

Konditionierungsversuche zur absoluten Objektunterscheidung bei schwach elektrischen Fischen

Zulassungsarbeit

an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der EBERHARD KARLS UNIVERSITÄT TÜBINGEN

vorgelegt von

Sandra Dangelmayer

Matrikelnummer: 3175796

Tübingen, im April 2013

Betreuer:

Prof. Dr. Jan Benda

Abteilung für Neuroethologie, Institut für Neurobiologie

Eberhard Karls Universität Tübingen

Auf der Morgenstelle 28 E

72076 Tübingen

Erklärung

Ich erkläre, dass ich die Arbeit selbständig angefertigt und nur die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe. Alle Stellen, die dem Wortlaut oder dem Sinn nach anderen Werken, gegebenenfalls auch elektronischen Medien, entnommen sind, sind von mir durch 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.

Tübingen, den 7.April 2013

Sandra Dangelmayer

Inhaltsverzeichnis

1	Summary	1
2	Einleitung	2
2.1	Sehen mit elektrischen Signalen	2
2.2	Das elektrosensorische System der schwach elektrischen Fische.....	3
2.2.1	Die Entladung des elektrischen Organs	3
2.2.2	Modulationen der EOD Frequenz	6
2.2.3	Elektrorezeption	7
2.2.4	Das elektrische Bild eines Objekts	9
2.3	Die Evolution der schwach elektrischen Fische.....	11
2.3.1	Anpassungen zur Verbesserung der elektrosensorischen Wahrnehmung	11
2.3.2	Die Konvergenz der Mormyriiformes und Gymnotiformes	13
2.4	Die Ökologie der schwach elektrischen Fische.....	16
2.5	Die Objektdiskrimination während der aktiven Elektrolokation.....	17
2.5.1	Aspekte der Objektunterscheidung.....	17
2.5.2	Die Bedeutung relativer Objektunterschiede.....	23
2.6	Ziel des Konditionierungsversuches	24
3	Material und Methoden	26
3.1	Fischherkunft und -haltung	26
3.2	Experimenteller Aufbau	26
3.3	Konditionierungsversuch	27
3.3.1	Eingewöhnungsphase	27
3.3.2	Trainingsphase.....	29
3.4	Datenanalyse	31
4	Ergebnisse	33
4.1	Eingewöhnungsphase.....	33
4.2	Trainings- und Testphase.....	33
5	Diskussion.....	41
6	Danksagung.....	50
7	Literaturverzeichnis	51
8	Internetquellen.....	58

1 SUMMARY

As nocturnal animals weakly electric fish cannot rely on their visual sense when searching for prey during the night. Therefore they have developed an electric sense with which they can orient even in complete darkness. Weakly electric fish actively generate an electric field around their body which is distorted by nearby objects. These changes of the electric field are perceived by electroreceptors in the skin of the fish. By analysing these so called electric images the fish can detect and identify objects in their environment. Various discrimination studies have already revealed which parameters of the electric image are used by the fish to discriminate between different objects. All these studies have in common that fish were trained to discriminate between different objects. In this way the fish could compare the two objects before they came to a decision. So far it is not known whether weakly electric fish can remember and classify a certain object without comparing it to another one. We call this absolute object discrimination.

I wanted to test if *Apteronotus albifrons* is able to discriminate between two objects without direct comparison and thus, if they memorize the absolute impression of the object. Four fish of the South-American species *Apteronotus albifrons* were trained to choose one of the two branches of a Y-maze, depending on the object placed at the entrance of each arm. Two fish were trained to swim in the Y-arm behind a plastic cube, whereas the two other fish had to swim in the arm behind a metal cube. In the following testing phase I presented the fish only one of the two cubes. On the basis of this single cube it had to choose a branch in the Y-maze. Then a correct decision looked as follows:

- (1) When the rewarded cube S+ was presented, the fish should swim in the arm behind S+.
- (2) When the non-rewarded cube S- was presented, the fish should swim in the arm opposite to S-, where no cube was placed at the entrance.

In this study all fish learned to swim up to the end of the arm with the cube S+ at the entrance. At the end of the training phase all fish chose the correct branch in more than 75% of all trials. In the non-rewarded test trials their performances decreased slightly to about 70% correct decisions. Unexpectedly the fish seemed to prefer the branch that was not marked by an object. Despite this preference the test performance of the fish differed significantly from chance level of 50%. Consequently, it is very likely that *Apteronotus albifrons* is able to discriminate absolutely between object.

2 EINLEITUNG

2.1 Sehen mit elektrischen Signalen

Der wohl prominenteste Vertreter elektrischer Fische ist der Zitteraal *Electrophorus electricus* aus Südamerika (Crampton 1996). Die von ihm erzeugten elektrischen Stromstöße dienen unter anderem der Betäubung von Beute und der Abwehr von Feinden (Keynes 1962; Bauer 1979). Elektrische Fische werden im Allgemeinen durch die Produktion von elektrischen Signalen charakterisiert (Rose 2004). Dafür besitzen sie spezielle elektrische Organe, die in der Regel aus modifizierten Muskelzellen, den sogenannten Elektrozyten, bestehen (Ausnahme: Apteronotidae). Durch die Entladung der elektrischen Organe entsteht eine elektrische Spannung, die bei einigen Fischen mehrere hundert Volt betragen kann. Diese Fische werden zu den stark elektrischen Fischen zusammengefasst (Bass 1986). Hierzu zählt auch der Zitteraal *Electrophorus electricus*, der mit Stromstößen von bis zu 800 Volt seine Beute augenblicklich paralysieren kann (Keynes 1962; Bauer 1979).

Schwach elektrische Fische generieren dagegen ein elektrisches Feld, dessen Spannung nur wenige Millivolt beträgt (Lissmann 1951; Heiligenberg 1973; Knudsen 1975; Bass 1986). Für einen effizienten Einsatz zur Betäubung der Beute oder zur Feindabwehr ist es somit viel zu schwach. Die elektrischen Signale der schwach elektrischen Fische erfüllen eine völlig andere Aufgabe. Sie dienen der elektrosensorischen Wahrnehmung der Umgebung sowie der Kommunikation unter Artgenossen (Lissmann & Machin 1958). Mit speziellen Elektrorezeptoren können die schwach elektrischen Fische kleinste Veränderungen des selbst produzierten elektrischen Feldes wahrnehmen, welche durch belebte und unbelebte Gegenstände ihrer Umwelt hervorgerufen werden (Heiligenberg 1973; Rasnow 1996; Rose 2004). Die Detektion, Lokalisation und Analyse von Objekten durch die Evaluation des selbst generierten elektrischen Feldes wird aktive Elektrolokation genannt (Lissmann & Machin 1958). Im Gegensatz dazu steht die passive Elektrolokation, bei der bestimmte Tiere die bioelektrischen Felder anderer Lebewesen wahrnehmen können, ohne dafür selbst ein elektrisches Feld generieren zu müssen (Shieh et al. 1996; Hopkins et al. 1997; Hopkins 2005). Ein bekanntes Beispiel hierfür ist die Gruppe der Haie (Selachii), die mit speziellen Elektrorezeptoren im Kopfbereich, den Lorenzinischen Ampullen, die Muskelspannung potentieller Beutetiere aufspüren können (Kalmijn 1971).

2.2 Das elektrosensorische System der schwach elektrischen Fische

2.2.1 Die Entladung des elektrischen Organs

Die elektrischen Organe der schwach elektrischen Fische bestehen aus vielen scheibenförmigen Elektrozyten, die hintereinander in einer Bindegewebsscheide angeordnet sind (Kramer 1988; Rose 2004). Die Elektrozyten sind elektrisch erregbar und haben sich unter Verlust der Kontraktilität aus Muskelzellen entwickelt (Kirschbaum 1977; Postner & Kramer 1995; Franchina 1997; Kirschbaum & Schwassmann 2008). Die Familie der Schwanzflossen-Messeraale (Apteronotidae) bildet hierbei eine Ausnahme, da bei ihnen die Elektrozyten aus Nervengewebe hervorgehen (Kirschbaum 1983; Kirschbaum & Schwassmann 2008). Die Elektrozyten werden von Elektromotoneuronen aus dem Rückenmark innerviert und können synchron erregt werden (Kramer 1988; von der Emde & Schwarz 2001).

Schwach elektrischen Fische bauen durch die Entladung ihrer elektrischen Organe (Electric Organ Discharge, EOD) ein dreidimensionales elektrisches Feld um ihren Körper auf (Lissmann 1951; Heiligenberg 1973; Knudsen 1975; Assad et al. 1999). *Eigenmannia* gehört beispielsweise zu den Fischen, bei denen sich während eines EODs ein Plus-Pol am Kopf und ein Minus-Pol am Schwanzende ausbilden (Heiligenberg 1973). Ein EOD lässt sich durch die Amplitude und Wellenform sowie dem Entladungsrhythmus (Frequenz) charakterisieren. Die sogenannten Summer oder Wellenfische (wave-type weakly electric fish) entladen ihre Organe kontinuierlich, sodass ein sinusähnlicher, periodischer Strom entsteht (Zupanc & Bullock 2005).



Abbildung 1: Unterschiedliche Entladungsformen bei den schwach elektrischen Fischen. Die in dieser Arbeit untersuchte Fischart *Apteronotus albifrons* aus Südamerika gehört zu den Summern (links). Diese Fische entladen ihre elektrischen Organe kontinuierlich. Der afrikanische Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* entlädt sein elektrisches Organ dagegen in einzelnen Impulsen (rechts). Er zählt somit zu den Knatterern (private Fotos von der Autorin, aufgenommen in der Wilhelma Stuttgart).

Hierzu zählt zum Beispiel der südamerikanische Weißstirn-Messerfisch *Apteronotus albifrons* aus der Familie der Apteronotidae, dessen EODs eine Frequenz von ungefähr 800-1400 Hz und eine Amplitude von 1-30 mV besitzen (Abb. 1) (Knudsen 1975). Die sogenannten Knatterer oder Pulsfische (pulse-type weakly electric fish) produzieren im Unterschied dazu einzelne Impulse mit relativ langen Ruheintervallen (Caputi 1999; Zupanc & Bullock 2005). Zu den Pulsfischen zählt zum Beispiel der afrikanische Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* aus der Familie der Mormyridae (Abb. 1). Eine einzelne Entladung seines elektrischen Organs dauert nur ungefähr 400-500 μ s. Die EOD Frequenz kann dabei je nach Verhaltenskontext zwischen weniger als 1 Hz bis zu mehr als 100 Hz liegen (Post & von der Emde 1999).

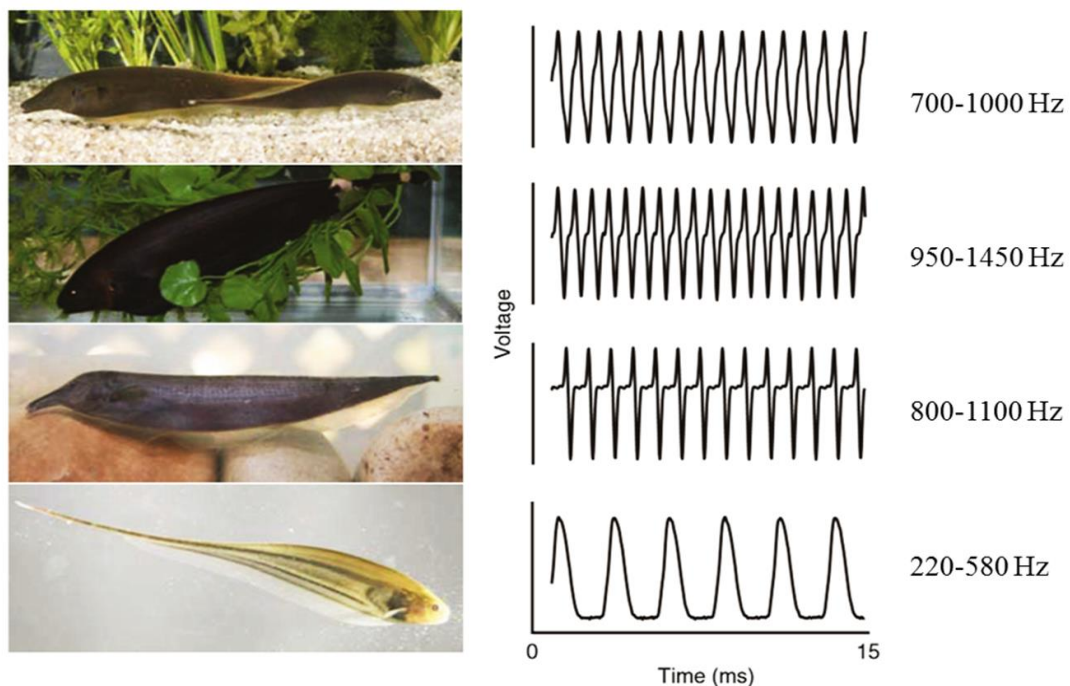


Abbildung 2: Die EOD Wellenform und die EOD Frequenz unterschiedlicher Arten schwach elektrischer Fische, verändert nach (Fugere & Krahe 2010). Fotos in der linken Spalte (von oben nach unten): *Apteronotus leptorhynchus*, *Apteronotus albifrons*, *Sternarchorhynchus cf. curvirostris*, *Eigenmannia cf. lineata*. In der mittleren Spalte sind Signalbeispiele für diese vier Arten dargestellt und in der rechten Spalte die artspezifischen Frequenzen. Letztere überschneiden sich stark. Die EOD Wellenform ist dagegen für jede dieser vier Arten einzigartig.

Wie man an den beiden Beispiele erkennen kann, besitzt jede Art ihren eigenen spezifischen Frequenzbereich (Dunlap et al. 1998). Die Frequenzbereiche einzelner Arten können sich aber ziemlich stark überlappen (Abb. 2). Daher können koexistierende schwach elektrische Fische die Frequenz nicht als alleinigen EOD Parameter für die

Arterkennung benutzen. Die Wellenform des EODs ist dagegen für jede Art einzigartig (Abb. 2). Anhand der Wellenform und der EOD Frequenz kann ein Fisch seine Artgenossen eindeutig von anderen Fischen unterscheiden (Graff & Kramer 1992; Fugere & Krahe 2010).

Interessanterweise können sich die Frequenzen unterschiedlicher Individuen der gleichen Art innerhalb der artspezifischen Frequenzspanne relativ stark voneinander unterscheiden (McGregor & Westby 1992; Ho et al. 2010). Diese Unterschiede spielen bei der innerartlichen Kommunikation eine wichtige Rolle, da sich Gruppenmitglieder oder Geschlechtspartner anhand ihrer individuellen Frequenzen wiedererkennen können (Feulner et al. 2009). In einer Studie wurde zum Beispiel gezeigt, dass der braune Messerfisch *Apteronotus leptorhynchus* männliche Artgenossen an ihrer EOD Frequenz erkennen und sich noch einige Tage lang daran erinnern kann (Harvey-Girard et al. 2010). Die individuellen Frequenzunterschiede kann man sich auch in der Forschung zunutze machen. Bei Freilandarbeiten lassen sich die zu untersuchenden Fische anhand ihrer individuellen Frequenzen unterscheiden (Jörg Henninger, pers. Komm.).

Des Weiteren kann die EOD Frequenz Auskunft über das Alter, das Geschlecht und den sozialen Rang eines individuellen Fisches liefern (Kirschbaum & Westby 1975; Triefenbach & Zakon 2003; Kirschbaum & Schwassmann 2008; Fugere et al. 2011). Nach dem Schlüpfen des Fisches kann es bis zu einem Jahr dauern bis die EOD Frequenz ihren endgültigen Wert erreicht hat (Kirschbaum & Westby 1975; Kirschbaum & Schwassmann 2008). Die EOD Frequenz eines adulten Tieres ist schließlich über lange Zeit hinweg bemerkenswert konstant und kann zur gerade beschriebenen individuellen Identifikation genutzt werden (Moortgat et al. 1998).

Bei vielen Arten der Wellenfische zeigt die EOD Frequenz außerdem einen ausgeprägten Sexualdimorphismus (Hopkins 1972; Dunlap et al. 1998; Hilton & Fernandes 2006; Ho et al. 2010). Bei *Eigenmannia spec.* und *Apteronotus albifrons* befinden sich zum Beispiel die Männchen am unteren Ende und die Weibchen am oberen Ende der artspezifischen Frequenzspanne (Hopkins 1972; Hagedorn & Heiligenberg 1985; Dunlap et al. 1998). *Apteronotus albifrons* bildet damit eine Ausnahme unter den Apteronotiden. Bei fast allen Mitgliedern der Messerfisch-Familie besitzen die Männchen eine höhere Frequenz als die Weibchen (Dunlap et al. 1998; Hilton & Fernandes 2006)

2.2.2 Modulationen der EOD Frequenz

Schwach elektrische Fische modulieren ihre EOD Frequenz auf unterschiedliche Weisen während der Interaktion mit Artgenossen (Zakon et al. 2002). Eine Verschiebung der Frequenz tritt insbesondere dann auf, wenn sich zwei Fische mit sehr ähnlichen Frequenzen begegnen (Heiligenberg 1973; Rose 2004). Die Überlagerung zweier EODs mit unterschiedlichen Frequenzen resultiert in einer Schwebung (beat), deren Frequenz der Differenz der individuellen Frequenzen entspricht. Bei sich begegnenden Fischen mit sehr ähnlichen EOD Frequenzen ist die Frequenz der Schwebung folglich sehr gering. Sie kann somit bestimmte Frequenzen, welche auf die durch Objekte ausgelösten Veränderungen des elektrischen Feldes zurückzuführen sind, überdecken und die Objektdetektion beeinträchtigen. Um dies zu vermeiden, verändern die Fische ihre individuelle Frequenz so, dass zwischen den Entladungsfrequenzen immer eine Differenz von ungefähr 20 Hz aufrechterhalten bleibt (Abb. 3). Dieses Verhaltensmuster wird Frequenzabweichreaktion oder Jamming Avoidance Response (JAR) genannt (Zupanc & Bullock 2006; Stamper et al. 2012). JARs kann man zum Beispiel bei *Eigenmannia virescens* aus Südamerika beobachten. Die Fische dieser Art bestimmen zuerst, ob ihre EOD Frequenz niedriger oder höher als die des Artgenossen liegt. Dementsprechend wird dann die eigene Frequenz erniedrigt bzw. erhöht (Rose 2004).

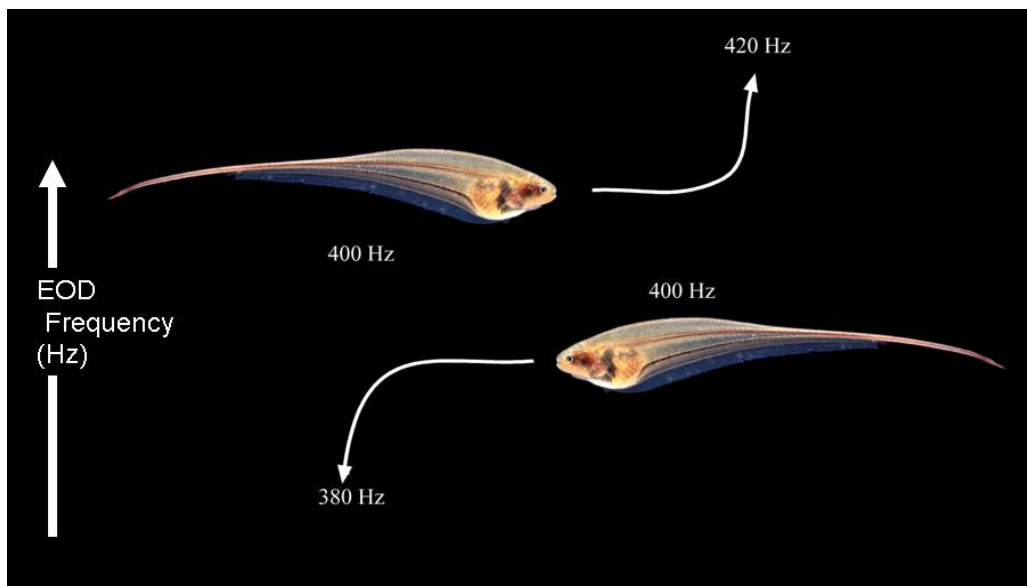


Abbildung 3: Jamming Avoidance Response bei *Eigenmannia virescens* (aus Wikipedia, Abbildung von Carl D. Hopkins; Department of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, NY). Wenn sich zwei Fische mit gleicher Frequenz begegnen, verändern sie diese. Ein Fisch verringert seine EOD Frequenz um 20 Hz, der andere erhöht sie.

Die Mitglieder der Messerfisch-Familie Apterontidae produzieren ebenfalls JARs. Im Unterschied zu *Eigenmannia* erhöhen sie ihre Frequenz dabei (Rose 2004).

Eine weitere im Verhaltenskontext wichtige Frequenzmodulation stellen die sogenannten Chirps einiger schwach elektrischer Fischarten dar (Hupé & Lewis 2008; Ho et al. 2010). Chirps sind kurze Frequenzerhöhungen mit einem geringen Amplitudenabfall, die eine Dauer von ungefähr 10-20 ms bis zu mehreren Hundert Millisekunden haben können (Zakon et al. 2002; Zupanc et al. 2006). Besonders gut wurde ihr Vorkommen bei *Apterontus leptorhynchus* untersucht, wo sie vor allem von Männchen produziert werden. Oft treten sie während der Balz und bei aggressiven Auseinandersetzungen zwischen zwei Männchen auf (Hagedorn & Heiligenberg 1985; Hupé & Lewis 2008; Hupé et al. 2008; Triefenbach & Zakon 2008; Fugere & Krahe 2010).

Die EOD Frequenz kann sich aber auch aufgrund von externen Faktoren verändern. Mit zunehmender Temperatur steigt zum Beispiel die Anzahl der Entladungen pro Sekunde linear an (Toerring & Serrier 1978; Dunlap et al. 2000; Silva et al. 2002).

2.2.3 Elektrorezeption

Die Analyse des selbst generierten elektrischen Feldes bildet die Grundlage der aktiven Elektrolokation. Das elektrische Feld wird von hunderten epidermalen Elektrorezeptoren, die auf der gesamte Körperoberfläche des Fisches verteilt sind, wahrgenommen (Abb. 4) (Zakon 1987, 1988; von der Emde & Schwarz 2001). Man kann morphologisch zwischen zwei Rezeptortypen unterscheiden (Suga 1967):

Die ampullären Elektrorezeptoren dienen der passiven Elektroortung, die bereits zu Beginn bei den Haien beschrieben wurde (Bell 1989). Diesen Rezeptortyp findet man bei allen Fischen, die zur Elektrorezeption fähig sind (Wilkens & Hofmann 2005). Bei den ampullären Elektrorezeptoren sind die Rezeptorzellen über einen mit Gallerte gefüllten Kanal mit dem umgebenden Wasser verbunden (Srivastava 1978). Mit diesen Rezeptoren können die schwach elektrischen Fische sehr schwache und niederfrequente elektrische Felder unter 40 Hz wahrnehmen (Suga 1967; Wilkens & Hofmann 2005).

Die tubulären Elektrorezeptoren erfassen dagegen hohe Frequenzen im Bereich von 50-10000 Hz (Suga 1967; Hopkins 1976). Diese Rezeptoren findet man nur bei Fischen, die zur aktiven Elektrolokation fähig sind. Sie dienen der Perzeption der selbst generierten elektrischen Signale, sowie der elektrischen Signale von Artgenossen oder anderen schwach elektrischen Fischen. Im Unterschied zu den ampullären Rezeptoren sind die

tubulären Rezeptoren nicht nach außen hin geöffnet. Bei den afrikanischen Mormyriiformes kann man die tubulären Rezeptoren wiederum in zwei unterschiedliche Typen einteilen (Bennett 1965). Die nach den Mormyriiformes benannten Mormyromasten besitzen eine hohe Empfindlichkeit für die vom Fisch selbst produzierten Signale. Sie werden für die aktive Elektrolokation benutzt (Bell et al. 1989; Bell 1990). Im Gegensatz zu den Mormyromasten detektieren die sogenannten Knollenorgane elektrische Signale von anderen Fischen (Xu-Friedman & Hopkins 1999). Sie spielen daher bei der sozialen Kommunikation eine wichtige Rolle (Graff & Kramer 1992).

Während der aktiven Elektrolokation messen die epidermalen Elektrozeporen unter anderem die lokal vorkommende Amplitude sowie die Wellenform des EODs (Caputi et al. 2008). Diese Information wird dann im Gehirn verarbeitet (von der Emde & Schwarz 2001). Die erste Station ist dort der sogenannte Elektrosensorische Lobus lineae lateralis (Electrosensory Lateral Line Lobe, ELL), wo die gesamte elektrosensorische Körperoberfläche repräsentiert und die Information aller Elektrozeporen integriert wird (Bell 1986; Maler et al. 1991; von der Emde & Schwarz 2001). Der ELL ist eine dorsale Vergrößerung des Hirnstamms, die man nur bei den elektrosensorischen Knochenfischen findet (Kramer 1988; Bell 2002).

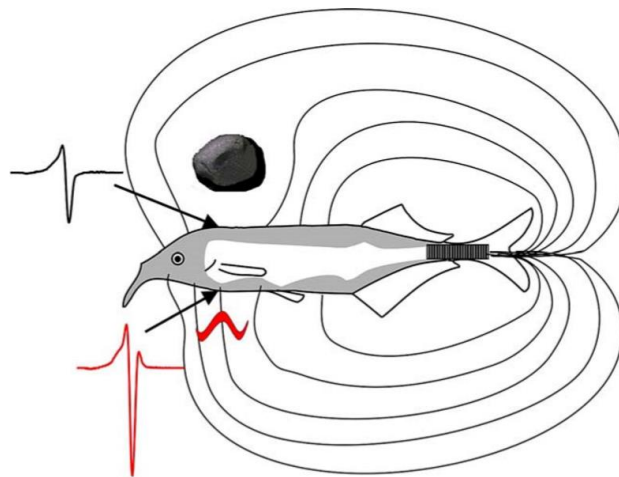


Abbildung 4: Schematische Darstellung eines vertikalen Abschnitts der elektrischen Feldlinien um *Gnathonemus petersii* während der Entladung seines elektrischen Organs (von der Emde 2006). Das elektrische Organ im Schwanzflossenstiel ist in schwarz und die Hautpartien mit Elektrozeporen sind in grau eingezeichnet. Zwei unterschiedliche Objekte lösen Veränderungen des elektrischen Feldes aus. Auf der dorsalen Seite verringert ein nichtleitender Stein die Dichte der Feldlinien, wohingegen ein Wurm auf der ventralen Seite des Fisches deren Dichte erhöht. Der Wurm besitzt eine höhere elektrische Leitfähigkeit als das umgebende Wasser. Außerdem sind auf der linken Seite zwei Beispiele von lokal vorkommenden EODs dargestellt. Der Stein verringert die lokale EOD Amplitude. Der Wurm vergrößert sie dagegen und verändert zusätzlich die lokale EOD Wellenform.

2.2.4 Das elektrische Bild eines Objekts

Wenn sich ein Fisch einem Objekt in seiner Umgebung nähert, welches einen anderen elektrischen Widerstand als das umgebende Wasser besitzt, wird sein elektrisches Feld gestört (Abb. 4). Das Muster der elektrischen Feldlinien an der Hautstelle, die sich nahe beim Objekt befindet, verändert sich. Bei einem Leiter rücken die Feldlinien weiter auseinander, bei einem Nichtleiter näher zusammen (Heiligenberg 1973).

Die Veränderung des elektrischen Spannungsmusters wird von den Elektrorezeptoren erfasst. Diese durch ein Objekt ausgelöste lokale Modulation des elektrischen Felds an einer bestimmten Hautstelle wird elektrisches Bild (electric image) eines Objekts genannt (Assad et al. 1999; von der Emde & Schwarz 2001).

Grundsätzlich kann jedes Objekt ein elektrisches Bild auf die elektrosensorische Oberfläche des Fisches produzieren. Die Gestalt eines solchen elektrischen Bildes ist von vielen Variablen abhängig wie zum Beispiel dem EOD des Fisches, dem elektrischen Widerstand des Wassers, der Geometrie und Material des Objekts als auch vom Objektstand und von der Ausrichtung des Objekts relativ zum Körper des Fisches.

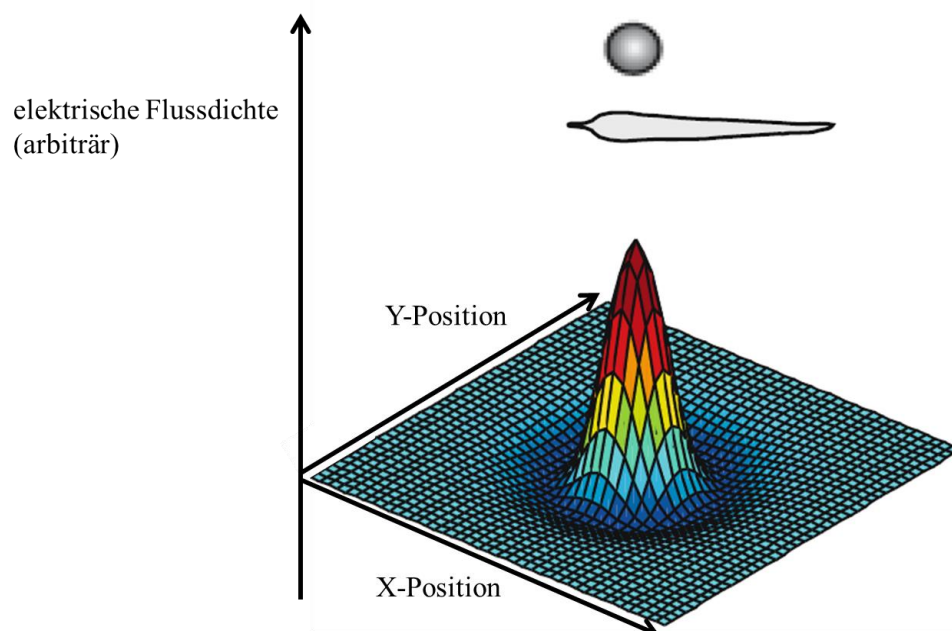


Abbildung 5: Schematische Darstellung des elektrischen Bildes einer Kugel auf der Hautoberfläche des Fisches, verändert nach (Engelmann et al. 2008). Die elektrisch leitende Kugel projiziert ein elektrisches Bild auf die Haut des Fisches, das die Form eines Mexikaner Hutes (Mexican hat profile) besitzt. In der Mitte, was der nächsten Hautstelle zur Kugel entspricht, kommt es zu einem Anstieg der lokalen EOD Amplitude, am Rand zu einem Amplitudenabfall.

Bei den afrikanischen Mormyriiformes werden die elektrischen Bilder durch ein Mittelpunkt umgebendes, räumliches Profil mit der Form eines Mexikaner Hutes („Mexican-hat profile“) charakterisiert (Caputi et al. 1998; Engelmann et al. 2008). Ein guter Konduktor produziert ein elektrisches Bild mit einer zentralen Region, die durch einen lokalen EOD Amplitudenanstieg gekennzeichnet wird, und einem kleinen umgebenden Randbereich mit sinkender Amplitude (Abb. 5). Für einen Nichtleiter ergibt sich das umgekehrte Profil; in Zentrum kommt es zu einem Abfall der Amplitude wohingegen der Rand durch einen Amplitudenanstieg charakterisiert wird. Einige Objekte verändern zusätzlich zur lokalen EOD Amplitude auch die lokal vorkommende EOD Wellenform (Abb. 4) (von der Emde & Bleckmann 1992; von der Emde 1993; von der Emde & Bell 1994; von der Emde & Zelick 1995; von der Emde 1998). Hierzu zählen alle lebenden Objekte wie zum Beispiel Insektenlarven und andere Fische, weil sie sowohl resistive als auch kapazitive Komponenten besitzen.

Die aktive Elektrolokation basiert auf der ständigen Analyse solcher elektrischen Bilder (von der Emde & Schwarz 2001). Die Fische können so nicht nur Objekte in ihrer Umgebung detektieren, sondern auch eine Vielzahl an unterschiedlichen Objekteigenschaften wahrnehmen. Somit gewinnen die Fische ein detailliertes Bild ihrer Umwelt und können bestimmte Gegenstände oder Hindernisse eindeutig und zuverlässig identifizieren- eine Fähigkeit, die von enormer Bedeutung für das Überleben in freier Wildbahn ist.

2.3 Die Evolution der schwach elektrischen Fische

2.3.1 Anpassungen zur Verbesserung der elektrosensorischen Wahrnehmung

Die meiste Information über seine Umwelt erhält der Fisch über seine selbstproduzierten elektrischen Signale. Die Mechanismen der Signalproduktion, Signalwahrnehmung und Signalanalyse stehen dadurch unter enormen Selektionsdruck und werden von der Evolution fortwährend angepasst.

Bei dem Afrikanischen Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* können zum Beispiel die Eigenschaften der Haut sowie Form des Fischkörpers als solche Anpassungen betrachtet werden. Eine außerordentlich hohe Dichte an Elektrorezeptoren (hauptsächlich Mormyromasten) findet man vor allem auf dem beweglichen Schnauzenorgan und der so genannten Nasalregion (von der Emde et al. 2008; Amey-Ozel et al. 2012). Beide Strukturen haben unterschiedliche Funktionen. Das Schnauzenorgan ist ein bewegliches Detektionssystem, mit dem die Fische auf kurze Distanzen Beute finden und identifizieren können. Bei der Futtersuche berührt *Gnathonemus petersii* mit der Spitze des Schnauzenorgans den Boden und bewegt es rhythmisch von links nach rechts (von der Emde et al. 2008; Engelmann et al. 2009). Durch dieses „Abtasten“ kann die Umgebung genauestens untersucht werden. Die nasale Region dient dagegen eher der weiträumigen Navigation und dem Auffinden von Hindernissen. Aufgrund der hohen Dichte an spezialisierten Rezeptoren, einer Überrepräsentation beider Strukturen im Gehirn sowie speziellen Verhaltensanpassungen werden das Schnauzenorgan und die Nasalregion von *Gnathonemus petersii* auch als elektrische Foveas bezeichnet (Bacelo et al. 2008; von der Emde et al. 2008). Zu diesen speziell angepassten Verhaltensweisen zählt vor allem das aktive Ausrichten dieser Rezeptoroberflächen, um möglichst viele Informationen über das elektrische Signal zu erhalten.

Solche Adaptionen, die die Produktion und Perzeption des elektrischen Signals verbessern, findet man auch bei den südamerikanischen Gymnotiformes. Zum einen besitzen sie ebenfalls spezielle lokale Hautstrukturen mit besonders hoher Rezeptordichte (Carr et al. 1982; Zakon 1987). Zum anderen kann man bei ihnen auch speziell angepasste Verhaltensweisen beobachten.

Apteronotus albifrons zeichnet sich wie alle Mitglieder der Messeraal-Familie durch eine außergewöhnliche Art der Fortbewegung aus. Aufgrund der wellenförmigen Bewegungen

seiner verlängerten Analflosse kann er problemlos vorwärts und rückwärts schwimmen, sich auf die Seite legen oder auf einer Stelle stehen bleiben (Lannoo & Lannoo 1993). Sein Körper gleitet dabei relativ starr wie ein Messer durch das Wasser. Möglicherweise ist dieser Schwimmstil eine Anpassung um mit hoher Manövrierbarkeit auch in unwegsamem Gelände nach Beute suchen zu können (Shirgaonkar et al. 2008). Früher wurde angenommen, dass mit diesem aalähnlichen Schwimmstil die Modulation der lokalen EOD Amplitude reduziert werden soll, welche sonst die Objektdetektion während der aktiven Elektrolokation beeinträchtigen könnte (Lissmann 1958). Mittlerweile wurde jedoch entdeckt, dass die Pyramidenzellen der ELL relativ unempfindlich für elektrosensorische Stimuli sind, die nur durch Änderungen der Körperhaltung hervorgerufen werden. Diese Eigenschaft ist adaptiv und lässt sich auf die hohe Plastizität der Pyramidenzellen zurückführen. Wenn die gleichen elektrosensorischen Signale immer wieder auftreten, werden sie von den Pyramidenzellen ausgemustert (Bastian 1995; Bell 2001; Sawtell & Bell 2008).

Wenn *Apteronotus albifrons* auf Beutejagd geht, stellt er seinen Körper mit nach unten gerichtetem Kopf auf. Er schwimmt dadurch mit dem Rücken voraus (Lannoo & Lannoo 1993; Nelson & MacIver 1999; MacIver et al. 2001). Auf dem Rücken von *Apteronotus albifrons* befinden sich 2-3-mal mehr ampulläre und tubuläre Rezeptoren als auf den Körperseiten (Carr et al. 1982). Durch diese spezielle Ausrichtung beim Schwimmen wird daher zum einen der Körperteil mit der höchsten Rezeptordichte in eine optimale Position gebracht und zum anderen auch die sensitive Rezeptoroberfläche für den Signalempfang vergrößert. Wenn ein potentiell Beutetier detektiert wurde, schwimmt der Fisch mit leicht seitlich gedrehtem Körper rasch zurück (Lannoo & Lannoo 1993; Nelson & MacIver 1999; MacIver et al. 2001). Auf diese Weise wird das Beutetier am Rücken entlang geführt. Der Fisch „scannt“ so potentielle Beute über seine sensitivste elektrosensorische Oberfläche, bevor er sie frisst (Heiligenberg 1975; Nelson & MacIver 1999).

Die Mechanismen der aktiven Elektrolokation wurden fortwährend optimiert und effizienter gestaltet. Interessanterweise scheint die Fähigkeit zur aktiven Elektrolokation bei den Gymnotiformes und Mormyriiformes im ungefähr gleichen Zeitraum, aber völlig unabhängig voneinander auf zwei verschiedenen Kontinenten ihren Ursprung zu haben (Bullock et al. 1982; Bullock et al. 1983).

2.3.2 Die Konvergenz der Mormyriformes und Gymnotiformes

Die Mormyriformes aus Afrika und Gymnotiformes aus Südamerika stammen beide von unterschiedlichen, nicht-elektrischen Knochenfischvorfahren ab und sind unabhängig voneinander vor etwa 100 Millionen Jahren entstanden (Abb. 6) (Lavoue et al. 2012). Die Evolution des elektrosensorischen Systems bei den schwach elektrischen Fischen gehört unter den Vertebraten zu den beeindruckendsten Beispielen konvergenter Evolution.

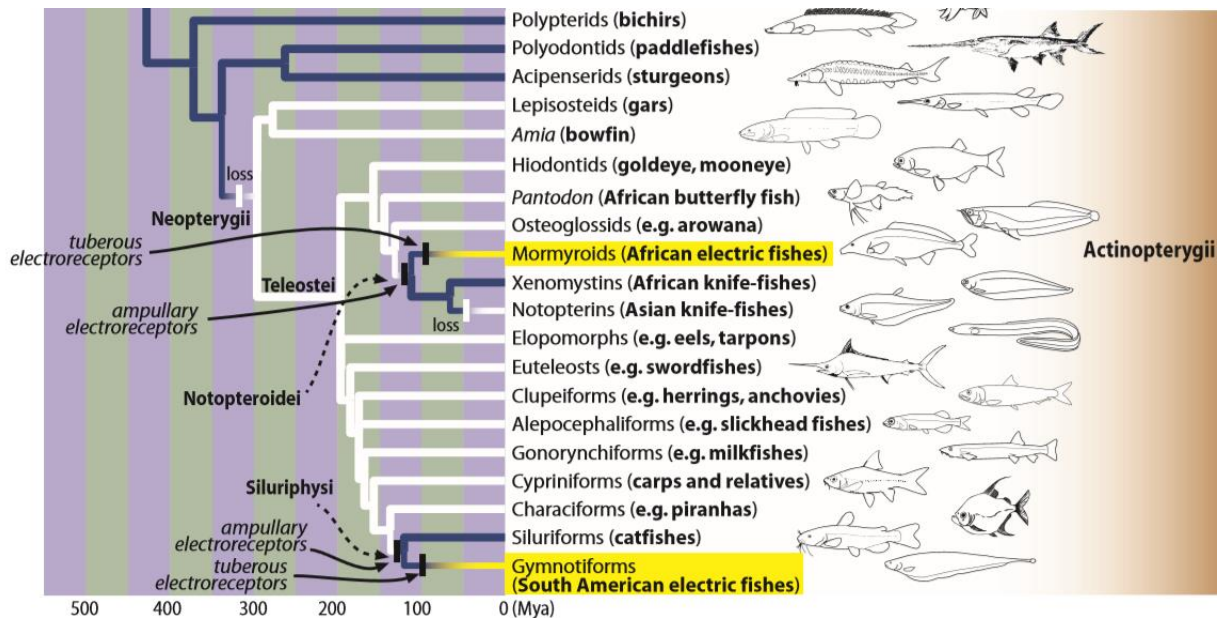


Abbildung 6: Phylogenetische Verteilung der Elektrozepktion bei den Strahlenflossern (Actinopterygii), verändert nach (Lavoue et al. 2012). Die gefärbten Äste zeigen an, ob die jeweiligen Abstammungslinien Elektrozepktionen besitzen: ampulläre Rezeptororgane (dunkelblau), tubuläre und ampulläre Rezeptororgane (gelb), keine Elektrozepktionen (weiß). Die schwarzen Querbalken kennzeichnen die Ursprünge der Mormyriformes und Gymnotiformes. Beide Gruppen haben unterschiedliche Vorfahren und sind beide vor mehr als 100 Millionen Jahren entstanden.

Beide Gruppen haben unabhängig voneinander nicht nur spezialisierte elektrische Organe entwickelt, die schwache elektrische Signale produzieren, sondern auch tubuläre Elektrozepktionen mit besonderer Sensitivität für diese Signale (Alves-Gomes 2001). Bei beiden Gruppen gibt es drei Elektrozepktionstypen mit unterschiedlichen Funktionen und Signalwegen (Hopkins 1995). Diese Anpassungen dienen bei beiden Gruppen der Elektrokommunikation und Elektrolokation. Außerdem findet man in beiden Gruppen Summer und Knatterer (Hopkins 1995). Einige Arten der Mormyriformes und Gymnotiformes zeigen zudem eine ähnliche Morphologie und Ernährungsweise (Abb. 7). Sie haben länglich gestreckte Körper, reduzierte Augen, kleine Münder und verlängerte, röhrenartige Schnauzen (Lavoue et al. 2012).

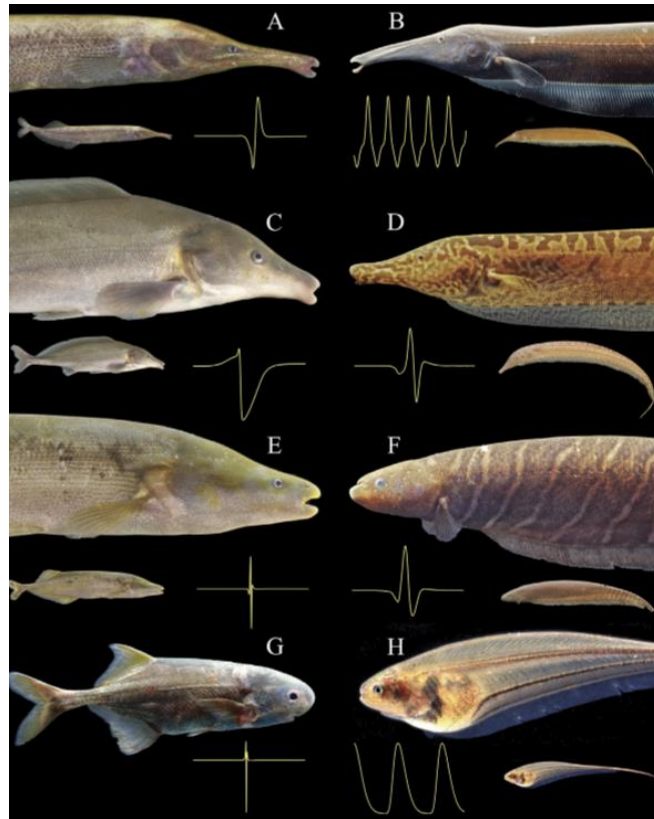


Abbildung 7: Morphologische Konvergenz der schwach elektrischen Fische aus Afrika und Südamerika (Lavoue et al. 2012). Einige Arten der Mormyriiformes aus Afrika (linke Spalte) sind einigen Arten der südamerikanischen Gymnotiformes (rechte Spalte) gegenübergestellt. Es lassen sich Ähnlichkeiten bezüglich der Kopfmorphologie, Körperform und Augengröße erkennen. Zusätzlich wurde für jede Art die Wellenform ihres EODs innerhalb von 5 ms dargestellt. (A) *Mormyrops zanclirostris*, (B) *Sternarchorhynchus oxyrhynchus*, (C) *Mormyrus proboscirostris*, (D) *Rhamphichthys* sp., (E) *Mormyrops anguilloides*, (F) *Gymnotus* sp., (G) *Petrocephalus sullivani*; (H) *Eigenmannia* sp. Die Arten A–D fressen benthische Invertebraten, die Arten E, F sind Fischfresser und G, H ernähren sich von freischwimmenden Invertebraten.

Marrero und Winemiller haben die auffällige morphologische Konvergenz der röhrenschnauzigen Fische der Mormyriiformes und Gymnotiformes untersucht (Marrero & Winemiller 1993). Eine unter den Knochenfischen einzigartige Kopfmorphologie ist bei den Gattungen *Sternarchorhynchus* (Apteronotidae) und *Campylomormyrus* (Mormyridae) völlig unabhängig voneinander evolviert. Bei diesen Fischen sind alle Knochen der vorderen Kopfregion verlängert und laufen keilförmig zusammen. Die dünnen Kieferknochen bilden zusammen eine Zange, mit der die Fische kleine aquatische Insekten greifen können. Dieser spezialisierte Futterapparat erlaubt es den Fischen zuerst benthische Insektenlarven aus ihren schmalen Gängen zu lösen und diese danach einzusaugen (grasp-suction). Konvergente Verhaltensweisen vor allem im sozialen Kontext lassen sich auch zwischen weiteren Arten der Mormyriiformes und Gymnotiformes beobachten. Die Fische beider Gruppen modulieren die Entladungen ihrer elektrischen Organe auf unterschiedliche

Weise um mit ihren Artgenossen zu kommunizieren (Bullock et al. 1975; Marrero & Winemiller 1993; Winemiller & Adite 1997; Rose 2004). Zum Beispiel wurde die bereits beschriebene Jamming Avoidance Response nicht nur bei nah verwandten Familien der südamerikanischen Gymnotiformes gefunden, sondern auch bei einer Art der Mormyriiformes aus Afrika. *Gymnarchus niloticus* kann genau wie *Eigenmannia* seine EOD Frequenz entweder erhöhen oder erniedrigen, wenn er einem Artgenossen mit gleicher Frequenz begegnet (Kawasaki 1993). Einige Arten aus beiden Gruppen zeigen zudem ein sehr ähnliches Schwimm- und Reproduktionsverhalten (Bullock et al. 1982; Winemiller & Adite 1997; Kirschbaum & Schugardt 2002).

Trotz der beeindruckenden Konvergenz in vielen Aspekten gibt es zwischen den Mormyriiformes und Gymnotiformes natürlich auch einige Unterschiede. Diese Unterschiede machen deutlich, dass die Fische dieser Gruppen unabhängig voneinander, ohne sich jemals zu begegnen, auf zwei unterschiedlichen Kontinenten evolviert sind. Zum Beispiel unterscheidet sich die Lage der elektrischen Organe am Fischkörper zwischen den zwei Gruppen. Bei den afrikanischen Mormyriiformes findet man das relativ kleine elektrische Organ am Schwanzflossenstiel (Lissmann & Machin 1958; Szabo 1960). Im Gegensatz dazu erstreckt sich das elektrische Organ der Gymnotiformes vom Schwanz aus über einen Großteil des Fischkörpers (Knudsen 1975). Ihr elektrisches Organ ist zudem aus unterschiedlichen, koordinierbaren Teilen aufgebaut (Caputi et al. 1989). Aufgrund der unterschiedlichen Organisation und Position der elektrischen Organe ergeben sich auch Unterschiede hinsichtlich der Ausrichtung der elektrischen Felder. Bei den Mormyriiformes verläuft das elektrische Feld relativ gleichmäßig über die vordere Körperoberfläche vor dem elektrischen Organ. Dort befinden sich auch die meisten Elektrozeporen (Bell 1989; Bell et al. 1989). Dagegen sind bei den Gymnotiformes die Elektrozeporen über den ganzen Körper verstreut (Zakon 1987, 1988). Die lokal vorkommenden EODs können sich bei den Gymnotiformes aufgrund des Aufbaus ihrer elektrischen Organe relativ stark unterscheiden (Caputi 1999).

Außerdem gibt es bestimmte morphologische Spezialisierungen, die nur bei einzelnen Arten der Gymnotiformes oder Mormyriiformes auftauchen. Bei den Mormyriiformes ist *Gnathonemus petersii* zum Beispiel die einzige Art mit einer verlängerten schlauchartigen Unterlippe, dem sogenannten Schnauzenorgan (Amey-Ozel et al. 2012). Bei den Gymnotiformes aus Südamerika scheint es dazu kein Pendant zu geben (Winemiller & Adite 1997).

Offensichtlich haben sich bei den schwach elektrischen Fischen aus völlig unterschiedlichen Ausgangsformen aufgrund gleicher ökologischer Zwänge ähnliche Strukturen und Verhaltensweisen ausgebildet. Diese konvergente Evolution der Mormyriiformes und Gymnotiformes ist das Ergebnis fortwährender Anpassungen an ihre jeweiligen Lebensräume, welche durch sehr ähnliche Umweltbedingungen gekennzeichnet werden.

2.4 Die Ökologie der schwach elektrischen Fische

Die meisten Vertreter schwach elektrischer Fische gehören zu den weit verwandten Gruppen der Mormyriiformes aus Afrika und der Gymnotiformes aus Südamerika (Lowe-McConnell 1987). Beide Gruppen kommen in tropischen, eher trüben Süßgewässern vor und besetzen als benthische Tiere ähnliche ökologische Nischen. Den afrikanischen Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* findet man zum Beispiel vor allem in schlammigen Flüssen in zentralafrikanischen Regenwäldern. In der Nacht geht *G. petersii* auf dem Grund des Flusses auf die Nahrungssuche. Am Tag versteckt er sich in der Vegetation, zwischen Steinen oder in Höhlen des Flussufers (Kamdem Toham & Teugels 1997). Die hier untersuchte Art *Apteronotus albifrons* aus Südamerika gehört ebenfalls zu den nachtaktiven Jägern. Seine Verbreitung reicht von Panama über Venezuela bis nach Paraguay. Man findet ihn auch in den Paraná Flüssen und im Amazonas Becken in Peru (www.fishbase.org). Dort lebt er vorwiegend in schnell fließenden Bächen mit sandigem Boden. Er ernährt sich bevorzugt von Mückenlarven und kleinen terrestrischen Arthropoden (Winemiller & Adite 1997).

Als nachtaktive Tiere können sich die schwach elektrischen Fische nicht auf ihren visuellen Sinn verlassen. Sie haben stattdessen eine völlig andere lichtunabhängige Strategie entwickelt- das elektrosensorische System. Während der aktiven Elektrolokation können schwach elektrische Fische sogar bei Nacht oder in sehr trüben Gewässern ein detailliertes Bild ihrer Umgebung wahrnehmen (von der Emde 2006). Eine grundlegende Voraussetzung hierfür ist, dass die Fische mit ihrem elektrosensorischen System eine Vielzahl an unterschiedlichen Objektparameter wahrnehmen und die Objekte damit eindeutig identifizieren können (von der Emde & Fetz 2007; von der Emde et al. 2010).

2.5 Die Objektdiskrimination während der aktiven Elektrolokation

2.5.1 Aspekte der Objektunterscheidung

Anders als bei optischen Bildern sind elektrische Bilder nicht nur von der Form, Größe und den geometrischen Eigenschaften eines Objekts abhängig, sondern noch von weiteren Faktoren wie zum Beispiel dem Abstand und der Position des Objekts, der Morphologie des Fischkörpers, der Anwesenheit anderer Objekte sowie des Umgebungshintergrunds und der Leitfähigkeit des Wassers (Caputi et al. 1998; Caputi & Budelli 2006; Engelmann et al. 2008). Für den menschlichen Betrachter haben die elektrischen Bilder daher eine recht unvorhersehbare Erscheinung. Die schwach elektrischen Fische können aber allein mit den elektrischen Bildern eine enorme Vielfalt an unterschiedlichen Objekten identifizieren und voneinander unterscheiden (Lissmann & Machin 1958; von der Emde & Fetz 2007; Caputi et al. 2008; von der Emde et al. 2010).

Mit Hilfe von Verhaltensexperimenten wurde untersucht, welche Faktoren eine wichtige Rolle bei der Objektdiskrimination spielen. Die Fische wurden dabei auf einen bestimmten Gegenstand trainiert (S+) (von der Emde & Fetz 2007; von der Emde et al. 2010; Walton & Moller 2010; Fechner 2012). In der Konditionierungsphase wurde der Gegenstand S+ zusammen mit einem anderen Gegenstand (S-) präsentiert. S+ und S- haben sich in mindestens einer Eigenschaft wie zum Beispiel dem Material oder der Größe voneinander unterschieden. In der darauffolgenden Testphase wurden die ursprünglichen Trainingsbedingungen auf unterschiedlichste Weise verändert. Zum Beispiel wurde S+ weiterhin aber mit anderen Gegenständen oder an einer anderen Stelle im Raum präsentiert. Trotz der veränderten Bedingungen sollten sich die Fische auf Grundlage des vorangegangenen Trainings weiterhin für eine Alternative entscheiden (two-alternative forced choice procedure). Auf diese Weise konnten einige Objekteigenschaften und andere Faktoren bestimmt werden, die von besonderer Bedeutung für die Detektion und Unterscheidung von Objekten zu sein scheinen:

- *die elektrische Leitfähigkeit und Kapazität von Objekten*

Die Fische können die ohmschen Eigenschaften eines Objekts sehr präzise messen, da die lokale EOD Amplitude des elektrischen Bildes unter anderem direkt vom elektrischen Widerstand eines Objekts abhängt (Caputi et al. 1998; Engelmann et al. 2008). Wie bereits beschreiben wurde, produzieren Leiter und Nichtleiter gegensätzliche elektrische Bilder

auf die elektrosensitive Haut des Fisches. Die Fische können aber nicht nur zwischen einem Isolator und Objekten mit geringen elektrischen Widerständen unterscheiden sondern auch zwischen Objekten, die sich in ihrer elektrischen Leitfähigkeit nur subtil unterscheiden (von der Emde & Ronacher 1994; von der Emde 1999).

Schwach elektrische Fische können außerdem unabhängig von den resistiven Eigenschaften auch die elektrische Kapazität eines Objekts bestimmen (von der Emde 1999). Diese Fähigkeit ermöglicht es den Fischen, zwischen belebten und unbelebten Objekten in ihrer natürlichen Umgebung unterscheiden zu können (Heiligenberg 1973; von der Emde 1990). Elektrische Kapazität, die Fähigkeit elektrische Ladungen zu speichern, ist unter anderem eine Eigenschaft von lebenden Organismen. In der Nähe eines schwach elektrischen Fisches verändert ein lebendes Objekt nicht nur die lokale EOD Amplitude, sondern auch die lokale EOD Wellenform (von der Emde 1990; von der Emde 1998). Anhand der Veränderungen der EOD Wellenform können die afrikanischen Mormyriiformes kapazitive Objekte aufspüren (von der Emde & Bleckmann 1992; von der Emde 1993; von der Emde & Bell 1994; von der Emde & Bleckmann 1997; von der Emde 1999). Die Gymnotiformes aus Südamerika messen dagegen die durch das lebende Objekt ausgelöste, zeitliche Phasenverschiebung des EODs (von der Emde 1999).

▪ *Form, Volumen und Material der Objekte*

Von der Emde und Fetz haben in einer Studie an *Gnathonemus petersii* untersucht, welche Objekteigenschaften vom Fisch für die Unterscheidung zwischen unterschiedlichen Objekten genutzt werden (von der Emde & Fetz 2007). Alle Fische haben dabei erfolgreich gelernt zwischen zwei Objekte mit unterschiedlicher Form beziehungsweise unterschiedlichem Volumen zu unterscheiden. Im Anschluss wurden den Fischen neue Objekte präsentiert, die sich in mindestens einer Eigenschaft von den Trainingsobjekten unterschieden haben. Dabei kam heraus, dass vor allem die Form, das Material und das Volumen der Objekte eine wichtige Rolle für die Diskrimination spielten. Die Fische achteten besonders auf die relativen Unterschiede zwischen den Objekten (von der Emde & Fetz 2007; von der Emde et al. 2010). In den späteren Testdurchläufen hatte dies zur Folge, dass die Fische die Objekte, die S+ am ähnlichsten waren, bevorzugten, wohingegen die Objekte mit großer Ähnlichkeit zu S- eher gemieden wurden.

Laut einer anderen Studie nutzt *Gnathonemus petersii* die Form als wichtigsten Objektparameter für die Unterscheidung von Objekten (von der Emde & Schwarz 2000).

Die Form scheint wichtiger zu sein als das Material oder die Größe des Objekts. Wurde ein Metallwürfel (S+) zum Beispiel durch einen Plastikwürfel ersetzt und zusammen mit andersförmigen Gegenständen (S-) gezeigt, hat der Fisch diesen Würfel klar über allen Alternativen bevorzugt. Dieses Ergebnis muss allerdings mit Vorsicht betrachtet werden, da die schwach elektrischen Fische bestimmte Objekteigenschaften bevorzugen.

▪ *Präferenzen für bestimmte Objekteigenschaften*

Durch die bereits beschriebene Studie von Gerhard von der Emde und Fetz wurde auch entdeckt, dass schwach elektrische Fische bestimmte Objekteigenschaften präferieren und positiv bewerten (von der Emde & Fetz 2007). Objekte mit solchen positiven Eigenschaften werden auch ohne Training eher von den Fischen bevorzugt. Hierzu zählen zum Beispiel Objekte aus Plastik oder mit geringem Volumen. Präsentiert man dazu im direkten Vergleich metallische bzw. sehr große Objekte, werden diese von den Fischen eher gemieden. In dieser Studie wurde zum Beispiel der metallische Gegenstand S- gegen einen Gegenstand aus Plastik ausgetauscht. Erstaunlicherweise wurde der neue S- aus Plastik gegenüber dem metallischen S+ bevorzugt. Diese Präferenzen könnten damit zusammenhängen, dass Gegenstände aus Metall oder mit großem Volumen zu einem extremen Anstieg der lokalen EOD Amplitude führen und sich für den Fisch „unangenehm“ anfühlen (Bell 1990).

▪ *die Objektgröße und Position im Raum*

Des Weiteren wurde gezeigt, dass *Gnathonemus petersii* dreidimensionale Objekte unabhängig von den Trainingsbedingungen und deren Position im Raum identifizieren kann (von der Emde et al. 2010). Insbesondere erkannte die Mehrzahl der getesteten Fische das Objekt, auf das sie trainiert wurden, auch dann noch, wenn es im Raum rotiert wurde. Diese Fische zeigten somit Rotationsbeständigkeit bei der Objektdiskrimination.

Die Objektgröße wurde von den Fischen unabhängig vom Abstand des Objekts ermittelt. In dieser Studie haben die Fische immer den kleinen Würfel gewählt, auf den sie trainiert wurden. Dies ist eine beeindruckende Fähigkeit, da die Größe eines Objekts nur anhand der Breite des elektrischen Bildes und dem Abstand des Objekts gemessen werden kann (von der Emde 2006). Der Fisch kann aber anhand einzelner Parameter des elektrischen Bildes wie zum Beispiel dem Amplitudenmaximum im Zentrum noch keine Information über den Abstand eines Objekts gewinnen.

▪ *der Abstand eines Objekts und dessen Einfluss auf die Objektidentifikation*

Die Distanzwahrnehmung ist sehr kompliziert, da verschiedene Objekte mit unterschiedlichem Abstand zum Fisch sehr ähnliche elektrische Bilder auf die Haut des Fisches projizieren können. Wenn sich ein Objekt von einem elektrischen Fisch entfernt, wird sein auf die Körperoberfläche projiziertes elektrisches Bild größer (von der Emde et al. 1998). Außerdem nimmt die maximale Amplitude im Zentrum ab und am Rande des elektrischen Bildes zu. Der Kontrast zwischen Zentrum- und Randbereich wird geringer (Abb. 8 und 9).

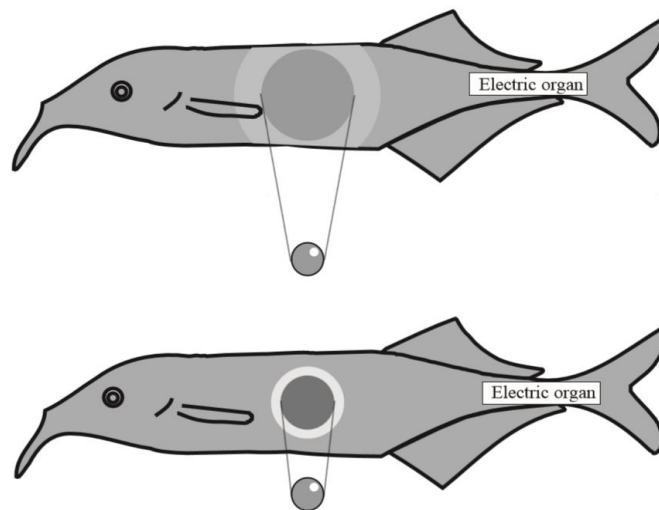


Abbildung 8: Schematische Darstellung der Generation eines elektrischen Bildes durch eine Metallkugel aus zwei unterschiedlichen Distanzen zum Fisch (von der Emde 1999). Die Größe des elektrischen Bildes und die Amplitude verändern sich mit der Objektdistanz. Ein Objekt, das weiter vom Fisch entfernt ist (oben), produziert ein größeres elektrisches Bild mit einem relativ kleinen Amplitudenunterschied zwischen dem zentralen und dem äußeren Bildbereich (angedeutet durch Graustufen). Wenn das gleiche Objekt näher kommt (unten), wird das elektrische Bild kleiner. Die Maximalamplitude und der Kontrast zwischen Zentrum- und Randbereich steigen.

Die Maximalamplitude ist aber ein Parameter des elektrischen Bildes, der von vielen Faktoren bestimmt wird. Zusätzlich zum Abstand des Objekts hängt die Amplitude auch noch vom elektrischen Widerstand und der Größe des Objekts ab (Bell 1990; von der Emde 1998). Ein kleines Objekt kann daher zum Beispiel ein sehr ähnliches elektrisches Bild wie ein größeres Objekt, das näher beim Fisch positioniert ist, auf die Hautfläche des Fisches projizieren. Dennoch schaffen es die schwach elektrischen Fische die Distanz eines Objekts unabhängig von dessen Größe, Form oder Material während der aktiven Elektrolokation zu messen (von der Emde et al. 1998; von der Emde 1999, 2004).

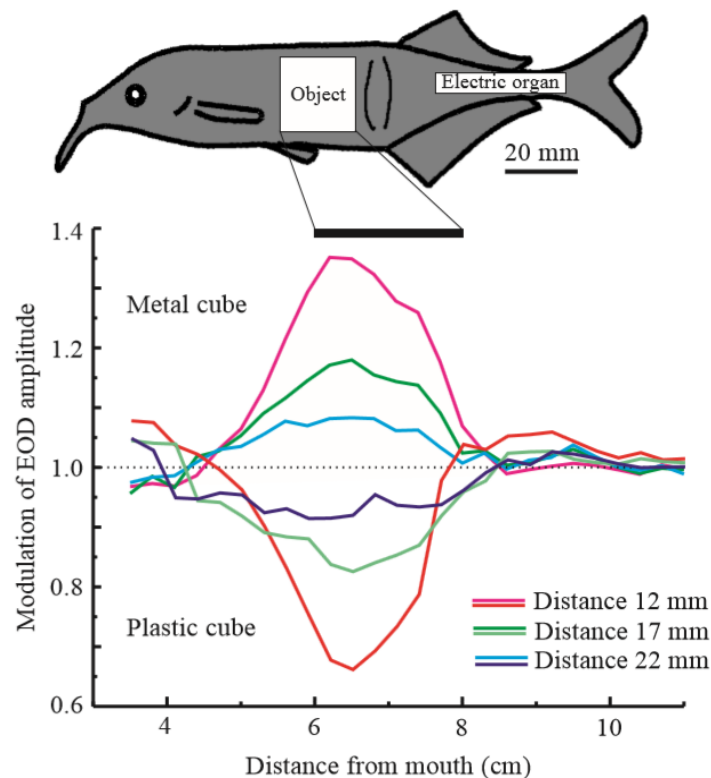


Abbildung 9: Veränderungen der lokalen EOD Amplitude in Abhängigkeit von der Distanz eines Objekts (von der Emde 1999). Oben: laterale Ansicht von *Gnathonemus petersii* mit einem Würfel (Kantenlänge 2 cm), der für die Messungen des elektrischen Bildes positioniert wurde. Unten: elektrische Bilder, die durch einen Metall- bzw. Plastikwürfel (obere bzw. untere Kurven) hervorgerufen werden. Beide Würfel wurden in drei unterschiedlichen Abständen zum Fisch platziert. Die elektrischen Bilder wurden an der Mittellinie des Fisches gemessen. Die Modulation der maximalen EOD Amplitude, ausgelöst durch die Präsenz des Objekts, wurde gegen die Distanz auf dem Fischkörper (0 cm entspricht der Mundöffnung) aufgetragen. Der horizontale schwarze Balken markiert die Position des Objekts. Für den Metallwürfel ergibt sich das typische Mexikaner Hut Profil mit einem Amplitudenanstieg in der Mitte und einem Abfall am Rand (rosa Kurve). Mit zunehmender Entfernung nehmen die Maximalamplitude sowie die Amplitudendifferenz zwischen Zentrum und Randbereich ab (dunkelgrüne und hellblaue Kurve). Für den Plastikwürfel als Nichtleiter ergibt sich das umgekehrte Profil (untere Kurven).

In einem Versuch musste *Gnathonemus petersii* immer das von sich weiter entfernte Objekt auswählen (Schwarz & von der Emde 2001). Alle Fische haben nicht nur gelernt die Distanz zweier identischer Metallwürfel zu bestimmen, sondern auch die zweier völlig unterschiedlicher Objekte. Mittlerweile ist bekannt, dass die schwach elektrischen Fische die Distanz eines Objekts mit Hilfe zweier Parametern des elektrischen Bildes ermitteln können. Das Verhältnis von maximaler Amplitudensteigung zur maximalen Amplitude des Bildes (Slope-Amplitude Ratio, SAR) hängt nur von der Objektdistanz ab und kann somit vom Fisch für die Abstandsmessung benutzt werden (von der Emde et al. 1998; von der Emde 1999, 2004). Je kleiner das SAR Verhältnis ist, desto weiter entfernt befindet sich das Objekt von der Fischhaut.

Bei der aktiven Elektrolokation handelt es sich um ein Nahfeld-Orientierungssystem, welches nur bis zu einer Distanz von einer Fischlänge funktioniert (Nelson & MacIver 1999; MacIver et al. 2001; Schwarz & von der Emde 2001; von der Emde et al. 2010). *Gnathonemus petersii* kann zum Beispiel Objekte bis zu einem Abstand von einer Fischlänge detektieren. Für die Identifikation eines Objekts werden jedoch kürzere Distanzen benötigt. Innerhalb dieses Bereichs können die Fische aber Objekte unabhängig von ihrem Abstand identifizieren (von der Emde 2004; von der Emde et al. 2010).

Die maximale Distanz für die Objektdetektion ist außerdem stark von der elektrischen Leitfähigkeit des umgebenden Wassers abhängig (MacIver et al. 2001). Mit zunehmender Konduktivität nimmt die mittlere Entfernung ab, bei der Objekte noch durch aktive Elektrolokation aufgespürt werden können.

▪ *Umgebungshintergrund*

Fechler hat in einer Studie die Bedeutung des Umgebungshintergrunds für die Objektdiskrimination untersucht (Fechler 2012). Mehrere Fische der Art *Gnathonemus petersii* mussten dafür zwei verschiedenen Objekte vor unterschiedlichen Hintergründen unterscheiden. Stationäre Hintergründe, sowie einfache als auch strukturierte Hintergründe nahmen kaum Einfluss auf die Objektunterscheidung. Bewegliche Hintergründe wie zum Beispiel eine Wasserpflanze erhöhten jedoch die Reichweite der Objektdiskrimination während der aktiven Elektrolokation, sodass die Fische in dieser Studie auch noch Objekte bis zu einer Distanz von 5 cm unterscheiden konnten.

▪ *Bedeutung anderer Sinne für die Objektdiskrimination*

Für das Auffinden von Beute nutzen die Fische zusätzlich zu ihrem elektrischen Sinn auch anderen Sinnesmodalitäten. Es wurde mit unterschiedlichen Experimenten gezeigt, dass *Gnathonemus petersii* bei der Jagd nicht komplett von einer Sinneseinrichtung abhängig ist (von der Emde & Bleckmann 1998). Selbst elektrisch stillgelegte Fische konnten sich mühelos in der Dunkelheit zurechtfinden und ihre Beute problemlos auffinden. Mit dem Seitenlinienorgan können sie Wasserbewegungen wahrnehmen, genauso wie auch der visuelle und olfaktorische Sinn zum Detektieren und Identifizieren der Beute beitragen kann. Die Studie hat zudem aufgedeckt, dass jeder Fisch eine individuelle Strategie bei der Futtersuche verfolgt und dabei bestimmte Sinnesmodalitäten bevorzugt.

Dies sind nur einige Faktoren, die für die Objektunterscheidung während der aktiven Elektrolokation eine wichtige Rolle spielen. Aufgrund der komplexen Erscheinung der elektrischen Bilder ist es von enormer Bedeutung, dass die Fische möglichst viele Informationen aus ihrer Umwelt gewinnen können. Viele Arten schwach elektrischer Fische „informieren“ sich daher gezielt mit speziellen Verhaltensweisen über bestimmte Objekte in ihrer nahen Umgebung. *Gnathonemus petersii* aus Afrika zeigt in Gegenwart von neuen sensorischen Stimuli ein elektromotorisches Verhalten, das „novelty response“ genannt wird (Post & von der Emde 1999). Es handelt sich hierbei um einen vorübergehenden Anstieg der EOD Rate. Da der Fisch mit jeder Entladung seines elektrischen Organs wichtige Informationen über seine Umwelt geliefert bekommt, führt eine Erhöhung der EOD Rate während der aktiven Elektrolokation unweigerlich zu einem gesteigerten Informationsfluss für den Fisch (Meyer 1982; Post & von der Emde 1999; von der Emde 1999)

2.5.2 Die Bedeutung relativer Objektunterschiede

Laut früheren Studien war man der Meinung, dass schwach elektrische Fische bei der Objektunterscheidung vor allem auf die relativen Unterschiede zwischen den Objekten achten (von der Emde & Fetz 2007). Man spricht in diesem Fall von relativer Objektdiskrimination. Der Fisch trifft seine Entscheidung aufgrund des direkten Vergleichs beider zur Wahl stehender Objekte. Obwohl die Fische nur auf ein Objekt (S+) trainiert werden sollten, haben sie sich während des Trainings nicht nur die Eigenschaften von S+, sondern auch die des Objekts S- eingeprägt.

In einer neueren Studie wurde daher untersucht, ob die Fische nur auf die Eigenschaften des Objekts S+ trainiert werden können (von der Emde et al. 2010). Dafür wurde das Objekt S+ in den Trainingsdurchgängen mit unterschiedlichen S- Alternativen präsentiert. Die Trainingsphase hat in diesem Experiment länger gedauert als in anderen Konditionierungsversuchen, da sich die Fische aufgrund der ständig wechselnden S- Objekte nur die Eigenschaften von S+ einprägen konnten. Am Schluss haben die Fische ihr Objekt S+ aber unabhängig von den S- Alternativen aus dem Training wiedererkannt. Dies war auch noch der Fall, wenn völlig neue S- Objekte, die nicht im Training verwendet wurden, in Kombination mit S+ präsentiert wurden. Die Studie hat zudem aufgedeckt, dass der Fisch während des Lernprozesses charakteristische Eigenschaften des positiven Stimulus extrahiert. Diese Objekteigenschaften werden dann vom Fisch für die Wieder-

erkennung benutzt. Zum Beispiel wurde das Objekt „little man“ (S+), bestehend aus einem Kegel mit einer Kugel auf der Spitze, vor allem anhand des Kugelkopfs erkannt. Wenn dem Fisch die einzelnen Bestandteile von „little man“ zusammen mit neuen Stimuli gezeigt wurden, war das Ergebnis (Anzahl korrekter Entscheidungen) für die Kugel fast identisch zum Ergebnis für das ursprüngliche Objekt „little man“. Wenn nur der Kegel zusammen mit einem neuen Objekt präsentiert wurde, hat sich die Leistung des Fisches auf nur noch 59% korrekte Entscheidungen verringert.

Obwohl die Fische in diesem Versuch nur auf ein Objekt und dessen Eigenschaften trainiert wurden, waren in den darauffolgenden Testdurchläufen immer noch zwei Objekte präsent. Die Fische konnten ihre Entscheidung weiterhin aufgrund des direkten Vergleichs zweier Objekte, also durch relative Objektdiskrimination, treffen.

2.6 Ziel des Konditionierungsversuches

In meiner Arbeit möchte ich daher die Fähigkeit zur absoluten Objektunterscheidung bei den schwach elektrischen Fischen untersuchen. Unter der absoluten Objektunterscheidung versteht man das Treffen einer Entscheidung anhand eines Objekts, das in der vorangegangenen Konditionierungsphase präsent war. Diese kognitive Aufgabe verlangt zum einen, dass sich die Fische an bestimmte Objekte erinnern können. Zum anderen müssen die Fische einzelne Objekte, ohne sie mit anderen Objekten zu vergleichen, richtig einordnen können. Meine **Arbeitshypothese** lautet, dass *Apteronotus albifrons* zwei Objekte aus unterschiedlichen Materialien absolut, das heißt ohne sie direkt miteinander vergleichen zu können, unterscheiden kann.

Die beschriebenen Konditionierungsversuche haben bereits gezeigt, dass sich schwach elektrischen Fische an bestimmte Objekte bzw. Objekteigenschaften erinnern können (Walton & Moller 2010). Zudem ist von den schwach elektrischen Fischen auch bekannt, dass spezifische Kommunikationssignale im Langzeitgedächtnis gespeichert werden. *Apteronotus leptorhynchus* kann sich beispielsweise für mindestens 3 Tage an spezifische EOD Frequenzen individueller Artgenossen erinnern (Harvey-Girard et al. 2010). Man weiß allerdings noch nicht, ob die schwach elektrischen Fische auch ein solches absolutes Gedächtnis für Objekte besitzen.

Für meine Arbeit wurden vier Fische der südamerikanischen Art *Apteronotus albifrons* in einem operanten Konditionierungsversuch darauf trainiert, anhand eines Metall- bzw. Plastikwürfels die richtige Abzweigung in einem Y-Gangsystem zu wählen. Die Fische

sollten dabei lernen in den Arm des Y-Gangsystems zu schwimmen, vor dem das Objekt S+ platziert wurde. In der darauffolgenden Testphase wurde ein Würfel aus dem Trainingsbecken genommen. Die Fische mussten sich nun anhand eines Objekts (S+ oder S-), also durch absolute Objektdiskrimination, für die richtige Abzweigung entscheiden. Die richtige Abzweigung lag bei der Präsentation von S+ hinter S+. Bei der Präsentation von S- sollte der Fisch die Abzweigung auf der gegenüberliegenden Seite von S- wählen. Ihre Entscheidung konnten die Fische in den Testdurchläufen also immer nur anhand eines einzigen Würfels treffen.

3 MATERIAL UND METHODEN

3.1 Fischherkunft und -haltung

Es wurden 4 Fische der Art *Apteronotus albifrons* (Fisch 1, 2, 3, 4) trainiert und anschließend auf ihre Fähigkeit zur absoluten Objektunterscheidung getestet. Die Fische stammen aus Südamerika und wurden von einem Großhändler (Aquarium Glaser, Deutschland) importiert. Die Körperlänge der Fische lag bei ungefähr 15-22 cm. Fisch 1 und Fisch 2 sowie Fisch 3 und Fisch 4 wurden jeweils gemeinsam in einem Becken (60 x 30 x 30 cm bzw. 80 x 50 x 50 cm) mit Filtersystem gehalten. Die Wassertemperatur in den Aquarien betrug ungefähr 26°C. Die Wasserleitfähigkeit lag im Aquarium von Fisch 1 und Fisch 2 bei etwa $370 \pm 20 \mu\text{S}$ und im Aquarium von Fisch 3 und Fisch 4 bei $270 \pm 20 \mu\text{S}$. Der Hell/Dunkel Zyklus war auf 12h:12h eingestellt. Für den Konditionierungsversuch wurden die Fische für ungefähr 50 min aus ihrem Aquarium genommen und nach den Trainingsdurchgängen wieder zurückgesetzt.

3.2 Experimenteller Aufbau

Das Trainingsbecken ($52 \times 52 \times 30 \text{ cm}^3$) wurde in zwei Bereiche gegliedert (Abb. 10). Die kleinere Startkammer ($52 \times 8 \times 30 \text{ cm}^3$) war durch eine graue PVC Wand von der größeren Trainingskammer ($52 \times 44 \times 30 \text{ cm}^3$) abgetrennt. Beide Kammern waren durch eine Schiebetür ($12,4 \times 24 \text{ cm}^2$) miteinander verbunden.

Im Trainingsbecken befand sich ein y-förmiges Gangsystem aus grauen PVC Platten, welches direkt an die Schiebetür in der Trennwand angeschlossen war. An der Gabelung des Y-Gangsystems wurden zwei umgestülpte Blumentöpfe (Terrakotta, Durchmesser 5 cm, Höhe 5 cm) platziert. Auf jeden Blumentopf wurde ein Würfel (Kantenlänge 2,5 cm) gelegt. Ein Würfel bestand aus nichtleitendem grauen PVC, der andere aus Messing mit einer elektrischen Leitfähigkeit von $15 \text{ m}\cdot\Omega^{-1}\cdot\text{mm}^{-2}$ (Quelle: Werkstoffdatenblätter, elektrische Leitfähigkeit bei einer Temperatur von 20°C). Die Position der Würfel (links oder rechts) wurde für jeden Trainingsdurchgang zufällig bestimmt. Dabei wurde darauf geachtet, dass jeder Würfel auf beiden Seiten gleich häufig präsentiert wurde. Wenn die Position der Würfel in zwei aufeinanderfolgenden Durchgängen identisch war, wurden die Würfel trotzdem kurz von den Blumentöpfen gehoben und wieder darauf platziert.

Alle vier Außenwände des Trainingsbeckens wurden mit einer undurchsichtigen schwarzen

Plastikfolie verkleidet. Der Raum wurde während den Trainingsdurchgängen nur indirekt durch das Licht des Nebenraums beleuchtet, sodass das Becken fast komplett im Dunkeln stand. Die Bedingungen im Trainingsbecken wurden so konstant wie möglich gehalten. Die Wassertemperatur lag bei 25 ± 1 °C und die Wasserleitfähigkeit betrug 380 ± 30 µS.

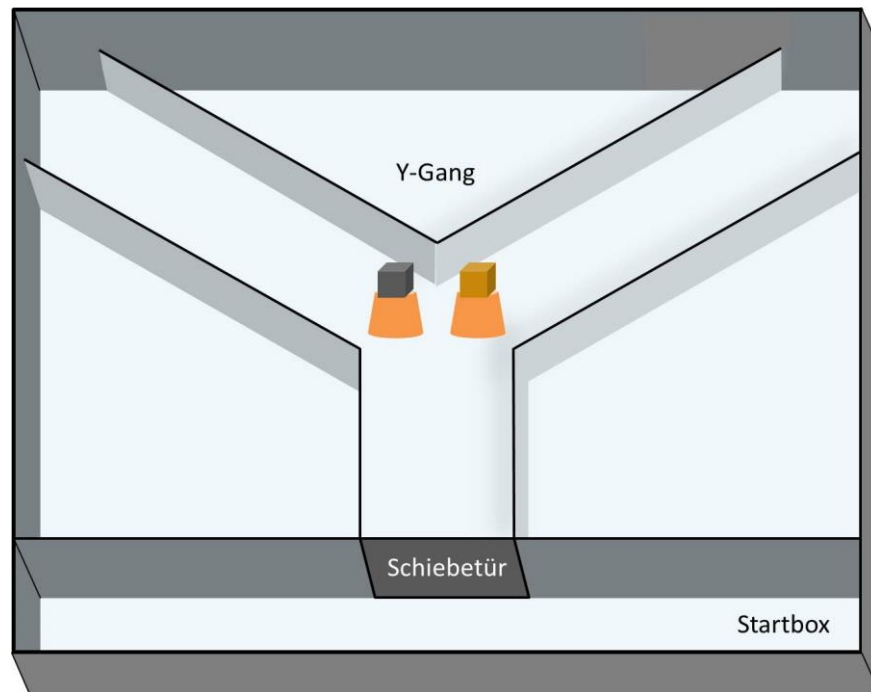


Abbildung 10: Schematische Darstellung des Trainingsbeckens mit Y-Gangsystem. Über eine Schiebetür war die Startbox mit dem Y-Gangsystem verbunden. An der Gabelung wurden zwei Würfel auf umgestülpte Blumentöpfe platziert. Die Würfel waren bis auf das Material identisch (links: PVC, rechts: Messing).

3.3 Konditionierungsversuch

3.3.1 Eingewöhnungsphase

Zu Beginn des Experiments wurden die Fische zuerst ein bis zwei Tage lang nur im Trainingsbecken gefüttert. So konnten die Fische die neue Umgebung und die Fütterungsprozedur kennen lernen. Mit einer Einwegpipette wurden ihnen über dem Würfel (S+), auf den sie später trainiert werden sollten, eine lebende rote Mückenlarve (Amtra Aquaristik GmbH Rodgau, Premium live Jumbo rote Mückenlarven, 80 ml) angeboten. Pro Tag wurden ungefähr 10-15 Mückenlarven an einen Fisch verfüttert.

Nach dieser ersten Akklimatisierungsphase wurden die Fische an den späteren Ablauf der Trainingsdurchgänge gewöhnt. Dabei sollten die Fische zunächst lernen zwei Würfel mit unterschiedlicher elektrischer Leitfähigkeit zu unterscheiden. Vor jedem Durchgang

wurden die Würfel zufällig auf dem linken und dem rechten Blumentopf platziert. Die Position der Würfel wurde vor jedem Trainingstag durch Münzwurf bestimmt. Mit dem Öffnen der Schiebetür wurde ein Durchgang gestartet. Die Fische konnten nun in das Y-Gangsystem schwimmen und ein Objekt auswählen. Über dem Würfel (S+) wurde ihnen eine Mückenlarve mit der Pipette angeboten. Nach und nach wurde die Pipette mit der Mückenlarve immer weiter hinten in den Armen des Y-Gangsystems präsentiert. So sollte sichergestellt werden, dass der Fisch eine Assoziation zwischen dem positiven Stimulus und der Wahl des Ganges aufbaut. Wenn ein Fisch die Abzweigung mit dem richtigen Objekt (S+) gewählt hat, wurde er im Gang mit einer Mückenlarve belohnt. Nach dem Fressen der Larve oder auch ohne Fressen nach Ablauf einer Minute musste der Fisch wieder zurück in die Startkammer. Nach und nach wurde die Belohnung immer mehr vom Stimulus entkoppelt. Der Fisch wurde immer weiter weg vom Würfel belohnt, bis die Mückenlarve schließlich ganz am Ende eines Y-Armes gegeben wurde (Abb. 11). Wenn ein Fisch dieses Stadium erreicht hatte, wurde mit dem eigentlichen Training begonnen.

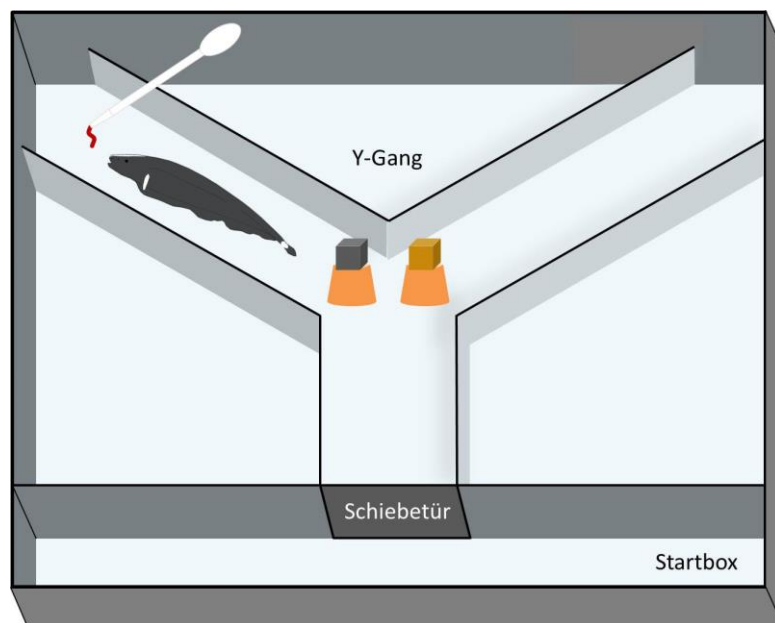


Abbildung 11: Ziel der Eingewöhnungsphase. Am Ende der Eingewöhnungsphase musste der Fisch bis an das Ende des Ganges schwimmen, vor dem der Würfel S+ platziert worden war, um seine Belohnung in Form einer roten Mückenlarve abzuholen. S+ steht für den Würfel, auf den der Fisch trainiert werden sollte. In dieser Phase wurde die Larve schon beim Öffnen der Schiebetür mithilfe einer Plastikpipette ins Wasser gehalten. In den späteren Trainingsdurchgängen wurde sie erst nach einer richtigen Entscheidung am Ende des Ganges ins Wasser gehalten. Nach einer falschen Entscheidung wurde der Fisch mit einem kleinen Netz zurück in die Startbox gejagt.

3.3.2 Trainingsphase

Trainingsdurchgänge

Im Unterschied zur Eingewöhnungsphase wurde in der Trainingsphase die Larve erst am Ende des Ganges ins Wasser gehalten, wenn der Fisch eine richtige Entscheidung getroffen hatte. So sollte verhindert werden, dass sich der Fisch aufgrund von olfaktorischen Spuren oder Bewegungen der lebenden Larve für die richtige Abzweigung entscheidet. Wenn der Fisch sich für das falsche Objekt (S-) und folglich für die falsche Abzweigung entschieden hatte, wurde er mit einem kleinen Handnetz sofort zurück in die Startbox getrieben. Dies war auch der Fall, wenn der Fisch sich nach einer Minute noch nicht für eine Abzweigung entschieden hatte. Die Schiebetür wurde geschlossen und ein neuer Durchgang konnte vorbereitet werden. Wenn der Fisch die Larve nach einer korrekten Entscheidung nicht sofort gefunden hat, wurde die Larve so lange am Ende des richtigen Ganges ins Wasser gehalten, bis der Fisch sie entdeckt hat.

Das Ziel der Trainingsphase war, dass die Fische lernen sich anhand der zwei Würfel für eine Abzweigung zu entscheiden und in diese hinein zu schwimmen. Die zwei unterschiedlichen Würfel an der Gabelung des Y-Armes sollten dabei als „Wegweiser“ dienen. Der Würfel S+ gibt die korrekte Richtung fürs Abbiegen vor. Ein Fisch hat diese Aufgabe erfolgreich gelernt, wenn er an mindestens drei Trainingstagen in 70% aller Trainingsdurchgänge die richtige Abzweigung gewählt hatte.

Im Durchschnitt bestand eine tägliche Trainingssession aus ca. 10-14 Trainingsdurchläufen pro Fisch. Es wurde an 4-5 Tagen pro Woche trainiert. Die Fische wurden während des täglichen Trainings nur in Form der Belohnung gefüttert. So konnte die Motivation der Fische über die gesamte Trainingszeit hoch gehalten werden. Wenn ein Fisch erfolgreich gelernt hatte die korrekte Abzweigung zu wählen, konnte mit den Testdurchgängen begonnen werden.

Testdurchgänge

Im Unterschied zu den Trainingsdurchgängen wurde in den Testdurchgängen nur ein Würfel präsentiert (Abb. 12). Der Ablauf der Testdurchläufe war ansonsten identisch zum dem der Trainingsdurchläufe mit der Ausnahme, dass die Fische für ihre Entscheidung weder belohnt noch bestraft wurden. So sollte sichergestellt werden, dass sich die Fische nur aufgrund des vorangegangenen Lernens für eine Abzweigung entscheiden.

Da in den Testdurchläufen nur ein Würfel aus dem Training gezeigt wurde, gab es für eine korrekte Entscheidung der Fische zwei unterschiedliche Möglichkeiten:

(1) Präsentation von S+:

Bei der Präsentation des Würfels S+ sollte der Fisch den Gang hinter S+ wählen und in ihn hineinschwimmen.

(2) Präsentation von S-:

Bei der Präsentation des Würfels S- sollte der Fisch nicht den Gang wählen, der hinter S- lag. Stattdessen sollte er in den Y-Arm schwimmen, vor dem kein Würfel platziert war. Das entsprach dem gegenüberliegenden Gang von S-.

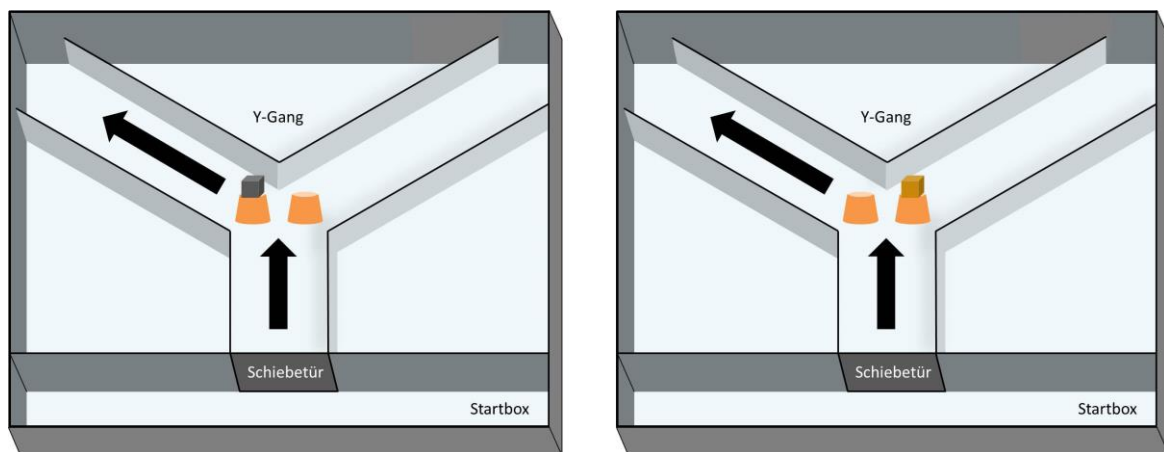


Abbildung 12: Schematische Darstellung der korrekten Entscheidungen in den Testdurchläufen am Beispiel eines Fisches, der auf den PVC-Würfel (grau) trainiert wurde. Der Fisch sollte anhand eines Würfels einen Gang wählen und in ihn hineinschwimmen. Links: Wurde der Würfel (S+) präsentiert, auf den der Fisch trainiert wurde, sollte er in den hinter dem Würfel liegenden Gang schwimmen. Da der PVC-Würfel (S+) links platziert wurde, ist in diesem Beispiel der linke Arm die richtige Wahl. Rechts: Wurde der Würfel (S-) präsentiert, auf den der Fisch nicht trainiert wurde, sollte er in den dem Würfel gegenüberliegenden Gang schwimmen. In diesem Beispiel wurde der Messing-Würfel (orange) auf den rechten Blumentopf gelegt. Der linke Arm ist daher die richtige Wahl.

Wenn der Fisch nach dem Öffnen der Schiebetür zum ersten Mal mehr als eine Körperlänge in einem Y-Arm war, wurde dies als Entscheidung gewertet. Für seine Entscheidung hatten die Fische maximal eine Minute Zeit. Nach der Wahl eines Ganges wurden die Fische unabhängig davon, ob sie sich für den richtigen oder falschen Gang entschieden haben, mit einem Handnetz sanft zurück in die Startbox geführt.

Zu Beginn der Testphase wurden einzelne Testdurchläufe zwischen die Trainingsdurchläufe gestreut. Mit fortschreitender Testphase wurde die Anzahl an Testdurchläufen

erhöht, sodass am Ende ungefähr jeder dritte Durchlauf einer Trainingssession ein Testdurchlauf war. Diese alternierende Abfolge sollte die Frustration der Tiere auf ein Minimum reduzieren, da sie trotzdem bei den meisten Durchgängen für eine richtige Entscheidung belohnt wurden. Jeder Fisch wurde an 5 Tagen pro Woche getestet. Am Ende der Testphase gab es pro Tag 8 Testdurchgänge, die zwischen 18 Trainingsdurchgängen verteilt wurden.

3.4 Datenanalyse

Mit dem Start der Trainingsphase wurden begonnen, für alle vier Fische Daten zu sammeln. Da die Fische zu unterschiedlichen Zeitpunkten ins Training bzw. in die Testphase gestartet sind, gibt es für manche Fische mehr Trainingstage und somit mehr Datenpunkte als für andere. Notiert wurde immer, ob die Fische sich in der vorgegebenen Zeit für den richtigen oder falschen Gang entschieden haben. Grundsätzlich wurde die Leistung der Fische während der Datenauswertung für die Trainings- und Testdurchgänge getrennt betrachtet.

Es wurde angenommen, dass es mit zunehmender Anzahl an Trainingstagen zu einer Leistungssteigerung kommen sollte. Ob ein solcher linearer Zusammenhang zwischen der Trainingszeit und der Trainingsleistung eines Fisches besteht, wurde mit der Linearen Regression geprüft. Der R^2 -Wert gibt dabei an, wie viel der Variation in der Leistung des Fisches durch das Trainingsdatum beschrieben werden kann. In einer Abbildung wurde zudem die Leistung in den Testdurchgängen gegen die Leistung in den Trainingsdurchgängen aufgetragen um visuell zu überprüfen, ob es einen Zusammenhang zwischen der Test- und Trainingsleistung der Fische gab.

Da aber vor allem von Interesse war, ob die Fische am Ende des Konditionierungsversuches das eigentliche Ziel der Studie erreicht hatten, wurden in der restlichen Datenanalyse nur die letzten fünf Trainingstage betrachtet. Die vier Fische konnten dabei als unabhängige Datenpunkte gesehen werden. Da die Verteilung der Daten zum Wahlverhalten nicht von einer Normalverteilung zu unterscheiden waren, wurden parametrische Tests für die weitere Auswertung bevorzugt. Zum einen wurde getestet, ob der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen in den Trainings- sowie den Testdurchläufen von der 50% Marke für Zufallseignisse abweicht. Hierfür wurde der Einstichproben t -Test benutzt. Zusätzlich wurden die Tagesleistung der einzelnen Fische und deren Varianz über die letzten fünf Trainingstage miteinander verglichen und

deskriptiv anhand von Box Plots dargestellt. Dabei wurde visuell geprüft, ob sich die unterschiedlichen S+ Gruppen in ihrer Leistung unterscheiden haben.

Außerdem wurde untersucht, ob die Fische in den Trainingsdurchgängen eine Präferenz für eine bestimmte Seite des Gangsystems haben. Da in den Testdurchgängen immer ein Gang ohne Würfel und ein Gang mit Würfel vorhanden waren, konnte zudem nicht ausgeschlossen werden, dass die Fische eine Gangalternative präferieren könnten. Um dies zu testen, wurde in beiden Fällen ein gepaarter *t*-Test durchgeführt. Hier wurden auch wieder nur die letzten fünf Trainingstage angeschaut, da alle Trainingstage zusammen den gleichen Trend zeigten wie die letzten fünf. Die statistische Analyse wurde mit JMP Version 10 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) durchgeführt. Statistische Signifikanz wurde bei einem *p*-Wert < 0.05 angenommen.

4 ERGEBNISSE

4.1 Eingewöhnungsphase

In der ersten Phase des Trainingsexperiments sollten die Fische unter anderem an den experimentellen Aufbau sowie den Ablauf der Trainingsdurchgänge gewöhnt werden. Insbesondere sollten die Fische lernen, dass bis zum Ende des Ganges hinter dem Würfel S+ schwimmen müssen, um ihre Belohnung in Form einer Mückenlarve zu bekommen. Fisch 1, der auf einen PVC Würfel trainiert wurde, konnte nach 4 Wochen am Ende des Ganges gefüttert werden. Fisch 2 und Fisch 3 sind nach ungefähr 5-6 Wochen zuverlässig bis an das Ende des Ganges geschwommen. Sie wurden beide auf einen Messing Würfel trainiert. Am längsten hat Fisch 4, der auf Plastik trainiert wurde, für die Eingewöhnung gebraucht. Erst nach ungefähr 9 Wochen konnte er am Ende des Ganges gefüttert werden. Sobald ein Fisch gelernt hatte, bis zum Ende eines Y-Armes zu schwimmen, wurde mit dem eigentlichen Training begonnen.

4.2 Trainings- und Testphase

In der Trainingsphase sollten die Fische lernen sich nur anhand der zwei Würfel für einen Arm des Y-Gangsystems zu entscheiden. Daher wurde die Mückenlarve erst nach einer korrekten Entscheidung am Ende des Ganges ins Wasser gehalten. Sie sollten dafür in den Arm abbiegen, vor dem der Würfel S+ platziert wurde. Wenn der Fisch in den falschen Gang hinter S- abgebogen ist, wurde er mit einem kleinen Handnetz zurück in die Startbox getrieben. Der Übergang von der Eingewöhnungs- zur Trainingsphase hatte den Fischen keine Probleme bereitet, da der grundsätzliche Ablauf eines Durchgangs nicht verändert wurde. Bis auf Fisch 1 haben die anderen Fische zu Beginn der Trainingsphase den Gang noch eher zufällig gewählt (Abb. 13). Der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen lag bei ihnen um 50%. Dagegen startete Fisch 1 schon mit über 70% korrekte Entscheidungen in die Trainingsphase. Zwischen den Trainingstagen konnten die individuellen Leistungen der Fische vor allem zu Beginn der Trainingsphase relativ stark variieren (Abb. 13). Zum Beispiel traf Fisch 1 am 17. Trainingstag in 100% aller Durchgänge eine korrekte Entscheidung, wobei er am nächsten Trainingstag nur noch in 60% aller Trainingsdurchgänge den richtigen Gang gewählt hat. Gegen Ende der Trainingsphase zeigten die Fische eine etwas konstantere Leistung.

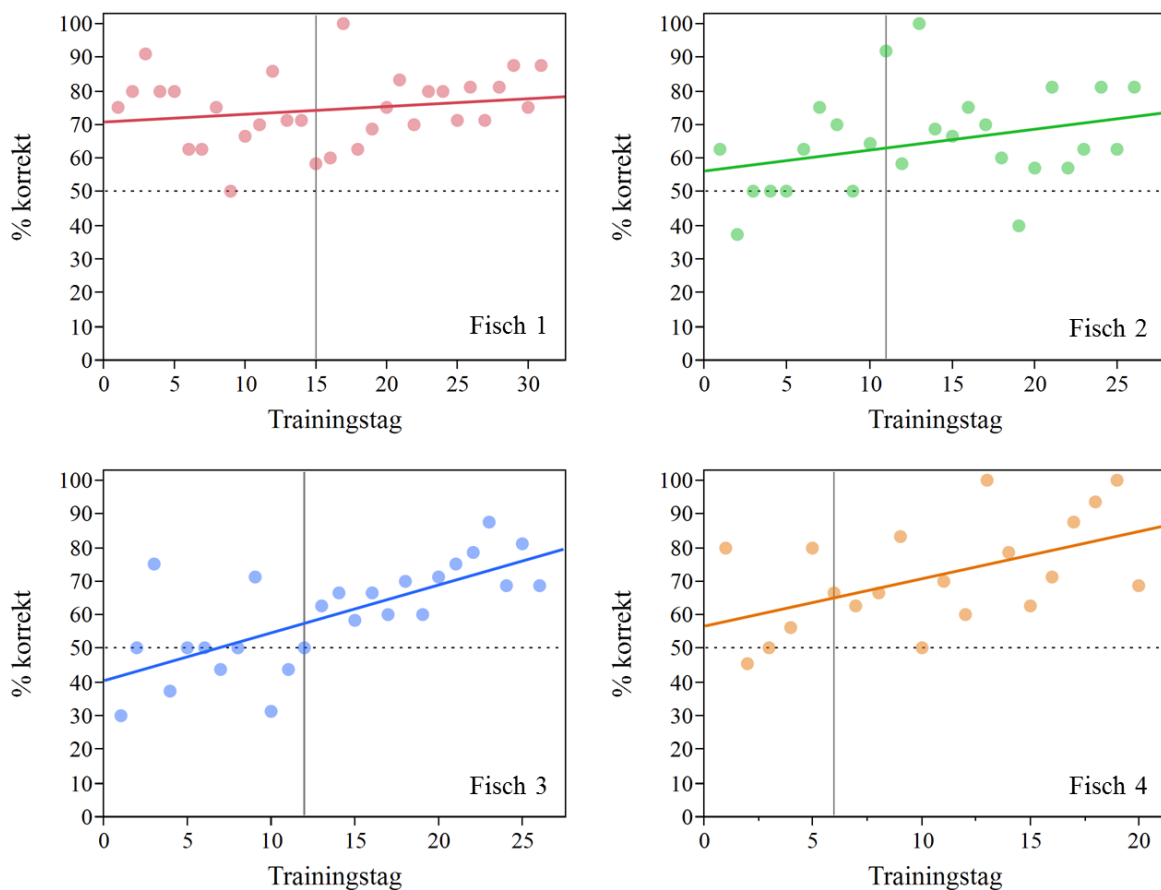


Abbildung 13: Streudiagramm der Leistung der Fische im Training. Auf der X-Achse sind die Tage in der Trainingsphase aufgetragen. Die vertikale Linie markiert den Start der Testdurchläufe. Die Anzahl Trainingstage variiert zwischen den vier Fischen, da sie zu unterschiedlichen Zeitpunkten in die Trainingsphase gestartet sind. Auf der Y-Achse findet man den prozentualen Anteil korrekter Entscheidungen pro Trainingstag. Die gepunktete Linie markiert die 50% Grenze. Bei Fisch 3 und Fisch 4 kann man eine deutliche Leistungssteigerung mit zunehmender Anzahl an Trainingstagen beobachten. Dagegen erhöht sich der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen bei Fisch 1 und Fisch 2 sehr gering.

Über die gesamte Trainingszeit hinweg haben aber alle vier Fische ihre Leistung in den Trainingsdurchgängen verbessert. Je länger die Fische in der Trainingsphase waren, desto mehr korrekte Entscheidungen haben sie pro Trainingstag getroffen (Abb. 13). Bei Fisch 3 und Fisch 4 zeigte sich diese Leistungssteigerung am deutlichsten (Fisch 3: Lineare Regression $R^2 = 0,51$, $F = 24,55$, $df = 1, 24$, $p < 0,0001^*$; Fisch 4: Lineare Regression $R^2 = 0,27$, $F = 6,64$, $df = 1, 18$, $p = 0,019^*$). Zu Beginn der Trainingsphase lagen beide Fische bei ungefähr 50% korrekter Entscheidungen. Am Ende des Trainingsexperiments haben sie relativ konstant in über 75% aller Durchgänge den richtigen Y- Arm gewählt. Bei Fisch 2 ist nur eine leichte Leistungssteigerung erkennbar (Lineare Regression $R^2 = 0,10$, $F = 2,75$, $df = 1, 24$, $p = 0,11$). Während des Trainings konnte er sich von den anfänglichen

55% auf ungefähr 70% korrekte Entscheidungen pro Trainingstag verbessern. Fisch 1 zeigt im Vergleich zu den anderen Fischen den geringsten Leistungszuwachs (Lineare Regression $R^2 = 0,04$, $F = 1,18$, $df = 1, 29$, $p = 0,29$). Bereits von Anfang an hat er in 75-77% der Trainingsdurchgänge pro Tag den Gang gewählt, vor dem der Würfel S+ platziert wurde.

Wenn ein Fisch an mindestens drei Trainingstagen über 70% korrekte Entscheidungen getroffen hatte, wurde mit dem Testen begonnen. Hierfür wurden einzelne Testdurchgänge zwischen die Trainingsdurchgänge gestreut. In den Testdurchgängen wurde nur noch ein Würfel auf einen Blumentopf platziert. Mit zunehmender Zeit in der Trainingsphase wurde die Anzahl Testdurchläufe von ungefähr 2-4 Durchgänge auf 8 pro Tag erhöht.

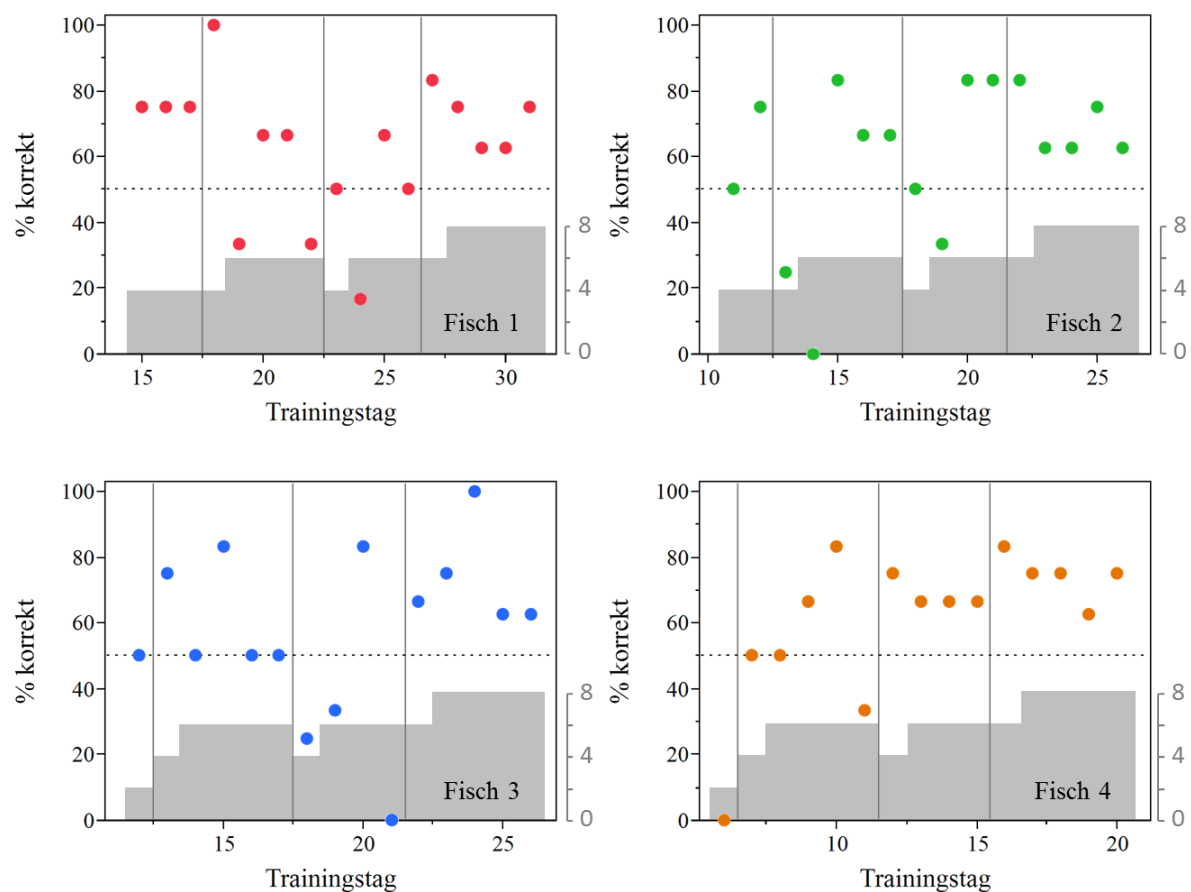


Abbildung 14: Streudiagramm der Leistung der Fische in den Testdurchgängen. Auf der X-Achse wurden die Trainingstage aufgetragen, an denen zusätzlich zu den Trainingsdurchläufen Testdurchläufe durchgeführt wurden. Die vertikalen Linien markieren die Trainingspausen an den Wochenenden. Die Anzahl an Trainingstagen variiert zwischen den Fischen, da zu unterschiedlichen Zeitpunkten mit den Testdurchgängen begonnen werden konnte. Auf der Y-Achse findet man den prozentualen Anteil korrekter Entscheidungen pro Trainingstag. Die schwarz gepunktete Linie markiert die 50% Grenze. Die Anzahl der Testdurchgänge pro Trainingstag ist mit grauen Balken angegeben (s. Skala rechts). In den Testdurchgängen variiert die Anzahl korrekter Entscheidungen pro Tag bei allen Fischen relativ stark. Erst in den letzten Tagen stabilisiert sich die Leistung der Fische.

Zu Beginn der Testphase zeigten alle Fische große Leistungsschwankungen. Man konnte zwischen manchen Tagen Leistungsunterschiede von mehr als 80% beobachten (Abb. 14). Am Ende des Konditionierungsexperiments wurde ihre Leistung in den Testdurchgängen konstanter. In den letzten 5-7 Trainingstagen lag der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen pro Tag in den Testdurchläufen bei allen Fischen bei mindestens 60%.

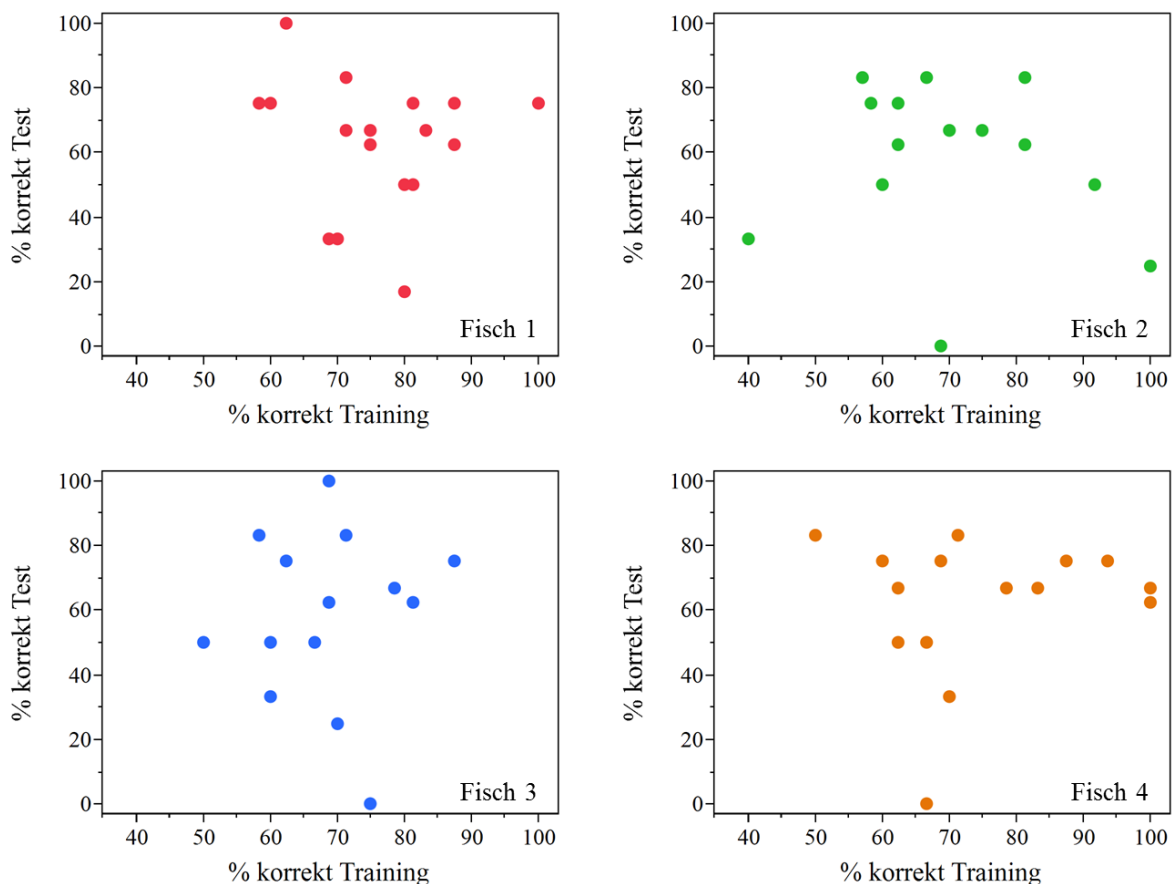


Abbildung 15: Streudiagramm der Trainings- und Testleistung. Es wurde für jeden Trainingstag der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen in den Testdurchgängen gegen den prozentualen Anteil korrekter Entscheidungen in den Trainingsdurchgängen aufgetragen. Man kann deutlich erkennen, dass es zwischen der Leistung in den Trainingsdurchgängen und der Leistung in den Testdurchgängen keinen Zusammenhang gab.

Zwischen der Leistung in den Trainingsdurchgängen und der Leistung in den Testdurchgängen scheint kein Zusammenhang zu existieren (Abb. 15). Die Fische haben in den Trainingsdurchgängen oft eine bessere Leistung gezeigt als in den Testdurchgängen oder auch umgekehrt. Fisch 1 hat beispielsweise an zwei Trainingstagen in 80% aller Trainingsdurchläufe den richtigen Y-Arm gewählt. Seine Testleistung unterschied sich an diesen Tagen aber deutlich von seiner Trainingsleistung. In den Testdurchläufen hat er nur in 20% bzw. 50% der Fälle eine korrekte Entscheidung getroffen.

Weil im Training ein deutlicher Lerneffekt mit zunehmender Anzahl an Trainingstagen zu sehen war, wurden für die weitere Datenanalyse nur noch die letzten fünf Trainingstage betrachtet.

Das Y-Gangsystem bot den Fischen generell zwei Möglichkeiten zum Abbiegen. Daher sollte man für die Aussagekräftigkeit der Daten prüfen, ob die Fische eine bestimmte Seite des Gangsystems präferiert haben. In den Trainings- bzw. Testdurchläufen wurde die Position der Würfel zufällig variiert, sodass beide Würfel auf der linken und der rechten Seite gleich häufig präsentiert wurden.

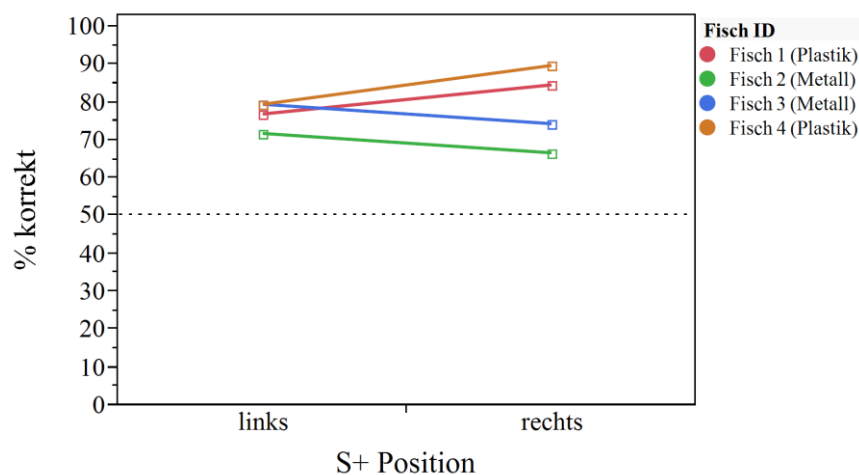


Abbildung 16: Seitenpräferenz der Fische in den Trainingsdurchgängen. Die Position der Würfel wurde in jedem Durchgang zufällig variiert. Auf der X-Achse findet man die Position von S+ (links oder rechts) und auf der Y-Achse den prozentualen Anteil korrekter Entscheidungen. Der Würfel S- stand dabei immer genau auf der gegenüberliegenden Seite. Es wurde für jeden Fisch der Mittelwert an korrekten Entscheidungen für die linke und die rechte Seite aufgetragen. Die Fische zeigen für beide Positionen eine ähnliche Leistung.

Die Prozentzahl an korrekten Entscheidungen pro Tag variiert bei allen Fischen nur geringfügig zwischen der rechten und der linken Seite (Abb. 16). Die Fische (Fisch 2 und Fisch 3), die auf Metall trainiert wurden, haben bei der Präsentation des Metallwürfels auf der linken Seite etwas mehr korrekte Entscheidungen getroffen als bei der Präsentation auf der rechten Seite. Die Differenz beträgt aber nur 5%. Im Gegensatz dazu haben die Fische (Fisch 1 und Fisch 4), die auf Plastik trainiert wurden, um ca. 8% mehr korrekte Entscheidungen getroffen, wenn der Plastikwürfel vor dem rechten Gang platziert wurde. Die Position der Würfel hatte in den Trainingsdurchgängen jedoch keinen signifikanten Effekt auf die Entscheidung der Fische (gepaarter t -Test, $t = 0,47$, $df = 3$, $p = 0,67$). Die Fische zeigten also statistisch keine Präferenz für eine Seite des Y-Gangsystems.

Wenn man die Entscheidungen der Fische über die letzten fünf Trainingstage individuell

aufsummiert, haben die Fische in den Trainings- und in den Testdurchgängen an diesen Tagen deutlich häufiger den richtigen als den falschen Gang gewählt (Abb. 17). In beiden Fällen lag der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen bei allen Fischen über 70%. In den Trainingsdurchgängen haben drei Fische sogar in über 75% aller Durchgänge die richtige Entscheidung getroffen.

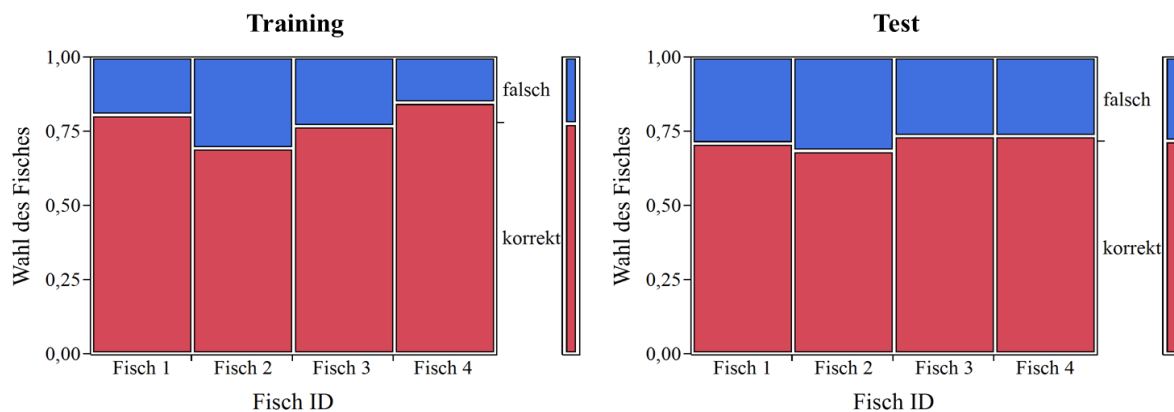


Abbildung 17: Mosaik Plot der Summe aller Entscheidungen in letzten fünf Trainingstagen, für jeden Fisch einzeln aufsummiert und für die Trainings- und Testdurchläufe getrennt ausgewertet (rot: Summe der korrekten Entscheidungen, blau: Summe der falschen Entscheidungen). Insgesamt gab es in diesen fünf Tagen pro Fisch 78 Trainings- und 38 Testdurchläufe. Die schmalen Balken auf der jeweiligen rechten Seite geben die gesamte Frequenzverteilung an. In den Trainingsdurchgängen haben die Fische im Schnitt etwas mehr korrekte Entscheidungen getroffen als in den Testdurchgängen. In beiden Fällen lag die Anzahl korrekter Entscheidungen aber bei ungefähr 75%.

Der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen weicht sowohl für die Trainings- als auch für die Testdurchgänge signifikant von der 50% Grenze, welche man bei einer zufälligen Wahl erwarten würde, ab (Einstichproben t -Test Training: $t = 8,49$, $df = 3$, $p = 0,0034^*$; Test $t = 17,23$, $df = 3$, $p = 0,0004^*$). Fisch 4 zeigte die beste Trainingsleistung am Ende der Testphase. In über 85% aller Durchläufe der letzten fünf Tage hat er den Gang hinter dem Würfel S+ gewählt. Die individuellen Leistungen variierten in den Trainingsdurchläufen etwas stärker als in den Testdurchläufen. In letzteren lagen alle Fische knapp unter der 75% Grenze an korrekten Entscheidungen. Fisch 2 zeigte im Vergleich zu den anderen Fischen sowohl in den Trainings- als auch in den Testdurchgängen die konstanteste Leistung in den letzten Trainingstagen. Beides Mal hat er in ungefähr 70% aller Durchgänge den richtigen Y-Arm gewählt.

Dieses Ergebnis spiegelt sich auch in der Auswertung der individuellen Tagesleistung der Fische während der letzten fünf Trainingstage wieder (Abb. 18). Alle Fische haben am Ende des Konditionierungsversuchs in den Trainings- und Testdurchläufen eine relativ

konstante Leistung abgeliefert. Die vor allem zu Beginn der Trainingsphase beobachtbaren individuellen Tagesschwankungen haben am Ende der Trainingsphase bei allen vier Fischen deutlich abgenommen. Dies kann man an der Streuung der Datenpunkte erkennen. Die Box Plots der Fische liegen alle in einem ähnlichen Prozentbereich. In den Testdurchläufen war die Leistung der Fische aber im Schnitt um 5% schlechter als im Training. Zwischen den Individuen gab es jedoch nur geringe Unterschiede bezüglich ihrer durchschnittlichen Leistung in den Testdurchläufen der letzten fünf Trainingstage. Die Mediane aller Fische lagen zwischen 65%-75% korrekter Entscheidungen pro Tag.

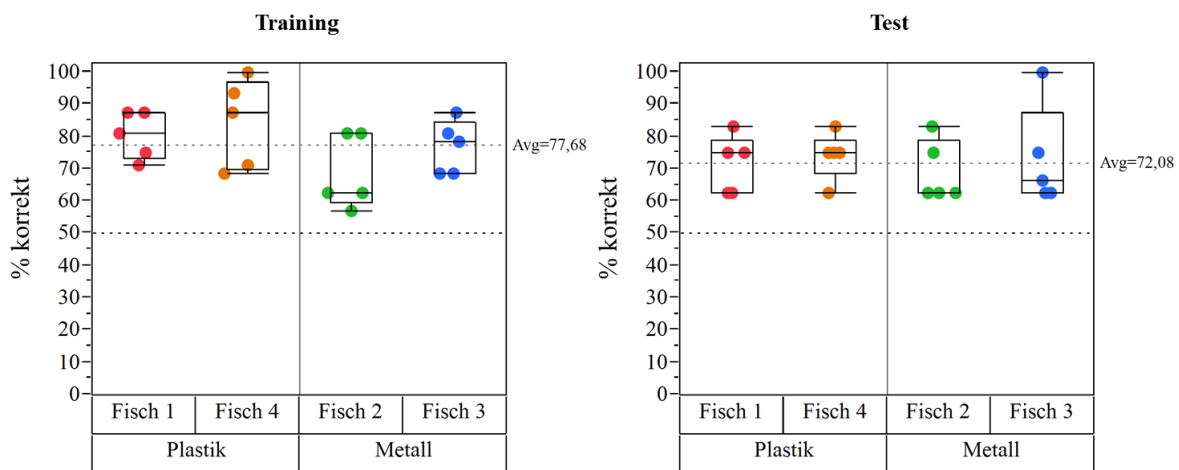


Abbildung 18: Box Plot der individuellen Leistungen der Fische in den letzten 5 Trainingstagen, aufgeteilt nach Trainings- und Testdurchläufe sowie den zwei unterschiedlichen S+ Gruppen Plastik und Metall. Im Training war die Leistung der auf Plastik trainierten Fische etwas besser als die der auf Metall trainierten Fische. Die individuellen Mediane unterscheiden sich in den Trainingsdurchläufen stärker voneinander als in den Testdurchläufen. Generell zeigen aber alle Fische eine ähnliche Leistung in den letzten fünf Trainingstagen. Außerdem wurden die 50% Marke sowie die globalen Mittelwerte für die Trainings- und Testdurchgänge aufgetragen (schwarz gepunktete Linien). Die durchschnittliche Anzahl korrekter Entscheidungen hat sich in den Testdurchläufen etwas verringert.

Im Training haben die Fische, die auf den Plastik Würfel trainiert wurden, eine etwas bessere Leistung abgeliefert als die auf den Metallwürfel trainierten Fische. Ihre Mediane liegen leicht über denen der auf Metall trainierten Fische (Abb. 18). In den Testdurchläufen konnte dieser Unterschied zwischen den zwei S+ Gruppen aber nicht mehr beobachtet werden. Alle vier Fische zeigten unabhängig davon, auf welche Würfel sie trainiert wurden, eine ähnliche Leistung in den Testdurchgängen.

Da in den Testdurchgängen nur noch ein Würfel präsentiert wurde, gab es zwei Möglichkeiten für eine korrekte Entscheidung. Bei der Präsentation von S- sollten die Fische in den Gang ohne Würfel abbiegen, bei der Präsentation von S+ in den Gang mit

dem Würfel am Eingang. Die Fische fanden in jedem Testdurchlauf also immer einen Gang ohne Würfel und einen Gang mit Würfel vor. Interessanterweise haben die Fische häufiger den Gang gewählt, auf dessen Blumentopf kein Würfel platziert wurde (Abb. 19). Dies hatte zur Folge, dass sie bei der Präsentation von S- signifikant häufiger eine korrekte Entscheidung getroffen haben als bei der Präsentation von S+ (gepaarter t -Test, $t = -4,23$, $df = 3$, $p = 0,0241^*$). Dies war für alle Fische der Fall unabhängig davon, auf welchen Würfel sie trainiert wurden. Bei der Präsentation von S+ lag die durchschnittliche Leistung der Fische in den letzten fünf Trainingstagen immer noch über 50% korrekter Entscheidungen, aber im Durchschnitt über 20-30% unter der Prozentzahl korrekter Entscheidungen bei der Präsentation des Würfels S-.

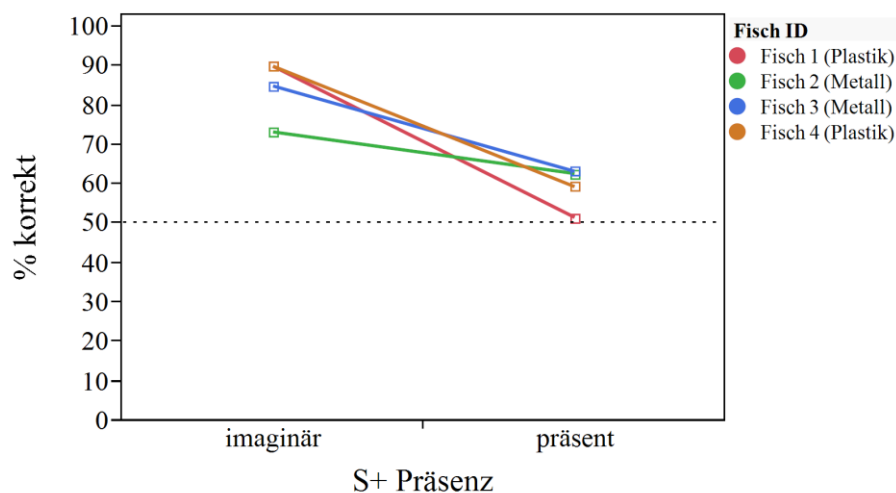


Abbildung 19: Vergleich zwischen den zwei unterschiedlichen Testdurchläufen in An- oder Abwesenheit von S+. Man kann deutlich erkennen, dass die Fische öfters eine richtige Entscheidung trafen, wenn der Würfel S- präsentiert wurde (S+ imaginär), als wenn der Würfel S+ vor einem Gang platziert wurde (S+ präsent). Dies lässt vermuten, dass die Fische in den Testdurchläufen den Gang ohne Würfel bevorzugt haben.

Für die auf den Metall Würfel trainierten Fische fällt diese Präferenz etwas geringer aus als für die Fische, die auf Plastik trainiert wurden. Fisch 1 wählt zum Beispiel bei der Präsentation von S- 40% häufiger den richtigen Gang als bei der Präsentation von S+. Fisch 2 zeigte diese Präferenz für den Gang ohne Würfel nicht so deutlich. Zwischen der Präsentation von S- und der Präsentation von S+ gab es nur eine Differenz von ca. 8%. Trotz der Präferenz für den Gang ohne Würfel weichen die Testergebnisse aller Fische (Abb. 17) dennoch signifikant von der 50% Marke ab. Diese Ergebnisse unterstützen somit meine Arbeitshypothese, dass *Apteronotus albifrons* Objekte ein absolutes Gedächtnis für Objekte besitzt und diese absolut unterscheiden kann.

5 DISKUSSION

Aus früheren Konditionierungsexperimenten ist bereits bekannt, dass schwach elektrische Fische darauf trainiert werden können, Objekte aus unterschiedlichen Materialien zu unterscheiden (von der Emde 1999; von der Emde & Fetz 2007; von der Emde et al. 2010; Walton & Moller 2010). Dass auch der Weißstirnmesserfisch *Apteronotus albifrons* dazu in der Lage ist, wurde erst vor kurzem im Rahmen einer Bachelorarbeit an der Ludwig-Maximilians-Universität in München gezeigt (Ender 2011). Jeweils zwei Fische wurden erfolgreich auf einen Plastik- bzw. Messingwürfeln trainiert.

Mit meiner Arbeit konnte nun gezeigt werden, dass *Apteronotus albifrons* auch kognitiv anspruchsvollere Aufgaben lösen kann. Die für diesen Versuch trainierten Fische haben zunächst erfolgreich gelernt an das Ende des Y-Arms zu schwimmen, vor dem das jeweilige Objekt S+ platziert wurde. Alle vier Fische haben sich am Ende des Konditionierungsexperiments signifikant häufiger für die richtige Abzweigung in einem Y-Gangsystem entschieden, wenn der Plastik- und der Messingwürfel als eine Art „Wegweiser“ präsentiert wurden. In den nichtbelohnten Testdurchgängen sollten die Fische den richtigen Arm des Y-Gangsystems nur noch anhand eines *einzigsten* Würfels wählen. Der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen wich dabei am Ende des Konditionierungsexperiments ebenfalls für alle Fische signifikant von der 50% Marke für Zufallseignisse ab. Das Ergebnis unterstützt somit meine Hypothese, dass *Apteronotus albifrons* ein Gedächtnis für den absoluten Eindruck eines Objektes besitzt. Es konnte gezeigt werden, dass die Fische zwei Würfel mit unterschiedlicher elektrischer Leitfähigkeit unterscheiden können, ohne sie direkt miteinander vergleichen zu müssen.

Absolute Objektdiskrimination und Gangpräferenz in den Testdurchläufen

Da die Fische in den Testdurchläufen auf die Fähigkeit zur absoluten Objektdiskrimination getestet werden sollten, wurde hier nur noch einer der beiden Würfel aus den Trainingsdurchgängen präsentiert. Im Unterschied zu allen bisherigen Studien konnten die Fische ihre Entscheidung also nicht mehr aufgrund des direkten Vergleichs und der relativen Unterschiede der zwei Würfel treffen. Die Schwierigkeit lag dabei vor allem in den Testdurchgängen, bei denen der Würfel S- präsentiert wurde. Eine korrekte Entscheidung entsprach hier dem Abbiegen in den Gang ohne Würfel. Die Fische sollten in diesem Fall den fehlenden S+ "erwarten", auch wenn er gar nicht präsent war. Bei der

Präsentation des Würfels S+ sollten sie in den Gang hinter S+ schwimmen. Dies kam einer korrekten Entscheidung in den Trainingsdurchgängen gleich.

Für ihre Entscheidung wurden die Fische dabei weder belohnt noch bestraft. So sollte sichergestellt werden, dass die Fische den Gang nur aufgrund des vorangegangenen Trainings wählen. Dennoch lässt sich auch in den Testdurchläufen bei allen Fischen ein leichter Lerneffekt feststellen. Vor allem Fisch 2 und Fisch 4 haben am Anfang häufig unter 50% korrekte Entscheidungen pro Tag getroffen. Bis zum Ende des Konditionierungsversuches konnten sie ihre Leistung aber auf ungefähr 70-75% korrekte Entscheidungen verbessern. Dieser unerwartete Lerneffekt könnte durch die parallel laufenden Trainingsdurchgänge erklärt werden. Die Trainingsleistung hat sich bei den meisten Fischen bis zum Ende des Experiments kontinuierlich verbessert. Die Fische sind sicherer geworden und haben ein besseres Verständnis für die ihnen gestellte Aufgabe entwickelt. Dies könnte die Fische auch bei ihrer Entscheidung in den Testdurchgängen bestärkt haben.

Besonders auffällig ist zudem die starke Variabilität in der Anzahl korrekter Entscheidungen pro Tag. Bei allen Fischen konnte man Differenzen von mehr als 70% beobachten. Erst in der letzten Trainingswoche zeigten die Fische eine relativ konstante Leistung in den Testdurchgängen. In den letzten fünf Trainingstagen wich der prozentuale Anteil korrekter Entscheidungen für alle Fische signifikant von der 50% Marke ab, die man bei zufälligem Wahlverhalten erwarten würde. Alle Fische erreichten im Schnitt über 70% korrekte Entscheidungen. Zwischen den Individuen als auch zwischen den zwei S+ Gruppen Plastik und Metall ließen sich keine Unterschiede bezüglich ihrer individuellen Leistung erkennen. Die für diese Arbeit trainierten Fische sind folglich in der Lage zwei Objekte zu unterscheiden ohne sie direkt miteinander vergleichen zu können. Dieses Ergebnis gewinnt zusätzlich an Bedeutung, wenn man bedenkt, dass die Fische in den Testdurchgängen eine deutliche Präferenz für eine Gangalternative gezeigt haben. Alle Fische sind signifikant häufiger in den Gang abgebogen, an dessen Eingang kein Würfel auf dem Blumentopf platziert wurde. Diese Präferenz hatte zur Folge, dass die Fische bei der Präsentation des Würfels S- häufiger die richtige Entscheidung getroffen haben als bei der Präsentation des Würfels S+. Die Fische sind bei der Präsentation von S- in ungefähr 70%-90% aller Durchgänge richtig abgebogen; wenn der Würfel S+ präsentiert wurde, ist ihre Leistung auf 50%-65% korrekte Entscheidungen gesunken. Diese Präferenz könnte dadurch erklärt werden, dass die Fische beim Abbiegen in den Gang ohne Würfel kein

„Hindernis“ passieren mussten. Wenn kein Würfel auf dem umgestülpten Blumentopf lag, hatten sie für das Abbiegen in den Y-Arm einfach mehr Platz. Ansonsten mussten sie seitlich am Würfel vorbeischwimmen. Die Fische scheinen sich in den Testdurchgängen bevorzugt für die komfortablere Gangalternative entschieden zu haben. Nichtsdestotrotz haben die Fische bei der Präsentation von S+ durchschnittlich immer noch über 50% korrekte Entscheidungen getroffen, sodass man schlussendlich ein signifikantes Ergebnis für das Testen der Fähigkeit zur absoluten Objektdiskrimination erhält.

Verhalten der Fische in der Eingewöhnungsphase

Während des gesamten Konditionierungsversuchs konnte man eindrucksvoll den einzigartigen Schwimmstil von *Apteronotus albifrons* beobachten. Durch die wellenförmigen Bewegungen seiner Analflosse, die sich über die gesamte ventrale Körperseite erstreckt, kann er messerähnlich durch das Wasser gleiten (Lannoo & Lannoo 1993). In der Eingewöhnungsphase konnten die Fische so mit hoher Manövrierbarkeit jede Ecke des Trainingsbeckens ausführlich inspizieren. Nach dem Fressen der Larve sind die Fische rückwärts und mit viel Geschick zurück in die Startkammer geschwommen. Die Fische zeigten in den ersten Tagen des Experiments zudem ein für die Beutejagd typisches Verhalten (Nelson & MacIver 1999; MacIver et al. 2001). Wenn sie die ins Wasser gehaltene Mückenlarve entdeckt hatten, sind sie mit leicht seitlich geneigtem Körper rasch rückwärts geschwommen. Ihr Rücken hat dabei die Larve berührt. Dieses Verhalten zeigten sie auch beim Inspizieren der zwei Würfel. Auf dem Rücken besitzt *Apteronotus albifrons* eine enorm hohe Dichte an Elektrosensoren (Carr et al. 1982). Durch dieses „Scannen“ über die elektrosensitive Dorsalfläche können die Fische potentielle Beutetiere oder neue Objekte in ihrer Umgebung genauestens untersuchen (Heiligenberg 1975; Nelson & MacIver 1999).

Ansonsten haben sich die Fische die in der Eingewöhnungsphase stark in ihrem individuellen Lernverhalten unterschieden. Fisch 1 war sehr neugierig und zeigte von allen Fischen am wenigsten Scheu. Schon nach wenigen Tagen hat er ohne zu zögern von der Pipette über dem Plastikwürfel gefressen. Daher konnte die Belohnung bei ihm auch schon sehr früh bis an das Ende der Gänge verlagert werden. Fisch 1 ist somit als erster in die Trainingsphase gestartet. Aufgrund seines rasanten Abbiegens in einen Gang hatte ich allerdings öfters den Eindruck, dass er ohne über die Würfel nachzudenken wahllos in irgendeinen Gang geschwommen ist. Wenn er in den Gang hinter S- abgebogen ist und

keine Larve gefunden hat, ist er sofort in den anderen Gang geschwommen. Dies war unglücklicherweise auch der Fall, wenn er in den richtigen Gang hinter S+ abgebogen ist und die Larve nicht sofort erwischt hat. Fisch 2 und Fisch 3 waren im Gegensatz dazu etwas ruhiger aber auch scheuer als Fisch 1. Vor allem zu Beginn der Eingewöhnungsphase waren sie noch sehr unsicher. Bei einigen Durchgängen haben sie sich nach dem Öffnen der Schiebetür nicht getraut aus der Startbox zu schwimmen. Manchmal konnten sie auch nur in der Mitte des Ganges gefüttert werden, obwohl sie einen Tag zuvor schon bis an das Ende des Ganges geschwommen waren um ihre Belohnung abzuholen. Fisch 4 war der kleinste und scheueste aller Fische. In vielen Durchgängen ist er überhaupt nicht aus der Startbox gekommen. Die meiste Zeit in der Eingewöhnungsphase wurde er nur auf dem Plastikwürfel gefüttert. Erst sehr spät konnte er seine Angst ablegen und ist etwas weiter in den Gang hinein geschwommen. Folglich ist er auch als letzter Fisch in die Trainingsphase gestartet.

Die Eingewöhnungsphase wurde leider durch einen Futterengpass beeinträchtigt. Da die großen Mückenlarven nach den Weihnachtsfeiertagen für über zwei Wochen nicht lieferbar waren, wurden die Fische in dieser Zeit mit kleinen Mückenlarven belohnt. Diese waren allerdings so klein, dass man sie mit einem anderen Futterapparat anbieten musste. Die Larven wurden schließlich über eine manuelle Mikroliterpipette (Eppendorf *Reference* (variabel), 100-1000 µl) in das Trainingsbecken gehalten. Hierbei gab es allerdings das Problem, dass die Larven öfters in die Pipettenspitze eingesaugt wurden oder von der Spitze abgefallen sind. In beiden Fällen haben die Fische, obwohl sie in den richtigen Gang abgebogen sind, keine Belohnung bekommen. Die kurzzeitige Änderung des Futterapparats hat alle Fische etwas verunsichert. Der sehr ängstliche Fisch 4 musste sogar wieder ganz vorne auf dem Würfel gefüttert werden. Schlussendlich mussten sich die Fische erst wieder eine Woche lang an den alten Futterapparat gewöhnen, bevor mit dem eigentlichen Training begonnen werden konnte. Insgesamt kam es so leider zu einem Trainingsrückstand von über drei Wochen.

Leistung der Fische in der Trainingsphase

In den Trainingsdurchgängen sollten die Fische lernen sich anhand der zwei Würfel für einen Y-Arm zu entscheiden. Um den Lerneffekt zu maximieren wurden die Fische nicht nur für das richtige Abbiegen belohnt, sondern zusätzlich für das Abbiegen in den falschen Gang (Gang hinter S-) bestraft. Als sanfte Bestrafung hat sich das Zurückjagen der Fische

mit einem kleinen Netz bewährt (von der Emde 1998; von der Emde & Fetz 2007; von der Emde et al. 2010; Ender 2011; Fechler 2012). Diese Methode schien die Fische in dieser Studie ebenfalls nicht verunsichert oder verängstigt zu haben. Den generellen Ablauf eines Durchgangs haben die Fische im Training mehr und mehr verinnerlicht. Mit dem Öffnen der Startklappe sind sie sofort in das Y-Gangsystem geschwommen. An der Kreuzung haben sie nicht nur eine Abzweigung gewählt, sondern sind auch zielstrebig bis an das Ende des gewählten Ganges geschwommen. Wenn sie ihre Belohnung in Form einer Mückenlarve gefressen haben, sind sie meist ohne zu Zögern von allein zurück in die Startbox geschwommen. Zu Beginn der Trainingsphase kam es bei allen Fischen öfters vor, dass sie in den richtigen Gang abgebogen sind aber nicht lange genug am Ende des Ganges auf die Mückenlarve gewartet bzw. nach ihr gesucht haben. Obwohl die Larve direkt vor der Nase der Fische hing, hatte ich öfters den Eindruck, dass sie diese nicht wahrgenommen haben. Während der aktiven Elektrolokation sollten die Fische Objekte bis zu einer Entfernung von einer Fischlänge eigentlich problemlos detektieren können (Nelson & MacIver 1999; MacIver et al. 2001; Schwarz & von der Emde 2001; von der Emde et al. 2010). Da die Mückenlarven lebend verfüttert wurden, hätten sich diese aufgrund ihrer elektrischen Kapazität deutlich von dem umgebenden Wasser unterscheiden müssen. Vielleicht waren die Fische am Anfang der Trainingsphase einfach generell noch etwas unsicher und unentschlossen. Dafür spricht auch die Variabilität der individuellen Trainingsleistung der Fische zu Beginn des Trainings. Später haben die Fische eine deutlich konstantere Leistung gezeigt und die Mückenlarven bis auf sehr wenige Ausnahmen sofort zu fassen bekommen.

Die Aufgabe der Trainingsphase haben alle Fische erfolgreich gelernt. Wenn zwei Würfel an der Kreuzung des Y-Gangsystems präsentiert wurden, haben die Fische am Ende der Trainingsphase signifikant häufiger, nämlich in mehr als zwei Drittel aller Durchgänge, den Arm hinter S+ gewählt. Alle Fische haben mit zunehmender Zeit im Training ihre Trainingsleistung verbessert und die Anzahl korrekter Entscheidungen pro Trainingstag erhöht. Fisch 1 und Fisch 2 sind schon mit mehr als 50% korrekte Entscheidungen in die Trainingsphase gestartet. Sie waren auch etwas länger in der Eingewöhnungsphase als Fisch 3 und Fisch 4, welche erst zwei Wochen später in das Trainingsexperiment eingestiegen sind. Ihre Lernkurven haben auch eine größere Steigung als die von Fisch 1 und Fisch 2. Letztere zeigten keine so deutliche Leistungssteigerung über die Trainingstage hinweg. Wirklich erstaunlich war, dass Fisch 4 am Ende des Konditionierungsversuchs

nicht nur die beste, sondern auch die konstanteste Leistung in den Trainings- und Testdurchläufen zeigte. Selbst nach vier Monaten im Training war Fisch 4 aber immer noch zurückhaltender und vorsichtiger als die anderen Fische. Beim Öffnen der Schiebetür ist er langsam bis zur Kreuzung der Y-Arme geschwommen und inspizierte die zwei Würfel ausführlich. Dabei hat er auch noch öfters die Seite gewechselt, bevor er sich schlussendlich für einen Gang entschieden hat und in ihn hineingeschwommen ist. Im Gegensatz dazu ist Fisch 1 meistens sofort nach dem Öffnen der Schiebetür in einen Arm abgebogen. Der Eindruck des oft unüberlegten und hektischen Abbiegens aus der Eingewöhnungsphase blieb bei ihm auch in der Trainingsphase bestehen.

In früheren Studien wurde entdeckt, dass die schwach elektrischen Fische Präferenzen für bestimmte Objekteigenschaften besitzen. Nichtleiter scheinen sie grundsätzlich gegenüber elektrisch leitfähigen Objekten zu bevorzugen (von der Emde & Fetz 2007). Das Objektmaterial hatte in diesem Konditionierungsversuch aber keine deutlichen Auswirkungen auf die Trainingsleistung der Fische. In den Trainingsdurchgängen der letzten fünf Trainingstage schnitten die Fische, die auf Metall trainiert wurden, minimal schlechter ab als die auf den Plastikwürfel trainierten Fische. In den Testdurchläufen gab es zwischen den zwei S+ Gruppen keine Unterschiede. Nur in den ersten Tagen der Eingewöhnungsphase hatte ich manchmal den Eindruck, dass die Fische ungern am Metallwürfel vorbeigeschwommen oder zurückgeschreckt sind, wenn sie ihn mit ihrer Schnauze berührt haben. Generell hatte ich aber nicht das Gefühl, dass sich die Fische einfacher auf den Plastik- als auf den Metallwürfel trainieren ließen. Dafür sprechen auch die ähnlich verlaufenden Lernkurven. Alle vier Fische wurden vor meiner Arbeit schon einmal in der zu Beginn beschriebenen Bachelorarbeit auf einen Plastik- bzw. Metallwürfel konditioniert. Fisch 1 und Fisch 2 wurden damals aber auf das andere Material trainiert als in meiner aktuellen Arbeit. Zum Beispiel ist Fisch 1 in München auf den Messingwürfel konditioniert worden; in meinem Konditionierungsexperiment sollte er in den Gang hinter dem Plastikwürfel schwimmen. Erstaunlicherweise ließen sich die Fische aber problemlos auf die anderen Würfel trainieren. Eine Präferenz für den Würfel, auf den sie in München trainiert wurden, konnte ich nicht beobachten.

Die Würfel wurden zwischen den Trainingsdurchgängen zufällig auf den Blumentöpfen positioniert, damit die Fische sich kein bestimmtes Muster einprägen bzw. die Position der Würfel nicht im Voraus vorhersehen konnten. Trotzdem konnte aber nicht ausgeschlossen werden, dass die Fische grundsätzlich die linke oder die rechte Seite des Y-Gangsystems

bevorzugen. Fische mit einer solchen Seitenpräferenz hätten im Prinzip in 50% aller Durchgänge eine korrekte Entscheidung treffen können, da beide Würfel auf beiden Seiten gleich häufig präsentiert wurden. Fisch 3 ist in der Eingewöhnungsphase ungeachtet der Position des Würfels S+ bedeutend häufiger in den rechten als in den linken Gang abgebogen. Glücklicherweise ist diese Seitenpräferenz während des Trainings verschwunden. Schlussendlich zeigten alle vier Fische in den Trainingsdurchgängen keine Präferenz für eine bestimmte Seite des Y-Gangsystems.

Ausblick

Dieses Konditionierungsexperiment war der erste Versuch schwach elektrischen Fische auf die Fähigkeit zur absoluten Objektunterscheidung zu testen. In der Literatur ließen sich selbst für andere Tiere keine Studien mit einer ähnlichen Zielsetzung finden. Die absolute Objektdiskrimination basiert auf zwei wichtigen kognitiven Eigenschaften: dem Erinnern und dem kategorischen Einordnen von Objekten, die in der vorausgegangenen Trainingsphase präsent waren. Zahlreiche Konditionierungsexperimente haben bereits gezeigt, dass sich schwach elektrische Fische an bestimmte Objekte oder Objekteigenschaften erinnern können (Lissmann & Machin 1958; von der Emde & Fetz 2007; Caputi et al. 2008; von der Emde et al. 2010) (Walton & Moller 2010; Fechner 2012). Außerdem können sie Objekte in bestimmte Kategorien wie zum Beispiel der elektrischen Leitfähigkeit oder Kapazität einordnen (von der Emde & Ronacher 1994; von der Emde 1998). In all diesen Studien wurden in den Testdurchläufen aber immer zwei Objekte präsentiert. Die Fische konnten diese Objekte miteinander vergleichen und anhand der relativen Unterschiede eine Entscheidung treffen. Die Unterscheidung zweier Objekte ohne sie direkt miteinander zu vergleichen ist bis jetzt einzigartig für diese Arbeit. Vorab des Versuches musste zuerst das Problem gelöst werden, wie ein Fisch hierbei seine Entscheidung mitteilen kann. Bei der Präsentation von zwei Objekten kann der Fisch das Objekt seiner Wahl zum Beispiel einfach mit der Schnauze antippen z.B. (Siebeck et al. 2009; Ender 2011). Bei der Präsentation eines einzigen Würfels muss der Fisch ein anderes Verhalten zeigen um seine Wahl deutlich zu machen. Aus diesem Grund wurden die Fische in dieser Arbeit darauf trainiert, sich anhand der Würfel für eine Abzweigung des Y-Gangsystems zu entscheiden. Mit Riffischen wurde bereits in mehreren Studien demonstriert, dass Fische problemlos an einer Stelle im Becken eine Aufgabe lösen und an einer anderen ihre Belohnung abholen können. Der Ambon-Demoiselle *Pomacentrus*

amboinensis konnte beispielsweise darauf trainiert werden, ein bestimmtes Muster zehnmal anzutippen und sich dann seine Belohnung an einer anderen Stelle des Aquariums abzuholen (Siebeck et al. 2009). Die Fische meiner Arbeit konnten sich ihre Belohnung am Ende des Y-Ganges abholen, vor dem das Objekt S+ platziert wurde. Sie mussten dabei nur lernen, die Würfel als eine Art „Wegweiser“ oder Landmarken zu sehen, die ihnen die richtige Richtung vorgeben. Dass sich schwach elektrische Fische anhand von Landmarken orientieren können, konnte bereits in einem Konditionierungsexperiment gezeigt werden. Der im Kongo Fluss lebende *Mormyrus rume proboscirostris* (www.fishbase.org) konnte sich anhand von visuellen und elektrischen Landmarken in einem Mäander-Labyrinth zurechtfinden (Walton & Moller 2010).

Der experimentelle Aufbau dieses Konditionierungsversuches ist meiner Meinung nach sehr gut geeignet um zu testen, ob *Apteronotus albifrons* oder auch andere Arten schwach elektrischer Fische zur absoluten Objektdiskrimination fähig sind. Jedoch sollte der Aufbau insofern optimiert werden, dass er keine Präferenz mehr für den Gang ohne Würfel zulässt. Eine Möglichkeit wäre, die Y-Arme etwas breiter zu gestalten. Den Fischen würde so mehr Raum zur Verfügung stehen um an den Würfeln bzw. Blumentöpfen vorbei zu schwimmen. Eine andere Möglichkeit diese Gangpräferenz auszuschließen wäre, die Würfel einfach auf den Boden des Trainingsbeckens zu stellen und somit auf die umgestülpten Blumentöpfe als Präsentationsplattform zu verzichten. Die Fische hätten dann oberhalb der Würfel genügend Platz um in den Y-Arm zu schwimmen. Eine weitere Möglichkeit wäre, einen Würfel aus Agarose nachzubilden und diesen in den Testdurchgängen auf den ansonsten leeren Blumentopf zu platzieren. Dadurch würde der Würfel als räumliches Hindernis erhalten bleiben. Für die Fische wäre der Agarose-Würfel aber elektrisch „transparent“, weil sich dieser mit seiner elektrischen Leitfähigkeit kaum von dem umgebenden Wasser unterscheiden würde (Heiligenberg 1973, 1975).

Da während der Testdurchgänge noch ein leichter Lerneffekt zu sehen war und die Fische erst am Ende eine konstantere Leistung gezeigt haben, wäre es sicherlich auch eine gute Idee, die Fische vor dem Start der Testphase noch etwas länger zu trainieren. Man könnte das Experiment außerdem erweitern um zu prüfen, welche Rolle das visuelle System bei der absoluten Objektdiskrimination spielt. In meinem Experiment könnten die Fische ihre Entscheidung nicht nur anhand der unterschiedlichen elektrischen Leitfähigkeiten sondern auch anhand der unterschiedlichen Farben der Würfel getroffen haben. Der Elefantenrüsselfisch *Gnathonemus petersii* verlässt sich bei der nächtlichen Nahrungssuche

zum Beispiel nicht nur auf sein elektrosensorisches System. Er nimmt dabei auch seinen visuellen und olfaktorischen Sinn sowie sein druckempfindliches Seitenlinienorgan zu Hilfe (von der Emde & Bleckmann 1998). Andererseits konnte in einigen Studien bereits festgestellt werden, dass die Unterscheidung von Objekten hauptsächlich auf dem elektrosensorischen System der Fische basiert. In den Kontrolldurchläufen ohne Licht haben die Fische die gleiche Leistung wie in den Testdurchläufen mit Licht gezeigt (von der Emde & Fetz 2007; von der Emde et al. 2010). Wenn man nicht den kompletten Raum abdunkeln möchte, könnte man die Würfel auch einheitlich einfärben oder mit einem Baumwollüberzug versehen.

Es wäre interessant dieses Konditionierungsexperiment mit einem optimierten Aufbau und einer größeren Anzahl an Fischen zu wiederholen. Ein erneut signifikantes Ergebnis für eine größere Stichprobe würde die Allgemeingültigkeit des Resultats unterstützen. Die absolute Objektunterscheidung scheint gerade für einen nachtaktiven Jäger wie *Apteronotus albifrons* wichtig zu sein. Er wird nämlich nicht nur mit der Aufgabe konfrontiert, Objekte in seiner Umgebung wiederzuerkennen. Für ihn sollte es sogar von essenzieller Bedeutung sein, diese Objekte auch ohne direkten Vergleich voneinander unterscheiden zu können. Mit jeder neuen Studie verbessert sich in jedem Fall unser Verständnis für das elektrosensorische System der schwach elektrischen Fische - eine im Tierreich einzigartige Sinnesmodalität.

6 DANKSAGUNG

Ein großer Dank gilt Prof. Dr. Jan Benda, der mir diese Arbeit ermöglicht hat. Sein ehrliches Interesse und seine konstruktive Kritik haben sehr zum Gelingen dieses Projekts beigetragen. Seine Begeisterung für die Messerfische ist einfach ansteckend!

Ein weiteres Dankeschön gilt Dr. Jan Grewe, der mir selbst von München aus wertvolle Ratschläge zum experimentellen Aufbau und Ablauf geben konnte.

Ein großes Dankeschön gilt Daniela Binder und Uli Ruess. Durch ihre hilfsbereite und herzliche Art habe ich mich in der Gruppe sofort wohlfühlt. Ein Dankeschön auch an Henriette Walz, Jörg Henninger und die gesamte AG Benda. Ihr hattet immer ein offenes Ohr für meine Fragen.

Ich möchte mich ganz herzlich bei meinen Eltern bedanken. Ohne eure jahrelange Unterstützung wären mein Studium und die damit verbundenen Auslandsaufenthalte nicht möglich gewesen. In diesem Sinne auch ein herzliches Dankeschön an Dagmar und Vanessa. Mein Pferd Nena ist bei euch immer in den besten Händen.

Zu guter Letzt möchte ich meinem Partner danken. Danke für alles!

7 LITERATURVERZEICHNIS

- Alves-Gomes, J. A.** (2001). The evolution of electroreception and bioelectrogenesis in teleost fish: a phylogenetic perspective. *Journal of Fish Biology*, 58(6), 1489-1511.
- Amey-Ozel, M., Hollmann, M. & von der Emde, G.** (2012). From the Schnauzenorgan to the back: Morphological comparison of mormyromast electroreceptor organs at different skin regions of *Gnathonemus petersii*. *Journal of Morphology*, 273(6), 629-638.
- Assad, C., Rasnow, B. & Stoddard, P. K.** (1999). Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1185-1193.
- Bacelo, J., Engelmann, J., Hollmann, M., Von Der Emde, G. & Grant, K.** (2008). Functional Foveae in an Electrosensory System. *Journal of Comparative Neurology*, 511(3), 342-359.
- Bass, A. H.** (1986). *Electric organs revisited. Evolution of a vertebrate communication and orientation organ*. New York: John Wiley & Sons.
- Bastian, J.** (1995). Pyramidal-cell plasticity in weakly electric fish: a mechanism for attenuating responses to reafferent electrosensory inputs. *Journal of Comparative Physiology A*, 176(1), 63-78.
- Bauer, R.** (1979). Electric organ discharge (EOD) and prey capture behaviour in the electric eel *Electrophorus electricus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4(4), 311-319.
- Bell, C. C.** (1986). *Electroreception in mormyrid fish. Central physiology*. New York: John Wiley & Sons.
- Bell, C. C.** (1989). Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *Journal of Experimental Biology*, 146, 229-253.
- Bell, C. C.** (1990). Mormyromast electroreceptor organs and their afferent-fibers in mormyrid fish. 3. Physiological differences between 2 morphological types of fibers *Journal of Neurophysiology*, 63(2), 319-332.
- Bell, C. C.** (2001). Memory-based expectations in electrosensory systems. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4), 481-487.
- Bell, C. C.** (2002). Evolution of cerebellum-like structures. *Brain Behavior and Evolution*, 59(5-6), 312-326.
- Bell, C. C., Zakon, H. & Finger, T. E.** (1989). Mormyromast electroreceptor organs and their afferent-fibers in mormyrid fish. 1. Morphology *Journal of Comparative Neurology*, 286(3), 391-407.
- Bennett, M. V. L.** (1965). Cutaneous Electroreceptors in *Gymnarchus*, *Gnathonemus* sp.f mormyrids. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol*, 30, 245-262.
- Bullock, T., Behrend, K. & Heiligenberg, W.** (1975). Comparison of the jamming avoidance responses in Gymnotoid and Gymnarchid electric fish: A case of convergent evolution of behavior and its sensory basis. *Journal of comparative physiology*, 103(1), 97-121.
- Bullock, T. H., Bodznick, D. A. & Northcutt, R. G.** (1983). The phylogenetic distribution of electroreception: Evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. *Brain Research Reviews*, 6(1), 25-46.
- Bullock, T. H., Northcutt, R. G. & Bodznick, D. A.** (1982). Evolution of electroreception. *Trends in Neurosciences*, 5(0), 50-53.

- Caputi, A., Macadar, O. & Trujillo-Cenóz, O.** (1989). Waveform generation of the electric organ discharge in *Gymnotus carapo*. *Journal of Comparative Physiology A*, 165(3), 361-370.
- Caputi, A. A.** (1999). The electric organ discharge of pulse gymnotiforms: The transformation of a simple impulse into a complex spatiotemporal electromotor pattern. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1229-1241.
- Caputi, A. A. & Budelli, R.** (2006). Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 192(6), 587-600.
- Caputi, A. A., Budelli, R., Grant, K. & Bell, C. C.** (1998). The electric image in weakly electric fish: Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Experimental Biology*, 201(14), 2115-2128.
- Caputi, A. A., Castello, M. E., Aguilera, P. A., Pereira, C., Nogueira, J., Rodriguez-Cattaneo, A. & Lezcano, C.** (2008). Active electroreception in *Gymnotus omari*: Imaging, object discrimination, and early processing of actively generated signals. *Journal of Physiology-Paris*, 102(4-6), 256-271.
- Carr, C. E., Maler, L. & Sas, E.** (1982). Peripheral organization and central projections of the electrosensory nerves in gymnotiform fish *Journal of Comparative Neurology*, 211(2), 139-153.
- Crampton, W. G. R.** (1996). Gymnotiform fish: An important component of Amazonian floodplain fish communities. *Journal of Fish Biology*, 48(2), 298-301.
- Dunlap, K. D., Smith, G. T. & Yekta, A.** (2000). Temperature dependence of electrocommunication signals and their underlying neural rhythms in the weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Brain Behavior and Evolution*, 55(3), 152-162.
- Dunlap, K. D., Thomas, P. & Zakon, H. H.** (1998). Diversity of sexual dimorphism in electrocommunication signals and its androgen regulation in a genus of electric fish, *Apteronotus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 183(1), 77-86.
- Ender, A.** (2011). *Etablierung von Lernparadigmen zum Trainieren schwach elektrischer Fische*. Bachelorarbeit an der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Engelmann, J., Bacelo, J., Metzen, M., Pusch, R., Bouton, B., Migliaro, A., Caputi, A., Budelli, R., Grant, K. & von der Emde, G.** (2008). Electric imaging through active electrolocation: implication for the analysis of complex scenes. *Biological Cybernetics*, 98(6), 519-539.
- Engelmann, J., Nobel, S., Rover, T. & von der Emde, G.** (2009). The Schnauzenorgan-response of *Gnathonemus petersii*. *Frontiers in Zoology*, 6.
- Fechler, K. v. d. E., G.** (2012). Figure-ground separation during active electrolocation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology-Paris*.
- 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(2), 225-228.
- Franchina, C. R.** (1997). Ontogeny of the electric organ discharge and the electric organ in the weakly electric pulse fish *Brachyhypopomus pinnicaudatus* (Hypopomidae, Gymnotiformes). *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 181(2), 111-119.
- Fugere, V. & Krahe, R.** (2010). Electric signals and species recognition in the wave-type gymnotiform fish *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Experimental Biology*, 213(2), 225-236.

- Fugere, V., Ortega, H. & Krahe, R.** (2011). Electrical signalling of dominance in a wild population of electric fish. *Biology Letters*, 7(2), 197-200.
- Graff, C. & Kramer, B.** (1992). Trained weakly-electric fishes *Pollimyrus isidori* and *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei) discriminate between waveforms of electric pulse discharges. *Ethology*, 90(4), 279-292.
- Hagedorn, M. & Heiligenberg, W.** (1985). Court and spark: electric signals in the courtship and mating of gymnotoid fish. *Animal Behaviour*, 33(1), 254-265.
- Harvey-Girard, E., Tweedle, J., Ironstone, J., Cuddy, M., Ellis, W. & Maler, L.** (2010). Long-term recognition memory of individual conspecifics is associated with telencephalic expression of Egr-1 in the electric fish *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Comparative Neurology*, 518(14), 2666-2692.
- Heiligenberg, W.** (1973). Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *Journal of comparative physiology*, 87(2), 137-164.
- Heiligenberg, W.** (1975). Theoretical and experimental approaches to spatial aspects of electrolocation. *Journal of comparative physiology*, 103(3), 247-272.
- Hilton, E. J. & Fernandes, C. C.** (2006). Sexual dimorphism in *Apteronotus bonapartii* (Gymnotiformes : Apteronotidae). *Copeia*(4), 826-833.
- Ho, W. W., Fernandes, C. C., Alves-Gomes, J. A. & Smith, G. T.** (2010). Sex differences in the electrocommunication signals of the electric fish *Apteronotus bonapartii*. *Ethology*, 116(11), 1050-1064.
- Hopkins, C.** (1976). Stimulus filtering and electroreception: Tuberous electroreceptors in three species of gymnotoid fish. *Journal of comparative physiology*, 111(2), 171-207.
- Hopkins, C. D.** (1972). Sex differences in electric signaling in an electric fish. *Science (Washington D C)*, 176(4038), 1035-1037.
- Hopkins, C. D.** (1995). Convergent designs for electrogenesis and electroreception. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(6), 769-777.
- Hopkins, C. D.** (2005). *Passive electrolocation and the sensory guidance of oriented behavior* (Vol. 21).
- Hopkins, C. D., Shieh, K. T., McBride, D. W. & Winslow, M.** (1997). A quantitative analysis of passive electrolocation behavior in electric fish. *Brain Behavior and Evolution*, 50, 32-59.
- Hupé, G. J. & Lewis, J. E.** (2008). Electrocommunication signals in free swimming brown ghost knifefish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Experimental Biology*, 211(10), 1657-1667.
- Hupé, G. J., Lewis, J. E. & Benda, J.** (2008). The effect of difference frequency on electrocommunication: Chirp production and encoding in a species of weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Physiology-Paris*, 102(4-6), 164-172.
- Kalmijn, A. J.** (1971). The electric sense of sharks and rays. *Journal of Experimental Biology*, 55(2), 371-383.
- Kamdem Toham, A. & Teugels, G. G.** (1997). Patterns of microhabitat use among fourteen abundant fishes of the lower Ntem River Basin (Cameroon). *Aquatic Living Resources*, 10(5), 289-298.
- Kawasaki, M.** (1993). Independently evolved jamming avoidance responses employ identical computational algorithms: a behavioral study of the African electric fish, *Gymnarchus niloticus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 173(1), 9-22.

- Keynes, R. D.** (1962). The feeding habits of the electric eel. *Jour Physiol [London]*, 163((1)), 2P-3P.
- Kirschbaum, F.** (1977). Electric organ ontogeny: distinct larval organ precedes the adult organ in weakly electric fish. *Naturwissenschaften*, 64(7), 387-388.
- Kirschbaum, F.** (1983). Myogenic electric organ precedes the neurogenic organ in apteronotid fish. *Naturwissenschaften*, 70(4), 205-207.
- Kirschbaum, F. & Schugardt, C.** (2002). Reproductive strategies and developmental aspects in mormyrid and gymnotiform fishes. *Journal of Physiology-Paris*, 96(5-6), 557-566.
- Kirschbaum, F. & Schwassmann, H. O.** (2008). Ontogeny and evolution of electric organs in gymnotiform fish. *Journal of Physiology-Paris*, 102(4-6), 347-356.
- Kirschbaum, F. & Westby, G. W. M.** (1975). Development of the electric discharge in mormyrid and gymnotid fish (*Marcusenius sp.* and *Eigenmannia virescens*). *Experientia*, 31(11), 1290-1294.
- Knudsen, E. I.** (1975). Spatial aspects of electric fields generated by weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 99(2), 103-118.
- Kramer, B.** (1988). Schwach elektrische Fische: Ausweichreaktionen auf Störsender. *Praxis der Naturwissenschaften - Biologie*, 37(7), 1-11.
- Lannoo, M. J. & Lannoo, S. J.** (1993). Why do electric fishes swim backwards? An hypothesis based on gymnotiform foraging behavior interpreted through sensory constraints. *Environmental Biology of Fishes*, 36(2), 157-165.
- Lavoue, S., Miya, M., Arnegard, M. E., Sullivan, J. P., Hopkins, C. D. & Nishida, M.** (2012). Comparable ages for the independent origins of electrogenesis in African and South American weakly electric fishes. *Plos One*, 7(5).
- Lissmann, H. W.** (1951). Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* *Nature*, 167(4240), 201-202.
- Lissmann, H. W.** (1958). On the function and evolution of electric organs in fish. *Jour Exptl Biol*, 35((1)), 156-191.
- Lissmann, H. W. & Machin, K. E.** (1958). The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *Jour Exptl Biol*, 35((2)), 451-486.
- Lowe-McConnell, R. H.** (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MacIver, M. A., Sharabash, N. M. & Nelson, M. E.** (2001). Prey-capture behavior in gymnotid electric fish: Motion analysis and effects of water conductivity. *Journal of Experimental Biology*, 204(3), 543-557.
- Maler, L., Sas, E., Johnston, S. & Ellis, W.** (1991). An atlas of the brain of the electric fish *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 4(1), 1-38.
- Marrero, C. & Winemiller, K. O.** (1993). Tube-snouted gymnotiform and mormyridiform fishes - convergence of a specialized foraging mode in teleosts. *Environmental Biology of Fishes*, 38(4), 299-309.
- McGregor, P. K. & Westby, G. W. M.** (1992). Discrimination of individually characteristic electric organ discharges by a weakly electric fish. *Animal Behaviour*, 43(6), 977-986.
- Meyer, J. H.** (1982). Behavioral responses of weakly electric fish to complex impedances. *Journal of comparative physiology*, 145(4), 459-470.

- Moortgat, K. T., Keller, C. H., Bullock, T. H. & Sejnowski, T. J.** (1998). Submicrosecond pacemaker precision is behaviorally modulated: The gymnotiform electromotor pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(8), 4684-4689.
- Nelson, M. E. & MacIver, M. A.** (1999). Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: Sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1195-1203.
- Post, N. & von der Emde, G.** (1999). The "novelty response" in an electric fish: response properties and habituation. *Physiology & Behavior*, 68(1-2), 115-128.
- Postner, M. & Kramer, B.** (1995). Electrosensory thresholds in larvae of the weakly electric fish *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) during ontogeny. *Journal of Experimental Biology*, 198(3), 783-791.
- Rasnow, B.** (1996). The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus*. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 178(3), 397-411.
- Rose, G. J.** (2004). Insights into neural mechanisms and evolution of behaviour from electric fish. *Nat Rev Neurosci*, 5(12), 943-951.
- Sawtell, N. B. & Bell, C. C.** (2008). Adaptive processing in electrosensory systems: Links to cerebellar plasticity and learning. *Journal of Physiology-Paris*, 102(4-6), 223-232.
- Schwarz, S. & von der Emde, G.** (2001). Distance discrimination during active electrolocation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(12), 1185-1197.
- Shieh, K. T., Wilson, W., Winslow, M., McBride, D. W. & Hopkins, C. D.** (1996). Short-range orientation in electric fish: An experimental study of passive electrolocation. *Journal of Experimental Biology*, 199(11), 2383-2393.
- Shirgaonkar, A. A., Curet, O. M., Patankar, N. A. & MacIver, M. A.** (2008). The hydrodynamics of ribbon-fin propulsion during impulsive motion. *Journal of Experimental Biology*, 211(21), 3490-3503.
- Siebeck, U. E., Litherland, L. & Wallis, G. M.** (2009). Shape learning and discrimination in reef fish. *Journal of Experimental Biology*, 212(13), 2112-2118.
- Silva, A., Quintana, L., Ardanaz, J. L. & Macadar, O.** (2002). Environmental and hormonal influences upon EOD waveform in gymnotiform pulse fish. *Journal of Physiology-Paris*, 96(5-6), 473-484.
- Srivastava, C. B. L.** (1978). The organization of the ampullary sense organs (electroreceptors) in the weakly electric fish, *Sternarchus albifrons* (Gymnotidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences India Section B (Biological Sciences)*, 48(3), 135-142.
- Stamper, S. A., Madhav, M. S., Cowan, N. J. & Fortune, E. S.** (2012). Beyond the Jamming Avoidance Response: weakly electric fish respond to the envelope of social electrosensory signals. *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 4196-4207.
- Suga, N.** (1967). Coding in tuberous and ampullary organs of a gymnotid electric fish. *The Journal of Comparative Neurology*, 131(4), 437-451.
- Szabo, T. H.** (1960). Development of the electric organ of Mormyridae. *Nature*, 188((4752)), 760-762.
- Toerring, M. J. & Serrier, J.** (1978). Influence of water temperature on the electric organ discharge of the weakly electric fish *Marcusenius cyprinoides*. *Journal of Experimental Biology*, 74, 133-150.

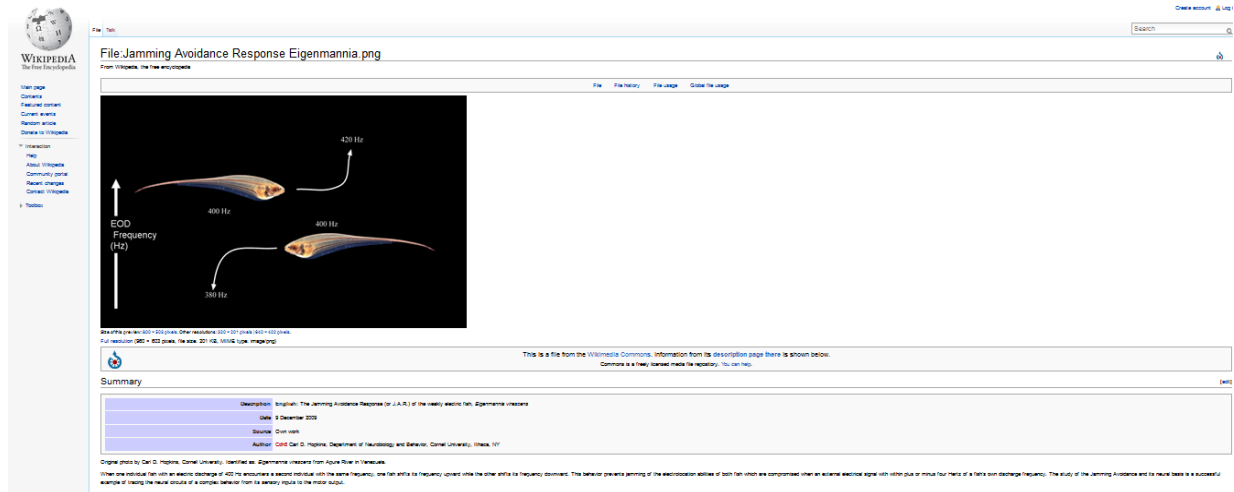
- Triefenbach, F. & Zakon, H.** (2003). Effects of sex, sensitivity and status on cue recognition in the weakly electric fish *Apteronotus leptorhynchus*. *Animal Behaviour*, 65(1), 19-28.
- Triefenbach, F. A. & Zakon, H. H.** (2008). Changes in signalling during agonistic interactions between male weakly electric knifefish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Animal Behaviour*, 75(4), 1263-1272.
- von der Emde, G.** (1990). Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 167(3), 413-421.
- von der Emde, G.** (1993). The sensing of electrical capacitances by weakly electric mormyrid fish - effects of water conductivity *Journal of Experimental Biology*, 181, 157-173.
- von der Emde, G.** (1998). Capacitance detection in the wave-type electric fish *Eigenmannia* during active electrolocation. *Journal of Comparative Physiology A*, 182(2), 217-224.
- von der Emde, G.** (1999). Active electrolocation of objects in weakly electric fish. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1205-1215.
- von der Emde, G.** (2004). Distance and shape: perception of the 3-dimensional world by weakly electric fish. *Journal of Physiology-Paris*, 98(1-3), 67-80.
- von der Emde, G.** (2006). Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 192(6), 601-612.
- von der Emde, G., Amey, M., Engelmann, J., Fetz, S., Folde, C., Hollmann, M., Metzen, M. & Pusch, R.** (2008). Active electrolocation in *Gnathonemus petersii*: Behaviour, sensory performance, and receptor systems. *Journal of Physiology-Paris*, 102(4-6), 279-290.
- von der Emde, G., Behr, K., Bouton, B., Engelmann, J., Fetz, S. & Folde, C.** (2010). 3-Dimensional scene perception during active electrolocation in a weakly electric pulse fish. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 4.
- von der Emde, G. & Bell, C. C.** (1994). Responses of cells in the mormyrid electrosensory lobe to EODs with distorted waveforms: implications for capacitance detection. *Journal of Comparative Physiology A*, 175(1), 83-93.
- von der Emde, G. & Bleckmann, H.** (1992). Differential responses of two types of electroreceptive afferents to signal distortions may permit capacitance measurement in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 171(5), 683-694.
- von der Emde, G. & Bleckmann, H.** (1997). Waveform tuning of electroreceptor cells in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 181(5), 511-524.
- von der Emde, G. & Bleckmann, H.** (1998). Finding food: Senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Experimental Biology*, 201(7), 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. *Journal of Experimental Biology*, 210(17), 3082-3095.
- von der Emde, G. & Ronacher, B.** (1994). Perception of electric properties of objects in electrolocating weakly electric fish - 2-dimensional similarity scaling reveals a city-block metric. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 175(6), 801-812.

- von der Emde, G. & Schwarz, S.** (2000). Three-dimensional analysis of object properties during active electrolocation in mormyrid weakly electric fishes (*Gnathonemus petersii*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 355(1401), 1143-1146.
- von der Emde, G. & Schwarz, S.** (2001). How the electric fish brain controls the production and analysis of electric signals during active electrolocation. *Zoology-Analysis of Complex Systems*, 103(3-4), 112-124.
- 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.
- von der Emde, G. & Zelick, R.** (1995). Behavioral detection of electric signal waveform distortion in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Comparative Physiology A*, 177(4), 493-501.
- Walton, A. G. & Moller, P.** (2010). Maze learning and recall in a weakly electric fish, *Mormyrus rume probosciostris* Boulenger (Mormyridae, Teleostei). *Ethology*, 116(10), 904-919.
- Wilkens, L. A. & Hofmann, M. H.** (2005). *Behavior of animals with passive, low-frequency electrosensory systems* (Vol. 21).
- Winemiller, K. O. & Adite, A.** (1997). Convergent evolution of weakly electric fishes from floodplain habitats in Africa and South America. *Environmental Biology of Fishes*, 49(2), 175-186.
- Xu-Friedman, M. A. & Hopkins, C. D.** (1999). Central mechanisms of temporal analysis in the knollenorgan pathway of mormyrid electric fish. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1311-1318.
- Zakon, H., Oestreich, J., Tallarovic, S. & Triefenbach, F.** (2002). EOD modulations of brown ghost electric fish: JARs, chirps, rises, and dips. *Journal of Physiology-Paris*, 96(5-6), 451-458.
- Zakon, H. H.** (1987). Variation in the mode of receptor cell addition in the electrosensory system of gymnotiform fish *Journal of Comparative Neurology*, 262(2), 195-214.
- Zakon, H. H.** (1988). *The electroreceptors: diversity in structure and function*. New York: Springer Verlag.
- Zupanc, G. K. H. & Bullock, T. H.** (2005). From electrogenesis to electroreception: An overview. In T. Bullock, C. Hopkins, A. Popper & R. Fay (Eds.), *Electroreception* (Vol. 21, pp. 5-46): Springer New York.
- Zupanc, G. K. H. & Bullock, T. H.** (2006). Walter Heiligenberg: the jamming avoidance response and beyond. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 192(6), 561-572.
- Zupanc, G. K. H., Sirbulescu, R. F., Nichols, A. & Ilies, I.** (2006). Electric interactions through chirping behavior in the weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 192(2), 159-173.

8 INTERNETQUELLEN

http://en.wikipedia.org/wiki/File:Jamming_Avoidance_Response_Eigenmannia.png

Zugriffsdatum: 30.03.2013, 18.45 Uhr



<http://www.fishbase.org/summary/Apteronotus-albifrons.html>

Zugriffsdatum: 30.03.2013, 18.50 Uhr

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

Apteronotus albifrons (Linnaeus, 1766)
 Black ghost

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](#)

Actinopterygii (ray-finned fishes) > [Gymnotiformes](#) (Knifefishes) > [Apteronotidae](#) (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_m ? range ? - ? cm
 Max length : 50.0 cm TL male/unsexed; (Ref. 36886)

Distribution [Countries](#) | [FAO areas](#) | [Ecosystems](#) | [Occurrences](#) | [Introductions](#) | [Fauna](#)

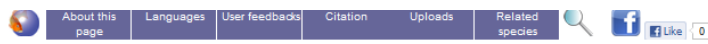
South America: Venezuela to Paraguay and Paraná rivers. Also in the Amazon Basin of Peru (Ref. 6329).

Biology [Glossary](#) (e.g. apteronotus)

Occurs in rapidly flowing waters of creeks with a sandy bottom. Is a micro-predator of insect larvae (Ref. 12225).
 Nocturnal. Possesses a weakly discharging neurogenic electric organ and ampullary electro receptors that are distributed from head to tail (Ref. 10011; 10841).

<http://www.fishbase.us/summary/Mormyrus-rume+proboscirostris.html>

Zugriffsdatum: 30.03.2013, 21.30 Uhr



Mormyrus rume proboscirostris Boulenger, 1898

Upload your [photos and videos](#)
[Pictures](#) | [Stamps](#) | [Coins](#) | [Google image](#)



Mormyrus rume proboscirostris
 Picture by [AquaNet](#)

Classification / Names [Common names](#) | [Synonyms](#) | [Catalog of Fishes \(gen., sp.\)](#) | [ITIS](#) | [CoL](#) | [WoRMS](#)

Actinopterygii (ray-finned fishes) > [Osteoglossiformes](#) (Bony tongues) > [Mormyridae](#) (Elephantfishes)

Etymology: *Mormyrus*: Greek, mormyros = a fish (Sparus sp) (Ref. [45335](#)).

Environment / Climate / Range [Ecology](#)

Freshwater; demersal; pH range: 5.0 - ?. Tropical; 22°C - 24°C (Ref. [12468](#))

Size / Weight / Age

Maturity: L_m ? range ? - ? cm

Max length : 60.0 cm TL male/unsexed; (Ref. [2059](#))

Short description [Morphology](#) | [Morphometrics](#)

Dorsal spines (total): 0; Dorsal soft rays (total): 83; Anal spines: 0; Anal soft rays: 21

Distribution [Countries](#) | [FAO areas](#) | [Ecosystems](#) | [Occurrences](#) | [Introductions](#) | [Faunafr](#)

Africa: Congo River basin.