

U. Gansloßer (Hrsg.)

Spitzenleistungen

Unglaubliches aus dem Tierreich

Bernd Kramer

Elektrische Kommunikation bei Nilhechten und Messerfischen



Udo Gansloßer (Hrsg.)

Spitzenleistungen

Die unglaublichen Fähigkeiten
der Tiere

Filander Verlag
Fürth
©1999

Spitzenleistungen : Die unglaublichen Fähigkeiten der Tiere / Udo
Gansloßer (Hrsg.). – Fürth : Filander-Verl., 1999
ISBN 3-930831-20-1

Copyright © 1999 Filander Verlag

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Elektrische Kommunikation bei Nilhechten und Messerfischen

Die Empfindlichkeit für schwache elektrische Felder ist umstritten beim Menschen, aber weitverbreitet bei Fischen, von den urtümlichen Neunaugen bis zu den Lungenfischen, einigen Amphibien und sogar den eierlegenden Säugetieren Australiens. Die nachtaktiven Nilhechte und Messerfische der tropischen Flüsse Afrikas und Südamerikas verständigen und orientieren sich mit den schwachen Entladungen ihrer elektrischen Organe, die von den gewöhnlichen Feinden nicht wahrgenommen werden (Abb. 1). Bei schwachelektrischen Fischen finden sich unerhörte Sinnesleistungen, von denen einige in diesem Kapitel dargestellt werden sollen.

Stark- wie schwachelektrische Fische besitzen elektrische Organe, die meistens aus umgebildeten, kontraktionslosen Muskelzellen bestehen und sonst nach den gleichen Prinzipien funktionieren wie diese (Ionentheorie der Erregung). Die Zellen sind meist flache Scheiben, die wie in einer Geldrolle hintereinander angeordnet sind; jede dieser sog. Elektrozyten (elektrischen Zellen) wird – immer von derselben Seite – von einer eigenen Nervenfaser des Rückenmarks versorgt, die Kontaktstelle (Synapse) ist wie bei jeder Muskelzelle eine sog. »motorische Endplatte« (Abb. 2). Über die motorischen Endplatten übermitteln die Nervenfasern alle gleichzeitig ein Kommando des Gehirns an diese Elektrozyten, die sich daraufhin entladen. Die dadurch entstehenden Spannungsdifferenzen über jeder Zelle (ca. 0,1 Volt) addieren sich und der Fisch erzeugt in seiner Umgebung ein elektrisches Dipol-Feld (Abb. 3).

Die schwachen elektrischen Organe der Nilhechte und Messerfische (bis zu wenigen Volt Spannung) erscheinen uns heute nicht mehr funktionslos und rätselhaft wie noch bis beinahe 1960 (»pseudoelektrisch« wurden sie von den Anatomen des 19. Jahrhunderts genannt, da Gewebsschnitte den gleichen Aufbau zeigten wie »richtige« elektrische Organe, z. B. des Zitterrochens oder Zitteraales). Während die starken Organe ihren Besitzern Beutefang und Feindabwehr mit ihrem eingebauten »Elektroschocker« ermöglichen, stellen die schwachen Organe der Nilhechte und Messerfische eine Anpassung dar an eine

ganz andere Funktion: das selbsterzeugte elektrische Feld erlaubt den Fischen unbemerkt Kommunikationssignale an Artgenossen zu senden und heimlich das unmittelbare Umfeld auch bei Nacht »auszuleuchten« (aktive Elektroor-tung).



Abb. 1. Der westafrikani-sche Nilhecht *Pollimyrus isidori* (oben) aus dem Niger-Fluß wird bis zu 9 cm lang. Der Messer-fisch *Eigenmannia* (bis 40 cm; unten) aus dem Amazonas bewegt sich vor allem mit Hilfe einer stark verlängerten, undu-lierenden Analflosse.

Dies alles ist natürlich nur möglich, weil Nilhechte und Messeraale die schwachen elektrischen Felder auch wahrnehmen können, die sie erzeugen. Der elektrische Sinn der Nilhechte und Messerfische beruht auf drei Typen von Sinnesorganen (Abb. 4) mit eigenen Rezeptorzelltypen, deren Eigenschaften sich gegenseitig ergänzen (sog. ampulläre und je zwei Typen von knollenförmigen Rezeptororganen). Die Aufgabe der beiden Typen von knollenförmigen Rezeptororganen ist es, (1) den Zeitpunkt und (2) die Amplitude eigener und fremder elektrischer Organentladungen zu melden. Bei den Nilhechten z.B. sind für die erste Aufgabe die Knollenorgane, für die zweite die Mormyromasten zuständig.

Alle diese Rezeptororgane sind Teil des Seitenliniensystems der Haut der Fische; strömungsempfindliche Sinnesorgane wie bei anderen Fischen sind natürlich auch vorhanden. Ähnlich diesen liegen alle Elektrorezeptor-Organen als

mehrzellige Gebilde am Grunde von winzigen Poren verstreut in der Haut, die außer an den Poren einen erhöhten Widerstand aufweist. Die Elektrorezeptor-Organen messen in im Detail etwas unterschiedlicher Weise die lokale elektrische Spannungsdifferenz über der Haut und melden sie in kodierter Form (als Serie von Aktionspotentialen) an riesige, spezialisierte Hirnteile (Abb. 5). Die empfindlichsten dieser Rezeptoren melden noch Feldstärken von 1 millionstel Volt pro Zentimeter (eine 1,5-Volt-Mignonzelle erzeugt über die ganze Länge eines für olympische Wettkämpfe geeigneten 50-m-Schwimmbeckens eine Feldstärke von 300 millionstel Volt pro Zentimeter).

1. Auf derselben »Wellenlänge« aber nicht miteinander verwandt

Nilhechte (Mormyriforme) und Messerfische (Gymnotiforme) sind ursprüngliche Süßwasser-Knochenfische (Teleostei) und nicht näher miteinander verwandt. Ihre elektrischen Organe wie auch die Fähigkeit, schwache elektrische Ströme wahrzunehmen und für die aktive Elektroortung und Kommunikation zu nutzen, haben sie auf verschiedenen Kontinenten getrennt voneinander erworben.

Die rund 200 afrikanischen Nilhecht-Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im äquatorialen Kongo- oder Zaire-System, dem afrikanischen Gegenstück des Amazonas; jedoch besitzen insbesondere das westafrikanische Niger-System sowie der Nil ebenfalls eine beachtliche Artenanzahl (altägyptische Wandreliefs, altgriechische Bronzeplastiken). Nur wenige Arten tolerieren die höhere Wasserleitfähigkeit der afrikanischen Seen. Südlich vom Sambesi-System, in dessen Oberlauf (bis zu den Viktoria-Fällen) noch etwa 10 Arten vorkommen, halten es nur noch zwei Arten aus (bis 27° südlicher Breite, und nur im östlichen Tieflandstreifen).

Die nächsten Verwandten der Nilhechte sind die nichtelektrischen Messerfische (Notopteriden) Afrikas und Südasiens; diese haben mit den südamerikanischen Messerfischen (Gymnotiformen), die in diesem Artikel behandelt werden, nichts außer einer ähnlichen Gestalt gemein. Ein wenig entferntere Verwandte der Nilhechte sind die nordamerikanischen Mondaugen (Hiodontiden) und die Knochenzüngler (Osteoglossiden) Südamerikas, Afrikas und Südasiens.

Der Verbreitungsschwerpunkt der etwa 110 elektrischen Messerfische (Gymnotiforme) ist das zentrale Tiefland des Amazonas-Systems, das fast die Größe der kontinentalen USA erreicht. Anders als bei den afrikanischen Nilhechten gibt es über 340 m Seehöhe offenbar kaum noch Messerfische. Die nördliche Verbreitungsgrenze ist das mittelamerikanische Panama, ja sogar von Guatemala gibt es eine Meldung; die südliche Grenze ist der Rio de la Plata der riesigen Parana-Region. Auch in den Flüssen der Westküste von Kolumbien und Ecuador, jenseits der Anden, werden einige wenige Arten angetroffen. Eine reiche Messerfisch-Fauna besitzt die Orinoco-Venezuela-Region, und auch die kleinen Gewässersysteme nahe der Atlantikküste (die Guianas und

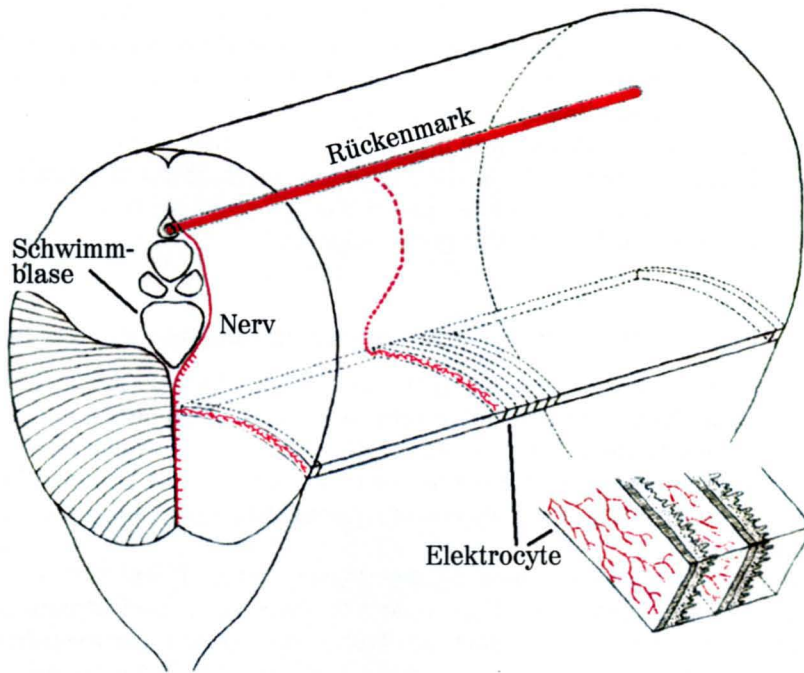


Abb. 2. Starkelektrisches Hauptorgan des südamerikanischen Zitteraals, das nur zum Beutefang und der Feindabwehr aktiviert wird. Mehrere tausend Elektrozyten sind in Längsrichtung in Säulen aufgereiht und erhöhen so die Spannung; die Stromstärke steigt an durch die hohe Zahl parallel geschalteter Säulen. Das Kommando eines Schrittmacherkerns im Gehirn wird über das Rückenmark und die Elektromotor-Nerven (beide rot) gleichzeitig an jede einzelne Elektrozyte übertragen. Das vergrößerte Detailbild zeigt zwei benachbarte Elektrozyten mit ihren verzweigten Nervenendigungen sowie die stark gefaltete nichtinnervierte Membran (nach H. Grundfest 1960).

die ostbrasilianischen Flüsse außerhalb des Einzugsbereiches des Amazonas) bieten noch einige Arten. Unsere Kenntnis der Zoogeographie und Systematik der Messerfische ist leider noch sehr lückenhaft.

Die nächsten Verwandten der südamerikanischen Messerfische sind die Welse (Siluriforme); beide Gruppen besitzen ampulläre Elektrosensoren aufgrund gemeinsamer Abstammung. Etwas weniger eng sind die Messerfische mit den nicht elektrosensiblen Salmeln (Characiden) verwandt, zu denen beispielsweise die hübschen Neonfische, aber auch die berühmten Piranhas gehören. Alle diese und noch einige weitere, ebenfalls artenreiche Gruppen gehören zu den Otophysi, die ausgezeichnet unter Wasser hören, da sie eine Knöchelchenverbindung zwischen Schwimmblase und Ohr besitzen (Weberscher

Apparat). Unter den Otophysi sind die Welse zusammen mit den Messerfischen die am stärksten abgeleitete Gruppe.

1.1 Elektrische Entladungen als Kommunikationssignale

Eine Entladung des elektrischen Organs eines Nilhechtes ist eine pulsformige Spannungsschwankung von sehr kurzer Dauer (meist unter einer tausendstel Sekunde, ms); Nilhechte wie Messerfische entladen ständig während ihres ganzen Lebens (Abb. 6). Die Puls-Kurvenform einer Nilhecht-Entladung ist für ein Individuum konstant, nicht aber die Entladungsrate, die sich von etwa 10mal pro Sekunde in Ruhe bis auf etwa 100 Pulse pro Sekunde in Erregung steigern kann. Darin sind die bisher untersuchten Nilhechte einander recht ähnlich; die Kurvenformen der Entladungen wie die Zeitmuster der Entladungsfolgen weisen allerdings große artspezifische Unterschiede auf. Einige Messerfische können ebenfalls pulsformige Entladungen mit veränderlicher Entladungsrate erzeugen (wenige bis etwa 60 Pulse pro Sekunde, in Erregung je nach Art auch mehr), die meisten Arten von Messerfischen entladen jedoch in kontinuierlichen Wellenzügen von (wenigstens in Ruhe) konstanter Frequenz (wenige bis hinauf zu 1800 Schwingungen pro Sekunde oder Hz, je nach Art; Abb. 6B).

Die elektroakustisch hörbar gemachten elektrischen Signale von Nilhechten hören sich wie das unregelmäßige Geknattere z.B. eines Mopeds an (oder auch wie das Knacken eines Geigerzählers), diejenigen von in Wellen entladenden Fischen wie der konstante Ton eines Musikinstrumentes (beispielsweise einer Flöte).

2. Heiße Rhythmen in tropischen Nächten

Die elektrische Kommunikation während des nächtlichen Balz- und Abkühlungsverhaltens konnte bisher nur an einer Nilhecht-Art, *Pollimyrus isidori*, erforscht werden. Wie offenbar bei allen Nilhechten ist das Zeitintervallmuster der Entladungsfolgen für die Kommunikation von entscheidender Bedeutung.

Ein fortpflanzungswilliges Männchen muß über ein Territorium und ein am Boden erbautes Nest aus lockeren Pflanzenfäden verfügen, in dem später die Eier behütet werden (Abb. 7). Um am Beginn einer Abkühlnacht die Aufmerksamkeit weit entfernter Weibchen zu erwecken, erzeugt das Männchen Schallsignale (»Singen«: Grunzen, Seufzen, Knurren). Zeigt sich ein Weibchen interessiert, so wird es mit heftigen Angriffen durch das Männchen, während derer die Entladungsrate jedesmal hochschnurrt, attackiert (ca. drei Stunden; Abb. 8); gleichzeitig nimmt die Intensität und Häufigkeit des Singens ab. Möglicherweise muß das Männchen beweisen, wie tapfer es die gemeinsame Brut, um die es sich allein kümmern wird, verteidigen wird (es hat in der Regel bereits Eier oder sogar geschlüpfte Larven von anderen Weibchen im Nest); auch besteht die Gefahr, daß das Nest mit den Jungen kannibalistische Weibchen als

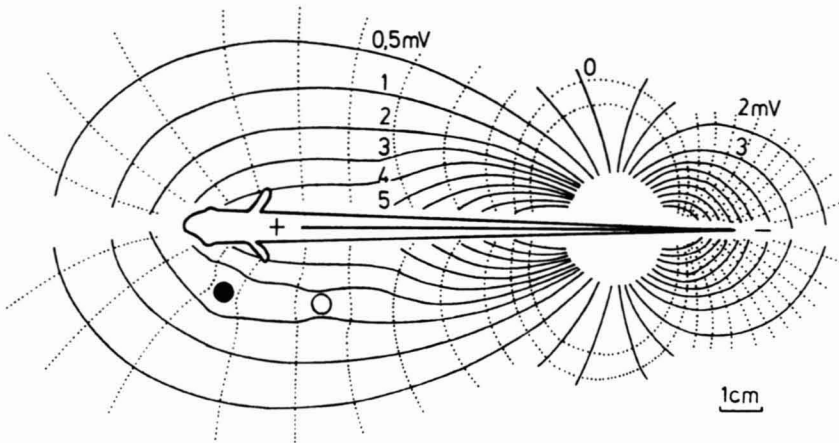


Abb. 3. Elektrisches Feld um einen schwachelektrischen Messerfisch (Horizontal-schnitt). Durchgezogen: Isopotentiallinien, Linien gleicher Spannungsdifferenz gegenüber einem weit entfernten Punkt (in Millivolt, mV). Gepunktet: Linien gleicher Stromdichte. Der Fisch erzeugt eine Wechselladung, daher kehrt sich die Polarität des elektrischen Organs (zwischen »+« und »-«) ständig um. Im Vergleich zum tropischen Süßwasser geringer Leitfähigkeit gut leitende (schwarzer Kreis: Metallstab) und schlecht leitende (weißer Kreis: Plastikstab) Gegenstände verzerren das Feld in gegensätzlicher Weise. Die benachbarten Elektrozepthororgane der Haut erfahren diese Änderungen als eine Amplitudenzunahme des elektrischen Reizes (der selbsterzeugten elektrischen Organentladung) im Falle des Leiters, eine Abnahme im Falle des Nichtleiters (verändert nach H. Scheich 1982).

Nahrungsquelle anlockt. Mit der Zeit legt sich die hohe Aggressivität des Männchens, die extremen Ausschläge seiner Entladungsrate werden immer seltener. Das Weibchen besucht immer öfter das Territorium des Männchens in unmittelbarer Nestnähe am Boden, während der ganzen Zeit hält es eine gleichmäßig niedrige Entladungsrate von 6–8 Pulsen pro Sekunde ein; diese kommt sonst nicht vor. Kaum befindet sich das Weibchen auf dem »Tanzboden«, so fällt das Männchen in die gleiche ruhige Entladungsrate ein; diese kontrastiert stark mit seinem sonstigen Entladungsverhalten wenn das Weibchen sich an anderen Orten aufhält.

Hat sich das Männchen in der Vorbalz als extremes Rauhbein gezeigt, so erweist es sich nun als beinahe vollendeter Galan. Während der 15–25 Sekunden, die das Weibchen bei jedem seiner Besuche bleibt, versucht das Männchen, sich von hinten kommend an das Weibchen seitlich anzuschmiegen. Zunächst wird ein gegenseitiges Umkreisen daraus, da das Weibchen ausweicht und schließlich davonschwimmt. Da es aber im Schnitt 1–2mal pro Minute wie-

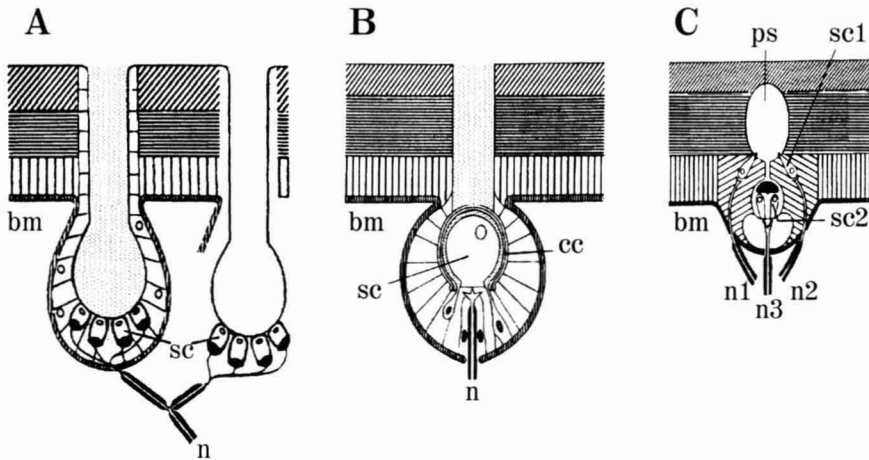


Abb. 4. Elektrorezeptor-Organ der Haut bei Nilhechten. **A:** ampulläres Elektrorezeptororgan; **B:** Knollenorgan; **C:** Mormyromast. **sc:** Sinneszellen; **n:** sensibler Nerv; **bm:** Basalmembran; **cc:** Hüllzellen. Das ampulläre Rezeptororgan besitzt ein Sinnesepithel in einer nach außen offenen Ampulle während die beiden anderen Typen geschlossen sind, wenn auch funktionell durch lockeres Gewebe über dem Organ ebenfalls ein Kanal für den Stromdurchtritt vorliegt. Knollenorgane haben nur eine oder wenige Rezeptorzellen, Mormyromasten je zwei Zellen zweier verschiedener Typen in einer äußeren (**ps**) und einer inneren Kammer, die getrennt sensibel innerviert sind. Messerfische besitzen ebenfalls ampulläre und zwei Typen knollenförmiger Elektrorezeptor-Organen mit entsprechenden Eigenschaften (nach T. Szabo 1974).

derkommt, gelingt dem Männchen schließlich doch die Parallelstellung, wobei es eine (noch nicht näher aufgeklärte) Verhakung der beiderseitigen Analregionen zustandebringt. So verbunden vollbringt das Paar eine erstaunliche Rolle vor- oder rückwärts (beides kommt vor). Nachdem das Paar etwa zwei Stunden so »getanzt« hat, sind beide Partner zum Abbläichen bereit. Dafür überspringen sie den Salto, der vorher Pflichtprogramm war, und kommen gleich zur Sache: das Weibchen gibt bei jedem Besuch ein paar Eier ab, während das Männchen mit seiner Flanke eine zitternde Bewegung seitlich gegen den Bauch des Weibchens vollführt und besamt. In einer Nacht legt das Weibchen während etwa vier Stunden bis zu 200 Eier; wenn es fertig abgelaicht hat, signalisiert es dies durch ein geändertes Entladungsmuster, bei dem es regelmäßig zwischen hoher (70 Pulse pro Sekunde) und tiefer (5 Pulse pro Sekunde) Pulsrate alterniert (2 Wechsel pro Sekunde).

Die Aufgabe des Männchens ist es nun, alle Eier einzusammeln und im Maul ins Nest zu tragen. Dort wird es sie energisch gegen alle Angreifer verteidigen; während seiner Patrouillen sammelt es auch weiterhin verstreute Eier

ein. Nach vier Tagen schlüpfen die Larven, die bereits ab dem achten Tag kaum wahrnehmbar entladen (volle Amplitude ab Tag 11), und vom 12. bis 15. Tag an gelegentlich Ausflüge unternehmen können. Bis sie etwa 50 Tage alt sind, sammelt das Männchen verstreute Larven ein; danach verselbständigen sich die Jungen.

Ein Jungfisch wird selbständig, wenn sein larvales elektrisches Organ, das im Rumpf liegt und eine kopfpositive Entladung erzeugt, zu degenerieren beginnt und auch funktionell abgelöst wird von einem Adultorgan, das sehr kompakt gebildet ist und sich im Schwanzstiel befindet. In einer Übergangszeit einer Doppelentladung (Abb. 9) folgt der Larvalentladung, deren Amplitude stetig abnimmt, die Adultentladung, deren Amplitude von Tag zu Tag anwächst, in einem festen Zeitabstand von 0,7 ms. Die Pulsdauer der Adultentladung beträgt mit 0,2 ms nur etwa 1/10 derjenigen der Larvalentladung; auch ist die Polarität der Entladung derjenigen der Larvalentladung entgegengesetzt (kopfnegativ). Ab einem Alter von etwa 80 Tagen ist nur noch die Adultentladung nachweisbar.

Jungfische scheinen nicht untereinander oder mit dem behütenden Vater zu kommunizieren, abgesehen davon, daß die larvalen Entladungen dem Männchen wohl seine Jungen anzeigen. Trotzdem gibt es Kommunikations-Hinweise: bereits die jüngsten Larven entladen zeitversetzt gegenüber Reizpulsen oder ganzen Serien davon, wie man das auch bei Adulten findet. Dieses verzögerte Entladen nach einem Reizpuls (zunächst 36 ms Verzögerung im Alter von 11 Tagen) verkürzt sich während des Heranwachsens schnell auf etwa den halben Wert, wie er auch bei Adulten zu beobachten ist. Eine aufgeteilte Nutzung möglicher Entladungs-Zeitpunkte erlaubt jedem Fisch ein besseres Auswerten der sensorischen Information, die mit jeder Eigenentladung über die Elektrorezeptoren hereinkommt, da dann der Adaptationszustand auf den vorhergehenden Fremd-Entladungsreiz konstant ist; Änderungen der sensorischen Antwort also auf die Außenwelt zurückzuführen sind.

Das frühe Funktionieren des kompletten elektrischen Systems (drei Elektrorezeptortypen, ihre zugehörigen Sinnesbahnen und Auswertestationen des Gehirns; elektrisches Organ mit seinen zentralnervösen Kommandostrukturen; Verknüpfungen von Sensorik und Motorik) und die Selbstreizung durch die Eigenentladung ist offenbar notwendig für eine normale Entwicklung während des Heranwachsens, weniger Anzeichen für bereits so früh stattfindende intensive Kommunikation oder Ortung. Auch bei anderen Sinnessystemen (Hören, Sehen) ist eine normale Entwicklung der Jungen nicht möglich ohne die Mitwirkung genügend vielfältiger Außenreize.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß das betreuende Männchen seine Jungen an der Larvalentladung erkennt, die sich ja deutlich in Kurvenform, Polarität und Pulsdauer von der Adultentladung, z.B. seiner eigenen, unterscheidet (s.o.). Adulte Fische unterscheiden sogar die einander vergleichsweise sehr ähnlichen Entladungen verschiedener adulter Individuen. Dies wurde mit dressierten, futterbelohnten Fischen nachgewiesen, denen Adultentladungen über ein elektrisches Dipolmodell vorgespielt wurden. Der verwendete Reizgenerator

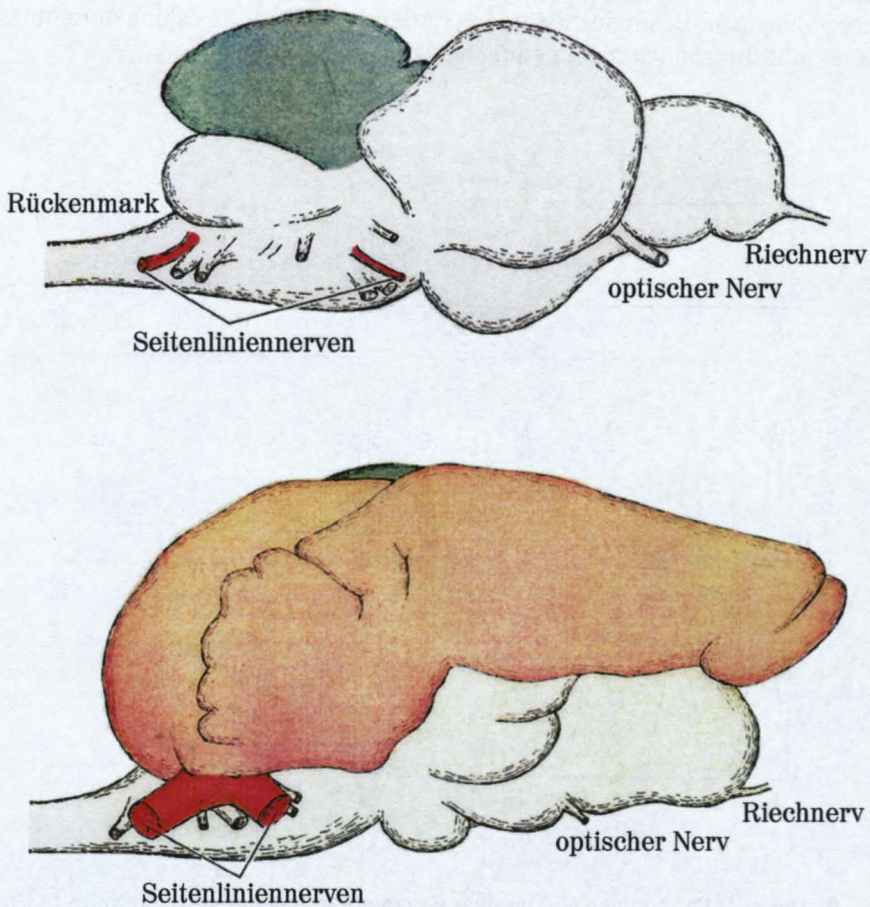


Abb. 5. Anpassungen bei Hirn und Hirnnerven eines Nilhechts (unten). Ein gewöhnlicher Fisch (oben) besitzt ein ausgeprägtes Kleinhirn (grau). Beim Nilhecht überlagern die stark vergrößerten elektrosensorischen Regionen (rot) völlig das übrige Gehirn, und die Seitenliniennerven sind stärker, diejenigen für Auge und Nase schwächer ausgebildet (nach H. W. Lissmann 1961).

konnte vorher aufgezeichnete Entladungen mit gewünschter Amplitude und Pulsrate naturgetreu vorspielen; mit berechneten Kurvenformen werden einzelne Kurvenformigenschaften gezielt geändert und die Grenzen des Diskriminationsvermögens genau erforscht (Abb. 10). Das Unterscheidungsvermögen für individuelle Unterschiede in der Adult-Entladungskurvenform ist so fein und die natürliche Variationsbreite der Entladungs-Kurvenformen doch so

groß, daß die Gefahr einer Verwechslung von Individuen realistischerweise nicht bestehen dürfte. An individuellen Erkennungsmerkmalen kommen möglicherweise noch Besonderheiten des Entladungs-Zeitintervallmusters hinzu; dies ist allerdings noch nicht genügend erforscht.

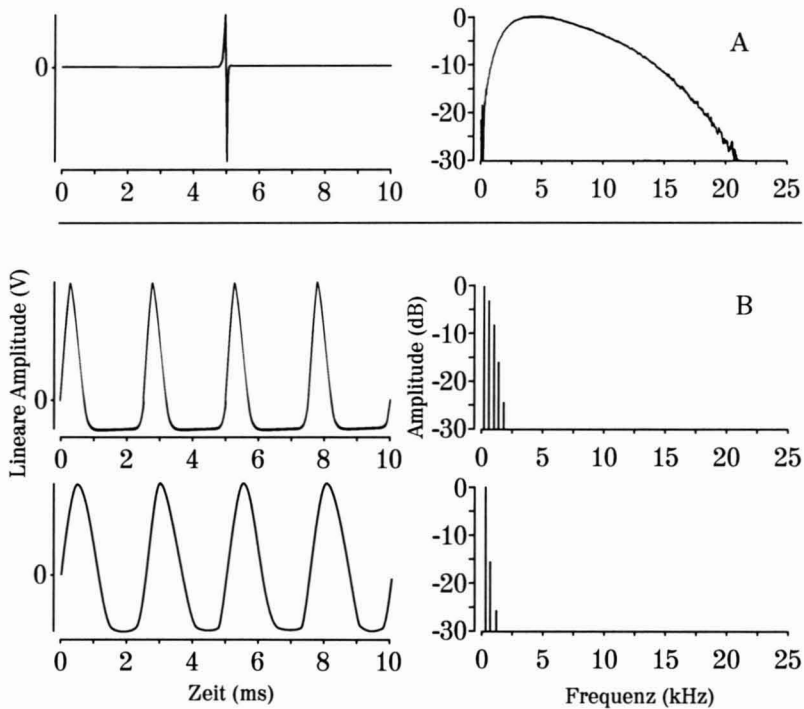


Abb. 6. Die zwei Phänotypen elektrischer Organentladungen: Puls beim Nilhecht *Gnathonemus petersii* (A) und Welle beim Messerfisch *Eigenmannia* sp. (B). (A,B) Zeit in Millisekunden (ms), Amplitude in Volt (V), oder im logarithmischen Dezibel-Maß (dB). Frequenz in Kilohertz (kHz), 1000 Schwingungen pro Sekunde. Beachte die gegensätzlichen Eigenschaften von Puls und Welle bei der Zeit- und Frequenzdarstellung. Der kurze Nilhecht-Puls ist ein breitbandiges, geräuschhaftes Ereignis, jedoch ist er die meiste Zeit »aus«. Die Welle des Messerfisches ist immer »an«, aber das Frequenzspektrum ist schmal und besteht aus diskreten Linien, den Harmonischen, deren Frequenzen ganzzahlige Vielfache der Grundfrequenz sind. Die Entladungen von *Eigenmannia*-Männchen (B oben) haben stärkere Obertöne als diejenigen von Weibchen (B unten).

Ein individuelles Erkennen seiner Partnerin ist für das balzende und laichende Männchen sicher sehr wichtig; im Dunkeln kann es nicht sehen, ob der während einer Abblanchnacht sein Territorium hundertfach besuchende Artge-

nosse tatsächlich jedesmal dasjenige Weibchen ist, das es bereits stundenlang angebalzt hat – es könnte auch eine Eiräuberin sein (s. o.). Auch das Weibchen muß sich über die Identität des Fisches, dem sie ihre Eier übergibt, sicher sein. Es gibt Hinweise dafür, daß sich die Reviernachbarn individuell an ihren Entladungen erkennen und gegenseitig die Reviergrenzen respektieren, nachdem sie sie einmal ausgekämpft haben. Die Gefahr für die Jungen oder Eier dürfte eher von vagabundierenden Fischen ausgehen.¹

Für die Synchronisation der Partner bei der Balz und dem Abbläuen spielen jedoch Zeitintervallmuster von Entladungen eine herausragende Rolle; z. B. signalisiert das Weibchen das »end of show« mit einem geänderten Entladungs-Zeitmuster. Im Experiment konnten futterbelohnte, trainierte *Pollimyrus* vorgespielte Pulsserien von z. B. 10,0 Pulsen pro Sekunde zuverlässig von 9,8 Pulsen pro Sekunde unterscheiden (quarzgenaue Apparatur erforderlich). Eine solche Änderung der Pulsrate um nur 2 % konnten sich die Fische ohne Vergleichsmöglichkeit über lange Zeit merken; sie besitzen gewissermaßen das absolute Gehör für elektrische Pulsraten. Nilhechte haben im Verhältnis zu ihrer Körpergröße mit die größten Gehirne unter allen Wirbeltieren; insbesondere das Kleinhirn, das u. a. für Zeitmessungen zuständig ist, sprengt alle Rekorde (»Giganto-Cerebellum«; Abb. 5). Dem differenzierten Sendeverhalten steht also ein entsprechend sensibles Detektionsvermögen für Zeitintervallmuster gegenüber.

3. Elektrische Art- und Geschlechtspartnererkennung bei Nilhechten

Hierfür spielen – bei den einzelnen Arten in unterschiedlicher Weise oder Gewichtung – sowohl Entladungs-Zeitintervallmuster wie die Kurvenformen der einzelnen Entladung eine Rolle.

Die einander sehr ähnlichen, in überlappenden Gebieten des Kongo-Systems vorkommenden Nilhechte *Campylomormyrus tamandua* und *C. rhynchophorus* besitzen fast gleiche Entladungs-Kurvenformen (ähnlich denen von *Gnathonemus*, Abb. 6A), die Zeitintervallmuster unterscheiden sich jedoch sehr deutlich. In Vorspielexperimenten hatten einzeln gehaltene, unbelohnte und unbestrafte Versuchstiere beider Arten die Möglichkeit, sich symmetrisch links und rechts in einigem Abstand von ihrem Versteck angeordneten elektrischen Dipolmodellen, die gleichzeitig natürliche Zeitintervallmuster von Pulsen beider Arten sendeten, »anzuschließen« (Abb. 11). Hierbei ergab sich eine

1. Bei einer anderen *Pollimyrus*-Art, dem Zwerg-Klippstampfer (*P. castelnavi*) des Oberen Sambesi im Caprivi-Zipfel, konnte ich in einem flachen Abschnitt eines Seitenarms wenigstens 3. Ordnung mit schwacher Strömung und grasartigem Schilfbewuchs Hunderte von Tieren dicht an dicht beobachten – dichter noch als bei einem Teich voller quakender Seefrösche zur Fortpflanzungszeit. In einem einzigen Zug eines großen Stocknetzes fanden sich bis mehr als 10 Tiere auf einmal.

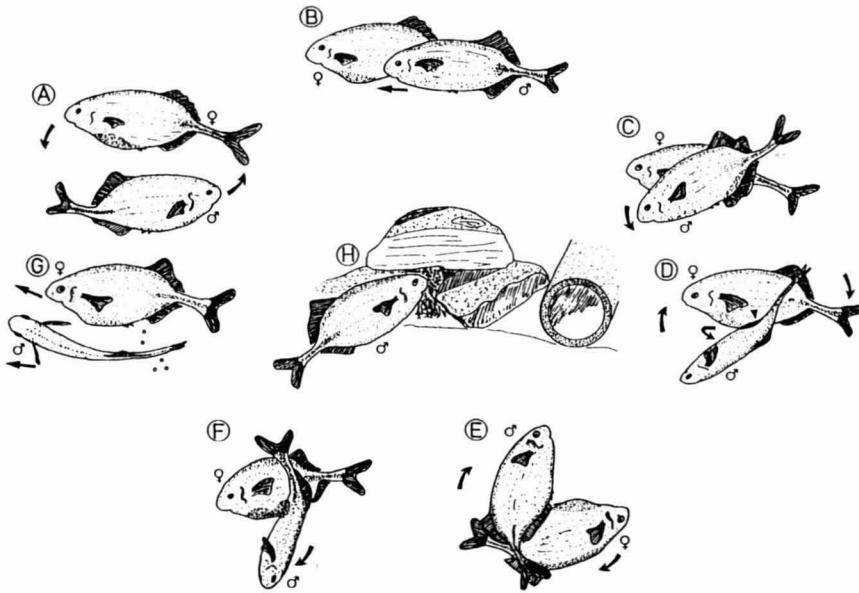


Abb. 7. Balz- und Laichverhalten beim Nilhecht *Pollimyrus isidori* (gezeichnet nach Infrarot-Video-Aufnahmen bei Nacht). Während der Balz (A–F) nähert sich das Männchen dem Weibchen, das in das Territorium des Männchens eingedrungen ist, und beide umkreisen einander (A). Das Männchen schließt parallel zum Weibchen auf (B) und gewinnt Genitalkontakt (C). Es legt sich auf die Seite (D) und macht, verkoppelt mit seiner Partnerin, eine vollständige Rolle kopf- oder schwanzüber (E, F). Dann trennen sich die Fische, und das Weibchen schwimmt schnell zu seinem in der Nähe befindlichen Versteck; nach kurzer Zeit kommt es wieder. Sind die Fische zum Ablaichen bereit, wird der Salto (D–F) übersprungen. Nach dem Ablaichen und Besamen (G) transportiert das Männchen die Eier im Maul zum Nest (H) und hütet sie für ca. 50 Tage.

deutliche Bevorzugung des arteigene Senderrhythmen vorspielenden Dipols für *C. rhynchophorus* (gemessen als Aufenthaltszeit am Dipol), trotz der für beide Muster verwendeten unnatürlichen Rechteckpulse. Die noch nicht geschlechtsreifen *C. tamandua* diskriminierten hingegen nicht; auch aus dem Freiland sind gemischte Jugendschwärme bekannt. Diese und andere Versuche (mit *P. isidori*) belegen, daß bereits Zeitintervallmuster ohne unterstützende Information über die arteigene Pulskurvenform die erwartete Aufenthaltsbevorzugung bewirken können; erstaunlicherweise waren bei den *C. rhynchophorus* auch andere Verhaltensreaktionen (aus den Bereichen Aggression und offenbar Sex) an den Dipolen mit unterschiedlicher Häufigkeit zu beobachten (Überwiegen am arteigene Muster vorspielenden Dipol).

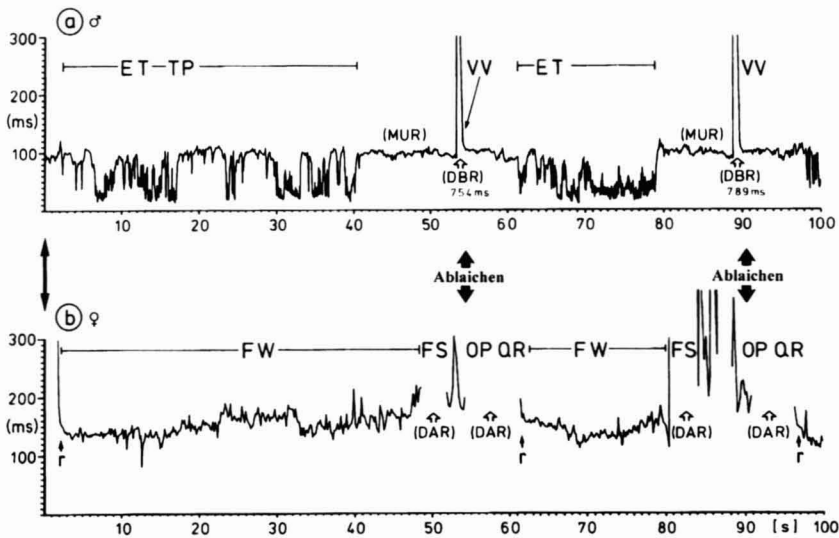


Abb. 8. Gleichzeitige elektrische Entladungsaktivität eines *Pollimyrus isidori*-Männchens (a) und -Weibchens (b), währenddessen es zu zwei Laichakten (OP) kam. Ordinate, Pulsintervalldauer in Millisekunden (ms); Abszisse, Zeit in Sekunden (s). Die Punkte für jedes einzelne Pulsintervall sind durch Linien verbunden und können daher (außer für sehr lange Intervalle) nicht einzeln aufgelöst werden. Zu Beginn verschwindet das Weibchen gerade vom Balz- und Laichplatz in sein Versteck (r) wo es sich bis zu seinem nächsten Besuch aufhält (FW); währenddessen sammelt das Männchen Eier ein und patrouilliert (ET, TP). Beachte die gleichmäßig langen Pulsintervalle des Weibchens (= niedrige, regelmäßige Entladungsrate) im Vergleich zur variablen, hohe Raten erreichenden Aktivität des Männchens. Kurz bevor das Weibchen wiederkommt (FS), fällt das Männchen in die gleichmäßig niedrige Entladungsrate des Weibchens ein (MUR). Während des körperlichen Kontakts (VV) kommen regelmäßig Entladungspausen vor, besonders beim Weibchen (DBR, DAR).

Die Entladungsmuster von *C. tamandua* wiesen eine beinahe »kristalline« Regelmäßigkeit einer Abfolge von lang-mittel-kurzen Intervallen auf, während *C. rhynchophorus* eine wesentlich komplexere, auf jeden Fall leicht unterscheidbare Intervallstruktur zeigte. Die durchschnittlichen Entladungsraten unterschieden sich nicht.

Am Zeitintervallmuster ihrer elektrischen Entladungen können Nilhechte offenbar auch den Geschlechtspartner erkennen. Bei *Pollimyrus isidori* spielen zwar akustische Signale sowie der Besitz von Revier und Territorium eine wichtige Rolle beim Werben und Erkennen von Geschlechtspartnern, aber im weiteren Verlauf der Balz sind über viele Stunden Zeitintervallmuster offenbar die einzigen Kommunikationssignale mit geschlechtsspezifischen Unterschieden (s. o.; die akustischen Gesänge der Männchen unterbleiben ja bald

nach Ankunft eines Weibchens). Vorspielversuche mit von den Partnern aufgezeichneten Sendemustern und vertauschten Pulskurvenformen legen jedenfalls diesen Schluß nahe: die Kurvenform der Entladung ist nur wichtig für die individuelle Erkennung; Information über das Geschlecht des anderen »steckt« bei dieser Art im Zeitintervallmuster der Entladungen.

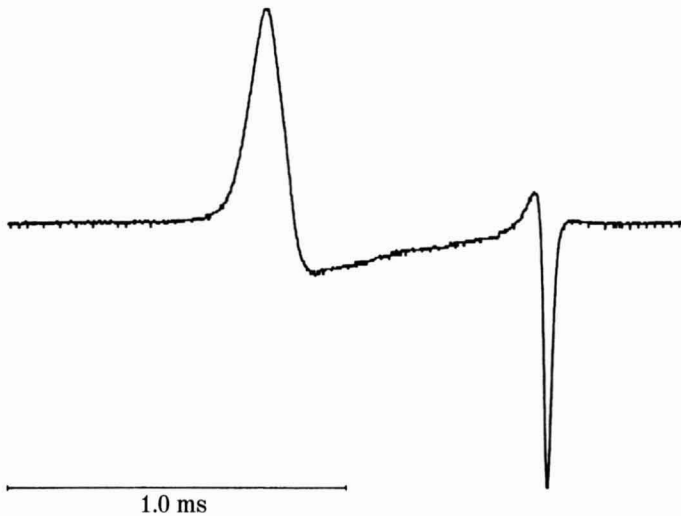


Abb. 9. Vorübergehend auftretende Doppelentladung eines larvalen *Pollimyrus isidori* (53 Tage alt). Während einer kurzen Übergangszeit folgt der Entladung der »späten« Larve, deren Amplitude dann von Tag zu Tag bis zum völligen Verschwinden abnimmt, eine zunächst nicht vorhandene Adultentladung umgekehrter Polarität und sehr kurzer Dauer, deren Amplitude täglich anwächst. Wenig später besitzt der Fisch nur noch die Adultentladung, das larvale elektrische Organ hat sich völlig zurückgebildet. Das larvale Organ des Rumpfes und das Adultorgan des Schwanzstiels werden vom selben zentralnervösen Kommandosignal angesteuert; da das larvale Organ weiter vorne im Körper liegt, erhält es das Kommando ein wenig früher.

Bei anderen Nilhecht-Arten mag die Gewichtung Pulskurvenform/Zeitintervallmuster anders verteilt sein, jedenfalls haben jüngste Feldstudien ergeben (Abb. 12), daß (1) die Entladungen von *Marcusenius macrolepidotus*, des Bulldogs, sexualdimorph in der Pulsdauer sind; (2) die Entladungen von *Petrocephalus catostoma*, des Stumpfköpfchens, ähnlich wie diejenigen von *Pollimyrus isidori* (s. o.) eine Tendenz für einen Geschlechtsunterschied aufweisen, man aber aufgrund einer breiten Überlappung der Populationen das Geschlecht einzelner Tiere unmöglich zuverlässig vorhersagen kann (»statistischer Geschlechtsunterschied«, da sich Männchen und Weibchen im Mittel in bestimmten Eigenschaften der Entladungskurvenform signifikant voneinander

unterscheiden); (3) bei einer südafrikanischen Randpopulation des über große Teile des nördlicheren südlichen Afrika verbreiteten Stumpfköpfchens (*Petrocephalus catostoma*), die inzwischen als eigene Spezies erkannt ist aber noch keinen eigenen Namen trägt, liegt nicht einmal ein schwacher statistischer, sondern gar kein Geschlechtsunterschied vor (diese neue Spezies ist definiert anhand von Unterschieden in der Entladungskurvenform, anatomischen und genetischen Merkmalen).

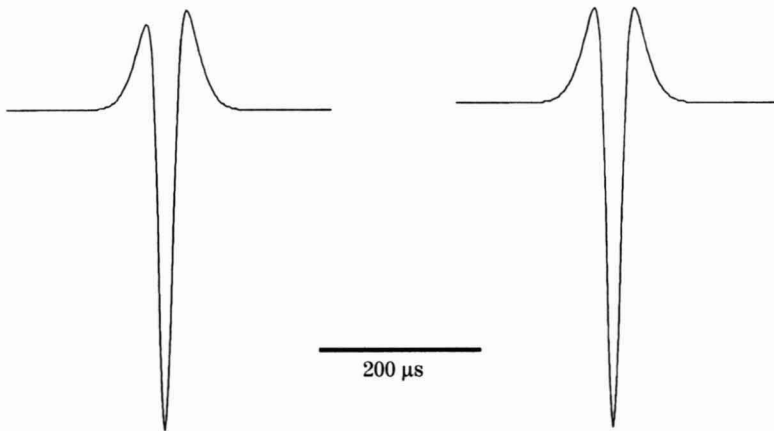


Abb. 10. Simulierte *P. isidori* - Entladungen, die in Vorspielexperimenten von dressierten, futterbelohnten Fischen noch eindeutig unterschieden werden. Ordinate, Spannung (Volt); Abszisse, Zeit in Mikrosekunden (μs). Die beiden Kurvenformen sind aus zwei Gauß-Glockenkurven (eine breit, die andere schmal und invertiert) durch additive Überlagerung berechnet. Im Vergleich zur symmetrischen Kurve (rechts) ist in der Kurve links der negative Gipfel um $2 \mu\text{s}$ vorgezogen, wodurch die beiden positiven Gipfel ein wenig unterschiedlich hoch sind (S. Paintner).

Im Falle des Bulldogs ist eine Geschlechtspartnererkennung aufgrund der gegenüber Weibchen und Jungtieren etwa 10mal verlängerten Entladungspulsdauer der Männchen naheliegend, wenn auch noch nicht experimentell erwiesen; Unterschiede in den Zeitintervallmustern mögen noch hinzutreten. In Fall (2) ist eine Geschlechtspartnererkennung anhand der Entladungskurvenform unwahrscheinlich (für *Pollimyrus isidori* experimentell widerlegt), und im Fall (3) unmöglich.

Eine (allerdings fatale) elektrosensorische Sortierung von Bulldogs nach dem Geschlecht findet offenbar im natürlichen Lebensraum statt: der unter günstigen Bedingungen Treibjagden (Abb. 13) veranstaltende Scharfzahnwels

Clarias gariepinus ernährt sich dann hauptsächlich von Bulldogs (64 % des Mageninhalts, ermittelt an 363 Welsen). Dressierte, mit Mückenlarven futterbelohnte Scharfzahnwelse konnten die vorgespielten, langandauernden Entladungen von Bulldog-Männchen gut wahrnehmen, nicht jedoch die kurzen Entladungen von Weibchen und Jungtieren. Alle Welse besitzen für tiefe Frequenzen empfindliche Elektrosensoren, die ampullären Rezeptoren; obwohl elektrische Entladungen von Nilhechten im allgemeinen ihre Hauptenergie im höherfrequenten Bereich (mehr als 1 kHz) besitzen, auf die ampulläre Rezeptoren nicht ansprechen, ist die Dauer der Entladungen der Bulldog-Männchen so groß, daß ihr spektrales Energiemaximum (für eine andere Art in Abb. 6A zu sehen) oft nur bei 300 oder 400 Hz liegt. Da diese langandauernden Entladungen aufgrund des Überwiegens der negativen Halbwelle noch dazu eine Gleichspannungskomponente besitzen, auf die Welse besonders empfindlich reagieren, werden ihre Besitzer noch auf über 1 m Entfernung entdeckt. Es überrascht daher nicht besonders, daß unter 30 im Freiland untersuchten Bulldog-Männchen keines der großen Exemplare (ab 15 cm Standardlänge) eine innerhalb der Männchen besonders lange Entladung besaß; diese waren bei den gerade dem »Stimmbruch« entwachsenen jungen Männchen (12–14 cm) zu finden, deren Chancen recht alt zu werden, offenbar gering sind. Der Größenmedian (Standardlänge) der in den 363 *Clarias*-Mägen gefundenen 456 Bulldogs stimmt mit 12,5 cm genau überein mit dem Auftreten einer männlich verlängerten Entladungsdauer.

Sexualdimorphismen sind das Resultat sexueller Selektion, die in der Regel von den Weibchen ausgeht. Ein Pfauen-Männchen mit prächtigerem Rad und mehr Augenflecken wird als Geschlechtspartner bevorzugt. Sollte entsprechendes für die Entladungen von Bulldog-Männchen gelten, so müssen sie für ihre abenteuerlich verlängerte Puls kurvendauer um des Fortpflanzungserfolges willen teuer bezahlen.

Wenn die langandauernden Entladungen von Bulldog-Männchen die ampullären Rezeptoren von Raubwelsen erregen können, so gilt das gewiß auch für diejenigen der Bulldog-Weibchen, die ähnliche Eigenschaften besitzen. Die Weibchen könnten langandauernde Männchen-Entladungen besonders reizend finden, weil diese Entladungen nicht nur wie üblich deren Knollenorgane, sondern zusätzlich noch die ampullären Rezeptoren erregen. Nach A. Zahavi findet man bei Wirbeltieren ja öfter halsbrecherisch »übertriebene« männliche Merkmale, die ihre Träger behindern oder gefährden (z.B. das Gefieder mancher männlicher Paradiesvögel, die bunten Harlekin-Gefiederfärbungen von Erpeln, das sperrige Geweih von Hirschen). Zahavis Erklärung dieses »Handicap-Prinzips« ist der gesteigerte Fortpflanzungserfolg, der mit diesen »kostspieligen« und daher »wahren«, z.B. Gesundheit² anzeigenden Merkmalen von einigen der um die Weibchen hart konkurrierenden Männchen erreicht wird. Daher besteht auch die Gefahr eines evolutiven runaway: daß die Übertreibungen immer grotesker werden, sofern kein wirksamer Gegen-Selektionsdruck (in der Regel Räuber) besteht.

Die Bulldogs stecken offenbar in einem Dilemma: im Gegensatz zu den obigen Vogel-Beispielen und in Übereinstimmung mit vielen Süßwasserfischen ist der Fortpflanzungserfolg eines Weibchens durch die Zahl der Männchen begrenzt, falls die männlichen Bulldogs wie bei *Pollimyrus isidori* (s.o.) ein Territorium verteidigen und (allein) Brutpflege betreiben; dies ist für den Bulldog noch unbekannt. Eine sexualdimorphe Entladungskurvenform kann daher sicher nicht die allgemeine Regel bei Nilhechten sein; wir müssen abwarten, welche Besonderheiten der Fortpflanzungsbiologie beim Bulldog vielleicht vorliegen, die die Evolution des Sexualdimorphismus erklären können.

Obwohl *Pollimyrus isidori*-Männchen keine sexualdimorphe Entladung besitzen, müssen wir ein ähnliches Dilemma auch für sie annehmen. Die nur von den Männchen erzeugten lautstarken Werbegesänge locken gewiß auch nachaktive Raubwelse (insbesondere *Clarias*-Arten) an, da Welse zu den Fischen mit dem besten Hörvermögen gehören. Es verwundert daher nicht, daß die Gesänge so bald wie möglich nach Herstellung einer Paarbindung und vor dem langandauernden Ablaichen eingestellt werden.

4. Verstimmung bitte!

Viele südamerikanischen Messerfische entladen in mehr oder minder sinus-ähnlichen Wellen von gewöhnlich konstanter Frequenz, bei der Gattung *Eigenmannia* je nach Individuum ca. 250–650 Schwingungen pro Sekunde (Hz). Über 1000 Entladungen hinweg beträgt die Frequenzschwankung weniger als einem tausendstel eines musikalischen Tonintervalls entspricht. Diese Entladungen kontrastieren vom Rauschen bzw. den Störsignalen der Umwelt durch die hohe Frequenzkonstanz, weniger durch die Amplitude und damit anders als bei den Nilhechten, deren im allgemeinen kräftige Entladungspulse man bei Berührung großer Exemplare bestimmter Arten schon mal als Kribbeln in den Fingern spüren kann.

Eine wichtige Quelle von Störsignalen sind die Entladungen von Artgenossen, besonders bei Schwarmfischen. Schwarmgenossen, die bei genau gleicher Frequenz senden, nehmen sich gegenseitig nicht oder nur auf kürzeste Entfernung wahr; sie müssen sich »verstimmen« um einander gut wahrnehmen zu können. Im Schwarm sind die Entladungsfrequenzen offenbar immer gut auseinander gespreizt; hörbar gemachte Gruppen-Entladungen erinnern an wunderschöne, polyphone Klänge. Diese individuelle Frequenzkonstanz ist aller-

-
2. Wegen ihres Schwanzgefieders von mehrfacher Körperlänge entkommen sicher nur die wachsamsten und flugtüchtigsten Hahnschweifwida-Männchen (*Euplectes progne*, ein Weibervogel Südafrikas) den Falken; ihre Gesamtlänge beträgt bis zu 60 cm wobei 49 cm auf die Schwanzfedern entfallen. Die Gesamtlänge bestimmter Paradiesvögel (Gattung *Astrapia*) Neuguineas kann sogar 115 cm betragen. Auch die Bulldog-Männchen mit den längsten Entladungen dürften einer strengen Selektion durch ihre Feinde, verschiedene Wels-Arten, unterliegen.

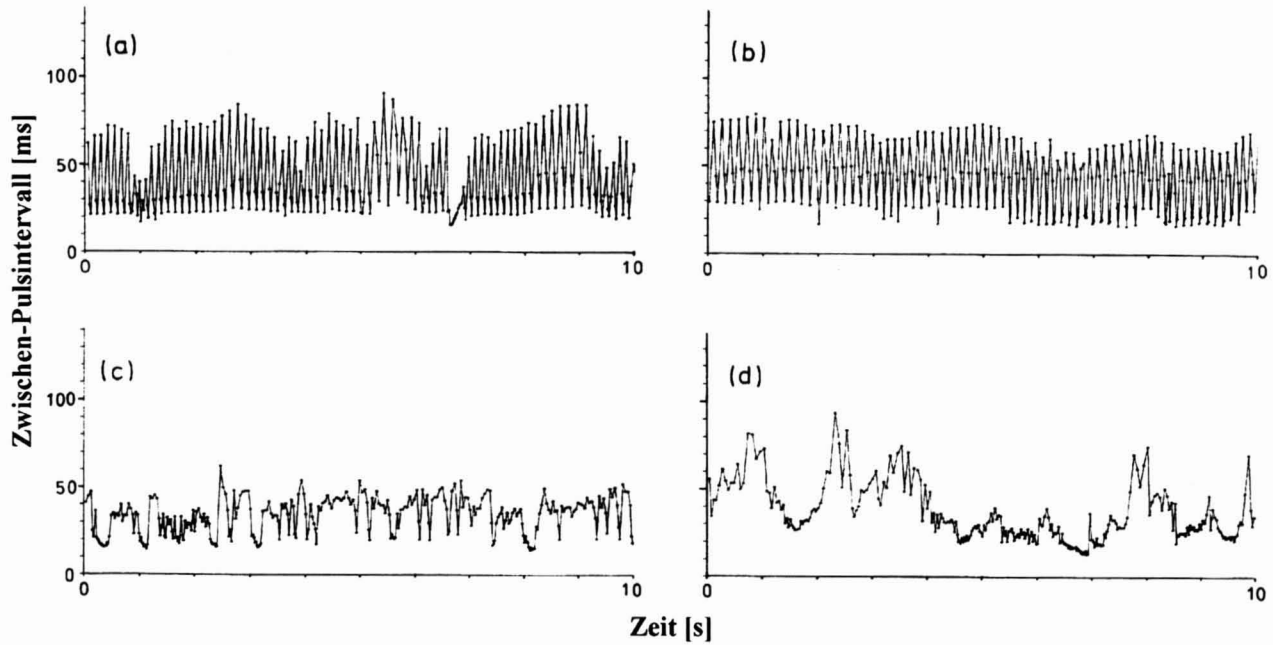


Abb. 11. Zeitintervallmuster elektrischer Organentladungen zweier Nilhechtarten während ihrer nächtlichen Aktivitätsphase. (a), (b) Zwei Individuen der Art *Campylomormyrus tamandua*; (c), (d) zwei Individuen von *C. rhynchophorus*. Ordinate, Zwischen-Pulsintervalle in Millisekunden (ms); Abszisse, Zeit in Sekunden (s). Jeder Punkt ist ein Intervall. Beachte die regelmäßige Abfolge von nur drei sehr verschiedenen Intervallen im Entladungsmuster von *C. tamandua*, geringere Unterschiede unmittelbarer Nachbar-Intervalle jedoch länger anhaltende Trends einer Zu- oder Abnahme bei *C. rhynchophorus*. Die statistischen Häufigkeitsverteilungen und Durchschnittsraten für beide Arten sind einander sehr ähnlich.

dings wohl auf den Tag beschränkt, während dessen sich die Tiere in Verstecken einfach ruhig halten. In der Nacht nimmt die Aktivität zu, und verschiedene Formen von zum Teil sehr heftigen Frequenzmodulationen begleiten die sozialen Interaktionen.

Dabei schätzt *Eigenmannia* die Entladungsfrequenzen der anderen Fische auf ein halbes Hertz genau ein, sie detektiert also bereits eine Frequenzänderung von nur 0,11 %. Im Bereich des Hörens sind nur für den Menschen fast so gute Werte bekannt; diese beruhen allerdings auf einer einzigen Studie an ausgewählten Menschen unter optimalen Bedingungen, die meisten Untersuchungen geben auch für den Menschen deutlich schlechtere Werte an (0,7 %). Während die (im Vergleich zu »tiefer«-stehenden Wirbeltieren) besonders hohen Leistungen von Vögeln und Säugetieren mit dem Besitz eines peripheren Frequenzanalysators, der Cochlea (Schnecke) des Innenohres erklärt werden, finden wir nichts bei *Eigenmannia*, was ihre Spitzenposition (allerdings nur für elektrische, nicht akustische Signale) erklären könnte.

Die Erklärung ist nicht in einer Struktur, sondern in einem physikalischen Trick zu suchen, der mit der Überlagerung des Eigensignals durch das Fremdsignal möglich wird. Ein (experimentell erzeugter) Verlust der eigenen elektrischen Organentladung läßt die Schwelle für elektrische Signale um 30 dB, also das rund 32fache bei *Sternopygus*, einem Verwandten von *Eigenmannia*, ansteigen. *Eigenmannia* und *Sternopygus* empfangen elektrische Signale niemals »rein«, denn ihr eigenes elektrisches Organ entlädt immer. Während beim Hören eigenes Senden zur Maskierung von Fremdsignalen führt (Zuhören erfordert eigenes Schweigen), sind *Eigenmannia* und *Sternopygus* »taub« für die elektrischen Signale anderer Fische, wenn sie nicht selbst entladen können.

Schallsignale treten mit unvorhersagbarer Frequenz und Intensität auf, was vom Ohr eine enorme Abbildungsleistung über einen ungeheuren Frequenz- und Amplituden-Bereich verlangt (weshalb ja die logarithmische Dezibel-Skala geschaffen wurde). Im Gegensatz dazu erzeugen *Eigenmannia* und *Sternopygus* das für ihre eigenen Rezeptoren kräftige Trägersignal (ihre elektrische Organentladung) selbst, dessen Frequenz und Amplitude sie in engen Grenzen konstant halten. Die schwachen elektrischen Signale anderer Fische werden als Überlagerung des Eigensignals wahrgenommen, daher sind nur die Modulationen des Trägersignals auszuwerten. Hierzu benötigt man, anders als beim Hören oder Sehen, gar keine gleichzeitig hochempfindlichen wie über einen riesigen Frequenzbereich arbeitsbereiten Rezeptoren (die noch dazu auch mit starken, potentiell schädigenden Signalen zurande kommen müssen); eine recht enge Frequenzabstimmung bei nur mäßiger Empfindlichkeit genügt vollauf. Durch den Überlagerungstrick wird ein Fremdsignal in den günstigen Amplituden- und Frequenzbereich »gehoben«, und die nur mäßig empfindlichen Rezeptoren können sich auf eine hohe Unterschiedsempfindlichkeit in einem engen Arbeitsbereich spezialisieren.

Eigenmannia und *Sternopygus* besitzen zwar kein strukturelles Äquivalent einer Cochlea; funktionell aber entspricht die Eigenentladung einer beson-

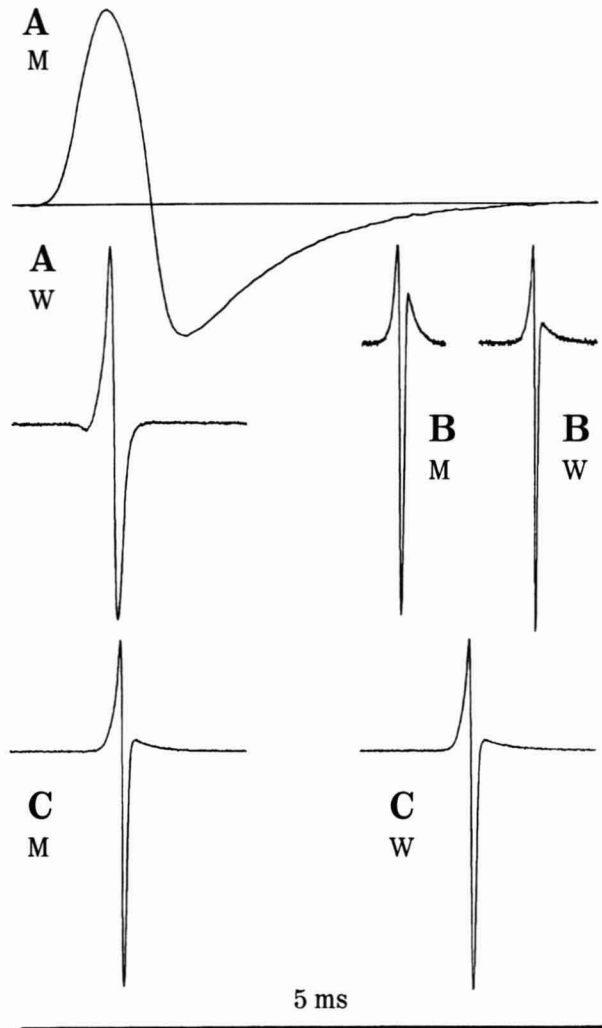


Abb. 12. Elektrische Organentladungen von Nilhechten des südlichen Afrika. A: Bulldog; B: Stumpfköpfchen, beide vom Oberen Sambia-System (Caprivi-Zipfel); C: Stumpfköpfchen aus dem Kruger Park (Südafrika), inzwischen als eigene Art erkannt. M: Männchen; W: Weibchen. Ordinate, Spannung; Abszisse, Zeit in Millisekunden (siehe Zeitbalken). Beachte die sexualdimorphen Entladungen beim Bulldog (A), während in C beide Geschlechter gleiche Kurvenformen haben (kein Unterschied). In B nimmt der zweite positive Gipfel in beiden Geschlechtern mit der Körpergröße ab; bei Männchen ist dieser Gipfel im Mittel höher als bei gleichgroßen Weibchen. Ausgewählte Individuen in B sollen einen lediglich statistischen Unterschied zwischen den Männchen- und Weibchen-Populationen, die breit überlappen, verdeutlichen. Alle Entladungen im Feld unmittelbar nach dem Fang digitalisiert. In A ist beim Männchen eine Nulllinie hinzugefügt.

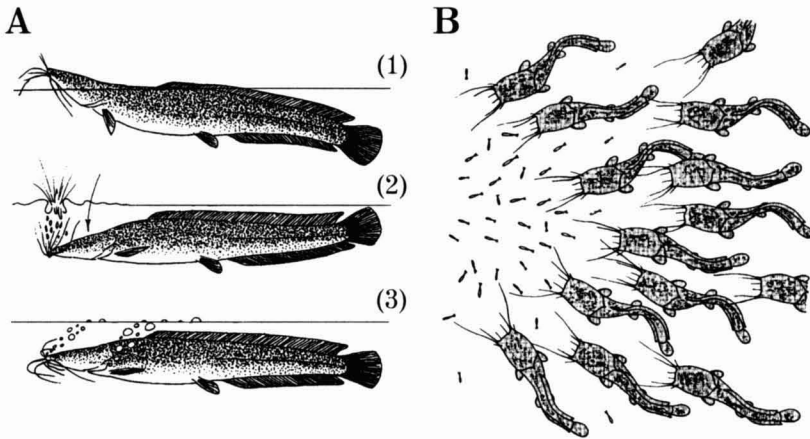


Abb. 13. Scharf- und Stumpfsahnwelse bei der nächtlichen Treibjagd auf Beutefische während der jährlichen Wels-Migration stromaufwärts im Okavango-Delta. Bei Niedrigwasser vor der sommerlichen Fortpflanzungssaison fangen die wandernden Welse in Gruppen von 15–400 tieferes Wasser suchende Fische vor Zuflüssen aus der trockenfallenden Überschwemmungsebene ab und drängen sie gemeinsam in flaches Wasser. Dort erzeugen sie mit dem Kopf und dem Maul laute, schnappende, klatschende und gurgelnde Geräusche (A1–A3), die noch in 200 m Entfernung zu hören sind, während sie in geschlossener, halbkreis- oder sichelförmiger Phalanx vorrücken (B). Die eingeschlossenen Fische bilden eine einzige, von Panik ergriffene Masse und sind eine leichte Beute; vor allem der Bulldog, weit weniger das Stumpfköpfchen, sind die Opfer. (A, nach DONNELLY 1966; B, nach BRUTON 1979).

ders leistungsfähigen Cochlea für elektrische Sinnesreize, denn sie ermöglicht die Auswertung von Schwebungen (Abb. 14). Eine Schwebung stellt sich als periodische Amplitudenschwankung des Überlagerungssignals schon bei nur minimal unterschiedlicher Frequenz der beiden Signale ein; damit ist die Unempfindlichkeit der Fische (s. o.) bei (1) fehlender Eigenentladung, (2) bei Frequenzidentität mit dem Fremdsignal erklärt, denn in beiden Fällen können keine Schwebungen entstehen. Auch dem Menschen fällt das präzise Stimmen eines Musikinstrumentes viel leichter, wenn er lediglich auf das Verschwinden von Schwebungen eines Vergleichstons achten muß (daher wenden alle Musiker, z.B. Streicher, dieses Verfahren an sofern irgend möglich).

Die Schwebungsanalyse ermöglicht dem Fisch die Feststellung (1) des Frequenzunterschiedes gegenüber seiner eigenen Entladung inklusive Vorzeichen, (2) der Kurvenform des überlagernden Signals. Insbesondere die zweite Leistung erscheint unmöglich, da für unsere (menschlichen) Begriffe ein Oszilloskop erforderlich ist.

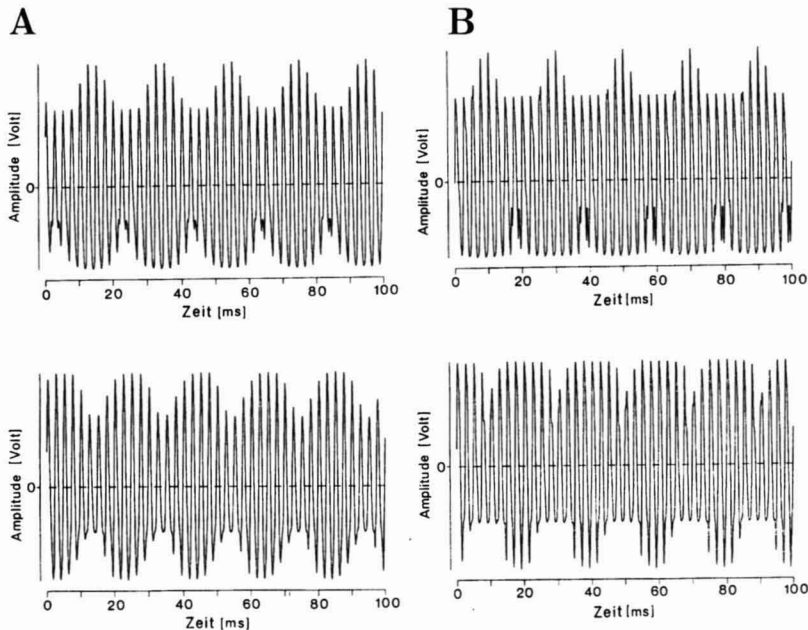


Abb. 14. Überlagerung der elektrischen Organentladung eines *Eigenmannia*-Weibchens durch die Entladungen eines (A) anderen Weibchens, (B) Männchens. Ordinate, lineare Amplitude in Volt (V); Abszisse Zeit in Millisekunden (ms). Die überlagernden Fremdsignale haben in diesen Beispielen 30 % der Amplitude der Eigenentladung, deren Frequenz 400 Hz beträgt; diejenige der Fremdsignale 450 Hz. Eine Frequenzdifferenz von 50 Hz entspricht einer Schwebungsperiode von 20 Millisekunden. Die oberen Kurvenzüge resultieren aus einer additiven Überlagerung der Einzelsignale, die unteren entstanden aus einer Subtraktion des Fremd- vom Eigensignal. Beachte die Zeitverschiebung von einer halben Schwebungsperiode zwischen additiv und subtraktiv entstandenen Schwebungsmustern. Abhängig von der Kurvenform des Fremdsignals wird das Eigensignal in charakteristischer Weise moduliert.

Die bisher unerklärliche Vielfalt der Entladungskurvenformen sympatrischer Messerfisch-Arten, auch die große innerartliche Bandbreite von unterschiedlichen Kurvenformen bei *Eigenmannia* ist also nicht nur dem mit einem Oszilloskop ausgerüsteten Menschen zugänglich; die Fische nehmen diese Unterschiede ebenfalls wahr, und die Kurvenformen haben offensichtlich der Selektion unterlegen.

Die Entladungen von *Eigenmannia*-Jungtieren und Weibchen unterscheiden sich deutlich von denen adulter Männchen (Abb. 6B). Entladungen von Jungtieren und Weibchen weichen nicht wesentlich von einer Sinusspannung ab und sind daher recht symmetrisch um die Nulllinie in Zeit und Amplitude, im Gegensatz hierzu sitzen bei Männchenentladungen einer negativen Grundlinie

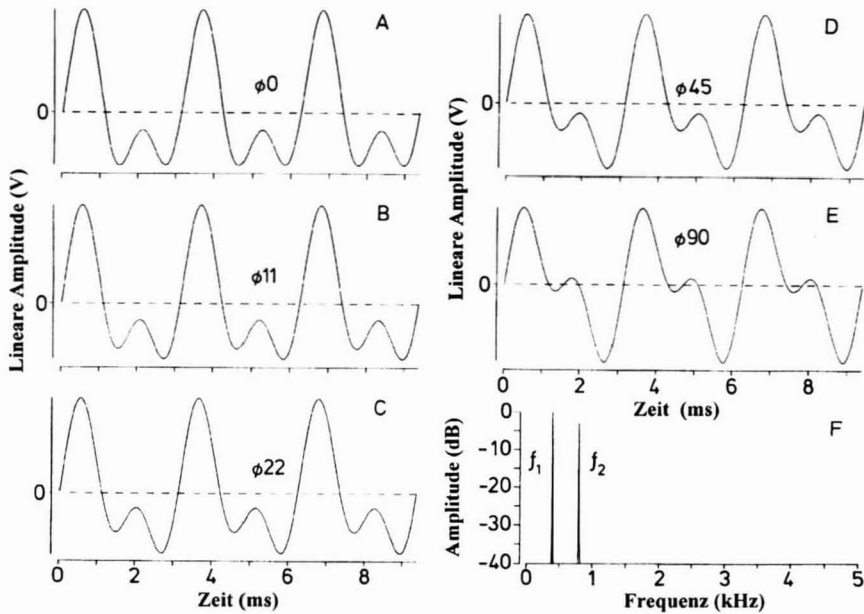


Abb. 15. Berechnete Reizsignale, die alle dieselbe Klangfarbe (dasselbe Amplitudenspektrum, F) besitzen. A–E, Kurvenformen der Signale. Ordinate, Spannung in Volt (V); Abszisse, Zeit in Millisekunden (ms). F: Amplitudenspektrum*, identisch für die Signale A–E. Ordinate, logarithmische Amplitude in Dezibel (dB); Abszisse, Frequenz in Kilohertz (kHz). Alle Signale besitzen zwei Harmonische (f_1 und f_2 , siehe F) gleichen Intensitätsverhältnisses. Der einzige Unterschied zwischen den Signalen A–E ist die Phasendifferenz ihrer Harmonischen; diese ist als ϕ_0 (entspricht 0° Differenz bezogen auf die Spitzenamplituden), ϕ_{11} (entspricht 11°) etc. angegeben. Eine Änderung der Phasendifferenz der Harmonischen bedingt eine geänderte Kurvenform bei konstantem Amplitudenspektrum (F). *Eigenmannia* kann eine Phasenverschiebung von 22° detektieren; so unterscheidet sie die Signale C–E von A, nicht aber B von A.

* Ein Amplitudenspektrum eines akustischen oder elektrischen Signals zeigt die Energieverteilung in Abhängigkeit von der Frequenz.

vergleichsweise schmale Pulse auf. Der starken Abweichung von einem Sinus entsprechend besitzen Männchenentladungen wesentlich stärkere Obertöne (Obertöne werden auch »höhere Harmonische« genannt) als Weibchen- und Jungfisch-Entladungen.

Dieser Unterschied im Obertongehalt eröffnet einen alternativen Weg der Signal-Unterscheidung ohne Schwebungsanalyse, der auch uns Menschen offen steht: hörbar gemachte Weibchenentladungen klingen eher stumpf wie ein

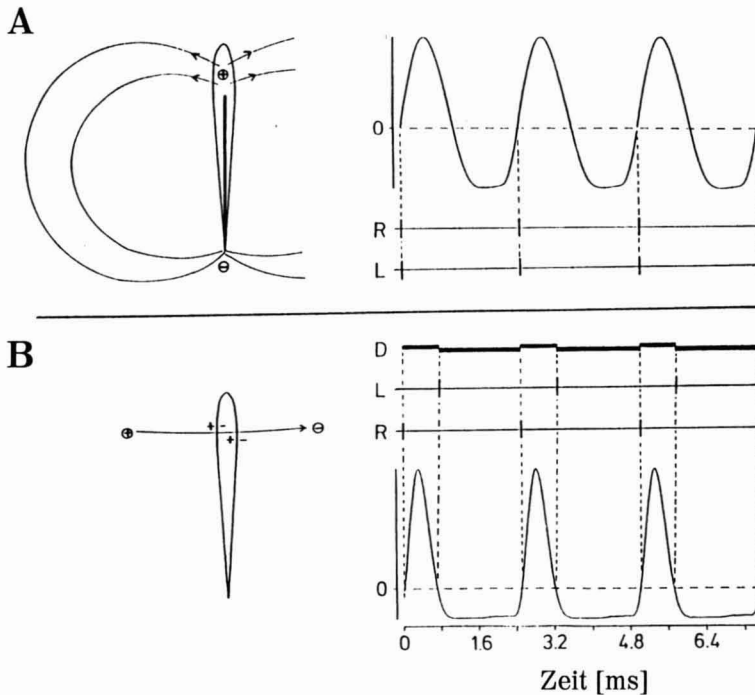


Abb. 16. Schematische Antworten von T-Elektrorezeptororganen des Messerfisches *Eigenmannia* auf eigene bzw. fremde Entladungen. A, Die eigene elektrische Organentladung eines Fisches erregt alle T-Elektrorezeptoren synchron; ihre Aktionspotentiale markieren die auf beiden Körperseiten (R, rechts; L, links) gleichzeitig auftretenden Nulldurchgänge der Entladung. B, Die Rezeptoren beider Körperseiten erfahren die Entladungen eines fremden Fisches mit entgegengesetzter Polarität, daher sind die T-Rezeptor-Antworten zeitversetzt. Durch einen zentralnervösen Vergleich (D) der Ankunftszeiten der Aktionspotentiale beider Körperseiten könnte eine Männchenentladung an ihrem Kurz-Lang-Muster von einer Weibchen-Entladung unterschieden werden. In Wirklichkeit kann das Fremdsignal das Eigensignal nur überlagern, nicht ersetzen, da dieses nie »aus« ist. Die T-Rezeptor-Antworten werden in erster Linie vom starken Eigensignal bestimmt, vom überlagernden Fremdsignal aber moduliert.

Flötenton (arm an Obertönen), Männchenentladungen brillant wie ein Geigenton (reich an Obertönen). Der Mensch kann diese (hörbar gemachten) Signale nach kurzem Kennenlernen an ihrer Klangfarbe zuverlässig unterscheiden (100 % richtige Wahlen), warum nicht auch der Fisch?

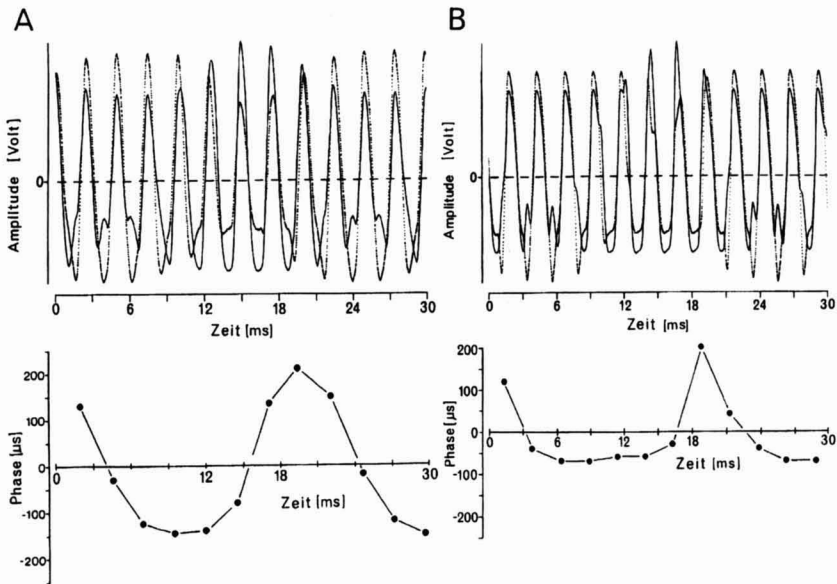


Abb. 17. Kurvenform-Unterscheidung durch Schwebungsanalyse. Oben, Die Entladungen eines *Eigenmannia*-Weibchens von 400 Hz werden überlagert durch die Entladungen eines anderen Fisches mit 30 % Amplitude und 450 Hz. Ein Schwebungszyklus dauert hier 20 Millisekunden (zentriert in der Mitte dargestellt). Links, Die überlagernden Signale stammen von einem Weibchen; rechts, von einem Männchen. Ausgezogene Linie, Die Überlagerung ist additiv; gepunktet, subtraktiv (entsprechend dem adäquaten Reiz für die Rezeptoren beider Körperseiten). Unten, Die Modulation der Nulldurchgangsdifferenzen »rechte gegen linke Körperseite« über der Zeit. Diese sog. Phasenmodulation wird in millionstel Sekunden (μs) angegeben und bildet die Kurvenform der Überlagerungssignale ab (links, Weibchen-, rechts, Männchen-Entladung). Elektronisch generiertes Beispiel zur Verdeutlichung des Prinzips; in Wirklichkeit ist die Zeitauflösung wesentlich besser, da *Eigenmannia* die eigene Entladungsfrequenz gegenüber einem frequenzgleichen Fremdsignal nur um etwa 5–10 Hz ändert, Schwebungsperioden also in der Regel 5–10mal so lange dauern wie hier angenommen.

Die Antwort lautet: der Fisch diskriminiert auch Signale ohne Klangfarbenunterschied, bei denen der Mensch versagt (Abb. 15). Dies konnte mit berechneten Reizsignalen, die aus nur zwei in harmonischem Verhältnis zueinander stehenden Sinuskomponenten (Grund- und Oberton im Frequenzverhältnis 1 : 2) mit variabler Phasendifferenz bestanden, gezeigt werden. Bei identischer Klangfarbe (identischem Amplitudenspektrum) wiesen diese

Signale je nach Phasendifferenz der Harmonischen charakteristische Kurvenform-Unterschiede auf, die vom Fisch detektiert wurden, sofern die Phasendifferenz wenigstens 22° Unterschied aufwies (360° entspricht der Verschiebung um eine ganze Periode der Grundschiwingung).

Sollte der Fisch wirklich, wie oben behauptet, Signale anderer Fische nur als Schwebungsmuster unterscheiden können, so müßte sein Diskriminationsvermögen zusammenbrechen, sobald diese Signale mit der Frequenz seiner eigenen Entladung vorgespielt werden (dann können keine Schwebungen entstehen). Entsprechende Versuche mit dressierten, futterbelohnten Fischen haben diese Vorhersage bestätigt: bei Frequenzidentität verwechselt der Fisch belohntes und unbelohntes Signal.

Bei diesem Versuch sorgte eine elektronische Frequenzklammer dafür, daß die Reizfrequenz einer veränderlichen Entladungsfrequenz folgte. Tatsächlich versuchte *Eigenmannia* bei Reizbeginn sofort, durch Frequenzänderung »Abstand« vom Reizsignal zu gewinnen, so daß Schwebungen entstanden wären; die Frequenzklammer verhinderte dies. Bei ausgeschalteter Frequenzklammer konnten die Fische wieder ausgezeichnet diskriminieren, wobei sie jedesmal ihre Entladungsfrequenz änderten, bevor sie ihre Verhaltensentscheidung trafen.

Die sensorische Grundlage des Kurvenform-Unterscheidungsvermögens ist daher die Schwebungsanalyse, und die Überlagerungssignale verdienen eine nähere Betrachtung.

5. *Eigenmannia*, Erfinder des Stroboskops

Die Elektrorezeptoren der einen Körperseite schauen auf den Pluspol der entfernten Reizquelle, diejenigen der anderen Körperseite auf den Minuspol (Abb. 16). Da Elektrorezeptoren polaritätsempfindlich sind, ergibt sich für die eine Körperseite eine Addition der beiden Signale, während auf der gegenüberliegenden das Fremdsignal vom Eigensignal abgezogen wird (Abb. 17). Daher werden die Nulldurchgänge des Trägersignals, der Eigenentladung, in entgegengesetzter Weise zeitverschoben: auf der einen Körperseite hinken sie denen der ungestörten Eigenentladung (die solange nicht verfügbar ist, wie das Fremdsignal spürbar das Eigensignal moduliert) nach, auf der anderen eilen sie ihr voraus. Die Zeitdifferenzen zwischen den Nulldurchgängen beider Körperseiten ändern sich periodisch während einer Schwebung; sie bilden die Kurvenform des Fremdsignals während einer Schwebungsperiode getreu ab. Ein Typ von tuberösem Elektrorezeptororgan, die T-Rezeptoren, antwortet pro Entladungsperiode mit einem einzigen Aktionspotential, das den Nulldurchgang der Entladung mit hoher Genauigkeit markiert; die Information über den Betrag einer Nulldurchgangsverschiebung bleibt mit hoher Übertragungstreue (schnelle Sinnesbahn mit elektrischen Synapsen) bis hinauf zum Mittelhirn (*Torus semicircularis*) erhalten. Dort werden in einer bestimmten Schicht die Ankunftszeiten von Aktionspotentialen beider Körperseiten vergli-

chen und die Differenz ermittelt. Die Zeitdifferenzen, die *Eigenmannia* noch nutzen kann, liegen bei einer halben Mikrosekunde; wie aus dem Beispiel der Abb. 17 zu entnehmen, sind die Differenzen oft viel größer (abhängig von der relativen Amplitude des überlagernden Fremdsignals).

Sehr kleine Zeitdifferenzen nutzen auch wir Menschen beim Richtungshören: ob eine Schallquelle links oder rechts von uns liegt, ermitteln wir an der Laufzeitdifferenz. Unter günstigen Bedingungen können wir noch Differenzen von nur 15 μ s nutzen, Schleiereulen noch weniger.

Bei der Schwebungsanalyse wendet der Fisch ein Verfahren an, auf das auch der Mensch (um 1830) gekommen ist. Wenn eine Schwingung (z.B. eines im Schallfeld schwingenden Insekten-Sinneshaares) zu schnell ist um beobachtet werden zu können, so kann man ein Stroboskop einsetzen. In einem halb abgedunkelten Raum gleicht man die Frequenz der Lichtblitze eines Lichtblitz-Stroboskops derjenigen des schwingenden Haares an; das Haar scheint still zu stehen, da es immer am selben Ort innerhalb eines Schwingungszyklus angeblitzt wird. Wenn man die Frequenz nur ein wenig ändert, sieht man – stark verlangsamt – den vollen Bewegungszyklus des Objekts. Genau dies macht *Eigenmannia*, die Ehre das Prinzip des Stroboskops entdeckt zu haben, gebührt ihr und Kollegen.

Literatur

[Bruton 1979]

M.N. Bruton: The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids. *Trans Zool Soc Lond* 35, 1979, 47–114.

[Donnelly 1966]

B.G. Donnelly: Shoaling, communication and social hunting in the catfish *Clarias ngamensis*. *Piscator* 67, 1966, 54–55.

[Grundfest 1960]

H. Grundfest: Electric fishes. *Sci. Am.* 203(4), 1960, 115–124.

[Kramer 1990]

B. Kramer: *Electrocommunication in teleost fishes: Behavior and experiments*. Berlin: Springer-Verlag 1990.

[Kramer 1996]

B. Kramer: *Electroreception and communication in fishes* (Progress in Zoology, vol. 42). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1996.

[Lissmann 1963]

H. W. Lissmann: Electric location by fishes. *Sci. Am.* 208(3), 1963, 50–59.

[Scheich 1982]

H. Scheich: Biophysik der Elektorezeption. In: W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, H. Ziegler, (Hrg): *Biophysik* (2. Aufl.). Berlin/Heidelberg/New York: Springer-Verlag 1982, pp. 791–805.

[Szabo 1974]

T. Szabo: Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. In: A. Fessard (Hrg): *Handbook of sensory physiology*. Vol III/3. Berlin/Heidelberg/New York: Springer-Verlag 1974, pp. 13–58.

Tiere verfügen vielfach über verblüffende, ja unglaubliche Eigenschaften und Fähigkeiten. Viele davon sind auch heute weder technisch noch medizinisch von Menschen erzielbar.

Der Flug der Vögel ist immer noch ein für Ingenieure unerreichbares Phänomen. Die Tauchleistungen von Walen und Robben, die Empfindlichkeit der Nase des Aals und die Fähigkeit eines Nilhechtes, mit Hilfe der Leitfähigkeit Wasser seines Heimatflusses zu erkennen, sind weitere Beispiele. Was die Skelette der Riesensaurier, die der kletternden Affen und die Hinterbeine des Weltmeisters im Rückwärtssprung (Koboldmaki) aushalten müssen, wäre für Materialprüfer ein Alptraum. Lamas in den Anden, Maulwürfe unter der Erde und Springmäuse in der Wüste leben unter Bedingungen, bei denen uns buchstäblich heiß und kalt würde. Alle Autorinnen und Autoren beschreiben lebendig und anschaulich den Gegenstand ihrer Forschungen.



ISBN 3-930831-20-1
Filander Verlag