrem S+ (Metall) interpretiert werden. Auch das aggressive Verhalten von Fisch 2 gegenüber der Würfel könnte mit dieser Angst erklärt werden. Eine alternative Erklärung könnte jedoch auch in seiner dominierenden Rolle im Heimataquarium begründet sein. Durch seine übergeordnete Rolle könnte es sein, dass sein EOD-Frequenz höher ist als die der anderen Fische (Fugere et al. 2011) und daher die präsentierten Materialien von ihm als störender empfunden wurden. Da sich dieses leicht aggressive Verhalten, gegen die Würfel und auch gegen das Fangnetz, sich mit fortschreitender Dauer des Versuchs steigerte, jedoch keine negativen Konsequenzen für die Trainingsleistung brachte, könnte es allerdings auch für eine Unterforderungsreaktion von Fisch 2 sprechen.

Genauso wie Fisch 4, kannte auch Fisch 1 den experimentellen Ablauf des Versuchs aus einer vorangegangenen Zulassungsarbeit (Dangelmayer, 2013). Hier wurden die beiden Fische bereits auf ihr Material (Plastik) vorkonditioniert, welche auch beibehalten wurden. Erstaunlicherweise zeigten die beiden Fische, trotz ihres daraus resultierenden deutlich längeren Lernzeitraumes, keine bessere Leistung in der Trainingsphase als Fisch 2 und 3. Im Gegenteil. Fisch 1 wies bei langsamem Leistungszuwachs über einen langen Zeitraum eine breitere und inkonstantere Leistungsstreuung auf als die neu angelerten Fische 2 und 3. Auch Fisch 4 zeigte eine deutlich schlechtere Leistung als die „neuen“ Fische. Gegen Ende des Konditionierungsversuches orientierte er sich zunehmend weniger an den präsentierten Würfeln und wählte fast ausschließlich den rechten Gang. Seine Erfolgsquote stagnierte dementsprechend bei etwas über 50%, was ihm auch den Übergang in die Testphase unmöglich machte.

Eine weitere Verhaltensauffälligkeit konnte bei der Verabreichung der Belohnungen beobachtet werden. Die Art und Weise, wie die Fische die Larve nach erfolgreicher Gangauswahl schnappten, spiegelte ihr typisches Verhaltensmuster beim Beutefang wieder, wonach sie zunächst an der Beute vorbei schwimmen um sie sich dabei rückwärts schwimmend so körpernah wie möglich zum Mund zu befördern (Lannoo und Lannoo 1992; Nelson und MacIver 1999). Dabei werden die Körperregionen, wie die Dorsalseite, mit einer höheren Rezeptordichte (Carr et al. 1982) der Beute am nächsten gebracht und durch Rückwärtsschwimmen in Richtung Kopf (Mund) befördert (Lannoo und Lannoo 1992). Nach erfolgreicher Orientierung anhand der Würfel und richtiger Gang-Wahl kam es in einigen Fällen zu Auffälligkeiten in der Annahme der Belohnung. Teilweise fanden die Fische die angebotene Belohnung am Ende des Ganges erst verzögert oder gar nicht. Da die lebendige

Larve ausreichend mechanische, dynamische, olfaktorische und elektrische Eigenschaften aufweist (von der Emde und Bleckmann 1998), müsste sie für die Fische jedoch eigentlich sehr gut wahrzunehmen sein. Ein möglicher Grund für diese Beobachtung könnte die intensive Gewöhnung an die Verabreichungsart (per Plastikeinwegpipette) und die Verabreichungsposition (ca. 3-5 cm unterhalb der Wasseroberfläche) sein. Wurde die Pipette weniger tief eingetaucht oder wurde die Larve verloren (lag dann zappelnd auf dem Grund des Beckens, ca. 10 cm tiefer), fanden die Fische ihre Belohnung häufig nicht. Dass das Nicht-finden der Larve durch fehlendes Hungergefühl ausgelöst werden kann, wurde durch die limitierte Larvenzahl von maximal 10 Larven pro Trainingsdurchgang ausgeschlossen.

Eine weitere Auffälligkeit in der Verabreichung der Belohnung war, dass die Fische sehr schnell lernten, oder sich daran gewöhnten, dass die Larve am unteren Ende der Pipette positioniert war. Zu Beginn des Experiments stießen sie häufig mit der Schnauze gegen die Pipette und suchten dann unkoordiniert nach der Larve. Mit zunehmender Zahl der Durchgänge jedoch fuhren sie, falls sie die Pipette zu hoch anschwammen, gezielt mit der Schnauze daran hinunter bis zur Larve. Dieses Verhalten war sehr beeindruckend, denn auch wenn die Larve verloren wurde, suchten die Fische nach diesem Muster zunächst sorgfältig die Pipette ab, bevor sie die Umgebung inspizierten.

Da der Versuchsaufbau prinzipiell zwei Entscheidungsmöglichkeiten bot (rechts oder links), konnte vermutet werden, dass die Fische gewisse Seitenpräferenzen zeigten. Tatsächlich konnte dies bei drei von vier Fischen bestätigt werden. Fisch 3 und Fisch 4 wählten deutlich öfter den rechten Y-Gang, wobei Fisch 4 dies gänzlich ohne Beachtung des Trainingsmaterials tat. Fisch 1 zeigte eine leichte Tendenz zur linken Seite, während bei Fisch 2 keine signifikante Präferenz beobachtet werden konnte. Die Gründe für diese Seitenpräferenzen sind noch ungeklärt. Die Wiederholung des Experiments unter optimierten Konditionen (siehe Ausblick), könnte jedoch Aufschluss darüber geben, ob es sich um charakteristische Züge oder Handhabungseffekte handelt.

### *Leistungen der Fische in der Trainingsphase*

Als Vorbereitung für die absolute Objektunterscheidung in der Testphase, sollten die Fische während der Trainingsphase lernen sich anhand ihres Materials S+ für den richtigen Gang des Y-Systems zu entscheiden. Die Präsentation beider Materialien erlaubte ihnen dabei einen elektrosensorischen Vergleich vor der Entscheidung. Mit zunehmender Anzahl an Trainingstagen konnte dabei bei drei von vier Fischen eine Leistungssteigerung verzeichnet werden. Am Ende der Trainingsphase (letzte fünf Tage) lag der prozentuale Anteil ihrer

korrekten Entscheidungen signifikant über der 50% Zufallsmarke. Dies spricht für eine zunehmende Vertrautheit und Sicherheit der Fische mit dem Versuchsablauf. Zwei dieser drei Fische hatten als Trainingsmaterial S+ Metall und einer hatte Plastik. Auch der Fisch (Fisch 4), der während der Trainingsphase keinen Lerneffekt zeigte, war auf Plastik trainiert worden. Diese Beobachtung lässt vermuten, dass im Gegensatz zu vorherigen Studien (von der Emde und Fetz 2007; Dangelmayer 2013) der Trainingserfolg mit einem leitenden Trainingsmaterial besser sein könnte. Dies wird auch dadurch unterstützt, dass der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen der Fische, die auf Metall trainiert wurden (Fisch 2 und Fisch 3), in den letzten fünf Trainingstagen über 75% lag, während der von Fisch 1 (Plastik) deutlich unterhalb der 75% Marke blieb. Gut leitende Trainingsmaterialien schienen also, entgegen der Annahme, bessere Ergebnisse zu liefern.

Die Tatsache, dass Fisch 1 und Fisch 4 bereits mit dem Versuchsablauf bekannt waren und schon auf ihr Material konditioniert wurden, zeigte keine positiven Auswirkungen auf ihre Trainingsleistungen. Zum Einen konnte bei Fisch 4 gar kein Lerneffekt festgestellt werden, und zum anderen zeigten Fisch 2 und Fisch 3 (Metall) einen deutlich besseren Lerneffekt als Fisch 1 (Plastik).

#### *Leistungen der Fische in der Testphase (absolute Objektunterscheidung)*

Um die Fähigkeit zur absoluten Objektunterscheidung zu testen, wurde den Fischen während der Testphase nur noch einer der beiden Würfel aus der Trainingsphase präsentiert. Daher war es möglich, dass sie nur S+ oder nur S- zur Verfügung hatten um sich für den richtigen Gang zu entscheiden. Bei S+ Präsenz bestand eine korrekte Entscheidung in der Wahl des Ganges hinter dem Würfel und bei S-Präsenz sollten die Fische in den „leeren“ Gang schwimmen. Die größere Herausforderung stellte dabei die alleinige Präsenz von S- dar, da die Fische gelernt haben mussten nicht nur zu S+ hin, sondern auch von S- wegzuschwimmen. Für eine korrekte Entscheidung wurden die Fische während der Testphase weder belohnt noch bestraft um sicherzustellen, dass ihre Wahl ausschließlich auf einem Lernerfolg aus der Trainingsphase basierte.

Vor allem bei Fisch 1 konnte ein positiver Entwicklungstrend der Leistungen während der Testphase beobachtet werden, was nicht der Erwartung eines konstant gehaltenen Lerneffektes entsprach. Dieser positive Trend war jedoch hauptsächlich dadurch begründet, dass er nur am ersten Tag der Testphase keine richtigen Entscheidungen traf. Im weiteren Verlauf spiegelte seine Leistung dann die erwartete Konstanz wieder. Auch bei Fisch 2 konnte ein leichter Anstieg des prozentualen Anteils korrekter Entscheidungen während der

Testphase verbucht werden. Diese Entwicklungen könnten auch durch die parallellaufenden Trainingsdurchgänge während der Testphase begründet werden, in welchen sich die Leistungen aller Fische der Testphase kontinuierlich gesteigert haben. Neben unterschiedlichen Entwicklungstrends zeigten die Fische in der Testphase eine sehr breite Leistungsstreuung zwischen den einzelnen Testtagen. Vor allem zwischen dem sechsten und siebten Testtag von Fisch 2 konnte bei gleicher Anzahl der Testdurchgänge pro Tag eine Differenz von 70% festgestellt werden. Gegen Ende der Testphase stabilisierten sich die Leistungen jedoch zunehmend.

Aus vorherigen Experimenten (Dangelmayer 2013) bestand die Vermutung, dass die Fische während der Testphase, bei Präsentation von S-, den „leeren“ Gang bevorzugten. Bei zwei von drei Fischen (Fisch 1 und Fisch 3) konnte diese Annahme jedoch nicht bestätigt werden, da der prozentuale Anteil ihrer korrekten Entscheidungen bei S+ Präsenz nicht signifikant von dem bei S- Präsenz abwich. Sie schwammen also nahezu genauso oft in den „leeren“ Gang wie in den Gang mit Würfel. Fisch 2 zeigte sogar einen gegenteiligen Effekt. Er traf mehr korrekte Entscheidungen, wenn sein Material S+ angeboten wurde und schwamm demnach häufiger in den Gang vor dem ein Würfel stand. Da er jedoch auch bei Abwesenheit von S+ über 50% korrekte Entscheidungen traf, kann man von einem Lerneffekt der absoluten Objektunterscheidung ausgehen.

### *Ausblick*

Dieses Konditionierungsexperiment war in optimierter Form auf einem vorherigen Experiment zur absoluten Objektunterscheidung (Dangelmayer 2013) basiert. Der experimentelle Aufbau wurde nach wie vor als gut geeignet erachtet und größtenteils beibehalten. Die Modifizierung einzelner Parameter betraf dabei lediglich gezielte Optimierungen: Die optische Angleichung durch Umhüllung sollte den Schwerpunkt auf eine elektrosensorische Entscheidungsbasis lenken. Der Hintergrund für die Positionierung der Würfel auf dem Boden des Versuchsbeckens war das Vermeiden ihres vorher bemerkten „Hindernis“-Charakters (Dangelmayer 2013) und damit verbundene Gangpräferenzen.

Um die Gangpräferenzen jedoch absolut auszuschalten, müsste sowohl in der Trainings- als auch in der Testphase ein symmetrisches Gangbild präsentiert werden. In der Testphase würde dies bedeuten einen zweiten, elektrisch neutralen Würfel hinzuzufügen, der dem Fisch weder optische noch elektrische Vergleichsmöglichkeiten vor der Gangauswahl erlaubt. Eine mögliche Lösung könnte ein schwarz angefärbter Agarose-Würfel sein, der in der Testphase hinzugefügt würde. Ein weiteres Hindernis stellt die Enge des Gangsystems dar, die die

Fische einige Überwindung kostete bis ans Ende zu schwimmen. In zukünftigen Versuch sollte also, wenn möglich, ein größeres Versuchsbecken verwendet werden.

Zwar konnten im aktuellen Experiment Hinweise auf die Fähigkeit zur absoluten elektrosensorisch basierten Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons* gefunden werden, da jedoch nur zwei von vier Fischen die Aufgabe erfolgreich lösten, brachte es kein repräsentatives Ergebnis. Um mehr über die einzigartige Fähigkeit der absoluten Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons* herauszufinden und die Repräsentativität zu steigern, wäre es sehr interessant das Experiment mit einer größeren Anzahl an Fische und über einen längeren Zeitraum zu wiederholen.

### *Fazit*

Abschließend lässt das aktuelle Experiment erkennen und vermuten, dass eine absolute elektrosensorisch basierte Objektunterscheidung bei *Apteronotus albifrons* prinzipiell möglich ist. Da jedoch nur die Hälfte der getesteten Fische diese Fähigkeit zeigte, indem sie in den letzten fünf Tagen der Testphase signifikant mehr als 50% korrekte Entscheidungen trafen, konnte keine generelle Verifizierung für die Arbeitshypothese gegeben werden.

Ogleich dieses Ergebnis auf den ersten Blick entmutigend erscheinen mag, so bietet es doch eine Grundlage für weitere Forschungsansätze um die faszinierende und einzigartige Sinnesmodalität der schwach elektrischen Fische zu beobachten und zu begreifen.

# Danksagung

---

Vor allem möchte ich mich bei Prof. Dr. Jan Benda bedanken, der mir das Schreiben dieser Arbeit ermöglicht hat. Seine konstruktive Kritik hat mir sehr geholfen und seine einmalige Begeisterung für die geheimnisvolle Welt der schwach elektrischen Fische hat mich jeden Tag aufs Neue motiviert und angesteckt. Vielen Dank dafür!

Ein weiterer Dank gilt Dr. Jan Grewe, der stets ein offenes Ohr für meine Fragen hatte und mir mit Rat und Tat zur Seite stand.

Ein großes Dankeschön gilt auch Daniela Binder, Ulrich Ruess und Peter Wagner. Ihre tatkräftige Unterstützung hat mir die Durchführung meines Experiments sehr erleichtert und durch ihre offene und herzliche Art habe ich mich in der Abteilung vom ersten Tag an sehr wohl gefühlt. Herzlichen Dank auch an Jörg Henninger, Fabian Sinz, Sandra Dangelmayer, Madita Hilz und die gesamte AG Benda, die immer ein offenes Ohr für meine Fragen hatten und mich mit hilfreichen Tips sehr unterstützt haben.

Von ganzem Herzen möchte ich mich an dieser Stelle bei meinen Eltern und meiner Schwester bedanken. Liebe Mama, lieber Papa, vielen Dank, dass ihr mir mein Studium ermöglicht habt und ich mich in allen Phasen stets auf Euch verlassen konnte und kann. Ohne Euch wäre ich heute nicht da wo ich jetzt bin!

Ein großes Dankeschön auch an meinen Partner, der mich die ganze Zeit über sehr unterstützt hat. Danke für alles!

Außerdem möchte ich mich bei allen meinen Freunden bedanken, die mir sowohl durch ihre Nachsicht, als auch durch ihre Unterstützung sehr geholfen haben.

# Literatur

---

- Bastian, J.** (1981). Electrolocation: I. How the Electoreceptors of *Apteronotus albifrons* Code for Moving Objects and Other Electrical Stimuli. *Journal of Comparative Physiology*, 144: 465-479.
- Bastian, J.** (1982). Vision and Electoreception: Intergation of Sensory Information in the Optic Tectum of the Weakly Electric Fish *Apteronotus albifrons*. *Journal of Comparative Physiology*, 147, 287-297.
- Camhi, J. M.** (1984). Chapter One: Roots and Potential Growth of Neuroethology. In: *Neuroethology: Nerve Cells and Natural Behavior of Animals*, ed. Camhi, J.M.. Sinauer Associates Inc.. p. 3-7.
- Caputi, A. A., Budelli, K., Grant, K., and Bell, C. C.** (1998). The electric image in weakly electric fish: physical images of resistive objects in *Gnathonemus peretsii*. *The Journal of Experimental Biology*, 201, 2115-2128
- Caputi, A.A.** (1999). The Electric Organ Discharge of Pulse Gymnotiforms: The Transformation of a Simple Impulse into a complex Spatiotemporal Electromotor Pattern. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 1229-1241.
- Caputi, A.A., Carlson, B.A., and Macadar, O.** (2010). Electric Organs and Their Control. In: *Electroreception*, eds. Bullock, T.H., Hopkins, C.D., Popper, A.N. & Fay, R.R., Springer Handbook of Auditory Research, p.:410-451
- Carr, C.E., Miller, L. & Sas, E.** (1982). Peripheral Organization and Central Projections of the Electrosensory Nerves in Gymnotiform Fish. *The Journal of Comparative Neurology* 211:139- 153.
- Eckert, R., Randall, D., Burggren, W., French, K. (a)** (2002). Kapitel 7: Wahrnehmung der Umwelt. In: *Tierphysiologie*, eds. Eckert, R., Randall, D., Burggren, W., French, K.. Georg Thieme Verlag Stuttgart. 445-513. Print.
- Eckert, R., Randall, D., Burggren, W., French, K. (b)** (2002). Kapitel 11: Neuronale Verarbeitung und Verhalten. In: *Tierphysiologie*, eds. Eckert, R., Randall, D., Burggren, W., French, K.. Georg Thieme Verlag Stuttgart. 445-513. Print.
- Ender, A.** (2011). Etablierung von Lernparadigmen zum Trainieren schwach elektrischer Fische. *Bachelorarbeit an der Ludwigs-Maximilian Universität München*.
- Feulner, P.G.D., Plath, M., Engelmann, J., Kirschbaum, F. & Tiedemann, R.** (2009). Electrifying love: electric fish use species-specific discharge for mate recognition. *Biology Letters*, 5, 225-228.
- Fugere, V. & Krahe, R.** (2010). Electric signals and species recognition in wave-type gymnotiform fish *Apteronotus leptorhynchus*, *The Journal of Experimental Biology*, 213, 225-236.

- Fugere, V., Ortega, H. & Krahe, R.** (2011). Electrical signalling of dominance in a wild population of electric fish. *Biology Letters*, 7, 197-200.
- Heiligenberg, W.** (1973). Electrolocation of Objects in the Electric Fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *Journal of Comparative Physiology*, 87, 137-164.
- Hopkins, C.D.** (1972). Sex Differences in Electric Signaling in an Electric Fish. *American Association for the Advancement of Science*, 176, 1035-1037.
- Hopkins, C.D.** (1999). Design Features for Electric Communication. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 1217-1228.
- Hopkins, C.D.** (2010). Passive Electrolocation and the Sensory Guidance of Oriented Behaviour. In: *Electroreception*, eds. Bullock, T.H., Hopkins, C.D., Popper, A.N. & Fay, R.R., Springer Handbook of Auditory Research, 264-289.
- Jørgensen, J. M.** (2010). Morphology of Electroreceptive sensory Organs. In: *Electroreception*, eds. Bullock, T.H., Hopkins, C.D., Popper, A.N. & Fay, R.R., Springer Handbook of Auditory Research, 47-67.
- Knudsen, E.I.** (1975). Spatial Aspects of the Electric Fields Generated by Weakly Electric Fish. *Journal of Comparative Physiology*, 99, 103-118.
- Kramer, B.** (2002). Kommunikation mit Elektrischen Signalen bei Fischen. *Kommunikation und Bindung*. 9-15
- Lannoo, M.J. & Lannoo, A.J.** (1992). Why do electric fish swim backwards? A hypothesis based on gymnotiform foraging behavior interpreted through sensory constraints. *Environmental Biology of Fishes*, 36, 157-165.
- Lissmann, H.W., Machin, K.E.** (1958). The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *Journal of Experimental Biology*, 35, 451-486.
- McGregor, P.K. & Westby, W.M.** (1992). Discrimination of individually characteristic electric organ discharges by a weakly electric fish. *Animal Behavior*, 43, 977-986.
- Moller, P. & Bauer, R.** (1973). 'Communication' in Weakly Electric Fish, *Gnathonemus petersii* (Mormyridae) II. Interaction of Electric Organ Discharge Activities of two Fish. *Animal Behaviour*, 21, 501-512.
- Nelson, M.E., MacIver, M.A.** (1999). Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: Sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 1195-1203.
- Ortega, H. & Vari, R.P.** (1986). Annotated checklist of the freshwater fishes of Peru. *Smithsonian Contrib. Zool.* 437: 1-25.
- Planquette, P., Keith, P. & Le Bail, P.-Y.** (1996). Atlas des poissons d'eau douce de Guyane. Tome 1. Collection Patrimoines Naturels 22: 429p. Paris: Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle.



- Scheich, H., Bullock, T.H. & Hamstra, R.H.Jr.** (1973). Coding Properties of Two Classes of Afferent Nerve Fibres. High-Frequency Electoreceptors in the Electric Fish *Eigenmannia*. *Journal of Neurophysiology*, 36: 39-60
- von der Emde, G.** (1990). Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 167, 413-421.
- von der Emde, G.** (1999). Active Electrolocation of Objects in Weakly Electric Fish. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 1205-1215.
- von der Emde, G.** (2006). Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology A*, 192: 601-612.
- von der Emde, G., Bleckmann, H.** (1998). Finding Food: Senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *The Journal of Experimental Biology*, 201, 969-980
- von der Emde, G., Fetz, S.** (2007). Distance, shape and more: recognition of object features during active electrolocation in a weakly electric fish. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 3082-3095
- von der Emde, G., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R & Grant, K** (1998). Electric fish measure distance in the dark. *Nature*, 395 (6705), 890-894.
- Rasnow, B.** (1995). The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 178: 397-411
- Zakon, H. H.** (1986). Chapter Four. The Electoreceptive Periphery. In: *Electoreception*, eds. Bullock, T.H. & Heiligenberg, W., Wiley-Intersciences, USA: 103-156.
- Zupanc, G.K.H. & Bullock, T.H.** (2010). From Electrogenesis to Electoreception: An Overview. In: *Electoreception*, eds. Bullock, T.H., Hopkins, C.D., Popper, A.N. & Fay, R.R., Springer Handbook of Auditory Research, 4-46

# Internetquellen

http://www.fishbase.org/summary/12220

Zugriffsdatum 31.10.2013; 14.56 Uhr

Firefox | Apteronotus albifrons, Black ghost : a... | dict.cc | Entscheidung treffen | Wörte... | +

http://www.fishbase.org/summary/12220

About this page | Languages | User feedbacks | Citation | Uploads | Related species

***Apteronotus albifrons*** (Linnaeus, 1766)  
Black ghost

Advertisement  
Your AD here  
You can sponsor this page

Upload your photos and videos  
Pictures | Google image



*Apteronotus albifrons*  
Picture by McKenzie, M.

**Classification / Names** | Common names | Synonyms | Catalog of Fishes (gen., sp.) | ITIS | Col. | WoRMS | CLOFFA  
Actinopterygii (ray-finned fishes) > **Gymnotiformes** (Knifefishes) > **Apterontidae** (Ghost knifefishes)  
Etymology: *Apteronotus*: Greek, apteros = without wings / (in this cases, fins) + Greek, noton = back (Ref. 45335).

**Environment / Climate / Range** | Ecology  
Freshwater; benthopelagic; pH range: 6.0 - 8.0; dH range: 5 - 19. Tropical; 23°C - 28°C (Ref. 1672)

**Size / Weight / Age**  
Maturity: L<sub>m</sub> ? range ? - ? cm  
Max length : 50.0 cm TL male/unsexed; (Ref. 36886)

**Distribution** | Countries | FAO areas | Ecosystems | Occurrences | Introductions | Faunafr  
South America: Venezuela to Paraguay and Paraná rivers. Also in the Amazon Basin of Peru (Ref. 6329).

Biology | Glossary | Search | Log out

DE 14:54 31.10.2013

# **Antiplagiatserklärung**

---

Ich erkläre, dass ich die Arbeit selbstständig angefertigt und nur die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe. Alle Stellen, die dem Wortlaut oder Sinn nach anderen Werken, gegebenenfalls auch elektronischen Medien entnommen sind, sind von mir durch die Angabe der Quelle als Entlehnung kenntlich gemacht. Entlehnungen aus dem Internet sind durch Angabe der Quelle und des Zugriffsdatums sowie dem Ausdruck der ersten Seite belegt; sie liegen zudem für den Zeitraum von 2 Jahren entweder auf einem elektronischen Speichermedium im PDF-Format oder in gedruckter Form vor.

Reutlingen, den

---

Lena Isabel Lochmann